

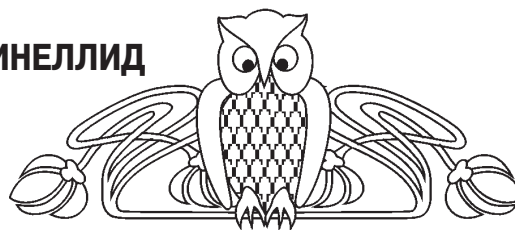


УДК 563.45 (116.3)

МОРФОТИПЫ ПОЗДНЕ МЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (PORIFERA, HEXACTINELLIDA)

Е. М. Первушов

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



Выделены исходные типы строения гексактинеллид со спаянной спикульной решеткой, известные в ископаемом состоянии в виде скелетных форм. Отмечены тенденции в морфогенезе *Luchniscosa* и *Hexactinosa*, способствовавшие формированию спектра архетипов скелета. Возрастание морфологического разнообразия губок во многом было предопределено уменьшением толщины скелетообразующей стенки, сопряженным с редукцией элементов ирригационной системы, что обусловило появление форм сложного трубчатого лабиринтового облика. Последовательное усложнение архитектоники морфотипов происходило за счет преобразований морфофункционально активных элементов организма. Представление об морфотипах гексактинеллид способствует структуризации известного разнообразия *Hexactinellida* и унификации их описания.

Ключевые слова: губки, гексактинеллиды, поздний мел, морфотипы скелета.

Morphotypes of the Late Cretaceous Hexactinellids (Porifera, Hexactinellida)

E. M. Pervushov

Basic structure types have been specified in hexactinellids with soldered spicule lattice. The fossils of those occur as skeletal forms. Certain tendencies in *Luchniscosa* and *Hexactinosa* morphogenesis were identified as conducive to shaping the spectrum of skeleton archetypes. The increase of sponge morphological diversity was in many ways predetermined by thickness reduction of the skeleton-forming walls, associated with reduction of the irrigation system elements. That has brought about forms of complicated tubular labyrinth habits. Sequential sophistication of the morphotype architectonics ensued from transformations of the organism morphofunctionally active elements. The knowledge of hexactinellid morphotypes contributes to structuring the known *Hexactinellida* diversity and to unification of their descriptions.

Key words: sponges, hexactinellids, skeleton morphotypes, late cretaceous.

DOI: 10.18500/1819-7663-2017-17-1-39-51

В ископаемом состоянии гексактинеллиды известны по рассеянным скоплениям спикул, что характерно для форм с несвязанным спикульным скелетом, а значительная часть представителей группы *Ductionina* описана по сохранившимся скелетам. Многообразие скелетных форм поздне меловых гексактинеллид, кажущееся порой бесконечным и иррегулярным, можно очертить спектром исходных морфотипов [1].

Морфотип губок – типовое построение скелета на основе сочетания нескольких несущих элемен-

тов с учетом вариаций значений их параметров и пространственной ориентации, сопряженное с тем или иным образом организованной ирригационной системой. Архитектоника морфотипа как одно из следствий морфогенеза представителей группы формировалась при изменении элементов морфологии и значений параметров скелетообразующих сегментов за счет доминирования в структуре губки некоторых из них и при появлении новых. На основе первичных морфотипов при селективном развитии или преобразовании элементов скелета формировался спектр скелетных форм с высокой степенью полиморфизма.

Исходные морфотипы скелетных гексактинеллид (париформный, плициформный, геммиформный и т. д.) отражают некую этапность и тренды в морфогенезе скелетных форм. Достаточно достоверно прослеживается формирование губок геммиформного строения от плициформных губок, а последних – от спонгий с париформным скелетом. Подмечены изменения в структуре плициформных скелетов, способствовавшие появлению фавосиформных губок. При рассмотрении происхождения и особенностей морфологии сложных построенных скелетов гексактинеллид учитывались представления о метамерии форм [2] и использовались материалы по модульной организации этих губок [3].

Морфотипы определены при рассмотрении строения скелетов представителей подотрядов *Luchniscosa* и *Hexactinosa*, что и позволило проследить мозаичное параллельное развитие этих губок в поздне меловое время и отметить распространение среди них явление изоморфизма.

Париформный морфотип (лат. *paris* – равный, одинаковый; *forma* – форма как таксономическая и экологическая единица). Скелет париформных губок наиболее просто устроен и в идеальном варианте образован системой ризоид, стержнем и бокалом (рис. 1). Но в строении многих губок выделяется только бокал, образованный скелетообразующей стенкой, конический или цилиндрический габитус которого повторяет парагастральная полость (*Ventriculitidae*, *Craticularia*, *Leptophragma*, *Callodictyon*, *Sphenaulax*, *Tremadyction*). Параметры ирригационной системы и элементов скульптуры изменяются в широких пределах в соответствии с вариацией значений толщины скелетообразующей стенки [4].

