

**УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ**

**ГЕОЛОГИЧЕСКОГО**  
**ФАКУЛЬТЕТА САРАТОВСКОГО**  
**УНИВЕРСИТЕТА**

***НОВАЯ СЕРИЯ***

**ВЫПУСК 1**

**Издательство Саратовского университета**  
**1997**

## ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И СТРАТИГРАФИЯ

А.В. Иванов, Е.М. Первушов

### НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРИКРЕПЛЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ МОРСКОЙ ФАУНЫ

Массовые сборы ископаемой фауны из верхнемеловых отложений юго-востока Русской плиты, произведенные авторами с коллегами и предыдущими исследователями, показали частое проявление среди некоторых фаунистических групп тенденции к прикреплению к твердым элементам субстрата (в том числе - и вторичного) к остаткам скелетных и раковинных форм. Изучение подобных явлений значимо при изучении сукцессий донных сообществ, в частности - при разрешении вопросов палеоэкологического характера на примере позднемеловых поселений юго-востока Среднерусской провинции (Первушов, Иванов, 1995; Pergushov, Ivanov, 1995). Аспекты формирования поселений, связанные с особенностями прикреплению и обрастания рассматривались в отечественной литературе и ранее на примере обитателей палеозойских эпиконтинентальных морей: мшанок, брахиопод и кораллов (Геккер, 1935, 1983; Иванова, 1958; Яковлев, 1908, 1926) и современных двустворчатых и брюхоногих моллюсков (Марковский, 1966).

Подобные вопросы изучения поселений бентосных форм рассматривались и при изучении позднемеловой биоты восточной части Европейской палеобиогеографической области (Пославская, 1974; Собецкий, 1978; Атлас ..., 1982; Савчинская, 1982; Бионмия ..., 1985; Nestler, 1961, 1965; Nekvasilova, Zitt, 1988). Но в данном случае явлению прирастания не было уделено особого внимания. К тому же, в большинстве случаев приводились известные примеры сессильных эпибионтов (мшанки, черви-серпулиды), ранее распространенных в южных районах эпиконтинентальных бассейнов, находившихся под влиянием Средиземноморской области.

На протяжении позднемелового времени, начиная со среднего сеномана, в составе биоты Среднерусской провинции доминировали кремневые губки и устрицы, порой составляя поселения типа "лугов" и "банок" (Первушов, 1989). Будучи прикрепленными фильтраторами, губки и устрицы не только легли в основу (и в прямом и в переносном смысле) подобных поселений, приспособившись к обитанию в условиях подвижного грунта, но и способствовали последующему расширению видового и экологического разнообразия сообщества. Значительный фоссильный материал по позднемеловым устрицам и губкам положен в основу данной работы, целью которой является дополнение имеющейся информации по явлениям прирастания и облекарания.

В большинстве случаев "тесные" симбиотические отношения организмов устанавливаются по изменениям в морфологии скелета (раковины) эпибионтов и отпечаткам на поверхности прикреплению скульптуры и линий нарастания, характерных для раковины "организма-хозяина". Часто в ориктокомплексе не встречаются сами объекты прижизненного прикреплению (ростры белемнитов, фрагменты затонувшей древесины), что связывается с аллохтонностью последующих захоронений и с различием биохимического состава каркаса "поселенцев" и "хозяина". Это обычное явление для крупных эпибионтов, параметры которых превышают размеры объекта прирастания. Поскольку прикрепляющиеся бентосные формы - сессильные фильтраторы, в частности губки и устрицы, то автохтонные захоронения этих остатков редки.

Достоверные примеры симбиотических отношений в составе позднемеловых поселений можно охарактеризовать как проявления непредвзятого квартиранства (синойкия) в условиях стабильного субстрата и "невинного" сотралезничивания (комменсализм) относительно пассивных фильтраторов (Реймерс, 1988). Вероятно, перекрытие ирригационной системы губок посе-

лениями серпулид и устриц может рассматриваться как частичный паразитизм, так как ограничивается площадь поступления питательной взвеси. Но появление этих поселенцев не приводило к заметному угнетению или гибели спонгий. Более сложные уровни симбиоза (трофобиоз) не находят отражения на фоссильном материале, но безусловно имели место (например губки-водоросли).

В данном случае под эпибионтами понимаются организмы прикрепившиеся (приросшие) к субстрату и выработавшие некоторые, порой специализированные, морфологические элементы прикрепления (площадка прирастания, прикрепления или обрастания). Чаще всего объектами прикрепления являлись элементы вторичного субстрата: выступающие над поверхностью подвижного осадка остатки скелетных и раковинных форм ("биосубстрат") и крупные агрегаты, галька фосфатно-карбонатного состава ("литосубстрат"). Вторичными эти элементы субстрата определены исходя из следующего. Во-первых, они сформированы по остаткам погибших организмов или по разрушенным ранее осадкам (фосфоритовые включения), которые в данном случае сконцентрированы или сконденсированы. Во-вторых, рассматриваемые включения в большей или меньшей степени расположены на поверхности формирующихся более дисперсных осадков, составляющих первичный субстрат.

