



## Библиографический список

1. Деревягин В. С., Свидзинский С. А., Седлецкий В. И. Нижнепермская галогенная формация Северного Прикаспия. Ростов н/Д, 1981.
2. Свидзинский С. А., Московский Г. А. Поволжский бишофитоносный бассейн. Саратов, 2004.
3. Валяшко М. Г. Геохимические закономерности формирования месторождений калийных солей. М., 1962.
4. Свидзинский С. А. Внутренняя тектоника солянокупольных структур и методы ее изучения. Ростов н/Д, 1992.
5. Московский Г. А. Исследования физико-химических условий седиментации кунгурских галогенных отложений западной части Прикаспийской синеклизы по включениям в минералах : автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Москва, 1983. 19 с.

УДК 563.45 (116.3)

## АВТОНОМНЫЕ ФОРМЫ ПОЗДНЕ МЕЛОВЫХ МОДУЛЬНЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (PORIFERA)

Е. М. Первушов

Саратовский государственный университет  
E-mail: pervushovem@mail.ru

В морфогенезе поздне меловых скелетных губок – гексактинеллид предполагается проявление тенденций, способствовавших выделению среди унитарных представителей группы форм модульной организации («полиоскулюмных» губок) разного уровня. Скелет губок первичного уровня модульных форм, автономий, представляет собой пример полимеризации исходного модуля, механизмом которой могло являться незавершенное почкование и/или продольное деление.

**Ключевые слова:** губки, гексактинеллиды, модульная организация, автономные формы, деление, почкование.

### Autonomous Forms of the Late Cretaceous Modular Hexactinellids (Porifera)

E. M. Pervushov

In morphogenesis of the Late Cretaceous skeletal sponges – hexactinellids – certain tendencies may be traced that allow to distinguish forms of diverse levels of modular organization («polyoscula» sponges) among the unitary representatives of the group. Skeletons of the sponges from the primary level of modular forms, autonomies, represent an example of the initial module polymerization, with the principal polymerization mechanism involving diverse variants of gemmation and/or fission.

**Key words:** sponges, hexactinellids, modular organization, autonomous forms, fission, gemmation.

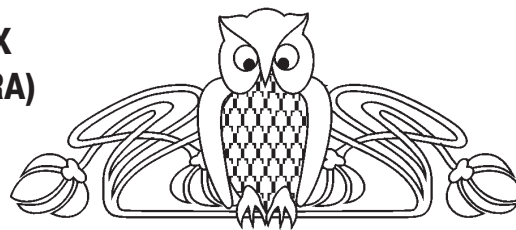
Одним из побудительных мотивов изучения морфологического разнообразия скелетных гексактинеллид, и в частности, как позднее стало понятно, модульной организации этих форм, явилось рассмотрение губок с двумя явно обособленными оскулюмами. Многозначность выводов по итогам первоначальных наблюдений определялась избы-

6. Московский Г. А., Гончаренко О. П. Пермский галогенез Прикаспия. Ч. 2. Гидрохимия заключительных стадий и условия постседиментационных преобразований солей. Саратов, 2004.

7. Гончаренко О. П. Физико-химические условия формирования кунгурских калийно-магнневых руд прибортовой зоны Прикаспийской впадины : автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Львов, 1986. 16 с.

8. Московский Г. А., Гончаренко О. П. О роли процессов высаливания на заключительных стадиях галогенеза (на примере Гремячинского месторождения калийных солей) // Изв. Саратов. ун-та. Новая серия. Серия Науки о Земле. 2012. Т. 12, вып. 2. С. 74–78.

9. Московский Г. А. Пермский галогенез Прикаспия: автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. Воронеж, 2000. 36 с.



точным увлечением аспектами «чистой» морфологии «би-» – «диоскулюмных» губок [1, 2]. В результате целенаправленного анализа губок с двумя оскулюмами, на примере скелетов полной сохранности, были установлены полиоскулюмные формы, которые сформированы в результате регенерации или повреждений [3], а также представители разных уровней модульной организации гексактинеллид – автономии и первичные колонии [4].

Представители диоскулюмных форм известны среди известковых и кремниевых губок, а среди гексактинеллид – в составе многих семейств (*Ventriculitidae*, *Camerospongiidae*, *Leptophragmidae*, *Craticulariidae*, *Zittelispongiidae*). Морфологическое выражение модулей и соответственно представление об уровнях модульной организации среди известковых губок, демоспонгий и гексактинеллид весьма различны. Наибольшее распространение простейшие полимерные формы получили среди гексактинеллид париформного, цилиндрического или конического строения скелета (*Ventriculites*, *Microblastium*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Lepidospongia*, *Paracraticularia*), образованных стенкой тонкой и средней толщины [5]. В строении сеноманских демоспонгий (*Jerea sp.*, *Siphonia sp.*) отчетливо прослеживаются последствия незавершенного апикального продольного деления с формированием двух и трех модулей.

Анализ морфологии диоскулюмных губок обусловлен необходимостью как определения возможных первоначальных тенденций в формировании модульных форм, так и нахождения значимости установленных уровней модульной



организации гексактинеллид для таксономии и систематики представителей группы.

**Происхождение автономных форм.** Возникновение автономий преимущественно связывается с вариантами незавершенных форм бесполого размножения (деления и почкования). Не исключается и вероятность появления вторичных автономий при смыкании, сростании стенок соседних губок в монотиповых поселениях, что основывается на имеющемся ископаемом материале.

Возникновение простейших автономий связывается с проявлением почкования [3], при котором дочерняя форма не отделялась от материнской (см. приложение, фототабл. I). Дочерняя особь отличается несколько меньшими значениями параметров скелета, очертания которого отражают заметное облегчение предковой формы, и его ориентации отличается от естественного вертикального положения. В строении *Sporadoscinia stellata trisorora* (см. приложение, фототабл. I, фиг. 2) прослеживается полуокружение скелета крупной родительской особи двумя дочерними формами.

