

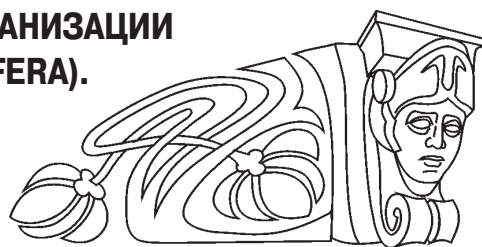


УДК 563.45 (116.3)

КОЛОНИАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (PORIFERA). НАСТОЯЩИЕ КОЛОНИИ

Е. М. Первушов

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



Представлены тенденции в морфогенезе поздне меловых модульных формирований сложно устроенных вторичных (настоящих) колоний. Скелет настоящих колониальных губок отличается не только многочисленностью и разнообразным расположением равнозначных модулей, несущих оскулюмы, но и наличием соединительных элементов модулей – перемычек. Между модулями и перемычками выделены характерные элементы скелета настоящих колоний – зияния. Увеличение количества перемычек и возрастание их роли в структуре скелета заметно нивелируют обособленность каждого модуля в структуре единого скелета.

Ключевые слова: губки, гексактинеллиды, модульная организация, настоящие (вторичные) колонии, поздний мел.

Colonial Level of Modular Organization in the Late Cretaceous Hexactinellids (Porifera). Genuine Colonies

Е. М. Pervushov

Tendencies of morphogenesis in the Late Cretaceous modular forms contributed to formations of complexly structured secondary (genuine) colonies. Skeletons of genuine colonial sponges differ not just in numerous and diversely arranged equivalent oscula-carrying modules, but in the presence of the module connecting elements – junctions, as well. Characteristic elements of genuine colony skeletons – ostia – have been recognized between the modules and the junctions. Increasing junction numbers and importance in the skeleton structure appreciably disguise each module insularity within the structure of an integral skeleton.

Key words: sponges, hexactinellids, modular organization, genuine (secondary) colonies, Late Cretaceous.

При характеристике морфологии скелета ископаемых гексактинеллид практически не используются представления об уровнях их организации. В описании губок, в отличие от других морских эпибентосных сессильных беспозвоночных, не получили распространения и тем более однозначного восприятия понятия об одиночных (унитарных) и колониальных формах. В отечественной биологической литературе представлены некоторые принципиальные определения [1, 2] явления колониальности. В работах представителей Санкт-Петербургской школы зоологов изложены материалы исследований по индивидуальности и морфогенезам губок, где в том или ином виде рассматривались аспекты уровневой организации современных губок [3–5]. В монографии И. Т. Журавлевой и Е. И. Мягковой [6] обобщен материал по низшим многоклеточным фанерозоя

и представлен взгляд авторов на соотношение унитарных, колониальных форм, и форм переходного, кормиального, уровня организации.

При рассмотрении аспектов «одиночного» – «колониального» – строения ископаемых губок автор статьи на протяжении двадцати лет пробовал использовать представления, выработанные на основе изучения археоциат и основанные на системном исследовании квидарий [7]. Но целостного представления по формам организации ископаемых гексактинеллид получить не удалось.

Качественно иная парадигма – о модульной организации простейших беспозвоночных [8–15] осваивалась нами в последнее десятилетие и апробировалась на примере поздне меловых губок. Среди гексактинеллид выделены одиночные, перифронтальные и автономные, транзиторные (переходные или, возможно, кормиальные) и колониальные формы [16–18]. Каждый уровень модульной организации представляется конечной ветвью стадийного, ступенчатого морфогенеза. Колонии – наиболее сложный, специализированный уровень модульных форм гексактинеллид. Установленные закономерности полифилиитического происхождения и особенности строения скелета позволили выделить два подуровня организации колоний – простейшие (первичные) [19] и настоящие (вторичные, высшие).

Согласно представлениям об организации современных низших многоклеточных в отношении губок нельзя использовать представления о колониальности, что объясняется отсутствием у них зооидов [8]. Формирование сложно построенных скелетов губок может происходить не только при проявлении вариантов незавершенно вегетативного размножения, а, возможно, и главным образом за счет свойственного этим беспозвоночным явления реанжировки структур организма [8], что подтверждается при рассмотрении формирования модульных форм ископаемых гексактинеллид [17–19]. Однако при системной работе со скелетными формами меловых гексактинеллид и при выработке возможных уровней организации этих губок автор статьи использует известные, наиболее используемые при описании ископаемых беспозвоночных понятия с тем, чтобы не усложнять существующего терминологического аппарата и способствовать доступному восприятию представляемого материала.



Определение и характеристика настоящих колоний. Строение настоящих колоний отличается от простейших появлением в структуре скелета новых каркасообразующих элементов – перемычек, а также зияний, ведущих к интерлабиринтовому пространству (рис. 1, 3).

