



УДК 563.45 (116.3)

## МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЗДНЕКРЕЙОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (HEXACTINELLIDA, PORIFERA)

Е. М. Первушов

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского  
E-mail: pervushovem@mail.ru

Закономерности вегетативного размножения и дефиниция структурно-функционального положения оскулюма (оскулюмов) и субоскулюмов, их соотношений в строении скелета позволили обозначить уровень организации позднекрейовых гексактинеллид: унитарный (одиночные, перифронтальные и автономные формы), транзиторный (одиночные, автономные и колониальные формы) и колониальный (простейшие и настоящие колонии). Структурирование модульной организации ископаемых гексактинеллид способствует совершенствованию классификаций представителей группы на уровне «род» – «семейство» и унификации описательной характеристики скелетных форм.

**Ключевые слова:** губки, гексактинеллиды, модульная организация, унитарный уровень, транзиторный уровень, простейшие и настоящие колонии.

### Module Organization in the Late Cretaceous Hexactinellids (Hexactinellida, Porifera)

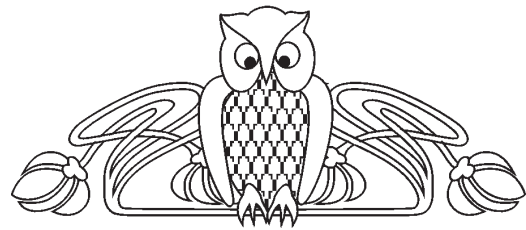
E. M. Pervushov

Knowledge on the regularities of vegetative propagation and comprehension of the osculum (oscula) and subosculum structural-functional positions and interrelations in the skeleton structure have made it possible to specify the organization levels in the Late Cretaceous hexactinellids: the unitary (solitary, perifrontal and autonomous forms), transitory (solitary, autonomous and colonial forms) and colonial (primary and true colonies) ones. Structuring of the module organization in fossil hexactinellids makes it possible to improve classification of the group representatives at the «genus» – «family» level and to unify descriptive characteristics of the skeletal forms.

**Key words:** sponges, hexactinellids, module organization, unitary level, transitory level, primary and true colonies.

DOI: 10.18500/1819-7663-2017-17-3-171-181

В отечественной литературе изложены некоторые принципиальные определения явления колониальности [1, 2]. Аспекты уровневой организации современных губок изучаются представителями Санкт-Петербургской школы спонгиологов [3–7]. При характеристике унитарных и колониальных форм ископаемых низших многоклеточных выделен переходный, кормиальный, уровень их организации [8]. Тем не менее мнения о колониальности спонгий разноречивы, понимание их индивидуальности и колониальности до сих пор является предметом обсуждения исследователей ископаемых и современных губок [2–4, 8–11]. Некоторые авторы считают всех порифер



«кормиальными» [10] или «дивидуальными» [8] организмами.

В публикациях и монографических сводках не приводится рассмотрение вопросов унитарности или колониальности ископаемых гексактинеллид. Мы безуспешно пытались использовать представления об уровневой организации некоторых морских беспозвоночных [8, 12, 13] при разработке классификации «полиоскулюмных» стеклянных губок.

В итоге позднекрейовые гексактинеллиды оказались примером, иллюстрирующим парадигму модульной организации простейших беспозвоночных [14–20]. Модель модульной организации гексактинеллид основывается на наших представлениях о тенденциях морфогенеза позднекрейовых представителей группы. Морфология и модульная организация губок изучались на основе массовых сборов известковых спонгий, демоспонгий и гексактинеллид из всего интервала верхнекрейовых пород Русской плиты. Выделены уникальные фоссилии с необычными морфологическими новообразованиями, которые интерпретированы как проявления бесполого размножения [21] и регенерации [22].

Среди позднекрейовых губок гексактинеллиды наиболее индивидуализированы, что свойственно и современным представителям группы [4, 23]. В строении средне- и толстостенных гексактинеллид выделены дифференцированные слои спикульной решетки. В строении скелета представителей разных семейств присутствуют лишь некоторые разновидности спикульной решетки: ризоидной, интэканаларной, каналарной, кортикальной (дермальной и парагастральной поверхности, верхнего края), паренхимальной и т. д. Разновидности спикульной решетки, в частности кортекса (*Cephalites*) и мембран (*Tremabolites*, *Camerospongia*), формировали и подчеркивали 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 [24]. Морфология вида гексактинеллид отражает его приспособленность к определенному режиму придонной воды. Резкие изменения динамики и направление течений искажали габитус организма, но не приводили к потере видового облика, что подтверждают явления регенерации этих губок [22, 25].

Новообразования и изменения в морфологии скелета, способствовавшие появлению разно-



образных модульных форм, во многом обусловлены способностью продуцирующих спикулы клеток к изменению своей функциональной специализации в структуре организма (реанжировке) [6]. 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 размера и очертания 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 [21, 25].

Индивидуализированный модуль ископаемых гексактинеллид – скелет губки с одной парагастральной (атриальной) полостью с сопряженным оскулюмом, часто соединенной с ирригационной системой [4, 11, 26]. 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.

Определены три основных уровня модульных гексактинеллид: унитарный, транситорный и колониальный (рис. 1). Рассмотрение мозаичного морфогенеза представителей *Lychniscosa* и *Hexactinosa* позволило наметить общие закономерности формирования морфотипов скелета [27] и модульных форм.

**1. Унитарный уровень организации** (рис. 2). К исходному уровню организации отнесены губки с одним или несколькими оскулюмами, с изолированными, не сообщающимися парагастральными полостями. Среди унитарных гексактинеллид, которые рассматриваются в составе семейства или подсемейства, выделены одиночные, перифронтальные и полиоскулюмные формы: автономии – первичные и вторичные.

**Одиночные формы.** Морфологическое разнообразие одиночных губок определяется соотношением элементов скелета: бокала, стержня, ложного стержня и системы ризоид. Характеристика этих форм несодержательна без использования понятия «скелетообразующая стенка», которая составляет основную часть скелета – бокал. Именно стенка обладает наибольшей морфологической подвижностью, способствовавшей существенной вариативности облика исходных морфотипов скелета [28, 29], за счет сочетания значений ее толщины и характера скульптуры (дермальной и парагастральной). Оскулюмом, выводящие отверстие парагастральной полости, венчает бокал, образованный замкнутой стенкой конических или цилиндрических очертаний. Многообразие одиночных форм объясняется и широким проявлением изоморфизма среди *Lychniscosa* и *Hexactinosa* [30].

