



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2026. Т. 26, вып. 2. С. 133–146
Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences, 2026, vol. 26, iss. 2, pp. 133–146
<https://geo.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1819-7663-2026-26-2-133-146>, EDN: XULWNJ

Научная статья
УДК 563.45(116.3)

Проявления крепления среди поздне меловой эпибентосной фауны (юго-восток Восточно-Европейской провинции). Статья 1. Крепление губок-гексактинеллид



Е. М. Первушов[✉], В. Б. Сельцер

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 кафедры исторической геологии и палеонтологии, pervushovem@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7962-0274>

Сельцер Владимир Борухович, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры общей геологии и полезных ископаемых, seltservb@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0302-4222>

Аннотация. Обрастание скелетов, раковин бентосных организмов и формирование многоярусных каркасных образований свойственно карбонатопроизводящим пориферам, которые на протяжении фанерозоя участвовали в структуре рифовых сообществ. Прирастание кремневых губок, гексактинеллид, к твердым элементам субстрата – явление малоизвестное, поскольку многие представители этой группы закреплялись на поверхности осадка ризоидными выростами. Установлены экземпляры скелетов поздне меловых гексактинеллид с элементами крепления к двустворчатым моллюскам и фрагментам скелетов погибших спонгий. Сохранность отпечатков наружной поверхности створок иноцерамид позволило определить до уровня рода и вида таксономическую принадлежность этих фоссилий. Адаптация к креплению к жестким элементам субстрата прослеживается среди представителей родов *Plocoscyphia* (*Lychniscosa*) и *Labyrintholites* (*Hexactinosa*). Скелеты погибших губок и их фрагменты становились твердыми и непроницаемыми элементами субстрата, на которых также поселялись новые поколения губок, гексактинеллид и демоспонгий.

Ключевые слова: Верхний мел, Русская плита, губки, гексактинеллиды, крепление, обрастание, эпибентос, фильтраторы, палеоэкология, биостратиграфия

Для цитирования: Первушов Е. М., Сельцер В. Б. Проявления крепления среди поздне меловой эпибентосной фауны (юго-восток Восточно-Европейской провинции). Статья 1. Крепление губок-гексактинеллид // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2026. Т. 26, вып. 2. С. 133–146. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2026-26-2-133-146>, EDN: XULWNJ

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

Article

Manifestations of attachment among the late Cretaceous epibenthos fauna (south-east of the Eastern European Province).

Article 1. Attachment of Hexactinellide sponges

Е. М. Pervushov[✉], V. B. Seltser

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

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

Vladimir B. Seltser, seltservb@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0302-4222>

Abstract. The fouling of skeletons and shells of benthic organisms and the formation of multi-tiered skeletal formations are characteristic of carbonate-producing Porifera, which participated in the structure of reef communities during the Phanerozoic. The accretion of flint sponges, Hexactinellidas, to the solid elements of the substrate is a little-known phenomenon, since many representatives of this group were fixed on the sediment surface by rhizoid outgrowths. Specimens of skeletons of Late Cretaceous Hexactinellids with attachment elements to bivalves and fragments of skeletons of dead sponges have been identified. The preservation of the imprints of the outer surface of the inoceramide flaps made it possible to determine the taxonomic affiliation of these fossils to the level of the genus and species. Adaptation to attachment to rigid substrate elements can be traced among representatives of the genera *Plocoscyphia* (*Lychniscosa*) and *Labyrintholites* (*Hexactinosa*). The skeletons of dead sponges and their fragments became solid and non-permeable elements of the substrate, on which new generations of sponges, Hexactinellida and Demospongia also settled.

Keywords: Upper Cretaceous, Russian plate, sponges, Hexactinellida, anchoring, fouling, epibenthos, filtrators, paleoecology, biostratigraphy



For citation: Pervushov E. M., Seltser V. B. Manifestations of attachment among the late Cretaceous epibenthos fauna (south-east of the Eastern European Province). Article 1. Attachment of Hexactinellide sponges. *Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences*, 2026, vol. 26, iss. 2, pp. 133–146 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2026-26-2-133-146>, EDN: XULWNJ

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

Введение

Примеры крепления и обрастания карбонатопродуцирующими эпибентосными беспозвоночными створок, скелетов или ростров погибших организмов известны из ископаемых и современных отложений [1–9]. Обрастание и формирование многоярусных поселений свойственно спиккулярным и каркасным карбонатопродуцирующим представителям порифер, участвующим и в настоящее время в формировании органогенных построек. Среди кремневых губок, в частности, гексактинеллид, в отличие от представителей прорифер с карбонатным скелетом, проявления крепления и обрастания малоизвестны [10]. Фоссильный материал из верхнемеловых отложений юго-востока Русской плиты позволил рассмотреть способы расположения гексактинеллид на поверхности осадка [11] и поселения разнообразных беспозвоночных на скелетах погибших губок.

Материал и терминология

Среди кремневых губок установлено около ста экземпляров скелетов с площадками крепления к вторичному субстрату, среди них представители демоспонгий единичны. Это менее одного процента от общего количества скелетов губок-гексактинеллид, составляющих тематическую коллекцию. Скелеты с признаками крепления – это в основном сантонские формы, которые собраны из дюжины местонахождений. Основное количество фоссилий с площадками крепления собрано из местонахождений Александровка (15 экз.), Озерки (30 экз.), Саратов (19 экз.) и Пудовкино (9 экз.). В разрезах Багаевка, Ростовка, Вольск, Сплавнуха, Репная Вершина и Чухонастовка такие находки единичны. Несколько форм установлено в породах верхнего сеномана-среднего турона (Меловатка).

Разрезы, в которых собрано много скелетов сантонских губок с креплением, приурочены к склонам унаследованных положительных структур Елшано-Сергиевского вала и западной периклинали Степновского вала [12]. Здесь карбонатно-кремнистые образования сантона залегают на породах турона и верхнего сеномана [13], а губково-моллюсковое сообщество в этих районах формировалось на протяжении всего раннего сантона. В структуре губкового прослоя, залегающего в основании сантонских отложений, установлено несколько генераций фоссилий, анализ которых позволяет до некоторой степени проследить сукцессию губково-моллюсковых поселений [14]. Мощность прослоя, содержащего

в разной степени фосфатизированные скелеты губок и их фрагменты, изменяется от первых дециметров до метра. Таксономическое представительство губок из этих ориктоценозов значительно и полностью не определено [15].

Рассмотрение морфологически выраженных в строении скелета кремневых губок элементов расположения на поверхности дна [11] способствовало использованию понятий «первичный субстрат» и «элементы вторичного субстрата». Первичный субстрат – это осадок терригенного или карбонатно-кремнистого состава, отражающий его морской, механический или биогенный генезис. Элементы вторичного субстрата – это в той или иной степени окатанные, часто до степени гальки, фрагменты раковин и скелетов погибших организмов, фосфатные желваки и окатыши, образованные по разрушенным прослоям фосфатизированных пелитов, псаммитов и алевролитов. Эти, по сути, терригенные элементы, являются заметной составляющей прослоев фосфоритовых включений, которые распространены в породах верхнего мела Поволжья.

Крепление кремневых губок

В строении скелета гексактинеллид, обитавших в условиях верхней сублиторали, элементы крепления к субстрату так или иначе представлены, а у форм, поселявшихся на больших глубинах, при влиянии умеренных ламинарных течений элементы крепления морфологически не выражены [11]. Наибольшее количество форм с креплением установлено в составе отряда *Luchniscosa* – около 60 экземпляров, и почти все они представители рода *Plocoscyphia* s.l. Среди губок отряда *Hexactinosa* выделено около 30 форм с креплением, которые известны в составе трех родов: *Polyscyphia* [= *Eurete*, part] (4 экз.), *Labyrintholites* (22 экз.), *Guettardiscyphia* (3 экз.).