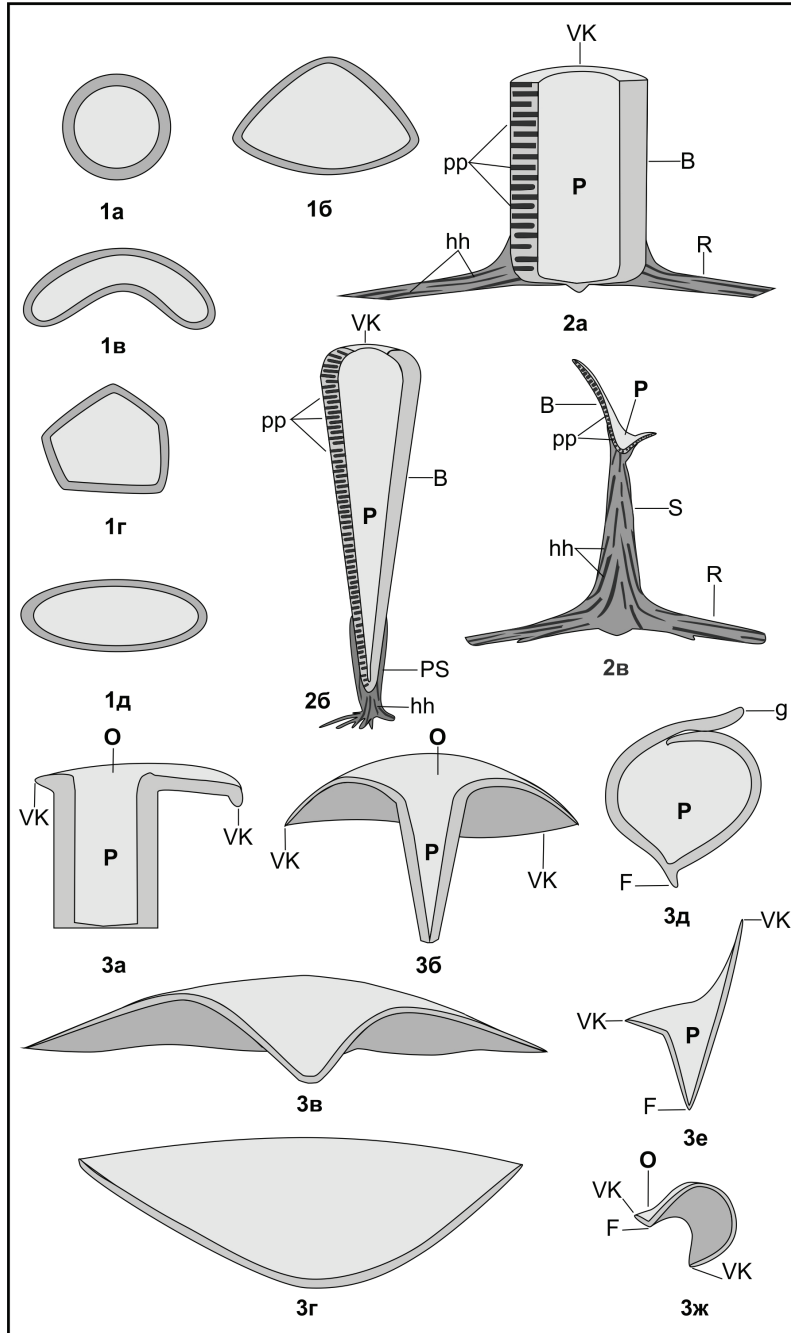


Рис. 1. Париформный морфотип. Фиг. 1. Очертания оскулюма в строении губок без отворота стенки: 1а – округлое; 1б – субтреугольное; 1в – фасолевидное; 1г – полигональное; 1д – овальное. Фиг. 2. Соотношение основных элементов скелета (продольное сечение): 2а – изометричный цилиндрический бокал с системой ризоид в основании (*Ortodiscus*); 2б – высокий изометричный узкоконический бокал с ложным стержнем в основании (*Sororistirps*); 2в – асимметричный субконический бокал на высоком стержне с системой ризоид (*Rhizopoterion*). Фиг. 3. Строение бокала в зависимости от соотношения противоположных секторов стенки (продольное сечение): 3а – асимметричный цилиндрический бокал с секторальным ортогональным отворотом (*Ortodiscus*); 3б – изометричный воронковидный бокал с равномерным пологим изгибом стенки (*Ventriculites*); 3в – низкий изометричный бокал с широким равномерным изгибом стенки (*Ventriculites*); 3г – изометричный чашеобразный бокал с выпуклой стенкой (*Microblastium*); 3д – трубообразный бокал, образованный при замыкании апикальных участков противоположных секторов стенки, перекрывающих оскулюм (*Lepidospongia (Litofexus)*); 3е – асимметричный бокал (*Lepidospongia, Napaena*); 3ж – резко асимметричный бокал (*Lepidospongia*). Условные обозначения: В – бокал, F – основание скелета, O – оскулюм, P – парагаstralная полость, PS – ложный стержень, R – ризоиды, S – стержень, VK – верхний край стенки, g – гребень, hh – продольные каналы; pp – поперечные каналы



Предполагаем, что исходный париформный скелет представлял собой бокал в форме стакана радиально симметричного конического или цилиндрического облика (см. рис. 1, фиг. 2а). Отворот стенки отсутствовал, и верхний край в этом случае – горизонтальный и субплоский (*Cephalites*). Особенности морфологии бокала определяются пространственным положением формирующей его стенки и ее морфологией, при этом в широких пределах изменяется соотношение высоты и диаметра бокала, особенно при развитии отворота. В поперечном сечении бокал может быть изометричным, плоскосжатым и плицирующим очертаний, при развитии продольных складок (*Napaeana*, *Leptophragma*). Преобладают губки с вертикальной осью скелета, но в составе многих родов известны формы с изогнутым скелетом. Курватные формы отличаются билатеральной симметрией: один ангулатный сектор стенки короткий и вогнутый, килевидный, а противоположный более протяженный и выпуклый. В основании бокала некоторых форм (*Vanistirps*, *Schizorabdus*, *Sporadoscinia*, *Sororistirps*) в различной степени обособлено округлое отводящее отверстие от нижней части парагастральной полости, от которого вниз по стержню продолжался узкий желоб.

Контур оскулюма париформных скелетов соответствуют очертаниям парагастра в поперечном сечении: они могут быть в виде овала, ромба, овально-изогнутой, фасолеобразной и более сложной формы. При развитии извилистых продольных складок и изгибов стенки ее противоположные участки плотно соприкасаются, срастаются и даже перекрывают друг друга. В этом случае бокал приобретает трубковидную форму с шовным сочленением стенок (см. рис. 1, фиг. 3д), а истинный оскулюм преобразовался в два меньших по размеру «ложных» оскулюма (*Flexispongia*, *Craticularia*).

Асимметрия скелетов проявляется в разной толщине противоположных секторов стенки, в различной их высоте, в отличающихся очертаниях и ориентации сегментов стенки относительно вертикальной оси. Асимметрия бокала (см. рис. 1, фиг. 3 е–ж) подчеркивается секторальным изгибом или ортогональным отворотом стенки. Крайнее проявление асимметрии париформных скелетов – это их листообразные формы в виде изогнутой и субплоской пластины (*Schizorabdus*, *Scapholites*).

Габитус париформных скелетов во многом определяется отсутствием или наличием наружного отворота (изгиба) стенки [4]. Широкий симметричный ортогональный отворот формирует зонтико- и дискообразную форму спонгий. Обычно чем больше поверхность отворота стенки, тем меньше высота нижней, бокалообразной части скелета (*Contubernium*, *Ventriculites cribrosus*). Симметричный отворот (изгиб) характеризует изометричные скелеты, а секторальный больше

свойствен для курватных форм (*Coscinopora*, *Sporadoscinia*, *Sestrocladia*). Редуцированный отворот выражен в виде наружного утолщения верхнего края стенки (*Ortodiscus pedester*). Изгиб стенки обычен для средне- и тонкостенных губок. В случае секторального изгиба верхний край стенки опускается до основания скелета (*Napaeana asymmetrica*, *Lepidospongia convoluta*). Дополнительная характеристика стенки – описание верхнего края, апикальной ее поверхности, заключенной между дермальной и парагастральной поверхностями, – актуальна для толсто- и среднестенных форм с неразвитым отворотом.

Стержень, существенный элемент многих париформных губок (см. рис. 1, фиг. 2в), структурно и функционально занимает промежуточное положение между ризоидами и скелетообразующей стенкой (бокалом). В структуре скелета *Rhizopoterion* и близкородственных форм [5] стержень – это основной скелетообразующий элемент, поскольку ризоиды порой редуцированы, а стенка бокала слабо прослеживается. Стержень образован ризоидной спиккулярной решеткой, отличающейся по строению клеток от спиккулярной интерканальярной решетки стенки. Стержень пронизан гладкими продольными каналами, подходящими к основанию бокала, иногда каналы явным образом не проявлены. При наличии каналов на поверхности стержня прослеживаются продольные бороздчатые остия. Ризоиды, по сложению спиккулярной решетки и системы каналов аналогичны стержню. В строении скелетов *Sororistirps* развит ложный стержень, сложенный ризоидной спиккулярной решеткой в виде корковидного нароста, облегающей низ бокала.

В основании и на дермальной поверхности бокала обычно присутствуют элементы прикрепления к субстрату. Это система корневых выростов (*Cephalites*), в том числе и крупных дихотомирующих радиально распространяющихся ризоид (*Ortodiscus*, *Actinocyclus*, *Rhizopoterion*), короткий вертикальный стержень-ризоид (*Lepidospongia*, *Sporadoscinia*, *Leptophragma*), площадка прикрепления (*Ventriculites*, *Leptophragma*) или выросты по всей высоте стенки, от которых исходили пучки ризоидных спикул (*Divicalys*, *Microblastium*). Иногда характер прикрепления морфологически не выражен в строении скелета, вероятно, в этом случае губка опиралась на одиночные удлиненные ризоидные спиккулы.

Париформные губки – одиночные формы по уровню организации, с которыми связывается формирование первичных автономий [6, 7].

