

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Нефедова Екатерина Александровна

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-
валификационной работы (диссертации)

«Губки (Porifera) Антарктики»
06.06.01 Биологические науки

Заведующий отделом аспирантуры
ЗИН РАН, доктор биологических наук
Синев С.Ю.

Научный руководитель,
доктор биологических наук,
Гребельный С.Д.

Рецензент,
доктор биологических наук,
Сиренко Б.И.

Санкт-Петербург
2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ

ГЛАВА 2. КРАТКИЙ ОЧЕРК МОРФОЛОГИИ ГУБОК (ПЛАН СТРОЕНИЯ И
ТЕРМИНОЛОГИЯ)

ГЛАВА 3. ИСТОРИЯ КЛАССИФИКАЦИИ ГУБОК И РАЗВИТИЕ
СИСТЕМАТИКИ, ПОСТРОЕННОЙ НА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ

ГЛАВА 4. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЛЕЙКОНОИДНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ
ВОДОНОСНОЙ СИСТЕМЫ У ГУБОК

ВЫВОДЫ

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

СПИСОК ЦИТИРОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Введение

Уже более ста лет не ослабевает интерес зоологов к изучению фауны Антарктиды. Со времен эпохальной британской исследовательской экспедиции на судне «Челленджер» 1872-1876 гг. почти ежегодно совершаются экспедиции, как российские, так и иностранные (Kirkpatrick, 1908, Burton, 1929, Колтун, 1964 и др.), продолжающие изучение этого интересного региона. Южный океан с его богатой и эндемичной фауной поставляет обильный материал для увлекательной и плодотворной работы фаунистов и систематиков. С одной стороны, изучение изменений климата, приведших к формированию ледниковой шапки, а также тех последствий, которые оледенение оказало на состав морской фауны, имеет огромное значение для понимания климатически процессов, происходящих сегодня, и их последствий для фауны отдельных регионов. С другой стороны, описание процессов заселения антарктического шельфа, утратившего свою исконную фауну в результате экспансии ледника, позволяет проследить особенности видообразования и расселения животных в регионе, где пагубное влияние человеческой деятельности еще не привело к столь разрушительным последствиям.

Губки – весьма специфичный таксон низших многоклеточных. Еще в 19 веке представители этого типа животных стали модельными объектами для многих теоретических исследований. Эмбриологические данные привели к появлению двух альтернативных взглядов на происхождения многоклеточности (теории гастреи и фагоцителлы; Naeske, 1866, Мечников, 1950). Они помогли по-другому взглянуть на теорию зародышевых листков. Специфика строения водоносной системы и взаимодействия различных частей губки позволяют глубже понять явления индивидуальности и колониальности. Сегодня вопрос филогенетических взаимоотношений в основании эволюционного древа многоклеточных решают при помощи молекулярно-генетических исследований (Borchiellini *et al.*, 2001, Manuel *et al.*, 2003, Paula *et al.*, 2012). Однако, многие вопросы филогении губок, внутри- и межвидовой изменчивости, специфики хранения и передачи генетической информации между видами еще не нашли своего решения.

Примитивная организация и морфо-физиологические особенности губок позволяют им занимать широкий спектр ареалов. Во многих биоценозах они

выполняют средообразующую функцию, предоставляя условия для размножения рыб (Чернова, 2014), создавая значительную часть донных осадков остатками своего скелета (Rutzler and Macintyre, 1978, Gutt *et al.*, 2013, Laguionie-Marchais *et al.*, 2015), выделяя в окружающую среду биологически активные вещества. В антарктических сообществах губки играют первостепенную роль. Поэтому уточнение их видового разнообразия и ареалов вносит особенно значимый вклад в познание антарктической фауны и вносит существенный вклад, в проводимые Лабораторией морских исследований ЗИН РАН комплексные исследования Антарктики.

Таким образом, основная цель настоящей работы состоит в том, чтобы на основании новых накопившихся материалов дать характеристику фауны губок Антарктики. Для достижения этой цели, были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав фауны губок Антарктики, внести дополнения на основании новых обработанных материалов
2. Переописать кратко описанные виды или дополнить ранее опубликованные описания
3. Исследовать особенности экологии и жизненных циклов, позволяющие многочисленным видам этой группы обитать в суровых условиях среды на шельфе Антарктики
4. Проанализировать закономерности развития склерома (набора спикул) в онтогенезе и филогенезе губок
5. Дополнить сложившиеся представления о эволюции водоносной системы губок, традиционно лежащей в основе их морфологической классификации
6. Провести обоснованное сопоставление морфологической классификации и новейших преобразований системы, предлагаемых на основании анализа молекулярно-генетических маркеров

Многочисленные сборы губок, хранящиеся в коллекциях Зоологического института РАН, полученные в ходе антарктических экспедиций (РАЭ-52, РАЭ-53, РАЭ-54, РАЭ-56, РАЭ-58, РАЭ-59; 2006 – 2014) дали возможность выполнить поставленные задачи.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

PHYLUM PORIFERA

CLASS DEMOSPONGIAE

Subclass Heteroscleromorpha

Order Axinellida

Family Axinellidae

Amorphinopsis fenestrata (Ridley, 1884)

Axinella antarctica (Koltun, 1964)

Cymbastela concentrica (Lendenfeld, 1887)

Dragmacidon durissimum (Dendy, 1905)

Phycopsis hirsuta Carter, 1883

Family Raspailiidae

Raspailia (Parasyringella) sp.

Raspailia (Clathriodendron) sp.

Order Biemnida

Family Biemnidae

Biemna sp.

Neofibularia mordens Hartman, 1967

Sigmaxinella sp.

Order Bubarida

Family Dictyonellidae

Dictyonella conglomerata (Dendy, 1922)

Order Haplosclerida

Family Callyspongiidae

Callyspongia (Cladochalina) sp.

Family Chalinidae

Cladocroce gaussiana (Hentschel, 1914)

Haliclona (Gellius) sp.

Haliclona (Halichoelona) sp.

Haliclona (Reniera) sp.

Haliclona (Rhizoniera) sp.

Family Niphatidae

Pachychalina glacialis (Burton, 1934)

Family Petrosiidae

Xestospongia sp.

Order Poecilosclerida

Family Coelosphaeridae

Lissodendoryx (Ectyodoryx) anacantha (Hentschel, 1914)

Family Dendoricellidae

Fibulia cribriporosa (Burton, 1929)

Family Microcionidae

Artemisina jovis Dendy, 1924

Clathria (Clathria) sp.

Family Mycalidae

Mycale (Oxymycale) acerata Kirkpatrick, 1907

Family Tedaniidae

Tedania sp.

Order Polymastiida

Family Polymastiidae

Polymastia sp.

Radiella antarctica Plotkin & Janussen, 2008

Sphaerotylus antarcticus Kirkpatrick, 1907

Order Suberitida

Family Halichondriidae

Axinyssa bergquistae (Hooper, Cook, Hobbs & Kennedy, 1997)

Ciocalapata amorphosa (Ridley & Dendy, 1886)

Halichondria sp.

Hymeniacidon kerguelensis Hentschel, 1914

Laminospongia subtilis Pulitzer-Finali, 1983

Family Stylocordylidae

Stylocordyla chupachups Uriz, Gili, Orejas & Perez-Porro, 2011

Family Suberitidae

Homaxinella balfourensis (Ridley & Dendy, 1886)

Plicatellopsis fragilis Koltun, 1964

Pseudosuberites nudus Koltun, 1964

Rhizaxinella australiensis Hentschel, 1909

Suberites sp.

Order Tetractinellida

Family Ancorinidae

Stelletta sp.

Family Tetillidae

Antarctotetilla leptoderma (Sollas, 1886)

Subclass Keratosa

Order Dendroceratida

Family Darwinellidae

Dendrilla membranosa (Pallas, 1766)

Dendrilla antarctica Topsent, 1905

CLASS HEXACTINELLIDA

Subclass Hexasterophora

Order Lyssacinosida

Family Rossellidae

Caulophacus (Caulophacella) tenuis Lendenfeld, 1915

Rossella sp. Topsent, 1901

CLASS CALCAREA

Subclass Calcaronea

Order Leucosolenida

Family Achramorphidae

Achramorpha sp.

Megapogon sp.

Family Grantiidae

Grantia hirsuta (Topsent, 1907)

Teichonopsis labyrinthica (Carter, 1878)

Family Sycettidae

Sycetta antarctica (Brøndsted, 1931)

Sycon sp.

Subclass Calcinea

Order Clathrinida

Family Leucettidae

Leucetta weddelliana Rapp, Janussen & Tendal, 2011

Глава 1. Материал и методы.

Материал для настоящего исследования был получен из разных источников. Большая его часть поступила в коллекции Зоологического института в результате Российских Антарктических экспедиций последних лет (РАЭ – 52, РАЭ – 53, РАЭ – 54, РАЭ – 56, РАЭ – 59). Материал, привезенный РАЭ – 52, РАЭ – 54, РАЭ – 59 представляет собой водолазные и дночерпательные пробы, собранные в заливе Прюдс моря Содружества с глубин до 63 м. Материал, привезенный РАЭ – 53 и РАЭ – 56 был собран у берегов о. Кинг-Джордж также с водолазных глубин. Живые образцы были выращены в аквариальной, принадлежащей Лаборатории морских исследований Зоологического института.

Для идентификации образцов губок необходимо рассмотреть структуру скелета и отдельные его спикулы. В более простых случаях были сделаны временные препараты спикул, а их взаимное расположение отслеживалось в процессе медленного разрушения мягких тканей 10 % натриевой щелочью или отбеливателем «Белизна». Полученные спикулы были исследованы с помощью оптического микроскопа при 10- и 200-кратном увеличении. В некоторых случаях эти же спикулы отмывали дистиллятом, переводили в 96% этанол и изучали под сканирующим электронным микроскопом.

Определение материала, из которого состоят спикулы осуществляется добавлением к препарату спикул 10% соляной или уксусной кислоты. Бурное разрушение спикул показывает, что они состоят из карбоната кальция, появление пузырей при сохранении спикул невредимыми говорит о присутствии аморфного кальцита.