Перемычки – участки соединения двух или нескольких соседних модулей, объединяющие участки парагастра в единую полость сложной конфигурации. Это элементы конструктивной жесткости архитектоники скелета, с такой же толщиной стенки, как и у модулей – 1–1,5 мм и менее. В строении ранних настоящих колоний перемычки уверенно выделяются горизонтальным расположением и меньшими значениями длины и диаметра в сравнении с модулями (см. рис. 1). В последующем перемычки приобрели сходные значения параметров с модулями и разную ориентацию в структуре скелета. Многократное развитие различно ориентированных перемычек в онтогенезе организма способствовало маскированию морфологии и нивелированию функций модулей в строении колонии (рис. 2, 1; 3, 2, 3).

В основании и в нижней части скелета многих колоний, на участках достоверной дихотомии исходных модулей (см. рис. 1), выделяются междуузлия [9–11]. Это элементы разделения одного из исходных модулей на несколько последующих – на два, три или четыре одновременно, на одном гипсометрическом уровне. Верхняя поверхность междуузлий определяется как седловина (см. рис. 1, 1), так же как и у расположенных выше по высоте скелета перемычек. При сравнении междуузлий и перемычек отчетливо прослеживаются две отличительных основных особенностей последних. Во-первых, перемычки в вертикальной плоскости имеют две поверхности – нижнюю и верхнюю. Во-вторых, перемычки ориентированы поперек соседних модулей и обладают некоторой длиной (см. рис. 1, 1; 2, 1). Междуузлия рассматриваются как одно из морфологических проявлений возможных вариантов незавершенного деления.

Зияния – сквозные отверстия (*Paracraticularia*, *Zittelispongia*) или устьевые участки (*Etheridgia*) интерлабиринтового пространства между модулями и перемычками (см. рис. 1). Через зияния придонные воды с взвешенными частицами проникали во внутреннее интерлабиринтовое пространство, достигая дермальной поверхности стенок модулей, удаленных от внешних частей организма, и выходили наружу с противоположных и боковых участков (рис. 4).

Интерлабиринтовое пространство – участки внешней водной среды во внутренней части скелета между модулями и перемычками колонии (см. рис. 4). Диаметр участков интерлабиринтового пространства обычно соотносится с диаметром модулей, перемычек и зияний.

У настоящих колоний гексактинеллид единая парагастральная полость, от общего основания,

составные элементы которой прослеживаются в разно ориентированных модулях (ветвях) и перемычках. С полостью сопряжено большое количество подобных оскулюмов, расположенных регулярно, порой в одной плоскости, или относительно равномерно по окружности скелета (см. рис. 2). Скелетообразующая стенка обычно очень тонкая, за исключением *Euretidae*, с сопряженной системой плотно расположенных каналов (*Leptophragmidae*) и часто без нее (*Camerospongiidae*, *Zittelispongia*). Различно ориентированные в пространстве, сопоставимые по параметрам и очертаниям, дихотомирующие модули и перемычки, зияния и участки интерлабиринтового пространства создают сложный, лабиринтовый, облик настоящих колоний. При неискаженном строении скелета кустистых форм с отворотом модулей (см. рис. 3, 2) или без него (см. рис. 2), регулярное расположение каркасообразующих элементов хорошо прослеживается.

В строении первичных колоний прослеживается последовательная неоднократная дитрихотомия одного или двух-трех первичных модулей с образованием седловин (междуузлий) и не происходит слияния соседних модулей с образованием перемычек. Среди первичных колоний известны формы с замыканием и даже с ассимиляцией апикальных секторов стенок соседних модулей [19], но без слияния парагастральных полостей модулей и без формирования перемычек.

Происхождение настоящих колоний. В морфогенезе гексактинеллид прослеживается два основных тренда, предопределивших появление настоящих колоний.

1. Значительная часть настоящих колоний происходит от первичных колоний, сформированных при незавершенном равнокачественном («синхронном») и неравнокачественном («асинхронном») делении апикальных участков модулей. При этом участки стенок соседних модулей оказывались плотно расположенными и соприкасались. Происходила ассимиляция участков стенок соседних модулей и образовывался единый сектор стенки, но без парагастральной полости (*Sporadopyle*) [19, 20]. В последующем формирование перемычек могло происходить двояко: либо ассимилировались не только сектора стенки модулей, но и модули целиком с парагастральной полостью, либо ассимилированный сектор стенки, разрастаясь вверх, формировал трубообразную перемычку. И в том и другом случае между соседними модулями появлялись перемычки вместе с участками парагастральной полости.

2. Происхождение некоторых настоящих колоний может быть связано с кормусными (транзитными, переходными) формами губок. В строении скелета кормиальных губок развиты многочисленные отверстия, субоскулюмы, которые, вероятно, выполняли функции дополнительных оскулюмов на удаленных от центра полости участках (*Coeloptychium*, *Guettardiscyphia*

