



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2026. Т. 26, вып. 3. С. 208–216

Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences, 2026, vol. 26, iss. 3, pp. 208–216

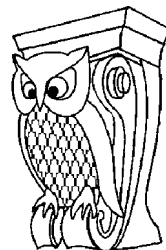
<https://geo.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1819-7663-2026-26-3-208-216>, EDN: WDJYPQ

Научная статья

УДК 563.45(116.3)

Проявления крепления среди позднемеловой эпибентосной фауны (юго-восток Восточно-Европейской провинции). Статья 2. Крепление двустворчатых моллюсков



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, seltsevb@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0302-4222>

Аннотация. В статье описываются примеры прикрепления двустворчатых моллюсков к поверхностям скелетов позднемеловых гексатинеллидных морских губок. Прикрепление связано с адаптацией моллюсков к условиям обитания в подвижных ламинарных потоках придонных водных масс, переносящих питательную взвесь, карбонатный материал и терригенные компоненты. Донное население представлено в основном морскими губками – гексатинеллидами, а также двустворчатыми, адаптированными к активной динамике придонных вод. Среди двустворок наиболее часты прикрепления представителей пектиниид (*Neithea*), дианхорид (*Dianchora*) и остреид (*Acutostrea*, *Quadrostrea*, *Atreta*, *Hyotissa*). Прикрепления в основном приурочены к поверхностям скелетов погибших губок с развитой поверхностью. Представлены описания прикрепленных форм и условия, при которых такие поселения формировались. Обсуждается пример вероятного поселения брахиопод.

Ключевые слова: Верхний мел, крепление, обрастание, эпибентос, фильтраторы, двустворчатые моллюски, палеоэкология

Для цитирования: Первушов Е. М., Сельцер В. Б. Проявления крепления среди позднемеловой эпибентосной фауны (юго-восток Восточно-Европейской провинции). Статья 2. Крепление двустворчатых моллюсков // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2026. Т. 26, вып. 3. С. 208–216. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2026-26-3-208-216>, EDN: WDJYPQ

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 2. Attachment of bivalves

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, seltsevb@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0302-4222>

Abstract. The article describes examples of attachment of bivalves to the surfaces of skeletons of Late Cretaceous hexatinellid marine sponges. Attachment is associated with the adaptation of mollusks to living conditions in mobile laminar streams of bottom water masses carrying nutrient suspension, carbonate material and terrigenous components. The bottom population is represented mainly by marine sponges, hexatinellides, as well as bivalves adapted to the active dynamics of bottom waters. Among the bivalves, the most frequent attachments are representatives of pectinids (*Neithea*), dianchorides (*Dianchora*) and ostreids (*Acutostrea*, *Quadrostrea*, *Atreta*, *Hyotissa*). The attachments are mainly confined to the surfaces of skeletons of dead sponges with a developed surface. Descriptions of the attached forms and the conditions under which such settlements were formed are presented. An example of a probable brachiopod settlement is discussed.

Keywords: Upper Cretaceous. Attachment, fouling, epibenthos, filtrators, bivalves, paleoecology

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 2. Attachment of bivalves. *Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences*, 2026, vol. 26, iss. 3, pp. 208–216 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2026-26-3-208-216>, EDN: WDJYPQ

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



Окончание. Начало см.: Т. 26, вып. 2. С. 133–146

Введение

Фоссильный материал из верхнемеловых отложений юго-востока Русской плиты, включая Саратовское Поволжье, позволил рассмотреть поселения разнообразных беспозвоночных на сохранившихся скелетах губок. В частности, в составе раннесантонского ориктокомплекса доминируют фосфатные скелеты кремневых губок, среди которых встречены формы с прикреплением цементноприрастающих раковин двустворчатых моллюсков. Отмечены прикрепления мшанок и серпулид, предполагаются варианты поселений замковых брахиопод. Анализ материала показывает, что все случаи креплений относятся к целым или фрагментированным скелетам погибших губок, оказавшимися твердыми и переносимыми элементами субстрата. Это позволяло селиться новым поколениям губок – гексактинеллид и демоспонгий, о чем приведено описание в предыдущей статье.

В данной публикации рассматриваются примеры прикреплений на поверхности скелета гексактинеллид двустворчатых моллюсков и брахиопод.

Материал и терминология

Фоссильный материал представляет собой отдельную коллекцию фосфатизированных целых и фрагментированных скелетов губок со следами крепления эпибентосной фауны. Примеры крепления немногочисленны. Среди обширной выборки (более 10000 экземпляров) следы прикреплений составляют только 1%. В большинстве случаев эти фоссилии происходят из губково-моллюсковой прослойки, залегающей в основании сантонских мергелей из местонахождений, отмеченных в предыдущей статье.

Практически все рассмотренные примеры прикрепления относятся к карбонатопроизводящим эпибентосным фильтраторам – сессильным сестонофагам, т. е. организмам питающихся взвешенными в воде частицами, зоо- и фитопланктоном и поселявшимся в условиях активной динамики придонных вод на вторичном субстрате биогенного или абиогенного происхождения [1].