Для изучения взаимного расположения спикул, структуры водоносной системы и последовательности формирования разных участков скелета использовали два метода: анатомирование с помощью препаровальной иглы и приготовление гистологических срезов. Анатомирование препаровальной иглой позволяет рассмотреть скелет отдельных хоаноцитных камер у сиконоидных губок и структуру атриального и кортикального скелета у лейконоидных. Выполняется путем отделения необходимых участков губки при визуальном контроле под стереомикроскопом. Толстые неокрашенные гистологические срезы (50-70 мкм) нужны для изучения хоаносомы у лейконоидных губок. Тонкие гистологические срезы (5 – 10 мкм) позволяют найти зоны морфогенетической активности.

Для получения толстых гистологических срезов, образец фиксируют 70% этанолом, обезживают 96% этанолом и 100% изобутанолом. Затем пропитывают

раствором целлоидина на касторовом масле. Состав в образце закрепляют хлороформом. Далее образец заливают в парафин с соблюдением температур, рекомендованных производителем парафина, режут на микротоме или скальпелем (если не требуется фиксированная толщина среза). Отмывка парафина стандартная. Окраска не требуется.

Для получения тонких гистологических срезов, образец фиксируют раствором Буэна (15 частей насыщенного раствора пикриновой кислоты, 5 частей 40% формалина и 1 часть ледяной уксусной кислоты). Затем, пропитывают раствором целлоидина на касторовом масле и заливают в парафин. Отмывка парафина стандартная, окраска гематоксилином и эозином.

Особого внимания требует работа с живыми объектами. Губок необходимо содержать при постоянной температуре и постоянном направлении течения. Кальциспонгий нельзя доставать из воды. Это приводит к попаданию воздуха в водоносную систему и разрушению части тела губки. Демоспонгии более устойчивы к осушению и механическим воздействиям.

Глава 2. Краткий очерк морфологии губок (План строения и терминология)

Губки — исключительно водные животные. Они ведут прикрепленный образ жизни, питаются за счет фильтрации воды с последующим внутриклеточным пищеварением. Расселение производится за счет плавающей личинки. У губок нет ни отдельных органов, ни их систем. Вопрос о наличии настоящих тканей до сих пор вызывает острые дискуссии. В период бурного становления спонгиологии, до 70-х годов XX века, сложилось мнение об отсутствии у губок настоящих тканей и пинакодерму стали называть псевдоэпителиальным слоем. Такая точка зрения опирается на то, что у губок не была обнаружена базальная пластинка, соответственно, предполагается отсутствие апико-базальной полярности пинакоцитов, долгое время не могли обнаружить межклеточные контакты, впрочем, в IX веке не наблюдали и клеток, считая покровы известковых и обыкновенных губок синцитиальными (Bowerbank, 1864, Haeckel 1872, Wilson 1910). С появлением электронной микроскопии и методов молекулярных исследований были обнаружены и базальная пластинка, включающая коллаген VI, характерный для настоящих многоклеточных у *Homoscleromorpha* (Boute et al. 1996, Maldonado 2004), и межклеточные контакты у *Calcarea* и *Demospongia* (Eerkes-Medrano, Leys, 2006, Gonobobleva, Ereskovsky, 2004). Также у губок были найдены физиологические механизмы, позволяющие настоящим многоклеточным инервировать перистальтическое сокращение мускулатуры (Leys, 2007, 2009, Leys, Farrar, 2016, Nickel, 2010), что объясняет способность губок сокращать просвет оскулюма и совершать волнообразные движения поверхностью тела. Однако вопрос о наличии настоящих тканей все еще обсуждается.

Тело всех губок сложено тремя функционально различными слоями:

- наружный слой, состоящий из *экзопинакоцитов* — плоских покровных клеток одевающих тело губки;
- внутренний, состоящего из *хоаноцитов* — воротничковых жгутиковых клеток, выстилающих парагастральную полость у асконоидных губок (*Clathrina*, *Leucosolenia* и др.) либо пищеварительные карманы при всех прочих способах организации водоносной системы (*Sycon*, *Spongilla* и др.). Парагастральная полость, в последнем случае, выстлана *эндопинакоцитами*, плоскими или веретеновидными покровными клетками, вторично дифференцировавшимися из тотипотентных клеток.

- промежуточный слой — *мезохил*, помимо клеточных элементов содержит минеральный и органический скелет. Минеральный скелет у известковых губок представлен спикулами из карбоната кальция и аморфного кальцита. У кремнеуговых губок он построен из кремнеорганических спикул, у некоторых представителей дополненных аморфным кальцитом. Кроме того, мезохил включает органический скелет, состоящий из нитей коллагена и коллагеноподобных веществ, таких как, спонгин.

Форма тела губок чрезвычайно изменчива, но наиболее важной для классификации особенностью их строения служит не собственно форма, а организация водоносной системы. Наибольшим разнообразием этого признака отличаются известковые губки. Для *Calcarea* известно пять типов водоносной системы, описанных спонгиологами в разное время.

Аскон (рис. 1А) — самый простой вариант описанный Геккелем (Haeckel, 1872). Он представляет собой полый вытянутый мешок, снаружи покрытый пинакоцитами, изнутри выстланный хоаноцитами. Его внутренняя полость называется *спонгиоцелом*, *парагастральной* или *атриальной* полостью. Мезохил укреплен скелетом, у разных видов устроенным различно. Стенка тела несет большое количество ведущих внутрь отверстий — пор, пронизывающих специальные клетки — *пороциты*. Выводных отверстий, *оскулюмов*, на поверхности губки значительно меньше, в некоторых случаях всего одно. Оскулюмы расположены апикально, на концах трубок, часто они оснащены *приоскулярной короной* — венчиком длинных спикул, а иногда и *оскулярной мембраной* (*membrana oscula*; Minchin, 1898) — тонкой, меняющей диаметр отверстия диафрагмой.

Все известковые губки проходят в своем развитии стадию аскона. После оседания планктонной личинки, калькобластулы или амфибластулы, ювенильная особь, *олинтус*, имеет асконоидное строение. Оно характерно также для многих дефинитивных губок подкласса *Calcinea* и представителей рода *Leucosolenia* из *Calcaronea*.

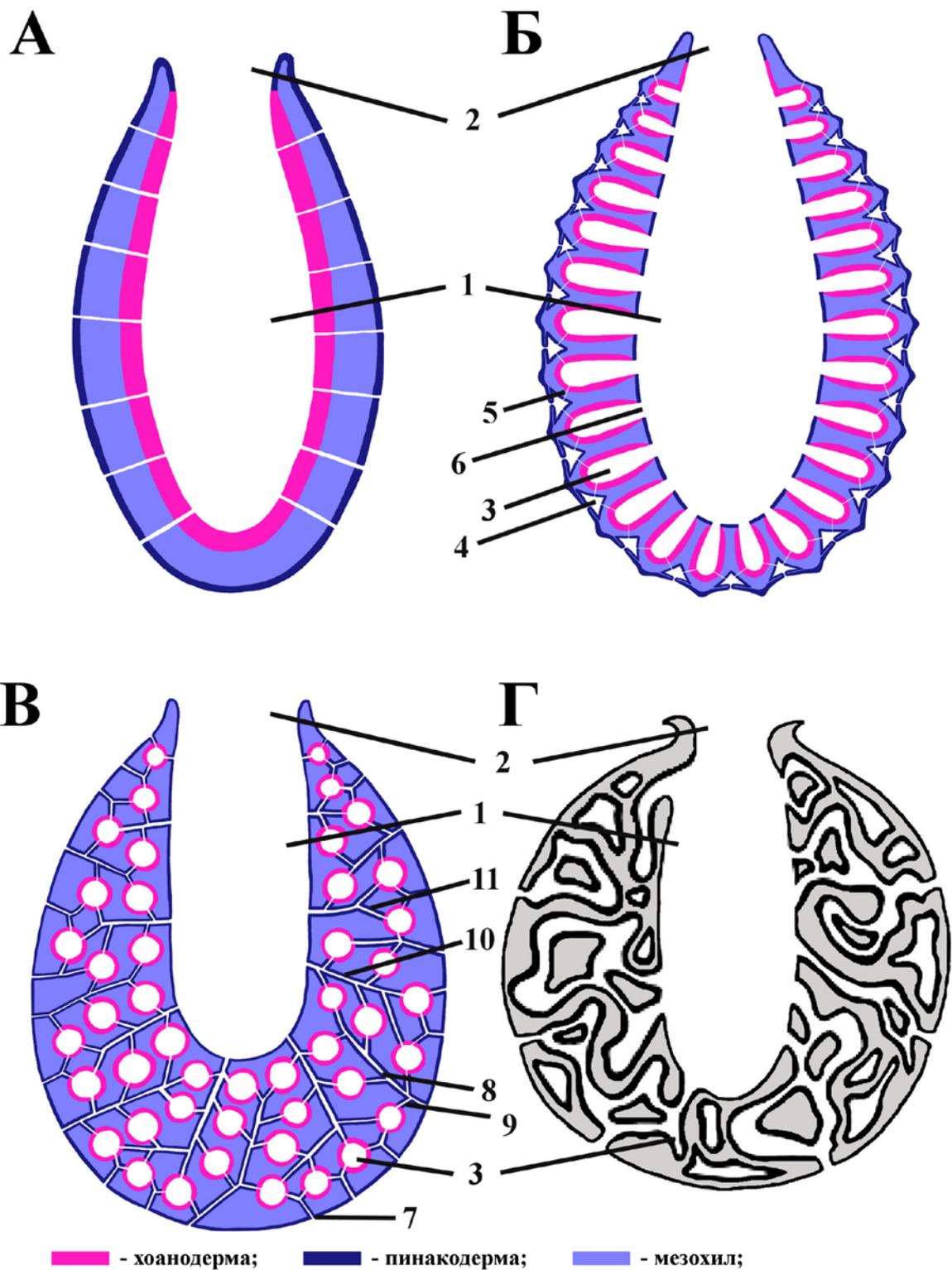


Рис.1. Строение водоносной системы.

