МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА, ОРДЕНА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. М.В.ЛОМОНОСОВА

Геологический факультет.

На правах рукописи.

Первушов Евгений Михайлович

ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ГУБКИ СЕМЕЙСТВА БЕНТРИКУЛИТИД ПОВОЛЖЬЯ.

04.00.09. - палеонтология и стратиграфия.

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук.

Москва - 1992

Работа выполнена на кафедре палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова.

Научный руководитель - доктор геолого-минералогических наук, профессор Б.Т.Янин

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, ПИН АН СССР, А.Ю.Журавлев
кандидат геолого-минералогических наук, МГУ, Л.С.Алексеев

Ведущая организация - ГК НП "Центргеология"

Защита состоится 21 февраля 1992 г., в 15 30 на заседании Специализированного совета Д 053.05.28 по палеонтологии и стратиграфии в Московском государственном университете им. М.В.Ломоносова по адресу: 119899,ГСП-3, Москва,Ленинские горы,МГУ,геологический факультет,ауд.415

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке геологического факультета МГУ,6 этаж Главного здания.

Автореферат разослан "14" января 1992 г.

Ученый секретарь Специализированного совета,доктор геолого-минералогических наук А.Л.Ирина

ВВЕДЕНИЕ.

Актуальность работы. В настоящее время при проведении крупно масштабного картирования и выявлении корреляционных отношений на межрегиональном уровне в районах широкого распространения верхне меловых отложений все больше внимания уделяется рассмотрению сла бо изученных групп ископаемых организмов, к которым, в частности, относятся и кремневые губки. Несостоятельность существовавшей си тематики кремневых губок на длительное время предопределила отсутствие интереса к спонгиям в целях стратиграфии. Необходимость совершенствования региональной стратиграфической схемы и системы тики кремневых губок послужили основой для постановки данной работы. Исследования проводились по тематике, связанной с научно-исс довательскими работами кафедры палеонтологии МГУ и кафедры исторической геологии и палеонтологии геологического факультета Саратовского университета.

Цель работы заключалась в изучении морфологии, систематики, филогении, стратиграфического и географического распространения семейства кремневых губок – вентрикулитид.

Основными задачами являются:

1. Монографическое изучение семейства вентрикулитид, структуры спикульной решетки и системы каналов, морфологии скелета и отдельных его элементов. Определение критериев для обоснования выделения вида, рода, трибы, подсемейства и семейства. Изучение явления колониальности.

2. Выявление филогенетических отношений внутри семейства вентрикулитид и этапности их развития.

Определение стратиграфического значения губок.

4. Изучение палеоэкологии и палеозоогеографии меловых губок.

Материал и методика исследований. Основой для исследований п лужил материал, собранный автором в 1975-1989 г.г. в Поволжье и северо-восточном Прикаспии. Меловая спонгиофауна Примугоджарья, центральных районов Европейской части СССР, Крыма и Восточной Украи была передана автору Д.П.Найдиным, А.Г.Олферьевым и В.Т.Яниным. Использованы также материалы Г.С.Карпова, Н.С.Морозова и С.П.Рыкова из районов Поволжья, Волго-Донского междуречья и Западного Казахстана. При сборе материала использовались элементы палеоэкологического, тафономического и литологического анализа. Коллекция изученных губок насчитывает более 4000 экземпляров, хранится на кафедре исторической геологии и палеонтологии Саратовского университета, коллекция №121. Изучено одно семейство в составе 23 ро-

дов и 118 видов. Хорошая сохранность скелетов позволила изготовить серию шлифов и аншлифов, упорядочить и расширить применение морфометрического метода при описании скелета губок. Автором были так же изучены образцы губок, хранящиеся в музеях Землеведения МГУ, ПИМ им. Ф.Н. Чернышева, кафедры исторической геологии Ленинградского университета, Московского геологоразведочного института, личной коллекции П.А. Герасимова.

Научная новизна. Впервые в палеоспонгиологии представлено целостное монографическое описание семейства вентрикулитид с определением критериев таксонов от вида до семейства. Предложена терминология и схема описания скелета и спикульной решетки, классификация колониальных форм, методика изучения морфологии скелета и спикульной решетки гексактинеллид. Принципы систематики вентрикулитид апробированы при рассмотрении ряда семейств гексактинеллид. Построена таблица морфологического разнообразия вентрикулитид. Установлено 10 новых родов и 96 новых видов, кроме того, 8 родов – впервые на территории СССР. Выделены сантонский, кампанский и маастрихтский спонгиокомплексы в Поволжье и выявлена возможность межрегиональных корреляций на их основе. Проведено палеозоогеографическое районирование позднемеловых бассейнов на территории Европы в связи с особенностями распространения спонгиофауны. Определены условия, способствовавшие рассеянию кремневых губок в пределах эпиконтинентальных бассейнов в позднемеловое время и формированию "губковых" поселений.

Практическая ценность работы заключается в использовании полученных результатов при биостратиграфических исследованиях: расчленении и корреляции сантонских, кампанских и маастрихтских отложений Поволжья. Некоторые результаты исследований использованы при проведении геолого-съемочных и тематических работ в Поволжье и северо-восточном Прикаспии.

Апробация результатов. Основные положения диссертации докладывались на заседаниях Всесоюзного Палеонтологического общества (Баку, 1988; Ленинград, 1991) и меловой комиссии МСК (Ленинград, 1989), на Всесоюзном семинаре по тафономии (Саратов, 1986), второй региональной конференции молодых ученых Поволжья и Прикаспия (Саратов, 1989). По теме диссертации имеется четыре публикации.

Работа состоит из двух томов. В первом – основной текст, объемом 275 машинописных страниц, состоит из "Введения", 9 глав и "Заключения", 22 рисунков и 16 таблиц. Список литературы включает 426

наименований (221 на русском и 205 за иностранных языках. Во втором (приложение №1) - монографическое описание семейства, объемом 138 машинописных страниц, и атлас из 46 палеонтологических таблиц с объяснениями.