У форм с развитым изометричным или асимметричным отворотом репродуктивные зоны были приурочены к маргинальным участкам верхнего края [3]. Возможно, с подобным вариантом незавершенного почкования связывается появление многочисленных, морфологически разнообразных вариантов первичных автономий, когда модули соединяются апикальными участками верхнего края (рис. 1, фиг. 3 и 5–3; см. приложение, фототабл. II, фиг. 2). Подобные автономии известны в составе родов *Ventriculites*, *Napaeana*, *Lepidospongia*, *Sestrocladia*, *Guettardiscyphia*, *Zitelispongia* 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 грибкицы. В строении скелетов базального типа (см. рис. 1, фиг. 2) небольшие по значениям параметров модули, в количестве до трех – пяти (*Rhizopoterionopsis*), равномерно расположены на базальной пластине, облегаяющей поверхность элементов субстрата [6, 7]. В редких случаях полиоскулумные скелеты (*Napaeana*) представляют собой прообраз верхней части грибкицы, где подобные модули «произрастают» в разных направлениях из единого основания (см. приложение, фототабл. II, фиг. 1).

Если некоторые закономерности в проявлении почкования гексактинеллид в той или иной мере удастся проследить [3], 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. 1, фиг. 7), на основе модулей цилиндрического и конического габитуса, без отворота стенки. В строении скелета

ископаемых форм новообразования, которые интерпретируются как проявление незавершенного деления, единичны (рис. 2, фиг. 5). В этих случаях два модуля соединены в средней части своей высоты. За счет отклонения модулей от точки соединения скелет автономии приобретает характерный X-образный облик (*Craticulariidae*, *Euretidae*).

Скорее всего, разные проявления незавершенного деления, в частности равнокачественного апикального (см. рис. 2, фиг. 6), в большей степени способствовали формированию первичных колоний (*Paracraticularia*, *Leptophragmidae*) [8].

Вероятно, формирование вторичных автономий связывается с проявлением как незавершенного почкования среди форм с широким отворотом (*Lepidospongia*, см. рис. 1, фиг. 3 и 4), так и незавершенного периферийного (маргинального) деления. Первое из этих направлений предполагается в морфогенезе представителей сантонских – маастрихтских *Lepidospongia* (*Lepidospongia* – *Communitectum*). В появлении вторичных автономий могли сказаться и такие случайные явления, как сростание участков стенок соседних губок. Варианты сростания в виде смыкания или перекрытия маргинальных (апикальных) участков стенки при ее широком горизонтальном отвороте выявлены в строении скелета представителей *Lepidospongia* и *Craticulariidae* [9].

Можно предположить, что появление и многообразия модульных губок, в том числе и автономных, обусловлены чередованием поколений с разными формами бесполого (почкование, деление) и полового размножения.

**Морфология автономий.** Помимо форм бесполого размножения, обусловивших появление автономий, очертания скелета последних определялись габитусом исходных губок (модулей). На основе представлений о морфотипах скелетных гексактинеллид и о направленности тенденций в морфогенезе модульных форм выделены первичные автономии (простые) и вторичные автономии. Первичные автономии – результат полимеризации родительской формы, при этом в структуре скелета автономии не формируются новые элементы, существенно изменяющие облик исходных модулей. У вторичных автономий обособленные модули единообразного габитуса объединены в единый скелет общим элементом, каковым является скелетообразующая стенка, в частности обширный субгоризонтальный ее сектор. Параметры модулей, составляющих вторичные автономии, отличаются меньшими значениями в сравнении с предполагаемыми предковыми унитарными формами.

**Первичные автономии** (см. приложение, фототабл. I, II) морфологически относительно наиболее 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. 1, 2). Толщина