А - аскон; Б - сикон; В - лейкон; Г - соленоид (Cavalcanti, Klautau, 2011);

1 - атриум; 2 - оскулюм; 3 - хоаноцитная камера; 4 - субдермальная полость; 5 - прозопиле;
6 - апопиле; 7 - остия; 8 - приводящий канал; 9 - прозодус; 10 - отводящий канал; 11 - афодус;

Сикон (рис. 1Б), также описан Геккелем (Haeckel, 1872), и представляет собой полый мешок с дивертикулами, боковыми выпячиваниями. В старых и более современных работах их называются то *пищеварительными карманами*, то *радиальными* или *хоаноцитными камерами*. Каждая хоаноцитная камера устроена так же, как одиночная асконоидная губка. Изнутри она выстлана хоаноцитами, снаружи покрыта слоем пинакоцитов, а вводные отверстия оформлены пороцитами. Вода попадает во внутрь радиальной камеры через отверстия пороцитов — *прозопиле*, расположенные на боковых поверхностях радиальных камер, проходя на своем пути через *субдермальные полости*, если таковые присутствуют. Субдермальные полости образованы стенками соседних радиальных камер и отграничены от внешней среды тонкой *дермальной мембраной*, которая представляет собой часть *кортекса* — наружной оболочки всего тела губки. В случае хорошо развитого кортекса субдермальная полость преобразуется в *приводящий канал*. Отверстия на поверхности тела губки, ведущие в приводящий канал, в таких случаях называют *остиями*. Они образованы стенками нескольких соседних пинакоцитов. Внешние оконечности радиальных камер называют *дистальными конусами радиальных камер*. Они сформированы за счет разросшегося мезохила и почти всегда несут пучок торчащих наружу спикул. Выводные отверстия радиальных камер — *анопиле* — открываются в общую атриальную полость губки. Атриум у сиконоидных губок на протяжении почти всей длины, выстлан эндопинакоцитами. Они отсутствуют только в зонах роста, которые выстланы хоаноцитами.

При описании строения скелета, в мезохиле сиконоидной губки еще выделяют атриальную и субатриальную зоны. Первая непосредственно прилегает к атриальной полости, ее мезохил наполнен многочисленными спикулами, укрепляющими стенку атриума и торчащими в его полость. Вторая зона, субатриальная, лежит между атриальной и зоной хоаноцитных камер. В нее не заходят трубки хоаноцитных камер, но спикулы приобретают расположение, характерное для зоны хоаноцитных камер, где они окружают просвет камер.

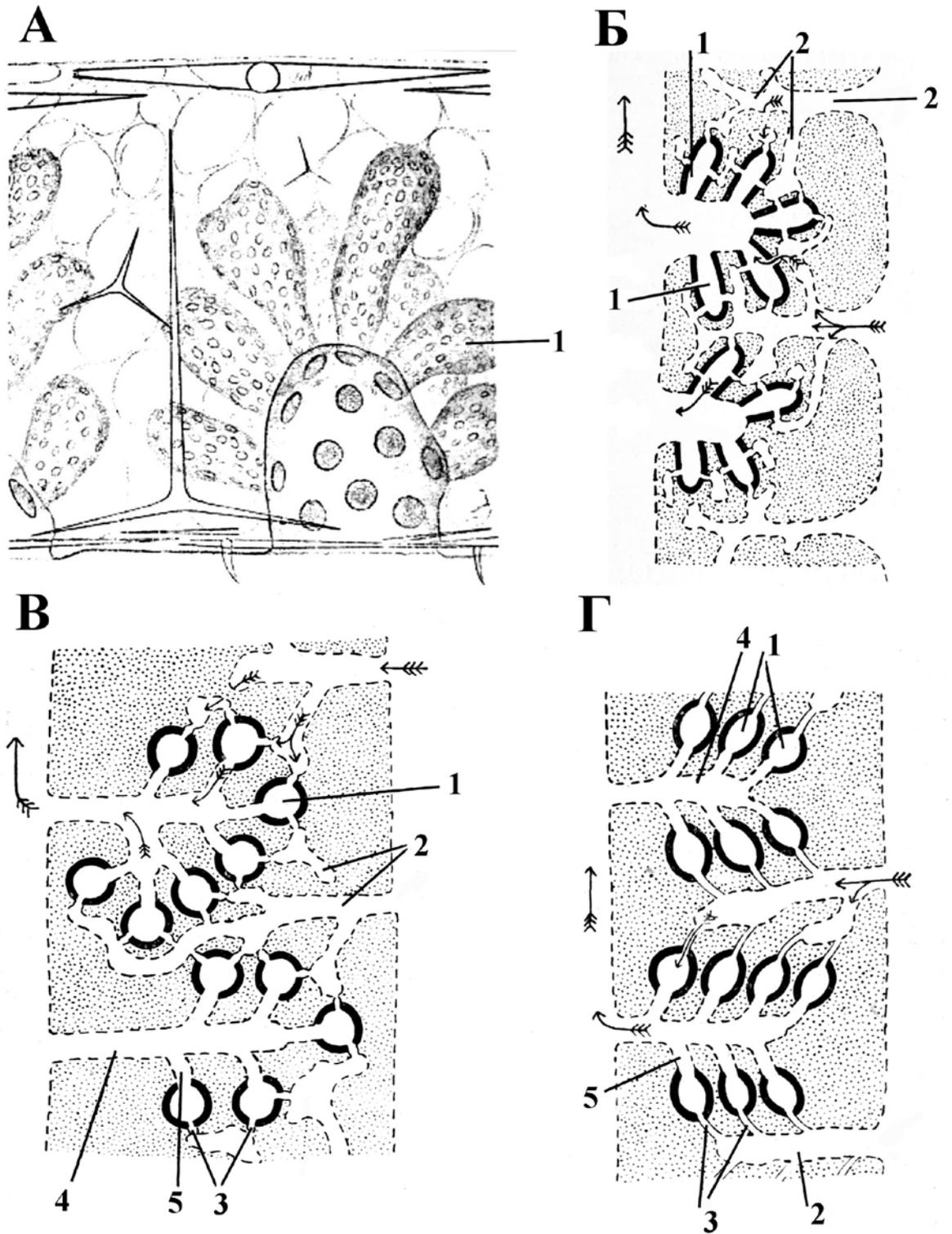


Рис.2. Строение водоносной системы.

А - селейбидная (Lendenfeld, 1891); Б - эврипильный подтип лейкона (Minchin, 1900);
 В - афодальный подтип лейкона (Minchin, 1900); Г - диплодальный подтип лейкона (Minchin, 1900);
 1 - хоаноцитная камера; 2 - приводящий канал; 3 - прозодус; 4 - отводящий канал; 5 - афодус;

Оскулярное отверстие, как правило, одно. Оно часто несет оскулярную корону, состоящую из торчащих вверх более длинных спикул. Кроме того, оно, также как у асконоидных губок, может нести оскулярную мембрану. Приоскулярная зона — зона роста, там еще нет радиальных камер.

Лейкон (рис. 1В) — последний из геккелевских типов водоносной системы (Haeskel, 1872), характеризуется меньшей упорядоченностью в расположении хоаноцитных камер, сильно разросшимся мезохилом, формирующим разветвленную канальную систему и толстый кортекс, армированный обособленным скелетом. Хоаноцитные камеры лейконоидной губки имеют круглую или овальную форму. Вода из внешней среды через остию попадает в широкий приводящий канал, затем в узкое его ответвление, *прозодус*, непосредственно ведущее к отдельной камере. Из хоаноцитной камеры вода попадает в *афодус*, который выводит в большой *отводящий канал*. Отводящий канал открывается в атриум. Атриум у лейконоидной губки меньше, чем у сиконоидной, в крайних случаях он представляет собой просто более широкий отводящий канал. У лейконоидной губки может быть много оскулярных отверстий, каждое из них Отводящий канал открывается в атриум. Атриум у лейконоидной губки меньше, чем у сиконоидной, в крайних случаях он представляет собой просто более широкий отводящий канал. У лейконоидной губки может быть много оскулярных отверстий, каждое из них ассоциировано с отдельным атриумом.

Скелет лейконоидной губки принято разделять на *атриальный* — непосредственно прилегающий к атриуму, *гастральный* — окружающий хоаноцитные камеры и системы отводящих и приводящих каналов и *кортикальный* — укрепляющий внешнюю стенку тела губки. В дополнение к Геккелевским типам водоносной системы Ленденфельдом (Lendenfeld, 1891) была описана *селейбидная* организация водоносной системы (рис. 2А) Она занимает промежуточное положение между сиконом и лейконом. Радиальные камеры, в этом случае, собраны вокруг углублений в стенке атриума. Они имеют разветвленную систему приводящих каналов, но открываются группами в такие углубления, по сути представляющие собой слабо развитое состояние системы отводящих каналов. В работах Минчина (Minchin, 1900) такое состояние водоносной системы относится к *эвритильному* (рис. 2Б) лейконоидного типа водоносной системы, а охарактеризованные Ленденфельдом, как лейконоидные — к *афодальному* и *диплодальному* подтипам (рис. 2 В и Г). Подтипы выделены Минчиным

по характеру ветвления систем отводящих и приводящих каналов: системы, имеющие афодус он называет афодальными, а имеющие и афодус, и прозодус — диплодальными.

Совсем недавно, уже в этом веке, бразильскими исследовательницами Кавальканти и Клаутау был обнаружен еще один тип водоносной системы (рис. 1 Г), названный ими *соленоид* (Cavalcanti, Klautau, 2011). Вокруг атриальной полости, выстланной пинакоцитами, расположены длинные ветвящиеся трубки, выстланные хоаноцитами. Систем отводящих и приводящих каналов нет. Снаружи тело губки покрыто тонкой кортикальной мембраной. Вода поступает в длинные хоаноцитные трубки через поры в кортексе и стенке трубки, которая выходит непосредственно в атриум. Вся конструкция имеет вид сильно разветвленной «асконоидной губки, покрытой кортексом» (рис. 1Г).

