НАУЧНЫЙ ОТДЕЛ

ГЕОЛОГИЯ

Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2025. Т. 25, вып. 2. С. 124–134
Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences, 2025, vol. 25, iss. 2, pp. 124–134
https://geo.sgu.ru https://doi.org/10.18500/1819-7663-2025-25-2-124-134, EDN: MBWNZO

Научная статья
УДК 563.45(116.3)

Aphrocallistes Gray 1858 (Porifera, Hexactinellida) позднемеловой Восточно-Европейской палеобиогеографической провинции

Е. М. Первушов

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

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

Аннотация. Позднемеловые и палеоценовые представители Aphrocallistes известны в Восточно-Европейской провинции по единичным элементам скелета. Фрагментарная сохранность фоссилий способствовала разноречивой характеристике рода и формированию представлений о многообразии этих губок. Колониальные Aphrocallistes рассматриваются как типичные представители маастрихтской спонгиофауны запада Европейской области.

Ключевые слова: морфология скелета, скульптура, модульная организация, климатическая приуроченность, поздний мел

Благодарность. Автор искренне благодарен предшественникам, исследователям меловых отложений Русской плиты и сопредельных территорий Марии Никитичне Матесовой, с которой не мог быть знаком, Дмитрию Павловичу Найдину и Виктору Михайловичу Харитонову, сохранившим среди сборов фоссилий скелеты губок Aphrocallistes.

Для цитирования: *Первушов Е. М.* Aphrocallistes Gray 1858 (Porifera, Hexactinellida) позднемеловой Восточно-Европейской палеобиогеографической провинции // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2025. Т. 25, вып. 2. С. 124–134. https://doi.org/10.18500/1819-7663-2025-25-2-124-134, EDN: MBWNZO

Article

Aphrocallistes Gray 1858 (Porifera, Hexactinellida) from the Late Cretaceous of the East European paleobiogeographical province

E. M. Pervushov

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

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

Abstract. The Late Cretaceous and the Paleocene representatives of the Aphrocallistes from the East European Province are known from the scanty skeletal fragments. The fragmentary preservation state of the fossils has brought about some contradictory characteristics of the genus and the idea of those sponges diversity. Colonial Aphrocallistes are regarded as the typical representatives of the Maastrichtian spongiofauna from the west of the European region.

Keywords: skeletal morphology, sculpture, modular organization, climate confinement, Late Cretaceous

Acknowledgments. The author is sincerely grateful to the previous researchers who studied the Cretaceous deposits of the Russian Platform and adjacent areas. Special gratitude is extended to Maria N. Matesova (whom the author could never have the chance to meet), Dmitry P. Naydin, and Viktor M. Kharitonov – whose collections preserved fossilized sponge skeletons of Aphrocallistes among other specimens.

For citation: Pervushov E. M. Aphrocallistes Gray 1858 (Porifera, Hexactinellida) from the Late Cretaceous of the East European paleobiogeographical province. *Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences*, 2025, vol. 25, iss. 2, pp. 124–134 (in Russian). https://doi.org/10.18500/1819-7663-2025-25-2-124-134, EDN: MBWNZO

Введение

В составе кампанских-маастрихтских спонгиосообществ Восточно-Европейской провинции установлены немногочисленные представители рода Aphrocallistes. Фоссилии известны по фрагментам скелета: это трубчатые элементы, иногда с дихотомией, без очевидного основания и отсутствующей оскулярной (ситовидной) мембраной. В отечественных сводных изданиях [1, 2] лишь упоминается название семейства Aphrocallistidae Gray 1867, с краткой общей характеристикой. На юго-западе Русской плиты, среди сборов скелетов губок из сеноманских и маастрихтских отложений Подолья и Приднестровья, описаны представители этого рода [3, 4]. Ранее автор не избежал ошибочных определений в систематическом положении единичных фрагментов скелетов Aphrocallistes, элементы дермальной скульптуры которых построены сходно с Sporadoscinia (Lychniscosa) [5].

Морфологически разнообразные скелеты Aphrocallistes известны из верхнемеловых и палеогеновых отложений Западно-Европейской провинции [6–18]. В большей степени эти фоссилии, лимонитизированные или выполненные кремнеземом, известны из кампанских и маастрихтских карбонатных пород. Опубликованные описания Aphrocallistes, порой основанные на рассмотрении фрагментов скелетов и сколов штуфов, свидетельствуют о неоднозначности используемых критериев вида. В частности, многочисленные текстовые характеристики и изображения Aphrocallistes alveolites (Roemer, 1841) сформировали представление о «морфологической изменчивости» и значительном стратиграфическом диапазоне этого вида. В работах приводятся изображения скелетов, морфология которых, по мнению автора данной публикации, соответствует унитарной и колониальной организации губок, и они, таким образом, могут рассматриваться в составе отдельных таксономических групп, рода или подсемейства. Немецкие палеонтологи, на основании изучения крупных фрагментов скелетов, реконструировали облик колониальных форм Aphrocallistes, занимавших значительную площадь поверхности дна [14, 15] (рис. 1, 2; табл. 1). Эти исследования послужили основанием для рассмотрения вопросов морфологии, систематики и географического распространения позднемеловых представителей рода Aphrocallistes.

Материал

Дюжина небольших цилиндрических и субконических фоссилий считаются фрагментами скелетов Aphrocallistes (табл. 2). Они собраны на территории юго-востока Русской и северо-запада Туранской плит. Помимо авторских материалов к анализу ископаемого материала привлечены сборы М. Н. Матесовой и В. М. Харитонова (Вольская структурная зона) и Д. П. Найдина (Актюбинское Примугоджарье, Воронежская антеклиза). Окаменелости установлены в терригенных и карбонатных породах кампана-маастрихта и дания. Большая часть в разной степени фосфатизированных фоссилий собрана из прослоев терригенных пород. Исключены из рассмотрения окатанные формы, поскольку в этом случае сохранность дермальной скульптуры не позволяет проследить основной диагностический признак рода. В карбонатных породах скелеты сложены окислами железа красного и желтого цвета. Рецентная сохранность скелетов такова, что проследить исходный габитус скелета нельзя – это ветви цилиндрического округлого и лопастного сечения. Единичные прокремненные фрагменты Aphrocallistes с хорошо сохранившейся дермальной скульптурой найдены в карбонатных и кремнисто-карбонатных породах маастрихтского и датского ярусов (см. табл. 2, фиг. 1). Достоверно обоснован возраст вмещающих маастрихтских и палеоценовых отложений [19–21], а биостратиграфия терригенных кампанских-маастрихтских образований основывается на находках цефалопод и эласмобранхий [22, 23].

Ирригационная система

Для скелета Aphrocallistes характерно гармоничное сочетание элементов дермальной скульптуры, в структуре которой доминируют правильные гексагональные прозопоры, оконтуренные очень тонкими ребрами и узлами ребер. Построение скульптуры напоминает строение пчелиных сот (рис. 3, фиг. 2), что, при отсутствии прижизненных и последующих искажений, позволяет уверенно идентифицировать представителей рода в составе отряда Hexactinosa.