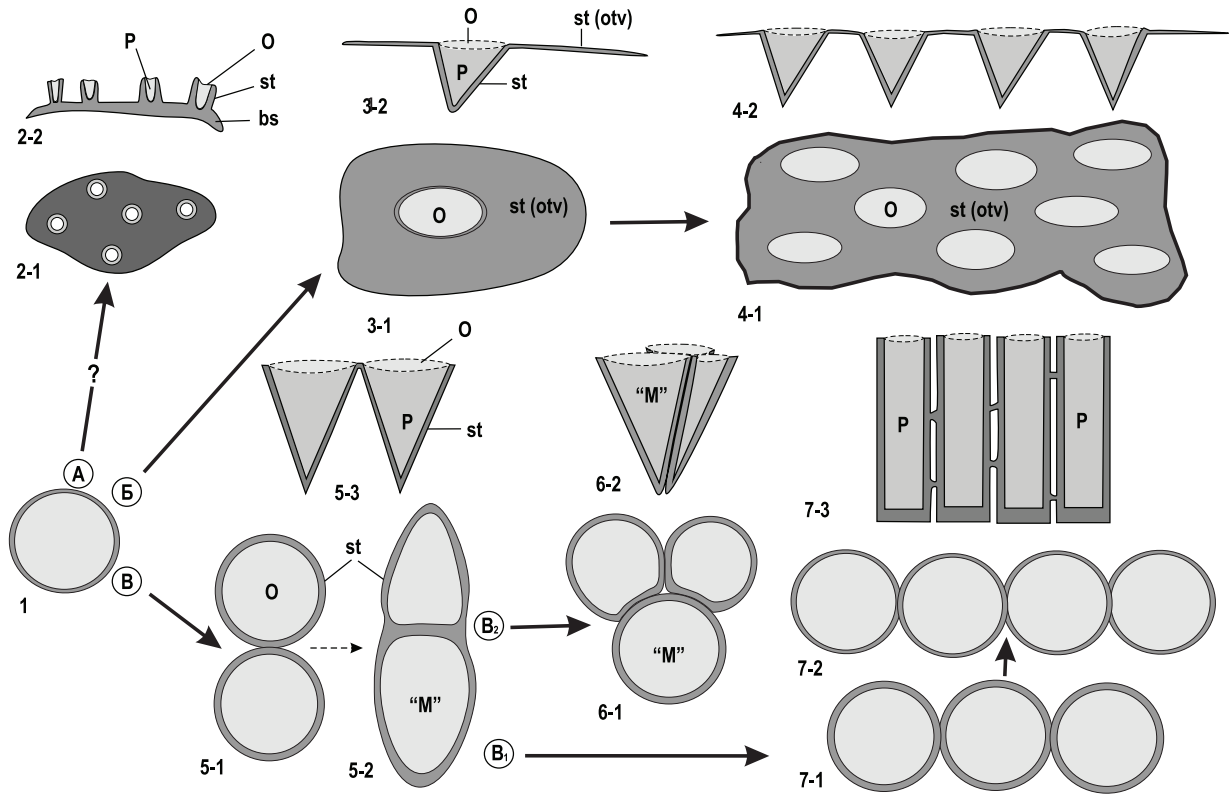


Рис. 1. Основные направления формирования автономных форм гексактинеллид: А – тренд формирования автономий на общем основании (базалисе); Б – тренд формирования вторичных автономий; В – тренд формирования первичных автономий; В<sub>1</sub> – радиально-концентрическое формирование скелетов дочерних особей; В<sub>2</sub> – линейное расположение особей (модулей) в составе единого скелета; 1 – унитарная особь, сверху; 2 – базальная автономия: 2-1 – сверху; 2-2 – вертикальное сечение; 3 – унитарная особь, с широким отворотом стенки: 3-1 – сверху; 3-2 – вертикальное сечение; 4 – вторичная автономия: 4-1 – сверху; 4-2 – вертикальное сечение; 5 – первичная, простейшая – диоскулумная автономия: 5-1 сверху, стенки скелетов обособлены; 5-2 – сверху, стенки образуют частично единый скелет (в верхней части); 5-3 – вертикальное сечение; 6 – первичная триоскулумная автономия с радиально – концентрическим расположением модулей: 6-1 – сверху; 6-2 – сбоку; 7 – первичная автономия с линейным расположением модулей: 7-1 – триоскулумная форма, сверху; 7-2 – quadroоскулумная форма, сверху; 7-3 – quadroоскулумная форма, вертикальное сечение. Условные обозначения: О – оскулум, Р – парагастральная полость, «М» – «материнская» особь, bs – базалис общего скелета, st – скелетообразующая стенка, st (otv) – стенка, участок ее отворота в горизонтальной плоскости. Монохромное отображение: серое – парагастральная полость; темно-серое – стенка и отворот стенки, базалис; светло-серое – оскулум

стенки обычно тонкая или средняя [5], но известны единичные экземпляры автономий и среди толсто-стенных вентрикулитид (*Ortodiscus*, *Ventriculites*). Если скелет первичной автономии сформирован более чем двумя модулями, то характеристика этой автономии основывается на описании взаимного расположения модулей. Морфотипы первичных автономий установлены на основе выявленных вариантов взаимного расположения модулей в структуре единого скелета. Наиболее полное представление о строении скелета автономий достигается при их описании и отображении в горизонтальной и вертикальной проекциях.

*Диоскулумные автономии* (см. рис. 1, фиг. 5; рис. 2, фиг. 2–4) распространены среди многих групп гексактинеллид, их разнообразие определяется габитусом исходной формы и, вероятно, стадией морфогенеза этих губок. В скелете автономии, образованной модулями без отворота

(*Sporadoscinia*, *Microblastium*), стенки модулей непосредственно прилегают друг к другу, образуя почти точечное основание. В скелете автономий, образованном модулями с отворотом стенки (*Naræana*), основания модулей разобщены и эти губки занимали значительную площадь субстрата.

В морфогенезе диоскулумных автономий предположительно прослеживается тенденция к постепенной ассимиляции обоих модулей в структуре единого скелета (см. рис. 2, фиг. 2–4). На первой стадии этого тренда в строении диоскулумной автономии отчетливо выделяются модули, повторяющие исходную форму по габитусу, очертания оскулума и основания (см. приложение, фототабл. II, фиг. 2). На следующей стадии оскулум приобретает единые очертания в виде «восьмерки» и более крупные размеры, но парагастральные полости в нижней половине еще разобщены, а сопряженный сектор стенки модулей

