



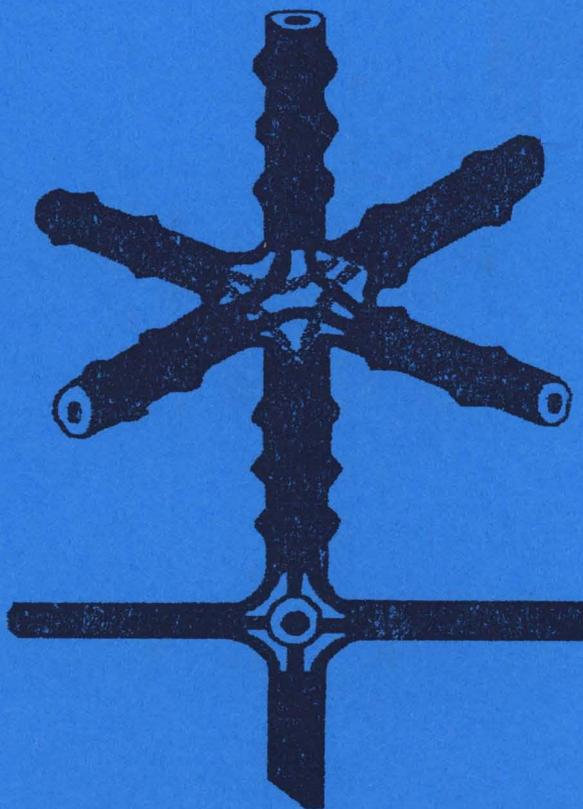
---

ТРУДЫ НАУЧНО-  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА  
ГЕОЛОГИИ САРАТОВСКОГО  
ГОСУДАРСТВЕННОГО  
УНИВЕРСИТЕТА

---

Е.М. ПЕРВУШОВ

ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ВЕНТРИКУЛИТИДНЫЕ  
ГУБКИ ПОВОЛЖЬЯ





---

ТРУДЫ НАУЧНО-  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА  
ГЕОЛОГИИ САРАТОВСКОГО  
ГОСУДАРСТВЕННОГО  
УНИВЕРСИТЕТА

---

Том II

Е.М. Первушов

**ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ  
ВЕНТРИКУЛИТИДНЫЕ  
ГУБКИ ПОВОЛЖЬЯ**

Ответственный редактор  
доктор геолого-минералогических наук  
Г.В. Кулева



Издательство Государственного учебно-научного центра  
«Колледж»  
1998

**Первушов Е.М.**

П 26 Поздне меловые вентрикулитидные губки Поволжья: Труды Научно-исследовательского института геологии Саратовского государственного университета. Т. II. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1998. 168 с. илл. 29, фототабл.

Впервые приводится монографическое описание представителей кремневых губок (гексактинеллид) на примере вентрикулитид. На основе детального изучения морфологии скелета представлена новая систематика семейства, принципы которой предлагаются для совершенствования системы гексактинеллид в целом. Изложены материалы по палеоэкологии, палеогеографическому распространению и стратиграфической значимости губок, что в некоторой степени компенсирует ограниченность сведений по ископаемым губкам России. Рекомендуется при проведении определительских исследований.

Книга ориентирована на специалистов-систематиков, стратиграфов и студентов палеонтологической специальности вузов.

Рецензенты:

доктор геолого-минералогических наук, профессор *Д.А. КУХТИНОВ*

кандидат геолого-минералогических наук, доцент *А.В. ИВАНОВ*

П  $\frac{1904000000}{176(02) - 98}$  Без об'явл.

ISBN 5-900641-55-4

© Изд-во ГосУНЦ  
“Колледж”,  
1998

© Е.М. Первушов,  
1998

## О РАБОТЕ Е.М. ПЕРВУШОВА "ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ВЕНТРИКУЛИТИДНЫЕ ГУБКИ ПОВОЛЖЬЯ"

Совершенно очевидно, что до появления работ Е.М. Первушова вентрикулитидные губки являлись одной из наименее изученных групп обитателей позднемиловых морей на территории Поволжья. Действительно, работы известных исследователей-энциклопедистов прошлого и начала настоящего века (П.М. Языкова, И.Ф. Синцова и др.) содержат лишь отдельные несистематические описания встреченных видов и родов и данные о стратиграфическом распространении отдельных форм. В более поздней палеонтологической литературе внимания позднемиловым губкам Поволжья практически не уделялось. В настоящее же время, благодаря исследованиям Е.М. Первушова, ситуация коренным образом изменяется.

Предлагаемая вниманию читателя книга представляет собой определенный итог исследований ее автора и посвящена, как видно уже из ее заглавия, результатам всестороннего исследования группы вентрикулитидных губок. В данной монографии можно видеть и подробную характеристику собранного материала с методикой его исследований, и тщательно проработанную морфологию губок с построением гомологических рядов, и реконструкции вероятных филогенетических взаимоотношений губок, и особенности палеогеографии, экологии, а также захоронения остатков изучаемых организмов. Наконец в работе имеется, подробное, номенклатурно строгое, без излишеств, систематическое описание всех таксонов вентрикулитидных губок, проиллюстрированное фотографиями и четкими штриховыми рисунками. Таким образом, данная монография содержит все необходимые для полного представления о вентрикулитидных губках разделы и вполне может быть названа справочником по данным организмам.

Безусловно, одной из важнейших сторон работы является привлечение вентрикулитидных губок к рассмотрению вопросов биостратиграфии на современном уровне. Верхнемиловые отложения на территории Поволжья имеют настолько широкое распространение и достаточную мощность, что без их изучения не обходится как правило ни одно серьезное геологическое исследование, ни одни практические геологические работы в пределах поволжского региона. К сожалению, изученность верхнего мела Поволжья сегодня явно не соответствует современному мировому уровню, что отчасти обусловлено именно недостаточностью систематических знаний об определенных группах позднемиловой фауны. Поэтому настоящая работа существенно поправляет положение, "вводя в действие" крупную группу губок, остатки которых постоянно встречаются в верхнемиловых отложениях Поволжья часто в массовом количестве.

Следует особо отметить, что многие вопросы, освещенные в данной работе, позволили Е.М. Первушова сделать выводы, далеко выходящие за рамки одной таксономической группы. Таковы его соображения по колониальности губок и закономерностям их исторического развития. Учитывая дискуссионность многих вопросов биологии губок, начиная с их таксономического ранга и принадлежности определенному царству организмов, эти выводы нельзя не признать существенным достижением автора. Очевидно, что книга Е.М. Первушова привлечет внимание палеонтологов, а также геологов, соприкасающихся в своей деятельности с верхнемиловыми отложениями Поволжья и прилегающих регионов.

**А.В. Иванов**

*Пылинок созвездия  
Затеряны в бесконечности.  
Начало всему - две звезды.  
Лишь я и - ты..  
Одна блеснет, другая ярче засияет*  
(Посвящение автора)

*Я не ищу гармонии в природе.  
Разумной соразмерности начал  
Ни в недрах скал, ни в ясном небосводе  
Я до сих пор, увы, не различал*

Н. А. Заболоцкий

## ВВЕДЕНИЕ

Остатки кремневых губок достаточно часто встречаются в верхнемеловых и палеогеновых отложениях Европы и северной Африки - в пределах существовавших морских эпиконтинентальных акваторий Европейской палеобиогеографической области и смежных регионов. Работа посвящена рассмотрению представителей одной группы кремневых губок - гексактинеллид. Имеющиеся сведения по морфологии, систематике, истории развития и расселения этих форм, их стратиграфической значимости, как и многих других порифер, до сих пор страдают неполнотой и неоднозначностью. Вероятно, отчасти именно поэтому губки стали не самыми популярными объектами в приложении к геологическим исследованиям. Автор более 20 лет собирал и по возможности анализировал ископаемый материал (более 5 000 экз.), информацию по современным губкам и событиям средне- позднемелового времени. Результат у вас в руках - первая подобного рода сводка по верхнемеловым губкам; морфология и принципы систематики рассмотрены на примере известных представителей семейства вентрикулитид, при этом использованы материалы по другим представителям губок.

Наличие большого по количественной выборке и хорошей сохранности фоссильного материала сделало возможным в едином собрании выделить, рассмотреть и апробировать критерии выделения таксономических групп в составе семейства, при этом соотнести иерархию выделенных групп признаков. Проведен анализ опубликованных исследований по гексактинеллидам, существенно дополнены и порой изменены характеристики родов. Впервые в монографическом варианте представлена целостная классификация семейства с описаниями большинства известных видов. Предложенные принципы систематики уже апробировались при изучении ископаемых гексактинеллид и показали достаточно убедительными. Автор испытывал сомнения в практической необходимости выделения ранга подрода, но в силу сохранения таксономической иерархии признаков и филогенетической обусловленности этот таксономический уровень представлен. Сделан упор на классификацию и описания вентрикулитид, поскольку обилие иной информации является так или иначе производной от взглядов автора на систематические построения группы. Интерес представляет классификация колониальных форм губок, в основу которой положено рассмотрение автором известных ископаемых скелетных гексактинеллид из меловых отложений Русской плиты. Вероятно, некоторые варианты колониального построения скелетов (фамилиатные автономии) характерны только для порифер.

Монография несет значительную справочную нагрузку для исследователей, изучающих меловые отложения и биоту меловых морских акваторий, стратиграфов и палеонтологов. Представлены взгляды автора на проблемы появления и вымирания гексактинеллид в связи с глобальными и региональными событиями; возможности использования ископаемых губок при стратиграфических построениях и палеоэкологических реконструкциях.

Фоссильный материал из центральных районов России, Крыма, Восточного Прикаспия и Закаспия (верхняя юра - палеоген) любезно был передан И.Ю. Бугровой (ЛГУ), Д.П. Найдиным, Б.Т. Яниным и Е.Ю. Барабощкиным (МГУ), А.Г. Олферьевым ("Геосинтез"), П.А. Герасимовым. Признательность и уважение автор выражает профессорам Д.П. Найдину, И.С. Барскову, И.А. Михайловой, доценту О.Б. Бондаренко и старшим научным сотрудникам Е.И. Кузмичевой, А.Ю. Журавлеву и К.Р. Табачнику за ценные замечания и консультации по теме исследований, за поддержку проводимых исследований. Автор благодарен профессору Московского университета Б.Т. Янину и профессору Саратовского университета В.Г. Очеву, поддержавшим исследования автора.

Первоначально публикация работы планировалась под эгидой Палеонтологического института РАН, но в силу разных причин все же выходит из печати в Саратовском издательстве. Автор приносит искренние извинения и выражает уважительное почтение сотрудникам Палеонтологического института РАН, профессору, доктору наук Л.А. Невесской и профессору, доктору наук А.А. Шевыреву, весьма конструктивно проанализировавших эту работу, сделавших ряд критических и принципиальных замечаний, которые послужили заметному ее улучшению.

Особое уважение и признательность автор выражает более чем коллегам, сопровождавшим исследования автора, значительно способствовавших выходу этой работы в свет - палеонтологам Д.А. Кухтинову и А.В. Иванову.

Автор с чувством глубокой признательности, с доброй и светлой памятью, несет через года имена многих коллег - бывших школьников, юных палеонтологов, участников по-

левых экспедиций Саратовской детской экскурсионно-туристической станции (ДЭТС), геологов-съемщиков, помогавших делом, советом и передававшим, для изучения, каменный материал. В пору моей «онтогенетической глупости», в шестнадцать - семнадцать лет, состоявшееся направление исследований так или иначе сформировали первые учителя: Д.С. Худяков, Е.А. Троицкая и Г.Г. Пославская. Автор благодарен за содействие в редактировании монографии и в ее оформлении Е.В. Попову.

Исходя из того, что данное издание единственное подобного рода, посвященное ископаемым меловым губкам на протяжении всей истории их изучения в России, автор старался подготовить необходимый и доступный материал для исследователей разного уровня специализации. Автор будет благодарен любым предложениям и замечаниям по теме проводимых исследований.

# ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МЕЛОВЫХ ГУБОК

В истории изучения ископаемых губок можно выделить несколько этапов. Периодизация истории палеоспонгиологии подчеркивает закономерную смену периодов накопления фактического материала этапами выхода в свет обобщающих и монографических работ, порождающих вслед за этим множество разносторонних публикаций по различным аспектам изучения губок. Несмотря на то, что в отдельные периоды времени наиболее интенсивные исследования проводились в одной или нескольких странах и выбранные временные границы этапов достаточно условны, предлагаемая периодизация характеризует развитие палеоспонгиологии в целом и отражает известную этапность в истории естественных наук.

**Первый этап (до 1860 года)** - период первых и в основном разрозненных сообщений об отдельных находках ископаемых спонгий, а также описания массовых сборов фоссилий из Центральной России, Германии и Англии. Не определено положение губок в системе органического мира, авторы ранних публикаций рассматривали их в качестве "зверообразных растений", а позже в составе "полипов" или "бесформенных". Большинство работ посвящено описанию внешней формы ископаемых, и лишь иногда затрагивались вопросы систематики этих организмов. Среди публикаций, послуживших основой при дальнейших исследованиях, отметим статьи Г. Мантелля (Mantell, 1822), А. Гольдфусса (Goldfuss, 1826-1833), Г. Гейнитца (Geinitz, 1839-1842), А. Ройсса (Reuss, 1841, 1845-1846), первые публикации Ф. Ремера (Roemer, 1841) и Т. Смита (Smith, 1848). В России появляются отдельные статьи о находках "полипов" П.М. Языкова (1832), Фишера де Вальдхайма (Fischer de Waldheim, 1843, 1848) и К. Рулье (Roullier, 1847, 1849) и ряд других, где так или иначе рассматриваются остатки губок.

**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 остатки губок, меньше обобщающих работ по систематике. Исследователи переходили от чисто внешней описательной характеристики к изучению системы каналов и спикульной решетки, последнему объекту изучения уделялось повышенное внимание. Предпринимались попытки выделения некоторых групп губок, основываясь на морфологии спикул. В связи с этим изучался вещественный состав спикул и процессы его замещения. Но возможности применения спикульного анализа в целях систематики губок порой преувеличивались.

Прежде всего отметим работы Г.А. Траупшольда (Trautschold, 1861-1877), Э. Эйхвальда (Eichwald, 1861, 1865, 1868, 1871), Ф. Ремера (Roemer, 1864), И.Ф. Синцова (1872, 1877, 1878), К. Циттеля (Zittel, 1876, 1877-1878), Э. Дуниковского (Dunicowski, 1883, 1884, 1888), Ф. Почты (Pota, 1883-1885, 1890, 1892) и Г. Рауффа (Rauff, 1893-1895), которые послужили толчком для расширения исследований по палеоспонгиологии и привлекли внимание геологов к ископаемым губкам при биостратиграфических построениях. В публикациях, наряду с описаниями обширного каменного материала, предлагаются и первые схемы систематики губок. Материалы работ этих авторов используются палеоспонгиологами и в настоящее время. Некоторые исследователи посвятили свои публикации рассмотрению аспектов систематики: Е. Фроментель (Fromentel, 1859); Д. Хайд (Hinde, 1883, 1887-1893) и др. Появились статьи, где указывалось на определенную стратиграфическую приуроченность остатков губок и была предпринята попытка по биостратиграфическому расчленению нижнекампанских отложений Германии. Г. Шлютером (Schluter, 1870, 1872) в составе верхнего сенона ("целооптихий мел") были выделены зоны *Lepidospongia rugosa* и *Becksia soekelandi*. Сделаны попытки широких корреляций спонголитов ("гезов", "пертов") и "губковых горизонтов" юга европейской части России с аналогичными образованиями южной Англии, северо-восточной Франции и Бельгии. В этот период, как и в первой трети нашего века, основополагающие направления в палеоспонгиологии были заложены и освоены представителями "классической" немецкой школы палеонтологов - К. Циттелем, Г. Рауффом, Ф. Ремером, А. Шрамменом и других ученых, влияние которой ощущается в работах многих современных исследователей.

Многочисленны отдельные статьи описательного характера, которые позже послужили основой для изучения вопросов стратиграфического положения губок и "губковых горизонтов", а также и для палеогеографических реконструкций. К этому времени относится намечающееся разделение в подходах к изучению целостных форм и собственно спикул, в частности - спикул губок с несвязанным спикульным скелетом. Почти однозначно утвердилось положение о том, что губок следует рассматривать в составе отдельной от кишечнополостных группе - классе *Porifera*. К концу этапа сложились основные подходы к разработке принципов систематики кремневых губок. Отметим особую роль исследований И.Ф. Синцова, оставившего единственные подобного рода публикации по ископаемым губкам за время геологических изысканий на юго-востоке Восточно-Европейской платформы.

**Третий этап (1901-1934 годы).** Количество работ по палеоспонгиологии мезозоя сокращается, особенно в отечественной палеонтологии. Большее значение приобретают монографии, где обобщены результаты работ предшествующих поколений спонгиологов, которые в свою очередь послужили основой для последующих исследований. Предложена новая иерархия, теперь уже в составе типа, при этом учитывалась морфология не только макро-, но и микросклер; принято во внимание важное таксономическое значение фонарных спикул, наличия лихнисков. Наиболее полно была разработана систематика известковых губок и демоспонгий.

Основные систематики губок и монографические описания приведены в работах А. Шраммена (Schrammen, 1903, 1910-1912, 1924), Л. Морэ (Moret, 1921, 1924, 1926, 1928), Е. Гентшеля (Hentschel, 1923) и В. Арндта (Arndt, 1928, 1931-1938, 1933, 1934, 1931). Характерно одностороннее увлечение изучением структуры спикульной решетки без определения какой-либо зависимости характера ее строения с развитием ирригационной системы и собственно габитусом скелета. Публикации этого периода расширили как географию находок, так и стратиграфический диапазон их распространения. Обширную сводку по стратиграфии мезозоя юга европейской части России составил А.Д. Архангельский (1912). Но несмотря на значительный материал по временному распространению губок, они тем не менее не привлекались при построении стратиграфических схем, что было связано с неоднозначностью категорий вида и рода среди губок, сложностью их определения. Как и прежде преобладали публикации информационного характера, об отдельных находках ископаемых спонгий, в немногочисленных статьях описаны известковые губки. В отечественной литературе преобладали издания учебного плана, по которым прослеживается трансформация представлений о систематике порифер: И.И. Лагузен (1895-1897), А. Борисяк (1905), М.В. Павлова (1927), К. Циттель (1934).

**Четвертый этап, (1935 - 1954 годы).** Наблюдается некоторый спад интенсивности исследований и особенно в отечественной палеоспонгиологии. Большое количество работ содержит обобщенный материал по отдельным группам губок и по некоторым районам. Интенсивно разрабатывали аспекты морфологии, систематики и палеоэкологии губок лишь несколько исследователей, но практически отсутствовали или редки описания новых форм или ранее неизвестных местонахождений. К основным работам этого этапа относятся публикации А. Шраммена (Schrammen, 1936), К. Окли (Oakley, 1937, 1938), Л. Эранже (Herenger) (1942, 1944, 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. Снижение уровня фундаментальных исследований в палеоспонгиологии сказалось и на объеме выхода в свет "пассивных", единичных статей описательного характера. Отечественная литература, где так или иначе рассматриваются остатки губок, представлена учебниками, определительскими таблицами и отдельными статьями по геологии районов Поволжья и Северского Донца: Е.В. Милановский (1940), О.В. Савчинская (1940), В.Г. Камышева-Елпашевская (1947).

Этот этап можно охарактеризовать как время разработки основ систематики спонгий в целом. Произошло изменение направлений в исследованиях спонгиофауны, уменьшился интерес к возможностям стратиграфического использования остатков губок, но более активно они привлекаются при палеоэкологических и палеогеографических реконструкциях.

**Пятый этап, (1955 год - по настоящее время).** Практически синхронно выходят в свет крупные монографии и множество публикаций по различным аспектам изучения ископаемых губок. Начало этого этапа определяется публикацией ряда монографий, где наряду с описаниями многих таксономических групп порифер предлагаются новые схемы систематики губок. Вторая половина 50-х и 60-ые годы - период дискуссий по систематике спонгий, что хорошо прослеживается по учебникам, "Основам палеонтологии" и монографиям, вышедшим во многих странах и результатом которых является создание основы существовавшей до последнего времени систематики порифер. Рубеж 50-х и 60-х годов - это момент максимального количества публикаций по различным аспектам палеоспонгиологии. В это же время вышли основополагающие работы до этого малоизвестных авторов, многие из которых активно работали и в последующие годы: Ж. и А. Термьер (Termier G., Termier H., 1950, 1980, 1981, 1985), В.М. Колгун (1955, 1957, 1959, 1960, 1961, 1966, 1967, 1970, 1983, 1988, 1989), С. Дефретин-Лефранк (Defretin-Lefranc, 1958), Л. Ланьо-Эранже (Lagneau-Herenger, 1955, 1962), Р. Рид (Reid, 1957, 1962, 1963, 1968), М. Лаубенфелс (Laubenfels, 1958), П.А. Герасимов (1960, 1969, 1972), Х. Гурцевич (Hurcewicz, 1966, 1968, 1975) и Дж. К. Рижби (Rigby, 1971, 1976), многочисленные публикации последнего автора посвящены, в основном, палеозойским гексактинеллидам.

Резко возросло количество публикаций, в которых рассматривались ископаемые формы, расширилась библиография и по различным аспектам изучения современных спонгий, что оказывает катализирующее воздействие на положение дел с исследованием ископаемых губок. Усиливается интерес к изучению известковых губок и демоспонгий, чему способствовали материалы исследований по современным спонгиям и по систематике археоциат,

рецептакулит и строматопорат. Остатки инозой и демоспонгий в большей степени известны на территории Западной Европы и степень их изученности можно считать более совершенной, чем гексактинеллид. Кроме вопросов эволюции низших многоклеточных, а также их систематического положения, губки все чаще привлекаются для анализа сукцессий ископаемых органогенных построек, палеогеографических реконструкций. Определено, что губки, концентрированные скопления их остатков ("губковые горизонты") связаны со структурным планом территории обитания, рельефом дна палеобассейна, а массовое расселение спонгий может быть сопряжено и с фазами подводного вулканизма (Григорьева и др., 1981, Пастернак и др., 1981 и т.д.).

Особое место занимают исследования разрозненных спикул губок, спикульный анализ, которые в настоящее время представляются самостоятельным направлением в палеоспонгиологии. Исследования на стыке микропалеонтологии и палеонтологии губок с конца 50-х годов развивались стремительнее, чем изучение целостных скелетов губок, чему не в малой степени способствовали работы В. Покорного (Pocoppo, 1955), В.М. Колтуна (1959, 1960, 1961), Д. Шваба (Schwab, 1971), В. Райфа и Д. Робинсона (Reif, Robinson, 1976), М.М. Иванника (1980, 1985, 1994) и других. Разработка многих вопросов парасистематики губок с несвязанным спикульным скелетом способствовала привлечению губкового материала в целях стратиграфии и вызвала выход многочисленных публикаций в разных странах.

Отечественная палеоспонгиология, кроме работ П.А. Герасимова и В.М. Колтуна, пополнилась результатами исследований П.Н. Шемякина (1965, 1969), З.И. Хмилевского (1969, 1974, 1977, 1978, 1979) и Г.Н. Третьяка (1970, 1972, 1973). Несколько возросший интерес к ископаемым губкам способствовал появлению единичных статей по описанию местонахождений, стратиграфическому положению "губковых горизонтов", где порой приводилась характеристика новых видов и родов губок. Систематика порифер рассматривалась в "Основах палеонтологии" (1962), и практически без изменений схема классификации типа представлена в ряде учебников (Палеонтология..., 1962; Бондаренко, Михайлова, 1969). Представляет интерес работа И.Т. Журавлевой и Е.М. Мягковой (1987), где наряду с другими низшими многоклеточными рассматриваются губки. Предлагается несколько измененный вариант системы губок, в частности - повышен их ранг до подцарства, рассмотрены критерии выделения высших таксонов. В настоящее время объем информации по ископаемым (меловым) губкам увеличивается за счет интенсивного изучения инозой и демоспонгий Северной Америки, Китая и Западной Европы.

С середины 80-х годов происходит активный пересмотр систематики губок, их ранга и положения в составе органического мира. Это определяется, отчасти, возвращением к губковой модели организации археоциат, строматопорат и др. (Журавлева, Мягкова, 1987, Журавлев, 1989, 1991, Вуд (Wood), 1989, 1990). При этом пересматриваются филогенетические отношения на уровне высших таксонов не только в составе известковых губок, но и среди демоспонгий и гексактинеллид. Опыт работы автора с меловыми инозойми, демоспонгиями и гексактинеллидами подвел его к аналогичным выводам по предложенной системе царства Archeata и собственно губок (Журавлева, Мягкова, 1987), которой и придерживается в данной работе.

В заключение некоторые выводы. 1. Систематика губок, основы которой были определены в первой половине двадцатого века, совершенствуется и уточняется до настоящего времени. 2. Наиболее успешно развивались исследования по известковым губкам и демоспонгиям. Систематика гексактинеллид на уровне вида, рода и семейства представляется неоднозначной. 3. Несмотря на обширный фактический материал, практически отсутствуют работы по систематическому исследованию гексактинеллид на уровне семейства и надсемейства. К сожалению, подобное положение при отсутствии однозначных, общепринятых критериев описания новых таксонов, упрощает процесс опубликования новых описаний, но при этом усложняет последующую необходимую работу систематиков и практиков - биостратиграфов. 4. В отечественной палеоспонгиологии результаты работ зарубежных исследователей по морфологии и систематике не вызвали интенсификации изучения губок по аналогичным направлениям и не сопровождалась ответными публикациями. 5. В истории отечественной палеоспонгиологии почти неизвестны систематические исследования по отдельным группам губок со спаянной спикульной решеткой. Информация по ископаемым спонгиям разобщена и во многом фрагментарна, отсутствуют обобщающие публикации по отдельным аспектам изучения порифер. При этом известный материал представляется весьма обширным в таксономическом, географическом и стратиграфическом отношениях. 6. Неоднозначность критериев определения вида и рода среди гексактинеллид привела к массовому "засорению" систематических построений "новыми" формами и к потере практического интереса к спонгиям. Это, в свою очередь, усиливало отчуждение исследователей от изучения представителей типа.

Список публикаций, которые учитывались при определении этапности развития палеоспонгиологии и при описании содержания этих этапов, приведен в разделе "Литература".

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

При полевом сборе губок, они обычно хорошо выделяются среди вмещающих пород и с определенной долей усилий и терпения извлекаются. Сложности возникают при работе на карбонатных разрезах, где трудно обнаружимы однотонные с породой скелеты губок, особенно небольшие по размерам инозои. В породах смешанного состава скелеты губок чаще выделяются за счет большего окрашивания соединениями железа и фосфата, а в некоторых случаях - с ними связаны пятна прокремнения различной насыщенности. В породах мергельного и силицитового состава встречены остатки пучков удлинненных спикул. Особая внимательность желательна при сборе тонкостенных ширококонических губок, а также с широким отворотом и листообразных, так как они редки в полной сохранности и собранные без предварительного определения ориентировки в пространстве слоя многочисленных субплоские фрагменты создают много сложностей при их систематическом определении.

Последующая обработка каменного материала связана с очень тщательной препарировкой при неоднократном и продолжительном отмачивании в водных ваннах. Применение растворов соляной кислоты различной концентрации, даже для окремнелых губок, не привело к положительным результатам - изменялся и терялся рисунок дермальной скульптуры, разрушалась и спикульная решетка, порой состоящая из вторичного кальцита. К сожалению, применения разного рода растворителей желательно избегать при изучении губок, а следует положиться на терпеливую и очень осторожную ручную работу. Отпрепарированные и проклеенные по необходимости образцы должны храниться в закрытой упаковке, поскольку, как это отмечали и прежние исследователи-спонгиологи, остатки губок представляют собой прекрасные накопители пыли. Подробно общие принципы сбора и методы обработки ископаемых спонгий изложены в работе Р. Финкса (1973).

Из каждой группы экземпляров одного вида (предполагаемого таксона) изготавливались шлифы (100 экз.) и аншлифы (300 экз.). Эффективным оказалось изучение строения спикульной решетки по поверхности сколов, в том числе и искусственным. Шлифы изготовлены при содействии сотрудников Московского и Саратовского университетов, Палеонтологического института РАН. Большая коллекция шлифов по раннемеловым губкам любезно передана автору И.Ю. Бугровой (кафедра исторической геологии Санкт-Петербургского университета).

Из более чем 5000 экземпляров скелетов губок, в пределах одной тысячи составляют представители семейства вентрикулитид. Около трех тысяч экземпляров - остатки гексактиnellид (в большей степени подотряд *Lychniscosa*). Меньше одной тысячи экземпляров - демоспонгии из верхнемеловых отложений юго-востока Русской плиты и известковые формы губок из нижне- и верхнемеловых отложений Крыма, Кавказа, Куба-Дага, Копетдага и Русской плиты. Среди всех остатков, скелеты губок из верхнемеловых отложений обычно отличаются наилучшей сохранностью, особенно скульптура дермальной поверхности. В значительной степени, вероятно, в значительной степени это объясняется селективной фосфатизацией тел губок на общем фоне карбонатного или терригенно-карбонатного осадконакопления. Очертания скелетов многих известковых губок из нижнемеловых образований (часто - органогенных), трудно прослеживаются или требуют много усилий по их препарировке. Аналогичные явления известны на примере изучения кремневых губок из верхнемеловых и палеогеновых отложений Донбасса и Крыма. Здесь скелеты губок близки по составу вмещающим их остатки осадкам (породам) и/или их очертания сильно изменены при последующем перераспределении кремнезема в породе.

Губки с очень "рыхлой" спикульной решеткой или многочисленными каналами (*Rhizopoterion*) предварительно провариваются в "канадском бальзаме". Выполнение крупных шлифов по всей высоте или диаметру скелета бокалообразных губок показало, что в подобных случаях парагастральную полость желательно оставлять заполненной вмещающей породой. Для предотвращения раскалывания и "растаскивания" в шлифе участков скелета возникает необходимость цементирования глубоких полостей пластификатором. Изготовление аншлифов и шлифов необходимо в случае сложного или неясного строения губки и системы каналов, для изучения пережимов и наростов, а так же для уточнения систематического положения изоморфных представителей губок - исследования спикульной решетки и самих спикул.

Выполнение серии продольных, поперечных и диагональных шлифов показало, что для описания внутреннего строения вентрикулитид достаточно одного полного продольного (по оси тела) препарата. В случаях листообразных скелетов необходимо изготовление ряда поперечных шлифов (*Sorostirps*, *Schizorabdus*), асимметричные бокалы лучше разрезать по продольной оси оскулома. Вследствие того, что даже правильно построенная спикульная решетка состоит из разно ориентированных лучей, на плоскости шлифа они часто выражены лишь в виде фрагментов тангенциально разрезанных спикул. "Расстаскивание" шлифа также осложняет изучение дифференциации типов спикульной решетки и морфологии спикул. Эффективность использования шлифов при этом существенно снижается. Наиболее продуктив-

ным оказалось применение в работе с венстрикулитидами аншлифов, что требует меньше затрат времени и позволяет проводить подобные исследования с большей выборкой материала. При ориентации плоскости разреза, относительно вертикальной оси скелета, желательнее, чтобы с одной стороны бокала разрез проходил по средней части борозды, а с противоположной - по середине ребра дермальной поверхности. Это обеспечивает возможность одновременного изучения, в аншлифе по одному скелету, строения спиккулярной решетки и ирригационной системы (см. рис. 1).

Если вещество спикул замечено темно окрашенными минеральными соединениями (фосфатом, глауконитом), то применение глицерина позволяет более контрастно подчеркивать очертания спикул на фоне вмещающей породы. Вещество спикул дермального покрова часто замечено тонковолокнистым кальцитом или гипсом белого цвета, в этом случае применять глицерин не рекомендуется - спикулы становятся прозрачными и замечен лишь осевой канал. Проблемы в изучении спиккулярной решетки возникают при растворении вещества спикул, от них сохраняются едва заметные очертания пустотных форм. Подобные образцы желательно предварительно "проварить" в бальзаме или пропитать окрашенным пластификатором, но пропитывающие вещества в центральную часть стенки (скелета) все же не проникают. Для кратковременного улучшения работы с аншлифом и придания ему некоторой "просвечиваемости" с успехом используется обработка поверхности глицерином.

Параметры скелета, скульптуры и спиккулярной решетки. Достаточный ископаемый материал (более 4000 экземпляров, из них половина - представители венстрикулитид) позволил провести разностороннее изучение скелета губок и отдельных его параметров и в том числе по шлифам и аншлифам. Значительная выборка целых форм для каждого вида послужила основой для создания стандартного набора параметров, необходимых при описании морфологии скелета, дермальной и парагастральной скульптуры, спиккулярной решетки (см. рис. 2).

Высота скелета (H) от основания скелета до наиболее высокой его точки - верхнего края или отворота. Толщина стенки (T) указывает экстремальное значение как по высоте стенки, так и по ее окружности - учитывая асимметрию бокала. Диаметр скелета (D) измеряется у форм полной сохранности по двум взаимно противоположным направлениям: по наружной поверхности бокала у основания бокала и по верхнему краю стенки после отворота. Диаметр оскулума (D<sub>o</sub>) измеряется на участке перегиба стенки от бокала к отвороту. Подсчитывается число ризоидов (R), расположенных непосредственно у основания бокала или на поверхности его стенок. В ряде случаев, указывается плотность расположения продольных каналов в расчете на 1 см<sup>2</sup>, так как они мало отличаются по величине диаметра, в отличие от поперечных каналов.

Плотность расположения дермальной скульптуры (S) измеряется в расчете на 1 см<sup>2</sup> площади стенки, при этом первым считается ребро. При описании использованы индексы: R - ребра, D - борозды, os - остия. При описании каждого элемента скульптуры указываются их параметры, в том числе и относительная высота. В исключительных случаях (Magniporites) расположение элементов скульптуры рассчитывается на 2 см<sup>2</sup> - из-за крупных остий и узлов ребер. При возможности рассмотреть скульптуру парагастральной поверхности используется индекс (S<sub>a</sub>), остальные обозначения остаются без изменений.

Данные измерений округлых элементов, диаметра бокала, оскулума и остий, записываются в виде дроби - показывая пределы вариации параметра по поперечной оси (в числителе) и по продольной оси (в знаменателе). Это позволяет оценить степень изометричности скелета или отдельных его элементов. Описание колониальных форм, помимо описания общего скелета сопровождается рассмотрением отдельных особей. Иногда возможны измерения по дополнительным параметрам, в частности - диаметра и высоты стержня. Данные по параметрам приводятся в миллиметрах.

Первоначально широко использовались разного рода соотношения и коэффициенты: высота/толщина стенки, высота/диаметр бокала и т.д. (см. рис. 2г-е). Это позволяло в математической форме отображать и определять габитус и некоторые особенности строения скелета. Но представление материалов в виде длинных колонок цифр крайне неудобно для восприятия. Кроме того, эти измерения возможны лишь для форм полной сохранности.

Описание спиккулярной решетки построено на представлении о том, что она состоит из элементарных клеток, которые в свою очередь образованы лучами фонарных спикул. Рассматривались четыре основных параметра спиккулярной клетки (см. рис. 2з-к): длина продольного (вертикального) луча (L), длина поперечного (горизонтального) луча (P), диаметр спикул (d) и узла лихнисков - (Y) расстояние между противоположными спикулами от основания лихнисков.

Использование математических методов обработки и графического представления материала во многом ограничено редкой встречаемостью целых форм губок. Лучшей сохранностью отличаются толстостенные и низкорослые гексактинеллиды и шарообразные демоспонгии. Губки с широким отворотом, высокие и ветвистые формы в идеальной сохран-

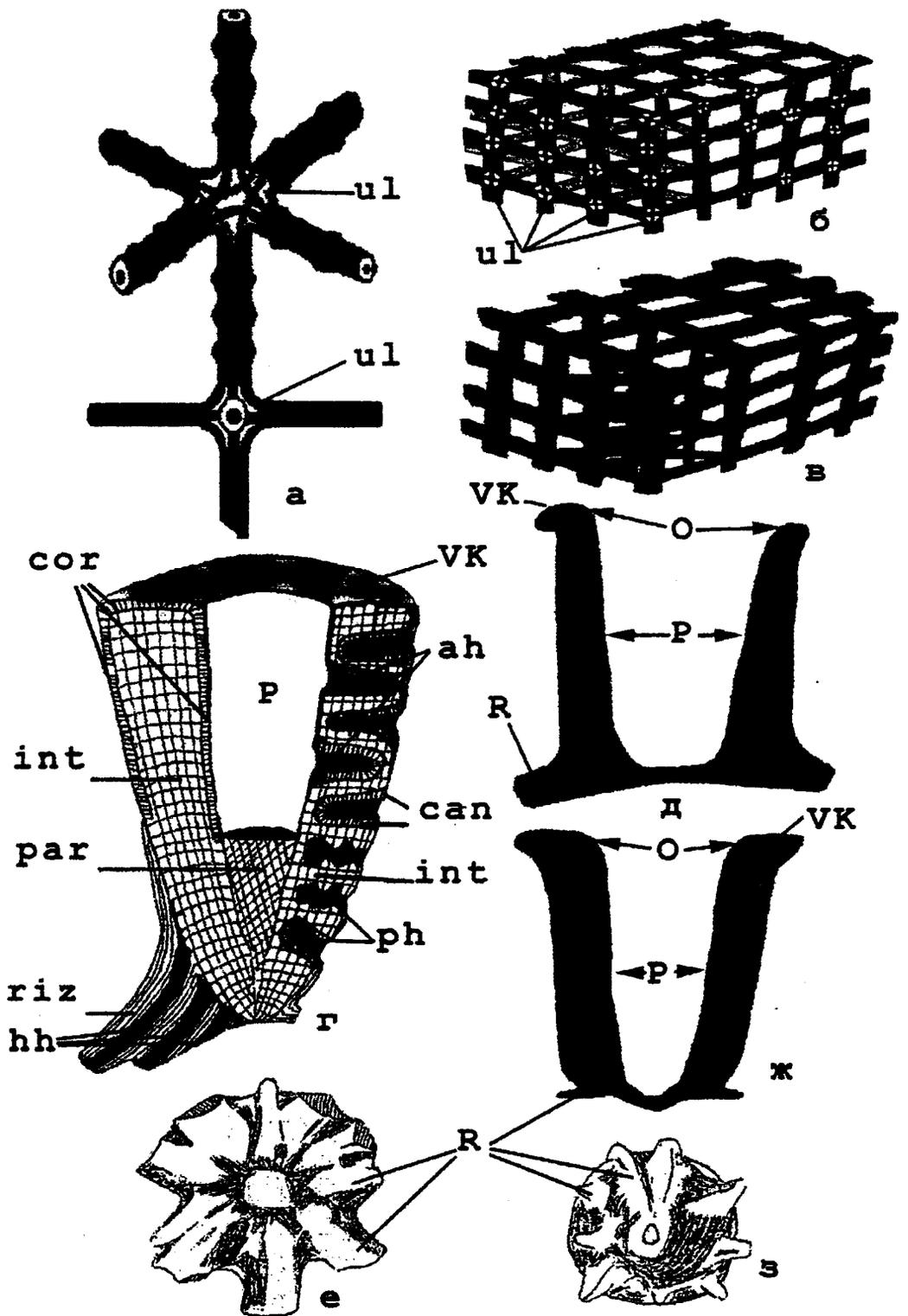


Рис. 1. Морфология скелета и спикульной решетки

Объяснения к рис. 1. Морфология скелета и спикульной решетки.

а - схема пересечения лучей спикул - узла лихнисков, вверху - объемное изображение, внизу - в плане. Среднее расстояние между центрами узлов лихнисков 0,3-0,6 мм.

б. Интерканальярная решетка бокала (вентрикулитового типа), клетки кубические, лихниски хорошо проявлены: L - 0,25-0,7 мм; P - 0,25-0,5 мм; Y - 0,07-0,18 мм; T - 0,03-0,07 мм.

в. Интерканальярная решетка ризоидов и стержня (ризопотерионового типа), клетки призматические, узел лихнисков нечетких очертаний: L - 0,1-0,3 мм; P - 0,08-0,25 мм; Y - 0,07-0,13 мм; T - 0,03-0,08 мм.

г. - Разновидности спикульной решетки вентрикулитид в продольном сечении бокала, левая часть - сечение вдоль ребра дермальной поверхности, правая - сечение вдоль борозды: int - интерканальярная; par - паренхимальная; cor - кортикальная, дермальной и парагастральной поверхностей, верхнего края; can - канальярная; riz - ризоидная.

д, е. *Ortodiscus stabilis*, sp. nov.; д - продольное сечение, слабо асимметричный цилиндрический бокал с развитой системой ризоидов, образующих основание скелета, и едва проявленным отворотом; е - система ризоидов снизу.

ж, з. *Ortodiscus pedester* (Eichw.); ж - продольное сечение, симметричный бокал с узким основанием и слабо выраженным отворотом стенки; з - система ризоидов снизу.

Сокращенные обозначения: ul - узел лихнисков; поперечные каналы: rh - прозохеты; ah - апохеты; hh - продольные каналы; P - парагастральная полость (парагастр); O - оскулом; R - ризоиды; VK - поверхность верхнего края.

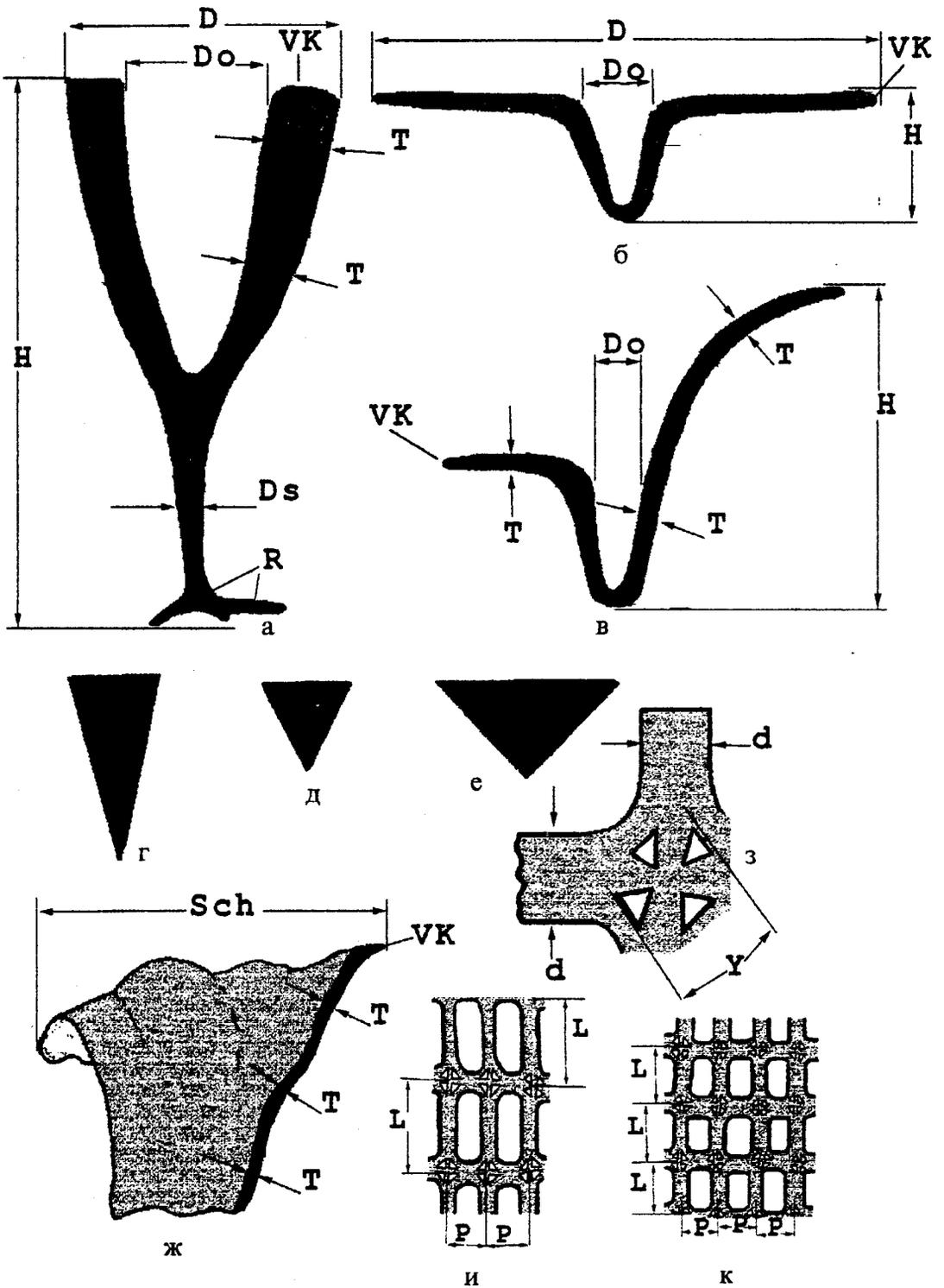


Рис. 2. Параметры скелета и спиккулярной решетки

Объяснения к рис. 2. Параметры скелета и спикульной решетки.

а. Идеальная форма скелета губок - вентрикулитид со стержнем, ризоидами и бокалом.

б. Низкий бокал с ортогональным отворотом, характерно соотношение  $D:Do$ .

в. Асимметричный бокал без стержня и ризоидов, с одной стороны - ортогональный отворот стенки, с противоположной - пологий изгиб.

Пример соотношения параметров  $H:D$ , как показатель исходного габитуса бокала (без отворотов стенки): г. -  $H:D = 2:1$ ; д. -  $H:D = 1:1$ ; е. -  $H:D = 1:2$ .

ж. - Листообразная, «развернутая» форма скелета; Sch - ширина стенки.

з. - Строение узла лихнисков: d - диаметр лучей спикул, Y - размер узла лихнисков.

и, к. Строение интерканальярной спикульной решетки; и - в составе стержня и ризоидов (ризопотерионового типа); к - в составе бокала (вентрикулитового типа).

Сокращенные обозначения: D - диаметр бокала (по верхнему краю); Do - диаметр оскулома; Ds - диаметр стержня; H - высота скелета; T - толщина стенки; R - ризоиды; VK - поверхность верхнего края; параметры спикульной решетки: L - длина продольных лучей; P - длина поперечных лучей.

ности встречаются реже. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.) - пример распространенных вен-трикулитид, скелеты которых почти неизвестны в полной сохранности и описаны в боль-шинстве случаев по фрагментам.

Морфология скелета многих губок претерпевает необратимые изменения вскоре после гибели организма, что характерно для высоких кустистых и листовидных тонкостен-ных форм и губок со стержнем. К "исчезающим" элементам скелета при его разложении можно отнести пучки удлинённых ризоидных спикул - на дермальной поверхности остаются шипы к которым они крепились (*Divicalys*, *Microblastium*). Многочисленные плоские фраг-менты весьма осложняют систематическую работу, так как парагастральная скульптура одних форм сходна с дермальной скульптурой других губок (*Sestrocladia* - *Lepidospongia*, *Actinoscyclus* - *Ortodiscus*). Длительное нахождения скелетов губок в условиях сублиторали приводило к окатыванию и деформированию, "облипанию" фосфатной массой, вследствие этого дермальная скульптура недоступна для изучения. Соответственно с последовательной трансформацией скелета от полной формы до гальки обычно увеличивается и степень фос-фатизации остатков. Большинство поздне меловых губок Поволжья, как собственно и преде-лах всей Среднерусской провинции, отличаются великолепной сохранностью скелета и скульптуры именно благодаря значительной фосфатизации межспикульного пространства - сохранив внешнюю форму губки до ее естественного разрушения. Возможно, подобная ве-ликолепная сохранность скелетов, в общем-то неустойчивых к разрушению, связывается насыщением остатков только что отмерших и живых эпизентосных и зарывающихся орга-низмов соединениями фосфатов, которые коагулировали из растворов близ поверхности осадка. Последующие изменения исходных скелетов губок (пленки фосфатизации, фрагмен-тирование и окатывание) свидетельствуют о многократности процессов их переотложения.

При сильной фосфатизации межспикульного пространства, сохранившей форму скелета, вещество спикул выполнено фосфатом или глауконитом, но чаще растворено. В последнем случае на месте узла лихнисков (имеющего важное таксономическое значение) остаются четыре характерных овальных бугорка - участки породы, заполнившие простран-ство между лихнисками. В центральных частях скелета губок полости от спикул заполнены марказитом, который, оказавшись в зоне гипергенеза, переходит в гидроокислы железа, те-ряя при этом структуру спикульной решетки.

# МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА И СТРУКТУРА СПИКУЛЬНОЙ РЕШЕТКИ

Описание скелетов губок предусматривает два основных уровня их изучения. Один из них характеризует скелет губок, отдельные его элементы: бокал, стержень и ризоиды. Другой определяет структуру разновидностей спикульной решетки и отдельной спикульной клетки, особенности строения системы каналов. Одновременное изучение спонгий на макро- и микроуровне, при определительской работе и выявлении новых форм, обусловлено широко распространенным среди губок явлением изоморфизма.

В палеоспонгиологической литературе господствует разнообразие терминов, в том числе и синонимов, которые, однако, не объясняют все элементы, необходимые для описания полных скелетов. Терминологический аппарат палеоспонгиологов несколько отличается от известных определений и понятий, применяемых исследователями современных губок. Поэтому автор использует наиболее часто употребляемые в палеонтологической литературе термины. До настоящего времени сложным представляется систематичное описание скелета губок на макроуровне. Это наиболее доступная для исследователей информация важна в том отношении, что является основной при определении таксономического положения форм на уровне вида и рода.

**Габитус скелета.** Исходной геометрической формой вентрикулитид является изометричный конический или цилиндрический бокал, округлый в поперечном сечении. В основании бокала обычно присутствуют элементы прикрепления к субстрату: ризоиды (*Ortodiscus*) (см. рис. 1г-з), площадка прикрепления (*Ventriculites*) или выступы для прикрепления пучков ризоидных спикул (*Microblastium*). Для многих форм свойственно развитие стержня, выполняющего роль переходного элемента между бокалом и ризоидами (см. рис. 2а). Иногда ризоидная спикульная решетка обволакивает нижнюю половину бокала, образуя видимость короткого и толстого стержня, определяемого нами как "ложный" стержень (*Sorogistirps*) (см. рис. 3м, н-о).

Морфология скелета вентрикулитид, основного его элемента - бокала, во многом определяется характером формирующей его стенки. Она может быть прямой, выпуклой или вогнутой. Иногда развит отворот стенки (см. рис. 2б, в). В широких, но конечных, пределах изменяются соотношения высоты и диаметра бокала (см. рис. 2г-е), что и позволяет оперировать следующими определениями: узкоконический, ширококонический, плоскоконический и субплоский бокал. В поперечном сечении бокал может быть изометричным, плоскожатым и более сложной звездобразной и неправильной формы, в случае развития продольных складок: *Naracana plicatoripicata* (Sinz.). Среди плоскожатых бокалов выделяются билатерально симметричные (по короткой и длинной осям) и курватные формы. В этих случаях следует обращать внимание на особенности строения и характер дермальной скульптуры на узких и широких секторах стенки. Преобладают губки с вертикальной осью скелета: *Ventriculites cylindratus* Schram., *Sorogistirps tubiformis* (Schram.), известны формы и с изогнутым скелетом (*Ventriculites obliquus* sp. nov., *Sestrocladia curva* sp. nov.).

Наряду с изометричными губками с равновысокими стенками бокала описаны скелеты с плоскожатым асимметричным бокалом. В последнем случае один сектор стенки поднимается под иным углом на большую или меньшую высоту и в дальнейшем переходит в плавный изгиб или ортогональный отворот, отсутствующие на противоположном участке стенки (*Naracana*, *Lepidospongia*) (см. рис. 2в). Известны вентрикулитиды листообразной формы - развернутого в виде изогнутой, волнистой или субплоской пластины бокала (*Schizorabdus*, *Scapholites*), в этом случае важно правильно определить какая поверхность является парагастральной, а какая - дермальной (см. рис. 2ж, 3к-л).

**Морфотипы скелетных форм гексактинеллид.** В настоящее время автор убежден в необходимости выделения исходных морфотипов скелетных форм ископаемых гексактинеллид (Первушов, 1997в). Это позволило унифицировать терминологический аппарат, определить конечность формообразования в составе этой группы губок, соотнести строение ирригационной системы и габитуса скелета с уровнем организации (колониальности) данных животных. Выделение исходных морфотипов оказалось возможным при изучении всех скелетных форм гексактинеллид, имеющих в распоряжении автора. Рассмотрение представителей одного семейства оказалось недостаточным для подобных аналитических построений. Описанные морфотипы известны в составе обоих подотрядов скелетных гексактинеллид (*Luchniscosa* и *Hexactinosa*) и охватывают весь спектр известного сейчас морфологического разнообразия этих спонгий.

**Скелеты париформных губок** наиболее просто устроены: скелет состоит из ризоидов, стержня и бокала. Очертания парагастральной полости соответствуют габитусу исходно конического или цилиндрического бокала (*Ventriculitidae*, *Coscinopora*, *Craticularia*). Губки в основном одиночные, "колониальные" формы на уровне автономий - каждый модуль

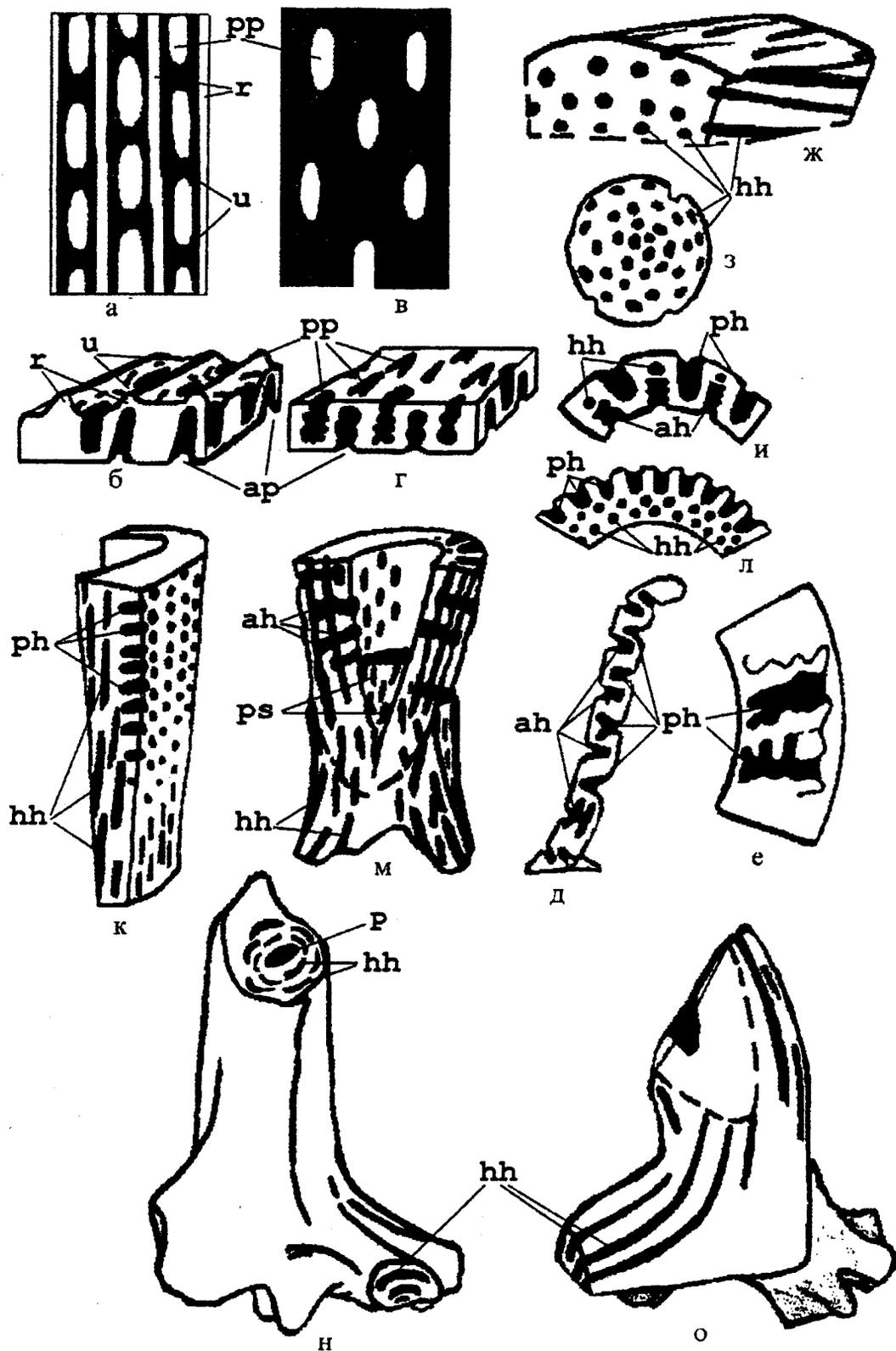


Рис. 3. Строение скульптуры и ирригационной системы

Объяснения к рис. 3. Строение скульптуры и ирригационной системы.

Дермальная поверхность.

а, б. *Ventriculitini* Smith, 1848; вид в плане, ребра высокие, прозопоры в параллельных бороздах, узлы ребер низкие; б - вид в проекции, продольное и поперечное сечение стенки.

в, г. *Microblastini* trib. nov.; в - вид в плане, ребра и узлы ребер составляют общую ровную поверхность; г - вид в проекции, ребра и узлы ребер составляют общую ровную поверхность.

д, е. *Ventriculitini* Smith, 1848; д - очертания поперечных каналов в продольном сечении стенки; е - очертания поперечных каналов в поперечном сечении стенки.

ж, з. *Rhizopoterioninae* subfam. nov.; ж - вид стержня в сечениях разной ориентации, продольные каналы и соответствующие им остия; з - очертания продольных каналов в поперечном сечении стержня.

Соотношения поперечных и продольных каналов.

и, м. *Sogoristirps* gen. nov.; и - поперечное сечение стенки бокала; м - продольное сечение скелета, выделяется бокал, в нем паренхимальный ствол, ризоидный «корковидный» нарост.

к, л. *Schizorabdus* Zittel, 1877; к - продольное сечение стенки, л - поперечное сечение стенки.

н, о. *Vanistirps* gen. nov.; дугообразная форма продольных каналов; н - общий вид, о - продольное сечение скелета.

Сокращенные обозначения: pp - прозопоры; ap - апопоры; r - ребра; u - узлы ребер; поперечные каналы: ph - прозохеты; ah - апохеты; hh - продольные каналы; ps - паренхимальные каналы.

морфологически обособлен. Параметры ирригационной системы и скульптуры изменяются в широких пределах.

**Лабиринтоформные губки**, так же, вероятно, одиночные формы, отличаются наличием центрального оскулома и сложными, лабиринтовыми, очертаниями скелета, который пронизан на разных уровнях сквозными взаимно сообщающимися полостями (*Camerospongia*, *Etheridgea*). Элементы скульптуры неизвестны.

**Плещиформные губки**, вероятно, произошли от париформных, при преобразовании изометричного конического бокала во многолопастной скелет. По периферии лопастей, удаленных от центральной части парагастра, расположены субоскуломы, дополнительно способствовавшие выводу из организма продуктов метаболизма. Основной щелевидный оскулом закрыт перфорированной мембраной (*Coeloptychiidae*, *Leptophragmidae*). По уровню организации эти формы рассматриваются как кормиальные. Характерно почкование. Известны формы с вторичной парагастральной полостью (*Coeloptychium*, *Derivatisocyphia*) (Первушов, 19976)

**Гемиформные губки** - скелет с так или иначе выраженной парагастральной полостью и развитыми, обособленными в виде выростов и почек, субоскуломами (*Balantionella*, *Plocosocyphia*, *Eurete*). В некоторых случаях размеры выростов достигают значительных размеров и маскируют наличие истинного оскулома. Некоторые из них произошли от плещиформных губок (*Guettardiscyphia* → *Balantionella*), путем морфологического обособления субоскуломов. Кормиальные формы.

**Рамосиформные губки** ветвистого и кустистого облика, парагастральная полость тождественна очертаниям скелета и выходит в виде нескольких равнозначных оскуломов (*Parastracularia*, *Aphrocallistes*). Вероятно, это "истинные" колониальные губки.

Проведенные исследования по морфотипам позволяют утверждать, что среди ископаемых гексактинеллид формообразование конечно как на уровне вида и рода, так, вероятно, в составе отряда *Ductionina*. Прослеживаются параллельные тенденции в развитии представителей *Luchniscosa* и *Hexactinosa*. Ограниченность формообразования косвенно подтверждается широким распространением среди спонгий явления изоморфизма. Определение морфологического разнообразия ископаемых скелетных гексактинеллид проводилось как бы с двух направлений - «снизу», от уровня вида, и «сверху» - от рассмотрения групп на уровне семейства. Автор предполагает, что выделенные исходные морфотипы могут быть приняты как один из главных характерных таксономических признаков семейства и подсемейства. Определение исходного морфотипа актуально и в практической определительской работе. Приведенное в начале описания скелета определение исходного морфотипа предопределяет последующее его описание.

**Парагастральная полость.** Вентрикулитиды, как большинство губок с исходным конусообразным бокалом, рассматриваются нами в качестве париформных организмов, строение парагастральной полости которых соответствует форме бокала до отворота стенки. Среди гексактинеллид аналогично построен скелет коцинопор и кратикулярий. Морфология скелета лабиринтоформных губок не соответствует характеру построения центрального оскулома (*Camerospongiidae*, *Becksiidae*).

Парагастральная полость вентрикулитид либо мелкая широкая (открытая), либо узкая и глубокая; изометричная, плоскосжатая (две плоскости симметрии) или асимметричная (одна плоскость симметрии). Основание полости у цилиндрических форм субплоское, вогнутое, и часто очень тонкое - при разрушении образуется видимость "сквозной" полости (*Ortodiscus*, *Microblastium*). При описании некоторых листообразных форм используется термин «парагастральная щель», соответствующая парагастральной стороне скелета при небольшом расстоянии между краевыми частями стенок «разорванного» бокала. В некоторых случаях парагастральная полость как бы прорывает сплошность бокала у его основания и выходя через вторичное устье (*Schizorabdus khmilevski*, *Vanistirps semifera*) продолжается по парагастральному желобу.

У представителей кормиальных губок (*Coeloptychiidae*, *Leptophragmidae*) определены формы с вторичной парагастральной полостью. Лопастной, сильно продольно сжатый, скелет губки, часто многолопастной, в этом случае характеризуется отворотом лопастей, которые формируют подобие широкого бокала. Полость, находящаяся внутри этого бокала, определена как вторичная.

**Оскулом.** Очертания оскулома у вентрикулитид соответствуют форме парагастра в поперечном сечении: в виде овала, полигона, ромба, овально-изогнутой, фасолеобразной и более сложной формы. Очертания и размеры оскулома легко определяются у форм с прямыми стенками бокала (*Microblastium*, *Sephalites*). У губок с развитым отворотом стенки очертания бокала оскулома фиксируются на участке перегиба (см. рис. 2а-б) (*Ventriculites stibosus* (Phill.)). Для асимметричных губок положение оскулома считается на уровне, равном высоте самого низкого участка стенки (см. рис. 2в) (*Lepidospongia convoluta* (Hinde), *L. consaveha* sp. nov.).

При ундуляции стенок бокала противоположные ее участки плотно соприкасаются друг с другом и в этом случае из изометричного оскулома образуются два меньших по раз-

меру "ложных" оскулума в виде "восьмерки". Иногда противоположные участки стенки бокала перекрывают одна другую почти на всем их протяжении - бокал приобретает трубковидную форму с двумя "ложными" оскулумами, а на поверхности прослеживается шовное сочленение стенок в виде валика или гребня (*Flexurispongia*). "Ложные" оскулумы могут быть приняты за признак колониальности губки, что не соответствует истине.

У редких форм, на уровне основания полости и чуть ниже, сплошность стенки бокала прорывается крупным отводящим каналом с округлым "вторичным" устьем (*Schizorabdus*, *Sogoristirps*, *Vanistirps*). Это характерно для резко асимметричных форм, с полуразвернутым бокалом, где парагастральная полость прорывает сплошность стенки в своем основании и продолжается вниз по поверхности стержня в виде парагастральной щели. У листообразных форм парагастральной полости нет и появляется трудность в определении парагастральной поверхности стенки, что особенно проблематично по фрагментарному материалу.

**Отворот.** Габитус вентрикулитид во многом определяется отсутствием или наличием отворота стенки наружу от бокалообразной части скелета. Отворот стенки - резкое, часто ортогональное или диагональное, изменение положения стенки от почти вертикального до горизонтального (см. рис. 1д,ж; 2б). Изгиб стенки - плавное изменение положения стенки, при котором трудно определить конкретную точку ее перегиба (см. рис. 2в). Широкий ортогональный отворот формирует зонтико- и дискообразную форму спонгий. Обычно, чем больше поверхность отворота стенки, тем меньше высота нижней, бокалообразной части скелета. В некоторых случаях диаметр плоской горизонтальной стенки существенно превышает высоту бокала (*Ventriculites cribrus* (Phill.)). При редуцировании отворот выражен в виде утолщения апикальной части стенки бокала к наружной поверхности (*Ortodiscus pedester* (Eichw.)). Отворот распространен среди толстостенных форм, но о его максимальной величине можно догадываться по имеющимся фрагментам.

При равномерном изгибе стенки по окружности бокала, губка приобретает форму низкой широкой чаши или высокой узкой воронки. При одностороннем изгибе - одна стенка бокала прямая, а противоположная - с резко выраженным изгибом. После подобного изгиба, край этой стенки может быть опущен до основания скелета (*Naraeana asymmetrica* sp. nov., *Lepidospongia convoluta* (Hinde)). Изгиб стенки свойственен для средне- и тонкостенных губок.

Величину отворота при его горизонтальном положении (для толстостенных форм) легко определить при соотношении диаметра парагастра и диаметра по верхнему краю скелета, для тонкостенных форм без отворота или сложными изгибами имеет смысл указывать только диаметр оскулума.

**Верхний край.** У губок с неразвитым отворотом более отчетливо выражена апикальная поверхность стенки бокала - верхний край (см. рис. 1г-ж; 2а). У тонкостенных форм верхний край преимущественно вышуклый, у толсто- и среднестенных - обычно горизонтальный или наклонный наружу. Часто эта поверхность неровная из-за наличия углублений радиальных каналов и их стенок, выпуклых в рельефе. У представителей цефалитов и ортодискусов верхний край диафрагмирован кортикальной мембраной с неправильно расположенными бугорками. При отвороте стенки ее верхний край обычно односторонне вышуклый. При развернутой форме скелета, помимо верхнего края, выделяются и два периферийных края. Они могут быть расположены в вертикальной плоскости, сохраняя видимость конического бокала и в горизонтальной - придавая скелету креслообразный облик (*Lepidospongia*, *Naraeana*, *Schizorabdus*).

**Элементы прикрепления к субстрату.** Определено четыре основных типа строения отдельных элементов, соответствующих способам прикрепления к различному субстрату.

1. Ризоиды. Система удлиненных "корневых" выростов, радиально расходящихся от основания бокала или стержня. Характерны для большого числа губок (*Ortodiscus stabilis* sp. nov., *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.)) (см. рис. 1г-з). Количество крупных ризоидов, расположенных обычно в горизонтальной плоскости, достигает 10-12. Диаметр округлых, субтреугольных в поперечном сечении выростов постепенно уменьшается к их окончанию, длина достигает 10-15 см. Ризоиды дихотомируют в непосредственной близости от стенки бокала, когда на их поверхности еще прослеживаются элементы дермальной скульптуры бокала.

Нижняя поверхность системы ризоидов (базалис) - обширная полого вогнутая площадка с одним-двумя центральными бугорками (*Ortodiscus*, *Actinocyclus*, *Rhizopoterion*). Характерно симметричное строение системы ризоидов, которые равномерно расположены по окружности основания бокала и лишь иногда несколько небольших ризоидов группируется по отношению к противоположным двум-трем крупным обособленным выростам. У представителей цефалитов ризоиды имеют вид коротких воронкообразных выростов, образованных слиянием увеличивающихся по высоте двух дермальных ребер. Асимметричное строение ризоидов, когда большинство из них развито в общем направлении, характерно для сантонских губок со стержнем (*Rhizopoterion*, *Ramefossa*). Иногда дополнительные выросты встречаются и на наружной поверхности стержня.

2. Короткий вертикальный стержень. Расположен в нижней части скелета и выполняет, по-видимому, роль основного ризоида-стержня, от которого отходили пучки удлиненных спикул (*Lepidospongia rugosa* (Roem.)). Это наиболее распространенный способ прикрепления к субстрату среди конических, листообразных и массивных губок (*Naraeana*, *Lepidospongia*, *Scapholites*).

3. Площадка прикрепления (каблучок прирастания). Развита в основании скелета и служила для закрепления некоторых форм спонгий на элементах вторичного субстрата: гальках, раковинах устриц и фрагментах скелета губок. Каблучок прирастания часто выражен в виде тонкого расширенного основания скелета, повторяющего рельеф субстрата. Если он слабо морфологически выражен или в исходном виде не сохранился, то его бывшее присутствие определяется в аншлифах по наличию слоя ризоидной спикульной решетки. Подобный способ прикрепления наиболее распространен среди лабиринтоформных губок и демоспонгий, является характерным для представителей родов *Ventriculites*, *Naraeana*, а так же для других представителей гексактинеллид: *Labyrintholites* и *Plocoscyphia*. Известен случай присутствия коротких ризоидов по периферии площадки прикрепления (*Soporistirps tubiformis* (Schram.)). Обрастание элементов субстрата не свойственно представителям гексактинеллид, это более характерно для демоспонгий.

4. Пучки удлиненных спикул и многочисленные отдельные изолированные спикулы. Характерны для многих тонко- и среднетенных губок, которые с их помощью прикреплялись к субстрату. Основанием для подобных пучков на поверхности бокала, по всей его высоте, служили короткие шиповидные выросты (*Divalys*, *Microblastium*). Вероятно, в некоторых случаях участки с пучками спикул не были морфологически выражены на скелете губки (*Sestrocladia*). Многочисленные, до 15-25, шиповидные выросты отличаются у разных родов поперечным сечением (округлые или сжатые) и формой (сучковидные или конусовидные). Удлиненные спикулы были собраны, вероятно, в пучки с общей оболочкой из кортикальной спикульной решетки. Они совместно с фоссилизированными скелетами губок не встречаются.

**Толщина стенки бокала.** В зависимости от толщины стенки определены три группы губок: тонко- (до 6 мм), средне- (6-15мм) и толстостенные (более 15 мм). Толщина стенки бокала постоянна по всей его высоте, либо максимальна в средней (*Ventriculites*) или в апикальной (*Serphalites*) частях стенки. Среди толстостенных форм она различается на противоположных участках бокала. С вариациями толщины стенки связано разнообразие в размерах элементов дермальной скульптуры. На основе анализа уже изученных групп гексактинеллид прослежена следующая общая тенденция - с увеличением толщины стенки возрастает диаметр каналов и уменьшается плотность расположения элементов дермальной скульптуры на единицу площади. Максимальная плотность расположения элементов скульптуры характерна для тонкостенных форм: *Divalys*, *Naraeana*.

**Элементы дермальной скульптуры.** На поверхности бокала у большинства венстрикулитид выражены позитивные элементы скульптуры: ребра и соединяющие их перекладины (узлы ребер), которые могут быть выше и ниже ребер. К негативным элементам скульптуры относим остия, которые в ряде случаев составляют бороздки (см. рис. 3а,б). Взаимоотношение позитивных и негативных элементов определяют строение трех основных типов скульптуры: равномерно-линейный, рассеянный и бороздчатый. У некоторых венстрикулитид дермальная скульптура отсутствует (*Sestrocladia*, *Vanistirps*), плотная кортикальная спикульная решетка формирует гладкую («слепою») поверхность (см. рис. 3н,о).

Во всех случаях, хотя и в различной степени, проявлено изменение размера и очертаний элементов дермальной скульптуры от основания бокала (и скелета с целом - в случае форм с развитым стержнем) к верхнему краю: от продольно-вытянутых мелких очертаний ко все более крупным и изометричным, обычно упорядочиваются и расположение элементов скульптуры, при доминировании прозопор. При равномерно-линейном типе скульптуры (см. рис. 3а,б) овальные или округлые остия в сочетании с низкими и узкими узлами ребер образуют глубокие продольные борозды, параллельные ребрам. Линейность в расположении элементов скульптуры наиболее отчетлива, когда прослеживаются только борозды и ребра. Среди ширококонических форм или с широким отворотом прослеживается дихотомия ребер.

Рассеянный тип скульптуры (см. рис. 3в,г) характеризуется тем, что равновысокие и слабо дифференцированные ребра и узлы ребер образуют общую ровную поверхность, на фоне которой прослеживаются остия. Площадь поверхности занимаемой позитивными элементами равна, а чаще - меньше, суммарной поверхности остий, форма и размеры которых различны. Узлы ребер иногда равны по ширине ребрам, но чаще более тонкие. Ориентация отдельных элементов и их взаиморасположение, разнообразие очертаний остий создают беспорядочную или шахматную разновидности рассеянной скульптуры. При беспорядочном расположении - остия характеризуются серпо-, сердце-, каплевидными и более сложными очертаниями; ребра изогнутые или прямые, размеры их непостоянны, а узлы ребер узкие и прямоугольные, порой едва прослеживаются (*Microblastium*, *Lepidospongia*). При шахматном построении скульптуры круглые, квадратные или ромбические остия составляют вертикальные, горизонтальные или диагональные ряды (*Naraeana*). В этом случае узлы ребер

прямоугольные, вертикально или горизонтально вытянутые, реже крестообразные (*Actinosoculus*), ребра узкие, короткие, вертикальные или диагональные, прямые или изогнутые. Иногда крупные смежные узлы ребер почти соприкасаются и вследствие этого ребра слабо выражены.

**Бороздчатый тип скульптуры.** В области ризоидов, стержня и основания бокала отчетливо выражены многочисленные удлиненные и червеобразные остия, представляющие собой углубляющиеся по направлению вверх канавки (см. рис. 3 ж,з). В основании стержня и в области ризоидов остия расположены наиболее плотно и хаотично. Ближе к бокаловидной части скелета длина остий уменьшается, они становятся изометричными и их взаиморасположение упорядоченным. Позитивные элементы в этом случае не обособлены, составляя общую выпуклую поверхность. Этот тип скульптуры характеризует представителей ризопотерионин и внешне напоминает наружную поверхность некоторых демоспонгий.

**Элементы парагастральной скульптуры.** Скульптура парагастральной поверхности менее разнообразна. Среди губок с равномерно-линейным строением дермальной скульптуры, вентрикулитин, на фоне ровной внутренней поверхности в "шахматном" порядке расположены овалы и овалыно-вытянутые апопоры. После отворота стенки правильное расположение элементов парагастральной скульптуры теряется, в этом случае с парагастральной поверхностью может быть связано образование сателлитов в колониях фамилиатного типа (*Contubernium*). У большинства микробластин и ризопотерионин описываемая поверхность гладкая, диафрагмирована кортикальной спикульной решеткой. Реже на внутренней поверхности проявлены вертикальные высокие ребра и параллельные борозды (*Microblastium*).

У сестрокладин элементы парагастральной скульптуры ориентированы диагонально или спирально, хотя дермальная поверхность "слепая", без скульптуры. Строение парагастральной скульптуры одних губок во многом сходно со строением дермальной скульптуры других, что при неполной сохранности ископаемых осложняет определение форм.

**Ирригационная система.** Система каналов у вентрикулитид сложно построена и в целом может быть отнесена к асconoидному типу. Фильтрация направленного потока водных масс пассивно осуществлялась непосредственно по всей поверхности тела и была слабо ориентирована с помощью системы каналов и собственно формы скелета. Для многих гексактинеллид характерно наличие обособленной канальярной спикульной решетки, подчеркивающей строение вводящих и выводящих каналов. В продольном сечении скелета выделяются поперечные, продольные и диагонально ориентированные каналы. В поперечном сечении первые расположены диагонально, их очертания - цилиндрические, а вторые образуют концентрически неправильные ряды и очертания этих каналов округлые (см. рис. 3з,и,л).

Поперечные каналы слепые - апикальные окончания сформированы утолщенной спикульной решеткой или перекрываются кортексом (см. рис. 1г, 2де). Вводящие (прозохеты, эпифизы) и выводящие (апохеты, апофизы) каналы обычно одинаковы по длине и диаметру. В ряде случаев каналы апофитической системы более крупные и даже при отсутствии прозохет слабо проявлены (*Sestrocladia*, *Vanistirps*) (см. рис. 3н,о). Складчатый рисунок стенки вентрикулитид в поперечном сечении обусловлен плотным расположением апо- и прозохет. Очертания каналов округлые, диаметр их меняется в больших пределах и в значительной степени определяет размеры остий. Апо- и прозохеты цилиндрические и конические, расширяющиеся к устью, иногда изогнутые. В основании бокала поперечные каналы диагонально ориентированы (см. рис. 3д). Очертания каналов в некоторых случаях осложняют дополнительные камеры - шпалы, сгруппированные в два-четыре ряда по длине канала, который иногда он дихотомизирует. Поверхность каналов ровная или волнистая.

Продольные каналы развиты в области ризоидов, стержня и реже в стенке бокала (см. рис. 1г, 3ж,к,м). Распространяясь от основания скелета вверх, они по касательной отходят от наружной поверхности и, плавно меандрируют в вертикальной плоскости, приближаются к паренхимальному стволу или парагастральной полости. Плотность расположения и диаметр каналов различны у разных родов. В поперечном сечении стержня округлые очертания каналов составляют неправильные концентрические скопления. Лишь для представителей *Vanistirps* характерно широкое серповидное сечение каналов (см. рис. 3о). Наиболее многочисленны гладкие продольные каналы в ризоидах, откуда они переходят в область бокала или прерываются у его основания (*Ortodiscus*, *Rhizopoteron*).

У некоторых форм в стенке бокала одновременно развиты поперечные и продольные каналы. При этом преобладают продольные (*Schizorabdus*, *Vanistirps*) каналы, которые усиливают эпифитическую систему, или поперечные (*Ventriculites*) (см. рис. 3и-к, л-м). Для части губок формирование разных видов каналов определяется сложным строением скелета, когда продольные каналы приурочены к области ризоид и стержня, а поперечные - только в стенке бокала (*Ortodiscus*, *Sorostirps*).

В области паренхимального ствола наблюдаются паренхимальные каналы, обычно не имеющие стенок из спикульной решетки. Вертикально ориентированные, но свободно и плавно меандрирующие, они подходят непосредственно к основанию парагастральной полости (см. рис. 3м). У ряда форм канальярная система явно не проявлена. Могут быть пред-

ставлены лишь отдельные элементы ирригационной системы: только очень редкие, тонкие и короткие выводящие каналы, а прозохеты при этом отсутствуют (*Sestrocladia*, *Vanistirps*).

**Изоморфизм. Гомологичные ряды.** Явление изоморфизма существенно осложняет предварительное определение родовой и видовой принадлежности губок. Рассматривать изоморфизм среди губок можно в двух направлениях: частном и полном. В первом случае повторяются отдельные элементы морфологии скелета, тип дермальной скульптуры, способ прикрепления к субстрату и общая форма скелета. Распространены исходно бокалообразные губки: *Ventriculites*, *Coscinopora*, *Tremaduction*, "лабиринтовые" губки: *Plocoscyphia*, *Polyscyphia* (в западноевропейской литературе - *Eurete*), *Labyrintholites*. Увеличение поверхности скелета достигалось и за счет образования крупных листообразных складок (лопастей) исходно бокалообразного скелета у ряда групп губок: *Guettardiscyphia*, *Naracana*, *Ventriculites*. Как проявление частного изоморфизма можно рассматривать строение дермальной скульптуры разнородных форм: *Naracana* - *Coscinopora*, *Ventriculites* - *Sphenaulax*. Примером сходного строения системы каналов являются представители губок с поперечными: *Ventriculites* - *Tremaduction* и продольными каналами: *Rhizopoterion* - *Jerea*.

Полный изоморфизм - совпадение формы скелета одновременно с характером скульптуры и системы ризоидов (*Flexurispongia* - *Craticularia*, *Plocoscyphia* - *Polyscyphia*). В середине прошлого века в качестве вентрикулитид рассматривались также полностью изоморфные гексактинос (*Sphenaulax*).

Собственно габитус бокала представляется устойчивой характеристикой видовой принадлежности гексактинеллид. Большая выборка фосилий позволила рассмотреть вариации видового разнообразия вентрикулитид при однозначном выделении критериев рода. Составлены ряды морфологической изменчивости, гомологичные ряды (рис. 4) - от цилиндрических бокалов с прямыми стенками и конических с разнообразной характеристикой стенки до асимметричных и развернутых форм. Выделены группы со сходным конечным разнообразием форм, на основе которых составлен исходный ряд возможных морфологических разновидностей вентрикулитид. Оказалось, что для представителей каждой трибы и рода характерна определенная часть известного набора форм. Наиболее широкое формообразование свойственно для средне- и тонкостенных форм. В составе родов и триб отчетливо прослеживаются элементы параллелизма - развития сходных способов прикрепления (*Divalcalys*- *Microblastium*), развернутых форм скелета (*Scapholites*- *Schizorabdus*), форм со "слепой" дермальной поверхностью (*Sestrocladia*- *Vanistirps*). Таблица морфологической изменчивости удобна при определительской работе, позволяет апробировать выбранные таксономические критерии и уточнять систематику вентрикулитид.

Автор рассматривает предложенную схему как основу для последующих более детальных и конструктивных построений. Вероятно, в дальнейшем следует отдельно рассматривать группы губок с исходно цилиндрических и конических очертаний (учитывая характер основания скелета). В составе этих групп выделение исходного ряда морфологического разнообразия определяется характером (прямая, вогнутая) и положением (вертикальное, горизонтальное) стенки и наличием отверстия, а так же степенью изометричности - асимметричности скелета. В существующей схеме существуют проблемы с широким пониманием некоторых видов (*Microblastium spinosum* (*Sinz.*)). В идеальном варианте, схема морфологического разнообразия скелетных форм гексактинеллид представит собой два отдельных направления (на уровне подотрядов), в составе которых определяющими весь спектр форм являются исходные морфотипы скелетов (семейство). Более детально эта схема отстраивается для каждого семейства на уровне рода (вида), как и представлено в данном случае на примере вентрикулитид.

**УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ГУБОК.** Понятие индивидуальности и колониальности до сих пор является предметом дискуссий исследователей ископаемых и современных губок (Беклемишев, 1964; Короткова, 1981; Старобогатов, 1985; Журавлёва, Мягкова, 1987; Колтун, 1988). Иногда губок в целом рассматривают в качестве кормиальных (Старобогатов, 1985) или дивидуальных (Журавлёва, Мягкова, 1987) организмов. Как нам представляется, степень организации колоний демоспонгий, гексактинеллид и инозой несколько отлична и обобщенные выводы здесь, вероятно, нецелесообразны. Наиболее индивидуализированы гексактинеллиды, что отмечает для современных стеклянных губок В.М. Колтун (1988). Во многом вопрос об уровнях колониальности губок связан с определением исходного индивидуума, фиксируемых параметров его скелета.

Среди ископаемых скелетных форм гексактинеллид под индивидуумом понимается тело губки составляющее одну парагастральную полость, с одним оскулумом и сопряженной системой каналов (Резвой, 1937; Колтун, 1988; Журавлёв, 1991). При изучении этих губок следует учитывать различные вариации в строении скелета, чтобы избежать ошибок при определении образцов. Здесь имеются в виду одиночные губки с двумя ложными оскулумами (*Flexurispongia conspetus*). У простейших форм «колониальной организации» гексактинеллид, скелет губки состоит из двух индивидуумов, в верхней части которого - единый оскулум в виде "восьмерки", а основания бокалов изолированы (*Ventriculites duplus*, *Sestrocladia gemina*, *Naracana binidulus*).

морфотип скелета	род															
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>Ventriculites</i> (Phillips, 1829)					8	3		9	2	4	1	7				
<i>Cephalites</i> Smith, 1848	17	12					13	14		16			15			
<i>Ortodiscus</i> Schrammen, 1924	22	26	21	25	23		29	20	24	28			19			
<i>Divicalys</i> gen. nov.					32	33				(?)						
<i>Microblastium</i> (Sinzov, 1872)	42	(?)		46	41	40	44	37				47	43	39		
<i>Sestrocladia</i> Hinde, 1883			53			48		49			52			56		

Рис. 4-1. Основные морфотипы скелета вентрикулитид. Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V

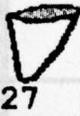
морфотип скелета род																
1	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
<b>Ventriculites</b> (Phillips, 1829)	 6	 5	 10	 11												
<b>Cephalites</b> Smith, 1848												 36				
<b>Orthodiscus</b> Schrammen, 1924		 27														
<b>Divicalys</b> gen. nov.	 35	 34										 (?)				
<b>Microblastium</b> (Sinzov, 1872)		 (?45)										 38				
<b>Sestrocladia</b> Hinde, 1883	 50	 55	 51				 54					 57				

Рис. 4-2. Основные морфотипы скелета вентрикулитид. Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Actinocyclus Schrammen, 1912				 58												
Lepidospongia Roemer, 1864			 63		 68		 66	 67		 69	 (?)	 61				
Flexurispongia gen. nov.							 74									
Scapholites gen. nov.							 77	 78								
Napaeana Schrammen, 1902						 84	 (?)	 79	 87	 89					 81	
Pachyeana gen. nov.	 93			 92												
Porocyclus Defretin- Lefranc, 1958			 96							 (?)		 (?)				

Рис. 4-3. Основные морфотипы скелета венстрикулитид. Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V

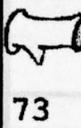
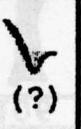
I	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31		
<i>Actinocyclus</i> Schramm, 1912																	
<i>Lepidospongia</i> Roemer, 1864																	
<i>Flexurispongia</i> gen. nov.																	
<i>Scapholites</i> gen. nov.																	
<i>Narceana</i> Schramm, 1902																	
<i>Pachyeana</i> gen. nov.																	
<i>Porocyclus</i> Defretin- Lefranc, 1958																	

Рис. 4-4. Основные морфотипы скелета венстрикулитид. Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>Rhizopoterion</i> Zittel, 1878		 102		 103				 101		 100				 99		
<i>Schizorabdus</i> Zittel, 1877							 106									
<i>Ramafossae</i> gen. nov.						 111	 110								 113	
<i>Soroxistrops</i> gen. nov.						 117	 115	 116								
<i>Vanistrops</i> gen. nov.		 120					 119									

Рис. 4-5. Основные морфотипы скелета вентрикулитид. Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V

Примечания: 1. (?) - неописанный фрагментарный материал; 2. - названия морфотипов не определены и обозначены цифрами во второй строке; 3. - в схеме не использованы исходные морфотипы колониальных форм.

(Серым показана парагастральная полость или парагастральная поверхность, черным - продольное сечение стенки скелета, некоторые формы представлены в двух проекциях)

1	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31		
<b>Rhizopoterion</b> Zittel, 1878		 104	 (?)				 98				 105						
<b>Schizerabodus</b> Zittel, 1877							 107					 108					
<b>Ranefossa</b> gen. nov.		 112															
<b>Sarozistirps</b> gen. nov.	 114						 118										
<b>Vandistirps</b> gen. nov.																	

Рис. 4-6. Основные морфотипы скелета вентрикулитид. Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V. (Окончание).

У многих демоспонгий сложнее определить границы индивидуума, участка спонгиозной решетки, приуроченного к астроризальному каналу, поскольку он ничем не отделяется от соседних водоносных участков единой колонии (Журавлёва, Мягкова, 1985). Демоспонгии в основном колониальные губки разной степени организации и индивидуумы среди них немногочисленны (Колтун, 1988). В общем случае индивидуум, исходный или элементарный участок колонии, лучше называть модулем (Журавлёв, 1991), хотя известны и другие определения: рамета, зооид (Короткова, 1981).

Таким образом, колониальная форма гексактинеллид - морфологически целостное сочетание парагастральных полостей и оскулумов, с которыми сопряжена единая ирригационная система; характерны общий дермальный кортекс и отсутствие полосы "отчуждения" между модулями. Но даже среди гексактинеллид степень интеграции модуля, его морфологическая выраженность, у разных групп губок может существенно отличаться. Для вентрикулитид «колониальной организации» характерно сохранение в структуре явно выраженных модулей.

Автор более десяти лет изучает явление колониальности на примере ископаемых губок и в настоящее время представляет вариант классификации уровней организации полиоскулумных скелетов гексактинеллид (см. табл. I). Она является результатом исследования представителей ископаемых гексактинеллид, инозой и демоспонгий по фоссильному материалу и по публикациям, в том числе посвященным вопросам колониальности современных губок. Как оказалось, на основе рассмотрения одного семейства, подобные обобщения сделать было невозможно. Выделено три основных уровня организации ископаемых гексактинеллид: автономии, корпус и колонии.

**Автономии.** Наиболее низкий уровень организации, формирование скелетов связывается с полимеризацией исходного скелета (одиночной формы). При этом появляются дополнительные элементы скелета соединяющие модули (семилитатные формы) или даже они не формируются (полимерные модули). Парагастральные полости всегда обособлены и морфологически выражены, контуры каждого оскулума могут отчетливо очерчены. Все изученные «колониальные» представители вентрикулитид относятся именно к автономиям, по этому предыдущие попытки разобраться в уровнях организации губок не нашли разрешения.

Скелеты полимерных модулей наиболее просто устроены, состоят обычно из двух бокалов идентичных по форме и размерам, соприкасаются стенкой в верхней половине бокала или по всей его высоте. Подобные формы распространены среди губок и известны в составе вентрикулитид: *Ventriculites*, *Naracana*, *Sestrocladia*. Гораздо реже колонии этого типа состоят из трёх-четырёх модулей: *Sporadocinia*. Образование подобных колоний можно рассматривать как результат продольного равнокачественного деления (Короткова, 1981; Журавлёв, 1991), когда у колоний не появляются новые элементы скелета (отвороты стенки, ризоиды), бокалы непосредственно примыкают друг к другу.

Семилитатные модули отличаются развитием дополнительных элементов общего скелета: в виде общей стенки выше отворота (*Communitectum*) или общего основания (*Rhizopoteriopsis*), на котором расположены бокалы. Модули в составе единого скелета равнозначны, который, возможно, представляет собой результат широкой "полимеризации" исходного модуля. Количество оскулумов колеблется от 2-3 до 7-8.

В строении скелетов фамилиатных губок выделяется основной несущий скелет главной и всегда центральной парагастральной полости, образующей форму скелета: грибовидную (*Contubernium*) или столбовидную (*Columelloculus*), с которой не связаны небольшие парагастральные полости сателлитов, развитых на парагастральной или на дермальной поверхности. В первом случае по периферии широкого отворота стенки равномерно расположены модули (сателлиты) в виде бугорков с небольшими полостями. Во втором - подобные же сателлиты хаотично развиты на дермальной поверхности несущего скелета. Вероятно, подобная организация организмов характерна только для порифер и связывается с незавершенным почкованием (парагастральным и дермальным) (см. табл. I).

Среди автономий и других форм «колоний» губок используются известные определения взаимоотношений модулей, типа колониального скелета: текториальный, катенулярный, столональный, колюминарный, ветвистый и т.д. (табл. I). В схеме так же указывается количество модулей, характерное для каждого уровня организации губок.

Различия в формировании семилитатных и фамилиатных колоний, вероятно, определяются вариантами незавершенного бесполого размножения у этих губок, а также особенностями филогенетического развития. Семилитатные колонии образовывались при различных вариантах продольного деления: осевого, периферического и, возможно, базального почкования. Появившиеся в колонии новые модули сохраняли единые очертания и вертикальную ориентацию полостей: *Pleuroguge*, *Communitectum*. Фамилиатные губки, на наш взгляд, представляют пример появления колоний при не доведенном до конца почковании (Короткова, 1981; Колтун, 1988). Ось основного, несущего скелета не совпадает с осями слабо обособленных модулей-сателлитов, которые отличаются небольшими размерами и "почковидными" очертаниями (*Columelloculus*).

Таблица I

**РАЗРАБАТЫВАЕМАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ УРОВНЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ  
ПОЛИОСКУЛЬМНЫХ СКЕЛЕТНЫХ ФОРМ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (PORIFERA)**

Уровни организации и исходная Модульность	АВТОНОМИИ			“КОРМУС” (наличие субоскуломоов)			КОЛОНИИ
	Полимерные Модули	семилиатные модули	фамилиатные (сателлиты)	исходные группы	кормиальные полимеры	семилиатные формы	равнозначные оскуломы
Диоскульмные	<i>Sestrocladia, Napaean, Ventriculites, Craticularia, Aphrocallistes</i>			<b>плициформные:</b> <i>Guettardiscyphia, Balantionella</i>			<i>Aphrocallistes, Paracraticularia (?) Leptophragma</i>
Триоскульмные	<i>Sporadoscinia</i>	катенулярный тип строения <i>Pleuropuge</i>	дермальные <i>Cohimellocubus, “Coscinopora Malecki”</i>	<i>Coeloptychium, Myrmecioptychium</i>	<i>Balantionella (?) Eurete</i>		<i>Aphrocallistes, Paracraticularia</i>
квадро-оскульмные						<i>Leptophragmidae</i>	<i>Aphrocallistes, Paracraticularia</i>
Пентаоскульмные		текториальный тип строения <i>Communitectum</i>		<b>геммиформные:</b> <i>Eurete (Polyscyphia)</i>			
Полнооскульмные		столональный <i>Rhizopoterionopsis</i>	парагастральные <i>Contubernium</i>	<i>Labyrintholites, Plocoscyphia.</i>		<i>Tremabolites</i>	<i>Aphrocallistes</i>

**Кормус.** В качестве кормиальных автор рассматривает скелеты губок у которых помимо основного оскулома, по периферии лопастей, удаленных от центральной части полости, развиты округлые субоскуломы, прямо связанные с полостью. Обычно это губки с исходным плициформным (*Guettardiscyphiini*, *Coeloptychiidae*), плициформным (*Eurete*, *Placoscyphia*, *Labyrintolites*) и более сложно устроенным скелетом (*Tremabolites*). А. Шраммен (*Schrammen*, 1902) отмечал, при описании лептофрагматид, что отверстия на перегибах лопастей служат в качестве дополнительных к основному оскулому, что, вероятно, способствовало улучшению процессов выноса продуктов метаболизма из тела организма сложных очертаний. Основной щелевидный или многолопастной оскулом у большинства кормиальных форм закрыт перфорированной мембраной, где небольшие отверстия расположены в 1-3 ряда (*Guettardiscyphiini*, *Coeloptychiidae*) (Первушов, 19976).

В составе кормиальных форм так же выделено три уровня. Первый - исходные формы (с одним центральным оскуломом). Второй (по степени усложнения строения скелета) - кормиальные полимеры - в строении губки выделяются три несущих взаимосвязанных скелета с центральными оскуломами и с сопряженными выростами с субоскуломами (*Balantionella*, *Eurete*). Третий уровень - кормиальные полимеры, в настоящее время известны скелеты семилатного строения, в строении губки возможно определить несколько несущих скелетов с центральными оскуломами и с сопряженными с ними выростами (*Leptophragmidae*, *Tremabolites*). Возможно, в предлагаемой классификации, описываемые в качестве «кормиальных» формы губок, по уровню их организации, должны рассматриваться первыми, и располагаться до автономий.

**Колонии.** В строении скелета губок, рассматриваемых нами в качестве колониальных, выделяется единая парагастральная полость, с которой связано некоторое количество (от двух до семи) равнозначных оскуломов. На данный момент, в строении скелета колониальных форм выделено два основных типа - кустистый и ветвистый. Кустистый облик скелета характеризуется равномерным развитием от общего основания двух-четырёх направлений (ветвей), обычно в одной плоскости. При ветвистом облике скелета - от его основания развита одна ветвь, на разных высотных уровнях которой расположены отростки, порой различно ориентированные. В качестве колониальных форм рассматриваем губки *Aphroscallistes* и *Parascraticularia* - это только представители подотряда *Hexactinosa*, некоторые из них известны в настоящее время.

Предварительное рассмотрение уровней организации среди инозой, демоспонгий и гексактинеллид позволяет рассчитывать на возможность построения схемы гомологичных "жизненных форм колоний" губок по аналогии с исследованиями по рифостроящим кораллам (Преображенский, Арзамасцев, 1985). Структурирование типов "жизненных форм" колониальных губок позволяет подчеркнуть иерархию в таксономическом положении порифер на уровне подсемейства.

**Нарушения структуры скелета и проявления регенерации.** Безусловная приуроченность большинства позднемиоценовых гексактинеллид (главным образом, сеноманских - кампанских форм) к зонам бассейна с активным гидродинамическим режимом была обусловлена пассивным питанием губок и, вероятно, предполагаемыми симбиотическими отношениями с водорослями в фотической зоне моря. В последующем поселении гексактинеллид, представители которых в течение кампанского - палеоценового времени мигрировали в глубоководные участки бассейнов, не столь однозначно приурочены к участкам проявления течений и практически неизвестны в пределах верхней сублиторали. По этому в строении скелета, вероятно, изначально изометричных губок, проявились тенденции к формированию асимметричных и листообразных форм (явления реотропизма, рассмотрено ниже) и определены случаи повреждения скелетов губок, после которых организм продолжать существовать, порой буквально возрождаясь.

