МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М. В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Колесников Кирилл Артурович

Становление морфотипа губок в кембрийском периоде

Специальность 1.5.12 Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н. Журавлев Андрей Юрьевич

Москва – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

1 ВВЕДЕНИЕ..... 11
1.1 Актуальность темы исследования..... 11
1.2 Разработанность темы исследования..... 11
1.3 Цели и задачи работы..... 14
1.4 Объект и предмет исследования 14
1.5 Научная новизна работы 15
1.6 Теоретическая и практическая значимость работы..... 15
1.7 Методология диссертационного исследования 16
1.8 Положения, выносимые на защиту 17
1.9 Личный вклад..... 17
1.10 Апробация результатов..... 17
1.11 Публикации на тему диссертации..... 19
1.12 Структура и объём диссертации 20
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ..... 21
2.1 Современные Demospongiae Sollas, 1885..... 21
2.1.1 Тип Porifera 21
2.1.2. Общая морфология обыкновенных губок 22
2.1.3 Мезохил обыкновенных губок..... 23
2.1.4 Органический скелет обыкновенных губок..... 24
2.1.5 Минеральный скелет обыкновенных губок..... 26
2.1.6 Механизм образования спикул у обыкновенных губок 27
2.1.7 Актуальная систематика современных Demospongiae..... 29
2.2 Ископаемые Demospongiae..... 31
2.2.1 Разнообразие ископаемых Demospongiae..... 31
2.2.2 Отряд Protomonaxonida Finks et Rigby, 2004 34
2.2.3 Ископаемые «литистидные» губки 42
2.3 Современные Hexactinellida Schmidt, 1870..... 46
2.3.1 Строение мягких тканей стеклянных губок 46
2.3.2 Минеральный скелет стеклянных губок 48
2.3.3 Механизм образования спикул у стеклянных губок..... 50
2.3.4 Систематика современных стеклянных губок 52

2.4 Ископаемые Hexactinellida 57
2.4.1 История изучения Hexactinellida 57
2.4.2 Отряд Reticulosa 65
3 МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ 70
3.1 Материалы исследования 70
3.1.1 Коллекции ископаемых губок из кембрийских отложений Сибирской платформы 70
3.1.1.1 Геологический возраст и географическая привязка коллекций Сибирской платформы 70
3.1.1.2 Коллекция губок из местонахождения синской свиты на р. Буотама 76
3.1.1.3 Новые губки из местонахождения «Водорослевая линза» синской свиты» 77
3.1.1.4 Разрез горы Красивая на р. Мая 78
3.1.2. Коллекции изолированных спикул. 79
3.1.2.1 Изолированные спикулы губок с севера Сибирской платформы ... 79
3.1.2.2 Материал и геология местонахождения гор Сээр, Монголия 81
3.1.3 Дополнительные материалы 84
3.1.3.1 Губки из раннепермских отложений Полярного Урала 84
3.1.3.2 Макрофотографии Ulospongiella и Hazelia из коллекции Королевского музея Онтарио (Канада) 86
3.1.3.3 Сравнительные коллекции антаспиделлид из музея ЦНИГРм 87
3.2 Методы исследования 87
3.2.1 Препарирование материала 87
3.3.2 Световая микроскопия, съемка и замеры 88
3.2.3 Сканирующая электронная микроскопия 88
3.2.4 Элементный анализ 89
3.2.5 Количественный анализ 89
3.2.6 Компьютерная микротомография (микро-КТ) и трёхмерная (3D) реконструкция 90
4 РЕЗУЛЬТАТЫ. 91
4.1 Класс Demospongiae Sollas, 1885 91
4.1.1 Incertae subclassis 91

4.1.2 Incertae ordinis 91
4.1.3 Семейство Hazeliidae de Laubenfels, 1955 91
4.1.3.1 Типовой род. Hazelia Walcott, 1920 91
4.1.3.2 Уточнённый диагноз 91
4.1.2.3 Замечания 92
4.1.3.4 Распространение 92
4.1.3.5 Состав семейства 92
4.1.4 *Keithospongos* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024 92
4.1.4.1 Название рода 92
4.1.4.2 Типовой вид 92
4.1.4.3 Типовое местонахождение 92
4.1.4.4 Диагноз 93
4.1.4.5 Замечания 93
4.1.5 *Keithospongos loricatus* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024 93
4.1.5.1 Название вида 93
4.1.5.2 Типовой вид 93
4.1.5.3 Диагноз 93
4.1.5.4 Описание 94
4.1.5.5 Замечания 95
4.1.5.6 Местонахождение 96
4.1.6 Подкласс Heteroscleromorpha Cárdenas et al., 2012 96
4.1.7 Семейство Ulospongiellidae Rigby et Collins, 2004 96
4.1.7.1 Типовой род. Ulospongiella Rigby et Collins, 2004 96
4.1.7.2 Уточнённый диагноз 96
4.1.7.3 Замечания 96
4.1.7.4 Распространение 97
4.1.7.5 Состав семейства 97
4.1.8 Род *Neomenispongia* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024 97
4.1.8.1 Название рода 97
4.1.8.2 Типовой вид 97

4.1.8.3 Типовое местонахождение 97
4.1.8.4 Диагноз 97
4.1.8.5 Замечания 98
4.1.9 *Neomenispongia plexa* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024 99
4.1.9.1 Название вида 99
4.1.9.2 Типовой экземпляр 99
4.1.9.3 Диагноз 99
4.1.9.4 Описание 99
4.1.9.5 Замечания 102
4.1.9.6 Местонахождение 102
4.1.10 *Neomenispongia diazoma* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024 102
4.1.10.1 Название вида 102
4.1.10.2 Типовой экземпляр 102
4.1.10.3 Диагноз 103
4.1.10.4 Описание 103
4.1.10.5 Замечания 106
4.1.10.6 Местонахождение 106
4.1.11 Отряд Tetractinellida Marshall, 1876 106
4.1.12 Семейство Ivantsoviidae Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005 106
4.1.13 *Ivantsovia* Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005 106
4.1.13.1 Типовой вид 106
4.1.13.2 Типовое местонахождение 106
4.1.13.3 Уточнённый диагноз 106
4.1.13.4 Замечания 107
4.1.13.5 Распространение 107
4.1.14 *Ivantsovia andreyi* Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005 107
4.1.14.1 Типовой экземпляр 107
4.1.14.2 Описание 107
4.1.14.3 Материал 112
4.1.14.4 Местонахождение 112
4.1.15 “Lithistida” Schmidt, 1870 112

4.1.16 Подотряд Orchocladina Rauff, 1895 112
4.1.17 Семейство Anthaspidellidae Ulrich in Miller, 1889 112
4.1.18 *Usaspongia* K. A. Kolesnikov, N. S. Inkina, J. V. Shuvalova et A. Yu. Zhuravlev, 2025 112
4.1.18.1 Название рода 112
4.1.18.2 Типовой вид 112
4.1.18.3 Типовое местонахождение 112
4.1.18.4 Диагноз 112
4.1.18.5 Замечания 113
4.1.19 *Usaspongia tchernyshevi* K. A. Kolesnikov, N. S. Inkina, J. V. Shuvalova et A. Yu. Zhuravlev, 2025 115
4.1.19.1 Название вида 115
4.1.19.2 Типовой экземпляр 115
4.1.19.3 Описание 115
4.1.19.4 Замечания 119
4.1.19.5 Местонахождение 119
4.2 Класс Hexactinellida Schmidt, 1870 119
4.2.1 Incertae subclassis 120
4.2.2 Incertae ordinis 120
4.2.3 Incertae familia 120
4.2.4 *Botomospongia* K. A. Kolesnikov, 2026 120
4.2.4.1 Название рода 120
4.2.4.2 Типовой вид 120
4.2.4.3 Типовое местонахождение 120
4.2.4.4 Диагноз 121
4.2.5 *Botomospongia sphaeroides* K. A. Kolesnikov, 2026 121
4.2.5.1 Название вида 121
4.2.5.2 Типовой экземпляр 121
4.2.5.3 Диагноз 121
4.2.5.4 Описание 121
4.2.5.5 Замечания 127
4.2.5.6 Материал 128
4.2.5.7 Местонахождение 128

4.2.6 Отряд Reticulosa Reid, 1958 128
4.2.7 Надсемейство Protospongioidea Hinde, 1887 128
4.2.8 Семейство Protospongiidae Hinde, 1887 128
4.2.9 *Protospongia* Salter, 1864 128
4.2.9.1 Типовой вид 128
4.2.9.2 Типовое местонахождение 128
4.2.9.4 Распространение 129
4.2.9.5 Состав рода 129
4.2.10 *Protospongia* sp. 129
4.2.10.1 Описание 129
4.2.10.3 Материал 132
4.2.10.4 Местонахождение 132
4.3 Изолированные спикулы представителей класса Hexactinellida 133
4.3.1 Incertae subclassis 133
4.3.2 Incertae ordinis 133
4.3.3 Incertae familia 133
4.3.4 Род *Nabaviella* Mostler et Mosleh-Yazdi, 1976 133
4.3.4.1 Типовой вид 133
4.3.4.2 Типовое местонахождение 133
4.3.4.3 Диагноз 133
4.3.4.4 Распространение 133
4.3.4.5 Состав рода 133
4.3.5 *Nabaviella* sp. 133
4.3.5.1 Описание 133
4.3.5.2 Замечания 135
4.3.5.3 Материал 135
4.3.5.4 Местонахождение 135
4.3.6 Вздутые гексактины 135
4.3.6.1 Описание 135
4.3.6.2 Замечания 136
4.3.6.3 Материал 137
4.3.6.4 Местонахождение 137

4.3.7 Пентактины и гексактины с тонкими гладкими лучами 138
4.3.7.1 Описание 138
4.3.7.2 Замечания 139
4.3.7.3 Материал 139
4.3.7.4 Местонахождение 139
4.3.8 Якорные спикулы из местонахождения горы Сээр, Монголия ... 139
4.3.8.1 Описание 139
4.3.8.2 Замечания 141
4.3.8.3 Материал 142
4.3.8.4 Местонахождение 142
4.3.9 Вздутые гексактины из местонахождения Сээр, Монголия 142
4.3.9.1 Описание 142
4.3.9.2 Замечания 142
4.3.9.3 Материал 143
4.3.9.4 Местонахождение 143
5 ТАФОНОМИЯ ИСКОПАЕМЫХ ГУБОК СИНСКОЙ СВИТЫ 144
5.1 Особенности осадконакопления синской свиты 144
5.2 Сохранность ископаемых синской свиты 151
5.3 Пиритизация как основной фактор сохранности ископаемых губок синской свиты 155
5.4 Особенности тафономии *Botomospongia sphaeroides* 162
5.5 Особенности тафономии *Ivantsovia andreyi* 166
6. ОБСУЖДЕНИЕ 169
6.1 Ранняя эволюция Demospongiae 169
6.1.1 Древнейшие кроновые обыкновенные губки 169
6.1.2 Ранняя эволюция Heteroscleromorpha 175
6.1.3 Становление семейства Hazeliidae 179
6.1.3.1 Положение Keithospongos loricatus в семействе Hazeliidae 179
6.1.3.2 Эволюция семейства Hazeliidae 182
6.1.4 Парафилия отряда Protomonaxonida 189
6.1.5 Устройство водоносной системы у *Neomenispongia* и *Keithospongos* 193
6.1.6 Становление отряда Tetractinellida в палеозойской эре 195

6.1.7 Эволюция антаспиделлид 201
6.1.7.1 Происхождение антаспиделлид 201
6.1.7.2 Филогения Usaspongia tchernyshevi 204
6.2 Ранняя эволюция Hexactinellida 205
6.2.1 Общая морфология *Botomospongia sphaeroides* 205
6.2.1.1 Якорные спикулы Botomospongia sphaeroides 205
6.2.1.2 Водоносная система Botomospongia sphaeroides 215
6.2.2 Эволюция отряда Reticlosa в кембрийском периоде 216
6.2.2.1 Protospongia sp. *из среднего кембрия Сибири и филогения Reticulosa* 216
6.2.2.2 Ранняя эволюция Reticulosa 219
6.2.3.3 Филогенетическое положение Cyathophycus loydelli 225
6.2.3 Происхождение *Botomospongia sphaeroides* 227
6.2.4 Ранняя эволюция кроновых Hexactinellida 229
7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ 233
8. ВЫВОДЫ 236
9. БЛАГОДАРНОСТИ 237
10. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 238

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

$C_{орг}$ – органический углерод.

ЭДС – энергодисперсионная рентгеновская спектроскопия.

БСР – бактериальная сульфатредукция

ПТР – периферический трабекулярный ретикулюм

ВПР – внутренний периферический ретикулюм

СЭМ – сканирующая электронная микроскопия

ВЭ – съёмка сканирующей электронной микроскопии в режиме вторичных электронов

ОРЭ – съёмка сканирующей электронной микроскопии в режиме рассеянных электронов

1 ВВЕДЕНИЕ

1.1 Актуальность темы исследования

Губки (Porifera Grant, 1836) исторически рассматриваются как примитивные животные, поскольку относительно невысокое разнообразие типов клеток и отсутствие выраженного тканевого строения наводят на мысль о базальном положении этой группы среди Metazoa. На данный момент этот тип объединяет более девяти тысяч современных видов и имеет обширную ископаемую историю, идущую от начала палеозойский эры до наших дней. Современные молекулярные исследования позволяют выявлять вероятное родство современных классов губок и помогает выявить ключевые синапоморфии некоторых подклассов и отрядов в пределах этих классов (Borchiellini et al., 2004; Dohrmann et al., 2008; Carrera, Maletz, 2014). Метод молекулярных часов подтвердил исключительную древность губок. В частности, было показано, что происхождение класса стеклянных губок (Hexactinellida Schmidt, 1870) относится к началу палеозойской эры, тогда как крупнейший класс обыкновенных губок (Demospongiae Sollas, 1885), вероятней всего, сформировался в неопротерозойскую эру (Dohrmann et al., 2013, 2017; Lavrov et al., 2023; Rossi et al., 2026). Эти данные сказались на противопоставлении гипотез, предполагающих первичность либо гребневиков (Ryan et al., 2013; Whelan et al., 2015; Shen et al., 2017), либо среди Metazoa (Feuda et al., 2017; Simion et al., 2017; Dohrmann et al., 2017; Redmond, McLysaght, 2021).

1.2 Разработанность темы исследования

Начиная с 1980–90-х годов в палеонтологии происходит значительный рост числа публикаций о новых раннепалеозойских морских ископаемых, что во многом связано с открытием всё большего числа местонахождений с исключительной сохранностью организмов – лагерштеттов (Conway Morris, 1989; Briggs et al., 1993; Muscente et al., 2017). С тех пор число новых раннепалеозойских губок, описанных по целиком сохранившимся спикульным скелетам, также начало стремительно расти (Steiner et al., 1993; Mehl, 1996; Finks et al., 2003; Hou, Bergström, 2003; Rigby, Collins, 2004). В России эта тенденция

особенно ярко проявилась после открытия А. Ю. Иванцовым синского лагерштетта в нижнекембрийских морских отложениях Сибирской платформы, которые обнажаются в бассейне среднего течения р. Лена в Республике Саха (Якутия), где спикульные губки почти целиком занимали нишу бентосных фильтраторов (Иванцов и др., 2005; Ivantsov et al., 2005).

Наиболее важным следствием этих открытий стало смещение исследовательского фокуса в области систематики ископаемых губок. Ранние исследования палеоспонгиологов были в значительной степени сосредоточены на филогении ископаемых представителей кроновых групп стеклянных и обыкновенных губок из отложений позднепалеозойской и мезозойской эр (Finks, 1960; Mehl, 1992; Первушов, 2000). Расширение разнообразия раннепалеозойских губок побудило исследователей сосредоточиться на поиске древнейших кроновых (Luo, Reitner, 2014; Lee et al., 2016; Botting et al., 2015, 2025) и стволовых (Rigby, Collins, 2004; Botting et al., 2017; Del Mouro et al., 2024) представителей современных классов губок, а также их общих предков с археоциатами, гетерактинидами и другими крупными вымершими группами (Zhuravlev, 1993; Luo et al., 2021a). Очень разнообразное устройство скелетов древнейших кремнёвых губок значительно усложняет выделение кроновых групп в раннем палеозое, поскольку отдельные группы могут значительно изменять план строения скелета, образуя свои уникальные морфотипы, трудно соотносимые между собой. Эти морфотипы могут разительно отличаться друг от друга в пределах класса. Например, в раннем палеозое среди обыкновенных губок можно выделить археоциат с карбонатным скелетом, «литистидных» губок, образующих скелет из сочленённых спикул, и представителей древнейшего отряда Protomonaxonida, обладающих простыми радиальными скелетами из очень крупных одноосных спикул (Zhuravlev, 1993; Finsk et al., 2004; Botting, Muir, 2018). Филогения ископаемых известковых губок (Calcarea Bowerbank, 1862) остаётся малоизученной, вероятно, вследствие плохой сохранности их легкорастворимых карбонатных скелетов. Происхождение

гомослероморфных губок (Homoscleromorpha Bowerbank, 1862) также остаётся неясным из-за сложностей с выявлением их диагностических признаков на ископаемом материале. Кроме того, общей проблемой палеонтологии палеозойских губок является отсутствие даже таких надёжных диагностических морфологических признаков, как микросклеры.

Исследования спикульных губок из отложений, датируемой палеозойской эрой на территории России по большей части ограничиваются работами конца XIX и середины XX вв. (Tchernychev, 1898; Librovich, 1929; Резвой и др., 1962). Лишь в XXI в. произошёл рост интереса к ископаемым губкам в связи с частой встречаемостью крупных минерализованных скелетов губок. Например, в работах А. Э. Давыдова приводятся описания массивных скелетов гетерактинид и проблемных гиперкальцифицированных скелетов губок из отложений карбона в Подмосковье (Давыдов, 2024а, 2024б). Большое разнообразие позднемеловых ветвящихся модульных и даже колониальных форм гексактинеллид было описано Е. М. Первушовым (Первушов, 2004, 2014, 2023, 2024, 2025) Кембрийские местонахождения Сибири по большей части известны мировому научному сообществу благодаря богатству археоциат, тогда как отечественные работы, посвящённые раннепалеозойским спикульным губкам, остаются немногочисленными и, как правило, не предлагают существенных интерпретаций, касающихся ранней эволюции губок.

Кембрийский период представляет собой важнейший этап в эволюции губок, поскольку именно тогда достоверно началась активная эволюция спикульных форм, приведшая к появлению очень разнообразных групп, часто не имеющих прямых аналогов среди современных стеклянных или обыкновенных губок. Поэтому особую значимость приобретают исследования, в которых комплексно анализируется общее строение скелета и выявляются его наиболее примитивные морфотипы.

1.3 Цели и задачи работы

Цель настоящей работы – выявить основные пути эволюционных морфологических преобразований кембрийских губок с кремнёвым спикульным скелетом.

Для достижения этой цели были сформулированы следующие задачи:

1) изучить морфологию ископаемых губок из кембрийских местонахождений Сибирской платформы и террейнов Западной Монголии, а также раннепермских местонахождений Полярного Урала;

2) провести тафономический анализ ископаемых губок и изолированных спикул для уточнения условий захоронения, которые могли повлиять на сохранность этих ископаемых, а также особенностей их прижизненной морфологии;

3) определить таксономическое положение ископаемых губок и губок, описанных по изолированным спикулам, из местонахождений Сибирской платформы и террейнов Западной Монголии, а также раннепермских местонахождений Полярного Урала;

4) на основе полученных данных представить возможные пути морфогенеза в ранней эволюции обыкновенных и стеклянных губок, ведущие к появлению и становлению их кроновых групп.

1.4 Объект и предмет исследования

Объектом исследования является ранняя эволюция губок с кремнёвым спикульным скелетом.

Предметом исследования являются общая морфология древнейших палеозойских губок, включающая устройство скелета, микроструктуру спикул, устройство и форму мягкого тела; филогенетические отношения древнейших палеозойских губок; тип сохранности и условия захоронения губок из местонахождений Сибирской платформы, террейнов Западной Монголии и Полярного Урала.

1.5 Научная новизна работы

Работа основывается на новом уникальном палеонтологическом материале из раннекембрийских морских отложений Сибири, включающем целый ряд ранее неизвестных форм кембрийских губок, сочетающих морфологические признаки стволовых и кроновых стеклянных и обыкновенных губок. Кроме того, в работе представлены первые данные о присутствии спикульных губок в кембрийских морских отложениях, распространённых на территории современной Монголии.

В исследовании широко применяются сканирующая электронная микроскопия, компьютерная томография и методы элементного анализа, что позволило сделать очень детальные систематических описания ископаемых палеозойских губок, включая диагностику микросклер, а также водоносной системы и некоторых других особенностей строения тела.

В работе приводятся описания пяти новых видов губок, экземпляра необычной формы *Protospongia* sp., существенная ревизия таксономического положения *Ivantsovia andreyi* Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005, а также описания уникальных изолированных спикул из кембрийских отложений Сибири и Монголии. Электронная микроскопия позволила выявить и описать древнейшие микросклеры в ископаемой летописи.

Благодаря тафономическому анализу удалось определить строение скелетов, сохранившихся *in situ*, и реконструировать общий план расположения водоносной системы и предполагаемых клеточных слоев. В совокупности полученный материал послужил основой для реконструкции внутренних филогенетических связей у древнейших стеклянных и обыкновенных губок.

1.6 Теоретическая и практическая значимость работы

Полные скелеты раннекембрийских губок Сибири и изолированные спикулы из кембрийских отложений Сибири и Монголии представляют собой уникальные морфотипы. Эти материалы позволяют судить о морфогенезе ранних губок, многие группы которых вымерли уже в раннепалеозойское время. Без

таких данных невозможно реконструировать ни облик первых губок, ни основные направления их эволюционных преобразований.

Описываемые в данной работе ископаемые раннекембрийские кроновые и стволовые обыкновенные губки и поздний стволовой представитель стеклянных губок могут использоваться как основа для калибровки молекулярно-филогенетических реконструкций и молекулярных часов, тем самым позволяя точнее оценить время возникновения типа Porifera и лучше понять характер эволюции древнейших Metazoa.

Тафономические исследования скелетов кембрийских губок позволяют расширить представления о происхождении и структуре местонахождений ископаемых с экстраординарной степенью сохранности (лагерштеттов).

Первые два положения подтверждают фундаментальный характер работы, тогда как тафономические данные могут быть использованы для дальнейшей локализации кембрийских лагерштеттов и для выявления процессов, влияющих на сохранность неминерализованного тела губок и других низших беспозвоночных.

1.7 Методология диссертационного исследования

Методология диссертационного исследования заключается в анализе морфологии скелетов ископаемых губок, позволяющим выявить вероятные пути эволюционного морфогенеза скелетов и таксономические отношения между древнейшими кремнёвыми губками. Тафономический анализ позволяет выявить какие элементы ископаемых губок отражают их действительную морфологию.

В работе использовались данные, полученные автором с помощью сканирующей электронной микроскопии, световой микроскопии, компьютерной томографии, элементного анализа, морфометрии, а также морфологического и статистического анализа. Полученные результаты послужили основой для описания новых видов, реконструкции их скелетов и получения новых данных об эволюции древнейших губок.

1.8 Положения, выносимые на защиту

1) В кембрийском периоде существовали эволюционно продвинутые стволовые и кроновые группы обыкновенных губок (Demospongiae) с микросклерами.
2) В кембрийском периоде существовали эволюционно продвинутые стволовые стеклянные губки (Hexactinellida), отличающиеся от примитивных одновозрастных форм дифференцированной скелетной стенкой и специализированными внешними и/или дермальными спикулами.
3) Сохранность скелетов из нижнекембрийских отложений на р. Буотама в автохтонном захоронении с макро- и микросклерами позволяет реконструировать некоторые детали водоносной системы и другие особенности строения мягкого тела.

1.9 Личный вклад

Автор принимал участие во всех этапах работы: от ревизии научной литературы и технической обработки материала и применения методов электронной микроскопии до интерпретации полученных результатов и их представления на научных конференциях и в виде публикаций в научных журналах. Текст диссертации полностью подготовлен автором с учётом замечаний научного руководителя, а также рецензентов статей, опубликованных по теме диссертации в различных журналах. Автором лично подготовлены все фотографии и схемы, представленные в данной работе. Образцы спикулита и изолированные спикулы губок Монголии собраны автором во время полевых работ кембрийского отряда Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции в 2024 г. в Западной Монголии.

1.10 Апробация результатов

Материалы диссертации были представлены на следующих научных конференциях:

Международные:

1. Современные проблемы биологической эволюции IV-я международная конференция к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея (17 – 20.10.22, Государственный Дарвиновский музей), устный доклад;

2. Международная конференция, посвященная 55-летию Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции (19 – 20.11.24, ПИН РАН), устный доклад;

3. STRATI 2026 – Exploring the Depths: Bridging Tradition and Innovation in Stratigraphy (24.06 – 10.07.26, Сучжоу, провинция Цзянсу, Китай), устный доклад.

Всероссийские:

4. Ломоносовские чтения – 2021 (18 – 20.04.21, МГУ имени М.В. Ломоносова), устный доклад;

5. XVII всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов "Современная палеонтология: классические и новейшие методы" (совместно с LX конференцией молодых палеонтологов МОИП) (18 – 20.10.21, ПИН РАН), устный доклад;

6. IV Всероссийская научно-практическая конференция, посвящённая 30-летнему юбилею Байкальского музея "Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле" (25 – 29.09.23, БМ СО РАН), устный доклад;

7. XIX всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов "Современная палеонтология: классические и новейшие методы" (совместно с LXII конференцией молодых палеонтологов МОИП) (16 – 18.10.23, ПИН РАН), устный доклад;

8. XX всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов "Современная палеонтология: классические и новейшие методы" (совместно с LXIII конференцией молодых палеонтологов МОИП) (7 – 9.10.24, ПИН РАН), устный доклад;

9. LXX сессия Палеонтологического общества (1 – 5.04.2024, Всероссийский научно-исследовательский геологический институт имени А. П. Карпинского), постер;

10. LXXII сессия Палеонтологического общества (6 – 10.04.2026, Всероссийский научно-исследовательский геологический институт имени А. П. Карпинского), устный доклад.

1.11 Публикации на тему диссертации

По материалам работы опубликовано 5 статей в рецензируемых научных журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук:

1. Kouchinsky A., Alexander R, Bengtson S., Bowyer F., Clausen S., Holmer L.E., **Kolesnikov K.A.,** Korovnikov I.V., Pavlov V., Skovsted C.B., Ushatinskaya G., Wood R., Zhuravlev A.Y. Early–middle Cambrian stratigraphy and faunas from northern Siberia // Acta Palaeontologica Polonica. – 2022. – Vol. 67. – № 2. – P. 341-464. DOI: 10.4202/app.00930.202 9,76 п.л./ 0,9 п.л. Импакт-фактор 0, 618 (SJR).

2. **Kolesnikov K.A.,** Ivantsov A.Y., Zhuravlev A.Y. An elusive middle Cambrian protospongiid (Porifera: Hexactinellida) from the Siberian Platform // Invertebrate Zoology. – 2024. – Vol. 21. – № 2. – P. 140-146. EDN: BRETNB 0,75 п.л./ 0,5 п.л. Импакт-фактор 0,414 (SJR).

3. **Kolesnikov K.A.,** Botting J.P., Ivantsov A.Y., Zhuravlev A.Y. New early Cambrian sponges of the Siberian Platform and the origins of spiculate crown-group demosponges // Papers in Palaeontology. – 2024. – Vol. 10. – № 4. – P. e1582. EDN: SGUUZK DOI: 10.1002/spp2.1582 1,95 п.л./ 1,3 п.л. Импакт-фактор 0,816 (SJR).

4. **Kolesnikov K.A.,** Inkina N.S., Shuvalova J.V., Zhuravlev A.Y. A new Early Permian “lithistid” sponge (Porifera: Demospongiae: Anthaspidellidae) from the Polar Urals // Invertebrate Zoology. – 2025. – Vol. 22. – № 4. – P. 545-552. EDN: DRYXSV 0,7 п.л./ 0,46 п.л. Импакт-фактор 0,414 (SJR).

5. **Kolesnikov K.A.** A late-stem-group hexactinellid from the lower Cambrian of the Siberian Platform // Papers in Palaeontology. – 2026. – Vol. 12. – № 3. – P. e70091. DOI: 10.1002/spp2.70091 1,87 п.л./ 1,7 п.л. Импакт-фактор 0,816 (SJR).

1.12 Структура и объём диссертации

Текст работы изложен на 298 страницах и состоит из глав «Введение», «Обзор литературы», «Методология и методы исследования», «Результаты», «Тафономия ископаемых губок синской свиты» «Обсуждение», «Заключение», «Выводы», также «Благодарности», «Список литературы». Список литературы включает 561 источников, 47 из которых опубликованы на русском языке. Работа включает иллюстративный материал (всего 48 рисунков).

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1 Современные Demospongiae Sollas, 1885

2.1.1 Тип Porifera

Мало какое бентосное сообщество обходится без губок – беззвучных и неподвижных организмов, отличающихся большим разнообразием формы и окраски. Их кажущееся для обывателя сходство с водорослями, которое иногда подчёркивается ярко-зелёной или бурой окраской из-за поселившихся водорослей, в корне не отражает их реальной природы (Hustus et al., 2023). Губки – это животные (Animalia), относящиеся к типу Porifera Grant, 1836, которые в большинстве случаев занимают экологическую нишу донных фильтраторов в морских и пресноводных водоёмах. На данный момент известно более 9 500 видов современных губок, относящихся к четырём классам: Demospongiae Sollas, 1885; Hexactinellida Schmidt, 1870; Calcarea Bowerbank, 1862 и Homoscleromorpha Bergquist, 1978 (de Voogd et al., 2022). Обыкновенные губки являются самым крупным классом губок, объединяющим около 7900 видов (включая 268 пресноводных видов из отряда Spongillida Manconi et Pronzato, 2002), что составляет около 83 % от общего разнообразия губок (Łukowiak et al., 2022; de Voogd et al., 2022).

Губки являются организмами, характеризующимися очень большим разнообразием формы тела и не имеющими выраженных органов, за исключением иногда развитой прикрепительной подошвы (базалии) в нижней части тела или одного либо нескольких оскулюмов, расположенных на апикальном (верхнем) конце тела (Ereskovskii, 2003). Отсутствие органов и выраженных дифференцированных тканей является одной из ключевых особенностей Porifera, отличающей губок от большинства многоклеточных животных (Metazoa), за исключением Placozoa Grell, 1971 (пластинчатых) (Simion et al., 2017; Nielsen, 2019). Исключительно клеточное строение свойственно всем классам губок, за исключением стеклянных губок (Hexactinellida). Для стеклянных губок характерно синцитиальное устройство,

при котором все мягкие ткани представляют собой единый многоядерный синцитий (Leys et al., 2007). Это различие в организации мягких тканей представляется настолько значительным, что ранее предлагалось разделить губок на две группы: с клеточным строением – «Cellularia» и с синцитиальным – «Symplasma» (Reiswig, Mackie, 1983). Последующие молекулярные исследования опровергли подобные представления, показав парафилию «Cellularia». Обыкновенные и стеклянные губки занимают сестринское положение по отношению друг к другу, тогда как известковые губки (Calcarea) образуют отдельную линию (Borchiellini et al., 2001).

2.1.2. Общая морфология обыкновенных губок

Поверхность тела губок с клеточной организацией называется пинакодермой и состоит из субцилиндрических пинакоцитов, плотно прилегающих друг к другу. Пинакодерму подразделяют на экзопинакодерму, выстилающую внешнюю поверхность тела, и эндопинакодерму, выстилающую стенки водоносных каналов. Поверхность экзопинакодермы испещрена микроскопическими отверстиями размером от 4 до 100 мкм, называемыми остиями или порами, через которые вода поступает в водоносную систему губки. Для известковых и некоторых обыкновенных губок характерны отдельные клетки – пороциты, пропускающие воду в приводящие каналы (Eerkes-Medrano, Leys, 2006).

Водоносная (ирригационная) система подразделяется на жгутиковые (хоаноцитные) камеры и систему каналов. Приводящие каналы подводят воду к хоаноцитным камерам, в которых поглощаются пищевые частички. Внутри жгутиковые камеры выстланы специализированными клетками – хоаноцитами, несущими длинный жгутик, окружённый воротничком из микроворсинок. От хоаноцитных камеру идут отводящие каналы, направляющие воду к общему крупному атриуму или ветвистому спонгоцелю (выводящим каналам), через которые вода выводится наружу сквозь один или несколько оскулюмов. Сложность водоносной системы непосредственно отражается на общем плане

строения губки (Bergquist, 1978). Наиболее относят просто устроенной считают асконоидную водоносную систему, свойственной известковым губкам, хоаноциты выстилают саму атриальную полость, в которую вода поступает через пороциты (Manuel, 2006). Более сложный сиконоидный тип водоносной системы свойствен стеклянным губкам; при нём жгутиковые камеры непосредственно открываются в атриальную полость и имеют карманообразную форму. Силлеибидную водоносную систему рассматривают как более сложную по сравнению с сиконоидной, поскольку между экзопинакодермой и жгутиковыми камерами появляются обширные водопроводящие полости, сочленённые с приводящими каналами (Reiswig, Mehl, 1991; Leys et al., 2007). Наиболее сложная и при этом пластичная водоносная система описывается как лейконоидная, встречающаяся у подавляющего большинства обыкновенных губок. Эта водоносная система развита в виде сложной сети из множества жгутиковых камер и водоносных каналов.

2.1.3 Мезохил обыкновенных губок

Вместо обособленных внутренних органов у губок с клеточной организацией есть общая внутренняя среда – мезохил. Мезохил состоит из множества клеток «домашнего хозяйства», обильного внеклеточного матрикса и элементов скелета. Отсутствие органов компенсируется значительным разнообразием специализированных клеток: лофоциты секретируют внеклеточный матрикс; спонгоциты и склероциты синтезируют элементы органического и минерального скелета соответственно; различные клетки с включениями выполняют иммунную и запасающую функции. Основную массу клеток мезохила составляют археоциты – блуждающие плюрипотентные амебоидные клетки, не образующие слоёв как пинакоциты. Функции археоцитов весьма разнообразны, однако к основным обычно относят пищеварительную, иммунную и репродуктивную функции (Ересковский, Вишняков, 2015; Leys, 2015; Ereskovsky et al., 2025). Причём их роль в размножении выражается через плюрипотентность, что позволяет рассматривать археоциты как стволовые клетки, способные давать начало большинству клеточных типов в ходе бесполого

размножения и регенерации (Ereskovsky et al., 2021). Несмотря на раннее описание этого типа клеток ещё в XIX в., на данный момент не существует точного представления об археоцитах как о строго определённом типе клеток. Современные молекулярные исследования выделяют новые группы внешне схожих археоцитоподобных клеток, сильно отличающихся по профилю экспрессии генов (Sebé-Pedros et al., 2018; Musser et al., 2021).

2.1.4 Органический скелет обыкновенных губок

Для обыкновенных губок (демоспонгий) характерно развитие опорного трёхмерного скелета, образованного либо множеством упругих тяжей спонгина, либо сочетанием спонгиновых волокон и твёрдых кремнёвых одноосных или четырёхосных игл – спикул (Hooper, van Soest, 2002). У пресноводных губок из отряда Spongillida подкласса Verongimorpha Erpenbeck et al., 2012 был описан хитин. Спонгин у Spongillida был обнаружен в составе геммул – скоплений покоящихся плюрипотентных клеток, обеспечивающих бесполое размножение и возможность переживать неблагоприятные условия (Rudall, Kenchington, 1973). У веронгиморфных губок хитин является непосредственной частью органического скелета, образуя волокна вместе со спонгином (Ehrlich et al., 2007, 2010; Fromont et al., 2019; Kovalchuk et al., 2019).

Спонгин является органической составляющей скелета, сочетающей в себе механическую прочность и эластичность. Он размечает расположение спикул и скрепляет их между собой в единую опорную конструкцию. Например, у демоспонгий из семейства Polymastiidae Gray, 1867 спикулы хоаносомального скелета могут нанизываться на длинные восходящие радиальные лестничные тяжи, идущие от основания тела или расположенные близ поверхности. При меньшем количестве спонгина хоаносомальные спикулы могут только соединяться между собой на концах, образуя объёмную ячеистую решётку из одиночных элементов, как у Isodictyidae Dendy, 1924, либо в виде коротких рыхлых пучков, как у некоторых Halichondriidae Gray, 1867 (Finks et al., 2003; Plotkin et al., 2012). Отдельно следует отметить эктосомальный скелет у губок из

крупного семейства Halichondriidae, который при достаточном количестве спонгина может представлять собой обособленную, легко отделяющуюся корку из тангенциальных диактин, сложенных в ячеистую трёхмерную сеть (Erpenbeck, van Soest, 2002). В целом спонгин в сочетании с легко масштабируемой лейконоидной водоносной системой позволяет демоспонгиям создавать самые разнообразные по форме и размерам скелеты, способные заполнять всё доступное пространство, коркой покрывать твёрдый субстрат либо частично погружаться в грунт (Rützler, 1975). У обыкновенных губок из небольших подклассов Keratosa Grant, 1861 и Verongimorpha спикулы могут полностью исчезать или ограничиваться микросклерами; при этом опорная функция переходит к спонгину, образующему пространственную однородную сеть из спонгиновых волокон.

С момента первых описаний, выполненных в 1665 г. Р. Гуком и А. ван Левенгуком в 1707 г., спонгин остаётся не полностью исследованным (Arndt, 1931; Jesionowski et al., 2018). В качестве его основной составляющей было предложено семейство белков, родственных коллагену IV, встречающемуся в базальной мембране многоклеточных животных, в том числе у гребневиков (Ctenophora Eschscholtz, 1829) (Fidler et al., 2017). Содержание серы до 5% в составе спонгина может свидетельствовать о присутствии белкового домена, близкого к фибриллярному белку – кератину, являющемуся основным компонентом роговых производных кожи животных. Экзопинакоциты у гомосклероморфных губок тесно ассоциированы с подстилающим их плотным фибриллярным слоем, включающим коллаген IV, ламинин и тенасцин.

Иные данные были получены при исследовании спонгинового скелета роговых губок (Keratosa). В данном случае исследованию подвергались не отдельные клеточные компоненты, а очищенные волокна спонгина с использованием количественного анализа белков, ядерного магнитного резонансной и рамановской спектроскопии. В результате авторы показали, что основными структурными компонентами спонгина являются коллагены типа I и

типа III – те же самые типы, которые хорошо известны у позвоночных, включая млекопитающих. Коллаген присутствует в спонгине не в виде свободных молекул, а в составе мультибелкового комплекса, сшитого галогенированными производными тирозина, которые придают ему высокую устойчивость и нерастворимость в воде (Ehrlich et al., 2025).

2.1.5 Минеральный скелет обыкновенных губок

В систематике губок принято разделять спикулы на макросклеры и микросклеры. Макросклеры участвуют в построении основной скелетной решётки и у обыкновенных губок обычно имеют сравнительно крупные размеры, достигая 15–40 мкм в ширину и до 500 мкм в длину для диактин и 4 мм в длину у тетрактин. Микросклеры, как правило, значительно мельче и достигают всего 2–10 мкм в диаметре ствола и до 100 мкм в длину (Lévi, 1973). Однако в некоторых семействах описаны микросклеры, которые значительно крупнее макросклер, например стеррастеры у некоторых Geodiidae Gray, 1867. У гомосклероморфных губок, ранее относимых к обыкновенным, нет размерного подразделения на макро- и микросклеры: все спикулы мелкие, часто имеют неровную поверхность и простую геометрию. Микросклеры особенно примечательны своим разнообразием и выраженной видоспецифичностью; в некоторых случаях их реальное функциональное значение остаётся неясным (Łukowiak et al., 2022; Finks et al., 2003). Осевые каналы лучше всего видны у макросклер и в их крупных отростках, у микросклер могут исчезать.

Самыми распространёнными макросклерами демоспонгий являются одноосные спикулы – прямые иглы, обычно несколько изогнутые, реже прямые, цилиндрические или более или менее веретеновидные, гладкие или покрыты шипами (Колтун, 1959). Из одноосных спикул наиболее распространены диактины (одноосные спикулы с двумя заострёнными кончиками) и тилостили (одноосные спикулы с одним заострённым кончиком).

Четырёхосные спикулы (тетрактины) свойственны исключительно отряду Tetractinellida Marshall, 1876 (Cárdenas et al., 2012). При равной длине лучей

тетрактины называются калтропами. Триенами называют тетрактины, у которых можно выделить более широкий и длинный основной луч (стержень), от одного конца которого ответвляются три коротких боковых луча (ветви) (Колтун, 1966). По отношению к основному стержню ветви могут располагаться под разным углом, при этом углом между ними всегда составляет 120°. Кончики боковых ветвей также могут раздваиваться, переименовывая триены в дихотриены.

Отдельно стоит упомянуть литистидные скелеты обыкновенных губок, состоящие из десм – очень разнообразных одноосных или четырёхосных спикул с ветвящимися концами (зигомами). Благодаря такому строению десмы могут плотно сцепляться между собой, формируя жёсткий и прочный хоаносомальный (внутренний) скелет (Pisera, Lévi, 2002).

Некоторые группы обыкновенных губок, называемые склероспонгиями, обладают дополнительным известковым скелетом из арагонита или магнезиального кальцита. Современные склероспонгии представляют собой немногочисленные и очень медленно растущие реликтовые формы, принадлежащие к разным отрядам и семействам обычных спикульных губок (Vacelet, Uriz, 1991; Reitner, Wörheide, 2002; Uriz et al., 2006).

2.1.6 Механизм образования спикул у обыкновенных губок

Кремнёвые спикулы демоспонгий состоят из аксиального филамента, расположенного в узком осевом канале и окружённого концентрическими слоями аморфного кремнезёма ($SiO_2 \cdot nH_2O$) (Uriz et al., 2000, 2003a, b). Амфорный кремнезём по своей структуре похож на опал или силикагель (Sandford, 2003; Croce et al., 2003). Аксиальный филамент состоит из белков силикатеинов, выполняющих двойную роль при образовании спикул: в качестве матрицы для осаждения кремнезёма, определяющей форму будущей спикулы, и как фермент, полимеризующий кремнезём (Reid, 1968; Shimizu et al., 1998; Cha et al., 1999). Силикатеины образуются внутри специальных клеток мезохила – склероцитов.

На начальных этапах склероциты захватывают растворённую ортокремниевую кислоту из внеклеточного матрикса, перенося её внутрь

специализированной вакуоли – силикалеммы, ранее сформированной аппаратом Гольджи (Uriz et al., 2000). Внутри силикалеммы образуется гелеобразный аксиальный филамент из силикатеинов, который становится матрицей для последующего осаждения кремнезёма (Reiswig, 1971; Uriz et al., 2000; Mugnaioli et al., 2009). При исследовании агрегатов из воспроизводимых клеточных линий (примморфов), выделенных из *Suberites domuncula* (Olivi, 1792), было обнаружено, что после осаждения первого слоя кремнезёма на аксиальном филаменте спикулы выталкиваются из склероцитов во внеклеточный матрикс (Müller et al., 2006; Wang et al., 2011). Во внеклеточном матриксе молодые спикулы остаются окружёнными склероцитами, которые, вероятно, обеспечивают их дальнейший послойный рост в ширину и длину за счёт выделения дополнительных цепочек силикатеина во внеклеточный матрикс (Müller et al., 2005, 2006). Вопрос об участии одной или нескольких клеток на поздних этапах спикулогенеза остаётся открытым. Признанно полное образование микросклер и некоторых макросклер внутри склероцитов (Custódio et al., 2002; Hartman, 1981). В зависимости от размера образуемых спикул предлагалось выделять мегасклероциты и микросклероциты (Wilkinson, Garrone, 1980).

На ранних стадиях образования спикул у обыкновенных губок, как и у стеклянных, хорошо различимы концентрические слои кремнезёма (Sandford, 2003; Aizenberg et al., 2005). Органическое вещество обнаруживается не только в осевом канале: белки были выявлены также между слоями и даже внутри аморфного кремнезёма, причём силикатеин рассматривался как основной из них (Woesz et al., 2006; Müller et al., 2008a, 2008b). Тем не менее у некоторых спикул обыкновенных губок эти слои оказываются неразличимы (Sandford, 2003). Позднее это было объяснено явлением так называемого «биоспекания» (bio-sintering) кремнёвых слоёв, заключающегося в дополнительном окремнении и истончении межслойного органического вещества (Müller et al., 2009, 2011). У обыкновенных губок биоспекание происходит на поздних стадиях

формирования спикул и приводит к сливанию слоёв в сплошной аморфный кремнезём.

2.1.7 Актуальная систематика современных Demospongiae

В последней крупной монографии по таксономии губок «Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges» были предложены три подкласса обыкновенных губок: Homoscleromorpha, Tetractinomorpha Lévi, 1953 и Ceractinomorpha Lévi, 1953 (Hooper, van Soest, 2002). Это разделение представляло собой компромисс, предложенный К. Леви в 1953 г., позволяющий группировать губок по общему строению скелета и эмбриологическим признакам (Lévi, 1953). Однако эмбриологические признаки не являлись апоморфиями и не позволяли однозначно подразделить класс. Например, Ceractinomorpha включает преимущественно живородящих губок, а Tetractinomorpha – преимущественно яйцеродящих. Только гомосклероморфные губки являются исключительно яйцеродящими и с уникальной личинкой – цинктобластулой (Ересковский, 2005). Тетрактинаморфам приписывали наличие четырёхосных спикул и микросклер астр в качестве апоморфных признаков (Hooper, van Soest, 2002). В итоге предложенная классификация просуществовала очень недолго из-за новой волны молекулярных исследований, начавшейся сразу после выхода «Systema Porifera» (Boury-Esnault, 2006).

Ранние молекулярные исследования, проводившиеся в 1990-е годы, уже выявили несоответствие представлений о существовании двух подклассов демоспонгий (Lafay et al., 1992). Однако исследования того периода были выполнены либо на небольших выборках, либо основывались на неполных последовательностях 18S рДНК и\или 28S рДНК. Молекулярный анализ полной последовательности 18S рДНК однозначно выявил парафилию Demospongiae, подразделяя класс на Homoscleromorpha и “Demospongiae *sensu stricto*” (Borchiellini et al., 2004). Более того, эти результаты позволили подразделить оставшиеся два подкласса на четыре новые клады с временными названиями от G1 до G4. Монофилия Homoscleromorpha по морфологическим данным была

признана достаточно давно (Lévi, 1973; Bergquist, 1978; Muricy, Diaz, 2002). Последующие молекулярные исследования повысили ранг Homoscleromorpha до класса, который оказался филогенетически более близким к известковым губкам, чем к обыкновенным (Lavrov et al., 2008; Sperling et al., 2009; Philippe et al., 2009; Gazave et al., 2011; Dohrmann, Wörheide, 2017).

Клады внутри Demospongiae были впоследствии уточнены и соотнесены с морфологическими описаниями: Keratosa (G1), Myxospongiae (G2), Haplosclеromorpha Cárdenas, Perez, Boury-Esnault, 2012 (G3) и Heteroscleromorpha (Democlavia в Sperling et al., 2009) (G4) (Hill et al., 2013; Wörheide et al., 2012; Redmond et al., 2013; Thacker et al., 2013). С каждым последующим молекулярным исследованием монофилия Keratosa и Myxospongiae подтверждалась всё более уверенно, пока эти группы не обрели статус подклассов под названиями Keratosa и Verongimorpha (Erpenbeck at al., 2012; Lavrov et al., 2008; Morrow, Cárdenas, 2015). Подкласс Keratosa – самый малочисленный в классе: состоит всего из двух отрядов «роговых» губок, скелет которых в основном сложен спонгином. Подкласс Verongimorpha крупнее Keratosa и включает три отряда. Веронгиморфные губки могут быть как с минеральным скелетом, так без него; если такой скелет присутствует, он образован либо кремнёвыми астрами (хондриллами).

Одна из главных проблем систематики губок заключалась в том, следует ли включать Haplosclеromorpha (G3) в Heteroscleromorpha (G4). Масштабные молекулярные исследования, основанные на последовательностях 18S и 28S рРНК, а также митохондриальной ДНК, с хорошей поддержкой выделяли четыре клады (например, Redmond et al., 2013), однако деревья с объединёнными Haplosclеromorpha и Heteroscleromorpha также имели сравнительно высокую поддержку (Lavrov et al., 2008; Thacker et al., 2013). С точки зрения сравнительной морфологии подразделение на три подкласса достаточно чётко обособляет Heteroscleromorpha, представители которого обладают развитыми кремнёвыми скелетами, от Verongimorpha и Keratosa со скелетами из спонгина и редкими

кремнёвыми спикулами. В итоге уже более десяти лет принято подразделение современных Demospongiae на три подкласса, в котором Haploscleromorpha преобразован в отряд Haplosclerida Topsent, 1928 (Morrow, Cárdenas, 2015; de Voogd et al., 2022). Несмотря на это, сравнительно новые молекулярные исследования, основанные на более обширной базе митохондриальных геномов и выполненные с применением метода молекулярных часов, поддерживают обособленное положение Haplosclerida как группы, отделившейся раньше остальных, ещё в кембрийском периоде, и обладающей собственным значительным внутригрупповым разнообразием (Lavrov et al., 2023). В калиброванной по времени кладограмме Heteroscleromorpha А. Шустера и коллег (Schuster et al., 2018) Haplosclerida и отряд Spongillida оказались глубоко «вложенными» внутрь подкласса, причём Tetractinellida занял в нём наиболее базальное положение. В исследовании Д. Лаврова и соавторов (Lavrov et al., 2023) отмечено несоответствие кладограммы А. Шустера большинству известных филогенетических реконструкций. Этот результат объясняется близким родством отряда Dictyoceratida Minchin, 1900, принятого в качестве внешней группы, с Heteroscleromorpha, а также применением метода «молекулярных часов», при котором филогенетическая реконструкция и временные оценки дивергенции определяются совместно. При включении Haplosclerida в состав Heteroscleromorpha подкласс насчитывает 18 отрядов и является самым крупным в классе (de Voogd et al., 2022). Подавляющее большинство его представителей формируют скелеты из одноосных или четырёхосных спикул при значительном разнообразии микросклер (Cárdenas et al., 2012; Morrow, Cárdenas, 2015).

2.2 Ископаемые Demospongiae

2.2.1 Разнообразие ископаемых Demospongiae

Филогения ископаемых губок на данный момент наиболее широко освящена в международной сводке «Treatise on Invertebrate Paleontology» (Treatise…, 2004), в томах, посвящённых губкам (Finks et al., 2003, 2004). В данной работе классификация подклассов обыкновенных губок опирается на классические работы по систематике современных групп, основанные на

морфологии спикул и особенностях онтогенеза (Sollas, 1888; Lévi, 1953). В свою очередь, это поддерживало определённую общность с систематикой губок в «Systema Porifera» (Hooper, van Soest, 2002). Однако это также привело к значительному расхождению между систематикой ископаемых губок и деревьями, построенными на основе молекулярного анализа (Morrow, Cárdenas, 2015; Schuster et al., 2015; Lavrov et al., 2023). Тем не менее это расхождение само по себе не оказало существенного влияния на обе системы. Во-первых, лишь немногие ископаемые таксоны обыкновенных губок рангом ниже отряда сохранились до современности. Это позволяет не затрагивать систематику ископаемых таксонов в наиболее трудной области молекулярной филогенетики губок – определении родственных связей между современными семействами и родами (Morrow, Cárdenas, 2015). Во-вторых, большая часть описанных ископаемых обыкновенных губок является «литистидами», тогда как среди современных губок такие формы встречаются сравнительно редко (Finks et al., 2003). Поэтому наиболее детально разработанная систематика существует именно для литистидных губок с четырёхосными спикулами или без них (Finks et al., 2004). Нелитистидных ископаемых губок, как правило, относят к сборным подклассам Ceractinomorpha и Clavaxinellida Lévi, 1956, первоначально выделенным по сравнительной эмбриологии современных губок, но применяемым к ископаемым к ископаемым формам по морфологии микросклер (Lévi, 1956; Finks et al., 2004).

К Clavaxinellida были отнесены древнейший отряд обыкновенных губок Protomonaxonida и сборная группа палеоген-неогеновых сверлящих губок *Clavulina* Vosmaer, 1887, сейчас относимых к разным отрядам Heteroscleromorpha (de Voogd et al., 2022). Причём за родовым названием *Clavulina* закреплён более старый родовой таксон ископаемых фораминифер – *Clavulina* d'Orbigny, 1826. Большая часть ископаемых Ceractinomorpha описана из отложений, датируемых от мелового периода до современных.

Отдельно стоит отметить кембрийскую губку *Vauxia* Walcott, 1920. Потеря минерального скелета среди гетеросклероморф происходит крайне редко, и может принимать необычные формы как у гаплосклериды *Dactylia* Carter, 1885, утратившая спикулы и заменившая их активной агглютинацией песка и инородных спикул. Бесспикульную губку *Vauxia* из среднекембрийского сланца Бёрджесс (пров. Альберта, Канада) первоначально описали как диктиональную шестилучевую губку. Только после нескольких последующих ревизий ископаемых обыкновенных губок Дж. К. Ригби (Rigby, 1986) отнес её к Verongimorpha («Verongida») среди которых она рассматривается по сей день (de Laubenfels, 1955). Последующее детальное исследование интактных экземпляров *Vauxia gracilenta* Walcott, 1920 вместе с применением флуоресцентной микроскопии позволило обнаружить древнейший сохранившийся хитин (Ehrlich et al., 2013). Это сыграло в пользу идеи о родстве *Vauxia* с современными веронгиморфами, некоторые представители которых имеют включения хитина в органическом скелете (Ehrlich et al., 2007).

Параллельно Дж. Боттинг (Botting et al., 2013; Botting, Muir, 2018) отмечает сходство *Vauxia* с *Hazelia* из-за сетчатого паттерна скелета и предположительного присутствия одноосных спикул. Аналогичное видение возникло с описанием *Angulosuspongia sinensis* Yang et al., 2017 из раннекембрийской формации Каили (Южный Китай). У *A. sinensis* видна однослойная скелетная решётка, подразделяющаяся на восходящие волнистые тяжи, замещённые кремнезёмом. Авторы предполагают, что кремнезём является первичным, а сам скелет состоял из спикул (Yang et al., 2017). В качестве опровержения послужила *Vauxia leioia* Luo et al., 2020 из раннекембрийского Чэнцзянского лагерштетта. В её двуслойном скелете нет отдельных спикул, внутренний сетчатый скелет состоит из однородных углистых волокон или кремнёвых слепков, а внешний скелет аналогичен скелету *A. sinensis*, но по большей части сохранился в виде отпечатков во вмещающей породе. Различие в форме сохранности разных скелетных слоёв у *Vauxia leioia* рассматривалось как

признак различий в элементном составе слоёв скелета. Позже на примере сходства проблемных археоциатид из раннекембрийской формации Улунцин в провинции Юньнань (Южный Китай) с *Vauxia* было сформулировано предложение о гомологии между волокнистым сетчатым скелетом *Vauxia* и известковыми скелетами археоциат (Luo et al., 2021a).

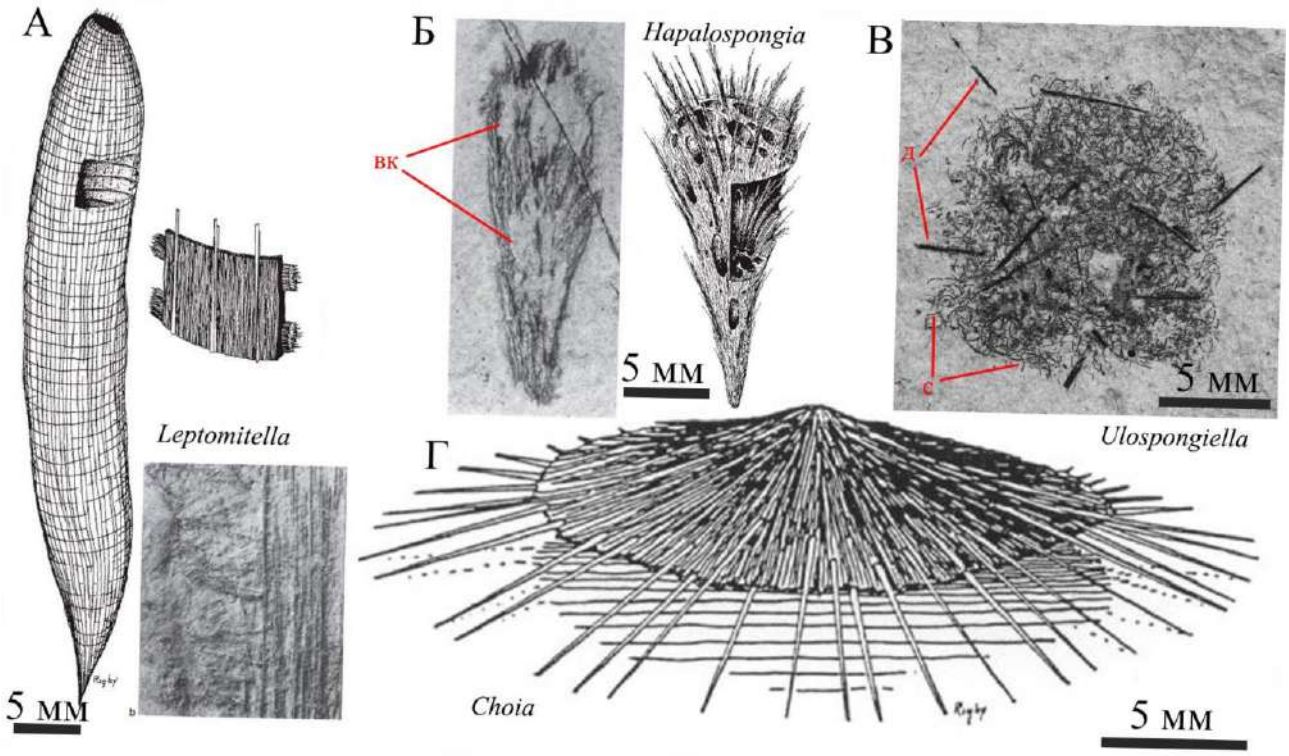


Рисунок 1. Разнообразие протомонаксонид (отряд Protomonaxonida) из среднекембрийского сланца Бёрджесс. А – решётчатый скелет *Leptomitella* Rigby, 1986 состоит из толстых горизонтальных пучков диактин и множественных тонких, равномерно расположенных вертикальных диактин (фото и рисунок из Finks et al., 2004); Б – в скелете *Hapalospongia flexuosa* Rigby et Collins, 2004 множество восходящих искривлённых спикул окружают вертикальные каналы (фото и рисунок из Finks et al., 2004); В – неупорядоченный скелет *Ulospongiella* Rigby et Collins, 2004 состоит из сигмоидных диактин и крупных диактин (макроснимок предоставлен Ж.-Б. Кароном); Г – радиальный скелет *Choia* Walcott, 1920 состоит из двух рядов крупных диактин (рисунок из Finks et al., 2004). Обозначения: вк – вертикальные каналы, д – крупные диактины, с – сигмоидные спикулы.

2.2.2 Отряд Protomonaxonida Finks et Rigby, 2004

В филогении ископаемых губок отряд Protomonaxonida занимает особое место, поскольку объединяет наибольшее число ископаемых губок без литистидного скелета и в основном представлен раннепалеозойскими видами

(Рис. 1А–Г). Наиболее обширная выборка кембрийских протомонаксонид известна из среднекембрийского лагерштетта сланец Бёрджесс. Первоначально губок из сланца Бёрджесс поместили в устаревший класс Monaxonida Sollas, 1883, объединявший всех ископаемых и современных губок с однолучевыми спикулами (Walcott, 1920). Прямое отнесение ископаемых организмов к современным группам независимо от возраста было распространено в палеонтологии беспозвоночных с XIX в. до середины XX в. Так, М. де Лаубенфельс (de Laubenfels, 1955) пытался поместить протомонаксонид в такие отряды, как Poecilosclerida Topsent, 1928 и Haplosclerida. Позже древних монаксонид свели в полифилетический ископаемый отряд за Monaxonida, объединявший многие раннепалеозойские демоспонгии без литистидного скелета (Rigby, Collins, 2004). В «Treatise on Invertebrate Paleontology» было предложено изменить название отряда на Protomonaxonida и определить его как группу ископаемых губок с фиброзным скелетом, построенным исключительно из обоюдоострых одноосных спикул – оксов (Finks et al., 2004). Отсутствие каких-либо более точных синапоморфий в диагнозе отряда предопределило тенденцию к объединению в нём самых разных семейств, таких как Choiidae de Laubenfels, 1955, Hazeliidae de Laubenfels, 1955, Takakkawiidae de Laubenfels, 1955 (Rigby, Collins, 2004; Botting et al., 2013) (Рис. 1Г; 2А–Е). Кроме того, увеличился временной интервал существования отряда за счёт включения семейства Sollasellidae von Lendenfeld, 1887, состоящего из разрозненных во времени единичных таксонов, и добавления позднеюрского «Лазарь-таксона» *Neochoiaella* из Зольнхофена (Германия) (Finks et al., 2004; Keupp, Schweigert, 2012).

Последующая ревизия поставила под сомнение монофилию Protomonaxonida, акцентируя внимание на размытой трактовке ключевой синапоморфии отряда (Botting et al., 2013; Botting, Muir, 2018). Например, в скелетах современных Sollasellidae, впоследствии отнесённых к Raspailiidae Nardo, 1833, встречаются не только оксы, но и крупные стили (van Soest, 2002;

Morrow, Cárdenas, 2015). Также отмечается значительное различие в общем устройстве скелета между семейством Hazeliidae de Laubenfels, 1955 и такими семействами, как Piraniidae de Laubenfels, 1955, Leptomitidae de Laubenfels, 1955, Choiidae, Halichondritidae Rigby, 1986 и частично Ulospongiidae Rigby et Collins, 2004 (Rigby, Collins, 2004; Botting et al., 2013) (Рис. 1А–Г; 2А–Е). На примере *Choia* Walcott, 1920 (Choiidae) можно выделить один из двух основных морфотипов скелета в отряде. Скелет *Choia* представляет собой несколько дисковидных пучков, сложенных из множества одноосных спикул, радиально расходящихся от центра (Рис. 1). Размер этих спикул может на порядок превышать размеры макросклер современных обыкновенных губок и Hazeliidae. Спикулы меньших размерных групп расположены параллельно более крупным и дополняют скелет (Dawson, 1896; Rigby, Collins, 2004; Иванцов и др., 2005). У *Halichondrites* Dawson in Dawson et Hinde, 1889 (Halichondritidae) сходные с *Choia* спикулы расположены параллельно оси овального скелета и образуют два слоя, расположенные под тупым углом относительно друг друга (Dawson, Hinde, 1889; Rigby, 1986; Rigby, Collins, 2004; Иванцов и др., 2005). Трубчатый как у *Leptomitella* или веерообразный скелет протомонаксониды *Leptomitus* Walcott, 1886 (Leptomitidae) состоит из двух параллельных слоёв крупных одноосных спикул, имеющих горизонтальную и вертикальную ориентацию (Rigby, Collins, 2004)(Рис. 1А). Некоторые авторы (de Laubenfels, 1958; Reitner, Mehl, 1995; Debrenne, Reitner, 2001) утверждали, что по крайней мере *Leptomitus* имеет больше сходства с стеклянными губками благодаря крупным размерам спикул, отсутствию фиброзного скелета из пучков спикул и простой геометрии скелетной решётки. Предполагается, что подобные скелеты возникли в результате редукции гексактин по аналогии с современными Rossellidae Schulze, 1885, хоаносомальный скелет которых в основном состоит из диактин. В скелете среднеордовикской протомонаксониды *Choiaella hexactinophora* Botting, 2021 из Касл-Бэнк в Уэльсе (Великобритания) были обнаружены спикулы, напоминающие гексактины. Они отличаются от настоящих гексактин неправильной геометрией и небольшой длиной лучей (Botting, 2021). Известно

несколько раннепалеозойских губок проблематичной принадлежности, которые по общему строению скелета соответствуют протомонаксонидам, но содержат редкие гексактины (Steiner et al., 1993; Botting, Zhang, 2013). В контексте ранее проведённой ревизии Дж. Боттинг (Botting, 2021) предложил объединить всех протомонаксонид с радиальным или неупорядоченным расположением в скелете крупных одноосных спикул и гексактин в отдельный класс «Ascospongiae» Botting, 2021.

Одной из наиболее крупных кембрийских губок является *Lenica* Горянский, 1977, первоначально отнесённая к Choiidae из-за радиально расположенных в скелете крупных одноосных спикул (Rigby, 1986; Finks et al., 2004; Rigby, Collins, 2004). Однако положение *Lenica* в Choiidae впоследствии стало оспариваться, поскольку одноосные спикулы *Lenica* заострены только с одной стороны, тогда как противоположный конец имеет тупой открытый кончик. У Choiidae диактины всегда обоюдоострые. В качестве альтернативы Дж. Боттинг (Botting et al., 2012) предложил рассматривать *Lenica* в составе класса «Ascospongiae» вместе со всеми губками, сходными с *Choia* (Botting, 2021)(Рис. 1Г). Новые экземпляры *Lenica unica* Горянский, 1977 из синской свиты с рек Лена и Синей позволили уточнить размерные группы спикул и отметить большее сходство с стеклянными губками вследствие значительной толщины спикул, достигающих 0,3 см в диаметре и до 10 см в длину (Иванцов и др., 2005)(Рис. 32А). Уникальная особенность *Lenica* по сравнению с другими губками заключается в продольной ребристости внешней поверхности наиболее крупных спикул (Иванцов и др., 2005).

В десяти экземплярах *Lenica* sp. из раннекембрийской формации Хетанг (провинция Аньхой, восточный Китай) были установлены признаки биминерального, конкретнее, карбонатно-кремнёвого состава, о чём свидетельствовало различное минеральное замещение внешних и внутренних слоёв спикул (Xiao et al., 2005; Botting et al., 2012). Аналогичная гипотеза была ранее выдвинута для *Eiffelia* (Botting, Butterfield, 2005; Bengtson, Vinther, 2006;

Bengtson, Collins, 2015). *Eiffelia* относится к гетерактинидам – группе губок, обладающих крупными звёздчатыми многолучевыми спикулами (de Laubenfels, 1955; Rigby, Nitecki, 1975; Kozur et al., 2008). Таксономическое положение гетерактинид остаётся нерешённым: одни авторы объединяют их в самостоятельный класс Heteractinida de Laubenfels, 1955, тогда как другие относят их к классу Calcarea из-за, как правило, карбонатного состава спикул (Pickett, 2002a, b; Finks et al., 2004). Предполагаемая биминеральность спикул у *Eiffelia* и *Lenica* позволила Дж. Ботингу предположить, что спикульный скелет является симплезиоморфией большинства известных классов губок. Более того, предложенный им класс «Ascospongiae» рассматривается как базальный по отношению к остальным классам и, предположительно, может включать губок с биминеральными спикулами, подобными таковым у *Lenica*. На данный момент класс «Ascospongiae» ещё не стал общепризнанным, за исключением работ некоторых китайских авторов (Chen et al., 2023; Daulay, 2025; Luo et al., 2025; Zou et al., 2025). Кроме этого, среди современных исследователей сохраняется альтернативная точка зрения, поддерживающая более раннюю гипотезу о независимом возникновении минеральных скелетов у стеклянных и обыкновенных губок (Shimizu et al., 2024; Rossi et al., 2026).

Семейство Hazeliidae выделяется среди протомонаксонид с крупными спикулами не только отсутствием спикул разных размерных групп, но и более сложной организацией скелета. Макросклеры хазелид – это сравнительно тонкие диактины, сходные по размеру с рядовыми макросклерами многих современных нелитистидных демоспонгий. Как правило, спикулы у Hazeliidae сгруппированы в пучки разной толщины и плотности (Рис. 2А–Е). У некоторых губок из рода *Hazelia* скелет имеет объёмное двуслойное строение из-за наложения предположительно “атриального” сетчатого слоя спикул и «дермального» слоя, спикулы которого часто объединяются в крупные и длинные пучки и ориентированы тангенциально к внешней стенке (Rigby, Collins, 2004)(Рис. 2Д). Некоторые авторы отмечают присутствие у Hazeliidae отдельных или

сгруппированных в пучки диактин, выступающих наружу перпендикулярно поверхности дермального скелета (Botting et al., 2013).

Семейство состоит из рода *Hazelia* Walcott, 1920, включающего большое число видов, а также родов *Crumillospongia* Rigby, 1986 и *Falospongia* Rigby, 1986 (Рис. 2Г, Е). Большинство хазелиид было описано из среднекембрийского сланца Бёрджесс вместе с протомонаксонидами, обладающими крупными спикулами (Walcott, 1920). Поэтому в качестве промежуточного звена между хазелиидами и остальными семействами отряда рассматривалась *Pirania* Walcott, 1920 из семейства Piraniidae (Rigby, 1986). Её основной скелет сложен из пучков умеренно крупных спикул и дополнен внешним скелетом из крупных спикул, которые и характеризуют этот род. Скелет *Pirania* имеет ветвистую форму, что косвенно сближает эту губку с *Hazelia delicatula* Walcott, 1920 (Rigby, Collins, 2004). Ранее упомянутый класс «Ascospongiae» включает в себя *Pirania*, которая рассматривается как продвинутый род, не имеющий прямого родства с Hazeliidae (Botting et al., 2019; Botting, 2021). Напротив, отделение Hazeliidae от «Ascospongiae» представляет собой развитие более ранней идеи о базальном положении Hazeliidae среди обыкновенных губок (Finks et al., 2003; Botting, 2021). В этом контексте протомонаксониды с крупными спикулами в большей степени сопоставляются с древнейшими стеклянными губками, чем с какими-либо демоспонгиями (Botting, 2021).

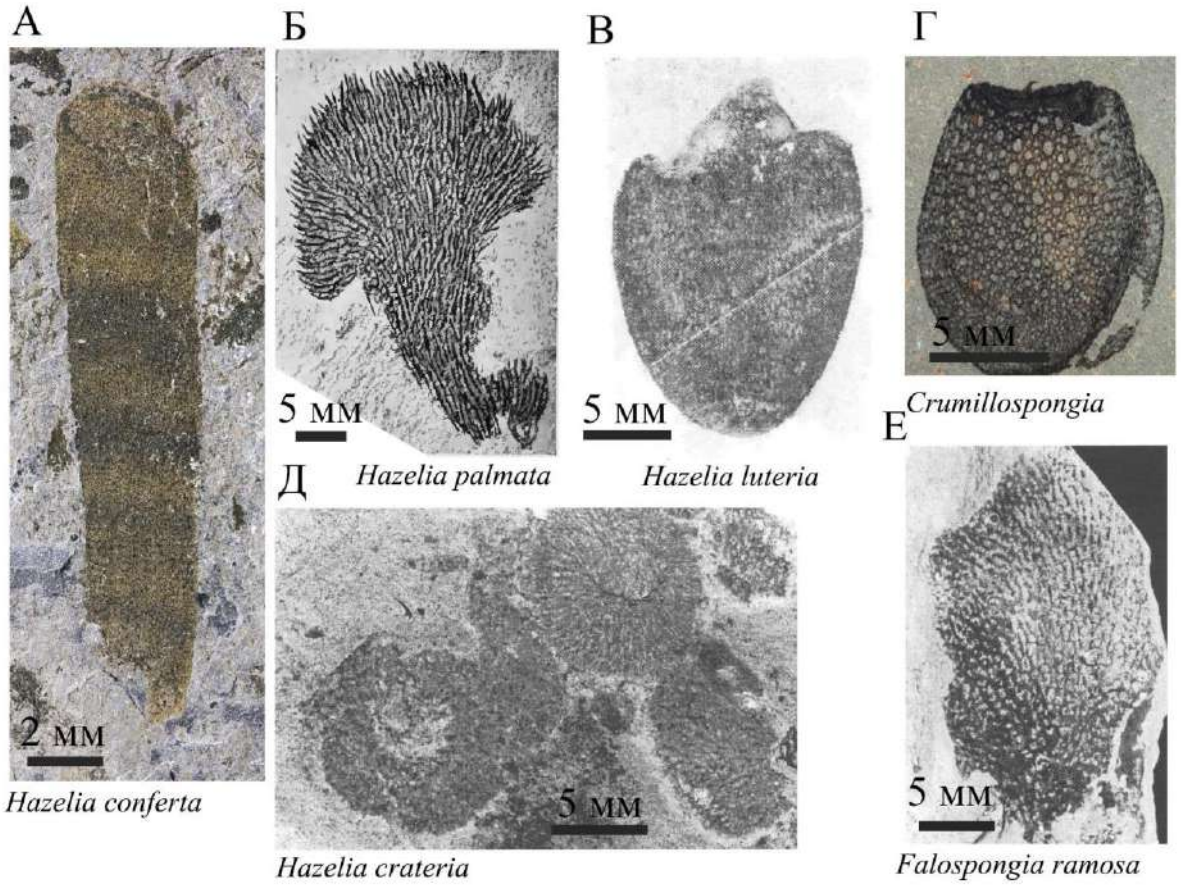


Рисунок 2. Разнообразие хазелид (семейство Hazeliidae) из среднекембрийского сланца Бёрджесс. А – *Hazelia conferta* Walcott, 1920 (макроснимок предоставлен Ж.-Б. Кароном); Б – разветвлённо-струйчатый скелет *Hazelia palmata* Walcott, 1920 (фото из Walcott, 1920); В – слабоветвящиеся пучки спикул *Hazelia luteria* Walcott, 1920 образуют струйчатый паттерн скелета (фото из Rigby, Collins, 2004); Г – в скелете *Crumillospongia biporosa* Rigby, 1986 крупные поры окружены короткими пучками спикул (USNM 66778, https://burgess-shale.rom.on.ca/ и схема из Botting et al., 2013); Д – вертикально уплощённые скелеты *Hazelia crateria* Rigby, 1986 с видимым радиальным расположением разветвлённо-струйчатого скелета; Е – скелет *Falospongia* Rigby, 1986 подразделяется на длинные восходящие и короткие горизонтальные пучки, образуя решётчатый паттерн (фото из Rigby, Collins, 2004 и схема из Botting et al., 2013).

Falospongia отличается несколько иной укладкой спикульных пучков: они преимущественно ориентированы субпараллельно оси скелета, собираясь в толстые и длинные тяжи, направленные к широкому апикальному оскулюму. Поперёк длинных тяжей располагаются более короткие и тонкие горизонтальные тяжи, образующие вместе с ними неправильный лестничный паттерн (de

Laubenfels, 1955; Rigby, Collins, 2004)(Рис. 1Е). У *Falospongia* вертикальные пучки ветвятся и расположены более упорядоченно по сравнению с ветвящимися и петляющими спикульными тяжами у представителей *Hazelia*.

Вопрос о потомках семейства Hazeliidae остаётся открытым (Rigby, Collins, 2004). Кроме того, если исключить из рассмотрения губок, относимых к классу «Ascospongiae», то обнаруживается, что сравнительно небольшие одноосные макросклеры встречаются и в скелетах древнейших стеклянных губок, а поэтому они не могут служить надёжным диагностическим признаком обыкновенных губок (Steiner et al., 1993; Rigby, Hou, 1995; Botting et al., 2017). Несмотря на большой простор для интерпретации и богатство форм, до сих пор в кембрийских отложениях не удалось обнаружить остатки представителей кроновой группы обыкновенных губок, которые имели бы микросклеры, пригодные для надёжной систематики. Однако в кембрийских отложениях встречаются спикулы, похожие по форме на микросклеры. Так, семейство Ulospongiellidae из сланца Бёрджес включает проблематичных губок, в скелете которых присутствует множество искривлённых небольших одноосных спикул. Спикулы *Ulospongiella ancyla* образуют бесструктурный скелет, несвойственный Hazeliidae (Рис. 1В). Некоторые искривлённые спикулы *U. ancyla* Rigby et Collins, 2004 частично повторяют форму микросклер сигмоидного типа, типичных для обыкновенных губок (Rigby, Collins, 2004; Reid, 1968). Улоспонгиида *Hapalospongia flexuosa* Rigby et Collins, 2004 в большей степени сходна с *Hazelia* благодаря коническому скелету, состоящему из множества восходящих тяжей, образованных длинными одноосными спикулами и очень мелкими изогнутыми элементами (Рис. 1Б). Искривлённые, иногда С-образные сигмы, соразмерные макросклерам, были описаны у единственного экземпляра губки неизвестного систематического положения из раннекембрийского лагерштетта Сириус-Пассет в Гренландии (Botting et al., 2014). Отдельные сигмы также известны из более поздних палеозойских отложений (Kruse, 1990; Kozur et al., 1996; Peel, 2017).

2.2.3 Ископаемые «литистидные» губки

Ископаемых губок с ветвящимися спикулами – десмами, сочленяющимися в прочные хоаносомальные скелеты, обычно включают в большую сборную группу «Lithistida» Schmidt, 1870 (Finks et al., 2003). На ранних этапах изучения литистидных губок их рассматривали как монофилетический отряд (Zittel, 1878; Sollas, 1887). Позднее многие авторы стали трактовать «Lithistida» как полифилетическую группу из-за большого разнообразия в строении десм, микросклер и эктосомальных спикул (Dendy, 1905; Schrammen, 1903; Burton, 1929; de Laubenfels, 1936). Несмотря на это, М. де Лаубенфельс (de Laubenfels, 1955) в своём обзоре ископаемых губок объединял такие формы в отряд «Lithistida». В «Systema Porifera» на основании морфологических и молекулярных данных отряд «Lithistida» был признан полифилетичным, а прежние ископаемые и современные «литистиды» приведены в виде родовых списков (Pisera, Lévi, 2002). При этом принадлежность ископаемых «литистид» к классу Demospongiae не подвергается сомнению, поскольку в их скелетах присутствуют одноосные и четырёхосные спикулы, микросклеры и признаки водоносной системы лейконоидного типа (Рис. 3Б, Е). Молекулярные данные относят большую часть современных губок с литистидным скелетом к отряду Tetractinellida в подклассе Heteroscleromorpha (Morrow, Cárdenas, 2015; Schuster et al., 2015; Lavrov et al., 2023). Разнообразие современных видов сравнительно невелико: все они относятся к 41 роду из 13 семейств, включая пять родов с неопределённым статусом. При этом число ископаемых семейств достигает 34; эти семейства объединяют более 300 родов (Pisera, Lévi, 2002).

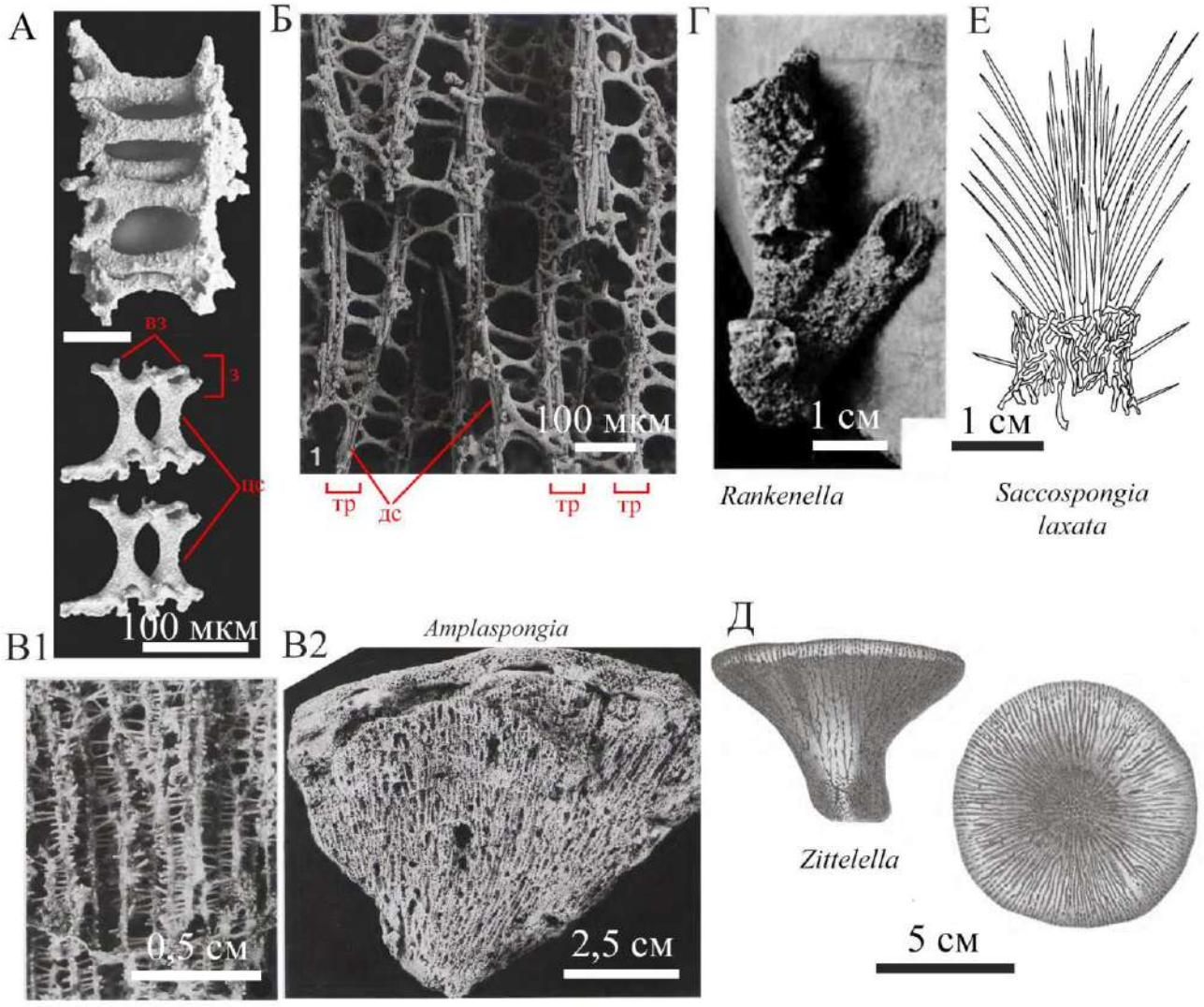


Рисунок 3. Строение и разнообразие антаспиделлид (семейство Anthaspidellidae) палеозоя и скелет *Saccospongia laxata* Finks, 1967. А – изолированные дендроклоны антаспиделлид, сочленённые между собой в лестничные структуры (Rhebergen, Hacht, 2000); Б – боковой вид скелета ордовикской *Malongullospongia* Rigby et Webby, 1988, дендроклоны объединены в трабы с дополнительными спикулами (по Rigby, Webby, 1988); В1 – боковой вид скелета *Amplaspongia* Rigby et Webby, 1988, дендроклоны сочленены в трабы без дополнительных спикул; В2 – боковой вид скелета *Amplaspongia* с вертикальными трабами, направленными вверх и наружу; Г – среднекембрийская *Rankenella mors* (Gatehouse, 1968) обладает ветвящимся коническим скелетом, подразделяющимся на 3–5 концентрических слоёв из вертикальных сочленённых трабов (по Kruse, 1983, 1996); Д – конический толстостенный скелет ордовикской *Zittelella* Ulrich et Everett in Miller, 1889; Е – скелет *Saccospongia laxata* Finks, 1967 состоит из несочленённых десм без зигом, верхушка увенчана пучком из крупных стилей (по Finks, 1967). Оглавление: цс – центральный стрежень, з – зигомы, вз – ветви зигомы, тр – трабы, дс – дополнительные спикулы.

Семейство Anthaspidellidae Miller, 1889, появившееся уже к концу раннекембрийской эпохи, представляло самых ранних губок с литистидным скелетом (Kruse, 1983, 1996; John et al., 2007) (Рис. 3А–Д). В ордовикском и пермском периодах В ордовикском-пермском периодах оно это семейство отличалось наибольшим разнообразием, и его история в наибольшей степени отразило эволюционную историю «литистид» (Finks, 1960; Finks et al., 2004). Антаспиделлиды достигли первого пика разнообразия в ордовике, а второго – в пермском периоде, незадолго до своего окончательного исчезновения (Lee et al., 2019). Хоаносомальный скелет антаспиделлид, жёсткий и упорядоченный, состоит из дендроклонов – десм гантелевидной формы с одноосной перекладиной, увенчанной с обоеих сторон ветвящимися кончиками – зигомами (Рис. 3А–В2). Вместе дендроклоны выстраиваются горизонтально друг за другом в почти правильные ряды, напоминающие «лестничные марши» (трабы) (Рис. 3Б, В1, В2). Десмы соединяются своими боковыми сторонами с помощью зигом, образуя колонны, обычно косо восходящие от основания конического или округлого скелета к дермальной поверхности (Finks et al., 2004).

Среди древнейших антаспиделлид наибольший интерес вызывает род *Rankenella* Kruse, 1983, виды которого встречаются в ранне- и среднекембрийских отложениях бассейнов Джорджина и Дейли на севере Австралии, а также в средне-позднекембрийской формации Мила на севере Ирана (Kruse, 1983, 1996; Kruse, Zhuravlev, 2008)(Рис. 3Г). Эта губки отличаются очень простой морфологией по меркам антаспиделлид: конический скелет с глубоким спонгоцелем (атриумом) состоит из нескольких уровней восходящих трабов, расположенных параллельно стенке спонгоцеля и не образующих ни радиальной, ни какой-либо иной выраженной внутренней системы каналов. Древнейшая антаспиделлида, *Rankenella zhangxianensis* Lee et al., 2016, была обнаружена в раннекембрийской формации Чжансян в пров. Шаньдун (Восточный Китай) (Lee et al., 2016). Эта губки отличается крупными размерами и постепенным отклонением трабов от параллельного расположения у стенки

гастральной полости (атриума) до почти перпендикулярного положения по отношению к дермальной поверхности. Позднекембрийская литистида *Wilbernicyathus donegani* Wilson, 1950 первоначально была ошибочно отнесена к археоциатам, и её систематическое положение долго оставалось неопределённым среди «литистид» (Finks et al., 2004). Новые экземпляры из позднекембрийской формации Уилбернс в штате Техас (США) позволили описать радиальную систему каналов и сочленённые дендроклоны вместе с дополнительными оксами (Jones et al., 2007). Сходным образом были пересмотрены морфология и систематика проблематичного рода *Gallatinospongia* Okulitch et Bell, 1955 из позднекембрийской формации Галлатин, штат Вайоминг (США): его десмы первоначально были приняты за оксы вследствие значительной перекристаллизации типового образца (Finks et al., 2004). Новые экземпляры были собраны из отложений позднекембрийской формации Бонанза-Кинг в нескольких районах юга Большого Бассейна (США). В результате *Gallatinospongia conica* Okulitch Bell, 1955 была описана как ширококоническая губка с тонкой стенкой, пронизанной строго продольными каналами и загибающейся наружу в верхней части скелета. Трабы у основания скелета располагаются параллельно стенке гастральной полости, выше они постепенно изгибаются вверх и наружу до почти перпендикулярного положения по отношению к дермальной поверхности (Shapiro, Rigby, 2004).

Из среднекембрийского сланца Бёрджес были описаны возможные антаспиделлиды совершенно иного типа сохранности (уплощённые): *Capsospongia* Rigby, 1986, первоначально отнесённая Ч. Уолкоттом к виду *Corralia undulata* Walcott, 1920, и *Fieldospongia* Rigby, 1986 (*Tuponia bellilineata* Walcott, 1920). Эти губки имеют узкоконический или цилиндрический скелет со сравнительно тонкой стенкой, сложенной трабами, сеть из которых формирует восходящую систему каналов. Тонкостенный сетчатый скелет *Fieldospongia* состоит из длинных вертикальных спикульных тяжей и многочисленных коротких горизонтальных спикульных пучков, расположенных наподобие

лестничных перекладин (Rigby, Collins, 2004). Лестничное устройство скелетной сети *Fieldospongia* рассматривалось как возможная промежуточная форма между губками, похожими на *Leptomitus*, и настоящими антаспиделлидами. Позже Р. М. Финкс и коллеги (Finks et al., 2003) обсуждали возможность происхождения хоаносомального скелета Anthaspidellidae из простого изодиктиального дермального скелета *Hazelia delicatula* Walcott, 1920, предполагая, что кончики оксов разветвились в древовидные зигомы, образовав десмы. Объёмная литистидная скелетная сеть образовалась за счёт увеличения числа слоёв дермального скелета. В качестве губок, наиболее близких к *H. delicatula,* были названы *Gallatinospongia* и раннеордовикская *Archaeoscyphia* Hinde, 1889, имеющие крупный центральный оскулюм (Finks et al., 2003).

Уже к концу среднекембрийской эпохи антаспиделлиды становятся активными рифостроителями, занимая мелководные шельфовые ниши, освободившиеся после исчезновения раннекембрийских археоциат (Lee et al., 2019). Несмотря на снижение численности во время ордовикского вымирания, эта группа оставалась одной из самых многочисленных вплоть до пермско-триасового вымирания, уничтожившего не только антаспиделлид, но и большинство других «литистидных» губок (Finks et al., 2003).