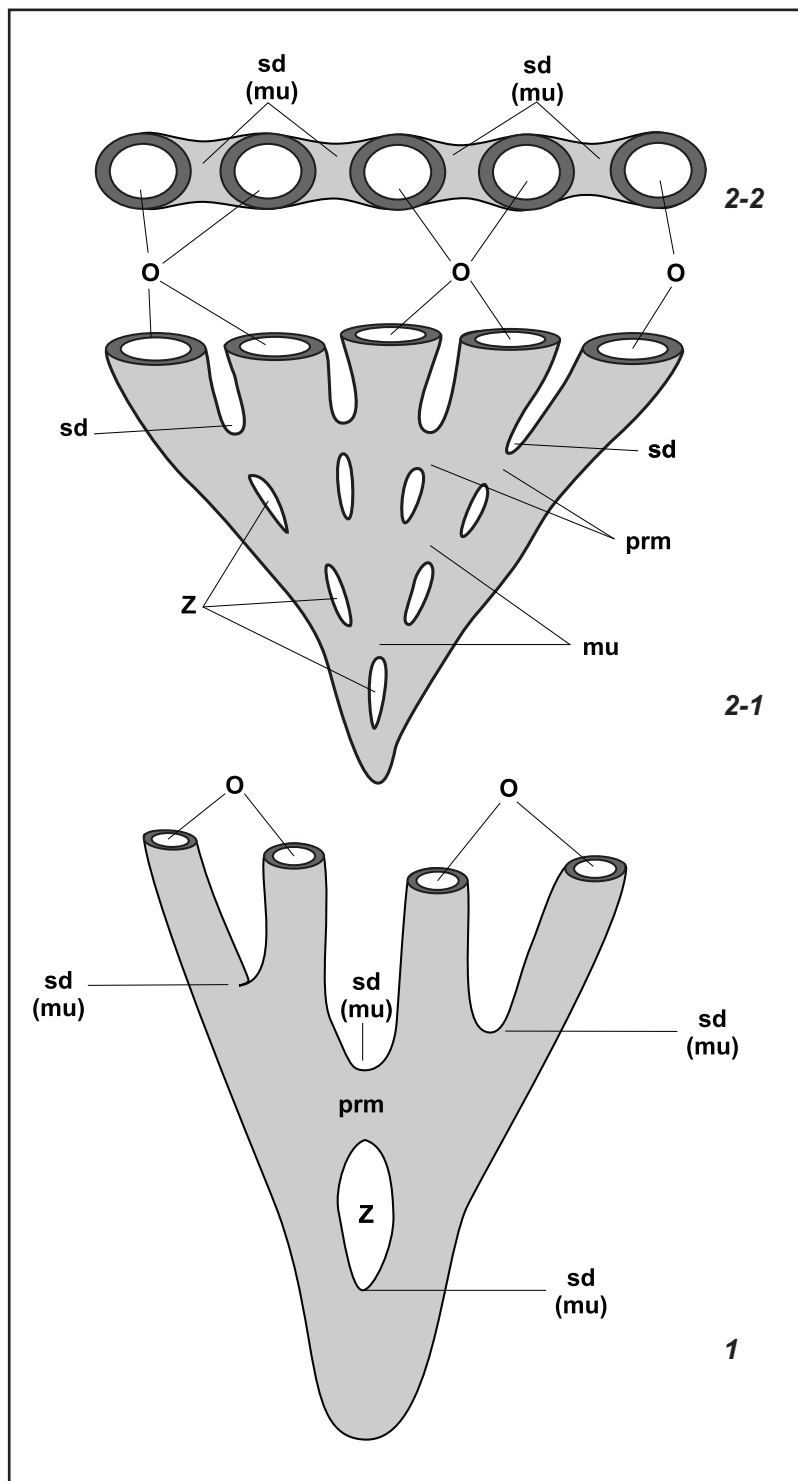


Рис. 1. Настоящие планиформные колонии, в строении которых модули расположены веерообразно в одной плоскости (*Zittelispongia*, *Leptophragmidae*): 1 – простейшая колония, сформированная при последовательной равномерной равнокачественной дихотомии модулей (ветвей) с образованием зияния и перемычки, а в последствии – вторичных седловин (междоузлий); 2 – сложная планиформная колония веерного построения: 2-1 – вид с латусной поверхности, 2-2 – сверху. Условные обозначения: O – оскулом, prm – перемычки, sd (mu) – седловина (междоузлие), z – зияние. Монохромное отображение: темно-серое – скелетообразующая стенка в поперечном сечении; серое – дермальная поверхность стенки, белое – оскулом и зияние

