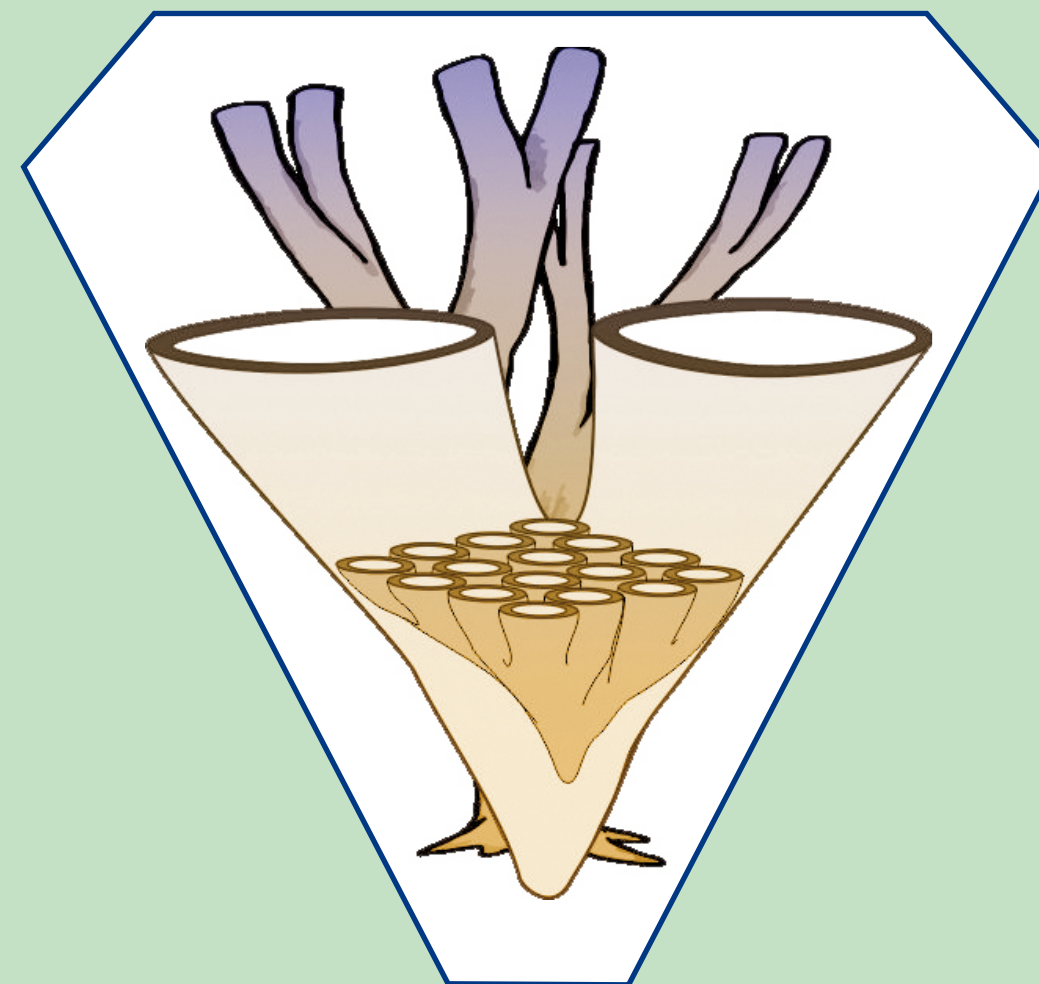




Е. М. Первушов

МОРФОТИПЫ И МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (PORIFERA, HEXACTINELLIDA)



Е. М. Первушов

МОРФОТИПЫ И МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД
(PORIFERA, HEXACTINELLIDA)

УДК 563.45
ББК 28.1
П26

Первушов, Е. М.

П26 Морфотипы и модульная организация позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida) /
Е. М. Первушов. – Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2018. – 208 с. : ил.
ISBN 978-5-292-04489-5

Дана морфологическая типизация позднемеловых губок – гексактинеллид, которые известны в ископаемом состоянии в виде скелетных форм. Определены исходные морфотипы, рассмотрены параметры, функциональное положение и таксономическое значение скелетообразующих элементов. Представления о морфологии и морфогенезе гексактинеллид на протяжении позднего мела – палеоцена легли в основу схемы модульной организации гексактинеллид. Выделено три основных уровня модульной организации гексактинеллид: унитарный (одиночные, перифронтальные и автономные формы), транзитный (одиночные, автономные и колониальные формы) и колониальный (простейшие и настоящие колонии). Предлагается унификация терминологического аппарата при рассмотрении морфологии губок и подходов к систематике представителей отряда Ductionina.

Для палеонтологов и биологов, студентов геологического и биологического направлений подготовки.

Ил. 35. Фототабл. 81. Библиогр. : 63 назв.

Pervushov, E. M.

P26 Morphotypes and modular organization of the Late Cretaceous hexactinellids (Porifera, Hexactinellida) /
E. M. Pervushov. – Saratov : Saratov University Press, 2018. – 206 p. : fig.
ISBN 978-5-292-04489-5

Morphologic typification of the Late Cretaceous sponges, hexactinellids, is presented. Their fossil varieties are known as skeletal forms. Initial morphotypes are determined, parameters, functional positions and taxonomic significance of the skeleton-forming elements are considered. Ideas of hexactinellid morphology and morphogenesis over the Late Cretaceous – Paleocene have been used as the basis for a chart of hexactinellid modular organization. Three principal levels of hexactinellid modular organization have been recognized: the unitary (solitary, peri-frontal and autonomous forms), the transitory (solitary, autonomous and colonial forms) and the colonial (elementary and true colonies) ones. Unification of terminological apparatus for sponge morphology considerations is proposed, as well as unified approaches to systematics of the Ductionina order representatives.

For paleontologists and biologists, and for the students being trained in geology and biology.

35 pictures. 81 photo tables. List of references of 63 titles.

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор *Н. Н. Марфенин*
(Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова)

доктор геолого-минералогических наук *Ю. А. Писаренко*
(Нижне-Волжский научно-исследовательский институт геологии и геофизики (Саратов))

Работа издана по тематическому плану 2018 года
(утвержден на Ученом совете Саратовского национального
исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского,
протокол № 11 от 21 февраля 2017 г.)

УДК 563.45
ББК 28.1

ISBN 978-5-292-04489-5

© Первушов Е. М., 2018
© Саратовский университет, 2018

Предисловие

При характеристике морфологии скелета позднемеловых губок – гексактинеллид практически не используются представления об уровнях их организации. В текстах описания губок, в отличие от других морских эпибентосных сессильных беспозвоночных, не получили распространения и тем более однозначного восприятия понятия об одиночных (унитарных) и колониальных формах. В отечественной биологической литературе явление колониальности рассматривалось, в частности были представлены некоторые принципиальные определения [Беклемишев, 1950, 1964]. В публикациях представителей Санкт-Петербургской школы зоологов изложены материалы многолетних исследований по индивидуальности и морфогенезам губок, где в том или ином виде рассматривались аспекты уровневой организации современных губок [Колтун, 1988, 1989; Короткова, 1981]. В монографии И. Т. Журавлевой и Е. И. Мягковой [1987] изложено обобщение материала по низшим многоклеточным фанерозоя и представлено мнение о соотношении унитарных и колониальных форм, выделен переходный, кормиальный, уровень организации. Мнения о колониальности спонгий разноречивы, понимание их индивидуальности и колониальности до сих пор является предметом обсуждения исследователей ископаемых и современных губок [Беклемишев, 1964; Короткова, 1981; Старобогатов, 1985; Колтун, 1988; Журавлева, Мягкова, 1987; Журавлев, 1999; Ересковский, Вишняков, 2015]. Некоторые авторы считают всех порифер «кормиальными» [Старобогатов, 1985] или «дивидуальными» [Журавлева, Мягкова, 1987] организмами. Вопросы унитарности или колониальности ископаемых гексактинеллид не рассматриваются в публикациях и в монографических сводках.

Качественно иная парадигма модульной организации простейших беспозвоночных [Марфенин, 1993, 1999, 2008; Нотов, 1999, 2004, 2007] осваивалась нами в последние десятилетия и апробировалась на примере позднемеловых губок. Среди гексактинеллид выделены унитарный, транзитный и колониальный уровни модульной организации [Первушов, 2009, 2011, 2016]. Каждый из уровней модульной организации представляет собой конечную ветвь ограниченного формообразования.

Как представляется сейчас, строение скелетов позднемеловых гексактинеллид может послужить примером, иллюстрирующим парадигму модульной организации простейших беспозвоночных. Модель модульной организации гексактинеллид основывается на наших представлениях о тенденциях морфогенеза позднемеловых представителей группы. Морфология и модульная организация губок изучались на основе массовых сборов известковых спонгий, демоспонгий и гексактинеллид из всего интервала верхнемеловых пород Русской плиты. Выделены уникальные фоссилии с необычными морфологическими новообразованиями, которые интерпретированы как проявления бесполого размножения [Первушов, 2010] и регенерации [Первушов, 2016a].

Среди позднемеловых губок гексактинеллиды наиболее индивидуализированы, что свойственно и современным представителям группы [Колтун, 1988; Табачник, 1990]. В строении средне- и толстостенных гексактинеллид выделены дифференцированные слои спикульной решетки. В строении скелета представителей разных семейств присутствуют лишь некоторые разновидности спикульной решетки: ризоидной, интерканальярной, канальярной, кортикальной (дермальной и парагастральной поверхности, верхнего края), паренхимальной и т. д. Разновидности спикульной решетки, в частности кортекса (*Cephalites*) и мембран (*Tremabolites*, *Camerospongia*), формировали габитус организма, соответствующий его адаптации конкретным гидродинамическим условиям среды.

«Поверхностное» различие гексактинеллид и демоспонгий заключается в том, что облик последних на уровне вида изменялся в зависимости от биотопа [Ulbrich, 1974]. Морфология вида гексактинеллид отражает его приспособленность к определенному режиму придонной воды. Резкие изменения динамики и направления течений искажали габитус организма, но не приводили к потере видового облика, что подтверждают явления регенерации этих губок [Первушов, 2011, 2016a].

Новообразования и изменения в морфологии скелета, способствовавшие появлению разнообразных модульных форм, во многом обусловлены способностью продуцирующих спикулы клеток к изменению своей функциональной специализации в структуре организма (реанжировке) [Ересковский, 2003]. Благодаря этой способности в строении гексактинеллид при изменении естественного вертикального положения скелета формировались дополнительные ризоиды или выросты с субоскулюмами на дермальной поверхности стенки.

Проявления реанжировки способствовали, особенно на участках существования точек активного роста организма, изменению размеров и очертаний скелетообразующей стенки, формированию новых элементов скелета: выростов, перемычек и смыканию апикальных участков стенки. Формирование модульных форм рассматривается не только как результат вариантов незавершенно вегетативного размножения, но и как проявление реанжировки структур организма.

Индивидуализированный модуль ископаемых гексактинеллид – это скелет губки с одной парагастральной (атриальной) полостью с сопряженным оскулюмом, часто соединенной с ирригационной системой [Резвой, 1937; Колтун, 1988; Журавлев, 1999]. Видимая простота строения губок предопределяет исключения и из этого положения. Во-первых, в строении развернутых форм есть парагастральная и дермальная поверхности стенки, а атриальной полости нет. Во-вторых, в тонкой стенке колоний и транситорий за редким исключением (*Aphrocallistes*, *Leptophragmidae*) каналы отсутствуют. Фильтрация воды происходила по всей поверхности стенок многочисленных модулей, которые канализировали переток водной взвеси внутри организма.

Рассмотрение мозаичного морфогенеза представителей *Lychniscosa* и *Hexactinosa* позволило наметить общие закономерности формирования морфотипов скелета и модульных форм [Первушов, 2017а, б].

1. МОРФОТИПЫ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД

Кажущееся порой бесконечным и иррегулярным многообразие скелетных форм позднемиловых гексактинеллид можно свести к спектру исходных морфотипов. Морфотип губок – это типовое строение скелета, сочетание нескольких несущих элементов при вариации значений их параметров и пространственной ориентации, сопряженных тем или иным образом с организованной ирригационной системой. Исходный морфотип описывает и последующие вариации форм, которые формировались при селективном развитии и преобразовании элементов скелета.

Среди выделенных морфотипов уверенно прослеживается формирование губок геммиформного строения от плициформных, а последних – от спонгий с париформным скелетом. Подмечены изменения в структуре плициформных скелетов, способствовавшие появлению фавосиформных губок. Предполагается, что выделение некоторых морфотипов обусловлено проявлением независимых тенденций в морфогенезе нескольких групп губок. Происхождение некоторых морфотипов достоверно не прослежено. Архитектоника последующих за париформными, наиболее просто устроенными губками, морфотипов формировалась при изменении морфологии каркасообразующих сегментов и значений их параметров за счет доминирования в структуре скелета некоторых из них и при появлении новых элементов. Исходные морфотипы отражают этапность и направленность морфогенеза гексактинеллид. При определении происхождения и рассмотрении морфологии сложнопостроенных скелетов учитывались представления о метамерии форм и модульной организации гексактинеллид.

Представления о морфотипах ископаемых губок сложились при многолетнем рассмотрении значительного количества окаменелостей и обусловлены потребностью внести некоторую логику если не в понимание морфологии скелетов, то хотя бы в их описание. Рассматриваемые в работе морфотипы определены при изучении строения скелетов представителей *Lychniscosa* и *Hexactinosa*, при максимальном охвате известного морфологического разнообразия позднемиловых гексактинеллид. В основе морфологических изысканий лежат сборы фоссилий из пород всех ярусов верхнего мела юго-востока Русской плиты (более 12 000 экз.) и опубликованные материалы по территории Западной Европы. Это позволило проследить мозаичное параллельное развитие губок в позднемиловое время, подчеркнутое распространенным среди гексактинеллид явлением изоморфизма.

Использование содержания понятий «морфотипы» скелетов губок позволило унифицировать описательный терминологический аппарат и наметить конечность формообразования, соотнести строение ирригационной системы и габитуса скелета с уровнями организации этих животных. Известные представления о строении скелета и о моделях ирригационной системы (асконоидная, сиконидная, силлеибидная и лейконоидная) губок практически не используются при описании ископаемых гексактинеллид и поему кажутся несколько отвлеченными. Изучение представителей семейств *Ventriculitidae*, *Coeloptychiidae*, *Camerospongiidae* (отряд *Lychniscosa*) и *Leptophragmidae*, *Craticulariidae*, *Aphrocallistidae*, *Euretidae* (отряд *Hexactinosa*) показало, что в составе групп близкородственных родов (на уровне трибы или подсемейства) известны губки с многочисленными каналами и остиями и формы, у которых ирригационная система (апо – и прозохеты, остия) отсутствует. Наиболее сложнопостроенными скелетами характеризуются многие тонкостенные губки, часто колониальные по уровню организации, в структуре стенки которых часто отсутствует система каналов и, соответственно, скульптура.

Разработка моделей морфотипов во многом основывалась на определении очертаний парагастральной полости и ее соотношении с габитусом скелета. При наличии в строении скелета нескольких оскулюмов требовалось прояснить степень их сопряженности с единой полостью, соотнести оскулюмы и дополнительные выводящие отверстия (субоскулюмы). Во многих случаях наличие ирригационной системы и скульптуры или их отсутствие не имеют значения для установления морфотипа.

Разрабатываемый терминологический аппарат для описания ископаемых скелетных форм предполагает выделение оптимальных, в том числе и таксономически значимых, признаков для групп «вид» – «род» – «семейство». Во многом именно неразработанность описательного аппарата по морфологии скелетных форм губок и отсутствие определенности в восприятии их организации обусловили многообразие существующих классификаций. Возможно, установление морфотипа может быть положено в основу характеристики трибы

и подсемейства. Определение морфотипа актуально в практической работе палеонтолога: приведенная в начале рассмотрения фоссилии характеристика исходного строения скелета обуславливает последующее его описание.

Выделено шесть основных исходных морфотипов скелетных гексактинеллид: париформные, плициформные, геммиформные, интерлабиринтовые, фавосиформные и рамосиформные [Первушов, 2017a]. Описываемые морфотипы сопряжены между собой как элементы, отражающие стадийный морфогенез гексактинеллид. Рассмотрение морфотипов изложено по мере усложнения их построения. Морфотипы гексактинеллид лишь до некоторой степени соотносятся с предполагаемыми уровнями организации этих губок. Губки париформного строения обычно унитарные организмы, губки с плициформным скелетом часто относятся к транзитному (переходному) уровню организации. Колониальные формы часто рамосиформного строения, а губки с фавосиформным скелетом известны и среди колониальных, и среди транзитных спонгий.

В архитектонике каждого морфотипа, как и во всем рассматриваемом ряду морфотипов, проявилась тенденция к максимальному увеличению поверхности пассивной фильтрации и к оптимизации объема сопряженной парагастральной полости. Изменения морфологии и параметров всех скелетообразующих элементов, скульптуры и ирригационной системы во многом взаимообусловлены. Вариации толщины стенки, появление или исчезновение скелетных элементов или скульптуры во многом обусловлены параметрами динамического режима придонной водной среды, характером субстрата и т. д. Например, среди исходно изометричных париформных губок в условиях ламинарных течений появились асимметричные и листообразные формы. Лабиринтовые губки обычно относительно небольших размеров и образованы тонкой скелетообразующей стенкой, но при этом отличаются максимальной площадью дермальной поверхности. Трубчатое строение скелета этих губок пронизывает внешнее интерлабиринтовое пространство, диаметр парагастральной полости каждой ветви небольшой, но общий объем полости значительный.

1.1. Париформные скелеты

Скелет париформных губок (лат. *paris* – равный, одинаковый; лат. *forma* – форма, как таксономическая и экологическая единица) наиболее просто устроен и его основными элементами являются система ризоидов, стержень и бокал, образованный скелетообразующей стенкой. Очертания парагастральной полости соответствуют габитусу исходно конического или цилиндрического бокала (*Craticularia*, *Callodictyon*, *Leptophragma*, *Sphenaulaxidae*, *Ventriculitidae*). Параметры ирригационной системы и скульптуры изменяются в широких пределах, у некоторых форм каналы и элементы скульптуры отсутствуют.

Исходной геометрической формой париформных скелетов является изометричный конический или цилиндрический бокал, округлый в поперечном сечении. В основании бокала порой присутствуют элементы прикрепления к субстрату (рис. 1): система ризоид (*Orthodiscus*), площадка прикрепления (*Ventriculites*, *Leptophragma*) или выступы для прикрепления пучков ризоидных спикул (*Microblastium*). В строении некоторых форм присутствует стержень, переходный элемент между бокалом и ризоидами. Иногда ризоидная спикульная решетка обволакивает нижнюю половину бокала, образуя короткий и толстый «ложный» стержень (*Sororistirps*).

Морфология основного элемента париформного скелета – бокала – во многом определяется характером формирующей его стенки. Она может быть прямой, выпуклой или вогнутой, иногда выпукло-вогнутой – в виде кувшина (*Orthodiscus pedester*). Поверхность ее ровная или бугристая, волнистая в горизонтальной плоскости или складчатая в вертикальной плоскости и т. д. В строении многих форм развит отворот стенки (рис. 2). В широких пределах изменяется соотношение высоты и диаметра бокала, что позволяет оперировать такими определениями, как узкоконический, ширококонический, плоскоконический и субплоский бокал (рис. 3). В поперечном сечении бокал может быть изометричным, плоскосжатым, а при развитии продольных складок – более сложных, звездообразных и неправильных очертаний (*Napaeana*, *Leptophragma*). Преобладают губки с вертикальной осью скелета: *Ventriculites cylindratus*, *Sororistirps tubiforme*. В составе многих родов известны формы с изогнутым скелетом (*Ventriculites obliquus*, *Sestrocladia curva*).

Изометричный (радиально-симметричный) бокал характеризуется строго вертикальной ориентацией оси. Идеально изометричные скелеты редки, что обусловлено проявлениями дисимметрии и прижизненных искажений. Исходно изометрично построенные скелеты (*Coeloptychium*, *Ventriculites*, *Etheridgia*, *Tremabolites*) часто в той или иной степени асимметричны, поскольку многие губки обитали в условиях ламинарных течений. Асимметрия в строении скелетов формируется за счет различной длины секторов скелетообразующей стенки и вследствие разного угла подъема секторов стенки от основания скелета, характера их поверхности (выпуклая или вогнутая) и т. д. Асимметричность форм подчеркивается развитием секторального изгиба или ортогонального отворота стенки (*Napaeana*, *Lepidospongia*; см. рис. 2).

При рассмотрении скелета сжатых и к тому же курватных форм использование терминов «вентральный», «дорсальный» и «сагиттальный» (передний – задний) неправомерно, поскольку в строении губок нет ни передне-, ни заднеориентированных элементов, ни тем более брюшка или спины. Описание подобных скелетов опирается на определения и параметры продольной (длинной) и поперечной (короткой) осей бокала и оскулюма. Узкие сектора стенки названы ангустиатными, а широкие сектора – латусными. Важной характеристикой подобных скелетов является наличие бипланитарной (лат. *bi* – два; лат. *planites* – плоскость)

или билатеральной симметрии («билатерально-симметричные формы»). У курватных форм один ангулатный сектор стенки вогнутый и порой килевидный, а противоположный – протяженный и выпуклый, поэтому плотность расположения элементов скульптуры и их очертания на этих секторах стенки могут различаться.

Среди париформных губок известны скелеты листообразной формы, в виде изогнутой, волнистой или субплоской пластины (*Schizorabdus*, *Scapholites*), маргинальные сектора которой могут быть расположены субгоризонтально. При изучении этих скелетов, особенно фрагментарного материала, важно правильно определить положение парагастральной и/или дермальной поверхности (см. рис. 2).

Очертания парагастральной полости париформных губок соответствуют форме скелета (бокала) вплоть до отворота стенки. Парагастральная полость либо неглубокая и широкая (открытая), либо узкая и глубокая; изометричная, плоскосжатая (бипланитарная симметрия) или асимметричная (билатеральная симметрия). Основание полости у цилиндрических форм субплоское, вогнутое, часто очень тонкое – при разрушении образуется видимость отверстия (*Orthodiscus*, *Microblastium*). При описании некоторых листообразных форм используется термин «парагастральная щель», – небольшое расстояние между краевыми частями стенок «раскрытого» бокала, через которое просматривается парагастральная поверхность.

Иногда парагастральная полость прорывает сплошность стенки в основании бокала, образуя крупное округлое отводящее отверстие, устье (*Schizorabdus khmlevski*, *Vanistirps semifera*, *Sporadoscina*, *Sororistirps*), ниже которого продолжается парагастральный желоб. Образование этого оскулярного отверстия связывается с неравномерным уменьшением толщины участка стенки. Оскулярное отверстие часто присутствует в строении резко асимметричных и листообразных, полуразвернутых форм. Оно могло выполнять функцию дополнительного, нижнего, отверстия для вывода из центральной части губки механической взвеси.

Очертания оскулюма в строении париформных скелетов соответствуют форме парагастра в поперечном сечении: в виде овала, полигона, ромба, овально-изогнутой, фасолеобразной и более сложной формы (см. рис. 2). Очертания и размеры оскулюма легко определяются у форм с вертикальным положением стенок бокала, даже если они волнистые (*Microblastium*, *Cephalites*, *Napaeana*). У губок с развитым отворотом стенки очертания оскулюма фиксируются на участке ее перегиба (*Ventriculites cribrosus*), а в строении асимметричных скелетов положение оскулюма определяется на уровне самого низкого участка верхнего края (*Lepidospongia*; см. рис. 2).

При очень извилистых, плицирующих в вертикальной плоскости стенках бокала противоположные участки верхнего края порой плотно соприкасаются друг с другом. В этом случае на месте изометричного оскулюма образуется два или несколько меньших по размеру «ложных» оскулюмов. В морфогенезе париформных губок прослежено перекрывание противоположных апикальных секторов стенки бокала. Перекрытие стенки и замыкание парагастральной полости отмечается либо в центральной части оскулюма, либо на одном из его участков. В первом случае скелет приобретал трубковидную форму с двумя «ложными» оскулюмами и с шовным сочленением стенок в виде валика или гребня (*Flexurispongia*, *Craticularia*). «Ложные» оскулюмы могут быть приняты за признак колониальности губки, что в данном случае не соответствует истине.

Габитус париформных скелетов во многом определяется отсутствием или наличием отворота (изгиба) стенки наружу от бокалообразной части скелета (см. рис. 2, 3). Отворот стенки – резкое, часто ортогональное или диагональное изменение ее положения от субвертикального до горизонтального. В строении скелета тонкостенных форм отворот часто с отрицательным углом наклона и почти параллелен субвертикальной стенке бокала. Широкий симметричный ортогональный отворот формирует зонтико- и дискообразную форму спонгий. Обычно чем больше площадь отворота стенки, тем меньше высота нижней, бокалообразной части скелета. Порой диаметр плоского, горизонтального сектора стенки (отворота) существенно превышает высоту бокала (*Ventriculites cribrosus*, *Contubernium*). Распространенный равномерно по всему периметру бокала отворот определяется как концентрический или симметричный, он обычно равновысокий. Отворот, развитый с одной стороны бокала, – секторальный. Симметричный отворот свойствен изометричным формам с широкой парагастральной полостью (*Ventriculites*, *Orthodiscus*, *Napaeana* и *Lepidospongia*), а секторальный больше характерен для курватных форм (*Coscinopora*, *Sporadoscina*, *Sestrocladia*). Редуцированный отворот выражен в виде утолщения апикальной части стенки, верхнего края, к наружной поверхности (*Orthodiscus pedester*). Очень широкие отвороты распространены среди толстостенных форм, но о максимальной величине этих элементов можно догадываться по имеющимся фрагментам. Значительные размеры отворота стенки способствуют формированию от нижней поверхности дермальных ребер дополнительных опорных выростов.

Изгиб стенки – это плавное изменение положения стенки, при котором трудно определить конкретную точку ее перегиба. При равномерном симметричном изгибе стенки по окружности бокала скелет имеет форму низкой широкой чаши или высокой узкой воронки. При одностороннем изгибе одна стенка бокала субвертикальная прямая и обычно высокая, а противоположная с резко выраженным изгибом. После подобного изгиба край этого сектора стенки может быть опущен до основания скелета (*Napaeana asymmetrica*, *Lepidospongia convoluta*). Изгиб свойствен средне- и тонкостенным губкам.

Величину горизонтального отворота легко определить при соотношении диаметра оскулюма и диаметра скелета по верхнему краю. При описании тонкостенных форм без отворота указывается только диаметр оскулюма. Извилистые, волнообразные очертания стенки в горизонтальной или наклонной плоскости определяются как ее ундуляция.

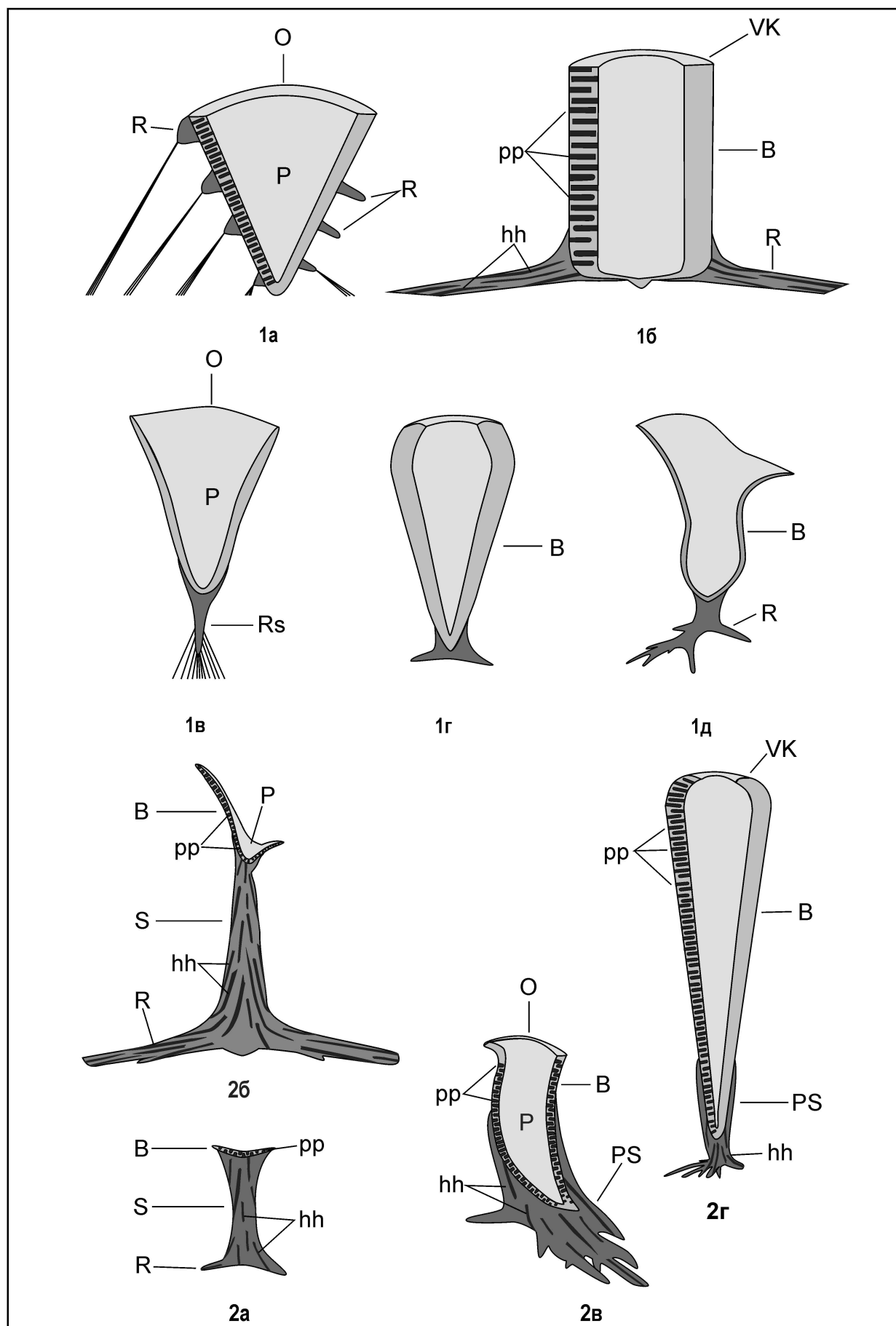


Рис. 1. Соотношение основных элементов париформного скелета (вертикальное, продольное сечение)

Дополнительной характеристикой скелетообразующей стенки является описание верхнего края, что актуально для толсто- и среднестенных форм, а также для губок с неразвитым отворотом. Верхний край – это апикальная поверхность стенки, расположенная между дермальной и парагастральной ее поверхностями (см. рис. 1–3). У тонкостенных форм верхний край преимущественно выпуклый, у толсто- и среднестенных – обычно плоский, ориентирован горизонтально или наклонно наружу. В строении губок без отворота верхний край обычно равновысокий, горизонтальный (*Orthodiscus*, *Ventriculites*, *Cephalites*, *Microblastium*, *Sporadoscina*) или наклонный, что свойственно курватным формам. Часто эта поверхность неровная из-за наличия углублений поперечных каналов и рельефновыпуклых их стенок. У *Cephalites* и *Orthodiscus* верхний край диафрагмирован кортикальной мембраной с неправильно расположенными бугорками. При отвороте стенки ее верхний край обычно односторонне выпуклый и выражен в виде тонкой маргинальной линии.

В строении листообразных, развернутых скелетов с разомкнутой парагастральной полостью, помимо верхнего края, выделяется два периферийных края, которые расположены вертикально, реже горизонтально, придавая скелету креслообразный облик (*Lepidospongia*, *Napaeana*, *Schizorabdus*).

В строении ряда париформных скелетов заметным элементом является стержень, который структурно и функционально занимает промежуточное положение, соединяя скелетообразующую стенку (бокал) и систему ризоидов (*Ventriculitidae*; см. рис. 1). В структуре некоторых скелетов стержень занимает главенствующее положение на фоне развитых ризоидов и слабо, порой едва прослеживающейся скелетообразующей стенки (*Rhizopoterion*, *Ramefossa*, *Vanistirps*). Стержень образован ризоидной спиккулярной решеткой, отличающейся по строению клеток от интерканальярной решетки стенки, его поверхность закрыта тонким слоем кортекса. Внутри стержня распространены гладкие продольные каналы, подходящие к основанию бокала, иногда каналы отсутствуют. На поверхности стержня при наличии каналов распространены продольные бороздчатые остия. Ризоиды по структуре спиккулярной решетки и системы каналов построены аналогично, но отличаются морфологическими признаками.

В строении некоторых скелетов выделяется ложный стержень (см. рис. 1). Это верхняя часть спиккулярной решетки, образующей систему ризоидов и облекающей по окружности нижнюю треть или половину париформного бокала (*Sororistirps*). Это образование напоминает толстого и короткого, коркообразного, стержня. Но у ложного стержня нет собственной высоты, он обволакивает основание бокала, граница между ними морфологически очень отчетлива. При разрушении подобных скелетов ложный стержень обычно сохраняется отдельно от бокала, а его бывшее присутствие определяется по строению дермальной поверхности в основании стенки (*Sororistirps radiata*).

В основании париформных скелетов часто развит очень короткий вертикальный вырост – стержень-ризоид, который образован ризоидной спиккулярной решеткой (*Lepidospongia*, *Leptophragma*). У листообразных форм прослеживается постепенный переход сектора стенки в стержень-ризоид. В этом случае парагастральная поверхность стержня представляет собой более или менее узкий желоб. Такое же строение стержня-ризоида характерно и в случае развития дополнительного отверстия в основании бокала.

Скелетные формы полноценно развиваются, только укрепившись на каком-либо участке субстрата при определенном гидродинамическом режиме и скорости осадконакопления, при прочих равных условиях. Лишь достигнув определенного возраста, так или иначе консолидированный спиккулярный скелет может сохраниться в ископаемом состоянии. Губки рассматриваются как пассивные эпибентосные прикрепленные фильтраторы, поэтому способ прикрепления этих организмов создает в структуре скелета весьма информативные элементы.

Иногда трудно определить строение скелетных элементов, способствовавших прикреплению губки к субстрату. Эти элементы часто фрагментированы, закрыты вмещающей породой или не сохранились в ископаемом состоянии и т. д. Сложно понять характер прикрепления губки к субстрату и вследствие того, что способ ее расположения на субстрате морфологически никак не выражен. В случаях неопределенного способа при-

Рис. 1. Соотношение основных элементов париформного скелета (вертикальное, продольное сечение)

Фиг. 1. Расположение элементов прикрепления к субстрату относительно бокала: 1а – регулярное положение шиповидных ризоид, оснований пучков ризоидных спикул, по всей высоте дермальной поверхности стенки (*Microblastium*, *Divicalys*); 1б – система крупных и протяженных дихотомирующих ризоид, расположенных радиально в основании скелета (*Orthodiscus*, *Cephalites*, *Rhizopoterion*); 1в – короткий субвертикальный вырост – ризоид в основании скелета, иногда служивший основанием для ризоидных спикул (*Napaeana*, *Lepidospongia*); 1г – площадка прикрепления или обрастания в основании скелета, по периферии которой могли быть развиты короткие ризоиды (*Ventriculites*, *Sororistirps*); 1д – вырост – ризоид в основании скелета переходящий в иррегулярно расположенные короткие ризоиды (*Napaeana*, *Lepidospongia*).

Фиг. 2. Соотношение бокала, стержня, ложного стержня и ризоид в строении скелета *Rhizopoterioninae*: 2а – стержень составляет основную часть скелета, стенки бокал едва прослеживаются (*Rhizopoterion interruptum*, сантон); 2б – высокий стержень и сопряженная с ним система ризоид составляет основную часть скелета (*Rhizopoterion cervicorne*, кампан); 2в – изогнутый ложный стержень перекрывает половину или две трети высоты бокала (*Sororistirps radiatum*, сантон); 2г – относительно симметричный короткий ложный стержень в нижней части или в основании узкого высокого бокала (*Sororistirps tubiforme*, кампан). Условные обозначения: О – оскулюм, В – бокал, Р – парагастральная полость, PS – ложный стержень, R – ризоиды, S – стержень, VK – верхний край стенки, hh – продольные каналы в стержне, ложном стержне и ризоидах; pp – поперечные каналы в стенке бокала

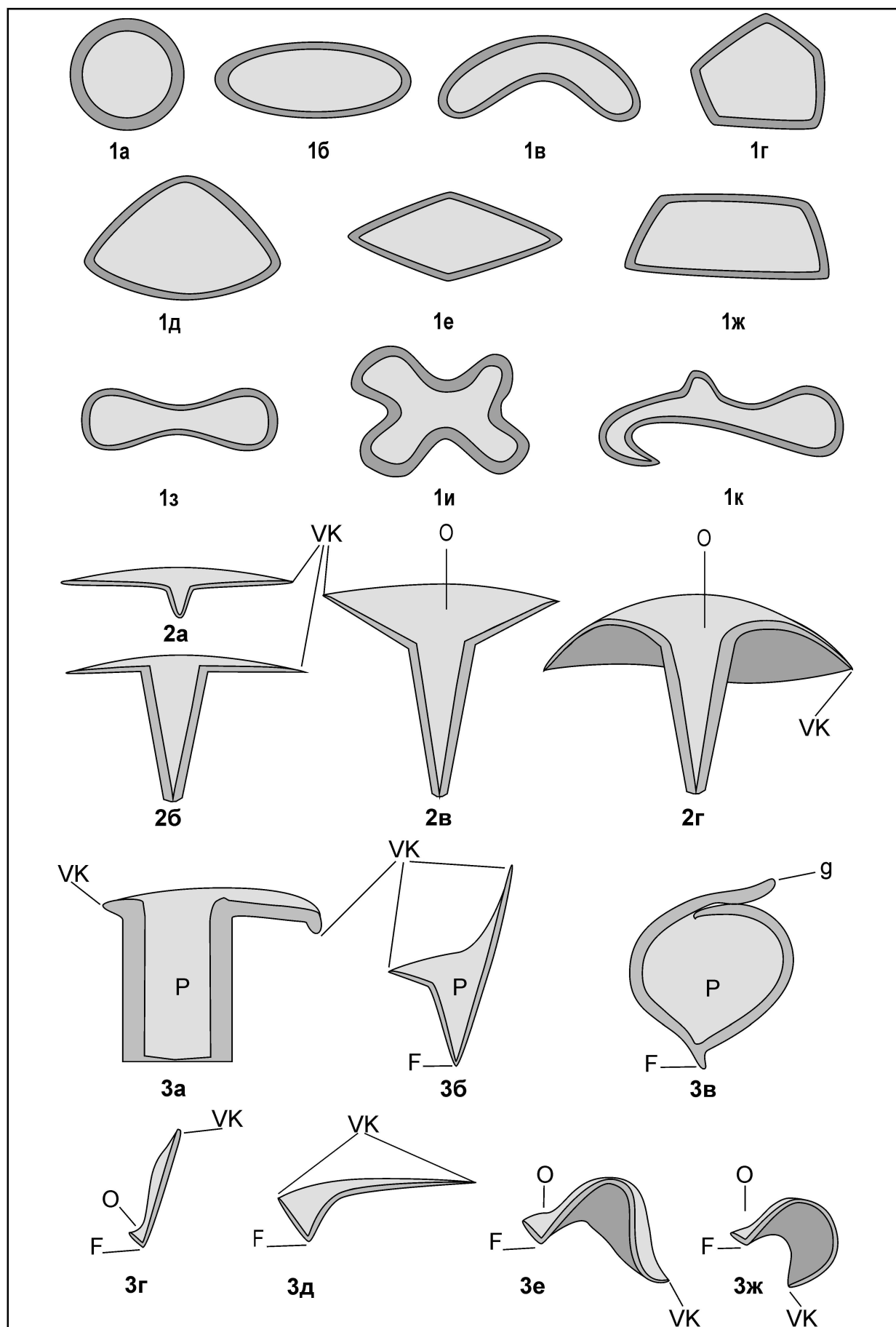


Рис. 2. Очертания оскула и положение отворота стенки в строении париформных скелетов

крепления или при отсутствии необходимости конкретизировать элементы скелета, приспособленные для его укрепления на поверхности осадка, используются понятия «базалис» или основание губки. Под базалисом понимается строение нижней части скелета, так или иначе соприкасавшейся с субстратом, в частности это может быть и система ризоидов. Для каждого морфотипа характерны специфические способы прикрепления, но есть и много сходных элементов среди различно устроенных скелетов.

В строении париформных скелетов известны следующие элементы прикрепления к субстрату.

Система удлиненных «корневых» выростов, радиально расходящихся почти в горизонтальной плоскости (см. рис. 1) от основания бокала или стержня (*Orthodiscus*, *Rhizopoterion*). Количество крупных ризоидов, расположенных обычно в горизонтальной плоскости, достигает 10–12. Диаметр округлых, субтреугольных в поперечном сечении выростов постепенно уменьшается к их окончанию, длина достигает 10–15 см. Ризоиды дихотомизируют в непосредственной близости от стенки бокала, когда на их поверхности еще прослеживаются элементы дермальной скульптуры бокала. У представителей *Cephalites* ризоиды имеют вид коротких воронкообразных выростов, образованных слиянием увеличивающихся по высоте двух дермальных ребер. Нижняя поверхность системы ризоидов (базалиса) – обширная полого-вогнутая площадка с одним – двумя центральными бугорками (*Actinocyclus*, *Orthodiscus*, *Rhizopoterion*). Чаще всего система ризоидов построена симметрично, когда ризоиды равномерно расположены по окружности основания бокала, и лишь иногда несколько небольших ризоидов группируется по отношению к противоположным двум-трем крупным обособленным выростам. Об резко асимметричном строении системы ризоидов свидетельствует их ориентация в общем направлении (сантонские губки со стержнем *Ramefossa*, *Rhizopoterion*, *Sororistirps*). Иногда дополнительные выросты встречаются и на наружной поверхности стержня.

Система коротких шиповидных или сучковидных выростов, развитых почти по всей высоте скелета, к которым, вероятно, крепились пучки ризоидных спикул (*Divicalys*, *Microblastium*). Подобный способ прикрепления свойствен относительно высоким тонко- и среднестенным губкам. Многочисленные, (до 15–25), выросты отличаются у разных губок поперечным сечением (округлые или сжатые) и формой (сучковидные, игольчатые или конусовидные). Размеры этих выростов увеличиваются по направлению к верхнему краю. В строении крупных скелетов прослеживаются уровни регулярного расположения выростов. При внимательном рассмотрении обнаруживается относительно симметричное, а чаще асимметричное расположение подобных выростов. Крепившиеся к этим выростам пучки удлиненных спикул, вероятно, были покрыты оболочкой из кортикальной спиккулярной решетки. Вместе с фоссилизованными скелетами губок они не встречаются. В сантонских мергелях южной части правобережного Саратовского Поволжья встречаются многочисленные удлиненные нитевидные отпечатки, которые интерпретируются как остатки ризоидных спикул. В морфогенезе позднемиоценовых губок с подобным строением системы ризоидов прослеживается устойчивая тенденция к исчезновению шипов.

Часто в основании тонко- и среднестенных париформных скелетов развит лишь одиночный, короткий стержень-ризоид или ризоидообразный вырост (*Lepidospongia*, *Sporadoscinia*). Вертикальный стержень-ризоид расположен в центральной части основания конического, листообразного или массивного скелета (*Napaeana*, *Lepidospongia*, *Scapholites*). Вырост выполнял, по-видимому, роль основного ризоида-стержня, от которого отходили пучки удлиненных спикул (*Lepidospongia rugosa*).

В основании париформных скелетов крайне редко формировалась площадка прикрепления, прирастания или обрастания (*Ventriculites*, *Sororistirps*, *Napaeana*, *Leptophragma*). Этот способ прикрепления к жестким элементам субстрата среди кремниевых губок больше свойственен для геммиформных и интерлабиринтовых форм, а также для демоспонгий. Площадка прикрепления служила закреплению спонгий на элементах вторичного субстрата: гальках, раковинах устриц и фрагментах скелета погибших губок. Каблучок прирастания часто выражен в виде тонкого расширенного основания скелета, повторяющего рельеф субстрата. Если

Рис. 2. Очертания оскулюма и положение отворота стенки в строении париформных скелетов

- Фиг. 1. Наиболее распространенные очертания оскулюма в строении губок без отворота стенки (*Ventriculitidae*), вид сверху: 1а – округлое; 1б – овальное; 1в – фасолевидное; 1г – полигональное; 1д – субтреугольное; 1е – субромбическое; 1ж – прямоугольное-трапецевидное; 1з – дипольное (гантелевидное); 1и – плициформное; 1к – неправильное щелевидное.
- Фиг. 2. Отворот и изгиб стенки на примере симметричных конических бокалов с прямыми стенками (*Ventriculites*), продольное (вертикальное) сечение: 2а – равномерный ортогональный отворот стенки, диаметр которого значительно превышает высоту скелета; 2б – равномерный ортогональный отворот стенки, диаметр которого не превышает высоту скелета; 2в – равномерный диагональный отворот стенки; 2г – равномерный пологий отворот стенки.
- Фиг. 3. Строение асимметричных цилиндрических и конических бокалов, особенности положения отворота и изгиба стенки (*Ventriculitidae*), продольное (вертикальное) сечение: 3а – секторальный, односторонний ортогональный отворот с изгибом в апикальной части (*Cephalites* (*Orthodiscus*)); 3б – односторонний отворот невысокой стенки (*Napaeana*); 3в – замыкание апикальных участков противоположных секторов стенки, перекрывающих истинный оскулюм (*Lepidospongia* (*Litofex*)); 3г – резко асимметричный скелет, образованный при редуцировании сектора стенки, (*Lepidospongia* (*Scapholites*)); 3д – резко асимметричный скелет, образованный при одностороннем отвороте сектора стенки (*Lepidospongia*, *Napaeana*); 3е, ж – резко асимметричный тонкостенный скелет, сформированный за счет значительной площади сектора стенки, верхний край которой расположен ниже основания скелета (*Lepidospongia* (*Lepidospongia*)). Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, ВК – верхний край, F – основание скелета, г – гребень

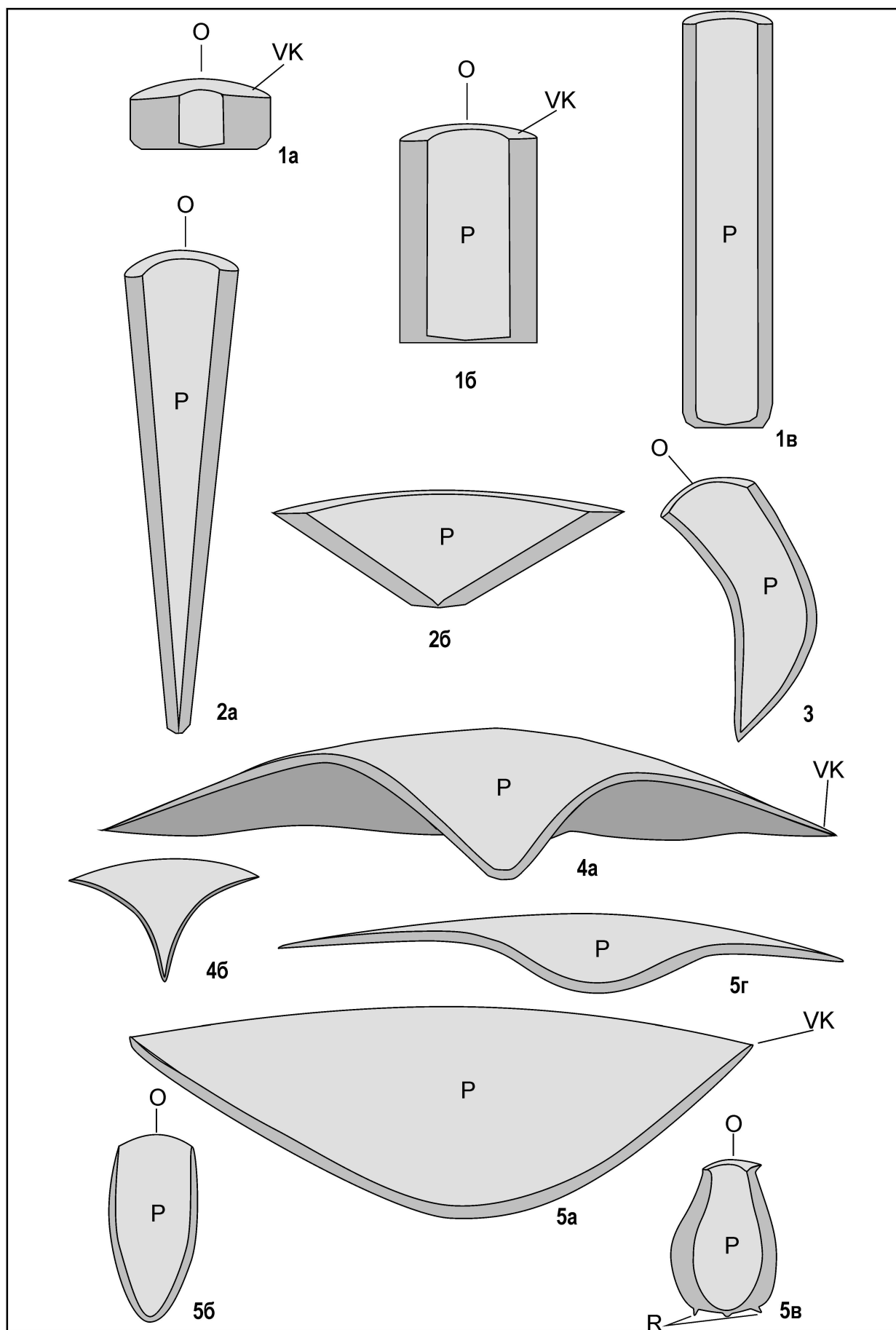


Рис. 3. Положение скелетообразующей стенки в строении париформных губок. Вертикальное, продольное сечение скелета симметричных форм

он морфологически слабо выражен или в исходном виде не сохранился, то его былое присутствие определяется в аншлифах по наличию слоя ризоидной спиккулярной решетки. Известен случай присутствия коротких ризоидов по периферии площадки прикрепления париформной губки (*Sororistirps tubiforme*). Обрастание элементов субстрата не свойственно представителям гексактинеллид, тем более париформным губкам.

В некоторых случаях в строении скелета париформных губок появляются дополнительные боковые выросты, играющие роль вспомогательных упоров при искажении габитуса скелета, его падении или вследствие прислонения к окружающим, плотно расположенным объектам, в том числе и к скелетам соседних губок (*Ventriculites*, *Sororistirps*). В строении спонгий с очень широким отворотом стенки, на ее нижней поверхности от дермальных ребер иногда опускаются протяженные вертикальные выросты (*Contubernium*).

В строении скелетов многих представителей париформных губок, даже с развитым отворотом стенки, элементы прикрепления к субстрату никак не представлены. Можно предположить, что высокие тонкостенные губки поддерживались на поверхности осадка удлиненными ризоидными спиккулами, соединение которых в нижней части или в основании стенки морфологически не выражено (*Sestrocladia*, *Leptophragma*). Некоторые представители позднемеловых гексактинеллид произрастали на поверхности осадка под действием силы тяжести собственного тела, обитая в условиях очень медленных перетоков придонных вод и отсутствия воздействия даже отзвуков штормовых процессов.

1.2. Плициформные скелеты

Появление плициформных скелетов (*лат. pliciformis* – складкообразный, *лат. forma* – форма, как таксономическая и экологическая единица) обусловлено развитием среди тонкостенных париформных гексактинеллид продольных складок стенки. Это направление в морфогенезе губок получило развитие именно среди форм с тонкой стенкой, плотным расположением поперечных каналов и элементов дермальной скульптуры. В составе париформных губок (*Ventriculites*, *Napaeana* – *Lychniscosa*, *Leptophragma* – *Hexactinosa*) в коньякское – сантонское время выделялись формы с заметно плицирующей стенкой, до трех-четырех складок, наиболее явно выраженных в верхней части субконического бокала. Первоначальные изменения в строении исходно изометричных бокалов приводили к выделению плоскосжатых, лопастеобразных форм (*Guettardiscyphia unilobata*). Скелеты в виде сжатых в одной плоскости бокалов изометричного или курватного облика известны среди многих родов париформных губок. В составе филогенетически обособленных групп появление форм с подвижной, ундулирующей стенкой отмечено на поздних этапах морфогенеза.

Предковые для плициформных губок формы отличаются еще не обособленными изгибами стенки по высоте бокала – это еще складки (сектора стенки не параллельны), а не лопасти. Существенно, что в строении складок, на узкой поверхности перегиба стенки, нет дополнительных выводящих отверстий – субоскулюмов. Плициформные губки сохранили от париформных спонгий исходно конический габитус. За счет протяженных, а иногда и многочисленных лопастей заметно увеличивается площадь стенок плициформных скелетов. Конусовидные очертания этих форм очевидны при их рассмотрении сбоку, когда лопасти составляют контуры скелета, поднимаясь под тем или иным углом от его основания. Для плициформных скелетов характерно радиальное полилопастное строение, когда от центра основания или несколько выше отходит несколько лопастей – от трех до пяти, реже более. Монолопастные формы редки. Лишь у некоторых форм скелет представляет собой протяженную основную лопасть, от которой отходят короткие диагональные или поперечные лопасти (*Guettardiscyphia scalilobata*; рис. 4, 5). Среди *Guettardiscyphia* известны формы, в строении скелета которых лопасти не прослеживаются от основания скелета, а проявляются в верхней его части (рис. 6).

Губки с плициформным строением скелета известны в составе отрядов *Lychniscosa* (*Coeloptychiidae*) и *Hexactinosa* (*Guettardiscyphiinae*).

Рис. 3. Положение скелетообразующей стенки в строении париформных губок. Вертикальное, продольное сечение скелета симметричных форм

Фиг. 1. Прямая вертикальная стенка большой и средней толщины при разном соотношении диаметра и высоты бокала: 1а – *Cephalites* (ранний сантон); 1б – *Orthodiscus* (ранний сантон); 1в – *Sphenaulax* (поздняя юра), *Microblastium* (ранний сантон).

Фиг. 2. Прямая наклонная стенка средней и малой толщины при разном соотношении диаметра и высоты бокала: 2а – *Sororistirps ex. gr. tubiforme* (поздний сантон – ранний маастрихт), *Coscinopora infundibuliformis* (ранний сантон); 2б – *Microblastium* (ранний сантон).

Фиг. 3. Вогнуто-выпуклое положение тонкой стенки: *Sestrocladia*, *Lepidospongia* (ранний сантон).

Фиг. 4. Вогнутое положение стенки средней и малой толщины при разном соотношении высоты скелета, диаметра оскулюма и диаметра отворота стенки по ее верхнему краю: 4а – *Napaeana* (ранний сантон); 4б – *Lepidospongia*, *Ventriculites* (ранний сантон, кампан).

Фиг. 5. Выпуклое положение стенки при разном соотношении высоты и диаметра оскулюма: 5а – *Lepidospongia*, *Ventriculites* (сантон), *Orthodiscus* (кампан); 5б – *Sestrocladia*, *Sporadoscinia* (ранний сантон, кампан); 5в – *Orthodiscus pedester* (сантон); 5г – *Orthodiscus explanatus* (кампан). Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, R – ризоид, VK – верхний край

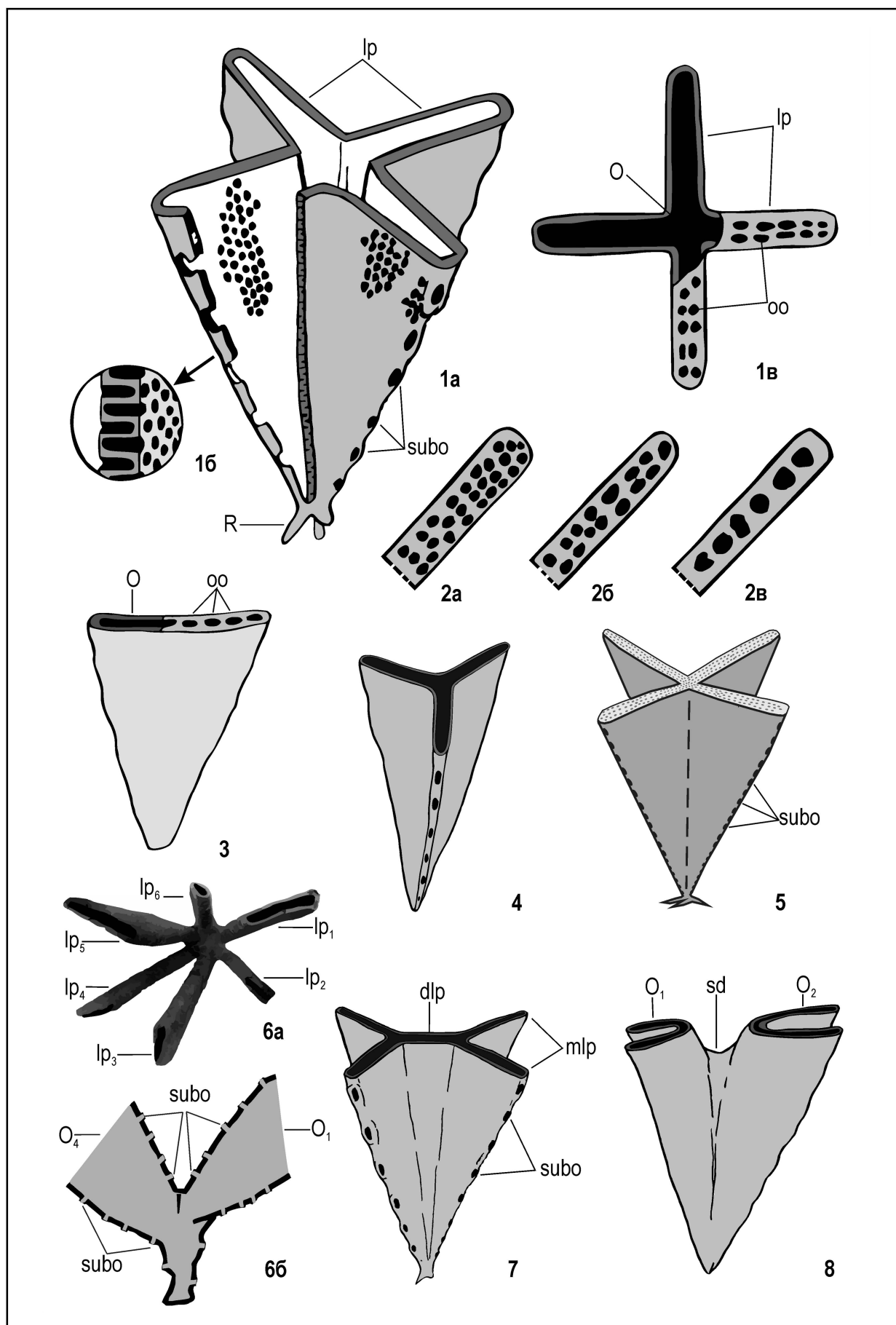


Рис. 4. Первично плициформные скелеты (*Guettardiscyphia*)

Лопасть, основной элемент большинства плициформных скелетов, обычно прямая, линейная, реже несколько изогнутая. Она представляет собой протяженный изгиб стенки, на большом протяжении которой субплоские стенки параллельны. Длина лопасти, расстояние от центральной вертикальной оси скелета до изгиба стенки, увеличивается вверх по высоте скелета, пропорционально изменяется и ее ширина. Узкая, ангустированная поверхность изгиба стенки (замыкание лопасти) полого-выпуклая или почти плоская, на ней расположены округлые субоскулюмы, размеры которых заметно возрастают к верхнему краю. Угол наклона ангустированной поверхности лопасти от основания скелета обычно постоянен, лишь иногда у зрелых форм, отчасти в связи с ярко выраженными пережимами, прослеживаются флексуобразные изгибы. Искажают очертания ангустированной поверхности обособленные, в виде выростов субоскулюмы, что придает этой поверхности неровные и ступенчатые очертания (см. рис. 6). На примере исходно изометричных радиально-лопастных *Guettardiscyphia* можно проследить, как под влиянием ламинарных течений формируются асимметричные скелеты, в строении которых некоторые лопасти заметно более длинные и широкие, чем противоположные (см. рис. 6).

В строении некоторых плициформных скелетов лопасти расположены не радиально, а прослеживается центральная протяженная продольная (дистальная) лопасть (см. рис. 5). Известно два варианта расположения коротких лопастей от дистального участка скелета: поочередное поперечное (*Guettardiscyphia scalilobata*) и попарное диагональное (*Guettardiscyphia distarilobata*). У полилопастных форм на зрелой и старческой стадиях онтогенеза дистальная лопасть превращается в седловину. Это закрытый стенкой участок лопасти, расположенный ниже разделяемых им попарных лопастей (*Guettardiscyphia bisalata*; см. рис. 4, 6). В структуре некоторых уже не лопастных, а почти ветвистых скелетов выделяются первичная и вторичная седловины (см. рис. 5). Формирование седловин связывается с проявлением в онтогенезе и филогенезе плициформных губок тенденции к обособлению лопастей и секторов оскулюма. На основе одного крестообразного оскулюма впоследствии появляется два серповидно изогнутых, а затем и четыре овальных оскулюма, меньших по размеру, чем первичный оскулюм (*Guettardiscyphia bisalata*). Радиальные, поперечные и попарные лопасти разделены желобами (ложбинами). Для характеристики скелета достаточно анализа лопастей, их количества и взаиморасположения.

Ирригационная система в структуре плициформных скелетов развита в виде тонких поперечных каналов (*Leptophragmidae*) или отсутствует (*Coeloptychiidae*). Как среди париформных губок (*Ventriculitidae*), так и среди плициформных лептофрагмид известны формы с линейным или равномерным характером скульптуры (с короткими и мелкими поперечными апо- и прозохетами), определены формы с дермальным кортексом – без элементов скульптуры (*Sestrocladia* – *Ventriculitidae*, *Ceniplaniscyphia* – *Leptophragmidae*).

У большинства плициформных губок стержень практически отсутствует, узкоконическое основание скелета почти сразу переходит в короткие ризоиды или в площадку прикрепления. У форм, составлявших поздние стадии филогенеза групп или приспособившихся к относительно глубоководным зонам бассейна, формировался небольшой стержень или стержневидное основание. Примером могут служить формы из кампана – маастрихта Западной Европы, в строении которых заметную роль выполняет вертикальный стержень, а в его основании развиты протяженные ризоиды [Ulbrich, 1974].

Плициформные губки крепились на поверхности осадка посредством коротких и узких ризоидов, отходивших диагонально или горизонтально от конического основания скелета (*Coeloptychium*, *Guettardiscyphia*). У форм, обитавших в условиях «неритовых» зон бассейнов [Ulbrich, 1974], ризоиды более протяженные и неоднократно дихотомизируют. У многих спонгий обычно развит одиночный, короткий ризоидообразный вырост, ризоид – стержень, расположенный в центре основания скелета (некоторые *Coeloptychium*, *Myrmecioptychium* и *Leptophragmidae*). Иногда в основании плициформных скелетов формировалась площадка прикрепления (прирастания) при наличии подходящих элементов субстрата (*Leptophragma*, *Guettardiscyphia*). В строении скелета *Derivatiscyphia* площадка прирастания занимает значительное место. Вероятно, в последнем случае

Рис. 4. Первично плициформные скелеты (*Guettardiscyphia*)

- Фиг. 1. *Guettardiscyphia stellata* (Michelin, 1847): 1а – четырехлопастной скелет с продольным сечением стенки; 1б – положение коротких поперечных слепых апо- и прозохет в стенке; 1в – вид сверху, на двух лопастях оскулюм перекрыт сохранившейся оскулярной мембраной.
- Фиг. 2. *Guettardiscyphia* sp., фрагменты лопастей с оскулярной мембраной, вид сверху: 2а – оскулярные отверстия расположены в три ряда; 2б – два ряда овальных оскулярных отверстий; 2в – один ряд оскулярных отверстий.
- Фиг. 3. *G. unilobata* Perv., 1998: общий вид.
- Фиг. 4. *G. trilobata* (Roemer, 1864): общий вид.
- Фиг. 5. *G. roemeri* (Pomel, 1872): общий вид.
- Фиг. 6. *Koleostoma godeti* Regnard, 1926: 6а – вид сверху, на шесть обособленных лопастей (по: Regnard, 1926, табл. XVIII); 6б – строение скелета в вертикальном сечении.
- Фиг. 7. *G. distarilobata* Perv., 1998: общий вид.
- Фиг. 8. *G. bisalata* Schrammen, 1912: общий вид. Условные обозначения: О – оскулюм первичный, О_{1-2,4} – оскулюмы, сформированные при обособлении участков парагастральной полости (лопастей), sd – седловина, lp – лопасть, lp₁₋₆ – обособленные лопасть, dlp – дистальная лопасть, mlp – маргинальная лопасть, subo – субоскулюм, oo – оскулярные отверстия, R – ризоиды

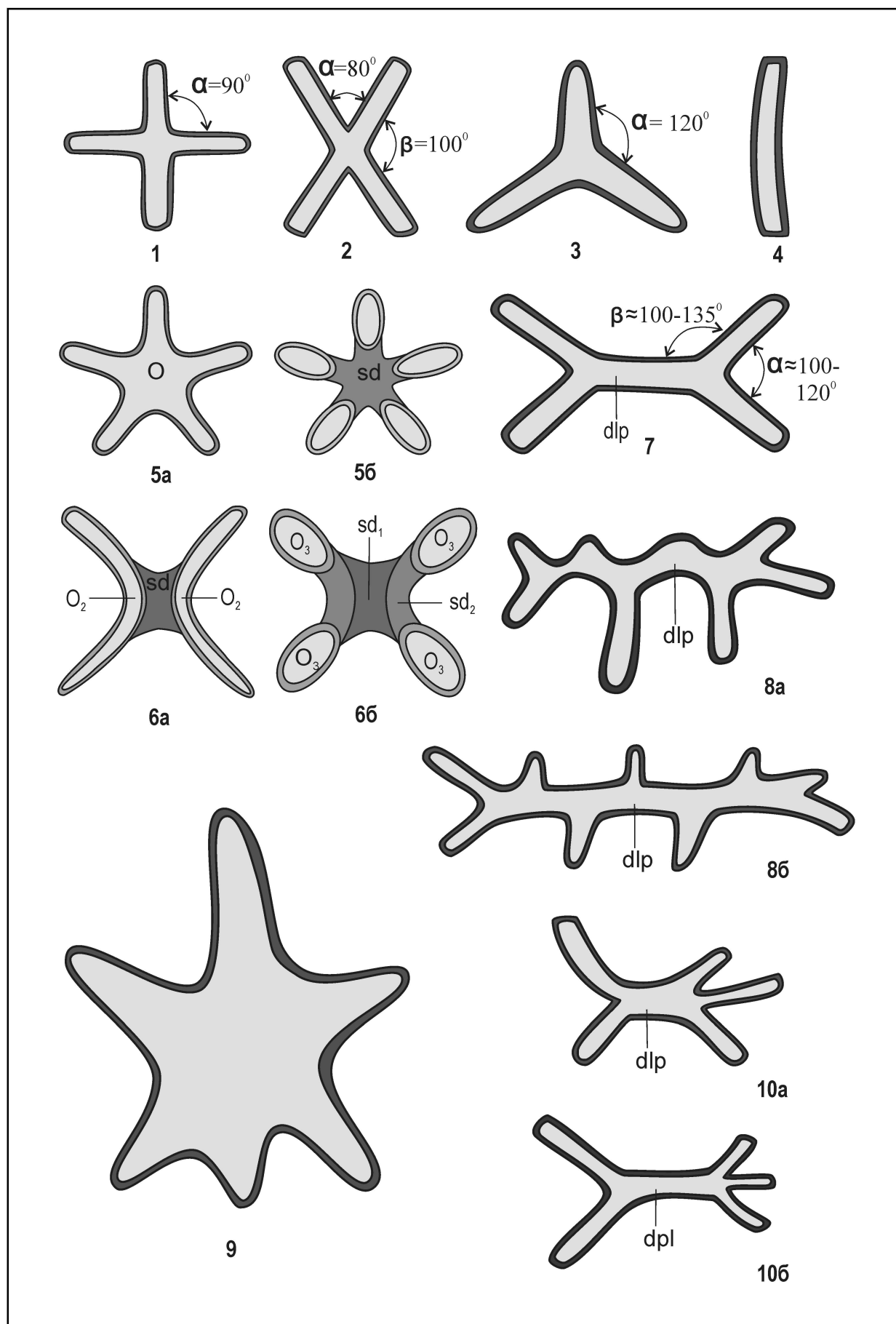


Рис. 5. Первично плициформные скелеты (*Guettardiscyphia*): очертания оскулюма, без оскулярной мембраны и расположение лопасти

площадка прикрепления развивалась на основе спикульного скелета морфологически неявно выраженного стержня. Многие тонкостенные и высокие губки крепились к субстрату, обрастая выступающие в рельефе дна элементы, а также с помощью пучков удлинённых ризоидных спикул, которые практически не встречаются вместе со скелетами этих губок. Представление о прикреплении *Guettardiscyphia* с помощью пучков ризоидных спикул приведено в работе Смита [Smith, 1848, текстовый рисунок O]. Здесь выступы над субоскулюмами рассматриваются как места прикрепления ризоидных спикул. Наверное, некоторые поздние плициформные губки произрастали или располагались на поверхности осадка в свободном положении, под тяжестью собственного тела.

В строении дефинитивных губок с первично плициформным скелетом установлены отчетливо обособленные почкообразные выросты. Скопления почек приурочены к маргинальным участкам верхнего края стенки, близ оскулюма, а одиночные выросты и почки часто расположены над субоскулюмами в верхней части лопасти [Первушов, 2010].

Плициформные губки рассматриваются как одиночные, а имеющие субоскулюмы на перегибах лопастей – как транзиторные.

1.2.1. Первично плициформные скелеты

Парагастральная полость узкая щелевидная, расположена между стенками лопастей и повторяет очертания скелета. Оскулюм обычно щелевидный, полилопастной и в поперечном сечении полностью соответствует контурам скелета по верхнему краю (см. рис. 5). В строении взрослых особей оскулюм более широкий, с раскрытыми округлыми очертаниями, а иногда предстает в виде приподнятого округлого отверстия (см. рис. 6). В онтогенезе первично плициформных губок прослежено обособление участков парагастральной полости и секторов оскулюма в количестве до двух-четырех (*Guettardiscyphia bisalata*) и даже пяти-шести (*Guettardiscyphia alata*; *Koleostoma*). Губки с несколькими одинаковыми и сходно расположенными оскулюмами рассматриваются как простейшие колонии (см. рис. 4–5).

Щелевидный оскулюм закрыт перфорированной оскулярной мембраной, которая очень редко сохраняется в ископаемом состоянии и изучена по фрагментам верхнего края лопастей. Оскулярная мембрана известна только у плициформных скелетов, ее название происходит от оскулюма, который она экранировала при жизни губки. Видимо, подобное по строению и функциональному назначению образование описано как ситовидная пластинка в строении современных гексактинеллид (Aphrocallistidae). Из более двухсот экземпляров скелетов *Guettardiscyphia* лишь у 10% сохранилась оскулярная мембрана. В строении мембраны выделяются оскулярные отверстия различных очертаний, чаще неправильно-округлые, составляющие один, два или три ряда: чем больше рядов отверстий, тем меньше размеры оскулярных отверстий (см. рис. 4). Количество рядов оскулярных отверстий соотносится с изменением толщины стенки и ширины оскулюма [Первушов, 1998a]. Применительно к первичным плициформным губкам парагастральная полость определяется как первичная, поскольку в строении вторичных плициформных скелетов выделяется вторичная полость, характеристика которой значима при описании форм.

При обособлении лопастей участки оскулюма между ними закрываются скелетообразующей стенкой. Эти участки скелета определены как седловины. При неоднократном попарном обособлении лопастей, когда они, по сути, превращаются в ветви, между ними образуются первичные и вторичные седловины (см. рис. 4, 5). Вероятно, в строении старческих форм стенка перекрывала и маргинальные участки лопастей, лишь в центре сохранялся круглый оскулюм (см. рис. 6).

На перегибе лопастей, в наиболее удаленных сегментах первичной полости расположены дополнительные выводящие отверстия – субоскулюмы, которые способствовали выводу из организма продуктов метаболизма. Вспомогательную роль этих отверстий отмечал А. Шраммен [Schrammen, 1902], который, однако, никак

Рис. 5. Первично плициформные скелеты (*Guettardiscyphia*): очертания оскулюма без оскулярной мембраны и расположение лопастей

Фиг. 1. *Guettardiscyphia stellata* (Michelin, 1847).

Фиг. 2. *G. roemeri* (Pomel, 1872).

Фиг. 3. *G. trilobata* (Roemer, 1864).

Фиг. 4. *G. unilobata* Pervushov, 1998.

Фиг. 5. *G. alata* (Pomel, 1872): 5a – унитарная форма с общим оскулюмом; 5б – простейшая колониальная форма с пятью обособленными оскулюмами – *G. alata* «*pentaosculum*».

Фиг. 6. *G. bisalata* Schrammen, 1912: 6a – дефинитивная форма с двумя обособленными дугообразными оскулюмами; 6б – простейшая колониальная форма с четырьмя обособленными оскулюмами – *G. bisalata* «*quadriosculum*».

Фиг. 7. *G. distarilobata* Pervushov, 1998.

Фиг. 8. *G. scalilobata* Pervushov, 1998: 8a–б – вариации размеров и расположения лопастей.

Фиг. 9. *G. quadrangulata* (Mantell, 1822).

Фиг. 10. *G. multilobata* (Sinzov, 1872): 10a–б – вариации размеров и расположения лопастей. Условные обозначения: О – оскулюм, О₂₃ – оскулюмы, сформированные при неоднократном обособлении участков парагастральной полости (лопастей), sd – седловина, sd_{1–2} – седловина первичная или вторичная, dlp – дистальная, несущая лопасть

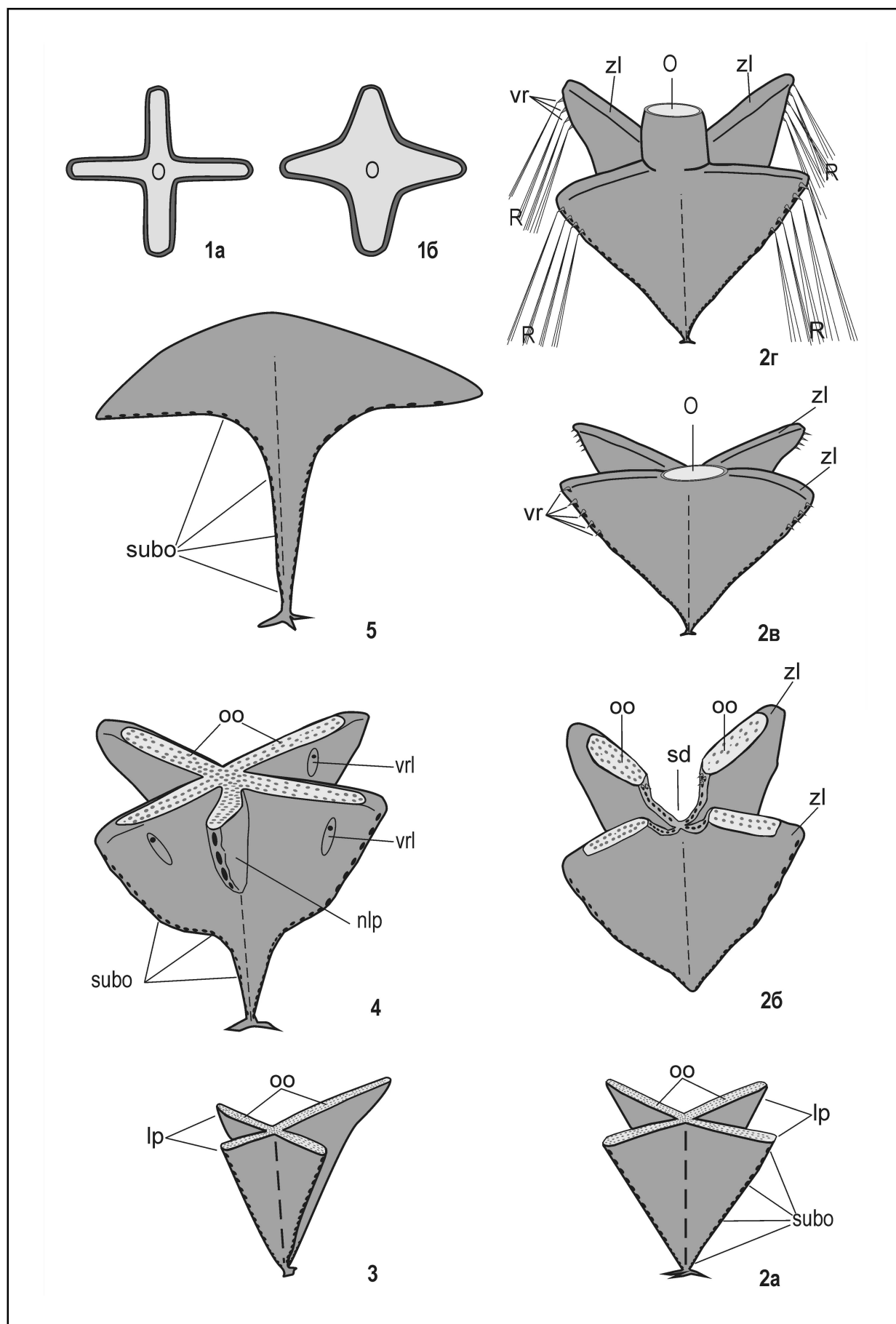


Рис. 6. Изменения в строении первично плициформных скелетов *Guettardiscyphia* на стадиях онтогенеза и в зависимости от условий придонной водной среды

не определил эти элементы скелета и не обозначил их структурное положение. Субоскулюмы – это не каналы, хотя, возможно, связаны с ними происхождением. Это сквозные отверстия, которые обеспечивали непосредственное сообщение внешней водной среды и парагастральной полости. По своим параметрам, очертаниям и степени выраженности в строении скелета субоскулюмы занимают промежуточное положение между прозопорами и оскулюмом. Субоскулюмы округлые, овальные, иногда серповидные (*Koleostoma*), их размеры увеличиваются вверх по перегибу лопасти, при этом обычно возрастает и их морфологическая обособленность. В нижней части скелета они расположены чаще, а в верхней расстояние между ними возрастает. Над расположенными в верхней части лопасти субоскулюмами формировались выросты, к которым крепились пучки ризоидных спикул. Субоскулюмы иногда проявлялись и на дермальной поверхности стенки обособленными почкообразными выростами (*Guettardiscyphia*, *Ceniplaniscyphia*; см. рис. 6). В обособлении лопастей (*Koleostoma*) субоскулюмы расположены как на внешних, так и на внутренних ангулатных поверхностях стенки (см. рис. 4). Морфологически обособленные выросты с субоскулюмами определены как сателлиты. Эти выросты в большей степени характерны для геммиформных скелетов, связанных своим происхождением с плициформными губками.

В морфогенезе губок с первично плициформным скелетом прослежена тенденция к спиральному закручиванию лопастей. Подобные формы известны из верхнего маастрихта Крыма – *Spirospongia* [Кравцов, 1968]. Аналогичные тенденции в формировании спирально ориентированных элементов скелета, ребер или лопастей отмечены у представителей гексактинеллид на поздних стадиях их филогенетического развития. В частности, спиральная ориентация элементов скелета установлена у париформных (*Sestrocladia*) и геммиформных (*Balantionella*) губок, известна и среди современных гексактинеллид (*Euplectella*). Формирование спиральных элементов скелета и в целом его спиральное строение характерны для тонкостенных, относительно высоких форм, обитавших в приглубых зонах бассейна. Спиральная конструкция придавала скелету жесткость и устойчивость при формировании его вертикально вытянутого габитуса.

Среди плициформных (*Derivatiscyphia*) и геммиформных (*Lobatiscyphia*) гексактинеллид известны формы субконических очертаний, парагастральная полость которых располагалась внутри замкнутой лопасти. При подобном строении скелета внутренняя его полость напоминает положение парагастра париформных губок. Но в данном случае в строении плициформных губок эта полость является частью внешней водной среды, которая определена как ложная полость. Плициформные скелеты с замкнутой концентрической лопастью в форме конического бокала единичны (*Derivatiscyphia*). Внутри лопасти находилась парагастральная полость, выполненная пористой паренхимальной спикульной решеткой. Субоскулюмы в структуре замкнутой лопасти неизвестны.

1.2.2. Вторично плициформные скелеты

При перегибе лопастей наружу, от центральной оси скелета, они располагаются в горизонтальной плоскости и при этом неоднократно дихотомизируют. Благодаря отвороту лопастей вторично плициформные скелеты приобретают характерный грибо-, зонтикообразный облик: в нижней части это вертикальный узкий конус, а в верхней – субгоризонтальный широкий диск. Нижняя часть скелета повторяет габитус первично плициформных скелетов, что затрудняет определение форм неполной сохранности.

Первичная полость также расположена внутри дихотомизирующих лопастей и закрыта оскулярной мембраной. В верхней части скелета, над поверхностью первичного полилопастного оскулюма, между внутренними приподнятыми участками лопастей (валиков) расположено широкое субконическое пространство. Этот конструктивный элемент скелета характерен для вторично плициформных губок и определен как вторичная парагастральная полость (рис. 7), очертания которой валидны при выделении форм на уровне вида среди *Coeloptychiidae*. Сравнивая строение бокала париформных губок со структурой скелета вторично плициформных, можно соотнести лопасти со стенкой «бокала», а радиальные сегменты щелевидного первичного

Рис. 6. Изменения в строении первично плициформных скелетов *Guettardiscyphia* на стадиях онтогенеза и в зависимости от условий придонной водной среды

Фиг. 1. Очертания оскулюма на примере *G. stellata* (Michelin, 1847): сверху: 1а – ювенильная стадия; 1б – поздняя стадия развития.

Фиг. 2. Обособление лопастей и закрытие оскулюма на разных стадиях онтогенеза: 2а – скелет губки, оскулюм которой перекрыт оскулярной мембраной; 2б – обособление лопастей с образованием седловины и частичное закрытие периферийных участков оскулюма; 2в – полное закрытие оскулюма на участках лопастей и формирование выростов над субоскулюмами; 2г – обособление и возвышение центрального вторичного оскулюма.

Фиг. 3. Резко асимметричное строение скелета за счет преобладающего развития одной из лопастей.

Фиг. 4. Появление в скелете губки на стадии взрослой особи, дополнительных лопастей и выростов.

Фиг. 5. Очертания скелета с очень высокой и узкой нижней частью, формировавшегося в условиях медленного карбонатного осадконакопления. Условные обозначения: О – оскулюм, R – ризоидные спикулы, sd – седловина, lp – лопасть, nlp – новообразованная лопасть, oo – оскулярные отверстия, subo – субоскулюмы, vt – выросты над субоскулюмами, vtl – выросты на поверхности лопастей, zl – замыкание лопасти

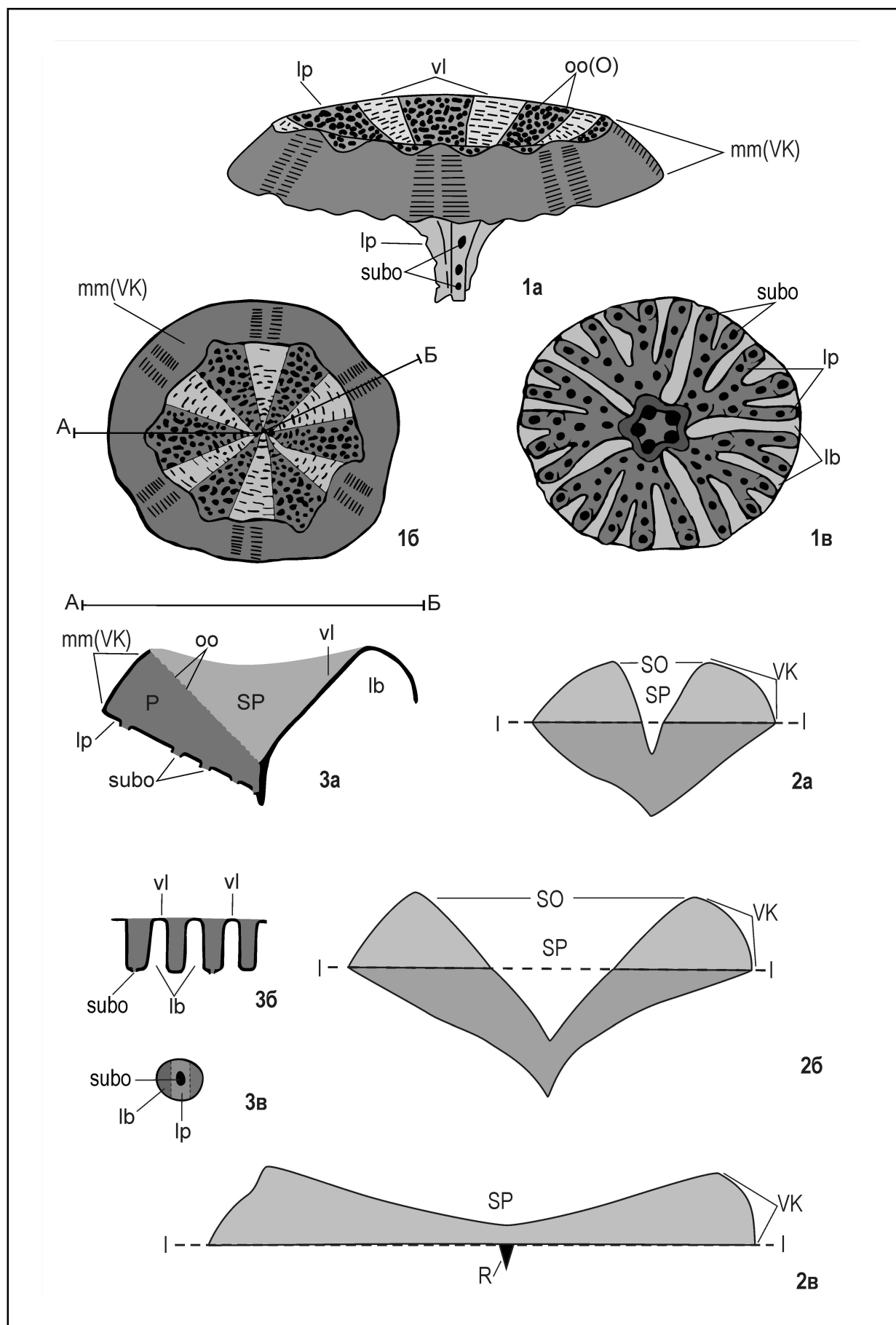


Рис. 7. Вторично плициформные скелеты (Coeloptychiidae)

оскулюма и разделяющие их валики – как составляющие поверхность вторичной парагастральной полости. Вторичная полость может быть глубокой, конической и неглубокой, субплоской.

Сопоставление со строением париформных скелетов представляется отвлеченным, но удобным: если лопасти можно представить как составляющие единой стенки вторичного «бокала», внутри которого расположена вторичная парагастральная полость, то закрытый кортикальной мембраной верхний край стенки (лопастей) можно определить как вторичный верхний край (см. рис. 7). В дальнейшем эта часть скелета вторично плициформных губок так и будет называться «верхний край», что сокращает определение этого элемента и почти не искажает истинного его положения. Валики, разделяющие сегменты первичной полости, – это не что иное, как «негативное» выражение желобов (ложбин), разделяющих лопасти с первичной полостью. В строении первично лопастных форм прослеживаются только желоба, а валики располагаются во внутренней части скелета и недоступны для рассмотрения. В верхней части скелета вторично плициформных губок валики составляют верхнюю поверхность отворота лопастей. В данном случае эти элементы скелета востребованы при описании фоссилий и определены как валики.

У скелетов с вторичной парагастральной полостью известно не менее четырех – пяти основных лопастей (*Coeloptychium*, *Foliscyphia*, *Troegerella*), прослеживающихся от основания скелета. При ортогональном отвороте или плавном изгибе лопасти дихотомизируют и в последующем, при увеличении диаметра отворота в горизонтальной плоскости, прослеживается до двух-трех и более уровней их дихотомии (см. рис. 7). При сравнении с коньякскими – сантонскими формами скелет позднекампанских – маастрихтских цеооптихийд изначально состоит из большего количества лопастей, возрастает у них и количество субоскулюмов, но меньшего диаметра.

В поперечных сечениях нижней, вертикально ориентированной стержневидной части скелета наблюдается несколько обособленных участков парагастральной полости в виде крупных вертикальных каналов. В основании скелета лопасти едва проявлены, отчетливо обособливаются вверх по стержневидной его части. По перегибу лопастей расположены субовальные субоскулюмы.

У большинства форм с отворотом лопастей, с вторичной парагастральной полостью, верхний край стенок закрыт кортикальной мембраной. При разрушении мембраны или ее поперечном сечении заметно, что стенка образует лопасти и валики в виде ритмичной «синусоиды». Кортикальная мембрана характерна для представителей *Coeloptychiidae* и ее наличие рассматривается как валидный таксономический признак трибы и подтрибы. В морфогенезе цеооптихийд прослежена тенденция к постепенному обособлению основных дихотомизирующих лопастей, экранированных кортикальной мембраной (*Coeloptychium* → *Foliscyphia* → *Troegerella*). Процесс обособления лопастей проявлялся в разрыве сплошности мембраны между лопастями, на участках желобов. У форм с разобщенными лопастями кортекс сохранялся только на маргинальных участках лопастей (рис. 8).

Кортикальная мембрана как один из характерных признаков скелета гексактинеллид в том или ином виде представлена в строении многих форм, но достоверно известна лишь среди *Lychniscosa*. Кортикальная мембрана присутствует в строении париформных (*Cephalites*, *Sestrocladia*), лабиринтовых (*Camerospongia*, *Etheridgia*) и плициформных (*Coeloptychium*, *Troegerella*) скелетов. В составе семейств рассматриваемых губок таксономическое значение этого морфологического признака достаточно определено: от рода до трибы [Первушов, 1997, 1998а, 2001].

При морфологическом описании первично плициформных скелетов (*Guettardiscyphia*) наиболее наглядным оказалось отображение этих форм сверху и определение значений углов, под которыми расположены радиальные лопасти (см. рис. 5). При изучении вторично плициформных скелетов (*Coeloptychiidae*) применительно к таксономическим уровням «вид» и «род», более информативно рассмотрение схем их строения в вертикальном сечении именно с учетом условных параметров – вторичного оскулюма и вторичной полости (см. рис. 7).

Рис. 7. Вторично плициформные скелеты (*Coeloptychiidae*)

Фиг. 1. *Coeloptychium* (Goldfuss, 1833): 1а – сбоку; 1б – сверху; 1в – снизу.

Фиг. 2. Соотношение элементов скелета в продольном (вертикальном) его сечении (представители рода *Myrmecioptygium* (Leonard, 1872)): 2а – *M. tenuicostatus* (Leonard); 2б – *M. procerus* Perv.; 2в – *M. sinzovi* Perv.

Фиг. 3. Строение отдельных элементов скелета: 3а – строение лопасти и противолежащей складки (валика) стенки по линии А – Б; 3б – гармонично складчатое соотношение лопастей и валиков при их поперечном сечении; 3в – расположение и очертания субоскулюма на ангулатной поверхности лопасти. Условные обозначения: оо (О) – оскулярные отверстия (оскулюм), SO – ложный оскулюм, SP – ложная полость, Р – парагастральная полость, К – верхний край, mm(VK) – мембрана верхнего края, R – стержень – ризоид, l – линия, проекция условной плоскости по нижнему краю мембраны верхнего края, lb – ложбины между лопастями по дермальной поверхности, lp – лопасть, subo – субоскулюм, vl – валики стенки, разделяющие лопасти после их отворота. А–Б – линия продольного (вертикального) сечения скелета через лопасть и противолежащую ложбину (фиг. 1б, 3а)

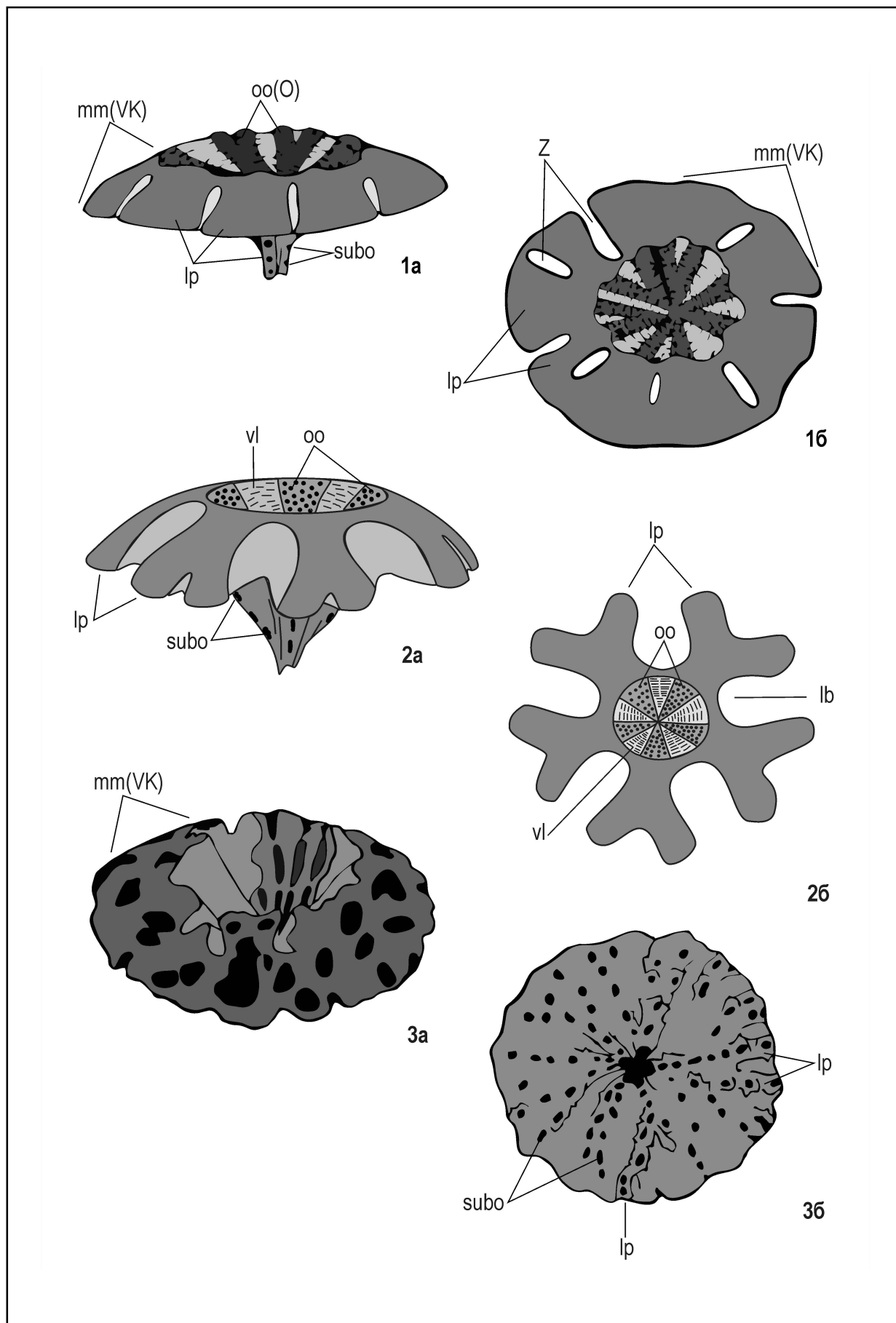


Рис. 8. Вторично плициформные скелеты (Coeloptychiidae)

1.3. Геммиформные скелеты

Появление геммиформных скелетов (лат. *gemma* – почка, лат. *forma* – форма, как таксономическая и экологическая единица) связывается с двумя направлениями в морфогенезе гексактинеллид. Первое определяется обособлением сателлитов, выростов, к которым приурочены субоскулюмы, в филогенезе плициформных губок. Это направление прослежено среди представителей Leptophragmidae: *Leptophragma* → *Guettardiscyphia* → *Balantionella* → *Lobatiscyphia* (рис. 9). Сателлиты, с субоскулюмами в апикальной части, увеличивались в длину и в диаметре, при этом сокращался объем парагастральной полости, она все меньше была заметна в структуре скелета. У большинства геммиформных скелетов субоскулюмы расположены в центре апикального окончания части сателлита (*Plocoscyphia* – *Lychniscosa*; *Polyscyphia*, *Polyblastium* – *Hexactinosa*). *Balantionella* отличаются расположением субоскулюмов на нижней поверхности в апикальной части сателлита [Первушов, Яночкин, 2001].

Второе предполагаемое направление связывается с гипертрофированным развитием элементов ирригационной системы как одно из проявлений формирования асимметричного скелета. В этом случае с одной стороны париформного скелета на месте поперечных каналов появлялись единичные сквозные отверстия, иногда выделявшиеся на фоне поверхности стенки в виде небольших выростов (*Fericoscinopora* [Malecki, 1980]). Предполагается, что у губок, которые первыми обладали подобным геммиформным скелетом, сателлиты были редки и небольших размеров, неравномерно расположены на поверхности стенки.

Скелетообразующая стенка тонкая, скульптура состоит из плотно расположенных мелких округлых прозопор, узлов ребер и очень тонких диагональных ребер. Элементы скульптуры хорошо прослеживаются на плоских участках стенки, в ложбинах их размеры возрастают. Ирригационная система состоит из тонких апо- и прозохет. У многих представителей *Hexactinosa* с геммиформным строением скелета ирригационная система и дермальная скульптура неизвестны.

На основе особенностей строения скелета выделены первичные и вторичные геммиформные формы (рис. 10).

1.3.1. Первичные геммиформные скелеты

Первичные геммиформные скелеты характеризуются столональным или субконическим обликом, с отчетливо выраженной вертикальной осью. Парагастральная полость занимает центральное и значительное место, хотя и не преобладает в строении скелета. От центральной стержневидной части скелета поочередно или спиралевидно отходят поперечные и короткие сателлиты, размеры которых увеличиваются от основания губки к оскулюму (см. рис. 10). Оскулюм морфологически обособлен и обычно уверенно выделяется в центре апикальной части скелета. В строении *Balantionella* и *Balantionella* (*Lobatiscyphia*) иногда прослеживается оскулярная мембрана, перекрывающая истинный оскулюм, раскрывающийся во вторичный оскулюм.

Каждый сателлит обособлен, не дихотомизирует, и между собой они не соединяются (*Plocoscyphia*, *Balantionella*, *Polyscyphia*, *Eurete*, *Polyblastium*). Форма сателлитов трубо- или воронкообразная, расширяющаяся к субоскулюму. По высоте скелета меняется и ориентация сателлитов относительно парагастральной полости: внизу они наклонены вниз, в средней части расположены горизонтально, а в верхней части приподняты кверху. В строении же губок *Plocoscyphia* с широким основанием скелета расположенные внизу сателлиты наиболее крупные, а расположенные выше меньше по диаметру и по длине (см. рис. 9).

В морфогенезе первичных геммиформных губок прослеживается усложнение строения скелета за счет развития горизонтальных и вертикальных перемычек между сателлитами, возможно, и дихотомии самих сателлитов. Среди *Balantionella* эти тенденции не получили развития [Первушов, Яночкин, 2001]. Но на поздних стадиях морфогенеза балантионелл (поздний кампан – маастрихт) произошло слияние оснований сателлитов с образованием субспиральных или сильно изогнутых лопастей со слабообособленными субоскулюмами (*Lobatiscyphia*). Появление «вторичных» лопастей рассматривается как повторение признаков далеких предков. Подобные проявления свидетельствуют об ограниченности формообразования в составе крупных таксономических групп губок и подтверждают реальность рядов гомологического сходства гексактинеллид [Первушов, 1998a].

Среди париформных и плициформных губок в строении скелета поздних представителей геммиформных *Balantionella* и *Lobatiscyphia* прослеживается тенденция к формированию спирально ориентированных скелет-

Рис. 8. Вторично плициформные скелеты (Coeloptychiidae)

Фиг. 1. *Foliscyphia* Perv., 2002: 1a – сбоку; 1б – сверху.

Фиг. 2. *Troegerella* Ulbrich, 1974: 2a – сбоку; 2б – сверху.

Фиг. 3. *Myrmecioptychium* (Leonard, 1872): 3a – сбоку; 3б – снизу. Условные обозначения: oo (O) – оскулярные отверстия (оскулюм), mm (VK) – мембрана верхнего края, Z – зияния мембраны верхнего края, lb – ложбины между лопастями по дермальной поверхности, lp – лопасть, subo – субоскулюм, vl – валики стенки, разделяющие лопасти после их отворота

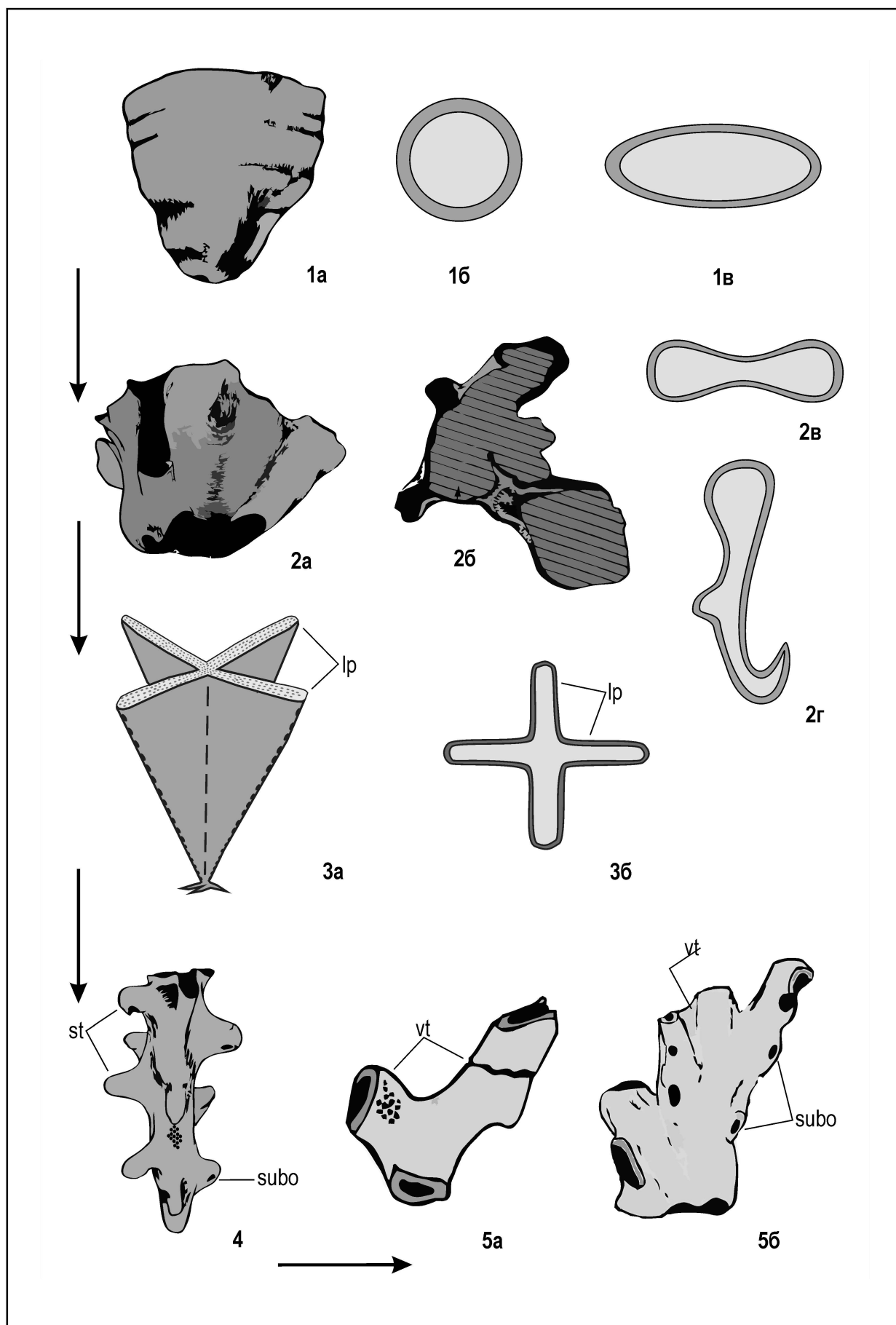


Рис. 9. Проявления тенденций в формировании плициформных, геммиформных и рамосиформных скелетов от губок париформного строения

ных элементов. Это подтверждает проявление общей тенденции в морфогенезе гексактинеллид в кампанское – маастрихтское и палеоценовое время, что обусловлено переходом выживших губок к обитанию во все более глубоководных и прохладных водах с минимальной динамикой среды.

1.3.2. Вторичные геммиформные скелеты

Главной особенностью этих скелетов является появление новых скелетных элементов – перемычек, которые соединяют сателлиты между собой в горизонтальной и в вертикальной плоскостях. Это способствовало децентрализации обособленного положения парагастральной полости и ее распределению по многочисленным сателлитам (ветвям скелета) и перемычкам. Перемычки усилили конструктивную жесткость тонкостенных и порой очень крупных скелетов лабиринтового облика. Формированию перемычек предшествовало обособление, увеличение длины и диаметра сателлитов и последующая дихотомия их маргинальных участков (см. рис. 10). Созданная на основе сателлитов и перемычек архитектура скелета привела к заметному увеличению площади дермальной поверхности губки, снаружи и внутри губки за счет зияний и интерлабиринтового пространства. Это должно было привести к возрастанию фильтрационных способностей губки в условиях слабых ламинарных течений. В структуре вторично плициформных скелетов сателлиты часто не предстают самостоятельными элементами, они превращаются в многократно дихотомирующие ветви округлого сечения. Потеря обособленности сателлитов обусловлена развитием многих перемычек, сходных с сателлитами по внешнему облику и диаметру.

При идеальном симметричном строении вторичного геммиформного скелета прослеживается регулярное расположение горизонтальных и вертикальных перемычек. Это проявляется и в относительно регулярном распределении между перемычками и сателлитами участков интерлабиринтового пространства и зияний. Интерлабиринтовые отверстия (зияния) в строении геммиформных форм не столь ярко выражены как у лабиринтовых губок из-за отсутствия кортикальной мембраны и расположения зияний в глубине скелета. В структуре вторично геммиформных скелетов идеальной сохранности прослеживаются зияния, расположенные на одном – трех горизонтальных уровнях, и на каждом уровне находится один – два концентрических ряда этих отверстий.

Обычно оскулюм расположен в центре наиболее высокой части скелета и очерчивается участками выступающей скелетообразующей стенки. Но увеличивающееся в структуре скелета количество сателлитов и перемычек, достигающих значительных размеров, маскирует наличие парагастральной полости и оскулюма.

Внешние очертания вторичных геммиформных скелетов осложняются дополнительными элементами, отражающими процесс непрерывного роста губки, дихотомии сателлитов. Это выросты участков стенки, которые в виде мостиков частично перекрывают интерлабиринтовые отверстия и субоскулюмы. Разнообразие геммиформных скелетов во многом объясняется развитием сателлитов и перемычек, дополнительных элементов на внешней поверхности скелета. Порой именно дополнительные выросты стенки придают скелету округлый облик с выровненной поверхностью.

Субоскулюмы в структуре вторично плициформных скелетов морфологически представлены различно. У одних форм они, как и у первично плициформных губок, расположены в апикальной части коротких выростов (*Plocoscyphia*, *Eurete*), а у других это почти не обособленные отверстия на поверхности меандрирующих ветвей, в которые преобразовались сателлиты (*Labyrinholites*). В строении рассматриваемых скелетов порой диаметр интерлабиринтовых отверстий и субоскулюмов почти одинаков.