2.3 Современные Hexactinellida Schmidt, 1870

2.3.1 Строение мягких тканей стеклянных губок

Синцитиальная организация клеточных слоёв у стеклянных губок (гексактинеллид) является достаточно редким случаем для многоклеточных животных, тогда как клеточная организация в классическом понимании у гексактинеллид отсутствует. Синцитий представляет собой систему соединённых друг с другом трубчатых тяжей, содержащую тысячи неделящихся ядер (Ijima, 1901). В совокупности эту систему называют трабекулярным ретикулюмом по аналогии с эндоплазматическим ретикулюмом эукариотических клеток. Синцитиальная организация и приуроченность стеклянных губок к морским глубинам более 500 м создают значительные трудности для фиксации и

достоверного описания образцов синцития. Водоносная система была изучена с помощью внутренних слепков, полученных путём введения жидкого пластика; синцитий фиксировали дубящими веществами и высушивали (Mackie, Singla, 1983; Boury-Esnault, Vacelet, 1994; Leys, 1999). Таким образом, была описана лейконоидная организация водоносной системы у *Acanthascus (Rhabdocalyptus) dawsoni* (Lambe, 1893) и силлеибидная у *Oopsacas minuta* Topsent, 1927 (Reiswig, Mehl, 1991; Leys, 1999; Dohrmann et al., 2008; Dohrmann, 2019).

Трабекулярный ретикулюм берёт на себя большую часть функций мезохила и пинакодермы. Внешняя плоскостная часть синцития дифференцируется на атриальную и дермальную мембраны. Дермальная мембрана обычно испещрена множеством мелких пор (остий) диаметром 4–30 мкм и имеет очень малую толщину всего от 20 до 100 мкм (Mackie, Singla, 1983; Reiswig, Mehl, 1991). С тяжами трабекулярного ретикулюма дермальная мембрана соединена множеством мелких тяжей, образующих периферический трабекулярный ретикулюм (ПТР) (Reiswig, Mehl, 1991; Leys, 1999). От ПТР при лейконоидной организации водоносной системы отходит внутренний периферический ретикулюм (ВПР), образующий приводящие каналы, подводящие воду к жгутиковым камерам. Начальный диаметр каналов ВПР составляет немного более 1 мм и постепенно сужается до 0,5 мм у атриальной мембраны, сообщаясь с жгутиковыми камерами через множество прозопилей (пор) (Mackie, Singla, 1983; Leys, 1999; Bavestrello et al., 2003). При этом сами жгутиковые камеры могут быть достаточно крупными: 55–70 мкм в диаметре у *Aphrocallistes vastus* Schulze, 1886, *A. (R.) dawsoni* и до 100 мкм у *O. minuta*. Область расположения жгутиковых камер называется хоаносомой, а поддерживающий её скелет – хоаносомальным. От жгутиковых камер далее следует постепенно расширяющийся отводящий канал ВПР (Leys, 1999). При сиконоидной или силлеибидной организации водоносной системы приводящие и отводящие каналы, как правило, отсутствуют. Жгутиковые камеры напрямую связаны

тяжами с дермальной мембраной и на выходе открываются в атриальную полость (Reiswig, Mehl, 1991).

Жгутиковые камеры состоят из трабекулярного ретикулюма и обособленных клеток – разветвленных хоаноцитов. Трабекулярный ретикулюм жгутиковых камер подразделяется на первичный и вторичный. Первичный ретикулюм формирует стенку камеры и поддерживает хоаноциты. У многих стеклянных губок встречается вторичный ретикулюм, отходящий в полость камеры от первичного ретикулюма в виде тонкой ячеистой сети, расположенной на уровне середины воротничков. Хоаноциты стеклянных губок также уникальны для типа. Они подразделяются на две части: в полость камеры направлено воротничковое тело с жгутиком, а от него через цитоплазматические мостики или через пробочные контакты отходит ядрышковое тело, полностью погружённое в первичный трабекулярный ретикулюм (Mackie, Singla, 1983; Reiswig, Mehl, 1991).

2.3.2 Минеральный скелет стеклянных губок

На ранних этапах изучения стеклянных губок их ошибочно относили либо к кораллам, либо к «роговым» губкам. Немногочисленные первые описанные виды были объединены с обыкновенными губками в одну группу по наличию кремнёвого скелета, что приводило к их смешению с литистидными демоспонгиями (Gray, 1867). Позже О. Шмидт (Schmidt, 1870) выделил трёхосное (шестилучевое) строение спикул в качестве диагностического признака нового класса Hexactinellida, сохранившегося в систематике до настоящего времени (Reiswig, 2002).

Спонгин как структурный элемент скелета не выявлен у стеклянных губок (Leys et al., 2007). У *Euplectella marshalli* Ijima, 1895 внутри трабекулярного ретикулюма был обнаружен тонкий волокнистый слой субмикронной толщины (Reiswig, 1979). Позднее было высказано предположение, что эта коллагеновая «мезоламелла» обеспечивает внутреннюю опору для тяжей трабекулярного ретикулюма (Mackie, Singla, 1983; Reiswig, Mehl, 1991).

Осевой филамент спикул стеклянных губок имеет квадратное поперечное сечение; благодаря этому в месте перекрестья лучи располагаются строго ортогонально друг другу. Если не все, то подавляющее большинство спикул у гексактинеллид первоначально имеют шесть лучей и называются гексактинами; при ином строении в них сохраняются признаки существования осевого перекрестья шести лучей (Leys et al., 2007). Например, кажущиеся одноосными диактины гексактинеллид на самом деле являются гексактинами с четырьмя редуцированными лучами, от которых иногда остаются небольшие бугорки (Łukowiak et al., 2022). При рассмотрении бугорков диактин в проходящем свете внутри этих бугорков видны участки осевого филамента, отходящие от осевого перекрестья шести лучей (Reiswig, Kelly, 2018). Спикулы, у которых осевые филаменты простираются дистально до самой вершины каждого луча, называют «голактинами» (Kirkpatrick, 1910). Напротив, у «гетерактин» в некоторых дистальных лучах отсутствуют осевые филаменты (Leys et al., 2007).

Спикулы гексактинеллид, как и спикулы обыкновенных губок, подразделяются на макросклеры и микросклеры. У обычных макросклер диаметр лучей варьирует от 0,02 до 0,1 мм; длина лучей более изменчива и может достигать десятков миллиметров. Самые крупные макросклеры описаны у *Monorhaphis chuni*, их якорные диактины достигают 10 мм в диаметре и до 3 м в длину (Tabachnick, 2002a). Микросклеры гексактинеллид в среднем значительно крупнее, чем у демоспонгий, обычно варьируя от 20 до 100 мкм в длину при сравнительно небольшой толщине лучей, составляющей от 2–3 мкм до 10 мкм (Łukowiak et al., 2022). В немногочисленных и трудоёмких исследованиях было показано, что осевой филамент вместе с осевым перекрестием сохраняется и в микросклерах, что непосредственно свидетельствует об их общности происхождения (Mehl, 1992; Leys et al., 2007).

Учитывая хрупкость трабекулярного ретикулюма, кремнёвый скелет у стеклянных губок играет исключительно важную роль, настолько, что тяжи трабекулярного ретикулюма и хоаноцитные камеры непосредственно опираются

на скелетный каркас. Отсутствие спонгина, скрепляющего спикулы, компенсируется вторичным спаиванием спикул, описанным у многих семейств подкласса Hexasterophora (Wang et al., 2012). При этом на концах ранее сформированных гексактин может дополнительно осаждаться кремнезём, который сливает спикулы между собой в единый жёсткий каркас, называемый диктиональным (Aizenberg et al., 2005; Weaver et al., 2007). Губок, у которых спикулы располагаются свободно, называют лиссациновыми; к ним относятся все представители Amphidiscophora и некоторые семейства из Hexasterophora.

В скелетных слоях положение спикул обычно строго фиксировано относительно центральной оси тела, что позволило Ф. Э. Шульцу (Schulze, 1887a) ввести систему описания спикул по их расположению в скелете и ориентации относительно оси тела, а также дермальной и атриальной мембран. Скелет подразделяется на три части: спикулы, ассоциированные с покровными мембранами (дермальные и атриальные), спикулы внутреннего скелета (хоаносомальные или паренхимальные) и спикулы внешнего скелета (простальные и базальные). К дермальным спикулам обычно относят неслитые пентактины и стауроктины, погружённые в трабекулярный ретикулюм; хоаносомальный скелет может быть диктиональным и в основном состоит из диактин или более крупных гексактин; внешний скелет обычно выполняет опорную функцию, состоя из длинных якорных спикул или диактин. Губки из продвинутого семейства Rossellidae строят внешний скелет из пентактин, проксимальные (направленные внутрь тела) лучи которых частично прогружены в дермальную мембрану, а тангенциальные (по отношению к дермальной мембране) образуют квадратную сетку над поверхностью тела (Tabachnick, 2002b; Reiswig et al., 2021).

2.3.3 Механизм образования спикул у стеклянных губок

Химический состав и общее строение кремнёвых спикул у стеклянных и обыкновенных губок по большей части сходны (Sandford, 2003; Müller et al., 2006). Наиболее заметное и одно из наиболее ранних описанных

микроструктурных различий между спикулами обыкновенных и стеклянных губок заключается в форме осевого канала в поперечном сечении. Для всех спикул обыкновенных губок характерна треугольная или гексагональная форма аксиального канала, в то время как у стеклянных губок он принимает исключительно квадратную форму (Reiswig, 1971).

Последующие исследования, проводившиеся с начала XXI в., привели к открытию большего числа микроструктурных различий между спикулами обыкновенных и стеклянных губок. Дифракционный анализ аксиального филамента выявил различия в упаковке белков (Croce et al., 2003). При деминерализации диктиональных скелетов *Euplectella* глассин оказался основным компонентом водорастворимой фракции деминерализованных скелетных элементов (Shimizu et al., 2015). В сочетании с растворами кремниевой кислоты глассин значительно ускоряет поликонденсацию кремнезёма в диапазоне pH среды 6–8 при комнатной температуре. Анализ последовательности комплементарной ДНК и сравнение аминокислотного состава показали, что глассин не имеет значимого сходства с силикатеинами (Shimizu et al., 2015, 2018; Nishi et al., 2020).

Открытие глассина способствовало более детальному исследованию аксиального филамента спикул на примере стеклянных губок *Euplectella curvistellata* Ijima, 1901 и *Vazella pourtalesii* (Schmidt, 1870) из двух разных отрядов подкласса Hexasterophora Schulze, 1886. В итоге были описаны два новых структурных белка спикул: гексалин и персилин (Shimizu et al., 2024). При этом результаты предыдущих исследований, указывающих на присутствие силикатеина у *Monorhaphis chuni* из подкласса Amphidiscophora Schulze, 1886 и *Crateromorpha (Crateromorpha) meyeri* Gray, 1872 из одного семейства с *V. pourtalesii*, подвергаются сомнению (Müller et al., 2008a, b). Новые белки были локализованы методом иммунологического окрашивания с использованием флуоресцентно меченых антител. Гексалин используется внутриклеточно, образуя аксиальный филамент и задавая основную симметрию спикул.

Персилин, по-видимому, участвует в утолщении спикул, направляя внеклеточное отложение периферического слоя кремнезёма и выполняя функцию, аналогичную функции глассина. В итоге авторы поддерживают идею независимого возникновения кремнёвых скелетов у обыкновенных и стеклянных губок, аргументируя это различием в белковых комплексах, ответственных за формирование спикул (Shimizu et al., 2024; Rossi et al., 2026).

2.3.4 Систематика современных стеклянных губок

На данный момент известно около 600 видов стеклянных (гексактинеллид), что составляет 6,3 % общего разнообразия всех современных губок (van Soest et al., 2013; de Voogd et al., 2022). Стеклянные губки являются исключительно морскими и обычно обитают на глубине от 100 до 7000 метров (Marchiò et al., 2025). В подобных экосистемах они нередко становятся доминирующими и наиболее крупными организмами (Rice et al., 1990; Cattaneo-Vietti et al., 1999; Krautter et al., 2001). Однако приуроченность стеклянных губок к глубоководной среде обитания также значительно усложняет сбор полных экземпляров. Сбор образцов в некоторой степени усложняется и из-за хрупкости синцитиальных тканей (Leys, 1999; Dohrmann et al., 2023). Таким образом, реальное разнообразие стеклянных губок может быть сильно недооценено (Reiswig, 2002; Hooper, van Soest, 2002). Освоения новых глубоководных экосистем (например, Reiswig, Kelly, 2011, 2018; Tabachnick, Menshenina, 2013; Tabachnik et al., 2023) часто приводят к взрывному росту числа открытых видов.

Специфическая трёхосная морфология спикул позволила сравнительно легко выделить стеклянных губок как отдельную группу Hexactinellidae, которая позже стала классом Hexactinellida (Schmidt, 1870). Более детальное подразделение на младшие таксоны сталкивалось со сложностью сбора цельных экземпляров глубоководных гексактинеллид, зачастую обитающих в труднодоступных арктических регионах и извлекаемых тралением, которое легко повреждает мягкий синцитий и элементы внешнего скелета. Ранние работы в значительной степени были сфокусированы на общем строении скелетной

решётки из макросклер, что в некоторых случаях приводило к ошибочному включению некоторых «литистидных» губок в Hexactinellida (Kent, 1870). Например, В. Маршалл (Marshall, 1876) выделил группу Synauloidea, объединяющую всех стеклянных губок с диктиональными скелетами, ошибочно полагая, что в их скелетной решётке имеется непрерывная межспикульная система осевых каналов. Остальных стеклянных губок он отнёс к Asynauloidea. В действительности общая система «каналов» возникала только после смерти губок в результате внутреннего растворения кремнезёма, которое расширяло и соединяло настоящие осевые каналы внутри спикул. К. А. Циттель (Zittel, 1877) отошёл от ранее предложенных классификаций и предложил разделение на подотряды Dictyonina и Lyssakina, различая гексактинеллид по диктиональному и лиссациновому типу хоаносомального скелета. Именно в работе Циттеля закрепилось за О. Шмидтом (Schmidt, 1870) закрепилось авторство выделения класса Hexactinellida (Zittel, 1877). В более поздней систематике, предложенной Ф. Э. Шульце (Schulze, 1886), гексактинеллиды также подразделялись на группы по типу строения хоаносомального скелета (Lyssacina (Lyssakina) и Dictyonina), но эта система была дополнена трибами Amphidiscophora и Hexasterophora, различающимися по микросклерам. У всех амфидискофор встречаются только амфидиски, тогда как у всех гексастерофор встречаются только гексастры («розетки») (Schulze, 1886; Reiswig, 2002). Следует отметить, что термин «триба» в настоящее время используется редко и первоначально был близок по значению к категории семейства или подсемейства (Павлинов, 2013). Вероятно, выделенные в то время трибы губок в большей степени соответствовали современным надсемействам. Предложенный в той же работе класс Triaxonia остался младшим синонимом по отношению к Hexactinellida (Reiswig, 2004). Однако название Triaxonia было использовано Шульце в контексте собственной гипотезы о филогении губок, согласно которой два «ствола» кремнёвых губок – Triaxonia (Hexactinellida) и Tetraxonia (обыкновенные губки с четырёхосными спикулами) – возникли независимо от бесспикульных губок. В более поздних работах Шульце отказался от подразделения на Lyssacina и Dictyonina, поскольку

некоторые группы как с мягкими, так и жёсткими скелетными решётками имели сходные микросклеры (Schulze, 1899, 1904; Reiswig, 2004).

Немногим позже А. Шраммен (Schrammen, 1902, 1903) подразделил стеклянных губок на подкласс Amphidiscophora и подкласс Hexasterophora с отрядами Hexactinosa Schrammen, 1903 и Lychniscosa Schrammen, 1903**.** И. Идзима (Ijima, 1927) немного приблизил систематику Шраммена к форме, принятой позже в «Systema Porifera»: подкласс Amphidiscophora включает только отряд Amphidiscosida Schrammen, 1924, в то время как подкласс Hexasterophora был подразделён на отряды Hexactinosa, Lychniscosa и Lyssacinosa Ijima, 1927 (Колтун, 1967; Reiswig, 2004). В «Systema Porifera» подкласс Amphidiscophora не претерпел серьёзных изменений, тогда как для Hexasterophora было принято новое подразделение на четыре отряда: Hexactinosida Schrammen, 1912, Lychniscosida Schrammen, 1903, Lyssacinosida Zittel, 1877 и Aulocalycoida Tabachnick, Reiswig, 2000.

В отличие от систематики обыкновенных губок, систематика стеклянных губок претерпела меньше изменений под влиянием современных молекулярных исследований. Молекулярный анализ последовательностей 18S- и 28S-рДНК, а также митохондриальной 16S-рДНК однозначно подтвердил монофилию Hexactinellida, давно признанную на основании морфологических данных (Dohrmann et al., 2008, 2013).

Последующие молекулярные исследования поддержали монофилию и систематику младших таксонов в Amphidiscophora, с той разницей, что было предложено отнести Monorhaphididae к Hyalonematidae. Однако окончательное положение Monorhaphididae осталось нерешённым из-за неполной поддержки моделями положения *Monorhaphis chuni* внутри Amphidiscophora (Dohrmann et al., 2008, 2017). Для подкласса Hexasterophora молекулярные исследования также подтвердили монофилию, но обнаружили несколько иную систематику младших таксонов. Отряд Lyssacinosida оказался монофилетическим, как и его младшие семейства (Dohrmann et al., 2008, 2009). Остальные семейства было предложено

сгруппировать в отряд Sceptrulophora Mehl, 1992, предложенный ранее Д. Мель (1992) на основании наличия синапоморфного диктионального скелета и одноосных спикул с булавовидными кончиками – скипетров (Dohrmann et al., 2011; Reiswig, Dohrmann, 2014). Отряд Aulocalycoida оказался полифилетическим, и два его семейства были разнесены между двумя другими отрядами. Реликтовая группа Lychniscosida, включающая множество позднемезозойских стеклянных губок, была признана монофилетической (Dohrmann et al., 2017). Более точное филогенетическое положение Lychniscosida пока не удалось определить методом молекулярного анализа, поэтому морфологическая гипотеза о том, что этот отряд губок с диктиональным скелетом без скипетров ближе к Lyssacinosida, чем к Sceptrulophora, всё ещё нуждается в проверке (Mehl, 1992; Dohrmann et al., 2017).

Подкласс Amphidiscophora включает в себя всего один отряд, состоящий из трёх семейств: Hyalonematidae Gray, 1857, Monorhaphididae Ijima, 1927 и Pheronematidae Gray, 1870. Амфидиски встречаются повсеместно у представителей этого подкласса и отличаются очень большим разнообразием форм. Их можно охарактеризовать как видоизменённую однолучевую спикулу с двумя противоположными мутовчатыми кончиками. Амфидиски гомологичны стеклянным спикулам – в центре стержня на просвете видно первоначальное перекрестье осевых каналов; в некоторых случаях сохраняются бугорки на месте четырёх редуцированных лучей (Łukowiak et al., 2022).

Для амфидискофор не свойственно спаивание спикул между собой, и в среднем их хоаносомальные скелеты содержат больше пентактин и диактин. Многие амфидискофоры прикрепляются ко дну благодаря длинному базальному пучку из якорных одноосных спикул или диактин, направленных строго вниз от базальной части тела. Спикулы базальных пучков могут иметь модифицированные якореподобные кончики, позволяющие прочно прикрепляться ко дну (Tabachnick, Menshenina, 1999). В некоторых случаях якорные диактины являются самой длинной частью тела губки и принимают на

себя основную опорную функцию скелета. Monorhaphididae, будучи монотипическим таксоном, включает одну из самых необычных губок – *Monorhaphis chuni* (Tabachnick, 2002a). Pheronematidae и Hyalonematidae достаточно сходны по морфологическому строению. В хоаносомальных скелетах Hyalonematidae превалируют диактины, в то время как у Pheronematidae – пентактины. У представителей обоих семейств присутствуют базальные диактины, группирующиеся вместе с двузубчатыми якорными спикулами у Hyalonematidae и многозубчатыми у Pheronematidae (Tabachnick, Menshenina, 2002a, 2002b). У некоторых Pheronematidae встречается внешний скелет из скипетров, в некоторой степени похожих на скипетры губок из отряда Sceptrulophora (Tabachnick, Menshenina, 2002b).

Значительно более крупный подкласс Hexasterophora включает три отряда: Sceptrulophora, содержащий десять семейств, Lyssacinosida, включающий четыре семейства, и Lychniscosida, состоящий всего из двух семейств (de Voogd et al., 2022). Диагностические для подкласса микросклеры гексастры представляют собой стеклянные спикулы с разведёнными звёздчатыми кончиками, способными ветвиться, раздваиваться и изгибаться в самых разных направлениях (Łukowiak et al., 2022). Хорошо дифференцируемый отряд Lyssacinosida включает три семейства: Rossellidae, Euplectellidae Gray, 1867 и Leucopsacidae Ijima, 1903. Для них обычно характерны лиссациновые скелеты, вероятно, возникшие путём утраты вторичного сливания спикул между собой.

Выделение семейства Euplectellidae до сих пор связано с трудностью установления надёжных апоморфных признаков. Как правило, хоаносомальный скелет эуплектеллид опирается на базальный пучок из диактин; в самом хоаносомальном скелете превалируют стауроктины (гексактины, два противопоставленных луча которых редуцированы) и диактины. Вторичное сливание спикул ограничивается нарастанием кремнезёма на концах соприкасающихся спикул и обычно распространяется на базальные диактины и, реже, на хоаносомальные спикулы, например у известной «корзинки Венеры»

Euplectella aspergillum. Если гексактины или пентактины присутствуют, их дистальные лучи могут быть очень длинными, торчащими наружу из стенки тела (Tabachnick, 2002c).

Семейство Rossellidae отличается большим разнообразием форм и значительным превалированием диактин внутри хоаносомального скелета. Хорошим внешним отличительным признаком росселлид является развитый внешний скелет из гиподермальных пентактин и диактин. Пентактины зачастую сконцентрированы в базальной части тела, имеют один удлинённый луч и четыре крючковатых луча, такая форма придаёт им якоревидную форму. В некоторых случаях лучи пентактин могут быть прямыми и выступать по всей поверхности почти всего тела, образуя что-то вроде разряженной сетки, возвышающейся над дермальной мембраной, как, например, у *Vazella* Gray, 1870 (Tabachnick, 2002b).

Губки из семейства Leucopsacidae обычно имеют яйцевидную форму. Их хоаносомальный скелет состоит из гексактин, иногда с некоторым количеством диактин, а внешний скелет в большинстве случаев состоит из пентактин (Tabachnick, 2002d). Это семейство неоднократно оказывалось под угрозой расформирования и перераспределения между двумя сестринскими отрядами из-за выявляемой парафилии одного из трёх родов и неоднозначности морфологических признаков в строении хоаносомального скелета (Dohrmann et al., 2017; Kersken et al., 2018).

2.4 Ископаемые Hexactinellida

2.4.1 История изучения Hexactinellida

Начиная с работ К. А. Циттеля (Zittel, 1877, 1878), систематика ископаемых гексактинеллид развивалась в тесной связи с систематикой современных представителей. Уже тогда был признан главный ограничивающий фактор палеонтологической систематики губок – редкая встречаемость микросклер (Mehl, Mostler, 1993). В результате в первой половине XX в. авторы некоторых сводок по ископаемым гексактинеллидам отказывались от их подразделения на Hexasterophora и Amphidiscophora, следуя Ф. Э. Шульце (Schulze, 1886), в пользу

систематики К. А. Циттеля (Zittel, 1877). В последней гексактинеллиды подразделялись по типу скелета – на формы со свободными спикулами (Lyssakina) и с неслитыми спикулами, образующими диктиональный скелет (Dictyonina) (de Laubenfels, 1955). Например, систематика ископаемых гексактинеллид, собранных на территории бывшего СССР, строилась в традициях немецкой школы палеонтологии и сочетала подходы К. А. Циттеля и А. Шраммена (Schrammen, 1902, 1924) (Резвой и др., 1962; Бондаренко, Михайлова, 1996). Исследование юрских и меловых губок Германии позволило Шраммену (Schrammen, 1903) выделить группу Lychniscosa (Lychniscosida), объединившую ископаемых и некоторых современных гексактинеллид с диктиональным скелетом, построенным из лихнисков («фонарных» спикул) – гексактин, у которых основания лучей соединены косыми перекладинами. Впоследствии на основе предложений, высказанных Ф. Э. Шульце (Schulze, 1887a, 1887b), И. Идзимой (Ijima, 1903) и А. Шрамменом (Schrammen, 1903), для ископаемых стеклянных губок была принята система Идзимы (Ijima, 1927; Finks, 1983; Finks et al., 2004). На данный момент работы по систематике ископаемых гексактинеллид, как правило, не учитывают высокоранговую классификацию, разработанную на основе молекулярных данных (Dohrmann et al., 2008, 2013).

Большую часть XX в. преобладали систематические описания гексактинеллид из мезозойских, особенно меловых, отложений (de Laubenfels, 1955; Резвой и др., 1952; Finks et al., 2004). В свою очередь, это позволило ряду авторов существенно углубить представления о родстве таксонов ранга ниже отряда (Mehl, 1992) и предложить новые классификации отдельных отрядов – от семейств до видов. В предложенных схемах каждому рангу соответствовали признаки, охватывающие определённый уровень организации скелета (Первушов, 1997, 1998, 2000). Относительно молодой возраст таких находок позволял исследователям использовать морфологические признаки современных подклассов Hexasterophora и Amphidiscophora. Однако, несмотря на признанную консервативность гексактинеллид, в более древних отложениях реже

встречаются формы, которые легко диагностировать, например по диктиональному скелету или по микросклерам. Ископаемые амфидискофоры сохраняются очень редко, вероятно, из-за более рыхлой организации их скелета. Кроме того, древние амфидискофоры, как и их современные представители этой группы, могли преимущественно обитать на экстремальных глубинах (от 1000 м), осадочные отложения которых редко сохраняются в геологической летописи (Reid, 1968; Mehl, 1992, 1998). Это усложняет вопрос о времени происхождения кроновых представителей крупных таксонов (подклассов Hexasterophora и Amphidiscophora) (Mehl, 1992; Finks et al., 2003; Botting, Muir, 2018). Молекулярные исследования предполагают возникновение кроновых Hexactinellida в кембрии или ордовике, а появление первых гексактинеллид с диктиональными скелетами современного типа – в интервале от позднего ордовика до девона (Dohrmann et al., 2013, 2017; Rossi et al., 2026). В итоге, особенную ценность приобретают палеозойские изолированные микросклеры и специфические макросклеры, позволяющие оценить максимальный возраст кроновых Hexasterophora и Amphidiscophora.

Первые описанные ископаемые амфидиски известны из меловых отложений (Ortmann, 1912). Более детальное исследование ископаемых микросклер впервые выполнил А. Шраммен (Schrammen, 1924), разделив ископаемых Amphidiscophora на формы с неравноконечными амфидисками (гемидисками), отнесённые к группе Hemidiscaria, и формы с «настоящими», симметричными амфидисками, отнесённые к группе Amphidiscaria. Позднее П. Рид (Reid, 1958) переименовала Amphidiscaria в Amphidiscosa Schrammen, 1924 и Hemidiscaria в Hemidiscosa Schrammen, 1924. Спикулы, похожие на гемидиски, встречаются в палеозойской летописи (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976; Mostler, 1989; Carrera, Maletz, 2014). Дермальные пинулярные пентактины и настоящие симметричные амфидиски были описаны у *Uralonema* Librovich, 1929, реконструированной по многочисленным фрагментам из раннекаменноугольных отложений на р. Реж (восточный склон Урала). Широко известны и более поздние

амфидиски из фрагментов скелета *Itararella* Kling et Reif, 1969, обнаруженных в позднекаменноугольных глинистых конкрециях с р. Рио-Негро на северо-востоке Уругвая. Изолированные пинулярные пентактины, иногда приписываемые представителям Amphidiscophora, упоминались из ордовикских отложений (Zhang, Pratt, 2000; Carrera, Maletz, 2014). Наиболее древние пинулярные пентактины были описаны из верхнекембрийских отложений на западе шт. Квинсленд в Австралии (Bengtson, 1986). Пентактины, напоминающие пинулярные, известны и из раннекембрийской эмяксинской свиты с р. Малая Куонамка на северо-западе Сибирской платформы (Kouchinsky et al., 2015). В пермских отложениях на западе Техаса описаны гексактинеллиды с гексастрами (Finks, 1960). Древнейшие гексастры и симметричные амфидиски были найдены в позднесилурийских известняках недалеко от Вюрцбурга (Бавария, Германия) (Mostler, 1989). Изолированные спикулы, напоминающие гексастры, упоминаются в образцах мелкораковинной фауны из среднекембрийских отложений бассейна Джорджина (Австралия) (Mehl, 1998).

В тех случаях, когда в ископаемых скелетах отсутствуют прямые диагностические признаки, исследователи прибегают к комплексному анализу скелетной морфологии палеозойских гексактинеллид для выявления формы скелетной решётки и локализации разных типов макросклер в ней. Многие палеозойские гексактинеллиды имеют достаточно тонкую скелетную стенку, иногда без выраженной дифференциации функциональных зон, как у *Protospongia* Salter, 1864. В других случаях скелет состоит из нескольких слоёв сравнительно немногочисленных свободных спикул, которые перемешиваются между собой по мере сдавливания тела под действием вышележащего осадка, как, например, у *Saetaspongia* Mehl et Reitner, 1993 in Steiner et al., 1993.

В результате авторы нередко подразделяют скелет на слои, различающиеся по составу макросклер и предполагаемому положению относительно поверхности тела, обычно выделяя «внешний» (дермальный) слой, располагающийся более дистально, и внутренний (гастральный) слой.

Например, у некоторых представителей раннепалеозойского семейства Hintzespongiidae Finks, 1983 выделяют внешний скелет из стауактин, образующих решётчатыйю паттерн, и бесструктурный внутренний скелет, который может включать разные типы гексактин (Finks et al., 2004). Выделение хоаносомального скелета часто оказывается наиболее сложной задачей, прежде всего из-за наложения скелетных слоёв.

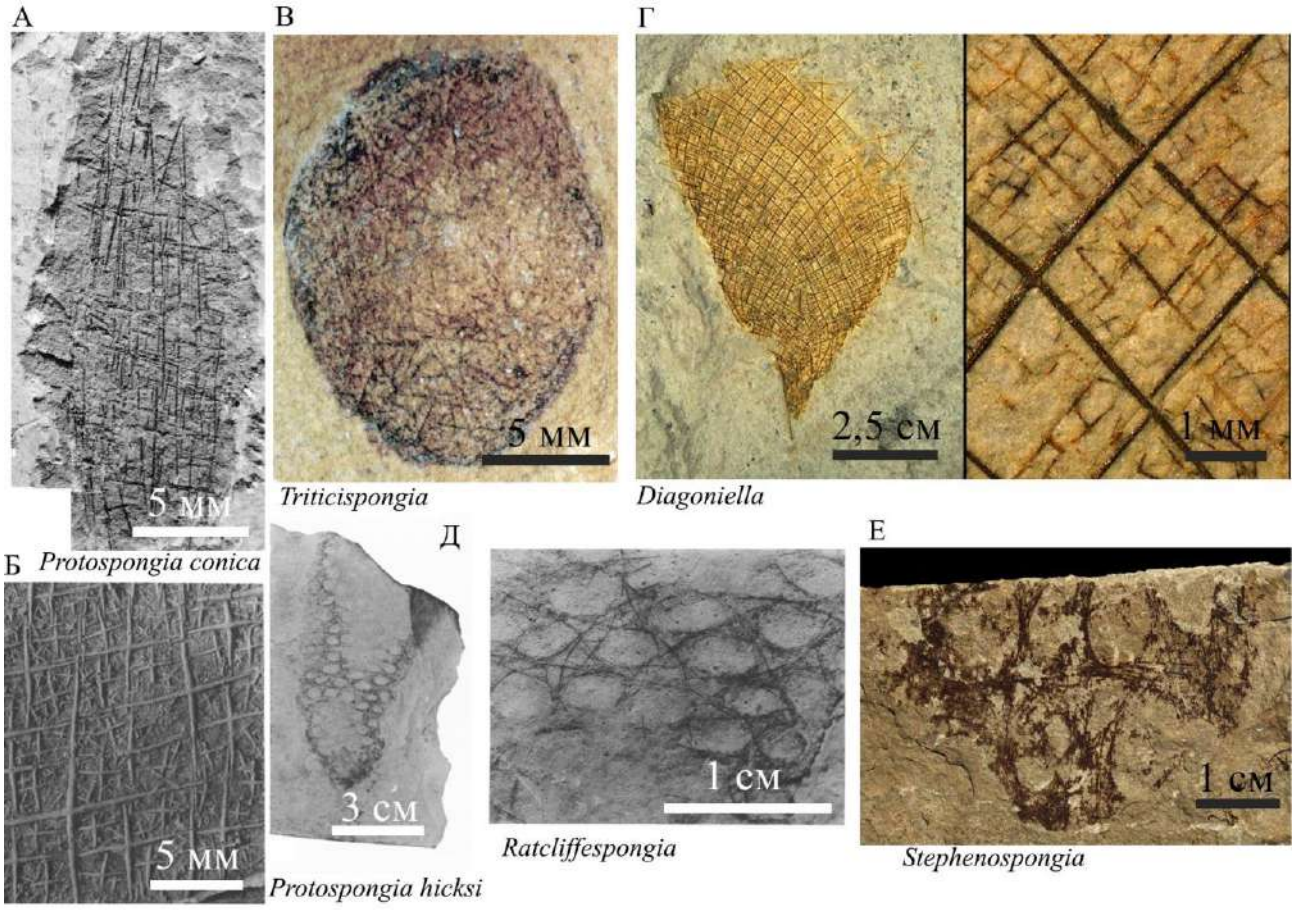


Рисунок 4. Разнообразие кембрийских ретикулоз (отряд Reticulosa). А – раннекембрийская *Protospongia conica* Rigby et Harris, 1979 с тонкостенным скелетом из стауактин (фото из Xiao et al., 2005); Б – увеличенный участок скелета среднекембрийской *Protospongia hicksi* Hinde, 1887, стауактины подразделяют решётчатый скелет на пять порядков квадрулей (фото из Rigby, 1966); В – скелет раннекембрийской *Triticispongia diagonata* Mehl et Reitner in Steiner et al., 1993 состоит из гексактин и стауактин, образующих слабо упорядоченный решётчатый скелет (фото из Hou et al., 2017); Г – решётчатый диагональный скелет среднекембрийской *Diagoniella cyathiformis* подразделяется на четыре порядка квадрулей (ROM 59946, https://burgess-shale.rom.on.ca/); Д – скелет среднекембрийской *Ratcliffespongia* в основном состоит из неупорядоченных стауактин,

окружающих крупные поры (фото из Rigby, 1969); E – скелет среднекембрийской *Stephenospongia magnipora* Rigby, 1986 состоит из неупорядоченных стауактин и диактин, окружающих крупные овальные поры (ROM 43127, https://burgess-shale.rom.on.ca/).

У толстостенных палеозойских губок скелетная стенка тела обычно подразделяется на дифференцированные зоны. Они образованы множеством спикул, собранных в мощные многорядные слои, которые нередко сохраняют первоначальный объём и положение специализированных макросклер *in situ*. Например, у представителей палеозойского семейства Pelicaspongiidae Rigby, 1970 различают дермальный и/или гастральный слои, сложенные крупными гексактинами, ориентированными строго перпендикулярно поверхности своими проксимальными и дистальными лучами.

Для наиболее сложноустроенных и массивных губок из пермских отложений Западного Техаса Р. М. Финкс (Finks, 1960) выделил два надсемейства – Euplectelloidea Finks, 1960 и Brachiospongioidea Beecher, 1889. Финкс рассматривал Brachiospongioidea в качестве возможной предковой группы по отношению к Euplectelloidea и как наиболее древнее надсемейство в составе Lyssacinosa (Lyssacinosida) (Finks et al., 2003). Надсемейство Euplectelloidea Finks, 1960 было определено как Hexasterophora с непрерывной некубической решёткой из слитых гексактин, включающее пермское семейство Pileolitidae Finks, 1960 с нерегулярными скелетом из диактин и редких дермальных гексактин. К Brachiospongioidea он относил губки с дифференцированным вазообразным скелетом, иногда несущим лопастные выросты, крупными округлыми оскулюмами и гиподермальными гексактинами. Гиподермальные спикулы представлены крупными свободными гексактинами и/или пентактинами, складывающимися в решётчатую сеть; при этом пентактины нередко имеют разросшийся дистальный луч (Owen, 1858; Finks, 1960; Botting, 2005). Квадратная сеть дермального скелета могла свидетельствовать о близком родстве с кембрийскими Protospongiidae Hinde, 1887. При первоначальном описании Дж. К. Ригби отнёс Pelicaspongiidae к Brachiospongioidea на основании присутствия дифференциации гексактин на гастральные и более крупные дермальные.

Регулярно расположенные крупные диактины, найденные во вмещающей породе вокруг типового экземпляра *Brachiospongia digitata* Beecher, 1889, первоначально интерпретировались как внешние спикулы, принадлежащие этой губке. Однако в более поздних описаниях наличие внешних спикул было отвергнуто (Finks et al., 2004). Позднее Д. Мель отметила, что Brachiospongioidea невозможно прямо соотнести с современными отрядами. Надсемейство объединяет морфологически разнородные роды, иногда поверхностно сходные за счёт дермальных спикул с расширенными лучами и при этом мозаично совмещающие признаки, свойственные обоим подклассам (Mehl, 1992). Д. Мель отнесла семейство Brachiospongiidae к Amphidiscophora, основываясь на форме скелета, лиссациновом устройстве водоносной системы и большой толщине стенки (Mehl, 1996). Надсемейство Euplectelloidea позже было расформировано, а семейство Pileolitidae было отнесено к проблемным ископаемым Sceptrulophora 1960 (ранее Hexactinosa) через надсемейство Pileolitoidea Finks, 1960 (Finks et al., 2004). Повторное исследование типового для семейства вида *Pileolites baccatus* Finks, 1960, проведённое Д. Мель, выявило больше сходств с литистидными обыкновенными губками, чем с гексактинеллидами (Mehl, 1996).

Для палеозойской летописи особенно необычными выглядят губки, похожие на гексастерофор из продвинутого современного семейства Rossellidae (Dohrmann et al., 2013). *Polylophidium discus* Finks, 1960 из пермских отложений Техаса имеет шаровидный скелет, сформированный слоями мелких гексактин и «прошитый» множеством диактин, некоторые из которых могут быть крупными. Наружный скелетный слой этой губки сложен пентактинами и стауректинами и по своему строению напоминает внешний скелет из гиподермальных пентактин, характерный для Rossellidae. Для подобных форм Д. Мель-Януссен (Mehl-Janussen, 1999) предложила неформальную группу «Rossellimorpha», объединяющую округло-чашевидные губки с бесструктурным хоаносомальным скелетом из гексактин и/или диактин и гиподермальными пентактинами (Mehl, 1996; Li et al., 2015, 2019; Reitner et al., 2022). Помимо *P. discus* (которого автор

отнесла к Teganiidae de Laubenfels, 1955), в этой группе также рассматривают проблематичные «Lyssacina sp.» типов 1 и 2, обнаруженные P. M. Финксом в том же пермском местонахождении (Finks, 1960).

Позднее предполагаемые стволовые представители Rossellidae были описаны на основании находок в верхнеордовикском местонахождении Лланфор (Уэльс) (Botting, 2004). Однако такая трактовка противоречит молекулярным данным, датирующим появление Rossellidae раннепермской эпохой (Dohrmann et al., 2013). На тот момент единственным общепризнанным ископаемым представителем Rossellidae являлась *Rossella bromleyi* Brückner et Janussen, 2005 из позднемеловых известняков вблизи Арнагера (Дания). Возраст этой губки использовался для калибровки молекулярных часов (Dohrmann et al., 2013; Świerczewska-Gładysz, Jurkowska, 2013).

Последующие находки из позднеордовикского лагерштетта Аньцзи, расположенного в провинции Чжэцзян (Южный Китай), а также из раннесилурийского местонахождения Пентланд-Хиллс (Шотландия) ещё сильнее противоречат таким оценкам. У губок из этих местонахождений выявлен хорошо развитый внешний скелет из гиподермальных пентактин, покрывающих всю внешнюю поверхность, как у типичных росселлиид (Botting et al., 2018, 2019, 2020). В частности, у китайских *Shouzhispongia coronata* Botting et al., 2020 и *Matteolaspongia hemiglobosa* Botting et al., 2018 хоаносомальный скелет содержит значительное число диактин, что рассматривается как диагностический признак Rossellidae. Кроме того, у *Eoghanospongia carlinslowpensis* Botting et al., 2019 из Пентланд-Хиллс имеется ножка из длинных диактин, которую сопоставляют с таковой у современного рода *Caulophacus* Schulze, 1886. В итоге гиподермальные пентактины рассматриваются как ключевой признак для отнесения таких форм к стволовой или, вероятно, к кроновой группе Rossellidae, а не к «Rossellimorpha» (Botting et al., 2018, 2020).

Совсем недавно при участии ведущих систематиков современных стеклянных губок была опубликована работа, в которой описаны сразу несколько

кроновых Rossellidae из позднеордовикского лагерштетта Аньцзи. Так, у *Crateromorpha*? (*Neopsacas*?) *macrospicula* Botting et al., 2025, помимо хоаносомального скелета из диактин и гиподермальных пентактин, отмечены витиеватые сравнительно крупные спикулы, напоминающие видоизменённые гексастры. Ещё одна губка из ордовикского лагерштетта Аньцзи, *Anjiplectella davidipharus* Botting et al., 2022, демонстрирует сходство в строении скелета с современными Euplectellidae, особенно с *Euplectella aspergillum*.

Появление столь древних представителей Rossellidae и вероятных Euplectellidae заметно расходится с оценками по молекулярным часам (Dohrmann et al., 2013). По мнению авторов, это может свидетельствовать либо о более древнем, возможно, эдиакарском, происхождении Hexactinellida, либо о высоких темпах ранней эволюции гексактинеллид в кембрии с последующим замедлением. Косвенно в пользу этих сценариев говорят возраст древнейших гексактин (Chang et al., 2019), большая длина ветвей в молекулярных реконструкциях (Dohrmann et al., 2008; Simion et al., 2017), а также наличие кембрийских гексактинеллид с простым общим планом строения при заметном разнообразии макросклер (Botting, Muir, 2018; Del Mouro et al., 2024). В качестве возможных причин замедления темпов эволюции обсуждаются экстремальное долголетие, например у *Monorhaphis chuni*, и глубоководная специализация гексактинеллид, которые могут увеличивать время между поколениями и снижать уровень конкуренции, а также сопровождаться низкими темпами роста и обмена веществ (Jochum et al., 2012; Dayton et al., 2013; Leys, Lauzon, 1998; McMurray et al., 2008).

2.4.2 Отряд Reticulosa

Из палеозойских отложений известно большое количество проблематичных ископаемых губок со свободными гексактинами, образующими тонкостенные скелетные решётки, несвойственные для представителей Hexasterophora и Amphidiscophora. Для таких форм П. Рид (Reid, 1958) создала отряд Reticulosa Reid, 1958, объединяющий всех губок с дермальным скелетом, состоящим из

параллельных друг другу гексактин, стауpактин и пентактин. В эту группу П. Рид включила надсемейства Protospongioidea Hinde, 1887 и Dictyospongiidae Hall et Clarke, 1899. Согласно П. Рид (Reid, 1958), отряд Reticulosa представляет собой необычную группу Hexasterophora, эволюция которых отсчитывается с раннего кембрия и завершается полным вымиранием в конце пермского периода. Д. Мель также рассматривала эту группу как родственную Hexasterophora, принимая во внимание, что для Amphidiscophora несвойственны тонкостенное строение скелета и сетчатое расположение в нём спикул, а для каменноугольной диктиспонгииды *Griphodictya epiphanes* Hall et Clarke, 1899 указываются гексастеры (Mehl, 1992, 1996). Р. М. Финкс рассматривал надсемейства Protospongioidea и Brachiospongioidea как дерневшие группы со свободными спикулами, предшествующие кроновым Amphidiscophora (в составе Lyssacinosa). Позднее Р. М. Финкс (Finks, 1983) формально отнёс весь отряд Reticulosa к подклассу Amphidiscophora, отмечая у некоторых представителей отряда присутствие гиподермальных пентактин и параклавул, предположительно гомологичных амфидискам (Finks et al., 2003). Кроме того, к концу XX в. в отряд были включены надсемейства Dierespongioidea Rigby et Gutschick, 1976 и Hintzespongioidea Finks, 1983 (Finks et al., 2004).

Семейство Protospongiidae Hinde, 1887 в наибольшей степени характеризует отряд Reticulosa, объединяющий в основном кембрийских и ордовикских губок (Finks et al., 2003; Carrera, Botting, 2008). У протоспонгиид скелет обычно имеет коническую или цилиндрическую форму, очень тонкую стенку и сравнительно крупный атриум (спонгоцель), переходящий в единственный широкий оскулюм. Обычно скелетная стенка сложена из одного слоя неслитых стауpактин, лежащих параллельно друг другу в плоскости стенки и часто подразделяющихся на несколько размерных групп. Наиболее примечательное строение скелетной решётки протоспонгиид описано у типового вида *Protospongia fenestrata* Salter, 1864, известного по единственному фрагменту скелета. У него самые крупные стауpактины выстроены в вертикальные и горизонтальные ряды, располагаясь «кончик к кончику» и тем самым формируя решётчатую сеть из квадруль

(квадратных ячеек), стороны которых задаются длиной одного луча. Внутри квадрули большего порядка может располагаться стауактина вдвое меньшего размера, делящая квадрулю на четыре меньшие квадрули, внутри которых аналогичным образом могут располагаться стауактины меньшего размера**.** Гексактины или стауактины одной размерной группы всегда располагаются в одном линейном ряду в плоскости, образуя решётчатый паттерн. Эту закономерность П. Рид (1958) рассматривала как основополагающую, выводя гомологию между дермальным скелетом Protospongiidae и решётчатым скелетом Dictyospongioidea Hall et Clarke, 1899, состоящей из диактин. В свою очередь, Protospongiidae рассматривалась многими авторами как древнейшая группа благодаря необычайно простому строению скелета, сходному по скелетному паттерну с рядом более молодых групп и находкам стауактин в древнейших слоях кембрия (Salter, 1864; Reid, 1958; Finks, 1983; Mostler, 1986). Остатки последнего представителя протоспонгиид происходят из раннеюрских отложений (Walther, 1904). В качестве довода в пользу примитивности протоспонгиид некоторые авторы указываю наличие однослойного скелета из стауактин у молодых особей *Farrea occa* Bowerbank, 1862, относящихся к отряду Sceptrulophora (ранее Hexactinosa) (Finks, 1983).

В конце XX в. началась волна открытий раннепалеозойских лагерштеттов в Китае, в ходе которой было описано множество скелетов губок, содержащих помимо стауактин значительное количество гексактин и пентактин (Rigby, Hou, 1995; Steiner et al., 1993; Chen et al., 1996; Hou et al., 1999). На фоне этого возрастающего разнообразия тонкая скелетная решётка *Protospongia* Salter, 1864 предстаёт морфологически весьма специфичной по отношению к большинству древнейших кембрийских ретикулоз (Mehl, 1991; Carrera, Botting, 2008). В XXI в. стало выявляться всё больше ретикулоз с полностью бесструктурным скелетом из стауактин и/или гексактин (Chen et al., 2015; Luo, Reitner, 2019; Yun et al., 2022; Ren et al., 2025), а также форм с бесструктурным внутренним (гастральным) скелетным слоем из гексактин (Mehl, 1996; Botting, Muir, 2018). Параллельно росло число работ, посвящённых кембрийской мелкораковинной

фауне, среди которой всё чаще встречаются гексактины, нетипичные как для Protospongiidae, так и для всего отряда Reticulosa (Kouchinsky et al., 2011, 2015; Elicki, 2011; Chang et al., 2017; Zhang et al., 2023). На данный момент древнейшими известными спикулами считаются именно гексактины (Chen et al., 2023). Существует проблема различения фрагментов *Protospongia* и сестринского рода *Diagoniella* Rauff, 1894, который отличается только диагональным расположением решётчатой скелетной сети (Botting, Muir, 2018). Растущее число новых видов *Protospongia* приводит к расхождению первоначального диагноза семейства и размыванию между *Protospongia* и *Diagoniella*. В итоге многие авторы сошлись во мнении, что скелетная решётка *Protospongia* возникла в результате вторичного упрощения и не демонстрирует морфотип древнейших гексактинеллид (Mehl, 1991, 1996; Carrera, Botting, 2008; Botting, Muir, 2018).

Семейство Dictyospongiidae Hall et Clarke, 1899 из отряда Reticulosa представляет особый интерес, поскольку скелеты этих губок по большей части состоят из длинных и толстых пучков диактин, ориентированных вертикально и горизонтально, образуя правильный решётчатый скелет. Необычным является то, что внутри или снаружи от этого решётчатого скелета может располагаться слой слабо упорядоченных свободных гексактин или стауроктин. Среди диктиспонгиид известны разновозрастные переходные формы, сближающие их с протоспонгиидами, например пермская *Microstaura* Finks, 1960 или ордовикские *Tiddalickia* Rigby et Webby, 1988 и *Cyathophycus* Walcott, 1879 (Mehl, 1996). В целом считается, что диктиоспонгиидная организация скелета ведёт своё начало от «квадратного» (решётчатого) скелета базальных протоспонгиид. И Р. М. Финкс (Finks, 1960), и Д. Мель (Mehl, 1996) по большей части рассматривали Dictyospongiidae Hall, 1884 как обособленное вымершее семейство, которое лишь с некоторой долей вероятности могло быть предковым для некоторых настоящих гексастерофор с диктиональным скелетом. При этом Д. Мель (Mehl, 1996) отметила, что решетчатый скелет диктиспонгиид у разных видов может быть как хоаносомальныйм, так и

дермальныйм, что может говорить о неоднократном возникновении этого плана строения среди разных, более древних ретикулоз. Начиная с первых описаний диктиспонгиид, некоторые авторы отмечали отметали присутствие диактин с модифицированными кончиками, таких, как параклавулы (скипетров с зонтичным концом), которые могли быть частью внешнего или базального скелета (Finks, 1983; Finks et al., 2003). Кроме того, для некоторых видов упоминаются развитые гиподермальные пентактины, которые, как и параклавулы, могут сближать диктиспонгиид с кроновыми в Amphidiscophora (Hall, Clarke, 1889; Reid, 2003).

Губки из древнего надсемейства Hintzespongioidea, родственного Protospongioidea, мозаично совмещают внутренний неорганизованный скелет из стеклянных спикул и внешний скелет из стауроктин, как у Protospongiidae (Finks, 1983; Rigby, 1986). При этом вся скелетная решётка или только её внутренний слой у Hintzespongioidea выстраивается вокруг множества крупных пор (теменных промежутков), испещряющих стенку тела (Finks et al., 2004). Функциональная роль этих отверстий остаётся неясной, что во многом связано с малоинформативным тонкостенным строением скелетной стенки (Rigby, Gutschick, 1976). Они часто описываются как выводные оскулюмы или широкие водоносные каналы (Finks et al., 2003).

У раннекембрийской *Polygoniella turrelli* Del Mouro et al., 2024 из формации Марджум в штате Юта (США) скелетная стенка имеет сравнительно большую толщину чем у представителей Reticulosa, и сочетает разнообразные типы гексактин, а также развитый внешний и внутренний скелет со следами приводящих каналов. Сравнение со скелетами Hintzespongioidea позволяет предположить, что скелет *P. turrelli* может представлять собой более продвинутый, по меркам кембрия, тип строения, а сама губка может являться базальной формой для ордовикских кроновых гексактинеллид (Botting et al., 2023, 2025). Результаты изучения новых кембрийских стволовых и ордовикских, вероятно, кроновых гексактинеллид предполагает, что

Dictyospongiidae и Protospongiidae являются базальными группами современных подклассов, а отряд Reticulosa в целом является полифилитическим.

Таким образом, в настоящее время наиболее актуален поиск стволовых гексактинеллид, чей скелет может не иметь диагностических микросклер, но обладать полным набором макросклер, образующих многослойную дифференцированную скелетную стенку (Botting et al., 2018). Особое значение имеют спикулы, образующие внешний скелет или ножку, поскольку они могут приобретать облик, специфичный для того или иного подкласса гексактинеллид (Botting et al., 2019, 2025).

3 МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Материалы исследования

3.1.1 Коллекции ископаемых губок из кембрийских отложений Сибирской платформы

3.1.1.1 Геологический возраст и географическая привязка коллекций Сибирской платформы

Сибирская платформа представляет собой древнюю платформу, занимающую центральную часть Северной Азии (Рис. 5). В кембрийском периоде данная платформа являлась обособленным континентом, расположенным в тропических широтах и практически полностью покрытым тёплым эпиконтинентальным морем (Torsvik, Cocks, 2019; Wotte et al., 2019).

Кембрийские отложения Сибирской платформы формировались в нескольких фациальных (палеогеографических) областях в различных условиях осадконакопления. На юго-западе платформы (в современных координатах) раскинулась Туруханско-Иркутско-Олёкминская фациальная область, представленная морскими отложениями преимущественно доломитового и эвапоритового состава с редкими остатками фауны, что предполагает относительную изолированность и повышенную солёность данного бассейна (Петраков, 1964; Мельников, 1982; Писарчик и др., 1975). В то же время

восточная (Юдомо-Оленёкская) и северо-западная (Игаро-Норильская) фациальные области характеризуются нормально-морскими карбонатными и глинисто-карбонатными отложениями. В Юдомо-Оленёкской области во второй половине раннего кембрия и в среднем кембрии накапливались относительно глубоководные осадочные комплексы, выделяемые в куонамскую битуминозную карбонатно-сланцевую формацию (Бахтуров и др., 1988) (Рис. 5).

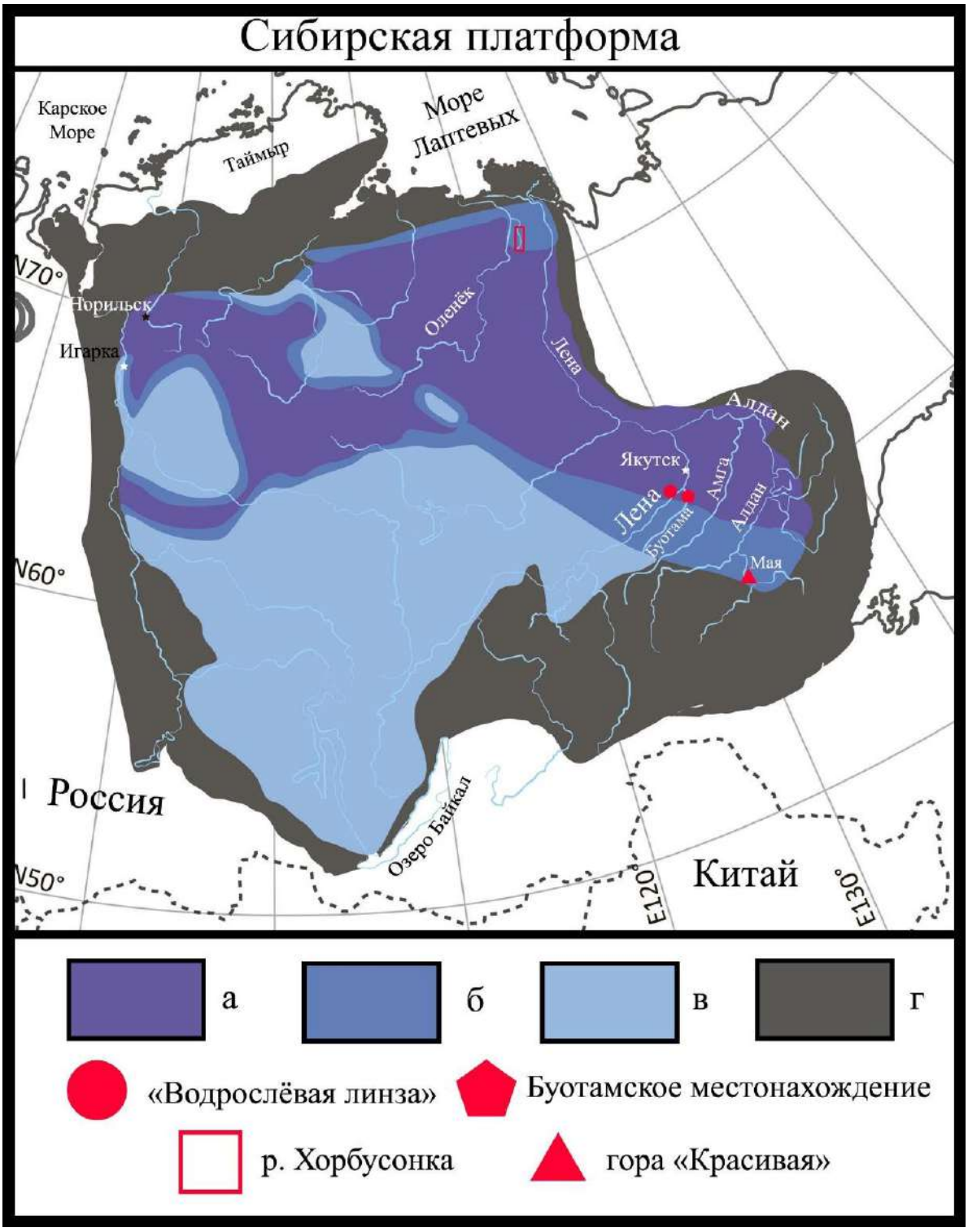


Рисунок 5. Палеофациальная карта Сибирской платформы, составленная Ф. Боуэром, с изменениями по Сухову и др., 2021; лагерштетт «Водорослевая линза» расположен в районе устья руч. Улахан-Туойдах, отмечен красным кругом; разрез на р. Буотама обозначен красным пятиугольником; образцы на р. Хорбусуонка (устье р. Матайя) были собраны в площади, отмеченной красным прямоугольником; местоположение горы Красивая на р. Мая отмечено красным треугольником. Фациальные бассейны: а – Хантайско-Олёкминский и Юдомо-Олёкминский; б – Анабаро-Синский, Анабаро-Ленский и Игарский; в – Туруханско-Иркутско-Олёкминский и Котуйский; г – граница Сибирской платформы.

Между Туруханско-Иркутско-Олёкминской фациальной областью и Юдомо-Оленёкской располагается узкая переходная Анабаро-Синская фациальная область, где преимущественно формировались рифы и обломочные карбонаты (Савицкий, Асташкин, 1979). Анабаро-Синский фациальный регион протягивается в субмеридиональном направлении от северных склонов Алданской антеклизы (юго-восток) до Анабарского поднятия (северо-запад) на расстояние более 2000 км (Савицкий, Асташкин, 1979; Асташкин и др. 1984) (Рис. 5).

Основным материалом для данной работы являются коллекции губок из кембрийских отложений Сибирской платформы. Эти коллекции происходят из Юдомо-Оленёкской фациальной области, характеризующейся целым рядом седиментологических и тафономических особенностей, предопределивших высокую сохранность ископаемых губок. В частности, были исследованы коллекции из раннекембрийской синской свиты, обнажающейся на р. Буотама и в местонахождении «Водорослевая линза» р. Лена (Рис. 5). Среднекембрийская *Protospongia* sp. была исследована по материалу из среднекембрийских отложений чайской свиты на р. Мая у подножия г. Красивая.

Синская свита принадлежит к куонамской битуминозной карбонатно-сланцевой формации и локализуется в пределах Юдомо-Оленёкского фациального региона, частично заходя в переходную Синско-Ботомскую зону, где её отложения сформировались на пике трансгрессивного цикла (Бахтуров и др., 1988; Zhuravlev, 1998). Данная формация отличается определённой

литологической однородностью и повышенным содержанием органического вещества (Евтушенко и др., 1969; Конторович, Савицкий, 1970; Евтушенко, 1970). К этой формации относится ряд кембрийских свит, например шумнинская свита на северо-западе Сибирской платформы, собственно куонамская свита севера и востока Сибирской платформы, ранне-среднекембрийская иниканская свита Юдомо-Майского прогиба (Конторович, Савицкий, 1970; Гогин и др., 1978). На северо-востоке Оленёкского поднятия, в бассейне р. Хорбусуонка (устье р. Матайя), происходит выклинивание куонамской формации, от которой остаётся небольшой по мощностью (5,5 м) хорбусуонский язык куонамской свиты. На юге куонамской формации синская свита тоже образует язык, сформировавшийся в условиях максимальной кембрийской трансгрессии (Бахтуров и др., 1988).

На юго-востоке Сибирской платформы синская свита обладает значительной мощностью в бассейне среднего течения р. Лена, заходя на северный склон Алданского щита. Синская свита согласно залегает на переходной свите, верхняя часть которой включает тонкослоистые серые и зеленые тонкоплитчатые глинистые известняки. Непосредственно граница синской и переходной свит характеризуется тонкоплитчатыми тёмными известняками, указывающими на постепенное углубление морского бассейна в пределах Сибирской платформы (Асташкин и др., 1990; Розанов и др., 1992).

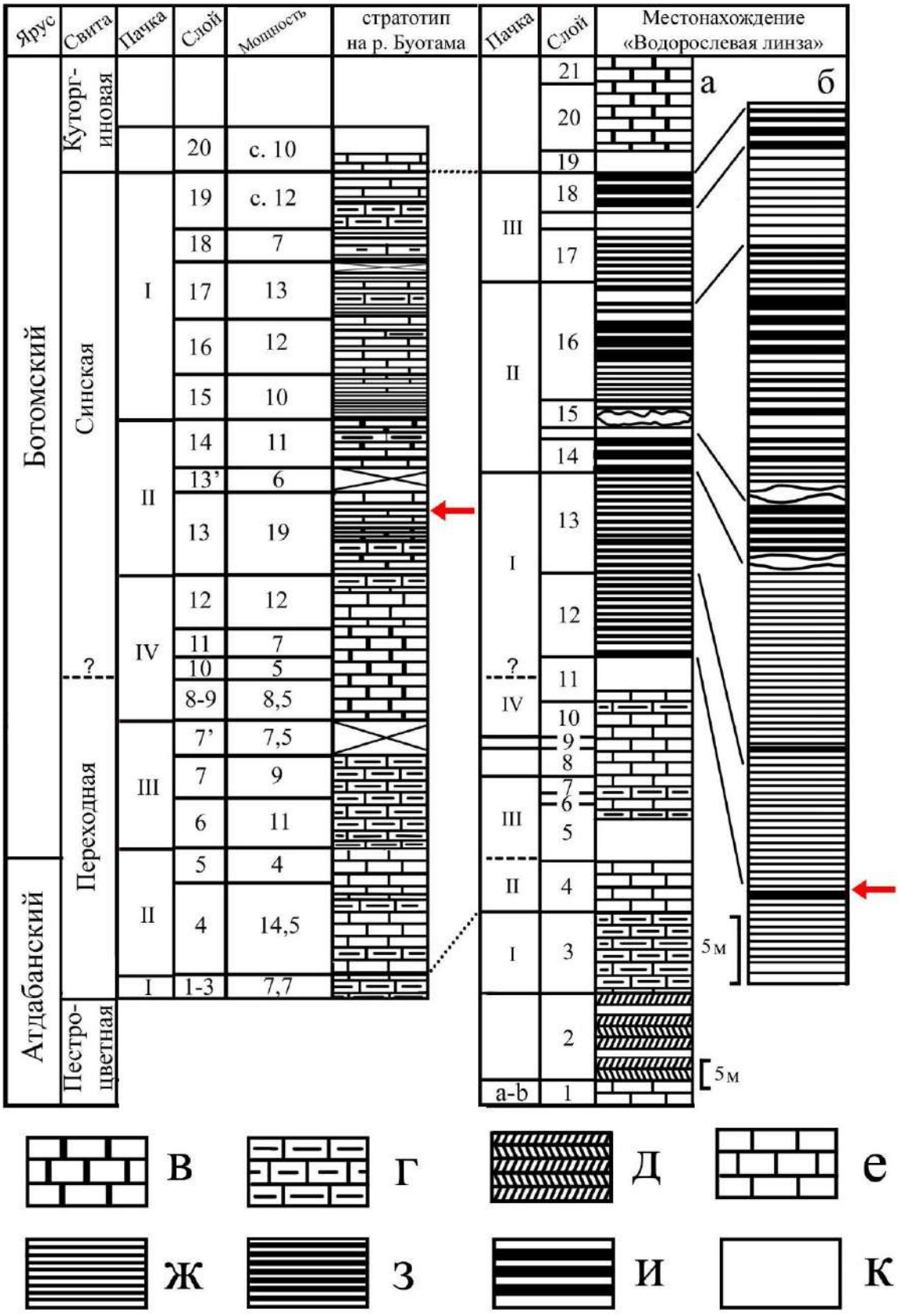


Рисунок 6. Литостратиграфические колонки нижекембрийского разреза на правом берегу р. Буотама (модифицировано из Варламов и др., 1984), и разреза, расположенного на правом берегу р. Лены, в 2,5 км от устья руч. Аччагый-Туойдах, Республика Саха (Якутия), к которому

относится местонахождение «Водорослевая линза». а – разрез нижнего кембрия в районе устья руч. Аччагый-Туойдах (Асташкин и др., 1990); б – фрагмент разреза синской свиты, «Водорослевая линза» отмечена красной стрелкой (по Иванцов и др., 2005). Геологический профиль: в – доломиты; г – серые и зелёные тонкоплитчатые глинистые известняки; д – красноцветные плитчатые глинистые известняки; е – серые плитчатые известняки; ж – битуминозные плитчатые известняки с очень тонкими прослоями сланцевых известняков; з – чередование равных по мощности пачек битуминозных плитчатых и чёрных сланцевых известняков; и – чёрные сланцевые известняки с отдельными прослоями битуминозных плитчатых известняков; к – будинаж.

Синская свита повсеместно представлена не метаморфизованными тёмно-серыми, буровато-чёрными и местами чёрными битуминозными тонкослоистыми известняками с отдельными прослоями светло-коричневых и светло-серых известняков, часто доломитизированных (Рис. 6). Содержание доломита обычно не превышает 10%, однако в отдельных слоях его содержание может резко возрастать, до 50% и больше (Парфенова и др., 2017). В зоне выветривания породы приобретают желтоватый оттенок и содержат ржавые пятна, свидетельствующие о присутствии пирита и окси-гидроксидов железа. Количество алюмосиликатов невелико и варьирует в пределах 1%, увеличиваясь ближе к контакту с переходной свитой (Бахтуров и др., 1988; Парфенова и др., 2017).

Синская свита вскрывается в многочисленных обнажениях по р. Лене, особенно в её среднем течении, где она обнажается по рекам Синяя, Уэдей, Мухатта и Буотама. При этом эти обнажения литологически слабо различаются между собой. Однако, разрезы на р. Буотама и близ руч. Улахан-Туойдах менее обогащены органическим веществом и алюмосиликатами по сравнению с отложениями вблизи устья р. Синяя, при этом сохраняют характерную черту разрезов синской свиты – частое чередование светлых и тёмных тонкослоистых известняков (Иванцов и др., 2005) (Рис. 6). Это наглядно отражает разницу в количестве органического углерода ($C_{орг}$). Более светлые слои относятся к низкоуглеродистому типу; тёмные – к высокоуглеродистому. Первые состоят из

крупных и массивных прослоев, содержащих $C_{орг}$ ≤ 1% и обеднены битуминоидными разностями. Углеродистые прослои содержат более 1% $C_{орг}$, а в наиболее обогащённых участках – до 7% $C_{орг}$. В углистых прослоях содержание этого элемента варьирует от 0,08 до 0,52 %; в светлых – составляет всего 0,02–0,12 %. Схожий состав отложений имеют среднекембрийские слои куонамской формации. При этом, по мере увеличения в породах синской свиты $C_{орг}$ также растет общее содержание серы, что свойственно для куонамской формации в целом (Савицкий и др., 1972; Бахтуров и др., 1988; Парфенова, Меленевский, 2012)

3.1.1.2 Коллекция губок из местонахождения синской свиты на р. Буотама

Коллекция ископаемых губок из местонахождения на р. Буотама, правого притока среднего течения р. Лена, на территории Республики Саха (Якутия), была собрана д.б.н. А.Ю. Иванцовым в 2017 году и принадлежит фонду ПИН РАН под инвентарным номером 5895. Разрез р. Буотама, являющийся стратотипом ботомского яруса, расположен в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас (Репина, Хоментовский, 1965; Асташкин и др., 1984). В обнажении представлены отложения верхней части атдабанского (первая и вторая пачки переходной свиты) и большей части ботомского ярусов (третья и четвёртая пачки переходной и синская свита) раннего кембрия. И переходная, и синская свиты сложены преимущественно морскими известняками. Коллекция относится к нижней части синской свиты, отвечающей зоне *Bergeroniellus gurarii* ботомского яруса. Исходя из корреляции данных слоёв с отложениями кембрия в других регионах, возраст этих слоёв ограничивается интервалом 515–512 млн лет (Holmes et al., 2018; Bowyer et al., 2023).

Коллекция губок из буотамского местонахождения содержит 14 экземпляров полных скелетов губок, часть экземпляров промаркирована в фондах ПИН РАН, включая четыре типовых экземпляра*: Keithospongos loricatus* (ПИН, № 5895/101), *Neomenispongia plexa* (ПИН, № 5895/102a, 102b), *Neomenispongia diazoma* (ПИН, №5895/103a, 103b), *Botomospongia sphaeroides*

(ПИН, № 5895/104-1, 104-2). *K. loricatus*, *N. plexa* и *N. diazoma* описаны по единственным экземплярам интактной сохранности, ставшими голотипами. Не учитывая голотип к *B. sphaeroides* было отнесено 10 экземпляров под номерами ПИН, № 5895/105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 115, 116, 117. Три экземпляра *B. sphaeroides* ПИН, № 112, 113, 114 были полностью растворены для получения множества изолированных спикул, зафиксированных на трех предметных стеклах, по отдельности содержащие спикулы из экземпляров ПИН, № 112, 113, 114. Помимо этого, в коллекции присутствуют около 22 сильно фрагментированных скелетов, предположительно относящихся к *B. sphaeroides*.

Типовые экземпляры ПИН, №№ 5895/102, 103, 104, 105, 115, 116 и ПИН, №№ 4349/1202, 1203 маркируются делительным номером, отмечающим их отпечаток и противоотпечаток, например отпечаток ПИН, № 5895/105-1 и противоотпечаток ПИН, № 5895/105-2. Это связано с тем, что многие ископаемые организмы захораниваются параллельно плоскости оседания осадка и сильно сжаты из-за последующего уплотнения породы. При раскалывании твёрдых осадочных пород остатки заключённого в них организма часто разделяются на две взаимопринадлежащие части. Часть остатков, которая расположена в нижележащей (ранее образовавшейся) осадочной породе, называется отпечатком, противоположная часть, относимая к вышележащему (позже образовавшемуся) осадку, называется противоотпечатком.

3.1.1.3 Новые губки из местонахождения «Водорослевая линза» синской свиты»

Наиболее богатая коллекция ископаемых губок синской свиты была собрана сотрудниками лабораторий древнейших и докембрийских организмов в ходе серии ежегодных экспедиций ПИН РАН в 1995–1997 гг., проходивших на среднем течении р. Лена (Ivantsov, 1998; 1999; Иванцов и др., 2005). Коллекция хранится в фондах ПИН РАН под инвентарным номером 4349. Для данной работы автором была проведена дополнительная ревизия этой коллекции, позволившая найти четыре новых экземпляра *Ivantsovia andreyi* и фрагмент

Neomenispongia plexa, ранее описанной из синского местонахождения на р. Буотама.

Местонахождение «Водорослевая линза» расположено на правом берегу р. Лены в 300 м к востоку от устья руч. Улахан-Туойдаха и представлено двумя раскопами, удалёнными на 10 м друг от друга, в пределах которых обнаружены три линзовидных скопления остатков необызвествлённых водорослей (Рис. 5). Полный разрез нижнего (раннего) кембрия близ руч. Аччагый-Туойдах целиком включает синскую свиту, охватывающую зону *Bergeroniellus gurarii* и низы зоны *Bergeroniellus asiaticus* ботомского яруса нижнего(раннего) кембрия (Репина, 1973; Асташкин и др., 1984). Эти отложения представлены тёмно-серым и серым тонкоплитчатым сланцеватым известковым мадстоуном. Несмотря на небольшую площадь раскопа (до 5 м^2), местонахождение отличается необычайной высокой плотностью фаунистических остатков и фрагментированных талломов необызвествлённых водорослей (Рис. 6).

Четыре новых экземпляра *Ivantsovia andreyi* хранятся в фондах ПИН РАН под инвентарными номерами ПИН, №№ 4349/1201, 1202, 1203, 1205 отсюда же происходит новый фрагмент *Neomenispongia plexa* ПИН, № 4349/1204.

3.1.1.4 Разрез горы Красивая на р. Мая

Единственный экземпляр *Protospongia* sp. (ПИН, № 5119/2001) найден в низах среднекембрийской чайской свиты Мая Андреем Юрьевичем Иванцовым и Андреем Юрьевичем Журавлёвым в 1998 году. Свита обнажается на правом берегу реки Мая, выше устья ручья Ыччакыыт, у подножия горы Красивая, Республика Саха (Якутия), относится к нижней части трилобитовой зоны *Anopolenus henrici* майского яруса среднего кембрия (Егорова и др., 1982).

Чайская свита у подножия горы Красивая представлена тонкослоистыми мергелями, глинистыми и глинисто-алевритистыми известняками тёмно-серого и зеленовато-серого цвета. В отличие от преимущественно буровато-красных и серовато-зелёных аргиллитовых мергелей верхней части чайской свиты, рассматриваемые отложения по облику сходны с залегающими ниже тёмно-

бурыми слоистыми мергелями и известняками верхней части иниканской свиты. В слоях, содержащих отпечаток губки, отмечаются высокая конкреции пирита, а также остатки фауны: известковые панцири агностоидных ракообразных, фосфатные раковины лингулятных брахиопод и карбонатные раковины хиолитов.

3.1.2. Коллекции изолированных спикул.

3.1.2.1 Изолированные спикулы губок с севера Сибирской платформы

Анализ таксономического положения изолированных спикул из кембрийских местонахождений севера Сибирской платформы проводился автором данной работы по снимкам СЭМ, предоставленным Кучинским А. В. (ГИН РАН и Natural History Museum, Stockholm). Все исследованные автором снимки приведены на рисунках в результатах данной работы (Рис. 26; 27; 28) Эти спикулы были выделены А.В. Кучинским стандартным методом травления в буферном растворе 10% уксусной кислоты. Для данной работы автором рассматриваются изолированные спикулы: *Nabaviella* sp., гексактины, вздутые гексактины и пентактины.

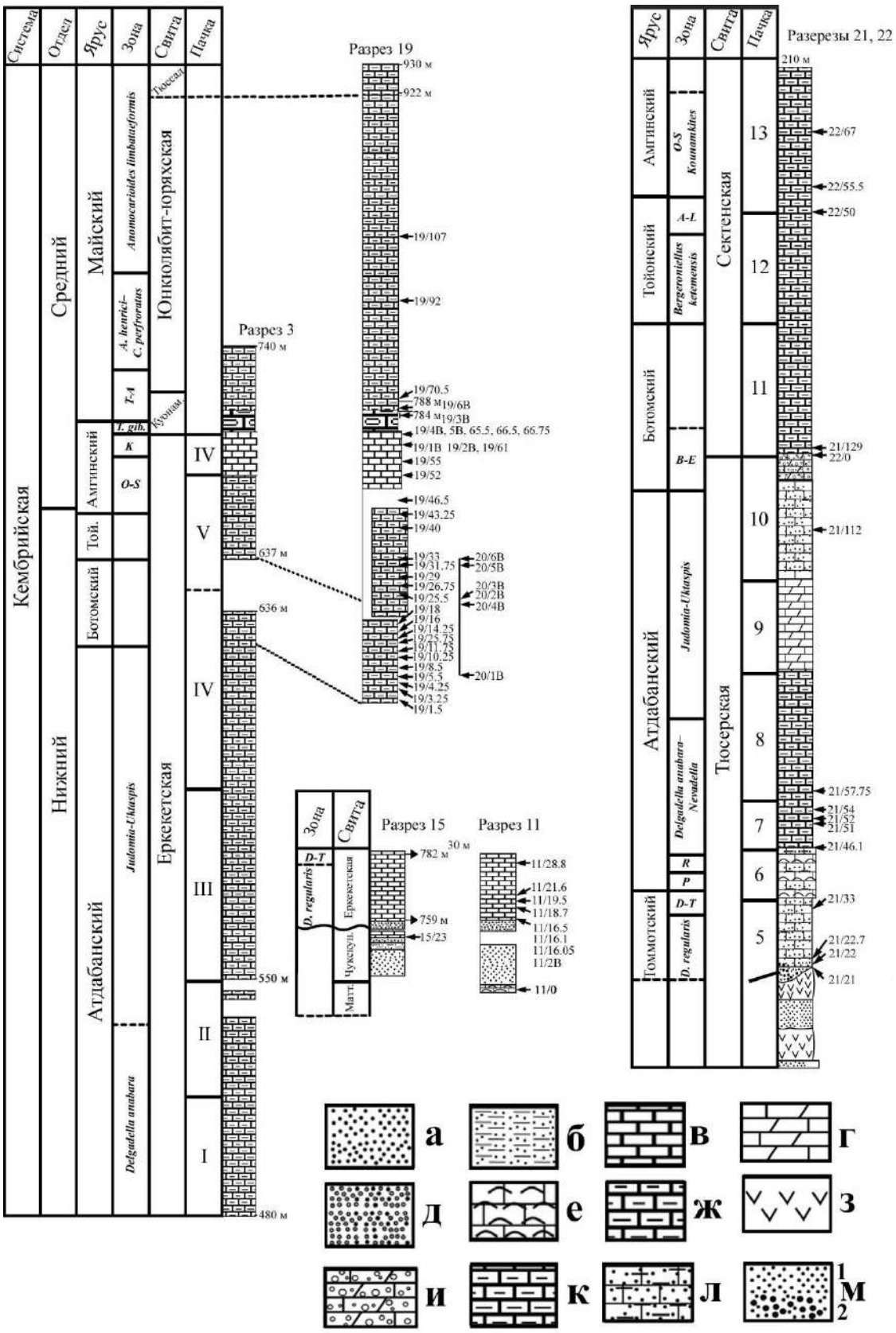


Рисунок 7. Литостратиграфические колонки разрезов 3, 11, 15, 19 и 20 на р. Хорбусуонка (Сибирь, Россия) и разрезов 21 и 22 на руч. Улахан-Альдьярхай в нижнем течении р. Лена, Республика Саха (Якутия); стрелками с цифрами обозначено положение образцов,

содержащих ископаемые остатки; литостратиграфические и хроностратиграфические колонки разрезов 21 и 22 приведены по Репина и др., 1974. Сокращения: *A-L – Anabaraspis splendens–Lermontovia grandis*; *B-E – Bergeroniellus micmacciformis–Erbiella*; *D – Dwokidocyathus*; *D-T – Dokidocyathus lenaicus–Tumuliolynthus primigenius*; K – *Kounamkites*; O-S – *Ovatoryctocara–Schistocephalus*; P – *Profallotaspis*; R – *Repinaella*; *T. gib. – Tomagnostus gibbus*; *T-A – Tomagnostus fissus–Acadoparadoxides sacheri*. Геологический профиль: а – песчаник; б – алевролит; в – известняк; г – доломитизированный известняк; д – оолитовый известняк; е – тромболит; ж – глинистый известняк; з – долерит; и – оолитовый калькаренит и доломит; к – глинистый известняк; л – алевритистый известняк; м1 – песчаник; м2 – полимиктовый конгломерат.

Несколько десятков разных спикул были выделены из образцов еркекетской, юнкюлябит-юряхской и тюссалинской свит, вскрывающихся на Оленёкском поднятии в бассейне р. Хорбусуонка, и тюсерской и сэктенской свит, обнажающихся в Булкурской антиклинали (нижнее течение р. Лены) (Рис. 7). Десятки гладких пентактин и гексактин получены из образцов еркекетской свиты 11/16.05 и 11/18.7, принадлежащих зоне *Dokidocyathus regularis* томмотского яруса и образец 20/1B – ботомского яруса. Из образца 20/1B также были получены якорные спикулы *Nabaviella* sp. Единственный экземпляр шипастой (пиннулярной) пентактины (SMNH Sp11423) получен из образца 19/107 юнкюлябит-юряхской свиты (средняя часть майского яруса). Несколько десятков вздутых гексактин получены из образцов 19/10.25, 19/11.75 и 19/12.75, относящихся к середине еркекетской свиты (низы ботомского яруса), а также из образца 21/21 тюссалинской свиты (средний кембрий) (Рис. 7).

В целом все разрезы демонстрируют переход от карбонатных платформенных к более глубоководным кремнисто-глинистым отложениям, что свидетельствует о региональной трансгрессии в ранне-среднекембрийскую эпоху (Коровников, 2002; Коровников, Токарев, 2018; Gallet et al., 2003, 2019)

3.1.2.2 Материал и геология местонахождения гор Сээр, Монголия

Образцы спикулита и изолированные спикулы губок Монголии были собраны автором данной работы во время работ в составе кембрийского отряда

Совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ, 2024 г.) в горах Сээр Западной Монголии. В настоящее время предполагается, что эти кембрийские отложения сформировались во время существования Озёрного островодужного террейна (Хераскова и др., 1985; Badarch et al., 2002; Левашова и др., 2011) (Рис. 8).

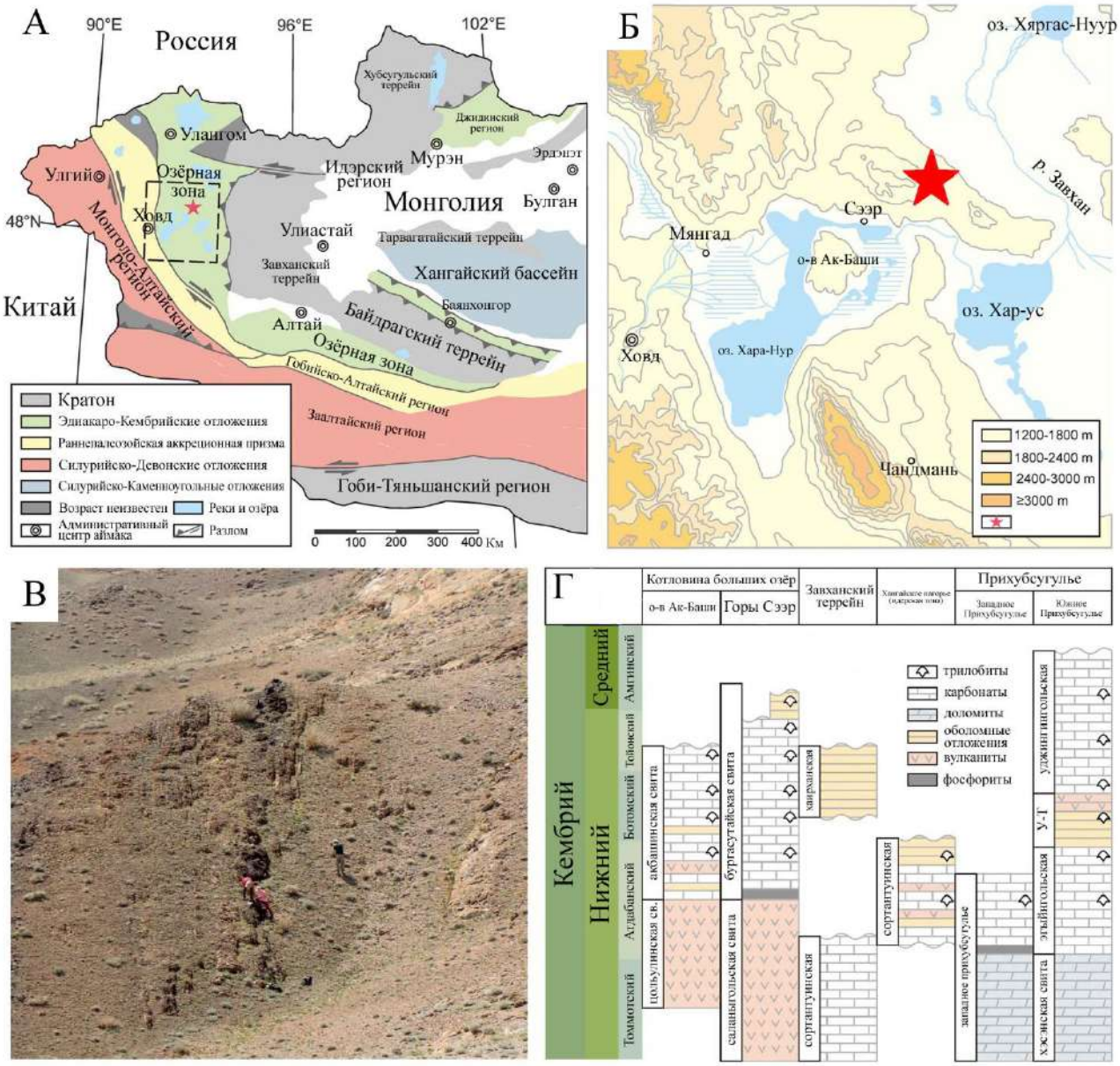


Рисунок 8. Местоположение и геологическая обстановка разреза в горах Сээр (по Sun et al., 2023, с изменениями); местоположение образца отмечено красной звездой. А – тектоническая карта Западной Монголии с указанием ключевых кембрийских разрезов (по Badarch et al., 2002, с изменениями), пунктирным прямоугольником показана область, представленная на рис. 1Б; Б – карта местонахождения; В – выходы песчанистого алевролита, перекрывающего археоциатовые рифы в верхней части бургасутайской свиты; Г – стратиграфическая колонка

разреза в горах Сээр, а также корреляция кембрийских разрезов Западной Монголии (по Коробов, 1980, 1989, с изменениями).

Здесь отложения нижнего (раннего) кембрия обнажаются на северо-восточном склоне гор Сээр, к северу от озера Хар-Ус в Котловине больших озёр и представлены бургасутайской свитой. Её подстилает цольулинская свита, сложенная вулканогенными породами (Амантов, 1963; Коробов, 1980). Бургасутайская свита была подразделена на три подсвиты, из которых средняя и верхняя почти целиком состоят из археоциатовых рифов и относится по комплексам археоциат и трилобитов к ботомскому ярусу нижнего (раннего) кембрия (Коробов, 1989; Sun et al., 2023). Нижняя подсвита мощностью до 300–400 м представлена серыми, тёмно-серыми, чёрными, коричневатыми, афанитовыми и тонкозернистыми известняками с ровной и волнистой поверхностью наслоения. Окремнелые разности известняков могут содержать отдельные пачки спикулита, преимущественно сложенного кремнёвыми спикулами губок (Рис. 8; 9).

Химическое травление некоторых образцов известняка из нижней подсвиты позволило выделить 9 изолированных спикул стеклянных губок и гетерактинид. В данной работе рассматриваются пять фрагментированных изолированных якорных спикул и единственная вздутая гексактина (Рис. 29). Материал хранится в лаборатории древнейших организмов ПИН РАН.

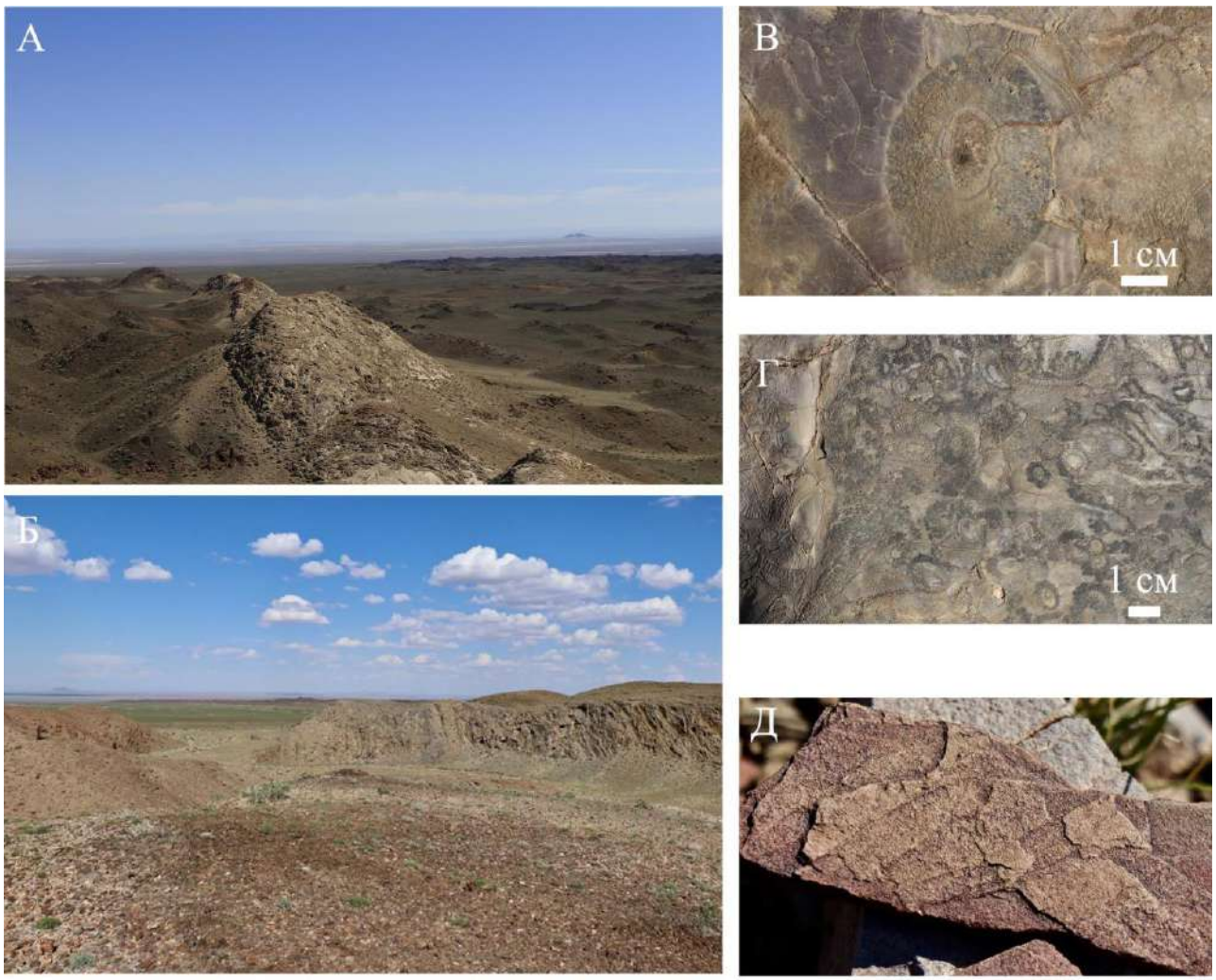


Рисунок 9. Обнажения бургасутайской свиты на разрезе в горах Сээр. А – обнажение светлых известняков археоциатового рифа, относимого к кровле верхней подсвиты бургасутайской свиты; Б – обнажение нижней части верхней подсвиты бургасутайской свиты, сложенное окремнёнными известняками; В, Г – археоциаты из отложений верхней подсвиты бургасутайской свиты; Д – окремнённый известняк, сложенный спикулами губок.