После гибели организмов их остатки часто превращались в фосфатизированную гальку и окатыши, отличаясь от обычных крупных терригенных включений своим биогенным происхождением и, порой, особенностями морфологического плана, имеющего значение для прикрепления разных форм губок, брахиопод и бивалвий (*Ostrea*, *Spondylus* и др.). Значительное площадное распространение элементов вторичного био- и литосубстрата характерно для условий верхней сублиторали и литорали, когда в подвижном мелкодисперсном осадке обособливаются более тяжелые и крупные включения с твердой поверхностью. Для рассматриваемой территории подобные кратковременно существовавшие условия были характерны и широко развиты в средне- и позднеэоценовое, раннетуронское, раннесантонское и раннекампанское время. При площадном прослеживании данных синхронных образований возможно отметить участки верхней сублиторали (прибрежных полос), отмелей и подводных лугов.

Некоторые выявленные закономерности в характере взаимоотношений эпибионтов с субстратом (рис. 1), сделали возможным рассмотреть отдельные варианты эпибионтии для представителей конкретных групп морских организмов.

**Симбиотическая эпибионтия.** Для червей-трубкожилов прижизненное крепление к нектонным организмам представляется нам проблематичным, так как среди имеющегося массового материала отсутствуют формы достоверно его подтверждающие. Однако, среди бентоса, объекты прикрепления червей на протяжении позднеэоценового времени разнообразны: губки, мшанки, брахиоподы, двустворчатые и брюхоногие моллюски. Участки прижизненного крепления червей - практически вся доступная поверхность объекта-субстрата, отдельные элементы которой более предпочтительны. При креплении к брюхоногим моллюскам, черви обычно предпочитают последний оборот раковины и сифональный канал (например - у *Sycum*, *Puropsis*).

Губки-гексактинеллиды со сложно меандрирующей стенкой (*Plocoscyphia*, *Becksia* и *Eurete*), вероятно, служили пристанищем для небольших серпулид неправильных очертаний, которые удачно использовали изгибы субстрата. Достоверно определить степень прижизненности подобных симбиозов трудно, так как при обычной фосфатизации кремниевые скелеты губок насыщаются фосфатными соединениями, а известковые трубки серпулид практически не подвержены фосфатизации. Раковина червей перекрывала спикую решетку губки, ограничивая доступ питательной взвеси. На скелетах губок-демоспонгий крепления серпулид неизвестны.

Объекты прижизненного прикрепления брахиопод среди нектонных организмов нам неизвестны. Среди бентоса брахиоподы прижизненно крепились, вероятно, к губкам-гексактинеллидам (некоторые *Carneithyris*), отличавшимся колломинарным и интерлабиринтовым строением скелета, и реже к двустворчатым моллюскам: представителям пектиноид, иноцерамид и устриц. Зонами прикрепления являлись центральные части створок бивалвий (у устриц - только верхних).

Среди двустворчатых моллюсков наиболее типичными прикрепленными формами являлись устрицы и пектиниды. Представители этих групп прижизненно прирастали к двустворчатым и брюхоногим моллюскам и губкам. Объектами прирастания среди двустворчатых моллюсков служили преимущественно устрицы (устрицы-эпибионты образовывали "моновидовые" поселения - "банки"). Многие устрицы предпочитали прирастать к *Chlamys*, *Synciclonema*, *Merklinia* и другим пектинидам, часто предпочитая вполне конкретные виды (в качестве примера