Данные по плотности расположения прозопор Aphrocallistes исследователи использовали как один из критериев вида. У кампанских форм, найденных на территории Германии, плотность прозопор составляет 100–130/см^2 [10]. З. И. Хмилевский [4] на примере сеноманских и верхне-

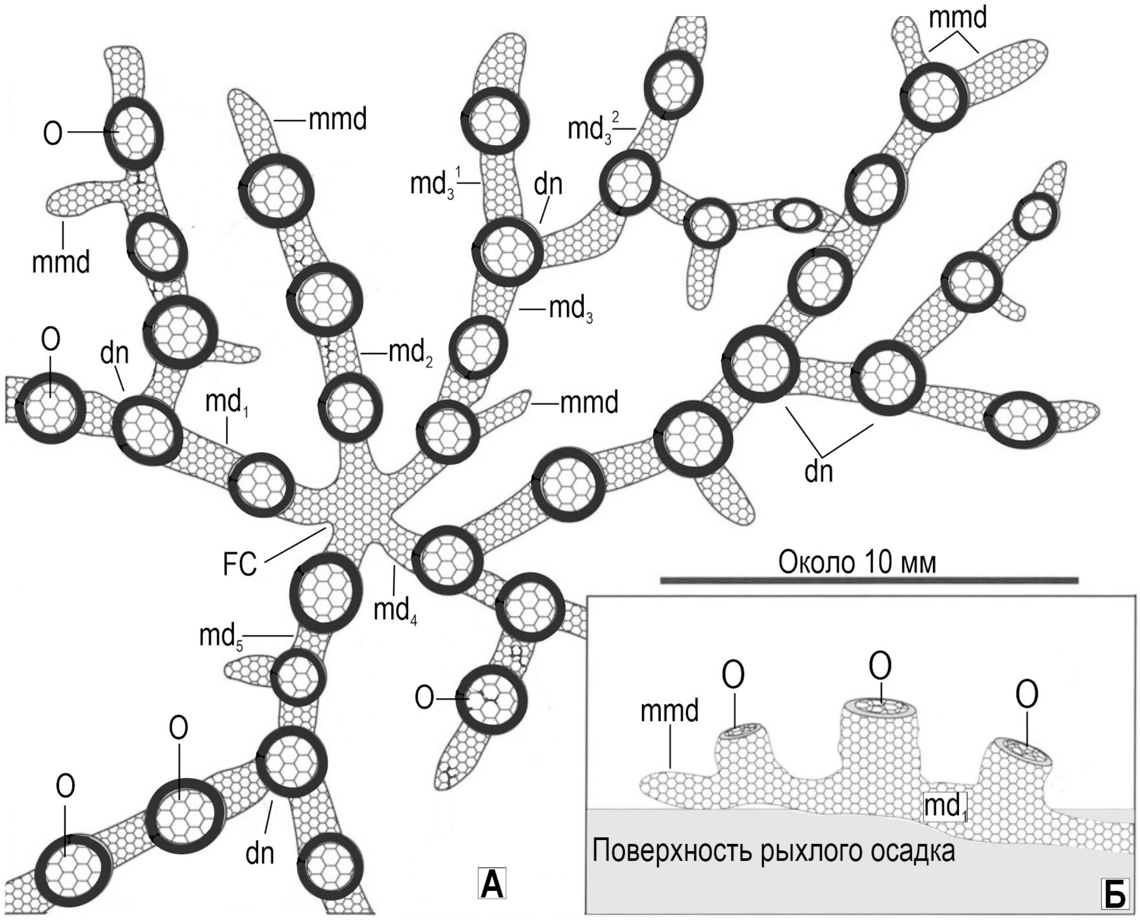

Рис. 1. Aphrocallistes alveolites (Roemer, 1841). Схематическое отображение скелета первичной колонии. А – вид сверху; Б – строение отдельного модуля, вид сбоку. Верхний мел, кампан; Ганновер, Германия (по: [14]). Интерпретация элементов морфологии автора публикации. Условные обозначения. О – оскулюм, FC – исходное основание скелета, $md_{1–5}$, – исходные модули, $md_3{}^{1–2}$ – вторичные модули на одном из исходных модулей, mmd – маргинальные окончания модулей, dn – узел дихотомии

маастрихтских губок Подолья графически показал закономерное увеличение количества прозопор с уменьшением толщины стенки: от 14–45 и до 90–105 остий на 0.5 см^2. Сеноманские формы Приднестровья [3] характеризуются иррегулярным расположением остий и плотностью 110–120/см^2. Количество остий у позднеконьякских/раннесантонских афрокаллистид (юго-восток Польши) составляет 120–150/см^2 [11, 16]. Показано, что плотность расположения прозопор различается у кампанских, от 120–130 и до 150–200/см^2 [17], и маастрихтских представителей рода: от 30–60/см^2, 60–120 и до 120–200/см^2 [13].

Ранее на примере позднемеловых гексактинеллид была графически представлена обратная зависимость плотности расположения остий от толщины скелетообразующей стенки [24, 25]. Для Ventriculitidae строение элементов дермальной и парагастральной скульптур, плотность прозопор – это валидная характеристика рода. Строение скульптуры и плотность прозопор средне- (Craticulariidae) и тонкостенных (Leptophragmidae) форм могут быть приняты как составляющие диагноза семейства и подсемейства. Отмечено, что на протяжении сеноманского-маастрихтского времени у многих гексактинеллид уменьшалась толщина скелетообразующей стенки, размеры элементов скульптуры и возрастала плотность прозопор.

Анализ опубликованных материалов свидетельствует, о том, что в составе Aphrocallistes рассматривались фоссилии, принадлежащие к разным таксономическим группам – с разряженным (30–60/см^2) и очень плотным (100–200/см^2) расположением остий. Учитывается, что очертания и размеры прозопор в строении одного скелета различны на плоских участках стенки и на ее перегибах, седловинах. Известны проявления диссимметрии в строении скульптуры на противоположных сторонах скелета. Особенности сохранности дермальной скульптуры фоссилий могут приводить к ошибочным определениям, чему способствуют сходный габитус скелета, очертания и плотность положения