У вторично плициформных скелетов стержень отсутствует, лишь в основании небольших форм иногда прослеживается короткий вырост. Известно несколько способов прикрепления этих губок к субстрату. Для скелетов с широким и плоским основанием, с горизонтальной ориентацией нижних сателлитов – ветвей – (см. рис. 10) характерно радиально-концентрическое расположение ризоидов. Эти ризоиды очень короткие, сучковидные и ориентированы касательно по отношению к нижней поверхности сателлитов. Подобное строение базальной части скелета свойственно для многих гексактинеллид (*Etheridgia*, *Becksia*, *Myrmecioptychium*). Геммиформные губки обладали способностью к прикреплению и обрастанию жестких элементов субстрата (*Plocoscyphia*, *Labyrinholites*). В условиях подвижного субстрата они успешно поселялись на фрагментах

Рис. 9. Проявления тенденций в формировании плициформных, геммиформных и рамосиформных скелетов от губок париформного строения

Фиг. 1. Губки париформного строения: 1а – общий вид; 1б – в – сверху; 1б – изометричный оскулюм; 1в – овальный, билатерально-симметричный.

Фиг. 2. Париформные скелеты со складчатой стенкой и обособленными сегментами парагастральной полости и оскулюма: 2а – общий вид; 2б – г – сверху; 2б – складки стенки с обособлением части оскулюма; 2в – гантелевидный оскулюм за счет сжатия противоположных латеральных сторон стенки; 2г – оскулюм неправильных очертаний.

Фиг. 3. Плициформный скелет: 3а – общий вид; 3б – сверху, крестообразный оскулюм.

Фиг. 4. Геммиформный скелет, общий вид.

Фиг. 5. Рамосиформные скелеты: 5а – простейшая ветвистая форма, дихотомия ветвей; 5б – простейшая кустистая форма. Условные обозначения: lp – лопасть, subo – субоскулюм, st – сателлит, vt – ветвь. Стрелками показаны предполагаемые направления в морфогенезе губок париформного, плициформного, геммиформного и рамосиформного строения

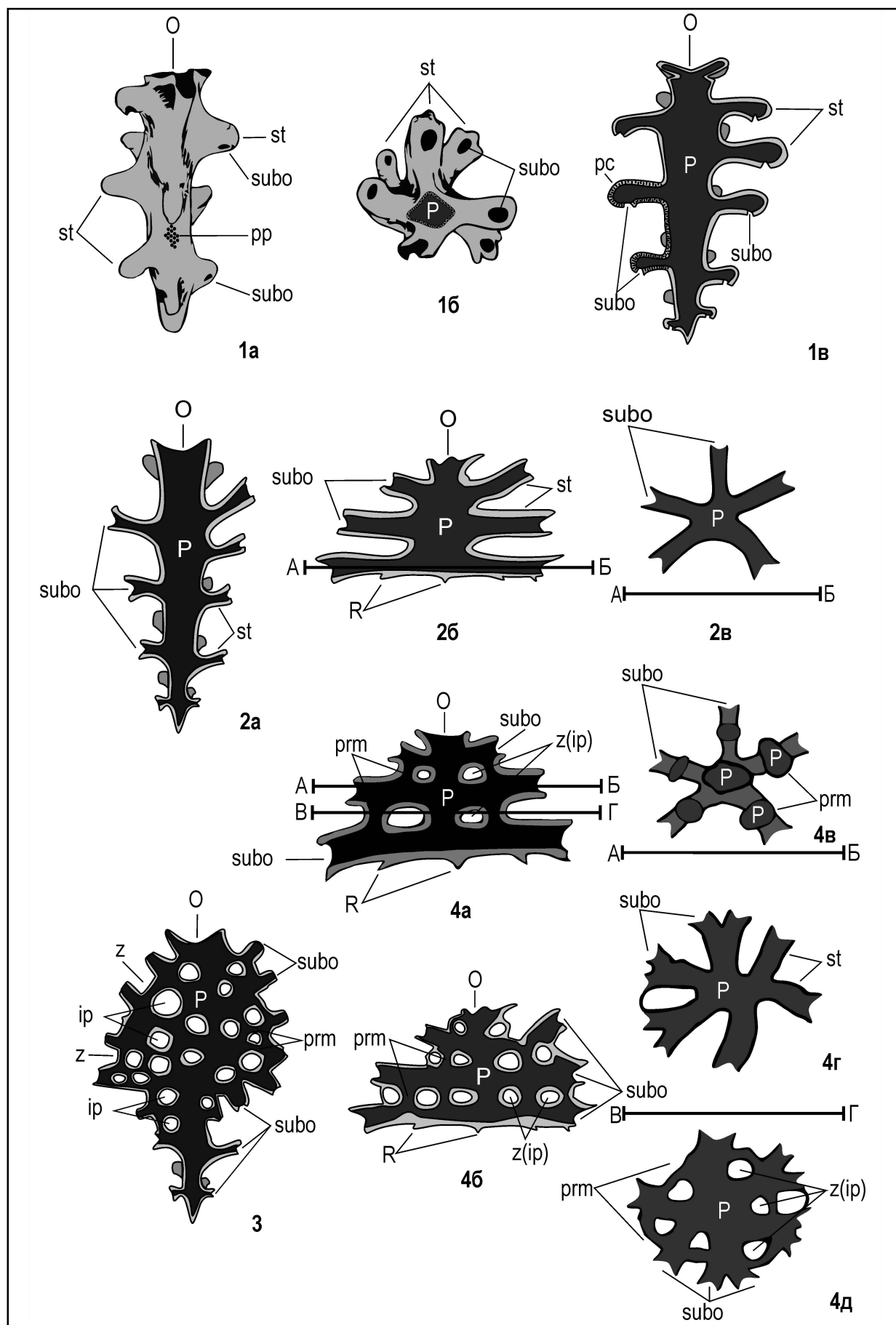


Рис. 10. Геммиформные скелеты

скелетов погибших губок и раковинах двустворчатых моллюсков [Первушов, Очев, Иванов, Янин, 1999]. В основании скелета формировалась площадка прирастания, порой очень значительная по площади, на которой сохранились отпечатки скульптуры раковин (*Inoceramus* sp., *Neitheia* sp., *Ostrea* sp.) или поверхности губок. Некоторые высокие изометричные губки удерживались на поверхности осадка с помощью ризоидных спикул, но следов их крепления на дермальной поверхности стенки не обнаружено.

Часто губки геммиформного строения развиваются в условиях с очень активным гидродинамическим режимом, вследствие этого очертания скелета существенно, до неузнаваемости, искажены [Первушов, 2000]. Скелеты, сформированные в неблагоприятных условиях, резко смещены в одну сторону от их основания и в их структуре потеряна регулярность расположения скелетных элементов: сателлитов и перемишек. Часто расположенные к течению фронтальные сателлиты отличаются очень крупными размерами и хаотичными очертаниями, а элементы тыловой части скелета приобретают угнетенные черты.

Геммиформные губки, известные в составе *Lychniscosa* (*Plocoscyphia*, *Paraplocia*) и *Hexactinosa* (*Eurete*, *Polyscyphia*, *Labyrintholites*), рассматриваются как транситорные по уровню организации. У представителей лихнискос стенка очень тонкая и гладкая (*Plocoscyphia*), а у гексактинос более толстая и шершавая (*Polyscyphia*). Часто это единственное внешнее отличие представителей двух родов, строение скелетов которых почти полностью идентично.

1.4. Лабиринтовые скелеты

Лабиринтовые скелеты (лат. *labyrintheus* – лабиринтовидный) округлых и полусферических очертаний, с горизонтальным и диагональным расположением дихотомизирующих ветвей и соединяющих их перемишек (*Camerospongia*, *Etheridgia*, *Tremabolites*). Поверхность нижних ветвей составляет плоское или конусовидное основание скелета. Лабиринтовая структура скелета насквозь пронизана взаимно сообщающимися участками интерлабиринтового пространства (рис. 11, 12). В структуре тонкой скелетообразующей стенки элементы ирригационной системы и скульптуры обычно не представлены.

Предполагается два направления в морфогенезе губок, с которыми связывается появление лабиринтовых скелетов. Первое направление определяется усложнением морфологии тонкостенных геммиформных скелетов с вторичной парагастральной полостью. Лабиринтовые и геммиформные губки с вторичной полостью имеют много общих черт в построении скелетообразующей стенки, габитусе скелета и его базальной части. Возможно, в строении геммиформных губок происходило смыкание субоскулюмов соседних сателлитов и образование сложной ветвистой парагастральной полости, отдельные участки которой раскрываются во вторичную полость. Второе направление связывается с замыканием стенок ветвей ветвистых и кустистых форм или с ассимиляцией стенок соседних ветвей, с образованием лабиринтового пространства и интерлабиринтовых отверстий.

В строении многих лабиринтовых скелетов выделяется две составляющие: верхняя, обычно закрытая кортикальной мембраной, и нижняя, где явно прослеживаются слагающие скелет ветви. Граница между этими частями скелета визуально отчетливо прослеживается по контуру основания кортикальной мембраны и по строению спикульной решетки выше и ниже этой линии. Верхняя часть скелета, закрытая мембраной до вторичного оскулюма, определена по аналогии с уже рассмотренными морфотипами как «верхний край», характеристика которого значима при описании видов и подродов. Присутствующий в основании некоторых скелетов короткий центральный ризоидообразный вырост может рассматриваться как реликт былого развития ветвей (лопастей).

Верхний край слагает значительную поверхность губки. Положение верхнего края, как и его площадь, изменяется в зависимости от диаметра основания скелета и диаметра вторичного оскулюма. При горизонтальном положении верхнего края он очень широкий, при наклонном и почти вертикальном его расположении обычно узкий. Вариации морфологии скелета и параметров верхнего края лабиринтовых губок аналогичны рассмотренным закономерностям при описании вторично плициформных скелетов (см. рис. 7, 12). Поверхность верхнего края гладкая, ровная или бугорчатая, интерлабиринтовые отверстия или оскулюмы иногда

Рис. 10. Геммиформные скелеты

Фиг. 1–2. Первичные геммиформные губки: фиг. 1. *Balantionella* Schrammen, 1902: 1а – общий вид; 1б – вид снизу; 1в – продольное (вертикальное) сечение; фиг. 2. *Plocoscyphia* Reuss, 1846 [*Exanites*]: 2а – продольное (вертикальное) сечение столональной формы с узким основанием; 2б – продольное (вертикальное) сечение клубневидной формы с широким плоским основанием; 2в – горизонтальное сечение по плоскости сателлитов (АБ).

Фиг. 3–4. Вторичные геммиформные скелеты (*Plocoscyphia* Reuss, 1846 [*Exanites*]): фиг. 3. Продольное (вертикальное) сечение с узким основанием; фиг. 4. Клубневидный скелет с широким субплоским основанием: 4а – формирование первичных вертикальных перемишек и зияний; 4б – формирование многочисленных перемишек и интерлабиринтового пространства; 4в – д – горизонтальные сечения в плоскостях вертикальных перемишек (4в) и дихотомизирующих сателлитов. Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, R – ризоиды, рс – поперечные каналы, рр – прозопоры, ргп – перемишка, subo – субоскулюм, st – сателлит, z (ip) – зияния (интерлабиринтовое пространство). А–Б, В–Г – линии горизонтальных сечений скелета

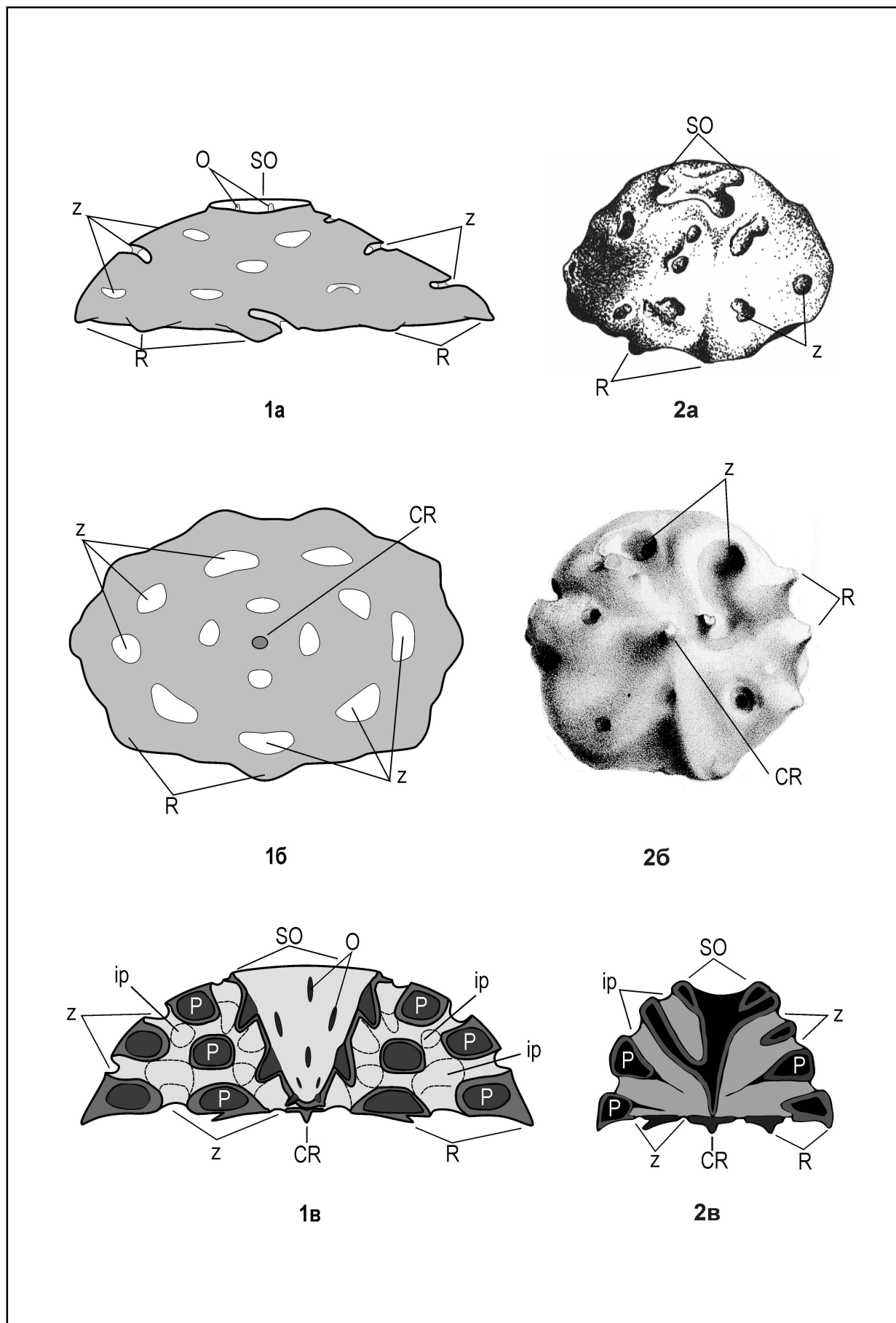


Рис. 11. Скелеты лабиринтового строения (*Etheridgia* Tate, 1865)

подчеркнуты невысокой бровкой. У некоторых *Camerospongiidae* верхний край сплошной полосой закрывает кортикальная мембрана, зияния отсутствуют (см. рис. 12). В этом случае отчетливо выражены вторичный оскулюм (*Camerospongia*) и несколько истинных оскулюмов (*Tremabolites*).

В строении изометричных, без смещений, скелетов и отличающихся хорошей сохранностью отчетливо прослеживается регулярное расположение участков интерлабиринтового пространства и соответственно ветвей и перемычек. В скелетах выделяется один – три горизонтальных уровня расположения интерлабиринтовых отверстий, которые на поверхности верхнего края представлены зияниями. Горизонтальные уровни распространения интерлабиринтовых отверстий прослеживаются при вертикальном (продольном) сечении скелета. В горизонтальных сечениях скелета можно проследить регулярное концентрическое расположение этих же отверстий и перемычек. Регулярное развитие перемычек в горизонтальных и вертикальных плоскостях почти полностью сгладило ведущую роль ветвей в строении скелета. Во многих случаях диаметр перемычек сопоставим с диаметром ветвей, отличаясь промежуточным положением между радиально ориентированными ветвями и меньшей длиной.

В верхней части лабиринтовых губок явственно прослеживаются многочисленные небольшие округлые оскулюмы (*Tremabolites*): один центральный или два вторичных оскулюма (*Camerospongia*, *Etheridgia*). Ветви лабиринтовых губок, в которых располагается парагастральная полость, раскрываются не наружу, а в глубокую конусовидную вторичную полость, которая сообщается с внешней средой через вторичный оскулюм (см. рис. 11). Часто очертания вторичного оскулюма не соответствуют внешнему облику скелета. Но контуры вторичного оскулюма сходны с первичными оскулюмами париформных (круглые и овальные очертания) и плициформных (щелевидные, крестообразные и полилопастные очертания) губок. Иногда контуры оскулюма подчеркиваются бровкой – приподнятой линией соприкосновения поверхности верхнего края и поверхности вторичного парагастра (*Etheridgia*, *Camerospongia*).

Зияния и интерлабиринтовые отверстия обеспечивали переток воды сквозь губку по интерлабиринтовому пространству, слабо регулируя его архитектурой скелета. До некоторой степени поступление водного потока контролировалось размерами и количеством зияний, а также объемом интерлабиринтового пространства. Очертания вторичной полости изменяются в широких пределах: от очень узкой и глубокой (*Etheridgia goldfussi*) до широкой и субплоской (*Etheridgia munsteri*). Значительно варьируют размеры и очертания вторичного оскулюма.

Некоторых представителей *Becksiinae* можно рассматривать как лабиринтовые формы с ложной полостью. Эти бокаловидные скелеты образованы несколькими субвертикально ориентированными первичными ветвями, соединяющимися частыми перемычками и с зияниями. Внутри скелета расположена центральная часть интерлабиринтового пространства – ложная полость. Внешне скелет губки бокаловидный, напоминает габитус париформных губок, но ни субоскулюмы, ни оскулюмы в это пространство не раскрываются, что и позволяет рассматривать эту полость как ложную.

Стержень развит лишь у форм, существовавших в условиях «псевдоабиссали», преимущественного карбонатакопления, которые были больше характерны для Центрально-европейской провинции. У *Camerospongia* [Smith, 1848] лабиринтовый скелет отличается небольшими размерами и расположен на относительно высоком и узком стержне, который переходит в короткие ризоиды.

В верхнемеловых породах на европейской территории России формы со стержнем редки. В основании лабиринтовых скелетов обычно присутствуют радиально-концентрически расположенные сучковидные выросты. Эти ризоиды очень короткие и ориентированы касательно по отношению к нижней поверхности ветвей. Аналогичный способ прикрепления к субстрату известен у многих гексактинеллид (*Myrmecioptychium*, *Etheridgia*, *Becksia*, *Plocoscyphia*). Детальное рассмотрение строения этой системы ризоидов позволило определить концентрические и радиальные ряды ризоидов нескольких порядков. Упорядоченное положение ризоидов достоверно прослеживается у наиболее крупных форм.

Ризоиды первого порядка расположены по периферии основания скелета, на поверхности перегиба ветвей. Эти ризоиды часто одиночные и наиболее крупные за счет их диагональной ориентации наружу увеличивают площадь основания губки. Иногда вокруг основного ризоида находится еще несколько коротких шипов. Возможно, к этим ризоидам крепились пучки ризоидных спикул. Ризоиды второго порядка фиксируются в средней ветви и ориентированы от центра основания к его периферии. Эти обособленные одиночные шипы составляют концентрический ряд, на месте их развития увеличивается высота и ширина несущей ветви. Ризоиды третьего порядка невысокие и короткие, тонкие шипы, расположенные концентрически вокруг центра

Рис. 11. Скелеты лабиринтового строения (*Etheridgia* Tate, 1865)

Фиг. 1. Скелет с широким основанием и круглым вторичным оскулюмом: 1а – вид сбоку; 1б – снизу; 1в – вертикальное сечение скелета.

Фиг. 2. Полусферическая форма с крестообразным вторичным оскулюмом (2а–б, по И. Ф. Синцов, 1872; табл. 9, фиг. 1–2): 2а – общий вид; 2б – вид снизу; 2в – вертикальное сечение скелета. Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, CR – центральный ризоид, R – ризоид, SO – вторичный оскулюм, ip – интерлабиринтовое пространство, z – зияние

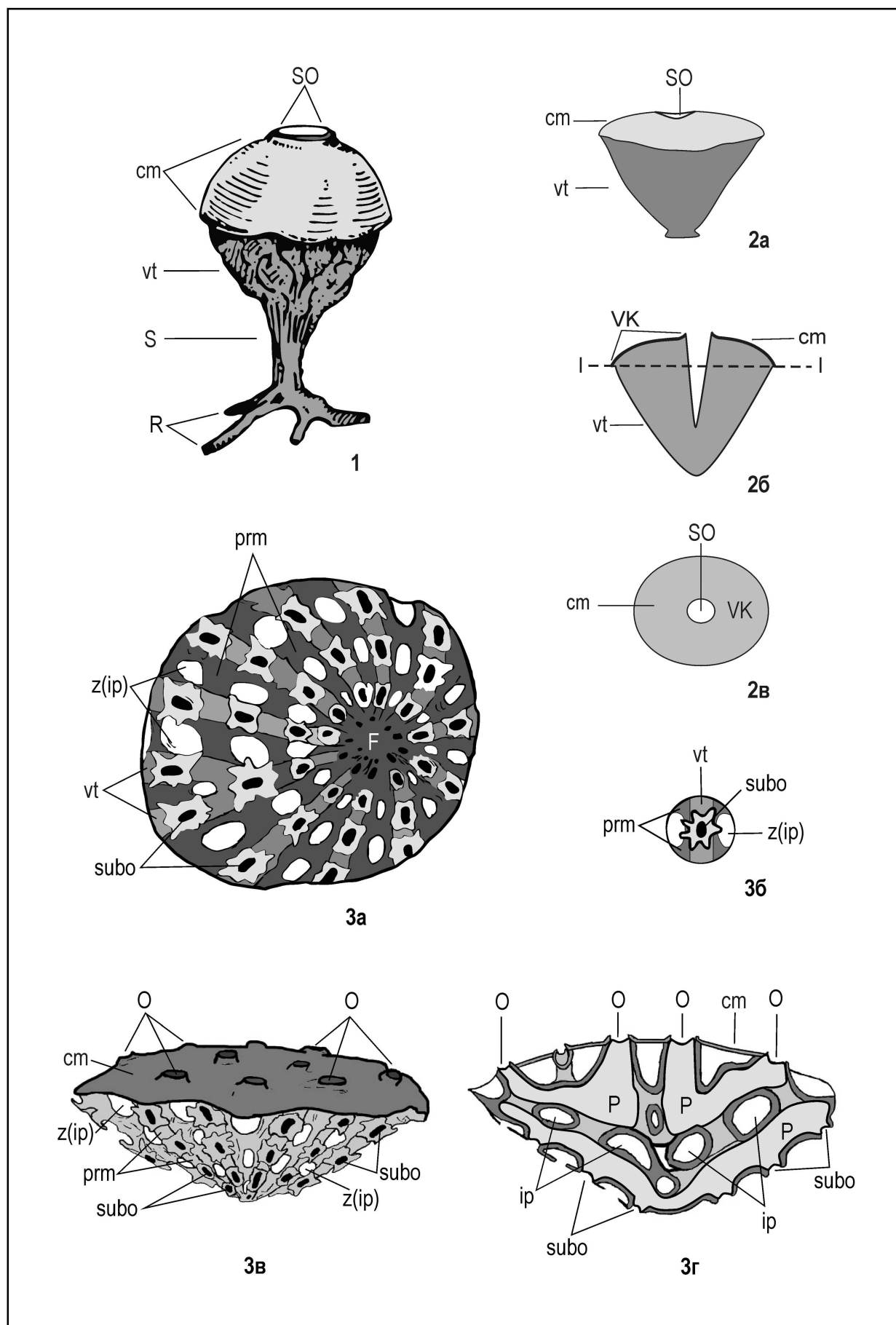


Рис. 12. Скелеты лабиринтового строения (Camerospongiidae)

основания губки. Иногда они образуют едва возвышенную площадку, на которой и расположен короткий центральный шиповидный ризоид четвертого порядка.

Представители губок лабиринтового строения отличаются наиболее эврифаціальным характером распространения. Эти губки известны из зоны седиментации верхней сублиторали (песчаные осадки) и приглубых зон шельфового бассейна (биогенные карбонатные осадки, писчий мел). Размеры скелетов изменяются в значительных пределах, в среднем диаметр скелета достигает 70–100 мм, а высота – 35–50 мм. Лабиринтовые губки адаптировались к обитанию в среде с приливно-отливным, активным турбулентным режимом придонных вод. Этому способствовали лабиринтовое строение скелета, пропускающее водные массы через зияния, и интерлабиринтовое пространство в любом направлении. Губки лабиринтового строения расселились и в условиях минимального ламинарного перетока водных масс, располагаясь на высоком и тонком стержне.

Некоторые лабиринтовые губки рассматриваются как колониальные, в строении которых выделяется парагастральная полость сложных ветвисто-спиральных очертаний, а несколько округло-щелевидных оскулюмов открываются во вторичную полость (*Etheridgia*). Лабиринтовые губки с субоскулюмами (*Tremabolites*) однозначно отнесены к транзитным по уровню организации.

1.5. Фавосиформные скелеты

Фавосиформные скелеты (лат. *favosus* – сотовидно-ячеистый, лат. *forma* – форма, как таксономическая и экологическая единица) отличаются, вероятно, наиболее сложным строением среди гексактинеллид. Скелет образован крупными, протяженными и часто высокими лопастями или ветвями, в верхней части которых при их отвороте раскрывается до трех-пяти иногда и более оскулюмов (рис. 13). Верхняя часть этих скелетов представляет собой сотовидно-ячеистую структуру либо из-за многочисленных округло-полигональных оскулюмов и зияний между ними, либо только зияний. Эта особенность строения губок определила название морфотипа.

Губки фавосиформного строения вне зависимости от того, сложены они исходно лопастями или ветвями, могут быть представлены как париформные и вторично плициформные скелеты, в виде конуса, состоящего из двух частей. Нижняя часть – вертикальная узкая конусовидная, полилопастная – образована более чем пятью лопастями или ветвями. Эта часть скелета обычно очень низкая и порой незаметна в строении скелета. Верхнюю часть скелета составляют субгоризонтально расположенные дихотомизирующие ветви, оскулюмы открываются вверх по простираю ветвей или расположены на маргинальных их участках по периферии дискообразной части губки.

Среди гексактинеллид фавосиформные губки отличаются большими значениями параметров тела. Формы с преобладающим отворотом лопастей достигают в диаметре до 0,5 м и более, известны и высокие формы. Скелетообразующая стенка тонкая (1–3 мм). Скульптура отсутствует (*Cavifavosa*, Becksidae – *Lychniscosa*) или развиты плотно расположенные круглые прозопопы у более толстостенных форм (*Euretidae* – *Hexactinosa*).

Независимое проявление двух тенденций в морфогенезе гексактинеллид привело к выделению колониальных (*Cavifavosa*, Becksidae) и транзитных (*Petrosifavosum*, *Euretidae*) фавосиформных губок.

Одно из направлений рассматривается как последовательное продолжение тенденции к увеличению количества первичных лопастей и к возрастанию площади их отворота. Эти морфологические изменения в строении скелета прослежены среди представителей *Coeloptychiidae* (*Petrosifavosum*, *Cavifavosa*, ?*Discoptycha* – *Lychniscosa*). Параллельные трансформации скелета и его элементов известны на примере изоморфно построенных губок *Euretidae* (*Hexactinosa*). В поперечном сечении верхней части скелета (отворота) заметно лопастное его строение, как и у плициформных губок, но валики обычно разобщены. В продольном (вертикальном) сечении отдельной лопасти прослеживается парагастральная полость, которая в нижней части открывается субоскулюмами, а в верхней – оскулюмами (см. рис. 13). Внутри лопасти есть вертикальные сегменты стенки, спускающиеся от оскулюмов или расположенные между ними, разделяющие лопасть на сообщающиеся камеры и служащие элементами жесткости и лопасти, и скелета в целом. Скелетообразующая стенка вокруг оскулюмов вертикальная или несколько изогнутая, иногда очерчивает два и очень редко три оскулюма. У крупных форм между лопастями формируются перемишки, верхняя поверхность скелета обычно выпуклая. Вторичная полость прослеживается при вогнутой верхней поверхности скелета и его небольших размерах.

Рис. 12. Скелеты лабиринтового строения (*Camerospongiidae*)

Фиг. 1. *Camerospongia fungiformis* (Goldfuss, 1833), общий вид (по К. А. Циттель, 1934; текст рис. 123).

Фиг. 2. *Camerospongia* Orbigny, 1849, общее строение: 2а – вид сбоку; 2б – вертикальное сечение; 2в – сверху.

Фиг. 3. *Tremabolites* Zittel, 1878: 3а – вид снизу; 3б – детальная прорисовка положения и очертаний субоскулюма; 3в – сбоку; 3г – вертикальное сечение. Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, R – ризоид, S – стержень, SO – вторичный оскулюм, VK – верхний край, F – основание скелета, см – кортикальная мембрана, ргм – перемишка, subo – субоскулюм, z (ip) – зияние (интерлабиринтовое пространство), vt – ветви нижней части скелета, 1 – 1 – условная линия нижней части верхнего края (кортикальной мембраны)

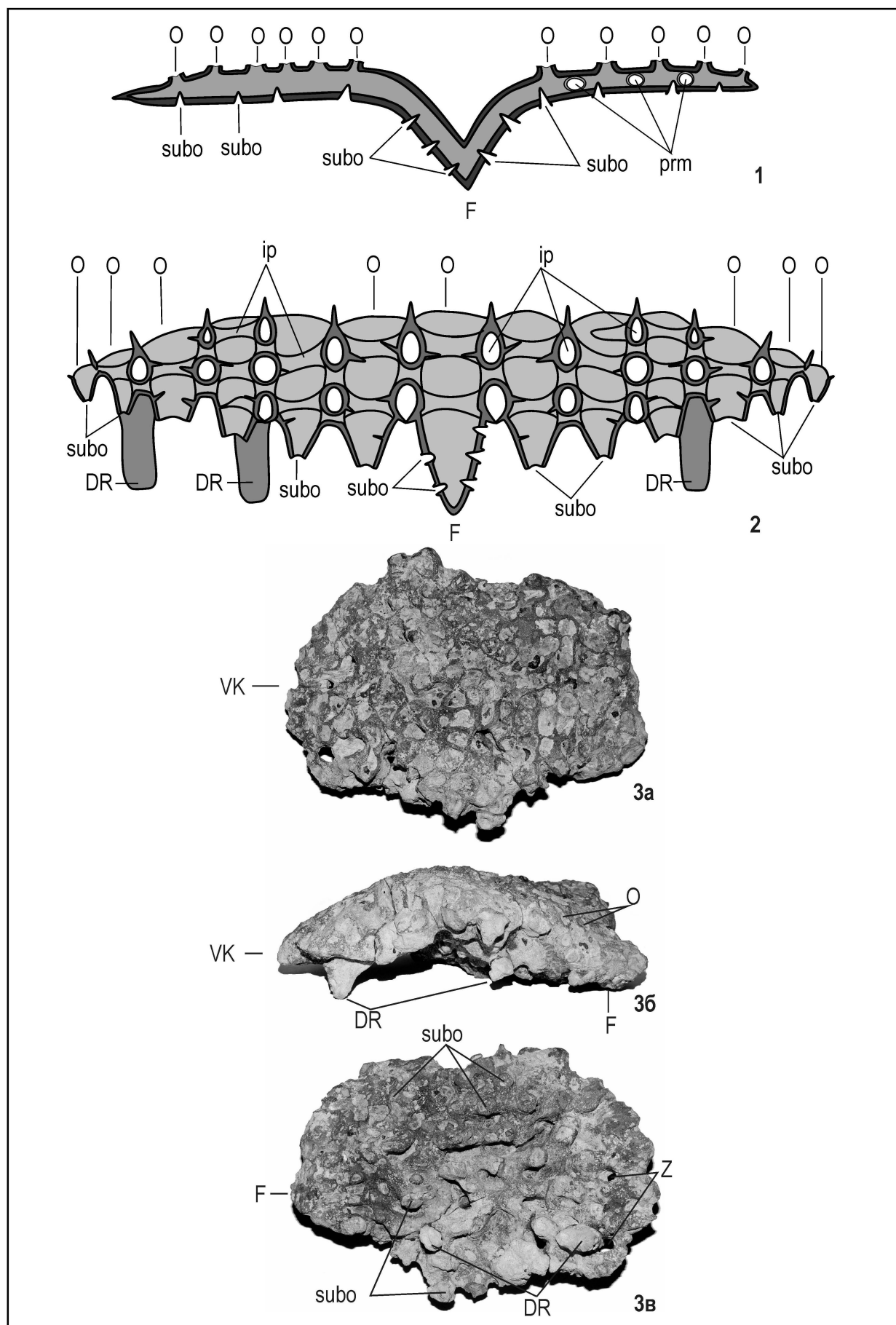


Рис. 13. Фавосиформные скелеты

Другое направление в морфогенезе гексактинеллид, способствовавшее появлению интерлабиринтовых форм, – это увеличение высоты ветвей (сателлитов) и последующее их обособление в структуре губок лабиринтового и геммиформного строения. Проявления этой тенденции отмечены среди представителей семейств Becksidae и Euretidae. В строении полиоскулюмных лабиринтовых скелетов (*Tremabolites*) ветви соединяются перемычками, создающими образ многократного пересечения ветвей (см. рис. 12). При дихотомии первичных ветвей выделяются новые оскулюмы, иногда оконтуренные единой стенкой, как бы в подтверждение их происхождения от одной ветви. Данные формы уже характеризуются фавосиформным строением, но при отсутствии вторичной полости. В строении скелетов возрастает объем интерлабиринтового пространства, и оскулюмы отличаются разнообразными очертаниями и размерами. При отвороте ветвей (рис. 13) в верхней части каждой из них также формируются короткие конусовидные округло-полигональные оскулюмы, разделенные участками интерлабиринтового пространства. По своим очертаниям скелеты с многочисленными оскулюмами во многом сходны со строением фавосиформных скелетов, сформированных на основе плициформных губок.

Фавосиформные скелеты с первичной парагастральной полостью характеризуются небольшими размерами: высота до 50–70 мм и диаметр до 100 мм. Между первичными ветвями расположены многочисленные перемычки, которые у транзиторов губок (*Tremabolites*) слабо прикрыты удлинёнными шипообразными выростами сателлитов. Шипообразные выросты образуют верхний край субоскулюмов, которые расположены на нижней поверхности ветвей (см. рис. 12). Иногда выросты соседних лопастей соединяются между собой, образуя сетку из нерегулярно расположенных отверстий сложных очертаний, маскирующую наличие интерлабиринтовых отверстий и субоскулюмов. Шипы выполняли функции дополнительных ризоидов, расположенных по окружности основания скелета, а также «грубого» фильтра, преграждавшего поступление терригенного материала в интерлабиринтовое пространство.

Скелеты губок *Tremabolites* рассматриваются как пример строения переходных форм. В структуре этих скелетов выделены черты строения лабиринтовых полиоскулюмных форм и фавосиформных губок с первичной полостью. Особенностью строения этих губок является широкое развитие кортикальной мембраны, закрывающей верхнюю поверхность скелета губки между оскулюмами (см. рис. 12). В строении изометричных скелетов *Tremabolites* прослежено регулярное расположение интерлабиринтовых отверстий, зияний и перемычек. Дихотомизирующие по направлению и к центральной части скелета вевты раскрываются над кортикальной мембраной многими округлыми оскулюмами.

У колониальных представителей фавосиформных губок с первичной полостью (Becksidae) зияния хорошо выражены. Структура скелета этих губок усложняется в течение индивидуального развития – дихотомия ветвей приводит к появлению новых перемычек и новых оскулюмов, которые расположены только в апикальной части ветвей, по периферии их отворота. В строении скелета фавосиформных губок с вторичной полостью нижняя, стержнеобразная часть скелета слабо развита, часто редуцирована. Большая часть изученных экземпляров – это крупные фрагменты отворота ветвей, отдельные сектора отворота (Coeloptychiidae, Becksidae, Euretidae). Отворот ветвей достигал значительных размеров и на нижней поверхности образующих его ветвей (лопастей), появлялись выросты, выполнявшие роль дополнительных ризоидов.

Среди губок фавосиформного строения известны представители колониальных (*Cavifavosa*, Becksidae) и транзиторов (*Petrosifavosum*, Euretidae) форм. Они отличаются не только наличием или отсутствием субоскулюмов на поверхностях ветвей (лопастей), но и характером скелетообразующей стенки. У колониальных форм стенка между многочисленными оскулюмами замкнута, образует неширокие валики, подчеркивая очертания каждого оскулюма. В строении транзиторов форм стенка очерчивает один, иногда два и реже три оскулюма, но участки стенки соседних или смежных оскулюмов не соединяются, не образуют валиков (рис. 14).

Губки фавосиформного строения по-разному прикреплялись к субстрату. Крупные губки с вторичной полостью крепились к поверхности осадка с помощью удлинённых ризоидных спикул и располагались на дне под силой тяжести собственного тела (*Cavifavosa*). Многие описываемые губки обитали в условиях относительно спокойного накопления карбонатных осадков, где и захоронены их скелеты. У форм с широким отворотом на нижней его поверхности формировались дополнительные опорные выросты в виде вертикальных ризоидов. Формы с широкой вторичной полостью (некоторые Becksidae) обладали развитой системой коротких шиповидных выростов. Строение подобной системы ризоидов рассмотрено при характеристике лабиринтовых скелетов. Некоторые представители *Lychniscosa* (*Tremabolites*) и *Hexactinosa* (Euretidae) выработали способность к цементации к жестким элементам подвижного субстрата, обрастая фрагменты скелета погибших губок,

Рис. 13. Фавосиформные скелеты

Фиг. 1. Строение простейшего симметричного скелета (*Petrosifavosum*), вертикальное (продольное) сечение.

Фиг. 2. Строение сложного изометричного скелета (*Petrosifavosum*), вертикальное (продольное) сечение.

Фиг. 3. *Petrosifavosum* sp., экз. СГУ № 122/5754 (x0,5): резко асимметричный скелет с субоскулюмами: 3а – вид сверху; 3б – сбоку; 3в – снизу. Озерки, Саратовская обл., сантон. Условные обозначения: О – оскулюм, DR – дополнительный ризоид, F – основание скелета, VK – верхний край, subo – субоскулюм, ip – интерлабиринтовое пространство, rpm – перемычка, z – зияние

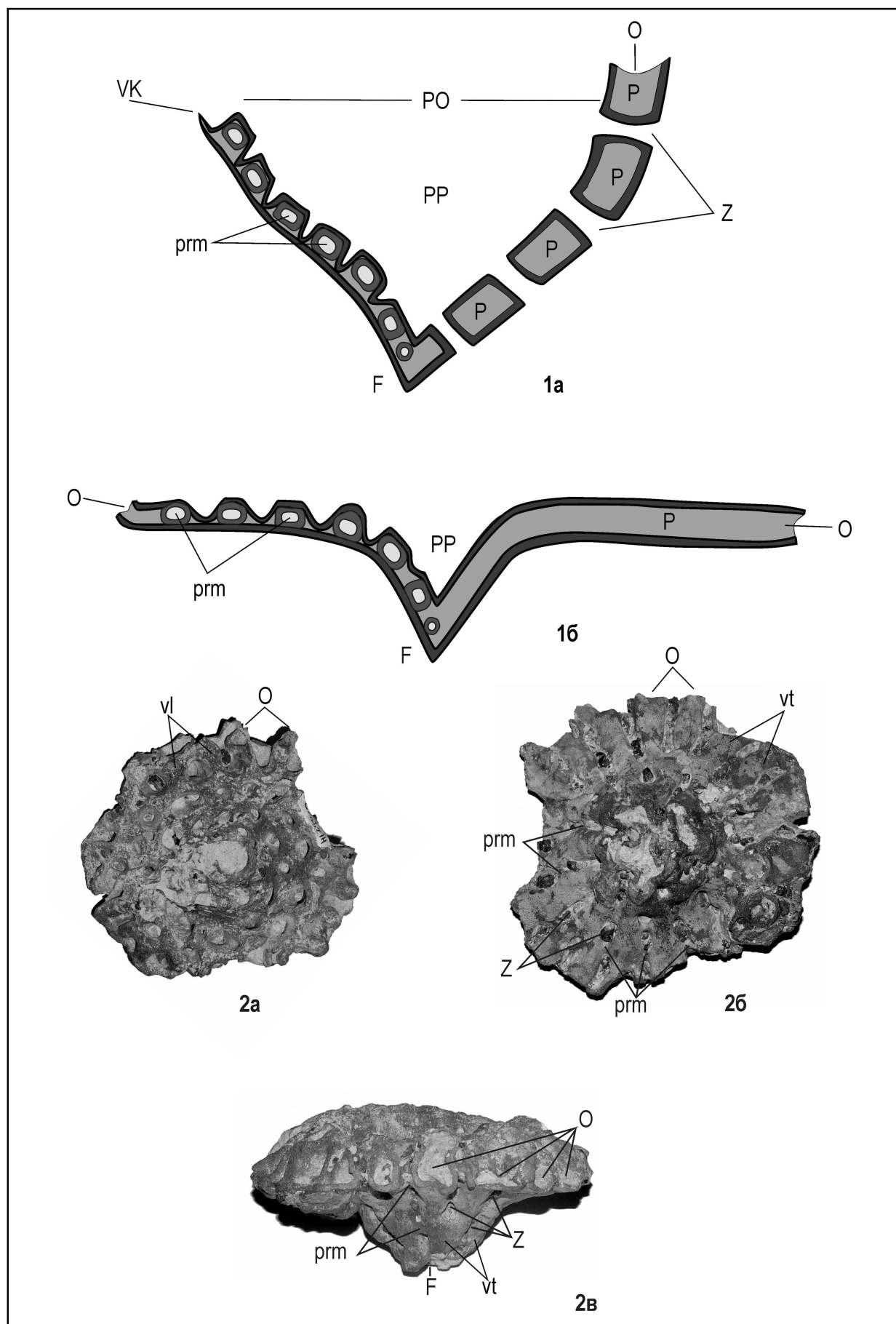


Рис. 14. Фавосиформные скелеты

раковины двустворчатых моллюсков или фосфатную гальку. Это свидетельствует о приспособленности этих губок к обитанию в водной среде с активным турбулентным динамическим режимом. Но очертания выживших в подобных условиях губок изменены до неузнаваемости, особенно когда скелет организма формировался в ограниченном пространстве: в створке устрицы или между скелетами соседних губок.

1.6. Рамосиформное строение скелетов

Рамосиформные скелеты (лат. *ramosus* – ветвистый, лат. *forma* – форма, как таксономическая и экологическая единица) ветвистого и кустистого облика, парагастральная полость расположена внутри дихотомизирующих ветвей и соединяющих их перемычек. В строении скелета выделяется нескольких равнозначных оскулюмов, расположенных у кустистых форм на одном высотном уровне, а у высоких ветвистых форм на разных уровнях. Скелеты образованы преимущественно тонкой (толщина 2–5 мм) стенкой, для которой элементы скульптуры не характерны (*Zittelispongia*) или отличаются плотным и регулярным расположением (*Adramosiscyphia*, *Aphrocallistes*, *Paracracularia*). Скелетообразующая стенка большей толщины (до 12–14 мм) характерна для ранних рамосиформных скелетов (*Paracracularia*).

Появление скелетов рамосиформного строения связывается с несколькими направлениями в морфогенезе гексактинеллид на протяжении средне- и позднемелового времени. Первое направление в развитии гексактинеллид, приведшее к появлению рамосиформных скелетов, – это замыкание верхнего края ангулатных стенок париформных губок (*Craticularia*, *Lepidospongia* (*Flexurispongia*)). Это приводило к перекрытию центральной части оскулюма и формированию по его периферии двух «вторичных» оскулюмов. Подобные изменения в строении первично париформного скелета сохранились в филогенезе некоторых групп гексактинеллид в составе обоих отрядов. Известно несколько вариантов перекрытия оскулюма у форм, отличающихся габитусом бокала, характером смыкания стенок, количеством и расположением «вторичных» оскулюмов.

Другое направление в морфогенезе гексактинеллид, способствовавшее выделению рамосиформных скелетов, – это разделение одного оскулюма на несколько в онтогенезе и в филогенезе тонкостенных париформных (*Leptophragma*) и плициформных (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*) губок. Скелет этих губок билатеральный, парагастральная полость узкая и щелевидная, часто радиально-щелевидная. В онтогенезе этих форм (*Guettardiscyphia bisalata*, *G. alata*) прослежена изоляция удаленных от центра скелета участков щелевидной полости и оскулюма. При обособлении сегментов парагастральной полости формировалось несколько оскулюмов (от двух до пяти), сходных очертаний и размеров. Подобное деление участков оскулюма порой происходило неоднократно (*Guettardiscyphia bisalata*). Невысокие трубообразные обособленные элементы скелета с равнозначными оскулюмами придавали губке кустообразный облик, с центральным конусообразным основанием (рис. 15).

Вполне вероятно, что появление губок рамосиформного строения было обусловлено проявлениями незавершенного продольного деления (*Aphrocallistes*, *Sestrocladia*, *Craticularia*, *Zittelispongia*). На это могут указывать следующие наблюдения.

В составе подсемейств и триб известны представители с одним оскулюмом (*Craticularia*) и полиоскулюмными формами (*Paracracularia*, *Zittelispongia*). Широко распространены губки с двумя оскулюмами, расположенными диагонально по отношению к нижней, исходной стержнеобразной части скелета. Обе ветви с оскулюмами симметрично или асимметрично расположены относительно вертикальной оси скелета. В последующем варианты незавершенного деления реализовывались с одновременным выделением большего количества новых ветвей с оскулюмами – до трех-пяти [Первушов, 2011].

Прослежены сходные тенденции в онтогенезе и филогенезе групп, которые изначально отличались построением морфотипов скелета (*Craticulariidae*, *Leptophragmidae*, *Zittelispongiidae*). Среди губок париформного, полиформного и рамосиформного строения наблюдаются сходные направления в появлении полиоскулюмных или полилопастных форм. Первичный оскулюм одиночной формы на противоположных участках парагастральной полости преобразуется в два, а впоследствии они также распадаются на два более мелких оскулюма. Проявлением некоторой закономерности служит и развитие у всех рассматриваемых форм пятого оскулюма (лопасти, выроста), придающего скелету асимметричные очертания.

В любом случае, первоначальными формами, давшими начало рамосиформным скелетам, считаем субконические губки с двумя равнозначными и противоположно ориентированными оскулюмами (см. рис. 15).

Рис. 14. Фавосиформные скелеты

Фиг. 1. Строение скелета без субоскулюмов (*Becksiidae*, *Coeloptychiidae*) в вертикальном (продольном) сечении ветви и перемычек с зияниями: 1а – конусообразный скелет; 1б – скелет с широким отворотом ветвей.

Фиг. 2. *Cavifavosa* sp., скелет с широким отворотом ветвей; экз. СГУ № 122/5775 (x0,5): симметричный скелет без субоскулюмов: 2а – вид сверху; 2б – сбоку; 2в – снизу. Озерки, Саратовская обл., сантон. Условные обозначения: О – оскулюм, F – основание скелета, P – парагастральная полость, PP – ложная полость, PO – ложный оскулюм, VK – верхний край, prm – перемычка, vl – валик, vt – ветвь, z – зияние

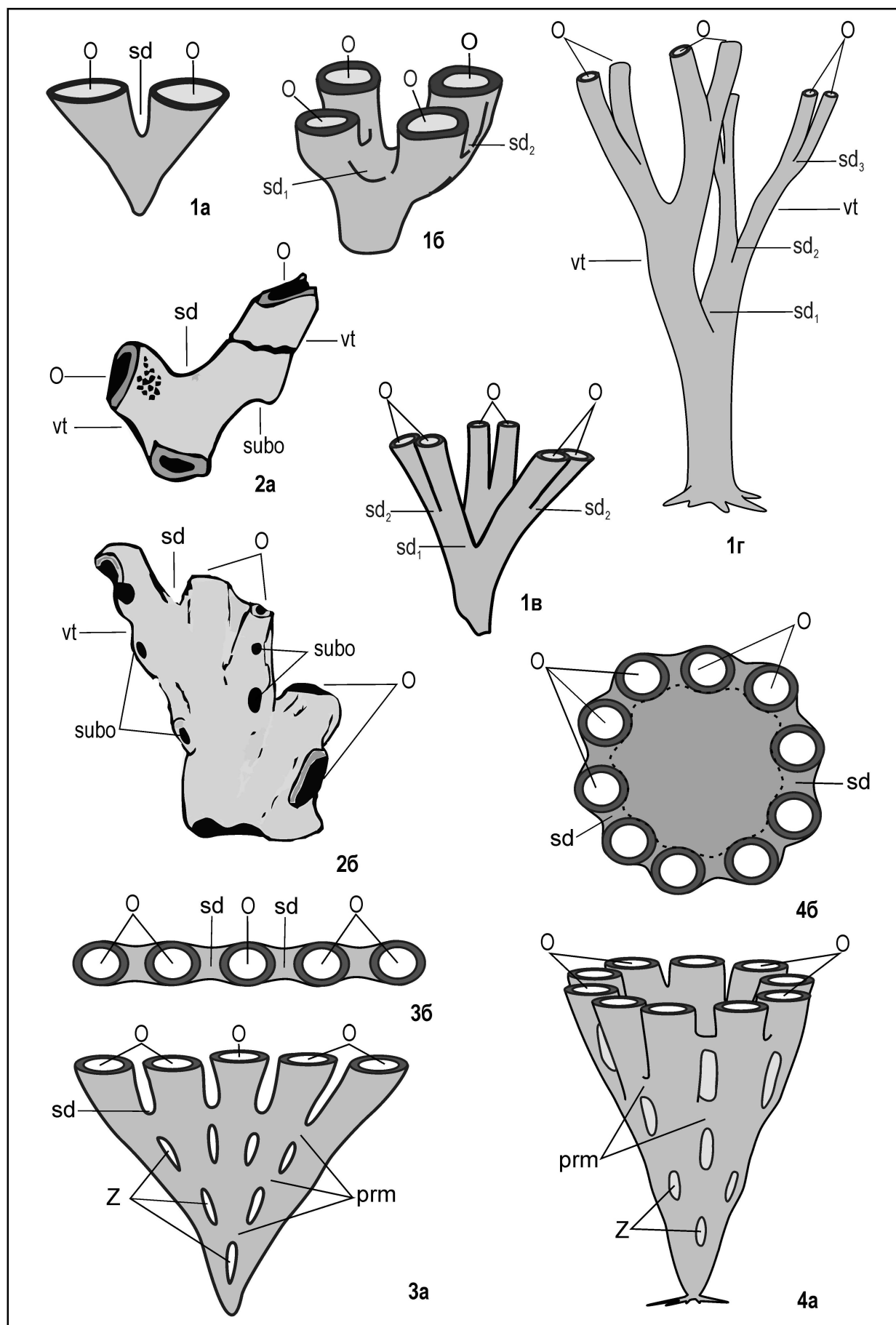


Рис. 15. Рамосиформные скелеты

Подобные формы наиболее часто встречаются во многих группах в составе *Lychniscosa* и *Hexastinosa*, наиболее известен по публикациям вид *Paracraticularia cylindrica*. В расположении трех и более основных ветвей с оскулюмами выявлено два основных варианта: столональное, когда ветви расположены в ряд на общем основании, и равномерное, когда многочисленные ветви расположены на равном расстоянии друг от друга (см. рис. 15).

Иногда седловина между дихотомирующими ветвями характеризуется асимметричным – килевидным строением: поверхность седловины с четко выраженной остроугольной поверхностью (килем), которая часто смещена в одну из ангулатных поверхностей первичной ветви. Возможно, это реликтовое проявление смыкания участков верхнего края скелетообразующей стенки, появившееся у предковых форм. В ископаемом состоянии рамосиформные скелеты представлены в основном фрагментарным материалом. Обычно это участки седловин (междоузлий), следовательно, для определения вертикальной ориентации фрагментов используется термин «апикальные участки ветвей». Апикальные участки ветвей обычно сохраняли результат разделения полости на несколько новых оскулюмов. У некоторых форм, вероятно связанных своим происхождением с плициформными губками, ветви (первичные и/или вторичные) не цилиндрических очертаний, а несколько уплощенные. Поверхность скелетообразующей стенки, расположенная между многократно дихотомирующими ветвями (междоузлиями), определена как седловина.

Скелеты полной сохранности редки, и оценить максимально возможный уровень (порядок) дихотомии ветвей и общее количество оскулюмов невозможно. В строении скелета кустистых форм известно до двух уровней дихотомии ветвей, до пяти и более оскулюмов. Подобные данные для ветвистых форм условны: не менее трех уровней дихотомии и более пяти-семи оскулюмов. Первый уровень дихотомии ветвей – это участок ее разделения на две. В последующем одна из них или обе вновь разделяются на две ветви – это второй уровень дихотомии и т. д. В строении крупного скелета выделяются ветви первого, второго, третьего порядка и т. д. Аналогично прослеживаются уровни дихотомии ветвей, количество которых меньше, чем ветвей, на единицу. Целесообразно ввести понятие о многопорядковости в строении подобных скелетов, когда установленных уровней ветвления больше двух. При формировании скелета в онтогенезе организма соприкосновение вторичных ветвей приводило к ассимиляции участков этих ветвей, а также к появлению перемычек между ними и участков интерлабиринтового пространства.

Редки рамосиформные формы с короткими и недихотомирующими ветвями. В строении скелетов полной сохранности можно определить основную или несущую ветвь, от которой происходило разделение на вторичные ветви более высокого уровня. Часто несущая ветвь короткая и выражена как стержнеобразная часть крупного скелета. При изучении фрагментарного материала за несущую ветвь принимается та, от которой происходит разделение на вторичные ветви. В случаях, когда сохраняется часть скелета в виде дихотомирующих ветвей, можно заметить, что вторичные ветви несколько изогнуты или ориентированы субспирально.

Настоящий стержень у рамосиформных скелетов не обнаружен, основание скелета составляет первичная ветвь конического или цилиндрического облика. Предположительно крепление к субстрату осуществлялось пучками ризоидных спикул или слабой цементацией при образовании небольшой площадки прикрепления. Некоторые формы, вероятно, располагались над осадком под действием силы тяжести собственного тела.

Губки рамосиформного строения мы рассматриваем как колониальные формы. В строении изучаемых скелетов единая парагастральная полость с несколькими равнозначными и обычно закономерно расположенными оскулюмами.

Выделено два подтипа рамосиформных скелетов: ветвистые и кустистые формы, которые рассматриваются как варианты «жизненных форм» прикрепленных эпибентосных фильтраторов. Среди кустистых и ветвистых скелетов по сложности построения скелета выделены первичные и вторичные формы. Первичные, наиболее просто устроенные скелеты отличаются обособленностью дихотомирующих ветвей и отсутствием перемычек. В строении вторичных форм несущие ветви сложно определить вследствие неоднократной их дихотомии и развития многочисленных перемычек, сходных с ветвями по очертаниям, размерам и ориентации.

Для поздних стадий морфогенеза гексактинеллид в позднекампанское – палеоценовое время, характерно конвергентное развитие многих представителей группы с формированием изоморфных полиоскулюмных форм с аналогичными элементами скелета транзитного и колониального уровней организации.

Рис. 15. Рамосиформные скелеты

Фиг. 1. Общий вид простых кустистых и ветвистых форм: 1а – исходный скелет кустистых и древовидных губок; 1б – кустистый скелет, сформированный при повторной дихотомии; 1в – скелет, сформированный при трихотомии и последующей дихотомии; 1г – ветвистый скелет, сформированный при неоднократной равнокачественной дихотомии ветвей.

Фиг. 2. Кустистые формы с субоскулюмами (*Leptophragmidae* Goldfuss, 1833): 2а – простейшая форма с дихотомирующими ветвями и флексурными перегибами; 2б – кустистая форма со многими по-разному ориентированными ветвями (апикальные части ветвей фрагментированы).

Фиг. 3. Сложный кустистый планиформный скелет: 3а – вид сверху; 3б – общий вид.

Фиг. 4. Сложный кустистый конический скелет: 4а – вид сверху; 4б – общий вид. Условные обозначения: О – оскулюм, sd₁₋₃ – седловина (междоузлие), первичная и вторичная, subo – субоскулюм, prm – перемычка, vt – ветвь, z – зияние

Ветвистые формы скелета (см. рис. 15) характеризуются многопорядковой неравномерной дихотомией по всей высоте несущих ветвей с парагастральной полостью. Дихотомия ветвей происходила в одной плоскости или в общем направлении, вторичные ветви ориентированы касательно и субпараллельно относительно первичной ветви. Нижняя стержнеобразная часть высокая, часто первый уровень дихотомии отвечает появлению только двух ветвей. Скелет относительно высокий при небольшом диаметре ветвей, который не изменяется на всем их протяжении (*Ramosiscyphia*, *Paracraticularia*, *Zittellispongia*). Равнозначные оскулюмы расположены на разных уровнях несущих ветвей и обычно ориентированы в разные стороны. Поверхность верхнего края часто наклонная. Скелетообразующая стенка очень тонкая (1–5 мм), что заметно при сравнении с высотой и диаметром скелета. Губки с ветвистым скелетом приспособлены к обитанию в условиях с минимальным перетоком водных масс. Увеличение высоты скелета сопряжено с уменьшением диаметра ветвей как элементов парагастральной полости. Соотношение большой высоты скелета и очень тонкой скелетообразующей стенки предопределило крайне редкое нахождение в ископаемом состоянии крупных скелетов в полной сохранности.

Кустистые формы скелета (см. рис. 15) характеризуются изначальной многопорядковой дихотомией ветвей скелета, обычно не более двух уровней, непосредственно у основания скелета. В некоторых случаях разделение полости происходит на некоторой высоте от субстрата, чуть выше стержня или стержнеобразной части скелета. Скелет небольшой высоты и сопоставимым диаметром верхней его части, при небольших размерах отдельных ветвей. В отличие от ветвистых форм дихотомия ветвей происходит обычно равномерно, синхронно на разных ветвях – на одном высотном уровне. Поверхность верхнего края равновысокая и горизонтальная. Появление вторичных ветвей у некоторых форм сопровождается флексурообразными изгибами, что увеличивает диаметр губки (*Diplopleura* – *Lychniscosa*; *Ramosiscyphia*, *Paracraticularia* – *Hexactinosa*), а появляющиеся ветви преимущественно направлены вверх, параллельно нижней части скелета. При многопорядковой дихотомии ветвей, что отмечается в верхней части скелета, вторичные ветви ориентированы в разных направлениях, некоторые из них могут пересекаться или соприкасаться (*Ramosiscyphia*).

Проведенные исследования морфологии гексактинеллид позволяют отметить, что среди мезозойских и кайнозойских гексактинеллид формообразование, конечно, как на уровне вида и рода в составе отряда *Dyctionina*. Если расположить в виде большой матрицы разделы представленных морфотипов, а в их составе известные вариации скелета вплоть до уровня вида (габитус скелета), то получится спектр морфологического разнообразия (гомологического сходства) гексактинеллид. Дополнительную информацию здесь представит возраст форм, указанных в этой матрице. Разботка сегмента этой матрицы основана на париформных губках семейства *Ventriculitidae* [Первушов, 1998а, б]. При общем анализе гипотетичной матрицы, которую реально составить для отдельных морфотипов или семейств, можно высказать следующие наблюдения.

Наиболее ранние представители родов и семейств отличались относительно толстостенным, массивным (низким и широким) и изометричным (радиально-симметричным) скелетом. На протяжении средне- и позднемелового времени в строении скелетов заметно изменяется соотношение толщины и высоты (протяженности) стенки и сопряженных параметров элементов скелета. Более поздние формы характеризуются значительно меньшей толщиной скелетообразующей стенки и большей ее высотой (протяженностью), иногда и большим диаметром скелета. В строении поздних форм гексактинеллид все чаще прослеживаются тенденции к появлению спирально ориентированных элементов скелета: сателлитов, лопастей и скульптуры.

Выделенные морфотипы и вариации скелетных форм практически полностью повторяются в составе обоих отрядов *Lychniscosa* и *Hexactinosa*. Иными словами, в морфогенезе представителей отряда *Dyctionina* отчетливо прослеживаются два основных параллельных направления, и строение этих губок принципиально отличается лишь строением спикул. Среди наиболее поздних форм все больше доминируют разные по организации полиоскулюмные губки, в частности колониальные (*Paracraticularia*, *Zittellispongia*, *Leprophragmidae*). В строении скелета представителей группы таксономического ранга «вид», «род» и «семейство» реализуется лишь некоторая часть известного спектра форм, возможных для конкретного морфотипа. Прослеживаются тенденции независимого сходства (проявления параллелизма и конвергенции) на разных этапах филогенетического развития *Dyctionina*. Ограниченность формообразования косвенно подтверждается широким распространением среди всех губок проявлений частного и полного изоморфизма.

Определение исходного морфотипа важно при установлении систематического положения рассматриваемых форм. Характеристика морфотипа или подтипа (первичные и вторичные морфотипы) является значимой при установлении и описании трибы и подсемейства. Установленная относительная ограниченность формообразования среди ископаемых скелетных гексактинеллид, выраженная, в частности, в конечном наборе морфотипов, способствует разработке принципов систематизации представителей *Dyctionina*. Можно предположить, что морфологическое разнообразие, таксономический состав юрских и меловых гексактинеллид значительно превосходят представления о кайнозойских формах, в том числе и о современных. Это объясняется кризисным этапом в филогенезе гексактинеллид, последовавшим вслед за завершением позднемезозойской эвстазии.

2. ПРЕДПОСЫЛКИ ПРОЯВЛЕНИЯ МОДУЛЯРНОСТИ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД

Выделение модульных форм среди гексактинеллид можно связать с проявлениями репродуктивных качеств этих губок и некоторыми особенностями их строения, которые так или иначе реализовывались в морфогенезе позднемеловых форм. На основе фоссильного материала установлен ряд закономерностей почкования, формирования почкообразных выростов и предположены существовавшие варианты деления гексактинеллид. Особое положение гексактинеллид среди всех современных порифер на основании специфической анатомии этих губок выясняется лишь в последние десятилетия. Но и ископаемые скелетные формы губок известковых спиккулярных форм и демоспонгий свидетельствуют об обособленном развитии гексактинеллид. До некоторой степени «особый путь» развития шестилучевых губок подтверждается инверсией ареалов основных групп губок на рубеже позднего мела – палеоцена. Вытеснение гексактинеллид в прохладные более глубоководные интервалы океанов сопровождалось значительным вымиранием, а относительно более прогретые воды верхней сублиторали заняли известковые губки и демоспонгии. Последние к тому же успешно освоили и пресные воды.

На протяжении средне- и позднемелового времени гексактинеллиды испытали широкое площадное распространение, сопряженное со стадийной радиацией форм, некоторые из них пережили последующее смещение ареалов и изменение режима питания. Одним из трендов в морфогенезе гексактинеллид, отражающим адаптацию губок к иным, более глубоководным интервалам бассейнов, рассматривается появление модульных форм. В общем виде в составе спонгиофаун место толстостенных низкорослых губок с развитой ирригационной системой постепенно заняли тонкостенные высокие формы с многими ветвями и оскулюмами. Меандрирующие, многократно дихотомирующие и соединяющиеся между собой ветви настоящих колоний, по сути, заменили собой систему поперечных и продольных каналов, характерную для толсто- и среднестенных губок. Губки транзитного и колониального уровней преобладали в составе губковых сообществ в кампанское – маастрихтское время.

2.1. Особенности строения позднемеловых гексактинеллид

Гексактинеллиды, вероятно, – наиболее специализированная группа позднемеловой спонгиофауны. В строении скелетов гексактинеллид прослеживаются дифференцированные разновидности спиккулярной решетки, образованные специализированными зонами единого слоевища. Дифференциация спиккулярной решетки выражается в очертаниях спиккулярной клетки (кубической, призматической и т. п.) и в вариативности их размеров. Призматическая спиккулярная интерканальная решетка формирует ризоиды и стержень, а кубическая образует собственно скелет губки (бокал, лопасти или ветви). Канальная спиккулярная решетка порой формирует и подчеркивает очертания поперечных каналов (апо- и прозохет). Плотная спиккулярная решетка образует разного рода кортикальные слои, перекрывающие верхний край стенки или верхние сегменты всего скелета. Паренхимальная спиккулярная решетка отличается более рыхлым и неупорядоченным строением, но редко достоверно прослеживается в структуре ископаемых форм. Не менее сложно и дифференцированно устроена ирригационная система этих губок, представленная продольными и поперечными каналами, элементами парагастральной и дермальной скульптуры. У многих гексактинеллид наиболее морфологически подвижными элементами, взаимосвязанно видоизменявшимися в морфогенезе группы, являлись толщина стенки и элементы скульптуры.

В отличие от демоспонгий каждый вид гексактинеллид с устойчивым типичным габитусом скелета полноценно развивался в пределах биотопа с определенными характеристиками абиотической среды. В пределах бывших пологих склонов верхней сублиторали можно наметить зональность группировок губок на уровне вида и рода, которая соответствует батиметрическим интервалам бассейна [Termier, Termier, 1950–1952, 1981, 1985]. Такого рода зональное расселение губкового сообщества существовало в раннесантонское время на юго-востоке саратоской отмели. Здесь низкорослые лабиринтовые (*Etheridgia*) и толстостенные париформные (*Cephalites*) губки с широким основанием и развитой системой радиальных ризоид обитали

в условиях активных стонно-нагонных течений. Высокие тонкостенные и с развитым стержнем формы (*Napaeana*, *Lepidospongia*, *Sporadoscina*, *Coeloptychium*) образовывали поселения в пределах возвышенностей более низких интервалов сублиторали. Очень тонкостенные и ветвистые гексактинеллиды (*Leptophragmidae*, *Zittelispongia*) заселяли приглубые интервалы сублиторали со слабым проявлением ламинарных течений. Представители *Ventriculites*, *Etheridgia* и *Guettardiscyphia* удачно выбрали экологические ниши на протяжении сеномана – маастрихта, сохраняя характеристики вида.

Резкие эпизодические изменения абиотических условий обуславливали изменение морфологии растущего организма и появление тех или иных вынужденных новообразований. Прижизненные изменения в строении скелета часто связываются с изменениями динамического режима придонных вод и темпа седиментации, которые обычно не приводили к летальному исходу на ранних стадиях онтогенеза губки. Многочисленные примеры формирования дополнительных выростов, опорных или ризоидных, в строении скелетов губок, выживших после штормовых процессов и сильно изменивших свой первоначальный облик. Редко отмечаются признаки искажения скелета, обусловленные, по-видимому, притеснением соседних организмов и вымыванием осадка из-под основания губок. Адаптация к постепенному доминированию иных условий водной среды способствовала выработке разных видоизменений скелетообразующей стенки: формированию резко асимметричных и развернутых листообразных форм, кустистых и ветвистых скелетов.

Высокие адаптационные возможности гексактинеллид во многом предопределены целостным построением их тела из синцития, «сети соединенных друг с другом плоскостей и трубчатых тяжей, содержащих тысячи ядер, неспособных к делению» [Ересковский, Вишняков, 2015, с. 40]. Наблюдения по проявлениям частичной и полной регенерации позднемеловых гексактинеллид подтверждают выводы исследователей современных представителей спонгиозауны [Ересковский, 2003, 2005] об «индифферентности» скелетообразующих клеток синцитиальной ткани гексактинеллид и об их способности к изменению морфофункционального предназначения – реаранжировке (ремоделлингу). Другими словами, при изменении прижизненного положения организма или его искажении от нижней дермальной поверхности стенки могли формироваться ризоиды, а на верхней ее части – новый сегмент скелетообразующей стенки.

Особую роль в формировании новообразований и при регенерации организма играли активные точки роста губок. Это участки сосредоточения наиболее молодых и функционально активных клеток организма, обычно приуроченные к наружным апикальным участкам скелета. С активными точками роста часто связаны и зоны почкообразования в строении дефинитивных форм. В случаях прижизненного повреждения скелета губки функции активных точек роста выполняли участки организма, оказавшиеся приуроченными к апикальным его участкам, возвышавшимся над поверхностью осадка. Примеры регенерации позднемеловых гексактинеллид свидетельствуют, о том, что возрождение организма с большей вероятностью происходило от фрагментов верхнего края стенки, к которым и были приурочены точки активного роста губки до катаклизма. В строении демоспонгий молодые участки организма также были приурочены к апикальным участкам скелета, которые активно поедались хищными формами губок.

Наиболее приспособлены к видоизменениям губки с тонкой скелетообразующей стенкой и значительной плотностью расположения элементов иригационной системы и скульптуры. В строении тонкостенных лопастевидных форм разного рода новообразования чаще приурочены к узким (ангулатным) секторам стенки.

В архитектонике спиккулярного скелета гексактинеллид, высших грибов и древесных растений просматриваются сходные морфологические элементы. Некоторые закономерности в морфогенезе гексактинеллид соотносятся с известными типовыми построениями высших древесных растений. Это относится и к тенденциям формирования морфотипов жизненных форм растений и гексактинеллид (кустистые, ветвистые и т. д.), их модулярности (автономии, колонии), проявлениям регенерации, расположению активных точек роста и крепления к субстрату (радиальные ризоиды). Вероятно, в основе подобия морфотипов лежит слабая дифференциация каркасообразующих элементов, клеток и губок, а также древесных растений.

«Индифферентность» скелетообразующих клеток синцития и их способность к изменению морфофункционального предназначения – реаранжировке [Ересковский, 2003, 2005] – предопределили способность гексактинеллид к регенерации и к формированию дополнительных элементов при искаженном положении скелета и при изменившихся условиях водной среды. Среди прижизненных искажений морфологии губок установлены пережимы, смещения стенки, искажения положения скелета или секторов его стенки, проявления регенерации [Первушов, 2000, 2011].

Регенерационные возможности позднемеловых гексактинеллид. Наблюдения по скелетным формам позднемеловых гексактинеллид свидетельствуют о высоких регенерационных способностях представителей низших многоклеточных, которые обусловлены низкой дифференциацией клеток и их способностью к изменению функциональной специализации в структуре организма (приложение, фототабл. 1–11). Потенциальные предпосылки к выживанию особи при значительном и резком изменении параметров водной среды (динамики и температуры, характера субстрата и наличия питательной взвеси) способствовали появлению функционально обусловленных скелетных новообразований. Регенерация – яркое и внешне впечатляющее проявление способностей гексактинеллид к возрождению. Габитус этих губок геометрически правильных очертаний, его вариативность на уровне вида не столь значительна, как у демоспонгий [Ulbrich, 1974]. Это позволяет

проследить отклонения и прижизненные нарушения в формировании скелета, в частности, рассматриваемые как результат регенерации.

Проявления регенерации во многом обусловлены способностью клеток, продуцирующих кремний, формирующих скелетообразующие элементы – спикулы, к трансформации, реанжировке выполняемых ими функций при падении или искажении положения организма на поверхности субстрата при изменении значений параметров водной среды. Возможность регенерации обусловлена реализацией активных точек роста организма на любых участках поврежденного скелета, оказавшихся в результате коллизий наиболее приподнятыми над поверхностью осадка. Среди гексактинеллид отмечены явления частичной и полной регенерации.

Частичная регенерация выражается в повторном формировании скелета в нормальном вертикальном положении от сохранившегося сегмента верхнего края стенки или от поврежденной губки, находившейся в наиболее приподнятом положении над субстратом (приложение, см. фототабл. 1, 2, 6–11). Многократное усиление течений не раз опрокидывало губку в горизонтальное положение на поверхность осадка, но и восстановление облика губки также происходило неоднократно (приложение, см. фототабл. 1). В результате подобных коллизий скелет губки приобретал необычные очертания из-за нескольких флексурных перегибов в разных плоскостях, с несколькими оскулюмами. Частичная регенерация скелета – распространенное явление среди сантонских *Napaeana*, *Lepidospongia*, *Sororistirps*, *Ventriculites*, *Plocoscyphia*, *Eurete* и *Guettardiscyphia*.

У париформных губок формирование нового скелета особи происходило лишь с одной стороны оскулюма первичного скелета. Вновь растущая особь сохраняла вертикальную ориентацию оси скелета с парагастральной полостью и оскулюмом, а первичная часть скелета располагалась субгоризонтально. В структуре многократно частично возрождавшейся губки можно проследить до трех оскулюмов *Sororistirps* (приложение, см. фототабл. 1), но парагастральные полости между собой не сообщаются. Поздние по стадиям формирования сегменты скелета отличаются большими значениями диаметра бокала и оскулюма. Поскольку процессы, приводившие к срыву губок от субстрата, переворачиванию их скелета и даже фрагментации, происходили на разных стадиях онтогенеза, то морфологическая выраженность подобных искажений различна.

Поскольку течение срывало с поверхности дна обычно ювенильные особи, невысокие и легкие, еще слабо прикрепившиеся к субстрату, то результат частичной регенерации достоверно прослеживается лишь в аншлифах (приложение, см. фототабл. 2, фиг. 2). Это обусловлено тем, что мелкорослый скелет ювенильной стадии развития организма превращался в основание более крупного скелета взрослой стадии губки, на фоне которого нижняя часть скелета часто неразличима.

Проявления полной регенерации (реституции) известны в двух вариантах. Первый – это повторное формирование скелета особи из фрагмента стенки разрушенной первичной формы (приложение, фототабл. 2, фиг. 1; фототабл. 3). Примеры полной регенерации с сохранением признаков видовой принадлежности известны среди сантонских париформных (*Sororistirps*) и первичных плициформных (*Guettardiscyphia*) губок. Регенерация организма происходила от участков верхнего края стенки разрушенного скелета, что особенно заметно по строению лопастей *Guettardiscyphia* (приложение, см. фототабл. 3). Верхний край стенки – это наиболее «молодые» и высокие элементы организма, что предопределяет приуроченность к этим участкам активных точек роста даже при фрагментации стенки и ее удачном расположении на поверхности осадка.

Второй вариант – возрождение губки при ее переворачивании вниз оскулюмом и ризоидами вверх. Отрыв прикрепленных губок от поверхности осадка происходил часто во время штормовых явлений, но примеры полной регенерации немногочисленны. Когда губка оказывалась перевернутой основанием вверх, по истечении некоторого времени из основания ризоид произрастал нормально ориентированный новый скелет, вернее, новая его часть. В итоге единый дефинитивный организм напоминает «ваньку – встаньку», где нижнюю его часть составляет «первичный», а верхнюю половину – «вторичный» скелет губки. Примеры полной регенерации известны среди низкорослых толстостенных *Cephalites* (*Cephalites*) и *C.* (*Orthodiscus*), которые обитали в пределах песчаной верхней сублиторали, в условиях активной, спорадически турбулентной гидродинамики (приложение, см. фототабл. 5). Полная регенерация известна и среди тонкостенных транзитных колоний *Tremabolites* (приложение, см. фототабл. 4). Интересен экземпляр губки *Cephalites* (*Cephalites*), состоящий из трех «половинок», две из которых – составные части первичного скелета, а третья «половинка» – вновь образованный его элемент (приложение, см. фототабл. 5, фиг. 2, 3). Предполагается, что губка была сорвана с места прикрепления, подброшена и расколота на половинки. Но эти половинки не были полностью разделены и разобщены. В последующем от поверхности одной из половинок скелета сформировалась «недостающая» – очередная – половина губки, что способствовало восстановлению ее облика с парагастральной полостью и оскулюмом. Таким образом, единый скелет взрослой губки оказался образован из трех «половинок».

Штормовые процессы, особенно в пределах верхней сублиторали, где в сеноманское – сантонское время были спорадически распространены поселения губок, приводили к гибели и разрушению скелета этих животных. Часто тонкостенные ветвистые и лабиринтовые формы распадалась на мелкие осколки, размер которых составлял менее 10% от первоначальных значений параметров скелета. Сочетание ряда условий способствовало возрождению организма из небольшого фрагмента предшествующего скелета с сохранением его габитуса. Среди этих факторов отметим следующие: непродолжительность явлений турбулентного характера, вследствие чего фрагменты скелетов не превращались в гальку, и сохранение жизнеспособности губки. Для

возрождения организма благоприятно приподнятое над поверхностью субстрата положение сохранившихся фрагментов губки или верхнего края стенки, которые омывались придонными течениями.

Регенерация губок оказывалась возможной даже от основания скелета с ризоидами, при перевернутом его положении. Участки первичного, опрокинутого скелета, также должны были оказаться наиболее приподнятыми над уровнем иловых вод его элементами. Выступающее над поверхностью осадка положение элементов скелета (верхнего края стенки) обеспечивало возможность проявления здесь новых точек активного роста. Воздействие перетока придонных вод с растворенным кислородом и привнесом пищевых частиц способствовало реализации произрастания губки из этих точек роста.

Пережимы выражены дермальной поверхностью скелета и часто проявлены лишь с одной стороны скелета (секторальные), реже – по всей его окружности (концентрические). В строении многих губок линии пережимов неизвестны или отмечаются единичные их проявления. Многократные пережимы по всей высоте скелета известны у многих губок: *Ventriculites*, *Sororistirps*, *Cephalites* (*Cephalites*), *C.* (*Orthodiscus*), *Napaeana*, *Paracracularia* и *Guettardiscyphia*. Пережимы, как и другие нарушения нормального строения скелета (смещения), могут рассматриваться как характерные черты форм на уровне вида (*Sororistirps tubiforme*, *Orthodiscus poculum*; кампан) и даже рода (*Sporadoscinia*, ранний сантон). Подобные «привычные» деформации в строении губок свидетельствуют об их обитании в относительно глубоководных интервалах, где отражались результаты штормовых явлений. Пережимы свойственны структуре скелетов представителей поздних стадий морфогенеза ряда групп гексактинеллид [Первушов, 1998а, 2000].

Линии пережимов выражены в морфологии дермальной поверхности в виде едва заметного уменьшения внешнего диаметра бокала. Редко по линии пережима прослеживается секторальный резкий сдвиг стенки на несколько миллиметров к центру скелета. Пологие пережимы придают высоким субконическим скелетам волнообразный облик (позднеюрские *Sphenaulax* [Герасимов, 1960, 1969], сантонские *Sporadoscinia*, *Guettardiscyphia*). Плавные линии пережимов свойственны позднемеловым демоспонгиям с высоким тонким стержнем, обитавшим в относительно глубоководных условиях [Ulbrich, 1974]. Резкие, глубокие пережимы обычно единичны в строении скелета, заметно искажают его облик. В строении толстостенных форм к линиям пережимов приурочены уровни дихотомии дермальных ребер и короткие дополнительные ризоиды (*Cephalites* (*Orthodiscus*)). К уровням пережимов приурочено также развитие выростов, выполнявших функции дополнительных опорных элементов, оснований пучков ризоидных спикул (*Orthodiscus poculum*, *Guettardiscyphia*). Обычно небольшие выросты приурочены и к участкам смещения стенки париформных губок.

Формирование пережимов обусловлено кратковременным прекращением роста организма в результате непродолжительного изменения гидродинамического режима. Проявление концентрических плавных пережимов связывается с влиянием волнения придонного слоя воды в относительно глубоководных зонах сублиторали, где волнение отражало происходившие на водной поверхности и на мелководье штормовые процессы. Появление резких и глубоких линий пережимов связывается с более очевидным влиянием штормовых явлений на губок, обитавших в мелководных условиях. В этом случае происходило не только прекращение роста организма, но и частичное разрушение поверхности верхнего края, от которого впоследствии вновь произрастала губка (*Cephalites* (*Cephalites*), *C.* (*Orthodiscus*)). Плавные концентрические пережимы в структуре средне- и тонкостенных форм могли возникать при замедлении роста губки в моменты застойной седиментации, при отсутствии придонных перемещений водных масс.

Смещение одного сектора стенки – явление достаточно распространенное среди сантонских и кампанских средне- и тонкостенных париформных скелетов относительно взрослых губок. Смещение сектора стенки – это деформация строения скелета за счет ее перегиба к центральной части губки и частичного перекрытия оскулюма. Из-за этого резкого, извращенного положения стенка частично или почти полностью перекрывала парагастральную полость и оскулюм (*Lepidospongia*, *Napaeana*, *Zittelispongia* и *Paracracularia*). На линии излома или смещения стенки, на ее наружной поверхности, заметны мелкие бугорки. Это основания пучков ризоидных спикул или редуцированные ризоиды, свидетельствующие об изменении положения губки на поверхности субстрата. Среди толстостенных гексактинеллид (*Cephalites* (*Cephalites*), *C.* (*Orthodiscus*)) известны случаи секторального смещения стенки, что выражается в сокращении толщины одного сектора стенки без существенного влияния на размеры и очертания парагастра и оскулюма.

Секторальные смещения стенки могли происходить в моменты резкого направленного возрастания динамики придонного водного потока, по направлению действия которого и происходило смещение стенки. Активный гидродинамический режим носил импульсивный, краткий характер, поскольку губки продолжали развиваться даже в нарушенном положении и их скелеты сохранились полностью.

Относительно гармоничные изменения (пережимы) и дисгармоничные повреждения (смещения) скелета губок часто обусловлены изменениями динамики придонных вод, в разной степени выраженными в пределах их палеобиоценозов. Прижизненные изменения габитуса скелета могли отражать моменты застойной седиментации, ситуации с резким усилением динамики ламинарного потока или проявлением турбулентности водной среды при штормовых явлениях.

Искажения в строении скелета явным образом прослеживаются в строении изначально изометричных столональных форм. Выявлено несколько вариантов искажений строения скелета и его элементов.

Изменение ориентации оси скелета. Многочисленные примеры существенных искажений морфологии скелета известны среди высоких узкоконических и булавовидных раннесантонских *Plocoscyphia* и *Guettardiscyphia*, сантонских и кампанских *Sororistirps* и *Coeloptychium*. Некоторые формы поселялись на элементах вторичного субстрата, гальке и раковинах двустворчатых моллюсков (*Inoceramus*) в условиях активной водной среды. На ранних стадиях онтогенеза нижняя часть скелета формировалась в нормальном вертикальном положении с естественными значениями параметров его элементов. При усилении динамики придонного течения губка без отрыва от субстрата приобретала горизонтальное или диагональное положение. В строении искаженной части скелета размеры каркасообразующих элементов (остий, субоскулюмов) заметно больше [Первушов, 2000]. Неоднократное изменение прижизненной ориентации скелета установлено среди первичных (*Guettardiscyphia*) и вторичных геммиформных губок (*Plocoscyphia*, *Eurete*). В отличие от париформных губок искажения скелета геммиформного строения не приводили к появлению новых оскулюмов, но ориентация и значения параметров вторичных сегментов существенно отличаются от таковых исходной ювенильной стадии развития.

Изменение очертаний скелета. Габитус скелетов гексактинеллид достаточно уверенно может быть соотнесен с гидродинамическими условиями и батиметрическими интервалами обитания губок. Губки, обитавшие в условиях сгонно-нагонных течений верхней сублиторали, характеризуются изометричным низким (*Etheridgia*, *Tremabolites*) и порой толстостенным (*Cephalites*) скелетом. Для губок, расселявшихся в условиях устойчивых ламинарных течений нижней сублиторали, свойственно преобладание высоты тонкостенного скелета над его диаметром. На протяжении жизни губки происходили и постепенные изменения привычных условий обитания. В морфологии скелета достоверно можно проследить влияние усиления или ослабления динамики придонных течений, что приводило к изменениям габитуса скелета и размеров составляющих его элементов. Под воздействием течений скелет приобретал резко асимметричные очертания, в частности, за счет селективного, секторального развития отворота стенки или ризоид. Приспособление некоторых форм к обитанию в условиях умеренных ламинарных течений способствовало уменьшению толщины сектора стенки париформных губок. Впоследствии эта тенденция в морфогенезе губок (реотропизм) привела к появлению листообразных гексактинеллид.

Формирование «двойного» основания скелета известно в строении низкорослых губок, обитавших в пределах «псаммитовой» сублиторали (*Cephalites*, *Etheridgia*, *Rhizopoterion*). Проявление двух уровней развития ризоидов связывается с перемещением губки по поверхности осадка под воздействием усиливавшегося течения, при котором ее скелет приобретал наклонное положение. Отклонение от нормального горизонтального положения губки и формирование новых ризоид происходили и в результате вымывания осадка из-под ее скелета. У губок, в строении которых большое место занимает стержень (*Rhizopoterion*, *Sororistirps*), развитие дополнительного, более высокого уровня ризоидов могло определяться засыпанием основания скелета осадком.

Искажения структуры дермальной скульптуры. По скелетам и по фрагментам стенки с дермальной скульптурой (*Ventriculites*, *Lepidospongia*, *Sororistirps*) прослеживаются примеры резкого изменения в ориентации элементов скульптуры: ребер, борозд и прозопор. В строении нормально развивавшейся губки дихотомизирующие элементы дермальной скульптуры обычно ориентированы вдоль оси скелета или составляющих его модулей – субвертикально и субпараллельно. На многих фрагментах стенки отмечены сектора скульптуры с диагональным и перпендикулярным соотношением элементов. Участки скульптуры с отличающейся ориентацией могут быть отчетливо отделены некой условной линией. Подобные нарушения в строении скульптуры мы связываем с регенерацией поврежденных, сломанных участков верхнего края стенки, которые формировались при иной, чем прежде, ориентации губки в водной среде. Искажения дермальной скульптуры часто сопровождают изменения в строении скелета и смещения стенки (приложение, см. фототабл. 2, фиг. 1).

2.2. Тенденции в морфогенезе гексактинеллид, содействовавшие формированию простейших полиоскулюмных форм

При изучении морфологии скелетных форм губок термину «полиоскулюмные» в разные моменты времени придавалось несколько отличное содержание. Неоднозначные представления по иерархии уровней организации губок способствовали использованию этого понятия в качестве синонима более распространенного словосочетания «колониальные губки». В этом случае в качестве «колониальных» губок рассматривались все формы с двумя и более оскулюмами в строении скелета, вне зависимости от причин проявления «второго» и последующих оскулюмов и их функционального предназначения.

Термин «полиоскулюмные» губки применим к формам, в строении которых явно выделяется несколько оскулюмов, между собой не взаимосвязанных единой парагастральной полостью, что, в частности, обусловлено прижизненными искажениями скелета. Иными словами, формирование новых оскулюмов объясняется не проявлениями тенденций в морфогенезе модульных форм, полимеризацией морфотипа исходной особи, а повторным формированием парагастральной полости (оскулюма) в строении скелета одной и той же особи,

пережившей те или иные повреждения. Термин употребим в отношении скелетных форм, для которых трудно установить конкретный уровень модульной организации.

Безусловно, это унитарные губки по уровню организации, поскольку никаких проявлений модальности здесь нет. Но особенности строения скелета подобных губок выясняются не сразу, учитывая искажения и повреждения габитуса, степень сохранности и заполнение полостей вмещающей породой и т. д.

В формировании полиоскулумных форм, изначально не рассматриваемых в качестве модульных, выделено два основных направления. Первое обусловлено способностью организма к восстановлению скелета, что рассматривается как исключительно индивидуальное явление и в дальнейшем не проявляется в морфогенезе. Изолированные парагастральные полости с оскулумами составляют скелет губки за счет частичной или полной регенерации организма при его падении, смещении и частичной фрагментации. Второе направление, с которым связывается появление полиоскулумных форм, – это выделение новых оскулумов при замыкании стенки и обособление маргинальных участков парагастральной полости, преобразование поперечных каналов и субоскулумов. Подобные изменения в строении скелета отразились в онтогенезе гексактинеллид и закрепились в филогенезе представителей группы, положив начало простейшим модульным формам.

Тенденции в онтогенезе губок, вызвавшие появление полиоскулумных форм, получили развитие в формообразовании на уровне подрода и рода. Преобразование функционального предназначения элементов скелета, унаследованное в морфогенезе – замыкание стенки, обособление вторичных оскулумов, маргинальных участков скелета и образование выростов по остиям и субоскулумам и т. д. – составляет содержание морфогенеза гексактинеллид, обусловившее, появление модульных форм разного уровня.

Замыкание (смыкание) противоположных секторов стенки париформных губок. В сантонское – кампанское время в морфогенезе представителей париформных губок, отличавшихся тонкой или средней по толщине стенкой, проявилось замыкание апикальных участков противоположных секторов стенки. При этом в значительной степени перекрывалась центральная часть оскулума, а с обеих сторон уже трубковидного скелета, по периферии полузамкнутой стенки, в той или иной степени прослеживаются остаточные области оскулума, определяемые как «вторичные оскулумы». Это представители лихнискос – *Ventriculitidae*: *Ventriculites*, *Lepidospongia*, *Lepidospongia (Flexurispongia)*, а среди гексактин – *Zittelispongia* и *Craticulariidae* (приложение, фототабл. 12–17).

Почти синхронно происходило активное формообразование среди ряда филогенетических ветвей (*Lepidospongia*, *Naraeana*, *Zittelispongiidae*) – представителей типично тонкостенных губок, обычно с очень плотным расположением элементов скульптуры (прозопор) и с очень «подвижным», меняющимся положением стенки. Изменение морфологии париформных скелетов прослеживается в увеличении длины (высоты) отдельных секторов стенки, появлении продольных (желобов и складок) и поперечных (отворотов) ее изгибов, в формировании резко асимметричных форм (рис. 16). Отвороты стенки обычно направлены от оскулума во внешнюю среду, образуя таким образом симметричные и асимметричные воронко- или грибовидные скелеты. Иногда после отворота стенка была направлена вниз, образуя дополнительные волнообразные изгибы, и порой длина ее опущенной части превышала высоту бокаловидной части скелета.

Интересны скелеты губок, в строении которых изгибы апикальных участков стенки направлены вовнутрь, частично или полностью перекрывая оскулум. Явление, когда в строении скелета губки один или два противоположных сегмента стенки значительно перекрывают оскулум, определяется как замыкание стенок. Выделено две основных формы перекрытия оскулума: продольное смыкание и поперечное замыкание.

Продольное смыкание стенок бокала рассматривается как частное продолжение тенденции продольного сжатия бокаловидного скелета с формированием плоскосжатых, плицирующих и лопастных форм (*Naraeana*, *Leptophragma*). В строении этих губок в центральной части латусных, широких, стенок выделяется продольный желоб различной степени протяженности. Иногда формируется несколько желобов по одной поверхности, чаще по одному желобу с противоположных широких сторон стенки. На некоторых участках противоположные желоба соприкасаются, что обуславливало продольное разделение парагастральной полости на отдельные участки. Продольное смыкание противоположных участков стенки отчетливо выражено в верхних участках скелета, что связано с увеличением параметров изгиба апикальных участков стенки и глубины сопряженных желобов. Локальные субгоризонтальные изгибы стенки проявлялись и в этих случаях, но лишь в апикальных, относительно коротких участках стенки.

Чаще продольное смыкание стенок прослеживалось со средней части противоположных широких стенок, что способствовало формированию относительно равнозначных, симметрично расположенных участков единой парагастральной полости с двумя оскулумами. Морфологическое выражение этого явления напоминает вариант процесса деления губок. В строении губок *Naraeana* прослеживается несколько желобов, продольно разделяющих конический скелет и парагастральную полость на неравномерные участки. В этом случае оскулумы разделенных участков полости значительно отличаются значениями диаметра и очертаниями.

В строении скелетов, в том числе и фрагментов апикальных участков ветвистых колоний (*Zittelispongia*, *Craticulariidae*), прослеживается равномерное смыкание участков стенки с разделением парагастральной полости на несколько сегментов, будущих обособленных ветвей (приложение, см. фототабл. 17). Скелет дефинитивных колониальных и транзитных организмов образован за счет неоднократной дихотомии (три-

и «квадротомии» и т. д.) основных ветвей. В структуре скелета участки разветвления трудно проследить из-за его объемности, соотношения длины и ориентации ветвей и т. п. Но на апикальных участках ветвей, на поверхности расположения активных точек роста организма, закладываются морфологические элементы, продолжающие дальнейшее построение скелета. Представляется, что строение фрагментов именно этих участков скелета отражает общие тенденции морфогенеза в развитии некоторых колониальных губок.

В качестве частного, сопряженного проявления продольного смыкания секторов стенки среди форм с продольными складками и желобами рассматривается образование в строении скелета первичных зияний. Зияние – пространство внешней среды в архитектонике губок, во внутренней их части, образующееся между многократно соединяющимися элементами скелета с парагастральной полостью (междоузлиями). Зияния и междоузлия [Марфенин, 1993] – характерные элементы колониальных и сложнопостроенных губок (*Etheridgia*, *Tremabolites*, *Plocoscyphia*, *Eurete*).

Определение «поперечное замыкание» обусловлено поперечным по отношению к нормальному положению вертикальной оси скелета субгоризонтальным положением линии замыкания (шва) стенок бокала. Поперечное замыкание формируется при перекрытии оскулюма париформных губок апикальными участками противоположных латусных секторов стенки или только одним сектором стенки. В результате смыкания стенок образуется почти трубообразный скелет, субгоризонтально ориентированный и с двумя вторичными оскулюмами по периферии (приложение, см. фототабл. 12, 13). Нижняя, исходная конусовидная часть скелета может быть едва выражена в виде ризоидного выроста. Очертания вторичных оскулюмов отчетливые и округлые. Иногда очертания вторичных оскулюмов определяются неявно из-за волнистого положения апикальных участков стенки разной длины. В строении этих скелетов выделяется шов – зона (линия) соприкосновения верхнего края противоположных секторов стенки, которая устанавливается по соотношению ориентации элементов скульптуры и обычно по утолщению стенки. В ряде случаев шов перекрыт гребнем – апикальным участком стенки, воздымающимся над перекрытым сектором стенки (приложение, см. фототабл. 13, 14).

Шов расположен симметрично в срединной части трубообразного скелета или асимметрично. В последнем случае оскулюм может быть перекрыт сектором стенки, и тогда оскулюмы морфологически почти не выражены и сохраняется конический габитус скелета. Шов прослеживается непрерывно по всей длине стенки за исключением двух периферийных оскулюмов или проявляется спорадически на центральных или на периферийных участках скелета (приложение, см. фототабл. 15, 16). Отмечается и диагональное по отношению к вертикальной оси исходной части скелета расположение шва и связанного с ним гребня (приложение, см. фототабл. 14). Такое положение шва определяется как габитусом первичного скелета, так и смещениями в строении губки при изменении условий ее обитания.

Поперечное смыкание стенок распространено в строении гексактинеллид (*Lepidospongia*, *Napaeana*, *Craticulariidae*, *Leptophragmidae*). Но при смыкании не всегда происходило сращивание стенок, образование единой спикульной решетки на участках их соприкосновения. В этих случаях отчетливо прослеживаются линия соприкосновения верхних краев противоположных сегментов стенки и пространство между ними.

Большое значение при диагностике и описании рассматриваемых скелетов имеет не только их морфологическое своеобразие за счет разных вариантов замыкания стенки и соотношений составляющих элементов, но и, главным образом, степень первичной и рецентной сохранности форм. Часто после гибели организмов их скелеты пребывали в подвижной придонной среде, при этом выступающие участки стенки (шов, гребень, апикальные участки верхнего края, основание и т. п.) разрушались. В итоге существенно изменялся облик скелета, что прослеживается на примере *Lepidospongia (Flexurispongia)* (приложение, см. фототабл. 13): в строении фоссилии теряется возможность проследить смыкание стенок (шов или гребень), элементы скульптуры и основание скелета. Переотложенные остатки скелетов с замыканием стенки становятся похожи на фрагменты трубообразных губок (*Sestrocladia*) или крупных колоний (*Zittelispongia*, *Paracraticularia*). Обычно скелеты с замыканием стенки разрушаются по периферии, на участках вторичных оскулюмов, а при их полном разрушении сохраняются лишь отдельные участки сочленения стенок (швов).

Анализ серий продольных и поперечных шлифов (приложение, см. фототабл. 12, 14) подтверждает естественное и полное сращивание, смыкание или перекрытие участков стенки даже при внешне слабом морфологическом проявлении сочленения. Рассмотрение некоторых шлифов позволяет предположить, что в почти замкнутом пространстве парагастральной полости сохранилась спикульная паренхимальная решетка.

Известны скелеты губок, в строении которых оскулюм полностью или частично перекрыт одним сектором стенки вследствие продолжавшегося ее формирования после резкого одностороннего смещения (*Leptophragmidae*, *Napaeana*). Одностороннее смещение стенки и одновременное перекрытие оскулюма с обособлением вторичных оскулюмов и без их формирования известно на примере простейших автономий (*Craticulariidae*, *Lepidospongia*, *Napaeana*).

Замыкание (смыкание) стенок как проявление гетерохронного параллелизма выразилось в морфогенезе ряда филогенетических ветвей гексактинеллид на протяжении сантонского – кампанского времени. В некоторых направлениях (группы родов *Lepidospongia* и *Craticularia*) явление замыкания получило развитие в морфогенезе губок на уровне подрода (*Lepidospongia (Flexurispongia)*). Предполагаем, что направление в морфогенезе губок, обусловленное замыканием стенок, способствовало выделению первичных (простейших) колониальных

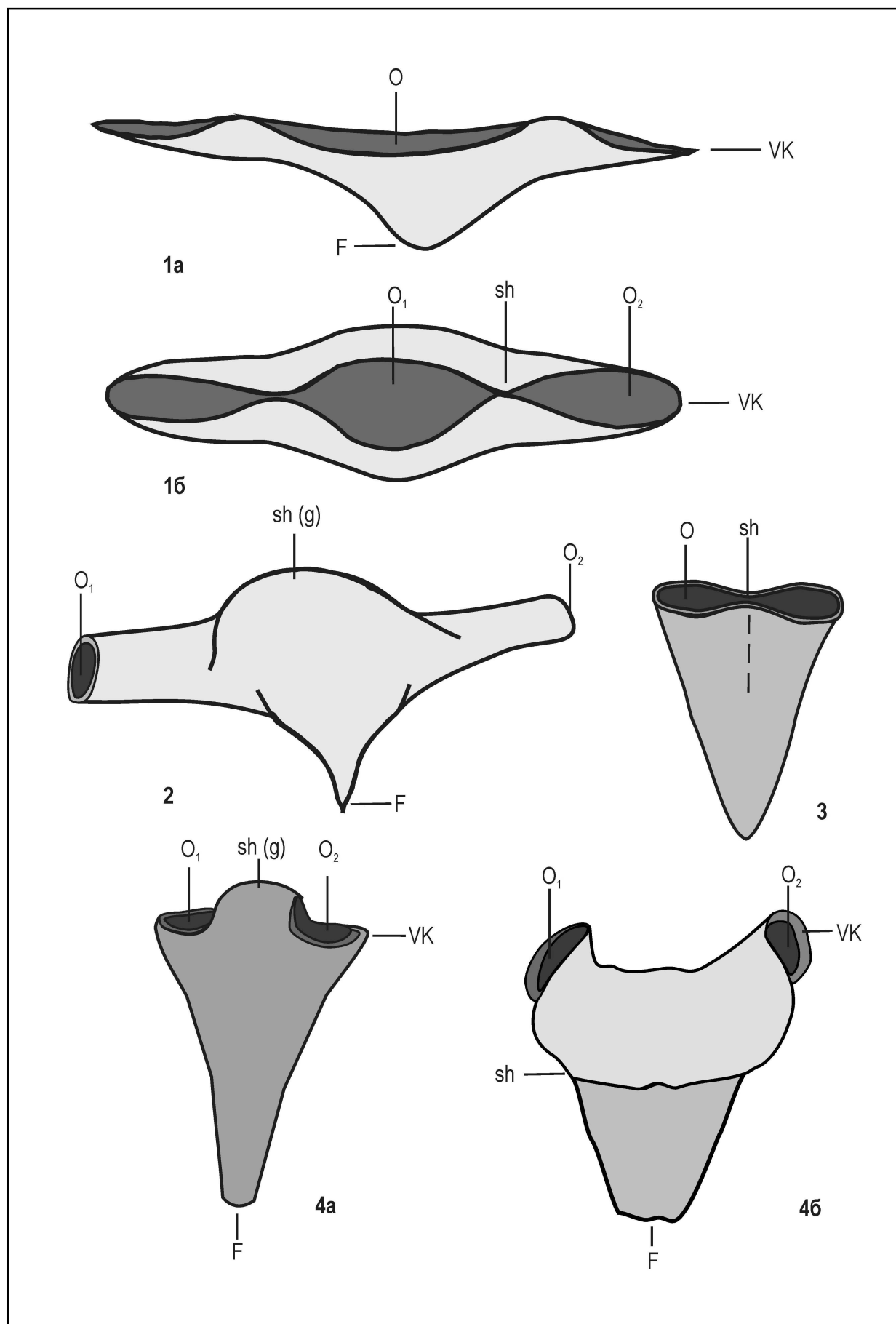


Рис. 16. Варианты замыкания (смыкания) противоположных секторов стенки париформных скелетов с образованием «ложных» оскулюмов

форм. В строении первичных колоний нет зияний и междоузлий, оскулюмы расположены на одном уровне и их количество обычно изменяется от двух до шести.

Достоверных данных о формировании настоящих колониальных форм, сложных ветвистых очертаний исключительно за счет замыкания нет. Но наблюдения по морфологии ископаемых губок и современных древесных растений показывают, что частая встречаемость смыкания элементов скелета может свидетельствовать о приспособленности представителей низших многоклеточных к формированию сложных каркасных элементов за счет сращивания сегментов тела.

Обособление маргинальных участков парагастральной полости прослеживается в морфогенезе плициформных губок, скелет которых образован протяженными лопастями. Обусловлено это явление зарастанием центральных участков оскулюма интерканальрной и дермальной спиккулярными решетками, составляющими стенку скелета. На участке закрытого оскулюма формируется седловина – участок дермальной поверхности, расположенный ниже продолжавших формироваться и потому более возвышенных выростов с вторичными оскулюмами. В строении губки с одной парагастральной полостью на месте одного оскулюма образовывалось два, меньших по размерам и более изометричных.

Это явление было отмечено при анализе таксономического состава представителей рода *Guettardiscyphia* [Первушов, 2002а, 2016а]. При изучении ряда форм, иногда рассматриваемых в качестве представителей разных видов, были установлены необычные тенденции в онтогенезе вида *Guettardiscyphia bisalata*. Основным, морфологически выраженным проявлением этих тенденций являлось выделение на основе единого почти крестообразного оскулюма двух изолированных серповидных оскулюмов. Впоследствии центральные участки и этих оскулюмов также зарастали спиккулярной решеткой, которая формировала уже вторичные седловины, а на маргинальных участках вторичных оскулюмов попарно формировались «третичные» оскулюмы. В итоге в строении дефинитивного организма на месте одного оскулюма формировалось четыре оскулюма, разделенных первичной и вторичными седловинами. Сохранялись тенденции к заметному уменьшению диаметра последующих оскулюмов и приобретению ими все более изометричных очертаний. Попарное обособление вторичных и последующих оскулюмов морфологически выражено как равнокачественное. Попарное формирование оскулюмов отмечено и среди представителей *Craticulariidae* и *Zittelispongia*. Но в этих случаях достоверно выражены лишь начальные и конечные стадии морфогенеза.

На примере вида *Guettardiscyphia alata* и рода *Koleostoma* установлено, что число вторичных оскулюмов соотносится с количеством исходных лопастей в строении скелета. При закрытии центра оскулюма здесь формировалась первичная центральная седловина, а по маргинальным участкам пяти лопастей развивались в разной степени обособленные вторичные оскулюмы, которые отличались от исходного пятилопастного оскулюма меньшими размерами и овальными очертаниями.

Вероятно, обособление маргинальных участков парагастра составляет особое направление в формировании простейших колониальных губок, которое прослеживается в составе филогенетических ветвей отряда *Hexactinosa* (*Leptophragmidae*, *Craticulariidae*, *Zittelispongia*). Скелеты простейших колоний характеризуются единой парагастральной полостью и несколькими попарно или линейно расположенными оскулюмами. Оскулюмы одного диаметра всегда меньшего по значению, чем максимальный диаметр парагастральной полости, и расположены на ступенчатых или равной высоты выростах. В строении скелета отсутствуют зияния и междоузлия, что определяет небольшие параметры и ограниченное морфологическое разнообразие этих губок.

Формирование вторичных и последующих оскулюмов прослежено на примере транзитных (первичных плициформных) губок с центральным оскулюмом и многочисленными субоскулюмами (*Leptophragmidae*, *Guettardiscyphia*). В филогенезе представителей губок – транзиторий – выделение обособленных, в виде выростов, ветвей разной протяженности, участков парагастральной полости (оскулюма) способствовало развитию колоний. Вероятно, при линейном, лопастном строении скелета (*Pleurostoma*) происходило последовательное и ступенчатое морфологическое обособление участков парагастра (оскулюма). Известен пример формирования нескольких лопастевидных выростов с субовальными оскулюмами при одностороннем смещении апикальных участков париформного или плициформного скелета (*Craticularia*).

Рис. 16. Варианты замыкания (смыкания) противоположных секторов стенки париформных скелетов с образованием «ложных» оскулюмов

- Фиг. 1. Частичное поперечное неоднократное смыкание противоположных секторов стенки широкого конического бокала над парагастральной полостью: 1а – сбоку; 1б – сверху.
- Фиг. 2. Полное поперечное замыкание парагастральной полости с выделением двух «ложных» оскулюмов в обособленных выростах стенки, сбоку.
- Фиг. 3. Продольное смыкание противоположных секторов стенки в апикальной части париформного скелета с формированием гантелевидного оскулюма, впоследствии – двух обособленных оскулюмов.
- Фиг. 4. Поперечное замыкание парагастральной полости (оскулюма) одним из секторов стенки с образованием гребневидного выроста: 4а – замыкающая оскулюм стенка возвышается над его участками; 4б – выше замыкающей оскулюм стенки ее участки формируют обособленные выросты. Условные обозначения: О, О₁₋₂ – оскулюм (оскулюмы), VK – верхний край, F – основание скелета, sh (g) – шов (гребень), sh – желоб

Графическое отображение попарного обособления маргинальных сегментов парагастральной полости представлено при рассмотрении проявлений деления среди гексактинеллид и транзитного уровня модульной организации.

Формирование «ложных» оскулюмов. Среди париформных и плициформных губок, представителей отряда *Lychniscosa* (*Napaeana*, *Sestrocladia*) и отряда *Hexactinosa* (*Guettardiscyphia*, *Leptophragma*), установлены немногочисленные скелеты весьма необычных очертаний (приложение, фототабл. 18–19). Своеобразие этих форм обусловлено развитием на одном из участков скелета выроста с оскулюмом, дополнительным по отношению к единственному в строении губки оскулюму. Дополнительный оскулюм сопряжен с парагастральной полостью и морфологически никак не связан с основным оскулюмом. Подобные дополнительные оскулюмы определены как «ложные» (псевдооскулюмы). Они обычно меньше по размерам, чем истинный оскулюм, разнообразных очертаний и выделяются приуроченностью к неким так или иначе обособленным элементам скелета. В единичных случаях размеры и очертания «ложного» оскулюма сопоставимы с таковыми истинного оскулюма (приложение, см. фототабл. 18).

«Ложные» оскулюмы как таковые определимы при полной сохранности скелета. По фрагментированным скелетам или по фрагментам с оскулюмами (субоскулюмами), что довольно распространено, определить истинность или ложность оскулюма трудно.

В качестве «ложных» оскулюмов рассматриваются выросты в строении скелета, различного диаметра, длины и ориентации по отношению к несущему скелету, с однозначно установленными оскулюмами (субоскулюмами) в их апикальной части. Это принципиальное замечание, поскольку различного вида выросты, новообразования формируются при искажениях положения и габитуса скелета. Чаще всего подобные выросты функционально обусловлены дополнительными опорными функциями организма или ризоидов в качестве оснований ризоидных пучков.