В строении скелета гексактинеллид, а тем более демоспонгий, нет отчетливо обособленных или как либо дифференцированных элементов. Другими словами, весь скелет губки сложен одним преобладающим типом спикульной решетки (интерканаларной), а отвороты или изгибы стенки - это лишь апикальные участки скелета (бокала), развиты далеко не у всех форм и сложенные той же спикульной решеткой. По этому проявления восстановления скелета прослеживаются полностью или частично при установлении повторяющихся по высоте оскуломов, не связанных друг с другом парагастральных полостей одного и того вида (особи).

**Проявления эпиморфоза.** Вероятно, формирование линий пережимов, порой сильно изменяющих облик губки, и смещения в строении исходного вертикально-вытянутого скелета, могут рассматриваться как некоторые проявления эпиморфоза. В данном случае элемент скелета не утрачивался, а на протяжении короткого временного интервала не формировался (пережимы) или происходило восстановление утраченного "естественного" положения скелета (смещения). Линии пережимов наиболее часто прослеживаются у париформных и плициформных губок (*Ventriculites*, *Cephalites*, сантонские *Ortodiscus*, *Microblastium*, *Naræana*, *Sporadoscina*, *Craticularia*, *Paracraticularia*), обитавших в условиях верхней сублиторали. Реже линии пережимов прослеживаются среди форм существовавших

в условиях с менее активной гидродинамикой (кампанские формы: *Rhizopoteron cervicornе* (Goldf.), *Sororistirps tubiformis* (Schram.) и сантонские *Coeloptychium*, *Guettardiscyphia*), отличающихся большей высотой тонкостенного скелета.

Пережимы стенки бокала у париформных (габитус скелета которых в целом совпадает с очертанием парагастральной полости) губок - это чаще всего концентрические и полуконцентрические линии, которые могут быть развиты по высоте скелета в количестве до трех - пяти и реже более. Для некоторых видов и родов губок подобные пережимы оказываются одним из характерных признаков (*Ortodiscus poculum* (Zittel), *Sporadoscinia*, *Craticularia*). У большинства же губок в строении скелета проявлен один пережим, который иногда заметно подчеркивается односторонним смещением стенки или ее сужением (см. рис. 5д, рис. 6е). Последнее характерно для низких толстостенных скелетов сантонских *Cephalites* и *Ortodiscus*.

Пережимы стенки бокала обычно выражены в виде узкого концентрического сокращения диаметра скелета по дермальной поверхности и в нарушении расположения элементов дермальной скульптуры. Иногда выше линии пережима четко фиксируется дихотомия дермальных ребер, соответствующая увеличению диаметра бокала (*Ortodiscus poculum* (Zittel), см. рис. 2д). Реже они прослеживаются после отворота стенки, на ее горизонтальных участках.

Явления пережимов характерны для сантонских форм существовавших в условиях сублиторали и в последствии вымерших (*Cephalites*) или в кампанское время мигрировавших в более глубоководные участки бассейна при значительном сокращении видового состава (*Sporadoscinia*, *Ortodiscus* и *Craticularia*). Исходя из имеющихся скелетов полной сохранности и крупным фрагментам, пережимы чаще встречаются в строении скелетов взрослых форм (*Guettardiscyphia*).

Формирование линий пережимов в строении скелета спонгий связывается с "отдаленным" проявлением штормовых процессов, с кратковременным прекращением наращивания интерканальярной спикульной решетки по высоте и по диаметру бокала. При этом, иногда, происходило некоторое повреждение верхних участков поверхности скелета, что проявляется в "грубом" и контрастном характере линии пережима. Заметные пережимы с односторонним смещением стенки бокала связываются не только со штормовыми процессами (турбулентность водной среды), но и с последующим изменением направленности и динамики придонного слоя воды.

Явления смещения скелета распространено и среди губок геммиформного строения (*Plocoscyphia*, *Eurete*, *Labyrintholites*), существовавших преимущественно в относительно глубоководных зонах бассейна. В этих случаях скелет губки, начавший формироваться в "нормальных" для данного вида условиях, под воздействием усилившегося гидродинамического потока и продолжая существовать в этой среде, существенно изменяют свой облик. Искажения в строении скелета ярко прослеживаются на примере губок с правильными геометрическими очертаниями, изометричные и высокие: *Sororistirps tubiformis* (Schram.), *Guettardiscyphia*, *Coeloptychium* и *Plocoscyphia*. В этих случаях, у губок прикрепившихся к раковинам двусторчатых моллюсков (*Inoceramus* или *Neithea*), после изменения гидродинамического режима, скелет "надламывается" и в последующем развивается в горизонтальном или в близком к этому положении.

Если у париформных и плициформных губок при этом существенно изменяется лишь положение оси скелета (*Guettardiscyphia stellata* (Mich.), *Sororistirps tubiformis* (Schram.), см. рис. 6в-г), то у геммиформных губок (*Plocoscyphia*, *Eurete*) эти изменения более существенны. Усиливается асимметричность скелета, неравномерно увеличиваются размеры его отдельных элементов (субоскулумов, выростов) и скульптуры. В этом случае изначальную ось скелета не всегда возможно выделить и с определением видовой принадлежности данной формы возникают сложности.

В качестве примера можно привести представителей вида *Plocoscyphia grandis* Sinzov (см. рис. 6а-б), обычно прираставших к элементам жесткого субстрата. Среди известных экземпляров правильные вертикально-вытянутые формы полной сохранности редки и без них не возможно было бы определить видовую принадлежность многих скелетов с измененными параметрами и габитусом. В последнем случае, основание скелета и нижняя его часть развиваются в вертикальном положении и размеры субоскулумов увеличиваются пропорционально по высоте скелета. После усиления динамики придонного слоя воды скелет формируется в горизонтальном положении и с увеличенными размерами прозопор, а форма этой части скелета округлая, вытянутая или неправильных очертаний.

Развивающаяся в смещенном положении часть скелета иногда соприкасается с жестким субстратом и с окружающими объектами. В некоторых случаях на участках скелета проявляются их отпечатки в виде гладкой поверхности, сложенных плотной кортикальной спикульной решеткой. Иногда от наружных участков стенки развивались дополнительные ризоиды или элементы площадки прикрепления.

Естественная асимметрия в строении изначальном симметричных скелетов выражена в строении противоположных секторов бокала: различной высоте и неодинаковых углах подъема стенки, в плотности расположения элементов дермальной скульптуры и толщине

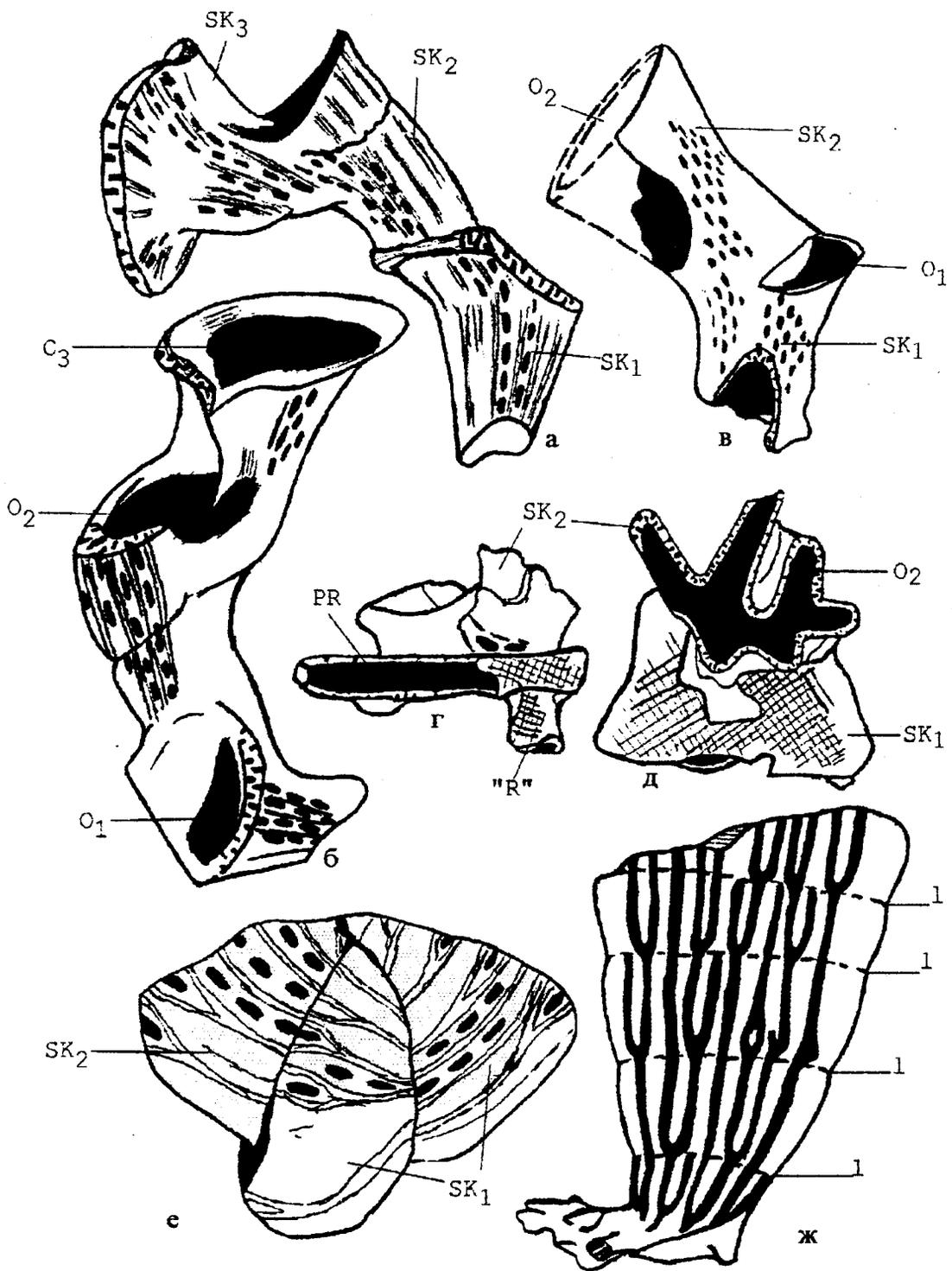


Рис. 5. Нарушения в построении скелета и регенерационные способности гексактинеллид

Объяснения к рис. 5. Нарушения в построении скелета и регенерационные способности гексактинеллид.

а-б. *Sororistirps radiata* (Mantell); экз. СГУ № 121/2628 (x0,75): вид со смежных сторон (см. Таб. XXXVII, фиг.1), а - естественное, вертикальное положение исходной части скелета; б - вертикальное положение средней части скелета; O<sub>1</sub>, O<sub>2</sub>, O<sub>3</sub> - оскуломы дважды регенерировавшей губки, O<sub>1</sub> - оскулом исходного «первичного» бокала; SK<sub>1</sub> - исходный скелет, SK<sub>2</sub>, SK<sub>3</sub> - скелеты регенерировавшей губки. Саратовская обл., с. Багаевка, нижний сантон.

в. *Naranea striata* (Schram.); экз. СГУ № 122/2667 (x1): сбоку, регенерация губки от участка верхнего края исходного скелета; SK<sub>1</sub> - «первичный», исходный скелет, SK<sub>2</sub> - скелет регенерировавшей губки; O<sub>1</sub> - оскулом исходного бокала, O<sub>2</sub> - оскулом регенерировавшей губки; Саратовская обл., с. Пудовкино, нижний сантон.

г-д. *Guettardiscyphia multilobata* (Sinz.); экз. СГУ № 122/697 (x0,7): г - сбоку, черное - парагастральная полость фрагмента лопасти исходного скелета, д - сверху, черное - парагастральная полость регенерировавшего организма; SK<sub>1</sub> - «первичный», исходный скелет, PR - парагастральная полость первичного скелета; SK<sub>2</sub> - скелет регенерировавшей, ювенильной губки; O<sub>2</sub> - оскулом регенерировавшей губки; R - ризоидообразный вырост от фрагмента лопасти первичного скелета. Саратовская обл., с. Репная Вершина, нижний сантон.

е. *Cephalites (Cephalites) compresus* Smith; экз. СГУ № 121/2668 (x0,7): сбоку, «три половинки» фрагментированного скелета; SK<sub>1</sub> - половинки исходного скелета, SK<sub>2</sub> - «третья», регенерировавшая, «половинка» скелета, воссоздавшая целостность парагастральной полости и оскулома губки; Саратовская обл., с. Пудовкино, нижний сантон.

ж. *Cephalites (Ortodiscus) rosulum* Zittel; экз. СГУ № 121/390 (x0,75): сбоку, дихотомия ребер выше линий пережима; 1 - линии пережимов. Ульяновская обл., с. Языково, кампан.

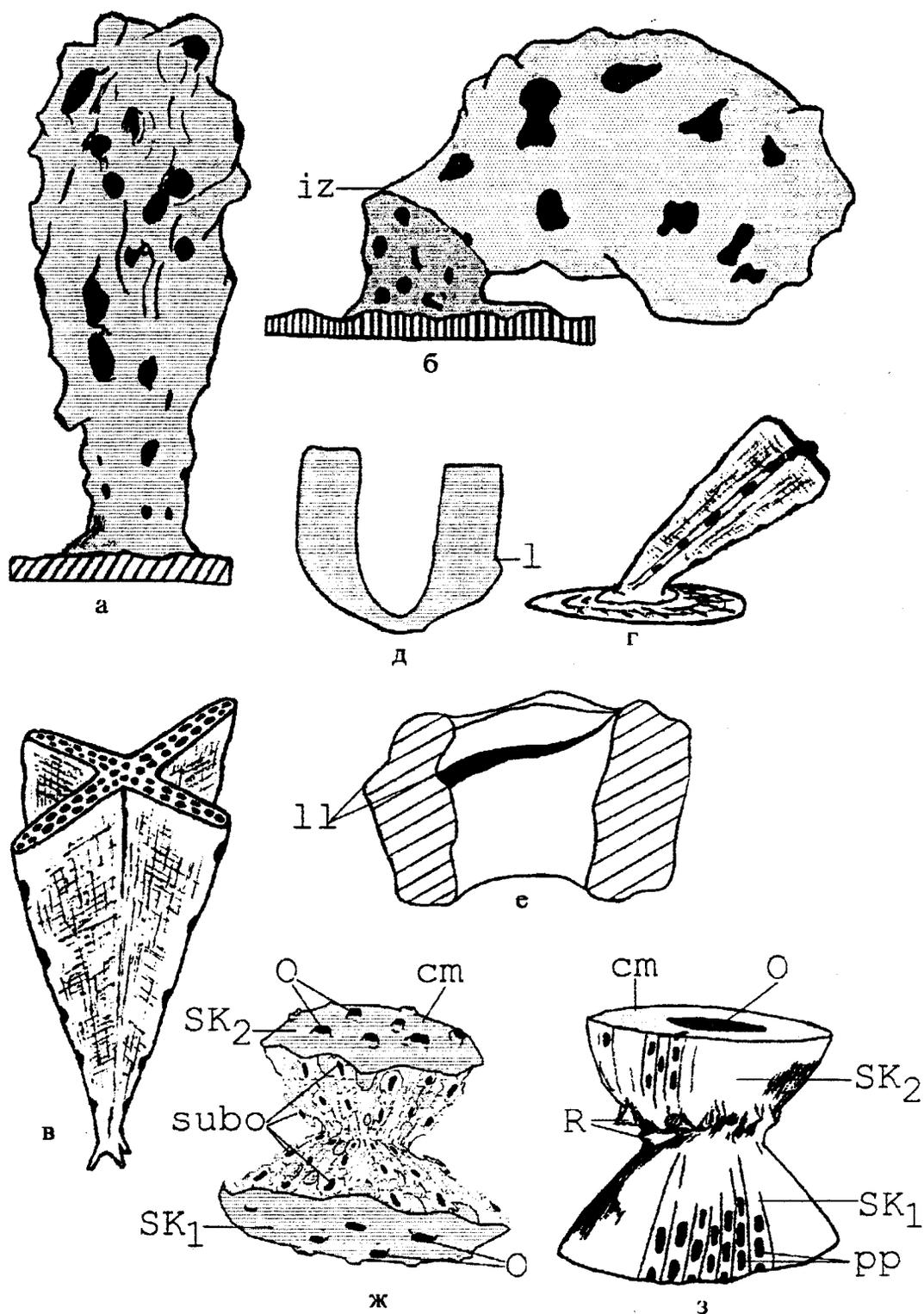


Рис.6. Нарушения в строении скелетных форм гексактинеллид

Объяснения к рис. 6. Нарушения в строении скелетных форм гексактинеллид.

а. *Plocoscyphia grandis* Sinz.; экз. СГУ № 121/800 (x0,7): внешний вид, вертикальная ориентация скелета, сформировавшегося на раковине иноцерамуса; г. Саратов, нижний сантон.

б. *Plocoscyphia grandis* Sinz.; экз. СГУ № 121/1373 (x0,7): внешний вид, искаженные очертания субоскулумов и смещенное положение скелета; iz - линия смещения в строении губки от исходного, нормального положения, сформировавшегося при ее прикреплении к раковине иноцерамуса; г. Саратов, нижний сантон.

в. *Guettardiscyphia stellata* (Mich.); экз. СГУ № 121/167 (x1): внешний вид, вертикальная («нормальная») ориентация скелета в основании которого - короткие ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

г. *Guettardiscyphia stellata* (Mich.); экз. СГУ № 121/1509 (x1): внешний вид, искаженное, смещенное положение скелета, исходно прикрепившегося к створке устрицы, в основании скелета - площадка прикрепления (обрастания) г. Саратов, нижний сантон.

д. *Cephalites* (*Cephalites*) *compresus* Smith; экз. СГУ № 121/840 (x1): продольное сечение скелета, одностороннее смещение стенки; l - линия пережима. г. Саратов, нижний сантон.

е. *Cephalites compresus* Smith; экз. СГУ № 121/58 (x0,75): вид на парагастральную полость, продольное сечение скелета, ll - линия пережима, проявившаяся с двух поверхностей стенки. г. Саратов, нижний сантон.

ж. *Tremabolites megastoma* (Roem.); экз. № 177/10982 (x0,7) из коллекции И.Ф. Синцова в музее им. Ф.Н. Чернышева: сбоку, два скелета одного вида, как бы «сросшиеся» основаниями; SK<sub>1</sub> - исходный скелет, послуживший основанием для произрастания регенерировавшего организма, SK<sub>2</sub> - скелет регенерировавшей губки, O - оскулумы, subo - субоскулумы, sp - «корткальная» мембрана. Саратовское правобережье, нижний сантон.

з. *Cephalites capitatus* (Smith); экз. № 475/10982 (x0,7) из коллекции И.Ф. Синцова в музее им. Ф.Н. Чернышева: сбоку, два скелета одного вида, как бы «сросшиеся» в основании; SK<sub>1</sub> - исходный скелет, послуживший основанием для произрастания регенерировавшего организма, SK<sub>2</sub> - скелет регенерировавшей губки, O - оскулум, R - ризоиды, pp - прозопоры, sp - мембрана верхнего края. Саратовское правобережье, нижний сантон.

участков стенки, в образовании одностороннего отворота. Асимметрия прослеживается в строении системы ризоидов. Естественная асимметрия строения скелета проявлена практически всегда, в большей или меньшей степени, что, скорее всего, свидетельствует об условной интенсивности придонного ламинарного потока водной среды.

**Регенерация скелета.** На примере ископаемых гексактинеллид (подотряд *Lychniscosa*: *Cephalites*, *Sororistirps*, *Naraeana*, *Tremabolites* и подотряд *Hexactinosa*: *Guettardiscyphia*) известно три случая регенерации исходного скелета: от локального участка верхнего края, от базальной части скелета, при его переворачивании, и полная регенерация скелета от фрагмента исходной формы. Все варианты регенерации скелета рассматриваются как следствие штормовых процессов, в различной степени, в зависимости от динамики водной среды и от строения скелета, оказавшие воздействие на скелеты живых губок. Подобные явления отмечены преимущественно в составе раннекаменноугольных губково-моллюсковых поселений, отличавшихся достаточно плотным расселением губок в условиях внутрибассейновых и береговых отмелей с пологими склонами (район г. Саратова и бассейн р. Хопер).

Известны экземпляры скелетов губок сформировавшиеся в несколько этапов, представляющие собой надставленные друг над другом (в два - три яруса) полностью развитые скелеты одного и того же вида (*Naraeana striata* (Schrammen, 1902), *Sororistirps radiata* (Mantell) (см. рис. 5а-в), *Ventriculites*, *Cephalites*, *Coeloptychium*). В отличие от пережимов, в этом случае рост организма не только кратковременно прекращался, но начинал вновь развиваться только с одного участка верхнего края (от парагастральной поверхности), обычно противоположного направлению течения. При этом, обычно, первоначальный скелет уже лежал в наклонном или субгоризонтальном положении и, вероятно, регенерация скелета происходила от наиболее приподнятой части верхнего края в диагональном или перпендикулярном направлении по отношению к первоначальному скелету (см. рис. 5а-б, в).

В итоге двух или трех подобных регенераций, скелет приобретал изогнуто-сместенный облик с двумя - тремя изолированными оскуломами на разных высотных уровнях, нижние из которых рассматриваются как "ложные" или отмершие, а верхний - как истинный оскулом одиночной губки. Формирование таких форм, очевидно, происходило в условиях устойчивого продвижения придонных водных масс с периодическим проявлением активных турбулентных потоков (штормовых процессов в относительно мелководных условиях), происходивших на протяжении жизни одной особи.

Скелет *Cephalites compressus* Smith (см. рис. 5г), состоящий из трех «половинок» исходного толстостенного бокала, сформировался из недорасчлененного, при штормовых процессах, скелета. Две половинки расколотого скелета едва сочленялись в основании, когда возобновилось формирование новой части скелета и воссоздание целостной парагастральной полости и оскулома. Нарастание спикульной решетки происходило от поврежденных участков парагастральной поверхности, а одна из половинок прежнего скелета оказалась в роли "основания" регенерировавшего организма.

Уникальными представляются экземпляры скелетов гексактинеллид, которые условно определены как "ваньки-встаньки". Единый скелет губки представляет собой полные скелеты двух губок одного вида (в одном случае - *Cephalites capitatus* (Smith), а в другом - *Tremabolites megastoma* (Roem.)), незаметно соединены основаниями. Вероятно, турбулентным водным потоком первоначальный скелет был оторван от субстрата, несколько переменен и перевернут вниз оскуломом. От оказавшегося вверху основания бывшего скелета вновь формировалась губка, полностью повторившая черты исходной, теперь уже выполнявшей роль надежного субстрата. Наиболее удачные экземпляры подобных скелетов хранятся в коллекции И.Ф. Синцова (№ 475/10982 и № 177/10982) в музее им. Ф.Н. Чернышева (г. Санкт-Петербург).

Последние примеры показательны в отношении спикулообразующих клеток (силикобластов) губок, которые формируют дифференцированную спикульную решетку скелета гексактинеллид (Первушов, 1993а). Подтверждается, как и в случаях с развитием дополнительных площадок прикрепления и ризоидов у наклонившегося или упавшего скелета, возможность изменения "специализации" силикобластов (склероцитов), при формировании необходимых элементов спикульной решетки. Подобные способности клеточного устройства губок, при структурно-функциональной дифференциации силикобластов у гексактинеллид, позволили представителям этих животных почти "воскресать из небытия".

**Явление субституции.** Полная регенерация скелета из сохранившегося фрагмента первоначального организма известна на примере губки *Guettardiscyphia multilobata* (Sinzo, 1872), (см. рис. 5е-ж). Скелет губок *Guettardiscyphia* плициформный и представляет собой тонкостенный бокал в виде нескольких (обычно до семи) складок стенки (лопастей). Лопасти отличаются большой высотой (до 60-70 мм, у крупных форм 130-150 мм) и длиной (до 15-20 мм, у крупных форм 80-130 мм), при небольшой толщине стенки (1,5-2 мм). В автохтонном захоронении остатки губок крайне редки, фоссильный материал представлен на 53 % (из 218 экз.) фрагментами лопастей диагностируемых не ближе рода (Первушов, 1997б).

Поэтому необычным оказалось обнаружение на одной поверхности небольшого (4x5 см) плоского фрагмента лопасти полного, по очертаниям оскулома, скелета, диагностируе-

мого как *Guettardiscyphia multilobata* (Sinzov, 1872). Скелет ювенильной формы, высотой до 1,5 см и размером 4x2,5 см, развивался от сохранившегося на фрагменте участка верхнего края. На "нижней" поверхности фрагмента лопасти и в противоположной стороне от возрожденного скелета, отчетливо проявлен короткий (8 мм) ризоидообразный вырост, базирующийся на фосфоритовом включении размером 8x18 мм. На поверхности фрагмента лопасти прослеживаются тонкие линии пережимов.

Вероятно, во время сильных штормовых процессов, турбулентными потоками были затронуты более глубокие зоны бассейна, где обитали организмы, приспособленные к медленным и ламинарным перетокам водных масс. Многие губки были сорваны с мест прикрепления, перемещены, а скелеты некоторых из них разрушены. После кратковременных передвижений в составе подвижного осадка, субплоский фрагмент губки осел на поверхности осадка и, возможно, несколько продвигался по его поверхности под воздействием придонных ламинарных течений. Со временем, от нижней поверхности фрагмента к нижележащей фосфоритовой гальке сформировался вырост плотной спикульной решетки. Этот участок фрагмента был ориентирован по направлению к сохраняющемуся течению, а с противоположной его стороны (верхний край) начинал формироваться скелет новой губки.

Интересно отметить, что рост регенерированного организма происходит от верхнего края и от парагастральной его поверхности. Этот участок скелета является наиболее "молодым" в строении губки. На примере представителей *Guettardiscyphia* автор установил, что именно на этой поверхности (у взрослых форм) формируется наибольшее количество обособленных почек. То есть, участки верхнего края скелета париформных и плициформных губок потенциально более приспособлены к размножению и к регенерации в случаях фрагментации скелета.

Некоторые проявления размножения (почкование у лептофрагмид) и регенерации скелета, обнаруженные на примере ископаемых гексактинеллид, весьма сходны с аналогичными явлениями, известными среди некоторых высших растений. Формирование почкообразных выростов по периферии верхнего края (оскулюма и субоскулюмов) губок сходно с произрастанием новых стеблей от поверхности пней свежесрубленных покрытосемянных деревьев (тополь серебристый) ранней весной (наблюдения автора и консультации со специалистами-ботаниками). Регенерация побегов происходит по периферии плоского среза, от внешних, наиболее молодых годовых колец и на границе с внутренним слоем коры, преимущественно вблизи поверхности спила.

Среди представителей других групп губок, инозой и демоспонгий, в большей степени проявлены плавные пережимы скелета. В основном они характерны для форм с высоким тонким стержнем или вертикально-вытянутых, удлинённых очертаний (*Jerea*, *Siphonia*). Эти губки обитали в условиях, близких к определяемым как "псевдоабиссаль" (поздне меловые демоспонгии) (Ulbrich, 1974), а так же в составе рифовых сообществ (раннемеловые инозои: *Peronidella*, *Siphonocoelia*). Пережимы хорошо выражены внешне, в виде концентрического сокращения диаметра скелета.

Рассмотрение проявлений регенерации скелета среди шестилучевых спонгий актуально не только для определения "уровня" индивидуальности этих губок и строения дифференцированной спикульной решетки, но и существенно для разрешения давнего спора о батиметрическом распространении ископаемых и современных гексактинеллид. Исследователи отмечали несоответствие между условиями обитания многих современных гексактинеллид с реконструируемыми биотопами средне-поздне мелового времени, где обитали представители этой группы губок (Oakley, 1937; Reid, 1968; Tabachnik, 1991). Помимо известных данных по палеоэкологическому изучению сообществ и тафономическому исследованию захоронений, явления регенерации свидетельствуют, что на ранних этапах вселения губок в эпиконтинентальные моря Европейской палеобиогеографической области, сеноман - ранний сантон, гексактинеллиды преимущественно были распространены в пределах верхней сублиторали (Перушов, 1994, 1997а). Лишь позже, с завершением поздне мезозойской эвстазии, немногочисленные выжившие представители класса перешли к обитанию в более глубоководных условиях.

**Структура спикульной решетки.** Слабое проявление у губок функционально дифференцированных тканей, как это установлено для настоящих многоклеточных, обусловило отсутствие у спонгий сложных скелетных элементов, выраженных в морфологии скелета. Изучение целостных остатков ископаемых скелетных форм гексактинеллид на микроуровне позволило определить в составе спикульной решетки ряд морфофункциональных разновидностей. С долей условности разновидности спикульной решетки соотнесены с определенными клеточными образованиями и покровами, известными среди современных губок. Различным участкам экзо-, эндо- и базопинакодермы у ископаемых форм отвечают кортикальная, канальярная и ризоидная спикульная решетки. Область развития мезоглеи, мезохила совпадает с распространением интерканальярной и паренхимальной спикульной решеток. Вероятно, хоаноциты, составляющие хоанодерму, у ископаемых гексактинеллид были приурочены к участкам канальярной решетки.

В практических исследованиях спикульной решетки целостных форм губок удобнее рассматривать не отдельную спикулу с шестью лучами, а элементарную ячейку - спикульную клетку. Она построена в результате слияния отдельных лучей восьми соседних спикул и может быть кубической и призматической (см. рис. 16, в, 2д,к). В плане (аншлиф) наблюдаются квадратные и прямоугольные конфигурации клеток. Длинной или продольной стороной клетки считается направленная вдоль оси скелета и поверхности продольных каналов, а короткой или поперечной - перпендикулярная сторона клетки (см. рис. 2д,к).

Характерной особенностью фонарной спикулы, составляющей клетки спикульной решетки гексактинеллид, являются наличие в месте пересечения лучей коротких косых переключений - лихнисков, соединяющих основания лучей (см. рис. 1а, 2з). В литературе данный элемент определяется как "перфорированный" или "прободенный" узел спикул. Гладкие и реже с шиповатой поверхностью фонарные спикулы образуют правильную диктиональную спикульную решетку, в которой лучи гексактин расположены под прямым углом. Диаметр и длина лучей спикул зависят от характера функций, сопряженных с тем или иным участком спикульной решетки. В центральной части спикул прослеживается осевой канал.

Интерканальярная решетка составляет большую часть всего спикульного скелета и образует исходную форму скелета. Она представлена кубическими и призматическими клетками вертикально или веерообразно ориентированными в стенке бокала. Длина коротких лучей спикул 0,2-0,4 мм, длинных - 0,25-0,7 мм. Диаметр спикул и узла лихнисков варьирует в больших пределах, соответственно 0,02-0,07 мм и 0,07-0,18 мм. У вентрикулитин интерканальярная решетка составляет бокаловидную часть скелета кубическими клетками (см. рис. 16,г), а у представителей ризопотерионин в строении стержня и ризоид преобладают призматические клетки (см. рис. 2к). Иногда расположение клеток нарушено и определение параметров решетки затруднено.

Канальярная, кортикальная, ризоидная и паренхимальная разновидности спикульной решетки присутствуют локально в строении скелета, а порой некоторые из них могут полностью отсутствовать, например - канальярная решетка у микробластин, или наоборот, быть ярко выраженными в строении скелета - кортекс верхнего края у цефалитов.

Канальярная спикульная решетка выстилает поверхность апо- и прозохет, подчеркивая очертания каналов. На фоне более крупных клеток интерканальярной решетки тонкий слой канальярной решетки в два-три ряда мелких призматических клеток.

Сходно строение кортикальной решетки: небольшие по длине, но утолщенные лучи спикул с укороченными лихнисками составляют кубические и субпризматические клетки. Слой кортикальной решетки состоит из трех-шести клеток и толщина слоя изменяется в пределах миллиметра. Кортикальная решетка (кортекс) развита на поверхности верхнего края, на внутренней и наружной поверхности скелета - распространение ее локальное или в виде сплошного покрова (диафрагма, мембрана). В первом случае кортекс покрывает апикальные участки ребер и узлов ребер, а образующиеся при этом шиповидные выросты частично перекрывают остия. Во втором случае кортекс полностью закрывает тот или иной участок скелета сплошной пленкой (*Sestrocladia*, *Camerospongia*). Кортикальная мембрана характерна для верхнего края цефалитов и цеолюптихиумов. У многих вентрикулитид кортекс закрывает парагастральную поверхность бокала и обычно присутствует в основании скелета. Функциональная роль канальярной и кортикальной решеток, вероятно, определяется защитой от механических воздействий среды на организм и регулированием поступления в мезоглею взвешенных частиц определенной размерности.

У некоторых форм от основания парагастральной полости до нижней части бокала прослеживается узкий паренхимальный ствол, выделяющийся в аншлифах по строению спикульной решетки и ориентации каналов. Паренхимальная решетка образована свободно ориентированными крупными субкубическими клетками из удлинённых лучей спикул. Функциональное назначение паренхимальной решетки, по-видимому, связано с преобладающим развитием хоаноцитов, приспособленных к специализированному фагоцитозу.

Ризоидная решетка - наиболее специализированная разновидность спикульного скелета. Плотнo расположенные узкие призматические клетки составляют ризоиды и другие элементы прикрепления к субстрату. Клетки ризоидной решетки ориентированы вдоль поверхности ризоидов. Обычно продольные лучи спикул в этой решетке - удлинённые и утолщенные, а поперечные - короткие и тонкие, лихниски слабо проявлены. У *Narceana* и *Sororistiprs* ризоидная распространяется вверх по внешней стороне бокала в виде тонкой пленки или корковидного нароста, перекрывая таким образом одну треть или половину высоты бокала.

Замечено, что параметры клеток канальярной, кортикальной и ризоидной решеток отличаются у представителей разных триб вентрикулитид. Консервативный характер строения интерканальярной решетки гексактинеллид и ограниченная роль в формировании других разновидностей спикульного скелета, вероятно, и определяют конечные возможности морфологического разнообразия этих губок. Определение родовой и видовой принадлежности по отдельным остаткам спикульной решетки практически невозможно.

Автор считает необходимым подчеркнуть, что описанные разновидности спикульной решетки гексактинеллид впервые описаны на именно ископаемом материале. Суждения об

их соотношении с участками тела современных губок достаточно относительно и необходимы были в отношении следующих предположений. Скелетные гексактинеллиды - наиболее специализированная группа меловых губок, которые обладали дифференцированными участками спикульной решетки, в отличие от демоспонгий и инозой. Представители гексактинеллид в наибольшей степени представлены как «индивидуумы» среди меловых губок и отчетливо прослеживается их приуроченность к определенным зонам палеобассейнов. Последние достижения исследователей современных гексактинеллид, установивших, что ярко выраженная индивидуальность шестилучевых губок определяется их синцитиальным строением и наличием особой кондуктивной системы (Журавлева, Мягкова, 1987; Bergquist, 1978; Reisiwig, Mackie, 1983) сложнее прочитывается на ископаемом материале, но так же приводят к общему выводу - гексактинеллиды особая, вероятно, наиболее специализированная группа среди губок.

Принятые в работе сокращенные обозначения:

**Элементы скелета:** D - диаметр бокала (по верхнему краю); Do - диаметр оскулюма; Ds - диаметр стержня; H - высота скелета; T - толщина стенки; R - ризоиды; VK - поверхность верхнего края; O - оскулюм; P - парагастральная полость (парагастр); S - стержень; R - ризоиды; Sch - ширина стенки листообразной, «развернутой» формы скелета; subo - сателлиты (субоскулюмы).

**Элементы ирригационной системы:** hh - продольные каналы; rh - поперечные каналы; ah - апохеты и ph - прозохеты; ps - паренхимальные каналы.

**Элементы скульптуры:** r - ребра, b - борозды; u - узлы ребер; ap - апопоры, для парагастральной, и pp - прозопоры, для дермальной, скульптуры.

S = - плотность расположения элементов скульптуры на 1 см<sup>2</sup>, в этом случае: os - количество остий (апо- или прозопор).

**Элементы спикульной решетки:** Спикульная решетка вентрикулитид: сог - интерканальная; раг - паренхимальная; сог - кортикальная, дермальной и парагастральной поверхностей, верхнего края; сап - канальная; гиз - ризоидная; ul - узел лихнисков. Параметры спикульной решетки: L - длина продольных лучей; P - длина поперечных лучей; d - диаметр лучей спикул; Y - размер узла лихнисков.

# КЛАССИФИКАЦИЯ СЕМЕЙСТВА VENTRICULITIDAE (PHILLIPS, 1883) И ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД

До настоящего времени достаточно неопределенными остаются таксономический уровень и положение губок в системе органического мира, непостоянны соотношения таксономических подразделений в составе этой группы животных. В данной работе придерживаемся системы губок, предложенной И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой (1987), где повышен ранг спонгий до уровня подцарства, а демоспонгии и гексактинеллиды рассматриваются на уровне типа. Среди существовавших в пределах средне- поздне меловой Европейской палеобиогеографической области инозой, демоспонгий и гексактинеллид представители последней группы преимущественно были распространены в восточных и юго-восточных ее районах (Польско-Азовская, Среднерусская провинции). Вероятно, этим объясняется большая степень изученности в западноевропейской специальной литературе представителей демоспонгий, нежели гексактинеллид. Обширные сборы гексактинеллид из меловых и палеоценовых отложений юго-востока Русской плиты послужили основой для обоснования выделения таксономических критериев вида и рода, уточнения характеристик известных подразделений в составе семейства.

Существующая систематика гексактинеллид представляется наиболее достоверной на уровне подотряда и выше. В основных своих чертах она сложилась трудами К. Циттеля (Zittel, 1878, Циттель, 1934) и А. Шраммена (Schrammen, 1912, 1924) и в общепринятом виде приведена в "Основах палеонтология" (1962). Вентрикулитиды, так же как и бексииды и камероспонгииды, наиболее представительные семейства в составе гексактинеллид, а первые из них - наиболее известны по публикациям. По этому на примере представителей этого семейства излагаемые принципы систематики могут быть более доступны. К тому же представители вентрикулитид отличаются относительной "простой" морфологией скелета, это губки с наиболее выраженной "индивидуальностью", и дискретным набором признаков и их параметров.

Относительно полный список родов вентрикулитид рассматривается лишь в некоторых публикациях зарубежных авторов (Zittel, 1877-1878; Schrammen, 1903, 1910-1912; Moret, 1953; Defretin-Lefranc, 1958; Laubenfels, 1958; Lagneau-Herenger, 1962). Исследователи часто изменяли название или содержание родов, увеличивали ранг таксонов, выделяя из состава вентрикулитид до шести самостоятельных семейств (см. табл. II). Меловые гексактинеллиды на уровне вида достаточно четко приурочены к определенным гидродинамическим обстановкам морских

акваторий и в отличие от демоспонгий не обладали способностью к изменению внешней формы в связи с изменениями режима придонных вод. На фоссильном материале подтверждается высокая регенерационная способность гексактинеллид: от уцелевшего фрагмента тела (скелета) неоднократно формируется скелет с прежними "видовыми" характеристиками. Большое значение в проведенных исследованиях сыграла хорошая сохранность скелетов и внешней скульптуры, массовая выборка фоссильного материала, что позволило уточнить описания многих видов и родов, ранее известных по фрагментам, и применить при рассмотрении морфологии скелетов ранее не использованные элементы и параметры. Предлагаемые подходы к систематике гексактинеллид уже апробированы и при изучении представителей других семейств - камероспонгиид и лептофрагматид (Первушов, 1997б), в достаточной мере доступны и практичны в определительской работе. Составленная таблица гомологичных рядов вентрикулитид в определенной степени подтверждает правильность проведенных исследований.

В составе класса гексактинеллид (кремневых губок с трехосными спикулами), вентрикулитиды, как скелетные формы, рассматриваются в составе отряда *Ductionina* Zittel, 1878. Наличие лихнисков (перфорированного узла спикул), определяющих правильное строение спикульной решетки из кубических и призматических клеток, позволяет однозначно рассматривать вентрикулитид в составе подотряда *Lychniscosa* Schrammen, 1936.

При построении схемы классификации вентрикулитид (см. табл. III) в основу определения таксонов на уровне семейства положены следующие критерии: исходный морфотип скелета (соотношение очертаний парагастральной полости, оскулома и собственно габитуса), в данном случае - париформный, строение ирригационной системы - наличие и характер элементов скульптуры, форма и размеры клеток интерканальярной спикульной решетки. Впервые среди гексактинеллид выделены два подсемейства, которые характеризуются по следующим критериям: преобладающее положение в строении скелета бокала или стержня - структура доминирующей интерканальярной решетки (призматические или кубические клетки), соответственно и строение преобладающей ирригационной системы: продольные или поперечные каналы. Вентрикулитиды рассматриваются в составе двух подсемейств: *Ventriculitinae* и *Rhizopoterioninae*.

**ПРЕДСТАВЛЕНИЯ АВТОРОВ МОНОГРАФИЧЕСКИХ РАБОТ  
О СИСТЕМАТИКЕ ВЕНТРИКУЛИТИД**

A. Schrammen, 1924	К. Циттель, 1934
Семейство Ventriculitidae Zittel, emend. Schrammen, 1912	Семейство Ventriculitidae Т. Smith, 1848
Ventriculites Mantell, 1822	<i>Pachyteishisma Zittel</i>
Ortodiscus Schrammen, 1924	<i>Trochobolus Zittel</i>
Rhizopoterion Zittel, 1877	<i>Phlyctaenium Zittel</i>
Schizorabdus Zittel, 1877	Ventriculites Mantell
Napaea Schrammen, 1902	Schizorabdus Zittel
Lepidospongia Roemer, 1864	Rhizopoterion Zittel
Cephalites Smith, 1848	Polyblastium Zittel
Plectodermatium Schrammen, 1924	Napaea Schrammen
Семейство Polyblastiidae Schrammen, 1912	Sporadosciniа Pomel
Polyblastium Zittel, 1877	Lepidospongia Roemer
Семейство Actinocyclusidae Schrammen, 1924	Leiostracosia Schrammen
Actinocyclus Schrammen, 1924	Plectodermatium Schrammen
Семейство Microblastiidae Schrammen, 1912	Actinocyclus Schrammen
Microblastium Schrammen, 1912	Microblastium Schrammen
Семейство Sporadosciniidae Schrammen, 1912	Ortodiscus Schrammen
Sporadosciniа Pomel, 1872	Cephalites Smith
Leiostracosia Schrammen, 1912	
<b>Семейство Pachyteishismidae Schrammen, 1912</b>	<i>Trochobolus</i> – рода, рассматриваемые в настоящее время в составе семейства Pachyteishismidae (юра – нижний мел)
<i>Pachyteishisma Zittel, 1878</i>	
<i>Phlyctaenium Zittel, 1877</i>	
<i>Etalloniella Opliger, 1926</i>	
<i>Trochobolus Zittel, 1877</i>	

M. Laubenfels, 1955	S. Defretin-Lefranc, 1958
Семейство <i>Ventriculitidae</i> Smith, 1848	Семейство <i>Ventriculitidae</i> Zittel
<i>Ventriculites</i> Mantell, 1822	<i>Ventriculites</i> Mantell, 1822
<i>Cephalites</i> Smith, 1848	<i>Rhizopoterion</i> Zittel, 1877
<b><i>Calaticus Sollas, 1883</i></b>	<i>Rhizopoterionopsis</i> Lachasse, 1943
<i>Rhizopoterion</i> Zittel, 1877	<i>Cephalites</i> T. Smith, 1848
<i>Leiostracosia</i> Schrammen, 1912	<i>Lepidospongia</i> Roemer, 1864
<b><i>Lychniscaulus Schrammen, 1936</i></b>	<i>Ortodiscus</i> Schrammen, 1910
<b><i>Etalloniella Oppliger, 1926</i></b>	<i>Porocyclus</i> Defretin-Lefranc, 1958
<i>Napaeana</i> Laubenfels, 1955	<i>Microblastium</i> Schrammen, 1910
<i>Pleuropyge</i> Schrammen, 1912	<i>Sporadoscinia</i> Pomel, 1872
<i>Lepidospongia</i> Roemer, 1862	<i>Leiostracosia</i> Schrammen, 1912
<b><i>Licmosinion Pomel, 1872</i></b>	
<b><i>Astropegma Pomel, 1872</i></b>	
<b><i>Plectodermatium Schrammen, 1902</i></b>	
<i>Microblastium</i> Schrammen, 1902	
<i>Desmoderma</i> Schrammen, 1936	
<i>Rhizopoterionopsis</i> Lachasse, 1943	
<i>Rhizocheton</i> Lachasse, 1943	
<b><i>Pachyteishisma Zittel, 1878</i></b>	<b><i>Trochobolus</i></b> – рода, рассматриваемые в настоящее время в составе Семейства <i>Pachyteishismidae</i> (юра – нижний мел)
<b><i>Trochobolus Zittel, 1877</i></b>	
<b><i>Pachyrachis Schrammen, 1936</i></b>	
<i>Ubiguiradius</i> Laubenfels, 1955	

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ, 1962	
Семейство Ventriculitidae T. Smith, 1848	
Ventriculites Mantell, 1822	
Rhizopoterion Zittel, 1877	
Cephalites T. Smith, 1848	
Lepidospongia Roemer, 1864	
<b><i>Limosinion Pomel, 1872</i></b>	
<b><i>Astropegma Pomel, 1872</i></b>	
Tretostamnia Pomel, 1872	
Schizorabdus Zittel, 1877	
Phlyctaenium Zittel, 1877	
Sestrocladia Hinde, 1883	
Pleuropyge Schrammen, 1912	
Ortodiscus Schrammen, 1924	
<b><i>Megalodictyon Oppliger, 1926</i></b>	
Rhizopoterionopsis Lachasse, 1943	
Rhizocheton Lachasse, 1943	
Napaeana Laubenfels, 1955	
<b><i>Trochobolus Zittel, 1877</i></b>	
<b><i>Pachyteishisma Zittel, 1878</i></b>	
<b><i>Etalloniella Oppliger, 1926</i></b>	
<b><i>Pachyrachis Schrammen, 1936</i></b>	
	<b><i>Pachyrachis</i></b> – рода, рассматриваемые в настоящее время в составе семейства Pachyteishismidae (юра - нижний мел)

## Предлагаемая классификация вентрикулитид

ОТРЯД DYCTIONINA ZITTEL, 1878  
ПОДОТРЯД LYCHNISCOSA SCHRAMMEN, 1936

## СЕМЕЙСТВО VENTRICULITIDAE (PHILLIPS, 1833)

## Подсемейство VENTRICULITINAE (PHILLIPS, 1833)

## триба VENTRICULITINI (PHILLIPS, 1833)

Ventriculites (Phillips, 1833)  
Cephalites (Cephalites Smith, 1848)  
Cephalites (Ortodiscus Schrammen, 1924)  
Pleuropyge Schrammen, 1912  
Rhizopoterionopsis Lachasse, 1943  
Contubernium gen. nov.  
Divicalys gen. nov.  
Magniporites gen. nov.

## триба MICROBLASTINI TRIB. NOV.

*подтриба Microblastina subtrib. nov.*

Microblastium (Sinzov, 1872)  
Sporadoscinia (Goldfuss, 1833)  
Sestrocladia Hinde, 1883  
Leiostracosia Schrammen, 1902  
Actinocyclus Schrammen, 1912  
Communitectum gen. nov.

*подтриба Lepidospongina subtrib. nov.*

Lepidospongia (Lepidospongia Schluter, 1870)  
Lepidospongia (Flexurispongia subgen. nov.)  
Lepidospongia (Scapholites subgen. nov.)  
Napaean (Napaean Schrammen, 1902)  
Napaean (Pachyeana subgen. nov.)  
Porocyclus Defretin-Lefranc, 1958

## Подсемейство RHIZOPOTERIONINAE SUBFAM. NOV.

Rhizopoterion (Goldfuss, 1833)  
Schizorabdus Zittel, 1877  
Columelloculus gen. nov.  
Ramefossa gen. nov.  
Sororistirps gen. nov.  
Vanistirps gen. nov.

При изучении представителей первого подсемейства стала очевидной необходимость выделения подразделений ранга ниже подсемейства, в качестве которых рассматриваются трибы. Основными критериями для их выделения предлагаются: морфология апо- и прозохет и соответственно очертания остий, тип строения дермальной скульптуры. Таким образом, в составе подсемейства выделены две трибы: *Ventriculitini* и *Microblastini*. В "Основах палеонтологии" (1962), при описании губок, трибам придан ранг надсемейства, что не соответствует требованиям "Кодекса Зоологической номенклатуры" (1988, ст. 35а). Выделение подтриб в составе последней из рассматриваемых триб основано на различии в соотношении скульптуры дермальной и парагастральной поверхностей бокала, наличии (*Microblastina subtrib. nov.*) или отсутствии (*Lepidospongina subtrib. nov.*) скульптуры парагастральной поверхности.

Критерии таксонов родового уровня: соотношение видов спиккулярной решетки, в частности наличие мембраны (кортекса) на одной из поверхностей бокала, характер прикрепления к субстрату (строение системы ризоидов, каблучка прикрепления и т.д.), форма и размеры, соотношение элементов скульптуры рассчитанное на 1 см<sup>2</sup>, в некоторых случаях при очень крупных размерах элементов скульптуры - на 2 см<sup>2</sup>. Значения параметров скульптуры в значительной степени соотносятся со значением толщины стенки. Для колониальных форм важным является тип строения колонии и морфология исходного компонента. Изменение морфологии скелета от исходной бокалообразной формы к развернутой, листообразной или трубообразной форме, вероятно - в том числе и колониальной, при сохранении характера, параметров дермальной и парагастральной скульптуры может являться основным критерием при обосновании выделения таксономического уровня подрода (группа подродов рода *Lepidospongia*).

В составе семейства более 130 видов, из них 96 описаны впервые. Главным критерием при выделении вида следует считать собственно форму скелета: соотношение высоты и диаметра бокала (скелета), а так же положение и форма стенок, очертания оскулума, взаимоотношение бокала, стержня и ризоидов (Финкс, 1973; Колтун, 1988; Табачник, 1990). В редких случаях (*Rhizopotetion cervicornе* (Goldf.)), когда известны многочисленные остатки фоссилий одного вида из синхронных образований по значительной территории, возможно выделение групп, сопоставимых, вероятно, с популяциями (подвидами). Морфологическим основанием для их выделения явилось соотношение параметров основных элементов скелета. При описании родов, при рассмотрении стандартных характеристик плотности расположения элементов скульптуры на 1 см<sup>2</sup> (S) дермальной или парагастральной поверхности использованы следующие сокращения: R - ребра, B - борозды, os - остия.

Предложение таксономические критерии с успехом апробированы при систематическом изучении представителей семейств *Leptophragmidae*, *Coeloptychiidae* и *Craticulariidae*. В систематических построениях нашли свое применение все, впервые выделенные при изучении вентрикулитид, таксономические уровни. В составе *Leptophragmidae* и *Coeloptychiidae* важной характеристикой подсемейства является уровень организации губок (одиночные (автономии) и кормиальные формы) (Первушов, 19976). Относительно успешному проведению работ по систематизации гексактинеллид на уровне семейства и ниже во многом способствовала большая выборка фоссильного материала, в составе вида и рода, возможность сопоставления скелетных форм в составе всего семейства, подотряда и отряда. Немаловажно, что скелетные остатки собраны практически всего стратиграфического интервала верхнемеловых отложений и из разных структурно-фациальных зон.

## ЭТАПЫ МОРФОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНИЯ ВЕНТРИКУЛИТИД

Если положение губок в системе органического мира и их происхождение от хоанофлагеллят в той или иной степени определено (Hentschel, 1923; Серавин, 1986), то вопросы происхождения и развития спонгий на уровне классов и отрядов представляются весьма проблематичными. Скелетные остатки губок известны с кембрия (Rygbj, 1975, 1976, 1983; Moster, 1985), и до этого времени, вероятно, существовали бесскелетные губкоподобные формы (Dunn, 1964; Вологдин, 1967; Розанов, 1986).

В среднем палеозое появились гексактинеллиды со скелетом из спаянных в единую решетку шестилучевых спикул (Ductionina). Позднее, в начале юры, среди некоторых диктионин происходит усложнение в строении спикульной решетки - на месте пересечения лучей спикул образуются лихниски (Lichniscosa). Этот элемент придал, по-видимому, большую механическую жесткость каркасообразующей спикульной решетке. Филогенетические отношения семейств среди лихнискос, как и среди гексактинеллид в целом, во многом еще не изучены.

Филогенетические связи на внутрисемейственном уровне среди гексактинеллид и, в частности, вентрикулитид, до настоящего времени также практически не рассматривались. Не разработаны и принципы изучения онтогенетических и филогенетических отношений применительно к ископаемым спонгиям. На основе изучения спикульной решетки и морфологии скелета, стратиграфического и географического распространения губок сделана попытка проследить филогенетические связи в составе вентрикулитид.

В отличие от хорошо изученных процессов эмбриогенеза (Короткова и др., 1981; Серавин, 1986) современных известковых губок и демоспонгий вопросы онтогенеза гексактинеллид в полной мере не освещены. Отчасти это обусловлено слабым проявлением в строении скелета губок момента "переходного развития", во время которого свободно плавающая личинка (паренхимула) становится прикрепленной к субстрату сферулой. На этой стадии формируются клеточные элементы взрослой особи, а до нее у спонгий проявляются, вероятно, лишь признаки семейства. В ископаемом состоянии сохраняются преимущественно взрослые, морфологически сформировавшиеся спонгии. Редкие находки ювенильных форм если и определимы, то обычно до уровня рода.

К сожалению, "классический" способ поиска направлений онтогенеза, известный для аммонитов и кораллов, не может быть применен к гексактинеллидам. Изучение последовательных приплифок ископаемых губок подтвердило невозможность выделения в составе скелета каркасных элементов исходной формы. Губки в отличие от археоциат, кораллов и более сложно построенных беспозвоночных не имеют наращиваемых каркасных элементов скелета, отражающих темпы роста самого организма. Интерканальярная решетка, составляющая основу скелета губки, достаточно однородна и в ней не обнаружены следы аналогичные "годовым - сезонным кольцам". Это может быть объяснено несколькими причинами: губки относительно коротко живущие организмы и при этом спикульный скелет - внутренний и поэтому не столь ярко отражает сезонность изменений среды, кроме того - при взрослении особи увеличивался объем (высота, толщина) скелета (интерканальярной решетки) и происходило некоторое перераспределение внутри организма слабо дифференцированных клеток и соответствующих им спикульных образований. Основываясь на установленных нами различиях в структуре спикульной решетки, считаем возможным, представить схему "гипотетического онтогенеза" вентрикулитид (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Gagnon, 1978; Van Kempen, 1983; Gottlieb, 1987).

Прикрепившаяся личинка постепенно приобретает уменьшенный облик будущей взрослой особи. У нее одновременно формируются ризоиды, бокал и стержень. В строении первых вентрикулитид, вероятно, преобладали ризоиды и стержень, в верхней части которого были слабо проявлены стенки бокала. По мере взросления пропорционально увеличивались параметры ризоидов и стержня, интенсивно развивался в высоту и в диаметре бокал. У некоторых губок в онтогенезе происходила задержка в формировании стержня или бокала. Следует учитывать, что ризоиды и стержень построены из призматических спикульных клеток и здесь доминируют продольные каналы, а бокал - из кубических клеток и ирригационная система представлена поперечными каналами. Это различие в строении отдельных участков скелета прослеживается и по наружной поверхности в изменении строения дермальной скульптуры: на поверхности ризоидов и стержня отчетливы только узкие протяженные остия, а в области бокала остия изометричных очертаний и упорядочено расположены, разделены ребрами и узлами ребер. Ближе к старческой стадии в скелете губок выражено увеличение отворота стенки или она обращена внутрь бокала, возрастает толщина стенки; элементы скульптуры теряют правильное расположение, особенно на парагастральной поверхности выше отворота стенки.

В основу схемы "гипотетического онтогенеза" положено строение ризопотерионин, вероятно, наиболее ранних представителей семейства. Отдельные элементы скелеты, присущие этим губкам, в той или иной степени встречаются у последующих форм, далеко отшед-

ших от "первоосновы". В качестве таковых рассматриваем систему ризоидов у некоторых вентрикулитин и короткий стержень у лепидоспонгий, наличие у них редких продольных каналов в основании скелета. В основании бокала большинства вентрикулитид в большей или меньшей степени присутствует ризоидная спикульная решетка (столь характерная для ризопотерионин), а в изменении скульптуры дермальной поверхности по высоте бокала прослеживаются те же тенденции, что и в рассмотренной схеме "гипотетического онтогенеза".

Вероятно, на определенной стадии развития вентрикулитид происходило "онтогенетическое дифференцирование" (Тимофеев-Ресовский и др., 1977) - от исходной формы развивались губки, в строении скелета которых все более преобладали только определенные элементы исходного скелета (бокал) и утрачивались другие (стержень). Так, в скелете представителей трибы вентрикулитин отсутствует стержень и не всегда явно развиты ризоиды, а у представителей микробластин также слабо проявлена система ризоидов и лишь у некоторых форм развит короткий стержень. Губки подсемейства ризопотерионины отличаются слабо развитым бокалом и отсутствует отворот стенки. Изложение материалов по филогенезу семейства предлагается в соответствии со схемами филогенетического развития вентрикулитид (см. рис. 7) и этапов морфогенеза (см. рис. 8).

**Позднеюрский этап.** Первые вентрикулитиды произошли, вероятно, в позднеюрское время от представителей Pachyteishismidae, изученных К. Циттелем (Zittel, 1877, 1878) и А. Шрамменом (Schrammen, 1912, 1924). Анализ структуры представителей пахитейсмид позволяет рассматривать в качестве предковых форм вентрикулитид некоторых губок рода Pachyteishisma Zittel (*P. carteri* Zittel). Вентрикулитиды представляли собой одно из направлений в дивергенции исходных признаков предковых форм, которое выражалось в упорядочивании параметров, очертаний и взаиморасположения элементов скульптуры, развитии ризоидной спикульной решетки и стержня. Возможно, уже в течение поздней юры от единой формы отделились две основные филогенетические ветви вентрикулитид. Первая связана с формированием скелета на основе развитой системы ризоидов и стержня, с соответствующим преобладанием системы продольных каналов (Rhizopoterioninae), а вторая определялась построением преимущественно бокаловидной части скелета с поперечными каналами (Ventriculitinae).

Из титон-берриасских отложений Крыма П.Н. Шемякин (1965) описал одну из наиболее древних форм вентрикулитид - *Rhizopoterion baidarensis* Schem., представляющую первую филогенетическую ветвь семейства - ризопотерионины. Неполной сохранности отпечатки, описанные как *Cephalites maximus* (Eichw.) из юрских глин Кавказа (Каракаш, 1912), трудно идентифицировать как таковые. Описанные во второй половине девятнадцатого века из волжских отложений Подмосковья некоторые формы вентрикулитид (*Cephalites*, *Ventriculites*) (Grautschold, 1861, 1862; Eichwald, 1861, 1865) рассматриваются в настоящее время в составе подотряда Hexastinosa (Герасимов, 1960, 1972). Таким образом, видовой состав семейства в это время был весьма ограничен.

**Раннемеловой этап. (берриас - ант).** В составе подсемейства Ventriculitinae выделились представители двух групп на уровне триб, в последующем длительное время дивергентно развивавшиеся. Произошло существенное разделение обладающих сходной системой поперечных каналов губок по степени организации элементов скульптуры. Появление новых филогенетических ветвей - Ventriculitini и Microblastini связывается с представителями рода *Ventriculites*.

У вентрикулитин более ярко проявился равномерно-линейный характер строения элементов дермальной скульптуры и сохранилось "шахматное" расположение остий на поверхности парагастра. У ранних вентрикулитин присутствуют ризоиды и редкие продольные каналы, характерные для губок подсемейства Rhizopoterioninae. Вентрикулитины исходно отличались от других представителей семейства массивностью скелета, большой толщиной и высотой стенки при относительно небольшом диаметре парагастральной полости (*Cephalites*).

Направления в изменении аналогичных признаков во второй появившейся группе, Microblastini, показательны на примере строения скелета первых ее представителей - *Microblastium*, *Sestrocladia*, *Lepidospongia*. Форма и размеры остий, а так же позитивных элементов, изменяются в значительных пределах; это уже преимущественно средние и тонкостенные формы с практически отсутствующей системой ризоидов известной для вентрикулитин и ризопотерионин. В составе микробластин обособленно развивается группа губок, у которых парагастральная полость закрыта кортексом (*Lepidospongia*), а строении скелета в той или иной степени присутствует ризоидная спикульная решетка и даже короткий стержень-ризоид. Все эти признаки во многом унаследованы от ризопотерионин.

В раннемеловое время оформились все три основные филогенетические ветви вентрикулитид (*Ventriculitini*, *Microblastini* и *Rhizopoterioninae*). Видовой состав триб и подсемейства по-прежнему ограничен несколькими видами.

**Среднемеловой этап (альб - коньяк).** Происходит относительно гетерохронная дивергенция признаков исходных родов, составлявших до этого времени основу филогенетических ветвей: *Microblastium* и *Rhizopoterion*. Существенно расширяется разнообразие

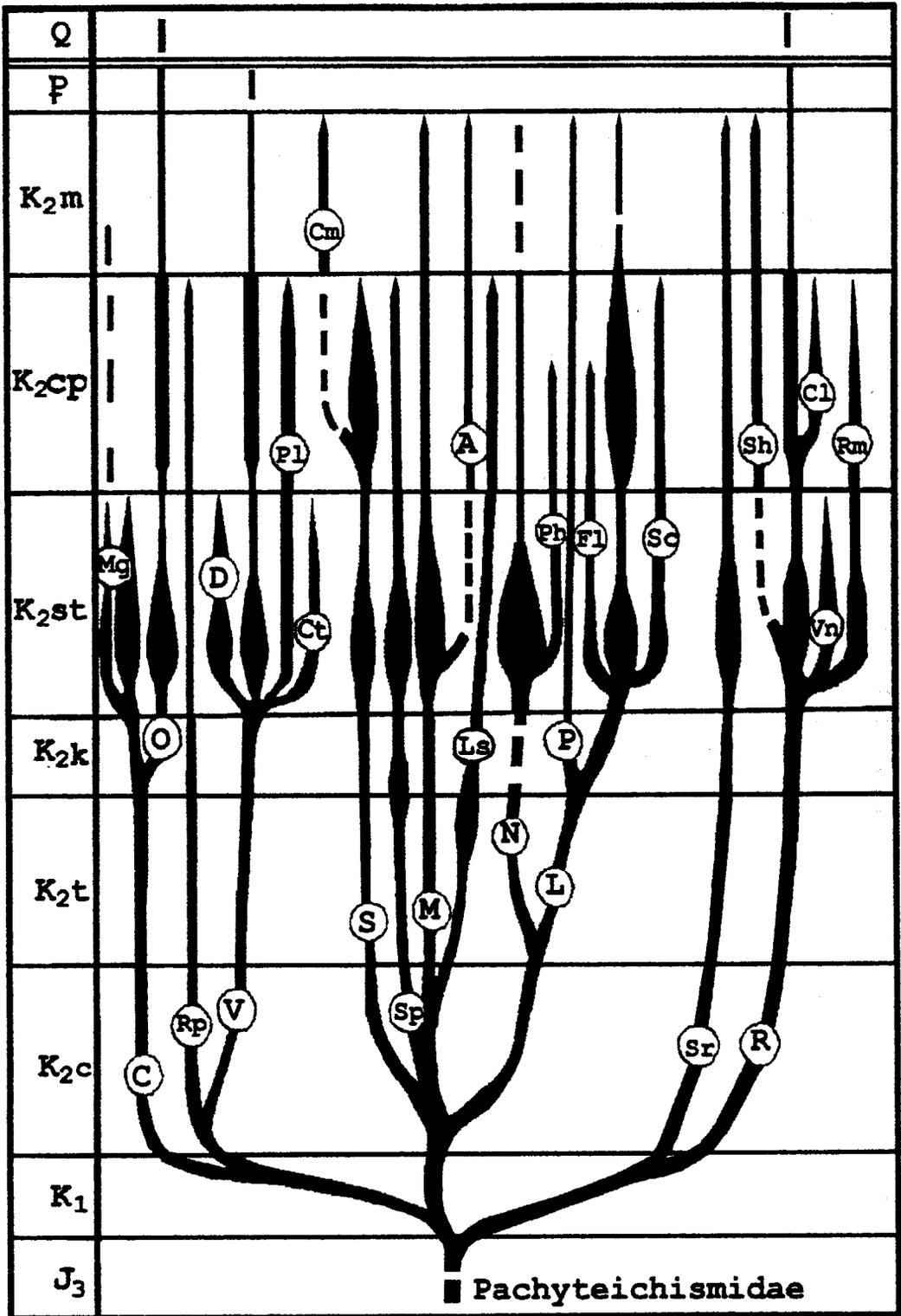


Рис. 7. Схема филогенетического развития вентрикулитид.  
 (Условные обозначения см. стр. 51).

Условные обозначения к рис. 7. Схема филогенетического развития венстрикулитид.

Триба Ventriculitini: C - Cephalites; Mg - Magniporites; O - Ortodiscus; Rp - Rhizopoterionopsis; V - Ventriculites; Ct - Contubernium; D - Divicalys; Pl - Pleuropyge.

Триба Microblastini: M - Microblastium; A - Actinocyclus; Cm - Communitectum; Ls - Leiostracosia; S - Sestrocladia; Sp - Sporadoscina; L - Lepidospongia; Fl - Flexurispongia; P - Porocyclus; Sc - Scapholites; N - Napaeana; Ph - Pachyeana.

Подсемейство Rhizopoterioninae: R - Rhizopoterion; Sr - Sororistirps; Cl - Columellus; Rm - Ramefossa; Sh - Schizorabdus; Vn - Vanistirps.



параметрических характеристик элементов скульптуры. Это наиболее заметно по изменению очертаний и размеров прозопор. В составе трех основных филогенетических ветвей вентрикулитид известны формы (род) с крупными прозопорами, и формы, у которых они отсутствуют. В частности, среди представителей микробластин этот ряд представляется следующим образом: *Microblastium* - *Lepidospongia* - *Naræana* - *Sestrocladia* (см. рис. 8). При этом получили развитие крайние направления в организации элементов скульптуры: строго упорядоченное (по параметрам и очертаниям) - *Leiostracosia* и иррегулярное расположение разнообразных по форме элементов - *Sporadoscinia*. В трех основных филогенетических ветвях появляются представители наиболее специализированного развития, с достаточно "идеальным" сочетанием строения дермальной скульптуры и габитуса скелета, дальняя дивергенция признаков у этих форм (*Sestrocladia*, *Sororistirps*, *Rhizopoteronopsis*) практически неизвестна, за исключением *Sestrocladia*, с которыми связывается более позднее формирование колониальных форм (см. рис. 8).

Филогенетическая ветвь вентрикулитин к этому времени состояла из двух далеко разошедшихся в развитии родов (см. рис. 9). *Cephalites* - невысокие толстостенные формы с крупными и грубыми элементами скульптуры; *Ventriculites* - конические среднестенные и высокие губки с более мелкими элементами скульптуры. От представителей первой группы в коньякском веке произошли *Ortodiscus* (Defretin-Lefranc, 1958) - толстостенные, но высокие губки с развитым отворотом стенки и слабо проявленным кортексом верхнего края. От вентрикулитов, в сеномане, отделилась узко специализированная колониальная форма *Rhizopoteronopsis* (Lachasse, 1943; Хмилевский, 1979), на протяжении своей истории представленная одним-двумя видами.

Интенсивная гетерохронная дивергенция признаков родового уровня происходила в составе трибы *Microblastini*. Активное развитие получили оба направления в составе микробластин - среди губок с дермальной и парагастральной скульптурой (*Microblastina*) и губок со "слепой" парагастральной полостью (*Lepidospongia*). В составе микробластин в сеномане выделяются губки без дермальных элементов скульптуры (*Sestrocladia*) и наоборот - с преобладающими в строении скульптуры крупными остиями, разнообразных очертаний (*Sporadoscinia*). В составе лепидоспонгин прослеживается тенденция к упорядочиванию в расположении, форме и размерах элементов дермальной скульптуры и уменьшению толщины стенок (см. рис. 10). В коньякское время среди лепидоспонгин обособляются формы со сложным сочетанием остий и узлов ребер дермальной скульптуры (*Pogocylus*) - это более тонкостенные и высокие губки и с широким отворотом.

В составе подсемейства *Rhizopoteroniinae* в начале этапа выделились губки, у которых в строении скелета преобладал бокал с равномерно-линейным расположением элементов скульптуры (*Sororistirps*). У этих губок развиты ризоиды, но отсутствует в привычном виде стержень, характерный для ризопотерионин (см. рис. 11). Представители *Sororistirps* существовали на протяжении длительного времени, но с ними не связано появление новых родов. В составе этого подсемейства на протяжении средне мелового этапа не происходило заметных изменений видового состава.

К началу сантонского века известно 11 родов, из них семь начали свое развитие в течение аптского - коньякского времени (см. рис. 7,8). Особенности филогенетического развития вентрикулитид и ограниченность материала не позволяют рассмотреть дивергенцию признаков более низкого порядка. Роды, как правило, в составе одного-двух видов, а изменения признаков видового уровня определяли новые направления в формировании родов.

**Позднемеловой этап. Сантонский подэтап.** Синхронная дивергенция признаков родового уровня обусловила появление близкородственных групп. Колоссальное разнообразие видового состава и большое количественное представительство сделало возможным рассмотрение тенденций видообразования. Для представителей трибы *Ventriculitini* это последний момент времени, когда в их составе выделялись новые роды: с цефалитами связывается появление *Magniporites*, отличающихся гипертрофированными параметрами скелета, поперечных каналов и элементов скульптуры.

Наиболее широко образование новых форм происходило в составе рода *Ventriculites* (см. рис. 9), причем два из трех новых подродов колониальные формы. Полимеризацией исходной цилиндрической формы бокала на общем основании скелета привела к образованию *Pleuroruge*. Более сложно построена фамилиатная колония *Contubernium*. Предполагается, что предковая форма для этих колоний могла быть в ряду *Ventriculites radiatus* - *V. cribrosus*. Появление представителей *Divicalus* связывается с проявлением к упорядочиванию формы и размеров элементов скульптуры, большей плотности в их расположении; по сравнению с предковыми формами - эти губки более высокие и тонкостенные. В составе трибы лишь группа колониальных губок представлены одним видом, так же как и гигантские *Magniporites*.

Среди *Cephalites* видообразование происходило по двум линиям от ранее существовавших *C. compresus* и *C. alternans*. От первой формы коротко цилиндрического облика за счет увеличения высоты бокала возникли *C. dubius*. Одновременное увеличение высоты и уменьшение диаметра бокала привело к появлению *C. costatus*. Тенденция к уменьшению

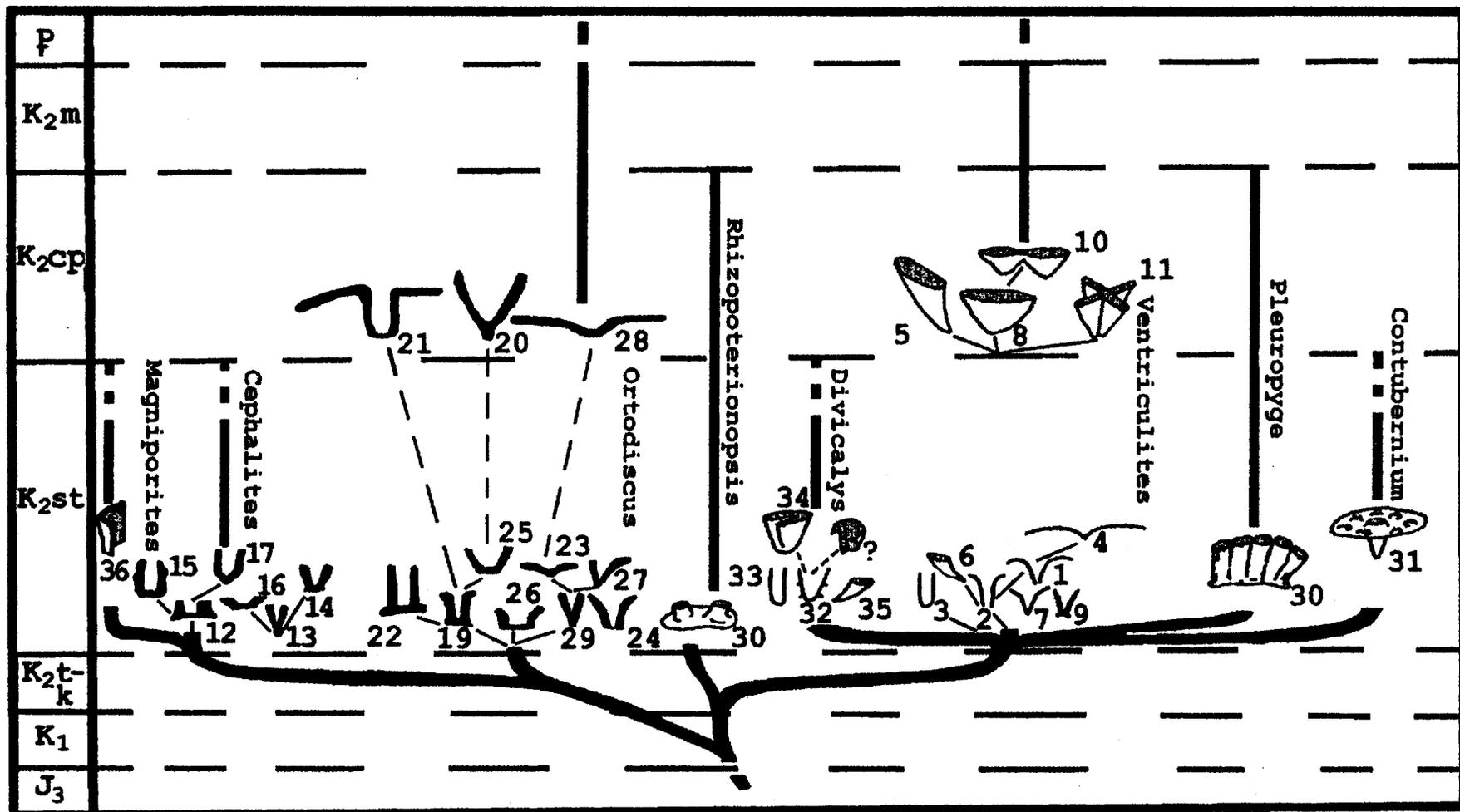


Рис. 9. Схема филогенетических отношений в трибе Ventriculitini.  
Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V.

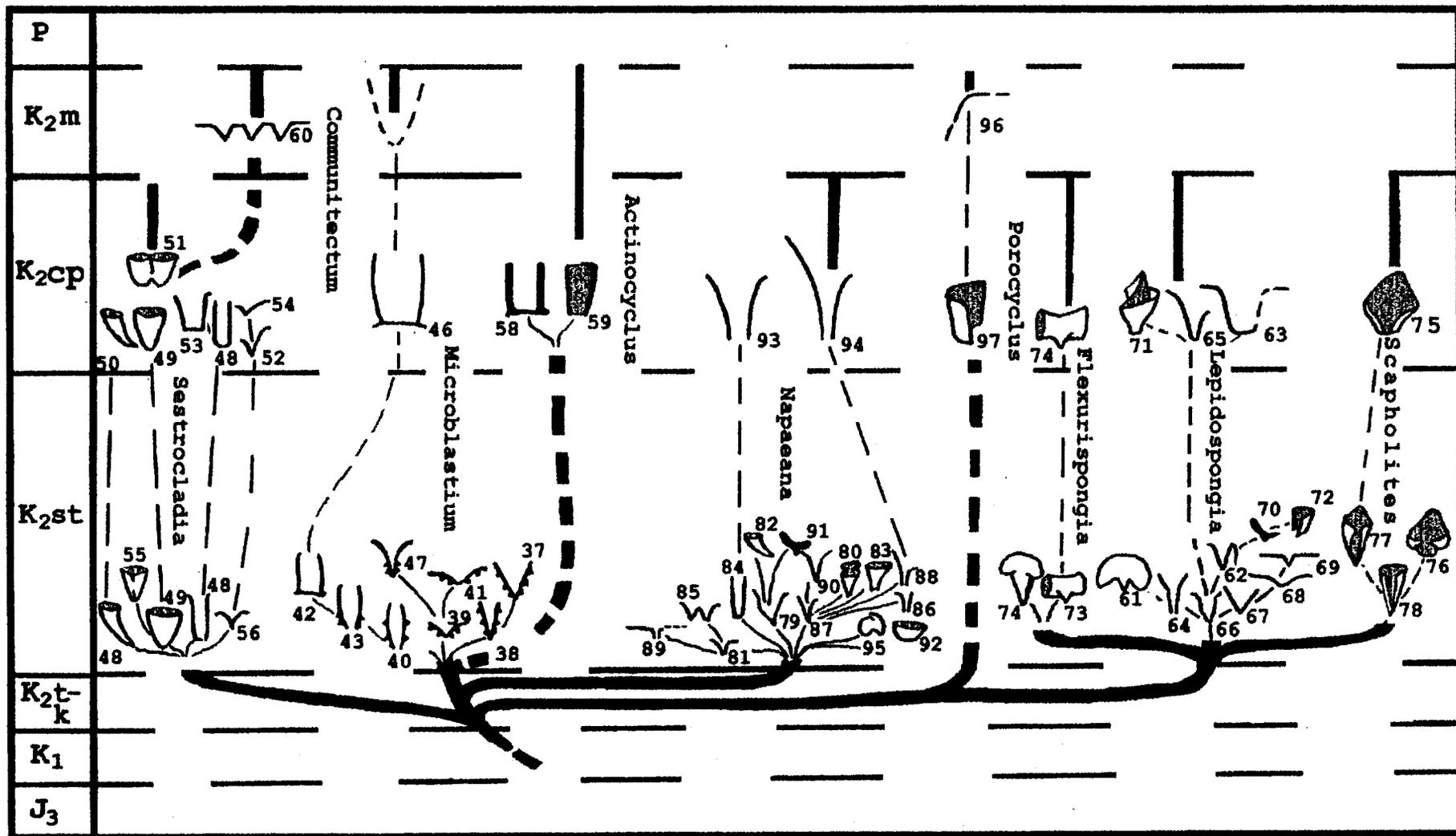


Рис. 10. Схема филогенетических отношений в трибе Microblastini. Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V.

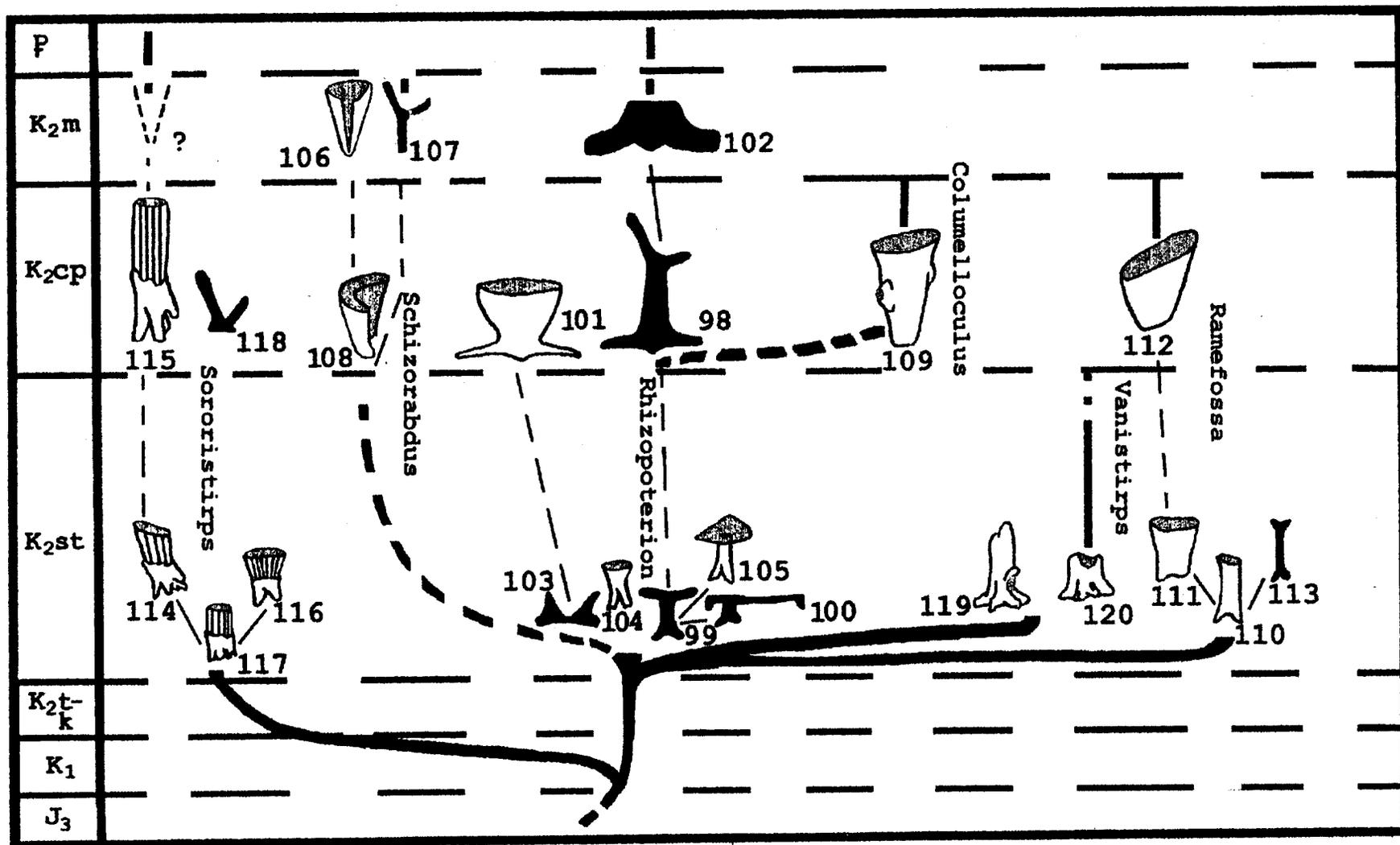


Рис. 11. Схема филогенетических отношений в трибе Rhizopoterioninae. Условные обозначения (наименования видов - номера фигур) см. табл. V.

высоты исходного изометричного конического бокала (*C. alternans*) и изменение положения стенок обусловило выделение вида *C. subtilis*. Возможно, ранее от *C. alternans* в связи с расширением диаметра бокала и изменением его высоты отделилась форма *C. capitatus* (см. рис. 9).

В составе рода *Ortodiscus* на видовом уровне происходили сходные явления. Наиболее показательны линии видов *O. pedester* - *O. stabilis* - *O. crassifius* и *O. artatus* - *O. uvekensis* - *O. similimultus*. В первом случае изменение исходного низкого цилиндрического бокала происходило в направлении увеличения высоты стенок и развития ризоидов (*O. stabilis*), а так же - увеличения диаметра бокала при изменении положения стенок (*O. crassifius*). Во втором случае изменение правильной конической формы бокала (*O. artatus*) тоже происходило в двух направлениях: первое связано с резким увеличением диаметра скелета и выполаживанием положения стенок (*O. uvekensis*), а второе - с развитием асимметричного бокала с односторонним отворотом (*O. similimultus*).

В составе двух других родов вентрикулитин, отличавшихся тонкостенностью, отмеченные тенденции проявились более отчетливо. Среди *Ventriculites* интересной представляется линия развития *V. striatus* - *V. cribrosus* - *V. successor*: в течение раннего сантона происходило постепенное уменьшение высоты при одновременном увеличении диаметра бокала за счет выполаживания стенок (см. рис. 9). В составе *Divicalys* появление новых видов связывается с проявлением трех независимых направлений: с которыми связывается появление изометричного цилиндрического (*D. bagaevkensis*), изогнутого (*D. obliquiformis*) и ширококонического бокалов (*D. costaflexuosus*). Представители последнего вида послужили основой для появления губок с ундулирующей стенкой бокала и, вероятно, с листообразным скелетом. В отличие от ранних дивикалисов новые формы отличаются отсутствием сучковидных ризоидов на поверхности бокала. В развитии вентрикулитин уже в сантонское время улавливается усиливающаяся регрессивная тенденция, к последним стадиям этапа вымерли представители четырех родов и сократился почти на половину видовой состав еще существовавших родов.

В составе трибы *Microblastini* в большей мере проявилась дивергенция признаков на видовом уровне, в массовом образовании форм в составе ранее существовавших родов. Редкие новые группы родового уровня: от сантонских ширококонических микробластуумов (*M. limatulum*) произошли, вероятно, достоверно известные в кампанское время *Astinocylus*; близкородственные группы появились на основе дивергенции исходного конического бокала с ундулирующими стенками (*Lepidospongia*) по двум противоположным тенденциям - смыкание противоположных стенок бокала, формирование трубообразного скелета с двумя "ложными" оскуломами (*Flexurispongia*) и развитие листообразных губок, при уменьшении высоты и толщины одного из секторов стенки бокала (*Scapholites*). Появление листообразных губок определено проявлением реотропизма, постепенным сокращением параметров сектора стенки бокала противоположного течению водных масс.

В составе рода *Sestrocladia* в сантонское время существовали видовые линии (Hinde, 1883), которые были известны и ранее. От ширококонических сестрокладий (*S. aspera*) позже произошли спонгии с субплоскими стенками и ромбовидным оскуломом (*S. obtusata*). Вероятно, ранее обособилась линия *S. exisa*, низких губок с пологими стенками бокала, давшие начало новым формам в кампанское время.

Отчетливо проявились три основные линии видообразования среди микробластуумов (см. рис. 10). Ранние изометричные цилиндрические губки (*M. cylindratum*) дали начало более крупным по высоте и диаметру бокала спонгиям (*M. ranticalex* - *M. limatulum*). С исходно чашеобразными губками (*M. khokhlovi*) связано одновременное появление еще более низких и широких (*M. lapiripaseus*) и высоких воронкообразных (*M. hiponopus*) форм. От ранних изометричных конических микробластин (*M. inodibilus*) произошли спонгии с более высоким и широким бокалом (*M. spinosum*). Во всех трех линиях прослеживается общая тенденция к увеличению высоты и диаметра бокала при сокращении толщины стенки, уменьшается и количество ризоидов: у ранних форм они распространены по всей высоте скелета, а у более поздних - в его основании или отсутствуют.

Широкое видообразование характерно и для рода *Narapeana* и наиболее многообразна линия конических форм. С ширококоническими губками (*N. striata*) связано более позднее выделение курватных (*N. obliqua*) и низких асимметричных форм (*N. indistincta*). Низкие изометричные напаеаны (*N. minutilis*) позже дали начало формам, которые рассматриваются на уровне автономий (*N. binidulus*) и губкам с очень широким горизонтальным отворотом стенки (*N. subplana*). Значительно количество вариаций исходного узкоконического бокала напаеан (*N. absoluta*) - с этим видом связывается появление асимметричных губок (*N. asymmetrica*, *N. contradictoria*), со сжатым бокалом (*N. compressa*) и с ундулирующей стенкой (*N. plicatorpunctata*). Обособленно развивались относительно толстостенные представители подрода *Pachyeana* (*P. fragmentalis*, *P. minorcosa*).

В составе рода *Lepidospongia* большинство новых видов составляют три основные линии, происходящие от первоначальной субконической губки с коротким отворотом стенки (*L. portesta*) (см. рис. 10). Одно из направлений выражено в преобладающем развитии стенок у продольно сжатого бокала (*L. paricrassa* - *L. rugosa*). Возможно, с дальнейшим развитием

данной линии связано появление подрода *Flexurispongia*. Другое направление прослеживается с большей убедительностью и связано с постепенным увеличением диаметра бокала, особенно за счет широкого горизонтального отворота стенки при уменьшении его высоты (*L. firma* - *L. explicata* - *L. aperta*). Губки, составляющие третью линию от *L. portesta* - это формы со все более усиливающейся асимметричностью бокала и одновременным уменьшением его высоты (*L. convoluta* - *L. gimiformis*). Вероятный результат подобных видоизменений - появление листообразных форм (*L. laxata*) и в дальнейшем - подрода *Scapholites*. Оба новых подрода не отличаются богатством видового состава. Среди флексуриспонгий известно два независимо существовавших вида (*F. involuta*, *F. supertarpha*), представляющие собой вариации смыкания противоположных стенок исходно различных по форме бокалов. Среди скафолитов исходной формой считаем изометричную коническую *S. dissecta*, от которой позднее произошли два вида - появление одного связывается с проявлением тенденции к сокращению величины одного сектора стенки и образованию листообразных форм (*S. comexpransa*), а выделение другого определено увеличением высоты скелета и смыканием периферийных краев вертикальной стенки (*S. concreta*).

Общая тенденция к возрастанию видообразования заметна и на примере подсемейства *Rhizopoterioninae* (см. рис. 11). Вероятно, некоторые сантонские представители рода *Rhizopoterion* дали начало родам *Vanistirps*, *Ramefossa* и *Schizorabdus* (последние достоверно известны с кампанского времени). Дивергенция признаков на родовом уровне происходила в двух направлениях. Первое определялось постепенным сокращением размеров продольных каналов и остий, размеров скелета (*Ramefossa*), что привело к появлению губок со слабо развитой системой каналов (остия отсутствуют) - *Vanistirps*. Второе направление связано с сокращением толщины и высоты сектора стенки бокала и образованием листообразных губок (*Schizorabdus*). Ванистирпсы вымерли еще в сантоне, рамефоссы - в кампане.

Видовой состав рода *Sorostirps* пополнился за счет форм со сжатым (*S. gaга*) и изогнутым (*S. radiata*) бокалом. Вероятно, их появление связывается с общей исходной формой с коротким цилиндрическим скелетом (*S. pertusa*). Вероятно, что курватные губки произошли ранее и представляли в сантонское время собственную линию развития. Многочислен видовой состав рода *Rhizopoterion*. Спонгии с коротким стержнем (*R. interruptum*) дали начало двум направлениям в изменении видовых признаков: в одном случае - резкое увеличение длины горизонтально ориентированных стенок бокала (*R. fungiforme*), а в другом - возрастание высоты стержня и отчетливое формирование асимметричного бокала (*R. cochlear*). Известны и отдельные линии развития (*R. santonicum*, *R. solumiforme*) не получившие в дальнейшем продолжения. Вероятно, от губок *R. interruptum* произошли ранние представители *Vanistirps* и *Ramefossa*. В первой родовой группе известно два вида, составляющие, очевидно, независимые линии (*V. caecitergum*, *V. semifera*) (см. рис. 11). В составе рода *Ramefossa* исходной формой являлась губка с изометричным субцилиндрическим скелетом (*R. multilinea*), а последующие изменения определялись двумя независимыми направлениями: уменьшением диаметра стержня и ризоидов, толщины стенки (*R. calamus*) и постепенным увеличением параметров плоскостятого бокала (*R. tenuireducta*).

Сантонский подэтап в развитии вентрикулитид можно охарактеризовать рядом общих моментов. 1. Происходит радиация признаков на видовом уровне, большинство видов представлено небольшим количеством особей. 2. Появляются подрода в составе родов *Lepidospongia* (*Flexurispongia*, *Scapholites*) и *Naracana* (*Pachycana*) и близкородственные рода в составе трибы *Ventriculitini* и подсемейства *Rhizopoterioninae*, что связывается с усиливающейся специализацией вновь появляющихся групп. 3. Завершение подэтапа впервые в истории вентрикулитид связывается с сокращением родового состава, вымирают представители пяти родов. 4. Проявляется неравномерность в развитии трех основных филогенетических ветвей семейства: если микробластыны и ризопотерионины испытывают период расцвета, то среди вентрикулитин явно прослеживается начало регрессивного этапа в их развитии. 6. В раннем сантоне проявляются тенденции конвергентного развития разных филогенетических ветвей семейства, к сближению морфологических признаков на видовом и родовом уровнях. В качестве примера приведем листообразные формы вентрикулитид: *Magniporites* - *Scapholites* - *Schizorabdus* и формы со сходным строением системы ризоидов: *Divalcalys* - *Microblastium*. 7. Линии развития видовых форм во многом сходны и часто определяются аналогичными тенденциями: увеличением диаметра и высоты бокала при сокращении толщины стенки. Спонгии все более принимают облик широкой субплоской чаши (*Ortodiscus*, *Ventriculites*, *Microblastium*) и уменьшается роль ризоидов в строении скелета (*Ortodiscus*, *Divalcalys*, *Microblastium*).

**Кампанский - маастрихтский подэтап.** Выделяется два момента в истории вентрикулитид: время относительной стабилизации филогенетического развития семейства (ранний кампан - начало позднего кампана) и последующая стадия вымирания почти всех представителей семейства (поздний кампан - маастрихт) (см. рис. 9-11). Первая часть подэтапа характеризуется практическим отсутствием новых родов и весьма незначительным видовым составом известных родов, но относительно немногочисленные виды богато представлены в количественном отношении.

Появление в кампане (*Columelloculus*) и маастрихте (*Communitectum*) новых родов полностью определяется тенденцией к образованию колоний. Полимеризация исходной конической формы среди губок *Sestrocladia* привела к появлению *Communitectum*, достоверно известных из маастрихтских отложений (см. рис. 10). От представителей рода *Rhizopoterion* произошли более сложно построенные *Columelloculus* (см. рис. 11).

Из четырех родов в составе трибы *Ventriculitini* в это время два - колониальные формы (*Rhizopoterionopsis*, *Pleurogyge*), как и прежде представлены одним видом. В составе рода *Ortodiscus* отчетливо прослеживается тенденция к видообразованию, проявившаяся еще в сантонское время, - во всех трех независимых видовых линиях происходит возрастание объема бокала. В одном случае это связано с возрастанием площади отворота стенки (*O. pedester* - *O. fragmentalis*) и одновременным уменьшением высоты скелета (*O. uvekensis* - *O. explanatus*), а в другом - с увеличением диаметра бокала (*O. crassifus* - *O. roculum*) (см. рис. 9).

Большинство кампанских форм *Ventriculites*, вероятно, родственно связаны с сантонской формой *V. striatus*. Исключение составляют губки с плоскостатым бокалом, которые произошли от ранних курватных форм (*V. obliquus* - *V. sterea*). В формообразовании кампанских венстрикулитов проявились та же тенденции, что и среди ранее рассмотренных ортодискусов - увеличение объема бокала и парагастральной полости. Различия сказались в направлении, по которым реализовалась эта тенденция. В одном случае это усиление ундуляции стенки до крестообразного облика парагастра (*V. cruciatus*), а в другом - формирование широкого субконического бокала но уже с выпуклыми стенками (*V. sculptus*). С последними формами связано дальнейшее появление автономных, по уровню организации, губок (*V. duplus*). Остатки ортодискусов, особенно венстрикулитов, в маастрихтских отложениях редки, хотя это одни из наиболее распространенных представителей спонгиофауны того времени.

Кампанские микробластинны многочисленны в видовом отношении, но в большинстве родов видовой состав сократился по сравнению с раннесантонским временем (см. рис. 10, 12). Так же как и среди венстрикулитин, в видообразовании микробластин прослеживается тенденция к увеличению высоты и диаметра бокала, но при этом усиливается асимметрия в строении скелета. Стабилен видовой состав *Sestrocladia*: семь видов известны в кампане, из них три появились еще в сантоне (*S. heteromorpha*, *S. aspera*, *S. curva*). Вероятно, от цилиндрических сестрокладий (*S. heteromorpha*) произошли губки с широким субконическим бокалом и плоским основанием (*S. сурторога*). Формирование все более низких и асимметричных губок с короткими стенками связывается с сантонскими первоначально изометричными спонгиями (*S. exisa* - *S. humilis* - *S. entis*). Среди сестрокладий от ширококонических форм сначала появились простейшие автономные, по уровню организации, губки (*S. aspera* - *S. gemina*), а впоследствии выделился самостоятельный род *Communitectum*, как результат множественной полимеризации исходного элемента с общим горизонтальным отворотом.

В составе рода *Microblastium* сохранилась лишь одна линия видообразования продолжающаяся с раннесантонского времени, с ней связано появление форм с очень тонкими стенками при значительном увеличении высоты и диаметра бокала, при этом утрачиваются ризоиды и становится субплоским основание скелета. Известен один вид, продолжающий линию *M. cylindratum* - *M. ranticicalix* - *M. limatulum* (см. рис. 10). В маастрихте еще встречаются остатки микробластииумов, но уже только в виде фрагментов (что свидетельствует о сохранении тенденции в развитии форм) и их видовой принадлежность не установлена.

Появление представителей рода *Actinosocylus*, ранее отделившихся от микробластииумов, определялось проявлением тенденции к упорядочиванию очертаний остий и их расположения. Известны две линии видообразования: формирование ширококонических высоких бокалов (*A. quadrangus*) и, вероятно, листообразных или с широким отворотом губок (*A. etis*). Ранние формы морфологически весьма сходны с кампанскими формами *Microblastium*. Отмеченные тенденции видообразования сохранились в маастрихтском веке, к концу которого актиноциклосы, как и микробластииумы, вымерли.