		VERMES	BRACHIOPODA	BRYOZOA	PORIFERA	BIVALVIA (OSTREOIDA, Pectinida)
"симбиоз"	нектон	?	—	?	-----	----
	бентосные формы	Porifera, Bryozoa, Brachiopoda, Bivalvia, Gastropoda	? Porifera Bivalvia	Echinodermata, Bivalvia	?	<u>Bivalvia</u> : <i>Osteroidea</i> , <i>Pectinoida</i> , <i>Pterioidea</i> . <u>Gastropoda</u> : <i>Trochoidea</i> . <u>Porifera</u> : <i>Plocoscyphia</i> , <i>Eurete</i> , <i>Becksia</i> .
прикрепление к элементам вторичного субстрата	нектон	Cephalopoda	-----	Cephalopoda	----	<u>Cephalopoda</u> : <i>Ammonitida</i> , <i>Belemnitida</i> , <i>Lytoceratida</i> , <i>Nautiloidea</i> . <u>Vertebrata</u> .
	бентосные формы	Porifera, Bryozoa, Brachiopoda, Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda	Porifera, Bivalvia, ?Echinodermata.	Echinodermata, Bivalvia.	<u>Bivalvia</u> : <i>Neithea</i> , <i>Ostrea</i> , <i>Inoceramus</i> . <u>Porifera</u> : <i>Demospongia</i> , <i>Hexactinellida</i>	<u>Bivalvia</u> : <i>Ostreoida</i> , <i>Pectinoida</i> , <i>Pterioidea</i> . <u>Echinodermata</u> : <i>Echinocorys</i> , <i>Micraster</i> , <i>Cidaris</i> . <u>Porifera</u> : <i>Ventriculitidae</i> , <i>Becksiidae</i> , <i>Eurete</i> , <i>Labirintolites</i> , <i>Guettardiscyphia</i> .
"фосфоритовая" галька и окатыши. Сверлильщики.						

Рис. 1 Взаимоотношения в составе "симбионтов" и отношения эпимбионтов к вторичному (биогенному) субстрату.

можно отметить приуроченность прирастания *Amphidonte conicum* к *Merklina asper* в условиях подвижных псаммитово-алевритовых осадков).

Устрицы сами часто оказывались в качестве объектов прирастания, в частности для представителей *Spondylus*. Спондилусы крепились и к массивным раковинам *Inoceramus*, причем предпочитали наиболее крупные формы (например туронские *In. lamarscki*). Массивные раковины иноцерамов являлись весьма удобными и относительно просторными объектами прикрепления устриц (туронские *Margostrea*, *Huotissa* и *Agerostrea* на *In. lamarscki*), которые порой образовывали локальные многоярусные поселения (по размерам раковины-хозяина) в условиях карбонатных илов. Возможно, подобные многоярусные поселения могли привести к гибели иноцерамуса, но полной сохранности раковины этих бивалвий крайне редки даже в субавтохтонных захоронениях, без чего трудно сделать однозначный вывод по этому вопросу.

Редко объектами прирастания позднемерловых устриц и пектинид становились брюхоногие моллюски. Имеющийся в нашем распоряжении материал показывает, что в подобных случаях размеры поселения иногда в несколько раз превышают размеры "хозяина". Вероятно, на раковинах гастропод могли закрепиться личинки бивалвий, последующее полноценное развитие которых в конечном итоге также могло привести к гибели "приютившего" их организма.

Большинство устриц и виды рода *Spondylus* предпочтительно селились на губках, что, очевидно, обусловлено экологическими особенностями последних как типичных фильтраторов. Среди губок субстратом наиболее часто выступали представители *Rhizopotegion*, *Plocoscyphia*, *Becksia*, *Tremabolites* и *Eurete*. Гексактинеллиды и устрицы часто формировали поселения, в которых являлись если не единственными, то преобладающими представителями сообщества (средний и поздний сеноман, ранний сантон и ранний кампан, в меньшей степени - ранний маастрихт), чему способствовала близкая эколого-трофическая специализация сессильных форм. Вероятно, между представителями этих групп существовали более определенные симбиотические отношения, в том числе - избирательное прикрепление, но остатки подобных поселений практически неизвестны в автохтонном захоронении.

Прикрепление губок к раковинам и скелетам существовавших бентосных форм на данный момент невозможно рассматривать в аспекте "симбиотических" отношений в виду их неоднозначности. Поселения губок на верхних створках крупных бивалвий (*Inoceramus*, *Neithea*) рассматриваются как явления посмертного прикрепления. Но как уже отмечено, скелеты губок часто становились объектами для поселений разнообразных эпибионтов (Савчинская, 1982; Ziegler, 1962).

**Эпибионтия к элементам вторичного субстрата.** Черви-трубкожилы часто поселяются на остатках ростров и раковин головоногих моллюсков. В отложениях всех ярусов верхнемелового разреза нами встречены трубки *Serpula* на рострах различных белемнитов. Встреченные в кампанских отложениях необычайно крупные (более 2 м в диаметре) ядра аммонитов содержат расположенные с большой плотностью трубки серпул, причем явно видно, что черви прирастали как с внешней, так и с внутренней поверхности раковины.

Черви-серпулиды мало специализированы в выборе жесткого субстрата, их поселения известны на остатках губок-гексактинел-лид, брахиопод, мшанок и различных моллюсков. При анализе этих поселений проявляется беспорядочность и равновероятность прикрепления к различным участкам поверхности объекта, что, отчасти, подтверждает отсутствие симбиотических отношений с последними. Показательны в этом отношении поселения серпулид на разных по морфологии остатках губок. На плоских фрагментах (*Ventriculitidae*, *Guettardiscyphia*) это обычно крупные и правильно построенные раковины, на неровной, лабиринтовой поверхности - более мелкие формы извилистых очертаний.