Крепление двустворчатых моллюсков

Крупные скелеты губок и их фрагменты после гибели организма частично или полностью погружались в осадок. Оказавшиеся ниже поверхности осадка элементы скелета не замещались соединениями фосфатов и не претерпевали существенных деформаций. В зависимости от наклонного, вертикального или перевернутого положения выступающая над поверхностью осадка

часть скелета подвергалась неравномерной фосфатизации. В последующем полости и изгибы скелетообразующей стенки заполнялись перемещаемым осадком вместе с фосфоритовыми включениями и мелкими фрагментами призматического слоя иноцерамид. При сохранении ламинарного перемещения придонных водных масс на выступающих над поверхностью подвижного осадка скелетах губок селились отдельные двустворчатые моллюски (*Spondylus* sp.), а иногда и поселения мелких устриц и червей-трубкожилков.

Изученные нами фосфоритоносные породы отличаются достаточно скудным таксономическим разнообразием двустворок. В основном это представители пектинид (*Neithea*), дианхорид (*Dianchora*) и остреид (*Acutostrea*, *Quadrostrea*, *Atreta*, *Hyotissa*). Иноцерамы представлены наиболее массивными фрагментами створок или их замковой частью. Практически полностью отсутствуют представители гетеродонтных моллюсков. Такая селективность может объясняться тем, что осадкообразование происходило на фоне активной динамики, которая, тем не менее, характеризовалась разнонаправленными ламинарными придонными течениями на небольших глубинах, переносивших, помимо органической компоненты, массу взвеси, состоящей из карбонатного и псаммитового материала. Вероятно, такая обстановка не способствовала распространению гетеродонтных моллюсков. В такой динамичной среде фосфоритообразование происходило в верхних слоях подвижного осадка неравномерно [2], подчиняясь нагонным, возможно сезонным, потокам водных масс. Не исключается влияние приливно-отливных циклов [3]. Несомненно, такие условия приводили к дезинтеграции ранее накопленных (средний – верхний коньяк) осадков на локализованных в структурном плане участках, испытывавших поднятия в предсантонское время. На этих участках формировались отмели, где преимущественно не накапливались осадки, что в условиях теплых водных масс способствовало формированию хардграундов [4]. С другой стороны, сложившаяся обстановка сформировала устойчивое спонгиозообщество, чему способствовала не столько активная придонная динамика, сколько переносимое водными массами большое количество питательной взвеси, пригодной для усвоения фильтраторов. В этих условиях донное население было представлено в основном губками, в подавляющем большинстве гексактинеллидами, а также двустворками, в основном устрицами, адаптированными к активной динамике придонных вод. В такой динамичной обстановке наиболее критичной в жизненном цикле двустворчатых моллюсков являлась их личиночная стадия, когда наиболее выгодным было поселение на выступающих над осадком элементах. Преимущество получали



представители двустворчатых, которые обладали способностью к цементному прирастанию к этим твердым элементам субстрата. Очевидно, этим можно объяснить то, что в ориктокомплексе присутствуют преимущественно цементноприрастающие группы.

По завершению жизненного цикла скелеты губок или их фрагменты отрывались придонным ламинарным течением от места их первоначального положения. Во временные интервалы высокой активности вод течение способствовало деформации габитуса их скелета, фрагментации, наклонному и/или перевернутому положению целых скелетов или их фрагментов, частично или полностью погружившихся в осадок. При смене нагонных потоков водных масс пелитовый компонент вымывался, и фосфатизированные скелеты на некоторый момент времени возвышались над поверхностью осадка. На поверхности такого субстрата происходило развитие цементноприрастающих таксонов двустворок. При этом необходимо отметить некоторую селективность поверхностей, к которым прирастали моллюски. Обычно эпибионты характеризуются значительно меньшими размерами и весом, чем объекты, на которых они поселялись, и динамичной морфологией створок раковины. Крупные створки устриц формировались на субплоских поверхностях *Ventriculitidae*, *Guettardiscyphia*, *Zittelispongia*. На субплоских фрагментах скелетов конического и цилиндрического габитуса отмечены поселения мелких устриц. На крупных скелетах лабиринтовых форм, отличающихся наличием многих дихотомизирующих ветвей и зияний (*Becksia*, *Plocoscyphia*), отмечены синхронные поселения разных мелкоразмерных двустворок.

Наиболее часто прирастание наблюдается на поверхностях скелетов вентрикулитид и реже – на сложных поверхностях лабиринтовых форм *Polyscyphia*, *Plocoscyphia*, *Becksia* и *Labyrintholites*. Очень редки находки приросших створок к поверхностям демоспонгий. Отсутствуют следы прирастания к гладкой поверхности скелетов *Etheridgia*.

Наиболее ярким примером прирастания является правая створка раковины *Dianchora* sp., расположенная на наружной поверхности стержня *Sororistirps* sp. (табл. 1, фиг. 1). Хорошо заметен сформированный, по мере развития моллюска, цоколь, приподнимающий створку в нижней части стержня *Sporadoscinia* (табл. 1, фиг. 2, а, б). Выделяющиеся цоколи выразительны на дермальной поверхности *Lepidospongia* sp. (табл. 2, фиг. 2), верхнем крае *Ventriculites* sp. (табл. 2, фиг. 3), боковых поверхностях фосфатного бокала *Microblastium* (табл. 3, фиг. 2), фрагменте скелета губки-гексактинеллиды (табл. 3, фиг. 4). Аналогичные примеры прирастания спондилид известны из сеноман-туронских отложений южной Германии, где показано их прикрепление на поверхности губки *Stauronema carteri* Sollas [5].