Определены следующие закономерности в приуроченности формирования «ложных» оскулюмов в строении скелета гексактинеллид.

1. В большинстве случаев образование ложных оскулюмов приурочено к ангулатной, очень узкой поверхности лопастевидных конических губок (*Lepidospongia*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Leptophragma*). В данном случае «ложные» оскулюмы формировались за счет превращения поперечного канала, апо- или прозохеты в мелкую сквозную полость. Главным фактором формирования ложных оскулюмов являлась приуроченность подобных каналов именно к латусным участкам скелета. Выросты с «ложными» оскулюмами существенно изменяли облик скелета: они часто расположены горизонтально, перпендикулярно оси скелета, достигая значительных размеров (приложение, см. фототабл. 18, 19). Относительно высоты скелета выросты чаще расположены в средней его части. В месте развития выроста диаметр несущего скелета увеличивается по сравнению с ниже- и выше расположенными участками.

Рассмотрение некоторых скелетов позволяет предположить (приложение, см. фототабл. 18–21), что ложные оскулюмы формировались на ангулатной поверхности, обращенной к направлению течения. Этот вывод основывается на результатах анализа очертаний истинного оскулюма, положения и высоты латусных поверхностей скелета. В частности, латусная стенка, обращенная к течению, обычно высокая, вертикальная или крутая выпуклая, нежели противоположная, а каплевидный оскулюм вытянут остроугольным окончанием по направлению течения.

Скелет раннесантонского представителя *Sestrocladia* (приложение, см. фототабл. 18) интересен тем, что в его строении вырост с ложным оскулюмом отличается значительными параметрами, сопоставимыми по размерам с истинным оскулюмом. Между истинным и ложным оскулюмами явно выделяется седловина. Гипотетически можно предположить, что при дальнейшем формировании организма оскулюмы могли бы занять равнозначное функциональное положение и морфологическое выражение.

2. Среди губок с плотным расположением элементов дермальной скульптуры (*Cosciponora*, *Napaeana*, *Leptophragmidae*, *Pleurostoma*), с очень небольшим диаметром каналов и остий, формирование «ложных» оскулюмов связывается с обособлением и увеличением параметров отдельных каналов, что проявлялось на любых, в том числе и на широких (латусных) участках стенки. Скелеты с обособленными выростами единичны в составе рода и даже семейства, но благодаря необычному облику эти губки заметно выделяются среди родственных форм.

Скелеты с единичными выростами отмечаются чаще, чем формы с системным расположением многочисленных выростов. Выросты развиты в средней и в верхней частях скелета, в разной степени морфологически выражены. Иногда это больше не выросты, а почти кратер на возвышенности с явным оскулюмом и бортами. Среди *Leptophragmidae* образование обособленных выростов было наиболее распространено и отличается разнообразием морфологических проявлений (приложение, см. фототабл. 20–22). Иногда протяженные выросты одновременно формировались по субоскулюмам и каналам в виде обособленных субвертикальных ветвей, в апикальной части этих выростов прослеживаются округлые оскулюмы (субоскулюмы).

Скелеты изначально париформных губок с многочисленными иррегулярно расположенными выростами с субоскулюмами единичны. Эти губки рассматриваются в составе известных таксономических групп в качестве новых родов, подродов и видов [Первушов, 2002a; Malecki, 1980; Moret, 1926]. В этих случаях

выросты обычно короткие и поперечные, диаметр субоскулюмов в два – три раза больше диаметра прозопоп и значительно меньше диаметра оскулюма (приложение, см. фототабл. 22).

Образование выростов с субоскулюмами в строении многих париформных губок рассматривается как частное проявление магистральной тенденции в морфогенезе скелетных гексактинеллид [Первушов, 2002a], с которой связывается формирование морфотипов спонгий, в строении которых значительное место занимают субоскулюмы (геммиформные, плициформные и т. д.: *Coeloptychiidae*, *Guettardiscyphia*, *Tremabolites*).

Выделение в строении исходно париформных скелетов выростов с субоскулюмами (оскулюмами) способствовало появлению губок со специфическим уровнем организации – транзитных форм, в строении которых, помимо основного оскулюма, регулярно распространены многочисленные субоскулюмы [Первушов, 2002a], сопряженные с единой парагастальной полостью. Среди транзитных губок известны условно «унитарные» формы, автономии, первичные и настоящие колонии.

Способность губки к новообразованиям на участках тела (спикульного скелета), расположенных близ оскулюма или субоскулюма, проявляется в формировании здесь почек, бугров прикрепления пучков ризоидных спикул и обособленных выростов. Эти новообразования, обусловленные разным функциональным предназначением, отличаются морфологически, в том числе наличием явных субоскулюмов (оскулюмов). Достоверно выросты по субоскулюмам прослеживаются в строении скелетов представителей семейства *Leptophragmidae*.

Бугры как основания пучков ризоидных спикул в строении плициформных *Guettardiscyphia* известны по работам палеонтологов XIX века [Smith, 1848, с. 358, рис. O]. Среди поволжских позднемиоценовых форм *Guettardiscyphia* аналогичные выросты установлены по фрагментам лопастей взрослых форм на апикальных участках. Короткие шиповидные выросты, к которым, вероятно, и крепились ризоидные спикулы, расположены над субоскулюмами и несколько перекрывают последние.

В строении мелких фрагментов лопастей *Guettardiscyphia* прослеживаются удлиненные шиповидные выросты, функциональное предназначение которых не определено. Эти выросты явным образом не приурочены к субоскулюмам и, возможно, также выполняли функции дополнительных опорных элементов. Много примеров формирования в строении скелетов *Guettardiscyphia* на основе субоскулюмов небольших трубкообразных выростов с субоскулюмами. Вероятно, формирование этих выростов происходило на поздних стадиях онтогенеза и проявлены они лишь на апикальных участках лопасти (приложение, см. фототабл. 20, 21).

Среди *Guettardiscyphia* известно преобразование субоскулюмов в оскулюмы. По фрагментам лопастей прослеживается увеличение размеров и изменение очертаний субоскулюмов: от субовальных диаметром 2–3 мм до щелевидных и серповидных размером до 3–4×10–30 мм, что сопоставимо с размерами оскулюма (приложение, см. фототабл. 19, фиг. 1). Обособление субоскулюмов в виде невысоких и протяженных выростов, изменение их очертаний существенно искажали габитус лопастей и очертания губки. Выделение субоскулюмов при изменении их очертаний и увеличении диаметра известно среди представителей *Pleurostoma* и *Ramosiscyphia*, отличающихся субветвистыми очертаниями скелета. На примере этих форм прослеживается выделение новых ветвей в строении скелета по субоскулюмам [Первушов, 2002a], с формированием сложнопостроенных колоний. Вероятно, обособление лопастевидных выростов с субоскулюмами способствовало формированию скелета с иррегулярным расположением элементов скелета (*Balantionella*, кампан) [Schrammen, 1902].

В морфогенезе гексактинеллид тенденции к выделению субоскулюмов и формированию на их основе выростов способствовали появлению сложнопостроенных модульных форм: транзитных и колониальных.

В основании конического париформного скелета прослеживается небольшое округлое отверстие, значительно меньшее по диаметру, чем оскулюм. У форм хорошей сохранности спутать оскулюм и нижнее отверстие невозможно. Это определяется расположением этих элементов в скелете и отсутствием поверхности верхнего края вокруг нижнего (апертурного) отверстия. Наличие апертурного отверстия у париформных губок достаточно распространенное явление. Часто это нижнее отверстие присутствует у губок со стержнем (*Schizorabdus*, *Sororistirps*, *Sporadoscinia*), в этом случае от отверстия по стержню прослеживается пологий желоб как продолжение парагастальной полости. У форм, в строении которых стержень неизвестен, отверстие продолжается вниз в виде щели.

При изучении морфологии скелетных форм внимание на нижнее отверстие и его функциональное назначение не обращалось. Это объясняется немногочисленностью экземпляров с апертурным отверстием в составе конкретных групп губок и отсутствием очевидного морфологического и функционального предназначения этого элемента. Изучение аспектов морфологии полиоскулюмных губок сделало необходимым определение функционального предназначения апертурного отверстия. Формирование апертурного отверстия рассматривается как частное проявление реотропизма: уменьшение толщины стенок бокала и их размыкание с образованием полуразвернутых и листообразных губок. Развитие апертурного отверстия может свидетельствовать о приспособленности некоторых губок к обитанию в условиях активной, приливной–отливной, придонной гидродинамики. В этом случае нижнее отверстие выполняло функцию сброса биогенного и терригенного материала тонкой размерности, попавшего в парагастральную полость. Значение этого элемента для систематики гексактинеллид не установлено.

2.3. Формы размножения поздне меловых гексактинеллид

Значительная выборка ископаемых меловых известковых и кремниевых губок в количестве более 12 000 экземпляров позволила выделить и рассмотреть репродуктивные возможности этих организмов. Известные примеры регенерации поздне меловых гексактинеллид [Первушов, 2016б] и расположения дополнительных выростов в строении скелета подтверждают общую закономерность в расположении активных точек роста в строении этих губок. С участками точек активного роста организма сопряжены и зоны проявления почкования и, вероятно, деления спонгий.

Количество скелетных форм с почками около 50 экземпляров, а с неоднозначно интерпретируемыми выростами в пределах 70–100 экземпляров. Своеобразные выросты в скелетах губок привлекли внимание при явной их интерпретации как почек (приложение, см. фототабл. 23–41). Это послужило основанием для пересмотра фоссильного материала с целью выделения скелетов с морфологически выраженными новообразованиями и следами их бывшего присутствия. Рассмотрены проявления дермального почкования, а примеры возможного парагастрального почкования единичны и дискуссионны. В то же время формирование перифронтальных форм (рис. 17, фиг. 5) связывается именно с проявлением парагастрального почкования при обращении парагастральной поверхности стенки к внешней среде (*Contubernium*).

Закономерности в проявлении почкования. Морфологически выраженное проявление почек прослежено среди представителей семейств *Ventriculitidae* и *Camerospongiidae* (*Lychniscosa*) и *Leptophragmidae*, *Stictulariidae*, *Zittellispongiidae* и *Euretidae* (*Hexactinosa*). Почки и почкообразные выросты чаще и достоверно прослеживаются среди губок с геометрически правильно построенным скелетом, образованным тонкой стенкой (рис. 17, 18). Это преимущественно конические и лопастевидные формы с прямолинейными очертаниями стенок (приложение, см. фототабл. 23–26), в строении которых почки и иные новообразования определяются как «излишние» элементы. В строении толстостенных париформных (*Cephalites*, *Orthodiscus*) и лабиринтовых (*Etheridgia*, *Plocoscyphia*, *Polyscyphia*) губок почкообразные выросты редки, к тому же неоднозначно определимы как таковые. По-видимому, среди представителей разных семейств поздне меловых гексактинеллид размеры, очертания и количество почкообразных выростов различались, что характерно для представителей современных губок [Ересковский, 2003, 2005].

В строении дефинитивных форм обособливались участки организма, с которыми в большей степени связывалось формирование почек. Обычно на поверхности фоссилий прослеживаются единичные почки, не более двух-трех, но и редкие скопления большего количества почек, выделявшихся синхронно, часто приурочены к конкретным участкам скелета. Предполагается, что на дермальной поверхности некоторых форм, рядом с формировавшейся почкой, сохранились кратеры от отделившихся почек, со своеобразной структурой основания почки (приложение, см. фототабл. 31). В работе использованы фоссилии, в строении которых установлены фрагментированные новообразования, которые рассматриваются как почкообразные выросты, поскольку никак не связаны со структурой скелета (приложение, см. фототабл. 31, 39). В строении скелетов поздне меловых гексактинеллид прослежены некоторые закономерности образования почек.

Часто почки и почкообразные выросты выделяются на апикальных и маргинальных сегментах стенки в структуре скелета, обычно удаленных от центра оскулюма. Очень явно эта особенность в расположении почек прослежена среди *Guettardiscyphia* (приложение, см. фототабл. 23, 24). Приуроченность почек к наиболее возвышенным сегментам стенки отмечена в строении скелета представителей разных таксономических групп, отличающихся исходным морфотипом (приложение, см. фототабл. 23–32). Примечателен экземпляр скелета *Tremabolites*, в верхней части которого отчетливо выражен почкообразный вырост (приложение, см. фототабл. 33–34). Особенность этой формы заключается в том, что верхняя часть скелета закрыта кортексом вокруг многих оскулюмов, что не способствовало появлению новообразований. При жизни организма почки почти всегда возвышались над телом губки, что, помимо питания, обеспечивало перемещение почек после их отрыва от материнской особи по направлению перетока водной среды.

Установлена приуроченность в появлении разного рода скелетных новообразований, почек и выростов к участкам стенки вблизи оскулюма и субоскулюмов (субоскулярных отверстий). На скелетах *Guettardiscyphia* (приложение, см. фототабл. 24, 37), зачастую представленных фрагментами лопастей, подобные новообразования многочисленны и обычно приурочены к апикальным участкам стенки и ангулатной ее поверхности. Трудно установить почкообразные образования на наружной поверхности скелета по ряду причин. Во-первых, почки трудно проследить у губок с лабиринтовым и более сложным строением скелета, с многочисленными оскулюмами и/или субоскулюмами, которые сами по себе расположены на выростах (сателлиах). Во-вторых, скелеты несут следы искажений, смещений и образования дополнительных опорных элементов вследствие влияния течений и штормовых процессов и т. д. Среди губок лабиринтового (*Tremabolites*, приложение, см. фототабл. 33, фиг. 2) и геммиформного (*Eurete*, приложение, см. фототабл. 35) строения установлены выросты, расположенные близ субоскулюмов. В этих случаях почкообразные выросты приурочены к узкой (ангулатной) части скелета, вероятно, ориентированной по направлению перетока воды. В морфогенезе близкородственных губок *Leptophragma* – *Guettardiscyphia* – *Balantionella* – *Lobatiscyphia* [Первушов, 2002а] прослежено выделение в строении скелета субоскулюмов и последующее образование на их основе крупных радиальных выростов.

В строении изометричных скелетов скопления почек и почкообразных выростов приурочены к апикальным участкам верхнего края, а единичные выросты распространены хаотично. У губок с плоскостатым, лопастным и уплощенно-ветвистым строением почки и выросты в большей степени развиты на ангустатной поверхности стенки или на участках ее перегиба (изгиба). Подобная селективная приуроченность почек прослежена среди губок париформного и лабиринтового морфотипов (см. рис. 17). Помимо некоторой обособленности этих участков в строении скелета, они были ориентированы на направление ламинарных течений, что способствовало распространению личинок в водной среде. Известны экземпляры губок хорошей сохранности, на наружной поверхности которых скопления почек приурочены к апикальным участкам узких поверхностей стенки вблизи оскулюма или субоскулюма (приложение, см. фототабл. 23, 24).

Вероятно, дефинитивные организмы переживали фазы активного почкообразования, когда выделение почек происходило почти одновременно на нескольких участках тела (приложение, см. фототабл. 26, 28, 38). Но и в этом случае значительная часть почек проявлялась на апикальных участках и в средней части ангустатных секторов стенки.

Особенности вегетативного размножения позднемеловых гексактинеллид способствовали обособлению направлений в формировании модульных форм [Первушов, 2009]. В частности, предполагается, что результатом незавершенного парагастрального почкования явилось появление ранее неизвестных форм вентрикулитид [Первушов, 1998a]. Среди *Ventriculites*, скелет которых представлял конический бокал с широким и равномерным отворотом, сформировались формы, в строении которых доминировал широкий горизонтальный отворот стенки при небольшом диаметре оскулюма (*Contubernium*). Диаметр равномерного отворота стенки существенно превышает высоту нижней, конической части скелета. На верхней, парагастральной поверхности отворота расположены многочисленные конические почкообразные выросты (субмодули) с «субоскулярным» отверстием и цилиндрической полостью (см. рис. 17, фиг. 5). Субмодули расположены почти концентрически по всей парагастральной поверхности отворота стенки и не сопряжены с центральной парагастральной полостью и ирригационной системой, развитой в стенке скелета губки. В онтогенезе этих губок субмодули теряют четкие конические очертания, и в строении взрослых форм прослеживаются лишь «субоскулярные» отверстия. Количество субмодулей на парагастральной поверхности отворота *Contubernium ochevi* увеличивается с возрастом диаметра отворота от 15–20 до 50–60.

Формы, в строении которых известны морфологически обособленные выросты (последние могут рассматриваться как неотделившиеся почки), известны среди *Lychniscosa* (*Contubernium*, *Columelloculus*) и *Hexactinosa*. Установлены скелеты с апикальным положением субмодулей (*Contubernium*) и с периферическим на дермальной поверхности стенки или стержня (*Columelloculus*). В данном случае рассматриваются не губки с замершим почкованием, а некий результат тенденций в морфогенезе губок, приведший к формированию новых скелетных форм. Незавершенное почкование могло инициировать появление в строении скелета новых элементов при некотором изменении габитуса исходного организма. При этом существенно менялся и уровень организации губки – это уже не одиночный организм, а нечто иное. Формы с дополнительными выростами (модулями) с «субоскулюмами» и полостями определены как перифронтальные (от греч. *peri* – вокруг, возле и лат. *frons* / *frontis* – лоб) и рассматриваются в составе унитарного уровня модульных губок [Первушов, 2017б].

Аналогичные почкообразные образования известны в строении скелета позднемеловых демоспонгий, но ввиду особенностей строения ирригационной системы и спиккулярной решетки этих губок «почки» морфологически слабо выражены. В строении демоспонгий почкообразные выросты также приурочены к апикальным участкам скелета или перегибам боковой поверхности и предстают как элементы, осложняющие габитус дефинитивного организма (приложение, см. фототабл. 41). Более явно почкообразование прослеживается в строении раннемеловых известковых губок, в том числе и формирование базальных модульных форм на основе агрегатов почек.

Проявления незавершенного деления. Если почки и почкообразные выросты морфологически выражены в габитусе гексактинеллид, то результаты процессов деления не столь однозначно обозначены в строении скелета этих губок. Предполагается, что результат тех или иных вариаций деления выражается в изменении структуры и габитуса скелета за счет увеличения количества несущих ветвей и оскулюмов. Очертания и значения параметров ветвей и оскулюмов, появлявшихся в результате деления, аналогичны в строении единого скелета (рис. 19). Многочисленные фрагменты апикальных участков ветвей позволяют предположить, что очертания оскулюмов (в виде гантели, округлого треугольника или квадрата) свидетельствуют об исходном варианте деления рассматриваемых форм – ди-, три- или квадрыхотомии (рис. 20, фиг. 2).

Многие полиоскулюмные скелеты сформированы в результате равнокачественного и синхронного деления, когда в апикальной части «материнской» особи на одном гипсометрическом уровне выделялись новые ветви. Сложнопостроенные полиоскулюмные скелеты появились как итог неоднократного деления и последующей асиммилляции стенок соседних ветвей. Появление некоторых полиоскулюмных гексактинеллид рассматривается как результат проявления бокового равномерного, синхронного или асинхронного деления.

Проявления незавершенного деления рассматриваются как одно из основных направлений в морфогенезе гексактинеллид, способствовавшие выделению первичных колоний, в частности, среди *Leptophragmidae*,

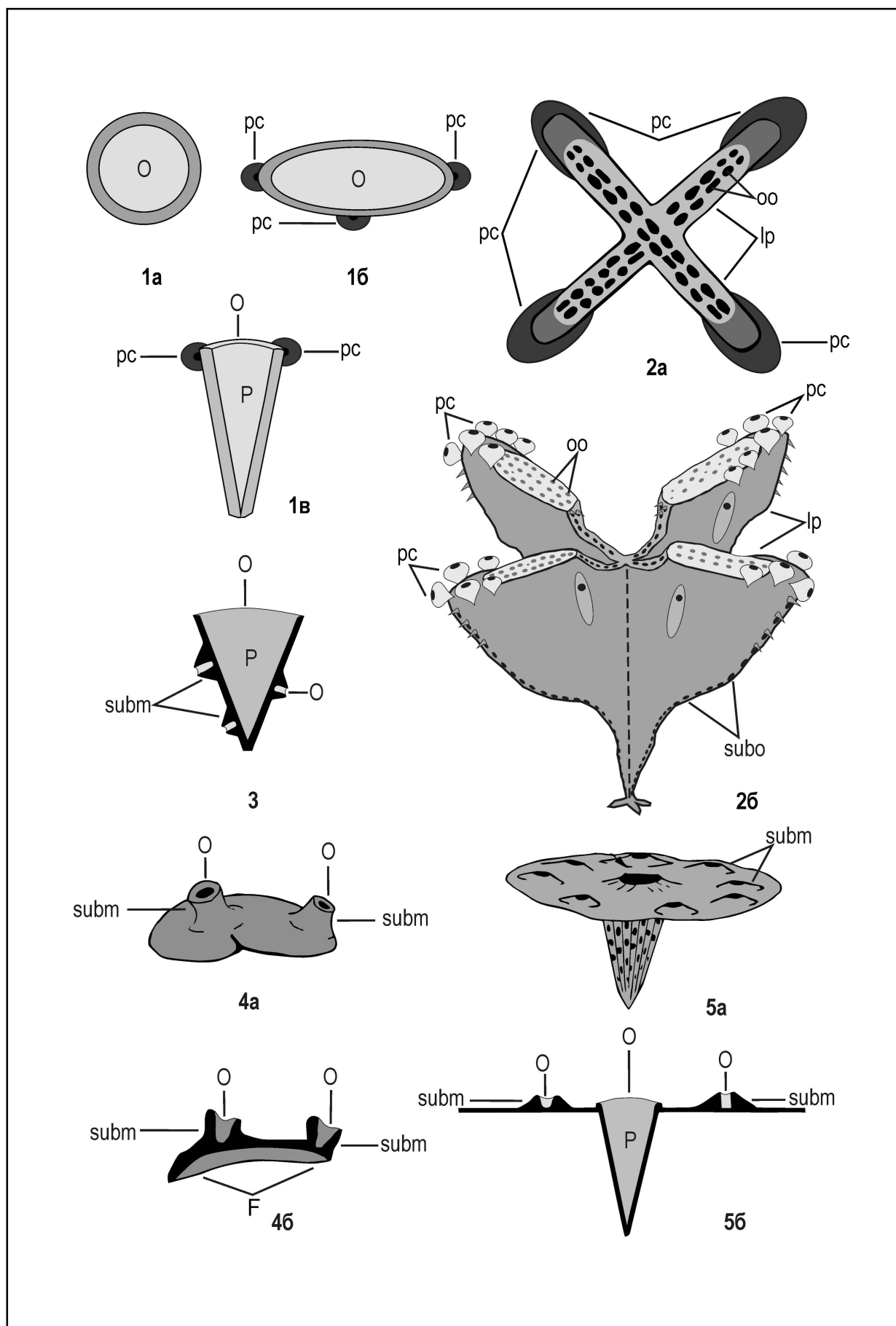


Рис. 17. Зоны преимущественного почкообразования в строении скелетов гексактинеллид париформного и плициформного строения. Морфология губок, появление которых может быть обусловлено незавершенным почкованием

Craticulariidae и Zittelispongiidae. Установлены многочисленные проявления продольного апикального равнокачественного синхронного и вариации латерального равнокачественного синхронного и гетерохронного деления (рис. 19–21). В результате незавершенного простейшего равнокачественного деления – дихотомии – широко распространились формы, известные в составе многих родов, с двумя оскулюмами и внешне напоминающие рожки или рогатку (рис. 19, 22). Морфологическое разнообразие диоскулюмных форм велико даже в составе рода (*Paracratularia*). Многообразие форм с двумя оскулюмами обусловлено разными соотношениями значений параметров ветвей и оскулюмов, а также ориентацией вторичных модулей по отношению к исходной, «материнской», части скелета.

Равнокачественное апикальное деление при первичном проявлении предстает в виде дихотомии (рис. 22) и трихотомии, тетра- и пентахотомии (см. рис. 20). Количество несущих ветвей устанавливается по строению основания скелета или по очертаниям оскулюмов, которые соответствуют количеству последующих ветвей (см. рис. 20). Таким образом, при равнокачественном апикальном синхронном делении формируется от двух до пяти модулей, идентичных очертаний и со сходными значениями параметров. Иногда в строении скелета выделяется шестой модуль, обычно меньших размеров и маргинального положения.

При проявлении неоднократного равнокачественного деления формируются невысокие кустистые формы, где стенки многочисленных подобных оскулюмов составляют субплоскую или полого-выпуклую поверхность. При неоднократном проявлении деления в строении скелета возможно разное соотношение типов деления: подобное и непо подобное. При неоднократном подобном делении сохраняется тип деления ди-, три- или тетрахотомии. Примером может служить неоднократная дихотомия высоких полиоскулюмных форм. При последующих фазах непо подобного деления при сравнении с предшествующей изменяется тип деления: если первичное деление происходило по типу трихотомии, то последующее может происходить по типу дихотомии и т. д. Не отмечено закономерной последовательности фаз непо подобного деления: после первичной три- или тетрахотомии следует дихотомия ветвей, а иногда прослеживается их трихотомия (см. рис. 21). Проявления латерального, продольного и поперечного деления способствовали морфологическому разнообразию диоскулюмных форм.

Определено несколько вариантов взаиморасположения вторичных ветвей при делении: попарное, кустовидное и линейное (см. рис. 21). Очертания оскулюмов отличаются разнообразием, но подобны в структуре единого скелета. При линейном, катенулярном и веерообразном расположении ветвей меньшим значением параметров и отклонением от нормальной, субпараллельной, ориентации характеризуются маргинальные модули.

Среди демоспонгий известны примеры равнокачественного продольного апикального деления (*Siphonia*, *Jerea*), диho- и трихотомии (см. рис. 22). В структуре массивного скелета демоспонгий проявления деления, как и почкообразные выросты, не столь явно выражены.

Проявления продольного деления и незавершенного почкования среди губок париформного строения способствовали формированию простейших полиоскулюмных губок – автономий. У париформных губок зоны точек активного роста приурочены к апикальным участкам верхнего края, которыми и соединяются в единый скелет несколько форм.

Некоторые фоссилии позволяют предположить чередование форм вегетативного размножения в онтогенезе губок, что способствовало формированию своеобразных полиоскулюмных губок. Уникальный скелет *Sporadoscinia quenstedtii triosculum* образован тремя дефинитивными модулями париформного строения, обособленными в основании и составляющими единый оскулюм (приложение, см. фототабл. 40). Внизу с противоположных сторон скелета чуть выше ризоид расположены две ювенильные формы без оскулюмов. Рассмотрение этой формы позволяет представить вариант образования тримодульного скелета, сформированного при про-

Рис. 17. Зоны преимущественного почкообразования в строении скелетов гексактинеллид париформного и плициформного строения. Морфология губок, появление которых может быть обусловлено незавершенным почкованием

Фиг. 1. Зоны почкообразования в строении скелета париформного строения: 1а – изометричная форма (поперечное сечение), закономерности в расположении почек не установлены; 1б – билатерально-симметричная форма, преимущественная приуроченность почек к узким (ангустатным) участкам стенки (поперечное сечение); 1в – продольное сечение париформного скелета.

Фиг. 2. Приуроченность зон активного почкообразования к маргинальным участкам лопастей плициформных губок (*Guettardiscyphia*): 2а – тетралопастной скелет, вид сверху; 2б – тетралопастной скелет дефинитивной формы, общий вид.

Фиг. 3. Расположение субмодулей на дермальной поверхности стенки париформного скелета (*Columelloculus*, *Fericoscinochora*) как результат незавершенного почкования: продольное (вертикальное) сечение.

Фиг. 4. Столообразная форма скелета (*Rhizopoteronopsis*) как вероятный пример базального почкования – модули расположены на общем основании, облекавшем элементы субстрата: 4а – общий вид; 4б – продольное (вертикальное) сечение.

Фиг. 5. Расположение субмодулей на парагастральной поверхности стенки, обращенной к внешней среде, как проявление незавершенного почкования: 5а – общий вид; 5б – продольное (вертикальное) сечение. Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, F – основание скелета, lр – лопасть, оо – оскулярная мембрана, рс – тело почки и почкообразное образование, subo – субоскулюм, subm – субмодуль

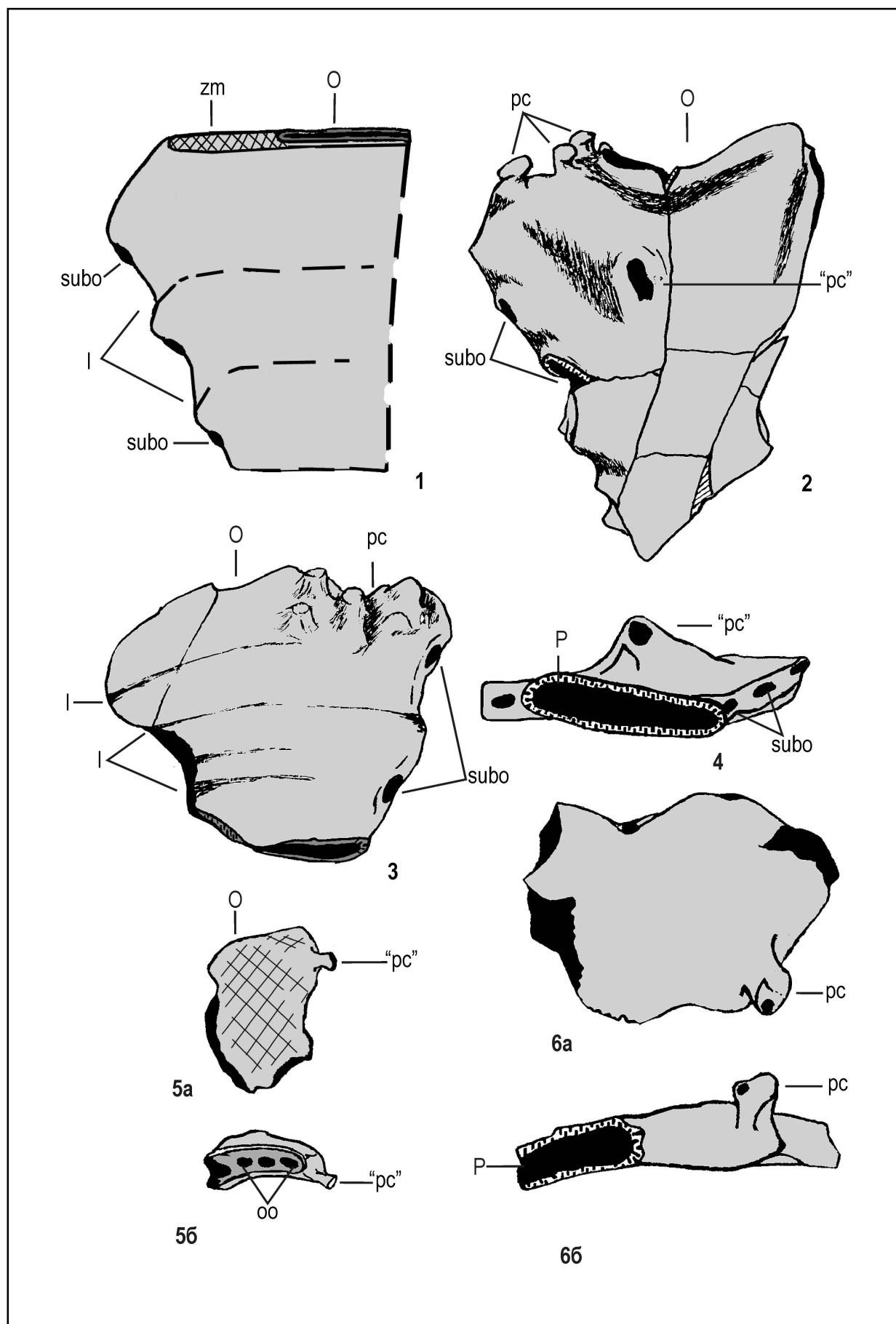


Рис. 18. Проявление почкообразования и почкообразных выростов в строении плициформных скелетов (*Guettardiscyphia*)

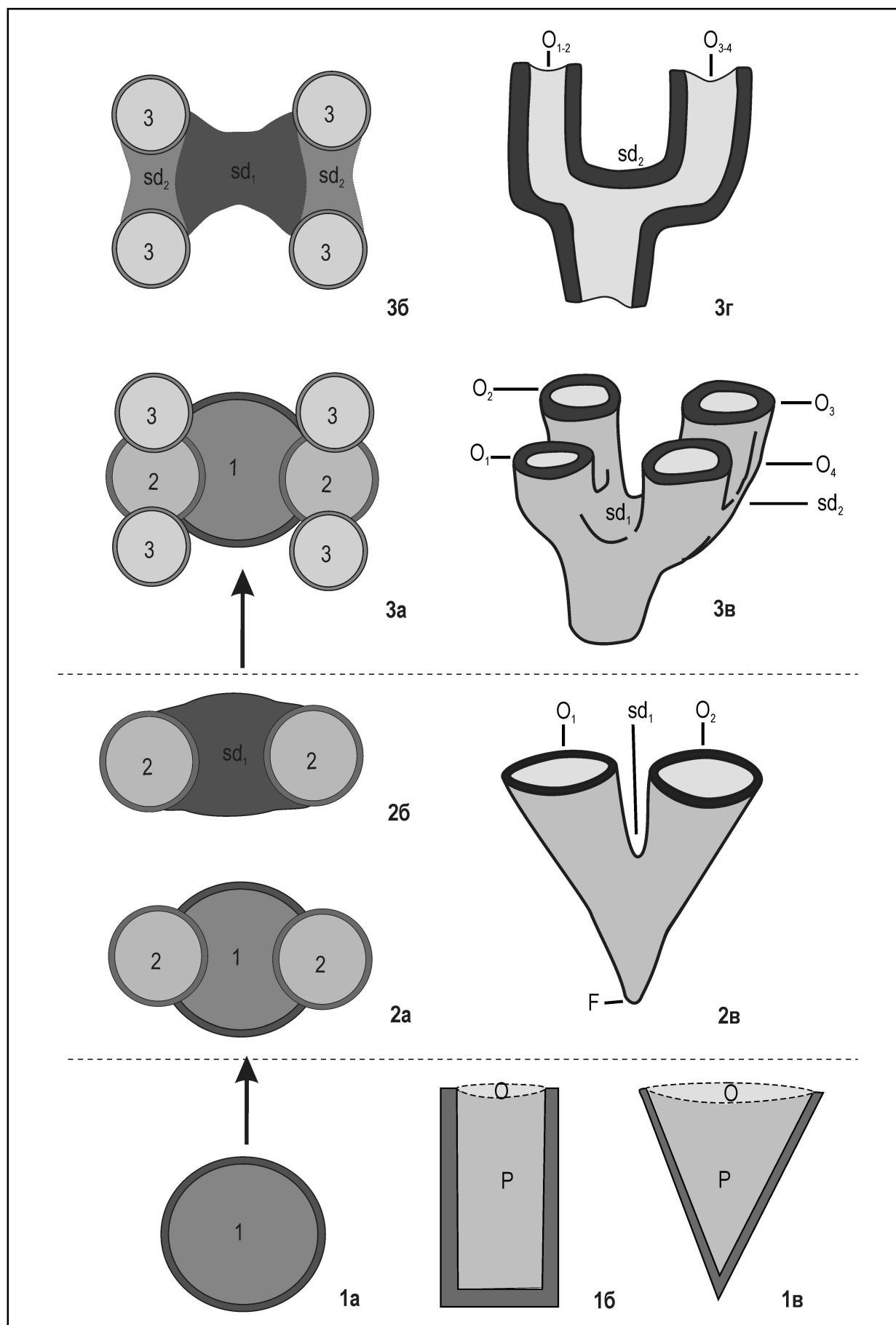


Рис. 19. Закономерности формирования полиоскулюмных губок при незавершенном продольном равнокачественном делении

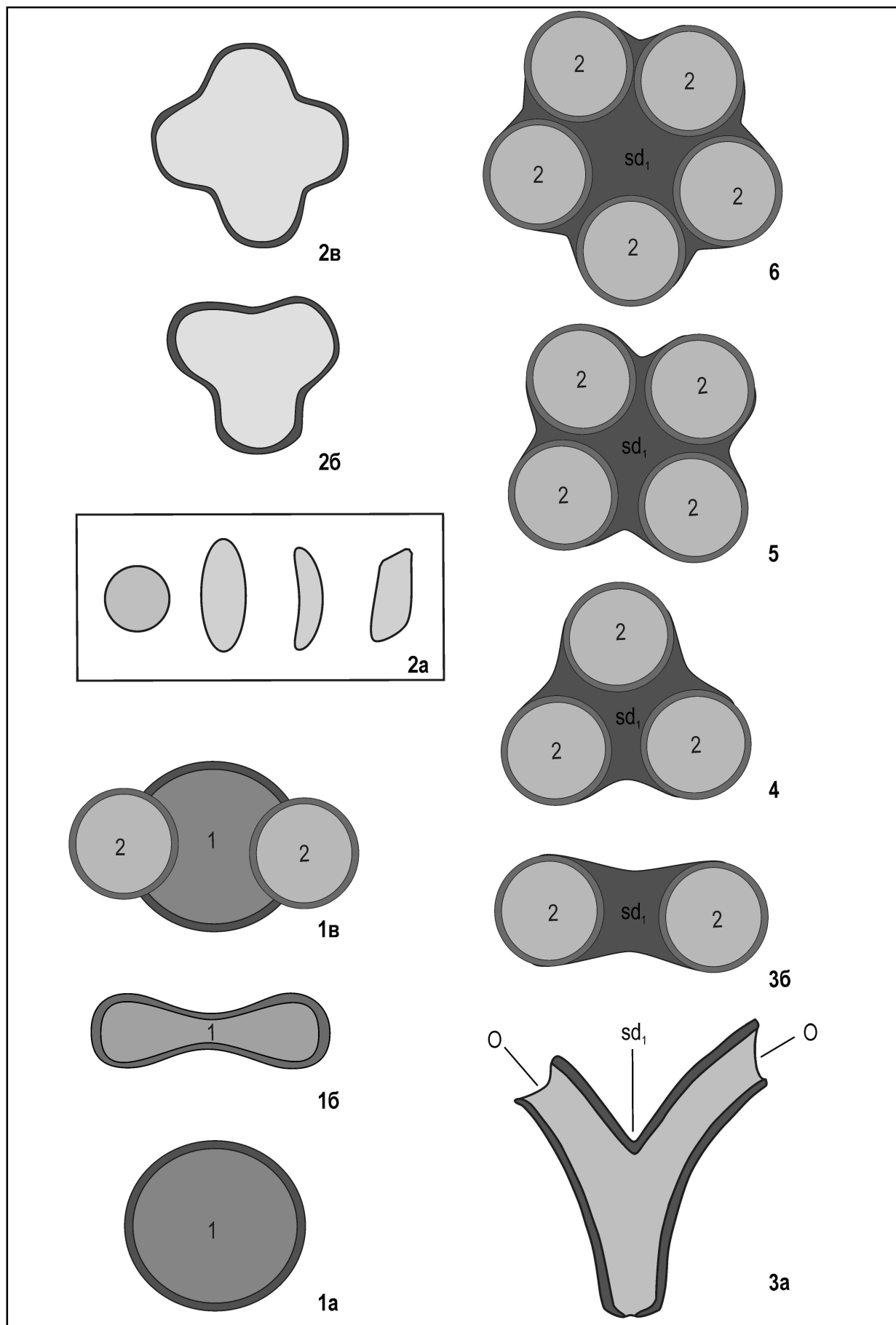


Рис. 20. Варианты равнокачественного продольного деления (вид сверху, очертания оскулюмов)

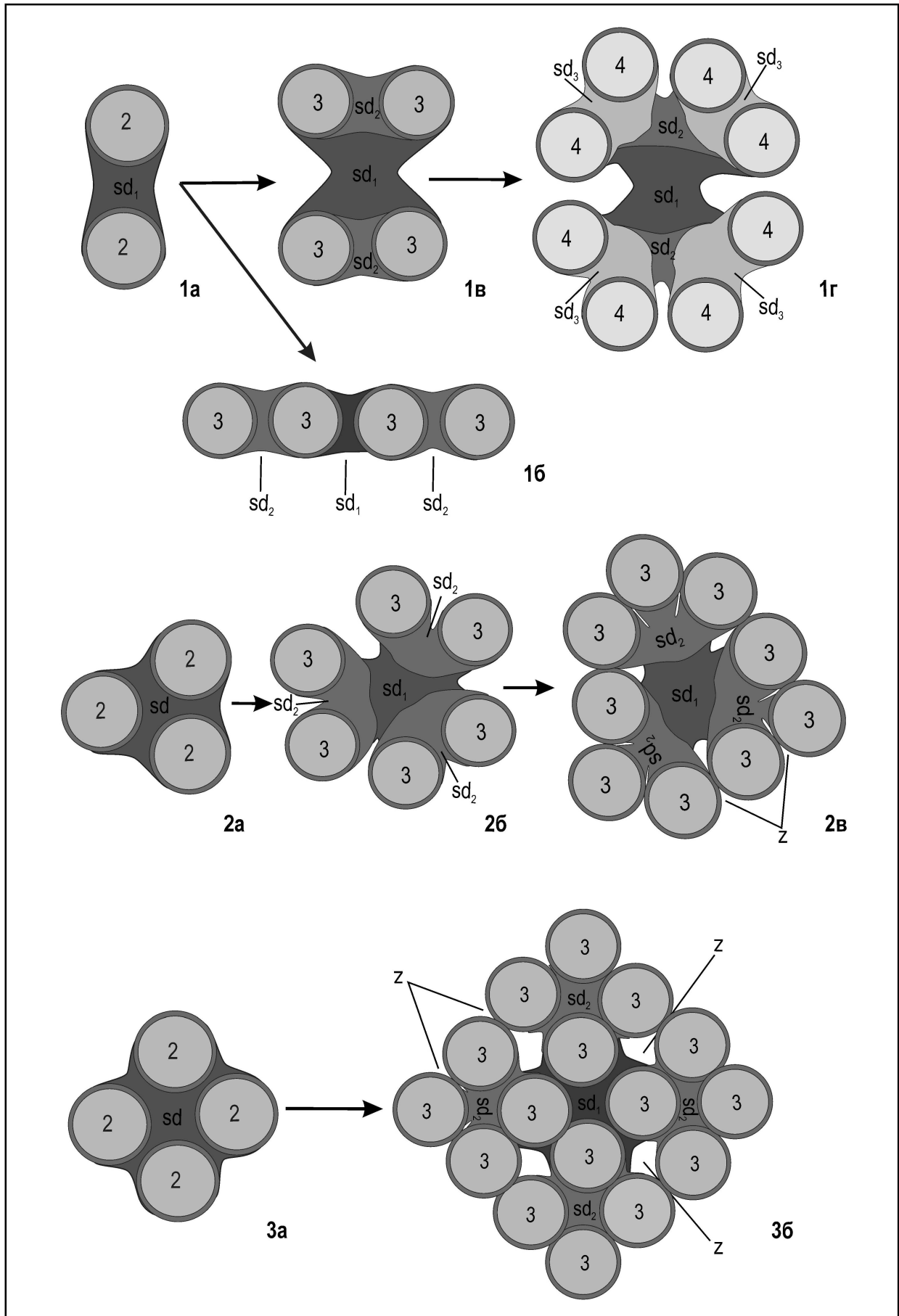


Рис. 21. Варианты неоднократного равнокачественного продольного деления (вид сверху, очертания оскулюмов)

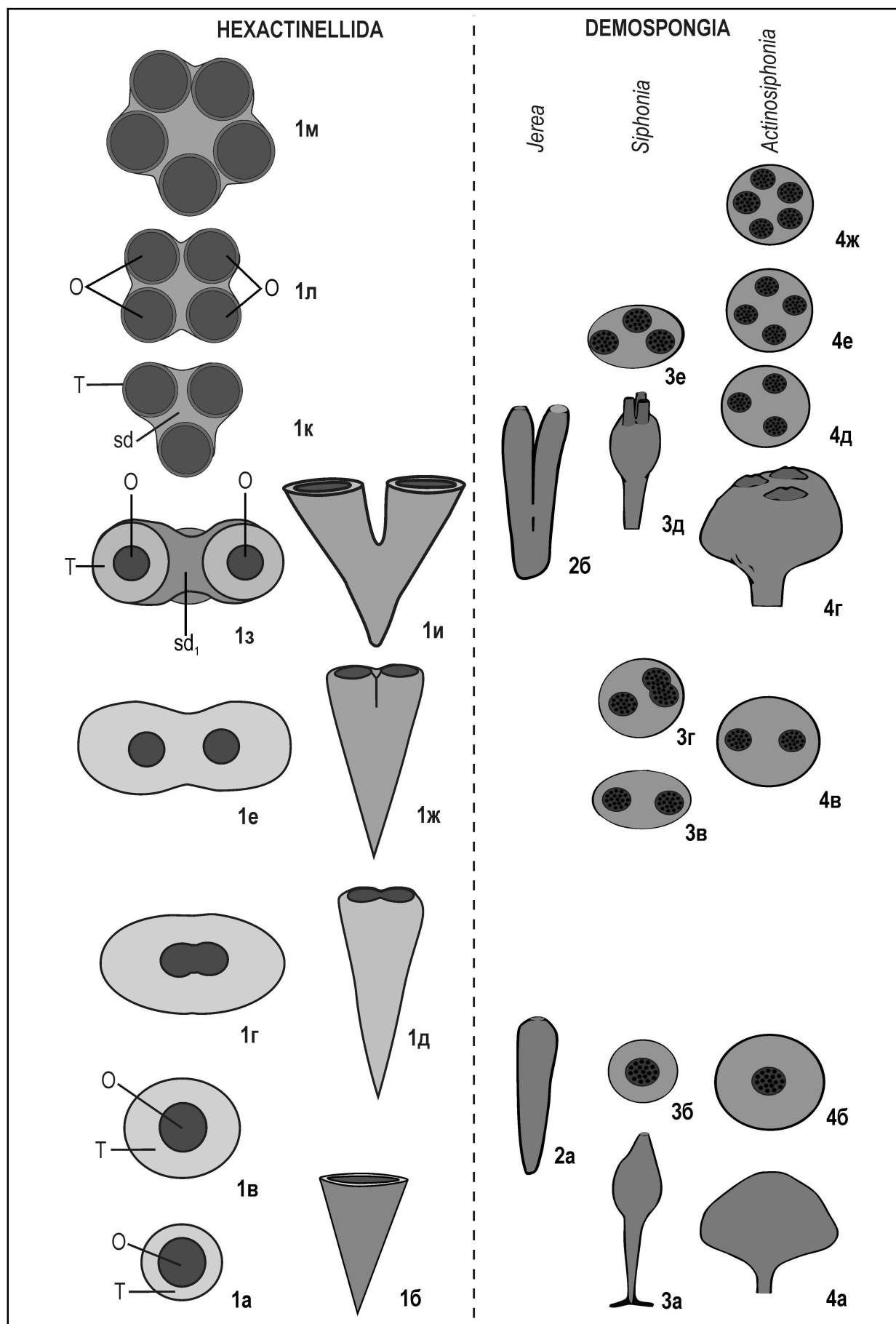


Рис. 22. Проявление продольного деления среди представителей позднемеловых гексактинеллид и демоспонгий

дольном делении, а наличие ювенильных форм является результатом развития почек, сохранившихся рядом с родительской особью.

На необычные поверхностные образования внимание было обращено не сразу. Проведение палеоэкологических и тафономических исследований по концентрированным и конденсированным образованиям в структуре верхнемеловых пород Поволжья [Первушов, Очев, Иванов, Янин, 1999] способствовало изучению свое-

Рис. 18. Проявление почкования и почкообразных выростов в строении плициформных скелетов (*Guettardiscyphia*)

Фиг. 1. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 140/759: латусная поверхность фрагмента лопасти взрослой особи, маргинальная часть оскулюма перекрыта стенкой, субоскулюмы коленообразно обособлены ниже линий пережимов. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 2. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/1697: фрагмент лопасти скелета дефинитивного организма, в маргинальной и апикальной части которой вблизи щелевидного оскулюма сохранилось скопление почек. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/1698: фрагмент лопасти: положение почковидных образований в верхней части лопасти. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Фиг. 4. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/82: фрагмент лопасти, снизу. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Фиг. 5. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 121/1501: фрагмент лопасти с отчетливым почкообразным выростом на ее ангулатной поверхности: 5а – латусная поверхность; 5б – сверху. Саратов. Сантон.

Фиг. 6. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 121/162: фрагмент лопасти: 6а – латусная поверхность лопасти; 6б – ангулатная поверхность лопасти. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Сантон. Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, 1 – линия пережима, оо – оскулярная мембрана, рс – тело почки, «рс» – почкообразное образование, субо – субоскулюм, зм – замыкание маргинальной части оскулюма

Рис. 19. Закономерности формирования полиоскулюмных губок при незавершенном продольном равнокачественном делении

Фиг. 1. Одиночные формы: 1а – вид сверху; 1б – продольное (вертикальное) сечение париформного цилиндрического скелета (бокала); 1в – продольное (вертикальное) сечение париформного конического скелета (бокала).

Фиг. 2. Диоскулюмные формы, сформированные при равнокачественном делении или обособлении сегментов парагастральной полости, вид сверху; 2а – обособление ангулатных участков скелета; 2б – формирование седловины между обособленными сегментами полости и оскулюмами; 2в – общий вид.

Фиг. 3. Полиоскулюмные формы, сформированные при повторном равнокачественном попарном делении или обособлении сегментов парагастральной полости: 3а – б, вид сверху: 3а – обособлении маргинальных участков полости; 3б – формирование седловин (междоузлий) второго порядка; 3г – продольное сечение скелета; 3в – общий вид. Условные обозначения: О₁₄ – оскулюм, Р – парагастральная полость, sd₁ – 2 – седловины (междоузлия) первого и второго порядка; цифры (1–2–3) – оскулюмы унитарных форм и второго и третьего уровня. Стрелки отображают направление в морфогенезе простейших полиоскулюмных губок

Рис. 20. Варианты равнокачественного продольного деления (вид сверху, очертания оскулюмов)

Фиг. 1. Одиночная форма: 1а – с изометричным оскулюмом; 1б – гантелеобразный оскулюм с почти соприкасающимися противоположными латусными секторами стенки; 1в – обособление сегментов полости на латусных участках стенки.

Фиг. 2. Очертания оскулюмов в строении полиоскулюмных губок, рассматриваемые как признаки варианта последующего деления: 2а – оскулюмы диоскулюмных форм; 2б – оскулюм, предшествующий трихотомии; 2в – оскулюм, предшествующий тетрахотомии.

Фиг. 3. Простейшая диоскулюмная форма: 3а – продольное (вертикальное) сечение; 3б – вид сверху.

Фиг. 4. Трихотомия несущей ветви.

Фиг. 5. Тетрахотомия несущей ветви.

Фиг. 6. Пентахотомия несущей ветви. Условные обозначения: О – оскулюм, sd₁ – седловина первого уровня; 1–2 – оскулюм первого (одиночной формы) и второго уровня

Рис. 21. Варианты неоднократного равнокачественного продольного деления (вид сверху, очертания оскулюмов)

Фиг. 1. Неоднократная дихотомия исходной диоскулюмной формы: 1а – исходная форма; 1б – попарное линейное равнокачественное деление, с катенулярным или веерообразным положением ветвей; 1в – попарное равнокачественное деление исходных модулей; 1г – последующее попарное деление модулей с выделением оскулюмов четвертого порядка и формированием кустистого габитуса скелета.

Фиг. 2. Варианты деления формы с тремя оскулюмами: 2а – исходная форма; 2б – последующая дихотомия трех исходных ветвей; 2в – последующая трихотомия трех исходных ветвей.

Фиг. 3. Вариант деления формы с четырьмя оскулюмами: 3а – исходная форма; 3б – последующая тетрахотомия всех четырех ветвей, общее количество оскулюмов достигает 16. Условные обозначения: sd₁ – sd₂ – sd₃ – седловины первого, второго и третьего порядка, цифры 2 – 3 – 4 обозначают оскулюмы второго, третьего и четвертого порядка; з – зияния в строении скелета. Стрелки обозначают направление в морфогенезе губок, ps – перемычки

Рис. 22. Проявление продольного деления среди представителей позднемеловых гексактинеллид и демоспонгий

Фиг. 1. Конический париформный скелет гексактинеллид (*Craticularia*, *Zittelispongia*): 1а – б – исходная материнская форма, сверху и сбоку; 1в – скелет материнской особи с изменяющимися толщиной секторов стенки и параметрами оскулюма; 1г – д – фасолеобразное строение оскулюма и скелета, сверху и сбоку; 1е – ж – выделение двух оскулюмов в строении скелета; 1з – и – две обособленные ветви (модули) с оскулюмами; 1к – скелет с тремя синхронными оскулюмами; 1л – скелет с четырьмя оскулюмами; 1м – скелет с пятью синхронными оскулюмами.

Фиг. 2–4. Проявление деления среди демоспонгий разной морфологии скелета: фиг. 2. *Jerera* sp. (сеноман): 2а – исходная форма, сбоку; 2б – форма с двумя обособленными модулями при равнокачественной дихотомии, сбоку; фиг. 3. *Siphonia* sp. (сеноман): 3а – б – исходная форма сбоку и сверху; 3в – форма с двумя модулями; 3г – форма с делением одного из модулей; 3д – е – скелет с тремя равнокачественными модулями, сбоку и сверху; фиг. 4. *Actinosiphonia* sp. (сантон): 4а – б – исходная форма сбоку и сверху; 4в – форма с двумя модулями; 4г – д – скелет с тремя равнокачественными модулями, сбоку и сверху; 4е – скелет с четырьмя модулями, сверху; 4ж – скелет с пятью модулями. Условные обозначения: О – оскулюм, Т – скелетообразующая стенка, sd – седловина

образных выростов и выявлению закономерностей в их расположении. Помимо интерпретаций морфофункционального значения и роли почкообразных выростов в формировании скелетов, любопытным показалось рассмотреть значимость сохранности почек на теле родительской формы. Практически все скелеты гексактинеллид (приложение, см. фототабл. 23–41) фосфатизированы, и порой в значительной степени. Некоторые из них впоследствии подверглись разрушению при перемещениях по поверхности субстрата, частично растворены, фрагментированы или окатаны. Отметим, что процесс почкования у форм, достигших фазы активного размножения, был в достаточной мере кратким. Другими словами, по-видимому, процесс обособления почки и ее отделения от родительской формы был кратковременным и происходил на протяжении от нескольких часов до суток.

Предполагаем, что причиной непосредственной или косвенной гибели губок с почками послужило их отравление и импрегнирование фосфатными соединениями. Процесс фосфатизации поверхности осадка и органических форм, а также их остатков происходил быстро и селективно на протяжении первых часов. Об этом свидетельствуют наблюдения по сохранности копролитов хрящевых рыб и слепка мозговой коробки представителя авиафауны [Курочкин, Савельев, Постнов, Первушов, Попов, 2006; Первушов, Очев, Иванов, Янин, 1999]. Идеальная сохранность оскулярной и кортикальной мембраны (приложение, см. фототабл. 33), а тем более эфемерных образований – почек (приложение, см. фототабл. 23, 24), предопределена неожиданной мумификацией фильтраторов.

3. МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

На основе представлений о степени интегрированности модулей (в виде бокалов, лопастей или ветвей) и установленных взаимоотношений парагастральной полости в строении единого скелета с многими оскулюмами определено три основных уровня модульных гексактинеллид: унитарный, транситорный и колониальный (рис. 23) [Первушов, 20176].

3.1. Унитарный уровень организации

К исходному уровню организации отнесены губки с одним или несколькими оскулюмами, но с изолированными, не сообщающимися между собой парагастральными полостями. Среди гексактинеллид унитарного уровня, которые рассматриваются в составе семейства или подсемейства, выделены одиночные, перифронтальные и полиоскулюмные формы, последние рассматриваются в автономии – первичные и вторичные.

3.1.1. Одиночные формы

Морфологическое разнообразие одиночных губок определяется соотношением элементов скелета: бокала, стержня, ложного стержня и системы ризоид (приложение, фототабл. 42–46). Характеристика этих форм несодержательна без использования понятия «скелетообразующая стенка», которая составляет основную часть скелета – бокал. Стенка обладает морфологической подвижностью, способствовавшей существенной вариабельности облика морфотипов скелета за счет сочетания значений ее толщины и характера дермальной и парагастральной скульптур [Первушов, 20026; Reid, 1958]. Оскулюм, выводящее отверстие парагастральной полости, венчает бокал, образованный замкнутой стенкой конических или цилиндрических очертаний. Многообразие одиночных форм обусловлено проявлением изоморфизма среди *Lychniscosa* (Ventriculitidae) и *Hexactinosa* (Craticulariidae, Leptophragmidae, Zittelispongiidae, Sphenaulacidae) [Первушов, 20156]. Морфология губок, рассматриваемых как одиночные формы, представлена в параграфе «Париформные скелеты» (см. рис. 1–3).

Скелетообразующая стенка, стержень с сопряженными ризоидами или обособленная система ризоид существенно отличаются как структурой спикульной решетки, так и строением ирригационной системы и соответственно дермальной скульптуры. В стенке преимущественно развиты поперечные каналы разных очертаний, которым на дермальной поверхности соответствуют прозопоры, а на парагастральной – апопоры. Остия (апо- и прозопоры), ребра и узлы ребер формируют скульптуру дермальной и парагастральной поверхностей, соотношение которых специфично для представителей рода и трибы. В строении тонких стенок поперечные каналы тонкие и короткие или отсутствуют. Стержень и ризоиды пронизаны протяженными продольными гладкими каналами, без канальной спикульной решетки, которые, плавно меандрируя, протягиваются по ризоидам и стержню к основанию бокала. Поверхность стержня и ризоид испещрена протяженными бороздами – остиями углубляющихся по направлению вверх продольных каналов.

Скелет большинства одиночных губок париформного или плициформного строения [Первушов, 20156, 2017a], который часто состоит лишь из одного или двух элементов. В первом случае это бокал, во втором бокал с системой ризоид или бокал с коротким стержнем. Многообразие париформных губок обусловлено вариациями соотношений элементов скелета конического и цилиндрического габитуса (см. рис. 2, 3). Плициформные скелеты не отличаются разнообразием и для них свойственно геометрически правильное и реже иррегулярное расположение продольных складок. Скелетообразующей стенке конструктивная подвижность свойственна при малых значениях толщины (1–2 мм). Уменьшение толщины стенки соотносится за редким исключением и с возрастанием плотности расположения мелких и округлых элементов дермальной скульптуры. Наличие и значения параметров отворота или изгиба стенки в строении париформных скелетов часто определяют габитус одиночных губок. Соотношение высоты исходной, нижней бокаловидной части скелета, и диаметра верхней его половины, широкого изгиба стенки, многообразно, что и определяет «воронкообразный», «тарелковидный» или «грибовидный» облик спонгий (приложение, см. фототабл. 42, 44, 45).

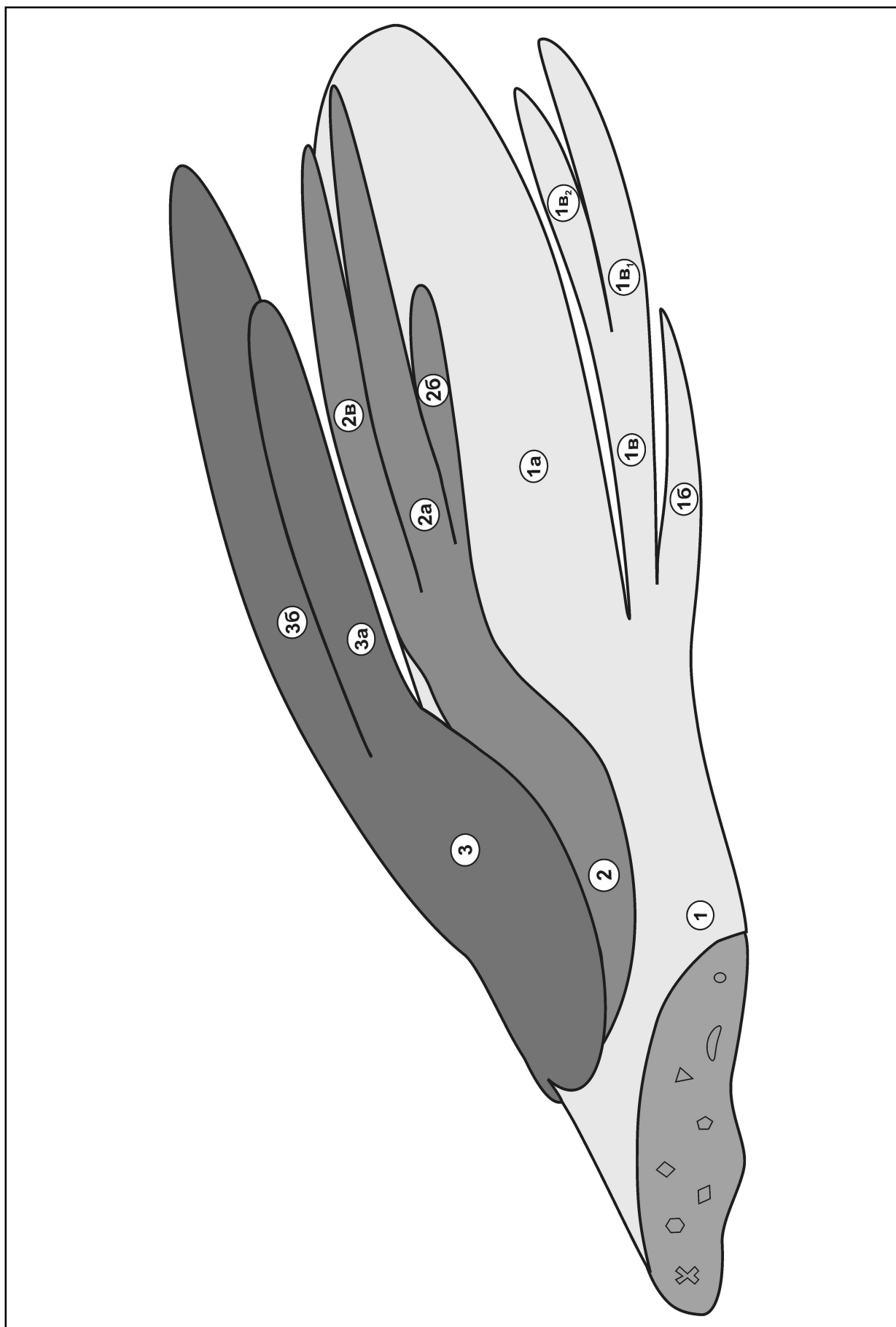


Рис. 23. Соотношение уровней модульной организации позднемеловых гексактинеллид

В филогенетических линиях париформных губок прослежена тенденция к формированию развернутых форм без оскулума (приложение, см. фототабл. 43, фиг. 3), в строении которых определяются парагастральная и дермальная поверхности, а также верхний край, парагастральная щель. Листообразные гексактинеллиды немногочисленны (*Scapholites*, *Schizorabdus*). Их появление обусловлено приспособлением организма к обитанию в условиях спокойных ламинарных течений. Очевидность происхождения развернутых форм от губок париформного строения обусловила их рассмотрение как унитарных. В строении одиночных порифер элементы прикрепления представлены системой ризоид в основании бокала или стержня, шиповидными основаниями ризоидных спикул (приложение, см. фототабл. 42, 43). Иногда в основании бокала развита площадка приростания.

Изучение скелетов гексактинеллид показывает, особенно при рассмотрении форм с резко асимметричным строением (приложение, см. фототабл. 44–46), что при идентификации фоссилий и при последующих изысканиях по систематике группы желательнее располагать несколькими экземплярами полной сохранности. Имеется в виду не только габитус скелета, что само по себе часто проблематично, но и определение соотношения строения дермальной и парагастральной скульптур. Примером необычного строения скелета является *Lepidospongia* sp. (приложение, см. фототабл. 46), очертания которого напоминают «кобру» с распахнутым капюшоном. В строении этого скелета его основание, бокал, занимает подчиненное место, значительную его часть составляет односторонний отворот стенки, парагастральной поверхностью вверх, опущенный значительно ниже основания губки.

Многие современные вопросы таксономии и систематики гексактинеллид происходят из первых публикаций находок губок, описания которых основаны на фрагментарном материале голотипов. Порой характеристика рода, основанная на описании типового вида поздних стадий филогенеза группы не полностью отвечает особенностям строения скелета родственных губок, обитавших на протяжении всего позднего мела.

3.1.2. Перифронтальные формы

При изучении относительно просто устроенных представителей семейства Ventriculitidae [Первушов, 1998а, 2002а] установлены формы, в строении скелета которых выделены обособленные элементы, неизвестные среди вентрикулитид (рис. 24, приложение см. фототабл. 47–49). Большинство представителей этого семейства париформного строения – очертания парагастральной полости прямо соотносятся с коническим, цилиндрическим или тарелковидным в целом строением скелета. Поэтому скелетные новообразования у этих губок с учетом первичной и рецентной сохранности достоверно определяются, чего нельзя сказать об их функциональном предназначении.

Привлекшие внимание выросты морфологически описываются как широкие и невысокие конусовидные выросты с округлыми отверстиями на вершине. Выросты располагаются на парагастральной или на дермальной поверхности, а их количество варьирует от одного – двух и до двадцати – тридцати. Необходимость в понимании происхождения и функционального предназначения этих выростов нарастала с увеличением количества фоссилий, в строении которых подобные новообразования были установлены. Своеобразие морфологии скелета, обусловленное наличием и расположением оригинальных элементов (выростов, в дальнейшем – субмодулей), позволило обособить рассматриваемые формы от унитарных губок в качестве «домодульных» организмов, которым дано определение перифронтальные (от греч. *peri* – вокруг, возле и лат. *frons/frontis* – лоб; передняя, лицевая сторона).

В строении перифронтальных губок не прослеживаются результаты цикличного морфогенеза, т. е. морфология их скелета не является следствием полимеризации исходного модуля (фрактала, «клона») [Марфенин, 2008; Хлебнович, 2002]. Перифронтальные формы образованы при модификации функций и морфологии отдельных элементов, новообразований в структуре предковых унитарных форм. В этом случае исходный модуль, одиночная губка париформного строения, претерпевал лишь некоторые структурные изменения, но в морфогенезе не происходило последующей полимеризации исходного модуля конических или цилиндрических очертаний. Вероятно, перифронтальный уровень организации характерен для губок, что объясняется необычным соотношением в строении единого скелета основного парагастра и полостей субмодулей.

Перифронтальные формы представляют собой результат незавершенного парагастрального (*Contubernium*) и дермального периферийного почкования (*Columelloculus*) или, возможно, преобразования прозохет (*Coscinopora*) в самостоятельные субпарагастральные полости [Первушов, 2012]. В строении *Contubernium* мелкие конусовидные выросты (субмодули) с округлыми отверстиями в количестве от двух-трех и до

Рис. 23. Соотношение уровней модульной организации позднемеловых гексактинеллид: 1 – унитарный уровень (светло-серый фон): 1а – одиночные формы; 1б – перифронтальные формы; 1в – автономные формы (1в₁ – первичные; 1в₂ – вторичные автономии); 2 – транзиторийный уровень (серый фон): 2а – одиночные транситории; 2б – автономные транситории; 2в – колониальные транситории (простейшие и сложные). 3. Колониальный уровень (темно-серый фон): 3а – простейшие и 3б – настоящие колонии. Геометрические фигуры на поперечном срезе унитарного уровня – условное отображение таксономических групп на уровне «семейство – род»

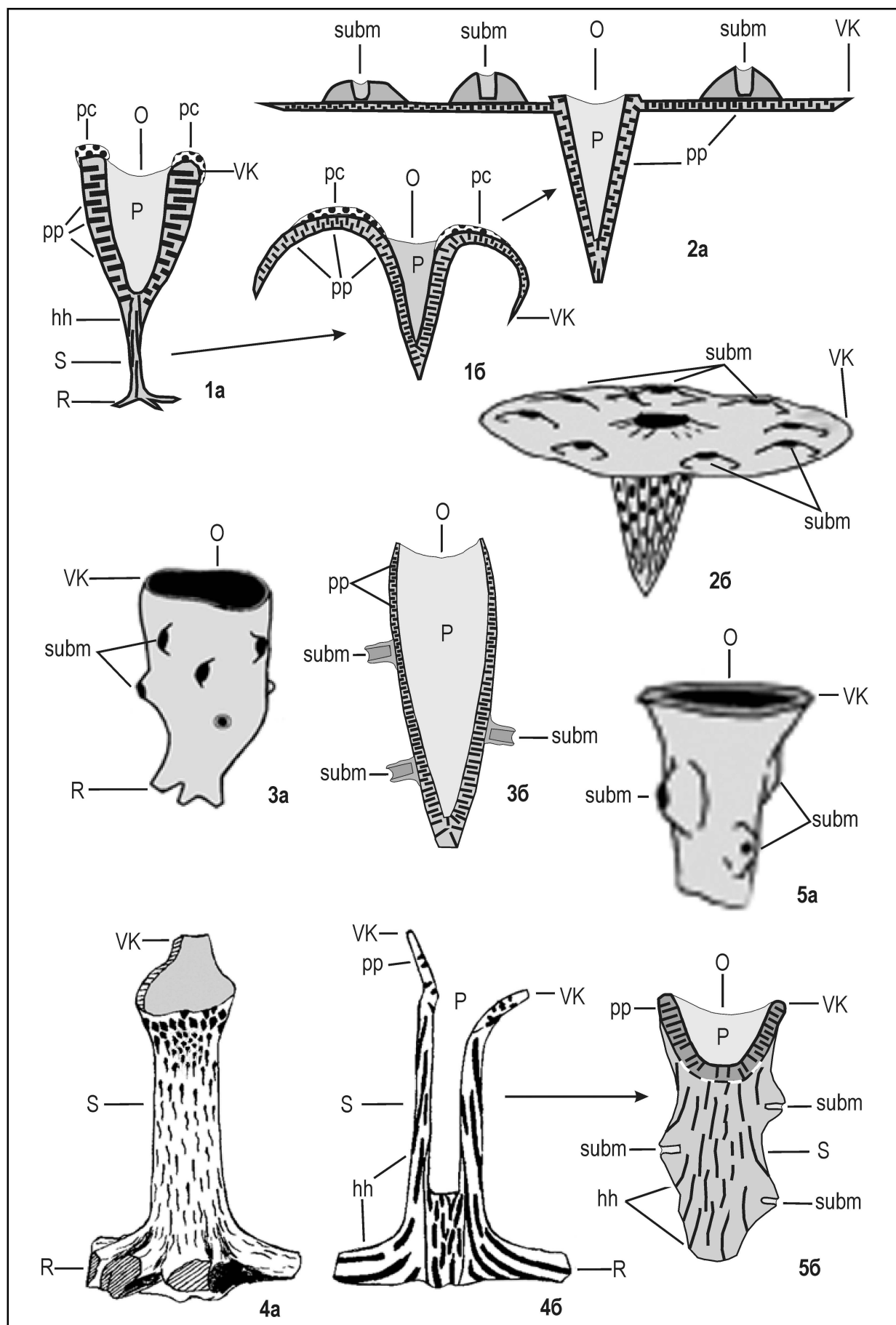


Рис. 24. Морфология унитарных и производных перифронтальных форм

двадцати-тридцати расположены вокруг основного оскулюма на парагастральной поверхности горизонтально ориентированного сегмента стенки (см. рис. 24). У *Coscinopora* и *Columelloculus* аналогичные выросты хаотично расположены на дермальной поверхности бокала или стержня. Полости субмодулей меньше диаметра парагастральной полости несущего скелета, но больше, чем диаметр каналов. Полости субмодулей не сообщаются ни с основной парагастральной полостью, ни с сопряженными с ней каналами. Перифронтальная губка представляет собой родительскую форму, на которой получили развитие дополнительные элементы (субмодули), не являющиеся равнозначными и самостоятельными по отношению к исходному организму.

Перифронтальные формы рассматриваются на уровне подрода, поскольку их появление обусловлено модификацией исходной одиночной губки: *Ventriculites* (*Contubernium*) и *Rhizopoterion* (*Columelloculus*). Известно несколько групп перифронтальных губок на уровне подрода, которые представлены типовым видом (см. рис. 24, фиг. 3, 5). Столь ограниченный видовой состав объясняется малой выборкой материала (*Columelloculus* – 3 экз., из них 2 фрагмента). Относительно кратко существовавшие монотипные группы представляли специализированные тренды морфогенеза представителей группы [Первушов, 1998а, 2002а].

Выделение из состава унитарных губок несколько иначе устроенных перифронтальных форм могло быть обусловлено проявлением двух тенденций морфогенеза гексактинеллид. Одно из направлений определяется особенностями вегетативного размножения позднемеровых гексактинеллид, а именно проявлением незавершенного почкования среди унитарных губок и последующим сохранением почкообразных выростов на теле предковой особи. В строении тела гексактинеллид почкообразование приурочено к верхнему краю, где сопрягается парагастральная и дермальная поверхности скелетообразующей стенки, к апикальным или маргинальным так или иначе обособленным участкам дефинитивного организма (см. рис. 17). Массовое формирование почек приурочено и к участкам оскулярной мембраны (*Guettardiscyphia*).

Парагастральная поверхность и прилежащие участки верхнего края были наиболее приспособлены к почкообразованию, нежели участки дермальной поверхности, на которой почки устанавливаются редко. Последнее обусловлено тем, что дермальная поверхность закрыта кортексом, а иногда кортикальной мембраной. Парагастральная поверхность сложена более крупными спикулами, сопряжена с паренхимальной спикульной решеткой и обычно изолирована от воздействия внешней среды.

У некоторых вентрикулитид, отличавшихся относительно небольшими величинами толщины стенки, что обусловило подвижное положение стенки и формирование широкого отворота, парагастральная поверхность оказывалась в наиболее высоком положении, открытом прямому воздействию водной среды (см. рис. 24, фиг. 1). В этом случае у форм с доминирующим размножением почкованием существенно возрастала площадь тела, приспособленная к выделению почек. На примере вентрикулитид (см. рис. 24, фиг. 1, 2) можно представить соотношение площади парагастральной поверхности губок с отворотом стенки (*Contubernium*, диаметром до 60–80 мм) с площадью верхнего края губок без отворота (*Ventriculites*, толщина стенки 8–10 мм). При этом выделение почек у париформных губок конических очертаний и без отворота стенки (*Sporadoscinia*, *Ventriculites*, *Guettardiscyphia*) происходило на локальных, наиболее приподнятых и ориентированных по направлению придонного течения участках верхнего края (см. рис. 17, 18).

Формирование скелетов с широким симметричным отворотом стенки предопределило возможность преимущественного почкообразования именно на раскрытой поверхности парагастра. Предполагается, что в последующем в силу ряда причин (удельный вес отделяющихся клеток, изменение динамики и направления течения и т. д.) часть из многочисленных почек приживалась на парагастральной поверхности, чему могла способствовать однородность структуры спикульной решетки. В дальнейшем проявлялось закономерное расположение уже многочисленных почек – выростов на парагастральной поверхности. Выросты, став неотъемлемой частью единого скелета, способствовали изменению облика предковых форм. Так, у *Contubernium* в отличие от *Ventriculites* отчетливо обособлен оскулюм центрального парагастра, отворот стенки широкий ортогональный симметричный и верхний край расположен в горизонтальной плоскости.

Рис. 24. Морфология унитарных губок и производных перифронтальных форм

Фиг. 1. Строение одиночных губок париформного строения, предшественников перифронтальных форм: 1а – *Ventriculites striatus* Smith, 1848; отворот стенки отсутствует; 2б – *Ventriculites cribrosus* (Phillips, 1829); в строении скелета доминирует широкий отворот стенки. Зоны почкообразования приурочены к поверхности верхнего края или апикальным участкам стенки.

Фиг. 2. Производная перифронтальная форма, субмодули расположены на парагастральной поверхности (*Ventriculites* (*Contubernium*) *ochevi* Pervushov, 1998): 2а – вертикальное сечение; 2б – общий вид.

Фиг. 3. Производная перифронтальная форма, субмодули расположены на дермальной поверхности (*Coscinopora* (*Fericoscinopora*) *variabilis* (Malecky, 1980)): 3а – общий вид; 3б – вертикальное сечение.

Фиг. 4. Одиночная форма, в строении которой преобладает стержень и ризоиды (*Rhizopoterion cervicorne* (Goldfuss, 1833)): 4а – общий вид; 4б – вертикальное сечение.

Фиг. 5. Производная перифронтальная форма, субмодули расположены на поверхности стержня (*Rhizopoterion* (*Columelloculus*) *triuterus* Perv., 1998): 5а – общий вид; 5б – вертикальное сечение. Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, R – ризоиды, S – стержень, VK – верхний край, subm – субмодуль с субоскулюмом, pc – зоны активного почкообразования, pp – поперечные каналы, hh – продольные каналы. Стрелками показано направление в морфогенезе, с которым связывается формирование перифронтальных форм

Рассматривалось предположение, что столь необычные изменения морфологии скелета обусловлены процессами почкования, массово проявившимися на стадии онтогенеза губки и совпавшими с ее гибелью. Но «гипотезе почкования» противоречат наблюдения по морфологии гексактинеллид [Первушов, 1998а, 2002а]. Во-первых, в структуре скелета с субмодулями определены характерные элементы, неизвестные среди вентрикулитид. Это четко обособленный оскулюм и резкий отворот стенки в горизонтальной плоскости, протяженные ряды ризоидных выростов нижней поверхности отворота. Во-вторых, прослежены изменения в морфологии губок с субмодулями, которые интерпретируются как онтогенетические. В-третьих, у описанных почек на стадии отделения от материнской особи не наблюдаются полости и оскулярные отверстия [Первушов, 2010]. Результаты изучения проявлений почкования и связанных с этим морфологических изменений в строении гексактинеллид показывают, в частности, что в момент выделения почек искажаются лишь локальные участки тела губки, наиболее благоприятные их образованию.

Другое направление в морфогенезе гексактинеллид, с которым связывается возможное формирование перифронтальных форм, – это преобразование единичных поперечных каналов (прозохет, реже апохет) в обособленные полости, расположенные внутри морфологически выраженных выростов (см. рис. 24, фиг. 4, 5). Подобные выросты, достоверно наблюдаемые на дермальной поверхности, свойственны губкам, ирригационная система которых состоит из поперечных каналов небольшого диаметра с большой плотностью расположения апопор и прозопор. Многочисленные примеры выростов, сформированных по поперечным каналам, установлены в структуре скелетов *Leptophragmidae* [Moret, 1926; фототабл. XXI, фиг. 3, 9], в частности, рода *Guettardiscyphia* (*Hexactinosa*) [Первушов, 2011], а среди лихнискос подобные выросты описаны среди *Naræana* [Malecki, 1980, с. 417, рис. 5б].

Единичные морфологически выраженные выросты выделены даже на субплоских участках дермальной поверхности *Leptophragmidae*. Подобные выросты отмечаются на перегибах стенки плициформных (*Leptophragma*, *Guettardiscyphia*) и на узких, килевидных участках стенки париформных (*Naræana*, *Lepidospongia* и *Sestrocladia*) губок.

Перифронтальные формы характеризуются париформным строением скелета, по периферии которого прослеживаются невысокие субмодули с отверстиями (субоскулюмами) на вершине. Полости субмодулей непосредственно не сопряжены с центральной парагастральной полостью и оскулюмом. Термин «субоскулюм» широко используется нами при описании транситорных форм (*Coeloptychium*, *Balantonella*, *Guettardiscyphia* и *Tremabolites*), что отражает вторичную, дополнительную роль этих мелких по сравнению с оскулюмом отверстий в строении скелета. В отношении перифронтальных форм этот термин применяется с целью обозначения вторичности мелких обособленных полостей. Морфологическое разнообразие перифронтальных форм ограничено и определяется их происхождением от париформных губок, расположением субмодулей на парагастральной или дермальной поверхности скелетообразующей стенки или стержня.

Парагастральные перифронтальные формы. Скелет в виде гриба высотой 30–40 мм и диаметром по верхнему краю 60–70 мм и более. Толщина стенки изменяется от 6–8 до 10–11 мм. Нижняя часть скелета – невысокий (19–31 мм) конусообразный бокал с едва выпуклой стенкой, диаметр отворота 22–30 мм (см. рис. 24, приложение, см. фототабл. 47–49). Выше равномерного ортогонального отворота, на горизонтальном участке парагастральной поверхности расположены слабо выпуклые бугорки с округлыми субоскулюмами (*Contubernium*) [Первушов, 1998а]. Диаметр дискообразной части скелета в 1,5–2 раза, иногда и более превышает высоту узкоконического бокала. Центральный парагастр глубокий и субцилиндрический. Оскулюм овальный (8–10/11–12 мм), острые края окружающей его стенки в виде кратера приподняты над парагастральной поверхностью. Апо- и прозохеты диаметром 1,5–2 мм, порой диагональные в области бокала. На парагастральной поверхности, на горизонтальном участке стенки прослеживаются тонкие стенки каналов (0,5–0,6 мм) и широкие канавки каналов и овально-вытянутых остий (1–1,3 мм). Полости субмодулей мелкие и цилиндрические, диаметр субоскулюмов 3–6/3–6 мм. Количество субмодулей у форм полной сохранности (диаметром 50–60 мм) изменяется от 7 до 12. Субмодули расположены относительно равномерно субконцентрически по всей парагастральной поверхности.

В онтогенезе парагастральных перифронтальных форм прослежены следующие тенденции (см. рис. 24, фиг. 1, 2). Возрастание количества субмодулей от 15–20 до 50–60 обусловлено увеличением диаметра горизонтального отворота стенки. При этом многочисленные субмодули утрачивали отчетливо выраженные конические очертания и на их месте прослеживаются лишь все более крупные субоскулярные отверстия, порой сходные по очертаниям с оскулюмом. Увеличение диаметра дискообразной части скелета при постоянных значениях толщины стенки привело к преобразованию сегментов дермальных ребер в дополнительные опорные элементы – протяженные и высокие ризоиды. Высота ризоидов соотносится с высотой нижней, конусообразной, части скелета. Чем больше диаметр отворота стенки, тем меньше высота исходной, бокаловидной, части губки.

Парагастральные перифронтальные губки (*Contubernium*) известны из нижнесантонских образований правобережного Поволжья. Скелеты этих губок приурочены к сложнопостроенным ориктоценозам «губкового» горизонта, формировавшимся в пределах отмелей на протяжении сотен тысяч лет и отличающимся большим количественным представительством и таксономическим разнообразием этих беспозвоночных.

Дермальные перифронтальные формы. Скелет высотой 50 мм в виде узкоконического стержня, в его строении доминируют протяженные тонкие (0,5–0,7 мм) продольные каналы. На различных уровнях дермальной поверхности скелета прослеживаются конусовидные бугорки с отверстием на вершине (*Columelloculus*) [Первушов, 1998б] (см. рис. 24, фиг. 3–5; приложение, фототабл. 49, фиг. 2, 3). Диаметр стержня 15–30 мм. Парагастр узкоконический и глубокий. Оскулюм фаселевидный (5/18 мм). В строении *Rhizopoterionina*, к которым относится *Columelloculus*, преобладают стержень и ризоиды, в которых ирригационная система представлена продольными каналами. Бокал, в строении которого выделяются короткие поперечные каналы, не всегда достоверно прослеживается: толщина стенки 6 мм, диаметр по верхнему краю 18/29 мм. Субмодули, бугорки с субоскулюмами, установлены на поверхности стержня и близ основания бокала, на участках, где поперечные каналы отсутствуют. Высота субмодулей 5–6 мм, диаметр 15–17 мм, полости субмодулей цилиндрические, короткие и диаметром 3–4 мм.

Дермальные перифронтальные губки (*Columelloculus*) известны из кампанских образований Поволжья. Скелеты губок приурочены к ориктоценозам массовых поселений – «губковым лугам». Возможно, перифронтальные формы с дермальным расположением субмодулей были распространены и в сантоне (*Fericoscinopora*) [Malecki, 1980].

Применительно к перифронтальным формам аспекты захоронения и последующих процессов фоссилизации скелетов обусловлены необходимостью анализа секторов стенки выше ее отворота, которые часто представлены фрагментами. После гибели организма скелет неизбежно переворачивался на бок, так как его верхняя дискообразная часть тяжелее нижней конусообразной и перевешивала ее. Воздействие придонных течений и волновой динамики воды приводило к волчкообразному вращению скелета. При усилении гидродинамического режима, при перемещении и переотложении скелета происходило раскалывание отворота на отдельные сегменты и отделение нижней, конусообразной, части. При значительной выборке фоссилий лишь единичные формы небольшого диаметра отличаются почти полной сохранностью (приложение, см. фототабл. 47, 49). Селективная сохранность не позволяет представить видовое разнообразие представителей *Contubernium*: из более чем 30 экземпляров полную сохранность имеют 0,1%. Почти все достоверно диагностируемые экземпляры *Contubernium* представлены сегментами отворота стенки, несущими характерные субмодули (приложение, см. фототабл. 48).

Скелеты *Rhizopoterion* редко характеризуются полной сохранностью (приложение, см. фототабл. 42, фиг. 3). Название типового вида *R. cervicorne* обозначает характерную особенность строения базальной части скелета – ризодов, внешне напоминающих «оленьи рожки». Именно этот элемент скелета наряду со стержнем наиболее часто встречается в породе. Связанные с ними происхождением *Columelloculus* характеризуются аналогичными особенностями сохранности: это фрагменты стержня с продольными каналами. Лишь наличие субмодулей позволяет установить своеобразие рассматриваемых форм среди *Rhizopoterioninae*.

Значительная часть скелетов губок из верхнемеловых отложений Поволжья происходит из аллохтонных комплексов, в этих случаях они обычно в той или иной степени фосфатизированы. Предполагается, что даже при автохтонном и субавтохтонном захоронении тела губок сорбировали фосфатные соединения из окружающей водной среды и именно эта первичная фосфатизация способствовала порой их идеальной первичной сохранности [Первушов, 2010]. При неоднократном вымывании из осадка и переотложении скелеты и их фрагменты постепенно превращались в различной степени окатанные терригенные включения, что показано и на примере верхнетуронских – сантонских губок Польши [Olszewska-Nejbert, Swierczewska-Gladysz, 2009; Vodrazkaab, Sklenarc, Cacha, Laurind, Hradecka, 2009]. Процесс переотложения и фрагментации скелетов сопровождался и неоднократным заполнением парагастральной полости и каналов, перекрытием дермальной скульптуры вмещающими осадками на фосфатном цементе.

При обволакивании скелета фосфатной массой или при попадании его в состав агрегата терригенных включений не представляется возможным проследить соотношение апо- и прозопор и возможных выростов, установить достоверность тех или иных выростов, почек. Даже в продольных аншлифах не удастся проследить соотношение элементов ирригационной системы и полостей субмодулей. Соотношение этих элементов скелета является принципиальным при определении уровня модульной организации губок. Если парагастральная полость является единой, раскрывающейся к оскулюму или нескольким оскулюмам (субоскулюмам), то эти губки рассматриваются как колониальные (*Paracriticularia*, *Zittelispongia*) или транзиторные (*Balantionella*, *Coeloptychium*, *Guettardiscyphia*, *Tremabolites*). В случае когда субмодули морфологически обособлены и их полости не образуют единую ирригационную систему губки и таким образом выполняют функцию дополнительных «парагастральных» полостей, подобные формы определяются как перифронтальные. Поэтому по приводимым описаниям и изображениям губок в работах предшествующих исследователей [Moret, 1926; Malecki, 1980], в которых обращается внимание на необычные выросты в строении скелета, невозможно установить уровень модульной организации описываемых форм.

3.1.3. Автономные формы

Эти формы представляют собой пример полимеризации (пространственной метамерии) исходного модуля – скелета одиночного организма (рис. 25, 26; приложение, фототабл. 50–57). Полиоскулюмные губки

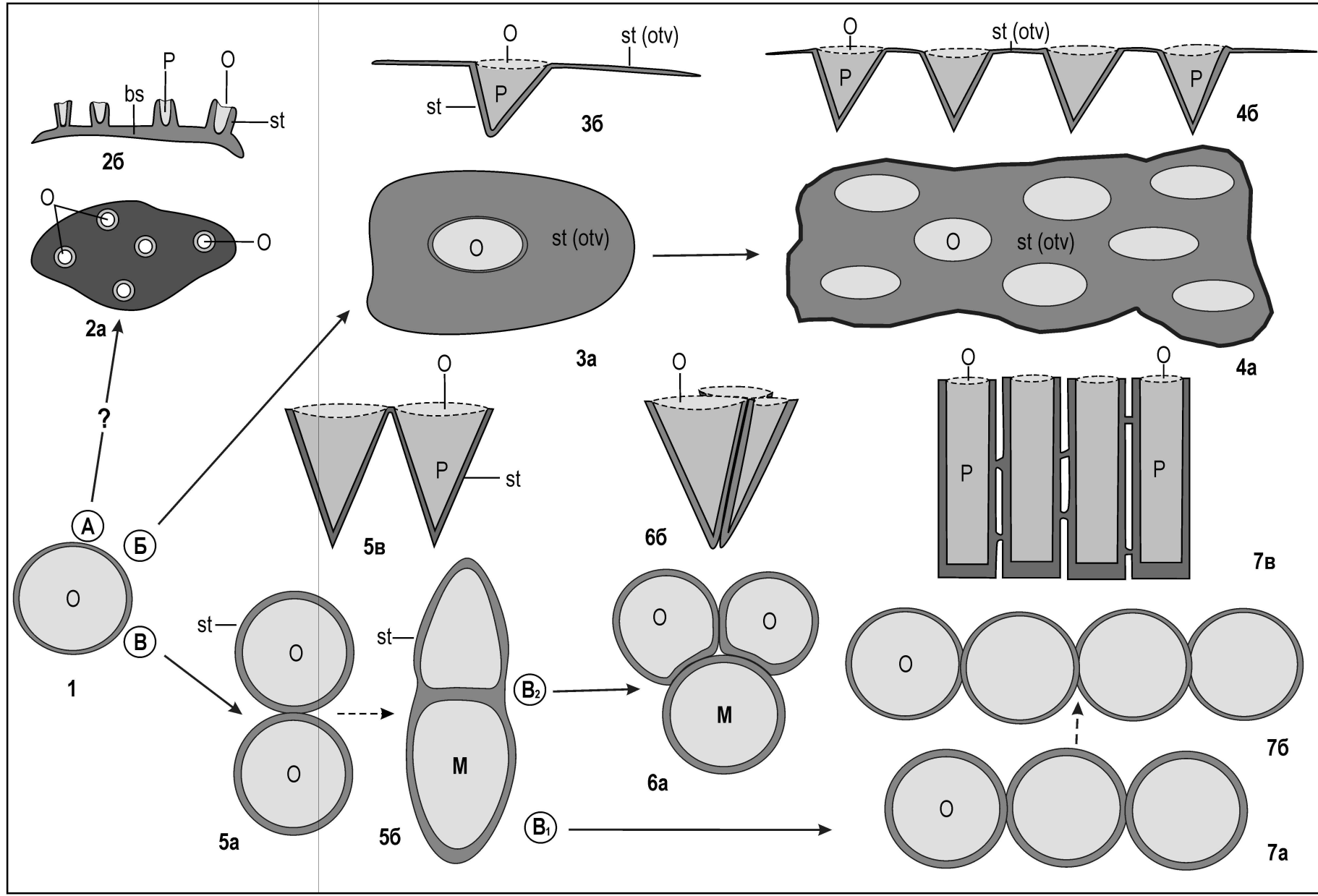


Рис. 25. Основные направления формирования автономных форм гексактинеллид

состоят из нескольких подобных модулей с обособленными парагастральными полостями и оскулюмами. Появление автономий связывается с незавершенным продольным делением и, возможно, апикальным почкованием. По степени ассимиляции модулей выделены первичные и вторичные автономии.

Частным итогом изучения скелетов губок полной сохранности с двумя оскулюмами стало рассмотрение полиоскулюмных форм, сформированных в результате регенерации или повреждений [Первушов, 2010]. Но были выделены и представители разных уровней модульной организации гексактинеллид – автономии и первичные колонии. Диоскулюмные формы известны среди известковых губок, а среди гексактинеллид – в составе семейств *Ventriculitidae*, *Camerospongiidae*, *Leptophragmidae*, *Craticulariidae* и *Zittelispongiidae*. Морфологическое выражение модулей и представление об уровнях модульной организации среди известковых губок, демоспонгий (приложение, см. фототабл. 56, фиг. 4) и гексактинеллид различно. Простейшие полимерные формы распространены среди гексактинеллид париформного строения (*Ventriculites*, *Microblastium*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Lepidospongia*, *Paracraticularia*), которые образованы тонкой и средней толщины стенкой [Первушов, 19986]. В строении сеноманских демоспонгий (*Jerea*, *Siphonia*) прослеживаются последствия незавершенного апикального продольного деления в виде двух – трех модулей.

Возникновение автономий преимущественно связывается с вариантами незавершенных форм бесполого размножения (деления и почкования), когда дочерняя форма не отделялась от материнской (приложение, см. фототабл. 50–52). Дочерняя особь отличается несколько меньшими значениями параметров скелета, очертания которого отражают заметное облегание предковой формы, и его ориентация отличается от естественного вертикального положения. В строении *Sporadoscinia stellata trisorora* (приложение, см. фототабл. 50, фиг. 2) прослеживается полуокружение скелета крупной родительской особи двумя дочерними формами. Не исключается и вероятность появления вторичных автономий при смыкании, срастании стенок соседних родственных форм в монотиповых поселениях (приложение, см. фототабл. 51, фиг. 1; см. фототабл. 56, фиг. 1).

У форм с развитым изометричным или асимметричным отворотом репродуктивные зоны были приурочены к маргинальным участкам верхнего края [Первушов, 2010]. Возможно, с подобным вариантом незавершенного почкования связывается появление многочисленных, морфологически разнообразных вариантов первичных автономий, когда модули соединяются апикальными участками верхнего края (см. рис. 25, фиг. 1, 3–5; рис. 26, фиг. 2; приложение, см. фототабл. 51, фиг. 2; см. фототабл. 53, фиг. 1). Подобные автономии известны в составе родов *Ventriculites*, *Napaeana*, *Lepidospongia*, *Sestrocladia*, *Guettardiscyphia*, *Zittelispongia* и др.

Установлено два морфотипа автономий, формирование которых предположительно обусловлено синхронным развитием агрегатов личинок губок, попавших при благоприятных условиях на поверхность субстрата. Это базальные (инкрустационные) автономии и автономии в виде грибницы. В строении скелетов базального типа (см. рис. 25, фиг. 2) небольшие по значениям параметров модули в количестве до трех – пяти (*Rhizopoterionopsis*) равномерно расположены на базальной пластине, облегающей поверхность элементов субстрата [Хмилевский, 1979; Lachasse, 1943]. Редкие полиоскулюмные скелеты (*Napaeana*) представляют собой прообраз верхней части грибницы, где модули разнонаправлены от основания (приложение, см. фототабл. 51, фиг. 1).

Если некоторые закономерности в проявлении почкования гексактинеллид в той или иной мере удастся проследить [Первушов, 2010], то не столь однозначно выделение последствий разных форм деления в структуре скелета дефинитивных форм. Варианты продольного деления можно предположить по строению линейных автономий (см. рис. 25, фиг. 6, 7) на основе модулей цилиндрического и конического габитуса без отворота стенки. В строении скелета ископаемых форм новообразования, которые интерпретируются как проявление незавершенного деления, единичны (см. рис. 26, фиг. 5). В этих случаях два модуля соединены в средней части своей высоты, и за счет отклонения модулей от точки соединения скелет автономии приобретал Х-образный облик (*Craticulariidae*, *Euretidae*).

Проявления незавершенного деления, в частности равнокачественного апикального (рис. 20, фиг. 6), в большей степени способствовали формированию первичных колоний (*Paracraticularia*, *Leptophragmidae*)

Рис. 25. Основные направления формирования автономных форм гексактинеллид

Фиг. 1. Одиночная форма, сверху.

Фиг. 2. Автономия базальная: 2а – сверху; 2б – вертикальное сечение.

Фиг. 3. Одиночная форма с широким отворотом стенки: 3а – сверху; 3б – вертикальное сечение.

Фиг. 4. Автономия вторичная: 4а – сверху; 4б – вертикальное сечение.

Фиг. 5. Автономия первичная, диоскулюмная: 5а – сверху, стенки модулей обособлены; 5б – сверху, стенка составляет единый скелет; 5в – вертикальное сечение.

Фиг. 6. Автономия первичная с радиально-концентрическим положением трех модулей: 6а – сверху; 6б – сбоку.

Фиг. 7. Автономия первичная с линейным положением модулей: 7а – триоскулюмная форма, сверху; 7б – quadroоскулюмная форма, сверху; 7в – quadroоскулюмная форма, вертикальное сечение. Условные обозначения: стрелками и индексами обозначены: А – тренд формирования автономий на общем основании, Б – тренд формирования автономий вторичных, В – тренд формирования автономий первичных, В₁ – радиально-концентрическое расположение дочерних особей, В₂ – линейное положение модулей, О – оскулюм, Р – парагастральная полость, М – материнская особь, bs – основание скелета, st – скелетообразующая стенка, st (otv) – отворот стенки

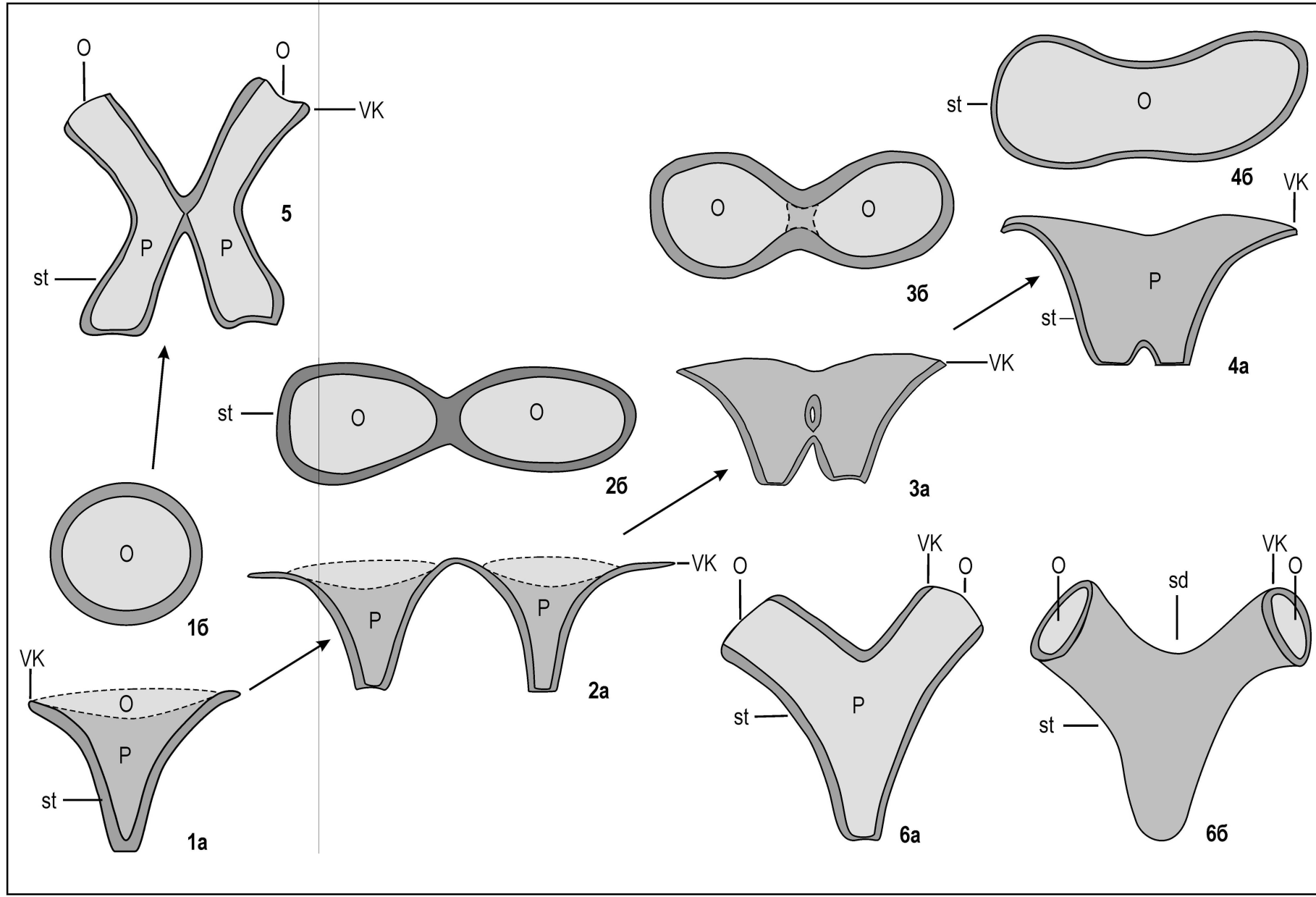


Рис. 26. Морфогенез диоскульных автономий и соотношение строения автономных и простейших колониальных форм

[Первушов, 2002a]. Можно предположить, что появление и многообразие модульных губок, в том числе и автономных, обусловлено чередованием поколений с разными формами бесполого и полового размножения.

Помимо вариаций вегетативного размножения, обусловивших появление автономий, очертания скелета последних определялись габитусом исходных модулей. На основе представлений о морфотипах скелетных гексактинеллид и о направленности тенденций в морфогенезе модульных форм выделены первичные (простые) и вторичные автономии.

3.1.3.1. Первичные автономии

Первичные автономии состоят из двух-трех модулей без образования новых дополнительных элементов скелета (приложение, фототабл. 50–55). Морфология первичных автономий – это результат полимеризации исходного модуля. Бимодульные формы автономий наиболее распространены и известны в составе многих родов: *Orthodiscus*, *Ventriculites*, *Microblastium*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Sporadoscinia*, *Lepidospongia*, *Craticularia* и *Zittelispongia*. В составе автономий порой отчетливо выделяется материнская, крупная и изометричная особь, по окружности которой расположены дочерние формы. Особенности строения автономий определяются габитусом исходных модулей и стадиями их морфогенеза (см. рис. 26). Первичные автономии рассматриваются на инфравидовом уровне на основании видовой принадлежности исходного модуля (*Sporadoscinia stellata trisorora*, *Napaeana minutula binidula*). При описании новых форм первичных автономий в их названии лучше указывать наименование исходного вида одиночной формы и количество модулей. Ранее автономные формы были описаны как новые виды (*Ventriculites duplus*, *Napaeana binidula*, *Sporadoscinia trisorora*), что неправомерно и неудачно [Первушов, 1998б, 2002a].

Оскулюм первичной автономии (*Sporadoscinia quenstedti triosculum*) образуют три дефинитивных модуля, обособленные в основании, а с противоположных сторон скелета, чуть выше ризоид, заметны две ювенильные формы без оскулюмов (см. рис. 25, фиг. 6а; приложение, фототабл. 40). Рассмотрение этой фоссилии позволяет предположить вероятность формирования автономий при гетерохронном проявлении разных форм вегетативного размножения.

Первичные автономии морфологически относительно разнообразны, что определяется различием морфотипов исходных губок, преимущественно париформного строения. Обычно это конические или цилиндрические формы, низкие и высокие, без изгиба стенки или с развитым изометричным или асимметричным отворотом (см. рис. 25, 26). Толщина стенки обычно тонкая или средняя, но известны единичные экземпляры автономий толстостенных венрикулитид (*Orthodiscus*, *Ventriculites*). Если скелет первичной автономии сформирован более чем двумя модулями, то характеристика этой автономии основывается на описании взаимного расположения модулей. Морфотипы первичных автономий описываются на основе вариантов взаимного расположения модулей в структуре единого скелета. Полное представление о строении скелета автономий достигается при их рассмотрении в горизонтальной и вертикальной проекциях.

Диоскулюмные автономии. Они распространены среди многих групп гексактинеллид, и их разнообразие определяется габитусом исходной формы и, вероятно, стадией морфогенеза этих губок (рис. 25, фиг. 5; рис. 26, фиг. 2–4). В скелете автономии, образованной модулями без отворота (*Sporadoscinia*, *Microblastium*), стенки модулей непосредственно прилегают друг к другу, образуя почти точечное основание (приложение, фототабл. 50, 53). В скелете автономии, образованном модулями с отворотом стенки (*Napaeana*), основания модулей разобщены, эти губки занимали значительную площадь субстрата (приложение, см. фототабл. 51; 53, фиг. 1, фототабл. 55).

В морфогенезе диоскулюмных автономий прослеживается тенденция к постепенной ассимиляции модулей в структуре единого скелета (см. рис. 26, фиг. 2–4). На первой стадии этого тренда в строении диоскулюмной автономии отчетливо выделяются модули, повторяющие исходную форму по габитусу, очертаниям оскулюма и основания (приложение, см. фототабл. 51, фиг. 2). На следующей стадии оскулюм приобретает единые очертания в виде «восьмерки» и более крупные размеры, но парагастральные полости в нижней половине еще разобщены, а сопряженный сектор стенки модулей уменьшается по высоте и иногда образует зияния. На завершающей стадии единая парагастральная полость очерчивается крупным фасолевидным оскулюмом,

Рис. 26. Морфогенез диоскулюмных автономий и соотношение строения автономных и простейших колониальных форм. Фиг. 1–4. Морфогенез диоскулюмных автономий (*Napaeana*): фиг. 1. Одиночная форма: 1а – вертикальное сечение; 1б – сверху; фиг. 2. Полимеризация исходного модуля без изменения габитуса скелета: 2а – вертикальное сечение; 2б – сверху; фиг. 3. Образование общей стенки в апикальной части модулей: 3а – вертикальное сечение; 3б – сверху; фиг. 4. Слияние стенок модулей, едва обособленных в основании: 4а – вертикальное сечение; 4б – сверху. Фиг. 5. Автономные «Х-формы», появление которых связывается с незавершенным делением (*Paracraticularia*, *Zittelispongia*). Фиг. 6. Простейшая колониальная диоскулюмная форма с единой парагастральной полостью: 6а – вертикальное сечение; 6б – внешний вид (*Paracraticularia* «fittoni», *Zittelispongia*). Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, VK – верхний край, sd – седловина (междоузлие), st – скелетообразующая стенка

можно лишь едва проследить два основания модулей (приложение, см. фототабл. 55) и некоторое увеличение ширины овально-сжатого скелета, а в средней части латусных поверхностей выделить протяженный от основания желоб.

Линейное построение скелета автономий (см. рис. 25, фиг. 7) известно среди *Lychniscosa* и *Hexactinosa*. В зависимости от степени сохранности линейное построение скелета распознается при количестве модулей от трех – четырех. Модули обычно субцилиндрические, иногда с шиповидными выростами стенки между модулями (см. рис. 25, фиг. 7в). При катенулярном строении автономии, вертикальном параллельном расположении модулей их очертания и значения параметров практически постоянны. При веерообразном расположении модулей в составе автономии ее основание может быть точечным и лишь центральные модули ориентированы субвертикально, а боковые располагаются диагонально и отличаются меньшими значениями параметров. Линейное построение скелета иногда терялось из-за различной ориентации мелких маргинальных модулей в его основании, в итоге губка приобретала кустообразные очертания.

Радиально-концентрическое построение автономий можно проследить при возрастании количества дочерних модулей до трех и более (см. рис. 25, фиг. 6), а большего количества дочерних модулей в строении первичных автономий не обнаружено. В строении подобных автономий дочерние модули располагаются вокруг родительской формы, при этом их очертания могут несколько видоизменяться. При значительном увеличении количества модулей они располагаются концентрически вокруг общей оси скелета, которая совпадает с положением родительской особи. В вертикальной плоскости отмечается увеличение наклона и уменьшение высоты дополнительных модулей, особенно маргинальных. Теоретически подобная модульная форма во взрослом состоянии при равностороннем расположении многих модулей приобретает сфероидальные очертания. Такой габитус свойствен крупным массивным формам *Chaetetes* и *Favosites*.