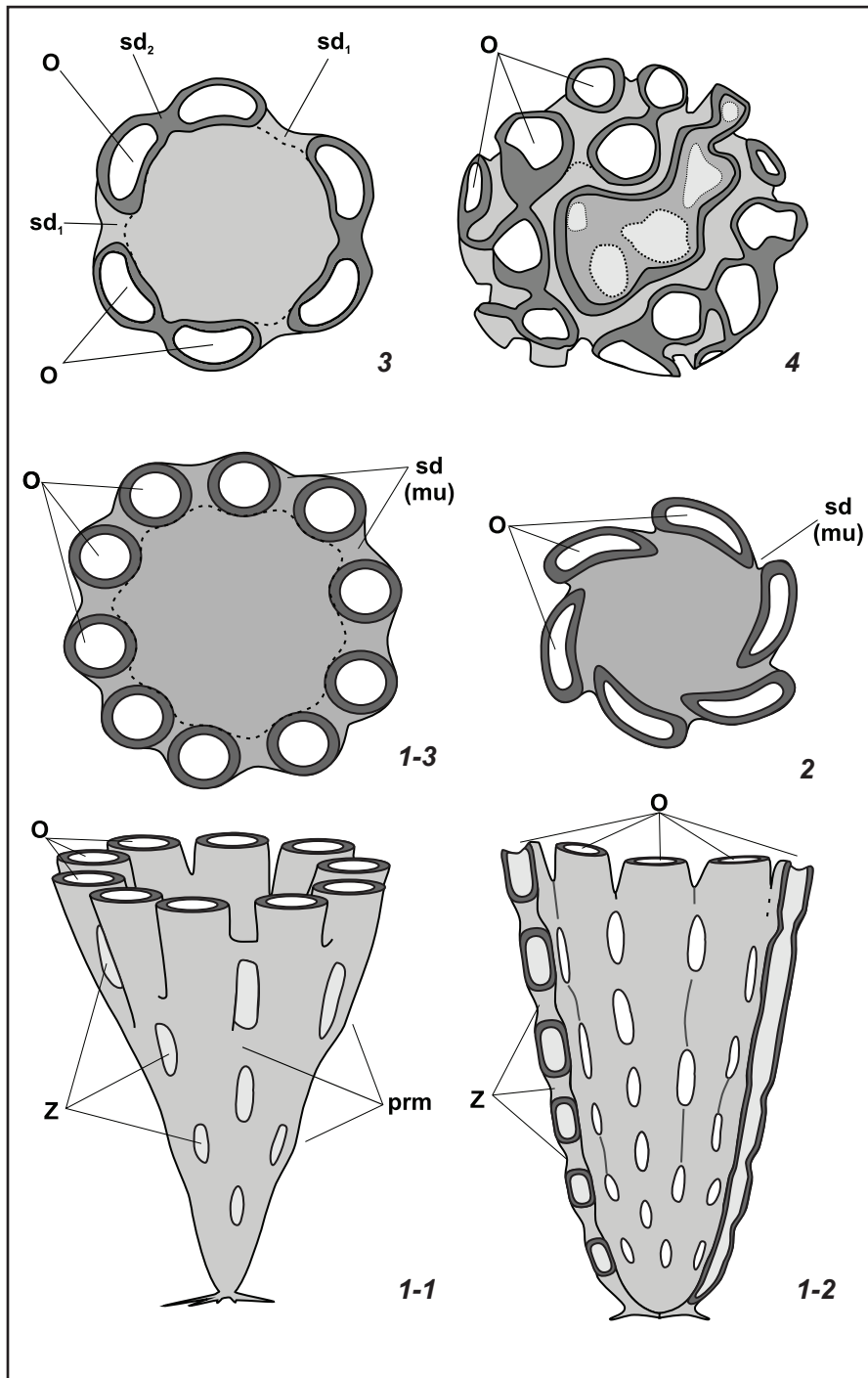


Рис. 2. Настоящие объемные колонии кустистого строения без отворота модулей (*Coeloptychiidae*, *Euretidae*): 1 – модель колонии без отворота ветвей, сформированной при многократной равнокачественной дихотомии модулей (ветвей): 1-1 – общий вид, 1-2 – продольное, вертикальное сечение, 1-3 – сверху; 2-4 – варианты очертаний и взаиморасположения оскулюмов в строении колоний, вид сверху; 2 – каплевидные оскулюмы ориентированы субспирально (кулисообразно), 3 – фасолевидные оскулюмы попарно расположены по окружности скелета при равнокачественной дихотомии, 4 – субхаотичное расположение оскулюмов по окружности скелета при многократной ди- и трихотомии. Условные обозначения: O – оскулюм, prm – перемычки, $sd_{1,2}$ (mu) – седловины (междоузлия) разного уровня, Z – зияние. Монохромное отображение: темно-серое – скелетообразующая стенка в поперечном сечении; серое – дермальная поверхность стенки, светло-серое и белое – оскулюм и зияние