3.1.3 Дополнительные материалы

3.1.3.1 Губки из раннепермских отложений Полярного Урала

Анализ таксономического положения «литистидных» обыкновенных губок из семейства Anthaspidellidae с последующим описанием нового рода *Usaspongia* Kolesnikov et al., 2025 и типового вида *Usaspongia tchernyshevi* Kolesnikov et al., 2025 проводился автором по макроснимкам и фотографиям шлифов скелета, предоставленных геологом Н.С. Инкиной (ИГ КНЦ УрО РАН) (Рис. 19, 20). Макроснимки и шлифы были получены Н.С. Инкиной в ходе обработки 12 экземпляров губок, собранных ею в отложениях раннепермской (приуральской)

сезымской свите (ассельский и сакмарский ярусы, приуральский отдел) в ходе полевых работ в 2010, 2015 и 2021 гг. Материал происходит из бассейна р. Уса на западном склоне Полярного Урала (Республика Коми, Россия), в разрезах Уса-1, Уса-1b и Лек-Елец (ЛЕ) (Рис. 10).

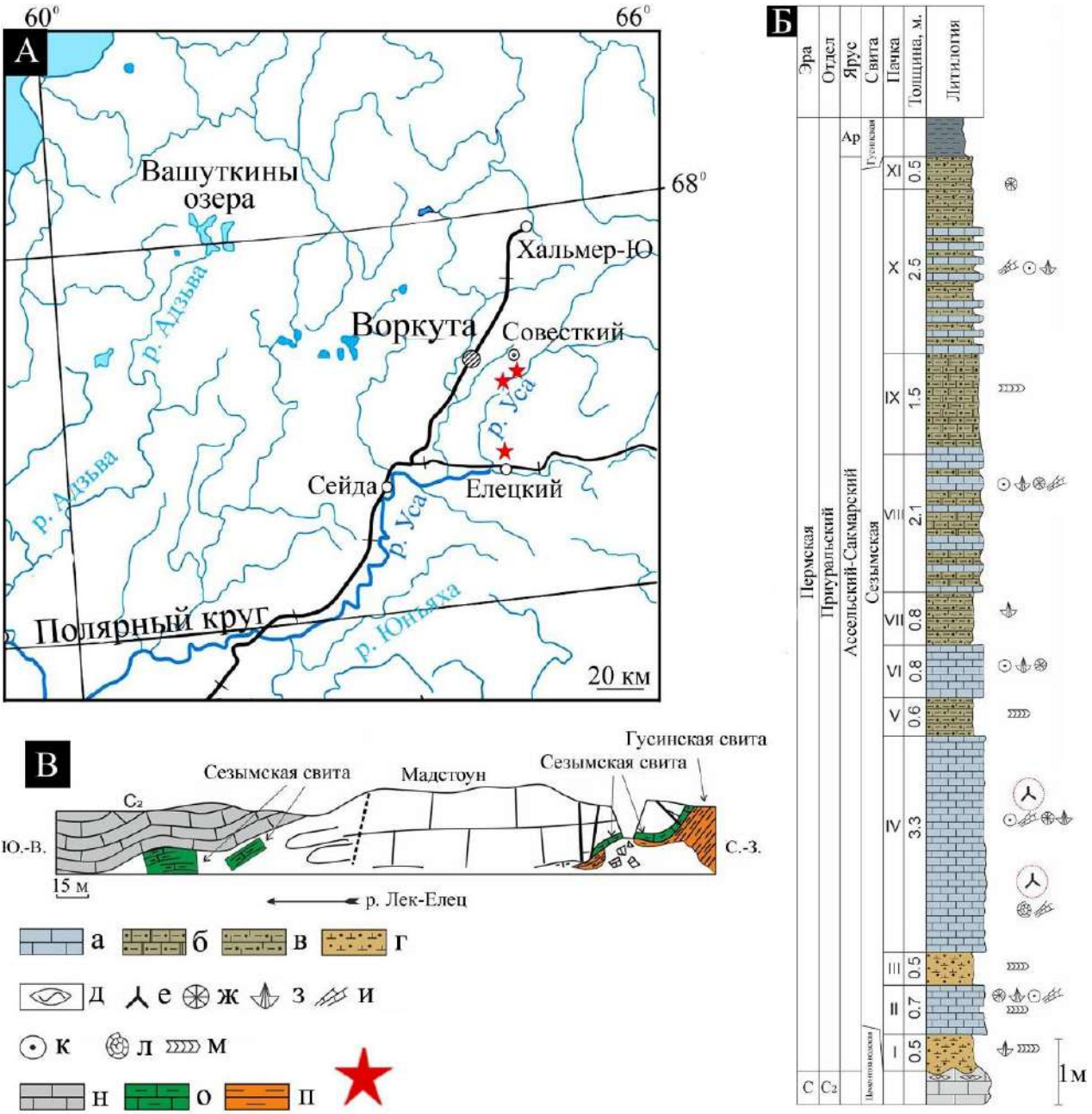


Рисунок 10. Разрезы сезымской свиты, в которых были собраны экземпляры *Usaspongia tchernyshevi*; их местоположение отмечено красными звёздами, ассельский и сакмарский ярусы, приуральский отдел, пермская система, Полярный Урал, Республика Коми, Россия. А – карта с указанием положения разрезов; Б – разрез Уса-1, лито- и хроностратиграфическая колонка; В – разрез на правом берегу р. Лек-Елец, геологический профиль: а – известняк; б –

силицикластическо-карбонатная порода (кальцит и доломит в сумме составляют более 50 % объёма породы); в – микстит; г – алевролит; д – кремнистые конкреции; е–л – ископаемые остатки (е – антаспиделлидные губки; ж – ругозы; з – брахиоподы; и – мшанки; к – криноидеи; л – аммоноидеи); м – следы жизнедеятельности; н – известняки цементнозаводской свиты; о – слоистые криноидно-мшанковые обломочные известняки сезымской свиты; п – аргиллиты гусиной свиты.

В разрезе Уса-1, расположенном в районе водозабора г. Воркута на левом берегу одноимённой реки, сезымская свита подстилается цементозаводской и перекрывается гусинской свитой. Слагается свита из чередующихся карбонатов и тонкозернистых пород смешанного алевритово-глинисто-карбонатного состава. Мощность свиты составляет от 12,8 до 13,8 м. Большее количество губок было обнаружено в дополнительном разрезе Уса-1b, расположенном на противоположном берегу реки и на правом берегу р. Лек-Елец в 9 км от её устья, где сезымская свита при мощности 10 м полностью сложена известняками. Здесь в тонкослоистом обломочном (преимущественно криноидном) известняке находится крупный массивный блок биогермов мощностью около 20–25 м (Салдин, 2005). Скелеты губок встречаются как в обломочных, так и в рифовых фациях и ясно различимы на выветренных поверхностях (Рис. 10). Для скелетов характерно отсутствие первичной кремнёвой минерализации с замещением блочным кальцитом, но с сохранением первичных деталей скелета.

Образцы хранятся в Геологическом музее им. А. А. Чернова ИГ КНЦ УрО РАН, коллекция № 14. Голотип: ЦГМ-14/1, разрез Уса-1b (67°23′58″ с. ш., 64°27′53″ в. д.). Паратипы: ЦГМ-14/2 – 14/12, разрезы Уса-1, Уса-1b и ЛЕ (67°06′20″ с. ш., 64°15′46″ в. д.).

3.1.3.2 Макрофотографии Ulospongiella и Hazelia из коллекции Королевского музея Онтарио (Канада)

Макрофотографии образцов *Ulospongiella ancyla* Rigby et Collins, 2004 и одного экземпляра *Hazelia conferta* (Walcott, 1920) были любезно предоставлены Ж.-Б. Кароном, куратором по палеонтологии беспозвоночных в отделе

естественной истории Королевского музея Онтарио, Торонто, Канада (ROMIP) (Рис. 1B; 2A).

3.1.3.3 Сравнительные коллекции антаспиделлид из музея ЦНИГРм

Коллекции губок, предположительно относящиеся к антаспиделлидам из раннепермских (приуральских) отложений Южного Урала (Stuckenberg, 1895; Tchernychev, 1898; №№ 305 и 317), были изучены в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее имени Ф. Н. Чернышева (ЦНИГРм, Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Санкт-Петербург) для сравнения с новой губкой *Usaspongia tchernyshevi*.

3.2 Методы исследования

3.2.1 Препарирование материала

Препарирование образцов заключалось в механическом удалении перекрывающей породы или очистке отпечатков от вмещающей породы химическим путём. Если экземпляр сохранился разделённым на отпечаток и противоотпечаток или на две половины, как в случае с голотипом *Keithospongos loricatus* ПИН, № 5895/101, то один фрагмент был очищен путём травления в 5–10% уксусной кислоте ($C_2H_4O_2$) в течение 2–10 минут с последующим промыванием в холодной дистиллированной воде. Методом кислотного травления также были получены изолированные спикулы, не связанные со скелетом. Экземпляры *Botomospongia sphaeroides* ПИН, №№ 5895/112, 5895/113 были протравлены 10% уксусной кислотой с ацетатным буфером в течение часа, ПИН, № 5895/114 был полностью растворён в 30% уксусной кислоте без ацетатного буфера в течение нескольких часов. Полное травление образцов породы без видимых отпечатков проводили для материала из местонахождения «Водорослевая линза» на р. Лена и разреза в горах Сээр в Монголии. Материал помещали в 10% уксусную кислоту с ацетатным буфером до полного растворения (Jeppsson et al., 1999). Таким образом были получены изолированные спикулы *Ivantsovia andreyi*.

Крупные плитки сланцеватого известняка из местонахождения синской свиты на р. Буотама, включающих несколько экземпляров губок, были распилены в ПИН РАН с помощью углошлифовальной машины с алмазным диском для резки по камню. В случаях большей плотности отпечатков на тонких плитах применялась высокоточная бормашина с диском, покрытым алмазным напылением.

3.3.2 Световая микроскопия, съемка и замеры

Изучение коллекции проводили с использованием бинокулярных микроскопов Микромед МС-2-ZOOM и МБС-9, а также стереомикроскопа Leica M165C, сопряжённого с цифровой камерой Flexacam C1, предоставленного кабинетом инструментальных методов ПИН РАН. На Leica M165C также получены изображения методом фокус-стекинга.

Макросъёмка образцов была выполнена с использованием камеры Canon EOS 80D с макрообъективом Canon EF-S 35mm f/2.8 Macro IS STM Macro LED и Canon EOS R6 Mark II с макрообъективом Canon RF 35mm f/1.8 IS STM Macro. Для автоматической съёмки серий изображений для фокус-стекинга применяли программу Helicon Remote 3.9.12, а обработку производили в Helicon Focus 7.6.1 по методу карты глубины. Коррекцию аберраций и настройку экспозиции выполнили в Adobe Photoshop Lightroom 4.2 и Adobe Photoshop 22.4.0. Сшивка изображений и совмещение фотографий и сканов производились с помощью Autopano Giga 2.6.4.

Измерения спикул и углов между лучами проводились в Adobe Photoshop 22.4.0 и ImageJ 1.52u. Статистический анализ морфометрических данных проводился в программе Statistica 12.0.

3.2.3 Сканирующая электронная микроскопия

Сканирующая электронная микроскопия является основным методом исследования ископаемых губок, позволяющим точно определить все возможные типы и размерные группы спикул, включая микросклеры, обычно недоступные для изучения с помощью световой микроскопии. Снимки быцли

получены с помощью электронных микроскопов Tescan Vega 2 (Brno, Czech Republic) и Tescan Vega 3 (Brno, Czech Republic), предоставленных кабинетом инструментальных методов ПИН РАН. Были применены детекторы вторичных электронов (ВЭ) и обратно рассеянных электронов (ОРЭ) в режимах низкого и высокого вакуума. В последнем случае проводили напыление металлами при помощи Emitech K450X. В случаях, когда экземпляр был разделён на несколько фрагментов или на отпечаток и противоотпечаток, съёмка в режиме высокого вакуума с предварительным напылением проводилась только для частей, прошедших очистку путём химического травления, описанного ранее. Фрагменты покрывали золотом или сплавом золота/палладия. Перед напылением с последующей съёмкой изолированные спикулы фиксировали на предметном стекле с помощью УФ-отверждаемого полимерного геля для ногтей и засвечивали УФ-лампой до затвердевания клея.

3.2.4 Элементный анализ

Элементный анализ отпечатков (с напылением металлов и без него) и вмещающей породы проводили методом энергодисперсионной рентгеновской спектроскопии (ЭДС) с помощью микроанализатора, интегрированного в сканирующий электронный микроскоп Tescan Vega 2 ПИН РАН. Рабочее напряжение составляло 15 кэВ.

3.2.5 Количественный анализ

Количественный элементный анализ порошковой фракции вмещающих пород был выполнен с использованием вакуумного волнодисперсионного рентгенофлуоресцентного спектрометра СПЕКТРОСКАН-МАКС-GV, оснащённого высокоразрешающим дифракционным кристаллом LiF (200). Исследования проводили на геологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова.

3.2.6 Компьютерная микротомография (микро-КТ) и трёхмерная (3D) реконструкция

Компьютерная томография позволила оценить размеры и пространственную ориентацию крупных спикул со стволами диаметром более 50 мкм и продемонстрировать характер распределения участков отпечатков с большим количеством спикул и фрамбоидов пирита. Исследовался отпечаток типового экземпляра *Botomospongia sphaeroides* ПИН, № 5895/104-1 и фрагмент типового экземпляра *Keithospongos loricatus* ПИН, № 5895/101. Микротомограф высокого разрешения NeoScan N80 был предоставлен кабинетом инструментальных методов ПИН РАН. Режимы микротомографического сканирования: Cu-фильтр; напряжение 84 кВ; сила тока 191 μA, разрешение 6,5 мкм; угол поворота образца 0,3º; экспозиция 74 мс. Для анализа трёхмерных моделей использовались программы NeoExplorer 2.0 и CTvox 3.3.0.

4 РЕЗУЛЬТАТЫ.

4.1 Класс Demospongiae Sollas, 1885

В первой части результатов приводятся оригинальные таксономические описания новых видов и их родов палеозойских обыкновенных губок, составленные автором: *Keithospongos loricatus*, *Neomenispongia plexa*, *Neomenispongia diazoma* и *Usaspongia tchernyshevi*. Новые таксоны ранее были описаны и опубликованы автором данной работы. Кроме этого, автором была проведена дополнительная ревизия коллекции ископаемых организмов ПИН №, 4349 из местонахождения синской свиты «Водорослевая линза», в ходе которой были получены четыре новых экземпляра губки *Ivantsovia andreyi* и уточнён её диагноз и таксономическое положение, далее приведённые в обновлённом виде в результатах.

Препарирование отпечатков, химическое травление уксусной кислотой, напыление золотом, фотосьёмка и сканирующая электронная микроскопия проводились лично автором данной работы. Полевой сбор коллекции ископаемого материала из местонахождения синской свиты на р. Буотама, в которой были найдены и описаны автором *K. loricatus*, *N. plexa*, *N. diazoma*, был проведён сотрудником ПИН РАН Андрей Юрьевичем Иванцовым.

Описание нового рода *Usaspongia* Kolesnikov et al., 2025 и типового вида *Usaspongia tchernyshevi* Kolesnikov et al., 2025 проводилось по макроснимкам и фотографиям шлифов скелетов, предоставленных геологом Н.С. Инкиной (ИГ КНЦ УрО РАН).

4.1.1 Incertae subclassis

4.1.2 Incertae ordinis

4.1.3 Семейство Hazeliidae de Laubenfels, 1955

4.1.3.1 Типовой род. Hazelia Walcott, 1920

4.1.3.2 Уточнённый диагноз

Тонкостенные губки со скелетом, состоящим из мелких оксов, образующих трёхмерную сеть из плотных, параллельных друг другу пучков спикул,

придающими поверхности скелета разветвлённо-струйчатый или правильный ячеистый паттерн. В скелете многих родов имеется дермальный слой оксов, расположенных тангенциально к поверхности скелета и параллельно его оси. Наружу могут выступать пучки оксов, расположенных нормально к поверхности губки.

4.1.2.3 Замечания

В данном описании тонкостенными называются те губки, у которых скелет состоит из двух слоёв тангенциально ориентированных спикул с отдельными участками, где спикулы выступают из тела. Толстостенные скелеты включают множество слоёв спикул; в некоторых слоях все спикулы могут быть ориентированы нормально к поверхности тела (Рис. 11А–Д).

4.1.3.4 Распространение

Ранний кембрий – средний ордовик; Канада (Британская Колумбия), США (Юта), Россия (Сибирь), Испания (Муреро), Китай (Чжэцзян), Великобритания (Уэльс), Бельгия.

4.1.3.5 Состав семейства

Кроме типового рода *Hazelia*, к семейству также отнесены: *Crumillospongia* Rigby, 1986, *Falospongia* Rigby, 1986, *Hamptoniella* Rigby et Collins, 2004, *Xylochos* Botting, 2004, *Lasiocladia* Hinde, 1884 и *Keithospongos* Kolesnikov et al., 2024.

4.1.4 *Keithospongos* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024

4.1.4.1 Название рода

Род назван в честь известного специалиста по ископаемым губкам Дж. Кита Ригби (J. Keith Rigby, 1947–2011); греч. *spongos* – «губка»; мужской род.

4.1.4.2 Типовой вид

Keithospongos loricatus (монотипический).

4.1.4.3 Типовое местонахождение

Примерно в 4,4–5,5 км выше устья рч. Кыыры-Таас, правый берег р. Буотама, бассейн среднего течения р. Лена, Республика Саха (Якутия); синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.1.4.4 Диагноз

Как у типового вида.

4.1.4.5 Замечания

Род отнесён к семейству Hazeliidae, поскольку его скелет состоит исключительно из тонких оксов (Finks et al., 2003; Botting, Muir, 2018). Губка отличается от всех ранее описанных родов этого семейства локальным развитием выступающих наружу оксов, а также отсутствием выраженной апикальной бахромы наружных спикул (Рис. 11Д). В отличие от типового рода *Hazelia*, представители *Keithospongos* не имеют выраженной трёхмерной ветвящейся скелетной сети, описанной для *H. palmata* Walcott, 1920, или перисто-ветвящегося скелета, как у *H. delicatula* Walcott, 1920. Роды *Falospongia* и *Hamptoniella* напоминают новый род субпродольной ориентацией оксов, однако скелет у них – радиальный или ветвящийся сетчато-волокнистый (Рис. 2). От рода *Crumillospongia* новый таксон отличается отсутствием крупных каналов, пронизывающих тело губки, и более сложной скелетной стенкой с вертикально расположенными пучками спикул (Рис. 1).

4.1.5 *Keithospongos loricatus* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024

4.1.5.1 Название вида

От лат. *lorica*, древнеримского нагрудного доспеха, составленного из плотно прилегающих пластин; род мужской.

4.1.5.2 Типовой вид

ПИН, № 5895/101 – целый скелет, расположенный в плоскости напластования.

4.1.5.3 Диагноз

Цилиндрическая хазелидная губка со скруглённым основанием и единственным апикальным оскулюмом. Тело тонкостенное, со скелетом, состоящим из прямых оксов одинаковой формы. Дермальный скелет состоит из тангенциально ориентированных, плотно и равномерно расположенных оксов, нередко складывающихся в короткие пучки, образуя извилистые вытянутые

волокна со слабой субпродольной ориентацией, складываясь в спирально-закрученный паттерн рядом с апикальным оскулюмом. На поверхности тела развиты пучки выступающих наружу оксов, ориентированных нормально к поверхности тела.

4.1.5.4 Описание

Небольшая, тонкостенная, предположительно радиально-симметричная губка цилиндрической или обратноконической формы; высота 16,5 мм, максимальный диаметр около 4,5 мм (Рис. 11А–Б). Скелет состоит из прямых оксов двух размерных групп, неупорядоченно направленных при ближайшем рассмотрении, не слитых, образующих однородный скелет из тонких слоёв спикул (Рис. 11Г). Диаметр большинства оксов составляет около 10–15 мкм, длина – до 500 мкм (среднее 12,4 ± 2 мкм, N = 150). Оксы формируют пучки, равноудалённые в 10–20 мкм друг от друга; внутри них спикулы располагаются равномерно и вплотную друг к другу (Рис. 11В–Д). Пучки обычно располагаются параллельно по отношению друг другу, ориентированы тангенциально к наружной поверхности и продольно к скелету. Вместе пучки образуют извилистые вытянутые волокна со слабой субпродольной ориентацией, складываясь в спирально-закрученный паттерн дермального скелета рядом с апикальным оскулюмом (Рис. 11В). Оксы малой размерной группы достигают 2,5–3,5 мкм в диаметре (среднее 3,27 ± 0,75 мкм, N = 44) (Рис. 11З).

Обособленные наружные пучки, состоящие из оксов обеих размерных групп, расположены перпендикулярно к наружной поверхности тела. В верхней части тела дермальный слой постепенно загибается вовнутрь, формируя ободок вокруг единственного апикального оскулюма, достигающего 1–2 мм в диаметре (Рис. 11Б–В, Е). Таким образом, спикулы на самой верхушке тела ориентированы скорее перпендикулярно оси тела, при этом сохраняя тангенциальное расположение относительно наружной поверхности.

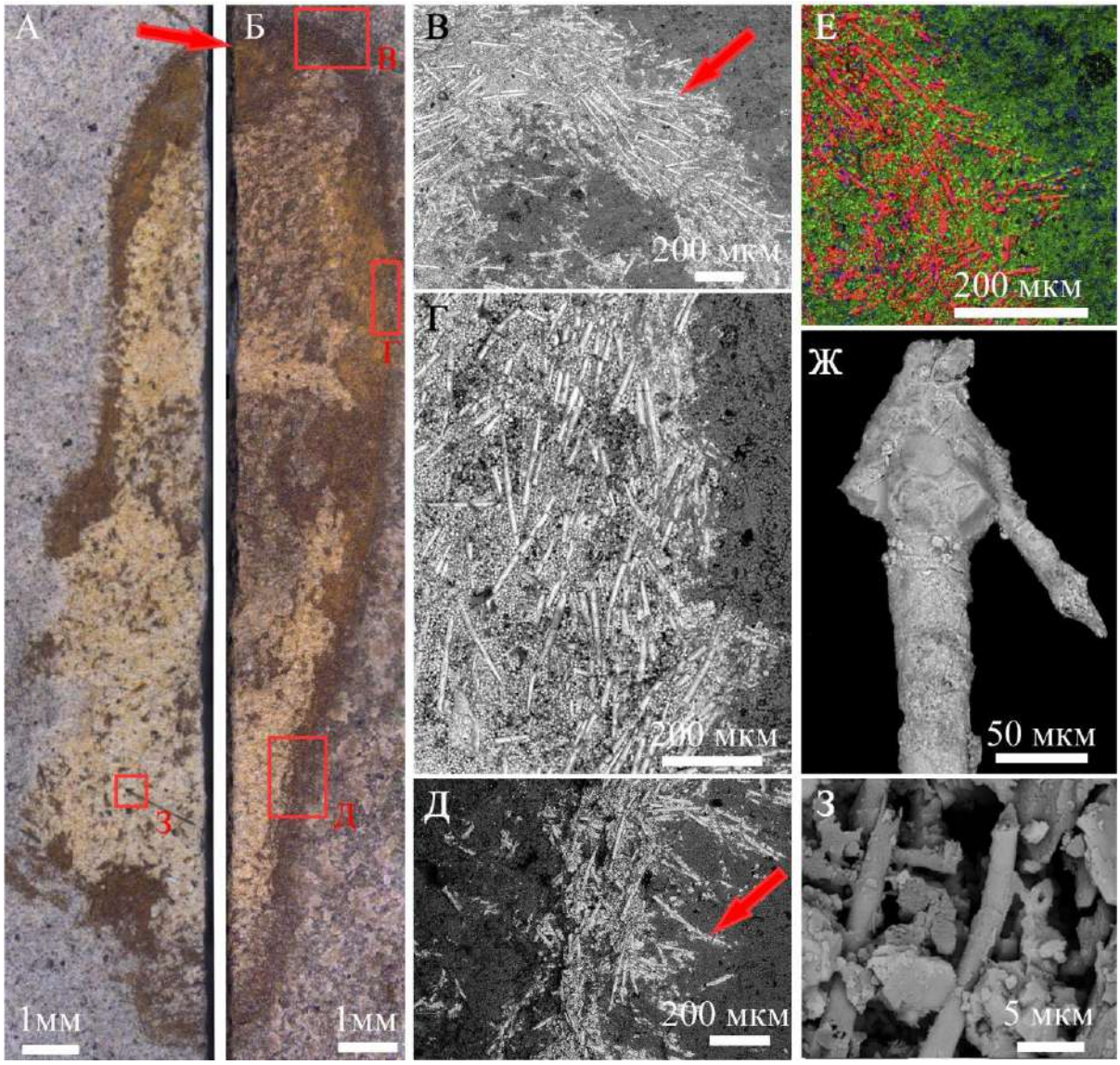


Рисунок 11. Общий вид отпечатка и спикулы *Keithospongos loricatus* голотип ПИН, № 5895/101; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А, Б – общий вид, увеличенные участки отмечены красными рамками (Рис. 9В–Д, Ж), апикальный оскулюм отмечен стрелкой; В – дермальный скелет, окружающий правую половину апикального оскулюма (отмечен стрелкой) (СЭМ, ОРЭ); Г – край отпечатка с хорошо сохранившимся дермальным скелетом (СЭМ, ОРЭ); Д – нижняя часть с пучками выступающих наружу оксов (показаны стрелками) (СЭМ, ОРЭ); Е – элементная карта распределения железа (красный), кальция (зелёный) и кремния (синий) (СЭМ, ЭДС); Ж – фрагмент инородной якорной спикулы (СЭМ, ОРЭ); З – несколько оксов малой размерной группы (СЭМ, ОРЭ).

4.1.5.5 Замечания

В нижней части типового экземпляра заметен фрагмент крупной спикулы (диаметром 46–70 мкм) с мутовчатым концом (Рис. 11А, Ж). Вытянутые зубцы

диаметром до 25 мкм отходят от якореобразного конца. Данная спикула структурно не является частью дермального или наружного скелета. Изолированные спикулы такой же формы и размеров ранее были описаны из раннекембрийской эмяксинской свиты Сибирской платформы (Kouchinsky et al., 2015) и характерны для *Botomospongia sphaeroides*. Данный элемент мог оказаться в составе скелета *Keithospongos loricatus* посмертно или в результате прижизненной агглютинации.

4.1.5.6 Местонахождение

Примерно в 4,4–5,5 км выше устья рч. Кыыры-Таас, правый берег р. Буотама, бассейн среднего течения р. Лена, Республика Саха (Якутия); синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.1.6 Подкласс Heteroscleromorpha Cárdenas et al., 2012

4.1.7 Семейство Ulospongiellidae Rigby et Collins, 2004

4.1.7.1 Типовой род. Ulospongiella Rigby et Collins, 2004

4.1.7.2 Уточнённый диагноз

Губки со скелетом, состоящим преимущественно из сильно изогнутых, сигмоидных или слабо искривлённых оксов и/или стронгил, образующих бесструктурный или восходящий вверх разветвлённо-волокнистый скелет; иногда присутствуют редкие, относительно крупные субпродольные оксы (Рис. 1Б, В). Сигмоидные спикулы могут как соответствовать размерной группе макросклер, так и быть значительно мельче оксов, в последнем случае они классифицируются как микросклеры (Rigby, Collins, 2004).

4.1.7.3 Замечания

Диагноз уточнён для устранения неточности в интерпретации морфологии скелета, допущенной в исходном описании. Трёхмерная организация, указанная ранее, отсутствует; губки имеют тонкую стенку и выраженную атриальную полость (J. Botting, pers. comm.) (Рис. 12А; 13А; 14А). Род *Hapalospongia* Rigby et Collins, 2004 недостаточно иллюстрирован (нет изображений спикул, снятых с достаточным разрешением), но, как предполагается, он родственен *Ulospongiella*

(Rigby, Collins 2004). Дополнительно уточнена морфология скелета и учтено наличие ранее неописанных микросклер.

4.1.7.4 Распространение

Ранний кембрий – средний кембрий; Канада (Британская Колумбия), Россия (Сибирь).

4.1.7.5 Состав семейства

Помимо типового рода, в семейство включены *Hapalospongia* Rigby et Collins, 2004 и *Neomenispongia* Kolesnikov et al., 2024a.

4.1.8 Род *Neomenispongia* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024

4.1.8.1 Название рода

Название образовано от греческого слова *neomenia* – начала месяца по лунному календарю с появлением луны в виде узкого серпа (похожего на сигмы) и греч. *spongia* «губка»; женский род.

4.1.8.2 Типовой вид

Neomenispongia plexa K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024.

4.1.8.3 Типовое местонахождение

Примерно в 4,4–5,5 км выше устья рч. Кыыры-Таас, правый берег р. Буотама, бассейн среднего течения р. Лена, Республика Саха (Якутия); синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.1.8.4 Диагноз

Тонкостенная губка с единственным оскулюмом и со скелетной сетью, состоящей из одноразмерных оксов, часто собранных в пучки, а также сигмоидных макросклер или микросклер. Сигмоидные макросклеры неизменно сохраняют С-образную кривизну стержней и могут быть сопоставимы по размеру как с оксами, так и быть значительно мельче, в последнем случае классифицируются как микросклеры. Субдермальные спикулы представлены крупными диактинами.

4.1.8.5 Замечания

В отличие от малоизученного рода *Hapalospongia*, у представителей *Neomenispongia* нет выраженных внутренних или направленных наружу каналов. Однородное сетчатое расположение спикул у *Neomenispongia* сопоставимо с таковым в скелете *Ulospongiella*, но отличается наличием небольших пучков оксов (Рис. 13Б; 15А, В). Крупные диактины наружного скелета *Neomenispongia* ориентированы субпродольно и располагаются аналогично крупным диактинам, описанным у *Ulospongiella ancyla* (Рис. 13А, Г; 15Д). Эти два рода остаются единственными в летописи палеозойской эры, у которых установлены сигмоидные спикулы.

По сравнению с представителями Hazeliidae, скелет которых полностью состоит из оксов, складывающихся в длинные многоигольчатые волокна и отдельные пучки, у *Neomenispongia* меньше оксов в пучках, а границы между ними менее чёткие (Рис. 13А–В; 15А, В). Пучки со сравнительно небольшим числом оксов известны у *Hazelia conferta* Walcott, 1920 и *Fieldospongia bellilineata* (Walcott, 1920), однако оба этих вида характеризуются шестиугольным или решётчатым паттерном скелета, наблюдаемый *H. delicatula* и *H. palmata* Walcott, 1920 (Rigby, Collins, 2004) (Рис. 13Б; 15А). *Crumillospongia* имеет пористую стенку тела с равномерно расположенными очень крупными отверстиями, нехарактерными для *Neomenispongia*; предполагается, что её одноосные спикулы формируют волокнистый скелет вокруг округлых каналов (Rigby, Collins, 2004) (Рис. 2Г).

Среди современных обыкновенных губок схожее строение основного скелета отмечено у представителей отряда Haplosclerida (van Soest, Hooper, 2002). Этот отряд крайне разнообразен, при этом характеризуется изотропным скелетом из оксов, одиночных или собранных в пучки. Превалирование сигм в скелете характерно для рода *Gelliodes* Ridley, 1884 (семейство Niphatidae van Soest, 1980), однако у него макросклеры складываются в плотные пучки, образуя сеть из округлых или субквадратных ячеек (Desquereux-Faúndez, Valentine, 2002a). Некоторые виды *Petrosia* Vosmaer, 1885 имеют сходную с

Neomenispongia сеть из свободно расположенных оксов, однако у них отсутствуют микросклеры (Desquereux-Faúndez, Valentine, 2002b).

4.1.9 *Neomenispongia plexa* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024

4.1.9.1 Название вида

Название происходит от греч. plexis – «переплетение», отсылающее к сетчатой структуре скелета. Род женский.

4.1.9.2 Типовой экземпляр

ПИН, № 5895/102a (отпечаток) и ПИН, № 5895/102b (противоотпечаток), составляющими полный скелет, расположенные в плоскости напластования.

4.1.9.3 Диагноз

Тонкостенная губка коническо-цилиндрической формы с сетчатым скелетом из оксов, объединённых в пучки из двух–трёх плотно расположенных спикул. Пространство между пучками оксов заполнено множеством очень мелких сигм правильной С-образной формы, не связанных со скелетной сетью. Наружный скелет состоит из редких крупных диактин, преимущественно ориентированных субпараллельно оси тела.

4.1.9.4 Описание

Тонкостенная губка конически-цилиндрической формы, около 35 мм в высоту и до 14,5 мм в диаметре (Рис. 12). В верхней части скелета расположен крупный одиночный оскулюм. Нижняя половина скелета постепенно сужается к плоскому основанию, достигающему до 2,5 мм в ширину и не имеющему прикрепительных базальных спикул. Оксы преимущественно прямые, но со слабым изгибом на небольшом удалении от концов лучей (Рис. 13Б). Оксы имеют одну размерную группу, достигая 11–15 мкм в диаметре (среднее 13,5 ± 1,28 мкм; N = 200); длина равняется 300–350 мкм. Лучи оксов заметно сужаются на приближении около 12 мкм к острым концам. Оксы часто собраны в пучки по две–три спикулы, образуя сетчатый скелет (Рис. 13Б–В).

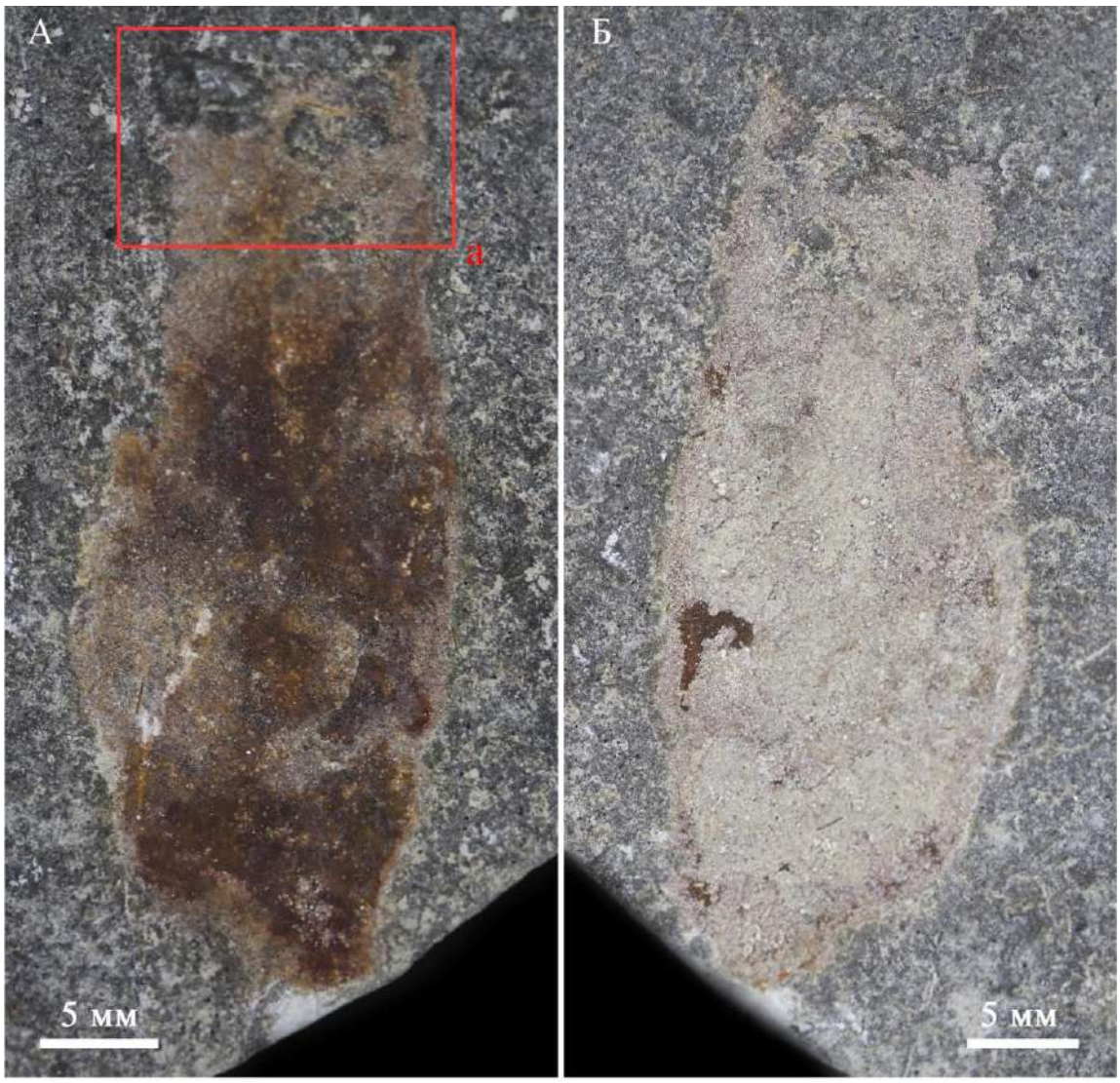


Рисунок 12. *Neomenispongia plexa*, голотип ПИН, № 5895/102a, 5895/102b (отпечаток и противоотпечаток); разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – общий вид противоотпечатка; а – увеличенный участок отмечен красной рамкой (Рис. 13А); Б – общий вид отпечатка.

Сигмы достигают 2–4 мкм в диаметре (среднее 2,9 ± 0,45 мкм; N = 50) и около 45 мкм в длину (Рис. 13Д–Ж). Форма сигм постоянная, С-образная, без варьирования кривизны изгиба стержня (Рис. 13Д, Ж). Сигмы значительно многочисленнее оксов и заполняют свободное пространство между макросклерами, будучи особенно обильными в местах с наибольшей плотностью оксов (Рис. 13В).

Крупные диактины встречаются редко, иногда выступают наружу под углом 15–20° к оси тела. Диаметр стержня варьирует от 56 до 101 мкм,

максимальная известная длина крупных диактин составляет 1200 мкм (Рис. 13А, Г).

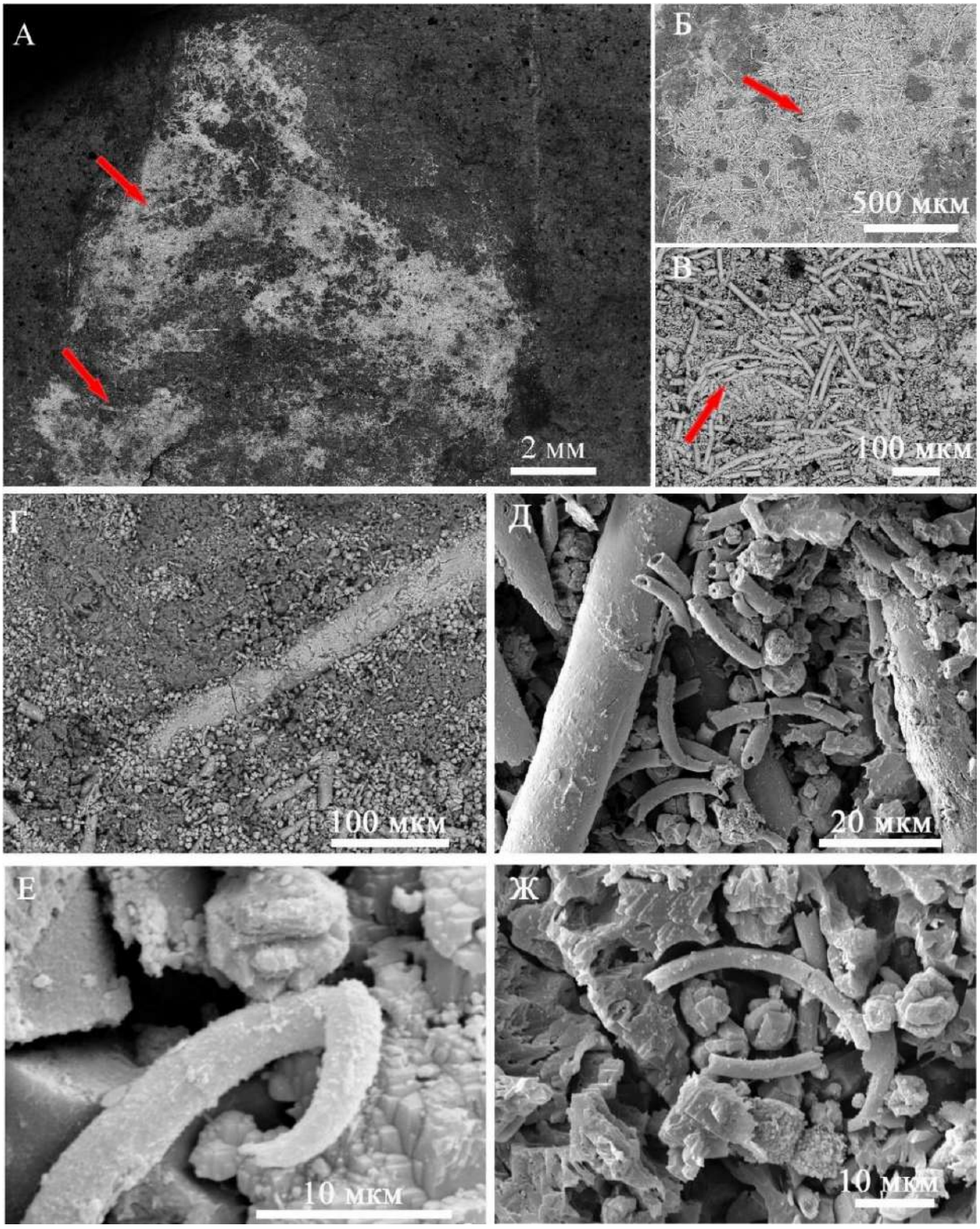


Рисунок 13. Спикулы *Neomenispongia plexa*, голотип ПИН, № 5895/102a, 5895/102b; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – скелет противоотпечатка, крупные диактины отмечены красными стрелками (голотип ПИН, №

5895/102a; СЭМ, ОРЭ); Б, В – уплощённый сетчатый скелет из оксов, пучки спикул отмечены красными стрелками (противоотпечаток голотипа ПИН, № 5895/102b и отпечаток голотипа ПИН, № 5895/102a; СЭМ, ОРЭ); Г – крупная диактина; Д, Ж – сигмы и их фрагменты (голотип ПИН, № 5895/102a; СЭМ, ВЭ); Е – тонкий изогнутый кончик сигмы (голотип ПИН, № 5895/102a; СЭМ, ОРЭ).

4.1.9.5 Замечания

На противоотпечатке ПИН, № 5895/102b заметно большее число спикул по сравнению с отпечатком ПИН, № 5895/102a (Рис. 12). Поскольку химическое травление отпечатка не выявило подстилающего слоя спикул, предполагается, что основная часть скелета сохранилась именно на противоотпечатке, тогда как на ПИН, № 5895/102a сохранилась только внешняя часть скелета губки (Рис. 12А).

Оксы *Neomenispongia plexa* и *N. diazoma* идентичны по размеру, однако у первой губки отсутствуют крупные сигмоидные макросклеры (Рис. 13В; 15В). Крупные диактины у *N. diazoma* в основном располагаются в верхней половине скелета, вблизи оскулюма, тогда как у *N. plexa* они распределены равномерно по всему скелету (Рис. 13А; 14А; 15Д).

4.1.9.6 Местонахождение

Примерно в 4,4–5,5 км выше устья рч. Кыыры-Таас, правый берег р. Буотама, бассейн среднего течения р. Лена, Республика Саха (Якутия); синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.1.10 *Neomenispongia diazoma* K. A. Kolesnikov, J. P. Botting, A. Yu. Ivantsov et A. Yu. Zhuravlev, 2024

4.1.10.1 Название вида

Название происходит от греческого *diazoma* – «узкое пространство между предметами», отсылающее к сохранившимся осевым каналам внутри спикул; род женский.

4.1.10.2 Типовой экземпляр

ПИН, № 5895/103a (отпечаток) и ПИН, № 5895/103b (противоотпечаток) составляют полный скелет, расположенный в плоскости напластования.

4.1.10.3 Диагноз

Тонкостенная коническо-цилиндрическая губка с воронковидной верхушкой и трубчатой ножкой. Сетчатый скелет состоит из оксов одной размерной группы, объединённых в пучки по 3–4 спикулы. В скелете присутствуют С-образные сигмоидные макросклеры, сопоставимые по размеру с оксами. В верхней части отпечатка встречаются редкие крупные диактины, являющиеся элементами наружного скелета.

4.1.10.4 Описание

Тонкостенная, коническо-цилиндрическая губка имеет хорошо выраженную ножку, достигающую 3,5 мм в диаметре, и широкую воронкообразную верхушку 7,5 мм в диаметре. Высота тела около 17,5 мм (Рис. 14). Апикальный оскулюм малозаметен, вероятно, сохранился в виде усечённой верхушки тела губки и по диаметру примерно соответствует ей. Ножка достигает около 3 мм в диаметре и 8 мм в длину, что составляет почти половину общей длины тела (Рис. 14). Весь скелет представлен изотропной сетью из оксов, сгруппированных в пучки по 3–4 спикулы (Рис. 15А, В, Д).

Оксы преимущественно прямые, иногда слегка изогнутые, постепенно сужаются к заострённым концам (на расстоянии до трети общей длины стержня от обоих концов) (Рис. 15А, Д). Максимальный диаметр оксов составляет около 10–13 мкм (среднее 12,5 ± 1,53 мкм; N = 200), длина – около 350 мкм.

Сигмоидные макросклеры являются второй по численности группой спикул в скелете (Рис. 15Б, Д). Они имеют правильную С-образную форму, без заметной изменчивости в изгибе стержня, и принадлежат к той же размерной группе, достигая 10 мкм в диаметре (среднее 10,6 ± 0,64 мкм; N = 30) и 310 мкм в длину (Рис. 15Б–Г, Д). Сигмоидные макросклеры заполняют свободные пространства между пучками оксов, в некоторых случаях обхватывая их (Рис. 15Б).

В верхней половине скелета встречаются отдельные крупные диактины, ориентированные субпараллельно оси тела (Рис. 15Д). Диаметр стержня крупных диактин варьирует от 45 до 55 мкм, длина превышает 1100 мкм.

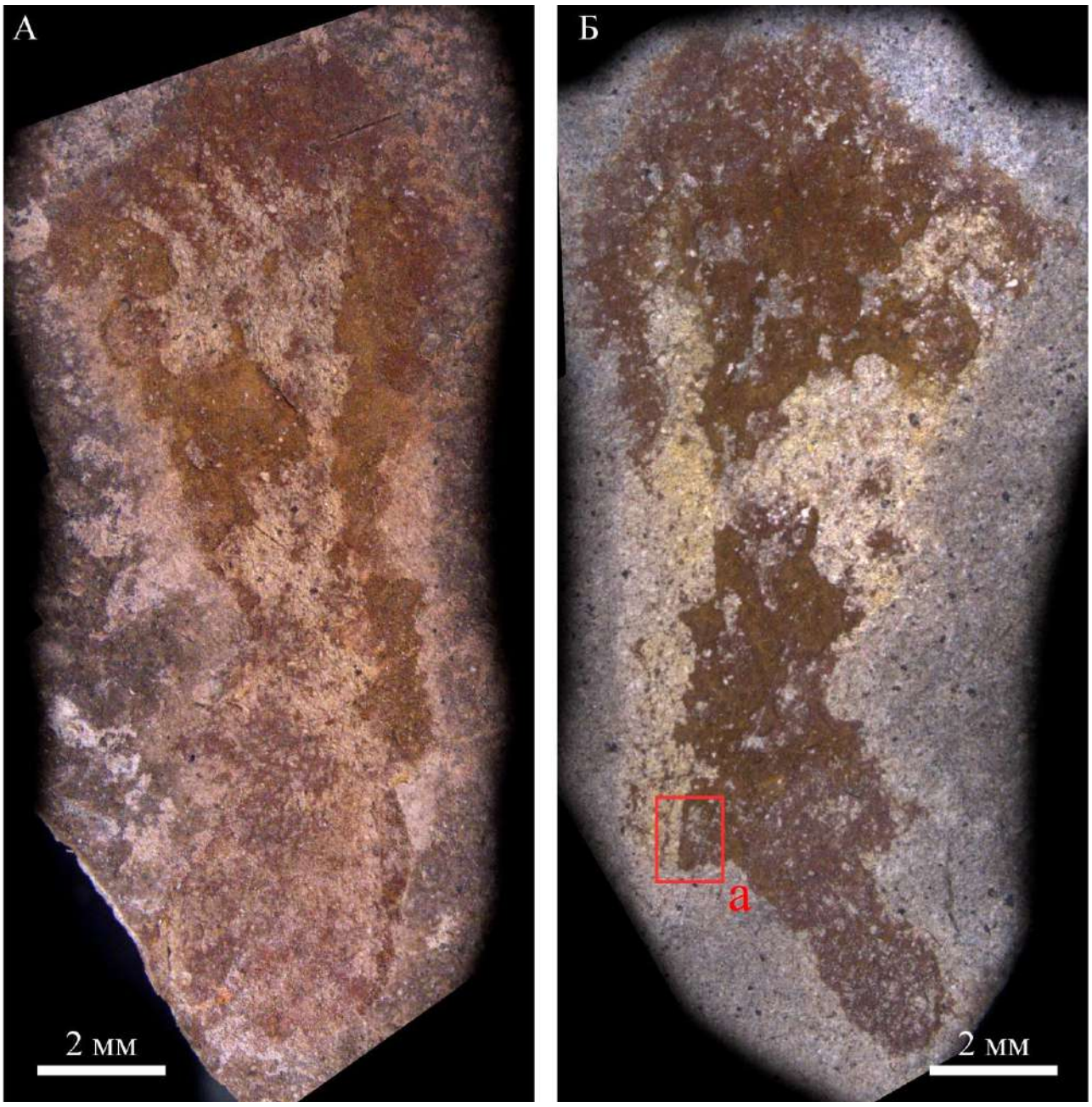


Рисунок 14. *Neomenispongia diazoma*, голотип ПИН, № 5895/103a, 5895/103b (отпечаток и противоотпечаток); разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – общий вид отпечатка; Б – общий вид противоотпечатка; а – увеличенный участок отмечен красной рамкой (Рис. 15А).

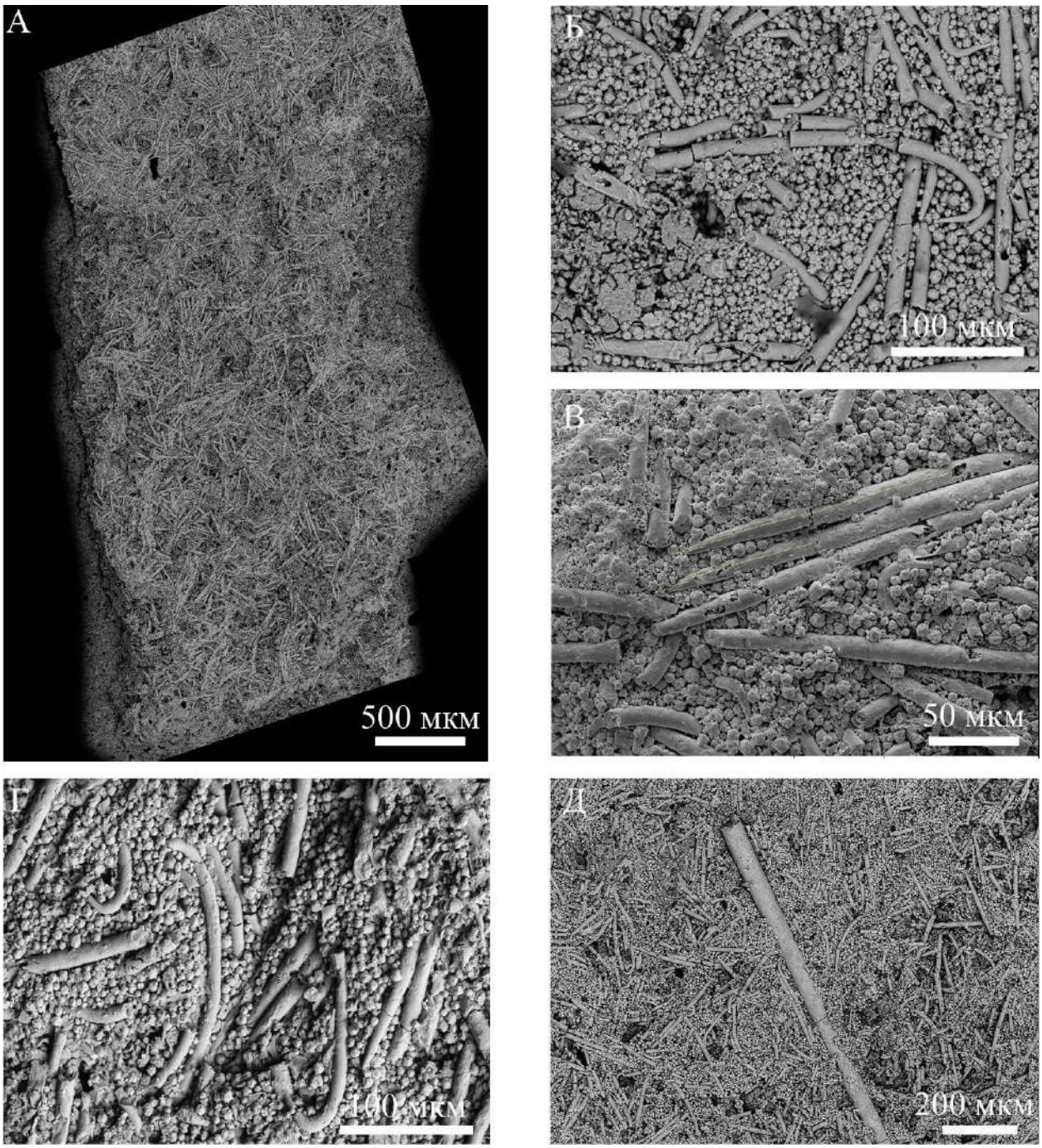


Рисунок 15. Спикулы *Neomenispongia diazoma*, противоотпечаток голотипа ПИН, № 5895/103b; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья руч. Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – сетчатый скелет, состоящий из пучков оксов (ПИН, № 5895/103b; СЭМ, ОРЭ); Б, Г – повреждённые сигмы, окружённые многочисленными псевдоморфозами окси-гидроксидов железа, образованными по окисленным пиритовым идиоморфным кристаллам и фрамбоидам пирита (ПИН, № 5895/103a; СЭМ, ОРЭ); В – пучок оксов (ПИН, № 5895/103b; СЭМ, ОРЭ); Д – фрагмент крупной диактины (ПИН, № 5895/103b; СЭМ, ОРЭ).

4.1.10.5 Замечания

Верхняя часть типового экземпляра отклонена от продольной оси ножки на 30°, при этом деформаций скелета не наблюдается (Рис. 14). Это могло являться результатом роста под наклоном к субстрату. Морфология и размеры крупных диактин точно не определены из-за плохой сохранности; однако на одном конце скелета просматривается крупный острый конец спикулы, который может принадлежать либо крупному оксе, либо тилостилю.

4.1.10.6 Местонахождение

Примерно в 4,4–5,5 км выше устья рч. Кыыры-Таас, правый берег р. Буотама, бассейн среднего течения р. Лена, Республика Саха (Якутия); синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.1.11 Отряд Tetractinellida Marshall, 1876

4.1.12 Семейство Ivantsoviidae Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005

4.1.13 *Ivantsovia* Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005

4.1.13.1 Типовой вид

Ivantsovia andreyi Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005.

4.1.13.2 Типовое местонахождение

Близ устья рч. Аччагый-Туойдах, обн. В9 («Водорослевая линза»), среднее течение р. Лены, правый берег, Республика Саха (Якутия), синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.1.13.3 Уточнённый диагноз

Губка с тонким дермальным скелетом, состоящим из частых радиально расположенных макросклер – ортотриен – и дермальных микросклер – венечных ортотриен. Ортотриены ориентированы боковыми ветвями внутрь скелета губки, основной стержень направлен перпендикулярно к поверхности тела. Венечные ортотриены расположены в один ряд под поверхностью тела. От основного стержня венечной ортотриены отходят боковые отростки, образуя окружающий его венчик. Микросклеры направлены боковыми ветвями внутрь, а основным стержнем вместе с венчиком – наружу.

4.1.13.4 Замечания

Для уточнённого диагноза *Ivantsovia* приложен новый макроснимок и сканы голотипа ПИН, № 4349/722, отличающиеся лучшим качеством чем в оригинальной работе (Иванцов и др., 2005) (Рис 16А, Б).

4.1.13.5 Распространение

Ранний кембрий; Россия (Сибирь).

4.1.14 *Ivantsovia andreyi* Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005

4.1.14.1 Типовой экземпляр

ПИН, № 4349/722; целый скелет.

4.1.14.2 Описание

Узкоконическая губка, скелет которой состоит из часто и радиально расположенных ортотриен и дермальных венечных ортотриен (Рис. 16А–Б, З). Поверхность тела бугорчатая (Рис. 17А–Б). Ортотриены погружены в стенку тела, плотно располагаясь в один радиальный ряд, и направлены боковыми ветвями внутрь, а основным стержнем перпендикулярно к поверхности тела (Рис. 16Б, З; 17В–Г); основной стержень ортотриен гладкий, неветвящийся и заострённый; боковые ветви гладкие, неветвящиеся и заострённые (Рис. 16Б–Г; 17В).

Микросклеры – венечные ортотриены, значительно мельче ортотриен, с короткими и гладкими боковыми ветвями и более длинным основным стержнем, несущим отростки в виде венчика (Рис. 16Д–Ж; 18Г). Микросклеры разряженно располагаются в один ряд под поверхностью скелета, причём основной стержень с венчиком из отростков направлен перпендикулярно к поверхности тела. Вместе венечные ортотриены, вероятно, образуют обособленный тонкий дермальный слой (Рис. 16Д, З; 17Д). Венчик состоит из четырёх–пяти тонких отростков, окружающих более крупный центральный стержень, который является продолжением основного стержня микросклеры (Рис. 16Е–Ж; 18Г).

В скелете можно выделить два типа венечных микросклер. Микросклеры первого типа многочисленны, сосредоточены у поверхности скелета и обычно имеют четыре боковых отростка, отходящих под острым углом (45º) по

направлению к концу центрального стержня (Рис. 16Д–Е, З; 17Д; 18Г). Микросклеры второго типа встречаются редко и характеризуются пятью отростками, расходящимися радиально под тупым углом (до 160º) по направлению к центральному стержню венчика (Рис. 16Ж). У таких микросклер центральный стержень венчика может быть редуцирован.

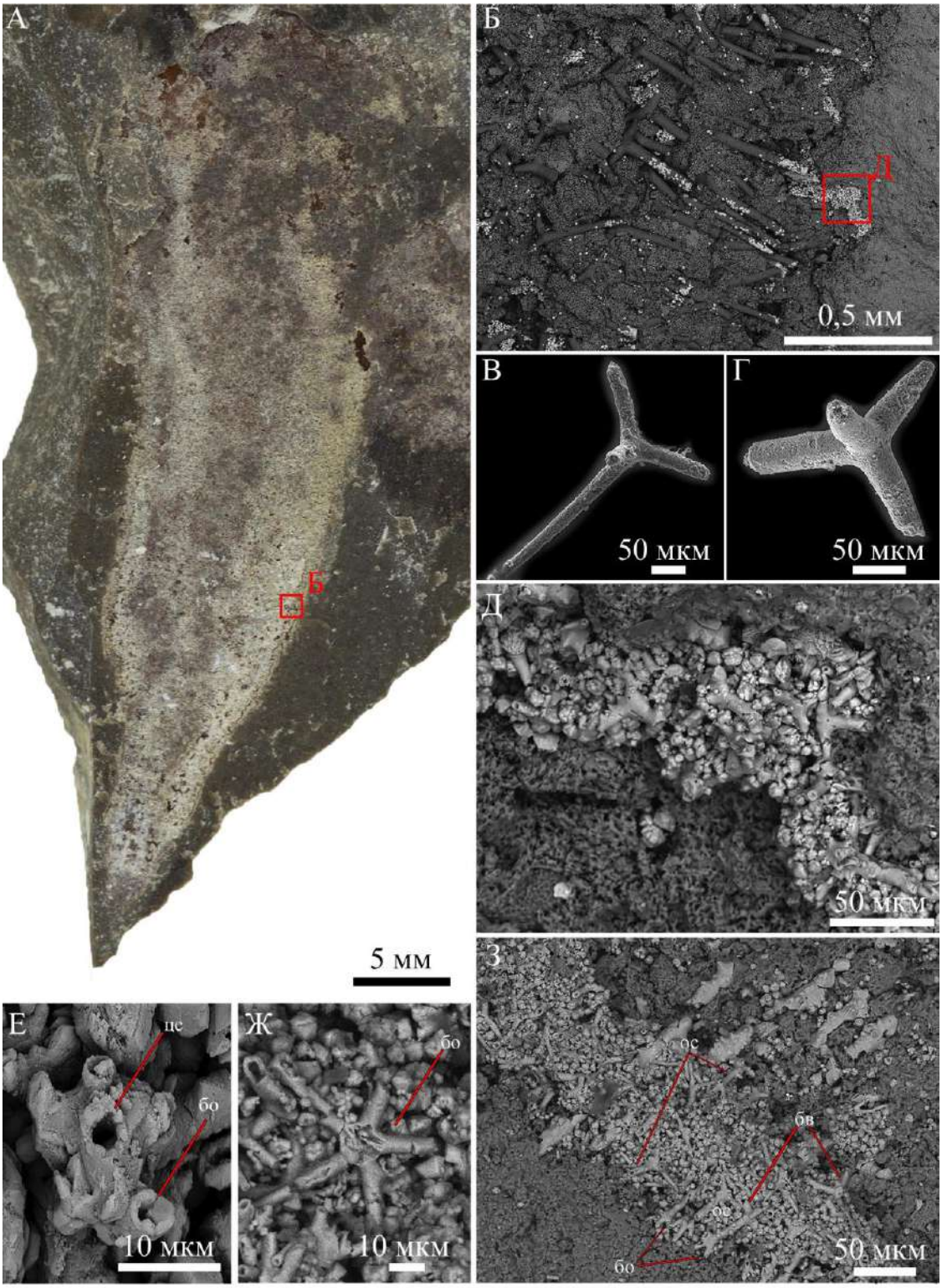


Рисунок 16. Скелет *Ivantsovia andreyi*; местонахождение близ устья руч. Аччагый-Туойдах, обн. В9 («Водорослевая линза»), среднее течение р. Лены, правый берег; синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – общий вид голотипа ПИН, № 4349/722; Б – скелетная стенка , сложенная из ортотриен, (голотип ПИН, № 4349/722; СЭМ, ОРЭ); В, Г – изолированные ортотриены (СЭМ, ВЭ); Д – дермальный скелет, состоящий из венечных ортотриен (голотип ПИН, № 4349/722; СЭМ, ОРЭ); Е – разветвлённый стержень венечной ортотриены, вид сверху (ПИН, № 4349/1203; СЭМ, ОРЭ); Ж – венечные ортотриены второго типа, характеризующиеся пятью боковыми отростками, расходящимися радиально под тупым углом до 160° (ПИН, № 4349/1201; СЭМ, ОРЭ); З –дермальный скелет из венечных ортотриен и ортотриен, направленных основными стержнями наружу (ПИН, № 4349/1201; СЭМ, ОРЭ). Обозначения: цс – центральный стержень венчика, бо – боковой отросток венчика, ос – основной стержень венечных ортотриен, бв – боковые ветви венечных ортотриен.

Высота губки – 50 мм, максимальный диаметр – 12 мм; бугорки на поверхности тела достигают 0.5 мм в диаметре (Рис. 16А; 17А–Б; 18А–В). Диаметр основного стержня ортотриен обычно – от 25 до 40 мкм (среднее 31.47 мкм ± 5.3; N = 29); диаметр боковой ветви – от 25 до 40 мкм (среднее 29.47 мкм ± 4.74; N = 29); длина основного стержня – примерно 0.5 мм; длина боковой ветви – от 0.1 до 0.2 мм; угол между боковыми ветвями ортотриен составляет 120º, угол между основным стержнем и боковыми ветвями – примерно 95–100º (Рис. 16Б–Г; 17В). Венечные ортотриены измерялись по экземпляру ПИН, № 4349/1201; примерная длина основного стержня венечных ортотриен составляет от 50 до 100 мкм при длине отростков венчика от 30 до 50 мкм и длине боковых ветвей до 50 мкм (Рис. 16З, 18Д). Диаметр основного стержня венечной ортотриены – от 5 до 7 мкм (среднее 6.06 мкм ± 1.28; N = 79); диаметр боковых ветвей – от 5 до 7 мкм (среднее 5.87 мкм ± 1.3; N = 79); диаметр боковых отростков венчика – от 3 до 5 мкм (среднее 4.4 мкм ± 0.8; N = 79); диаметр центрального стержня венчика – от 3 до 7 мкм (среднее 5.7 мкм ± 2.69; N = 52). Боковые ветви венечных ортотриен располагаются между собой под углом в 120º; угол между основным стержнем и боковыми ветвями достигает 95–100º; угол между боковыми отростками и центральным стержнем составляет 45–55º по направлению к концу основного стержня.

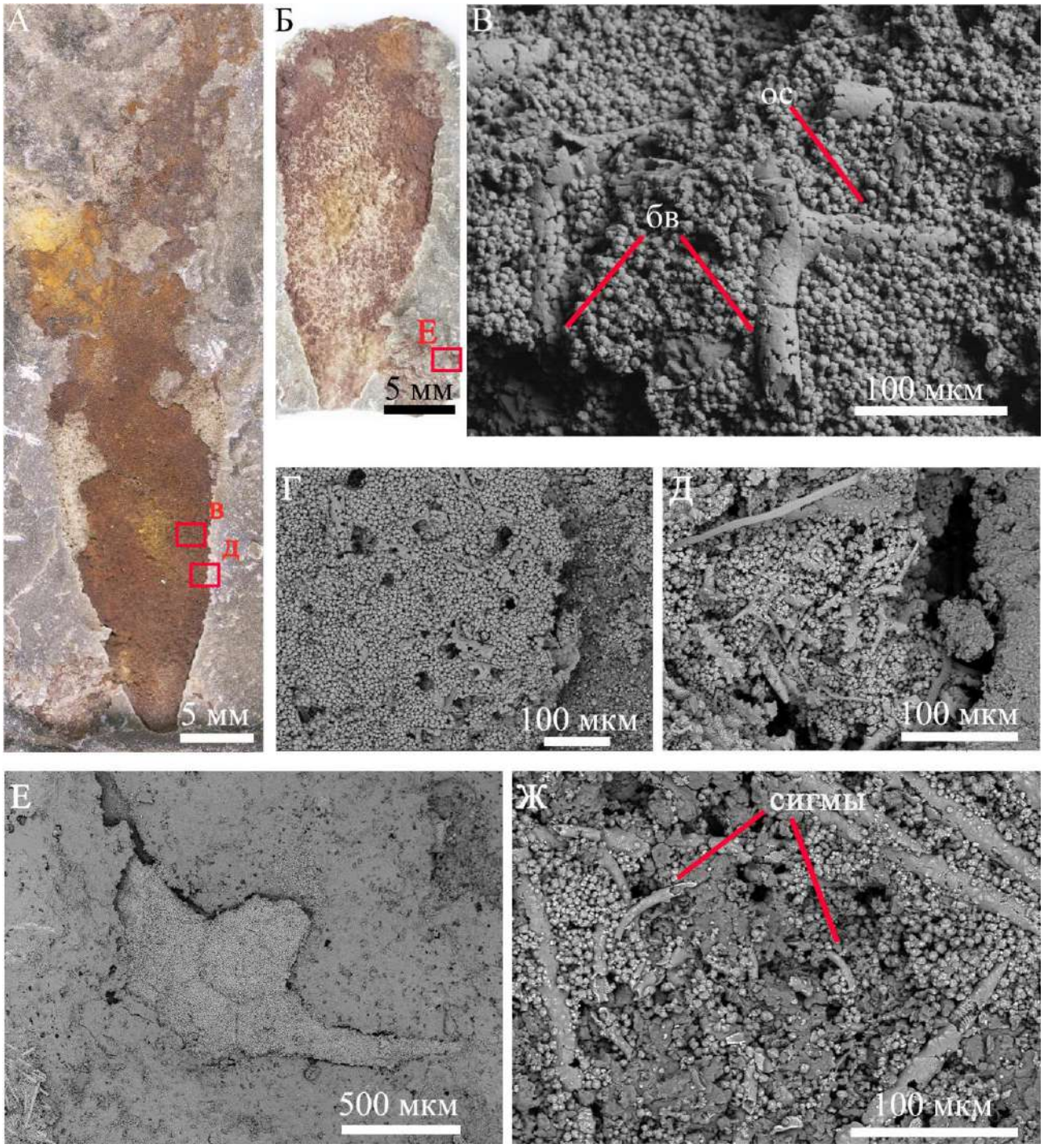


Рисунок 17. *Ivantsovia andreyi*, ПИН, № 4349/1202-1, 4349/1202-2 (отпечаток и противоотпечаток); местонахождение близ устья руч. Аччагый-Туойдах, обн. В9 («Водорослевая линза»), среднее течение р. Лены, правый берег; синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – общий вид отпечатка, красными прямоугольниками отмечены увеличенные области; Б – общий вид противоотпечатка, красным квадратом отмечена область со склеритом ханцеллориды; В, Г – ортотриены (СЭМ, ОРЭ); Д – венечные ортотриены (СЭМ, ОРЭ); Е – склерит ханцеллориды (СЭМ, ОРЭ); Ж – сигмы во фрагменте скелета *Neomenispongia plexa* (СЭМ, ОРЭ). Обозначения: ос – основной стержень ортотриены, бв – боковые ветви ортотриены.

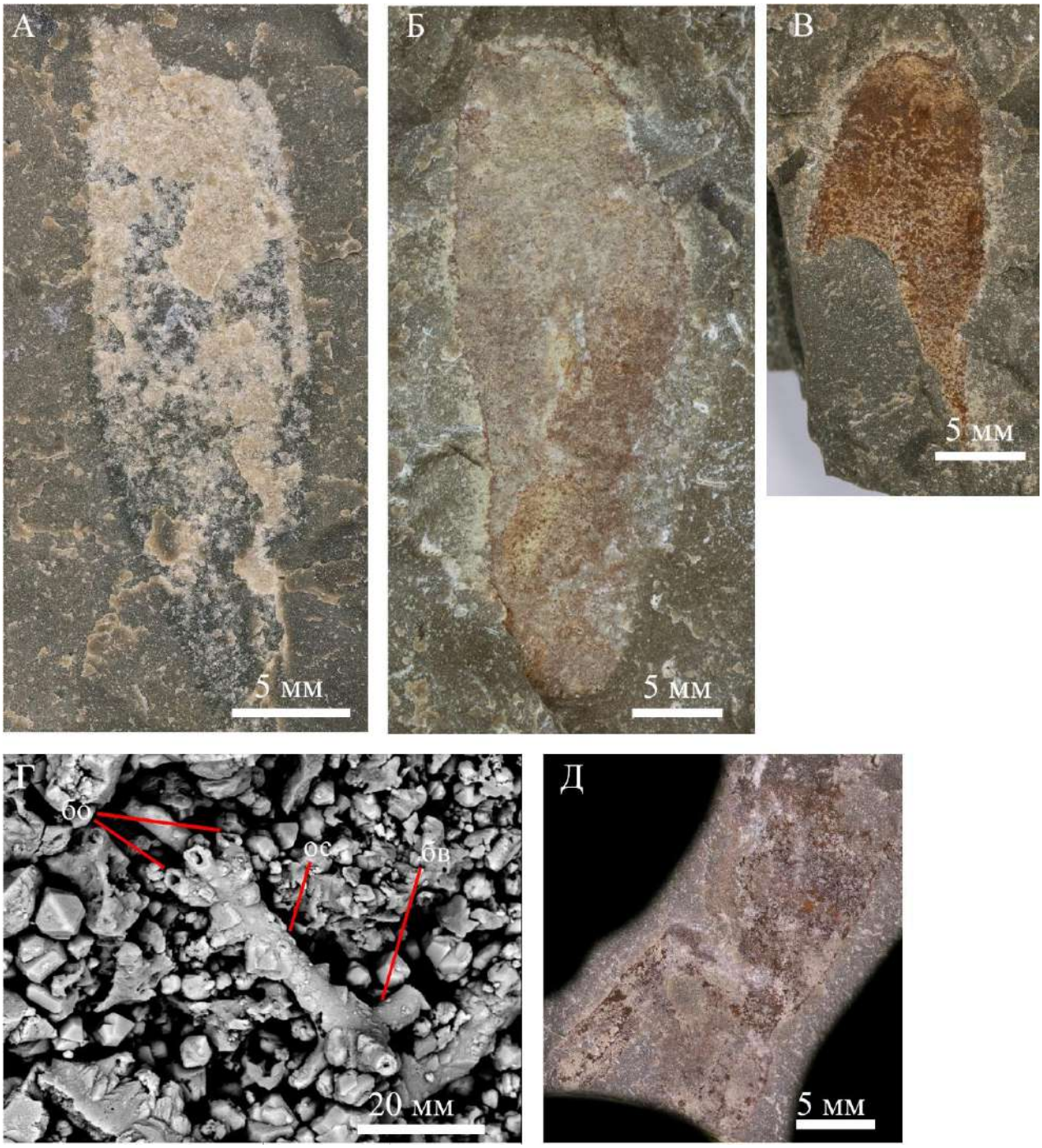


Рисунок 18. Экземпляры *Ivantsovia andreyi*; местонахождение близ устья рч. Аччагый-Туойдах, обн. В9 («Водорослевая линза»), среднее течение р. Лены, правый берегб синская свита, ботомский ярус, ранний кембрий. А – общий вид отпечатка ПИН, № 4349/1205; Б – общий вид отпечатка ПИН, № 4349/1203-1; В – общий вид противоотпечатка ПИН, № 4349/1203-2; Г – венечная ортотриена (отпечаток ПИН, № 4349/1203-1; СЭМ, ОРЭ); Д – общий вид отпечатка ПИН, № 4349/1201. Обозначения: бо – боковые отростки венечной ортотриены, ос – основной стержень венечной ортотриены, бв – боковые ветви венечной ортотриены.

4.1.14.3 Материал

Голотип ПИН, № 4349/722; топотипы ПИН, №№ 4349/1201, 1202, 1203, 1205; ПИН, №№ 4349/1202,1203 представлены полными скелетами в виде отпечатка (ПИН, №№ 4349/1202-1, 1203-1) и противоотпечатка (ПИН, №№ 4349/1202-2, 1203-2).

4.1.14.4 Местонахождение

Близ устья рч. Аччагый-Туойдах, обн. В9 («Водорослевая линза»), среднее течение р. Лены, правый берег, Республика Саха (Якутия), синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.1.15 “Lithistida” Schmidt, 1870

4.1.16 Подотряд Orchocladina Rauff, 1895

4.1.17 Семейство Anthaspidellidae Ulrich in Miller, 1889

4.1.18 *Usaspongia* K. A. Kolesnikov, N. S. Inkina, J. V. Shuvalova et A. Yu. Zhuravlev, 2025

4.1.18.1 Название рода

Название рода от р. Уса в Полярном Урале.

4.1.18.2 Типовой вид

Usaspongia tchernyshevi Kolesnikov et al., 2025

4.1.18.3 Типовое местонахождение

Р. Кожым, Полярный Урал, Республика Коми, сезымская свита, ассельский-сакмарский ярусы, приуральский отдел, пермская система.

4.1.18.4 Диагноз

Антаспиделлидная обыкновенная губка, низкоконическая одиночная или ветвящаяся модульной формы, с узкими разветвлёнными каналами. Скелет построен из равноудалённых I-образных амфиарборесцентных дендроклонов с прямыми центральными стержнями и пальцевидными зигомами на концах. Сцепляясь между собой пальцевидными зигомами, дендроклоны формируют жёсткий и высокоупорядоченный хоаносомальный скелет из радиальных, направленных вверх и наружу трабов (лестничных структур из сцепленных зигомов), поперечинами которых служат стержни дендроклонов.

Дополнительные внутренние или наружные спикулы, а также микросклеры отсутствуют.

4.1.18.5 Замечания

Антаспиделлиды известны из многих каменноугольных и пермских местонахождений, среди которых в стратиграфической последовательности, выделяются: среднекаменноугольные отложения Техаса (Finks, 1960), Оклахомы (Rigby et al., 1970), Арканзаса (Rigby, Manger, 1994) и Леона, Испания (García-Bellido, Rigby, 2004); бассейновые фации приуральского отдела Южного Урала (Stuckenberg, 1895; Tchernychev, 1898) и Техаса (Finks, 1960); эпиконтинентальные рифы гвадалупскогого отдела Техаса (Gerth, 1927; Finks, 1960) и Вайоминга (Rigby, Boyd, 2004); ранне-среднепермские глубоководные фации острова Тимор (Gerth, 1927, 1929, 1931); а также рифовые отложения лопингского отдела в провинции Гуанси, Китай (Deng, 1981).

Разделение родов внутри Anthaspidellidae в основном строится по общей форме скелета, расположению различных пор и каналов, модификациям дендроклонов и наличию дополнительных спикул. Новый род отличается от *Aulacospongia* Gerth, 1927 отсутствием борозд на поверхности тела; от *Mastophyma* Gerth, 1927 и *Timidella* de Laubenfels, 1955 (=*Timorella* Gerth, 1927) – отсутствием конических выступов на поверхности и радиальных каналов; от *Palaeojerea* Gerth, 1927 и *Pseudomultistella* Deng, 1981 – отсутствием упорядоченной системы каналов; от *Palaeophyma* Gerth, 1927 – отсутствием поверхностных борозд, на дне которых открываются поры; от *Phacellopegma* Gerth, 1927 – отсутствием поверхностных ветвящихся борозд и апохет (восходящих вверх каналов); от *Pycnospongia* Gerth, 1927 – отсутствием модифицированных дендроклонов; от *Multistella* Finks, 1960 – отсутствием системы выводящих каналов в виде астрориз на поверхности скелета; от *Jereina* Finks, 1960 – отсутствием поверхностных борозд и осевых апохет; от *Virgaspongia* Rigby et Manger, 1994 – наличием ветвящихся каналов; от *Virgaspongiella* Rigby et Boyd, 2004 – отсутствием центральных оксов и стилей, заключённых в центре трабов; от *Incrustatospongia* Rigby et Boyd, 2004 –

отсутствием одноосных спикул, образующих шиповидные защитные элементы скелета.

Среди других родов антаспиделлид наибольший интерес представляют пермские губки Южного Урала, поскольку они являются географически и стратиграфически наиболее близкими новой губке. А. А. Штукенберг (Stuckenberg, 1895, с. 20–22, табл. IV, рис. 2, 3; табл. XVIII, рис. 2) первоначально отнёс свой ископаемый материал к кораллам под названиями *Kazania elegantissima, K. grunewaldti и K. ufimiana.* Позднее они были переописаны как губки, и последняя из них была выбрана типовым видом нового рода *Stuckenbergia*; также в составе рода была описана *K. uralica* (Tchernychev, 1898). Впоследствии родовое название, оказавшееся преоккупированным, было заменено на *Tschernyschevostuckenbergia* (Журавлёва в Резвой и др., 1962). В дальнейшем *Kazania* (типовой вид *K. elegantissima* Stuckenberg, 1895, ЦНИГР 305/в91а) была отнесена к семейству Haplistiidae de Laubenfels, 1955, поскольку в шлифах её скелета просматриваются оксы и более сложные элементы – «спикулофибры» (ЦНИГР 317/в47 и 317/в47; Finks et al., 2004). На самом деле, именно толстые стержнеподобные «спикулофибры», расходящиеся от центра, образуют сам скелет. Внутри же этих стержней присутствуют мелкие трабы. Возможно, «спикулофибры» являются окремнёнными спонгиновыми волокнами и связанными с ними спикулами. *K. uralica* Tchernychev, 1898 (с. 18–19, табл. II, рис. 14, 15, 22; табл. III, рис. 1; табл. IV, рис. 5; текст-рис. 10, 11; ЦНИГР 317/58) очень похожа на *K. elegantissima* и отличается от неё только более тонкими скелетными элементами. Вероятно, это та же губка, но на более ранней стадии развития. Вид *Pemmatites artiensis* Tchernychev, 1898 (с. 11–13, табл. II, рис. 13, 16; табл. IV, рис. 1, 2; текст-рис. 2) может быть младшим синонимом всё той же губки, поскольку строение скелета у него полностью идентично.

K. ufimiana (ЦНИГР 305/416) была выделена Ф. Н. Чернышевым (Tchernychev, 1898, с. 14) как типовой вид нового рода (ныне *Tschernyschevostuckenbergia*) из-за совершенно иного строения скелета по сравнению с типовым видом *Kazania*, который автор ошибочно указал как *K.*

ufensis. Эта губка характеризуется очень тонкой антаспиделлидной скелетной решёткой и цилиндрической формой тела, что отличает её от *Usaspongia tchernyshevi*. Единственный экземпляр *K. grunewaldti* Stuckenberg, 1895 (ЦНИГР 305/в93) сохранился в виде сети пустот на месте скелета, и его трудно сравнивать с другими губками. Эта губка определённо не принадлежала роду *Kazania,* как отмечал Ф. Н. Чернышев (Tchernychev, 1898), предположительно отнеся её к *Haplistion* Young et Young, 1877. Однако её родство с антаспиделлидами представляется более вероятным, так как ни ризоклоны, ни оксы, характерные для Haplistiidae, не могли бы сформировать тот скелет, который сохранился в виде правильной сети пустот.

Наконец, вид *Stuckenbergia artiensis* Tchernychev, 1898 (с. 28–29, табл. III, рис. 4, 5; табл. V, рис. 4–6; текст-рис. 17, 18) имеет антаспиделлидный скелет с ветвящимися каналами, поэтому здесь он отнесён к новому роду *Usaspongia* как отдельный вид.

4.1.19 *Usaspongia tchernyshevi* K. A. Kolesnikov, N. S. Inkina, J. V. Shuvalova et A. Yu. Zhuravlev, 2025

4.1.19.1 Название вида

Вид назван в честь Ф. Н. Чернышева – первого исследователя губок Урала и Тимана.

4.1.19.2 Типовой экземпляр

ЦГМ-14/1, разрез Уса-1b (67°23′58″ с.ш., 64°27′53″ в.д.). Паратипы: ЦГМ-14/2 – ЦГМ-14/12, разрезы Уса-1, Уса -1b и ЛЕ (67°06′20″ с.ш., 64°15′46″ в.д.).

4.1.19.3 Описание

Низкоконическая или модульная ветвящаяся губка, от 20 до 90 мм в диаметре тела, прикреплённая основанием к субстрату (Рис. 19). Губка без спонгоцеля, но с множеством узких разветвлённых каналов внутри скелета, идущих вдоль его продольной оси или поперёк к ней (Рис. 20А, В). Диаметр каналов составляет от 0,3 до 0,6 мм. Скелет губки жёсткий, построен исключительно из I-образных амфиарборесцентных дендроклонов, образующих хоаносомальный слой (Рис. 19А ;20Б, Г–Д).

Каждый дендроклон состоит из длинного, гладкого, прямого центрального стержня длиной 0,1–0,2 мм (среднее 0,17 мм ± 0,036 мм; N = 19), от которого на обоих концах отходят пальцевидные зигомы примерно равного размера (Рис. 20Г–Д). Диаметр стержней составляет 0,02–0,04 мм (среднее = 0,037 мм <0,01 мм; N = 19). Каждый зигом состоит из четырёх-шести коротких, слегка расходящихся ветвей длиной 0,06–0,1 мм (среднее 0,08 мм ± 0,01 мм; N = 11) и диаметром 0,02–0,04 мм (среднее 0,03 мм <0,01 мм; N = 11) (Рис. 20Д). Зигомы соседних дендроклонов плотно сцеплены между собой, формируя радиальные, направленные вверх и наружу пористые трабы толщиной 0,1–0,2 мм (среднее 0,14 мм ± 0,02 мм; N = 41), расположенные на расстоянии 0,16–0,37 мм друг от друга (среднее 0,24 мм ± 0,05 мм; N = 50) (Рис. 19А, Б; 20Б, В). Благодаря высокой упорядоченности расположения, сочленённые дендроклоны, ориентированные своими стержнями паратангенциально к верхней и наружной поверхности губки, формируют правильную лестничную хоаносомальную сеть (трабы), заполняющую пространство между каналами и дермальной поверхностью (Рис. 19А; 20В, Б). Дендроклоны расположены с интервалами 0,04–0,14 мм и выстроены в горизонтальные слои (Рис. 20Д). Верхушки трабов слегка выступают за пределы тела в виде полушаровидных бугорков диаметром 0,1–0,3 мм (Рис. 19А, В). Поверхностные участки трабов и дендроклонов незначительно утолщены (Рис. 19А, Б). В целом сеть стержней и зигомов дендроклонов образует орнамент из правильных треугольников на срезе губки.

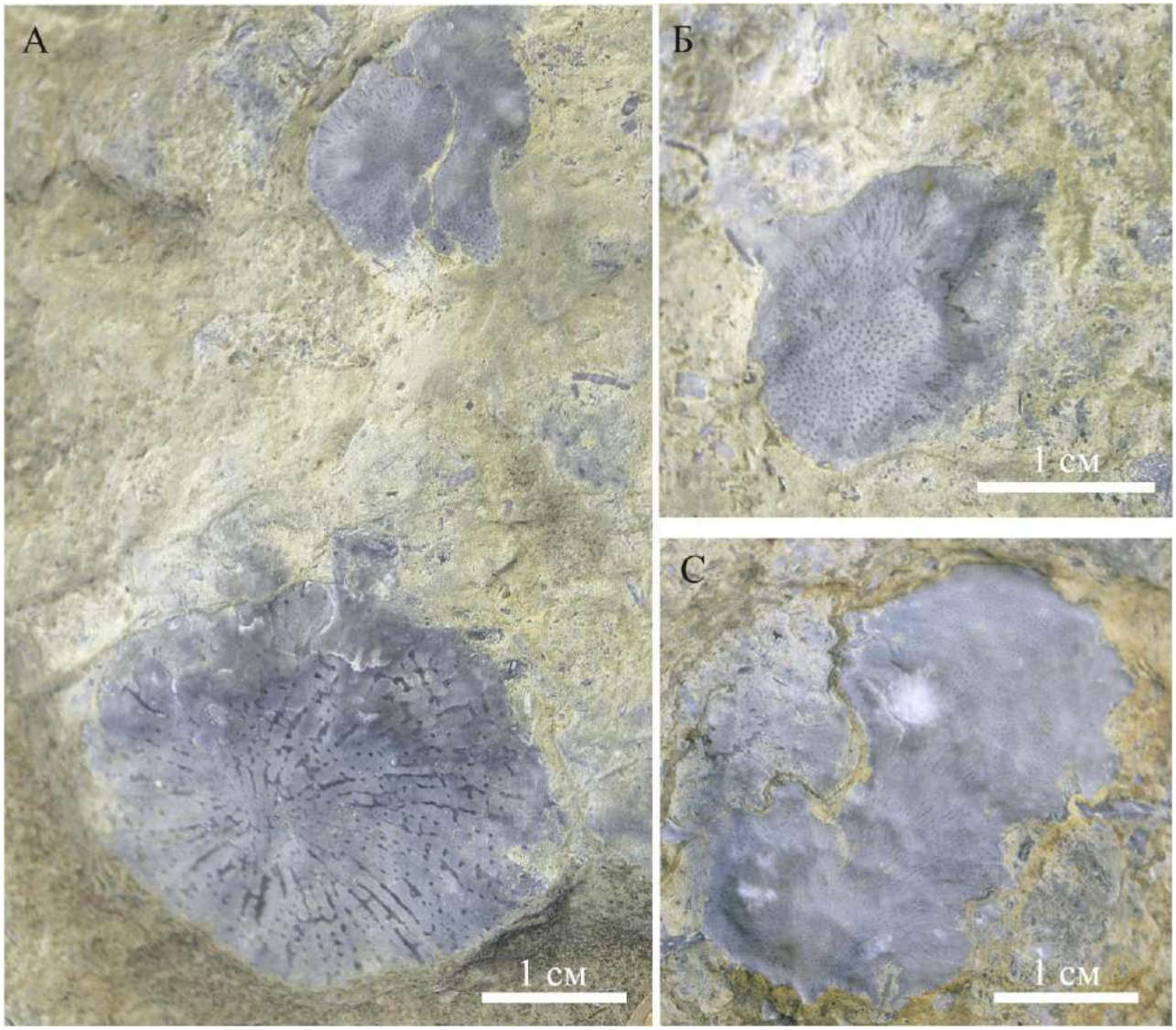


Рисунок 19. *Usaspongia tchernyshevi*, голотип CGM-14/1; разрез Уса-1, левый берег; сезымская свита, ассельский и сакмарский века, раннепермская эпоха;. А – общий вид ветвей *U. tchernyshevi*, сохранившихся *in situ* на поверхности напластования; Б – ветвь *U. tchernyshevi* с немного утолщённой наружной стенкой; В – боковой вид другой ветви *U. tchernyshevi*.