Плициформный морфотип (лат. *pliciformis* – складкообразный, *forma* – форма). Формирование плициформных скелетов связывается с относительно тонкостенными представителями париформных губок с плотным расположением мелких остий. Среди *Ventriculites*, *Napaeana*



(*Lychniscosa*) и *Leptophragma* (*Hexactinosa*) известны формы, скелеты которых представляют собой бокалы с тремя-четырьмя продольными пологими складками. Но складки – это еще не лопасти, так как амплитуда складок не превышает их ширину и в их проявлении и в расположении не прослеживаются явных закономерностей. Плициформные скелеты сохранили исходно конические очертания, но площадь стенки заметно увеличилась за счет протяженных и порой многочисленных лопастей. На ангулатной поверхности лопасти, узкого перегиба стенки, часто распространены дополнительные выводящие округлые отверстия – субоскулюмы, появление которых связывается с преобразованием поперечных каналов [8]. Только в строении типичных плициформных губок *Coeloptychiidae* (*Lychniscosa*) и *Guettardiscyphiinae* (*Hexactinosa*) достоверно установлено наличие оскулярной мембраны [8], ситовидной пластинки [9].

Для плициформных губок характерно радиальное полилопастное строение, когда от основания скелета отходят три-пять и более лопастей, монолопастные формы редки (рис. 2). На примере радиально-лопастных форм хорошо прослеживается формирование дисимметричных и асимметричных скелетов, в строении которых одни лопасти длиннее и шире, чем противоположные. Известны скелеты «децентрализованного» строения, представляющие собой протяженную основную (дистальную) лопасть, от которой отходят короткие поперечные лопасти (*Guettardiscyphia scalilobata*, *G. distarilobata*). Основным элементом плициформных скелетов – лопасть, она обычно прямая, иногда изогнутая и с линиями пережимов. Длина и ширина лопасти увеличивается вверх по высоте скелета. Угол подъема ангулатной поверхности лопасти от основания скелета обычно постоянен, у зрелых форм проявлены флексуобразные изгибы.

Стенка большинства плициформных скелетов пронизана тонкими поперечными каналами с мелкими округлыми прозопорами, у некоторых форм они отсутствуют. Стержень развит у форм, обитавших в условиях тепловодной «псевдоабиссали» [10, 11]. Плициформные губки прикреплялись к субстрату короткими и тонкими ризоидами, диагонально или горизонтально распространявшимися от узкого конического основания (*Coeloptychium*, *Guettardiscyphia*). У многих форм в центре основания скелета развит короткий ризоидообразный вырост, ризоид – стержень, а может присутствовать и небольшая площадка прикрепления. У высоких форм дополнительными элементами крепления служили пучки удлинённых ризоидных спикул, крепившиеся над субоскулюмами.

По уровню организации плициформные губки с субоскулюмами рассматриваются как транзитории [12], занимающие переходное положение между унитарными и колониальными

формами. При отвороте лопастей, что сопровождается неоднократной их дихотомией, в центре скелета и над щелевидным оскулюмом формируется углубление – вторичная полость. Характеристика вторичной полости актуальна при описании форм на уровне вида. Выделены первичные и вторичные плициформные морфотипы.

Первичные плициформные скелеты (см. рис. 2, фиг. 1–3) характеризуются полилопастным строением без отворота и дихотомии лопастей. Первичная парагастральная полость плициформных губок полностью повторяет очертания скелета (*Guettardiscyphia*, *Koleostoma*). Полость узкая щелевидная, расположена между стенками лопастей и в центральной части скелета. Оскулюм щелевидный полилопастной. На зрелых стадиях онтогенеза участки полилопастного оскулюма нарастают, и он сохраняется либо в виде центрального округлого отверстия, либо в виде периферии лопастей [8]. В онтогенезе плициформных губок проявлена тенденция к обособлению маргинальных участков парагастральной полости в виде двух-пяти овальных оскулюмов (*Guettardiscyphia bisalata*, *G. alata*). Первичный щелевидный оскулюм закрыт перфорированной оскулярной мембраной [8]. При неоднократном обособлении лопастей между ними формируются первичная и вторичная седловины. Скелет *Derivatisyphia* образован концентрически замкнутой лопастью, образующей коническую ложную полость [1]. На поздних стадиях морфогенеза первично плициформных губок (*Spirospongia*) выявлено спиральное закручивание лопастей [13].

Субоскулюмы округлые и овальные, их размеры увеличиваются в верхней части скелета, в том же направлении возрастает их морфологическое обособление. Над высоко расположенными субоскулюмами формируются ризоидные бугорки, порой и субоскулюмы приурочены к обособленным выростам (*Guettardiscyphia*, *Ceniplaniscyphia*).

Вторичные плициформные скелеты (см. рис. 2, фиг. 4–6) отличаются радиально-полилопастным строением, с отворотом и неоднократной дихотомией лопастей, составляющими в верхней части скелета вторичную полость. Они образованы не менее чем четырьмя-пятью лопастями, составляющими нижнюю конусовидную часть скелета (*Coeloptychium*). Дихотомия лопастей укрепляет прочность скелета и способствует значительному увеличению площади верхней дисковидной его части в горизонтальной плоскости.

Во внутренней части отворота, над закрытой оскулярной мембраной первичной полилопастной полостью, выделяется вторичная полость, ограниченная апикальной линией кортикальной мембраны верхнего края. Радиальные сегменты щелевидного первичного оскулюма разделены валиками – позитивным отражением желобов, разделяющих лопасти.