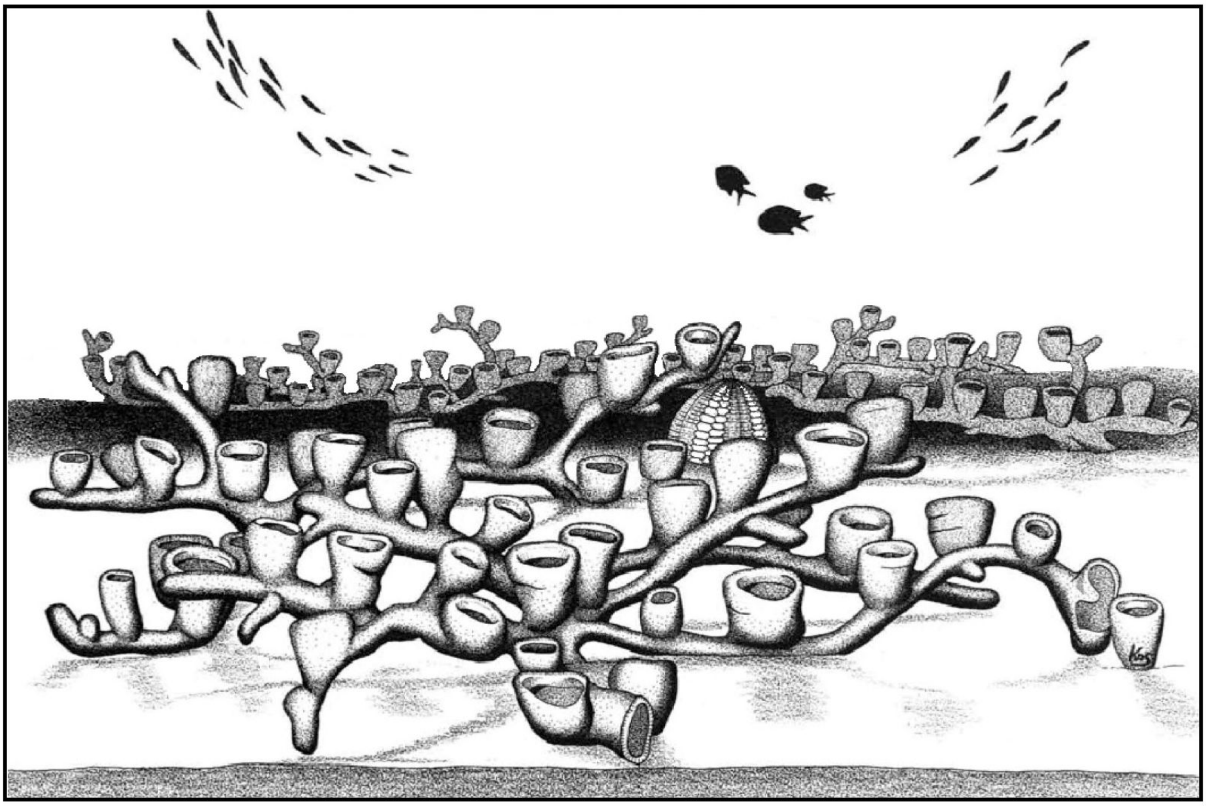

Рис. 2. Aphrocallistes alveolites (Roemer, 1841). Вариант реконструкции прижизненного облика первичной колонии с пятью модулями, исходящими от основания губки. В качестве масштаба в центре рисунка показан панцирь морского ежа Echinocorys sp. диаметром 7 см. Верхний мел, кампан; Ганновер, Германия (по: [14])

прозопор маастрихтских колоний Craticulariidae и Leptophragmidae (см. табл. 2, фиг. 2).

Вероятно, главной особенностью ирригационной системы Aphrocallistes являются сквозные поперечные каналы – в сечениях скелетообразующей стенки задние элементы поверхности каналов не просматриваются. То есть задняя поверхность каналов была очень тонкой и не сохранилась (см. табл. 2, фиг. 7) или ее не было изначально. В строении позднемеловых толсто- и среднестенных гексактинеллид ирригационная система состоит из поперечных каналов, слепых, что означает наличие закрытого апикального окончания прозо- и апохет. Ирригационная система этих губок характеризовалась вариантами реактивного и обращенного соотношения поперечных каналов, дермальной и парагастральной скульптур [25].

Доказательством сквозного строения поперечных каналов Aphrocallistes является и очень небольшая толщина положительных элементов скульптуры, ребер и узлов ребер. Это означает, что на парагастральной поверхности стенки нет места для апохет, которые должны быть расположены параллельно прозохетам. Сотовидные остия занимают значительно бóльшую площадь поверхности стенки, чем позитивные элементы скульптуры, ребра и узлы ребер. Если размер остий составляет 1–2 мм, то толщина ребер – доли миллиметра. Подобное соотношение негативных и позитивных элементов скульптуры обеспечивало максимальную проницаемость и фильтрационную способность губки. Ребра и узлы ребер, несущие каркасные элементы стенки, обеспечивали устойчивость архитектоники скелета и составляли гексагональные очертания остий.

Габитус скелета

Современные представители рода Aphrocallistes (A. beatrix Gray, 1858; A. vastus Schulze, 1886) [26, 27] – это глубоководные формы и, судя по фотографиям, представляют собой первичные колонии. Скелет кустистого морфотипа, от основания которого радиально вверх и субгоризонтально простираются лопасти или ветви, которые имеют трубчатые ответвления. В центре скелета – ветви высокие и большого диаметра, с отрытыми оскулюмами, а ближе к его периферии – ветви в виде небольших бугорков, с небольшими оскулюмами или без них.

Исследователи очень разнообразно характеризуют морфологию скелета одного вида Aphrocallistes. В публикациях, посвященных сборам скелетов губок из конкретных местонахождений, приводится дискуссия о характеристике