Автор искренне благодарен доктору геолого-минералогических наук, профессору Борису Тимофеевичу Янину за научное руководство данной работой. Признательность и уважение автор выражает профессорам Д.П.Найдину, Н.С.Барскову, И.А.Михайловой, доценту С.Б.Бондаренко, старшему научному сотруднику Е.И.Кузмичевой за ценные замечания и советы по теме исследований. Диссертант сердечно благодарит своих коллег - сотрудников Саратовского университета В.Г.Очева, Г.Б.Кулеву, Н.А.Бондаренко, М.В.Бондареву, В.И.Барышникову, начальника Салмышской экспедиции В.А.Ефремова. Автор выражает такие признательность первым своим учителям: Д.С.Жудякову, Е.А.Троицкой и Г.Г.Послазской.

В диссертации на защиту выносятся следующие основные положения:

1. На основании изучения морфологии скелета и спикульной решетки вентрикулитид определена таксономическая значимость их элементов и предложена новая система семейства Ventriculitidae T.Smith, 1848.

2. Определены этапы морфогенеза и филогенетические отношения в составе семейства вентрикулитид.

3. Установлены сеноманский, сантонский, кампанский и маастрихтский спонгиокомплексы, сопоставимые в пределах Европы; для региональной схемы расчленения верхнемеловых отложений Поволжья предложены слои с губками.

4. Выявлены особенности экологии и географического распределения позднемеловых губок.

Структура автореферата отвечает построению диссертационной работы.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МЕЛОВЫХ ГУБОК.

В истории изучения меловых губок нами выделено пять этапов:

1 этап. XVIII век - первая половина XIX в. До 1830 г. Первые и в основном разрозненные сообщения о находках ископаемых спонгий в центральной России, Германии и Англии. Рассматривалась, главным образом, внешняя форма сотатисов. Их описывали в качестве зверообразных растений, "полипов" или "бесформенных".

2 этап. Вторая половина XIX века : 1861-1900 гг. Отмечается заметное увеличение количества публикаций по палеоспонгиологии.

Следует отметить работы И.Ф.Синцова, Г.Рауффа, Ф.Рёмера, Э.Дуниковского, Э.Эйхвальда, Ф.Почты, Г.А.Траутшольда, К.Циттеля, Е.Фроментеля, Г.Гейница, Д.Хайнда, А.Орбиньи. Исследователи переходили от внешней описательной характеристики к изучению системы каналов и спикульной решетки. Предпринимались попытки выделения некоторых групп губок на основании морфологии спикул. Появились первые статьи с оценкой стратиграфического значения губок (Шлютер, 1872, 1878).

3 этап. Первая треть XX века: 1901-1934 гг. Большое значение приобретают специальные монографии, в которых обобщаются результаты работ предшествующих поколений ученых-спонгиологов. Предложена новая иерархия в составе типа с учетом морфологии макро- и микросклер, определено важное значение для систематики кремневых губок перфорированного узла спикул. Наиболее полно разработана систематика известковых губок и демоспонгий, в частности, в работах Е.Гентшеля, Л.Морэ, А.Шраммена и В.Арндта.

4 этап. Середина XX века: 1935-1954 гг. Разрабатывались вопросы морфологии, систематики и палеоэкологии губок (Л.Эранже, М.Лаубенфелс, Л.Морэ, К.Окли, А.Шраммен). Проведены первые первые палеозоогеографические реконструкции меловых бассейнов на территории Западной Европы на основе распространения спонгий.

5 этап. Вторая половина XX века: 1955 г. - настоящее время. Начало этапа определяется публикацией ряда монографий, где наряду с описаниями губок, предлагаются новые схемы систематики порифер. 50-60- е годы - период дискусий по систематике губок. Вышли в свет работы В.М.Колтуна, П.А.Герасимова, Г.Н.Трестьяна, З.И.Хмилевского, Н.Н.Шемякина, С.Дефретин-Лефранка, М.Лаубенфелса, Л.Ланьо-Эранже, Р.Рида, А.и Г.Термье. Особое место занимает спикульный анализ. Исследования в этом направлении развивались стремительнее, чем изучение скелетных форм губок, чему в немалой степени способствовали работы В.М.Колтуна, В.Покорного, М.М.Иванника, В.Е.Райфа, Д.В.Шваба и др. Успешное применение спикульного анализа продемонстрировано на примере верхнемеловых и палеогеновых отложений Урала и Русской плиты (Колтун, 1959, 1960; Иванник, 1967, 1980, 1988) и дальнейшее его развитие определяется разработкой парасистематики губок с несвязанным спикульным скелетом.

С середины 80-х годов происходит интенсивный пересмотр систематики губок, их ранга и положения в составе органического мира. Это определяется, в частности, возвращением к губковой модели организации археоциат, строматопорат и т.д. (Журавлева, Мягкова, 1985; Журавлев, 1989, 1991; Вуд, 1989, 1990). При этом пересматриваются филогенетические отношения на уровне высших таксонов не только в

составе известковых губок, но и среди демоспонгий и гексактенеллид.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ.

Материал собран из естественных обнажений и карьеров. Выполнены зарисовки слоев, содержащих остатки губок, что особо необходимо при изучении некоторых групп губок с листообразной формой скелета. Препарирование осуществлялось ручным способом, применение растворителей нецелесообразно, так как происходит растворение спикул. Учитывалось соотношение особенностей строения скелета и характера вмещающей породы. Из каждой группы экземпляров одного вида изготавливались шлифы, в общем количестве более 100, и аншлифы - около 300. Шлифы, различно ориентированные относительно вертикальной оси скелета, изготовлены при содействии сотрудников лабораторий Московского и Саратовского университетов и Палеонтологического института АН СССР.

Большая выборка форм для каждого вида послужила основой для создания стандартного набора параметров, необходимых при описании скелета, скульптуры и спикульной решетки. Спикульная решетка рассматривалась состоящей из элементарных спикульных клеток, которые, в свою очередь, образованы лучами фонарных спикул.

Глава 3. МОРФОЛОГИЯ СКЕЛЕТА И СТРУКТУРА СПИКУЛЬНОЙ РЕШЕТКИ.