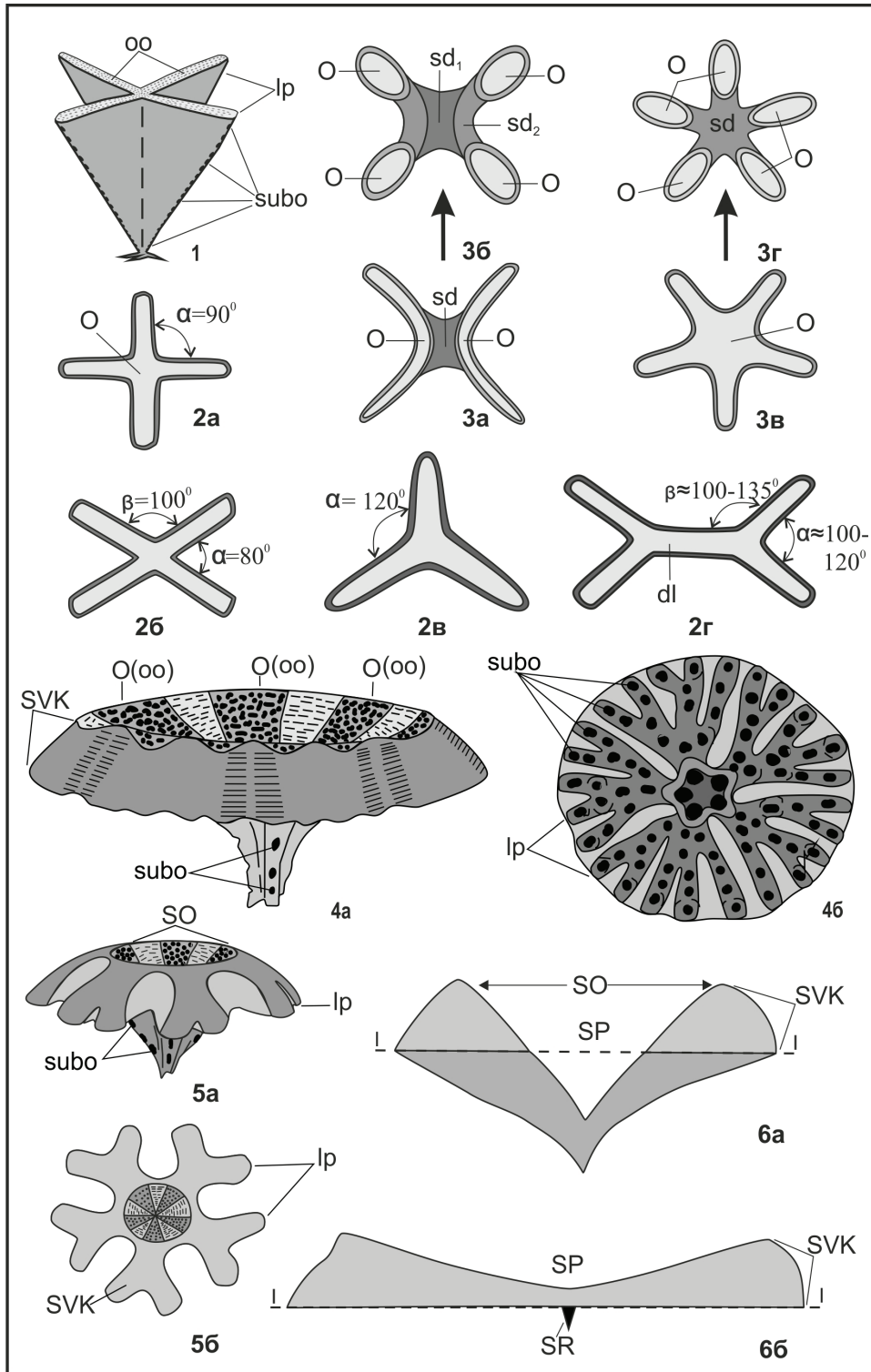


Рис. 2. Плициформный морфотип. Фиг. 1 – 3. Первичные плициформные скелеты: фиг. 1. Общий вид (*Guettardiscyphia*); фиг. 2. Очертания скелета и оскулома сверху (*Guettardiscyphia*): 2а – *G. stelata*; 2б – *G. roemeri*; 2в – *G. trilobata*; 2г – *G. distarilobata*; фиг. 3. Обособление маргинальных участков оскулома в онтогенезе: 3а–б – *G. bisalata*; 3в–г – *G. alata*; фиг. 4–6. Вторичные плициформные скелеты: фиг. 4. *Coeloptychium*: 4а – общий вид; 4б – вид снизу; фиг. 5. *Troegerella*: 5а – общий вид; 5б – вид сверху; фиг. 6. Строение вторично плициформных скелетов в продольном сечении (*Myrmecioptychium*): 6а – *M. sinzovi*; 6б – *M. procerus*. Условные обозначения: О – оскулом, SO – вторичный оскулом, SP – вторичная полость, SK – стержень – ризоид, SVK – вторичный верхний край, lp – лопасть, l – условная линия нижней поверхности верхнего края; subo – субоскулом, oo – оскулярные отверстия, sd_{1,2} – седловина, первичная и вторичная. Стрелками показаны направления морфогенеза (онтогенеза) рассматриваемых губок



Торцевые участки гармонично складчатой стенки, составляющей лопасти и желоба, закрыты кортикальной мембраной, в которой на участках, соответствующих желобам, наблюдаются попарные щели. Кортикальная мембрана образует поверхность разной ширины и характеристики, дополняя специфические очертания скелета. Рассмотрение этой поверхности, «вторичного верхнего края» (см. рис. 2, фиг. 5–6), существенно при описании вида и рода. В морфогенезе вторично плициформных губок с кортикальной мембраной прослежен разрыв сплошности вторичного верхнего края, приведший к разрыву лопастей. У *Coeloptychium* эта поверхность представляет собой непрерывный шлейф, у *Foliscyphia* в ее строении прослеживаются зияния на участках желобов, а у *Troegella* проявлены только лопасти [1].

Геммиформный морфотип (лат. *gemma* – почка, *forma* – форма). Скелеты этого морфотипа появились в результате реализации нескольких направлений морфогенеза гексактинеллид. Наиболее достоверным рассматривается обособление в морфогенезе плициформных губок субоскулумов и выростов, к которым они приурочены (сателлитов). Обособление отдельных выростов с субоскулумами известно в строении плициформных скелетов *Leptophragma*, *Pleurostoma* и *Guettardiscyphia*, с последними из них связаны своим происхождением геммиформные *Balantionella*. В структуре геммиформных губок отмечаются сателлиты с субоскулумами в апикальной части, ориентированные радиально и поперечно центральной вертикальной оси скелета. Возрастание количества сателлитов, их длины и диаметра маскировало сокращающуюся в объеме центральную парагастральную полость. Возможно появление геммиформных скелетов с преобразованием отдельных поперечных каналов в субоскулумы, а прилегающих участков стенки – в обособленные выросты (*Fericoscinopora*). Вероятно формирование некоторых геммиформных скелетов при незавершенном дермальном почковании париформных губок.

Скелетообразующая стенка этих губок тонкая, скульптура состоит из плотно расположенных мелких округлых прозопор, узлов ребер и очень тонких диагональных ребер, часто отсутствует скульптура. Просто устроенные геммиформные скелеты представляют собой едва различимый центральный субконический бокал с радиально расположенными в горизонтальной плоскости сателлитами (*Balantionella*, *Polyblastium*, *Botryosella*). Оскулум отчетливо выделяется на фоне многих субоскулумов апикальным центральным положением и более крупными размерами. В строении вторичных геммиформных скелетов выделить оскулум и обособленные сателлиты не всегда возможно, так как внешний контур губки слагают стенки многочисленных подобных субоскулумов. У большинства геммиформных скелетов субоску-

люмы расположены в центре апикальной части сателлита. У *Balantionella* субоскулум расположен на нижней поверхности апикальной части сателлита и ориентирован вниз [1].

Геммиформные губки разными способами прикреплялись к субстрату. Высокие изометричные спонгии удерживались на поверхности дна пучками ризоидных спикул, а в основании небольших форм развит короткий стержень-ризоид. Для вторичных геммиформных скелетов, с широким и плоским основанием, характерно радиально-концентрическое расположение мелких сучковидных ризоид. Эти губки часто прикреплялись к фрагментам скелетов губок и раковин двустворчатых моллюсков [14].

Геммиформные губки по уровню организации являются транзиторными. Они многочисленны, разнообразны и известны среди *Lychniscosa* (*Plocoscyphia*, *Paraplocia*, *Polyblastidium*,) и *Hexactinosa* (*Balantionella*, *Eurete*, *Polyscyphia*, *Labyrintholites*, *Botryosella*). Выделены первичные и вторичные геммиформные скелеты, последние характеризуются сложным строением за счет развития перемычек между сателлитами и появлением участков интерлабиринтового пространства (рис. 3).

Для скелета первичного геммиформного строения (см. рис. 3, фиг. 1) характерна обособленная основная – центральная парагастральная полость, конических очертаний и с морфологически изолированным оскулумом. Специфическая особенность – обособленность сателлитов, они не соединены между собой, расположены радиально и субгоризонтально, поочередно, спиралевидно или почти хаотично. Форма сателлитов трубо- и воронкообразная, расширяющаяся к субоскулуму. По высоте скелета меняется положение сателлитов: внизу они опущены, в средней части расположены горизонтально, ближе к оскулуму приподняты вверх. У одних форм размеры сателлитов увеличиваются к верхней части скелета, а у других протяженные сателлиты составляют широкое основание губки, а в верхней ее части их размеры много меньше (*Plocoscyphia*). При слиянии оснований соседних нижних и верхних сателлитов образуются вторичные субспиральные и изогнутые лопасти (*Balantionella*, *Lobatisyphia*).