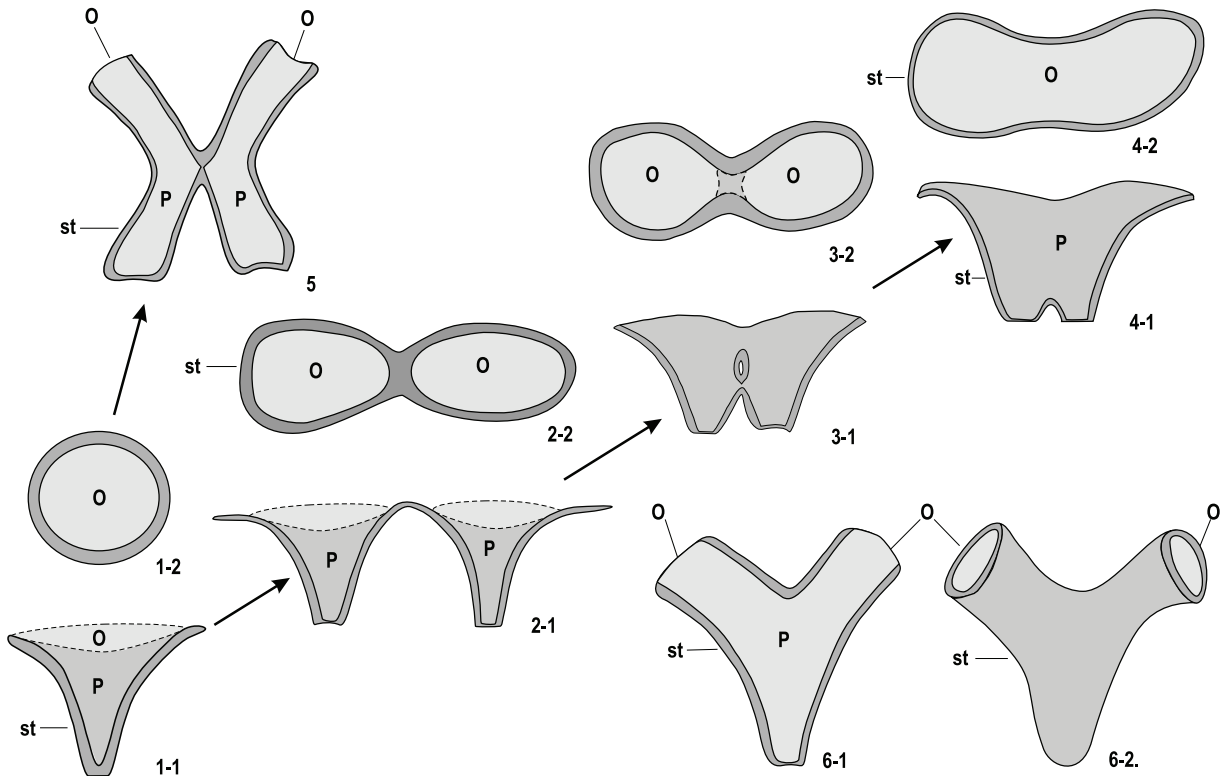


Рис. 2. Морфогенез диоскулюмных автономий на протяжении сантонского – кампанского времени и сопоставление строения автономных и простейших колониальных форм. 1-4 – морфогенез диоскулюмных автономий на примере представителя рода *Narapaena* 1 – унитарная форма, 1-1 – вертикальное сечение, 1-2 – сверху; 2 – полимеризация исходного модуля без изменения габитуса скелета, 2-1 – вертикальное сечение, 2-2 – сверху; 3 – формирование общей стенки в апикальной части скелета, 3-1 – вертикальное сечение, 3-2 – сверху; 4 – единая стенка и оскулюм, автономное происхождение формы устанавливается лишь по наличию двух едва обособленных оснований скелета, 4-1 – вертикальное сечение, 4-2 – сверху; 5 – строение автономных «X-форм», появление которых связывается с незавершенным делением (*Paracraticularia*, *Zittelispongia*); 6 – строение простейших колониальных форм с исходно единой парагастральной полостью: 6-1 – вертикальное сечение, 6-2 – внешний вид (*Paracraticularia ex gr. «fittoni»*, *Zittelispongia*). Условные обозначения: О – оскулюм, P – парагастральная полость, st – скелетообразующая стенка. Монохромное отображение: серое – парагастральная полость; темно-серое – стенка; светло-серое – оскулюм

уменьшается по высоте и иногда образует зияния. На завершающей стадии единая парагастральная полость очерчивается крупным фасолевидным оскулюмом, можно лишь едва проследить два основания модулей (см. приложение, фототабл. II, фиг. 3) и некоторое увеличение ширины овально-сжатого скелета, а в средней части латусных поверхностей выделить протяженный от основания желоб.

Линейное построение скелета автономий (см. рис. 1, фиг. 7) известно среди представителей обеих групп гексактинеллид – лихнисцин и гексактинин. В зависимости от степени сохранности линейное построение скелета сохраняется при количестве модулей от трех – четырех. Модули обычно субцилиндрические, иногда с шиповидными выростами стенки между модулями (см. рис. 1, фиг. 7-3). 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 определено как точечное, и лишь центральные модули ориентированы субвертикально, а боковые располагаются диагонально и обычно отличаются меньшими значениями параметров. Линейное построение скелета иногда терялось из-за различной ориентации мелких маргинальных модулей в его основании, при этом в итоге модульная губка приобретала кустообразные очертания.

Радиально-концентрическое построение скелета автономий можно проследить лишь при возрастании количества дочерних модулей до двух – трех (см. рис. 1, фиг. 6) и более. К настоящему моменту большего количества дочерних модулей в строении первичных автономий гексактинеллид 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. В идеальном варианте подобная дефинитивная модульная форма приобретает сфероидальные очертания, при равностороннем расположении модулей, что характерно для крупных массивных коралловых полипов (*Chaetetes*, *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. 1, 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, базальные формы распространены среди юрских и меловых известковых губок, представляющих собой варианты форм облекания субстрата. Базальные автономии редки и обычно известны лишь по фрагментам.

*Автономии в виде грибницы* известны среди известковых губок и гексактинеллид (*Napaeana*). Предполагается, что и в данном случае агрегат личинок дал начало формированию нескольких губок одного вида, при этом основания их скелетов происходят из одной точки (см. приложение, фототабл. II, фиг. 1). Модули, слагающие автономии, обособлены и ориентированы почти веерообразно, а в верхней части за счет локального перекрытия участков верхнего края создается видимость общей горизонтальной стенки.

*Вторичные автономии* (см. приложение, фототабл. III) известны среди лихнисцин (*Communitectum*) и гексактинин (*Marinifavosus*) [5, 8]. Автономии образованы небольшими по размерам модулями в сравнении с аналогичными унитарными формами, которые объединены в единый скелет горизонтальным сектором стенки, образованным при ее перегибе (см. рис. 1, фиг. 4). Внешне скелеты этих губок напоминают упаковку для яиц, но с широкими горизонтальными секторами. Оскучные округлые или овально-вытянутые расположены поочередно в смежных рядах. Модули конических или цилиндрических очертаний совершенно идентичны по габитусу в структуре одной автономии. Парагастральные полости модулей обособлены. Определить конечные параметры скелета 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, при сокращении их параметров (высоты, диаметра), плотности их расположения в структуре автономии.