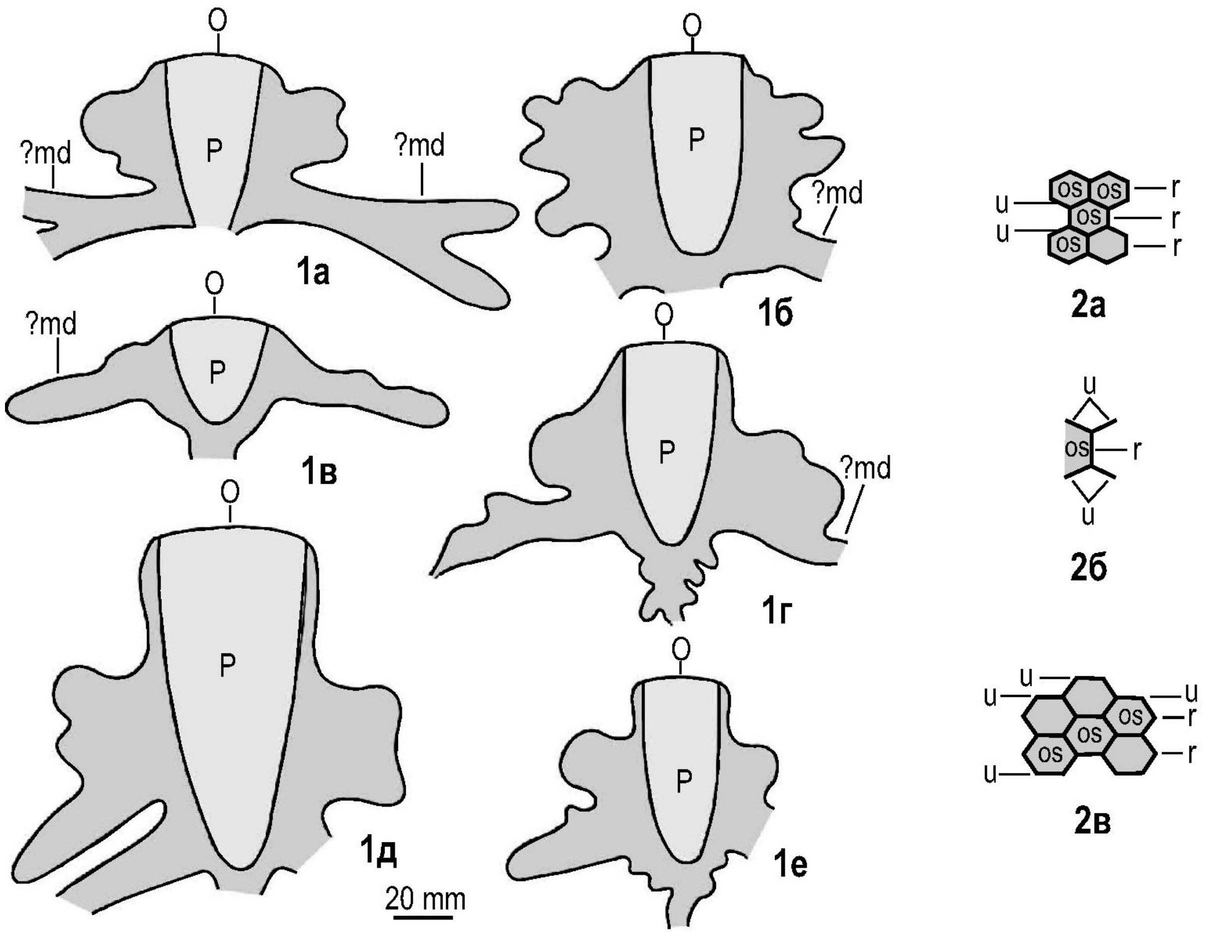

Рис. 3. Aphrocallistes cylindrodactylus Schrammen, 1912. Фиг. 1. Вариации габитуса скелета при изменении количества и очертаний и размеров внешних выростов. Продольное сечение скелета (по: [13, рис. 13]). Фиг. 2. Соотношения положительных элементов скульптуры и гексагональных остий: 2а – остия ориентированы вертикально, 2б – строение позитивных элементов скульптуры, 2в – остия ориентированы горизонтально. Интерпретация элементов морфологии автора публикации. Условные обозначения: O – оскулюм, P – парагастральная полость, md – модули, os – остия, r – ребро, u – узел ребер

тех или иных видов афрокаллистид. Устойчивы представления о габитусе A. cylindrodactylus – скелете со многими протяженными выростами или лопастями, дихотомирующими в его нижней части (рис. 3, фиг. 1) [13, 14], и о габитусе A. lobatus – скелете исходно плициформного габитуса, составляющие его складки развиты радиально от центра или формируют более сложное сочетание.

Во многих случаях рецентные и ископаемые формы отличаются обилием разнообразных выростов, которые порой маскируют исходное основание и центральную часть скелета (см. рис. 3). Это наблюдение приводит к заключению, что в ряде публикаций описаны фрагменты скелетов, преимущественно колоний, а не одиночных форм.

Морфологически выраженные элементы прикрепления к субстрату не установлены. В строении скелетов не прослежены элементы оскулярной мембраны или ситовидные пластины, перекрывающие оскулюм, которые известны среди первично- (Guettardiscyphia) и вторичноплициформных гексактинеллид (Coeloptychium). Над оскулюмами современных Aphrocallistes оскулярная мембрана не прослеживается [26, 27].

В строении колониальных Aphrocallistes, обитавших в Западно-Европейской провинции, парагастральная полость не всегда прослеживается, поскольку она заключена между стенками, составляющими складки, ветви и бокалы. В этом случае центральная погруженная часть бокалов – это ложная полость, пространство между замкнутой дермальной поверхностью стенки, и, соответственно, оскулюм также ложный. Аналогичные бокаловидные скелеты известны среди Leptophragmidae [5].

⟶

Объяснения к таблицам. Условные обозначения: O – оскулюм, md, $md_{1–2}$ – модули скелета колониальной губки, sd – седловина, pp (os) – прозопоры (остия), ap (os) – апопоры (остия), ph – поперечные (апо- и прозохеты) каналы. Масштабная линейка соответствует 10 мм.

Таблица 1

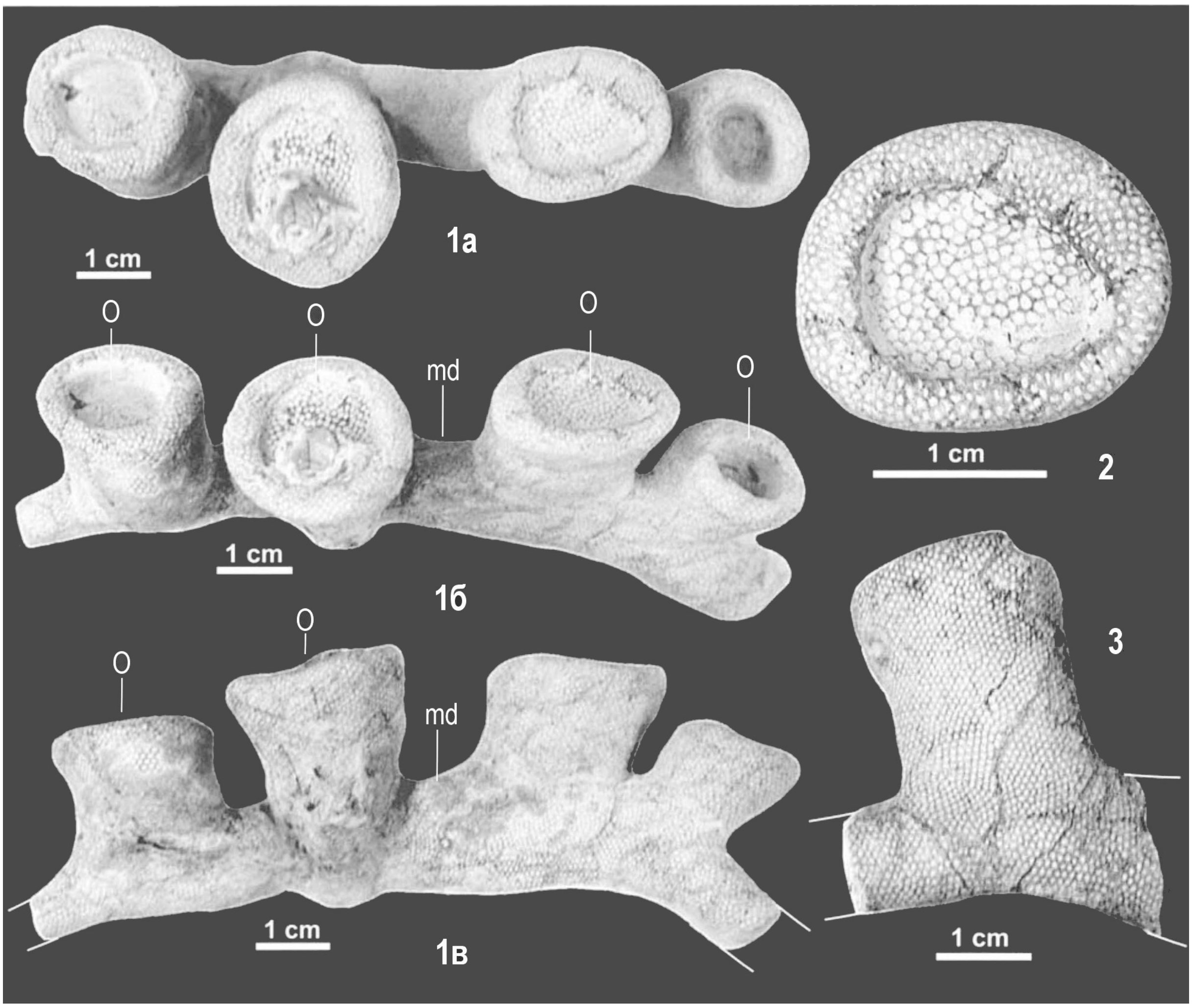

Таблица 1. Aphrocallistes “alveolites” (Roemer, 1841). Фиг. 1. Фрагмент субгоризонтально ориентированного модуля с четырьмя бокалами: 1а – сверху, 1б – диагональный вид, 1в – сбоку, латусная поверхность. Фиг. 2. Фрагмент бокала сверху, прослеживается скелетообразующая стенка и оскулюм с ситовидной мембраной. Фиг. 3. Фрагмент бокала сбоку, латусная поверхность. Верхний мел, кампан. Ганновер, Германия (по: [14])

Функциональной дифференциации спикульной решетки в структуре фрагментов скелетов, которыми располагаем, не отмечено. Элементы специализированной спикульной решетки (ризоидной, дермального кортекса, каналярной и мембран) известны в строении скелета гексактинеллид: Ventriculitidae, Camerospongiidae и Coeloptychiidae.