Скелет вторичного геммиформного строения отличается соединением сателлитов различного размера и функциональному предназначению перемычками, развитыми в горизонтальной и вертикальной плоскости (см. рис. 3, фиг. 2). Парагастральная полость распределена по неоднократно дихотомирующим сателлитам и перемычкам, центральную ее составляющую выделить трудно, так же как и центральный оскулум. Перемычки обеспечили конструкционную устойчивость протяженных сателлитов и тонкостенного скелета в целом, увеличили площадь фильтрационной поверхно-

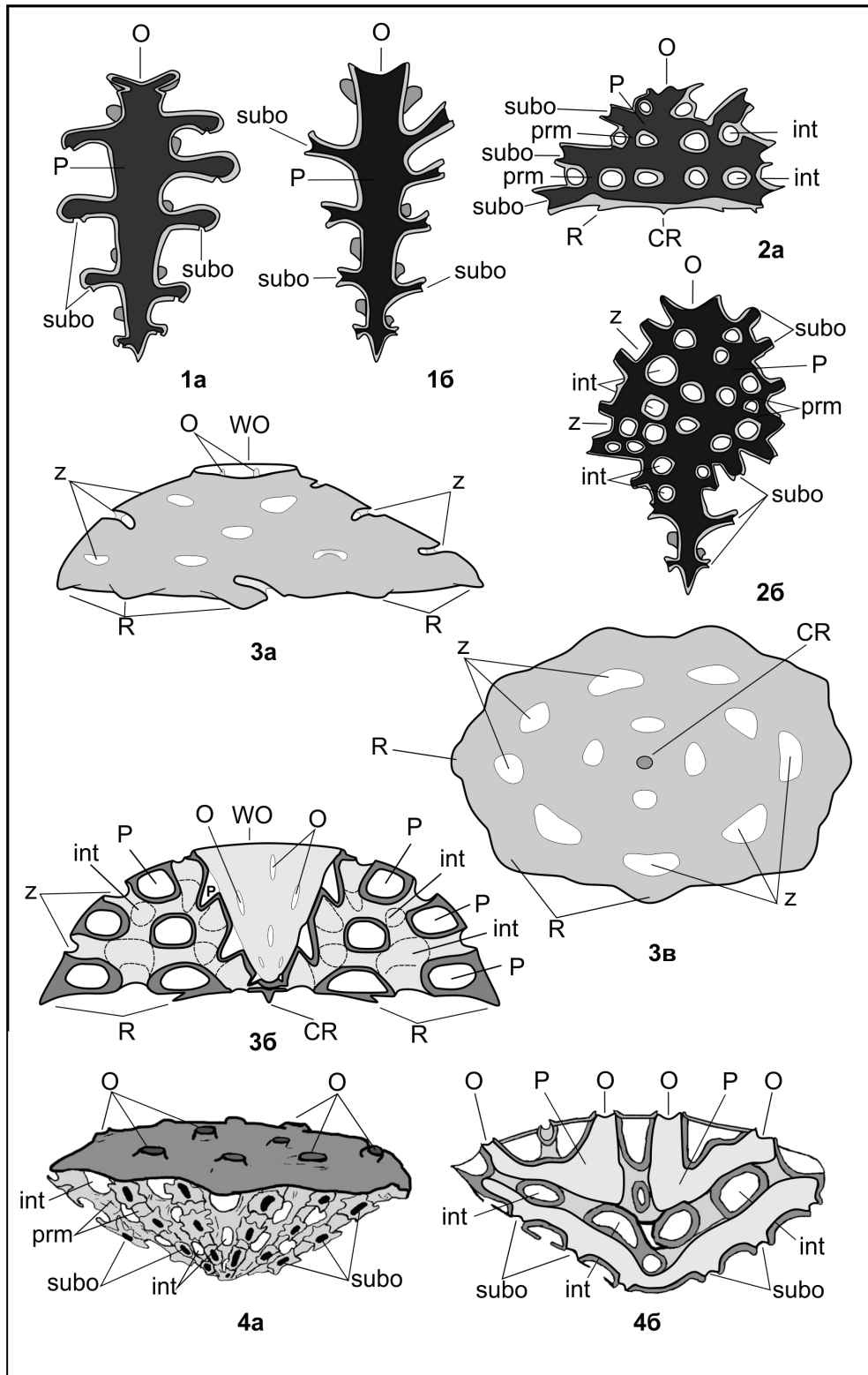


Рис. 3. Геммиформный и лабиринтовый морфотипы. Фиг. 1 – 2. Геммиформные скелеты, продольное сечение: фиг. 1. Первичные формы: 1а – *Balantionella*, 1б – *Plocoscyphia*; фиг. 2. Вторичные формы: 2а–б – *Plocoscyphia*, *Eurete*; фиг. 3 – 4. Лабиринтовые скелеты; фиг. 3. *Etheridgea*: 3а – общий вид, 3б – вид снизу, 3в – продольное сечение; фиг. 4. *Tremabolites*: 4а – общий вид, 4б – продольное сечение. Условные обозначения: О – оскулом, WO – вторичный оскулом, P – парагастральная полость, CR – центральный ризоид, R – ризоид, subo – субоскулом, int – интерлабиринтовое пространство, prm – перемычка, z – зияние



сти губки и объем парагастральной полости. При идеальном симметричном строении вторичного геммиформного скелета можно уловить регулярное расположение перемычек, что подчеркивается ярким распределением участков интерлабиринтового пространства. Интерлабиринтовые отверстия (зияния) в строении геммиформных скелетов порой малозаметны, поскольку маскируются субоскулюмами, стенки которых слагают наружную поверхность скелета. Диаметр зияний и субоскулюмов часто сопоставим в строении одной особи.

Наружную поверхность скелета образуют дополнительные выросты стенки, отражающие процесс роста организма. Они представляют собой седловины и «мостики» между дихотомизирующими сателлитами. Очертания вторичных геммиформных скелетов часто очень сильно искажены [14].

Лабиринтовый морфотип (лат. *labyrintheus* – лабиринтовидный, *forma* – форма). Габитус скелета округлых и полусферических очертаний, с центральным вторичным оскулюмом (*Camerospongiidae s. l.*) и/или несколькими истинными оскулюмами (*Tremabolites*), между которыми развита кортикальная мембрана (см. рис. 3, фиг. 3–4). Сложное лабиринтовое строение скелета образуют трубкообразные ветви, соединенные перемычками, которые сопоставимы по длине и диаметру. Скелетообразующая стенка тонкая, элементы скульптуры неизвестны. Регулярное положение перемычек в горизонтальной и вертикальной плоскости почти нивелировало структурообразующую роль ветвей в формировании скелета. Изометричные скелеты отличаются регулярным положением ветвей и перемычек, в которых находится единая парагастральная полость. У взрослых форм выделяется до трех уровней интерлабиринтового пространства, представленного на поверхности «верхнего края» горизонтальными рядами зияний. В горизонтальной плоскости эти отверстия расположены равномерно-концентрически. Зияния и интерлабиринтовые отверстия обеспечивали сквозной переток воды по интерлабиринтовому пространству, который слабо регулировался архитектурой скелета. Поступление питательной взвеси отчасти контролировалось размерами этих отверстий и их количеством.

Одно направление в формировании лабиринтовых форм определяется возможным преобразованием сателлитов геммиформных в ветви и соединяющие их перемычки. Второе связывается с явлением смыкания стенок и срастания первичных элементов ветвистых и кустистых форм, с образованием интерлабиринтового пространства и зияний [15, 16].

Очертания вторичной полости изменяются в широких пределах, от очень узкой и глубокой до очень широкой и почти плоской. Значительно изменяются контуры вторичного оскулюма и его

размеры, которые не соотносятся с габитусом скелета. Иногда очертания оскулюма оконтурены бровкой – приподнятой линией соприкосновения поверхности «верхнего» края и вторичного парагастра (*Etheridgea*, *Camerospongia*).