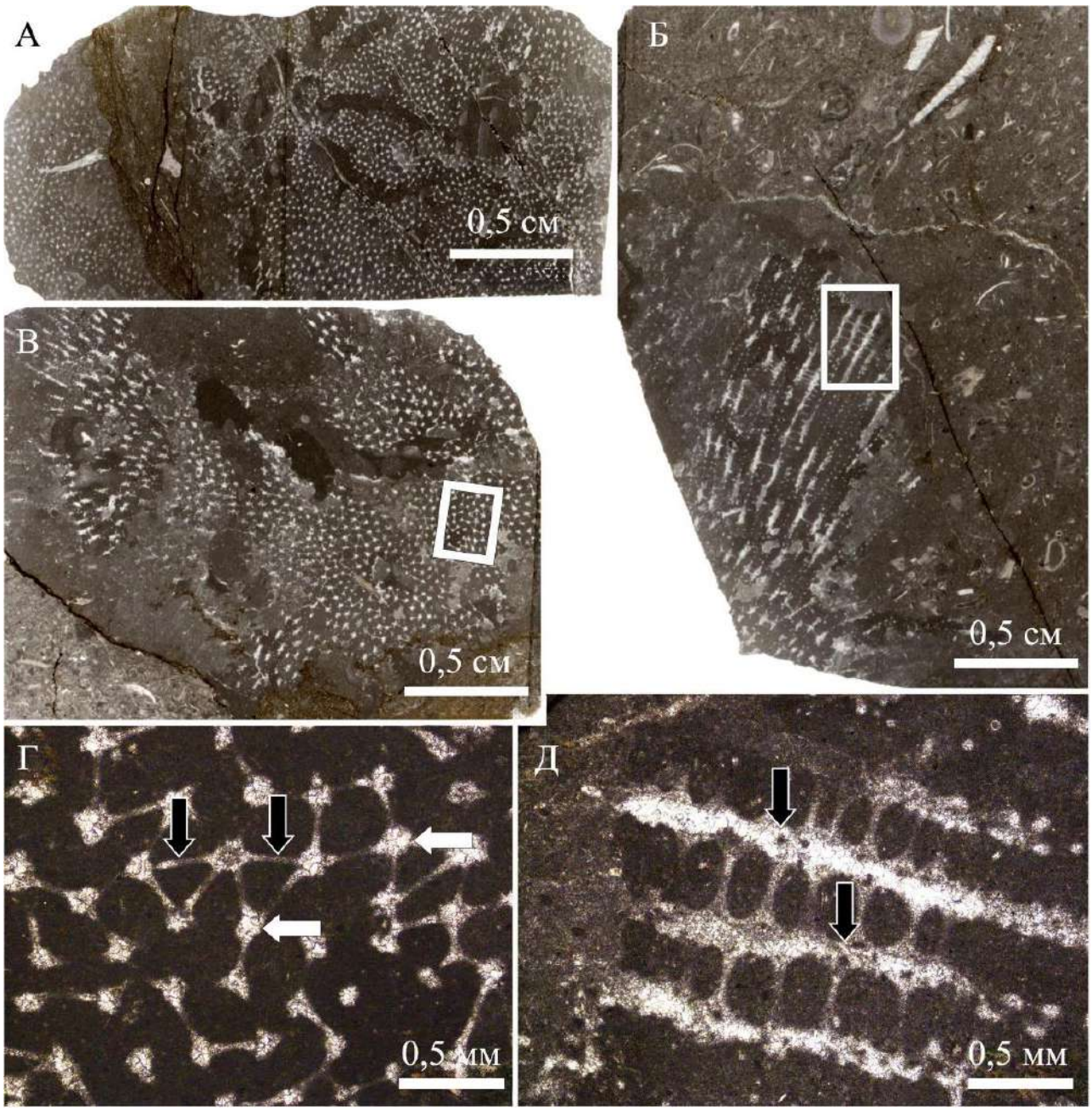


Рисунок 20. *Usaspongia tchernyshevi*, микрофотографии палеонтологических шлифов; сезымская свита, ассельский и сакмарский века, раннепермская эпоха; разрез Уса-1, левый берег. А – тангенциальный срез хоаносомального скелета с ветвящимися каналами и трабами (паратип CGM-14/4); Б – фрагмент поперечного среза с видимыми радиально расходящимися трабами, образованными зигомами из перекрёстно соединённых дендроклонов (голотип CGM-14/1); В – косо-поперечный срез хоаносомального скелета с ветвящимися каналами (голотип CGM-14/1); Г – увеличенный участок тангенциального среза (выделен на Рис. 20В), показывающий трабы (отмечены белыми стрелками) и стержни дендроклонов (отмечены чёрными стрелками) (голотип CGM-14/1); Д – увеличенный участок поперечного среза (выделен на Рис. 20Б), показывающий перекрёстно соединённые дендроклоны, образующие пористые трабы (поры отмечены стрелками) (голотип CGM-14/1).

4.1.19.4 Замечания

Спикулы в шлифах непрозрачные, лишены первичного кремнезёма, который был замещён поздним блочным кальцитовым цементом (Рис. 20А–Д). Образовавшийся кальцитовый слепок является распространённой формой замещения кремнезёма в карбонатной вмещающей породе, точно повторяющий морфологию дендроклонов и зигомов, но не сохраняющий осевые каналы спикул. Новый вид отличается от *U. artiensis* (Tchernychev, 1898) более тонкими скелетными элементами, такими как дендроклоны и трабы, а также более правильной организацией скелета.

4.1.19.5 Местонахождение

Р. Кожым, Полярный Урал, Республика Коми; сезымская свита; ассельский-сакмарский ярусы, приуральский отдел, пермская система.

4.2 Класс Hexactinellida Schmidt, 1870

Во второй части результатов приводятся составленные автором оригинальные таксономические описания нового рода *Botomospongia*, типового вида *Botomospongia sphaeroides*, экземпляра *Protospongia* sp. и комплексов изолированных спикул, включающих *Nabaviella* sp., пентактины и гексактины с тонкими гладкими лучами, якорные спикулы, вздутые гексактины и пентактины.

Экземпляры *Botomospongia sphaeroides* и фрагмент *Protospongia* sp. (ПИН, № 5119/2001) были впервые изучены и описаны автором. Для выявления морфологии было проведено препарирование отпечатков, компьютерная томография голотипа *Botomospongia sphaeroides*, химическое травление уксусной кислотой некоторых экземпляров *Botomospongia sphaeroides*, напыление золотом, фиксация изолированных спикул *Botomospongia sphaeroides*, фотосъёмка и сканирующая электронная микроскопия. Полевой сбор коллекции ископаемого материала, в котором были найдены экземпляры *Botomospongia sphaeroides*, был проведён сотрудником ПИН РАН Андреем Юрьевичем Иванцовым на местонахождении синской свиты на р. Буотама в

2017 году. Губка *Protospongia* sp. была найдена в отложениях чайской свиты у подножия горы Красивой на р. Мая Андреем Юрьевичем Иванцовым и Андреем Юрьевичем Журавлёвым в 1998 году.

Приведённые в результатах комплексы изолированных спикул, включающие *Nabaviella* sp., пентактины и гексактины с тонкими гладкими лучами, вздутые гексактины и пентактины, были определены автором по фотографиям, предоставленным А.В. Кучинским.

Изолированные якорные спикулы и вздутая гексактина были получены из коллекции, собранной лично автором в ходе Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции в 2024 году. Автор проводил кислотное травление материала коллекции для получения девяти изолированных спикул, фиксацию спикул, напыление и сканирующую электронную микроскопию. Из этих изолированных спикул систематическую ценность имеют пять якорных спикул и единственная вздутая гексактина.

4.2.1 Incertae subclassis

4.2.2 Incertae ordinis

4.2.3 Incertae familia

4.2.4 *Botomospongia* K. A. Kolesnikov, 2026

4.2.4.1 Название рода

Название происходит от реки Буотама (Буотама) в бассейне среднего течения р. Лена, Республика Саха (Якутия), и греч. spoggia «губка». Род женский.

4.2.4.2 Типовой вид

Botomospongia sphaeroides (монотипический).

4.2.4.3 Типовое местонахождение

Примерно в 4,4–5,5 км выше устья рч. Кыыры-Таас, правый берег р. Буотама, бассейн среднего течения р. Лена, Республика Саха (Якутия); синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.2.4.4 Диагноз

Как у типового вида.

4.2.5 *Botomospongia sphaeroides* K. A. Kolesnikov, 2026

4.2.5.1 Название вида

Название от греч. sphaeroides «шаровидный», характеризующего форму губки.

4.2.5.2 Типовой экземпляр

ПИН, № 5895/104-1 (отпечаток) и ПИН, № 5895/104-2 (противоотпечаток), которые слагают полный скелет, сохранившийся в плоскости напластования.

4.2.5.3 Диагноз

Губка шаровидной или овальной формы, с выраженными внешними спикулами, дермальным и хоаносомальным скелетами. В верхней части скелета располагается одиночный оскулюм, занимающий до половины его ширины. Скелет состоит преимущественно из пентактин; гексактины и диактины встречаются редко. Хоаносомальный скелет бесструктурный и в основном состоит из мелких пентактин третьей и четвёртой размерных групп, а также крупных гексактин. Пентактины первой и второй размерной группы образуют неплотный дермальный скелет. Диактины очень редки, не играют структурной роли в скелете. Крупные якорные спикулы формируют внешний скелет губки. Дистальные мутовчатые концы якорных спикул направлены наружу, тогда как проксимальные обычно погружены в стенку и имеют утолщённый шипастый конец.

4.2.5.4 Описание

Губки шаровидной или овальной формы, диаметром от 1 до 3 см (Рис. 21А, Г–Ж). Апикальный оскулюм достигает около 0,5–1 мм в диаметре (ПИН, № 5895/105; 5895/116) (Рис. 21Д, Е). Скелет имеет выраженные дермальный и хоаносомальный слои. Толщина скелета составляет примерно 1,5–2 мм (Рис. 21Б, В).

Хоаносомальный скелет бесструктурный и состоит из сравнительно редких крупных гексактин и многочисленных мелких пентактин четвёртой и

третьей размерных групп (Рис. 22А, Б; 23Д; 24Г). На более крупных и хорошо сохранившихся экземплярах (ПИН, № 5895/104; 5895/105; 5895/116) хоаносомальные спикулы часто встречаются плотными округлыми скоплениями диаметром около 200–500 мкм (Рис. 21А, Г, Д, Ж; 22А; 24Б, Г). Вероятно, эти скопления образуются вследствие наложения сетчатого хоаносомального и более дифференцированного дермального слоёв.

В дермальном слое преобладают пентактины первой и второй размерных групп; максимальный диаметр лучей составляет 17–20 мкм (среднее 19,5 ± 4,3; N = 65) и 10–13 мкм (среднее 12,1 ± 1,5; N = 144), длина лучей составляет около 150–300 мкм (Рис. 22Д; 24А). Дистальные лучи дермальных пентактин направлены перпендикулярно к наружной поверхности, а тангенциальные упираются в хоаносомальный слой (Рис. 24А). Дермальные пентактины обычно собраны в рыхлые пучки, дистальные лучи которых прилегают друг к другу (Рис. 24А).

Мелкие пентактины третьей и четвёртой размерных групп распространены в хоаносомальном слое; максимальный диаметр лучей составляет 7–8 мкм (среднее 8,3 ± 0,95; N = 166) и 4–5 мкм (среднее 5,6 ± 0,8; N = 44), примерная длина лучей – около 50–150 мкм (Рис. 22А, Б). Боковые лучи пентактин четвёртой размерной группы могут быть слегка изогнутыми, направленными к проксимальному лучу. Лучи крупных гексактин достигают 40–80 мкм максимального диаметра и около 500–700 мкм в длину (Рис. 22В, Г). Гексактины остаются редкими и встречаются только в хоаносомальном слое.

Диактины (гексактины с редуцированными лучами) встречаются редко (Рис. 22Е). Диаметр их дистальных и проксимальных лучей составляет около 10 мкм. Четыре небольших радиальных бугорка (7–8 мкм в диаметре), расположенных тангенциально к поверхности скелета, вероятно, являются редуцированными лучами. В хорошо сохранившихся экземплярах (ПИН, № 5895/104; 5895/105; 5895/116) встречаются также немногочисленные акантопентактины, отличающиеся проксимальным лучом, покрытым мелкими шипиками, и тангенциальными лучами, иногда слегка изогнутыми по

направлению к проксимальному лучу (Рис. 22Ж–И). Диаметр проксимального луча составляет 12 мкм (среднее – 12,7 ± 3,4; N = 10). Шипики расположены по четыре в ряд, наклонены к вершине проксимального луча, достигая 7–17 мкм в длину и 2–5,7 мкм в высоту.

Якорные спикулы двух размерных групп формируют внешний прикрепительный скелет губки (Рис. 24Б, Г). Якорные спикулы первой размерной группы наиболее многочисленны и изменчивы: диаметр стержня 30–80 мкм, длина спикулы 1–2,5 мм (Рис. 23А, В, Д). Спикулы второй размерной группы встречаются очень редко и по толщине стержня (22–25 мкм) сходны с пентактинами первой группы (Рис. 23Б, Г, Е). Якорные спикулы погружены в стенку тела губки наполовину своей длины или более. Дистальный конец несёт мутовчатое окончание с 4–12 зубцами, расположенными в два ряда: зубцы меньшего размера находятся ближе к бугорку на вершине луча, а более крупные – ниже (Рис. 23А, Б). Противоположный конец оканчивается шаровидным вздутием, достигающим 60–110 мкм в диаметре, покрытым шипами или притупленными рёбрышками (Рис. 23В–Е). Длина шипов составляет 11–17 мкм, высота 6–15 мкм; рёбрышки достигают 11–26 мкм в длину и около 3–11 мкм в высоту.

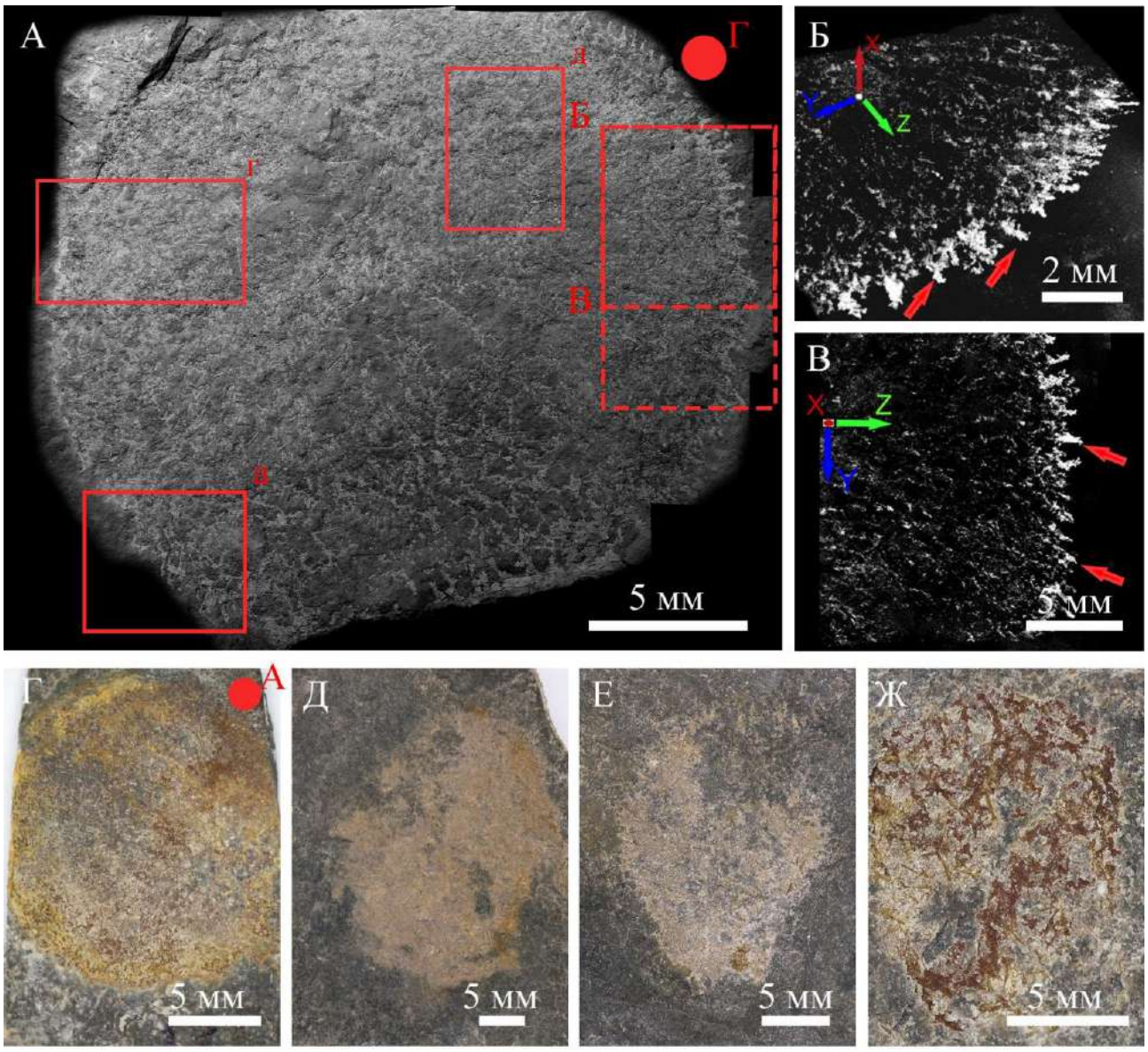


Рисунок 21. *Botomospongia sphaeroides*; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – общий вид отпечатка голотипа ПИН, № 5895/104-1 с выделением различных участков скелета: а – дермальный скелет с сохранившейся границей дермальной мембраны (Рис. 33А), г – хоаносомальный скелет (Рис. 24Г), Д – центральная часть отпечатка (Рис. 24Д), Г – ориентировочная точка между отпечатком и противоотпечатком (Рис. 21Г), а также области хоаносомального и дермального скелета, визуализированные методом рентгеновской микрокомпьютерной томографии (Рис. 21Б, В)(СЭМ, ОРЭ); Б, В – реконструкция участка отпечатка голотипа ПИН, № 5895/104-1 по данным рентгеновской микрокомпьютерной томографии: Б – наклонный вид, В – вид сверху (столбчатые фрамбоидные структуры показаны стрелками); Г – общий вид противоотпечатка голотипа ПИН, № 5895/104-2; Д – общий вид противоотпечатка ПИН, № 5895/105-1 до кислотного

травления; Е – общий вид противоотпечатка ПИН, № 5895/113-2; Ж – общий вид противоотпечатка ПИН, № 5895/125-2.

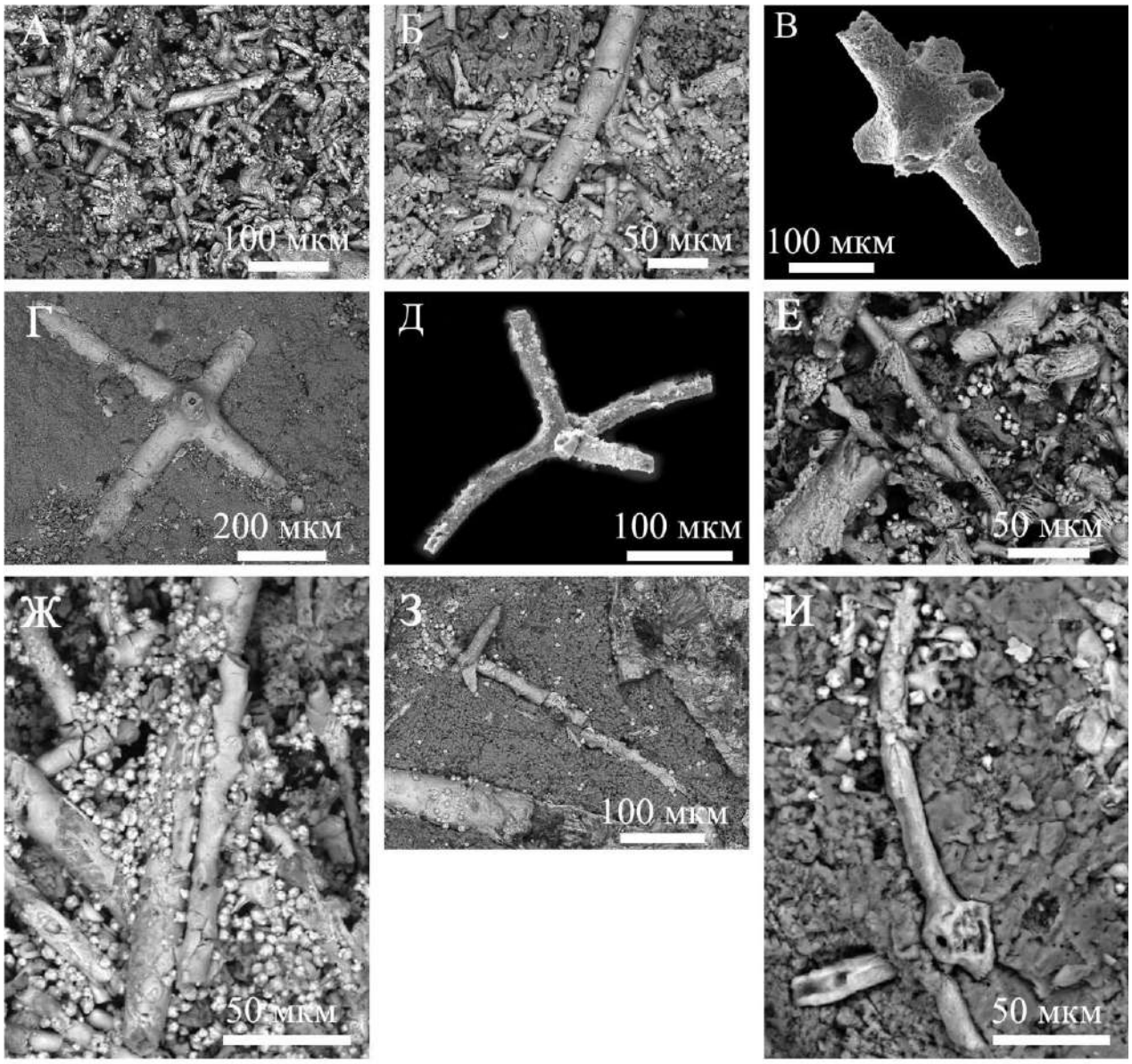


Рисунок 22. Спикулы *Botomospongia sphaeroides*; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А, Б – хоаносомальный скелет после кислотного травления (ПИН, № 5895/105-1; СЭМ, ОРЭ); В – изолированная крупная гексактина (ПИН, № 5895/112; СЭМ, ВЭ); Г – крупная гексактина до кислотного травления (ПИН, № 5895/129; СЭМ, ОРЭ); Д – пентактина второго размерного порядка после кислотного травления (ПИН, № 5895/105-1; СЭМ, ВЭ); Е – диактина после кислотного травления (ПИН, № 5895/105-1; СЭМ, ОРЭ); Ж, И – фрагменты акантопентактин до кислотного травления (ПИН, № 5895/105-1; СЭМ, ОРЭ); З –целиковая акантопентактина (ПИН, № 5895/110; СЭМ, ОРЭ).

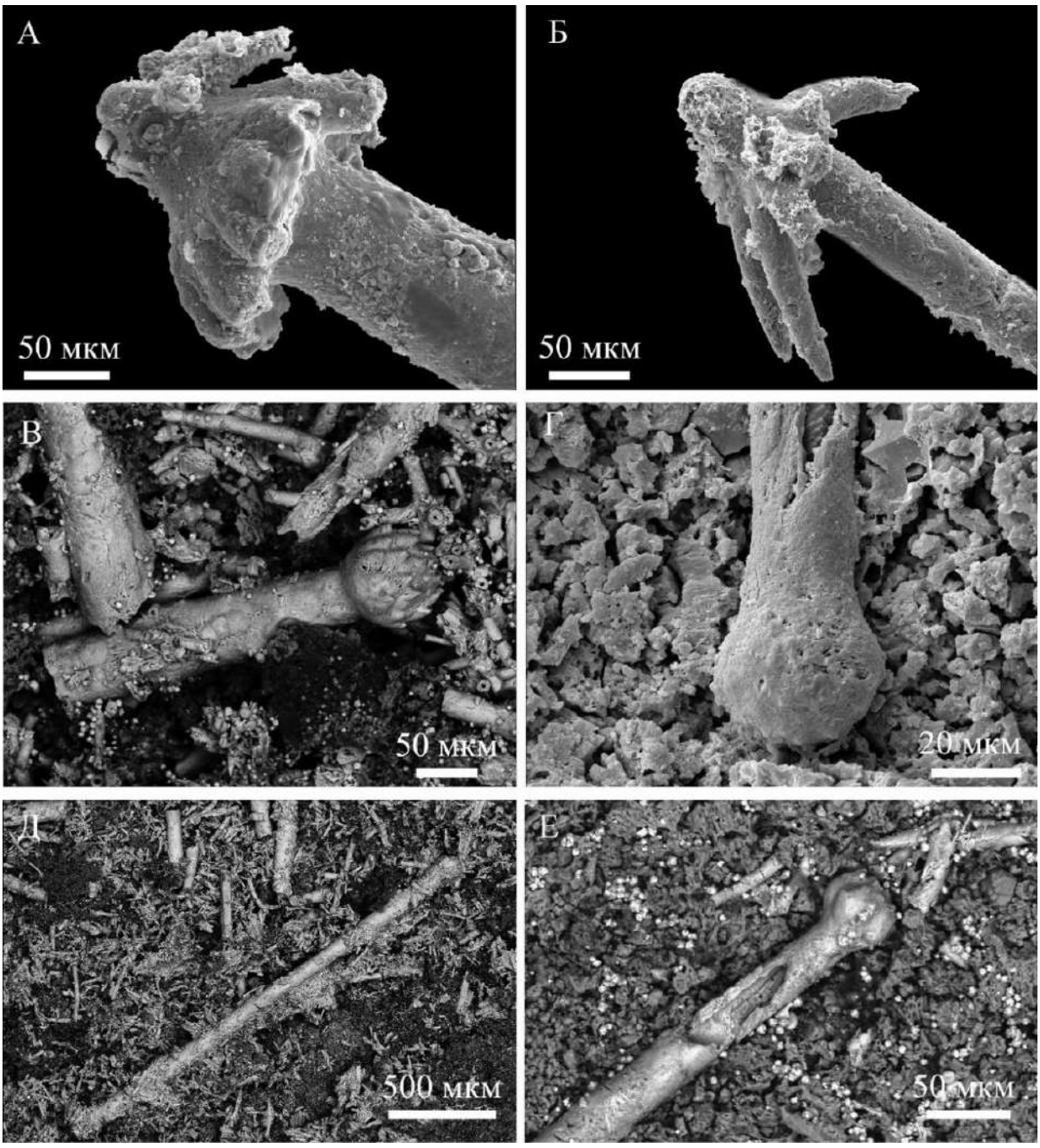


Рисунок 23. Якорные спикулы *Botomospongia sphaeroides*; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – мутовчатый конец якорной спикулы с двумя рядами зубцов, изолированная спикула после кислотного травления (ПИН, № 5895/129; СЭМ, ВЭ); Б – мутовчатый конец якорной спикулы с одним рядом зубцов, изолированная спикула после кислотного травления (ПИН, № 5895/112; СЭМ, ВЭ); В, Г – якорные спикулы после кислотного травления с шаровидно вздутыми концами, увенчанными шипами (ПИН, № 5895/105-1; СЭМ, ОРЭ); Д, Е – якорные спикулы двух размерных порядков после кислотного травления с сохранившимися шаровидно вздутыми концами, оканчивающимися ребристыми выступами вместо шипов (ПИН, № 5895/105-1; СЭМ, ОРЭ).

4.2.5.5 Замечания

Сгруппированные дистальные лучи часто окружены слоем микрокристаллов и фрамбоидов пирита, сливающихся в крупные столбчатые структуры длиной 0,3–1 мм (среднее 457 ± 266 мкм; N = 108) и шириной 0,1–0,3 мм (среднее 193 ± 106 мкм; N = 108) (Рис. 21Б, В; 24А, В). Наиболее хорошо такие столбчатые структуры сохранились у голотипа (ПИН, № 5895/104) и удалены на расстоянии 0,2–1 мм друг от друга (среднее 564 ± 369 мкм; N = 98) (Рис. 21Б, В). Дистальные лучи дермальных пентактин внутри фрамбоидных структур были обнажены у экземпляра ПИН, № 5895/105 после слабого травления (Рис. 24А).

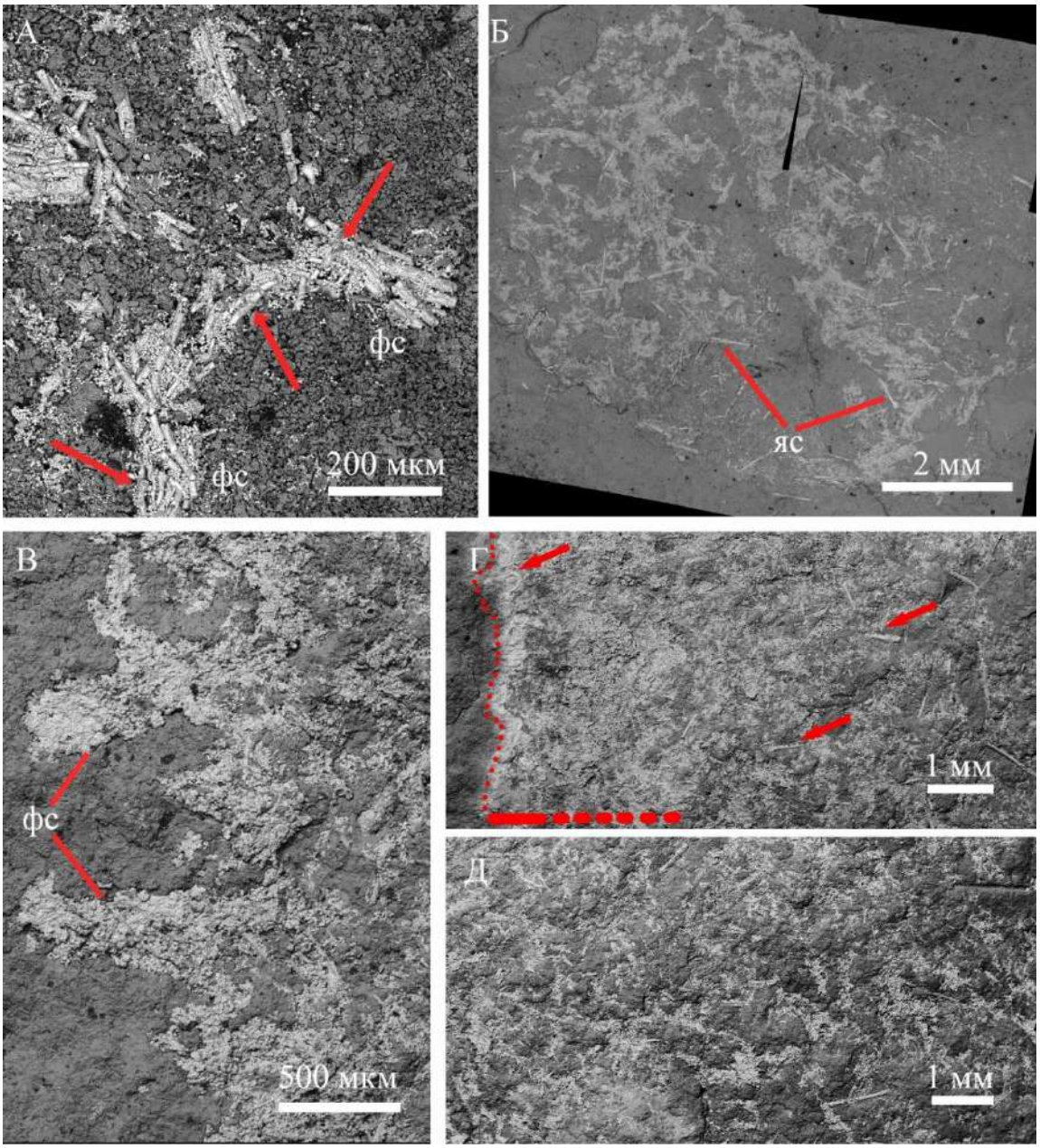


Рисунок 24. Элементы скелета *Botomospongia sphaeroides*; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – дермальный скелет со столбчатыми фрамбоидными структурами после кислотного травления (перекрестья пентактин показаны стрелкой)(ПИН, № 5895/105-1; СЭМ, ОРЭ); Б – панорамный снимок с заметными внешними якорными спикулами (показаны стрелками) и отверстиями на месте крупных приводящих каналов (ПИН, № 5895/125-2; СЭМ, ОРЭ); В – дермальный скелет со столбчатыми фрамбоидными структурами на месте предполагаемых тяжей трабекулярного ретикулюма (ПИН, № 5895/104-1; СЭМ, ОРЭ); Г – уплощённая стенка губки с выраженной границей с внешней породой на месте дермальной мембраны (отмечена параллельной точечной линией), дермальным скелетом (отмечен поперечной красной линией), хоаносомальным скелетом (отмечен поперченной пунктирной линией) и якорными спикулами (показаны стрелками)(ПИН, № 5895/104-1; СЭМ, ОРЭ); Д – уплощённая центральная часть отпечатка губки (ПИН, № 5895/104-1; СЭМ, ОРЭ). Обозначения: фс – столбчатые фрамбоидные структуры, яс – якорные спикулы.

4.2.5.6 Материал

Голотип – ПИН, № 5895/104, разделённый на отпечаток ПИН, № 5895/104-1 и противоотпечаток ПИН, № 5895/104-2. Паратипы: ПИН, №№ 5895/105, 106, 111, 115, 116. Изолированные спикулы: ПИН, №№ 5895/112, 113, 114.

4.2.5.7 Местонахождение

Примерно в 4,4–5,5 км выше устья рч. Кыыры-Таас, правый берег р. Буотама, бассейн среднего течения р. Лена, Республика Саха (Якутия); синская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.2.6 Отряд Reticulosa Reid, 1958

4.2.7 Надсемейство Protospongioidea Hinde, 1887

4.2.8 Семейство Protospongiidae Hinde, 1887

4.2.9 *Protospongia* Salter, 1864

4.2.9.1 Типовой вид

Protospongia fenestrata Salter, 1864

4.2.9.2 Типовое местонахождение

Формация Лингула-Флэгс, средний кембрий (мяолинский отдел), Пембрукшир, Южный Уэльс, Великобритания.

4.2.9.3 Диагноз

Субцилиндрические, конические, чашевидные или шаровидные тонкостенные губки, скелет которых образован сеткой из стауактин или спикул на их основе, которые равноудалённо располагаются в диагональном, прямоугольном или ромбическом порядке. Пространство между более крупными стауактинами в сети последовательно заполнено более мелкими стауактинами, ориентированными сходным образом. Вместе спикулы образуют правильную квадратную мельчающую решётку (квадрули).

4.2.9.4 Распространение

Ранний кембрий – средний девон; Канада (Британская Колумбия, Квебек), Австралия (Виктория), США (Юта, Айдахо, Невада), Россия (Сибирь), Испания (Муреро), Китай (Чжэцзян, Аньхой), Великобритания (Уэльс), Ирландия (о. Клэр), Португалия.

4.2.9.5 Состав рода

Кроме типового вида, в роду присутствуют виды: *Protospongia hicksi* Hinde, 1887, *Protospongia columbiana* Rigby et al., 1998, *Protospongia gracilis* Xiao et al., 2005, *Protospongia conica* Rigby et Harris, 1979.

4.2.10 *Protospongia* sp.

4.2.10.1 Описание

Единичный фрагмент тонкостенного сетчатого скелета 95 мм в длину и 70 мм в ширину, состоящий из тангенциально ориентированных стауактин (Рис. 25А). Стауактины разделены на четыре размерные группы, формирующие квадрули четырёх порядков, за счёт чего весь фрагмент приобретает характерный клетчатый узор (Рис. 25Б, В). Стауактины первой размерной группы имеют равномерно сужающиеся лучи длиной 5–8 мм (среднее 7,06 мм ± 0,76; N = 17), диаметр лучей составляет 0,2–0,6 мм (среднее 0,28 мм ± 0,11; N = 17). Заострённые концы лучей, как правило, не сохраняются. Наиболее крупные стауактины формируют первый порядок квадрулей (Рис. 25В).

Стауактины второй размерной группы достигают 0,1–0,25 мм (среднее 0,24 мм ± 0,1; N = 24) в диаметре луча и 2,5–4,7 мм в длину (среднее 3,39 мм ±

0,51; N = 24). Третья размерная группа стауроктин характеризуется лучами диаметром 0,1–0,3 мм (среднее 0,16 мм ± 0,048; N = 48) и длиной 1,2–3,0 мм (среднее 1,83 мм ± 0,48; N = 48). Четвертая размерная группа – это наиболее мелкие стауроктины с диаметром лучей 0,09–0,15 мм (среднее 0,12 мм ± 0,02; N = 20) и длиной 0,6–2,3 мм (среднее 1,3 мм ± 0,37; N = 20). Квадрули всех четырёх порядков имеют правильную квадратную форму и варьируют по ширине: 8–12 мм (1-й порядок), 4–6 мм (2-й), 2–3 мм (3-й), 0,5–2 мм (4-й). Все стауроктины ориентированы параллельно предполагаемой оси тела губки.

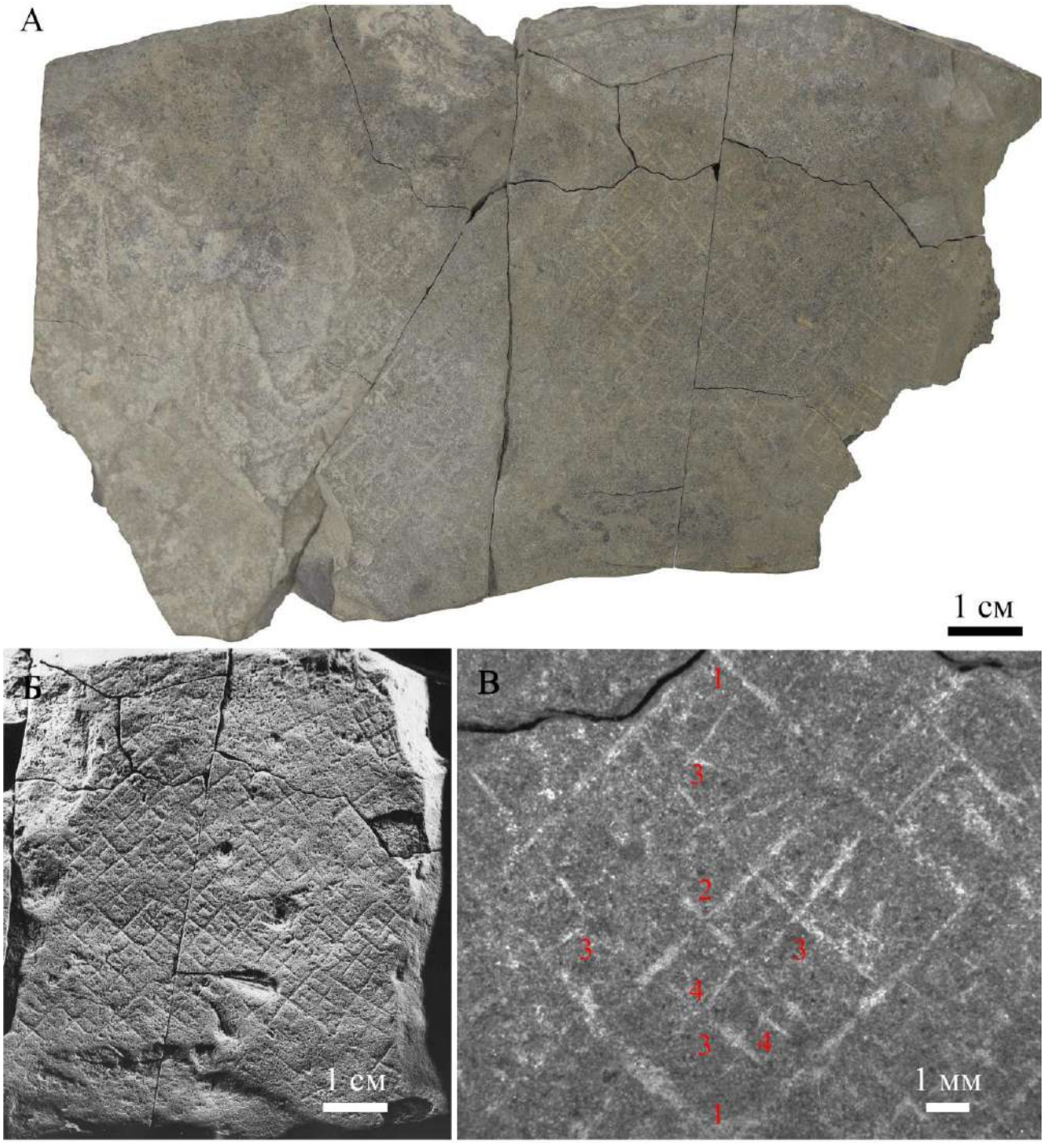


Рисунок 25. *Protospongia* sp., ПИН, № 5119/2001; р. Мая, гора Красивая, Республика Саха (Якутия); чайская свита, майский век, средний кембрий. А – общий вид, увеличенные участки обведены прямоугольниками (Рис. 25Б, В); Б – тот же образец, покрытый хлоридом аммония, заметен слабый наклон рядов стауактин первого порядка к периферии; В – увеличенный участок скелета со стауактинами четырёх размерных групп, обозначенных цифрами 1, 2, 3 и 4.

4.2.10.2 Замечания

В экземпляре ПИН, № 5119/2001 не обнаружено ни диактин, ни других типов спикул (Рис. 25А–В). Максимальная длина лучей стауактин первой и второй размерных групп, вероятно, недооценена вследствие поверхностной эрозии, из-за которой сохранились только отпечатки спикул, без тонких кончиков на лучах, не позволяя судить о характере соединения спикул между собой (Рис. 25А). Расположение стауактин первой размерной группы не строго ортогонально: ряд спикул постепенно изгибается примерно на 10–15° (Рис. 25В). При этом возможность посмертного смещения остаётся маловероятной, так как деформация должна была бы выражаться в нарушении взаимного упорядоченного расположения спикул разных размерных групп, что не наблюдается (Рис. 25В).

В верхней правой части фрагмента видно общее смещение сетки, образованной спикулами первой размерной группы субцилиндрический или конический паттерн, аналогичный таковому у *Protospongia conica* Rigby et al., 1998, с той разницей, что сеть квадрулей сибирской *Protospongia* sp. более упорядоченная. У *Lantianospongia palifera* Xiao et al., 2005 общее смещение сети стауактин выражено отчётливее и сочетается с большей деформацией квадрулей (Рис. 4; 25Б). На некоторых участках сибирской *Protospongia* sp. лучи соседних стауактин первой и второй размерных групп частично перекрывают друг друга, скрывая треть своей длины. Аналогичное перекрывание известно у *P. hicksi* Hinde, 1888, с той разницей, что лучи стауактин разных размерных групп перекрываются в интервале, превышающем размеры самих квадрулей (Rigby, 1966).

Спикулы *Protospongia* с р. Майя сходны по размеру со спикулами фрагментов *P. hicksi* из среднекембрийского сланца Бёрджес и формации Марджум (Лаврентия, запад Северной Америки), однако у последней отсутствуют стауроктины пятой размерной группы (Рис. 4) (Rigby, 1966; Rigby, Collins, 2004). Экземпляр, предположительно отнесённый к *P. hicksi* из силурийской формации Баллиту (о. Клэр, Ирландия), включает до шести размерных групп спикул, а стауроктины первой размерной группы в два раза крупнее (Rushton, Phillips, 1973).

Сибирская *Protospongia* значительно превышает в размерах все известные экземпляры губок, относимых к данному роду. Морфологически она ближе всего к силурийской *P. columbiana* Rigby et al., 1998, однако у последней скелет образован гексактинами, часть из которых имеет выступающие лучи, интерпретируемые как часть внешнего скелетного слоя. Кроме того, сибирская форма отличается от раннекембрийской *P. gracilis* Xiao et al., 2005 и силурийской *P. conica* Rigby et Harris, 1979 более упорядоченной геометрией квадрулей, а от *P. gracilis* – менее выраженным удлинением вертикальных лучей стауроктин. Также, *Protospongia* с р. Майя отличается от *P. spina* Rigby et Mehl, 1994 обычной морфологией: у последней лучи краевых спикул скелета изогнуты и косо расположены. Нельзя исключить принадлежность этого вида к роду *Asthenospongia* Rigby et al., 1981.

4.2.10.3 Материал

Единичный отпечаток ПИН, № 5119/2001, расположенный в плоскости напластования.

4.2.10.4 Местонахождение

Разрез у подножия г. Красивая, р. Мая, выше устья рч. Ыччакийыт, Республика Саха (Якутия), чайская свита, средний кембрий, майский ярус, кембрийская система.

4.3 Изолированные спикулы представителей класса Hexactinellida

4.3.1 Incertae subclassis

4.3.2 Incertae ordinis

4.3.3 Incertae familia

4.3.4 Род *Nabaviella* Mostler et Mosleh-Yazdi, 1976

4.3.4.1 Типовой вид

Nabaviella elegans Mostler et Mosleh-Yazdi, 1976

4.3.4.2 Типовое местонахождение

Группа Мила, средний-верхний кембрий, хребет Эльбурс, Северный Иран.

4.3.4.3 Диагноз

Кремнёвые спикулы с одним центральным стержнем, который на одном конце имеет от 3 до 11 загнутых назад боковых лучей, а на другом конце может нести расширенное булавовидное вздутие или диск.

4.3.4.4 Распространение

Ранний кембрий – верхний ордовик; Северный Иран (хребет Эльбурс), Казахстан, Россия (Сибирь), Южный Китай (Хунань), Австралия (хр. Маунт-Скотт, Квинсленд), Кашмир (долина Похру).

4.3.4.5 Состав рода

Кроме типового вида *Nabaviella triradiata* Mostler et Mosleh- Yazdi, 1976, *Nabaviella paibiensis* Xiping et Knoll, 1995, *Nabaviella acanthomorpha* Tiwari, 1997.

4.3.5 *Nabaviella* sp.

4.3.5.1 Описание

Фосфатизированные булавовидные спикулы состоят из выраженного прямого, медленно сужающегося основного стержня, несущего вздутие, похожее на луковицу на узком, вероятно, проксимальном конце (Рис. 26В). На противоположном, предположительно, дистальном конце спикулы расположен звёздчатый диск (Рис. 26А1–Б2, Г1, Г2). Диаметр диска составляет 0,5 мм; он состоит из 11–13 коротких зубчиков (лучей), слегка уплощающихся в своей проксимальной части и изогнутых в дистальной части. Длина стержня достигает

1,3 мм при диаметре звёздчатого диска около 0,1 мм (Рис. 26В). Внутри спикулы наблюдается широкая осевая полость округлого сечения, достигающий 0,1 мм в диаметре вблизи звёздчатого диска (Рис. 26Б1). На дистальном конце звёздчатого диска присутствует небольшой бугорок, вероятно, соответствующий осевому стержню, выходящему на противоположной стороне из звездчатого диска (Рис. 26А2, Г1).

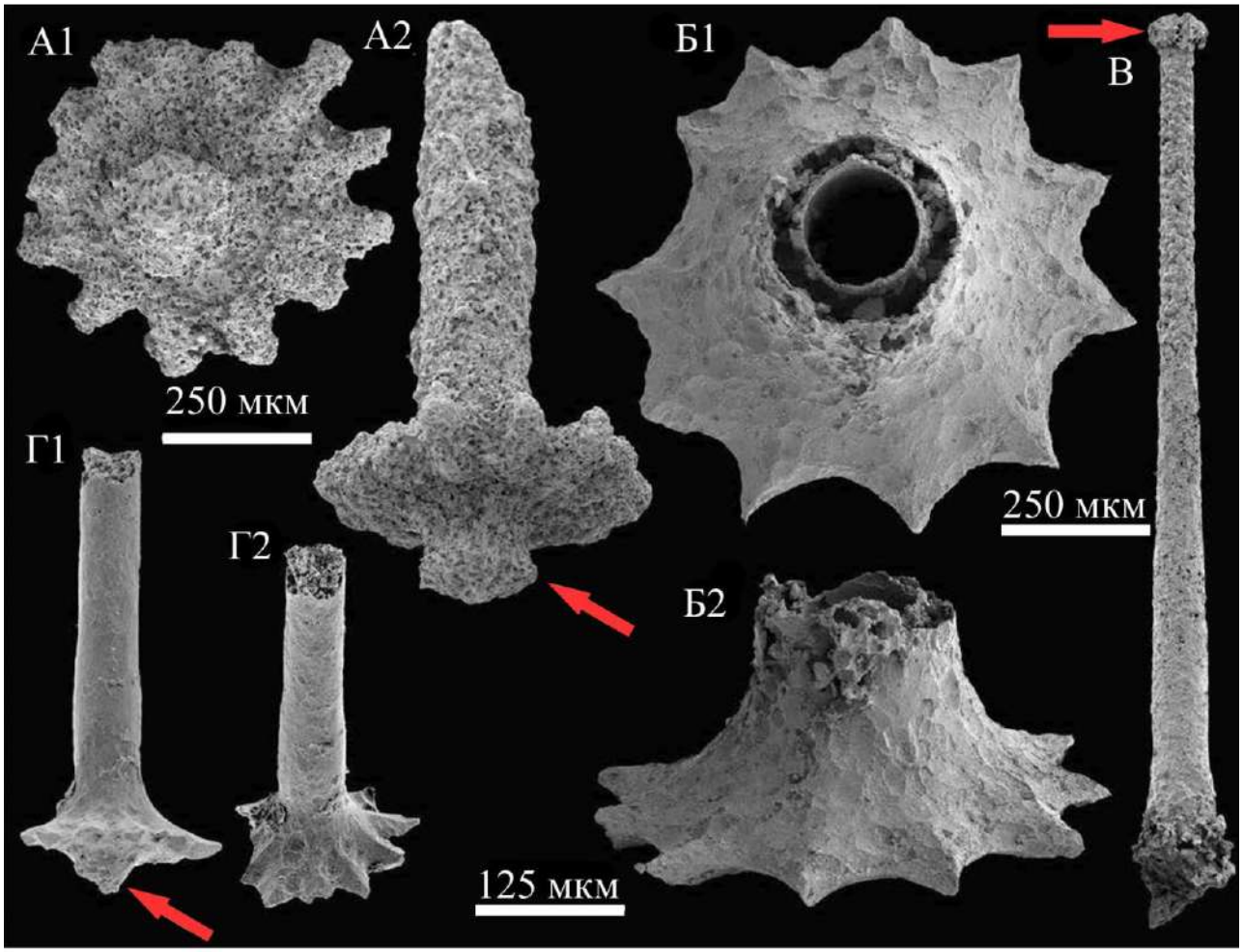


Рисунок 26. Изолированные спикулы *Nabaviella* sp., образцы 20/1Б (А) и 19/5.5 (Б–Г)(СЭМ, ВЭ); р. Хорбусуонка, Республика Саха (Якутия); еркекетская свита, ботомский век, ранний кембрий;. А – фосфатный слепок дистальной части спикулы с одним рядом радиально расходящихся зубчиков: А1 – вид сверху, А2 – вид сбоку (SMNH Sp11495); Б – фрагмент фосфатизированного дистального диска, обломанный с проксимальной стороны: Б1 – вид сверху, Б2 – вид сбоку (SMNH Sp11496); В – фосфатный слепок спикулы с сохранившимся проксимальным утолщением (отмечен стрелкой)(SMNH Sp11497); Г – фосфатный слепок внутренней полости дистального диска и апикального бугорка (отмечен стрелкой на Г1): Г1 – вид сбоку, Г2 – вид сверху (SMNH Sp11498).

4.3.5.2 Замечания

Х. Мостлер и А. Мослех-Язди (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976) описали спикулы с 7–11 лучами как синтипы, а булавовидную якорную спикулу с восемью изогнутыми паратангенциальными лучами выбрали голотипом. Эти микрофоссилии сравнивали со склеритами ханцеллориид (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976), спикулами стеклянных губок, включая гемидиски (Mostler, 1985), клавулями (булавовидными спикулами) (Webby, Trotter, 1993), тилодисками и параклавулами (Reitner, Mehl, 1995). Все эти типы спикул рассматривались как микросклеры, отличающиеся малыми размерами и очень специфичной формой. Дж. Пил (Peel, 2019) ошибочно упоминал подобные булавовидные спикулы как «*N. gracilis* Mostler et Mosleh-Yazdi, 1976», при том, что такой вид отсутствует в первоначальной публикации. Спикулы *Nabaviella* могут быть сопоставимы по морфологии с известковыми меромами радиоциат. Однако меромы не имеют осевых каналов и дистальных бугорков, и, наоборот, имеют прямые или слегка загнутые, расходящиеся и ветвящиеся копланарные лучи на проксимальных и дистальных концах (Журавлев, Саютина, 1985).

4.3.5.3 Материал

Четыре фосфатных внутренних слепка и полностью замещённых спикулы, SMNH Sp11495–11498.

4.3.5.4 Местонахождение

Образцы 19/5.5 и 20/1B, р. Хорбусуонка, Республика Саха (Якутия), еркекетская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.3.6 Вздутые гексактины

4.3.6.1 Описание

Фосфатизированные спикулы размером в 0,4–1,0 мм, состоящие из шести гладких сужающихся лучей (Рис. 27А–У). Лучи расположены друг напротив друга вдоль трёх осей, пересекаясь почти под прямым углом. У части спикул морфология соответствует обычным гексактинам, и лучи относительно тонкие (Рис. 27А–В, Ж–И). У других спикул центральная часть сильно раздута в области пересечения лучей и может принимать почти сферическую форму, достигая 300–

500 мкм в диаметре (Рис. 27Е, Н, П–С). Встречаются сильно вздутые спикулы с лучами конической формы без осевых каналов (Рис. 27Г, Д, К, М). У некоторых форм лучи недоразвиты или разрушены, оставаясь в виде небольших бугорков (Рис. 27Б–Г, Е, И, Л, М, О, П, С, Т).

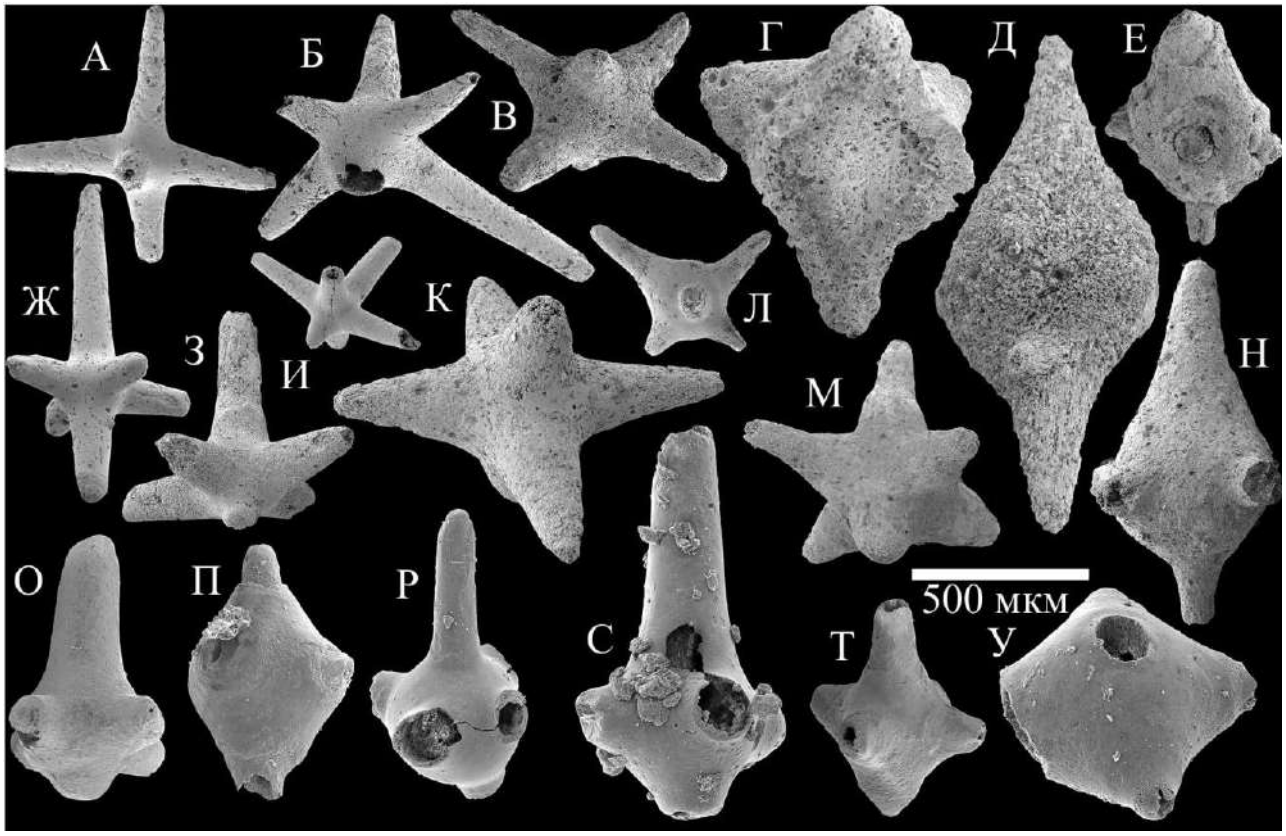


Рисунок 27. Изолированные вздутые гексактины, образцы 19/10.25 (В, Г, З, Л), 19/11.75 (А, Б, Д, Е, К, М, Н), 19/12.75 (Ж, И), 11/16.05 (О) и 21/21 (П–У)(СЭМ, ВЭ); р. Хорбусуонка, Республика Саха (Якутия); еркекетская свита (А–О), ботомский век, ранний кембрий и тюссалинская свита (П–У), майский век, средний кембрий;. А, Б, Ж – К – гексактины с гладкими, постепенно сужающимися лучами (SMNH Sp11500–11504); В–Е, К–У – сильно вздутые гексактины с гладкими, постепенно сужающимися лучами (SMNH Sp11505–11518).

4.3.6.2 Замечания

Вздутые гексактины с коническими лучами описаны как *Cjulanciella asimmetrica* Fedorov in Fedorov et Pereladov, 1987 из куонамской свиты (зона *Ovatoryctocara–Schistocephalus* амгинского яруса) (Фёдоров, Переладов 1987). В этих отложениях *C. asimmetrica* отличается большим разнообразием кремнёвых спикул, включая диактины, тетрактины и пентактины (Фёдоров, Переладов, 1987). Самые древние похожие спикулы обнаружены в верхней части

атдабанского яруса эмяксинской свиты, юго-западного Анабарского щита Сибирской платформы (Шабанов и др., 1987). Похожие спикулы также известны из отложений томмотского и атдабанского ярусов Алтае-Саянской складчатой области (Sugai et al., 2004), амгинского и майского ярусов Сибирской платформы (Kouchinsky et al., 2011), раннего кембрия Лаврентии (Skovsted, Holmer, 2006), средне- и позднекембрийских отложений Австралии (Bengtson, 1986; Mehl, 1998) и Южного Китая (Xiping, Knoll, 1996; Steiner et al., 2007). Д. Мель (Mehl, 1996, 1998) предположила, что подобные спикулы являются частью единого дермального скелета губок, сформированного совместно с фоллипинулами *Thoracospongia* Mehl, 1996. Похожие ассоциации спикул, вероятно сохранившиеся *in situ*, известны только из отложений амгинского яруса формации Хенсон Глетчер в Северной Гренландии (Peel, 2017, 2019).

Фосфатизированные гексактины с простыми лучами встречаются вместе с многолучевыми спикулами гетерактинид, обладающими четырьмя-шестью ортогональными лучами. Размеры некоторых вздутых гексактин между собой двухкратно и троекратно отличаются; для части из них отмечается широкая осевая полость. Присутствие похожих вздутых спикул рядом со спикулами гетерактинид в отложениях ботомского яруса северной части Сибирской платформы было ранее отмечали А. Кучинский и др. (Kouchinsky et al., 2015) . Подобные спикулы известны также из зоны *Dokidocyathus regularis* томмотского яруса, где спикулы гетерактинид с признаками стеклянной симметрии пока не обнаружены.

4.3.6.3 Материал

Несколько десятков гексактин, включая иллюстрированные SMNH Sp11500–11518.

4.3.6.4 Местонахождение

Республика Саха (Якутия). Образцы 19/10.25, 19/11.75 и 19/12.75, р. Хорбусуонка, еркекетская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система; образец 11/16.05, р. Хорбусуонка, низы еркекетской свиты, нижний

кембрий, ботомский ярус, кембрийская система; образец 21/21, тюсерская свита, нижнее течение р. Лена, зона *Dokidocyathus regularis*, нижний кембрий, томмотский ярус, кембрийская система.

4.3.7 Пентактины и гексактины с тонкими гладкими лучами

4.3.7.1 Описание

Кремнёвые спикулы, состоящие из пяти или шести тонких гладких лучей (Рис. 28А–М). Лучи почти цилиндрические и плавно сужающиеся к острому концу. Четыре тангенциальных луча могут быть вместе наклонены от проксимального луча под углом 100–110° и располагаться в одной плоскости или сходиться под 80–100° друг к другу (Рис. 28Д, Е, Н, П, Л, М). Проксимальный луч может быть значительно длиннее тангенциальных лучей и изогнут (Рис. 28Д, Е). У одной спикулы виден небольшой дистальный луч, противопоставленный проксимальному (Рис. 28И).

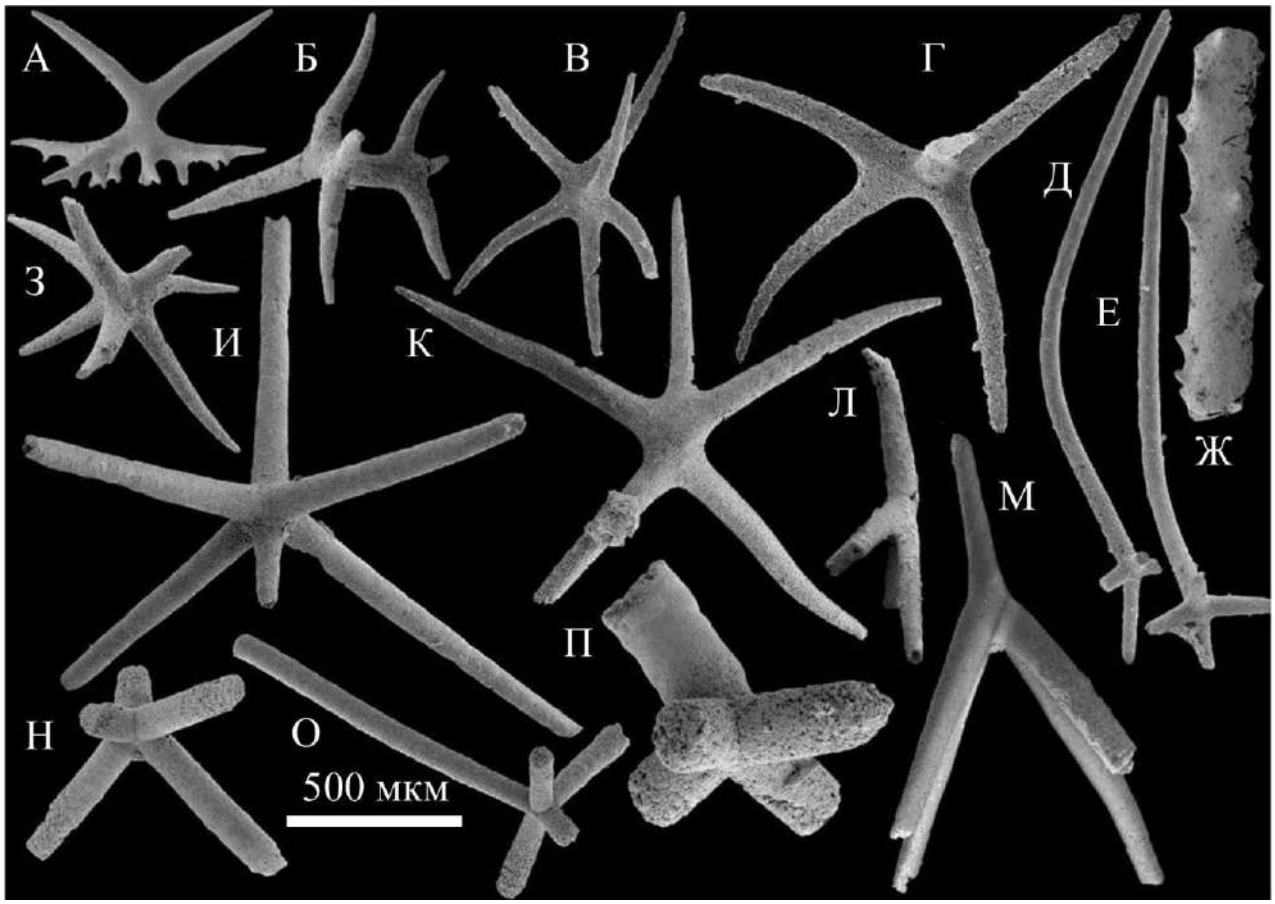


Рисунок 28. Изолированные гладкие гексактины, образцы 11/18.7 (А–Е, З–К, М), 11/16.05 (Н, О), 19/107 (Ж), 20/1В (П) и 6/0.3 (Л)(СЭМ, ВЭ); еркекетская (А–Е, З–К, М–П) и юнкюлябит-

юряхская (Ж) свиты, ранний и средний кембрий, р. Хорбусуонка, Республика Саха (Якутия); эмяксинская свита, майский век, средний кембрий (Л), р. Большая Куонамка, Республика Саха (Якутия); А–Г, З, К – полиактиновые кремниевые мегасклеры с тонкими изогнутыми лучами, резко сужающимися к окончаниям (SMNH Sp11424–11429); Д, Е, И, Н–П – пентактины и гексактины с тонкими гладкими лучами (SMNH Sp11417–11422); Ж – фрагмент пиннулярной пентактины (SMNH Sp11423); Л, М – *Abnormisella* sp. (SMNH Sp11415 и SMNH Sp11416. Масштабные линейки: 250 мкм (А–Г, З–К, П), 500 мкм (Д–Ж, Л–О).

4.3.7.2 Замечания

Описанные здесь спикулы наиболее близки к спикулам, описанным А. Кучинским и др. (Kouchinsky et al., 2015) из отложений томмотского яруса, эмяксинской свиты, а также к материалу А. Кучинского и др. (Kouchinsky et al., 2011) из амгинского яруса куонамской свиты Анабарского поднятия. Относительно простая морфология гексактин и пентактин не позволяет с уверенностью отнести томмотские и более молодые спикулы к одним и тем же видам. Экземпляры с длинным изогнутым осевым лучом похожи на пентактины с шипастым осевым лучом, описанные в отложениях эмяксинской свиты атдабанского возраста (Kouchinsky et al., 2015).

4.3.7.3 Материал

Несколько десятков спикул, включая иллюстрированные SMNH Sp11417–11422.

4.3.7.4 Местонахождение

Республика Саха (Якутия), р. Хорбусуонка. Образцы 11/16.05 и 11/18.7, еркекетская свита, зона *Dokidocyathus regularis*, нижний кембрий, томмотский ярус, кембрийская система; образец 20/1B, еркекетская свита, нижний кембрий, низы ботомского яруса, кембрийская система.

4.3.8 Якорные спикулы из местонахождения горы Сээр, Монголия

4.3.8.1 Описание

Крупные гладкие спикулы, состоящие из длинного осевого луча и двух противопоставленных видоизменённых концов (Рис. 29А–И). Спикула разделена на 7 фрагментов, общая длина которых составляет примерно 5,3 мм (Рис. 29Е–И). Один, вероятно, дистальный, конец разветвляется на 4–6 коротких боковых

зубчиков, расположенных в один ряд и искривлённых в сторону предполагаемого проксимального конца (Рис. 29Б, Г, Д, Ж). Боковые зубчики примерно одного размера, их длина достигает примерно 300 мкм, а диаметр около 110–150 мкм (Рис. 29Г, Д, З). На вершине разветвлённого дистального конца отсутствуют какие-либо бугорки или продолжения осевого стержня (Рис. 29Б, Г, Ж). На расстоянии в 500 мкм от дистального конца стержень спикулы достигает максимального диаметра в 280 мкм и постепенно сужается до 260 мкм у основания дистального конца и 200 мкм у основания проксимального.

Противоположный, вероятно, проксимальный, конец раздут и покрыт мелкими тупыми шипами (Рис. 29А, Е). От основания шипов отходят ребристые бугры, плавно сливающиеся с осевым стержнем спикулы в основании раздутого конца (Рис. 29Е). Высота шипов составляет примерно 40–50 мкм. Основной стержень на расстоянии 150 мкм от раздутого конца также усеян множеством тупых шипов, далее покрывающих поверхность стержня примерно на 900 мкм (Рис. 29А, Е). Шипы, покрывающие основной стержень, обычно крупнее по сравнению с шипами на проксимальном конце и достигают 50–75 мкм в высоту.

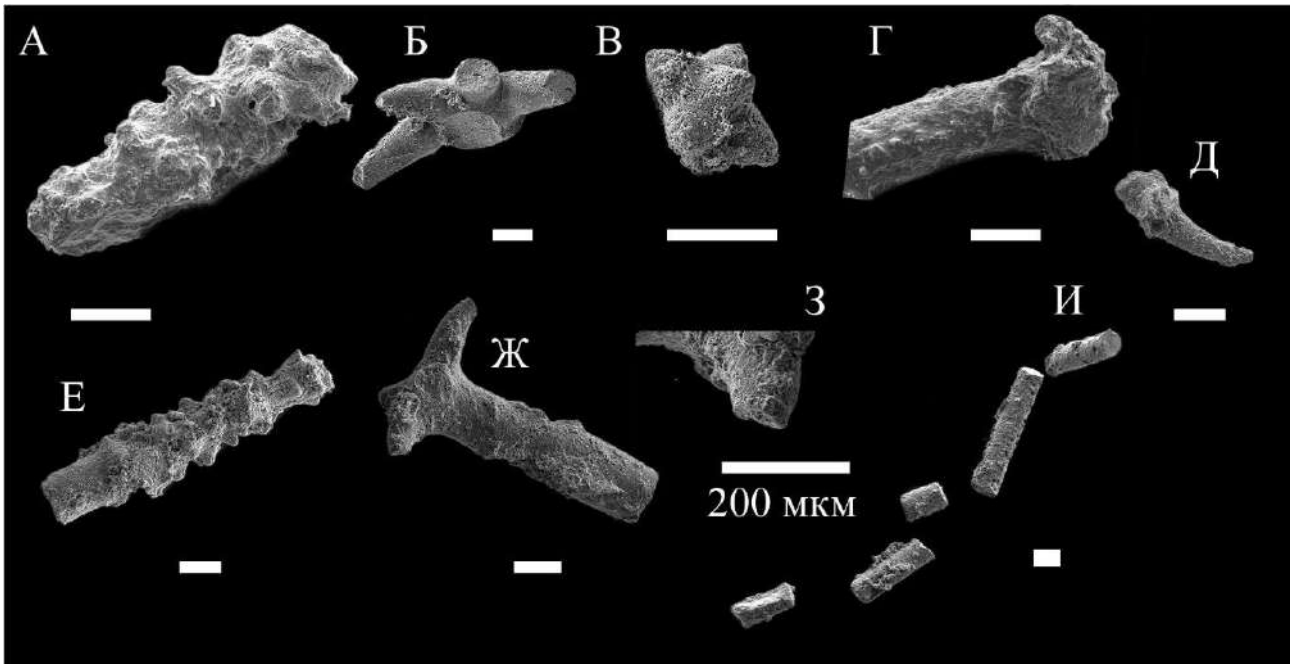


Рисунок 29. Якорные спикулы и раздутая гексактина (СЭМ, ВЭ); северо-восточный склон гор Сээр, к северу от озера Хар-Ус, Котловина больших озёр, Монголия; бургасутайская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – фрагмент проксимального кончика якорной спикулы,

покрытого множеством обломанных шипиков; Б – фрагмент мутовчатого дистального кончика якорной спикулы, вид снизу; В – раздутая гексактина; Г – дистальный мутовчатый кончик якорной спикулы; Д – отделённый зубчик мутовчатого кончика якорной спикулы (Рис. 29Г); Е – проксимальный кончик фрагментированной якорной спикулы, покрытый тупыми шипиками и с вздутым концом, оканчивающимся мелкими шипиками; Ж – дистальный мутовчатый кончик фрагментированной якорной спикулы (Рис. 29Е) с четырьмя зубчиками; З – увеличенный зубчик мутовчатого кончика фрагментированной спикулы (Рис. 29Ж). И – фрагментированный основной стержень якорной спикулы (Рис. 29Е–З).

4.3.8.2 Замечания

Якорная спикула была получена в ходе ручного препарирования после кратковременного травления уксусной кислотой. В ходе извлечения якорная спикула разделилась на семь фрагментов (Рис. 29Е–И). Она замещена, вероятно, вторичным позднедиагенетическим кремнезёмом и не имеет внутри осевых каналов или более крупных полостей. Похожие якорные спикулы наблюдаются у *Botomospongia* из местонахождения раннекембрийской синской свиты на р. Буотама, республика Саха (Якутия) (Рис. 23А–Е). От *Botomospongia* спикула отличается большим размером, наличием только одного ряда зубчиков на дистальном конце, пропорционально небольшим размером раздутого конца и наличием шипов на поверхности основного стержня (Рис. 29Г, Е, Ж). Множественные шипы на дистальном конце были описаны для бородчатой пентактины из одновозрастного с *Botomospongia* местонахождения «Водорослевая линза» (Иванцов и др., 2005). Наибольшее сходство прослеживается с «триеновыми тилостилями» из формации Цюнчжуси, ботомский ярус, провинция Шэньси, юго-запад Китая (Zhang, Pratt, 1994). От известных экземпляров *Nabaviella*, включая раннее упомянутые спикулы из еркекетской свиты на р. Хорбусуонка, якорные спикулы отличаются многочисленными шипами на проксимальном конце (Mehl, 1998; Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976).

Крупный размер и явное функциональное разделение спикулы на ветвящуюся часть и утолщённый куполообразный конец, по-видимому,

указывают на принадлежность к специализированным «якорным» макросклерам, встречающимся у современных стеклянных губок разных групп, например Euplectellidae и Pheronematidae.

4.3.8.3 Материал

Четыре отдельных фрагмента спикул и один полный экземпляр спикулы, разделённый на семь фрагментов.

4.3.8.4 Местонахождение

Котловина больших озёр, Монголия, северо-восточный склон гор Сээр, к северу от озера Хар-Ус; бургасутайская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

4.3.9 Вздутые гексактины из местонахождения Сээр, Монголия

4.3.9.1 Описание

Вероятно, вторично окремнённая шестилучевая спикула с короткими и конически расширенными к основанию лучами, сливающимися между собой в области перекрестия (Рис. 29B). Общий размер спикулы достигает 330 мкм при длине и ширине раздутых лучей до 100 мкм.

4.3.9.2 Замечания

Аналогичные спикулы встречаются и в обнажениях еркекетской свиты на р. Хорбусуонка, низ ботомского яруса. По сравнению с аналогичными спикулами из севера Сибирской платформы раздутая гексактина из местонахождения Сээр отличается пропорционально более короткими лучами и их более выраженной конической формой, тем самым имея большее сходство с фосфатизированными изолированными гексактинами из свиты Хенсон-Глетчер амгинского яруса Северной Гренландии (Peel, 2019).

Вздутые пентактины *Rigbykia* Özdikmen, 2009, прежней *Rigbyella ruttneri* Mostler et Mosleh-Yazdi, 1976 (младший омоним родового названия брахиоподы *Rigbyella* Stehli, 1956) из позднекембрийских отложений формации Дех-Молла, хр. Эльбурс в Северном Иране, рассматриваются в качестве дермальных спикул,

у которых единственный раздутый луч является дистальным. Аналогичные предположения имеются насчёт вздутых пентактин *Thoracospongia* (Mehl 1996, 1998). Вероятно, это заключение восходит к реконструкции Дж. К. Ригби (Rigby, 1975), предложенной на основе комплекса аналогичных изолированных пентактин из формации Вилбернс Лианского поднятия в штате Техас (США). Причисление Ригби вздутых пентактин к дермальному скелету основывалось на их сходстве с дермальными пинулярными пентактинами современных амфидискофор. Равномерное развитие всех лучей у вздутой гексактины из бургасутайской свиты не позволяет однозначно рассматривать её как дермальную.

4.3.9.3 Материал

Один полный экземпляр изолированной спикулы.

4.3.9.4 Местонахождение

Котловина больших озёр, Монголия, северо-восточный склон гор Сээр, к северу от озера Хар-Ус; бургасутайская свита, нижний кембрий, ботомский ярус, кембрийская система.

5 ТАФОНОМИЯ ИСКОПАЕМЫХ ГУБОК СИНСКОЙ СВИТЫ

5.1 Особенности осадконакопления синской свиты

Синская свита представлена преимущественно тёмными битуминозными плитчатыми и тонкоплитчатыми, тонкослоистыми известняками различной степени глинистости (Бахтуров и др., 1988; Иванцов и др., 2005) (Рис. 6). Для разрезов синской свиты в среднем течении р. Лены, включая местонахождение «Водорослевая линза», описаны признаки склоновых процессов осадконакопления, в том числе складки оползания и склоновые брекчии, а также признаки однонаправленных мутьевых потоков, такие как ориентированные панцири трилобитов. Линейность в структуре напластования, особенно в текстуре подошвы слоёв, свидетельствует о накоплении осадка в результате воздействия затухающих мутьевых потоков. Мелкозернистый осадок, вероятно, накапливался в спокойной обстановке ниже базиса штормовой эрозии. Почти полное отсутствие биотурбации, а также высокое содержание органического вещества косвенно указывают на бескислородные условия в придонном слое воды (Allison, 1988; Anderson et al., 1994). Однородная структура отложений синской свиты в среднем течении р. Лены свидетельствует о плавном осаждении из взвеси. При этом, судя по всему, слои относительно быстро формировались в ходе отдельных сходов мутьевых потоков. С учётом малой мощности слоёв, отчётливых эрозионных контактов на подошве слоёв, выраженной градационной сортировки и слоистости, а также тонкоалевритового состава, осадконакопление происходило за счёт суспензионных потоков низкой плотности (Eberli, 1991; Piper, Stow, 1991; Ivantsov et al., 2005).

Образцы из местонахождения на р. Буотаме и из местонахождения «Водорослевая линза» содержат многочисленные остатки талломов, вероятно, принадлежавших зелёным и красным водорослям, что указывает на их исходное обитание в фотической зоне (Иванцов и др., 2005) (Рис. 30К, Ж; 31Е, З). При этом губки являются одними из самых распространённых ископаемых, только из «Водорослевой линзы» ранее было описано 10 экземпляров губок, что

составляло 2,8 % от всего числа ископаемых (Ivantsov et al., 2005). В коллекции ископаемых из местонахождения на р. Буотаме губки встречаются повсеместно, в то время как трилобиты и брахиоподы известны по единичным экземплярам (Рис. 31А–Д). Повсеместная фрагментация водорослей и признаки переноса трилобитов с относительно крупными глазами, вероятно, связаны с переносом водорослей и трилобитов из мелководной части бассейна за пределы фотической зоны в более глубоководные участки бассейна с закисными условиями (Рис. 31В, Е, З).

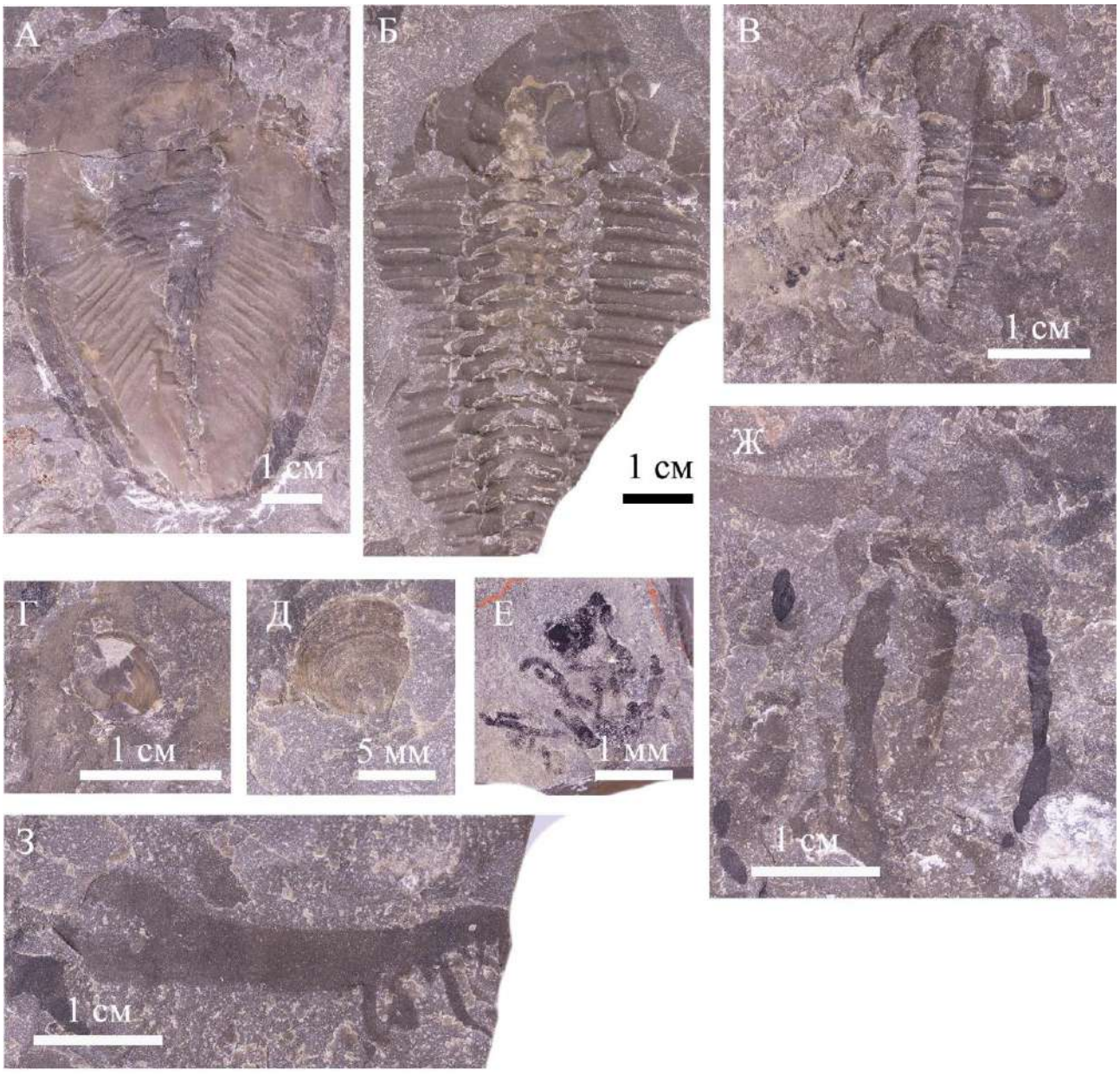


Рисунок 30. Фауна синской свиты из местонахождения близ устья руч. Аччагый-Туойдах, обн. В9 («Водорослевая линза»), среднее течение р. Лены, правый берег, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – фосфатизированный панцирь *Phytophilaspis pergamena* Ivantsov, 1999; Б, В – фосфатизированные панцири *Bergeroniellus* sp.; Г, Д – фосфатизированные раковины *Botsfordia caelata*; Е, Ж –керогенезированные отпечатки водорослей; З – керогенезированный отпечаток водоросли *Lenocladium* sp.

Скелеты обыкновенных губок (*Neomenispongia*, *Keithospongos* и *Ivantsovia)* из обоих синских местонахождений сохранились без выраженных признаков механического повреждения или транспортировки (Рис. 11А; 12А, Б; 14А, Б; 16А; 17А, Б; 18А–В). Губочная биота среднекембрийского сланца Бёрджесс (провинции Британская Колумбия, Канада) по большей части состоит из протомонаксонид и обыкновенных губок из семейства Hazeliidae (Rigby, Collins, 2004) (Рис. 1А–Г; 2А–Е). Встречаемость губок и общий фаунистический состав сланца Бёрджесс значительно различаются между местонахождениями. Например, губки являются одними из самых распространённых ископаемых организмов в местонахождениях: карьер Уолкотта, «Тюльпановый горизонт» и «Большой филлоподовый горизонт» (Conway Morris, 1986, 1989; Caron, Jackson, 2008; O'Brien, Caron, 2016). Во втором крупнейшем местонахождении сланца Бёрджесс – «Мраморный каньон», обнаруженным в 2012 году, губки почти не встречаются (Caron et al., 2014; Nanglu et al., 2020). Отложения в вышеупомянутых местонахождениях характеризуются как сравнительно глубоководные, образовавшиеся ниже базиса штормовой эрозии (Aitken, McIlreath, 1984; Conway Morris, 1986). Проблема аллохтонной или автохтонной природы захоронения в сланце Бёрджесс постепенно решается: в недавних исследованиях отмечаются признаки захоронения *in situ* (автохтонно) (Powell et al., 2003; Caron, Jackson, 2006, 2008), тогда как ранее, без детальных седиментологических исследований, предполагался снос фауны в более глубоководные слои мутьевыми потоками (Conway Morris, 1986). Многие скелеты обыкновенных губок из сланца Бёрджесс сохраняются целыми, что может свидетельствовать об их обитания в глубоководных условиях, где они

были погребены осадком (Rigby, Collins, 2004). Исключительно хорошая сохранность голотипов *Neomenispongia*, *Keithospongos* и новых экземпляров *Ivantsovia* также может свидетельствовать об их автохтонном захоронении (Рис. 11А; 12А, Б; 14А, Б; 16А; 17А, Б; 18А–В). Помимо этого, высокая плотность спикул при сетчатой организации скелета у Hazeliidae и *Neomenispongia* в сочетании с развитым спонгиновым скелетом не позволяла быстро распасться скелету при переносе или сразу после гибели (Рис. 11А; 12А, Б; 14А, Б).