Описание скелетов губок предусматривает два уровня их изучения и существование двух групп терминов, одни из которых характеризуют скелет губки и его отдельные элементы, другие определяют структуру спикульной решетки и строения системы каналов. Необходимость изучения губок на макро- и микроуровне обусловлена также распространенным среди губок явлением изоморфизма.

Габитус скелета и парагастральной полости. Габитус вентрикулитид во многом определяется наличием отворота стенки. Исходная форма скелета - вертикальный изометричный бокал в основании которого система ризоидов (Ortodiscus, Rhizopoterion) или площадка прикрепления (Ventriculites, Naraeana). У некоторых форм между бокалом и ризоидами присутствует стержень (Rhizopoterion, Venustirpum). Иногда выделяется "ложный" стержень (Serestirpum). Парагастральная полость изменяется в соответствии с морфологией бокала.

Элементы прикрепления к субстрату. Выделено четыре основных типа строения отдельных элементов скелета, определяющих способ прикрепления спонгий к различному по характеру субстрату. 1. Смо-

тема ризоидов в основании скелета (Ortodiscus, Actinocyclus). 2. Одиночный ризоид-стержень (Lepidospongia, Litoflexus). 3. Пучки спикул по всей высоте скелета (Divicalys, Microblastium). 4. Площадка прикрепления (Ventriculites, Napaeana).

Стенка бокала. Элементы скульптуры. По толщине стенки установлены три группы губок. Выявлена тенденция увеличения толщины стенки с возрастанием диаметра каналов, что приводит к уменьшению плотности расположения элементов скульптуры. Скульптура дермальной и парагастральной поверхностей представлена ребрами и узлами ребер, а также остиями, которые иногда составляют борозды. Выделены типы дермальной скульптуры: на бокале - равномерно-линейный (Ventriculitini T.Smith, 1848) и рассеянный (Microblstini trib.nov.), ризоидов и стержня (Rhizopoterioninae subfam. nov.). У ряда вентрикулитид дермальная скульптура отсутствует (Sestrocladia, Vanustirpum).

Ирригационная система. Фильтрация направленного водного потока пассивно осуществлялась некоторыми губками непосредственно по всей поверхности тела, но у большинства - с помощью слабо ориентированной системы каналов. Поперечные каналы слепые, распространены только в стенке бокала (Ventriculitinae T.Smith, 1848). Продольные каналы развиты, главным образом, в ризоидах и стержне (Rhizopoterioninae subfam.nov.).

Изоморфизм. Гомологичные ряды. У губок установлены частный и полный изоморфизм. Частный определяется при совпадении строения отдельных элементов скелета или скульптуры, в частности: округлые остия: Coscinopora-Guettardioscyphia , крестообразный оскулюм: Guettardioscyphia stellata-Etheridgea goldfussi-Ventriculites cruciatus. Полный изоморфизм - совпадение габитуса скелета и строения скульптуры одновременно: Litoflexus - Craticularia. Составлены ряды морфологической изменчивости вентрикулитид, при этом в параллельных рядах проявляются сходные морфологические изменения на уровне родов и видов.

Колониальные формы губок. Колонии гексактинеллид - морфологически целостное сочетание парагастральных полостей, с которыми сопряжена единая ирригационная система с общим кортексом и отсутствием полосы "отчуждения" между особями. Но даже среди гексактинеллид степень интеграции особей, их морфологическая выраженность может существенно отличаться. Выделены группы параколониальных (Ventriculites duplus sp.nov., Napaeana binidula sp.nov.) и полиоскульмных, фамилиатных (Contubernius) и семилиатных

(Pleuropyge, Vaguitektorium) колониальных губок.

Нарушения и особенности строения скелета. Описываются пережимы и изменения формы скелета, явления асимметрии бокала и примеры регенерации скелета после его частичного разрушения.

Структура спикульной решетки. Разновидности спикульной решетки ископаемых губок можно соотнести с клеточными образованиями и покровами современных губок. У последних участкам экзо-, эндо- и базопинакодермы отвечают, по нашему мнению, среди ископаемых форм кортикальная, каналярная и ризоидная спикульные решетки. Область развития мезоглеи совпадает с распространением интерканалярной и паренхимальной решеток. Вероятно, хоаноциты были приурочены к участкам каналярной решетки. У вентрикулитид интерканалярная решетка бокала состоит из кубических, а стержень и ризоиды - из призматических клетей.

Глава 4. СИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА VENTRICULITIDAE T.SMITH, 1848.

До последнего времени остаются неопределенными таксономический уровень и положение губок в системе органического мира. Непостоянно соотношение таксономических подразделений в составе этой группы животных. Представлена история изучения вентрикулитид и эволюция взглядов на состав этого семейства. В позднемеловое время среди гексактинеллид вентрикулитиды наряду с камероспонгиидами и бексиидами являлись наиболее представительными семействами губок со спаянным спикульным скелетом (подотряд Lichniscina).

Определено, что изучение соотношения кортикальной, каналярной и ризоидной спикульных решеток, строения и параметров интерканалярной решетки, исходного типа скелета необходимо при обосновании выделения таксона на уровне семейства. Роды, входящие в состав семейства, объединяются в две группы, которые отчетливо различаются по признаку преобладания в строении ирригационной системы продольных или поперечных каналов, что определяет очертания и характер расположения элементов дермальной скульптуры и степень выраженности стержня. Это позволило установить таксоны в ранге подсемейства: Ventriculitinae T.Smith, 1848; Rhizopoterioninae subfam.nov. Среди вентрикулитид - губок с поперечным расположением каналов - на основании различий в строении дермальной скульптуры предложены две компактные группы - трибы: Ventriculitini T.Smith, 1848, с равномерно-линейным расположением тов скульптуры и Microblastini trib.nov., с рассеянным тером скульптуры. При рассмотрении особенностей родовой группы

следует учитывать очертания и взаимообусловленность элементов скульптуры: ребер и узлов ребер, остий, плотность их расположения. Собственно форма скелета губки определяется как основная характеристика вида у представителей гексактинеллид. Предложена новая система семейства вентрикулитид, в составе которого 23 рода, из них 10 новых, 118 видов, из них 96 описаны впервые. Представители 8 родов впервые установлены на территории СССР.