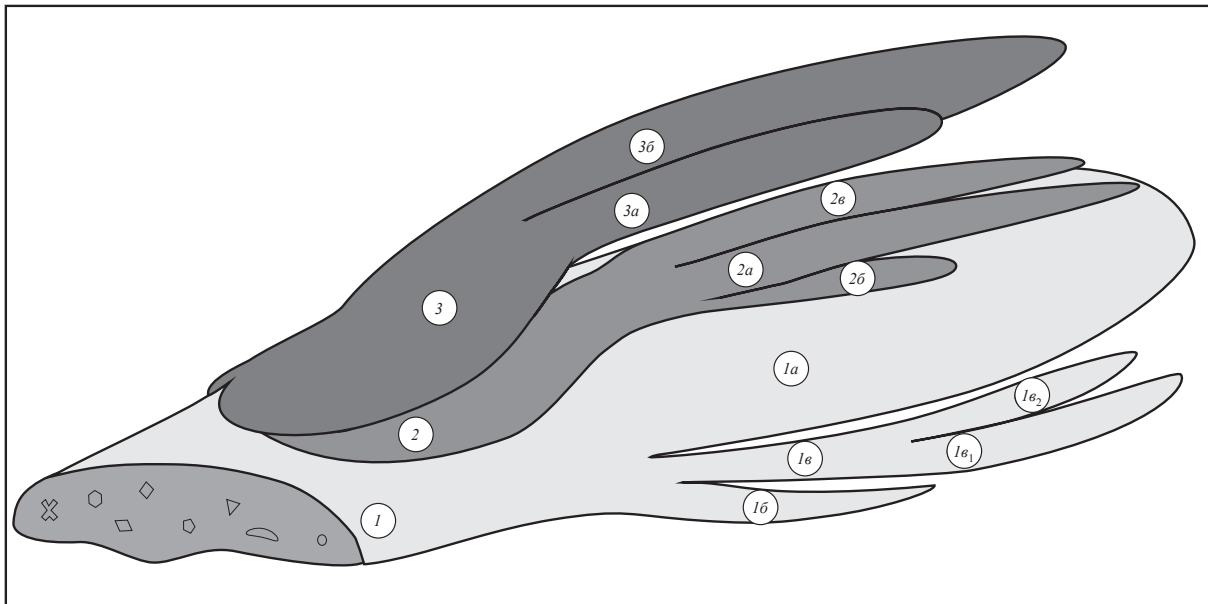


Рис. 1. Соотношение уровней модульной организации поздне меловых гексактинеллид. Условные обозначения: 1. Унитарный уровень (светло-серый фон): 1а – одиночные формы; 1б – перифронтальные формы; 1с – автономные формы (1с<sub>1</sub> – первичные, 1с<sub>2</sub> – вторичные автономии). 2. Транситорный уровень (серый фон): 2а – одиночные транситории; 2б – автономные транситории; 2с – 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 «род» – «семейство»