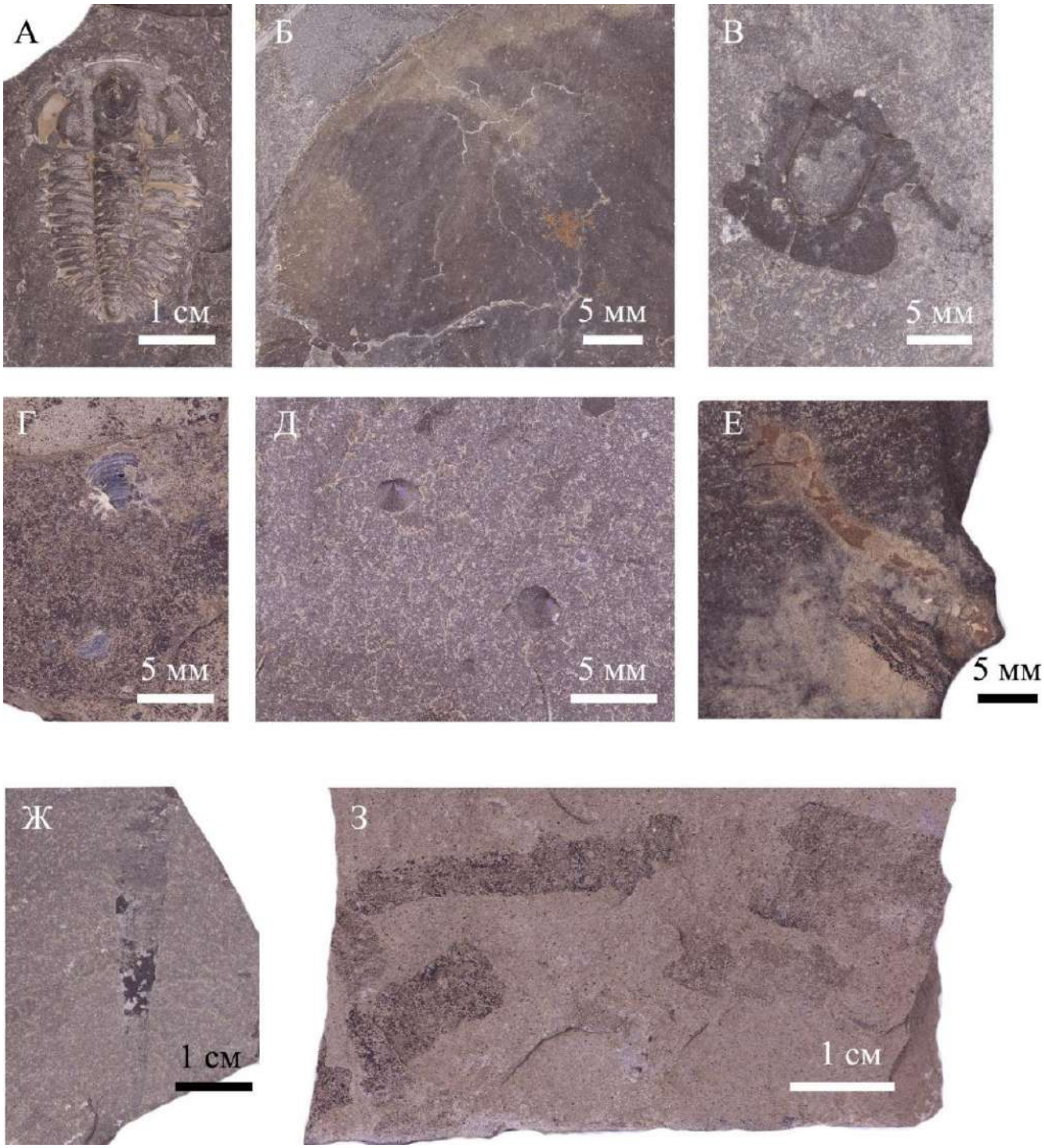


Рисунок 31. Фауна синской свиты из разреза на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья руч. Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – фосфатизированный панцирь трилобита *Bergeroniellus spinosus* Lermontova, 1951; Б – фосфатизированный фрагмент головного щита *Phytophilaspis* sp.; В – фосфатизированный фрагмент цефалона трилобита; Г, Д – фосфатизированные раковины *Botsfordia caelata* (Hall, 1847); Е – пиритизированный копролит с фрагментированным склеритом ханцеллориды (справа) и керогенезированный отпечаток водоросли *Aldanophyton* Kryshtofovich, 1953 (слева); Ж – керогенезированный отпечаток стрекающего *Cambrorhytium* Conway Morris et Robison, 1988; З – керогенезированные отпечатки водорослей.

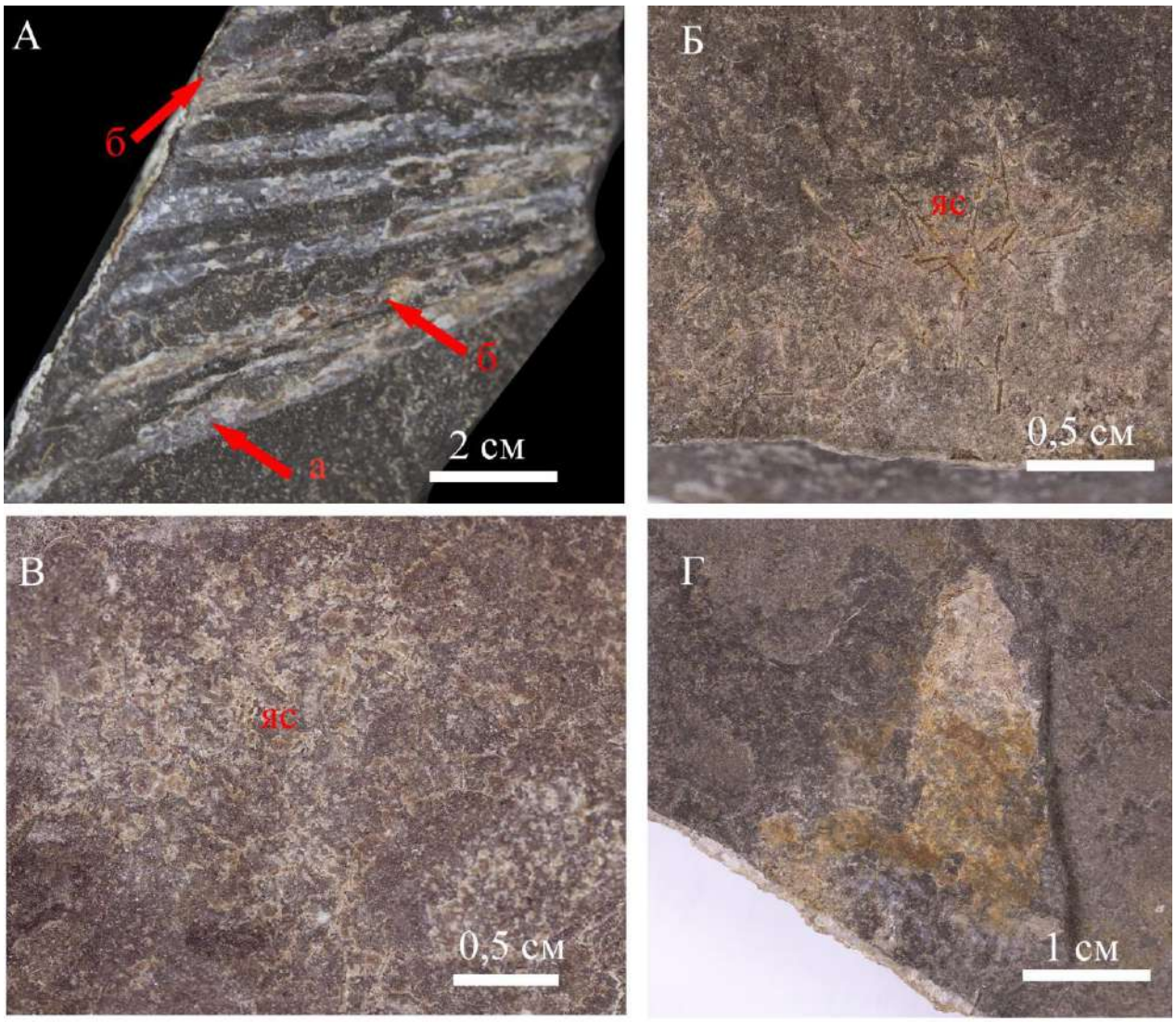


Рисунок 32. Формы сохранности *Botomospongia sphaeroides* и спикулы *Lenica*; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – спикулы *Lenica* частично замещённые вторичным кремнезёмом (а) или окси-гидроксидами железа (б)

образовавшимися по пиритизированным частям спикул; Б, В – скопления пиритизированных якорных спикул (яс) *Botomospongia sphaeroides*, как правило не содержащие спикулы меньших размерных порядков; Г – повреждённый экземпляр *Botomospongia sphaeroides* со скелетом, растянутым вдоль напластования.

Голотип *Botomospongia sphaeroides* (ПИН, № 5895/104) и паратип (ПИН, № 5895/105) также сохранились без существенных повреждений (Рис. 21А, Г, Д). Присутствие якорных спикул в скелете прямо свидетельствует об адаптации *B. sphaeroides* к среде с сильными течениями и мягким дном (Tabachnick, 1991). Вмещающая порода из местонахождения на р. Буотаме содержит многочисленные изолированные якорные спикулы *B. sphaeroides*. Якорные спикулы встречаются как поодиночке, так и в виде скоплений (Рис. 32Б, В). В редких случаях якорные спикулы обнаруживаются внутри других ископаемых, как было отмечено для голотипа *Keithospongos loricatus* (ПИН, № 5895/101) (Рис. 11А, Ж). В этом экземпляре признаки контаминации выражаются в присутствии единственной почти целой якорной спикулы, характерной для *B. sphaeroides*, расположенной поверх собственной скелетной сети из оксов. Крупные диактины у *Neomenispongia* не рассматриваются как контаминация, поскольку они встречаются по всей площади отпечатков, как и у *Ulospongiella ancyla*, и часто располагаются субпараллельно оси тела, будучи погружёнными в скелетную сеть из оксов (Рис. 1). Большое количество якорных спикул во вмещающей породе может указывать на привнос инородного материала в ходе штормовых событий, при которых происходит взмучивание и перемещение придонного ила в более глубоководные участки шельфа (Рис. 32Б, В).

Большое число изолированных якорных спикул, вероятно, накопилось из-за хрупкости скелета *B. sphaeroides*, который мог быстро распадаться уже на ранних стадиях захоронения. Скелеты большинства экземпляров *B. sphaeroides* действительно деформированы или фрагментированы (Рис. 32Г). Стеклянные губки с диктиональным скелетом поддерживают форму тела благодаря жёсткому каркасному скелету (Leys et al., 2007). В иных случаях у стеклянных губок

основная опорная функция переносится на немногочисленные крупные хоаносомальные гексактины или длинные крупные базальные диактины, как, например, у *Monorhaphis chuni*. При отсутствии опорных спикул скелет может поддерживаться большим количеством плотно расположенных более мелких макросклер, что свойственно для современного семейства Rossellidae (Tabachnick, 2002). Относительно неплотный скелет *B. sphaeroides*, включающий гигантские хоаносомальные гексактины, скорее всего, устроен по второму типу и представляется сравнительно хрупким. Не слишком плотная фиксация якорных спикул могла приводить к их значительному рассеиванию при любом переносе после гибели, что можно заметить вокруг некоторых экземпляров (Рис. 21Е).

При этом, даже у повреждённых экземпляров заметны признаки пиритового замещения органического вещества и всех размерных групп спикул (Рис. 32Б–Г). Скорее всего, это свидетельствует об одновременном и быстром захоронении и цельных, и повреждённых экземпляров B. sphaeroides. Это сходится с условиями формирования синской свиты, подразумевающих короткие периоды быстрого осадконакопления в результате штормового схода мутьевых потоков (Ivantsov et al., 2005). Признаки переноса и большое количество изолированных якорных спикул свидетельствуют в пользу того, что сохранившиеся скелеты B. sphaeroides являются скорее аллохтонными, то есть перенесёнными из первоначального места обитания в иной биотоп – закисную область морского бассейна.

Большинство современных стеклянных губок обитает на глубине более 500 м, возможно, из-за адаптации к специфическим глубоководным условиям (Austin, 1983; Maldonado et al., 1999; Leys et al., 2004). Однако для немного более древнего по отношению к синской свите Чэнцзянского лагерштетта (провинция Юньнань, Южный Китай) предполагаются мелководные условия обитания губок на глубине 50–100 м: осадочные отложения, содержащие остатки этих губок, представляют собой тонкослоистые алевритовые и

глинистые штормовые осадки, осаждённые на слабонаклонном илистом шельфе, регулярно подвергавшемся действию штормовых волн и сбросу пресных вод с массивов суши (Zhao et al., 2010, 2012; Saleh et al., 2021). Большая часть губок Чэнцзяна относится к отряду Reticulosa, для представителей которого характерен тонкостенный скелет из неспаянных спикул (Hou et al., 2017; Botting, Muir, 2018). Таким образом, признаки переноса на скелетах *B. sphaeroides* могут объясняться их первоначальной приуроченностью к более мелководным условиям, как у ретикулоз из Чэнцзянского лагерштетта.

5.2 Сохранность ископаемых синской свиты

Интактные скелеты и сохранность, за счёт минерализации, мягких тканей организмов в местонахождениях синской свиты среднего течения р. Лены, послужили основанием для выделения Синских лагерштеттов (Ivantsov et al., 2005). Термин «лагерштетт» (от нем. Lagerstätte – «богатая залежь») был предложен А. Зейлахером (Seilacher, 1970) для обозначения местонахождений остатков ископаемых организмов экстраординарной сохранности, включая интактные скелеты и даже мягкие ткани при условии их керогенизации или минерализации (Рис. 30А–З; 31А–З).

Фоссилизация скелетных структур и мягких тканей возможна только при соблюдении ряда условий, при этом в значительной степени зависит от скорости захоронения организмов в целом. Быстрое захоронение в придонном осадке не позволяет падальщикам добраться до мёртвых организмов, что благоприятствовало сохранению органики и замещению её минеральными соединениями, например пиритом. Кроме того, в кембрийских морях биотурбаторы ещё не распространились в относительно глубоководную часть бассейна, что защищало погребённые остатки организмов как от непосредственного разрушения, так и от нарушения благоприятных для хемоавтотрофов условий (Allison, 1988; Meysman et al., 2006). Даже при отсутствии биотурбаторов в бескислородной среде в глубокой части шельфа,

быстрое захоронение как таковое всё ещё остаётся ключевым фактором фоссилизации, роль которого в образовании лагерштеттов неоднократно была подтверждена (Butterfield, 2003; Gabbott et al., 2004; Farrell et al., 2009, 2014).

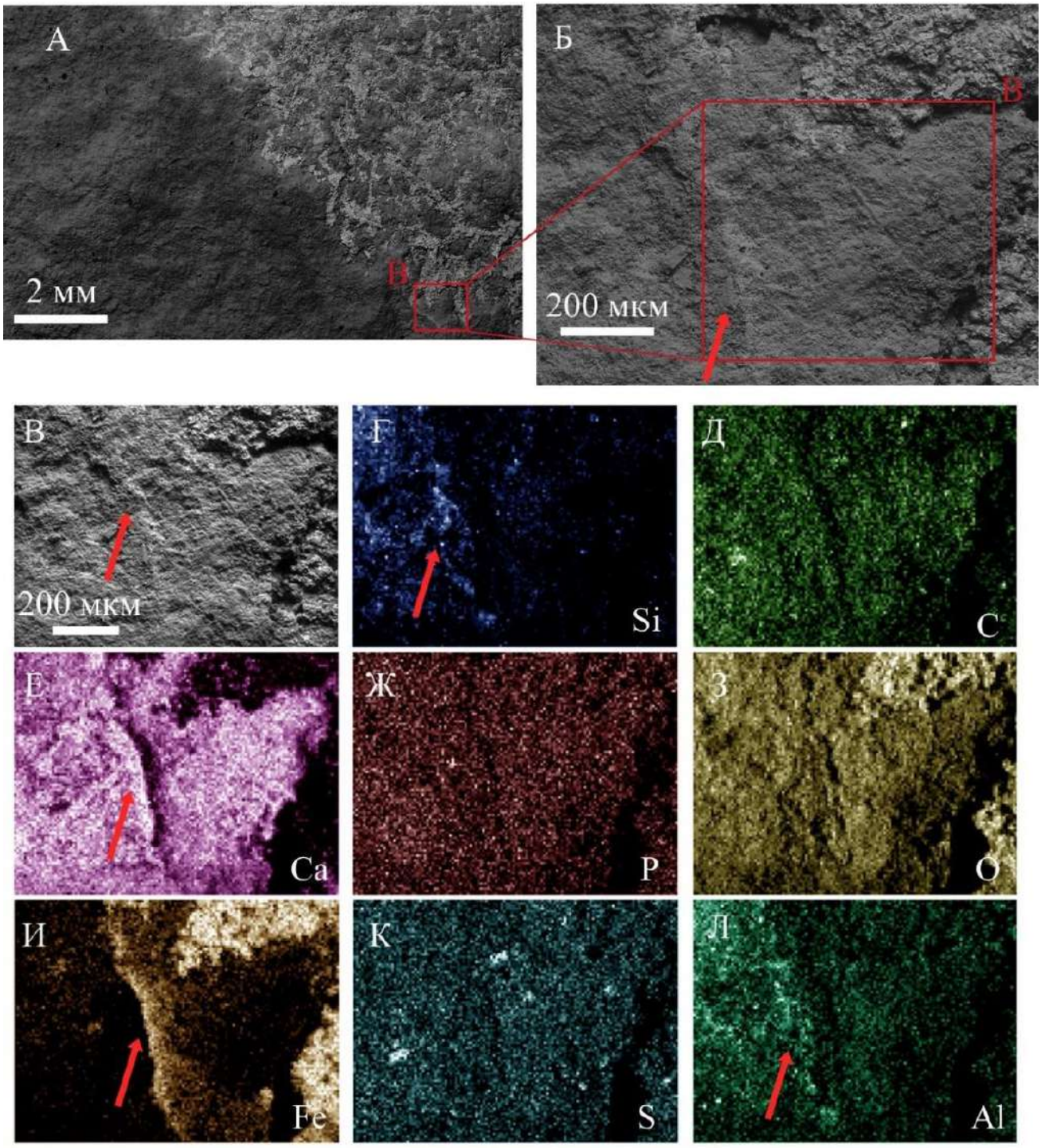


Рисунок 33. Результаты элементного картирования голотипа *Botomospongia sphaeroides*, голотип ПИН, № 5895/104-1; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – общий вид краевой области скелета; Б – увеличенный

участок с хорошо выраженными следами дермальной мембраны (отмечены стрелкой в Рис.33Б, В, Г, И,Л); В – увеличенный участок для элементного картирования; Г – кремний (Si); Д – углерод (C); Е – кальций (Ca); Ж – фосфор (P); З – кислород (O); И – железо (Fe); К – сера (S); Л – алюминий (Al).

Для местонахождений синской свиты на р. Буотаме и «Водорослевая линза» общий тип сохранности является идентичным. Ископаемые остатки, включая скелеты губок, сдавлены параллельно плоскости напластования. Отдельные склериты, крупные спикулы и целые фоссилии могут располагаться под небольшим углом к поверхности напластования, но не пересекая границу между слоями, различающимися по текстуре или структуре (Рис. 17Е, Ж; 30Б; 31Б, В). Наиболее устойчивыми к деформации оказались минерализованные панцири трилобитов, *Phytophilaspis* и раковины лингулиформных брахиопод, сохранившие свою первоначальную форму (Рис. 30А–Д; 31А, Б, Г, Д). При раскалывании плиты, как правило, происходит расслаивание ископаемых остатков в плоскости напластования на отпечаток и противоотпечаток (Рис. 12А, Б; 14А, Б; 17А, Б; 18Б, В). На таких экземплярах можно изучать внутреннее строение скелета, однако внешняя поверхность зачастую остаётся недоступной.

Тип сохранности ископаемых в обоих местонахождениях можно охарактеризовать как комбинированный: встречаются как углеродистые плёнки, которые относятся к типу сохранности «Сланец Бёрджесс» (Burgess Shale) (Рис. 30Е–Ж; 31Е–З), так и фосфатизированные остатки головохоботных червей и ксенузий, которые относятся к типу сохранности «Эрстен» (Butterfield, 1995; Gaines et al., 2012). В самом Сланце Бёрджесс подавляющая часть остатков организмов сохранилась в виде углеродистых плёнок и алюмосиликатных слепков с тонкими деталями строения; реже известны случаи пиритизации (Butterfield, 2003). Наблюдаемый тип сохранности в большей степени обусловлена керогенизацией мягких тканей и их частичного замещения глинистыми минералами, вероятно, в аноксической обстановке на границе водной толщи и морского осадка при его уплотнении (Butterfield, 1990, 1994; Orr et al., 1998). В Синских лагерштеттах макроскопические водоросли

демонстрируют аналогичный тип сохранности и представлены углеродистыми плёнками, с той разницей, что располагаются в карбонатной вмещающей породе (Рис. 30Е, Ж; 31Е, З). Аналогичным образом сохранились возможные книдарии *Cambrorhytium* Conway Morris et Robison, 1988, часто встречающиеся в «Водорослевой линзе» и в буотамском местонахождении (Рис. 3З; 31Ж). Кроме того, в Сланце Бёрджесс сохранились остатки представителей семейства Hazeliidae в виде углеродистых плёнок (Rigby, Collins, 2004) (Рис. 2). Редкие керогенизированные остатки губок также были описаны из глинистых отложений Чэнцзянского лагерштетта, более известного пиритизированными окаменелостями (Cui et al., 2014). Для обоих обсуждаемых местонахождений синской свиты керогенизация губок скорее нехарактерна, за исключением редких находок проблематичной *Wapkia petila* Zhuravlev in Ivantsov et al., 2005.

Фосфатизация ископаемых остатков в синском лагерштетте преимущественно связана с разными представителями Ecdysozoa – карапаксами трилобитоморфов и мягкими тканями головохоботных червей и ксенузий. Фосфатные стяжения также обнаружены на месте пищеварительного тракта трилобитов (Иванцов и др., 2005), что наблюдается и у других кембрийских членистоногих (например, Peel, 2017; Budd, 1998, 2011). В фосфатизированных окаменелостях прослеживаются мельчайшие анатомические детали, включая структуры, интерпретируемые как мышечные волокна у головохоботных червей и ксенузий, что косвенно подтверждает захоронение в бескислородной среде (Иванцов и др., 2005).

Во всех экземплярах губок цельность скелета в той или иной степени нарушена на микроструктурном уровне. Подавляющее большинство пиритизированных изолированных и расположенных *in situ* спикул из Буотамского местонахождения фрагментировано, что прослеживается на снимках сканирующей электронной микроскопии (Рис. 34А–И). При этом на микротомограммах видно, что спикулы внутри экземпляров губок заключены строго в пределах их скелетов и не претерпевали значительного переноса (Рис.

21А–В). Спикулы из «Водорослевой линзы» зачастую замещены кремнезёмом, при этом они гораздо чаще сохраняются целыми, но без таких микроструктурных признаков, как осевые каналы или концентрические слои аморфного кремнезёма (Рис. 35А–З). Изолированные спикулы, замещённые кремнезёмом, достаточно широко распространены в кембрийских отложениях Сибирской платформы (Горянский, 1977; Шабанов и др., 1987; Kouchinsky et al., 2011, 2013). У спикул из синских местонахождений не наблюдается фосфатизация, описанная для изолированных спикул из местонахождений на р. Хорбусуонке (Рис. 26А1–Г2).

Крупные и длинные спикулы, характерные для *Lenica* и *Choia*, часто оказываются раздавленными, обнажая крупную полость вместо предполагаемого тонкого осевого канала (Рис. 32А). Спикулы некоторых экземпляров *Lenica* из синских разрезов были замещены не только кремнезёмом, но и карбонатом кальция и пиритом (Иванцов и др., 2005; Drozdov et al., 2022).

Изолированные кальцитовые трёхлучевые спикулы с ди- и трихотомическим ветвлением на концах лучей относят к проблематичной известковой губке *Dodecaactinella* Reif, 1968, описанной по комплексу изолированных спикул (Bengtson et al., 1990). По своей минеральной структуре спикулы *Dodecaactinella* представляют собой монокристаллы с характерным решётчатым паттерном, образующимся на протравленной поверхности (Иванцов и др., 2005). Похожие спикулы были найдены как в более древних атдабанских и томмотских слоях, так и в среднекембрийских отложениях на р. Хорбусуонке (Шабанов и др., 1987; Rozanov, Zhuravlev, 1992).

5.3 Пиритизация как основной фактор сохранности ископаемых губок синской свиты

Методами энергодисперсионной рентгеновской спектроскопии (ЭДС) было определено, что отпечатки губок из обоих местонахождений синской свиты в основном сложены из окси-гидроксидов железа, придающих им тёмный ржаво-оранжевый цвет (Рис. 11А, Б; 12А, Б; 14А, Б; 17А, Б; 18Б, В, Д; 21Г–Ж). Повышенная концентрация железа обнаружена в спикулах губок, мелких

идиоморфных кристаллах и фрамбоидах (мелкокристаллических агрегатах сферической формы) (Рис. 33В, З, И; 35И, Н, К; 36А, Б, Г, И, К, М, С, Т, Ф; 37А–Е).

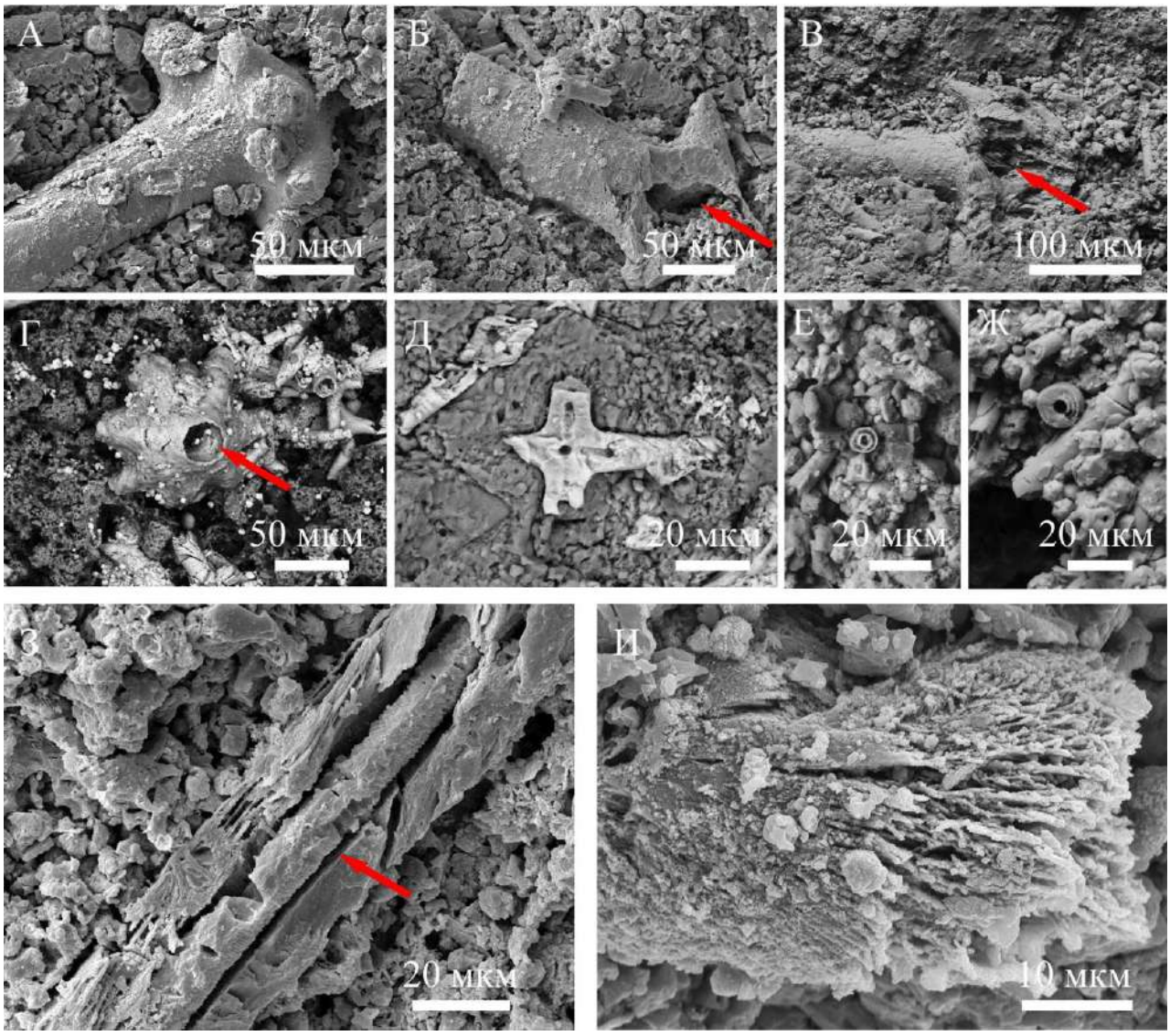


Рисунок 34. Пиритизированные спикулы *Botomospongia sphaeroides*, претерпевшие в ходе позднего диагенеза полное окисление пирита до окси-гидроксидов железа; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – в зубцах якорных кончиков признаки осевых каналов не наблюдаются (ПИН, № 5895/105-1 после травления; ВЭ, ОРЭ); Б – крупная полость на месте осевого канала в якорном конце спикулы (отмечена стрелкой)(ПИН, № 5895/105-1 после травления; ВЭ, ОРЭ); В – крупная полость на месте осевого канала в якорном конце спикулы (отмечена стрелкой)(ПИН, № 5895/105-1; СЭМ, ОРЭ); Г – крупная полость на месте осевого канала в якорном конце спикулы (отмечена стрелкой)(ПИН, № 5895/104-1; СЭМ, ОРЭ); Д – пентактина с полостями на месте осевых

каналов (ПИН, № 5895/106; СЭМ, ОРЭ); Е, Ж – пирит часто замещает первоначальный кремнезём в приповерхностных слоях спикул и в области осевого канала, сохраняя стенку спикулы (ПИН, № 5895/105-1l; СЭМ, ОРЭ); З – у пиритизированных спикул полость на месте осевого канала может быть заполнена вторичным кальцитом (отмечена стрелкой)(ПИН, № 5895/105-1 после травления; ВЭ, ОРЭ); И – трещины на поверхности якорной спикулы образовались в ходе позднедиагенетического окисления пирита до окси-гидроксидов железа (ПИН, № 5895/105-1 после травления; ВЭ, ОРЭ).

Форма идиоморфных кристаллов и фрамбоидов указывает на то, что они исходно были пиритовыми (Рис. 13Д–Ж; 15Б–Г; 16Д; 17Г, Д, Ж; 18Г; 22Ж ;34Е, Ж; 36А; 37А, Б). В скелетах синских губок фрамбоиды достигают примерно 5–10 мкм в диаметре и заполняют всё свободное пространство между спикулами в области отпечатков (Рис. 13Д–Ж; 15Б–Г; 16Д; 17Г, Д, Ж). Образование пирита на месте скелета и по контуру всего отпечатка свидетельствует о биогенной природе пирита, обеспеченной деятельностью сульфатредуцирующих бактерий на стадии раннего диагенеза (Grimes et al., 2002; Gabbott et al., 2004; Schiffbauer et al., 2014; Broce, Schiffbauer, 2017; Janssen et al., 2022).

На стадии позднего диагенеза пирит окислился до окси-гидроксидов железа, что характерно для многих лагерштеттов (Bąk, Sawłowicz, 2000; Wang et al., 2012; Forchielli et al., 2014; Kouraiss et al., 2018; Sun et al., 2021) (Рис. 33В, З, И; 35И, Н, К; 36А, Б, Г, И, К, М, С, Т, Ф). Присутствие окси-гидроксидов железа в спикулах также свидетельствует об их первоначальной пиритизации, в ходе которой кристаллы пирита с высокой точностью повторили первоначальную форму спикул. Пиритизация распространяется также на скопления изолированных спикул (Рис. 32Б, В).

Пиритизация является побочным продуктом деятельности бактерий сульфатредукторов, которые получают энергию при восстановлении растворённых в воде сульфатов. В качестве донора электронов для бактериальной сульфатредукции (БСР) служит захороненная органика. Упрощённо процесс можно описать по формуле: $2CH_2O + SO4^{2-} => H_2S + 2HCO^{3-}$

, где $2CH_2O$ является обобщённой формулой органического вещества (Berner, 1984; Wilkin, Barnes, 1997; Farrell, 2014; Reolid, 2014).

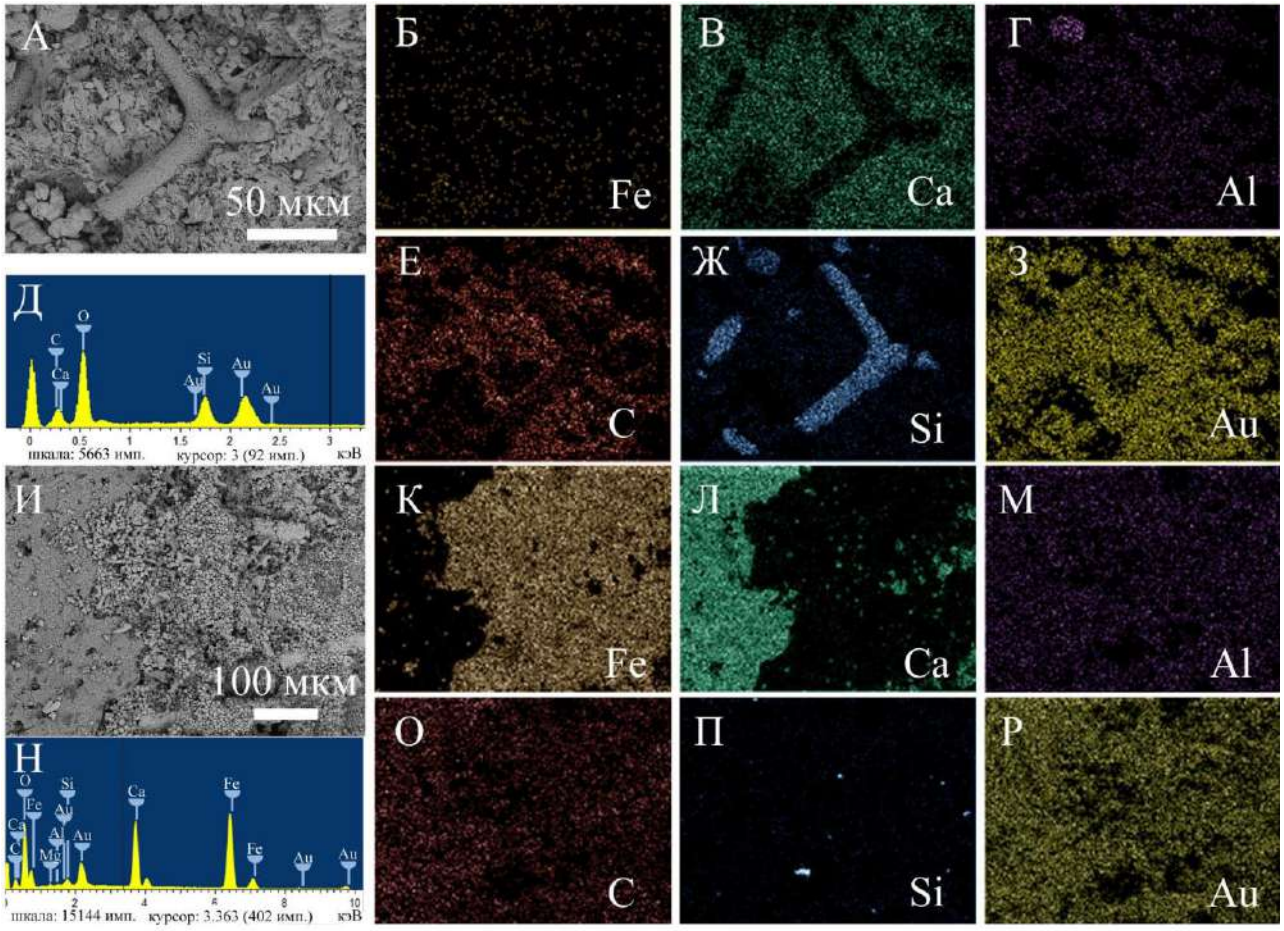


Рисунок 35. Элементное картирование *Ivantsovia* andreyi, топотипы ПИН, № 4349/1202-2 (А–З) и ПИН, № 4349/1202-3 (И–Р); местонахождение близ устья рч. Аччагый-Туойдах, обн. В9 («Водорослевая линза»), среднее течение р. Лены, правый берег; синская свита, ботомский век, ранний кембрий; А – участок отпечатка губки с ортотриеной, замещённой диагенетическим кремнезёмом (СЭМ, ОРЭ); Б – железо (Fe); В – кальций (Ca); Г – алюминий (Al); Д – общий спектр элементов; Е – углерод (C); Ж – кремний (Si) З – золото (Au); И – участок отпечатка губки со скелетом, замещённым пиритом, который позже окислился до окси-гидроксидов железа (СЭМ, ОРЭ); К – железо (Fe); Л – кальций (Ca); М – алюминий (Al); Н – общий спектр элементов; О – углерод (C); П – кремний (Si); Р – золото (Au).

Формирование пирита наиболее активно происходило под поверхностью осадка на ранних стадиях диагенеза, когда ещё неуплотнённый осадок был насыщен поровыми растворами. В частности, фрамбоиды пирита кристаллизуются в морском осадке на переходе от окислительных условий к

восстановительным, т. е. там, где исчезновение растворённого кислорода сочетается с ростом концентрации растворённого сероводорода и общего pH среды (Berner, 1984; Wilkin, Barnes, 1997). Моделирование содержания кислорода в кембрийском океане показывает, его содержание не превышало 5–10 % (He et al., 2019). При таких значениях формировалась значительно более мелководная и динамичная граница окислительно-восстановительного перехода по сравнению с современными океанами. Это, в свою очередь, способствовало широкому развитию зон минимального содержания кислорода вдоль продуктивных областей континентальных шельфов (Hammarlund et al., 2019; Guilbaud et al., 2018). Условия осадконакопления синской свиты пришлись на период массового распространения восстановительных и аноксических условий в мелководных морях (Zhuravlev et al., 2023).

Концентрация сероводорода, образующегося в результате БСР в морском осадке, прямо зависит от количества доступного органического вещества и растворённых сульфатов (Briggs, Edgecombe, 1993; Grimes et al., 2002; Janssen et al., 2022; Odin et al., 2024). Как правило, в морской придонной среде ключевым ограничивающим фактором является легкодоступная органика (Berner, 1984; Allison, 1988). Далее сероводород реагирует с растворённым двухвалентным железом, формируя сначала метастабильные сульфиды (например, FeS), которые затем преобразуются в кристаллы пирита (FeS_2) (Wilkin, Barnes, 1997; Reolid, 2014). После окисления пирита содержание серы в скелетах губок свелось к минимуму и мало различается от содержания серы во вмещающей породе (Рис. 33В, К; 36Г, М, Ф). Однако, несмотря на признаки пиритизации общее содержание серы во вмещающей породе остаётся незначительным.

Ионы активного двухвалентного железа могли поступать напрямую из морской воды бассейна Сибирской платформы, в период формирования отложений синской свиты характеризовавшегося низким содержанием кислорода (He et al., 2019; Tostevin, Mills, 2020; Wei et al., 2026). Вокруг распадающейся органики образуется локальный максимум концентрации

сероводорода и восстановительные условия, способствующие кристаллизации пирита за счёт связывания сероводорода с растворёнными ионами железа. Органическое вещество губок, вероятно, также могло служить дополнительным источником железа (Saleh et al., 2020). Например, склероциты современных обыкновенных губок содержат агломераты гематита (Fe_2O_3) размером около 50 нм, ассоциированны с ферритином, связанным с отложением кремнезёма (Natalio et al., 2014). Ферритины аккумулируют ионы железа в клетках губки и играют важную роль в устойчивости к изменчивым окислительно-восстановительным обстановкам, иммунных реакциях и клеточной дифференцировке (Finoshin et al., 2020; Adameyko et al., 2021). Таким образом, пиритизация спикул обыкновенных губок могла стимулироваться за счёт метаболического железа, активизированного при спикулогенезе (Müller et al., 2005; Mackie, Singla, 1983; Leys, 2003).

Экспериментальное моделирование процессов фоссилизации показало, что пирит может формироваться в течение примерно одного месяца и напрямую замещая мягкую органику. Серосодержащие органические лиганды служат центрами кристаллизации. Это приводит к замещению органических тканей на пиритизированную модель с высоким уровнем детализации внешнего покрова (Oses et al., 2017; Kouraiss et al., 2018; Bezerra et al., 2020; Saleh et al., 2021; Sun et al., 2021). Также пиритизация часто проявляется в виде тонкой поверхностной плёнки или объёмного замещения более минерализованных тканей и хитинового экзоскелета (Wang et al., 2012).

Первоначально в синском лагерштетте пиритизация была отмечена для раковин хиолитов, склеритов ханцеллориид и некоторых спикул *Lenica* из «Водорослевой линзы» (Рис. 17E; 31E). В то же время, карапаксы трилобитоморфов, *Cambrorhytium* (органикоскелетные книдарии) и талломы *Aldanophyton* не пиритизировались, несмотря на обилие остатков, содержащих органическое вещество (Рис. 30A–B; 31A–B). Причём склерит ханцеллориды, располагающийся рядом с экземпляром *I. andreyi* ПИН, № 4349/1202, замещён в

виде тонкого слоя из многочисленных кристаллов пирита, повторяя только внешнюю поверхность склерита (Рис. 17Е).

Пиритизация спикул и мягких тканей синских обыкновенных (*Neomenispongia, Keithospongos, Ivantsovia*) и стеклянных (*Botomospongia*) губок из местонахождения на р. Буотаме представлена почти одинаково, небольшие отличия в форме пиритизации связанны непосредственно с анатомией губок. Так, пиритизированные экземпляры частично сохранили свой объём, достигая 2–3 мм в толщину. У пиритизированных форм *Ivantsovia* сохранились приповерхностные бугорки (Рис. 17А, Б). Спикулы пиритизированы более детально, чем крупные склериты (Рис. 17Г–Ж). Отчётливо сохраняется объёмная форма спикул и их поверхностные детали, включая шипики и зубчики (Рис. 11З; 13Д–Ж; 18Г). Внутренние части спикул пиритизированы неоднородно: на месте органического осевого тяжа может быть как почти идентичные ему по размеру полости, так и крупные пустоты (Рис. 11З; 13Д; 16Е, Ж; 17В; 18Г; 22В, Г, И; 34Г–Ж). В других случаях в образовавшихся полостях располагаются отдельные фрамбоиды или кальцит (Рис. 34З).

В редких случаях на поперечных срезах спикул, сложенных из окси-гидроксидов железа, видны регулярные концентрические трещины (Рис. 34Е, Ж, И). На первый взгляд они по своему расположению они повторяют слоистую микроструктуру кремнёвых спикул стеклянных губок (Sandford, 2003; Aizenberg et al., 2005). Более внимательное рассмотрение позволят заметить сравнительно небольшое число этих слоёв и очень широкие пустые промежутки между ними, что противоречит принципам внутреннего устройства спикул. Образование концентрических трещин, видимых на поверхности изолированных спикул и на некоторых поперечных срезах, вероятнее всего, связано с их растрескиванием при формировании аморфных оксидов железа, объём которых меньше, чем у замещаемых кристаллов пирита (Mahoney et al., 2019; Gu et al., 2020).

5.4 Особенности тафономии *Botomospongia sphaeroides*

Коллекция губок из синского лагерштетта на р. Буотама в подавляющем большинстве состоит из *Botomospongia sphaeroides*, включая 11 достоверных экземпляров, включая голотип, и около 22 обособленных скоплений якорных спикул или трудноразличимых фрагментированных экземпляров. Пиритизация затронула пентактины третьей и четвёртой размерных групп и мелкие диактины *Keithospongos loricatus*, близкие по размеру или меньшие, чем большинство известных микросклер (Рис. 22Б). Следовательно, что пиритизация затронула спикулы самой разной размерности у губок синской свиты, включая *B. sphaeroides*. Это говорит о том, что у *B. sphaeroides* отсутствуют какие-либо диагностические микросклеры; соразмерны им только обычные пентактины малых размерных групп.

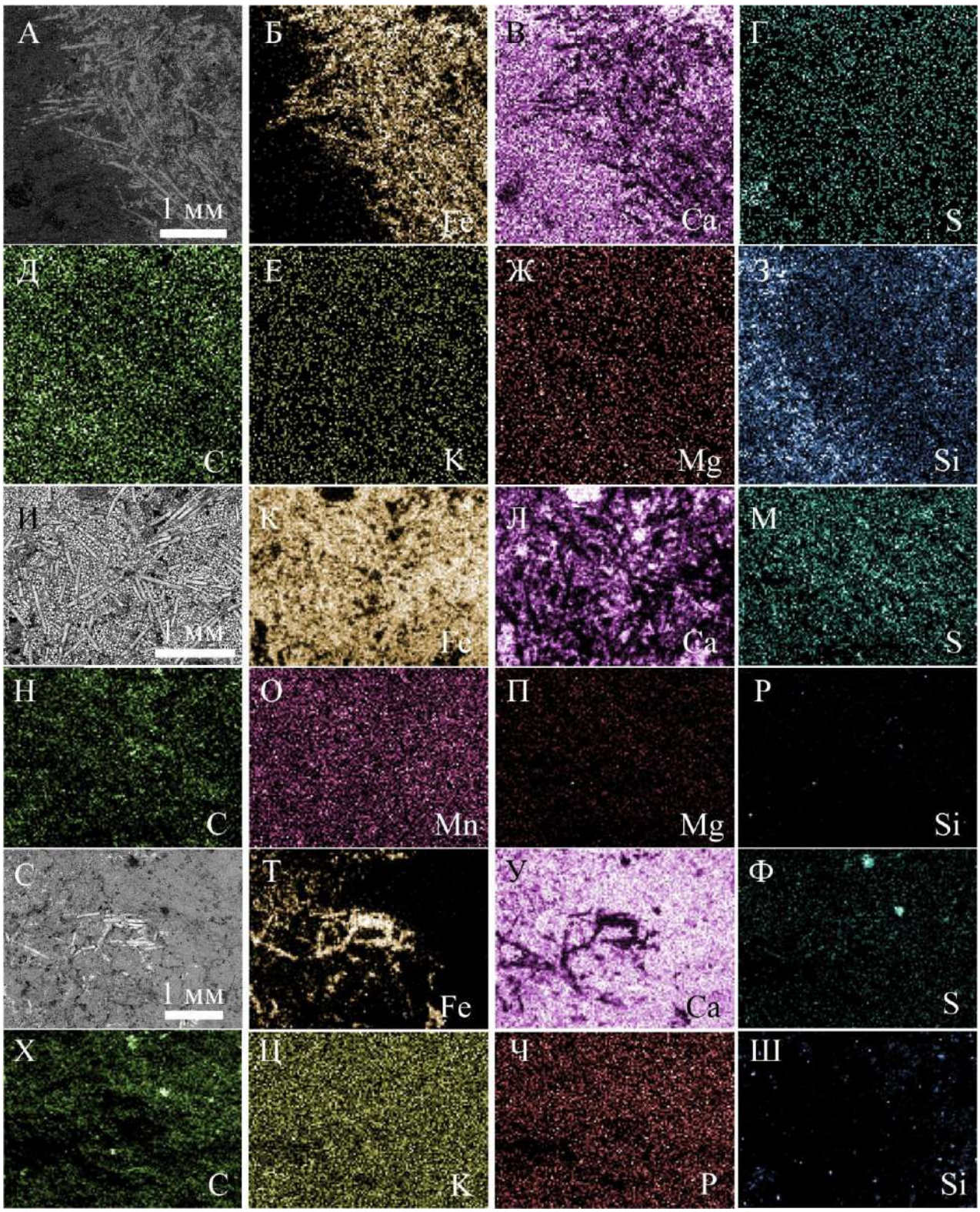


Рисунок 36. Сканы и результаты ЭДС анализа скелетов обыкновенных губок: *Keithospongos loricatus*, голотип ПИН, № 5895/101 (А–З), противоотпечаток *Neomenispongia diazoma*, голотип ПИН, № 5895/103b (И–Р), противоотпечаток *Neomenispongia plexa*, голотип ПИН, № 5895/102b (С–Ш) (СЭМ, ОРЭ) и их элементное картирование (ЭДС) по распределению железа, кальция, серы, углерода, калия, магния, кремния, марганца и фосфора; все экземпляры происходят из разреза на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее

течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – общий вид; Б – железо (Fe); В – кальций (Ca); Г – сера (S); Д – углерод (C); Е – калий (K); Ж – магний (Mg); З – кремний (Si); И – общий вид; К – железо (Fe); Л – кальций (Ca); М – сера (S); Н – углерод (C); О – марганец (Mn); П – магний (Mg); Р – кремний (Si); С – общий вид; Т – железо (Fe); У – кальций (Ca); Ф – сера (S); Х – углерод (C); Ц – калий (K); Ч – фосфор (P); Ш – кремний (Si).

Непосредственно внутри отпечатков *B. sphaeroides* кальций отсутствует (Рис. 33Е). Углерод и фосфор присутствуют в незначительных количествах и распределены равномерно по всей поверхности образца (Рис. 33Д, Ж). Повышенные концентрации алюминия и кремния наблюдаются только вдоль границы скелета губки (Рис. 33В, Г, Л). Такая картина распределения элементов особенно чётко выражена в экземплярах ПИН, №№ 5895/104 и 5895/105. На небольшом удалении от скелетов алюминий и кремний распределяются в виде ровного тонкого ореола, который иногда соприкасается со столбчатыми фрамбоидными структурами (Рис. 33В, Г, Л). Аналогичная картина распределения алюминия и кремнезёма была установлена у *K. loricatus* (Рис. 363).

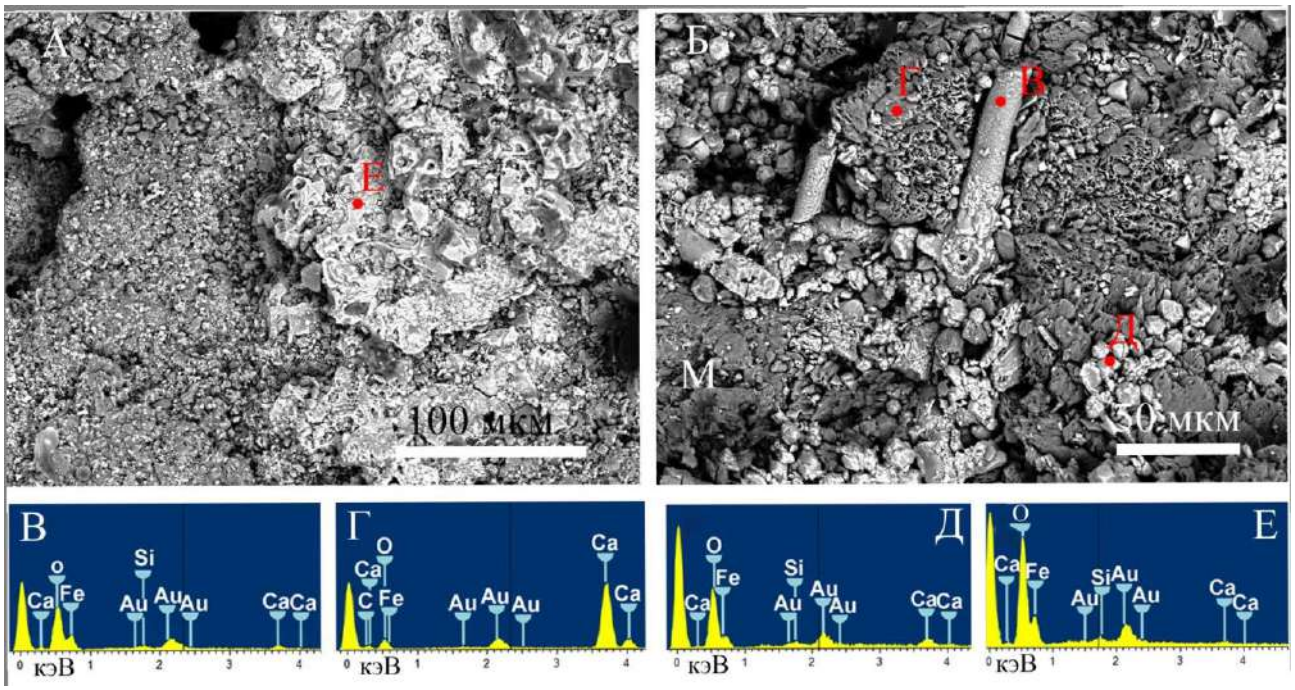


Рисунок 37. Результаты элементного картирования голотипа *Botomospongia sphaeroides*, ПИН, № 5895/104-1; разрез на правом берегу р. Буотама, в 4,4–5,5 км выше устья ручья Кыыры-Таас, среднее течение р. Лены, Республика Саха (Якутия); синская свита, ботомский век, ранний кембрий. А – увеличенный участок апикальной части столбчатой фрамбоидной структуры для зондового микроанализа (Е); Б – пентактина с отмеченными точками зондового микроанализа (В–Д); В – спектр спикулы; Г – спектр кальцитового цемента; Д – спектр фрамбоида; Е – спектр столбчатой фрамбоидной структуры.

Относительно высокие концентрации алюминия и кремнезёма указывают на присутствие глинистых минералов, сконцентрированных вблизи границы между самим ископаемым и вмещающей породой. Схожее распределение элементов известно для ряда кембрийских лагерштеттов, где оно интерпретируется как результат замещения мягких тканей аутигенными глинами (Orr et al., 1998, 2000; Forchielli et al., 2014). Хорошую сохранность биоты в сланце Бёрджесс объясняют глинистым составом осадков (Butterfield, 1990). Глинистые минералы могли ингибировать ферментативное разрушение благодаря адсорбции ферментов и органических субстратов, что подтверждается данными тафономических экспериментов взаимодействию глинистых минералов вмещающей породы с органическим веществом (Wilson, Butterfield, 2014; Naimark et al., 2016, 2020). В карбонатных отложениях синской свиты содержание глинистых минералов незначительно. Известно, что БСР приводит к локальному снижению pH вокруг разлагающейся органики и растворению карбонатного осадка, адсорбции растворённого кремнезёма на мягких тканях и формированию алюмосиликатов вокруг них (Gaines et al., 2012; Anderson et al., 2018). Таким образом, алюмосиликаты могли концентрироваться вокруг *B. sphaeroides* в ходе активной пиритизации, формируя тонкий ореол, обогащённый кремнием, алюминием и полосу из окси-гидроксида железа (раннее окисленного пирита) вдоль границы между контактом осадка с мягким телом губки (Рис. 33В, Г, Л).

Длительные тафономические эксперименты показали, что осаждение алюминия, кремния и железа на мягкие ткани повышает степень их сохранности

(Naimark et al., 2016, 2020). В случае *B. sphaeroides* совместное распределение кремнезёма, железа и алюминия указывает на присутствие специфического, относительно устойчивого, чрезвычайно тонкого органического слоя, являющегося внешним покровом. Этот слой также связан с внешними концами столбчатых фрамбоидных структур (Рис. 21А; 33А–В). Таким образом, по форме, толщине и характерному расположению данный слой в наибольшей степени соответствует бесспикульной дермальной мембране, свойственной современным стеклянным губкам (Finks, 1983; Mackie, Singla, 1983; Reiswig, Mehl, 1991; Kahn, Leys, 2017).

5.5 Особенности тафономии *Ivantsovia andreyi*

Целенаправленный поиск ржаво-красных отпечатков, сложенных окси-гидроксидами железа, в коллекции, собранной в ходе экспедиций 1995–1997 гг., позволил выявить пиритизированные (ПИН, №№ 4349/1201, 1202, 1203) и окремнённые (ПИН, № 4349/1205) экземпляры *I. andreyi* (Рис. 16А; 17А, Б). Пиритизированные отпечатки демонстрируют частичное сохранение исходного объёма тела, что также свойственно губкам из буотамского местонахождения (Рис. 17А, Б). У голотипа и у нового экземпляра ПИН, № 4349/1203 пиритизация ограничена дермальным скелетом, затрагивая венечные ортотриены и дистальные кончики основных стержней ортотриен (Рис. 16Б, Д). В центральной зоне отпечатков сохраняются ортотриены, полностью замещённые кремнезёмом (Рис. 16А, Б). Ортотриены голотипа *I. andreyi* (ПИН, № 4349/722) сложены кремнезёмом и отличаются хорошей сохранностью, нередко остаются целиковыми после травления. Однако осевые каналы у них не выявлены, что указывает на позднедиагенетическое происхождение кремнезёма (Рис. 16В, Г).

У пиритизированных венечных ортотриен отмечаются признаки деформации, проявляющиеся в виде нерегулярных выступов и шероховатостей на поверхности (Рис. 16Д–Ж; 17Д; 18Г). В то же время пиритизированные ортотриены *I. andreyi* нередко покрыты угловатыми шипами (Рис. 16З). В поперечном сечении видно, что эта шиповатая текстура обусловлена рёбрами

разросшихся идиоморфных кристаллов пирита, которые частично замещают первоначальную минеральную стенку спикулы и располагаются в один ряд вдоль её периферии. В центральной части пиритизированных ортотриен часто сохраняется крупная полость, выстланная кристаллами пирита; в редких случаях внутри заметны узкие изолированные каналы, образованные дополнительным слоем кристаллов пирита (Рис. 17В, Г). В стержнях гладких, вторично окремнённых ортотриен *I. andreyi* (ПИН, № 4349/722) иногда встречаются погружённые в кремнезём более мелкие кристаллы пирита (Рис. 16Б).

Пиритизация осевого канала у *I. andreyi* сопоставима с явлениями, описанными для окремнённых спикул из позднеордовикской формации Вэньчан (Южный Китай) (Wu et al., 2022). Авторы, опираясь на присутствие кубических микрокристаллов и фрамбоидов во вторично окремнённых скелетах, предположили, что кремнёвое замещение представляет собой позднее диагенетическое событие, последовавшее за кристаллизацией обильного первичного пирита вдоль внешней стенки и осевого канала спикул. Отсутствие окремнения у пиритизированного скелета *I. andreyi* (ПИН, № 4349/1202) может объясняться слабокислой средой вмещающего карбонатного ила, неблагоприятной для осаждения кремнезёма после завершения пиритизации. У голотипа *I. andreyi* и экземпляра ПИН, № 4349/1203 на поверхности вторично кремнёвых ортотриен отмечаются пустоты на месте отдельных пиритовых кристаллов, что может указывать на заполнение полостей кремнезёмом уже после образования пирита. Вероятно, этот процесс имел локальный характер, поскольку вторичное окремнение ограничивается центральными частями скелета, а венечные ортотриены и лучи на периферии отпечатка остаются пиритизированными (Рис. 16А; 18А, Б). В случаях, когда вторичное осаждение кремнезёма не происходило, осевые полости спикул могли заполняться кальцитом, что редко встречается у полностью пиритизированного экземпляра ПИН, № 4349/1202.

Грубое пиритовое замещение скелета *I. andreyi* и спикул *N. plexa* пиритом может указывать на неблагоприятные условия для роста этого минерала. Спикулы *N. plexa* из синской свиты на р. Буотама замещены более полно, с сохранением микроструктуры и с сохранением первоначальной гладкой поверхности (Рис. 13В, Д–Ж; 15Б–Г). По-видимому, пиритизация *I. andreyi* протекала медленнее, когда спикулы были уже частично или полностью растворены, а кристаллы пирита могли свободно заполнять приповерхностные полости и расти наружу (Gabbott et al., 2004; Reolid, 2014). В местах соприкосновения друг с другом кристаллы пирита часто имеют неправильную форму. Это обусловлено их взаимным вытеснением, приводящим к искажению октаэдрической формы и к образованию угловатых выступов, направленных наружу и внутрь стержней.

6. ОБСУЖДЕНИЕ

6.1 Ранняя эволюция Demospongiae

6.1.1 Древнейшие кроновые обыкновенные губки

Классификация ископаемых обыкновенных губок (Demospongiae) основывается преимущественно на морфологии макросклер и общей архитектуре скелета. До широкого внедрения молекулярно-филогенетических методов подклассы современных демоспонгий выделяли на основании скелетных и эмбриологических признаков (Bergquist, 1978). Сопоставление филогении ископаемых и современных демоспонгий затруднено из-за отсутствия у большинства ископаемых форм микросклер и сведений о строении мягких тканей, а также вследствие широкого распространения в ископаемой летописи губок с литистидным скелетом, который среди современных форм характерен лишь для небольшого числа семейств.

Новая молекулярная систематика позволила подтвердить положение Homoscleromorpha в качестве отдельного класса и подразделить Demospongiae на три подкласса, сохранив расхождение с ранними реконструкциями филогении ископаемых демоспонгий (Morrow, Cárdenas, 2015). Например, гомосклероморфные губки предлагались в качестве предковой группы по отношению ко всем остальным ископаемым обыкновенным губкам (Reid, 1968; Finks et al., 2003). Исключительная редкость достоверных находок ископаемых демоспонгий без кремнёвого скелета, или «роговых» губок, не считая проблематичных форм с обызвествлённым скелетом (например, археоциат) и предполагаемой веронгиморфной *Vauxia*, не позволяет однозначно определить период происхождения и раннюю эволюцию подклассов Verongimorpha и Keratosa (Botting, Muir, 2018).

В настоящее время не выяснены строгие филогенетические отношения между ископаемыми группами демоспонгий и современными подклассами, так как их теперь понимают молекулярные биологи (Botting, Muir, 2018). Помимо проблематичных групп литистидных губок, к ископаемым демоспонгиям относят палеозойский отряд Protomonaxonida, в который объединяют

нелитистидных демоспонгий с очень разнообразным устройством скелетов, состоявших исключительно из диактин (Рис. 1А–Г). Отряд рассматривается в качестве сборной группы из-за значительных различий в плане строения между некоторыми семействами, например между среднекембрийскими Hazeliidae с разнообразным разветвлённо-струйчатым паттерном скелета из мелких одноосных спикул и Choiidae, обладающими радиальным скелетом из крупных одноосных спикул (Botting et al., 2013) (Рис. 1Г; 2А–Е). Именно с некоторыми представителями этого отряда сравнивают современных представителей третьего подкласса – Heteroscleromorpha, объединяющего большую часть современных обыкновенных губок, представители которого отличаются более развитым и сложным кремнёвым скелетом и большим разнообразием микросклер. Hazeliidae рассматриваются в качестве предковых по отношению к современным представителям Heteroscleromorpha (Rigby, Collins, 2004). У губки, описанной в открытой номенклатуре из раннекембрийского лагерштетта Сириус-Пассет в Гренландии, были выявлены крупные искривлённые сигмоидные спикулы, напоминающие микросклеры (Botting et al., 2015). При этом, у всех представителей Protomonaxonida, включая Hazeliidae, отсутствуют микросклеры, соответствующие по размеру и форме таковым у гетеросклероморф.

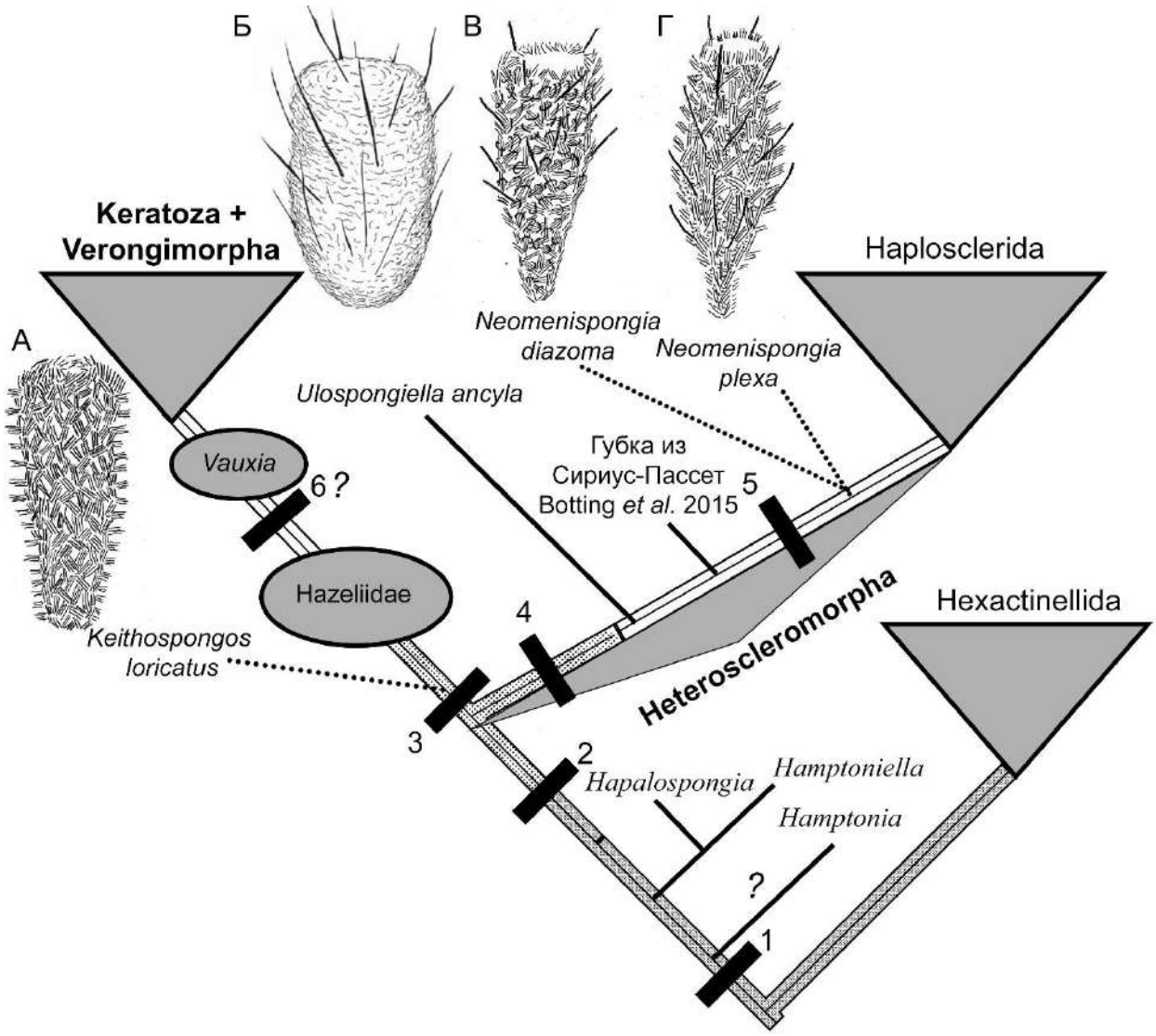


Рисунок 38. Схематическая диаграмма, отражающая предполагаемую филогению и основные скелетные преобразования стволовых и кроновых обыкновенных губок (Demospongiae). А – *Keithospongos loricatus*; Б – *Ulospongiella ancyla* (рисунок из Rigby, Collins, 2004); В – *Neomenispongia diazoma*; Г – *Neomenispongia plexa*. Основные признаки: 1 – преобладание крупных одноосных спикул в радиальном скелете, 2 – возникновение спонгинового скелета и включение в него спикул, 3 – исчезновение крупных одноосных спикул; 4 – появление сигмоидных спикул; 5 – появление микросклер, 6 – утрата спикул.

В данной работе приведены описания и филогенетических анализ раннекембрийских обыкновенных губок *Neomenispongia* из синской свиты Сибирской платформы, обладающих диагностическими микросклерами и скелетной сетью как у некоторых современных представителей отряда Haplosclerida (Heteroscleromorpha) (Рис. 13Д–Ж; 39В, Г). В свою очередь, это позволяет оценить темпы эволюции, выделить наиболее примитивные группы в

подклассе Heteroscleromorpha и использовать эти формы как калибровочный ископаемый материал для молекулярных часов. Также рассматривается *Keithospongos loricatus* из этого же местонахождения, представленный в качестве примитивного представителя семейства Hazeliidae, проясняющего последующую радиацию этого семейства в среднекембрийскую эпоху.

Скелеты новых видов и родов *Neomenispongia diazoma, N. plexa* и *Keithospongos loricatus* из местонахождения синской свиты на р. Буотама состоят исключительно из одноосных спикул, которые в основной своей массе небольшие и образуют сетчатый или сплошной тонкостенный скелет (Рис. 11Г; 13А–В; 15А–В; 39В–Д). Это практически исключает вероятность их родства как с стеклянными губками, так и с представителями отряда Protomonaxonida, которые отличаются выраженным радиальным скелетом из длинных и крупных одноосных спикул.

У *Neomenispongia* впервые выявлены С-образные спикулы – сигмы, вместе с одноосными спикулами (оксами) формирующие скелетную решётку (Рис. 13Д–Ж; 15Б, Г; 39В, Г). Сигмы, похожие по форме и размеру на таковые *Neomenispongia diazoma*, встречаются в коллекциях изолированных спикул из ордовикских формаций Уиндфолл и Вайнайни в Неваде (США) (Kozur et al., 1996; Carrera, Maletz, 2014). Эти изолированные сигмоидные спикулы заострённые и имеют гладкую поверхность, как у оксов *Neomenispongia*. Однако эти сигмоидные спикулы могут быть более разнообразными по форме и часто имеют множество переходных форм: от сигм и токсов до U-образных шпилек (форцепсов). Сигмоидные спикулы *N. diazoma* заметно крупнее, чем у современных обыкновенных губок. Например, они в 1,5 раза длиннее самых больших сигм *Desmacella vagabunda* Schmidt, 1870 из отряда Desmacellida Morrow et Cárdenas, 2015 и некоторых видов семейства Mycalidae Lundbeck, 1905 из сестринского отряда Poecilosclerida. Они также значительно крупнее, чем у представителей базального отряда Haplosclerida (van Soest, Hooper, 2002). У *Neomenispongia plexa* сигмы и оксы чётко разделены на две размерные группы (Рис. 15В, Д). В то время как оксы этой губки соразмерны макросклерам, её

мелкие сигмы соответствуют размерной группе микросклер современных демоспонгий, охватывающей диапазон от 2 до 10 мкм в диаметре ствола и от 3 до 130 мкм длиной (Reid, 1968; Lévi, 1973; Custódio et al., 2002; Kelly, 2007; Rieuwpassa et al., 2023). Заметная размерная и морфологическая разница спикул у *N. plexa* является характерной для представителей подкласса Heteroscleromorpha (например, Haplosclerida и Poecilosclerida) (Cárdenas et al., 2012). Кроме того, сигмы *N. plexa* относятся к числу самых мелких спикул, известных у палеозойских губок.

Наблюдаемое у *Neomenispongia* сочетание сходных по размеру, но морфологически разных спикул, вероятно, свидетельствует о происхождении сигм от оксов через миниатюризацию в линии *Keithospongos loricatus – Neomenispongia diazoma – N. plexa* (Рис. 38Б–Г). Очень вариабельные по форме и крупные одноосные спикулы *Ulospongiella* могут считаться примитивными по отношению к сигмам *N. diazoma*, также демонстрируя развитие у демоспонгий сигм от оксов в размерной группе макросклер (Рис. 1В; 39Б). Спикулы, похожие на сигмы и токсы, ранее упоминались Дж. Боттингом и коллегами (Botting et al., 2015) у описанной в открытой номенклатуре гетеросклероморфной губки из раннекембрийского лагерштетта Сириус-Пассет в Гренландии (Рис. 39А). Однако и общее строение скелета, и систематическое положение этой губки остаются неясными из-за неполной сохранности. Её скелет включает как сигмоидные спикулы, так и прямые одноосные спикулы (Рис. 39А). Оксы этой губки в несколько раз длиннее, чем у *Neomenispongia*, в то время как сигмы достигают 150–300 мкм по наибольшей оси, соответствуя таковым *N. diazoma* (Botting et al., 2015). Таким образом, губка из Сириус-Пассет может относиться к Ulospongiellidae, но её более точное филогенетическое положение относительно остальных представителей семейства остаётся неясным (Рис. 38).

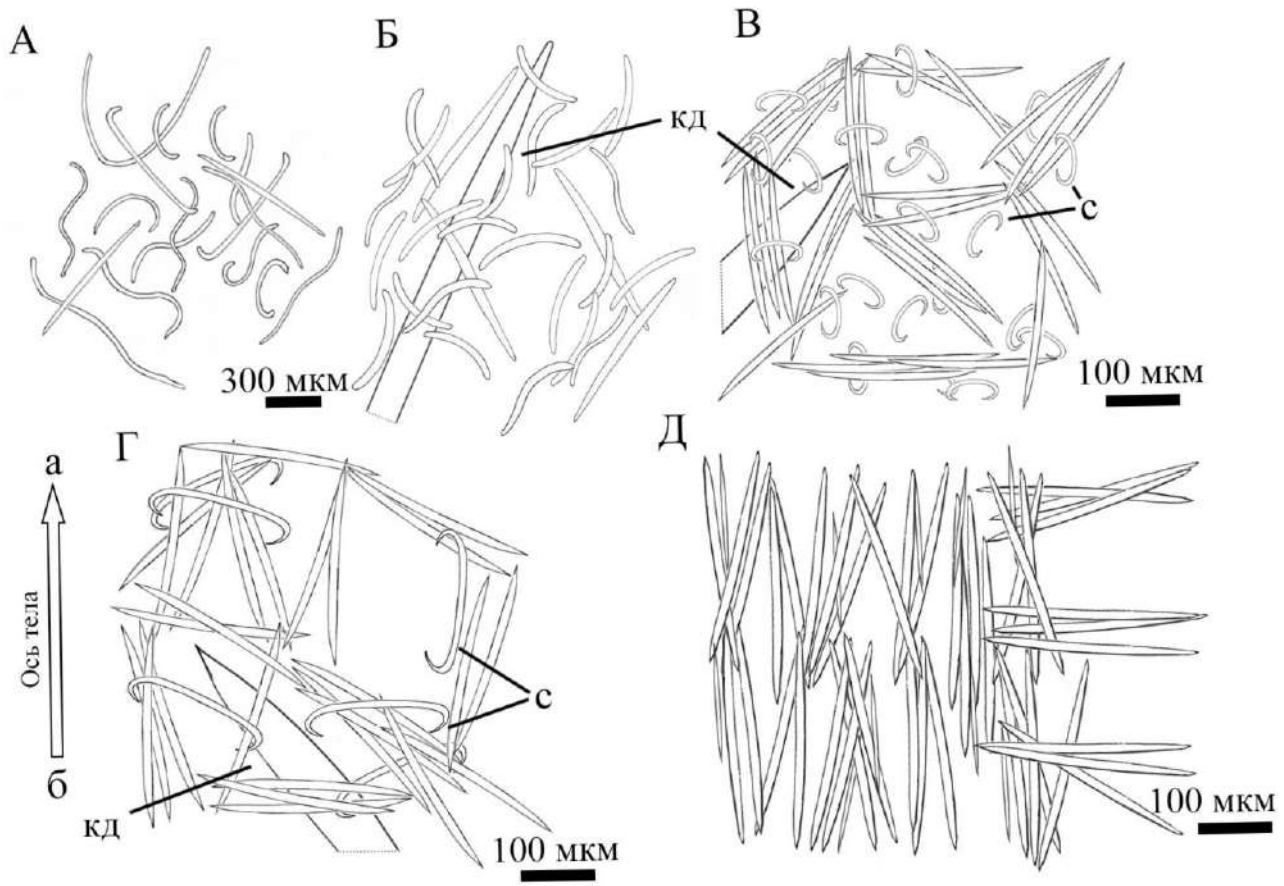


Рисунок 39. Устройство скелета кембрийских кроновых Haploscleridsa и *Keithospongos loricatus*. А – скелет губки из раннекембрийского лагерштетта Сириус-Пассет в Гренландии; Б – скелет среднекембрийской *Ulospongiella ancyla*; В – сетчатый скелет *Neomenispongia plexa*; Г – сетчатый скелет *Neomenispongia diazoma*; Д – скелет *Keithospongos loricatus*, состоящий из извилистых и коротких пучков из оксов. Обозначения: кд – крупные диактины; с – сигмы; а – апикальный конец; б – базальный конец.

Само семейство Ulospongiellidae в первоначальной трактовке Дж. К. Ригби и Д. Коллинза (Rigby, Collins, 2004) объединяло всех губок с искривлёнными спикулами *sensu lato* из среднекембрийского сланца Бёрджесс и рассматривалась как сборное. Однако иное, чем у *Neomenispongia*, строение скелетной решётки у проблематичной *Hapalospongia,* относимой Дж. К. Ригби и Д. Коллинзом (Rigby, Collins, 2004) к данному семейству, свидетельствует о парафилии Ulospongiellidae. Морфология *Neomenispongia* позволяет включить этот род в семейство Ulospongiellidae *sensu stricto* по наличию обильных С-образных сигм и сетчатому или бесструктурному строению скелета из одноразмерных оксов (Рис. 38; 40). Это не отвергает общего родства *Hapalospongia* с *Neomenispongia*,

но в большей степени поддерживает её близкое родство с *Hamptoniella*, ранее предположенное авторами рода (Рис. 1Б; 38; 40; 42А, Б). У *Hapalospongia* и *Hamptoniella* они отмечали обилие слабо искривлённых и длинных диактин, складывающихся в волокна, обрамляющие длинные вертикальные каналы (Rigby, Collins, 2004) (Рис. 42А, Б). Присутствие в скелете *Hapalospongia* искривлённых спикул, скорее всего, является либо симплезиоморфным, либо конвергентным признаком, по отношению к остальным Ulospongiellidae *sensu stricto*, если рассматривать их появление в контексте морфогенеза сигм (Рис. 40).

6.1.2 Ранняя эволюция Heteroscleromorpha

В настоящее время разные микросклеры характеризуют большинство гетеросклероморфных губок. Маловероятно, что два вида *Neomenispongia* представляют собой единственный переход от макросклер к микросклерам у предковых гетеросклероморф. Сигмы встречаются в достаточно разных группах демоспонгий и, следовательно, могли возникать неоднократно (Morrow et al., 2012; Morrow, Cárdenas, 2015), либо многократно утрачиваться. Ранние морфологические исследования филогении губок основывались на морфологическом сравнении микросклер демоспонгий (Dendy, 1922). Однако, последующие, более критические работы, выявили многочисленные расхождения между разнообразием макросклер и микросклер, отмечая нерегулярную встречаемость последних (Reid, 1968; van Hooper et al., 2002). В свете молекулярных исследований многие представления о внутренней гомологии некоторых типов микросклер оказались слабо обоснованными. Однако, губки из подкласса Heteroscleromorpha действительно отличаются большим разнообразием микросклер по отношению к представителям других подклассов (Cárdenas et al., 2012).

Присутствие сигм и переходных форм таких спикул у улоспонгиид также опровергает прежнее представление о развитии сигм на основе сигмаспир, высказанное в работах начала-середины XX в. (например, Dendy, 1921, 1922; Burton, 1959). Скорее всего, размер сигмодных спикул в раннепалеозойское время оставался пластичным, и у некоторых таксонов они уже функционировали

как микросклеры, тогда как в других оставались крупными. При условии последовательного морфогенеза от оксов к микросклерам сигмам *N. diazoma* занимает базальное положение по отношению *N. plexa*. Хотя предполагаемый в данной работе вариант формирования сигм не следует считать единственным возможным, на его примере мы, по-видимому, видим самое раннее появление микросклер у демоспонгий (Рис. 38).

Присутствие сигм, как микросклер, свидетельствует о том, что у губок в других лагерштеттах, где ископаемые остатки сохранились с высокой степенью детальности, например, в сланце Бёрджесс (Канада) или Маотяньшань (Чэнцзянь, Китай), аналогичные спикулы должны присутствовать, если они имелись при жизни. Это, в свою очередь, подразумевает, что *Hazelia* и близкие к ней формы (включая *Keithospongos*) не обладали микросклерами и по меньшей мере могут являться стволовыми Haplosclerida (Рис. 40). Поиск общих морфологических признаков у *Neomenispongia* и современных Heteroscleromorpha важен, поскольку ископаемая летопись целиком сохранившихся скелетов спикульных демоспонгий на протяжении фанерозояйского эона крайне скудна, если не брать во внимание «литистидных» губок. Причём, представители разных отрядов Heteroscleromorpha очень разнообразны как по общей структуре скелета, так и по составу микросклер и макросклер (Borchiellini et al., 2004; Hill et al., 2013). Поэтому *Neomenispongia* имеет отдельные признаки, например сигмы, свойственные представителям отрядов Poecilosclerida и Desmacellida Morrow et Cárdenas, 2015. Однако, принимая во внимание три ключевых признака в строении скелета *N. plexa* – тонкостенность, изотропное сетчатое расположение пучков оксов и настоящие сигмы, – эта древняя губка имеет действительно много общих черт с представителями отряда Haplosclerida (Рис. 13Б; 15А). Так, похожее изотропное строение скелета характерно для родов *Neopetrosia* de Laubenfels, 1949 и *Petrosia* из семейства Petrosiidae van Soest, 1980. Более того, скелетная сетка *Neomenispongia* хорошо сравнима с тонким эктосомальным скелетом этих губок, подразделённым на трёх- или четырёхугольные ячейки. Сигмы являются

типичными микросклерами многих представителей отряда Haplosclerida. Представители других семейств Haplosclerida также имеют некоторое сходство с *Neomenispongia*, хотя есть и отличия. Например, *Haliclona* Grant, 1841 из семейства Chalinidae Bowerbank, 1862 имеет изодиктиальный эктосомальный и хоаносомальный скелет, который состоит из одиночных спикул, а не из пучков. При этом у Chalinidae в целом встречаются разнообразные микросклеры – сигмы, токсы, рафиды и микрооксы (de Weerdt, 2002). У *Dendroxea* Griessinger, 1971 и *Cladocroce* Topsent, 1892 имеются разветвлённо-струйчатые хоаносомальные и субизотропные сетчатые эктосомальные скелеты, состоящие из одиночных спикул или спикул, образующих короткие пучки (de Weerdt, 2002). Особенно показателен подрод *Haliclona (Gellius)* Gray, 1867, виды которого обладают эктосомальным скелетом с тангенциальным расположением спикул и сетчатым хоаносомальным скелетом из одиночных спикул со вторичными структурами; у них же описаны правильные С-образные сигмы с острыми гладкими концами, как у *N. plexa* (de Weerdt, 2002; Bertolino et al., 2013; van Soest, 2017). Представители этих групп в составе Haplosclerida занимают относительно базальное положение в пределах Heteroscleromorpha (Hill et al., 2013), что указывает на сохранение у них ряда примитивных признаков, набор которых характерен, в частности, для *Neomenispongia*.

Возраст раннекембрийских синских местонахождений, где сохранились остатки *Neomenispongia,* составляет примерно 515–512 млн лет назад (Bowyer et al., 2023), что хорошо согласуется с датировками, полученными методом молекулярных часов и предполагающими дивергенцию Haplosclerida в промежутке от 516 до 456 млн лет назад (Holmes et al., 2018; Lavrov et al., 2023; Rossi et al., 2026). Однако такое соответствие прослеживается не во всех филогенетических исследованиях с применением данного метода (Schuster et al., 2018; Plese et al., 2021; Ma, Yang, 2015). Основная причина этих различий заключается в подборе палеонтологических данных для калибровки. Так, одни исследователи (Lavrov et al., 2023; Rossi et al., 2026) определяют возраст древнейших Heteroscleromorpha по губке из лагерштетта Сириус-Пассет,

обсуждавшейся выше (Botting et al., 2015). Другие (Schuster et al., 2018; Plese et al., 2021; Ma, Yang, 2015) предполагают происхождение демоспонгий в неопротерозойскую эру в периоде глобальных оледенений (717 – 630 млн лет назад), исходя из присутствия специфического биомаркера – 24-изопропилхолестана, предшественника стеролов, описанных у некоторых современных демоспонгий (Bowring et al., 2007; Love et al., 2009; Gold et al., 2016; Zumberge et al., 2018). Этот подход не лишен смысла, поскольку анализ биомаркеров принято считать надёжным методом поиска химических следов вымерших организмов. Высокая устойчивость некоторых специфичных продуктов распада ферментов и липидов позволяет установить примерную систематическую принадлежность ископаемого организма (Summons, Lincoln, 2012). Правда, последующая серия критических работ поставила под сомнение результаты, так как найденные вещества могли возникнуть в результате абиогенного метилирования стеролов зелёных водорослей, весьма распространённых в протерозойских морях, особенно в периоды завершения крупных оледенений (Nettersheim et al., 2019; Bobrovskiy et al., 2021). Кроме того, такие построения не объясняют наличия разрыва в 150 млн лет между появлением в ископаемой летописи предполагаемых биомаркеров демоспонгий и древнейших кремнёвых спикул, известных лишь из кембрийских слоёв, несмотря на высокую насыщенность неопротерозойского океана растворённым кремнезёмом (Sperling et al., 2010; Chang et al., 2017; Tang et al., 2019). Поэтому не все исследователи разделяют мнение о появлении обыкновенных губок в неопротерозойскую эру (Lavrov et al., 2023; Rossi et al., 2026).

Помимо классических по современным меркам молекулярных исследований, основанных на анализе консервативных участков ДНК, существуют иные способы косвенно подтвердить базальное положение Haplosclerida среди демоспонгий. Например, транскриптомный анализ РНК, кодирующей силикатеин, позволил выявить наиболее примитивные формы данного белка именно у представителей Haplosclerida (Müller et al., 2007; Aguilar-Camacho et al., 2019). Морфологическое сходство *Neomenispongia* с

представителями Haplosclerida, и раннекембрийский возраст синских губок подтверждают результаты молекулярных исследований, указывающих на раннюю дивергенцию этого отряда среди гетеросклероморф (Рис. 40). В свою очередь совокупность морфологических признаков *Neomenispongia* из раннекембрийской синской свиты Сибирской платформы указывает на то, что кроновая группа обыкновенных губок начала формироваться, по меньшей мере, в самом начале палеозойской эры – не позднее 512 млн лет назад.

6.1.3 Становление семейства Hazeliidae

6.1.3.1 Положение Keithospongos loricatus в семействе Hazeliidae

В составе отряда раннепалеозойских демоспонгий Protomonaxonida семейство Hazeliidae является наиболее крупным и в основном известно благодаря роду *Hazelia*, объединяющему губок из среднекембрийских отложений Канады и США (Finks et al., 2004) (Рис. 2A–E). Представители Hazeliidae значительно отличаются от остальных протомонаксонид сравнительно небольшим размером спикул и разнообразной, обычно разветвлённо-струйчатой, скелетной сетью из пучков оксов (Rigby, Collins, 2004).

По структуре скелета и макросклерам Hazeliidae относят к обыкновенным губкам, однако положение этого семейства внутри класса на данный момент все ещё остаётся неясным (Botting, Muir, 2018). Объёмная скелетная сеть из пучков оксов может свидетельствовать о родстве с просто устроенными современными Haplosclerida, однако отсутствие микросклер и тонкостенное строение хазелид для современных гаплосклерид не характерны (Botting et al., 2013) (Рис. 40). Кроме того, в палеозойской эре, начиная с ордовикского периода, практически исчезают губки со скелетом из простых одноосных спикул, уступая место «литистидным» губкам. В конце палеозойской эры можно выделить только самобытное семейство Heliospongiidae Girty, 1908, представители которого отличаются толстостенными скелетами, стоящих из горизонтальных слоёв спикульной сетки и вертикальных пучков, расположенных перпендикулярно им (Finks, 1960; Finks et al., 2004).

Вопрос о происхождении семейства и выделении симплезиоморфных признаков для всех Hazeliidae остаётся проблемным, поскольку первые представители известны только с среднекембрийской эпохи, а большая часть видов была описана из одного лишь сланца Бёрджесс (пров. Альберта, Канада). Описываемая в данной работе новая губка *Keithospongos loricatus* из раннекембрийской синской свиты Сибирской платформы позволяет выделить наиболее противные признаки Hazeliidae и предложить новый взгляд на эволюцию морфотипа этого семейства в кембрийском периоде.

Оксы *Keithospongos loricatus* подразделяются на две размерные группы, обе занимают идентичное положение в скелете, но меньшие из них соразмерны микросклерам (Рис. 11Г, З; 39Д). У спикульных губок малая размерная группа спикул может частично состоять из развивающихся макросклер. Как правило, эти спикулы непропорционально тонкие и более кроткие по сравнению с полностью сформировавшимся (van Soest, 2017). Диаметр и длина лучей развивающихся спикул стремительно возрастают в межклеточном матриксе (Müller et al., 2006; Schröder et al., 2006, 2007). Мелкие сигмы *N. plexa* составляют значительную часть общего числа спикул при том, что стандартное отклонение их средних размеров, все ещё больше, чем у оксов, но всё ещё в три раза меньше их среднего арифметического значения, что может свидетельствовать об умеренном разбросе (Рис. 13Д). Сходные закономерности наблюдаются у мелких оксов *K. loricatus* (Рис. 39Д). Таким образом, выделенные размерные группы могут рассматриваться как имеющие систематическое значение, а присутствие мелких оксов у *K. loricatus* следует рассматривать как пример конвергентной миниатюризации спикул у губок разных древних семейств.

Несмотря на простое устройство, у *K. loricatus* стоит отметить ряд морфологических признаков, общих с таковыми у некоторых представителей семейства Hazeliidae. Цилиндрический скелет *K. loricatus* по форме напоминает *Hazelia obscura* Walcott, 1920, *H. conferta* и отдельные модули ветвистой *H. delicatula* Walcott, 1920 и *H. dignata* (Walcott, 1920) (Рис. 2А; 11А; 41А). Одноосные спикулы хазелиид обычно в полтора раза шире, чем у *K. loricatus*, но

при этом они могут быть сходны по длине или на треть короче, чем у *K. loricatus* (Rigby, 1986; Rigby, Collins, 2004). Точные оценки длины спикул хазелиид затруднены из-за того, что в сланце Бёрджесс, к которому приурочено большинство находок, скелеты губок уплощены и в основном сохранились в виде тонких углеродистых плёнок. Поэтому их спикулы хорошо различимы только на краевых участках отпечатков, на границе с вмещающей породой (Rigby, Collins, 2004).

Оксы *K. loricatus* группируются по несколько спикул в тонкие и слабо различимые пучки (Рис. 11В–Д; 39Д). В большинстве случаев подобные спикульные пучки у хазелиид содержат десятки плотно сгруппированных спикул и достигают 0,15–0,2 мм в диаметре. Вместе эти пучки складываются в удалённые друг от друга восходящие волокна, иногда отклоняющиеся от продольной оси, ветвящиеся, образующие веерообразный, перистый или разветвлённо-струйчатый паттерн скелета (Рис. 2А, Б, Д). У *K. loricatus* пучки спикул не выстраиваются в протяжённые волокна, а располагаются друг на друге, образуя тонкий скелет. Несмотря на утолщённость всего скелета, в его центральной части можно заметить, что пучки спикул отклонены на 30–40º от оси тела, образуя извилистый паттерн расположения спикул, а ближе к апикальному оскулюму наблюдается спирально закрученный паттерн (Рис. 11А–Г). По бокам отпечатка паттерн расположения спикул неразличим из-за смятия стенки, однако в нижней части скелета, у края отпечатка заметны обособленные наружные пучки спикул.

От большинства хазелиид *K. loricatus* также отличается более выраженной тонкостенностью и является самой древней из них, существовавшей в конце раннекембрийской эпохи. Дермальная «лорика» *K. loricatus* с извилистым восходящим и спирально закрученным у верхушки паттерном расположения пучков спикул гомологична скелетам *Hazelia* и *Falospongia* благодаря присутствию тонких оксов, форме тела и слабой продольной ориентацией пучков (Рис. 38; 39Д; 40; 41А).