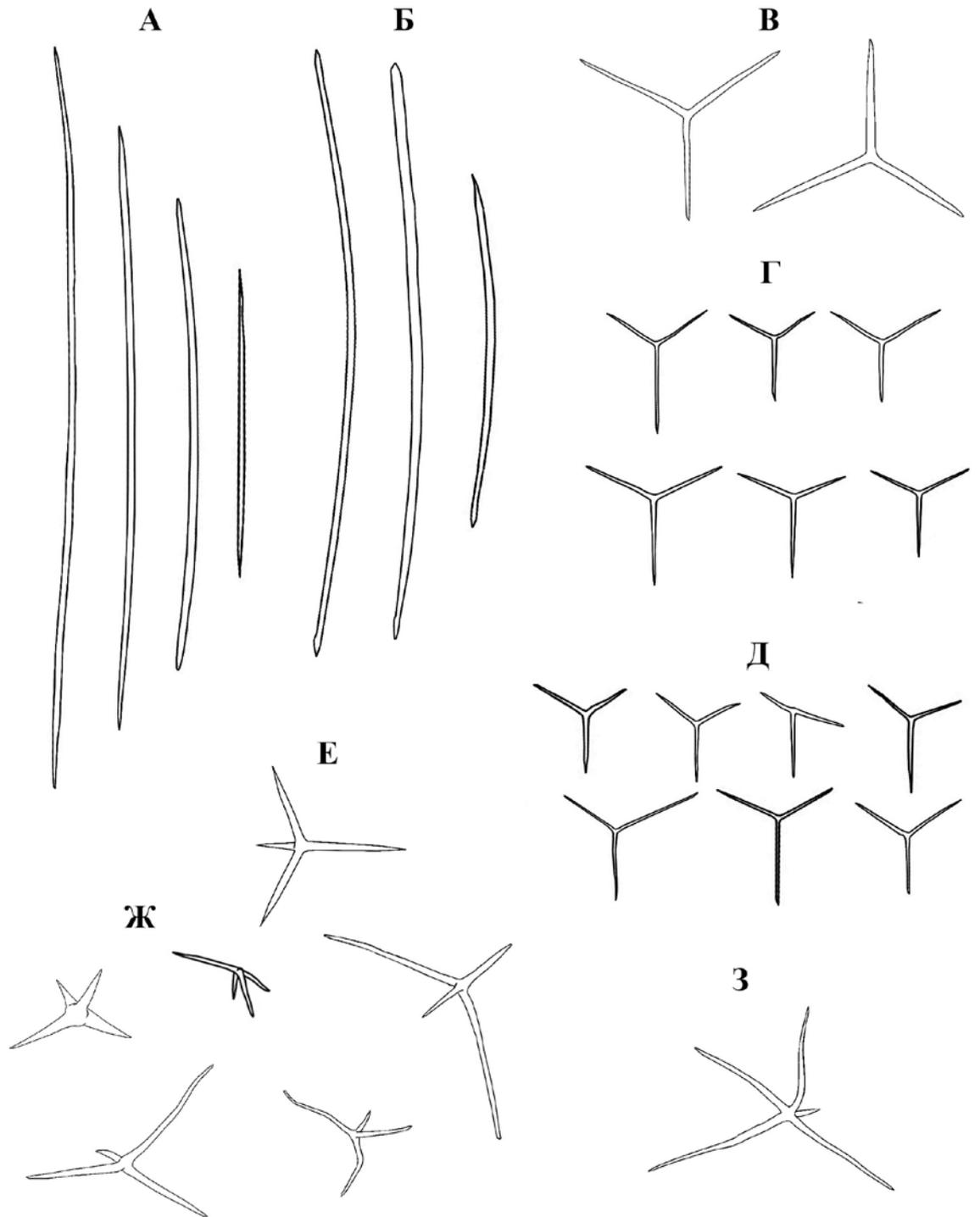


Рис. 3. Спикулы известковых губок.

А - равноконечные диактины; **Б** - разноконечные диактины; **В** - правильные триаكتины; **Г** - сагиттальные триаكتины; **Д** - парасагиттальные триаكتины; **Е** - правильная тетрактина; **Ж** - тетрактины разных форм; **З** - пентактина;

Из описанных морфологических типов водоносных систем, аскон, сикон и соленоид представлены только у известковых губок. У всех остальных классов водоносная система организована только по селейбидному или лейконоидному типу (по лейконоидному, по классификации Минчина). Как уже упоминалось, мезохил наполнен многочисленными и разнообразными во многих группах губок скелетными элементами. Для систематики губок первостепенное значение имеет именно строение скелета. Он может состоять из отдельных спикул — тонких игл различной формы. Эти иглы, известковые либо кремниевые, могут быть скреплены между собой аморфным кальцитом или спаяны в цельную, монолитную решетчатую конструкцию. Спикулы разделяют на микро и макро склеры.

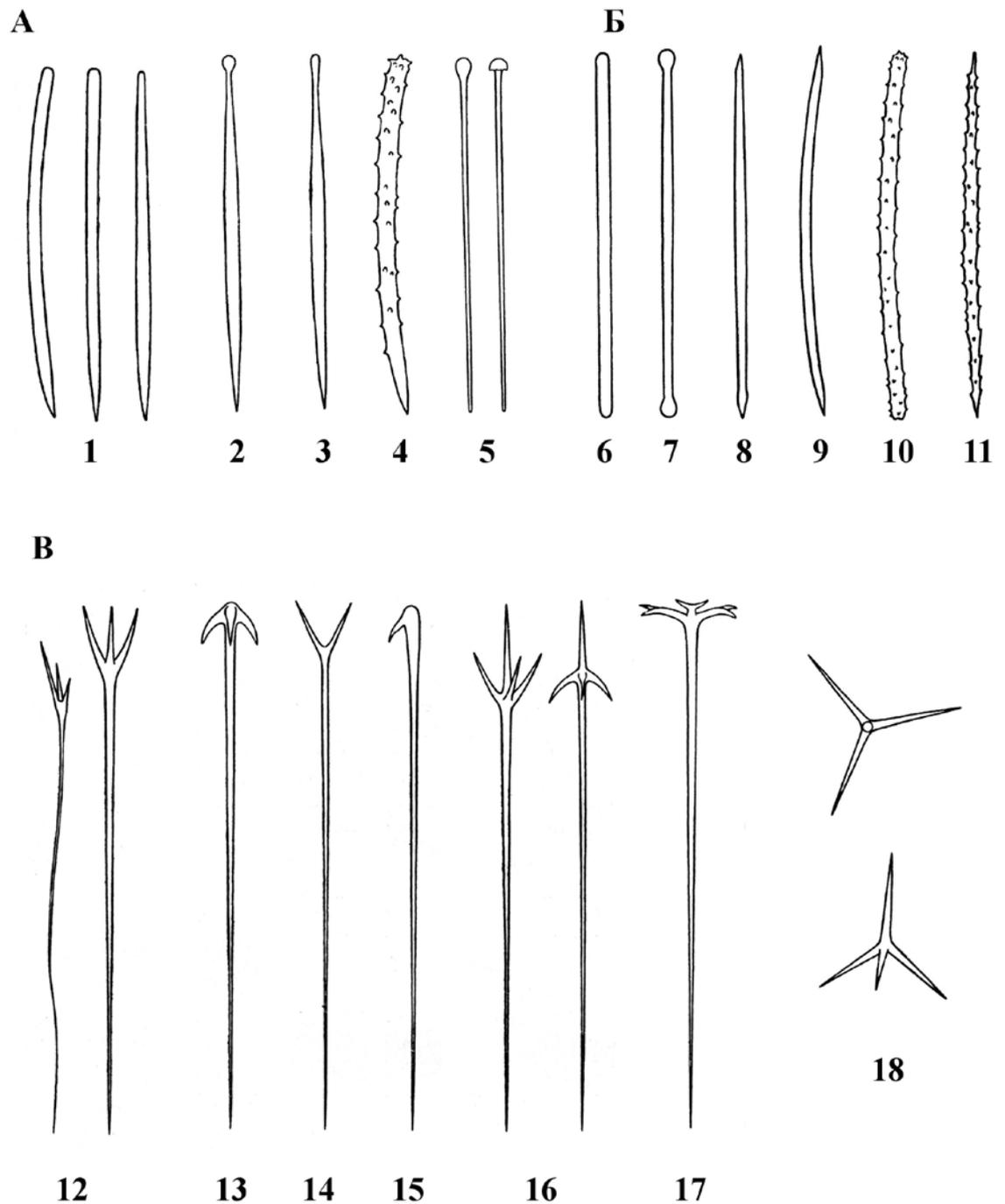


Рис. 4. Макросклеры обыкновенных губок (Колтун, 1959, 1966).

А - монактины; Б - диактины; В - тетрактины;

1 - стили; 2 - тилостиль; 3 - субтилостиль; 4 - акантостиль; 5 - сферотили; 6 - стронгила; 7 - тилота; 8 - торнога; 9 - окс; 10 - акантостронгила; 11 - акантокс; 12 - протриены; 13 - анатриена; 14 - диена; 15 - монена; 16 - мезотриена; 17 - дихотриена; 18 - хелотропы;

Скелет известковых губок (*Calcarea*) состоит из отдельных известковых спикул примерно одного размера — макросклер. Он может быть дополнен аморфным кальцитом. Спикулы известковых губок подразделяют на диактины, триактины, тетрактины и пентактины по количеству лучей из которых состоит спикула (рис. 3). *Диактины* — одноосные двулучевые спикулы. Принято считать, что такая спикула закладывается центральным зерном и нарастает в двух направлениях одновременно. У диактин концы лучей могут различаться по форме. Они могут быть равно- (рис. 3А) или разноконечными (рис. 3Б), следуя терминологии В.М.Колтуна (Колтун, 1959, 1966, 1967). *Триактины* состоят из трех лучей, лежащих в одной плоскости. Они могут быть равно- или разноугольными и равно- или разноконечными. Равноугольные и равноконечные триактины называются *правильными* (рис. 3В). Разноугольные разделяют на *сагиттальные* (рис. 3Г), у которых есть два одинаковых по длине (парных) луча, расположенных под равными углами к третьему лучу. В этом случае третий луч называется непарным. *Парасагиттальные* триактины имеют лучи неравного размера, которые могут располагаться под неравными углами друг к другу (рис. 3Д). Тетрактины также могут быть *правильными* (рис. 3Е), состоящими из одинаковых лучей расположенных под одинаковыми углами друг к другу, и *неправильными* (рис. 3Ж), которые состоят из трирадиаты - трех лучей, лежащих в одной плоскости, как триактина и имеющих названия составных частей, как у триактины, и апикального луча, расположенного перпендикулярно к трирадиате. *Пентактины*, недавно обнаруженные спикулы, состоящие из пяти лучей (Rossi *et al.*, 2006). Строение пентактин может быть различным.

