

Ep. 5.12

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA  
АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

---

GEOLOGIA INSTITUUDI  
UURIMUSED

ТРУДЫ  
ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ  
VI

2186.92

TALLINN 1961

## К МОРФОЛОГИИ ПОЛУСФЕРИЧЕСКИХ МШАНОК ОТРЯДА TREPSTOMATA

Р. М. МЯННИЛЬ

### Введение

Мшанки отряда *Trepstomata* широко распространены в древнепалеозойских отложениях и нередко являются преобладающим элементом фауны этих отложений. Среди трепостомат известно немало количество руководящих форм, и вообще их стратиграфическое значение довольно велико. Несмотря на это, трепостоматы, как и все ископаемые мшанки, изучены в мировом масштабе, как в таксономическом, так и в морфологическом отношении, еще относительно слабо. Таксономически сравнительно хорошо изучены к настоящему времени трепостоматы ордовика и силура Северной Америки (Ulrich, 1890, 1893; Ulrich and Bassler, 1904; Bassler, 1906, и др.) и ордовика Прибалтики (Dybowski, 1878; Bassler, 1911; Модзалевская, 1953). На морфологию же трепостомат до сих пор обращалось очень мало внимания. Это касается строения как отдельных элементов зоарий трепостомат, так и их зоарий в целом. В частности, еще недостаточно освещены вопросы строения массивных зоарий этих мшанок, что отрицательно влияет на решение вопросов их систематики.

При изучении видового состава и распространения мшанок ордовика Прибалтики автору удалось в течение последних лет сделать ряд интересных наблюдений над морфологией зоарий массивных трепостомат. Часть результатов этих наблюдений излагается в настоящей статье. В ней рассматриваются особенности расположения ячеек в зоариях, прежде всего в их базальной части. На основании расположения ячеек выделяется два основных типа дискоидальных и полусферических зоарий — параллельный и радиальный типы. По характеру основания зоарии подразделяются на типы с базальной эпитекой и с ячеистым основанием. Особое внимание уделяется морфологии, а также таксономическому и функциональному значению последнего типа.

В статье автор в общем придерживается соответствующей общепринятой русской терминологии. Исключением является термин «ячейка», который в современной советской литературе укоренился в узком смысле (для обозначения только зооэции, т. е. скелетной части аутозооида). Мы пользуемся этим термином в широком смысле, обозначая им как настоящие зооэции, так и кенозооэции, т. е. мезопоры и подобные им скелетные образования. Автору кажется, что при рассмотрении вопро-

сов морфологии мшанок без такого широкого термина обойтись трудно, ибо мы далеко не всегда знаем сущность тех или иных типов ячеек.

Образцы мшанок, послужившие материалом для настоящей статьи, хранятся под соответствующими номерами в Геологическом музее Академии наук Эстонской ССР.

### О базальной эпитеке

Зоарии трепостомат представлены двумя основными формами — ветвистой и массивной. Среди последних важную роль играют зоарии правильной формы, к которым относятся, в первую очередь, дискоидальные и полусферические, свободно лежащие на дне водоема зоарии. Классическим примером таких правильных зоарий являются зоарии типичных представителей родов *Dianulites*, *Diplotrypa*, *Mesotrypa*, *Prasopora* и др. Согласно общепринятому представлению, зоарии этих родов имеют более или менее плоское основание, покрытое базальной эпитекой. Часто это действительно так, но систематическое изучение характера основания полусферических и дискоидальных зоарий показывает, что покрытое эпитекой основание отнюдь не является единственным типом основания подобных зоарий. Оказывается, что многочисленные виды правильно-массивных трепостомат вообще лишены базальной эпитеки. У этих видов основание слагается ячейками, в той или иной степени отличающимися от ячеек остальной, верхней части зоарий. Характеру и значению ячеистого основания посвящены ниже специальные разделы статьи. Для лучшего понимания излагаемого материала мы позволили себе кратко остановиться здесь и на общем характере базальной эпитеки.

Базальной эпитекой (также эпизоарией, ценелазмой) называется у мшанок тонкая, покрытая концентрическими линиями, или морщинами нарастания, пластинка, развитая у основания зоарии. Эпитека вообще может покрывать и боковые поверхности зоарии, а также внутреннюю полость некоторых трубчато-ветвистых форм. Слитые эпитеки двухслойных зоарий называются срединной пластиной, или мезотекой.

Базальная эпитека может быть свободной или же прикрепленной к субстрату. В последнем виде она свойственна основанию многих ветвистых мшанок, в частности мшанок отряда *Trepostomata*, и основанию полностью обрастающих (инкрустирующих) форм. В более типичном, свободном виде базальная эпитека встречается, с одной стороны, у пластинчатых и массивных зоарий подотряда *Seraporoidea* (отряд *Cyclostomata*) и, с другой стороны, у свободных или частично свободных массивных и пластинчатых зоарий отряда *Trepostomata*.

О характере базальной эпитеки мы имеем пока лишь весьма общее представление. Наши знания ограничиваются, по существу, тем, что базальная эпитека служит основанием зоарии и покрывает и соединяет нижние концы смежных ячеек (Ulrich, 1882). Необходимо сразу оговориться, что базальная эпитека соединяет нижние (начальные) концы ячеек лишь в случае более или менее вертикального их расположения; если же ячейки расположены не вкрест основания, а параллельно к нему, то эпитека покрывает нижние стенки ячеек. Это наблюдается, например, у *Diplotrypa petropolitana petropolitana* (Nich.) (табл. I, фиг. 4) и иногда у *Monotrypa jewensis* Bassl. (табл. I, фиг. 5). То же самое отмечается часто и у своеобразного вида *Dianulites fastigiatus* (Eichw.) (табл. I, фиг. 1), «основание» которого имеет вид перевернутого конуса.

Наиболее характерной особенностью базальной эпитеки являются многочисленные концентрические, более или менее параллельные линии,

или морщинки нарастания. Иногда эти морщинки приобретают вид более или менее резких складок, спустившихся ниже общей поверхности эпитеки. Небезынтересно отметить, что по мнению П. Рэлиха (Röhlich, 1951) подобные складки, возможно, способствовали более стабильному контакту между илистым дном водоема и свободно лежащей на нем зоарией.

Наряду с концентрическими линиями нарастания базальная эпитека нередко бывает покрыта радиальными штрихами, соответствующими радиальному в отношении плоскости эпитеки расположению ячеек (см. например, Ulrich, 1882, стр. 129; Röhlich, 1951, стр. 2; Модзалевская, 1955, стр. 130). Радиальные линии особенно резко выступают у зоарий, эпитека которых покрывает стенки ячеек (см. выше). В отношении характера поверхности базальной эпитеки заслуживает внимания указание Э. Ульриха (Ulrich, 1882, стр. 129) о наличии на эпитеке некоторых видов зоарий мелких коротких шипов. В качестве примера он приводит новый вид *Prasopora bellula*, но последний, по-видимому, до сих пор еще не описан\*, а поэтому характер этих образований нам неизвестен.

У массивных зоарий правильной формы поверхность базальной эпитеки часто бывает плоской или в той или иной мере вогнутой или выпуклой. Такой правильный характер рельефа часто нарушается различными случайными неровностями, а также остатками и следами объектов, на которых начался рост зоарий. Эти следы субстрата приурочены к центру основания или же проходят через него. Субстратом полусферических зоарий часто служили фрагментарные части скелетов различных организмов (табл. I, фиг. 3), а также стеблей каких-то морских растений, по-видимому водорослей (табл. I, фиг. 1, 2, 4). Следы стеблей встречаются у основания ордовикских мшанок Прибалтики довольно часто. Так, они изображены Р. Басслером у *Esthoniopora communis* (Bassler, 1911, рис. 152b; 1953, стр. 127, рис. 1b) и *Hallopora ? dybowskii* [= *Diplotrypa abnormis* (Modz.)] (Bassler, 1911, рис. 212b). Они описаны и изображены, далее, Р. Ф. Геккером, поскольку можно судить по соответствующим изображениям, у *Dianulites* и *Esthoniopora* (Геккер, 1928, стр. 62—63, табл. III, фиг. 8 и 9), и Е. А. Модзалевской (1955, рис. 16) у *Dianulites petropolitanus*. Нами такие следы обнаружены, кроме указанных видов, и на эпитеке *Revalotrypa gibbosa* (Bassl.), *Diplotrypa moniliformis* Bassl. и *Anolotichia rhombica* Bassl.

Следы морских растений обычно тонкие, диаметром 1—2 мм. В большинстве случаев они начинаются в центре основания и кончаются на некотором расстоянии от него (см. Bassler, 1911, рис. 152b; Модзалевская, 1953, рис. 16). Это говорит о том, что свободно плавающая личинка прикреплялась к концу небольшого обломка «стебля» растения, свободно лежащего, по-видимому, на дне водоема. В дальнейшем зоария мшанки перешла на неприкрепленный образ жизни. В некоторых случаях след проходит через всю базальную эпитеку (табл. I, фиг. 2). Это свидетельствует о наличии более длинного обломка «стебля» и о том, что личинка прикреплялась где-то на середине его. Иногда в таких случаях у внешнего края основания зоарии на местах контакта стебля с краем эпитеки образуются заостренные выступы.

След растительного остатка описанного выше типа встречается иногда и у зоарий с ячеистым основанием (см. ниже). Он обнаруживается, кстати, и у изображенного на табл. II, фиг. 1 экземпляра *Dianulites fastigiatus* (Eichw.) (на фотографии почти не виден!), где достигает длины в 8 мм и имеет расположение, совершенно аналогичное располо-

\* В справочнике Р. Басслера (Bassler, 1915) этот вид не упоминается.

жению следов прикрепления у некоторых тетракораллов (см., например, Kaljo, 1958, рис. 1). Это показывает, что зоария рассматриваемой мшанки не обязательно и не всегда росла вокруг стебельков растений (ср. Модзалевская, 1955, стр. 131).

Мы пока еще не располагаем конкретными фактами, позволяющими достоверно судить об условиях образования и роста эпитеки, в частности базальной. Наблюдения над различными циклостоматами и трепостоматами, произведенные по шлифам и по образцам с хорошо сохранившейся поверхностью, с несомненностью показывают, что базальная эпитека должна была развиваться в свободной водной среде над поверхностью грунта или какого-либо другого субстрата. Это доказывается часто наблюдаемым отрывом эпитеки основания инкрустирующих форм от поверхности субстрата, а также исключительной складчатостью базальной эпитеки некоторых частично прикрепленных форм (табл. I, фиг. 6). С другой стороны, базальная эпитека многих мшанок плотно прирастает к субстрату, и некоторые авторы полагают (Модзалевская, 1955), что и так наз. свободный тип базальной эпитеки развивался лишь в контакте с илистым осадком. По-видимому, базальная эпитека может развиваться как в свободной среде, так и в контакте с субстратом, в зависимости как от внешних условий, так и, отчасти, от характера самой мшанки.

Интересный случай образования эпитеки описывается нами ниже у *Dianulites apiculatus* (Eichw.) (см. табл. IV, фиг. 3). Этот случай показывает, что вид, лишенный базальной эпитеки, способен в определенных условиях выделять тонкий слой эпитеки совершенно иного назначения.

Базальной эпитеке, поскольку можно судить по описаниям в литературе различных видов и родов древнепалеозойских мшанок, в большинстве случаев не придавали таксономического значения. В литературе имеются даже прямые указания на то, что эпитека не имеет видового значения (Модзалевская, 1951, стр. 87). В соответствии с этим авторы при описании видов относились к вопросу о наличии или отсутствии эпитеки довольно поверхностно. Так, например, Р. Басслер (Bassler, 1911, стр. 259; 1953, стр. 100) в диагнозах *Esthoniopora* указывает, что основание у этого рода покрыто концентрически морщинистой эпитекой, но при описании вида *E. communis* Басслер определенно говорит о том, что основания некоторых зоарий этого вида покрыты мелкими мезопороподобными ячейками (Bassler, 1911, стр. 260).

Дальнейшие исследования показали, что эти зоарии принадлежат к другому виду — *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.). Тот же автор, не обратив достаточного внимания на базальную эпитеку, ошибочно отнес всех представителей группы *Mesotrypa excentrica* Modz. к *Hallopora? dybowski* s. l. Теперь же нам известно, что эти очень широко распространенные в среднем ордовике Прибалтики мшанки весьма легко отличаются от последнего, сборного вида постоянным отсутствием базальной эпитеки. Е. А. Модзалевская (1953, стр. 102) при описании *Prasopora insularis esthonica* Modz. указывает, что основание этой мшанки покрыто концентрически-морщинистой эпитекой, в то время как наш материал определенно указывает на ее полное отсутствие у данного вида (см. стр. 130). То же относится и к *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.), *Mesotrypa bystrowi* Modz. (= *M. excentrica* Modz.) и др. (Модзалевская, 1953, стр. 109, 114 и др.).

Изучение фауны мшанок ордовика Прибалтики показывает, что наличие или отсутствие базальной эпитеки, несомненно, имеет определенное таксономическое значение, по меньшей мере в качестве видового признака. Это заставляет нас в будущем при описании массивных тре-

постомат обратить должное внимание на характер их основания, а также ревизовать в этом отношении все описанные ранее виды. При этом необходимо иметь в виду, что в литературе нередко и ячеистые основания с четкими концентрическими линиями роста неправильно принимаются за базальную эпитеку.

У полусферических трепостомат Прибалтики базальная эпитека известна уже с тех пор, как они сами стали известными. Так, например, уже в первых работах Э. Эйхвальда (Eichwald, 1825, стр. 21; 1829, стр. 179, 180, 181) говорится о наличии концентрических ламелл, или линий, на плоских основаниях различных «миллепорид» и «литофитов». Дальнейшие сведения содержатся в работах Э. Эйхвальда (Eichwald, 1860), В. Дыбовского (Dybowski, 1878), Х. Никольсона (Nicholson, 1879, 1881), Р. Басслера (Bassler, 1911), Е. А. Модзалевской (1953, 1955) и др. На основании собственных исследований мы можем констатировать наличие хорошо выраженной свободной базальной эпитеки у следующих прибалтийских мшанок: *Ceramopora spongiosa* Bassl., *C. intercellata* Bassl., *Coeloclema laciniatum* (Eichw.), *C. punctatum* (Bassl.), *Anolotichia rhombica* Bassl., *Favositella exserta* Bassl. (табл. I, фиг. 6), *Mesotrypa discoidea orientalis* Bassl., *M. egena* Bassl., *Diazipora milleporacea* (Bassl.), *Revalopora revalensis* Bassl., *Dianulites petropolitanus* (Pand.), *D. grandis* Bassl., *Orbipora distincta* (Eichw.), *Esthoniopora communis* Bassl., *E. curvata* Bassl. (табл. II, фиг. 1), *Diplotrypa petropolitana petropolitana* (Nich.) (табл. I, фиг. 2—4; табл. II, фиг. 2), *D. p. densitabulata* Modz., *D. abnormis* (Modz.).

Кроме того, базальная эпитека в типичном виде встречается у некоторых экземпляров *Diplotrypa moniliformis* Bassl. и у *Monotrypa jewensis* Bassl. (табл. I, фиг. 5). Особый тип базальной эпитеки отмечается у *Dianulites fastigiatus* (Eichw.) (табл. I, фиг. 1) (см. Модзалевская, 1955). Из перечисленных видов в наиболее типичном виде базальная эпитека встречается у *Anolotichia rhombica*, *Coeloclema laciniatum*, *Favositella exserta*, *Dianulites petropolitanus*, *Orbipora distincta*, *Esthoniopora communis* и *Diplotrypa petropolitana*.

Базальная эпитека характерна не только для мшанок. Она часто встречается и у некоторых табулят, и у строматопороидей. Так, Б. С. Соколов (1955, стр. 14) указывает, что у полипняков (колоний) табулят во многих случаях боковая и нижняя поверхности имеют как бы общую стенку, которая облекает все кораллиты тонким покровом, всегда более или менее морщинистым. Примеры хорошего развития боковой стенки изображены Б. С. Соколовым у *Favosites*, *Nodulipora* и *Michelinia* (Соколов, 1955, табл. II, фиг. 5; табл. X, фиг. 7; табл. XII, фиг. 5). Присутствие базальной эпитеки, согласно Б. С. Соколову, является обычным у массивных табулят, но, как правило, она плохо сохраняется. Она наблюдается и у пластинчатой хететиды *Fistulimurina*, и у гелиолитиды *Protarea* (Соколов, 1955, табл. LXXXIII, фиг. 3—4 и табл. LXXII, фиг. 1).