Возможно, появление вторичных автономий – это лишь одно из проявлений тенденций в морфогенезе гексактинеллид, обусловленных изменением условий их обитания во второй половине позднего мела, в частности, конкурентным давлением со стороны устричных, при изменении температуры придонных вод. Увеличение площади скелета вторичных автономий способствовало выживанию и расселению организма при фрагментации его маргинальных участков.

Сходная стратегия «освоения значительной площади поверхности субстрата» прослеживается и на примере очень своеобразных колоний мастрихтских *Aphrocallites* [10]. В авторской реконструкции обособленные модули колонии в виде горизонтально и плоско ориентированной сети занимали значительные площади поверхности субстрата при неизменных параметрах составляющих скелет модулей.

#### **Представления о модульной организации.**

В разрабатываемой схеме модульной организации гексактинеллид [4] автономии соответствующего изначальному уровню собственно модульных форм, поскольку описанные ранее [11] перифронтальные губки модульными в полном понимании термина не являются. Представители низших модульных губок, особенно первичных автономий, распространены среди париформных представителей гексактинеллид (*Ortodiscus*, *Ventriculites*, *Microblastium*, *Napaeana*, *Sestrocladia*, *Lepidospongia*, *Guettardiscyphia*, *Craticularia*, *Zittelispongia*).

Автономии – продукт полимеризации исходных форм, при котором основания парагастральных полостей модулей, составляющих единый скелет, обособлены. Предполагается, что в морфогенезе автономий проявилось формирование дополнительных элементов скелета, объединяющих модули в единый скелет (вторичные автономии). 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 междуузлия [12]. Тренд в морфогенезе скелетных гексактинеллид, с которым связывается появление автономий, представляется конечным, поскольку элементы «организации» автономий не прослеживаются в строении скелета колоний. Иными словами, автономии – боковое тупиковое направление в формообразовании позднемеловых гексактинеллид.

При сопоставлении строения скелета автономий и простейших колоний удобнее использовать именно формы с двумя – тремя оскучумами, в частности, взяв за пример представителей групп



*Paracracularia ex. gr. «fittoni»* или *Zittelispongia* (см. рис. 2, фиг. 6). У этих простейших колоний общее основание скелета и единая парагастральная полость с отчетливо обособленными несколькими оскулюмами.

**Стратиграфическая приуроченность.** 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.

**Особенности первичной сохранности** наиболее актуальны при работе со скелетами вторичных и первичных базальных автономий (см. рис. 1, фиг. 2–4). Из-за перекрытия вмещающей фосфатно-терригенной массой основания скелета или парагастральной поверхности с оскулюмами трудно правильно определить тип модульной организации ископаемого организма. 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 унитарным (*Lepidospongia*) формам. Это объясняется тем, что у большинства губок с широким отверстием стенки ее верхний край обычно отсутствует по тем или иным причинам.

В структуре субавтохтонных захоронений, при перемещении по поверхности субстрата, у скелетов первичных автономий обычно разрушаются дочерние формы (*Sporadoscinia*, *Ventriculites*), от которых сохраняются лишь фрагменты стенки, сцементированные со стенкой родительской особи, или лишь отпечатки стенок дочерних губок.

**Аспекты номенклатуры и систематики** весьма актуальны при изучении ископаемых гексактинеллид, и особенно при рассмотрении модульной организации представителей группы. В основном подспудно, на уровне синонимии в описательных работах, дискуссия о выделении полиоскулюмных форм в качестве отдельных таксонов или включении их в состав ранее выделенных родов (видов) ведется давно. Но поскольку представления о модульной организации

губок – гексактинеллид являются новыми, предварительными, не получили распространения и признания среди коллег, то суждения о критериях для таксономии и значения модульности для систематики этой группы носят рекомендательный характер [8].

Первичные автономии рассматриваются нами на инфравидовом уровне («подвид»), на основании видовой принадлежности родительской особи, при сохранении дочерними формами габитуса исходного модуля. Возможно, при первом описании некоторых первичных автономий следует в их названии указывать количество модулей и определение исходного морфотипа. К сожалению, в первых своих работах, при описании форм (*Ventriculites duplus*, *Napaeana binidula*, *Sporadoscinia trisorora*), которые рассматриваются сейчас как автономные (модульные), мы определяли их в качестве нового вида [5, 8], что, вероятно, не соответствует истине. Вторичные автономии рассматриваются на уровне подрода, с учетом установленных филогенетических отношений (*Lepidospongia (Communitectum)*), если, конечно, эти морфогенетические тренды удастся проследить.