Губки *Plocoscyphia* s.l. и *Labyrintholites* часто крепились к крупным нижним или верхним створкам двустворчатых моллюсков, преимущественно иноцерамид (табл. 1; 2; табл. 3, фиг. 2, 3). Хорошая сохранность протяженной площадки крепления позволяет предположить родовую и видовую принадлежность моллюска, на раковине которого селилась губка (см. табл. 1, фиг. 2, 7; табл. 2, фиг. 1, 3–6). Элементами вторичного субстрата оказывались иноцерамиды – представители ортостратиграфической группы, что предполагает возможность определение возраста размываемых отложений, на которых поселились губки.



Отмечено крепление гексактинеллид к фрагментам скелета демоспонгий (см. табл. 3, фиг. 1) и поселение демоспонгии на фрагменте скелетообразующей стенки гексактинеллиды (см. табл. 3, фиг. 4). Гексактинеллиды селились на плоских фрагментах *Ventriculitidae*, *Guettardiscyphia* (табл. 4, фиг. 2, 3; табл. 5, фиг. 2; табл. 6, фиг. 1) и на фрагментах ветвистых (*Craticularia*), лабиринтовых (*Polyscyphia*) и даже плициформных скелетов (*Coeloptychium*) (табл. 4, фиг. 1; табл. 5, фиг. 1). В структуре «агрегатов», состоящих из двух скелетов гексактинеллид большого размера, трудно установить, какая из двух форм в этом образовании была эпибионтом, так как после гибели последнего обитателя этого поселения их скелеты переотлагались и подвергались биоэрозии (табл. 5, фиг. 1, 2). Реже сохраняются в ископаемом состоянии скелеты губок (*Plocoscyphia*, *Guettardiscyphia*, *Polyscyphia*), крепившиеся к фосфоритовым галькам (см. табл. 6, фиг. 2).

Среди *Plocoscyphia* установлено более 50 экземпляров с площадками крепления, из которых около 40 форм крепились к створкам иноцерармов и устриц, 11 форм – к фрагментам скелетов погибших губок. В составе отряда *Nexactinosa* прикрепление к фрагментам створок двустворчатых моллюсков известно среди *Labyrintholites* – более 20 экз., *Polyscyphia* [= *Eurete*] – 6 экз., единичные примеры крепления известны среди *Guettardiscyphia*.

Часто личинки губок *Labyrintholites* крепились к створкам иноцерармов, фрагментам скелетов губок, фосфоритовым желвакам (см. табл. 1–3). Губки обрастали края фрагментов створок, запечатывая их в основание скелета, сохраняя их от разрушения при последующем переотложении. Иногда губки развивались внутри створок бивальвий, при этом выпуклая гладкая поверхность крепления занимала большую часть их скелета, установить видовую принадлежность этих спонгий невозможно (см. табл. 3, фиг. 3). Иногда, при искажении прижизненного положения губок, в строении их скелета формировалось несколько площадок крепления или прислонения.

Среди демоспонгий проявления крепления к элементам вторичного субстрата немногочисленны, известны поселения на фрагментах скелетов гексактинеллид (см. табл. 3, фиг. 4). Многие демоспонгии располагались на поверхности осадка и в этом случае площадки крепления неявно выражены в строении базальной поверхности скелета. У некоторых демоспонгий в строении скелета развит стержень (*Siphonia*, *Jerea*) с короткими ризоидами, а крупные толстостенные губки (*Rachychiton*), по-видимому, свободно располагались на поверхности осадка.

Аспекты палеоэкологии

Явление крепления к вторичным элементам субстрата, проявившееся среди сантонских гексактинеллид, свидетельствует о подвижном осадке на поверхности дна. Некоторые личинки губок *Plocoscyphia* и *Labyrintholites* крепились к выступающим над поверхностью осадка твердым объектам: створкам иноцерармов, фрагментам скелетов погибших губок и фосфоритовым желвакам. Прикрепившаяся личинка получала шанс выжить среди перемещаемого терригенно-карбонатного осадка и развития организма за счет привноса питательной взвеси активным движением придонной воды. В этих условиях губки, способные к креплению, получали конкурентное преимущество в расселении перед формами, у которых не были развиты иные способы расположения на поверхности подвижного осадка.

Явление крепления было распространено в условиях верхней сублиторали, при нестабильных режимах ламинарных и сгонно-нагонных течений, штормовых явлений. Об этом свидетельствуют, помимо исходной морфологии скелета и большой площади крепления, прижизненные искажения и смещения скелета губок, проявления регенерации организма [16]. Тафономические наблюдения по ориктоценозам сантонских губковых скоплений подтверждают высказанные предположения. Признаками активной придонной гидродинамики после гибели губок рассматриваем окатанность фоссилий и следы биоэрозии на них, фрагментацию многих прикрепившихся форм, когда от скелета сохраняется только площадка крепления.

Приспособленность гексактинеллид и демоспонгий к поселению на элементах вторичного субстрата подтверждает адаптационные возможности кремневых губок, обусловленные способностью их клеток к реанжировке – видоизменению функционального предназначения при искажениях строения или изменении положения тела [17, 18].

Аспекты биостратиграфии

При рассмотрении слепков внешней поверхности створок иноцерармов, сохранившихся на площадках крепления гексактинеллид (*Plocoscyphia*, *Labyrintholites*), обращено внимание на вопросы биостратиграфии и палеонтологической характеристики пограничного интервала верхнего коньяка-нижнего сантона. Считается, по итогам изучения представителей ортостратиграфических групп, что среди бентосных фораминифер, иноцерармов, цефалопод и морских ежей зональные формы отвечают пограничному интервалу верхнего коньяка-нижнего сантона [12, 13, 19]. Отчасти, эти представления о положении границы коньяка-сантона отражены



в стратиграфической схеме верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы [20]. На этом основании прослой губок, описанный из местонахождения в окрестностях г. Краков как нижнесантонский [21] и залегающий на породах среднего сеномана и среднего турона, исследователями сейчас рассматривается как верхнеконьякский и/или нижнесантонский [22].

При рассмотрении аспектов детальной био-стратиграфии актуальным оказалось изучение отпечатков иноцерамид на площадках крепления *Plocoscyphia* и *Labyrintholites*. В ряде случаев хорошая сохранность слепков позволила определить, что губки крепились к тонким створкам средне- и позднеконьякских *Inoceramus* cf. *fasciculatus* Heine (см. табл. 1, фиг. 2; табл. 2, фиг. 6) и *In. percostatus* Müller (см. табл. 2, фиг. 3). Распространены отпечатки *Sphenoceramus* cf. *cardissoides* Goldfuss, *Sph. s.l.* и *In. s.l.* (см. табл. 1, фиг. 6; табл. 2, фиг. 4, 5) – форм, характеризующих терминальный коньяк-ранний сантон, акме-интервал *Sphenoceramus cardissoides*. Раковин этих двустворчатых моллюсков в прослое со скелетами кремневых губок нет, поскольку они разрушаются в условиях подвижной придонной среды, в которой обитали губки. Большая часть скелетов *Labyrintholites* с подобными отпечатками собрана из разрезов Озерки и южной части г. Саратова, где породы среднего и верхнего коньяка отсутствуют [12, 13]. Типичные раннесантонские представители иноцерамид в регионе не установлены. Результаты определений моллюсков,

№ 122/678: отпечаток фрагмента внешней поверхности створки *Inoceramus* s.l. со складками первого и второго порядка. г. Саратов, сантон (цвет онлайн)