Базальная эпитека развита также у многих строматопороидей. Согласно В. Н. Рябинину (1951, стр. 54), она особенно характерна для пластинообразных полусферических и лепешкообразных ценостеумов, у которых часто снабжена хорошо развитыми неправильно-концентрическими линиями нарастания, отмечающими периодические перерывы в росте. Указанным автором базальная эпитека изображена, например, у *Clathrodictyon variolare* (Rosen) (табл. XIII, фиг. 2), *Stromatopora kaugatomica* Riab. (табл. XXXVII, фиг. 1) и др.

Нет сомнения, что наблюдаемая у кораллов и строматопороидей базальная эпитека аналогична таковой у циклостомат и трепостомат.

Изучение большого количества срединных сечений полусферических зоарий с базальной эпитекой показывает, что эти зоарии могут быть по расположению ячеек подразделены на две основные группы. В одних случаях (рис. 1а) ячейки в зоариях располагаются более или менее параллельно друг к другу и поднимаются с базальной эпитеки более или менее под прямым углом. Такой тип зоарии может быть назван типом с параллельными ячейками или просто параллельным типом зоарии. Из прибалтийских ордовикских мшанок параллельный тип зоарии в типичном виде встречается у *Orbipora distincta* (Eichw.), *Esthoniopora curvata* Bassl. (табл. II, фиг. 1) и *E. communis* Bassl. Он характерен и для *Mesotrypa discoidea orientalis* Bassl., *M. egena* Bassl., *Nekhorosheviella cribrosa* Modz., а также для ряда других прибалтийских трепостомат. Этот тип зоарий встречается как у видов с мезопорами, так и у видов, лишенных мезопор.

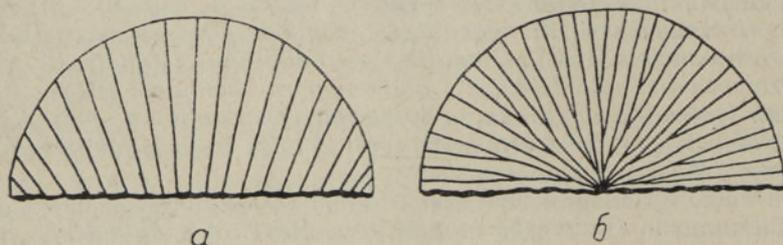


Рис. 1. Схематическое изображение двух основных типов строения полусферических зоарий трепостомат с базальной эпитекой. а — параллельный тип зоарии, характеризующийся более или менее вертикальным расположением ячеек; б — радиальный тип зоарии, характеризующийся радиальным расположением ячеек.

В других случаях (рис. 1б) ячейки имеют в зоариях радиальное расположение, причем исходной точкой их ориентировки является центр эпитеки, т. е. начальная точка роста зоарии. Из этой точки ячейки радиально расходятся к поверхности зоарии, причем самые нижние из них располагаются параллельно к эпитеке. Рассматриваемый тип расположения ячеек может быть назван радиальным, а соответствующие зоарии — радиальными зоариями. Этот тип зоарии среди прибалтийских мшанок наиболее характерно представлен у *Diplotrypa petropolitana petropolitana* (Nich.) (табл. II, фиг. 2), *D. petropolitana densitabulata* Modz., *D. abnormis* Modz., *Dianulites petropolitani* (Pand.). Встречается, по имеющимся данным, лишь у видов, имеющих мезопоры.

Названные типы зоарии образовались, по-видимому, не в связи со случайными условиями существования и роста зоарии, а обусловлены эволюционно и зависят от характера преимущественного почкования зооидов. Так, параллельный тип зоарии обусловлен преимущественным почкованием зооидов на базальной эпитеке, в периферической части зоарии. Как правило, здесь возникает основная масса слагающих зоарию зооциев, а в верхней части зоарии берет начало лишь небольшое количество новых зооциев, причем последние возникают преимущественно путем замещения мезопор. У некоторых мшанок, лишенных мезопор, почкование происходит, видимо, только на базальной эпитеке [как, например, у *Orbipora distincta* (Eichw.)]

У радиального типа почкование происходит по всей поверхности зоарии и не ограничено ее боковой частью. Возможно, что возникновение новых зооций происходит у этого типа только путем замещения мезопор.

Таксономическое значение названных двух типов зоарий пока неясное. Содержащиеся в литературе данные о строении зоарий отдельных видов недостаточны и обычно не позволяют судить о типе зоарии того или другого вида. Лишь изредка при описании приводятся указания о характере расположения ячеек в зоариях. На основании таких данных можно судить о том, например, что *Stigmatella alpenensis* Duncan, 1939, «*Dianulites*» *kossjensis* Astrova, 1940, *Mesotrypa regularis* Foord, 1883, *Monotrypa pediculata* Bassler, 1906, *M. pragensis* Röhlich, 1951, *Mesotrypa infida* Ulrich, 1893 и некоторые другие массивные мшанки имеют параллельные зоарии. Кроме того, оказывается, что у преобладающего большинства, если не у всех, представителей рода *Prasopora* также имеются параллельные зоарии. С другой стороны, в литературе мы не могли найти данных, указывающих на радиальный тип зоарии у зарубежных древнепалеозойских мшанок. Из этого, конечно, нельзя заключить об отсутствии таких зоарий за пределами Прибалтики, но эти данные показывают, что параллельный тип зоарии, видимо, более распространен, чем радиальный. Вообще кажется, что первый тип более примитивен и более устойчив в процессе эволюции полусферических мшанок. Радиальный тип зоарии с эпитекой является, по-видимому, исходным для развития полусферических зоарий с ячеистым основанием, а также для развития ветвистых зоарий.

Ограниченность имеющихся данных не позволяет пока судить о значении типа расположения ячеек в качестве родового признака, но видовое значение этого признака на основании прибалтийского материала кажется неоспоримым. Среди прибалтийских полусферических мшанок нет таких видов, которые имели бы одновременно параллельные и радиальные зоарии.

Среди ряда родов, однако, известны как виды с параллельными, так и виды с радиальными зоариями. К таким родам относятся, например, *Mesotrypa*, *Stigmatella* и *Esthoniopora*. Типовой вид рода *Mesotrypa* — *M. infida* Ulrich, 1893 — имеет параллельную зоарию и лишен акантопор; такие же признаки свойственны целому ряду других видов, из которых укажем хотя бы на *M. discoidea* Ulrich, 1893. Им противопоставляется группа *Mesotrypa excentrica* Modz., представители которой имеют акантопоры и радиальную зоарию и лишены базальной эпитеки. Группа эта, по-видимому, имеет значение самостоятельного таксона и в дальнейшем, возможно, будет выделена в особый подрод или даже род. Этот пример указывает, очевидно, на родовое значение типа зоарии, что, однако, на основании имеющихся данных, не подкрепляется на примере других указанных родов. По-видимому, тип зоарии можно считать родовым признаком лишь в некоторых случаях. Он поведет себя, возможно, аналогично ряду других признаков (например, акантопор) трепостомат, которые в некоторых случаях являются, а в других случаях не являются родовыми признаками.

### Характеристика ячеистого основания

Зоарии с ячеистым основанием представляют собой, по нашему мнению, особый тип правильно-массивных зоарий трепостомат. Как уже указывалось выше, эти зоарии лишены базальной эпитеки, и их основание слагается ячейками, направленными более или менее косо вниз.

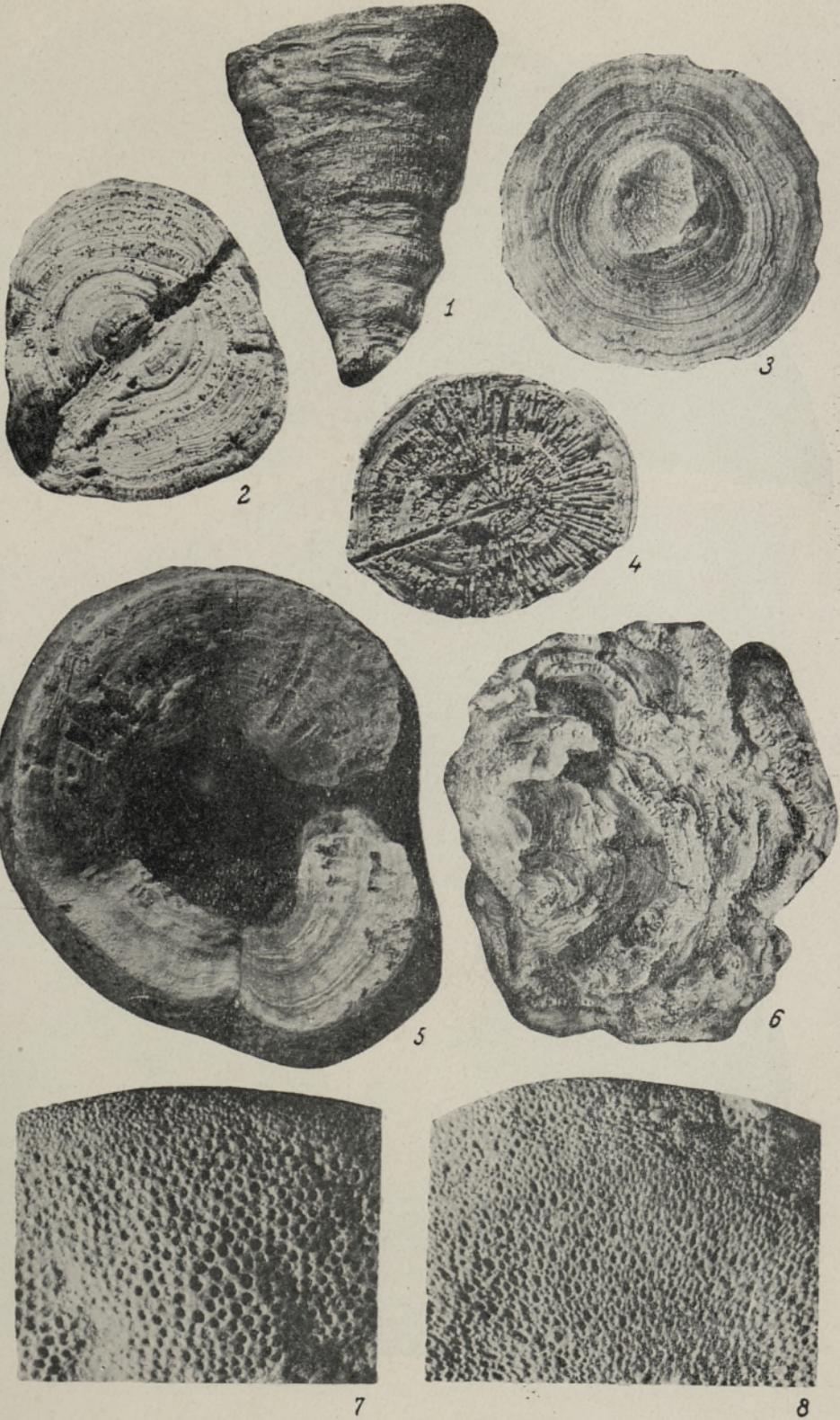
Насколько нам известно, зоарии с ячеистым основанием впервые были описаны по внешним признакам Э. Эйхвальдом (Eichwald, 1825, 1829, 1860) у *Dianulites apiculatus* (Eichw.). Сущность этих зоарий была вскрыта при помощи вертикальных сечений впервые В. Дыбовским (Dybowski, 1878, стр. 32), которому удалось установить, что зоарии подобного типа состоят из верхней и нижней зон, причем первая состоит из крупных, а вторая (ячеистое основание, согласно нашей терминологии) — из мелких ячеек (рис. 2). Р. Басслер в своей монографии о прибалтийских мшанках (Bassler, 1911) во многих местах указывает, что у ряда массивных форм (*Diplotrypa bicornis*, *Esthoniopora communis*, *Dianulites petropolitanus* s. l.) наблюдается интересное развитие мезопородоподобных ячеек в базальной части зоарии. Подобный базальный слой мезопородоподобных ячеек отмечается также у инкрустирующих видов

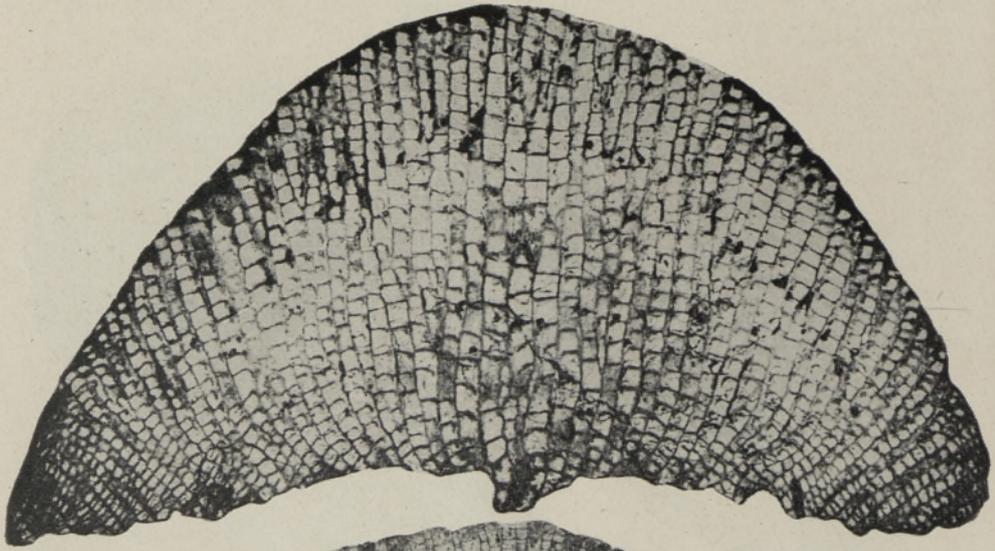
#### ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. Свободная базальная эпитека у *Dianulites fastigiatus* (Eichw.),  $\times 1,7$ , В 2093, Кыргекаллас на р. Пуртсе, С<sub>1с</sub>, колл. А. Эпика. Эпитека покрывает всю боковую часть своеобразной конусовидной зоарии. На правой стороне фотографии у нижнего конца зоарии находится след растительного остатка, служившего субстратом в начальной стадии роста зоарии. В средней части фотографии эпитека разрушена; здесь на поверхность выступают ячейки, расположенные параллельно к ней.
- Фиг. 2—4. Свободная базальная эпитека у *Diplotrypa petropolitana petropolitana* (Nich.), Кохтла-Ярве, С<sub>11а</sub>, колл. А. Эпика. 2 — В 2482,  $\times 1,4$ . Относительно крупный след растительного (?) остатка проходит через все основание зоарии. 3 — В 2484,  $\times 2$ . Основание зоарии с фрагментом створки брахиоподы *Sowerbyella*. 4 — В 2596,  $\times 1,8$ . Основание с выступом у следа растительного остатка; след начинается в центре эпитеки; ввиду сильного разрушения базальной эпитеки на поверхности основания хорошо видны параллельные ей трубочки ячеек.
- Фиг. 5. Свободная базальная эпитека у *Monotrypa jewensis* Bassl.,  $\times 6$ , В 1700, р. Оанду, D<sub>11β</sub>, колл. экспед. 1947 г. Данный вид обрастает сферическую сифониковую водоросль *Cyclocrinites* обычно целиком, а поэтому свободная эпитека появляется у него редко. В центре фотографии видно отверстие в сферическую полость, возникшую вследствие полного разрушения водоросли. В верхней половине фотографии видны ячейки, расположенные параллельно к эпитеке.
- Фиг. 6. Сильно складчатая свободная базальная эпитека у *Favositella exserta* Bassl.,  $\times 1,3$ , В 2448 Кохтла-Ярве, С<sub>11а</sub>, колл. А. Эпика.
- Фиг. 7—8. *Mesotrypa excentrica* Modz., В 2505,  $\times 5,5$ , Кохтла-Ярве, С<sub>11а</sub>, колл. А. Эпика. 7 — верхняя поверхность зоарии с крупными устьями зооциев и расположенными между ними мезопорами. У края зоарии (на фотографии наверху) видны ячейки основания. 8 — поверхность основания зоарии с устьями мезопородоподобных базальных ячеек различного диаметра.