В структуре лабиринтовых форм «верхний край» – это участок поверхности скелета между его пологоконическим основанием и вторичным оскулюмом. «Верхний край» составляет значительную часть поверхности губки, его площадь тем больше, чем меньше диаметр вторичного оскулюма. Строение поверхностей «верхнего края» и базалиса отличается кардинально, что порой подчеркивается нижней линией кортикальной мембраны.

Стержень с короткими ризоидами характерен для форм, обитавших на западе Европейской палеобиогеографической области, для обитателей восточных провинций этой области более характерно радиально-концентрическое расположение рядов коротких ризоид (*Etheridgea*, *Becksia*).

Лабиринтовые *Etheridgea* рассматриваются как колониальные формы с единой парагастральной полостью и несколькими первичными округло-щелевидными оскулюмами, раскрывающимися во вторичную полость. *Tremabolites* – губки транзитной организации, на наружной поверхности нижних ветвей их скелета присутствуют субоскулюмы.

Фавосиформный морфотип (лат. *favosus* – сотовидно-ячеистый, *forma* – форма). Скелеты отличаются наиболее сложным строением – они образованы многими крупными и протяженными дихотомизирующими лопастями – ветвями, при отвороте которых в верхней части каждой из них раскрывается вверх несколько подобных оскулюмов (рис. 4). Таким образом, широкую верхнюю поверхность скелета составляют стенки многочисленных округло-полигональных оскулюмов и участки интерлабиринтового пространства между ними. На всем протяжении ветвей, вне зависимости от их ориентации в пространстве, они соединены поперечными перемычками. Между ветвями и перемычками образуются овальные интерлабиринтовые отверстия и зияния. Структурообразующие ветви располагаются горизонтально или почти вертикально (*Becksiinae*). В последнем случае основание скелета узкое, субконическое, количество первичных ветвей от пяти и более. Скелетообразующая стенка очень тонкая, 1–3 мм. Скульптура отсутствует (*Becksiinae*) или представлена плотно расположенными мелкими прозопорами (*Coeloptychiidae*, *Euretidae*).

Формирование фавосиформных скелетов свойственно для поздних стадий морфогенеза представителей нескольких групп гексактинеллид как проявление конвергентного развития при доминирующих условиях обитания. Выделение фавосиформных форм связывается с пролонгированной трансформацией скелета плициформных

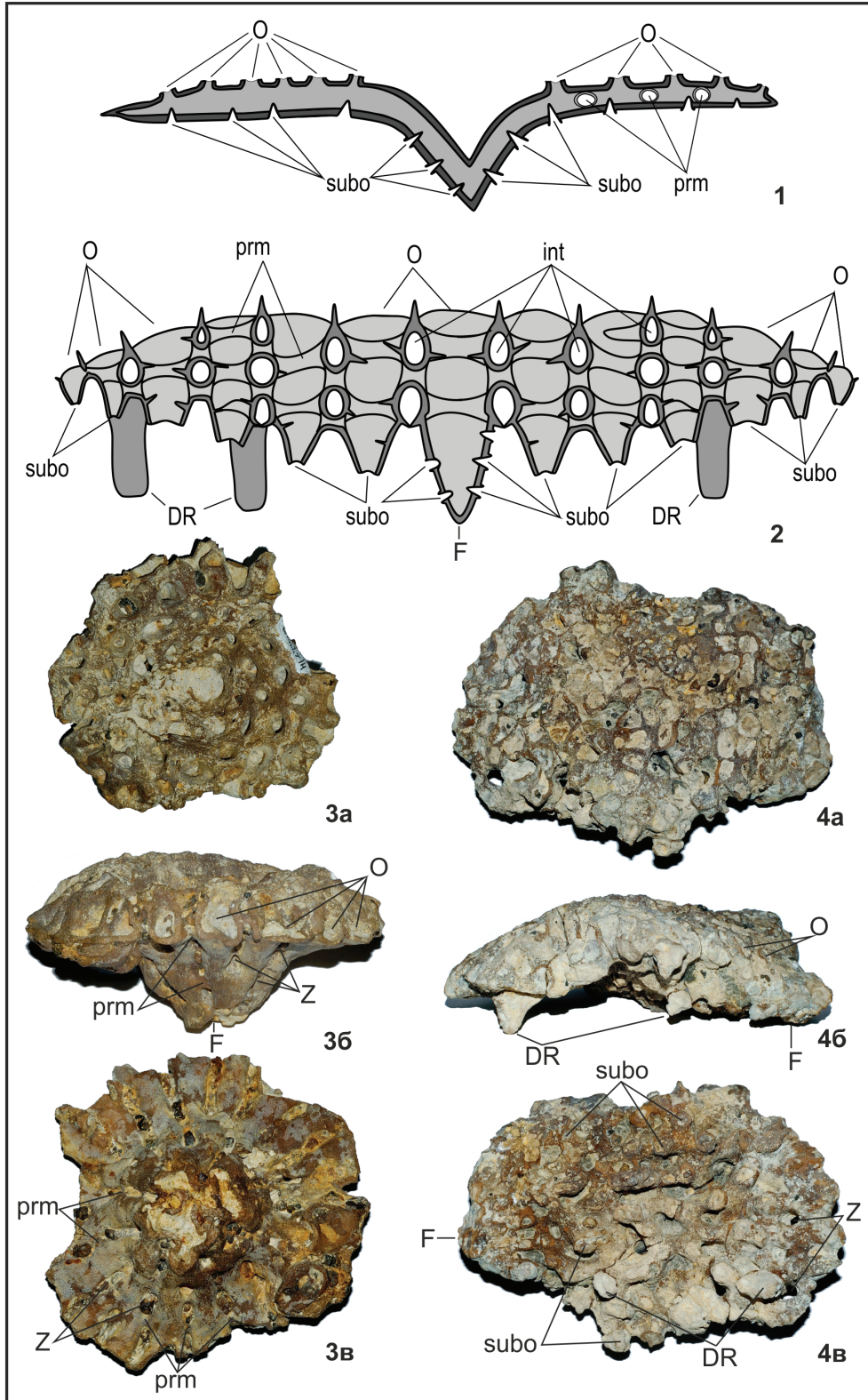


Рис. 4. Фавосиформный морфотип. Фиг. 1. Строение простейшего симметричного скелета (*Petrosifavosum*), продольное сечение. Фиг. 2. Строение сложного изометричного скелета (*Petrosifavosum*), продольное сечение. Фиг. 3. *Cavifavosa* sp., экз. СГУ № 122/5775 (x0,5): симметричный скелет без субоскулюмов: 3а – вид сверху, 3б – сбоку, 3в – снизу. Озерки – 02, Саратовская область, сантон. Фиг. 4. *Petrosifavosum* sp., экз. СГУ № 122/5754 (x0,5): резко асимметричный скелет с субоскулюмами: 4а – вид сверху, 4б – сбоку, 4в – снизу. Озерки – 02, Саратовская область, сантон. Условные обозначения: О – оскулюм, DR – дополнительный ризоид, F – основание скелета, subo – субоскулюм, int – интерлабиринтовое пространство, prm – перемичка, z – зияние



губок, выраженной в увеличении количества первичных лопастей и площади их отворота, с последующим преобразованием щелевидного оскулюма на отдельные округлые оскулюмы (Coelortychiidae). Формирование фавосиформных скелетов также может предполагать увеличение высоты ветвей (сателлитов) и их последующее обособление в строении лабиринтовых и геммиформных губок. При увеличении длины ветвей и при их отвороте в верхней части каждой из них формировались короткие выросты с округло-полигональными оскулюмами, разделенные участками интерлабиринтового пространства (*Becksinae*, *Euretidae*).