Скелет обыкновенных губок (*Demospongiae*) состоит из кремний-органических спикул. Также как у известковых губок, отдельные спикулы демоспонгий могут быть скреплены между собой аморфным кальцитом. Обыкновенные губки обладают как макросклерами, так и микросклерами. Макросклеры представлены одноосными и четырехосными спикулами и их производными. Микросклеры могут быть хелоидного типа, сигмоидного или астероидного. Отсутствие микросклер — один из значимых признаков некоторых отрядов демоспонгий. В таком случае предполагается, что микросклеры были утрачены в процессе эволюции. Однако, в тех случаях когда микросклеры присутствуют, они могут встречаться крайне редко. Разнообразие форм спикул и специфика классификации демоспонгий привели к тому, что многие формы спикул получили отдельное название.

Одноосные спикулы подразделяются на два основных типа: монактины, форма концов которых различается, и диактины, имеющие одинаковые концы (Колтун, 1959, 1966). Спикулы с одним скругленным концом и вторым острым называются *стили*. Если скругленный конец несет сферическое, головчатое расширение — *тилостили*. Если это расширение немного отстоит от конца спикулы — *субтилостили*. Стили покрытые шипами называют *акантостили*. Соответственно, если шипами покрыт тилостиль, он называется *акантотилостиль*. Наиболее редко встречаются *экзотили* — стили, скругленный конец которых несет скульптурной формы расширение, торчащее за пределы тела губки. В частном случае — *сферотили*, расширение которых имеет форму шляпки гвоздя.

Диактины демоспонгий (рис 4Б) представлены *стронгилами* — спикулами с двумя закругленными концами, *тилотами* — спикулами с двумя сферическими расширениями на концах, *торнотами* — спикулами с двумя коротко заостренными концами, *оксами* - спикулами с двумя длинно заостренными концами. Любая из этих спикул может нести шипы и тогда они будут называться *акантостронгилами*, *акантотилотами*, *аканторнотами* и *акантоксами* соответственно.

Четырехосные спикулы демоспонгий устроены более сложно (рис. 4В). В общем случае они называются *триены* и представляют собой длинный стержень, заостренный с одной стороны и разделенный на три луча с другой. В случае, когда все три луча противоположны стержню, спикула называется *протриена*, а если сонаправлены — *анатриена*. При редукции части лучей получаются *диены* или *монены*. Иногда лучи могут присоединяться к длинному стержню на небольшом расстоянии от конца спикулы, такие конструкции, внешне похожие на пятиосные спикулы, называются *мезотриены*. Триены с дихотомически ветвящимися лучами называют *дихотриенами*. Также у демоспонгий встречаются правильные тетрактинны. Их называют *хелотропами*.

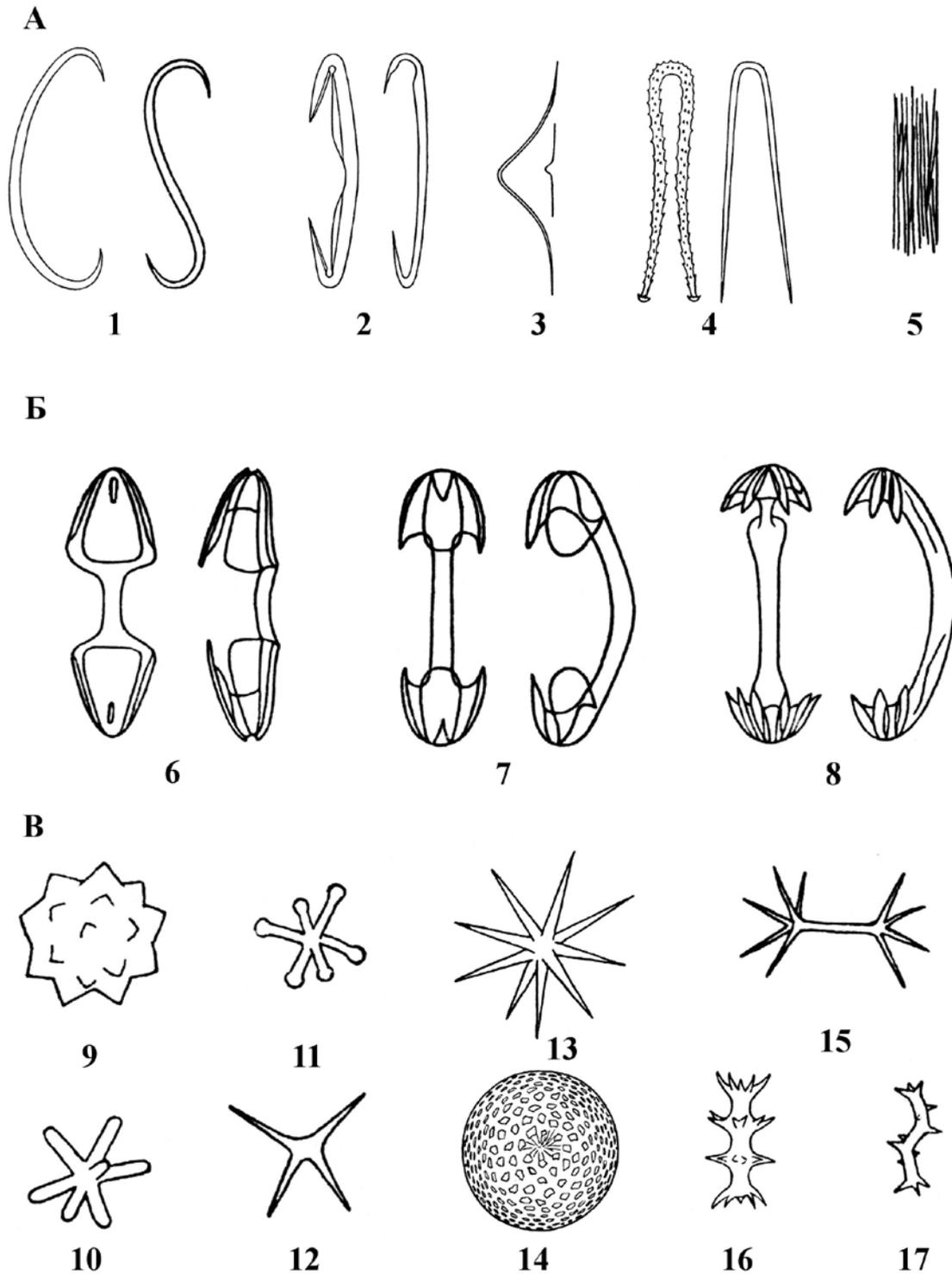


Рис. 5. Микросклеры обыкновенных губок (Колтун, 1959, 1966).

А - сигмовидные микросклеры; Б - хелоидные микросклеры; В - астероидные микросклеры;

1 - сигмы; 2 - дианцистры; 3 - токсы; 4 - форцепсы; 5 - рафиды; 6 - пальматовидные хелы; 7 - дуговидные хелы; 8 - якорьки; 9 - сферастра; 10 - стронгиластра; 11 - тиластра; 12 - метастра; 13 - оксиастра; 14 - стерастра; 15 - амфиастра; 16 - дискастра; 17 - спирастра;

Сигмоидные микросклеры представлены *сигмами* - тонкими с и s образными спикулами с заостренными концами, чуть уплощенными дианцистрами, изогнутыми токсами и форцепсами, а также прямыми рафидами (рис 5А). Хелоидные микросклеры представлены плоской с-образно изогнутой пластинкой оснащенной с обоих концов двумя или более плоскими лопастями, прикрепленными к центральной пластинке перпендикулярно. Лопости называют крыльями. По их форме и способу прикрепления, хелоидные микросклеры разделяются на *пальматовидные* хелы (рис. 5Б - 1) — с большими плоскими латеральными крыльями, сросшимися с почти прямой центральной пластинкой, *дуговидные* хелы (рис. 5Б - 2) – с небольшими крыльями, частично сросшимися с сильно изогнутой центральной пластинкой и *якорьки* (рис. 5Б - 3) – с большим количеством узких крыльев, полностью отделенных от сильно изогнутой центральной пластинки, и все они могут быть равно- и разноконечными (Колтун, 1959, Hooper, Van Soest, 2002). Форма хелоидных микросклер очень важна для идентификации видов, поэтому обычно ее описывают рисунками и фотографиями, указывая в тексте только две или три характеристики и линейные размеры.

Астероидные микросклеры представляют собой разнообразные звездчатые структуры, состоящие из большого количества острых иголок, собранных к одному центру (*эуастры*) или в мутовки на отдельной оси (*псевдоастры*). Основные их разновидности представлены на рис. 5В.

Скелет стеклянных губок (Hexactinellida) составляют кремний-органические спикулы. Гексактины, принадлежащие атриальной части скелета, спаиваются кремнием в ажурную решетку. Гексактины остального скелета могут спаиваться путем вторичной силификации в решетки разных конструкций или оставаться одиночными. Макросклеры стеклянных губок представлены различными производными *гексактин* – шестилучевых спикул, лучи которых расходятся из одного центра в трех взаимно перпендикулярных направлениях. Некоторые лучи таких спикул бывают покрыты шипиками – *пинулярная спикула*. У некоторых спикул часть лучей редуцированы. Так получают диактины, триактины, тетрактины и пентактины. Оставшиеся лучи сохраняют расположение, свойственной лучам гексактин. В состав макросклер также могут входить *унциаты* – игольчатых одноосных спикул, *якорьковых спикул* – одноосные спикулы, несущие на одном конце несколько лопостевидных придатков,

скопулы и *клавикулы* – одноосные спикулы, несущие на одном конце дополнительные лучи, направленный от или к основной оси, соответственно.