Базальные автономии представляют собой небольшие субовальные пластины, облекавшие поверхность твердых элементов субстрата, на верхней поверхности которых равномерно расположены обособленные, небольшие по значениям параметров модули в количестве до трех – пяти (см. рис. 25, фиг. 2). Парагастральные полости модулей также обособлены. Появление базальных автономий может быть связано с агрегатами крупных личинок, сконцентрированных на участке поверхности субстрата, а формирование очертаний и размеров автономии связывается с проявлениями периферийного, маргинального деления. Местоположение модулей в составе автономии могло быть обусловлено проявлением активных точек роста на верхней поверхности базальной пластины. Автономии базального типа известны среди юрских и меловых известковых губок, представляют собой варианты форм облекания субстрата. Базальные автономии редки и обычно известны по фрагментам.

Автономии в виде грибницы известны среди известковых губок и гексактинеллид (*Naræana*). Предполагается, что из агрегата личинок формировалось несколько губок одного вида и основания их скелетов происходили из одной точки (приложение, см. фототабл. 51, фиг. 1). Слагающие автономию модули обособлены и ориентированы почти веерообразно, а в верхней части за счет локального перекрытия участков верхнего края, создается видимость общей горизонтальной стенки.

3.1.3.2. Вторичные автономии

Они образованы многими подобными модулями с широкой общей стенкой, расположенной субгоризонтально выше ее отворота. Скелеты невысокие и отличаются значительной площадью. Модули в структуре единого скелета расположены регулярно и непосредственно не соприкасаются, от чего он внешне напоминает ячейку для хранения яиц (см. рис. 25; приложение, фототабл. 56–58). Формирование вторичных автономий связывается с проявлением как незавершенного почкования среди форм с широким отворотом (*Lepidospongia*, см. рис. 25, фиг. 3, 4), так и незавершенного периферийного (маргинального) деления. Первое из этих направлений предполагается в морфогенезе представителей сантонских – маастрихтских *Lepidospongia* (*Lepidospongia* – *Communitectum*; приложение, см. фототабл. 56, 57). В появлении вторичных автономий могли сказаться и такие случайные явления, как срастание участков стенок соседних губок. Варианты ассимиляции маргинальных (апикальных) участков стенки при ее широком горизонтальном отвороте выявлены в строении скелета представителей *Lepidospongia* и *Craticulariidae* (приложение, см. фототабл. 56, фиг. 1). В строении первичных автономий развивались сегменты горизонтальной стенки, соединяющие соседние модули.

От исходных одиночных форм вторичные автономии отличаются большей площадью скелета и меньшими размерами модулей. В морфогенезе вторичных автономий прослежена тенденция к сокращению размеров модулей при увеличении их количества и плотности расположения. Рассматриваемые формы выделены среди кампанских – маастрихтских *Lychniscosa* (*Communitectum*) и *Hexactinosa* (*Marinifavosus*) на уровне подрода, с учетом предполагаемых филогенетических отношений (*Lepidospongia* (*Communitectum*)).

Определить конечные параметры скелета вторичных автономий трудно, поскольку маргинальные участки обычно фрагментированы. Архитектоника вторичных автономий обусловлена проявлением «стратегии» в морфогенезе губок, при которой организм стремился к увеличению площади занимаемого им субстрата и возрастанию потенциально полезной площади питания. Это проявлялось в увеличении количества модулей и плотности их расположения в структуре автономии при сокращении значений их параметров. Сходная

стратегия «освоения значительной площади поверхности субстрата» прослеживается на примере своеобразных колоний маастрихтских *Aphrocallites* [Helm, Kosma, 2006]. В авторской реконструкции обособленные модули в виде горизонтально ориентированной сети занимали значительные площади поверхности субстрата при неизменных параметрах составляющих скелет модулей. Возможно, появление вторичных автономий – это одно из проявлений тенденций в морфогенезе гексактинеллид, обусловленных изменением условий их обитания в конце позднего мела. Оно проявилось в виде конкурентного давления со стороны устричных, при изменении температуры придонных вод. Увеличение площади скелета вторичных автономий способствовало выживанию и расселению организма при фрагментации его маргинальных участков.

В схеме модульной организации гексактинеллид автономии соответствуют изначальному уровню собственно модульных форм, поскольку рассмотренные выше перифронтальные губки модульными в полном понимании термина не являются. В структуре скелета автономий в сравнении с более сложно организованными модульными формами (колониями) парагастральная полость модулей не является единой, общей соответственно, отсутствуют такие элементы, как интерлабиринтовое пространство и междоузлия [Марфенин, 2008]. Тренд в морфогенезе гексактинеллид, с которым связывается появление автономий, представляется конечным, поскольку элементы «организации» автономий не прослеживаются в строении скелета колоний. Вероятно, автономии – боковое тупиковое направление в формообразовании позднемеловых гексактинеллид.

При сопоставлении строения скелета автономий и простейших колоний удобнее использовать именно формы с двумя – тремя оскулюмами, в частности, взяв за пример представителей групп *Paracraticularia* «*fittoni*» или *Zittelispongia* (см. рис. 26, фиг. 6). У простейших колоний общее основание скелета и единая парагастральная полость с отчетливо обособленными несколькими оскулюмами.

Появление первичных автономий связывается с этапами инвазий кремниевых губок в пределы открывающихся бассейнов на юго-востоке Европейской палеобиогеографической области, а формирование вторичных автономий – с поздними стадиями филогенетического развития гексактинеллид на уровне рода. Возможно, первичные автономии проявились впервые среди позднеюрских – раннемеловых Craticulariidae и Leptophragmidae. Базальные автономии *Rhizopoterionopsis* известны из сеномана – кампана Европейской области. На юго-востоке Русской плиты и на сопряженных территориях первичные автономии преимущественно известны из интервала сантона – кампана, вторичные автономии найдены в породах верхнего кампана и маастрихта.

Учет особенностей первичной сохранности актуален при работе со скелетами вторичных и первичных базальных автономий (приложение, фототабл. 57, 58). Из-за перекрытия вмещающей породой основания скелета или парагастральной поверхности с оскулюмами трудно правильно определить тип модульной организации губки. Скелеты вторичных автономий полной сохранности неизвестны, поэтому определить их конечные параметры и очертания затруднительно. Разрушение вторичных автономий до степени отдельных модулей или фрагментация от них отдельных модулей делают практически невозможным определение таксономической принадлежности подобных остатков, их отношения к модульным (*Communitectum*) или к унитарным (*Lepidospongia*) формам. Это объясняется тем, что у губок с широким отворотом стенки ее верхний край обычно отсутствует (приложение, см. фототабл. 56). В структуре субавтохтонных захоронений в строении скелетов первичных автономий обычно фрагментированы дочерние формы (*Sporadoscina*, *Ventriculites*), которые известны по фрагментам стенки, соединенной с родительской особью (приложение, см. фототабл. 52, 54).

3.2. Транситорный уровень организации

Среди позднемеловых *Lychniscosa* и *Hexactinosa* известно много форм, в строении скелета которых присутствуют многочисленные и закономерно расположенные округлые отверстия. По размерам и очертаниям они занимают промежуточное положение между остиями и оскулюмом (рис. 27, приложение, фототабл. 59–70). При описании губок с субоскулюмами практически не обращается внимание на морфологическое обозначение и функциональное предназначение этих элементов, указывается их наличие именно как «отверстий», «отверстий на трубах». Субоскулюмы наглядно представлены в строении первичных (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*, *Pleurostoma*) и вторичных (*Coeloptychium*, *Myrmecioptychium*, *Troegerella*) плициформных губок, где они приурочены к перегибам стенки, образующей лопасти или ветви.

Для придания этим отверстиям с «промежуточным» положением в строении скелета более конкретного определения при рассмотрении морфологии и описании губок используется термин «субоскулюм» [Первушов, 1997, 2001]. А. Шраммен [Schrammen, 1902] при описании лептофрагмид отмечал, что отверстия на перегибах стенки служат дополнением к основному оскулюму, способствуя, вероятно, улучшению процессов выноса продуктов метаболизма из организма сложных очертаний. Вслед за А. Шрамменом предполагаем, что, помимо роли дополнительных оскулюмов, субоскулюмы выполняли и иные функции в зависимости от положения несущих лопастей или ветвей. В строении первичных плициформных губок лопасти ориентированы субвертикально, в данном случае субоскулюмы способствовали выведению отфильтрованной воды из удаленных участков полости. У вторично плициформных, геммиформных и лабиринтовых губок лопасти, ветви или

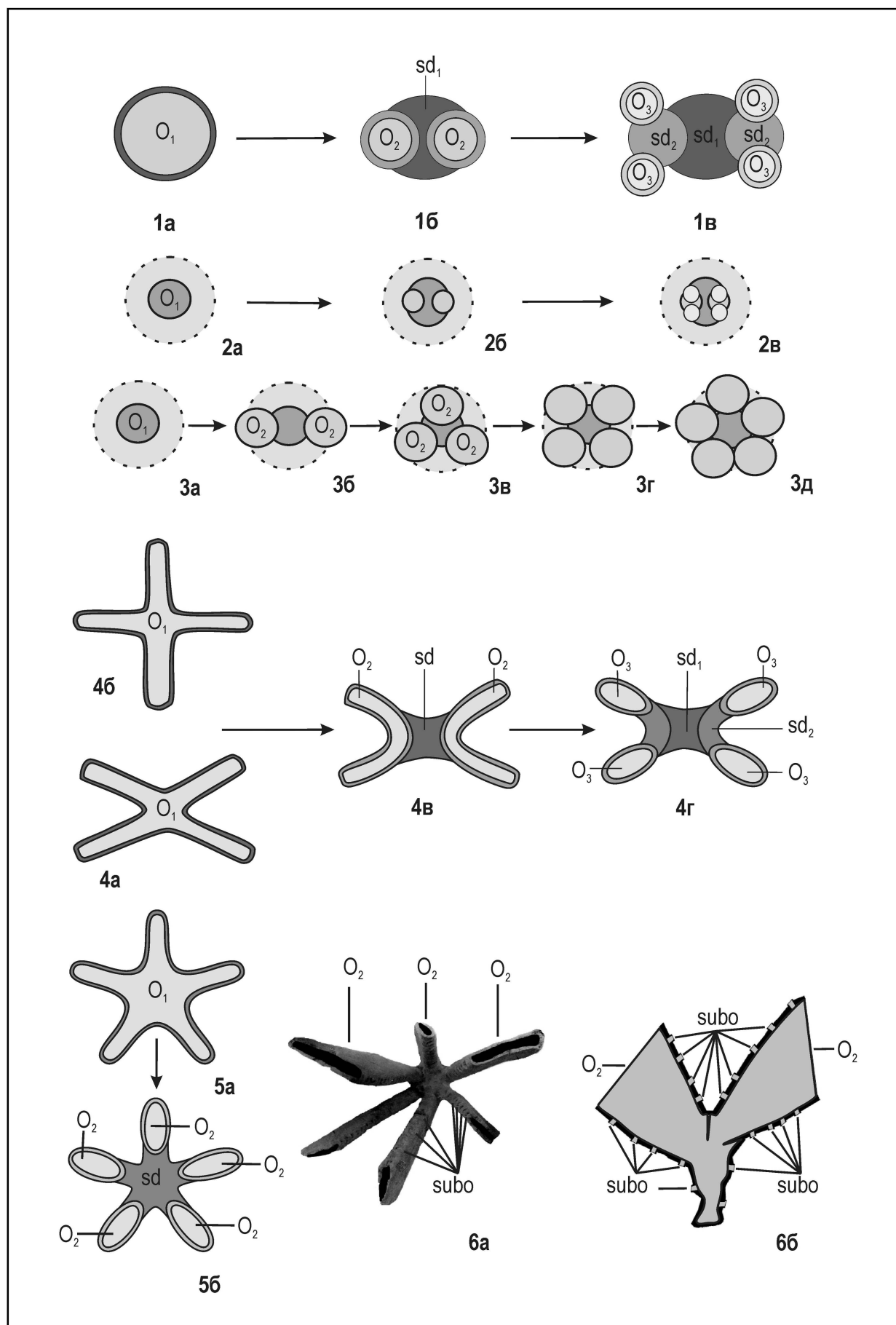


Рис. 27. Морфология и тенденции формирования первичных колоний транзитного уровня (Leptophragmidae)

выросты (*Balantionella*) расположены горизонтально, а субоскулюмы ориентированы вниз. В этом случае субоскулюмы могли способствовать выведению терригенных частиц и формированию циркуляции питательной взвеси внутри организма.

Регулярное развитие многочисленных субоскулюмов характерно для губок с тонкой стенкой (1–2, реже до 3 мм) и плотным расположением мелких элементов скульптуры. Количество прозопоп у *Guettardiscyphia* изменяется в пределах 140–160 на 1 см², а у сенонских представителей семейства *Leptophragmatidae* вариация плотности прозопоп больше – от 100 до 400 на 1 см² [Первушов, 2002а, б]. Для сравнения в строении дермальной скульптуры средне- и толстостенных *Ventriculites* и *Cephalites* плотность остий составляет, соответственно, 5–7 и 2–4 на 1 см². Скелет многих транситорий образован стенкой без скульптуры и часто без явно выраженной ирригационной системы (*Coeloptychium*, *Plocoscyphia*, *Tremabolites*, *Eurete*).

Закономерное положение и представления о функциональном предназначении субоскулюмов в строении скелета, многочисленность форм с субоскулюмами в составе *Lychniscosa* (*Cameroptychium*, *Coeloptychium*, *Myrmecioptychium*, *Spiroplectum*, *Tremabolites*, *Plocoscyphia*) и *Hexactinosa* (*Balantionella*, *Botryosella*, *Guettardiscyphia*, *Pleurostoma*, *Eurete*, *Labiryntholites*) послужили основанием выделения губок с субоскулюмами в качестве транситорных (лат. *transitorius* – переходный) форм. Появление и последующее формообразование губок с субоскулюмами рассматривается как обособленное направление в морфогенезе этих организмов, соответствующее транситорному уровню организации гексактинеллид, переходному между унитарными и колониальными формами. Морфология скелета, наличие одного или нескольких оскулюмов и степень интегрированности модулей в структуре скелета, позволили выделить подуровни транситорий: унитарный, автономный и колониальный [Первушов, 2002а, 2013а, б]. Наличие субоскулюмов способствовало увеличению морфологического разнообразия гексактинеллид и проявлению изоморфизма.

Происхождение транситорных форм является результатом проявлений нескольких тенденций в морфогенезе гексактинеллид. Первое и наиболее достоверное направление – преобразование поперечных каналов в сквозные отверстия – субоскулюмы. Эта трансформация во многом предопределена изменением очертаний парагастральной полости при формировании билатерально симметричных, сжатых в одной плоскости, а в последующем и полилопастных (плициформных) скелетов. В этом случае парагастральная полость принимала в горизонтальном поперечном сечении вместо округлых очертаний кресто- и звездообразные, а узкие щелевидные участки полости оказывались удаленными от ее центра. На ангулатных (узких) участках перегиба стенки составляющей лопасти значения параметров поперечных каналов несколько увеличивались, что и способствовало, помимо прочего, образованию на их месте субоскулюмов. Среди *Guettardiscyphia* (*Hexactinosa*) и *Coscinopora*, *Sestrocladia* (*Lychniscosa*), характеризующихся частичным изоморфизмом по строению дермальной скульптуры и плотным расположением мелких ее элементов, отмечены единичные короткие выросты с субоскулюмами на относительно широких плоских участках стенки, даже вне ее перегибов [Malecki, 1980].

Рассматриваются возможности образования субоскулюмов среди губок, в строении которых неизвестны элементы ирригационной системы и скульптуры соответственно. В одном случае сокращение количества, диаметра и длины каналов, вплоть до их исчезновения, сопровождалось формированием немногочисленных субоскулюмов на участках узких перегибов и флексурных изгибов стенки. В другом случае у губок, в строении которых система каналов не была развита исходно или представлена в сильно редуцированном виде, формирование субоскулюмов связывается с трансформацией интерканальерной спиккулярной решетки. Наблюдения по морфологии представителей *Leptophragmatidae*, среди которых описаны примеры регенерации [Первушов, 2016а] и почкообразования [Первушов, 2010], позволяют предположить возможность формирования субоскулюмов за счет преобразования выростов при незавершенном почковании.

Различия в направлениях морфогенеза, способствовавших появлению транситорных форм, нашли отражение в строении исходных морфотипов губок с субоскулюмами. Возникновение первично плициформных транситорий отчетливо связывается с трансформацией тонкостенного конического бокала за счет развития продольных пологих желобов и складок (*Napaeana*, *Leptophragma*). В дальнейшем складки преобразовывались

Рис. 27. Морфология и тенденции в формировании первичных колоний транситорного уровня (*Leptophragmatidae*)

- Фиг. 1. Образование модулей при двукратном попарном обособлении маргинальных участков парагастральной полости (оскулюма): 1а – исходная унитарная перифронтальная губка; 1б – 1в – стадийное попарное обособление модулей.
- Фиг. 2–3. Модель изменения соотношений площади «жизненного пространства» унитарной формы и площади производных транситорных колоний (фиг. 2) и простейших колоний (фиг. 3), сверху: 2а; 3а – унитарные формы; 2б, 2в – попарное обособление участков оскулюма; 3б, 3в, 3г, 3д – варианты первичного синхронного деления простейших колоний.
- Фиг. 4. Стадийное попарное обособление маргинальных участков парагастральной полости (*Guettardiscyphia*), сверху: 4а – *G. roemeri* (Pomel, 1872); 4б – *G. stellata* (Michelin, 1847); 4в – *G. bisalata* (Schrammen, 1912); 4г – форма с обособленными четырьмя оскулюмами.
- Фиг. 5. *G. alata* (Pomel, 1872): синхронное обособление маргинальных участков парагастральной полости: 5а – унитарная форма; 5б – простейшая колониальная форма с пятью оскулюмами, сверху.
- Фиг. 6. *Guettardiscyphia* (*Koleostoma*) *godeti* Regnard, 1926: 6а – общий вид губки с шестью оскулюмами; 6б – соотношение субоскулюмов и оскулюмов в вертикальном сечении скелета. Условные обозначения: О_{1–3} – оскулюмы модулей разного уровня, sd, sd_{1–2} – седловины (междоузлия) первого и второго уровня, subo – субоскулюм. Пунктиром обозначена условная площадь «жизненного пространства» одиночной формы

в протяженные лопасти, а парагастральная полость принимала сложные очертания с удаленными от ее центра участками, на перегибах лопастей формировались субоскулюмы.

Происхождение некоторых первичных геммиформных транситорий может быть связано с обособлением отдельных апо- или прозохет и последующим развитием на их основе поперечных выростов. Об этом свидетельствует строение скелета некоторых сеноманских губок в виде тонкой трубки без поперечных выростов с единичными субоскулюмами, диаметр которых сопоставим с диаметром оскулюма. К таким же выводам можно прийти и при анализе строения более поздних первичных геммиформных губок – *Balantionella*, *Plocoscyphia* и *Hapalopegma* (см. рис. 10, приложение, см. фототабл. 60, 61).

Участки вокруг субоскулюма, как и возле оскулюма, потенциально являлись зонами активного роста. При изменении положения организма под воздействием изменяющихся условий водной среды возле субоскулюма могли формироваться основания ризоидных пучков, выросты почки и даже крупные отверстия в виде щелевидных оскулюмов [Первушов, 2000]. Закономерное положение субоскулюмов приурочено к ангулатной поверхности лопастей или модулей, поэтому эти отверстия слегка вытянуты по их оси. Обычно субоскулюмы приурочены к внешней поверхности модулей, но при их обособлении (*Koleostoma*) они проявляются и с внешней, и с внутренней ангулатной поверхности лопасти (см. рис. 27, фиг. 6).

Диаметр субоскулюмов заметно увеличивается от основания скелета, ранних стадий онтогенеза губки, до верхнего края. Значения диаметра субоскулюмов варьируют в разных частях скелета в зависимости от его ориентации к направлению течения. При возрастании динамики придонных вод диаметр субоскулюмов увеличивался, что фиксируется на примере форм с искаженным скелетом. В строении некоторых губок (*Tremabolites*) несколько выростов, от четырех до шести-восьми, образуют небольшую субплоскую площадку вокруг оскулюма. При разрастании эти выросты соприкасаются с выростами субоскулюмов соседних модулей и в виде сетки перекрывают сопряженные звенья.

Среди транситорных губок установлены формы с кортикальной мембраной (Lychniscosa: *Coeloptychium*, *Tremabolites*) и без неё (Lychniscosa: *Cameroptychium*, *Plocoscyphia*, *Paraplocia*; Hexactinosa: *Guettardiscyphia*, *Botryosella*, *Euerete*, *Labyrinholites*). Кортикальная мембрана выполняла роль своеобразного верхнего края, отделяя вторичный оскулюм от нижней или внешней (дермальной) поверхности, где и расположены субоскулюмы. У *Tremabolites* кортикальная мембрана очерчивает контуры крупных круглых оскулюмов, отделяя их от расположенных на поверхности ветвей более мелких субоскулюмов. Отличия в очертаниях и в расположении субоскулюмов и оскулюма прослеживаются и при отсутствии кортекса. Тонкая маргинальная линия делит скелет на две части: верхнюю и нижнюю, подчеркивая при этом морфологическое обособление оскулюма и субоскулюма, расположенных на одном модуле на расстоянии до 8–10 мм друг от друга.

В строении многих лабиринтовых губок без кортикальной мембраны (*Plocoscyphia*, *Euerete*, *Polyscyphia*) круглые субоскулюмы, мелкие и небольшого диаметра (до 1–2 мм), прослеживаются лишь в основании скелета. В верхней части скелета размеры субоскулюмов значительно возрастают, и на апикальных окончаниях трубообразных выростов они принимают разнообразные очертания, в частности с бахромой из тонко плицирующей стенки (*Botryosella*, *Polyblastidiidae*). На фоне многочисленных и разнообразных по очертаниям субоскулюмов бывает трудно установить положение оскулюма. В структуре скелета размеры и очертания субоскулюмов, местоположение оскулюма во многом предопределены режимом водной среды – постоянством направления и динамики придонного течения. Часто скелеты транситорий сильно искажены, смещены относительно естественного вертикального положения [Первушов, 2000, 2016a]. Искажение габитуса скелета сопровождается изменением очертаний субоскулюмов: на стороне, обращенной к течению, субоскулюмы значительно более крупные и могут быть сопоставимы по значениям параметров с оскулюмом, который может находиться на боковой поверхности губки.

Усложнение структуры плициформных и геммиформных одиночных губок, формирование автономного и колониального подуровневой организации составили основу морфогенеза позднемеловых транситорий. Субоскулюмы оказались наиболее морфо- и функционально активными элементами трансформации скелетов транситорий.

3.2.1. Одиночные транситории

Губки характеризуются парагастральной полостью с одним оскулюмом щелевидных, полилопастных или округлых очертаний (приложение, см. фототабл. 59–63). Округлые, овальные и в виде скобы субоскулюмы расположены на перегибе лопастей, их размеры увеличиваются к верхнему краю. Исходные морфотипы одиночных транситорий: плициформные – первичные (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*, *Pleurostoma*, *Spirospongia*) и вторичные (*Coeloptychium*, *Myrmecioptychium*, *Troegerella*). У плициформных и некоторых геммиформных (*Balantionella*) губок оскулюм перекрыт мембраной с оскулярными отверстиями. Многочисленные геммиформные транситории: первичные (*Balantionella*, *Plocoscyphia*, *Hapalopegma*, *Cameroptychium*, *Eurete*, *Polyblastidiidae*) и вторичные (некоторые *Plocoscyphia*, *Botryosella*, *Eurete*, *Labyrinholites*). Возникновение первично плициформных транситорий связывается с трансформацией тонкостенных париформных одиночных губок при преобразовании продольных пологих складок в лопасти (*Napaeana*, *Leptophragma*).

Одиночные транситории характеризуются единой парагастральной полостью, повторяющей облик скелета, и одним оскулюмом обычно щелевидного и полилопастного очертания. Округлые и овальные субоскулюмы расположены на перегибе лопастей, иногда слегка обособлены. Определены исходные морфотипы транситорий: плициформные – первичные и вторичные – и геммиформные – первичные и вторичные (см. рис. 23).

Губки *Guettardiscyphia*: *G. (Guettardiscyphia)*, *G. (Kolestoma)*, *G. (Ceniplaniscyphia)*, *G. (Turbiplana)* – характерные представители первичных плициформных форм (см. рис. 4–6), скелет которых состоит из пяти-шести лопастей. Лопасти обычно расположены радиально, хотя известны и иные их сочетания. Они диагонально и с флексурными перегибами поднимаются от узкого конического основания, где могут быть развиты короткие ризоиды или небольшая площадка прикрепления. В редких случаях сохраняется оскулярная мембрана, перекрывающая оскулюм, с оскулярными отверстиями, расположенными в один, два или три ряда (приложение, см. фототабл. 59). В онтогенезе, да и в филогенезе *Guettardiscyphia* прослеживается обособление маргинальных участков лопастей с формированием седловин между ними. Из маастрихта Крыма известна первичная транситория (*Spirospongia*), состоящая из трех-четырех лопастей, спирально ориентированных вдоль вертикально вытянутого скелета [Кравцов, 1968]. Спиральевидность тонкостенных лопастей обеспечивала устойчивость высокого и узкого скелета в водной среде и распределение питательной взвеси в организме.

Строение вторичных плициформных губок хорошо иллюстрируется на примере рода *Coeloptychium*: *C. (Coeloptychium)*, *C. (Troegerella)*, *C. (Foliscyphia)*, *C. (Umbrelliserus)* (приложение, см. фототабл. 62), а также *Myrmecioptychium* (см. рис. 7–8). Лопасти этих губок образуют отворот в горизонтальной или диагональной плоскости, при этом они дихотомируют. При увеличении диаметра горизонтальной части грибообразного скелета, расположенного выше отворота, дихотомия лопастей происходила неоднократно. На внешней поверхности лопастей расположены многочисленные субоскулюмы. Узкое конусообразное основание скелета сантонских губок образовано четырьмя-пятью лопастями, а кампанских – маастрихтских – до десяти и более. Первичный полилопастный оскулюм задрапирован оскулярной мембраной с оскулярными отверстиями различных очертаний. Маргинальные участки лопастей и желобов между ними закрыты ровной кортикальной мембраной с фильтрационными щелями. Внутренний край кортикальной мембраны очерчивает контур вторичного оскулюма, в основании которого раскрывается первичный щелевидный оскулюм.

В строении первичных геммиформных скелетов (см. рис. 9, 10) еще выделяется вертикально ориентированный высокий конический несущий элемент скелета, от которого регулярно отходят короткие поперечные выросты с субоскулюмами. Оскулюм отчетливо выделяется в центре апикальной части скелета и обычно подчеркивается приподнятыми участками стенки. У представителей *Balantionella* (*Balantionella*) субоскулюмы расположены на нижней поверхности выростов, очертания последних видоизменялись на протяжении позднего мела [Первушов, 2001a]. Для *Plocoscyphia*, *Hapalopegma*, *Cameroptychium*, *Eurete*, Polyblastidae и других геммиформных транситорий характерно расположение субоскулюмов в апикальной части выростов (приложение, см. фототабл. 60).

Скелеты вторичных геммиформных губок отличаются сложным, часто лабиринтовым строением, что соответствующим образом характеризует и очертания парагастральной полости (приложение, см. фототабл. 61). Усложнение строения скелета обусловлено неоднократным развитием перемычек между выростами с субоскулюмами в горизонтальной и вертикальной плоскостях [Первушов, 2002a]. Взвешенные в воде питательные и механические частицы попали и выводились из внутреннего интерлабиринтового пространства, заключенного между выростами и перемычками, через округлые зияния. Сочетание множества субоскулюмов и зияний зачастую маскирует положение оскулюма (некоторые *Plocoscyphia*, *Eurete*, *Labyrintholites* и *Botryosellidae*), что свойственно губкам с искаженными очертаниями.

3.2.2. Автономные формы транситорного уровня

Они рассматриваются как результат полимеризации исходного модуля – скелета одиночной автономии. Происхождение этих транситорий связывается с проявлениями незавершенного продольного деления и, возможно, незавершенным почкованием и представляет собой пример простейшей полимеризации исходного модуля (приложение, см. фототабл. 64). Автономные транситории немногочисленны, образованы двумя-тремя подобными модулями и рассматриваются на инфравидовом уровне (*Balantionella*, *Ceniplaniscyphia*, *Guettardiscyphia*). Транситорные автономии немногочисленны и известны среди Leptophragmidae (*Balantionella*, *Ceniplaniscyphia* и *Guettardiscyphia*). Это первичные автономии, в строении которых с разной степенью достоверности выделяются два-три подобных модуля без построения новых скелетных элементов.

Благодаря тому, что скелет первичных плициформных транситорий в норме отличается правильным геометрическим построением лопастей, выделение элементов, составляющих автономию, происходит достаточно уверенно. Лопастные формы иллюстрируют примеры незавершенного продольного и базального деления (см. рис. 27). Первичным геммиформным транситориям свойственно геометрически правильное – ростральное – построение губки. Но при незавершенном продольном делении две-три подобных формы образуют единый скелет, в составе которого выделить эти исходные элементы автономии можно лишь по количеству оскулюмов и их обособлению в верхней части скелета (приложение, см. фототабл. 64).

3.2.3. Колониальные формы транзиторного уровня

Особенности строения скелета и установленные закономерности морфогенеза колониальных транзиторий позволили выделить два типа колоний – простейшие и сложные. Появление первичных транзиторных колоний связывается с двумя основными тенденциями в морфогенезе: с обособлением лопастей (ветвей), участков парагастральной полости и оскулюмов плициформных губок и с проявлением незавершенного деления. Колониальные транзитории характеризуются наличием нескольких оскулюмов, подобных по очертаниям и значениям параметров, и многочисленными округлыми субоскулюмами, отличающимися меньшими размерами.

В строении скелета колониальных транзиторий несколько одинаковых по очертаниям и значениям параметров оскулюмов. Многочисленные субоскулюмы закономерно расположены по узким поверхностям лопастей или уплощенных ветвей. Появление колониальных транзиторий связывается с несколькими направлениями в морфогенезе гексактинеллид. Одно из них достоверно прослеживается в онтогенезе полилопастных лептофрагмид (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*) и обусловлено обособлением апикальных секторов лопастей (см. рис. 27). В этом случае на месте одного полилопастного оскулюма возникало до трех-пяти овальных оскулюмов, разделенных центральной седловиной.

Второе направление в формировании транзиторных колоний связывается с преобразованием субоскулюмов в оскулюмы. Обособление субоскулюмов в виде выростов, размеры которых увеличивались, существенно искажало строение лопастей и очертания губки (*Guettardiscyphia*, *Pleurostoma*, *Ramosiscyphia*). Развитие новых ветвей по субоскулюмам способствовало формированию субветвистых колониальных форм. Сектора тела, прилежащие к субоскулюмам, особенно на апикальных участках губки, рассматриваются как одни из точек активного роста. Способность клеток организма к новообразованиям на этих участках тела выражается в формировании здесь выростов востребованного функционального назначения. В качестве третьего направления в морфогенезе транзиторных губок, способствовавшего появлению транзиторных колоний, рассматриваются варианты незавершенного деления. Примером равнокачественного деления являются равномерно дихотомизирующие многоветвистые формы *Leptophragmidae*.

По степени интегрированности модулей в строении скелета с учетом формирования новых элементов выделены подуровни простейших и сложных транзиторных колоний.

3.2.3.1. Простейшие (первичные) колонии транзиторного уровня

Скелеты этих губок невысокие и сформированы при обособлении лопастей или ветвей одиночных полилопастных транзиторий (*Plocoscyphia*, *Guettardiscyphia*, *Eurete*) (приложение, фототабл. 65–66). Одинаковые по размерам и очертаниям оскулюмы в количестве до четырех-шести расположены попарно или радиально на относительно высоких лопастных или ветвистых выростах. Поверхности участков разделения лопастей (междоузлий) рассматриваются как седловины (первого, второго порядка и т. д.). Простейшие транзиторные колонии, появившиеся в результате деления (*Leptophragmidae*), отличаются высоким ветвистым габитусом тонкостенных скелетов, которые редки в полной сохранности.

В строении скелета простейших транзиторных колоний (см. рис. 27) участки парагастральной полости приурочены к нескольким обособленным лопастям или уплощенным ветвям, которые венчаются оскулюмами. На поверхности междоузлий, участков обособления лопастей, формируется седловина. Обычно в строении первичных транзиторных колоний выделяется одна седловина (междоузлие), в редких случаях при повторном обособлении в структуре скелета выделяются седловины второго порядка (см. рис. 27, фиг. 1, 4). Выше седловины обособленные, в виде лопастей или ветвей, участки парагастральной полости между собой не сообщаются. Количество оскулюмов, образующихся за счет обособления маргинальных участков полости, изменяется от двух до пяти, реже шести. При выделении лопастей последовательно изменяются очертания оскулюмов: от полилопастных до дугообразных уплощенно-щелевидных и овальных, заметно сокращаются и их размеры (см. рис. 27, фиг. 4, 5).

Скелеты первичных транзиторных колоний, обязанных своим появлением процессам незавершенного деления, характеризуются несколько большим морфологическим разнообразием. Основные морфотипы – «дихотомные», «Y» и «V»-образного габитуса, кустистые и ветвистые формы, представляющие собой результат разных стратегий по освоению окружающего водного пространства. «Дихотомные» скелеты малоизвестны среди транзиторий (*Plocoscyphia*, *Eurete*). Кустистые формы (приложение, см. фототабл. 66) были приспособлены к обитанию в нижних, приповерхностных интервалах водной среды. Это способствовало увеличению поверхности невысокого тела при неоднократной дихотомии и плотном расположении коротких модулей. Ветвистые губки (приложение, см. фототабл. 65), не отличавшиеся большой плотностью расположения ветвей и занимавшие больший объем водного пространства, характеризовались большей площадью поверхности тела и извлекали питательную взвесь из верхних интервалов придонной водной среды с меньшей гидродинамикой.

Значения параметров скелетов транзиторных первичных колоний обычно не превышают значений аналогичных параметров унитарных транзиторий. Это относится к транзиторным колониям, сформированным как при делении, так и при обособлении маргинальных участков полости (см. рис. 27). Иными словами, у транзиторий объем жизненного пространства первичных колоний практически не отличается от объема

водной среды, занимаемой одиночными формами. Это объясняется сокращением значений диаметра и высоты последующих модулей при увеличении общей площади поверхности тела, способной к фильтрации воды (см. рис. 27, фиг. 2). В строении простейших настоящих колоний модули во многом сохраняют очертания и значения параметров исходного модуля (см. рис. 27, фиг. 3), и в зависимости от угла отклонения модулей от оси скелета объем пространства, занимаемый колониальной губкой, значительно возрастает. Конкретные размеры многих губок определяются в основном температурным режимом и гидродинамическими условиями придонных вод, постоянством параметров водной среды во времени.

3.2.3.2. Сложные колонии транзитного уровня

Они отличаются высокой степенью интеграции модулей в структуре скелета, когда их практически невозможно выделить как самостоятельные элементы (см. рис. 10). Интеграция модулей обусловлена развитием многих горизонтальных и вертикальных перемычек между ними. В строении поздних колоний размеры и очертания перемычек и модулей (ветвей) совпадают. Между модулями и соединяющими их перемычками появляются сквозные отверстия – зияния – между ветвями и перемычками, по которым водная среда проникала во внутренние участки скелета. Сложным транзитным колониям свойственны крупные размеры с многочисленными оскулюмами. Известно три морфотипа колоний: рамосиформные (кустистые и ветвистые), фавосиформные и лабиринтовые (приложение, см. фототабл. 67–70).

Своеобразный анастомоз дихотомирующих в вертикальной плоскости модулей и многих перемычек придавал некоторым губкам лабиринтовый облик (см. рис. 11, 12), пронизанный сложным интерлабиринтовым пространством (*Tremabolites*, *Petrosifavosum*, *Polyscyphia*, *Euretidae*). Эти губки отличаются сложным строением и значительными размерами: при высоте до 5–10 см протяженность скелета в горизонтальной плоскости достигала до 25–35 см. Происхождение лабиринтовых форм может связываться с дальнейшим морфогенезом первичных кустистых транзиторий (*Tremabolites*) и формированием у транзитных губок отворота модулей в горизонтальной плоскости (*Petrosifavosum*), что также сопровождалось формированием перемычек. На наружной поверхности внешних модулей кустистых и ветвистых форм и на нижней поверхности лабиринтовых губок регулярно расположены субоскулюмы.

Кустистые (*Pleurostoma*, *Eurete*, *Leptophragmidae*) и ветвистые (*Leptophragmidae*) вторичные транзитные колонии представлены лишь фрагментированными скелетами или фрагментами. Подобная особенность сохранности объясняется морфологией скелета, сложенного очень тонкой стенкой и большим диаметром зияний между модулями, который часто превышает диаметр модулей. Сказываются также более динамичные условия захоронения, часто переотложения скелетов в сравнении со спокойным, ламинарным режимом водной среды, в которой обитали многие транзитные колонии. Скелеты вторичных транзитных колоний уверенно опознаются даже по фрагментам благодаря наличию зияний и субоскулюмов (приложение, см. фототабл. 67).

Среди лабиринтовых губок выделены формы с кортикальным слоем (*Tremabolites*), перекрывающим интерлабиринтовое пространство и модули сверху, благодаря этому над ним отчетливо выделяются многочисленные оскулюмы (см. рис. 12, фиг. 3). В строении этих губок строение и положение оскулюмов и субоскулюмов устанавливается четко (приложение, см. фототабл. 68).

Скелет колониальных лабиринтовых губок без кортикального слоя при рассмотрении сверху представляет собой сложную сотовидную – ячеистую – поверхность, благодаря «хаотичному» сочетанию оскулюмов и зияний разнообразных очертаний и сходных размеров (*Cavifavosa*, *Petrosifavosum*). Скелеты полной сохранности редки из-за крупных их размеров и очень тонких стенок, особенно вблизи оскулюмов. Наряду с относительно изометричными зонтикообразными формами (см. рис. 13) известны скелеты резко асимметричного, секторального типа, когда основание губки и начало ее роста приурочены к узкой периферийной части скелета дефинитивного организма (приложение, см. фототабл. 69). Расположение субоскулюмов на нижней, «дермальной», поверхности и оскулюмов на верхней, «парагастральной», поверхности разделено узкой маргинальной линией, выполняющей роль верхнего края. В строении этих лабиринтовых транзиторий при увеличении высоты модулей образуется много выростов без парагастральной полости, соединяющих стенки соседних модулей. Выросты выполняли роль элементов конструктивной жесткости скелета. При значительных значениях диаметра рассматриваемых лабиринтовых губок между модулями образовывались дополнительные ризоидные выросты – опоры, поддерживающие губку над поверхностью осадка (см. рис. 13, фиг. 2).

При рассмотрении морфологии транзитных колоний и настоящих колоний отмечается широко распространенное явление изоморфизма, в частности, на примере вторичных колоний ветвистого и лабиринтового строения с отворотом ветвей. Отличие этих типов колоний не только в наличии или отсутствии субоскулюмов в нижней поверхности модулей, но и в расположении оскулюмов. В структуре скелета настоящих колоний оскулюмы расположены по окружности субгоризонтального отворота ветвей и поверхность оскулюма ориентирована вертикально. В строении транзитных колоний оскулюмы расположены в горизонтальной плоскости, в апикальной части вертикально ориентированных модулей. Изоморфизм проявляется среди транзитных колоний и настоящих колоний *Lychniscosa* и *Hexactinosa*.

Появление и последующее формообразование транзитных форм – особое направление в морфогенезе спонгий наряду с унитарными и колониальными гексактинеллидами (см. рис. 23). В морфогенезе этих

губок тенденции к выделению субоскулюмов, формированию на их основе обособленных элементов с парагастральной полостью способствовали появлению сложнопостроенных модульных форм: траниторных и колониальных. Спонгии траниторного уровня организации широко распространены в морях Европейской палеобиогеографической области начиная с сеномана по палеоцен. Консервативные формы на уровне вида (*Guettardiscyphia*) существовали на протяжении позднего мела [Первушов, 2016б].

Траниторные губки, одиночные (*Guettardiscyphia*, *Coeloptychium*, *Plocoscyphia*) и колониальные (*Tremabolites*), отличаются высокими регенерационными способностями [Первушов, 2016а]. Именно среди ископаемых траниторных форм установлены достоверные проявления почкования [Первушов, 2010]. Предполагается, что траниторный уровень организации характерен для скелетных гексактинеллид и несвойствен другим сессильным многоклеточным. Губки траниторного уровня организации могут рассматриваться в составе отдельного подсемейства, наравне с подсемействами унитарных форм и настоящих колоний.

3.3. Колониальный уровень организации

При рассмотрении аспектов «одиночного» – «колониального» – строения ископаемых губок предпринимались попытки использовать представления, выработанные при изучении археоциат и основанные на системном исследовании книдарий [Преображенский, Арзамазцев, 1985]. Но целостного представления по организации ископаемых гексактинеллид получено не было. Согласно представлениям об организации современных низших многоклеточных в отношении губок нельзя использовать представления о колониальности, что объясняется отсутствием у них зооидов [Ересковский, 2003].

Наиболее специализированный уровень модульной организации гексактинеллид – колониальный (см. рис. 14–15, 28–35; приложение, фототабл. 71–81). Скелеты колониальных форм гексактинеллид характеризуются общей парагастральной полостью, прослеживаемой от общего основания, с многочисленными подобными оскулюмами. Скелетообразующая стенка единая, что хорошо прослеживается при вертикальном сечении скелета (см. рис. 28, фиг. 3г; рис. 31, фиг. 2б; рис. 33, фиг. 1б), с сопряженной ирригационной системой и часто без нее. Значения толщины стенки колоний значительно меньше (1–3 мм), чем значения толщины унитарных губок (0,5–1,5 см), при этом высота и диаметр скелетов колоний порой сопоставимы с размерами бокалов одиночных форм. Индивидуальность модулей в строении колоний ветвистого, кустистого и лабиринтового облика нивелирована. Это обусловлено сокращением значений параметров модулей, приобретением ими единообразного облика в виде трубок и развитием соединяющих их элементов – перемычек. Закономерности полифилитического происхождения и особенности строения скелета позволили выделить два подуровня организации, две подгруппы колоний – простейшие (первичные) и настоящие (вторичные).

3.3.1. Простейшие колонии

Модули колонии расположены на узком основании в виде объемного или линейного куста, отсутствуют перемычки и зияния [Первушов, 2013б]. При субвертикальном попарном положении модулей их количество изменяется от двух до шести, оскулюмы расположены на одном уровне горизонтально. Размеры и очертания оскулюмов колонии одинаковы (*Coeloptychiidae*, *Craticulariidae*, *Leptophragmidae*, *Zittelispongiidae*) (приложение, см. фототабл. 71–74).

Формирование простейших колониальных форм обусловлено проявлением нескольких тенденций в морфогенезе одиночных и, возможно, траниторных губок [Первушов, 2017б]. Полигения колоний порой находит отражение в морфологии дефинитивных форм. В качестве основных причин, обусловивших появление первичных колоний, рассматриваются явления замыкания оскулюма, обособления участков парагастральной полости [Первушов, 2011] и деления.

Появлению первых диоскулюмных форм среди *Leptophragmidae*, *Craticulariidae* и *Zittelispongiidae* способствовало незавершенное равнокачественное апикальное деление. Неоднократная ди-, три- и квадрихотомия модулей формировала высокий ветвистый скелет дефинитивных колоний. Формат последующего деления модулей прослеживается по очертаниям оскулюмов, приуроченным к апикальным частям ветвей колонии. Установлены многочисленные проявления продольного апикального равнокачественного синхронного (см. рис. 21, 29, 31–33) и вариации латерального равнокачественного синхронного и гетерохронного деления (см. рис. 30).

Именно в результате незавершенного равнокачественного деления (дихотомии) получили широкое распространение формы, известные в составе многих родов, с двумя оскулюмами и внешне напоминающие рогатку (см. рис. 29, фиг. 2). Морфологическое разнообразие простейших диоскулюмных форм велико даже в составе рода, что иллюстрируется на примере некоторых видов *Paracraticularia* (приложение, см. фототабл. 73). Многообразие первичных колоний с двумя модулями обусловлено различным соотношением значений параметров вторичных модулей и оскулюмов, ориентацией вторичных модулей по отношению к исходной части скелета (приложение, см. фототабл. 71–73).

Равнокачественное апикальное деление при первичном проявлении может быть как в виде дихотомии и трихотомии, так и тетра- и пентахотомии (см. рис. 29). Подобные вариации количества и взаиморасположения модулей известны и в строении скелета транзитных губок плициформного строения (*Coeloptychiidae*, *Leptophragmidae*). Количество модулей или несущих ветвей устанавливается по строению основания скелета или по строению апикальных участков модулей – очертаниям оскулюмов (см. рис. 29), которые соответствуют количеству последующих модулей. Таким образом, при равнокачественном апикальном синхронном делении формируется от двух до пяти модулей, характеризующихся идентичными очертаниями и значениями параметров. В строении скелета иногда выделяется шестой модуль, обычно меньших размеров и маргинального положения.

При проявлении неоднократного равнокачественного деления формируются относительно небольшие кустистые формы первичных колоний, где оскулюмы многочисленных, подобных по габитусу модулей, составляют общую субплоскую или полого-выпуклую поверхность (см. рис. 21, 30, фиг. 4). Установлены варианты соотношения типов деления при первичной и при последующих фазах деления: подобное и неподобное. При неоднократном подобном делении сохраняется тип деления – ди-, три- или тетрахотомии (см. рис. 21). При последующих фазах неподобного деления по сравнению с предшествующей изменяется тип деления: если первичное деление происходило по типу трихотомии, то последующее может происходить, в частности, по типу дихотомии. Не установлено определенной закономерности в последующих делениях: после первичной три- или тетрахотомии часто следует дихотомия модулей, а иногда прослеживается их трихотомия (см. рис. 21, фиг. 2). Вероятно, проявления латерального, продольного и поперечного деления способствовало морфологическому разнообразию первичных колоний (см. рис. 30), но повторное подобное деление модулей в этом случае практически не известно.

Скелеты первичных колоний, сформированных при равнокачественном апикальном делении, главным образом дихотомии, отличаются следующими особенностями строения (см. рис. 21, 29, 31–34).

1. Модули, расположенные выше узла дихотомии (междоузлий), редко сохраняют вертикальную ориентацию нижней части губки и плавно изогнуты наружу и расположены диагонально по отношению к центральной оси скелета (см. рис. 29, фиг. 2в).

2. Характерна очень узкая седловина между модулями.

3. Оскулюмы различных очертаний и размеров, особенно при развитии отворота стенки, и ориентированы разнообразно – в горизонтальной, диагональной и в вертикальной плоскости. Апикальные участки модулей в строении единого скелета могут отличаться разными размерами и ориентацией, асимметричным расположением, иногда прослеживается их спиралевидная ориентация. Обычно при первичной дихотомии появившиеся модули расположены в одной плоскости, но в ряде случаев они расположены в разных плоскостях, увеличивая значения объемных параметров скелета.

4. Значения диаметра и высоты (длины) модулей в строении скелета идентичны, в частности, и при повторной дихотомии. В некоторых случаях отмечается сокращение высоты модулей, формирующих верхние этажи колонии.

5. В строении губок первичные узлы дихотомии (седловины, междоузлия) расположены почти в основании скелета, а исходная первичная часть скелета предстает в виде очень короткого стержня.

6. При неоднократном равнокачественном делении сохраняются значения диаметра и длины модулей, что и определяет габитус дефинитивной колонии (см. рис. 31, 32).

Диоскулюмные первичные колонии как проявление первичного равнокачественного апикального или продольного деления наиболее многочисленны и широко представлены в разных таксономических группах гексактинеллид (*Paracracularia*, *Leptophragmidae*, *Zittelispongiidae*). При предварительном изучении губок *Paracracularia* и *Zittelispongia* установлено морфологическое разнообразие диоскулюмных колоний, описываемых в качестве одного и того же вида.

Предполагается, что при равнокачественном делении, помимо распространенного явления дихотомии, реализовывались варианты исходной трихотомии, тетрахотомии и пентахотомии (см. рис. 29). Первичные колонии с подобным количеством и взаиморасположением модулей менее известны в составе гексактинеллид и обычно отличаются небольшими размерами. Определено несколько вариантов взаиморасположения модулей в строении первичной колонии – попарное (см. рис. 21, фиг. 1в), кустовидное (см. рис. 21, фиг. 2, 3) и линейное (см. рис. 21, фиг. 1б). Очертания оскулюмов также отличаются разнообразием, но подобны в структуре единого скелета. В строении полиоскулюмных первичных колоний чаще и явно проявляется асимметрия благодаря «угнетенному» облику одного из модулей (третьего, пятого), что обусловлено его меньшими размерами и отличным расположением в составе скелета. При линейном, катенулярном и веерообразном расположении модулей меньшими значениями параметров и отклонением от нормальной, субпараллельной ориентации характеризуются маргинальные модули.

В морфогенезе первичных колоний прослеживаются разные варианты соотношений первичного и последующих фаз деления. В строении скелета первичной колонии, сформированного в нормальных условиях без существенных прижизненных искажений, можно проследить до трех фаз подобного равнокачественного деления, в частности дихотомии (см. рис. 21, фиг. 1; рис. 31–34). Предполагается, что у первичных колоний с тремя оскулюмами вторичное и последующие деления могли происходить по типу трихотомии, а у губок

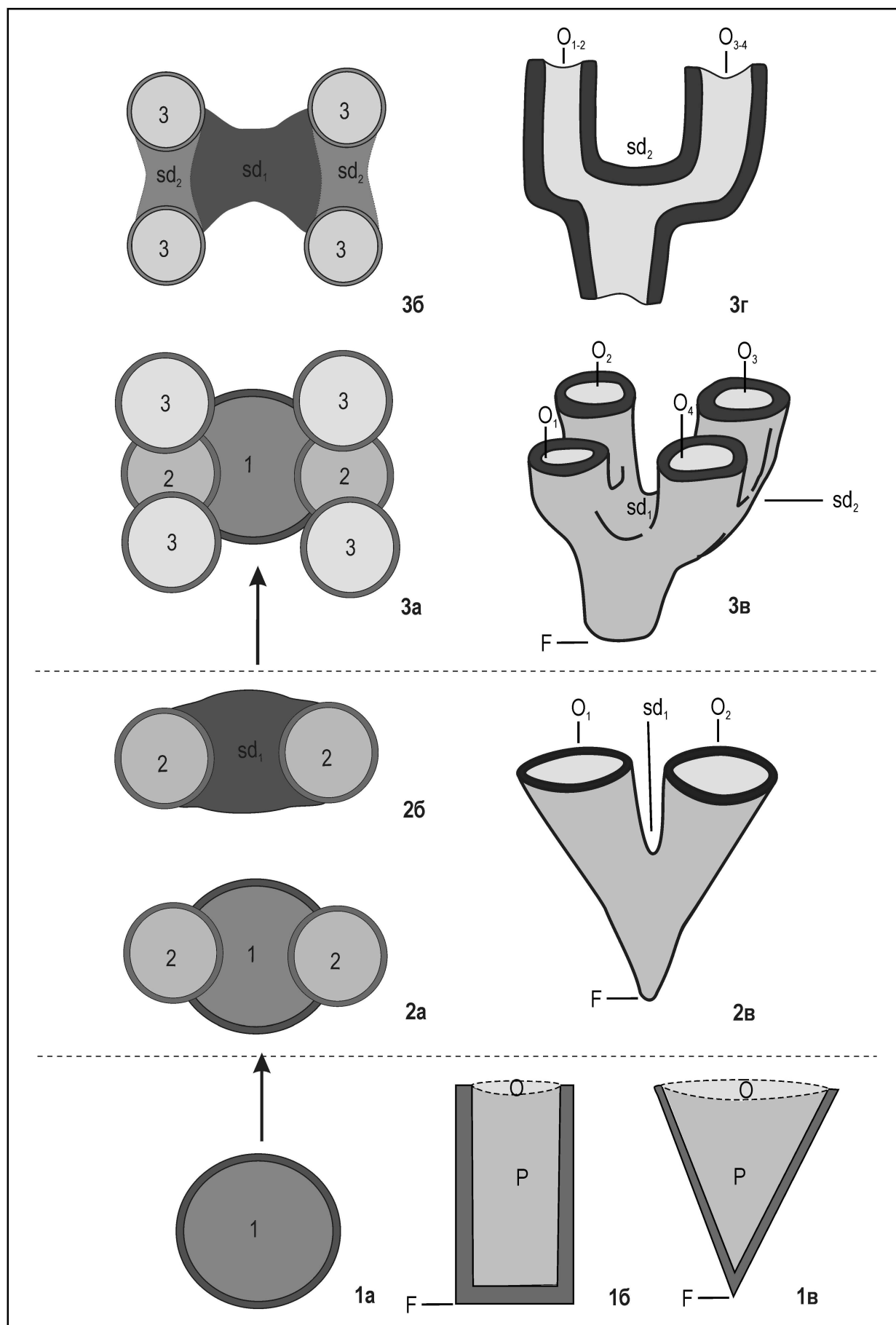


Рис. 28. Формирование примитивных первичных колоний при обособлении маргинальных участков оскулюма (апикальных сегментов парагастральной полости)

с четырьмя первичными модулями – по типу тетрахомии (см. рис. 21, 31). Однако установлено много примеров, когда первичные триоскульные губки при последующем делении формируют лишь по два оскулюма (см. рис. 21, фиг. 2), а впоследствии каждый из этих шести модулей может испытать деление по типу трихомии. Таким образом, формирование первичных колоний обусловлено многократным делением: подобным (по типу дихомии или трихомии и т. п.) и за счет чередования типов деления – дихомии и трихомии и т. д.

Проявления бокового равномерного (синхронного) и неравномерного (асинхронного) деления способствовали, с одной стороны, увеличению морфологического разнообразия первичных колоний, а с другой – иному вероятному направлению в морфогенезе губок, способствовавшему появлению настоящих колоний. Среди колоний, формирование которых обусловлено проявлениями бокового деления и/или обособления отдельных каналов ирригационной системы, выделены две основные группы: с планиформным (линейным) и ростральным (объемным, колоннальным) типом строения скелета (см. рис. 30). Среди тех и других по типу формирования и расположения модулей преобладают условно моноподиальные формы с отчетливо выраженной основной, центральной, осью скелета (см. рис. 30, фиг. 1, 3, 4). Фрагменты крупных губок *Zittelispongia* рассматриваются как пример элементов симподиальных скелетов (см. рис. 30, фиг. 2в), в строении которых трудно установить главную, выдержанную в пространстве ось скелета.

В строении губок (*Zittelispongia*, *Leptophragmidae*) планиформного строения модули расположены линейно, в одной вертикальной плоскости, среди них установлены, в частности, гребневидные (кулисообразные) (см. рис. 30, фиг. 3) и перистые (см. рис. 30, фиг. 4) разновидности. В качестве планиформных могут рассматриваться и губки с перпендикулярным к основной оси скелета попарным расположением модулей (см. рис. 30, фиг. 1). При совпадении ориентации осей модулей и главной оси скелета губки строение колонии определяется как согласное (см. рис. 30, фиг. 3а), а при несовпадении ориентации осей модулей и оси губки строение колонии определяется как несогласное (см. рис. 30, фиг. 1в, 3б).

Ростральный тип построения колоний выделен условно, если поперечные или продольные выросты образованы субмодулями – это транзитный уровень организации губок, а если модулями – первичными колониями. Предполагается, что от первичных ростральных колоний (*Plocoscyphia*, *Botrysosellidae*) произошли некоторые настоящие колонии. При поперечном и субпродольном расположении модулей отмечается поочередное и попарное их расположение (см. рис. 30). Ростральное построение скелета характерно для транзитных губок *Balantionella*, у которых субоскулюмы на апикальных участках выростов ориентированы вниз (см. рис. 30, фиг. 2б), и иногда их поочередное расположение приобретает очертания спирали.

Замыкание оскулюма (см. рис. 16) в формировании первичных колоний прослежено на примере унитарных форм вентрикулитид (*Lepidospongia* (*Flexurispongia*)), кратикуляриид (*Paracratularia*), *Leptophragmidae*, *Zittelispongiidae* и рода *Sporadopyle* (*Hexactinosa*). Неоднократное обособление маргинальных участков оскулюма (парагастральной полости) установлено в строении скелета представителей лептофрагмид, плициформных губок транзитной организации (*Guetardiscyphia bisalata*, *G. alata*).

Содержанием этого тренда в морфогенезе губок является замыкание противоположных стенок по верхнему их краю или с перекрытием над центральной частью оскулюма. В результате на первых стадиях подобного морфологического преобразования скелет приобретал трубообразную форму с двумя «ложными» оскулюмами, слабо морфологически обособленными, и с отчетливо выраженным швом сочленения стенок. Скелеты исходных унитарных губок париформного облика – цилиндрические и конические бокалы (см. рис. 1–3).

На последующих стадиях этого морфогенетического тренда, прослеженных на примере представителей *Paracratularia* и *Zittelispongia*, шов от замыкания секторов стенки не выражен как таковой и на его месте формируется седловина – пониженный участок, отделяющий обособленные и расположенные выше два новых модуля с оскулюмами (см. рис. 28). Маргинально расположенные вторичные оскулюмы отличаются значительно меньшими значениями диаметра, а иногда и иными очертаниями при сравнении с первичным оскулюмом. Отмечено неоднократное проявление замыкания стенок (оскулюма) в строении скелета губок. В этом случае на месте двух вторичных оскулюмов попарно формировались новые модули с оскулюмами и вторичные

Рис. 28. Формирование примитивных первичных колоний при обособлении маргинальных участков оскулюма (апикальных сегментов парагастральной полости)

Фиг. 1. Унитарные формы: 1а – вид сверху, округлый оскулюм; 1б, 1в – продольное (вертикальное) сечение скелета цилиндрического (1б) и конического (1в) габитуса.

Фиг. 2. Первичная диоскулюмная колония, сформированная при равнокачественном продольном делении или обособлении участков полости: 2а – положение модулей второго уровня (2) на несущем скелете; 2б – обособление вторичных модулей и седловины между ними на месте первичного оскулюма; 2в – внешний вид диоскулюмной первичной колонии.

Фиг. 3 – последующее попарное обособление маргинальных участков полости и формирование модулей третьего уровня (3): 3а – обособление модулей третьего уровня (3) на несущем скелете (2); 3б – обособление модулей третьего уровня и седловины второго порядка; 3в – внешний вид примитивной первичной колонии, сформированной при неоднократном попарном обособлении участков парагастральной полости; 3г – продольное сечение скелета через модули третьего уровня. Условные обозначения: O_{14} – оскулюм, Р – парагастральная полость, sd_{1-2} – седловины первого и второго порядка; цифрами 1, 2, 3 обозначены оскулюмы одиночных форм и модулей второго и третьего уровня. Стрелками обозначены направления в морфогенезе первичных колоний

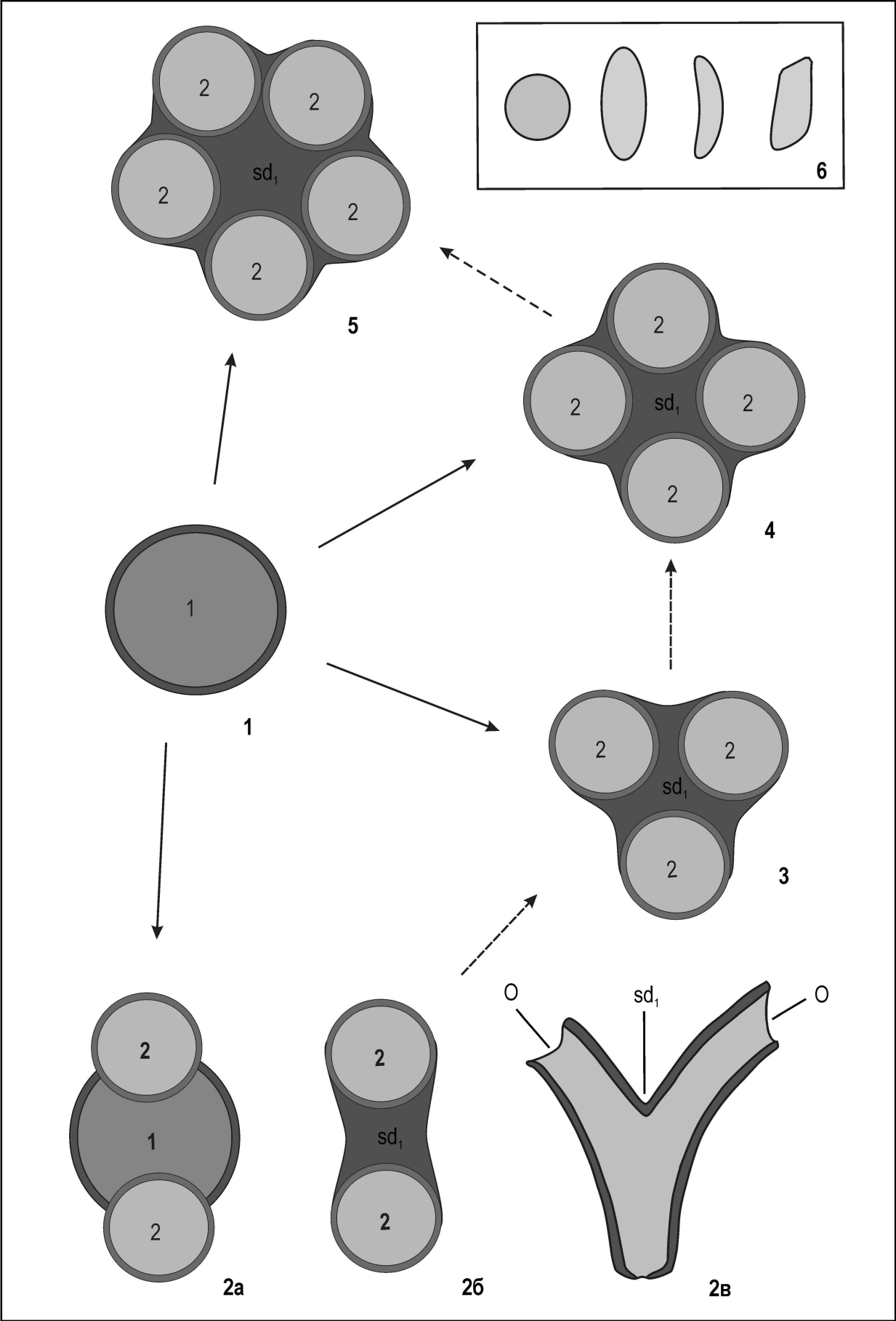


Рис. 29. Основные варианты исходного равнокачественного продольного деления при формировании первичных колоний

седловины. При этом ориентация попарных модулей часто перпендикулярна расположению предшествующих модулей и первичной седловине (см. рис. 28, фиг. 3). Известное количество модулей в строении скелета, образованного при замыкании секторов стенки, не более четырех, реже пяти (приложение, см. фототабл. 74). Параметры последующих модулей в строении единого скелета отличаются все меньшими значениями, чем элементы первичного, унитарного, скелета. Формирование модулей можно определить как синхронное, так как их основания, седловины и оскулюмы расположены на одном уровне по высоте скелета.

Среди ранних первичных колоний с двумя и четырьмя оскулюмами еще можно достоверно выделить скелеты губок, сформированных либо при замыкании оскулюма, либо при равнокачественном делении. Скелеты первичных колоний, исходно сформированных за счет замыкания секторов стенки и обособления маргинальных участков оскулюма (см. рис. 28; приложение, см. фототабл. 74), определяются по следующим признакам.

1. Диаметр вторичных модулей и их оскулюмов значительно меньше диаметра предшествующих модулей (элементов скелета), очертания оскулюмов модулей также могут отличаться от очертаний первичного оскулюма.

2. Отчетливо устанавливается, благодаря сопряженным седловинам попарное расположение модулей. Известное максимальное количество модулей в составе скелета – четыре. В неискаженном виде модули расположены вертикально, оскулюмы – в горизонтальной плоскости и на одном уровне.

3. Первичные и вторичные седловины, сформированные над центральным участком первичного оскулюма, широкие субплоские, иногда прослеживаются реликты шва смыкания стенки или гребня. Вторичная седловина расположена выше и обычно ориентирована перпендикулярно к первичной седловине.

4. По габитусу, что особенно заметно при вертикальном сечении скелета, прослеживается флексурный перегиб стенки (см. рис. 28, фиг. 3г), обусловленный выделением новых модулей, что не свойственно первичным колониям, сформированным при незавершенном делении.

Развитие дополнительных (ложных) оскулюмов отмечено среди париформных и плициформных губок (Lychniscosa: *Napaeana*, *Sestrocladia*; Hexactinosa: *Guettardiscyphia*, *Leptophragma*). Дополнительный оскулюм обычно расположен на узкой поверхности лопастевидных конических губок (*Lepidospongia*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Leptophragma*), сопряжен с парагастральной полостью и не обусловлен положением истинного оскулюма. Ложные оскулюмы различны по очертаниям и обычно меньше по размерам, чем истинный оскулюм. Появление ложных оскулюмов связывается с трансформацией поперечных каналов в сквозную полость, что известно среди губок с плотным расположением элементов скульптуры (*Cosciponora*, *Napaeana*, *Pleurostoma*, *Leptophragmidae*). Первичные колонии рассматриваются в ранге рода (подрода) – *Craticularia* (*Paracraticularia*).

Относительное разнообразие морфологии первичных колоний определяется значениями параметров модулей, их взаиморасположением и отклонением от центральной вертикальной оси скелета, которая проводится от его основания (см. рис. 30). При неоднократной трихотомии или тетрахотомии при идеальных условиях формируется кустообразная колония в виде обратного конуса, с пространством в центральной части (см. рис. 31, фиг. 1–3) или ячеисто-сотового облика (см. рис. 31, фиг. 4). Оскулюмы первичных колоний обычно располагаются на одном уровне, образуя общую субгоризонтальную поверхность, что позволяет представить их строение в горизонтальной плоскости, сверху (см. рис. 21). Но чем больше количество модулей и их обособленность в составе скелета, тем чаще отмечаются отклонения от идеального габитуса губки, искажения в строении и в расположении маргинальных модулей.

В некоторых случаях определить тип построения скелета даже первичных колоний довольно сложно. Это обусловлено особенностями морфологии модулей – развитием широких отворотов стенки, маскирующих наличие модулей и основания скелета (приложение, см. фототабл. 74, фиг. 1). В данном случае (*Sporadopyle*) при первичной трихотомии и последующей дихотомии сформирована кустообразная первичная колония (см. рис. 31, фиг. 1). Строение шести модулей в виде трубы с широким отворотом (см. рис. 31, фиг. 2), составляющих колонию, отличается увеличением диаметра к апикальной части, к оскулюму. Диаметр отворота стенки по верхнему краю значительно превышает значение диаметра оскулюма. И что важно, участки верхнего края стенок сопряженных модулей соприкасались, смыкались до степени ассимиляции. При ассимиляции в строении скелета губок появляются элементы, подчеркивающие наличие внутри неё органично расположенных участков,

Рис. 29. Основные варианты исходного равнокачественного продольного деления при формировании первичных колоний.

Строение скелетов показано сверху

Фиг. 1. Унитарная форма с изометричным оскулюмом.

Фиг. 2. Диоскулюмная форма как проявление первичной дихотомии: 2а – обычное расположение вторичных модулей на несущем скелете (1); 2б – обособление вторичных модулей и седловины; 2в – продольное (вертикальное) сечение диоскулюмного скелета.

Фиг. 3. Первичная колония с тремя оскулюмами как проявление первичной трихотомии.

Фиг. 4. Первичная колония с четырьмя оскулюмами как проявление первичной тетрахотомии.

Фиг. 5. Первичная колония с пятью оскулюмами как проявление первичной пентахотомии.

Фиг. 6. Наиболее обычные очертания оскулюмов. Условные обозначения: sd₁ – седловина первого уровня; цифры 1 и 2 обозначают оскулюм модулей первого и второго уровня. Сплошные стрелки обозначают направления в морфогенезе первичных колоний, пунктирные – предполагаемые направления

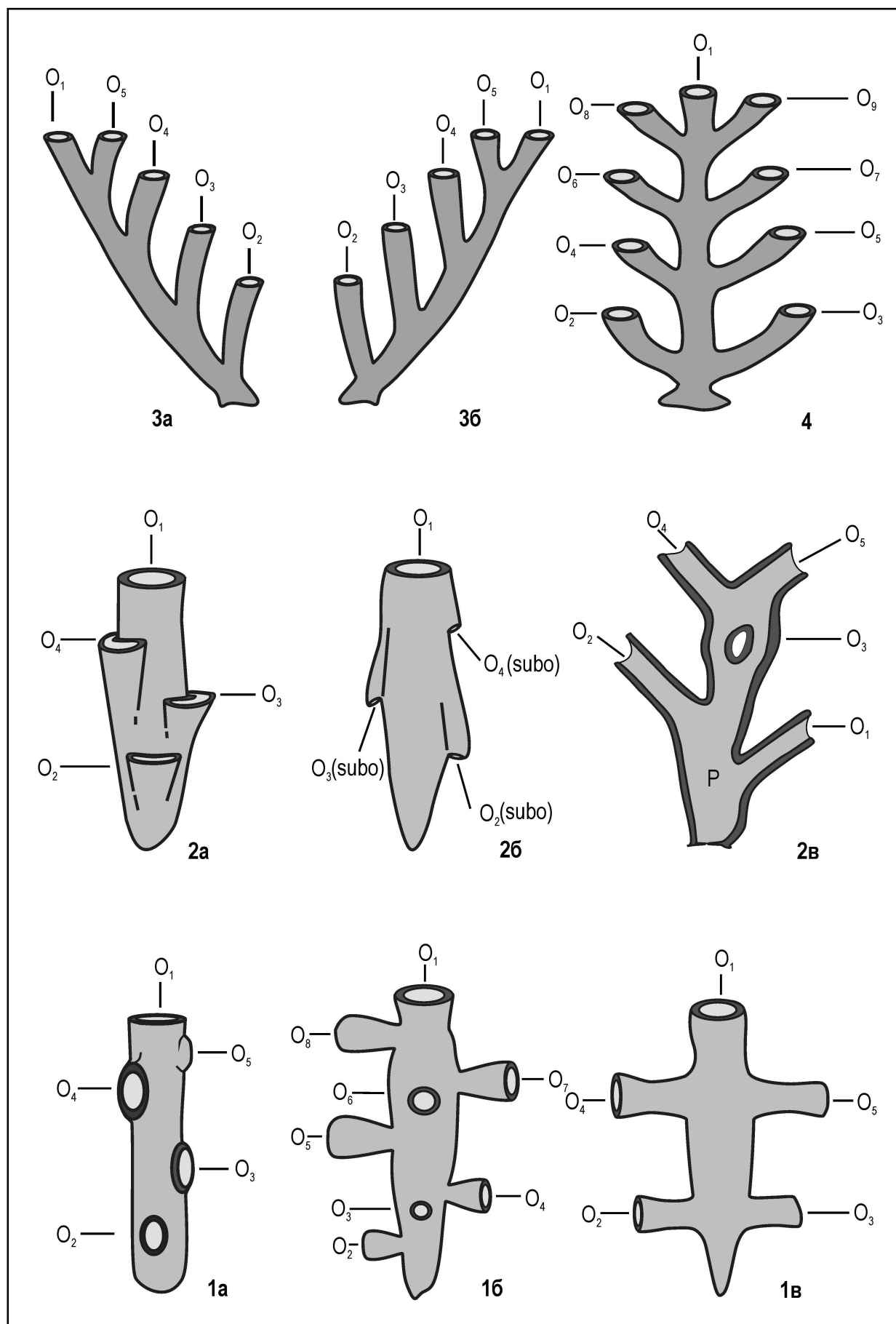


Рис. 30. Морфотипы скелета первичных колониальных губок

занятых окружающей водной средой, – зияний интерлабиринтового пространства. Через зияния водная среда и содержащаяся в ней питательная взвесь попадала во внутренние части сложнопостроенных губок и достигала дермальной поверхности центральных или удаленных от направления течения модулей.

Ассимиляции участков стенки и сопряженное формирование зияний, участков интерлабиринтового пространства, – это уже признаки формирования единой стенки губки, что может быть интерпретировано как одно из направлений в морфогенезе колониальных форм губок, способствовавшее выделению настоящих, вторичных, колоний. Но в данном случае это ассимиляция только участков стенки, а не модулей целиком с развитием перепонок, что характерно для настоящих колоний. Ассимиляция участков стенки сопряженных модулей в единую стенку нельзя определить как междуузлия (седловины или перепоночки), потому что на этих участках нет деления на последующие модули.

На примере первичных колоний также отмечается общая тенденция в морфогенезе колониальных губок – уменьшение толщины стенки, значений параметров модулей и более компактное расположение модулей в структуре скелетов, размеры которых минимизируются. Сопряженная тенденция прослеживается в строении дермальной скульптуры: для ранних первичных колоний характерны относительно крупные элементы скульптуры, главным образом остия, для более поздних форм свойственно очень плотное расположение мелких круглых остий (*Leptophragmidae*) или отсутствие явных элементов скульптуры (*Zittelispongia*).

Отличие первичных колоний от настоящих колоний заключается в том, что модули, образующие скелет губки, не соединяются между собой и, соответственно, не составляют перепонок и зияний интерлабиринтового пространства. В строении скелета первичных колоний обычно отчетливо прослеживается расположение и направленное формирование новых модулей, каждый из которых морфологически обособлен. В этом отношении именно первичные колонии по габитусу очень напоминают строение высших древесных растений, хвойных и цветковых, деревьев и кустарников.

Сравнение первичных колоний с первичными диоскулюмными автономиями показывает различия в их организации. Автономии – продукт полимеризации исходного модуля, при которой каждый из них обладает парагастральной полостью и оскулюмом. В строении первичных колоний каждый новый модуль наращивает объем единой парагастральной полости и площадь поверхности скелета, формируя новый облик губки.

Первичные диоскулюмные колонии гексактинеллид (*Craticulariidae*, *Leptophragmidae*, *Zittelispongiidae*) редки в среднем сеномане и многообразны в раннем сантоне. Полиоскулюмные кустообразные формы получили распространение на поздних стадиях формирования раннесантонского спонгиозообщества (*Coeloptychiidae*, *Leptophragmidae*, *Sporadopylidae*, *Zittelispongiidae*) и малоизвестны в позднем кампане. Первичные колонии заметно представлены в составе отряда *Hexactinosa* и менее известны среди *Lychniscosa*. В структуре семейства колониальные формы рассматриваются в составе отдельной трибы (подсемейства). Первичные колонии рассматриваются в составе рода или подрода (*Craticularia* (*Paracraticularia*)).

Среди демоспонгий известны примеры равнокачественного продольного апикального деления (*Siphonia*, *Jerea*), диho- и трихотомии. Возможно, проявления незавершенного почкования также способствовали формированию первичных колоний, что больше свойственно представителям демоспонгий и известковых форм губок. Среди демоспонгий скелеты первичных колоний известны из пород сеномана и сантона.

К сожалению, основная масса образцов первичных колоний – это фрагменты скелетов: междуузлия (седловины) и апикальные участки модулей (оскулюмы). Обширный сравнительный материал позволяет предположить, что очертания оскулюмов на стадиях замыкания секторов стенки отвечают типу последующего деления – ди- или трихотомии. При хорошей же первичной сохранности скелетов тонкостенных колоний, при субавтохтонном захоронении в карбонатно-кремнистых осадках, чаще всего невозможно ни их извлечение из вмещающих пород, ни проведение описания и определения форм.

3.3.2. Настоящие колонии

Формирование сложнопостроенных скелетов губок происходило не только при проявлении вариантов незавершенно вегетативного размножения, но и, возможно, за счет свойственного этим беспозвоночным явления реанжировки структур организма, что подтверждается при рассмотрении формирования модульных форм ископаемых гексактинеллид [Первушов, 2014]. Строение настоящих колоний отличается от простейших

Рис. 30. Морфотипы скелета первичных колониальных губок

Фиг. 1. Поперечное расположение модулей: 1а – модули морфологически не выражены; 1б – модули выражены в виде поочередно расположенных выростов; 1в – попарное расположение поперечных модулей.

Фиг. 2. Продольное и диагональное расположение модулей: 2а – поочередно расположенные модули едва выражены; 2б – поочередно расположенные модули едва выражены, и оскулюмы (субоскулюмы) ориентированы вниз; 2в – поочередное диагональное расположение модулей, продольное сечение.

Фиг. 3. Линейные кулисообразные первичные колонии: 3а – согласная; 3б – несогласная.

Фиг. 4. Линейная перистая симметричная первичная колония. Условные обозначения: О_{1–9} (О) – оскулюм, Р – парагастральная полость, subo – субоскулюм

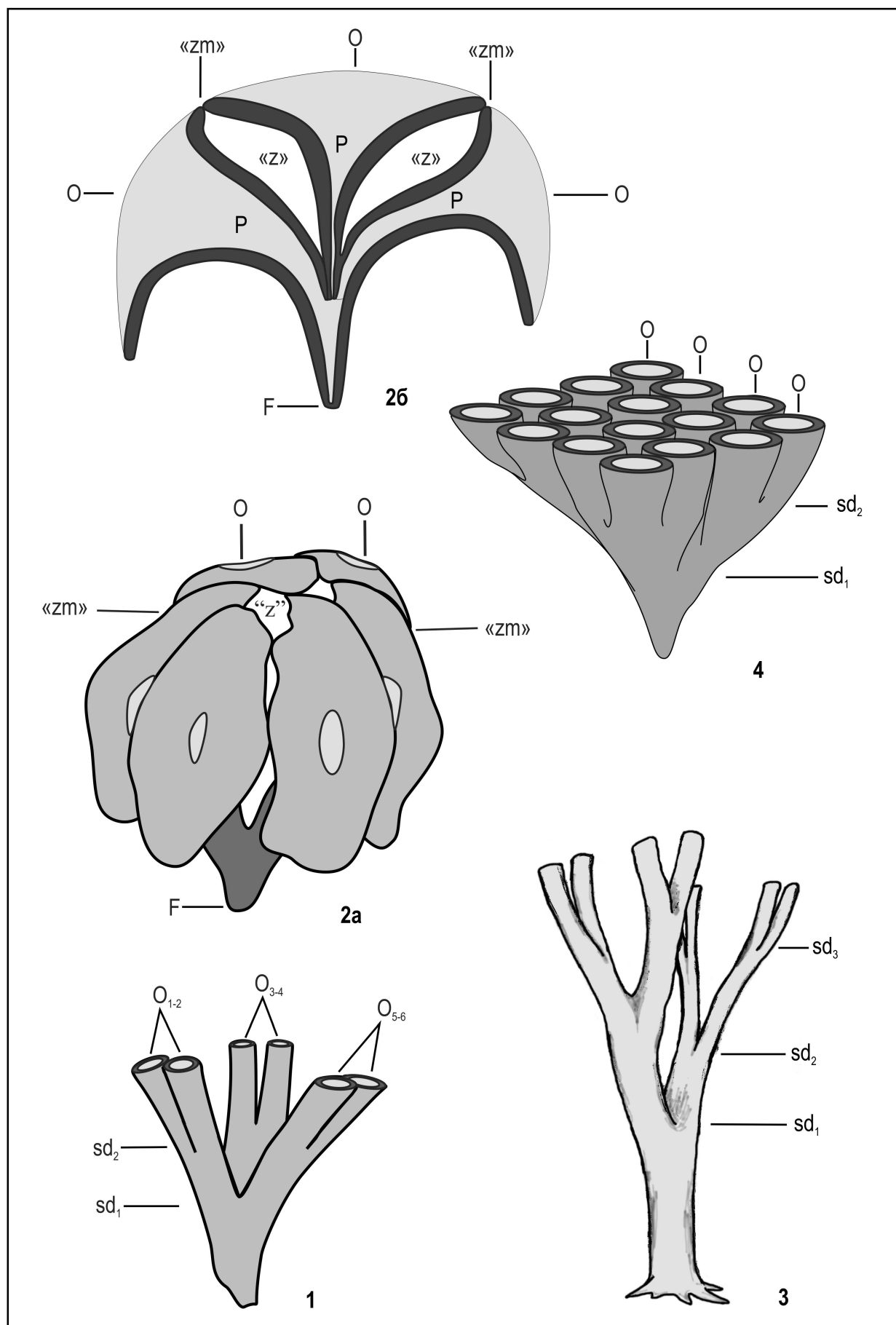


Рис. 31. Габитус первичных колониальных губок, обусловленный особенностями строения модулей

появлением в структуре скелета новых каркасообразующих элементов – перемычек, соединяющих модули, и зияний, ведущих к интерлабиринтовому пространству (рис. 32–35, приложение, фототабл. 75–81).

Перемычки – участки соединения двух или нескольких соседних модулей, объединяющие участки парагастра в единую полость сложной конфигурации. Это элементы конструктивной жесткости архитектоники скелета с такой же толщиной стенки, как и у модулей, – 1–1,5 мм и менее. В строении ранних настоящих колоний перемычки уверенно выделяются горизонтальным расположением и меньшими значениями длины и диаметра в сравнении с модулями (см. рис. 32). В последующем перемычки приобрели сходные значения параметров с модулями и разную ориентацию в структуре скелета. Многократное развитие по-разному ориентированных перемычек в онтогенезе организма способствовало маскированию морфологии и нивелированию функций модулей в строении колонии (см. рис. 33, фиг. 1).

В основании и в нижней части скелета многих колоний на участках достоверной дихотомии исходных модулей (см. рис. 32, 33) выделяются междоузлия [Марфенин, 1993, 1999, 2008]. Это элементы разделения одного из исходных модулей на несколько последующих – на два, три или четыре одновременно – на одном гипсометрическом уровне. Верхняя поверхность междоузлий определяется как седловина (см. рис. 32, 33), так же как и у расположенных выше по высоте скелета перемычек. При сравнении междоузлий и перемычек отчетливо прослеживаются две отличительных основных особенностей последних. Во-первых, перемычки в вертикальной плоскости имеют две поверхности – нижнюю и верхнюю. Во-вторых, перемычки ориентированы поперек соседних модулей и обладают некоторой длиной. Междоузлия рассматриваются как одно из морфологических проявлений возможных вариантов незавершенного деления (приложение, см. фототабл. 75–76).

Зияния – сквозные отверстия (*Paracraticularia*, *Zittelispongia*) или устьевые участки (*Etheridgia*) интерлабиринтового пространства между модулями и перемычками (см. рис. 32–35). Через зияния придонные воды проникали во внутреннее интерлабиринтовое пространство, достигая дермальной поверхности стенок модулей, удаленных от внешних частей организма, и выходили наружу с противоположных и боковых участков (см. рис. 35). Интерлабиринтовое пространство – участки внешней водной среды во внутренней части скелета между модулями и перемычками колонии (см. рис. 35). Диаметр участков интерлабиринтового пространства обычно соотносится с диаметром модулей, перемычек и зияний (приложение, см. фототабл. 75–76).

У настоящих колоний гексактинеллид единая парагастральная полость, прослеживаемая от общего основания, составные элементы которой расположены в разно ориентированных модулях (ветвях) и перемычках. С полостью сопряжено большое количество подобных оскулюмов, расположенных регулярно, порой в одной плоскости, или относительно равномерно по окружности скелета (см. рис. 33). Скелетообразующая стенка обычно очень тонкая, за исключением Euretidae, с сопряженной системой плотно расположенных каналов (Leptophragmidae) и часто без нее (Camerospingiidae, Zittelispongiidae). Различно ориентированные в пространстве, сопоставимые по параметрам и очертаниям дихотомизирующие модули и перемычки, зияния и участки интерлабиринтового пространства создают сложный, лабиринтовый, облик настоящих колоний. При неискаженном строении скелета кустистых форм с отворотом модулей (см. рис. 34, фиг. 2) или без него (см. рис. 33) регулярное расположение каркасообразующих элементов хорошо прослеживается.

В морфогенезе гексактинеллид прослеживается два основных тренда, которые предопределили появление настоящих колоний.

Во-первых, значительная часть настоящих колоний происходит от первичных колоний, сформированных при незавершенном равнокачественном («синхронном») и неравнокачественном («асинхронном») делении апикальных участков модулей. При этом участки стенок соседних модулей оказывались плотно расположенными и соприкасались. Происходила ассимиляция участков стенок соседних модулей и образовывался единый сектор стенки, но без парагастральной полости (*Sporadopyle*) [Первушов, 2013б, Синцов, 1879]. В последующем формирование перемычек могло происходить двояко: либо ассимилировались не только сектора стенки модулей, но и модули целиком с парагастральной полостью, либо ассимилированный сектор стенки, разрастаясь вверх, формировал трубообразную перемычку. И в том и другом случае между соседними модулями появлялись перемычки (приложение, см. фототабл. 74, фиг. 1).

Рис. 31. Габитус первичных колониальных губок, обусловленный особенностями строения модулей

Фиг. 1. Первичная колония, сформированная при первичной трихотомии и при вторичной дихотомии, модули диагонально расположены относительно основания скелета и у них отсутствует отворот стенки.

Фиг. 2. Первичная колония, сформированная при первичной трихотомии и при вторичной дихотомии, но при этом развит широкий отворот, за счет которого в строении скелета формируется видимость участков «зияний» и «замыканий» стенки: 2а – общий вид; 2б – продольный (вертикальный) разрез.

Фиг. 3. Общий вид первичной колонии, сформированной как результат трех стадий продольного равнокачественного деления (дихотомии) (см. рис. 30, фиг. 1г).

Фиг. 4. Общий вид первичной колонии, сформированной при равнокачественной продольной первичной и вторичной тетрахомии (см. рис. 30, фиг. 3б). Условные обозначения: O_{16} (O) – оскулюм, P – парагастральная полость, sd_1-3 – седловины первого, второго и третьего уровня, F – основание скелета, «z» – проявления первичных зияний и «zт» – первичного смыкания стенки сопряженных модулей

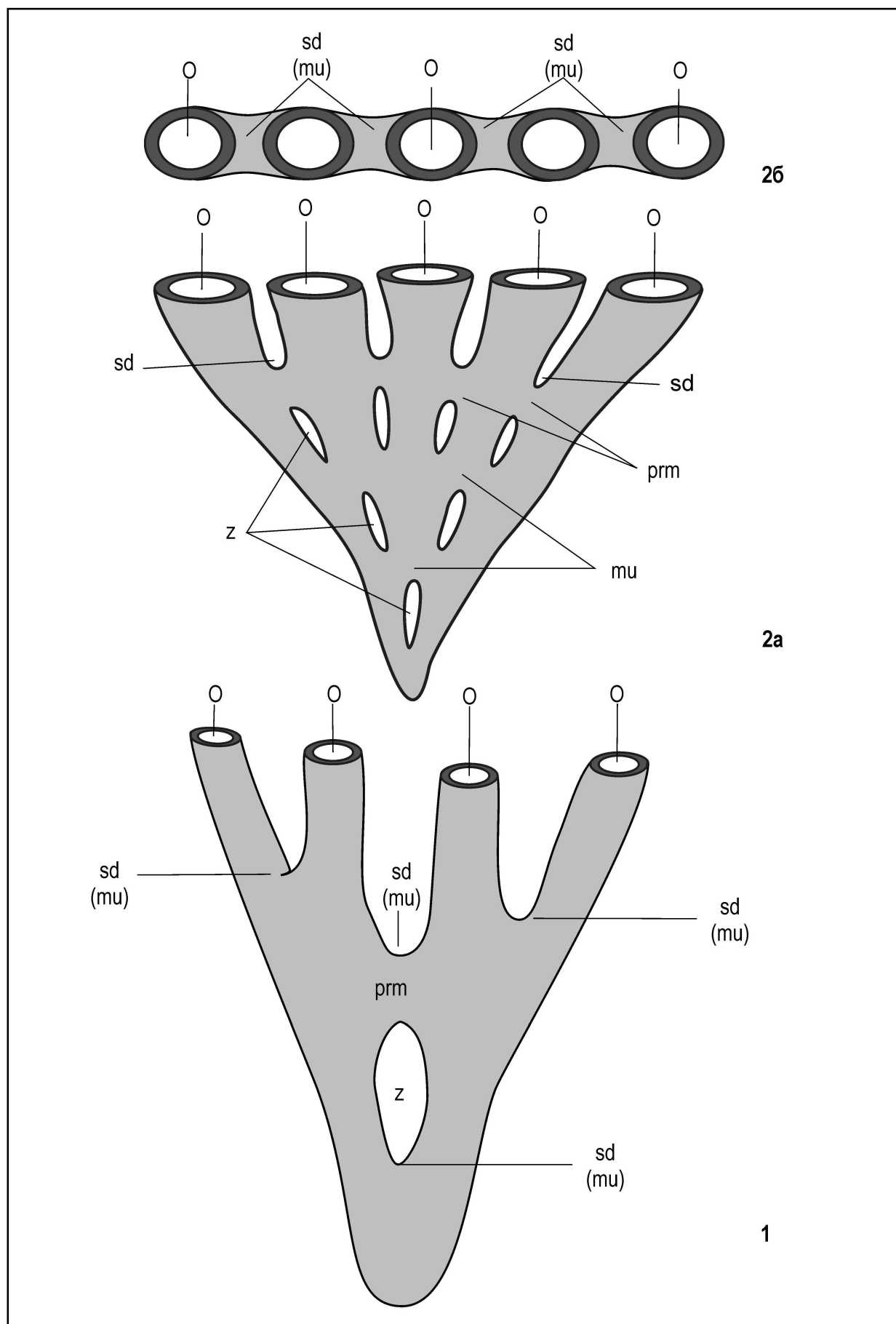


Рис. 32. Настоящие планиформные колонии, в строении которых модули расположены веерообразно (*Zittelispongia*, Leptophragmidae)

Во-вторых, происхождение некоторых настоящих колоний может быть связано с транзиторными губками. В строении скелета этих губок развиты многочисленные отверстия, субоскулюмы, которые, вероятно, выполняли функции дополнительных оскулюмов на удаленных от центра полости участках (*Coeloptychium*, *Guettardiscyphia* и *Balantionella*). Формирование обособленных выростов с субоскулюмами по всей высоте скелета, а также развитие перемычек между ними (*Plocoscyphia*, *Tremabolites* и *Eurete*), зияний и интерлабиринтового пространства способствовало выравниванию морфологического облика и диаметров оскулюма и субоскулюмов. Выросты и приуроченные к ним субоскулюмы приобретали сходные друг с другом очертания и размеры по всей высоте скелета.

Иногда скелеты дефинитивных транзиторных губок очень сходны с колониальными по габитусу и их трудно идентифицировать как таковые. В строении этих губок многочисленные крупные субоскулюмы, ориентированные в разных направлениях, часто маскируют истинный оскулюм, положение которого определяется лишь по приуроченности к апикальной части скелета. В строении транзиторных губок в отличие от колониальных обычное положение оскулюма центральное и апикальное, также от основания скелета к его верхней части увеличиваются длина и диаметр выростов и субоскулюмов. Субоскулюмы заметно увеличиваются в диаметре, и они приобретают разнообразные очертания на тех участках скелета, которые были обращены к доминировавшему направлению течения. В структуре настоящих колоний параметры модулей одинаковы.

Морфологическое разнообразие колоний канализировано по двум направлениям: расположение модулей в одной, в субвертикальной, плоскости (планиформные скелеты) и их распространение в разных направлениях (объемные скелеты). Обособление этих направлений связывается с особенностями проявления вегетативного размножения и обусловленностью происхождения от транзиторных форм или первичных колоний.

Планиформные губки представлены веерообразным и катенулярным морфотипами (*Zittelispongia*, *Leptophragmidae*, *Euretidae*). При веерообразном строении скелета модули расположены равномерно и ориентированы радиально от центрального точечного основания (см. рис. 32). Катенулярное строение скелета отличается субпараллельным вертикальным положением модулей и относительно линейным основанием. Для планиформных колоний характерно отчетливое прослеживание модулей, междоузлий, перемычек с зияниями и положение оскулюмов в горизонтальной плоскости на одном уровне (см. рис. 32). В строении планиформных губок расположение обособленных маргинальных модулей без перемычек и зияний может отличаться от общей вертикальной ориентации скелета.

Морфотипы объемных скелетов значительно разнообразнее, что объясняется большей вариативностью взаиморасположения модулей и характеристикой поверхности основания. Среди позднемереловых колоний установлены кустистые, ветвистые (планиформные перистые и кулисные формы) и лабиринтовые морфотипы. Формирование исходных морфотипов связывается с морфогенезом исходных первичных колоний и, вероятно, с особенностями проявления незавершенного деления, а также с возможным происхождением настоящих колоний от кормиальных форм.

В основании кустистых скелетов прослеживаются три – пять исходных модулей, происходящих от общего основания и расположенных равномерно и диагонально (см. рис. 33, фиг.1). По направлению вверх модули равномерно дихотомизируют, с формированием междоузлий, а выше появляются короткие перемычки и узкие зияния. Оскулюмы расположены в горизонтальной плоскости за исключением проявлений асимметрии или искажений в развитии скелета (приложение, см. фототабл. 76–78). На ранних стадиях кустистых скелетов прослеживается появление оскулюмов при дихотомии модулей, что незаметно на поздних стадиях формирования колонии, особенно при кулисообразном расположении модулей и их оскулюмов. При неравномерной дихотомии – и трихотомии модулей расположение оскулюмов различно, вновь формирующиеся оскулюмы располагаются уже не по окружности скелета, а во внутренней части сложнопостроенного скелета (приложение, см. фототабл. 81).

Кустистые колонии внешне напоминают париформные губки конического и цилиндрического габитуса (*Ventriculites*, *Orthodiscus*), в строении которых дихотомизирующие модули можно условно сопоставить со стеной конического скелета, а зияния – со своеобразными «каналами». Это сравнение позволяет проследить сходные тенденции в формообразовании унитарных, париформных и настоящих колониальных кустистых губок. В морфогенезе кустистых колоний прослеживается развитие отворота модулей, что сопровождается их дихотомией в диагональной или горизонтальной плоскостях (см. рис. 34, фиг. 2). В последующем проявляется тенденция к увеличению диаметра и площади отворота, что сопряжено с сокращением параметров нижней, конусовидной, части скелета (приложение, см. фототабл. 78–80). В строении кустистых колоний с отворотом увеличивается количество оскулюмов, расположенных по окружности отворота в вертикальной плоскости.

Рис. 32. Настоящие планиформные колонии, в строении которых модули расположены веерообразно (*Zittelispongia*, *Leptophragmidae*)

Фиг. 1. Простейшая колония, сформированная при последовательной равномерной равнокачественной дихотомии модулей (ветвей) с образованием зияния и перемычки, а впоследствии – вторичных седловин (междоузлий).

Фиг. 2. Сложная планиформная колония веерного построения: 2а – вид с латусной поверхности; 2б – сверху. Условные обозначения: О – оскулюм, ргп – перемычка, sd (mu) – седловина (междоузлие), z – зияние

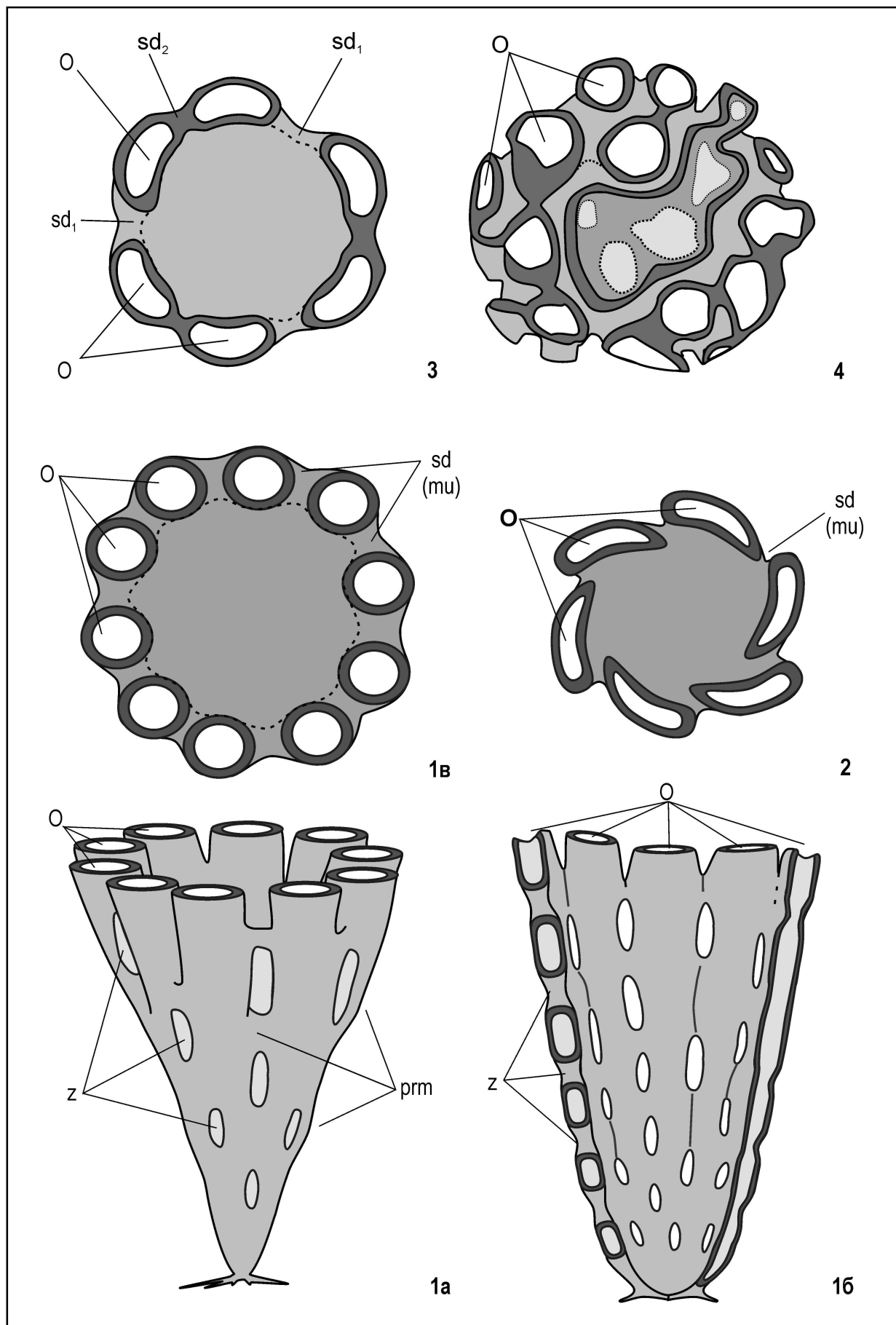


Рис. 33. Настоящие объемные колонии кустистого строения без отворота модулей (Coeloptychiidae, Euretidae)

В горизонтальном секторе скелета сочетание перемычек, модулей и зияний формирует равномерный сетчатый рисунок. Возможно, развитие отворота обусловлено сокращением ламинарной динамики придонных вод, меньшим поступлением пищи, особенно во внутренние участки колонии, и попаданием питательной взвеси на поверхность тела губки при свободном ее падении.

В строении просто устроенных ветвистых колоний от узкого основания скелета прослеживается вертикально ориентированный модуль, с которым сопряжены единичные модули и перемычки (*Zittelispongia*). Сложнопостроенные ветвистые колонии не всегда идентифицируются как таковые, что определяется прижизненными искажениями или посмертными повреждениями скелета. Происхождение ветвистых форм связывается с первичными колониями колюминарного типа и, возможно, с колюминарными кормиальными формами (*Plocoscyphia*, *Euretidae*). У этих форм выросты расположены равномерно, в частности поочередно или спирально по высоте скелета, и могут быть соединены между собой вертикальными перемычками. Среди ветвистых форм возможно выделение планиформных скелетов перистых и кулисных очертаний. В строении перистых скелетов преобладает распространение вторичных модулей от основного столонального скелетообразующего элемента горизонтально или диагонально вверх (см. рис. 30). Кулисные формы отличаются доминирующим развитием модулей с одной стороны столонального скелетообразующего элемента (модуля).

Лабиринтовые скелеты (см. рис. 35) отличаются относительно широким субплоским основанием и обычно правильным сетчатым, лабиринтовым сочетанием многих модулей и перемычек, которые едва можно различить между собой (приложение, см. фототабл. 81). Между сходными по размерам и очертаниям модулями и перемычкам равномерно распространены участки интерлабиринтового пространства. В строении лабиринтовых форм оскулюмы распределены равномерно по окружности скелета (*Zittelispongia*, *Euretidae*, *Leptophragmidae*) или равномерно раскрываются по высоте вторичной парагастральной полости (*Etheridgia*). Пирамидальные лабиринтовые формы (*Etheridgia*) обитали в условиях активных сгонно-нагонных и ламинарных течений, когда питательная взвесь могла поступать к губке с разных направлений и по интерлабиринтовому пространству достигала внутренних участков организма (см. рис. 35).

Морфологическое разнообразие настоящих колоний, в целом описываемое исходными морфотипами, как и губок иных уровней организации, обусловлено широким проявлением изоморфизма среди представителей отрядов *Lychniscosa* и *Hexactinosa*.

Обстоятельства, способствовавшие специализации направлений модульной организации и появлению колониальных форм. Выделение модульных форм разного уровня организации обусловлено проявлением ряда тенденций в морфогенезе позднемерловых гексактинеллид. В качестве основных рассматриваются: изменение толщины формирующей скелет стенки, ее морфологические трансформации и сопряженная модификация значений параметров ирригационной системы.

Значения толщины стенки колоний значительно меньше (1–3 мм и менее), чем значение толщины унитарных губок (0,5–1,5–2 см и реже более). Уменьшение толщины скелетообразующей стенки способствовало большей ее «адаптивной» подвижности и, возможно, активизации в проявлении реанжировки клеток организма, что прослежено на примере представителей семейств *Coeloptychiidae*, *Leptophragmidae* и *Ventriculitidae*. Сокращение толщины стенки сопровождалось активным развитием в строении скелета разного рода отворотов и изгибов, продольных складок и желобов, что привело к замыканию оскулюма [Первушов, 2011]. На обособленных участках скелета некоторых тонкостенных форм, по каналам формировались выросты с участками парагастральной полости.

На архитектуру скелета колоний оказывали влияние значительная конструктивная пластичность тонкой стенки и особенности проявлений вегетативного размножения среди тонкостенных губок. Во всяком случае, среди губок с большой (более 15 мм) и средней (6–15 мм) толщиной стенки установлены лишь автономные и перифронтальные формы, помимо унитарных, а транзиторные и колониальные неизвестны.

С изменением толщины стенки почти закономерно сопряжено сокращение параметров элементов ирригационной системы (каналов и остий) и, соответственно, увеличение плотности расположения элементов дермальной и парагастральной скульптур. Значительным морфологическим разнообразием отличались представители родов и семейств с «оптимальным» соотношением толщины стенки и плотности расположения элементов ирригационной системы – каналов (апо- и прозохет) и остий (апо- и прозопор). В данном случае оптимальное соотношение – это очень плотное расположение мелких округлых остий и субквадратных узлов ребер (*Napaeana*, *Lepidospongia*, *Leptophragmidae*) при толщине стенки 2–3 мм.

Рис. 33. Настоящие объемные колонии кустистого строения без отворота модулей (*Coeloptychiidae*, *Euretidae*)

Фиг. 1. Модель колонии без отворота ветвей, сформированной при многократной равнокачественной дихотомии модулей (ветвей): 1а – общий вид; 1б – продольное, вертикальное сечение; 1в – сверху.

Фиг. 2 – 4. Варианты очертаний и взаиморасположения оскулюмов в строении колоний, вид сверху: фиг. 2 – каплевидные оскулюмы ориентированы субспирально (кулисообразно); фиг. 3 – фаселевидные оскулюмы попарно расположены по окружности скелета при равнокачественной дихотомии; фиг. 4 – субхаотичное расположение оскулюмов по окружности скелета при многократной ди- и трихотомии. Условные обозначения: О – оскулюм, ргм – перемычка, sd_{1–2} (mu) – седловина разного уровня (междоузлие), z – зияние

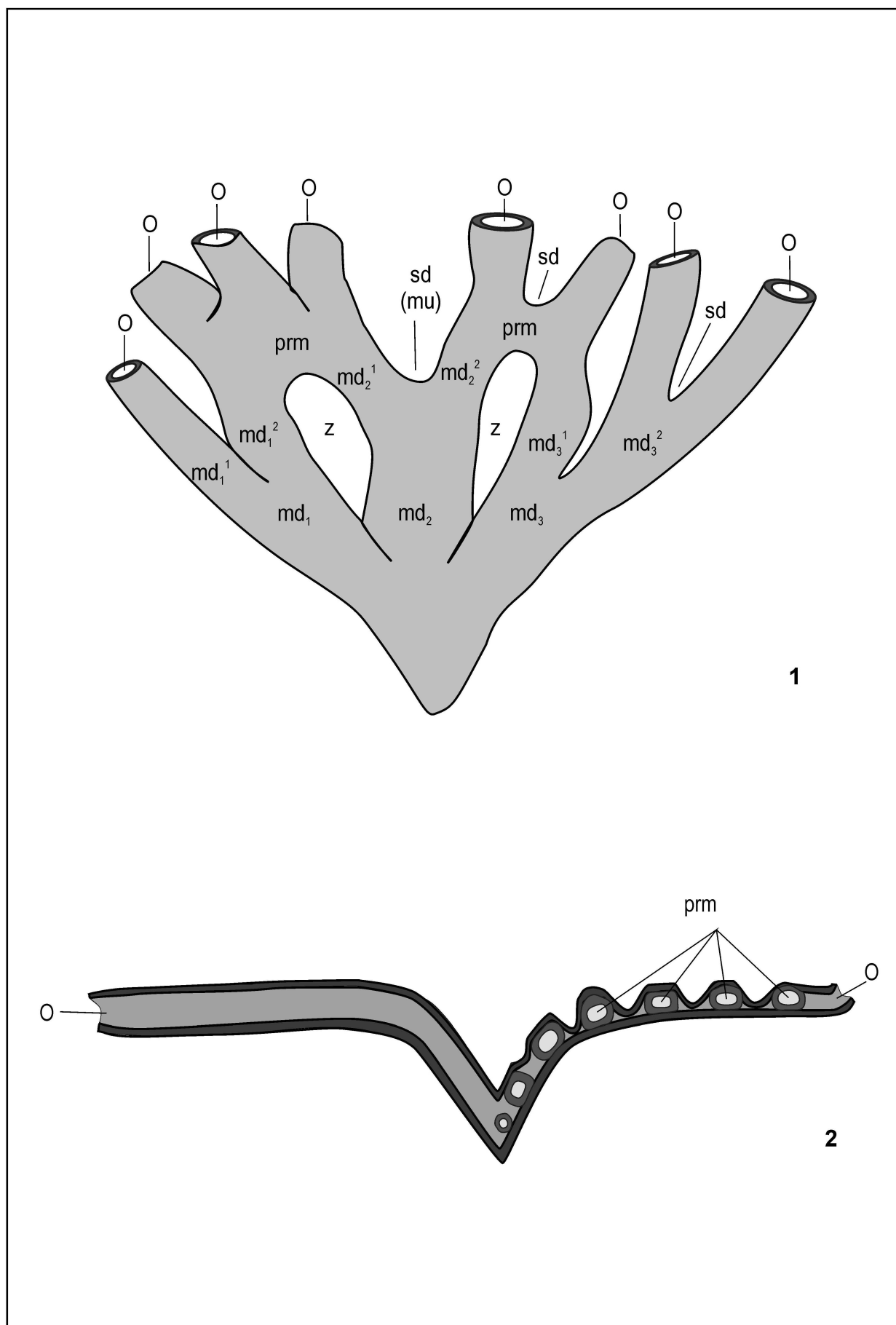


Рис. 34. Настоящие объемные колонии разомкнутого кустистого строения и с широким отворотом модулей (Leptophragmidae, *Paracraticularia*, Coeloptychiidae, Becksinae)

Представители рода *Aphrocallistes* отличаются не только большой площадью полигональных прозопо́р и каналов, но и практически отсутствием интерканальярного пространства между ними. Стенка *Aphrocallistes* представляет собой тонкую сеть толщиной 1–2 мм, сложенную спиккулярной решеткой, окаймляющей поперечные каналы. У этих форм почти нет интерканальярного пространства – спиккулярной решетки между канальярным спиккулярным скелетом. В то время как в строении стенки скелета унитарных средне- и толстостенных *Ventriculites* соотношение толщины интерканальярного пространства и диаметра (1–3 мм) апо-, прозохет 1 : 1.