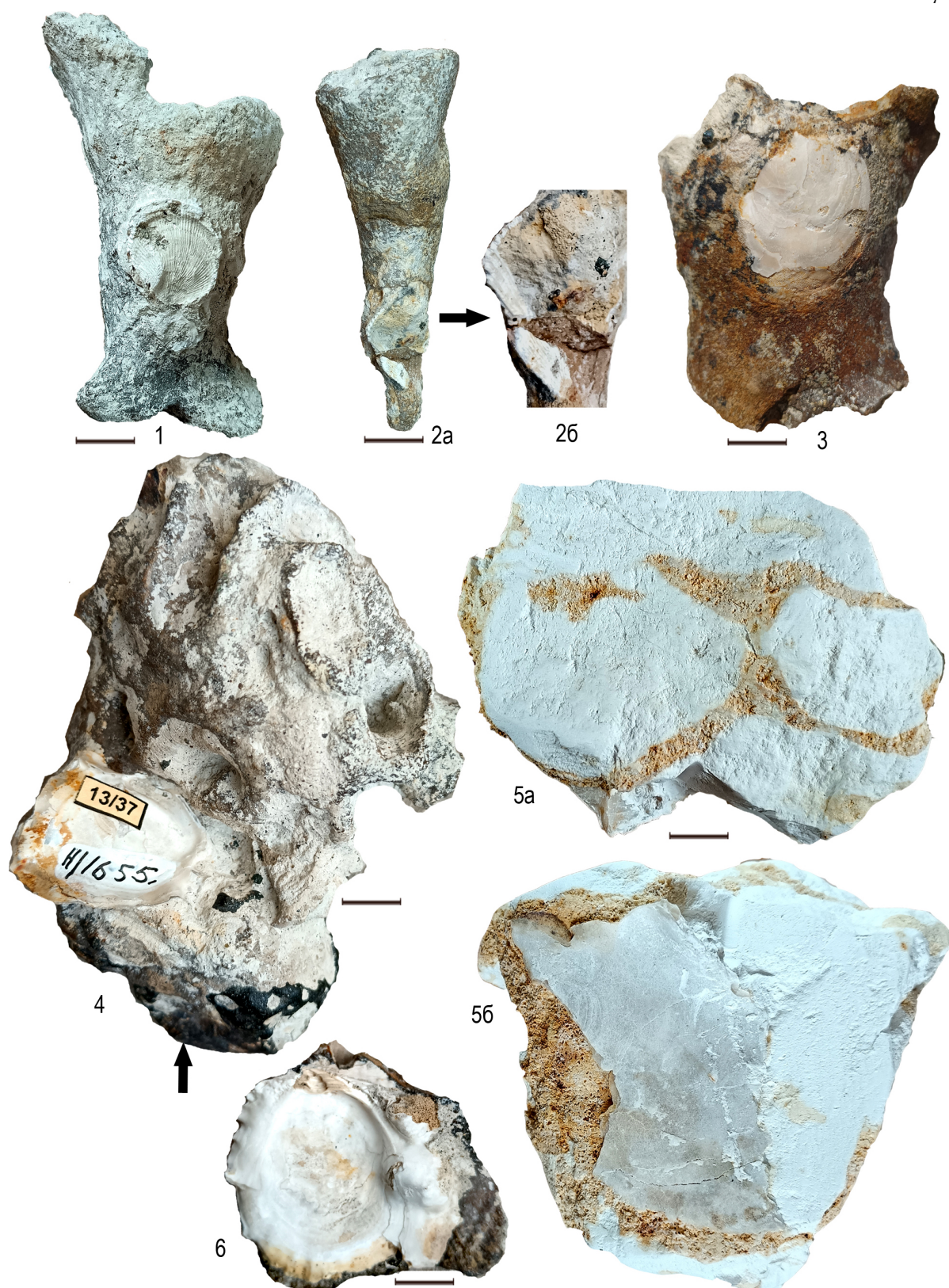
Из нижнекампанских отложений описан пример широкого и ажурного цоколя прикрепленной створки *Spondylus* cf. *lineatus* Goldf. к игольчатой поверхности губки *Chondriophyllum plicatum* (Hinde) [6]. Среди прикрепленных двустворок чаще всего указываются представители *Spondylus* sp. [2, 5–7]. Однако В. А. Собецкий [8] показал существенные различия связочного аппарата между родами *Spondylus* Linneé и *Dianchora* J. Sowerby, отметив самостоятельность последнего рода и наличие прирастающей макушки или всей поверхности правой створки. Эти различия отражены в сводках по двустворкам [9–11], и мы считаем справедливым указывать дианхор среди прирастающих эпибионтов.

Другим примером прирастания являются небольшие тонкие левые створки *Atreta*, плотно прикрепленные к субстрату всей поверхностью (табл. 1, фиг. 3; табл. 2, фиг. 5). Аналогичные примеры известны среди позднемиоценовых эпибионтов Богемского бассейна Чехии [12]. Среди цементных прирастателей они упоминаются в широком стратиграфическом диапазоне: от сеномана по даний [13, 14]. Изучены и находки *Spondylus* sp., покрывающих скалистый субстрат в прибрежных отложениях верхнего сеномана – нижнего турона Богемии (Чехия). Проанализирован факт о рецентной ориентации цементноприрастающих створок. При интерпретации причин такой предпочтительной ориентации рассматривается потребность в сборе пищи и, возможно, в лучших условиях газообмена [15]. В нашем случае трудно заключить, существовала ли изначально ориентировка створок прирастающих раковин, поскольку активная динамика вод приводила к дезориентированному погружению в осадок твердого субстрата скелетов губок.