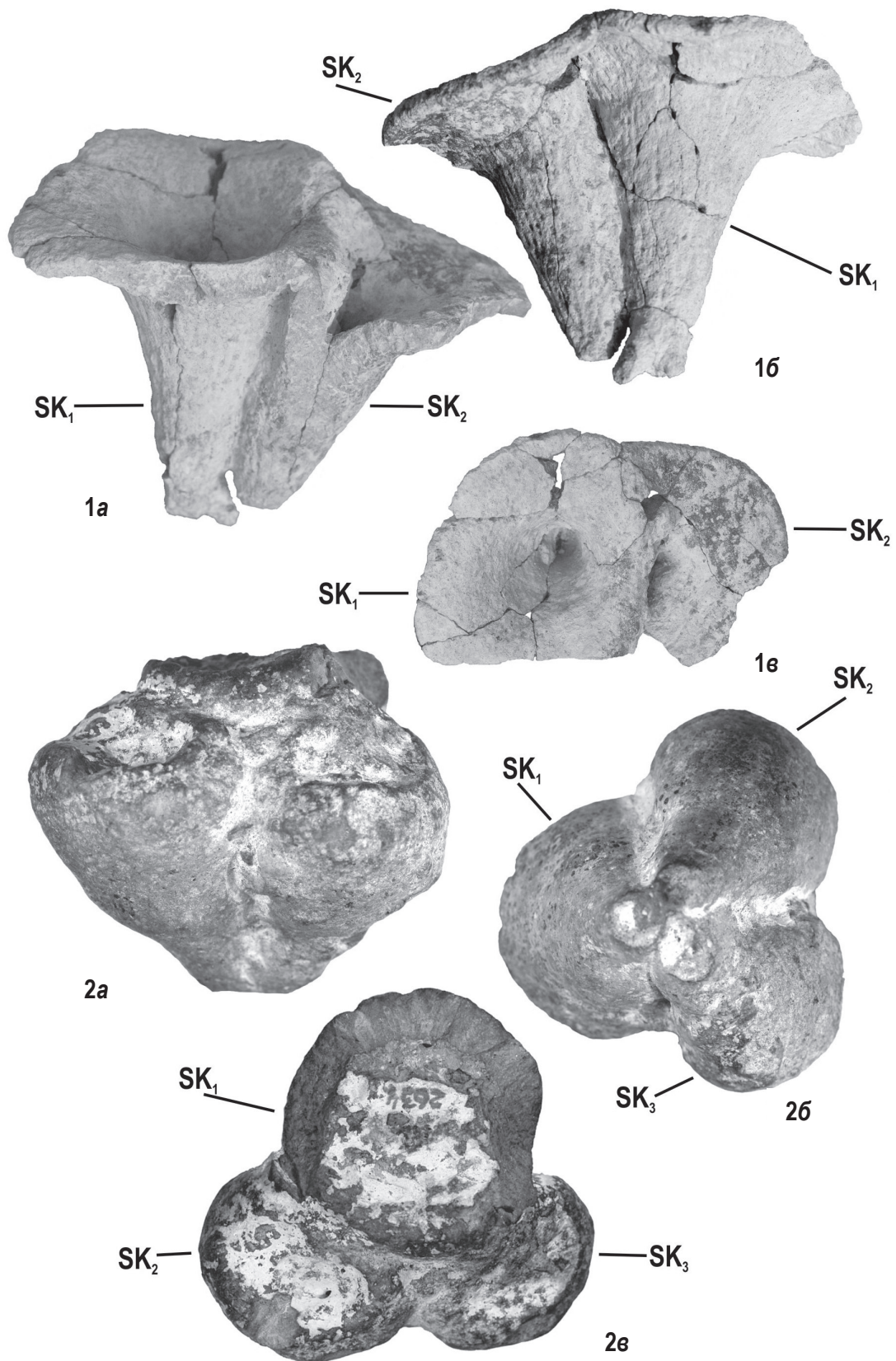
#### Библиографический список

1. Первушов Е. М. Гомология и морфотипы меловых скелетных гексактинеллид // Дихотомия и гомология в естественных науках : тез. докл. междунар. конф. Тюмень, 1998. С. 99–102.
2. Первушов Е. М. Причины появления диоскулюмных форм скелетов (на примере позднемеловых губок) // Биология и симметрология и синергетика в естественных науках : труды IV междунар. конф. Тюмень, 2004. С. 176–179.
3. Первушов Е. М. Проявления почкования среди позднемеловых скелетных губок – гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Новая серия. Серия Науки о Земле. 2010. Т. 10, вып. 1. С. 51–64.
4. Первушов Е. М. О модульной организации губок // 200 лет Отечественной палеонтологии : материалы всерос. совещ. (Москва, 20–22 октября 2009 г.) / Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка ; под ред. И. С. Барскова, В. М. Назаровой. М., 2009. С. 99.
5. Первушов Е. М. Позднемеловые вентрикулитидные губки Поволжья // Тр. / НИИГеологии Саратовского госуниверситета. 1998. Т. 2. 168 с.
6. Хмилевский З. И. К полиморфизму некоторых малоизвестных на Восточно-Европейской платформе верхнемеловых губок // Палеонт. сб. (Львов). 1979. № 16. С. 41–49.
7. Lachasse J. Contribution à l'étude des Spongiaires fossiles du Campanien des Charentes // Bull. Soc. Geol. France. Ser. 5. 1943. Т. 13. P. 1–66.
8. Первушов Е. М. Позднемеловые скелетные гексактинеллиды России. Ч. II. Морфология и уровни организации. Семейство *Ventriculitidae* (Phillips, 1875), partim ; семейство *Coeloptychiidae* Goldfuss, 1833– (Lychniscosa) ; се-