Достоверного материала, подтверждающего посмертное прикрепление брахиопод к nektonу мы не имеем. Объектами прикрепления плеченогих возможно являлись остатки губок, двустворчатых моллюсков и, возможно, иглокожих. Зоны прикрепления брахиопод на поверхности объекта равновероятны, что свидетельствует об ограниченной роли данного объекта, обеспечивающего устойчивость эпибионта над поверхностью зыбкого осадка.

Двустворчатые моллюски использовали в качестве объекта прирастания преимущественно остатки бентосных форм, главным образом тех же бивалвий (иноцерамид, устриц и пектинид). Подобные поселения характерны для участков с проявлением придонного передвижения водных масс в условиях карбонатных илов и песчаных осадков. При относительно длительном существовании течений, благоприятного гидродинамического режима, когда распространение поселения ограничено по латерали, новые поколения устриц "нарастают" вверх, составляя два,

три "яруса" эпибионтов. Обычно эти локальные поселения являются моновидовыми, но в некоторых случаях прослеживается некоторая сукцессия. Туронские хиотиссы, прирастающие к крупным раковинам иноцерамусов, в последующем оказываются объектами прикрепления для мелкорослых видов агерострей, маргострей и других устриц. В моновидовых поселениях (средний сеноман Волго-Донского междуречья; нижний сантон окрестностей г. Саратова) устрицы составляют агрегаты образованные в несколько (до трех) стадий, при неоднократном переворачивании исходной раковины, а затем и последующей. Плотнo цементированный агрегат состоит из трех нижних створок ориентированных почти в одной плоскости под углом  $90^{\circ}$  -  $120^{\circ}$

Прикрепление устриц и пектинид к остаткам иглокожих менее распространено, что, вероятно, связано с наличием в этих же обстановках морфологически более выгодных объектов для прикрепления: иноцерамов и крупных устриц. Обычно объектами прикреплений устриц оказывались остатки *Echinocorys*, *Micraster*, *Conulus* и *Cidaris*.

В среднесеноманское время в южных районах региона, в условиях формирования обширных устричных "банок", многие устрицы приспособились к обрастанию продольно-вытянутых, цилиндрических объектов, в роли которых выступали ростры белемнитов и, вероятно, фрагменты затопленной древесины. Нижняя створка устрицы почти полностью по диаметру, охватывала ростр, приобретая более вытянутый, ориентированной по его длинной оси, облик. В ориктокомплексе совместное нахождение устриц, ростров и древесины неизвестно.

Широкое распространение в позднемерловых морях Среднерусской провинции кремневых губок, особенно в раннесантонское, кампанское и маастрихтское время, определило обыденность прирастания к их скелетам и фрагментам устриц и пектинид (в основном *Spondylus*), с которыми они и образовывали поселения в условиях сублиторали. Относительно мелкорослые формы устриц успешно осваивали скелеты сложных очертаний (*Becksia*, *Plocoscyphia*, *Eurete*) образуя небольшие поселения, ориентированные относительно морфологии вторичного субстрата и направления водного потока. В некоторых случаях личинки, а в последствии ювенильные формы, устриц почти полностью закрывали возвышавшийся над поверхностью осадка упавший колуминарный (*Balantionella*) или интерлабиринтовый (*Tremabolites*) скелет. Многочисленность и разнообразие эпибионтов на скелетах губок, особенно ювенильных форм, количество которых порой достигало десяти на один скелет, характерна для раннесантонских сообществ в условиях прибрежных полос и мелководных отмелей. Наилучшим субстратом для бивалвий, особенно спондилусов, являлись фрагменты плоских стенок бокала (*Ventriculitidae*, *Leptorhagmidae*,) и стержня (*Rhizopoterion*). В одном случае, на фосфатизированном фрагменте плоской лопасти *Guettardiscyphia* прикрепилась устрица (*Ostrea* sp.), размеры которой в последствии вдвое превысили параметры данного вторичного субстрата. В морях раннего кампана и раннего маастрихта не столь распространенные поселения устриц на скелетах погибших губок уже несут черты избирательности.

Для большинства двустворчатых моллюсков характерна произвольность и равновероятность расселения на доступной поверхности любых объектов прирастания, что говорит о значении этого элемента субстрата преимущественно в качестве опоры, а иногда (*Gryphaeostrea* на скелетах крупных губок) и для повышения "этажа" обитания в придонном слое. Очевидно, в условиях придонных течений и(или) весьма подвижного тонкодисперсного субстрата при прочих благоприятных условиях многочисленные личинки бивалвий развивались до ювенильной стадии и далее лишь на основе жесткого субстрата и в некоторой "тени" от водного потока. Гибель описанных выше поселений ювенильных форм устриц связывается с последующим неоднократным переворачиванием и перемещением вторичного субстрата (скелета губки) на поверхности осадка.