Последние представители рода *Narceana* (в большей степени известны представители подрода *Rachueana*), вымершего в кампанское время, характеризуют собой продолжение двух линий видообразования, общим для которых являлось увеличение высоты и диаметра скелета, постепенное приобретение губками воронкообразного облика. Среди толстостенных пахиан известно два вида: *P. сапрапа* продолжает линию развития изометричных спонгий, а *P. striatella* - линию асимметричных форм.

В составе рода *Pogocylus* в кампанское время известен вид *P. calvimontis* листообразного, вероятно, облика. В последующем, в маастрихтское время, эти губки дали начало формам с широким ортогональным отворотом (*P. сугменсис*). В конце маастрихта род прекратил свое существование.

Кампанские *Lepidospongia*, возможно, произошли от одной исходной формы (*L. rogesta*) с изометричным коническим бокалом и видообразование происходило, как и в сантонское время, по двум направлениям. С одним из них связано появление асимметричных скелетов со все более изогнутым бокалом (*L. conithalassina* - *L. concaveca*), а другое направ

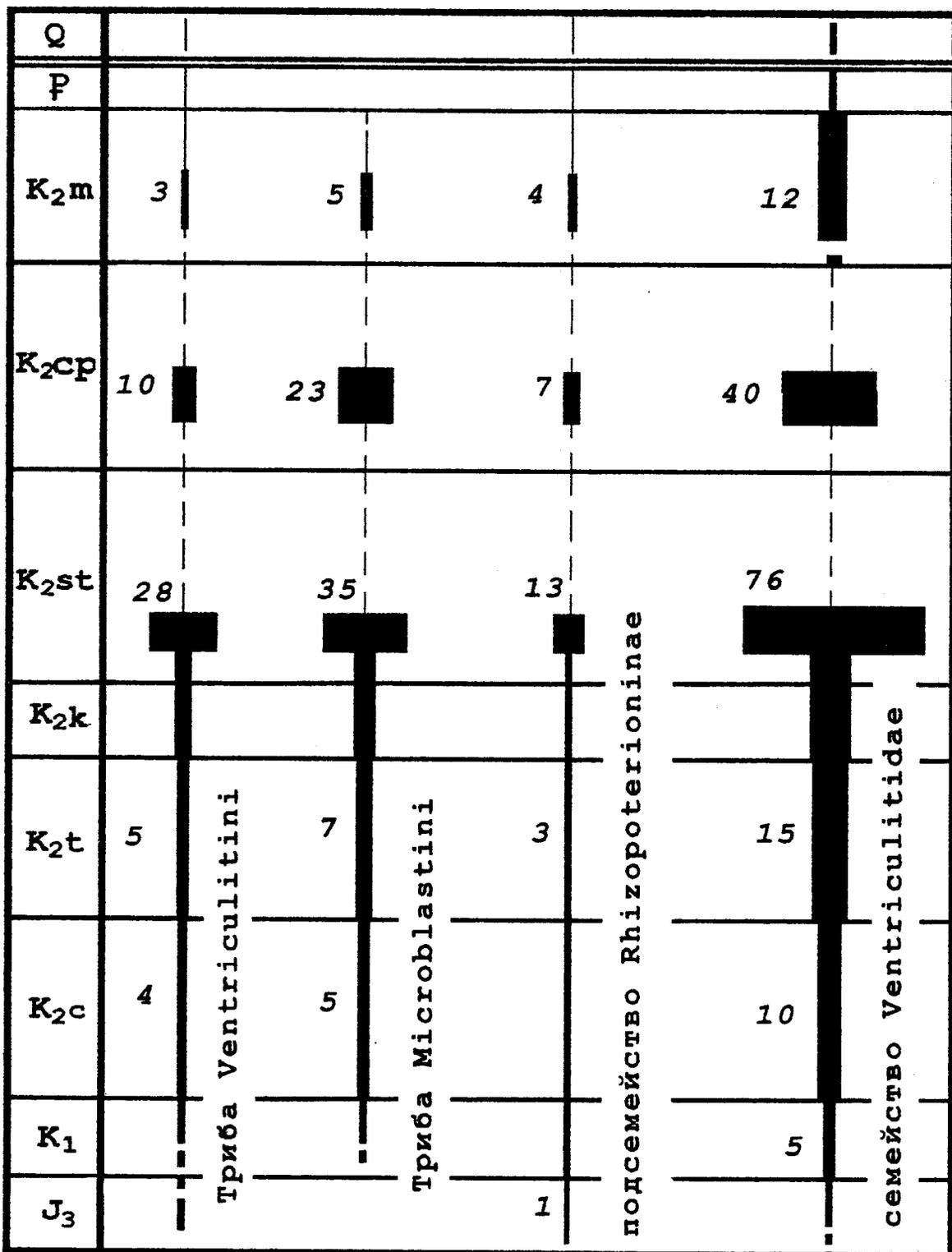


Рис. 12. Изменение количественного видового состава венстрикулитид (без представителей родов *Sporadoscina* и *Leiostracosia*; цифры - количество известных видов).

ление привело к формированию ширококонических бокалов с развитым ортогональным отворотом (*L. fragilis*) (см. рис. 10). Представители рода в маастрихте достоверно неизвестны. С продолжением тенденции к редуцированию секторов вертикальной стенки бокала и образованием листообразных форм связывается появление в кампанское время в составе рода *Scapholites* губки *S. shilovkensis*, которая представляет собой плоско изогнутую стенку с едва различимыми в ее основании периферийными краями. К концу кампана скафолиtesy, вероятно, вымерли. Из двух сантонских видов рода *Flexurispongia* в кампане известен лишь *L. involuta*, от более ранних форм отличается меньшими параметрами скелета. В маастрихте литофлексусы неизвестны. Таким образом, в маастрихте еще существовали четыре рода микробластий из 11 известных в кампанское время. Из палеоцена представители трибы достоверно неизвестны.

Отмеченные тенденции проявились и среди представителей подсемейства *Rhizopoterioninae*. По сравнению с сантоном состав родов сократился до одного-двух видов. Предком кампанских *Sororistirps* является *S. radiata*. Прослеживается однозначная тенденция к увеличению высоты узкоконического бокала, который становится более изометричным, уменьшается роль ризоидов в строении скелета (*S. tubiformis*). Отдельная линия в формообразовании *Sororistirps* - появление губок с асимметричным бокалом (*S. oblongua*), но это направление не получило дальнейшего развития. Проблематичные остатки губок, вероятно, принадлежащие представителям рода, известны из маастрихтских и палеоценовых отложений. В составе рода *Schizorabdus* известны две линии видообразования. С одной связано изменение листообразной формы губки с широко разомкнутыми краями (*S. varifolium*) до степени узкоконического бокала с узкой парагастральной щелью (*S. lybicus*). С развитием другой - определяется появление губок с листообразным стрижнем, в основании асимметричного бокала которых развито устье парагастра (*S. khmilevski*) (см. рис. 11).

Род *Rhizopoterion* известен в кампане в составе двух видов. Общей тенденцией в их развитии является увеличение параметров стержня и ризоидов. Появление *R. servicorne* рассматривается как результат поступательных изменений предковой формы *R. interruptum*, происходит обособление асимметричного бокала (см. рис. 11). Вид *R. imucalix* связан своим происхождением с *R. solumiforme*, отличаясь от него возросшей высотой стенок бокала и большим его диаметром. Различно построение системы ризоидов сантонских, кампанских и маастрихтских ризопотерионов; в частности - у кампанских форм она состоит из большого числа крупных ризоидов и в центре базалиса - один-два бугорка, а у сантонских форм ризоиды малочисленны, небольшие и парные, бугорки отсутствуют.

Обилие остатков *Rhizopoterion servicorne* (Goldf.) на территории юго-востока Восточно-Европейской платформы позволило выделить в составе этого вида три группы на уровне популяции. Их ареалы ограничены существовавшими естественными преградами - системами островов и отмелей. В строении скелета губок этих популяций изменяется соотношение диаметра стержня к его высоте: толстый стержень обычно короткий и тонкий, как правило, высокий; соответственно изменяется степень выраженности бокала и ризоидов. Выделены донская, саратовская и ульяновская популяции. В последующем линия развития этого вида была продолжена и в маастрихте известны формы с более толстым стержнем и отчетливо выраженным бугорком базалиса (*R. supralicharevi*). Остатки ризопотерионов известны из палеоценовых отложений и в литературе упоминается о современных представителях этого рода (Основы палеонтологии, 1962).

Колониальные *Columelloculus*, происхождение которых связано с ризопотерионами (*R. servicorne*), представлены одним видом (*C. triuterus*). Эти колонии фамилиатного типа вымерли к концу кампана. Единственный вид рода *Ramefossa* (*R. tarda*) характеризует собой продолжение тенденции к увеличению роли плоскожатого бокала в строении скелета и увеличение общей его массивности. В маастрихте представители рода неизвестны. К началу палеоцена из пяти существовавших в кампанское время родов ризопотерионин сохранился лишь один - *Rhizopoterion*.

Для кампанского - маастрихтского подэтапа характерно: 1. Усиление конвергентного развития вентрикулитид на видовом и родовом уровнях. 2. Появление новых родов вследствие специализации предковых форм по пути колониальности и образования листообразного скелета, развернутого бокала. 3. Преимущественное развитие спонгий с ирригационной системой состоящей из тонких каналов. 4. Отчетливая тенденция к увеличению высоты и диаметра бокала; кампанские вентрикулитиды в целом более толстостенные и более массивные формы, чем их сантонские предшественники. 5. В начале палеоцена из 25 родов вентрикулитид, известных в сантоне-кампане, существовали два рода *Ortodiscus*, *Rhizopoterion* и, возможно, *Sororistirps* (см. рис. 7, 8).

Этапы развития вентрикулитид в определенной степени соответствуют проявлениям событий глобального характера и максимум их таксономического разнообразия и количественного представительства соотносится со временем проявления средне-поздне меловой эвстазии (Первушов, 1991, 1995; Первушов, Иванов, 1995; Первушов и др., 1997а). В частности, сантонский и кампанский - маастрихтский подэтапы в истории спонгиофауны (см. рис. 13) на юго-востоке Восточно-Европейской платформы коррелируются с определенными

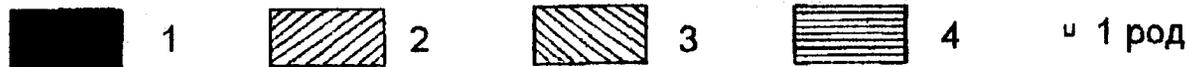
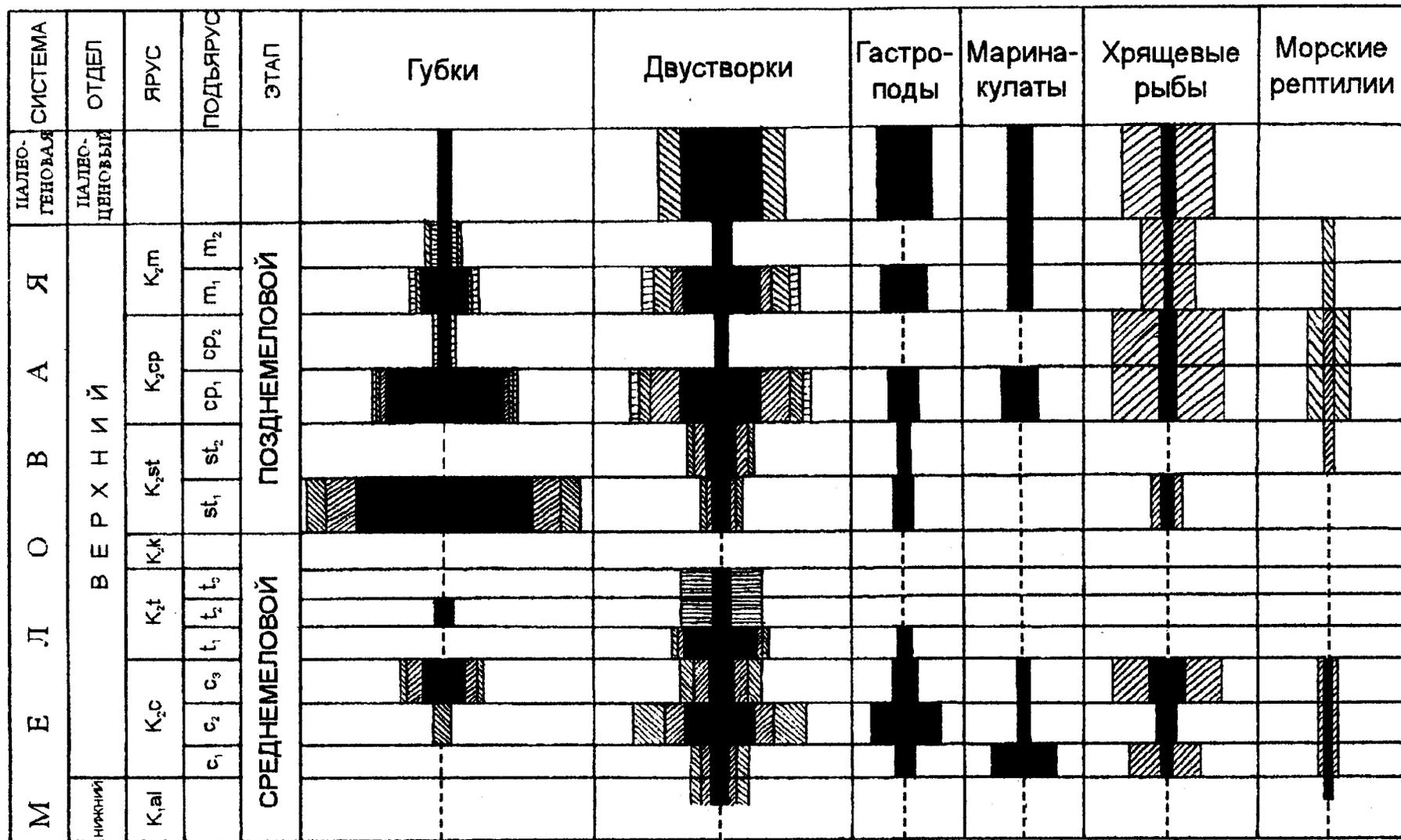


Рис. 13. Распространение изученных групп организмов правобережного Поволжья на протяжении средне- и поздне мелового времени. Условные обозначения. Губки: гексактинеллиды: 1- *Lychniscosa*, 2- *Hexactinosa*; 3- *Demospongia*, 4- *Inozoa*; двустворки: 1- *Ostreoida*, 2- *Pectinoida*, 3- *Heterodonta*, 4- *Pteroida*; хрящевые рыбы: 1- химеры, 2- селяки; морские рептилии: 1- иктиозавры, 2- плезиозавры, 3- мозазавры (по Первушову и др., 1997а).

циклами в осадконакоплении в этом регионе и особенностями расселения здесь двустворчатых моллюсков, маринакулат, хрящевых рыб, головоногих моллюсков и морских рептилий (Дорофеева, Собецкий, 1982; Собецкий, 1985; Джалилов, 1988; Иванов, 1995).

Историю существования венстрикулитид можно рассматривать как ряд последовательных этапов дивергенции некоторых признаков, характеризующихся определенной таксономической значимостью. Так, дивергенция первого порядка - выделение в составе семейства двух групп (подсемейства *Ventriculitinae* и *Rhizopoterioninae*) с преимущественным развитием бокала и стержня, с соответствующим строением каналов и интерканальярной спиккулярной решетки. Дивергенция второго порядка проявилась среди венстрикулитин (трибы *Ventriculitini* и *Microblastini*) и связана с появлением губок с различной организацией элементов дермальной скульптуры, но с аналогичным построением поперечных каналов. Следующий уровень дивергенции связывается с наличием на парагастральной поверхности элементов скульптуры или кортекса, при сходном типе строения элементов дермальной скульптуры, что характерно для представителей микробластин и привело к выделению группы на уровне подтриб (*Microblastina*, *Lepidospongia*). Появление групп на уровне рода определялось последующей дивергенцией признаков определяющих изменение морфологии скелета и соответственно - плотность расположения элементов дермальной скульптуры и их очертания. Изменения данных признаков происходили в составе триб и подсемейства: от форм с очень крупными остиями до губок, у которых элементы дермальной скульптуры не выражены (*Magniporites* - *Divicalys*; *Actinocyclus* - *Sestrocladia*; *Rhizopoterion* - *Vanistirps*), соответственно изменяется (уменьшается) и толщина стенок. Некоторые изменения в морфологии скелета, в частности - появление листообразных форм (*Scapholites*) и губок с полузакрытым оскуломом (*Flexurispongia*), при сохранении характеристик рода (дермальной скульптуры и толщины стенки), вероятно, соответствует вариации этого признака на более низком уровне (подрод). Возможно, с дивергенцией признаков этого уровня можно соотнести и формирование некоторых «колониальных» форм. Дивергенция признаков на родовом (подродовом) уровне происходила гетерохронно (группа близкородственных родов в составе *Rhizopoterioninae*) или синхронно (группы родов *Ventriculites*, *Lepidospongia*, сантонское время). Впоследствии на видовом и родовом уровнях проявилась тенденция к формированию сходных признаков, явление конвергенции среди губок отчетливо прослеживается в сантонское, кампанское и маастрихтское время.

В большинстве случаев соотношение характера строения скульптуры и морфологии скелета губок достаточно оптимально и в этом случае происходит вариация признаков более низкого порядка: параметров и формы бокала, стержня. Это дивергенция признаков видового уровня.

Вероятно, в моменты кратковременных инвазий среди кремневых губок преобладал процесс филетического и симпатрического видообразования. На этапах равновесного развития губковых сообществ появление новых видов в большей степени было связано с географически обособленными популяциями. В филогенезе семейства проявляется неравномерность развития основных составляющих его ветвей, прослеживаются моменты дивергенции, гетерохронного параллелизма и конвергенции признаков на уровне вида и рода.

## ТАФОНОМИЯ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК

При рассмотрении верхнемеловых отложений юго-востока Русской плиты все чаще уделяется внимание разработке методик изучения типов захоронений или тафономии отдельных групп ископаемых организмов (Пославская, 1974; Собецкий, 1978; Бондарева, Пославская, 1980; Савчинская, 1982; Бионмия..., 1985). Проблемы тафономии губок и скопелений их остатков практически не рассматривались. При проведении тафономического анализа местонахождений губок рассматриваемого региона (Первушов, 1989) использованы принципы классификации захоронений морских беспозвоночных (Собецкий, 1978; Янин, 1983, 1990), а также материалы исследований Р.Ф. Геккера (1983) и Б.П. Марковского (1966).

Находки спонгий в Поволжье известны из всех ярусов верхнего мела, но количество, видовой состав и характер сохранности губок в местонахождениях каждого стратиграфического уровня существенно различны. Большая часть губок собрана из фосфоритовых горизонтов, широко распространенных по юго-востоку и югу Русской плиты, которые в зависимости от преобладания в них остатков тех или иных фоссилий известны как "акулевые", "рептилиевые" и "губковые" (Камышева-Елпатьевская, 1951; Морозов, 1962; Семенов, 1989). Выделено несколько основных типов захоронений губок в верхнемеловых отложениях данного региона: аллохтонные (концентрированные) захоронения; двух подтипов - гетерохронные и синхронные; субавтохтонные захоронения, также двух подтипов: параавтохтонные (конденсированные) и концентрированно-конденсированные; автохтонные захоронения. В биогенных образованиях сложной истории развития (сантонский губковый горизонт в районе Саратова) можно проследить в небольшом по мощности интервале (около 1-1,5 м) закономерную смену нескольких типов захоронений губок. Собственно условия обитания большинства губок предопределили редкую встречаемость их остатков в автохтонном положении, особенно учитывая морфологические особенности губок, существовавших в относительно приглублых условиях - высокие, тонкие и ветвистые, с отворотами.

Аллохтонные гетерохронные захоронения приурочены к нижней части терригенно-карбонатных отложений ("сурка") туронского яруса и фосфоритовому горизонту в их основании. Общая мощность образований, содержащих данный ориктокомплекс, около 1 м, фосфоритового горизонта - до 0,1 - 0,15 м. Здесь известны редкие остатки мелких форм гексактинелид (*Plocoscyphia*, *Etheridgea*, *Polyscyphia*) и, вероятно, демоспонгий, отличающиеся плохой сохранностью. Обычно это сильно фосфатизированные фрагменты скелетов, часто окатаны и со следами биозрозии. Поэтому материал трудно определить. Остатки губок большей частью переотложены из верхнесеноманских отложений и мало заметны в составе ориктокомплекса, среди переотложенных ядер моллюсков, зубов и костных остатков хрящевых рыб и морских рептилий, здесь же автохтонно и субавтохтонно захоронены остатки устриц и ростры белемнитов. Этот тип захоронения известен в южных частях региона (р/п Красный Яр, с. Меловатка), что определяется скорее всего ареалом позднесеноманских спонгиофаун. Локальное распространение захоронений подобного типа известно в основании верхнесеноманских отложений (с. Меловатка), где в фосфоритовом горизонте, наполненном остатками моллюсковой фауны разной степени сохранности, найдены переотложенные фрагменты фосфатизированных стеблей демоспонгий из среднего сеномана.

Аллохтонные синхронные захоронения более известны и широко распространены: обычно это маломощные, линзовидные или очень рассеянные фосфоритовые горизонты в основании отложений подъярусов (верхний сеноман, большая часть [по площади] сантонского губкового горизонта) и зон (в составе нижнего маастрихта). Мощность - первые сантиметры. Известные различия между ними определяются концентрированным или рассеянным положением остатков. В первом случае, остатки губок сильно фосфатизированы, часто окатаны и обычно фрагментированы, но при этом занимают заметное место в составе ориктоценоза, а порой и доминируют (нижний маастрихт). К этому типу захоронений относится широко распространенный, на большей части юга Русской плиты, нижнесантонский "губковый горизонт", за исключением отдельных участков, которые рассматриваются ниже. Рассеянные захоронения губок обнаружены в отложениях верхнего сеномана (местонахождения "Меловатка - 7 и -9") сильно насыщены фосфоритовыми окатышами и желваками нескольких генераций, при опробовании этого интервала были впервые обнаружены остатки губок. Они отличаются разной степенью сохранности малорослых форм - от фрагментов до форм полной сохранности, в разной степени фосфатизированные, но преимущественно слабо. Особенностью ориктокомплекса является слабое проявление окатанности и отсутствие губок в фосфоритовых агрегатах, что делает скелет доступным для изучения. В этом случае остатки губок заметно преобладают в составе ориктокомплексов, где также известны субавтохтонно захороненные устрицы, брахиоподы и гастроподы, элементы скелета морских позвоночных и редкие фрагменты древесины.

Субавтохтонные параавтохтонные (конденсированные) захоронения известны главным образом в отложениях кампанском ярусе и недавно выявлены среди среднесеноманских образований. "Губковые горизонты" широко известны в пределах Европы, хотя на востоке этой территории как таковые не описывались, залегают в основании нижнего и чаще - верхнего кампана. Ориктокомплекс отличается бедностью, но удивительной постоянностью (три-

пять видов) таксономического состава, но при этом характеризуются выдержанным распространением в пределах акваторий Европейской палеобиогеографической области (Колтыпин, 1957; Морозов, 1962; Hurcevic, 1968; Глазунова, 1972; Ulbrich, 1976; Собоцкий, 1978; Савчинская, 1982; Найдин и др., 1984, 1986; Бионмия..., 1985). Скелеты губок залегают в карбонатно-терригенных породах, обогащенных глауконитом и фосфоритово-карбонатными окатышами. Скелеты слабо фрагментированы, стержень и бокал располагаются рядом с горизонтально развитой системой ризоидов - что наиболее характерно для представителей вида *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.). У форм с широким отворотом стенки (*Ortodiscus fragmentalis* (Schram.)), при их захоронении, участки отворота обычно фрагментируются. Они чаще встречаются в виде фрагментов, иногда сохраняются рядом с ризоидами. Тонкостенные скелеты (*Microblastium*, *Naracana*, *Sestrocladia*) часто слабо деформированы, со сжатыми стенками. Тонкие, а порой и толстые, стенки, небольшой диаметр стержня при значительной высоте часто ажурного скелета - предопределяли естественную фрагментацию скелета после гибели организма. Фосфатизация слабая, обычно неравномерная в разных местонахождениях, поэтому рецентная сохранность фоссилий обычно плохая. В некоторых случаях в верхних интервалах этих образований фосфатные образования отсутствуют; с остатками губок, фрагментами их скелетов связаны пятна прокремнения вмещающей породы. Здесь же встречены остатки устриц, часто поселявшихся на скелетах губок, и гастропод (северная часть г. Саратов, с. Мезино-Лапшиновка). Аналогичные образования, но представленные фосфатизированными скелетами демоспонгий (*Jerea rugiformis*), описаны из среднего сеномана (р/п Красный Яр). Демоспонгии составляют значительную часть ориктоценоза, где известны остатки брюхоногих и редких двустворчатых моллюсков, морских позвоночных. Образование данных ориктоценозов происходило при относительно быстром захоронении, без перемещения остатков организмов, составивших существовавшие короткое время эпибентосные моновидовые поселения, типа "губково-моллюсковых лугов". Мощности этих образований от первых сантиметров до 0,2 - 0,3 м.

Субавтохтонные захоронения концентрированно-конденсированного типа обусловлены длительным формированием губково-моллюсковых поселений в прибрежных зонах островных отмелей (г. Саратов) и континентальной суши (Прихоперский район: с. с. Пады, Большой Мелик). В составе ориктоценоза преобладают фрагменты и полные скелеты губок, он известен в литературе как сантонский "губковый горизонт" и в том или ином виде известен почти по всей территории юго-востока Русской плиты и сопряженных территорий (Колтыпин, 1957; Malecki, 1980; Савчинская, 1982; Атлас..., 1987). В Поволжье зарегистрировано более 60 местонахождений губок из нижнесантонских отложений.

Начало формирования этого "губкового горизонта" в Поволжье можно считать одновременным, но длительность и особенности его накопления в отдельных районах были различны. Наиболее прост и таксономически беден этот комплекс севернее (г. Хвалынский, с. Климовка, р/п Красный Шадым, Сенгилеевские горы) и южнее (с.с. Нижняя Банновка, Сплавнуха, Меловатка, г. Жирновск и т.д.) широты городов Саратов - Балашов, где сантонские отложения залегают на породах турунского и реже коньякского возраста. В составе ориктокомплекса три-пять и реже до десяти родов гексактинеллид (*Etheridgea*, *Becksia*, *Labyrintholites*, *Plocoscyphia*, *Polyscyphia*, *Coelortyrium*). Из венстрикулитид чаще встречаются *Serphalites*, *Ortodiscus*, *Microblastium*. Скелеты губок сильно фосфатизированы, фрагментированы, порой окатаны до степени гальки, иногда со следами активной биоэрозии (с. с. Меловатка, Сплавнуха). Остатки губок часто невозможно диагностировать детальнее родовой принадлежности. Эти участки формирования сантонского "губкового горизонта" рассматриваются как аллохтонное, обычно синхронное, концентрированное захоронение, о чем упоминалось выше. Мощности горизонта до 0,1 - 0,2 м.

"Губковый горизонт" в пределах двух субмеридиональных зон, Прихоперской и Саратовской, изменяется по составу и структуре, по разрезу и по латерали, в последнем случае - и по мощности (от 0,15 м до 1,0 - 1,3 м). Залегает на размывтых отложениях верхнего и среднего сеномана, насыщенность остатками губок от 30% до 80%. Нижняя часть горизонт формировалась в условиях интенсивных течений и по сути аналогична строению этого горизонта на большей территории региона. Доминируют неоднократно переотложенные сильно фосфатизированные скелеты и часто их фрагменты (*Etheridgea*, *Becksia*, *Labyrintholites*, *Plocoscyphia* и *Serphalites*); здесь же большое количество фосфоритовых окатышей, ядра моллюсков, раковины брахиопод и редкие сохранившиеся при переотложении фрагменты призматического слоя иноцерамусов. Переход к средней части горизонта постепенный и не всегда определим. В этом интервале фосфатизация скелетов губок значительно слабее; появляются захоронения губок в прижизненном положении и субавтохтонного типа. Даже крупные тонкостенные скелеты, испытавшие некоторое перемещение, полной сохранности или слабо фрагментированы (*Ventriculites*, *Ortodiscus*).

Возрастает таксономическое разнообразие губок (Морозов, 1962; Пославская, 1974). Здесь же раковины брахиопод и двустворчатых моллюсков, иногда в виде гроздеобразных сростков на фрагментах скелетов губок и фосфоритовых желваках, створки устриц сросшиеся порой вместе по два-три экземпляра; редки находки ядер наутилусов, ростров белемнитов

и панцирей морских ежей. Прикрепление ко вторичному субстрату, кроме брахиопод и устриц (*Spondylus*, *Ostrea*), червей-трубкожилов стало характерно и для гексактинеллид, которые крепились к раковинам устриц, иноцерамусов и фрагментам погибших губок (*Plocoscyphia*, *Labyrintholites*, *Guettardiscyphia*) (Первушов, 1984). К западинам в рельефе дна приурочены автохтонные и параавтохтонные захоронения тонкостенных, ветвистых и грибовидных форм (*Naraeana*, *Sestrocladia*, *Rhizopoterion*, *Coeloptychium*).

Верхняя часть горизонта сложена более глинистыми и слабо окремнелыми известняками и относительно бедна остатками беспозвоночных. Ориктокомплекс губок однообразен и сократилось таксономическое разнообразие, здесь преимущественно тонкостенные и высокие листовидные и ветвистые гексактинеллиды (*Aphrocallistes*, *Lepidospongia*, *Scapholites*, *Leptorhagmiidae*) и массивные демоспонгии (*Phylodermia*, *Selliscotho*n). Скелеты спонгий почти или слабо фосфатизированы, но чаще выполнены гидроокислами железа и агрегатами марказита (*Phylodermia incrassata* (Grier.)). Захоронения спонгий преимущественно в горизонтальном положении определяется слабым прикреплением к субстрату и естественным падением скелета (центр тяжести у многих губок находился выше середины высоты тела) после гибели организма при перемещении придонных водных масс. Редки тонкие раковины двустворок. Таким образом, для нижней части "губкового горизонта" Прихоперского и Саратовского районов, характерен аллохтонный гетерохронный (концентрированный) тип захоронения, а для среднего и верхнего интервалов - автохтонный и субавтохтонный неравномерно рассеянный (конденсированный). Формирование этого губкового ориктокомплекса продолжалось значительно большее время, чем большая часть "губкового горизонта" на остальной территории Поволжья.

Автохтонные захоронения губок значительно меньше известны, так как в этих случаях их скелеты трудно обнаруживаются и выделяются из разреза, а сохранность остатков обычно не позволяет определить их таксономическую принадлежность детальнее рода. Приурочены подобные захоронения губок к карбонатным, карбонатно-глинистым и реже силицитового состава породам туронского, (?)коньякского, кампанского, маастрихтского и верхней части нижнесантонского подъяруса (верхние интервалы "губкового горизонта" в приглубых условиях - с. с. Пудовкино, Нижняя Банновка). Исключительно к автохтонным захоронениям приурочены остатки инозой, известковые формы губок. Скелеты гексактинеллид в этом случае характеризуются большими размерами и ветвистыми, кустистыми очертаниями в прижизненном положении, скелет сложен обычно гидроокислами железа, реже с ними связаны пятна прокременения (*Plocoscyphia*, *Coeloptychiidae*, *Aphrocallistes*, *Microblastium*). Остатки губок равномерно рассеяны или слабо конденсированы в небольшом интервале разреза в виде двух-трех выдержанных прослоев, которые сопоставимы с верхними интервалами Саратовского "губкового горизонта" (нижний сантон) по условиям образования и типу захоронения.

Отмечено явление селективной сохранности скелетов губок. Некоторые формы весьма "приспособлены" к сохранению габитуса скелета при неоднократном переотложении после гибели организма. Это характерно для губок существовавших в условиях верхней сублиторали: невысокие, призматические и толкостенные, без излишеств в строении бокала (*Etheridgea*, *Becksia*, *Cephalites*, некоторые *Microblastium* и *Labyrintholites*). Они сохраняются в почти неизменном виде, даже превратившись в гальку.

Тонкостенные и обычно высокие губки, ветвистые и кустистые, на высоком стержне и листообразные формы очень редко встречаются в полной сохранности даже в автохтонном положении. Многие из них не были известны или описывались в составе сборных таксонов, таким образом данные формы как бы исчезали при исследовании местонахождений, что оказалось существенным при таксономическом анализе ориктокомплекса на родовом и видовом уровне.

Среди ранее неопределимого, фрагментарного материала выделены целостные скелеты полуразвернутых форм (*Scapholites*, *Magniporites*, *Schizorabdus*) и много остатков спонгий в последующем определенных до вида в составе родов *Divicalys*, *Naraeana*, *Lepidospongia*, *Rhizopoterion*. Представители некоторых видов обычно известны лишь по отдельным, характерным участкам скелета. *Ortodiscus fragmentalis* представлен в основном фрагментами широкого отворота стенки, *Ortodiscus stabilis* - только базальной частью бокала; а губки *Actiposcyclus* и *Pogocyclus* описаны по плоским фрагментам стенки и участкам основания бокала. Частным проявлением селективной сохранности является отсутствие в ориктокомплексах скелетов ювенильных форм губок.

После гибели организма скелет губок и особенно плоские его элементы служили вторичным субстратом для прикрепления устриц, червей-трубкожилов, брахиопод и губок (Геккер, 1935; Ziegler, 1964, Марковский, 1966; Савчинская, 1982; Первушов, 1984, 1989; Иванов, Первушов, 1997). Известны случаи, когда размеры "поселенца" со временем намного превышали размеры фрагмента-субстрата. Отмечена некоторая закономерность в поселении разных групп организмов на остатках губок. *Spondylus*, *Lopha*, *Ostrea* предпочтительно развивались на субплоских элементах *Ventriculites*, *Ortodiscus*, *Guettardiscyphia*, а брахиоподы,

серпулиды - на губках с более сложной и неровной поверхностью - *Becksia*, *Placoscyphia*, что во многом определялось формой и размерами "поселенцев".

Помимо биостратиграфических особенностей захоронений губок отметим некоторые наблюдения по фоссилизации их остатков. Как уже отмечалось, многие остатки гексакинетелид Поволжья отличаются очень хорошей сохранностью благодаря сильной фосфатизации скелета, если не было последующего переотложения. Остатки демоспонгий известны только фосфатизированными, в большей или меньшей степени (в отложениях сеномана, сантона и кампана). Проведенные исследования конденсированно-концентрированных захоронений в верхнемеловых отложениях Поволжья (при грантовой поддержке программы "Университеты России" - МГГА) показали, в частности, что стадии максимального фосфатонакопления и фосфоритообразования совпадали с моментами широкого развития эпибиентосных поселений.

Многие формы сохранились только благодаря фосфатизации и последующему быстрому захоронению. Фосфатные соединения коагулировали, выпадали из раствора, близ поверхности "осадок - зона взвеси", которую обычно и заселяли сестонофаги разной этажности и ползающие детритофаги. Для этой, верхней, поверхности осадка обычно свойственно обилие водорослей и микроорганизмов катализирующих процесс фоссилизации - фосфатизации. При этом некоторые организмы и их остатки (в том числе и скелетные) "активно" сорбировали фосфатные соединения - капролиты, костный материал и губки; а некоторые едва поддавались подобной фоссилизации, это формы с арагонитовым скелетом - ростры белемнитов, раковины иноцерамусов. Вероятно, в некоторых случаях формирование фосфатонасыщенной среды в придонных условиях служило причиной гибели губок и "мумифицировании" их в идеальном виде.

Дальнейшая история фосфатизированных остатков (сантонский "губковый горизонт") была весьма различной. В одном случае - относительно быстрое захоронение (г. Саратов), в другом - постепенное растворение верхней части фосфатизированных скелетов (со следами биоэрозии) (с. Большой Мелик), упавших боком в осадок при ламинарных течениях. В некоторых случаях остатки губок превращались в неоднократно фосфатизированную гальку, до неузнаваемости обработанную камнеточечками (с. Меловатка).

У фосфатизированных остатков губок вещество спикул часто замещено глауконитом и апатит-фосфатом. Реже спикулы сложены модификациями кальцита, что характерно для кортекса. Железистые псевдоморфозы по губкам, а также скелеты, выполненные марказитом, спикульной решеткой не содержат (подобный тип сохранности описан для маастрихтских отложений Правобережного Поволжья, с. с. Невежино, Нижняя Банновка, южная часть г. Саратова). На разных стадиях перераспределения кремнистого вещества скелета погибших губок, форма сохранности скелета и спикульной решетки изменяется от идеальной до едва уловимых контуров, "теней" скелетов в окремнелых участках породы. В Поволжье подобные явления характерны для кампанских отложений (с. с. Сплавнуха, Мезино-Лашпиновка). Остатки инозой сохраняют скелет из тонковолокнистого кальцита и лишь иногда с ними связаны кремневые стержни. Спикульная решетка большинства скелетов повреждена организмами, питавшимися их остатками: морскими ежами, гастроподами и губками-клинадами (Пославская, 1964; Савчинская, 1982), часто по их остаткам развивались сообщества сверлильщиков. Остатки некоторых форм более чем другие подвержены этим воздействиям: *Ventriculites*, *Microblastium*. В отдельном изучении нуждаются вопросы тафономии губок с несвязанным спикульным скелетом, с местами массового расселения которых связано образование спонголитов.

Рассмотрение тафономических особенностей захоронений губок, как и собственно захоронений позднемеловых морских беспозвоночных, только начато, но полученные результаты уже находят использование в следующих направлениях. 1. Определение этапности и условий формирования ориктоценозов, длительно формировавшихся сообществ. С этим связана возможность реконструкции в концентрированно-конденсированных захоронениях «сукцессионной» направленности в истории бывших сообществ, которая разрушена или исчезла в результате деструктивных процессов. 2. Стало возможным детальное расчленение и корреляция интервалов разреза, содержащих отдельные элементы губковых образований - участки с развитием маломощных концентрированных захоронений сопоставимы с отдельными элементами горизонтов в зонах более длительно формировавшихся скоплений губок большей мощности. 3. Восстановление событий какого-то времени, утерянных при разрушении последовательного разреза отложений, послужило основой для палеогеографических реконструкций на событийные моменты, когда формировался структурный план (геоморфология дна акваторий) территории и закладывались особенности процессов седиментогенеза на последующее, продолжительное время (век, полвека). Прослеживание синхронных образований типа "губковых горизонтов" («фациальный профиль событийных образований») по латерали, с учетом данных тафономии, позволило выделить участки прогибов, отмелей и, вероятно, островных массивов и определить пути продвижения и распределения морских организмов в позднемеловых акваториях Правобережного Поволжья.

# ЭКОЛОГИЯ СОВРЕМЕННЫХ И ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК

Среди исследователей утвердилось мнение, которое нашло отражение в реконструкциях обстановок позднемиоценовых эпиконтинентальных акваторий (Савчинская, 1982; Бионмия..., 1985), что губки являются эврифацальной группой. Это обусловлено весьма условным рассмотрением условий среды обитания губок в целом, не выделяя известные в настоящее время различия в экологии известковых форм, гексактинеллид и демоспонгий. В составе губковых сообществ (синхронных спонгиокомплексов) обычно доминируют представители какой либо одной из этих групп порифер. Таким образом, палеоэкологические и палеогеографические реконструкции должны базироваться на материалах изучения выделенных, как минимум, трех основных групп позднемиоценовых губок: инозой, гексактинеллид и демоспонгий. Соотношения между этими группами (по таксономическому разнообразию и количеству представителей) могут послужить дополнительной характеристикой для эколого-фацальной характеристики конкретной зоны палеобассейна.

При рассмотрении ископаемых и рецентных губок отмечен ряд особенностей. 1. В современных эпиконтинентальных (в относительно мелководных условиях) бассейнах среди спонгиофауны преобладают демоспонгии и известковые губки, и условия обитания этих форм наиболее изучены. В пределах позднемиоценовой Среднерусской провинции в составе поселений губок явно доминировали гексактинеллиды, условия обитания современных представителей которых известны несколько хуже. Это, отчасти, объясняется следующей отмеченной особенностью. 2. Известные, отрывочные, данные по экологии современных форм гексактинеллид, демоспонгий и известковых губок (в позднемиоценовое время – инозой, вероятно, вымершая группа (Журавлева, Мягкова, 1987)) и палеоэкологии позднемиоценовых порифер обнаруживают очевидное несовпадение условий обитания древних и современных представителей групп. Первоначально проводимые исследования свидетельствовали об инверсии в условиях обитания губок, и в частности - гексактинеллид, на рубеже мела и палеогена, когда вымерли инозои, сократилось разнообразие гексактинеллид, и демоспонгии широко осваивали опресненные водные бассейны. Изучение истории появления гексактинеллид в средне- и позднемиоценовых эпиконтинентальных бассейнах (в условиях сублиторали) привело к выводу, что собственно широкое площадное распространение и таксономическое разнообразие этих форм в это время - явление уникальное, обусловленное проявлением эвстатических процессов с учетом региональных факторов (Первушов, 1994; Первушов, Иванов, 1995, Pervushov, Ivanov, 1995). Поэтому катаклизмы, затронувшие представителей губок в конце позднего мела - начале палеогена, были связаны с процессами возвращения на "круги своя", в достаточно глубокие зоны морей, где они преобладают в настоящее время.

Ниже рассматривается ряд параметров водной среды, субстрата и биоценологических отношений, определявших состав сообществ губок в прошлом и в настоящее время, для относительно экологически обособленных групп - демоспонгий, инозой (известковых губок) и гексактинеллид.

**1. Термический режим.** Современные известковые губки - типично stenothermные организмы и обитают преимущественно в тропических и субтропических бассейнах; часто их поселения приурочены к сообществам коралловых рифов. Демоспонгии, вероятно, наиболее эвритермные представители спонгий. Массовые поселения этих губок известны в морях высоких широт и в составе рифовых сообществ (Петелин, 1954; Колтун, 1959, 1967; Сорокин, 1990). Но все же демоспонгии приурочены к более тепловодным условиям, чем гексактинеллиды. Современные гексактинеллиды успешно развиваются при температуре вод от первых градусов тепла и, по-видимому, до 12°-16° С (Ушаков, 1934; Петелин, 1954; Найдин, 1969; Ясаманов, Петросьянц, 1984; Бионмия..., 1985). Это stenothermные организмы, среди губок наиболее приспособленные к существованию в условиях низких и умеренных температур.

Климатическая зональность в распределении спонгий проявилась в средне-позднемиоценовое время (Terrier, 1981). Распространение инозой в основном связано с районами Средиземноморской области, а также с условиями субтропической "карбонатной платформы" (Terrier, 1981; Higazi, 1985; Журавлева, Мягкова, 1987). Большая часть демоспонгий, как и их палеозойские предшественники, были теплолюбивыми формами (Журавлева, Мягкова, 1987), и их массовые поселения были приурочены к окраинам Средиземноморской области и прогретым участкам бассейнов Европейской области.

Анализ известных палеотемпературных данных, необходимых при выяснении особенностей расселения меловых губок, выявляет ряд трудно разрешимых проблем. 1. Сведения по различным источникам на отдельный интервал времени в одном и том же районе обнаруживает расхождение в возможных интерпретациях. 2. Палеотемпературные данные приводятся на основе изучения nektonных организмов, что может не соответствовать термической стратификации водной среды, особенно при наличии придонных течений. 3. Результаты палеотемпературного анализа приводятся в масштабе века или полвека, а формирование губковых сообществ происходило в более короткое время и в специфических для данного времени условиях. Отсутствие специальных исследований по распространению меловых гексактинеллид в зависимости от температурного режима вод, привело к использованию

данных по изменению термических условий как в морской, так и континентальной биоте на региональном и глобальном уровне.

Широкое вселение гексактинеллид в западных и южных провинциях Европейской палеобиогеографической области (ЕПО) в альбское и, в большей степени, в сеноманское время коррелируется с выдержанным понижением температур (Морозов, 1962; Найдин, 1966; Собецкий, 1977, 1978; Вахрамеев, 1978; Termier, 1981, 1985). О.В. Савчинская (1982) указывает на вероятную связь развития спонгий в это время с течениями придонных вод умеренной температуры. Широкое распространение гексактинеллид в раннесантонское время в Поволжье и Восточном Прикаспии сопоставляется и с похолоданием в пределах континентальной биоты. Гексактинеллиды обитали в наиболее прохладных водах (поздний альб-сеноман: 10-17° С; сантон: 12-15° С), а инозои в бассейнах с температурой вод 14-18° С (турон-коньяк) и 15-17,5° С (кампан-маастрихт). Таксономическое разнообразие гексактинеллид в раннем сантоне совпадает с сокращением видового состава кораллов, мшанок и двусторчатых моллюсков (Найдин и др., 1980; Дорофеева, Собецкий, 1982; Биология..., 1985; Джалилов, 1988). Остатки этих губок практически не встречаются в совместных поселениях с иглокожими, кишечнополостными и мшанками. На востоке ЕПО развитие губковых поселений в кампанское время связывается с водными бассейнами умеренных температур, что, в частности, отмечает О.В. Савчинская (1982) для Днепрово-Донецкой впадины. Вероятно, температура вод в это время была несколько выше, чем в раннесантонское время, в составе губковых поселений чаще встречаются представители теплолюбивых демоспонгий (*Phyllocladia*, *Jerea*).

Дискуссионным остается вопрос о причинах проявления в эпиконтинентальных бассейнах водных масс с умеренной температурой. Рассмотрение этого вопроса соотносится с изучением развития и площадного распространения кремнепродуцирующих организмов (диатомовых водорослей, радиолярий, спонгий). Предполагается два варианта объяснений продвижения вод умеренных температур в эпиконтинентальных бассейнах, 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 (альбское - сеноманское время) и вероятным образованием "изотермического канала" (Хэслер, Уилсон, 1988), что способствовало созданию на некоторое время равных температур в глубоких слоях бассейна, так и в пределах подтапливаемых мелководий. В сантонское время аналогичные процессы могли происходить в больших масштабах с севера и северо-востока. Во втором случае возникновение температурных "пессимумов" связывается с возникновением специфичных циркуляций в атмосфере и гидросфере одновременно в условиях контрастного соотношения глубоководных зон и широких мелководий бассейна (Несов, 1990, 1992). Здесь же рассматривается возможность изменения термического режима в зависимости от изменения солевого режима вод. В обоих вариантах делается упор на активную динамику придонных вод, их обогащение соединениями фосфора, азота и кремнезема, что способствовало развитию многих продуцентов: микроорганизмов, водорослей, губок и т.д. Так или иначе рассматриваемые процессы в разных сочетаниях имели место в Поволжском регионе в позднемиоценовое время.

**2. Батиметрическая зональность в распространении губок.** Современные известковые спонгии - типичные обитатели литорали и сублиторали, глубина распространения до 100 м, интервал максимального поселения 30-70 м (Журавлева, Мягкова, 1987). Реципиентные демоспонгии - пример эврибатной эпибентосной группы: они известны от сублиторали до глубоководных впадин. Распространены в составе рифовых сообществ, где демоспонгии составляют до 90-95% от общего количества спонгий в пределах этого мелководного биотопа (Журавлева, Мягкова, 1987; Сорокин, 1990). Максимальное распространение демоспонгий приурочено к циркуляториали (50-150-200 м) (Oakley, 1937; Nestler, 1965; Termier, 1980, 1981; Higazi, 1985). Современные гексактинеллиды преимущественно стенобатные организмы, обитают в пределах глубин от 300-400 м до 6000 м. Встречаются на батимальном склоне и абиссальном ложе. Редкие представители группы встречаются в условиях литорали (Ушаков, 1934; Петелин, 1954; Колтун, 1959, 1967; Иванник, Маслун, 1972; Журавлева, Мягкова, 1987; Табачник, 1990; Tabachnik, 1991). Известная в настоящее время батиметрическая зональность в расселении спонгий сложилась, по-видимому с конца позднего мела до олигоцена, что подтверждается исследованиями ряда спонгиологов (Termier, 1980, 1981; Jvanik, 1983).

При рассмотрении батиметрического распространения меловых спонгий использованы следующие определения: супралитораль, сублитораль (0-100 м), циркуляториаль (100-200 м). Границы зон часто трудно определить метрически, что связано с конкретными условиями седиментации и рельефа дна (Вилли, Детье, 1975; Termier, 1980). Исследователи меловых отложений часто используют определение "псевдоабиссаль". Содержание этого определения можно соотнести с условиями "карбонатной платформы", что, вероятно, отвечает зоне нижней сублиторали и несколько ниже. В работе Г. Ульбриха (Ulbrich, 1976), по раннекампанским ильзенбургским (Германия) губкам, выделены ассоциации кремневых губок

литоральной и неритовой фаций, в качестве последней нами понимается режим псевдоабиссали.

Инозои были преимущественно распространены в районах псевдоабиссали, тяготели к углубленным и удаленным от берега участкам бассейна. Демоспонгии вместе с инозоями не встречены, вероятно, были приурочены к верхней части псевдоабиссали и некоторые формы известны в условиях сублиторали, но отличающейся спокойным гидродинамическим режимом. Массовые поселения гексактинеллид приурочены к участкам верхней сублиторали (от первых метров до 20 м) и литорали, особенно в сеноманское и раннесантонское время. О мелководности условий обитания свидетельствуют совместные находки прикрепляющихся организмов, морфо-экологическое изучение скелетов (наличие пережимов, смещений стенки - признаков штормовых процессов, регенерированных от фрагментов скелета форм) и литологический состав пород (Кудрин, 1957; Пославская, 1971; Бондарева, Пославская, 1980; Савчинская, 1982; Собецкий, 1985).

Несоответствие между батиметрическим распространением современных гексактинеллид и их позднемеловых предшественников долгое время не находило объяснения. Некоторые исследователи все же предполагали, что позднемеловые формы существовали в мелководных условиях (Moret, 1926; Oakley, 1937). На наш взгляд, проникновение гексактинеллид в появляющиеся мелководные акватории обусловлено, в частности, продвижением умеренно прохладных вод обогащенных микроорганизмами, при практическом отсутствии конкурентно способных эпибентосных фильтраторов. В кампанское и маастрихтское время поселения губок формировались в более глубоководных обстановках, чем в сантонское время (см. рис. 14 - 16), это находит отражение в изменении таксономического состава сообществ и появлении конвергентных морфологически сходных скелетов губок, приспособленных к существованию на больших глубинах, чем ранее. Это тонкостенные и высокие формы, часто ветвистые и кустистые, с широкими отворотами стенки. Относительное батиметрическое распространение венстрикулитид возможно определить основываясь на взаимоотношении трех параметров скелета: высоты и диаметра бокала, толщины стенки. Тенденция к возвращению гексактинеллид в глубокие участки бассейнов (подобный переход сопряжен с более сложной перестройкой структур организма (Хэсслер, Уилсон, 1988)), откуда они распространились в альбское и сеноманское время, сопровождалась значительным вымиранием среди этих губок. Продвижение гексактинеллид в приглубые районы южных частей бассейнов продолжалась на протяжении палеогена, современные представители класса - "исключительно океанические формы" (Колтун, 1967).

При определении определенных интервалов глубин и гидродинамического режима среды существенным может оказаться выделение в составе губковых ассоциаций преобладающих в таксономическом и часто, количественном отношении групп губок как классов, так и семейств, родов. Это определяется тем фактом, что некоторые представители демоспонгий и гексактинеллид могли существовать в сходных условиях псевдоабиссали и сублиторали, что подтверждается исследованиями Г. Ульбриха (Ulbrich, 1974). В зоне сублиторали совместно существовали гексактинеллиды: Craticularia, Etheridgea, Labyrintholites и демоспонгии: Phyllodermia, Prokaliapsis, Selischotho, а к псевдоабиссали приурочены были соответственно Guettardiscyphia, Aphrocallistes, Coscinopora и Jetea, Verruculina, Scytalia. В составе демоспонгий и гексактинеллид существовали роды с широкими "эврибатическими характеристиками" - Etheridgea, Becksia, Plocoscyphia. В составе венстрикулитид определены рода, распространение которых ограничено условиями верхней сублиторали (Cephalites) или псевдоабиссали (Porocylus, Schizorabdus). Появление относительно эврибатных форм венстрикулитид (Microblastium, Rhizopoterion) связывается и с постепенным изменением условий обитания венстрикулитид в течение позднемелового времени. В составе каждого рода, особенно среди представителей эврибатных форм, возможно выделение губок как с ограниченными, так и с широкими возможностями батиметрического распространения.

**3. Гидродинамический режим придонных водных масс.** Губки, как "эпибентосные сессильные сестонофаги" (Рауп, Стенли, 1974), в большинстве своем приурочены к участкам бассейна, где проявлена подвижность водной среды, что определяется не только пассивным типом питания, но и необходимостью выноса продуктов метаболизма.

Современные известковые губки приурочены к участкам умеренных приливно-отливных и направленных прибрежных течений, занимая при этом защищенные от прямого воздействия водного потока элементы субстрата. Демоспонгии и в этом отношении отличаются широким распространением, они известны в условиях активных приливно-отливных течений и в зоне умеренного перемещения водных масс. "Заросли" кремневых губок существуют в пределах действия направленных придонных течений в проливах (Ушаков, 1934; Петлиа, 1954). Некоторые виды современных демоспонгий способны существовать в разных гидродинамических обстановках, при этом существенно изменяется облик их скелета (Nestler, 1961; Kempen, 1977). О приуроченности современных глубоководных форм гексактинеллид к каким-либо режимам придонных течений известно еще меньше (Табачник, 1990; Tabachnik, 1991). Отмечено их распространение в зоне воздействия придонных течений на

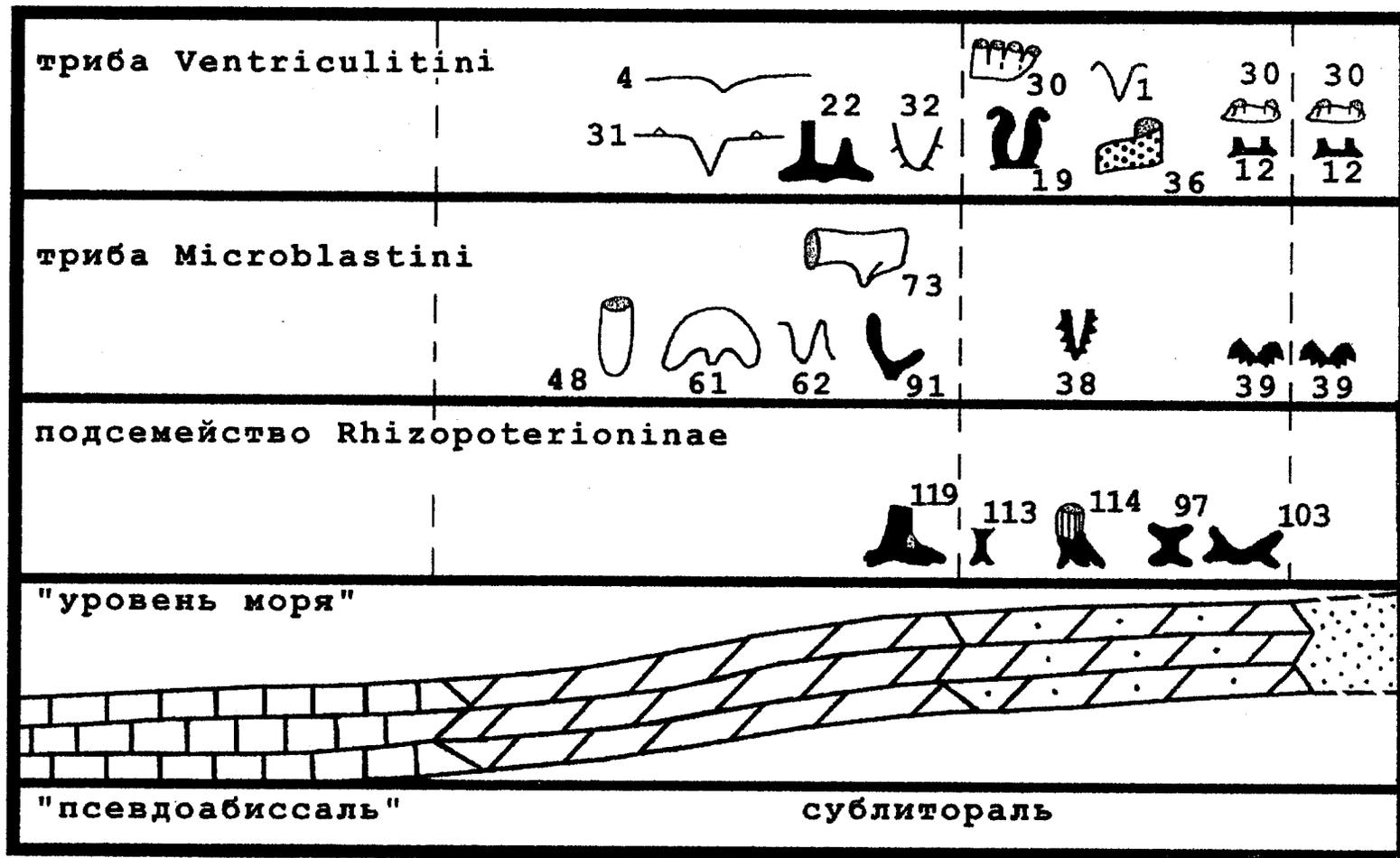


Рис. 14. Фациальная приуроченность венстрикулитид в раннем сантоне.

Условные обозначения: наименования видов (номера фигур) см. табл. V.

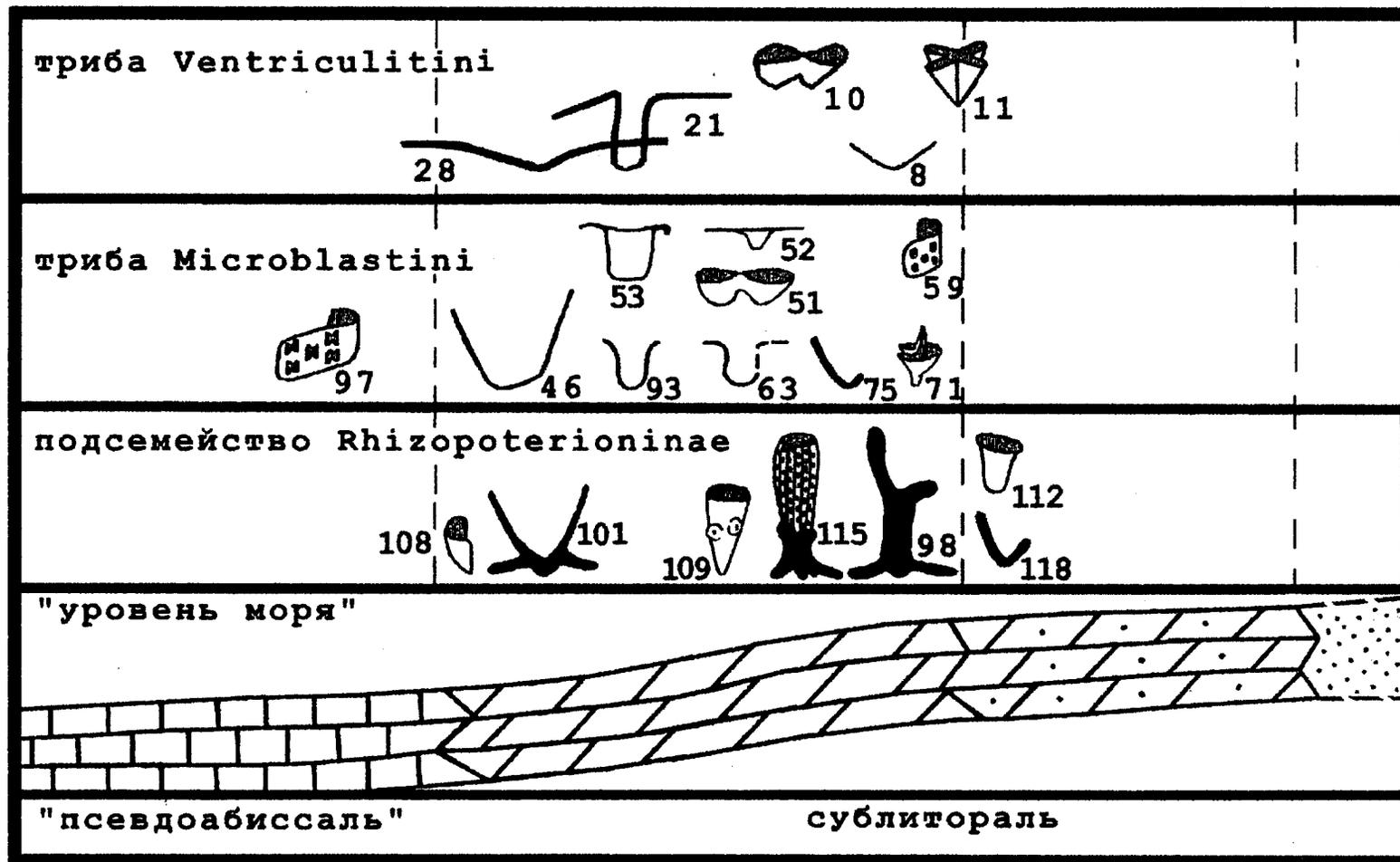


Рис. 15. Фациальная приуроченность венстрикулитид в раннем кампане.

Условные обозначения: наименования видов (номера фигур) см. табл. V.

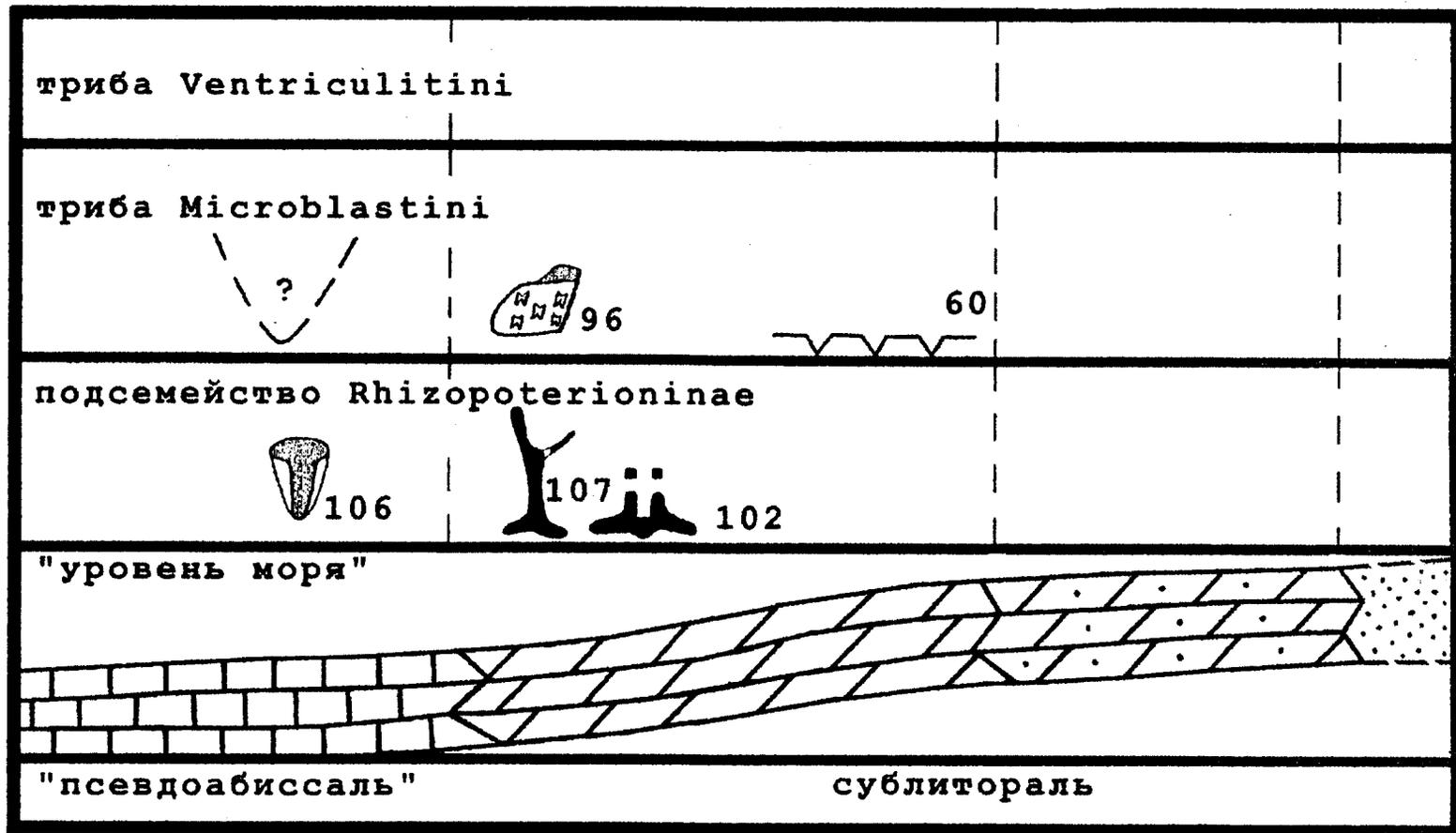


Рис. 16. Фациальная приуроченность вентрикулитид в раннем маастрихте.  
 Условные обозначения: наименования видов (номера фигур) см. табл.V.

участках батимального склона, а также там, где ощущается влияние нисходящих или восходящих водных потоков.

Поздне меловые инозои предпочтительнее обитали в относительно застойных участках псевдоабиссали, где слабо и эпизодически выражена подвижность придонных вод. Преобладал, по-видимому, наиболее пассивный тип питания - за счет свободно падающих и перемещающихся микроорганизмов (Zhang, 1987). Среди меловых губок инозои отличаются наименьшими размерами скелета, обычно до 1-2 см. Поздне меловые демоспонгии уже отличались приспособленностью к существованию в различных гидродинамических обстановках. Большая часть из них занимала условное промежуточное положение между инозойми и гексактинеллидами, предпочитая условия умеренных, спокойных течений и образовывали поселения в зоне продолжительного действия ламинарных потоков в прибрежных и мелководных условиях (кампан Германии, Польши и Примугодгарья). По ископаемому материалу установлена возможность обитания некоторых видов демоспонгий в разных обстановках и при этом изменялись параметры скелета и его габитус (Lagneau-Herenger, 1962; Ulbrich, 1974; Van Kempen, 1977).

Поздне меловые гексактинеллиды были более однозначно приурочены к зонам развития разного рода течений, существовавших в акваториях (Кудрин, 1957; Собоцкий, Третьяк, 1966; Иванов, Маслун, 1972; Собоцкий, 1978). Из высказанного ранее положения об отсутствии у гексактинеллид способности к изменению морфологии скелета в зависимости от интенсивности водного потока следует, что представители этих губок могли успешно развиваться лишь при определенном гидродинамическом режиме среды (при прочих равных условиях). В иных случаях губки либо погибали на ювенильной стадии, либо приобретали признаки угнетенного развития или повреждения в строении скелета (пережимы, фрагментирование).

У большинства венстрикулитид скелет исходно симметричный, но даже у "идеально" изометричных форм можно определить слабую асимметрию скелета, обусловленную направлением тока водных масс, а с ней и питательной взвеси. Со стороны движения водного потока происходит увеличение толщины стенки, размеров элементов скульптуры и ризоидов; это явление особенно характерно среди толстостенных венстрикулитид (*Cephalites*, *Ortodiscus*) и в целом изометричных представителей гексактинеллид (*Coeloptychium*, *Etheridgea*, *Guettardiscyphia*).

В течение поздне мелового времени гексактинеллиды приспособились к существованию спокойных устойчивых течений, с минимумом привносимой питательной взвеси, значительно изменяя первоначальный изометричный облик. По ископаемому материалу определено три направления реотропизма. 1. Формирование асимметричных форм (*Naraeana*, *Lepidospongia*, *Rhizopoteron*), у которых одна стенка бокала вертикальная и выше противоположной, субгоризонтальной, вытянутой по направлению течения (*Lepidospongia convoluta* (Hinde), *L. conithalassina*, *Pachyeana striatella*). Находки скелетов подобных губок вовсе не означают, что динамика водного потока в местах их обитания была выше, чем в районах расселения изометричных толстостенных губок (*Cephalites capitatus* (Smith), *Microblastium khokhlovi*). 2. Появление, при дальнейшем развитии асимметрии скелета, листообразных губок (*Scapholites*, *Schizogabrus*). Вероятно, это обусловлено сокращением толщины и высоты одного из секторов стенки, а сохранившийся сектор стенки был обращен выпуклой (дермальной) поверхностью навстречу водному потоку. 3. Преимущественное поселение спонгий на вторичном субстрате (*Plocoscyphia*, *Labyrintholites*), что исходно не являлось характерным для гексактинеллид. Подобный характер прикрепления характерен в условиях подвижного субстрата, в частности - во время длительно существовавших губковых поселений, когда ювенильные формы губок могли выжить, прикрепившись к элементам вторичного субстрата: фрагментам раковин, скелетам погибших губок и гальке (Ziegler, 1964; Wilson, 1987). Приуроченность к подобным условиям отмечена для некоторых видов *Ventriculites*, *Naraeana* и характерна для родов *Labyrintholites* и *Plocoscyphia*. На нижней поверхности площадки прикрепления этих губок прослеживаются отпечатки скульптуры раковин *Inoceramus*, *Neithea* (Первушов, 1984, 1989, Иванов, Первушов, 1997).

Приспособленность гексактинеллид к определенным гидродинамическим условиям предопределила появление прижизненных нарушений в строении скелета при изменениях параметров среды. Подробно известные нарушения в строении скелетных форм гексактинеллид рассмотрены в главе «Морфология скелета...».

Развитие губковых поселений в поздне меловых акваториях было обусловлено перемещениями водных масс различного характера, в частности, рассматриваются следующие варианты. 1. Относительно кратковременные перемещения водных масс приливно-отливного типа следующие при трансгрессивном (регрессивном) продвижении береговой линии. Формирующиеся губковые ассоциации обычны в основании отложений ярусом, зон и широко распространены в пределах Среднерусской провинции, относительно синхронны. Спонгиокомплексы однообразного таксономического состава - это большая часть нижне-сантонского и кампанского губковых горизонтов. 2. Поселения губок приурочены к зонам длительно существующих (век, подвек) приливно-отливных и обтекающих течений в преде-

лах отмелей, мелководий и прибрежных полос. Ассоциации губок отличаются разнообразием таксономического состава и большим количеством форм, иногда прослеживается сукцессионный ряд в развитии сообщества (раннесантонский губковый горизонт Саратовской и, вероятно, Прихоперской зоны). Аналогичные поселения формировались в прибрежных участках Донецкого острова и Примугодзарской суши (сантон), Среднепольской отмели (кампан). 3. Придонные внутриэкваториальные течения, восходящей и нисходящей направленности, наиболее трудно определимы. С подобными течениями, вероятно, связывается развитие поселений губок определенного видового состава (*Placoscyphia*, *Aphrocallistes* или *Ortodiscus*, *Sororistirps*, *Rhizopoterion*), сохранившихся в автохтонном и субавтохтонном положении (с. Нижняя Банновка, нижний сантон; с. Шиловка, кампан). Формирование подобных поселений может свидетельствовать о внутриформационных перерывах и они порой приурочены к поверхности "твердого дна".

Определение приуроченности отдельных губок венстрикулитид и их ассоциаций к условиям сублиторали или псевдоабиссали, помимо иных данных, возможно на основе изучения морфологии элементов скелета. Для представителей сублиторали (*Cephalites*, сантонские *Microblastium*, *Rhizopoterion*, *Etheridgea*) характерна толстостенность форм при небольшой высоте и диаметр скелета превосходит его высоту. У цефалитов высота бокала 20-60 мм и диаметр 70-80 мм, при толщине стенки 20 мм и более. Обычны многочисленные крупные ризоиды в основании или по всей высоте скелета (*Ortodiscus stabilis*, *Cephalites compressus* Smith, *Microblastium khokhlovi*). Дермальная скульптура таких губок с крупными и грубыми элементами, особенно ребрами (*Cephalites*, *Ortodiscus*). Скелет сублиторальных форм отличается упрощенным строением, отсутствием отворота или изгибов. Обитатели псевдоабиссали тонкостенные и относительно высокие, часто со стержнем и разнообразными изгибами, отворотами стенки. Форма скелета часто ветвистая, трубообразная, "объемных" очертаний. Представители рода *Divicalys*: высота стенки 60-100 мм при толщине 3-6 мм; *Microblastium*: высота стенки 40-100 мм при толщине 6-15 мм. Система ризоидов обычно не развита, за исключением форм, существовавших в условиях подвижных грунтов (*Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.), *R. solumiforme* Perv., *Sororistirps tubiformis* (Schram.)). Элементы дермальной скульптуры обычно мелкие и отличаются большой плотностью расположения (*Naracopa*) или элементы скульптуры отсутствуют (*Sestrocladia*). У многих рассматриваемых форм отсутствуют и элементы скульптуры парагастра (*Lepidospongia*, *Pogocyclus*). С этими же участками палеобассейнов связывается распространение спонгий с листообразным скелетом (*Scapholites*, *Schizorabdus*). Проведенные нами исследования подтверждают мнение Ланьо-Эранже (Lagneau-Herenger, 1962) о том, что к пелогим прибрежных участкам дна акваторий было приурочено максимальное таксономическое разнообразие спонгий, при этом с увеличением глубины изменялся и видовой состав сообщества (сантонский губковый горизонт Саратовской зоны).

4. **Кремнезасищенность водной среды.** Взаимосвязь массового распространения кремневых губок с содержанием растворенного кремнезема в океанических водах оценивается неоднозначно. Некоторые исследователи на основании изучения современных морей и их обитателей отрицательно относятся к возможности такой взаимосвязи (Петелин, 1954). Многие авторы определяют возможность подобного соотношения (Мархинин, 1980; Flugel, 1981; De Geyter, 1982), предполагая, что фазы активных вулканических проявлений влияют на развитие кремнепродуцирующих организмов опосредованно. Однако, заметное увеличение видового и количественного состава организмов происходит позже фаз подводных гидротерм и районы расселения беспозвоночных не совпадают с местоположением источников поступления кремнезема. К тому же губки усваивают необходимый им кремнезем в основном в виде пищи - диатомовых водорослей и радиолярий (Воронков, Кузнецов, 1984), которые извлекают его непосредственно из морской воды. 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 недосыщенных растворов, а наличие обилия растворенного кремнезема может рассматриваться как благоприятный фактор для развития кремнепродуцирующих форм (Фролов, 1992).

Тем не менее, наиболее убедительные примеры сопоставления массовых поселений кремнепродуцирующих организмов (спонгий) и появления силицитов с фазами вулканической деятельности представлены на региональном уровне: на юго-западе (Иванник, Маслун, 1972; Григорьева и др., 1981; Пастернак и др., 1981) и юго-востоке Русской плиты (Бондаренко, 1980). В пределах юго-восточных окраин Среднерусской провинции силициты и обилие кремневых губок отмечаются с сантонского времени (Морозов, 1962; Савчинская, 1982; Бондаренко, 1991), что связывается с проникновением водных масс с севера и северо-востока по мелководным зонам региона, так как в условиях существовавшей псевдоабиссали они практически неизвестны (Прикаспийская впадина). В альбе-сеномане кремнистые образования и скопления кремневых губок известны в южных районах, откуда и проникали водные массы в акватории юго-востока Среднерусской провинции.

Так же как и остатки радиолярий, диатомовых и пепловых частиц, спикулы губок служили основой для образования кремневых конкреций в процессе диагенеза карбонатных и карбонатно-терригенных пород (Nestler, 1961; Сеньковский, 1967; Собоцкий, 1978; Найдин, 1986).

**5. Рельеф дна и характер субстрата.** Среди современных порифер известны формы обитающие на илистом и скальном основании, песчано-каменистых участках (Петелин, 1954; Иванник, Маслун, 1972; Журавлева, Мягкова, 1987; Сорокин, 1990; Табачник, 1990). Спонгии способны к обитанию на вертикальных стенках, в пещерах (Кудрин, 1957; Ulbrich, 1974; Jackson, 1983; Сорокин, 1990). Таксономическое разнообразие губок связывается с полого наклонным положением дна эпиконтинентальных бассейнов (Lagneau-Herenger, 1962; Hurcevicz, 1968) и определяется структурой рифовых сообществ (Наумов, 1976; Сорокин, 1990). В том и другом случае существуют участки субстрата с различными батиметрическими и гидродинамическими условиями, которые, при прочих благоприятных условиях, заселяются сообществами губок разного видового или родового состава.

Поздне меловые инозои были распространены преимущественно на тонких илистых карбонатных илах. Демоспонгии преобладали на участках развития песчано-глинистых и илистых осадков, в последнем случае - часто селились на раковинах моллюсков и скелетах губок. Ранние гексактинеллиды (сеноман; сантон) обитали в условиях подвижных, преимущественно песчаных осадков, поэтому для них характерна развитая в горизонтальной плоскости система ризоидов (*Etheridgea*, *Becksia*, *Cephalites*), позже многие вентрикулитиды обитали в районах с илистым карбонатным или карбонатно-терригенным грунтом, без выраженных в морфологии скелета элементов прикрепления или одиночным коротким ризоидом-стержнем (*Lepidospongia*, *Naracana*, *Sporadoscinea*, *Guettardiscyphia*). Примеры прикрепления ко вторичному субстрату рассматривались выше.

Поселения меловых губок часто приурочены к выраженным в рельефе дна зонам разломов и положительных структур (консидиментационного типа) (Иванник, Маслун, 1972; Григорьева и др., 1981; Пастернак и др., 1981). Наличие этой зависимости прослеживается и по материалам исследований в Правобережном Поволжье, в частности нижнесантонский губковый горизонт Саратовской зоны прослеживается по периферии западного окончания Степновского вала (Новосоколовгорская структура).

**6. Освещенность и газовый режим.** Современные известковые губки и демоспонгии предпочтительно распространены в условиях достаточной освещенности участков дна, но некоторые из них приспособились к обитанию в затемненных полостях и пещерах (Borojevic, 1967; Cheei, Ginburg, 1983; Scoffin, Hendry, 1984; Vacelet, 1984; Сорокин, 1990). Рецентные гексактинеллиды известны в приглубых участках рифов, где "скорость роста кораллов тормозится недостатком света" (Сорокин, 1990), а также на батимальном склоне и океанических впадинах при отсутствии влияния солнечного света.

В поздне меловых акваториях ситуация для гексактинеллид была несколько иной, поскольку они обитали в условиях сублиторали и даже ее наиболее мелководных участков, безусловно испытывали влияние солнечной энергии, обуславливающей иные симбиотические и трофические связи гексактинеллид по сравнению с их современными представителями.

Губки считаются показателями нормального газового режима водной среды, насыщенной кислородом, столь необходимого для их существования. Некоторые исследователи (Петелин, 1954; Иванник, Маслун, 1972) предполагают, что газовый режим вод в развитии спонгий особой роли не играет. Поздне меловые гексактинеллиды развивались в условиях обогащенной кислородом подвижной водной среде. Об этом, в частности, свидетельствует и присутствие во вмещающих породах обилия глауконита, фосфатных соединений и раковин устриц (Муравьев, 1983).

**7. Солесной режим водной среды.** Современные и ископаемые известковые формы губок и гексактинеллиды - стеногалинные организмы, типичные морские представители. Палеозойские и мезозойские демоспонгии - также обитатели морей, а некоторые их кайнозойские представители известны из отложений пресноводных и солоноватоводных водоемов и рек (Колгун, 1959, 1967; Иванник, Маслун, 1972; Журавлева, Мягкова, 1987).

**8. Симбиотические и трофические отношения губок.** В качестве эндосимбионтов в клетках губок известны цианобактерии и гетеротрофные бактерии, сине-зеленые водоросли (Журавлева, Мягкова, 1987; Сорокин, 1990). Губки с растительными симбионтами растут на свету намного быстрее.

При фильтрации воды губка полностью извлекает содержащиеся в ней бактериопланктон, фитопланктон и все компоненты взвеси: микрозоопланктон, детрит, коллоидальные частицы (Сорокин, 1990). В основном именно при фагоцитозе спонгии извлекают необходимый для построения скелета кремнезем за счет диатомовых, радиолярий и других кремнепродуцирующих микроорганизмов (Воронков, Кузнецов, 1984). Симбиотические отношения поздне меловых гексактинеллид гипотетичны. Возможно предположить, что они были разнообразнее и богаче, чем в настоящее время. Существование подобных отношений автор связывает с относительно кратковременным пребыванием гексактинеллид (в поздне меловое время) в биологически продуктивной, фотической, зоне сублиторали, где необычно успеш-

ному развитию этих губок могли способствовать симбиотические отношения с некоторыми группами микроорганизмов.

Губки весьма непригодны для питания, и поэтому их потребляют в пищу только достаточно специализированные хищники. Это обусловлено спикульной структурой скелета и токсичностью многих губок. К числу животных, питающихся губками, относят некоторые виды рыб-тетраodontов, морских ежей и звезд, брюхоногих и голожаберных моллюсков (Пославская, 1964; Савчинская, 1982; Сорокин, 1990).

9. **Организмы, обитающие совместно с губковыми сообществами, и конкурентные отношения спонгий.** Современные губки сосуществуют с гидроидами-атекатами, некоторыми водорослями, кораллами, мшанками и баянусами (Ушаков, 1934; Termier, Poignant, 1982; Vacelet, 1984; Ересковский, Семенова, 1988; Сорокин, 1990). В то же время современные гексактинеллиды менее конкурентноспособны по сравнению с другими организмами в возможностях освоения субстрата и в трофическом отношении (Табачник, 1990).

В верхнемеловых отложениях Поволжья лишь представители инозой встречаются вместе с мшанками, одиночными кораллами и замковыми брахиоподами в карбонатных породах. Автор разделяет мнение о том, что к массовым поселениям губок были приурочены ареалы распространения аммонитов (Klieber, 1982) и других нектонных организмов, в том числе и позвоночных, а также устриц и брахиопод (сантонский и кампанский губковые горизонты г. Саратова).

Высокая конкурентоспособность губок по отношению к другим эпибентосным сесильным сестонофагам определяется рядом факторов. 1. Способность к симбиозу в условиях верхних и нижних горизонтов рифа (Сорокин, 1990) и мелководий верхней сублиторали. 2. Сравнительно высокая скорость роста по сравнению с кораллами и другими группами сидячего бентоса. Демоспонгии обрастают соседствующих с ними баянусов и мшанок, что приводит к гибели последних (Ересковский, Семенова, 1988; Сорокин, 1990). 3. Некоторые виды спонгий токсичны для соседствующих организмов, возможный контакт между ними вызывает некроз тканей, в частности, у кораллов (Сорокин, 1990). 4. Участки массового распространения и захоронения кремневых губок, особенно с несвязанным спикульным скелетом, неблагоприятны для существования инфауны (Петелин, 1954). В то же время многие позднемеловые гексактинеллиды не выживали в условиях сильно замутненной водной среды, которую могли создавать представители детритофагов. Анализ многих факторов влияющих на характер расселения спонгий в бассейнах, показывает, что сочетание гетерогенных условий может способствовать формированию сложных синхронных губковых сообществ, состоящих из многих близкородственных видов и родов (Kitschell, 1983).

10. **Губки в составе рифовых сообществ. Губковые ассоциации.** В состав современных рифовых сообществ входят главным образом демоспонгии и известковые губки, способствующие процессам роста и цементации скального тела рифа. Кремневые спонгии способны выполнять некоторую роль в формировании каркаса рифа (Сорокин, 1990). Кроме отмечавшейся вертикальной зональности в распределении губок в пределах рифового сообщества, существует и преимущественная приуроченность зарослей губок к биотопам флота и склонов рифа (центральная часть Большого Барьерного рифа Австралии) (Сорокин, 1990). Спонгии выполняют и деструктивную роль в этом сообществе. Сверлящие губки - один из главных агентов биоэрозии скелета кораллов, усиливающих таким образом влияние штормовых воздействий на каркас рифового тела.

В сукцессионном ряду рифового сообщества губки вместе с водорослями и мшанками являются пионерами в освоении новых районов или в восстановлении разрушенных штормами рифовых массивов (Наумов, 1976; Бадюкова, 1980; Flugel, Steiger, 1981; Scoffin, Hendry, 1984). Поселения губок являются как бы основанием для дальнейшего развития кораллового рифа.

Инозой, демоспонгии и в меньшей степени гексактинеллиды участвовали в строении разного рода биогермных тел в средне- и позднюрское и раннемеловое время. В позднемеловых акваториях Среднерусской провинции нами выделено два основных типа губковых сообществ: ассоциации губок "прибрежных полос" и ассоциации "губково-моллюсковых лугов". В качестве первого сообщества рассматривается нижнесантонский губковый горизонт в пределах Саратовской зоны, он может быть охарактеризован следующими чертами.

1. Приуроченность спонгиокомплекса к прибрежным участкам акваторий или локальным отмелям. 2. Большое таксономическое разнообразие спонгий в пределах ограниченного района и обычно в интервале разреза до одного метра. 3. Прослеживается сукцессия губковых сообществ, отражающая направленную смену параметров среды обитания губок. 4. Изменения видового и количественного состава происходят и по латерали, на отдельных участках поселений преобладают отдельные группы губок на уровне семейства и рода. 5. Присутствие элементов примитивного "каркасообразования": развития губок, прикрепляющихся к жесткому вторичному субстрату. Скелеты губок также служили субстратом для многочисленных моллюсков, брахиопод и червей-трубкожилов. К поселениям подобного

рода приурочено распространение многих бентосных и нектонных форм, синхронные отложения без губковой фауны обычно почти "немые".

Образования типа "подводный луг" рассматривались исследователями под разными названиями: поля, луга, заросли, покровы и гомотипные поселения - по отношению к ископаемым и современным губкам, кораллам, мшанкам (Ушаков, 1934; Петелин, 1954; Краснов, 1968, 1983; Третьяк, 1970; Jamieson, 1971; Rigby, 1971; Бондарева, Пославская, 1980; Богоявленская, 1982; Савчинская, 1982; Богоявленская, Федоров, 1984; Келлер, 1984; Богоявленская и др., 1986; Найдин и др., 1986). Подобные "луга" занимают, вероятно, переходное положение в ряду сукцессий рифового сообщества и по латерали располагаются в промежуточных участках между собственно рифовым телом и прибрежной равниной, в зоне флета и "карбонатной платформы" (Краснов, 1968; Сорокин, 1990). Формирование "губково-моллюсковых лугов" обусловлено устойчивым соотношением многих параметров водной среды в течение некоторого времени. Эти условия сочетались с началом трансгрессивного, реже регрессивного развития палеобассейна (Богоявленская и др., 1986; Найдин, 1986). Большинство губок быстрорастущие существа и живут несколько сезонов, современные известковые губки - не более года (Журавлева, Мягкова, 1987). Вероятно, "губковые луга" существовали на протяжении двух-трех поколений губок. Известные в настоящее время "губковые луга" формируются на глубинах от 150 м до 400 м (Ушаков, 1934; Петелин, 1954; Колгун, 1967).

Предлагается следующая характеристика подобных образований. 1. Значительное площадное распространение синхронных сообществ в пределах региона в виде сплошного или пятнистого распределения (Богоявленская, Даньшина, 1982; Ausich, Bottjer, 1982). 2. Ограниченность и постоянство таксономического состава организмов: два-пять видов близких родов, но при этом они отличаются большой численностью; присутствуют симбионты - водоросли и устрицы. 3. У видов составляющих луговые сообщества развиваются сходные способы прикрепления, каркасообразующие элементы не развиты. 4. В составе "лугов" преобладают одиночные формы, где каждый вид занимает свое ярусное положение в сообществе (Ausich, Bottjer, 1982). 5. "Луга" могут существовать на протяжении нескольких поколений составляющих их эпибентосных организмов, что соответствует длительности действия водных потоков в эпиконтинентальных акваториях. Подобные образования не являются строго приуроченными к прибрежным условиям.

Позднемиоценовые "губково-моллюсковые луга" распространялись между прибрежными участками эпиконтинентальных бассейнов и до нижних границ псевдоабиссали (Собечкий, 1977). Примером "губково-моллюскового луга" может служить кампанский спонгиозный комплекс Европейской палеозоогеографической области, представленный видами *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.), *Sororistirps tubiformis* (Schram.), *Ortodiscus poculum* (Zittel), а также представителями родов *Schizorabdus* и *Lepidospongia*.

# ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГУБОК

## *Палеобиогеографическое районирование позднемиоценовых бассейнов Европы.*

При зоогеографическом районировании позднемиоценовых акваторий Европы, Средней Азии и Западной Сибири (Макридин, Кац, 1964; Собоцкий, 1978; Красилов, 1985; Найдин и др., 1986; Стратиграфия..., 1987; Ильин и др., 1992) обнаруживается, что ранги выделяемых биохорий и степень их соподчинения различны. Пока не установились единые названия и для наиболее крупных биогеографических подразделений (Янин, 1989) - Делавэро-Сибирская область, Трансевропейский бассейн или Европейская палеобиогеографическая область (ЕПО), последнее определение наиболее распространено и мы его придерживаемся. При рассмотрении палеобиогеографических аспектов позднемиоценовых бассейнов учитывались материалы по континентальной биоте (Вахрамеев, 1978; Ушаков, Ясаманов, 1984; Ясаманов, Петросьянц, 1986). Опуская дискуссии относительно принципов выделения биохорий и считая возможным подвижность границ биохорий в геологическом времени, в понимании В.П. Макридина и Ю.И. Каца (1964), кратко охарактеризуем содержание биохорий приводимых в работе (Макридин, Кац, 1964; Собоцкий, 1978; Найдин и др., 1986; Стратиграфия ..., 1988; Янин, 1989).

1. Средиземноморская палеобиогеографическая область (СПО). Северные границы простирались по территории современной Южной Европы: Пиренеи, северные окраины Альп, внешние дуги Карпат, Кавказ и Копетдаг. Наиболее характерными группами являются: рудисты, рифостроющие кораллы, крупные фораминиферы - орбитойды, некоторые морские ежи и лилии, гастроподы и толстоственные устрицы. В составе области Среднеазиатская провинция и, вероятно, Аквитанская провинция (Termier, 1981).

2. Европейская палеобиогеографическая область (ЕПО). а) Центрально-европейская провинция в пределах современной южной Англии, северо-востока Франции, северо-запада Германии и запада Польши. В составе биоценозов многочисленны головоногие и двустворчатые моллюски и распространены представители Средиземноморской области - морские ежи и лилии. б) Польско-Азовская провинция. Бионимическая характеристика представлена Д.П. Найдиным (1986), который рассматривал ее как Юго-западную провинцию. В более широком площадном отношении, в качестве Германско-Кавказской провинции, ее рассматривали В.П. Макридин и Ю.И. Кац (1964). Считаем, что название Польско-Азовская провинция более точно определяет территориальное положение этой биохории в составе ЕПО, во многом сохраняется бионимическая характеристика биохории предложенная упомянутыми авторами. Это южные районы современной Польши, юго-запад Подольской плиты, Причерноморской впадины, южная часть Днепровско-Донецкой впадины и, возможно, западная часть Северной и Южной Туранских плит, центральный и южные секторы Прикаспийской впадины. Относительно распространены морские ежи, замковые брахиоподы и цефалоподы, одиночные кораллы, разнообразие двустворчатых моллюсков; в составе фораминифер преобладают бентонные формы над планктонными. в) Среднерусская провинция охватывает северные районы Польско-Литовской и Днепровско-Донецкой впадин, южные и восточные окраины Воронежской антеклизы, Поволжье, северный и северо-восточный борт Прикаспийской впадины, Московскую синеклизу. Отсутствуют или очень редки морские ежи и аммониты, незначительно распространение брахиопод. В южных районах разнообразие белемнитов и обычны иноцерамусы, относительно разнообразны и многочисленны морские рептилии. Среди планктонных форм преобладают диатомеи и радиолярии.

При составлении схем распространения спонгий использовались материалы Н.М. Каракаша (1907, 1912), В.П. Ренгартена (1909), А.Д. Архангельского (1912, 1913), О.В. Савчинской (1940, 1982), А.П. Герасимова (1960, 1972), П.Н. Шемякина (1965), З.И. Хмилевского (1969, 1974, 1977, 1979), Г.Н. Третьякова (1970, 1973), А.Е. Глазуновой (1972), а так же разного рода схемы и карты, в том числе из "Атласа литолого-палеогеографических карт СССР" (1968). Для территории Западной Европы в основу реконструкций положены исследования Морэ (Moret, 1926), Дефретин-Лефранка (Defretin-Lefranc, 1958), Пожарьского (Pozaryski, 1960), Нестлера (Nestler, 1965), Гурцевич (Hurcevicz, 1966, 1968), Рида (Reid, 1968), Ульбриха (Ulbrich, 1974), Термье и др., (Termier et al., 1981, 1985) и ряда других авторов.

*Распределение спонгий по палеобиохориям.* Районирование меловых бассейнов (по территории Западной Европы) на основе изучения поселений губок предприняли Ж. и А. Термье (Termier, Termier, 1981). Была выделена северная провинция "Hexactinellida", где также совместно встречаются представители демоспонгий и литистид, промежуточная провинция "Demospongia", где известны редкие Ischirosporgia. К Средиземноморской области тяготеет провинция "Stromatoropora, Chaetetidae". Исследования по позднемиоценовым губковым сообществам Среднерусской провинции в целом подтверждают наличие подобной субширотной зональности в расселении основных групп губок.

Таксономический состав губковых сообществ палеобиогеографических областей отличается на уровне типов. Провинциальные различия в составе спонгиофаун существенны

на уровне классов, среди кремневых порифер учитывается соотношение представителей демоспонгий и гексактинеллид.

Средиземноморскую область заселяли преимущественно формы с известковым массивным скелетом: *Stromatoporida*, *Chaetetidae* (Termier, 1981) и в меньшей степени другие представители известковых губок (*Sphinctozoa*, *Pharetronita*, *Jschirospongia*, *Inozoa*). Находки последних (*Inozoa*) известны из районов Крыма, Северного Кавказа, Закаспийского края (Ренгартен, 1909; Шемякин, Сахаров, 1969; Бойко, 1982, 1984). При анализе распространения инозой используются материалы коллекций, переданных автору Б.Т. Яниным (МГУ), И.Ю. Бугровой (ЛГУ) и В.П. Калугиным (Институт геологии АН Туркмении).

Распространение известных групп губок в пределах ЕПО в основном совпадает с границами выделенных в ее составе биохорий. Доминируют формы с кремниевым спикульным скелетом, демоспонгии в большей степени расселялись в бассейнах Центральноевропейской, а гексактинеллиды - характерны для Среднерусской провинции.

Лишь в пределах "переходной" Польско-Азовской провинции в отдельные интервалы времени были широко распространены инозой (поздний кампан - маастрихт) (Termier, 1981; Журавлева, Мягкова, 1987). Возможно, западная граница провинции простиралась по центральной части Парижского бассейна и юго-западного окончания Британского острова (Termier, 1981) (см. рис. 17). Массовое распространение известковых губок (*Siphonoidella*, *Peronoidella*, *Corynella*, *Elastomostoma*) в акваториях провинции происходило в позднемеловое и раннемеловое время (Eichwald, 1871; Семенов, 1899; Каракаш, 1907; Ренгартен, 1909) и в сеноманском веке (Dunicowski, 1888; Собоцкий, Третьяк, 1966). В позднем мелу известно несколько родов инозой (*Pogospira*, *Eudea*), далеко проникнувших в северном направлении (Прикаспийская, Вольская и Хвалынская впадины), но скоплений они не образовывали. Одной из отличительных черт провинции считаем широкое развитие кремневых губок с несвязанным спикульным скелетом, с районами поселения которых связано образование спонголита (гез, шерт) (Oakley, 1937; Ксенжкевич, Самсонович, 1956; Морозов, 1962; Собоцкий, 1978; Савчинская, 1982). Поселения кремневых губок известны в позднемеловое и раннемеловое время, а также в начале и в конце позднего мела - сеноманский, кампанский и маастрихтский века. Здесь кремневые губки обитали совместно с морскими ежами и мпанками, толстостенными брахиоподами и двустворчатыми моллюсками, цефалоподами (Кузнецов, Шемякин, 1965; Шемякин, 1965; Собоцкий, Третьяк, 1966).

В Центральноевропейской провинции кремневые губки известны с альбского - сеноманского времени. Демоспонгии - доминирующая группа в таксономическом и в количественном отношении на протяжении почти всей истории расселения порифер в этой биохории. Вероятно, только в альбское - сеноманское и кампанское время гексактинеллиды занимали заметное место в составе сообществ (Regnard, Moret, 1926; Oakley, 1937; Hurdovicz, 1966, 1968; Termier, 1982). Демоспонгии представлены 28-45 родами (в пределах Среднерусской провинции, по нашим данным, известно около пяти-семи родов, которые представлены одним-двумя видами). Преобладающее распространение демоспонгий обусловлено более теплыми водными массами, проникающими в западные районы ЕПО из раскрывающейся Атлантики.