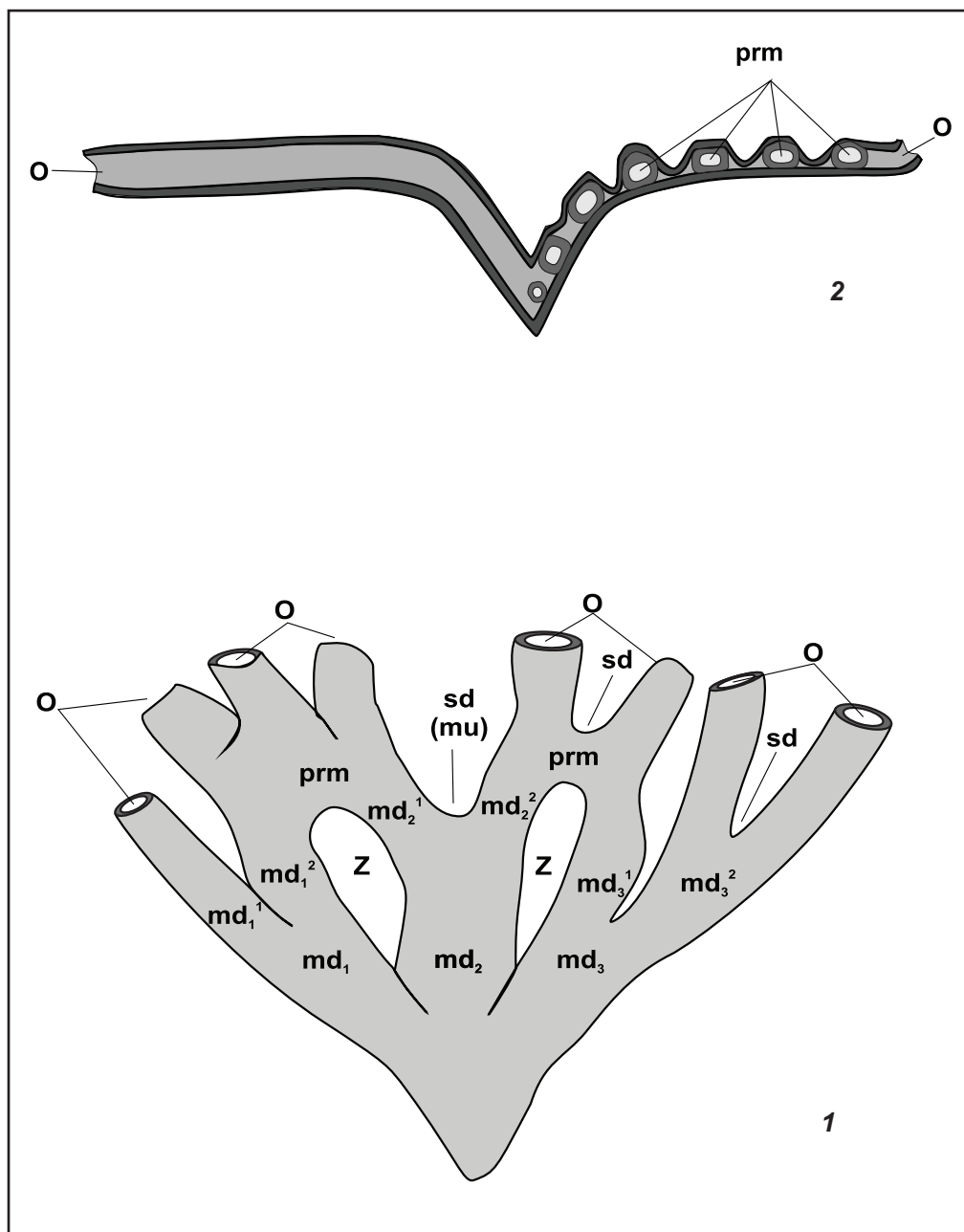


Рис. 3. Настоящие объемные колонии разомкнутого кустистого строения и с широким отворотом модулей (*Leptophragmidae*, *Paracraticularia*, *Coeloptychiidae*, *Becksiinae*): 1 – модель незамкнутой колонии, сформированной при первичной равнокачественной трихотомии и последующей дихотомии; 2 – кустистая колония с широким отворотом модулей (ветвей) в продольном (вертикальном) сечении с многочисленными перемычками. Условные обозначения: O – оскулюм, md_{1-2} – модули (ветви) и их уровни, prm – перемычки, sd (mu) – седловина (междоузлие), z – зияние. Монохромное отображение: темно-серое – скелетообразующая стенка в поперечном сечении; серое – дермальная поверхность стенки, светло-серое и белое – оскулюм и зияние

