

- 255
т. 251, 1992

ISSN 0376-1444



ТРУДЫ
ПАЛЕОНОТОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА

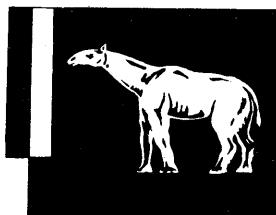
Р. В. Горюнова

Морфология и система палеозойских мшанок

«Наука»

555

- 2555



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ТРУДЫ ПАЛЕОНОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Основаны в 1932 г.

Том 251

Р.В.Горюнова

Морфология и система палеозойских мшанок

Ответственный редактор

Г.А. Афанасьева



МОСКВА
“НАУКА” 1992



07 ОКТ 1992

ВВЕДЕНИЕ

Морфология и система палеозойских мшанок / Р.В. Горюнова. — М.: Наука, 1992. — 168 с. — ISBN 5-02-005492-5.

Проведен сравнительный морфофункциональный анализ всех групп палеозойских мшанок (стено-лемат). Прослежено развитие во времени формы и плана внутреннего строения колоний, способов почкования и особенностей роста автозооцеев, внутризооцальных структур, межзооцальных образований и зооцального полиморфизма. Выявлены основные тенденции в изменении морфологии стенолемат от раннего ордовика до триаса. На основе эволюционно-морфологического анализа разработаны критерии классификации и детализирована систематика палеозойских отрядов. Диагнозы и состав большинства таксонов при этом существенно пересмотрены и изменены. Описан ряд новых видов, родов, подсемейств и семейств.

Для палеонтологов, биологов и стратиграфов.

Ил. 36. Фототабл. 16. Библиогр. 236 назв.

Morphology and system of the Paleozoic bryozoans / R.V. Goryunova. — Moscow: Nauka, 1992.

Comparative morphofunctional analysis of all Paleozoic stenolaemate bryozoans is carried out. Evolution of the form and the inner plan of the colonies, budding modes and peculiarities of the autozoocial growth, zoocial polymorphism, intrazoocial and interzoocial structures is traced. General trends in morphological changes of Stenolaemata from Early Ordovician to Triassic are revealed. Criteria for the bryozoan classification are worked out and systematics of the Paleozoic orders is detailed. Diagnoses and composition of the most taxa are revised and changed. Some new species, genera, subfamilies and families are described.

The book is addressed to paleontologists, biologists and stratigraphers.

Рецензенты Т.Н. Бельская, А.А. Шевырев

Научное издание

Райса Васильевна Горюнова

МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМА ПАЛЕОЗОЙСКИХ МШАНОК

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом РАН

Редактор издательства Е.Ю. Федорова. Художественный редактор Н.Н. Михайлова

Технический редактор Т.В. Жмелькова. Корректор Н.Л. Голубцова

Набор выполнен в издательстве на электронно-фотонаборной системе

ИБ № 48960

Подписано к печати 04.02.92. Формат 70 X 100 1/16. Бумага типографская № 2
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл.печл. 13,7 + 1,3 вкл. Усл.кр.-отт. 15,3
Уч.-изд.л. 16,7. Тираж 300 экз. Тип. зак. 1851

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12

Г 1904000000-041 476-92, I полугодие
042(02)-92

© Издательство "Наука", 1992

ISBN 5-02-005492-5
ISSN 0376-1444

Особенности морфологической и биологической организации мшанок как колониальных животных делают их весьма ценными объектами при решении некоторых теоретических проблем, в частности, вопросов происхождения и становления колониальности. В этом отношении особого внимания заслуживают палеозойские мшанки. Их изучение важно для понимания происхождения колониальной организации и путей становления основных филогенетических ветвей данной группы, а также оно открывает возможность более полного использования мшанок в биостратиграфии.