Массовые поселения гексактинеллид в акваториях Среднерусской провинции произошло в раннесантонское время, немногочисленные проникновения этих форм происходили в южных районах биохории в позднесеноманское и, возможно, туронское время. Демоспонгии известны с ограниченным таксономическим составом и немногочисленны (*Jegae*, *Seliscothop*, *Verruculina*, *Hallirhoa*), наиболее известна из верхней части нижнесантонского губкового горизонта *Phyllocladia ingrassata* (Grier.). Их поселения обычно обособлены от участков распространения гексактинеллид, известны из отложений среднего сеномана (южные районы), нижнего сантона (большая часть форм) и кампана. Гексактинеллиды, в составе около 45-50 родов, в сантонское и кампанское время распространены практически повсеместно, в меньшей степени - в маастрихте. Вместе с губками встречаются редкие ростры белемитов, раковины устриц и брахиоподы. Среди гексактинеллид наиболее многочисленны *Coeloptychium*, *Murmeioptychium*, *Etheridgea*, *Becksia*, *Polyscyphia*, *Plocoscyphia*, *Craticularia*, *Guettardiscyphia* и вентрикулитиды, некоторые из них пока известны только в пределах этой биохории (*Contubernium*, *Divalcyls*, *Flexurispongia*, *Scapholites*).

**Динамика ареалов мезозойских губок.** Поскольку в отечественной литературе слабо освещены общие вопросы появления и расселения мезозойских спонгий, предлагаем краткое рассмотрение истории развития спонгиофауны на уровне классов по выделенным этапам.

**Раннемезозойский этап. 1. Триасовый подэтап.** Распространение губок ограничено районами Средиземноморской области, где преобладали губки с известковым массивным и сегментированным скелетом (*Stromatoporida*, *Chaetetidae*, *Sphinctozoa*), которые активно участвовали в составе рифовых сообществ. Кремневые губки малоизвестны (Моисеев, 1944, 1947; Balogh, 1976; Michalik, 1977; Cuif, 1979; Dragaston, 1980; Turnsek, 1982; Бойко, 1984, 1986; Ramovs, 1984; Valledits, 1987).

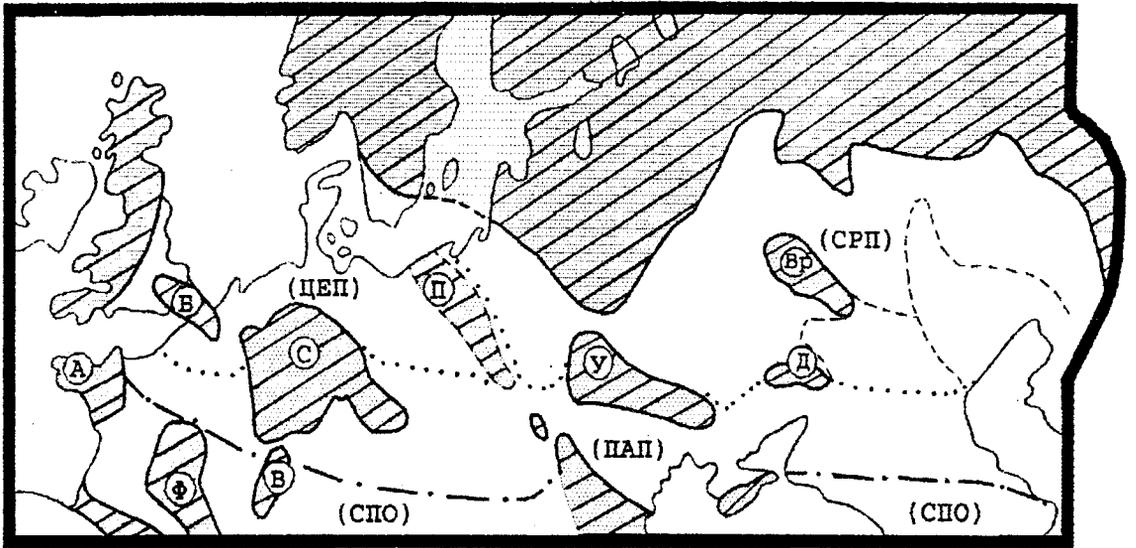


Рис. 17. Схема расположения палеогеографических районов расселения спонгиозауны в меловое время на территории современной Европы.

Условные обозначения:



- континентальная суша и островные массивы:

А - Армориканский; Ф - Центральнофранцузский;  
 В - Вогезский; С - "Среднеевропейский остров";  
 Б - Брабантский; П - "Польская отмель";  
 У - Украинский; Д - Северодонецкий;  
 Вр - Воронежский.

Биохории: Средиземноморская палеозоогеографическая область (СПО);  
 в составе Европейской палеозоогеографической области определены провинции:  
 Центральноевропейская (ЦЕП), Польско-Азовская (ПАП), Среднерусская (СРП).

Границы биохорий:

— . — - областей;

. . . . . - провинций;

- - - - - предполагаемых подпровинций.

2. **Рэт - лейассовый подэтап.** Сокращение таксономического состава и количества порифер. Основные районы обитания спонгий сохранились в Средиземноморской области, в частности находки губок известны в районе Дзирульского массива (Нудубидзе, 1965).

3. **Средне-позднеюрский подэтап.** В Средиземноморской области известковые губки по-прежнему приурочены к районам рифов, но среди них начинают преобладать формы со спикульным скелетом. Существенные изменения в составе спонгиофауны связаны с появлением кремневых губок, главным образом - демоспонгий, которые преобладают в структуре губковых поселений к концу поздней юры. Активное участие губок в рифовых сообществах и максимальное их таксономическое разнообразие отмечается на рубеже среднего и позднеюрского времени (Kolb, 1910; Herenger, 1942; Бойко, 1982; Debrand-Passard, 1982; Ternier, 1985; Muller, 1987). В батское и келловейское время при развитии трансгрессивных тенденций (Хэллем, 1983) известковые губки и демоспонгии проникли в акватории ЕПО, Центральноевропейской провинции (Rigby, 1971; Flugel, 1981; Trammer, 1982; Scholz, 1984; Gaillard, 1986).

В пределах Польско-Азовской и Среднерусской провинций спонгии появились начиная с келловейского века, но не образовывали значительных поселений; преобладали формы с несвязанным спикульным скелетом (Герасимов, 1960). Относительного разнообразия и расселения губковые поселения достигли в конце позднеюрского времени. Известковые формы мало известны (Шемякин, 1965; Шемякин, Сахаров, 1969; Лепух, Хмилевский, 1974). В волжское время представители гексактинеллид проникли далеко на север, в акватории Среднерусской провинции (Герасимов, 1960, 1972). Здесь характерны формы *Sphenaulaux*, *Polygonatum*, а так же "аллохтонные" группы (*Craticularia*, *Pachyascus*), более известные в Польско - Азовской провинции. В поздней юре появились, вероятно, первые вентрикулитиды, районы обитания которых были приурочены к северным окраинам Средиземноморской области и возможно - Польско-Азовской провинции (Каракаш, 1912; Шемякин, 1965).

4. **Раннемеловой (берриас - ант) подэтап.** Сокращение видового состава и площадного распространения губковых поселений, особенно в готеривское - барремское время. Лишь инозои, по-прежнему распространенные по окраинам Средиземноморской области и в Польско - Азовской провинции не испытывали кризисных явлений (Eichwald, 1871; Семенов, 1899; Каракаш, 1907; Ренгартен, 1909).

Раннемезозойский этап в развитии спонгиофауны наиболее полно проявился в пределах Средиземноморской области. Лишь в моменты максимального развития эвстатических процессов кремневые губки проникали в отдаленные участки эпиплатформенных морей. В триасовое и рэт-лейассовое время происходило распространение известковых форм по Средиземноморской области. Кремневые губки мезозойского облика еще только появлялись в составе губковых сообществ. В конце среднего и в течение позднеюрского времени, в связи с эвстатическим процессом, пориферы активно расселялись по акваториям Средиземноморской области и мигрировали в пределы ЕПО. Региональные особенности обусловили асинхронность продвижения губок в эпиконтинентальные бассейны. Ранее они появились и расселились на западе ЕПО (келловейский век), позже максимум их поселений отмечается на востоке области (волжский век). В раннемеловое время происходила эмиграция спонгий в районы Средиземноморской области и сопряженных с ней северных участков ЕПО, что, вероятно, сопровождалось вымиранием некоторых филогенетических ветвей на уровне рода и, возможно, семейства.

**Позднемезозойский этап. 1. Среднемеловой (альб-конья) подэтап.** (см. рис. 18-20). В Средиземноморской области в основном обитали редкие инозои, которые преимущественно известны на западе области (Ternier, 1981). Начавшееся постепенное и стадийное наступление морских условий на континенты в альбское и сеноманское время сопровождалось активным вселением в новые акватории кремневых губок. Происходило увеличение видового состава "аллохтонных" групп (*Craticularia*, *Plocoscyphia*, *Leptophragma*) и появление новых родов (*Coeloptychium*, *Tremabolites*, *Guettardiscyphia*). Среди вентрикулитид основными "аллохтонными" родами являлись *Sephalites*, *Microblastium*, *Rhizopoterion*, давшие начало "автохтонным" группам (*Ventriculites*, *Rhizopoterionopsis*, *Sestrocladia*, *Sorogistirs*), которые отличались небольшим (один-три) видовым составом. Миграция кремневых губок и образование сообществ в эпиконтинентальных морях ЕПО происходило асинхронно и характеризуется наличием ряда особенностей в провинциях.

С альбского века начинается вселение кремневых губок в западные районы Центральноевропейской области, среди иммигрантов большим количеством и разнообразием (50 - 80 видов) отличались гексактинеллиды (O'Connel, 1919; Moret, 1926; Oakley, 1937; Defretin-Lefranc, 1958; Reid, 1968). Максимум распространения спонгий приходится на поздний альб - сеноман. В альбе время кратковременное распространение получили инозои - *Elastmostoma*, *Peronidella*, *Corynella* (Oakley, 1937). В альбское время в пределах Польско-Азовской провинции губки еще редки, за исключением позднеальбских поселений на юго-востоке современного Предкарпатского прогиба (Сеньковский, 1967). С продвижением водных масс в сеноманское время в северном и северо-восточном направлении

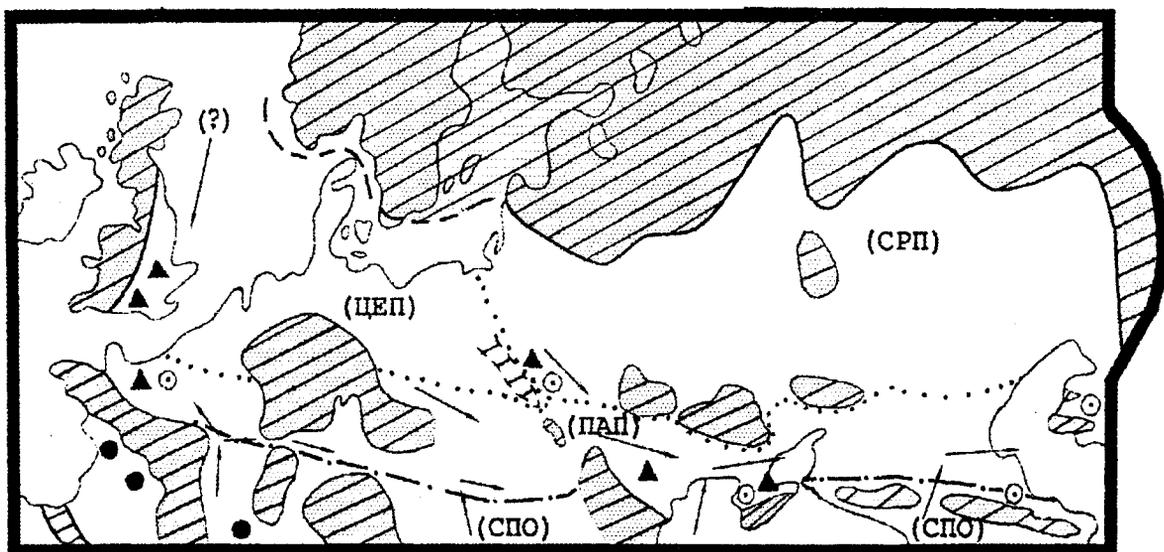


Рис. 18. Географическое распространение губок в раннемеловое время.

(Условные обозначения см. рис. 17)

Местонахождения губок:

▲ - Hexactinellida; ▼ - Demospongia; ⊙ - Inozoa;

◆ - Hexactinellida+Demospongia; ● - Porifera.

— - предполагаемые направления продвижения губок.

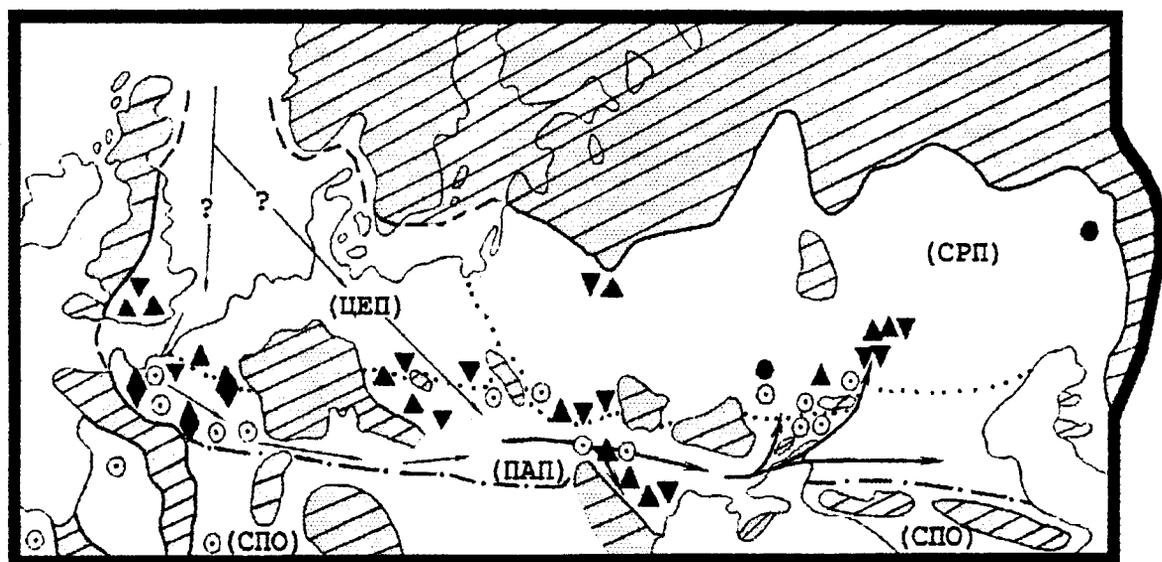


Рис. 19. Географическое распространение губок в сеномане.

(Условные обозначения см. рис. 17)

Местонахождения губок:

▲ - Hexactinellida; ▼ - Demospongia; ⊙ - Inozoa;

◆ - Hexactinellida+Demospongia; ● - Porifera.

— - предполагаемые направления продвижения губок.

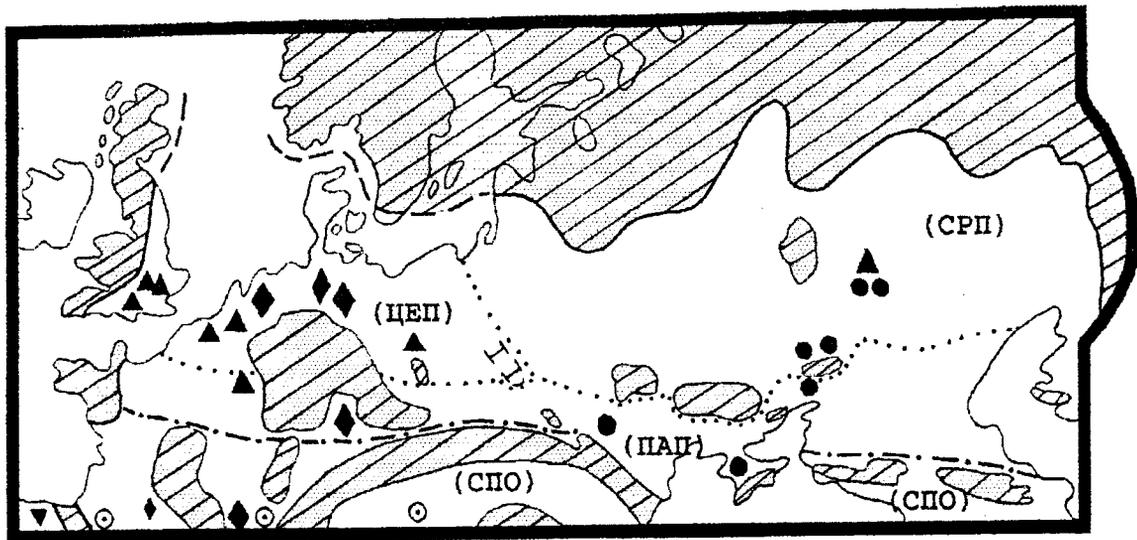


Рис. 20. Географическое распространение губок в туронское-коньякское время.

(Условные обозначения см. рис. 17)

Местонахождения губок:

- ▲ - Hexactinellida; ▼ - Demospongia; ⊙ - Inozoa;
- ◆ - Hexactinellida+Demospongia; ● - Porifera.
- - предполагаемые направления продвижения губок.

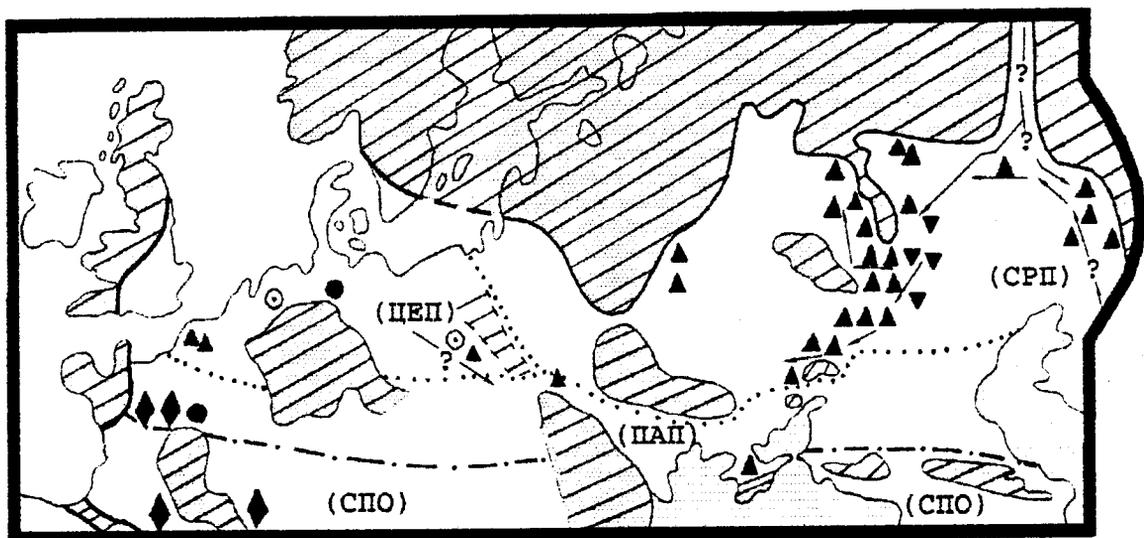


Рис. 21. Географическое распространение губок в сантонское время.

(Условные обозначения см. рис. 17)

Местонахождения губок:

- ▲ - Hexactinellida; ▼ - Demospongia; ⊙ - Inozoa;
- ◆ - Hexactinellida+Demospongia; ● - Porifera.
- - предполагаемые направления продвижения губок.

(Ксенжкевич, Самсонович, 1956; Собецкий, 1978; Савчинская, 1983; Найдин и др., 1986; Волков, Найдин, 1994) губки расселяются почти по всей территории провинции. Видовое разнообразие несколько меньше (30-35 видов), чем в западных районах ЕПО (Собецкий, Третьяк, 1966; Хмилевский, 1969; Третьяк, 1970, 1972, 1973;). Большая часть спонгий - иммигранты из Центральноевропейской провинции и окраин Средиземноморской области (*Craticularia*, *Guettardiscyphia*, *Aphrocallistes*), здесь же выделяются редкие новые виды гексактинеллид. Такими же иммигрантами в Польско-Азовской провинции являются инозои (*Siphonocoelia*, *Peronidella*) (Dunicowski, 1888; Собецкий, Третьяк, 1966), известные преимущественно в западных районах провинции. Своеобразием этого этапа является широкое распространение кремневых спонгий с несвязанным спикульным скелетом почти по всей территории Центральноевропейской и Польско-Азовской провинций. В южные участки акваторий Среднерусской провинции губки проникли в ограниченном таксономическом составе: в среднем сеномане - демоспонгии (два-три вида) и в позднем сеномане - гексактинеллиды (около 10 видов).

Вторжение порифер в пределы затопляемых наступающими морскими бассейнами территорий (в альбское - сеноманское время) носила стадийный характер: активная ранняя фаза (альб - ранний сеноман) вселения на западе ЕПО и продолжение миграции тех же групп губок по акваториям Польско-Азовской провинции (сеноман).

Таксономический состав и количество кремневых губок в составе эпибентосных сообществ ЕПО сократились в туронское и особенно коньякское время, что обусловлено установлением относительно выдержанного тектонического режима в течение этого времени, доминированием биогенного карбонатакопления в новых акваториях. В Центральноевропейской провинции происходило расширение ареала губок, и среди них преобладали демоспонгии. Количество видов изменяется от 20 до 50 (O'Connel, 1919; Moret, 1926; Wagner, 1963; Reid, 1968). В пределах Польско-Азовской и Среднерусской провинций сокращение видового состава более ошутимо: известны в основном камероспонгииды и бексииды (10-15 видов). Немногочисленные гексактинеллиды расширили ареал распространения в этих биохориях в северном направлении, до современного Среднего Поволжья.

**2. Позднемеловой подэтап (сантонская фаза).** (см. рис. 21) Очень быстрая миграция гексактинеллид, в меньшей степени демоспонгий, в восточные районы ЕПО, в акватории Среднерусской провинции. Но доминировало продвижение водных масс и кремнепродуцирующих организмов происходило с севера и/или северо-востока (Первушов, 1993, 1994; Волков, Найдин, 1994; Vischnepvskaia, 1994; Первушов, Иванов, 1995а, б), особенности площадного расселения поселений губок определялись существовавшим структурным планом территории.

В Центральноевропейской провинции сантонские сообщества губок немногочисленными демоспонгиями (Wagner, 1963; Termier, 1985), и ранее известными здесь инозоями (*Pogosphera*, *Corynella*) (Termier, 1985).

Миграция гексактинеллид в акватории Польско-Азовской и Среднерусской провинции сопровождался появлением новых родов и широким видообразованием. Губки доминировали в составе эпибентосных сообществ, в настоящее время известны представители около 50 родов и примерно около 150-170 видов губок [предварительные определения автора] (Ксенжкевич, Самсонович, 1956; Морозов, 1962; Собецкий, 1978; Malecki, 1980; Савчинская, 1982; Бионмия..., 1985). По имеющимся данным, ареалы новых родов (*Divicalys*, *Contubernium*, *Scapholites*, *Flexurispongia*, *Vanistirps*, *Ramefossa*) не выходили за пределы провинции. У давно существующих и "аллохтонных" родов вентрикулитид в этот момент значительно расширяется видовой состав (*Ortodiscus*, *Naranea*, *Sestrocladia*, *Sororistirps*), что в целом характерно для гексактинеллид (*Camerospongiidae*, *Coeloptychiidae*, *Becksiidae*, *Aphrocallistes*, *Leptophragmidae*). Поселения губок практически повсеместны по акватории Среднерусской и большей части Польско-Азовской провинций, за исключением наиболее приглубых участков дна обусловленных развитием унаследованных прогибов. Наиболее сложные по структуре и многочисленные по составу сообщества порифер формировались в условиях прибрежных полос и мелководий. Демоспонгии проникли в восточные районы ЕПО вслед за гексактинеллидами и лишь несколько родов в составе одного-двух видов. Это типичные иммигранты из Среднерусской провинции, в новых условиях среди них не отмечено появления новых видов.

**3. Позднемеловой подэтап (кампанская - маастрихтская фаза).** (см. рис. 22, 23). В первой половине подэтапа происходит максимальное площадное распространение спонгий по акваториям ЕПО при некотором снижении таксономического разнообразия. Вероятно, происходил обмен элементами спонгиофауны разных провинций, выравнивание состава губковых поселений в пределах ЕПО.

В Центральноевропейской провинции губковые сообщества отличаются разнообразием и многочисленностью форм (около 40 - 45 родов), среди которых преобладали демоспонгии, а гексактинеллиды не образовывали самостоятельных поселений (Moret, 1926; Wagner, 1962; Nurcevicz, 1966, 1968; Ulbrich, 1976). Сообщества этих спонгий были приурочены к зонам проникновения прохладноводных масс (Termier, 1985).

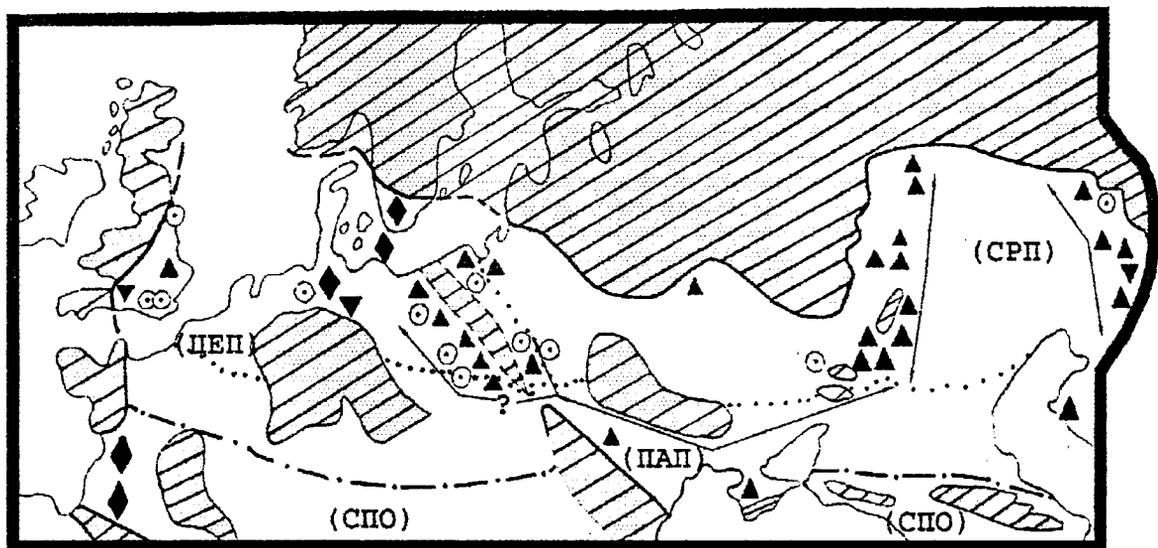


Рис. 22. Географическое распространение губок в кампане.

(Условные обозначения см. рис. 17)

Местонахождения губок:

▲ - Hexactinellida; ▼ - Demospongia; ⊙ - Inozoa;

◆ - Hexactinellida+Demospongia; ● - Porifera.

— - предполагаемые направления продвижения губок.

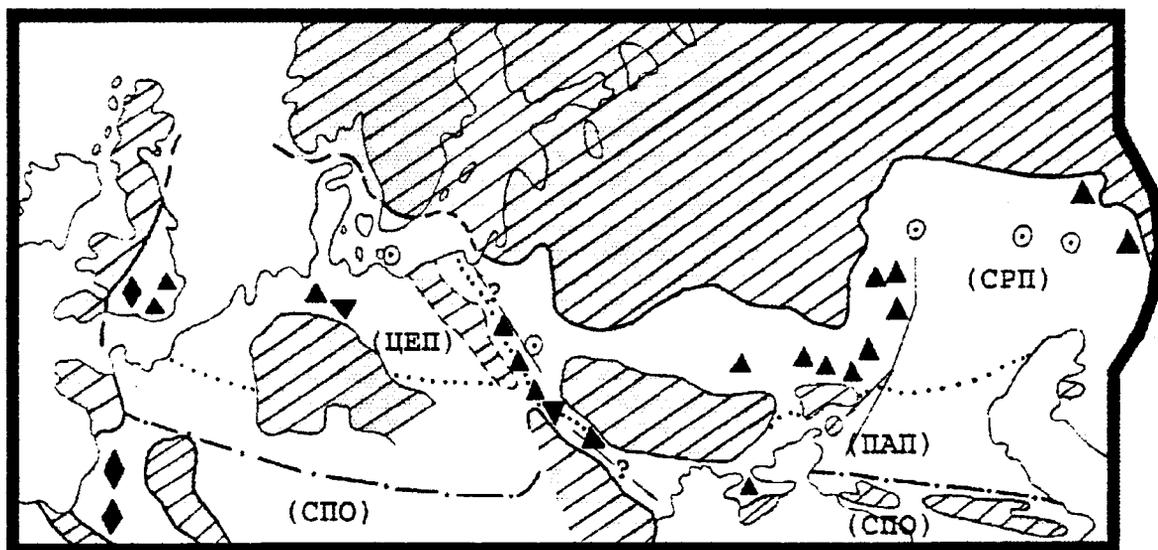


Рис. 23. Географическое распространение губок в маастрихте.

(Условные обозначения см. рис. 17)

Местонахождения губок:

▲ - Hexactinellida; ▼ - Demospongia; ⊙ - Inozoa;

◆ - Hexactinellida+Demospongia; ● - Porifera.

— - предполагаемые направления продвижения губок.

В акваториях Среднерусской провинции разнообразие кремневых губок резко снизилось, и состав губковых сообществ более ограничен по сравнению с аналогичными образованиями западных районов ЕПО. Как и прежде, в составе сообществ доминируют гексактинеллиды (6-10 родов). Демоспонгии (*Phyllodermia*, *Seliscothon*) достигли в это время самых восточных участков ЕПО - современного Примугодьярья. От демоспонгий Центральноевропейской провинции они отличаются ограниченным видовым составом и количеством, значительно меньшими размерами скелетов, в частности *Phyllodermia incrassata* (Grier.) [В отечественных публикациях, благодаря работам И.Ф. Синцова (1872, 1878), больше известна как *Actinosiphonia radiata* (Fisch.)]

Выравнивание состава спонгиозаун разных провинций выражено и в появлении сходных элементов на уровне видов: *Ortodiscus poculum* (Zittel), *O. fragmentalis* Schram., *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.), *Sororistirps tubiformis* (Schram.), но тем не менее в западных районах ЕПО преобладают демоспонгии, а в восточных - гексактинеллиды, испытывающие тенденции к вымиранию. В пределы ЕПО проникали инозои (*Pogospaera globularis* (Phill)), однообразные в видовом отношении, они отличались большой количественной выборкой и широким площадным распространением (Oakley, 1937; Hurcevic, 1966; Nestler, 1965; Ulbrich, 1974; Хмилевский, 1979; Собоцкий, 1985).

С позднекампанского времени прослеживается тенденция к миграции гексактинеллид, сначала из Среднерусской провинции, в районы Польско-Азовской провинции и окраины Средиземноморской области. Синхронно происходит постепенное вымирание представителей гексактинеллид (в том числе и вентрикулитид) на родовом уровне, сократился до одного-двух видов и состав существовавших родов. Кампанские и маастрихтские гексактинеллиды приспосабливались к обитанию в условиях псевдоабиссали, "уступая" сублитеральные участки акваторий другим фильтраторам (устрицам, гастроподам). В маастрихтских бассейнах сохраняется провинциальность в составе сообществ, пориферы почти не образуют массовых, как прежде, поселений; гексактинеллиды представлены родами *Ortodiscus*, *Microblastium*, *Rhizopoterion*, *Sororistirps*, *Aphrocallistes* и всего известно около 10-12 видов.

В маастрихтских акваториях Польско-Азовской провинции распространились кремневые губки - мигранты из северных районов. Ареалы губок, существовавших в морях этой биохории (*Schizorabdus*, *Pogocyclus*, *Rhizopoterionopsis*, *Spiroplectamina*) редко выходили за ее пределы; совместно с ними в маастрихте известны *Sororistirps*, *Rhizopoterion*, (?) *Ortodiscus* (Hurcevic, 1968; Хмилевский, 1974, 1977, 1978; Кравцов, 1978). Как и в сеноманское время, широко распространились кремневые губки с несвязанным спикульным скелетом (Морозов, 1962; Собоцкий, 1978), что считаем характерной особенностью этой провинции. К концу маастрихта и в течение палеогена гексактинеллиды почти полностью мигрировали из северных районов ЕПО в сохраняющиеся южные моря, при этом происходило вымирание многих филогенетических ветвей гексактинеллид.

Из 26 родов позднемеловых вентрикулитид в палеоцене известны остатки двух-трех представителей: *Ortodiscus*, *Rhizopoterion* и (?) *Sororistirps*. Полностью вымерли инозои (Moissete et al., 1984; Красилов, 1985; Журавлева, Мягкова, 1987). Наименее всего подобные изменения отмечены в составе демоспонгий.

Позднемезозойский этап в истории порифер завершается, по-видимому, уже в эоцен-олигоценое время. В палеоцене гексактинеллиды известны в пределах Польско-Азовской провинции и южных окраин Среднерусской провинции и формировали совместные поселения с демоспонгиями. Здесь же были распространены кремневые губки с несвязанным спикульным скелетом. В эоцене - олигоцене гексактинеллиды редки в эпиконтинентальных акваториях, ареалы немногих сохранившихся форм со связанным спикульным скелетом смещались в глубоководные участки Средиземноморской области. Представители демоспонгий обитавших в акватории Средиземноморской области иногда проникали в южные эпиконтинентальные моря ЕПО (Пясковский, 1929, 1952; Богданович, 1959, 1960; Коробков, 1975; Иванник, 1980, 1994).

Этапность в истории появления (эсболлия), продвижения (прохорез) и последующей миграции и вымирания (катистения) вентрикулитид, как пример истории гексактинеллид, совпадает с установленной этапностью в развитии биоты в пределах юго-востока Среднерусской провинции и смежных биохорий (Собоцкий, 1978; Бионмия..., 1985; Первушов, 1993, 1994; Первушов, Иванов, 1995а, б; Иванов, 1995). Формирование позднемеловой биоты, в пределах рассматриваемого региона в частности, рассматривается автором как биологическое проявление средне - позднемеловой эвстазии (Хэллем, 1983; Харленд и др., 1985; Найдин и др., 1986; Ясаманов, Петросьянц, 1986; Современная палеонт., 1988; Первушов и др., 1997а), которое несет черты провинциальности и особенностей тектонического режима, структурного плана территории. В альбское - сеноманское время отмечается запаздывание в появлении спонгиозаун в восточных районах ЕПО по сравнению с западными на полвека, век, что подтверждается материалами исследований по другим группам организмов и по продвижению ареалов биогенного карбонатакопления (Ильин и др., 1994; Первушов, Иванов, 1995а, б).

Выделение среднемелового и поздне мелового этапов прежде всего обусловлено изменением характера перемещения водных масс в пределах Средиземноморской и Европейской областей: в альбе - сеномане они были направлены в запада на восток и северо-восток, а в сантонское время - с востока и северо-востока (Несов, 1990, 1992; Волков, Найдин, 1994; Vischnevskaya, 1994; Первушов, Иванов, 1995а, б). Это вызывало существенные перестройки в биоте и в ходе биогенного осадконакопления (Ильин и др., 1994). В течение поздне мезозойского этапа локальное распространение губковых горизонтов могут быть с различной степенью точности сопоставлены с проявлениями некоторых геотектонических фаз (см. рис. 24 ). На протяжении поздне мезозойского этапа не только этапность, но и направленность в развитии многих форм морских организмов (маринакулаты, губки, устрицы, гастроподы, хрящевые рыбы) была сходной (см. рис. 13). Если в альбское - сеноманское время многие из этих форм существовали с условиях сублиторали и даже супралиторали (маринакулата), то в течение поздне мелового времени они приспособивались к обитанию во все более глубоководных условиях. Та же тенденция отмечена и на примере биогенного осадконакопления и формационного анализа отложений (Ильин и др., 1994; Иванов, 1994, 1995а, б, в, г; Найдин и др., 1985; Первушов, Иванов, 1995а, б).

Возможно, проблема вымирания многих форм на рубеже поздний мел - палеоцен должна рассматриваться с точки зрения необычности их появления в составе поздне меловых сообществ. По воле случая (эвстазия) и при совпадении благоприятных факторов, температура и активная динамика водной среды, ограниченность конкурентной среды и доступность пищи, гексактинеллиды осваивали новые пространства эпиконтинентальных акваторий при широком видообразовании. Естественное изменение тенденций в обратном направлении сказалось на смене гексактинеллидами районов обитания и привело к их возвращению в глубоководные зоны бассейнов. Завершающие этапы этого процесс характеризуются стадийным вымиранием многих гексактинеллид и других морских организмов (Иванов, 1995; Первушов, Иванов, 1995а, б; Pervushov, Ivanov, 1995).

система	отдел	ярус	эпоха тектогенеза	Средиземноморская палеоогеограф. область	Европейская палеоогеографическая область			
					провинции			
					центральноевропейская	польско-азовская	среднерусская	
юрская	верхний	Мелевский ярус	раннеальпийская	Р <sub>1</sub>	▲ 6		 	
				К <sub>2m</sub>	▲ 5	 	  ○	  ○
				К <sub>2cp</sub>		▲ 9   ▲ 8  ○		 
				К <sub>2st</sub>	▲ 4	▲ 7 		 ? 
				К <sub>2k</sub>	▲ 3 ○			? ○ 
				К <sub>2c</sub>	▲ 2 ○	  ○	  ○	
					▲ 1 	  ○	  ○	? 
					  ○	 ○		 

Рис. 24. Особенности распространения губок и спонголитов в пределах рассматриваемых биохорий в зависимости от проявления фаз тектогенеза.

Условные обозначения:

- ▲ - фазы тектогенеза; 1 - остервальдская; 2 - австроальпийская; 3 - средиземноморская; 4 - субгерцинская; 5 - периарабская; 6 - ларамийская; 7 - илседская; 8 - вернигородская; 9 - пейнерская.

 - губковые биогермы (известковые формы губок).

 - спонголиты (гез, перт).

 - скопления кремневых губок, "губковые" горизонты.

 - находки кремневых губок.

○ - известковые губки (инозой).

## СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК

Ископаемые губки, несмотря на большую частоту встречаемости в верхнемеловых отложениях Восточно-Европейской платформы и смежных территорий (Скифская, Центрально-Европейская плиты), практически не применяются при стратиграфических исследованиях. Они рассматриваются как типично "парастратиграфическая" группа ископаемых организмов (Степанов, Месежников, 1979), которая может быть использована при региональной корреляции вмещающих их пород. Приуроченность многих спонгий к определенным фациям, слабая изученность морфологии и систематики порифер, предопределили отсутствие интереса к использованию этих беспозвоночных в целях биостратиграфии.

Об этом косвенно свидетельствуют монографии по верхнемеловым отложениям Европейской части России и сопряженным регионам, где информация о стратиграфической приуроченности губок приводится косвенно или отсутствует (Морозов, 1962; Собоцкий, 1978; Савчинская, 1982; Бионмия..., 1985; Верхний мел..., 1986; Найдин и др., 1986; Стратиграфия..., 1988; Зональная стратиграфия..., 1991; Зональные подразделения..., 1994). И.Ф. Синцов (1872, 1878), оставивший наиболее известные описания губок из верхнемеловых отложений Поволжья, не совсем был точен, определяя систематическое, да и стратиграфическое положение фоссилей. Позже, многие исследователи использовали материалы определенных И.Ф. Синцова и при этом *названия* одних и тех же видов оказывались "характерными" для сантонских и кампанских отложений (Колтыпин, 1957; Флерова, Гурова, 1956; Морозов, 1962; Глазунова, 1972). Это отчасти способствовало утверждению мнения о невозможности применения остатков губок при расчленении и сопоставлении верхнемеловых отложений.

В Западной Европе предпринимались попытки определить стратиграфическое распространение кремневых губок в породах верхнего мела на уровне видов в составе родов *Siphonia*, *Turonia* и *Plocosyrphia* (Wagner, 1963). В этом отношении более изучены демоспонгии (Schrammel, 1924, 1936). Некоторые гексактинеллиды были выделены в качестве зональных видов в составе верхнего сенона севера Германии (Schluter, 1870, 1872). Зона *Becksia soekelandi* соответствует зоне *Belemnitella quadrata*, а зона *Lepidospongia rugosa* сопоставляется с зоной *Belemnitella mucronata*, *Hoplitoplacenticeras coesfeldiense*. Наряду с зональными в обоих слоях найдены остатки спонгий *Coscinopora* и *Coeloptychium*. В сенонских отложениях Ирландии (Upper Chalk) выделялась "спонгиевая зона" (Spongiarian Zone), соответствующая нижней части зоны *Belemnitella mucronata* (Tate, 1864). Выделение и название зоны обусловлены большим количеством остатков гексактинеллид (*Ventriculites*, *Etheridgea*) в этом интервале разреза. Однако в настоящее время губковые "зоны" не применяются в стратиграфических схемах. Инозои практически не изучались в аспекте возможного их применения при расчленении карбонатных толщ (Oakley, 1937). Возможно, они могут быть использованы при межрегиональной корреляции разрезов сложенных пшчим мелом (кампан, маастрихт) и примером может служить *Pogospaera globularis*, остатки которой известны от Прикаспия до северо-запада Германии и Южной Англии.

Применение спикульного анализа при детализации расчленения разрезов, вероятно, более результативно на данный момент, чем использование скелетных макроформ губок. Успешное использование разрозненных спикул кремневых губок продемонстрировано по верхнемеловым и палеогеновым отложениям Урала в работах В.М. Колтуна (1959, 1960). Эти работы легли в основу разработки методов спикульного анализа. М.М. Иванник (1967, 1980, 1988, 1994) совместно с проведением стратиграфических исследований на основе изучения кремневых спикул, разрабатывает основы парасистематики губок с несвязанным спикульным скелетом, что, безусловно, открывает широкие возможности применения спикульного анализа в геологии. Ниже рассматриваются материалы исследований только по скелетным формам гексактинеллид.

При характеристике совокупности губок из определенного стратиграфического интервала будем использовать термин "спонгиокомплекс". Вследствие различной степени изученности губок и подходов к систематике низших таксонов, структура спонгиокомплексов определяется на родовом и реже - видовом уровне. Корреляция разрезов, основанная на выделении родов спонгий, достаточно условна, тем не менее применяется зарубежными палеоспонгиологами для некоторых регионов (Reid, 1968; Termier et al., 1985). Необходимость в подобных сопоставлениях определяется отсутствием каких-либо достоверных данных по распространению спонгиофауны в пределах всей поздне меловой Европейской палеобиогеографической области (ЕПО), представленные материалы послужат основой для дальнейших детальных исследований. Наиболее достоверно сопоставимы отдельные этапы миграции и расселения спонгиофаун, которые являются отражением событийных процессов в истории ЕПО. С одной стороны они выражены в формировании сходных образований: спонголиты и губковые горизонты (слои) в пределах всей ЕПО, а с другой - прослеживается как провинциальность в составе формирующихся сообществ, так и некоторое "запаздывание" в их появлении в восточных частях области на протяжении альбского и сеноманского времени. Приме-

ром могут служить губковые образования этого стратиграфического интервала южной Англии, Франции, Германии, южной Польши, Вольно-Подолья, южного Донбасса и южных районов Правобережного Поволжья. Вероятно, наиболее детально могут быть сопоставлены спонгиокомплексы разных районов ЕПО для кампанского и маастрихтского интервалов разреза, для сантонского спонгиокомплекса отмечается достаточно резкая провинциальность: на востоке широко распространены гексактинеллиды, а на западе - более редкие поселения демоспонгий.

**Сеноманский ярус.** Широко известны губковые горизонты и спонголиты по южной периферии ЕПО (Moret, 1926; Oakley, 1937; Defretin-Lefranc, 1958; Собоцкий, Третьяк, 1966; Reid, 1968; Хмилевский, 1969, 1979; Савчинская, 1982). В пределах Русской плиты скопления губок и спонголиты известны на юго-западе из нижнего и верхнего сеномана (Третьяк, 1973). Здесь спонгиокомплекс верхнего сеномана (26 видов) отличается большим таксономическим разнообразием, чем нижнесеноманский комплекс (10 видов). В Западной Европе спонгиокомплекс в основном раннесеноманского возраста (Defretin-Lefranc, 1958; Reid, 1968). В южных частях Поволжья обнаружены в среднем сеномане остатки демоспонгий, а в верхнем сеномане - главным образом гексактинеллид. Родовой состав спонгиокомплекса представляется следующим: *Craticularia*, *Plocoscyphia*, *Stauronema*, *Guettardiscyphia*, *Sestrocladia* и демоспонгии - *Jerea*. Виды, характеризующие, по-видимому, только сеноманский комплекс: *Rhizopoterionopsis pruvosti* Defretin-Lefranc, *Exanthesis reticulata* (Hinde), *Plocoscyphia fenestrata* (Smith), *Craticularia fittoni* Mantell.

**Туронский ярус.** Спонгиокомплекс несет черты провинциальности, наиболее богат в таксономическом и в количественном отношении на западе ЕПО. В Германии он характерен для нижнетуронской части разреза (Wagner, 1963), в Англии - для среднего и верхнего турона (Reid, 1968). В восточной части ЕПО остатки губок редки, приурочены к основанию пород туронского яруса (средний - верхний турон), иногда встречаются в отложениях зоны *Inoceramus lamargi*. Спонгиокомплекс не содержит таксонов, характеризующих только туронский ярус, преобладают транзитные формы. На западе это *Ventriculites*, *Cephalites*, *Callodictyon*, *Doryderma*, *Stammia*, *Prochonia*, *Oncolopia* (Defretin-Lefranc, 1958; Wagner, 1963; Reid, 1968), а в восточных - камероспонгии, бексииды, вентрикулитиды и реже демоспонгии. По гексактинеллидам в средне- и верхнетуронских отложениях Англии выделено пять спонгиевых зон (Reid, 1968).

**Коньякский ярус.** Спонгиокомплекс мало известен и практически не изучен. Обычно это транзитные формы (*Ventriculites*, *Coscinopora*, *Demospongia*), известные в основном в Англии, Франции, Германии и Польше (Найдя, 1954; Defretin-Lefranc, 1958; Hurcevicz, 1966). На востоке ЕПО кремневые губки редки, хотя и упоминаются их находки в породах нижнего и верхнего коньяка (Собоцкий, 1978; Савчинская, 1982); до настоящего времени не изучались.

**Сантонский ярус.** При рассмотрении сантонского, кампанского и маастрихтского спонгиокомплексов возникает проблема, заключающаяся в том, что данные стратоны часто рассматривались в составе единого сенона, при чем в некоторых странах в него включался и коньякский ярус (Франция). Спонгиокомплекс отличается выраженной провинциальностью: наиболее представлен и количественно богат в восточных районах ЕПО и здесь доминируют гексактинеллиды, а на западе - аналогичный комплекс составляют в основном демоспонгии и он менее разнообразен. В пределах Русской плиты и смежных территориях спонгиокомплекс приурочен к трансгрессивному основанию сантонских отложений, что, вероятно, соответствует средней части зоны *Inoceramus cardissoides*. Иногда скелеты губок встречаются и в основании пород верхнего сантона. Характеристика комплекса на видовом уровне: *Etheridgea goldfussi* (Fisch.), *Tremabolites megastoma* (Roem.), *Coeloptychium subagaricoides* (Sinz.), *Sororistirps radiata* (Mant.), *Ortodiscus pedester* (Eichw.). Многочислены представители родов *Sporadocinia*, *Becksia*, *Plocoscyphia*, *Polyscyphia*, *Aphrocallistes*, *Guettardiscyphia*. Сенонские образования Англии по фауне кремневых губок подразделены на пять зон и слоев (Reid, 1968). Остатки сантонских демоспонгий известны в Франции и Англии, спонгиокомплекс представлен формами: *Doryderma*, *Siphonia* и *Discodermia* (Wagner, 1963; Hurcevicz, 1966; Termier et al., 1985).

**Кампанский ярус.** Спонгиокомплекс, несмотря на признаки провинциальности, в разных районах Европы имеет в своем составе сходные элементы на уровне видов. На территории южной Англии, Франции и северо-восточной Германии, губковые горизонты приурочены к отложениям верхнего кампана или к верхней части нижнего кампана, подзоне *Bel. pilula senopensis* - зоне *Bel. gracilis senior* (Ulbrich, 1974; Termier et al., 1985; Найдя и др., 1986). В составе комплекса преобладают демоспонгии: *Phymatella tuberosa* Zittel, *Phyllodermia pyriformis* (Griep.), *Procaliapsis janus* (Roem.); *Homalodopora plana* Schram., *Seliscothron mantelli* (Goldf.); *Jerea polystoma* (Roem.). В восточной части ЕПО остатки губок приурочены к основанию кампанских отложений, иногда скопления губок расположены в подошве пород зон *Bel. mucronata* и *Bel. langei* (Hurcevicz, 1966, 1968; Глазунова, 1972; Собоцкий, 1978; Савчинская, 1982). Основу спонгиокомплекса составляют гексактинеллиды и в основном - вентрикулитиды: *Rhizopoterion cervicornе* (Goldf.); *Ortodiscus explanatus* sp. nov.;

*Ventriculites sculptus* sp. nov.; *V. duplus* sp. nov.; *Sestrocladia gemina* sp. nov.. Уверенное сопоставление кампанских спонгиокомплексов Европы и северной Африки, в объеме яруса, можно проводить по следующим кремниевым губкам: *Ortodiscus poculum* (Zittel); *O. fragmentalis* (Schram.); *Sororistirps tubiformis* (Schram.); *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.), а также по некоторым видам *Sestrocladia* и *Actinocyclus*.

**Маастрихтский ярус.** Маастрихтский спонгиокомплекс беден в таксономическом и малочисленен в количественном отношении. Остатки губок известны в основном в породах нижнего маастрихта на большей части ЕПО и значительно реже в верхней части разреза маастрихтского яруса (Подолья, Польша). Заметную роль в составе комплекса играют широко распространенные инозои (*Porosphaera*, *Eudea*). Характерны представители родов *Aphrocallistes*, *Leptophragma*, *Wollemania*; вентрикулитиды: *Sororistirps*, *Microblastium*, *Pogocyclus* и *Schizorabdus*. Для широких межрегиональных корреляций может быть апробирован вид *Schizorabdus lybicus* (Zittel), известный из маастрихтских отложений разных районов Европы и Северной Африки.

**Значение губок для детальной стратификации и при создании местной стратиграфической схемы верхнемеловых отложений Правобережного Поволжья.** Кроме известных в регионе маркирующих "губковых горизонтов" в основании отложений сантонского и кампанского ярусов (Архангельский, 1912, 1913; Камышева-Елпатьевская, 1951, 1953; Колтыгин, 1957; Флерова, Гурова, 1956; Морозов, 1962; Глазунова, 1972; Качанов, 1980; Бондарева и др., 1981; Семенов, 1989), при изучении стратиграфического распространения губок учитывались последние данные по детальной стратификации верхнемеловых отложений Правобережного Поволжья (Иванов, 1995). Были привлечены материалы по морфогенезу и филогении вентрикулитид и некоторых других представителей гексактинеллид. В последние годы проводятся работы по созданию местной стратиграфической схемы верхнемеловых отложений Правобережного Поволжья. Учитываются результаты аналогичных исследований в смежных регионах и вновь выделяемые стратиграфические подразделения сопоставляются с современной стандартной шкалой (Акимец, 1961, 1980; Атлас поздне меловой фауны..., 1974; Григалис, 1980; Верхний мел..., 1986; Постановления..., 1989; Зональная стратиграфия..., 1991; Зональные подразделения..., 1994). В частности, в составе сеноманских отложений были выделены слои, содержащие, в одном случае - остатки губок-демоспонгий, а в другом - гексактинеллид, ранее здесь неизвестных. В составе выделяемых свит ("меловатская" [ $K_2$  ml] - сеноман, "нижнебанновская" [ $K_2$  nb] - сантон) площадной характер распределения губок и таксономический состав комплексов позволяет обосновывать детальные подразделения и сопоставлять их в пределах региона. Особенно успешно использование выделенных спонгиокомплексов в разрезах, где породы нескольких крупных стратонов (ярусов) представлены терригенными фациями и почти не содержат остатков беспозвоночных.

Для отдельных интервалов верхнемелового разреза предложены стратиграфические единицы в ранге "слоев". Для определения губковых зон не выдерживается один из главных критериев - его положение между нижней и верхней зонами в непрерывном разрезе (Практическая стратиграфия, 1984; Стратиграфический кодекс, 1992), однако для Правобережного Поволжья характерна стратиграфическая неполнота почти каждого яруса (что дает простор для применения принципов "секвентной" стратификации). Объем и границы слоев определяются мощностью фаций, к которым приурочены губки, а их стратиграфическое положение контролируется находками зональных форм ортофауны. Поскольку в настоящее время в регионе не существует утвержденной и общепринятой схемы верхнемеловых отложений, а зональные формы из более южных регионов (по региональным схемам) здесь практически не найдены (Иванов, 1993а, б; 1995) выделенные слои сопоставляются с ранее общепринятыми подразделениями и сопутствующим комплексом фауны. Слои выделены на основании изучения вентрикулитид, и иногда палеонтологическая характеристика дополняется списком представителей других семейств. Для тех стратонов, где в настоящее время не выделены, указываются находки спонгий.

**$K_2 c_1$  ( $K_2 ml_1$ )** Остатки губок неизвестны, вероятно в южных районах, на участках прогибов, распространение прослоев спонголитов.

**$K_2 c_2$  ( $K_2 ml_2^2$ )** Слои с *Jerea rugiformis* («демоспонгиевые слои»). Для вышележащих отложений подсвита в целом характерно большее разнообразие форм, в частности двусторчатых моллюсков: *Oxytoma pectinata* (Sow.), *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. subconicum* (Glassunova), *Granocardium cf. ventricosum* (Orb.), *C. constantii* (Orb.), *Protocardia cf. hillama* (Sow.), *Flaventia ovalis* (Sow.), *F. plana* (Sow.), *Lucina cf. tenera* (Sow.), *Hercodon aequilateralis* Sobetski, *Corbulamella elegans* (Sow.), *Panopea mandibula* (Sow.), *P. acutisulcata* (Desch.), *Neithea quinquecostata* (Sow.), *Chlamys hispida* (Goldf.), *Entolium orbicularis* (Sow.), брюхоногих моллюсков *Puropsis schiiliensis* Plam., *Actaeon doliolum* J.Muller, *Natica lyrata* Sow., *Avellana cassis* Orb., головоногих моллюсков *Schloenbachia* sp., брахиопод *Lingula "crausei"* Dames, "Rhynchonella" sp.

**$K_2 c_3$  ( $K_2 ml_3^2$ )** Слои с Hexactinellida: *Plocoscyphia*, *Balantionella*, *Guettardiscyphia*, *Labyrintholites*. В нижележащих отложениях подсвита известны остатки двусторчатых мол-

люсков *Oxytoma multicostata* A. Ivanov, *O. pectinata* (Sow.), *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. subconicum* (Glassunova), *Gryphaeostrea cf. canaliculata* (Sow.), *Agerostrea cf. densicostata* Sobetski, *Entolium orbicularis* (Sow.), *Neitheia quinquecostata* (Sow.), *Chlamys* sp., *Venus* sp., *Acutostrea* sp., *Huotisse* sp., *Plicatula* sp., а также брахиопод *Lingula* sp., *Carneithyris* sp., брюхоногих моллюсков *Margarites* sp., *Ascensovoluta* sp., *Pugopsis* sp. Редкие остатки фауны найденные вместе с губками, так же как и в ранее рассмотренных демоспонгиевых слоях, отличаются плохой сохранностью и до настоящего момента не изучены.

**К<sub>2</sub> t<sub>2-3</sub>** Зона *Inoceramus lamarecki*. Породы нижнего турона в региона достоверно неизвестны. Встречены остатки камероспонгий, бексид, полиципий.

**К<sub>2</sub> (?)к<sub>2-3</sub>** Отложения нижнего коньяка достоверно неизвестны, а отложения среднего и верхнего коньяка локально распространены и в трехчленном варианте не обоснованы. Спонгиокомплекс не изучен.

**К<sub>2</sub> st<sub>1</sub><sup>2</sup>** Самые нижние интервалы разреза в Поволжье неизвестны, только в более южных регионах. Слои с *Ortodiscus pedester* - *Rhizopoterion interruptum* - *Microblastium spinosum* - *Sephalites compresus*. Соответствуют средней части отложений зоны *Inoceramus cardissoides*. В Среднем Поволжье залегает в основании шиловской толщи, на Воронежской антеклизе - кирсановской толщи. Здесь же найдены остатки двустворок *Monticulina crassa* (A. Ivanov), *Huotisse* sp., *Spondylus* sp., ростры белемнитов *Actinocamax* sp.

**К<sub>2</sub> st<sub>1</sub><sup>3</sup>** Верхняя часть зоны *Inoceramus cardissoides*, редкие *Plocoscyphia*, *Aphrocallistes*, *Etheridgea*, *Leptofragmiidae*.

**К<sub>2</sub> st<sub>2</sub>** Остатки губок редки, приурочены к основанию подъяруса. Спонгиокомплекс слабо изучен, переходного облика между нижнесантонским и кампанским. Зональная форма в настоящее время не определена (Иванов, 1993а, б).

**К<sub>2</sub> ср<sub>1</sub><sup>2-3</sup>** Самые нижние интервалы яруса неизвестны, а в терригенных фациях не обоснованно их выделение. Слой с *Ortodiscus rosulum* - *Rhizopoterion cervicorne* - *Seroristirps tubiformis*. Губковый горизонт прослеживается почти повсеместно в мергелях и песчаниках. На Воронежской антеклизе залегает в основании соколовской толщи. К интервалу распространения губок часто приурочены находки двустворчатых моллюсков *Monticulina vesicularis* (Lamarck), *Kosmospirella similis* (Pusch.), *Quadrostrea tetragona* (Bayle), *Margostrea pristiphora* Sobetski, *Flemingostrea jadenovi* Sobetski, *Agerostrea cf. falcata* (Morton), *Acutostrea acutostriis* (Nilsson), *A. protei* (Reuss), *A. sarumensis* (Woods), *A. trinacria* (Coquand), *A. biconvexa* (Eichwald), *Huotissa semiplicata* (Sobetski), *H. sibirica* (Glasunova), *H. cf. semiplana* (Lamarck), *Chlamys indulata* (Morton), *Ch. zeizneri* (Alth.), *Ch. pulchella* (Nilsson), *Dianchora labiata* (Wahl.), *Oxytoma intermedia* A. Ivanov, *O. psilomonica* A. Ivanov, *O. tenuicostata* (Roemer), *Plagiostoma hoperi* Mant., гастропод *Calliostoma bunelli* (Arch.), *Margarites nilsoni* (Munst.), *Confusiscala philippi* (Reuss), *Avellana inversis* Kner., *Ascensovoluta bretoni* (Thom. et Peron), белемнитов *Belemnitella mucronata* (Schloth.), аммонитов *Pachydiscus* sp., марианкулат *Conigalea otschevi* A. Ivanov, *C. obliqua* A. Ivanov, *C. extricata* A. Ivanov, *Lauturria lauta* A. Ivanov, *L. serdobensis* A. Ivanov, *Inaclypia rara* A. Ivanov, *I. plana* A. Ivanov, *I. stabilis* A. Ivanov, акуловых рыб *A. lindstromi* (Davis), *A. plicatus* (Priem.), химеровых рыб *Ischyodus bifurcatus* Case, *Amylodon karamysh* Aver. et Popov.

**К<sub>2</sub> ср<sub>2</sub>** Спонгиокомплекс слабо изучен, распространен локально, приурочен, главным образом, к основанию подъяруса.

**К<sub>2</sub> m<sub>1</sub><sup>1</sup>** (Зона *Belemnitella lanceolata*, подзона *Belemnitella licharevi*) Спонгиокомплекс не изучен, фрагментированные фосфатизированные остатки губок в основании зоны.

**К<sub>2</sub> m<sub>1</sub><sup>2</sup>** (Зона *Belemnitella lanceolata*) Только в кровле подзоны *Belemnitella licharevi*, в основании мергельной толщи и устричных горизонтов - слои с *Schizorabdus lybicus* - *Rhizopoterion supralicharevi* - *Communitectum plurifossatum*. Совместно, а обычно несколько выше часто распространены скопления двустворчатых моллюсков *Oxytoma danica* Ravn., *Monticulina intermedia* (Sobetski), *Orbigonia circularis* A. Ivanov, *Auriphillina aurita* A. Ivanov, *A. mirabilis* (Rouss.), *Pycnodonte praesinzovi* (Arkh.), *P. volgodonica* (Glas.), *Volgella porrecta* A. Ivanov, *Venustella donetzensis* (Schatsky), *Huotissa semiplicata* Sobetski, *Gryphaeostrea cf. canaliculata* Nils., марианкулаты *Formogibbella aperta* A. Ivanov, *F. limatula* A. Ivanov.

**К<sub>2</sub> m<sub>2</sub>** Отложения верхнего маастрихта распространены локально и, обычно, их палеонтологическая характеристика неоднозначна. Спонгиокомплекс не изучен.

Представлены схемы стратиграфического распространения родов вентрикулитид (Табл. IV) и изученных видов этого семейства (Табл. V).

## СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ВЕНТРИКУЛИТИД

Стратон Таксон	ВЕРХНЯЯ ЮРА	НИЖНИЙ МЕЛ	ВЕРХНИЙ МЕЛ						ПАЛЕОЦЕН
			сено- ман	турон	коньяк	сантон	кампан	мааст- рихт	
<b>Ventriculitidae</b>	—————								
Ventriculites		—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
Cephalites	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
Ortodiscus					—————	—————	—————	—————	—————
Pleuropogye						—————	—————	—————	
Rhizopoterionopsis		—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	
Contubernium						—————	—————	—————	
Divicalys						—————	—————	—————	
Magniporites			—————	—————	—————	—————	—————	—————	
Microblastium	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
Sporadoscinia		—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	
Leiostracosia			—————	—————	—————	—————	—————	—————	
Sestrocladia			—————	—————	—————	—————	—————	—————	
Actinocyclus						—————	—————	—————	—————
Communitectum							—————	—————	
Lepidospongia		—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	
Flexurispongia						—————	—————	—————	
Scapholites			—————	—————	—————	—————	—————	—————	
Napaeana				—————	—————	—————	—————	—————	—————
Pachyeana						—————	—————	—————	
Porocyclus					—————	—————	—————	—————	—————
Rhizopoterion	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
Schizorabdus							—————	—————	—————
Columelloculus							—————	—————	
Ramefossa						—————	—————	—————	
Sororistirps	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
Vanistirps						—————	—————	—————	—————

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ  
ГУБОК СЕМЕЙСТВА VENTRICULITIDAE  
(В ПРЕДЕЛАХ ПОВОЛЖСКОГО РЕГИОНА)

СТРАТОН ВИД	ВЕРХНИЙ МЕЛ						ПАЛЕОЦЕН
	сеноман	турон	коньяк	сантон	кампан	маастрихт	
1	2	3	4	5	6	7	8
1. <i>Ventriculites</i> <i>cribrosus</i> (Phillips)				—	? —		
2. <i>V. striatus</i> Smith				—			
3. <i>V. cylindratu</i> <i>Schrammen</i>				—			
4. <i>V. successor</i> Schrammen				—			
5. <i>V. sterea</i> (Defretin- Lefranc).					—		
6. <i>V. obliquus</i> , <i>sp. nov.</i>				—			
7. <i>V. ocreaceus</i> , <i>sp. nov.</i>				—			
8. <i>V. sculptus</i> , <i>sp. nov.</i>					—		
9. <i>V. fractus</i> , <i>sp. nov.</i>				—			
10. <i>V. duplus</i> , <i>sp. nov.</i>					—		
11. <i>V. cruciatu</i> <i>sp. nov.</i>					—		
12. <i>Cephalites</i> <i>compresus</i> Smith				—			
13. <i>C. alternans</i> Smith				—			
14. <i>C. capitatus</i> Smith				—			
15. <i>C. costatus</i> , <i>sp. nov.</i>				—			
16. <i>C. subtilis</i> , <i>sp. nov.</i>				—			
17. <i>C. dubius</i> , <i>sp. nov.</i>				—			
19. <i>Ortodiscus</i> <i>pedester</i> (Eich- wald)				—			

1	2	3	4	5	6	7	8
20. <i>O. poculum</i> (Zittel)					—		
21. <i>O. frag-</i> <i>mentalis</i> Schrammen					—		
22. <i>O. stabilis</i> , sp. nov.				—			
23. <i>O. uveken-</i> <i>sis</i> , sp. nov.				—			
24. <i>O. aequalis</i> , sp. nov.				—			
25. <i>O. crass-</i> <i>fius</i> , sp. nov.				—			
26. <i>O. cevelit-</i> <i>tus</i> , sp. nov.				—			
27. <i>O. simili-</i> <i>multus</i> , sp. nov.				—			
28. <i>O. expla-</i> <i>natus</i> , sp. nov.					—		
29. <i>O. artatus</i> , sp. nov.				—			
30. <i>Pleuropyrge</i> <i>sepeformis</i> , sp. nov.				—			
30. <i>Rhizopote-</i> <i>riopsis pru-</i> <i>vosti</i> Defretin- Lefranc				—			
31. <i>Contu-</i> <i>bernium</i> <i>ochevi</i> , sp. nov.				—			
32. <i>Divicalys</i> <i>costaflexuosus</i> , sp. nov.				—			
33. <i>D. ba-</i> <i>gaevkensis</i> , sp. nov.				—			
34. <i>D. tenuifili-</i> <i>formis</i> , sp. nov.				—			
35. <i>D. obliqui-</i> <i>formis</i> , sp. nov.				—			
36. <i>Magni-</i> <i>porites planus</i> , sp. nov.				—			
37. <i>Microblas-</i> <i>tium spinosum</i> (Sinzov)				—			

1	2	3	4	5	6	7	8
38. <i>M. credibilis</i> , sp. nov.				—			
39. <i>M. khokhlovi</i> , sp. nov.				—			
40. <i>M. cylindratum</i> , sp. nov.				—			
41. <i>M. laperinaceum</i> , sp. nov.				—			
42. <i>M. limatum</i> , sp. nov.				—			
43. <i>M. panticalix</i> , sp. nov.				—			
44. <i>M. latisubsculum</i> , sp. nov.				—			
45. <i>M.</i> , sp. ind.						—	
46. <i>M. praedictum</i> , sp. nov.					—		
47. <i>M. hiponomus</i> , sp. nov.				—			
48. <i>Sestrcladia xeromorpha</i> , sp. nov.				—	—		
49. <i>S. aspera</i> , sp. nov.				—	—		
50. <i>S. curva</i> , sp. nov.				—	—		
51. <i>S. gemina</i> , sp. nov.					—		
52. <i>S. humilis</i> , sp. nov.					—		
53. <i>S. cryptopora</i> , sp. nov.					—		
54. <i>S. entis</i> , sp. nov.					—		
55. <i>S. obtusata</i> , sp. nov.				—			
56. <i>S. exisa</i> , sp. nov.				—			
57. <i>S. extricata</i> , sp. nov.				—			
58. <i>Actinocyclus quadroporus</i> , sp. nov.					—		
59. <i>A. eris</i> , sp. nov.					—		

1	2	3	4	5	6	7	8
60. <i>Communitectum plurifossatum</i> , sp. nov.						————	
61. <i>Lepidospongia rugosa</i> Schluter				————	? ———		
62. <i>L. convoluta</i> (Hinde)				————			
63. <i>L. fragilis</i> (Schrammen)					————		
64. <i>L. paricrassa</i> , sp. nov.				————			
65. <i>L. conithalassina</i> , sp. nov.					————		
66. <i>L. porrecta</i> , sp. nov.				————			
67. <i>L. firma</i> , sp. nov.				————			
68. <i>L. explicata</i> , sp. nov.				————			
69. <i>L. aperta</i> , sp. nov.				————			
70. <i>L. rimiformis</i> , sp. nov.				————			
71. <i>L. concavexa</i> , sp. nov.					————		
72. <i>L. laxata</i> , sp. nov.				————			
73. <i>Flexurispongia involuta</i> , sp. nov.				————	————		
74. <i>F. Superapha</i> , sp. nov.				————			
75. <i>Scapholites shilovkiensis</i> , sp. nov.					————		
76. <i>S. comexpansa</i> , sp. nov.				————			
77. <i>S. concreta</i> , sp. nov.				————			
78. <i>S. dissecta</i> , sp. nov.				————			
79. <i>Napacana striata</i> (Schram.)				————			
80. <i>N. plicatopunctata</i> (Sinz.)				————			

1	2	3	4	5	6	7	8
81. <i>N. minutilis</i> , sp. nov.				—			
82. <i>N. obliqua</i> , sp. nov.				—			
83. <i>N. compressa</i> , sp. nov.				—			
84. <i>N. cylindrata</i> , sp. nov.				—			
85. <i>N. binidulus</i> , sp. nov.				—			
86. <i>N. asymmetrica</i> , sp. nov.				—			
87. <i>N. absoluta</i> , sp. nov.				—			
88. <i>N. contadictoria</i> , sp. nov.				—			
89. <i>N. subplana</i> , sp. nov.				—			
90. <i>N. planifacie</i> , sp. nov.				—			
91. <i>N. indistincta</i> , sp. nov.				—			
92. <i>Pachyeana fragmentalis</i> , sp. nov.				—			
93. <i>P. campana</i> , sp. nov.					—		
94. <i>P. striatella</i> , sp. nov.					—		
95. <i>P. minor-dosa</i> , sp. nov.				—			
96. <i>Porocyclus crymensis</i> , sp. nov.						—	
97. <i>P. calvimontis</i> , sp. nov.					—		
98. <i>Rhizopoterion cervicorne</i> (Goldfuss)					—		
99. <i>R. interruptum</i> (Eichwald)				—			
100. <i>R. fungiforme</i> , sp. nov.				—			
101. <i>R. imucalix</i> , sp. nov.					—		
102. <i>R. supralicharevi</i> , sp. nov.						—	

1	2	3	4	5	6	7	8
103. <i>R. solumiforme</i> , sp. nov.				—			
104. <i>R. san-tonicum</i> , sp. nov.				—			
105. <i>R. cochlear</i> , sp. nov.				—			
106. <i>Schizorab-dus lybicus</i> Zittel						—	
107. <i>S. khmi-levskyi</i> , sp. nov.						—	
108. <i>S. varifolium</i> , sp. nov.					—		
109. <i>Columelloculus trinterus</i> , sp. nov.					—		
110. <i>Ramefossa multilinea</i> , sp. nov.				—			
111. <i>R. tenuireducta</i> , sp. nov.				—			
112. <i>R. tarda</i> , sp. nov.					—		
113. <i>R. calamus</i> , sp. nov.				—			
114. <i>Sororistirps radiata</i> , sp. nov.				—			
115. <i>S. tubiformis</i> (Schram.)					—		
116. <i>S. rara</i> , sp. nov.				—			
117. <i>S. pertusa</i> , sp. nov.				—			
118. <i>S. oblongua</i> , sp. nov.					—		
119. <i>Vanistirps semifera</i> , sp. nov.				—			
120. <i>V. caecitergum</i> , sp. nov.				—			

**Примечание.** Номера видов, представленные в этом списке, использованы в текстовых таблицах и рисунках, для краткости обозначения видовых форм.

## ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

### ПОДЦАРСТВО PORIFERA

#### ТИП SYMPLASMA

КЛАСС	HEXACTINELLIDA SMIDT, 1869
ПОДКЛАСС	HEXASTEROPHORA SCHULZE, 1875
ОТРЯД	DICTIONINA ZITTEL, 1878
ПОДОТРЯД	LYCHNISCOSA SCHRAMMEN, 1936

### СЕМЕЙСТВО VENTRICULITIDAE (PHILLIPS, 1829)

**Д и а г н о з.** Париформные губки, скелеты исходно цилиндрические или конические, существенную часть которых могут составлять стержень и ризоиды. Каналы поперечные слепые и продольные, последние в области стержня и ризоидов. Интерканальярная решетка из кубических и призматических клеток.

**С о с т а в.** Два подсемейства: *Ventriculitinae* Phillips, 1829 и *Rhizopoterioninae* subfam. nov.

**С р а в н е н и е.** От *Coeloptychiidae* и *Camerospongiidae* отличается исходным париформным строением скелета конического и цилиндрического габитуса, когда форма парагастральной полости полностью соответствует очертаниям скелета. В отличие от коелоптихий и камероспонгий, которые часто представляют собой сложно организованные (кормиальные) формы, венкулитиды преимущественно одиночные губки и редко образуют колонии низкого порядка (автономии), в которых центральная парагастральная полость имеет один истинный оскулом, а полости сателлитов с ней не сопряжены.

### ПОДСЕМЕЙСТВО VENTRICULITINAE (PHILLIPS, 1829)

[nom. transl. hic. (ex *Ventriculitidae* (Phillips, 1829))]

**Д и а г н о з.** В основе ирригационной системы слепые поперечные каналы. Стержень отсутствует. Интерканальярная решетка из кубических клеток, часто образующих правильный решетчатый или веерообразный спикульный скелет в стенке бокала.

**С о с т а в.** Две трибы: *Ventriculitini* Phillips, 1829 и *Microblastini* trib. nov.

**С р а в н е н и е.** От *Rhizopoterioninae* отличаются отсутствием стержня и связанных с ним ризоидов и системы каналов.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** (?) Верхняя юра, мел, палеоцен Европы, (?) ныне.

### ТРИБА VENTRICULITINI (PHILLIPS, 1829)

[nom. transl. hic. (ex *Ventriculitidae* (Phillips, 1829))]

**Д и а г н о з.** Скелет средне-толстостенный, дермальная скульптура из параллельных вертикальных продольных ребер и борозд, в которых овальные или округлые прозопоры; узлы ребер низкие. Апопоры округлые и расположены в "шахматном" порядке. Продольные каналы в ризоидах и реже под дермальными ребрами.

**С о с т а в.** Семь родов: *Ventriculites* (Phillips, 1829); *Cephalites* Smith, 1848; *Pleuropogyge* Schrammen, 1912; *Rhizopoterionopsis* Lachasse, 1943; *Contubernium* gen. nov.; *Divicalys* gen. nov.; *Magniporites* gen. nov.

**С р а в н е н и е.** От *Microblastini* отличаются равномерно линейным положением элементов дермальной скульптуры и округлыми очертаниями прозопор.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Мел, (?) палеоцен Европы.

### Под *Ventriculites* (Phillips, 1829)

*Spongia*: Phillips, 1829; Geinitz, 1842, c. 95.

*Ventriculites*: Smith, 1848, c. 21; Roemer, 1864, c. 19; Hinde, 1883, c. 113; Пошта, 1885, c. 34; Fric, 1889, c. 105; Wolleman, 1900, c. 8; Schrammen, 1910-1912, c. 214; Цуммель, 1934, c. 122; Defretin-Lefranc, 1958, c. 58; Hurcevicz, 1968, c. 74.

*Rhizopoterion*: Ulbrich, 1974, c. 60; Wood, 1987, c. 20.

Типовой вид - *Spongia cribrosa* Phillips, 1829; верхний мел, Англия.

**Д и а г н о з.** Габитус и параметры скелета определяются степенью развития отворота: обычно, чем большую площадь он занимает, тем меньше высота нижней - конической части. Апо-прозохеты цилиндрические, диаметр 1-2 мм, вблизи верхнего края с тонкими пи-

лами. Гладкие проксимальные каналы в 1-2 ряда под дермальными ребрами. Паренхимальные каналы вертикальные, плотно расположены и плавно меандрируют. В основании скелета каблочки прикрепления или короткий одиночный ризоид. Интерканальная решетка из клеток размером 0,25-0,5/0,25 - 0,38 мм, диаметр спикул 0,04-0,07 мм, узла лихнисков: 0,08 - 0,1 мм. Паренхимальный ствол короткий, спикульные клетки здесь свободно ориентированы: 0,13-0,5/0,25-0,38 мм. В основании парагастра кортекс из плотных спикульных клеток: 0,13-0,25 мм. Площадка прикрепления в аншлифах в виде тонкого слоя плотной горизонтальной спикульной решетки: 0,25-0,38 мм. Дермальная скульптура: ребра широкие (1,5-2 мм) дихотмируют при отвороте, узлы ребер узкие прямоугольные (0,5-2/3-5 мм) и низкие, прозопоры овально-вытянутые (1,5-2 /3-4 мм) и полого раскрываются вверх. Толщина стенки у сантонских форм 6 - 10 мм, реже до 12-14 мм, а у кампанских: 2 - 6 мм; постоянно по высоте бокала, уменьшается к верхнему краю. S = 3-5 R; 2-4 B; 5-7 os.

Видовой состав. 11 видов: *V. cribrosus* (Phillips, 1829); *V. striatus* Smith, 1848; *V. successor* Schrammen, 1924; *V. cylindricus* Schrammen, 1910-1912; *Ventriculites stercora* (Defretin-Lefranc, 1962); *V. fractus* sp. nov.; *V. obliquus* sp. nov.; *V. ocreaceus* sp. nov.; *V. sculptus* sp. nov.; *V. duplus* sp. nov.; *V. cruciatus* sp. nov.

С р а в н е н и е. От *Serphalites* отличается большей высотой исходно конического бокала и большей плотностью расположения элементов дермальной скульптуры, наличием широких отворотов стенки, а от *Ortodiscus* - кроме того и меньшей толщиной стенки, отсутствием системы ризоидов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мел (апт-маастрихт) и палеоцен Европы.

### ***Ventriculites cribrosus* (Phillips, 1829)**

Табл. I, Фиг. 1

*Spongia cribrosa*: Phillips, 1829, Табл. 1, Фиг. 7; Geinitz, 1842, с. 95, Табл. 23, Фиг. 4.

*Ventriculites multicostatus*: Roemer, 1864, с. 19; Табл. 8, Фиг. 1.

*Ventriculites cribrosus*: Hinde, 1883, с. 113, Табл. 26, Фиг. 2; Ро́ста, 1885, с. 34, Табл. 1, Фиг. 2; Fric, 1889, с. 105, Табл. 143, Фиг. 3; Arend, 1934, с. 69, Табл. 1, Фиг. 1; Defretin-Lefranc, 1958, с. 58, Табл. 2, Фиг. 3.

*Ventriculites radiata-punctata*: Ро́ста, 1883, с. 33.

*Rhizopoterion cribrosum*: Ulbrich, 1974, с. 60, Табл. 11, Фиг. 4; Wood, 1987, с. 20, Табл. 2, Фиг. 4.

О п и с а н и е. Скелет воронко-грибообразный, диаметр по верхнему краю (60-120 мм) в 2 - 2,5 раза превышает высоту (40-50 мм). Оскулом округлый (10-30 мм). Отворот пологий, далее стенка горизонтальная или слабо выпуклая.

С р а в н е н и е. От *V. cylindricus* отличается широким отворотом, от *V. successor* - меньшим диаметром отворота и высокой конической частью скелета.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья; турон Польши; турон - кампан Германии; турон - сенон Франции.

М а т е р и а л. 6 полных скелетов и 3 фрагмента (аншлифы) из г. Саратова и сел Косолаповка, Большой Мелик и Климовка.

### ***Ventriculites striatus* Smith, 1848**

Табл. II, Фиг. 1; табл. III, Фиг. 1

*Ventriculites striatus*: Smith, 1848, с. 21, Табл. 13, Фиг. 6, 13; Wolleman, 1900, с. 8, Табл. 1, Фиг. 1; Wolleman, 1902, с. 8, Табл. 2, Фиг. 1; Циммель, 1934, с. 122, Рис. 117; Крумбигель, 1980, с. 115, Табл. 24, Фиг. 2.

О п и с а н и е. Скелет узкоконический, воронковидный, высотой 45-130 мм, с коротким пологим отворотом. Диаметр по верхнему краю 34-95/36-123 мм. Оскулом округлый (15-29/19-30 мм). В нижней части бокала тонкий покров ризоидной спикульной решетки. В основании скелета 2-3 коротких ризоида диаметром 7-12 мм. Иногда ниже верхнего края отмечается односторонний пережим стенки.

С р а в н е н и е. От *V. cribrosus* отличается большей высотой бокала и слабо развитым отворотом стенки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья и Восточного Прикаспия; верхний мел Германии.

М а т е р и а л. 33 экз. (шлифы, аншлифы) из городов Саратов и Вольск, сел Александровка, Багаевка и Нижняя Банновка.

### ***Ventriculites successor* Schrammen, 1924**

Табл. I, Фиг. 2

*Ventriculites successor*: Schrammen, 1924, с. 25, Табл. 14, Фиг. 1; Hurcevicz, 1968, с. 74, Табл. 20, Фиг. 2.

**О п и с а н и е.** Скелет дискообразный с преимущественным развитием отворота, диаметр по верхнему краю до 140 мм. Отворот плавный, выше которого стенка полого выпуклая и по периферии опущена вниз, почти перекрывая низкий (до 40 мм) узкоконический бокал. Оскулом округлый. На парагастральной поверхности - плавные концентрические линии пережимов.

**С р а в н е н и е.** От *V. gibbosus* отличается более развитым отворотом и низким бокалом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Сантон Поволжья; кампан Германии; маастрихт Польши.  
**М а т е р и а л.** 2 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

### ***Ventriculites cylindratus Schrammen, 1910-1912***

Табл. I, Фиг. 3

*Ventriculites cylindratus: Schrammen, 1910-1912, с. 214, Табл. 35, Фиг. 1; Malecki, 1980, Табл. 3, Фиг. 6.*

**О п и с а н и е.** Бокал цилиндрический высотой до 40-60 мм, диаметр по верхнему краю 22-37/26-42 мм. Парагастральная полость глубокая, оскулом округлый. Дермальные ребра иногда выступают по верхнему краю, который может быть направлен во внутрь парагастра, редко с очень коротким ортогональным отворотом.

**С р а в н е н и е.** От *V. gibbosus* и *V. striatus* отличается идеальной цилиндрической формой скелета.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья, Волго-Донского междуречья, Восточного Прикаспия; сантон Польши.

**М а т е р и а л.** 4 экз. из г. Саратова, х. Затонский и урочища Манне-Сай.

### ***Ventriculites sterea (Defretin-Lefranc, 1962)***

Табл. V, Фиг. 1

*Lepidospongia sterea: Defretin-Lefranc, 1962, с. 9, Табл. 5, Фиг. 4.*

**О п и с а н и е.** Скелет узкоконический и сильно сжатый, высотой 50-90 мм, иногда изогнутый по продольной оси полости. Парагастр глубокий и щелевидный (6-10/33-37 мм). Диаметр по верхнему краю 28-29/44-50 мм; оскулом овально-вытянутый, до щелевидного. В основании бокала одиночный короткий ризоид.

**С р а в н е н и е.** От *V. obliquus* отличается плоскосжатой формой скелета и щелевидными очертаниями оскулома.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Кампан Волго-Донского междуречья; коньяк Франции.

**М а т е р и а л.** 2 экз. (аншлифы) из сел Усть-Хопер и Добровка.

### ***Ventriculites fractus sp. nov.***

Табл. II, Фиг. 2; табл. III, Фиг. 2

**Н а з в а н и е в и д а** от *fractus* лат. - сломанный.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1716; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет конический массивный, стенки выпуклые в средней части. Парагастральная полость глубокая, основание плоское. Высота 45-80 мм. Диаметр по верхнему краю 35-70/37-76 мм, оскулом округлый. Отворот короткий и пологий. Паренхимальные каналы плотно расположены, особенно у основания парагастра. Каблук прикрепления из кубических клеток: 0,25-0,38/0,25-0,38 мм.

**С р а в н е н и е.** От *V. striatus* отличается отсутствием развитого отворота и массивностью скелета (толщина стенки до 14 мм).

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 8 экз. (аншлифы) из г. Саратова, с.с. Александровка, Карамышка и хутора Затонский.

### ***Ventriculites obliquus sp. nov.***

Табл. IV, Фиг. 1

*Ventriculites radiatus: Malecki, 1980, Табл. 3, Фиг. 8.*

**Н а з в а н и е в и д а** от *obliquus* лат. - скошенный.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/648; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет изогнуто-конусовидный, рожкообразный, со слабо проявленным и обычно односторонним отворотом, высота 50-120 мм. Парагастральная полость неглубокая. Оскулом овальный, сжатый (19-52/23-60 мм). Диаметр по верхнему краю 26-50/27-56 мм. Паренхимальные каналы тонкие (0,7-1 мм) плавно меандрирующие. В основании скелета одиночный короткий ризоид или небольшой каблук прикрепления.

**С р а в н е н и е.** Среди близкородственных форм отличается изогнутой формой скелета.

З а м е ч а н и я. И. Малецки (Malecki, 1980) без описания представил изображение экземпляра, который был определен как *Ventriculites radiatus*, что не соответствует приведенной выше характеристике вида. Известны примеры одностороннего смещения стенки и появления на поверхности бокала выростов, выполнявших опорные функции ризоидов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья; сантон Польши.

М а т е р и а л. 10 экз. из г. Саратова, сел Александровка и Багаевка.

*Ventriculites ocreaceus sp. nov.*

Табл. IV, Фиг. 2

*Ortodiscus fragilis*: Defretin-Lefranc, 1962, Табл. 5, Фиг. 8.

Н а з в а н и е в и д а от *ocreaceus* лат. - раструбовидный.

Г о л о т и п - СГУ, № 121/1817; Саратовская обл., с. Карамышка; сантон.

О п и с а н и е. Скелет воронкообразный: узкоконический в нижней половине и резко расширяющийся в верхней части при диагональном отверстии прямой стенки. Высота до 105 мм. Парагастр глубокий и сжатый. Диаметр по верхнему краю 30-50/45-72 мм. Оскулом овальный. Ребра равномерно дихотомируют по высоте бокала. Каблучок прикрепления сохраняется редко, обычно в основании скелета покров ризоидной спикульной респетки.

З а м е ч а н и е. Дефретин-Лефранк (Defretin-Lefranc, 1962) под *Ortodiscus fragilis* представил изображения трех субплоских фрагментов (Табл. 5, Фиг. 5-7), вероятно, относящихся к рассматриваемому виду и роду, и одного фрагментированного скелета (Фиг. 8) характерного воронкообразного облика с более плотным расположением скульптуры.

С р а в н е н и е. От *V. scibrosus* и *V. striatus* отличается воронковидным бокалом, образованным прямой стенкой с диагональным отверстием.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья; коньяк Франции.

М а т е р и а л. 7 экз. из г. Саратова, сел Карамышка и Нижняя Банновка.

*Ventriculites sculptus sp. nov.*

Табл. IV, Фиг. 3

Н а з в а н и е в и д а от *sculptus* лат. - скульптурированный.

Г о л о т и п - СГУ, № 121/1147; г. Саратов; нижний кампан.

О п и с а н и е. Скелет широкий чашеобразный: диаметр по верхнему краю 81/90 мм и невысокий - 48 мм. Стенка выпуклая от слабо обособленного основания. Парагастральная полость открытая, оскулом округлый. Линии пережимов плавные и концентрические.

С р а в н е н и е. От *V. scibrosus* и *V. striatus* отличается выпуклой стенкой, образующей широкую чашу, и отсутствием отверстия стенки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя часть нижнего кампана Поволжья.

М а т е р и а л. Голотип.

*Ventriculites duplus sp. nov.*

Табл. III, Фиг. 3

Н а з в а н и е в и д а от *duplus* лат. - двойной.

Г о л о т и п - СГУ, № 121/2019; г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

О п и с а н и е. Скелет конический невысокий (до 40 мм), с одно- или двусторонней вдавленностью стенки в средней части бокала, противоположные участки которого соприкасаются, образуя видимость двух обособленных оскулов. Диаметр по верхнему краю 28-35/42-58 мм. Парагастр воронко- чашеобразный. Оскулом фасоле- и гантелеобразный. Толщина стенки 3-5 мм. Иногда стенка наклонена вовнутрь полости.

С р а в н е н и е. От *V. sculptus* отличается наличием двух, в большей или меньшей степени, изолированных парагастральных полостей.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний кампан Поволжья.

М а т е р и а л. 2 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

*Ventriculites cruciatus sp. nov.*

Табл. V, Фиг. 2

Н а з в а н и е в и д а от *cruciatus* лат. - крестообразный (в ботанике).

Г о л о т и п - СГУ, № 121/454; Ульяновская обл., с. Шиловка; кампан.

О п и с а н и е. Скелет узкоконический в нижней трети, по направлению вверх неравномерно расширяется и стенки образуют четыре плавные, взаимно противоположные, складки. Высота 50 мм. Размер по верхнему краю 38/45 мм. Толщина стенки 2-6 мм. Парагастр глубокий, узкий и щелевидный. Оскулом крестообразный.

С р а в н е н и е. От *V. sterea* и *V. ocreaceus* отличается продольными складками стенки и крестообразным оскулом.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний кампан Поволжья.

М а т е р и а л. Голотип.

## Род *Cephalites* Smith, 1848

*Cephalites*: Smith, 1848, с. 287.

? *Scyphia*: Smith, 1848, с. 279.

*Ventriculites*: Сунцов, 1872, с. 53.

non *Cephalites*: Eichwald, 1865, с. 186.

Типовой вид - *C. compressus* Smith, 1848; верхний мел, сеноман; Англия.

Д и а г н о з. Скелет в виде короткого, горизонтально обрезанного у основания, стакана, отличающегося большой толщиной стенок: до 23 мм. Толщина стенок постоянно по высоте бокала, но резко уменьшается в основании. Дermalная скульптура: ребра широкие (1,5-3 мм) выпуклые и шиповатые, узлы ребер крупные прямоугольные (1,5-2-4/3-6 мм), прозопоры крупные, овальные и овально-вытянутые (1,5-2,5/4-7 мм), полого раскрываются вниз. На ровной поверхности парагастра заметны полого раскрывающиеся кверху апопоры, диаметр которых обычно меньше, чем у прозопор (1,5-3,5 мм). Апо- и прозохеты цилиндрические, с мелкими шипами ближе к верхнему краю, диаметр 1,5-3 мм (Табл. XXXVII, Рис. 10). Ризоиды обычно развиты по периферии основания, порой заметно усиливая его прочность. Интерканалярная решетка из правильных клеток: 0,35-0,5/0,25-0,38 мм, диаметр гладких спикул 0,03-0,05 мм, узла лихнисков 0,1-0,14 мм. Каналярная решетка и кортекс из мелких субпризматических клеток: 0,25-0,38/0,18-0,2 мм. Кортекс обычно развит в основании полости и скелета. S = 2-3R; 2B; 2-3os.

З а м е ч а н и я. При рассмотрении параметрической характеристики подродов, у которых строение дермальной скульптуры весьма сходно, существенным может оказаться отношение толщины и высоты стенки. В предыдущих публикациях, не монографического плана, в качестве типового вида рассматривался *Scyphia longitudinalis* Smith, 1848, из тех же местонахождений, что и другие виды описанные этим автором. Характеристика вида представляется неполной и неточной, она неизвестна по описаниям исследователей за более чем столетний период.

С о с т а в. Два подрода: *Cephalites* Smith, 1848 и *Ortodiscus* (Eichwald, 1865).

С р а в н е н и е. От *Ventriculites* отличается толстостенностью и наличием ризоидов, образующих горизонтальное субплоское основание.

Р а с п р о с т р а н е н и е. (?) Верхняя юра, мел, палеоцен Европы, (?) ныне.

### Подрод *Cephalites* Smith, 1848

*Cephalites*: Smith, 1848, с. 287.

? *Scyphia*: Smith, 1848, с. 279.

Типовой вид - *C. compressus* Smith, 1848; верхний мел, сеноман; Англия.

Д и а г н о з. Скелет невысокий, перегиб (отворот) стенки отсутствует. На поверхности плоского, часто горизонтального, верхнего края кортикальная мембрана с мелкими шиповидными выростами. Обычно стенка прямая, толщина ее 15-23 мм. Короткие ризоиды расположены по окружности основания бокала и образованы из двух-трех дермальных ребер (Табл. XXXVII, Рис. 4). Характерны линии пережимов или одностороннее смещение стенки. S = 2-3R; 2B; 2-3os.

В и д о в о й с о с т а в. Семь видов: *C. compressus* Smith, 1848; *C. alternans* Smith, 1848; *C. capitatus* Smith, 1848; ? *C. longitudinalis* Smith, 1848; *C. costatus* sp. nov.; *C. subtilis* sp. nov.; *C. dubius* sp. nov.

С р а в н е н и е. От подрода *Ortodiscus* отличается меньшей высотой скелета, отсутствием отворота и более короткими ризоидами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. (?) Верхняя юра, мел (апт-сантон, кампан) Европы.

### *Cephalites* (*Cephalites*) *compressus* Smith, 1848

Табл. V, Фиг. 4; табл. VI, Фиг. 1; табл. XXXVII, Рис. 3, 4

*Cephalites compressus*: T. Smith, 1848, с. 287, Табл. 14, Фиг. 10.

О п и с а н и е. Скелет коротко цилиндрический, высотой 20-52 мм. Диаметр по верхнему краю (48-68/51-78 мм) в 1,5-2 раза превышает высоту бокала. Оскулом округлый. У плоского основания скелета крупные обособленные ризоиды, образованные при срастании увеличивающихся в высоте ребер, между которыми иногда расположена прозопора; количество ризоид 5-11. На перегибе стенки к коническому основанию дополнительные выросты в виде коротких и мелких бугорков.

С р а в н е н и е. От *C. capitatus* отличается небольшой высотой бокала с вертикальными и прямыми стенками.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья; верхний мел Англии.

М а т е р и а л. 36 экз. (шлифы и аншлифы) из г. Саратова, сел Меловатка, Пады, Большой Мелик, Александровка, р/п Красный Текстильщик.

***Cephalites (Cephalites) alternans Smith, 1848***

Табл. VI, Фиг. 1; табл. XXXVII, Рис. 7

*Cephalites alternans*: Smith, 1848, с. 283, Табл. 14, Фиг. 4; Hinde, 1883, с. 121; Defretin-Lefranc, 1958, с. 65, Табл. 5, Фиг. 3

**О п и с а н и е.** Скелет узко конический и невысокий: 38-46 мм. Диаметр по верхнему краю 35-40/37-42 мм. Оскулом округлый. Парагастр субцилиндрический. Толщина стенок максимальна в верхней части: 8-10 мм. Ребра дихотомируют в верхней части. В основании бокала короткий вертикальный ризоид.

**С р а в н е н и е.** От *C. capitatus* отличается узкоконическим бокалом и меньшими параметрами скелета.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья; турон Франции; верхний мел Англии.

**М а т е р и а л.** 6 экз. (шлифы) из г. Саратова и сел Багаевка, Нижняя Банновка, Большой Мелик.

***Cephalites (Cephalites) capitatus Smith, 1848***

Табл. VI, Фиг. 3, 5; табл. XXXVII, Рис. 5, 6

*Cephalites capitatus*: Smith, 1848, с. 188, Табл. 14, Фиг. 11.

**О п и с а н и е.** Скелет ширококонический невысокий (41-42 мм) и с остроугольным основанием. Парагастральная полость с субплоским основанием. Оскулом круглый (35-37 мм). Диаметр по верхнему краю 66/69 мм. Короткие ризоиды, длиной до 15 мм, расположены на одном уровне в средней части бокала (число ризоидов около семи) или в его основании (четыре дихотомирующих ризоида).

**С р а в н е н и е.** От *C. dubius* отличается расположением ризоидов на поверхности ширококонического бокала с прямыми стенками.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья; верхний мел Англии.

**М а т е р и а л.** 6 экз. (шлифы и аншлифы) из г. Саратова и сел Нижняя Банновка, Славнуха, Пады, Никольское.

***Cephalites (Cephalites) costatus sp. nov.***

Табл. VI, Фиг. 4; табл. XXXVII, Рис. 2

**Н а з в а н и е в и д а** от *costatus* лат. - ребристый.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1888/2; Оренбургская обл., пос. Зубочистинка; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет субцилиндрический высотой 40-67 мм. Диаметр по верхнему краю 45-47 мм, диаметр округлого оскулома 24/25 мм. Парагастр глубокий и сужается к основанию. Концентрические линии пережимов выражены в понижении высоты элементов скульптуры. Дермальные ребра кверху более широкие и высокие, иногда прослеживаются и по верхнему краю.