Keithospongos loricatus по общему виду очень похожа *Neomenispongia.* Это сходство прежде всего проявляется в ряде простых особенностей строения скелета: тонкостенности, цилиндрической форме и идентичной морфологии оксов. Скелетообразующие оксы всех трёх видов относятся к одной размерной группе, несмотря на то что эти спикулы образуют различные скелеты с различным паттерном.

В итоге, *K. loricatus* стоит рассматривать в качестве наиболее примитивного представителя семейства Hazeliidae, характеризующимся однослойным строением, отсутствием длинных волокон из пучков спикул и горизонтально расположенных пучков, а также признаков ветвления (Рис. 40; 41А). Неясная выраженность внешнего или дермального скелета из спикул расположенных перпендикулярно поверхности у хазелиид не позволяет однозначно судить о морфогенезе внешних пучков спикул *K. loricatus*, но этот признак может оказаться примитивным для семейства.

6.1.3.2 Эволюция семейства Hazeliidae

При пересмотре статуса отряда Protomonaxonida Дж. Боттинг и коллеги (Botting et al., 2013) выделили несколько особенностей хазелиид. Во-первых, скелеты хазелиид можно подразделить на формы с тонкой скелетной стенкой, состоящей из одно слоя спикул, как у *K. loricatus*, *H. luteria*, *H. obscura* или *Fieldospongia*, и формы с объёмной скелетной стенкой, утолщённой за счёт большого числа спикульных волокон или её структурного подразделения на дермальный и хоаносомальный скелет, например *H. palmata* и *H. delicatula* (Рис. 40; 41А, Д, Е). Во-вторых, на приведённых Дж. Боттингом реконструкциях показано, что от каналов, обрамляемых разветвлённо-струйчатыми волокнами спикул, отходят перпендикулярные внешние пучки спикул, как у *K. loricatus*, создающие впечатление двуслойности у скелета (Botting et al., 2013) (Рис. 2Е). Эта особенность не упоминалась в более ранних описаниях ряда хазелид: например, у некоторых экземпляров *H. conferta* дермальный слой состоит из большого количества пучков тангенциально расположенных спикул с разветвлённо-струйчатым паттерном, тогда как внутренний слой более

разреженный и имеет нерегулярный сетчатый паттерн (Рис. 2А; 41А, Г). У *Falospongia* не встречаются обособленные отдельные спикулы или пучки, располагающиеся перпендикулярно поверхности, кроме участков у края апикальных оскулюмов (Rigby, 1986; Rigby, Collins, 2004) (Рис. 2Е; 41А, З). Р. М. Финкс (Finks et al., 2003) отмечал возможное присутствие непрерывной «бахромы» из дермальных спикул расположенных перпендикулярно поверхности у *H. delicatula*.

Морфология примитивной *Keithospongos loricatus* позволят уточнить концепцию Дж. Боттинга и коллег. У *H. luteria* и *H. obscura* нет выраженной двуслойности скелета, большая часть восходящих волокон из пучков спикул не ветвится и слабо ветвятся, образуя струйчатый паттерн скелета (Рис. 2В; 41А, В). Таким образом, они могут являться наиболее примитивными *Hazelia*, близкими к *K. loricatus* (Рис. 40; 41А, В, Г).

Признаки двуслойного скелета отмечаются у некоторых хазелиид. Например, у чашевидной *H. crateria* Rigby, 1986 в нижней части скелета наблюдается внутренний слой с сетчатым паттерном из коротких спикульных пучков или несгруппированных спикул (Рис. 2Д; 41А, З). Ближе к границе отпечатков или рядом с оскулюмом *H. crateria* просматривается дермальный скелетный слой, состоящий из хорошо заметных тонких и коротких волокон или отдельных спикул, направленных к оскулюму и образующих радиальный струйчатый или разветвлённо-струйчатый паттерн. Оба слоя вместе создают впечатление радиально-симметричного паттерна расположения спикул, наиболее заметное для отпечатка уплощённых вдоль оси (Rigby, Collins, 2004). *H. crateria* может занимать промежуточное положение между наиболее просто устроенными примитивными формами, близкими к *K. loricatus* и продвинутыми формами, обладающими объёмными скелетами со сложным паттерном расположения спикульных волокон (Рис. 40; 41А, Ж).

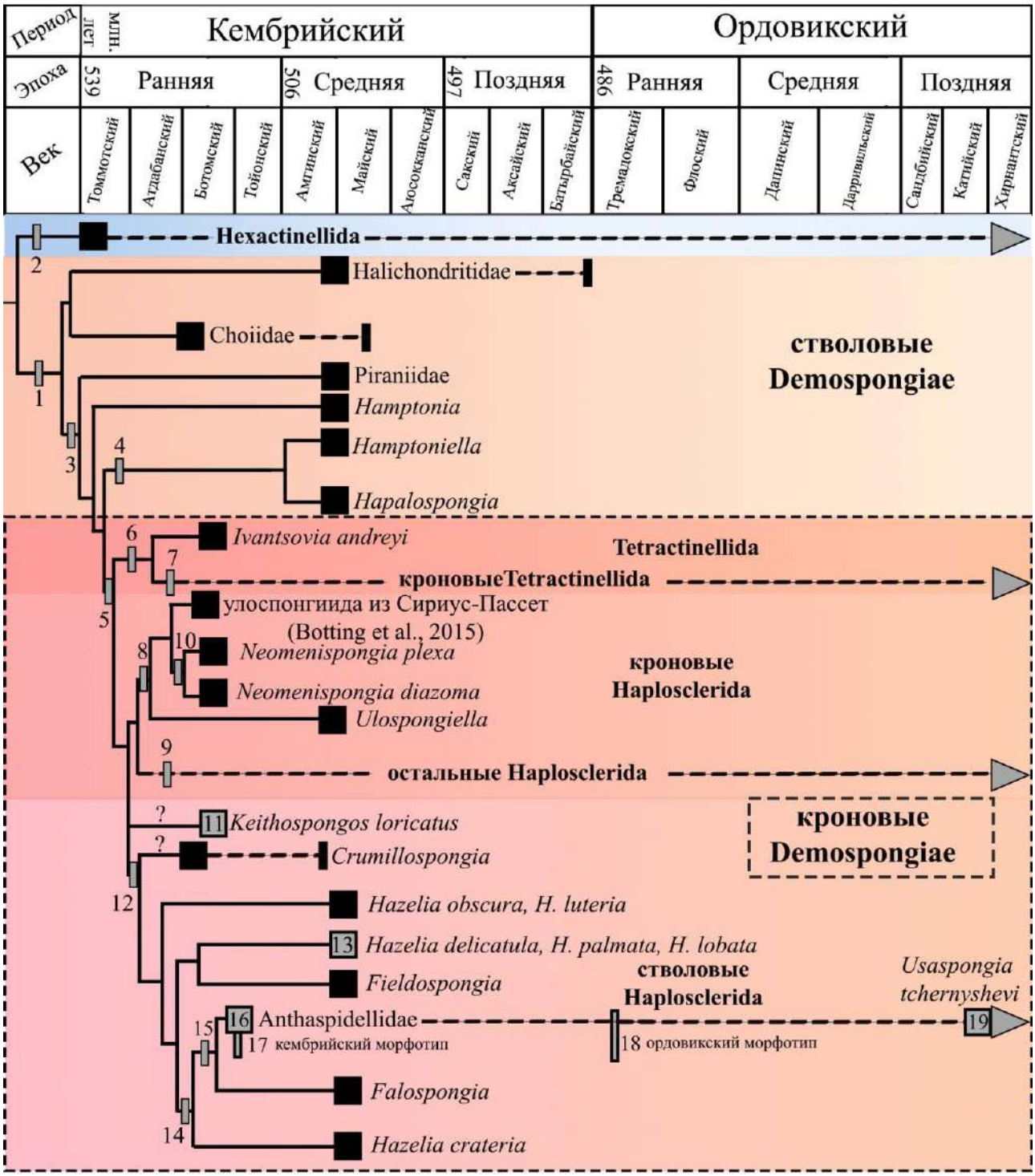


Рисунок 40. Схематическая диаграмма, отражающая предполагаемую филогению стволовых и кроновых обыкновенных губок (Demospongiae), возраст рубежей кембрийских эпох взят из Cohen et al., 2025 и округлён до целого; квадратами отмечено время возникновения таксона; пунктирные линии отмечают период встречаемости таксона в ископаемой летописи. Ключевые скелетные признаки: 1 – радиальный скелет из крупных одноосных спикул 2 – скелет из трёхосных спикул, 3 – радиальный скелет, состоящий из крупных одноосных спикул пучков мелких диактин, 4 – утрата крупных одноосных спикул, пучки слабо искривлённых одноосных спикул окружают вертикальные каналы, 5 – радиальные скелеты из пучков диактин или

ортотриен, укрепленные повышенным содержанием спонгина, 6 – радиальный скелет преимущественно состоит из ортотриен с проксимально расположенными боковыми ветвями, 7 – ортотриены расположены боковыми ветвями дистально, появление микросклер, появление «литистидных» скелетов в мезозойской эре, 8 – объёмный сетчатый скелет, состоящий из искривлённых или сигмоидных диактин, с возможным присутствием крупных диактин, 9 – появление микросклер и толстостенных объёмных сетчатых скелетов, 10 – появление микросклер сигм, 11 – пучки диактин располагаются тангенциально к поверхности, образуя плотную тонкостенную «лорику», 12 – пучки диактин складываются в однослойные скелеты с разветвлённо-струйчатым или правильным ячеистым паттерном, 13 – двуслойный скелет, 14 – радиальный паттерн расположения восходящих пучков мелких диактин, скелет может быть двуслойным, 15 – решётчатый паттерн тонкостенного скелета из восходящих и горизонтальных пучков диактин, 16 – появление десм из диактин горизонтальных пучков, диактины восходящих пучков становятся дополнительными, скелет послойно утолщается, 17 – факультативное ветвление скелета и слабое развитие спонгоцеля, 18 – обычно глубокий и широкий спонгоцель, неветвящаяся коническая или цилиндрическая форма скелета иногда с вертикальными каналами, 19 – ветвистый скелет без спонгоцеля, с множественными ветвящимися каналами.

У *H. delicatula* вероятная двуслойность скелета проявляется в несколько иной плотности расположения множественных восходящих волокон из пучков спикул, направленных вверх, к апикальному оскулюму, и наружу, перпендикулярно поверхности (Rigby, Collins, 2004) (Рис. 41А, Д). В первоначальном описании *H. delicatula* Ч. Уолкотт отметил в дермальном скелете сетчатый паттерн расположения пучков, образующийся за счёт наложения вертикальных и коротких горизонтальных волокон (Walcott, 1920). В более поздних описаниях новых экземпляров этого вида сетчатый паттерн не упоминается; при этом общий разветвлённо-струйчатый паттерн скелета может иметь области с меньшей плотностью спикул, создающие впечатление сетчатого рисунка (Rigby, Collins, 2004).

Оксы среднекембрийской хазелииды *Falospongia* Rigby, 1986 соразмерны оксам *Hazelia* и, соответственно, немного крупнее, чем у раннекембрийских губок из синской свиты. У типового вида *F. falata* Rigby, 1986 вертикальные пучки широкие и длинные, тогда как горизонтальные пучки обычно более тонкие

и расположены разрежено, образуя неровный решётчатый паттерн расположения спикул (Rigby, 1986). *F. ramosa* Rigby et Collins, 2004 имеет ветвящийся скелет, в котором отдельные ветви принимают коническую форму (Рис. 2Е). В целом паттерн расположения спикул в скелете *Falospongia* не имеет сходства с таковым у *K. loricatus*. Скелетная сеть *Falospongia* отличается от таковой *Neomenispongia*, поскольку у первой решётчатый паттерн складывается из разных по расположению и толщине пучков спикул, тогда как у *Neomenispongia* все пучки спикул одинаковы и образуют однородную скелетную сеть. Ветвящееся форма, Сетчатый паттерн скелета *Falospongia* соотносим с *H. crateria*. Вертящееся форма тела и сходство с *H. crateria* позволяет говорить о происхождении *Falospongia* от сложноустроенных *Hazelia*, объясняет малое сходство с *K. loricatus*.

Скелет *Fieldospongia* заметно тоньше, чем у *Hazelia*, из-за сравнительно небольшого числа спикул, складывающихся в тонкие вертикальные и горизонтальные пучки, которые вместе образуют неровный решётчатый паттерн (Rigby, Collins, 2004). Общий вид скелета *Fieldospongia*, имеющей коническую форму, напоминает скелет *H. delicatula*, но более детальное сравнение затруднено. Поэтому можно лишь предположить, что *Fieldospongia* могла произойти от форм *Hazelia* с двуслойным скелетом в результате уменьшения числа спикул.

Положение хазелииды *Crumillospongia* (Walcott, 1919) из сланца Бёрджесс по отношению ко всем раннекембрийским синским губкам остаётся неопределённым (Рис. 40, 41А, Б). В первых её описаниях упоминается однослойный слабо упорядоченный волокнистый скелет окружающий, крупные поры, с преобладанием спикул, расположенных параллельно оси тела (Walcott, 1919; Rigby, 1986; Botting et al., 2013) (Рис. 1Г). У многих экземпляров этой губки, найденных там же позднее, спикулы диагностируются не всегда (Rigby, Collins, 2004). Ни в одном из сотен найденных экземпляров *Crumillospongia* в испанском среднекембрийском лагерштетте Муреро не были обнаружены настоящие спикулы, а сетчатая текстура, предположительно, представляет

остатки спонгинового скелета (García-Bellido et al., 2011). Тонкий плотный скелет *K. loricatus* сопоставим с таковым у *Crumillospongia* только за счёт однослойного строения и отсутствия сложного паттерна скелета (Rigby, 1986; Finks et al., 2004).

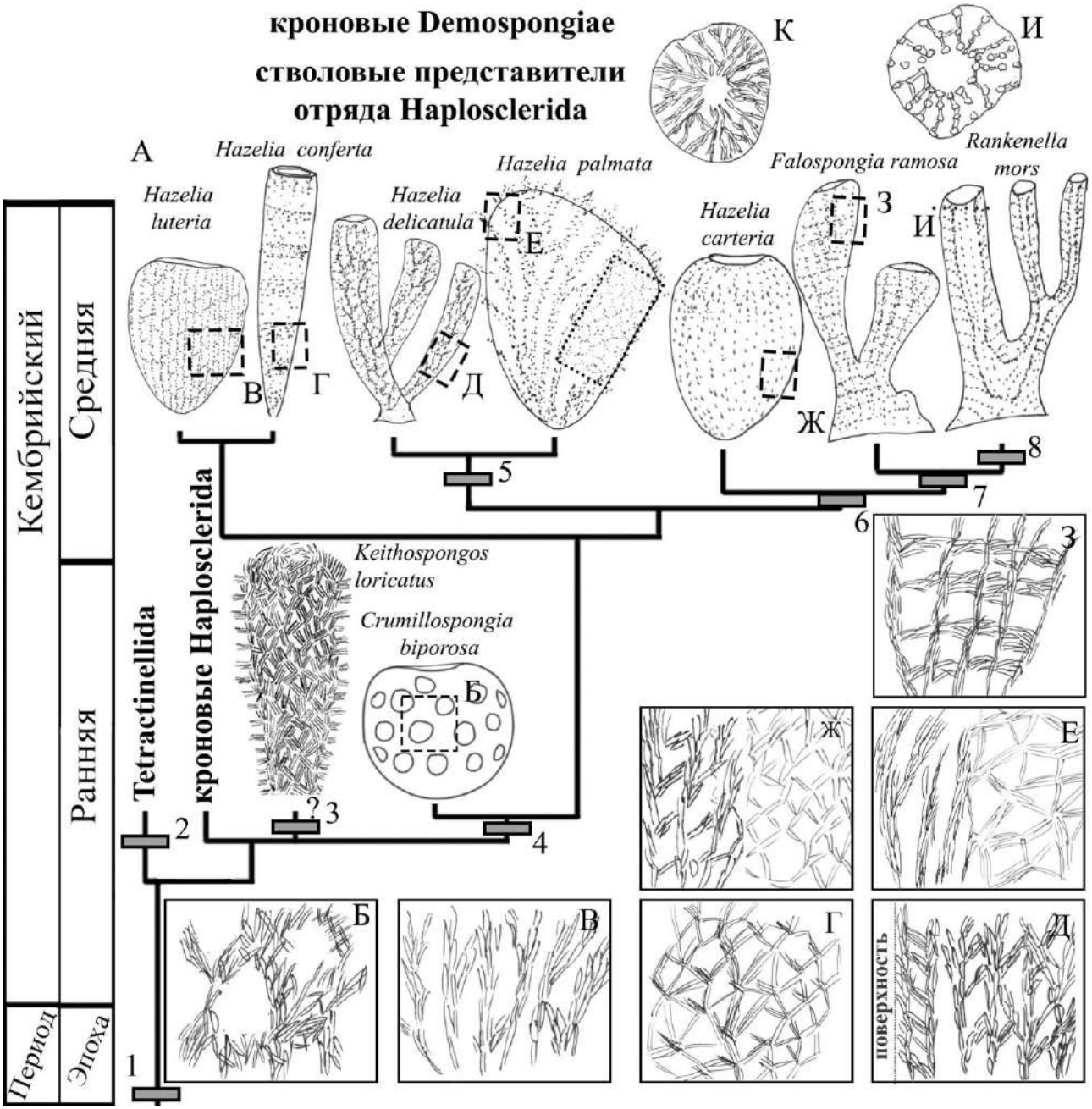


Рисунок 41. Схематическая диаграмма, описывающая предполагаемую филогению ранних кроновых обыкновенных губок (Demospongiae). А – рисунки скелетов видов, отражающие эволюционные изменения; Б – волокнистый скелет *Crumillospongia biporosa,* окружающий крупные поры; В – однослойный скелет *Hazelia luteria*, состоящий из разветвлённо-струйчатых и слабо ветвящихся волокон из диактин; Г – однослойный скелет *H. conferta* с разветвлённо-струйчатым паттерном от которого перпендикулярно отходят пучки диактин; Д

– двуслойный скелет *H. delicatula* с выраженным разветвлённо-струйчатым паттерном и внешним слоем спикул из множества наложенных поверх пучков диактин; Е – двуслойный скелет *H. palmata,* подразделяющийся на внешний разветвлённо-струйчатый слой из слабоветвящихся волокон и внутренний сетчатый слой из пучков диактин; Ж – двуслойный радиальный скелет *H. crateria* с внешним слоем с разветвлённо-струйчатым паттерном и внутренним слоем с сетчатым паттерном из коротких пучков диактин; З – вероятно двуслойный скелет *Falospongia ramosa,* состоящий из радиально восходящих волокон и внутреннего слоя из коротких горизонтальных пучков из диактин; И – вид сверху на скелет *H. crateria*; К – вид скелета *Rankenella mors* в поперечном сечении. Ключевые скелетные признаки: 1 – радиальные скелеты из пучков диактин или ортотриен, укрепленные повышенным содержанием спонгина, 2 – радиальный скелет преимущественно состоит из ортотриен с проксимально расположенными боковыми ветвями, 3 – пучки диактин располагаются тангенциально к поверхности, образуя плотную тонкостенную «лорику», 4 – пучки диактин складываются в однослойные скелеты с разветвлённо-струйчатым или правильным ячеистым паттерном, 5 – двуслойный скелет, 6 – радиальный паттерн расположения восходящих пучков мелких диактин, двуслойность скелета, 7 – решётчатый паттерн тонкостенного скелета из восходящих и горизонтальных пучков диактин, 8 – появление десм из диактин горизонтальных пучков, диактины восходящих пучков становятся дополнительными, скелет послойно утолщается, факультативное ветвление скелета и слабое развитие спонгоцеля.

Филогенетическое положение, собственно, *Vauxia* остаётся неясным. Эта губка может оказаться древнейшим представителем подкласса Verongimorpha, обладающим хитином в скелете (Erpenbeck, Wörheide, 2007; Plese et al., 2021). Если же наличие спикул или жёстких минерализованных скелетных волокон у неё и других вауксиид подтвердится, то скелет *Vauxia* можно будет сопоставить с таковым *Falospongia* или *Hazelia conferta* (Botting et al., 2013) (Рис. 38).

В целом, скелеты *H. crateria, H. palmata*, *H. lobata* и *H. delicatula* можно охарактеризовать как значительно более объёмные и, возможно, двуслойные, иногда ветвящиеся, отдельные спикульные волокна могут ветвится и изгибаются не только в плоскости одного скелетного слоя. Таким образом, *H. crateria, H. palmata*, *H. lobata* и *H. delicatula* стоит рассматривать в качестве наиболее продвинутых хазелиид (Рис. 41А, Б–Ж).

Отсутствие каких-либо диагностических микросклер и специфических паттернов скелета у *K. loricatus* и специфическое устройство скелета у остальных Hazeliidae не позволяют уверенно отнести представителей этого семейства к какому-либо из отрядов подкласса Heteroscleromorpha (Рис. 40; 41А, В–З). Присутствие сигм у *Neomenispongia*, строение скелета которой в целом сравнимо с таковым у *Keithospongos*, косвенно подтверждает принадлежность *Keithospongos* и остальных Hazeliidae к подклассу Heteroscleromorpha (Рис. 38; 40,). Семейство Hazeliidae может рассматриваться либо в качестве продвинутой стволовой группы Heteroscleromorpha, либо как новый отряд, возникший параллельно с отрядом Haplosclerida (Heteroscleromorpha), к которому относится *Neomenispongia* (Рис. 40; 41А).

6.1.4 Парафилия отряда Protomonaxonida

Помимо Hazeliidae, отряд Protomonaxonida формально включает такие проблематичные кембрийские семейства как Choiidae, Leptomitidae, Hamptoniidae de Laubenfels, 1955 и Halichondritidae (Finks et al., 2003) (Рис. 2А, Б). Представители этих семейств значительно отличаются от кроновых обыкновенных губок и одновозрастных Hazeliidae строго радиальным устройством скелета, присутствием крупных диактин и иногда решётчатого паттерна скелета (Рис. 42А). Это сравнительно скоро привело к признанию несостоятельности этого объединения и рассмотрению Hazeliidae отдельно от остальных Protomonaxonida (Botting et al., 2013). Наличие гексактин в радиальных скелетах, преимущественно состоящих из крупных для демоспонгий диактин, послужило основанием для совершенно иного видения филогении этой группы. Дж. Боттинг предложил объединить большую часть семейств Protomonaxonida в отдельный класс «Ascospongiae», который рассматривался как стволовая группа по отношению к обыкновенным и стеклянным губкам.

В ходе ревизии коллекции губок, собранной Ч. Уолкоттом в среднекембрийском сланце Бёрджесс, Дж. К. Ригби объединил *Hamptoniella* с продольным волокнистым скелетом вместе с типичной протоспонгиидой *Hamptonia* Walcott, 1920 в семейство Hamptoniidae. У типового вида *Hamptonia*

bowerbanki Walcott, 1920 диактины в два-три раза толще и длиннее, чем диактины *Hamptoniella* и крупные диактины *Neomenispongia*, но при этом сравнимы с некоторыми крупными спикулами *Choia.* У *Hamptonia elongata* Rigby et Collins, 2004 описаны наружные диактины, уже сопоставимые по размеру с крупными диактинами *Neomenispongia*. В то же время Дж. Боттинг (Botting, 2021) рассматривает губок из рода *Hamptonia* в качестве полноценных представителей выделенного им класса «Ascospongiae», сближаемого с стеклянными губками. У протомонаксонид из сланца Бёрджесс, относимых к «Ascospongiae», стеклянные спикулы не были описаны (Walcott, 1920; Rigby, Collins, 2004).

Крупные диактины у *Neomenispongia* и *Ulospongiella* являются необычными, поскольку подобные спикулы не встречаются ни у современных обыкновенных губок, ни у Hazeliidae (Рис. 39В, Г). Присутствие одноразмерных диактин у *Hamptoniella* и *Neomenispongia* может объясняться симплезиоморфией, которая сближает их с некоторыми протомонаксонидами и ставит под вопрос монофилию класса «Ascospongiae». В таком случае проблематичная *Hapalospongia* является близким родственником *Hamptoniella*, утратившим крупные диактины (Рис. 38, 40,42А, Б).

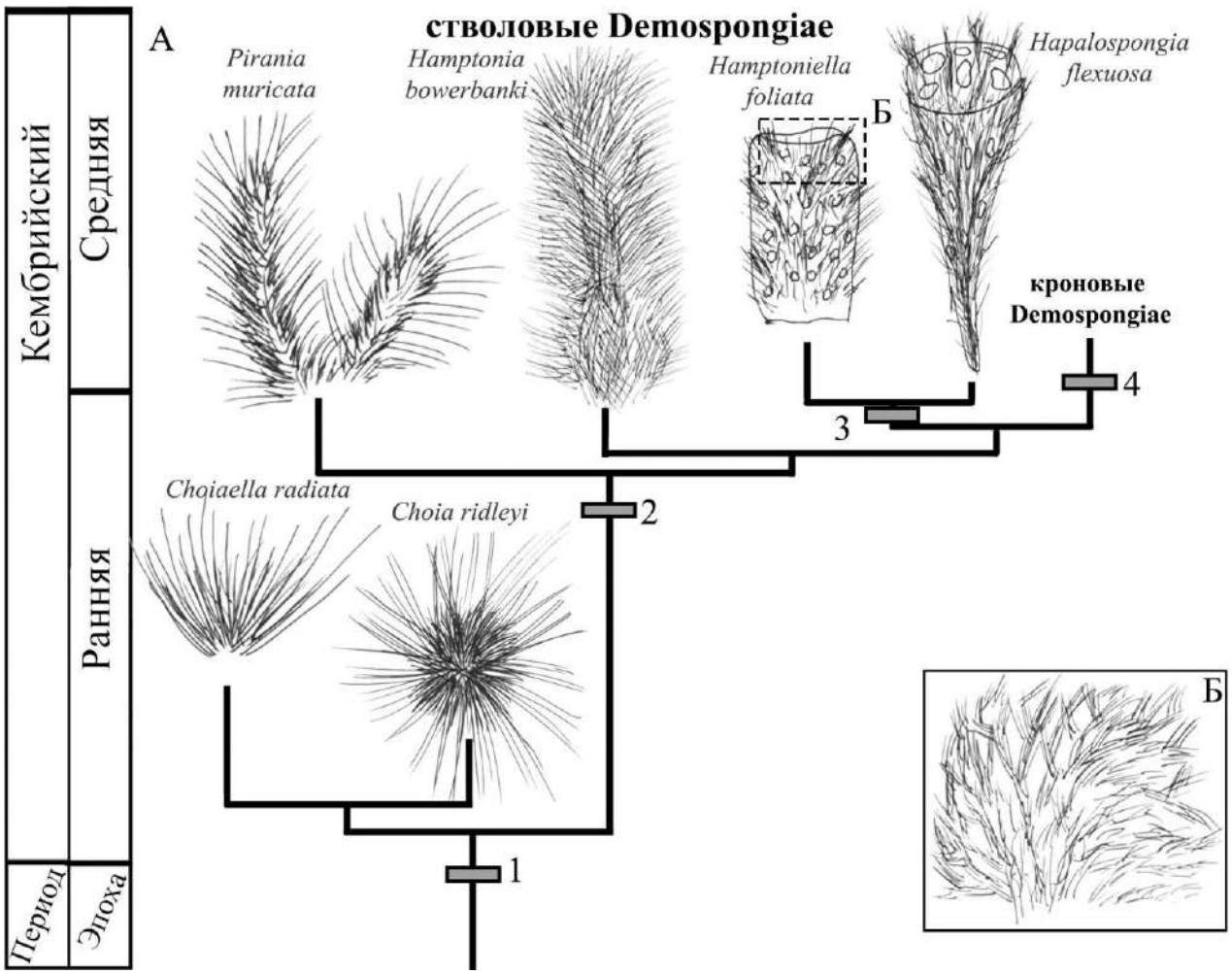


Рисунок 42. Схематическая диаграмма, описывающая предполагаемую филогению ранних стволовых обыкновенных губок (Demospongiae) и рисунки скелетов видов, отражающие эволюционные изменения. Б – скелет *Hamptoniella foliata* Rigby et Collins, 2004 состоит из множества длинных и слабо искривленных одноосных спикул, складывающихся в восходящие волокна, окружающие вертикальные каналы. Ключевые скелетные признаки: 1 – радиальный скелет из крупных одноосных спикул, 2 – радиальный скелет, состоящий из крупных одноосных спикул пучков мелких диактин, 3 – утрата крупных одноосных спикул, пучки слабо искривлённых длинных одноосных спикул окружают вертикальные каналы, 4 – радиальные скелеты из пучков диактин или ортотриен, укрепленные повышенным содержанием спонгина.

Наличие крупных диактин у древних обыкновенных губок само по себе не позволяет объяснить морфогенез крупных спикул *Lenica*, представителя протомонаксонид, описанного из раннекембрийских местонахождений Сибири и Китая (Горянский, 1977; Botting et al., 2012) (Рис. 32А). У *Lenica* на поверхности наиболее крупных спикул отчётливо выражена текстура, образованная множественными прямыми продольными рёбрами правильной

квадратной формы в поперечном сечении. Такая поверхностная текстура спикул уникальна в пределах всего типа Porifera и не может быть объяснена современными представлениями о спикулогенезе обыкновенных и стеклянных губок (Müller et al., 2005, 2006; Schröder et al., 2007). В частности, силикатеин демоспонгий обеспечивает равномерное послойное осаждение кремнезёма вокруг аксиального филамента, механизм которого не предполагает образования рёбер.

Учитывая, что в местонахождении синской свиты на р. Буотама присутствует гексактинеллида *Botomospongia sphaeroides* с якорными спикулами, существует риск контаминации такими спикулами других ископаемых остатков губок, оказавшихся, например, в голотипе *K. loricatus* (Рис. 11А, Ж). Поэтому систематическая значимость крупных диактин у *Neomenispongia*, может быть, в будущем переоценена. Однако в данной работе крупные диактины остаются валидным признаком, поскольку в скелете *Ulospongiella* они явно имеются (Рис. 1В).

Если рассматривать приповерхностные диактины *Neomenispongia* как полноценный систематический признак, то к стволовым обыкновенным губкам можно отнести *Hamptonia* и *Pirania* Walcott, 1920 (Рис. 42А). При этом крупные радиально расположенные диактины остаются сборным признаком прочих губок, отнесённых к «Ascospongiae» пока, не будет проведён микроструктурный анализ, позволяющий узнать геометрию осевых каналов. Положение «Ascospongiae» на филогенетическом древе остаётся неясным, пока не будут найдены дополнительные переходные формы или не будет прояснено происхождение крупных диактин у Choiidae, Halichondritidae или *Lenica*.

Также под вопросом остаётся систематическое положение семейств Wapkiidae de Laubenfels, 1995 и Leptomitidae. Как ранее отмечал Р. М. Финкс (Finks et al., 2003), лептомитиды могут относиться к Dictyospongiidae из-за сходного решётчатого паттерна скелета, состоящего из пучков длинных диактин (Рис. 1А). Полное отсутствие гексактин у Leptomitidae может объясняться их редукцией или плохой сохранностью дермального скелета, который они

образуют у Dictyospongiidae. Эту гипотезу поддерживает и Дж. Боттинг (Botting, Zhang, 2013), который в дальнейшем не учитывал эти семейства при выделении класса «Ascospongiae» (Botting, 2021; Botting et al., 2013). Ордовикская *Ptilospongia hemisphaeroidalis* Li et Reitner, 2023 из Южного Китая имеет радиальный скелет из веерно расположенных крупных стилей как у *Lenica*. Кроме того, её крупные спикулы имеют тупой плоский конец в основании, что только усиливает сходство с этой кембрийской протомонаксонидой, чем с губками из продвинутого семейства Bubaridae Topsent, 1894, рассматриваемого в составе гетеросклероморф (Lavrov et al., 2023).

6.1.5 Устройство водоносной системы у *Neomenispongia* и *Keithospongos*

Keithospongos loricatus, а также оба вида *Neomenispongia*, имеют тонкую скелетную стенку, как и большинство не литистидных губок палеозоя (Рис. 13А; 15А). Губки из отряда Reticulosa являются тонкостенными, причём у Dictyospongiidae и некоторых Protospongiidae опорная нагрузка распределена на лежащие друг на друге свободные спикулы, вместе образующие решётчатый паттерн скелета (Рис. 4А–Е). У Hazeliidae и *Neomenispongia* свободные оксы не лежат бесструктурно друг на друге, а объединяются в пучки, затем складываются в трёхмерную решётчатую сеть или располагаются слабо продольно либо спирально (Рис. 2А–Е; 13А, Б; 15А). Подобные скелетные структуры не могли существовать без присутствия спонгина или другого «склеивающего» органического вещества. В ходе диагенеза этот первоначально обильный спонгин у *Keithospongos* и *Neomenispongia* мог замещаться плотной массой пиритовых фрамбоидов, окружающих пучки спикул этих губок (Рис. 11В–Д; 13Б, В; 15Б–Д).

Пиритизация не привела к минерализации цельных спонгиновых волокон и внутренних элементов водоносной системы, поэтому об устройстве водоносной системы можно судить по устройству скелета и форме тела губок. Равномерное и плотное расположение пучков спикул, формирующих плотную «лорику» у небольшой *K. loricatus* позволяет предположить наличие ограниченного пространства для расположения водоносной системы. Между

пучками спикул дермального скелета иногда заметны узкие свободные промежутки в 20–40 мкм, которые могут соответствовать положению остий или отходящих от них приводящих каналов (Рис. 11В, Г). В таком случае поступающая вода, вероятно, напрямую проходила через многочисленные мелкие поры, от которых могли отходить узкие приводящие каналы. Дермальный скелет в своей нижней части ещё более плотный из-за включения пучков наружных оксов, что дополнительно уменьшает пространство для расположения приводящих каналов. Расположение и форма жгутиковых камер остаются неизвестными, вероятнее всего, они располагались за дермальным скелетом, образуя водоносную систему силлеибидного или сиконоидного типа. Асконоидный тип водоносной системы описан для современных известковых губок, достигающих всего нескольких миллиметров в размерах и обычно имеющих вид ветвящихся тонких трубочек, что не соотносится с морфологией *K. loricatus* (Ересковский, Вишняков, 2015; Borojevic et al., 2002).

Возможная двуслойность скелета у *H. palmata*, *H. crateria*, а также крупная ячеистость скелетной решётки *Falospongia* подразумевают присутствие пространства для расположения жгутиковых камер и водоносных каналов (Рис. 2Б, Д). По сравнению с продвинутыми хазелиидами водоносная система *Keithospongos* могла быть устроена по силлеибидному типу, тогда как лейконоидный тип мог возникнуть у остальных *Hazelia* в результате утолщения стенки тела или разделения скелета на внутренний и внешний слой.

Neomenispongia сравнима с *K. loricatus* в том, что однородный скелет явно берёт на себя всю опорную функцию. При этом скелет *Neomenispongia* более разреженный по сравнению с ним. Крупные приповерхностные диактины *Neomenispongia* остаются слишком редкими, чтобы рассматривать их в качестве ведущих в опорной функции как у Choiidae и Halichondritidae (Рис. 13А). Губки с похожей скелетной сетью из оксов известны в современном отряде Haplosclerida (de Weerdt, 2002). Наибольшее сходство можно отметить с эктосомальным (дермальным) скелетом некоторых Petrosiidae и Chalinidae. Общее структурное отличие *Neomenispongia* от подобных современных

Haplosclerida заключается в её тонкостенности, простой форме и очень небольшом размере всего тела (Desqueyroux-Faúndez, Valentine, 2002a). Наблюдаемая плотность пучков спикул в сетчатом скелете *Neomenispongia* оставляет свободное пространство только для обособленных жгутиковых камер, достигающих 20–50 мкм в диаметре, что соответствует размерам таковых у Haplosclerida (Langenbruch, Jones, 1990; Sciscioli et al., 2009).

6.1.6 Становление отряда Tetractinellida в палеозойской эре

Ivantsovia andreyi из местонахождения синской свиты «Водорослевая линза» является уникальной среди кембрийских губок, поскольку большинство из них формирует скелеты не из четырёхлучевых спикул, а из диактин или модифицированных гексактин (Finks et al., 2003; Botting, Muir, 2018). Спикулы с иным взаимным расположением лучей в кембрийском периоде, как правило, встречаются только в изолированной форме и трудно поддаются определению (например, *Taraxaculum* Bengtson et al., 1990; Kouchinsky et al., 2022) или относятся к проблематичному отряду Heteractinida. От гетерактинид *I. andreyi* резко отличается небольшим размером спикул и отсутствием диагностических для этого отряда спикул. Мелкие дермальные венечные ортотриены *I. andreyi* образуют дермальный скелет, несвойственный гетерактинидам (Рис. 163).

У современных известковых губок встречаются четырёхлучевые спикулы, однако они часто имеют неровную поверхность, не подразделяются на размерные группы, тем самым сильно варьируя в размерах (Łukowiak et a., 2022). У тетрактин из семейства Baeriidae Borojevic, Boury-Esnault et Vacelet, 2000 предполагаемый основной стержень спикулы сравнительно небольшой и располагается асимметрично, нарушая радиальную трёхлучевую симметрию остальных лучей. Венечные ортотриены *I. andreyi* по форме и размеру не сопоставимы со спикулами современных известковых губок. У некоторых представителей современного отряда Leucosolenida Hartman, 1958 скелет формируется за счёт приповерхностных противопоставленных рядов атриальных и дермальных сагиттальных триактин или тетрактин, что не характерно для *I. andreyi*. У губок из отряда Lithonida Vacelet, 1981 тетрактины

могут радиально выстраиваться в один ряд или лежать друг на друге, однако эти спикулы сцементированы внеклеточным кальцитом, что не наблюдается у *I. andreyi*. Кроме этого, в пиритизированных спикулах *I. andreyi* отмечаются полости, маркирующие местоположение осевого канала, который отсутствует в спикулах известковых губок (Рис. 16Е; 17В; 18Г). Спикулы известковых губок формируются внеклеточно тремя клетками, образуя монокристалл из магнезиального кальцита (Jones, 1967; Ledger, Jones, 1977; Sethmann, Wörheide, 2008).

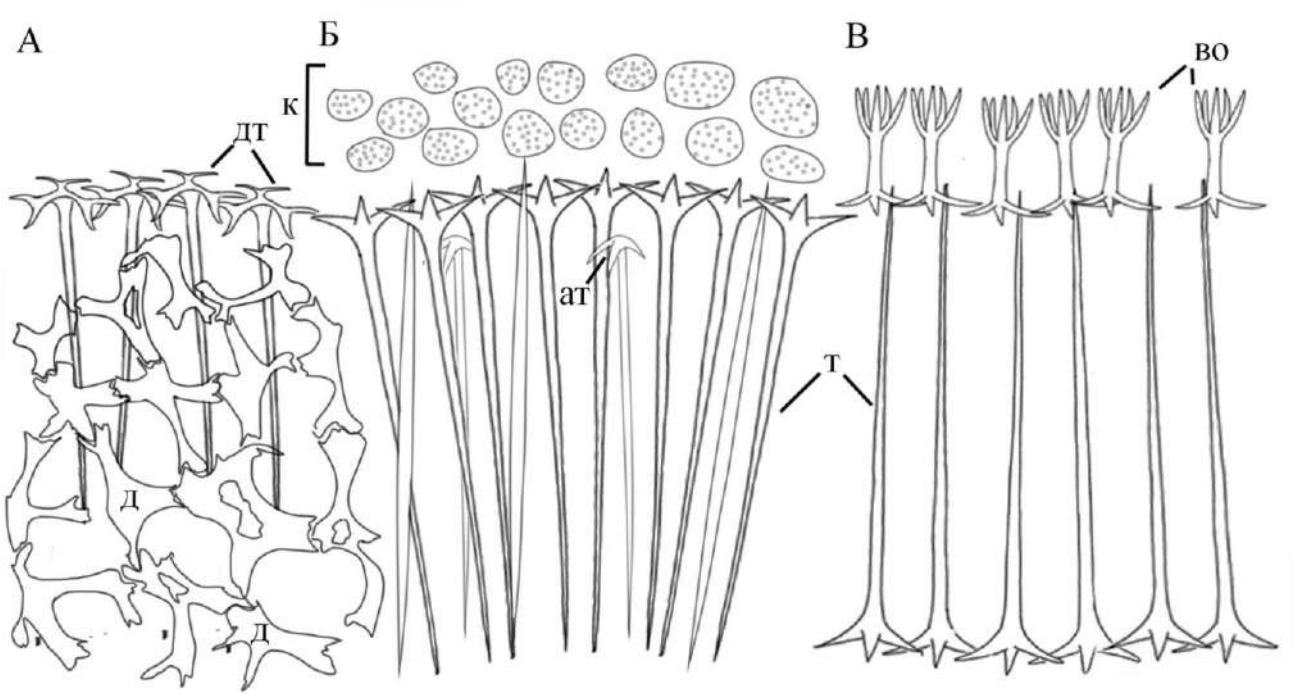


Рисунок 43. Устройство скелета стволовых и кроновых Tetractinellida. А – обобщённая схема паттерна скелета литистидных кроновых Tetractinellida, ортотриены или дихотриены расположены боковыми ветвями дистально, хоаносомальный скелет образован разнообразными десмами; Б – обобщённая схема паттерна скелета не литистидных кроновых Tetractinellida, ортотриены, дихотриены или анатриены расположены боковыми ветвями дистально, триены вместе с диактинами могут образовывать округлые радиальные скелеты, дермальный спикульный слой может быть представлен кортексом из микросклер – плотным скоплением из округлых стеррастер; В – скелет *Ivantsovia andreyi* состоит из ортотриен с проксимально расположенными боковыми ветвями и дермального слоя из венечных ортотриен. Обозначения: дт – дихотриены, к – кортекс, ат – анатриены, т – ортотриены, во – венечные ортотриены.

Венечные ортотриены *I. andreyi* по форме напоминают калтропы современных губок из класса Homoscleromorpha, особенно при сравнении с разнолопастными калтропами (канделябрами) *Corticium* Schmidt, 1862 (Рис. 18Г). Однако это сходство, по-видимому, случайное, поскольку венечные ортотриены *I. andreyi* имеют гладкую поверхность и длинные остроконечные отростки, тогда как калтропы гомосклероморф имеют лопастные выросты (Muricy, Diaz, 2002) (Рис. 16З). Массивный стержень в центре венчика и боковые ветви пропорциональны таковым у ортотриен, что свидетельствует о прямом происхождении микросклер от макросклер через миниатюризацию. Ортотриены *I. andreyi* крупнее, однообразны по форме и имеют гладкую поверхность, тем самым полностью соответствуя ортотриенам обыкновенных губок из отряда Tetractinellida, а не мелким и шероховатым спикулам гомосклероморф (Lukowiak et al., 2022). Также *I. andreyi* обладает правильным узкоконическим скелетом с упорядоченными слоями спикул, тогда как представители Homoscleromorpha имеют неправильную подушковидную или корковую форму тела и бесструктурный скелет (Muricy, Diaz, 2002) (Рис. 16А, Б).

Полости на месте осевого канала, иногда сохраняющаяся первоначальная гладкая поверхность и правильная геометрия ортотриен *I. andreyi* свидетельствуют о том, что первоначальный минеральный состав спикул был идентичен таковому у обыкновенных и стеклянных губок синской свиты (Рис. 17В, Г). Таким образом, *I. andreyi* относится к губкам с кремнёвыми спикулами и может рассматриваться внутри клады Silicea («Кремнёвые») Gray, 1867, объединяющей сестринские классы обыкновенных и стеклянных губок (Philippe et al., 2009). Уникальный дермальный и хоаносомальный скелет вместе с отсутствием как трёхосных, так и одноосных спикул позволяют не учитывать *I. andreyi* в дискурсе о происхождении классов или напрямую сравнивать её со стволовыми стеклянными губками. Вероятнее всего, *I. andreyi* причастна к ранней эволюции обыкновенных губок из отряда Tetractinellida (Рис. 40). Таким образом, остаётся вопрос о последовательности появления диактин и тетрактин внутри класса.

Ископаемые обыкновенные губки с тетрактинами до недавнего времени подразделялись на два крупных подкласса – “Lithistida” и Choristida Sollas, 1885 (современные Astrophorina Sollas, 1887) (Finks et al., 2004). Современная “Lithistida” рассматривалась в качестве полифилетической задолго до того, как это было подтверждено молекулярными данными, из-за большого и трудно соотносимого разнообразия морфотипов литистидных скелетов, состоящих из сочленённых между собой спикул – «десм» (Рис. 43А). В крупной монографии по таксономии губок «Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges» губки с литистидным скелетом были формально объединены в одной главе (Pisera, Lévi, 2002). На основе молекулярных исследований большая часть современных семейств губок с литистидным скелетом была отнесена к отряду Tetractinellida (Cárdenas et al., 2011; Schuster et al., 2015; Morrow, Cárdenas, 2015).

У литистидных Tetractinellida триены обычно образуют приповерхностный дермальный скелет (Рис. 43А). В нём триены располагаются палисадно – боковыми ветвями направлены к дермальной мембране, а основные стержни погружены в литистидный хоаносомальный скелет. Для некоторых Tetractinellida характерны дихотриены, боковые ветви которых раздваиваются на концах.

У *I. andreyi* нет литистидного скелета: её ортотриены погружены в стенку тела и также расположены палисадно, однако они ориентированы противоположным образом: боковые ветви направлены внутрь, а не наружу (Рис. 16Б; 43В). Сходным образом *I. andreyi* отличается и от всех представителей ископаемой группы Choristida, у которых триены служат основными элементами скелета, однако ориентированы боковыми ветвями наружу (Sollas, 1880, 1888; Dendy, 1905) (Рис. 43Б). Часть хористид включает несколько семейств, которые в настоящее время выделены в отдельный класс Homoscleromorpha (Gazave et al., 2011). Остальные хористиды представлены кроновыми формами отряда Tetractinellida, известными от мезозойских до почти современных отложений (Reid, 2004). В итоге, *I. andreyi* является морфологически простой формой, не обладающей диагностическими микросклерами “Lithistida” и Choristida.

В последнем крупном обзоре ископаемых обыкновенных губок (Finks et al., 2003, 2004) нет ясного представления об эволюции демоспонгий, согласованного с эволюцией строения макросклер, включая десмы. Главная проблема заключается в неоднозначном соотношении макросклер и микросклер у принимаемых в этом обзоре подклассов. Несмотря на то что диактины в той или иной форме встречаются почти во всех группах, Р. М. Финкс и др. (Finks et al., 2003) поддержали гипотезу о независимом происхождении подклассов губок с тетрактинами от тех, которые их не имели, точнее, от гипотетической предковой группы, не имеющей каких-либо макросклер (Dendy, 1921, 1922). Две другие конкурирующие гипотезы предполагали первичное появление у древнейших демоспонгий либо диактин (Sollas, 1888; Finks, 1967), либо тетрактин (Schulze, 1887a; Dendy, 1905, 1916). Наиболее примитивной группой предполагались гомосклероморфные губки, которые в то время относились к классу Demospongiae (Finks et al., 2003). Как ранее было сказано, последующие молекулярные и морфологические исследования позволили выделить гомосклероморф в отдельный класс, сестринский по отношению к Calcarea (Borchiellini et al., 2004; Gazave et al., 2011). Независимое происхождение гомосклероморф тоже свидетельствует против гомологии между венечными ортотриенами *I. andreyi* и канделябрами некоторых гомосклероморф.

В подклассе Heteroscleromorpha наиболее базальной группой считается отряд Haplosclerida (Morrow, Cárdenas, 2015; Lavrov et al., 2023), к которому, как ранее обсуждалось, относится *Neomenispongia*. Виды *Neomenispongia* и *K. loricatus* имеют примерно тот же геологический возраст, что и *Ivantsovia,* происходят из одного морского бассейна, однако резко различаются по морфологии спикул. При этом все синские демоспонгии имеют простую неветвящуюся форму тела, а скелеты устроены радиально-симметрично. Необычную общность *Neomenispongia* и *Ivantsovia* проявляют в развитии микросклер, которые, вероятно, формируются на основе макросклер. Из-за этой особенности *I. andreyi* формально оказывается ближе к *Neomenispongia*, чем к Hazeliidae и предположительно стволовым демоспонгиям (Рис. 40). *I. andreyi* не

относится к Haplosclerida, однако могла произойти от стволовых или примитивных кроновых представителей этого отряда, дав начало отряду Tetractinellida (Рис. 40).

Молекулярные исследования, как правило, указывают на то, что отряд Tetractinellida является достаточно продвинутой группой среди гетеросклероморф (Morrow et al., 2012; Lavrov et al., 2023). Монофилия Tetractinellida была подтверждена независимыми молекулярными исследованиями (Chombard et al., 1998; Cárdenas et al., 2011; Schuster et al., 2018; Lavrov et al., 2023). Точное положение *Ivantsovia* в пределах Tetractinellida определить невозможно из-за отсутствия микросклер, свойственных для этого отряда, однако наличие триен позволяет предполагать её родство с представителями наиболее крупного подотряда Astrophorina. Несплошной дермальный скелет из венечных ортотриен напоминает псевдокортекс представителей семейства Pachastrellidae Carter, 1875, рассматриваемого в качестве примитивного внутри Astrophorina (Cárdenas et al., 2011; Schuster et al., 2015, 2021) (Рис. 16Д, З; 43Б). Существует также структурное сходство между скелетом из радиально расположенных ортотриен *I. andreyi* и округлыми радиальными скелетами из триен и диактин у представителей семейства Tetillidae Sollas, 1886, принадлежащего к подотряду Spirophorina Bergquist et Hogg, 1969 (Рис. 43Б). В одной из последних систематических ревизий в подотряд Spirophorina были включены шесть морфологически разнородных семейств (Morrow, Cárdenas, 2015). Последующие исследования, основанные на генетических маркерах cox1, 18S и 28S, привели к исключению трёх проблематичных семейств и уточнению состава подотряда, ставшего характеризоваться присутствием микросклер сигмаспир и отсутствием литистидного скелета (Schuster et al., 2017). К проблематичным семействам относят формы либо с литистидным скелетом без триен как у Scleritodermidae Sollas, 1888, либо, наоборот, обладающим видоизменёнными триенами без литистидного скелета, например Thrombidae Sollas, 1888 (Schuster et al., 2015, 2021).

I. andreyi не имеет прямых диагностических признаков современных тетрактинеллид кроме ортотриен. Принимая во внимание значительное морфологического разнообразие внутри монофилетического отряда Tetractinellida, *I. andreyi* может рассматриваться в качестве стволовой Tetractinellida, не обладающей литистидным скелетом и независимо утратившей диактины (Рис. 43B). Помимо этого, отсутствие у *I. andreyi* десм косвенно подтверждает независимое происхождение литистидных Tetractinellida от древних губок с литистидным скелетом, но лишённым триен.

6.1.7 Эволюция антаспиделлид

6.1.7.1 Происхождение антаспиделлид

Р. М. Финкс (Finks, 1960) в своих ранних работах признавал ключевую эволюционную роль семейства Anthaspidellidae в палеозойской диверсификации «литистидных» губок. В середине XX в. это семейство считалось самой древней (ордовикской) и разнообразной группой литистидных губок. Скелеты антаспиделлид состоят из сравнительно простых одноосных дендроклонов, десм с одноосным центральным стержнем, поэтому эти десмы традиционно рассматриваются в качестве наиболее примитивных, давших начало более витиеватым и многолучевым десмам остальных семейств «литистидных» губок: например, позднеордовикских Chiastoclonellidae Rauff, 1895, обладавших тетраклонами и менее упорядоченным скелетом, и Astylospongiidae Zittel, 1877 со сфероклонами, образующими изотропную скелетную решётку (Рис. 3A). В целом, Р. М. Финкс (Finks, 1960) отмечал постепенный рост разнообразия ветвления десм у сестринских к Anthaspidellidae семейств в составе Orchocladina (Finks et al., 2004).

Кроме того, Финкс (Finks, 1960) уделял внимание мезозойским «литистидам», возникшим после пермско-триасового вымирания и обладающим десмами с четырёхлучевой симметрией и триенами (чаще всего дихотриенами), свойственными современным Tetractinellida (“Tetracladina” Zittel, 1878). “Tetracladina” он также выводил от кроновых или неких стволовых Anthaspidellidae, аргументируя это тем, что десмы являлись производными

триен; в частности, центральный стержень десмы описывался как основной стержень триены, а зигомы как видоизменённые боковые ветви (Рис. 3А). Такое решение подкреплялось числом ветвей зигом, которое часто варьировало от трёх до пяти. Эта точка зрения до конца XX в. распространялась даже на первых описанных кембрийских антаспиделлид, зигомы дендроклонов которых имели всего от двух до трёх ветвей (Kruse, 1983, 1996).

Немного позже, с ревизией ордовикской *Saccospongia laxata* Bassler, 1935, Р. М. Финкс (Finks, 1967) отошёл от своего первоначального предложения, ограничившись наблюдением, что в раннем палеозое существовали только «литистиды» с одноосными креписами – молодыми десмами, предположительно обладающими настоящей симметрией до формирования ветвистых зигом (Рис. 3Е). *S. laxata* была примечательна тем, что совмещала в своём скелете неправильные извилистые одноосные спикулы и настоящие крупные стили. Позже Р. М. Финкс и Р. Э. Х. Рейд (Finks et al., 2004) подразделили подкласс “Lithistida” на отряд Orchocladina, объединяющий Anthaspidellidae и остальные литистидные семейства без триен, и отряд “Tetralithistida” Lagneau-Hérenger, 1962, включающий подотряд “Tetracladina”. Ветвящиеся десмы у более поздних групп Orchocladina предположительно рассматриваются в качестве конвергентных по отношению к десмам мезозойских литистидных Tetractinellida (“Tetralithistida”) (Finks et al., 2003). В качестве предковой для Orchocladina группы предполагались среднекембрийские обыкновенные губки из сланца Бёрджесс, в частности *Hazelia delicatula*, от объёмного восходящего разветвлённо-струйчатого скелета которой могла возникнуть антаспиделлидная решётка из десм (Finks et al., 2003).

В рамках современной систематики Orchocladina могли произойти от стволовых или древнейших кроновых Haplosclerida. В скелетах представителей Orchocladina отсутствуют крупные диактины и микросклеры современного типа. Присутствие дополнительных диактин внутри трабов некоторых Anthaspidellidae прямо свидетельствует о происхождении от стволовых или кроновых Heteroscleromorpha (Рис. 3Б). Скелет тетрактиннелиды *I. andreyi* не имеет ничего

общего с антаспиделлидами и Orchocladina в целом. Сетчатые изотропные скелеты *Neomenispongia* похожи на скелетную сеть из трабов Anthaspidellidae и *Usaspongia tchernyshevi*, в частности, при рассмотрении в тангенциальном сечении. Однако в поперечном сечении скелетов некоторых антаспиделлид наблюдается выраженный радиальный паттерн расположения трабов и выстраивания дендроклон в расходящиеся к краю лини, что не наблюдается у Ulospongiellidae (Рис. 3Д; 19А, Б). Наиболее вероятно, что Anthaspidellidae возникли от Hazeliidae, как предлагал Финкс (Finks et al., 2003), с той разницей, что лестничный скелет из сочленённых дендроклон и дополнительных спикул имеет больше сходства со скелетами хазелиид с решётчатым паттерном скелета как у *Falospongia*, чем с витиеватым и сложным скелетом *Hazelia delicatula* с неясным устройством дермального скелета (Рис. 2Е; 3Б–В2; 41А, И). Скелет *Falospongia* выраженно тонкостенный, что недостаточно для возникновения более объёмных скелетов антаспиделлид. В качестве промежуточной формы между *Falospongia* и антаспиделлидами можно предложить *H. crateria*, для которой был описан радиальный паттерн расхождения восходящих спикульных волокон на основании немногочисленных вертикально уплощённых экземпляров (Рис. 2Д; 41А, Ж). Субпродольные восходящие волокна *Falospongia*, *Hazelia* и даже *Keithospongos* оказываются гомологичными дополнительным диактинам, расположенным в трабах, а горизонтально ориентированные волокна *Hazelia* и пучки спикул *Falospongia* гомологичны десмам. Например, у ветвистой *Rankenella* из кембрийских отложений шт. Северная Территория в Австралии сравнительно тонкая стенка, состоящая всего из нескольких рядов трабов, идущих вдоль оси тела (Рис. 3Г; 41И). Скелет *Rankenella* мог возникнуть на основе радиального скелета Hazeliidae с решётчатым паттерном расположения спикул путём множественного увеличения числа скелетных слоёв и морфогенеза диактин из горизонтальных пучков спикул в ветвящиеся десмы.

Волнистые десмы ордовикской *S. laxata* не имеют переходных форм ни с сигмами, ни с оксами синских демоспонгий (Рис. 3Е). Однако стоит отметить

присутствие у *S. laxata* крупных стилей, соразмерных внешним диактинам *Neomenispongia*, что может объясняться симплезиоморфией унаследованной от некоторых протомонаксонид с крупными спикулами (Рис. 3Е; 13А).

Ортотриены *I. andreyi* морфологически сходны с дермальными дихотриенами ископаемых литистид, что не объясняет отсутствие литистидных Tetractinellida в палеозое, но свидетельствуют о происхождении отряда от нелитистидных форм в кембрийском периоде (Рис. 40, 43А–В). Литистидные формы Tetractinellida (Tetralithistida), известные с начала мезозойской эры, возникли независимо от Orchocladina, подтверждая выводы Финкса (Finks, 1967; Finks et al., 2003). Сигмаспиры упоминаются в описаниях некоторых примитивных Tetractinellida, однако ранее обсуждаемый морфогенез сигм *Neomenispongia* отвергает вероятность их общего происхождения (Schuster et al., 2015; van Soest, Rützler, 2002).

6.1.7.2 Филогения Usaspongia tchernyshevi

В целом антаспиделлиды отличаются достаточно малой пластичностью в устройстве радиального скелета и местоположения десм (Finks, 1967). Для древнейших кембрийских антаспиделлид свойственны факультативное ветвление скелета и слабое развитие атриума (спонгоцеля), что также отмечается и у раннепермской *Usaspongia tchernyshevi* (Рис. 3Г; 19А–В). Это сходство весьма необычно, поскольку в период расцвета семейства в ордовикском периоде стали преобладать формы с коническим или цилиндрическим телом, с глубоким и широким, иногда воронковидным атриумом, соседствующим с системой вертикальных выводящих каналов (например, *Pseudopalmatohindia* Rigby et Webby, 1988; *Nevadocoelia* Bassler, 1927) (Рис. 3В1, В2, Д). У ордовикской *Malongullospongia* Rigby et Webby, 1988 и пермской *Jereina* нет спонгоцеля, но есть система вертикальных каналов. Раннепермская *Usaspongia* обладает ветвистым скелетом без спонгоцеля, с множественными ветвящимися каналами. Возможно, *Usaspongia* сохранила несколько примитивных черт некоторых кембрийских антаспиделлид, таких как радиальный скелет, ветвящаяся система каналов, слабая выраженность или отсутствие глубокого

спонгоцеля (Kruse, 1983; Hamdi et al., 1995; Johns et al., 2007; Kruse, Zhuravlev, 2008) (Рис. 19А; 20А–Б). Появление *Usaspongia* вместе с антаспиделлидами, которые были описаны в позднекаменноугольных и раннепермских отложениях Урала ещё в конце XIX в. А. А. Штукенбергом (Stuckenberg, 1895) и Ф. Н. Чернышёвым (Tchernychev, 1898) предвосхитило последующее широкое распространение Anthaspidellidae нового морфотипа в пермском периоде. Для пермских антаспиделлид свойственны отсутствие глубокого спонгоцеля, строго перпендикулярное расположение трабов к внешней поверхности тела, вариабельность формы тела при сохранении радиальной симметрии и отсутствие конических форм.

6.2 Ранняя эволюция Hexactinellida

6.2.1 Общая морфология *Botomospongia sphaeroides*

6.2.1.1 Якорные спикулы Botomospongia sphaeroides

Большинство палеозойских стеклянных губок известно из кембрийского и ордовикского периодов и диагностируется преимущественно по наличию гладких гексактин и их простых модификаций (Reitner, Mehl, 1995). Хорошо сохраняющиеся диагностически ценные диктиональные скелеты возникают только в мезозое, а микросклеры в положении *in situ* встречаются чрезвычайно редко и только начиная каменноугольного периода (Librovich, 1929). Скелеты раннепалеозойских гексактинеллид оказываются очень простыми и малоинформативными для сравнения с современными группами начиная с ранга подкласса (Рис. 4А–Е). Таким образом высокоранговая филогения раннепалеозойских групп обычно основывалась на сравнении их наиболее молодых представителей с кроновыми стеклянными губками или реконструкции морфогенеза конкретных видоизменных гексактин (Reitner, Mehl, 1995; Finks et al., 2003) (Рис. 14Б1, Б2). Начиная с популяризации метода молекулярных часов, датирующих возможное раннепалеозойские возникновение многих кроновых гексактинеллид, появилась тенденция напрямую относить некоторых палеозойских гексактинеллид к подклассам и даже семействам при обнаружении сходного устройства основного скелета, даже при отсутствии диагностических

микросклер (Botting, Ma, 2022; Botting et al., 2025). В данной работе приводится описание новой продвинутой стволовой гексактинеллиды *Botomospongia sphaeroides*, обладающей сложным скелетом из разнообразных модифицированных гексактин и внешних якорных спикул. Морфология якорных спикул, впервые описанных *in situ*, позволяет обобщить широкий материал сходных изолированных спикул из раннепалеозойских отложений и реконструировать их морфогенез.

Якорные спикулы стеклянной губки *Botomospongia sphaeroides* являются одними из самых ранних базальных спикул, сохранившихся *in situ* (Рис. 23A–E). Якорные диактины были обнаружены у предположительно стволовой стеклянной губки *Hyalosinica archaica* Mehl et Reitner in Steiner et al., 1993 из одновозрастных или более древних отложений чёрных сланцев формации Нютитанг (Южный Китай) (Yun et al., 2023). Изолированные якорные спикулы, сходные с таковыми *B. sphaeroides*, были описаны в отложениях раннекембрийской формации Цюнчжуси (Южный Китай). Один конец этих якорных спикул имеет шаровидное вздутие, тогда как от противоположного мутовчатого конца отходит либо один ряд из трёх-девяти крупных зубцов, либо множество мелких неупорядоченно расположенных зубчиков (Zhang, Pratt, 1994) (Рис. 44Ж). Из местонахождения синской свиты «Водорослевая линза» были ранее описаны «бородчатые пентактины» с проксимальным концом, усеянным множеством зубчиков, как у некоторых якорных спикул из формации Цюнчжуси (Иванцов и др., 2005) (Рис. 44З). Из раннекембрийских местонахождений на р. Большая Куонамка (Сибирь) были описаны якорные спикулы с раздутым гладким проксимальным концом и мутовчатым дистальным концом, зубчики которого идентичны по форме, но могут располагаться в один ряд или неупорядоченно (Kouchinsky et al., 2011).

Якорные спикулы второй размерной группы у *B. sphaeroides* отдалённо похожи на изолированные якореподобные спикулы из позднекаменноугольных фосфатных конкреций бассейна Рио-Негро (Уругвай), средне-позднекембрийских отложений в провинции Хунань (Китай) и

нижнекембрийских отложений шт. Южная Австралия (Kling, Reif, 1969; Brock, Cooper, 1993; Xiping, Knoll, 1996). Примечательно, что уругвайские якореподобные спикулы в наибольшей степени напоминают клавулы гексактинеллид из семейства Farreidae Gray, 1872, относящегося к подклассу Hexasterophora. Описание подобных ископаемых спикул как «якорные» используется в широком смысле, в первую очередь отражая их предполагаемую функциональную роль, а не филогенетическое положение, например, для отнесения к двузубчатым якорным спикулам современных Pheronematidae (Tabachnick, Menshenina, 2002a; Łukowiak et al., 2022). Общее сходство подобных палеогеографически и хронологически разобщённых спикул заключается в присутствии дистального якорного конца, от которого отходят загнутые в проксимальном направлении зубцы. Вершина дистального конца якорных спикул может быть увенчана небольшим бугорком или реже целиком принимать булавовидную форму. В наибольшей степени якорные спикулы напоминают клавулы представителей подкласса Hexasterophora. Якорные спикулы современных Amphidiscophora по общей форме похожи на ископаемые, однако их зубцы более редкие и всегда лопастевидные или уплощённые, плавно сливающиеся с дистальным кончиком (Tabachnick, Menshenina, 2002a, b).

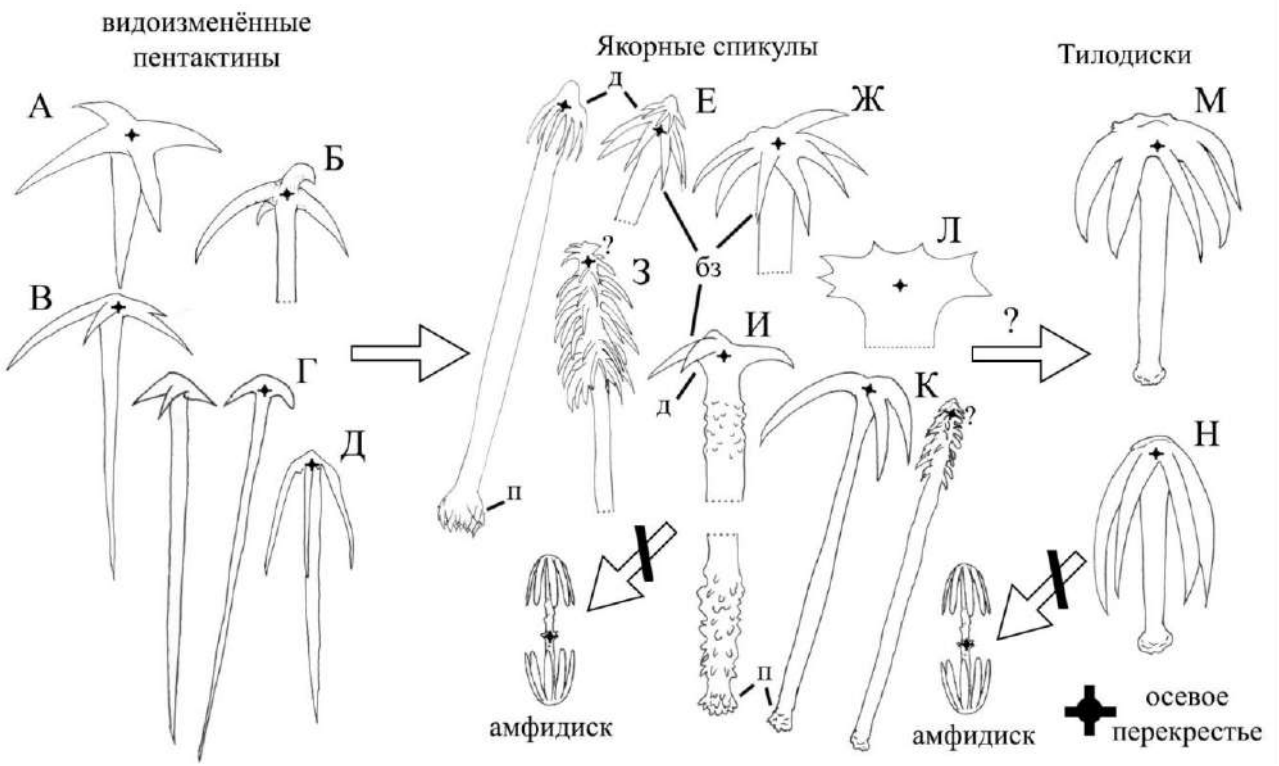


Рисунок 44. Морфогенез и разнообразие якорных спикул кембрия; предполагаемое расположение осевого перекрестья отмечено черным крестиком. А, Б – спикулы *Nabaviella* sp. с коротким иногда немного уплощёнными тангенциальными лучами и длинным основным стержнем (ранний кембрий, Южная Австралия) (Bengtson et al., 1990); В, Г – спикулы *Nabaviella* sp.? с коротким тангенциальными лучами и длинным основным стержнем (средний кембрий, бассейна Джорджина, Австралия) (Mehl, 1998); Д – якорная спикула (клавула?) (поздний кембрий, шт. Квинсленд, Австралия) (Bengtson, 1986); Е – якорная спикула *Botomospongia sphaeroides* с мутовчатым дистальным концом, увенчанным одним или двумя рядами боковых зубчиков (ранний кембрий, синская свита, р. Буотама, Республика Саха (Якутия)); Ж, К – якорные спикулы (тилодиски?), дистальные кончики могут различаться как по числу, так и по размеру боковых зубчиков, проксимальный конец раздут и покрыт шипами (ранний кембрий, провинция Шэньси, юго-запад Китая) (Zhang, Pratt, 1994); З – якорная спикула («бородчатая пентактина») покрыта множеством боковых зубчиков (ранний кембрий, синская свита, местонахождение «Водорослевая линза») (Иванцов и др., 2005); И – толстая якорная спикула с мутовчатым дистальным концом и раздутым проксимальным, основной стержень и проксимальный конец покрыты шипами (ранний кембрий, горы Сээр, Западная Монголия); Л – звёздчатый диск булавовидной спикулы *Nabaviella* sp. (ранний кембрий, р. Хорбусуонка, Республика Саха (Якутия)); М – типовой тилодиск (гемидиск) *Nabaviella triradiata* (поздний кембрий, Иран) (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976); Н – тилодиск *Nabaviella* sp.? (средний кембрий, бассейна Джорджина, Австралия) (Mehl, 1998). Обозначения: бз – боковые зубчики, д – дистальный кончик, п – проксимальный.

Из каменноугольных отложений Уругвая также были описаны амфидиски и гемидиски (Kling, Reif, 1969). Гемидиски послужили причиной дискуссии о времени возникновения гексактинеллид подкласса Amphidiscophora. Гемидиски представляют собой сравнительно небольшие якореподобные спикулы до 500 мкм в длину с коротким стволом. Оба конца разветвляются на пять лопастевидных зубчиков, однако у одного конца зубчики очень короткие и уплощённые по отношению к противоположному. Большинство исследователей считало гемидиски Uralonema с восточного склона Урала гомологичными амфидискам (Finks, 1970; Mostler, 1986; Mehl, 1991, 1998). Сомнение вызвали предполагаемые изолированные гемидиски из позднекембрийских отложений Ирана. Первоначально они были ошибочно описаны как склериты ханцеллориид (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976), позже были отнесены к гемидискам,

гомологичным амфидискам (Mostler, 1986) (Рис. 44М, Н). Иную точку зрения предложила Д. Мель, которая по результатам детального изучения типового материала из России и Уругвая заключила об отсутствии гомологии между иранскими спикулами и амфидисками, назвав их тилодисками по аналогии с тилостилями обыкновенных губок (Mehl, 1991, 1998) (Рис. 44Н). Тилодиски рассматриваются как пример конвергентной эволюции; их предположительно сравнивают с параклавулами диктиспонгииды *Griphodictya epiphanes* (Reitner, Mehl, 1995; Mehl, 1998; Finks et al., 2003, 2004).

Изолированные тилодиски из Ирана сходны с якорными спикулами *B. sphaeroides*; проксимальный конец округлый и бугристый, покрыт мелкими шипами; дистальный конец имеет более правильную мутовчатую форму и несёт только один ряд более уплощённых зубчиков (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976) (Рис. 44Д, М). В более позднем обзоре морфогенеза гемидисков (тилодисков) (Mostler, 1986) приводятся зарисовки проксимального конца с заметной булавовидной формой, отдельные шипы которого переходят в боковые рёбра. Эта реконструкция очень близко соответствует морфологии проксимального конца якорных спикул *B. sphaeroides* с вытянутыми притуплёнными боковыми рёбрами. Кроме того, у обеих спикул на дистальном конце виден бугорок над зубчиками, что не свойственно амфидискам, но распространено у клавул современных гексактинеллид и многих изолированных якорных спикул из кембрийского периода (Kouchinsky et al., 2015; Łukowiak et al., 2022) (Рис. 44Г–К, М, Н).

Якорные спикулы из раннекембрийских местонахождений северо-восточного склона гор Сээр в Западной Монголии и р. Хорбусуонка на севере Сибирской платформы имеют бугристое вздутие на проксимальном конце, разветвлённые зубчики на дистальном и относятся примерно к одной размерной группе с якорными спикулами *B. sphaeroides* первой размерной группы (Рис. 29А, Б, Г–И; 44И). Однако эти спикулы отличаются от спикул *B. sphaeroides*. Якорные спикулы из местонахождения Сээр в 2–2,5 раза шире, на дистальном якорном конце расположено всего три широких зубчика, напоминая тилодиски

из Ирана (Рис. 29Г, Ж). На удалении от проксимального конца видно множество шипов (Рис. 29А, Е). Спикулы *Nabaviella* sp. из местонахождений на р. Хорбусуонка сохранились в фосфатизированной форме с потерей микроструктурных деталей, однако на дистальном конце виден широкий осевой канал, пропорционально более широкий чем у якорных спикул *B. sphaeroides* (Рис. 26Б1, Б2; 44Л).

В раннепалеозойских отложениях наблюдается большее число изолированных якореподобных спикул, среди которых только для *B. sphaeroides* можно наглядно продемонстрировать явную прикрепительную функцию этого типа спикул. Это заметно выделяет якорные спикулы по сравнению с раздутыми спикулами, отнесёнными к *Rigbykia* (=*Rigbyella*) из ранее упомянутых позднекембрийских отложений Ирана (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976; Mostler, 1986) (Рис. 45Ж). *Rigbykia* представляет собой только реконструкцию, сформированную на основе изолированного материала, ключевой особенностью которой являются дермальные пентактины с раздутыми дистальными лучами и короткими тангенциальными (Rigby, 1975). В этом и заключается ключевая уязвимость такой реконструкции, потому что аналогичные спикулы из других местонахождений могут совмещаться с совсем другими изолированными спикулами, как можно наблюдать на примере приводимых в данной работе вздутых гексактин из раннекембрийских местонахождений на р. Хорбусуонка (Сибирь). Вздутая гексактина из отложений гор Сээр в Западной Монголии не имеют прямых сходств с *Rigbykia* и, скорее всего, являются уникальной модификацией гексактин (Рис. 45А). На обширном материале кембрийских изолированных спикул, включая вздутые гексактины из р. Хорбусуонка, можно заметить чёткую тенденцию к переразвитию и модификации одного, вероятно, дистального луча пентактин по отношению к тангенциальным (Rigby, 1975; Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976; Bengtson, 1986; Mehl, 1998; Elicki, 2011; Castellani et al., 2012; Kouchinsky et al., 2015; Peel, 2017, 2018, 2019; Zhang, 2023) (Рис. 45Б). Чаще всего это проявляется в образовании пентактин с раздутым дистальным лучом (Рис. 45Б–М). Реже дистальный луч расщепляется на множество длинных

шипов, направленных вдоль оси, становясь очень похожим на пинулярные пентактины или акантопентактины, распространённые у современных гексактинеллид обоих подклассов, но в большей степени у Amphidiscophora. Причём подобные модифицированные пентактины и гексактины совсем не встречаются у губок из отряда Reticulosa.

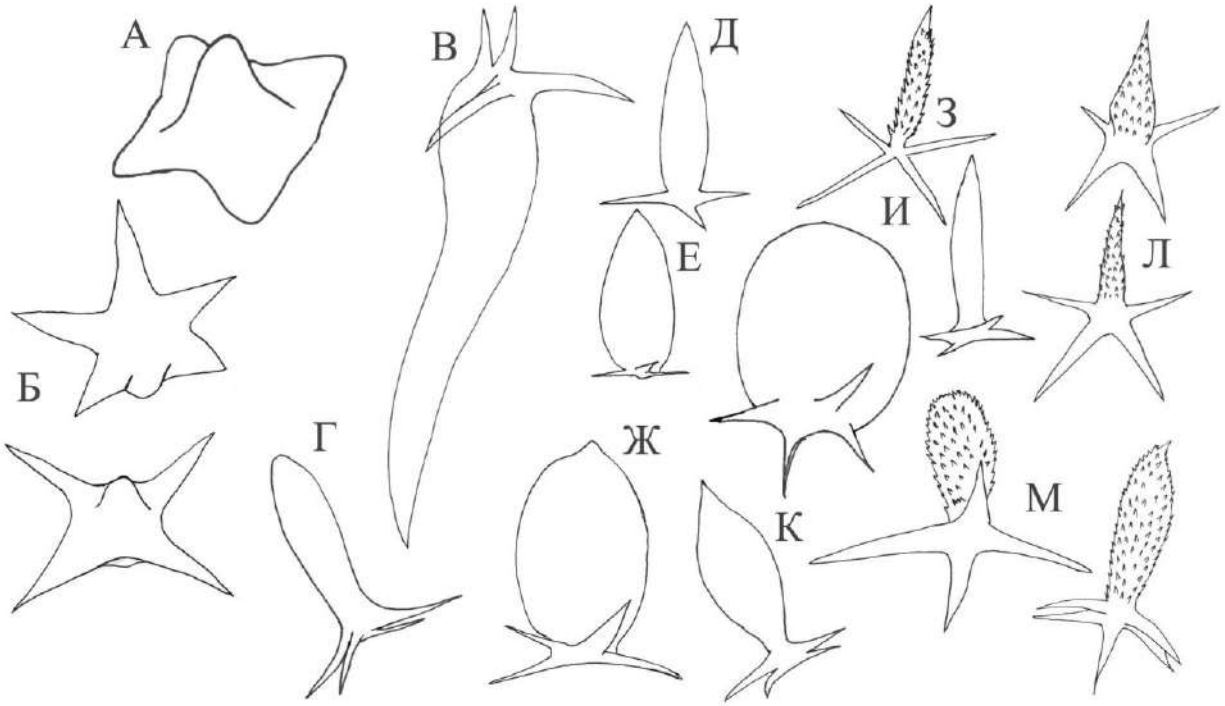


Рисунок 45. Разнообразие вздутых изолированных гексантин и пентактин кембрия. А – вздутая гексантина (ранний кембрий, горы Сээр, Западная Монголия); Б – вздутые гексантины (ранний кембрий, р. Хорбусуонка, Республика Саха (Якутия)); В – трехосевая спикула с одним толстым, постепенно сужающимся лучом, *Thoracospongia* sp. Mehl, 1996 (средний кембрий, р. Куонамка, Республика Саха (Якутия)) (Kouchinsky et al., 2011); Г, К – пентактины с вздутым лучом (ранний кембрий, хребет к югу от Мертвого моря, Иордания) (Elicki, 2011); Д, Е – пентактины с вздутым лучом (ранний кембрий, Центральный Китай) (Wang et al., 2026); Ж – пентактина с вздутым лучом (поздний кембрий, Иран) (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976); З – акантопентактина и пентактина с вздутым лучом (поздний кембрий, шт. Квинсленд, Австралия) (Bengtson, 1986); И – пентактина с вздутым лучом (поздний кембрий, Швеция) (Castellani et al., 2012); Л – акантопентактины (ранний кембрий, Северная Гренландия) (Peel, 2019); М – акантопентактины (поздний кембрий, Швеция) (Castellani et al., 2012).

В итоге в кембрийском периоде на основании изолированного материала можно выделить общую тенденцию к взрывному росту разнообразия стеклянных губок, отличных от Reticulosa, полные скелеты которых пока неизвестны. Для

части гексактинеллид из этой загадочной группы свойственны специализированные пентактины с видоизменным дистальным лучом как у *Rigbykia*. Судить о гомологии модифицированных пентактин между собой невозможно до обнаружения полных скелетов с модифицированными пентактинами *in situ*. У *B. sphaeroides* нет выраженных модифицированных пентактин, но наблюдается больше число гладких пентактин, что может косвенно свидетельствовать о сестринском положении этой губки по отношению к формам с модифицированными пентактинами. При этом якорные спикулы *B. sphaeroides* являются частью этой общей для кембрия тенденции и имеют общее происхождение с изолированными якорными спикулами, а также сходную прикрепительную функцию и независимую эволюцию по отношению к проблемному отряду гексактинеллид Reticulosa (Рис. 47).

6.2.1.2 Микроструктура якорных спикул Botomospongia sphaeroides

В якорных спикулах *B. sphaeroides* не сохраняются осевые перекрестия или признаки редукции четырёх тангенциальных лучей на осевом стержне. Как правило у пиритизированных спикул в поперечном сечении на месте осевого канала видна более широкая полость без выраженной геометрии (Рис. 23Е; 34Б–Г). Однако, повреждённые дистальные якорные концы обычно имеют обширную внутреннюю полость, совмещённую с осевым каналом, тогда как вздутые проксимальные концы и их шипы, нет (Рис. 34Б–Г). Зубчики якорных диактин *B. sphaeroides* больше похожи на обособленные заострённые выросты, у которых полость на месте осевого канала в редких случаях заметна только у самого основания (Рис. 23А, Б; 34А, Б). Таким образом, зубчики не похожи на уплощённые лопасти, характерные для современных амфидисков и некоторых клавул. Якорные спикулы *B. sphaeroides* не гомологичны амфидискам, которые возникли путём редукции боковых лучей и образования двух «зонтиков» на оставшихся противоположных лучах (Mehl, 1992) (Рис. 44Е). Следовательно, спикулы *B. sphaeroides* также не гомологичны гемидискам из Уругвая и восточного склона Урала.

У якорных спикул *B. sphaeroides* нет признаков редукции боковых лучей; следовательно, осевое перекрестье могло располагаться в самом якорном конце или непосредственно под ним (Рис. 44Е). Кембрийские тилодиски из Ирана и другие кембрийские якорные спикулы также имеют гладкую поверхность стержня, без признаков редукции четырёх лучей (Рис. 29И; 44М, Н). Одновременное присутствие у *B. sphaeroides* якорных спикул первой размерной группы и соразмерных с ними крупных хоаносомальных гексактин первой размерной группы распространено среди современных гексактинеллид и может говорить о происхождении первых от вторых (Reid, 2003; Leys et al., 2007). В таком случае наиболее вероятным местоположением осевого перекрестия является якорный дистальный конец; боковые зубчики могли возникать независимо на месте тангенциальных лучей, что встречается у современных гексактинеллид (Łukowiak et al., 2022); небольшой бугорок, увенчивающий мутовчатый конец, является настоящим редуцированным дистальным лучом (Рис. 23А, Б; 26А1, А2, Г1; 34Б, В). Этот бугорок распространён у изолированных якорных спикул и тилостилей, хотя иногда не очень заметен (Bengtson, 1986, 1990; Mostler, 1986; Zhang, Pratt, 1994; Mehl, 1998; Kouchinsky et al., 2015) (Рис. 44В–Н). Противоположный, проксимальный луч оказывается удлинённым и может различным образом расширяться или не расширяться на конце у других изолированных якорных спикул (Рис. 23В–Д; 26В; 29А, Е; (Рис. 44А–Н). При этом у признанных гемидисков из Уругвая и восточного склона Урала полностью отсутствуют какие-либо бугорки на зонтичном конце, а лопасти уплощены и плавно сливаются вокруг основного стержня как у амфидисков современных гекасактиннелид (Librovich, 1929; Kling, Reif, 1969).

Скорее всего, гомология между спикулами *B. sphaeroides* и тилодисками из Ирана требует подтверждения на материале *in situ*, однако в качестве переходных форм могут рассматриваться якорные спикулы из раннекембрийских местонахождений гор Сээр в Западной Монголии, якорные спикулы из раннекембрийских местонахождений провинции Шэньси (Китай), а также якорные спикулы и тилодиски из среднекембрийских отложений бассейна

Джорджина в Австралии (Zhang, Pratt, 1994; Mehl, 1998) (Рис. 44Е, Ж , И, Н , М). Якорные спикулы *B. sphaeroides* стоит рассматривать в качестве более примитивных по сравнению к тилостилям из позднекембрийских отложений Ирана (Mostler, Mosleh-Yazdi, 1976). У представителей Reticulosa известны только единичные аналогичные случаи появления специализированных дермальных пентактин путём изменения симметрии спикул без модификации концов, как было описано для *Sanshapentella dapingi* Mehl et Erdtmann, 1994 (Yun et al., 2022; Cao et al., 2026).

Если говорить о гомологии якорных спикул *B. sphaeroides* с таковыми кроновых гексактинеллид, то необходимо отметить, что положение осевого перекрестия на дистальном конце описано для спикул базалии у Pheronematidae (Amphidiscophora) (например, Reiswig, Champagne, 1995; Wang et al., 2016) и некоторых Euplectellidae (Hexasterophora) (например, Kersken et al., 2018; Reiswig, Kelly, 2018). Крупный отряд Sceptrulophora (Hexasterophora) характеризуется «скипетрами» – специализированными одноосными спикулами базалии (Dohrmann et al., 2013, 2017). Однако базалии гексастерофор в целом представлены более тонкими и короткими якорными спикулами по сравнению с таковыми у *B. sphaeroides* (Tabachnick, 2002c). У амфидискофор якорные спикулы могут быть её тоньше, но обычно они плотно объединены в толстые базальные пучки (базалии) (Tabachnick, 1991; Tabachnick, Menshenina, 2002b). Небольшие пентактины с шипами на проксимальных лучах у *B. sphaeroides* напоминают пентактины современного типа с шипами, встречающиеся у губок обоих подклассов (Tabachnick, 2002). Сходное расположение шипов отмечалось у изолированных фрагментированных стержней и пентактин из раннего палеозоя (например, Bengtson, 1986; Kozur et al., 1996), а также у крупной пентактины из раннекембрийских местонахождений провинции Хубэй (Южный Китай) (Zhang, 2023).

В целом, специализированные якорные спикулы *B. sphaeroides* выступают своего рода прообразом якорных спикул всех кроновых гексактинеллид современного морфотипа. Относительно современных спикул они выполняют

идентичную прикрепительную роль, но при этом являются более широкими, одиночно расположенными и вариабельными в модификации концов. Из-за поверхностного сходства якорные спикулы *B. sphaeroides* нельзя напрямую считать гомологичными современным пока не будут найдены переходные формы. Несмотря на это, морфология якорных спикул подтверждает общее происхождение большого разнообразия подобных кембрийских изолированных якорных спикул, а их сохранность *in situ* у *B. sphaeroides* подтверждает их принадлежность к стволовым гексактинеллидам (Рис. 46).

6.2.1.2 Водоносная система Botomospongia sphaeroides

У *B. sphaeroides* дермальная мембрана сохранилась в виде бесспикульной зоны стяжения алюмосиликатов с одной стороны, и пирита с другой; особенно хорошо она выражена на участках, примыкающих к столбчатым фрамбоидным структурам объединяющим дермальные пентактины и большое число фрамбоидов пирита (Рис. 33Б, В, Г, И, Л). Фрамбоидные структуры, имеющие вид сужающихся выростов, в наибольшей степени соответствуют расположению крупных трабекулярных тяжей (Рис. 21А–В; 24А, В). У современных стеклянных губок трабекулярные тяжи со сходным субдермальным положением описаны у *Aphrocallistes vastus* и *Caulophacus (Caulophacus) chilensis* Reiswig et Araya, 2014 (Leys et al., 2007). Вероятно, у *B. sphaeroides* трабекулярные тяжи первоначально были связаны с хоаносомой и выполняли две функции. Во-первых, они поддерживали дермальную мембрану за счёт пучков из дермальных пентактин. Во-вторых, они определяли положение и форму приводящих каналов непосредственно под дермальной мембраной. Вероятно, приводящие каналы *B. sphaeroides* сохранились как свободные от пирита области между трабекулярными тяжами (столбчатыми фрамбоидными структурами) и дермальной мембраной. Исходя из свободного расстояния между фрамбоидными структурами, максимальный диаметр предполагаемых приводящих каналов составлял 0,3–0,9 мм, а длина 1–3 мм. Они постепенно сужались по мере приближения к жгутиковым камерам. Аналогичная

слабоветвящаяся система приводящих каналов была описана для росселлидной губки *Acanthascus (Rhabdocalyptus) dawsoni* (Leys, 1999; Leys et al., 2007).

6.2.2 Эволюция отряда Reticlosa в кембрийском периоде

6.2.2.1 Protospongia sp. *из среднего кембрия Сибири и филогения Reticulosa*

Подавляющее большинство кембрийских примитивных гексактинеллид было формально объединено в сборный отряд Reticulosa (Reid, 1958). Как правило, ретикулозы характеризуются тонкостенными скелетами из гексактин и стауractин, иногда обладающими решётчатым паттерном скелета; все эти признаки хорошо наблюдаются у представителей кембрийского надсемейства Protospongioidea и *Protospongia* в частности (Finks et al., 2004) (Рис. 4А, Б). В данной работе приводится описание среднекембрийской *Protospongia* sp. из отложений чайской свиты у подножия г. Красивая на р. Мая в Сибири, обладающей тонким решётчатым скелетом из стауractин, подразделяющемся на квадрули – квадратные ячейки решётчатого скелета, занятые более мелкие стауractинами; последующие стауractины более мелких размерных групп также занимают новые квадратные ячейки, образуя более маленькие квадрули (Рис. 25А–В).