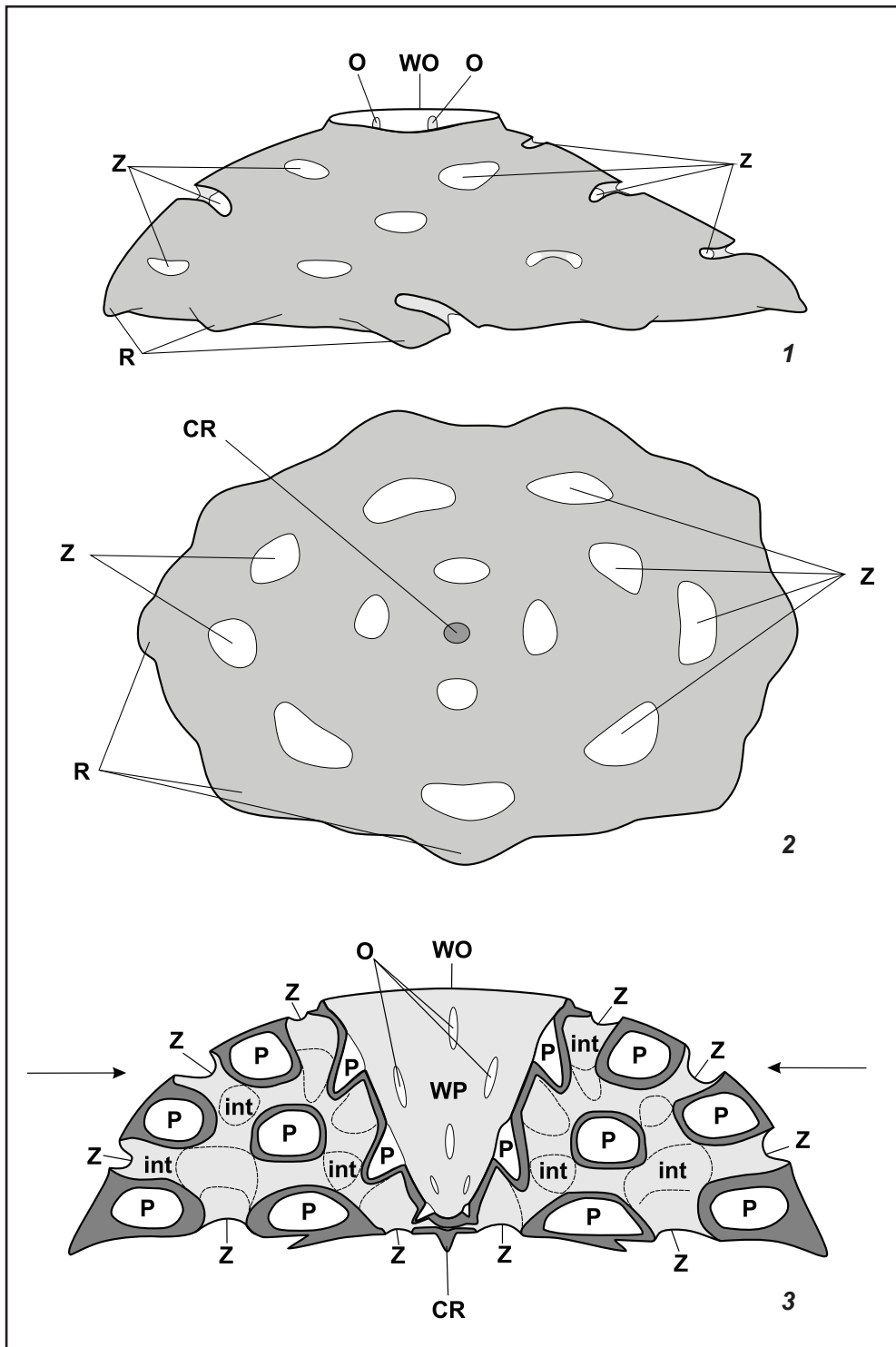


Рис. 4. Модель строения настоящих объемных колоний пирамидального (лабиринтового) типа (*Etheridgia*): 1 – сбоку, с латусной поверхности; 2 – снизу, основание скелета; 3 – продольное, вертикальное сечение скелета. Условные обозначения: О – оскулюм, WO – вторичный оскулюм, WP – вторичная парагастральная полость, CR – центральный ризоидный вырост, P – участки парагастральной полости модулей (ветвей), R – ризоид, Z – зияние, int – интерлабиринтовое пространство. Монохромное отображение: темно-серое – скелетообразующая стенка в поперечном сечении; серое – дермальная поверхность стенки, светло-серое и белое – оскулюм и зияние. Стрелками показано возможное направление перетока воды при сгонно-нагонных течениях



и *Balantionella*). Формирование обособленных выростов с субоскулюмами по всей высоте скелета и развитие перемычек между ними (*Plocoscyphia*, *Tremabolites* и *Eurete*), зияний и интерлабиринтового пространства способствовали выравниванию морфологического облика и диаметров оскулюма и субоскулюмов. Выросты и приуроченные к ним субоскулюмы приобретали сходные друг с другом очертания и размеры по всей высоте скелета.

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

Исходные морфотипы настоящих колониальных. Морфологическое разнообразие колониальных канализировано по двум направлениям: когда модули расположены в одной, субвертикальной, плоскости (планиформные скелеты) или когда они распространены в разных направлениях (объемные скелеты). Обособление этих направлений в морфогенезе колониальных связывается с особенностями проявления вегетативного размножения и обусловленностью происхождения от кормиальных форм или первичных колониальных.

Планиформные губки представлены веерообразным и катулярным морфотипами (*Zittelispongia*, *Leptophragmidae*, *Euretidae*). При веерообразном строении скелета модули расположены равномерно и ориентированы радиально от центрального точечного основания (см. рис. 1; 3, 1). Катулярное строение скелета отличается субпараллельным вертикальным положением модулей и относительно линейным основанием. Для планиформных колониальных характерно отчетливое проследивание модулей, междуузлий, перемычек с зияниями и положение оскулюмов в горизонтальной плоскости на одном уровне (см. рис. 1, 2). В строении планиформных губок расположение обособленных маргинальных модулей, без перемычек и зияний, может отличаться от общей вертикальной ориентации скелета.

Морфотипы объемных скелетов более разнообразны, что объясняется большей вариативностью во взаиморасположении модулей и характеристикой поверхности основания. Среди позднемеловых колониальных установлены кустистые, ветвистые и лабиринтовые морфотипы. Форми-

рование исходных морфотипов связывается с морфогенезом исходных первичных колониальных и, вероятно, с особенностями проявления незавершенного деления, а также с возможным происхождением настоящих колониальных от кормиальных форм.