**С р а в н е н и е.** От *C. alternans* и *C. capitatus* отличается цилиндрическим и более высоким бокалом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья и Оренбургского Приуралья

**М а т е р и а л.** 3 экз. (аншлифы) из г. Саратова и п. Зубочистинка.

***Cephalites (Cephalites) subtilis sp. nov.***

Табл. VII, Фиг. 1; табл. XXXVII, Рис. 8, 9

**Н а з в а н и е в и д а** от *subtilis* лат. - мелкий.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1407; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет ширококонический и очень низкий, высотой 17-27 мм. Диаметр по верхнему краю 45-53/47-62 мм. Парагастр открытый, субплоский. Апо-прозохеты отчетливо выше основания парагастра. Ризоиды в виде мелких бугорков по окружности перегиба стенки к основанию бокала, в количестве 3-7.

**С р а в н е н и е.** От *C. compressus* отличается меньшей высотой и диаметром бокала, плоским основанием скелета.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 11 экз. (аншлифы) из г. Саратова, сел Большой Мелик, Климовка и Меловатка.

***Cephalites (Cephalites) dubius sp. nov.***

Табл. VII, Фиг. 2; табл. XXXVII, Рис. 1

**Н а з в а н и е в и д а** от *dubius* лат. - сомнительный.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/275; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет высокий (55-68 мм), нижняя часть в виде широкого конуса, верхняя - цилиндра. Диаметр по верхнему краю 69/71-85 мм. Оскулом овальный, овально-вытянутый. Парагастр глубокий и конусообразный. Стенка слабо выпуклая, толщина увеличивается в нижней трети и выше постоянна. Ризоиды в виде мелких бугорков по окружности основания бокала.

**С р а в н е н и е.** От *S. compressus* отличается большей высотой и диаметром бокала, конусообразным основанием, от *S. caritatus* - субцилиндрической верхней частью бокала.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 14 экз. (анплифы) из г. Саратова и сел Александровка, Меловатка и Пады.

### Подрод *Ortodiscus* (Eichwald, 1865)

*Ventriculites*: Eichwald, 1865, с. 100; Сунцов, 1872, с. 53; Zittel, 1877, с. 65; Wanner, 1902, с. 97.

*Ortodiscus*: Schrammen, 1924, с. 25.

**Т и п о в о й в и д** - *Ventriculites pedester* Eichwald, 1865; верхний мел, нижний сантон; Поволжье, г. Саратов.

**Д и а г н о з.** Скелет высокий и преимущественно с широким субплоским основанием. Стенка бокала часто изогнута, развит отворот: плавный или ортогональный. Иногда он проявлен лишь в виде утолщения верхнего края к наружной стороне бокала. Верхний край выпуклый или односторонне выпуклый. Толщина стенки 11-20 мм. Апопоры выше отворота стенки неопределенных очертаний и беспорядочно расположены. Крупные ризоиды расположены по периметру основания бокала и реже развит одиночный короткий ризоид. Кортекс проявлен в основании полости и бокала.  $S = 2-4 R$ ; 2-3B; 2-4 os.

**В и д о в о й с о с т а в.** 11 видов: *O. pedester* (Eichwald, 1865); *O. poculum* (Zittel, 1877); *O. fragmentalis* Schrammen, 1924; *O. stabilis* sp. nov.; *O. uvekensis* sp. nov.; *O. aequalis* sp. nov.; *O. crassifus* sp. nov.; *O. cevelitus* sp. nov.; *O. similimultus* sp. nov.; *O. explanatus* sp. nov.; *O. artatus* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** От подрода *Sephalites* отличается большей высотой и диаметром бокала, наличием отворота стенки и ее относительно меньшей толщиной.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний мел, (?) коньяк, нижний сантон - маастрихт, палеоцен Европы, (?) ныне.

### *Sephalites (Ortodiscus) pedester* (Eichwald, 1865)

Табл. VIII, Фиг. 1

*Ventriculites pedester*: Eichwald, 1865, с. 100, Табл. 4, Фиг. 2; Сунцов, 1872, с. 53, Табл. 10, Фиг. 4; Фазр, 1903, с. 94, Табл. 1, Фиг. 3; Павлова, 1927, с. 47, Фиг. 44; Милановский, 1940, с. 57, Табл. 10, Фиг. 11; Камышева-Елпатьевская, 1947, с. 73, Табл. 22, Фиг. 3; Основы ..., 1962, с. 10, Рис. 48; Бондаренко и др., 1969, с. 64, Рис. 76; по Савчинская, 1940, с. 174.

**О п и с а н и е.** Скелет внешне напоминает "крынку" высотой 60-108 мм; стенка выпуклая в нижней части и слабо вогнута ниже отворота. Парагастр цилиндрический, расширяющийся кверху, основание полого-вогнутое. Оскулом округлый (24-44/26-57 мм). Отворот короткий, редуцированный. Диаметр по верхнему краю 58-134/69-126 мм. Ризоиды диаметром 4-6 мм и длиной до 10 мм расположены по периметру основания бокала. Поверхность основания плоская или вогнутая.

**С р а в н е н и е.** От *O. stabilis* отличается выпукло-вогнутой стенкой и менее развитой системой ризоид, от *O. fragmentalis* - отсутствием развитого отворота.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья и бассейна р. Донец; нижний сантон Польши.

**М а т е р и а л.** 11 экз. из г. Саратова, сел Александровка и Беленькие.

### *Sephalites (Ortodiscus) poculum* (Zittel, 1877)

Табл. VII, Фиг. 2

*Ventriculites poculum*: Zittel, 1877, с. 65, Табл. 1, Фиг. 2; Wanner, 1902, с. 97, Табл. 13, Фиг. 5-6.

**О п и с а н и е.** Скелет ширококонический и высотой 60-90 мм. Парагастр глубокий конический. Оскулом округлый (30-84/30-65 мм). Изгиб (отворот) стенки плавный и короткий. Диаметр по верхнему краю 42-107/45-100 мм. Дермальные ребра иногда возвышаются над верхним краем. В основании скелета пучок корневых выростов или одиночный ризоид. В нижней части бокала, при слиянии пары ребер, образуются короткие воронкообразные ризоиды. Наружная поверхность с характерной волнистостью из-за плавных концентрических пережимов в количестве до пяти (увеличивается высота ребер).

**С р а в н е н и е.** От *O. pedester* отличается ширококоническим бокалом, от *O. cevelitus* - коническим основанием и строением системы ризоидов.

**З а м е ч а н и я.** Диагональный отворот короткий и не всегда проявлен из-за проявления селективной сохранности: толстые и длинные участки стенки выше отворота отваливались после гибели организма. Подобное явление характерно и для скелетов *O. fragmentalis*.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Кампан Поволжья и центральных районов европейской части России (Брянская обл.); верхний мел Северной Африки (Египет).

**М а т е р и а л.** 11 экз. (аншлифы) из г. Саратова, сел Мезино-Лапшиновка, Сплавнуха, Языково и Павловка.

### ***Cephalites (Ortodiscus) fragmentalis Schrammen, 1924***

Табл. VIII, Фиг. 3; табл. IX, Фиг. 1

*Ortodiscus fragmentalis*: Schrammen, 1924, Табл. 16, Фиг. 1-2; Табл. 13, Фиг. 4; Hurcevic, 1968, с. 80, Табл. 17, Фиг. 2-3.

?*Ortodiscus fragilis*: Defretin-Lefranc, 1962, Табл. 5, Фиг. 5-7.

*Ventriculites pedester*: Савчинская, 1940, с. 174.

**О п и с а н и е.** Скелет высотой 40-90 мм, субцилиндрический, с плоским основанием и широким ортогональным отворотом. Диаметр по верхнему краю превышает 150-200 мм. Очертания апопор выше отворота весьма изменчивы. Стенка после отворота плоская, горизонтальная или наклонная.

**С р а в н е н и е.** От *O. stabilis* отличается широким отворотом прямой стенки, наличием широких плоских ее секторов.

**З а м е ч а н и я.** Вид первоначально описан, и в данном случае представлен, апикальными участками бокала с отворотом или плоскими фрагментами стенки.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Кампан Поволжья, бассейна р. Десна и Крыма; кампан Польши и Германии, ? коньяк Франции.

**М а т е р и а л.** 35 экз. (аншлифы) из городов Саратов, Сентилей, сел Мезино-Лапшиновка, Рыбушка, Нижняя Банновка и Скалистое.

### ***Cephalites (Ortodiscus) stabilis sp. nov.***

Табл. IX, Фиг. 2; табл. X, Фиг. 1

**Н а з в а н и е** вида от *stabilis* лат. - устойчивый.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2150, Саратовская обл., с. Александровка; сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет цилиндрический и высотой 80-94 мм. Диаметр по верхнему краю 50-73/53-80 мм. Парагастр цилиндрический, основание широкое, плосковогнутое. Оскулом округлый (25-45/27-50 мм). Отворот стенки редуцированный и часто односторонний. Крупные ризоиды, в количестве до 10-12, распространены по периметру основания стенки в горизонтальном или наклонном положении. Диаметр ризоидов 8-20 мм, составляют широкое, плоское или вогнутое основание, с конусовидным выступом в центре.

**С р а в н е н и е.** От *O. pedester* и *O. fragmentalis* отличается цилиндрическим бокалом, строением ризоидов и слабым развитием отворота.

**З а м е ч а н и я.** Преимущественно сохраняется базальная часть скелета из-за усиления стенки бокала ризоидами.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 17 экз. (шлиф и аншлифы) из г. Саратова, сел Александровка, Большой Мелик, Пады и р/п Красный Текстильщик.

### ***Cephalites (Ortodiscus) uvekensis sp. nov.***

Табл. X, Фиг. 2

**Н а з в а н и е** вида от поселка Увек.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2382; г. Саратов, п. Увек; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет низкий (45-57 мм) и чаще конусовидный с пологим коротким отворотом. диаметр по верхнему краю 70-83/85-87 мм. Парагастр открытый, основание широкое и вогнутое. Оскулом округлый (35-52/48-58 мм). Стенка выпуклая. Основание скелета округлое.

**С р а в н е н и е.** От *O. fragmentalis* отличается конусовидным бокалом и более пологим, коротким отворотом стенки.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 8 экз. из г. Саратова, с. Багаевка, Большой Мелик, Меловатка.

### ***Cephalites (Ortodiscus) aequalis sp. nov.***

Табл. X, Фиг. 3; табл. XI, Фиг. 1

**Н а з в а н и е** вида от *aequalis* лат. - равновеликий.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1347; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет конический высотой 86-90 мм, с плоским основанием. Парагастр симметричный, оскулом округлый. Стенка плавно изгибается ближе к короткому диагональному отвороту. Диаметр по верхнему краю 95-118/100 мм. Иногда на одной стороне бокала небольшая вдавленность. Небольшие ризоиды в количестве до 10 расположены по периметру основания скелета и составляют плоскую поверхность основания.

**С р а в н е н и е.** От *O. rosulum* отличается коническим бокалом с прямыми стенками и расположением ризоидов в его основании.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 5 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

***Cephalites (Ortodiscus) crassifus sp. nov.***

Табл. XI, Фиг. 2

**Н а з в а н и е в и д а** от *crassifus* лат. - толстолистный.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2224; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет чашеобразный, ширококонический и невысокий (50-76 мм). Диаметр по верхнему краю 96-120/113 мм. Оскулом округлый или овальный (51-55/62-66 мм). Стенка прямая или слабо выпуклая. Часто развита односторонняя вдавленность бокала. Отворот короткий, редуцированный. Ризоиды короткие и тонкие, в количестве 4-7, асимметрично расположены по периметру основания.

**С р а в н е н и е.** От *O. aequalis* отличается более широким и низким чашеобразным бокалом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 10 экз. (аншлифы) из г. Саратова, сел Александровка, Багаевка и р/п Красный Текстильщик.

***Cephalites (Ortodiscus) cevelitus sp. nov.***

Табл. XI, Фиг. 3

**Н а з в а н и е в и д а** от родов *Cephalites* и *Ventriculites* и *litos* греч. - камень.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/58; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет стаканобразный, высотой 60-80 мм, с коротким ортогональным отворотом с ушлющенной стороны бокала. Диаметр по верхнему краю 66-85/70-80 мм. Парагастр расширяется в верхней части, основание вогнутое. Оскулом округлый (40-60/45-50 мм). Стенка прямая с линиями пережимов. Различной длины тонкие ризоиды, в количестве 5-9, асимметрично расположены в основании бокала.

**С р а в н е н и е.** От *O. stabilis* отличается меньшей высотой бокала и коротким ортогональным отворотом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 11 экз. из г. Саратова, с. Александровка, Пады и Пудовкино.

***Cephalites (Ortodiscus) similimultus sp. nov.***

Табл. XII, Фиг. 2

**Н а з в а н и е в и д а** от *similis* лат. - подобный и *multus* лат. - многий.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/85; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет узкоконический, асимметричный и высотой 57 мм. Диаметр по верхнему краю 69/92 мм. Оскулом овальный. Толщина в основании 8-9 мм и увеличивается кверху до 15 мм. Низкий сектор стенки вертикальный, а противоположный - более высокий, протяженный и полого вогнутый. Отворот короткий, редуцированный.

**С р а в н е н и е.** От *O. uvekensis* отличается асимметричным остроконическим бокалом, отсутствием развитого отворота.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** Голотип.

***Cephalites (Ortodiscus) explanatus sp. nov.***

Табл. XII, Фиг. 3

**Н а з в а н и е в и д а** от *explanatus* лат. - распластанный.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2220; Саратовская обл., с. Сплавнуха; кампан.

**О п и с а н и е.** Скелет тарелковидный, высотой до 80 мм. Стенки выпуклые, после отворота - горизонтальные. Диаметр по верхнему краю более 200 мм. Парагастр раскрытый. В основании бокала ребра слабо меандрирующие, дихотомируют при отвороте. Основание скелета округлое.

**С р а в н е н и е.** От *O. uvekensis* отличается меньшей высотой бокала и более широким горизонтальным отворотом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний кампан Поволжья.

М а т е р и а л. 7 экз. из сел Сплавнуха, Шиловка, Кологривовка, Мезино-Лапшиновка и г. Сенгиля.

***Cephalites (Ortodiscus) artatus sp. nov.***

Табл. XII, Фиг. 1

Название вида от *artatus* лат. - имеющий значение.

Голотип - СГУ, № 121/2580; г. Саратов; нижний сантон.

О п и с а н и е. Скелет узкоконический и высотой 92 мм, с прямыми стенками. Диаметр по верхнему краю 58/66 мм. Оскулом округлый (31/40 мм). Два концентрических пережима, в основании - дермальный кортекс.

С р а в н е н и е. От *O. pedester* отличается узкоконическим бокалом с прямыми стенками.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья.

М а т е р и а л. Голотип.

**Род *Pleuropyge Schrammen, 1912***

*Pleuropyge: Schrammen, 1912, с. 274; Wagner, 1962, с. 215.*

Т и п о в о й в и д - *P. plana* Schrammen, 1912; верхний мел, кампан; Германия.

Д и а г н о з. Колонии из небольших цилиндрических бокалов, расположенных вертикально или веерообразно в ряд на общем основании, при этом соседние могут иметь на отдельных участках общую стенку или соединяются поперечными выростами. Толщина стенок 2-6 мм, неравномерно изменяется по высоте. Иногда отчетливы грубые продольные ребра, остия мелкие и к верхнему краю округлые (0,5-0,7 мм), узлы ребер выпуклые. Апо- и прозохеты тонкие (0,5 мм), извилистые и с неровной поверхностью. При веерообразном расположении бокалов - основание колонии узкое, а при параллельном - почти плоское, с небольшими ризоидами. Интерканальная решетка из кубических клеток 0,25-0,5 мм, диаметр спикул 0,04-0,05 мм, узла лихнисков: 0,1 мм.

З а м е ч а н и я. Дермальная скульптура плохо прослеживается из-за бугорчатой, неровной поверхности скелетов с поперечными выростами, которая частично закрыта соседними бокалами.

В и д о в о й с о с т а в. *P. plana* Schrammen, 1912; *P. sepeformis* sp. nov.

С р а в н е н и е. От *Ventriculites* отличается колониальной организацией скелета низкого уровня (семилитатный тип), от *Rhizopoterionopsis* (столональная колониальная) отличается катенулярным построением колонии.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, сантон-кампан Европы.

***Pleuropyge sepeformis sp. nov.***

Табл. XVI, Фиг. 1

Название вида от *sepe* лат. - забор и *forma* лат. - форма.

Голотип - СГУ, № 121/2599; г. Саратов; нижний сантон.

О п и с а н и е. В составе колонии 3-4 бокала. Наиболее высокие в средней части и развиваются от ее основания: 50-60 мм, от них на различной высоте отходят вертикально или наклонно более короткие бокалы, высотой до 20 мм. Парагастральные полости глубокие, субцилиндрические. Оскуломы округлые или овально-вытянутые (4-7/7-14 мм). Размеры колоний 14-20/34-62 мм.

С р а в н е н и е. От *P. plana* отличается веерообразным расположением бокалов на узком основании.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья.

М а т е р и а л. 6 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

**Род *Rhizopoterionopsis Lachasse, 1943***

*Rhizopoterionopsis: Lachasse, 1943, с. 48; Defretin-Lefranc, 1958, с. 63; Хмилевский, 1979, с. 45.*

Т и п о в о й в и д - *R. caillanensis* Lachasse, 1943; верхний мел, кампан; Франция.

Д и а г н о з. Колонии столонального типа, обособленные бокалы возвышаются над субплоским основанием различных очертаний. Количество коротких цилиндрических бокалов от 2 до 5-7. Толщина стенки бокалов 2-3 мм. Прозопоры мелкие, овальные и овально-вытянутые, равны по ширине вертикальным ребрам. Ирригационная система слабо развита. Интерканальные клетки кубические 0,25-0,3 мм; диаметр спикул 0,03-0,05 мм, узла лихнисков - 0,1-0,14 мм.

З а м е ч а н и я. Дермальная скульптура прослеживается на поверхности бокалов, но неотчетливо, из-за их небольших размеров.

Видовой состав. *R. caillanensis* Lachasse, 1943; *R. pruvosti* Defretin-Lefranc, 1958.

С р а в н е н и е. От *Pleuroruge*, так же семилистной колониальной формы, отличается столональным построением скелета, от *Contubernium* отличается иным уровнем организации колонии (фамилиатный тип).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, сеноман-кампан Европы.

### *Rhizopoterionopsis pruvosti* Defretin-Lefranc, 1958

Табл. XVI, Фиг. 2

*Rhizopoterionopsis pruvosti*: Defretin-Lefranc, 1958, с. 63, Табл. 4, Фиг. 3; Хмелевский, 1979, с. 44, Табл. 1, Фиг. 2-5; Malecki, 1980, с. 12, Табл. 3, Фиг. 3.

О п и с а н и е. На выпуклом овальном основании размером 41/43 мм расположено два индивидуума. Высота скелета 20 мм, толщина основания 4-5 мм, край которого овальный и волнистый. Высота бокалов 10:8 мм, диаметр апикальной части 7/7,5:6 мм. Оскулом округлый. Парагастр субцилиндрический.

С р а в н е н и е. От *R. caillanensis* отличается цилиндрическими бокалами и очертаниями основания.

З а м е ч а н и я. Описанные в литературе формы (сеноманские и сантонские), вероятно, относятся к 2-3 видам, которые существенно отличаются количеством и расположением индивидуумов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья; сеноман Молдавии; сеноман Франции и сантон Польши.

М а т е р и а л. 2 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

### Род *Contubernium* gen. nov.

Название рода от *contubernium* лат. - общежитие

Т и п о в о й в и д - *S. ochevi* sp. nov.; верхний мел, сантон; Поволжье.

Д и а г н о з. Скелет колонии в виде гриба. Выше ортогонального отворота на горизонтальном участке стенки (парагастральная поверхность) - слабо выпуклые бугорки с округлыми оскуломами. Диаметр апикальной части в 1,5-2 раза превышает высоту узкоконического бокала. Центральные парагастр глубокий и субцилиндрический. Полости сателлитов мелкие и цилиндрические. Толщина стенки изменяется от 6-8 мм до 10-11 мм. Ребра и борозды шириной 1-2 мм, у крупных форм ребра не отчетливы. Узлы ребер узкие: 0,5/3-5 мм. Прозопоры овально-вытянутые: 1-2/2-4 мм. Парагастральная поверхность (выше отворота стенки, на горизонтальном ее участке) из тонких стенок каналов (0,5-0,6 мм) и широких канавок (1-1,3 мм), а так же овально-вытянутых остий. Апо- и прозохеты диаметром 1,5-2 мм, порой диагональные в области бокала, расширяются к устью и с небольшими пилами у крупных форм. Интерканалярные кубические клетки размером 0,25-0,5 мм, диаметр спикул 0,04-0,06 мм, узла лихнисков: 0,1-0,14 мм. S = 3-4 R; 3 B; 3-5 os.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От *Rhizopoterionopsis* и *Pleuroruge* отличается фамилиатным типом построения колонии.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья.

### *Contubernium ochevi* sp. nov.

Табл. XIV, Фиг. 2

Название вида в честь палеонтолога В. Г. Очева

Г о л о т и п - СГУ, № 121/1276/1; г. Саратов; нижний сантон.

О п и с а н и е. Скелет высотой 30-40 мм, диаметр по верхнему краю 60-70 мм. Оскулом овальный (8-10/11-12 мм) и острые края его стенки приподняты над верхней поверхностью. Конусообразный бокал невысокий: 19-31 мм, стенка выпуклая. Диаметр до отворота - 22-30 мм. Нижняя поверхность отворота стенки плоская, слабо волнистая; на верхней - по окружности расположены небольшие конусовидные выступы с мелкими оскуломами (3-6/3-6 мм) в центре. Количество сателлитов от 7 до 12. Крупные формы известны по фрагментам горизонтальной стенки (размер до 59/11 мм), где, вероятно, количество сателлитов достигает до 30, а на дермальной поверхности ребра очень высокие - в виде дополнительных ризоидов, вероятно, равных по высоте нижней, конической, части скелета.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья.

М а т е р и а л. 13 экз. (шлифы, аншлифы) из г. Саратова, сел Багаевка, Большой Мелик, Карамышка, Нижняя Банновка, Меловатка, Пудовкино, Репная Вершина и Хмелевка, хутора Затонский.

## Род *Divicalys* gen. nov.

Название рода от *divicalys* греч. - разбитая чаша.

Типовой вид - *D. costaflexuosa* sp. nov.; верхний мел, сантон; Поволжье.

Диагноз. Скелет тонкостенный, с плотно расположенными элементами дермальной скульптуры и иглообразными ризоидами по всей поверхности бокала. Толщина стенки 2-5 мм, реже более (*D. obliquiformis* - до 6-8 мм). Апо-прозохеты тонкие цилиндрические, иногда изогнуты, диаметром 0,5-1,2 мм, мелкие пилы. Ризоиды в виде шила или сучка, округлые в поперечном сечении. Интерканалаярная решетка из кубических клеток 0,25-0,5/0,25 - 0,38 мм, диаметр спикул: 0,03-0,06 мм, а узла лихнисков - 0,08-0,1 мм. Дермальные ребра вертикальные и тонкие: 0,5-1 мм, извилистые из-за изменения ширины, шиповатые, обычно равны по ширине с бороздами. Прозопоры круглые или овальные: 0,4-1/0,4-1 мм. Узлы ребер низкие узкие: 2,5/0,5 мм, сужающиеся к центру борозды. Парагастральные ребра тонкие 0,5-0,8 мм или в виде бугорков. Апопоры овальные и округлые в бороздах шириной до 1 мм. S = 6-10 R; 5-9 B; 18-26 os.

Видовой состав. Четыре вида: *D. costaflexuosus* sp. nov.; *D. bagaevkensis* sp. nov.; *D. tenuifiliformis* sp. nov.; *D. obliquiformis* sp. nov.

Сравнение. От *Ventriculites* отличается тонкими стенками и большей плотностью расположения элементов скульптуры.

Распространение. Сантон, (?) кампан Поволжья.

### *Divicalys costaflexuosus* sp. nov.

Табл. XIII, Фиг. 1

Название вида от *costa* лат. - ребро и *flexuosus* лат. - извилистый.

Голотип - СГУ, № 121/1484; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет ширококонический, высотой до 100 мм. Диаметр по верхнему краю 75-90/100 мм. Оскулом округлый или овальный. Стенка полого-выпуклая. Верхний край субплоский, зубчатый. Ризоиды длиной до 10-11 мм и диаметром 4-6 мм в количестве от 5 до 15, равномерно расположены на поверхности бокала. В основании ризоид - углубление при слиянии двух ребер.

Сравнение. От *D. bagaevkensis* и *D. tenuifiliformis* отличается ширококоническим бокалом и многочисленными ризоидами.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 3 экз. (аншлифы) из Саратова.

### *Divicalys bagaevkensis* sp. nov.

Табл. XIII, Фиг. 3

Название вида от села Багаевка.

Голотип - СГУ, № 121/2228; Саратовская обл., с. Багаевка; сантон.

Описание. Скелет субцилиндрический высотой до 50 мм, стенка прямая. Оскулом овальный. Ризоиды отсутствуют.

Сравнение. От *D. costaflexuosus* отличается цилиндрическим бокалом и отсутствием ризоидов.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 3 экз. (аншлифы) из сел Багаевка и Большой Мелик.

### *Divicalys tenuifiliformis* sp. nov.

Табл. XIV, Фиг. 4

Название вида от *tenuis* лат. - тонкий и *filiformis* лат. - нитевидный.

Голотип - СГУ, № 121/1647; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет конический, продольно-сжатый и высотой 40-70 мм; основание скелета - узкое. Диаметр по верхнему краю 24-27/50-65 мм. Стенка ундулирующая. Оскулом сложных очертаний. Отворот едва заметен.

Сравнение. От *D. costaflexuosus* отличается продольно сжатым бокалом и узким его основанием.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 5 экз. (аншлифы) из г. Саратова, сел Большой Мелик, Репная Вершина и Пудовкино.

### *Divicalys obliquiformis* sp. nov.

Табл. XIII, Фиг. 5

Название вида от *obliquus* лат. - косой и *forma* лат. - форма.

Голотип - СГУ, № 121/916; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет рожкообразный, изогнутый, высотой 80 мм. Парагастр глубокий и асимметричный, быстро расширяющийся кверху.

Сравнение. От *D. costaflexuosus* отличается изогнутым бокалом и отсутствием ризоидов.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. Голотип.

### Род *Magniporites* gen. nov.

Название рода от *magnus* лат. - большой и *porus* лат. - канал.

Типовой вид - *M. planus* sp. nov.; верхний мел, сантон; Поволжье.

Диагноз. Скелет очень толстостенный, от 15-20 мм до 30 мм, листообразный или полуразвернутый с крупными элементами скульптуры. Позитивные элементы слабо проявлены, апопоры овальные. Диаметр каналов 2-6 мм. Интерканальная решетка из правильных крупных клеток 0,38-0,7/0,38-0,5 мм, диаметр спикул 0,03-0,07 мм, а узла лихнисков 0,13-0,18 мм. Плотность расположения элементов скульптуры рассчитана на 2 см<sup>2</sup>. S = 2 R; 1-2 B; 3-4 os.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Ortodiscus* отличается толщиной стенки и соответственно - очень крупными элементами скульптуры и каналами.

Замечания. Данный род, вероятно, является младшим синонимом *Flabellispongia* Trestyan, 1972 (сеноман Подолии), но Г. Н. Третьяк (1972) недостаточно охарактеризовал найденные им фоссилии.

Распространение. Верхний мел, (?) сеноман Подолии, нижний сантон Поволжья.

### *Magniporites planus* sp. nov.

Табл. XIV, Фиг. 1

Название вида от *planus* лат. - плоский.

Голотип - СГУ, № 121/9, фрагмент; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Высота плоских элементов скелета до 70 мм, иногда с коротким ортогональным отворотом. Ребра широкие: 2-3,5 мм, узлы ребер квадратные: 5-8 мм. Между смежными остиями высота ребер возрастает. Прозопоры овально-вытянутые: 3-5/5-8 мм, полого раскрываются вниз. Апопоры овальные: 3-6/4-6 мм. Апо-прозохеты узкоконические и изогнутые. Редкие линии пережимов.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. Три экземпляра (шлиф) из г. Саратова и с. Климовка.

## ТРИБА MICROBLASTINI TRIB. NOV.

Диагноз. Скелет средне- и тонкостенный. Дермальная скульптура рассеянного типа: состоит из равновысоких позитивных элементов, часто в виде ровной поверхности, на фоне которой прозопоры разнообразных размеров, полигональных (треугольных, квадратных и т.д.) и более сложных очертаний. Ребра короткие, диагональные и изогнутые, узлы ребер выпуклые. Очертания каналов не всегда отчетливы из-за крупных пил.

Состав. Две подтрибы: *Microblastina* и *Lepidospongina*.

Сравнение. От *Ventriculitini* отличается рассеянным типом дермальной скульптуры и очертаниями остий.

## ПОДТРИБА MICROBLASTINA SUBTRIB. NOV.

Диагноз. На парагастральной поверхности ребра и борозды ориентированы линейно и вертикально, либо составляют ровную поверхность, на фоне которой вертикально или диагонально ориентированы апопоры. Иногда элементы парагастральной скульптуры ориентированы в виде широкой спирали (*Sestrocladia*).

Состав. Шесть родов: *Microblastium* (Sinzov, 1872); *Sporadoscina* (Goldfuss, 1833); *Sestrocladia* Hinde, 1883; *Leiostracosia* Schrammen, 1902; *Actinocyclus* (Schrammen, 1912); *Communitectum* gen. nov.

Сравнение. От *Lepidospongina* отличаются наличием элементов скульптуры парагастральной поверхности.

## Род *Microblastium* (Sinzov, 1872)

*Ventriculites*: Синцов, 1872, с. 54.

*Microblastium*: Schrammen, 1924, с. 14.

Типовой вид - *Ventriculites spinosus* Sinzov, 1872; верхний мел, нижний сантон; Поволжье.

**Д и а г н о з.** Скелет цилиндрический или конусовидный, на наружной поверхности короткие шиповидные ризоиды. Толщина стенки 6-18 мм. Верхний край плоский или выпуклый, острый. Отворот отсутствует. Оскулом чаще округло-полигональный, так как бокал состоит из субплоских секторов стенки, ограниченных крупными ризоидами (Табл. XXXIX, Рис. 8). Прозопоры разных размеров (1-3/1,5-5 мм) и очертаний: ромбические, треугольные, сердцевидные и овальные, более крупные к верхнему краю, где более они изометричны. Позитивные элементы дермальной скульптуры с мелкими боковыми бугорками, осложняющими очертания остий. Ребра вертикальные и диагональные, короткие и шириной 1-3 мм, реже 0,5 мм. Размеры узлов ребер изменяются в больших пределах (1-3/2-6 мм), прямоугольные, квадратные, трапециевидные и неправильной формы. На поверхности парагастра ребра узкие вертикальные (0,5-1 мм, реже 2 мм), узлы ребер низкие и прямоугольные (1/3-3,5 мм), апопоры овальные (1-1,5/2,5-4 мм) и расположены в бороздах. Апопрозохеты цилиндрические, часто неопределенной формы, диаметр 1,3-3 мм, щели крупные. Многочисленные, до 25, ризоиды образуют порой 2-4 концентрических ряда по высоте бокала и их размеры увеличиваются к верхнему краю (Табл. 32, Фиг. 5). Интерканальярные клетки кубические 0,25-0,5/0,25-0,38 мм. Диаметр спикул 0,05-0,07 мм, узла лихнисков 0,1-0,14 мм. Канальярный скелет слабо проявлен 0,09-0,14/0,06-0,07 мм. Ризоидные клетки призматические, мелкие: 0,2-0,25 мм. S = 3-5 R; 2-4 B; 4-7 os.

**В и д о в о й с о с т а в.** 12 видов: *M. spinosum* (Sinzov, 1872); ?*M. decurrens* Schrammen, 1924; *M. rhomboporon* Defretin-Lefranc, 1958; *M. ?prochorovi* (Schteglova-Borodina, 1960); *M. khokhlovi* sp. nov.; *M. cylindratum* sp. nov.; *M. laperinaceus* sp. nov.; *M. limatulum* sp. nov.; *M. panticicalix* sp. nov.; *M. latisubsculum* sp. nov.; *M. credibilis* sp. nov.; *M. praedictum* sp. nov.; *M. hyponomus* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** От *Actinoscyclus* отличается шиповидными ризоидами, разнообразием в очертаниях остий (в основном, сложные, фигурные) и их неупорядоченным расположением (Табл. XXXIX, Рис. 5, 6).

**З а м е ч а н и я.** Характеристика рода, ранее приводимая исследователями, (Schrammen, 1924; Defretin-Lefranc, 1958), представляется неполной, основанной на фрагментарном материале из кампанских отложений. Кампанские формы существенно отличаются от ранних представителей рода. Сохраняя название рода, рассматриваем в качестве типового вида *Ventriculites spinosus* Sinzov (1872).

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Мел (апт-маастрихт) и (?) палеоцен Европы.

### *Microblastium spinosum* (Sinzov, 1872)

Табл. XVII, Фиг. 4; табл. XXXIX, Рис. 2, 3, 4

*Ventriculites spinosus*: Синцов, 1872, с. 54, Табл. 10, Фиг. 1; non Фиг. 2-3.

**О п и с а н и е.** Скелет изометричный, конусовидный? высотой 60-80 мм, до 100 мм. Диаметр по верхнему краю 50-70/50-99 мм. Оскулом угловато-округлый, полигональный (40-60/40-80 мм). Толщина стенки у крупных форм 9-10 мм, у мелких 7-8 мм. Ризоиды короткие (10-25 мм), конусовидные и узкие (4-6 мм), в количестве от 10 до 20 в 2-4 ряда в нижней половине или трети бокала.

**С р а в н е н и е.** От *M. khokhlovi* отличается высоким изометричным коническим бокалом и положением ризоидов.

**З а м е ч а н и я.** И. Ф. Синцов при описании вида привел изображение трех форм, которые нами рассматриваются как отдельные виды. Под *M. spinosum* подразумевается образец, приведенный под первым номером (Табл. 10, Фиг. 1).

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 19 экз. (аншлифы) из г. Саратова, сел Нижняя Банновка, Пады, Верховень и Красный Шалдым.

### *Microblastium khokhlovi* sp. nov.

Табл. XVII, Фиг. 6, табл. XL, Рис. 1, 2

*Ventriculites spinosus*: Синцов, 1872, с. 54, Табл. 10, Фиг. 2

**Н а з в а н и е** вида в честь палеонтолога и альпиниста П.А. Хохлова.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/276; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет конический, низкий (26-48 мм). Диаметр по верхнему краю 30-50/3-55 мм. Оскулом округлый и полигональный (14-38/15-38 мм). Толщина стенки 9-11 мм, реже 6-8 мм. Ризоиды в количестве 9-16 ("диаметр": 5-6/10-15 мм, длина до 6-12 мм) располо-

жены в 2-3 ряда по высоте бокала и в некоторых случаях образуют с верхним краем общую наклонную поверхность.

**С р а в н е н и е.** От *M. spinosum* отличается небольшой высотой, большим количеством ризоидов расположенных до верхнего края.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 29 экз. (шлиф, аншлифы) из г. Саратова, сел Александровка, Белевские, Красный Шадым и Меловатка.

### ***Microblastium cylindratum sp. nov.***

Табл. XVIII, Фиг. 1, табл. XXXVIII, Рис. 6, 7, 8

*Ventriculites spinosus*: Синцов, 1872, с. 54, Табл. 10, Фиг. 3.

**Н а з в а н и е** вида от *cylindratum* лат. - цилиндрический.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1615; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет субцилиндрический высотой 55-95 мм. Парагастр глубокий, основание вогнутое. Оскулом округлый, овальный (21-36 мм). Диаметр по верхнему краю 37-50 мм. Толщина стенки 8-10 мм, в верхней части наклонена во внутрь. Ризоиды короткие, до 8 мм, и "диаметром" 5-6/10-11 мм расположены в два-три ряда в основании бокала и опущены вниз, количество ризоидов 15-24.

**С р а в н е н и е.** От *M. spinosum* отличается субцилиндрическим бокалом и меньшим диаметром оскулома.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 6 экз. (аншлиф) из г. Саратова, сел Белевские и Карамышка.

### ***Microblastium laperinaceus sp. nov.***

Табл. XVIII, Фиг. 2; табл. XXXVIII, Рис. 5

**Н а з в а н и е** вида от *lapis* лат. - камень и *erinaceus* лат. - еж.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2367; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет чашеобразный высотой 41-60 мм, образован выпуклой стенкой толщиной 8-13 мм. Диаметр по верхнему краю 54-76 мм. Парагастр ширококонический, полого расширяющийся вверху, основание широкое. Оскулом круглый или полигонально-округлый (31-50 мм). Перегиб плавный, слабо выражен. Ризоиды конусовидные короткие (5-6 мм), "диаметром" 5-7/7 мм и в количестве 10-21 формируют два-три концентрических ряда. Иногда с пережимом.

**С р а в н е н и е.** От *M. spinosum* отличается чашеобразным бокалом с редуцированным перегибом, от *M. khokhlovi* - помимо выпуклой стенки и большей высотой скелета.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 7 экз. из г. Саратова, сел Белевские, Синевские и Багаевка.

### ***Microblastium limatulum sp. nov.***

Табл. XVIII, Фиг. 3; табл. XXXIX, Рис. 1

**Н а з в а н и е** вида от *limatulus* лат. - тонкий.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2134, Саратовская обл., с. Александровка; сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет ширококонический высотой 70-90 мм, тонкостенный (6-8 мм). Оскулом округло-полигональный, широкий (72-90 мм и до 117 мм). Парагастр субцилиндрический, основание вогнутое. Ризоиды в виде мелких бугорков или крупных выростов диаметром 7-12 мм, расположены по периметру основания бокала, в количестве до 18, длина ризоидов до 10-12 мм.

**С р а в н е н и е.** От *M. spinosum* отличается положением ризоидов в основании скелета, от *M. khokhlovi* - и большими значениями параметров скелета.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 7 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Александровка.

### ***Microblastium panticcalix sp. nov.***

Табл. XVIII, Фиг. 4, табл. XXXVIII, Рис. 3, 4

**Н а з в а н и е** вида от *panticus* лат. - морской и *calix* лат. - стакан.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/839; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет субконический высотой 32-63 мм. Диаметр по верхнему краю 46-56/49-64 мм. Оскулом округлый и овальный (26-40/27-43 мм). Стенка толщиной 7-10 мм, в средней части выпуклая - придавая бокалу бочкообразный облик. Небольшие ризоиды-шипы, в количестве до 12, расположены по окружности основания бокала.

**С р а в н е н и е.** От *M. latusubscutum* отличается тонкостенностью и расположением мелких ризоидов в основании бокала.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Волго-Донского междуречья.

Материал. 9 экз. (аншлифы) из городов Саратов и Серафимович, сел Меловатка и Красный Шадым.

***Microblastium latisubsculum* sp. nov.**  
Табл. XIX, Фиг. 1; табл. XXXVIII, Рис. 1, 2

Название вида от *latus* лат. - бок и *subsculum* лат. - шип.

Голотип - СГУ, № 121/301; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет конусовидный высотой 53-70 мм, толстостенный (9-18 мм). Диаметр по верхнему краю 44-75/46-81 мм. Парагастр конический, воронковидный. Оскулом округло-полигональный 24-42/26-51 мм. Скульптура прослеживается на плоских участках стенки между крупными ризоидами. Ризоиды короткие (до 10-12 мм) и толстые (7/15 мм), по всей высоте в количестве от 7 до 25.

Сравнение. От *M. spinosum* отличается толстостенностью и меньшей высотой бокала.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 11 экз. (шлиф, аншлифы) из г. Саратова, сел Александровка, Багаевка, Карамышка и Нижняя Банновка.

***Microblastium credibilis* sp. nov.**  
Табл. XIX, Фиг. 2

Название вида от *credibilis* лат. - правдоподобный.

Голотип - СГУ, № 121/1906; Волгоградская обл., х. Затонский; сантон.

Описание. Скелет ширококонический, с плоским основанием или полуразвернутый, высотой до 88 мм. Ширина известных секторов стенки до 100 мм. Толщина стенки 9-12 мм, серповидно или более сложно изогнута, веерообразно расширяется кверху. Иногда с пологим изгибом. Парагастральные ребра дихотомирующие, обособливаются к верхнему краю.

Сравнение. От *M. spinosum* и *M. latisubsculum* отличается ширококоническим или полуразвернутым скелетом.

Замечания. Описан по крупным листообразным фрагментам скелета, неизвестных для других представителей рода.

Распространение. Нижний сантон Волго-Донского междуречья.

Материал. 4 экз. (аншлиф) из х. Затонский и с. Белогорье.

***Microblastium praedictum* sp. nov.**  
Табл. XVII, Фиг. 6

Название вида от *praedictus* лат. - предсказанный.

Голотип - СГУ, № 121/2002; г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

Описание. Скелет ширококонический и тонкостенный (4-5 мм), высотой до 86 мм и с плоским основанием. Диаметр по верхнему краю 50-78/60-94 мм. Оскулом овально-вытянутый (46-73/55-85 мм). В основании бокала широкая продольная складка стенки, выполаживающаяся кверху. В основании скелета каблук прикрепления.

Сравнение. От *M. spinosum* отличается тонкостенностью при большой высоте бокала, плоским базалисом, от *M. limatulus* - и отсутствием ризоидов.

Распространение. Нижний кампан Поволжья.

Материал. 4 экз. из местонахождений г. Саратова

***Microblastium hyponomus* sp. nov.**  
Табл. XIX, Фиг. 3; табл. 32, Рис. 3

Название вида от *hyponomus* лат. - воронка.

Голотип - СГУ, № 121/846; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет воронкообразный: узкоконический в нижней и резко, за счет почти диагонального изгиба стенки, расширяющийся в верхней части. Высота 56-71 мм. Толщина стенки 7-10 мм, максимальна в верхней половине. Диаметр по верхнему краю 53-61/55-66 мм). Оскулом округлый, субтреугольный. Ризоиды в количестве от 10 до 20, расположены в нижней части скелета, поэтому скульптура отчетлива только на стенке широкого бокала.

Сравнение. От *M. spinosum* отличается воронкообразным бокалом, от *M. latisubsculum* - и расположением ризоидов в узкоконической части скелета.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 5 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Нижняя Банновка.

## Род *Sporadoscinia* (Goldfuss, 1833)

*Scyphia*: Goldfuss, 1833, с. 219; Roemer, 1841, с. 8; Quenstedt, 1876, с. 454.

*Sporadoscinia*: Pomel, 1872, с. 84; Zittel, 1877, с. 51; Hurcevic, 1968, с. 83; Ulbrich, 1974,

с. 62.

*Cribrospongia*: Zittel, 1877, с. 52.

*Ventriculites*: Schrammen, 1902, с. 11.

Типовой вид - *Scyphia decheni* Goldfuss, 1833; верхний мел, Германия.

**Диагноз.** Скелет конусообразный тонко-среднестенный (3-6 мм). Стенка обычно выпуклая, неровная - бугристая, редко прямая; для многих форм характерны концентрические линии пережимов. Отворот отсутствует. Верхний край выпуклый, часто равновысокий. У большинства конических, особенно изогнутых форм, нижняя часть бокала переходит в обособленный одиночный стержень-ризоид. В строении дермальной скульптуры преобладают прозопоры различных очертаний (полигональные, субтреугольные, округлые, неправильных очертаний) - обычно расположенные иррегулярно и у некоторых форм в виде каких либо сочетаний или рядами и размеров (от 0,7-2 мм, реже меньше: 0,4-0,5 мм или больше до 2,5 мм). Соответственно изменяется и количество прозопор на 1 см<sup>2</sup>: от 18 до 30 и реже до 40-50 остий. Ребра тонкие, короткие и различной ориентировки, равновысокие с узлами ребер, которые также отличаются разнообразием очертаний. Характерна некоторая зональность в изменении морфологии элементов дермальной скульптуры от основания бокала, где они сублинейные, продольно-вытянутые и плотно расположены, к средней части - где они крупных размеров и неупорядоченно ориентированы, а в верхней части их взаиморасположение упорядочивается. Скульптура парагастральной поверхности представлена равновысокими ребрами и узлами ребер, образующими общую ровную поверхность, на фоне которой в "шахматном" порядке расположены овальные апопоры. Апо-прозохеты цилиндрические, неправильных очертаний, с пилами. Интерканальярная решетка из крупных субкубических клеток. S = 18-30 оз, реже до 40-50 оз.

**Видовой состав.** Более 10 видов: *S. decheni* (Goldfuss, 1833); *S. venosa* Roemer, 1841; *S. micrommata* Roemer, 1841; *S. cariosa* Roemer, 1841; ? *S. capax* Hinde, 1883; *S. stellata* Schrammen, 1902; *S. stirps* Schrammen, 1902; *S. teutoniae* Schrammen, 1912; *S. quenstedti* Schrammen, 1912; *S. eutactopora* Defretin-Lefranc, 1958.

**Замечания.** В ряде ранних работ род рассматривался как один из многих выделенных Помелем (Pomel, 1872). Что, в частности, сохранено в "Основах палеонтологии" (1962). К. Циттель (Zittel, 1877) переописав несколько ранее известных форм, существенно дополнил и определил характеристику рода. Многие исследователи определяют данный род как *Sporadoscinia* Zittel, 1877 (Hurcevic, 1968; Ulbrich, 1974). Вместе с представителями рода *Leiostracosia* эти формы рассматривались в составе отдельного семейства (Основы палеонтологии, 1962), что, по исследованиям автора лишено основания. По всем характеристикам - это два рода в составе микробластий. Результаты изучения видов *Sporadoscinia* и *Leiostracosia* в данной работе не приводятся, тенденции филогенетического развития и палеогеографического распространения аналогичны изученным родственным группам.

**Сравнение.** От *Microblastium* отличается построением дермальной скульптуры, отсутствием ризоидов и линейных ребер парагастральной поверхности, от *Leiostracosia* - иррегулярным построением дермальной скульптуры и иным соотношением ее со скульптурой парагастральной поверхности.

**Распространение.** Верхний мел, средний сеноман - кампан Европы.

## Род *Sestrocladia* Hinde, 1883

*Sestrocladia*: Hinde, 1883, с. 218; Dunicowski, 1888, с. 12; Трестьян, 1972, с. 40; Хмилевский, 1979, с. 21;

? *Sestrocladia*: Malecki, 1980, Табл. 7, Фиг. 1.

? *Stauronema*: Wood, 1987, с. 19-21.

Типовой вид - *S. furcata* Hinde, 1883; верхний мел, сеноман; Англия.

**Диагноз.** Скелет исходно конического и цилиндрического облика. Средне-тонкостенный - 3-5 мм, реже 7-8 мм. Дермальная скульптура отсутствует, поверхность гладкая, а при разрушении кортекса проявлены округлые остия диаметром до 1 мм, которые соприкасаясь друг с другом образуют видимость прозопор неправильной формы. Отворот стенки известен у некоторых форм и в редуцированном виде. Верхней край обычно выпуклый, близ него иногда прослеживаются ребра и борозды. На парагастральной поверхности остия овально вытянутые (1-1,5/1-2,5-4 мм), ребра и узлы ребер равновысокие и с мелкими шипами, диагонально (реже - вертикально) ориентированные. Ребра тонкие (0,8-1,5 мм) и короткие, узлы ребер узкие и прямоугольные. Апохеты (1-1,5-2 мм) несколько крупнее прозохет (0,5-1 мм), диаметр их увеличивается к верхнему краю. Пилы крупные, проходят вдоль дермальной стенки. Интерканальярные клетки кубические: 0,2-0,38 мм. Диаметр спикул 0,03-0,05 мм, узла лихнисков 0,08-0,1 мм. Толщина дермального и парагастрального кортекса 0,4-1

мм, состоит из укороченных (0,08-0,25 мм) и утолщенных (0,07-0,14 мм) спикул с редуцированными лихнисками. Каналарный скелет слабо проявлен. Sa = 4-8R; 3-7B; 8-24 os.

Видовой состав. 13 видов: *S. furcata* Hinde, 1883; *S. ruthenica* Dunicowski, 1888; *S. dichotomica* Trestjan, 1972; *S. хегоморфа* sp. nov.; *S. aspera* sp. nov.; *S. curva* sp. nov.; *S. gemina* sp. nov.; *S. humilis* sp. nov.; *S. сryptopora* sp. nov.; *S. entis* sp. nov.; *S. obtusata* sp. nov.; *S. exisa* sp. nov.; *S. extricata* sp. nov.

Сравнение. От *Microblastium* и *Sporadoscipia* отличается отсутствием элементов дермальной скульптуры.

Распространение. Верхний мел, сеноман-кампан.

### ***Sestrocladia хегоморфа* sp. nov.**

Табл. XXII, Фиг. 2

Название вида от *xeros* греч. - сухой и *morpha* - форма.

Голотип - СГУ, № 121/2482; г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

Описание. Скелет цилиндрический, трубообразный и высотой 40-70 мм. Оскулом округлый (13-20/18-25 мм). Верхняя часть стенки направлена во внутрь, а иногда - с редуцированным отворотом. На поверхности - линии пережимов.

Сравнение. От *S. aspera* отличается цилиндрическим коротким бокалом.

Распространение. Сантон-кампан Поволжья.

Материал. 12 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Мезино-Лапшиновка.

### ***Sestrocladia aspera* sp. nov.**

Табл. XXII, Фиг. 4

Название вида от *asper* лат. - крапчатый.

Голотип - СГУ, № 121/867; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет ширококонический, несколько уплощенный и с узким основанием, высотой до 64-85 мм. Оскулом овальный (35/43 мм). Диаметр по верхнему краю 47/54 мм. В верхней части бокала концентрические линии пережимов и односторонний пологий отворот.

Сравнение. От *S. хегоморфа* отличается ширококоническим бокалом и оскулом большего диаметра.

Распространение. Сантон-кампан Поволжья.

Материал. 3 экз. из г. Саратова.

### ***Sestrocladia curva* sp. nov.**

Табл. XXIII, Фиг. 1

Название вида от *curvus* лат. - кривая.

Голотип - СГУ, № 121/2358; г. Саратов; нижний кампан.

Описание. Скелет изогнутый, рожкообразный и высотой до 100 мм. Оскулом овально-вытянутый (30-49/44-55 мм). У короткого сектора бокала редуцированный отворот и продольно сжатая складка стенки. Верхняя часть высокого сектора бокала направлена во внутрь полости.

Сравнение. От *S. хегоморфа* отличается изогнутым бокалом и наличием продольной складки.

Распространение. Сантон-кампан Поволжья.

Материал. 3 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

### ***Sestrocladia gemina* sp. nov.**

Табл. XXIII, Фиг. 2

Название вида от *geminus* лат. - парный.

Голотип - СГУ, № 121/2359; г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

Описание. Два ширококонических бокала высотой до 50 мм, с выпуклыми стенками, в верхней половине объединены коротким смежным участком стенки. Толщина стенки увеличивается к верхнему краю. Основания бокалов обособлены, а выше средней части скелета - парагастральная полость единая. Оскулом овально-вытянутый (55/85 мм), в виде "восьмерки". Диаметр по верхнему краю 67/95 мм.

Сравнение. От других видов рода отличается наличием двух изначально обособленных парагастральных полостей.

Распространение. Кампан Поволжья.

Материал. 2 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

***Sestrocladia humilis sp. nov.***

Табл. XXIII, Фиг. 3

Название вида от *humilis* лат. - малорослый.

Голотип - СГУ, № 121/2347; г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

Описание. Скелет воронкообразный, асимметричный, высотой до 40-46 мм. Нижняя часть субцилиндрическая, несколько уплощенная. В верхней половине - односторонний короткий ортогональный отворот, а противоположный сектор стенки - более высокий и с пологим изгибом. Оскулом прямоугольный. Диаметр по верхнему краю 40-42/60 мм.

Сравнение. От *S. хеготогра* отличается асимметричным воронкообразным бокалом.

Распространение. Кампан Поволжья.

Материал. 3 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Языково.

***Sestrocladia cryptopora sp. nov.***

Табл. XXIV, Фиг. 1

Название вида от *crypta* греч. - крытый и *porus* греч. - канал.

Голотип - СГУ, № 121/1025; г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

Описание. Бокал слабо скрученный, с одним-двумя диагональными желобами, высотой более 67 мм. Оскулом округлый и неправильной формы (24-42/31-50 мм). Отворот короткий. Диаметр по верхнему краю 38-57/51-64 мм.

Сравнение. От *S. хеготогра* отличается скрученным бокалом с желобами.

Распространение. Кампан Поволжья.

Материал. 3 экз. из г. Саратова и с. Языково.

***Sestrocladia entis sp. nov.***

Табл. XXIV, Фиг. 2

Название вида от *entis* лат. - лежащий.

Голотип - СГУ, № 121/2467; г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

Описание. Скелет резко асимметричный и высотой до 27 мм. Один сектор бокала широкий и субгоризонтальный с коротким ортогональным отворотом, а противоположный - узкий вертикальный и короткий. Оскулом округлый (42/45 мм). Диаметр по верхнему краю 58-60 мм, соответствует размерам горизонтального сектора стенки. Толщина стенки максимальна у верхнего края.

Сравнение. От *S. сигна* отличается меньшей высотой и асимметричным бокалом.

Распространение. Нижний кампан Поволжья.

Материал. Голотип.

***Sestrocladia obtusata sp. nov.***

Табл. XIV, Фиг. 3

Название вида от *obtusatus* лат. - притупленный.

Голотип - СГУ, № 121/1280; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет конический, продольно сжатый, с коротким пологим отворотом на широком секторе стенки. Высота до 45 мм. Диаметр по верхнему краю 36/70 мм. Оскулом овальный, овально-вытянутый (29/64 мм). Иногда узкая часть стенки сильно сжата, до степени выступающего кля.

Сравнение. От *S. аспера* отличается продольно сжатым бокалом и овально-вытянутым оскуломом.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. Голотип.

***Sestrocladia exisa sp. nov.***

Табл. XXIV, Фиг. 4

Название вида от *exisus* лат. - вырезной.

Голотип - СГУ, № 121/1365; Саратовская обл., р/п. Красный Текстильщик; нижний сантон.

Описание. Скелет конический изометричный, с развитым отворотом и высотой до 21 мм. Оскулом округлый (19/22 мм). Диаметр по верхнему краю 27/35 мм. Стенка прямая, после отворота местами изгибается вниз. Линии пережимов ниже отворота.

Сравнение. От *S. entis* отличается изометричным коническим бокалом с отворотом.

Распространение. Как у голотипа.

Материал. Голотип.

*Sestrocladia extricata* sp. nov.

Табл. XXIV, Фиг. 5

Название вида от *extricatus* лат. - распутанный.

Голотип - СГУ, № 121/1595; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет листообразный высотой до 60 мм. Ширина плоских фрагментов более 54 мм. Иногда проявлен короткий пологий отворот.

Сравнение. От *S. aspera* отличается листообразным скелетом, который образован прямой плоской стенкой больших размеров.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 3 экз. из г. Саратова.

Род *Leiostracosia* Schrammen, 1902

*Leiostracosia*: Schrammen, 1902, с. 12.

Типовой вид - *L. punctata* Schrammen, 1902, верхний мел, Германия.

Диагноз. Скелет правильных конических или цилиндрических очертаний, некрупный и тонко-среднестенный. Отворот отсутствует. Верхний край узкий, выпуклый. Строение дермальной и парагастральной поверхностей идентично, в последнем случае элементы скульптуры расположены плотнее. Рисунок скульптуры - сотовидный, преобладают правильных полигональных очертаний прозопоры, отличающиеся одинаковыми размерами и формой по высоте бокала. Ребра узкие, короткие и диагональные; узлы ребер сложных контуров. Апо- и прозохеты цилиндрические, хорошо заметны на скеле стенки. Ризоиды отсутствуют. Интерканальярная решетка из кубических клеток.

Видовой состав. Более трех видов: *Leiostracosia punctata* Schrammen, 1902; ? *L. alcynoides* (Mantell, 1822); *L. brandesi* Schrammen, 1912.

Замечания. Характеристики родов *Sporadoscinia* и *Leiostracosia* до последнего времени весьма неоднозначны. Рассматриваемые в "Основах палеонтологии" (1962) в составе отдельного семейства, они по всем признакам - вентрикулитиды. Сохраняя название рода и определение типового представителя, существенно конкретизируем его содержание. Многие виды двух этих родов не отвечают даже прежним их характеристикам в данной работе не рассматриваются. Отмеченные тенденции в развитии и расселении этих губок аналогичны рассмотренным на примере других представителей вентрикулитид.

Сравнение. От *Sporadoscinia* отличается правильными и постоянными очертаниями элементов дермальной скульптуры, а так же их идентичностью элементам скульптуры парагастральной поверхности.

Распространение. Верхний мел, сеноман-кампан Европы.

Род *Actinocyclus* Schrammen, 1912

*Actinocyclus*: Schrammen, 1912, с. 276; Lagneau-Herenger, 1962, с. 126.

*Ubiguiradius*: Laubenfels, 1955, с. 81; Wagner, 1963, с. 216.

Типовой вид - *A. mirus* Schrammen, 1912; верхний мел, кампан, Германия.

Диагноз. Скелет ширококонический и, вероятно, полуразвернутой, листообразный, толщина стенки 8-13 мм. Позитивные элементы дермальной скульптуры равновысокие составляют правильную решетку: ребра короткие, прямые и вертикальные, шириной 2-3 мм; узлы ребер крестообразные (1,5-2 мм). Выросты спикульного скелета осложняют очертания остий. Прозопоры квадратные и округло прямоугольные (2-3/2-3 мм, до 4 мм) в вертикальных и горизонтальных рядах. На парагастральной поверхности - ребра высокие, широкие (1,5-4 мм) и вертикальные, дихотомизирующие вверху, и смежные глубокие борозды, шириной 1,5-3 мм. Каналы диаметром 1,3-2,5 мм. В основании скелета иногда развиты крупные ризоиды в горизонтальной плоскости, на поверхности которых прослеживаются элементы скульптуры. Ниже ризоидов прослеживаются только грубые шиповидные ребра. Интерканальярные клетки кубические: 0,25-0,6 мм. Диаметр спикул 0,04-0,07 мм, узла лихнисков 0,08-0,14 мм. Канальярная решетка и дермальный кортекс из плотных клеток: 0,08-0,25 мм. S = 2-3R; 1-2B; 4-6 os; Sa = 2-3R; 2-3B; 4-9 os.

Видовой состав. Четыре вида: *A. mirus* Schrammen, 1912; *A. pharaonensis* Lagneau-Herenger, 1962; *A. quadroporus* sp. nov.; *A. eris* sp. nov.

Сравнение. От *Microblastium* и *Sporadoscinia* отличается правильным ("шахматным") расположением квадратных прозопор, от *Sestrocladia* - наличием элементов дермальной скульптуры.

Замечания. Скелет губок отличается значительной высотой и наличием ортогональных отворотов, при относительной тонкостенности, что предопределило редкую встречаемость форм полной сохранности, и они известны преимущественно по фрагментам бокала и отворота.

Распространение. Верхний мел, (?) верхний сантон; кампан-маастрихт, (?) палеоцен Европы и Северной Африки.

***Actinocyclus quadroporus sp. nov.***

Табл. XXVIII, Фиг. 4

Название вида от *quadrus* лат. - четырехугольный и *porus* лат. - канал.

Голотип - СГУ, № 121/434; Ульяновская обл., село Шиловка; кампан.

Описание. Скелет ширококонический с субплоским основанием и высотой более 115 мм. Максимальная ширина секторов бокала 90 мм. Прозопоры квадратные. Ризоиды длиной более 12 мм, диаметр у основания 10-16/12-19 мм, где поперечное сечение ризоида - плоское снизу, в дальнейшем сечение округлое.

Сравнение. От *A. eris* отличается большими значениями параметров скелета и элементов скульптуры, "идеальными" квадратными остиями.

Распространение. Кампан Поволжья, Брянской области и Актюбинского Приуралья.

Материал 12 экз. из сел Шиловка, Малая Рыбка и Павловское.

***Actinocyclus eris sp. nov.***

Табл. XXVIII, Фиг. 5

Название вида от *eris* лат. - полотно.

Голотип - СГУ, № 121/1993/13; г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

Описание. Фрагменты скелета плоские, небольшие. Прозопоры округло-прямоугольные (2-3/2-2 мм).

Сравнение. От *A. quadroporus* отличается округло-прямоугольными остиями и более мелкими размерами элементов скульптуры, исключительно плоскими стенками.

Распространение. Кампан Поволжья.

Материал 3 экз. из г. Саратова.

**Род *Communitectum gen. nov.***

Название рода от *communis* лат. - общий и *tectum* лат. - крыша.

Типовой вид - *C. plurifossatum sp. nov.*, верхний мел, нижний маастрихт; Саратовская обл., Буданова гора, район с. Багаевка.

Диагноз. Колонии текториального типа, в виде округлого многоугольника, образованного невысокими конусообразными бокалами, соединяющиеся обширной горизонтальной стенкой выше отворота. Дермальная скульптура слабо проявлена: ребра тонкие и диагональные, узлы ребер выпуклые субквадратные (1-1,3 мм), прозопоры округлые (1,5-2 мм). На парагастральной поверхности крупные параллельные ребра, шиповатые, шириной 1-1,5 мм. Апопоры овальные (1-2/3-5 мм), расположены в бороздах; узлы ребер прямоугольные 1-1,5/3-4 мм. Прозохеты цилиндрические, апохеты воронковидные, диаметром 1-1,5 мм и с мелкими пилами. В основании бокалов у наружной поверхности проксимальные каналы диаметром 1 мм. Интерканальярная решетка бокала из крупных клеток (0,38/0,5 мм), а горизонтальная стенка сложена мелкими призматическими клетками (0,25 /0,38 мм). Диаметр спикул 0,056-0,07 мм, узла лихнисков 0,08-0,14 мм. Развита дермальная кортекс. Sa = 4-5R; 3-4B; 5 os.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Sestrocladia* отличается колониальным строением скелета семиплатного, текториального типа, с многими обособленными модулями.

Распространение. Нижний маастрихт Поволжья.

***Communitectum plurifossatum sp. nov.***

Табл. XXX, Фиг. 1

Название вида от *plury* лат. - много и *fossatum* лат. - яма.

Голотип - СГУ, № 121/2345/1-3; Саратовская обл., Буданова гора, район с. Багаевка; верхний мел, нижний маастрихт.

Описание. Высота колонии 33-45 мм, вероятные размеры от 130 до 120-320 мм. Высота бокалов 14-16 мм и 20-38 мм. Количество бокалов 2-5, расстояние между ними 30-40 мм. Толщина стенки минимальна в основании и постоянна после перегиба (8-10 мм). Оскулом овальный или целевидный (10-13/18-25 мм). Парагастр цилиндрический и конический, асимметричный; отворот стенки соответственно ортогональный или плавный.

Распространение. Нижний маастрихт Поволжья.

Материал 4 экз. из г. Саратова, с. Нежежино, Буданова гора.

## ПОДТРИБА *LEPIDOSPONGINA* SUBTRIV. NOV.

**Д и а г н о з.** Скелет тонко- и среднестенный. Элементы дермальной скульптуры обычно правильно расположены и постоянных размеров и очертаний по высоте бокала. На парагастральной поверхности элементы скульптуры отсутствуют, развит сплошной кортикальный покров. Система ризоидов отсутствует, чаще развит одиночный короткий ризоид-стержень.

**С о с т а в.** Три рода: *Lepidospongia* Schluter, 1870; *Naraena* Schrammen, 1902; *Porocyclus* Defretin-Lefranc, 1958.

**С р а в н е н и е.** От *Microblastina* отличается отсутствие элементов скульптуры парагастральной поверхности и обычно более регулярным расположением элементов дермальной скульптуры.

### Род *Lepidospongia* Schluter, 1870

*Lepidospongia*: Schluter, 1870, с. 138; Zittel, 1877, с. 53; Schrammen, 1902, с. 11; Ulbrich, 1974, с. 61.

*Ventriculites*: Hinde, 1883, с. 110; (?) Schrammen, 1902, с. 11; Defretin-Lefranc, 1958, с. 59; Hurcevic, 1968, с. 73.

*Plectodermatium*: Schrammen, 1902, с. 13.

Типовой вид - *L. rugosa* Schluter, 1870; Верхний мел, кампан; Германия.

**Д и а г н о з.** Скелет среднестенный (3-7 мм) и толщина постоянна по высоте. В дермальной скульптуре преобладают остия: овальной до миндалевидной формы (0,5-2/2-3,5 мм). Позитивные элементы в виде струйчатого и жилковидного рисунка, выросты спикульного скелета частично диафрагмируют прозопоры. Ребра короткие и тонкие (0,4-1 мм), диагональные, прямые и изогнутые; обычно беспорядочно дихотомируют и лишь у верхнего края субпараллельные; ширина их непостоянна, а высота увеличивается ближе к узлам ребер. Последние отличаются разнообразными очертаниями и различными размерами, в целом выпуклые, вытянуто-прямо-угольные (0,8-3/1,5-3 мм). Стенка бокала с изменчивым положением. Верхний край выпуклый. Апо-прозохеты с двумя-тремя слепыми окончаниями, диаметр 0,5-1,5 мм. Пилы крупные, особенно в верхней части стенки. Продольные каналы в ризоиде. Интерканаларная решетка из кубических клеток (0,25-0,38 мм). Диаметр спикул 0,3-0,4 мм, узла лихнисков 0,06-0,1 мм. Короткие и утолщенные спикулы с укороченными лихнисками составляют парагастральный кортекс (0,08-0,2/0,12-0,25 мм) и канальную решетку (0,05-0,1/0,08-0,17 мм). В основании бокала - слой ризоидной спикульной решетки толщиной до 1 мм.

**С о с т а в.** Три подрода. *Lepidospongia* Schluter, 1870; *Flexurispongia* subgen. nov.; *Scapholites* subgen. nov.

**С р а в н е н и е.** От *Naraena* отличается размерами и очертаниями элементов скульптуры, от *Microblastium* - отсутствием ризоидов и наличием ориентации изометричных элементов скульптуры.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний мел, сеноман - маастрихт Европы.

### Подрод *Lepidospongia* Schluter, 1870

*Lepidospongia*: Schluter, 1870, с. 138; Zittel, 1877, с. 53; Schrammen, 1902, с. 11; Ulbrich, 1974, с. 61.

*Ventriculites*: Hinde, 1883, с. 110; (?) Schrammen, 1902, с. 11; Defretin-Lefranc, 1958, с. 59; Hurcevic, 1968, с. 73.

*Plectodermatium*: Schrammen, 1902, с. 13.

Типовой вид - *L. rugosa* Schluter, 1870; верхний мел, кампан; Германия.

**Д и а г н о з.** Скелет исходно конический, из-за "подвижности" стенки бокал изменчивых очертаний: часто асимметричный и протяженными односторонними отворотами, "сжатый". Толщина 3-6 мм, реже 7-8 мм. Оскулом открытый и разнообразных очертаний в связи с "подвижностью" положения стенки. В основании скелета обычно развит одиночный ризоид-стержень или площадка прикрепления. Апо-прозохеты с двумя-тремя слепыми окончаниями. Пилы крупные, особенно в верхней половине стенки. Продольные каналы в ризоиде. S = 5-7R; 4-6B; 9-14 os.

**В и д о в о й с о с т а в.** 13 видов: *L. rugosa* Schluter, 1870; *L. convoluta* (Hinde, 1883); *L. fragilis* (Schrammen, 1902); *L. stellata* (Schrammen, 1902); *L. paricrassa* sp. nov.; *L. conithalassina* sp. nov.; *L. porrecta* sp. nov.; *L. firma* sp. nov.; *L. explicata* sp. nov.; *L. aperta* sp. nov.; *L. rimiformis* sp. nov.; *L. concavea* sp. nov.; *L. laxata* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** От подродов *Flexurispongia* и *Scapholites* отличается бокалообразной формой скелета с открытым, истинным оскуломом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний мел, сеноман - маастрихт Европы.

***Lepidospongia (Lepidospongia) rugosa Schluter, 1870.***

Табл. XX, Фиг. 1

*Lepidospongia rugosa*: Schluter, 1870, с. 138, Табл. 1, Фиг. 1; Zittel, 1877, с. 53, Табл. 12, Фиг. 3; Schrammen, 1902, с. 11, Табл. 3, Фиг. 1-2; Schrammen, 1912, с. 269, Табл. 35, Фиг. 7; Ulbrich, 1974, с. 61, Табл. 4, Фиг. 3; Malecki, 1980, с. 14, Табл. 4, Фиг. 2.

О п и с а н и е. Скелет воронкообразный в поперечном сечении и веерообразный по продольной оси бокала за счет плавного изгиба стенки до уровня основания. В большей или меньшей степени продольно сжатый, стенки ундулирующие с концентрическими линиями пережимов. Основание бокала вместе со стержнем - воронкообразное. Высота скелета максимальна в средней части: 26-60 мм. Диаметр по верхнему краю 28-53/41-98 мм. Оскулом щеле-серповидный, овально-вытянутый (10-30/30-90 мм). Основание полости узкое, вогнутое. Стержень короткий, до 10 мм, сечение округлое (5-7 мм). иногда отмечается одностороннее смещение стенки.

С р а в н е н и е. *L. convoluta* отличается веерообразным и сжатым бокалом.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья; сантон Польши и кампан Германии.

М а т е р и а л. 7 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Нижняя Банновка.

***Lepidospongia (Lepidospongia) convoluta (Hinde, 1883)***

Табл. XX, Фиг. 2

*Ventriculites convolutus*: Hinde, 1883, с. 110, Табл. 25, Фиг. 5; Defretin-Lefranc, 1958, с. 59, Табл. 4, Фиг. 1-2; Hurcevic, 1968, с. 73, Табл. 20, Фиг. 1.

О п и с а н и е. Скелет конический высотой 43-44 мм, слабо сжатый и резко асимметричный. Один сектор бокала - узкий, вертикальный и низкий, а противоположный - более высокий и широким волнообразным отворотом, где стенка опускается до основания скелета. Оскулом округлый или овальный (12-46/58-64 мм). Стержень короткий.

С р а в н е н и е. От *L. rugosa* отличается асимметричным бокалом и изометричным оскуломом.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья; коньяк Франции; нижний маастрихт Польши и верхний мел Англии.

М а т е р и а л. 2 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

***Lepidospongia (Lepidospongia) fragilis (Schrammen, 1902)***

Табл. XXII, Фиг. 2

*Plectodermatium fragile*: Schrammen, 1902, с. 13, Табл. 4, Фиг. 4.

*Lepidospongia fragilis*: Schrammen, 1910-12, с. 269, Табл. 44, Фиг. 6; Bieda, 1933, с. 29, Табл. 2, Фиг. 1; Hurcevic, 1968, с. 80, Табл. 16, Фиг. 4.

О п и с а н и е. Скелет субцилиндрический с широким основанием и, вероятно, развитым отворотом. Длина фрагментов до 50 мм, ширина 40 мм. В основании скелета ребра субпараллельные, к верхнему краю - короткие диагональные.

С р а в н е н и е. От *L. rugosa* отличается широкоцилиндрическим бокалом и отсутствием стержня.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Кампан Поволжья; Польши и Германии.

М а т е р и а л. 10 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

***Lepidospongia (Lepidospongia) stellata (Schrammen, 1902)***

*Ventriculites stellatus*: Schrammen, 1902, с. 11, Табл. 3, Фиг. 5; Schrammen, 1912, с. 267, Табл. 37, Фиг. 4, 5; Herenger, 1942, с. 175, Рис. 9; Langeau-Herenger, 1950, с. 301; Ulbrich, 1974, с. 59, Табл. 11, Фиг. 2; Хмилевский, 1977, с. 42-43, Табл. 1, Фиг. 1.

О п и с а н и е. Скелет вертикально вытянутый, узкоконический и изометричный. Высота до 115-150 мм, диаметр по верхнему краю 45-80 мм. Оскулом округлый, диаметр 37-50 мм. Парагастральная полость глубокая. В верхней части бокала - кольцевые линии пережимов, а в нижней части он плавно переходит в узкий, иногда изогнутый, короткий стержень.

С р а в н е н и е. От *L. roggesta* отличается большей высотой изометричного бокала и отсутствием изгиба стенки.

З а м е ч а н и я. Судя по приводимым изображениям и описаниям, некоторые формы могут рассматриваться в составе рода *Sporadoscipia*. Пример гомеоморфизма с *Sogoristiprs tubiformis* (Schrammen, 1912).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Кампан Германии, сенон Франции, верхний мел Испании. (?)Верхний маастрихт Западной Украины.

М а т е р и а л. На территории России достоверные находки неизвестны.

***Lepidospongia (Lepidospongia) pariecrassa sp. nov.***

Табл. XX, Фиг. 3

Название вида от *paries* лат. - стена и *crassus* лат. - толстый.

Голотип - СГУ, № 121/1310; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет конический и продольно-сжатый, высотой до 30-67 мм. Один сектор бокала высокий и выпуклый, а противоположный - вертикальный и низкий с редуцированным отворотом. Оскулом прямоугольный. Диаметр по верхнему краю 21-41/30-75 мм. Стержень короткий и диаметром 6-12 мм.

Сравнение. От *L. rugosa* отличается асимметричным строением бокала, отсутствием ундуляции и изгибов стенок.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 2 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

***Lepidospongia (Lepidospongia) conithalassina sp. nov.***

Табл. XX, Фиг. 4

Название вида от *conus* греч. - конус и *thalassinus* греч. - морской.

Голотип - СГУ, № 121/2330; Ульяновская обл., с. Шиловка; кампан.

Описание. Скелет конический и асимметричный: односторонне сжатый и узким основанием, высотой до 56 мм. Один сектор бокала высокий и широкий, круто наклонный с коротким ортогональным отворотом, а противоположный - короткий и узкий, вертикальный и вогнутый. Оскулом овально-фасолевидный (21/45 мм). Диаметр по верхнему краю 51/67 мм.

Сравнение. От *L. pariecrassa* отличается более асимметричным бокалом с прямыми стенками и отсутствием стержня.

Распространение. Нижний кампан Поволжья.

Материал. Голотип.

***Lepidospongia (Lepidospongia) porrecta sp. nov.***

Табл. XX, Фиг. 5

Название вида от *porrectus* лат. - вытянутый.

Голотип - СГУ, № 121/2366; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет узкоконический, высотой 39-44 мм. В верхней части бокала один сектор крутой и уплощенный, противоположный - с плавным изгибом. Оскулом округлый (18-22/19-25 мм). Диаметр по верхнему краю 26-27/28-32 мм. Стержень отсутствует.

Сравнение. От *L. convoluta* отличается изометричным узкоконическим бокалом без стержня, от *L. stellata* - низким бокалом с односторонним изгибом.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 2 экз. из г. Саратова.

***Lepidospongia (Lepidospongia) firma sp. nov.***

Табл. XX, Фиг. 6

Название вида от *firmus* лат. - прочный.

Голотип - СГУ, № 121/266; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет конический и невысокий: 19-27 мм, с прямыми или слабо вогнутыми стенками. У крупных форм бокал более асимметричен: из-за одностороннего плавного широкого и короткого отворота. Оскулом округлый. Диаметр по верхнему краю 20-34/23-40 мм.

Сравнение. От *L. porrecta* отличается ширококоническим бокалом, меньшей его высотой и большим диаметром.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 6 экз. из г. Саратова.

***Lepidospongia (Lepidospongia) explicata sp. nov.***

Табл. XXI, Фиг. 1

Название вида от *explicatus* лат. - развернутый.

Голотип - СГУ, № 121/2145; Саратовская обл., с. Александровка; сантон.

Описание. Скелет ширококонический, чашеобразный, с прямыми или выпуклыми, плавно ундулирующими стенками. Высота 23 мм. Оскулом округлый. Диаметр по верхнему краю 37/42 мм. Парагастр изометричный.

Сравнение. От *L. firma* отличается ширококоническим изометричным бокалом.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 2 экз. из с. Александровка и г. Саратова.

*Lepidospongia (Lepidospongia) aperta* sp. nov.

Табл. XXI, Фиг. 2

Название вида от *apertus* лат. - раскрытый.

Голотип - СГУ, № 121/105; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет диско-зонтиковидный: бокал очень низкий (10 мм), конический и с ортогональным отворотом. Оскулом круглый диаметром 5-7 мм. Диаметр по верхнему краю 52/57 мм.

Сравнение. От *L. firma* отличается низким коническим бокалом с широким отворотом.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. Голотип (аншлиф).

*Lepidospongia (Lepidospongia) rimiformis* sp. nov.

Табл. XXI, Фиг. 3

Название вида от *rima* лат. - трещина и *forma* лат. - форма.

Голотип - СГУ, № 121/1592; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет креслообразный, асимметричный и на тонком (6-8 мм) и коротком (до 5 мм) стержне. Высота скелета около 30 мм. Один сектор бокала высокий, под углом в 45 градусов, противоположный - пологий или горизонтальный, короткий. Стенка прямая и слабо выпуклая. Парагастральная полость раскрытая, мелкая. Оскулом узкий и субпрямоугольный.

Сравнение. От *L. rugosa* отличается резко асимметричным бокалом, от *L. concavea* - отсутствием продольной складки скелета, раскрытым парагастром.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 3 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

*Lepidospongia (Lepidospongia) concavea* sp. nov.

Табл. XXI, Фиг. 4

Название вида от *concavus* лат. - вогнутый и *convexus* лат. - выпуклый.

Голотип - СГУ, № 121/2607; г. Саратов; нижний кампан.

Описание. Скелет креслообразный высотой 29-40 мм. Парагастр асимметричный. Диаметр по верхнему краю 27-40/37-51 мм. Оскулом серпо- и фасолевидный, узкий, ширина максимальна в центральной части. Парагастральная полость глубокая. Один сектор бокала вертикальный узкий и наиболее высокий, противоположный - более низкий и пологий. Боковые участки стенки равновысокие, в виде удаленных участков продольной складки бокала. На вертикальной стенке от трех до пяти продольных параллельных ребер, на других участках стенки элементы скульптуры расположены веерообразно. Иногда в основании продольно-сжатый и изогнутый стержень высотой 12 мм и диаметром 6-7/12-21 мм.

Замечание. В онтогенезе асимметричность скелета подчеркивается различием в высоте и положении секторов бокала, преимущественным развитием продольных складок, изгибами направленными друг к другу и почти соприкасаются. Тенденции к исчезновению стержня, сокращению высоты бокала при одновременном увеличении длины горизонтальных секторов бокала проявились в маастрихтское время, но фоссилии из этих отложений характеризуются плохой сохранностью.

Сравнение. От *L. rimiformis* отличается серпо- и фасолевидным оскуломом и доминирующей продольной складкой стенки.

Распространение. Нижний кампан, (?) нижний маастрихт Поволжья; кампан Примугоджарья.

Материал. 6 экз. из г. Саратова.

*Lepidospongia (Lepidospongia) laxata* sp. nov.

Табл. XXII, Фиг. 1

Название вида от *laxatus* лат. - рыхлый.

Голотип - СГУ, № 121/2160; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет листообразный с плавной ундулирующей стенкой, в верхней части которой - пологие отвороты и изгибы в различном направлении. Высота 40-120 мм. Ширина пластин до 110 мм. На парагастральной поверхности пологие линии пережимов. У верхнего края ярче проявлены ребра и борозды.

Сравнение. От других видов рода отличается большой высотой скелета и листообразной формой скелета.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 16 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Александровка.

### Подрод *Flexurispongia* subgen. nov.

Название подрода от *flexura* лат. - изгиб и *spongia* лат. - губка.

Типовой вид - *F. conctietus* sp. nov.; верхний мел, сантон; Поволжье.

Диагноз. Скелет тонко-среднестенный (3-7 мм), трубко-гантелевидный из-за продольно сжатых стенок бокала, которые плотно смыкаются над парагастральной полостью, почти полностью закрывая ее, при этом они, перекрывая друг друга, иногда образуют гребень. При этом сохраняются своеобразные "останцы" первичного оскулома по периферии сомкнутых стенок, в виде более или менее изометричных "ложных" оскуломов, которые ни по размерам, ни по очертаниям не отвечают параметрам парагастральной полости. Элементы скульптуры продольные и радиально-веерообразные. Грубые широкие ребра заметны только в верхней части парагастральной поверхности. Сочленение стенки плотное и определяется в аншлифах. Апо-прозохеты тонкие, иногда с мелкими пилами. Интерканальярные клетки кубические (0,25-0,35 мм). Диаметр спикул 0,02-0,04 мм, узла лихнисков 0,07-0,11 мм.

Видовой состав. Два вида: *F. involuta* sp. nov.; *F. superrapha* sp. nov.

Сравнение. От подрода *Lepidospongia* отличается замкнутым бокалом и, соответственно, отсутствием истинного оскулома.

Распространение. Сантон - кампан Поволжья.

### *Lepidospongia (Flexurispongia) involuta* sp. nov.

Табл. XXIX, Фиг. 3

Название вида от *involutus* лат. - свернутый.

Голотип - СГУ, № 121/570; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет горизонтально вытянутый, трубко-гантелевидный, противоположные стенки смыкаются в центральной части. В периферийных, воронкообразно расширяющихся участках - два ложных оскулома. Высота скелета 31-57 мм, длина более 48-100 мм. Диаметр "бокала" 28-50/29-70 мм, минимален в центральной седловиной части и увеличивается к овальным (22-45/33-50 мм) ложным оскуломом. Шовное сочленение продольное, обычно смещено в сторону менее высокой стенки, при этом налегающая стенка образует гребень высотой до 3-4 мм. В центре основания скелета одиночный ризоид или несколько мелких.

Сравнение. От *F. superrapha* отличается трубкообразным скелетом с двумя ложными оскуломами.

Распространение. Сантон-кампан Поволжья.

Материал. 6 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

### *Lepidospongia (Flexurispongia) superrapha* sp. nov.

Табл. XXIX, Фиг. 4

Название вида от *super* лат. - верхний и *raphus* лат. - шов.

Голотип - СГУ, № 121/66; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет вертикально вытянутый, верхняя часть субцилиндрическая и наклонена под углом относительно нижнего, конического участка бокала. Высота 54-60 мм. Диаметр максимален в средней части: 29-50/46-58 мм. Оскулом, вероятно, округлый, и приурочен к апикальной части скелета, где периферийные участки противоположных стенок не полностью смыкаются. Шовное сочленение от середины бокала или ниже и смещено в сторону невысокой стенки. Шов в виде гребня на нижних участках и кверху выполаживается, либо по всей длине выдержан широкий нависающий гребень высотой до 5 мм. Отмечается концентрическая линия пережима.

Сравнение. От *F. conpeta* отличается субконическим скелетом с единственным оскуломом в верхней части смыкания стенок.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 2 экз. (аншлифы) из г. Саратова и г. Татищево.

### Подрод *Scapholites* subgen. nov.

Название подрода от *scapha* греч. - лодка и *litos* греч. - камень.

Типовой вид - *S. comexpanus* sp. nov.; верхний мел, сантон; Поволжье.

Диагноз. Скелет листовидный и полуразвернутый, конусо-кресловидный и с коротким плоским ризоидом-стерженьем. Толщина стенки 3,5-5 мм. Интерканальярная решетка из правильных клеток 0,25-0,38/0,25-0,3 мм. Диаметр спикул 0,02-0,04 мм, узла лихнисков 0,07-0,1 мм. Кортекс парагастра из мелких клеток 0,08-0,15/0,15-0,25 мм. S = 5-6R; 4-5B; 8-12 os.

Видовой состав. Четыре вида: *S. comexpanus* sp. nov.; *S. concreta* sp. nov.; *S. dissecta* sp. nov.; *S. shilovkensis* sp. nov.

С р а в н е н и е. От подрода *Lepidospongia* отличается листообразным скелетом в виде развернутого бокала и соответственно, отсутствием оскулома.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сантон - кампан Поволжья.

***Lepidospongia (Scapholites) comexpana sp. nov.***

Табл. XVI, Фиг. 4

Название вида от *coma* лат. - крона (ботан.) и *expansio* лат. - распространение. Голотип - СГУ, № 121/99; г. Саратов; нижний сантон.

О п и с а н и е. Скелет креслообразный, в основании уплощенный и с коротким трапиевидным стержнем толщиной до 9 мм. Стенка вогнутая, периферийные участки ее пологие или горизонтальные в средней части высоты скелета. Парагастральная полость полузамкнутая, щель между периферийными краями стенки шириной до 10 мм, выходит вниз по стержню. В поперечном сечении скелет асимметричный: несущая стенка высокая, до 40 мм, а противоположные периферийные участки короткие и пологие.

С р а в н е н и е. От *S. shilovkensis* развитыми периферийными краями несущей стенки и, соответственно, наличием относительно узкой парагастральной щели (полузамкнутая парагастральная полость).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья.

М а т е р и а л. 2 экз. из г. Саратова и с. Нижняя Банновка.

***Lepidospongia (Scapholites) concreta sp. nov.***

Табл. XVII, Фиг. 2

Название вида от *concretus* лат. - свернувшийся.

Голотип - СГУ, № 121/1591; г. Саратов; нижний сантон.

О п и с а н и е. Несущая стенка вертикальная, периферийные края несколько отстоят или налегают друг на друга, образуя видимость узкоконического скелета. Щель узкая, плоская или вогнутая. Высота несущей стенки 43 мм, периферийные участки короткие и пологие. Стержнеобразное основание невысокое, плоское или дугообразно изогнутое, диаметром 8/16 мм.

С р а в н е н и е. От *S. comexpana* отличается узкоконическим скелетом и коротким стержнеобразным основанием.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья.

М а т е р и а л. Голотип.

***Lepidospongia (Scapholites) dissecta sp. nov.***

Табл. XVII, Фиг. 3

Название вида от *dissectus* лат. - рассеченный.

Голотип - СГУ, № 121/1410; г. Саратов; нижний сантон.

О п и с а н и е. Скелет ширококонический, с узкой и глубокой парагастральной щелью и высотой 23-33 мм. Асимметричный: несущая стенка высокая и пологой наклонная, периферийные края низкие и вертикальные. Щель иногда перекрыта краями стенки и в виде узкой борозды на коротком конусовидном стержне.

С р а в н е н и е. От *S. concreta* отличается небольшой высотой ширококонического скелета.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья.

М а т е р и а л. 5 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

***Lepidospongia (Scapholites) shilovkensis sp. nov.***

Табл. XVII, Фиг. 1

Название вида от села Шиловка.

Голотип - СГУ, № 121/2299; Ульяновская обл., с. Шиловка; кампан.

О п и с а н и е. Скелет листообразный и с едва заметным стержнем. Высота более 37 мм. Стенка выпуклая, ширина максимальна в средней части - более 40 мм. Периферийные участки стенки сильно редуцированы, выражены в виде слабо различимых пологих валиков. Основание узкое, фаселевидное (5/13 мм).

С р а в н е н и е. От *L. (S.) comexpana* отличается листообразным скелетом с редуцированными участками.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Кампан Поволжья.

М а т е р и а л. 2 экз. (аншлифы) из с. Шиловка и г. Саратова.

*Ventriculites*: Sinzov, 1878, с. 30.

*Eudictyon*: Schrammen, 1902, с. 15.

*Naraea*: Schrammen, 1912, с. 273.

*Naraeana*: Laubenfels, 1955, с. 57; Ulbrich, 1974, с. 61.

Типовой вид - *Eudictyon striatum* Schrammen, 1902; верхний мел, Германия.

Диагноз. Толщина стенки постоянна по высоте, преимущественно конические тонкостенные формы. В скульптуре преобладают остия: мелкие и округлые, и узлы ребер: квадратные и прямоугольные, выпуклые. Ребра очень тонкие, вертикальные и диагональные, часто не прослеживаются. Прозопоры в вертикальных, диагональных и горизонтальных рядах. В основании бокала и ризоидах каналы проксимальные. Интерканальярная решетка из небольших клеток (0,25-0,5/0,25-0,3 мм). Диаметр спикул 0,03-0,06 мм, узла лихнисков 0,07-0,1 мм. Парагастральный кортекс из плотных клеток (0,13-0,15/0,25 мм). Каблучок прикрепления и ризоиды из мелких спикульных клеток 0,13/0,13 мм. В основании парагастра тонкие вертикальные ребра (0,4-0,5 мм) и борозды (0,3-0,6 мм). S = 7-12R; 6-10B; 20-40 os.

Состав. Два подрода: *Naraeana* Schrammen, 1902; *Pachyana* subgen. nov.

Сравнение. От *Lepidospongia* отличается более плотным расположением элементов дермальной скульптуры, округлыми очертаниями более мелких остий и квадратными узлами ребер.

Распространение. Верхний мел, турон-кампан, ? маастрихт Европы.

### Подрод *Naraeana* (Schrammen, 1902)

*Ventriculites*: Sinzov, 1878, с. 30.

*Eudictyon*: Schrammen, 1902, с. 15.

*Naraea*: Schrammen, 1912, с. 273.

*Naraeana*: Laubenfels, 1955, с. 57; Ulbrich, 1974, с. 61.

Типовой вид - *Eudictyon striatum* Schrammen, 1902; верхний мел, Германия.

Диагноз. Скелет тонкостенный (3-4 мм). Прозопоры мелкие (0,4-1,5/0,4-1,5 мм) и округлые, узлы ребер квадратные и прямоугольные, размером: 0,5-1/1-1,5 мм; выпуклые. Ребра очень тонкие (0,2-0,5 мм), вертикальные и диагональные, часто не прослеживаются. В основании бокала и ризоидах каналы проксимальные. Каналы цилиндрические, тонкие (0,3-0,6 мм, реже 0,8-1 мм), с тонкими пилами и к устью расширяются. В основании скелета 1-2 коротких ризоида или каблучок прикрепления.

Видовой состав. 13 видов: *N. striata* (Schrammen, 1902); *N. plicato-punctata* (Sinzov, 1878); *N. minutilis* sp. nov.; *N. obliqua* sp. nov.; *N. compressa* sp. nov.; *N. cylindrata* sp. nov.; *N. binidulus* sp. nov.; *N. asymmetrica* sp. nov.; *N. absoluta* sp. nov.; *N. contradictoria* sp. nov.; *N. subplana* sp. nov.; *N. planifacie* sp. nov.; *N. indistincta* sp. nov.

Сравнение. От подрода *Pachyana* отличается тонкими и более подвижными стенками бокала и значительно меньшими размерами элементов скульптуры.

Распространение. Верхний мел, турон-кампан, ? маастрихт Европы.

### *Naraeana (Naraeana) plicatopunctata* (Sinzov, 1878)

Табл. XXIV, Фиг. 6, табл. XLI, Рис. 7, 8

*Ventriculites plicato-punctatus*: Синцов, 1878, с. 30, Табл. 5, Фиг. 7.

Описание. Скелет высококонический - высотой до 50-60 мм. Стенка образует продольные складки по всей высоте скелета, в верхней трети более пологая. Оскулом удлинено вытянутый, фасолевидный или пережат продольными складками стенки. Диаметр по верхнему краю 40-75/50-90 мм. Иногда развит короткий односторонний отворот. В основании плоско вогнутая площадка прикрепления, иногда короткие ризоиды.

Сравнение. От *N. striata* отличается остроконическим бокалом с ундулирующими стенками.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 6 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

### *Naraeana (Naraeana) striata* (Schrammen, 1902)

Табл. XXV, Фиг. 1, табл. XL, Рис. 7

*Eudictyon striatus*: Schrammen, 1902, с. 15, Табл. 2, Фиг. 5.

*Naraeana striata*: Schrammen, 1912, с. 273, Табл. 36, Фиг. 11-13; Ulbrich, 1974, с. 61, Табл. 13, Фиг. 2; Malecki, 1980, Табл. 6, Фиг. 3.

Описание. Скелет ширококонический и высотой 42-75 мм. Оскулом овально-вытянутый. Диаметр по верхнему краю 42-76/65 мм. Стенка неровная, бугристая. Короткий односторонний отворот на более высоком секторе стенки. В основании один-два вертикаль-

ных ризоида диаметром 8 мм и длиной до 10 мм. Линия пережима заметна по увеличению высоты узлов ребер.

**С р а в н е н и е.** От *N. plicator punctata* отличается ширококоническим бокалом с выпуклыми стенками.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья; сантон Польши и кампан Германии.

**М а т е р и а л.** 5 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Нижняя Банновка.

***Narceana (Narceana) minutilis sp. nov.***

Табл. XXV, Фиг. 2; табл. XLI, Рис. 9, 10, 11

**Н а з в а н и е в и д а** от *minutilis* лат. - маленькая.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/129; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет изометричный, воронковидный и высотой 30-40 мм. Стенка вогнутая. Оскулом широкий, округлый, верхний край на одном уровне. Диаметр по верхнему краю 30-40 мм (соотношение высоты и диаметра бокала 1:1). Парагастр симметричный.

**С р а в н е н и е.** От *N. striata* отличается низким бокалом с вогнутыми стенками.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 6 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Меловатка.

***Narceana (Narceana) obliqua sp. nov.***

Табл. XXV, Фиг. 3; табл. XLI, Рис. 1, 2, 3

**Н а з в а н и е в и д а** от *obliquus* лат. - косой.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1649; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет в виде изогнутого конуса и высотой 30-50 мм. Стенка иногда с коротким пологим отверстием. Оскулом округлый и часто овально-вытянутый. Диаметр по верхнему краю 30-40 мм. В основании небольшая площадка прикрепления.

**С р а в н е н и е.** От *N. plicator punctata* отличается изогнутым бокалом и изометричным оскуломом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 5 экз. (аншлифы) из г. Саратова и п. Шиханы.

***Narceana (Narceana) compressa sp. nov.***

Табл. XXV, Фиг. 4; табл. XXXIV, Фиг. 6

**Н а з в а н и е в и д а** от *compressus* лат. - сжатый.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/657; Саратовская обл., с. Нижняя Банновка; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет субконический, продольносжатый и высотой 30-50 мм. Оскулом овально-вытянутый, соотношение сторон 1:2. Парагастр симметричный в поперечных сечениях. В основании скелета воронковидное расширение и от него - два редуцированных ризоида.

**С р а в н е н и е.** От *N. striata* отличается продольно сжатым бокалом с прямыми стенками.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 5 экз. из с.с. Нижняя Банновка, Карамышка и г. Саратова.

***Narceana (Narceana) cylindrata sp. nov.***

Табл. XXV, Фиг. 5; табл. XL, Рис. 3

**Н а з в а н и е в и д а** от *cylindratus* лат. - цилиндрический.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1829; Саратовская обл., с. Карамышка; сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет трубообразный, слабо расширяющийся в верхней части и высотой 40 мм. Оскулом округлый. Диаметр по верхнему краю 19/24 мм.

**С р а в н е н и е.** От *N. obliqua* отличается изометричным цилиндрическим бокалом меньшего диаметра.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 3 экз. из с. Карамышка и г. Саратова.

***Narceana (Narceana) binidulus sp. nov.***

Табл. XXV, Фиг. 6; табл. XL, Рис. 6

**Н а з в а н и е в и д а** от *bis* лат. - дважды и *nidulus* лат. - гнездышко.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1148; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет состоит из двух бокалов ширококонических очертаний, соединяющихся смежной стенкой в верхней части и высотой 40 мм. Общий диаметр по верхнему

краю скелета 39/76 мм, отдельных сателлитов - 39/43:31/33 мм. Стенка полого вогнутая. Оскулом овально-вытянутый. Седловина разделяющая полости расположена ниже верхнего края и придает ему облик "восьмерки". В аншлифе единая стенка образует очертания литеры "W".

**С р а в н е н и е.** От *N. minutilis* отличается двумя бокалами с общим оскулом и общей стенкой.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** Голотип, аншлиф.

***Naracana (Naracana) asymmetrica sp. nov.***

Табл. XXVI, Фиг. 1

**Н а з в а н и е в и д а** от *asymmetricus* греч. - асимметричный.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2438; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет конусовидный и односторонне сжатый, асимметричный и высотой 30-35 мм. Оскулом овальный. Верхний край одного сектора стенки на одной высоте с отворотом на противоположном ее участке. Стенка пологая и выпуклая. Отворот односторонний, ортогональный, а противоположный сектор стенки - вертикальный и плоский. Диаметр по верхнему краю 33-50/40-52 мм.

**С р а в н е н и е.** От *N. contradictoria* отличается относительно изометричным бокалом и равновысокими стенками до отворота.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 7 экз. из г. Саратова, сел Пудовкино и Большой Мелик.

***Naracana (Naracana) absoluta sp. nov.***

Табл. XXVI, Фиг. 4

**Н а з в а н и е в и д а** от *absolutus* лат. - заверченный.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2105; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет узкоконический высотой 20-40 мм, реже до 60 мм, и с коротким пологим отворотом. Оскулом округлый. Диаметр по верхнему краю 11-39/14-42 мм. Стенка в средней части выпуклая.

**С р а в н е н и е.** От *N. striata* отличается узкоконическим бокалом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 7 экз. (аншлифы) из г. Саратова и с. Нижняя Банновка.