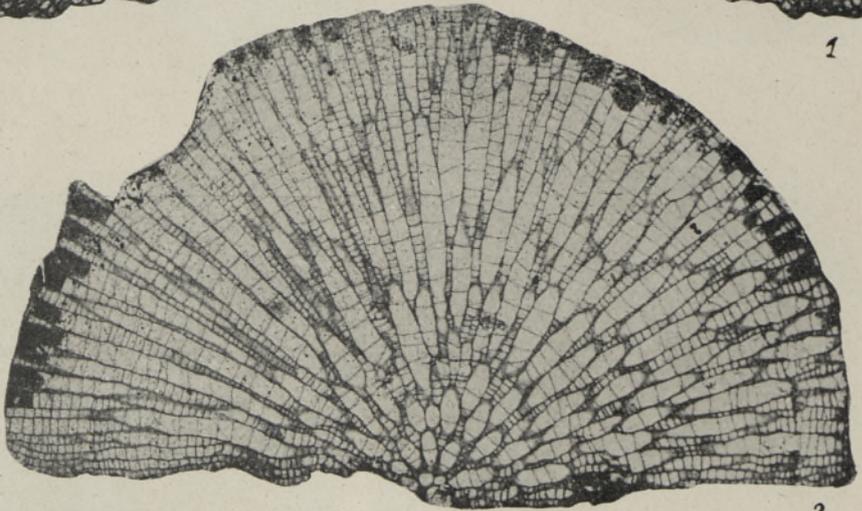
#### ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. Вертикальный медиальный (срединный) разрез через зоарию *Esthoniopora curvata* Bassl.,  $\times 7$ , шлиф В 1816-2, Вахиюла, С<sub>1b</sub>, колл. К. Орвику. Изображение его приводится в качестве примера параллельного типа зоарий. Вблизи основания и в периферической части зоарии видны относительно мелкие, угнетенные зооциевы.
- Фиг. 2. Вертикальный медиальный (срединный) разрез через зоарию *Diplotrypa petropolitana petropolitana* (Nich.),  $\times 7$ , В 2587, Ару на р. Оанду, D<sub>1</sub>, колл. А. Эпика. Изображается в качестве примера радиального типа зоарий.
- Фиг. 3—5. Полная зоария *Stigmatella massalis* Bassl.,  $\times 2$ , В 2487, Раквере, D<sub>111</sub>. 3 — верхняя поверхность зоарии сбоку; 4 — зоария сбоку; 5 — зоария снизу. На фиг. 3 и 4 отчетливо видны макулы, сложенные относительно крупными ячейками. На фиг. 4 хорошо заметно расширенное основание зоарии, обеспечивающее стабильное положение ее на дне водоема. На фиг. 5 виден фрагмент брюшной створки брахиоподы *Sowerbyella tenera* Rõbmusoks, служивший субстратом для зоарии в начальной стадии ее развития.

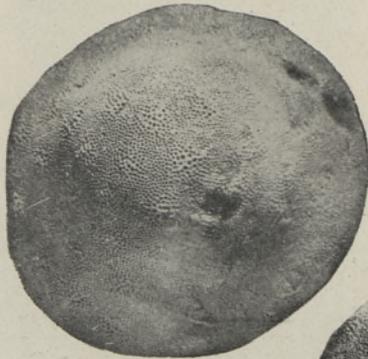




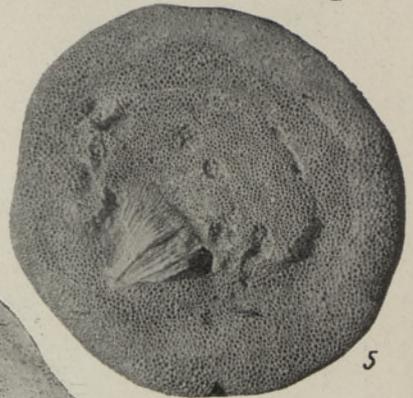
1



2



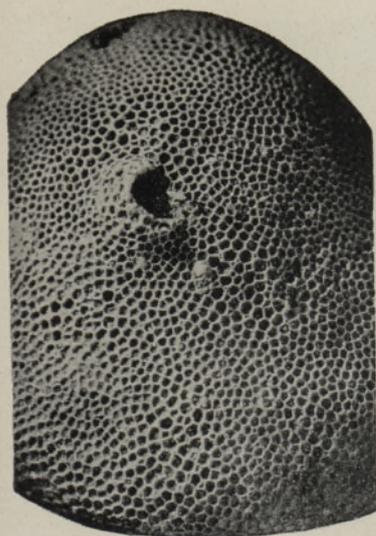
3



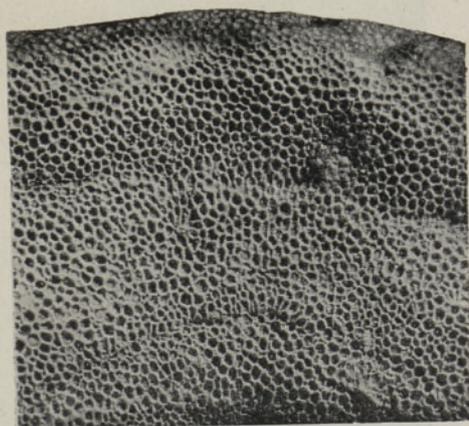
5



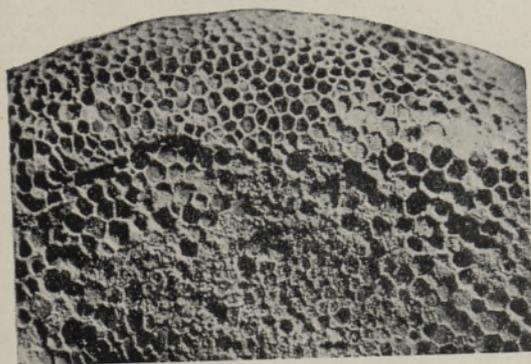
4



1



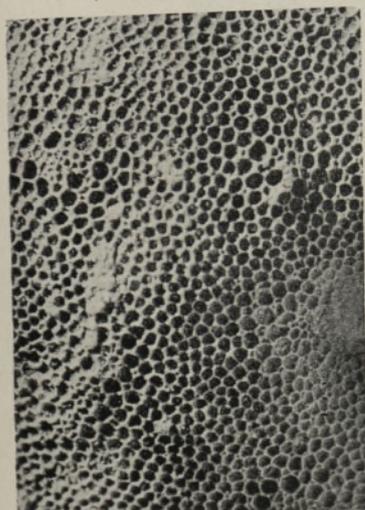
2



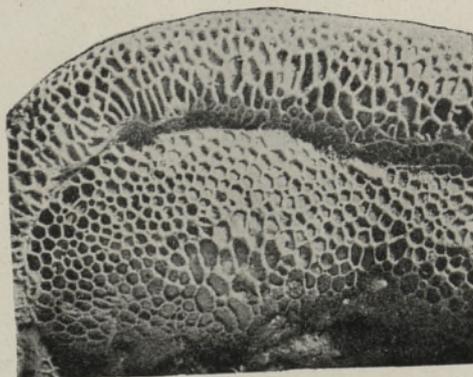
5



3

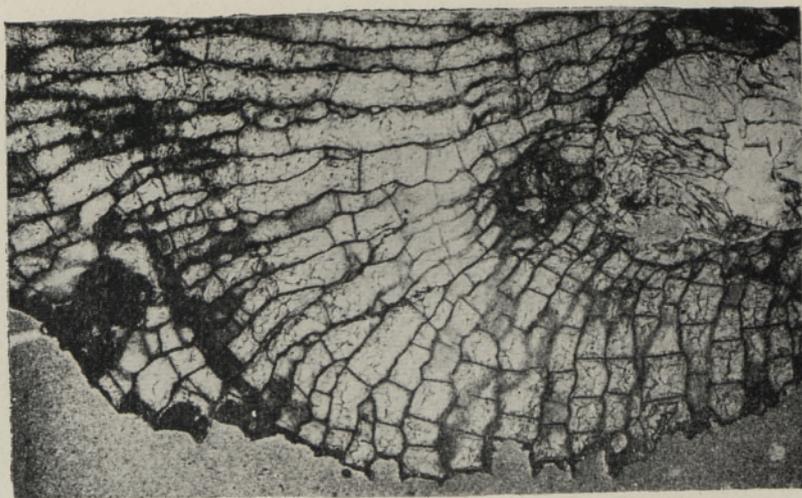


4

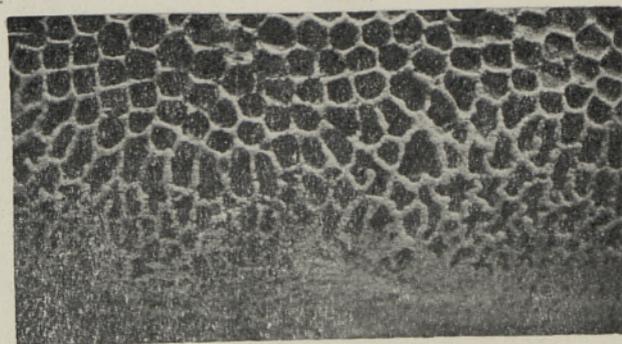


6

ТАБЛИЦА IV



1

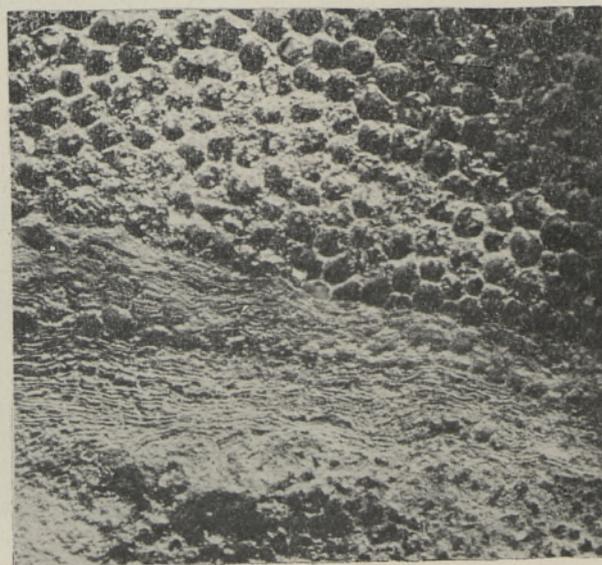


а

б

в

2



а

б

в

3

*Leptotrypa hexagonalis* Ulr. и *Mesotrypa expressa* Bassl. Г. Г. Астрова (1940, стр. 40—41), рассматривая вопрос о мезопороподобных ячейках у *Dianulites petropolitanus* s. l. и *Diplotrypa bicornis*, пришла к заключению, что мы имеем здесь «только случай очень сильно развитой зрелой зоны, почему «мезопороподобные ячейки» Басслера надо рассматривать как настоящие мезопоры».

В своей работе 1955 года Е. А. Модзалев-

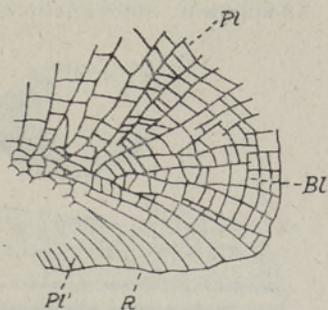


Рис. 2. Вертикальное сечение периферической части основания *Dianulites apiculatus* (Eichw.) по В. Дыбовскому (Dybowski, 1878, табл. I, фиг. 8), *R* — основание зоарии; *Pl* — «полипиды» «верхней зоны» зоарии; *Pl'* — «мелкие полипиды» «нижней зоны» зоарии; *Bl* — диафрагмы.

ская пытается объяснить строение и возникновение ячеистого основания у *Dianulites apiculatus* (Eichw.). Она опирается при этом на особую форму зоарии, характеризующуюся наличием двух выступов и связанного с ними канала в средней части зоарии. Уровень положения канала делит зоарию на верхний и нижний участки, причем первый складывается нормально развитыми зооэциями, а второй — очень мелкими ячейками с неправильными очертаниями устьев и значительно более толстыми стенками (рис. 3). Эти мелкие ячейки, по мнению Е. А. Модзалевской,

### ТАБЛИЦА III

Фиг. 1—3. Поверхность зоарии *Stigmatella massalis* Bassl.,  $\times 5,5$ , Раквере, D<sub>III</sub>. 1 — поверхность верхней части зоарии В 2491 с макулами. 2 — поверхность плоского ячеистого основания зоарии В 267. 3 — поверхность ячеистого основания зоарии В 2354 со спинной створкой *Sowerbyella tenera* Rb̄musoks, частично обросшей базальными ячейками.

Фиг. 4—6. Поверхность зоарии *Hemiphragma subsphaericum* Bassl.,  $\times 5,5$ , Раквере, Е. 4 — поверхность верхней части зоарии В 2352 с устьями нормальных (межмакулярных) и макулярных зооэций и мезопор. 5 — поверхность основания зоарии В 1757, сложенного относительно однородными полигональными ячейками. Значительная часть последних вблизи поверхности пересечена полными диафрагмами, некоторые — недоразвитыми диафрагмами с отверстием в центре. В верхней части фотографии виден незаметный переход базальных ячеек в нормальные зооэции. 6 — краевая часть основания зоарии В 2352. Видны удлинненные устья ячеек основания, приуроченные преимущественно к хорошо заметному краю слоя нарастания.

### ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1. Вертикальное сечение ячеистого основания *Hemiphragma subsphaericum* Bassl.,  $\times 11$ , В 1754, Раквере, Е. Зооэции (на левой стороне фотографии) пересечены гемифрагмами, базальные ячейки (в нижней краевой части фотографии) — полными диафрагмами. Мезопоры развиты только между зооэциями.

Фиг. 2—3. Поверхность боковой части зоарий *Dianulites apiculatus* (Eichw.),  $\times 10$ . 2 — В 1241, С<sub>1с</sub>, Ласнамяги, колл. В. Реймера. а — верхняя часть зоарии с правильными многоугольными устьями зооэций; б — верхняя часть ячеистого основания с удлинненными и неправильно-петалондными устьями базальных ячеек; в — нижняя часть ячеистого основания с сильно утолщенными стенками и почти совсем заросшими устьями базальных ячеек. 3 — В 2077, Убья, С<sub>1с</sub>. а — верхняя часть зоарии с устьями зооэций; б — лентовидная боковая эпитека, покрывающая устья зооэций; в — боковая поверхность основания зоарии, сложенного базальными ячейками.

являются мелкими, угнетенными зооэциями, стенки которых заметно утолщены вследствие большого отложения известкового вещества при замедленном росте в длину отдельных зооэций. Дифференциация зооэций на верхние, нормальные, и нижние, угнетенные, происходит, по Модзалев-

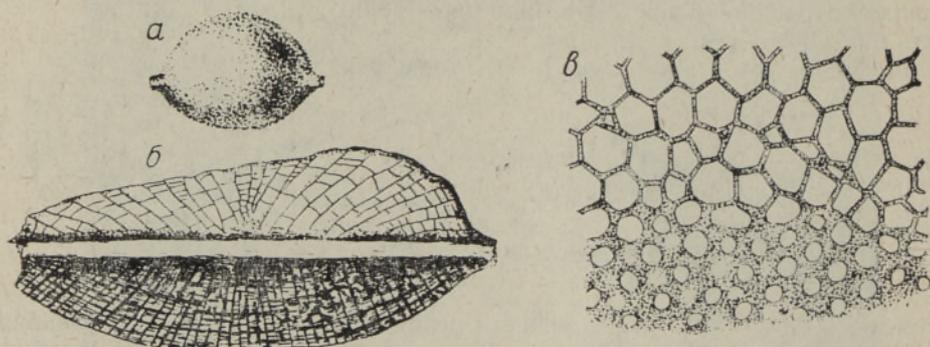


Рис. 3. Строение зоарии *Dianulites apiculatus* (Eichw.) по Е. А. Модзалевской (1955, рис. 3). *a* — внешний вид зоарии, обладающей двумя заостренными выступами; *б* — продольное сечение зоарии, показывающее нормальные ячейки верхней части зоарии (наверху) и толстостенные мелкие ячейки основания; *в* — тангенциальное сечение по границе основания.