Массовое и широкое распространение прикрепленных форм среди двустворчатых моллюсков побудили нас рассмотреть морфологическую приспособленность прирастания устриц и пектинид к элементам субстрата (рис. 2). При этом несколько условно, но явно выделились три основных последовательных способа. Первый из них - прикрепление - наиболее простое прирастание, характеризующееся небольшой и в общих очертаниях ровной ксеноморфной площадкой и сопровождающееся, как правило, незначительными изменениями морфологии примыкающих к площадке элементов раковины.

Более сложным прикреплением является обрастание, характеризующееся сильно вогнутой ксеноморфной площадкой, сильным прогибанием внутренней полости, более сильным искаже-

		ПРИКРЕПЛЕНИЕ		ОБРАСТАНИЕ		ОБЛЕКАНИЕ	
тенденции в изменении раковины	изменение только внешних элементов морфологии раковины	с изменением внутренней морфологии раковины (створки)	полное изменение морфологии раковины; отсутствие отдельных ее элементов.			частное	полное
модификация одного элемента	1. макушка 2. крыло	1. макушка	1. "макушка" 2. "крыло"			Положение по отношению к субстрату	периферийное
модификация группы элементов	1. макушка и заднее крыло; 2. макушка и крылья.	1. макушка и заднее крыло; 2. макушка и крылья; 3. макушка и примакушечная часть.	1. макушка и заднее крыло; 2. макушка и крылья; 3. макушка и примакушечная часть.	1. - 2. макушка и крылья 3. макушка и примакушечная часть.			периферийное

Рис. 2 Модификация морфологических элементов раковин Ostreoida и Pectinoida при разных вариантах прикрепления к "вторичному" субстрату.

нием прилегающих к площадке внешних, а иногда и сопряженных с ними внутренних, элементов раковины.

Наиболее сложным прирастанием является облекание - "завершенное" обрастание, характеризующееся наличием у раковины сквозной или полностью замкнутой полости, где плотно помещался объект прирастания и которую следовало бы, наверное, по аналогии с ксеноморфной площадкой, называть ксеноморфной полостью (ксеноморфным каналом, при облекании цилиндрических объектов).

Морфологическое проявление прикрепления можно рассматривать в двух направлениях: как затрагивающее только внешние элементы раковины (обычно отдельно макушку или крыло и, реже, группу элементов), так и изменение формы внутренней полости.

Обрастание также рассматривается в двух вариантах. Возможно обрастание, приводящее к сильному изменению или редукции отдельных элементов раковины, в результате чего ксеноморфная площадка занимает место соответствующего элемента (часто макушки или крыла). Реже встречается обрастание с изменением группы элементов: макушки и заднего крыла (*Monticulina vesicularis*), иногда макушки и двух крыльев (некоторые *Radiolaewella*).

Прирастание путем облекания представляет собой несколько отличный от других способ. Можно рассматривать частное облекание, характеризующееся наличием ксеноморфного канала или открытой ксеноморфной полости, и полное - характеризующееся наличием закрытой ксеноморфной полости и представляющее собой уже специфический, выделяемый некоторыми исследователями, тип захоронения в случае прикрепления к биосубстрату. Различны также и облекающие участки, что позволяет говорить, например, о периферийном и центральном облекании.

Среди губок явление прирастания к твердым субстратам свойственно для известковых форм, до позднемелового времени активно участвовавших в структуре биогермов Средиземноморской области, и демоспонгий, среди которых выделилась группа сверлильщикова (эндо-литобионтов) (Wilson, 1987; Liddell, Ohlhorst, 1988). Гексактинеллиды не являются каркасообразующими организмами и изначально не характеризовались способностью к прикреплению и обрастанию. У большинства гексактинеллид, особенно ранних форм, развита система ризоидов или ризоидные пучки спикул.

На протяжении позднего мела гексактинеллиды вместе с устрицами оказались основными участниками бентосных поселений в условиях умеренных и прохладных вод. Близость благоприятных эколого-трофических условий жизнеобитания свела на некоторое время представителей этих групп в состав единых поселений. В структуре наиболее длительно формировавшихся поселений, в условиях раннесантонских мелководных отмелей, в значительной мере проявились элементы "каркасообразования" среди гексактинеллид.