Не менее часты прикрепления к скелетам губок раковин пикнодонтидных устриц. Их макушка, и в целом левая створка, сильно видоизменяются в виде ксеноморфной площадки, которая полностью повторяла поверхность субстрата, к которому она крепилась [16]. По отношению к фосфатным скелетам губок примерами могут служить приросшая устрица на дермальной поверхности отворота стенки *Ventriculites cribrosus* (Phill.) (см. табл. 2, фиг. 1, а, б) или раковина *Rusnodonte* sp., приросшая к уплощенной поверхности сбоку у основания губки *Polyscyphia* sp., выросшей, в свою очередь, на поверхности фосфоритовой гальки (см. табл. 1, фиг. 4). Достаточно редкими, в части сохранности, являются полные правая и левая створки особи *Rusnodonte* sp., прикрепленной к узкой дермальной поверхности *Zittelispongia* sp. (см. табл. 2, фиг. 4). Примеры видоизменений прикрепленных створок раковин к поверхности твердого субстрата, повторяющие его морфологию, а также их стратиграфическое значение анализировались ранее на раковинах средне- и верхнеюрских грифей



Таблица 1





[17–20], а также позднемиоценовых пикнодонтид [2, 16, 21, 22].

Отдельно следует рассмотреть факт прирастания пикнодонтидной устрицы к нефосфатизированному скелету *Zittelispongia* sp., захороненному в писчем мелу (см. табл. 1, фиг. 5, а, б). При извлечении из породы сохранился лишь фрагмент левой створки, покрывающий значительную часть дермальной поверхности. Вероятно, такое поселение моллюска было прижизненным. Нечто подобное описывалось ранее из верхнемаастрихтских отложений Донбасса [2]. Жизненный цикл моллюска начинался с прикрепления к поверхности живой губки в глубоководных условиях, где рыхлый и топкий карбонатный осадок давал преимущество особям, которые прирастали к любым объектам, выступающим над осадком. Возможно, по мере роста, раковина моллюска ограничила поступление пищевых частиц для губки, таким образом исходный комменсализм моллюска переродился в паразитизм.

Среди других цементноприрастающих форм следует отметить представителей подсемейства лофииин (*Hyotissa*) и остроин (*Acutostrea*, *Quadrostrea*), приросшие створки которых прослежены на фосфатных скелетах губок. Подобные примеры демонстрируют раковины, полностью покрывшие в процессе роста фрагменты скелетов *Zittelispongia* и *Guettardiscyphia* (см. табл. 1, фиг. 6; табл. 2, фиг. 6, 7; табл. 3, фиг. 3, а, б). Необходимо отметить, что в условиях активной динамики придонных вод большие и уплощенные поверхности фрагментов или целые скелеты губок оказывались удобной площадкой для прикрепления (см. табл. 3, фиг. 5, а, б; фиг. 6).

Объяснения к таблицам. 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. Крепление двустворчатых моллюсков к скелетам погибших губок. Фиг. 1. Правая створка раковины *Dianchora* sp., приросшая к дермальной поверхности *Sorogistirps* sp. Экз. SSU-SVB, № 29/Sp-06. Саратовская обл., Пудовкино, основание сантона. Фиг. 2. Створка раковины *Dianchora* sp., приросшая к дермальной поверхности *Sporadoscinia* sp. Экз. SSU-SVB, № 29/Sp-03: 3а – сбоку, 3б – то же, с увеличением X2. Саратовская обл., Пудовкино, сантон. Фиг. 3. Створка раковины *Atreta* sp., прикрепленная к поверхности *Zittelispongia* sp. Экз. SSU-SVB, № 81/Sp-07. Саратовская обл., Александровка, сантон. Фиг. 4. Раковина *Rusnodonte* sp., приросшая к уплощенной поверхности в основании *Polyscyphia* sp. – губки, выросшей на поверхности фосфоритовой гальки (показано стрелкой). Экз. SSU-PEM, № 122/1655. г. Саратов, сантон. Фиг. 5. Створка *Rusnodonte* s.l., приросшая к дермальной поверхности *Zittelispongia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/8945: 5а – сверху, 5б – сбоку. Волгоградская обл., Каменный Брод, средний коньяк. Фиг. 6. Правая створка раковины *Hyotissa*, приросшая к фрагменту *Narapea* sp. ind. Экз. SSU-SVB, № 30/Sp-04. Саратовская обл., Багаевка, сантон (цвет онлайн)

Благоприятные условия для роста моллюска приводили к увеличению размеров раковины, которая нередко превышала размеры элементов твердого субстрата. Личинки устриц порой лишь цеплялись за край фрагмента губки, а в последующем размер их створок значительно превышал размер объекта, к которому они крепились. Примером может служить экземпляр раковины *Hyotissa* (см. табл. 3, фиг. 1, а, б), изначально прикрепившейся левой створкой к поверхности фрагмента губки *Guettardiscyphia*. Раковина, по мере роста, увеличилась в размере и массе.