ТИП PORIFERA

КЛАСС HEXACTINELLIDA SMIDT, 1869

ПОДКЛАСС HEXASTEROPHORA SCHULZE, 1875

ОТРЯД DICTIONIDA ZITTEL, 1878

ПОДОТРЯД LICHNISCINA SCHRAMMEN, 1903

СЕМЕЙСТВО VENTRICULITIDAE T.SMITH, 1848

VENTRICULITINAE T.SMITH, 1848

VENTRICULITINI T.SMITH, 1848

Ventriculites Mantell, 1822

2. Cephalites T.Smith, 1848
3. Pleuropyge Schrammen, 1912
4. Ortodiscus Schrammen, 1924
5. Rhizopoterionopsis Lachasse, 1943
6. Contubernius Perv.gen.nov.
7. Divicalys Perv.gen.nov.
8. Magnuporites Perv.gen.nov.

MICROBLASTINI PERVUSHOV TRIBA NOV.

9. Microblastium Schrammen, 1910-12
10. Lepidospongia Roemer, 1864
11. Sestrocladia Hinde, 1883
12. Napaeana (Schrammen, 1902)
13. Actinocyclus (Schrammen, 1912)
14. Porocyclus (Defretin-Lefranc, 1960)
15. Litoflexus Perv.gen.nov.
16. Scapholites Perv.gen.nov.
17. Vaguitektorium Perv.gen.nov.

RHIZOPOTERIONINAE PERVUSHOV SUBFAM.NOV.

18. Rhizopoterion Zittel, 1877
19. Schizorabdus Zittel, 1877
20. Columelloculum Perv.gen.nov.
21. Ramefossus Perv.gen.nov.
22. Sorestirpum Perv.gen.nov.
23. Vanustirpum Perv.gen.nov.

Глава 5. ЭТАПЫ МОРФОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА VENTRICULITIDAE T.SMITH,1848.

На основе изучения спикульной решетки и морфологии скелета, стратиграфического и географического распространения прослеживаются филогенетические связи в семействе вентрикулитид. Основываясь на установленных различиях в структуре спикульной решетки, представлена схема "гипотетического онтогенеза" (термин по Тимофееву-Ресовскому и др.,1967) в основу которой положено строение ризопотериониа. Выделены этапы морфогенеза.

Позднеюрский этап. Появление от пахитейхисмиид и становление основных филогенетических ветвей вентрикулитид на уровне подсемейств: Ventriculitinae T.Smith,1848;Rhizopoterioninae subfam. nov. Дивергенция признаков I порядка - разделение групп по преобладанию в строении скелета бокала или стержня, соответственно поперечных или продольных каналов в составе ирригационной системы.

Раннемеловой этап. Среди губок с поперечным положением каналов происходит дивергенция признаков II порядка, по характеру расположения элементов скульптуры, на уровне триб: равномерно-линейный тип скульптуры - Ventriculitini T.Smith,1848, рассеянный - Microblastini trib.nov.

Среднемеловой этап (альб-коньяк). Ведущая тенденция - дивергенция признаков III порядка, на уровне родов. Взаимосвязанное изменение очертаний элементов скульптуры, плотности их расположения и в соответствии с этим флуктуация толщины стенки и габитуса скелета. Проявлена гетерохронная дивергенция на родовом уровне, в составе родов обычно 1-2 вида.

Позднемеловой этап. Раннесенонский подэтап (сантон). Синхронная дивергенция на уровне признаков III порядка и появление групп близкородственных родов, в частности: Lepidospongia:Litoflexus-Scapholites;Ventriculites:Contuberatius-Divicalys. Широкая дивергенция признаков видового уровня - изменение морфологии скелета от цилиндрических форм до резко асимметричных и листообразных. Позднесенонский подэтап (кампан-маастрихт) Поэтапная регрессия в развитии вентрикулитид; все более проявляются черты конвергентного сходства представителей семейства, среди редких новых родов преобладают колониальные формы. В конце подэтапа установлено вымирание практически всех представителей семейства (в палеоцене известны лишь два рода из 23, существовавших в позднемеловое время).

В филогенезе семейства проявляется неравномерность в развитии основных филогенетических ветвей, прослеживаются моменты дивергенции, параллелизма и конвергенции признаков на видовом и родовом уровнях.

Глава 6. ТАФОНОМИЯ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК.

Проблемы тафономии позднемеловых губок до настоящего времени специально не рассматривались. При проведении тафономического анализа захоронений губок Поволжья (Церфусов, 1989) были использованы принципы классификаций местонахождений морских беспозвоночных (Собецкий, 1978; Янин, 1983), а также материалы исследований Р.Ф.Геккера (1983), Б.П.Марковского (1966) и О.В.Савчинской (1982). Автором рассмотрены типы захоронений остатков губок из верхнемеловых отложений Поволжья. Разбирается явление селективной сохранности и типы фоссилизации скелетов губок.

Ориктокомплексы "губковых" горизонтов могут быть аллохтонного и субавтохтонного генезиса. В первом случае ориктокомплекс не выдержан в пределах региона по количественному и таксономическому составу - сантонский спонгиокомплекс Поволжья; во-втором - отличается постоянством структуры на обширной территории - кампанский спонгиокомплекс юга Восточно-Европейской платформы. Аллохтонные и субавтохтонные ориктокомплексы образованы только скелетами гексактинеллид. С захоронениями этого типа связана основная масса находок позднемеловых губок в Поволжье. Формирование подобных ориктокомплексов определяется началом трансгрессивных циклов. Субавтохтонный неравномерно рассеянный тип захоронения формировался в условиях слабых течений в центральных и периферических частях бассейна. Автохтонный равномерно рассеянный тип захоронения, в котором представлены преимущественно инозои, характеризует условия спокойного карбонатонакопления в отсутствии активных придонных течений.

Глава 7. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК.