Если среди сеноманских гексактинеллид (*Plocoscyphia*, *Eurete*, *Guettardiscyphia*, *Balantionella*) явления прикрепления практически неизвестны, также так и среди редких форм, существовавших в туронское и коньякское время в условиях "карбонатного плато" (*Etheridgea*, *Camerospongia*), то сантонские представители все больше тяготеют к прикреплению к элементам вторичного субстрата. Наиболее показательны в этом отношении губки *Plocoscyphia* и *Guettardiscyphia*, в основании скелета которых формировалась обособленная площадка прирастания, на поверхности которой отчетливо прослеживаются линии нарастания верхней, реже нижней, створок *Ipoceras* и *Neitheia*, которые в захоронении вместе с губками не встречаются. Эти губки вертикально вытянутые и имеют правильные геометрические очертания, но прикрепленные формы чаще всего отличаются искаженными формами и смещенным положением скелета.

Большинство сантонских представителей *Eurete* и *Labyrintholites* известны с обширной площадкой прикрепления, которая иногда может рассматриваться как поверхность обрастания раковин бивалий. В последнем случае скелет губки полусферический и едва превышает в диаметре субплоскую или вогнутую площадку прикрепления с отпечатками скульптуры раковин бивалий. Известно редкое явление вероятного развития небольшой губки *Labyrintholites* во внутренней части нижней створки устрицы. Очертания скелета приняли яйцеобразный облик, с гладкой образующей поверхностью. Это один из редких случаев, когда невозможно установить видовую принадлежность формы. У некоторых лептофрагмид развивалась очень широкая площадка обрастания, почти полностью охватывавшая вторичный субстрат.

Когда размеры вторичного субстрата значительно превышают параметры формирующегося скелета губки, по его удаленным участкам, соприкасающимся с поверхностью субстрата, возможно восстановить облик раковины на которой она поселилась. Частным случаем является



смещение положения скелета прикрепившейся губки, когда участок нового соприкосновения с субстратом формирует соответствующую гладкую поверхность из плотной спиккулярной решетки.

Для многих губок прикрепление не является свойственным, и тем не менее многие сантонские представители в той или иной степени использовали элементы вторичного субстрата для последующего развития (*Venticulites*, *Naracana*, *Sorostirps*). В этих случаях по периферии площадки прикрепления все же развивались короткие ризоиды.

Губки прикреплялись и на скелетах погибших спонгий, большей частью плоских фрагментах, систематическую принадлежность которых определить трудно. В большей степени это характерно для демоспонгий, существовавших в относительно менее подвижных условиях среди карбонатно-пелитового ила. Они использовали в качестве вторичного субстрата плоские фрагменты гексактинеллид, с которыми редко составляли совместные поселения. Встречающиеся наросты "инородной" спиккулярной решетки на скелетах гексактинеллид так же рассматриваются нами как прикрепление неуспевших морфологически сформироваться губок или как части разрушенной, но не погибшей губки, реализующей свои высокие регенерационные способности.

Термический режим и более активные гидродинамические условия ограничили продвижение в северном и северо-западном направлении традиционных карбонатопродуцирующих цементноприкрепляющихся эпибионтов: рудистов, мшанок, кораллов и многих брахиопод. Появившиеся в морях этого региона устрицы и губки все более доминировали в составе бентосных поселений, активно осваивая зоны прибрежных и внутривассейновых течений. С этими зонами связывалось проявление многих благоприятных факторов эколого-трофического характера для развития сессильных сестонофагов, которые, к тому же, практически не были освоены другими группами организмов.

Устрицы, как карбонатопродуцирующие организмы, наиболее активно приспособились к прирастанию на элементах вторичного субстрата и проявили себя в качестве непрошенных симбионтов. Для кремневых губок-гексактинеллид явление прирастания не столь характерное, проявляется на определенном этапе развития спонгиофауны (ранний сантон) и на ограниченных участках длительно формирующихся губково-устричных поселений (Первушов, 1989). В последующем, начиная с позднего кампана и маастрихта, гексактинеллиды практически не использовали выработанную способность к прирастанию.

Маринаулаты (*Marinaculata*), появившиеся в морях рассматриваемого региона в раннем сеномане, на первых стадиях развития группы отличались исключительной приспособленностью к обрастанию фосфоритовых окатышей и родственных форм. Они образовывали преимущественно монотиповые поселения в условиях супралиторали и верхней литорали (Иванов, 1995). На протяжении поздне мелового времени представители группы мигрировали в более глубоководные участки бассейна, утрачивая при этом редкую способность к плотному прирастанию на вторичном субстрате. Совместные поселения маринаулат с устрицами и гексактинеллидами неизвестны.

Изучение способов прикрепления представителей разных групп способствовало рассмотрению в несколько необычном ракурсе сопряженных вопросов морфологии, систематики групп и стратиграфии.