***Naracana (Naracana) contradictoria sp. nov.***

Табл. XXVII, Фиг. 2; табл. XLI, Рис. 4, 5

**Н а з в а н и е в и д а** от *contradictorius* лат. - противоречивый.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/255; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет субконический высотой 55-75 мм, сжатый. Один сектор стенки высокий и крутой, а противоположный - низкий вертикальный и с ортогональным отворотом. Диаметр по верхнему краю 38-57/45-62 мм. Парагастр асимметричный. Оскулом субпрямоугольный.

**С р а в н е н и е.** От *N. compressa* отличается асимметричным бокалом с отворотом стенки.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 2 экз. (аншлиф) г. Саратова.

***Naracana (Naracana) subplana sp. nov.***

Табл. XXVII, Фиг. 3

**Н а з в а н и е в и д а** *sub* лат. - под, при и от *planus* лат. - плоский.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/2234; Саратовская обл., с. Багаевка; сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет конический высотой 30-40 мм и с широким горизонтальным отворотом. Диаметр по верхнему краю более 60/76 мм.

**С р а в н е н и е.** От *N. minutilis* отличается широким ортогональным отворотом и большим диаметром скелета.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 5 экз. из с. Багаевка и г. Саратова.

***Naracana (Naracana) planafacie sp. nov.***

Табл. XXVIII, Фиг. 1

**Н а з в а н и е в и д а** от *planus* лат. - плоский и *facies* лат. - внешность.

**Г о л о т и п** - СГУ, № 121/1926; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет в нижней части узкий, стержнеобразный и диаметром 9 мм, в верхней - в виде продольно сжатого бокала с субплоскими стенками. Высота 23 мм. Парагастр ширококонический с линейным основанием. Диаметр по верхнему краю 41/50 мм. Стенка выше стержнеобразной части отклоняется под углом в 90 и 40-50 градусов.

**С р а в н е н и е.** От *N. striata* отличается прямыми стенками, диагональным или ортогональным отворотом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 2 экз. из г. Саратова.

### ***Naracana (Naracana) indistincta sp. nov.***

Табл. XXVI, Фиг. 5

**Название вида** от *indistinctus* лат. - незаметный.

**Голотип** - СГУ, № 121/2517; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет асимметричный и раскрытый, высотой 22-34 мм. Продольные стенки разной высоты: наиболее высокая - наклонная и с коротким отворотом, а противоположная - короткая вертикальная и иногда плавно изгибается. Диаметр по верхнему краю 21/23-41 мм. Стержень продольно сжатый, диаметр 5-10 мм и высота 7-14 мм.

**С р а в н е н и е.** От *N. contradictoria* отличается меньшими размерами, раскрытой полостью и наличием стержня.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 6 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

### **Подрод *Pachycana subgen. nov.***

**Название подрода** - от названия рода *Naracana* и *pachyas* греч. - толстый.

**Типовой вид** - *P. minorcosa* sp. nov.; верхний мел, сантон; Поволжье.

**Д и а г н о з.** Относительно толстостенные скелеты (4-6 мм) и соответственно с более крупными элементами дермальной скульптуры, параметры остий и узлов ребер обычно сопоставимы. Прозопоры размером 0,9-1,5/1-1,5 мм, а узлы ребер 1-1,5-2/1,1-1,5 мм и реже до 3-4 мм, последние иногда соприкасаются. Ребра тонкие (0,3-0,5 мм) и очень короткие, порой не прослеживаются из-за близкого расположения узлов ребер. Бокалы крупных размеров, "массивные". Каналы диаметром 0,5-0,8-1 мм, с мелкими пилами. Основание бокала "сквозное" к парагастральной полости, ризоиды и стержень неизвестны.

**В и д о в о й с о с т а в.** Четыре вида: *P. minorcosa* sp. nov.; *P. fragmentalis* sp. nov.; *P. campana* sp. nov.; *P. striatella* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** От подрода *Naracana* отличается толстостенностью и большими параметрами элементов скульптуры, меньшей плотностью их расположения на дермальной поверхности.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Сантон-кампан Поволжья.

### ***Naracana (Pachycana) minorcosa sp. nov.***

Табл. XXVIII, Фиг. 2

**Название вида** от *minor* лат. - мелкий и *nodosus* лат. - узловатый.

**Голотип** - СГУ, № 121/2098; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет широкий, чашеобразный и высотой 40-50 мм. Стенка в верхней половине продольно сжата и иногда завернута во внутрь симметричного парагастра. Диаметр по верхнему краю 43-63/52-94 мм. Оскулом гантелевидный и овальный.

**С р а в н е н и е.** От *P. fragmentalis* отличается низким чашеобразным бокалом и продольно сжатой стенкой без отворота.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 4 экз. из г. Саратова.

### ***Naracana (Pachycana) fragmentalis sp. nov.***

Табл. XXVI, Фиг. 2; табл. XL, Рис. 4

**Название вида** от *fragmentum* лат. - фрагмент.

**Голотип** - СГУ, № 121/2529; г. Саратов; нижний сантон.

**О п и с а н и е.** Скелет ширококонический, с широким основанием и высотой 60-80 мм. Оскулом овальный. Диаметр по верхнему краю 80/110 мм. Стенка полого выпуклая в средней части. Отворот короткий.

**С р а в н е н и е.** От *P. minorcosa* отличается ширококоническим бокалом с широким основанием и редуцированным отворотом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** 2 экз. из г. Саратова.

***Naracana (Pachyana) campana sp. nov.***  
Табл. XVI, Фиг. 3; табл. XXVI, Фиг. 3; табл. XL, Рис. 5

Название вида от *campana* лат. - колокол.

Голотип - СГУ, № 121/1981; г. Саратов; нижний кампан.

Описание. Скелет в виде перевернутого колокольчика высотой более 67 мм. Оскулом округлый. Парагастр симметричный. Диаметр по верхнему краю 51/59 мм. Стенка полого изгибается в верхней части.

Сравнение. От *P. minoridosa* отличается изометричным скелетом (округлый оскулом) и пологим изгибом в верхней части.

Распространение. Нижний кампан Поволжья.

Материал. Голотип, аншлиф.

***Naracana (Pachyana) striatella sp. nov.***

Табл. XXVII, Фиг. 1

Название вида от *striatellis* лат. - тонко штрихованный.

Голотип - СГУ, № 121/2500; Саратовская обл., с. Косолаповка; кампан.

Описание. Скелет воронковидный и узкоконический, в средней части неравномерно расширяется. Высота 67 мм. Парагастр асимметричный. Оскулом субтреугольный. Диаметр по верхнему краю 59/60 мм. Две линии пережима.

Сравнение. От *P. campana* отличается воронковидным строением скелета и асимметричной парагастральной полостью.

Распространение. Кампан Поволжья.

Материал. Голотип.

**Род *Porocyclus Defretin-Lefranc, 1958***

*Ubiquiradius: Laubensfels, 1955, с. 81.*

*Porocyclus: Defretin-Lefranc, 1958, с. 69.*

Типовой вид - *P. ortogoniopsis Defretin-Lefranc, 1958*; верхний мел, коньяк; Франция.

Диагноз. Скелет средне-тонкостенный, часто в виде плоских фрагментов. Элементы дермальной скульптуры продольно, линейно и веерообразно ориентированы. Ребра тонкие, прямые и извилистые. Узлы ребер с двумя и более противоположно направленными короткими выростами, осложняющими очертания остий. Положение этих выростов упорядоченное и хаотичное, в последнем случае узлы ребер прерываются. Прозопоры субквадратных, субпрямоугольных очертаний, в виде литеры "Н" и ее производных. При разрушении парагастрального кортекса прослеживаются звездообразные остия. Апо-прозохеты тонкие (0,7-1 мм) и с мелкими пилами. Интерканальная решетка из кубических клеток: 0,25-0,38 мм. Диаметр спикул 0,02-0,05 мм, узла лихнисков 0,08-0,11 мм. S = 4-7R; 3-5B; 8-13 os.

Видовой состав. Четыре вида: *P. ortogoniopsis Defretin-Lefranc, 1958*; *P. plagiochetus Defretin-Lefranc, 1958*; *P. crymensis sp. nov.*; *P. calvimontis sp. nov.*

Сравнение. От *Lepidospongia* отличается регулярным расположением элементов дермальной скульптуры и очертаниями прозопор.

Замечания. Скелеты губок отличаются значительными размерами при относительной тонкостенности, что предопределило редкую полную сохранность большинства форм.

Распространение. Верхний мел, коньяк - маастрихт, (?) палеоцен Европы.

***Porocyclus crymensis sp. nov.***

Табл. XXIX, Фиг. 1

Название вида от полуострова Крым.

Голотип - СГУ, № 121/1139/1, Крым, Белогорский район; верхний мел, маастрихт.

Описание. Высота скелета и большинства фрагментов до 90 мм при толщине стенки 4-7 мм. Ребра тонкие (0,5-0,6 мм), вверху дихотомизируют. Узлы ребер выпуклые и утолщенные (1,8-2/2,1-3,8 мм). Прозопоры в виде литеры "Н" размером 1,4-2/1,6-2 мм.

Сравнение. От *P. ortogoniopsis* отличается меньшей высотой и толщиной стенки, четкими очертаниями прозопор и узлов ребер.

Распространение. Маастрихт Крыма и Поволжья.

Материал. 6 экз. (шлиф, аншлиф) из овра. Токма и с. Нижняя Банновка.

***Porocyclus calvimontis sp. nov.***

Табл. XXIX, Фиг. 2

Название вида от *calvus* лат. - лысый и *montis* лат. - гора.

Голотиц - СГУ, № 121/1986, г. Саратов, Лысяя гора; нижний кампан.

О п и с а н и е. Высота фрагментов 60 мм при толщине 6-8 мм. В верхней части стенка плавно ундулирует. Ребра тонкие (0,5-0,6 мм). Узлы ребер выпуклые (1,5-3,5/2-3,7 мм) и не всегда проявлены, с мелкими продольными выростами с противоположных сторон или только с нижней. Поэтому прозопоры округло-квадратные, сердцевидные и в виде "восьмерки" (0,8-1,8/2-3 мм).

С р а в н е н и е. От *R. stumens* отличается короткими, не всегда сформированными, продольными выростами узлов ребер.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний кампан Поволжья.

М а т е р и а л. 10 экз. (аншлифы) из г. Саратова.

## RHIZOPOTERIONINAE SUBFAM. NOV.

Д и а г н о з. Скелет состоит из трех частей - ризоидов, стержня и бокала. Продольные гладкие каналы проходят от ризоидов до основания бокала и частично до верхнего края. В стенке бокала также цилиндрические апо-прозохеты. Паренхимальные каналы плотно расположены и свободно ориентированы. На поверхности стержня и ризоидов остия червеобразные, в виде запятой, вытянуты по оси скелета; ребра и узлы ребер преобладают в скульптуре и составляют общую поверхность стержня. По направлению к бокалу элементы скульптуры изменяются по форме и размерам: остия овальные, ребра тонкие и диагональные, а узлы ребер субквадратные и прямоугольные. Парагастр закрыт кортексом. Интерканальная решетка стержня из призматических клеток ориентированных вдоль каналов и наружной поверхности; диаметр поперечных лучей спикул больше, чем продольных. Кортекс и канальная решетка из узких призматических клеток с утолщенными спикулами. Спикульная решетка бокала из широких субкубических клеток.

С о с т а в. Шесть родов: *Rhizopoterion* Goldfuss, 1833; *Schizorabdus* Zittel, 1877; *Columelloculus* gen. nov.; *Ramefossa* gen. nov.; *Sororistirps* gen. nov.; *Vanistirps* gen. nov.

С р а в н е н и е. От *Ventriculitinae* отличается наличием стержня и соответствующим преобладанием в строении скелета продольных каналов и призматических клеток решетки с неясными узлами лихнисков.

Р а с п р о с т р а н е н и е. ? Верхняя юра, мел - палеоцен Европы, ? ныне.

### Под *Rhizopoterion* (Goldfuss, 1833)

*Scyphia*: Goldfuss, 1826-33, c. 18.

*Siphonia*: Reuss, 1845-46, c. 73; Geinitz, 1850, c. 96.

*Jerea*: Roemer, 1846, c. 73.

*Ventriculites*: Eichwald, 1865, c. 98; Сунцов, c. 56.

*Rhizopoterion*: Zittel, 1878, c. 71; Ungern-Sternberg, 1883, c. 143; Schrammen, 1910-1912, c. 271; Bieda, 1933, c. 28; non Wood, 1987, c. 20.

Т и п о в о й в и д - *Scyphia cervicornis* Goldfuss, 1833; верхний мел, Германия.

Д и а г н о з. Стержень составляет до половины и даже более половины высоты скелета, округлый и фасолевидный, в верхней части постепенно переходит в тонкостенный бокал, а в основании - в развитую систему ризоидов. Толщина стенки бокала обычно 3-5 мм, реже до 9 мм, уменьшается к верхнему краю. Остия беспорядочные в основании стержня и упорядоченные в нижней части бокала, изменения в строении скульптуры происходят равномерно. Дermalная скульптура бокала: ребра тонкие (0,5-1 мм), прозопоры мелкие, ромбические и овальные (0,7-1,6/1,5-3 мм), узлы ребер субквадратные, реже узкие прямоугольные (0,8-1/5-6 мм) и к верхнему краю исчезают. Скульптура стержня: остия размером 0,3-0,5, реже 1/4-10 мм, "ребра" шириной 0,4-0,7 мм. Продольные каналы (диаметр 0,4-1,3 мм, увеличивается в верхней части, на 1 см<sup>2</sup> - от 4-5 до 9-10 каналов) и распространены от основания ризоидов до перегиба стенки бокала, а выше, в стенке бокала, преобладают тонкие апо-прозохеты (0,5-0,7 мм, реже до 1,2 мм; на 1 см<sup>2</sup> - 7-9 каналов), с редкими пилами. В верхней части парагастральной поверхности иногда прослеживаются элементы скульптуры. Интерканальная решетка стержня из призматических клеток (0,1-0,18/0,15-0,25 мм). Спикулы с шипами, диаметр 0,03-0,07 мм; размер узла лихнисков 0,07-0,1 мм. Интерканальная решетка бокала из кубических, у поверхности - призматических, клеток (0,2-0,38 мм). Диаметр спикул 0,04-0,08 мм, узла лихнисков 0,07-0,08 мм. Переход между типами спикульной решетки фиксируется по изменению формы и размеров клеток, узел лихнисков принимает правильные очертания. В паренхимальном стволе крупные субкубические клетки (0,23-0,38 мм). Парагастральный и дермальный кортекс из мелких клеток (0,08-0,1/0,13 мм), тонким слоем в 0,75 мм. Клетки ризоидной решетки размером 0,09-0,13/0,15 мм. S (по скульптуре бокала) = 3R; 3B; 6-7 ос.

В и д о в о й с о с т а в. Девять видов: *R. cervicornis* (Goldfuss, 1833); *R. interruptum* (Eichwald, 1865); (?)*R. bajdarensis* Schemiakin, 1965; *R. fungiforme* sp. nov.; *R. imucalix* sp. nov.; *R. supralicharevi* sp. nov.; *R. solumiforme* sp. nov.; *R. santonicum* sp. nov.; *R. cochlear* sp. nov.

С р а в н е н и е. От *Sorostirps* отличается строением элементов скульптуры бокала и стержня, от *Schizorabdus* - замкнутым конусообразным бокалом.

Р а с п р о с т р а н е н и е. (?) Верхняя юра, мел - палеоцен Европы, (?) ныне.

### ***Rhizopoterion cervicorne (Goldfuss, 1833)***

Табл. XXXV, Фиг. 1-4; табл. XLII, Рис. 7, 8, 9

*Scyphia cervicornis: Goldfuss, 1833, с. 18, Табл. 16, Фиг. 11.*

*Siphonia cervicornis: Reuss, 1845-46, с. 73, Табл. 16, Фиг. 15; Geinitz, 1850, с. 96, Табл. 22, Фиг. 14; Quenstedt, 1876-78, с. 422, Табл. 85, Фиг. 15.*

*Jerea cervicornis: Roemer, 1846, с. 73, Табл. 16, Фиг. 15.*

*Ventriculites cervicornis: Синцов, 1872, с. 73, Табл. 11, Фиг. 1-4; Фаер, 1903, с. 95, Табл. 1, Фиг. 4; Саевчинская, 1940, с. 145, Табл. 1, Фиг. 1; Камышева-Елпатьевская, 1947, с. 74, Табл. 22, Фиг. 4-5.*

*Rhizopoterion cervicorne: Zittel, 1878, с. 71; Ungern-Sternberg, 1883, с. 143; Hinde, 1883, с. 116; Schrammen, 1912, с. 271; Bieda, 1933, с. 28, Табл. 2, Фиг. 2; Хмелевский, 1979, с. 43, Табл. 1, Фиг. 1-3.*

О п и с а н и е. Скелет стержне- и палкообразный высотой 54-60 мм. Стержень вертикальный, высотой 30 мм, овальный или уплощенный, диаметром 10-12 мм. Оскулом овальный, щелевидный и при сжатии противоположных стенок - фасолеобразный или в виде двух ложных оскуломов. В основании бокала - две противоположные вдавленности на разных уровнях; пологое углубление высоко и стенка бокала почти вертикальная, а противоположный сектор стенки субгоризонтальный. Бокал асимметричный - одна стенка высокая и прямая, а противоположная полого наклонная или горизонтальная, относительно короткая. Ризоиды в количестве 5-7 равномерно расположены по периметру основания стержня, центр базалиса выпуклый. В дальнейшем с одной стороны группируются 3-5 небольших выроста, а с противоположной стороны - обособлены 2-3 крупных ризоида. Длина ризоидов более 100 мм, сечение округлое и субтреугольное, диаметр 5-20 мм. Дихотомируют вблизи основания.

С р а в н е н и е. От *R. integratum* отличается большей высотой скелета, массивным бокалом, крупными и асимметрично расположенными ризоидами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Кампан Волго-Донского междуречья и бассейна р. Десна; (?) маастрихт Украины; кампан Польши и Германии; верхний мел Англии.

М а т е р и а л. Более 200 экз. (шлифы, аншлифы) из г. Саратова и сел Пудовкино, Нижняя Банновка, Сосновка, Кологривовка, Косолаповка, Мезино-Лапшиновка, Рыбушка, Сплавнуха, Языково, Шиловка.

### ***Rhizopoterion interruptum (Eichwald, 1865)***

Табл. XXXVI, Фиг. 2; табл. XLII, Рис. 1

*Ventriculites interruptum: Eichwald, 1865, с. 98, Табл. 7, Фиг. 15; Синцов, 1872, с. 55, Табл. 11, Фиг. 5; Фаер, 1903, с. 94, Табл. 1, Фиг. 5.*

О п и с а н и е. Скелет высотой 23-41 мм, с коротким стержнем и субплоским бокалом с небольшими стенками. Стержень высотой 14 мм, а диаметр 11-16 мм. Диаметр бокала 13-29/16-30 мм. Толщина стенки 3-4 мм. Четыре ризоида диаметром 5-7 мм и длиной 3-10 мм в виде двух противоположных пучков развиты в основании стержня, реже присутствует пятый редуцированный вырост.

С р а в н е н и е. От *R. cervicorne* отличается меньшей высотой и диаметром стержня, субплоским бокалом и симметричным положением коротких ризоидов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья и бассейна р. Северский Донец.

М а т е р и а л. 16 экз. (шлиф, аншлиф) из г. Саратова, сел Большой Мелик и Меловатка, п. Красный Шадым.

### ***Rhizopoterion fungiforme sp. nov.***

Табл. XXXVI, Фиг. 3; табл. XLII, Рис. 2, 3

Название вида от *fungi* лат. - гриб и *forma* лат. - форма.

Г о л о т и п - СГУ, № 121/615; г. Саратов; нижний сантон.

О п и с а н и е. Скелет высотой 20-36 мм с горизонтальными стенками бокалами, стержень слабо развит. Парагастр тарелковидный. Длина стенки в одном направлении 2-5 мм, в противоположном - до 40-45 мм, где верхний край опущен. Ризоиды в основании стержня в количестве 3-4, вертикальные и наклонные, длина 25-30 мм, диаметр 6-10 мм.

С р а в н е н и е. От *R. integratum* отличается крупным субплоским бокалом и более длинными вертикальными ризоидами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний сантон Поволжья.

М а т е р и а л. 4 экз. (шлиф, аншлиф) из г. Саратова и с. Меловатка.

***Rhizopoterion imucalix sp. nov.***

Табл. XXXVI, Фиг. 4

Название вида от *imus* лат. - низкий и *calix* лат. - кубок.

Голотип - СГУ, № 121/1167; Волгоградская обл., с. Росташево; кампан.

Описание. Скелет конусообразный высотой 60 мм, для ширококонического бокала характерна ундуляция стенок. Диаметр по верхнему краю 39/53 мм. Стержень короткий и округлый (20-30 мм). Оскулом фасолеобразный и в виде двух ложных оскуломов. Толщина стенки 6-9 мм. Ризоиды в количестве 6-10 симметрично расположены в горизонтальной плоскости и длиной от 5 до 45 мм; центр базалиса одно- или двувёршинный.

Сравнение. От *R. cervicogne* отличается изометричным ширококоническим бокалом и коротким стержнем.

Распространение. Нижний кампан Волго-Донского междуречья.

Материал. 2 экз. (аншлиф) из сел Росташево и Нижняя Банновка.

***Rhizopoterion supralicharevi sp. nov.***

Табл. XXXVI, Фиг. 5

Название вида от *supra* лат. - выше и от зоны *Bel. licharevi*.

Голотип - СГУ, № 121/1967; г. Саратов; нижний маастрихт.

Описание. Скелет стержневидный высотой 40-50 мм, с расширяющимся к низу стержнем, округлого или овального сечения (18-27/20-29 мм). Бокал не выражен, что, возможно, обусловлено тонкостенностью апикальных участков. Оскулом округлый. Ризоиды в количестве 4-6 полого опущены, длина до 26 мм и диаметр 10-16 мм. В центре вогнутого симметричного базалиса короткий ризоид.

Сравнение. От *R. cervicogne* отличается редуцированным бокалом и наличием центрального ризоида в составе вогнутого базалиса.

Распространение. Нижний маастрихт (зона *Bel. lanceolata*) Саратовской и восточной части Оренбургской областей

Материал. 13 экз. из г. Саратова, сел Нежежино и Нижняя Банновка, Багаевка.

***Rhizopoterion solumiforme sp. nov.***

Табл. XXXVII, Фиг. 1

Название вида от *solum* лат. - основание и *forma* лат. - форма.

Голотип - СГУ, № 121/1368; Саратовская обл., р/п. Красный Текстильщик; нижний сантон.

Описание. Скелет ширококонический высотой 35-43 мм. Диаметр бокала 21-25/32-35 мм. Оскулом округлый, овальный (6-22/20-30 мм). В основании бокала четыре-семь ризоидов равномерно расположены или ориентированы в общем направлении, длина 20 мм.

Сравнение. От *R. imucalix* отличается невысоким изометричным бокалом и отсутствием явного стержня.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 2 экз. из р/п Красный Текстильщик и с. Меловатка.

***Rhizopoterion santonicum sp. nov.***

Табл. XXXVII, Фиг. 2; табл. XLII, Рис. 4, 5

Название вида от сантонского яруса.

Голотип - СГУ, № 121/1096; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет высотой 50-60 мм, со сжатым бокалом, который постепенно переходит в вертикально опущенные ризоиды. Парагастр узкий, щелевидный. Оскулом овально-вытянутый (16/29 мм). Верхний край равновысокий, с выступающими ребрами, иногда направлен во внутрь полости. Минимальный диаметр скелета в средней части: 18-21 мм. Три-четыре ризоида длиной 25-30 мм.

Сравнение. От *R. cervicogne* отличается отсутствием явного стержня, симметричным сжатым бокалом и вертикальными ризоидами.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 5 экз. (шлифы, аншлифы) из г. Саратова.

***Rhizopoterion cochlear sp. nov.***

Табл. XXXVII, Фиг. 3

Название вида от *cochlear* лат. - ложковидный.

Голотип - СГУ, № 121/681; Саратовская обл., с. Нижняя Банновка; сантон.

Описание. Скелет ложкообразный, с тонким (10 мм) вертикальным стержнем и широким бокалом (26/64 мм). Высота скелета более 32 мм. Парагастр неглубокий, широкий

и полуоткрытый. Стенка бокала с одной стороны высокая, выпуклая и вертикальная, а с противоположной стороны - наклонная и очень короткая. Оскулом овально-вытянутый.

**С р а в н е н и е.** От *R. servicoigne* отличается резко асимметричным и меньшим по размерам бокалом с выпуклой стенкой.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний сантон Поволжья.

**М а т е р и а л.** Голотиц, аншлиф.

### Род *Schizorabdus* Zittel, 1877

*Schizorabdus*: Zittel, 1877, с. 361; Wanner, 1902, с. 97; Quass, 1902, с. 157; Langneau-Herenger, 1953, с. 123; Хмилевский, 1978, с. 23.

**Т и п о в о й в и д.** *S. libycus* Zittel, 1877; верхний мел; Ливийская пустыня.

**Д и а г н о з.** Скелет палковидный: с высоким стержнем и раскрытым бокалом. Раскрытая парагастральная полость прорывает стенку бокала в основании и продолжается вниз по стержню в виде желоба, либо стенки бокала разомкнуты в виде изогнутого листа. Толщина стенки 7-9 мм, реже до 12 мм, уменьшается к верхнему и периферийным краям. На выпуклой дермальной поверхности преобладают прозопоры округлые (1-1,5 мм) и узлы ребер квадратные (1-1,5 мм); ребра тонкие, короткие и диагональные. На парагастральной поверхности остия мелкие и удлиненные. Два типа каналов: короткие поперечные распространены ближе к дермальной поверхности (диаметр 0,5-1,5 мм) и иногда с пилами, а во внутренней части скелета развиты продольные (в количестве от 4-5) каналы от основания скелета и подходящие к парагастральной поверхности (диаметр 1-2 мм, пилы развиты в сторону парагастра). Интерканальная решетка из мелких узкопризматических клеток в нижней части скелета и субкубических у верхнего края (0,11-0,3 мм). Диаметр спикул 0,04-0,06 мм, узлы лихнисков не четкие. Паренхимальная решетка из крупных клеток (0,25-0,5 мм). Диаметр спикул 0,07-0,08 мм, узла лихнисков 0,07-0,12 мм. Дермальный и парагастральный кортекс: 0,07-0,14/0,07-0,17 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Три вида: *S. libycus* Zittel, 1877; *S. khmylevskyi* sp. nov.; *S. varifolium* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** От *Rhizopoterion* отличается незамкнутостью бокала, взаиморасположением продольных и поперечных каналов в стенке скелета.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Верхний мел, (?) верхний сантон, кампан-маастрихт Европы и Северной Африки, (?) палеоцен.

### *Schizorabdus libycus* Zittel, 1877

Табл. XXXVIII, Фиг. 1

*Schizorabdus libycus*: Zittel, 1877, с. 361, Табл. 1, Фиг. 4; Zittel, 1878, с. 51, Табл. 2, Фиг. 3; Wanner, 1902, с. 97, Табл. 13, Фиг. 7; Quass, 1902, с. 157, Табл. 1, Фиг. 2; Langneau-Herenger, 1953, с. 123, Табл. 1, Фиг. 1-5.

**О п и с а н и е.** Скелет узкоконический, в парагастральной части стенки пологие. Высота 50-70 мм. Диаметр по верхнему краю 22-46/12-28 мм. Сечение стержня овальное и фасолевидное (9-17/12-27 мм). Парагастральная поверхность сужается к основанию и проходит в виде борозды по стержню к его основанию.

**С р а в н е н и е.** От *S. khmylevskyi* отличается узкоконическим скелетом и разомкнутостью стенки по всей ее высоте.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Маастрихт Поволжья, Примугоджарья и Крыма; кампан-маастрихт Северной Африки (Ливия, Египет).

**М а т е р и а л.** 4 экз. (аншлифы) из г. Саратова и х. Сулин

### *Schizorabdus khmylevskyi* sp. nov.

Табл. XXXVIII, Фиг. 2

*Schizorabdus libycus*: Хмилевский, 1978, с. 23, Табл. 1, Фиг. 1-3.

**Н а з в а н и е в и д а** в честь геолога З.И. Хмилевского.

**Г о л о т и ц** - СГУ № 121/1921; Волгоградская обл., хутор Туроверов-Глубокинский; маастрихт.

**О п и с а н и е.** Скелет высотой до 200 мм, большая часть которого - стержень, в сечении фасолевидный и полукруглый, диаметром 20-30 мм. Поверхность его неровная, особенно в нижней части. Бокал обособлен, широкий и асимметричный: один сектор стенки высокий и крутой, а противоположный - короткий и пологий. Оскулом округлый. Парагастр со стороны пологой стенки прорывает сплошность бокала и ниже овального устья продолжается в виде желоба по стержню. Диаметр бокала 40/36 мм, ширина желоба 10 мм. Ризоиды в количестве 3-5 развиты на разных уровнях в нижней части стержня, короткие и иногда образуют небольшую площадку.

**С р а в н е н и е.** От *S. libycus* отличается обособленным бокалом с частично замкнутыми стенками.

Распространение. Маастрихт Поволжья, Крыма и Подольи.  
Материал. 2 экз. (аншлифы) из х. Туроверов-Глубокинский.

***Schizorabodus varifolium* sp. nov.**

Табл. XXXVIII, Фиг. 3

Название вида от *varus* лат. - изогнутый и *folium* лат. - лист.

Голотип - СГУ, № 121/1978 г. Саратов, Лысая гора; нижний кампан.

Описание. Скелет субплоский, листообразный, с вертикальным стержнем, сечение фасоле-дуговидное. Парагастральная поверхность широкая, полого-вогнутая, сужающаяся и выполаживающаяся к низу. Высота 30 мм. Ширина внизу 19 мм, по верхнему краю 26 мм. В основании скелета четыре ризоида, короткие, горизонтальные и симметрично расположенные, один опущен.

Сравнение. От *S. libycus* отличается субплоским скелетом, периферийные края далеко отстоят друг от друга.

Распространение. Нижний кампан Поволжья и Крыма.

Материал. 2 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

**Род *Columelloculus* gen. nov.**

Название рода от *columella* лат. - столбик и *oculus* лат. - почка.

Типовой вид - *C. triuterus* sp. nov.; нижний кампан; Поволжье.

Диагноз. Скелет колонии в виде узкоконического стержня, на различных уровнях поверхности которого присутствуют округлые почковидные образования с округлыми оскулами на вершинах. Каналы проксимальные. Интерканальная решетка из мелких клеток (0,13-0,3/0,1-0,13 мм). диаметр спикул 0,04 мм, узла лихнисков 0,07 мм. Паренхимальная решетка из крупных клеток 0,25-0,3 мм. Проявлен дермальный кортекс.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Rhizopoterion* отличается полостями сателлитов.

Распространение. Кампан Поволжья.

***Columelloculus triuterus* sp. nov.**

Табл. XXXVIII, Фиг. 4

Название вида от *tres* лат. - три и *uterus* лат. - чрево.

Голотип - СГУ, № 121/2009; г. Саратов; нижний кампан.

Описание. Скелет высотой 50 мм. Диаметр стержня 15-30 мм. Парагастр глубокий и узкоконический. Оскулом фасолевидный (5/18 мм). Бокал слабо выражен, диаметр по верхнему краю 18/29 мм. Толщина стенки 6 мм. Три сателлита высотой 5-6 мм и диаметром 15-17 мм. Полости цилиндрические, короткие и диаметром 3-4 мм. Продольные каналы тонкие (0,5-0,7 мм).

Распространение. Кампан Поволжья.

Материал. 2 экз. (аншлиф) из г. Саратова и с. Пудовкино.

**Род *Ramefossa* gen. nov.**

Название рода от *ramis* лат. - ветка и *fossa* лат. - канал.

Типовой вид - *R. multilinea* sp. nov.; нижний сантон; Поволжье.

Диагноз. Скелет палкообразный, с едва заметным бокалом. Толщина стенки изменяется в зависимости от изменения диаметра стержня: от 2-3 мм до 4-6 мм. Дермальная скульптура плотная, из мелких элементов. На стенке бокала, обычно у верхнего края: изометричные прозороры (0,5-0,6/1-1,5 мм), ребра тонкие (0,25-0,5 мм) и диагональные, узлы ребер субквадратные (0,7-1 мм). На поверхности стержня остия тонкие продольные, в виде углубляющихся вверх борозд (0,5/1,5-3 мм). Продольные каналы очень тонкие (0,5-0,7 мм) и ровные, а ближе к паренхимальному стволу и в верхней части - с пилами, направленными к паренхимальному стволу. Апо-прозохеты короткие, диаметром: апохеты - 0,5 мм, а прозохеты 0,25-0,3 мм, преобладают выше основания парагастра. Ризоиды в количестве 2-4, короткие. Интерканальная решетка из узких клеток (0,08-0,13/0,13-0,2 мм). Диаметр спикул 0,6-0,8 мм, узла лихнисков 0,08-0,1 мм. Паренхимальные кубические клетки крупные 0,25-0,38/0,3-0,5 мм. Локально проявлен дермальный кортекс.

Видовой состав. Четыре вида: *R. multilinea* sp. nov.; *R. tenuireducta* sp. nov.; *R. tarda* sp. nov.; *R. calamus* sp. nov.

Сравнение. От *Rhizopoterion* отличается меньшими размерами каналов, остий и спикульной решетки.

Распространение. Сантон - кампан Поволжья.

***Ramefossa multilinea sp. nov.***

Табл. XXXVIII, Фиг. 5

Название вида от *multus* лат. - многочисленный и *linea* лат. - нить.

Голотип - СГУ, № 121/1161/1; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет высотой 40 мм, палкообразный и преимущественно состоит из тонкого стержня. В верхней части диаметр скелета увеличивается из-за отклонения стенок бокала. Стержень округлый 12-14/12-15 мм. Парагастр глубокий, цилиндрический. Оскулом округлый. Ризоиды (до трех) развиты с одной стороны основания стержня в общем направлении, короткие 10-15 мм и диаметром 4 мм.

Сравнение. От *R. tenuireducta* отличается вертикальными стенками и асимметричным расположением коротких ризоидов.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 7 экз. (шлиф и аншлифы) из г. Саратова.

***Ramefossa tenuireducta sp. nov.***

Табл. XXXVIII, Фиг. 6

Название вида от *tenius* лат. - тонкий и *reductus* лат. - отодвинутый.

Голотип - СГУ, № 121/1961; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет цилиндрический, с неровной поверхностью и высотой 43 мм. Бокал слабо выражен по увеличению диаметра скелета в верхней части до 17/19 мм. Парагастр глубокий узкоцилиндрический. Оскулом округлый (5-6 мм). Два-три ризоида, длиной 16 мм, развиты на разной высоте в основании стержня.

Сравнение. От *R. multilinea* отличается необособленным узкоцилиндрическим бокалом и большим диаметром стержня.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. Голотип, аншлиф.

***Ramefossa tarda sp. nov.***

Табл. XXXVIII, Фиг. 7

Название вида от *tardus* лат. - поздний.

Голотип - СГУ, № 121/1750; г. Саратов; нижний кампан.

Описание. Скелет палкообразный, сжатый с двух сторон, высотой 38 мм и диаметром 13/20 мм. Сечение стержня овальное и овально-вытянутое. Бокал не выражен, лишь противоположные узкие сектора стенки полого наклонены. Парагастр цилиндрический и неглубокий. Оскулом овальный, фасолевидный (5/10 мм).

Сравнение. От *R. tenuireducta* отличается плоско сжатым бокалом и отсутствием ризоидов.

Распространение. Нижний кампан Поволжья.

Материал. Голотип, шлиф.

***Ramefossa calamus sp. nov.***

Табл. XXXVIII, Фиг. 8

Название вида от *calamus* лат. - тростник.

Голотип - СГУ, № 121/1601; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет в виде трости высотой 30-40 мм и очень тонкий - 5-7 мм. Диаметр скелета едва увеличивается в апикальной и базальной частях скелета. Стержень вертикальный и изогнутый. Оскулом округлый. Толщина стенок 1-2 мм. Бокал низкий, субплоский. Четыре тонких и коротких ризоида попарно расположены на противоположных участках основания скелета.

Сравнение. От *R. multilinea* отличается значительно меньшими значениями высоты и диаметра скелета, по парным расположением ризоидов.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 2 экз. из г. Саратова.

**Род *Sororistirps gen. nov.***

*Retispongia*: Roemer, 1864, c. 15.

*Ventriculites*: Mantell, 1882, c. 168 (pars).

*Rhizopoterion*: Schrammen, 1912, c. 213 (pars); Hurcevicz, 1968, c. 75.

Название рода от *sororius* лат. - сестрин и *stirps* лат. - ствол.

Типовой вид - *Ventriculites radiatus* Mantell, 1822; верхний мел, Англия.

Диагноз. Скелет с асимметричной системой ризоидов в виде "ложного стержня", которые резко отличаются от бокала скульптурой, положением каналов и строением спи-

кульной решетки. Толщина стенки бокала изменяется от 3-4 мм до 8-10 мм, редко до 13 мм. Бокал составляет две трети высоты скелета. Скульптура бокала равномерно-линейная: ребра плоские (1-1,5-2 мм) и мелкошиповатые, узлы ребер прямоугольные и тонкие (0,5-1/3-6 мм), прозопоры овально вытянутые (0,7-2/3-5 мм), расположены в бороздах и преобладают к верхнему краю. На поверхности парагастра тонкие продольные ребра и борозды. На поверхности ризоидов и "ложного стержня" остия нерегулярно расположены, щелевидные. Изменения в скульптуре заметны и по рельефу поверхности скелета, с окончанием коркообразного нароста "ложного стержня" в нижней половине конусообразного бокала. Продольные каналы проходят от ризоидов и в бокале в 2-3 ряда под дермальными ребрами, диаметр 0,5-1,5 мм; меандрируют огибая поперечные каналы, в ризоидах расположены более плотно. Апо-прозохеты цилиндрические диаметром 0,3-1/2 мм, преимущественно у апохет пилы в 2-3 ряда и длиной до 3 мм. Спиккулярная решетка "ложного стержня" из мелких призматических клеток (0,13-0,3/0,11-0,17 мм). Диаметр спикул 0,014-0,07 мм. Интерканаларная решетка бокала из субпризматических клеток (0,25-0,6 мм). Диаметр спикул 0,04-0,07 мм, узла лихнисков 0,11-0,12 мм. Паренхимальные клетки субпризматические (0,2-0,25/0,1-0,13 мм). Дермальный и парагастральный кортекс из мелких клеток (0,13-0,15/0,08-0,17 мм). S (скульптура бокала) = 3-5R; 3-4B; 5-8os.

**Видовой состав.** Семь видов: *S. radiata* (Mantell, 1822); *S. tubiformis* (Schrammen, 1912); *S. solidium* (Schrammen, 1912); *S. coniformis* (Hurcevicz, 1968); *S. rara* sp. nov.; *S. pertusa* sp. nov.; *S. oblongua* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** От *Rhizopoterion* отличается равномерно-линейной скульптурой обособленного бокала.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** ? Нижний, верхний мел и палеоцен Европы, ? ныне.

### ***Sororistirps radiata* (Mantell, 1822)**

Табл. XXXIX, Фиг. 2

*Ventriculites radiatus*: Mantell, 1822, с. 168, Табл. 14, Фиг. 1; Goldfuss, 1833, с. 246, Табл. 12, Фиг. 3; Траутшольд, 1875, с. 127, Рис. 1; Quenstedt, 1878, с. 172, Табл. 136, Фиг. 23; Синцов, 1878, с. 7, Табл. 5, Фиг. 1; Hinde, 1883, с. 108; Pocta, 1883, с. 32; Leonard, 1897, с. 32, Табл. 3, Фиг. 3; Wolleman, 1902, с. 9; Faep, 1903, с. 94; Schrammen, 1912, с. 265, Табл. 36, Фиг. 1; Bieda, 1933, с. 24, Табл. 3, Фиг. 2; Defretin-Lefranc, 1958, с. 56, Табл. 3, Фиг. 1; Nestler, 1961, с. 30, Табл. 6, Фиг. 5; Langneau-Herenger, 1962, с. 92, Табл. 14, Фиг. 1; Giers, 1964, с. 222; Hurcevicz, 1968, с. 71, Табл. 19, Фиг. 1; Хмелевский, 1969, с. 22, Табл. 1, Фиг. 4; Malecki, 1980, Табл. 3, Фиг. 7-8.

*Retispongia radiata*: Roemer, 1864, с. 15, Табл. 6, Фиг. 2; Roemer, 1870, с. 302, Табл. 30, Фиг. 5-6.

**О п и с а н и е.** Скелет узкоконический и изогнутый, высотой до 30-65 мм. Бокал в нижней трети закрыт корковидным наростом "ложного стержня". Оскулом округлый или овальный (11-26/14-28 мм). Ризоиды в количестве 3-5 асимметрично расположены в основании скелета, пологие наклонные и горизонтальные в общем направлении; длина до 50 мм, диаметр 12 мм.

**С р а в н е н и е.** От *S. tubiformis* отличается меньшей высотой и изогнутой формой бокала.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Сантон Поволжья, сеноман Приднестровья; альб-коньяк Франции; сеноман Бельгии; верхний мел Германии, Англии, Польши.

**М а т е р и а л.** 15 экз. (шлиф, аншлифы) из г. Саратова и г. Вольска (карьер "Большевик"), сел Багаевка, Большой Мелик, Нижняя Банновка;

### ***Sororistirps tubiformis* (Schrammen, 1912)**

Табл. XL, Фиг. 1

*Ventriculites infundibuliformis*: Борисяк, 1905, с. 57, Рис. 6; Oakley, 1937, Табл. 37, Фиг. 2.

*Rhizopoterion tubiforme*: Schrammen, 1912, с. 213, Табл. 34, Фиг. 1; O'Connel, 1919, с. 7, Табл. 1, Фиг. 7; Herenger, 1942, с. 174, Табл. 2, Фиг. 6; Defretin-Lefranc, 1958, с. 62, Табл. 4, Фиг. 6; Nestler, 1961, с. 33, Табл. 7, Фиг. 9; Giers, 1964, с. 222; Hurcevicz, 1968, с. 76, Табл. 21, Фиг. 1; Malecki, 1980, Табл. 4, Фиг. 1.

**О п и с а н и е.** Скелет субцилиндрический и высотой 50-150 мм. Парагастр глубокий и узкий. Оскулом округлый (15-30 мм). Иногда проявлен редуцированный односторонний изгиб. Диаметр по верхнему краю 30-50 мм. Ризоиды в количестве 3-4 круто опущены, короткие и массивные.

**С р а в н е н и е.** От *S. radiata* отличается изометричным, более высоким и вертикальным субцилиндрическим бокалом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Кампан Поволжья, Волго-Донского междуречья, Мангышлака и Примугодьярья; турон-сенон Франции; сенон Испании; кампан Польши и Англии; маастрихт Германии (о. Рюген).

Материал 30 экз. (аншлифы) из г.г. Саратова, Вольска, Сенгиля и сел Мезино-Лашпиновка, Сплавнуха, Шиловка, Языково.

***Sororistirps rara sp. nov.***

Табл. XXXIX, Фиг. 4; табл. XLII, Фиг. 6

Название вида от *rarus* лат. - редкий.

Голотип - СГУ, № 121/856; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет высотой 40-52 мм, с обособленным низким и узкоконическим бокалом. Стержень короткий диаметром 8-15 мм. Парагастр не глубокий, конический и трапецевидный. Оскулом округлый 13-14 мм. Диаметр по верхнему краю 22-28/25-31 мм. Ризоиды в количестве 3-5 наклонные и горизонтальные, длиной 8 мм и диаметром 8-10 мм. Базализ вогнутый.

Сравнение. От *S. tubiformis* отличается меньшей высотой узкоконического бокала и выпуклыми стенками.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал 3 экз. (шлиф, аншлифы) из г. Саратова.

***Sororistirps pertusa sp. nov.***

Табл. XL, Фиг. 2

Название вида от *pertusus* лат. - продырявленный.

Голотип - СГУ, № 121/1818; Саратовская обл., с. Карамышка; сантон.

Описание. Бокал цилиндрический, в основании - обрамленное валиком устье от основания парагастра. Высота 50 мм. Диаметр по верхнему краю 16-23/24 мм. Оскулом округлый. Устье округлое: 4/5 мм, чуть ниже основания парагастра и над стержнеобразными ризоидами, ниже - пологий желоб. "Ложный стержень" охватывает нижнюю половину бокала. Ризоиды в виде двух пучков.

Сравнение. От *S. tubiformis* отличается меньшей высотой цилиндрического бокала и устьем в основании парагастра.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал 2 экз. (шлиф) из с. Карамышка и р/п Красный Текстильщик.

***Sororistirps oblonga sp. nov.***

Табл. XL, Фиг. 3

Название вида от *oblongus* лат. - продолговатый.

Голотип - СГУ, № 121/2065; г. Саратов; нижний кампан.

Описание. Скелет конический, асимметричный и сжатый, высотой 42 мм. Диаметр бокала 22/27 мм. Оскулом овальный. Тонкий слой, до 1,5 мм, "ложного стержня" почти полностью перекрывает бокал. Один сектор стенки прямой и высокий, а противоположный - слабо вогнутый, короткий и с редуцированным отворотом. В основании очень короткий стержневидный вырост.

Сравнение. От *S. radiata* отличается вертикальным положением продольно сжатого бокала.

Распространение. Кампан Поволжья.

Материал 2 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

**Род *Vanistirps gen. nov.***

Название рода от *vanus* лат. - пустой и *stirps* лат. - ствол.

Типовой вид - *V. semifera sp. nov.*; верхний мел Поволжье.

Диагноз. Скелет стержнеобразный со слабо выраженным бокалом. Элементы скульптуры отсутствуют. Толщина стенки 4-6 мм, уменьшается к верхнему краю. Дermalная поверхность неровная. Ризоиды в основании стержня. Единичные продольные каналы в сечении округлые и дугообразные. Апо-прозохеты очень короткие и тонкие. Спиккулярная решетка стержня: 0,2-0,3/0,13-0,25 мм. Диаметр спикул 0,04-0,07 мм. Стенка бокала сложена более крупными кубическими клетками 0,25-0,6 мм, веерообразно ориентированными. Диаметр спикул 0,07-0,14 мм. Дermalный и парагастральный кортекс развиты локально (0,13-0,38 мм).

Видовой состав. Два вида: *V. semifera sp. nov.*; *V. caecitergum sp. nov.*

Сравнение. От *Rhizopoterion* отличается отсутствием скульптуры.

Распространение. Сантон Поволжья.

*Vanistirps semifera sp. nov.*

Табл. XXXIX, Фиг. 1

Название вида от *semifer* лат. - полудикий.

Голотип - СГУ, № 121/1418, г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет узкоконический - в виде расширяющегося вверх стержня, переход от стержня к бокалу не заметен. В основании бокала округлое устье (8/12 мм), от основания парагастра и непосредственно над ризоидами. Две противоположные вдавленности прижимают стенки бокала друг к другу, образуя видимость двух оскулюмов. Апопоры диаметром 0,4-0,5 мм. В ризоидах до 6-10 продольных каналов, далее они прослеживаются в центральной части стержня и по наружной половине стенки. Диаметр каналов 0,7-1 мм. Апохеты мелкие 0,4-0,5 мм и длиной до 1,5 мм. Ризоиды в количестве 4-6, горизонтально и симметрично расположены, образуют плоскую площадку, массивные, диаметр 11/16 мм.

Сравнение. От *V. caecitergum* отличается большей высотой субконического бокала и устьем в его основании.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 2 экз. (аншлиф) из г. Саратова.

*Vanistirps caecitergum sp. nov.*

Табл. XXXIX, Фиг. 2

Название вида от *caecus* лат. - слепой и *tergum* лат. - спина.

Голотип - СГУ, № 121/1179; г. Саратов; нижний сантон.

Описание. Скелет цилиндрико-стержнеобразный, слабо изогнутый и высотой до 40 мм. Парагастр цилиндрический, мелкий. Оскулюм округлый. Стержень короткий, сечение - субокруглое и полигональное, диаметр 19/20 мм. Толщина стенки 4-5 мм. Большая часть бокала закрыта спикульной репеткой стержня. Редкие продольные каналы в сечении в виде полумесяца и дугообразные (1-1,5/1,5-7 мм). В ризоидах более крупные каналы сверху, в стержне - вдоль наружной поверхности и изгибом наружу. Апохеты редкие и мелкие (0,2-0,3 мм). Система ризоидов асимметричная: преобладают два массивных ризоида длиной 14 мм и диаметром 10-12 мм, противоположны им 2-3 коротких почковидных выроста.

Сравнение. От *V. semifera* отличается цилиндрическим скелетом и дугообразными каналами.

Распространение. Нижний сантон Поволжья.

Материал. 3 экз. (аншлиф) из г. Саратова и с. Большой Мелик.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В основу представленной работы положено многочисленное собрание остатков губок из разновозрастных отложений Русской плиты и сопряженных территорий. Изучение массовых сборов скелетных форм позволило определить набор морфологических признаков необходимых при характеристике ископаемых гексактинеллид и оценить таксономическую значимость многих из них. Разработанные принципы классификации семейства использованы автором при изучении всех известных представителей меловых гексактинеллид Русской плиты.

Своеобразие географического распространения губок в позднемеловых бассейнах предопределило, до некоторой степени, специфику изучения этих форм в разных странах Европы. В Англии, Германии и Франции в большей степени изучены альбские - сеноманские и позднекампанские - маастрихтские губки, в большей степени - демоспонгии. В России, на Украине и в Польше более известны сантонские и кампанские формы, главным образом - гексактинеллиды. Материалы изучения меловых губок из разных районов Европы безусловно дополняют друг друга, что способствует созданию объективных классификаций и конкретных реконструкций филогении и географического распространения рассматриваемых групп.

История появления и расселения меловых гексактинеллид в эпиконтинентальных морях Европейской палеобиогеографической области показательна ее обусловленностью от последовательности в развитии эвстазии. При этом без излишнего «катастрофизма» возможно представить последующую миграцию и вымирание многих представителей этой группы губок в кампанское - маастрихтское время.

Ископаемые губки - благодарный материал, который, при достаточной степени изученности, позволяет применить полученные данные в разных аспектах проводимых исследований: как в отношении геологии, так и в отношении палеобиологии. Через сто лет после работ И.Ф. Синцова (1872, 1878), меловые губки Поволжья вновь получили возможность засвидетельствовать о своей былой и будущей значимости. Автор полон надежд на то, что эта публикация открывает серию аналогичных работ по монографическому изучению представителей отдельных семейств меловых гексактинеллид Европейской палеобиогеографической области и сопряженных биохорий. Предполагается обобщить известные материалы по изучению меловых инозой и демоспонгий юго-востока Восточно-Европейской платформы.

## ЛИТЕРАТУРА

Акимец В.С. Стратиграфия и фораминиферы верхнемеловых отложений Белоруссии // Палеонтология и стратиграфия БССР. Минск, изд-во АН Белорусской ССР, 1961. Сб. 3. С. 3-245.

Акимец В.С. Граница сантона и кампана на территории Белоруссии в свете новых фаунистических данных // Особенности регионального строения территории БССР. Минск, 1980. С. 3-14.

Архангельский А.Д. О меловых и палеогеновых отложениях Камышинского уезда Саратовской губернии. Отчет по исследованиям 1905 г. В кн.: Материалы для геологии России, 1908. Т. 23. с. 431-489.

Архангельский А.Д. Верхнемеловые отложения востока Европейской России. В кн.: Материалы для геологии России. Спб.: Изд-во Минералог. о-ва, 1912. Т. 25. 631 с.

Архангельский А.Д., Добров С.А. Геологический очерк Саратовской губернии // Материалы изуч. ест.-производ. усл. Саратов. губ.. Вып. 1. М.: Печатня С.П. Яковлева, 1913. 256 с.

Атлас беспозвоночных поздне меловых морей Прикаспийской впадины // М.: Наука, 1982. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 187. 339 с.

Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. М.: изд-во Всесоюз. аэрогеол. треста, 1972. Т. 3. (Триасовый, юрский и меловой периоды).

Атлас поздне меловой фауны Донбасса // М.: Недра, 1974. 640 с.

Бадюкова Е.Н. Колебания уровня океана и эволюция атоллов // Геология континентальной террасы окраинных и внутренних морей. М.: Недра, 1980. С. 54-65.

Барышников В.И., Иванова А.Н., Морозов Н.С., Хабарова Т.Н. Стратиграфия верхнемеловых отложений Саратовского и Волгоградского Поволжья // М.: Гостоптехиздат, 1961. Тр. ВНИГНИ. Вып. 29. т. 3. Тр. Всес. совещ. по уточн. унифици. схемы мезозойских отложений Русской платформы. 127 с.

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука, 1964. 432 с.

Биономия поздне меловых морей востока Прикаспийской впадины. М.: Наука, 1985. 223 с.

Богоявленская О.В., Данышина Н.В. Опыт изучения амфипоровых сообществ в палеозое Урала и Волго-Уральской области // Тез. докл. Всес. совещ., Таллин, 1982. С. 18-19.

Богоявленская О.В., Данышина Н.В., Федоров М.В. Опыт изучения амфипоровых сообществ в силуре-девоне Урала и Волгоградского Поволжья // Теория и опыт экстратигр. Таллин. 1986. С. 201-206.

Богоявленская О.В., Федоров М.В. Анализ амфипоровых сообществ в бокситоносных отложениях Урала // Соврем. задачи палеонтол. и биостратигр. в развитии минерал.-сырьев. базы. Л.: Недра, 1984. С. 125-130.

Бойко Э.В. Некоторые поздне триасовые известковые губки юго-восточно-го Памира // Новые виды ископ. фауны и флоры Таджикистана. Душанбе, 1984. С. 24-41.

Бойко Э.В. Сфинктозоа из поздне триасовых органогенных построек юго-восточного Памира // Фанероз. рифы и кораллы СССР, Тр. 5 Всес. симп. по кораллам и рифам. Душанбе. М.: 1986. С. 3-11.

Бондарева М.В., Морозов Н.С., Бондаренко Н.А. Сантонские, кампанские и маастрихтские отложения междуречья Медведицы и Волги в пределах Волгоградского Правобережья // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1981. Вопросы геол. Юж. Урала и Поволжья. Вып. 22. С. 84-94.

Бондарева М.В., Морозов Н.С. Сенманские, туронские и коньякские отложения междуречья Медведицы и Волги в пределах Волгоградского Правобережья // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1984. Вопросы геол. Юж. Урала и Поволжья. Стратигр. и литол. исслед. С. 62-70.

Бондарева М.В., Пославская Г.Г. Фаунистические комплексы позднего мела Волгоградского Правобережья с элементами палеоэкологии и тафономии // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1980. Вопросы стратигр. и палеонт. Вып. 5. С. 67-88.

Бондаренко Н.А. Минералого-петрографическая характеристика верхнемеловых пород Саратовско-Волгоградского междуречья Волги и Медведицы // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1980. Вопросы стратигр. и палеонтол., Вып. 5. С. 89-107.

Бондаренко Н.А. К вопросу выделения смешанных осадочных пород в верхнем мелу Волгоградского Правобережья // Там же, С. 108-117.

Бондаренко Н.А. Стратиграфия и условия седиментации сантонских, кампанских и маастрихтских отложений Правобережья Нижнего Поволжья: Автореф. дис... канд. геол.-минералог. наук. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1990. 22 с.

- Бондаренко О.Б. Соотношение различных "генезов" у ископаемых колониальных кораллов // Палеонт. ж., 1983. № 3. С. 3-12.
- Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Краткий определитель беспозвоночных. М.: Недра, 1969. С. 64-72.
- Борисяк А. Курс палеонтологии. Ч.1. Беспозвоночные. М.: Изд-во М. и С. Сабашниковых, 1905. 368 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. 92 с.
- Вахрамеев В.А. Климаты северного полушария в меловом периоде и данные палеоботаники // Палеонтол. ж. 1978. № 2. С. 3-17.
- Вейл П.Р., Митчем Р.М., Томпсон С. Глобальные циклы относительных изменений уровня моря // Сейсмическая стратиграфия. М.: Мир, 1982. Ч. 1. С. 160-183.
- Верхний мел юга СССР / М.М. Алиев, Н.А. Крылов, М.М. Павлова и др., М.: Наука, 1986. 232 с.
- Волков Ю.В., Найдин Д.П. Вариации климатических зон и поверхностные океанические течения в меловом периоде // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1994. Т. 69. Вып. 6. С. 103-123.
- Воробьев И.Б., Глухов О.П., Сергеев О.Д. Поздне меловые отложения Новоушицкого района Подолья // Вестник Киев. ун-та. Сер. геол. 1971. № 13. С. 85-87.
- Воронков М.Г., Кузнецов И.Г. Кремний в живой природе. Новосибирск: Наука, 1984. 157 с.
- Геккер Р.Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного Девонского поля: Очерки по этологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы, 1. М.: Изд-во АН СССР, 1935. с. 159-280 (Тр. Палеозоолог. ин-та АН СССР; Т. 4).
- Геккер Р.Ф. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного Девонского поля. М.: Наука, 1983. 144 с.
- Геология СССР. Т. 46. М.: Недра, 1970. 667 с.
- Герасимов П.А. Губки подмосковной юры и нижнего мела // Мат. по геол. и полезн. ископ. центр. районов Европеск. части СССР. Вып. 3. М.: 1960. С. 5-29.
- Герасимов П.А. Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М.: Наука, 1969. С. 38-40.
- Герасимов П.А. Губки // Стратиграфия СССР. Юрская система. М.: 1972. С. 418-419.
- Глазунова А.Е. Палеонтологическое обоснование стратиграфического расчленения меловых отложений Поволжья. Верхний мел. М.: Недра, 1972. 204 с.
- Гликман Л.С. Верхнемеловые позвоночные окрестностей Саратова // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1953. Уч. зап. Саратов. ун-та. Т. 38. С. 51-54.
- Гликман Л.С. О возрасте фосфоритового горизонта в кровле сеномана окрестностей Саратова по находкам зубов рыб // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1955. Уч. зап. Саратов. ун-та. Т. 45. С. 83-84.
- Гликман Л.С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М.: Наука, 1980. 248с.
- Гофман Э. Монография окаменелостей северского остеолита // Материалы геологии России. Спб.: Типография Императорской академии наук, 1869. С. 1-100.
- Григалис А.А., Акимец В.С., Липник Е.С. Филогенезы бентосных фораминифер - основа зональной стратиграфии верхнемеловых отложений на примере Восточно-Европейской платформы // Вопросы микропалеонтол., 1980. Вып. 23. С. 53-56.
- Григорьева В.А., Каменецкий А.Е., Павлюк М.И. и др. Фациальные особенности и перспективы нефтегазоносности меловых отложений юга Украины. Киев, 1981. 127 с.
- Гурьянова Е.Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принципы районирования Мирового океана // Тр. 1 сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: 1957. С. 15-24.
- Давиташвили Л.Ш. Курс палеонтологии. М.: Госгеолтехиздат, 1958. 544 с.
- Джалилов М.Р. Трансгрессии и видовое разнообразие донных сообществ поздне меловых бассейнов юго-востока Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1988. Т. 63. Вып. 5. С. 77-83.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1981. 606 с.
- Дорофеева Л.А., Собоцкий В.А. Температурный режим и развитие двустворчатых моллюсков поздне меловых морей Прикаспия // Бюл. МОИП. Отд. геол., 1982. № 2. С. 1-144.
- Друшиц В.В., Смирнова Т.Н. Биogeография раннего мела // Итоги науки и техники. Стратиграфия и палеонтология. М.: ВИНТИ, 1979. Т. 9. С. 59-86.
- Ересковский А.В., Семёнова М.М. Видовой состав и некоторые особенности экологии беломорских эпибионтных губок // Губки и кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: изд-во Зоолог. ин-та АН СССР, 1988. С. 12-17.
- Журавлёв А.Ю. Значение неспикульного минерального скелета в эволюции губок // Фундам. исслед. соврем. губок и кишечнополостных: Тез. докл., Беломор. биост. МГУ. Л., 1989. С. 9-11.

Журавлёв А.Ю. Система археоциат // Систематика и филогения беспозвоночных. Критерии выделения высших таксонов. М.: Наука, 1990. С. 28-54.

Журавлёв А.Ю. Систематика и биология неправильных археоциат: Автореф. дис... д-ра биол. наук. М.: ПИН, 1991. 50 с.

Журавлёва И.Т. Жизненные формы, модификации и стадии развития у *Euarcheosyatha* // Тр. ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1985. № 632. С. 20-24.

Журавлёва И.Т., Мягкова Е.И. Низшие многоклеточные фанерозоя // Тр. ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 695. М.: Наука, 1987. 221 с.

Журавлёва И.Т., Резвой П.Д. К систематике ископаемых губок и археоциат // Докл. АН СССР, 1956. Т. 111. № 2. С. 449-451.

Зональная стратиграфия фанерозоя СССР (Справочное пособие) / А.С. Андреева-Григорович, А.А. Атабекян, В.С. Беленкова и др., М.: Недра, 1991. 160 с.

Зональные подразделения и межрегиональная корреляция палеозойских и мезозойских отложений России и сопредельных территорий. Книга 2. Мезозой. (Роскомнедра, ВСЕГЕИ). Спб., Изд-во ВСЕГЕИ, 1994. 185 с.

Иванник М.М. История изучения ископаемых губок Украины // Палеонт. исслед. на Украине. Мат. 1 сес. Укр. палеонтол. о-ва, Киев, 1980. С. 113-120.

Иванник М.М. Спиккулы губок из палеоценовых отложений Среднего Поволжья // Палеонт. сб., Львов, 1985. № 22. С. 3-13.

Иванник М.М. Палеогеновая спонгиофауна Восточно-Европейской платформы и смежных регионов: Автореф. дис. на соиск. уч. степени доктора геол.-минерал. наук. Киев, 1994. 36 С.

Иванник М.М., Маслун Н.В. Некоторые вопросы физико-географических условий образования менилитовых отложений // Вопросы геол. осадочн. отложений Украины. Киев, 1972. С. 64-70.

Иванник М.М., Маслун Н.В. Методики обработки микрофауны и методологические аспекты интерпретации микропалеонтологических данных на примере палеогеновых фораминифер и спиккул губок // Мет. палеонт. и литол. иссл., Киев, 1989. С. 10-28.

Иванов А.В. Окситомы сантона и кампана Саратовского Поволжья // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Вып. 7. Саратов.: изд-во Саратов. ун-та, 1993а. С. 149-156.

Иванов А.В. Морфогенез поздне меловых окситом // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Вып. 7. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1993б. С. 157-164.

Иванов А.В. "Колеблющиеся тенденции" - универсальная закономерность развития организмов // Динамика разнообразия органического мира во времени и пространстве. Тез. докл. 40 сессии Палеонтол. о-ва. С-Петербург, 1994. С. 20-21.

Иванов А.В. Новое семейство двустворчатых моллюсков из верхнего мела Поволжья // Недра Поволжья и Прикаспия. Саратов.: изд-во НВ НИИГТ, 1995. Вып. 9. С. 32-38.

Иванов А.В. Маринакулаты - проблематичный новый тип животных из мела и палеогена России. Саратов.: изд-во УНЦ "Колледж", 1995. 152 с.

Иванов А.В. *Marginaculata* - новый тип животных из мела и палеогена // Палеонтол. ж.. 1995. № 2. С. 14-20.

Иванов А.В. Новые таксоны подотряда *Exogyrina* (*Ostreoida*, *Bivalvia*) // Палеонтол. ж.. 1995. № 3. С. 26-36.

А.В. Иванов, Е.М. Первушов. Некоторые результаты изучения прикрепления представителей поздне меловой морской фауны // Ученые записки геолог. факультета Саратов. госуниверситета. Новая серия. Вып. 1. 1997. С. 19 - 28.

Ильин А.В., Джарвис И., Миронова О.Л. Фосфатные фашии верхнего мела Европы // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол., 1994. Т. 69. Вып. 6. С. 85-102.

Камышева-Елпатьевская В.Г. Маркирующие горизонты юрских, меловых и палеогеновых отложений Саратовского Поволжья. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1951. Уч. зап. Саратов. ун-та. Вып. геол. Т. 28. С. 10-36.

Камышева-Елпатьевская В.Г., Иванова А.Н. Атлас руководящих ископаемых фаун Саратовского Поволжья. Саратов: изд-во СГУ, 1947. 137 с.

Камышева-Елпатьевская В.Г., Морозов Н.С., Пославская Г.Г. Маркирующие горизонты мезозойских отложений северного окончания Доно-Медведицких дислокаций // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1953. Уч. зап. Саратов. ун-та. Вып. геол. Т. 37. С. 35-150.

Каракаш Н.М. Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна // Тр. СПб. об-ва естеств., 1907. Т. 32. Вып. 5. С. 267-273.

Каракаш Н.М. Остатки проблематичного *Cephalites maximus* Eichw. // С.-Петербург: изд-во М.М. Меркушева, 1912. Тр. СПб. об-ва естеств. Т. 35. Вып. 5. С. 154-155.

Кауффман Э. Дж. Структура вымираний морских биот в меловом периоде // Катастрофы в истории Земли. Нов. униформизм. М.: Мир, 1986. С. 156-254.

Качанов В.А. О некоторых особенностях стратиграфических перерывов в разрезе верхнего мела северо-западной части Прикаспия // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1980. Вопр. геол. Юж. Урала и Поволжья. Вып. 19. С. 82-86.

Келлер Н.Б. Экология глубоководных коралловых лугов, зарослей, пятен // Следы жизни и динам. среды в древних биотопах: Тез. докл. 30 сес. палеонтол. о-ва. Львов, 1984. С. 43-44.

Колбин М.Ф. Маркирующие горизонты верхнемеловых отложений южной части Сталинградского Поволжья и Правобережья р. Дон // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1953. Уч. зап. Сарат. ун-та. Вып. геол. Т. 37. С. 151-156.

Колтун В.М. Тип *Porifera* // Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 45-50.

Колтун В.М. Спиккулярный анализ как микропалеонтологический метод исследований // Палеонтол. ж. 1959. № 3. С. 148-150.

Колтун В.М. Кремнегубковые губки северных и дальневосточных морей СССР. Л.: изд-во АН СССР, 1959. Тр. ЗИН АН. Вып. 67. 236 с.

Колтун В.М. Спиккулярный анализ и его применение в геологии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1960. № 4. С. 96-102.

Колтун В.М. Спиккулы кремневых губок в отложениях верхнего мела и палеогена Северного Урала // Палеонтол. ж. 1961. № 1. С. 61-69.

Колтун В.М. Четырехлучевые губки северных и дальневосточных морей СССР. М.: Л.: Наука, 1966. (Определители по фауне СССР. Вып. 90) 110 с.

Колтун В.М. Стекланые, или шестилучевые губки, северных и дальневосточных морей СССР. Л.: Наука, 1967. (Определители по фауне СССР. Вып. 94) 125 с.

Колтун В.М. Фауна губок северо-западной части Тихого океана от мелководья до ультраабиссальных глубин. Сообщ. 1 // Тр. ин-та океанол. АН СССР, 1970. Вып. 86. С. 165-221.

Колтун В.М. Известковые губки.: Автореф. дис....д-ра биол. наук, Л.: ЗИН АН СССР, 1983. 44 с.

Колтун В.М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: изд-во Зоолог. ин-та АН СССР, 1988. С. 24-34.

Колтун В.М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Тез. докл., Беломор. биост. МГУ, Л.: 1989. С. 13-14.

Колтыпин С.Н. Верхнемеловые отложения Урало-Эмбенской солянокупольной области, юго-западного Приуралья и Примугоджарья // Л.: Гостоптехиздат, 1957. Тр. ВНИГРИ, Вып. 109. 218 с.

Коробков И.А. Губки // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М.: 1975. С. 419-422.

Короткова Г.П., Анакина Р.П., Ефремова С.П. и др. Морфогенез у губок // Л.: изд-во ЛГУ, 1981. Тр. Биол. НИИ ЛГУ. Вып. 33. 52 с.

Кравцов А.Г. Винтообразные губки из маастрихта Горного Крыма // Палеонтол. ж.. 1968. № 3. С. 124-127.

Кравцов А.Г., Кель С.А., Кликушин В.Г. Фауна меловых отложений Горного Крыма. Л., 1983. с. 10-11.

Красилов В.А. Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 239 с.

Краснов Е.В. К изучению рифовых фаций маламта СССР // Тр. 3 палеоэкол.-литол. сес. - Свердловск, 1968. С. 169-183.

Краснов Е.В. Экологическая дифференциация и интеграция мадрепоровых кораллов в ходе эволюции // Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. М.: Наука, 1983. 198 с.

Краснов Е.В. Кораллы в рифовых фациях мезозоя СССР. М.: 1983. 160 с.

Кротов П. Геологические исследования на западном склоне Соликамского и Чедьинского Урала // Тр. геол. ком-та, 1888. Т. 6. № 1. С. 431-434.

Крумбигель Г., Вальтер Х. Ископаемые. Сбор, препарирование, определение, использование. М.: Мир, 1980. 334 с.

Кудрин Л.Н. О палеоэкологических исследованиях отложений нижнего горизонта нижнего тортона юго-западной окраины Русской платформы // Геол. сб., Львов, 1957. № 4. С. 277-294.

Кузьмичева Е.И. Пути развития колониальности и морфогенез склерактиний // М.: изд-во МГУ, 1982. Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. С. 26-44.

Кузьмичева Е.И. Кораллы верхнего мела. Систематический состав, стратиграфическое распространение и этапы развития // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: 1986. С. 100-103.

Кузнецов С.С., Шемякин П.Н. Стратиграфическое положение "губкового горизонта" в юго-западном Крыму // Л.: Вестник ЛГУ, сер. геол. и географ., 1965. № 24. Вып. 4. С. 56-60.

Лагузен И.И. Краткий курс палеонтологии. Палеозоология. Вып. 1. 1895-1897. С. 68-87.

Лещух Р.И., Хмилевский З.И. Первая находка шестилучевых губок в мезозойских вулканогенных отложениях Украинских Карпат // Львов, изд-во Выща школа, 1974. Палеонтол. сб. № 11. Вып. 2. С. 39-43.

Лещух Р.И., Хмилевский З.И. Новая находка триаксонид в Украинских Карпатах // Львов, изд-во Выща школа, 1985. Палеонт. сб., № 22. С. 2-11.

Липина О.А., Розанов А.Ю. О гомологической изменчивости фораминифер и археоциат // Проблемы палеонт. и биостратигр. нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1973. С. 13-30.

Лукин Е.Н. Зоология. М.: Изд-во Высшая школа, 1981. 400 с.

Лунгерсгаузен Р. Некоторые данные о меловых отложениях Саратовской губернии // М.: изд. И.Н. Кушнерев и К<sup>о</sup>, 1909. Ежегодн. геол. и минералог. России. Т. 11. Вып. 4-5. С. 130-134.

Макридин В.П., Кац Ю.И. Палеобиогеографическое районирование поздне меловых морей Европы, Средней Азии и сопредельных стран // Бюлл. МОИП, отд. геол., 1964, т. 39, вып. 2. С. 155-156.

Марковский Б.П. Методы биофациального анализа. М.: Недра, 1966. 271 с.

Мархинин Е.К. Вулканы и жизнь. Проблемы биовулканологии. М.: изд-во Мысль, 1980. 196 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание третье. Принят 20 Генеральной ассамблеей Международного союза биологических наук. Л.: Наука, 1988. 205 с.

Милановский Е.В. Геологический очерк Поволжья. Путеводитель по Среднему Поволжью (от Сызрани до Сталинграда) // М.: изд-во Сабашниковых, 1927. 142 с.

Милановский Е.В. Очерк геологии Среднего и Нижнего Поволжья. М.: Л.: Гостоптехиздат, 1940. 220 с.

Милашевич К.О. Палеонтологические этюды о некоторых ископаемых меловой формации в Крыму // Бюлл. МОИП, 1877. Т. 52.

Мозговой В.В. О границе кампанского и маастрихтского ярусов в Нижнем Поволжье // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1969. Вопросы геол. Юж. Урала и Поволжья. Вып. 5. С. 137-145.

Моисеев А.С. Водоросли, губки, гидроидные полипы и кораллы верхнего триаса Кавказского хребта // Уч. зап. ЛГУ, № 70. Сер. геол. и почвовед. Вып. 11. С. 15-28.

Моисеев А.С. Тип Porifera // Атлас руковод. форм ископ. фауны СССР. Т. 7. Триасовая система. М.: Изд-во геологической литературы, 1947. С. 52-55.

Морозов Н.С. Очерк истории изучения меловых отложений Нижнего Поволжья и бассейна среднего течения Дона. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1955. 406 с.

Морозов Н.С. Верхнемеловые отложения междуречья Дона и Северного Донца и южной части Волго-Донского водораздела. Саратов, Изд-во Саратов. ун-та, 1962. 177 с.

Морозов Н.С., Пославская Г.Г. Комплексное изучение опорных разрезов - один из эффективных способов дальнейшего познания верхнемеловых отложений Поволжья // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1980. Вопросы стратиграф. и палеонт. Вып. 5. С. 50-67.

Муравьев В.И. Минеральные парагенезисы глауконитово-кремнистых формаций. М.: Наука, 1983. 207 с.

Найдин Д.П. Верхнемеловые белемниты Русской платформы и сопредельных областей // М.: изд-во МГУ, 1964. 191 с.

Найдин Д.П. Верхнемеловые белемнителлы и белемнеллы Русской платформы и некоторых сопредельных областей // М.: Бюл. МОИП. Отд. геол. 1964. Т. 39. Вып. 4. С. 85-97.

Найдин Д.П. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. М.: Наука, 1969. 271 с.

Найдин Д.П., Тейс Р.В., Чупахин М.С. Определение климатических условий некоторых районов СССР в верхнемеловой период методом изотопной палеотермометрии // Геохимия, 1956. № 8. С. 23-24.

Найдин Д.П., Тейс Р.В., Задорожный И.К. Изотопные палеотемпературы верхнего мела Русской платформы и других районов СССР // Геохимия, 1966. № 11. С. 1286-1299.

Найдин Д.П., Сазонова И.Г., Пояркова З.Н. и др. Меловые трансгрессии и регрессии Восточно-Европейской платформы, Крыма и Средней Азии // Бюлл. МОИП. Отд. геол., 1980. Т. 55. Вып. 5. С. 27-42.

Найдин Д.П., Беньямовский В.Н., Копаевич Л.Ф. Схема биостратиграфического расчленения верхнего мела Европейской палеобиогеографической области // М.: Изд-во МГУ, 1984. Вестн. МГУ. Сер. геол., № 5. С. 3-15.

Найдин Д.П., Беньямовский В.П., Копаевич Л.Ф. Методы изучения трансгрессий и регрессий // М.: Изд-во МГУ, 1984. 162 с.

Найдин Д.П. Поздне меловая эпоха в истории океанов и континентов // Изв. ВУЗов. Геол. и разведка, 1984. № 2. С. 13-21; № 3. С. 3-14.

Найдин Д.П., Копаевич Л.Ф. Внутрiformационные перерывы верхнего мела Мангышлака. М.: изд-во МГУ, 1988. 132 с.

Найдин Д.П., Похилайнен В.П., Кац Ю.И., Красилов В.А. Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М.: Наука, 1986. 261 с.

Наумов Д.В. Коралловые рифы Океании // За тайнами Нептуна. М.: Мысль, 1976. С. 278-292.

Нероденко В.М. Стратиграфия и фауна верхнемеловых отложений северо-западных окраин Донецкого бассейна. Автореф. дис... канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1967. 23 с.

Несов Л.А. Влияние циркуляции вод в океана и в лиманно-лагунных бассейнах на режим осадконакопления и сохранность фоссилий // Тез. докл. 36 сес. Палеонтол. о-ва, Сыктывкар, 1990. С. 54-55.

Несов Л.А. Значение смен вертикальной циркуляции в океане для исторических перемен в планетарном балансе тепла, региональных климатах и биосе // Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1992. Вест. С.-Петербургского ун-та. Сер. 7. Геология. Вып. 1 (1). С. 3-10.

Никитин С.Н. Следы мелового периода в центральной России // Тр. геол. ком-та. 1888. Т. 5. № 2. 127 с.

Нуцубидзе К.Ш. Лейасовые губки Дзирульского массива // Тр. геол. ин-та Груз. ССР. Сер. геол., 1965. Т. 14. С. 31-45.

Основы палеонтологии. Губки. Археоциаты. М.: изд-во АН СССР, 1962. 485 с.

Павлинов В.Н. Палеонтологические таблицы руководящих ископаемых мела и палеогена Крыма // М., Тр. Моск. геол.-развед. ин-та, 1937. Т. 14. С. 89-96.

Павлов А.П. Горизонт "эмпер" среди верхнемеловых отложений средней и восточной России и береговая фауна русского турона и сенона // Бюлл. МОИП, 1900. № 3-4. С. 97.

Павлова М.В. Палеозоология. Ч.1. Л.: М.: 1927. С. 36-50.

Палеонтология беспозвоночных. М.: изд-во МГУ, 1962. С. 98-107.

Палеонтологический словарь. М.: Наука, 1965. 616 с.

Папулов Г.Н., Амон Э.О. Пограничные слои сантона и кампана на востоке Русской плиты // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1987. Вопросы стратигр. палеозоя, мезозоя и кайнозоя. С. 3-26.

Пастернак С.И., Лещух Р.И., Сеньковский Ю.Н. Вулканизм и развитие организмов с кремневым скелетом в северной части океана Тетис в меловом периоде // Геол. ж., 1981. Т. 41. № 2. С. 72-78.

Пахт Р. Геологическое исследование произведённое в губерниях Воронежской, Тамбовской, Пензенской и Симбирской // Зап. импер. русск. географ. об-ва, СПб., 1856. Кн. 11. С. 63-180.

Первушов Е.М. К палеоэкологии позднемеловых губок Поволжья // Геол. нар. хоз-ву, Саратов, 1984. С. 111-119. Рукопись деп. ВИНТИ. № 462-85Деп.

Первушов Е.М. Дифференциация спикульного скелета кремневых губок на примере семейства вентрикулитид // Тез. докл. 34 сес. Всесоюз. палеонт. о-ва. Баку-Элм. 1988. С. 50-51.

Первушов Е.М. Роль данных тафономии в изучении процессов формирования губковых слоёв верхнего мела Поволжья // Саратов: изд-во СГУ. Теория и опыт тафономии, 1989. С. 121-126.

Первушов Е.М. Позднемеловые гексактинеллиды - этап освоения эпиконтинентальных бассейнов // Тез. докл. 37 сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1991. С. 54-56.

Первушов Е.М. Позднемеловые губки семейства вентрикулитид Поволжья // Автореф. дис. канд. геол.-мин. н. М.: МГУ, 1992. 26 с.

Первушов Е.М. Принципы систематики гексактинеллид на примере семейства Вентрикулитид // Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1993. Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Вып. 7. С. 66-84.

Первушов Е.М. Позднемеловые губковые поселения юго-востока Русской плиты // Тезисы докл. 39 сессии ВПО, г. Санкт-Петербург, 1993. С. 62-63.

Первушов Е.М. Сообщества кремневых губок - одно из следствий позднемеловой эвстазии // Тезисы докл. 40 сессии ВПО, г. С-Петербург, 1994. С. 40-42.

Первушов Е.М., Иванов А.В. Позднемеловая биота юго-востока Среднерусской провинции: появление, расселение и своеобразие // Палеогеография, центры происхождения и миграция организмов. Тезисы докл. 41 сессии ВПО. г. Санкт-Петербург, 1995а. С. 49-50.

Первушов Е.М., Иванов А.В. Средне- и позднемеловая биота эпиконтинентальных бассейнов юго-востока Европейской палеобиогеографической области (биологическая сущность эвстазии) // Тез. докл. междунаро. симп. "Эволюция экосистем". М.: изд-во Палеонтол. ин-та РАН, 1995б. С. 92-93.

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

Первушов Е.М. Классификация семейства Leptophragmiidae Goldfuss, 1833 (Porifera, Hexactinellida) // Ученые записки геологического факультета Саратовского госуниверситета. Новая серия. Вып. 1. 1997б. С. 32 - 44.

Первушов Е.М. Морфотипы скелетных гексактинеллид // Геологические науки - 97. Тез. докл. научн. конференции геолог. ф-та и НИИ Геологии Саратовского университета - Саратов, Изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1997в. С. 14.

Постановления межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий / Ред Б.С. Соколов, А.И. Жамойда. Л.: изд-во ВСЕГЕИ, 1989. Вып. 24. 74 с.

Практическая стратиграфия (Разработка стратиграфической базы крупномасштабных геологосъемочных работ) / Под ред. И.Ф. Никитина, А.И. Жамойды. Л.: Недра, 1984. 320 с.

Петелин В.П. О современных кремнево-губковых морских осадках // Бюлл. МОИП. Отд. геол., 1954. Т. 29. Вып. 1. С. 67-70.

Пославская Г.Г. Опыт палеозоологического анализа двустворчатых моллюсков ланцеолятовой зоны маастрихта Ульяновско-Саратовского Правобережья Волги // Саратов: изд-во Сарат. ун-та, Вопросы геол. Юж. Урала и Поволжья, 1974. Вып. 9. С. 35-45.

Преображенский Б.В., Арзамасцев И.С. Жизненные формы колониальных склерактиний // Палеонтол. ж., 1985. № 4. С. 5-11.

Пясковский Б.В. Губки из нижнеолигоценых слоёв близ г. Запорожья // Л.: Изв. Геол. ком., 1929. Т. 48. № 4. С. 137-139.

Пясковский Б.В. Палеогеновые губки редкой сохранности // Природа, 1952. № 1. С. 116.

Пятницкий П. Исследования меловых осадков в бассейнах о. Дона и левых притоков р. Днепра // Харьков.: изд-во Харьковского ун-та, 1891. Тр. о-ва испытателей природы при императорском Харьковском ун-те. Вып. 24. С. 121-159.

Радкевич Г.А. О меловых отложениях Подольской губернии // Зап. Киевск. об-ва естеств., 1891. Т. 11. Вып. 2. С. 13-21.

Радкевич Г.А. О меловых отложениях Волынской губернии // Киев, 1892. Отд. от-тиск.

Радкевич Г.А. Новые данные относительно фауны меловых отложений Подольской губернии. Киев, 1897.

Радкевич Г.А. О фауне меловых песков и песчаников Подольской губернии. Киев, 1898.

Рауп Д., Стенли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.

Резвой П.Д. Пресноводные губки // М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 125 с. (Фауна СССР. Т. 2. Вып. 2.).

Резвой П.Д. Тип губок // Руководство по зоологии. Т. 1. М.: Биомедгиз, 1937. С. 228-267.

Рентгартен В.П. О фауне меловых и титонских отложений юго-восточного Дагестана // С.-Петербург, Изв. геол. ком-та, 1909. Т. 28. № 9. С. 637-688.

Решения Всесоюзного совещания по уточнению унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. - М.: Гостоптехиздат, 1955. 90 с.

Решения Всесоюзного совещания по уточнению унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. - М., Гостоптехиздат, 1962. 90 с.

Розанов А.Ю. Что произошло 600 миллионов лет назад. М.: Наука, 1986. 93 с.

Савельев А.А. Закаспийская палеозоогеографическая провинция мелового периода // Тез. докл. 17 сес. Всесоюз. палеонт. об-ва. Л., 1971. С. 75-78.

Савчинская О.В. Материалы к изучению меловой фауны бассейнов Десны и Псла // Харьков. Изд-во Харьковского ун-та, 1940. Зап. ин-та геол. ХГУ. Т. 8. С. 169-190.

Савчинская О.В. Условия существования поздне меловой фауны Донецкого бассейна. М.: Наука, 1982. 132 с.

Селивановский В.Б. Некоторые вопросы палеоэкологии поздне меловых остракод и фораминифер Поволжья и прилегающих районов Прикаспийской низменности // Тр. геол. ин-та, Казань, 1971. Вып. 29. С. 60-67.

Семёнов В.П. Фауна меловых образований Мангышлака и некоторых других пунктов Закаспийского края // Тр. СПб об-ва естеств., 1899. Т. 28. Вып. 5. С. 1-178.

Семёнов П.В. Кремнистые породы в верхнем мелу северо-востока Воронежской антеклизы: Автореф. дис... канд. геол.-минералог. наук. Л., 1989. 16 с.

Сеньковский Ю.Н. Некоторые вопросы фоссилизации скелетных остатков каменистых губок мела Подольи и Предкарпатья // Львов, изд-во Выща школа, 1967. Палеонтол. сб., № 4. Вып. 2. С. 23-26.

Серавин Л.Н. Природа и происхождение губок // Л.: Тр. ЗИН АН СССР, 1986. Т. 144. С. 114.

Синцов И.Ф. О юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии // Материалы для геологии России, 1872. Т. 4. С. 1-128.

Синцов И.Ф. Заметка по поводу статьи проф. Траутшольда "О меловых окаменелостях России" // Одесса, 1877. Зап. Новорос. о-ва естеств. Т. 5. Вып. 1. с. 3-7.

Синцов И.Ф. О меловых губках Саратовской губернии // Одесса, изд-во Ульриха, 1879. Зап. Новорос. о-ва естеств. Т. 6. Вып. 1. с. 1-40.

Скворцова К.В. О спикулах губок в воротынской серии Предкарпатья // М.: Изд-во Всесоюз. НИИ Галургии, 1964. Матер. по геологии районов соленакпления. Вып. 14. С. 137-141.

Собецкий В.А. Некоторые вопросы палеобиоценологии поздне меловых морей юго-запада СССР // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеобиоценозы и условия осадконакопления. Новосибирск: Наука, 1977. С. 7-24.

Собецкий В.А. Донные сообщества и биогеография поздне меловых платформенных морей юго-запада СССР // М.: Наука, 1978. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 166. 185 с.

Собецкий В.А., Третьяк Г.Н. О распространении губок в сеноманских отложениях Среднего Приднестровья // Мат. науч. конф. Тираспольского госпединститута. Кишинёв, 1966. С. 158-160.

Соболевская В.Н. Палеогеография и структура Русской платформы в верхнемеловую эпоху // В кн.: Памяти академика А.Д. Архангельского. Вопросы литологии и стратиграфии СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 5-123.

Современная палеонтология. 2 т. М.: Недра, 1988. 383 с.

Соколов М.И. Зубы акул, как руководящие ископаемые при зональном расчленении меловых отложений Туранской плиты. М.: Недра, 1978. 70 с.

Сорокин Ю.И. Экосистемы коралловых рифов. М.: Наука, 1990. 503 с.

Старобогатов Я.И. Проблемы видообразования. М.: изд. ВИНТИ, 1985. (Итоги науки и техники. Сер. Общая геол., т. 20) 92 с.

Стратиграфический кодекс. Санкт-Петербург: изд-во ВСЕГЕИ, 1992. 120 с.

Стратиграфия СССР. Меловая система. М.: Недра, 1987. 326 с.

Табачник К.Р. Шестилучевые губки Мирового океана (Систематика, эволюция, распространение): Автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук., М., 1990. 23 с.

Тейс Р.В., Найдин Д.П., Задорожный И.К. Определение верхнемеловых температур Русской платформы и некоторых других областей СССР по изотопному составу кислорода органического кальция // М., Наука, 1965. Проблемы геохимии. С. 27-41.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.

Траутшольд Г. Основы геологии. Ч. 2. М.: 1875. С. 1-3.

Третьяк Г.Н. Материалы к изучению губок из сеноманских отложений Среднего Приднестровья // Уч. зап. Тираспольского госпединститута, 1970. Вып. 20. С. 71-81.

Третьяк Г.Н. Новые стеклянные губки из верхнего мела Приднестровья // Палеонтол. ж., 1972. № 2. С. 32-41.

Третьяк Г.Н. Характеристика поздне меловых губок Среднего Приднестровья // Палеонт. и стратигр. мезокайнозоя южных окраин Русской платформы, Кишинёв, 1973. С. 3-15.

Ушаков П.В. Некоторые особенности фауны и гидродинамического режима Охотского моря // Произв. силы СССР. М., 1934. №11. С. 67-71.

Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984. 206 с.

Фавр И.В. Меловые окаменелости Слаяно-Сербского уезда Екатеринославской губернии // Тр. об-ва естеств. Харьковского ун-та, 1903. Т. 38. Вып. 2. 163 с.

Фёдоров А.Б., Переглядов В.С. Спиккулы кремнистых губок из кудленской свиты северо-востока Сибирской платформы // Нов. виды древ. раст. и беспозв. фанерозоя Сибири. - Новосибирск, 1987. С. 36-46.

Финкс Р.М. Губки // Методика палеонтологических исследований. М.: Мир, 1973. С. 33-41.

Флёрова О.В., Гурова А.Д. Новые данные по стратиграфии и палеогеографии верхнемеловых отложений Ульяновско-Саратовского Поволжья и среднего течения р. Дон // Вопросы стратиграфии, палеонтологии и литологии палеозоя и мезозоя районов европейской части СССР, Тр. ВНИГНИ. Вып. 7. М., Гостоптехиздат, 1956. 145-165 с.

Хайн В.Е., Ронов А.Б., Балуховский А.Н. Поздне мезозойские и кайнозойские литологические формации континентов и океанов. Ранний и поздний мел // Сов. геол., 1983. № 11. С. 80-101.

Хмилевский З.И. Некоторые виды триаксонид из сеноманских отложений в окрестностях г. Городенка // Львов, изд-во Выща школа, 1969. Палеонт. сб., № 6. Вып. 2. С. 19-31.

Хмилевский З.И. Меловые Aphrocassididae западного Подолья // Львов, изд-во Выща школа, 1974. Палеонт. сб., № 10. Вып. 2. С. 36-41.

Хмилевский З.И. Новая для Подольской плиты меловая спонгиофауна // Львов, изд-во Выща школа, 1977. Палеонт. сб., № 14. С. 41-49.

Хмилевский З.И. Морфоструктурные особенности некоторых представителей венстрикулитов // Львов, изд-во Выща школа, 1978. Палеонт. сб., № 15. С. 23-26.

Хмилевский З.И. К полиморфизму некоторых малоизвестных на Восточно-Европейской платформе верхнемеловых губок // Львов, изд-во Выща школа, 1979. Палеонт. сб., № 16. С. 41-49.

Ходалевиц А.Н., Торбакова А.Ф. Палеонтология. М.: изд-во Высшая школа, 1965. С. 62-69.

Хэллем Э. Интерпретация фаций и стратиграфическая последовательность. М.: Мир, 1983. 328 с.

Хэслер Р.Р., Уилсон Дж. Д. Происхождение и биогеография глубоководных высших ракообразных // Биогеографические очерки. М.: Мир, 1988. С. 197-219.

Черкесов В.Ю. Палеонтологический определитель. Л.; М.; ОНТИ-НКТП, 1934. 203 с.

Циттель К.А. Основы палеонтологии (палеозоология). Ч.1. Беспозвоночные. М.; Л.; ОНТИ-НКТП, 1934. 1056 с.

Шемякин П.Н. О перерыве осадконакопления перед валанжином в юго-западном Крыму // Вестник ЛГУ, сер. геол. и географ., 1965. № 6. вып. 1. С. 150-151.

Шемякин П.Н. Губки "губкового горизонта" и его стратиграфическое положение в юго-восточном Крыму.: Автореф. дис....канд. геол.-минералог. наук. Л.: ЛГУ, 1965. 16 с.

Шемякин П.Н. Новые виды шестилучевых кремневых губок из мезозойских отложений Крыма // Львов, изд-во Выща школа, 1965. Палеонт. сб., № 2. Вып. 2. С. 32-37.

Шемякин П.Н., Сахаров А.С. Кремневые губки из оксфордских слоёв Северной Осетии // Тр. Сев.-Кавказ. нефт. ин-та, 1969. Вып. 4. С. 85-90.

Шкала геологического времени. М.: Мир, 1985. 140 с.

Щеглова-Бородина О.Н. Новый вид меловых губок Урала // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М., 1960. Ч. 1.

С. 170-171.

Щуровский Г.Е. История геологии Московского бассейна // М., Изв. об-ва любителей естеств., 1866. Т. 1. С. 137.

Эйхвальд Э.И. Геогнозия преимущественно в отношении к России. СПб, 1846. Ч. 2. 490 с.

Языков П.М. Краткое обозрение мелового образования Симбирской губернии // Горный ж., 1832. Ч. 1. Кн. 5. С. 155-182.

Янин Б.Т. Основы тафономии. М.: Недра, 1983. 184 с.

Янин Б.Т. Юрские и меловые рудисты. М., Наука, 1989. 214 с.

Янин Б.Т. О тафономической терминологии. Теория и опыт тафономии // Межвуз. науч. сб. Саратов, изд-во Саратов. ун-та, 1989. С. 5-22.

Янин Б.Т. Терминологический словарь по палеонтологии. (Палеоихнология, палеоэкология, тафономия) М.: изд-во МГУ, 1990. 136 с.

Ясаманов Н.А. Значение термического режима в эволюции морских беспозвоночных // Л.: Наука, 1983. Палеонтология и эволюция биосферы. Тр. 25 сес. Всес. палеонтол. о-ва. С. 134 -140.

Ясаманов Н.А., Петросьянц М.А. Корреляция юрских и меловых отложений юга СССР на климатостратиграфической основе // Палеонт. и детальная корреляция. Тр. 28 сес. Всесоюз. палеонт. об-ва, Л., 1986. С. 103-108.

Яшнов В.А. Губки. // Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М.: изд-во Советская наука, 1948. С. 35-46.

Arndt W. Lebensdauer Altern- und Tod der Schwamme // Sitz. - Ber. Gessellsch. natur. forsch. Freunde. Berlin, 1928. S. 23-44.

Andert H. Die Kreideablagerungen zwischen Elbe und Seshke. Т. 3 // Die Fauna der obersten Kreide in Sachsen, Bohmen und Schlesien. Berlin, 1934. S. 68-70.

Arndt W. Die biologischen Bezeichnungen zwischen Schwammen und Krebsen // Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1933. S. 222-305.

Arndt W. Schwamme. Die Rohrstoffe des Tierreichs. Berlin, 1931-1938. S. 1577-2000.

Arndt W. Die tiergeografische Gliederung der Schwammfauna der Ostsee // Arch. Naturgeschichte, N. F., Berlin, 1943. S. 303-349.

Ausich W., Bottjer D. Tiering in suspension-feeding communities on soft substrata throughout the Phaneroic // Science, 1982. № 4542. S. 173-174.

Ausics N. Component concept for the study of paleocommunities with an example from the Early Carboniferous of Southern Judiana (USA) // Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleocol., 1983. № 3-4. P. 251-282.

Auerbach J. Neues Kreidevorkommen bei Moscau // Bull. Soc. Imper. Natur. de Moscou, 1865. Т. 38. № 3. S. 113-120.

Balogh K., Kovacs S. Sphinctozoa from the reef facies of the Uetter-stein limestone of Alsohegy-mount (South Gehericum, West Carpathiens, Northern Hungary) // Acta mineral-petrogr. Szeged., 1976. № 2. P. 397-380.

Barrois Ch. Spongiaire des sables d'ostricourt et observations sur la philogenic des sponges // Ann. Soc. Geol. Nord., 1874-75. Т. 2. P. 71-73.

Barrois Ch. Sur les Hexactinellides de la Craie de Lezennes // Ann. Soc. geol. Nord., 1898. Т. 37. P. 31-33.

Barrois Ch. Sur les Spongiaires de la Craie du Nord-Est du Bassin de Paris // Bull. Soc. geol. Fr., 1898. Ser. 3. Т. 26. P. 327-329.

Bataller J. Geisements a Spongiaires des Terraius Secondaires d'Espagne // Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 1950. Т. 85. P. 209-213.

Bauck L. Stilothalamien aus dem unterjurassischen Misone-Kalk der Sudalpien, Italien // Palaeontographica, 1986. № 1. S. 1-73.