Наиболее разнообразны микросклеры гексактинеллид. Их разделяют на две группы: гексастры и амфидиски. *Гексастрами* называют микросклеры, в основе которых лежит уже знакомая шестилучевая конструкция, каждый луч которой разветвляется, может быть острым, а может заканчиваться небольшим плоским диском – *дискогексастры*. Гексастры, каждый луч которых заканчивается лежащей в одной

плоскости щеткой лучей, называют *лофогекастрами*. *Амфидисками* называют

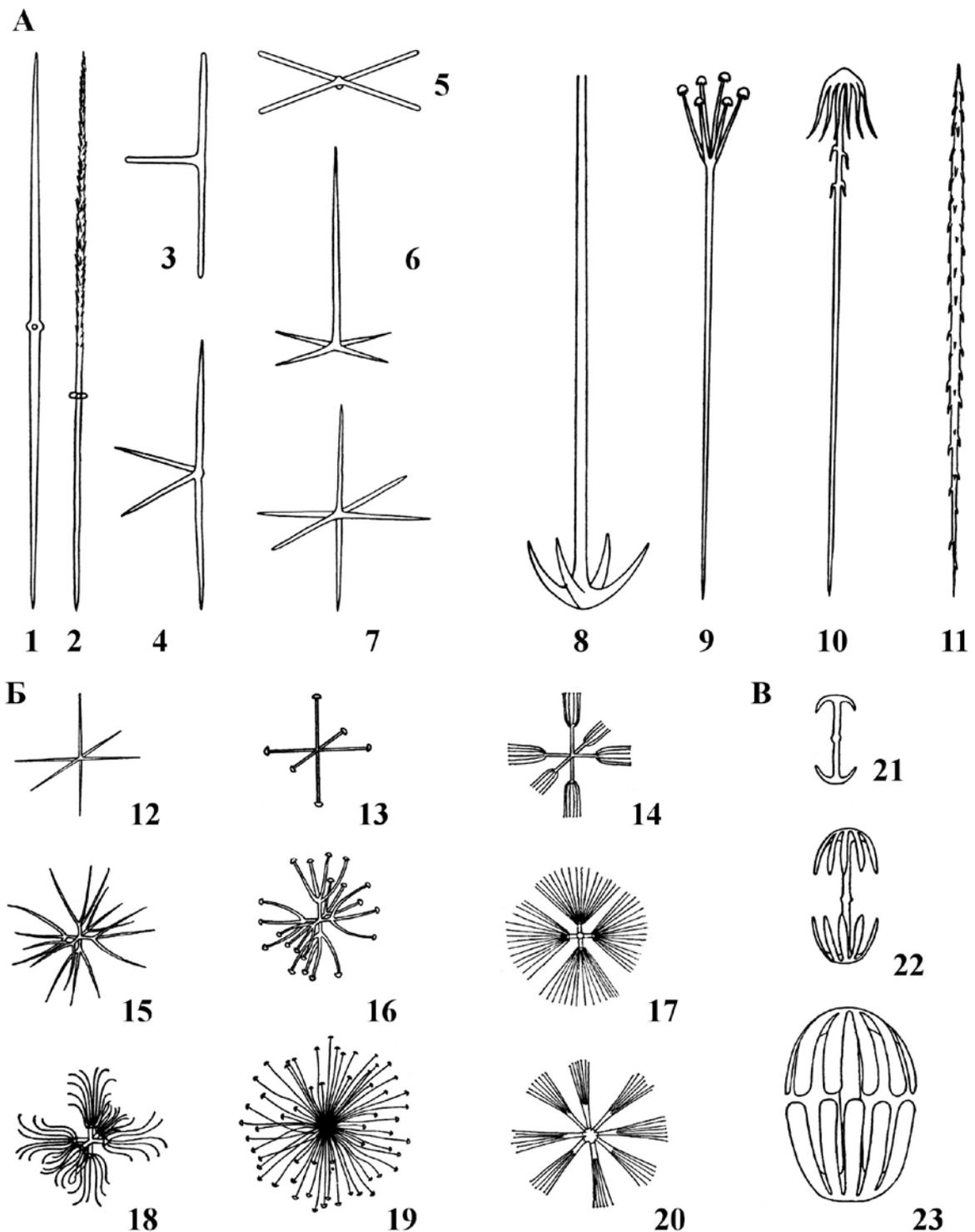


Рис. 6. спикулы стеклянных губок (Колтун, 1967).

А - макросклеры; Б - гексастры; В - амфидиски;

1 - диактина; 2 - пинула; 3 - тауактина; 4 - паратетрактина; 5 - стаурактина; 6 - пентактина;
7 - гексактина; 8 - якорьковая спикула; 9 - скопула; 10 - клавикула; 11 - унцината; 12 - оксигексактина;
13 - дискогексактина; 14 - лофодискогексастра; 15 - оксигексастра; 16 - дискогексастра; 17 - трихастра;
18 - плюмикома; 19 - лучистая дискогексастра; 20 - дискоктастра; 21 - 23 - амфидиски;

маленькие якорьковые спикулы, снабженные лопостевидными придатками на обоих концах. Варианты типов микросклер и их специфичные названия представлены на рисунке 6.

Глава 3. История классификации губок и развитие систематики, построенной на морфологических признаках

Губки были известны с античности, прежде всего, благодаря их бытовому использованию. К царству Animalia губок причислили только в XVII веке, в качестве таковых они и были внесены Линнеем в небезызвестную «Systema Naturae» (Linné, 1766). Длительное время губок считали бесформенными и примитивными животными. Такую точку зрения точно отображает де Бланвиль, давая этому таксону говорящее название Amorphozoa (Blainville, 1834). Описания видов того периода основывались на внешних признаках, таких как форма и цвет тела (Fabricius, 1780). Работа Бовербанка (Bowerbank, 1845) становится одной из первых, в которой использованы признаки «конструкции скелета» и наличия каналов. Например: “*Dunstervillia* — губка известковая, ее наружная поверхность составлена из многоугольных полей, или компартментов. Тело состоит из простых прямых каналов, под углом расходящихся от центральной оси губки» (Bowerbank, 1845). Через несколько лет появляется первая система, учитывающая эти особенности, система Гранта. Грант обосновал тип Porifera — несущие поры, и разделил его на три отряда: Leuconida, Chalinida, Keratosa (Grant, 1861). Следующее предложение по усовершенствованию классификации губок внес Бовербанк (Bowerbank, 1864). Он предложил выделять отряды по материалу, из которого образуется скелет: Calcareae — губки со скелетом из карбоната кальция, Silicea — со скелетом из кремния и Keratosa с волокнистым органическим скелетом. Классификация губок внутри каждого отряда опиралась на разные признаки. Это связано с тем, что для губок с известковым скелетом характерно наибольшее разнообразие строений внутренних каналов и сходность строения отдельных спикул у разных родов и видов. В то же время у губок с кремниевым скелетом, строение спикул и их набор изменяются от вида к виду, а строение каналов единообразно.

Первая классификация известковых губок была предложена Геккелем в монографии «Prodromus eines Systems der Kalkschwammrae» (Haeckel, 1870). Геккель предпринял попытку классифицировать Calcareae, оценивая индивидуальность губок по количеству оскулюмов (“ротовых отверстий”), строению пор и радиальных каналов. Эту свою систему, сам автор счел несовершенной и искусственной и предложил еще три в своей второй, более известной монографии «Die Kalkschwamme, eine Monographie» (Haeckel, 1872). «Естественной» Геккель признает только одну, последнюю систему. Согласно его новым представлениям, наибольшее значение имеет строение водоносной системы, а не строение пор и каналов. Он вводит понятия

аскон, сикон и лейкон, соответствующие планам строения водоносных систем и в соответствие с этим называет семейства известковых губок (*Ascones*, *Sycones*, *Leucones*). Еще одним, важным, по мнению Э. Геккеля, признаком для известковых губок является комбинации различных спикул образующих скелет. Он считал, что названия родов должны были бы отражать и строение водоносной системы и присутствие различных типов спикул в теле губки. Так приставки “*Asc*”, “*Syc*”, *Leuc*” обозначали тип водоносной системы, а суффиксы “*-etta*”, “*-illa*”, “*- yssa*”, “*- altis*”, “*- ortis*”, “*- ulmis*” и “*- andra*” – определенную комбинацию спикул. Примером могут служить названия существующие и поныне: *Ascetta*, *Sycandra*, *Leucandra*, *Leucttta* и др.

Дальнейшая разработка системы *Calcarea* связана с исследованиями Полежаева (*Polejaeff*, 1883) и Ленденфельда (*Lendenfeld*, 1885). Полежаев обнаружил, что атриальная полость губки может быть выстлана двумя типами покровов – хоанодермой, полностью состоящей из хоаноцитов или пинакодермой – состоящей из пинакоцитов, в то время как, радиальные карманы выстланы хоаноцитами. На основании этого признака Ленденфельд в свою очередь разделил всех кальциевых губок на две группы: *Homocoela* – калькареи, выстилка водоносной системы которых, образована сплошным слоем воротничковых жгутиковых клеток, и *Heterocoela*, у которых выстилка водоносной системы двойственной природы. У последних только жгутиковые камеры выстланы хоаноцитами, а “гастральная полость” покровными клетками без жгутиков (*Lendenfeld*, 1885). Кроме того, Лендельфельд прибавил к системе Э. Геккеля еще одно семейство *Sylleibidae* (*Lendenfeld*, 1891). Губки этого семейства обладают силлейбидной водоносной системой, факт признаваемый и в настоящее время, и как, считается, такая организация является промежуточной между сиконоидным и лейканоидным состоянием.

Наряду с этим, в пределах общепризнанных представлений делались попытки усовершенствовать систему, отыскать новые критерии. Еще Биддер (*Bidder*, 1898), ссылаясь на данные Минчина (*Minchin*, 1896) указывал, что известковых губок можно разделить по признаку положения ядер в хоаноцитах. У части губок ядра располагаются базально, в основаниях клеток, а у других апикально, непосредственно под жгутиком. Первых относили к *Calcinea*, других к *Calcaronea*. Однако многие исследователи относились к такому подходу настороженно, поскольку в этом плане было исследовано еще слишком мало видов. Тем не менее, этот признак довольно часто использовался как вспомогательный (*Dendy*, *Row*, 1913). Такой вариант системы для

кальциевых губок, созданный в конце XIX века просуществовал практически до 80-х годов XX века (Human, 1940 и др.)

Разногласия в построении системы в 90-х годах XX века в результате разрешились в пользу Биддера. По мере накопления данных, оказалось, что признак - положение ядра в хоаноците, коррелирует и с другими существенными признаками, такими как строение личинки, строение спикул и очередности их появления при метаморфозе.