При исследовательских работах формы обрастания и облекания не всегда пригодны для валидных определений детальнее рода, что особенно характерно для устриц. В то же время, в морфогенезе поздне меловых устриц и гексактинеллид проявились тенденции к реотропизму, когда приспособленность к прирастанию закрепляется среди представителей группы и приводит к выделению узкоспециализированных форм на уровне вида, реже рода (*Labyrintolites*). Своеобразные способы селективного прирастания некоторых бивалвий к скелетам определенных видов и родов так же возможно использовать в таксономии.

Детальное изучение способов прикрепления устриц и гексактинеллид, особенно маринаулат, позволило определить морфологические элементы, на которые ранее мало обращалось внимания или они были неизвестны. На основе анализ изменения этих элементов, на протяжении поздне мелового времени, сделаны филогенетические построения для отдельных групп. Характеристика способов прикрепления, соответствующих морфологических элементов, оказывается существенной частью диагноза видов и родов (*Plocoscyphia*, *Labyrintolites*). Обычно представители видов, которым свойственна способность к обрастанию, представлены массовой выборкой и достоверно определены.

При создании в настоящее время детальной местной стратиграфической схемы верхне меловых отложений Поволжья учитываются некоторые наблюдения по "тонкой" стратиграфии

на основе рассмотренных явлений прикрепления. В регионе разрез верхнемеловых отложений сильно сокращен на уровне каждого яруса. События значительного времени “сконцентрированы” в виде разного рода фосфоритовых, устричных и губковых слоев, которые ранее рассматривались как маркирующие горизонты в основании отложений турона, сантона и т. д. С участками формирования подобных образований связано распространение большинства прикрепляющихся форм.

Выше отмечалось, что элементы вторичного субстрата обычно не встречаются в ориктокомплексе вместе с эпибионтами, что связывается с причинами экологического и тафономического характера. По поверхности площадок прирастания (обрастания) в некоторых случаях возможно установить видовую принадлежность форм (в том числе и зональных) к которым прикреплялись губки (*In. cardissoides*) и, вероятно, устрицы (белемниты). Прикрепляющиеся формы при этом составляют отдельный уровень разреза, не охарактеризованный палеонтологически (верхняя часть сантонского губкового горизонта, кампанский губково-моллюсковый горизонт). То есть, возможно обоснование выделения в составе зоны детальных подразделений и прослеживание их в разных структурно-фациальных зонах.

Результаты тафономического изучения бентосных поселений, где обычно прикрепляющиеся формы, приложимы в стратиграфических и палеоэкологических исследованиях. Важным условием является проведение тафономических наблюдений непосредственно в разрезе. В большинстве случаев прикрепление губок и устриц происходило к уже фосфатизированным скелетам (фраг-ментам) или к их фосфатизированным участкам (т.е. несколько возвышавшимися над поверхностью осадка), после некоторого периода активных придонных перемещений вод и при установившемся ламинарном водном потоке. Вероятно, в условиях подвижной водной среды выживали только те личинки устриц и губок, которые волею случая прилипали к элементам вторичного субстрата, размеры которых в этот момент могли быть минимальны. В зонах длительного существования подобных гидродинамических условий, резкие изменения режима происходили неоднократно, что приводило к появлению новых эпибионтов и к их специализации.

Прикрепившиеся и выжившие личинки в условиях более активного водного потока, чем в привычной среде, формировали скелет с сильно искаженными очертаниями и измененными параметрами (*Placoscyphia grandis*, *Guettardiscyphia goemeri*). Морфологически скелеты (раковины) многие эпибионтов как бы приспособлены к сохранению в условиях неоднократного перееотложения, что характерно для массовых поселений цементноприкрепляющихся устриц.

Локальные многоярусные поселения устриц на створках крупных иноцерамусов (меловые отложения турона) формировались в условиях пассивного водного потока, со слабым разносом личинок, которые и не выживали на зыбком илистом осадке. Устричные “банки” сеноманского возраста формировались в условиях кратковременного и устойчивого перемещения водных масс, когда разносимые потоком личинки развивались и на поверхности “твердого дна” терригенного осадка и по периферии уже существовавших поселений. Эти устричные поселения характеризуются очень широким распространением в пределах южных морей Европейской области и не отличаются наличием многих ярусов в их структуре.

Палеоэкологические исследования, так или иначе связанные с палеогеографическими реконструкциями на региональном уровне, подчеркивают, в частности, пестроту эколого-фациальных обстановок в раннесантонское время по отношению к более выровненным условиям “карбонатного плато” позднеуронского и коньякского времени. Изучение прикрепляющихся форм позволяет до некоторой степени дополнить представления об эколого-трофическом и таксономическом составе существовавших биоценозов и о тенденциях в их развитии.