О морфологии скелета Aphrocallistes Восточно-Европейской провинции можно судить только по фрагментам (см. табл. 2). Выделяются субплоские и цилиндрические формы, некоторые с проявлением дихотомии. Видимо, это фрагменты апикальных участков ветвей, внутри которых прослеживаются сегменты парагастральной полости. Признаков оскулюмов нет, его проявление предполагается в строении одной фоссилии (см. табл. 2, фиг. 8).

Аспекты системы

При описании и классификации гексактинеллид не находят применения представления об их модульной организации. На примере некоторых семейств (Ventriculitidae, Coeloptychiidae, Leptophragmidae, Zittelispongiidae, Craticulariidae и др.) показана возможность рассмотрения унитарного, транситорного (переходного) и колониального уровней организации позднемеловых гексактинеллид [28]. Предполагается, что при определении уровневой организации родственных губок в составе семейства одиночные, транситорные и колониальные формы образуют отдельные подсемейства, трибы и рода.

Представления о модульной организации и классификации Aphrocallistes отсутствуют. Среди Aphrocallistes неизвестны транситорные формы, в строении которых прослеживаются субоску-

Таблица 2

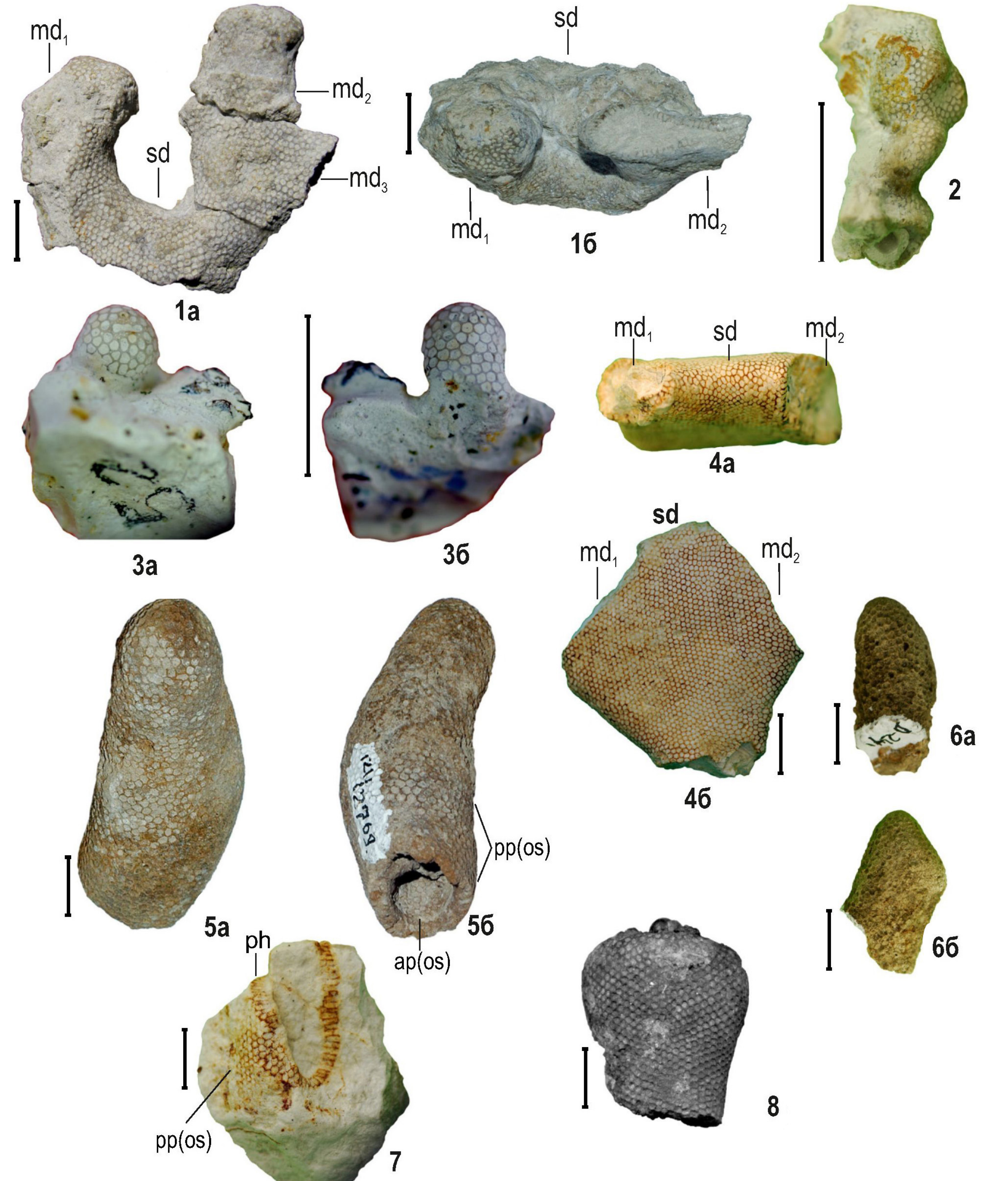

Таблица 2. Aphrocallistes sp. ind. Фиг. 1. Экз. SSU-PEM, № 122/6398: субплоский кремнистый скелет, 1а – широкая сторона, 1б – сверху. Саратовская обл., Озинки, дат. Фиг. 2. Leptophragma sp. Экз. SSU-PEM, № M-137 (сборы М. Н. Матесовой): кремнистый скелет с неровной поверхностью и мелкими прозопорами переменных очертаний. Вольск, дат. Фиг. 3. Экз. SSU-PEM, № M-52 (сборы М. Н. Матесовой): фрагмент апикальной части модуля кремнистого состава, 3а, 3б – с противоположных сторон. Вольск, дат. Фиг. 4. Экз. SSU-PEM, № 122/5316: фрагмент субплоского скелета, 4а – широкая сторона, 4б – сверху. Вольск, маастрихт. Фиг. 5. Экз. SSU-PEM, № 121/2769 (сборы Д. П. Найдина): фрагмент модуля фосфатного состава, 5а – сбоку, сверху, 5б – снизу, сбоку, заметно соотношение дермальной и парагастральной скульптур. Актюбинское Примугоджарье, Егындысай, кампан-маастрихт. Фиг. 6. Экз. SSU-PEM, № 123/24 (сборы Д. П. Найдина): апикальный сегмент субплоского модуля, 6а – узкая сторона, 6б – широкая сторона. Воронежская обл., Нежданово, кампан. Фиг. 7. Экз. SSU-PEM, № 122/7919 (сборы В. М. Харитонова): фрагмент модуля. Вольск, маастрихт. Фиг. 8. Aphrocallistes sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 121/1122: фрагмент фосфатизированного модуля. Актюбинское Примугоджарье, кампан-маастрихт

люмы [28]. Многих представителей рода можно рассматривать как колониальные формы: первичные, с обособленными модулями, и вторичные, настоящие, которые образованы многими модулями, соединенные между собой перемычками.