В основании кустистых (кустовидных) скелетов прослеживаются три-пять исходных модулей, происходящих от общего основания и расположенных равномерно и диагонально (см. рис. 2, 1). По направлению вверх модули равномерно дихотомируют с формированием междуузлий, а выше – коротких перемычек и узких зияний. Оскулюмы расположены в горизонтальной плоскости, за исключением проявлений асимметрии или искажений в развитии скелета. На ранних стадиях кустистых скелетов прослеживается появление оскулюмов при дихотомии модулей (см. рис. 3, 3), что не заметно на поздних стадиях формирования колониальных (см. рис. 3, 1), особенно при кулисообразном расположении модулей и их оскулюмов (см. рис. 3, 2). При неравномерной ди- и трихотомии модулей очертания оскулюмов различны и их расположение хаотично, вновь формирующиеся оскулюмы располагаются уже не по окружности скелета, а во внутренней части кустистого скелета (см. рис. 1–4).

Кустистые колониальные внешне напоминают париформные губки конического и цилиндрического габитуса (*Ventriculites*, *Ortodiscus*), в строении которых дихотомирующие модули можно условно сопоставить со стенкой конического скелета, а зияния – со своеобразными «каналами». Это сравнение позволяет проследить сходные тенденции в формообразовании унитарных, париформных и настоящих колониальных кустистых губок. В морфогенезе кустистых колониальных прослеживается развитие отворота модулей, что сопровождается их дихотомией в диагональной или горизонтальной плоскости (см. рис. 3, 2). В последующем проявляется тенденция к увеличению диаметра и площади отворота, что сопряжено с сокращением параметров нижней, конусовидной части скелета. В строении кустистых колониальных с отворотом увеличивается количество оскулюмов, расположенных по окружности отворота в вертикальной плоскости. В горизонтальном секторе скелета сочетание перемычек, модулей и зияний формирует равномерный сетчатый рисунок. Возможно, развитие отворота обусловлено сокращением ламинарной динамики придонных вод, меньшим поступлением пищи, особенно во внутренние участки колониальных, и попаданием питательной взвеси на поверхность тела губки при свободном падении.

В строении просто устроенных ветвистых колониальных от узкого основания скелета прослеживается вертикально ориентированный модуль, с которым сопряжены единичные модули и перемычки (*Zittelispongia*). Сложно построенные ветвистые колониальные не всегда идентифицируются как таковые, что определяется прижизненными искажениями или посмертными повреждениями



скелета. Происхождение ветвистых форм связывается с первичными колониями колюминарного типа и, возможно, с колюминарными кормиальными формами (*Plocoscyphia*, *Euretidae*). У этих форм выросты расположены равномерно, в частности поочередно или спирально по высоте скелета, и могут быть соединены между собой вертикальными перемычками.

Лабиринтовые скелеты (см. рис. 4) отличаются относительно широким субплоским основанием и обычно правильным сетчатым, лабиринтовым сочетанием многих модулей и перемычек, которые едва можно различить между собой. Между сходными по размерам и очертаниям модулями и перемычкам равномерно распространены участки интерлабиринтового пространства. В строении лабиринтовых форм оскулюмы распределены равномерно по окружности скелета (*Leptophragmidae*, *Zittelispongia*, *Euretidae*) или равномерно раскрываются по высоте вторичной парагастральной полости (*Etheridgia*, см. рис. 4).

Пирамидальные лабиринтовые формы (*Etheridgia*) обитали в условиях активных сгонно-нагонных и ламинарных течений, когда питательная взвесь могла поступать к губке с разных направлений и по интерлабиринтовому пространству достигала внутренних участков организма (см. рис. 4).

Морфологическое разнообразие настоящих колоний, в целом описываемое исходными морфотипами, как и губок иных уровней организации [15, 17, 18], обусловлено широким проявлением изоморфизма среди представителей подотрядов *Lychniscosa* и *Hexactinosa*.

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

Значения толщины стенки колоний значительно меньше (1–3 мм и менее), чем значение толщины унитарных губок (0,5–1,5–2 см и реже более). Уменьшение толщины скелетообразующей стенки способствовало большей ее «адаптивной» подвижности и, возможно, активизации в проявлении реанжировки клеток организма, что прослежено на примере представителей семейств *Ventriculitidae*, *Coeloptychiidae*, *Leptophragmidae*. Сокращение толщины стенки сопровождалось активным развитием в строении скелета разного рода отворотов и изгибов, продольных складок и желобов, что привело к замыканию оскулюма [17]. На обособленных участках скелета некоторых тонкостенных форм, по каналам, формировались выросты с участками парагастральной полости.

На архитектуру скелета колоний оказывали влияние значительная конструктивная пластичность тонкой стенки и особенности проявлений вегетативного размножения среди тонкостенных губок. Во всяком случае, среди губок с большой (более 15 мм) и средней (6–15 мм) толщиной стенки установлены лишь автономные и перифронтальные формы, помимо унитарных [17, 18], а транзиторные и колониальные неизвестны.

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

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

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

Уменьшение толщины стенки способствовало минимизации высоты и диаметра отдельных модулей, оскулюмов. Сокращение значений параметров модулей и перемычек сопровождалось



возрастанием их количества в структуре скелета колонии. Это способствовало возрастанию площади поверхности и относительного объема тела губки, что необходимо для активной фильтрации водной среды с пассивной динамикой.