Таблица 2. Площадка крепления в основании скелета *Labyrintholites* Sinzov. Фиг. 1. *L. planifrustratum* Perv. Экз. SSU-PEM, № 122/4950: основание скелета сформировано в углублении створки *Sphenoceramus* cf. *cardissoides* Goldfuss (терминальный коньяк-нижний сантон). Саратовская обл., Озерки, сантон. Фиг. 2. *L. sp. ind.* Экз. SSU-PEM, № 122/7810: слепок внутренней поверхности створки *Inoceramus* s.l. Саратовская обл., Озерки, сантон. Фиг. 3. *L. sp. ind.* Экз. SSU-PEM, № 122/337: отпечаток фрагмента крупной створки *Inoceramus* ?*percostatus* Müller с гребнями (верхний коньяк-? нижний сантон), За – снизу, Зб – сбоку. г. Саратов, Заплатиновка, сантон. Фиг. 4. *L. sp. ind.* Экз. SSU-PEM, № 122/6256: отпечаток крупной створки *Sphenoceramus* ex. gr. *subcardissoides* (Schlüter) (средний-верхний коньяк) с выраженными гребнями, 4а – снизу, 4б – сбоку. Саратовская обл., Александровка, сантон. Фиг. 5. *L. sp. ind.* Экз. SSU-PEM, № 122/7413: отпечаток створки *Sphenoceramus* sp. (группа *rachti*/*cardissoides*, верхний коньяк-нижний сантон). Саратовская обл., Озерки, сантон. Фиг. 6. *L. sp. ind.* Экз. SSU-PEM, № 122/4969: прижизненно искаженный скелет, в основании которого отпечаток скульптуры примакушечной части правой створки *Inoceramus* cf. *fasciculatus* Heine (верхний коньяк). Саратовская обл., Озерки-3, сантон (цвет онлайн)

Таблица 3. Крепление гексактинеллид к двустворчатым моллюскам и скелетам погибших губок. Фиг. 1. *Labyrintholites globosus* Perv. Экз. SSU-PEM, № 122/1641: крепление к фрагменту скелета демоспонгии, За, Зб – со смежных сторон. г. Саратов, сантон. Фиг. 2. *Labyrintholites* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/723: скелет сформирован внутри створки двустворчатого моллюска, 2а – сбоку, 2б – снизу. г. Саратов, сантон. Фиг. 3. *Labyrintholites* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/5351: в основании скелета отпечаток крупной створки *Inoceramus* s.l. (верхний коньяк-нижний сантон) с выраженными гребнями, За – сбоку, Зб – снизу. Саратовская обл., Багаевка, сантон. Фиг. 4. *Actinosiphonia radiata* (Fischer Waldheim). Экз. SSU-PEM, № 13/18: крепление к фрагменту стенки скелета *Ventriculitidae*, 4а, 4б – со смежных сторон. г. Саратов, сантон (цвет онлайн)

Таблица 4. Крепление гексактинеллид к скелетам погибших губок. Фиг. 1. *Plocoscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/3304: крепление к скелету ветвистой колониальной формы *Craticulariidae*, 1а, 1б – со смежных сторон. Саратовская обл., Пудовкино, сантон. Фиг. 2. *Plocoscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/4425: крепление к фрагменту лопасти скелета *Guettardiscyphia* sp. ind., 2а – сбоку, 2б – снизу. Саратовская обл., Куриловка, сантон. Фиг. 3. *Plocoscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/7863: площадка крепления с отпечатком фрагмента лопасти скелета *Guettardiscyphia* sp. ind., За – сбоку, Зб – снизу. Саратовская обл., Озерки, сантон (цвет онлайн)

Таблица 5. Крепление гексактинеллид к скелетам погибших губок. Фиг. 1. *Polyscyphia* [= *Eurerte*] sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/8936: крепление к вертикально ориентированному фрагменту скелета *Coeloptychium* sp., 1а, 1б – со смежных сторон. Саратовская обл., Пудовкино, сантон. Фиг. 2. *Plocoscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/6185: крепление к фосфатизированному хорошо окатанному скелету *Polyscyphia* [= *Eurerte*] sp. ind., 2а, 2б – со смежных сторон. Саратовская обл., Озерки, сантон (цвет онлайн)

Объяснения к табл. 1–8. Условные обозначения: F – основание скелета, PC – площадка крепления, Z – зияние, rh – фосфоритовый желвак, subo – субоскулюм. Масштабная линейка соответствует 10 мм. Сокращения: SSU-SVB – Саратовский госуниверситет, коллекция В. Б. Сельцера; SSU-PEM – Саратовский госуниверситет, коллекция Е. М. Первушова; РМЗ – Региональный музей Землеведения Саратовского госуниверситета.

Таблица 1. Площадка крепления в основании скелета *Labyrintholites* Sinzov. Фиг. 1. *L. ?globosus* Perv. Экз. SSU-PEM, № 122/8174: плоская площадка обрастания фрагмента створки *Inoceramus* s.l. Саратовская обл., Пудовкино, сантон. Фиг. 2. *L. sp. ind.* Экз. SSU-PEM, № 122/8548: отпечаток *Inoceramus* cf. *fasciculatus* Heine (верхний коньяк). Саратовская обл., Озерки, сантон. Фиг. 3. *L. ?globosus* Perv. Экз. SSU-PEM, № 122/8089: две площадки крепления, За – отпечаток внешней поверхности створки *Inoceramus* s.l., Зб – слепок створки устрицы. Саратовская обл., Озерки, сантон. Фиг. 4. *L. ?globosus* Perv. Экз. SSU-PEM, № 122/7916: отпечаток створки *Inoceramus* s.l., перекрытый сплюснутой решеткой губки, и фосфоритовый желвак. Саратовская обл., Пудовкино, сантон. Фиг. 5. *L. ?globosus* Perv. Экз. SSU-PEM, № 122/5860: слепок внутренней поверхности створки *Sphenoceramus* s.l. (терминальный коньяк-нижний сантон). Саратовская обл., Озерки, сантон. Фиг. 6. *L. sp. ind.* Экз. SSU-PEM, № 122/1455: отпечаток створки *Sphenoceramus* s.l. (верхи коньяка-нижний сантон). г. Саратов, сантон. Фиг. 7. *L. ?crassidiscus* Perv. Экз. SSU-PEM,