Таблица 2. Крепление двустворчатых моллюсков и брахиопод к скелетам погибших губок. Фиг. 1. Левая створка раковины *Rusnodonte* sp. ind., приросшая на дермальной поверхности отворота стенки *Ventriculites cribrosus* (Phill.). Экз. РМЗ, № 02/205: 1а – сбоку, 1б – снизу. Саратовская обл., Александровка, сантон. Фиг. 2. Правая створка раковины *Dianchora* sp., приросшая к дермальной поверхности стенки *Lepidospongia* sp. Экз. SSU-SVB, № 81/Sp-09. Саратовская обл., Александровка, сантон. Фиг. 3. Правая створка раковины *Dianchora* sp., приросшая к дермальной поверхности *Zittelispongia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/5667. Саратовская обл., Александровка, сантон. Фиг. 4. Целая раковина, правая и левая створки *Rusnodonte* sp. ind., прикрепленная к боковой поверхности *Zittelispongia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 121/1046. г. Саратов, Лысая гора, сантон. Фиг. 5. Мелкие створки раковин *Atreta* sp., прикрепившиеся к дермальной поверхности *Microblastium* sp. ind. Экз. SSU-SVB, № 81/Sp-010. Саратовская обл., Александровка, сантон. Фиг. 6. Правая створка раковины *Hyotissa* sp. ind., приросшая к узкой поверхности *Zittelispongia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 122/1807. Саратовская обл., Пудовкино, нижний сантон. Фиг. 7. Крепление правой створки *Hyotissa* sp. ind. к фрагменту скелета *Petrofavo sum* sp. Экз. SSU-SVB, № 29/Sp-03. Саратовская обл., Пудовкино, нижний сантон. Фиг. 8. Раковины брахиопод *Concinthyris* sp. на поверхности *Leptophragmidae*. Экз. SSU-PEM, № 121/1687. Саратовская обл., Александровка, нижний сантон (цвет онлайн)

Таблица 3. Крепление двустворчатых моллюсков к скелетам погибших губок. Фиг. 1. Левая створка раковины *Hyotissa* sp. ind., приросшая к фрагменту лопасти *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. SSU-PEM, № 4616/173: 1а – сверху, 1б – сбоку. г. Саратов, Заплатиновка, нижний сантон. Фиг. 2. Неполная створка раковины *Dianchora* sp., приросшая к боковой поверхности *Microblastium* sp. ind. Экз. SSU-SVB, № 81/Sp-011. Саратовская обл., Александровка, нижний сантон. Фиг. 3. Правая створка раковины *Acutostrea* sp. ind., приросшая к фрагменту лопасти *Guettardiscyphia* sp. ind. экз. SSU-SVB, № 81/Sp-012: 3а – сбоку, 3б – смежная поверхность лопасти. Саратовская обл., Александровка, нижний сантон. Фиг. 4. Правая створка раковины *Dianchora* sp., приросшая к боковой поверхности фосфатного скелета губки. Экз. SSU-SVB, № 81/Sp-013. Саратовская обл., Александровка, нижний сантон. Фиг. 5. Створка раковины *Hyotissa* sp. ind., приросшая к фрагменту скелета *Petrofavo sum* sp. ind. Экз. SSU-SVB, № 80/Sp-04. Саратовская обл., Широкий Бугерак (Саратовский р-н), нижний сантон. Фиг. 6. Левая створка раковины *Quadro strea* sp., cf. *tetragona* (Bayle), приросшая к поверхности фосфатного скелета гексактинеллиды. Экз. SSU-SVB, № 29/Sp-011. Саратовская обл., Пудовкино, нижний сантон (цвет онлайн)