ской, вследствие того, что зоария развивалась вокруг растительного стебелька над уровнем дна водоема (см. Модзалевская, 1955, рис. 4).

Изучение «мезопорового основания» у *Diplotrypa bicornis*, *Mesotrypa excentrica*, *Hemiphragma subsphaericum* и некоторых других мшанок позволило нам (Мянниль, 1959, стр. 26) сделать предварительное заключение о том, что оно 1) слагается ячейками, гомологичными настоящим мезопорам, 2) служило укрепляющей, опорной, а иногда, возможно, и прикрепляющей частью зоарии и 3) развивалось обычно на дне водоема, но могло в некоторых случаях развиваться и в илистом грунте. Было также высказано мнение о том, что мезопороподобные ячейки основания зоарий указанных видов представляют собой, по-видимому, кенozooids в понимании Ф. Борга (Borg, 1926, 1933), т. е. они не служили жилыми камерами.

Изучение оснований полусферических и дискоидальных зоарий мшанок Прибалтики показывает, что ячеистое основание является у них значительно более распространенным, чем это можно было предполагать на основании приведенных выше литературных данных. Наличие ячеистого основания обнаружено к настоящему времени у 14 видов, список которых приводится ниже с указанием их стратиграфического распространения\*.

<i>Stigmatella massalis</i> Bassl.	D <sub>II</sub> , D <sub>III</sub>
<i>Hemiphragma subsphaericum</i> Bassl.	(C <sub>II</sub> , C <sub>III</sub> ), D <sub>III</sub> , E
<i>Dianulites apiculatus</i> (Eichw.)	C <sub>Ia</sub> —C <sub>Ic</sub>
<i>Diplotrypa bicornis</i> (Eichw.)	C <sub>Ib</sub> — C <sub>II</sub> , D <sub>I</sub> — D <sub>II</sub>
<i>Mesotrypa excentrica</i> Modz., emend.	(C <sub>Ia</sub> ), C <sub>Ib</sub> — D <sub>II</sub>
<i>Prasopora insularis esthonica</i> Modz.	(?C <sub>II</sub> ), D <sub>I</sub> — D <sub>II</sub>

\* Индексы горизонтов, в которых характер основания соответствующего вида пока не установлен, приведены в скобках; звездочкой обозначены те горизонты, в которых наряду с ячеистым основанием встречаются и основания с базальной эпитекой.

<i>Annunziopora foordi</i> (Nich.)	C <sub>1b</sub>
<i>Esthoniopora lessnikowae</i> (Modz.)	B <sub>II</sub>
<i>Phragmopora multiporata</i> (Bassl.)	*C <sub>1c</sub> , (C <sub>II</sub> )
<i>Phragmopora</i> n. sp.	C <sub>1c</sub>
<i>Diplotrypa moniliformis</i> Bassl.	*C <sub>1c</sub> , (C <sub>II</sub> ), D <sub>I</sub> — D <sub>III</sub>
<i>Mesotrypa expressa</i> Bassl.	C <sub>1c</sub>
<i>Leptotrypa</i> cf. <i>hexagonalis</i> Ulf.	C <sub>II</sub>
<i>Leptotrypa</i> n. sp.	C <sub>1c</sub>

У преобладающего большинства перечисленных видов ячеистое основание встречается постоянно и служит хорошим диагностическим признаком.

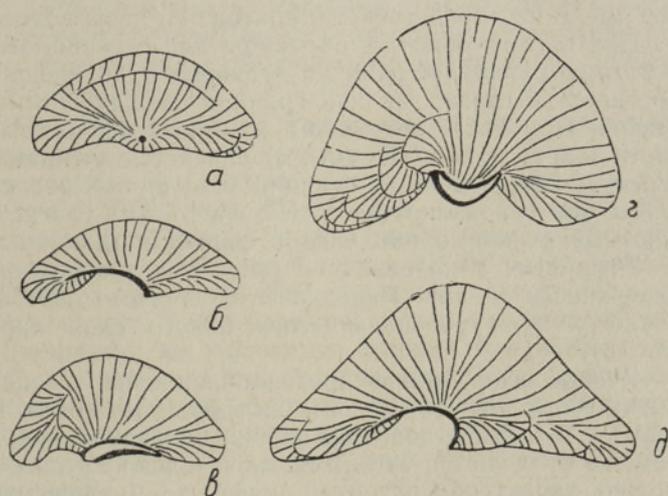
Ниже остановимся на характере ячеистого основания у отдельных изученных нами массивных видов трепостомат.

### *Stigmatella massalis* Bassl.

Вид описан Р. Басслером (Bassler, 1911) по единственной зоарии из верхов кейлаского горизонта (D<sub>II</sub>), у которой основание, по-видимому, не сохранилось. Большой новый материал, происходящий в основном из оандуского горизонта (D<sub>III</sub>), позволяет изучить все детали строения основания этого своеобразного вида.

Форма зоарии в большинстве случаев дискоидальная или полусферическая с несколько расширенным основанием (табл. II, фиг. 3—5). Такая форма говорит об интенсивном первоначальном росте зоарии в ширину, что дало ей возможность лучше сопротивляться опрокидывающим силам. В ранней стадии развития зоарии рассматриваемого вида обрастали почти исключительно створки брахиопод, причем преимущественно внешнюю поверхность брюшных створок *Sowerbyella* (табл. II, фиг. 5; табл. III, фиг. 3). Эти створки, по всей вероятности, во всех случаях представляли собой мертвые остатки животных, лежавших более или менее горизонтально на дне водоема (рис. 4). Основание зоарии плоское или слабо вогнутое, ячеистое. Базальная эпитека не наблюдалась.

Рис. 4. Схематические вертикальные срединные сечения зоарий *Stigmatella massalis* Bassl. из оандуской пачки (D<sub>III</sub>O) окрестностей Раквере,  $\times 1,5$ . а — зоария В 1696, первоначально обраставшая стебель морского растения; б—д — зоарии В 2597, В 1698, В 1699, В 1694, обраставшие мертвые, свободно лежавшие на дне водоема створки брахиоподы *Sowerbyella*. Все эти зоарии с ячеистым основанием имели непосредственный контакт с поверхностью дна водоема.



Верхняя поверхность зоарии (табл. II, фиг. 3—4; табл. III, фиг. 1) характеризуется хорошо развитыми макулами, состоящими из относительно крупных макулярных ячеек и мезопор. Межмакулярные ячейки многоугольные, в общей сложности однородные. Поверхность основания зоарии складывается устьями менее правильных ячеек, размеры которых либо примерно одинаковы с устьями зооэций, либо несколько превосходят их (ср. табл. III, фиг. 1, 2 и 3). Макулы отсутствуют, но среди обычных ячеек встречаются весьма мелкие, напоминающие мезопоры.

Вертикальные сечения через основание показывают (табл. VII, фиг. 1), что в его строении принимают участие главным образом ячейки, практически ничем не отличающиеся от обыкновенных зооэций верхней части зоарии. Среди таких ячеек изредка встречаются значительно более мелкие, имеющие сходство с мезопорами, ячейки. Диафрагмы в последних более частые, чем в крупных ячейках основания.

Форма, а также первоначальная прикрепленность зоарии к мелким створкам брахиопод говорит о том, что они должны были развиваться в непосредственном контакте с илистым дном водоема. Это доказывается, в частности, тем фактом, что нередко наблюдается почти полное обрастание створки *Sowerbyella* тонким базальным слоем мшанки (табл. III, фиг. 3). Этот слой не мог не иметь непосредственного контакта со дном водоема.

### *Hemiphragma subsphaericum* Bassl.

С таксономической точки зрения данный вид хорошо охарактеризован Р. Басслером (Bassler, 1911), но детали строения его основания оставались до последнего времени неизвестными. Между тем уже Р. Басслер обратил внимание на неправильно-полусферическую форму зоарии этого вида (название вида!) и дал изображение ее основания со следом гастроподы, служившей субстратом для зоарии (Bassler, 1911, рис. 179d).

Изучение большого количества экземпляров показывает, что зоарии *Hemiphragma subsphaericum* в преобладающем большинстве случаев нарастают на гастроподах и их фрагментах, причем преимущественно на мелких раковинах *Hormotoma* и всегда имели плоское ячеистое основание. С большой долей вероятности можно предположить, что последнее имело непосредственный контакт со дном водоема.

При беглом осмотре образцов дифференцированность зоарий *Hemiphragma subsphaericum* на верхнюю и нижнюю, базальную части не бросается в глаза, так как граница между ними никогда не бывает резкой. При более детальном же изучении оказывается, что верхняя часть зоарий (табл. III, фиг. 4) складывается ячейками, дифференцированными на обыкновенные зооэции, макулярные зооэции и мезопоры, в то время как основание (табл. III, фиг. 5—6) складывается недифференцированными ячейками изменчивой формы и величины. Последние обычно 5—7-гранные, а по величине превосходят макулярные ячейки верхней поверхности зоарий. Нередко сечение ячеек основания вытянутое, особенно у края развивающегося нового слоя нарастания (табл. III, фиг. 6).

Ячейки основания, в противоположность зооэциям, пересечены полными, густо расположенными диафрагмами (табл. IV, фиг. 1; табл. VII, фиг. 2). В этом отношении ячейки основания приближаются к мезопорам, но отличаются от них исключительно крупными размерами и, возможно, характером развития диафрагм. Диафрагмы основания развива-

ются путем их постепенного выделения от стенок к центру ячейки, вследствие чего часто наблюдаются кольцеобразные недоразвитые диафрагмы с центральным отверстием. Это развитие аналогично развитию диафрагм в мезопорах внутренней части экзозоны (= зрелой зоны) у *Trematopora tuberculosa* Hall. (см. Boardman, 1959). У других мшанок Прибалтики такой способ развития полных диафрагм пока не наблюдался.

### *Dianulites apiculatus* (Eichw.)

Таксономическое значение данной мшанки пока неясное. Она упоминается впервые в работе Э. Эйхвальда 1825 г. (Eichwald, 1825, стр. 21); первое изображение и диагноз ее даны в 1829 г. (Eichwald, 1829), а описание и хорошие изображения внешней формы — в 1860 г. (Eichwald, 1860, стр. 479, табл. XXVIII, фиг. 1a—d). Впоследствии она была переописана В. Дыбовским (Dybowski, 1878, стр. 32—33), изучившим и внутреннее строение ее. На основании указанных литературных источников, в частности работ Э. Эйхвальда (1860) и В. Дыбовского, данная форма хорошо идентифицируется и легко отличается от других прибалтийских трепостомат. Однако последующими авторами *Dianulites apiculatus* в качестве самостоятельного вида не упоминается. Р. Басслер (Bassler, 1911, стр. 344) рассматривает ее как молодые экземпляры какой-то массивной трепостоматной мшанки, возможно *Dianulites petropolitanus*. В статье Е. А. Модзалевской (1955) она рассматривается лишь как особая форма роста зоарии вида *Dianulites petropolitanus*.

Не будучи в состоянии решить здесь вопрос о таксономической самостоятельности *Dianulites apiculatus* и о его отношении к *Dianulites petropolitanus*, отметим лишь, что если мы будем рассматривать *Dianulites apiculatus* в качестве экологической формы вида *D. petropolitanus*, то название *Dianulites petropolitanus* (Pander, 1830) окажется младшим синонимом *Dianulites apiculatus* (Eichwald, 1829), т. е. название *petropolitanus* должно быть, согласно правилам номенклатуры, заменено названием *apiculatus*. В настоящей статье мы рассматриваем *Dianulites apiculatus*, с определенной долей условности, в качестве самостоятельного вида и противопоставляем его, как форму с ячеистым основанием, «настоящему» *petropolitanus* с отлично развитой базальной эпитекой.

Согласно имеющимся данным, *Dianulites apiculatus* встречается только в азерском, ласнамягском и ухакусском горизонтах (С<sub>1a</sub>—С<sub>1c</sub>) Прибалтики; *Dianulites petropolitanus* (s. str.) достоверно известен из кундаского, ухакусского, идавереского, йыхвиского, кейлаского, раквереского и набалаского горизонтов (V<sub>III</sub>, С<sub>1c</sub>, С<sub>III</sub>, D<sub>I</sub>, D<sub>II</sub>, E, F<sub>1a</sub>).

Для основания *Dianulites apiculatus*, как правило, характерно наличие двух боковых выступов, которые представляют собой места выхода канала, оставшегося после разложения растительного остатка (рис. 3а, б; см. также Eichwald, 1860, табл. XXVIII, фиг. 1a—d; Bassler, 1911, рис. 219). Этот канал обычно проходит по поверхности основания и лишь изредка бывает покрыт снизу довольно толстым слоем ячеек (рис. 3). Наличие зоарии *Dianulites apiculatus* без указанных выступов и без канала и возможность начала роста зоарии с ячеистым основанием на другом субстрате (например, на фрагменте створки брахиоподы: экз. В 2594 Ласнамяги, С<sub>1c</sub>β) говорит о том, что упомянутый канал или соответствующий растительный остаток не представлял собой необходимого условия для развития у данного вида ячеистого основания, как это предполагала Е. А. Модзалевская (1955), а был лишь удобным и подходящим субстратом для него.

В вертикальных сечениях (табл. V, фиг. 1) видно, что основание состоит обычно из горизонтально и отчасти несколько косо вниз направленных ячеек. Ячейки основания в общем имеют сходство с зооэциями, но отличаются от них меньшим диаметром, утолщенными стенками, и, как правило, бóльшим числом диафрагм. Судить о том, являются ли ячейки основания измененными мезопорами или измененными зооэциями, в данном случае трудно. Однако, поскольку мезопоры у данного вида вообще неясно выражены и, видимо, очень редкие, и зооэции верхней части зоарии в вертикальных сечениях обычно незаметно переходят в ячейки основания, то представляется вероятным, что ячейки основания гомологичны зооэциям, т. е. произошли из последних. К такому выводу можно прийти и на основании изучения характера поверхности пограничной зоны между основанием и остальной частью зоарии (см. ниже).

Поверхность основания обычно покрыта почти плотным слоем известкового вещества в результате полного зарастания устьев ячеек. В этом отношении основание данного вида нередко имеет большое сходство с основанием *Diplotrypa bicornis* (Eichw.) (см. ниже). Поверхность основания редко бывает ровной, обычно она покрыта несколькими (3—4) концентрическими складками, представляющими края отдельных слоев нарастания. Эти складки на первый взгляд можно легко принять за морщинки эпитеки, с которыми они, однако, не имеют ничего общего.

На поверхности зоарии верхняя граница основания, как правило, довольно четкая. Выше этой границы располагаются многоугольные, тонкостенные устья нормальных зооэций, диаметр которых несколько меньше диаметра устьев вышележащих зооэций (табл. IV, фиг. 2а). Ниже границы устья ячеек сразу теряют свою правильную форму, становятся извилисто-удлиненными, а затем неправильно-петалоидными; стенки зооэций заметно утолщаются (табл. IV, фиг. 2б). Ближе к основанию указанные изменения характера устьев постепенно усиливаются до полного зарастания устьев путем срастания утолщенных их стенок.

Толщина основания, как правило, минимальная в центральной его части и отсюда к периферии она сначала постепенно, а затем быстро увеличивается, достигая максимума вблизи края основания. В ряде случаев в центральной части основания зоарии ячеистое основание практически отсутствует.