Скорее всего, продолжением этой тенденции явилось появление гексактинеллид без элементов скульптуры и без организованной ирригационной системы и обычно с очень тонкой стенкой (*Etheridgia*, *Plocoscyphia*, *Becksia*, *Coeloptychiidae*). В строении стенки этих губок не прослеживается система каналов и, соответственно, отсутствуют элементы скульптуры. Следует отметить, что в строении некоторых гексактинеллид элементы ирригационной системы развиты, но прозопо́ры замаскированы дермальным кортексом. Фильтрация воды происходила через клетки спиккулярной решетки, составляющей стенки скелета губки. Скелеты тонкостенных губок отличаются большей конструктивной пластичностью элементов и значительным разнообразием. Именно среди губок с тонкой стенкой в основном установлены колониальные и кормиальные формы.

Уменьшение толщины стенки способствовало минимизации высоты и диаметра отдельных модулей, оскулюмов. Сокращение значений параметров модулей и перемычек сопровождалось увеличением их количества в структуре скелета колонии. Это способствовало возрастанию площади поверхности и относительного объема тела губки, что необходимо для активной фильтрации водной среды с пассивной динамикой.

Сокращение значений параметров и потеря «индивидуальности», а также полная интеграция модулей в структуре скелета колонии способствовали в дальнейшем возрастанию размеров самой колонии и канализации жизненных форм (морфотипов) колоний. Оптимизация значений параметров колоний, выдворение (катистения) губок в глубокие прохладные водные интервалы Мирового океана с минимальной конкурентной средой способствовали конвергентному сходству исходных морфотипов. В кампанское – маастрихтское время высота и диаметр многих колоний были сопоставимы с размерами одновозрастных и раннесантонских одиночных форм.

Успешному развитию, расселению и разнообразию модульных, и в частности колониальных губок, способствовали следующие обстоятельства.

Во-первых, у модульных, колониальных, форм больше проявлена способность к частичной или полной регенерации и, соответственно, к сохранению жизнеспособности организма. Вероятно, регенерация была эффективна и наиболее ярко проявлялась на ранних стадиях онтогенеза колоний. Возможны проявления частичной регенерации – переориентации функциональной роли тех или иных скелетных элементов.

Во-вторых, колонии более устойчивы к фрагментации маргинальных участков скелета. При повреждениях скелета, не приводивших к гибели организма, происходила относительная переориентация морфологической и функциональной роли отдельных модулей, замещение местоположения отсутствующих элементов и восстановление габитуса колонии и жизнедеятельности губки.

В-третьих, колониальные губки, отличающиеся большой площадью поверхности тела, были способны фильтровать больший объем воды с учетом слабого, умеренного и едва проявляющегося перетока придонной водной среды. Регулярное расположение равнокачественных модулей способствовало формированию стратегии «демократического» распределения пищи по всем участкам модульного организма. Стратегия общественного питания предполагает пассивное поступление питательной взвеси к организму в какие-то моменты времени с разных направлений и последующее относительно равномерное ее распределение между элементами колонии за счет единой пищеварительной и распределительной систем.

В-четвертых, предполагается, что модульные формы отличались более активным ростом на ранних стадиях онтогенеза по сравнению с другими формами бентосных фильтраторов, устриц и унитарных губок. Это способствовало преимущественному освоению модульными формами участков поверхности субстрата в пределах сублиторали в моменты развития активных прибрежных течений. Автономии и колонии гексактинеллид (*Communitectum*, *Aphrocallistes*) покрывали значительные участки поверхности субстрата [Первушов, 2013а, б; Helm, Kosma, 2006], не сопоставимые с точечной площадью поверхности дна, занимаемой унитарными формами.

В-пятых, высокие кормусные (транзиторные) и колониальные губки колюминарного, ветвистого и кустистого облика осваивали более высокие интервалы водной среды над поверхностью субстрата. Отчасти увеличение высоты скелета общего веретенообразного облика обусловлено необходимостью возвышения

Рис. 34. Настоящие объемные колонии разомкнутого кустистого строения и с широким отворотом модулей (*Paracracularia*, *Leptophragmidae*, *Coeloptychiidae*, *Becksiinae*)

Фиг. 1. Модель незамкнутой колонии, сформированной при первичной равнокачественной трихотомии и последующей дихотомии.

Фиг. 2. Кустистая колония с широким отворотом модулей (ветвей) в продольном (вертикальном) сечении с многочисленными перемычками. Условные обозначения: О – оскулюм, md_1^{1-2} – модули (ветви) и их уровни, pm – перемычка, sd (mu) – седловина, z – зияние

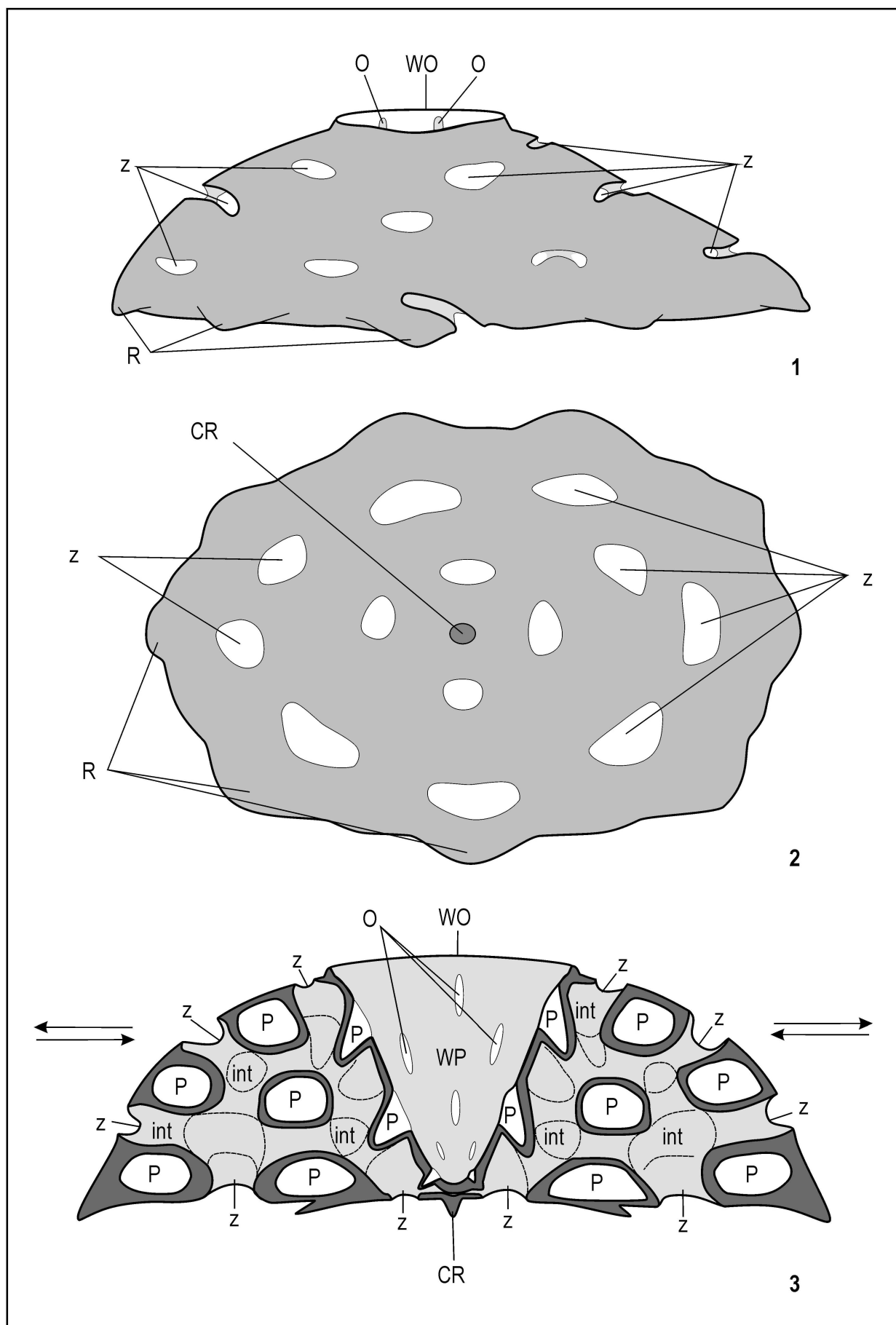


Рис. 35. Модель строения настоящих объемных колоний лабиринтного типа (*Etheridgia*)

губки над иловыми водами с большим содержанием взвеси пелитовой размерности, что обычно в условиях отсутствия активной динамики в придонном слое воды.

В-шестых, высокие колониальные формы губок отличаются большей конструктивной пластичностью скелета и составляющих его элементов в условиях перманентно меняющихся параметров водной среды. Усиление конкурентных отношений и миграция в глубоководные прохладные зоны бассейнов с минимальной динамикой среды способствовали адаптации модульных гексактинеллид к очень аскетичному образу жизни. Если раннесантонские унитарные губки обитали в условиях сгонно-нагонных течений и турбулентной гидродинамики (*Cephalites*, *Orthodiscus*), то более поздние модульные формы существовали в среде с минимальной подвижностью вод, с лимитированным поступлением свободно падающей питательной взвеси.

На территории юго-востока Русской плиты самые древние находки скелетов настоящих колоний происходят из пород среднего сеномана (*Paracracularia*) и среднего турона (*Etheridgia*). На поздних стадиях формирования раннесантонских губковых поселений колонии занимали все большее место в их структуре (*Zittelispongia*, *Euretidae*, *Leptophragmidae*). Заметную роль модульные формы, в том числе и колонии, занимали в составе губковых сообществ кампана – маастрихта. В породах дания губки представлены фрагментами колоний *Aphrocallistes*. В позднем кайнозое гексактинеллиды – это преимущественно колониальные формы.

Полнота сохранности скелетов губок очень важна для достоверной идентификации форм, что особенно актуально при рассмотрении колоний. К сожалению, скелеты настоящих колоний полной сохранности редки, крупные формы с тонкими стенками и крупными зияниями (*Zittelispongia*, *Leptophragmidae*) известны по разрозненным фрагментам: апикальным выростам с оскулюмами и междоузлиям. В большинстве случаев плохая сохранность объясняется обычным нахождением губок в составе аллохтонных захоронений, для которых свойственно различие условий обитания организмов в сравнении с условиями захоронения их скелетов. Часто после гибели колониальных губок и возможного их частичного погружения в осадок их остатки вымывались из осадка и активно перемещались, окатывались по поверхности субстрата и при этом происходила фрагментация скелета.

При автохтонном захоронении колоний, что свойственно вмещающим породам карбонатного и кремнистого состава, первичная сохранность губок хорошая, но рецентная – обычно очень плохая. В карбонатных породах тонкие стенки губок часто выполнены гидроокислами железа, а в кремнистых – аморфным кремнеземом, халцедоном или опалом. В этих случаях прослеживается две трудности в изучении губок. Первая – это щебенчатая отдельность вмещающих пород, при которой скелет колонии рассыпается на многие фрагменты. Вторая – соотношение состава вещества, выполняющего стенки скелета и слагающего вмещающую породу, при котором не всегда удается произвести полное извлечение фоссилий в виде объемных объектов. При автохтонном захоронении элементы крупных колоний падали вниз, к основанию скелета, образуя сплошное бугристое основание из спаянных фрагментов скелета. Селективная сохранность элементов колониальных губок предполагает важность сбора и анализа строения апикальных участков модулей с оскулюмами и междоузлиями.

Первичные и настоящие колонии больше известны среди представителей отряда Hexactinosa: *Zittelispongia*, *Paracracularia*, *Aphrocallistes*, *Leptophragmidae* и *Euretidae*. Учитывая мозаичность признаков, принимаемых в качестве валидных при выделении и описании форм, предполагаем, что колонии могут рассматриваться в составе трибы (подсемейства). Подуровень организации колоний, первичные и настоящие (вторичные), и исходный морфотип колоний позволяют рассматривать эти модульные формы в составе трибы, рода и подрода.

Рис. 35. Модель строения настоящих объемных колоний лабиринтового типа (*Etheridgia*)

Фиг. 1. Вид сбоку на латусную поверхность.

Фиг. 2. Снизу, основание скелета.

Фиг. 3. Продольное, вертикальное сечение скелета. Условные обозначения: О – оскулюм, ВО – вторичный оскулюм, WP – вторичная парагастральная полость, CR – центральный ризоидный вырост, Р – участки парагастральной полости модулей (ветвей), R – ризоид, z – зияние, int – интерлабиринтовое пространство. Стрелками показано возможное направление перетока воды при сгонно-нагонных течениях

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многообразие скелетных форм позднемеловых гексактинеллид порой кажется бесконечным, оттого кажется невозможным проследить хоть какую-то логику в их формообразовании. Но все же иногда некие моменты «просветления» дают возможность подсмотреть некие соотношения элементов в структуре разных скелетов, которые могут показаться закономерными. Большая выборка ископаемого материала из всех ярусов верхнего мела позволила на протяжении сорока лет периодически рассматривать с той или иной стороны за представителями ископаемых шестилучевых губок.

Трудно представить целостное видение уровневой, модульной организации губок, не рассматривая данных по морфологии скелетных форм. Разработка представлений о исходных морфотипах позднемеловых гексактинеллид отчасти обусловлена широко распространенным среди губок явлениями изоморфизма (гомеоморфизма), а также опытом составления рядов гомологического сходства на примере некоторых групп. К сожалению, многие используемые термины и понятия требуют более узкого понимания применительно к конкретным морфотипам. Но в работе и так много нововведений, которые потребовались для обозначения и характеристики тех или иных элементов скелета.

Тернистый путь изучения морфологии гексактинеллид приоткрыл возможность изучения «колониальности» этих губок. Они оказались благодатным материалом при рассмотрении вопросов модульной организации. Появилась возможность проследить преобразования исходных модулей унитарного уровня и их трансформации в структуре настоящих колоний, где отдельные модули уже нельзя выделить. Тенденции в морфогенезе позднемеловых гексактинеллид во многом предопределены инверсией условий их обитания на протяжении позднего мела и палеогена. Если в среднемеловое время они были в составе пионерских поселений в пределах верхней сублиторали, то в позднемеловое время (поздний сантон – маастрихт) они были вытеснены в более глубокие батиметрические интервалы с умеренными перемещениями придонных вод.

Выделенные морфотипы и представленные уровни модульной организации позднемеловых гексактинеллид довольно прагматично реализуются при описании губок, позволяя четко и кратко характеризовать скелетные формы и соотносить, ранжировать их систематическое положение. Представления о исходных морфотипах и уровнях модульной организации гексактинеллид не претендуют на исчерпывающую полноту. В работе изложены варианты особенностей строения скелетов гексактинеллид, представления по эволюционной морфологии и уровневое ранжирование представителей этой группы беспозвоночных.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Беклемишев В. Н.* К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне-симметричных животных // Успехи совр. биологии. 1950. Т. 29, вып. 1. С. 91–120.
- Беклемишев В. Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных : в 2 т. Т. 1. Проморфология. М., 1964. 432 с.
- Герасимов П. А.* Губки подмосковной юры и нижнего мела // Материалы по геологии и полезным ископаемым центральных районов Европейской части СССР. Вып. 3. М., 1960. С. 5–29.
- Герасимов П. А.* Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М., 1969. 144 с.
- Ересковский А. В.* Проблема колониальности, модулярности и индивидуальности губок и особенности их морфогенезов при росте и бесполом размножении // Биология моря. 2003. Т. 29, № 1. С. 3–12.
- Ересковский А. В.* Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб., 2005. 304 с.
- Ересковский А. В., Вишняков А. Э.* Губки (Porifera) : учеб. пособие. М., 2015. 99 с.
- Журавлев А. Ю.* Модульность и становление кембрийской рифовой экосистемы // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 29–40.
- Журавлёва И. Т.* Жизненные формы, модификации и стадии развития у *Euarcheocyatha* // Тр. / Ин-т геол. и геофиз. СО АН СССР. 1985. № 632. С. 20–24.
- Журавлёва И. Т., Мягкова Е. И.* Низшие многоклеточные фанерозоя // Тр. / Ин-т геол. и геофиз. СО АН СССР. 1987. Вып. 695. 221 с.
- Колтун В. М.* Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. Л., 1988. С. 24–34.
- Колтун В. М.* Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Тез. докл. Беломорской биостанции МГУ. Л., 1989. С. 13–14.
- Короткова Г. П.* Общая характеристика организации губок // Морфогенезы у губок. Л., 1981. С. 5–91.
- Кравцов А. Г.* Винтообразные губки из маастрихта Горного Крыма // Палеонтол. журн. 1968. № 3. С. 124–127.
- Курочкин Е. Н., Савельев С. В., Постнов А. А., Первушов Е. М., Попов Е. В.* Головной мозг примитивной птицы из верхнего мела европейской части России // Палеонтол. журн. 2006. № 6. С. 69–80.
- Марфенин Н. Н.* Феномен колониальности. М., 1993. 239 с.
- Марфенин Н. Н.* Концепция модульной организации в развитии // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6–17.
- Марфенин Н. Н.* Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2008. Вып. 9. С. 147–161.
- Нотов А. А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 60–79.
- Нотов А. А.* Концепция фракталов как средство выяснения специфики модульной организации высших растений // Ботаника и ботаническое образование : Традиции и перспективы : тез. науч. конф. М., 2004. С. 36–38.
- Нотов А. А.* Модульные организмы как объекты исследования в систематике и морфологии // Философский век : Альманах. Вып. 33. Карл Линней в России. СПб., 2007. С. 187–189.
- Первушов Е. М.* Классификация семейства *Leptophragmidae* Goldfuss, 1833 (Porifera, Hexactinellida) // Учен. зап. геол. фак. СГУ. Нов. сер. 1997. Вып. 1. С. 32–44.
- Первушов Е. М.* Поздне меловые вентрикулитидные губки Поволжья. Саратов, 1998а. 168 с.
- Первушов Е. М.* Гомология и морфотипы меловых скелетных гексактинеллид // Дихотомия и гомология в естественных науках : тез. докл. междунар. конф. Тюмень, 1998б. С. 99–102.
- Первушов Е. М., Очев В. Г., Иванов А. В., Янин Б. Т.* Палеоэколого-биостратиграфическая характеристика туронского фосфоритового горизонта в районе г. Жирновск (Волгоградская область) // Проблемы изучения биосферы : избр. тр. Всерос. науч. конф. Саратов, 1999. С. 82–103.

- Первушов Е. М. Прижизненные изменения морфологии скелетных форм позднемеловых гексактинеллид (Porifera) // Тр. / НИИ геологии СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Нов. сер. 2000. Т. VI. С. 45–54.
- Первушов Е. М. Филогенез представителей семейств Coeloptychiidae и Leptophragmidae (Hexactinellida) // Тр. / НИИ геологии СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Нов. сер. 2001. Т. VIII. С. 5–14.
- Первушов Е. М. Позднемеловые скелетные гексактинеллиды России. Морфология и уровни организации. Семейство Ventriculitidae (Phillips, 1875), partim; семейство Coeloptychiidae Goldfuss, 1833 – (Lychniscosa); семейство Leptophragmidae (Goldfuss, 1833) – (Hexactinosa). Саратов, 2002а. 274 с.
- Первушов Е. М. Формообразующая стенка ископаемых гексактинеллид (Porifera) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2002б. Т. 2, вып. 2. С. 130–137.
- Первушов Е. М. О модульной организации губок // 200 лет Отечественной палеонтологии: материалы всерос. совещания / под ред. И. С. Барскова, В. М. Назаровой; Рос. акад. наук; Палеонтол. ин-т им. А. А. Бोरисяка. М., 2009. С. 99.
- Первушов Е. М. Проявления почкования среди позднемеловых скелетных губок – гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2010. Т. 10, вып. 1. С. 51–64.
- Первушов Е. М. Новообразования в строении скелета позднемеловых губок, способствовавшие формированию полиоскулумных форм // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2011. Т. 11, вып. 1. С. 39–51.
- Первушов Е. М. Перифронтальные формы модульных гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2012. Т. 12, вып. 1. С. 56–66.
- Первушов Е. М. Автономный уровень модульных форм позднемеловых гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2013а. Т. 13, вып. 1. С. 87–96.
- Первушов Е. М. Колониальный уровень модульной организации позднемеловых гексактинеллид (Porifera). Первичные колонии // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2013б. Т. 13, вып. 2. С. 74–81.
- Первушов Е. М. Колониальный уровень модульной организации позднемеловых гексактинеллид (Porifera). Настоящие колонии // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2014. Т. 14, вып. 1. С. 61–70.
- Первушов Е. М. Транситорный уровень модульной организации позднемеловых гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2015а. Т. 15, вып. 1. С. 61–71.
- Первушов Е. М. Унитарный уровень модульной организации позднемеловых гексактинеллид. Одиночные губки // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2015б. Т. 15, вып. 2. С. 47–55.
- Первушов Е. М. Регенерационные возможности позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2016а. Т. 16, вып. 1. С. 29–38.
- Первушов Е. М. Морфогенезы позднемеловых Guettardiscyphia (Porifera, Hexactinellida) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2016б. Т. 16, вып. 2. С. 109–116.
- Первушов Е. М. Морфотипы позднемеловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2017а. Т. 17, вып. 1. С. 39–51.
- Первушов Е. М. Модульная организация позднемеловых гексактинеллид (Hexactinellida, Porifera) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2017б. Т. 17, вып. 3. С. 171–181.
- Первушов Е. М., Яночкин С. В. Представления о морфогенезе позднемеловых Balantionella Schrammen, 1902 (Porifera, Hexactinellida, Leptophragmidae) // Тр. / НИИ геологии СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Нов. сер. 2001а. Т. VIII. С. 15–20.
- Преображенский Б. В., Арзамасцев И. С. Жизненные формы колониальных склерактиний // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 5–11.
- Резвой П. Д. Тип губок // Руководство по зоологии: в 12 т. Т. 1. М., 1937. С. 228–267.
- Синцов И. Ф. О меловых губках Саратовской губернии // Зап. Новорос. о-ва естеств. 1879 Т. 6, вып. 1. С. 1–40.
- Старобогатов Я. И. Проблемы видообразования – итоги науки и техники. Сер. Общ. геол. Т. 20. М., 1985. 92 с.
- Табачник К. Р. Шестилучевые губки Мирового океана (Систематика, эволюция, распространение): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 23 с.
- Хлебников В. В. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Успехи современной биологии. 2002. Т. 122, № 1. С. 16–25.
- Хмилевский З. И. К полиморфизму некоторых малоизвестных на Восточно-Европейской платформе верхнемеловых губок // Палеонтол. сб. 1979. № 16. С. 41–49.
- Helm C., Kosma R. Reconstruction of the unusual Late Cretaceous hexactinellid sponge Aphrocallistes alveolites (Roemer, 1841) // Palaontologische Zeitschrift. 2006. Vol. 80, № 1. Stuttgart. S. 22–33.
- Hurcewicz H. Siliceous sponges from the Upper Cretaceous of Poland. Part 2 // Acta paleontol. Polonica. 1968. Vol. 13, № 1. P. 1–96.
- Lachasse J. Contribution a l'étude des Spongiaires fossiles du Campanien des Charentes // Bull. Soc. Geol. France. Ser. 5. 1943. Vol. 13. P. 1–66.
- Malecki J. Santonian siliceous sponges from Korzkiew near Krakow (Poland) // Roczn. Pol. tow. geol. Krakow. 1980. № 3–4. P. 409–430.

- Moret L.* Contribution a l'étude des Spongiaires siliceux du Cretace superieur francais // Mem. Soc. Geol. France. 1926. N. S. Vol. 3, f. 1. P. 247.
- Olszewska-Nejbert D., Swierczewska-Gladysz E.* The phosphatized sponges from the Santonian (Upper Cretaceous) of the Wielkanoc Quarry (southern Poland) as a tool in stratigraphical and environmental studies // Acta Geologica Polonica. 2009. Vol. 59, № 4. P. 483–504.
- Reid R. E. H.* A Monograph of the Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and Northern Ireland // Palaeontographical Society. 1957. Part 1. P. 66.
- Schrammen A.* Neue Hexactinelliden aus der oberen Kreide // Mitt. Roemer-Muss. 1902. № 15. 26 S.
- Smith T.* On the Ventriculitidae of the Chalk their classification // Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. 2. 1848. Vol. 1. P. 352–372.
- Termier G., Termier H.* Foraminiferes, Spongiaires // Ivertebres de l'ere Primaire. F. 1. Paris, 1950–1952. P. 332–374.
- Termier G., Termier H.* Spongiaires du Cretace Moyen // Cretac. Res. 1981. № 3–4. P. 427–433.
- Termier G., Termier H.* Spongiaires du Santonian-Campanian de l'Autoroute A10 (France) // Cretac. Res. 1985. № 1–2. P. 143–145.
- Ulbrich H.* Die Spongien der Usenburger-Entwicklung (obers unter – Campan) der Subherzynen Kreidemulde // Freiburger Forschungshefte. 1974. Bd. 291. Paleontologie. 173 S.
- Vodrazkaab R., Sklenarc J., Cecha S., Laurind J., Hradecka L.* Phosphatic intraclasts in shallow-water hemipelagic strata: a source of palaeoecological, taphonomic and biostratigraphic data (Upper Turonian, Bohemian Cretaceous Basin) // Cretaceous Research. 2009. № 30. P. 204–222.

КРАТКИЙ ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ по морфологии и модульной организации меловых губок – гексактинеллид¹

Автономия вторичная – полиоскулюмная губка, текториальный скелет которой образован большим количеством одинаковых париформных модулей, соединенных воедино протяженной субгоризонтально расположенной стенкой. Ширина и длина скелета значительно превышают его высоту (*Communitectum*, *Marinifavosus*).

Автономия первичная – полиоскулюмная губка, скелет которой сформирован на основе одной родительской и дочерних форм, обычно состоит из двух – трех париформных модулей одного вида, без образования новых, дополнительных элементов. В структуре автономии модули плотно соприкасаются или соединяются участками верхнего края стенки. Формирование первичных автономий связывается с проявлениями незавершенного продольного деления и, возможно, почкования (*Microblastium*, *Napaeana*, *Sororistirps*, *Sporadoscinia*, *Ventriculites*).

Автономный подуровень модульной организации – первичные модульные гексактинеллиды, скелет которых образован за счет полимеризации исходных модулей (одиночных форм), парагастральные полости модулей обособлены.

Ангустатная стенка – узкий сектор стенки билатерально-симметричных и асимметричных (курватных) скелетов или ветвей (модулей) ветвистых форм.

Апикальные участки – самые приподнятые, верхние участки сателлитов или ветвей, фрагментов скелетов геммиформного и рамосиформного строения.

Базалис (F) – 1. Основание скелета, в строении которого отсутствуют морфологически выраженные элементы прикрепления к субстрату. 2. Нижняя поверхность широкой субплоской системы субгоризонтально ориентированных дихотомирующих ризоидов. Синоним: основание (скелета, системы ризоид).

Билатеральная симметрия – двусторонняя симметрия скелетов изогнутых (курватных) и асимметричных форм относительно одной (продольной или поперечной) плоскости.

Бипланитарная симметрия – наличие продольной и поперечной плоскостей симметрии в строении продольноскатых и лопастных форм.

Бокал – основной элемент скелета губок париформного и первично плициформного строения. Он образован скелетообразующей стенкой в виде замкнутого цилиндра или обратного конуса. В нижней части бокала может присутствовать система ризоид или стержень. Морфологическое разнообразие бокаловидной части скелета обусловлено подвижностью стенки, развитием ее изгиба, формированием изогнутых, асимметричных и развернутых форм.

Бровка оскулюма – участок соприкосновения поверхности вторичного верхнего края, закрытого кортикальной мембраной, и поверхности парагастральной или вторичной полости. Замкнутая линия бровки возвышается над вторичным оскулюмом, подчеркивая его контуры (*Coeloptychiidae*, *Camerospongiidae*).

Валики (vl) – элементы вторично плициформного скелета, которые прослеживаются лишь на участках субгоризонтального отворота лопастей. Это ангустатные сектора плициформной стенки, образующей желоба, обращенные вверх. Валики разделяют щелевидные сегменты первичной парагастральной полости и вместе с ними составляют поверхность вторичной полости (*Coeloptychium*).

Верхний край (VK) – апикальная поверхность скелетообразующей стенки, расположенная между ее дермальной и парагастральной поверхностями, иногда покрыта кортикальной мембраной. Наибольшая ширина этой поверхности свойственна толстостенным париформным губкам (*Cephalites*, *Sphenaulax*). Морфология и положение верхнего края может дополнительно характеризовать таксоны на уровне рода. Верхний

¹В скобках указаны принятые сокращения, используемые в рисунках и фототаблицах в данной работе.

край многих средне-, тонкостенных форм представляет собой слияние парагастральной и дермальной поверхностей – маргинальную линию верхнего края (*Cavifavosa*, *Sporadoscinia*).

Верхний край вторичный – торцевая поверхность лопасти (валиков и желобов), задрапированная гладкой кортикальной мембраной. Эта поверхность расположена между вторичным оскулюмом и нижней поверхностью ветвей (лопастей) в строении лабиринтовых и вторично плициформных губок. Ширина этой поверхности изменяется в широких пределах, так же как и ее положение в вертикальной плоскости. Сверху она ограничена бровкой оскулюма, а внизу – маргинальной линией. Описание вторичного верхнего края, как и вторичной полости, характеризует видовые формы (*Etheridgia*, *Camerospongia*, *Coeloptychium*, *Tremabolites*).

Ветвь вторичная – ветвь (ветви, модули) скелета, образованная после деления исходной ветви. Вторичная ветвь обычно продолжает простираемость исходной ветви, располагаясь под некоторым углом к ней. В строении скелетов полной сохранности выделяются ветви, образованные после нескольких уровней (порядков) деления (ди-, три- и квадрихотомии). Синоним: вторичный модуль.

Ветвь основная (vt) – исходная ветвь (ветви), которая прослеживается от основания скелета до первого участка ее дихотомии. Помимо изучения аспектов онтогенеза губок, это понятие востребовано при рассмотрении фрагментарного материала рамосиформных губок, представленного модулями с признаками дихотомии. Синонимы: первичный модуль, междоузлие.

Выросты (vr) – 1. Короткие шиповидные образования спикульной решетки, соединяющие участки, в том числе и апикальные, соседних и смежных сателлитов (*Plocoscyphia*, *Polyscyphia*, *Labyrintholites*). 2. Удлиненные образования на дермальной поверхности, выполнявшие роль дополнительных ризоидов или опорных элементов на нижней поверхности отворота стенки, которые появились при падении тела губки. 3. Короткие узкие шпоровидные образования по периферии плоской площадки вокруг субоскулюмов. В нижней половине скелета губок транзитной организации эти выросты, расположенные вокруг субоскулюмов соседних ветвей, срастаясь между собой, образуют ажурные перемычки над желобами или интерлабиринтовыми отверстиями (зияниями). (*Etheridgia*, *Eurete*, *Myrmecioptychium*, *Tremabolites*).

Гомеоморфизм полный гексактинеллид – совпадение архитектуры скелетных форм, строения и расположения большей части скелетообразующих элементов родственных форм в составе отрядов *Lychniscosa* и *Hexactinosa*.

Гомеоморфизм частный гексактинеллид – сходное строение и/или расположение отдельных элементов строения скелета (габитус, система ризоидов, дермальная скульптура, ирригационная система) родственных форм в составе отрядов *Lychniscosa* и *Hexactinosa*.

Гребень (g) – апикальная часть скелетообразующей стенки, выступающая над участком смыкания ее противоположных секторов, перекрывающих парагастральную полость (*Flexurispongia*, *Craticularia*).

Дермальная поверхность – наружная (внешняя) поверхность скелетообразующей стенки. У многих гексактинеллид эта поверхность «слепая» – элементы скульптуры отсутствуют и поверхность закрыта мембраной. У ранних, толсто- и среднестенных форм, скульптура состоит из позитивных (ребер и узлов ребер) и негативных (остий, прозопоры и апопоры) элементов, плотность их расположения обратно соотносится со значениями толщины стенки. На ней прослеживаются линии пережимов, а к ребрам приурочено формирование ризоид. По субплоским фрагментам положение дермальной поверхности определяется условно. Это обусловлено наличием реактивной скульптуры и сходным строением дермальной скульптуры одних форм с парагастральной скульптурой представителей других гексактинеллид. На дермальной поверхности реже, чем на парагастральной или верхнем крае, формируются новообразования (почки).

Дихотомия элементов скелета – деление первичных элементов скелета на две равнозначных части, которые по форме и размерам аналогичны первичным элементам: дихотомия ребер скульптуры, ризоид, лопастей и модулей (ветвей, междоузлий). Дихотомия элементов скелета сопряжена с увеличением площади его опоры (ризоиды), диаметра париформного скелета (ребра), отворота стенки (лопастей) и объема скелета в целом. В данном случае понятие дихотомии рассматривается широко как проявления деления – дихотомии, трихотомии, тетрахотомии и т. д. Известны проявления равнокачественной (равномерной) и неравнокачественной дихотомии, подобной и неподобной. При неоднократном подобном делении сохраняется тип разделения ветвей – ди- тетра- или пентахотомия. Неподобное деление характеризуется изменением характера разделения ветвей, после дихотомии может следовать трихотомия. Синонимы: узлы дихотомии, бифуркации, деления, виргация элементов скелета.

Зияния (z) – 1. Округлые отверстия, участки интерлабиринтового водного пространства в строении наружной поверхности вторичного верхнего края плициформных и лабиринтовых скелетов. Через эти отверстия питательная водная взвесь поступала и выходила из интерлабиринтового пространства, расположенного между модульными элементами скелета. Зияния обособлены и регулярно расположены в основании и в нижней части скелетов с кортикальной мембраной (*Etheridgia*). В строении лабиринтовых форм без мембраны зияния прослеживаются между сателлитами и перемычками по всей высоте скелета (*Labyrintholites*,

Plocoscyphia, *Eurete*). 2. В широком смысле это синоним понятия «интерлабиринтовые отверстия», который больше используется для обозначения сквозных отверстий внутри губки. Интерлабиринтовые отверстия лишь частично прослеживаются при внешнем рассмотрении скелета в аншлифах и по поверхностям сколов скелета.

Зияния вторичного верхнего края закрытые – замкнутые отверстия овальных и овально-щелевидных очертаний в кортикальной мембране вторичного верхнего края (*Foliscyphia*).

Зияния вторичного верхнего края раскрытые – щелевидные желоба, разделяющие лопасти (первичные и вторичные) почти по всей ширине поверхности вторичного верхнего края (*Troegerella*).

Изгиб стенки (лопастей, ветвей) – плавное изменение положения скелетообразующей стенки в структуре конического или цилиндрического бокала от вертикально ориентированного к наклонному и субгоризонтальному. В строении париформных и вторично плициформных губок изгиб стенки достигает значительных размеров, составляя большую часть скелета. Изгиб может быть периферийным и протяженным, секторальным и опущенным, иногда редуцированным.

Изгиб стенки периферийный симметричный (лопастей, ветвей) – изменение положения стенки от субвертикального к субгоризонтальному наружу от оси скелета по всему периметру бокаловидной (конической, цилиндрической) части скелета (*Contubernium*, *Coeloptychium*, *Ventriculites*).

Изгиб стенки секторальный (лопастей, ветвей) – изменение положения стенки от субвертикального к субгоризонтальному лишь с одной, обычно латусной, поверхности стенки (скелета) (*Lepidospongia*, *Naræana*, *Petrofavosum*).

Изоморфизм полный – сходная архитектура скелетных форм: совпадение строения и расположения многих скелетообразующих элементов губки. Рассматривается на примере гексактинеллид, демоспонгий и известковых форм, в том числе археоциат.

Изоморфизм частный – сходное строение и расположение отдельных элементов скелета, скульптуры и ирригационной системы в структуре неродственных форм.

Ирригационная система – расположение и соотношение вводящих (прозохеты) и выводящих (апохеты) «слепых» поперечных и/или сквозных продольных каналов. Поперечные каналы раскрываются к внешней среде (прозопоры) или к парагастральной полости (апопоры). В строении многих тонкостенных форм каналы отсутствуют. В этом случае фильтрация питательной взвеси из водной среды осуществлялась по всей дермальной поверхности скелетообразующей стенки, что, вероятно, свойственно для тонкостенных губок сложных очертаний (лабиринтового и фавосиформного строения).

Киль – сильно сжатая ангулатная поверхность стенки (бокала или седловины), иногда в виде протяженного остроугольного гребня.

Коленообразный (флексурный) изгиб – форма изменения положения ветвей или лопастей, при котором короткие участки ветвей расположены почти под прямым углом. В нижней части флексурного перегиба обычно расположен субоскулюм (*Ramosiscyphia*). В строении скелета простейших колоний флексурные изгибы проявлены неоднократно.

Колониальные губки настоящие (вторичные) – модули колоний кустистого или ветвистого облика соединены между собой перемычками. Размеры и облик, а порой и ориентация перемычек и модулей во многом совпадают, теряется морфологическая обособленность этих элементов. Между модулями и перемычками выделяются элементы интерлабиринтового пространства – зияния (интерлабиринтовые отверстия).

Колониальные губки простейшие (первичные) – ветвистые или кустистые колонии с обособленными модулями (ветвями). Отсутствуют перемычки между модулями и, соответственно, интерлабиринтовое пространство с зияниями.

Колониальный уровень модульной организации – наиболее специализированный уровень модульной организации гексактинеллид. Колониальные губки обладают общей парагастральной полостью, проходящей от общего основания по многочисленным ветвям (модулям) и перемычкам до многих подобных оскулюмов. Модули и перемычки равнозначны по размерам и очертаниям. Выделить составляющие скелет модули можно по оскулюмам, которые расположены на одном или на разных гипсометрических уровнях.

Кортекс – тончайший прослой мелкоячеистой спиккулярной решетки, покрывающий участки скелета. В структуре скелетных форм одновременно прослеживаются или занимают заметное место лишь некоторые разновидности кортикальной спиккулярной решетки: дермальной, парагастральной, верхнего края, мембрана вторичного края и т. д. Очерчивая габитус скелета, кортекс функционально предрасположен дифференцировать поступление водной среды и содержащейся в ней взвеси в разные участки тела губки. Синоним: кортикальная мембрана.

Курватные формы – изогнутые, рожкообразные скелеты, одна из ангулатных поверхностей которых часто очень узкая, килевидная.

Латусный сектор стенки (бокала, стержня) – широкие участки поверхности скелетообразующей стенки париформных билатерально- и бипланитарно-симметричных губок.

- Линия пережима (l)** – изменение диаметра скелета, толщины стенки и искажение строения дермальной скульптуры, выраженные концентрически или секторально. Подобные искажения в нормальном формировании скелета проявлены линейно на одном или нескольких уровнях. Линии пережимов выражены явно и грубо среди толстостенных мелководных форм (*Cephalites*, *Sporadoscina*) и едва заметны в виде плавных изгибов в строении высоких тонкостенных губок (*Leptophragma*, *Guettardiscyphia*, *Zittelispongia*). Синоним: пережим.
- Ложбина (lb)** – вогнутая поверхность скелетообразующей стенки, разделяющая лопасти, сателлиты или ветви в строении скелета. Выделяется в структуре вторично плициформных скелетов на нижней поверхности отворота лопастей, а на верхней поверхности этого отворота желобу соответствует валик. Синоним: желоб.
- Лопастни вторичные** – лопасти, образованные при виргации, обычно дихотомии, исходной лопасти. Виргация лопастей происходит при увеличении диаметра конической части скелета и при отвороте лопастей к горизонтальному положению (*Coeloptychium*).
- Лопастни парные** – две пары лопастей, расположенные на противоположных ангулатных поверхностях несущей дистальной лопасти под углом друг к другу. Асимметрия этого скелета выражена в разной длине парных лопастей на противоположных участках дистальной лопасти (*Guettardiscyphia distarilobata*).
- Лопастни первичные** – лопасти, заложенные на начальных стадиях онтогенеза губки и поднимающиеся от основания скелета до участка первой дихотомии. В строении сеноманских – сантонских форм количество первичных лопастей достигает четырех – пяти, позднекампанских – маастрихтских их значительно больше (*Coeloptychiidae*).
- Лопастни (lp)** – протяженный изгиб скелетообразующей стенки с параллельными латусными секторами и узкой ангулатной поверхностью. В горизонтальном, поперечном, сечении лопасти формируют кресто-, звездообразный облик париформных и плициформных скелетов. У многих форм на ангулатной поверхности лопастей расположены субоскулюмы, к этому сегменту стенки чаще приурочены новообразования.
- Лопастни дистальная (dl)** – несущая, продольная лопасть в строении первично плициформных губок, от ангулатных или латусных поверхностей которой развиты короткие поперечные или парные лопасти (*Guettardiscyphia*).
- Лопастни поперечная** – короткая лопасть, ориентированная перпендикулярно к несущей дистальной лопасти (*Guettardiscyphia scalilobata*).
- Лопастни радиальная** – лопасть, радиально ориентированная по отношению к центральной оси скелета плициформных губок (*Guettardiscyphia*, *Coeloptychium*, *Troegerella*).
- Маргинальная линия (поверхность)** – узкая поверхность верхнего края в виде линии соприкосновения парагастральной и дермальной поверхностей стенки. Выделяется в строении средне- и тонкостенных форм, иногда с развитым отворотом (*Sporadoscina*, *Cavifavosa*). Термин использован Н. Нурцевичем (1968 г.) при описании вторичного верхнего края *Coeloptychiidae*, закрытого кортикальной мембраной.
- Междоузлие** – несущий элемент скелета модульных форм, расположенный между двумя, предшествующим и последующим, участками деления (дихотомии, трихотомии и т. д.). При описании скелетов губок использованы синонимичные определения: ветвь, лопасть или модуль – в зависимости от морфологии и происхождения рассматриваемого элемента. Термин использован Н. Н. Марфениным (2008 г.) при рассмотрении циклического морфогенеза колониальных гидроидов.
- Модуль скелетных форм губок** – первичный элемент большинства полиоскулюмных губок – скелет дефинитивного организма с одним оскулюмом и парагастральной полостью, с сопряженной ирригационной системой и элементами прикрепления к субстрату. Наличие и расположение модулей наиболее достоверно прослеживается в структуре автономных форм. В строении скелета настоящих колоний присутствие модулей может быть определено лишь близ оскулюмов и по их количеству.
- Морфотип скелета вторично плициформного** – плициформный скелет с широким отворотом лопастей при их неоднократной дихотомии в горизонтальной плоскости. Над центральной частью дискообразного элемента скелета располагается вторичная полость (*Coeloptychium*). В строении некоторых форм между лопастями формируются перемычки.
- Морфотип скелета гексактинеллида** – типовая архитектура скелета, сочетание несущих элементов которого определяет конечность многообразия губок. Последнее обусловлено вариацией значений параметров и пространственной ориентацией скелетных элементов, сопряженных с тем или иным образом организованной ирригационной системой. Морфотипы (париформный, плициформный, геммиформный и т. д.) иллюстрируют этапность морфогенеза гексактинеллида, их строение прямо не связано с уровнем модульной организации губок.
- Морфотип скелета геммиформного** – тонкостенный скелет, образованный сочетанием узкоконической центральной части и многочисленных, сходных по размерам и очертаниям, сателлитов и перемычек. Оскулюм находится в верхней и центральной части скелета, но не всегда выделяется уверенно. От основания скелета до оскулюма регулярно расположены многочисленные поперечные сателлиты с субоскулюмами.
- Морфотип скелета геммиформного вторичного** – скелеты пирамидальных и булабовидных очертаний, в строении которых не прослеживаются обособленные сателлиты, так как они соединены между собой

многими короткими перемышками. Между сателлитами и перемышками расположено интерлабиринтовое пространство, представленное снаружи зияниями (*Eurete*, *Plocoscyphia*, *Labyrintholites*).

Морфотип скелета геммиформного первичного – скелеты преимущественно вертикально вытянутые с радиально ориентированными короткими сателлитами, у которых субоскулюмы расположены в апикальной части или снизу (*Balantionella*, *Plocoscyphia*). Отсутствуют перемышки и участки интерлабиринтового пространства (зияния).

Морфотип скелета лабиринтового – скелет сформирован ветвями, соединяющимися между собой, в частности, и посредством перемышек и дихотомирующими в разных направлениях. Внутри ветвей и перемышек расположена парагастральная полость. Строение скелета подчеркивается объемным интерлабиринтовым пространством, которое внешне выражено многочисленными интерлабиринтовыми отверстиями и зияниями (*Etheridgia*, *Hexactinosa*).

Морфотип скелета париформного – наиболее простой тип построения скелета гексактинеллид, представляющий собой замкнутую скелетообразующую стенку в виде конуса или цилиндра, внутри которых располагается парагастральная полость (*Sphenaulax*, *Stauroderma*, *Tremaduction*, *Ventriculitidae*). Выделено три основных элемента скелета: бокал, стержень и ризоиды, два последних элемента часто не представлены в структуре конкретной губки.

Морфотип скелета первично плициформного – скелет образован несколькими вертикально ориентированными лопастями, расположенными радиально или, реже, перпендикулярно несущей лопасти. Парагастральная полость щелевидная, оскулюм экранирован мембраной с оскулярными отверстиями. Отсутствуют отворот лопастей и вторичная полость (*Guettardiscyphia*).

Морфотип скелета плициформного – тонкостенный скелет, образованный многими вертикальными лопастями радиального относительно центральной оси губки или поперечного расположения относительно несущей дистальной лопасти.

Морфотип скелета рамосиформного – тип построения полиоскулюмных скелетов ветвистого и кустистого облика, обычно с равнозначными модулями, парагастральная полость расположена внутри дихотомирующих ветвей и соединяющих их перемышек. В строении кустистых форм оскулюмы расположены на одном высотном уровне, а у высоких ветвистых форм – на разных уровнях. Рамосиформные скелеты характерны для губок транзитного (*Leptophragmidae*) и колониального (*Aphrocallistes*, *Eurete*, *Paracraticularia*, *Zittelispongia*) уровней модульной организации.

Морфотип скелета фавосиформного – наиболее сложный тип построения скелета гексактинеллид, который образован крупными, протяженными лопастями или ветвями. Верхняя поверхность скелетов представляет собой сотовидно-ячеистую структуру из-за многочисленных округло-полигональных оскулюмов и зияний между ними или только зияний. У некоторых форм в верхней части каждой из ветвей при их отвороте к горизонтальному положению раскрывается несколько оскулюмов. В строении скелета заметную роль играют перемышки и участки интерлабиринтового пространства (*Coeloptychiidae*, *Camerospongiidae*). Скелет можно рассмотреть как состоящий из двух частей: нижней, невысокой и конусообразной, и верхней, дискообразной, сложенной дихотомирующими в горизонтальной плоскости ветвями с перемышками.

Одиночный подуровень модульной организации – губки париформного или плициформного строения, парагастральная полость которых сопряжена с одним оскулюмом разных очертаний. Ирригационная система, так же как и скульптура, может быть развита или отсутствует.

Оскулюм (О) – отверстие, наиболее крупное в строении губки, обычно расположено в верхней части скелета и парагастральной полости. Оно способствует выводу продуктов метаболизма во внешнюю среду и регулирует этот вывод. Оскулюм разнообразных очертаний и размеров, в строении плициформных губок закрыт оскулярной мембраной. У форм с развитым отворотом очертания и параметры оскулюма определяются по участку перегиба (изгиба, отворота) стенки. Оскулюм отсутствует в строении листообразных губок. Наличие многих оскулюмов подчеркивает модульную организацию сложнопостроенных скелетов.

Оскулюм вторичный (SO) – условный элемент, характеризующий особенности строения скелета некоторых лабиринтовых и вторично плициформных губок. Это внешние контуры вторичной полости по верхней линии вторичного верхнего края. Функциональная роль неопределенна, имеет значение при диагностике плициформных и рамосиформных скелетов. Характеристики вторичного оскулюма и вторичной полости не менее информативны, чем рассмотрение основных элементов скелета (*Coeloptychiidae*).

Оскулюм ложный (PO) – условные контуры верхней части ложной полости по перегибу дермальной поверхности скелетообразующей стенки плициформных скелетов. Функциональная роль неопределенна. Синоним: псевдооскулюм.

Оскулярная мембрана (mm) – разновидность спиккулярной решетки, перекрывающей щелевидные оскулюмы плициформных губок. В ее строении участвуют оскулярные отверстия. Крайне редко сохраняется в ископаемом состоянии. Синоним: сотовидная пластина (мембрана).

Оскулярные отверстия (oo) – сквозные отверстия в структуре оскулярной мембраны, перекрывающей оскулюм плициформных губок. Отверстия округлых очертаний расположены в один, два или три ряда в зависимости от ширины оскулюма (*Balantionella*, *Guettardiscyphia*, *Coeloptychium*).

- Ось скелета** – условная линия, соответствующая положению центральной оси скелета в вертикальной плоскости. Одна характеристика губок, отражающая степень изогнутости или смещения скелета и его асимметричности.
- Отверстия интерлабиринтового пространства** – участки водного пространства между ветвями и перемычками, пронизывающие скелет губки, через которые внутри губки проходили перетоки воды. Участки этого пространства обычно регулярно расположены, что определяется линейной ориентацией ветвей и перемычек. Интерлабиринтовое пространство распространено по всей высоте скелета. Когда верхняя половина скелета закрыта кортикальной мембраной, интерлабиринтовые отверстия прослеживаются в его основании и нижней половине (*Etheridgia*, *Tremabolites*, *Plocoscyphia*, *Eurete*, *Labyrintholites*).
- Отворот стенки** – резкое изменение вертикального положения скелетообразующей стенки конического или цилиндрического бокала к субгоризонтальному положению под прямым (ортогональный отворот) или острым (диагональный отворот) углом. Элемент скелета париформных губок может быть охарактеризован как симметричный концентрический или секторальный, протяженный или редуцированный (*Orthodiscus*, *Communitectum*).
- Парагастральная поверхность** – внутренняя (верхняя) поверхность скелетообразующей стенки, ограничивающая парагастральную полость. Хорошо прослеживается в строении париформных и плициформных скелетов. По фрагментам установить функциональное положение стенки не всегда возможно, что обусловлено как реактивным характером скульптуры, так и сходным строением дермальной скульптуры одних губок с парагастральной скульптурой других (*Ventriculitidae*).
- Парагастральная полость (Р)** – пространство, заключенное внутри скелетообразующей стенки и ограниченное ее парагастральной поверхностью. Обычно в апикальной и центральной частях составляющих скелет элементов (модулей, ветвей) расположено одно или много выводящих отверстий парагастральной полости – оскулюмов. В нижней части парагастральной полости иногда прослеживается рыхлая паренхимальная спиккулярная решетка. Синонимы: клоака, эндосома; центральная или внутренняя, оскулярная или атриальная полость.
- Парагастральная щель** – сектор парагастральной поверхности в строении париформных скелетов с разомкнутой стенкой, расположенный между ее периферийными краями (*Schizorabdus*). Парагастральная щель иногда прослеживается в нижней части скелета на поверхности стержня, ниже устьевого отверстия (*Sororistirps*).
- Перемычка** – короткие поперечные и диагонально, часто горизонтально ориентированные трубкообразные элементы скелета и парагастральной полости модульных губок, соединяющие радиально ориентированные лопасти или ветви (модули). В строении колониальных скелетов значения диаметра и очертания перемычек мало отличаются от сопряженных ветвей.
- Периферийные края** – протяженные маргинальные участки субвертикально ориентированной скелетообразующей стенки развернутых или листообразных форм исходно париформных скелетов (*Scapholites*, *Schizorabdus*). Иногда периферийные участки стенки частично смыкаются и даже перекрывают друг друга.
- Перифронтальный подуровень модульной организации** – губки, в строении скелета которых выделяется родительская форма, на поверхности которой развиты новообразования (субмодули), не являющиеся равнозначными и самостоятельными по отношению к исходному организму. Перифронтальные губки – это результат незавершенного парагастрального (*Contubernium*) или дермального (*Columelloculus*) почкования, а также, возможно, преобразования прозохет (*Coscinopora*). Полости субмодулей не сообщаются ни с парагастральной полостью, ни с сопряженными с ней каналами, а значения размеров полостей субмодулей меньше, чем парагастральной полости несущего скелета, но превышают размеры апо- и прозохет.
- Площадка прикрепления (прирастания, обрастания)** – субплоская или слабоогнутая относительно широкая площадка в основании скелета, на нижней поверхности которой сохраняются отпечатки элементов твердого субстрата (двустворчатых моллюсков, губок). Размеры и очертания этой поверхности изменяются в значительных пределах. Характерный элемент морфологии скелета некоторых гексактинеллид (*Plocoscyphia*, *Labyrintolites*, *Eurete*).
- Полиоскулюмные формы** – общее представление о скелетах губок с несколькими равнозначными оскулюмами, но с не установленными соотношениями оскулюмов между собой и со строением единой или нескольких парагастральных полостей.
- Полость вторичная (SP)** – внутреннее пространство скелета губки, образованное при отвороте лопастей (ветвей) выше щелевидных или ячейсто-сотовидных оскулюмов. Основание вторичной полости слагают валики и открывающиеся в нее оскулюмы. Очертания полости изменяются в широких пределах: от глубоких узкоконических до субплоских широких. Характеристика вторичной полости информативна при описании вида (*Becksiidae*, *Euretidae*, *Coeloptychium*, *Etheridgia*, *Myrmecioptychium*).
- Полость ложная (PP)** – элемент строения геммиформных и плициформных скелетов, при котором лопасть составляет конический полузамкнутый или замкнутый бокал, в центральной части которого располагается ложная полость. Это внешнее пространство, образованное дермальной поверхностью замкнутой лопасти. Ложная полость внешне напоминает положение и строение парагастральной полости, которая, однако,

в этом случае заключена внутри лопасти (*Lobatiscyphia*, *Derivatiscyphia*). От вторичной полости отличается, в частности, отсутствием оскулюмов, присутствующих в основании вторичной полости.

Почки, почкообразные выросты (pc) – округлые и полусферические образования близ верхнего края и парагастральной поверхности, иногда над субоскулюмами. В ископаемом состоянии сохраняются крайне редко, спикульная решетка очень мелкозернистая. Проявления почкообразных выростов, не свойственных морфологии скелета гексактинеллид, свидетельствуют о вариантах вегетативного размножения представителей гексактинеллид (*Guettardiscyphia*) и о скорости фоссилизации организмов.

Ризоиды (R) – корневые и опорные выросты в основании скелета, бокала или стержня. Ризоиды сложены ризоидной спикульной решеткой, внутри которой распространены гладкие продольные каналы. Дихотомизирующие ризоиды достигают длины более 100 мм.

Сателлит (st) – морфологически обособленный вырост в строении скелета, содержащий часть парагастральной полости, с субоскулюмом в апикальной части (*Plocoscyphia*, *Balantionella*, *Polyscyphia*).

Седловина (sd) – апикальная поверхность участка дихотомии (квадрохотомии и т. д.) ветвей (междоузлий, модулей), которая расположена ниже основания выделенных ветвей и выше стенок первичной части скелета. В соответствии с уровнем дихотомии ветвей (междоузлий) разделяющие их седловины рассматриваются как первичные (sd₁), вторичные (sd₂) и более высокого порядка (*Guettardiscyphia*, *Paracraticularia*, *Zittelispongia*). В строении первичных колониальных форм первичные седловины часто формируются при равнокачественном делении ветвей. Это характерный элемент скелета модульных форм. При ассимиляции участков стенки соседних ветвей, при их слиянии воедино, образуется зияние, нижняя поверхность которого ранее была седловиной.

Система пучков ризоидных спикул – равномерно расположенные по высоте париформного или плициформного скелета сучковидные короткие выросты, к которым крепились удлиненные ризоидные спикулы или пучки ризоидных спикул (*Divicalys*, *Guettardiscyphia*, *Microblastium*).

Система ризоид – группа корневых выростов (ризоид), расположенных в основании скелета, бокала или стержня. Горизонтально ориентированные или опущенные вниз многочисленные дихотомизирующие ризоиды расположены симметрично или асимметрично (*Cephalites*, *Orthodiscus*, *Rhizopoterion*).

Скелет асимметричный – скелет, для строения которого характерно преобладающее развитие его элементов (скелетообразующей стенки) в общем направлении относительно центральной его оси. Проявление диссимметрии, разной степени асимметрии в строении скелета обусловлено адаптацией губок к обитанию в условиях постоянных ламинарных течений. Частное проявление реотропизма – это появление развернутых, листообразных губок, формирование которых связывается с сокращением высоты и толщины тылового сектора стенки. К характеристике асимметричности не относятся проявления искажения и смещения скелета.

Скелет ветвистый (жизненная форма) – скелет, от узкого основания которого прослеживается вертикальный модуль и на некоторой его высоте фиксируются дихотомия и выделение новых модулей (*Craticularia*, *Plocoscyphia*, *Zittelispongia*, *Euretidae*). Вторичные модули расположены поочередно или попарно. Среди ветвистых форм известны планиформные (перистые, кулисообразные) и объемные скелеты, что определяется взаиморасположением несущего и вторичных модулей. Многочисленные оскулюмы расположены на разных высотных уровнях и порой ориентированы в разных направлениях.

Скелет ветвистый жизненная форма – скелет с многопорядковой, редко более трех уровней, дихотомией ветвей (модулей) в одной плоскости (планиформные спонгии) или в разных направлениях (объемные формы). Эти формы распространены среди колониальных транзитных и настоящих колониальных губок (*Ramosiscyphia*, *Paracraticularia*, *Zittelispongia*).

Скелет изометричный – скелет радиально симметричный, с вертикальной осью и многими плоскостями симметрии. Формы изометричного строения известны среди всех групп губок. У позднемеловых гексактинеллид изометричные формы наиболее известны среди ранних представителей филогенетических ветвей. Предполагается, что изометричные очертания скелета свойственны обитателям зон нижней сублиторали с условиями низкой динамики ламинарных перетоков.

Скелет катенулярный – скелет полиоскулюмных губок, в структуре которого модули расположены в один ряд (в виде «заборчика») на общем линейном или точечном основании (*Pleuropyge*).

Скелет кустистый (жизненная форма) – от основания губки прослеживаются три – пять исходных модулей, равномерно расположенных по условной окружности и диагонально по отношению к основанию. По направлению вверх модули неоднократно дихотомизируют с формированием седловин и междоузлий, а в последующем коротких перемишек и зияний. В строении дефинитивных форм дихотомизирующие модули составляют обратный субконический скелет. Оскулюмы расположены в одной горизонтальной плоскости (*Coeloptychiidae*, *Becksiidae*).

Скелет лабиринтовый – скелет округлых и полусферических очертаний, образованный горизонтально и диагонально ориентированными дихотомизирующими ветвями, а также соединяющими их перемишками

(*Camerospongia*, *Etheridgia*, *Tremabolites*). Скелет пронизан сообщающимися участками интерлабиринтового пространства, которые представлены на наружной поверхности в виде округлых зияний.

Скелет полилопастной – скелет плициформный, от основания которого прослеживаются пять и более лопастей.

Скелет симилиатный – скелет полиоскулюмных форм автономного и транситорного уровней организации, образованный равнозначными по морфологии и размерам модулями. Известны катенулярный, текториальный и столональный варианты строения симилиатных скелетов.

Скелет столональный – скелет «жизненной формы» полиоскулюмных губок, образованный разобщенными небольшого размера модулями, расположенными на основании разных очертаний, поверхность которого повторяет рельеф субстрата (*Rhizopoterionopsis*).

Скелет текториальный – скелет «жизненной формы» полиоскулюмных (автономных) губок, в структуре которых модули соединены воедино широким горизонтальным отворотом стенки (*Communitectum*, *Marinifavosus*).

Скелет фамилиатный – скелет париформного скелета, на парагастральной и дермальной поверхности которого развиты почкообразные выросты с отверстиями и небольшими полостями, которые не сообщаются с парагастральной полостью. Появление губок фамилиатного строения связывается с незавершенным почкованием или преобразованием элементов ирригационной системы губок (*Contubernium*).

Скелетные формы губок – губки со спаянной спиккулярной решеткой, сохраняющиеся в ископаемом состоянии в виде скелетных форм.

Скелетообразующая стенка – основной структурообразующий элемент гексактинеллид, которые составляют скелет (бокал, лопасти или ветви), расположенный над стержнем или ризоидами. Внутри стенки просто устроенных губок развита ирригационная система из слепых поперечных и реже продольных каналов. В структуре стенки средней и очень малой толщины каналы отсутствуют. Стенка характеризуется наличием трех поверхностей: парагастральной, дермальной и поверхностью верхнего края. Важными характеристиками стенки являются ее толщина, определяющая подвижность стенки, и строение дермальной и парагастральной скульптур.

Скульптура – элементы дермальной и/или парагастральной поверхности скелетообразующей стенки: позитивные (ребра, узлы ребер) и негативные (остия, апопоры и прозопоры). Скульптура в значительной степени отражает строение ирригационной системы. Строение дермальной скульптуры (линейное, регулярное и т. п.) считается значимым для уровня рода (*Ventriculitidae*) и семейства (*Leptophragmidae*). Соотношение дермальной и парагастральной скульптур значимо для уровня трибы.

Скульптура обращенная – отличающееся построение элементов скульптуры на парагастральной и дермальной поверхностях стенки. В частности, в строении некоторых форм дермальная скульптура проявлена, а парагастральная поверхность гладкая (*Lepidospongia*, *Napaeana*), и наоборот, дермальная поверхность «слепая», а парагастральная скульптурирована (*Sestrocladia*). Синонимичное понятие: обращенное соотношение элементов скульптуры.

Скульптура реактивная – идентичное построение элементов скульптуры на дермальной и парагастральной поверхностях скелетообразующей стенки (*Leptophragmidae*).

Смыкание (замыкание) стенки – плотное соприкосновение и даже перекрытие апикальных участков противоположных сегментов стенки париформных скелетов с образованием двух оскулюмов. При замыкании может формироваться шов и даже гребень из-за наложения одной стенки на другую (*Lepidospongia*, *Craticularia*).

Спиккулярная решетка – скелет губки, образованный спаянными спиккулами. В структуре скелета гексактинеллид можно проследить дифференциацию спиккулярной решетки и ее разновидности: паренхимальную, интерканальную, канальную, покровную (дермальную и парагастральную) и кортикальную. Ризоидная спиккулярная решетка составляет системы ризоид и стержень. Пучки и отдельные ризоидные удлиненные спиккулы обычно рассыпаются по поверхности осадка после гибели организма.

Стержень – один из основных элементов скелета, соединяющий скелетообразующую стенку (бокал, ветви) и систему ризоидов (*Rhizopoterion*, некоторые *Camerospongia*). Он образован ризоидной спиккулярной решеткой, в которой распространены гладкие продольные каналы, которые ориентированы к основанию бокала. В этом случае на поверхности стержня распространены продольные бороздчатые остия. В строении стержня некоторых форм каналы отсутствуют. Стержень характерен для форм, обитавших в зоне нижней сублиторали в условиях низкой гидродинамики.

Стержень ложный – верхняя часть ризоидной спиккулярной решетки, облегающей по окружности нижнюю треть или половину париформного скелета (бокала). Скульптура дермальной поверхности бокала резко отличается от внешнего облика короткого коркообразного стержня. Продольные каналы ложного стержня переходят внутрь скелетообразующей стенки (*Sororistirps*).

Стержень-ризоид – короткий вертикальный вырост в основании скелетов, образованный специализированной разновидностью специфической спиккулярной решетки (*Lepidospongia*, *Leptophragma*).

Стержнеобразное основание – нижняя, невысокая конусообразная часть плициформных скелетов, где лопасти или ветви едва различимы. Внутри располагается основание парагастральной полости, вероятно, с паренхимальной спиккулярной решеткой (*Troegerella*). От этого основания иногда развиты короткие ризоиды (*Coeloptychium*).

Субоскулюм (subo) – сквозные отверстия, большое количество которых обычно расположено на ангулатной поверхности скелетообразующей стенки (лопасти, ветви) или в апикальной части сателлитов. Субоскулюм по очертаниям и размерам занимает промежуточное положение между остиями и оскулюмом, а функционально он выполнял роль дополнительного оскулюма на удаленных участках тела организма.

Субоскулюм дополнительный – субоскулюм, расположенный на поверхности вторичного верхнего края между нижней поверхностью отворота лопастей и вторичным оскулюмом (*Myrmecioptychium*, Euretidae).

Транситорный уровень модульной организации – специфический переходный уровень модульной организации гексактинеллид. Для транзиторий характерно наличие субоскулюмов – дополнительных оскулюмов, небольшого размера округлых выводящих отверстий, расположенных на ангулатных поверхностях лопастей или ветвей и апикальных участках сателлитов (*Guettardiscyphia*, *Coeloptychium*, *Tremabolites*, *Plocoscyphia*).

Транситорный уровень модульной организации вторичный – транзиторийные гексактинеллиды, в строении скелета которых составляющие его модули (ветви, лопасти) соединены между собой перемиками, которые увеличивали объем общей парагастральной полости, присутствуют также элементы интерлабиринтового пространства.

Транситорный уровень модульной организации первичный – транзиторийные гексактинеллиды, в строении скелета которых модули (ветви, лопасти) обособлены и не сообщаются между собой.

Тыловая сторона – сектор поверхности скелета, обратный направлению течения.

Ундуляция стенки – плавные изгибы скелетообразующей стенки, составляющей отворот в горизонтальной плоскости.

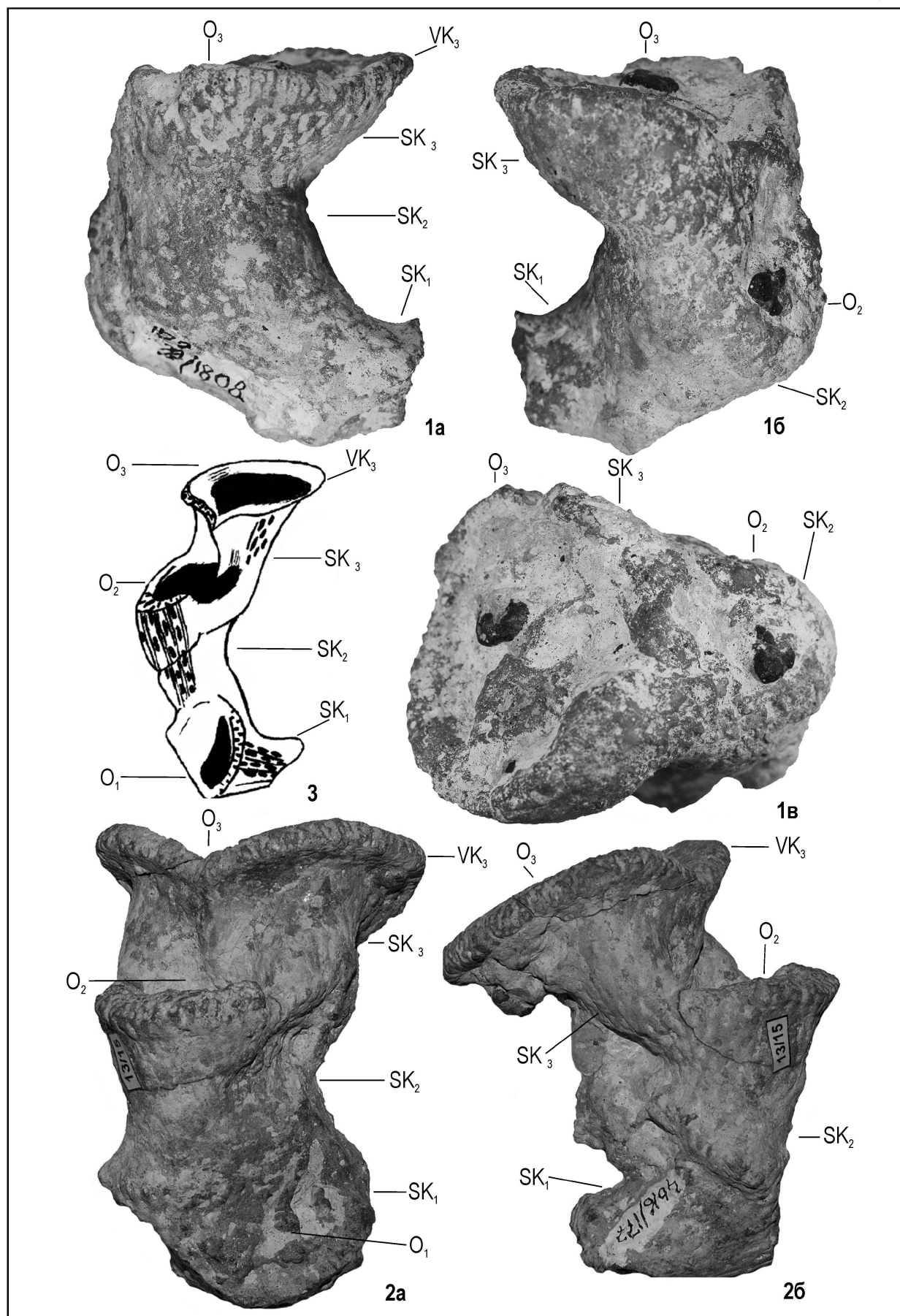
Унитарный уровень модульной организации – исходный уровень модульной организации губок, в строении которых присутствует один или несколько оскулюмов с изолированными, не сообщающимися между собой парагастральными полостями. К унитарному уровню отнесены одиночные, перифронтальные и автономные, первичные и вторичные, формы.

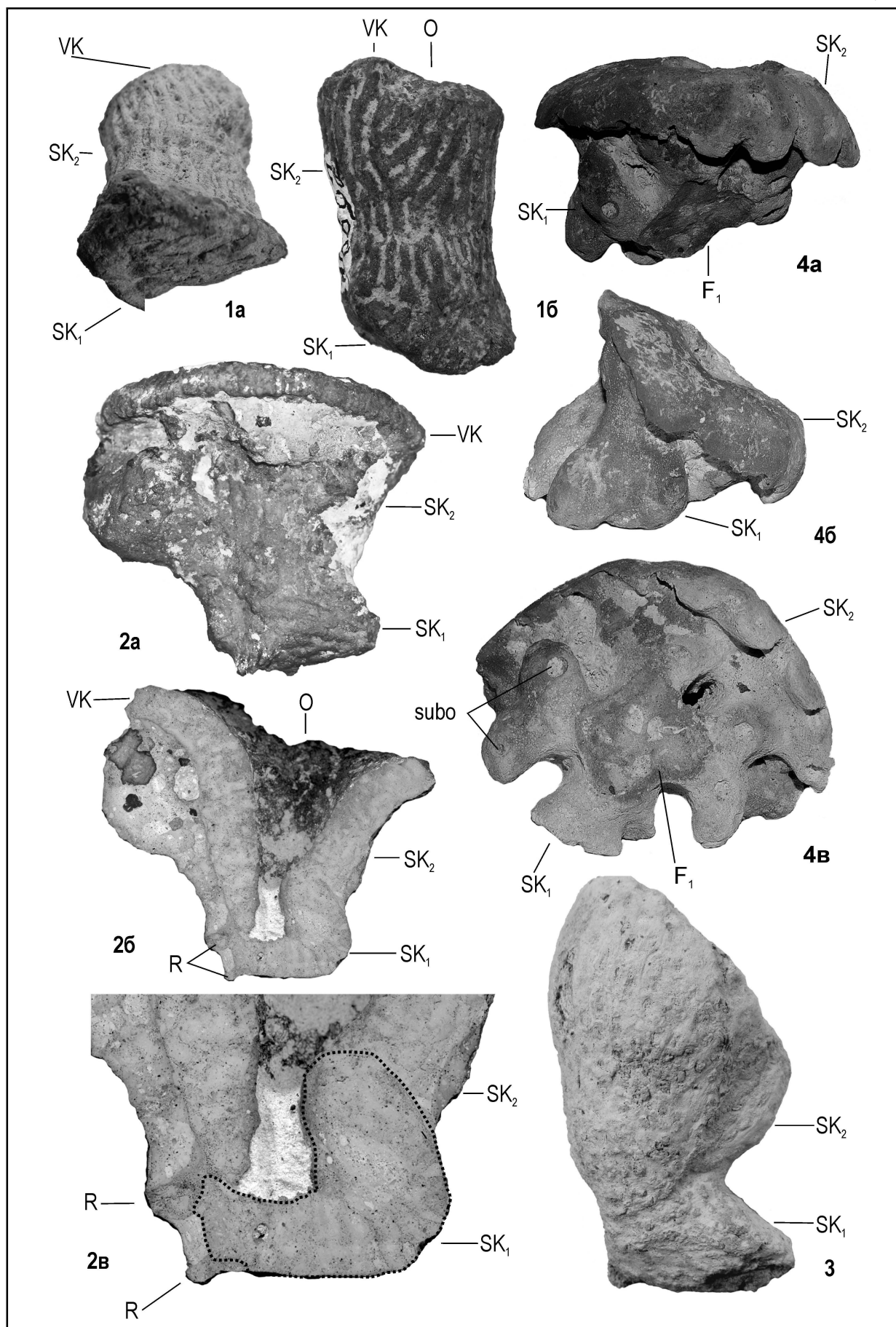
Уровень дихотомии – численный показатель количества участков дихотомии (ди-, три-, тетрахомии и т. д.) несущих ветвей (лопастей) в строении скелета.

Устьевое отверстие – сквозное отверстие в основании парагастральной полости и бокала. Иногда оно оконтурено валиком, и ниже его, по стержню, прослеживается узкая парагастральная щель (*Sporadoscinia*, *Schizorabdus*). Функционально оскулярное отверстие способствовало выводу из парагастральной полости терригенных частиц и иловой взвеси.

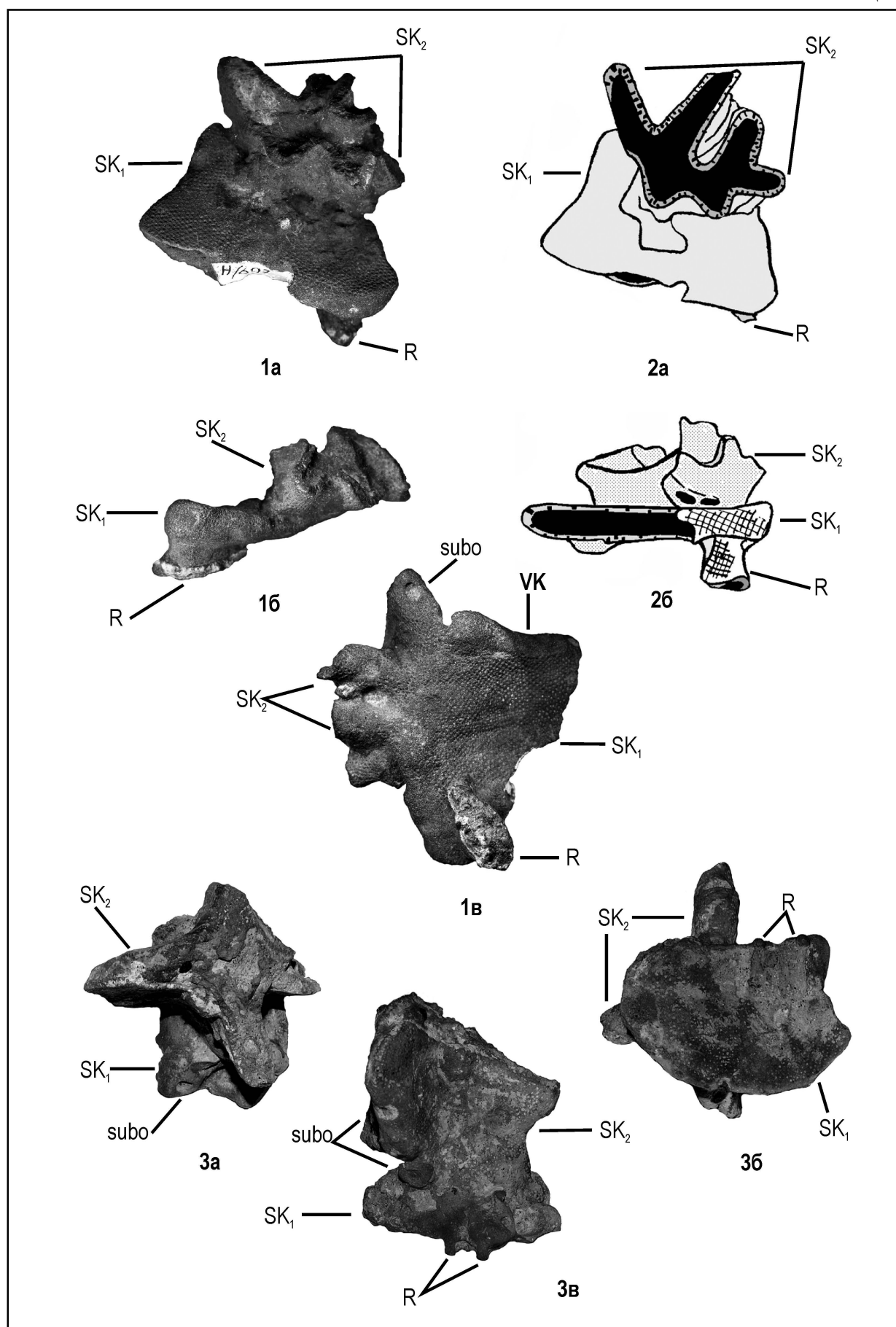
Фронтальная сторона – сектор скелета, который при жизни губки был ориентирован на направление ламинарного перетока вод («на течение»).

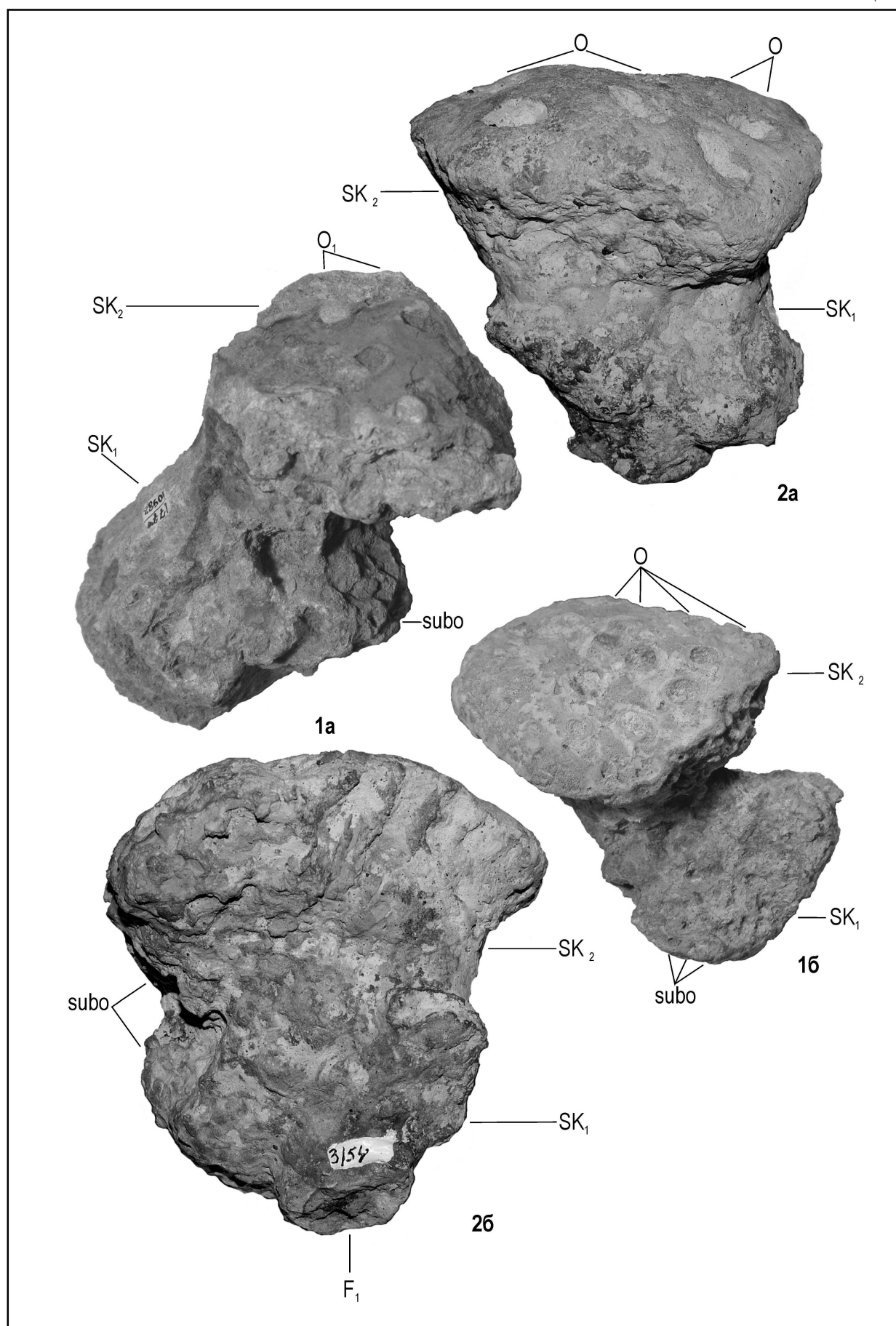
Центральный бугор – конусовидный вырост, расположенный в центре нижней поверхности (базалиса) системы ризоид и направленный вниз. Иногда выделяется два небольших бугорка (*Orthodiscus*, *Rhizopoterion*).