Очевидным представляется подробное изучение явления эпибионтии для полной экологической характеристики группы. Особенно это важно для вымерших групп организмов (аналогичные исследования проводились по позднемеловым проблематикам (Иванов, 1995; 1996). В этом случае выяснение характера взаимодействия прикрепляющегося организма с субстратом становится одним из основных способов определения особенностей обитания былых существ.

## ЛИТЕРАТУРА

Атлас беспозвоночных позднемеловых морей Прикаспийской впадины / В.А. Собещкий, Н.И. Нехрикова, Т.М. Балан и др. - М.: Наука, 1982. Тр. Палеонтолог. ин-та. Т. 187. 339 с.

- Биономия поздне меловых морей востока Прикаспийской впадины / В.А. Собецкий, Т.М. Балан, В.Н. Бенъямовский и др. - М.: Наука, 1985. 224 с.
- Геккер Р.Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного Девонского поля: Очерки по этологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы, 1. М.: Изд-во АН СССР, 1935. с. 159-280 (Тр. Палеозоолог. ин-та АН СССР; Т. 4).
- Геккер Р.Ф. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного Девонского поля. М.: Наука, 1983. 144 с.
- Марковский Б.П. Методы биофациального анализа. М.: Недра, 1966. 271 с.
- Иванов А.В. Маринакулаты - проблематичный новый тип животных из мела и палеогена России - Саратов.: изд-во ГосУНЦ "Колледж", 1995. 152 с.
- Иванов А.В. Предварительные результаты изучения загадочных "червеобразных" организмов из сеномана Нижнего Поволжья // Тез. докл. Всерос. симп. "Загадочные организмы в филогении и эволюции", М., 1996. С. 36-37.
- Иванова Е.А. Развитие фауны в связи с условиями существования. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. // М.: изд-во АН СССР, 1958. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР. Т. 49. 302 с.
- Первушов Е.М. Роль данных тафономии в изучении процессов формирования губковых слоёв верхнего мела Поволжья // Саратов: изд-во СГУ. Теория и опыт тафономии, 1989. С. 121-126.
- Первушов Е.М., Иванов А.В. Поздне меловая биота юго-востока Среднерусской провинции. Появление, расселение, своеобразие // Палеобиогеография, центры происхождения и миграция организмов.- Тез. докл. 41 сессии Палеонт. об-ва., Спб, 1995. С. 49-50.
- Пославская Г.Г. Опыт палеоэкологического анализа двустворчатых моллюсков ланцеолитовой зоны маастрихта Ульяновско-Саратовского Правобережья Волги // Саратов: изд-во Сарат. ун-та, Вопросы геол. Юж. Урала и Поволжья, 1974. Вып. 9. С. 35-45.
- Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины // М.: Просвещение, 1988. 319 с.
- Савчинская О.В. Условия существования поздне меловой фауны Донецкого бассейна. - М.: Наука, 1982. 132 с.
- Собецкий В.А. Донные сообщества и биогеография поздне меловых платформенных морей юго-запада СССР.- М.: Наука, 1978. 188 с.
- Яковлев Н.Н. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов // Тр. геолог. ком., Нов. сер., 1908. Т. 48, С. 1-32.
- Яковлев Н.Н. Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных // Ежегодн. Русск. Палеонтолог. об-ва, 1926. Т. 4, С. 113-124.
- Liddell W. D., Ohlhorst S. Hard substrata community patterns, 1-120 m, North Jamaica // *Palaios*. 1988. № 4. С. 413-423.
- Nekvasilova O., Zitt J. Upper Cretaceous epibionts cemented to gneiss boulders (Bohemia Cretaceous Basin, Czechoslovakia) // *Cas. miner. a geol.* 1988. № 3. С. 251-270.
- Nestler H. Spongien aus der weissen schreibekreide der Insel Rugen // *Paleont. Abh.*, 1961. B. 1. H. 1. S. 1-70.
- Nestler H. Die Reconstruction des Lebensraumes der Rugener schreibekreide-Fauna (Unter-Maastricht) mit Hilfe der Paleoökologie und Paleobiologie // Berlin, 1965. *Geol. Jahrgang*. B. 49. S. 1-147.
- Pervushov Ye. M., Ivanov A.V. The southeastern periphery of the European palaeobiogeographic region and its inhabitants in the Middle and Late Cretaceous // *Annual Assembly IGCP 362*, Maastricht, 1995. P. 48-49.
- Wilson M. Ecological dynamics on pebbles, cobble and boulders // *PALAIOS*, 1987. № 6. P. 594-599.
- Ziegler B. Beobachtungen an hexactinelliden Spongien // *Mitt. Paleont. Inst. Univ. Zurich.*, 1962. № 21. P. 573-586.