Таблица 1

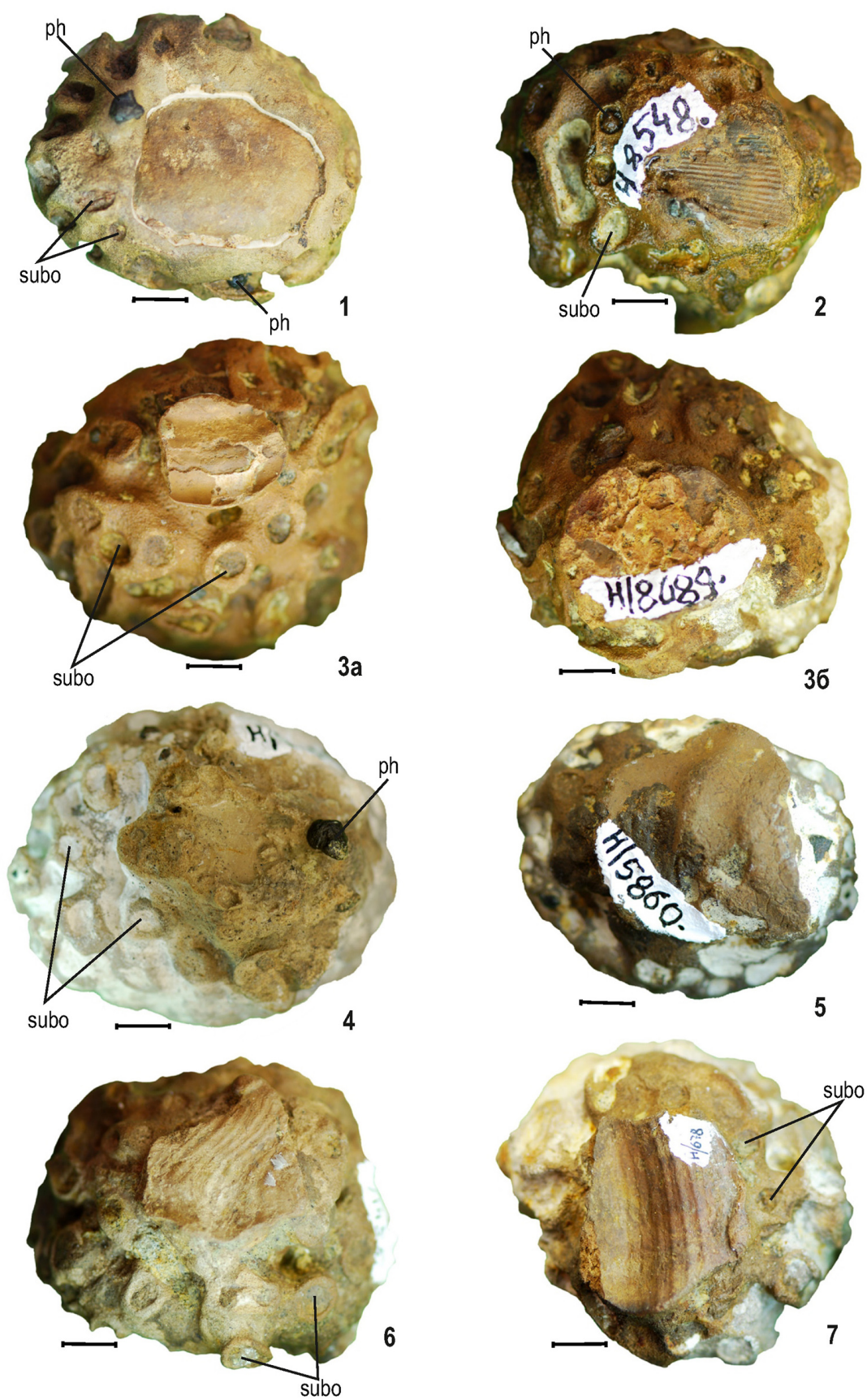




Таблица 2

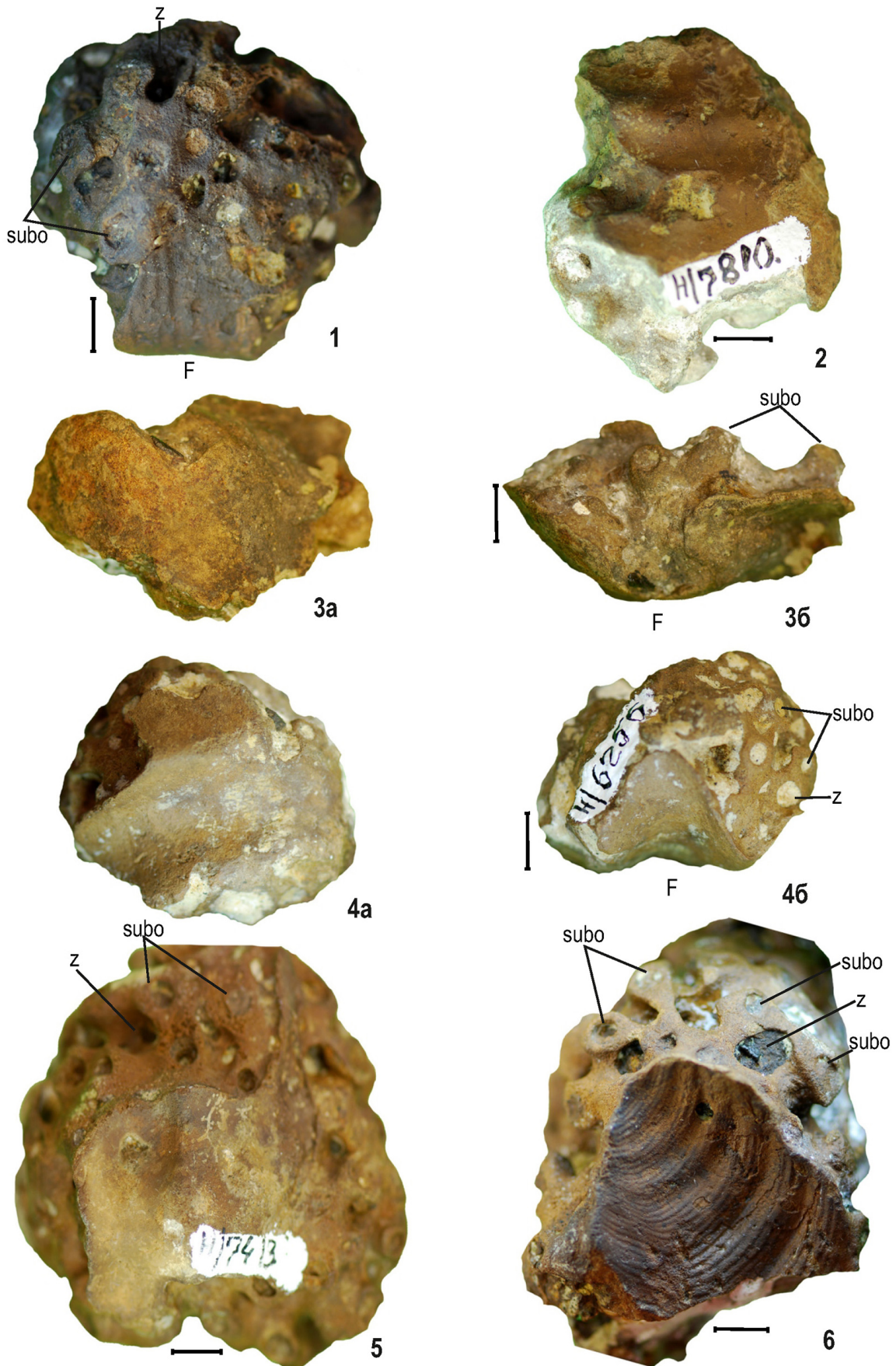




Таблица 3

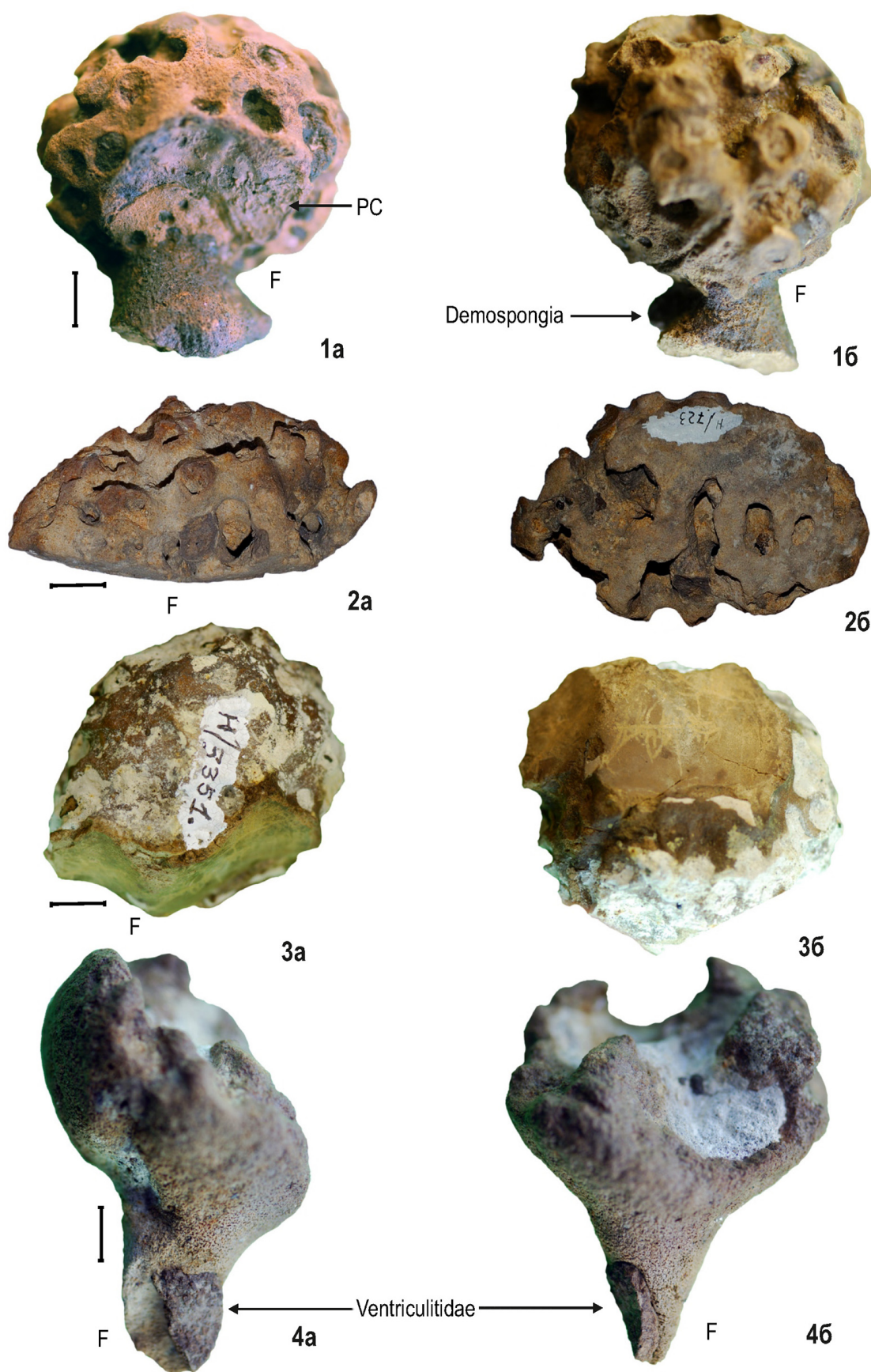




Таблица 4

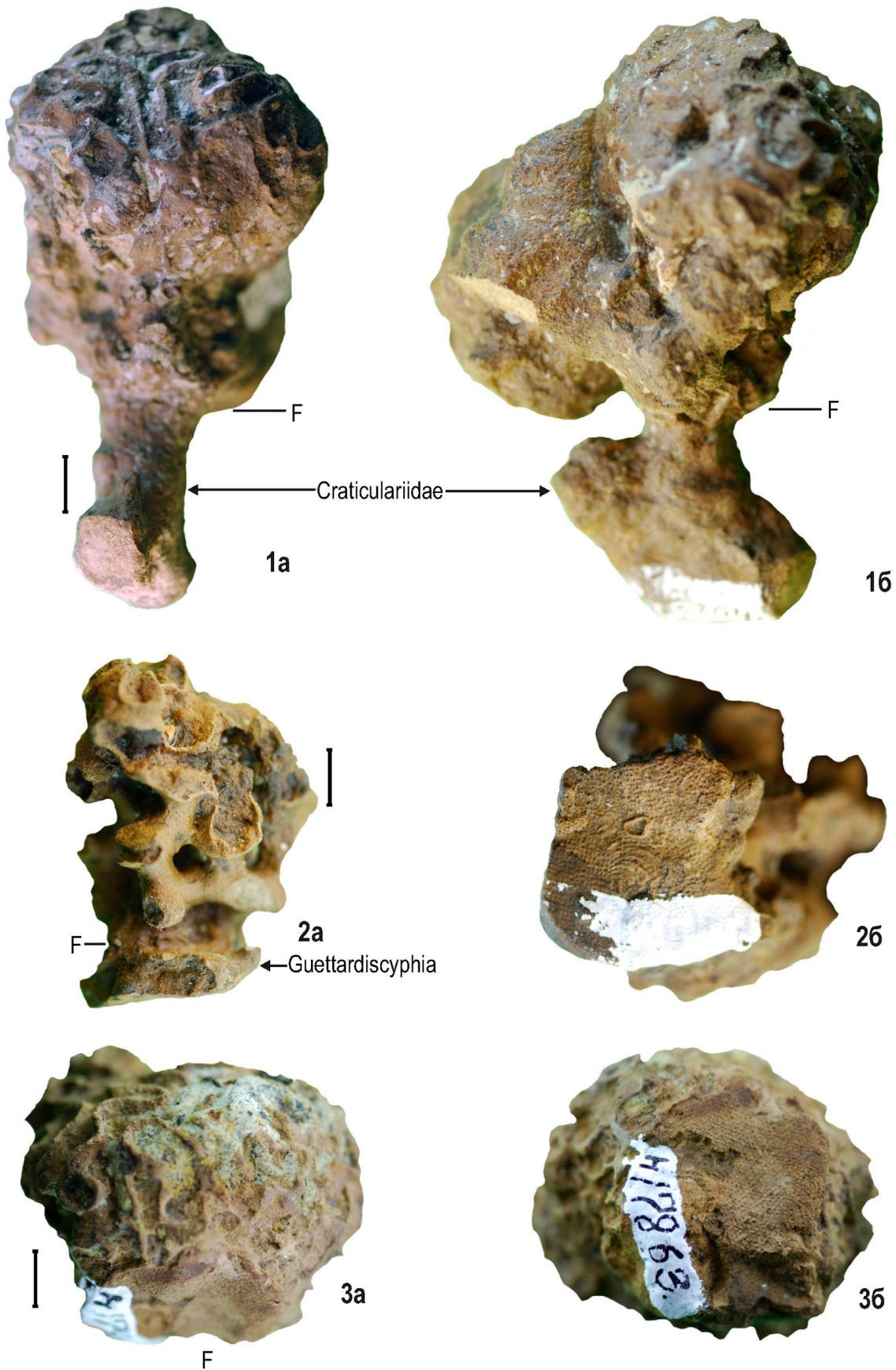




Таблица 5

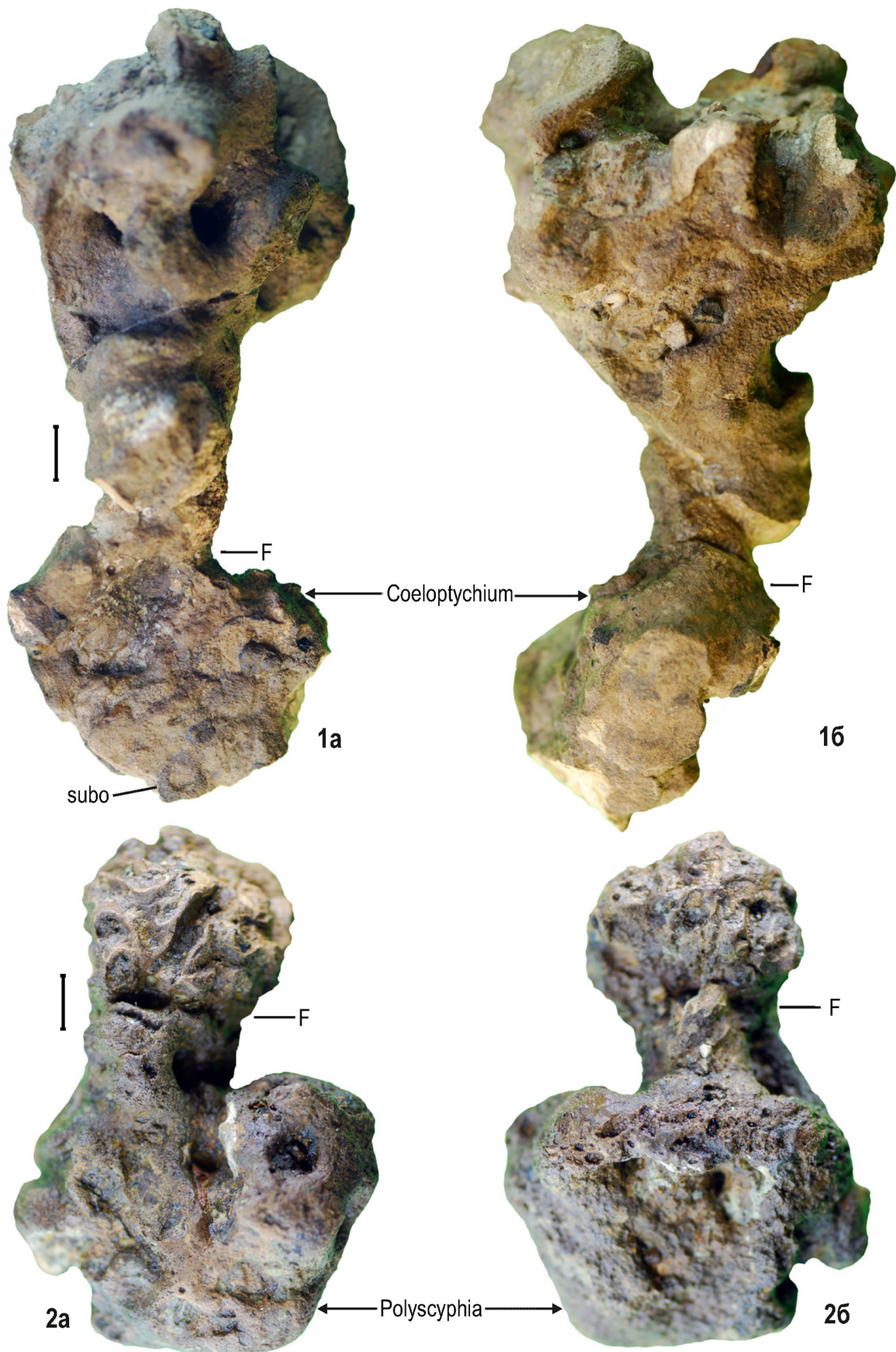