Два независимых морфогенетических тренда определили существование колониальных (*Becksinae*, *Cavifavosa*) [15, 16] и транзиторий (*Petrosifavosum*, *Euretidae*) [12] губок фавосиформного строения. Скелеты фавосиформных колоний и транзиторий отличаются не только наличием или отсутствием субоскулюмов, но и структурой верхней части скелета. В строении колоний стенка между оскулюмами образует неширокие валики, подчеркивая очертания каждого из них (см. рис. 4, фиг. 3). В структуре транзиторий верхний край стенки очерчивает один, реже два-три оскулюма, но стенки соседних оскулюмов не соединяются (см. рис. 4, фиг. 4).

В строении фавосиформных губок с вторичной полостью нижняя, стержнеобразная часть скелета обычно редуцирована. Отворот ветвей достигал значительных размеров как у изометричных, так и у резко асимметричных губок. В этом случае на нижней поверхности ветвей развивались опорные выросты, выполнявшие функцию ризоид. Для форм с широким основанием (*Becksia*) свойственна система коротких шиповидных выростов, некоторые губки обрастали жесткими элементами субстрата.

Рамосиформный морфотип (лат. *ramosus* – ветвистый, *forma* – форма). Скелеты ветвистого или кустистого облика, форма и размеры единой парагастральной полости тождественны очертаниям скелета. Характерно наличие нескольких подобных оскулюмов, расположенных у кустистых форм на одном уровне, а в строении ветвистых форм они прослеживаются по всей высоте губки (рис. 5). Скелеты образованы преимущественно тонкой (толщина 2–5 мм) стенкой, для которой элементы скульптуры не характерны (*Zittelispongia*) или они плотно и регулярно расположены (*Adramosiscyphia*). Относительно большой толщиной стенки отличаются ранние простейшие кустистые формы (*Paracratularia*).

Формирование рамосиформных скелетов связывается с проявлением нескольких трендов в морфогенезе гексактинеллид. Первичным среди них является замыкание верхнего края ангулатных стенок париформных губок. При смыкании противоположных секторов стенки в строении этих спонгий порой полностью за-

крывалась центральная часть оскулюма, а по его периферийным участкам сохранялись незакрытые участки – «ложные оскулюмы». Подобные изменения в строении париформного скелета реализованы в морфогенезе ряда представителей гексактинеллид (*Lepidospongia*, *Craticularia*) [17]. Об этом же свидетельствуют многие диоскулюмные формы с реликтом гребня – сектора перекрывающей стенки.

Образование некоторых рамосиформных скелетов определено обособлением участков парагастральной полости и оскулюма париформных (*Leptophragma*) и плициформных (*Koleostoma*, *Guettardiscyphia*) губок. Парагастральная полость этих губок узкая и протяженная, щелевидная и радиально-щелевидная. В онтогенезе *Guettardiscyphia* прослежены изоляция удаленных от центра скелета участков оскулюма и формирование от двух до пяти обособленных подобных оскулюмов, округлых и меньших по размеру, разделенных седловинами. При неоднократном равнокачественном обособлении участков оскулюма (*Guettardiscyphia bisalata*) исходно плициформный скелет приобретал конический кустообразный облик.

Выделение ряда губок рамосиформного типа могло быть обусловлено проявлениями продольного деления. В составе некоторых родственных групп (*Craticularia*, *Zittelispongia*) известны как одиночные формы, с одним оскулюмом, так и связанные с ними происхождением диоскулюмные формы. Последние отличаются наиболее простым строением среди полиоскулюмных форм, так как сформировались за счет дихотомии исходной, нижней части губки. В последующем каждая из двух первых ветвей могла испытать неоднократную дихотомию. Но при первичной три-, quadro- или пентахотомии [15] исходных ветвей от каждой из них, в идеальном варианте, также формировалось три, четыре или пять ветвей.

Исходными формами, давшими начало многим рамосиформным скелетам, можно считать субконические губки с двумя равнозначными оскулюмами (см. рис. 5, фиг. 1а), которые известны в составе многих групп *Luchniscosa* и *Hexactinosa*. При формировании же трех первых обособленных ветвей с оскулюмами возможно несколько вариантов их взаиморасположения и ориентации относительно основной оси скелета.

Среди губок с рамосиформным строением скелета известны колониальные [15, 16] и транзиторийные [12] формы сходного габитуса. Определены древовидные и кустистые подтипы рамосиформных скелетов.

Кустистые формы скелета (см. рис. 5, фиг. 1–3) отличаются равномерным развитием нескольких подобных ветвей субпараллельно или диагонально от нижней части губки. Скелет небольшой высоты, сопоставимой с диаметром его верхней части, при незначительных размерах