Одиночные формы Aphrocallistes воспринимаются неоднозначно. Во-первых, из-за плохой сохранности фоссилии, скелеты полной сохранности редки. Во-вторых, в строении цилиндрических или плоскосжатых экземпляров, которые могут быть лишь фрагментами колоний (см. табл. 2) или выростов (см. рис. 3), отсутствуют морфологически выраженные элементы прикрепления к субстрату и не прослеживается оскулюм.

Филогенетический анализ современных представителей гексактинеллид, проведенный на основе молекулярных маркеров и результаты которых представлены в виде кладограмм, связывает происхождение афрокаллистид с Craticulariidae (род Laocoethis) и Euretidae [29] или Farreidae [30]. В проведенном исследовании отсутствуют разнообразные и многочисленные в позднемеловое время Leptophragmidae. Кампанские и маастрихтские колониальные лептофрагмиды, по габитусу скелета, толщине стенки и строению скульптуры, сходны с Aphrocallistes (см. табл. 2, фиг. 2). С учетом ограниченных данных морфологических изысканий по ископаемым гексактинеллидам, можно обратить внимание на предполагаемое происхождение Aphrocallistes от колониальных Leptophragmidae.

Изоморфизм

В позднекампанское-маастрихтское время в морфогенезе гексактинеллид, менее разнообразных и не столь многочисленных, чем их сантонские представители, прослеживаются черты конвергентного развития. Проявления полного или частичного изоморфизма прослежены среди колониальных форм, которые становятся заметной составляющей губковых поселений на завершающих стадиях позднемеловой истории гексактинеллид.

Реконструкция вида Aphrocallistes alveolites (см. рис. 1, 2) [14] характеризует одно из направлений в морфогенезе кампанских-маастрихтских гексактинеллид – увеличение количества модулей в составе первичных колоний. Новые элементы колонии появлялись на апикальных участках несущих модулей при незавершенном делении или почковании [14], занимая значительную площадь поверхности осадка. Подобная архитектоника скелета прослеживается и в строении маастрихтских полиоскулюмных автономных губок Sestrocladia (Communitectum) [24, 25, 28]. Площадь скелета этих текториальных форм, образованного несколькими конусовидными бокалами, которые соединены общей стенкой выше ее отворота, составляла несколько дециметров. Это направление в морфогенезе гексактинеллид не получило развития, вероятно, из-за прижизненной фрагментации скелета волновыми процессами и конкуренции с другими бентосными фильтраторами.

Частичный изоморфизм скелета Aphrocallistes чаще проявлялся в кустистом габитусе первичных колоний Leptophragmidae [31], Craticulariidae, Zittelispongia Sinzov 1878. В составе Aphrocallistes известны формы с выростами и лопастями (A. cylindrodactylus, A. lobatus), субрадиально исходящими от центральной части скелета [13, 14]. Среди кампанских-маастрихтских Leptophragmidae Восточно-Европейской провинции выделены формы с ложной и вторичной парагастральной полостью Lobatiscyphia khitovi Pervushov, 1997 и L. khudjakovi Pervushov, 1999 [5]. Но в строении этих губок на узкой боковой поверхности протяженных радиально ориентированных лопастей обособлены выросты с субоскулюмами.

Строение дермальной скульптуры Aphrocallistes, очертания и плотность расположения мелких прозопор, очертания которых изменяются на участках седловин и изгибов стенки, порой сходны с таковыми у представителей позднемаастрихтских Craticulariidae и Leptophragmidae (см. табл. 2, фиг. 2). Отдельные сектора дермальной скульптуры Sporadoscinia (Ventriculitidae, Lychniscosa) напоминают соотношение элементов скульптуры Aphrocallistes (Hexactinosa), отличаясь иррегулярным расположением. Проявления изоморфизма среди Lychniscosa и Hexactinosa подтверждают значимость первоначального изучения строения спикульной решетки этих губок.

Видовой состав позднемеловых Aphrocallistes

Известно описание более дюжины видов, среди которых чаще упоминается A. alveolites (Roemer, 1841). Вероятно, морфология этого вида воспринимается исследователями очень широко в силу рассмотрения скелетов неполной сохранности и их фрагментов. Это способствовало формированию представлений о существенном стратиграфическом диапазоне распространения этого вида: от сеномана, возможно, – сантона, по маастрихт [9]. Кроме A. alveolites, известны упоминания позднемеловых представителей рода: A. variopora (Schlüter, 1895); A. gracilis Schluter, 1895; A. cylindrodactylus Schrammen, 1912; A. lobatus Schrammen, 1912; A. verrucosus Lagneau-Herenger, 1962; A. macroporus Lagneau-Herenger, 1962; A. kazimierzensis Hurcewicz, 1968; A. bochotnicensis Hurcewicz, 1968; A. mammillaris Hurcewicz, 1968; A. vistulae Hurcewicz, 1968; A. Hurcewiczae Trestijan, 1972; A. coronatus Malecki, 1980 [= A. cylindrodactylus Schrammen, 1912 [16]]; A. caliciformis Swierczewska-Gladysz, 2006. Преимущественно это формы, которые установлены в кампанских и маастрихтских отложениях. Сравнительный анализ характеристик видов Aphrocallistes, голотипов и последующих описаний ранее уже приводился исследователями [9, 13, 14]. В этих публикациях отмечено, что описание видов реализовывалось на основе разных морфологических элементов скелета: значений толщины стенок, строении ее дермальной поверхности и т. п. При рассмотрении фоссилий не обращалось внимания на строение скелетов, которые образованы либо одним (одиночные формы), либо несколькими модулями (колониальные форм). Отчасти это объясняется фрагментарной сохранностью скелетов.

Стратиграфическая приуроченность

Считается, что представители Aphrocallistidae появились в раннемеловое время, распространились в позднем мелу и существуют в настоящее время [7, 26, 27, 32].

Сеноман. Предполагается, что наиболее ранние представители рода проявились на западе Западно-Европейской (Франция [7]) и юго-западе Восточно-Европейской провинций (нижний сеноман Подола [4] и верхний сеноман Приднестровья [3]).

Турон, коньяк. Достоверные упоминания о находках отсутствуют.

Сантон. Представители рода описаны из сантонских [11] или коньяк-сантонских [16] мергелей юго-востока Польши, в окрестностях Кракова. Ссылки на находки Aphrocallistes на территории Поволжья из пород коньяка-кампана не находят подтверждения.

Кампан. Находки скелетов известны из разрезов северо-западной Германии [10, 14, 15]. На территории Польши они описаны из пород нижнего и верхнего кампана [9, 13, 17]. Фрагменты фосфатных скелетов выделены из прослоев фосфоритовых желваков в терригенных породах кампана-маастрихта Примугоджарья и, предположительно, Тургайской седловины.

Маастрихт. Многие скелеты фрагментированы, лимонитизированы или сохранились в виде кремниевых конкреций во вмещающих мергелях. На территории Германии находки происходят из окрестностей Ганновера и о. Рюген [12, 33]. В Польше относительно более многочисленные и разнообразные Aphrocallistes описаны из пород нижнего и верхнего подъярусов [9, 17, 18]. Представители рода отмечены в породах верхнего маастрихта Подола [4] и сенона Англии [34, 35]. На территории Поволжья фрагменты скелетов этих губок встречены в разрезах карбонатных пород Вольской структурной зоны и на севере Мордовии (Ардатов).