Таблица 2

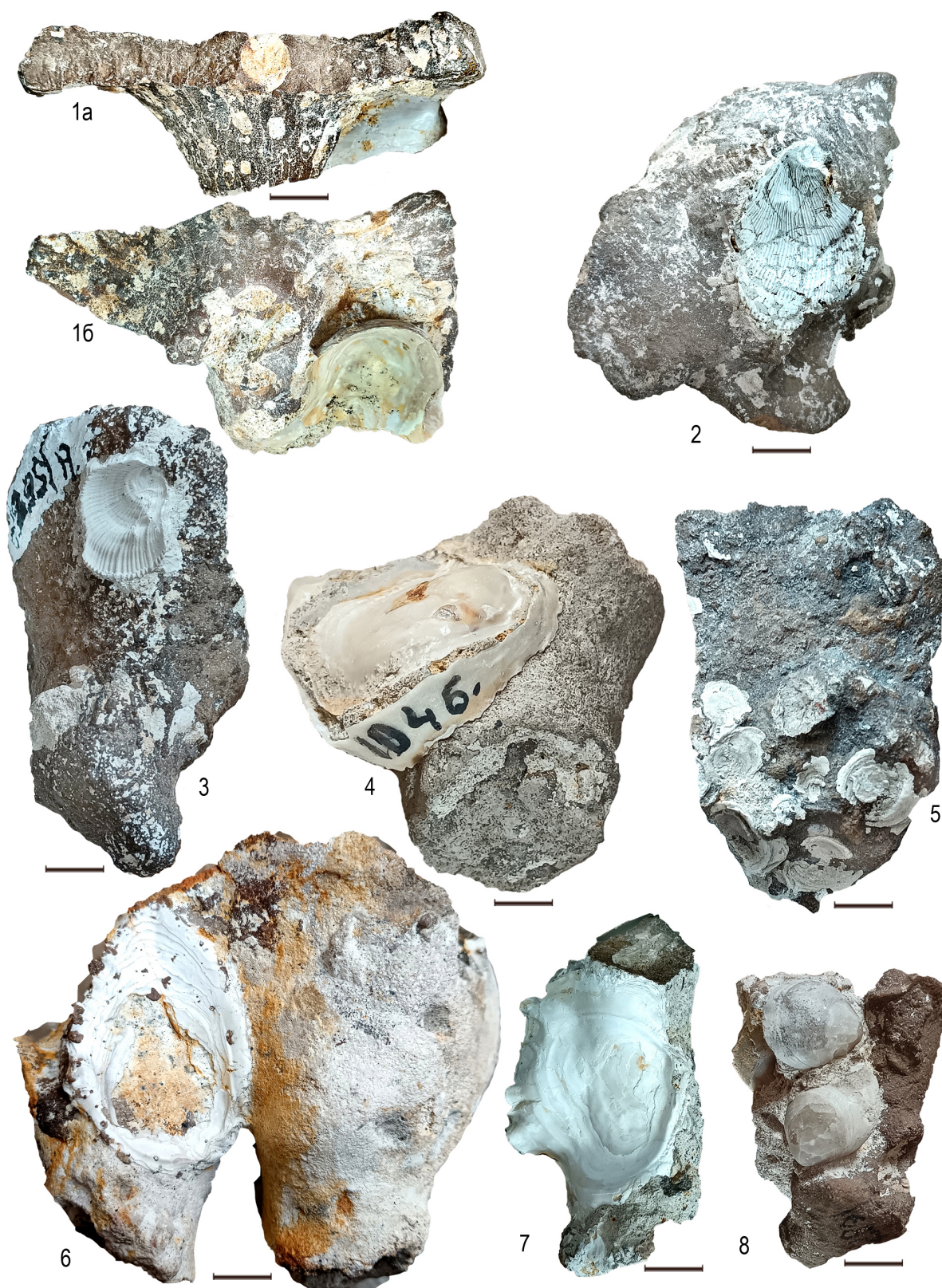
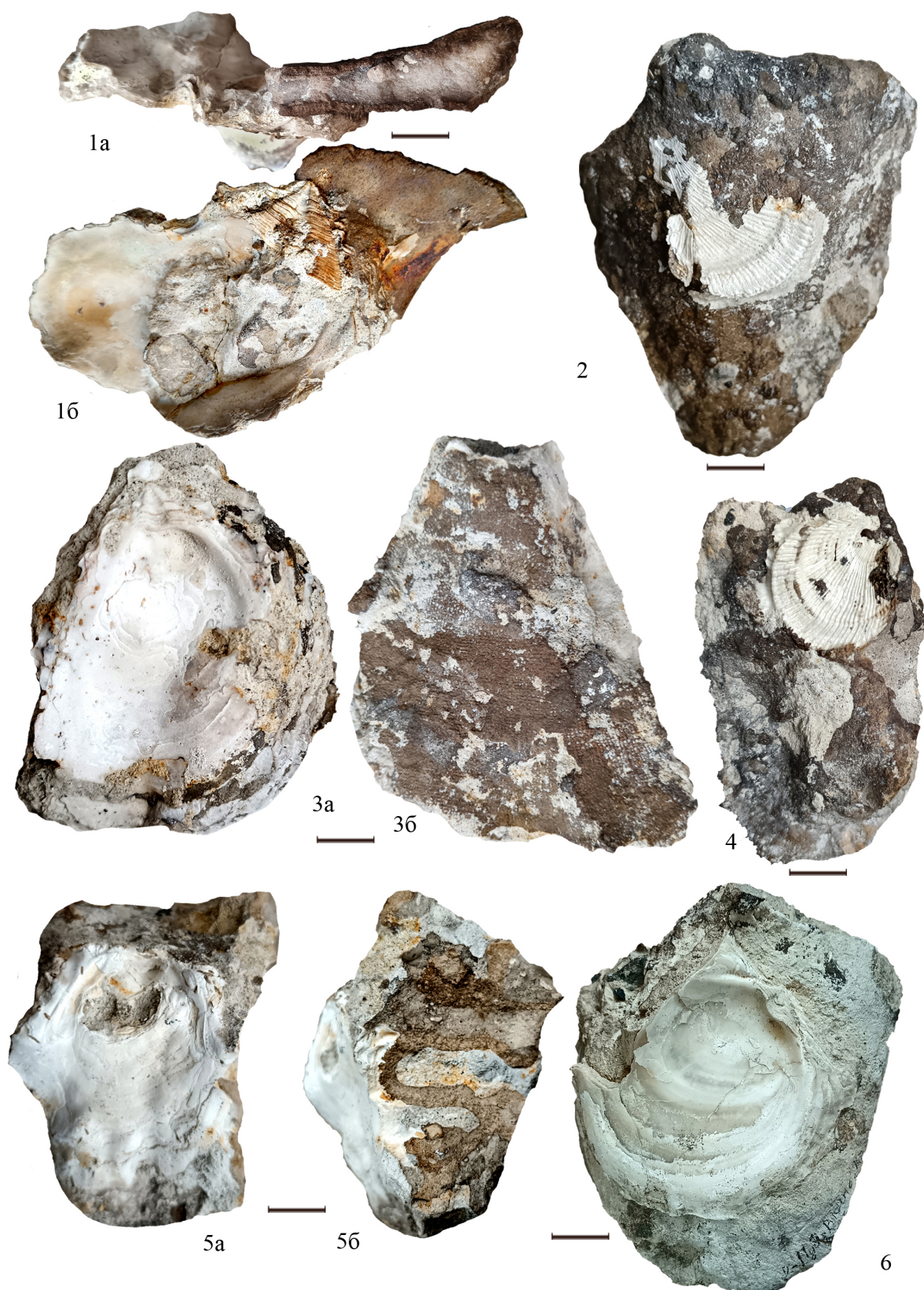