В редких случаях на поверхности основания встречаются небольшие участки, покрытые тонким слоем эпитеки. Эти участки представляют большой интерес с точки зрения существа и происхождения базальной эпитеки и говорят в данном случае о том, что способность выделения эпитеки у рассматриваемого вида окончательно еще не исчезла. Особый интерес представляет наблюдаемый у некоторых экземпляров боковой эпитекальный слой, расположенный в виде узкой (1—5 мм) полосы на границе основания (табл. IV, фиг. 3, б). Этот очень тонкий морщинистый слой с поверхности похож на базальную эпитеку, но назначение его совсем иное. Указанный слой у нижнего края незаметно переходит в ткань утолщенных устьев ячеек основания, а сверху имеет резко выраженный край, который прикрывает устья нормальных зооэций. Этот слой является, таким образом, составной частью основания зоарии, и его функция может заключаться лишь в прикрытии устьев зооэций. Возникновение такого слоя связано, по-видимому, с потребностью в быстром и наиболее рациональном (в отношении потребного для данной цели количества известкового вещества) перекрытии той части боковой поверхности зоарии, зооэции которой по какой-то причине (возможно, вследствие внезапного засыпания их илом) лишились возможности функцио-

нировать. Наличие такого эпитекального покрова говорит о возможности образования мшанкой специальной живой ткани в виде мантии, без которой образование подобного известкового слоя немислимо.

*Diplotrypa bicornis* (Eichw.)

Этот своеобразный вид с достаточной полнотой описан В. Дыбовским (1878) и Р. Басслером (Bassler, 1911). Стратиграфическое распространение его уточнено Е. А. Модзалевской (1953, стр. 105) и Р. Мяннилем (1959, стр. 34). Типичная форма вида встречается в ласнамягиском, ухакусском и кукрузеском горизонтах ( $C_I$ — $C_{II}$ ), дискоидальная форма — в йыхвиском и кейласком горизонтах ( $D_I$ — $D_{II}$ ). Возможно, что дискоидальная форма представляет собой самостоятельный подвид. Ячеистое основание присуще обоим названным формам.

Основания зоарий рассматриваемого вида отличаются от оснований других трепостомат исключительно правильным симметричным строением. В центре основания всегда имеется небольшое углубление (табл. V, фиг. 4, 5), которое находится под начальной точкой роста зоарии, связанной обычно с каким-то растительным остатком. Основание в преобладающем большинстве случаев резко отграничено от верхней боковой поверхности зоарии и, по меньшей мере у прибалтийских экземпляров, никогда не показывает каких-либо следов эпитеки. Указание Р. Басслера (Bassler, 1911, стр. 317—318) о том, что молодые индивиды данного вида имеют базальную эпитеку, основывается, видимо, на непра-

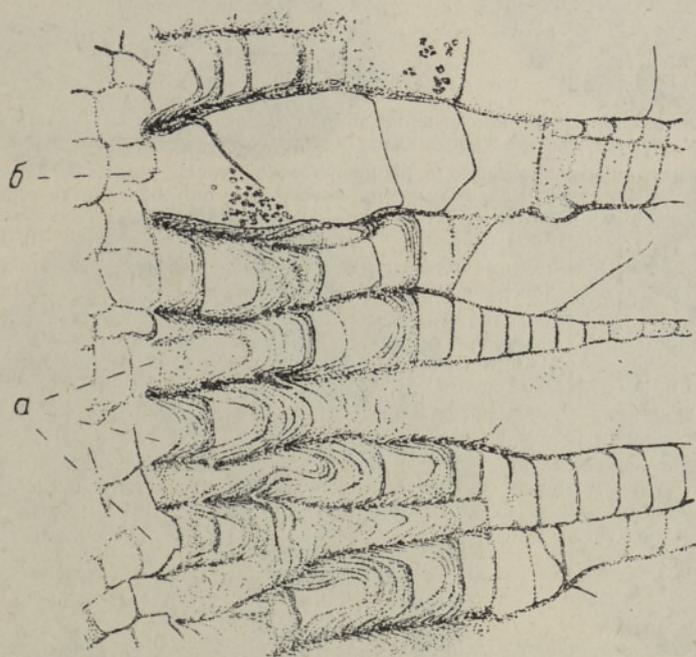


Рис. 5. Вертикальное сечение периферической части зоарии *Diplotrypa bicornis* (Eichw.),  $\times 50$ , шлиф В 1935-2,  $C_{II}$ , Кохтла-Ярве. *a* — мезопороподобные ячейки периферической части основания с обильным выделением вторичного известкового вещества; *b* — зооцеия.

вильном определении мелких зоарий других представителей рода, возможно *Diplotrypa p. petropolitana* (Nich.).

Основание *Diplotrypa bicornis* слагается ячейками мезопорового типа, отличающимися от мезопор верхней части зоарии относительно крупными размерами и обильным выделением известкового вещества (табл. V, фиг. 2—4). Согласно Р. Басслеру (Bassler, 1911, стр. 319), выделение известкового вещества в зооэциях происходит более интенсивно, чем в мезопорах. Изучение большого количества тангенциальных и вертикальных сечений по основанию показывает, однако, что выделение известкового вещества приурочено в основном к мезопорам и мезопороподобным ячейкам основания, а в настоящих зооэциях наблюдается только в узкой пограничной зоне между основанием и верхней боковой поверхностью и имеет при этом несколько иной характер. В мезопорах и их аналогах вторичные слои известкового вещества связаны с диафрагмами и проходят, как и последние, через всю ячейку (рис. 5, а), оставляя иногда в их средней части узкие чашкообразные свободные пространства. В зооэциях же выделение вторичного вещества ограничивается лишь стенками, и соответствующие слои не проходят через всю ячейку (рис. 5, б). Таким образом, мы видим здесь картину, аналогичную той, которая наблюдается, например, у *Trematopora tuberculosa* Hall (см. Boardman, 1959, рис. 1, табл. I, фиг. 2b, табл. II, фиг. 2a, 2b, 3a и 3b).

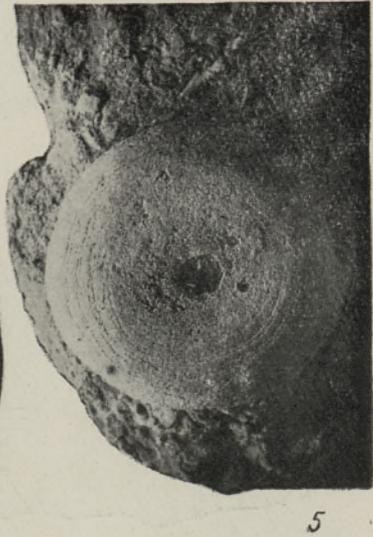
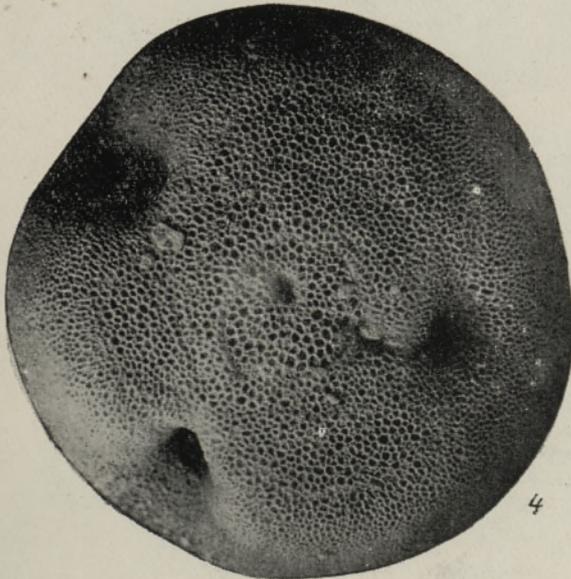
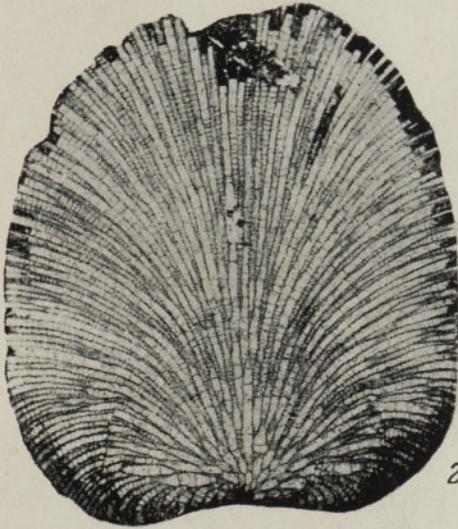
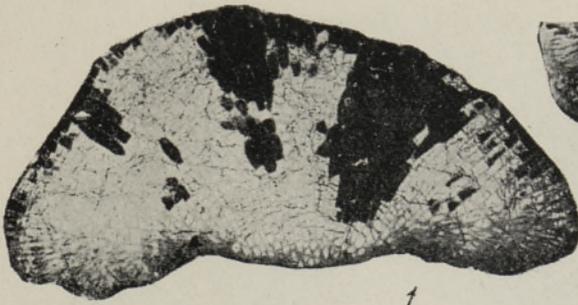
В результате интенсивного выделения вторичной извести мезопоры у *Diplotrypa bicornis* в конечном итоге совсем зарастают, и именно это является характерным для основания данного вида. Что касается предположения об участии в строении основания данного вида зооэций, то

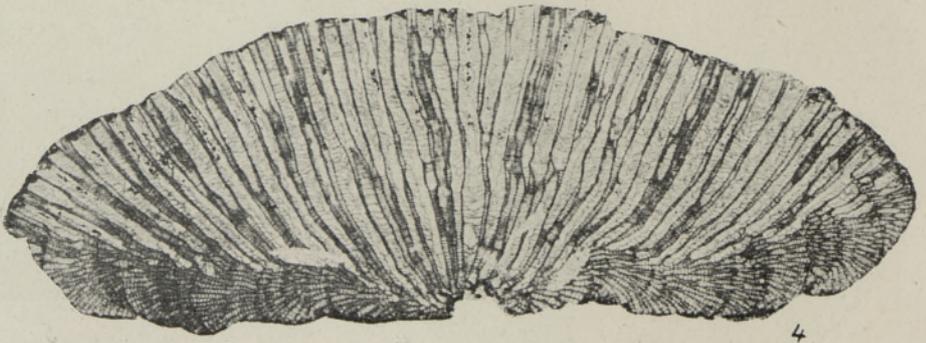
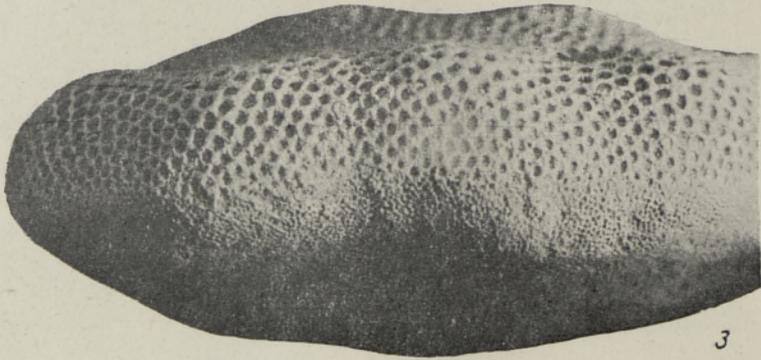
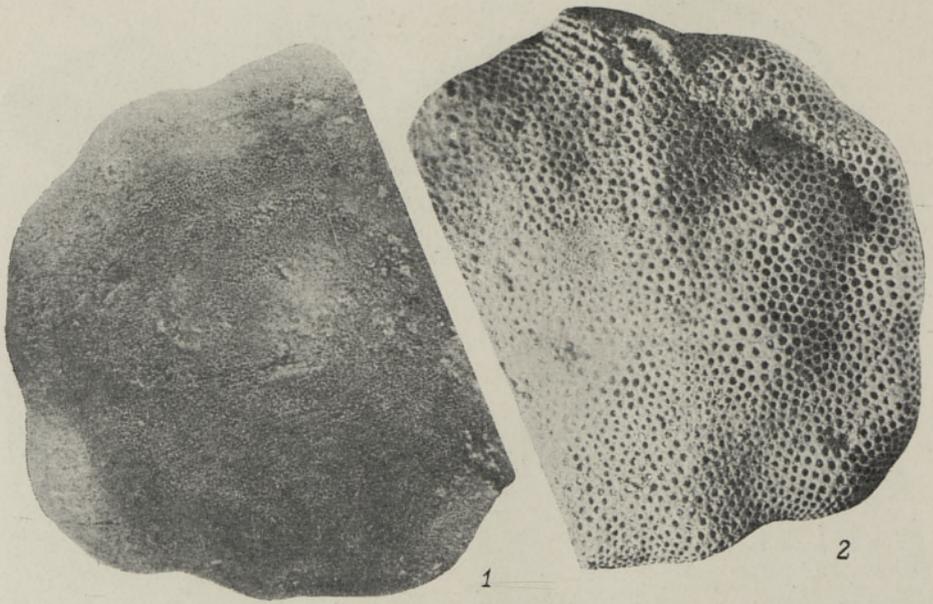
#### ТАБЛИЦА V

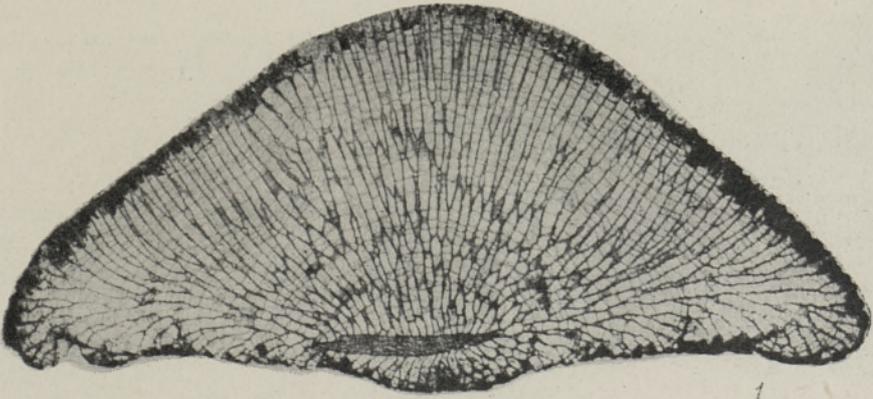
- Фиг. 1. Вертикальное срединное сечение зоарии *Dianulites apiculatus* (Eichw.),  $\times 3,8$ , В 2564, р. Пуртсе против Кыргекаллас,  $C_{1c}$ , колл. автора. Ячеистое основание зоарии развито преимущественно в периферической части зоарии и характеризуется мелкими толстостенными ячейками (на фотографии оно выделяется серым цветом).
- Фиг. 2—6. *Diplotrypa bicornis* (Eichw.). 2 — вертикальное срединное сечение зоарии В 1768,  $\times 4,7$ , Ласнамяги,  $C_{11a}$ . 3 — деталь того же сечения,  $\times 10$ . В мезопороподобных ячейках основания наблюдается обильное выделение вторичного известкового вещества. 4 — поверхность основания зоарии В 1786,  $\times 4,6$ , Ласнамяги,  $C_{1c\beta}$ , колл. В. Реймера. Углубление в центре основания связано с начальной точкой роста зоарии, три боковых углубления имеют случайный характер и обусловлены наличием посторонних тел (организмов?). 5 — изолированное основание на куске породы,  $\times 1,6$ , В 503, Ласнамяги,  $C_{1c\beta}$ , колл. В. Реймера. Вид снизу. 6 — изолированное основание в прижизненном положении, с наростшей на нем текой *Cyathocystis plautinae* Schm.,  $C_{1c\beta}$ ,  $\times 2,4$ , В 1785, Ласнамяги,  $C_{1c\beta}$ , колл. В. Реймера. Вид сбоку. Изображенные на фиг. 5 и 6 основания являются остатками зоарий, разрушенных еще в процессе сингенетического размыва и растворения. Возможно, что эти основания сохранились благодаря тому, что были во время жизни мшанки погружены в осадок.