Рассматривать условия жизнеобитания инозой, демоспонгий и гексактинеллид следует отдельно. Представители этих групп обычно не встречаются в пределах общего биотопа, лишь некоторые формы демоспонгий и гексактинеллид известны в составе совместных сообществ. Рассматриваются параметры водной среды, условия обитания кальциспонгий, демоспонгий и гексактинеллид на примере современных и ископаемых форм.

Термический режим среды обитания губок. Климатическая зональ-

ность в распределении спонгий отчетливо проявилась в средне-позднемеловое время (Термье, 1981). Инозои типично стенотермные организмы, обитатели тропических и субтропических вод. Демоспонгии, вероятно, являются наиболее эвритермными представителями группы. Гексактинеллиды – стенотермные организмы, приспособленные в основном к существованию в условиях умеренных температур. Обилие позднемеловых гексактинеллид обусловлено совпадением благоприятных факторов, ведущим из которых является проникновение вод умеренных температур в эпиконтинентальные бассейны Европейской области. Поселение гексактинеллид альб-сеноманского возраста в Западной Европе и сантонского на юго-востоке Восточно-Европейской платформы связывается многими авторами именно с проникновением вод умеренных температур.

Батиметрическая зональность в распространении спонгий. Батиметрическая зональность в расселении спонгий, известная в настоящее время, начала формироваться, по-видимому, в конце позднего мела. В позднемеловых эпиконтинентальных бассейнах инозои были распространены в районах псевдоабиссали. Демоспонгии почти не встречаются совместно с инозоями и были приурочены к верхней части псевдоабиссали, реже известны в условиях сублиторали, отличающихся спокойным гидродинамическим режимом. Массовые поселения гексактинеллид, особенно в альб-сеноманское время, приурочены к участкам верхней сублиторали, вероятно в интервале глубин до 100 м.

Гидродинамический режим придонных вод. Позднемеловые инозои селились на относительно спокойных участках бассейна со слабой подвижностью придонных вод. Демоспонгии уже в это время отличаются приспособленностью к существованию в различных гидродинамических обстановках. Большая их часть обитала в условиях умеренных и спокойных течений, где могли образовывать поселения. Гексактинеллиды приурочены к зонам развития активных течений. Во многих случаях они приспособились к существованию в зоне действия устойчивых течений, при этом значительно изменялся первичный изометричный облик спонгий. На ископаемом материале установлено три формы реотропизма: 1. Формирование асимметричных скелетов (Napaeana, Lepidospongia). 2. В дальнейшем – появление листообразных, безосцульмных скелетов (Scapholites, Schizorabdus). 3. Преимущественное поселение губок на вторичном субстрате – створках раковин (Plocoscyphia, Labyrintolites).

Кремненасыщенность водной среды. Проблемы синхронизации моментов вулканической активности и распространения губковых поселений ранее рассматривались неоднократно на примера рецентных и ископае-

мну спонгий. Вероятно, о наиболее убедительном совпадении времени массового расселения кремневых спонгий, других кремнепродуцирующих организмов и появления силицитов с фазами вулканической деятельности можно говорить только на региональном уровне в каждом конкретном случае. Подобная взаимосвязь, по данным ряда авторов, определяется для сеноманского века юго-запада Восточно-Европейской платформы (Пастернак и др., 1981, Найдин и др., 1985).

Рельеф дна и характер субстрата. Таксономическое разнообразие ископаемых и современных губковых сообществ чаще всего связывается с полого наклонным положением дна. Позднемеловые инозои Поволжья были распространены исключительно в условиях илистого дна. Демоспонгии преобладали на участках дна с илистым субстратом, а также поселялись на раковинах моллюсков. Гексактинеллиды развивались на песчаном и терригенно-илистом основании.

Таким образом, основными факторами, влияющими на распределение и состав позднемеловых сообществ гексактинеллид, являются температура, глубина и гидродинамическая активность придонных вод. Большинство гексактинеллид на уровне вида и рода приспособленны к обитанию в определенных гидродинамических условиях и не способны изменить морфологию скелета при новых параметрах среды, что свойственно демоспонгиям.

Губковые ассоциации верхней сублиторали отличаются видовым разнообразием, что определяется гетерогенностью условий среды обитания в моменты трансгрессий в мелководных районах палеобассейнов, существованием в эти моменты времени многих экологических ниш (раннесантонские губковые поселения на территории Поволжья). "Губковые дуга" - сообщества, отличающиеся широким площадным распространением и постоянством таксономического состава. Формируются при преобладании стабильного режима водных масс, приурочены к центральным участкам палеобассейнов в моменты развития трансгрессивных и реже регрессивных фаз в пределах эпиконтинентальных морей (кампанское губковое сообщество Поволжья).

Географическое распространение губок. До настоящего времени позднемеловые спонгии очень редко использовались при палеозоогеографическом районировании. В работе нами приняты биохории, предложенные ранее разными авторами для палеобассейнов на территории Европы: Средиземноморская и Европейская палеозоогеографические области; в составе последней - провинции: Центральноевропейская, Польско-Азовская и Среднерусская. Палеозоогеографические области характеризуются отличием в составе губковых сообществ на уровне классов, провинции - на уровне отрядов. Распространение позднемело-

вых спонгий по биохорнам во многом определялось климатическим фактором, батиметрической зональностью дна бассейна и гидродинамической активностью водных масс. Районирование меловых бассейнов для территории Западной Европы на основе изучения сообществ впервые провели Г. и А. Термье (1981). Наши исследования по позднемеловым губкам юга Восточно-Европейской платформы подтверждают в целом отмеченную ими субширотную зональность в расселении спонгий.

Таксономический состав губковых сообществ палеозоогеографических областей отличается на уровне классов: Средиземноморскую область преимущественно заселяли губки с известковым скелетом, а в пределах Европейской области преобладали кремневые губки. Демоспонгии расселялись преимущественно в бассейнах Центрально-Европейской провинции, гексактинеллиды более характерны для Среднерусской провинции. В пределах Польско-Азовской провинции наряду с демоспонгиями и гексактинеллидами встречаются инозои; характерно широкое развитие губок с несвязанным спикульным скелетом.