Таблица 6

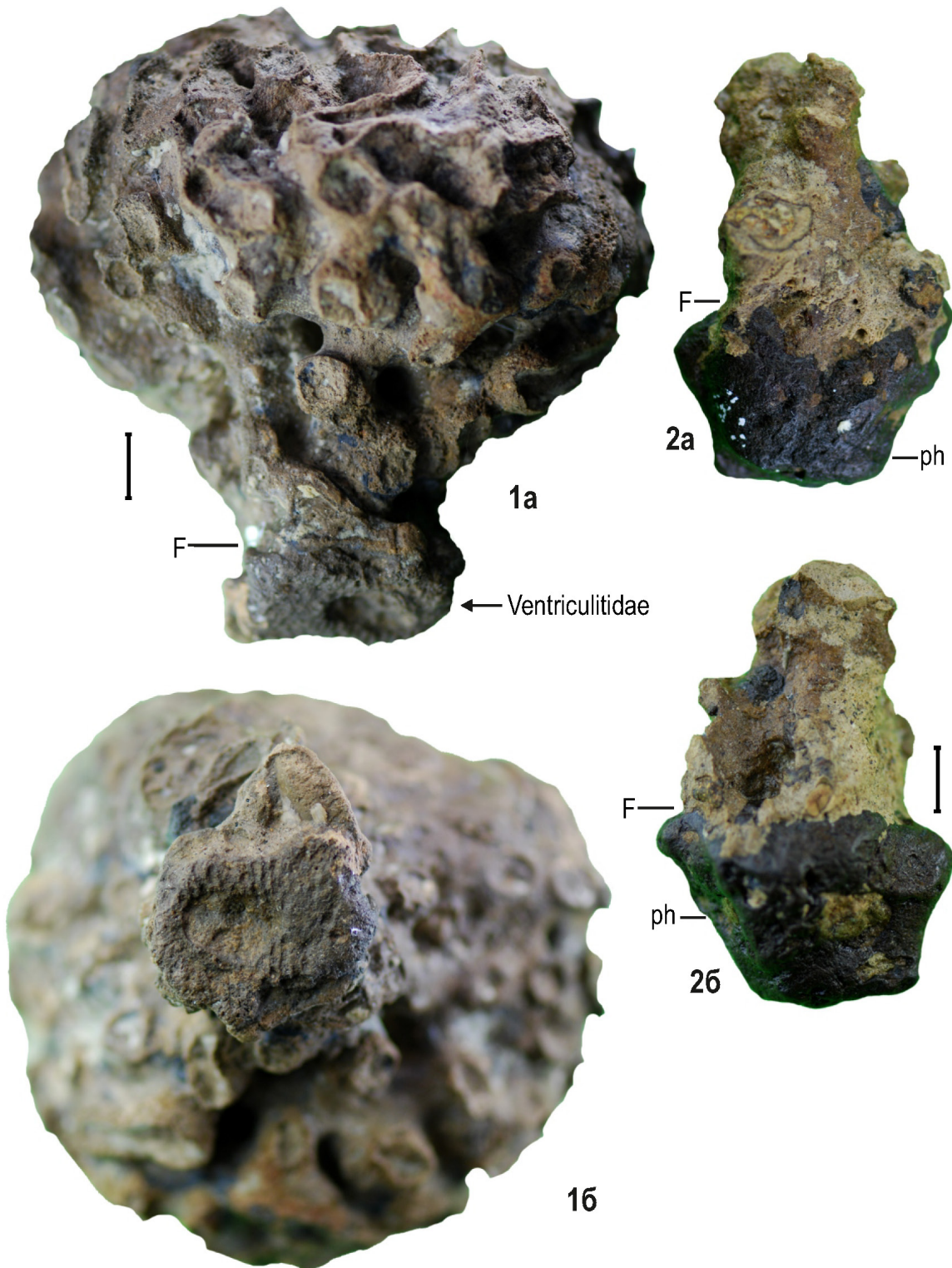


Таблица 6. Крепление гексактинеллид к скелетам погибших губок. Фиг. 1. *Plocoscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 3/41: крепление к фрагменту стенки скелета *Ventriculitidae*, 1a – сбоку, 1б – снизу. Саратовская обл., Александровка, сантон. Фиг. 2. *Plocoscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/4278: крепление к хорошо окатанному фосфоритовому желваку, 2a, 2б – с противоположных сторон. Саратовская обл., Александровка, сантон (цвет онлайн)