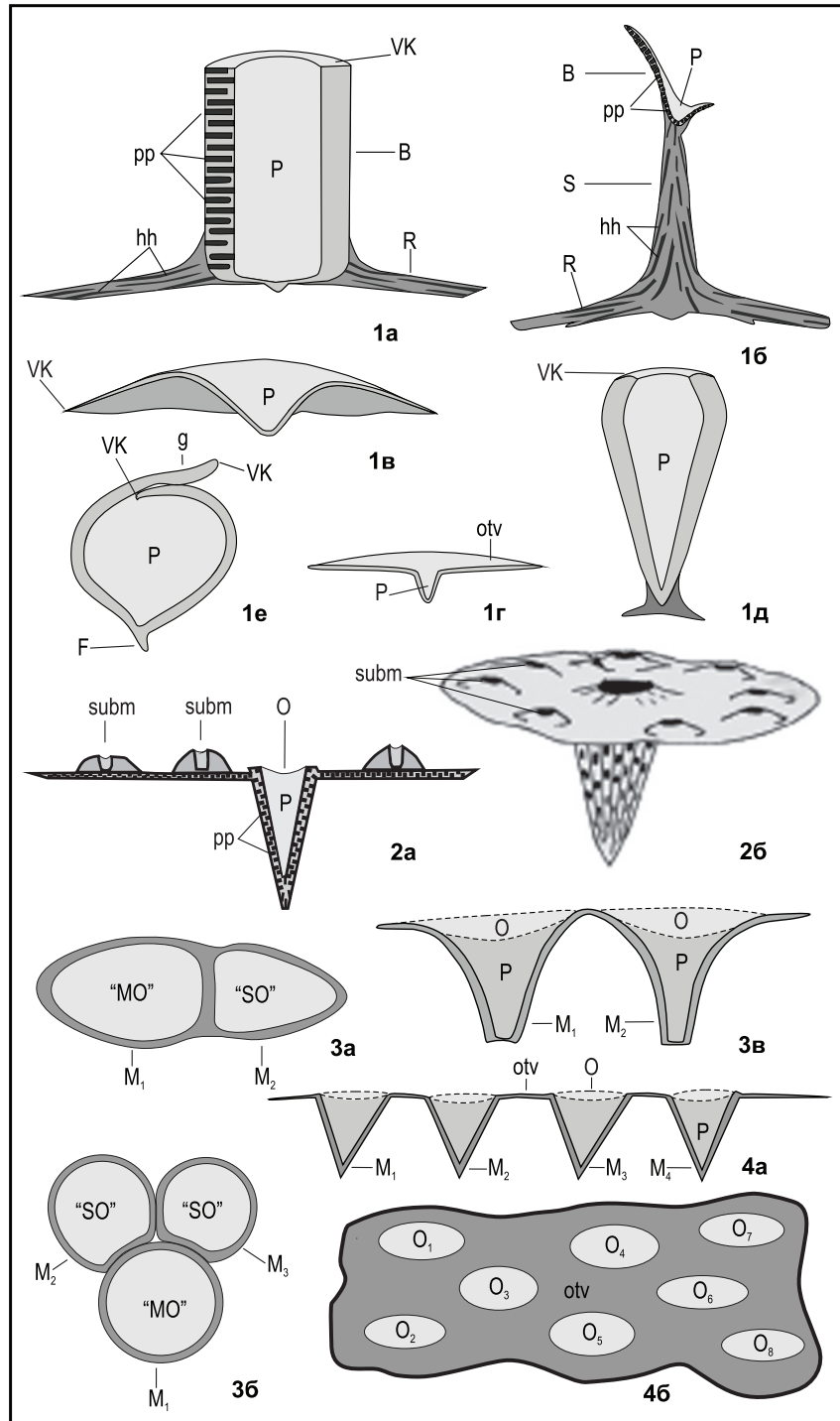


Рис. 2. Гексактинеллиды унитарного уровня организации. Фиг. 1. Одиночные формы, продольное сечение: 1а – *Ortodiscus*, 1б – *Rhizopoterion*, 1в – *Ventriculites*, 1г – *Naraeana*, 1д – *Sororistirps* с площадкой прикрепления, 1е – *Flexurispongia*, с замыканием противоположных апикальных секторов стенки. Фиг. 2. Перифронтальная форма с парагастральным положением submoduleй (*Contubernium*): 2а – продольное сечение, 2б – общий вид. Фиг. 3. Первичные автономные формы: 3а, 3б – вид сверху, соотношение оскулюмов (3а – *Naraeana*, 3б – *Sporadoscinia*), 3в – продольное сечение (*Naraeana*). Фиг. 4. Вторичные автономии (*Communitectum*): 4а – общий вид, 4б – продольное сечение. Условные обозначения: В – бокал, F – основание скелета,  $M_{1-4}$  – модули,  $O_{1-8}$  – оскулюмы, P – парагастральная полость, R – ризоид, S – стержень, “MO” – оскулюм «исходного» модуля, “SO” – оскулюм «дочернего» модуля, VK – верхний край, g – гребень, hh и pp – продольные и поперечные каналы, otv – отворот, subm – submodule



Скелетообразующая стенка, стержень с сопряженными ризоидами или обособленная система ризоид существенно отличаются как структурой спиккулярной 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 или подсемейства. В строении тонких стенок поперечные каналы тонкие и короткие или отсутствуют. Стержень и ризоиды пронизаны протяженными продольными гладкими каналами без канальной спиккулярной решетки, которые, плавно меандрируя, протягиваются по ризоидам и по 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 [27], 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). Плициформные скелеты не отличаются разнообразием, 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 губок.

С сантонского времени в филогенетических линиях париформных губок проявилась тенденция к формированию развернутых, листообразных форм без оскулюма [28–30]. В строении этих губок определяются парагастральная, дермальная поверхности и верхний край стенки – парагастральная щель. Листообразные гексактинеллиды немногочисленны и сравнительно однообразны (*Scapholites*, *Schizorabdus*). Их появление обусловлено приспособлением организма к обитанию в условиях спокойных ламинарных течений. Очевидность происхождения развернутых форм от губок париформного строения обусловили их рассмотрение как унитарных.

Элементы прикрепления в строении одиночных порифер представлены системой ризоид в основании бокала (стержня) или шиповидными основаниями пучков ризоидных спикул. Иногда в основании бокала развита площадка прирастания. Крепление к субстрату посредством длинных ризоидных спикул или их пучков часто никак морфологически не выражено.

**Перифронтальные формы** представляют собой результат незавершенного парагастрального (*Contubernium*), дермального периферийного почкования (*Columelloculus*) [31] или, возможно, преобразования прозохет (*Coscinopora*) в самостоятельные субпарагастральные полости. В строении *Contubernium* мелкие конусовидные выросты (субмодули) с округлыми отверстиями в количестве от 2–3 и до 20–30 расположены вокруг основного оскулюма на парагастральной поверхности горизонтально ориентированной стенки (см. рис. 2). У *Coscinopora* и *Columelloculus* аналогичные выросты хаотично расположены на дермальной поверхности бокала или стержня. Полости субмодулей меньше диаметра основной парагастральной полости несущего скелета, но больше диаметра 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*) [32].

**Автономные формы** представляют собой пример полимеризации (пространственной метамерии) исходного модуля – скелета одиночного организма. Автономии – полиоскулюмные губки, состоящие 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.

**Первичные автономии** образованы двумя-тремя модулями, без образования новых дополнительных элементов скелета. Морфология первичных автономий – это результат полимеризации исходного модуля. Бимодульные формы автономий наиболее распространены и известны в составе многих родов: *Ortodiscus*, *Ventriculites*, *Microblastium*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Sporadoscinia*, *Lepidospongia*, *Craticularia* и *Zittelispongia*. В строении этих автономий порой отчетливо выделяется материнская, крупная и изометричная особь, по окружности которой расположены дочерние формы с овальными оскулюмами. Особенности строения автономий определяются





габитусом исходных модулей и стадиями их морфогенеза [33]. Первичные автономии рассматриваются на инфравидовом уровне на основании видовой принадлежности исходного модуля (*Sporadoscinia stellata trisorora*, *Narapeana minutula binidula*).

Оскулюм первичной автономии (*Sporadoscinia quenstedti triosculum*) образуют три дефинитивных модуля, обособленных в основании, а с противоположных сторон скелета, чуть выше ризоид, заметны две ювенильные формы без оскулюмов (фототаблица). Рассмотрение этой фоссилии позволяет наметить вероятность формирования автономий за счет гетерохронного проявления разных форм вегетативного размножения.

*Вторичные автономии* 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. Появление вторичных автономий связывается с проявлениями морфогенеза одиночных и первичных автономных форм. Среди одиночных форм отмечена тенденция к возрастанию площади горизонтального отворота стенки (*Narapeana*, *Lepidospongia*), на маргинальных участках которой формировались дочерние модули. В строении первичных автономий развивались сегменты горизонтальной стенки, соединяющие соседние модули.

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

**2. Транситорный уровень организации** (рис. 3). В строении многих гексактинеллид присутствуют многочисленные закономерно расположенные округлые сквозные отверстия, которые по размерам и очертаниям занимают промежуточное положение между поперечными каналами и оскулюмом. А. Шраммен (Schrammen) [34] при характеристике лептофрагмид отмечал, что отверстия на перегибах стенки служат дополнением оскулюму, способствуя улучшению процессов выноса продуктов метаболизма из организма сложных очертаний. При описании подобных форм исследователи указывали на эти отверстия и отмечали, что их функциональная роль непонятна [28], или не акцентировали внимание на этих элементах скелета.