Всех палеозойских мшанок, кроме немногочисленных бесскелетных ктеностомид, практически не имеющих своей палеонтологической летописи, рассматривают, как правило, в классе стенолемат. Этот класс объединяет как ископаемых, так и современных, но исключительно морских мшанок с жестким обызвествленным скелетом и трубчатой формой автозооцеев. Скелетные остатки их обильны в различных фациальных отложениях всех систем палеозоя начиная с нижнего ордовика.

На протяжении последнего столетия палеозойские мшанки привлекают к себе пристальное внимание исследователей. Однако степень их изученности далеко не равнозначна. Прежде всего это касается начальных этапов их существования. Сравнение всех палеозойских стенолемат, особенно их древнейших представителей, по комплексу признаков до сих пор не проводилось. Общее состояние системы палеозойских мшанок крайне неудовлетворительно. Критерии их классификации не разработаны. Данные по филогенезу стенолемат, полученные в результате исследований отдельных таксонов по разным геохронологическим интервалам или регионам, имеют разрозненный характер и не обобщены. Происхождение и пути их морфологической эволюции в палеозое не освещены.

Основная цель работы состояла в том, чтобы проследить и показать, как менялась колониальная организация мшанок на протяжении 300 млн лет — от ордовика до триаса. Одна из главных задач — это изучение колониальной морфологии: онтогенеза автозооцеев и астогенеза, полиморфизма зооцеев и его изменений во времени, особенностей почкования и роста колоний. Не менее важны разработка критериев классификации и построение системы палеозойских стенолемат.

Для монографии использованы обширные коллекции Палеонтологического института, которые содержат десятки тысяч экземпляров палеозойских мшанок, собранных как самим автором, так и сотрудниками института, а также палеонтологами и геологами других научных учреждений СССР и зарубежных стран. Остатки стенолемат, нередко прекрасной сохранности, происходят из многочисленных местонахождений на территории нашей страны и за ее пределами (Индонезия, Вьетнам, Китай, Монголия, Индия, Афганистан, Иран, Чехословакия, Польша, Канада и США).

В моих руках сосредоточен уникальный материал от нижнего ордовика до перми. Я имела возможность ознакомиться с коллекциями Р.М. Мянниля из ордовика и силура Эстонии, В.И. Пушкина — из ордовика Белоруссии, Т.Д. Троицкой и А.Т. Пламенской — из палеозоя Казахстана, Н.Н. Дунаевой — из

карбона Донбасса, Т.В. Романчук — из карбона и перми Хабаровского края, Л.И. Попеко — из карбона и перми Забайкалья, А.В. Киселевой — из перми Приморского края, О.Н. Кручининой и В.П. Ожгебесова — из перми Приуралья. Просмотрены коллекции современных мшанок из Белого и Баренцева морей (у М.Г. Гостиловской, Мурманская биостанция), Японского моря (у А.А. Кубанина, Институт биологии моря ДВНЦ), Антарктика (у Е.И. Андросовой, ЗИН АН СССР) и Мексиканского залива (у Л.А. Висковой, ПИН АН СССР). Изучены типовые материалы в монографических коллекциях Палеонтологического института, коллекциях Е.А. Модзалевской, В.П. Некоршева и А.И. Никифоровой (ЦНИГР музей, Ленинград), В.Б. Тризна (музей ВНИГРИ, Ленинград), В. Дыбовского (музей ЛГУ, Ленинград) и Р.М. Мянниля (Институт геологии АН Эстонии, Таллинн).

В целом мной изучено около 400 родов. Особенno ценны коллекции аренигских мшанок, которые имеют большое значение для понимания происхождения и исторического развития палеозойских стенолемат.

Изучение мшанок проводилось традиционными методами макро- и микроскопического исследования с применением оптического биологического и частично сканирующего электронного микроскопов.

Приношу свою сердечную благодарность коллегам по работе, а также всем, кто участвовал в сборах материалов и предоставил мне свои коллекции для ознакомления. Я признательна также В.Т. Антоновой, С.Н. Букреевой, Т.А. Шараповой, Т.М. Шимановой и Е.Ф. Прошкиной за изготовление шлифов, фотографирование и техническую помощь при подготовке монографии.