Палеоцен. Дат. Фрагменты Aphrocallistes установлены в Вольской структурной зоне, разрез Красный Октябрь-2, в линзе, залегающей в основании силицитов (нанопланктонная зона NP-2–4), совместно со скелетами демоспонгий [21]. Фрагменты скелетов выделены из плотных детритусовых известняков в основании палеоцена разреза Озинки [20].

Проявление климатической зональности в расселении позднемеловых Aphrocallistes

Ареал Aphrocallistes приурочен к Европейской палеобиогеографической области [9, 36] и в значительной степени – Западно-Европейской провинции. Бóльшая часть местонахождений, из которых известны находки скелетов этих губок хорошей сохранности, расположены на территории Западной Европы [6–18]. Известные материалы – по Восточно-Европейской провинции малочисленны и фрагментарны (см. табл. 2) и лишь дополняют представления о кампанском-маастрихтском и датском спонгиокомплексах. Сообщества губок, в составе которых описаны Aphrocallistes из альбских-сеноманских и сантонских-маастрихтских отложений Волыно-Подолии, Приднестровья и южной Польши [3, 4, 11, 16], характеризуют палеобиохорию, переходную между Средиземноморской областью и Восточно-Европейской провинцией. Динамика ареалов гексактинеллид свидетельствует об их продвижении в позднеальбское-сеноманское время именно в пределах Польско-Азовской экотонной субпровинции [24, 37, 38] и последующем расселении в восточном и северо-восточном направлениях.

Предварительный анализ альбских и сеноманских спонгиокомплексов позволяет заметить, что спонгиофауна юго-востока Восточно-Европейской провинции представляет собой пионерскую фазу формирования здесь губковых сообществ, отличаясь от губок Польско-Азовской субпровинции консервативным таксономическим составом и меньшими значениями параметров скелета [39]. На протяжении позднемеловой эпохи сохранялась обособленность спонгиосообществ этих палеобиохорий, выражавшаяся в их таксономическом составе и динамике ареалов.

Выводы

1. Характеристика позднемеловых Aphrocallistes отражает несистемный подход к изучению морфологии скелетов гексактинеллид, описание которых основывалось на единичных, порой фрагментированных, экземплярах. Выделение и описание видов основывалось на разных доступных критериях: габитус скелета и толщина стенки, размеры и плотность расположения остий, наличие/отсутствие оскулярных отверстий и т. д. Пространное понимание вида способствовало формированию мнения о широком площадном распространении и значительном стратиграфическом диапазоне встречаемости видов Aphrocallistes, в частности A. alveolites.

2. Ареал позднемеловых-палеоценовых Aphrocallistes – Европейская палеобиогеогра-

фическая область. Кампанские-маастрихтские представители рода – характерные представители губковых поселений Западно-Европейской провинции. Здесь условия обитания Aphrocallistes в относительно глубоководном и теплом бассейне во многом совпадали с обстановками автохтонного захоронения. Это способствовало хорошей сохранности сложно построенных скелетов колониальных губок. Расселение представителей рода в пределы Восточно-Европейской провинции было ограничено более низким термическим режимом придонных вод мелководных бассейнов. Здесь Aphrocallistes редки и известны из кампанских-маастрихтских и датских образований, скелеты полной сохранности отсутствуют. Фосфатизированные фрагменты скелетов свидетельствуют о захоронении губок в условиях активной гидродинамики в интервале верхней сублиторали. Рассмотрение динамики ареалов гексактинеллид, в частности, Aphrocallistes, на протяжении альбского-палеоценового времени может послужить одним из критериев для обоснования выделения Польско-Азовской экотонной подпровинции.

3. В позднем кампане и маастрихте среди существовавших в это время гексактинеллид все более заметны проявления конвергентного развития. Это прослеживается в преобладании в составе спонгиосообществ форм со сложной архитектоникой скелета и высокого уровня модульной организации – автономий и колоний. Полный или частичный изоморфизм, гомеоморфизм в составе отряда Hexactinosa прослеживается на примере кустистых колоний Craticulariidae, Leptophragmidae, Zittelispongiidae. Сходные тенденции предполагаются и в формировании маастрихтских полиоскулюмных форм, автономных (Ventriculitidae) и первичных колониальных (Aphrocallistidae). Завершающие стадии позднемелового этапа истории гексактинеллид характеризуются проявлением тенденций конвергентного развития. Это было обусловлено смещением ареалов губок в нижние интервалы сублиторали и псевдоабиссали, адаптацией к обитанию в биотопах с минимальной ламинарной динамикой прохладных придонных вод.

4. Среди позднемеловых гексактинеллид, в том числе существовавших в кампанское-маастрихтское время, Aphrocallistes выделяются идеальным соотношением площади, занимаемой остиями, и очень тонкими позитивными элементами скульптуры. При этом толщина скелетообразующей стенки несколько больше, чем у многих гексактинеллид со скульптурой (Leptophragmidae) и без нее (Camerospongiidae, Zittelispongiidae). Кустистый морфотип колониальных форм со многими модулями и выростами, высокая проницаемость стенки способствовали успешной адаптации представителей Aphrocallistes к обитанию на глубине, что и позволило им пережить вымирание многих представителей гексактинеллид в кампанское-маастрихтское время [40].

Библиографический список

1. Основы палеонтологии. Губки. Археоциаты / отв. ред. Б. С. Соколов. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 485 с.
2. *Циттель К. А.* Основы палеонтологии (палеозоологии). Ч. 1. Беспозвоночные. Л. ; М. ; Грозный ; Новосибирск : Государственное научно-техническое горно-геолого-нефтяное издательство, 1934. 1056 с.
3. *Трестьян Г. Н.* Новые стеклянные губки из верхнего мела Приднестровья // Палеонт. журн. 1972. № 2. С. 32–41.
4. *Хмилевский З. И.* Меловые Aphrocallistidae (Porifera) Западного Подолья // Палеонтологический сборник. Львов : Выща школа, 1974. № 10, вып. 1. С. 36–41.
5. *Первушов Е. М.* Позднемеловые скелетные гексактинеллиды России. Саратов : Научная книга, 2002. 274 с.
6. *Schrammen* A. Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. Part. I–II. Paleontogr., Suppl. 5. Stuttgart, 1910–1912. 385 S.
7. *Lagneau-Herenger L.* Contribution a l'etude des Spongiaires siliceux du Cretace inferieur // Mem. Soc. Geol. France, N. S. Paris, 1962. T. 41, № 95. P. 1–247.
8. *Nestler H.* Die Rekonstruktion des Lebensraumes der Rügener Schreibkreide-Fauna (Unter-Maastricht) mit Hilfe der Paläoökologie und Paläobiologie // Geologie. Bd. 14, Heft 49. Berlin, 1965. 147 S.
9. *Hurzewicz H.* Siliceous sponges from the Upper Cretaceous of Poland. Part 2. Monaxonia and Triaxonia // Acta Palaeontologica Polonica. 1968. Vol. 13, № 1. P. 3–96.
10. *Ulbrich H.* Die Spongien der Usenburg-Entwicklung (obers unter-Campan) der Subherzynen Kreidemulde – Paleontologi. Leipzig : Deutscher Verlag fur Grundstoffindustrie, 1974. T. 291. 173 S.
11. *Malecki J*. Santonian siliceous sponges from Korzkiew near Krakow (Poland) // Rocznik Polskiego towarzystwa geologicznego. Krakow, 1980. Vol. L, № 3–4. P. 409–431.
12. *Reich M*., *Frenzel P*. Die Fauna und Flora der Rügener Schreibkreide (Maastrichtium Ostsee) // Archive für Geschiebekunde. Hamburg, 2002. Bd. 3, Heft 2/4. S. 73–284.
13. *Swierczewska-Gladysz E.* Late Cretaceous Siliceous sponges from the Middle Vistula River Valley (central Poland) and their Paleoecological significance // Annales Societalis Geologorum Poloniae. 2006. Vol. 76. P. 227–296.
14. *Helm C., Kosma R.* Reconstruction of the unusual Late Cretaceous hexactinellid sponge Aphrocallistes alveolites (Roemer, 1841) // Paleontologische Zeitschrift. Braunschweig, 2006. Vol. 80, № 1. P. 22–33.
15. *Frerichs U*. Nachtag zum Beitrag «Unbestimmter Schwamm» // Arbeitskreis Palantologie Hannover. Hannover, 2007. T. 35. S. 91–92.
16. *Swierczewska-Gladysz E*. Hexactinellid sponges from the Santonian deposits of the Krakow Area (Southern Poland) // Annales Societalis Geologorum Poloniae. 2010. Vol. 80. P. 253–284.