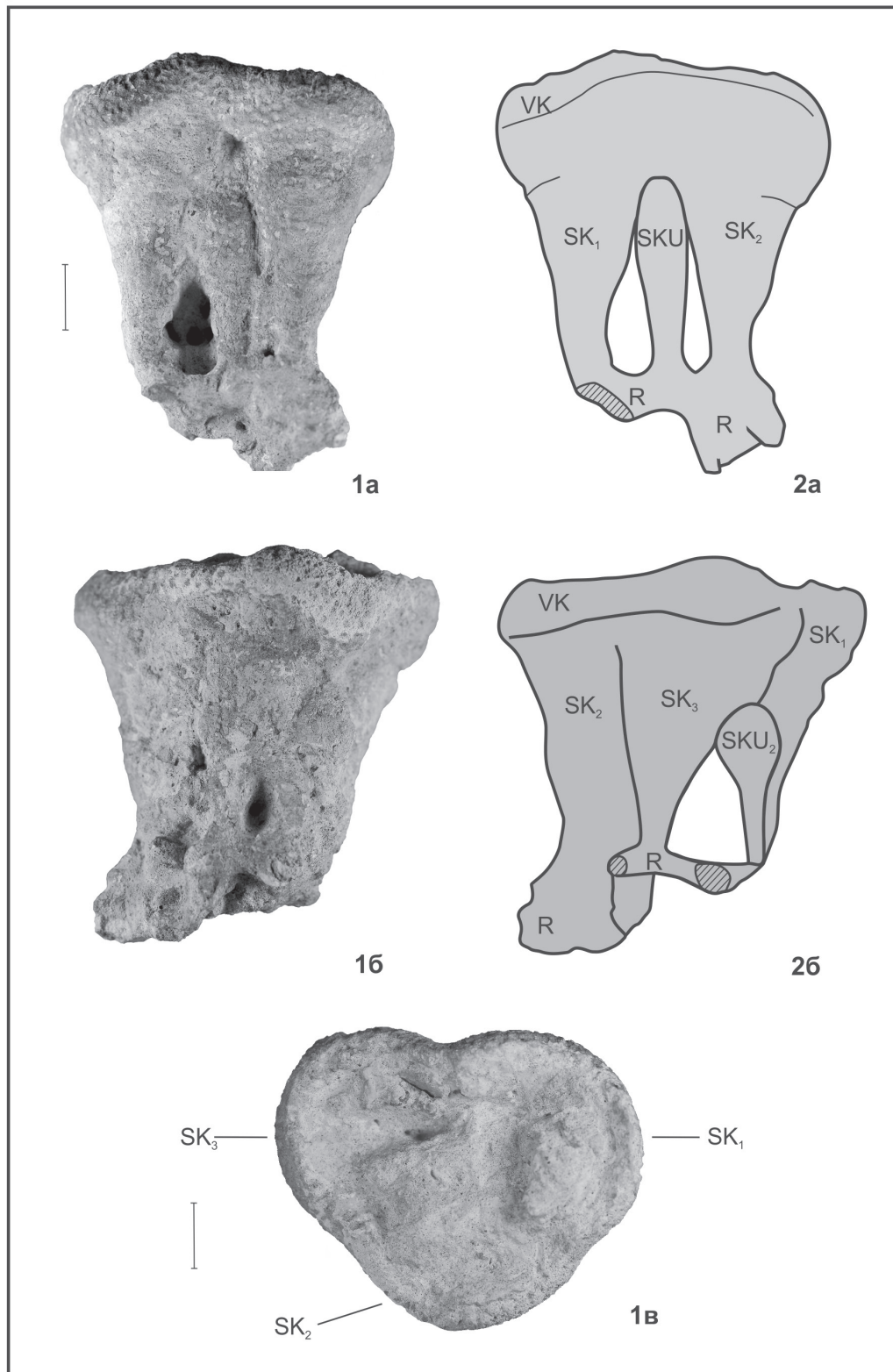
Отверстия, выполнявшие роль дополнительных оскулюмов на участках, удаленных от центра парагастральной полости, определены как субоскулюмы [35]. Регулярное расположение разных по очертаниям субоскулюмов характерно

для губок с тонкой стенкой и с плотным расположением мелких остий (*Guettardiscyphia*) или без элементов скульптуры (*Coeloptychium*, *Plocoscyphia*). Представления о функциональном предназначении субоскулюмов и разнообразии форм с этими элементами скелета (*Lychniscosa*: *Coeloptychium*, *Myrmecioptychium*, *Petrofavosum*, *Cameroptychium*, *Tremabolites*, *Plocoscyphia*; *Hexactinosa*: *Guettardiscyphia*, *Balantionella*, *Pleurostoma*, *Koleostoma*, *Eurete*, *Polyscyphia*, *Labyrintholites*, *Botryosellia*) послужили основанием для выделения этих губок в качестве транзитных форм [35]. Морфологические признаки транзитных форм определяются уверенно по наличию оскулюма и обычно регулярному расположению выростов с субоскулюмами.

Происхождение плициформных транзитных спонгий связывается с преобразованием тонких поперечных каналов, приуроченных к участкам перегиба тонкой стенки, в сквозные отверстия – субоскулюмы. Предполагается также, что в морфогенезе первичных плициформных губок участки стенки с субоскулюмами обособливались в виде протяженных выростов (субмодулей), что привело к появлению спонгий геммиформного строения [27, 36]. Среди гексактинеллид лабиринтового, фавосиформного и рамосиформного строения также известны представители транзитных форм.

Появление и последующее формообразование транзитных форм – особое направление в морфогенезе спонгий наряду с унитарными и колониальными гексактинеллидами (см. рис. 1). В морфогенезе этих губок тенденции к выделению субоскулюмов, формированию на их основе выростов – обособленных элементов с парагастральной полостью, способствовали появлению сложно построенных модульных форм: транзитных и колониальных. Спонгии транзитного 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 [35].