МОРФОЛОГИЯ И МОРФОГЕНЕЗ ПАЛЕОЗОЙСКИХ МШАНОК

К классу Stenolaemata относятся как ископаемые, так и современные морские мшанки с жестким кальцитовым, реже арагонитовым скелетом. По принятой автором классификации палеозойские стенолематы делятся на шесть отрядов. Четыре из них, а именно: Cystoporida, Rhabdomesida, Cryptostomida и Fenestellida существовали только в палеозое. Несколько родов из отряда Terepostomida пересекли границу палеозоя и мезозоя и вымерли в конце триаса. Шестой отряд Tubuliporida (=Cyclostomida) — был в палеозое малочисленным (подотряд Paleotubuliporina), испытал расцвет в мезозое и в весьма сокращенном объеме сохранился до наших дней (подотряд Tubuliporina).

Следовательно, при анализе морфологии и особенно при ее функциональной интерпретации у палеозойских стенолемат вполне применим актуалистический метод. Однако возможности его ограничены в силу следующих причин. Во-первых, для сравнения можно использовать только особенности скелета колоний, так как у палеозойских мшанок не сохранились следы мягких тканей, за исключением "бурых тел", являющихся, по-видимому, остатками дегенерировавших полипидов, и фосфатных облицовок (Boardman, 1971, 1973; Мянниль, 1983; Conti, Serpagli, 1987, 1988). Во-вторых, даже при наличии сходной морфологии расшифровка функций отдельных структур нередко затруднительна, тем более что физиологические процессы у современных стенолемат изучены еще недостаточно (Boardman, 1983). В-третьих, у палеозойских мшанок широко развит зооциальный полиморфизм, отсутствующий у современных мшанок. В-четвертых, известно, что соответствие между формой и функцией не универсально. Возникшие в результате конвергенции или параллельного развития морфологически близкие структуры сравниваемых таксонов могли нести различные функции, а морфологически отличающиеся органы, наоборот, возможно, выполняли одинаковые функции. И, наконец, пятая причина — это временной разрыв. От современных форм последних палеозойских (пермских) стенолемат отделяет примерно 200 млн лет.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Форма колоний

Большое разнообразие форм колоний среди палеозойских мшанок можно свести примерно к шести видам и более чем 20 разновидностям (табл. 1). Размеры их варьируют от 1—3 мм до 50 см и более. По отношению к субстрату колонии подразделяются на стелющиеся (инкрустирующие) и возвышающиеся, с прямым ростом (Кубанин, 1976; Jackson, 1981, 1984).

Среди стелющихся колоний различаются линейные, которые в свою очередь могут быть однорядными или многорядными, и корковидные — с радиальным расположением автозооидов непосредственно на субстрате в форме диска и т.д. (см. табл. 1, рис. 1). Автозооиды в колониях этого типа были ориентированы таким образом, что часть стенки каждого из них располагалась на субстрате горизонтально, т.е. они росли параллельно по отношению друг к другу или последовательно, но всегда параллельно субстрату, с апertureами, смешенными