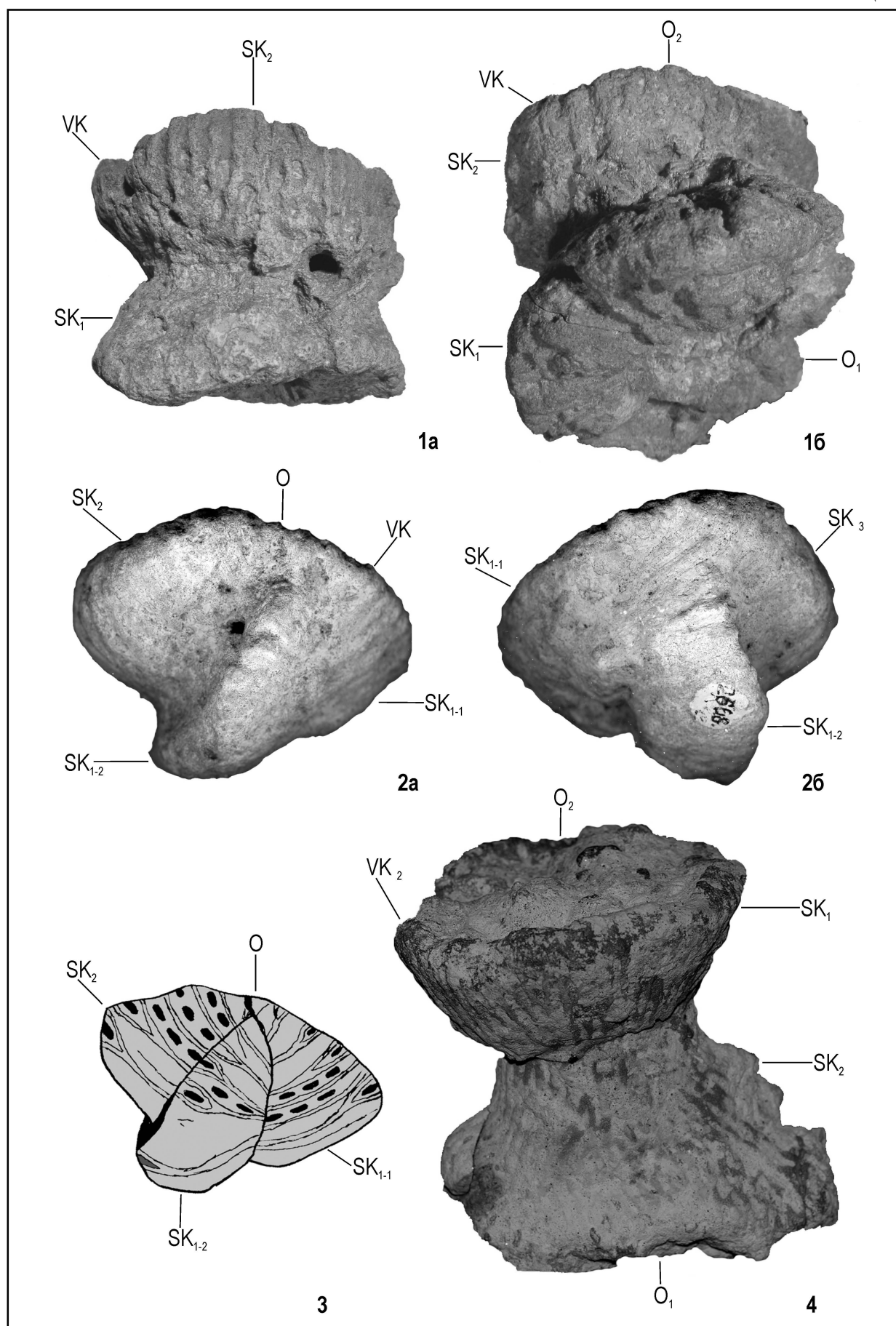


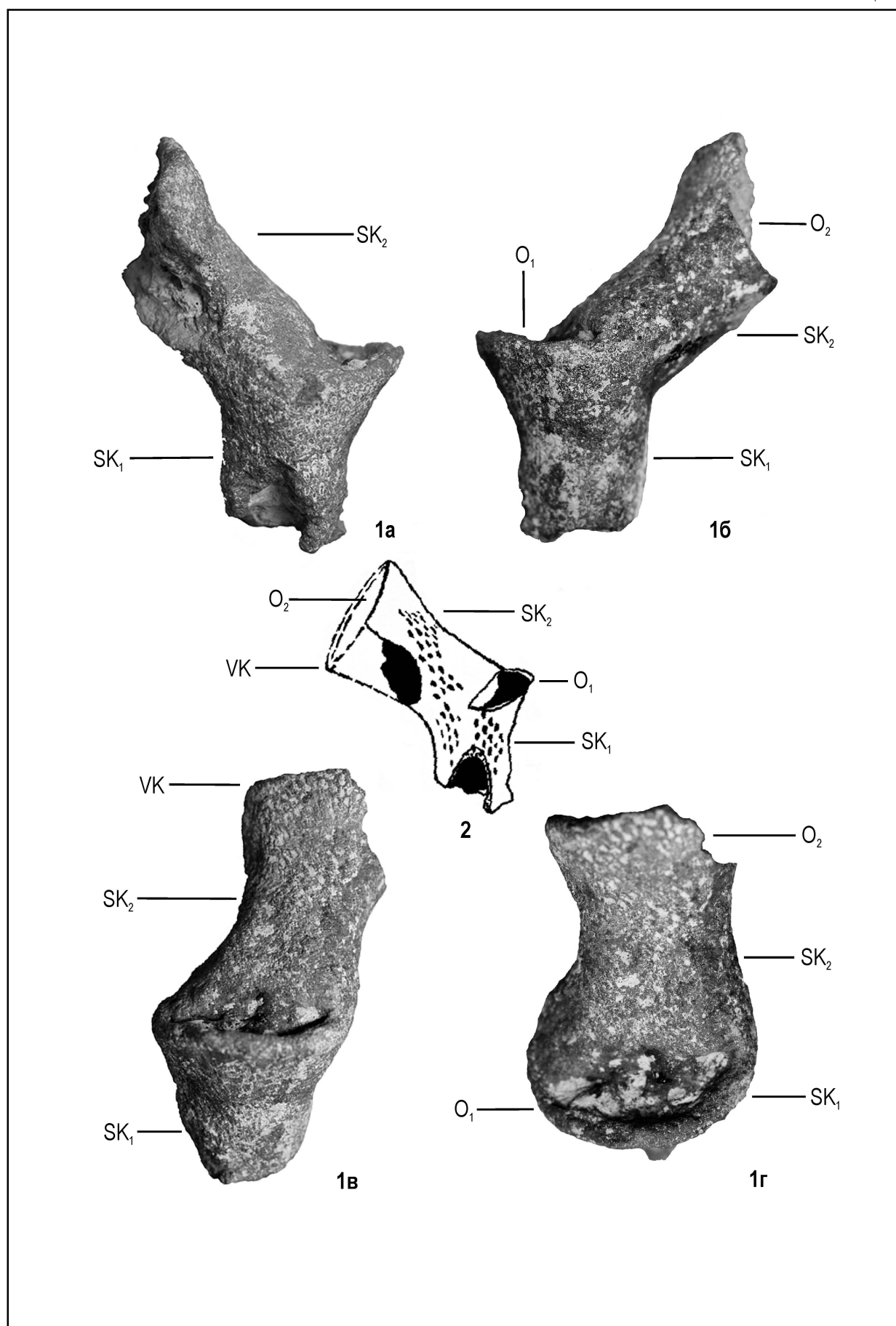
Фототаблица 3



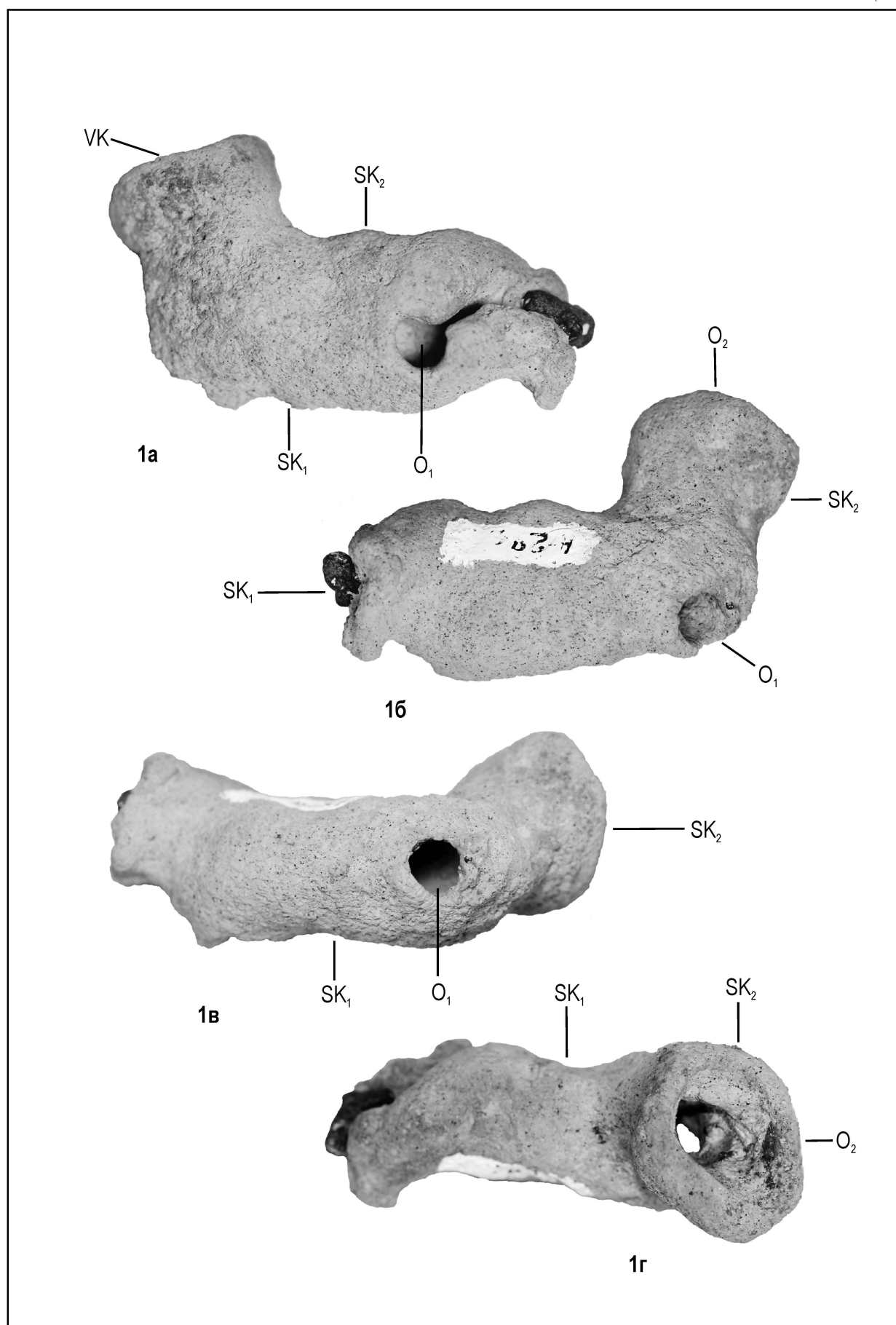


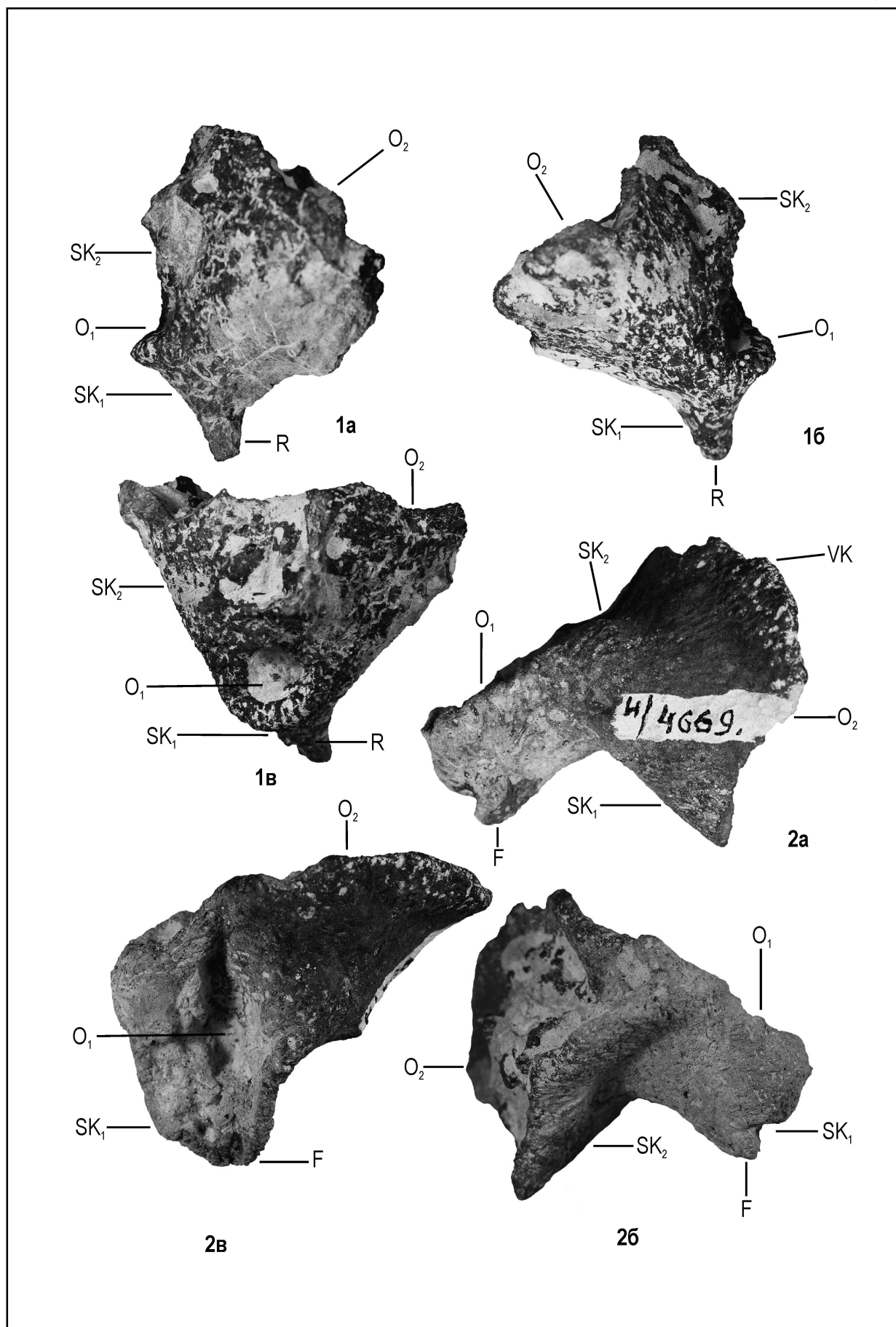
Фототаблица 5



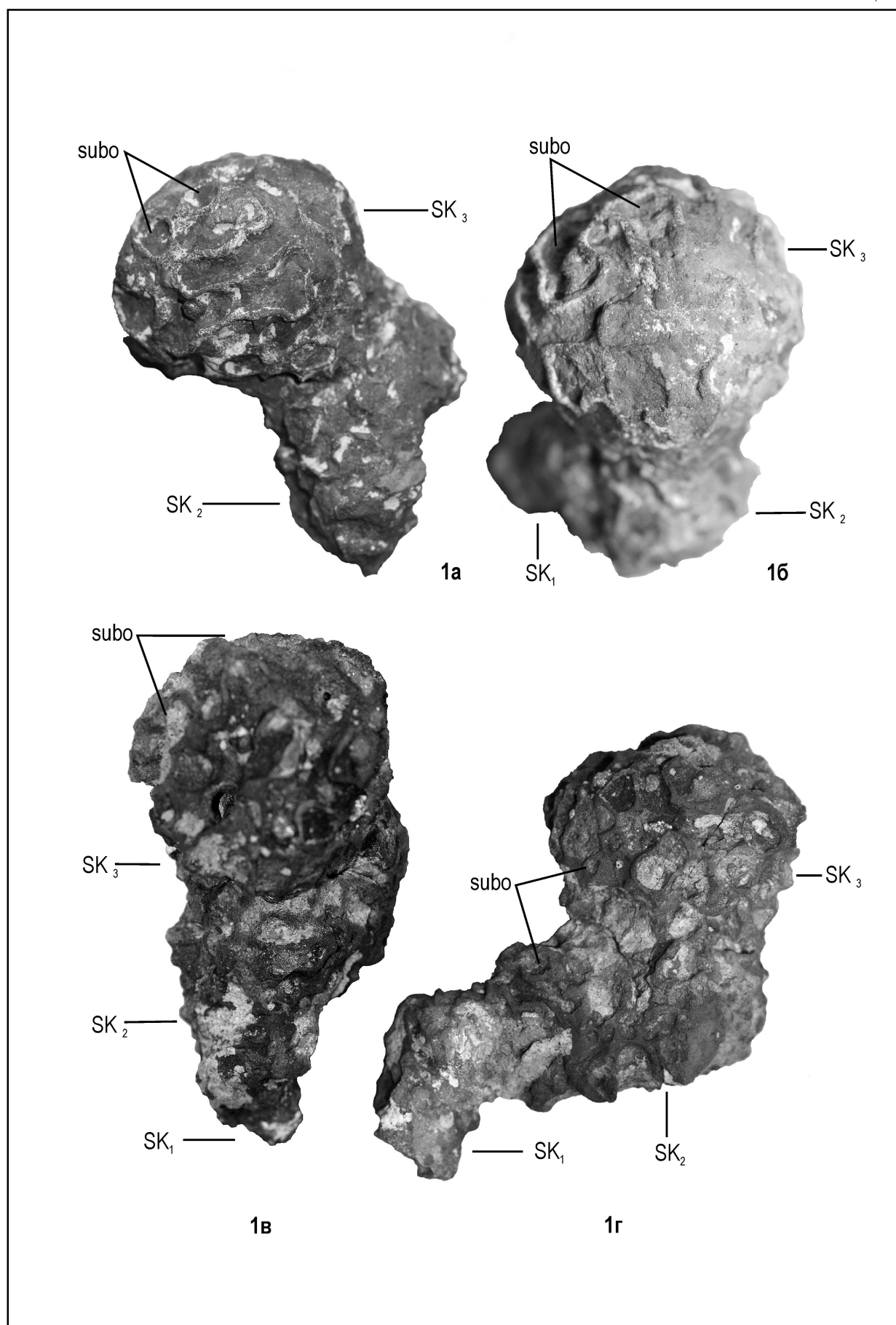


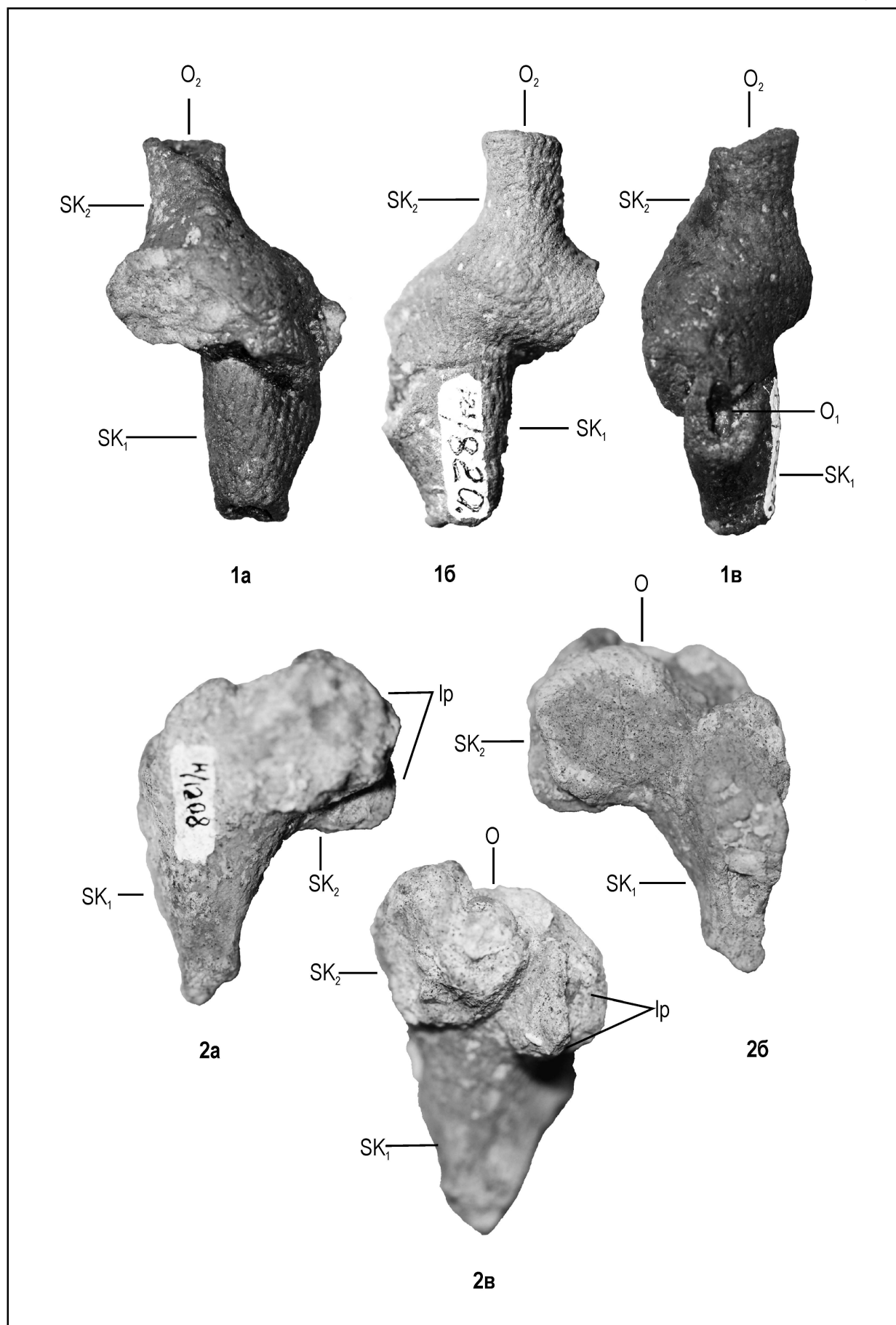
Фототаблица 7



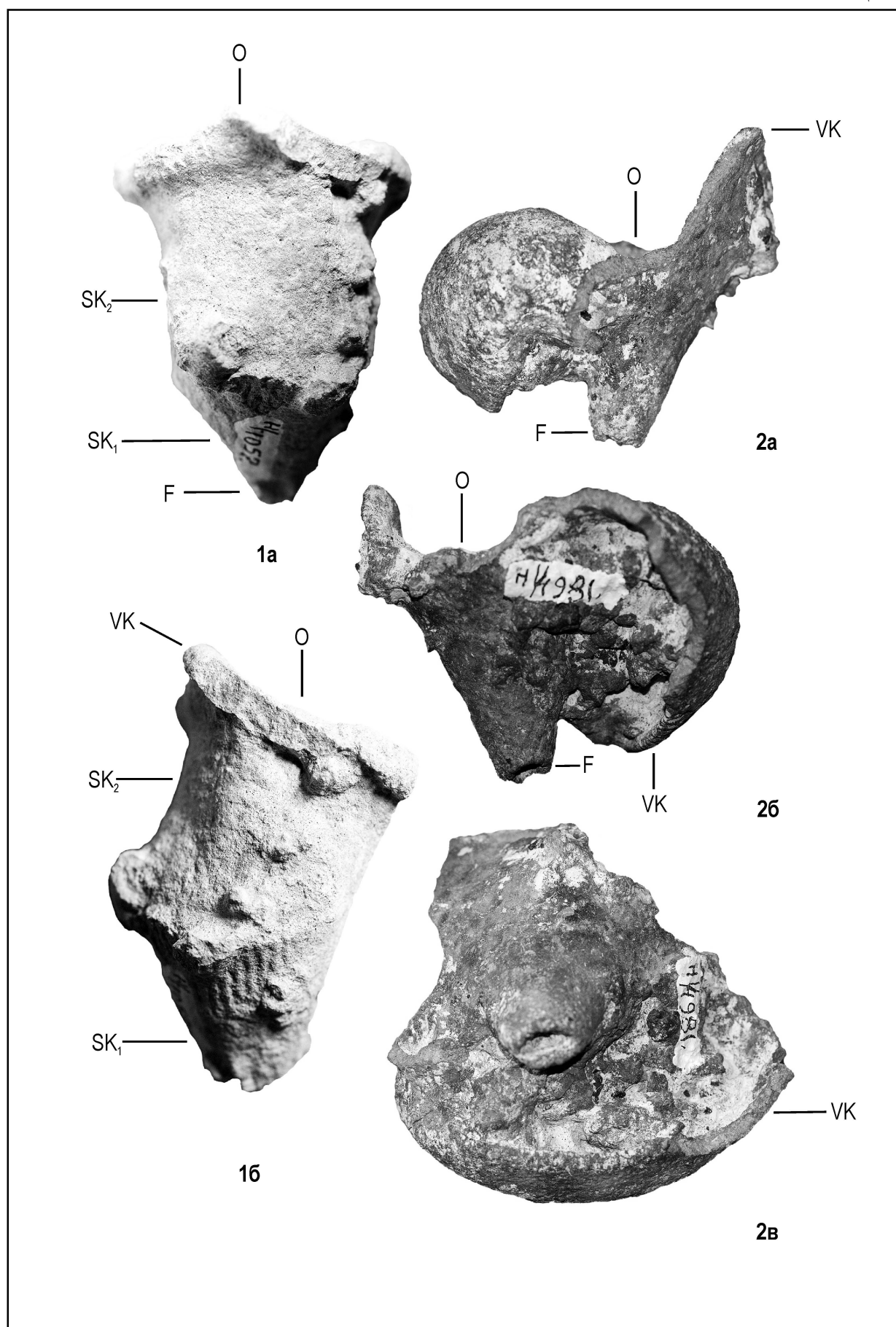


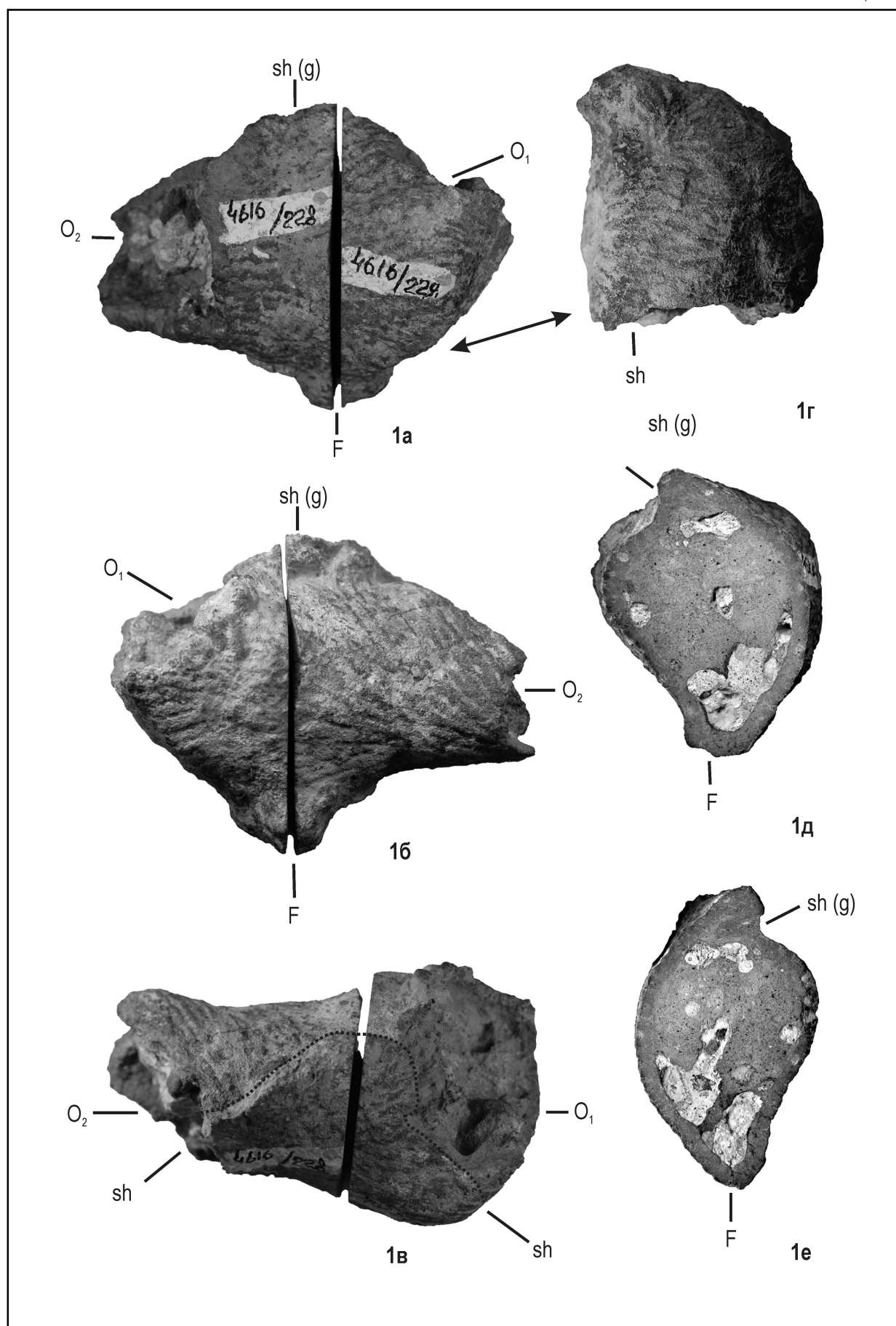
Фототаблица 9



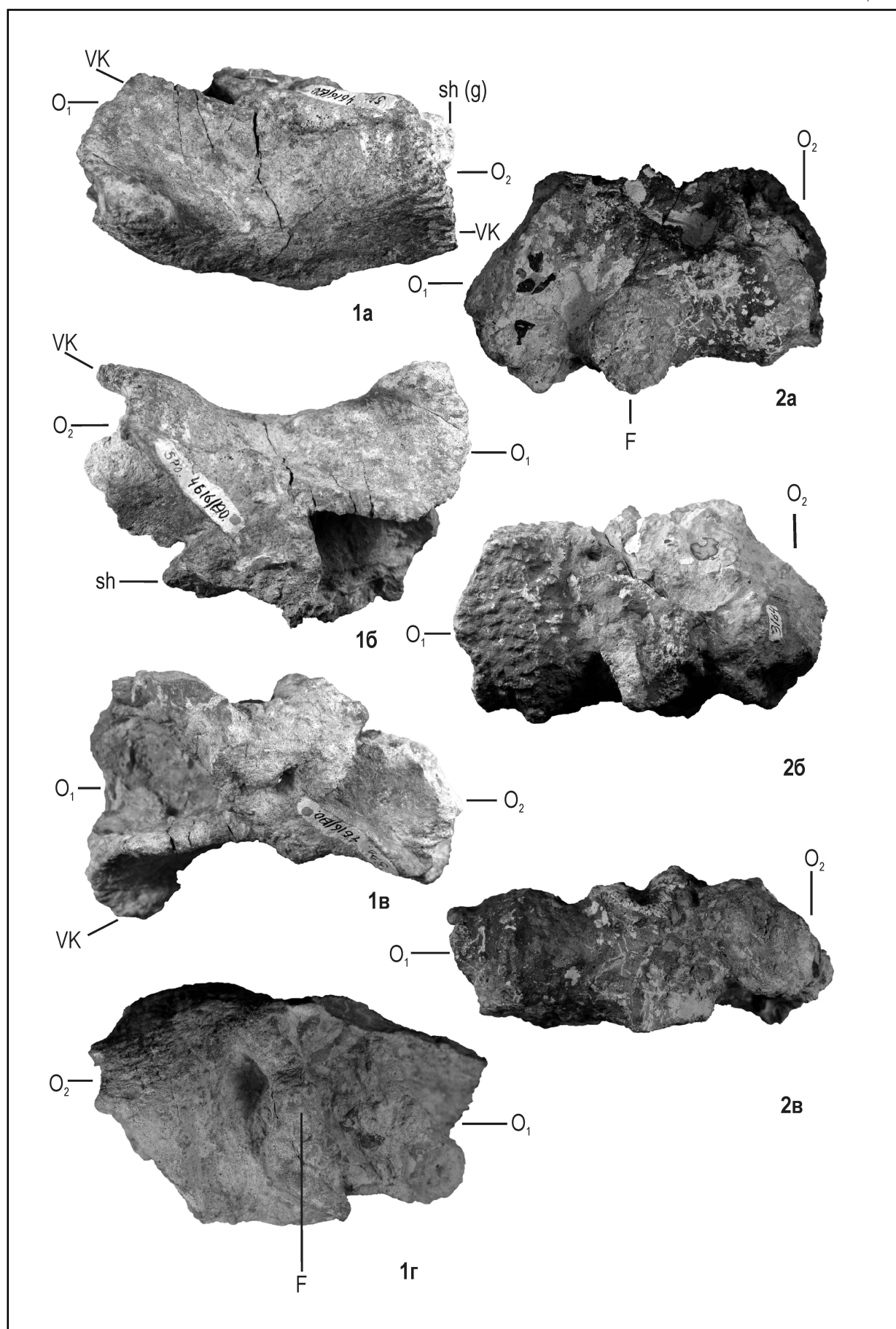


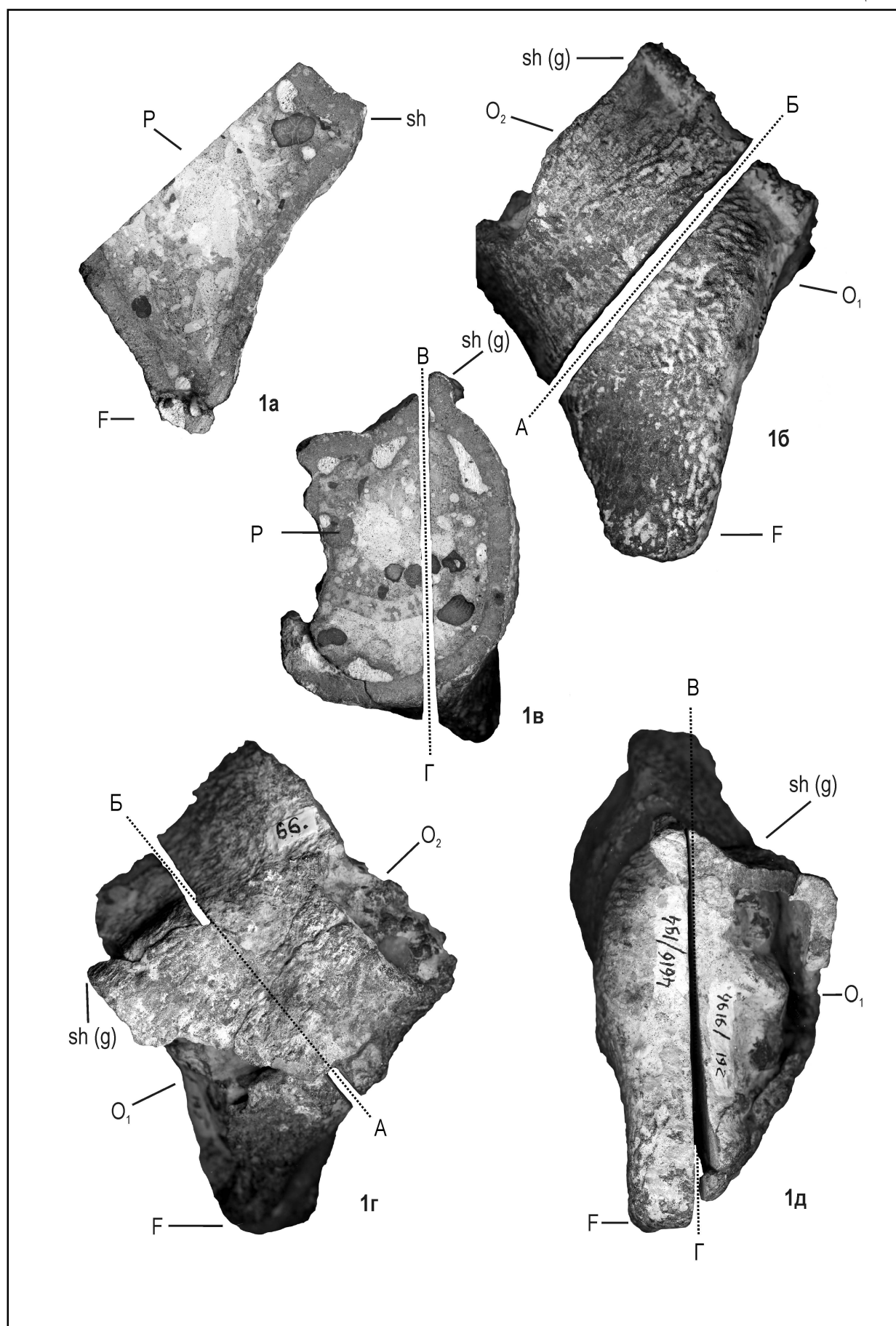
Фототаблица 11



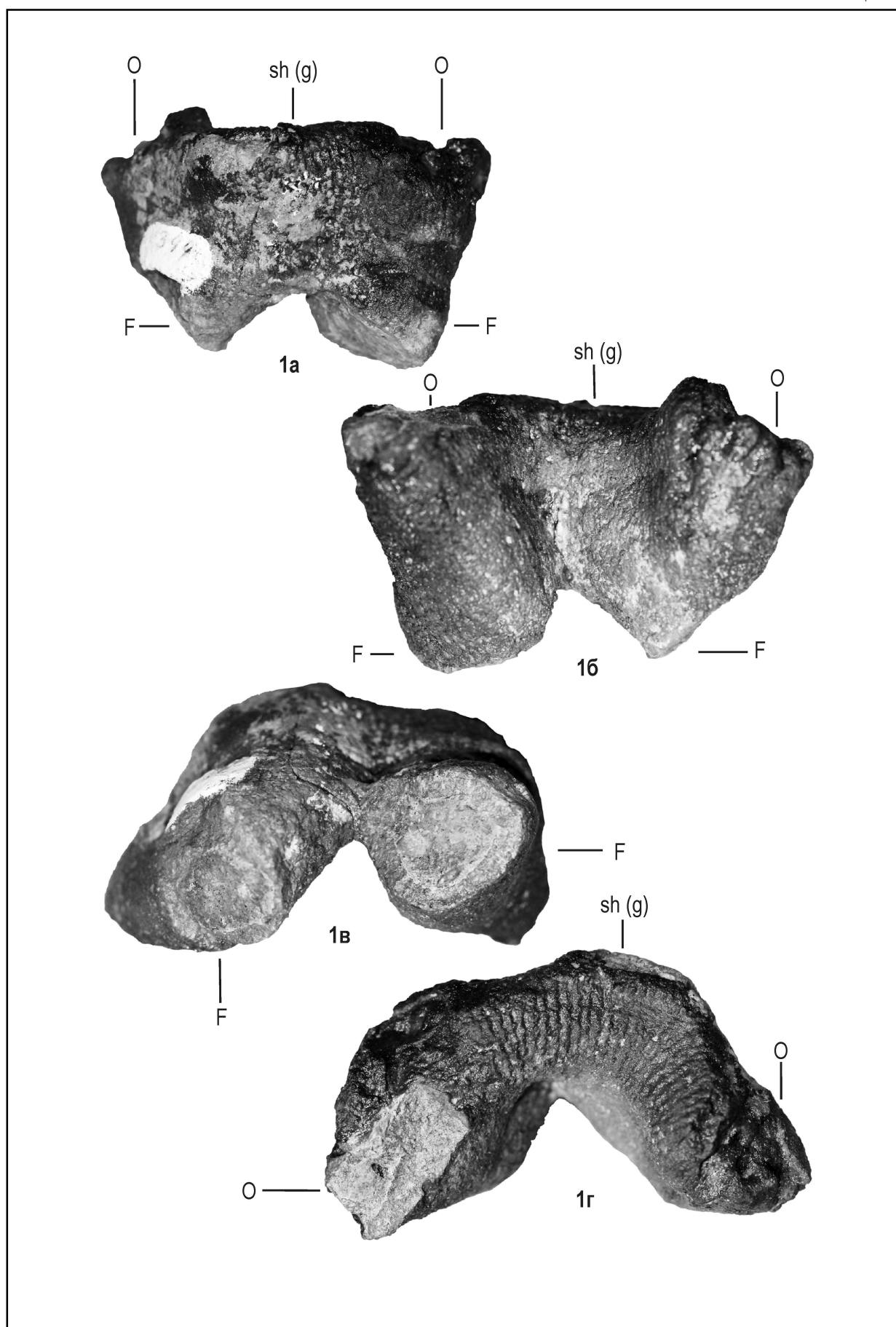


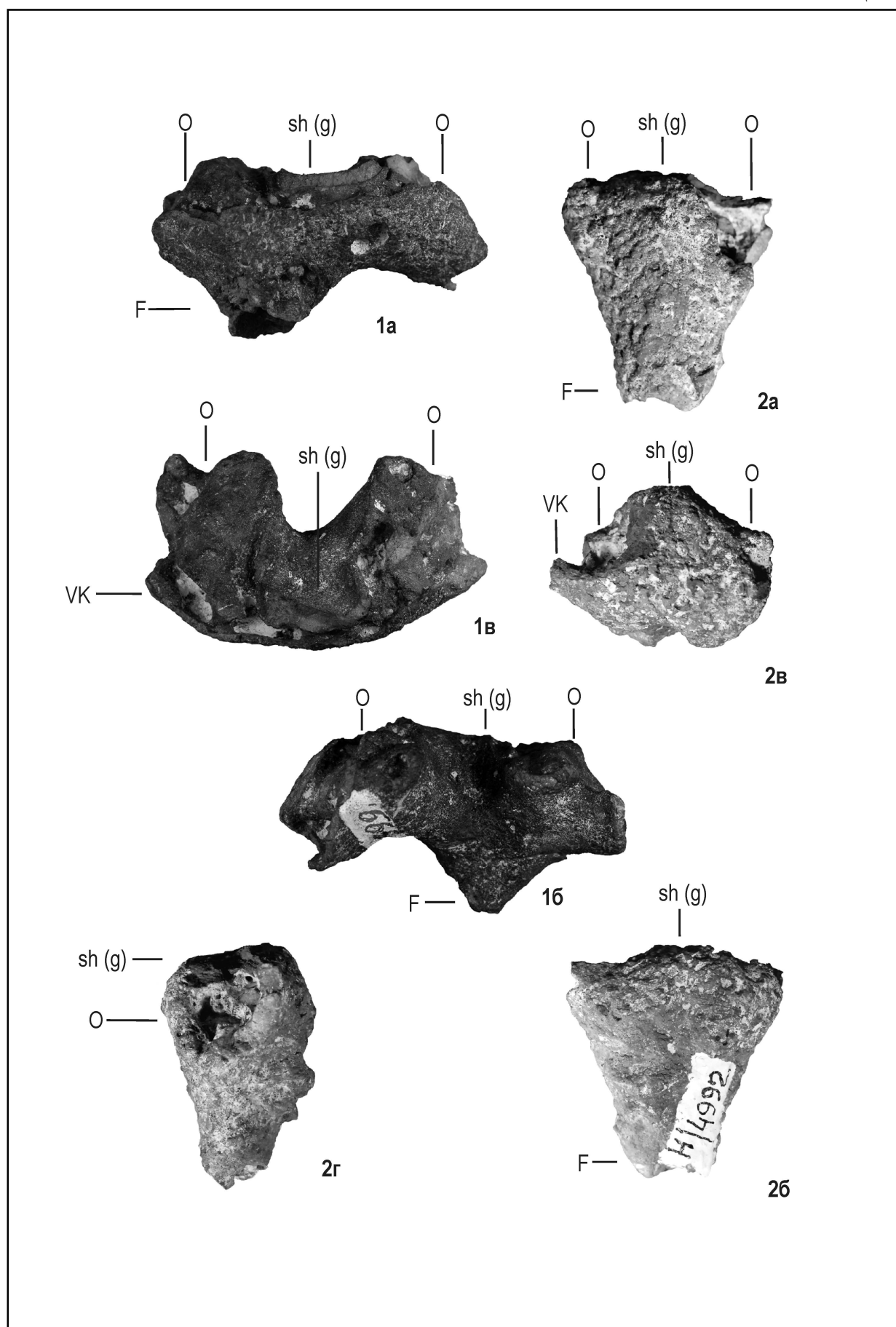
Фототаблица 13



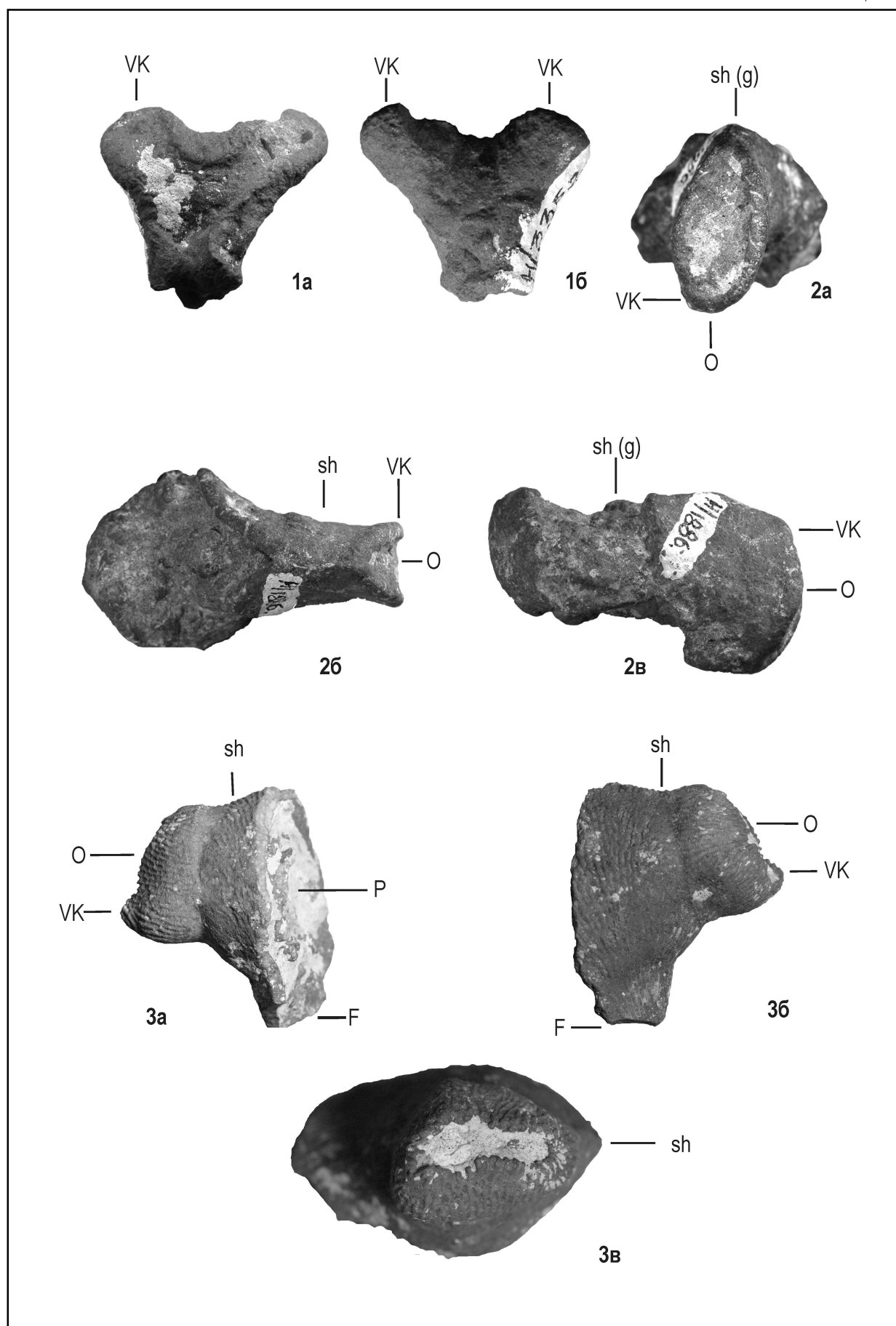


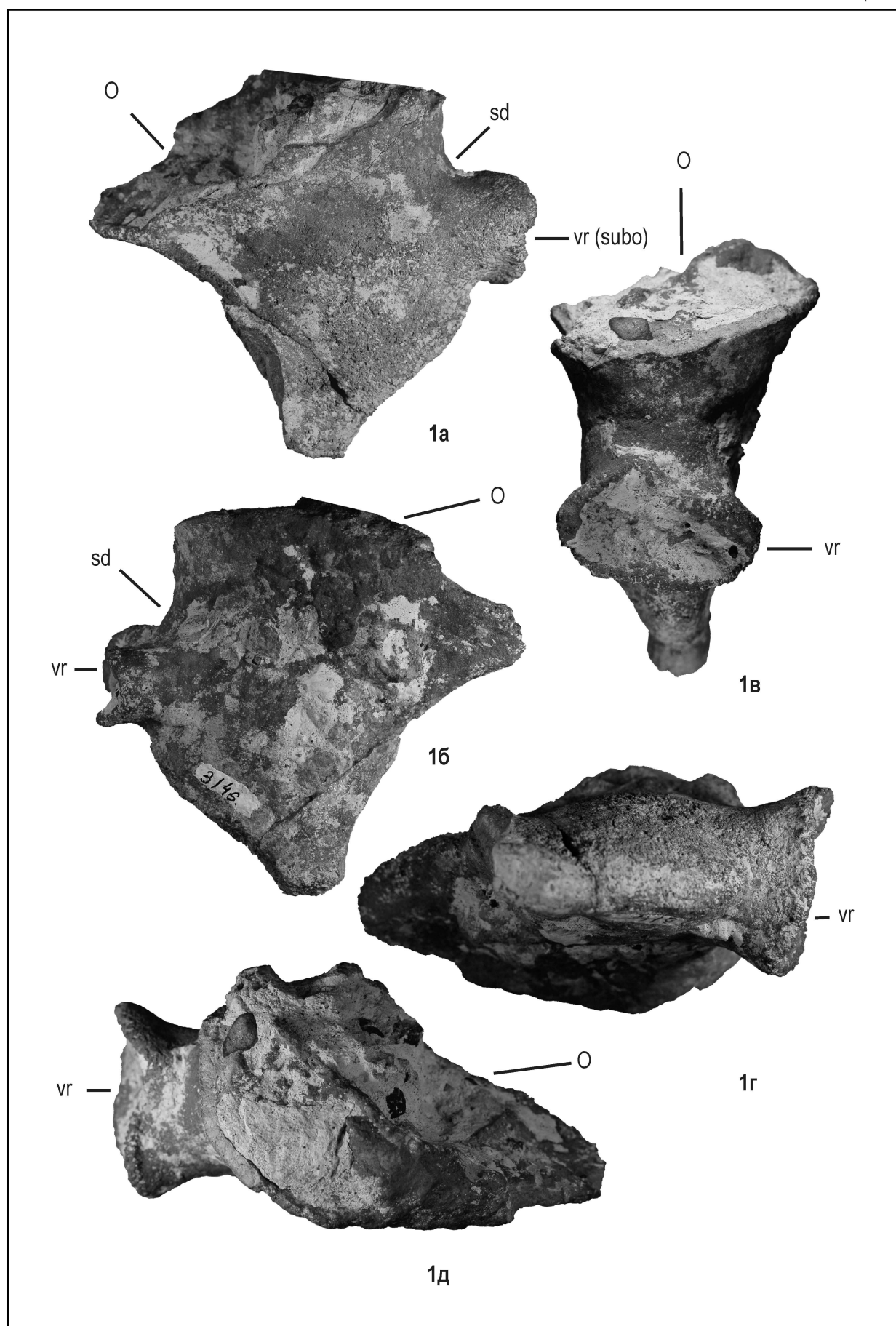
Фототаблица 15



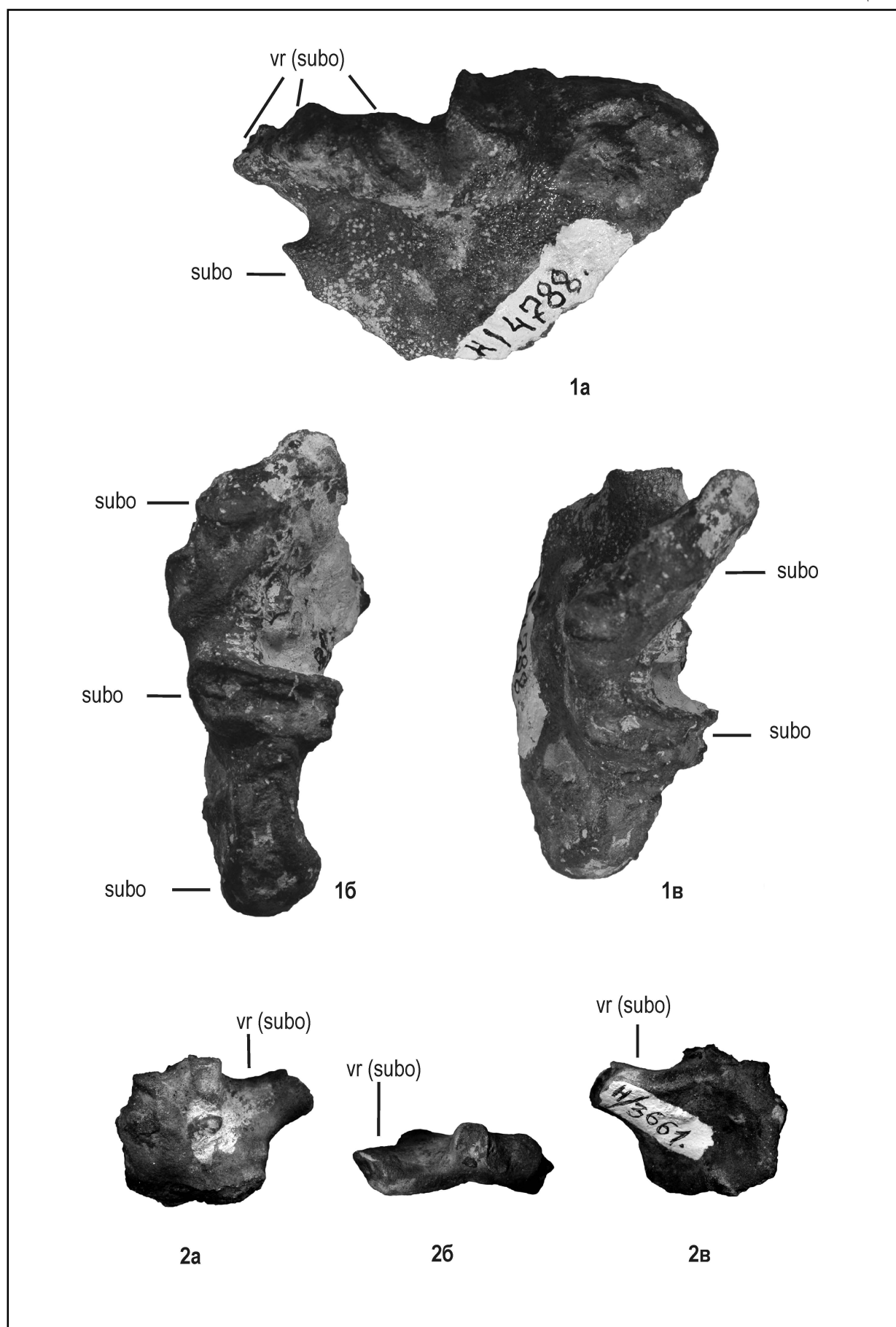


Фототаблица 17

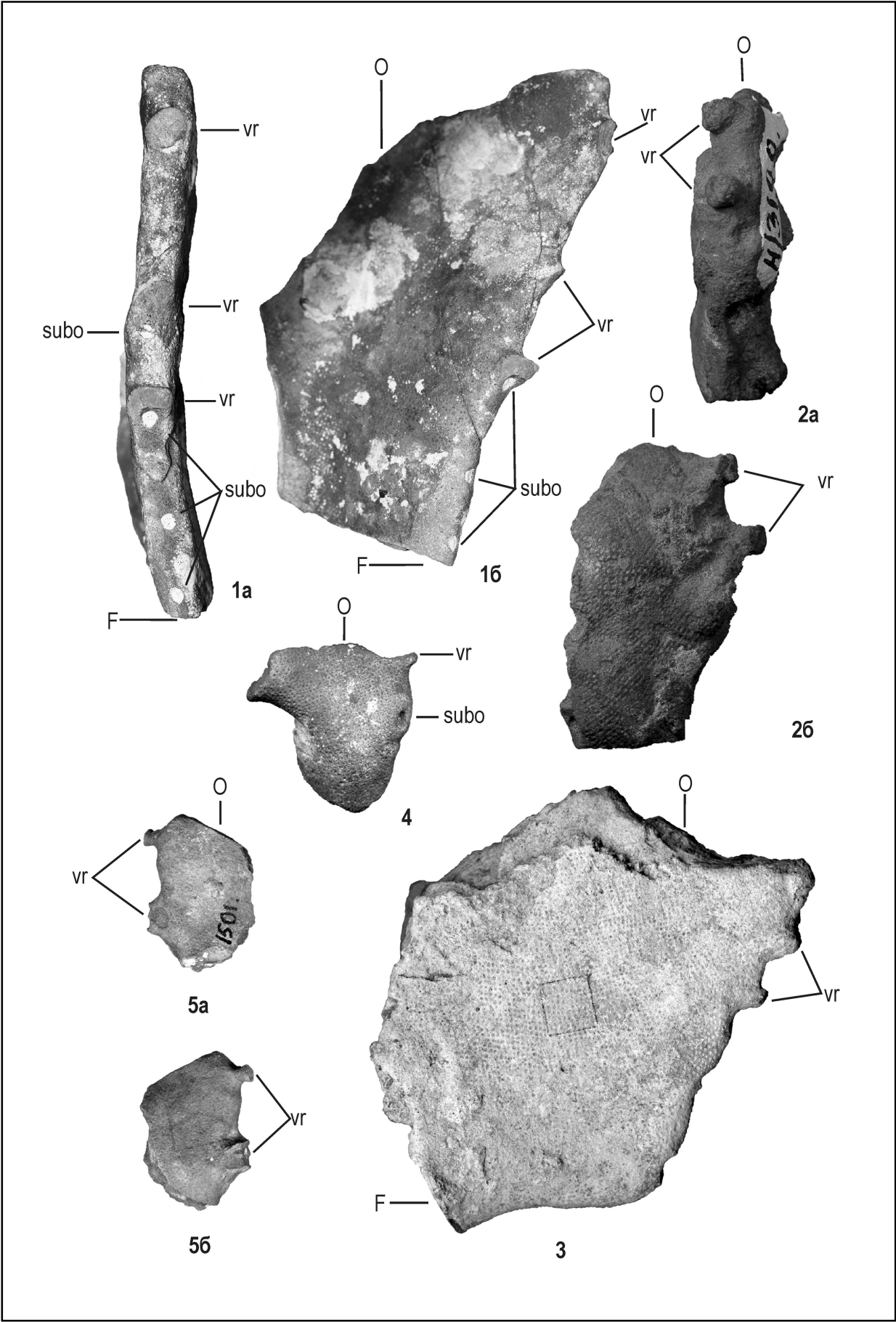




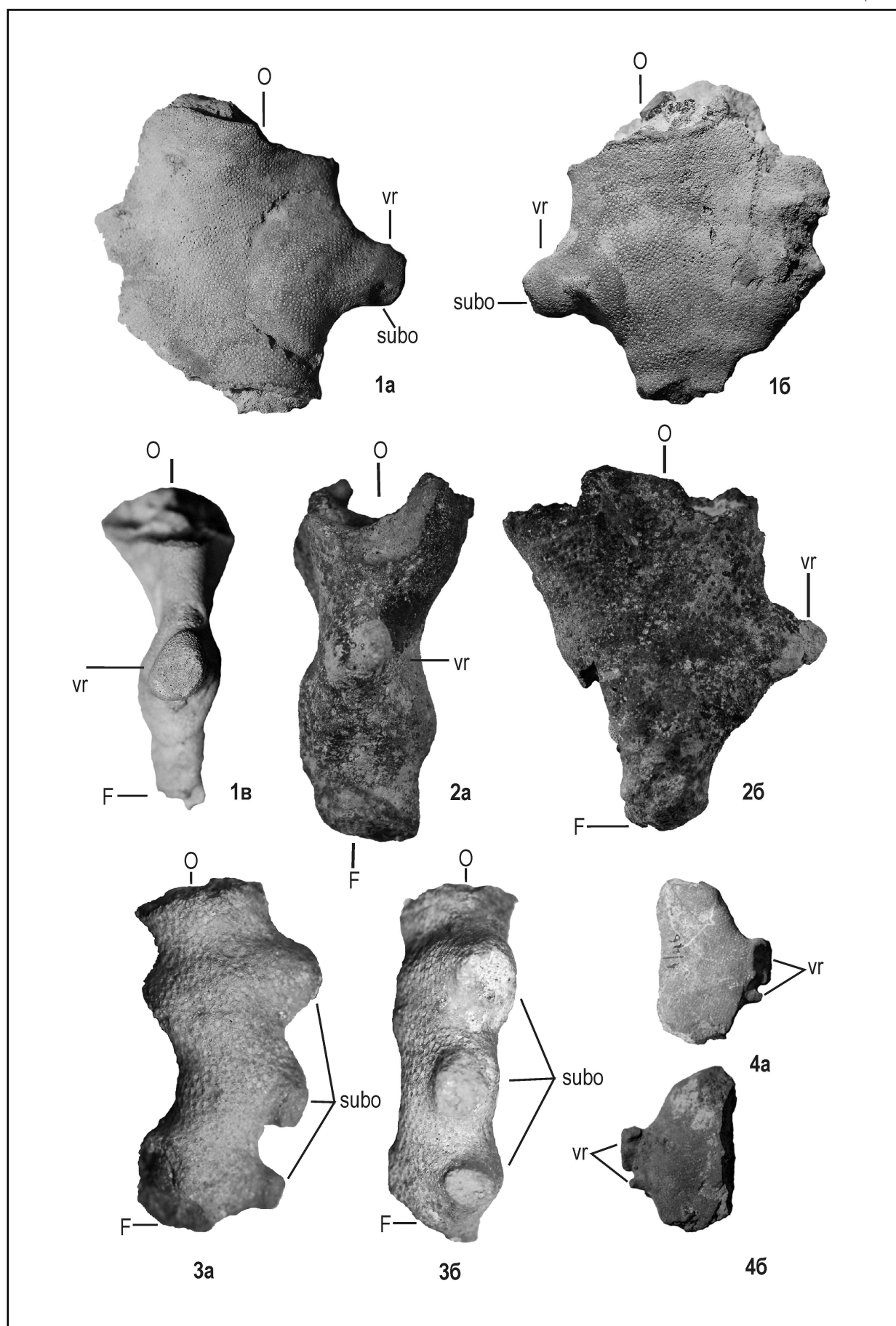
Фототаблица 19

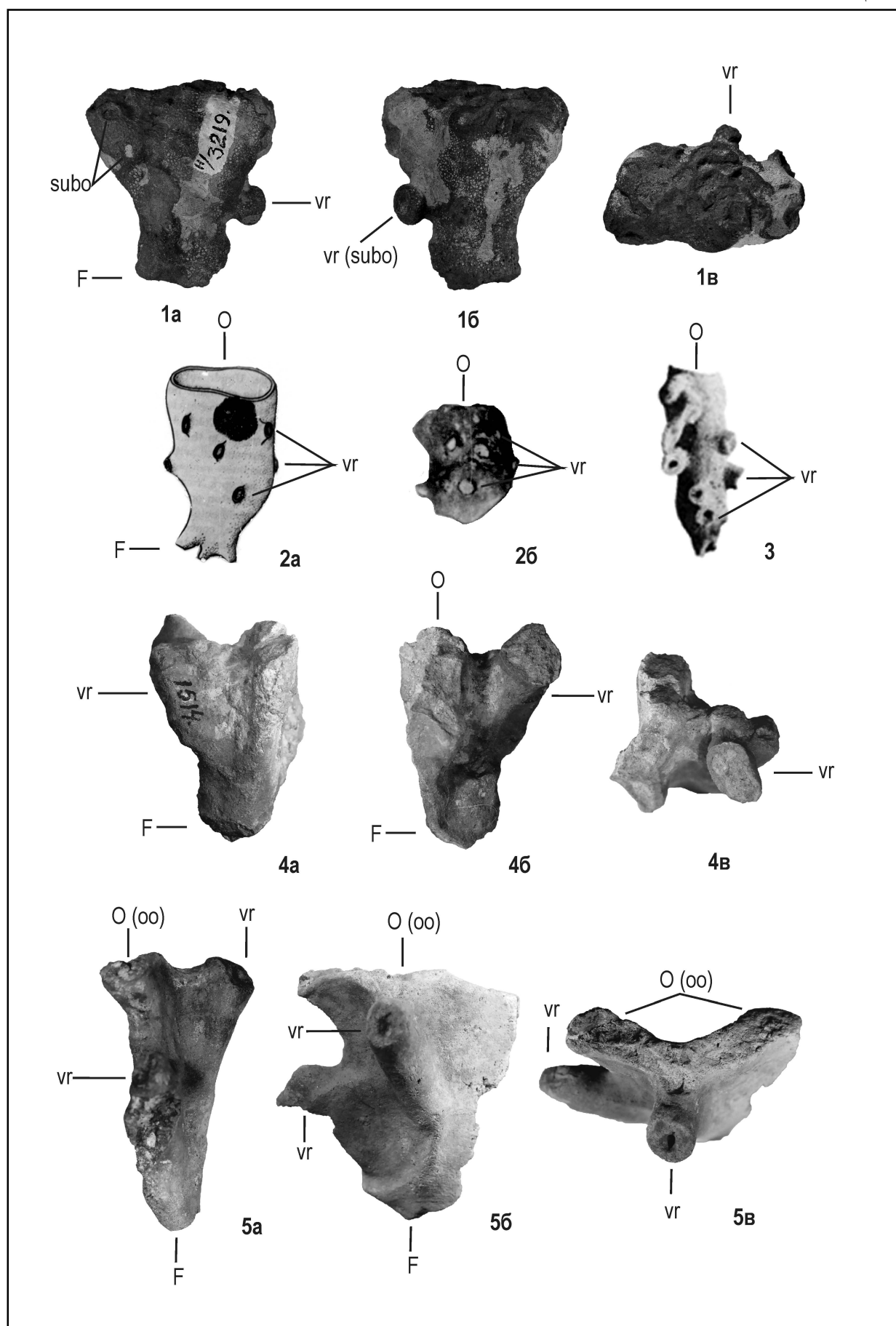


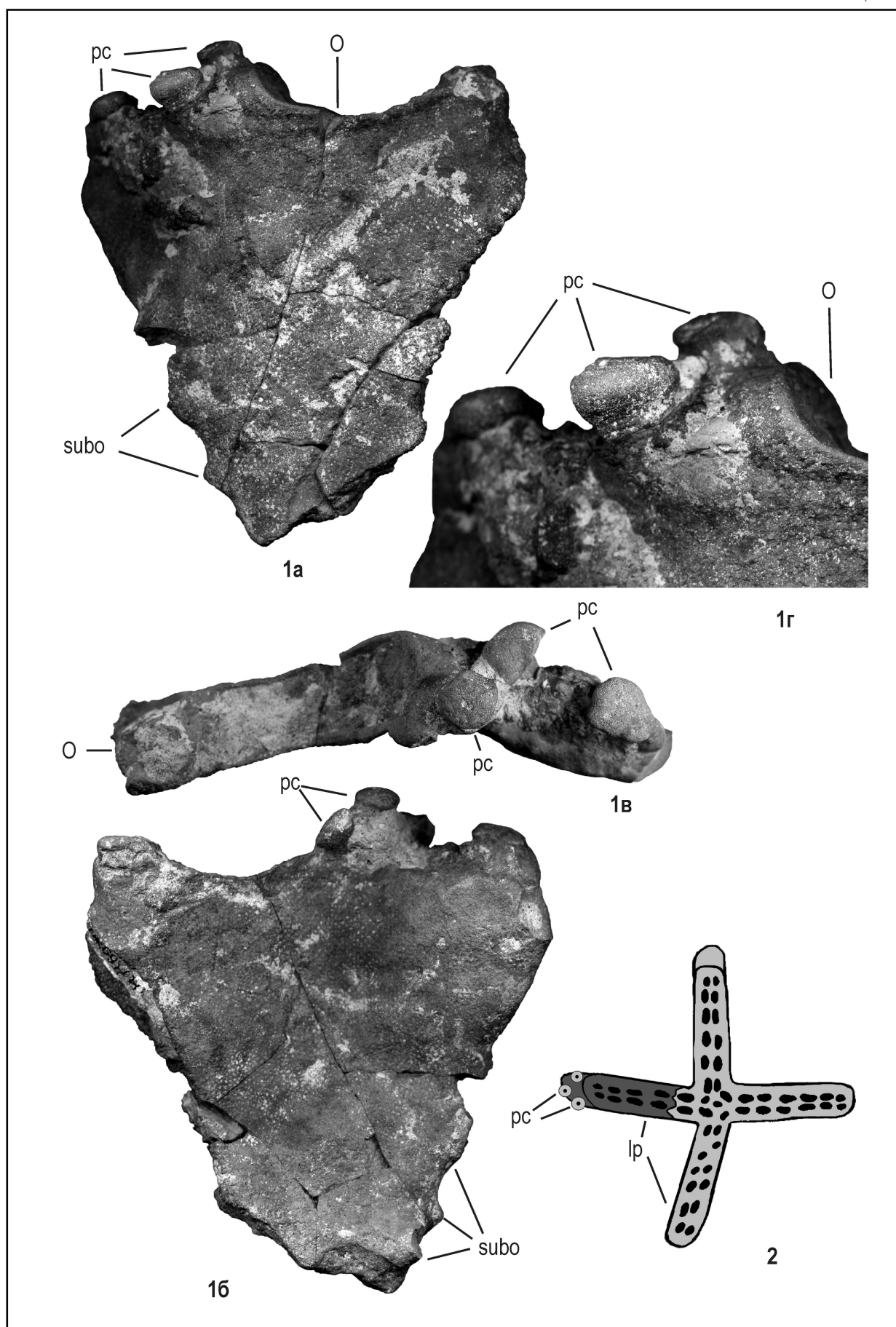
Фототаблица 20

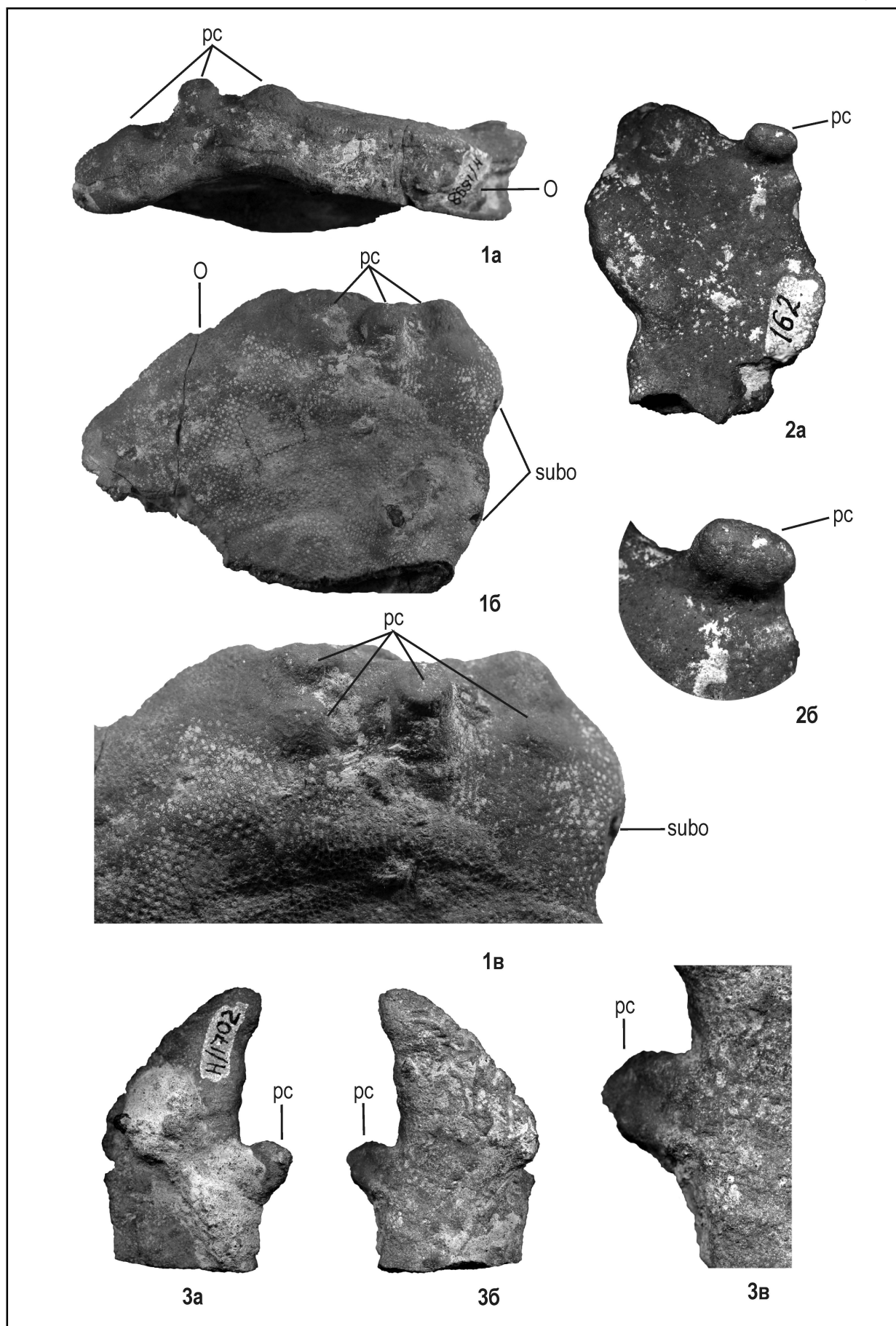


Фототаблица 21

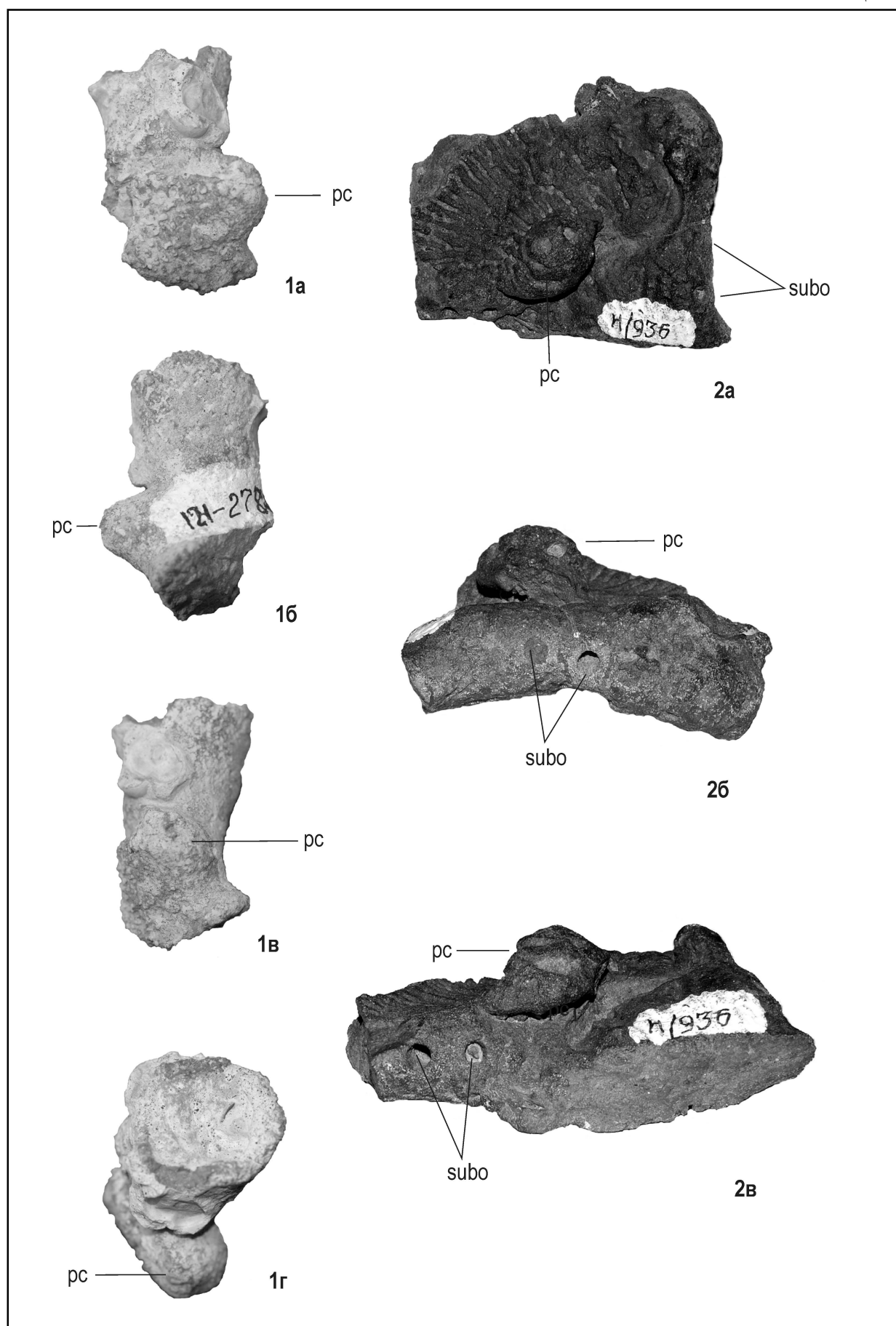


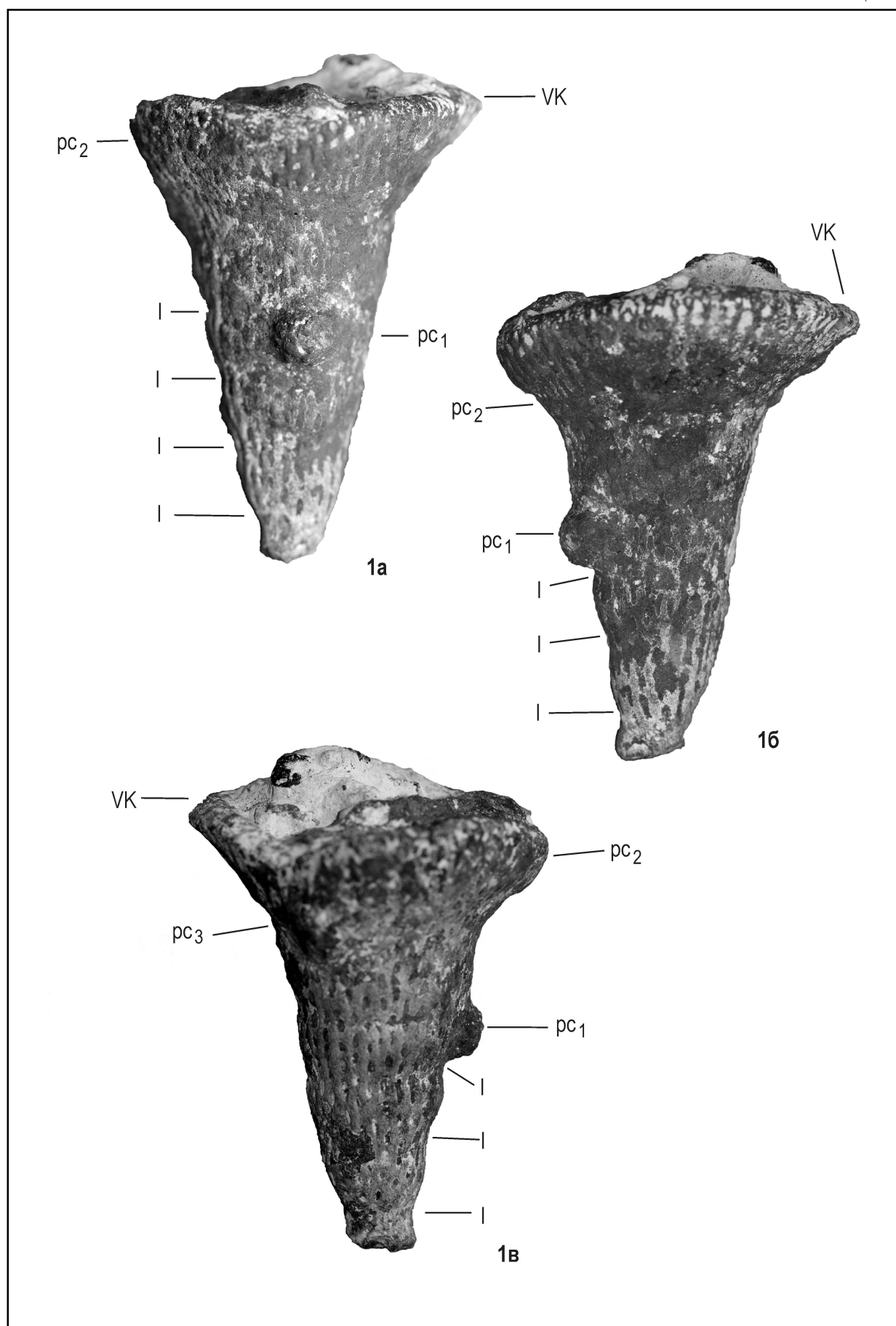




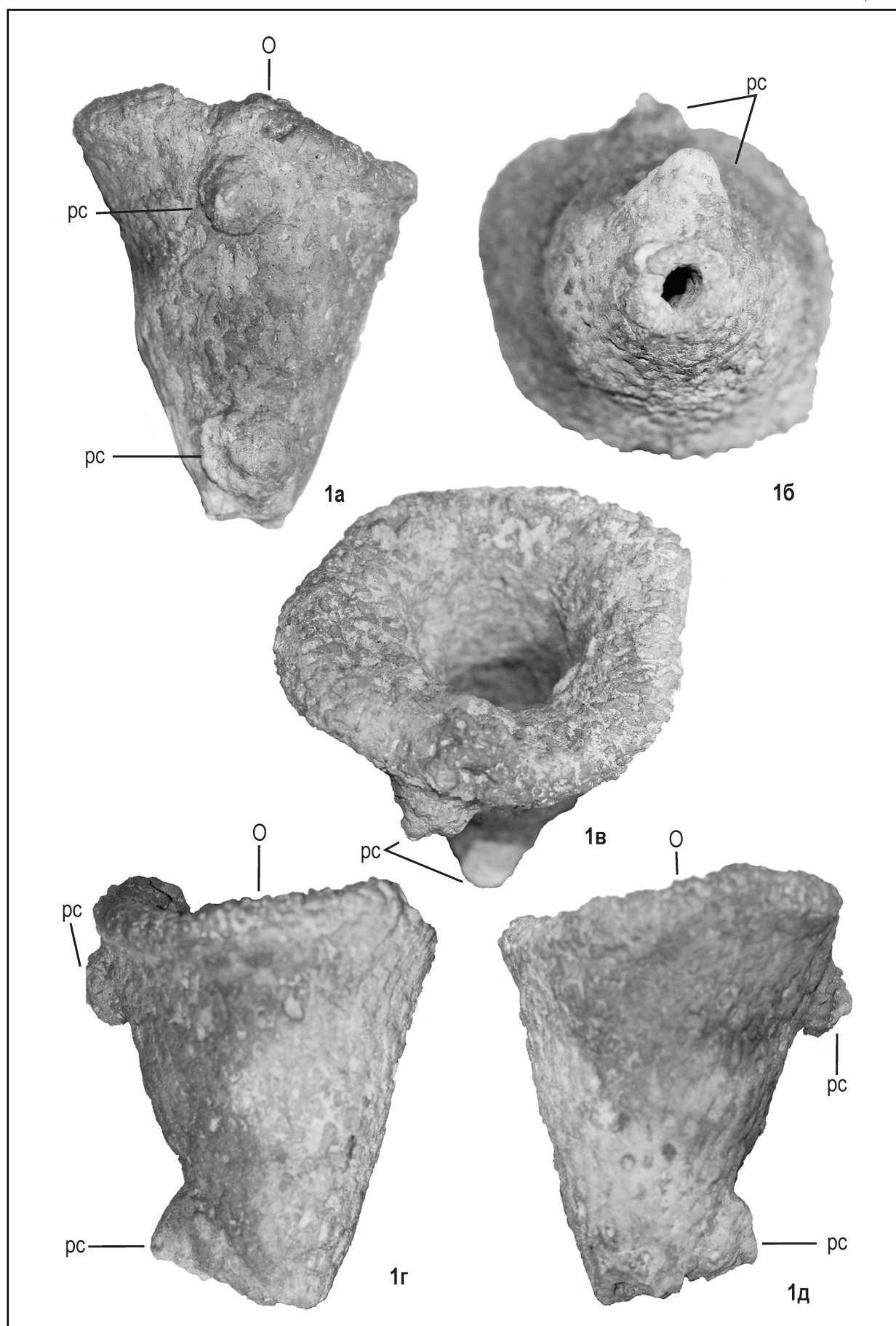


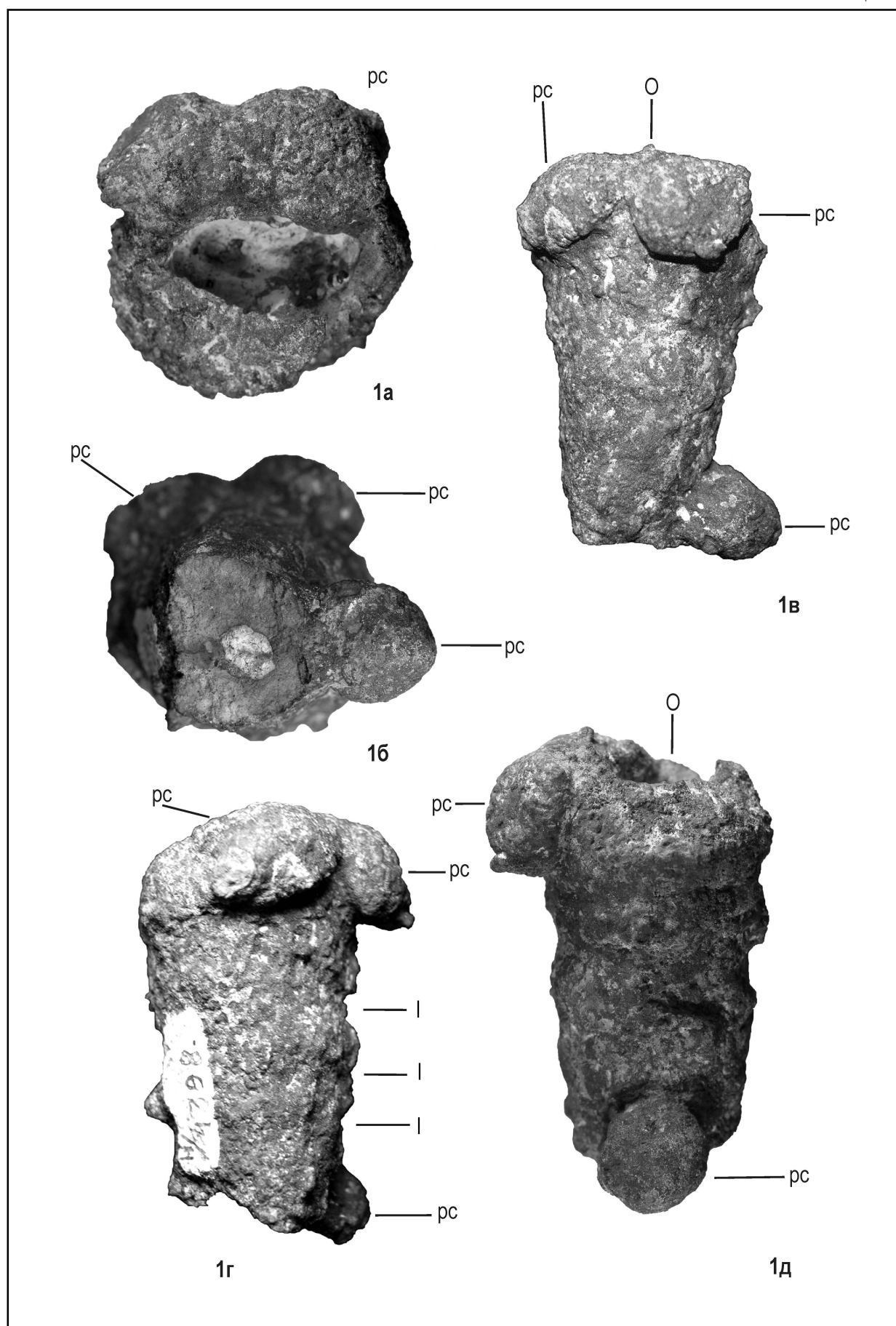
Фототаблица 25



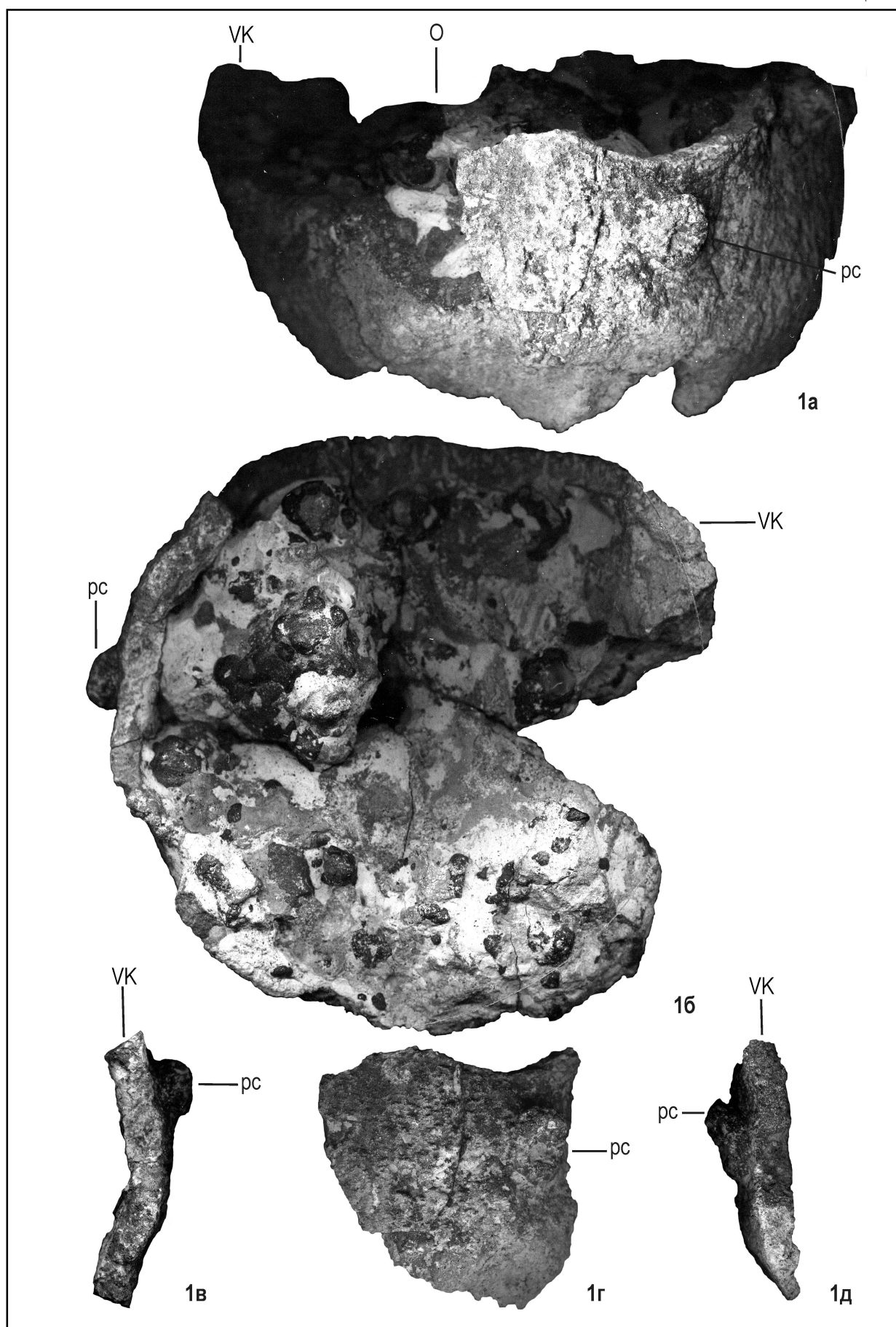


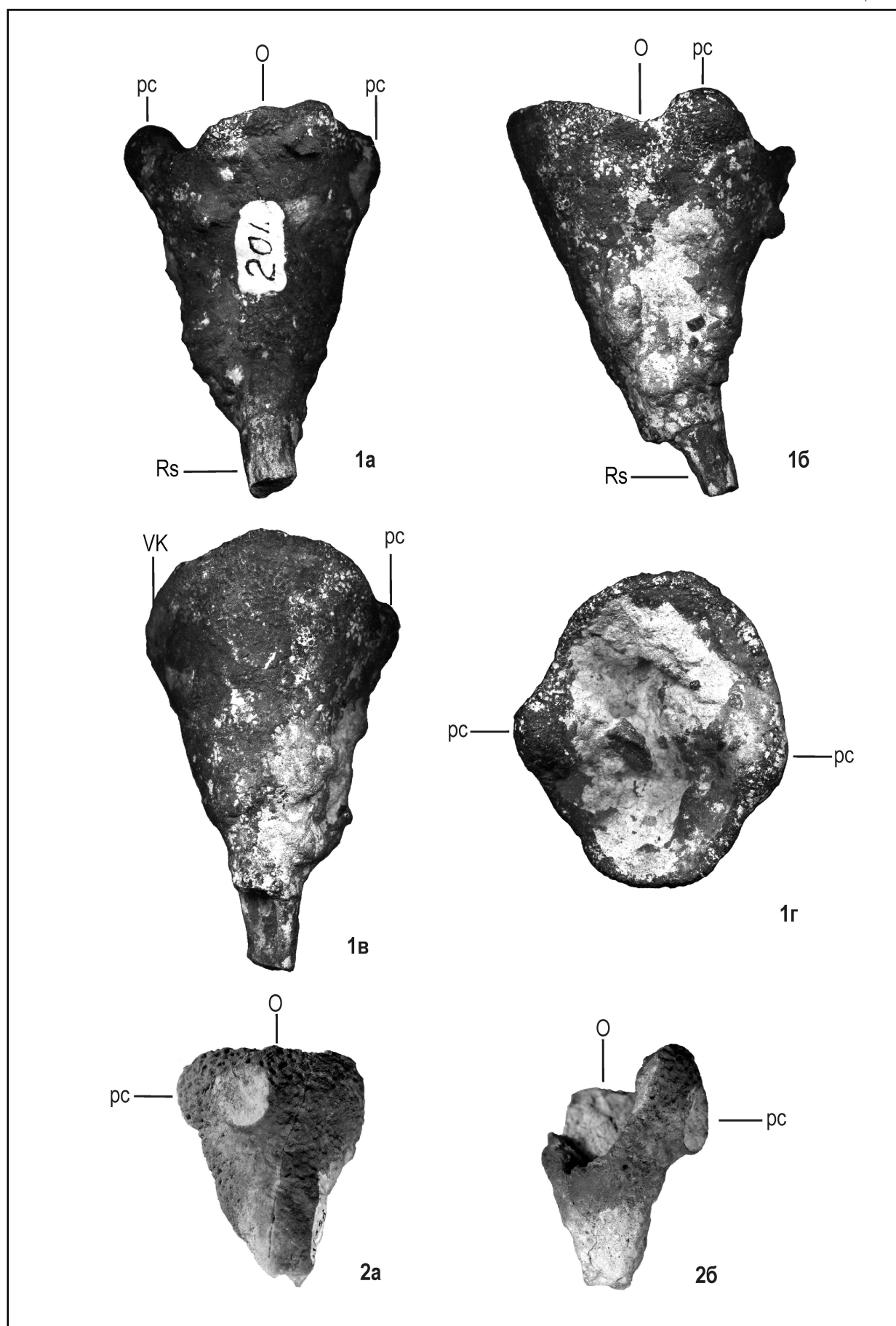
Фототаблица 27



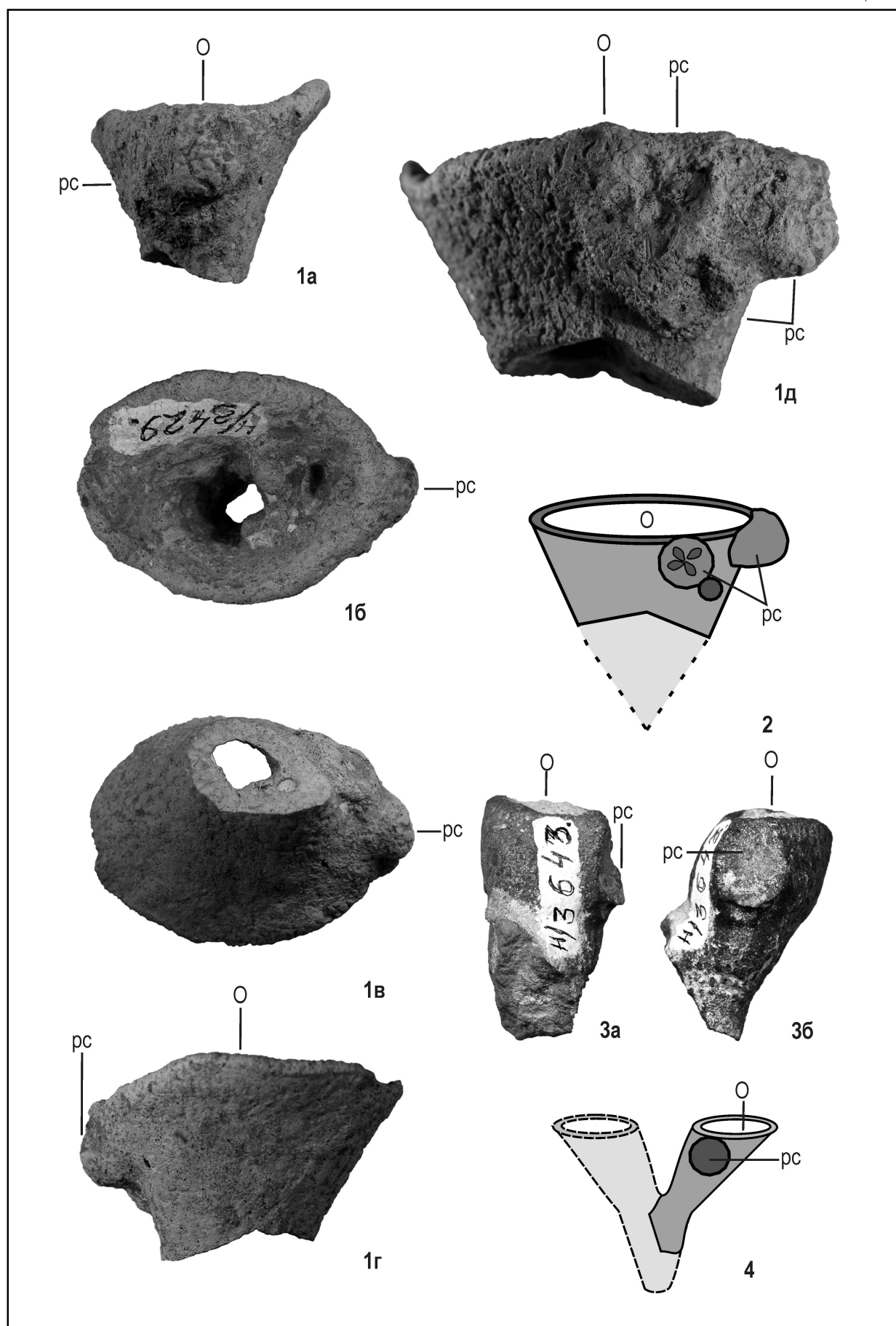


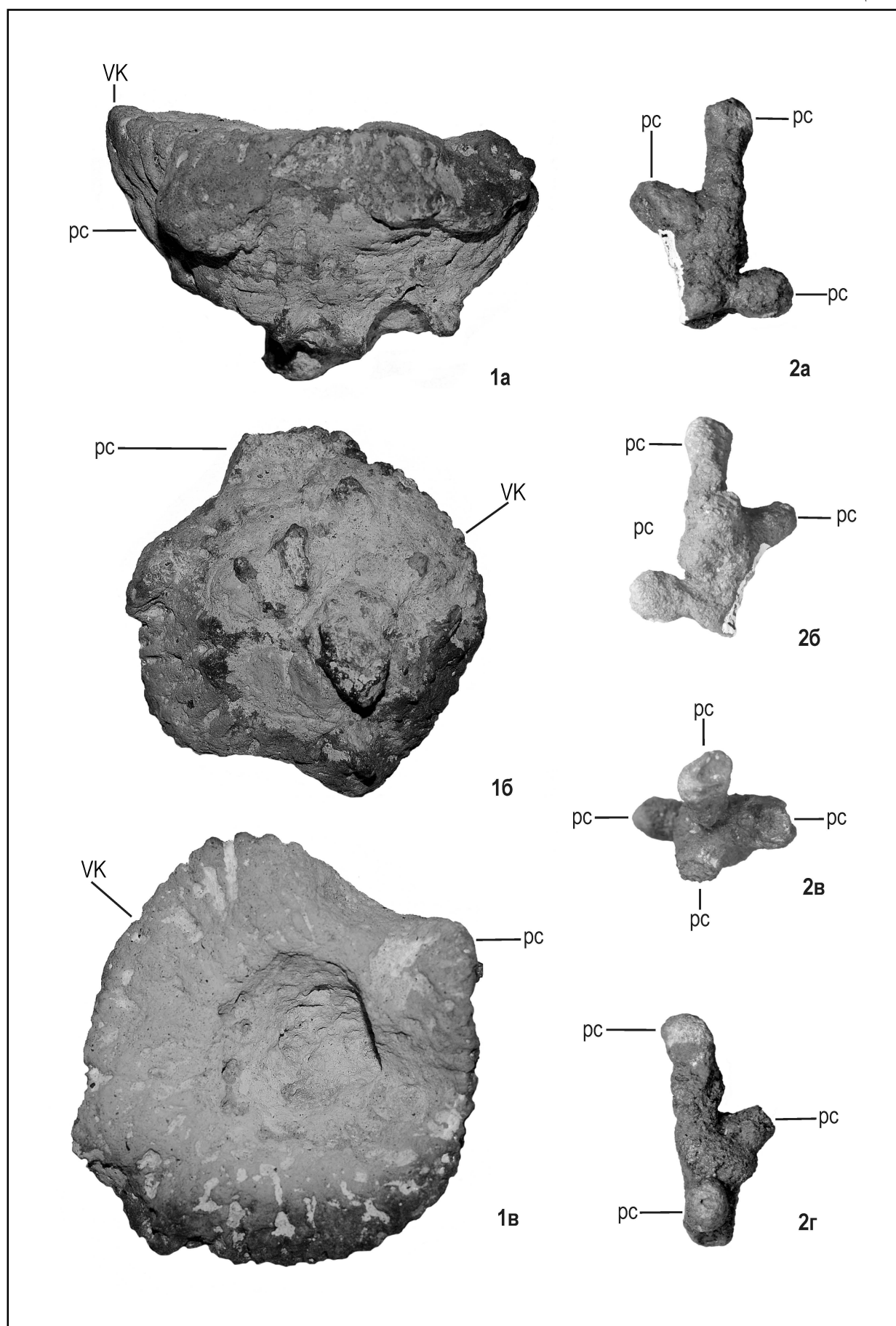
Фототаблица 29



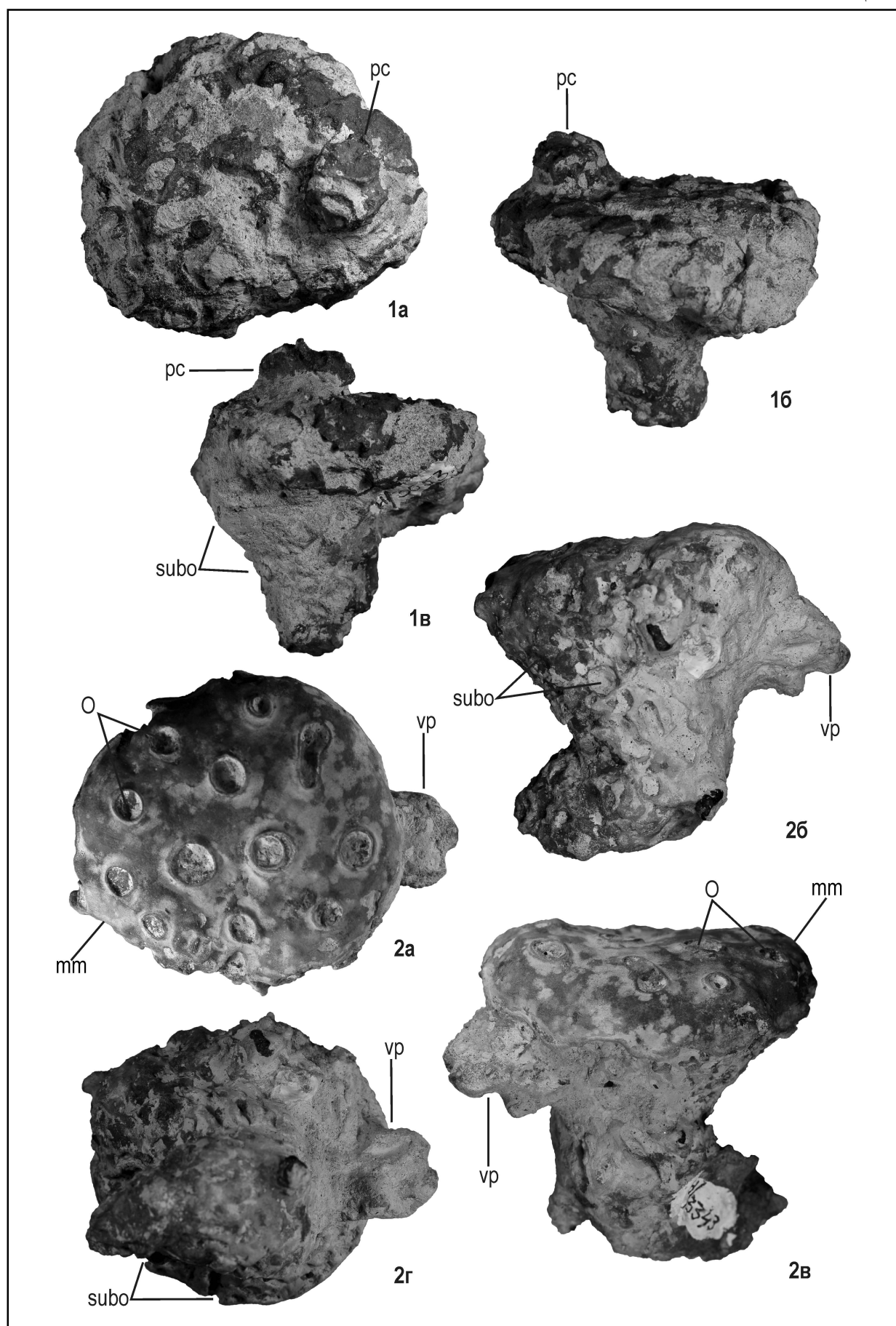


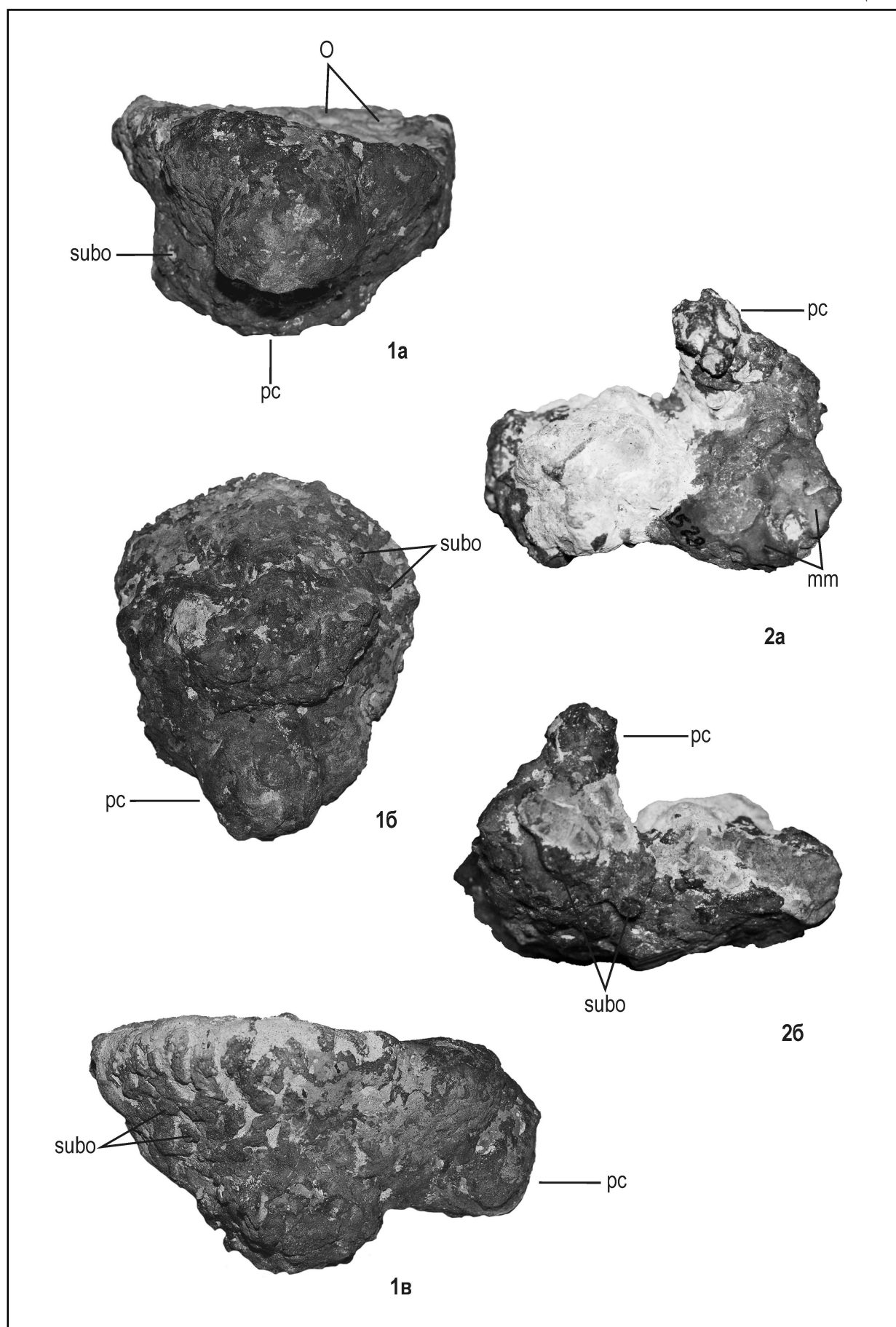
Фототаблица 31

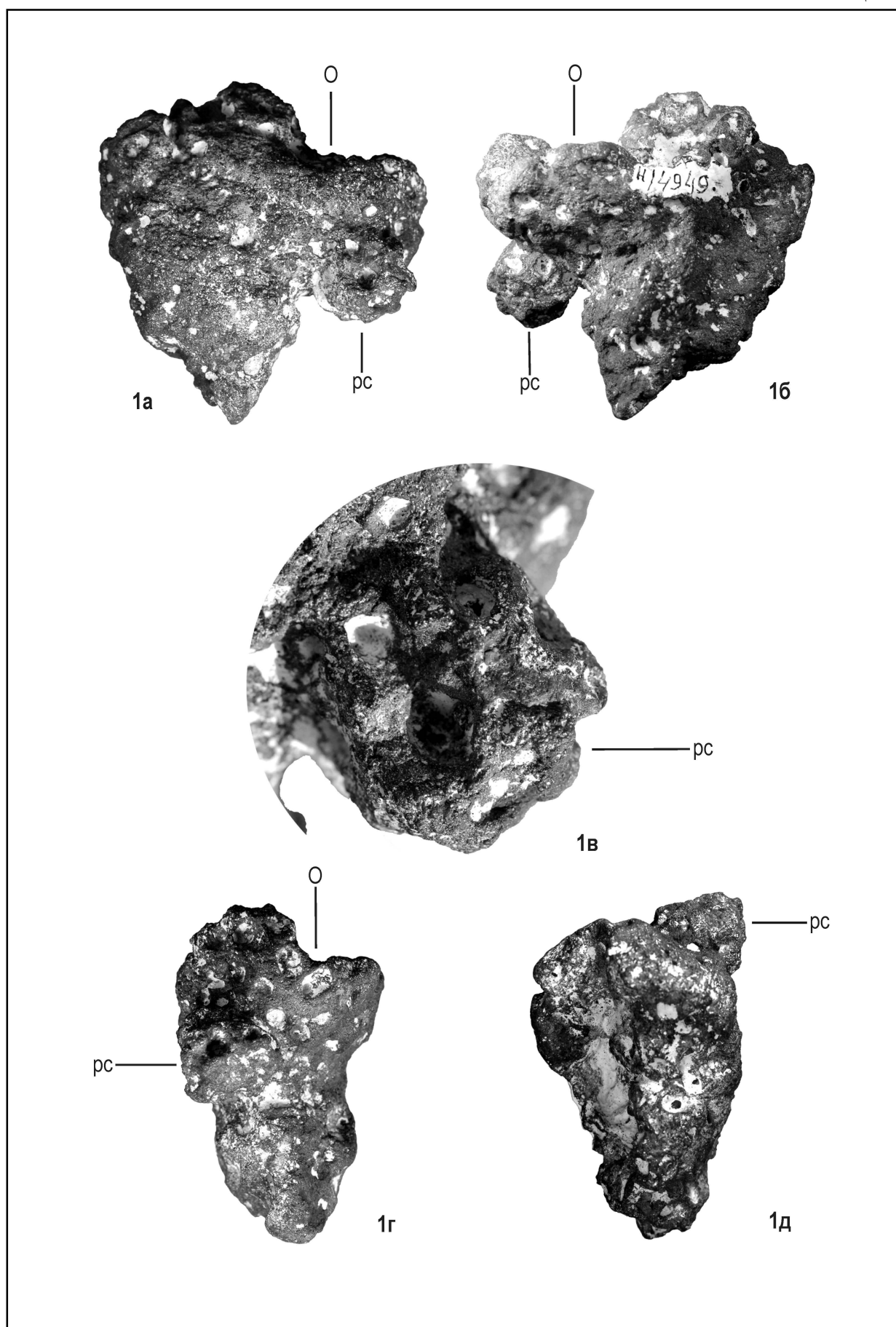


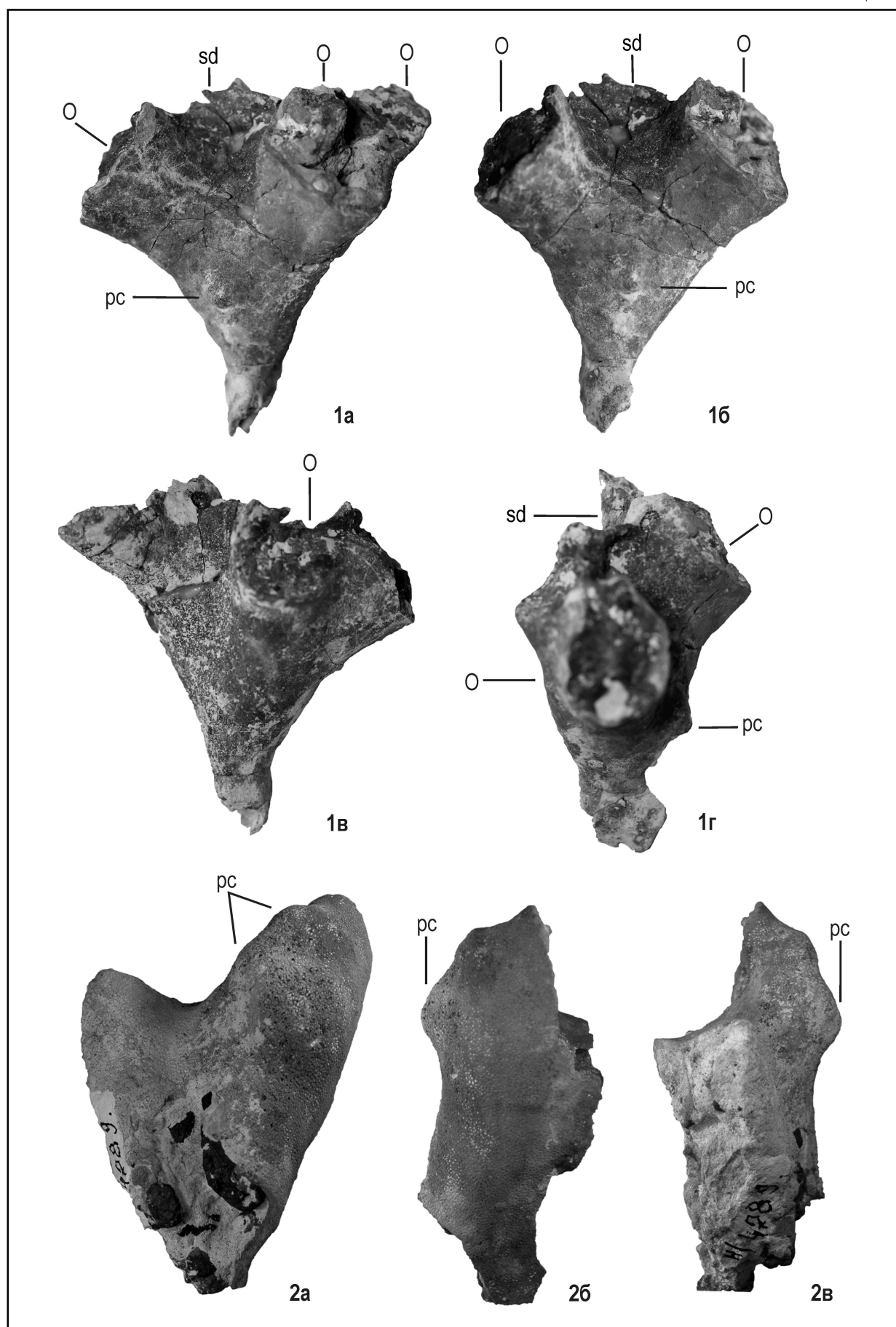


Фототаблица 33

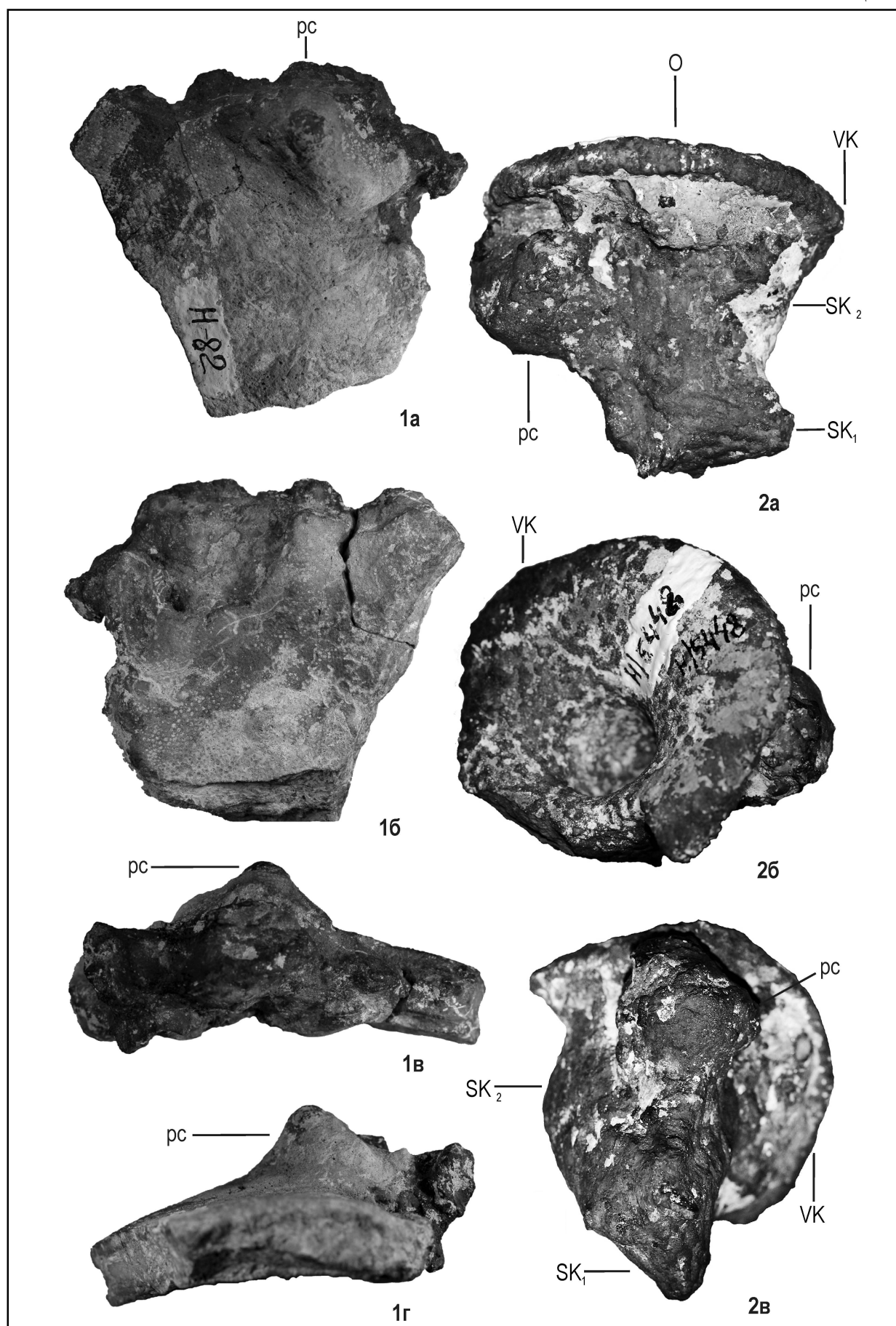


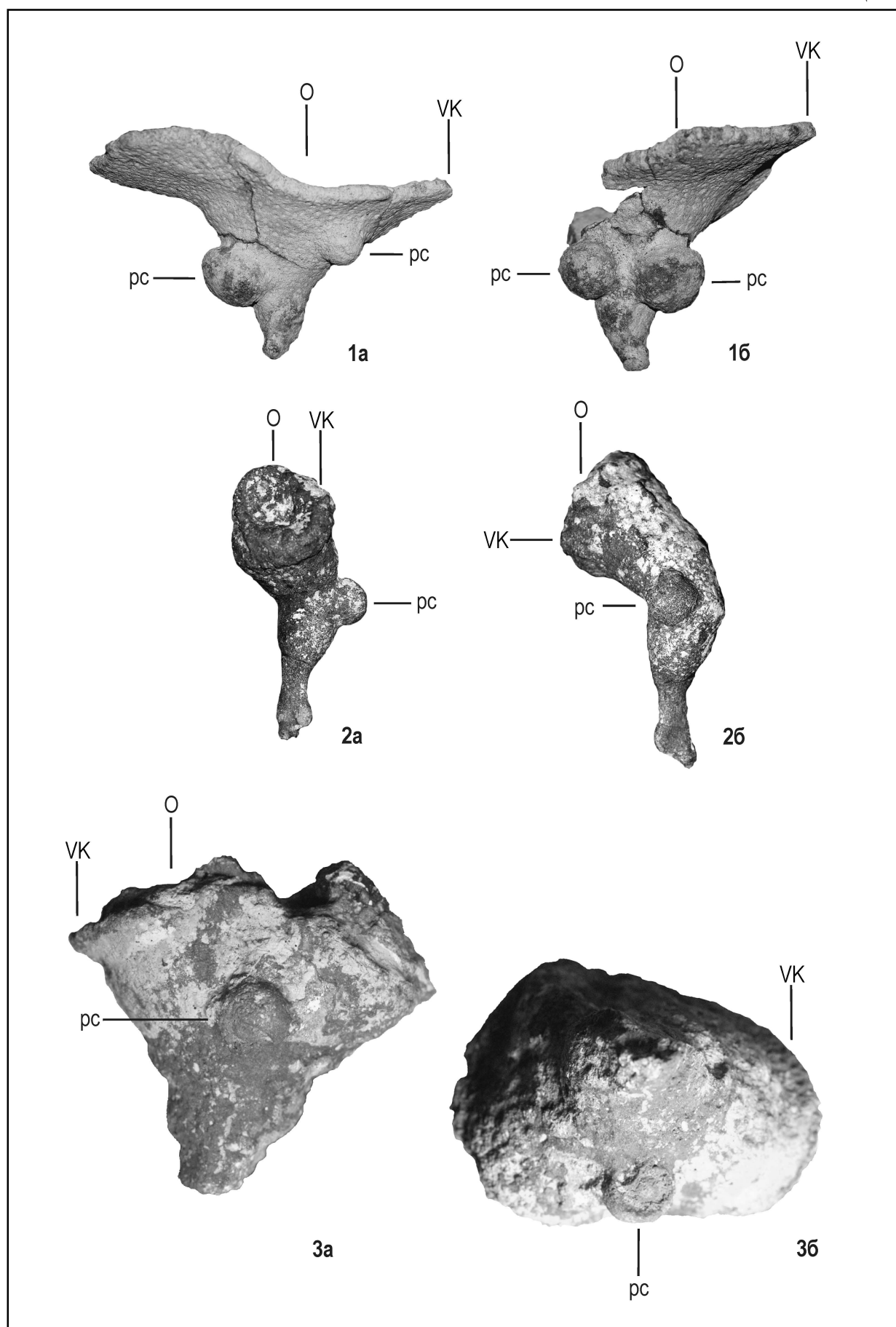


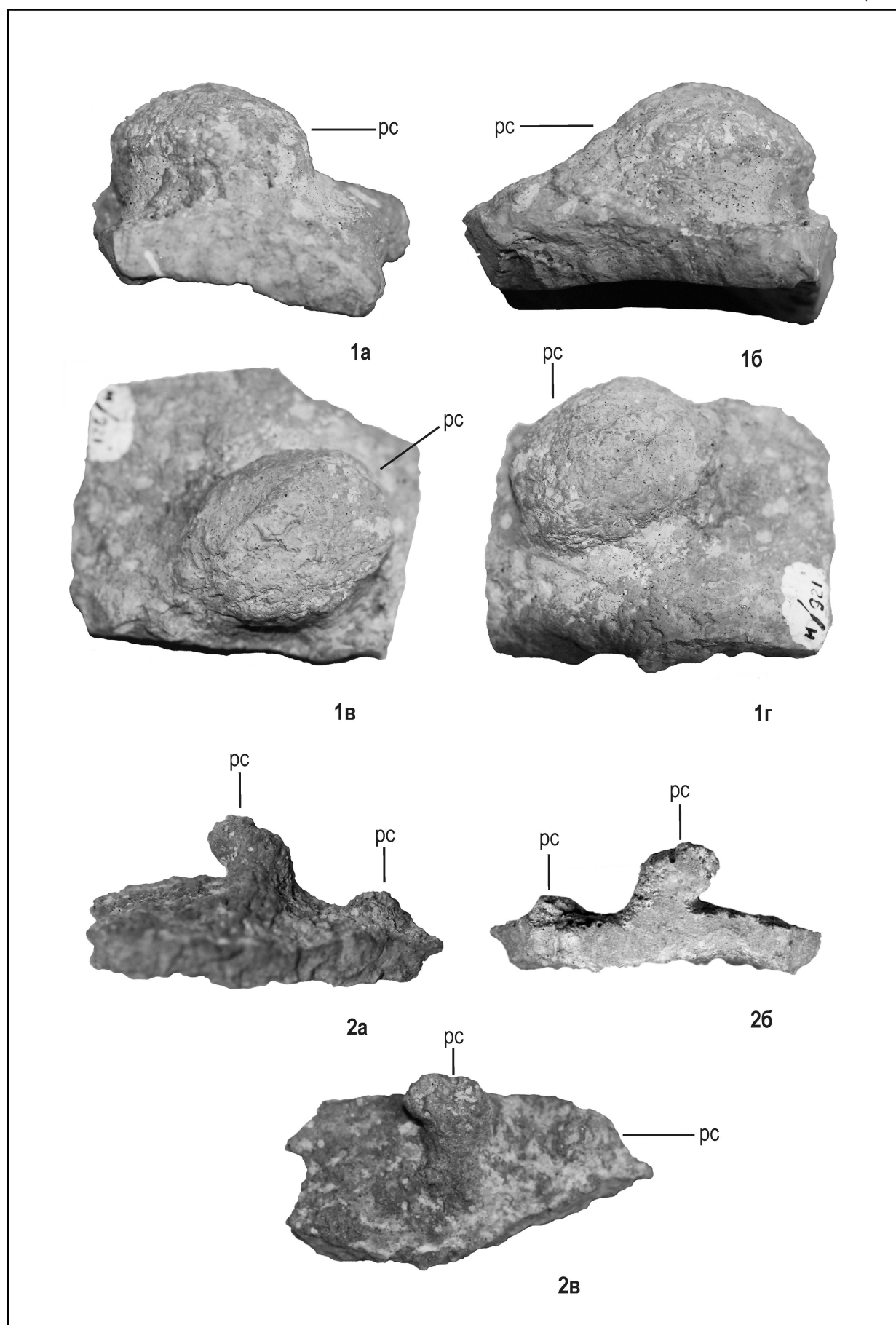


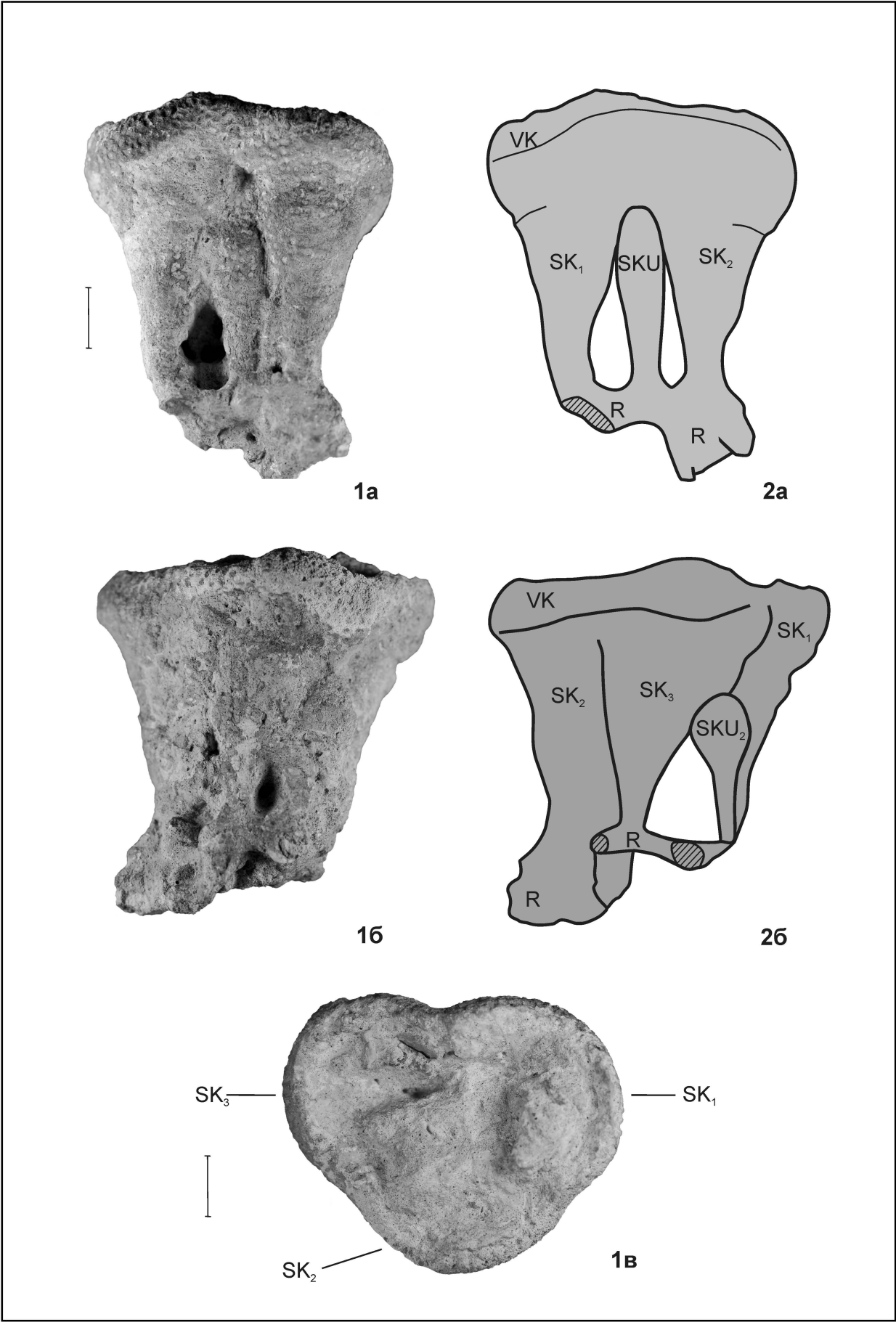


Фототаблица 37

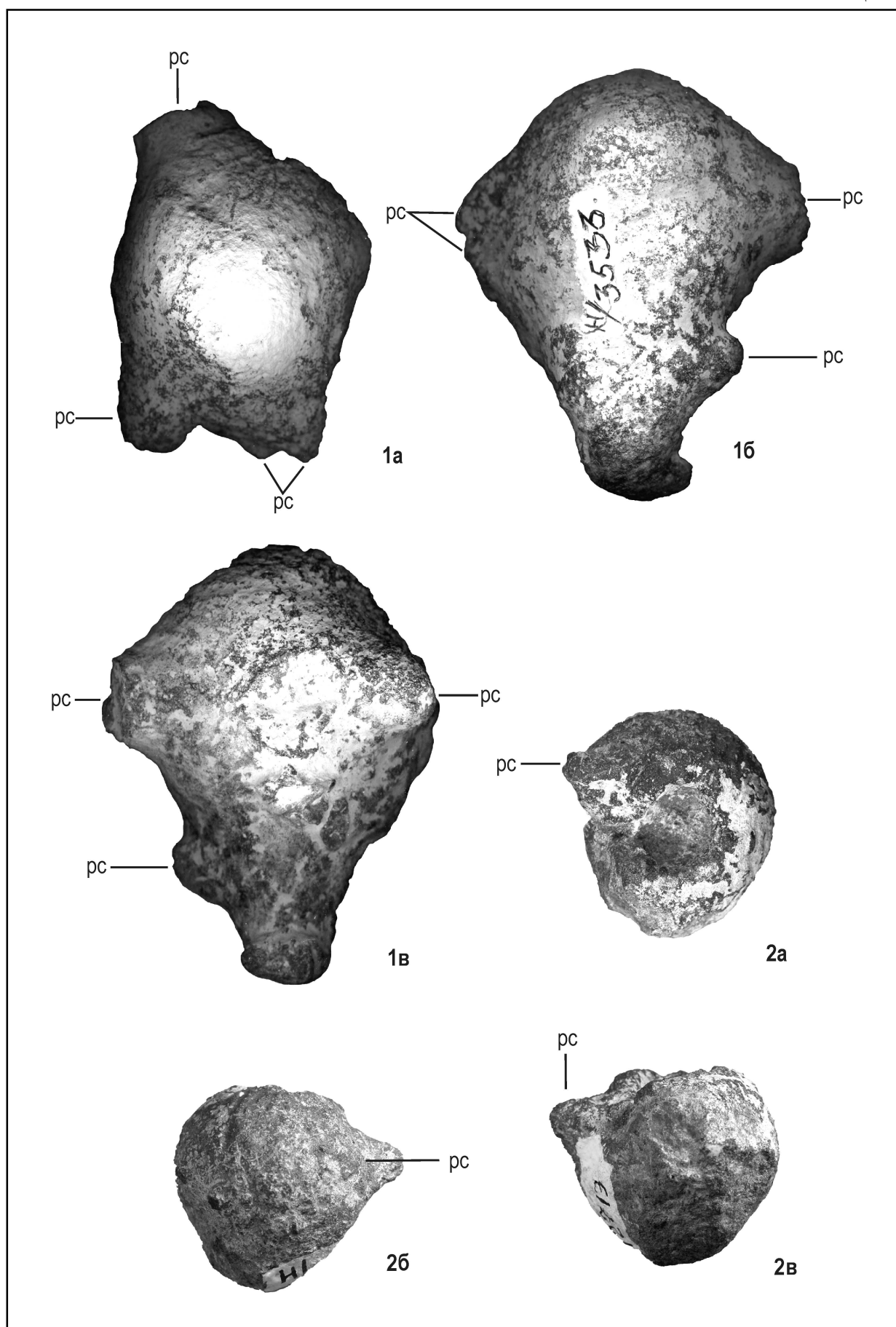


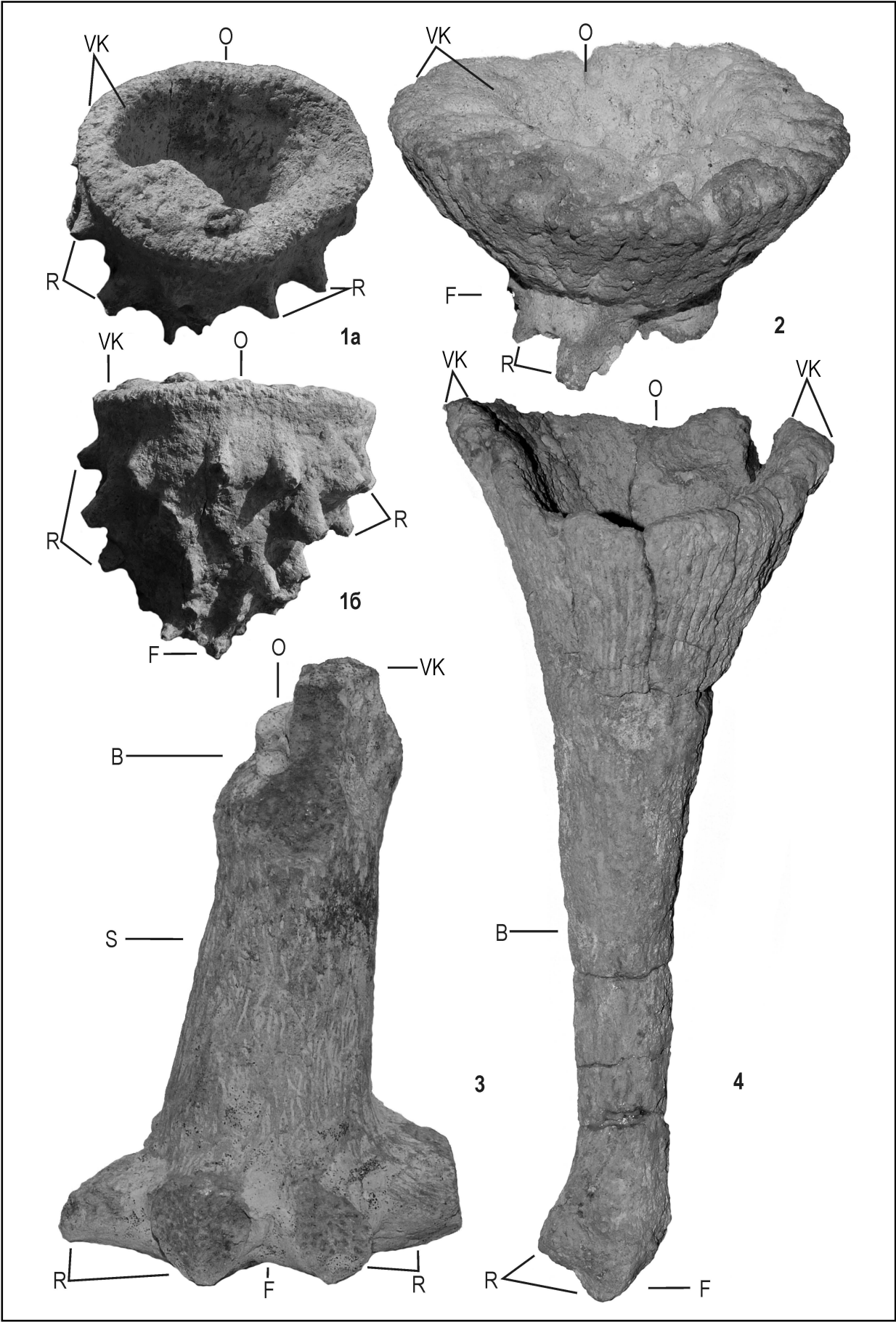




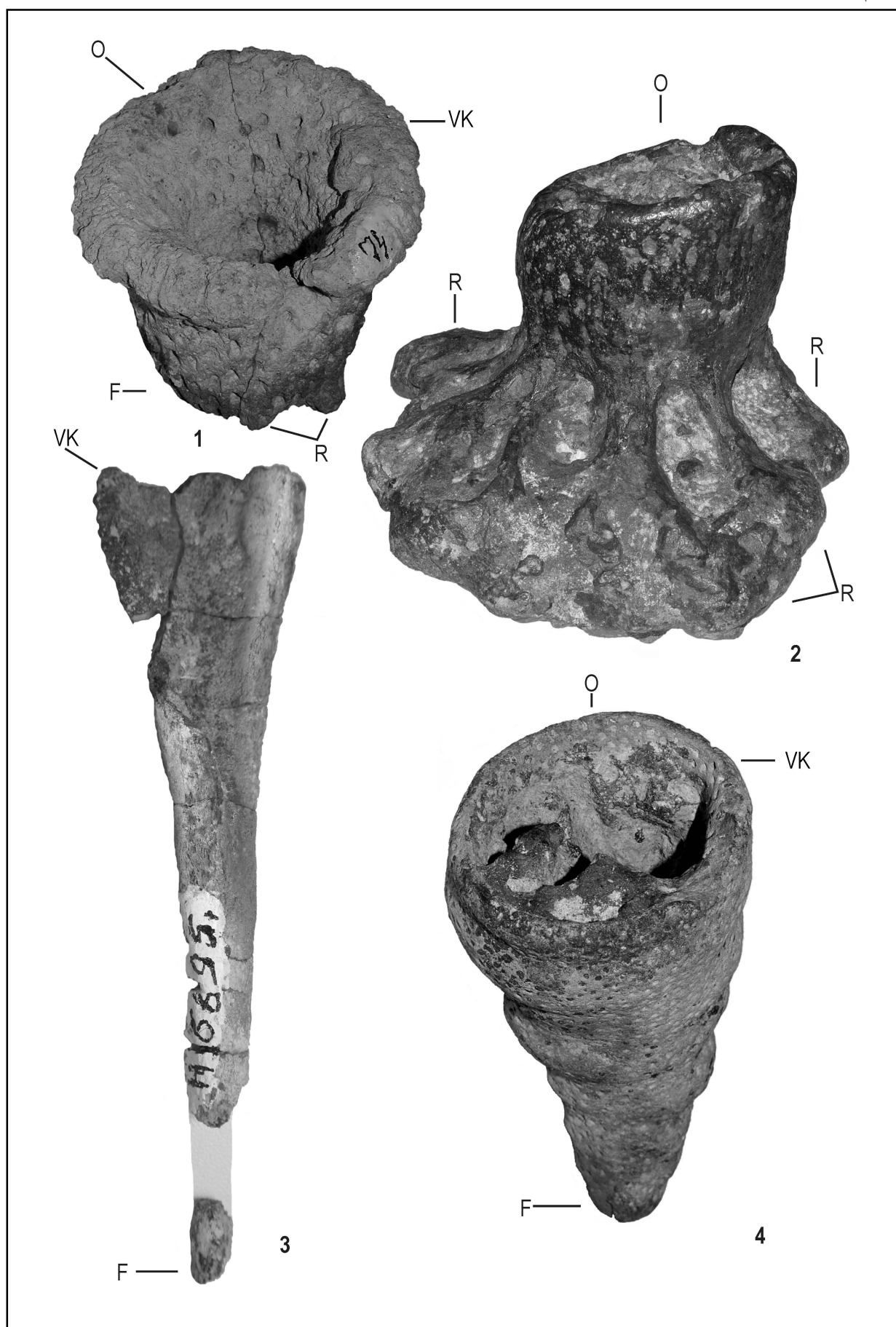


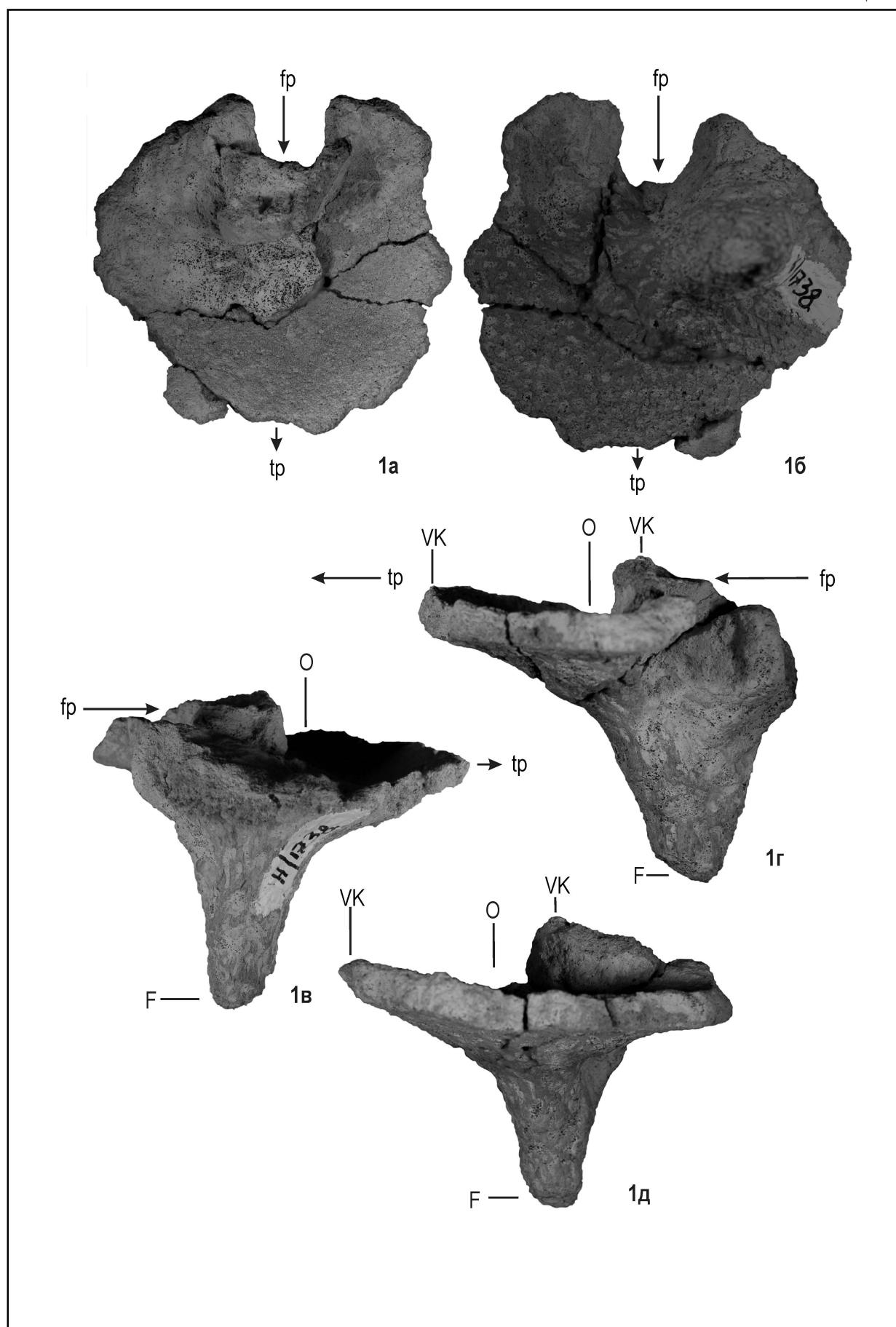
Фототаблица 41



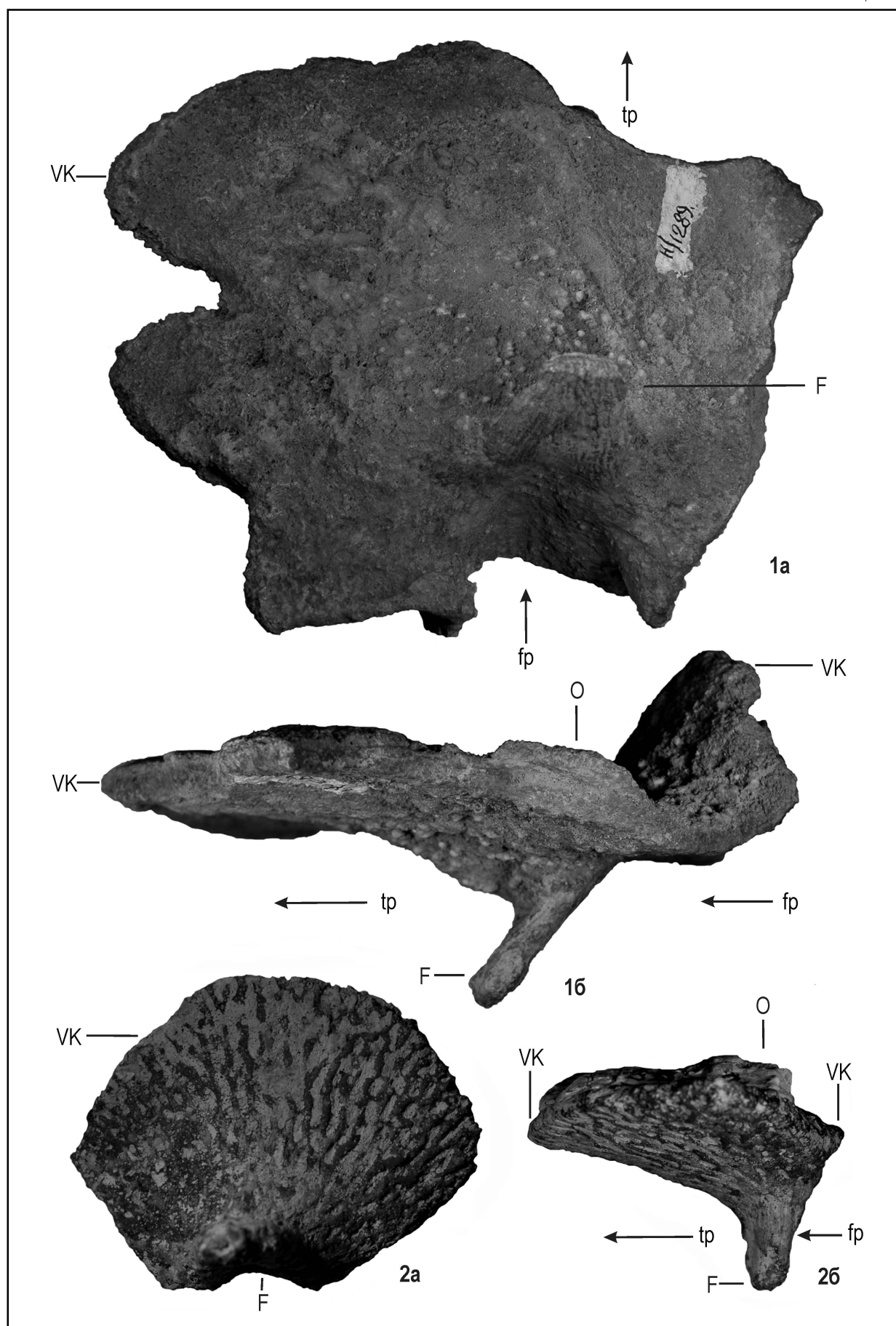


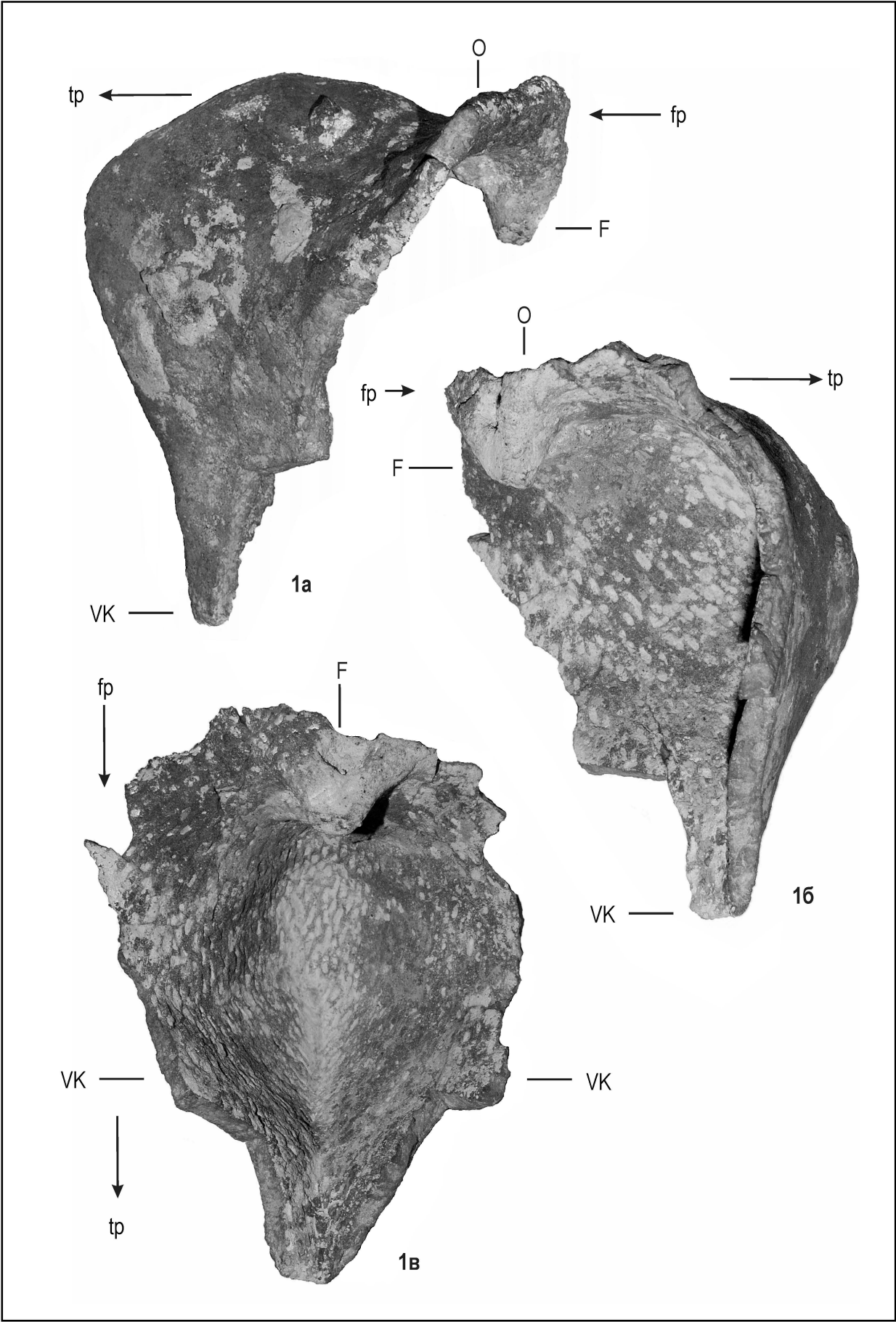
Фототаблица 43

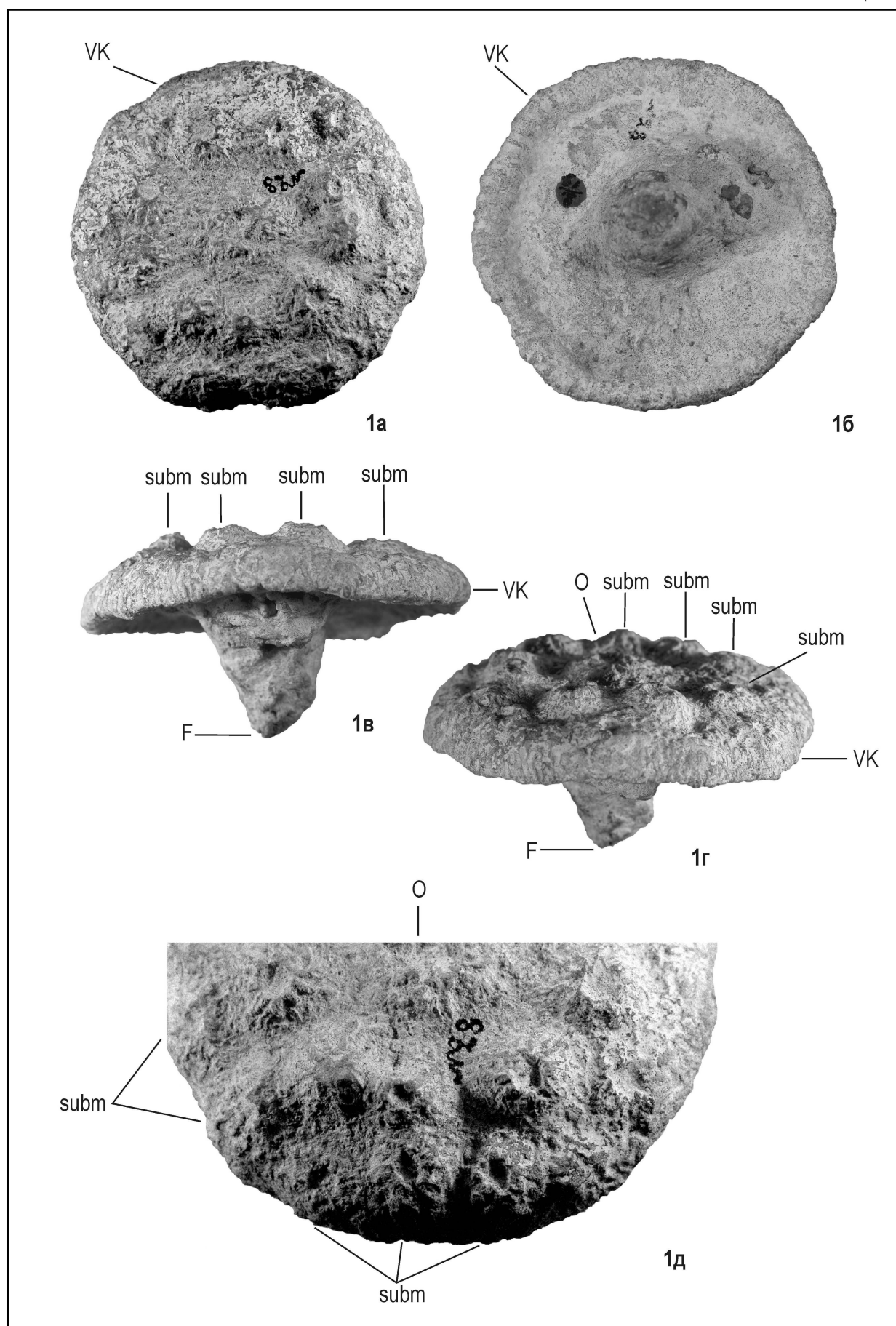


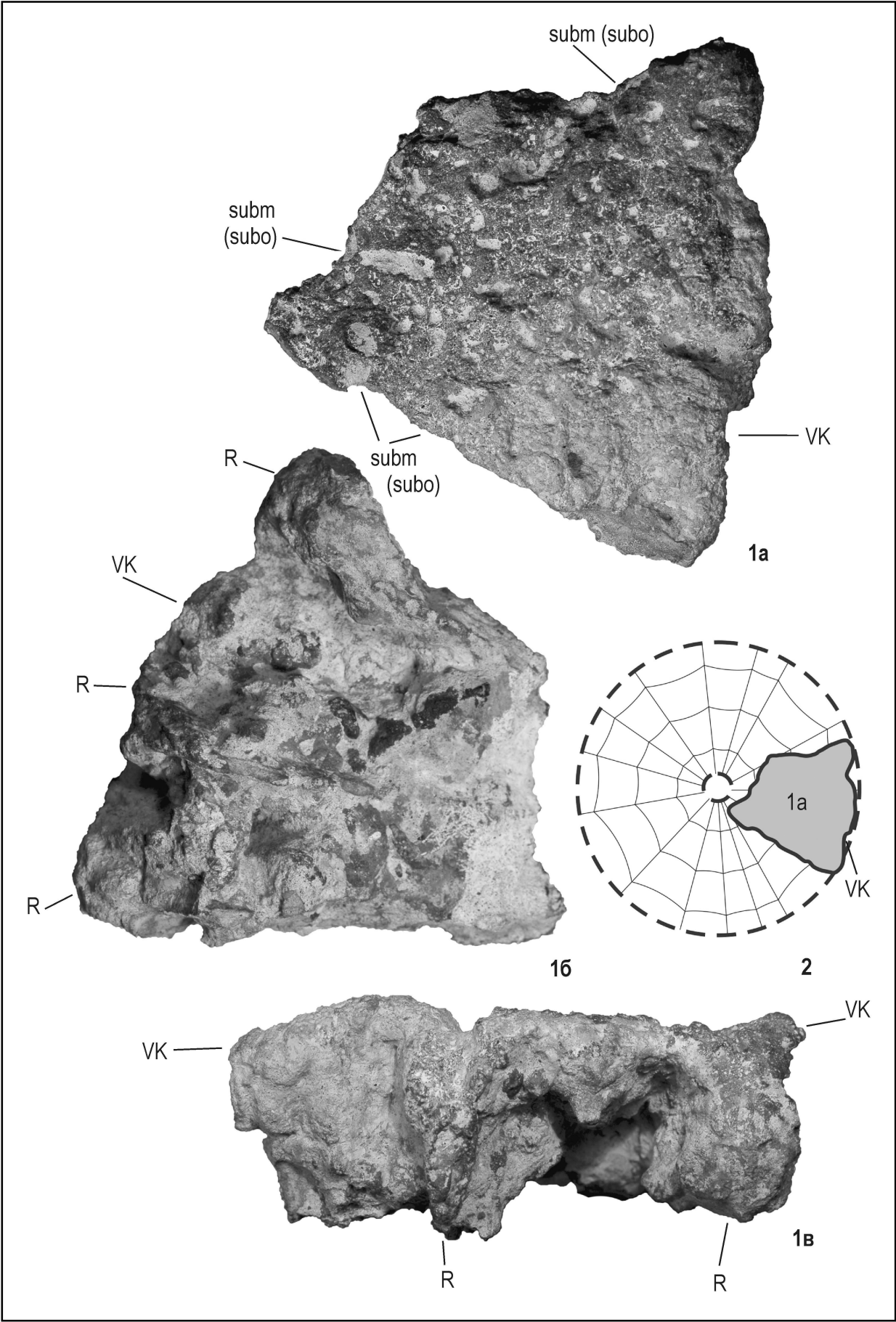


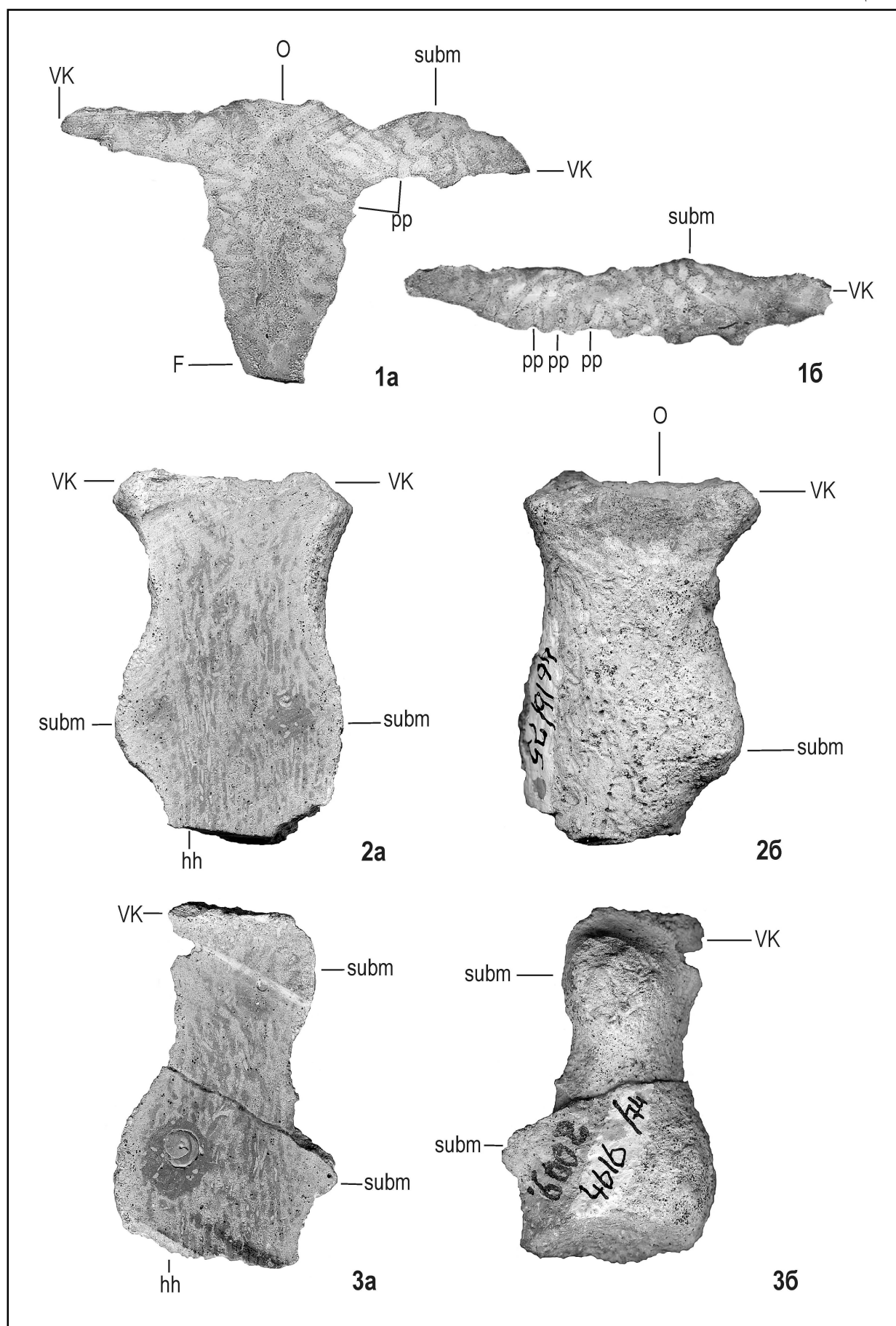
Фототаблица 45

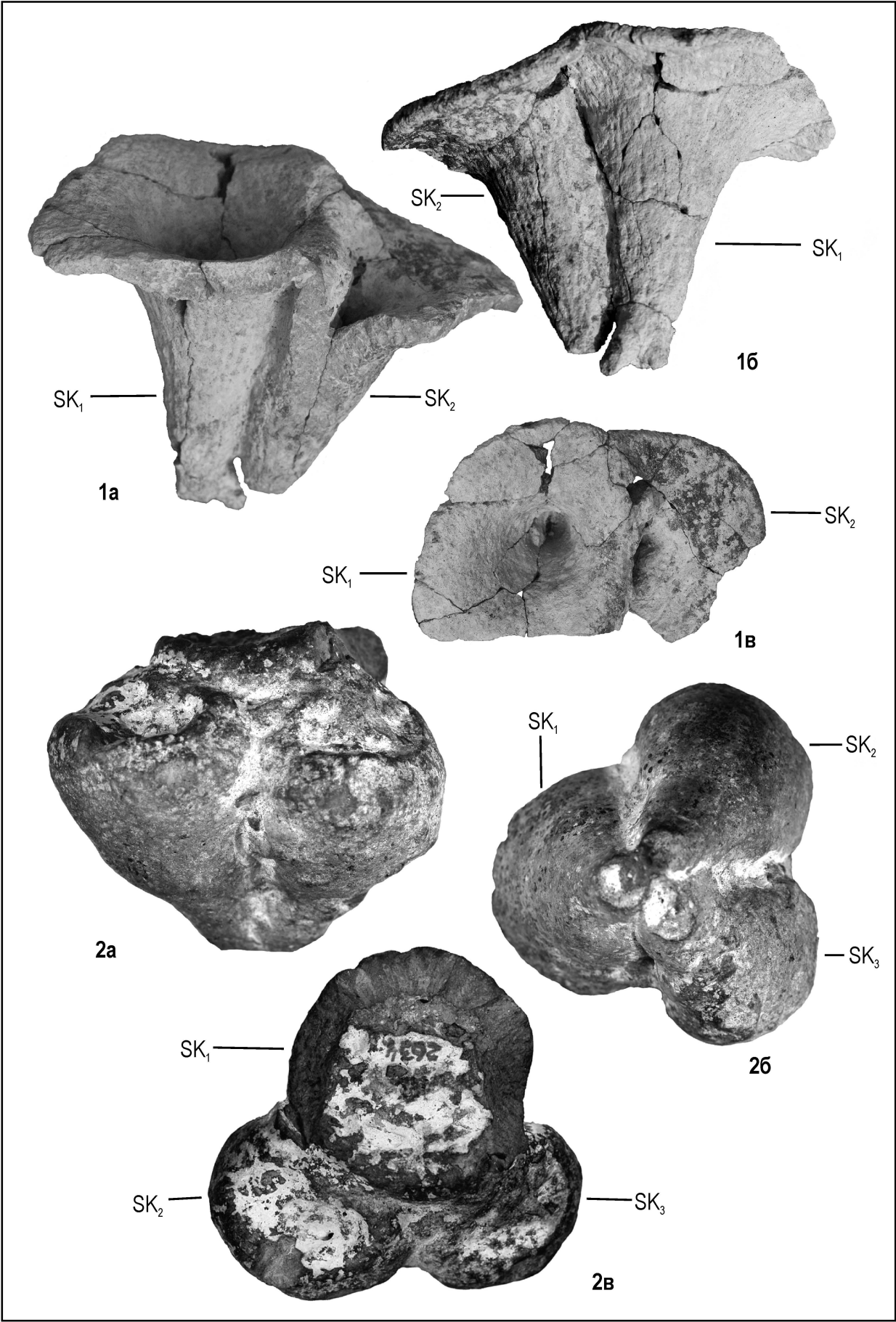




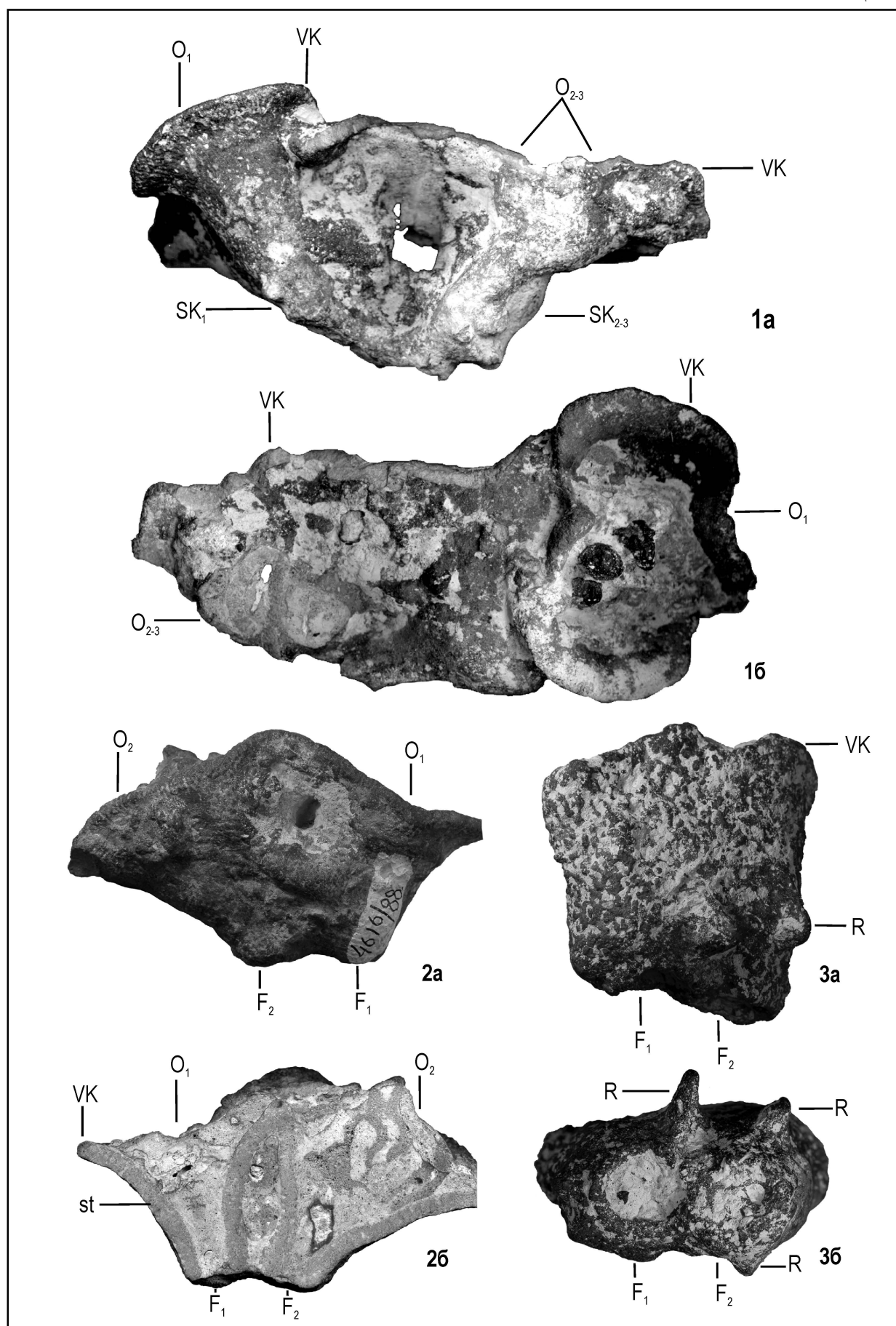


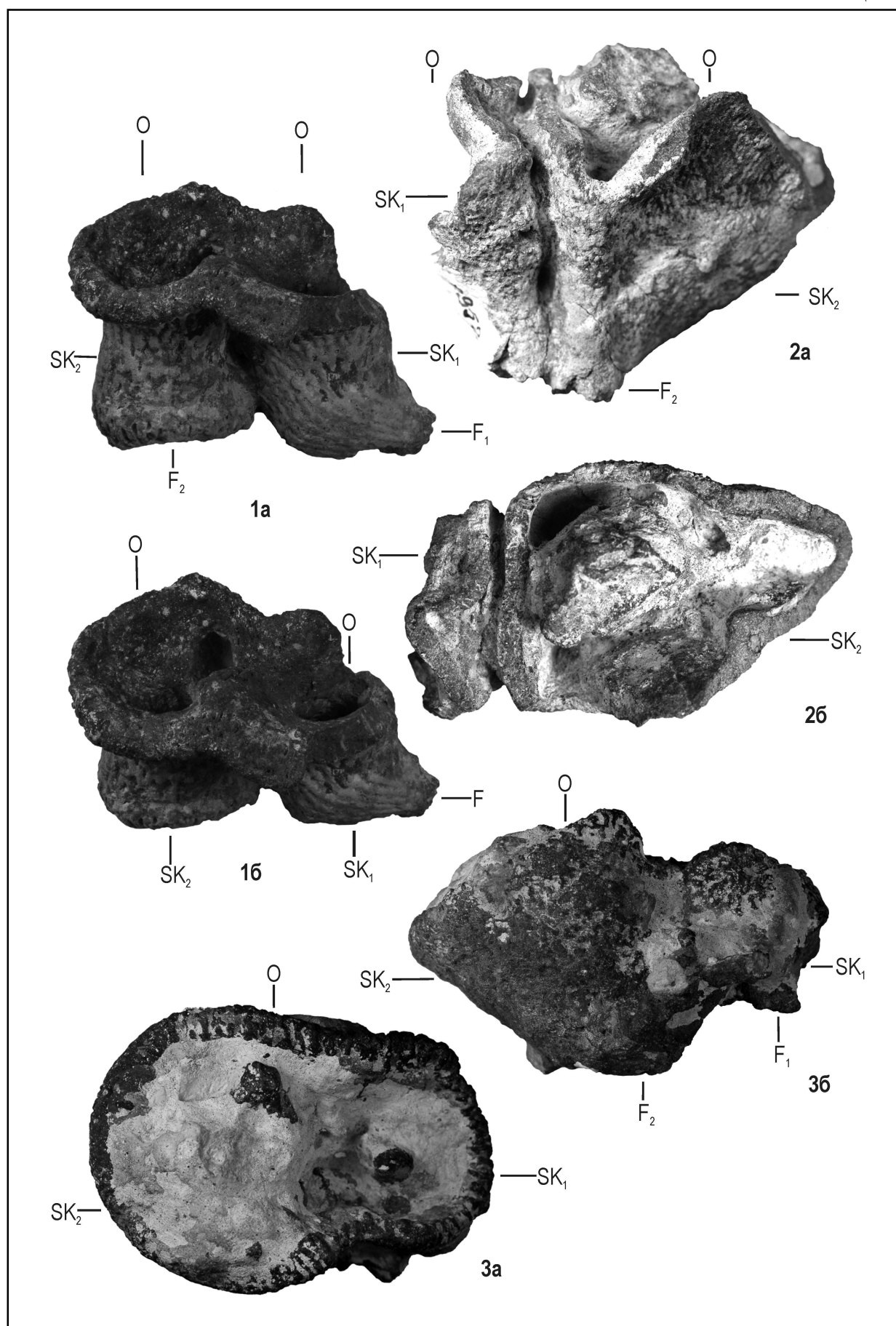




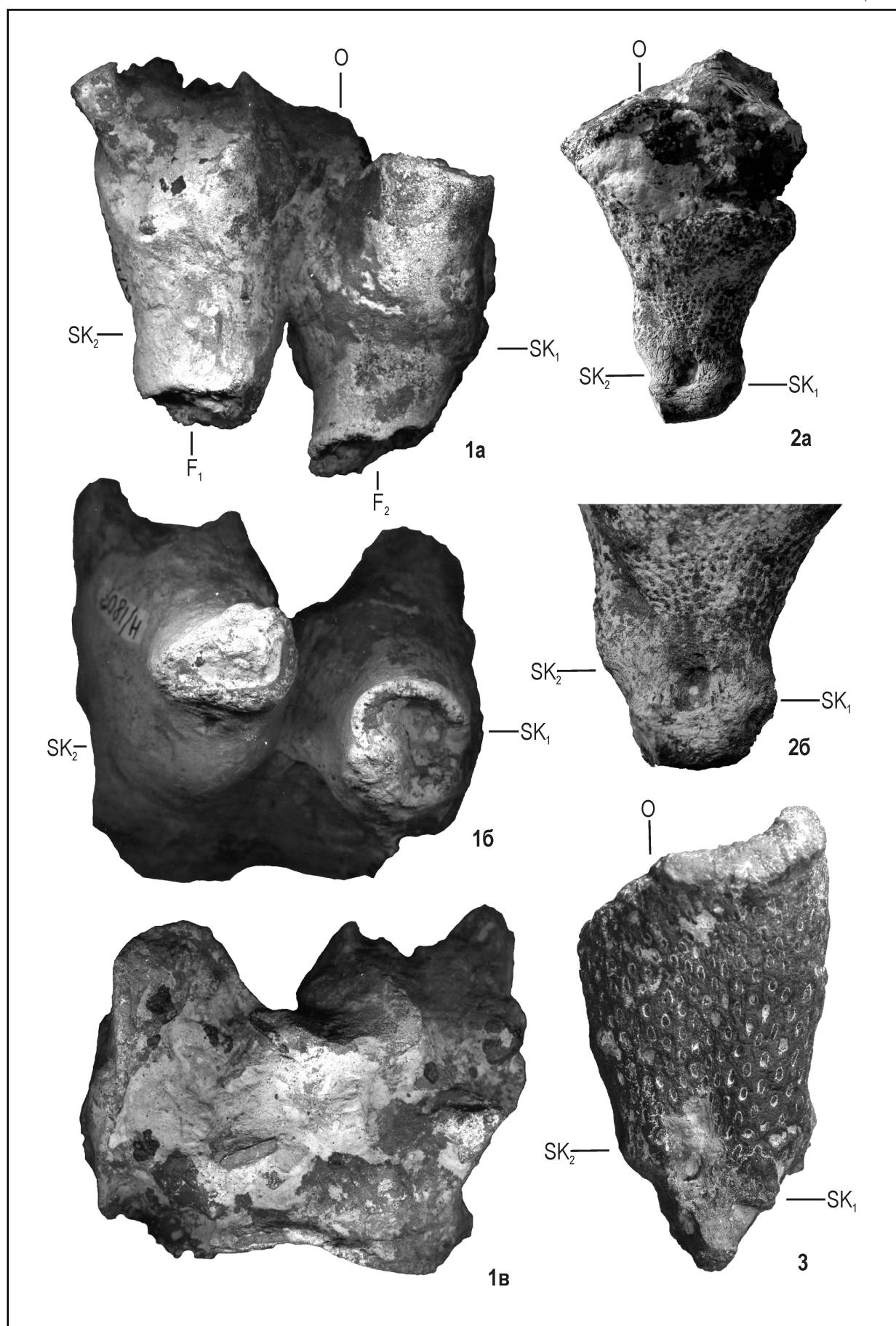


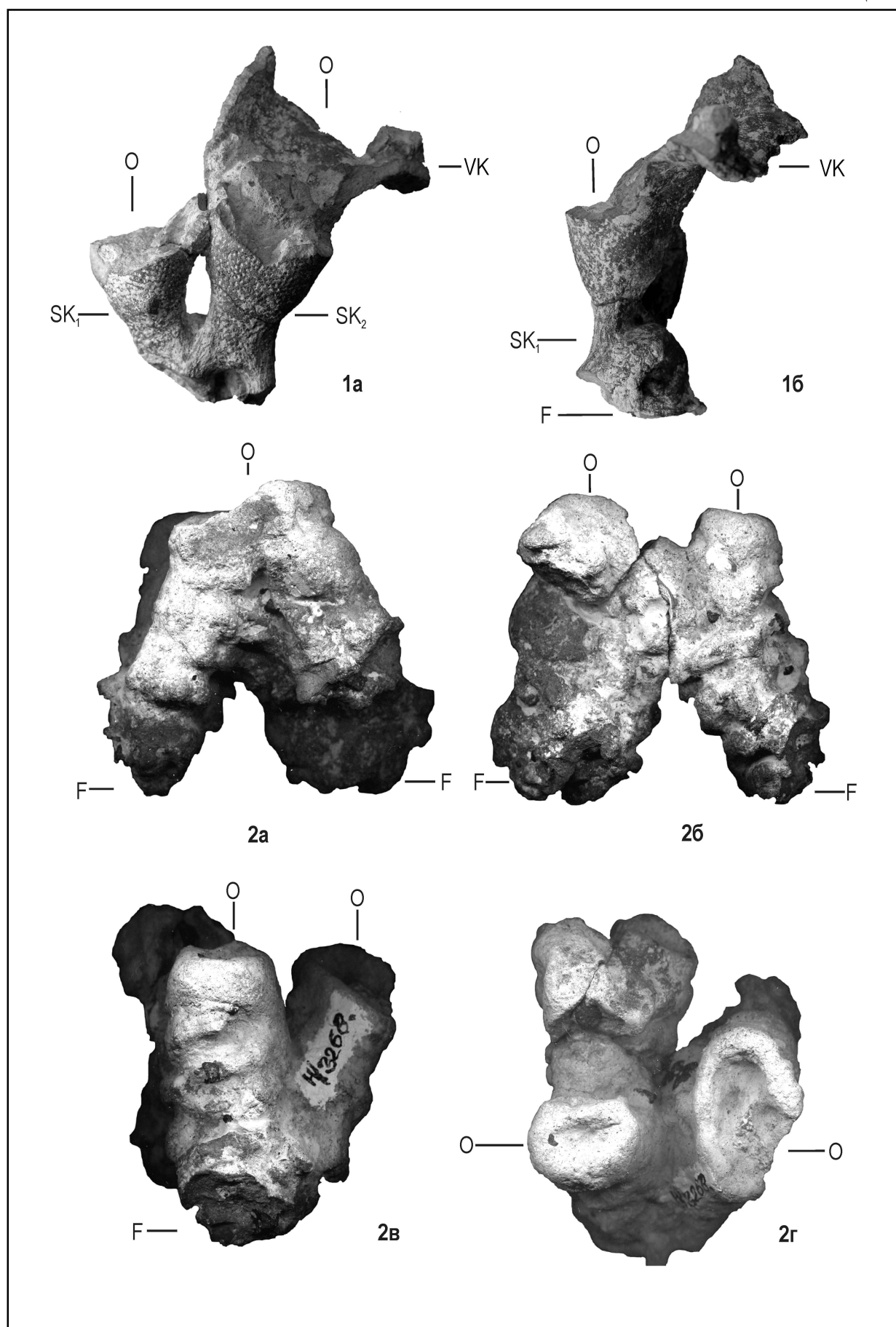
Фототаблица 51

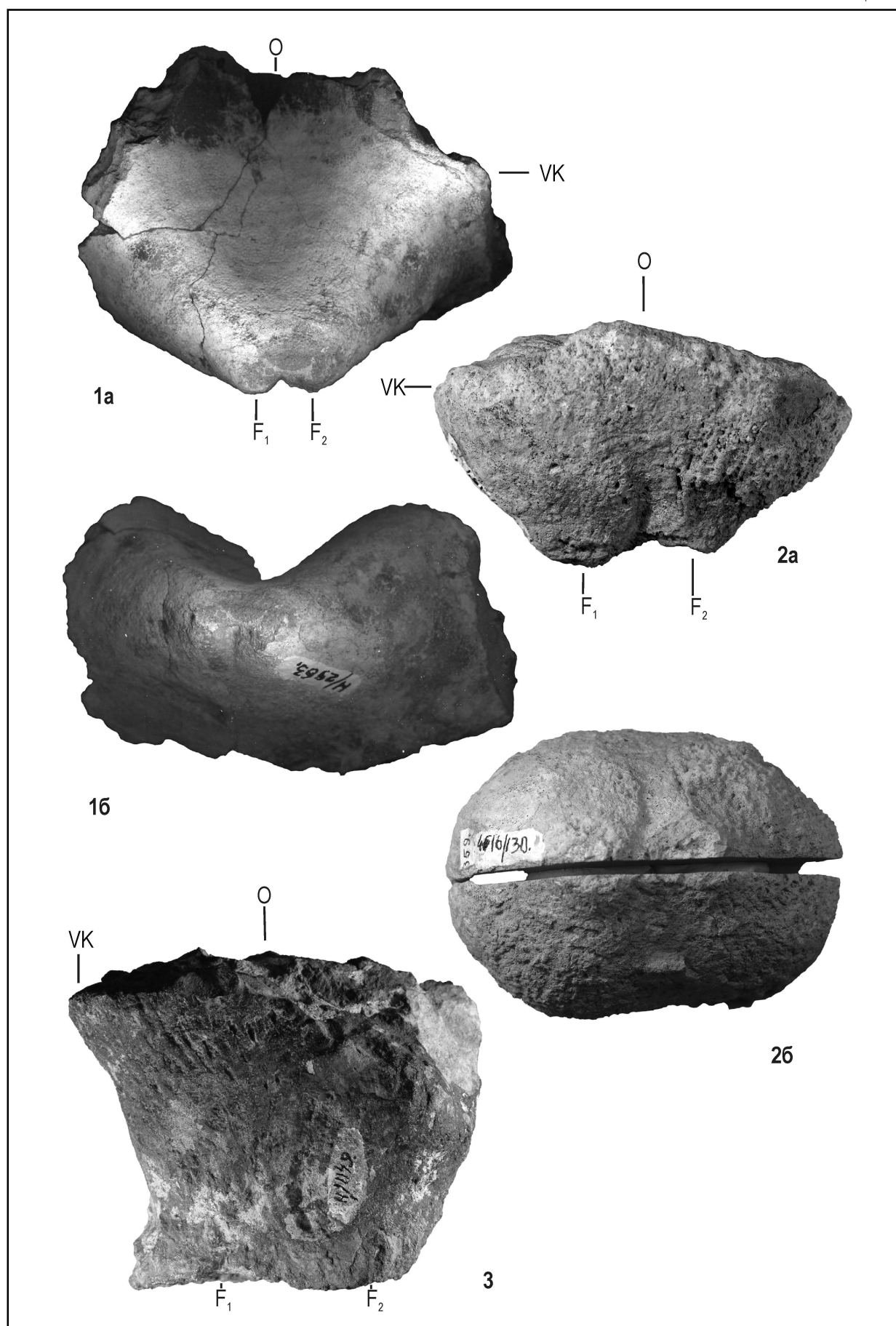


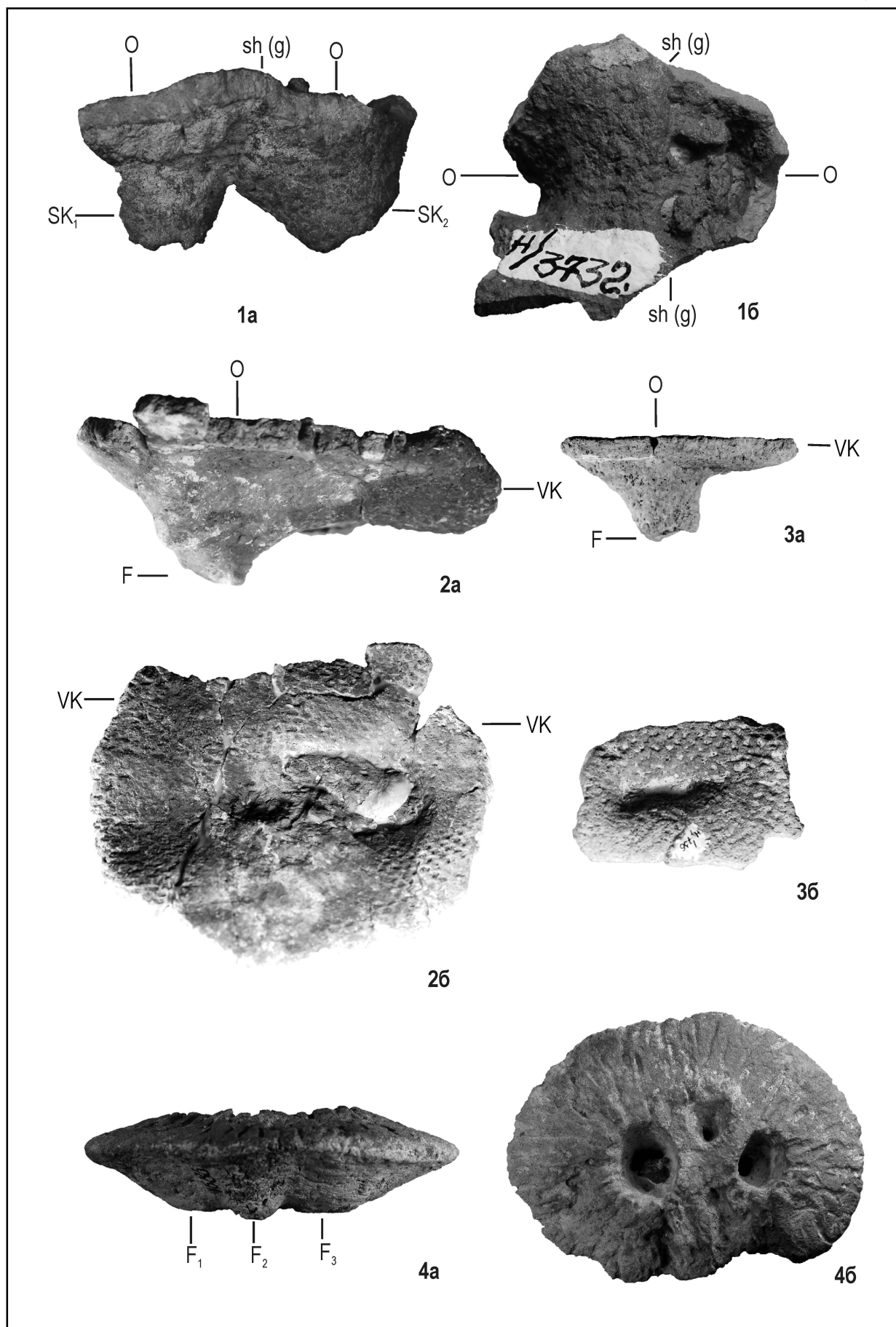


Фототаблица 53

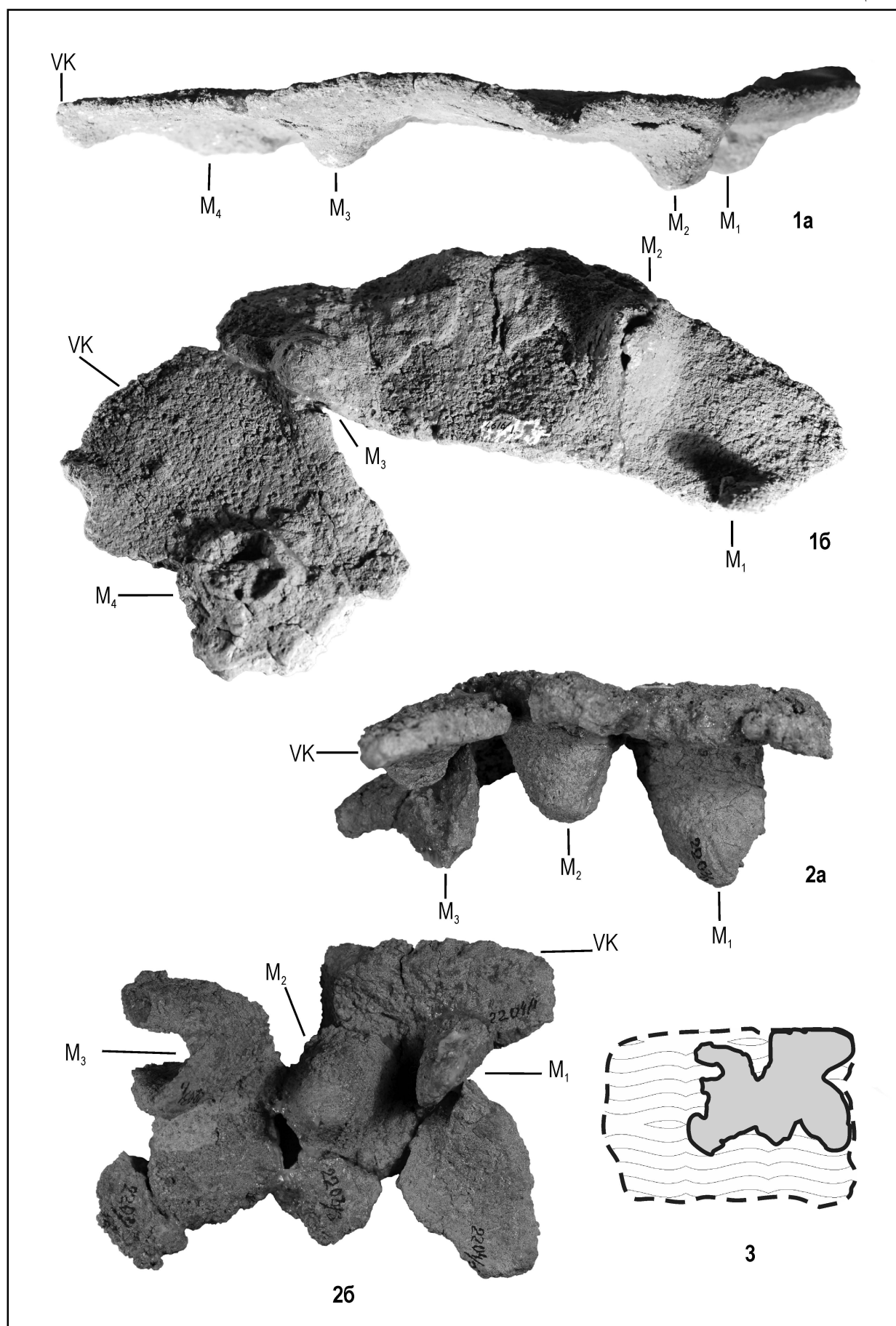


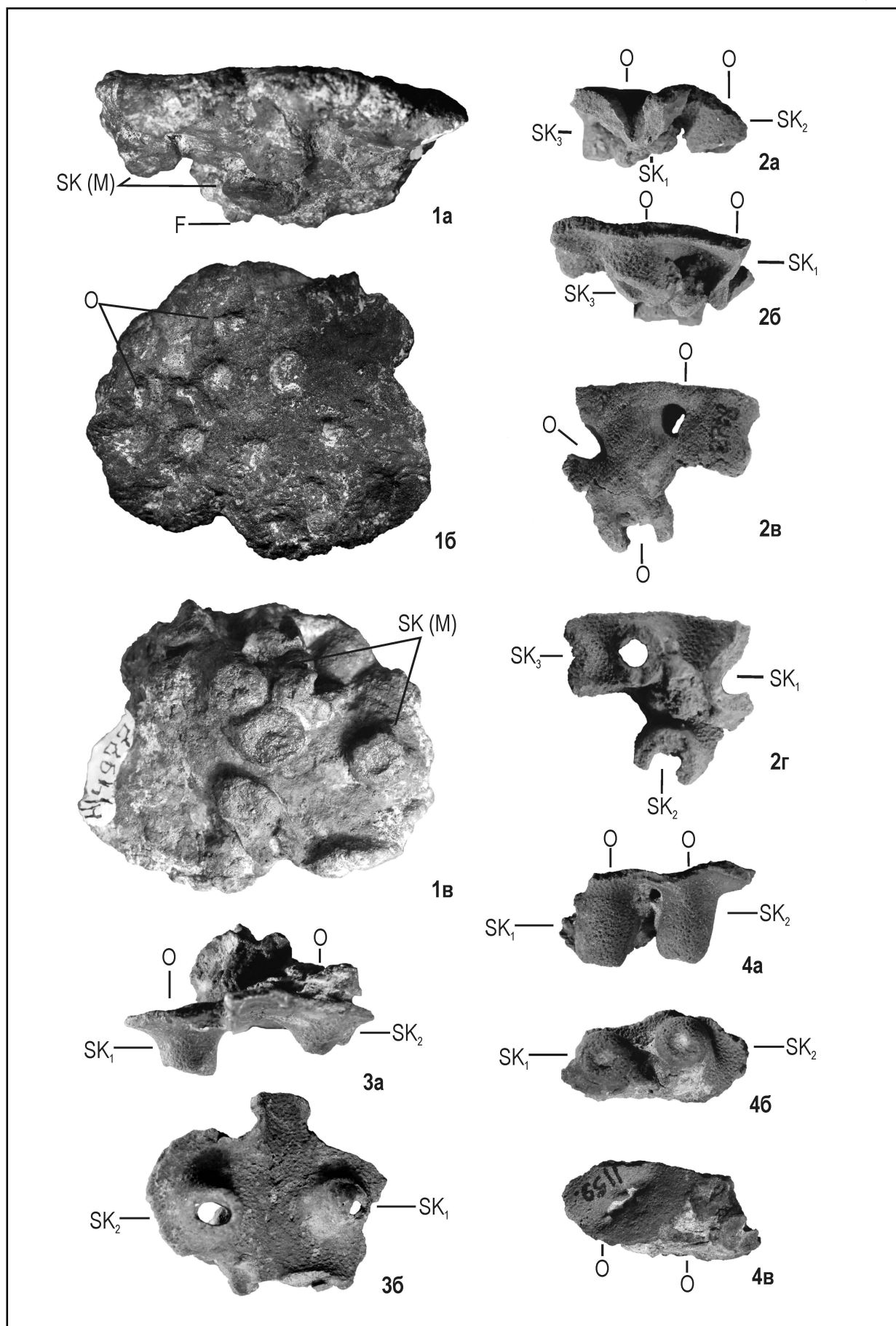




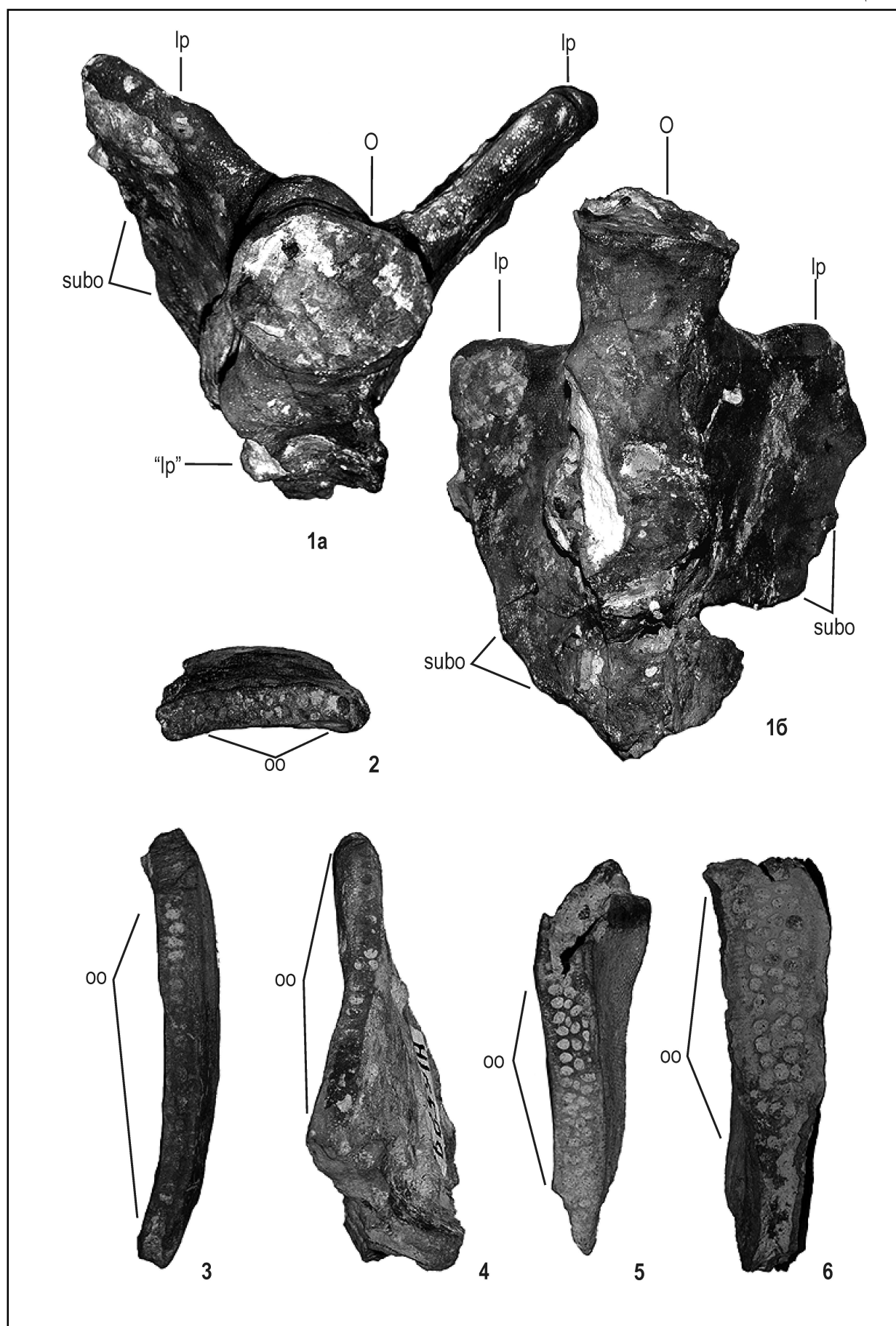


Фототаблица 57

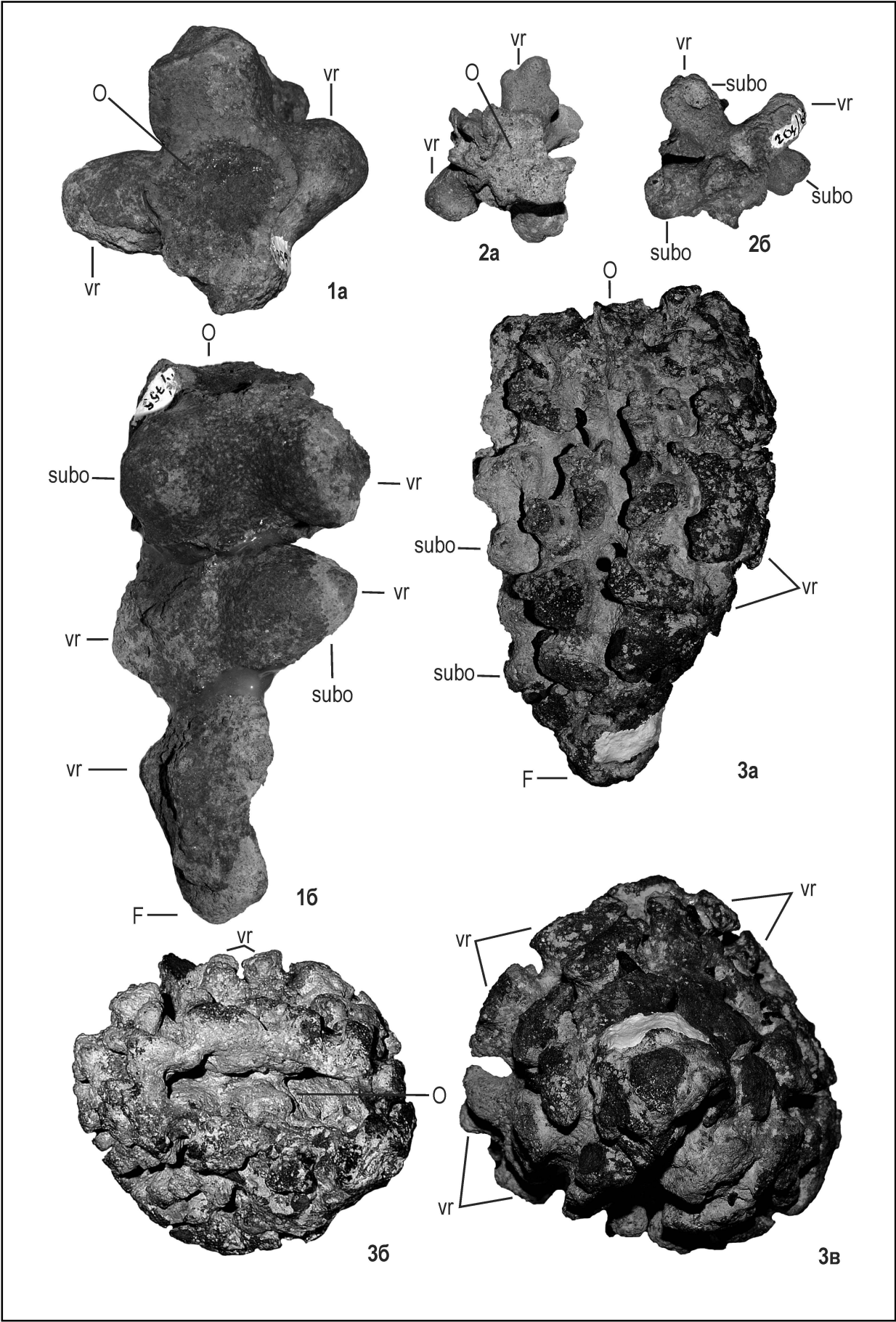




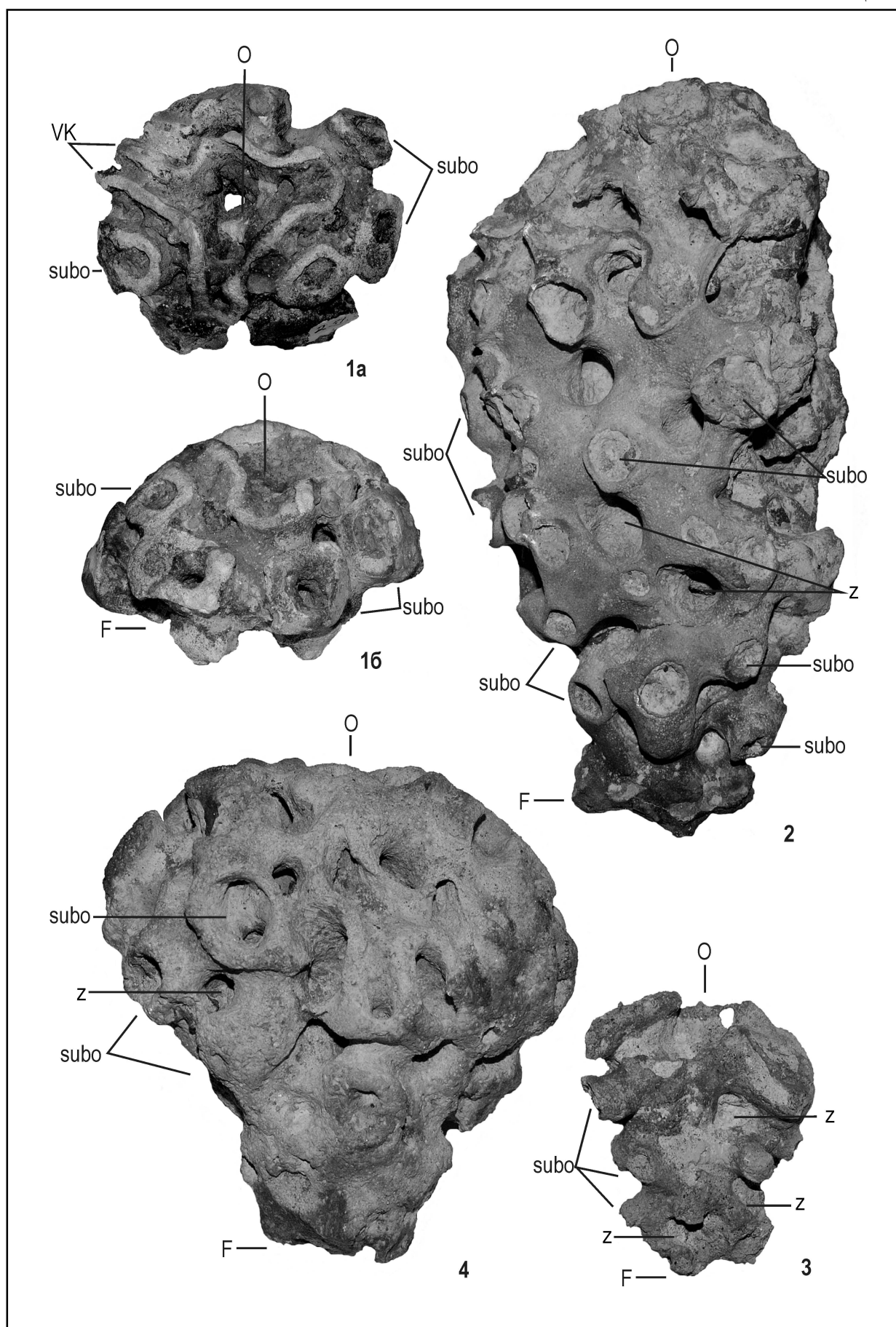
Фототаблица 59

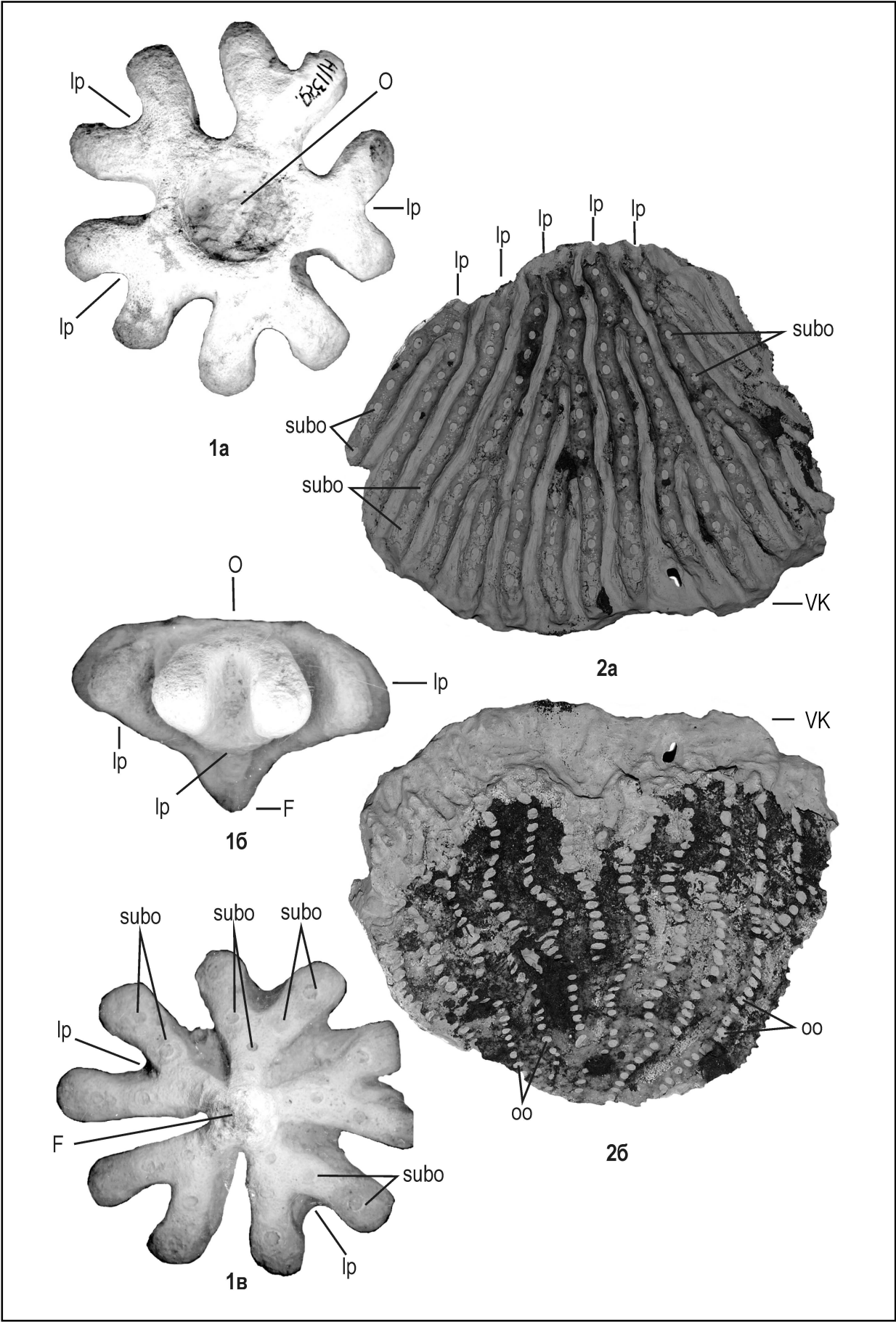


Фототаблица 60

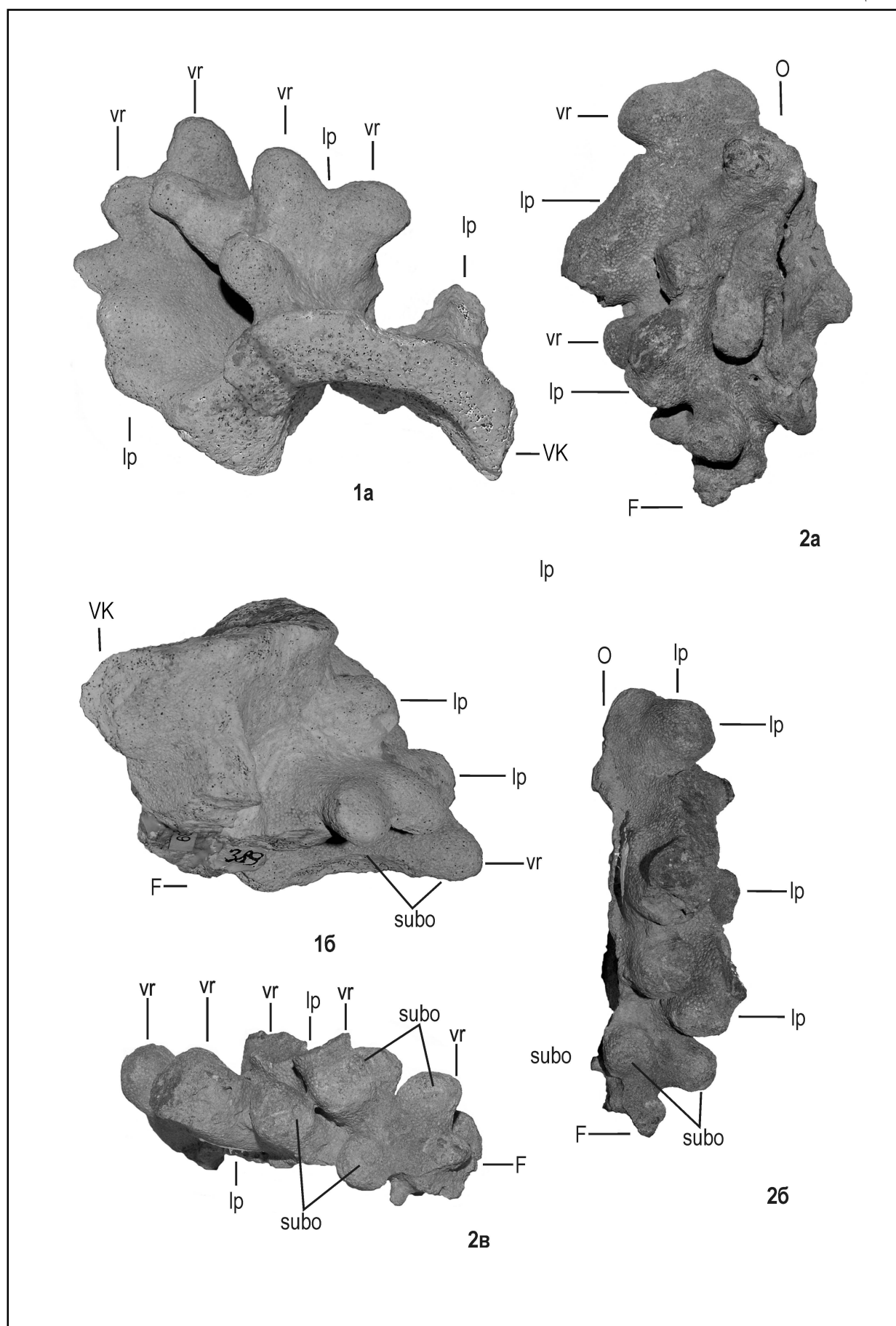


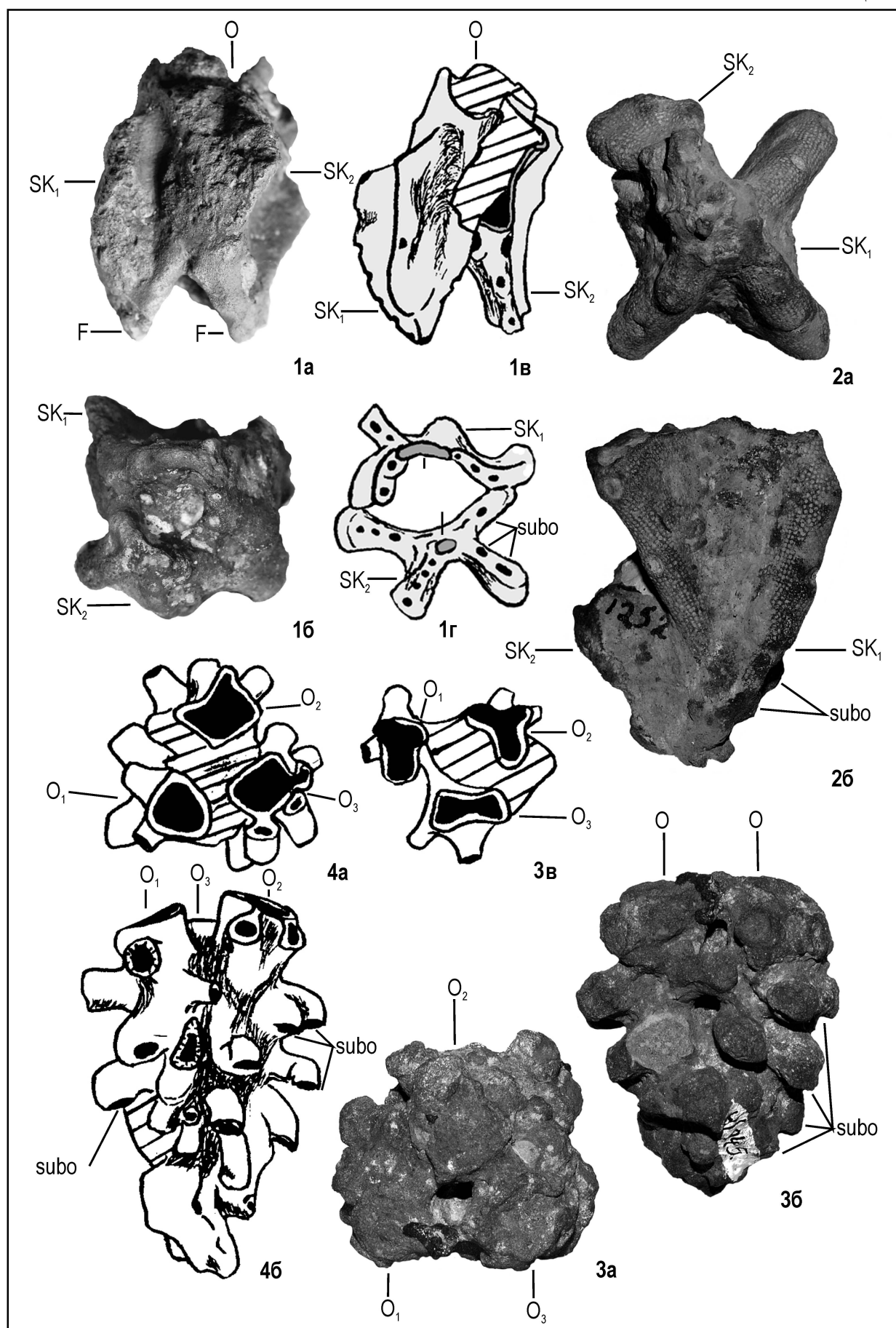
Фототаблица 61



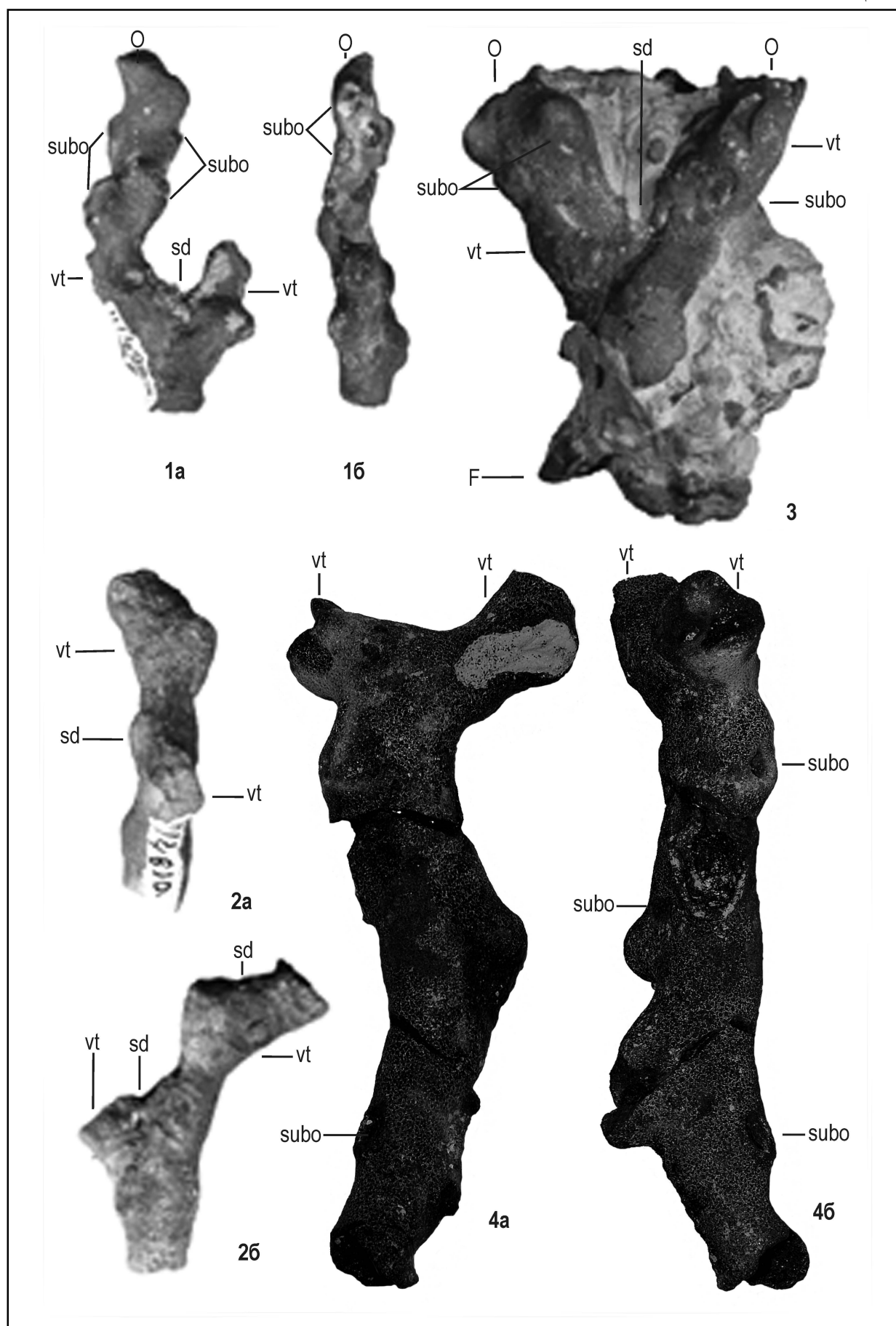


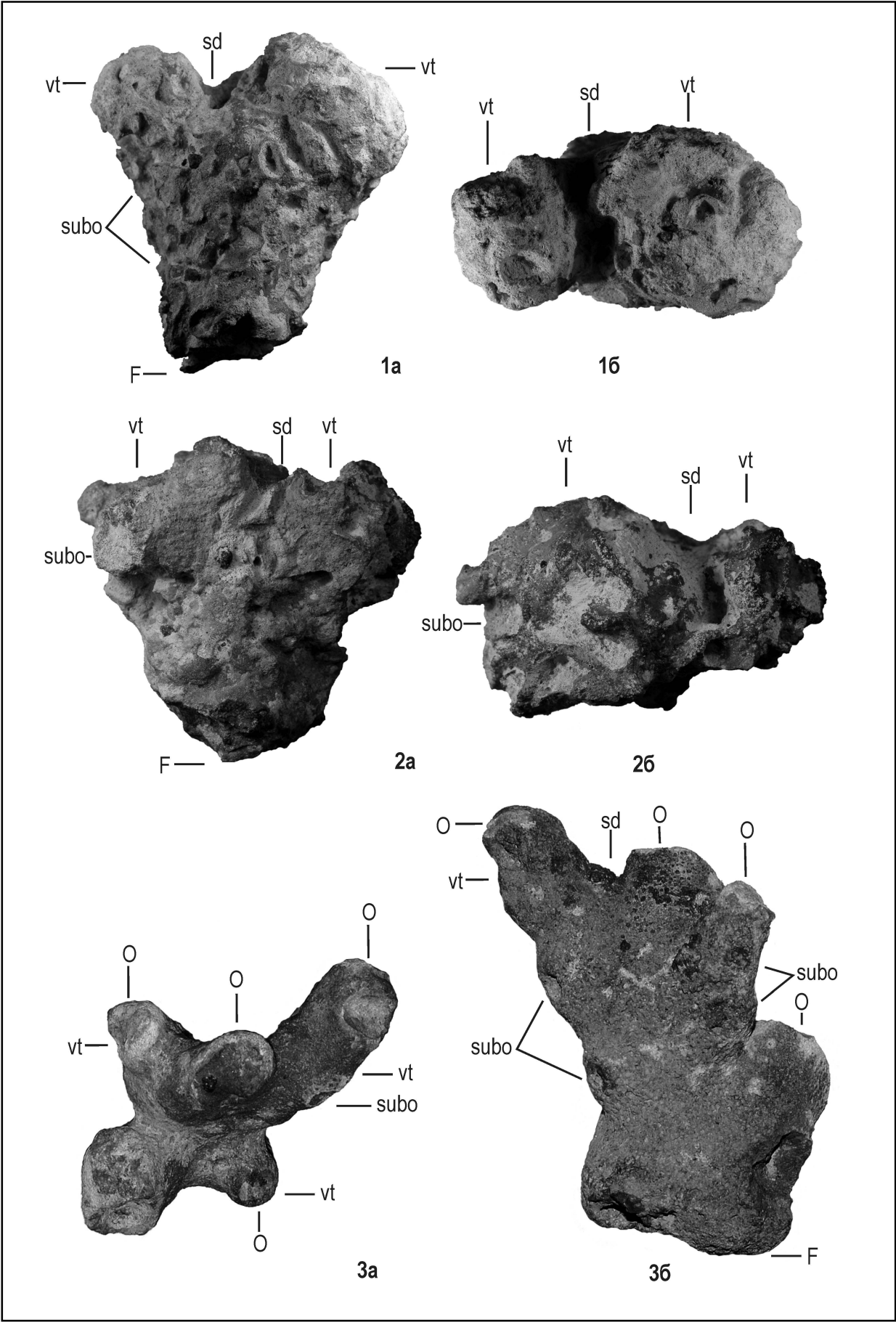
Фототаблица 63



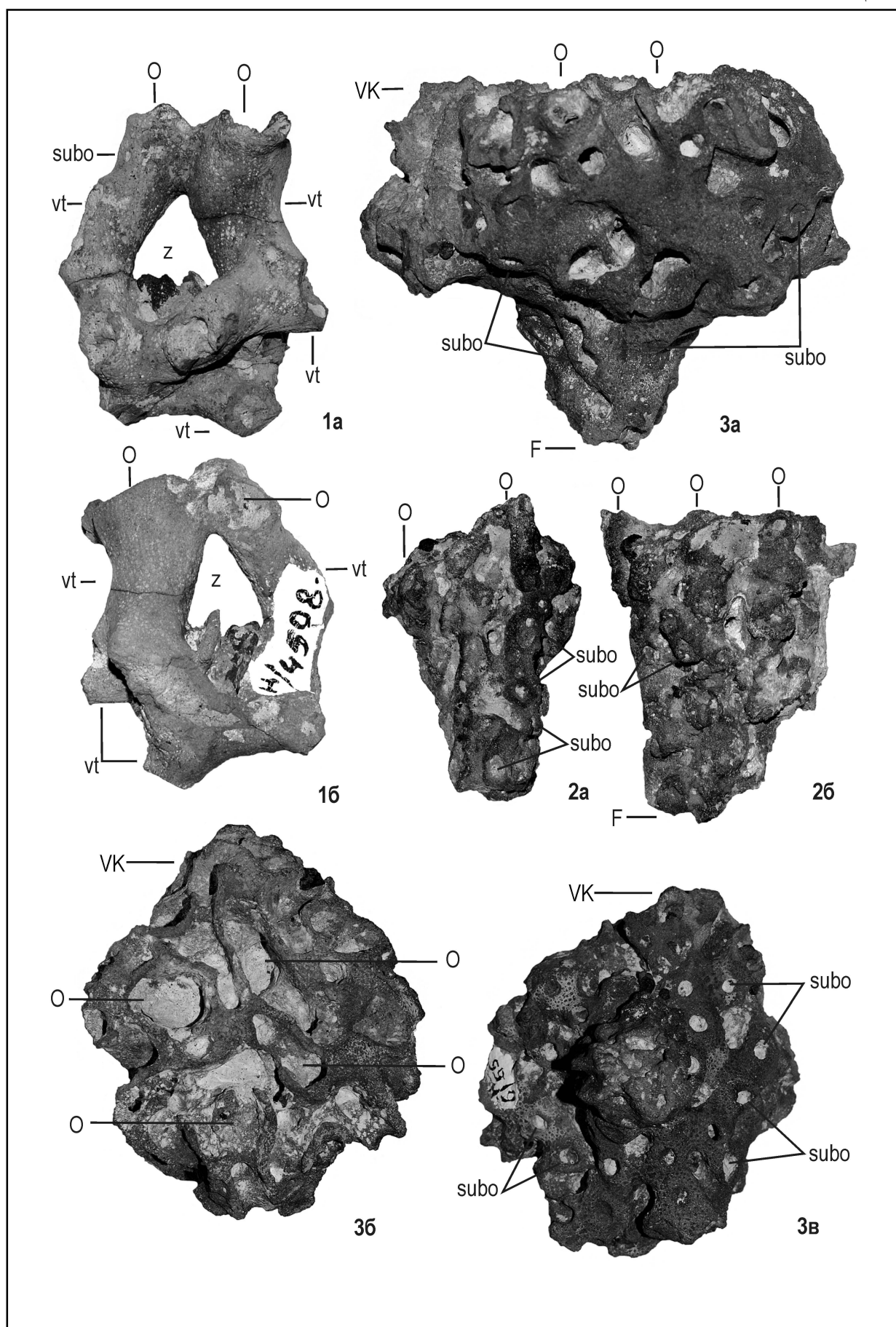


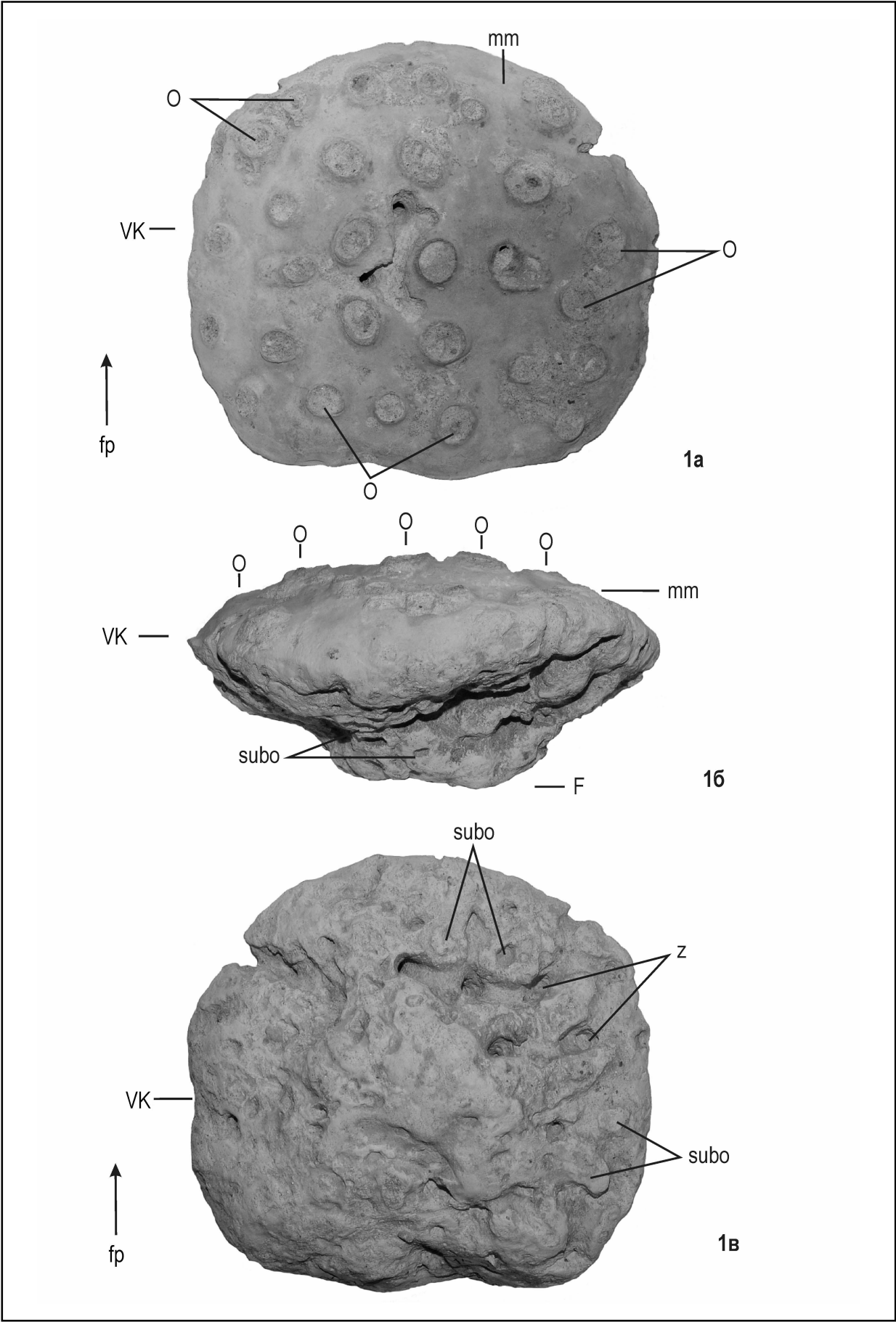
Фототаблица 65

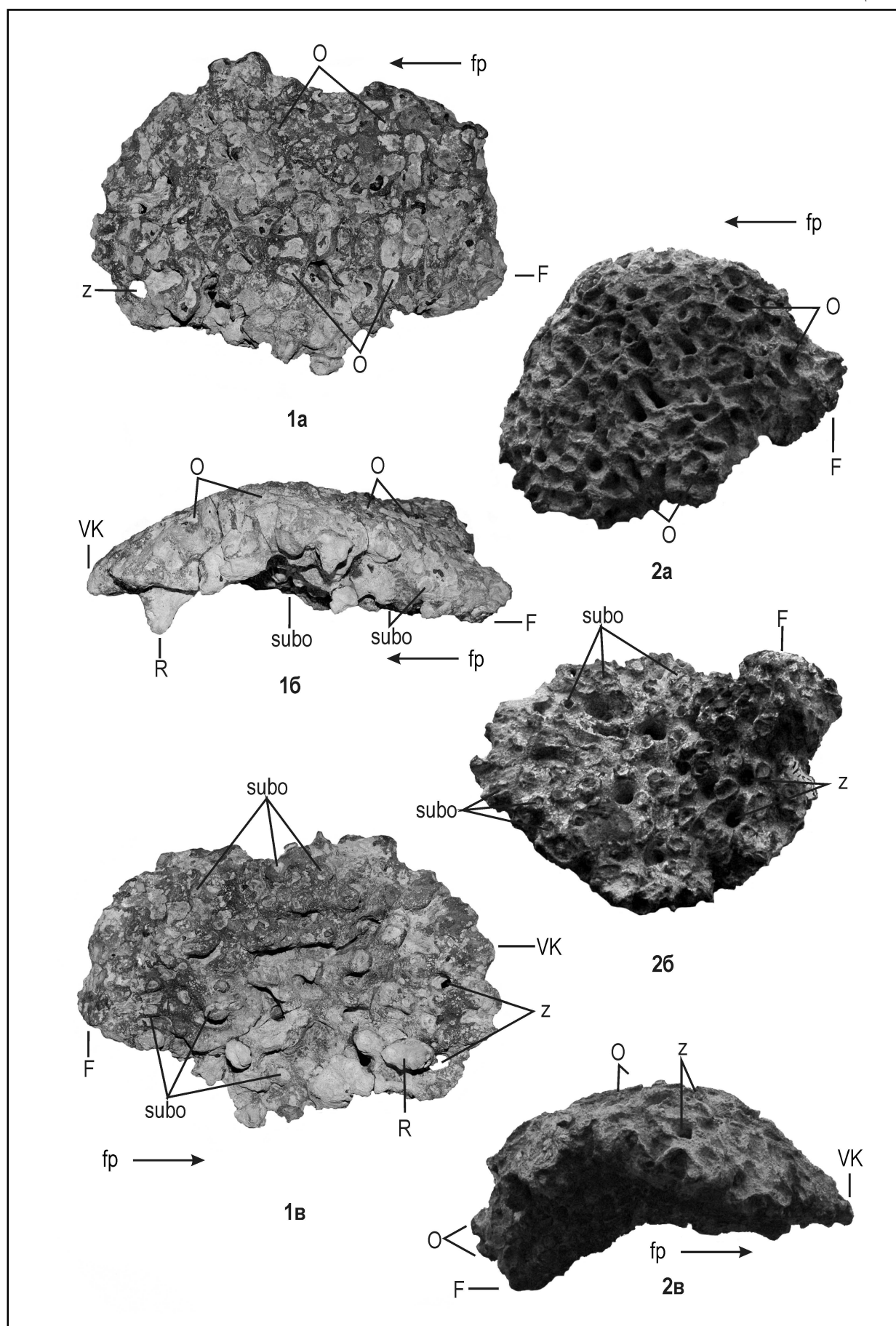


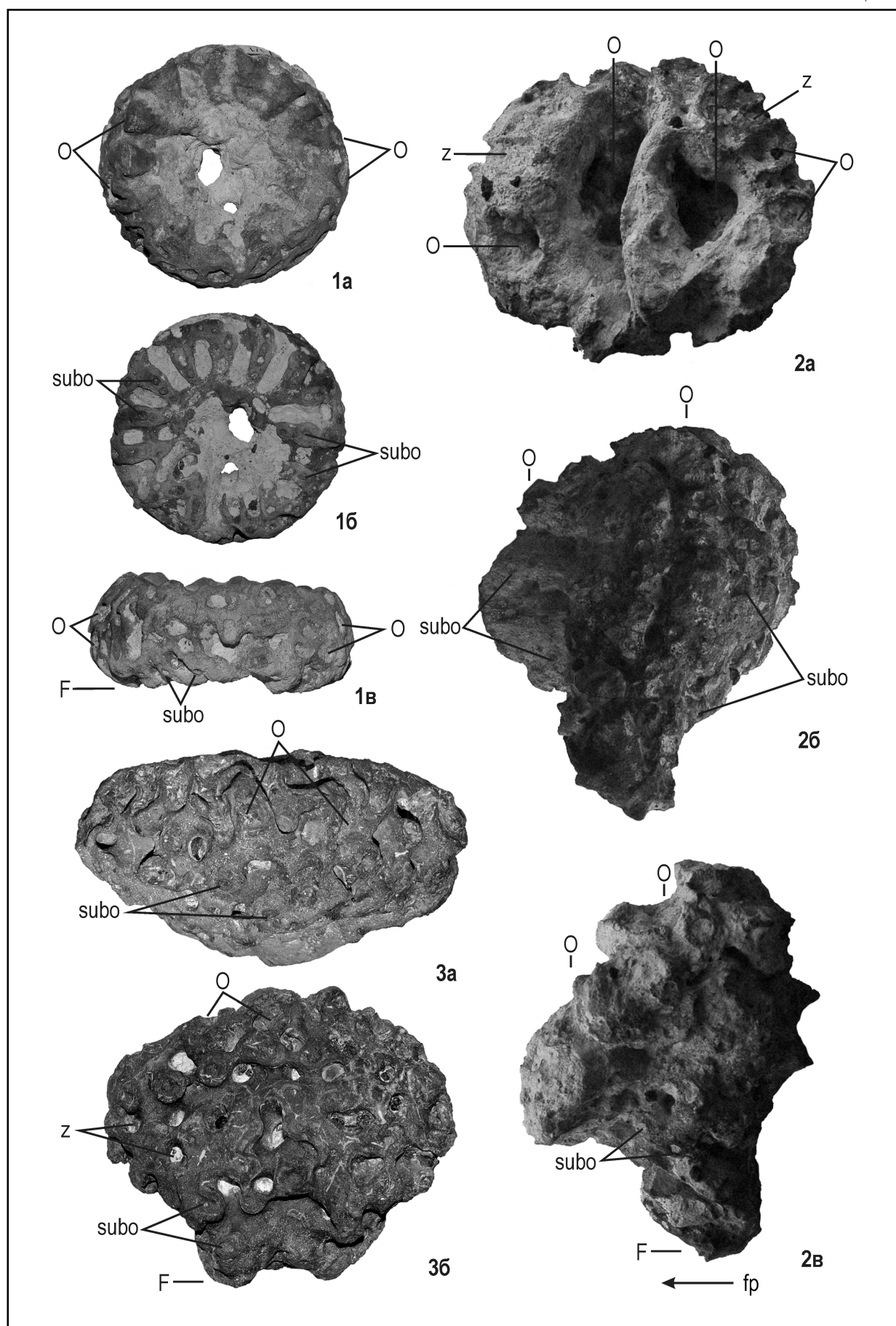


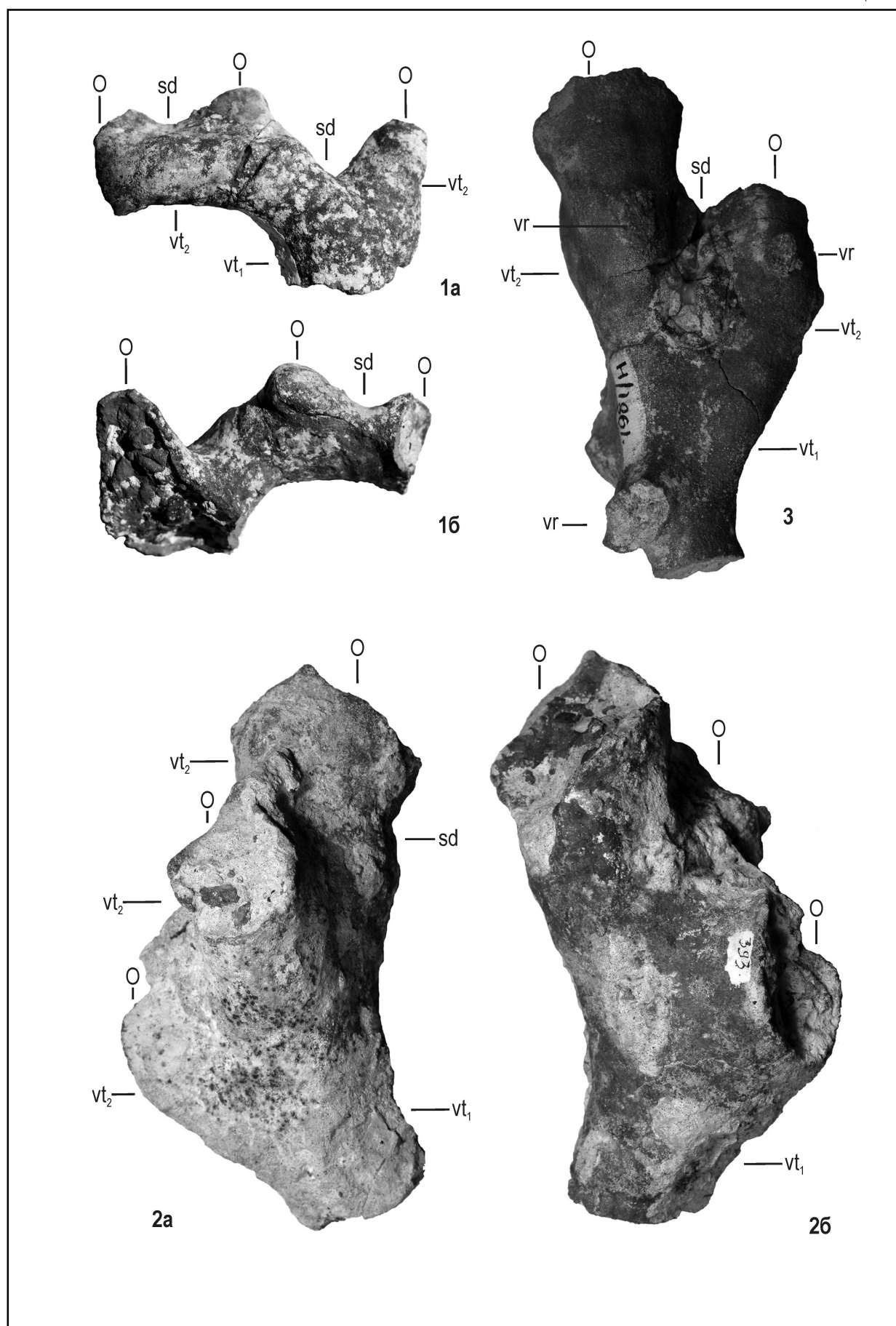
Фототаблица 67

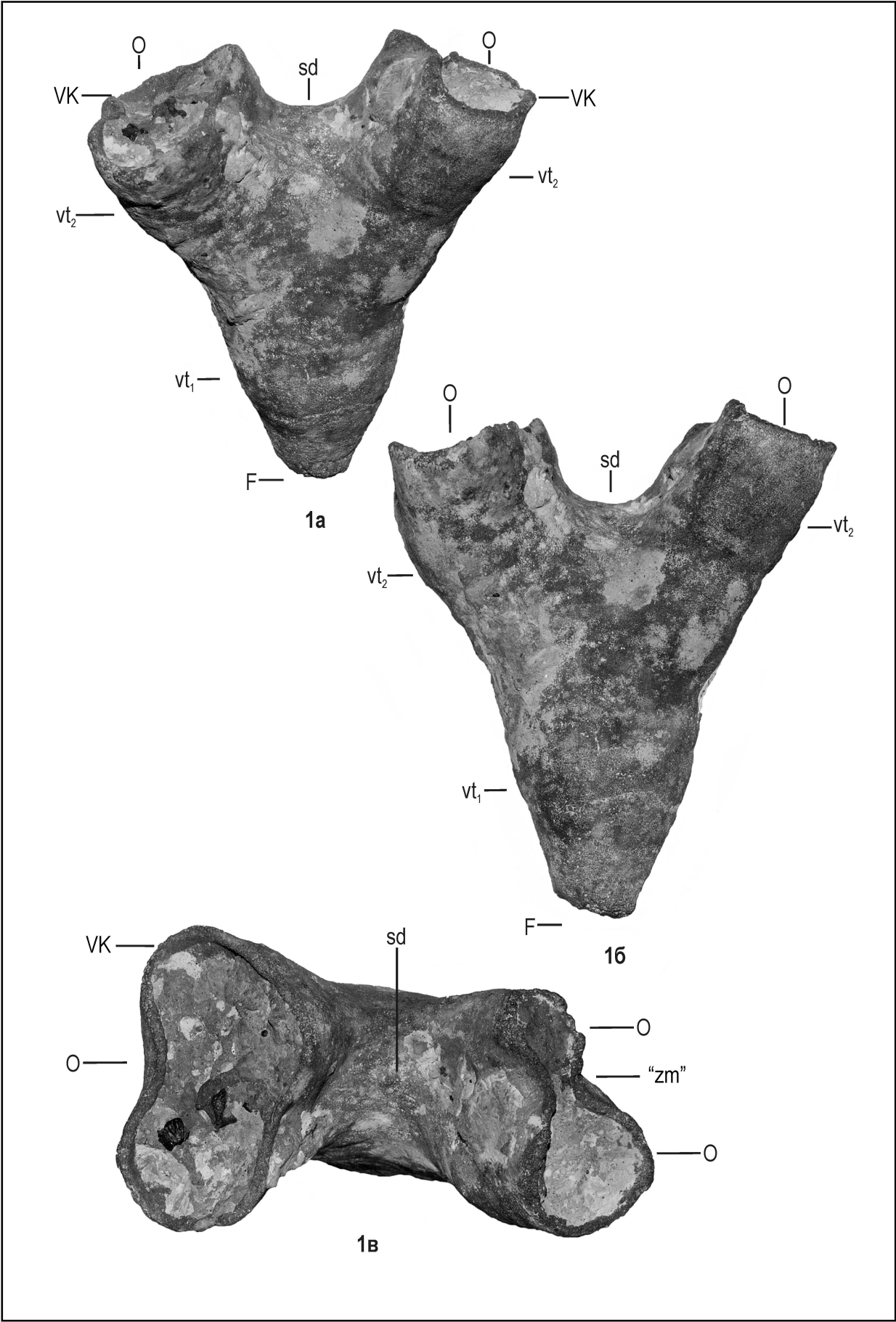




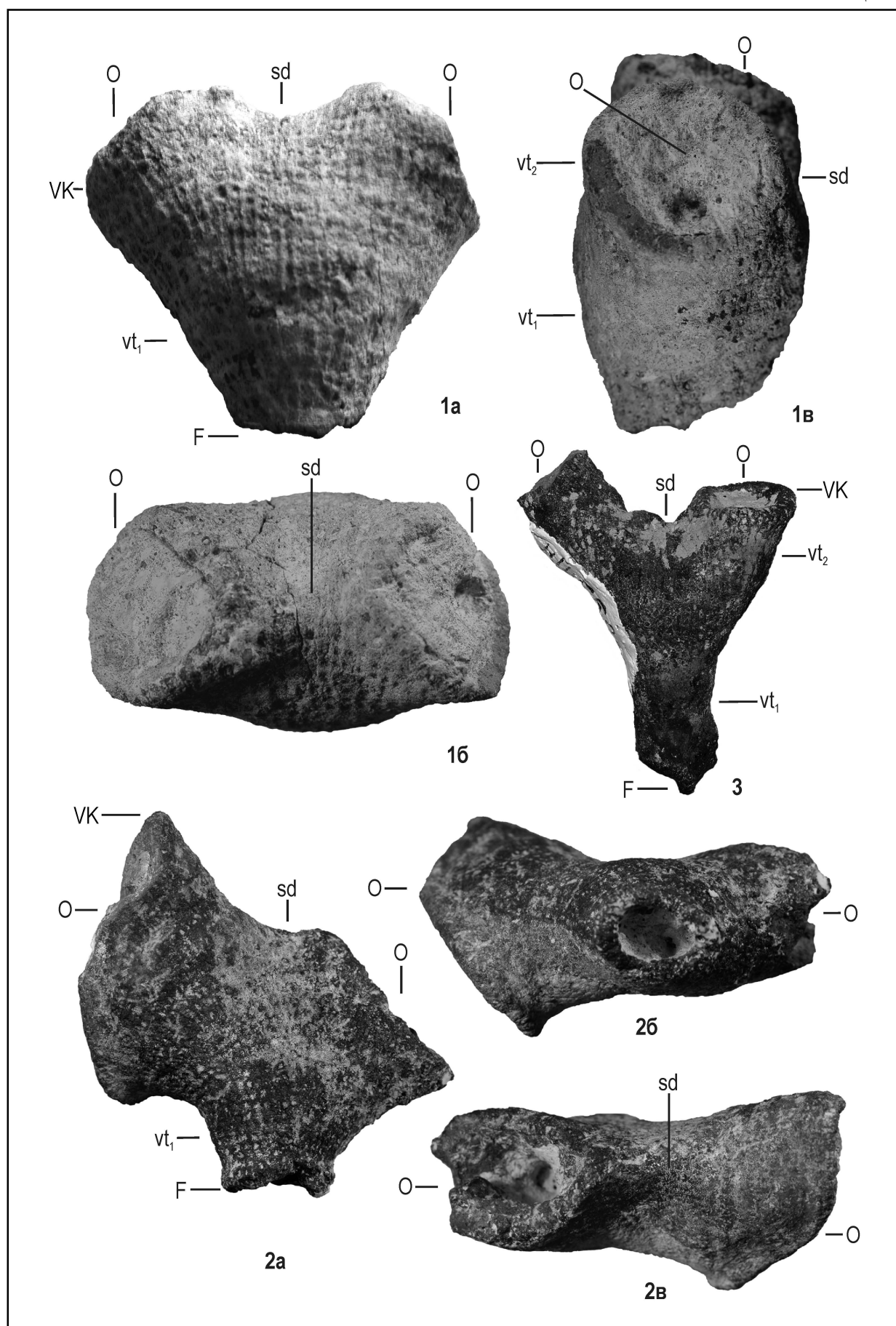


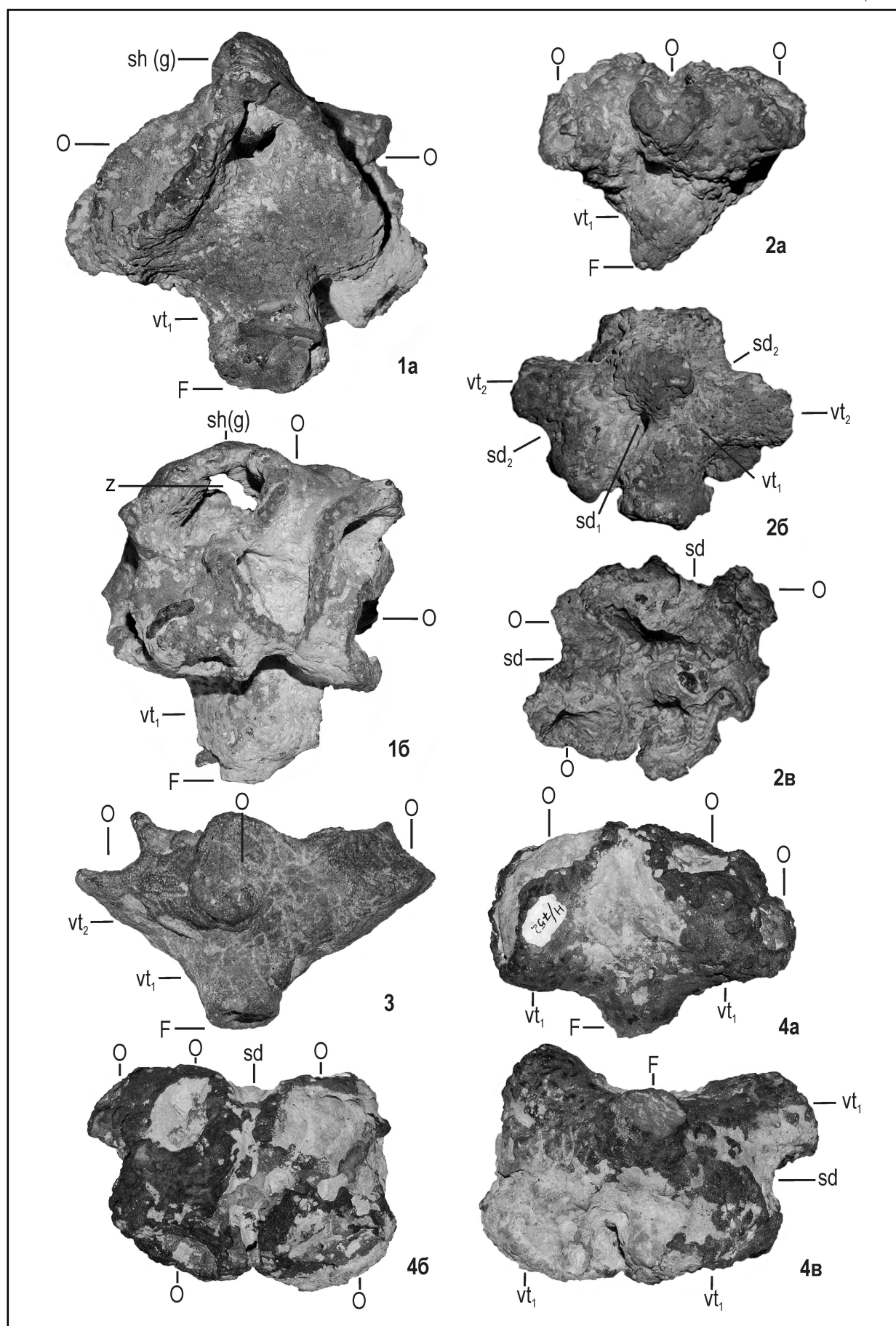


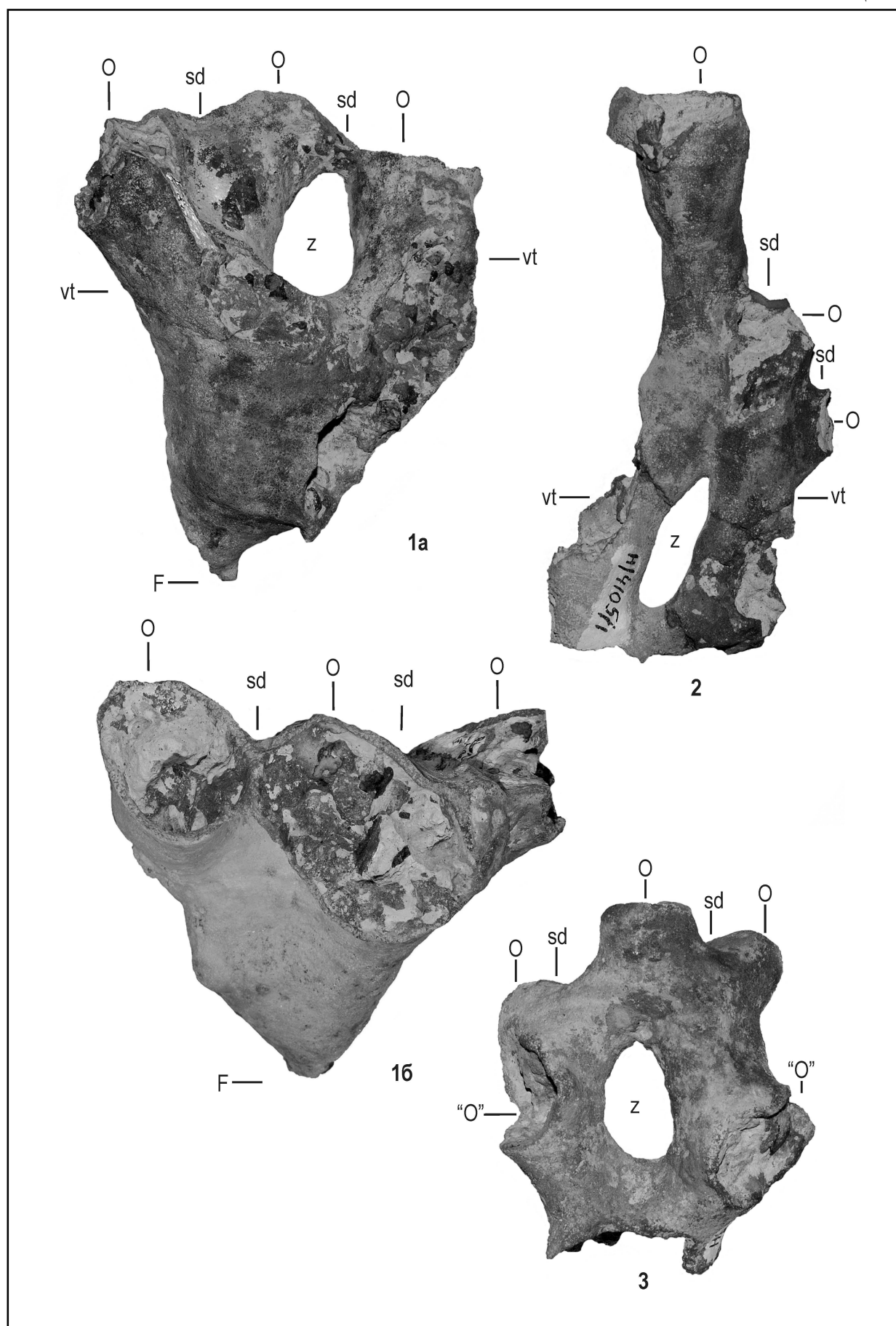


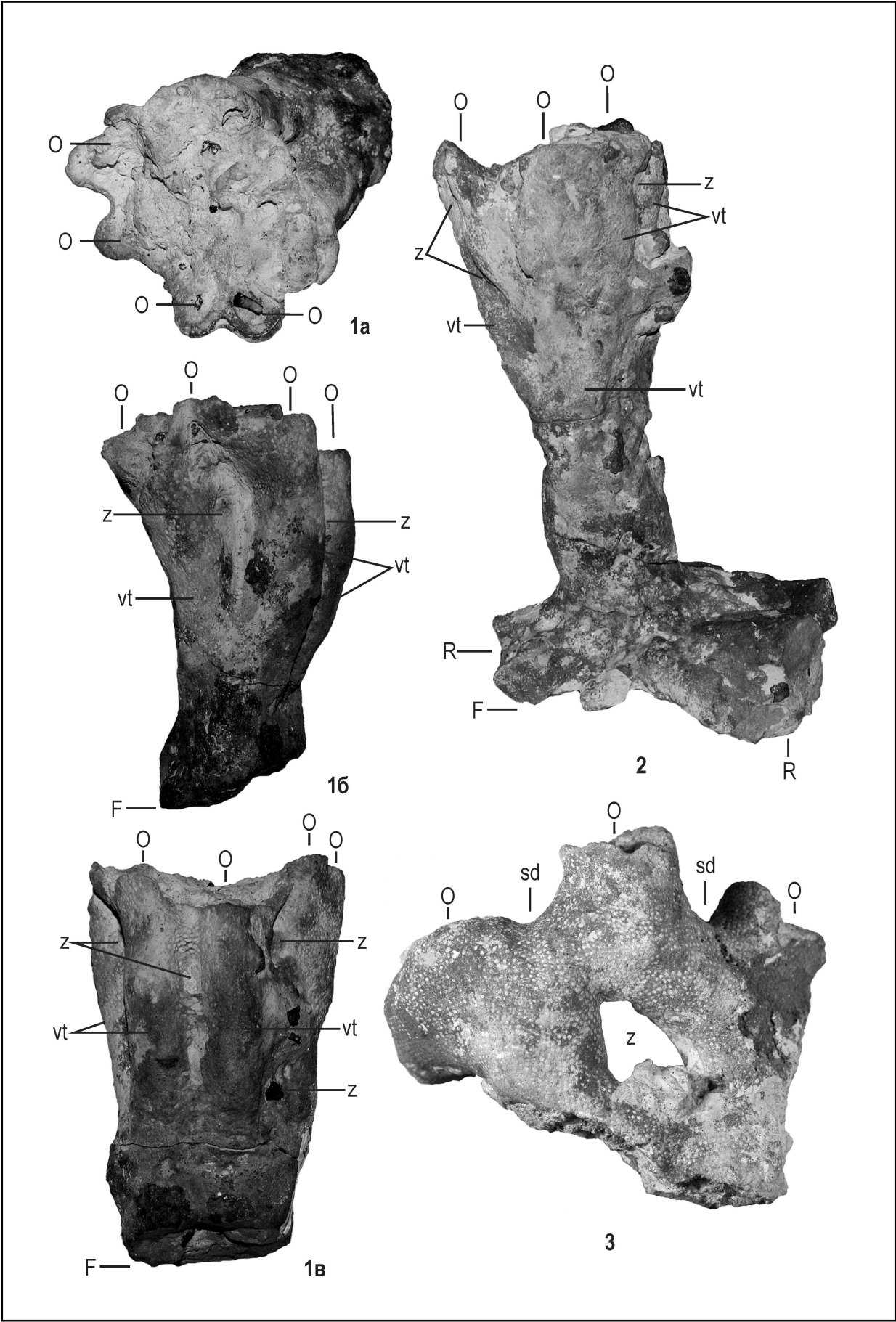


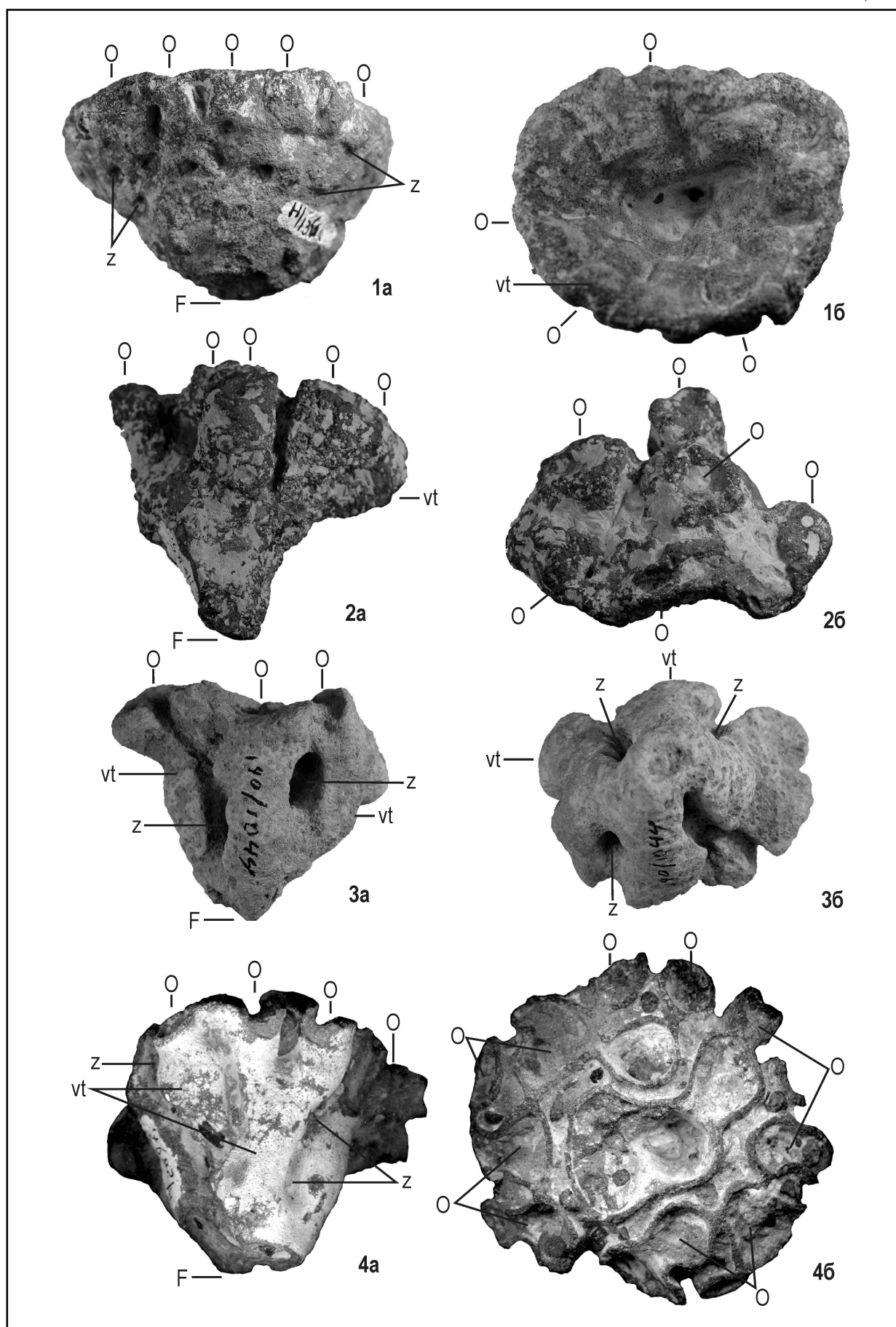
Фототаблица 73

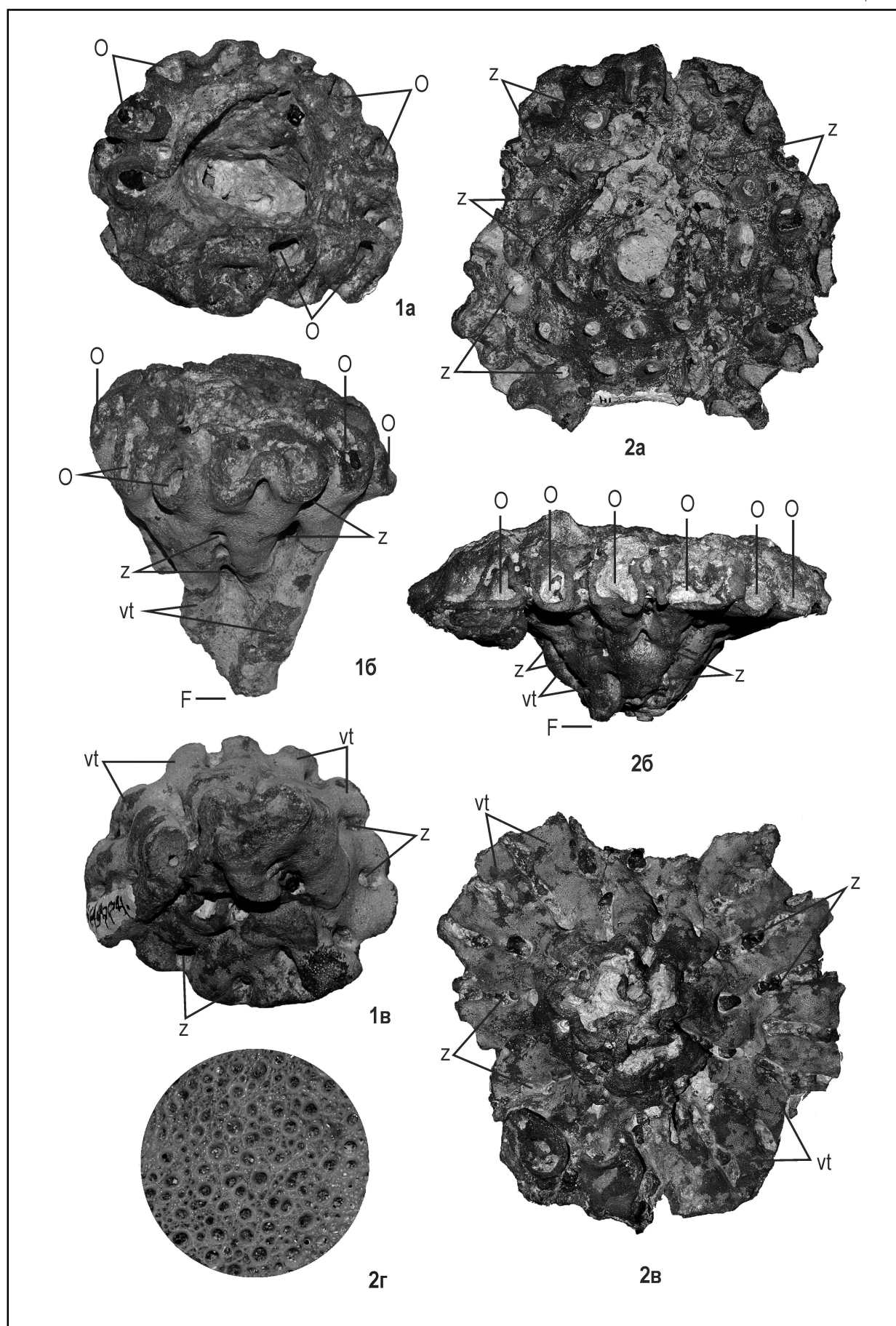


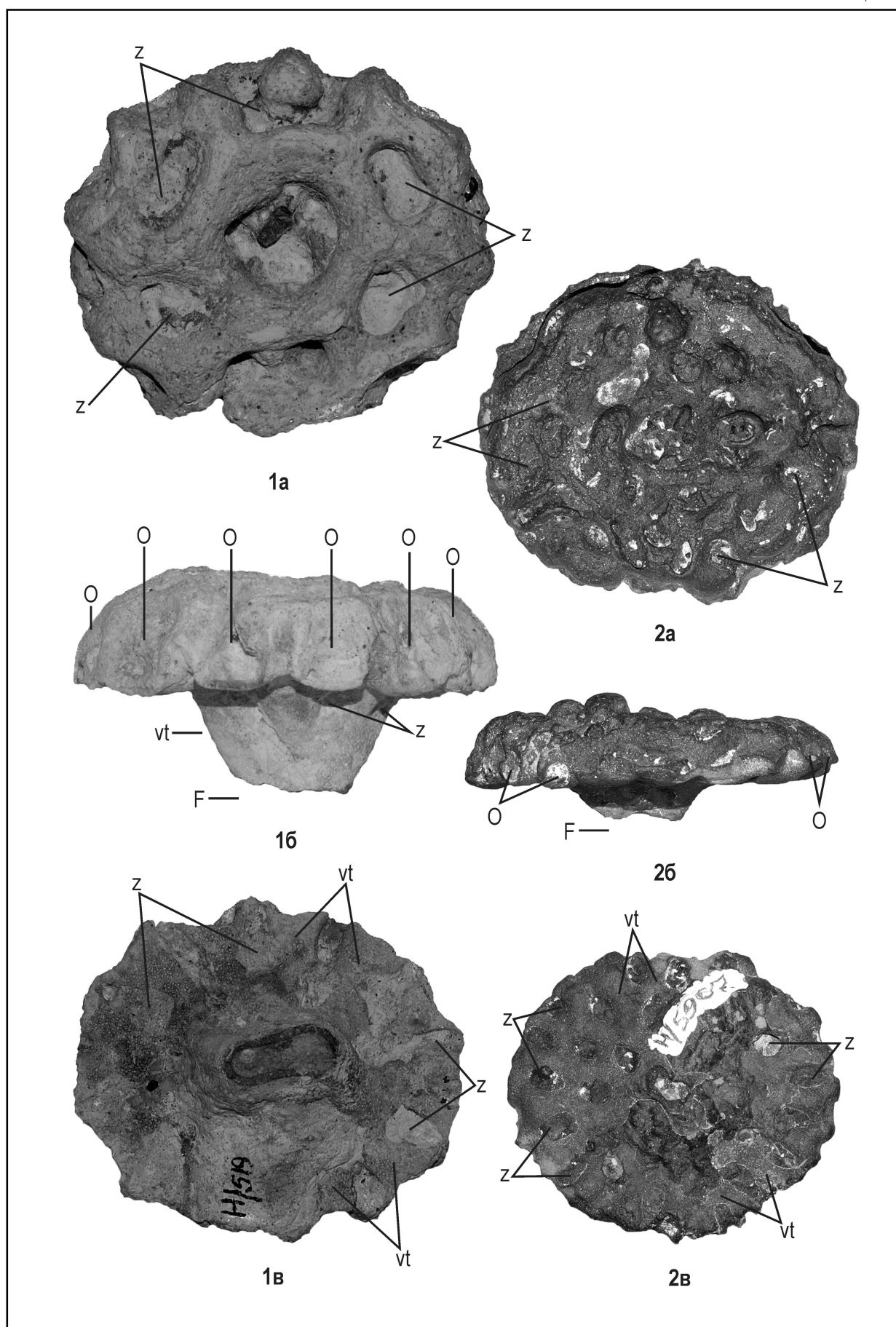


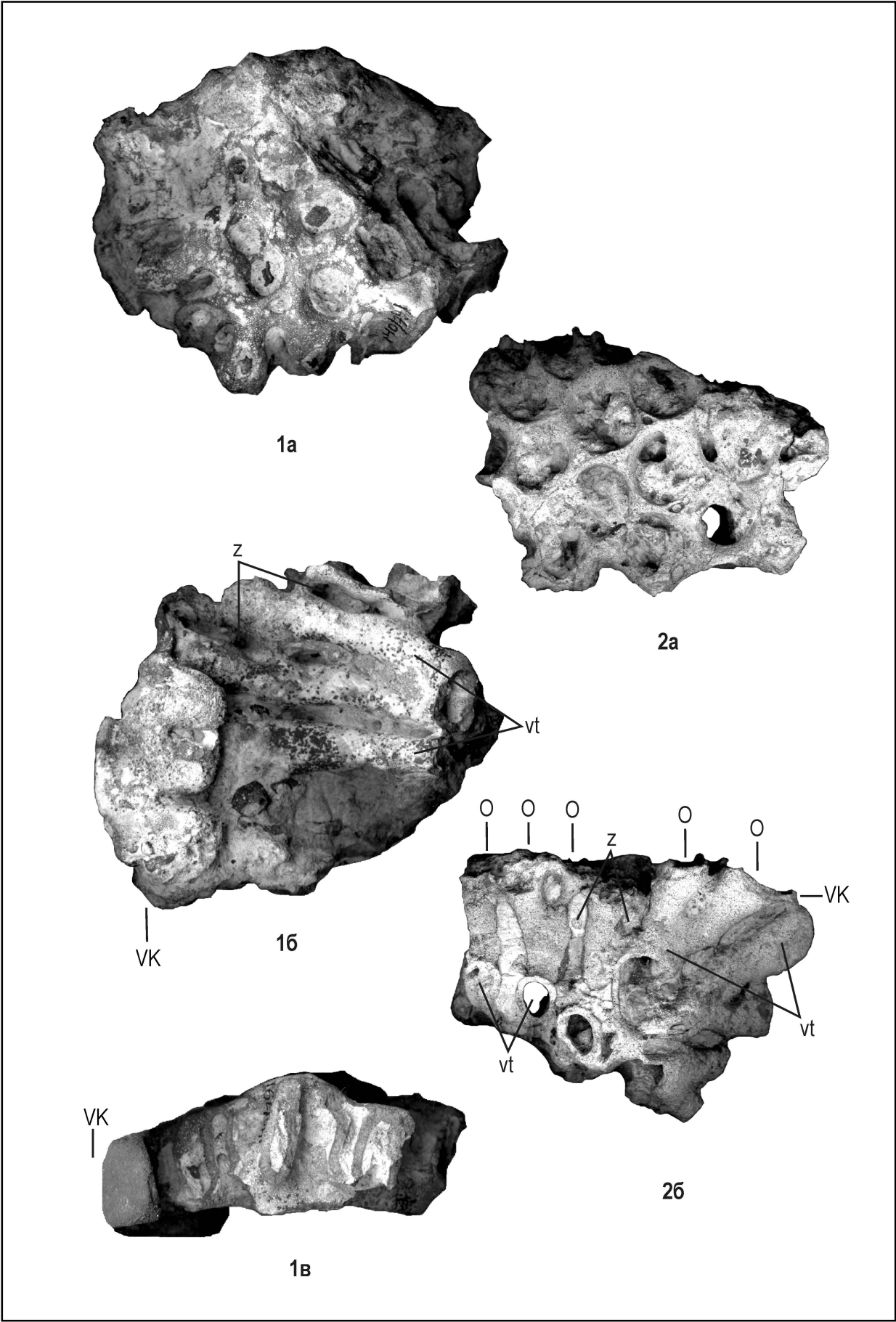




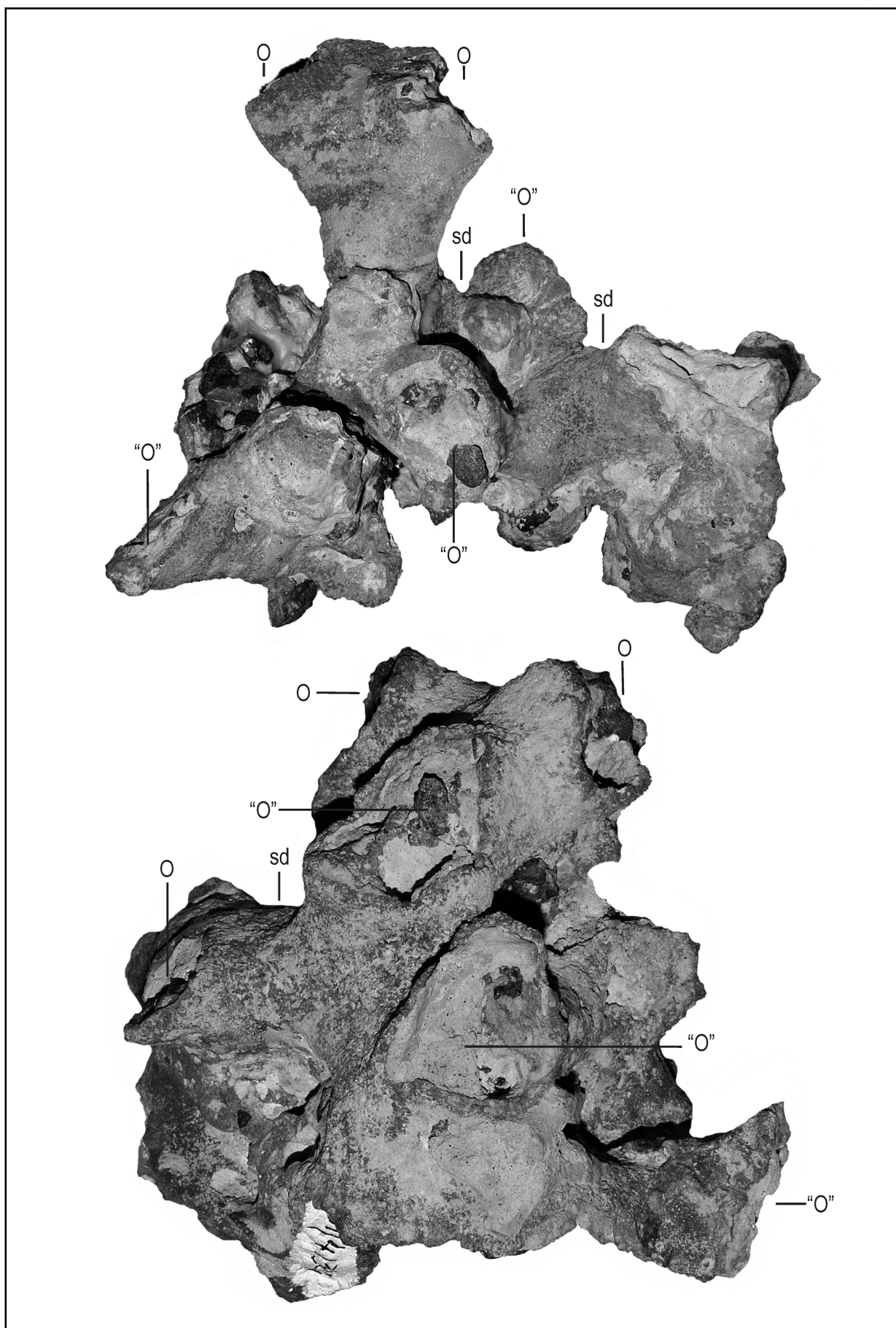








Фототаблица 81



Описание фототаблиц

Фототаблица 1

Фиг. 1. *Sororistirps radiatum* (Mantell, 1822). Экз. СГУ, № 122/1808 (х 1): 1а, 1б – противоположные стороны; 1в – сверху, на оскулюмы вторичного и третичного скелета. Саратовская обл., «Багаевка». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Sororistirps radiatum* (Mantell, 1822). Экз. СГУ, № 121/2628 (х 0,75): 2а, 2б – сбоку, с противоположных сторон. Саратовская обл., «Багаевка». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Sororistirps radiatum* (Mantell, 1822). Экз. СГУ, № 121/2628 (х 0,5). Прорисовка образца сбоку, со стороны оскулюмов. Саратовская обл., «Багаевка». Сантон.

Условные обозначения: О₁₋₃ – оскулюмы элементов единого скелета, SK₁₋₃ – первичный – третичный элементы единого скелета, VK₃ – верхний край стенки верхнего элемента скелета

Фототаблица 2

Фиг. 1. *Sororistirps* ex gr. *tubiforme* (Schrammen, 1912). Экз. СГУ, № 122/6692 (х 1): 1а – вид снизу, по касательной; 1б – сбоку, со стороны искажения строения скульптуры, ориентация по прижизненному положению вторичного скелета. Саратовская обл., г. Вольск, «Коммунар». Верхний сантон – нижний кампан.

Фиг. 2. *Ventriculites* sp. Экз. СГУ, № 122/5448 (х 0,75): 2а – сбоку; 2б – продольный аншлиф; 2в – увеличенное отображение нижней части экземпляра с прорисовкой контура первичного скелета ювенильной стадии (х 1,5), ориентация по прижизненному положению вторичного скелета. Саратовская обл., «Багаевка». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Sororistirps* sp. Экз. СГУ, № 122/6781 (х 1). Вид сбоку. Образец ориентирован в прижизненном положении вторичного скелета. Саратовская обл., г. Вольск, «Коммунар». Верхний сантон – нижний кампан.

Фиг. 4. *Coeloptychium* ex gr. *tenuilatus* Perv., 2002. Экз. СГУ, № 122/4702 (х 1): 4а, 4б – противоположные стороны; 4в – снизу. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, R – ризоидный вырост, SK₁ – фрагмент первичного скелета, SK₂ – вторичный скелет, VK – верхний край стенки, F₁ – основание первичного скелета, subo – субоскулюм

Фототаблица 3

Фиг. 1. *Guettardiscyphia multilobata* (Sinzov, 1872). Экз. СГУ, № 122/697 (х 1): 1а – сверху; 1б – сбоку; 1в – снизу, на дермальную поверхность фрагмента первичного скелета. Вид фрагмента на верхний край, как это было в строении первичного скелета. Саратовская обл., «Репная Вершина». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Guettardiscyphia multilobata* (Sinzov, 1872). Экз. СГУ, № 122/697. Прорисовка скелета губки: 2а – сверху; 2б – сбоку, с противоположной стороны фиг. 1б. Саратовская обл., «Репная Вершина». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Guettardiscyphia roemeri* (Pomel, 1872). Экз. СГУ, № 122/6001 (х 1): 3а – сверху; 3б – сбоку; 3в – снизу, на дермальную поверхность фрагмента первичного скелета. Саратовская обл., «Александровка». Нижний сантон.

Условные обозначения: R – ризоидные выросты, SK₁ – фрагмент первичного скелета губки, SK₂ – вторичный скелет, VK – верхний край стенки, subo – субоскулюм

Фототаблица 4

Фиг. 1. *Tremabolites megastoma* (Roemer, 1841). Экз. ЦНИГРМ, № 10982/177/ (х 0,5): 1а, 1б – сбоку, с противоположных сторон. Образец ориентирован первичным скелетом вниз. г. Саратов. Нижний сантон. Коллекция профессора И. Ф. Синцова.

Фиг. 2. *Tremabolites megastoma* (Roemer, 1841). Экз. СГУ, №3/54 (х 0,75): 2а – сбоку; 2б – снизу. Образец ориентирован первичным скелетом вниз. г. Саратов. Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, SK₁ – первичный скелет, SK₂ – вторичный скелет, F₁ – основание первичного скелета, subo – субоскулюм

Фототаблица 5

Фиг. 1. *Cephalites* (*Cephalites*) *capitatus* (Smith, 1848). Экз. ЦНИГРМ, № 10982/475 (х 0,5): 1а – сбоку; 1б – снизу, оскулюм первичного скелета. Образец ориентирован первичным скелетом вниз. г. Саратов. Сантон. Коллекция профессора И. Ф. Синцова.

Фиг. 2. *Cephalites* (*Cephalites*) *compresus* Smith, 1848. Экз. СГУ, № 121/2668 (х 0,75): 2а, 2б – сбоку, с противоположных сторон. Три «половинки» скелета с единым оскулюмом. Саратовская обл., «Пудовкино». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Cephalites* (*Cephalites*) *compresus* Smith, 1848. Экз. СГУ, № 121/2668 (х 0,5). Прорисовка образца сбоку. Саратовская обл., «Пудовкино». Нижний сантон.

Фиг. 4. *Cephalites (Orthodiscus) sp.* Экз. КЕО, № 64/2014-08 (х 0,75). Вид сбоку на оскулюм вторичного скелета. Саратовская обл., «Александровка-1». Нижний сантон. Образец Е. О. Котелевского.

Условные обозначения: О – оскулюм, О₁₋₂ – оскулюмы скелета, SK₁, SK₂ – первичный и вторичный элементы скелета, SK₁₋₁, SK₁₋₂ – половинки первичного скелета, VK – верхний край

Фототаблица 6

Фиг. 1. *Napaeana absoluta* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2667 (х 1). Частичная регенерация организма от сектора верхнего края исходного скелета, который ориентирован вертикально, в прижизненном положении: 1а, 1б – с противоположных узких поверхностей бокала; 1в – общий вид; 1г – сверху. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Napaeana absoluta* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2667. Прорисовка скелета с одной из узких поверхностей бокала. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Нижний сантон.

Условные обозначения: О₁₋₂ – оскулюмы, SK₁₋₂ – первичный и вторичный элементы скелета, VK – верхний край

Фототаблица 7

Фиг. 1. *Sestrocladia sp.* Экз. СГУ, № 122/292 (х 1). Частичная регенерация и искажение габитуса организма, в естественном положении ориентирован верхний сегмент скелета: 1а, 1б – противоположные стороны; 1в – снизу; 1г – сверху. г. Саратов, «Заплатиновка». Сантон.

Условные обозначения: О₁₋₂ – оскулюмы элементов единого скелета, SK₁₋₂ – первичный и вторичный элементы скелета, VK – верхний край стенки

Фототаблица 8

Фиг. 1. *Lepidospongia sp.* Экз. СГУ, № 122/4580 (х 0,75). Частичная регенерация организма от сектора верхнего края исходного скелета, который ориентирован вертикально, в прижизненном положении: 1а, 1б – с противоположных сторон; 1в – сверху. Саратовская обл., «Александровка-3». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Lepidospongia sp.* Экз. СГУ, № 122/4669 (х 1). Частичная регенерация организма от сектора верхнего края исходного скелета, который ориентирован вертикально, в прижизненном положении: 2а, 2б – с противоположных узких сторон скелета; 2в – с широкой стороны скелета. Саратовская обл., «Александровка-3». Сантон.

Условные обозначения: О₁₋₂ – оскулюмы элементов единого скелета, SK₁₋₂ – первичный и вторичный элементы скелета, VK – верхний край стенки, R – стержень-ризид, F – основание скелета

Фототаблица 9

Фиг. 1. *Plocoscyphia sp.* Экз. СГУ, № 122/926 (х 1). Неоднократное искажение ориентации губки вторичного геммиформного строения, в естественном положении ориентирован верхний элемент скелета: 1а – общий вид; 1б – сверху, на верхний сегмент; 1в – сверху, на средний сегмент скелета; 1г – сбоку. г. Саратов, «Поливановка». Сантон.

Условные обозначения: SK₁₋₂₋₃ – элементы скелета, subo – субоскулюмы

Фототаблица 10

Фиг. 1. *Craticularia sp.* Экз. СГУ, № 121/820 (х 1). Искажение строения скелета и перекрытие стенкой оскулюма: 1а, 1б – противоположные широкие стороны; 1в – узкая сторона и первичный оскулюм. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 2. *Craticularia sp.* Экз. СГУ, № 122/1208 (х 1). Частичная регенерация организма и искажение строения скелета: 2а, 2б – противоположные широкие стороны скелета; 2в – узкая сторона скелета, верхняя смещенная и искаженная часть скелета. Саратовская обл., «Репная Вершина». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, О₁₋₂ – оскулюмы скелета, SK₁₋₂ – первичный и вторичный элементы скелета, lp – лопасть

Фототаблица 11

Фиг. 1. *Ventriculites sp.* Экз. СГУ, № 122/1057 (х 1). Частичная регенерация организма и искажение скелета: 1а – широкая сторона скелета; 1б – общий вид. Тамбовская обл., «Никольское-2». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Lepidospongia sp.* Экз. СГУ, № 122/4981 (х 1). Асимметричный скелет с выростами и дополнительными ризидами: 2а, 2б – противоположные стороны скелета; 2в – низ скелета. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, SK₁₋₂ – первичный и вторичный элементы скелета, F – основание скелета, VK – верхний край стенки

Фототаблица 12

Фиг. 1. *Lepidospongia (Flexurispongia) involuta* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2253 (х 0,9). Поперечное замыкание оскулюма: 1а, 1б – сбоку, противоположные лагусные поверхности; 1в – сверху, шов стенок; 1г – ангулатная поверхность, участок шва; 1д, е – противоположные поверхности аншлифа. Саратовская обл., «Татищево». Нижний сантон.

Условные обозначения: О₁₋₂ – оскулюмы, F – основание скелета, sh (g) – шов (гребень)

Фототаблица 13

Фиг. 1. *Lepidospongia (Flexurispongia) sp.* Экз. СГУ, № 121/570 (х 0,8): 1а, 1б – противоположные широкие поверхности; 1в – сверху; 1г – снизу. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Фиг. 2. *Lepidospongia (Flexurispongia) sp.* Экз. СГУ, № 121/3164 (х 0,8): 2а – основание; 2б – широкая поверхность скелета; 2в – сверху. Саратовская обл., «Багаевка». Нижний сантон.

Условные обозначения: О₁₋₂ – оскулюмы, F – основание скелета, VK – верхний край, sh (g) – шов (гребень)

Фототаблица 14

Фиг. 1. *Lepidospongia (Flexurispongia) superrapha* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/66 (х 0,8). Фрагментированный скелет: 1а – продольный аншлиф; 1б, 1г – противоположные широкие поверхности; 1в – поперечный аншлиф; 1д – узкая поверхность скелета. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Условные обозначения: О₁₋₂ – оскулюмы, F – основание, P – парагастральная полость; sh (g) – шов (гребень). Пунктирные линии А – Б и В – Г – поверхности сечения скелета (аншлифов)

Фототаблица 15

Фиг. 1. *Craticularia sp.* Экз. СГУ, № 121/324 (х 0,8). Скелет димодульной автономии с замкнутым общим оскулюмом: 1а, б – широкие противоположные поверхности; 1в – снизу; 1г – сверху. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, F – основание скелета, sh (g) – шов (гребень)

Фототаблица 16

Фиг. 1. (?) *Zittelispongia sp.* Экз. СГУ, № 122/4399 (х 0,8). Скелет с фасолевидным оскулюмом, центральная часть которого перекрыта стенкой: 1а, б – противоположные широкие стороны; 1в – сверху. Саратовская обл., «Озерки-3». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Lepidospongia (Flexurispongia) sp.* Экз. СГУ, № 122/4992 (х 1). Париформный скелет с закрытой центральной частью оскулюма: 2а, б – с противоположных широких сторон; 2в – сверху; 2г – узкая поверхность с оскулюмом. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, F – основание скелета, VK – верхний край, sh (g) – шов (гребень)

Фототаблица 17

Фиг. 1. *Lepidospongia sp.* Экз. СГУ, № 122/3362 (х 0,8). Фрагмент апикальной части стенки с поперечным и продольным замыканием: 1а – сверху; 1б – снизу. Саратовская обл., «Багаевка». Нижний сантон.

Фиг. 2. (?) *Zittelispongia sp.* Экз. СГУ, № 122/1886 (х 1). Фрагмент апикальной части стенки с поперечным замыканием: 2а – узкая сторона стенки с оскулюмом; 2б – сверху; 2в – широкая сторона стенки. г. Саратов. Сантон.

Фиг. 3. *Lepidospongia (Flexurispongia) sp.* Экз. КЕО № 64/57 (х 1). Фрагмент верхней части скелета с почти полностью перекрытым оскулюмом: 3а, б – противоположные широкие стороны; 3в – узкая поверхность с ложным оскулюмом. Саратовская обл., «Александровка-1». Сантон. Образец Е. О. Котелевского.

Условные обозначения: О – оскулюм, F – основание скелета, P – парагастральная полость, VK – верхний край, sh (g) – шов (гребень)

Фототаблица 18

Фиг. 1. *Sestrocladia sp.* Экз. СГУ, № 121/3146 (х 0,8): 1а, 1б – сбоку, широкая поверхность; 1в – узкая поверхность с выростом; 1г – снизу; 1д – сверху, оскулюм. Саратовская обл., «Багаевка». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, sd – седловина, vt (subo) – вырост (субоскулюм)

Фототаблица 19

Фиг. 1. *Guettardiscyphia* sp. Экз. СГУ, № 122/4788 (х 0,8). Фрагмент лопасти: 1а – широкая поверхность; 1б, 1в – противоположные узкие поверхности, видоизмененные субоскулюмы. Саратовская обл., «Александровка-3». Сантон.

Фиг. 2. *Guettardiscyphia* sp. Экз. СГУ, № 122/3661 (х 1). Фрагмент лопасти: 2а, 2в – противоположные широкие стороны; 2б – узкая поверхность с выростом. г. Саратов, «Заплатиновка». Сантон.

Условные обозначения: subo – субоскулюм, vt (subo) – вырост (субоскулюм)

Фототаблица 20

Фиг. 1. *Guettardiscyphia* sp. Экз. СГУ, № 122/5005 (х 0,8). Фрагмент крупной лопасти: 1а – узкая поверхность с субоскулюмами; 1б – широкая поверхность. Саратовская обл., «Пудовкино». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Guettardiscyphia* sp. Экз. СГУ, № 122/3198 (х 1). Фрагмент лопасти: 2а – узкая поверхность с выростами; 2б – широкая сторона. Пензенская обл., «Ростовка». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Guettardiscyphia* sp. Экз. СГУ, № 140/759 (х 1). Фрагмент крупной лопасти, широкая поверхность, на узкой поверхности – выросты. г. Саратов, «Лысая гора». Нижний сантон.

Фиг. 4. *Guettardiscyphia* sp. Экз. СГУ, № 121/356 (х 1). Фрагмент лопасти, узкая поверхность с выростом. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Фиг. 5. *Guettardiscyphia* sp. Экз. СГУ, № 121/1501 (х 1). Фрагмент лопасти: 5а, 5б – противоположные широкие стороны. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, F – основание скелета (лопасти), subo – субоскулюм, vt – вырост

Фототаблица 21

Фиг. 1. *Guettardiscyphia* sp. Экз. МГ, № 1/23 (х 0,8). Фрагмент лопасти: 1а, б – противоположные широкие стороны лопасти; 1в – узкая сторона с выростом. Саратовская обл., «Александровка». Нижний сантон. Образец М. А. Григорьева.

Фиг. 2. *Leptophragma* sp. Экз. СГУ, № 122/2823 (х 1). Фрагмент лопасти: 2а – узкая поверхность с выростом; 2б – широкая поверхность лопасти. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Фиг. 3. *Haralopegma* sp. Экз. СГУ, № 122/5611 (х 1). Фрагмент ветви: 3а – широкая сторона; 3б – узкая поверхность с выростами. Белгородская обл., Стойленский карьер. Сенотан.

Фиг. 4. *Guettardiscyphia* sp. Экз. МГ, № 1/46 (х 1). Фрагмент лопасти: 4а, б – противоположные широкие стороны. г. Саратов. Нижний сантон. Образец М. А. Григорьева.

Условные обозначения: О – оскулюм, F – основание скелета, subo – субоскулюм, vt – вырост

Фототаблица 22

Фиг. 1. *Leptophragmidae* sp. Экз. СГУ, № 122/3219 (х 0,8). Скелет транзитной колонии: 1а, б – противоположные широкие стороны лопасти; 1в – узкая сторона с выростом. Пензенская обл., «Ростовка». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Coscinopora (Fericoscinopora) variabilis* (Malecki, 1980): 2а – прорисовка скелета; 2б – сбоку (по: Malecki, 1980; табл. 5, фиг. 8). Польша. Сантон.

Фиг. 3. *Haralopegma (Muriculatiscyphia) ramosa* (Moret, 1926). Общий вид фрагмента скелета (по: Moret, 1926; табл. 21, фиг. 3). Франция. Сенотан.

Фиг. 4. *Pleurostoma* sp. Экз. СГУ, № 121/1514 (х 1). Фрагмент лопасти: 4а, б – противоположные стороны; 4в – сверху. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Сантон.

Фиг. 5. *Ceniplaniscyphia incipiramosa* Perv., 1997. Экз. СГУ, № 122/691 (х 1): 5а – узкая сторона лопастного скелета; 5б – широкая сторона лопасти с выростом; 5в – сверху. г. Саратов, «Заплатиновка». Сантон.

Условные обозначения: О (oo) – оскулюм (оскулярные отверстия), F – основание скелета, subo – субоскулюм, vt – вырост

Фототаблица 23

Фиг. 1. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/1697. Фрагмент лопасти скелета дефинитивного организма, в маргинальной и апикальной части которой, вблизи щелевидного оскулюма, скопление почек: 1а, 1б – противоположные стороны лопасти (х 0,9); 1в – сверху (х 1); 1г – почки (х 2).

Фиг. 2. Реконструкция скелета *Guettardiscyphia* полной сохранности, вид сверху, с расположением сохранившегося фрагмента лопасти (темно-серый оттенок). г. Саратов, «Заплатиновка». Сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, ps – тело почки, lp – лопасть, subo – субоскулюм

Фототаблица 24