Таблица 3





Сместившийся центр тяжести опрокинул створку вместе с объектом прирастания, и она легла на неровную поверхность осадка, повторив его конфигурацию.

В условиях подвижных придонных вод, помимо двустворок и губок, существовали брахиоподы – гиббителирины (устное сообщение Е. И. Ильинского, СГУ, 2025 г.). Эти организмы не являются цементноприрастающими. Они обитали, по-видимому, прикрепляясь ножками к прочной поверхности фосфатных скелетов спонгий, на местах, которые экранировались от активных водных потоков частично погруженными в осадок фрагментами и целыми скелетами губок. Известны раковины брахиопод с сомкнутыми створками, хорошо сохранившиеся в парагастральных полостях вентрикулитид [23]. Особенности крепления этих организмов к водорослям и иным придонным объектам не позволяют утверждать, что они так же крепились к скелетам губок. Но отмеченные особенности частого захоронения раковин брахиопод в полостях и углублениях скелета кремневых губок позволяют предположить, что замковые брахиоподы могли селиться и на них. Возможно и субавтонное захоронение раковин брахиопод, раковины которых после гибели организма срывались с места их первичного обитания, с некоторым перемещением по поверхности осадка, и захоранивались, попадая в полости скелета губки. Современные брахиоподы могут существовать на небольших глубинах при условии сильных течений, имеющих скорость до 2 метров в секунду [24]. На территории современного Поволжья подобные условия предполагаются в пределах локальных отмелей в конце коньякского – начале сантонского времени. Лопастной скелет губки *Leptophragmidae*, вероятно, служил местом обитания *Concinnithyris* sp. (см. табл. 2, фиг. 8).

Заключение

В пределах локальных мелководий, образовавшихся в конце коньяка и начале сантона на территории современного Поволжья, высокая динамика моря способствовала обогащению водной среды кислородом и взвешенными питательными частицами. Сложившиеся условия определили массовое расселение на поверхности дна кремневых губок, гексактинеллид и демоспонгий. Та же активная динамика водной среды приводила к отрыву скелетов погибших губок от места их первоначального обитания. Частично погруженные в осадок, они подвергались фосфатизации, образуя элементы твердого субстрата. Эти устойчивые элементы поверхности дна становились объектами крепления цементноприрастающих двустворчатых моллюсков. В условиях мелководья эта стратегия была наиболее рациональной для образования моллюсковых поселений *Dianchora*, *Acutostrea*, *Quadrostrea*, *Atreta* и *Nyotissa*. Селективность креплений связана

с морфологией поверхности скелета губок. Чаще всего крепление отмечено на поверхностях вентрикулитид. Сложные лабиринтовые поверхности *Polyscyphia*, *Plocoscyphia*, *Becksia* и *Labyrintholites*, вероятно, были менее пригодны для развития моллюсков. Очень редки находки приросших створок к поверхностям демоспонгий. Отсутствуют следы прирастания к гладкой поверхности скелетов *Etheridgia*. В качестве дискуссионных рассматриваются находки «приросших» к скелетам губок раковин брахиопод.