#### ТАБЛИЦА VI

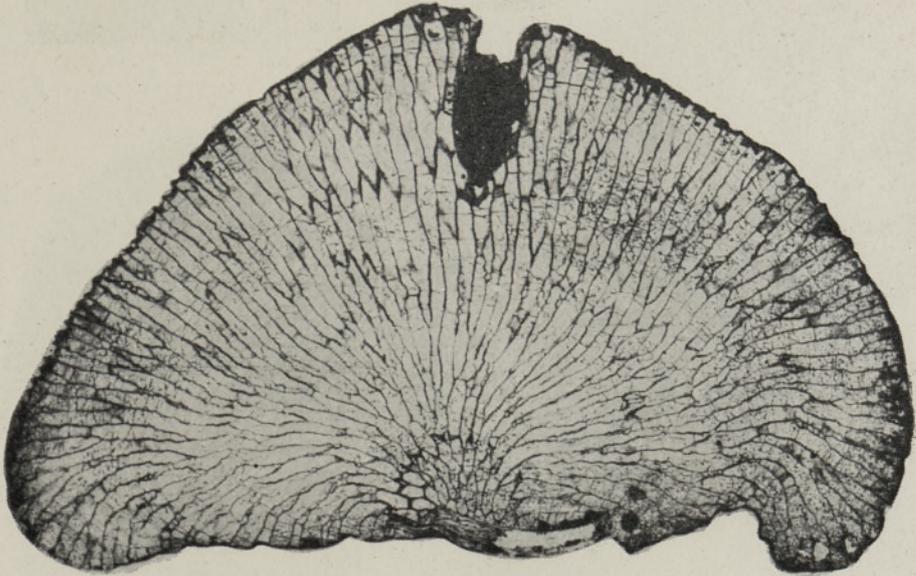
- Фиг. 1—4. *Prasopora insularis esthonica* Modz. 1 — поверхность основания полной зоарии В 2595,  $\times 5$ , Раквере,  $D_{11\beta}$ , колл. В. Пауля. 2 — верхняя поверхность той же зоарии,  $\times 5$ . 3 — боковой вид той же зоарии,  $\times 9$ . Хорошо видна резкая граница между основанием и верхней частью зоарии. 4 — вертикальное срединное сечение зоарии В 1664,  $\times 8$ , Таммику,  $D_1$ , колл. В. Кырвела. Основание, сложенное однотипными мезопороподобными ячейками, резко отличается от остальной (верхней) части зоарии.



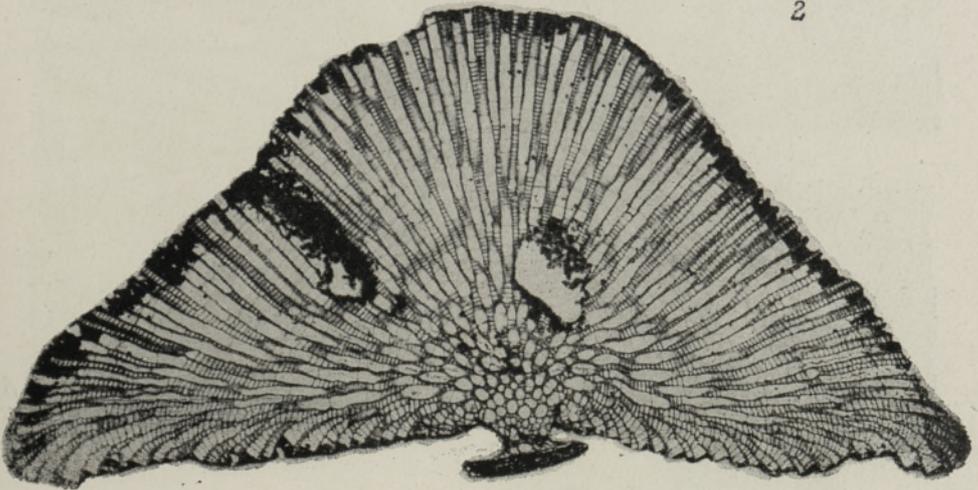




1



2



3

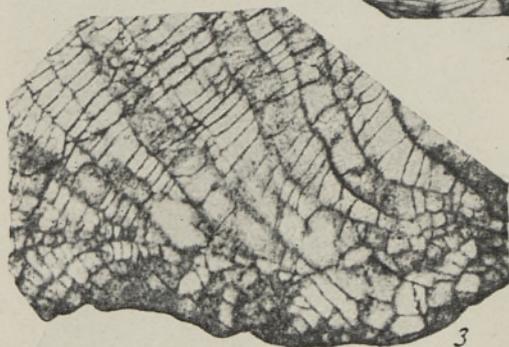
ТАБЛИЦА VIII



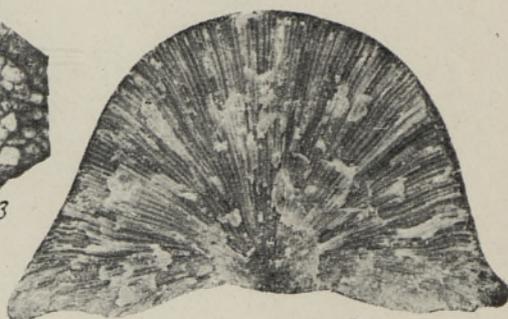
1



2



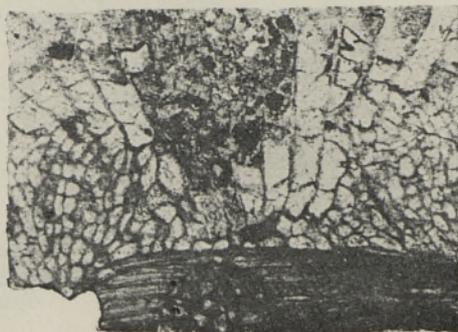
3



7



4



5



6

этого мы не наблюдали. На сечении В 1768-2 (табл. IV, фиг. 3) хорошо видно, что нижние зооэци, развивающиеся сначала в направлении к боку зоарии, по мере перехода последней в «зрелую» стадию, т. е. вращения ее в основание, прекращают свое существование и замещаются мезопороподобными ячейками.

### *Mesotrypa excentrica* Modz.

Этим названием мы обозначаем широко распространенный в среднем ордовике Прибалтики вид, описанный Е. А. Модзалевской (1953) в качестве самостоятельных таксонов *Mesotrypa excentrica*, *M. bystrowi* и *M.*

#### ТАБЛИЦА VII

- Фиг. 1. Вертикальное срединное сечение полной зоарии *Stigmatella massalis* Bassl.,  $\times 6$ , В 2591, Раквере, D<sub>III</sub>, колл. Г. Мехмерсгаузена. Зоария обрастает створку брахиоподы *Sowerbyella*, при этом со всех сторон по плоскости данного сечения. Ячейки основания мало отличаются от ячеек верхней части зоарии.
- Фиг. 2. Вертикальное срединное сечение полной зоарии *Hemiphragma subsphaericum* Bassl.,  $\times 6$ , В 2571, Раквере, D<sub>III</sub>. Зоария обрастает створку брахиоподы *Sowerbyella*; на вершине зоарии заполненное породой тело комменсалиста мшанки — небольшой конулярии. В сечении хорошо видна периферическая, «опорная» часть зоарии. Между ячеистым основанием и верхней частью зоарии нет резкой границы.
- Фиг. 3. Вертикальное срединное сечение полной зоарии *Mesotrypa excentrica* Modz.,  $\times 6$ , В 695, D<sub>II</sub>, Ааспере, колл. автора. В начальной стадии роста зоария обрастала створку какой-то брахиоподы. Ячеистое основание слагается мезопороподобными ячейками и довольно четко отграничено от верхней части зоарии. В зоарии виден канал комменсалиста-аннелиды типа *Nicetes*.

#### ТАБЛИЦА VIII

- Фиг. 1. Периферическая часть ячеистого основания у *Mesotrypa excentrica* Modz.,  $\times 20$ , В 1804, Яльгимяэ, D<sub>II</sub> $\beta$ , колл. автора. Основание слагается относительно крупными мезопороподобными ячейками. В центре фотографии видно превращение мезопоры в зооэцию, а затем последней снова в мезопору.
- Фиг. 2. Периферическая часть ячеистого основания у *Prasopora insularis esthonica* Modz.,  $\times 20$ , В 1616, Ааспере, D<sub>II</sub>, колл. автора. Основание слагается мезопороподобными ячейками, отличающимися от настоящих мезопор лишь несколько гуще расположенными диафрагмами.
- Фиг. 3. Периферическая часть ячеистого основания у *Phragmopora multiporata* (Bassl.),  $\times 20$ , шлиф В 1624-2, Осмуссаар, С<sub>1с</sub>, колл. К. Орвику.
- Фиг. 4. Центральная часть ячеистого основания у *Phragmopora multiporata* (Bassl.),  $\times 20$ , шлиф В 1623-2, Осмуссаар, С<sub>1с</sub>, колл. К. Орвику. В начальной стадии роста зоария обрастала какой-то растительный остаток. Ячеистое основание очень тонкое.
- Фиг. 5. Нижняя часть зоарии *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.),  $\times 15$ , шлиф В 2583-2, Колчаново (Ленинградская область), В<sub>IIa</sub> (нижняя часть), колл. экспедиции Института геологии АН ЭССР 1956 г. Зоария обрастает фрагмент скелета какого-то организма. Ячейки основания не имеют правильных стенок и напоминают пузырчатую ткань. Настоящие мезопоры у данного вида отсутствуют, а поэтому базальные ячейки могут быть рассмотрены лишь как образования, гомологичные зооэциям.
- Фиг. 6. Нижняя часть зоарии *Annunziopora foordi* (Nich.),  $\times 15$ , В 1971, Кадака, С<sub>1b</sub>, колл. автора. Основание слагается мезопороподобными ячейками, переходящими к периферии в пузырчатую ткань.
- Фиг. 7. Зоария *Mesotrypa excentrica* Modz., разломанная по вертикальной срединной плоскости,  $\times 1,3$ , В 1799, Кивийли, С<sub>IIa</sub>. Зоария имеет радиальное строение и снабжена расширенным («опорным») ячеистым основанием.

*bystrowi* var. *tuberculata* (см. Мянниль, 1959). Описание наиболее характерных форм данного вида дано Е. А. Модзалевской под названием *Mesotrypa bystrowi*, где указывается и на наличие у основания зоарии мелких мезопоровидных ячеек с диафрагмами, расположенными реже, чем у обычных мезопор (Модзалевская, 1953, стр. 114). Однако указание того же автора на присутствие у данного «вида» концентрически-морщинистой эпитеки основывается на каком-то недоразумении.

Ячеистое основание у *Mesotrypa excentrica* всегда хорошо развито. Оно слагается мелкими косыми ячейками различного диаметра (табл. I, фиг. 8; табл. VIII, фиг. 1). В этом отношении поверхность основания резко отличается от верхней поверхности зоарии, которая слагается крупными круглыми устьями зооциев и расположенными между ними мелкими угловатыми мезопорами (табл. I, фиг. 7). Граница между основанием и верхней поверхностью довольно резкая. В вертикальных сечениях видно, что мезопоровое основание у этого вида слагается относительно крупными искривленными мезопороподобными ячейками, которые отличаются от настоящих мезопор верхней части зоарии, во-первых, большим диаметром, а, во-вторых, более редко расположенными в них диафрагмами (табл. VII, фиг. 3; табл. VIII, фиг. 1). По своему характеру ячейки основания у *Mesotrypa excentrica*, таким образом, занимают промежуточное место между зооциями и мезопорами верхней части зоарии.

#### *Prasopora insularis esthonica* Modz.

Этот единственно известный прибалтийский представитель рода *Prasopora* описан Е. А. Модзалевской (1953) на основании двух экземпляров. Указание Модзалевской на то, что основание данного вида покрыто концентрически-морщинистой эпитекой, вряд ли соответствует действительности, поскольку все специально просмотренные нами экземпляры (14) имеют хорошо выраженное ячеистое основание.

По внешней форме и характеру поверхности основание данного под-вида (табл. VI) напоминает основание *Diplotrypa bicornis*. Оно слагается мезопороподобными ячейками, резко отличается от верхней части зоарии и может достигать толщины в 1 мм при общей толщине дисконидальной зоарии в 5 мм. Ячейки основания весьма похожи на настоящие мезопоры, отличаясь от них лишь несколько гуще расположенными диафрагмами и, возможно, частичным зарастанием вследствие выделения известкового вещества.

#### *Annunziopora foordi* (Nich.)

Данный вид представлен в изученной коллекции единственным экземпляром (В 1971), найденным из ласнамягиского горизонта в каменоломне Кадака (вблизи г. Таллина). По характерным особенностям экземпляр хорошо совпадает с изображением, приведенным Х. Никольсоном (см. Bassler, 1911, рис. 117).

Верхняя поверхность зоарии характеризуется крупными петалоидными устьями и расположенными между ними мезопорами. Граница между верхней частью и ячеистым основанием резкая (см. Bassler, 1911, рис. 117а). Основание (табл. VIII, фиг. 6) состоит из направленных косо вниз мезопороподобных ячеек, по существу не отличающихся от настоящих мезопор. Местами вблизи поверхности и в периферической части основания ячейки теряют свои стенки и переходят в пузырчатую

ткань неправильного строения. Здесь же наблюдается выделение известкового вещества и появление столбчатых структур, напоминающих в вертикальном сечении акантопоры. К сожалению, плохая сохранность и ограниченность материала не позволяют выяснить, имеем ли мы здесь дело с настоящими акантопорами или просто с утолщенными стенками. Бросается в глаза отсутствие как в ячейках основания, так и в настоящих мезопорах железистых соединений, содержащихся в большом количестве почти во всех зооциях.

### *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.)

Вид установлен и описан Е. А. Модзалевской (1953) под названием *Monticuliporella lessnikowae*. Изучение оригиналов и дополнительного материала из Ленинградской области и Эстонии убедило нас в отсутствии у него характерных для рода «*Monticuliporella*» (= *Monticulipora* D'Orbigny, 1850) особенностей, в частности настоящих цистифрагм и акантопор. Это заставило перевести данный вид из рода *Monticulipora* в род *Esthoniopora* и рассматривать его в качестве родоначальной формы последнего.

Экземпляры *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.) были, кстати, известны уже Р. Басслеру (Bassler, 1911, стр. 260), который отнес их к виду *Esthoniopora communis*. Басслер указывает, что основания некоторых зоарий последнего покрыты мелкими мезопороподобными ячейками и что вид обычно встречается наряду с горизонтами В<sub>III</sub>, С<sub>I</sub>, С<sub>II</sub> и D<sub>I</sub> и в глауконитовом известняке (В<sub>II</sub>) в окрестностях Таллина и дер. Обухово на р. Волхов. Наличие ячеистого основания и частая встречаемость в глауконитовом известняке (= волховский горизонт, В<sub>II</sub>) отмечаются у экземпляров, принадлежащих к *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.); изображение одного такого экземпляра (под названием *E. communis*) дано Басслером на рис. 153 (Bassler, 1911, стр. 262).

Стратиграфическое распространение *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.) ограничивается, по-видимому, лишь волховским горизонтом (см. Мянниль, 1959).

В отличие от всех рассмотренных выше видов, *Esthoniopora lessnikowae* характеризуется полным отсутствием мезопор. Верхняя поверхность его зоарии слагается относительно крупными многоугольными зооциями диаметром 0,3—0,6 мм, поверхность основания — овальными или округлыми толстостенными ячейками диаметром лишь 0,1—0,2 мм. Граница между основанием и верхней частью зоарии всегда резкая. Основание (табл. VIII, фиг. 5) слагается неправильными, густо диафрагмированными ячейками, которые иногда напоминают пузырчатую ткань. Диафрагмы в этих ячейках, в отличие от зооций, всегда полные.

Мелкие размеры данного вида и относительно плохая сохранность его экземпляров не позволяют более точно судить о характере ячеек основания. Однако они довольно резко отличаются от настоящих зооций и, по-видимому, не могут рассматриваться в качестве «угнетенных» зооций. Истинно «угнетенные» зооции встречаются, например, в периферической части зоарии В 1816 *Esthoniopora communis* Bassler, изображенной на табл. II, фиг. 1. Здесь наблюдается постепенный переход крупных нормально развитых зооций в мелкие периферийные, угнетенные зооции, причем последние сохраняют гемифрагмы.