Приложение

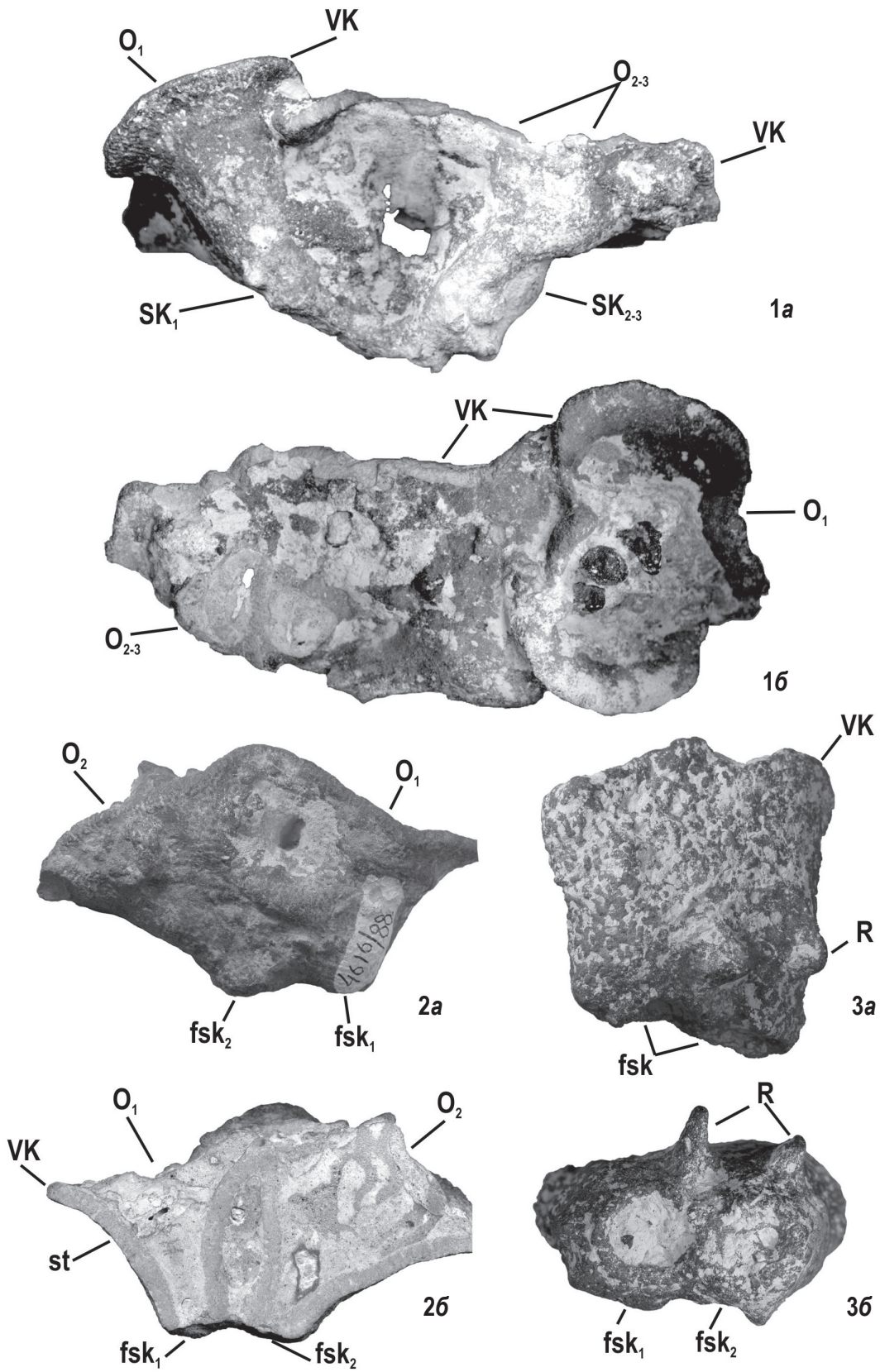
Фототаблица I







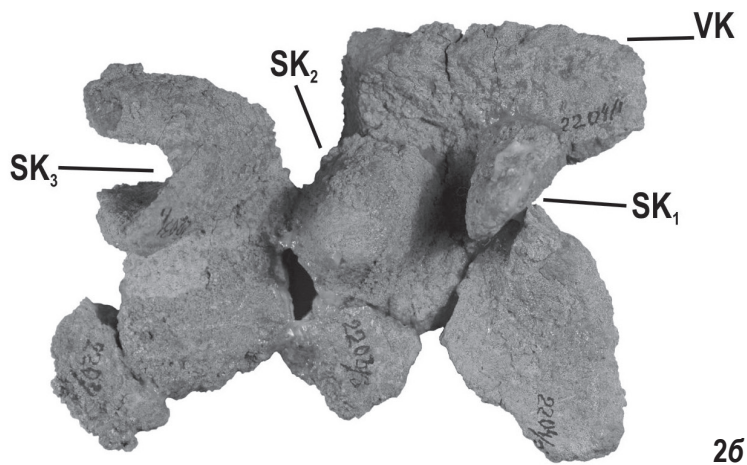
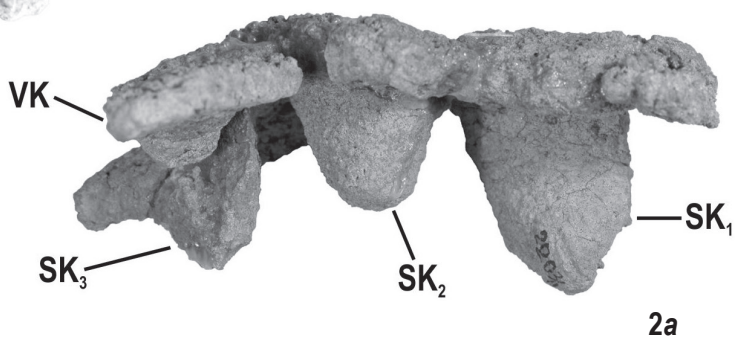
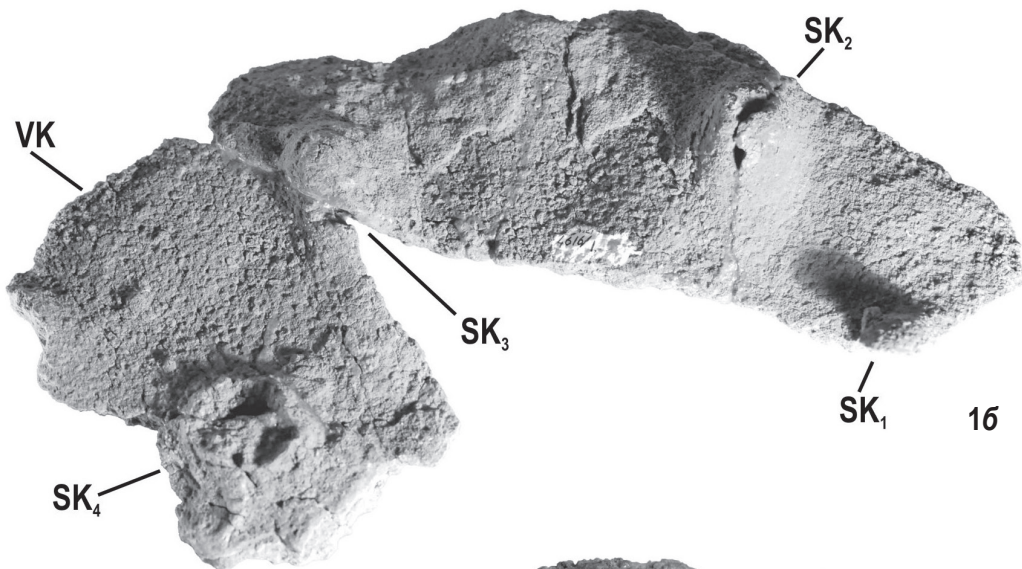
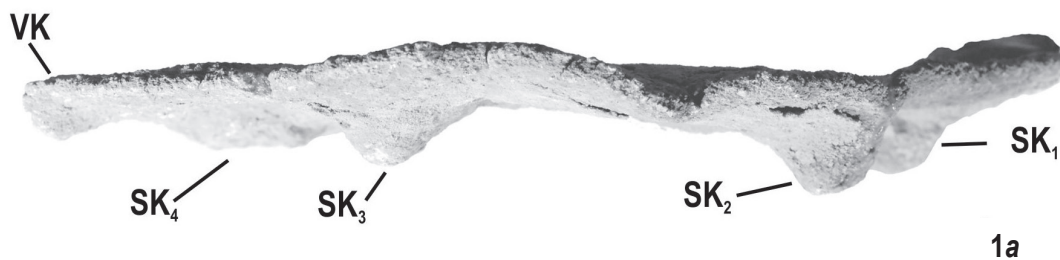
Фототаблица II