17. *Olszewska-Nejbert D., Swierczewska-Gladysz E.* Campanian (Late Cretaceous) Hexactinellid sponges from the white chalk of Mielnik (Eastern Poland) // Acta Geologica Polonica. 2011. Vol. 61, № 4. P. 383–417.
18. *Swierczewska-Gladysz E.* Hexactinellid sponge assemblages across the Campanian – Maastrichtian boundary in the Middle Vistula River section, central Poland // Acta Geologica Polonica. 2012. Vol. 62, № 4. S. 561–580.
19. *Курлаев В. И., Дигас Л. А., Ахлестина Е. Ф., Бондаренко Н. А.* О взаимоотношении палеогеновых и меловых отложений в районе жел.-дор. ст. Озинки // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя : межвуз. науч. сб. / ред. А. В. Востряков. Саратов : Издательство Саратовского университета, 1987. С. 54–64.
20. *Васильева О. В., Мусатов В. А.* Диноцисты и наннопланктон дания в разрезе Озинки (Общий Сырт, Северный Прикаспий): предварительные результаты // Ежегодник – 2009. Труды ИГГ УрО РАН. 2010. Вып. 157. С. 17–25.
21. *Первушов Е. М., Сельцер В. Б., Калякин Е. А., Мусатов В. А., Ермохина Л. И., Ильинский Е. И., Лопырев В. А., Романов Н. С., Худяков Д. В., Воронков И. Р.* Фаунистический комплекс пограничных интервалов маастрихта – палеоцена Вольской впадины // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. : Науки о Земле. 2019. Т. 19, вып. 2. С. 109–126. https://doi.org/10.18500/1819-7663-2019-19-2-109-126
22. *Гликман Л. С., Железко В. И., Лазур О. Г., Сегедин Р. А.* Новые данные о возрасте верхнемеловых фосфоритоносных отложений района верховьев рек Илек и Темир в Западном Казахстане // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1970. Т. 14, № 6. С. 73–80.
23. *Гликман Л. С., Железко В. И.* Акулы // Граница сантона и кампана на Восточно-Европейской платформе. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1979. С. 90–105.
24. *Первушов Е. М.* Позднемеловые вентрикулитидные губки Поволжья // Труды НИИ геологии Сарат. ун-та. 1998 Т. 2. 168 с.
25. *Первушов Е. М.* Состав и структура семейства Ventriculitidae (Porifera, Hexactinellida) // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. : Науки о Земле. 2019. Т. 19, вып. 1. С. 49–62. https://doi.org/10.18500/1819-7663-2019-19-1-49-62
26. *Schulze F. E.* Über den Bau und das System der Hexactinelliden // Abhandlungen Der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin (Physikalisch-Mathematische Classe). Berlin, 1886. S. 1–97.
27. *Laubenfels M. W.* The marine and fresh-water sponges of California // Proceedings of the United States National Museum. Pasadena, 1932. T. 81, № 2927. S. 1–140. https://doi.org/10.5479/si.00963801.81-2927.1
28. *Первушов Е. М.* Морфотипы и модульная организация позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida). Саратов : Издательство Саратовского университета, 2018. 208 с.
29. *Dohrmann M., Kelley C., Kelly M., Pisera A., Hooper J. N. A., Reiswig H. M.* An integrative systematic framework helps to reconstruct skeletal evolution of glass sponges (Porifera, Hexactinellida) // Frontiers in Zoology. 2017. Bd. 14, Heft 18. S. 1–31. https://doi.org/10.1186/s12983-017-0191-3
30. *Dohrmann M., Janussen D., Reitner J., Collins A. G., Worheide G.* Phylogeny and Evolution of Glass Sponges (Porifera, Hexactinellida) // Systematic Biology. 2008. Bd. 57, Heft 3. S. 388–405. https://doi.org/10.1080/10635150802161088
31. *Первушов Е. М.* Колониальная Leptophragmidae (Porifera, Hexactinellida) из нижнего сантона Поволжья // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. : Науки о Земле. Т. 23, вып. 1. С. 53–60. https://doi.org/10.18500/1819-7663-2023-23-1-53-60, EDN: SEEWEF
32. Treathis on Inverterbrate Paleontology. Part E (Revised), Porifera. Vol. 3. The Geological Society of America & The University of Kansas. Boulder & Lawrence, 2000. 872 p.
33. *Nestler H.* Spongien aus der weißen Schreibkreide (Unter Maastricht) der Insel Rugen (Ostsee) // Paläontologische Abhandungen. Berlin, 1961. Bd. 1, Heft l. S. 1–70.
34. *Wood C. J.* Some new observations on the Maestrichtian Stage in the British Isles // Bulletin of the Geological Survey of Great Britain. 1967. Vol. 27. P. 271–288.
35. *Reid R. E. H.* A monograph of the Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and Northern Ireland. Part III // Palaeontographical Society Monograph. London, 1961. P. 27–48.
36. *Termier H., Termier G.* Les Spongiaires du Crétacé Normand // Bulletin Trimestrial de la Societé Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre. Havre, 1985. T. 72, № 3. P. 7–89.
37. *Макридин В. П., Кац Ю. И.* Палеобиогеографическое районирование позднемеловых морей Европы, Средней Азии и сопредельных стран // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1964. Т. 39, вып. 2. С. 155–156.
38. *Найдин Д. П., Похиалайнен В. П., Кац Ю. И., Красилов В. А.* Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М. : Наука, 1986. 261 с.
39. *Первушов Е. М.* Мигранты и эндемики позднемеловых спонгиосообществ юго-востока Восточно-Европейской провинции // Биогеография и эволюционные процессы : материалы LXVI сессии Палеонтол. о-ва при РАН. СПб. : Изд-во ВСЕГЕИ, 2020. С. 124–126.
40. *Первушов Е. М.* Неприметная составляющая биоценотических событий мелового – палеоценового времени // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития : материалы LXVIII сессии Палеонтол. о-ва при РАН. СПб. : Изд-во ВСЕГЕИ, 2022. С. 105–107.

Поступила в редакцию 12.12.2024; одобрена после рецензирования 24.12.2024;
принята к публикации 06.03.2025; опубликована 30.06.2025

The article was submitted 12.12.2024; approved after reviewing 24.12.2024;
accepted for publication 06.03.2025; published 30.06.2025