## *Phragmopora multiporata* (Bassler)

Ячеистое основание у этого вида тонкое и слабо развито, а в некоторых случаях может вообще отсутствовать. В таком случае основание зоарии покрыто базальной эпитекой (В 2452, Эрра, С<sub>1с</sub>). В строении ячеистого основания принимают участие лишь мезопороподобные ячейки, мало отличающиеся от настоящих мезопор (табл. VIII, фиг. 3).

## *Diplotrypa moniliformis* (Bassl.)

Этот вид интересен в том отношении, что у него, как и у предыдущего, встречается как базальная эпитека, так и ячеистое основание. Из 20 изученных экземпляров с хорошо или удовлетворительно сохранившимся основанием у 17 последнее слагается ячейками, а у 3 экземпляров оно покрыто базальной эпитекой. Эпитека в типичном виде развита у экземпляров В 392 и В 1795 из подгоризонта С<sub>1сβ</sub> Восточной Эстонии, а у экземпляра В 2584, оттуда же, она недоразвита. У последнего экземпляра основание слагается горизонтально расположенными мезопороподобными ячейками и в этом отношении по структуре мало чем отличается от обычных оснований с эпитекой. Четвертый изученный экземпляр (В 2585) из того же подгоризонта имеет четко выраженное ячеистое основание. Остальные изученные зоарии (16 экз.) происходят из вышележащих йыхвиского (D<sub>I</sub>), кейлаского (D<sub>II</sub>) и оандуского (D<sub>III</sub>) горизонтов и имеют во всех случаях четко выраженное ячеистое основание, сложенное короткими мезопороподобными ячейками. Последние сходны с мезопорами, от которых отличаются, по-видимому, лишь большим диаметром и толстыми стенками.

Стратиграфическое распространение экземпляров *Diplotrypa moniliformis* с различным основанием показывает, что ячеистое основание является, по меньшей мере у данного вида, вторичным в отношении эпитеки признаком в виде приспособления, который в процессе эволюции оказался закрепленным. В противном случае в горизонтах D<sub>I</sub>, D<sub>II</sub> и D<sub>III</sub> встречались бы наряду с зоариями с ячеистым основанием и зоарии с базальной эпитекой.

### Сущность и значение ячеистого основания

Изложенные данные о характере и встречаемости ячеистого основания у отдельных видов правильно-массивных трепостомат позволяют судить о его сущности и происхождении, а также о его функциональном и таксономическом значении.

Прежде всего отметим, что ячеистое основание встречается преимущественно у зоарий с радиальным строением. Это понятно, ибо радиальное расположение ячеек помогает последним поворачиваться книзу.

Ячейки основания образуют особую дисковидную базальную часть зоарии, которая в той или иной мере отличается от остальной, главной части зоарии как по характеру своей поверхности, так и по характеру слагающих ее ячеек.

Толщина базального слоя ячеек обычно незначительная и не превышает несколько миллиметров (1—3) и, как правило, составляет от 1/5 до 1/15 части общей толщины (высоты) зоарии. Толщина базального слоя достигает максимума в периферической части зоарии, а к центру основания она убывает, доходя в центре нередко до нуля.

Ячейки основания, за исключением основания *Stigmatella massalis*, всегда однотипные. Они в большинстве случаев похожи на мезопоры верхней части зоарии. Таковы ячейки основания у *Diplotrypa bicornis*, *D. moniliformis*, *Mesotrypa excentrica*, *M. expressa*, *Phragmopora multiporata*, *Annunziopora foordi* и *Prasopora insularis esthonica*. В вертикальных сечениях эти ячейки отличаются от типичных мезопор соответствующих видов большими размерами, гуще или реже расположенными диафрагмами, более толстыми стенками, а иногда, кроме того, обильным выделением в них известкового вещества. Эти различия, однако, в общем, незначительны и во всех перечисленных случаях позволяют прийти к заключению, что ячейки основания по происхождению связаны с настоящими мезопорами и являются тем самым их гомологами. У *Stigmatella massalis* основание слагается ячейками двух типов, из которых одни сходны с зооциями, а другие, более редкие, — с мезопорами. У *Esthoniopora lessnikowae* ячейки основания довольно резко отличаются от зооций мелкими размерами, толстыми стенками и полными диафрагмами, но поскольку у данного вида мезопоры отсутствуют, то их происхождение также приходится связывать с зооциями. Возможно, что в данном случае, как и в отношении *Dianulites apiculatus*, *Hemiphragma subsphaericum* и *Leptotrypa*, правильнее говорить о ячейках особого типа. У *Dianulites apiculatus* настоящие мезопоры очень редки и ячейки основания по происхождению также связаны, видимо, скорее с зооциями, чем с мезопорами. То же самое касается и *Hemiphragma subsphaericum*, у которого наблюдается как бы переход зооции к ячейкам основания.

Таким образом, мы видим, что ячейки основания имеют различное происхождение, будучи гомологами мезопор или зооций верхней части зоарии. Это заставляет нас в общей сложности рассматривать их как ячейки особого типа и, следовательно, с особым функциональным значением. Относительно последнего имеются два мнения. Р. Басслер (Bassler, 1911, стр. 47), рассматривая особенности основания у *Diplotrypa bicornis*, предполагал, что при жизни зоарии данного вида лежали своей нижней частью в илстом осадке, а поэтому нормальные зооции могли развиваться лишь в верхней части зоарии, где они были обеспечены питанием. Е. А. Модзалевская (1955), изучая зоарии *Dianulites apiculatus* с двумя заостренными выступами, пришла к заключению о том, что подобные зоарии образовались над грунтом в свободной водной среде. При этом зооции, расположенные в нижней части зоарии, развивались в относительно неблагоприятных условиях и оказались поэтому угнетенными. Таким образом, как Р. Басслер, так и Е. А. Модзалевская рассматривают ячейки основания как зооции, угнетенные либо отсутствием питания вследствие погружения в илстый осадок, либо неблагоприятным для жизнедеятельности расположением этих ячеек.

Наблюдения, указывающие на то, что ячейки основания в большинстве случаев сходны с мезопорами и, видимо, гомологичны с ними, позволяют с уверенностью сказать, что они не являются угнетенными зооциями, а ячейками особого типа и назначения. Последнее особенно ясно выступает у *Leptotrypa* n. sp. и у таких полусферических зоарий, у которых расширенное основание слагается мезопороподобными ячейками и служит опорой для всей зоарии (*Mesotrypa excentrica*, *Diplotrypa bicornis*, *Prasopora insularis esthonica*, *Stigmatella massalis* и др.). У нового вида *Leptotrypa* зоарии свободные, в виде мелких палочек треугольного сечения. Нижняя расширенная часть зоарии сложена мелкими мезопороподобными ячейками, а верхняя часть — зооциями. Трудно представить себе, что многочисленные ячейки толстого основания у этого вида оказались угнетенными, с тем чтобы благоприятствовать развитию немно-

гочисленных нормальных зооциев верхней части зоарии, так же как нельзя представить себе такую силу, которая заставила бы угнетенные ячейки расширенных оснований полусферических трепостомат расти к периферии со скоростью, превышающей скорость роста нормально питающихся ячеек верхней части зоарии.

Что касается вопроса о среде развития мезопороподобных ячеек, то почти весь изученный материал говорит в пользу несвободной среды. Зоарии таких видов с плоским основанием, как *Stigmatella massalis* и *Hemiphragma subsphaericum*, несомненно, лежали непосредственно на грунте, а мезопороподобные ячейки этих видов имели непосредственный контакт с глинистым осадком. Если нараставшие на гастроподах зоарии *Hemiphragma* еще могли располагаться непосредственно над дном водоема, то зоарии *Stigmatella* уже обязательно должны были иметь контакт с грунтом. Эти зоарии обрастали мелкие свободно лежащие на дне створки *Sowerbyella*, которые физически не могли держать значительно более крупные зоарии над грунтом. Далее, расширенные основания зоарий многих рассмотренных видов также не могли выполнять свою функцию над грунтом и обязательно опирались на самое дно водоема. Указание Е. А. Модзалевской (1955) о том, что мезопороподобные ячейки развиваются в свободной водной среде, а при контакте с грунтом у зоарии развивается базальная эпитека, по-видимому, относится к частным случаям и отнюдь не может считаться общим правилом. Очень вероятно, что в ряде случаев сложенные мезопороподобными ячейками основания зоарий были погружены в той или иной мере в илистый осадок дна водоема, в пользу чего говорит, между прочим, довольно резкая верхняя граница мезопорового основания. Это относится, в первую очередь, к зоариям таких видов, как *Diplotrypa bicornis*, *Leptotrypa* n. sp., *Annunziopora foordi*, *Mesotrypa excentrica* и *Dianulites apiculatus*. Что касается вопроса о погруженности основания *Diplotrypa bicornis* в илистый осадок, то это положение в некотором отношении подтверждается и нахождением в породах изолированных оснований (см. табл. V, фиг. 5 и 6). Такие основания находятся в породе в прижизненном положении и, несомненно, говорят о сингенетическом разложении остальной, верхней части зоарий. Вероятно, основания сохранились именно благодаря тому, что они были погружены в осадок и тем самым защищены от разрушения.

Возникает вопрос: каким же путем могли развиваться ячейки основания в условиях, когда они либо опирались на грунт, либо были погружены в верхний его слой? Ведь в таких условиях исключается возможность всякой жизнедеятельности каких-либо полипид, как нормальных, так и видоизмененных. Приходится заключить, что ячейки основания представляют собой кенозоиды и, видимо, были вообще лишены полипид.

В свете данных, полученных Ф. Боргом (Borg, 1933) при изучении современных мшанок семейства Heteroporidae (отряд Cyclostomata), это представляется весьма вероятным. По-видимому, ячейки основания, будучи кенозоидами, представляли собой чисто опорный и укрепляющий элемент зоарий и развивались, очевидно, за счет полипидов верхней части зоарии. Все скелетные элементы мезопороподобных ячеек были покрыты эктодермальным слоем, выделяющим известь. В отношении функционального значения ячейки основания, видимо, аналогичны тергопорам, фирматопорам и нематопорам некоторых циклостомат.

Ячеистое основание, поскольку об этом можно судить по доступной нам литературе, до сих пор известно у массивных трепостомат только

в ордовике Прибалтики. Это странное явление объясняется, видимо, слабой изученностью морфологии массивных трепостомат других областей, в частности Северной Америки, так как трудно поверить, что ячеистое основание является лишь местной особенностью прибалтийских мшанок. Тем не менее возможно, что данное явление действительно здесь широко распространено, что может быть обусловлено его местным происхождением.

Виды с ячеистым основанием встречаются в различных горизонтах нижнего и среднего ордовика, начиная с низов волховского горизонта ( $V_{II}$ ) нижнего ордовика и кончая раквереским горизонтом (E) самых низов верхнего ордовика (см. список видов на стр. 122). Наибольшее количество видов с ячеистым основанием наблюдается в ласнамягиском, ухакусском, кукурузеском, йыхвисском и кейласком горизонтах среднего ордовика. Однако это находится в связи, по-видимому, лишь с общим большим количеством видов мшанок в названных горизонтах, в частности видов с массивными зоариями.

Породы горизонтов, в которых встречаются виды с ячеистым основанием, представлены более или менее глинистыми известняками различной структуры и состава. Так, среди них имеются глауконитовые, оолитовые, детритовые и афанитовые известняки и мергели. Это показывает, что ячеистое основание не приурочено к какому-либо определенному типу карбонатных пород. О распространении зоарий с ячеистым основанием в зависимости от глубины бассейна и подвижности воды пока нет данных. Однако отсутствие их в рифовой фации кейлаского и оандуского горизонтов ( $D_{II}$ — $D_{III}$ ) и в песчанистой литофации кундаского горизонта ( $V_{III}$ ), а также их широкое развитие в глинистых известняках ухакусского ( $C_{Ic}$ ) и йыхвисского ( $D_I$ ) горизонтов позволяет предполагать, что они предпочтительно связаны с относительно глубоководными частями мелководного бассейна с достаточно илистым дном.

Ячеистое основание обнаружено в настоящее время у представителей 10 родов трепостомат, принадлежащих к шести различным семействам. Оно встречается как у родов с мезопорами, так и у родов без них, причем среди всех этих родов имеются и виды с типично развитой базальной эпитекой. Все это ясно показывает, что ячеистое основание является своеобразным приспособлением различных полусферических трепостомат к определенным условиям существования, которое может в качестве конвергентного явления возникать у различных таксонов. Постоянство ячеистого основания после его появления у изученного материала говорит о том, что оно закрепляется в процессе эволюционного развития вида и является тем самым хорошим диагностическим признаком видового порядка.

В заключение хотелось бы подчеркнуть, что ячеистое основание относится к наиболее интересным явлениям приспособляемости мшанок и, несомненно, заслуживает дальнейшего изучения на основании более обширного материала. В частности, в дальнейшем необходимо проверить постоянство этого явления на послойно собранном материале и выяснить конкретные пути и условия возникновения его у отдельных филогенетических рядов. Прежде всего, однако, необходимо выяснить пространственное распространение данного явления путем изучения характера оснований массивных зоарий трепостомат в других областях.

ЛИТЕРАТУРА

- Астрова Г. Г. 1940. Нижнесилурийские *Trepotomata* бассейна р. Печоры. Уч. зап. Моск. Гос. пед. ин-та, вып. 2, кафедра геологии.
- Астрова Г. Г. 1955. Мшанки. В работе: Иванова Е. А., Сошкина Е. Д., Астрова Г. Г. и Иванова В. А. Фауна ордовика и голландия нижнего течения р. Подкаменной Тунгуски, ее экология и стратиграфическое значение. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. LV1.
- Геккер Р. Ф. 1928. Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными. Ежег. Русск. палеонтол. об-ва, т. VII, 1927.
- Модзалевская Е. А. 1951. Мшанки *Trepotomata* ордовика Прибалтики и их стратиграфическое значение. Диссертация, ЛГУ.
- Модзалевская Е. А. 1953. Трестоматы ордовика Прибалтики и их стратиграфическое значение. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 78.
- Модзалевская Е. А. 1955. Колонии мшанок ордовика и зависимость их формы от условий существования. Сб.: Вопросы палеонтологии, т. II, Ленинград.
- Мянниль Р. М. 1959. Вопросы стратиграфии и мшанки ордовика Эстонии. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук. Академия наук Эстонской ССР, Таллин.
- Рябинин В. Н. 1951. Строматопороиды Эстонской ССР (силур и верхи ордовика). Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 43.
- Соколов Б. С. 1955. Табуляты палеозоя европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят (с характеристикой морфологически близких групп). Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 85.
- Bassler, R. S. 1906. The Bryozoan Fauna of the Rochester Shale. U.S. Geol. Surv., Bull. 292. Washington.
- Bassler, R. S. 1911. The early Paleozoic Bryozoa of the Baltic Provinces. U. S. Nat. Mus., Bull. 77, Washington.
- Bassler, R. S. 1915. Bibliographic Index of American Ordovician and Silurian Fossils. U. S. Nat. Mus. Bull., 92, I—II. Washington.
- Bassler, R. S. 1953. Bryozoa, Treatise on invertebrate paleontology, Part G. Lawrence, Kansas.
- Boardman, R. S. 1959. A revision of the Silurian Bryozoan genus *Trematopora*. Smithsonian Misc. Collections, vol. 139, no. 6.
- Borg, F. 1926. Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. Zool. Bidrag, Uppsala, Bd. X.
- Borg, F. 1932. On the Structure and Development of *Heteropora* (Bryozoa). Ark. zoologi, Bd. 24B, Nr. 3. Stockholm.
- Borg, F. 1933. A revision of the recent Heteroporidae (Bryozoa). Zool. Bidrag, Uppsala, Bd. 14.
- Duncan, H. 1939. Trepotomatous Bryozoa from the Traverse group of Michigan. Michigan Univ., Contr. Mus. Paleontology, vol. 5.
- Dybowski, W. 1878. Die Chaetetiden der ostbaltischen Silur-Formation. Dorpat. 1878; Verh. Min. Ges. zu St.-Peterburg, Ser. II, 1879.
- Eichwald, E. 1825. Geognostico-zoologicae per Ingriam Marisque Baltici provincias nec non de trilobitis observationes. Casani.
- Eichwald, E. 1829. Zoologia specialis, vol. I, Vilnae.
- Eichwald, E. 1860. Lethaea Rossica ou Paleontologie de la Russie. Stuttgart.
- Foord, A. H. 1883. Contributions to the micropaleontology of the Cambro-Silurian rocks of Canada. Geol. and Nat. Hist. Surv. of Canada. Ottawa.
- Kaljo, D. 1958. Tähelepanekuid tetrakorallide väliskuju olenevusest keskkonna tingimustest. Eesti Loodus, nr. 2.
- Nicholson, H. A. 1879. On the structure and affinities of the Tabulata Corals of the Paleozoic Period with critical descriptions of illustrative species. Edinburgh.
- Nicholson, H. A. 1881. Structure and affinities of the genus *Monticulipora* and its sub-genera. Edinburgh.
- Röhlich, P. 1951. *Monotrypa pragensis* n. sp., nova mechovka z bohdaleckych vrstev českeho ordoviku. Vest. Kral. ces. spol. nauk, tr. mat.-prik. ved, 1950.
- Ulrich, E. O. 1882. American Paleozoic Bryozoa. Journ. Cincinnati Soc. Nat. Hist., vol. V.
- Ulrich, E. O. 1890. Paleozoic Bryozoa. Geol. Surv. of Illinois. Vol. VIII, Springfield.
- Ulrich, E. O. 1893. On Lower Silurian Bryozoa of Minnesota. Extracted from: Minnesota Geol. and Nat. Hist. Surv., Geology of Minnesota, vol. 31, pt. 1, Paleontology.
- Ulrich, E. O. and Bassler, R. S. 1904. A revision of the Paleozoic Bryozoa. Part I. On genera and species of Ctenostomata. Part II. On genera and species of *Trepotomata*. Smithsonian Miscellaneous Collections, vol. 47, pt. 1, no. 1470.