Фиг. 1. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/1698 (х 1). Фрагмент лопасти: 1а – сверху; 1б – широкая поверхность лопасти; 1в – почковидные образования в верхней части лопасти (х 2). г. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 121/162. Фрагмент лопасти: 2а – широкая поверхность лопасти (х 1); 2б – почковидное тело (х 3). г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Фиг. 3. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/1702. Фрагмент лопасти: 3а, 3б – противоположные стороны (х 1); 3в – почковидный вырост (х 2). г. Саратов, «Усиевича». Сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, рс – тело почки, subo – субоскулюм

Фототаблица 25

Фиг. 1. *Ventriculitidae* sp. ind. Экз. СГУ, 121/2786 (х 1). Фрагмент париформного скелета: 1а, 1б – противоположные стороны; 1в – почка на ангулатной поверхности; 1г – сверху. г. Саратов, «Лысая гора». Кампан.

Фиг. 2. *Crassiscyphia falcata* Perv., 1997. Экз. СГУ, № 122/936 (х 1): 2а – сбоку, почка на латусной поверхности лопасти; 2б, 2в – ангулатные поверхности лопасти сверху и снизу. Белгородская обл., Стойленский карьер. Сеноман.

Условные обозначения: рс – тело почки, subo – субоскулюм

Фототаблица 26

Фиг. 1. *Ventriculites ocreaceus* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2657 (х 1): 1а – сбоку, почкообразное образование; 1б, 1в – противоположные стороны бокала. Саратовская обл., «Пудовкино». Нижний сантон.

Условные обозначения: VK – верхний край, l – линия пережима, рс₁₋₂ – почки

Фототаблица 27

Фиг. 1. *Ventriculites fractus* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 122/5550 (х 1): 1а – сбоку, почкообразные тела; 1б – снизу; 1в – сверху; 1г, 1д – противоположные стороны бокала. г. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, рс – почкообразное тело

Фототаблица 28

Фиг. 1. *Microblastium* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/4398: 1а – сверху (х 1), 1б – снизу (х 0,8), 1в, 1г – сбоку, смежные стороны (х 0,8); 1д – сбоку, почковидное тело в нижней части скелета (х 1). Саратовская обл., «Куриловка». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, рс – тело почки, l – линия пережима

Фототаблица 29

Фиг. 1. *Microblastium* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/3301: 1а – сбоку, почковидное тело; 1б – сверху; 1в, 1г, 1д – фрагмент стенки с почкообразным телом: 1в, 1д – профиль; 1г – анфас (х 1). Саратовская обл., «Пудовкино». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, VK – верхний край, рс – тело почки

Фототаблица 30

Фиг. 1. *Sporadoscinia* (?) *decheni* (Goldfuss, 1833). Экз. СГУ, № 121/201 (х 0,8): 1а, 1в – противоположные ангулатные стороны; 1б – латусная сторона; 1г – сверху. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Сантон.

Фиг. 2. *Sporadoscinia stellata* (Schrammen, 1902). Экз. СГУ, № 122/1338 (х 1): 2а – латусная сторона, положение фрагментированной почки; 2б – ангулатная сторона. г. Саратов, «Усиевича». Сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, Rs – стержень – ризоид, VK – верхний край, рс – почка

Фототаблица 31

Фиг. 1. *Lepidospongia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/3429 (х 1). Фрагмент верхней части бокала: 1а – почковидное тело вблизи верхнего края ангулатной поверхности стенки; 1б – сверху; 1в – снизу; 1г – латусная сторона; 1д – противоположная латусная поверхность стенки, в верхней части которой – два кратера, отделившихся почек (х 1,4). Саратовская обл., «Багаевка». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Lepidospongia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/3429. Реконструкция скелета – сохранившаяся часть стенки показана серым, почка и кратеры – темно-серым оттенком. Отсутствующее основание скелета очерчено пунктиром.

Фиг. 3. *Paracratularia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/3643 (х 1). Фрагмент верхней части дихотомизирующих ветвей: 3а – ангулатная сторона скелета; 3б – латусная поверхность ветви с фрагментированным основанием почки. г. Саратов, «Лысая гора». Нижний сантон.

Фиг. 4. *Paracratularia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/3643. Реконструкция скелета – сохранившаяся часть показана серым, основание фрагментированной почки – темно-серым оттенком. Отсутствующая часть скелета очерчена пунктиром.

Условные обозначения: О – оскулюм, рс – тело почки и кратер отделившейся почки

Фототаблица 32

Фиг. 1. *Cephalites compressus* Smith, 1848. Экз. СГУ, № 122/6614 (х 1): 1а – сбоку; 1б – снизу; 1в – сверху. Саратовская обл., «Александровка-5». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Leptophragmidae* sp. Экз. СГУ, № 122/4973 (х 1). Скелет образован несколькими почкообразными выростами: 2а, 2б – противоположные латусные стороны; 2в – сверху; 2г – ангулатная сторона. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Условные обозначения: VK – верхний край, рс – тело почки

Фототаблица 33

Фиг. 1. *Tremabolites megastoma* (Roemer, 1841). Экз. СГУ, № 122/3553 (х 0,8): 1а – сверху; 1б, 1в – смежные стороны. г. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Tremabolites megastoma* (Roemer, 1841). Экз. СГУ, № 122/3343 (х 0,8): 2а – сверху; 2б, 2в – противоположные стороны; 2г – снизу. Саратовская обл., «Александровка-1». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, mm – кортикальная мембрана, рс – тело почки, subo – субоскулюм, вр – почкообразный вырост

Фототаблица 34

Фиг. 1. *Tremabolites megastoma* (Roemer, 1841). Экз. СГУ, № 122/6614 (х 0,8): 1а – сбоку, тело почки; 1б – снизу; 1в – сбоку. Саратовская обл., «Александровка-5». Сантон.

Фиг. 2. *Tremabolites* sp. ind. Экз. СГУ, № 121/1528 (х 0,8). Почкообразный вырост над кортикальной мембраной с многими оскулюмами: 2а, 2б – противоположные стороны. г. Саратов, песчаный карьер завода силикатного кирпича. Сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, mm – кортикальная мембрана, рс – тело почки, subo – субоскулюм

Фототаблица 35

Фиг. 1. *Eurete* sp. Экз. СГУ, № 122/4949 (х 0,6). Скелет сложного геммиформного строения: 1а, 1б – противоположные латусные стороны; 1в – почкообразный вырост (х 1,8); 1г – ангулатная сторона с почкообразным выростом; 1д – сверху. Саратовская обл., «Озерки-3». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, рс – тело почки

Фототаблица 36

Фиг. 1. *Zittelispongia* sp. Экз. МГУ, № 11/756 (х 0,75). Скелет первичной колонии: 1а, 1б – поверхность с почкообразным телом под разным ракурсом; 1в – противоположная сторона; 1г – ангулатная поверхность скелета. г. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон. Образец из коллекции М. А. Григорьева.

Фиг. 2. *Leptophragma* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/4789 (х 1). Фрагмент полого-выпуклой стенки с ундулирующей поверхностью: 2а – сверху; 2б, 2в – противоположные латусные стороны. Саратовская обл., «Александровка-3». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, рс – тело почки (почковидное образование), sd – седловина с гребнем

Фототаблица 37

Фиг. 1. *Guettardiscyphia* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/82 (х 1). Фрагмент верхней части лопасти, линейные очертания которой искажены формированием почковидного тела: 1а, 1б – противоположные латусные поверхности; 1в – снизу; 1г – сверху. г. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Ventriculites* sp. Экз. СГУ, № 122/5448 (х 1). Скелет, сформированный при регенерации организма от апикальной части упавшего в осадок тела: 2а – сбоку; 2б – сверху; 2в – снизу, почкообразное тело. Саратовская обл., «Багаевка-1». Сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, VK – верхний край, SK₁ – скелет ювенильной стадии развития (горизонтальное положение) SK₂ – скелет дефинитивной стадии развития губки, рс – тело почки

Фототаблица 38

Фиг. 1. *Lepidospongia* sp. Экз. КЕО, № 643/00021 (х 0,75). Скелет париформного строения: 1а, 1б – противоположные стороны. Саратовская обл., «Александровка-1». Нижний сантон. Образец из коллекции Е. О. Котелевского.

Фиг. 2. *Sororistirps radiatum* (Mantell, 1822) Экз. КЕО, № 643/00016 (х 0,75). Скелет париформного строения: 2а – ангулатная поверхность; 2б – латусная поверхность. Саратовская обл., «Александровка-1». Нижний сантон. Образец из коллекции Е. О. Котелевского.

Фиг. 3. *Lepidospongia* sp. Экз. КЕО, № 643/00033 (х 0,75). Скелет париформного строения: 3а – почка на латусной поверхности; 3б – снизу. Саратовская обл., «Александровка-1». Нижний сантон. Образец из коллекции Е. О. Котелевского.

Условные обозначения: О – оскулюм, VK – верхний край, pc – тело почки

Фототаблица 39

Фиг. 1. *Orthodiscus* sp. ind. Экз. СГУ, № 122/921 (х 2). Фрагмент стенки с почкообразным телом: 1а, 1б – противоположные стороны; 1в, 1г – сверху, разные ракурсы. Саратовская обл., «Багаевка-1». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Ventriculites* sp. ind. Экз. СГУ, № 121/484 (х 2). Фрагмент стенки с почкообразным телом: 2а, 2б – противоположные стороны (2б – аншлиф); 2в – сверху. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Условные обозначения: pc – тело почки

Фототаблица 40

Фиг. 1. *Sporadoscina quenstedti triosculum* Schrammen, 1912. Колл. СР № 01/15. Первичная автономия, оскулюм образуют три дефинитивных губки, в основании скелета расположено две ювенильные формы без оскулюмов: 1а, 1б – противоположные стороны; 1в – сверху, оскулюм. г. Саратов. Сантон. Образец из коллекции Р. Ю. Стрединина.

Фиг. 2. *Sporadoscina quenstedti triosculum* Schrammen, 1912. Колл. СР № 01/15. Прорисовка скелета: 2а, 2б – противоположные стороны. г. Саратов. Сантон.

Условные обозначения: SK₁₋₃ – дефинитивные модули автономии, SKU₁₋₂ – ювенильные формы, R – ризоид, VK – верхний край. Деление шкалы 1 см

Фототаблица 41

Фиг. 1. (?) *Actinosiphonia* sp. Экз. СГУ, № 122/3533 (х 1). Массивный скелет демоспонгии: 1а – сверху; 1б, 1в – противоположные стороны. Саратовская обл., «Татищево». Сантон.

Фиг. 2. *Siphonia* sp. Экз. СГУ, № 122/2713 (х 1). Сферический скелет демоспонгии: 2а – сверху; 2б – снизу; 2в – сбоку. Оренбургская обл., «Зубочистинка». Верхняя юра, волжский регионрус.

Условные обозначения: pc – тело почки

Фототаблица 42. Одиночные формы

Фиг. 1. *Microblastium spinosum* (Sinzov, 1872). Экз. SRA, № 1/23 (х0,75). Скелет полной сохранности: 1а – сверху; 1б – сбоку. Саратовская обл., «Александровка-1». Нижний сантон. Образец Р. А. Стрединина.

Фиг. 2. *Cephalites (Cephalites) capitatus* Smith, 1848. Экз. СГУ, № 121/176 (х0,75). Общий вид скелета полной сохранности. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 3. *Rhizopoterion cervicorne saratoviensis* (Goldfuss, 1833). Экз. СГУ, № 121/1272 (х0,75). Скелет полной сохранности сбоку. г. Саратов, «Лысая гора». Кампан.

Фиг. 4. *Sororistirps* sp. Экз. СГУ, № 122/6461 (х0,75). Скелет полной сохранности сбоку. г. Саратов, «Алтынка». Нижний маастрихт.

Условные обозначения: B – бокал, F – основание скелета, O – оскулюм, R – ризоид, S – стержень, VK – верхний край

Фототаблица 43. Одиночные формы

Фиг. 1. *Cephalites (Orthodiscus) pedester* (Eichwald, 1865). Экз. СГУ, № 121/74 (х 0,75). Общий вид скелета полной сохранности. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 2. *Cephalites (Orthodiscus)* sp. Экз. РМЗ, № 1/150 (х 0,75). Общий вид скелета, верхняя часть бокала разрушена. Саратовская обл., «Большой Мелик». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Schizorabdus* sp. Экз. СГУ, № 122/6695 (х 0,75). Листообразный скелет полной сохранности, вид на парагастральную щель. Саратовская обл., г. Вольск, «Коммунар». Верхний сантон.

Фиг. 4. *Sporadoscina corniforme* (Perv., 2002). Экз. СГУ, № 121/838 (х 0,75). Общий вид скелета полной сохранности. г. Саратов, карьер силикатного завода. Нижний сантон.

Условные обозначения: O – оскулюм, VK – верхний край, F – основание скелета, R – ризоиды

Фототаблица 44. Одиночные формы

Фиг. 1. *Lepidospongia (Lepidospongia) ex. gr. concavexa* (Perv., 2002). Экз. СГУ, № 121/1738 (х 0,75). Резко асимметричный скелет: 1а – сверху; 1б – снизу; 1в, г – противоположные узкие сторны; 1д – широкий отворот, тыловая часть. г. Саратов. Кампан.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, fr – фронтальный и tr – тыловой сектор скелета. Стрелки отображают предполагаемое направление течения

Фототаблица 45. Одиночные формы

Фиг. 1. *Lepidospongia (Lepidospongia) ex. gr. concavexa* (Perv., 2002). Экз. СГУ, № 122/1289 (х 0,75). Резко асимметричный скелет полной сохранности: 1а – снизу; 1б – сбоку, узкая поверхность. г. Саратов. Нижний маастрихт.

Фиг. 2. *Lepidospongia (Lepidospongia) ex. gr. concavexa* (Perv., 2002). Экз. СГУ, № 122/3520 (х 0,75). Асимметричный скелет полной сохранности: 2а – снизу; 2б – сбоку, узкая поверхность. г. Саратов, «Лысая гора». Кампан.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, fr – фронтальный и tr – тыловой сектор скелета. Стрелки отображают предполагаемое направление течения

Фототаблица 46. Одиночные формы

Фиг. 1. *Lepidospongia (Lepidospongia) sp.* Экз. СГУ, № 122/5275 (х 0,75). Резко асимметричный париформный скелет, верхний край расположен значительно ниже основания губки: 1а – сбоку – узкая сторона, скелет ориентирован в естественном положении, сверху – парагастральная поверхность; 1б – общий вид на парагастральную и дермальную поверхности стенки ниже ее отворота; 1в – снизу на дермальную поверхность. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание, O – оскулюм, VK – верхний край, fr – фронтальный и tr – тыловой сектор скелета. Стрелки отображают предполагаемое направление течения

Фототаблица 47. Перифронтальные формы

Фиг. 1. *Ventriculites (Contubernium) ochevi* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/28 (х 0,75). Скелет полной сохранности: 1а – сверху; 1б – снизу; 1в – сбоку; 1г – по диагонали сверху; 1д – половина верхней части скелета с оскулюмом в центре и два концентрических ряда субмодулей (х 1,5). г. Саратов. Сантон.

Условные обозначения: O – оскулюм, VK – верхний край, F – основание скелета, subm – субмодуль

Фототаблица 48. Перифронтальные формы

Фиг. 1. *Ventriculites (Contubernium) sp. ind.* Экз. СГУ, № 121/2442 (х 1). Фрагмент сектора горизонтального отворота: 1а – сверху, оскулярные отверстия субмодулей; 1б – снизу, радиальные протяженные ризоидные выросты; 1в – сбоку, верхний край с ризоидными выростами. г. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Ventriculites (Contubernium) sp. ind.* Экз. СГУ, № 121/2442. Реконструкция скелета и положение представленного на фиг. 1 фрагмента (серое), сверху. г. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Условные обозначения: R – ризоидообразный вырост, VK – верхний край, subm (subo) – субмодуль (субоскулюм)

Фототаблица 49. Перифронтальные формы

Фиг. 1. *Ventriculites (Contubernium) ochevi* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 122/1278 (х 1). Скелет без вмещающей породы: 1а – продольный аншлиф; 1б – аншлиф стенки выше отворота. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 2. *Rhizopoterion (Columelloculus) triuterus* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2009-1 (х 1,5). Стержнеобразный скелет: 2а – аншлиф; 2б – дермальная поверхность с субоскулюмом на вершине выроста. г. Саратов. Низы верхнего кампана.

Фиг. 3. *Rhizopoterion (Columelloculus) triuterus* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2009-2 (х 1,5): 3а – аншлиф; 3б – дермальная поверхность. г. Саратов. Низы верхнего кампана.

Условные обозначения: O – оскулюм, VK – верхний край, F – основание скелета, subm – субмодуль, hh – продольные и pp – поперечные каналы

Фототаблица 50. Первичные автономии

Фиг. 1. *Ventriculites striatus* (Smith, 1848). Экз. СГУ, № 122/5356 (х 0,75): 1а, 1б – сбоку, противоположные стороны, «материнская» особь ориентирована вертикально; 1в – сверху. Саратовская обл., «Широкий Буерак». Сантон.

Фиг. 2. *Sporadoscinia trisorora* Perv., 2002. Экз. СГУ, № 121/2634 (х 0,75): 2а – сбоку; 2б – снизу; 2в – сверху. г. Саратов. Нижний сантон.

Условные обозначения: SK₁ – «материнская» особь, SK₁₋₃ – модули

Фототаблица 51. Первичные автономии

Фиг. 1. *Naranea* sp. Экз. СГУ, № 122/2895 (х 0,75). Автономия в виде "грибницы": 1а – латусная поверхность; 1б – сверху, отвороты стенки модулей образуют видимость общей поверхности скелета. Саратовская обл., «Александровка-1». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Naranea minutilis binidula* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/1148 (х 0,75): 2а – латусная поверхность; 2б – аншлиф, вертикальное сечение скелета, парагастральные полости и межскелетное пространство заполнены вмещающей породой. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 3. *Microblastium cylindratum diosculum* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 122/1486 (х 0,75): 3а – латусная поверхность; 3б – снизу, основания двух модулей. г. Саратов. Нижний сантон.

Условные обозначения: F₁₋₂ – основание модулей, O₁₋₃ – оскулюмы, R – ризоид, SK₁₋₃ – модули, VK – верхний край, st – стенка

Фототаблица 52. Первичные автономии

Фиг. 1. *Naranea* sp. Экз. СГУ, № 122/7501 (х 0,75): 1а – сбоку; 1б – сверху. Саратовская обл., «Озерки-4». Сантон.

Фиг. 2. *Naranea* sp. Экз. СГУ, № 121/2852 (х 0,75). Фрагментированный скелет: 2а – сбоку; 2б – сверху, один модуль разрушен. г. Саратов. Сантон.

Фиг. 3. *Microblastium* sp. Экз. СГУ, № 121/2820 (х 0,75): 3а – латусная поверхность; 3б – сверху. г. Саратов, «Рейнике». Сантон.

Условные обозначения: F₁₋₂ – основание модулей, O – оскулюм, SK₂ – «материнская» особь, SK₁₋₂ – модули

Фототаблица 53. Первичные автономии

Фиг. 1. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/1807 (х 0,75): 1а – ангулатная поверхность; 1б – снизу, основания модулей обособлены; 1в – сверху, единый оскулюм. Саратовская обл., «Пудовкино-3». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Naranea* sp. Экз. СГУ, № 122/3436 (х 0,75). Модули обособлены лишь в основании скелета: 2а – сбоку, основание модулей; 2б – основание скелета (х 2,5). Саратовская обл., «Багаевка-1». Сантон.

Фиг. 3. *Ventriculites sterea* (Defretin – Lefranc, 1958). Экз. СГУ, № 122/3714 (х 1). Модули едва обособлены в основании скелета: латусная поверхность. Саратовская область, «Вишневое». Нижний сантон.

Условные обозначения: F₁₋₂ – основание модулей, O – оскулюм, SK₁₋₂ – модули

Фототаблица 54. Первичные автономии

Фиг. 1. *Naranea* sp. Экз. СГУ, № 122/4696 (х 0,9): 1а – латусная и 1б – ангулатная поверхности. Саратовская обл., «Александровка-3». Нижний сантон.

Фиг. 2. (?) *Eurete* sp. Экз. СГУ, № 122/3268 (х 0,7). Фрагментированный скелет: 2а, 2б, 2в – с противоположных сторон; 2г – сверху, оскулюмы модулей обособлены. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Сантон.

Условные обозначения: F – основание, O – оскулюм, SK₁₋₂ – модули

Фототаблица 55. Первичные автономии

Фиг. 1. (?) *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/2963 (х 0,75). Основания модулей едва обособлены: 1а – латусная поверхность; 1б – снизу. г. Саратов, «Смирновское ущелье». Сантон.

Фиг. 2. *Sestrocladia gemina* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2353 (х 0,75). Основания модулей слабо обособлены: 2а – латусная поверхность; 2б – снизу. г. Саратов, «Лысая гора». Кампан.

Фиг. 3. *Orthodiscus stabilis* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 122/1149 (х 0,5). Основания модулей едва прослеживаются: латусная поверхность, желоб в средней части слабо обозначает модули. Саратовская обл., «Пады-2». Сантон.

Условные обозначения: F₁₋₂ – основание модулей, O – оскулюм, VK – верхний край

Фототаблица 56. Вторичные автономии

Фиг. 1. *Ventriculites* sp. Экз. СГУ, № 122/3732 (х 1). Фрагмент скелета, в строении которого стенка «материнского» модуля «перекрывает» оскулюм «дочернего»: 1а – сбоку; 1б – сверху. Саратовская обл., «Шклово-1». Сантон.

Фиг. 2. *Sestrocladia* sp. Экз. СГУ, № 121/2806 (х 0,75). Скелет одиночной формы, почти полной сохранности, с необычно широким асимметричным отворотом стенки и щелевидным оскулюмом: 2а – сбоку; 2б – сверху. г. Саратов, «Лысая гора». Кампан.

Фиг. 3. *Sestrocladia* sp. Экз. СГУ, № 122/736-737 (х 0,75). Фрагментированный скелет одиночной формы с широким асимметричным отворотом стенки и щелевидным оскулюмом: 3а – латусная поверхность; 3б – сверху. г. Саратов, «Лысая гора». Кампан.