Фототаблица III





мейство Leptophragmidae (Goldfuss, 1833) – (Hexactinosa). Саратов, 2002. 274 с. (Труды научно-исследовательского института геологии Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского. Новая серия. Т. XII).

9. Первушов Е. М. Новообразования в строении скелета позднемеловых губок, способствовавшие формированию полиоскулюмных форм // Изв. Саратов. ун-та. Новая серия. Серия Науки о Земле. 2011. Т. 11, вып. 1. С. 39–51.

10. Helm C., Kosma R. Reconstruction of the unusual Late

Cretaceous hexactinellid sponge *Aphrocallistes alveolites* (Roemer, 1841) // Palaontologische Zeitschrift. 2006. Н. 80(1). S. 22–33.

11. Первушов Е. М. Перифронтальные формы модульных гексактинеллид // Изв. Саратов. ун-та. Новая серия. Серия Науки о Земле. 2012. Т. 12, вып. 1. С. 56–66.

12. Марфенин Н. Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2008. Вып. 9. С. 147–161.

### Фототаблица I

Фиг. 1. *Ventriculites ex gr. striatus* (Smith, 1848); Экз. СГУ № 122/5356 (x0,5): 1а, 1б – сбоку, с противоположных сторон, «материнская» особь показана в вертикальном положении; 1в – сверху. Саратовская область, с. Широкий буерак, нижний сантон. Экземпляр любезно передан автору В. Б. Сельцером.

Фиг. 2. *Sporadoscinia stellata trisorora* Perv., 2002; Экз. СГУ № 121/2634 (x0,5): скелет первичной автономии: 2а – сбоку, 2б – снизу, 2в – сверху. г. Саратов, нижний сантон.

Условные обозначения: «М» – «материнская» особь, SK<sub>1-3</sub> – модули, fsk – основание скелета.

### Фототаблица II

Фиг. 1. *Naraeana sp.*; Экз. СГУ № 122/2895 (x0,75): скелет первичной полиоскулюмной радиально-концентрической автономии («грибница»): 1а – латусная поверхность скелета, 1б – сверху, отвороты стенки модулей образуют видимость общей поверхности скелета. Саратовская обл., с. Александровка-1, нижний сантон.

Фиг. 2. *Naraeana minutilis binidula* Perv., 1998; Экз. СГУ № 121/1148 (x0,75): скелет первичной автономии: 2а – латусная поверхность скелета, 2б – аншлиф, вертикальное сечение ске-

лета, парагастральные полости и межскелетное пространство заполнено вмещающей породой на фосфатном цементе. г. Саратов, нижний сантон.

Фиг. 3. *Microblastium ex gr. cylindratum* Perv., 1998; Экз. СГУ № 122/1486 (x0,75): 3а – сбоку, латусная поверхность, 3б – снизу, обособлены основания двух модулей. г. Саратов, нижний сантон.

Условные обозначения. O<sub>1-3</sub> – оскулюм, SK<sub>1-3</sub> – модули, R – основания (шпы) ризоидов, VK – верхний край, st – стенка, fsk<sub>1-2</sub> – основание модулей.

### Фототаблица III

Фиг. 1. *Lepidospongia (Communitectum) plyrifossatum* Perv., 1998; Голотип. Экз. СГУ № 121/2345 (x0,4): фрагмент крупного скелета вторичной автономии: 1а – с боку, на поверхность верхнего края, 1б – снизу. Саратовская обл., Буданова гора, нижний маастрихт. Экземпляр любезно передан автору Д. С. Худяковым.

Фиг. 2. *Lepidospongia (Communitectum) plyrifossatum* Perv., 1998; Паратип. Экз. СГУ № 121/2203 – 2204 (x0,75): фрагмент скелета вторичной автономии: 2а – с боку, 2б – снизу. Саратовская обл., с. Небезкино, нижний маастрихт.

Условные обозначения: SK<sub>1-4</sub> – модули, VK – верхний край.