Библиографический список

1. Раилкин А. И. Колонизация твердых тел бентосными организмами. СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008. 427 с. EDN: QKSFUZ
2. Савчинская О. В. Условия существования поздне меловой фауны Донецкого бассейна. М. : Наука, 1982. 132 с.
3. Первушов Е. М., Иванов А. В., Гудошников В. В., Мальшев В. В. Фациальный профиль маркирующих горизонтов Правобережного Поволжья // Недр Поволжья и Прикаспия. 2001. Вып. 26. С. 3–10.
4. Voigt E. Die ökologische Bedeutung der Hartgründe ("Hardgrounds") in der oberen Kreide // Paläont. Z. 1959. Bd. 33, H. 3. S. 129–147. <https://doi.org/10.1007/BF02987371>
5. Schneider S., Jager M., Kroh A., Mitterer A., Niebur B., Vondrážka R., Wilmsen M., Wood Ch. J., Zagoršek K. Silicified sea life – Macrofauna and palaeoecology of the Neuburg Kieselerde Member (Cenomanian to Lower Turonian Wellheim Formation, Bavaria, southern Germany) // Acta Geologica Polonica. 2013. Vol. 63, № 4. P. 555–610. <https://doi.org/10.2478/agp-2013-0025>, EDN: SQSRDF
6. Ziegler B. [von] Bewuchs auf Spongien // Paläont. Z. 1964. Bd. 38. S. 33–97. <https://doi.org/10.1007/BF02987947>
7. Пастернак С. И., Гаврилишин В. И., Гунда В. А., Коцюбинский С. П., Сеньковский Ю. М. Стратиграфія і фауна крейдових відкладів заходу України. Київ : Наукова думка, 1968. 272 с.
8. Савчинская О. В. Двустворчатые моллюски // Атлас верхнемеловой фауны Донбасса / под ред. Г. Я. Крымгольца. М. : Недра, 1974. С. 67–118.
9. Собецкий В. А. Двустворчатые моллюски поздне меловых платформенных морей. М. : Наука, 1977. 256 с. (Труды Палеонтологического института / Рос. акад. наук ; т. 159).
10. Якушин Л. Н., Иванов А. В. Краткий атлас поздне меловых двустворчатых моллюсков юго-востока Восточно-Европейской платформы. Саратов : Изд-во «Научная книга», 2001. 116 с.
11. Невеская Л. А., Попов С. В., Гончарова И. А., Гужов А. В., Янин Б. Т., Полуботко И. В., Бяков А. С., Гаврилова В. А. Двустворчатые моллюски России и сопредельных стран в фанерозое. М. : Научный мир. 2013. 524 с. (Труды Палеонтологического института / Рос. акад. наук ; т. 294). EDN: XBAOID



12. Žitt J., Vodrážka R., Hradecká L., Svobodová M., Zágoršek K. Late Cretaceous environments and communities as recorded at Chrtínky (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic) // *Bulletin of Geosciences*. 2006. Vol. 81, iss. 1. P. 43–79. <https://doi.org/10.3140/bull.geosci.2006.01.043>
13. Lauridsen B. W., Surlyk F. Benthic faunal response to late Maastrichtian chalk–marl cyclicity at Rørdal, Denmark // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2008. Vol. 269. P. 38–53. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.07.001>
14. Lauridsen B. W., Edvardsen T., Blinkenberg K. H., Stemmerik L. Palaeoecology and survival strategies of an impoverished benthic chalk community in a mid-Danian deep shelf setting // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2019. Vol. 514. P. 474–486. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.10.002>
15. Žitt J., Nekvasilova O. Orientation of Spondilus valves cemented to the hard-rock substrates (Bivalvia, Upper Cretaceous, Bohemia) // *Journal of the Czech Geol. Soc.* 1994. Vol. 39, iss. 4. P. 281–296.
16. Сельцер В. Б., Иванов А. В. Моллюсковый комплекс нижнего капана юго-западной части Елшано-Сергиевской флексуры (Саратовское Поволжье) // Сборник трудов Всероссийской конференции посвященной 100-летию проф. В. Н. Шиманского. М. ; Саратов : ПИН РАН ; СГТУ, 2016. С. 271–289. EDN: ХОЕТКН
17. Герасимов П. А. Руководящие ископаемые мезозоя Центральных областей Европейской части СССР : в 2 ч. Ч. 1. Пластинчатожаберные, брюхоногие, ладьеногие моллюски и плеченогие юрских отложений. М. : Госгеолтехиздат, 1955. 379 с.
18. Герасимов П. А. Позднеюрские грифеи (Mollusca, Bivalvia) Русской платформы и их стратиграфическое значение // Геология, полезные ископаемые и инженерно-геологические условия Центральных районов Европейской части СССР : сборник трудов. М. : Изд-во геологического фонда, 1984. С. 27–38.
19. Сельцер В. Б., Иванов А. В. Результаты анализа прикрепления келловейских Gryphaea Поволжья // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Новая серия. Саратов : ГосУНЦ «Колледж», 1998. Вып. 1. С. 35–41.
20. Васина А. П., Голынец Е. С., Комаров В. Н. О площадках прикрепления у Gryphaea dilatata Sowerby (Dysodonta, Bivalvia) из оксфордских отложений Нижних Мневников (г. Москва) // Известия вузов. Геология и разведка. 2015. № 6. С. 8–14.
21. Глазунова А. Е. Палеонтологическое обоснование стратиграфического расчленения меловых отложений Поволжья (верхний мел). М. : Недра, 1972. 203 с.
22. Сельцер В. Б., Калякин Е. А., Ильинский Е. И. Верхнемеловые отложения и биостратиграфия разреза «Новоспасское» (юго-запад Ульяновской области) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2018. Т. 18, вып. 3. С. 198–213. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2018-18-3-198-213>, EDN: YASVVB
23. Ильинский Е. И., Первушов Е. М. Псевдоиммунационное захоронение сантонских брахиопод (Поволжье) // Фундаментальные основы палеонтологии: теория и практика : материалы LXXI сессии Палеонтологического о-ва при РАН. СПб. : Ин-т Карпинского, 2025. С. 67–69.
24. Смирнова Т. Н. Брахиоподы. М. : Изд-во МГУ, 1990. 72 с.

Поступила в редакцию 12.11.2025; одобрена после рецензирования 24.01.2026; принята к публикации 16.06.2026; опубликована 30.09.2026

The article was submitted 12.11.2025; approved after reviewing 24.01.2026; accepted for publication 16.06.2026; published 30.09.2026