# POOLKERAJATE SAMMALLOOMADE ZOOAARIUMI MORFOLOOGIAST

R. MÄNNIL

## Resümee

Senised uurijad on poolkerajate ja diskoidaalsete zooaariumide ehitusele vähe tähelepanu pööranud, mis on takistanud süstemaatika-alaste küsimuste lahendamist. Autor on Balti ordoviitsiumi sammalloomade süstemaatika ja leviku uurimisel teinud rea morfoloogilisi tähelepanekuid, mis aitavad nimetatud lünka täita.

Vertikaalsete läbilõigete uurimine on näidanud, et zooaariume võib kambrikestest asetuse alusel liigitada paralleelseteks ja radiaalseteks. Esimestes asetuvad kõik kambrikestes enam-vähem risti zooaariumi alusele, teistes aga paigutuvad radiaalselt zooaariumi kasvu alguspunkti ümber, kusjuures alumised kambrikestes on paralleelsed alusele. Paralleelse tüübi heaks näiteks on *Esthoniopora curvata* Bassl. (tab. II, fig. 1), radiaalse tüübi iseloomustavaks esindajaks aga *Diplotrypa petropolitana* (Nich.) (tab. II, fig. 2). Esimesel tüübil toimub pungumine põhiliselt zooaariumi aluse perifeerses osas, teise juures zooaariumi pinnal, kusjuures uued zooöotsiumid tekivad siin peamiselt mesopooride asendamise korras. Nimetatud zooaariumitüüpide taksonoomiline tähtsus ei ole veel päris selge, kuid nad on liikide ja osalt ka perekondade eraldamisel ilmselt edukalt kasutatavad.

Aluse iseloomu järgi võib massiivseid poolkerajaid zooaariume samuti kaheks tüübiks jaotada: 1) zooaariumideks basaalse epiteekaga ja 2) zooaariumideks, mille alus moodustub kambrikestest. Basaalse epiteeka täpsemat ehitust tunneme veel vähe. Üldise arvamuse kohaselt katab see õhukese lubiainest plaadina zooaariumi alumist pinda ja ühendab zooöotsiumide aluseid. Sageli (näit. radiaalsete zooaariumide puhul) katab basaalne epiteeka mitte zooöotsiumide proksimaalseid otsi, vaid nende seinu (tab. I, joon. 1, 4 ja 5). Basaalne epiteeka võib olla kinnitunud substraadile (inkrusteerivatel vormidel) või on osaliselt või täielikult vaba (mõnedel tsüklostomaatidel, paljudel vabalt põhjale toetuvatel trepostomaatidel). Basaalse epiteeka oluliseks tunnuseks on kontsentriilsed kasvujooned (tab. I, joon. 1—6). Sageli esineb ka radiaalne joonelisus, mis on tingitud kambrikestest või nende distaalsete otste radiaalsest asetusest epiteeka pinnal. Sageli võib basaalse epiteeka pinnal leida objekte või nende jälgi, millel zooaarium esialgselt kasvas (tab. I, joon. 2—5). Balti ordoviitsiumi massiivsetel sammalloomadadel oli selliseks objektiks enamikul juhtudel mõnemillimeetrise läbimõõduga toruke, arvatavasti vetika jäänus (tab. I, joon. 2 ja 4) (vt. Модзалевская, 1955). Basaalne epiteeka võis tõenäoliselt areneda nii vabas veelises keskkonnas kui ka vahetus kontaktis settega. Huvitav on epiteeka esinemine mõningatel *Dianulites apiculatus*'e (Eichw.) zooaariumidel, kus ta katab kitsa ribana zooaariumide külgi nende basaalse ja ülemise osa piiril (tab. IV, joon. 3). Nimetatud vormil puudub üldse basaalne epiteeka tüüpilisel kujul, antud epiteeka on aga vahetult seotud basaalsete kambrikestega (tab. IV, joon. 3) ja katab zooaariumi ülemise osa normaalsete zooöotsiumide (tab. IV, joon. 3a) suudmeid. Seega täidab antud epiteeka, olles väliselt sarnane basaalse epiteekaga, hoopis teistlaadi funktsiooni ja viitab erilise elavast koest kattekihi eksisteerimisele. On avaldatud arvamust (Модзалевская, 1951), et basaalse epiteeka puudumine või olemasolu

ei ole taksonoomilise tähendusega. Autori kogemus näitab aga, et basaalne epiteeka on väärtuslikuks liigi- ja osaliselt võib-olla ka perekonnatunnuseks, mistõttu edaspidi tuleks trepostomaatide uurijaile temale senisest enam tähelepanu pöörata. Artikli venekeelses tekstis (lk. 117) on loetletud need Balti ordoviitsiumi tsüklostomaatide ja trepostomaatide liigid, millel basaalne epiteeka esineb tüüpilisel, vabal kujul.

Kambrilise alusega trepostomaatidel basaalne epiteeka puudub. Alla või külgedele suunatud basaalsed kambrikesed moodustavad siin erilise diskoidaalse aluse, mis erineb zooariumi ülejäänud osast nii sisemiselt ehituselt (tab. IV, fig. 1; tab. V, fig. 1—3; tab. VI, fig. 4; tab. VII ja VIII) kui ka pinna iseloomult (tab. I, fig. 8; tab. II, fig. 5; tab. III, fig. 2—5, 6; tab. V, fig. 4—6; tab. VI, fig. 1 ja 3). Aluse paksus on maksimaalne perifeerses osas ega ületa tavaliselt 1—3 mm, moodustades  $\frac{1}{5}$  kuni  $\frac{1}{15}$  zooariumi kogupaksusest (kõrgusest). Aluse kambrikesed on enamikult juhtudest (*Diplotrypa bicornis*, *D. moniliformis*, *Mesotrypa excentrica*, *M. expressa*, *Phragmopora multiporata*, *Annunziopora foordi*, *Prasopora insularis esthonica*) sarnased mesopooridega erinedes viimastest suurema läbimõõdu, diafragmaade erineva tiheduse ja paksude seintega. Need erinevused ei ole suured ning lubavad arvata, et basaalsed kambrikesed on antud juhul homoloogilised mesopooridega. Rea teiste liikide (*Stigmatella massalis*, *Esthoniopora lessnikowae*, *Dianulites apiculatus*, *Hemiphragma subsphaericum*, *Lepotrypa* n. sp.) basaalsed kambrikesed kujutavad endast tõenäoliselt zooöotsiumide homolooge. Kuna on põhjust arvata, et basaalsed kambrikesed on tekkeliselt mitmesugused, tuleks neid üldiselt spetsiifilist tüüpi kambrikestena vaadelda. Nad on võrreldavad heteroporiidide kenozooididega (vt. Borg, 1933) ning olid ilmselt zooariumi puhtstruktuuriliseks elemendiks, mille ülesandeks oli zooariumi toetamine ja tugevdamine. Funktsioonilt olid nad seega ilmselt analoogilised tsüklostomaatide tergopooridele, firmatopooridele ja nematopooridele.

Kambrilise aluse esinemist on trepostomaatidel täheldatud senini ainult Baltikumis, ent pole tõenäoline, et see mujal täiesti puuduks. Baltikumis esineb kambriline alus paljudes ordoviitsiumi lademetes ja sealjuures mitmesugustes karbonaatsetes litofaatsiistes. Vaadeldavat aluse tüüpi on senini leitud 14-l eri sammalloomaliigil, mis kuuluvad 10 perekonda ja 6 sugukonda (liikide loetelu on antud lk. 122). Ta esineb nii mesopooridega kui ka mesopoorideta perekondades, kusjuures kõikides vastavates perekondades esineb ka basaalse epiteekaga liike. Kõik see näitab, et kambriline alus massiivsetel trepostomaatidel kujutab endast omapärast kohanemisnähtust. Kambrilise aluse stratigraafiline püsivus ja sõltumatus litofaatsiiesest üksikute liikide piirides viitab aga sellele, et kambrilise aluse näol on meil tegemist evolutsiooni käigus fikseeritud tunnusega, mis on liikide diagnoosimisel edukalt kasutatav.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Geoloogia Instituut

# ON THE MORPHOLOGY OF THE HEMISPHERIC ZOARIA OF TREPOSTOMATA (BRYOZOA)

R. MÄNNIL

## Summary

Up to now the scientists have paid little attention to the structure of the hemisphaeric and discoidal zoaria, which circumstance hindered the solution of taxonomic problems. In studying the systematics and distribution of the Ordovician Bryozoa of the Eastern Baltic, the author has carried out a number of morphological observations which will help to overcome the shortcomings in that respect.

The investigation of vertical sections has shown that the zoaria can be divided according to the position of the cells into parallel (fig. 1, a) and radial (fig. 1, b) ones. In the former the cells are placed more or less perpendicularly to the base of the zoarium, whereas in the latter they are dislocated radially round the initial point of the zoarium, and the lower cells are parallel to the base. A good example of the parallel type is, e. g., *Esthoniopora curvata* Bassl. (pl. II, fig. 1), and a typical representative of the radial type is *Diplotrypa petropolitana* (Nich.) (pl. II, fig. 2). In the former type budding proceeds generally on the peripheral part of the base of the zoarium, whereas in the latter — on the surface of the zoarium, the zooecia generating here mainly by a replacement of mesopores. The taxonomic significance of these types of zoaria has not been quite defined, as yet, but they serve well for the differentiation of species and partly also of the genera.

According to the character of the base the hemisphaeric zoaria can also be divided in two types: 1) the zoaria with basal epitheca and 2) the zoaria with a base composed of cells. The more details of the structure of the basal epitheca are very little known, as yet. According to the general opinion it covers in a thin layer the lower surface of the zoarium and connects the bases of the zooecia. It has to be mentioned that frequently (e. g. in the radial zoaria) the basal epitheca does not cover the proximal ends of the cells, but their walls (pl. I, figs. 1, 4, 5). The basal epitheca can be attached to the substrate (in incrusting forms), or is partly or entirely loose (in some Cyclostomata and in several Trepostomata, which lean loosely on the bottom). An important feature of the basal epitheca are concentric growth-lines (pl. I, figs. 1—6). Radial lines frequently occur, being caused by the dislocation of the cells or their distal ends on the surface of the epitheca. Frequently we may find, on the basal epitheca, the objects or their traces, on which the initial growth of the zoarium proceeded (pl. I, figs. 2—5). For the massive Ordovician bryozoa of the Eastern Baltic such an object was, in most cases, a stemlet with a section of some millimetres, probably a remnant of an alga (pl. I, figs. 2, 4) (see Modzalevs-kaya, 1955). The basal epitheca could obviously develop both in a free aquatic medium and in immediate contact with sediments. Of interest is the occurrence of epitheca in some zoaria of *Dianulites apiculatus* (Eichw.), where it covers, in a narrow stripe, the sides of the zoaria at the boundary of their basal and upper parts (pl. IV, fig. 3). In the above-mentioned forms the basal epitheca in its typical shape is absent, but the epitheca that they have is immediately connected to the basal cells (pl. IV, fig. 3) and covers the openings of the normal zooecia in the upper part of the zoarium (pl. IV, fig. 3a). Thus this epitheca,

being externally similar to the basal one, fulfils a different function and points to the existing of a covering layer composed of live tissue. An opinion has been expressed (e. g. Modzalevskaya, 1951) that the absence or existence of the basal epitheca has no taxonomic significance. The author's experience, however, shows that the basal epitheca is an important feature at the diagnosing of a species and partly of a genus and therefore it deserves special attention at the study of the Trepostomata. In the Russian text of the article (page 117) those species of Ordovician Cyclostomata and Trepostomata of the Eastern Baltic are enumerated, which possess the basal epitheca in its typical, free form.

The Trepostomata with a celluliferous base have no basal epitheca. The basal cells directed downwards form here a special discoid base which differs from the remaining part of the zoarium both in respect to its interior structure (pl. IV, fig. 1; pl. V, figs. 1—3; pl. VI, fig. 4; pl. VII and VIII) and to the character of the surface (pl. I, fig. 8; pl. II, fig. 5; pl. III, figs. 2—5, 6; pl. V, figs. 4—6; pl. VI, figs. 1, 3). The thickness of the base is maximal in its peripheral part and does not usually exceed 1—3 mm, forming one-fifth to one-fifteenth of the total thickness (height) of the zoarium. The cells of the base are mostly (in *Diplotrypa bicornis*, *D. moniliformis*, *Mesotrypa excentrica*, *M. expressa*, *Phragmopora multiporata*, *Annunziopora foordi*, *Prasopora insularis esthonica*) similar to mesopores, differing from the latter in a larger diameter, a different density of diaphragms and thick walls. These differences are not considerable and lead to the assumption that in those cases the basal cells are homologous with mesopores. In a number of other species (*Stigmatella massalis*, *Esthoniopora lessnikowae*, *Dianulites apiculatus*, *Hemiphragma subsphaericum*, *Leptotrypa* n. sp.) the basal cells probably represent homologues of zoecia. As there is a reason to assume that basal cells are of various origin, they ought to be regarded as cells of a specific type. They are comparable with the kenozoids of heteroporids (Borg, 1933) and were obviously purely structural elements of the zoarium, their aim being to support and strengthen the zoarium. Functionally they were thus evidently analogous with the tergo-pores, firmatopores and nematopores of the Cyclostomata.

The occurrence of the celluliferous base in the Trepostomata has been stated up to now only in the Eastern Baltic Area, but it is improbable that it should be absolutely missing elsewhere. In the Eastern Baltic the celluliferous base occurs in numerous Ordovician stages and in different carbonate lithofacies. The type of base under observation has been discovered in 14 different species of Bryozoa which belong to 10 genera and 6 families (the list is to be found on page 122). It occurs both in genera with mesopores and without them, as well, and in all the corresponding genera exist some species with a basal epitheca. All this shows that the celluliferous base represents a peculiar phenomenon of adaptation of the massive Trepostomata. The stratigraphic constance of the celluliferous base and its independence of the lithofacies within the limits of single species points to the fact that the celluliferous base represents a feature which can be successfully applied at the diagnostics of species.

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,  
Institute of Geology