**Одиночные транзитории** характеризуются парагастральной полостью с одним оскулюмом щелевидных, полилопастных или округлых очертаний. Округлые, овальные и в виде скобы субоскулюмы расположены на перегибе лопасти, их размер увеличивается к верхнему краю. Исходные морфотипы одиночных транзиторий – плициформные – первичные (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*, *Pleurostoma*, *Spirospongia*) и вторичные (*Coeloptychium*, *Myrmecioptychium*, *Troegerella*). У плициформных губок оскулюм перекрыт мембраной с оскулярными отверстиями. Многочисленны геммиформные транзитории: первичные (*Balantionella*, *Plocoscyphia*, *Hapalopegma*, *Cameroptychium*, *Eurete*, *Polyblastidiidae*) и вторичные (некоторые *Plocoscyphia*, *Botryosellia*, *Eurete*, *Labyrintholites*) [35]. Возникновение первично плициформных транзиторий связывается с транс-



Первичная автономия, оскулюм которой образуют три дефинитивных губки, в нижней части скелета расположены две ювенильные формы без оскулюмов. Фиг. 1. *Sporadoscinia quenstedti triosculum* Schrammen, 1912. Колл. СР № 01/15; 1а, 1б – сбоку, с противоположных сторон, 1в – сверху, оскулюм. Верхний мел, сантон, г. Саратов. Фиг. 2. *Sporadoscinia quenstedti triosculum* Schrammen, 1912. Колл. СР № 01/15. Прорисовка скелета. 2а, 2б – с противоположных сторон. Верхний мел, сантон, г. Саратов. Условные обозначения: SK<sub>1-3</sub> – модули автономии, дефинитивные губки, SKU<sub>1-2</sub> – ювенильные формы, R – ризоиды, VK – верхний край. Деление шкалы 1 см

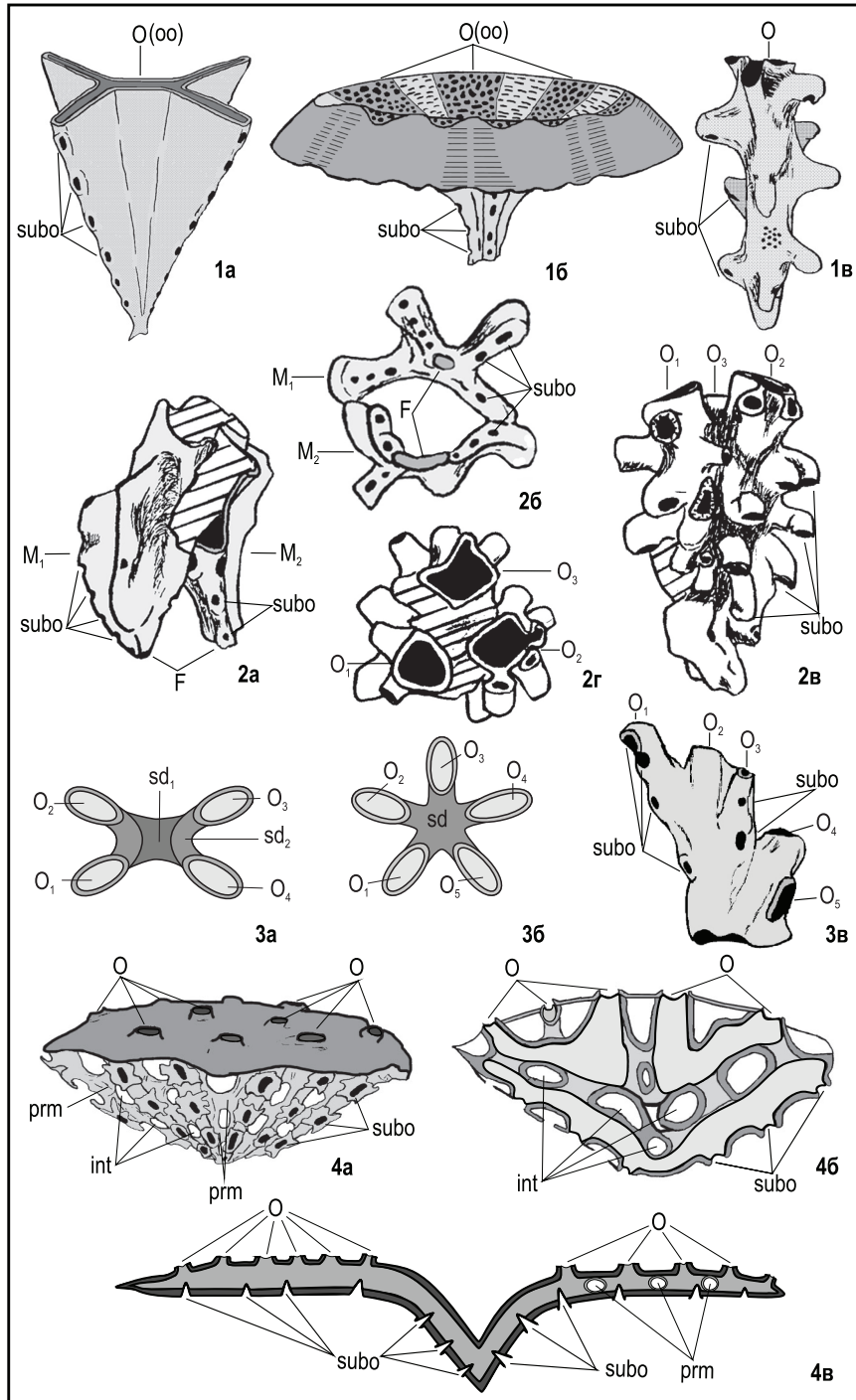


Рис. 3. Гексактинеллиды транзитного уровня организации. Фиг. 1. Одиночные формы (общий вид): 1а – первичные плицформные (*Guettardiscyphia*), 1б – вторичные плицформные (*Coeloptychium*), 1в – первичные геммиформные (*Balantionella*). Фиг. 2. Автономные формы: 2а–б – плицформный димодульный скелет (*Ceniplaniscyphia*), 2а – сбоку, 2б – снизу; 2в–г – геммиформный триоскулумный скелет (*Balantionella*), 2в – сверху, 2г – снизу. Фиг. 3. Простейшие транзитные колонии: 3а–б – кустистые формы сверху (*Guettardiscyphia*), 3в – общий вид ветвистой формы (*Pleurostoma*). Фиг. 4. Сложные транзитные колонии: 4а–б – лабиринтового типа (*Tremabolites*), 4а – общий вид, 4б – вертикальное сечение; 4в – ячеисто-сотовидного типа, вертикальное сечение (*Petrosifavosum*). Условные обозначения. F – основание скелета,  $M_{1-2}$  – модули,  $O_{1-5}$  – оскулюмы, P – парагастральная полость, int – интерлабиринтовое пространство, oo – оскулярные отверстия, prm – перемычка, subo – субоскулюм, sd ( $sd_{1-2}$ ) – седловина первого и второго порядка





формацией тонкостенных париформных одиночных губок за счет развития продольных пологих складок в лопасти (*Naræana*, *Leptophragma*).