Итог развития системы кальциевых губок подведен в работах Хартмана (Hartman, 1958) и Бороевича (Borojvic et al, 1990; Borojvic et al, 2000). В настоящее время принимается деление кальциевых губок на *Calcinea* и *Calcaronea*. Первый делится на отряды *Clathrinida* и *Murrayonida* по отсутствию или наличию неспикульного кальцита соответственно. Класс *Calcaronea* делится на отряды *Leucosolenida*, *Lithonida* и *Baeriida*, для *Lithonida* характерно наличие неспикулярного кольцита, для *Baeriida* - наличие микроспикул. *Leucosolenida* лишены и того и другого.

Классификация обыкновенных губок развивалась параллельно классификации известковых и по тем же принципам. Основным признаком для построения системы, в этом случае, стала форма спикул. После того как от общей группы *Silicea* были отделены *Hexactinellida* (Schmidt, 1870) за удивительную симметричность спикул, а оставшихся *Silicea* совместили с *Keratosa* в тип *Demospongiae* (Sollas, 1885), начались жаростные дискуссии о принципах выделения отрядов и их названиях. До 1956 все классификации *Demospongiae* выделяли подклассы исключительно на основании обладания спикулами определенного вида (Topsent, 1928, Laubenfels, 1936 и др.). В 1953 году Леви, один из ведущих эмбриологов Европы, предложил выделить два подкласса, *Seractinomorpha* и *Tetractinomorpha*, на основании эмбриологических критериев, в основном, типа личинки, и провел эмбриологические исследования многих видов губок (Levi, 1953, 1955, 1956). Классификация демоспонгий приобрела новые черты. Позже Леви предложил еще один подкласс — *Homoscleromorpha* (Levi, 1973). Многочисленные гистологические исследования подтвердили целесообразность предложений Леви. Однако остался ряд групп, которые сильно выделяются из предложенных подклассов по структуре скелета (Bergquist, 1980). Ревизия Хупера и ван Соеста (Hooper, van Soest, 2002) стала последней, построенной исключительно на морфологических критериях. В ней сохранились подклассы Леви. Подкласс *Tetractinomorpha* включает отряды: *Chondrosida*, *Halisarcida*, *Verongida*, *Agelasida*, *Astrophorida*, *Poecilosclerida*, *Haplosclerida*, *Halichondrida*, *Spirophorida*,

Verticillitida, выделенными на основании устройства скелета и присутствия определенных видов спикул. Подкласс Ceractinomorpha включает отряды: Dictyoceratida и Dendroceratida, выделенные на основании структуры скелета. Подкласс Homoscleromorpha включает отряд Homoscleromorphida. А все губки с массивными скелетами объединены в полифилетическую группу “lithistids”.

Результаты и выводы

1. На основании изучения обработанных нами материалов, список антарктической фауны должен быть дополнен 9 родовыми названиями, ранее незарегистрированными в водах Антарктики и Субантарктики. Два вида должны быть описаны как новые для науки. (Описания новых видов подготавливаются к опубликованию.)

2. Склером (набор спикул, слагающих скелет губки) у сходных и несомненно родственных видов губок, населяющих холодные воды Северного и Южного полушарий, включает спикулы сходного строения, но сильно различающиеся по размерам. У видов Южного океана некоторые спикулы имеют полтора-два раза более крупные размеры. (Строгой корреляции с факторами среды до сих пор установить не удается.)

3. Синтез общих, хорошо обоснованных сравнительно-анатомических представлений лежащих в основе современной морфологической классификации губок (опирающийся на давно известные факты и новые данные) заставляет критически отнестись к поспешным глобальным изменениям системы Porifera, предлагаемым в последнее время на основании молекулярно-генетических маркеров.

4. Тщательный сравнительно-морфологический анализ показывает, что лейконоидная структура появлялась в истории губок неоднократно, следовательно не все лейконоидные губки состоят в тесном родстве. Материал, из которого сложены спикулы и механизм их закладки у представителей разных классов различны. Все эти наблюдения, порознь обсуждавшиеся старыми исследователями, приводят к выводу о вероятной полифилии типа Porifera.

Список цитируемой литературы

Колтун В.М. 1959. Кремнеугольные губки северных и дальневосточных морей СССР (Отряд *Cornasuspongia*). Москва–Ленинград: изд-во «Академии Наук СССР». 235 с.

Колтун В.М. 1964. Губки Антарктики. I. Кремнеугольные губки. Исследование фауны морей, т. II(X), с. 3-131.

Колтун В.М. 1966. Четырехлучевые губки северных и дальневосточных морей СССР (Отряд *Tetraxonida*). Москва–Ленинград: изд-во «Академии Наук СССР». 112 с.

Колтун В.М. 1967. Стеклообразные, или шестилучевые, губки северных и дальневосточных морей СССР (Класс *Hyalospongiae*). Ленинград: изд-во «Наука». 125 с.

Мечников И. И. , 1950. Избранные биологические произведения. Москва. С. 271–471.

Чернова Н.В. 2014. Репродуктивный комменсализм рыб полярных регионов и стеклообразных губок (Porifera: *Hexactinellida*) как проявление биологической биполярности. С. 352-355 // Современные проблемы биологической эволюции: материалы II Международной конференции. 11-14 марта 2014, г. Москва. М.: ГДМ. - 449 с.

Alvarez B., Hooper J.N.A. 2009. Taxonomic revision of the order *Halichondrida* (Porifera: *Demospongiae*) from northern Australia. Family *Axinellidae*. *The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory*, 25: 17-42.

Alvarez B., Hooper J.N.A. 2010. Taxonomic revision of the order *Halichondrida* (Porifera: *Demospongiae*) of northern Australia. Family *Dictyonellidae*. *The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory*, 26: 13-36.

Arntz. W.E., Brey T. 2001 The expedition ANTARKTIS XVII/3 (EASIZ III) of the RV Polarstern in 2000. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, 402, 1–181.

Arntz W.E., Brey T. 2003. The expedition ANTARKTIS XIX/5 (LAMPOS) of the RV “Polarstern” in 2002. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, 462: 1–120.

Arntz W.E., Brey T. 2005. The expedition ANTARKTIS XXI/2 (BENDEX) of the RV “Polarstern” in 2003/2004. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, 503: 1–149.

Bergquist P.R. 1970. The Marine Fauna of New Zealand: Porifera, Demospongiae, Part 2 (Axinellida and Halichondrida). *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 51: 9-85.

Bergquist P.R., Warne K.P. 1980. The Marine Fauna of New Zealand: Porifera, Demospongiae, Part 3 Haplosclerida and Nepheliospongia. *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 87: 1-77.

Bidder G.P. 1898. The skeleton and classification of calcareous sponges. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 64: 61–76.

Blainville H. de. 1834. *Manuel d’Actinologie et de Zoophytologie*. Paris

Borchiellini C., Manuel M., Alivon E., Boury-Esnault N., Vacelet J, Le Parco. 2001.

Sponge paraphyly and the origin of Metazoa, *Journal of Evolutionary Biology*, 14(1): 171–179.

Borojevic R., Boury-Esnault N., Vacelet J. 1990. A revision of the supraspecific classification of the subclass Calcinea (Porifera, class Calcarea). *Bulletin du Museum national d’Histoire naturelle*, 4e ser., 12 (2): 243-245.

Borojevic R., Boury Esnault N., Vacelet J. 2000. A revision of the supraspecific

classification of the subclass Calcaronea (Porifera, class Calcarea). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Section A, Zoologie Biologie et Ecologie Animales, 12(2): 243–276.

Boute et al. 1996.

Bowerbank J. S. 1845. Description of a new Genus of Calcareous Sponges (Dunstervillia) . Ann. Mag. Nat. Hist., 1(XV): 297-300.

Bowerbank J. S. 1864. A Monograph of the British Spongiadae. Volume 1. Robert Hardwicke, London, 289 p.

Brøndsted H.V. 1931. Die Kalkschwämme der Deutschen SüdpolarExpedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Expedition, 1901-03*, 20: 1-47.

Burton M. 1929. *Porifera. Part II. Antarctic sponges. British Antarctic ("Terra Nova") Expedition, 1910. Natural History Report, Zoology*, 6(4): 393–458.

Burton M. 1934. Sponges. Pp. 1-58, pls I-VIII. In: *Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-03 under the Direction of Dr. Otto Nordenskjöld*, 3 (2). (Norstedt & Söner: Stockholm).

Campos M., Mothes B., Mendes I.L.V. 2007. Antarctic sponges (Porifera, Demospongiae) of the South Shetland Islands and vicinity. Part II. Poecilosclerida. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(3): 742–770.

Carter H.J. 1883. Contributions to our Knowledge of the Spongida. *Annals and Magazine of Natural History*, (5) 12 (71): 308-329, pls XI-XIV.

Cavalcanti F.F., Clautau M. 2011. Solenoid: a new aquiferous system to Porifera. *Zoomorphology*, 130: 255–260.

Dendy A., Row R. W. 1913 The classification and phylogeny of the calcareous sponges, with a reference list of all the described species, systematically arranged. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 47: 704-813.

Dendy A. 1922. Report on the Sigmatotetragonida collected by H.M.S. 'Sealark' in the Indian Ocean. *In: Reports of the Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905, Vol. 7. Transactions of the Linnean Society of London*, 18 (1): 1-164, pls 1-18.

Eerkes-Medrano, Leys. 2006.

Fabricius O. 1780 *Eauna Groenlandica*. Hafnise et Lipsie.

Fahrbach E. 2006. The expedition ANTARKTIS XXII/3 of the RV "Polarstern" in 2005. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, 533: 1–246.

Fütterer D.K., Brandt A., Poore G.C.B. 2003. The expeditions ANTARKTIS-XIX/3-4 of the RV "Polarstern" in 2002 (ANDEEP I and II: Antarctic benthic deep-sea biodiversity – colonization history and recent community patterns). *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, 470: 1–174.

Gonobobleva, Ereskovsky. 2004.

Goodwin C., Jones J., Neely K., Brickle P. 2011. Sponge biodiversity of the Jason Islands and Stanley, Falkland Islands with descriptions of twelve new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(2): 275-301.

Grant E. E. 1861. *Tabular View of the Primary Divisions of the Animal Kingdom*, London.

Gutt J., Bohmer A., Dimmler W. 2013. Antarctic sponge spicule mats shape macrobenthic diversity and act as a silicon trap. *Marine ecology progress series*, 480: 57–71.