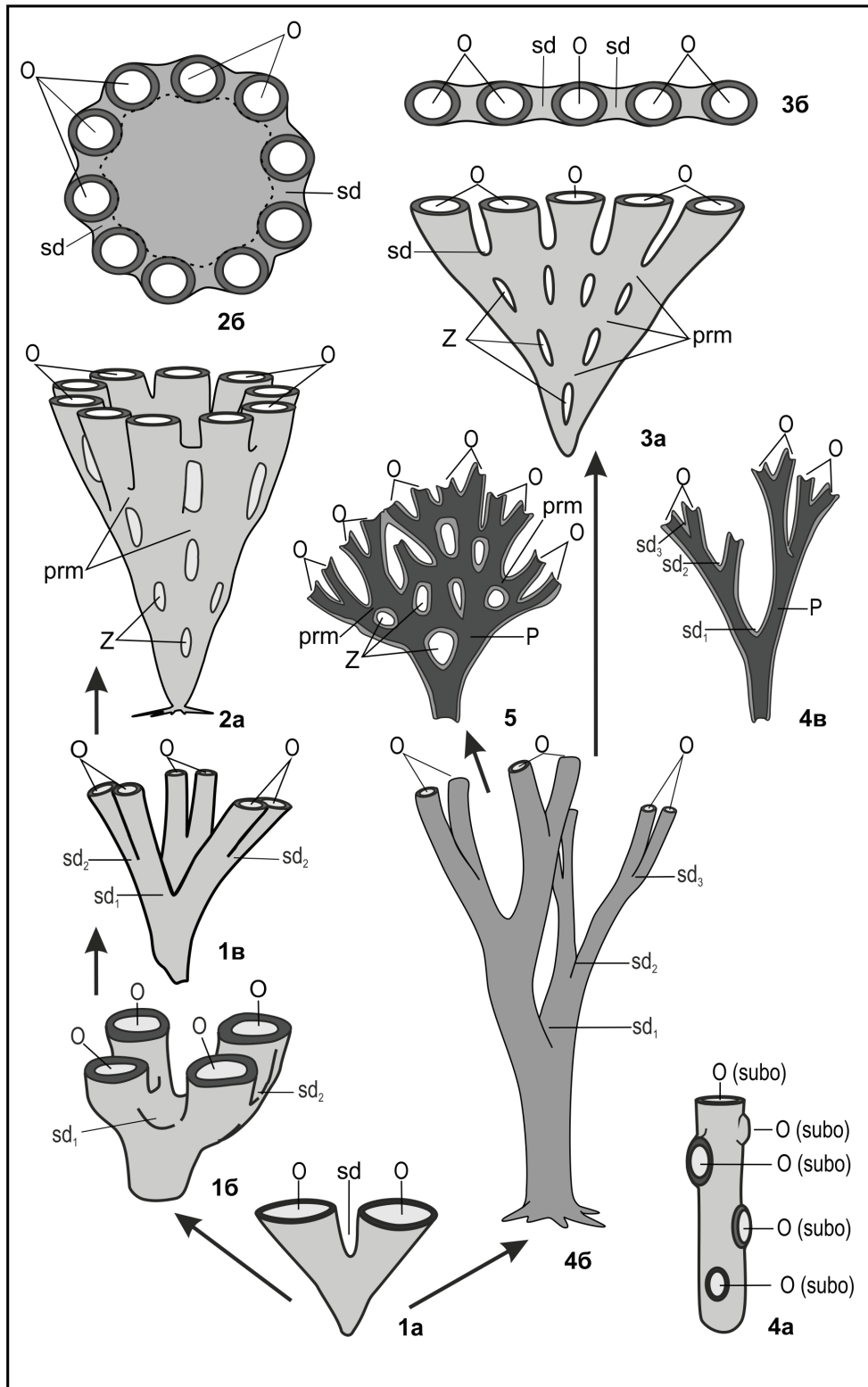


Рис. 5. Рамосиформный морфотип. Фиг. 1 – 3. Кустистые формы: фиг. 1. Общий вид простейших кустистых форм: 1а – исходный скелет кустистых и древовидных губок, 1б – скелет, сформированный при повторной дихотомии, 1в – скелет, сформированный при трихотомии и последующей дихотомии; фиг. 2 – 3. Сложные кустистые формы: 2а – общий вид объемного конического скелета, 2б – вид сверху; 3а – общий вид планиформного скелета, 3б – вид сверху; фиг. 4–5. Древовидные скелеты; фиг. 4. Простейшие формы: 4а – общий вид предковой формы; 4б – общий вид простейшей формы, 4в – продольное сечение; фиг. 5. Сложная древовидная форма, продольное сечение. Условные обозначения: О – оскулюм, Р – парагастральная полость, sd₁₋₂ – седловина, первичная и вторичная, subo – субоскулюм, prm – перемычка, z – зияние. Стрелками показаны предполагаемые направления морфогенеза рассматриваемых форм губок



отдельных ветвей. Дихотомия ветвей обычно равномерная и проявляется одновременно у разных ветвей на одном гипсометрическом уровне. Первая дихотомия отмечается чуть выше стержнеобразной части скелета или непосредственно у его основания. В структуре первичных, просто устроенных кустистых форм, явно выделяется нижняя часть (исходный бокал), выше которого обособливались вторичные и последующие ветви. Новые, часто попарные, ветви ориентированы субпараллельно исходному бокалу, их дихотомия подчеркнута флексурными изгибами и возрастанием диаметра скелета (*Diplopleura*, *Ramosiscyphia*, *Paracraticularia*). Более сложностроенные кустистые формы образованы многими неоднократно дихотомирующими ветвями, которые, соприкасаясь между собой и посредством поперечных перемычек, составляют замкнутый субконический скелет. В этом случае исходная ветвь выражена лишь как узкое конусообразное основание скелета. В строении простых и сложных кустистых скелетов поверхность верхнего края всех ветвей равновысокая и горизонтальная.

Древоподобные формы скелета (см. рис. 5, фиг. 4–5) образованы одной или несколькими основными вертикально вытянутыми ветвями, по всей высоте которых формируются вторичные ветви. Дихотомия происходит обычно в одной плоскости или в общем направлении, вторичные ветви ориентированы касательно по отношению к первичной. При срастании соседних вторичных ветвей и соединении участков единой парагастральной полости появляются интерлабиринтовые отверстия (зияния), и скелет приобретает сложное лабиринтовое строение. Нижняя стержнеобразная часть скелета обычно высокая, часто первый уровень дихотомии – это появление только двух ветвей. Скелет губок относительно высокий при небольшом и постоянном диаметре ветвей (*Zittelispongia*, *Ramosiscyphia*, *Paracraticularia*). Подобные оскулюмы расположены на разных уровнях ветвей и различно ориентированы. Скелетообразующая стенка очень тонкая (1–5 мм), что контрастирует при сравнении с высотой и диаметром скелета.

Морфотипы отражают относительную этапность морфогенеза поздне меловых гексактинеллид, позволяют проследить тренды параллельного и последующего конвергентного развития представителей *Lychniscosa* и *Hexactinosa*. Трансформация скелета, изменение уровней организации поздне меловых гексактинеллид определялись тенденцией к максимальному увеличению площади пассивной фильтрации и оптимизацией объема парагастральной полости. Величина толщины скелетообразующей стенки являлась основным фактором, определявшим степень конструкционной подвижности стенки при формировании складок или трубкообразных ветвей. Возрастание морфологического разнообразия губок в коньякское – сантонское время

связывается с преобладанием среди спонгиофауны форм с тонкой и очень тонкой стенкой, составлявшей скелеты сложной архитектуры. В частности, среди представителей разных групп гексактинеллид в кампане – маастрихте более заметны разные по организации полиоскулюрные формы, а среди тонкостенных плициформных губок чаще прослеживается спиральная ориентация элементов. Для губок с толстой стенкой, с развитой системой каналов характерно париформное строение скелета, хотя и с очень широкими отверстиями (*Ortodiscus*).

На основе рассмотрения губок одного морфотипа можно составить таблицу рядов гомологического сходства, как представлено на примере париформных скелетов [5]. Спектр морфологического многообразия губок одного морфотипа определялся последующими проявлениями морфогенеза и выделением более специализированных «жизненных форм» организмов.

Определение морфотипа с учетом уровня организации губок значимо при характеристике трибы и подсемейства. Приведенная при описании таксона дефиниция исходного морфотипа сокращает текстовую характеристику фоссилий и актуализирует терминологический аппарат.

Библиографический список

1. Первушов Е. М. Поздне меловые скелетные гексактинеллиды России. Морфология и уровни организации. Семейство *Ventriculitidae* (Phillips, 1875), partim; семейство *Coeloptychiidae* Goldfuss, 1833 – (*Lychniscosa*); семейство *Leptophragmidae* (Goldfuss, 1833) – (*Hexactinosa*). Саратов, 2002. 274 с.
2. Табачник К. Р. Шестилучевые губки Мирового океана (Систематика, эволюция, распространение) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 23 с.
3. Первушов Е. М. Модульная организация поздне меловых гексактинеллид (Porifera, Hexactinellida) // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований : материалы LXII сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб., 2016. С. 135–137.
4. 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.
5. Первушов Е. М. Поздне меловые венкулитидные губки Поволжья. Саратов, 1998. 168 с.
6. 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.
7. 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.
8. Первушов Е. М. Морфогенезы поздне меловых *Guettardiscyphia* (Porifera, Hexactinellida) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2016. Т. 16, вып. 2. С. 109–116.



9. Колтун В. М. Стекланные или шестилучевые губки северных и дальневосточных морей СССР. Л., 1967. 124 с.
10. Knappe H., Troger K.-A. Die Geschichte von den neun Meeren. Ursprung des nordlichen Harzvorlandes. Wernigerode, 1988. 105 s.
11. Ulbrich H. Die Spongien der Ilsenburg-Entwicklung (obers unter-Campan) der Subherzynen Kreidemulde // *Paleontologi*. 1974. Т. 291. 173 s.
12. 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.
13. Кравцов А. Г. Винтообразные губки из маастрихта Горного Крыма // *Палеонт. журн*. 1968. № 3. С. 124–127.
14. 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.
15. 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.
16. 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.
17. 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.

Образец для цитирования:

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. DOI: 10.18500/1819-7663-2017-17-1-39-51.

Cite this article as:

Pervushov E. M. Morphotypes of the Late Cretaceous Hexactinellids (Porifera, Hexactinellida). *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Earth Sciences*, 2017, vol. 17, iss. 1, pp. 39–51 (in Russian). DOI: 10.18500/1819-7663-2017-17-1-39-51.