**Автономные транситории** рассматриваются как результат полимеризации исходного модуля – скелета одиночной автономии. Происхождение этих транситорий связывается с проявлениями незавершенного продольного деления и, возможно, незавершенным почкованием. Автономные транситории немногочисленны, образованы двумя-тремя подобными модулями и рассматриваются на инфравидовом уровне (*Balantionella*, *Ceniplaniscyphia*, *Guettardiscyphia*).

В строении скелета **колониальных транситорий** несколько одинаковых по очертаниям и значениям параметров оскулюмов. Субоскулюмы многочисленны и обычно закономерно расположены по узким поверхностям лопастей или уплощенных ветвей. Появление колониальных транситорий связывается с несколькими направлениями в морфогенезе гексактинеллид. Одно из них достоверно прослеживается в онтогенезе полилопастных лептофрагмид (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*) и обусловлено обособлением апикальных или маргинальных секторов лопастей [24, 36]. В этом случае на месте одного полилопастного оскулюма возникло до трех-пяти овальных оскулюмов, разделенных центральной седловиной.

Второе направление в формировании транситорийных колоний связывается с преобразованием субоскулюмов в оскулюмы. Обособление субоскулюмов в виде выростов, размер которых увеличивался, существенно искажало строение лопастей и очертание 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 одна из точек активного роста. Способность клеток организма к новообразованию на этих участках тела выражается в формировании здесь выростов востребованного функционального назначения.

В качестве третьего направления в морфогенезе транситорийных губок, способствовавшего появлению транситорийных колоний, рассматриваются варианты незавершенного деления. Примером равнокачественного деления являются равномерно дихотомизирующие многоветвистые формы *Leptophragmidae*. По степени интегрированности модулей в строении скелета, в частности, за счет формирования новых элементов, выделены подуровни простейших и сложных транситорийных колоний.

**Простейшие транситорийные колонии** сформированы при обособлении лопастей или ветвей одиночных полилопастных транситорий (*Plocoscyphia*, *Guettardiscyphia*, *Eurete*) [35]. Скелеты этих губок невысокие. Оскулюмы в количестве до четырех-шести одинаковы по размеру и очертанию, расположены попарно или радиально на относительно высоких лопастных или ветви-

стых выростах. Поверхности участков разделения лопастей (междоузлий) рассматриваются как седловины (первого, второго порядка и т. д.). Простейшие транситорийные колонии, появившиеся в результате деления (*Leptophragmidae*), отличаются высоким ветвистым габитусом тонкостенных скелетов, которые редки в полной сохранности.

**Сложные транситорийные колонии** отличаются высокой степенью интеграции модулей в структуре скелета, когда их практически невозможно выделить как самостоятельные элементы. Интеграция модулей обусловлена развитием многих горизонтальных и вертикальных перемычек между ними. В строении поздних колоний размер и очертание перемычек и модулей (ветвей) совпадают. Между модулями и соединяющими их перемычками появляются сквозные отверстия – зияния между водной средой и интерлабиринтовым пространством губки. Сложным транситорийным колониям свойствен более крупный размер с многочисленными оскулюмами. Известно три морфотипа колоний: рамосиформные (кустистые и ветвистые), фавосиформные и лабиринтовые.

**3. Колониальный уровень организации** (рис. 4). Тонкостенные скелеты ветвистого, кустистого и лабиринтового облика с многими равнозначными по очертанию и размеру оскулюмами. Индивидуальность модулей в строении колонии нивелирована. Это произошло при сокращении значимых параметров модулей в процессе приобретения ими единообразного облика в виде трубок и за счет развития соединяющих их элементов – перемычек с парагастральной полостью. С учетом степени интеграции модулей в структуре скелета, что в морфогенезе гексактинеллид выразилось в появлении перемычек и зияний, выделены первичные и настоящие колонии.

**Простейшие колонии.** Модули колонии расположены на узком основании в виде объемного или линейного куста, отсутствуют перемычки и зияния [37]. При субвертикальном попарном положении модулей их количество изменяется от двух до шести, оскулюмы расположены на одном уровне горизонтально. Размер и очертание оскулюмов колонии одинаковы (*Coeloptychiidae*, *Leptophragmidae*, *Craticulariidae*, *Zittelispongiidae*).

Формирование простейших колониальных форм обусловлено проявлением нескольких тенденций в морфогенезе унитарных и, возможно, транситорийных губок. С одной стороны, появлению первых диоскулюмных форм среди *Leptophragmidae*, *Craticulariidae* и *Zittelispongiidae* способствовало незавершенное равнокачественное апикальное деление. Неоднократная ди-, три- и квадрохотомия модулей формировала высокий ветвистый скелет дефинитивных колоний. Формат последующего деления модулей прослеживается по очертанию оскулюмов, приуроченных к апикальным частям ветвей колонии.