- Bergner H., Gebhard G., Wiedmann J. Kondensationserscheinungen in der marokkanischen und alpinen Mittelkreide (Apt, Alb) // Neues Jahrb. Geol. und Paleont. Abh., 1982. № 1. S. 102-124.
- Bergquist P. Sponges. - Berkeley, Los Angeles, Univ. of California, 1978. 268 p.
- Bieda F. Gabki krzemionkowe senonu okolic Krakova // Rocznik. Pol. tow. geolog., Krakov, 1933. T. 3. P. 4-41.
- Bodeur Y., Termier H., Termier G. La Spongiofauna des sediments peu profonds du Kimeridgen superieur-Portlandien du Languedoc (France) // C. r. Acad. Sci., 1985. Ser. 2. № 6. P. 449-454.
- Borojevic R. Impotence de l'etude de la repartition ecologique pour la taxonomie des sponges calcaires // Helgolander Wiss. Meeresunter., 1967. № 1-4. P. 116-119.
- Branson C. Fossil freshwater sponges in Oklachoma // Proc. Oklachoma Acad. Sci., 1968. V. 47. P. 162-163.
- Brimaud C., Vachard D. Indications paleoecologiques fournies par les Spongi-aires du Miocene superieur d'Espagne // Bull. Mus. nat. hist. natur., 1985. № 1. P. 3-11.
- Bueur J., Strutinski C. Pocile carbonatice cu corallinaceae din cretacial superioir al bazinulini Rusca Nontana // Stud. sci. cerc. geol., geofiz., geogr., geol., 1983. № 28. P. 85-93.
- Belot V. Des spongiaires en Gatines // Miner. et Fossiles, 1982. № 90, P. 1-33.
- Carter H. Sketch of the History of known Fossil Sponges in Relation tothose of the Present Day // Ann. Mag. Nat. Hist., 1889. Ser. 6. V. 4. P. 280-290.
- Chipklonker G., Tapaswi P. Fossil polychaetes from the Upper Cretaceous rock formations of South India // Proc. Indian Acad. Sci., 1973. V. 77. Part 1, № 3. P. 116-130.
- Chee D., Ginburg R. Distribution of coelobites (cavity-dwelles) in coral rubble across the Florida Reef Tract // Coral Reef, 1983. № 3. P. 165-172.
- Conway K., Barrie J., Luternaueer J. Sponge bioherms on the continental shelf of western Canada // Geol. Surv. Can., 1989. № 1. P. 129-134.
- Coutiller A. Sponges fossiles des Sables du terrain Cretace superieur des environs die Saumur // Ann. Soc. Linn. de Maine et Loire. Paris, 1861. T. 4. P. 1-26.
- Cuif J. Caracteres morphologiques et microstructuraux de trois sclerosponges triasiques association avec des chaetetida // Collog. int. CNRS, 1979. № 291. P. 475-481.
- Debrandt-Passard S. Le Jurassique superieur du Berry // Mem. Bur. rech. geol. et minieres., 1982. № 119. P. 1-127.
- Defretin-Lefranc S. Contribution a l'etude des spongiaires siliceux du Cretace superieur du Nord dela France //These doct. sci. natur., Fac. sci., Lille, 1958. P. 1-178.
- De Ceyter G., Willems W. Sponge spicules from the Landen Formation in Belgium // Tertiary Res., 1982. № 4. P. 153-160.
- Delamette M., Termier H., Termier G. Les spongiaires de l'aptien superieur de Haute-Savoie // Rev. paleobiol., 1986. № 2. P. 311-324.
- Dragastan O., Diaconu M., Popa E., Damian R. Biostratigraphy of the Triassic formations in the fast of the Padurea Craiului mountains // Dari scama sedint. Inst. geol. geofiz. stratigr., 1979-80. P. 29-61.
- Dunn P. Triact spicules in Proterozoic rock of the Northern territory of Australia // J. Geol. Soc. Austral., 1964. № 2. P. 195-197.
- Dunicowski E. Die Pharetronen aus dem cenoman von Essen und die systemtische stellung der Pharetronen // Palaeontographica. Bd. 29. 1883. S. 281-325.
- Dunicowski E. O gabkach cenomanskich z warstwy fosforytowei Podola Calicyiskiego // Denksch. Math.-Nat. Kl. Wiss. in Krakow, 1888. T. 16. P. 70-87.
- Eichwald E. Der Grunsand in der umgengend von Moskwa // Moscou, 1861. Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou. T. 34, № 3. S. 278-313.
- Eichwald E. Lethaea Rossica ou paleontologie de la Russie. V.1. Stuttgart, 1865. 325 p.
- Eichwald E. Uber die Neocomschichten Russlands // Zeitschr. deutsch. Geol. Geselsch., Berlin, 1868. Bd. 18, H. 2. S. 250-294.
- Eichwald E. Geognostisch-paleontologishe Bemerkung uber die Halbinsel Mangischlak und die Aleutischen Insel. Petersburg, 1871. 200 s.
- Fischer de Waldcheim G. Sur Quelques polypiers fossiles du gouvernement de Moscou // Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou, 1843. T. 16, № 4. P. 663-670.
- Fischer de Waldcheim G. Observations sur la genre de polypier Coelophyichium de Goldfuss // Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou, 1844. T. 21, № 4. P. 455-469.
- Flugel E., Steiger T. An Upper Jurassic sponge-algal buildup from the northern Franckenalb, West Germany // Soc. Econ. Paleontol. and Miner. Spec. Publ., 1981. № 30. S. 371-397.
- Fric A. Studie v oboru ceskaho utvaru Kridovcho Paleontologicky vyzkam jednotlivych vrstev // Doplnok 1, dilu Archivi 1. Sek 2. Praha, 1911. S. 41-53.
- Fritsche H. Uber Coelophyichium und Myrmeciophyichium Schrammen // Zeitschr. geol. Ges., 1920. Bd. 72. S. 101-111.
- Fromentel E. Introduction a l'etude des sponges fossiles // Mem. Soc. lin. de Normandie, 1859. V. 2. P. 1-50.

Gaillard Ch. Paleobiocanoses susceptibles d'être liées à des sources sous marines en milieu sédimentaire // C. r. Acad. sci., 1986. Ser. 2, № 16. P. 1503-1508.

Garrone R. Phylogenesis of connective tissue: morphological aspects a'biosynthesis of sponge intercellular matrix // Basel etc., Karger, 1978. Frontiers of matrix biology. V. 5. P. 78-91.

Geinitz H. Charakteristik der Schichten und Petrefacten des Sachseschen Kreide-gebirges. Die sachsichen-bohmische Schweiz, die oberlausitz und das Innere von Bohmen. - Dresden-Leipzig, 1839-1842. 116 s.

Geinitz H. Das Elbtalgebirge in Sachsen. I und II. Die Schwamme des Qadres // Palaeontographica. Bd. 20. Rassel, 1871-1875. 319 s.

Giers R. Die Grossfauna der Mucronaten Kreide. (Unteres Obercampan in Ostlichen Munsterland) // Fortschr. Geol. Rheinld. Westf., Krefeld, 1964. S. 213-294.

Goldfuss A. Petrefacte Germaniae. Bd. 1. Dusseldorf, 1826-1833. 252 s.

Gottlieb G. The developmental basis of evolutionary change // J. Comp. Psychol., 1987, № 3. P. 262-271.

Griepenkerl O. Die Versteinerungen der senonen Kreide von Koningslutter im Herzogtum Braunschweig-Spongiae // Berlin, 1888-1889. Paleont. Abhandl. H. 5. S. 1-116.

Hampton J. The sponge genus Retispinopora in the English Chalk // Proc. Geol. Assoc., № 1, 1958. P. 53-56.

Hentschel E. Parazoa (Porifera) // Kükentfals Handbuch Zoologie. Berlin-Leipzig, 1923. S. 307-418.

Herenger L. Un cas de variation des spicules dermaux ches une Lithistide // Trav. lab. geol. fac. sci. univ. Crenoble. Grenoble, 1942. P. 67-72.

Herenger L. Spongiaires siliceux du Cretace du Sud-Est de la France // Trav. lab. geol. fac. sci. univ. Crenoble. T. 24. Grenoble, 1944. P. 79-110.

Herenger L. Nouveau genre d'Espagne siliceuse fossile et remarques sur la classification des Hexactinelides // Paris, 1944. C. R. Acad. Sci. T. 218, № 7. P. 688-690.

Herenger L. Nouvelle etude de Spongiaires du Cretace inferieur et superieur d'Espagne // C. R. Somm. Soc. Geol. Fr., 1945. P. 169-171.

Higazi F. Kleinfaunen aus dem Oberjura des Spanischen Keltiberikums mit spezieller Berücksichtigung der Palaeoökologie // Arb. Inst. Geol. and Palaontol. Univ. Stuttgart, 1985. № 82. S. 127-159.

Hinde G. Catalogue of the fossil Sponges in the geological department of the British Museum of Natural History. - London, 1883. P. 1-248.

Hinde G. A monograph of the British fossil Sponges. - Paleotogr. Soc., London, 1887-1888-1893. P. 1-254.

Houell B. Four new Cretaceous sponges from Texas // Bull. Wagner Frec. Inst. Sci., № 1, 1957. P. 4-10.

Hurcewicz H. Siliceous sponges from the Upper Cretaceous of Poland. 1 // Acta paleontol. Polonica, 1966. V. 11, № 1. P. 15-155.

Hurcewicz H. Siliceous sponges from the Upper Cretaceous of Poland. 2. // Acta paleontol. Polonica, 1968. V. 13, № 1. P. 1-96.

Hurcewicz H. Calcispongea from the Jurassic of Poland // Acta paleontol. Polonica, 1975. № 2. P. 223-291.

Jablonski D. Apparent versus real biotic effects of transgressions and regressions // Paleobiology, 1989. V. 6. № 4. P. 397-407.

Jackson J. Biological determinants of present and past sessile animal distributions // Biotic Interact. Recent and Fossil Benthic Commun., New-York, 1983. P. 39-120.

Jamieson E. Paleogeology of Devonian reef in western Canada // Proc. N. Amer. Paleont. Conv., Chicago, 1969, Part J., Lawrence, Kans., 1971. P. 1300-1330.

Jvanik M. Paleogene and Neogene sponge spicules from Sites 511, 512 and 513 in the South Atlantic // Washington, 1983. Inst. Repts Deep Sea Drill. Proj. V.71. Pt. 2. P. 933-950.

Kazmierczak J. Lower Cretaceous sclerosponge from the Slovakien Tatra Mountains // Paleontology, 1974. V.17. № 2. P. 341-347.

Kempen T. Roepella solanensis, a new sponge from the Mid-Tertiary of S.E.Spain. First fossil record of a Hymeniacionid, with remarks on other fossilized sponges with monaxonid megasclers // Proc. Kon. ned. akad. Wetensch., 1977. B. 80. № 2. P. 106-131.

Kemper E. Apt und Alb-Beginn einer neuen Zeit // Geol. Jahrb., 1982. № 65. S. 681-693.

Kitschell J. Biotic interactions and siliceous marine phytoplankton // Biotic Interact. Recent and Fossil. Benthic Commun., New York, 1983. P. 285-329.

Klieber D. Zur Ökologie der Schwammgergel im unteren Malm des Dillbergs // Geol. Bl. N. O. - Bayern, 1982. № 3-4. S. 130-145.

Kolb R. Die Kiesel-spongien des Schwabischen weissen Jura // Paleontogr., Bd. 57. 1910-11. S. 141-256.

Krassowska A. Charakterystyka osadow Kreidy na obszarze Lubelskiego Zagłębia Węglowego. - Kwart. geol., 1981. № 4. P. 703-716.

Kruger S. Die Macrofossilien des Späten Apt und frühen Alb in Nordwest-deutschland. Die Porifera des Späten Apt in Nordwestdeutschland. - Geol. Jahrb., 1982. № 65. S. 499-511.

- Lachasse J. Contribution à l'étude des Spongiaires fossiles du Campanien des Charentes // Paris, 1943. Bull. Soc. Geol. France. Ser. 5. T. 13. P. 1-66.
- Labesse B. Existence d'une Lacune importante dans le Cretace superieur des series ligures de l'Apenin septentrional (Italie) // C. r. Acad. Sci., 1984, Ser. 2. № 14. P. 997-1002.
- Lagneau-Herenger L. Etude des spongiaires siliceux du Cretace superieur d'Espagne // Bull. Soc. Geol. France, Ser. 5. T. 20. № 7/9. 1950. P. 297-308.
- Lagneau-Herenger L. Sur les gissements à Spongiaires siliceux du Jurassique superieur francais // Bull. Soc. Geol. France. Ser. 6. T. 1. fasc. 1-3. 1951. P. 67-74.
- Lagneau-Herenger L. Remarques sur la classification des Spongiaires fossiles et essai de nouvelle classification // C. r. Acad. Sci., 1955. T. 240. № 14. P. 1563-1564.
- Lagneau-Herenger L. Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Cretace inferieur // Paris, 1962. Mem. Soc. Geol. France, N. S. T. 41. № 95. P. 1-247.
- Laubenfels M. Porifera // Treatise on Invertebrata Paleont., p. E. (Ed. R.C. Moore). Geol. Soc. Amer., Kansas, 1955. P. 21-121.
- Laubenfels M. Nomenclature of Porifera especially concerning the so-called "glass Sponges" or Hyalospongia // J. Paleont., 1958. V. 3. P. 611-616.
- Laubenfels M. The oecology of Porifera and possibilities of deductions as the paleoecology of sponges from their fossils. - Nat. Res. Council. Rept. Comm. Paleoecology, 1936. P. 44-45.
- Landefeld R. Das System der Spongien // Biologisches Centralblatt. Erlangen, 1889. B. 9. № 4. S. 113-127.
- Leonard R. Die Fauna der Kreideformation in Oberschlesien // Paleontogr. T. 44. 1897. S. 11-70.
- Malecki J. Santonian siliceous sponges from Korzkiew near Krakow (Poland) // Roczn. Pol. tow. geol., 1980. № 3-4. P. 409-430.
- Mantell G. The fossils of the south Downs or illustrations of the geology of Sussex. Geology of Sussex. - London, 1822. 327 p.
- Michalik J. Paleobiogeography of the Fatra formation of the uppermost Triassic of the West Carpathians // Praha, 1978. Paleontol. Conf. Dep. Paleontol. Fac. Natur. Sci. Charles Univ., Praha, 1977. P. 25-39.
- Milkovsky J. Zur Methodologie phylogenetischer Rekonstruktionen in der Paläontologie // Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Naturwiss. R., 1982. № 3. S. 143-146.
- Moissete P., Termier H., Termier G. Quelques precisions sur les Spongiaires miocenes de la region d'Oran // C. r. Acad. Sci., 1984. Ser. 2. № 9. P. 587-592.
- Moret L. Revision du genre Jereica Zittel. - Paris, 1921. Bull. Soc. Geol. France. Ser. 4. T. 21. fasc. 4-6. P. 125-151.
- Moret L. Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Miocene de l'Algerie // Mem. Soc. geol. France, N. Ser., Paris, 1924. P. 1-32.
- Moret L. Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Cretace superieur francais // Paris, 1926. Mem. Soc. Geol. France., N. Ser. T. 3. F. 1. P. 1-247.
- Moret L. Les Spongiaires siliceux du Callovien de la Voulterus Rhone (Ardeche). - Trav. Lab. Geol. Lyon, 1928. T. 13. P. 123-140.
- Moret L. Une geometrie biologique. La structure des eponges siliceuses fossiles. - Paris, 1935. La Terre et la vie. № 2. S. 252-270.
- Moret L. Embranchement des Spongiaires. Porifera, Spongiata // Paris, 1952. Traite Paleontol., T. 1. P. 330-374.
- Moret L. Manuel de Paleontologie animale. - Paris: Masson, 1953, P. 1-759.
- Moster H. Beitrag zur stratigraphischen Verbreitung und phylogenetischen Stellung der Amphidiscophora und Hexasterophora (Hexactinellida) // Mitl. Osterr. geol. Ges., 1985. B. 78. S. 319-359.
- Muller W. Revision der Gattung Chemidiastrum (Demospongia) nach Material aus dem weissen Jura der Schwabischen Alb // Stuttgart, Beitr. Naturk., 1987. № 129. S. 1-51.
- Nestler H. Spongien aus der weissen schreibkreide der Insel Rugen // Paleont. Abh., 1961. B. 1. H. 1. S. 1-70.
- Nestler H. Die Reconstruction des Lebensraumes der Rugener schreibkreide-Fauna (Unter-Maastricht) mit Hilfe der Paleoekologie und Paleobiologie // Berlin, 1965. Geol. Jahrgang. B. 49. S. 1-147.
- Oakley K. Cretaceous sponges some biological and geological considerations // London, 1937. Proc. Geol. Assoc. V. 48. P. 330-348.
- Oakley K. Some facts about cretaceous Sponges // Trans. South. - East. Un. Sci. Soc. T. 43. 1938. P. 58-61.
- O'Connell Ph. The Schrammen collection of cretaceous silicispongiae in the American Museum of Natural History // New York, 1919. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 41. P. 1-261.
- Okulitch V. Cyathospongia - a new class of Porifera to include the Archaeocyathinae // Trans. Roy. Soc. Canada, 1935. Sec. 4. Vol. 29. P. 75-106.
- Oppliger F. Die Spongien der Birmensdorferschichtendes Schweizerischen Jura // Abh. Schwiz. Paleontol. Ges. Bd. 40. 1915. S. 1-84.

Oppliger F. Kieselspongien des Schweizerischen weissen Jura // Abh. D. Schw. Pal. Ges., 1926-1929. Bd. 46. S. 1-76; Bd. 48. S. 1-32.

Pianitzky P. Comptes rendus des recherches geologiques // Харьков, 1890. Труды о-ва испытателей природы при Имп. Харьковском ун-те. Т. 24. С. 7-175.

Pictet F. Traite de Paleontologie. T. 4. Paris, 1857. P. 534-556.

Pervushov E.M., Ivanov A.V. Middle-late cretaceous biota in the epicontinental Basins of the south-eastern paleobiogeographical region (Biological essence of eustasy) // International Symposium "Ecosystem evolution", Abstracts, Paleontological Institute, RAS, Moscow, 1995. P. 69.

Pervushov E., Ivanov A. The southeastern periphery of the European palaeobiogeographic region and its inhabitants in the Middle and Late Cretaceous // Annual Assembly IGCP, 362. Maastricht, 1995. P. 48-49.

Počta P. Beiträge zur Kenntniss der Spongien der böhmischen Kreideformation // Abandh. Kon. Bohm. Ges. Wiss. Prag., F. 7. B.1. Praga, 1883-1885. S. 1-48.

Počta P. Ueber eininger Spongien aus den Cuvieri-Planer von Paderborn // Z. Deuts. geol. Gesellschaft, Berlin, 1890. B. 42. S. 217-232.

Počta P. Ueber Spongien aus der oberen Kreide Frankreichs in dem mineralogischen Museum "Dresden" // Mittheilungen aus dem Min.-Geol. Praehistor. Museum in Dresden, 1892. H. 11. S. 1-26.

Pocorny V. Zaklady zoologicke micropaleontologie // Naklad. Českosl. Akad. Věd., Praha, 1955. 651 s. (Berlin, 1958. 630 s.)

Pomel A. Paleontologie, on description des animaux fossiles de la province d'Oran. Spongiaires. - Oran., 1872. Fasc. 5. P. 1-256.

Pozaryski W. Zarys stratigrafii i paleogeographii kredu na nizu Polskim // Inst. Geol. Odbitka z prac. V. 2. Warschau, 1960. S. 16-90.

Quass A. Die Fauna der Overwegeschichten und der Beatterthone in der libyschen Wüste // Palaeontographica. 1883-1903. T. 2. Bd. 30. S. 31-47.

Quenstedt F. Petrefactenkunde Deutschlands. Schwamme. Leipzig, 1876-1878. Bd. 5. 612 s.

Ramovc A., Turncek D. Lower carnian reef buildups in the Northern Julian alps (Slovenia, NW Yugoslavia) // Razpr. slov. Akad. z nan. in umetn. Razr. naravosl. vede., 1984. № 4. P. 161-232.

Rauff H. Paleospongiologie. - Paleontogr., B. 40-41. Stuttgart, 1893-1895. S. 1-346.

Raup D., Sepkovski J. Periodic extinction of families and genera // Science, 1986. № 4740. P. 833-836.

Regnard C., Moret H. Notice sur les Spongiaires cenomanies de Coulonges-les-Sablons (Orene) // Bull. Soc. Geol. France. T. 25. 1925. P. 469-488.

Reitner J. Euzkadiella erenoensis n. gen., n. sp., ein Stromatopore mit spikularen skellet aus dem Oberapt von Erano (Nordspanien) und die Systematische Stellung der Stromatoporen // Paleontol. Z., 1987. № 3-4, S. 203-222.

Reid R. On Hexactinellida, "Hyalispongea" and the classification of siliceous sponges // J. Paleont., 1957. № 1. P. 282-286.

Reid R. Sponge and the Chalk Rock // Geol. Mag. V. 99. № 33. 1962. P. 273-278.

Reid R. Dycitional structure in Hexactinosa and Lychniscosa // J. Paleont., 1963. V. 37. № 1. P. 212-217.

Reid R. Notes on a classification on the Hexactinosa // J. Paleont., 1963. V. 37. № 1. P. 218-231.

Reid R. Hexactinellid faunas in the Chalk of England and Ireland // Geol. Mag., 1968. Vol. 105. № 1. P. 15-22.

Reid R. Batymetric distributions of Calcareia and Hexactinellida in the present and the past // Geol. Mag., 1968. Vol. 105. № 6. P. 546-559.

Reif W., Robinson J. On functional morphology og the skeleton in lychnisc sponges (Porifera, Hexactinellida) // Paleont. Z., 1976. № 1-2. P. 57-69.

Reiswig H.M., Mackie G.O. Studies on Hexactinellid sponges. The Taxonomic status of Hexactinellida within Porifera // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. Vol. 301. 1983. P. 365-400; P. 419-428.

Renard M. Chimisme de l'ocean, phenomens geodynamiques internes et evolution de la biosphrer. Application a la crise barremiene: La naissance de l'ocean moderne // Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf-Aquitaine, 1986. № 2. P. 593-606.

Reuss A. Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. - Stuttgart, 1841. Abt. 1. S. 1-58.

Reuss A. Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. - Stuttgart, 1845-1846. 148 s.

Rygbj J. K. Sponges and reef related facies through time // Proc. N. Amer. Paleont. Conv., Chicago, 1969, Part J., Lawrence, Kans., 1971. P. 1374-1388.

Rygbj J. K. Some observations on occurences of cambrian Porifera in Western North America and their evolution // B. Yong Univ. Geol. stud., 1976. № 2. P. 51-60.

- Robaszynski F. Biostratigraphy and events at the Campanian-Maastrichtian boundary // *Ann. Soc. geol. Belg.*, 1986. № 2. P. 325-331.
- Roemer F. Die Spongitarier des norddeutschen Kreidegebirges. - Hannover, 1841. S. 1-145.
- Roemer F. Die Spongitarier des norddeutschen Kreidegebirges. - *Paleontogr. T.* 13. Cassel, 1864. S. 1-64.
- Rossen B. Über die Natur der Strimatoporen und über die erhaltung der Hornfasern der spongien im fossilen Zustande // *Bull. Soc. Imper. miner., Peters.*, 1869. Ser. 2. V. 4. S. 1-98.
- Rouiller C., Vosinski A. Etudes progressives sur la paleontologie des environs de Moscou // *Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou*, 1847. № 2. P. 440-443.
- Rouiller C., Vosinski A. Etudes progressives sur la paleontologie des environs de Moscou // *Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou*, 1849. № 2. P. 10-350.
- Schluter C. Über die Spongitarierbanke der unteren Mucronaten und oberen Quadratschichten und über *Lepidospongia rugosa* insbesondere // *Sitz.-Ber. niederrhein. Ges. Natur. u. Heilkunde Bonn*; in *Verh. naturhist. Ver. Rheinlande u. Westfalens. Bonn*, 1870. V. 3. S. 139-141.
- Schluter C. Über die Spongitarierbanke der oberen Quadraten- und unteren Mucronaten-Schichten des Munsterlandes // *Sitz.-Ber. niederrhein. Ges. Natur. u. Heilkunde Bonn*; in *Verh. naturhist. Ver. Rheinlande u. Westfalens. Bonn*, 1872. S. 71-82.
- Schrammen A. Neue Hexactinelliden aus der oberen Kreide // *Mitt. Roemer-Muss., Hindelsheim*, 1902. № 15. 26 s.
- Schrammen A. Zur systematik der Kiesel-spongien // *Mitt. Roemer-Muss., Hindelsheim*, 1902. № 19. S. 1-21.
- Schrammen A. Die Kiesel-spongien der Oberen Kreide von Nordwest-deutschland. T. 1-2 // *Paleontogr., Suppl.* 5. 1910-12. S. 1-385.
- Schrammen A. Die Kiesel-spongien der Oberen Kreide von Nordwest-deutschland. T. 3-4 // *Monogr. Geol. und Paleontol.*, S.1. H. 2. 1924. S. 1-159.
- Schrammen A. Zur Revision der Juraspongien von Süddeutschland // *Jahres-berichte und Mitt. Oberrheinischen Geol. N. F. Bd.* 13. 1924. S. 125-154.
- Schrammen A. Die Kiesel-spongien des Oberen Jura von Süddeutschland // *Paleontogr.*, 1936. B. 84. S. 149-194; B. 85. S. 1-114.
- Scholz H. Sclerospongien aus dem Allgauer Schrättenskalk (Helvetikum, Bayerische Alpen) // *Neues Jahrb. geol. und paleontol. Monatsh.*, 1984. № 10. S. 635-643.
- Schulze F. Hexactinellida // *Wiss. Ergebnisse der Deutsch. Tiefsee-expedition auf dem Dampfer Valdivia*. T. 4. 1898-1899. S. 1-266.
- Schulze F., Landefeld R. Über die Bezeichnung der Spongiennadeln // *Abh. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1889. S. 163-164.
- Schwab B., Shore R. Mechanism of internal stratification of siliceous sponge spicules // *Nature*, 1971. № 5311. P. 501-502.
- Scoffin T., Hendry M., Shallow-water sclerosponges on Jamaican reefs and a criterion for recognition of hurricane deposits // *Nature*, 1984. № 5953. P. 728-729.
- Sollas W. On the Ventriculitidae of the Cambridge Upper Greensand // *Quart. J. geol. Soc., London*, 1876-1877. B. 29. P. 63-70.
- Stanley S. Temperature and biotic crises in the marine real // *Geology*, 1974. V. 12. № 4. P. 205-208.
- Steinmann G. Pharetron Studies // *Neues Jahrb. miner.-geol. paleont. Stuttgart*, 1882. S. 139-191.
- Stolley E. Die Kreide Schleswig-Holsteins // *Mitth. aus dem Min. Inst. Univ. Kiel*, 1892. B. 1. H. 4. S. 270-271.
- Suikowski Z. Radiolaryty polskich Karpat w schodnich i ich porownanie z radiolaytami tabrzanskimi // *Spraw. Pol. inst. geol.*, 1932. T. 7. Z. 1. S. 97-168.
- Siemiradzki J. Die Spongien der polnischen Juraformation // *Beitr. Paleontol. geol. Öst. Ung.*, Wien-Leipzig, 1913. B. 26. № 1. S. 163-211.
- Smith T. On the Ventriculitidae of the Chalk their classification // *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, Ser. 2. V.1. London, 1848. P. 36-48; P. 203-220; P. 279-295; P. 352-372.
- Tabachnik K.R. Adaptation of the Hexactinellid Sponges to Deep-Sea Life // *Fossil and Recent Sponges*. (Eds. J.Reitner and H. Keupp), Heidelberg, 1991. S. 378-386.
- Tate R. On the correlation of the cretaceous formations of the North East of Ireland // *Quart. J. geol. soc., London*, 1865. P. 15-44.
- Termier G., Poignant A. Une symbiose Algue rouge-Spongiaire dans le Miocene inferieur d'Indonesie // *C. r. Acad. sci.*, 1982. Ser. 2. № 5. P. 349-353.
- Termier G., Termier H. Ivertebres de l'ere Primaire. Fasc. 1. Foraminiferes, Spongiaires. Paris, 1950-1952. P. 332-374.
- Termier G., Termier H. Paleoenvironnement Lithoro-bathyal: signification des types de spongiaires // *8 reun. ann. sci. terre, Marseille. Paris*, 1980, P. 1-342.
- Termier G., Termier H. Spongiaires du Cretace Moyen // *Cretac. Res.*, 1981. № 3-4. P. 427-433.

Termier G., Termier H. Spongiaires du Santonian-Campanian de l'Autoroute A10 (France) // *Cretac. Res.*, 1985. № 1-2. P. 143-145.

Termier G., Termier H., Ramalho M. Sur les Spongiofaunes de l'Oxfordien superieur et du Kimeridgien du Portugal // *C. r. Acad. sc.*, 1985. Ser. 2. № 19. S. 975-980.

Termier G., Termier H., Ramalho M. Spongiofaunes du Jurassique Superieur du Portugal // *Comun. Serv. Geol. Portugal*, 1985, t. 71, fasc. 2, pp. 197-222.

Trammer J. Lower to Middle Oxfordian sponges of the Polish Jura // *Acta geol. Pol.*, 1982. № 1-2. P. 1-39.

Trautschold H. Recherches Geologiques aux environs de Moscou // *Bull. Soc. Im. Natur. Moscou*, 1861. T. 34. № 1. P. 64-94.

Trautschold H. Nomenclator paleontologicus der jurassischen formation in Russland // *Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou*, 1862. T. 35. № 4. S. 356-382.

Trautschold H. Über Kreide fossilien Russlands // *Bull. Soc. Im. Natur. Moscou*, 1877. T. 52. № 2. P. 332-348.

Treatise on invertebrate paleontology // N.Y.: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, Pt. E. 1955. 122 p.; 1972. 158 p.

Turnsek D., Buser S., Ogorelec B. Carnian coral-sponge reef in the amphiclina beds between Hudajuzna and Zakrit (Western Slovenia) // *Razpr. Slov. Akad. znan. umeth. Razr. naravosl. vede.*, 1982. № 2. P. 1-124.

Ulbrich H. Die Spongien der Ilsenburg-Entwicklung (obers unter-Campan) der Subherzynen Kreidemulde // *Paleontologi*, C 291. Leipzig, 1974. S. 1-173.

Ungern-Sternberg E. Die Hexactinelliden der senonen Diluvial-Geschibe in Ost und Westpreussen // *Schr. Phys.-Okomon. Ges.*, 1902. T. 4. S. 132-150.

Vacelet J. Les sponges dans les recifs actuels et fossiles // *Oceanis*, 1984. № 1. S. 99-110.

Van Kempen T. The biology of aulocopiid lower parts (Porifera, Lithistida) // *J. Paleontol.*, 1983. № 2. P. 363-376.

Valentine J. Climatic regulation of species diversifications and extinction // *Bull. geol. Soc. Amer.*, 1968. V. 79. № 2. P. 273-276.

Valentine J. Niche diversity and niche size patterns in marine fossils // *J. Paleont.*, 1969. V. 43. № 4. P. 905-915.

Viaud J., Termier G. Etude de quelques spongiaires du Cretace superieur de Vendee // *Soc. sci. natur. Ouest France*, 1982. № 1. P. 26-46.

Vishnevskaya V. The use of Radiolarians for stratigraphical correlation // *Peri-Tethys (news)*. 1994. № 1. S. 3 (fig.3).

Velledits F. The Southern Bukk (Hungary) Triassic revisited: the Bervavolgy Limestone // *Ann. Univ. sci. Budapest., sec. geol.*, 1987. P. 17-65.

Voigt E. Über angebliche pteropodenreste aus dem oberen senon Danemarks // *Paleontogr.*, B. 122A. Stuttgart, 1963. S. 1-85.

Wagner W. Die Schwammfauna der Oberkreide von Neuburg (Donau) // *Paleontographica*, Bd. 122A, № 4-6, Stuttgart, 1963. S. 166-250.

Walaszczyk J. Mid-Cretaceous events at the marginal part of the Central European Basin (Central Poland) // *Acta geol. Pol.*, 1987. № 1-2. P. 61-74.

Wanner J. Die Fauna der obersten Weissen Kreide der libyschen Wüste // *Paleontogr.*, 1883-1903. T. 2. B. 30. S. 91-98.

Wilson M. Ecological dynamics on pebbles, cobbla and boulders // *PALAIOS*, 1987. № 6. P. 594-599.

Wood R. Sponges // *Fossilis of the Chalk*, Paleont. Assoc., London, 1987. Field Guides to fossils. № 2. P. 15-29.

Wood R., Reitner J., and West R. R. Systematics and phylogenetic implications of the haplosclerit stromatoporoid *Newellia mira* n. gen. // *Lethaia*, 1989. Vol. 22. P. 85-93.

Wood R. Reef-Building Sponges // *American Scientist*, 1990. Vol. 38. P. 224-235.

Wolleman A. Die Fauna des Senons von Biewende bei Wolfenbuttel // *Jahrb., geol. Landesanstalt und Bergakademie*. Berlin, 1901. S. 1-30.

Zahalka C. O sourstvi glaukonotickemo vapniteno seinu v Podoli litomerico melniekem // *Sitzberg. K. Bohm. Ges. Wiss. Prag.*, 1891. S. 397-402.

Ziegler B. Beobachtungen an hexactinelliden Spongien // *Mitt. Paleont. Inst. Univ. Zurich.*, 1962. № 21. P. 573-586.

Ziegler B. Bewuchs auf Spongien // *Paleont. Z.*, 1964. № 1-2. S. 88-97.

Zittel K. Ober Coeloptychium // *Abhandl. Math.-Physic. Akad. d. Wiss.*, B. 12. Ab. 3. 1876. S. 1-77.

Zittel K. Untersuchung fossiler Hexactinelliden // *Neues Jahrb.*, 1876. S. 1-286.

Zittel K. Studien über fossile Spongien. T. 1, 2, 3 // *Abhandl. math.-phys. cl. K. Bayer Akad. Wiss.*, Munchen, 1877-1878. S. 1-63; S. 1-90; S. 1-48.

Zittel K. Beiträge zur Systematik der fossile Spongien // *Neues Jahrb. Miner. Geol. Paleont.*, 1877-78. S. 40; S. 327-378; S. 561-618.

# ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

## Таблица I

Фиг. 1. *Ventriculites cribrosus* (Phill.); экз. СГУ, № 121/799 (x0,5): 1а - сбоку, 1б - снизу; г. Саратов; нижний сантон.

Фиг. 2. *Ventriculites successor* Schram.; экз. СГУ, № 121/2435 (x0,5): 2а - продольный разрез, 2б - сверху, О - оскулом, Р - парагастральная полость; г. Саратов, сантон.

Фиг. 3. *Ventriculites* (Phillips, 1833); экз. СГУ, № 121/1905 (x1): Скульптура. 3а - наружная (дермальная) поверхность, 3б - внутренняя (парагастральная) поверхность стенки, г - ребра, в - борозды; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Ventriculites cylindratus* Schram.; экз. СГУ, № 121/1915 (x1): 4а - сбоку, 4б - продольный разрез, О - оскулом, Р - парагастр; х. Затонский, нижний сантон.

Фиг. 5. *Ventriculites cylindratus* Schram.; экз. СГУ, № 121/15 (x1): 5а - сбоку, 5б - продольный разрез, О - оскулом, Р - парагастр; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица II

Фиг. 1. *Ventriculites striatus* Smith; экз. СГУ, № 121/2414 (x1): продольный разрез, R - ризоид, hh - продольные каналы; с. Багаевка, нижний сантон.

Фиг. 2. *Ventriculites striatus* Smith; экз. СГУ, № 121/1283 (x1): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Ventriculites striatus* Smith; экз. СГУ, № 121/2132 (x1): внешний вид, сбоку; с. Александровка, нижний сантон.

Фиг. 4. *Ventriculites fractus* sp. nov.; голотип. экз. СГУ, № 121/1716 (x1): продольный разрез, hh - продольные и rh - поперечные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Ventriculites fractus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1284 (x0,75): продольный разрез, ps - паренхимальные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 6. *Ventriculites fractus* sp. nov.; паратип. экз. СГУ, № 121/1089 (x0,75): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица III

Фиг. 1. *Ventriculites striatus* Smith; экз. СГУ, № 121/812 (x1): строение ирригационной системы: паренхимальный ствол, поперечные и продольные каналы в стенке, ps - паренхимальные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Ventriculites striatus* Smith; экз. СГУ, № 121/19-1 (x1): строение ирригационной системы: паренхимальный ствол и ps - каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Ventriculites fractus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/721 (x1): поперечный разрез бокала, ah - апохеты, hh - продольные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Ventriculites fractus* sp. nov.; голотип. экз. СГУ, № 121/1716 (x1): 4а - поперечный разрез средней части стенки, 4б - продольный разрез стенки в основании бокала, 4в - дермальная поверхность, rh - поперечные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Ventriculites duplus* sp. nov.; голотип. экз. СГУ, № 121/2019 (x1): 5а, 5б - продольный разрез; г. Саратов, нижний кампан.

## Таблица IV

Фиг. 1. *Ventriculites obliquus* sp. nov.; голотип. экз. СГУ, № 121/648 (x1): продольный разрез, ps - паренхимальные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Ventriculites obliquus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2255 (x1): продольный разрез, ps - паренхимальные каналы; с. Багаевка, нижний сантон.

Фиг. 3. *Ventriculites oscreaceus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1817 (x0,75): продольный разрез; с. Карамышка, нижний сантон.

Фиг. 4. *Ventriculites oscreaceus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2657 (x0,75): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Ventriculites sculptus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1147 (x0,5): 5а, 5б - продольный разрез, 5в - сверху; г. Саратов, нижний кампан.

## Таблица V

Фиг. 1. *Ventriculites sterea* (Defretin-Lefranc), экз. СГУ, № 121/1245 (x1): 1a - дермальная скульптура, 1б - продольный разрез по короткой оси оскуллома, в - борозды, г - ребра; Волгоградская обл., с. Усть-Хопер, нижний кампан.

Фиг. 2. *Ventriculites sterea* (Defretin-Lefranc), экз. СГУ, № 121/2530 (x1): внешний вид бокала со смещением стенки в нижней части; с. Добровка, нижний кампан.

Фиг. 3. *Ventriculites cruciatus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/454 (x1): 1a - внешний вид, 1б - сверху; с. Шиловка, нижний кампан.

Фиг. 4. *Sephalites* (*Sephalites*) *Smith*, 1848; экз. СГУ, № 121/2126 (x1): дермальная скульптура, г - ребра, р - прозопоры, и - узлы ребер; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Sephalites* (*Sephalites*) *compresus* Smith; экз. СГУ, № 121/51 (x1): внешний вид, одностороннее смещение стенки, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 6. *Sephalites* (*Sephalites*) *compresus* Smith; экз. СГУ, № 121/298 (x1): вид сбоку, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица VI

Фиг. 1. *Sephalites* (*Sephalites*) *compresus* Smith; экз. СГУ, № 121/173 (x1): 1a - снизу, 1б - сбоку; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Sephalites* (*Sephalites*) *alternans* Smith; экз. СГУ, № 121/1412 (x1): вид сбоку; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Sephalites* (*Sephalites*) *alternans* Smith; экз. СГУ, № 121/242 (x1): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Sephalites* (*Sephalites*) *capitatus* Smith; экз. СГУ, № 121/1165 (x1): 4a - сбоку, 4б - продольный разрез, ah - апохеты и rh - прозохеты; с. Пады, нижний сантон.

Фиг. 5. *Sephalites* (*Sephalites*) *costatus* Smith; голотип, экз. СГУ, № 121/1888-2 (x1): продольный разрез; п. Зубочистинка, нижний сантон.

Фиг. 6. *Sephalites* (*Sephalites*) *costatus* Smith; экз. СГУ, № 121/1070 (x1): продольный разрез одной стенки бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 7. *Sephalites* (*Sephalites*) *dubius* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/718 (x1): общий вид скелета с заметным пережимом; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица VII

Фиг. 1. *Sephalites* (*Sephalites*) *subtilis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1407 (x1): 1a - сверху, 1б - с боку; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Sephalites* (*Sephalites*) *subtilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/597 (x1): 2a - сбоку, 2б - продольное сечение, заметен односторонний нарост; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Sephalites* (*Sephalites*) *dubius* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/275 (x0,75): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Sephalites* (*Sephalites*) *dubius* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/75 (x0,75): внешний вид, слабо выражен пережим в нижней части скелета; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Sephalites* (*Sephalites*) *dubius* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/827 (x0,5): продольное сечение; с. Пады, нижний сантон.

Фиг. 6. *Sephalites* (*Sephalites*) *capitatus* Smith; экз. СГУ, № 121/2668 (x1): внешний вид скелета состоящего из трех половинок бокала; с. Карамышка, нижний сантон.

## Таблица VIII

Фиг. 1. *Sephalites* (*Ortodiscus*) *pedester* (Eichw.); (x1): внешний вид, по И.Ф. Синцову (1872); г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Sephalites* (*Ortodiscus*) *pedester* (Eichw.); экз. СГУ, № 121/844 (x1): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Sephalites* (*Ortodiscus*) *pedester* (Eichw.); экз. СГУ, № 121/312 (x1): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Sephalites* (*Ortodiscus*) *roculum* (Zittel); экз. СГУ, № 121/390 (x0,75): 4a, 4б - с противоположных сторон, R - ризоиды; с. Языково, нижний кампан.

Фиг. 5. *Sephalites* (*Ortodiscus*) *fragmentalis* (Schram.); экз. СГУ, № 121/2028-1 (x1): продольный разрез стенки, заметны поперечные каналы; г. Саратов, кампан.

Фиг. 6. *Sephalites* (*Ortodiscus*) *fragmentalis* (Schram.); экз. СГУ, № 121/2028-3 (x1): фрагмент ортогонального отверстия; г. Саратов, нижний кампан.

## Таблица IX

Фиг. 1. *Cephalites (Ortodiscus) fragmentalis* (Schram.); экз. СГУ, № 121/520 (x1): 1а - дермальная скульптура, 1б - продольный разрез стенки; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 2. *Cephalites (Ortodiscus) fragmentalis* (Schram.); экз. СГУ, № 121/459 (x1): 2а - дермальная и 2б - парагастральная скульптура; г. Сенгилей, нижний кампан.

Фиг. 3. *Cephalites (Ortodiscus) stabilis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2150 (x1): продольный разрез, R - ризоиды; с. Александрова, нижний сантон.

Фиг. 4. *Cephalites (Ortodiscus) stabilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2403 (x1): продольный разрез; с. Большой Мелик, нижний сантон.

Фиг. 5. *Cephalites (Ortodiscus) stabilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2576 (x0,5): система ризоидов, вид сверху, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица X

Фиг. 1. *Cephalites (Ortodiscus) stabilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/810 (x1): система ризоидов: 1а - сверху, 1б - снизу; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Cephalites (Ortodiscus) uvekensis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/807 (x0,75): 2а - снизу, 2б - сверху; с. Беленькие, нижний сантон.

Фиг. 3. *Cephalites (Ortodiscus) uvekensis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2382 (x0,75): вид сверху; г. Саратов, п. Увек, нижний сантон.

Фиг. 4. *Cephalites (Ortodiscus) aequalis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2413 (x0,5): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XI

Фиг. 1. *Cephalites (Ortodiscus) aequalis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1347 (x0,5): 1а - сбоку, 1б - сверху, P - парагастральная полость; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Cephalites (Ortodiscus) crassifius* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2224 (x0,75): сверху, P - парагастральная полость; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Cephalites (Ortodiscus) crassifius* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2152 (x0,75): продольный разрез; с. Александровка, нижний сантон.

Фиг. 4. *Cephalites (Ortodiscus) cevelitus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/58 (x0,5): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Cephalites (Ortodiscus) cevelitus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1755 (x0,5): 5а, 5б - вид с противоположных сторон, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XII

Фиг. 1. *Cephalites (Ortodiscus) artatus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2580 (x1): 1а - парагастр при удаленном сегменте стенки, 1б - внешний вид; г. Саратов, сантон.

Фиг. 2. *Cephalites (Ortodiscus) similimultus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/85 (x1): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Cephalites (Ortodiscus) explanatus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2220 (x0,5): 3а - сверху, 3б, 3в - с противоположных сторон; с. Сплавнуха, кампан.

## Таблица XIII

Фиг. 1. *Divicalys costaflexuosus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1484 (x1): внешний вид и парагастральная скульптура, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Divicalys costaflexuosus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2114 (x1): 2а, 2б - продольный разрез нижних участков стенки, R - ризоиды; г. Саратов, сантон.

Фиг. 3. *Divicalys* gen. nov.; экз. СГУ, № 121/2569 (x1): дермальная скульптура; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Divicalys* gen. nov.; экз. СГУ, № 121/2568 (x1): дермальная скульптура; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Divicalys bagaevkensis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2228 (x1): 5а, 5б - продольный разрез стенки; с. Багаевка, нижний сантон.

Фиг. 6. *Divicalys tenuifiliformis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1647 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 7. *Divicalys obliquiformis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/916 (x1): 7а, 7б - вид с противоположных сторон; г. Саратов, нижний сантон.

#### Таблица XIV

Фиг. 1. *Magniporites planus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/9 (x1): 1a - дермальная поверхность, 1б - продольное сечение стенки: поперечные каналы: ah - апохеты, ph - прозохеты; pp - прозопоры; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Contubernium oschevi* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1276-1 (x1): вид с боку; г. Саратов, нижний сантон. (subo - сателлиты).

Фиг. 3. *Contubernium oschevi* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2442 (x1): отворот стенки крупного скелета, 3a - сбоку, 3б - снизу; R - «ризоидь»; с. Карамышка, сантон.

#### Таблица XV

Фиг. 1. *Pleuroruge seriformis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2599 (x1): 1a - сбоку, 1б - сверху, O - оскулумы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Pleuroruge seriformis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/542 (x1): 2a - сбоку, 2б - поперечный разрез, O - оскулумы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Rhizopoterionopsis pruvosti* Defretin-Lefranc; экз. СГУ, № 121/18 (x2): вид сверху на два обособленных модуля, O - оскулумы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Naracana (Pachyana) samrana* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1981 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 5. *Lepidospongia (Scapholites) comexhransa* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/99 (x1): 5a - вид на парагастральную сторону, 5б - сверху; г. Саратов, нижний сантон.

#### Таблица XVI

Фиг. 1. *Lepidospongia (Scapholites) shilovkensis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2299 (x1): 1a - сбоку, 1б - дермальная поверхность; с. Шиловка, нижний кампан.

Фиг. 2. *Lepidospongia (Scapholites) concreta* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1591 (x1): 2a - сбоку, 2б - продольный разрез стенки; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Lepidospongia (Scapholites) dissecta* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1410 (x1): 3a - сбоку, б - сверху; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Microblastium spinosum* (Sinzov); экз. СГУ, № 121/50 (x0,5): внешний вид, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Microblastium spinosum* (Sinzov); экз. СГУ, № 121/271 (x0,5): внешний вид, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 6. *Microblastium khokhlovi* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/276 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 7. *Microblastium khokhlovi* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1943 (x1): внешний вид, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 8. *Microblastium praedictum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2002 (x0,5): внешний вид; г. Саратов, нижний кампан.

#### Таблица XVII

Фиг. 1. *Microblastium cylindratum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1615 (x1): внешний вид, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Microblastium cylindratum* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/653 (x1): продольный разрез стенки; с. Нижняя Банновка, нижний сантон.

Фиг. 3. *Microblastium cylindratum* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1065 (x1): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Microblastium laperinaseus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2367 (x1): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Microblastium laperinaseus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2664 (x1): продольный разрез; с. Синенькие, нижний сантон.

Фиг. 6. *Microblastium limatulum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2134, (x0,5): сбоку; с. Александровка, нижний сантон.

Фиг. 7. *Microblastium limatulum* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1600 (x0,5): фрагмент верхней части бокала, вид на парагастр; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 8. *Microblastium ranticicalix* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/839 (x0,75): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 9. *Microblastium ranticicalix* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1321 (x0,75): продольный разрез; с. Нижняя Банновка, нижний сантон.

## Таблица XVIII

- Фиг. 1. *Microblastium latisubsculum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/301 (x0,75): 1а - внешний вид, 1б - продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 2. *Microblastium credibile* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1906 (x0,75): 2а - парагастральная и 2б - дермальная скульптура; х. Затонский, нижний сантон.
- Фиг. 3. *Microblastium hiponomus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/846 (x0,75): 3а - внешний вид, 3б - продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 4. *Microblastium hiponomus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/850 (x0,75): 4а - внешний вид, 4б - продольный разрез, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XIX

- Фиг. 1. *Lepidospongia (Lepidospongia) rugosa* Schluter; экз. СГУ, № 121/2573 (x1): внешний вид, R - ризоид; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 2. *Lepidospongia (Lepidospongia) rugosa* Schluter; экз. СГУ, № 121/2110 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 3. *Lepidospongia (Lepidospongia) rugosa* Schluter; экз. СГУ, № 121/2416 (x0,5): внешний вид; с. Нижняя Банновка, нижний сантон.
- Фиг. 4. *Lepidospongia (Lepidospongia) convoluta* (Hinde); экз. СГУ, № 121/1093 (x1): 4а - сбоку, бокал слева, 4б - продольный разрез, бокал справа, O - оскуллом, P - парагастральная полость; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 5. *Naraeana (Naraeana) planifacie* sp. nov.; паратип, экз. СГУ, № 121/1639 (x1): внешний вид, S - стержнеобразная часть скелета; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 6. *Lepidospongia (Lepidospongia) conithalassina* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2330 (x1): внешний вид; с. Шиловка, нижний кампан.
- Фиг. 7. *Lepidospongia (Lepidospongia) porrecta* sp. nov.; паратип, экз. СГУ, № 121/2366 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 8. *Lepidospongia (Lepidospongia) firma* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/266 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 9. *Naraeana (Naraeana) striata* (Schram.); экз. СГУ, № 121/2136 (x1): продольный разрез, R - ризоид-стержень; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 10. *Lepidospongia (Lepidospongia) parietassa* Schram.; голотип, экз. СГУ, № 121/1310 (x1): продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XX

- Фиг. 1. *Lepidospongia (Lepidospongia) explicata* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2145 (x1): внешний вид; с. Александровка, нижний сантон.
- Фиг. 2. *Lepidospongia (Lepidospongia) explicata* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1638 (x1): дермальная скульптура; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 3. *Lepidospongia (Lepidospongia) aperta* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/105 (x1): сверху; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 4. *Lepidospongia (Lepidospongia) gimiformis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1592 (x1): сбоку; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 5. *Lepidospongia (Lepidospongia) concavea* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2607 (x1): 5а, 5б - с противоположных сторон, 5в - снизу; г. Саратов, кампан.
- Фиг. 6. *Lepidospongia (Lepidospongia) concavea* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2636 (x1): 6а, 6б - с противоположных сторон, 6в - сверху; с. Косолаповка, нижний кампан.
- Фиг. 7. *Lepidospongia (Lepidospongia) concavea* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2660 (x1): сверху, очертания оскуллома; г. Саратов, нижний кампан.

## Таблица XXI

- Фиг. 1. *Lepidospongia (Lepidospongia) laxata* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2160 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 2. *Lepidospongia (Lepidospongia) fragilis* Schram.; экз. СГУ, № 121/2024 (x1): 2а - парагастральная и 2б - дермальная поверхность; г. Саратов, нижний кампан.
- Фиг. 3. *Lepidospongia (Lepidospongia) fragilis* Schram.; экз. СГУ, № 121/1989 (x1): 3а - парагастральная и 3б - дермальная поверхность; г. Саратов, нижний кампан.
- Фиг. 4. *Sestrocladia heteromorpha* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2482 (x1): продольный разрез, парагастральная скульптура; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 5. *Sestrocladia heteromorpha* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2022 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.
- Фиг. 6. *Sestrocladia aspera* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/867 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XXII

Фиг. 1. *Sestrocladia curva* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2358 (x1): 1a, 1б - внешний вид с противоположных сторон; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 2. *Sestrocladia gemina* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2359 (x1): 2a - сверху, 2б - продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Sestrocladia humilis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2347 (x1): 3a - снизу, 3б - сверху; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 4. *Sestrocladia humilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1222 (x1): вид сбоку; Саратовское Правобережье, нижний кампан.

## Таблица XXIII

Фиг. 1. *Sestrocladia cryptocora* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1052 (x1): 1a, 1б - вид с противоположных сторон, 1в - сверху; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 2. *Sestrocladia entis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2467 (x1): 2a - снизу; 2б - продольный разрез; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 3. *Sestrocladia obtusata* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1280 (x0,5): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Sestrocladia exisa* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1365 (x1): внешний вид; р.п. Красный Текстильщик, нижний сантон.

Фиг. 5. *Sestrocladia extricata* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1595 (x1): 5a - внешний вид, 5б - продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 6. *Naraeana (Naraeana) plicatorpunctata* (Sinz.); по И.Ф. Синцову (1878), изображение внешнего вида голотипа; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 7. *Naraeana (Naraeana) plicatorpunctata* (Sinz.); экз. СГУ, № 121/1149 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XXIV

Фиг. 1. *Naraeana (Naraeana) striata* (Schram.); экз. СГУ, № 121/2136 (x1): внешний вид; с. Александровка, нижний сантон.

Фиг. 2. *Naraeana (Naraeana) minutilis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/129 (x1): 2a - сбоку, 2б - сверху; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Naraeana (Naraeana) minutilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2173 (x1): вид сбоку; с. Меловатка, нижний сантон.

Фиг. 4. *Naraeana (Naraeana) obliqua* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1649 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Naraeana (Naraeana) obliqua* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/952 (x1): внешний вид; п. Шиханы, нижний сантон.

Фиг. 6. *Naraeana (Naraeana) compressa* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/657 (x1): 6a, 6б - вид с противоположных сторон; с. Нижняя Банновка, нижний сантон.

Фиг. 7. *Naraeana (Naraeana) cylindrata* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1829 (x1): внешний вид; с. Карамышка, нижний сантон.

Фиг. 8. *Naraeana (Naraeana) cylindrata* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2565 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 9. *Naraeana (Naraeana) binidulus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1148 (x1): продольное сечение, две изолированных полости; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XXV

Фиг. 1. *Naraeana (Naraeana) asymmetrica* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2438 (x1): 1a - сбоку, 1б - снизу, 1в - сверху; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Naraeana (Naraeana) fragmentalis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2529 (x0,5): 2a - сверху, 2б - сбоку, вид на парагастр (P); г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Naraeana (Naraeana) samrana* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1981 (x1,5): внешний вид, и - узлы ребер; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 4. *Naraeana (Naraeana) absoluta* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2105 (x1): 4a, 4б - с противоположных сторон; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 5. *Naraeana (Naraeana) absoluta* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1605 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 6. *Naraeana (Naraeana) indistincta* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2517 (x1): вид на редуцированную стенку, S - стержень-ризоид; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XXVI

Фиг. 1. *Naraeana (Pachyeana) striatella* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2500 (x1): 1а, 1б - вид с противоположных сторон; с. Косолаповка, нижний кампан.

Фиг. 2. *Naraeana (Naraeana) contradictoria* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/255 (x1): 2а, 2б - вид с противоположных сторон; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Naraeana (Naraeana) subplana* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2234 (x1): 3а, 3б - вид с противоположных сторон; с. Багаевка, нижний сантон.

Фиг. 4. *Naraeana (Naraeana) subplana* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1957 (x1): 4а - сбоку, 4б - сверху; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XXVII

Фиг. 1. *Naraeana (Naraeana) planifacies* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1926 (x1): внешний вид, стержневидная часть фрагментирована; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Naraeana (Pachyeana) minoridosa* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2098 (x1): 2а, 2б - вид с противоположных сторон, 2в - снизу; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Naraeana (Naraeana) absoluta* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2667 (x1): вид сверху, регенерация стенки выше оскулома, О - оскулом; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Actinoscyclus quadrorogus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/434 (x0,5): 4а - дермальная и 4б - парагастральная скульптура, и - узлы ребер; с. Шиловка, кампан.

Фиг. 5. *Actinoscyclus eris* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1993-13 (x1): наружная (дермальная) поверхность; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 6. *Actinoscyclus eris* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1188 (x1): 6а - скульптура дермальной и 6б - парагастральной поверхности, в - борозды, г - ребра, р - прозопоры, и - узлы ребер; Саратовское Правобережье, нижний кампан.

## Таблица XXVIII

Фиг. 1. *Pogocyclus cymensis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1139 (x0,5): наружная поверхность, г - ребра, р - прозопоры, и - узлы ребер; Крым, маастрихт.

Фиг. 2. *Pogocyclus calvimontis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1986 (x0,5): наружная поверхность, р - прозопоры, и - узлы ребер; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 3. *Lepidospongia (Flexurispongia) involuta* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/570 (x0,5): вид снизу, О - оскулом; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Lepidospongia (Flexurispongia) involuta* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1980 (x0,5): продольный разрез, внизу - основание скелета, Р - парагастр; г. Саратов, кампан.

Фиг. 5. *Lepidospongia (Flexurispongia) superrapha* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/66 (x0,5): 5а - внешний вид, вверху - гребень сочленения стенок, 5б - поперечный разрез, 5в - сверху, О - оскулом, Р - парагастр; г. Саратов, нижний сантон.

## Таблица XXIX

Фиг. 1. *Communitectum plurifossatum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2345 (x0,5): вид снизу, О - основания бокалов-модулей; с. Багаевка, нижний маастрихт.

Фиг. 2. *Communitectum plurifossatum* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2203-2204 (x0,5): 2а - сбоку, 2б - снизу, О - основания модулей; с. Нежекино, нижний маастрихт.

## Таблица XXX

Фиг. 1. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/515 (x1): (саратовская группа); 1а - внешний вид, 1б - продольный разрез, Р - парагастр, hh - продольные каналы; г. Саратов, кампан.

Фиг. 2. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/2352 (x1): (саратовская группа); 2а - внешний вид, 2б - продольный разрез; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/2304 (x1): (ульяновская группа); стержень и ризоиды, R - ризоиды; с. Шиловка, нижний кампан.

Фиг. 4. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/468 (x1): (ульяновская группа); стержень и бокал; с. Языково, нижний кампан.

Фиг. 5. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/479 (x1): (ульяновская группа); 5а, 5б - вид с противоположных сторон; с. Языково, нижний кампан.

Фиг. 6. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/2483 (x1): (донская группа); внешний вид; с. Косолаповка, нижний кампан.

Фиг. 7. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/1241 (x1): (донская группа); внешний вид; с. Белогорское, нижний кампан.

Фиг. 8. *Rhizopoterion cervicornе* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/2737 (x1): соотношения скульптуры стержня и бокала; г. Саратов, нижний кампан.

### Таблица XXXI

Фиг. 1. *Rhizopoterion cervicornе* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/1241 (x1): система ризоидов, снизу; с. Белогорское, нижний кампан.

Фиг. 2. *Rhizopoterion cervicornе* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/1969 (x1): система ризоидов, снизу; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 3. *Rhizopoterion cervicornе* (Goldf.); (x1): по И.Ф. Синцову (1872), внешний вид, г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 4. *Rhizopoterion interruptum* (Eichw.); экз. СГУ, № 121/1366 (x1): внешний вид, п. Красный Текстильщик, нижний сантон.

Фиг. 5. *Rhizopoterion interruptum* (Eichw.); экз. СГУ, № 121/504 (x1): внешний вид, п. Красный Шадым, нижний сантон.

Фиг. 6. *Rhizopoterion fungiforme* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/615 (x0,5): вид сверху; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 7. *Rhizopoterion imucalix* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/65 (x0,5): продольное сечение; с. Росташево, нижний кампан.

Фиг. 8. *Rhizopoterion supralicharevi* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1967 (x1): внешний вид, г. Саратов, нижний маастрихт.

Фиг. 9. *Rhizopoterion supralicharevi* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1969 (x1): внешний вид, выражен центральный бугорок базалиса; г. Саратов, нижний маастрихт.

### Таблица XXXII

Фиг. 1. *Rhizopoterion solumiforme* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1368 (x1): 1а - внешний вид, 1б - продольный разрез, hh - продольные каналы; п. Красный Текстильщик, нижний сантон.

Фиг. 2. *Rhizopoterion solumiforme* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2635 (x1): внешний вид лимонитизированного скелета; Саратовское Правобережье, нижний сантон.

Фиг. 3. *Rhizopoterion santonicum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1096 (x1): 3а, 3б - с противоположных сторон, 3в, 3г - продольное сечение, S - стержень; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Rhizopoterion cochlear* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/681 (x1): 4а, 4б - вид с противоположных сторон, S - стержень; с. Нижняя Банновка, нижний сантон.

### Таблица XXXIII

Фиг. 1. *Schizorabdus lybicus* Zittel; экз. СГУ, № 121/2077 (x1): продольный разрез, rh - поперечные каналы, hh - продольные каналы; х. Сулин, маастрихт.

Фиг. 2. *Schizorabdus lybicus* Zittel; экз. СГУ, № 121/1156 (x1): 2а, 2б - вид с противоположных сторон; б. Бгяды-Сай, маастрихт.

Фиг. 3. *Schizorabdus khmilevskiy* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1921 (x1): 3а - внешний вид, 3б - продольный разрез, х. Туроверов-Глубокинский, маастрихт.

Фиг. 4. *Schizorabdus varifolium* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1978 (x1): 4а - продольный разрез, 4б - сверху, 4в - снизу, rh - поперечные и hh - продольные каналы; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 5. *Columelloculus triuterus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2009 (x1): продольное сечение, O - оскулом, subo - сателлиты; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 6. *Ramefossa multilinea* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1161-1 (x1): 6а - внешний вид, 6б - продольное сечение, hh - продольные каналы; г. Саратов, сантон.

Фиг. 7. *Ramefossa tenuireducta* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1961 (x1): 7а - внешний вид, 7б - продольное сечение; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 8. *Ramefossa tarda* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1750 (x1): 8а - внешний вид, 8б - продольное сечение; г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 9. *Ramefossa calamus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1601 (x1): внешний вид, г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 10. *Ramefossa calamus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1637 (x1): внешний вид, г. Саратов, нижний сантон.

### Таблица XXXIV

Фиг. 1. *Vanistirps semifera* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1418 (x1): 1а - внешний вид, 1б - продольное сечение, hh - продольные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Vanistirps caecitergum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1179 (x1): 2a - внешний вид, 2б - продольное сечение, hh - продольные каналы; г. Саратов, сантон.

Фиг. 3. *Sororistirps rara* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/856 (x1): 3a - внешний вид, 3б - продольный разрез, ph - поперечные, hh - продольные и ps - паренхимальные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 4. *Sororistirps radiata* (Mantell); экз. СГУ, № 121/1414 (x1): 4a - внешний вид, 4б - продольный разрез, ph - поперечные и hh - продольные каналы; г. Саратов, сантон.

### Таблица XXXV

Фиг. 1. *Sororistirps tubiformis* (Schram.); экз. СГУ, № 121/2340 (x0,5): внешний вид, с. Шиловка, нижний кампан.

Фиг. 2. *Sororistirps tubiformis* (Schram.); экз. СГУ, № 121/2319 (x0,5): внешний вид, с. Шиловка, нижний кампан.

Фиг. 3. *Sororistirps tubiformis* (Schram.); экз. СГУ, № 121/448 (x0,5): 3a - внешний вид, 3б - продольное сечение верхней части бокала; с. Шиловка, нижний кампан.

Фиг. 4. *Sororistirps pertusa* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1818 (x1): 4a - внешний вид, 4б - продольный разрез, ah - апохеты и hh - продольные каналы; с. Карамышка, нижний сантон.

Фиг. 5. *Sororistirps oblongua* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/2065 (x1): продольное сечение, г. Саратов, нижний кампан.

Фиг. 6. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/2738 (x0,5): бокал лежит возле ризоидов; ба, бб - с противоположных сторон, O - оскулом, R - ризоиды, S - стержень; г. Саратов, нижний кампан.

### Таблица XXXVI

Фиг. 1. *Sororistirps radiata* (Mantell); экз. СГУ, № 121/2628 (x1): три оскулома, образованные при неоднократной регенерации бокала; 1a, 1б - с противоположных сторон, 1в - сверху, O<sub>1</sub>, O<sub>2</sub>, O<sub>3</sub> - оскуломы; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 2. *Seliscothion incrassata* (Roem.); экз. СГУ, № 121/2092 (x0,75): сбоку, прикрепление демоспонгий к плоским фрагментам скелета гексактинеллид; г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. Раковина *Ostrea semiplana* (Sow.) на плоском фрагменте лопасти *Guettardiscurphia* sp. ind.; экз. СГУ, № 121/1506 (x1): вид сверху; г. Саратов, сантон.

Фиг. 4. *Cephalites* sp. ind.; экз. СГУ, № 121/2434 (x1): продольное сечение, камеры гастро-хен в фосфатизированном скелете губки; с. Меловатка, нижний сантон.

### Таблица XXXVII

Рис. 1. *Cephalites* (*Cephalites*) *dubius* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/275 (x1): внешний вид, г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 2. *Cephalites* (*Cephalites*) *costatus* sp. nov.; паратип, экз. СГУ, № 121/1070 (x1): продольный разрез бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 3. *Cephalites* (*Cephalites*) *compresus* Smith; экз. СГУ, № 121/1080 (x1): 3a - общий вид, 3б - продольный разрез бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 4. *Cephalites* (*Cephalites*) *compresus* Smith; экз. СГУ, № 121/173 (x1): 4a, 4б - строение ризоидов, внутри - прозопора; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 5. *Cephalites* (*Cephalites*) *capitatus* Smith; экз. СГУ, № 121/1165 (x1): 5a - сбоку, 5б - продольное сечение, ризоиды выше основания бокала; с. Пады, нижний сантон.

Рис. 6. *Cephalites* (*Cephalites*) *capitatus* Smith; экз. СГУ, № 121/176 (x1): сбоку, ризоиды расположены в основании бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 7. *Cephalites* (*Cephalites*) *alternans* Smith; экз. СГУ, № 121/142 (x1): 7a - сбоку; 7б - продольный разрез бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 8. *Cephalites* (*Cephalites*) *subtilis* sp. nov.; паратип, экз. СГУ, № 121/1097 (x1): продольный разрез бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 9. *Cephalites* (*Cephalites*) *subtilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/447 (x1): продольный разрез бокала; Самарская область, с. Климовка, нижний сантон.

Рис. 10. *Cephalites* Smith, 1848; экз. СГУ № 121/191 (x1): ирригационная система: 10a - продольное, 10б - поперечное сечение стенки; ah - апохеты, ph - прозохеты; г. Саратов, нижний сантон.

### Таблица XXXVIII

Рис. 1. *Microblastium latisubsculum* sp. nov.; паратип, экз. СГУ, № 121/2231 (x1): внешний вид, R - ризоиды; с. Багаевка, нижний сантон.

Рис. 2. *Microblastium latisubsculum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/301 (x1): продольное сечение бокала; R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 3. *Microblastium rapticicalix* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/839 (x1): внешний вид, в основании - мелкие ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 4. *Microblastium rapticicalix* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1321 (x1): продольное сечение бокала, вырос в основании парагастра; с. Нижняя Банновка, сантон.

Рис. 5. *Microblastium lareginaceus* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2367 (x1): 5a - внешний вид, 5б - продольное сечение бокала; с. Бельские, нижний сантон.

Рис. 6. *Microblastium cylindratum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1615 (x1): внешний вид, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 7. *Microblastium cylindratum* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1831 (x1): продольное сечение, «зрелая» особь; с. Карамышка, нижний сантон.

Рис. 8. *Microblastium cylindratum* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/693 (x1): продольное сечение стенки, «старческая» особь; с. Бельские, нижний сантон.

### Таблица XXXIX

Рис. 1. *Microblastium limatulum* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/48 (x1): 1a - внешний вид, 1б - продольное сечение бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 2. *Microblastium spinosum* (Sinzov); экз. СГУ, № 121/50 (x1): внешний вид, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 3. *Microblastium hyponomus*, sp. nov.; экз. СГУ, № 121/846 (x1): продольное сечение бокала, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 4. *Microblastium spinosum* (Sinzov); экз. СГУ, № 121/271 (x1): продольное сечение, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 5. *Microblastium* (Sinzov, 1872); (x1): схема расположения ризоидов на поверхности стенки бокала.

Рис. 6. *Microblastium* (Sinzov, 1872); (x1): схема: известные очертания прозопор.

Рис. 7. *Microblastium* (Sinzov, 1872); (x1): схема: продольное сечение стенки, строение каналов: ah - апохеты и ph - прозохеты;

Рис. 8. *Microblastium* (Sinzov, 1872); (x0,75); схема: распространенные очертания оскулома: 8a - субовальное, 8б - полигональное, 8в - субтреугольное.

### Таблица XL

Рис. 1. *Microblastium khokhlovi* sp. nov.; паратип, экз. СГУ, № 121/1943 (x1): 1a - внешний вид, 1б - продольное сечение, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 2. *Microblastium khokhlovi* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/618 (x1): продольное сечение бокала, R - ризоиды; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 3. *Naraeana* (*Naraeana*) *cylindrata* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1829 (x1): 3a - сбоку, 3б - продольное сечение; с. Карамышка, нижний сантон.

Рис. 4. *Naraeana* (*Rachyeana*) *fragmentalis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2100 (x1,5): фрагмент стенки и частичная реконструкция бокала; Саратов, нижний сантон.

Рис. 5. *Naraeana* (*Rachyeana*) *saipana* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1981 (x1,5): внешний вид и продольное сечение сектора стенки; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 6. *Naraeana* (*Naraeana*) *binidulus* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1148 (x1): 6a - внешний вид, 6б - продольное сечение; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 7. *Naraeana* (*Naraeana*) *striata* (Schram.); экз. СГУ, № 121/2136 (x1): 7a - общий вид, 7б - продольное сечение, R - ризоид-стержень; г. Саратов, нижний сантон.

### Таблица XLI

Рис. 1. *Naraeana* (*Naraeana*) *obliqua* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/952 (x1): внешний вид, п. Шиханы, нижний сантон.

Рис. 2. *Naraeana* (*Naraeana*) *obliqua* sp. nov.; экз. СГУ, № 1216/1941 (x1): внешний вид с выпуклой стороны; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 3. *Naraeana* (*Naraeana*) *obliqua* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1649 (x1): продольное сечение бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 4. *Naraeana* (*Naraeana*) *contradictoria* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/255 (x1): 4a, 4б - с противоположных сторон; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 5. *Naraeana* (*Naraeana*) *contradictoria* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/2396 (x1): продольное сечение бокала; с. Большой Мелик, нижний сантон.

Рис. 6. *Naraeana* (*Naraeana*) *compressa* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/657 (x1): 6a, 6б - с противоположных сторон, 6в - оскулом; с. Нижняя Банновка, нижний сантон.

Рис. 7. *Naraeana* (*Naraeana*) *plicatorpunctata* (Sinz.); экз. СГУ, № 121/1149 (x1): 7a - внешний вид, 7б - оскулом; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 8. *Naranea (Naranea) plicatopunctata* (Sinz.); экз. СГУ, № 121/90 (x1): очертания оскулома; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 9. *Naranea (Naranea) minutilis* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/129 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 10. *Naranea (Naranea) minutilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/1639 (x1): продольное сечение бокала; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 11. *Naranea (Naranea) minutilis* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/362 (x1): очертания оскулома; г. Саратов, нижний сантон.

### Таблица XLII

Рис. 1. *Rhizopoterion interruptum* (Eichw.); экз. СГУ, № 121/1366 (x1): 1а - внешний вид, 1б - продольное сечение скелета, hh - продольные и rh - поперечные каналы;

п. Красный Текстильщик, нижний сантон.

Рис. 2. *Rhizopoterion fungiforme* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/615 (x1): продольное сечение скелета; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 3. *Rhizopoterion fungiforme* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/140 (x1): вид сбоку; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 4. *Rhizopoterion santonicum* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/1096 (x1): внешний вид; г. Саратов, нижний сантон.

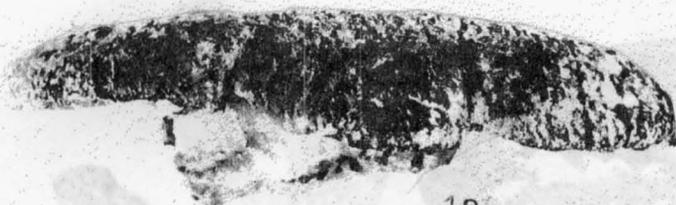
Рис. 5. *Rhizopoterion santonicum* sp. nov.; экз. СГУ, № 121/284 (x1): продольное сечение скелета; г. Саратов, нижний сантон.

Рис. 6. *Sororistrops rara* sp. nov.; голотип, экз. СГУ, № 121/856 (x1): ба - внешний вид, бб - продольное сечение, hh - продольные и rh - поперечные каналы; г. Саратов, нижний сантон.

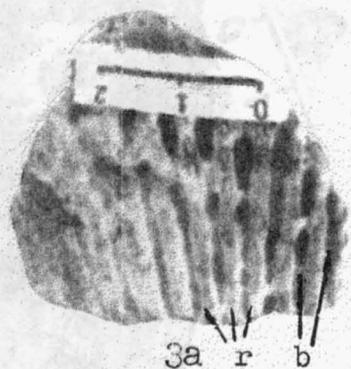
Рис. 7. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/515 (x1): 7а - внешний вид, 7б - продольное сечение, hh - продольные, rh - поперечные и ps - паренхимальные каналы; г. Саратов, кампан.

Рис. 8. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/1047 (x1): система ризоидов снизу, в породе; г. Саратов, кампан.

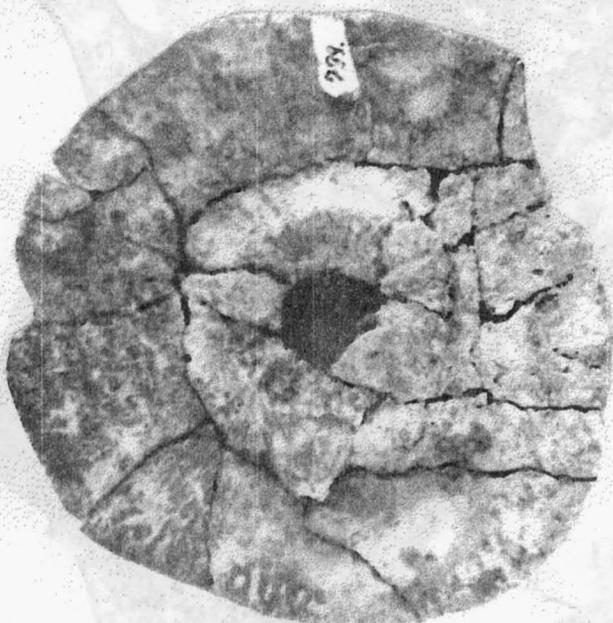
Рис. 9. *Rhizopoterion cervicorne* (Goldf.); экз. СГУ, № 121/1247 (x1): система ризоидов снизу, в породе; с. Белогорское, кампан.



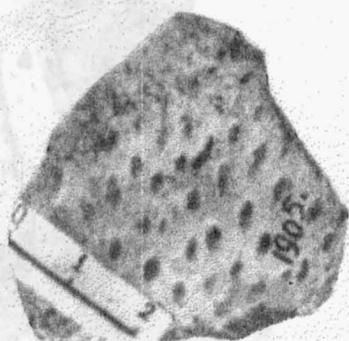
1a



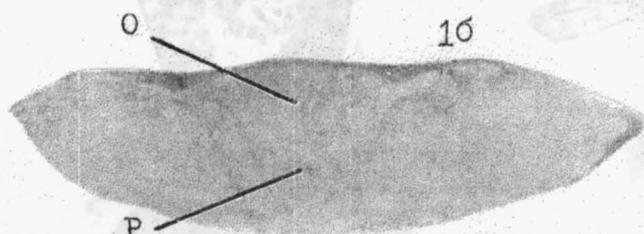
3a r b



1b



3b



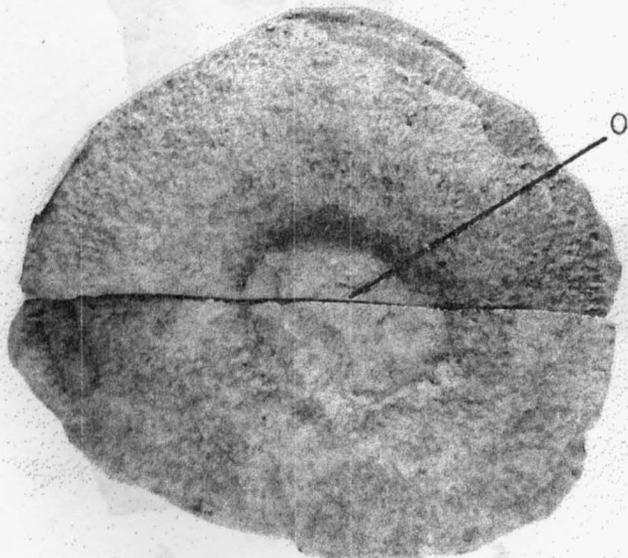
2a



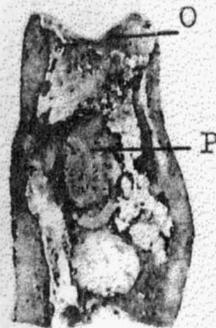
4a



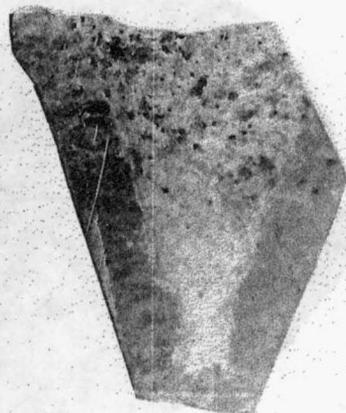
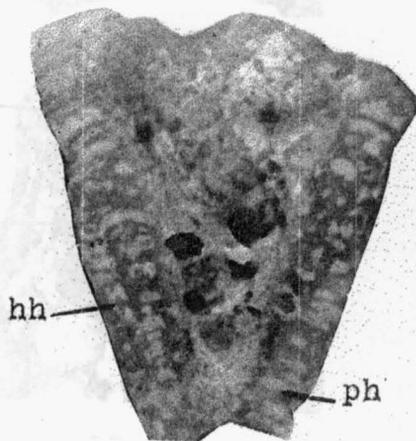
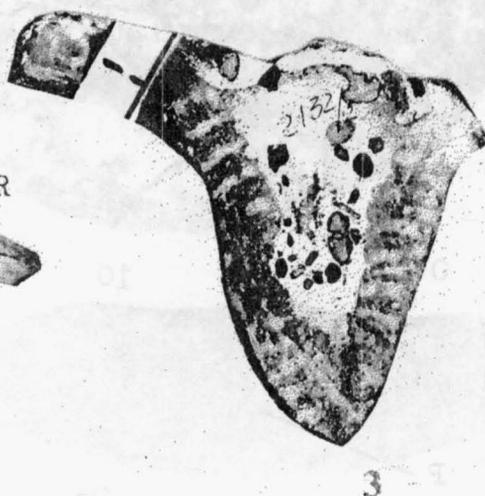
4b