Таблица 7

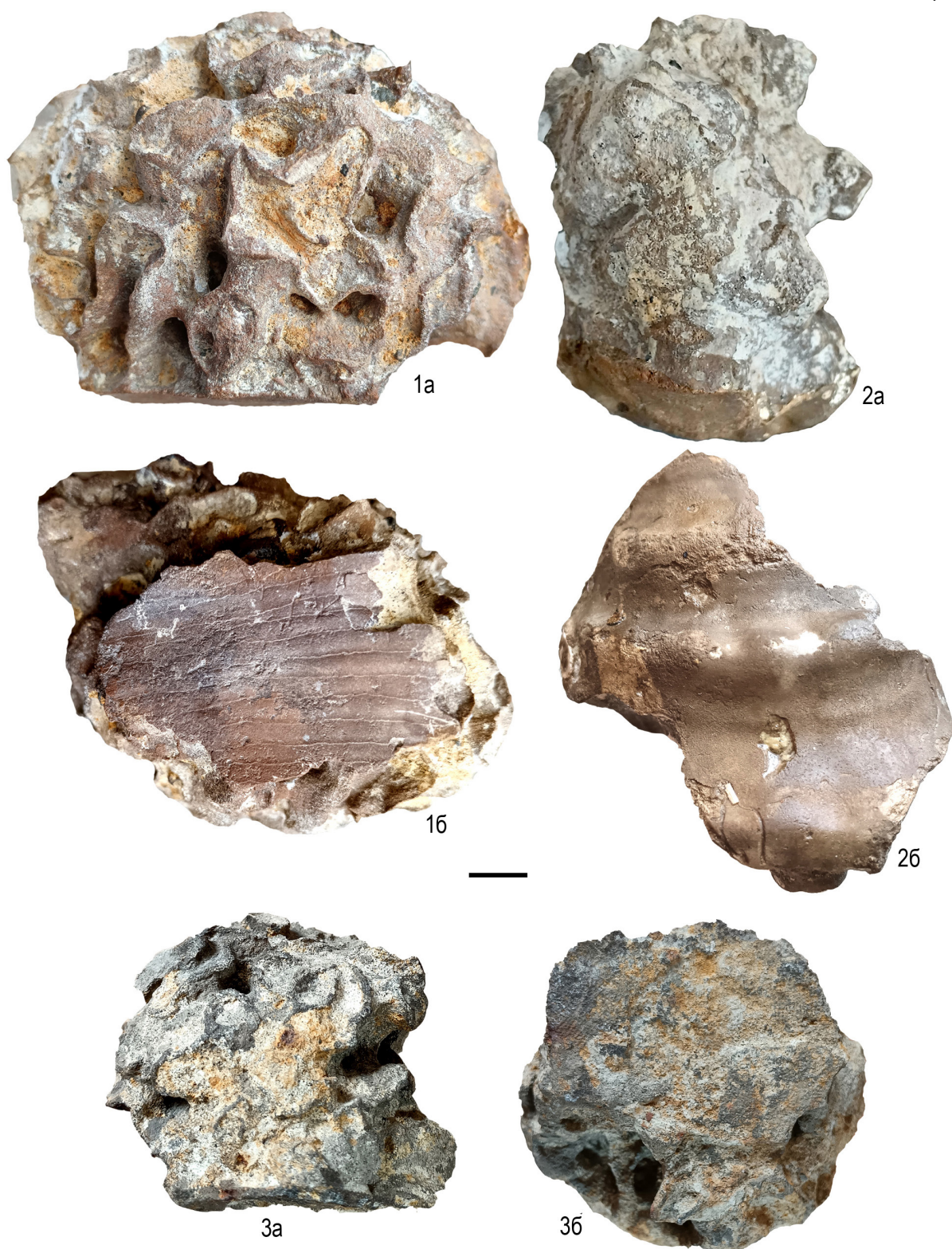


Таблица 7. Крепление гексактинеллид к двустворчатым моллюскам и скелетам погибших губок. Фиг. 1. *Plocoscyphia* sp. Экз. SSU-PEM, № 122/7835: крепление к фрагменту створки иноцерамоидного моллюска. Конфигурация основания полностью повторяет наружный рельеф створки, 1а – сбоку, 1б – снизу. Саратовская обл., Озерки, сантон. Фиг. 2. *Plocoscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/503: крепление к створке *Sphenoceramus* sp. ind., 2а – сбоку, 2б – снизу. Саратовская обл., Пудовкино, сантон. Фиг. 3. *Labyrintholites* sp. ind. Экз. SSU-SVB, № 29/Sp – 01: крепление к фрагменту лопасти скелета *Guettardiscyphia* sp., 3а – сбоку, 3б – снизу. Саратовская обл., Пудовкино, сантон (цвет онлайн)



Таблица 8

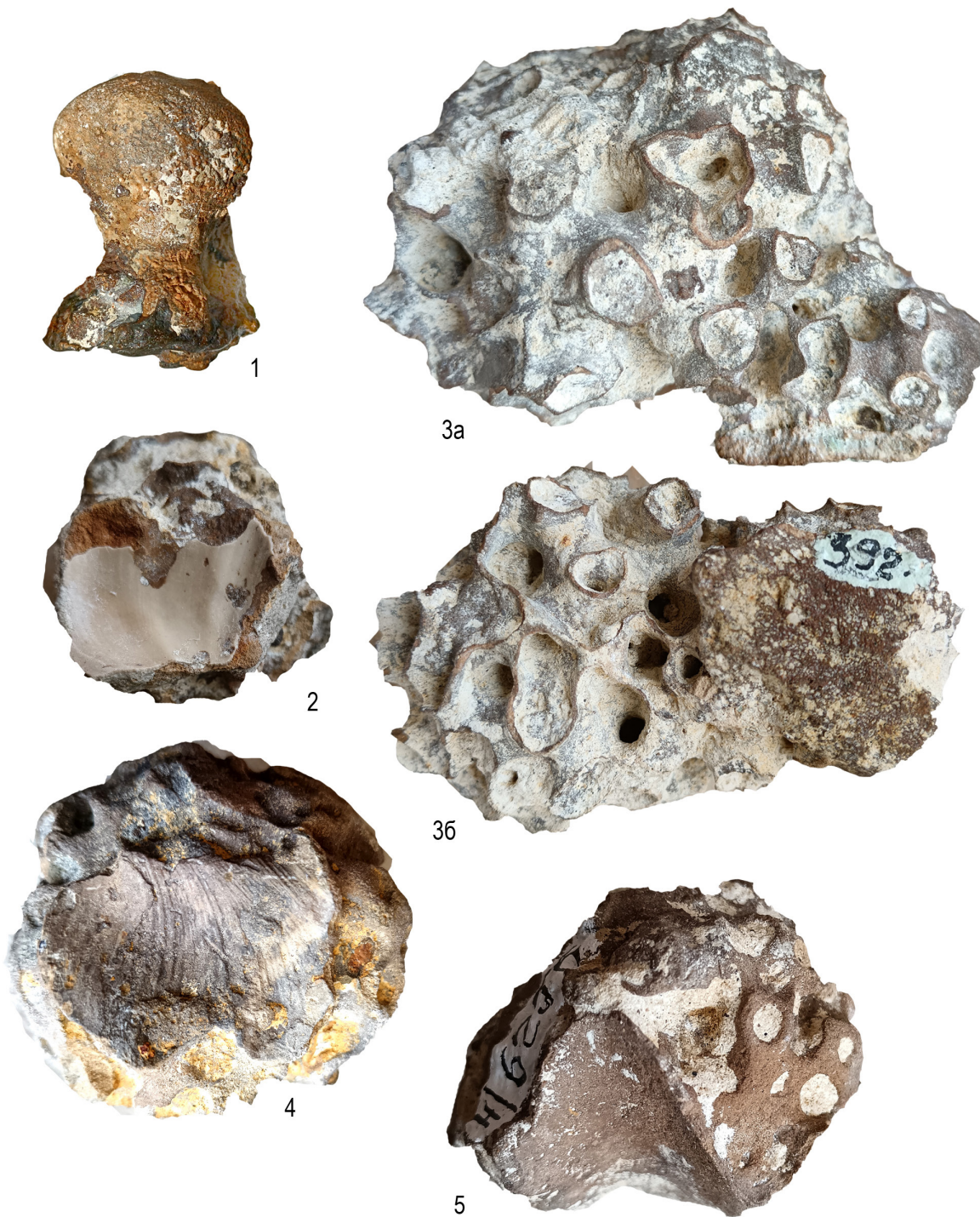


Таблица 8. Крепления губок к двустворчатым моллюскам и скелетам погибших гексактинеллид. Фиг. 1. *Demospongia* sp. Экз. SSU-PEM, № 122/8945: крепление ризоидов к окатанному фосфоритовому желваку, сбоку. Саратовская обл., Пудовкино, сантон. Фиг. 2. *Plocoscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/8946: фрагмент тонкой створки иноцерамуса в основании скелета, снизу. Саратовская обл., Александровка, сантон. Фиг. 3. *Plocoscyphia grandis* Sinzov, 1879. Экз. SSU-PEM, № 121/392: прижизненное смещение скелета губки, прикрепившейся к плоскому фрагменту погибшей губки, 3а – сбоку, 3б – снизу. г. Саратов, сантон. Фиг. 4. Экз. *Labyrintholites* sp. SSU-PEM, № 122/8940: площадка поверхности прикрепления к примакушечной части створки раковины иноцерамоидного моллюска, снизу. Саратовская обл., Пудовкино, сантон. Фиг. 5. *Labyrintholites* sp. Экз. SSU-PEM, № 122/6256: поверхность площадки крепления к примакушечной части створки иноцерамуса, сбоку. Саратовская обл., Александровка, сантон (цвет онлайн)



к створкам которых крепились гексактинеллиды, могут свидетельствовать о продолжительности формирования губковых поселений и былом присутствии в структуре изучаемых разрезов коньякских образований.

Очевидно, что поселения гексактинеллид на внутренней поверхности створок и на их фрагментах происходило после гибели двустворчатых моллюсков. Допустимо, что створки иноцерамид оказались вторичными элементами подвижного субстрата при размыве нелитифицированного осадка, в котором они были захоронены. Предполагается, что гексактинеллиды селились на этих органогенных элементах субстрата позже существования самих организмов и вполне возможно – в раннесантонское время. Достоверных данных, которые противоречат этому наблюдению, нет.

Аспекты палеоструктурных реконструкций

Местонахождения, из которых собрана основная часть скелетов с площадками крепления, приурочены к крыльям брахиантиклиналей, выраженных и в современном структурном плане. В разрезах Озерки рассматриваемый прослой губок залегает на мергелях верхнего турона [12, 13, 19], в Пудовкино, Багаевке, Александровке – на карбонатах среднего коньяка (здесь турон отсутствует) и в южной части г. Саратова – на песках и алевролитах верхнего сеномана [12, 13]. Значительная глубина эрозионного среза подстилающих образований, который предшествовал и происходил во время сукцессии губок и моллюсков, свидетельствует об унаследованном развитии положительных структур на рубеже коньякского и сантонского времени. Локальное распространение гексактинеллид с площадками крепления к элементам вторичного субстрата, в том числе и к фрагментам погибших губок, может указывать на сохранение условий активной турбулентной гидродинамики на протяжении длительного времени. В южной части современного г. Саратова губково-моллюсковое сообщество формировалось почти весь ранний сантон, и здесь губковый прослой перекрывается кремнистыми мергелями верхнего сантона [23].