С другой стороны, в морфогенезе париформных одиночных губок установлены явления



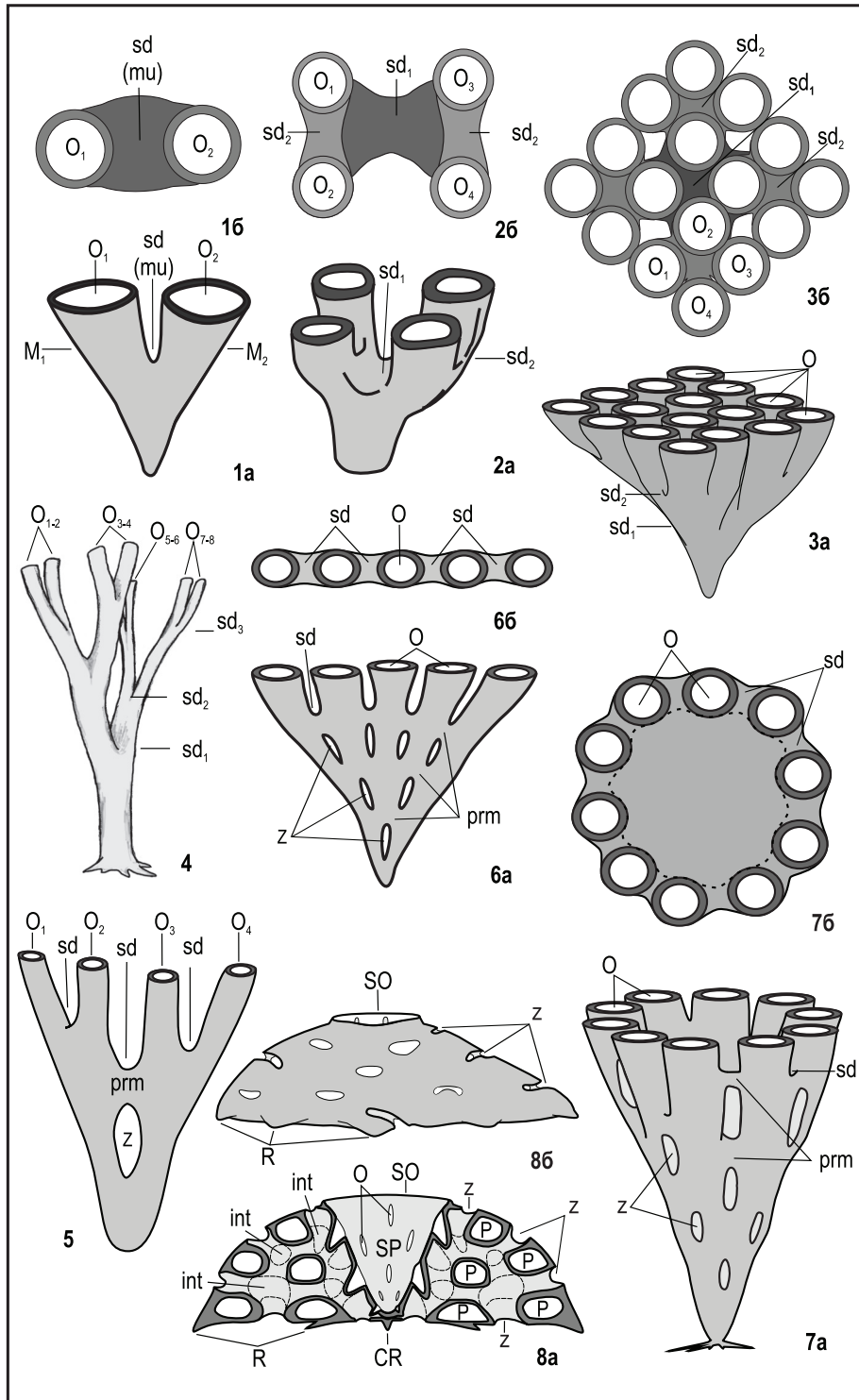


Рис. 4. Гексактинеллиды колониального уровня организации. Фиг. 1–4. Первичные колонии: 1 – диоскулумная форма: 1а – общий вид, 1б – сверху; 2 – парные модули кустистой формы: 2а – общий вид, 2б – сверху; 3 – кустистая колония, пример повторной quadroхотии: 3а – общий вид, 3б – сверху; 4 – повторная дихотомия ветвистой колонии. Фиг. 5–8. Настоящие колонии: 5 – простейшая форма, общий вид; 6 – кустистая линейная форма: 6а – общий вид, 6б – сверху; 7 – коническая кустистая форма: 7а – общий вид, 7б – сверху; 8 – лабиринтовая форма: 8а – продольное сечение, 8б – общий вид. Условные обозначения:  $O_{1-8}$  – оскулы, P – парагастральная полость, CR – центральный ризоид, R – ризоид, S – стержень, SO – вторичный оскулом, SP – вторичный парагастр, mu – междуозулие, int – интерлабиринтовое пространство, prm – перемычка, sd ( $sd_{1-3}$ ) – седловина, z – зияния



замыкания оскулюма, обособления участков парагастральной полости, формирования дополнительных (ложных) оскулюмов при трансформации поперечных каналов [25], которые могли способствовать появлению первичных колоний.

Смыкание апикальных участков противоположных секторов стенки над оскулюмом приводило к обособлению двух меньших по размеру отверстий (*Lychniscosa*: *Ventriculites*, *Lepidospongia*, *Lepidospongia (Flexurispongia)*; *Hexactinosa*: *Zittelispongia*, *Craticulariidae*). В морфогенезе париформных и плициформных одиночных губок (*Craticularia*, *Zittelispongia*) отмечено обособление маргинальных участков парагастральной полости, которое сопровождало замыкание секторов стенки. В строении подобных скелетов на месте оскулюма формировалась седловина, по периферии которой, на высотах, располагалось два оскулюма. При неоднократном обособлении участков парагастральной полости в строении колонии выделяется четыре оскулюма, разделенных первичной и двумя вторичными седловинами. Каждое обособление участков полости приводило к уменьшению диаметра последующих более изометричных оскулюмов.

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 связан с положением истинного оскулюма. Ложные оскулюмы различны по очертаниям и обычно меньше по размеру, чем истинный оскулюм. Появление ложных оскулюмов связывается с трансформацией поперечных каналов в сквозную полость, что в большей мере известно среди губок с плотным расположением элементов скульптуры (*Cosciponora*, *Napaeana*, *Leptophragmidae*, *Pleurostoma*). Первичные колонии рассматриваются в ранге рода или подрода – *Craticularia (Paracraticularia)*.

Скелет **настоящих колоний**, больше известных среди *Hexactinosa*, характеризуется наличием соединительных элементов модулей – перемычек. Появление перемычек способствовало увеличению объема парагастральной полости и конструктивной жесткости тонкостенного и высокого скелета. Между модулями и перемычками расположены сегменты интерлабиринтового пространства, заполненного водой и открывающегося во внешнюю среду в виде зияний [38]. Настоящие колонии отличаются наличием многих равнозначных модулей (оскулюмов) и разнообразием вариантов их расположения. Рост количества перемычек, которые становились сопоставимы с несущими ветвями по очертанию и размеру, заметно нивелировал обособленность модулей в строении скелета.

Происхождение многих настоящих колоний связывается с неоднократным проявлением деле-

ния среди первичных колоний при развитии перемычек и зияний между модулями. Проявление дитрихомии модулей прослеживается не только по количеству вторичных ветвей, но и по очертанию апикальных оскулюмов. Признаки создания перемычек между модулями первичных колоний за счет смыкания секторов стенок соседних оскулюмов установлены в строении *Sporadopyle*. В строении этой губки модули соединяются лишь секторами стенки, парагастральная поверхность которой раскрыта наружу, таким образом, перемычка не замкнута в виде трубки и не содержит парагастральной полости. В скелете этой первичной колонии сомкнутые сектора стенки формируют сквозные отверстия – зияния.

Выделение некоторых настоящих колоний за счет изменения морфологического облика оскулюма и субоскулюмов может быть связано с трансформаторными губками.