Haeckel E.H.P.A. 1866. *Generelle morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenztheorie*, von Ernst Haeckel. Berlin, G. Reimer.

Haeckel E.H.P.A. 1870. *Prodromus eines Systems der Kalkschwämme*. *Jenaische Zeitschr.*, V: 236-254.

Haeckel E.H.P.A. 1872. *Die Kalkschwämme, eine Monographie* (Berlin)

Haeckel E.H.P.A. 1874. Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 8: 1–55.

Hartman W. 1958. A re-examination of Bidder's classification of the Calcarea. *Systematic Zoology*, 7: 97–110.

Hartman W.D. 1967. Revision of *Neofibularia* (Porifera, Demospongiae), a genus of toxic sponges from the West Indies and Australia. *Postilla*, 113: 1-41.

Hentschel E. 1909. Tetraxonida. I. Teil. Pp. 347-402, pls XXII-XXIII. *In*: Michaelsen, W. & Hartmeyer, R. (Eds), Die Fauna Südwest-Australiens. Ergebnisse der Hamburger südwest-australischen Forschungsreise 1905, 2 (21). (Fischer: Jena).

Hentschel E. 1914. Monaxone Kieselschwämme und Hornschwämme der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Expedition*, 15 (1): 35-141, pls IV-VIII.

Hooper J.N.A., Bergquist P.R. 1992. *Cymbastela*, a new genus of lamellate coral reef sponges. *Memoirs of the Queensland Museum*. 32 (1): 99-137.

Hooper J.N.A., de Cook S., Hobbs L.J., Kennedy J.A. 1997. Australian Halichondriidae (Porifera: Demospongiae): I. Species from the Beagle Gulf. pp. 1-65. *In*: Hanley, J.R., Caswell, G., Megirian, D. and Larson, H.K. (Eds), Proceedings of the Sixth International Marine Biological Workshop. The marine flora and fauna of Darwin Harbour, Northern Territory, Australia.

Hyman L.N. 1940. The invertebrate. Protozoa through Ctenophora, N.Y. Vol.1

Jenkin C.F. 1908. Porifera. III. Calcarea. National Antarctic Expedition, 1901-1904. *Natural History, Zoology*, 4: 1-49, pls XXVII-XXXVIII.

Kirkpatrick R. 1907. Preliminary Report on the Monaxonellida of the National Antarctic Expedition. *Annals and Magazine of Natural History*, 7(20): 271-291.

Kirkpatrick R. 1908. Porifera (Sponges). II. Tetraxonida, Dendy. *National Antarctic Expedition, 1901-1904 Natural History*. 4, Zoology: 1-56, pls VIII-XXVI.

Kirkpatrick R. 1908. Tetraxonida. *National Antarctic Exped., Natural History*, IV(2): 1-56.

Laguionie-Marchais C., Kuhnz L.A., Huffard C.L., Ruhl H.A., Smith Jr. K.L. 2015. Spatial and temporal variation in sponge spicule patches at Station M, northeast Pacific. *Marine Biology*, 162: 617–624.

Lage A., Carvalho M.S., Menegola C. 2013. Two new species of Halichondrida (Demospongiae) and the first record of *Phycopsis* and *Ciocalapata* for Brazil. *Zootaxa*, 3734 (2): 292-300.

Laubenfels, M.W. de. 1936. 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. *Publ. Carnegie Institute (Washington)* 467; *Pap. Tortugas Laboratory* 30.

Lendenfeld R. von. 1887. Die Chalineen des australischen Gebietes. *Zoologische Jahrbücher, Jena*, 2: 723-828, pls XVIII-XXVII.

Lendenfeld R. A., von. 1885. Monograph of the Australian Sponges. Part III. The Calcispongiae. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 4: 1083–1150.

Lendenfeld R. von. 1888. *Descriptive Catalogue of the Sponges in the Australian Museum, Sidney*. Taylor & Francis, London: 260 pp.

Lendenfeld R.A., von. 1891. *Die Spongien der Adria. I: Die Kalkschwämme*. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 212 p.

Levi C. 1953. On a new classification of the Demospongiae. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences (Paris)*, 236: 853-855.

Levi C. 1973. Systematique de la classe des Demospongiaria (Demosponges). P.-P. GRASSE (Ed.), Traite de Zoologie III. Spongiaires. Masson, Paris: 577-631.

Leys S.P. 2007. Sponge coordination, tissues, and the evolution of gastrulation. In: Custódio MR, Lôbo-Hajdu G, Hajdu E, Muricy G (eds) Porifera Research. Biodiversity, Innovation and Sustainability. Livros de Museu Nacional 28, Rio de Janeiro, pp. 53-59.

Leys S.P., Nichols S.A., Adams E.D.M. 2009. Epithelia and integration in sponges. *Integrative and Comparative Biology*, 49(2): 166–177.

Leys S.P., Farrar N. 2016. Chapter 3, Porifera in *Structure and Evolution of Invertebrate Nervous System*. Published to Oxford University Press, pp.9–17.

Linné C. 1766. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio duodecima, reformata / C. Linné. — Holmiæ. (Salvius). — 532 p.

Maldonado. 2004 (из Leys, 2009)

Manuel M. 2003. Phylogeny and evolution of calcareous sponges: Monophyly of Calcinea and Calcaronea, high level of morphological homoplasy, and the primitive nature of axial symmetry. / M. Manuel, C. Borchiellini, E. Alivon, Y. Le Parco, J. Vacelet, N. Boury-Esnault. // *Systematic Biology*, 52: 311–333.

Minchin E. A. 1896. Suggestions for a Natural Classification of the Asconidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 6(XVIII): 349-362.

Minchin, 1900

Nickel M. 2010. Evolutionary emergence of synaptic nervous systems: what can we learn from the non- synaptic, nerveless Porifera? *Invertebrate Biology*, 129(1): 1–16.

Paula et al. 2012.

Plotkin A.S., Janussen, D. 2007. New genus and species of Polymastiidae (Demospongiae: Hadromerida) from the Antarctic deep sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(6): 1395–1401.

Plotkin A., Janussen D. 2008. Polymastiidae and Suberitidae (Porifera: Demospongiae: Hadromerida) of the deep Weddell Sea? Antarctic. *Zootaxa*, 1866: 95–135.

Plotkin A., Gerasimova E., Rapp H.T. 2012. Phylogenetic reconstruction of Polymastiidae (Demospongiae: Hadromerida) based on morphology. *Hydrobiologia*, 687(1): 21–41.

Plotkin A., Morrow C., Gerasimova E., Rapp H.T. 2016. Polymastiidae (Demospongiae: Hadromerida) with ornamented exotyles: a review of morphological affinities and description of a new genus and three new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.

Polejaeff N. 1883. Report on the Calcareous sponges dredged by H. M. S. “Challenger” during the years 1873-1876 (London: MacMillan and Co), 1 – 76 pp.

Ridley S.O. 1884. Spongiida. *Report on the Zoological Collections made in the Indo-Pacific Ocean during the Voyage of H.M.S. ‘Alert’, 1881-2. (British Museum (Natural History): London):* 366-482, pls 39-43; 582-630, pls 53-54.

Ridley S.O., Dendy A. 1887. Report on the Monaxonida collected by H.M.S. “Challenger” during the years 1873–1876. *Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. “Challenger”, 1873–1876, Zoology* 20(59): 1–275.

Rützler K., Macintyre I.G. 1978. Siliceous Sponge Spicules in Coral Reef Sediments. *Marine Biology*, 49: 147–159.

Sarà M., Balduzzi A., Barbieri M., Bavestrello G., Burlando B. 1992. Biogeographic traits and checklist of Antarctic demosponges. *Polar Biology*, 12: 559–585.

Soest R.W.M. van. 2002. Family Suberitidae Schmidt, 1870. In: Hooper J.N.A., Soest, R.W.M van. (Eds.), *Systema Porifera. A Guide to the Classification of Sponges. Vol. 1*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 227–244.

Soest R.W.M. van, Boury-Esnault N., Janussen D., Hooper J. 2005. *World Porifera database*. Available from: <http://www.marinespecies.org/porifera/> (23-01-2008).

Sollas W.J. 1885. A Classification of the Sponges. *Annals and Magazine of Natural History*, (5) 16(95): 395.

Schmidt O. 1870. Grundzüge einer Spongien-Fauna des atlantischen Gebietes. (Wilhelm Engelmann: Leipzig): iii-iv, 1-88, pls I-VI.

Thiele J. 1905. Die Kiesel- und Hornschwämme der Sammlung Plate. *Zoologische Jahrbücher Supplement 6 (Fauna Chilensis III)*: 407-496, pls 27-33.

Thomson W., Murray J. 1885. Report of the scientific results of the voyage of H.M.S. CHALLENGER during the years 1873-76 under the command of Captain George S. Nares, R.N., F.R.S., and the late Captain Frank Tourle Thomson, R.N.

Topsent E. 1908. Spongiaires. *Expédition antarctique française (1903-1905) commandée par le Dr Jean Charcot (Paris)*.

Topsent E. 1917. Spongiaires. In: Joubin L. (Ed.), *Deuxième Expédition Antarctique Française (1908–1910) Commandée par le Dr. Jean Charcot. Sciences Physiques: Documents Scientifiques*, 4. Masson & Cie, Paris, pp. 1–88.

Topsent E. 1928. Spongiaries de l'Atlantique et de la Méditerranée provenant des croisières de Prince Albert Ier de Monaco. *Resultats des Campagnes Scientifiques du Prince de Monaco* 74.

Tuzet O. 1973 Éponges calcaires. In *Traité de Zoologie*. Edited by P.-P. Grassé. Masson et Cie, Paris, pp. 27–132.

Urban F. 1908. Die Kalkschwämme der deutschen Tiefsee-Expedition. Zoologischer Anzeiger, 33: 247-252.

Vosmaer G.C.J. 1885. The Sponges of the 'Willem Barents' Expedition 1880 and 1881. Bijdragen tot de Dierkunde, 12(3): 1-47.

Wiedenmayer F. 1989. Demospongiae (Porifera) from northern Bass Strait, southern Australia. Memoirs Museum Victoria, 50(1): 1-242, pls 1-38.

Wilson. 1910.