Общую форму скелета *Protospongia* sp. невозможно точно реконструировать из-за отсутствия чёткой границы между спикулами и вмещающей породой (Рис. 47). Тем не менее, параллельная ориентация квадрулей наклонённой квадратной сети относительно оси губки представляется правдоподобной (Рис. 25В). Реконструкция *Protospongia* sp. с диагонально ориентированным решётчатым скелетом к оси тела, привела бы к увеличению масштаба скелета до гигантских размеров, совсем не свойственных для *Diagoniella*, отличающейся от Protospongia диагональным разложением стауractин (Рис. 4Г; 47). Например, целый экземпляр *Diagoniella* sp. из местонахождения «Водорослевая линза» синской свиты в несколько раз меньше, чем фрагмент *Protospongia* из отложений чайской свиты (Иванцов и др., 2005) (Рис. 47). Аналогичная разница в размерах отмечается при сравнении с *Diagoniella cyathiformis* Dawson et Hinde, 1889 из сланца Бёрджесс: её

стауроктины в четыре раза меньше, несмотря на градацию квадрулей на четыре размерных группы, как у сибирской *Protospongia* (Rigby, Collins, 2004) (Рис. 4Г). Среднекембрийская *Diagoniella magna* Rigby et al., 2010 из Скалистых гор на западе штата Юта (США) является крупнейшей в составе рода, но и она не достигает сопоставимых размеров (Rigby et al., 2010).

Несмотря на сходство скелетной организации сибирской *Protospongia* sp. с другими хорошо отличимыми представителями рода, её морфология заставляет задуматься о полифилии рода. Правильное определение состава этого рода имеет важное значение для определения ключевых признаков семейства Protospongiidae и выявления морфотипа древнейших Reticulosa. С момента описания типового вида *Protospongia fenestrata* подобных ей губок рассматривали в качестве наиболее примитивных гексактинеллид. С расширением разнообразия кембрийских ретикулоз идея о базальности *Protospongia* потеряла поддержку (Mehl, 1991, 1996). Её морфология по сравнению с новыми ретикулозам оказалась очень специфической, ни объясняющей как обилие других типов гексактин, ни большее разнообразие скелетов у более древних раннекембрийских ретикулоз. Древнейшими спикулами являются гексактины и пентактины, а не стауроктины (Zhang, Pratt, 1994; Mao et al., 2013; Antcliffe et al., 2014; Yi et al., 2022).

Типовой вид *Protospongia fenestrata* был установлен по фрагментам, которые, по-видимому, являются частями тонкостенного скелета с прямоугольным расположением спаянных между собой ставроктин. Более целостные фрагменты, описанные как *Protospongia hicksi* из среднекембрийских отложений на западе Юты, не имеют признаков вторичного слияния, при этом отличаются большим числом квадрулей, образованных исключительно стауроктинами (Rigby, 1966) (Рис. 47). У позднее описанных видов не наблюдается полный набор морфологических признаков, характерных для рода (Finks et al., 2004). Так, например, гексактины есть в скелетах силурийских *Protospongia columbiana* и *P. conica* и раннекембрийских *P. gracilis* и

предполагаемой “*Protospongia conica*” (Rigby et al., 1998; Rigby, Collins, 2004; Xiao et al., 2005) (Рис. 4А) (Рис. 47). Кроме того, если у силурийских *Protospongia* отчётливо выражены квадрули, то у раннекембрийских представителей рода они не выявляются, что делает таких губок трудноотличимыми от одновозрастных *Gabelia*, “*Diagoniella*” и даже проблемной *Sanshadictya* Mehl et Reitner in Steiner et al., 1993 (Steiner et al., 1993; Xiao et al., 2005).

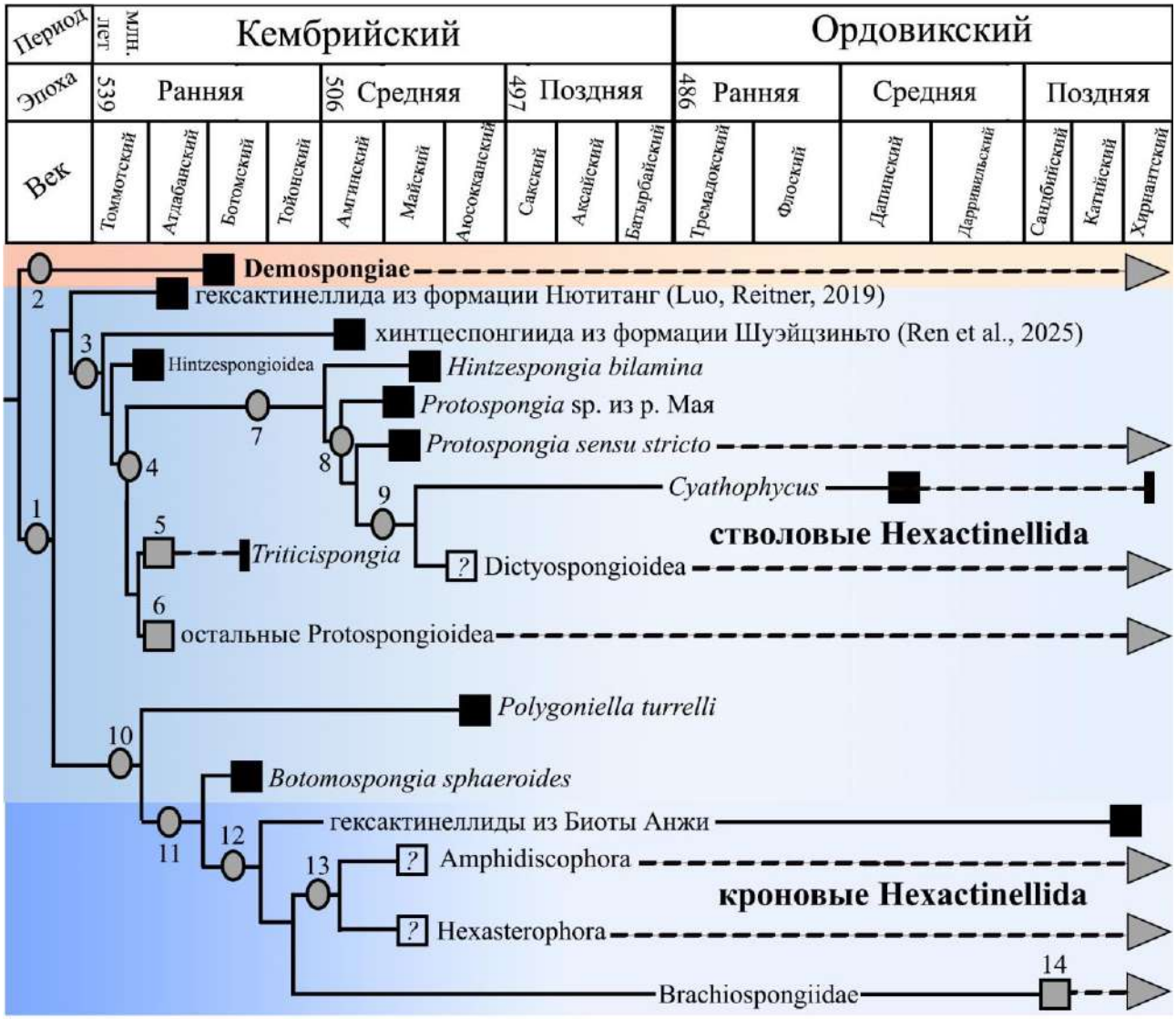


Рисунок 46. Схематическая диаграмма, отражающая предполагаемую филогению стволовых и кроновых стеклянных губок (Hexactinellida), возраст рубежей кембрийских эпох взят из Cohen et al., 2025 и округлён до целого; квадратами отмечено время возникновения таксона; пунктирные линии отмечают период встречаемости таксона в ископаемой летописи. Ключевые скелетные признаки: 1 – скелет из трёхосных спикул, 2 – скелет из одноосных спикул; 3 – тонкий и нерегулярный скелет из стауractин и гексактин с крупными порами, 4 – появление дермального решётчатого скелета из стауractин, 5 – тонкий скелет из стауractин и

гексактин со слабо выраженным решётчатым паттерном расположения спикул, 6 – тонкий скелет из стауроктин с выраженным решётчатым паттерном расположения спикул, 7 – совмещение в скелете внутреннего (гастрального) неупорядоченного скелета с крупными порами и дермального скелета с выраженным решётчатым паттерном, подразделяющимся на квадрули, 8 – утрата неупорядоченного внутреннего (гастрального) скелета, 9 – многослойный скелет из стауроктин с решётчатым паттерном, дополнительно поддерживаемый пучками диактин, 10 – разделение стенки тела на неупорядоченный хоаносомальный и дермальный скелеты с крупными порами, 11 – развитие внешнего скелета из якорных спикул, 12 – появление развитого внешнего скелета из гиподермальных пентактин 13 – появление микросклер, 14 – толстостенные неупорядоченные хоаносомальные скелеты, дополненные дермальным скелетом из гиподермальных гексактин и/или пентактин.

Наиболее вероятно, что кембрийские *Protospongia hicksi, P. fenestrata*, а также сибирская *Protospongia* sp. являются родственными видами, которые соответствуют диагнозу рода и формируют *Protospongia sensu stricto*: обладают строгим решётчатым паттерном скелета из стауроктин, подразделяющимся на квадрули (Рис. 46; 47). Похожим образом среднекембрийская *Diagoniella cyathiformis* (Dawson, 1889) определяет свой род благодаря диагонально расположенному решётчатому скелету, подразделяющемуся на квадрули, и является сестринской по отношению к *Protospongia* (Rigby, 1978; Rigby, Collins, 2004) (Рис. 4Г). У раннекембрийской *Diagoniella cyathiformis* из формации Хетанг нет характерных базальных внешних спикул, присутствуют только две размерные группы стауроктин, складывающиеся в скелет с решётчатым паттерном с неявным присутствием квадруль, что сближает её скорее с *Triticispongia* Mehl et Reitner in Steiner et al., 1993, чем с *Protospongia sensu stricto* (Рис. 47). Раннекембрийские “*P. conica”* и *P. gracilis* стоит рассматривать в качестве отдельных таксонов. Строгая трактовка диагноза рода *Protospongia* необходима для выявления степени родства этого рода с такими ретикулозами, как Hintzespongioidea, некоторые представители которых предположительно обладают решётчатым скелетом, подразделяющимся на квадрули.

6.2.2.2 Ранняя эволюция Reticulosa

Среди кембрийских ретикулоз существует сравнительно небольшое надсемейство Hintzespongioidea. На примере среднекембрийской *Hintzespongia bilamina* Rigby et Gutschick, 1976 заметно, что скелет хинтзеспонгиидных губок должен подразделяться на два тонких скелетных слоя – дермальный скелет с решётчатым паттерном из квадруль, как у *Protospongia*, и бесструктурный внутренний скелет из гексактин, стауруктин или пентактин, испещрённый порами (Рис. 4Д, Е; 47). Новые экземпляры *H. bilamina* из сланца Бёрджесс, по меньшей мере, имеют внешний решётчатый скелет, с областями, напоминающими квадрули. Тем не менее, дермальный скелет с решётчатым паттерном достоверно описан только для *H. bilamina*, пока у остальных членов семейства скелет скорее бесструктурный, несмотря на присутствие стауруктин (Rigby, Collins, 2004) (Рис. 4Д, Е). Это значительно усложняет реконструкцию морфогенеза скелета представителей Hintzespongioidea, поскольку *H. bilamina* имеет общие признаки с уникальными среднекембрийскими *Protospongia sensu stricto*, а остальные члены надсемейства устроены значительно проще. Сестринское по отношению к Hintzespongioidea надсемейство Protospongioidea объединяет всех Reticulosa с тонким внешним и решётчатым дермальным скелетами, которые далеко не всегда имеют квадрули (Рис. 46).

Разрешить имеющееся противоречие можно определив набор наиболее примитивных признаков для кембрийских ретикулоз. Наиболее вероятно, что древнейшими спикулами гексактинеллид являются гексактины и пентактины, а не стауруктины (например, Zhang, Pratt, 1994; Mao et al., 2013; Antcliffe et al., 2014; Yi et al., 2022). В палеогеографически разнородных кембрийских отложениях всё чаще описываются ретикулозы с бесструктурным скелетом и превалированием гексактин (например, Wu et al., 2005; Beresi et al., 2017; Aris et al., 2020; Ren et al., 2022) (Рис. 47). Например, у древнейшей губки с фосфатизированными спикулами, описанной в открытой номенклатуре из раннекембрийской формации Нютитанг в провинции Хунань (Южный Китай) бесструктурно сочетаются пентактины и гексактины (Рис. 46). Её точное филогенетическое положение остаётся трудноопределимым, поскольку скелет

очень мал и лишён какой-либо отчётливой структуры (Luo, Reitner, 2019). Часто у многих раннекембрийских ретикулоз бесструктурный скелет из гексактин прошит крупными отверстиями (порами) (Xiao et al., 2005; Wu et al., 2013; Ren et al., 2025; Del Mouro et al., 2024).

Базальные внешние диактины, служившие для прикрепления губки, описывались у разных видов Protospongioidea. У проблематичных раннекембрийских гексактинеллид *Hyalosinica archaica* и *Sanshadictya* пучки диактин не просто сочетаются с гексактинами, а играют ключевую роль, формируя большую часть скелета.

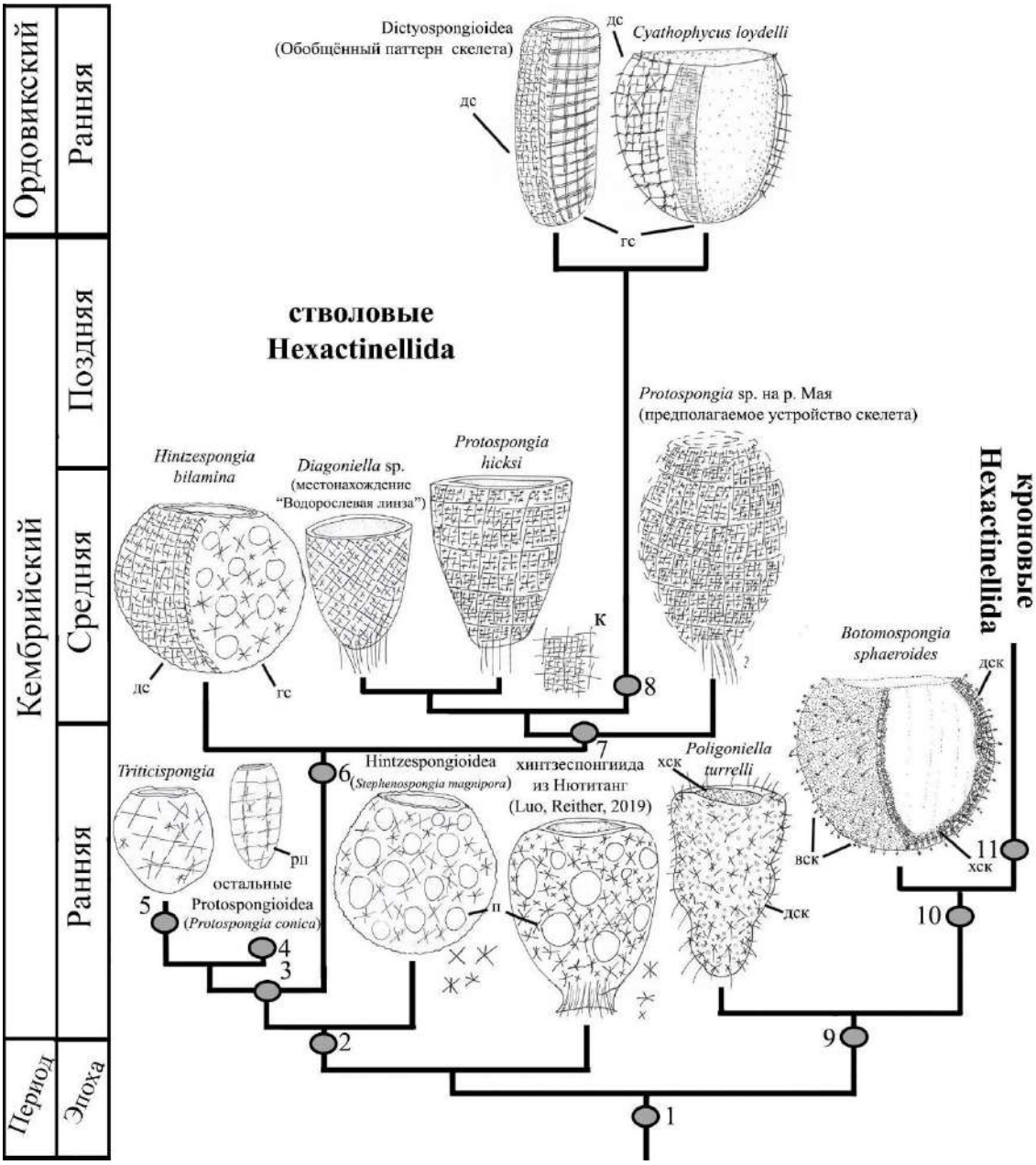


Рисунок 47. Схематическая диаграмма, содержащая предполагаемую филогению стволовых стеклянных губок (Hexactinellida) и рисунки скелетов видов, отражающие эволюционные изменения; для Protospongioidea и Hintzespongioidea приведены рисунки наиболее наглядных представителей надсемейств; для обширного ордовикского надсемейства Dictyospongioidea приведен скелет с обобщённой морфологией; для *Protospongia* sp., найденной на р. Мая, приведена гипотетическая реконструкция скелета. Ключевые скелетные признаки: 1 – скелет из трёхосных спикул, 2 – тонкий и нерегулярный скелет из стауактин и гексактин с крупными порами, 3 – появление дермального решётчатого скелета из стауактин, 4 – тонкий скелет из стауактин с выраженным решётчатым паттерном расположения спикул, 5 – тонкий скелет из стауактин и гексактин со слабо выраженным решётчатым паттерном расположения спикул, 6 – совмещение в скелете внутреннего (гастрального) неупорядоченного скелета с крупными порами и дермального скелета с выраженным решётчатым паттерном, подразделяющимся на квадрули, 7 – утрата неупорядоченного внутреннего (гастрального) скелета, 8 – многослойный скелет из стауактин с решётчатым паттерном, дополнительно поддерживаемый пучками диактин, 9 – разделение стенки тела на неупорядоченный хоаносомальный и дермальный скелеты с крупными порами, 10 – развитие внешнего скелета из якорных спикул, 11 – появление микросклер. Обозначения: к – квадрули; хск – хоаносомальный склет; дск – дермальный скелет; вск – внешний скелет; рп – решётчатый паттерн; дс – дермальный слой спикул; гс – гастральный слой спикул; п – поры.

Из раннекембрийской формации Хетанг было описано большое число древнейших ретикулоз из обоих надсемейств. Возраст ископаемых примерно датируется 525-520 млн лет, что значительно древнее синских губок (Steiner et al., 1993; Xiao et al., 2005; Chen et al., 2009). Губка с фосфатизированными спикулами из формации Нютитанг – ещё древнее (535-530 млн лет), чем губки из формации Хетанг (Luo, Reitner, 2019). Из этой формации к типичным протоспонгиидам можно отнести только *Diagoniella cyathiformis*, в то время как для остальных губок характерно смешение стауактин с другими макросклерами, а скелеты не имеют отчётливой структуры или проявляют слабо выраженный решётчатый паттерн, например у "*Protospongia conica*", *Gabelia*, *Triticispongia*, *Solactiniella* Mehl et Reitner in Steiner et al., 1993 и т.д. (Xiao et al., 2005)(Рис. 4А; 47). Для всех ретикулоз из формации Хетанг с решётчатым паттерном скелета, кроме предполагаемой *D. cyathiformis,* не заметно подразделения скелета на квадрули как у среднекембрийских протоспонгиид.

Ретикулоза *Sanshapentella dapingi* из раннекембрийских формаций Шуэйцзиньто и Хетанг отличается большими размерами и неупорядоченным скелетом, состоящим из гексактин, стауроктин, редких диактин и специализированных дермальных пентактин (Yun et al., 2022). Причём тангенциальные лучи её дермальных пентактин не располагаются ортогонально, а наклонены в сторону редуцированного проксимального луча. Её морфология формально соответствует описанию надсемейства Protospongioidea, но не подходит для Protospongiidae из-за бесструктурного скелета. В итоге для раннекембрийских ретикулоз из одновозрастных синской свиты или более древних свойственны смешение всех типов простых гексактин, возможное присутствие крупных внешних диактин, превалирование бесструктурных скелетов, которые могут быть прошиты крупными порами. Древнейшие ретикулозы с решётчатыми скелетами не имеют заметных квадруль, а стауроктины могут легко сочетаться с гексактинами.

В качестве наиболее примитивного представителя типа Porifera и альтернативы *Protospongia* предлагалась *Triticispongia* (Botting, Muir, 2018). *Triticispongia diagonata* Mehl et Reitner in Steiner et al., 1993 из формации Нютитанг отличается слабо упорядоченным диагональным расположением стауроктин и гексактин. Позже из более молодых раннекембрийских отложений в Китае были описаны похожие скелеты (Yang et al., 2005) (Рис. 4B). *Triticispongia giganta* Luo et al., 2021b из раннекембрийской формации Шуэйцзиньто, одновозрастной с синской свитой, отличается большим размером и скелетом, состоящим только из пентактин и гексактин. Последующий пересмотр доступных экземпляров *Triticispongia* из разных местонахождений выявил большое разнообразие как в числе размерных групп стауроктин, так и по выраженности решётчато-диагонального паттерна скелета, что ограничивает доступные интерпретации и сводит таксономическую значимость к её формальному причислению к примитивным раннекембрийским Protospongioidea (Luo et al., 2021b) (Рис. 46; 47).

Распространённость в раннекембрийских ретикулоз с гексактинами и бесструктурными скелетами с крупными порами должно свидетельствовать о примитивности этих признаков для всего отряда Reticulosa. Рассмотрение Hintzespongioidea в качестве базальной группы внутри Reticulosa оказывается удачным, но сталкивается с разнообразием губок с простым решётчатым паттерном скелета из формации Хетанг и сходством среднекембрийской *Hintzespongia bilamina* с *Protospongia sensu stricto* (Xiao et al., 2005). Скорее всего двойная скелетная организация *H. bilamina* совмещает в себе дермальный скелет с решётчатым паттерном и квадрулями как у *Protospongia sensu stricto*, и внутренний бесструктурный скелет, который оказывается плезиоморфным. Таким образом *H. bilamina* стоит относить в Protospongioidea в качестве самодостаточного рода (Рис. 46; 47).

Большинству ретикулоз присущ решётчатый скелет; у среднекембрийских и более поздних ретикулоз он почти всегда состоит только из стауактин или сочетается с пучками диактин, тогда как у ретикулоз из раннекембрийской эпохи скелет может сочетаться с гексактинами и редкими диактинами или вовсе быть бесструктурным. Большое число различных переходных форм позволяет считать формирование решётчатого скелета на основе гексактин единственным эволюционным событием, которое определяет Protospongioidea как монофилетическую группу (Рис. 46). При этом древнейшие Protospongioidea могли иметь плезиоморфные крупные поры и бесструктурные скелеты с разнообразным состав спикул, что говорит об их родстве со всеми Hintzespongioidea без *H. bilamina.* Проблематичная раннекембрийская *Triticispongia* может оказаться переходной формой, близкой к Hintzespongioidea, утратившей крупные поры (Рис. 47). Вероятно, к ретикулозам с наиболее примитивным строением скелета относится недавно описанная хинтзеспонгиида из раннекембрийской формации Шуэйцзиньто, обладающая однослойным бесструктурным скелетом из разных макросклер (Ren et al., 2025) (Рис. 47; 48B1–B3). От неё могли произойти такие Hintzespongioidea как *Ratcliffespongia* Rigby, 1969, *Stephenospongia* Rigby, 1986, *Lantianospongia* Xiao et al., 2005 и проблемная

Valospongia Rigby, 1983 (Рис. 47). В целом, представители надсемейства Hintzespongioidea могут рассматриваться в качестве наиболее примитивных гексактинеллид, от которых возникли Protospongioidea с решётчатыми скелетами.

Формально стволовое положение Reticulosa относительно кроновых стеклянных губок объясняется отсутствием диагностических микросклер, специализированных внешних спикул, впервые описанных у *B. sphaeroides* и *Hyalosinica archaica*, и дермальных гексактин/пентактин с видоизменёнными лучами. Положение *H. archaica* остаётся проблемным из-за редкой встречаемости полных скелетов, совмещающих пучки крупных диактин и более мелких гексактин (Yun et al., 2023). Не исключено, что древнейшие стволовые стеклянные губки, включая Reticulosa обладали крупными диактинами, как и протомонаксониды, но с учётом морфологии *B. sphaeroide* эта проблема остаётся нерешённой.

6.2.3.3 Филогенетическое положение Cyathophycus loydelli

По микроструктуре спикул и морфологии скелета губка *Cyathophycus loydelli* Botting, 2004 из позднеордовикских карьеров Лланфавр в Уэльсе (Великобритания) была интерпретирована как стволовой представитель всех Silicea, обладающий аксиальным филаментом, как у обыкновенных губок (Botting, Muir, 2013). Первоначально ордовикские и силурийские виды *Cyathophycus* описываются как типичные ретикулозы с шаровидным телом и решётчатым паттерном скелета из гексактин, подразделяющимся на квадрули (Finks et al., 2004; Rigby, 1995) (Рис. 47). Последующие исследования выявили присутствие нерегулярного внутреннего (хоаносомального?) скелета, преимущественно сложенного одноосными спикулами (Rauff, 1894; Botting, 2003, 2004).

Представленные в данной работе новые кроновые обыкновенные губки *Keithospongos* и *Neomenispongia*, а также *Ivantsovia* не имеют явных признаков, сближающих их с *Cyathophycus.* Присутствие у *Cyathophycus* развитого дермального скелета с решётчатым паттерном и квадрулями исключает

вероятность происхождения *B. sphaeroides* от неё. Однако, по форме тела, а также по присутствию крупных отверстий и редких диактин в скелете *B. sphaeroides* сходен с *Cyathophycus* и предполагаемой «стволовой обыкновенной губкой» – позднеордовикской *Conciliospongia anjiensis* Botting et al., 2017, сохранившейся в виде углеродистой плёнки; в её предполагаемом сетчатом скелете из диактин были описаны крайне редкие и трудноразличимые гексактины. *B. sphaeroides* также обладает диактинами, но по центру они имеют четыре бугорка на месте редуцированных лучей и поэтому однозначно гомологичны гексактинам (Рис. 22E). Это морфологическая *B. sphaeroides* особенность поднимает важный вопрос о различении диактин обыкновенных губок и диактин гексактинеллид у проблемных раннепалеозойских таксонов. Детальное исследование двух единственных экземпляров позднеордовикской *Conciliospongia* с помощью сканирующей электронной микроскопии могло бы подтвердить природу диактин. Об их происхождении от гексактин могли свидетельствовали бугорки от редуцированных лучей или единственные более крупные полости в стволах, оставшиеся на месте бывшего перекрестья. Поэтому филогенетическое положение *Conciliospongia* относительно стеклянных и обыкновенных губок синской свиты остаётся неясным.

Предполагаемая базальная *C. loydelli* с решётчатым паттерном дермального скелета и сетчатым внутренним скелетом из диактин создаёт разобщение внутри клады Silicea, поскольку присутствие гексактин у других стволовых обыкновенных губок не доказано, а правильный решётчатый паттерн скелета с квадрулями из стауроктин распространён у среднекембрийских Protospongioidea, в частности у *Protospongia sensu stricto*. Скорее всего, *C. loydelli* также является продвинутой ретикулозой, проявляющей более близкое сходство с Protospongiidae из среднекембрийской эпохи, чем с Protospongioidea и Hintzespongioidea из раннекембрийской эпохи (Botting, 2003) (Рис. 46). Наличие у *C. loydelli* скелетного слоя, сложенного диактинами, может указывать на более широкое распространение диактин у ранних ретикулоз как, например, у хинтзеспонгииды *Lantianospongia palifera*.

Поскольку гомология амфидисков и гемидисков оказалась неподтверждённой (тилодисков у Mehl, 1996), в будущем может быть отвергнута и гомология параклавул Dictyospongioidea с амфидисками и гемидисками (Finks, 1960, 1970). Таким образом, надсемейство Dictyospongioidea могло либо представлять собой предковую группу Hexasterophora, либо являться полностью вымершей монофилетической группой стволовых гексактинеллид (Рис. 46; 47). Наиболее вероятно, что представители этого надсемейства могли произойти от среднекембрийских Protospongioidea, сохранив дермальную решётчатый скелет с плезиоморфными гексактинами и диактинами внутреннего скелета (Mehl, 1996). *Tiddalickia* из отложений, датируемых позднеордовикской эпохой из Нового Южного Уэльса в Австралии сочетает прямоугольно расположенные диактины с крупными стауроктинами и редкими гексактинами. В этом случае *C. loydelli* и *Tiddalickia* могли быть переходными формами от среднекембрийских Protospongiidae к Dictyospongioidea, появившимся в ордовикском периоде.

6.2.3 Происхождение *Botomospongia sphaeroides*

Скелет *Botomospongia sphaeroides* не имеет сходства с подавляющим большинством ретикулоз включая Protospongioidea из-за того, что у этой губки отсутствуют стауроктины, решётчатый паттерн скелета, но присутствуют специализированные якорные спикулы вместе с крупными гексактинами (Рис. 22B, Г; 23A–E; 47). Причём с более продвинутыми ретикулозам *B. sphaeroides* имеет ещё меньше сходств, например с ордовикским надсемейством Dictyospongioidea, представители которого обладают массивным решётчатым внутренним скелетом из стауроктин и пучков диактин. Таким образом, маловероятно, что *Botomospongia sphaeroides* напрямую возникла от раннекембрийских Protospongioidea (Рис. 46; 47).

Плезиоморфный внутренний скелет *H. bilamina* может рассматриваться как гомологичный дермальному скелету *B. sphaeroides*, состоящему из пентактин и также прореженному крупными предполагаемыми водоносными каналами (Steiner et al., 1993; Rigby, Hou, 1995; Finks et al., 2003, 2004) (Рис. 47). Однако *H. bilamina* имеет решётчатый скелет, подразделяющийся на квадрули

как у продвинутых Protospongiidae (Рис. 47). Среди представителей надсемейства Hintzespongioidea губки из рода *Ratcliffespongia* могут являться одной из переходных форм между древнейшими ретикулозами и *B. sphaeroides* с той разницей, что в их скелете преобладают стауроктины (Рис. 4Д). Наиболее вероятной промежуточной формы между *B. sphaeroides* хинтзеспонгиидами может оказаться хинтзеспонгиида из раннекембрийской формации Шуэйцзиньто (Южный Китай). Она сочетает в строение тонкий, нерегулярный пористый скелет из гексактин, пентактин, диактин и редких стауроктин (Ren et al., 2025) (Рис. 47; 48В1–В3).

Polygoniella turrelli из нболее молодой (505 млн лет) по сравнению с синской свитой формации Марджум в штате Юта (США) очень похожа на *B. sphaeroides* строением толстостенного бесструктурного скелета и дермального скелета из пентактин и гексактин. Родство *Polygoniella* с Hintzespongioidea подтверждается присутствием крупных пор и набором спикул (Del Mouro et al., 2024) (Рис. 47; 48Г1, Г2). Отсутствие стауроктин и более толстостенный скелет надёжно обособляют *Polygoniella* от Protospongiidae. Дермальный скелет *Polygoniella*, состоящий из гексактин и их видоизменных форм, включая гексактины с длинными дистальными лучами, но без якорных спикул является гомологичным дермальному скелету *B. sphaeroides*. Полное отсутствие крупных гексактин, якорных спикул и модифицированных пентактин не позволяет объединять *Polygoniella* в одну группу с *B. sphaeroides* и гексактинеллидами, обладавшими якорными спикулами, известными по изолированному материалу. Вероятнее всего, Polygoniella стоит рассматривать либо в качестве хинтзеспонгииды, утратившей решётчатый скелет, либо в качестве потомка ранних ретикулоз, относимых к Hintzespongioidea (Рис. 46; 47).

Таким образом, *B. sphaeroides* вместе с *Polygoniella* можно считать поздними представителями стволовой группы стеклянных губок, близких к Reticulosa; при этом Hintzespongioidea является переходной между ними группой (Рис. 46). В целом *B. sphaeroides* и *Polygoniella* сочетают такие плезиоморфные

признаки значительной части древнейших Reticulosa, как бесструктурный скелет и превалирование гексактин и пентактин, и, возможно, наличие крупных пор.

6.2.4 Ранняя эволюция кроновых Hexactinellida

Брахиоспонгиоидеи (Brachiospongioidea), появившиеся в ордовикском периоде, характеризуются лопастным, толстостенным и нерегулярным дермальным скелетом, сложенным гиподермальными гексактинами и/или пентактинами, иногда с видоизменёнными лучами (Owen, 1858; Finks, 1960; Botting, 2005) (Рис. 46). Ч. Э. Бичер (Beecher, 1889) отметил небольшие возвышения (мамелоны) на наружной поверхности хорошо сохранившихся экземпляров типового вида *Brachiospongia digitata* (Owen, 1858). Упорядоченно расположенные крупные диактины, найденные во вмещающей породе, были интерпретированы Бичером как элементы внешнего скелета, принадлежащие этой губке (Mehl, 1996). Однако в более поздних описаниях присутствие внешних спикул в составе скелета было исключено (Finks et al., 2004). Д. Мехль (Mehl, 1996) отнесла семейство Brachiospongiidae Beecher, 1889 к Amphidiscophora на основании формы тела и общей морфологии толстой стенки, тогда как Р. М. Финкс (Finks, 1960; Finks et al., 2003; Reid, 2003) связывал Brachiospongioidea с базальными Hexasterophora. По сравнению с *B. sphaeroides* брахиоспонгииды имеют более сложную форму тела и более массивное строение, заключающееся в большей толщине стенки. Однако их точное филогенетическое положение на данный момент остаётся проблемным в контексте открытия новых ордовикских стеклянных губок из позднеордовикской биоты Аньцзи (Южный Китай) (Botting et al., 2018, 2019, 2020) (Рис. 46; 48А, Б1, Б2).

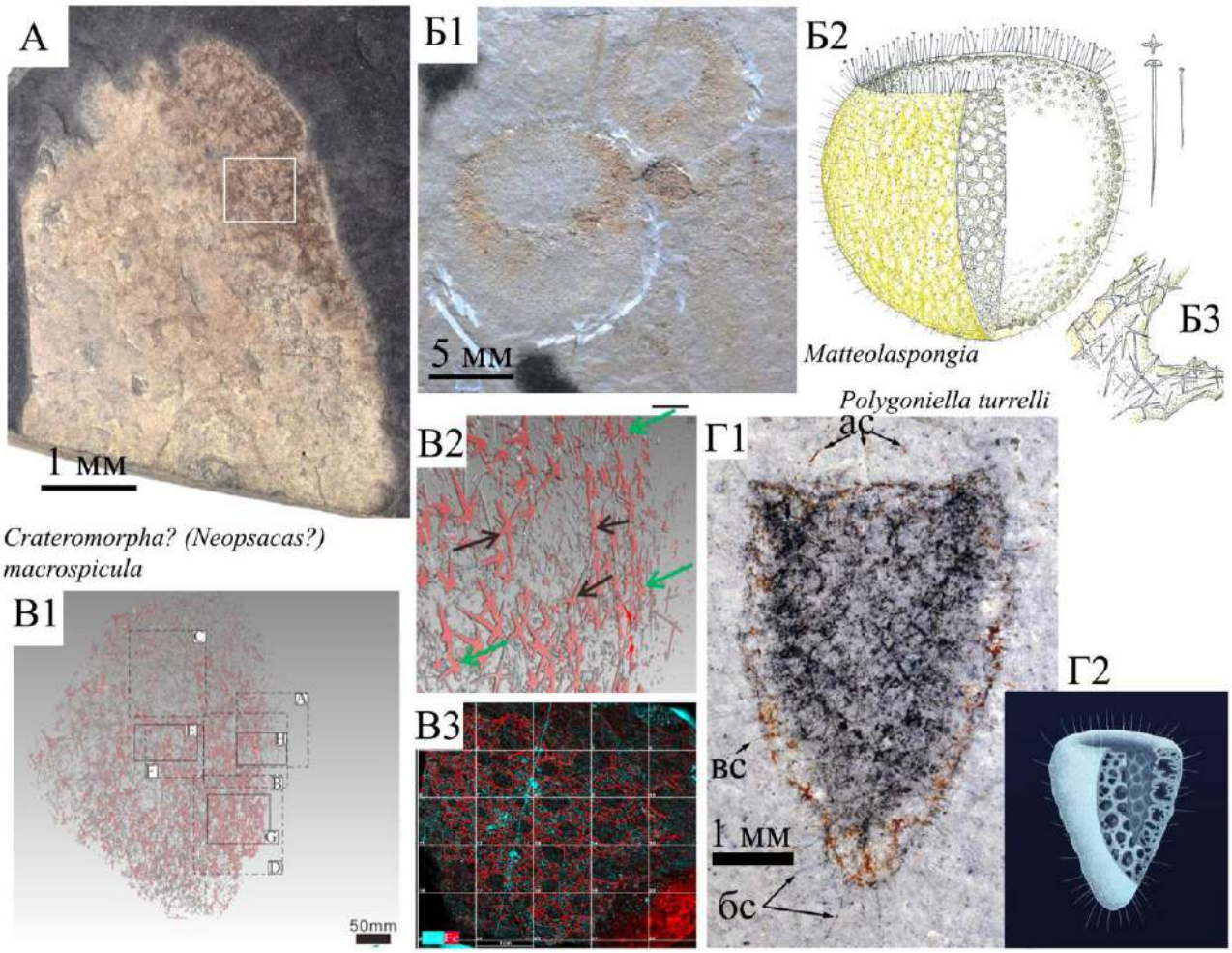


Рисунок 48. Разнообразие раннепалеозойских гексактинеллид. А – позднеордовикская *Crateromorpha? (Neopsacas?) macrospicula* Botting et al., 2025 обладает внешними гиподермальными пентактинами, хоаносомальными диактинами и гексастероподобными спикулами (фото из Botting et al., 2025); Б1, Б2, Б3 – неупорядоченный хоаносомальный скелет позднеордовикской *Matteolaspongia hemiglobosa* Botting et al., 2017 состоит из мелких гексактин, внешние спикулы представлены гиподермальными пентактинами (фото и рисунки из Botting et al., 2017); В1, В2, В3 – реконструкция хинтзеспонгииды из раннекембрийской формации Шуэйцзиньто, её неупорядоченный скелет из гексактин и их производных окружает крупные поры (зёлеными стрелками отмечены пентактины, чёрными стрелками отмечены крупные пентактины и гексактины)(рисунки из Ren et al., 2025); Г1, Г2 – хоаносомальный скелет раннекембрийской *Polygoniella turrelli* Del Muro et al., 2024 состоит из гексактин, стауроктин и диактин, тогда как внешних скелет образован аутодермальными гексактинами с развитыми дистальными лучами (фото и рисунок из Del Muro et al., 2024).

B. sphaeroides и кембрийско-ордовикские росселлиды стволовой группы (Botting, Muir, 2018) лишены микросклер, диагностических для подклассов. Предполагаемые сильно видоизменённые и крупные микросклеры известны у

возможной кроновой стеклянной губки *Crateromorpha? (Neopsacas?) macrospicula* из биоты Аньцзи (Botting et al., 2025) (Рис. 48А). Поэтому *B. sphaeroides* и ордовикские губки из биоты Аньцзи, скорее всего, морфологически представляют собой переходные формы: от примитивных стволовых Hintzespongioidea с двуслойными скелетами к толстостенным формам с чётким подразделением скелета на дермальный и хоаносомальный и сопряжёнными с ними модифицированными гексактинами и внешними специализированными спикулами (Botting, Rhebergen, 2011) (Рис. 46; 48А–Б2).

Внешний скелет *B. sphaeroides* из якорных спикул по морфологии и функции похож на внешний скелет современных стеклянных губок из семейств Pheronematidae и Euplectellidae, относящихся к разным подклассам (Tabachnick, 2002c; Tabachnick, Menshenina, 2002a; Reiswig, Kelly, 2018; Wang et al., 2016). У ордовикских стеклянных губок, напротив, внешние якорные спикулы отсутствуют. В частности, у ордовикских *Matteolaspongia hemiglobosa*, *Palaeorossella sinensis* Li et al., 2019, *Shouzhispongia coronata* и *C.? (N.?) macrospicula* внешние спикулы представлены гиподермальными гексактинами/пентактинами, поэтому этих губок сравнивают с современным семейством Rossellidae (Рис. 48Б1, Б2). *B. sphaeroides* и *M. hemiglobosa* имеют сходную бесструктурную организацию хоаносомального скелета, но у синской стеклянной губки хоаносомальные диактины не настолько многочисленны и отсутствует внешний скелет из гиподермальных пентактин (Botting et al., 2020, 2025). Таким образом, раннекембрийскую *B. sphaeroides* можно рассматривать в качестве промежуточной формы между предполагаемыми ордовикскими кроновыми стеклянными губками и самыми ранними кембрийскими Reticulosa (Рис. 46).

Отсутствие диагностических микросклер не позволяет напрямую отнести *B. sphaeroides* к подклассам современных стеклянных губок. Её исключительная сохранность, наряду с интактными демоспонгиями из того же местонахождения, ставит под сомнение гипотезу о том, что отсутствие микросклер в ранней ископаемой летописи является исключительно тафономическим явлением, как

полагает Дж. Боттинг (Botting et al., 2025). Видимо, эволюция стволовых и первых кроновых стеклянных губок могла происходить без формирования микросклер, характерных для современных подклассов демоспонгий, и древние губки в целом отличались мозаичным сочетанием признаков скелета. Именно такой мозаичной формой, сочетающей признаки, характерные для обоих подклассов обыкновенных губок, является *B. sphaeroides*. В рамках кладистической систематики *B. sphaeroides* является поздним стволовым представителем класса Hexactinellida.

7. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненное исследование раннекембрийских губок, обитавших в морском бассейне Сибирской платформы, существенно расширяет наши представления о начальных этапах эволюции Porifera и позволяет по-новому представить становление как обыкновенных (Demospongiae), так и стеклянных губок (Hexactinellida).

Полученные данные подтверждают, что уже в раннекембрийскую эпоху существовали продвинутые кроновые представители Demospongiae, которые приобрели признаки, характерные для подкласса Heteroscleromorpha. Особенности строения скелета новых родов *Neomenispongia* и *Keithospongos*, описанных из синских лагерштеттов возрастом 515–512 млн лет, позволяют проследить морфогенез микросклер на основе макросклер. Поскольку именно наличие микросклер определённой морфологии служит ключевой синапоморфией для кроновых демоспонгий, их наличие у синских губок указывает на возникновение кроновых демоспонгий в середине раннекембрийской эпохи. Эти представления согласуются с молекулярными оценками времени дивергенции отряда Haplosclerida. В то же время простое строение скелета рода *Keithospongos* и других кембрийских представителей семейства Hazeliidae предполагает тенденцию морфогенетических преобразований базальных кроновых Demospongiae от тонкостенных радиально-симметричных форм со скелетом из крупных диактин к формам с более сложным сетчатым и объёмным скелетом, в усиление каркаса которого всё большее значение приобретал спонгин. Такие формы неоднократно появлялись в разных линиях губок, что указывает на полифилию класса «Ascospongiae» и отряда Protomonaxonida, к которому относили многих древних губок.

То же верно и для «литистидных» губок с массивным кремнёвым скелетом из сочленённых спикул, поскольку такой скелет независимо сформировался у губок семейства Anthaspidellidae и нескольких семейств отряда Tetractinellida. (Последнее также подтверждается данными молекулярного анализа.) При этом Anthaspidellidae продолжают сохранять относительно простой скелет с очень

правильным расположением спикул вплоть до вымирания этого семейства на исходе палеозойской эры и даже достигают второго расцвета в конце каменноугольного – начале пермского периода благодаря диверсификации родов того же морфотипа, что и древнейшие, кембрийские, представители семейства.

В свою очередь в строении новой губки *Botomospongia sphaeroides* из синских лагерштеттов сочетаются примитивные и продвинутые признаки класса Hexactinellida. К первым относится отсутствие микросклер и бесструктурное расположение спикул хоаносомального скелета, а ко вторым – наличие дифференцированной скелетной стенки, развитой водоносной системы и специализированных якорных спикул. Такое мозаичное сочетание признаков позволяет рассматривать данную губку как промежуточное звено между представителями стволовой группы гексактинеллид (отряд Reticulosa, особенно надсемейство Hintzespongioidea) и первыми кроновыми стеклянными губками, появившимся в ордовикском периоде.

Якорные спикулы *B. sphaeroides*, также как изолированные спикулы из раннекембрийских местонахождений севера Сибирской платформы и гор Сээр Западной Монголии, вероятно, гомологичны базальным прикрепительным спикулам современных Hexactinellida. Их появление у раннекембрийских гексактинеллид отражает общий тренд к усложнению и специализации гексактин, хорошо прослеживаемый на подобных спикулах в глобальном масштабе, но не стволовых стеклянных губок, относимых к отряду Reticulosa.

Наоборот, характерный кембрийский род *Protospongia*, включающий виды с правильным тонкостенным решётчатым скелетом из ставрактин, подразделяющимся на квадрули, вероятно, представляют не базальную (как принято считать), а специализированную ветвь Reticulosa, утратившую настоящие гексактины. Представители надсемейства Protospongiidae, к которым относится и *Protospongia*, также оказываются среди продвинутых Reticulosa, образующими свой скелет только на основе решётчатого скелета из ставрактин. Сестринское надсемейство Hintzespongioidea напротив в больше степени характеризует разнообразие и морфологию древнейших раннекембрийских

губок, появление которых предшествует возникновению продвинутых *Protospongia sensu stricto*.

Исключительная сохранность остатков синских губок, у которых различимы микросклеры и некоторые особенности водоносной системы, доказывает, что отсутствие подобных признаков у многих губок из других кембрийских лагерштеттов сходного типа не может объясняться исключительно тафономическими причинами, то есть посмертным разрушением элементов биоминерального скелета и его спонгиновой основы. Это означает, что стволовые стеклянные губки кембрийского периода, вероятно, не имели микросклер. А присутствие микросклер у ордовикских форм требует более надёжного обоснования.

В совокупности полученные данные свидетельствуют о том, что раннекембрийская эпоха являлась ключевым этапом в эволюции губок, характеризующимся быстрым возникновением морфологического разнообразия в пределах этого типа и параллельной эволюцией как стволовых, так и кроновых Demospongiae и Hexactinellida. В целом наблюдается закономерный морфогенетический переход от простых, как правило тонкостенных и радиально-симметричных слабо дифференцированных скелетов к более сложным формам с развитой скелетной стенкой, специализированными спикулами и развитой водоносной системы.

8. ВЫВОДЫ

1) В раннекембрийскую эпоху возникли кроновые обыкновенные губки, которых по ряду признаков следует относить к отрядам Haplosclerida и Tetractinellida в составе подкласса Heteroscleromorpha.
2) Появление стволовых Tetractinellida в кембрийском периоде подтверждает независимое и более позднее происхождение скелета «литистидного» типа у Tetractinellida по сравнению с Anthaspidellidae и другими палеозойскими «литистидными» обыкновенными губками, не имевшими в скелете триен.
3) Строение новой губки *Botomospongia sphaeroides,* также как морфология разнообразных изолированных нижне- и среднекембрийских спикул, позволяет предполагать, что продвинутые стволовые стеклянные губки, обладающие дифференцированной скелетной стенкой и специализированными внешними и/или дермальными спикулами, появились в раннекембрийскую эпоху.
4) Тафономический анализ остатков губок из синского лагерштетта, сформировавшегося в раннекембрийском морском бассейне Сибирской платформы, показал, что в таких лагерштеттах сохраняются диагностические микросклеры, микроструктура спикул и распознаваемые особенности водоносной системы.

9. БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю и особую благодарность научному руководителю, д.б.н., профессору кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова Андрею Юрьевичу Журавлёву за помощь в подборе современных методов исследования, ценные советы, помощь в поиске современных специалистов, проведение обучающих палеонтологических практик и правку текста диссертации.

Выражаю благодарность всему коллективу кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова. Благодарю за поддержку, ценные советы и плодотворное обсуждение работы: заведующую кафедрой, д.б.н. Темереву Е. Н., к.б.н. Лысенкова С. Н., к.б.н. Северцеву Е. А., к.б.н. Перфильеву К. С., к.б.н. Шурупову Я. А. и к.б.н. Устинову Е. С.

Благодарю сотрудников Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН: к.г.-м.н., старшего научного сотрудника Лаборатории докембрийских организмов Иванцова А. Ю. за ценные советы и предоставленные коллекции губок, заведующую Кабинетом приборной аналитики, к.г.-м.н. Жегалло Е. А., заместителя директора ПИН РАН по научной работе, д.б.н. Пархаева П. Ю., научного сотрудника Лаборатории докембрийских организмов, д.ф.н. Шувалову Ю. В. и старшего научного сотрудника кабинета приборной аналитики, к.б.н. Ракитова Р. А. за помощь в освоении методов сканирующей электронной микроскопии и компьютерной томографии.

За предоставленные снимки губок, изолированных спикул и фотографии шлифов, послужившие основой для отдельных исследований, признателен к.г.-м.н. Кучинскому А. из Шведского музея естественной истории и Инкиной Н. С. из ИГ КНЦ УрО РАН. Благодарю Муравьёва Н. С. за помощь в оформлении приложений к диссертации и Еребакана И. Г. за помощь в макросъёмке коллекции ископаемых синской свиты и ценные советы.

10. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амантов В. А. Основные черты стратиграфии и условия образования кембрийских отложений Северо-Западной Монголии // Материалы по геологии Монгольской Народной Республики. – М.: Гостоптехиздат, 1963.

2. Асташкин В. А., Варламов А. И., Губина Н. К., Еханин А. Е., Переладов В. С., Роменко В. И., Сухов С. С., Умперович Н. В., Федоров А. Б., Федянин А. П., Шишкин Б. Б., Хобня Е. И. Геология и перспективы нефтегазоносности рифовых систем кембрия Сибирской платформы / под ред. В. А. Асташкина // М. : Недра, 1984. – 181 с.

3. Асташкин В. А., Варламов А. И., Есакова Н. В., Журавлев А. Ю., Репина Л. Н., Розанов А. Ю., Федоров А. Б., Шабанов Ю. Я. Путеводитель экскурсии по рекам Алдану и Лене. Сибирская платформа. Третий международный симпозиум по кембрийской системе // Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1990. – 115 с.

4. Бахтуров С. Ф., Евтушенко В. М., Переладов В. С. Куонамская битуминозная карбонатно-сланцевая формация // Новосибирск: Наука, 1988. – 161 с. – (Труды ИГиГ СО АН СССР. Вып. 671).

5. Ботвинкина Л. Н. Слоистость осадочных пород // М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 542 с.

6. Гогин И. Я., Кропачев А. П., Иогансон А. К. Стратиграфия нижне- и среднекембрийских отложений Сетте-Дабана // Новое в стратиграфии и палеонтологии нижнего и среднего палеозоя Средней Сибири. – Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1978. – С. 75-88.

7. Горянский В. Ю. Первая находка остатков губки в нижнем кембрии Восточной Сибири // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. – 1977. – Т. 20. – С. 274.

8. Давыдов А. Э. Об ископаемых губках гетерактинидах (Porifera, Heteractinida) из каменноугольных отложений Московской синеклизы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. – 2024а. – Т. 99. – №. 4. – С. 3-19.

9. Давыдов А. Э., Мазаев А. В. Новая губка из визейского яруса Калужской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. – 2024б. – Т. 99. – №. 2. – С. 20.

10. Евтушенко В. М. Литолого-геохимические и битуминологические особенности и условия формирования отложений куонамского типа кембрия восточной части Сибирской платформы: автореф. дис. канд. геол.-минерал. наук. – Иркутск, 1970. – 21 с.

11. Евтушенко В. М., Конторович А. Э., Малюшко Л. Д., Савицкий В. Е., Шишкин Б. Б. Основные черты геохимии и литологии отложений куонамского типа кембрия Сибирской платформы // Труды СНИИГГиМС. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1969. – Вып. 98. – С. 72-76.

12. Егорова Л. И., Шабанов Ю. Я., Пегель Т. В., Савицкий В. Е., Сухов С. С., Чернышева Н. Е. Майский ярус стратотипической местности (средний кембрий юго-востока Сибирской платформы) // М.: Наука, 1982. – 146 с.

13. Ересковский А. В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera) // СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2005. – 304 с.

14. Ересковский А. В., Вишняков А. Э. Губки (Porifera): учебное пособие // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 99 с.

15. Журавлев А. Ю., Саютина Т. А. Радиоциаты Монголии: к ревизии «класса» Radiocyatha // Проблематики позднего докембрия и палеозоя. – М.: Наука, 1985. – С. 52.

16. Иванцов А. Ю., Журавлев А. Ю., Красилов В. А., Легута А. В., Мельникова Л. М., Урбанек А., Ушатинская Г. Т., Малаховская Я. Е. Уникальные синские местонахождения раннекембрийских организмов (Сибирская платформа) / отв. ред. А. Г. Пономаренко // М.: Наука, 2005. – 143 с. – (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 284).

17. Колтун В. М. Кремнероговые губки северных и дальневосточных морей СССР (отряд Cornacuspongida) // М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – 236 с. – (Определители по фауне СССР. Вып. 67).

18. Колтун В. М. Стеклянные, или стеклянные, губки северных и дальневосточных морей СССР (класс Hyalospongiae) // Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1967. – 125 с.

19. Колтун В. М. Четырехлучевые губки северных и дальневосточных морей СССР (отряд Tetraxonida) // М.; Л.: Наука, 1966. – 112 с. – (Определители по фауне СССР. Вып. 90).

20. Конторович А. Э., Савицкий В. Е. К палеогеографии Сибирской платформы в раннюю и среднюю кембрийские эпохи // Вопросы литологии и палеогеографии Сибири. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1970. – Вып. 106. – С. 95-108.

21. Коробов М. Н. Биостратиграфия и полимерные трилобиты нижнего кембрия Монголии // М.: Наука, 1989. – 208 с.

22. Коробов М. Н. Биостратиграфия нижнего кембрия и карбона Монголии // М.: Наука, 1980. – 192 с.

23. Коровников И. В. Новые данные по биостратиграфии нижнего и среднего кембрия северо-востока Сибирской платформы (разрез р. Хорбосуонка, Оленекское поднятие) // Геология и геофизика. – 2002. – Т. 43. – № 9. – С. 826-836.

24. Коровников И. В., Токарев Д. А. Новые данные по биостратиграфии среднекембрийского разреза на р. Хорбосуонка, северо-восток Сибирской платформы // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2018. – Т. 26. – № 6. – С. 3-14.

25. Левашова Н. М., Гибшер А. С., Меерт Д. Д. Докембрийские микроконтиненты Урало-Монгольского пояса: новые палеомагнитные и геохронологические данные // Геотектоника. – 2011. – № 1. – С. 58-79.

26. Мельников А. В. Корреляция подсолевых нефтегазоносных отложений юга Сибирской платформы // Геология и геофизика. – 1982. – № 3. – С. 29-40.

27. Павлинов И. Я. Таксономическая номенклатура. Книга 2. От Линнея до первых кодексов // М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 223 с. – (Зоологические исследования. № 15).

28. Парфенова Т. М., Коровников И. В., Эдер В. Г., Меленевский В. Н. Органическая геохимия синской свиты нижнего кембрия (северный склон Алданской антеклизы) // Геология и геофизика. – 2017. – Т. 58. – № 5. – С. 723-738.

29. Парфенова Т. М., Меленевский В. Н. Геохимия органического вещества синской свиты кембрия (юго-восток Сибирской платформы) // Осадочные бассейны, седиментационные и постседиментационные процессы в геологической истории: материалы конференции. – Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2012.

30. Первушов Е. М. Позднемеловые вентрикулитидные губки Поволжья // Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1998. – 168 с. – (Труды НИИ геологии Саратовского государственного университета. Т. 2).

31. Первушов Е. М. Прижизненные изменения морфологии скелетных форм позднемеловых гексактинеллид (Porifera) // Труды НИИ геологии Саратовского государственного университета. Новая серия. – 2000. – Т. 6. – С. 45-54.

32. Петраков В. У. Стратиграфия нижнего палеозоя Туруханского района // Геология и геофизика. – 1964. – № 4. – С. 19-33.

33. Первушов Е. М. Заметки о причинах появления и тенденциях образования модульных форм меловых губок // Известия Саратовского университета. Новая серия. – 2004. – Т. 4. – №. 1-2. – С. 20-28.

34. Первушов Е. М. Колониальный уровень модульной организации позднемеловых гексактинеллид (Porifera). Настоящие колонии // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Науки о Земле. – 2014. – Т. 14. – №. 1. – С. 61-70.

35. Первушов Е. М. Представители рода Botryosella Schrammen, 1912 (Porifera, Hexactinellida) из верхнего мела Поволжья // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Науки о Земле. – 2023. – Т. 23. – №. 3. – С. 193-204.

36. Первушов Е. М. Род *Sororistirps* (Porifera, Hexactinellida, Ventriculitidae) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Науки о Земле. – 2024. – Т. 24. – №. 1. – С. 56-70.

37. Первушов Е. М. *Aphrocallistes* Gray 1858 (Porifera, Hexactinellida) позднемеловой Восточно-Европейской палеобиогеографической провинции // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Науки о Земле. – 2025. – Т. 25. — №. 2. – С. 124-134.

38. Писарчик Я. К., Минаева М. А., Русецкая Г. А. Палеогеография Сибирской платформы в кембрии // Л.: Недра, 1975. — 186 с. — (Труды ВСЕГЕИ. Т. 215).

39. Резвой П. Д., Журавлева И. Т., Колтун В. М. Тип Porifera. Губки // Основы палеонтологии: справочник для палеонтологов и геологов СССР. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви / под ред. Б. С. Соколова. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 17-68.

40. Репина Л. Н. Восточный тип разрезов // Путеводитель экскурсии по рекам Алдану и Лене: Международная экскурсия по проблеме границы кембрия и докембрия. – М.; Якутск: ВИЭМС, 1973. – С. 99-112.

41. Розанов А. Ю., Репина Л. Н., Аполлонов М. К. и др. Кембрий Сибири // Новосибирск: Наука, 1992. – 134 с.

42. Савицкий В. Е., Асташкин В. А. Роль и масштабы рифообразования в кембрийской истории Сибирской платформы // Геология рифовых систем кембрия Западной Якутии / под ред. В. Е. Савицкого. — Новосибирск: СНИИГГиМС, 1979. – С. 5-18.

43. Савицкий В. Е., Евтушенко В. М., Егорова Л. И. и др. Кембрий Сибирской платформы (Юдомо-Оленекский тип разреза. Куонамский комплекс отложений) // М.: Недра, 1972. – 200 с.

44. Федоров А. Б., Переладов В. С. Спикулы кремнистых губок из куонамской свиты северо-востока Сибирской платформы // Новые виды древних растений и беспозвоночных фанерозоя Сибири. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1987. – С. 36-46.

45. Хераскова Т. Н., Томуртогоо О., Хаин Е. В. Офиолиты и верхнедокембрийско-нижнепалеозойские образования Озерной зоны хребта Дариби (Западная Монголия) // Известия АН СССР. Серия геологическая. – 1985. – № 6. – С. 25-31.

46. Хоментовский В. В., Репина Л. Н. Нижний кембрий стратотипического разреза Сибири // М.: Наука, 1965. – 220 с.

47. Шабанов Ю. Я., Асташкин В. А., Пегель Т. В. и др. Нижний палеозой юго-западного склона Анабарской антеклизы (по материалам бурения) // Новосибирск: Наука, 1987. — 208 с.

48. Adameyko K. I., Burakov A. V., Finoshin A. D., Mikhailov K. V., Kravchuk O. I., Kozlova O. S., Gornostaev N. G., Cherkasov A. V., Erokhov P. A., Indeykina M. I., Bugrova A. E., Kononikhin A. S., Moiseenko A. V., Sokolova O. S., Bonchuk A. N., Zhegalova I. V., Georgiev A. A., Mikhailov V. S., Gogoleva N. E., Gazizova G. R., Shagimardanova E. I., Gusev O. A., Lyupona Y. V. Conservative and atypical ferritins of sponges // International Journal of Molecular Sciences. – 2021. – V. 22. – №. 16. – P. 8635.

49. Aguilar-Camacho J. M., Doonan L., McCormack G. P. Evolution of the main skeleton-forming genes in sponges (phylum Porifera) with special focus on the marine Haplosclerida (class Demospongiae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2019. – V. 131. – P. 245-253.

50. Aitken J. D., McIlreath I. A. The Cathedral Reef escarpment, a Cambrian great wall with humble origins // Geos. – 1984. – V. 13. – №. 1. – P. 17-19.

51. Aizenberg J., Weaver J. C., Thanawala M. S., Sundar V. C., Morse D. E., Fratzl P. Skeleton of *Euplectella* sp.: structural hierarchy from the nanoscale to the macroscale // Science. – 2005. – V. 309. – №. 5732. – P. 275-278.

52. Allison P. A. Konservat-Lagerstätten: cause and classification // Paleobiology. – 1988. – V. 14. – №. 4. – P. 331-344.

53. Anderson R. F., Lyons T. W., Cowie G. L. Sedimentary record of a shoaling of the oxic/anoxic interface in the Black Sea // Marine Geology. – 1994. – V. 116. – №. 3-4. – P. 373-384.

54. Anderson R. P., Tosca N. J., Gaines R. R., Mongiardino Koch N., Briggs D. E. A mineralogical signature for Burgess Shale–type fossilization // Geology. – 2018. – V. 46. – №. 4. – P. 347-350.

55. Antcliffe J. B., Callow R. H., Brasier M. D. Giving the early fossil record of sponges a squeeze // Biological Reviews. – 2014. – V. 89. – №. 4. – P. 972-1004.

56. Aris M. J., Carrera M. G., Boso M. A. Reticulosid sponge from the Floresta Formation (Lower Ordovician), Salta Province, Northwestern Argentina // Ameghiniana. – 2020. – V. 57. – №. 3. – P. 278-283.

57. Arndt W. Die ältesten bildlichen Darstellungen von Schwämmen. – Berlin: Gesellschaft Naturforschender Freunde. – 1931.

58. Austin W. C. Underwater birdwatching // Proceedings of a Multidisciplinary Symposium on Saanich Inlet, 2nd February, 1983 / Edited by Juniper S. K., Brinkhurst R. O. – Sidney: Institute of Ocean Sciences. – 1984. – Canadian Technical Report of Hydrography and Ocean Sciences. – №. 38. – P. 83-89.

59. Badarch G., Cunningham W. D., Windley B. F. A new terrane subdivision for Mongolia: implications for the Phanerozoic crustal growth of Central Asia // Journal of Asian Earth Sciences. – 2002. – V. 21. – №. 1. – P. 87-110.

60. Bąk M., Sawłowicz Z. Pyritized radiolarians from the Mid-Cretaceous deposits of the Pieniny Klippen Belt: a model of pyritization in an anoxic environment // Geologica Carpathica. – 2000. – V. 51. – №. 2. – P. 91-99.

61. Bassler R. S. A new Ordovician sponge fauna // Journal of the Washington Academy of Sciences. – 1927. – V. 17. – №. 15. – P. 390-394.

62. Bassler R. S. Descriptions of Paleozoic fossils from the Central Basin of Tennessee // Journal of the Washington Academy of Sciences. – 1935. – V. 25. – P. 403-409.

63. Bavestrello G., Benatti U., Cattaneo-Vietti R., Cerrano C., Giovine M. Sponge cell reactivity to various forms of silica // Microscopy Research and Technique. – 2003. – V. 62. – №. 4. – P. 327-335.

64. Beecher C. E. Brachiospongidae: a memoir on a group of Silurian sponges; with six plates. – New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University. – 1889. – Memoir 2. – Pt. 1. – 28 p.

65. Bengtson S. Siliceous microfossils from the Upper Cambrian of Queensland // Alcheringa. – 1986. – V. 10. – P. 195-216.

66. Bengtson S., Collins D. Chancelloriids of the Cambrian Burgess Shale // Palaeontologia Electronica. – 2015. – V. 18. – №. 1. – P. 1-67.

67. Bengtson S., Conway Morris S., Cooper B. J., Jell P. A., Runnegar B. N. Early Cambrian fossils from South Australia. – Brisbane: Association of Australasian Palaeontologists. – 1990. – 364 p.

68. Bengtson S., Vinther J. The role of Eiffelia in early sponge evolution // Geological Society of America Abstracts with Programs. – 2006. – V. 38. – P. 304.

69. Beresi M. S., Botting J. P., Palafox J. J., Buitron Sanchez B. E. New reticulosan sponges from the middle Cambrian of Sonora, Mexico // Acta Palaeontologica Polonica. – 2017. – V. 62. – №. 4. – P. 691-703.

70. Bergquist P. R. Sponges. – Berkeley: University of California Press. – 1978. – 268 p.

71. Bergquist P. R., Hogg J. J. Free amino acid patterns in Demospongiae: a biochemical approach to sponge classification // Cahiers de Biologie Marine. – 1969. – V. 10. – №. 2. – P. 205-220.

72. Berner R. A. Sedimentary pyrite formation: an update // Geochimica et Cosmochimica Acta. – 1984. – V. 48. – №. 4. – P. 605-615.

73. Bertolino M., Cerrano C., Bavestrello G., Carella M., Pansini M., Calcinai B. Diversity of Porifera in the Mediterranean coralligenous accretions, with description of a new species // ZooKeys. – 2013. – №. 336. – P. 1-37.

74. Bezerra F. I., da Silva J. H., Miguel E. D. C., Paschoal A. R., Nascimento Jr D. R., Freire P. T., Bartolomeu C. V., Mendes M. Chemical and mineral comparison of fossil insect cuticles from Crato Konservat Lagerstätte, Lower Cretaceous of Brazil // Journal of Iberian Geology. – 2020. – V. 46. – №. 1. – P. 61-76.

75. Bobrovskiy I., Hope J. M., Nettersheim B. J., Volkman J. K., Hallmann C., Brocks J. J. Algal origin of sponge sterane biomarkers negates the oldest evidence for animals in the rock record // Nature Ecology & Evolution. – 2021. – V. 5. – №. 2. – P. 165-168.

76. Borchiellini C., Chombard C., Manuel M., Alivon E., Vacelet J., Boury-Esnault N. Molecular phylogeny of Demospongiae: implications for classification and scenarios of character evolution // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – V. 32. – №. 3. – P. 823-837.

77. Borojevic R., Boury-Esnault N., Manuel M., Vacelet J. Order Leucosolenida Hartman, 1958 / R. Borojevic, N. Boury-Esnault, M. Manuel, J. Vacelet // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1157-1184.

78. Borojevic R., Boury-Esnault N., Vacelet J. A revision of the supraspecific classification of the subclass Calcaronea (Porifera, class Calcarea) // Zoosystema. – 2000. – V. 22. – №. 2. – P. 203-264.

79. Botting J. P. *Cyathophycus* and the origin of demosponges // Lethaia. – 2003. – V. 36. – №. 4. – P. 335-343.

80. Botting J. P. An exceptional Caradoc sponge fauna from the Llanfawr Quarries, central Wales and phylogenetic implications // Journal of Systematic Palaeontology. – 2004. – V. 2. – №. 1. – P. 31-63.

81. Botting J. P. Exceptionally well-preserved Middle Ordovician sponges from the Llandegley Rocks Lagerstätte, Wales // Palaeontology. – 2005. – V. 48. – №. 3. – P. 577-617.

82. Botting J. P. Hexactins in the ‘protomonaxonid’ sponge *Choiaella* and proposal of Ascospongiae (class nov.) as a formal replacement for the Protomonaxonida // Bulletin of Geosciences. – 2021. – V. 96. – №. 3. – P. 265-277.

83. Botting J. P., Butterfield N. J. Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil Eiffelia globosa Walcott // Proceedings of the National

Academy of Sciences of the United States of America. – 2005. – V. 102. – №. 5. – P. 1554-1559.

84. Botting J. P., Candela Y., Carrio V., Crighton W. R. A new hexactinellid sponge from the Silurian of the Pentland Hills (Scotland) with similarities to extant rossellids // Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh. – 2020. – V. 111. – №. 1. – P. 17-25.

85. Botting J. P., Cárdenas P., Peel J. S. A crown-group demosponge from the early Cambrian Sirius Passet Biota, North Greenland // Palaeontology. – 2015. – V. 58. – №. 1. – P. 35-43.

86. Botting J. P., Janussen D., Dohrmann M., Muir L. A., Zhang Y., Ma J. Advanced crown-group Rossellidae (Porifera: Hexactinellida) resembling extant taxa from the Hirnantian (Late Ordovician) Anji Biota // Papers in Palaeontology. – 2025. – V. 11. – №. 1. – P. e70000.

87. Botting J. P., Janussen D., Zhang Y., Muir L. A. Exceptional preservation of two new early rossellid sponges: the dominant species in the Hirnantian (Late Ordovician) Anji Biota of China // Journal of the Geological Society. – 2020. – V. 177. – №. 5. – P. 1025-1038.

88. Botting J. P., Ma J. Y. A probable hyalonematid sponge (Hexactinellida: Amphidiscophora) from the Middle Ordovician of the Builth Inlier, Wales // Palaeoworld. – 2022. – V. 31. – №. 4. – P. 621-632.

89. Botting J. P., Muir L. A. Spicule structure and affinities of the Late Ordovician hexactinellid-like sponge Cyathophycus loydelli from the Llanfawr Mudstones Lagerstätte, Wales // Lethaia. – 2013. – V. 46. – №. 4. – P. 454-469.

90. Botting J. P., Muir L. A. Early sponge evolution: a review and phylogenetic framework // Palaeoworld. – 2018. – V. 27. – №. 1. – P. 1-29.

91. Botting J. P., Muir L. A., Jordan N., Upton C. An Ordovician variation on Burgess Shale-type biotas // Scientific Reports. – 2015. – V. 5. – №. 1. – P. 9947.

92. Botting J. P., Muir L. A., Lin J. P. Relationships of the Cambrian Protomonaxonida (Porifera) // Palaeontologia Electronica. – 2013. – V. 16. – №. 2. – P. 9A.

93. Botting J. P., Muir L. A., Ma J. Teganium (Porifera, Hexactinellida) from the Middle Ordovician Castle Bank fauna of Avalonia (Wales, UK) // Palaeontologia Electronica. – 2023. – V. 26. – №. 2. – P. a21.

94. Botting J. P., Muir L. A., Xiao S., Li X., Lin J. P. Evidence for spicule homology in calcareous and siliceous sponges: biminerallic spicules in Lenica sp. from the Early Cambrian of South China // Lethaia. – 2012. – V. 45. – №. 4. – P. 463-475.

95. Botting J. P., Rhebergen F. A remarkable new Middle Sandbian (Ordovician) hexactinellid sponge in Baltic erratics // Scripta Geologica. – 2011. – V. 143. – P. 1-14.

96. Botting J. P., Zhang Y. D. A new leptomitid-like sponge from the Early Ordovician of China with heteractinid spicules // Bulletin of Geosciences. – 2013. – V. 88. – P. 207-217.

97. Botting J. P., Zhang Y., Muir L. A. Discovery of missing link between demosponges and hexactinellids confirms palaeontological model of sponge evolution // Scientific Reports. – 2017. – V. 7. – №. 1. – P. 5286.

98. Botting J. P., Zhang Y., Muir L. A. A candidate stem-group rossellid (Porifera, Hexactinellida) from the latest Ordovician Anji Biota, China // Bulletin of Geosciences. – 2018. – V. 93. – №. 3. – P. 275-285.

99. Boury-Esnault N. Systematics and evolution of Demospongiae // Canadian Journal of Zoology. – 2006. – V. 84. – №. 2. – P. 205-224.

100. Boury-Esnault N., Rützler K. Thesaurus of sponge morphology. – Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. – 1997. – (Smithsonian Contributions to Zoology; №. 596). – 55 p.

101. Boury-Esnault N., Vacelet J. Preliminary studies on the organization and development of a hexactinellid sponge from a Mediterranean cave, Oopsacas minuta // Sponges in Time and Space: Biology, Chemistry, Paleontology / Edited by van Soest R. W. M., van Kempen T. M. G., Braekman J.-C. – Rotterdam: A. A. Balkema. – 1994. – P. 407-415.

102. Bowerbank J. S. A monograph of the British Spongiadae. – London: Ray Society. – 1864. – V. 1. – 290 p.

103. Bowring S. A., Grotzinger J. P., Condon D. J., Ramezani J., Newall M. J., Allen P. A. Geochronologic constraints on the chronostratigraphic framework of the Neoproterozoic Huqf Supergroup, Sultanate of Oman // American Journal of Science. – 2007. – V. 307. – №. 10. – P. 1097-1145.

104. Bowyer F. T., Zhuravlev A. Yu., Wood R., Zhao F., Sukhov S. S., Alexander R. D., Poulton S. W., Zhu M. Implications of an integrated late Ediacaran to early Cambrian stratigraphy of the Siberian Platform, Russia // Geological Society of America Bulletin. – 2023. – V. 135. – №. 9-10. – P. 2428-2450.

105. Briggs D. E., Edgecombe G. D. Beecher's trilobite bed // Geology Today. – 1993. – V. 9. – №. 3. – P. 97-102.

106. Briggs D. E., Kear A. J. Fossilization of soft tissue in the laboratory // Science. – 1993. – V. 259. – №. 5100. – P. 1439-1442.

107. Broce J. S., Schiffbauer J. D. Taphonomic analysis of Cambrian vermiform fossils of Utah and Nevada, and implications for the chemistry of Burgess Shale-type preservation // Palaios. – 2017. – V. 32. – №. 9. – P. 600-619.

108. Brock G. A., Cooper B. J. Shelly fossils from the Early Cambrian (Toyonian) Wirrealpa, Aroona Creek, and Ramsay Limestones of South Australia // Journal of Paleontology. – 1993. – V. 67. – №. 5. – P. 758-787.

109. Brückner A., Janussen D. *Rossella bromleyi* n. sp.: the first entirely preserved fossil sponge species of the genus *Rossella* (Hexactinellida) from the Upper Cretaceous of Bornholm, Denmark // Journal of Paleontology. – 2005. – V. 79. – №. 1. – P. 21-28.

110. Budd G. E. Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example from anomalocaridid muscle // Lethaia. – 1998. – V. 31. – №. 2. – P. 197-210.

111. Budd G. E. *Campanamuta mantonae* gen. et sp. nov., an exceptionally preserved arthropod from the Sirius Passet Fauna (Buen Formation, lower Cambrian, North Greenland) // Journal of Systematic Palaeontology. – 2011. – V. 9. – №. 2. – P. 217-260.

112. Burton M. Report on some deep-sea sponges from the Indian Museum collected by R.I.M.S. "Investigator." Part II. Tetraxonida (concluded) and Euceratosa // Records of the Indian Museum. – 1928. – V. 30. – №. 1. – P. 109-138.

113. Burton M. Sponges // Scientific Reports of the John Murray Expedition, 1933-34. – 1959. – V. 10. – №. 5. – P. 151-281.

114. Butterfield N. J. Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow-shelf sequence in northwestern Canada // Nature. – 1994. – V. 369. – №. 6480. – P. 477-479.

115. Butterfield N. J. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion // Integrative and Comparative Biology. – 2003. – V. 43. – №. 1. – P. 166-177.

116. Butterfield N. J. Organic preservation of non-mineralizing organisms and the taphonomy of the Burgess Shale // Paleobiology. – 1990. – V. 16. – №. 3. – P. 272-286.

117. Butterfield N. J. Secular distribution of Burgess-Shale-type preservation // Lethaia. – 1995. – V. 28. – №. 1. – P. 1-13.

118. Cao X. Y., Wang H. Z., Liu W. Z., Wang J. Y., Ding J. Y., Wang G. G., Tang Q. Siliceous sponge fossils from the early Cambrian Qingxi Formation in South China // Palaeoworld. – 2026. – V. 35. – №. 1. – P. 201013.

119. Cárdenas P., Pérez T., Boury-Esnault N. Sponge systematics facing new challenges // Advances in Marine Biology. – 2012. – V. 61. – P. 79-209.

120. Cárdenas P., Xavier J. R., Reveillaud J., Schander C., Rapp H. T. Molecular phylogeny of the Astrophorida (Porifera, Demospongiae) reveals an unexpected high level of spicule homoplasy // PLoS ONE. – 2011. – V. 6. – №. 4. – P. e18318.

121. Caron J. B., Gaines R. R., Aria C., Mángano M. G., Streng M. A new phyllopod bed-like assemblage from the Burgess Shale of the Canadian Rockies // Nature Communications. – 2014. – V. 5. – №. 1. – P. 3210.

122. Caron J. B., Jackson D. A. Paleoecology of the greater phyllopod bed community, Burgess Shale // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2008. – V. 258. – №. 3. – P. 222-256.

123. Caron J. B., Jackson D. A. Taphonomy of the greater phyllopod bed community, Burgess Shale // Palaios. – 2006. – V. 21. – №. 5. – P. 451-465.

124. Carrera M. G., Botting J. P. Evolutionary history of Cambrian spiculate sponges: implications for the Cambrian evolutionary fauna // Palaios. – 2008. – V. 23. – №. 3. – P. 124-138.
125. Carrera M. G., Maletz J. Ordovician sponge spicules from Spitsbergen, Nevada and Newfoundland: new evidence for hexactinellid and demosponge early diversification // Journal of Systematic Palaeontology. – 2014. – V. 12. – №. 8. – P. 961-981.
126. Carter H. J. Notes introductory to the study and classification of the Spongida. Part I. Anatomy and physiology; Part II. Proposed classification of the Spongida // Annals and Magazine of Natural History. – 1875. – №. 4. – V. 16. – P. 1-40, 126-145, 177-200.
127. Carter H. J. Report on a collection of marine sponges from Japan made by Dr. J. Anderson, F.R.S. (Hexactinellida) // Annals and Magazine of Natural History. – 1885. – №. 5. – V. 15. – P. 387-406.
128. Castellani C., Maas A., Haug C., Haug J. T., Waloszek D. Isolated sponge spicules from the late Cambrian Alum Shale Formation ('Orsten' nodules) of Sweden // Bulletin of Geosciences. – 2012. – V. 87. – №. 3. – P. 443-460.
129. Cattaneo-Vietti R., Chiantore M., Misic C., Povero P., Fabiano M. The role of pelagic-benthic coupling in structuring littoral benthic communities at Terra Nova Bay (Ross Sea) and in the Straits of Magellan // Scientia Marina. – 1999. – V. 63. – №. S1. – P. 113-121.
130. Cha J. N., Shimizu K., Zhou Y., Christiansen S. C., Chmelka B. F., Stucky G. D., Morse D. E. Silicatein filaments and subunits from a marine sponge direct the polymerization of silica and silicones in vitro // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1999. – V. 96. – P. 361-365.
131. Chang S., Feng Q., Clausen S., Zhang L. Sponge spicules from the lower Cambrian in the Yanjiahe Formation, South China: the earliest biomineralizing sponge record // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2017. – V. 474. – P. 36-44.

132. Chang S., Zhang L., Clausen S., Bottjer D. J., Feng Q. The Ediacaran-Cambrian rise of siliceous sponges and development of modern oceanic ecosystems // Precambrian Research. – 2019. – V. 333. – P. 105438.
133. Chen A. L., Müller W. E. G., Hou X. G., Xiao S. New articulated protospongiid sponges from the early Cambrian Chengjiang biota // Palaeoworld. – 2015. – V. 24. – №. 1-2. – P. 46-54.
134. Chen C., Feng Q., Algeo T. J., Zhang L., Chang S., Li M. New sponge spicules from the Ediacaran-Cambrian transition in deep-water facies of South China // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2023. – V. 627. – P. 111714.
135. Chen J.-Y., Zhou G.-Q., Zhu M.-Y., Yeh K.-Y. The Chengjiang Biota: a unique window of the Cambrian Explosion. – Taichung: National Museum of Natural Science Press. – 1996. – 222 p.
136. Chombard C., Boury-Esnault N., Tillier S. Reassessment of homology of morphological characters in tetractinellid sponges based on molecular data // Systematic Biology. – 1998. – V. 47. – №. 3. – P. 351-366.
137. Cohen K.M., Harper D.A.T., Gibbard P.L., Car N. The ICS international chronostratigraphic chart this decade // Episodes. – 2025. – V. 48. – P. 105-115.
138. Conway Morris S. Burgess Shale faunas and the Cambrian explosion // Science. – 1989. – V. 246. – №. 4928. – P. 339-346.
139. Conway Morris S., Robison R. A. More soft-bodied animals and algae from the Middle Cambrian of Utah and British Columbia // University of Kansas Paleontological Contributions. – 1988. – №. 122. – P. 1-48.
140. Croce G., Frache A., Milanesio M., Viterbo D., Bavestrello G., Benatti V., Giovine M., Amenitsch H. Fiber diffraction study of spicules from marine sponges // Microscopy Research and Technique. – 2003. – V. 62. – P. 378-381.
141. Cui L., Schäfer N., Duda J. P., Li L.-X. Preservation of organic matter in sponge fossils: a case study of ‘round sponge fossils’ from the Cambrian Chengjiang Biota with Raman spectroscopy // Spongy, Slimy, Cosy & More: Commemorative Volume in Celebration of the 60th Birthday of Joachim Reitner / Edited by Wiese F., Reich M., Arp G. – Göttingen: Universitätsverlag Göttingen. – 2014.ь– P. 29-38.

142. Custódio M. R., Hajdu E., Muricy G. In vivo study of microsclere formation in sponges of the genus Mycale (Demospongiae, Poecilosclerida) // Zoomorphology. – 2002. – V. 121. – №. 4. – P. 203-211.
143. d'Orbigny A. D. Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes // Annales des Sciences Naturelles. – 1826. – V. 7. – P. 96-169, 245-314.
144. Daulay A. M. The origin and evolution of sponges on Earth: a hybrid systematic literature review and bibliometric analysis // Proceedings of ICSEST 2025: International Conference on Studies in Engineering, Science, and Technology / Edited by Khan A. A., Coban M., Ciddi M. L. – ISTES. – 2025. – P. 1-16.
145. Dawson J. W. Additional notes on fossil sponges and other organic remains from the Quebec Group of Little Métis on the Lower St. Lawrence; with notes on some of the specimens by Dr. G. J. Hinde // Transactions of the Royal Society of Canada. – 1896. – V. 2. – P. 121.
146. Dawson J. W., Hinde G. J. On new species of fossil sponges from the Siluro-Cambrian at Little Métis on the Lower St. Lawrence; including notes on the specimens by Dr. G. J. Hinde, F.G.S. // Transactions of the Royal Society of Canada. – 1889. – V. 7. – Sect. 4. – P. 31-55.
147. Dayton P. K., Kim S., Jarrell S. C., Oliver J. S., Hammerstrom K., Fisher J. L., O'Connor K., Barber J. S., Robilliard G., Barry J., Thurber A. R., Conlan K. Recruitment, growth and mortality of an Antarctic hexactinellid sponge, *Anoxycalyx joubini* // PLoS ONE. – 2013. – V. 8. – №. 2. – P. e56939.
148. de Laubenfels M. W. A discussion of the sponge fauna of the Dry Tortugas in particular, and the West Indies in general, with material for a revision of the families and orders of the Porifera. – Washington: Carnegie Institution of Washington. – 1936. – 225 p.
149. de Laubenfels M. W. Nomenclature of Porifera, especially concerning the so-called "glass-sponges" or Hyalosponges // Journal of Paleontology. – 1958. – V. 32. – P. 611-616.

150. de Laubenfels M. W. Porifera // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part E. Archaeocyatha and Porifera / Edited by Moore R. C. – New York; Lawrence: Geological Society of America, University of Kansas Press. – 1955. – 112 p.
151. de Voogd N. J., Alvarez B., Boury-Esnault N., Carballo J. L., Cárdenas P., Díaz M.-C., Dohrmann M., Downey R., Hajdu E., Hooper J. N. A., Kelly M., Klautau M., Manconi R., Morrow C. C., Pisera A. B., Ríos P., Rützler K., Schönberg C., Vacelet J., van Soest R. W. M. World Porifera Database [Electronic resource]. – 2022. – URL: https://www.marinespecies.org/porifera (accessed: 11.07.2026).
152. Debrenne F., Reitner J. Sponges, cnidarians, and ctenophores // The Ecology of the Cambrian Radiation / Edited by Zhuravlev A. Yu., Riding R. – New York: Columbia University Press. – 2001. – P. 301-325.
153. Del Mouro L., Lerosey-Aubril R., Botting J., Coleman R., Gaines R. R., Skabelund J., et al. A new sponge from the Marjum Formation of Utah documents the Cambrian origin of the hexactinellid body plan // Royal Society Open Science. – 2024. – V. 11. – №. 9. – P. 231845.
154. Dendy A. Porifera. Part I. Non-Antarctic sponges // Natural History Report. British Antarctic (“Terra Nova”) Expedition, 1910. Zoology. – London: British Museum (Natural History). – 1924. – V. 6. – №. 3. – P. 269-392.
155. Dendy A. Report on the Homosclerophora and Astrotetraxonida collected by H.M.S. “Sealark” in the Indian Ocean // Transactions of the Linnean Society of London. 2nd Series: Zoology. – 1916. – V. 17. – №. 2. – P. 225-271.
156. Dendy A. Report on the Sigmatotetraxonida collected by H.M.S. “Sealark” in the Indian Ocean // Transactions of the Linnean Society of London. 2nd Series: Zoology. – 1922. – V. 18. – №. 1. – P. 1-164.
157. Dendy A. Report on the sponges collected by Professor Herdman, at Ceylon, in 1902 // Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar / Edited by Herdman W. A. – London: Royal Society. – 1905. – V. 3. – P. 57-246.
158. Dendy A. The tetraxonid sponge-spicule: a study in evolution // Acta Zoologica. – 1921. – V. 2. – №. 1-2. – P. 95-152.

159. Deng Z. Q. Upper Permian sponges from Laibin of Guangxi // Acta Palaeontologica Sinica. – 1981. – V. 20. – №. 5. – P. 418-427.
160. Desqueyroux-Faúndez R., Valentine C. Family Niphatidae van Soest, 1980 / R. Desqueyroux-Faúndez, C. Valentine // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 874-879.
161. Desqueyroux-Faúndez R., Valentine C. Family Petrosiidae van Soest, 1980 / R. Desqueyroux-Faúndez, C. Valentine // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 906-917.
162. Dohrmann M. Progress in glass sponge phylogenetics: a comment on Kersken et al. (2018) // Hydrobiologia. – 2019. – V. 843. – P. 51-59.
163. Dohrmann M., Collins A. G., Wörheide G. New insights into the phylogeny of glass sponges (Porifera, Hexactinellida): monophyly of Lyssacinosida and Euplectellinae, and the phylogenetic position of Euretidae // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2009. – V. 52. – P. 257-262.
164. Dohrmann M., Göcke C., Janussen D., Reitner J., Lüter C., Wörheide G. Systematics and spicule evolution in dictyonal sponges (Hexactinellida: Sceptrulophora) with description of two new species // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2011. – V. 163. – №. 4. – P. 1003-1025.
165. Dohrmann M., Janussen D., Reitner J., Collins A. G., Wörheide G. Phylogeny and evolution of glass sponges (Porifera, Hexactinellida) // Systematic Biology. – 2008. – V. 57. – P. 388-405.
166. Dohrmann M., Reiswig H. M., Kelly M., Mills S., Schätzle S., Reverter M., et al. Expanded sampling of New Zealand glass sponges (Porifera: Hexactinellida) provides new insights into biodiversity, chemodiversity, and phylogeny of the class // PeerJ. – 2023. – V. 11. – P. e15017.
167. Dohrmann M., Vargas S., Janussen D., Collins A. G., Wörheide G. Molecular paleobiology of early-branching animals: integrating DNA and fossils elucidates the

evolutionary history of hexactinellid sponges // Paleobiology. – 2013. – V. 39. – №. 1. – P. 95-108.

168. Dohrmann M., Wörheide G. Dating early animal evolution using phylogenomic data // Scientific Reports. – 2017. – V. 7. – №. 1. – P. 3599.

169. Dong X., Knoll A. H. Middle and Late Cambrian sponge spicules from Hunan, China // Journal of Paleontology. – 1996. – V. 70. – №. 2. – P. 173-184.

170. Drozdov A. L., Zhuravlev A. Yu., Karpenko A. A., Kolesnikov K. A., Ivantsov A. Yu. The morphology and chemical composition of siliceous spicules of the Early Cambrian sponge Lenica unica Gorjansky, 1977 // Russian Journal of Marine Biology. – 2022. – V. 48. – №. 1. – P. 33-38.

171. Eberli G. P., Ginsburg R. N., Swart P. K., McNeill D. F., Kenter J. A. M. Preliminary correlations of lithology and seismic reflectors in prograding Neogene carbonate of Great Bahama Bank // American Association of Petroleum Geologists Bulletin. – 1991. – V. 75. – P. 567.

172. Eerkes-Medrano D. I., Leys S. P. Feeding in a calcareous sponge: particle uptake by pseudopodia // The Biological Bulletin. – 2006. – V. 211. – №. 2. – P. 157-171.

173. Ehrlich H., Miksik I., Tsurkan M. V., Simon P., Porzucek F., Rybka J. D., Mankowska M., Galli R., Viehweger C., Brendler E., Voronkina A., Pajewska-Szmyt M., Tabachnik A., Tabachnick K. R., Vogt C., Wysokowski M., Jesionowski T., Buchwald T., Szybowicz M., Skieresz-Szewczyk K., Jackowiak H., Ereskovsky A., de Alcântara A. C. S., dos Santos A. M., da Costa C. H. S., Arevalo S. E., Skaf M. S., Buehler M. J. Discovery of mammalian collagens I and III within ancient poriferan biopolymer spongin // Nature Communications. – 2025. – V. 16. – №. 1. – P. 2515.