Морфологическое разнообразие колоний канализировано по двум основным направлениям: расположение модулей в одной субвертикальной плоскости (планиформные веерообразные и катулярные скелеты) и ориентация модулей в разных направлениях (кустистые, ветвистые и лабиринтовые скелеты). Обособление трендов в морфогенезе колоний связывается с особенностями проявления вегетативного размножения и обусловленностью происхождения от транзитных форм или первичных колоний. Настоящие колонии рассматриваются на уровне рода.

Добрые слова благодарности адресуются Н. Н. Марфенину, поддержавшему исследование по модульной организации губок, а также Р. Ю. Стрединину, нашедшему необычную фоссилию (см. фототаблицу).

#### Библиографический список

1. Беклемишев В. Н. К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне-симметричных животных // Успехи совр. биологии. 1950. Т. 29, вып. 1. С. 91–120.
2. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных : в 2 т. Т. 1. Проморфология. М. : Наука, 1964. 432 с.
3. Короткова Г. П. Общая характеристика организации губок // Морфогенезы у губок. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. С. 5–91.
4. Колтун В. М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л. : Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1988. С. 24–34.
5. Колтун В. М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Тез. докл. Беломорской биостанции МГУ. Л., 1989. С. 13, 14.
6. 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.



7. *Ересковский А. В.* Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. 304 с.
8. *Журавлёва И. Т., Мяжкова Е. И.* Низшие многоклеточные фанерозоя // Тр. / Ин-т геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 695. М. : Наука, 1987. 221 с.
9. *Журавлев А. Ю.* Модульность и становление кембрийской рифовой экосистемы // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 29–40.
10. *Старобогатов Я. И.* Проблемы видообразования // Итоги науки и техники. Сер. Общая геология. Т. 20. М. : ВИНТИ, 1985. 92 с.
11. *Ересковский А. В., Вишняков А. Э.* Губки (Porifera) : учеб. пособие. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2015. 99 с.
12. *Журавлёва И. Т.* Жизненные формы, модификации и стадии развития у *Euarcheosyatha* // Тр. / Ин-т геол. и геофиз. СО АН СССР. 1985. № 632. С. 20 – 24.
13. *Преображенский Б. В., Арзамасцев И. С.* Жизненные формы колониальных склерактиний // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 5–11.
14. *Марфенин Н. Н.* Феномен колониальности. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1993. 239 с.
15. *Марфенин Н. Н.* Концепция модульной организации в развитии // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6–17.
16. *Марфенин Н. Н.* Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 147–161.
17. *Нотов А. А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 60–79.
18. *Нотов А. А.* Концепция фракталов как средство выяснения специфики модульной организации высших растений // Ботаника и ботаническое образование : Традиции и перспективы : тез. науч. конф., посвящ. 200-летию каф. высших растений МГУ. М., 2004. С. 36–38.
19. *Нотов А. А.* Модульные организмы как объекты исследования в систематике и морфологии // Философский век : альманах. Вып. 33. Карл Линней в России. СПб. : С.-Петерб. центр истории идей, 2007. С. 187–189.
20. *Нотов А. А.* Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 162–176.
21. *Первушов Е. М.* Проявления почкования среди поздне меловых скелетных губок – гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2010. Т. 10, вып. 1. С. 51–64.
22. *Первушов Е. М.* Регенерационные возможности поздне меловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2016. Т. 16, вып. 1. С. 29–38.
23. *Табачник К. Р.* Шестилучевые губки Мирового океана (Систематика, эволюция, распространение) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 23 с.
24. *Ulbrich H.* Die Spongien der Usenburg-Entwicklung (obers unter – Campan) der Subherzogen Kreidemulde // Freiburger Forschungshefte. Т. 291. Paleontologie. 1974. 173 s.
25. *Первушов Е. М.* Новообразования в строении скелета поздне меловых губок, способствовавшие формированию полиоскулумных форм // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2011. Т. 11, вып. 1. С. 39–51.
26. *Резвой П. Д.* Тип губок // Руководство по зоологии. М. : Биомедгиз, 1937. С. 228–267.
27. *Первушов Е. М.* Морфотипы поздне меловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 39–51.
28. *Reid R. E. H.* A Monograph of the Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and Northern Ireland // Palaeontographical Society. 1958. P. 1. S. 66.
29. *Первушов Е. М.* Формообразующая стенка ископаемых гексактинеллид (Porifera) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2002. Т. 2, вып. 2. С. 130–137.
30. *Первушов Е. М.* Унитарный уровень модульной организации поздне меловых гексактинеллид. Одиночные губки // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2015. Т. 15, вып. 2. С. 47–55.
31. *Malecki J.* Santonian siliceous sponges from Korzkiew near Krakow (Poland) // Roczn. Pol. tow. geol. Krakow. 1980. № 3–4. P. 409 – 430.
32. *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.
33. *Первушов Е. М.* Автономный уровень модульных форм поздне меловых гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2013, Т. 13, вып. 1. С. 87–96.
34. *Schrammen A.* Neue Hexactinelliden aus der oberen Kreide // Mitt. Roemer-Muss., Hindelsheim. 1902. № 15. 26 s.
35. *Первушов Е. М.* Транситорный уровень модульной организации поздне меловых гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2015. Т. 15, вып. 1. С. 61–71.
36. *Moret L.* Contribution a l'etude des Spongiaires siliceux du Cretace superieur francais // Mem. Soc. Geol. France. N. S. : in 5 vol. Paris, 1926. Vol. 2. S. 101–120; Vol. 3. S. 121–138.
37. *Первушов Е. М.* Колониальный уровень модульной организации поздне меловых гексактинеллид (Porifera). Первичные колонии // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2013. Т. 13, вып. 2. С. 74–81.
38. *Первушов Е. М.* Колониальный уровень модульной организации поздне меловых гексактинеллид (Porifera). Настоящие колонии // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2014. Т. 14, вып. 1. С. 61–70.

**Образец для цитирования:**

*Первушов Е. М.* Модульная организация поздне меловых гексактинеллид (Hexactinellida, Porifera) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2017. Т. 17, вып. 3. С. 171–181. DOI: 10.18500/1819-7663-2017-17-3-171-181.

**Cite this article as:**

Pervushov E. M. Module Organization in the Late Cretaceous Hexactinellids (Hexactinellida, Porifera). *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Earth Sciences*, 2017, vol. 17, iss. 3, pp. 171–181 (in Russian). DOI: 10.18500/1819-7663-2017-17-3-171-181.