Динамика ареалов мезозойских губок. Раннемезозойский этап. 1. Триасовый подэтап. Распространение губок ограничено районами Средиземноморской области. Преобладали спонгии с известковым скелетом, которые участвовали в составе рифовых сообществ. 2. Рэт-лейасовый подэтап. Сокращение таксономического состава и количества губок, основные районы обитания спонгий сохранялись в Средиземноморской области. 3. Средне-позднеюрский подэтап. В структуре спонгиофауны преобладают кремневые губки. Максимальное таксономическое разнообразие и активное участие губок в рифовых сообществах отмечается на рубеже средне- и позднеюрского времени. В бат-келловейское время губки проникли в северные бассейны Европейской области. 4. Раннемеловой (берриас-апт) подэтап. Кризис в развитии большинства представителей спонгиофауны, особенно в готерив-барремское время. Лишь инозои испытывают период расцвета, массовые поселения которых приурочены в основном к Средиземноморской области и Польско-Азовской провинции Европейской области.

Позднемезозойский этап. 1. Среднемеловой (альб-коньяк) подэтап. На западе Средиземноморской области распространены преимущественно известковые губки. Вселение кремневых губок в эпиконтинентальные бассейны в альб-сеноманское время носило стадийный характер: активная ранняя фаза (альб-ранний сеноман) появления на западе Европейской области и затем продолжение миграции тех же групп спонгий далее на восток (поздний сеноман) по акваториям морей Польско-Азовской провинции. В туронское и коньякское время в бассейнах

Европейской области сократился таксономический состав и количество кремневых губок. 2.Сантонский подэтап.Миграция гексактинеллид и в меньшей степени демоспонгий из западных районов Европейской области в районы Среднерусской провинции. 3.Позднемеловой (кампан-маастрихт) подэтап.С началом подэтапа отмечается максимум таксономического разнообразия и площадного распространения спонгий в Европейской области.Преобладают явления обмена представителей спонгиофауны между разными провинциями в пределах Европейской области,к концу подэтапа - вымирание многих групп на уровне родов и семейств.

Выделение крупных этапов в развитии мезозойской спонгиофауны коррелируется с повышением уровня вод Мирового океана.Позднемезозойский этап в общих чертах повторяет предыдущий,более ярко прослеживаются процессы расселения губок,среди которых преобладают формы с кремневым скелетом.Максимальное распространение кремневых губок приурочено к трансгрессивному (альб-сеноман) и регрессивному (поздний кампан-маастрихт) моментам эвстазии.Временной интервал и характер распространения губковых сообществ в разных районах определялся и региональными факторами.

История расселения спонгий на протяжении позднемезозойского этапа рассматривается как ряд взаимообусловленных явлений.Для первой половины среднемелового подэтапа(альб-сеноман) характерно вторжение кремневых губок в западные районы Европейской области.В турон-коньякское время происходило продвижение порифер в пределах этой биохории.В сантонское время гексактинеллиды вселились в восточные районы области,что сопровождалось возрастанием видового состава и появлением новых родов.В начале кампанского века - относительное выравнивание видового состава губковых сообществ в провинциях,но уже в позднекампанское время отмечается миграция кремневых губок со спаянным спикульным скелетом в районы Польско-Азовской провинции,что сопровождалось вымиранием многих филогенетических ветвей.

Глава 8. СТРАТИГРАФИЯ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ПОВОЛЖЬЯ.

При рассмотрении верхнемеловых отложений региона используются региональные стратиграфические подразделения с учетом унифицированной стратиграфической схемы Европейской части СССР(1979) В регионе,согласно этим схемам,выделяются все ярусы верхнемелового отдела.Ниже приводится описание по ярусам.

Сеноманский ярус.В Поволжье расчленен на два подъяруса:ниж-

ний (зона Actinocamax primus-Neohibolites ultimus)
и верхний (зона Scaphites aequalis-Acanthoceras rhotomagense).
По фораминиферам первой из них соответствует зона Gavelinella cenomanica В нижнем сеномане (20-40 м) преобладают кварцево-глауконитовые пески,в нижней части с прослоями глин.Отложения сеномана прослеживаются неповсеместно и трансгрессивно залегают на различных подразделениях альбского яруса. Верхняя граница отчетлива и проводится по подошве фосфоритового горизонта в основании пород туронского яруса.К верхнему сеноману (до 2 м) относятся кварцевые пески с фосфоритовым горизонтом в основании.Известны остатки двустворчатых моллюсков,брахиопод,акуловых рыб и рептилий,редкие фрагменты губок.

Туронский ярус.Расчленяется на два подъяруса:нижний (зона Inoceramus labiatus) и верхний (зона Inoceramus lamarcki). По фораминиферам первой соответствует зона Globorotalites hangensis - Rugoglobigerina holzi , ,а второй - зона Gavelinella moniliformis. Нижний турон (1-5 м) представлен,в основном,песчанистым мелом с рассеянными фосфоритами,а верхний (до 35-40 м) - мелом и мергелями.Отложения нижнего турона залегают трансгрессивно на размытой поверхности сеноманских пород.В основании турона - фосфоритовый горизонт,прослеживающийся повсеместно.Из макрофауны известны остатки двустворчатых моллюсков,брахиопод,морских ежей и реже фосфатизированные скелеты кремневых губок.

Коньякский ярус.Подразделяется на два подъяруса:нижний (зона Inoceramus wandereri) и верхний (зона Inoceramus involutus По фораминиферам первой соответствует зона Gavelinella kelleri, второй - G.costulata. Коньякский ярус представлен (10-30м) мелом,мергелями,песчанистым мелом,иногда с глауконитом. Породы яруса близки по вещественному составу к туронским и часто связаны с ними постепенным переходом.Верхняя граница коньякских отложений отчетлива,так как перекрываются "губковым" горизонтом сантона.Встречаются редкие двустворчатые моллюски,морские ежи и некоторые иноцеры.