Фиг. 4. *Demospongia* sp. Экз. СГУ, № 121/1686 (х 0,75). Основания модулей единого скелета обособлены: 4а – сверху; 4б – сбоку. г. Саратов, «Заплатиновка». Сантон.

Условные обозначения: F₁₋₃ – основание модуля (модулей), О – оскулюм, SK₁₋₂ – модули, VK – верхний край, sh (g) – шов (гребень)

Фототаблица 57. Вторичные автономии

Фиг. 1. *Lepidospongia (Communitectum) plyrifossatum* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2345 (х 0,4). Фрагмент крупного скелета: 1а – сбоку, на поверхность верхнего края; 1б – снизу. Саратовская обл., «Буданова гора». Нижний маастрихт.

Фиг. 2. *Lepidospongia (Communitectum) plyrifossatum* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2203 – 2204 (х 0,75). Фрагмент скелета: 2а – сбоку; 2б – снизу. Саратовская обл., «Невежкино-1». Нижний маастрихт.

Фиг. 3. *Communitectum plyrifossatum* Perv., 1998. Экз. СГУ, № 121/2203 – 2204. Реконструкция очертаний скелета и положение изученного фрагмента (серое), сверху. Саратовская обл., «Невежкино-1». Нижний маастрихт.

Условные обозначения: M₁₋₄ – модули, VK – верхний край

Фототаблица 58. Вторичные автономии

Фиг. 1. *Hexactinosa* gen. ind. Экз. СГУ, № 122/4977 (х 0,75). Скелет полной сохранности, пространство между модулями заполнено вмещающей породой: 1а – сбоку; 1б – сверху; 1в – снизу. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Marinifavosus multiloculatus* Perv., 1997. Экз. СГУ, № 121/2718 – 2723 (х 0,7). Фрагмент скелета: 2а, 2б – противоположные стороны; 2в – сверху; 2г – снизу. Казахстан, Актобинская обл., «Егынды-Сай-9». Верхний кампан – нижний маастрихт.

Фиг. 3. *Marinifavosus multiloculatus* Perv., 1997. Экз. СГУ, № 121/1158 (х 0,7). Фрагмент скелета: 3а – сбоку; 3б – снизу. Оренбургская обл., «Бгенды-Сай-79/1». Верхний кампан – нижний маастрихт.

Фиг. 4. *Marinifavosus multiloculatus* Perv., 1997. Экз. СГУ, № 121/1159 (х 0,7). Фрагмент скелета: 4а – сбоку; 4б – снизу; 4в – сверху. Оренбургская обл., «Бгенды-Сай-79/1». Верхний кампан – нижний маастрихт.

Условные обозначения: О – оскулюм, SK₁₋₃ (SK(M)) – модули, F – основание скелета

Фототаблица 59. Одиночные формы транзитного уровня

Фиг. 1. *Guettardiscyphia roemeri* (Pomel, 1872). Экз. СГУ, № 122/5989 (х 0,7). Две лопасти фрагментированы: 1а – сверху; 1б – сбоку. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Нижний сантон.

Фиг. 2–6. *Guettardiscyphia* sp. Фрагменты лопастей с оскулярной мембраной, сверху; фиг. 2. Экз. СГУ, № 122/6579 (х 1). Два ряда оскулярных отверстий. Саратовская обл., «Александровка-5». Нижний сантон; фиг. 3. Экз. СГУ, № 122/98 (х 1). Один ряд овальных оскулярных отверстий. г. Саратов. Нижний сантон; фиг. 4. Экз. СГУ, № 122/6579 (х 1). Один-два ряда оскулярных отверстий. Саратовская обл., «Александровка-5». Нижний сантон; фиг. 5. Экз. СГУ, № 121/156 (х 1). Два-три ряда оскулярных отверстий. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон; фиг. 6. Экз. СГУ, № 122/4787 (х 1). Два-три ряда оскулярных отверстий. Саратовская обл., «Александровка-3». Нижний сантон.

Условные обозначения: О – оскулюм, lp – лопасть, «lp» – основание фрагментированной пары лопастей, oo – оскулярные отверстия, subo – субоскулюм

Фототаблица 60. Одиночные формы транзитного уровня

Фиг. 1. *Balantionella nevejkensis* (Perv., 2002). Экз. СГУ, № 122/755 (х 0,7). Первичный геммиформный скелет: 1а – сверху; 1б – сбоку. Саратовская обл., «Невежкино-1». Нижний маастрихт.

Фиг. 2. *Balantionella melovatkinensis* (Perv., 2002). Экз. СГУ, № 204/64 (х 0,7). Первичный геммиформный скелет: 2а – сверху; 2б – снизу. Волгоградская обл., «Меловатка-8». Средний сеноман.

Фиг. 3. *Botryosella* sp. Экз. СГУ, № 122/6230 (х 1). Первичный геммиформный скелет, выросты образуют вертикальные лопасти: 3а – сбоку; 3б – сверху; 3в – снизу. Саратовская обл., «Озерки-1». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, О – оскулюм, subo – субоскулюм, vt – вырост

Фототаблица 61. Одиночные формы транзитного уровня

Фиг. 1. ? *Camerotoptichium* sp. Экз. СГУ, № 121/251 (х 0,7). Первичный геммиформный скелет с плоским основанием: 1а – сверху; 1б – сбоку. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 2. *Plocoscyphia [Exanthes] grandis* (Sinzov, 1872). Экз. СГУ, № 121/1208 (х 0,7). Вторичный геммиформный скелет с тонкой стенкой (*Lychniscosa*) и с площадкой прирастания: сбоку. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Фиг. 3. *Paraplocia* sp. Экз. СГУ, № 122/5038 (х 1). Простейший вторичный геммиформный скелет: сбоку. Волгоградская обл., «Меловатка-1». Средний сеноман.

Фиг. 4. *Eurete* sp. Экз. СГУ, № 121/321 (х 1):). Вторичный геммиформный скелет с толстой стенкой (Hexactinosa). г. Саратов. Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, subo – субоскулюм, z – зияние

Фототаблица 62. Одиночные формы транзитного уровня

Фиг. 1. *Troegerella (Troegerella) guinefurfata* (Perv., 2002). Экз. СГУ, № 122/1379 (х 0,7). Вторичный плициформный скелет, дихотомия лопастей первого порядка: 1a – сверху; 1б – сбоку; 1в – снизу. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Сантон.

Фиг. 2. *Umbrelliserus olferjevi* (Perv., 2008). Экз. СГУ, № 122/4801 (х 0,7). Вторичный геммиформный скелет, сегмент отворота лопастей: 2a – снизу; 2б – сверху. Саратовская обл., «Рыбное». Маастрихт.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, lp – лопасть, oo – оскулярные отверстия, subo – субоскулюм

Фототаблица 63. Одиночные формы транзитного уровня

Фиг. 1. *Balantionella (Lobatiscyphia) khudjakovi* Perv., 1999. Экз. СГУ, № 121/389 (х 1): 1a – сверху; 1б – сбоку. г. Саратов, «Лысая гора». Кампан.

Фиг. 2 *Balantionella (Lobatiscyphia) khitovi* Perv., 1997. Экз. СГУ, № 122/751 (х 1): 2a – широкая сторона скелета, лопасти; 2б – узкая сторона скелета; 2в – снизу. Оренбургская обл., «Бгенды-Сай». Кампан.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, lp – лопасть, subo – субоскулюм, vt – вырост

Фототаблица 64. Автономные формы транзитного уровня

Фиг. 1. *Ceniplaniscyphia duale* Perv., 2002. Экз. СГУ, № 121/1237 (х 1): 1a – сбоку; 1б – снизу; 1в, 1г – прорисовка скелета сбоку (1в) и снизу (1г). г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 2 *Guettardiscyphia roemeri* (Pomel, 1872). Экз. СГУ, № 122/666 (х 1,5): 2a – снизу; 2б – сбоку.

Фиг. 3. *Balantionella trioscula* Perv., 1999. Экз. СГУ, № 122/945 (х 1): 3a – сверху; 3б – сбоку; 3в – прорисовка скелета сверху. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 4. *Balantionella trioscula* Perv., 1999. Экз. СГУ, № 122/1443 (х 1). Прорисовка скелета: 4a – сверху; 4б – сбоку. г. Саратов. Нижний сантон.

Условные обозначения: O – оскулюм, O₁₋₃ – оскулюмы, SK₁₋₂ – скелеты модулей, subo – субоскулюм, F – основание

Фототаблица 65. Простейшие колонии транзитного уровня

Фиг. 1. ? *Ramosiscyphia* sp. Экз. СГУ, № 122/4983 (х 1). Скелет с одной фрагментированной ветвью: 1a – широкая сторона; 1б – узкая сторона. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Leptophragmatidae* sp. Экз. СГУ, № 122/4810 (х 1). Скелет с фрагментированными ветвями: 2a – широкая сторона; 2б – узкая сторона. Воронежская обл., «Подгорное». Сантон.

Фиг. 3. *Pleurostoma* sp. Экз. СГУ, № 122/3435 (х 1). Кустовидный скелет, дихотомия ветвей двух порядков: широкая сторона скелета. г. Саратов, «Заплатиновка». Сантон.

Фиг. 4. *Leptophragmatidae* sp. Экз. СГУ, № 122/6172 (х 1). Фрагментированный ветвистый скелет: 4a – широкая поверхность; 4б – узкая поверхность. Саратовская обл., «Банновская Щель». Маастрихт.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, subo – субоскулюм, sd – седловина, vt – ветви

Фототаблица 66. Простейшие колонии транзитного уровня

Фиг. 1. *Paraplocia* sp. Экз. СГУ, № 122/2784 (х 1). Вторично геммиформный скелет, дихотомирующий в верхней части: 1a – сбоку; 1б сверху. г. Саратов, «Усиевича». Сантон.

Фиг. 2. *Eurete* sp. Экз. СГУ, № 122/3627 (х 1). Вторично геммиформный скелет, дихотомирующий в верхней части: 2a – сбоку; 2б – сверху. г. Саратов, «Заплатиновка». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Pleurostoma fruticulosa* Perv. 2002. Экз. СГУ, № 121/1150 (х 1). Кустистый скелет: 3a – сверху; 3б – сбоку. Казахстан, Актюбинская обл. Сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, sd – седловина, subo – субоскулюм

Фототаблица 67. Вторичные колонии транзитного уровня

Фиг. 1. *Leptophragmatidae* sp. Экз. СГУ, № 122/4508 (х 1). Фрагмент ветвистого скелета с зиянием: 1а, 1б – противоположные широкие стороны. Саратовская обл., «Александровка-3». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Leptophragmatidae* sp. Экз. СГУ, № 122/6003 (х 1). Фрагмент нижней части кустистого скелета: 2а – узкая и 2б – широкая сторона. Саратовская обл., «Александровка-3». Сантон.

Фиг. 3. *Leptophragmatidae* sp. Экз. СГУ, № 122/6155 (х 0,7). Кустистый скелет полной сохранности: 3а – сбоку; 3б – сверху; 3в – снизу. Саратовская обл., «Озерки-3». Сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, subo – субоскулюм, vt – ветвь, z – зияние

Фототаблица 68. Вторичные колонии транзитного уровня

Фиг. 1. *Tremabolites megastome* (Roemer, 1841). Экз. СГУ, № 121/183 (х 0,7). Лабиринтовый скелет полной сохранности: 1а – сверху; 1б – сбоку; 1в – снизу. г. Саратов, карьер завода силикатного кирпича. Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, mm – поверхность мембраны, subo – субоскулюм, z – зияния, fr – фронтальный сектор скелета. Стрелки отображают предполагаемое направление течения

Фототаблица 69. Вторичные колонии транзитного уровня

Фиг. 1. *Petrosifavosum* sp. Экз. СГУ, № 122/5754 (х 0,5). Лабиринтовый скелет полной сохранности: 1а – верх; 1б – сбоку; 1в – низ. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Petrosifavosum* sp. Экз. СГУ, № 122/7630 (х 0,5). Лабиринтовый скелет полной сохранности: 2а – верх; 2б – снизу; 2в – сбоку. Саратовская обл., «Озерки-4». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание, O – оскулюм, VK – верхний край, R – опорный ризоид, subo – субоскулюм, z – зияния, fr – фронтальный сектор скелета. Стрелки отображают предполагаемое направление течения

Фототаблица 70. Вторичные колонии транзитного уровня

Фиг. 1. *Myrmecioptychium latiusculus* Perv., 2002. Экз. СГУ, № 121/91 (х 0,7). Вторично плициформный скелет полной сохранности: 1а – верх; 1б – низ; 1в – сбоку. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 2. *Leptophragmatidae* sp. Экз. СГУ, № 122/8053 (х 0,5). Кустистый скелет полной сохранности: 2а – верх; 2б – низ; 2в – сбоку. Саратовская обл., «Озерки-3». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Plocoscyphia* sp. Экз. СГУ, № 122/4941 (х 0,7). Кустистый скелет полной сохранности: 3а – сверху; 3б – сбоку. Саратовская обл., «Озерки-3». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, subo – субоскулюм, z – зияния, fr – фронтальный сектор скелета. Стрелка отображает предполагаемое направление течения

Фототаблица 71. Первичные (простейшие) колонии

Фиг. 1. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/4872 (х 0,7). Фрагмент ветвистого скелета: 1а – широкая сторона; 1б – сверху. Саратовская обл., «Александровка-1». Сантон.

Фиг. 2. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/393 (х 0,5). Фрагмент крупного ветвистого скелета: 2а, б – противоположные стороны. Саратовская обл., «Александровка-1». Сантон.

Фиг. 3. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/1861 (х 1). Фрагмент ветвистого скелета с широкой стороны. г. Саратов, «Поливановка». Сантон.

Условные обозначения: O – оскулюм, sd – седловина, vt₁₋₂ – ветвь (модуль) первого и второго порядка, vt – опорный вырост

Фототаблица 72. Первичные (простейшие) колонии

Фиг. 1. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/1866 (х 1). Скелет полной сохранности с дихотомирующими ветвями: 1а, б – противоположные стороны; 1в – сверху. г. Саратов, «Заплатиновка». Сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, sd – седловина, vt₁₋₂ – ветвь (модуль) первого и второго порядка, «zm» – проявление замыкания оскулюма

Фототаблица 73. Первичные (простейшие) колонии

Фиг. 1. *Paracraticularia* ex. gr. *fittoni* (Mantell, 1822). Экз. СГУ, № 121/1098 (х 1). Скелет полной сохранности с выпуклыми стенками: 1а – широкая сторона; 1б – сверху; 1в – узкая сторона. г. Саратов, «Лысая гора». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Paracraticularia* ex. gr. *fittoni* (Mantell, 1822). Экз. СГУ, № 122/3521 (х 1). Фрагментированный плоско сжатый скелет с крупными оскулюмами: 2а – широкая сторона; 2б – снизу; 2в – сверху. Саратовская обл., «Карамышка». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Paracraticularia* ex. gr. *fittoni* (Mantell, 1822). Экз. СГУ, № 122/4568 (х 1). Скелет полной сохранности с узкоцилиндрическими ветвями, широкая сторона. Саратовская обл., «Александровка-3». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, VK – верхний край, sd – седловина, vt₁₋₂ – ветвь (модуль) первого и второго порядка

Фототаблица 74. Первичные (простейшие) колонии

Фиг. 1. *Sporadopyle* sp. Экз. СГУ, № 122/5215 (х 1). Фрагментированный скелет: 1а – сбоку; 1б – сверху. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Sporadopyle* sp. Экз. КЕО, № 643/00026 (х 0,5). Скелета полной сохранности с тремя дихотомизирующими ветвями: 2а – сбоку; 2б – снизу; 2в – сверху. Саратовская обл., «Александровка-1». Сантон. Образец Е. О. Котелевского.

Фиг. 3. *Paracraticularia* sp. Экз. СГУ, № 122/248 (х 1). Искривленный скелет с пятью модулями (оскулюмами) с тыловой стороны. г. Саратов. Сантон.

Фиг. 4. *Paracraticularia* sp. Экз. СГУ, № 122/752 (х 1). Скелет полной сохранности с четырьмя дихотомизирующими ветвями: 4а – сбоку; 4б – сверху; 4в – снизу. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, sd₁₋₂ – седловина первого и второго порядка, vt₁₋₂ – ветвь (модуль) первого и второго порядка, sh(g) – сочленение стенки соседних модулей, z – зияние

Фототаблица 75. Настоящие колонии

Фиг. 1. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/1809 (х 0,75). Фрагментированный ветвистый скелет: 1а – широкая сторона; 1б – сверху. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/4105 (х 1). Фрагментированный ветвистый скелет с широкой стороны. Саратовская обл., «Александровка-3». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/508 (х 1). Фрагмент ветвистого скелета с широкой стороны. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, «O» – основание фрагментированной ветви, z – зияние, sd – седловина, vt – ветвь (модуль)

Фототаблица 76. Настоящие колонии

Фиг. 1. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 121/448 (х 1). Кустистый скелет без отворота ветвей: 1а – верх; 1б – узкая сторона; 1в – широкая сторона. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Сантон.

Фиг. 2. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 3/37 (х 1). Кустистый скелет без отворота ветвей с системой ризоид, сбоку. г. Саратов. Сантон.

Фиг. 3. *Leptophragmatidae* sp. Экз. СГУ, № 122/75 (х 1). Фрагмент ветвистого скелета с широкой стороны. г. Саратов. Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, z – зияние, sd – седловина, vt – ветвь (модуль)

Фототаблица 77. Настоящие колонии

Фиг. 1. *Euretidae* sp. Экз. СГУ, № 121/1346 (х 1). Чашеобразный кустистый скелет без отворота ветвей: 1а – сбоку; 1б – сверху. Саратовская обл., «Пудовкино-1». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Euretidae* sp. Экз. СГУ, № 122/1045 (х 1). Кустистый скелет без отворота ветвей: 2а – сбоку; 2б – сверху. Тамбовская обл., «Никольское-2». Нижний сантон.

Фиг. 3. *Euretidae* sp. Экз. СГУ, № 140/1044 (х 1). Кустистый скелет без отворота ветвей: 3а – сбоку; 3б – снизу. г. Саратов, «Лысая гора». Нижний сантон.

Фиг. 4. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 122/2697 (х 1). Кустистый скелета с редуцированным отворотом ветвей: 4а – сбоку; 4б – сверху. Саратовская обл., «Карамышка». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, z – зияние, vt – ветвь (модуль)

Фототаблица 78. Настоящие колонии

Фиг. 1. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 122/5774 (х 1). Кустистый скелет с редуцированным отворотом ветвей: 1а – верх; 1б – сбоку; 1в – снизу. Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 122/5775 (х 1). Кустистый скелет с отворотом ветвей: 2а – сверху; 2б – сбоку; 2в – снизу; 2г – дермальная скульптура (х 5). Саратовская обл., «Озерки-2». Нижний сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, z – зияние, vt – ветвь (модуль)

Фототаблица 79. Настоящие колонии

Фиг. 1. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 122/519 (х 1). Кустистый скелет с отворотом ветвей: 1а – верх; 1б – сбоку; 1в – снизу. Саратовская обл., «Багаевка-1». Сантон.

Фиг. 2. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 122/5967 (х 1). Кустистый скелет с широким отворотом ветвей: 2а – сверху; 2б – сбоку; 2в – снизу. Саратовская обл., «Озерки-3». Сантон.

Условные обозначения: F – основание скелета, O – оскулюм, z – зияние, vt – ветвь

Фототаблица 80. Настоящие колонии

Фиг. 1. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 122/190 (х 0,75). Фрагмент отворота ветвей кустистого скелета: 1а – верх; 1б – снизу; 1в – сбоку. г. Саратов. Нижний сантон.

Фиг. 2. *Coeloptychiidae* sp. Экз. СГУ, № 121/690 (х 0,5). Фрагмент отворота ветвей кустистого скелета: 2а – сверху; 2б – снизу. Саратовская обл., «Заплатиновка». Нижний сантон.

Условные обозначения: O – оскулюм, VK – верхний край, vt – ветвь (модуль), z – зияние

Фототаблица 81. Настоящие колонии

Фиг. 1. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/448 (х 1). Фрагмент крупной объемной колонии, сбоку. Саратовская обл., «Александровка-3». Нижний сантон.

Фиг. 2. *Zittelispongia* sp. Экз. СГУ, № 122/4884 (х 1). Фрагмент крупной объемной колонии, сбоку. Саратовская обл., «Александровка-1». Нижний сантон.

Условные обозначения: O – оскулюм, «O» – основание фрагментированной ветви, sd – седловина

Оглавление

Предисловие	3
1. МОРФОТИПЫ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД	5
1.1. Париформные скелеты	6
1.2. Плициформные скелеты	13
1.2.1. Первично плициформные скелеты	17
1.2.2. Вторично плициформные скелеты	19
1.3. Геммиформные скелеты	23
1.3.1. Первичные геммиформные скелеты	23
1.3.2. Вторичные геммиформные скелеты	25
1.4. Лабиринтовые скелеты	27
1.5. Фавосиформные скелеты	31
1.6. Рамосиформное строение скелетов	35
2. ПРЕДПОСЫЛКИ ПРОЯВЛЕНИЯ МОДУЛЯРНОСТИ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД	39
2.1. Особенности строения позднемеловых гексактинеллид	39
2.2. Тенденции в морфогенезе гексактинеллид, содействовавшие формированию простейших полиоскулумных форм	43
2.3. Формы размножения позднемеловых гексактинеллид	50
3. МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ	61
3.1. Унитарный уровень организации	61
3.1.1. Одиночные формы	61
3.1.2. Перифронтальные формы	63
3.1.3. Автономные формы	67
3.1.3.1. Первичные автономии	71
3.1.3.2. Вторичные автономии	72
3.2. Транситорный уровень организации	73
3.2.1. Одиночные транситории	76
3.2.2. Автономные формы транситорного уровня	77
3.2.3. Колониальные формы транситорного уровня	78
3.2.3.1. Простейшие (первичные) колонии транситорного уровня	78
3.2.3.2. Сложные колонии транситорного уровня	79
3.3. Колониальный уровень организации	80
3.3.1. Простейшие колонии	80
3.3.2. Настоящие колонии	87

Заключение	98
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	99
<i>Краткий терминологический словарь по морфологии и модульной организации меловых губок – гексактинеллид</i>	<i>102</i>
Приложение	111
Фототаблицы	111
Описание фототаблиц	192

Научное издание

Первушов Евгений Михайлович

**МОРФОТИПЫ И МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД
(PORIFERA, HEXACTINELLIDA)**

Редактор *Е. А. Малютина*
Технический редактор *Т. А. Трубникова*
Корректор *Е. Б. Крылова*
Оригинал-макет подготовил *И. А. Каргин*

Подписано в печать 16.10.2018. Формат 60×84¹/₈.
Усл. печ.л. 24.18 (26.0). Тираж 100. Заказ 149-Т.

Издательство Саратовского университета.
410012, Саратов, Астраханская, 83.
Типография Саратовского университета.
410012, Саратов, Б. Казачья, 112А.