174. Ehrlich H., Rigby J. K., Botting J. P., Tsurkan M. V., Werner C., Schwille P., Petrášek Z., Pisera A., Simon P., Sivkov V. N., Vyalikh D. V., Molodtsov S. L., Kurek D., Kammer M., Hunoldt S., Born R., Stawski D., Steinhof A., Bazhenov V. V., Geisler T. Discovery of 505-million-year-old chitin in the basal demosponge Vauxia gracilenta // Scientific Reports. – 2013. – V. 3. – №. 1. – P. 3497.

175. Ehrlich H., Simon P., Carrillo-Cabrera W., Bazhenov V. V., Botting J. P., Ilan M., Ereskovsky A. V., Muricy G., Worch H., Mensch A., Born R., Springer A.,

Kummer K., Vyalikh D. V., Molodtsov S. L., Kurek D., Kammer M., Paasch S., Brunner E. Insights into chemistry of biological materials: newly discovered silica-aragonite-chitin biocomposites in demosponges // Chemistry of Materials. – 2010. – V. 22. – №. 4. – P. 1462-1471.

176. Ehrlich H., Worch H. Collagen: a huge matrix in glass sponge flexible spicules of the meter-long Hyalonema sieboldi // Handbook of Biomineralization. Vol. 1. The Biology of Biominerals Structure Formation / Edited by Bäuerlein E. – Weinheim: Wiley-VCH. – 2007. – P. 22-41.

177. Elicki O. First skeletal microfauna from the Cambrian Series 3 of the Jordan Rift Valley (Middle East) // Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists. – 2011. – №. 42. – P. 153-173.

178. Ereskovskii A. V. Problems of coloniality, modularity, and individuality in sponges and special features of their morphogeneses during growth and asexual reproduction // Russian Journal of Marine Biology. – 2003. – V. 29. – P. 46-56.

179. Ereskovsky A., Borisenko I. E., Bolshakov F. V., Lavrov A. I. Whole-body regeneration in sponges: diversity, fine mechanisms, and future prospects // Genes. – 2021. – V. 12. – №. 4. – P. 506.

180. Ereskovsky A., Melnikov N. P., Lavrov A. Archaeocytes in sponges: simple cells of complicated fate // Biological Reviews. – 2025. – V. 100. – №. 2. – P. 790-814.

181. Erpenbeck D., Sutcliffe P., Cook S. de C., Dietzel A., Maldonado M., van Soest R. W. M., Hooper J. N. A., Wörheide G. Horny sponges and their affairs: on the phylogenetic relationships of keratose sponges // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2012. – V. 63. – №. 3. – P. 809-816.

182. Erpenbeck D., van Soest R. W. M. Family Halichondriidae Gray, 1867 / D. Erpenbeck, R. W. M. van Soest // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 787-815.

183. Eschscholtz F. System der Acalephen: eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere. – Berlin: Ferdinand Dümmler. – 1829. – 190 p.

184. Farrell Ú. C. Pyritization of soft tissues in the fossil record: an overview // The Paleontological Society Papers. – 2014. – V. 20. – P. 35-58.
185. Farrell Ú. C., Martin M. J., Hagadorn J. W., Whiteley T., Briggs D. E. G. Beyond Beecher's Trilobite Bed: widespread pyritization of soft tissues in the Late Ordovician Taconic foreland basin // Geology. – 2009. – V. 37. – P. 907-910.
186. Fidler A. L., Darris C. E., Chetyrkin S. V., Pedchenko V. K., Boudko S. P., Brown K. L., et al. Collagen IV and basement membrane at the evolutionary dawn of metazoan tissues // eLife. – 2017. – V. 6. – P. e24176.
187. Finks R. M. Fossil Hexactinellids // Sponges and Spongiomorphs / Edited by Broadhead T. W. – Knoxville: University of Tennessee. – 1983. – (Studies in Geology; V. 7). – P. 101-115.
188. Finks R. M. Late Paleozoic sponge faunas of the Texas region: the siliceous sponges // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 1960. – V. 120. – №. 1. – P. 1-160.
189. Finks R. M. The evolution and ecologic history of sponges during Palaeozoic times // The Biology of the Porifera / Edited by Fry W. G. – London: Zoological Society of London. – 1970. – (Symposia of the Zoological Society of London; V. 25). – P. 3-22.
190. Finks R. M. The structure of *Saccospongia laxata* Bassler (Ordovician) and the phylogeny of the Demospongea // Journal of Paleontology. – 1967. – V. 41. – №. 5. – P. 1137-1149.
191. Finks R. M., Reid R. E. H., Rigby J. K. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part E, Revised. Porifera. V. 2. Introduction to the Porifera. – Boulder; Lawrence: Geological Society of America, University of Kansas. – 2003. – 349 p.
192. Finks R. M., Reid R. E. H., Rigby J. K. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part E, Revised. Porifera. V. 3. Demospongea, Hexactinellida, Heteractinida, Calcarea. – Boulder; Lawrence: Geological Society of America, University of Kansas. – 2004. – 872 p.

193. Finoshin A. D., Adameyko K. I., Mikhailov K. V., Kravchuk O. I., Georgiev A. A., Gornostaev N. G., et al. Iron metabolic pathways in the processes of sponge plasticity // PLoS ONE. – 2020. – V. 15. – №. 2. – P. e0228722.

194. Forchielli A., Steiner M., Kasbohm J., Hu S., Keupp H. Taphonomic traits of clay-hosted early Cambrian Burgess Shale-type fossil Lagerstätten in South China // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2014. – V. 398. – P. 59-85.

195. Fromont J., Żółtowska-Aksamitowska S., Galli R., Meissner H., Erpenbeck D., Vacelet J., Diaz C., Tsurkan M. V., Petrenko I., Youssef D. T. A., Ehrlich H. New family and genus of a Dendrilla-like sponge with characters of Verongiida. Part II. Discovery of chitin in the skeleton of *Ernstilla lacunosa* // Zoologischer Anzeiger. – 2019. – V. 280. – P. 21-29.

196. Gabbott S. E., Hou X.-G., Norry M. J., Siveter D. J. Preservation of Early Cambrian animals of the Chengjiang biota // Geology. – 2004. – V. 32. – №. 10. – P. 901-904.

197. Gaines R. R., Hammarlund E. U., Hou X., Qi C., Gabbott S. E., Zhao Y., Peng J., Canfield D. E. Mechanism for Burgess Shale-type preservation // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2012. – V. 109. – №. 14. – P. 5180-5184.

198. Gallet Y., Pavlov V., Courtillot V. Magnetic reversal frequency and apparent polar wander of the Siberian Platform in the earliest Palaeozoic, inferred from the Khorbusuonka River section (northeastern Siberia) // Geophysical Journal International. – 2003. – V. 154. – P. 829-840.

199. Gallet Y., Pavlov V., Korovnikov I. Extreme geomagnetic reversal frequency during the Middle Cambrian as revealed by the magnetostratigraphy of the Khorbusuonka section (northeastern Siberia) // Earth and Planetary Science Letters. – 2019. – V. 528. – P. 115823.

200. García-Bellido D. C., Díes M. E., Gámez Vintaned J. A., Liñán E., Gozalo R. First report of *Crumillospongia* (Demospongea) from the Cambrian of Europe (Murero biota, Spain) // Bulletin of Geosciences. – 2011. – V. 86. – №. 3. – P. 641-650.

201. García-Bellido D. C., Rigby J. K. Devonian and Carboniferous sponges from Spain // Journal of Paleontology. – 2004. – V. 78. – №. 3. – P. 431-455.
202. Gazave E., Lapébie P., Ereskovsky A. V., Vacelet J., Renard E., Cárdenas P., Borchiellini C. No longer Demospongiae: Homoscleromorpha formal nomination as a fourth class of Porifera // Hydrobiologia. – 2012. – V. 687. – P. 3-10.
203. Gerth H. Die Spongien aus dem Perm von Timor // Jaarboek van het Mijnwezen in Nederlandsch-Indië. Verhandelingen. – 1927. – V. 25. – P. 91-132.
204. Gerth H. Die Spongien aus dem Perm von Timor // Paläontologie von Timor, nebst kleineren Beiträgen zur Paläontologie einiger anderen Inseln des ostindischen Archipels / Edited by Wanner J. – Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. – 1929. – V. 16. – P. 1-36.
205. Gerth H. Porifera // Onze palaeontologische kennis van Nederlandsch Oost-Indië in 1930 // Leidsche Geologische Mededeelingen. – 1931. – V. 5. – P. 115-119.
206. Girty G. H. On some new and old species of Carboniferous fossils // Proceedings of the United States National Museum. – 1908. – V. 34. – P. 281-303.
207. Gold D. A., Grabenstatter J., de Mendoza A., Riesgo A., Ruiz-Trillo I., Summons R. E. Sterol and genomic analyses validate the sponge biomarker hypothesis // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2016. – V. 113. – №. 10. – P. 2684-2689.
208. Grant R. E. Animal kingdom // The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. V. 1 / Edited by Todd R. B. – London: Sherwood, Gilbert, Piper. – 1836. – P. 107-118.
209. Grant R. E. Outlines of comparative anatomy. – London: Hippolyte Baillière. – 1841. – 656 p.
210. Grant R. E. Tabular view of the primary divisions of the animal kingdom, intended to serve as an outline of an elementary course of recent zoology (Cainozoology), or the natural history of existing animals. – London: Walton and Maberly. – 1861. – VI + 91 p.
211. Gray J. E. Notes on anchoring sponges (in a letter to Mr. Moore) // Annals and Magazine of Natural History. – 1870. – Ser. 4. – V. 6. – №. 34. – P. 309-312.

212. Gray J. E. Notes on the arrangement of sponges, with the description of some new genera // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1867. – P. 492-558.
213. Gray J. E. Notes on the classification of the sponges // Annals and Magazine of Natural History. – 1872. – №. 4. – V. 9. – P. 442-462.
214. Gray J. E. Synopsis of the axiferous zoophytes or barked corals // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1857. – V. 25. – P. 278-294.
215. Grell K. G. *Trichoplax adhaerens* F. E. Schulze und die Entstehung der Metazoen // Naturwissenschaftliche Rundschau. – 1971. – V. 24. – №. 4. – P. 160-161.
216. Griessinger J. M. Étude des Réniérides de Méditerranée (Démosponges Haplosclérides) // Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. Zoologie. – 1971. – V. 3. – №. 3. – P. 97-182.
217. Grimes S. T., Davies K. L., Butler I. B., Brock F., Edwards D., Rickard D., Briggs D. E. G., Parkes R. J. Fossil plants from the Eocene London Clay: the use of pyrite textures to determine the mechanism of pyritization // Journal of the Geological Society. – 2002. – V. 159. – №. 5. – P. 493-501.
218. Gu X., Heaney P. J., Reis F. D. A., Brantley S. L. Deep abiotic weathering of pyrite // Science. – 2020. – V. 370. – №. 6515. – P. eabb8092.
219. Guilbaud R., Poulton S. W., Thompson J., Husband K. F., Zhu M., Zhou Y., Shields G. A., Lenton T. M. Phosphorus-limited conditions in the early Neoproterozoic ocean maintained low levels of atmospheric oxygen // Nature Geoscience. – 2020. – V. 13. – №. 4. – P. 296-301.
220. Hall J. Descriptions of the species of fossil reticulate sponges, constituting the family Dictyospongidae // Annual Report of the New York State Museum of Natural History. – 1884. – V. 35. – P. 465-481.
221. Hall J., Clarke J. M. A memoir on the Palaeozoic reticulate sponges constituting the family Dictyospongidae. – Albany: New York State Museum. – 1899. – (Memoirs of the New York State Museum; V. 2). – 350 p.
222. Hamdi B., Rozanov A. Yu., Zhuravlev A. Yu. Latest Middle Cambrian metazoan reef from northern Iran // Geological Magazine. – 1995. – V. 132. – P. 367-373.

223. Hammarlund E. U., Smith M. P., Rasmussen J. A., Nielsen A. T., Canfield D. E., Harper D. A. The Sirius Passet Lagerstätte of North Greenland: a geochemical window on early Cambrian low-oxygen environments and ecosystems // Geobiology. – 2019. – V. 17. – №. 1. – P. 12-26.

224. Hartman W. D. Porifera // Synopsis and Classification of Living Organisms / Edited by Parker S. P. – New York; London; Toronto: McGraw-Hill Book Co. – 1982. – V. 1. – P. 641-666.

225. Hartman W. D. Re-examination of Bidder's classification of the Calcarea // Systematic Zoology. – 1958. – V. 7. – №. 3. – P. 97-110.

226. He T., Zhu M., Mills B. J. W., Wynn P. M., Zhuravlev A. Yu., Tostevin R., Pogge von Strandmann P. A. E., Yang A., Poulton S. W., Shields G. A. Possible links between extreme oxygen perturbations and the Cambrian radiation of animals // Nature Geoscience. – 2019. – V. 12. – №. 6. – P. 468-474.

227. Hill M. S., Hill A. L., Lopez J., Peterson K. J., Pomponi S., Diaz M. C., Thacker R. W., Adamska M., Boury-Esnault N., Cárdenas P., Chaves-Fonnegra A., Danka E., De Laine B.-O., Formica D., Hajdu E., Lobo-Hajdu G., Klontz S., Morrow C. C., Patel J., Picton B., Pisani D., Pohlmann D., Redmond N. E., Reed J., Richey S., Riesgo A., Rubin E., Russell Z., Rützler K., Sperling E. A., di Stefano M., Tarver J. E., Collins A. G. Reconstruction of family-level phylogenetic relationships within Demospongiae (Porifera) using nuclear encoded housekeeping genes // PLoS ONE. – 2013. – V. 8. – №. 1. – P. e50437.

228. Hinde G. J. A monograph of the British fossil sponges. Part 1. – London: Palaeontographical Society. – 1887. – P. 1-92.

229. Hinde G. J. A monograph of the British fossil sponges. Part 2. Sponges of the Palaeozoic Group. – London: Palaeontographical Society. – 1888. – P. 93-188.

230. Hinde G. J. Catalogue of the fossil sponges in the Geological Department of the British Museum (Natural History). – London: British Museum (Natural History). – 1884 [1883]. – VIII + 248 p.

231. Hinde G. J. On *Archaeocyathus* Billings, and on other genera allied to or associated with it, from the Cambrian strata of North America, Spain, Sardinia, and

Scotland // Quarterly Journal of the Geological Society of London. – 1889. – V. 45. – P. 125-148.

232. Holmes J. D., García-Bellido D. C., Lee M. S. Y. Comparisons between Cambrian Lagerstätten assemblages using multivariate, parsimony and Bayesian methods // Gondwana Research. – 2018. – V. 55. – P. 30-41.

233. Hooper J. N. A., van Soest R. W. M., eds. Systema Porifera: a guide to the classification of sponges. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. – 2002. – 2 vols. – 1708 p.

234. Hou X., Bergström J. The Chengjiang fauna: the oldest preserved animal community // Paleontological Research. – 2003. – V. 7. – №. 1. – P. 55-70.

235. Hou X., Bergström J., Wang H., Feng X., Chen A. The Chengjiang Biota: exceptionally well-preserved animals from 530 million years ago. – Kunming: Yunnan Science and Technology Press. – 1999. – 170 p.

236. Hou X., Siveter D. J., Siveter D. J., Aldridge R. J., Cong P.-Y., Gabbott S. E., Ma X., Purnell M. A., Williams M. The Cambrian fossils of Chengjiang, China: the flowering of early animal life. – 2nd ed. – Oxford: Wiley-Blackwell. – 2017. – 316 p.

237. Hustus K., Díez-Vives C., Mitsi K., Nutakki J., Kering V., Nguyen I. T. Algal symbionts of the freshwater sponge *Ephydatia muelleri* // Symbiosis. – 2023. – V. 90. – №. 3. – P. 259-273.

238. Ijima I. On two new Hexactinellida from Sagami Bay // Zoological Magazine. – 1895. – V. 7. – P. 93-96.

239. Ijima I. Studies on the Hexactinellida. Contribution I. Euplectellidae // Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo. – 1901. – V. 15. – P. 1-299.

240. Ijima I. Studies on the Hexactinellida. III. Placosoma, a new euplectellid; Leucopsacidae and Caulophacidae // Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo. – 1903. – V. 18. – №. 1. – P. 1-124.

241. Ijima I. The Hexactinellida of the Siboga Expedition. – Leiden: E. J. Brill. – 1927 [1926]. – 383 p.

242. Ivantsov A. Yu. The richest of Sinsk Lagerstätten (Lower Cambrian, Siberian Platform) // IV Field Conference of the Cambrian Stage Subdivision Working Group: Abstracts // Lund Publications in Geology. – 1998. – V. 142. – P. 10.

243. Ivantsov A. Yu. Trilobite-like arthropod from the Lower Cambrian of the Siberian Platform // Acta Palaeontologica Polonica. – 1999. – V. 44. – P. 455-466.

244. Ivantsov A. Yu., Zhuravlev A. Yu., Leguta A. V., Krassilova V. A., Melnikova L. M., Ushatinskaya G. T. Palaeoecology of the early Cambrian Sinsk biota from the Siberian Platform // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2005. – V. 220. – №. 1-2. – P. 69-88.

245. Janssen K., Mähler B., Rust J., Bierbaum G., McCoy V. E. The complex role of microbial metabolic activity in fossilization // Biological Reviews. – 2022. – V. 97. – №. 2. – P. 449-465.

246. Jeppsson L., Anehus R., Fredholm D. The optimal acetate buffered acetic acid technique for extracting phosphatic fossils // Journal of Paleontology. – 1999. – V. 73. – №. 5. – P. 964-972.

247. Jesionowski T., Norman M., Żółtowska-Aksamitowska S., Petrenko I., Joseph Y., Ehrlich H. Marine spongin: naturally prefabricated 3D scaffold-based biomaterial // Marine Drugs. – 2018. – V. 16. – №. 3. – P. 88.

248. Jochum K. P., Wang X., Vennemann T. W., Sinha B., Müller W. E. G. Siliceous deep-sea sponge *Monorhaphis chuni*: a potential paleoclimate archive in ancient animals // Chemical Geology. – 2012. – V. 300. – P. 143-151.

249. Johns R. A., Dattilo B. F., Spincer B. Neotype and redescription of the Upper Cambrian anthaspidellid sponge, *Wilbernicyathus donegani* Wilson, 1950 // Journal of Paleontology. – 2007. – V. 81. – №. 3. – P. 435-444.

250. Jones W. C., Jenkins D. A. Calcareous sponge spicules: a study of magnesian calcites // Calcified Tissue Research. – 1969. – V. 4. – №. 1. – P. 314-329.

251. Kahn A. S., Leys S. P. Spicule and flagellated chamber formation in a growth zone of *Aphrocallistes vastus* (Porifera, Hexactinellida) // Invertebrate Biology. – 2017. – V. 136. – №. 1. – P. 22-30.

252. Kelly M. The marine fauna of New Zealand: Porifera: Lithistid Demospongiae (rock sponges). – Wellington: National Institute of Water and Atmospheric Research. – 2007. – (NIWA Biodiversity Memoir; №. 121). – 100 p.

253. Kent W. S. On the ‘Hexactinellidae’ or hexradiate spiculed siliceous sponges taken in the ‘Norna’ Expedition off the coast of Spain and Portugal, with description of new species and revision of the order // Monthly Microscopical Journal. – 1870. – V. 4. – P. 241-252.

254. Kersken D., Kocot K., Janussen D., Schell T., Pfenninger M., Martínez Arbizu P. First insights into the phylogeny of deep-sea glass sponges (Hexactinellida) from polymetallic nodule fields in the Clarion-Clipperton Fracture Zone (CCFZ), northeastern Pacific // Hydrobiologia. – 2018. – V. 811. – №. 1. – P. 283-293.

255. Keupp H., Schweigert G. Neochoiaella n. gen. (Demospongeae, Choiaellidae): a second poriferan Lazarus taxon from the Solnhofen Plattenkalk (Upper Jurassic, southern Germany)? // Paläontologische Zeitschrift. – 2012. – V. 86. – №. 3. – P. 269-274.

256. Kirkpatrick R. On a remarkable pharetronid sponge from Christmas Island // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. – 1910. – V. 83. – №. 562. – P. 124-133.

257. Kling S. A., Reif W. E. The Paleozoic history of amphidisc and hemidisc sponges: new evidence from the Carboniferous of Uruguay // Journal of Paleontology. – 1969. – V. 43. – №. 6. – P. 1429-1434.

258. Kouchinsky A., Bengtson S., Clausen S., Gubanov A., Malinky J. M., Peel J. S. A Middle Cambrian fauna of skeletal fossils from the Kuonamka Formation, northern Siberia // Alcheringa. – 2011. – V. 35. – №. 1. – P. 123-189.

259. Kouchinsky A., Bengtson S., Clausen S., Vendrasco M. J. An early Cambrian fauna of skeletal fossils from the Emyaksin Formation, northern Siberia // Acta Palaeontologica Polonica. – 2015. – V. 60. – №. 2. – P. 421-512.

260. Kouraiss K., El Hariri K., El Albani A., Azizi A., Mazurier A., Vannier J. X-ray microtomography applied to fossils preserved in compression: Palaeoscolescid worms

from the Lower Ordovician Fezouata Shale // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2018. – V. 508. – P. 48-58.

261. Kovalchuk V., Voronkina A., Binnewerg B., Schubert M., Muzychka L., Wysokowski M., Tsurkan M. V., Bechmann N., Petrenko I., Fursov A., Martinovic R., Ivanenko V. N., Fromont J., Smolii O. B., Joseph Y., Giovine M., Erpenbeck D., Gelinsky M., Springer A., Guan K., Ehrlich H. Naturally drug-loaded chitin: isolation and applications // Marine Drugs. – 2019. – V. 17. – №. 10. – P. 574.

262. Kozur H. W., Mostler H., Repetski J. E. A new heteractinellid calcareous sponge from the lowermost Ordovician of Nevada and a discussion of the suborder Heteractinellidae // Geo.Alp. – 2008. – V. 5. – P. 53-67.

263. Kozur H., Mostler H., Repetski J. E. “Modern” siliceous sponges from the lowermost Ordovician (early Ibexian, early Tremadocian) Windfall Formation of the Antelope Range, Eureka County, Nevada, USA // Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck. – 1996. – V. 21. – P. 201-221.

264. Krautter M., Conway K. W., Barrie J. V., Neuweiler M. Discovery of a “living dinosaur”: globally unique modern hexactinellid sponge reefs off British Columbia, Canada // Facies. – 2001. – V. 44. – №. 1. – P. 265-282.

265. Kruse P. D. Cambrian palaeontology of the Daly Basin. – Darwin: Northern Territory Geological Survey. – 1990. – №. 7 – 62 p.

266. Kruse P. D. Middle Cambrian *Archaeocyathus* from the Georgina Basin is an anthaspidellid sponge // Alcheringa. – 1983. – V. 7. – №. 1. – P. 49-58.

267. Kruse P. D. Update on the northern Australian Cambrian sponges *Rankenella*, *Jawonya* and *Wagima* // Alcheringa. – 1996. – V. 20. – №. 3. – P. 161-178.

268. Kruse P. D., Zhuravlev A. Yu. Middle-Late Cambrian *Rankenella–Girvanella* reefs of the Mila Formation, northern Iran // Canadian Journal of Earth Sciences. – 2008. – V. 45. – №. 6. – P. 619-639.

269. Lafay B., Boury-Esnault N., Vacelet J., Christen R. An analysis of partial 28S ribosomal RNA sequences suggests early radiations of sponges // BioSystems. – 1992. – V. 28. – P. 139-151.

270. Lagneau-Hérenger L. Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Crétacé inférieur. – Paris: Société Géologique de France. – 1962. – (Mémoires de la Société Géologique de France. Nouvelle série; №. 95). – 252 p.

271. Lambe L. M. On some sponges from the Pacific coast of Canada and Behring Sea // Transactions of the Royal Society of Canada. – 1892 [1893]. – V. 10. – P. 67-78.

272. Langenbruch P. F., Jones W. C. Body structure of marine sponges. VI. Choanocyte chamber structure in the Haplosclerida (Porifera, Demospongiae) and its relevance to the phylogenesis of the group // Journal of Morphology. – 1990. – V. 204. – №. 1. – P. 1-8.

273. Lavrov D. V., Diaz M. C., Maldonado M., Morrow C. C., Perez T., Pomponi S. A., Thacker R. W. Phylomitogenomics bolsters the high-level classification of Demospongiae (phylum Porifera) // PLoS ONE. – 2023. – V. 18. – №. 12. – P. e0287281.

274. Lavrov D. V., Wang X., Kelly M. Reconstructing ordinal relationships in the Demospongiae using mitochondrial genomic data // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – V. 49. – №. 1. – P. 111-124.

275. Ledger P. W., Jones W. C. On the structure of calcareous sponge spicules // Fossil and Recent Sponges / Edited by Reitner J., Keupp H. – Berlin; Heidelberg: Springer. – 1991. – P. 341-359.

276. Lee J. H., Dattilo B. F., Mrozek S., Miller J. F., Riding R. Lithistid sponge-microbial reefs, Nevada, USA: filling the late Cambrian "reef gap" // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2019. – V. 520. – P. 251-262.

277. Lee J. H., Woo J., Lee D. J. The earliest reef-building anthaspidellid sponge *Rankenella zhangxianensis* n. sp. from the Zhangxia Formation (Cambrian Series 3), Shandong Province, China // Journal of Paleontology. – 2016. – V. 90. – №. 1. – P. 1-9.

278. Lendenfeld R. von. Descriptive Catalogue of the Sponges in the Australian Museum, Sydney. – London: Taylor & Francis. – 1888. – XIV + 260 p.

279. Lévi C. Étude de Halisarca de Roscoff. Embryologie et systématique des Démosponges // Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. – 1956. – V. 93. – P. 1-181.
280. Lévi C. Sur une nouvelle classification des Démosponges // Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences. – 1953. – V. 236. – P. 853-855.
281. Lévi C. Systématique de la classe des Demospongiaria (Démosponges) // Traité de Zoologie. T. 3. Spongiaires / Edited by Grassé P.-P. – Paris: Masson et Cie. – 1973. – P. 577-631.
282. Leys S. P. Elements of a 'nervous system' in sponges // Journal of Experimental Biology. – 2015. – V. 218. – №. 4. – P. 581-591.
283. Leys S. P. The choanosome of hexactinellid sponges // Invertebrate Biology. – 1999. – V. 118. – №. 3. – P. 221-235.
284. Leys S. P. The significance of syncytial tissues for the position of the Hexactinellida in the Metazoa // Integrative and Comparative Biology. – 2003. – V. 43. – №. 1. – P. 19-27.
285. Leys S. P., Lauzon R. J. N. Hexactinellid sponge ecology: growth rates and seasonality in deep-water sponges // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1998. – V. 230. – P. 111-129.
286. Leys S. P., Mackie G. O., Reiswig H. M. The biology of glass sponges // Advances in Marine Biology. – 2007. – V. 52. – P. 1-145.
287. Leys S. P., Wilson K., Holeton C., Reiswig H. M., Austin W. C., Tunnicliffe V. Patterns of glass sponge (Porifera, Hexactinellida) distribution in coastal waters of British Columbia, Canada // Marine Ecology Progress Series. – 2004. – V. 283. – P. 133-149.
288. Li L., Feng H., Janussen D., Reitner J. Unusual deep-water sponge assemblage in South China: witness of the end-Ordovician mass extinction // Scientific Reports. – 2015. – V. 5. – №. 1. – P. 16060.

289. Li L., Janussen D., Zhan R., Reitner J. Oldest known fossil of rossellids (Hexactinellida, Porifera) from the Ordovician-Silurian transition of Anhui, South China // PalZ. – 2019. – V. 93. – №. 4. – P. 559-566.

290. Li L., Reitner J. Hexactinellid sponges from the Early Ordovician Cabrières Biota, France: insights into Early Palaeozoic polar ecosystems // Lethaia. – 2026. – V. 59. – №. 2. – P. 1-9.

291. Librovich L. S. *Uralonema karpinskii* nov. gen., nov. sp. and other siliceous sponges from the Carboniferous deposits of the eastern slope of the Urals // Trudy Geologicheskogo Komiteta. Novaya seriya. – Leningrad. – 1929. – №. 179. – P. 1-57.

292. Love G. D., Grosjean E., Stalvies C., Fike D. A., Grotzinger J. P., Bradley A. S., Kelly A. E., Bhatia M., Meredith W., Snape C. E., Bowring S. A., Condon D. J., Summons R. E. Fossil steroids record the appearance of Demospongiae during the Cryogenian period // Nature. – 2009. – V. 457. – №. 7230. – P. 718-721.

293. Łukowiak M., van Soest R., Klautau M., Pérez T., Pisera A., Tabachnick K. The terminology of sponge spicules // Journal of Morphology. – 2022. – V. 283. – №. 12. – P. 1517-1545.

294. Lundbeck W. Porifera. Part II. Desmacidonidae // The Danish Ingolf-Expedition. – 1905. – V. 6. – №. 2. – P. 1-219.

295. Luo C., Hong Y., Sun Z., Sun H., Lim S. C., Wang T., Zhang L., Zhao F. Advanced adaptive strategies in an ancestral body plan: insights from a 510-Ma-old leptomitid sponge // Royal Society Open Science. – 2025. – V. 12. – №. 10. – P. 251072.

296. Luo C., Reitner J. First report of fossil “keratose” demosponges in Phanerozoic carbonates: preservation and 3-D reconstruction // Naturwissenschaften. – 2014. – V. 101. – №. 6. – P. 467-477.

297. Luo C., Reitner J. Three-dimensionally preserved stem-group hexactinellid sponge fossils from lower Cambrian (Stage 2) phosphorites of China // PalZ. – 2019. – V. 93. – №. 2. – P. 187-194.

298. Luo C., Yang A., Zhuravlev A. Yu., Reitner J. Vauxiids as descendants of archaeocyaths: a hypothesis // Lethaia. – 2021. – V. 54. – №. 5. – P. 700-710.

299. Luo C., Zhang L., Chang S., Feng Q. A sponge fossil fauna from the Cambrian Shuijingtuo Formation, Qiaojiaping Village, Yichang, Hubei Province // Acta Palaeontologica Sinica. – 2021. – V. 60. – P. 69-86.

300. Luo C., Zhao F., Zeng H. The first report of a vauxiid sponge from the Cambrian Chengjiang Biota // Journal of Paleontology. – 2020. – V. 94. – №. 1. – P. 28-33.

301. Ma J. Y., Yang Q. Early divergence dates of demosponges based on mitogenomics and evaluated fossil calibrations // Palaeoworld. – 2016. – V. 25. – №. 2. – P. 292-302.

302. Mackie G. O., Singla C. L. Studies on hexactinellid sponges. I. Histology of *Rhabdocalyptus dawsoni* (Lambe, 1873) // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 1983. – V. 301. – №. 1107. – P. 365-400.

303. Mahoney C., März C., Buckman J., Wagner T., Blanco-Velandia V. O. Pyrite oxidation in shales: implications for palaeo-redox proxies based on geochemical and SEM-EDX evidence // Sedimentary Geology. – 2019. – V. 389. – P. 186-199.

304. Maldonado M., Carmona M. C., Uriz M. J., Cruzado A. Decline in Mesozoic reef-building sponges explained by silicon limitation // Nature. – 1999. – V. 401. – №. 6755. – P. 785-788.

305. Manconi R., Pronzato R. Suborder Spongillina subord. nov.: Freshwater Sponges / R. Manconi, R. Pronzato // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 921-1020.

306. Manuel M. Phylogeny and evolution of calcareous sponges // Canadian Journal of Zoology. – 2006. – V. 84. – №. 2. – P. 225-241.

307. Mao Y., Li X., Lin J., Muir L. A., Botting J. P. A fossil assemblage of sponge spicules from the lower Kaili Formation (Cambrian Series 2), South China // Acta Geologica Sinica. – 2013. – V. 87. – P. 883-884.

308. Marchiò A., Jamieson A. J., Stewart H. A. Through the glass ceiling: extending the depth range of glass sponges (Porifera: Hexactinellida) // Marine Biology. – 2025. – V. 172. – №. 6. – P. 88.

309. Marshall W. Ideen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Hexactinelliden // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. – 1876. – V. 27. – №. 1. – P. 113-136.
310. McMurray S. E., Blum J. E., Pawlik J. R. Redwood of the reef: growth and age of the giant barrel sponge Xestospongia muta in the Florida Keys // Marine Biology. – 2008. – V. 155. – P. 159-171.
311. Mehl D. Are Protospongiidae the stem group of modern Hexactinellida? // Fossil and Recent Sponges / Edited by Reitner J., Keupp H. – Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag. – 1991. – P. 271-313.
312. Mehl D. Die Entwicklung der Hexactinellida seit dem Mesozoikum: Paläobiologie, Phylogenie und Evolutionsökologie // Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe E: Paläobiologie. – 1992. – V. 2. – P. 1-164.
313. Mehl D. Phylogenie und Evolutionsökologie der Hexactinellida (Porifera) im Paläozoikum // Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck. Sonderband. – 1996. – V. 4. – P. 1-55.
314. Mehl D. Porifera and Chancelloriidae from the Middle Cambrian of the Georgina Basin, Australia // Palaeontology. – 1998. – V. 41. – P. 1153-1182.
315. Mehl D., Erdtmann B.-D. *Sanshapentella dapingi* n. gen., n. sp.: a new hexactinellid sponge from the Early Cambrian (Tommotian) of China // Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe E. – 1994. – V. 13. – P. 315-319.
316. Mehl D., Mostler H. Neue Spicula aus dem Karbon und Perm: Konsequenzen für die Evolutionsökologie der Hexactinellida (Porifera), Strategien ihrer Gerüstbildung im Spätpaläozoikum und frühen Mesozoikum // Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck. – 1993. – V. 19. – P. 1-28.
317. Mehl-Janussen D. Die frühe Evolution der Porifera: Phylogenie und Evolutionsökologie der Poriferen im Paläozoikum mit Schwerpunkt der desmentragenden Demospongiae (“Lithistide”). – Munich: Friedrich Pfeil. – 1999. – (Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A; V. 37). – 72 p.
318. Merejkowsky C. Études sur les éponges de la mer Blanche // Mémoires de l’Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg. VIIe série. – 1879. – V. 26. – №. 7. – P. 1-51.

319. Meysman F. J., Galaktionov O. S., Gribsholt B., Middelburg J. J. Bioirrigation in permeable sediments: advective pore-water transport induced by burrow ventilation // Limnology and Oceanography. – 2006. – V. 51. – №. 1. – P. 142-156.

320. Miller S. A. Class Porifera // North American Geology and Palaeontology. – Cincinnati: Published by the author. – 1889. – P. 152-167.

321. Minchin E. A. Sponges // A Treatise on Zoology. Part II. The Porifera and Coelenterata / Edited by Lankester E. R. – London: Adam & Charles Black. – 1900. – P. 1-178.

322. Morrow C. C., Picton B. E., Erpenbeck D., Boury-Esnault N., Maggs C. A., Allcock A. L. Congruence between nuclear and mitochondrial genes in Demospongiae: a new hypothesis for relationships within the G4 clade (Porifera: Demospongiae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2012. – V. 62. – P. 174-190.

323. Morrow C., Cárdenas P. Proposal for a revised classification of the Demospongiae (Porifera) // Frontiers in Zoology. – 2015. – V. 12. – №. 1. – P. 7.

324. Mostler H. Beitrag zur stratigraphischen Verbreitung und phylogenetischen Stellung der Amphidiscophora und Hexasterophora (Hexactinellida, Porifera) // Mitteilungen der Österreichischen Geologischen Gesellschaft. – 1986. – V. 78. – P. 319-359.

325. Mostler H. Mikroskleren hexactinellider Schwämme aus dem Lias der Nördlichen Kalkalpen // Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt. – 1989. – V. 132. – P. 687-700.

326. Mostler H. Neue heteractinide Spongien (Calcispongea) aus dem Unter- und Mittelkambrium Südwestsardiniens // Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck. – 1985. – V. 72. – P. 7-32.

327. Mostler H., Mosleh-Yazdi A. Neue Poriferen aus oberkambrischen Gesteinen der Milaformation im Elburzgebirge (Iran) // Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck. – 1976. – V. 5. – №. 1. – P. 1-36.

328. Miller S. A. Class Porifera // North American Geology and Palaeontology. – Cincinnati: Published by the author. – 1889. – P. 152–167.

329. Mugnaioli E., Natalio F., Schloßmacher U., Wang X., Müller W. E. G., Kolb U. Crystalline nanorods as possible templates for the synthesis of amorphous biosilica during spicule formation in Demospongiae // ChemBioChem. – 2009. – V. 10. – №. 4. – P. 683-689.

330. Müller W. E. G., Belikov S. I., Tremel W., Perry C. C., Gieskes W. W., Boreiko A., Schröder H. C. Siliceous spicules in marine demosponges (example *Suberites domuncula*) // Micron. – 2006. – V. 37. – №. 2. – P. 107-120.

331. Müller W. E. G., Jochum K. P., Stoll B., Wang X. Formation of giant spicule from quartz glass by the deep-sea sponge *Monorhaphis* // Chemistry of Materials. – 2008. – V. 20. – №. 14. – P. 4703-4711.

332. Müller W. E. G., ed. Molecular Biomineralization: Aquatic Organisms Forming Extraordinary Materials. – Berlin; Heidelberg: Springer. – 2011. – (Progress in Molecular and Subcellular Biology). – 404 p.

333. Müller W. E. G., Rothenberger M., Boreiko A., Tremel W., Reiber A., Schröder H. C. Formation of siliceous spicules in the marine demosponge *Suberites domuncula* // Cell and Tissue Research. – 2005. – V. 321. – P. 285-297.

334. Müller W. E. G., Wang X., Burghard Z., Bill J., Krasko A., Boreiko A., et al. Bio-sintering processes in hexactinellid sponges: fusion of bio-silica in giant basal spicules from *Monorhaphis chuni* // Journal of Structural Biology. – 2009. – V. 168. – №. 3. – P. 548-561.

335. Müller W. E. G., Wang X., Kropf K., Ushijima H., Geurtsen W., Eckert C., Tahir M. N., Tremel W., Boreiko A., Schloßmacher U., Li J., Schröder H. C. Bioorganic/inorganic hybrid composition of sponge spicules: matrix of the giant spicules and of the comitalia of the deep-sea hexactinellid *Monorhaphis* // Journal of Structural Biology. – 2008. – V. 161. – №. 2. – P. 188-203.

336. Müller W. E. G., Wiens M., Adell T., Gamulin V., Schröder H. C., Müller I. M. The Bauplan of the Urmetazoa: the basis of the genetic complexity of Metazoa using the siliceous sponges (Porifera) as living fossils // International Review of Cytology. – 2004. – V. 235. – P. 53-92.

337. Muricy G., Diaz M. C. Order Homosclerophorida Dendy, 1905, Family Plakinidae Schulze, 1880 / G. Muricy, M. C. Diaz // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 71-82.

338. Muscente A. D., Schiffbauer J. D., Broce J., Laflamme M., O'Donnell K., Boag T. H., Meyer M., Hawkins A. D., Huntley J. W., McNamara M., MacKenzie L. A., Stanley G. D., Hinman N. W., Hofmann M. H., Xiao S. Exceptionally preserved fossil assemblages through geologic time and space // Gondwana Research. – 2017. – V. 48. – P. 164-188.

339. Musser J. M., Schippers K. J., Nickel M., Mizzon G., Kohn A. B., Pape C., et al. Profiling cellular diversity in sponges informs animal cell type and nervous system evolution // Science. – 2021. – V. 374. – №. 6568. – P. 717-723.

340. Naimark E. B., Kalinina M. A., Shokurov A. V., Markov A. V., Boeva N. M. Decaying of Artemia salina in clay colloids: 14-month experimental formation of subfossils // Journal of Paleontology. – 2016. – V. 90. – №. 3. – P. 472-484.

341. Naimark E., Kirpotin D., Boeva N., Gmoshinskiy V., Kalinina M., Lyupina Y., Markov A., Nikitin M., Shokurov A., Volkov D. Taphonomic experiments imply a possible link between the evolution of multicellularity and the fossilization potential of soft-bodied organisms // Ecology and Evolution. – 2021. – V. 11. – №. 2. – P. 1037-1056.

342. Nanglu K., Caron J. B., Gaines R. R. The Burgess Shale paleocommunity with new insights from Marble Canyon, British Columbia // Paleobiology. – 2020. – V. 46. – №. 1. – P. 58-81.

343. Nardo G. D. Auszug aus einem neuen System der Spongiarien, wonach bereits die Aufstellung in der Universitäts-Sammlung zu Padua gemacht ist // Isis oder Encyclopädische Zeitung. – 1833. – P. 519-523.

344. Natalio F., Wiese S., Friedrich N., Werner P., Nawaz Tahir M. Localization and characterization of ferritin in Demospongiae: a possible role on spiculogenesis // Marine Drugs. – 2014. – V. 12. – №. 8. – P. 4659-4676.

345. Nettersheim B. J., Brocks J. J., Schwelm A., Hope J. M., Not F., Lomas M., Schmidt C., Schiebel R., Nowack E. C. M., De Deckker P., Pawlowski J., Bowser S. S., Bobrovskiy I., Zonneveld K., Kucera M., Stuhr M., Hallmann C. Putative sponge biomarkers in unicellular Rhizaria question an early rise of animals // Nature Ecology & Evolution. – 2019. – V. 3. – №. 4. – P. 577-581.
346. Nielsen C. Early animal evolution: a morphologist's view // Royal Society Open Science. – 2019. – V. 6. – №. 7. – P. 190638.
347. Nishi M., Kobayashi H., Amano T., Sakate Y., Bito T., Arima J., Shimizu K. Identification of the domains involved in promotion of silica formation in glassin, a protein occluded in hexactinellid sponge biosilica, for development of a tag for purification and immobilization of recombinant proteins // Marine Biotechnology. – 2020. – V. 22. – №. 6. – P. 739-747.
348. O'Brien L. J., Caron J. B. Paleocommunity analysis of the Burgess Shale Tulip Beds, Mount Stephen, British Columbia: comparison with the Walcott Quarry and implications for community variation in the Burgess Shale // Paleobiology. – 2016. – V. 42. – №. 1. – P. 27-53.
349. Odin G. P., Leloup J., Tu T. T. N., Charbonnier S., Derenne S. Taphonomic experiments on caridean shrimp elucidate the timing and influence of organic matter on diagenetic pyritization and sulfurization // Chemical Geology. – 2024. – V. 644. – P. 121858.
350. Okulitch V. J., Bell W. G. *Gallatinospongia*, a new siliceous sponge from the Upper Cambrian of Wyoming // Journal of Paleontology. – 1955. – V. 29. – P. 460-461.
351. Olivi G. Zoologia Adriatica, ossia catalogo ragionato degli animali del golfo e della lagune di Venezia. – Bassano: G. Remondini e fl. – 1792. – IX + 334 + XXXII p.
352. Orr P. J., Briggs D. E. G., Kearns S. L. Cambrian Burgess Shale animals replicated in clay minerals // Science. – 1998. – V. 281. – P. 1173-1175.
353. Orr P. J., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Siveter D. J. Three-dimensional preservation of a non-biomineralized arthropod in concretions in Silurian

volcaniclastic rocks from Herefordshire, England // Journal of the Geological Society. – 2000. – V. 157. – №. 1. – P. 173-186.

354. Ortmann P. Die Mikroskleren der Kieselspongien in Schwammgesteinen der Senonen Kreide // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. – 1912. – V. 2. – P. 127-149.

355. Osés G. L., Petri S., Voltani C. G., Prado G. M. E. M., Galante D., Rizzutto M. A., Rudnitzki I. D., da Silva E. P., Rodrigues F., Rangel E. C., Sucerquia P. A., Pacheco M. L. A. F. Deciphering pyritization-kerogenization gradient for fish soft-tissue preservation // Scientific Reports. – 2017. – V. 7. – №. 1. – P. 1468.

356. Owen D. D. Second report on the geological survey in Kentucky, made during the years 1856 and 1857. – Frankfort: Kentucky Geological Survey. – 1858 [1857]. – 391 p.

357. Owen R. Description of a new genus and species of sponge (*Euplectella aspergillum*) // Proceedings of the Zoological Society of London. – 1841. – V. 9. – P. 3-5.

358. Özdikmen H. Substitute names for eight sponge genus-group names (Porifera) // Munis Entomology & Zoology. – 2009. – V. 4. – №. 1. – P. 212-218.

359. Pallas P. S. Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones, cum selectis auctorum synonymis. – Hagae-Comitum: Petrum van Cleef. – 1766. – 451 p.

360. Peel J. S. First records from Laurentia of some middle Cambrian (Series 3) sponge spicules // Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology. – 2017. – V. 41. – №. 3. – P. 306-314.

361. Peel J. S. Sponge spicule assemblages from the Cambrian (Series 2-3) of North Greenland (Laurentia): systematics and biogeography // GFF. – 2019. – V. 141. – №. 2. – P. 133-161.

362. Pervushov E. M., Ivanov A. V., Popov E. V. Middle and Late Cretaceous biota from the southeast of the European paleobiogeographic region // Paleontological Journal. — 1997. — V. 31. — P. 259-265.

363. Philippe H., Derelle R., Lopez P., Pick K., Borchiellini C., Boury-Esnault N., Vacelet J., Renard E., Houliston E., Quéinnec E., Da Silva C., Wincker P., Le Guyader H., Leys S., Jackson D. J., Schreiber F., Erpenbeck D., Morgenstern B., Wörheide G., Manuel M. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships // Current Biology. – 2009. – V. 19. – №. 8. – P. 706-712.

364. Pickett J. Fossil Calcarea: An Overview / J. Pickett // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1117-1119.

365. Piper D. J. W., Stow D. A. V. Fine-grained turbidites // Cycles and Events in Stratigraphy / Edited by Einsele G., Ricken W., Seilacher A. – Berlin: Springer-Verlag. – 1991. – P. 360-376.

366. Pisera A., Lévi C. 'Lithistid' Demospongiae / A. Pisera, C. Lévi // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 299-301.

367. Pisera A., Lévi C. Family Scleritodermidae Sollas, 1888 / A. Pisera, C. Lévi // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 302-311.

368. Plese B., Kenny N. J., Rossi M. E., Cárdenas P., Schuster A., Taboada S., Koutsouveli V., Riesgo A. Mitochondrial evolution in the Demospongiae (Porifera): phylogeny, divergence time, and genome biology // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2021. – V. 155. – P. 107011.

369. Plotkin A., Rapp H. T., Gerasimova E. Phylogenetic reconstruction of Polymastiidae (Demospongiae: Hadromerida) based on morphology // Hydrobiologia. – 2012. – V. 687. – P. 21–41.

370. Powell W. G., Johnston P. A., Collom C. J. Geochemical evidence for oxygenated bottom waters during deposition of fossiliferous strata of the Burgess Shale Formation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2003. – V. 201. – №. 3–4. – P. 249–268.

371. Rauff H. Palaeospongiologie. Erster oder allgemeiner Theil, und Zweiter Theil, erste Hälfte // Palaeontographica. – 1894. – V. 41. – P. 233–346.
372. Rauff H. Palaeospongiologie. Zweiter Theil. Fortsetzung. Spongien des Silurs // Palaeontographica. – 1895. – V. 43. – P. 223–272.
373. Redmond A. K., McLysaght A. Evidence for sponges as sister to all other animals from partitioned phylogenomics with mixture models and recoding // Nature Communications. – 2021. – V. 12. – №. 1. – P. 1783.
374. Redmond N. E., Morrow C. C., Thacker R. W., Diaz M. C., Boury-Esnault N., Cárdenas P., et al. Phylogeny and systematics of Demospongiae in light of new small-subunit ribosomal DNA (18S) sequences // Integrative and Comparative Biology. – 2013. – V. 53. – №. 3. – P. 388–415.
375. Reid R. E. H. A monograph of the Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and Northern Ireland. Part I. – London: Palaeontographical Society. – 1958. – 46 p.
376. Reid R. E. H. Hexactinellida: general morphology and classification // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part E, Revised. Porifera. V. 2. Introduction to the Porifera / Edited by R. L. Kaesler. – Boulder; Lawrence: Geological Society of America, University of Kansas. – 2003. – P. 127–134.
377. Reid R. E. H. Mesozoic and Cenozoic lithistid demosponges: Tetracladina // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part E, Revised. Porifera. V. 3. Porifera (Demospongea, Hexactinellida, Heteractinida, Calcarea) / Edited by R. L. Kaesler. – Boulder; Lawrence: Geological Society of America, University of Kansas. – 2004. – P. 199–237.
378. Reid R. E. H. Microscleres in demosponge classification // University of Kansas Paleontological Contributions. – 1968. – Paper 35. – P. 1–37.
379. Reif W.-E. Schwammreste aus dem oberen Ordovizium von Estland und Schweden // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte. – 1968. – №. 12. – P. 733–744.
380. Reiswig H. M. Class Hexactinellida Schmidt, 1870 / H. M. Reiswig // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W.

M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1201-1202.

381. Reiswig H. M. Hexactinellida after 132 years of study—what's new? // BMIB—Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici. – 2004. – V. 68. – P. 71–84.

382. Reiswig H. M. Histology of Hexactinellida (Porifera) // Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique. – 1979. – V. 291. – P. 173–180.

383. Reiswig H. M. The axial symmetry of sponge spicules and its phylogenetic significance // Cahiers de Biologie Marine. – 1971. – V. 12. – P. 505–514.

384. Reiswig H. M., Araya J. F. A review of the Hexactinellida (Porifera) of Chile, with the first record of Caulophacus Schulze, 1885 (Lyssacinosida: Rossellidae) from the Southeastern Pacific Ocean // Zootaxa. – 2014. – V. 3889. – №. 3. – P. 414–428.

385. Reiswig H. M., Champagne P. The NE Atlantic glass sponges *Pheronema carpenteri* (Thomson) and P. grayi Kent (Porifera: Hexactinellida) are synonyms // Zoological Journal of the Linnean Society. – 1995. – V. 115. – №. 4. – P. 373–384.

386. Reiswig H. M., Dohrmann M. Three new species of glass sponges (Porifera: Hexactinellida) from the West Indies, and molecular phylogenetics of Euretidae and Auloplacidae (Sceptrulophora) // Zoological Journal of the Linnean Society. – 2014. – V. 171. – №. 2. – P. 233–253.

387. Reiswig H. M., Dohrmann M., Kelly M., Mills S., Schupp P. J., Wörheide G. Rossellid glass sponges (Porifera, Hexactinellida) from New Zealand waters, with description of one new genus and six new species // ZooKeys. – 2021. – V. 1060. – P. 33–84.

388. Reiswig H. M., Kelly M. Hexasterophoran glass sponges of New Zealand (Porifera: Hexactinellida: Hexasterophora): orders Hexactinosida, Aulocalycoida and Lychniscosida. – Wellington: NIWA. – 2011. – 180 p.

389. Reiswig H. M., Kelly M. The marine fauna of New Zealand: euplectellid glass sponges (Hexactinellida, Lyssacinosida, Euplectellidae). – Wellington: NIWA. – 2018. – 174 p.

390. Reiswig H. M., Mackie G. O. Studies on hexactinellid sponges. III. The taxonomic status of Hexactinellida within the Porifera // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. – 1983. – V. 301. – №. 1107. – P. 419–428.

391. Reiswig H. M., Mehl D. Tissue organization of Farrea occa (Porifera, Hexactinellida) // Zoomorphology. – 1991. – V. 110. – №. 6. – P. 301-311.

392. Reiswig H. M., Mehl D. Tissue organization of *Farrea occa* (Porifera, Hexactinellida) // Zoomorphology. – 1991. – V. 110. – №. 6. – P. 301–311.

393. Reitner J., Luo C., Suarez-Gonzalez P., Duda J. P. Revisiting the phosphorite deposit of Fontanarejo (central Spain): new window into the early Cambrian evolution of sponges and the microbial origin of phosphorites // Geological Magazine. – 2022. – V. 159. – P. 1220–1239.

394. Reitner J., Mehl D. Early Paleozoic diversification of sponges // Geologisch-Paläontologische Mitteilungen. – 1995. – V. 20. – P. 335–347.

395. Reitner J., Wörheide G. Non-Lithistid Fossil Demospongiae: Origins of Their Palaeobiodiversity and Highlights in History of Preservation / J. Reitner, G. Wörheide // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 52-68.

396. Ren X., Hu Y., Strotz L. C., Luo M., Zhang C., Zhang Z. Unraveling the role of spicules in shaping sponge body structure: evidence from the Early Cambrian Shuijingtuo Formation // Biology. – 2025. – V. 14. – №. 7. – P. 826.

397. Reolid M. Pyritized radiolarians and siliceous sponges from oxygen-restricted deposits (Lower Toarcian, Jurassic) // Facies. – 2014. – V. 60. – №. 3. – P. 789–799.

398. Rhebergen F., von Hacht U. Ordovician erratic sponges from Gotland, Sweden // GFF. – 2000. – V. 122. – № 4. – P. 339–349.

399. Rice A. L., Thurston M. H., New A. L. Dense aggregations of a hexactinellid sponge, *Pheronema carpenteri*, in the Porcupine Seabight (northeast Atlantic Ocean), and possible causes // Progress in Oceanography. – 1990. – V. 24. – №. 1–4. – P. 179–196.

400. Ridley S. O. Spongiida // Report on the Zoological Collections Made in the Indo-Pacific Ocean during the Voyage of H.M.S. “Alert”, 1881–1882. – London: British Museum (Natural History). – 1884. – P. 366–482.

401. Rieuwpassa F. J., Tomasoa A. M., Palawe J. F., Rieuwpassa F., Mege R. A., Balansa W. A new and practical method for measuring sponge spicules // Jurnal Ilmiah PLATAX. – 2023. – V. 11. – №. 2. – P. 322–332.

402. Rigby J. K. A new Middle Cambrian hexactinellid sponge from western Utah // Journal of Paleontology. – 1969. – V. 43. – P. 125-128.

403. Rigby J. K. *Protospongia hicksi* Hinde from the Middle Cambrian of western Utah // Journal of Paleontology. – 1966. – V. 40. – P. 549-554.

404. Rigby J. K. Some unusual hexactinellid sponge spicules from the Cambrian Wilberns Formation of Texas // Journal of Paleontology. – 1975. – V. 49. – №. 2. – P. 412-415.

405. Rigby J. K. Sponges of the Burgess Shale (Middle Cambrian), British Columbia // Palaeontographica Canadiana. – 1986. – V. 2. – P. 1-105.

406. Rigby J. K. Sponges of the Middle Cambrian Marjum Limestone from the House Range and Drum Mountains of western Millard County, Utah // Journal of Paleontology. – 1983. – V. 57. – P. 240-270.

407. Rigby J. K. The hexactinellid sponge *Cyathophycus* from the Lower-Middle Ordovician Vinini Formation of central Nevada // Journal of Paleontology. – 1995. – V. 69. – №. 3. – P. 409-416.

408. Rigby J. K. Two new Upper Devonian hexactinellid sponges from Alberta // Journal of Paleontology. – 1970. – V. 44. – P. 7–16.

409. Rigby J. K. Two wewokellid calcareous sponges in North America // Journal of Paleontology. – 1978. – V. 52. – P. 705-716.

410. Rigby J. K., Boyd D. W. Sponges from the Park City Formation (Permian) of Wyoming // Journal of Paleontology. – 2004. – V. 78. – P. 71-76.

411. Rigby J. K., Church S. B., Anderson N. K. Middle Cambrian sponges from the Drum Mountains and House Range in western Utah // Journal of Paleontology. – 2010. – V. 84. – №. 1. – P. 66-78.

412. Rigby J. K., Collins D. Sponges of the Middle Cambrian Burgess Shale and Stephen Formations, British Columbia. – Toronto: Royal Ontario Museum. – 2004. – 155 p.
413. Rigby J. K., Gutschick R. C. Two new Lower Paleozoic hexactinellid sponges from Utah and Oklahoma // Journal of Paleontology. – 1976. – V. 50. – №. 1. – P. 79-85.
414. Rigby J. K., Harris D. R. A new Silurian sponge fauna from northern British Columbia, Canada // Journal of Paleontology. – 1979. – V. 53. – P. 968-980.
415. Rigby J. K., Manger W. L. Morrowan lithistid demosponges and hexactinellids from the Ozark Mountains of northwestern Arkansas // Journal of Paleontology. – 1994. – V. 68. – №. 4. – P. 734-746.
416. Rigby J. K., Manger W. L. Morrowan lithistid demosponges and hexactinellids from the Ozark Mountains of northwestern Arkansas // Journal of Paleontology. – 1994. – V. 68. – №. 4. – P. 734-746.
417. Rigby J. K., Mehl D. A Middle Devonian sponge fauna from the northern Simpson Park Range, central Nevada // Brigham Young University Geology Studies. – 1994. – V. 40. – P. 111-153.
418. Rigby J. K., Nelson J. L., Norford B. S. Silurian hexactinellid sponges from northern British Columbia, Canada // Journal of Paleontology. – 1998. – V. 72. – №. 2. – P. 202-220.
419. Rigby J. K., Nitecki M. H. An unusually well-preserved heteractinid sponge from the Pennsylvanian of Illinois and a possible classification and evolutionary scheme for the Heteractinida // Journal of Paleontology. – 1975. – V. 49. – №. 2. – P. 329-339.
420. Rigby J. K., Racki G., Wrzołek T. Occurrence of dictyid hexactinellid sponges in the Upper Devonian of the Holy Cross Mountains // Acta Geologica Polonica. – 1981. – V. 31. – №. 3-4. – P. 163-168.
421. Rigby J. K., Webby B. D. Late Ordovician sponges from the Malongulli Formation of central New South Wales, Australia // Palaeontographica Americana. – 1988. – V. 56. – P. 1-147.

422. Rigby J. K., Hou. X-G. Lower Cambrian demosponges and hexactinellid sponges from Yunnan, China // Journal of Paleontology. – 1995. – V. 69. – №. 6. – P. 1009-1019.

423. Rossi M. E., Keating J. N., Kenny N. J., Giacomelli M., Alvarez-Carretero S., Schuster A., Cárdenas P., Taboada S., Koutsouveli V., Donoghue P. C. J., Riesgo A., Pisani D. Independent origins of spicules reconcile paleontological and molecular evidence of sponge evolutionary history // Science Advances. – 2026. – V. 12. – №. 2. – P. eadx1754.

424. Rozanov A. Y., Zhuravlev A. Y. The Lower Cambrian fossil record of the Soviet Union // Origin and Early Evolution of the Metazoa. – Boston: Springer. – 1992. – P. 205-282.

425. Rudall K. M., Kenchington W. J. B. R. The chitin system // Biological Reviews. – 1973. – V. 48. – №. 4. – P. 597-633.

426. Rushton A. W. A., Phillips W. E. A. A *Protospongia* from the Dalradian of Clare Island, Co. Mayo, Ireland // Palaeontology. – 1973. – V. 16. – P. 231–237.

427. Rützler K. The role of burrowing sponges in bioerosion // Oecologia. – 1975. – V. 19. – №. 3. – P. 203-216.

428. Ryan J. F., Pang K., Schnitzler C. E., Nguyen A.-D., Moreland R. T., Simmons D. K., Koch B. J., Francis W. R., Havlak P., NISC Comparative Sequencing Program, Smith S. A., Putnam N. H., Haddock S. H. D., Dunn C. W., Wolfsberg T. G., Mullikin J. C., Martindale M. Q., Baxevanis A. D. The genome of the ctenophore Mnemiopsis leidyi and its implications for cell type evolution // Science. – 2013. – V. 342. – №. 6164. – P. 1242592.

429. Saldin V. A. Organogenic structure in the Sezym Formation of the Upper Paleozoic of the Polar Urals // Geology of Reefs: Proceedings of the International Symposium. — Syktyvkar: Geoprint, 2005. — P. 139-142.

430. Saleh F., Antcliffe J. B., Lefebvre B., Pittet B., Laibl L., Perez Peris F., Lustri L., Gueriau P., Daley A. C. Taphonomic bias in exceptionally preserved biotas // Earth and Planetary Science Letters. – 2020. – V. 529. – P. 115873.

431. Saleh F., Vaucher R., Antcliffe J. B., Daley A. C., El Hariri K., Kouraiss K., Lefebvre B., Martin E. L. O., Perrillat J. P., Sansjofre P., Vidal M., Pittet B. Insights into soft-part preservation from the Early Ordovician Fezouata Biota // Earth-Science Reviews. – 2021. – V. 213. – P. 103464.
432. Salter J. W. On some new fossils from the Lingula-flags of Wales // Quarterly Journal of the Geological Society. – 1864. – V. 20. – №. 1-2. – P. 233-241.
433. Sandford F. Physical and chemical analysis of the siliceous skeletons in six sponges of two groups (Demospongiae and Hexactinellida) // Microscopy Research and Technique. – 2003. – V. 62. – №. 4. – P. 336-355.
434. Schiffbauer J. D., Xiao S., Cai Y., Wallace A. F., Hua H., Hunter J., et al. A unifying model for Neoproterozoic-Palaeozoic exceptional fossil preservation through pyritization and carbonaceous compression // Nature Communications. – 2014. – V. 5. – №. 1. – P. 5754.
435. Schmidt E. O. Grundzüge einer Spongien-Fauna des Atlantischen Gebietes. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. – 1870.
436. Schmidt O. Die Spongien des Adriatischen Meeres. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. – 1862. – 88 p.
437. Schrammen A. Die Kieselspongien der oberen Kreide von Nordwestdeutschland. II. Teil. Triaxonia (Hexactinellida) // Palaeontographica. Supplement. – 1912. – V. 5. – №. 2. – P. 177-385.
438. Schrammen A. Neue Hexactinelliden aus der oberen Kreide // Mitteilungen aus dem Roemer-Museum Hildesheim. – 1902. – №. 15. – P. 1-26.
439. Schrammen A. Zur Revision der Jura-Spongien von Süddeutschland // Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereins. – 1924. – P. 125-154.
440. Schrammen A. Zur Systematik der Kieselspongien // Mitteilungen aus dem Roemer-Museum Hildesheim. – 1903. – №. 19. – P. 19-21.
441. Schröder H. C., Krasko A., Brandt D., Wiens M., Tahir M. N., Tremel W., Müller W. E. Silicateins, silicase and spicule-associated proteins: synthesis of

demosponge silica skeleton and nanobiotechnological applications // Porifera Research: Biodiversity, Innovation and Sustainability. – 2007. – P. 581-592.

442. Schröder H. C., Natalio F., Shukoor I., Tremel W., Schloßmacher U., Wang X., Müller W. E. Apposition of silica lamellae during growth of spicules in the demosponge *Suberites domuncula*: biological/biochemical studies and chemical/biomimetical confirmation // Journal of Structural Biology. – 2007. – V. 159. – №. 3. – P. 325-334.

443. Schulze F. E. Amerikanische Hexactinelliden nach dem Materiale der Albatross-Expedition. – Jena: Gustav Fischer. – 1899.

444. Schulze F. E. Hexactinellida // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia", 1898-1899. – 1904. – V. 4. – P. 1-266.

445. Schulze F. E. The Hexactinellida // Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger", 1873-1876. Narrative / Edited by T. H. Tizard, H. M. Moseley, J. Y. Buchanan, J. Murray. – 1885. – V. 1. – №. 1. – P. 437-451.

446. Schulze F. E. Report on the Hexactinellida collected by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876 // Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger" during the Years 1873-1876. Zoology. – 1887a. – V. 21. – P. 1-513.

447. Schulze F. E. Über den Bau und das System der Hexactinelliden // Abhandlungen der Königlichen Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Physikalisch-Mathematische Classe. – 1887b. – P. 1-97.

448. Schumann-Kindel G. Aerobic and anaerobic microorganisms in modern sponges: a possible relationship to fossilization processes // Facies. – 1997. – V. 36. – P. 268-272.

449. Schuster A., Erpenbeck D., Pisera A., Hooper J., Bryce M., Fromont J., Wörheide G. Deceptive desmas: molecular phylogenetics suggests a new classification and uncovers convergent evolution of lithistid demosponges // PLoS ONE. – 2015. – V. 10. – №. 1. – P. e0116038.

450. Schuster A., Lopez J. V., Becking L. E., Kelly M., Pomponi S. A., Wörheide G., Erpenbeck D., Cárdenas P. Evolution of group I introns in Porifera: new evidence for

intron mobility and implications for DNA barcoding // BMC Evolutionary Biology. – 2017. – V. 17. – №. 1. – P. 82.

451. Schuster A., Pomponi S. A., Pisera A., Cárdenas P., Kelly M., Wörheide G., Erpenbeck D. Systematics of 'lithistid' tetractinellid demosponges from the Tropical Western Atlantic–implications for phylodiversity and bathymetric distribution // PeerJ. – 2021. – V. 9. – P. e10775.

452. Schuster A., Vargas S., Knapp I. S., Pomponi S. A., Toonen R. J., Erpenbeck D., Wörheide G. Divergence times in demosponges (Porifera): first insights from new mitogenomes and the inclusion of fossils in a birth-death clock model // BMC Evolutionary Biology. – 2018. – V. 18. – P. 1-11.

453. Sciscioli M., Lepore E., Corriero G., Scalera-Liaci L., Gaino E. Ultrastructural organization of choanocyte chambers in the haplosclerid *Pellina semitubulosa* (Porifera, Demospongiae): a cue for water flow into the sponge body // Italian Journal of Zoology. – 1997. – V. 64. – №. 4. – P. 291-296.

454. Sebé-Pedrós A., Saudemont B., Chomsky E., Plessier F., Mailhé M. P., Renno J., et al. Cnidarian cell type diversity and regulation revealed by whole-organism single-cell RNA-Seq // Cell. – 2018. – V. 173. – №. 6. – P. 1520-1534.

455. Seilacher A. Begriff und Bedeutung der Fossil-Lagerstätten // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte. – 1970. – P. 34-39.

456. Sethmann I., Wörheide G. Structure and composition of calcareous sponge spicules: a review and comparison to structurally related biominerals // Micron. – 2008. – V. 39. – №. 3. – P. 209-228.

457. Shapiro R. S., Rigby J. K. First occurrence of an in situ anthaspidellid sponge in a dendrolite mound (Upper Cambrian; Great Basin, USA) // Journal of Paleontology. – 2004. – V. 78. – №. 4. – P. 645-650.

458. Shen X. X., Hittinger C. T., Rokas A. Contentious relationships in phylogenomic studies can be driven by a handful of genes // Nature Ecology & Evolution. – 2017. – V. 1. – №. 5. – P. 0126.

459. Shimizu K. et al. Glassin, a histidine-rich protein from the siliceous skeletal system of the marine sponge *Euplectella*, directs silica polycondensation // Proceedings

of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2015. – V. 112. – P. 11449-11454.

460. Shimizu K., Cha J. N., Stucky G. D., Morse D. E. Silicatein alpha: cathepsin L-like protein in sponge biosilica // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1998. – V. 95. – P. 6234-6238.

461. Shimizu K., Morse D. E. Silicatein: a unique silica-synthesizing catalytic triad hydrolase from marine sponge skeletons and its multiple applications // Methods in Enzymology / Edited by B. S. Moore. – Cambridge: Academic Press. – 2018. – V. 605. – P. 429-455.

462. Shimizu K., Nishi M., Sakate Y., Kawanami H., Bito T., Arima J., Leria L., Maldonado M. Silica-associated proteins from hexactinellid sponges support an alternative evolutionary scenario for biomineralization in Porifera // Nature Communications. – 2024. – V. 15. – P. 181.

463. Simion P., Philippe H., Baurain D., Jager M., Richter D. J., Di Franco A., Roure B., Satoh N., Queinnec E., Ereskovsky A., Lapébie P., Corre E., Delsuc F., King N., Wörheide G., Manuel M. A large and consistent phylogenomic dataset supports sponges as the sister group to all other animals // Current Biology. – 2017. – V. 27. – P. 958-967.

464. Skovsted C. B., Holmer L. E. The Lower Cambrian brachiopod *Kyrshabaktella* and associated shelly fossils from the Harkless Formation, southern Nevada // GFF. – 2006. – V. 128. – №. 4. – P. 327-337.

465. Sollas W. J. A classification of the sponges // Annals and Magazine of Natural History. Series 5. – 1885. – V. 16. – P. 395.

466. Sollas W. J. Descriptions of fossil sponges from the Inferior Oolite, with a notice of some from the Great Oolite // Quarterly Journal of the Geological Society of London. New Series. – 1883. – V. 39. – P. 541-554.

467. Sollas W. J. On the flint nodules of the Trimmingham Chalk // Annals and Magazine of Natural History. Series 5. – 1880. – V. 6. – P. 384-395.

468. Sollas W. J. Preliminary account of the tetractinellid sponges dredged by the “Challenger”, 1872-1876 // Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society. New Series. – 1886. – V. 5. – P. 177-199.

469. Sollas W. J. Report on the Tetractinellida collected by H.M.S. “Challenger” during the years 1873-1876 // Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. “Challenger” during the Years 1873-1876. Zoology. – London; Edinburgh; Dublin. – 1888. – V. 25. – CLXVI + 458 p.

470. Sollas W. J. Sponges // Encyclopaedia Britannica / Edited by A. Black, C. Black. – 9th ed. – Edinburgh. – 1887. – V. 22. – P. 412-429.

471. Sperling E. A., Peterson K. J., Pisani D. Phylogenetic-signal dissection of nuclear housekeeping genes supports the paraphyly of sponges and the monophyly of Eumetazoa // Molecular Biology and Evolution. – 2009. – V. 26. – №. 10. – P. 2261-2274.

472. Sperling E. A., Robinson J. M., Pisani D., Peterson K. J. Where’s the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules // Geobiology. – 2010. – V. 8. – P. 24-36.

473. Stehli F. G. Notes on oldhaminid brachiopods // Journal of Paleontology. – 1956. – V. 30. – №. 2. – P. 305-313.

474. Steiner M., Li G., Qian Y., Zhu M., Erdtmann B. D. Neoproterozoic to Early Cambrian small shelly fossil assemblages and a revised biostratigraphic correlation of the Yangtze Platform (China) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2007. – V. 254. – №. 1-2. – P. 67-99.

475. Steiner M., Mehl D., Reitner J., Erdtmann B. D. Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the lowermost Cambrian and a new facies reconstruction of the Yangtze Platform (China) // Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen. – 1993. – V. 9. – P. 293-329.

476. Stuckenberg A. Korallen und Bryozoen der Steinkohlenablagerungen des Ural und des Timan // Mémoires du Comité Géologique. – 1895. – V. 10. – P. 1-244.

477. Sugai Y., Iwata K., Sennikov N. V., Obut O. T., Khlebnikova T. V. Sponge spicules from the Lower Cambrian of Bateny Ridge and Gorny Altai (Bagrad and Shashkunar formations) // Novosti Paleontologii i Stratigrafii. Prilozhenie k Zhurnalu Geologiya i Geofizika. – 2004. – V. 6. – P. 59-73.

478. Summons R. E., Lincoln S. A. Biomarkers: informative molecules for studies in geobiology // Fundamentals of Geobiology / Edited by A. H. Knoll, D. E. Canfield, K. O. Konhauser. – Chichester: Wiley-Blackwell. – 2012. – P. 269-296.

479. Sun H., Sun Z., Zhao F. Exceptionally preserved hyolithids from the Middle Cambrian of North China // Geological Magazine. – 2021. – V. 158. – P. 1951-1959.

480. Sun Z., Yang A., Zhao F., Zhuravlev A. Y., Pan B., Hu C., Feng Q., Chen X., Zhu M. New trilobite assemblage from the Lower Cambrian (upper Stage 4) of the Lake Zone, western Mongolia // Journal of Paleontology. – 2023. – V. 97. – №. 3. – P. 577-590.

481. Świerczewska-Gładysz E., Jurkowska A. Occurrence and paleoecological significance of lyssacinosid sponges in the Upper Cretaceous deposits of southern Poland // Facies. – 2013. – V. 59. – P. 763-777.

482. Tabachnick K. R. Adaptation of the hexactinellid sponges to deep-sea life // Fossil and Recent Sponges / Edited by J. Reitner, H. Keupp. – Berlin; Heidelberg: Springer. – 1991. – P. 378-386.

483. Tabachnick K. R. Family Euplectellidae Gray, 1867 / K. R. Tabachnick // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1388-1434.

484. Tabachnick K. R. Family Leucopsacidae Ijima, 1903 / K. R. Tabachnick // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1435-1440.

485. Tabachnick K. R. Family Monorhaphididae Ijima, 1927 / K. R. Tabachnick // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper,

R. W. M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1264-1266.

486. Tabachnick K. R. Family Rossellidae Schulze, 1885 / K. R. Tabachnick // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1441-1505.

487. Tabachnick K. R., Menshenina L. L. An approach to the phylogenetic reconstruction of Amphidiscophora (Porifera: Hexactinellida) // Memoirs of the Queensland Museum. – 1999. – V. 44. – P. 607-615.

488. Tabachnick K. R., Menshenina L. L. Family Hyalonematidae Gray, 1857 / K. R. Tabachnick, L. L. Menshenina // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1232-1263.

489. Tabachnick K. R., Menshenina L. L. Family Pheronematidae Gray, 1870 / K. R. Tabachnick, L. L. Menshenina // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 2. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 1267-1280.

490. Tabachnick K. R., Menshenina L. L. New data on glass sponges (Porifera, Hexactinellida) of the northern Mid-Atlantic Ridge. Part 2. Aphrocallistidae, Euretidae, Euplectellidae and Rossellidae (with descriptions of two new species of Sympagella) // Marine Biology Research. – 2013. – V. 9. – P. 469-487.

491. Tabachnick K. R., Menshenina L. L., Ehrlich H. Rossellidae (Porifera: Hexactinellida) from the Bering Sea and off Bering Island // Invertebrate Zoology. – 2023. – V. 20. – №. 1. – P. 57-89.

492. Tabachnick K. R., Reiswig H. M. Porifera, Hexactinellida: on *Euryplegma auriculare* Schulze, 1886, and formation of a new order // Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Série A, Zoologie. – 2000. – V. 184. – P. 39-52.

493. Tang L., Santosh M., Tsunogae T. Petrology, phase equilibria modelling and zircon U-Pb geochronology of garnet-bearing charnockites from the Miyun area:

implications for microblock amalgamation of the North China Craton // Lithos. – 2019. – V. 324. – P. 234-245.

494. Tchernychev Th. Notes on Artinskian and Carboniferous sponges of the Urals and Timan // Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg. Série V. – 1898. – V. 9. – P. 1-36.

495. Thacker R. W., Hill A. L., Hill M. S., Redmond N. E., Collins A. G., Morrow C. C., Spicer L., Carmack C. A., Zappe M. E., Pohlmann D., Hall C., Diaz M. C., Bangalore P. V. Nearly complete 28S rRNA gene sequences confirm new hypotheses of sponge evolution // Integrative and Comparative Biology. – 2013. – V. 53. – №. 3. – P. 373-387.

496. Tiwari M. *Nabaviella acanthomorpha* n. sp., a sponge spicule from the Precambrian-Cambrian boundary interval in the Tethys sequence of northwestern Kashmir // Journal of the Geological Society of India. – 1997. – V. 50. – P. 655-658.

497. Topsent E. Contribution à l'étude des Spongiaires de l'Atlantique Nord (Golfe de Gascogne, Terre-Neuve, Açores) // Résultats des Campagnes Scientifiques Accomplies par le Prince Albert I de Monaco. – 1892. – V. 2. – P. 1-165.

498. Topsent E. Diagnoses d'éponges nouvelles recueillies par le Prince Albert Ier de Monaco // Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco. – 1927. – №. 502. – P. 1-19.

499. Topsent E. Spongiaires de l'Atlantique et de la Méditerranée provenant des croisières du Prince Albert Ier de Monaco // Résultats des Campagnes Scientifiques Accomplies par le Prince Albert I de Monaco. – 1928. – V. 74. – P. 1-376.

500. Topsent E. Une réforme dans la classification des Halichondrina // Mémoires de la Société Zoologique de France. – 1894. – V. 7. – P. 5-26.

501. Torsvik T. H., Cocks L. R. M. The integration of palaeomagnetism, the geological record and mantle tomography in the location of ancient continents // Geological Magazine. – 2019. – V. 156. – №. 2. – P. 242-260.

502. Tostevin R., Mills B. J. Reconciling proxy records and models of Earth's oxygenation during the Neoproterozoic and Palaeozoic // Interface Focus. – 2020. – V. 10. – №. 4. – P. 20190137.

503. Uriz M. J. Mineral skeletogenesis in sponges // Canadian Journal of Zoology. – 2006. – V. 84. – №. 2. – P. 322-356.
504. Uriz M. J., Turon X., Becerro M. A. Silica deposition in demosponges // Progress in Molecular and Subcellular Biology. – 2003a. – V. 33. – P. 163-193.
505. Uriz M. J., Turon X., Becerro M. A. Silica deposition in demosponges: spiculogenesis in Crambe crambe // Cell and Tissue Research. – 2000. – V. 301. – P. 299-309.
506. Uriz M. J., Turon X., Becerro M. A., Agell G. Siliceous spicules and skeleton frameworks in sponges: origin, diversity, ultrastructural patterns, and biological functions // Microscopy Research and Technique. – 2003b. – V. 62. – №. 4. – P. 279-299.
507. Vacelet J. Éponges hypercalcifiées (‘Pharétronides’, ‘Sclérosponges’) des cavités des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie // Bulletin du Muséum National d’Histoire Naturelle. Série 4, Section A. – 1981. – V. 3. – №. 2. – P. 313-351.
508. Vacelet J., Uriz M. J. Deficient spiculation in a new species of Merlia (Merliida, Demospongiae) from the Balearic Islands // Fossil and Recent Sponges / Edited by J. Reitner, H. Keupp. – Berlin: Springer. – 1991. – P. 170-178.
509. Van Soest R. W. M. Family Sollasellidae Lendenfeld, 1887 / R. W. M. van Soest // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 279-280.
510. Van Soest R. W. M. Flagellia, a new subgenus of *Haliclona* (Porifera, Haplosclerida) // European Journal of Taxonomy. – 2017. – №. 351. – P. 1-48.
511. Van Soest R. W. M. Marine sponges from Curaçao and other Caribbean localities. Part II. Haplosclerida // Studies on the Fauna of Curaçao and Other Caribbean Islands / Edited by P. W. Hummelinck, L. J. Van der Steen. – 1980. – V. 62. – №. 191. – P. 1-173.
512. Van Soest R. W. M., Beglinger E. J., De Voogd N. J. Microcionid sponges from Northwest Africa and the Macaronesian Islands (Porifera, Demospongiae,

Poecilosclerida) // Zoologische Mededelingen Leiden. – 2013. – V. 87. – №. 4. – P. 275-404.

513. Van Soest R. W. M., Hooper J. N. A. Order Haplosclerida Topsent, 1928: An Overview / R. W. M. van Soest, J. N. A. Hooper // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 831-832.

514. Van Soest R. W. M., Rützler K. Family Tetillidae Sollas, 1886 / R. W. M. van Soest, K. Rützler // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / edited by J. N. A. Hooper, R. W. M. van Soest. – Vol. 1. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. – P. 85-98.

515. Vosmaer G. C. J. Klassen und Ordnungen der Spongien (Porifera) // Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs / Edited by H. G. Bronn. – Leipzig; Heidelberg. – 1887. – V. 2. – XII + 496 p.

516. Vosmaer G. C. J. Porifera. Parts VII-XI // Die Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs / Edited by H. G. Bronn. – Leipzig; Heidelberg. – 1885. – V. 1. – P. 177-368.

517. Walcott C. D. Cambrian geology and paleontology. IV. Middle Cambrian algae // Smithsonian Miscellaneous Collections. – 1919. – V. 67. – №. 5. – P. 217-260.

518. Walcott C. D. Cambrian geology and paleontology. IV. Middle Cambrian Spongiae // Smithsonian Miscellaneous Collections. – 1920. – V. 67. – P. 261-364.

519. Walcott C. D. Fossils of the Utica Shale // Transactions of the Albany Institute. – 1879. – V. 10. – P. 18-19.

520. Walcott C. D. Second contribution to the studies of the Cambrian faunas of North America // United States Geological Survey Bulletin. – 1886. – V. 30. – 369 p.

521. Walther J. Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke // Denkschriften der Medicinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft. Festschrift E. Haeckel. – Jena. – 1904. – V. 11. – P. 161-163.

522. Wang B., Zhao F., Zhang H., Fang Y., Zheng D. Widespread pyritization of insects in the Early Cretaceous Jehol Biota // PALAIOS. – 2012. – V. 27. – №. 10. – P. 707-711.

523. Wang D., Wang C., Zhang Y., Liu C. Three new species of glass sponges Pheronematidae (Porifera: Hexactinellida) from the deep sea of the northwestern Pacific Ocean // Zootaxa. – 2016. – V. 4171. – №. 3. – P. 562-574.
524. Wang T-yu., Luo C., Zhang L., Chang S. Sponge spicule fossils from the Cambrian Shuijingtuo Formation at Qiaojiaping Village, Yichang, and their palaeontological significance // Acta Palaeontologica Sinica. – 2026. – V. 65. – №. 3. – P. 1-18.
525. Wang X., Wiens M., Schröder H. C., Schloßmacher U., Pisignano D., Jochum K. P., Müller W. E. G. Evagination of cells controls biosilica formation and maturation during spicule formation in sponges // PLoS ONE. – 2011. – V. 6. – №. 6. – P. e20523.
526. Weaver J. C., Aizenberg J., Fantner G. E., Kisailus D., Woesz A., Allen P., Fields K., Porter M. J., Zok F. W., Hansma P. K., Fratzl P., Morse D. E. Hierarchical assembly of the siliceous skeletal lattice of the hexactinellid sponge Euplectella aspergillum // Journal of Structural Biology. – 2007. – V. 158. – №. 1. – P. 93-106.
527. Webby B. D., Trotter J. Ordovician sponge spicules from New South Wales, Australia // Journal of Paleontology. – 1993. – V. 67. – №. 1. – P. 28-41.
528. Whelan N. V., Kocot K. M., Moroz L. L., Halanych K. M. Error, signal, and the placement of Ctenophora sister to all other animals // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2015. – V. 112. – №. 18. – P. 5773-5778.
529. Wilkin R. T., Barnes H. L. Pyrite formation by reactions of iron monosulfides with dissolved inorganic and organic sulfur species // Geochimica et Cosmochimica Acta. – 1996. – V. 60. – №. 21. – P. 4167-4179.
530. Wilkinson C. R., Garrone R. Ultrastructure of siliceous spicules and microsclerocytes in the marine sponge Neofibularia irata n. sp. // Journal of Morphology. – 1980. – V. 166. – №. 1. – P. 51-63.
531. Wilson J. L. An Upper Cambrian pleospongid (?) // Journal of Paleontology. – 1950. – V. 24. – P. 591-593.
532. Wilson L. A., Butterfield N. J. Sediment effects on the preservation of Burgess Shale-type compression fossils // Palaios. – 2014. – V. 29. – №. 4. – P. 145-154.

533. Woesz A., Weaver J. C., Kazanci M., Dauphin Y., Aizenberg J., Morse D. E., Fratzl P. Micromechanical properties of biological silica in skeletons of deep-sea sponges // Journal of Materials Research. – 2006. – V. 21. – №. 8. – P. 2068-2078.

534. Wörheide G., Dohrmann M., Erpenbeck D., Larroux C., Maldonado M., Voigt O., Borchiellini C., Lavrov D. V. Deep phylogeny and evolution of sponges (phylum Porifera) // Advances in Marine Biology. – 2012. – V. 61. – P. 1-78.

535. Wörheide G., Erpenbeck D. DNA taxonomy of sponges: progress and perspectives // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2007. – V. 87. – №. 6. – P. 1629-1633.

536. Wotte T., Skovsted C. B., Whitehouse M. J., Kouchinsky A. Isotopic evidence for temperate oceans during the Cambrian Explosion // Scientific Reports. – 2019. – V. 9. – №. 1. – P. 6330.

537. Wu W., Yang A. H., Janussen D., Steiner M., Zhu M. Y. Hexactinellid sponges from the Early Cambrian black shale of South Anhui, China // Journal of Paleontology. – 2005. – V. 79. – №. 6. – P. 1043-1051.

538. Wu W., Zhu M., Steiner M. Composition and tiering of the Cambrian sponge communities // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2014. – V. 398. – P. 86-96.

539. Wu X., Botting J. P., Zhang Y., Muir L. A., Ma J. Y. Taphonomy of exceptional sponge preservation in the Hirnantian Anji Biota, China // Journal of the Geological Society. – 2022. – V. 179. – №. 5. – P. jgs2021-112.

540. Xiao S., Hu J., Yuan X., Parsley R. L., Cao R. Articulated sponges from the Lower Cambrian Hetang Formation in southern Anhui, South China: their age and implications for the early evolution of sponges // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2005. – V. 220. – №. 1-2. – P. 89-117.

541. Yang X. L., Zhao Y. L., Babcock L. E., Peng J. Siliceous spicules in a vauxiid sponge (Demospongia) from the Kaili Biota (Cambrian Stage 5), Guizhou, South China // Scientific Reports. – 2017. – V. 7. – №. 1. – P. 42945.

542. Yang X.-L., Zhao Y.-L., Wang Y., Wang P.-L. Discovery of sponge body fossils from the Late Meishucunian (Cambrian) at Jinsha, Guizhou, South China // Progress in Natural Science. – 2005. – V. 15. – P. 708-712.

543. Yi Y., Chen F., Algeo T. J., Feng Q. Deep-water fossil assemblages from the Ediacaran-Cambrian transition of western Hunan, South China and their biostratigraphic and evolutionary implications // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2022. – V. 591. – P. 110878.

544. Young J., Young J. On a Carboniferous *Hyalonema* and other sponges from Ayrshire // Annals and Magazine of Natural History. Series 4. – 1877. – V. 20. – P. 425-432.

545. Yuan P., Xu L., Mao J., Yan H., Wei W., Huang F., Bekker A. Regional early Cambrian euxinia coupled with massive barite and witherite deposition on the Yangtze Block // Communications Earth & Environment. – 2026. – In press.

546. Yun H., Janussen D., Zhang X., Reitner J. Deep origin of the long root tuft: the oldest stalk-bearing sponge from the Cambrian Stage 3 black shale of South China // Lethaia. – 2023. – V. 56. – №. 3. – P. 1-10.

547. Yun H., Luo C., Chang C., Li L., Reitner J., Zhang X. Adaptive specialization of a unique sponge body from the Cambrian Qingjiang Biota // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2022. – V. 289. – №. 1977. – P. 20220804.

548. Zhang H. Q. A new assemblage of dabashanellids (Crustacea: Phosphatocopida) from Cambrian Stage 3 of western Hubei Province, South China // Palaeoworld. – 2023. – V. 32. – №. 1. – P. 14-26.

549. Zhang X. G., Pratt B. R. New and extraordinary Early Cambrian sponge spicule assemblage from China // Geology. – 1994. – V. 22. – №. 1. – P. 43-46.

550.

551. Zhang X. G., Pratt B. R. A varied Middle Ordovician sponge spicule assemblage from western Newfoundland // Journal of Paleontology. – 2000. – V. 74. – №. 3. – P. 386-393.

552. Zhao F. C., Zhu M. Y., Hu S. X. Community structure and composition of the Cambrian Chengjiang Biota // Science China Earth Sciences. – 2010. – V. 53. – P. 1784-1799.

553. Zhao F., Hu S., Caron J. B., Zhu M., Yin Z., Lu M. Spatial variation in the diversity and composition of the Lower Cambrian (Series 2, Stage 3) Chengjiang Biota, Southwest China // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2012. – V. 346. – P. 54-65.

554. Zhao Y. L., Yang R. J., Yang X. L., Mao Y. Q. Globular sponge fossils from the Lower Cambrian in Songlin, Guizhou Province, China // Geological Journal of China Universities. – 2006. – V. 12. – №. 1. – P. 106-110.

555. Zhuravlev A. Y. A functional morphological approach to the biology of the Archaeocyatha // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. – 1993. – V. 190. – P. 315-327.

556. Zhuravlev A. Y. Outlines of the Siberian Platform sequence stratigraphy in the Lower and lower Middle Cambrian (Lena-Aldan area) // Spanish Journal of Palaeontology. – 1998. – V. 13. – №. 3. – P. 105-114.

557. Zhuravlev A. Y., Wood R. A., Bowyer F. T. Cambrian radiation speciation events driven by sea level and redoxcline changes on the Siberian Craton // Science Advances. – 2023. – V. 9. – №. 24. – P. eadh2558.

558. Zittel K. A. Studien über fossile Spongien. I. Hexactinellidae // Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Physikalische Klasse. – 1877. – V. 13. – №. 1. – P. 1-63.

559. Zittel K. A. Studien über fossile Spongien. III. Monactinellidae, Tetractinellidae und Calcispongiae // Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Physikalische Klasse. – 1878. – V. 13. – №. 2. – P. 93-138.

560. Zou L. J., Botting J. P., Yang J., Yang X. Y., Li W., Guo Q. H., et al. A new sponge (Ascospongiae) from the Early Cambrian Guanshan Biota // Palaeoworld. – 2025. – P. 201032.

561. Zumberge J. A., Love G. D., Cárdenas P., Sperling E. A., Gunasekera S., Rohrssen M., Grosjean E., Grotzinger J. P., Summons R. E. Demosponge steroid biomarker 26-methylstigmastane provides evidence for Neoproterozoic animals // Nature Ecology & Evolution. – 2018. – V. 2. – №. 11. – P. 1709-1714.