Выводы

1. Однорусные поселения губок-гексактинеллид на элементах вторичного субстрата, органогенного или абиогенного генезиса, выступавших над поверхностью осадка, обусловлены двумя основными факторами. Во-первых, это способность клеток гексактинеллид к реанжировке, изменению их функциональной роли в структуре организма как реакция на изменившиеся значения параметров среды обитания или изменения положения скелета. Во-вторых, это адаптация к длительному влиянию ламинарных течений и штормовых процессов, определявших

подвижность первичного субстрата. Личинки губок и иных эпибентосных фильтраторов не удерживались на поверхности перемещаемого осадка, погибали, не достигнув стадии развития скелета дефинитивного организма. Представители фильтраторов, располагавшиеся на твердых и непремещаемых элементах субстрата, возвышались над подвижным осадком, получая привносимую водным потоком питательную взвесь. О влиянии порывистых течений свидетельствуют формы с искаженным или смещенным скелетом, поселившиеся на вторичном субстрате и пережившие моменты усиления гидродинамического режима придонных вод.

2. Крепление гексактинеллид к элементам вторичного субстрата свидетельствует о мелководной среде обитания этих губок, в интервале верхней сублиторали, при нестабильном гидродинамическом режиме. Невыдержанные обстановки придонной среды проявлялись при захоронении губок и последующем неоднократном переотложении их скелетов.

3. Хорошая сохранность слепков ортостратиграфических форм фоссилий, в данном случае – иноцерамид, на поверхности площадок гексактинеллид может быть реализована при детальном биостратиграфическом построении и последующих палеоструктурных реконструкциях.

4. Скелет многих крепившихся форм искажен из-за вставания губок в элементы вторичного субстрата и последующих процессов неоднократного переотложения, что не позволяет устанавливать их таксономическую принадлежность детальнее рода.

Окончание следует

Библиографический список

1. Геккер Р. Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля // Труды Палеозоологического института АН СССР. М. ; Л., 1935. С. 159–280.
2. Марковский Б. П. Методы биофациального анализа. М. : Недра, 1966. 271 с.
3. Собецкий В. А. Донные сообщества и биогеография поздне меловых платформенных морей юго-запада СССР. М. : Наука, 1978. 188 с.
4. Атлас беспозвоночных поздне меловых морей Прикаспийской впадины. М. : Наука, 1982. 339 с.
5. Савчинская О. В. Условия существования поздне меловой фауны Донецкого бассейна. М. : Наука, 1982. 132 с.
6. Биония поздне меловых морей востока Прикаспийской впадины / отв. ред. Л. А. Невеская. М. : Наука, 1985. 224 с.
7. Ziegler B. Bewuchs auf Spongien // Palaontologische Zeitschrift. Stuttgart, 1964. Bd. 38. S. 88–97.
8. Nestler H. Spongien aus der weißen Schreibkreide (Unter Maastricht) der Insel Rugen (Ostsee) //



- Paläontologische Abhandlungen. Berlin, 1961. Bd. 1, Heft 1. S. 1–70.
9. Nestler H. Die Rekonstruktion des Lebensraumes der Rügener Schreibkreide-Fauna (Unter-Maastricht) mit Hilfe der Paläoökologie und Paläobiologie // *Geologie*. Berlin. 1965. Bd. 14, Heft 49. 147 S.
 10. Иванов А. В., Первушов Е. М. Некоторые результаты изучения прикрепления представителей позднемеловой морской фауны // Ученые записки геологического факультета Саратовского университета. Новая серия. 1997. Вып. 1. С. 19–28.
 11. Первушов Е. М. Способы прикрепления позднемеловых гексактинеллид (Porifera) // *Фундаментальные основы палеонтологии: теория и практика : материалы LXXI сессии Палеонтологического о-ва при РАН*. СПб. : Институт Карпинского, 2025. С. 121–123.
 12. Первушов Е. М., Сельцер В. Б., Калякин Е. А., Фомин В. А., Рябов И. П., Ильинский Е. И., Гужикова А. А., Бирюков А. В., Суринский А. М. Комплексное био- и магнитостратиграфическое изучение разрезов «Озерки» (верхний мел, Саратовское правобережье). Статья 2. Характеристика ориктокомплексов и биостратиграфия // *Известия Саратовского университета*. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2017. Т. 17, вып. 3. С. 182–199. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2017-17-3-182-199>, EDN: ZDNKUD
 13. Первушов Е. М., Сельцер В. Б., Калякин Е. А., Ильинский Е. И., Рябов И. П. Туронские-коньякские отложения юго-западной части Ульяновско-Саратовского прогиба // *Известия высших учебных заведений. Геология и разведка*. 2019. № 5. С. 10–27. <https://doi.org/10.32454/0016-7762-2019-5-10-27>, EDN: ILHSCY
 14. Первушов Е. М. Мигранты и эндемики позднемеловых спонгиозообществ юго-востока Восточно-Европейской провинции // *Биогеография и эволюционные процессы : материалы LXVI сессии Палеонтологического общества при РАН*. СПб. : Картфабрика ВСЕГЕИ, 2020. С. 124–126.
 15. Первушов Е. М. Позднемеловая спонгиофауна Восточно-Европейской провинции // *Вопросы палеонтологии и региональной стратиграфии фанерозоя Европейской части России: Всероссийская научно-практическая конференция (г. Ульяновск, 22–25 сентября 2023 г.) : сборник научных трудов / под ред. В. П. Морова, М. А. Рогова, Н. Г. Зверькова. Ундоры : Ундоровский палеонтологический музей им. С. Е. Бирюкова, 2023. С. 78–80.*
 16. Первушов Е. М. Регенерационные возможности позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida) // *Известия Саратовского университета*. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2016. Т. 16, вып. 1. С. 29–38.
 17. Ересковский А. В. Проблема колониальности, модулярности и индивидуальности губок и особенности их морфогенезов при росте и бесполом размножении // *Биология моря*. 2003. Т. 29, вып. 1. С. 3–12.
 18. Первушов Е. М. Морфотипы и модульная организация позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida). Саратов : Изд-во Саратовского университета, 2018. 208 с.
 19. Первушов Е. М., Рябов И. П., Калякин Е. А., Шелепов Д. А., Ильинский Е. И. Чухонастовка – опорный разрез туронских-нижнесантонских отложений Волго-Иловлинского междуречья (Волгоградское правобережье). Статья 2. Характеристика ориктокомплексов // *Известия Саратовского университета*. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2024. Т. 24, вып. 3. С. 199–217. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2024-24-3-199-217>, EDN: RIIRLQ
 20. Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы. СПб. : ВСЕГЕИ, 2004. 6 схем на 10 листах.
 21. Malecki J. Santonian siliceous sponges from Korzkiew near Krakow (Poland) // *Rocznik Polskiego towarzystwa geologicznego*. Krakow, 1980. Vol. L, № 3-4. P. 409–431.
 22. Swierczewska-Gladysz E. Hexactinellid sponges from the Santonian deposits of the Kraków area (Southern Poland) // *Annales Societatis Geologorum Poloniae*. 2010. Vol. 80. S. 253–284.
 23. Первушов Е. М., Иванов А. В. «Губковые горизонты» сантона – кампана и «птериевые слои» Саратовского Поволжья // *Недра Поволжья и Прикаспия*. 1998. Вып. 17. С. 24–30.

Поступила в редакцию 12.11.2025; одобрена после рецензирования 24.01.2026; принята к публикации 12.03.2026; опубликована 01.06.2026

The article was submitted 12.11.2025; approved after reviewing 24.01.2026; accepted for publication 12.03.2026; published 01.06.2026