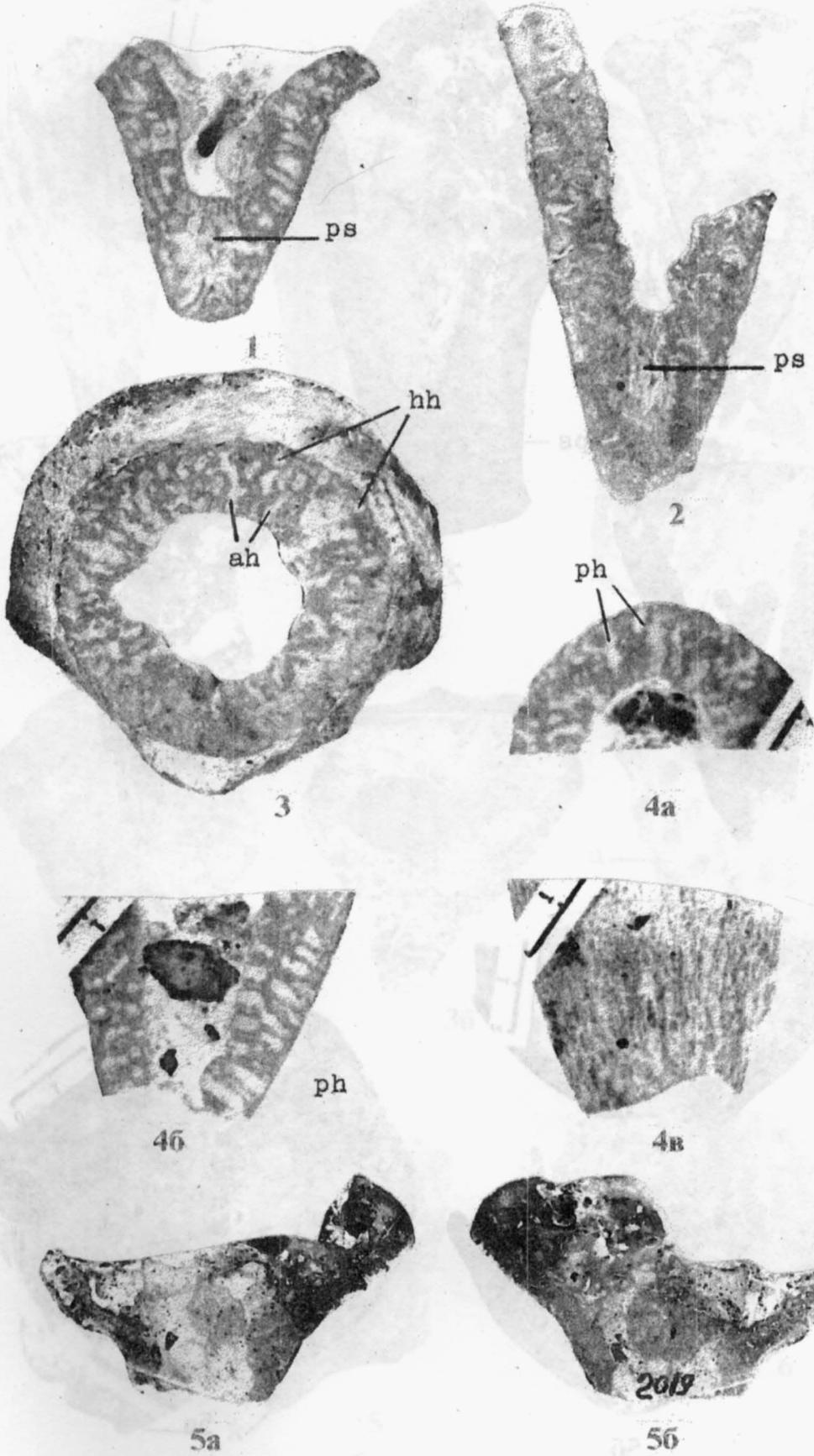


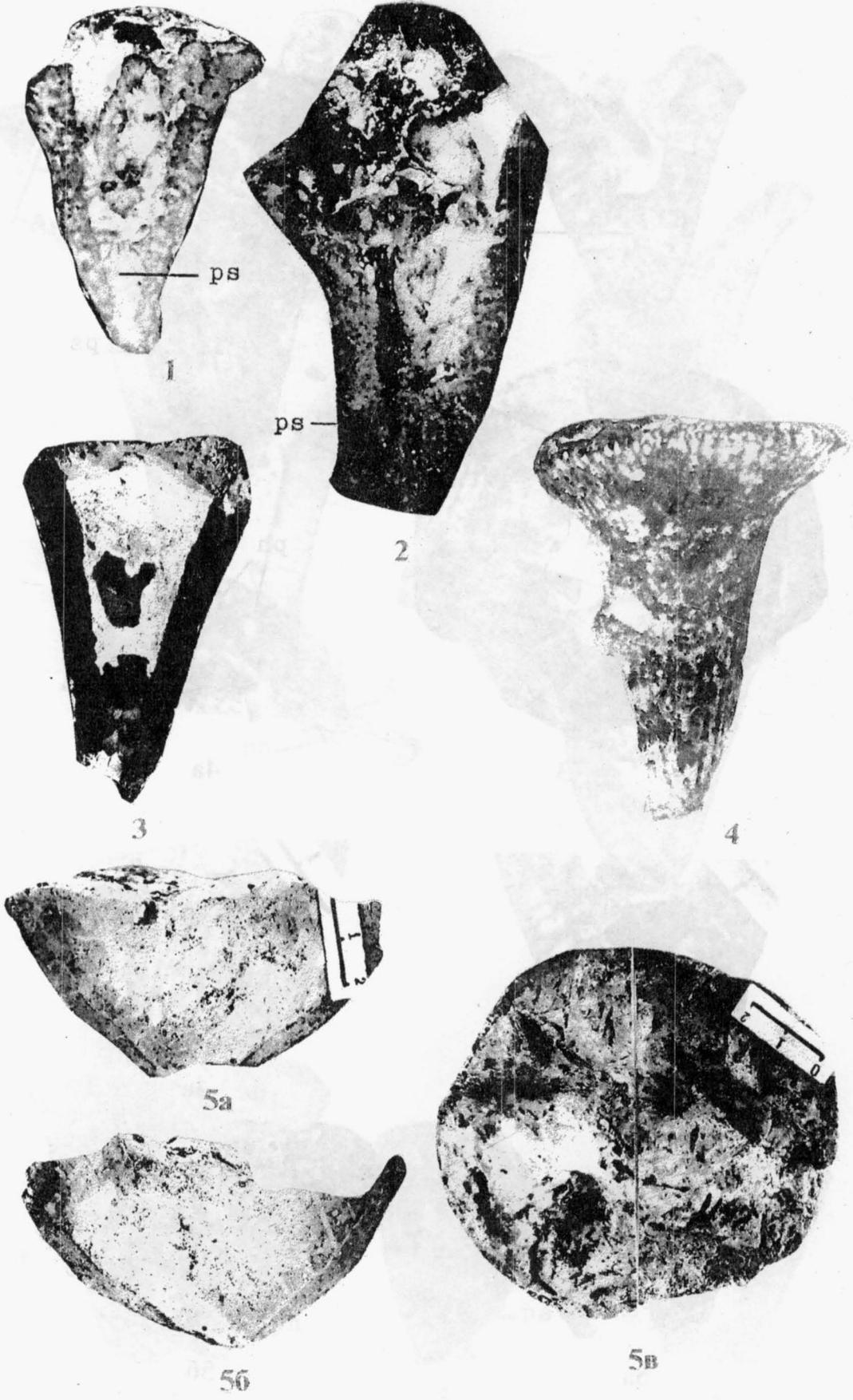
5a

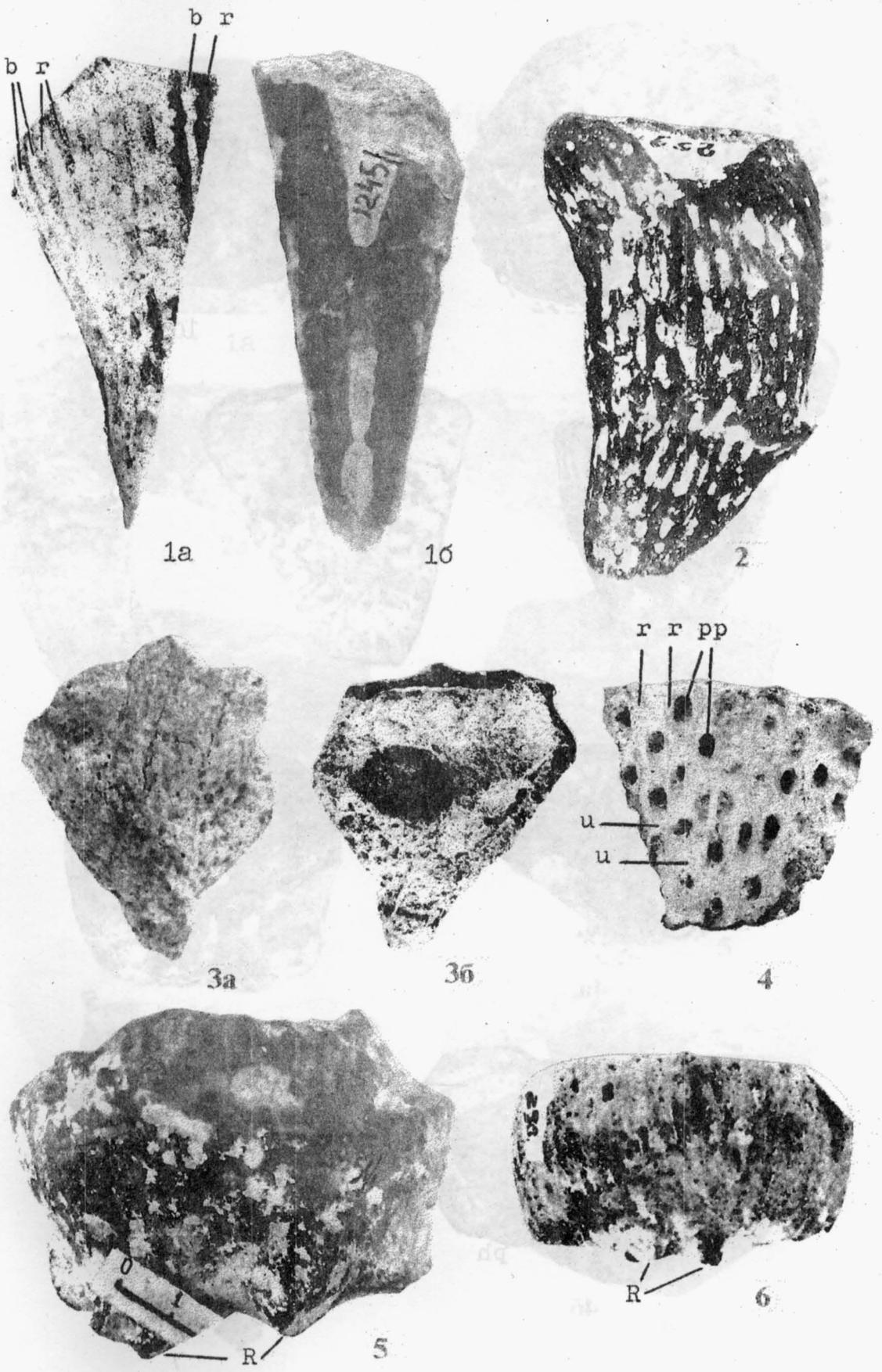


5b



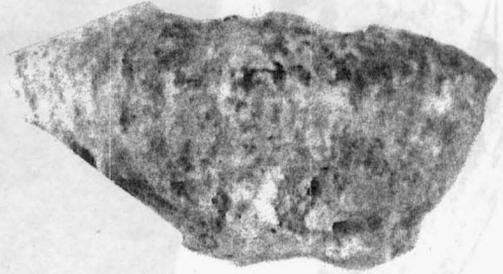








1a



1б



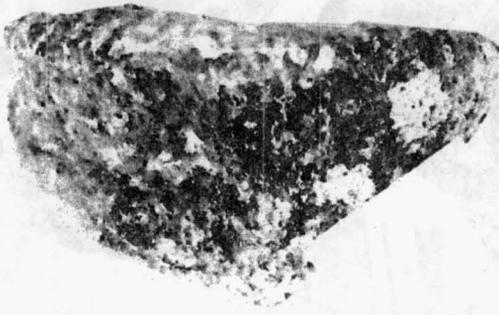
2



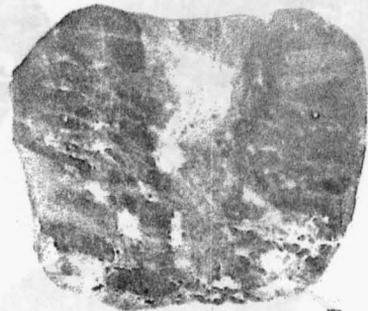
3



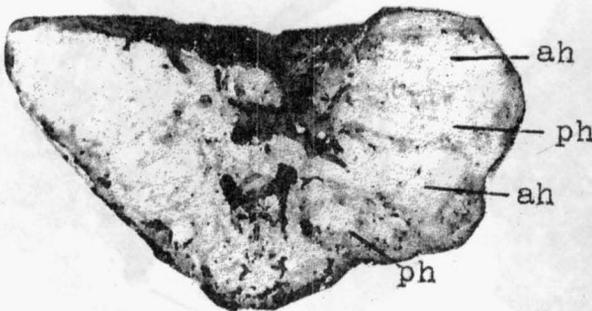
6



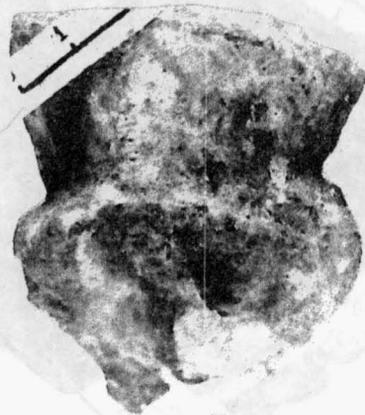
4a



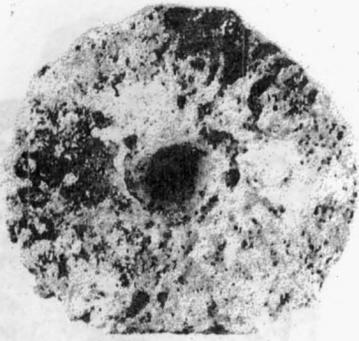
5



4б



7



1a



1b



2a



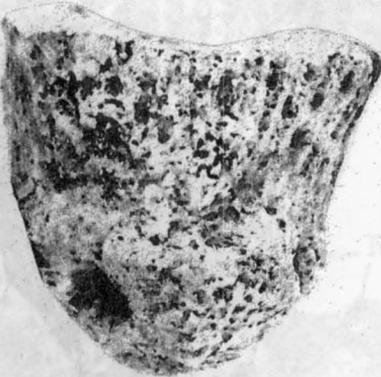
2b



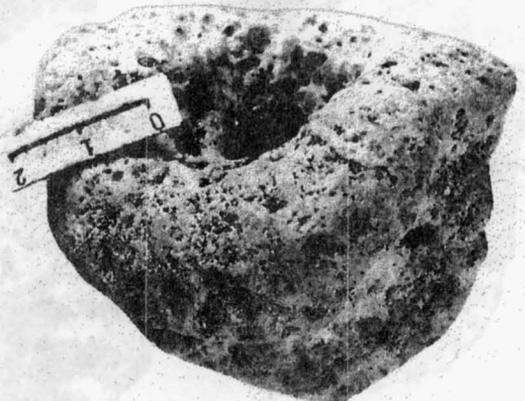
3



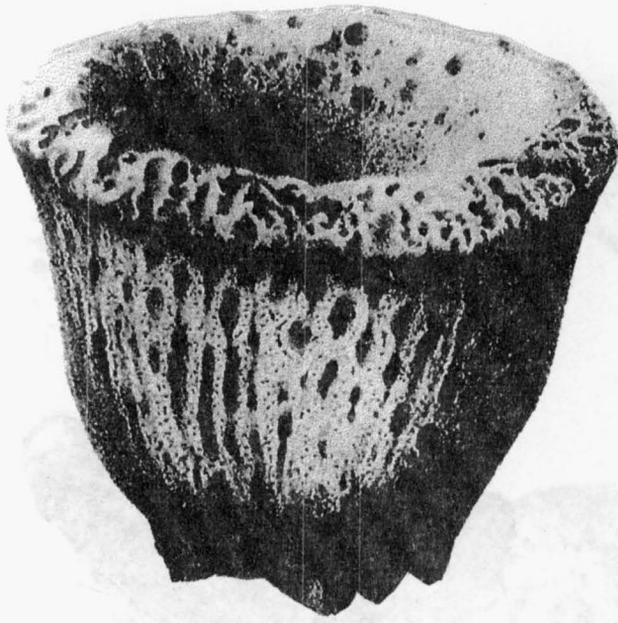
5



4



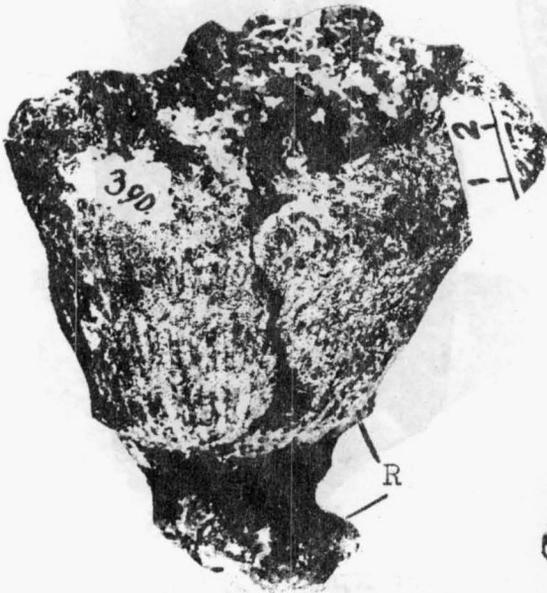
6



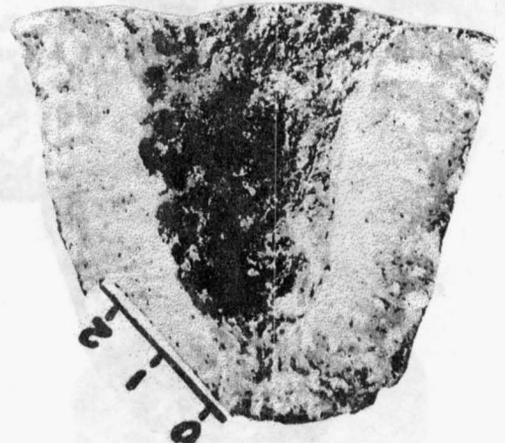
1



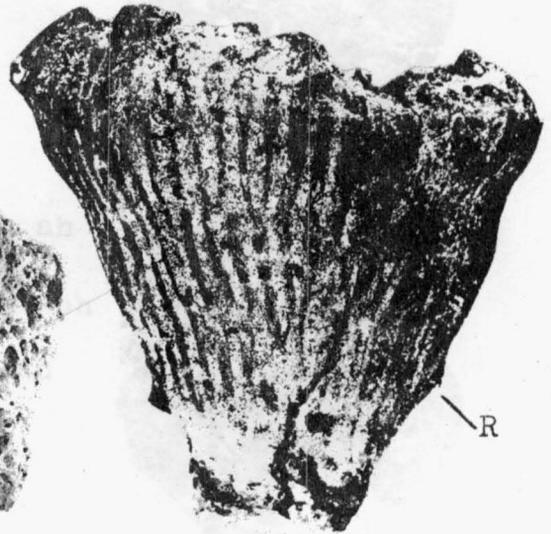
2



4a



3



4b



6



5



1a



2a



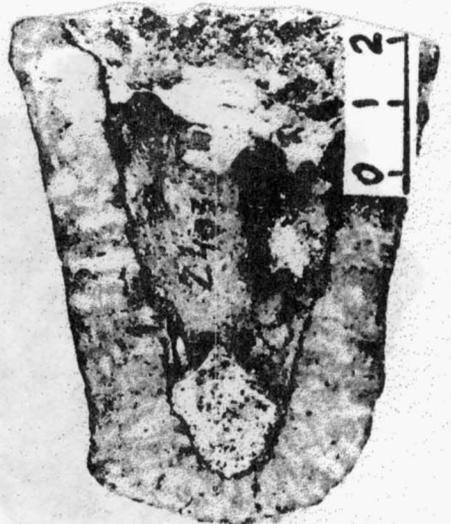
1b



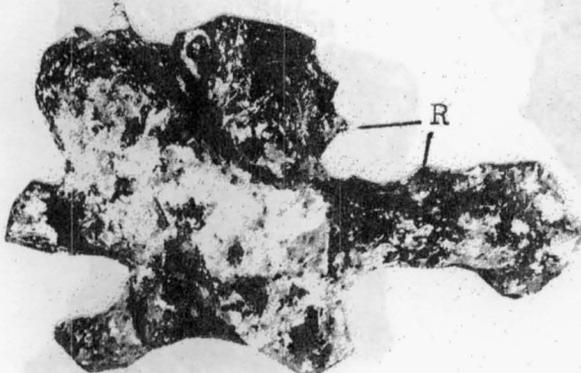
2b



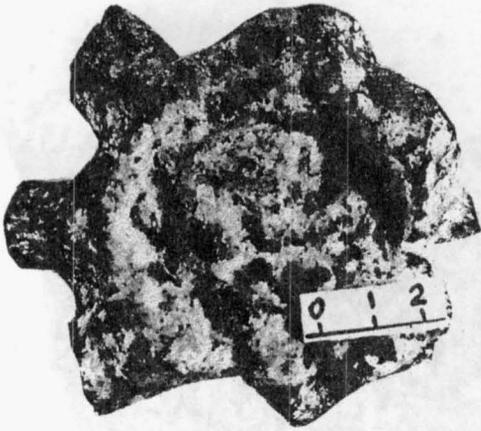
3



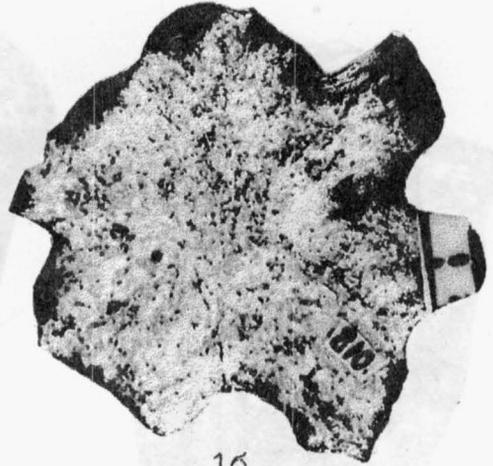
4



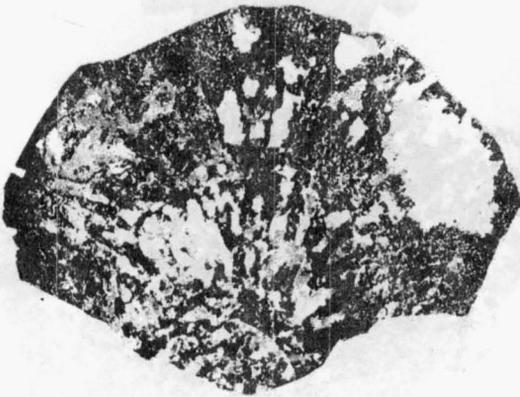
5



1a



1b



2a



2b



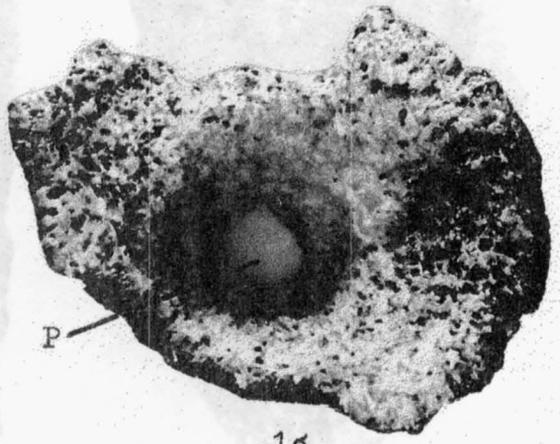
3



4

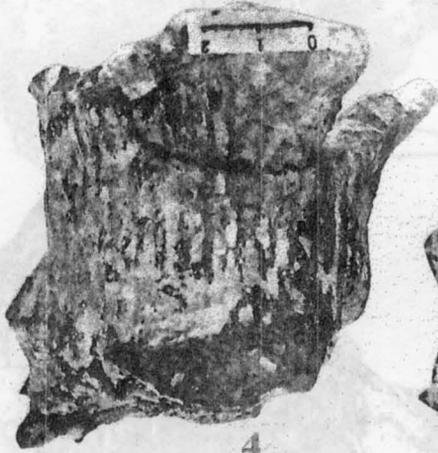


1a

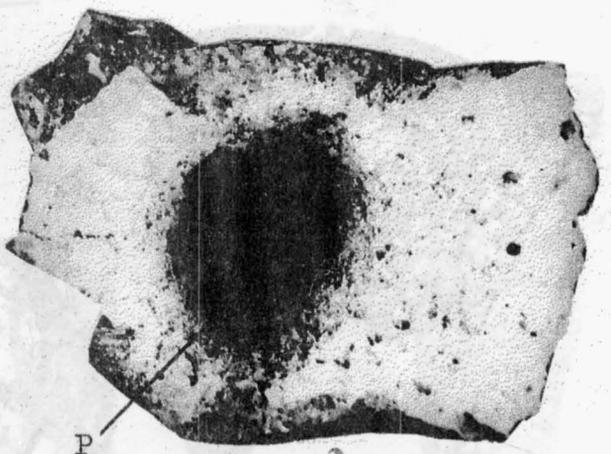


P

1b



4



P

2

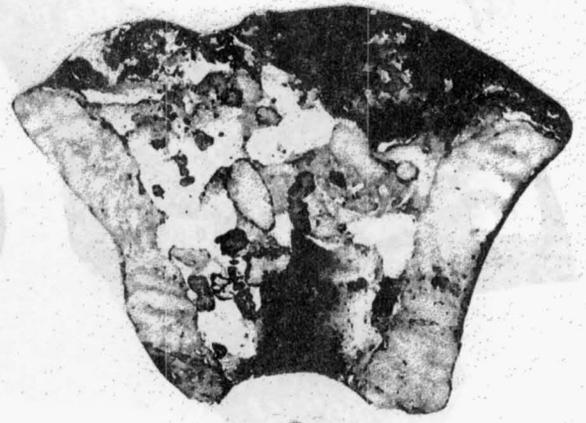


5a

R



5b



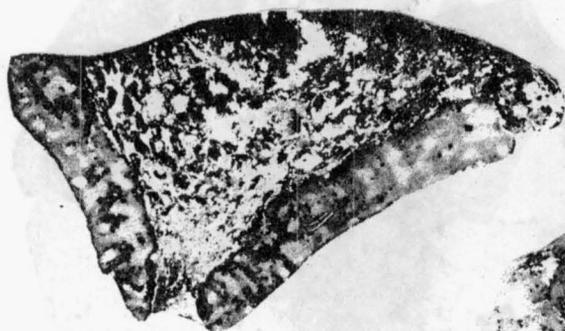
3



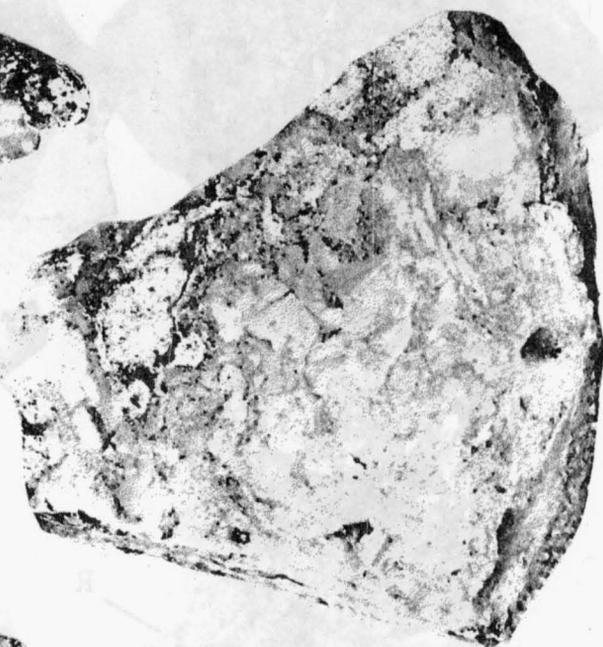
1a



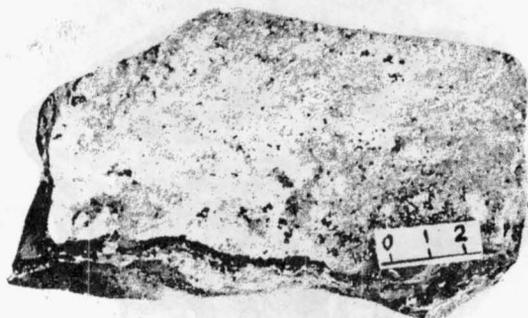
1б



2



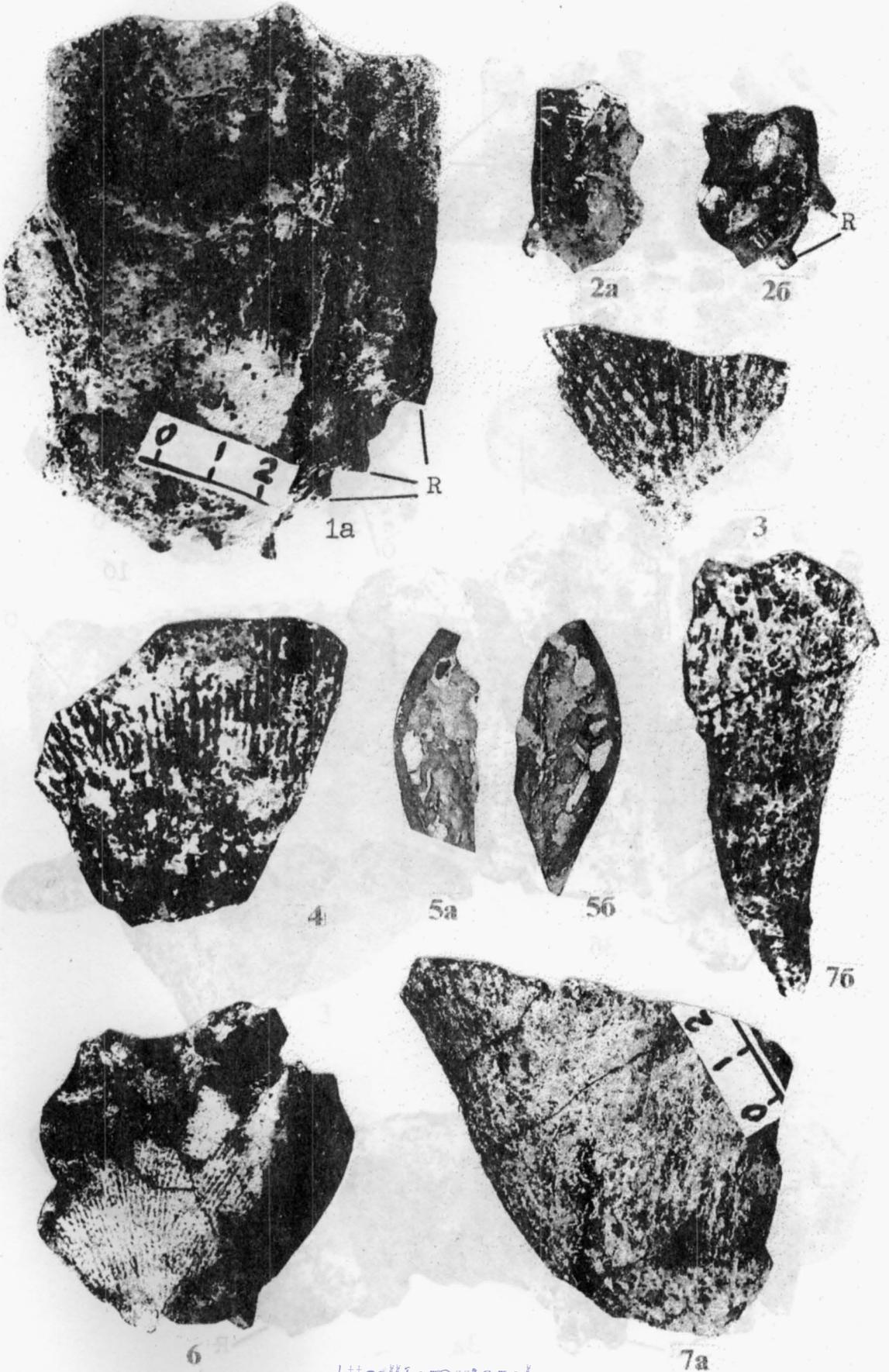
3a

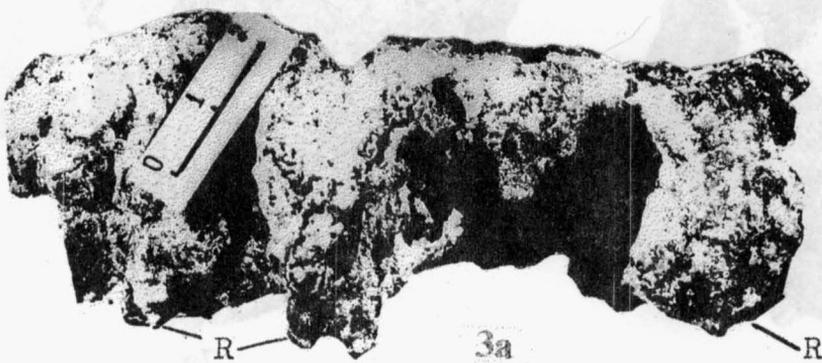
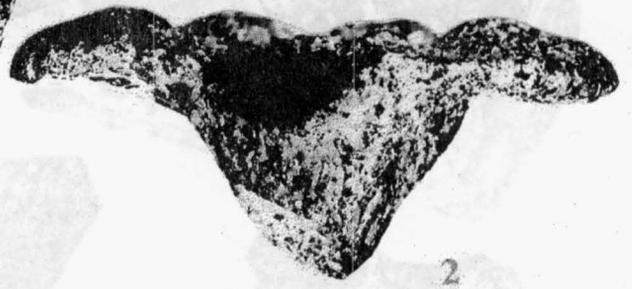
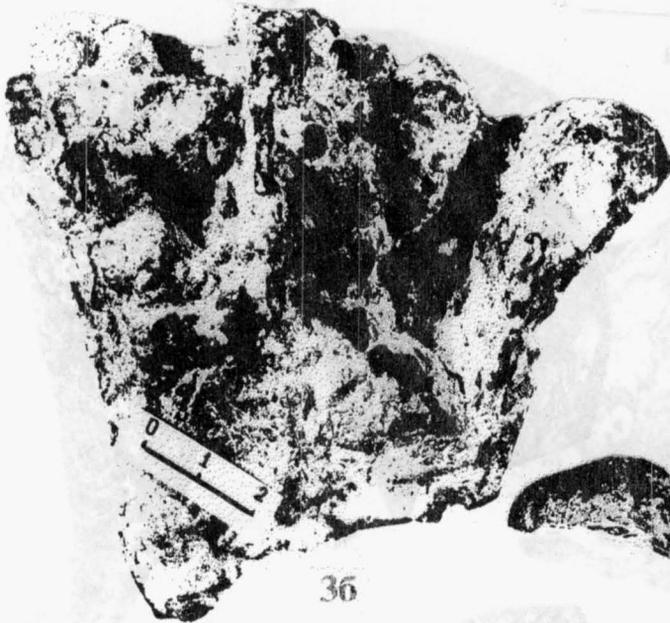
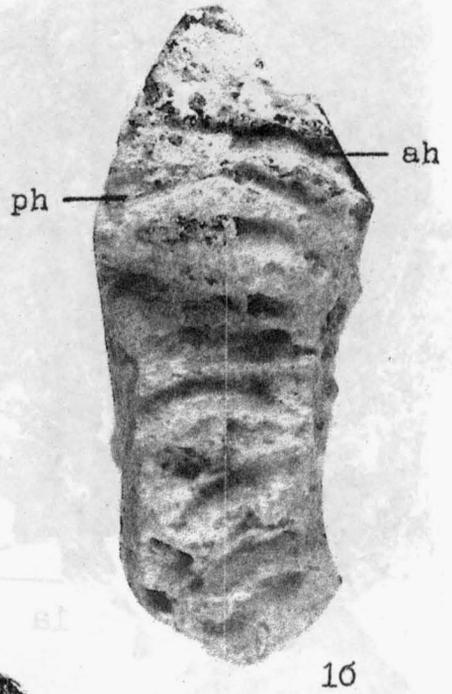
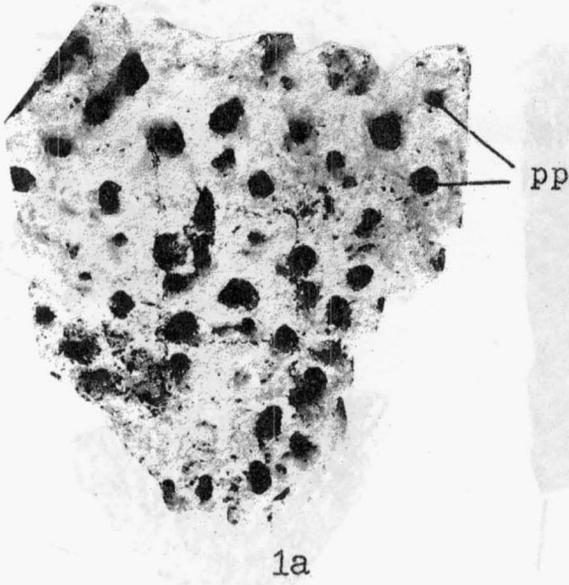


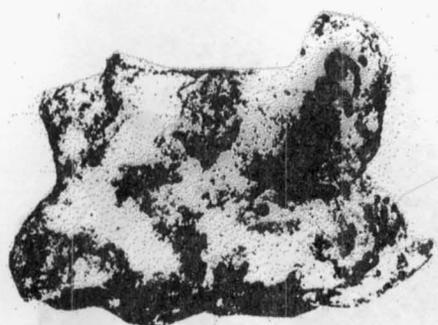
3б



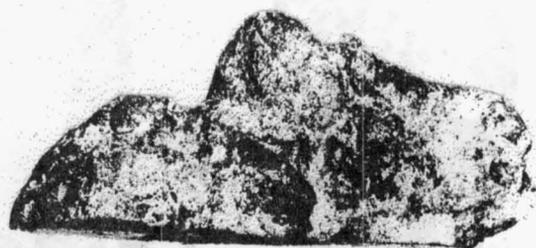
3в



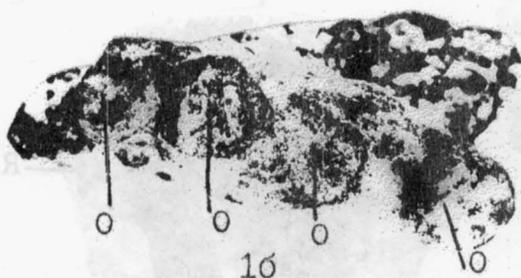




1a



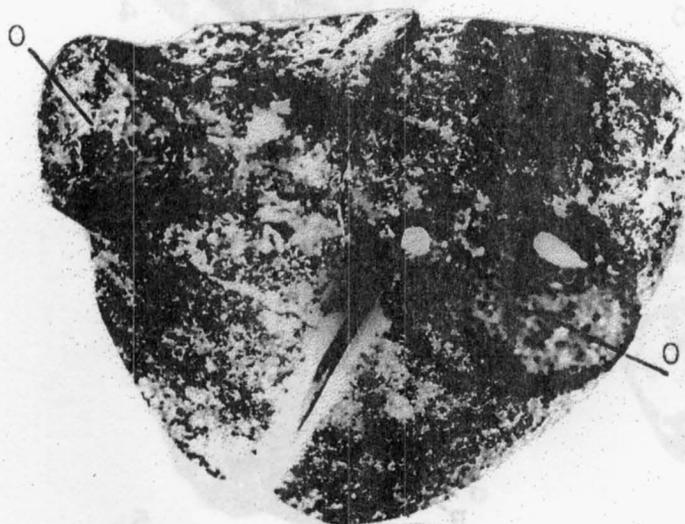
2a



1б



2б



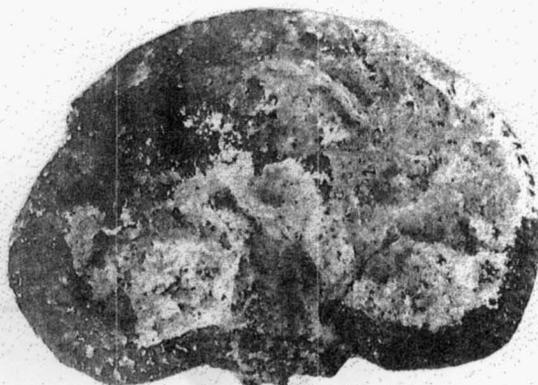
3



4



5б



5a



1a



1b



2a



2b



3a



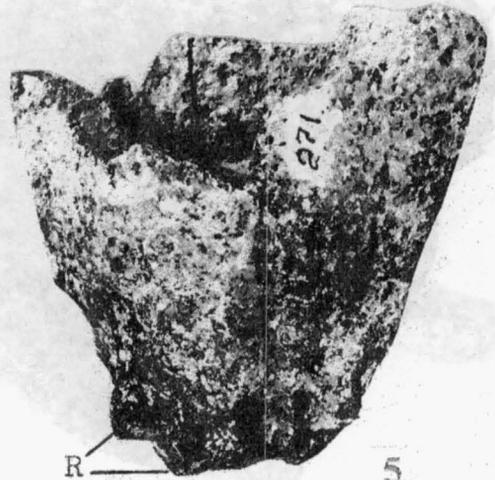
3b



4



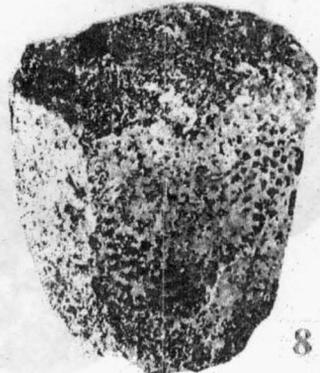
6



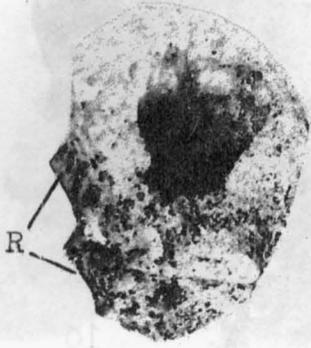
5



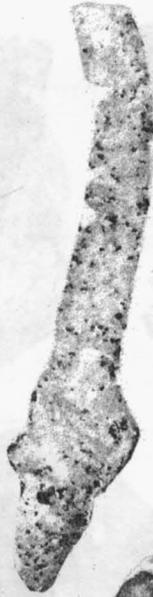
7



8



1



2



3



4



5



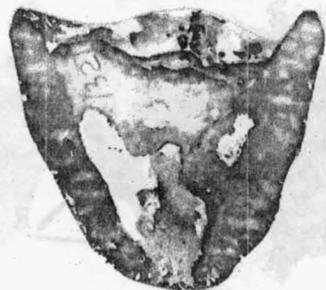
6



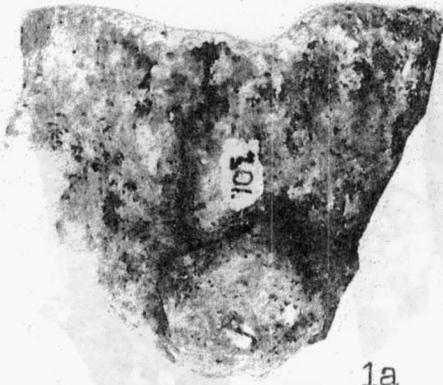
7



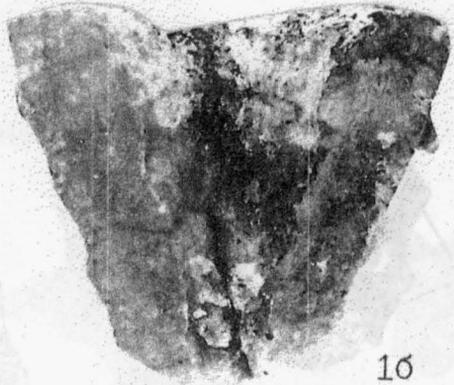
8



9



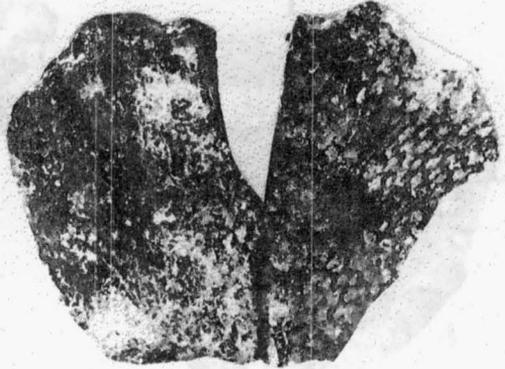
1a



1б



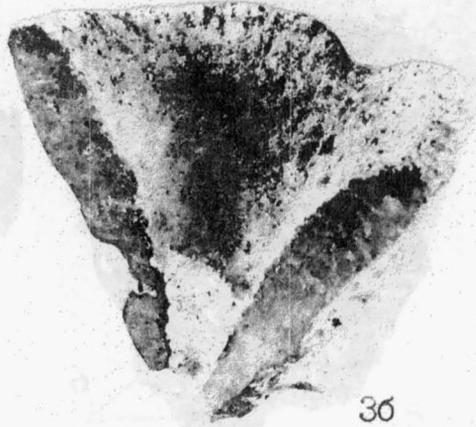
2a



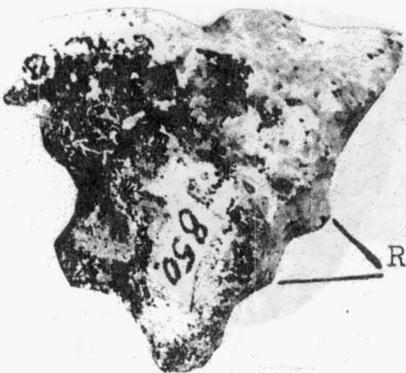
2б



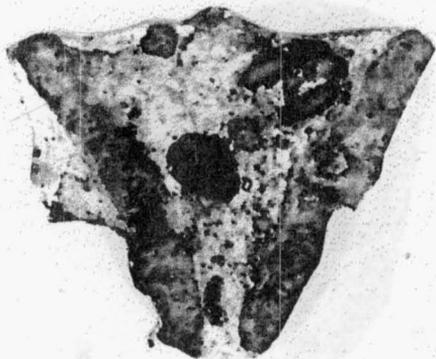
3a



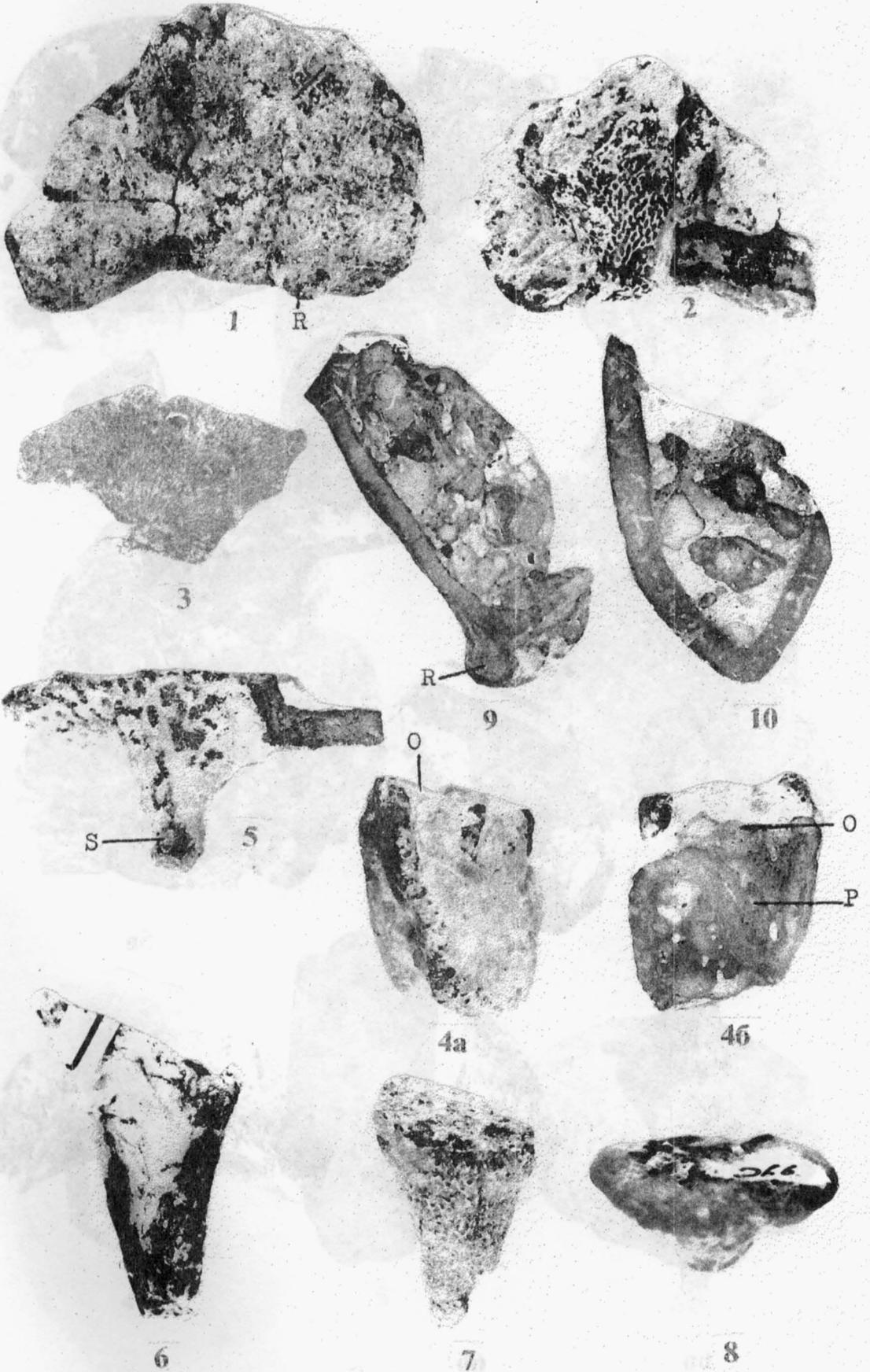
3б



4a



4б

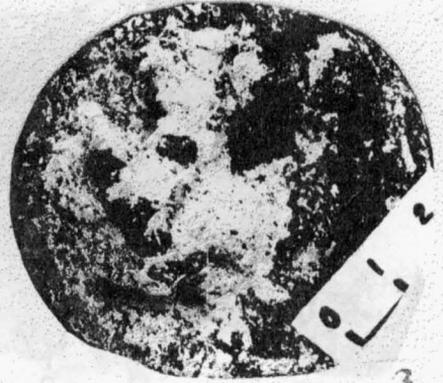




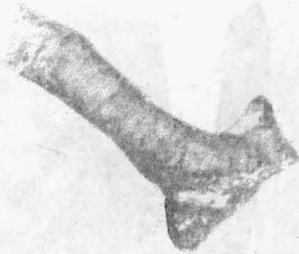
1



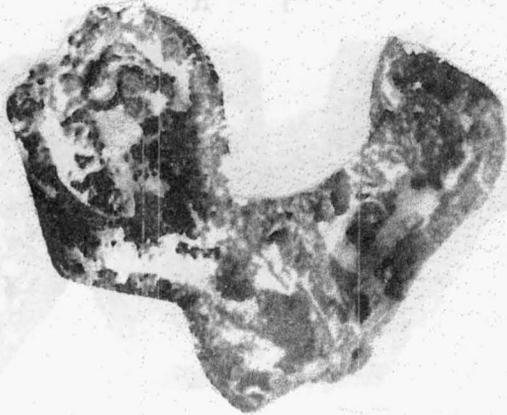
2



3



4



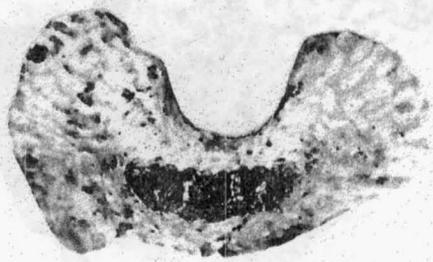
7



5a



5b



5b



6a



6b



6b



1



2a



2b



3a



3b



4



5



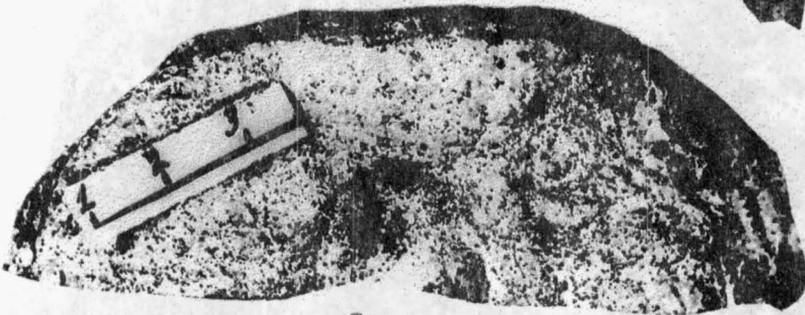
6



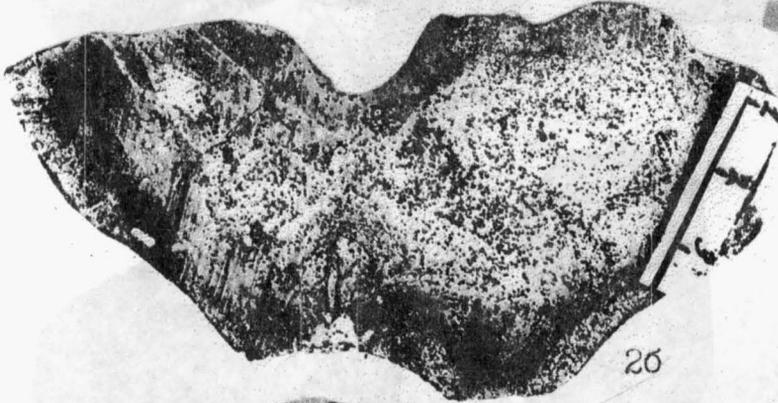
1a



1b



2a



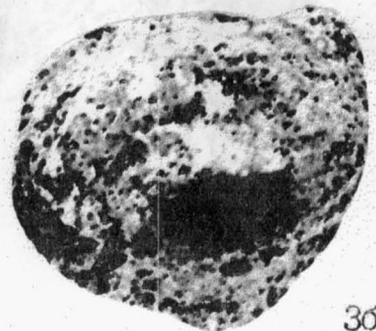
2b



4



3a



3b



1a



1b



1B



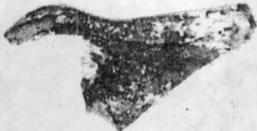
2a



2b



3



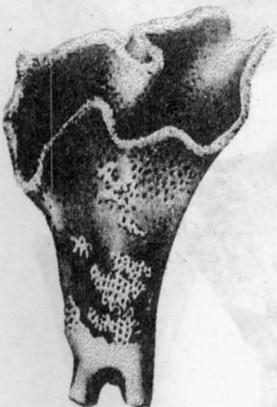
4



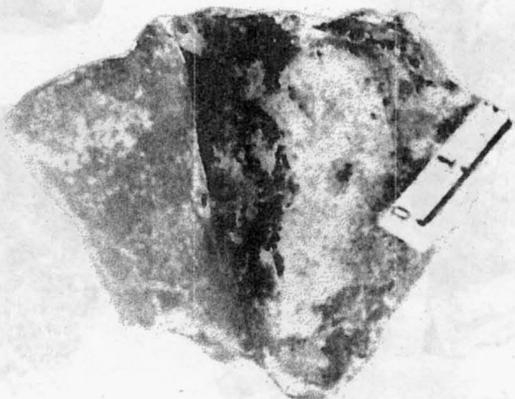
5a



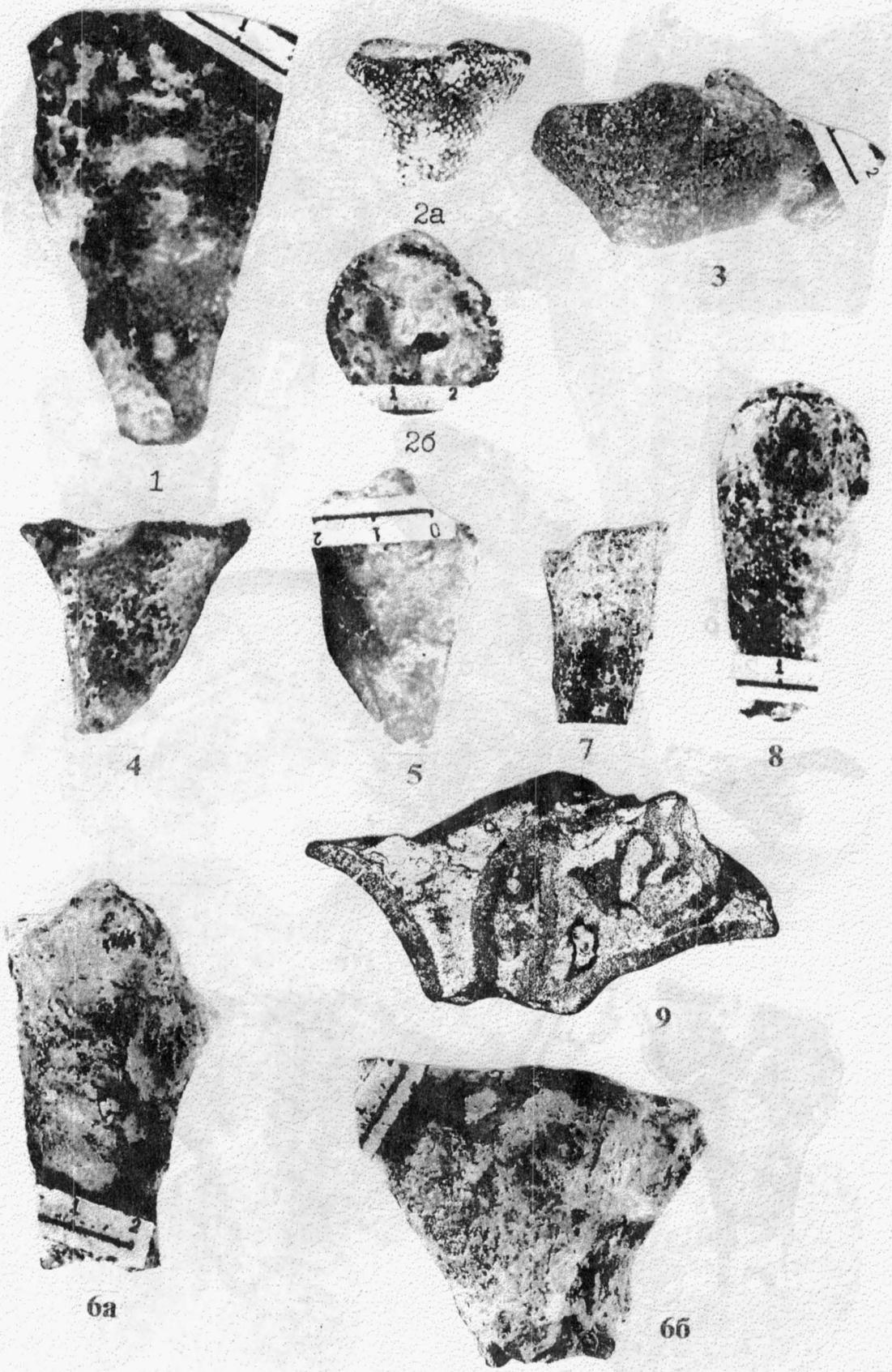
5b

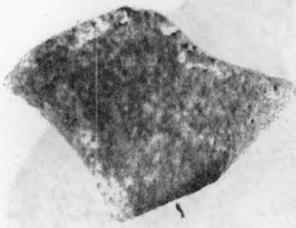


6

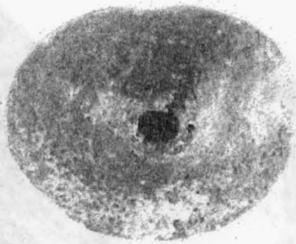


7

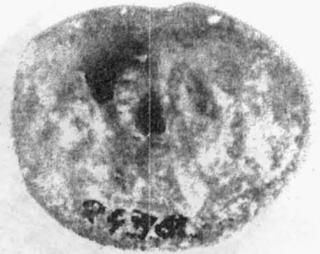




1а



1б



1в

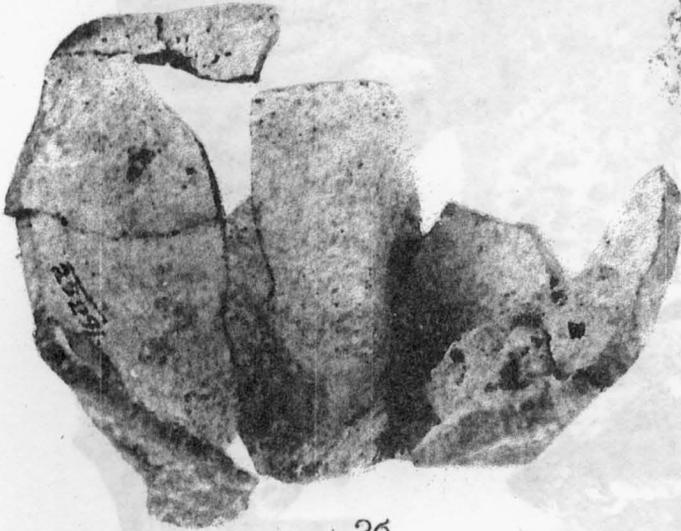


Р

2а



5



2б



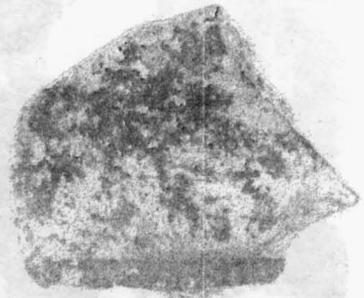
3



4а

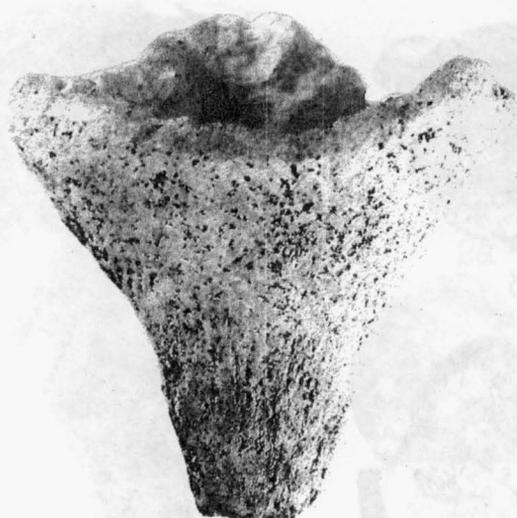


4б



6

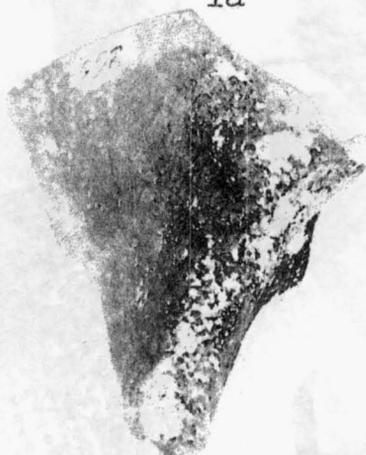
s



1a



1б



2a



2б



3a



4a



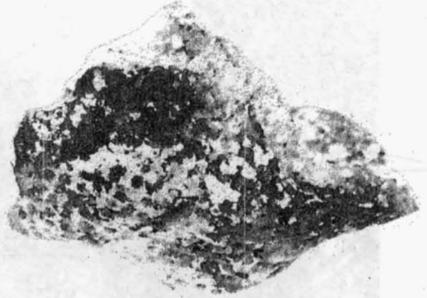
3б



4б



1



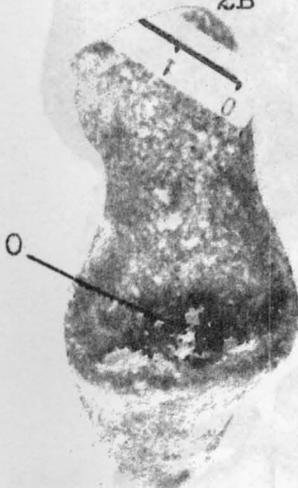
2a



2b



2c



3

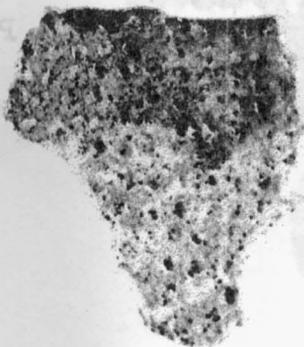


pp

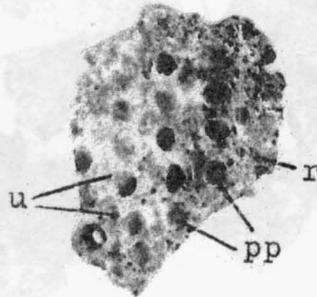
4a



4b



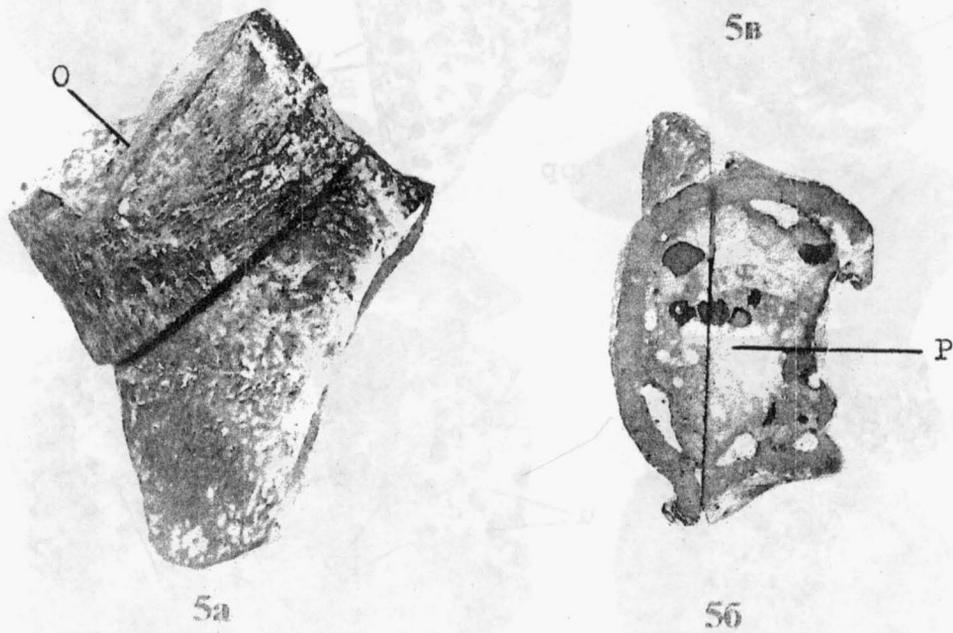
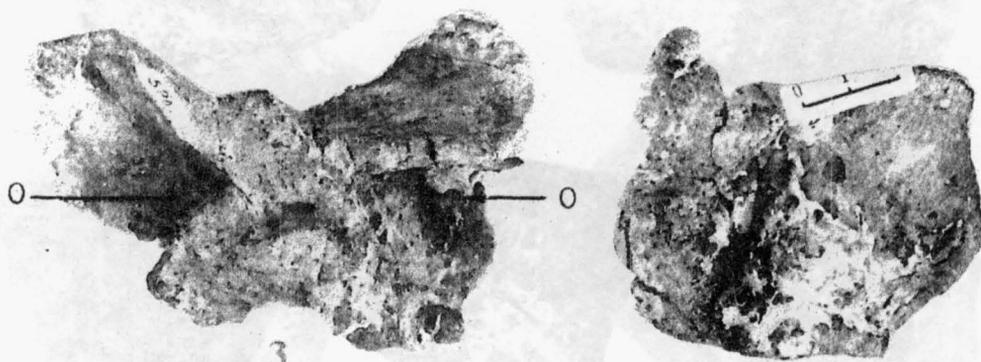
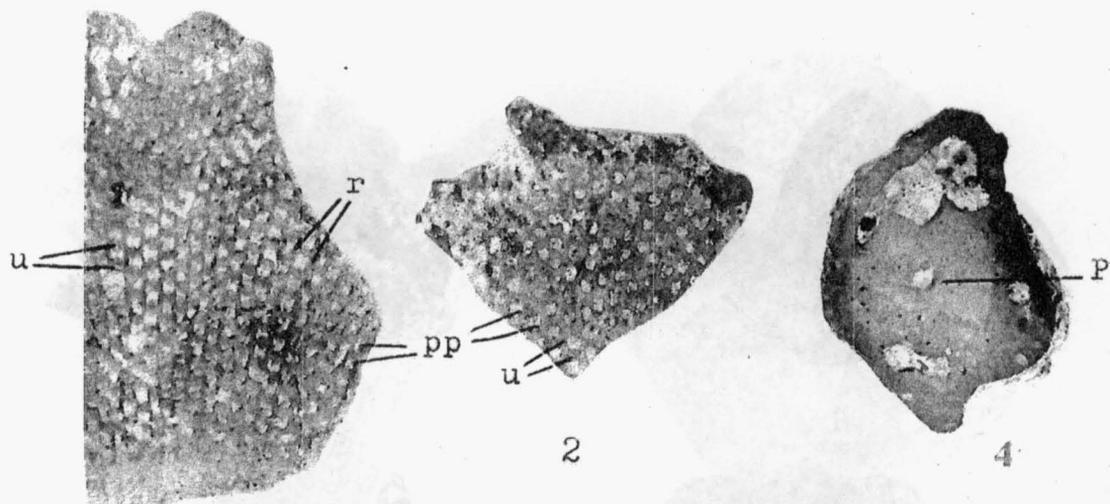
5

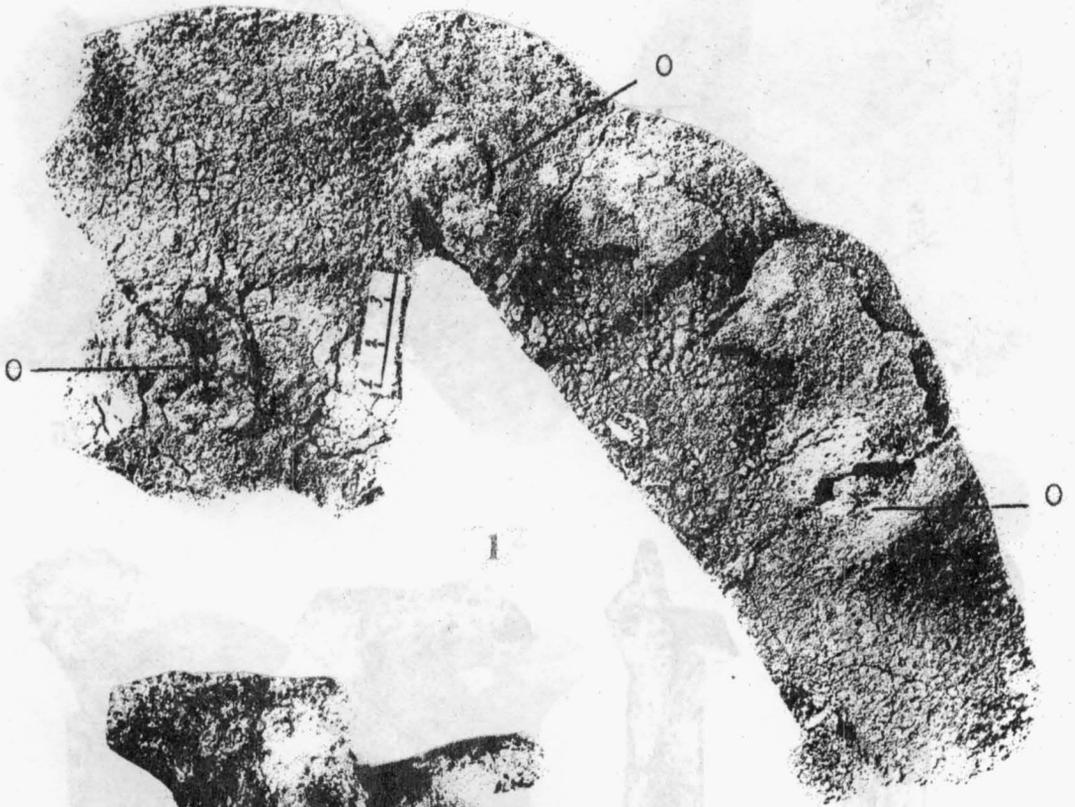


6a

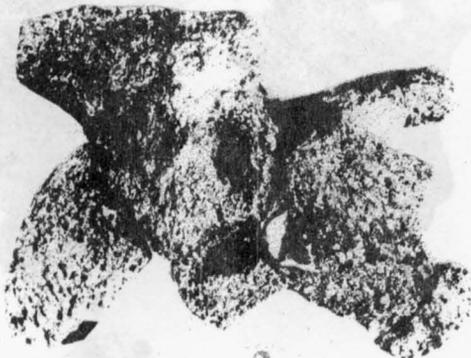


6b

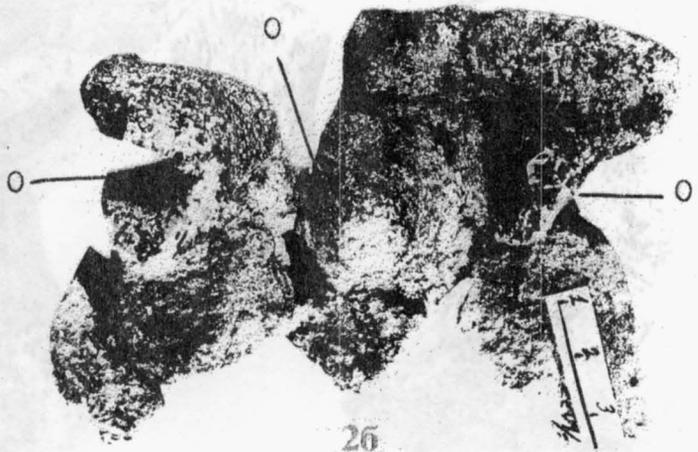




1



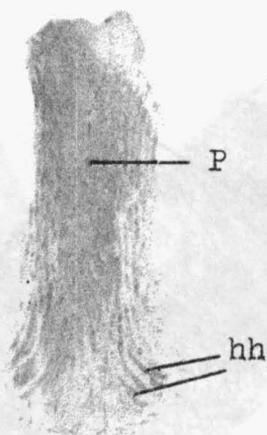
2a



26



1a



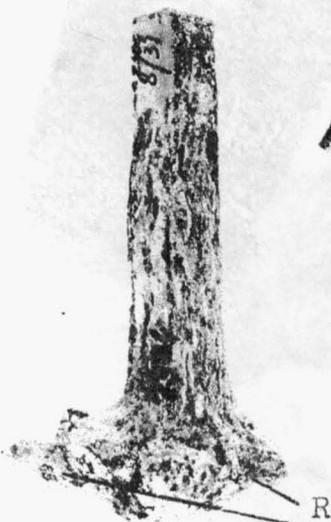
1б



2a



2б



3



4



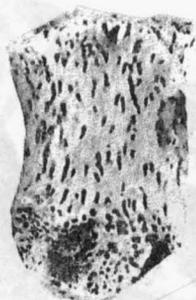
5a



5б



6



7



8



1



2



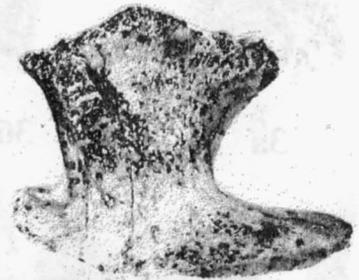
3



4



5



7



6



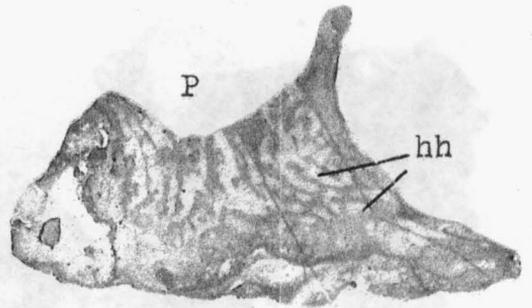
8



9



1a



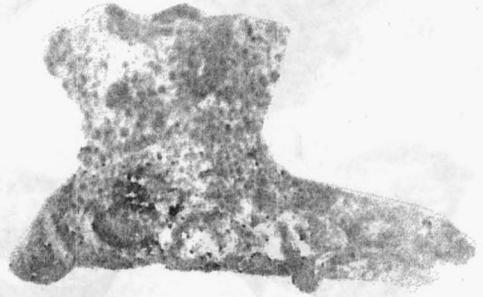
1б



3a



3б



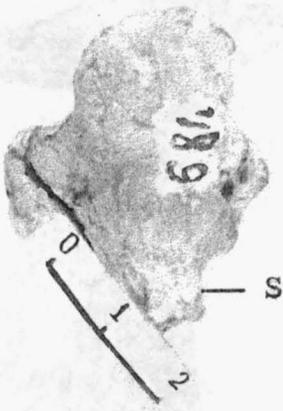
2



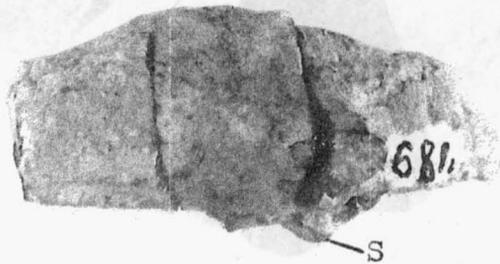
3в



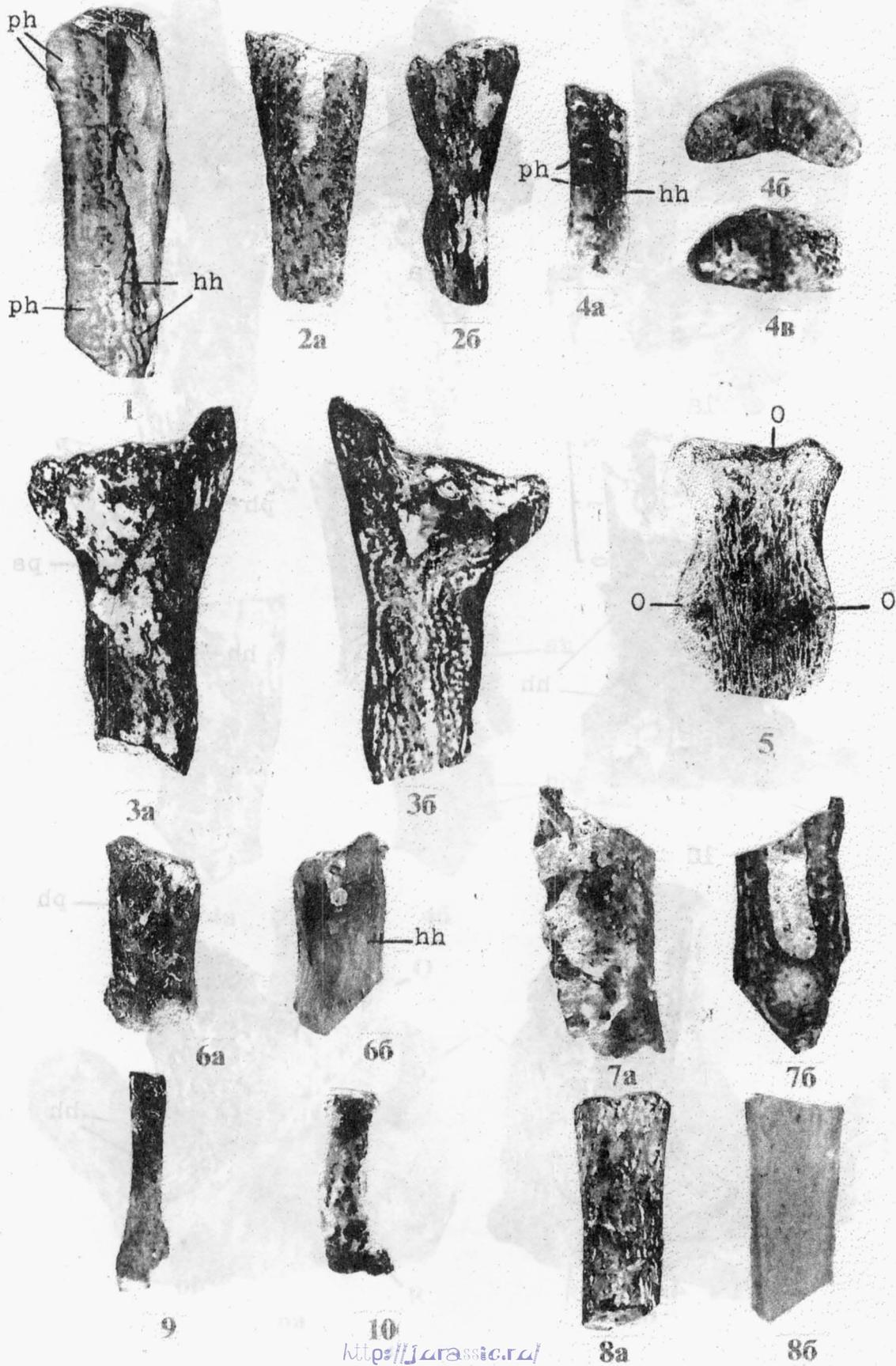
3г



4a



4б



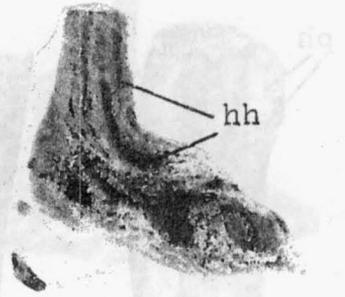


1a



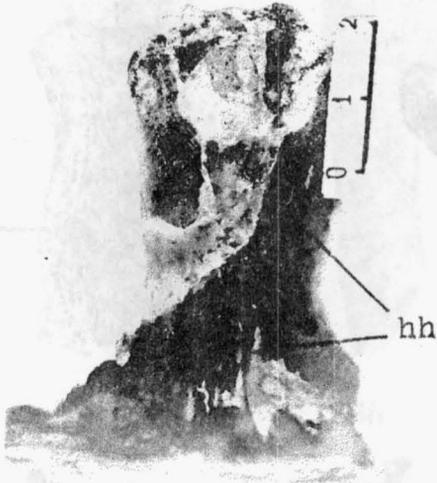
hh

2a



hh

2b

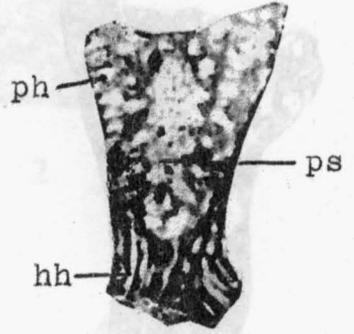


hh

1b



3a



ph

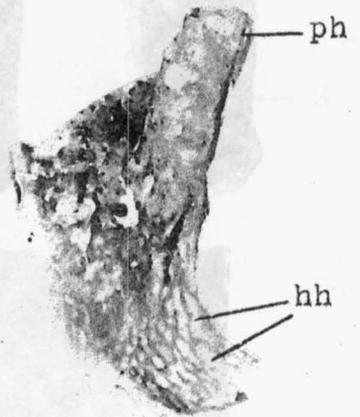
ps

hh

3b



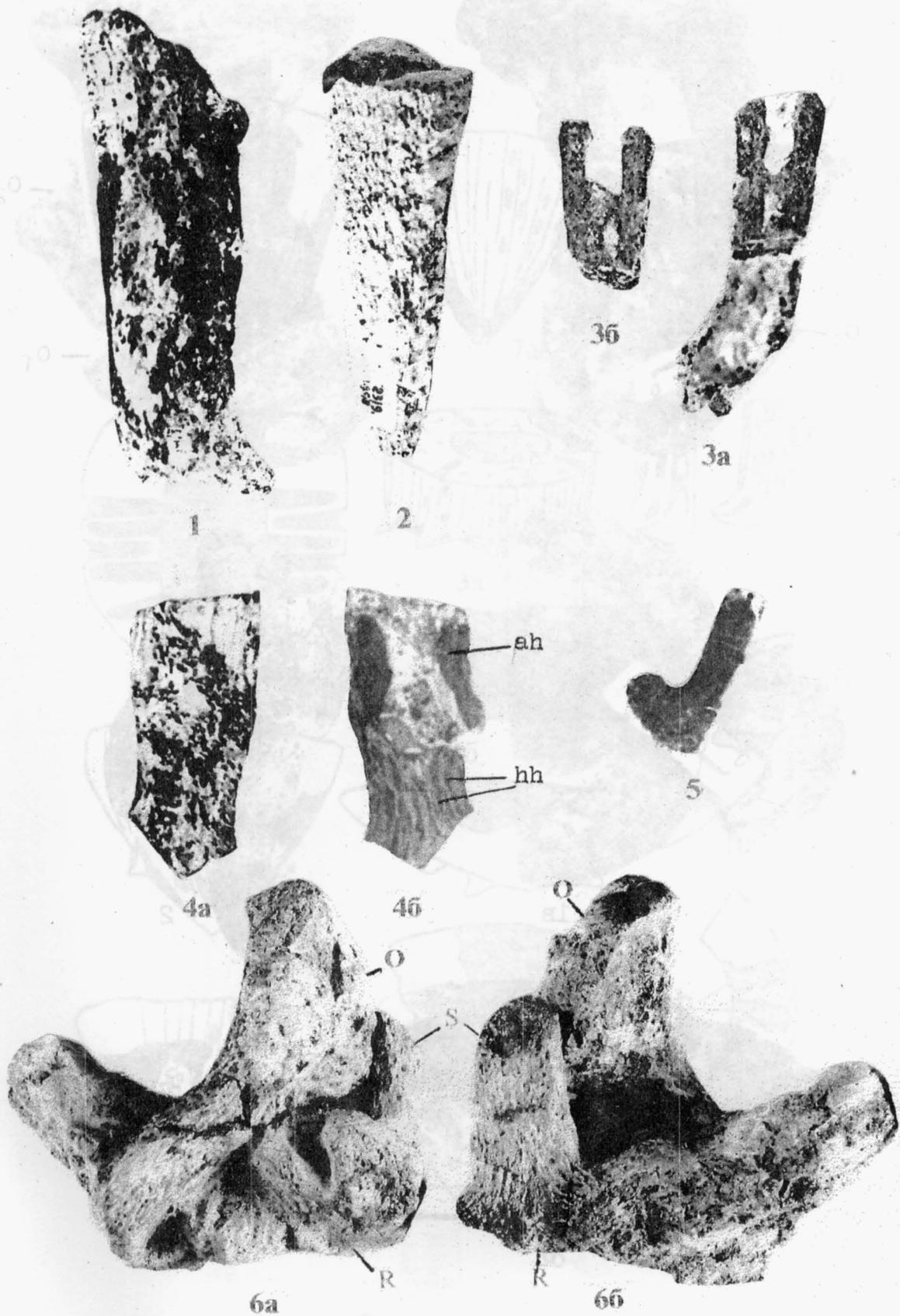
4a



ph

hh

4b



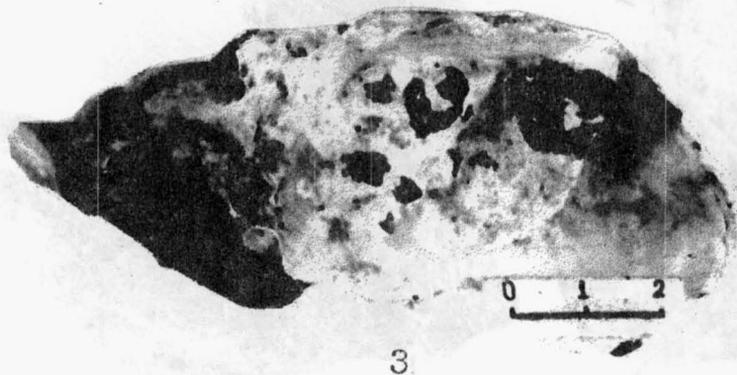
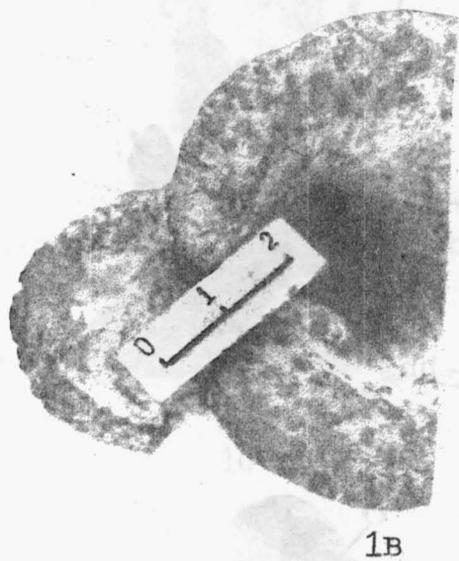
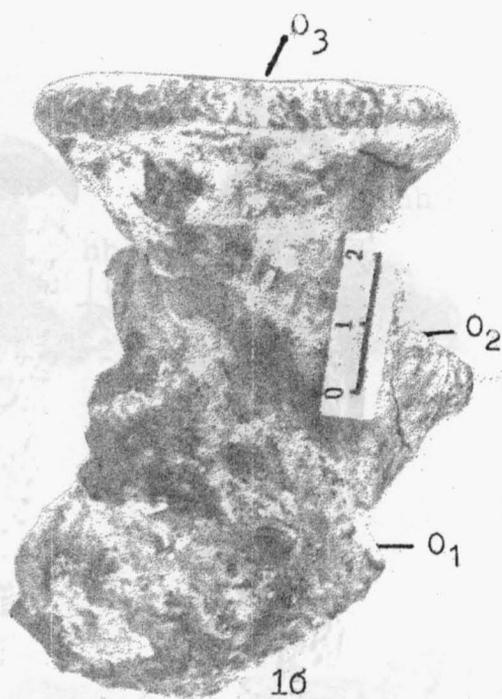
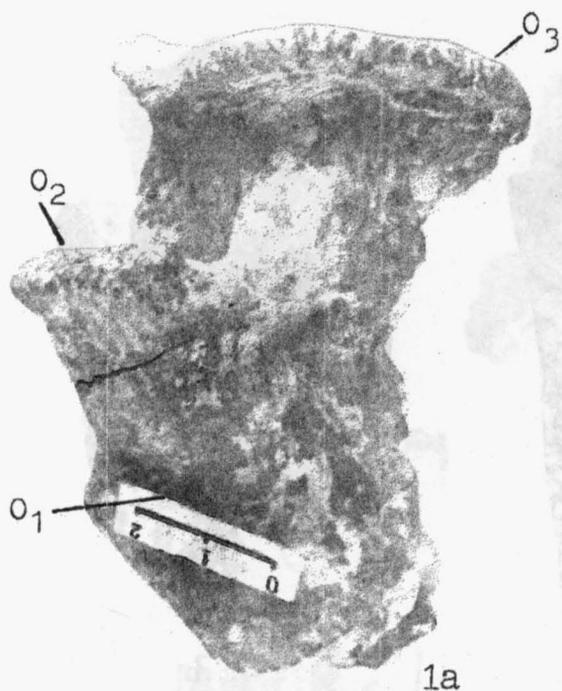


Таблица XXXVII

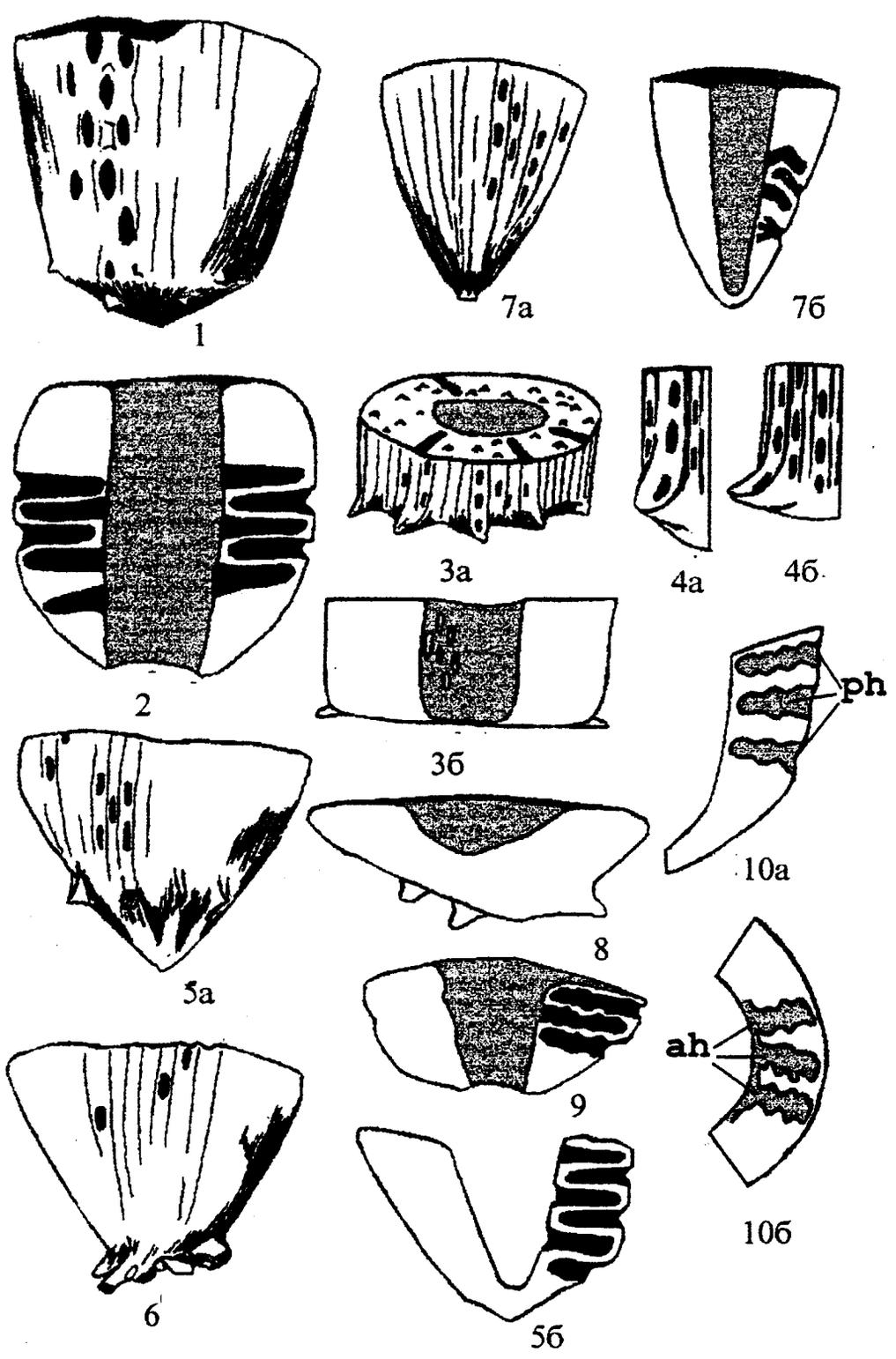


Таблица XXXVIII

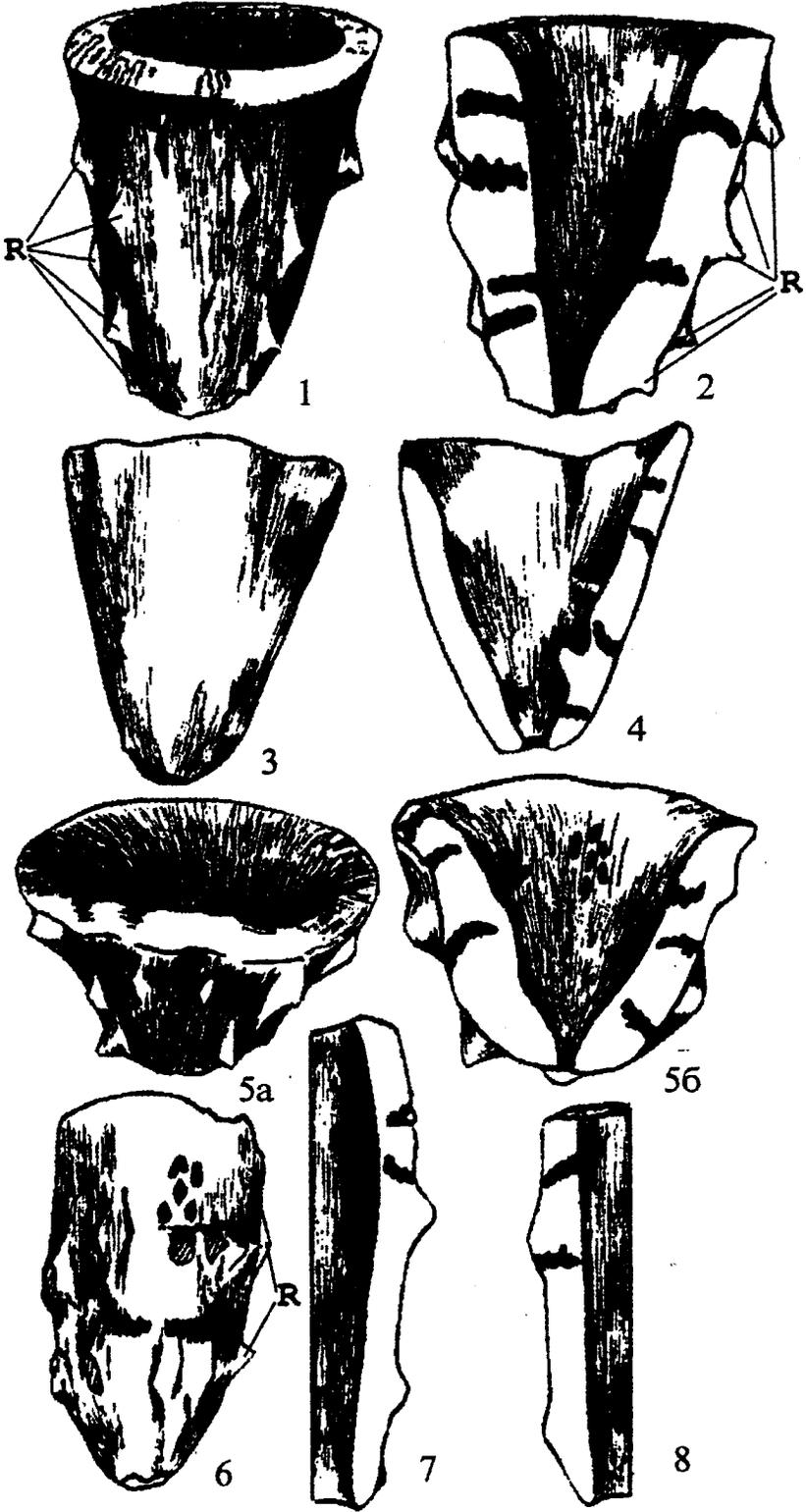
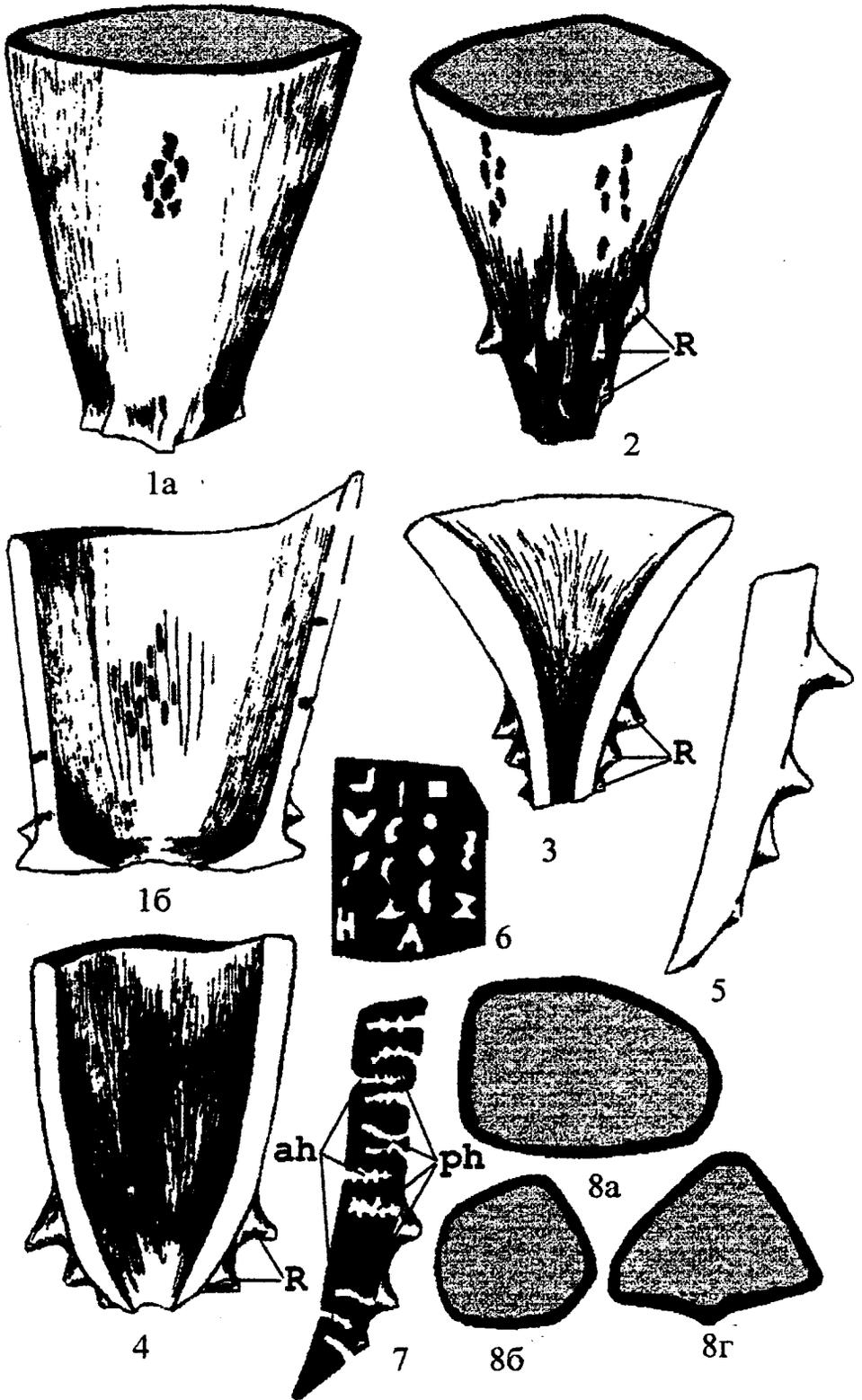


Таблица XXXIX



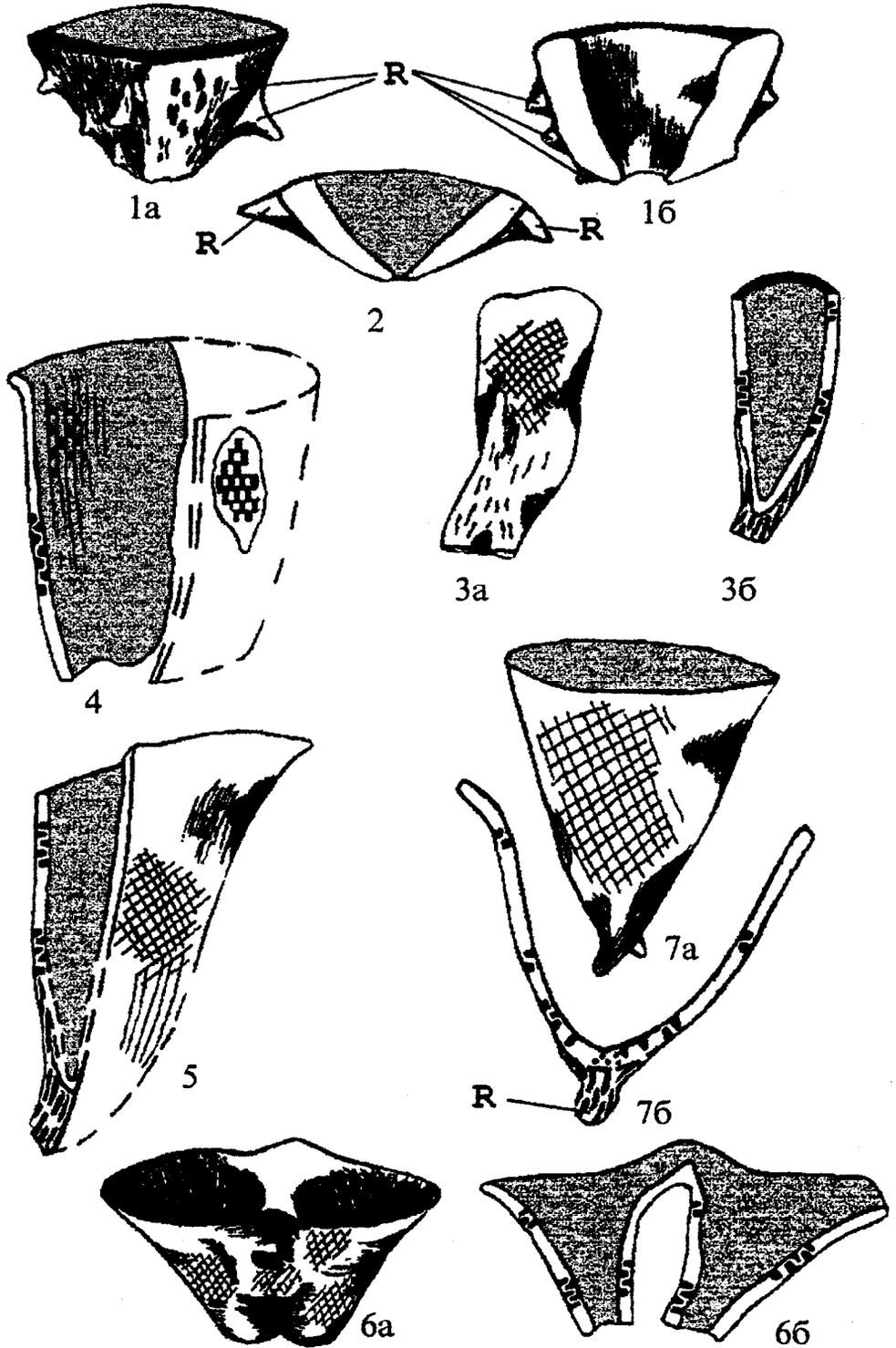
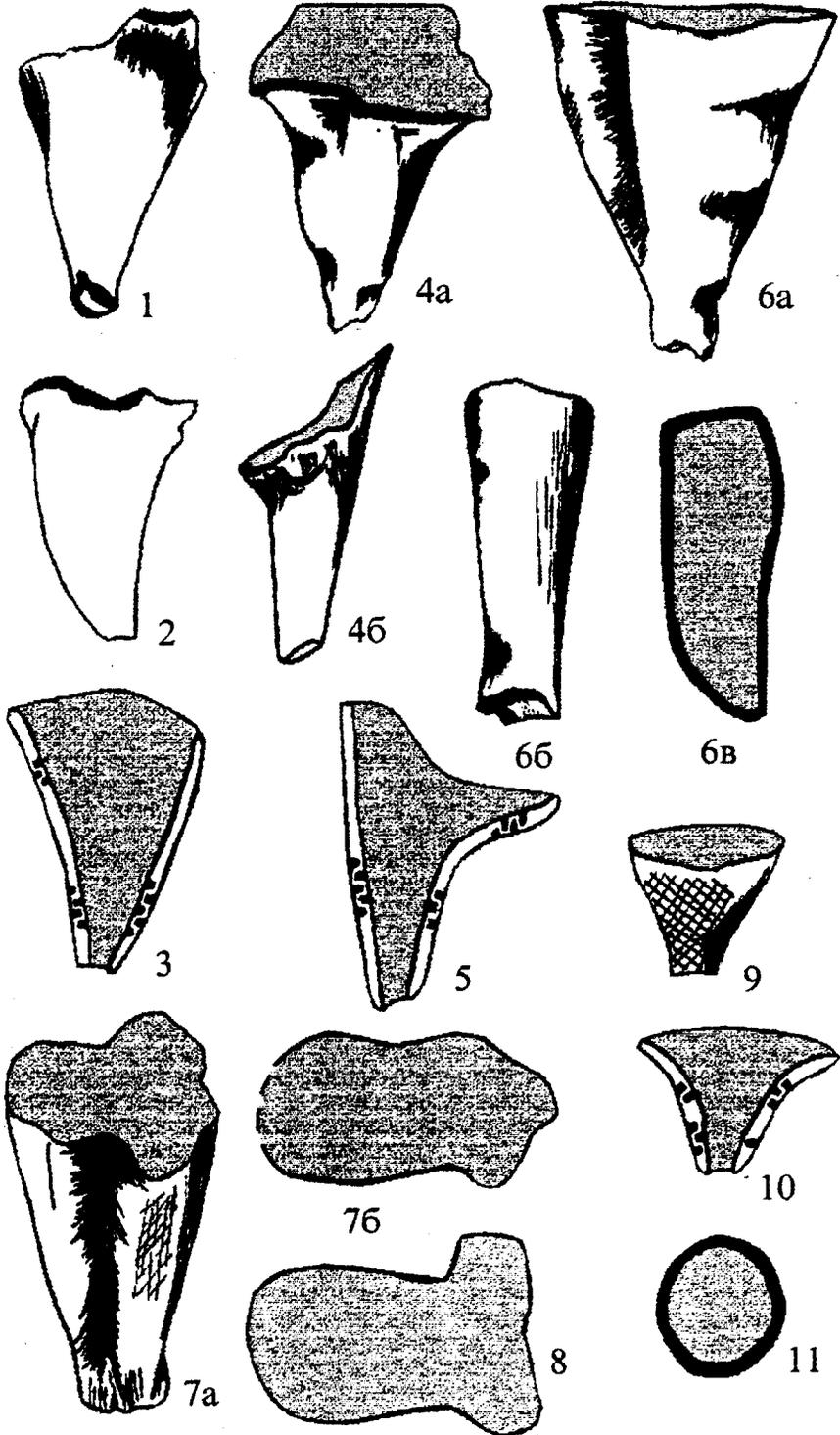
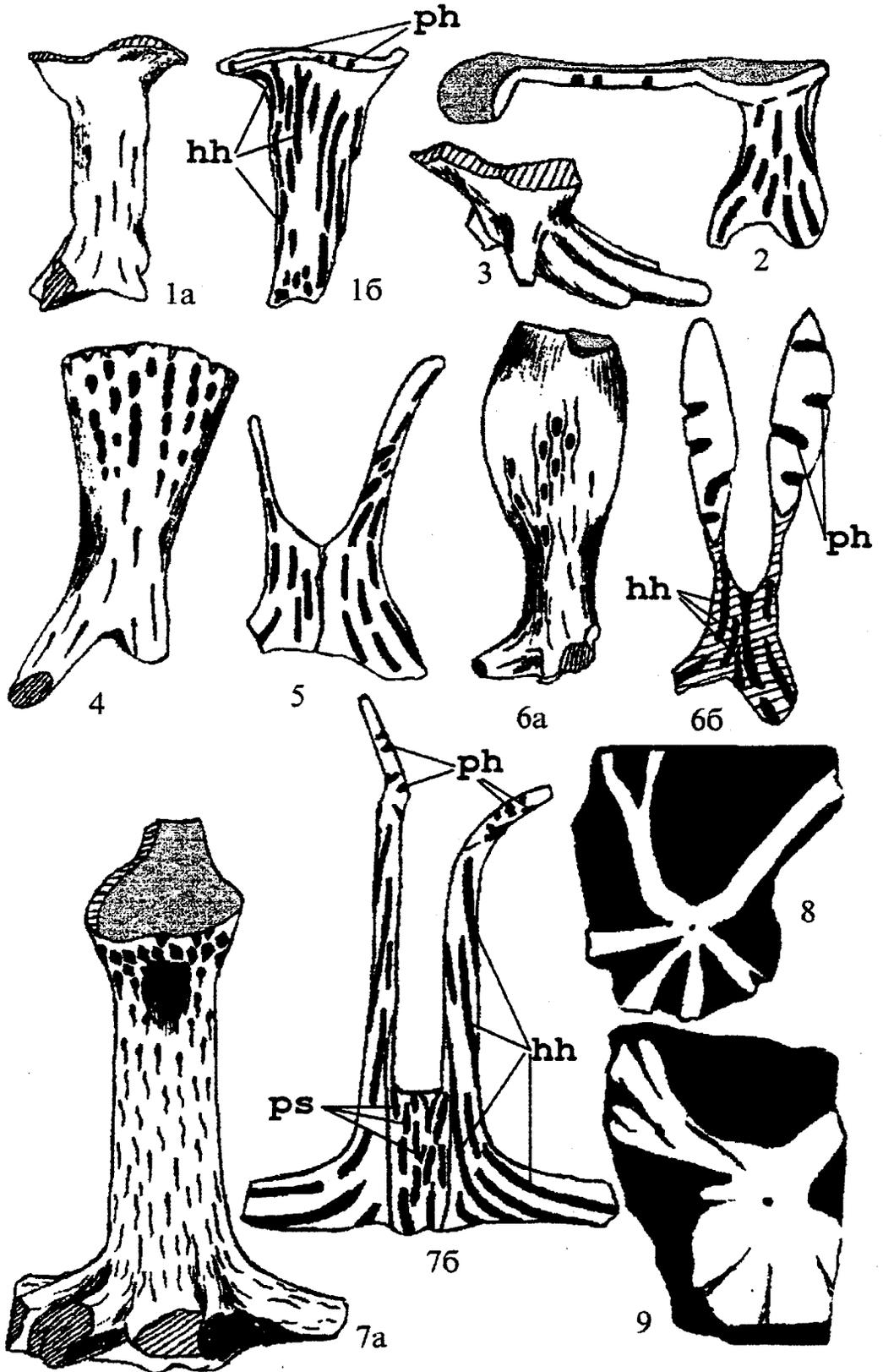


Таблица ХLI





## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	3
Введение .....	4
История изучения меловых губок .....	6
Материал и методика исследований .....	9
Морфология скелета и структура спикульной решетки .....	16
Классификация семейства <i>Ventriculitidae</i> (Phillips, 1833) и принципы систематики гексактинеллид .....	42
Этапы морфогенеза и филогения вентрикулитид .....	48
Тафономия позднемеловых губок .....	64
Экология современных и позднемеловых губок .....	68
Палеогеографическое распространение губок .....	79
Стратиграфическое значение позднемеловых губок .....	90
Описательная часть .....	101
Заключение .....	142
Литература .....	143
Палеонтологические таблицы и объяснения к ним .....	158

Научное издание

ПЕРВУШОВ Евгений Михайлович

ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ВЕНТРИКУЛИТИДНЫЕ  
ГУБКИ ПОВОЛЖЬЯ

Труды научно-исследовательского института геологии  
Саратовского государственного университета

Том II

Редактор Е.В. Попов  
Технический редактор М.В. Попова

ГосУНЦ «Колледж». Лицензия ЛР № 020773 от 27.04. 93.

---

Подписано к печати 12.03.98.

Формат 60x84<sup>1/8</sup>.

Бумага Data Copy.

Гарнитура Times.

Усл. печ. л. 36,73 (39,5).

Уч.-изд. л. 37,5.

Тираж 100.

Заказ 68.

---

410026, Саратов, ул. Астраханская, 83, Изд-во ГосУНЦ «Колледж»

Отпечатано на ризографе изд-ва ГосУНЦ «Колледж»