Сантонский ярус.Расчленен на два подъяруса:нижний(зона Inoceramus cardissoides) и верхний (зона Oxytoma tenuicostata). По фораминиферам нижней соответствует зона Gavelinella infrasantonica, верхней - зона G.stelligera. Сантон в целом отличается сложной фациальной изменчивостью отложений.Нижний сантон (до 30-40м) - преимущественно карбонатно-глинистые породы с примесью терригенного материала и фосфоритов,верхний (до 40-60м) - отно-

сительно ритмичное переслаивание опок и глин,с примесью карбонатного материала.Сантонские образования трансгрессивно залегают на отложениях коньякского,туронского и сеноманского ярусов,в их основании - фосфоритовый горизонт,который благодаря преобладанию среди фоссилий скелетов губок,известен как "губковый".Породы сантона перекрываются,чаще всего с размывом,кампанскими отложениями, но в случае терригенных пород граница между ярусами прослеживается с трудом.Наиболее насыщены органическими остатками кардиссоидные слои:многочисленные кремневые губки,двустворчатые моллюски и брахиоподы.

Кампанский ярус.Подразделяется на два подъяруса:нижний и верхний.Отложения нижней зоны нижнего кампана в регионе достоверно не установлены.Верхняя зона Belemnellocamax mammilatus-Belemnitella mucronata (по фораминиферам соответствует зона Cibicidoides temirensis-Brotzenella monterelensis) трансгрессивно залегает на сантонских породах и более древних отложениях до сеномана включительно (в депрессиях стратиграфическое несогласие слабо выражено).Представлена (3-10м) карбонатно-терригенными породами с большим содержанием глауконита,часто с фосфоритами в основании.Многочисленны гексактинеллиды,двустворчатые моллюски,белемниты,остатки акуловых рыб и рептилий.Верхнекампанские (зона Belemnitella langei) отложения (до 30-35м) характеризуются изменчивым составом и мощностью:от мергельно-меловых до глинисто-опоковых и песчаных.Известны двустворчатые моллюски,белемниты,морские ежи.

Маастрихтский ярус.Подразделяется на два подъяруса:нижний с тремя зонами:нижней - Belemnella licharewi,средней - Belemnella lanceolata и верхней - Belemnella sumensis. Верхний подъярус - зона Neobelemnella kazimirovienslis. По фораминиферам в нижнем подъярусе нижней зоне соответствует зона Silicosigmoilina volganica, средней и верхней - зона Brotzenella complanata. Верхний подъярус характеризуется фораминиферовой зоной Hanzawaia ekblomi. При трансгрессивном залегании пород маастрихта на отложениях от кампанского до альбского яруса включительно,в их основании прослеживается фосфоритовый горизонт.Лишь в депрессиях породы кампанского и маастрихтского ярусов представляют единую меловую толщу и граница между ними определяется по микрофаунистическим данным.Отложения зоны licharewi (4-16м) однообразны по составу, это черные кремнистые глины,содержащие обычно только ростры зонального вида.Литологический разрез зон lanceolata и sumensis сильно изменчив:от меловых до песчаных образований (35-40м) с

фосфоритовым горизонтом в основании. Встречены кремневые и известковые губки, двустворчатые моллюски, морские ежи. Верхний маастрихт (до 40м) представлен алевролитами, мергелями и глинами, в кровле - кварцево-глауконитовыми песками. Маастрихтские отложения повсеместно перекрываются кремнистыми породами палеогена.

Глава 9. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГУБОК.

Ископаемые губки рассматриваются как "парастратиграфическая" группа, которая используется при корреляции вмещающих отложений на региональном уровне. Приуроченность многих спонгий к определенным фациям и слабая изученность их систематики предопределили отсутствие интереса к использованию этих организмов в целях стратиграфии в пределах Русской плиты. В Западной Европе же предпринимались попытки определить стратиграфическое распространение позднемеловых демоспонгий и некоторых гексактинеллид (Reid, 1968; Schrammen, 1924, 1936; Schlüter, 1870, 1878; Tate, 1864; Wagner, 1963).

Стратиграфическая приуроченность спонгиокомплексов верхнего мела Европы. Сеноманский ярус. Характерны "губковые" горизонты, позволяющие сопоставить спонгиокомплексы Южной Англии, Франции, Южной Польши, Волыно-Подолии и юга Днепрово-Донецкой впадины. В Западной Европе спонгиокомплекс в основном раннесеноманского возраста, а на востоке Европы - более разнообразен спонгиокомплекс верхнего сеномана. Родовой состав комплекса: Craticularia, Plocoscyphia, Stauronema, Guettardioscyphia, Sestrocladia, Stephinia, Rhizopoterionopsis. и др., характерны виды: Rhizopoterionopsis pruvosti Defr.-Defr., Exanites reticulata (Hinde), Plocoscyphia fenestrata (Smith). В Поволжье известны очень редкие верхнесеноманские Porospongia sp. и некоторые демоспонгии.

Туронский ярус. Спонгиокомплекс наиболее разнообразен в Западной Европе и представлен в основном транзитными родами: Ventriculites, Cephalites, Callodiction, Polyderma, Stamnia, Prochonia. восточной части Европы, в частности, в Поволжье, кремневые губки редки, среди них известны камероспонгииды, бекеииды и др.

Коньякский ярус. Спонгиокомплекс слабо изучен и включает в себя в основном транзитные группы гексактинеллид: Ventriculites, Coscinopora и демоспонгий, которые известны главным образом на территории Западной Европы. В Поволжье остатки кремневых губок почти неизвестны, редки находки инозой: Porosphaera sp., Eudea sp..

Сантонский ярус. Спонгиокомплекс отличается выраженной провинциальностью. Он наиболее разнообразен в пределах Восточной Европы, где преобладают гексактинеллиды, и характеризуется видами: Ethe-

ridgea goldfussi (Fisch.);Tremabolites megastoma Roem.;Coelopty-chium subagaricoides Sinz. и др.,многочисленны представители родов Ventriculites,Sporadoscynia,Becksia,Plocoscyphia,Aphrocallistes,Etheridgea. Обилие остатков губок позволило И.Ф.Синцову (1872) выделить в Поволжье "губковый" горизонт,который признан маркирующим.В Западной Европе известны преимущественно немногочисленные демоспонгии.