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

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

1. У модульных, колониальных, форм больше проявлена способность к частичной или полной регенерации и, соответственно, к сохранению жизнеспособности организма. Вероятно, регенерация была эффективна и наиболее ярко проявлялась на ранних стадиях онтогенеза колоний.

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

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

4. Предполагается, что модульные формы отличались более активным ростом на ранних стадиях онтогенеза по сравнению с другими формами бентосных фильтраторов, устрицами и унитарными губками. Это способствовало преимущественному освоению модульными формами участков поверхности субстрата в пределах сублиторали в моменты развития активных прибрежных течений. Автономии и колонии гексактинеллид (*Communitectum*, *Aphrocallistes*) покрывали зна-

чительные участки поверхности субстрата [18, 21], не сопоставимые с точечной площадью поверхности дна, занимаемой унитарными формами.

5. Высокие кормусные (транзиторные) и колониальные губки колюминарного, ветвистого и кустистого облика осваивали более высокие интервалы водной среды над поверхностью субстрата. Отчасти увеличение высоты скелета общего веретенообразного облика обусловлено необходимостью возвышения губки над иловыми водами с большим содержанием взвеси пелитовой размерности, что обычно в условиях отсутствия активной динамики в придонном слое воды.

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

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

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



и при этом происходила фрагментация скелета. При автохтонном захоронении колоний, что свойственно вмещающим породам карбонатного и кремнистого состава, первичная сохранность губок хорошая, но рецентная – обычно очень плохая. В карбонатных породах тонкие стенки губок часто выполнены гидроокислами железа, а в кремнистых – аморфным кремнеземом, халцедоном или опалом. В этих случаях прослеживается две трудности в изучении губок. Первая – это щепенчатая отдельность вмещающих пород, при которой скелет колонии рассыпается на многие фрагменты. Вторая – соотношение состава вещества, выполняющего стенки скелета и слагающего вмещающую породу, при котором не всегда удается произвести полного извлечения фоссилий в виде объемных объектов.

При автохтонном захоронении элементы крупных колониальных форм опадали вниз, к основанию скелета, образуя сплошное бугристое основание из спаянных фрагментов модулей. Селективная сохранность элементов скелетов колониальных губок предполагает важность сбора и анализа строения апикальных участков модулей с оскулюмами и междоузлиями [19].

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

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках базовой части (тема «Геология», государственная регистрация № 1140304447).

Библиографический список

1. Беклемиев В. Н. К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне – симметричных животных // Успехи совр. биологии. 1950. Т. 29, вып. 1. С. 91–120.
2. Беклемиев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных : в 2 т. Т. 1. Проморфология. М., 1964. 432 с.
3. Колтун В. М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л., 1988. С. 24–34.
4. Колтун В. М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Тез. докл. Беломор. биост. М. ; Л., 1989. С. 13–14.
5. Короткова Г. П., Анакина Р. П., Ефремова С. П. Морфогенезы у губок. Л., 1981. (Труды Биол. НИИ ЛГУ. Вып. 33. 52 с.).
6. Журавлёва И. Т., Мяжкова Е. И. Низшие многоклеточные фанерозоя // Тр. / Ин-т геол. и геофиз. СО АН СССР. 1987. Вып. 695. 221 с.
7. Преображенский Б. В., Арзамасцев И. С. Жизненные формы колониальных склерактиний // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 5–11.
8. 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.
9. Марфенин Н. Н. Феномен колониальности. М., 1993. 237 с.
10. Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6–17.
11. Марфенин Н. Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 147–161.
12. Нотов А. А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 60–79.
13. 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 (Москва, 26–30 янв. 2004). М., 2004. С. 36–38.
14. Нотов А. А. Модульные организмы как объекты исследования в систематике и морфологии // Карл Линней в России. Философский век : альманах. СПб., 2007. Вып. 33. С. 187–189.
15. Нотов А. А. Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 162–176.
16. Первушов Е. М. О модульной организации губок // 200 лет отечественной палеонтологии : материалы всерос. совещ. М., 2009. С. 99.
17. Первушов Е. М. Новообразования в строении скелета позднемеловых губок, способствовавшие формированию полиоскулюмных форм // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2011. Т. 11, вып. 1. С. 39–51.
18. Первушов Е. М. Автономный уровень модульных форм позднемеловых гексактинеллид // Там же. 2013. Т. 13, вып. 1. С. 87–96.
19. Первушов Е. М. Колониальный уровень модульной организации позднемеловых гексактинеллид (Porifera). Первичные колонии // Там же. Новая серия. Серия наук о Земле. 2013. Т. 13. Вып. 2. С. 74–81.
20. Синцов И. Ф. О меловых губках Саратовской губернии // Зап. Новорос. о-ва естеств. 1879. Т. 6, вып. 1. С. 1–40.
21. Helm, C., Kosma, R. Reconstruction of the unusual Late Cretaceous hexactinellid sponge *Aphrocallistes alveolites* (Roemer, 1841) // Palaontologische Zeitschrift 2006. № 80 (1). S. 22–33.