Кампанский ярус.На востоке Европы губки в основном приурочены к нижней части кампанских отложений и представлены гексактинеллидами: Ortodiscus fragmentalis (Schram.),O.explanatus Perv.sp. nov.,Lepidospongia concavexa Perv.sp.nov.. В Западной Европе "губковые" горизонты приурочены к верхней части нижнего кампана и верхнему кампану,в их составе преобладают демоспонгии: Phymatella tuberosa (Quenst.),Phyllodermia pyriformis (Griep.),Seliscothon mantelli (Goldf.). Спонгиокомплекс Европы и Северной Африки имеет сходные элементы на уровне видов: Rhizopoterion cervicorne (Goldf.), Sorestirpum tubiforme (Schram.),Ortodiscus poculum (Zitt.).

Маастрихтский ярус.Спонгиокомплекс беден в таксономическом и малочисленен в количественном отношениях.Губки известны,преимущественно в породах нижнего маастрихта и реже - в верхней части разреза.Характерны роды: Aphrocallistes,Leptophragma,Wollemania,Microblastium,Porocyclus,а также вид Schizorabdus lybicus Zitt..

Значение вентрикулитид для зональной стратиграфии верхнемеловых отложений Поволжья и смежных регионов.Нами на основании изучения спонгиокомплексов из верхнемеловых отложений Поволжья и смежных регионов для сантонского,кампанского и маастрихтского ярусов предложены стратиграфические единицы в ранге "слоев".

Нижний сантон:слои с Ortodiscus pedester-Rhizopoterion interruptum-Microblastium spinosum, соответствуют зоне Inoceramus cardissoides.

Нижний кампан:слои с Ortodiscus poculum-Rhizopoterion cervicorne-Sorestirpum tubiforme, соответствуют зоне Belemnellocamax mammilatus-Belemnitella mucronata.

Нижний маастрихт:слои с Schizorabdus lybicus-Rhizopoterion kupralicharewi-Vaguitektorium polyfossatum; соответствуют зонам Belemnella lanceolata-Belemnella sumensis.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

1.Показано,что в строении скелета вентрикулитид преобладает бокал,габитус которого определяет форму парагастральной полости, для некоторых форм характерны ризоиды и отверстия.Определены критерии выделения семейства,рода и вида;впервые для семейства гек-

сактинеллид выделены таксономические группы на уровне подсемейства и трибы. Предложена новая система вентрикулитид, основанная на комплексном применении сравнительно-морфологического, морфогенетического, филогенетического и геохронологического критериев. Изучено морфологическое разнообразие вентрикулитид и установлено, что габитус скелета изменяется от изометричной узкоконической до листообразной, безоскульмной формы; наибольшее разнообразие характерно для тонкостенных спонгий. Предложены группы колониальных губок: параколониальные и полиоскульмные, в составе последней, по степени соподчинения особей, определены два типа спонгий - семилиатные и фамилиатные.

2. На основе изучения спикульной решетки и морфологии скелета, стратиграфического и географического распространения, выявлены филогенетические связи в семействе вентрикулитид. Выделено три этапа морфогенеза: позднеюрский этап - появление групп с преобладанием в строении скелета бокала или стержня; на раннемеловом этапе - развитие групп отличающихся характером расположения элементов дермальной скульптуры; в первой половине позднемелового этапа появление многих групп определяется изменениями в очертаниях элементов скульптуры, плотности их расположения и габитусе скелета; во второй половине этапа - постепенное вымирание практически всех представителей семейства.

3. Установлены сеноманский, сантонский, кампанский и маастрихтский спонгиокомплексы, в составе которых определены характерные роды и некоторые виды кремневых губок, позволяющие сопоставить вмещающие их отложения в пределах Европы. На основании изучения спонгиокомплекс из верхнемеловых отложений Поволжья и смежных регионов предложены стратиграфические единицы в ранге "слоев", соответствующие нижнему сантону, нижнему кампану и нижнему маастрихту.

4. Показано, что таксономический состав позднемеловых губковых сообществ разных палеозоогеографических областей отличается на уровне классов: Средиземноморскую область преимущественно заселяли известковые, а Европейскую - кремневые спонгии. Состав губковых сообществ провинций различается на уровне отрядов: для Центрально-европейской провинции характерны демоспонгии, Среднерусской - гексактинеллиды. В Польско-Азовской провинции совместно с кремневыми были распространены и известковые губки, а также формы с несвязанным спикульным скелетом. Определяющими факторами в расселении губок являлись температура, глубина и гидродинамическая активность вод, колебания уровня Мирового океана.

5. Впервые приводится монографическое описание семейства вентрикулитид, в составе которого два подсемейства, две трибы, 23 рода, из них 10 новых и 8 впервые установлены на территории СССР, 118 видов, в том числе 96 новых.

Основные положения диссертации опубликованы в следующих работах:

1. Первушов Е.М. К палеоэкологии позднемеловых губок Поволжья. //Геол. нар.х-ву.-Саратов, 1984. С.111-119. Рукопись деп. ВИНИТИ №462-85Деп.

2. Первушов Е.М. Дифференциация спикульного скелета кремневых губок семейства вентрикулитид //Тез. докл. 34 сес. Всесоюзн. палеонт. об-ва, Баку-Эли. 1988. С.50-51.

3. Первушов Е.М. Роль данных тафономии в изучении процессов формирования губковых слоев верхнего мела Поволжья //Теория и опыт тафономии.-Саратов, 1989. С.121-126.

4. Первушов Е.М. Позднемеловые гексактинеллиды - этап освоения эпиконтинентальных бассейнов //Тез. докл. 37 сес. Всесоюзн. палеонт. об-ва,-Ленинград, 1991. С.54-56.

5. Первушов Е.М. Принципы систематики гексактинеллид на примере семейства вентрикулитид //Вопросы стратиграфии и палеонтологии. (в печати).

Заказ 524 Подписано к печати 27.12.91 г.
Объем 1 печ.лист. Тираж 100 экз.
Типография изд-ва СГУ