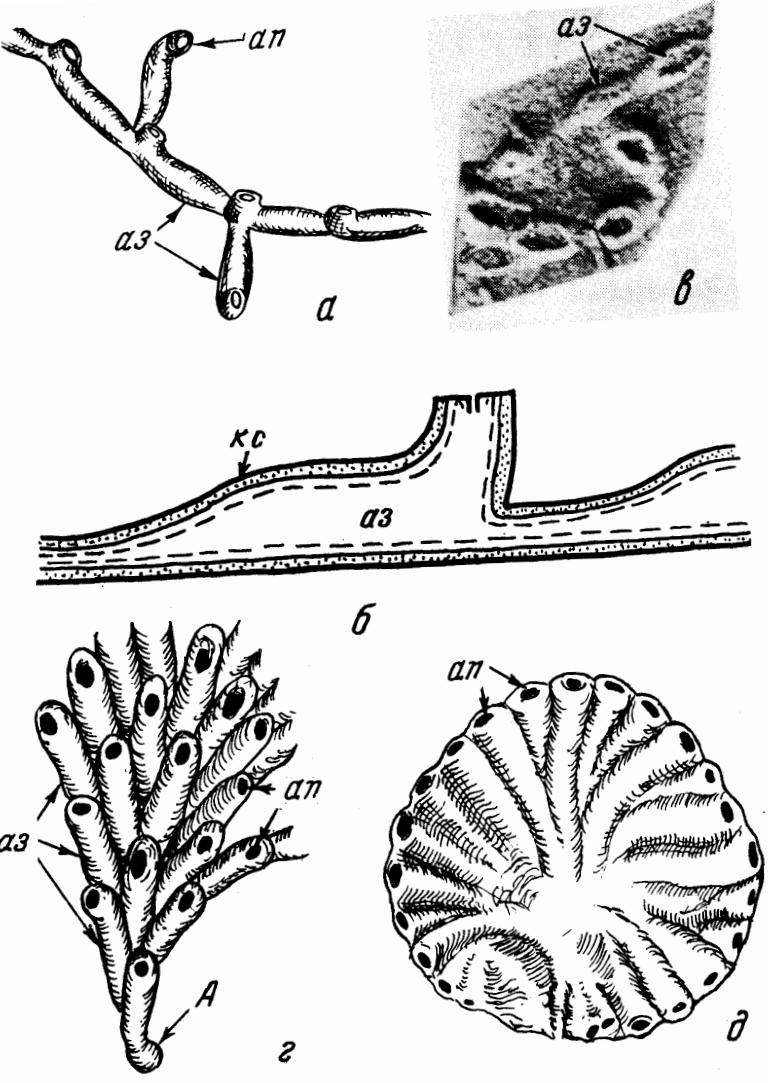


Рис. 1. Стебельчатые колонии
 а—в — линейная однорядная (*Sogupotrypa*), б — схема продольного сечения колонии коринотрипии; в — *Sogupotrypa* sp. — экз. ПИН, N 3535/1, сверху (×20); Эстония, Раквере; средний ордовик, квадраток, оандусский горизонт; г — линейная многорядная (*Sagenella*; Bassler, 1953); д — корковидная веерообразная (*Flabellotrypa*; Bassler, 1953). В этом и остальных рисунках приняты следующие условные обозначения: А — анастомоза, аз — автозоосии, аз — акантозоосии, алз — алоэзоосии, анс — анастомоза, ап — апертуры автозоосии, б — бугорки, бд — базальный диск, бл — боковые прутья, бс — базальная стена, вз — вазозоосии, вс — вспомогательная сетка, г — гоноцист, гс — гемисепты, гф — гемифрагмы, гц — гипостегальный целом, д — диафрагмы, дп — дорсальная поверхность, к — капилляры, кб — кильевые бугорки, квз — кавернозоосии, кз — карликовые зоосии, кла — каналикулы, кс — кутикулярный слой, л — лунарии, лз — лептозоосии, м — монтикулы, мз — мегазоосии, мз — мезозоосии, мкз — микрозоосии, мк — макулы, мс — минеральный слой, мт — мезотека, мтз — метазоосии, нз — неозоосии, о — овицеллы, оз — осевые зоосии, он — основной прут, ос — основная сетка, п — поры, пз — паразоосии, пл — петля, пп — псевдопоры, пр — прут, прк — перекладины, пс — перистом, пт — пузырчатая ткань, р — ризоиды, се — стена, тп — проксиимальными концами (см. рис. 2). Размеры и очертания такого рода колоний лимитируются, по-видимому, теми же факторами, что и у инкрустирующих форм, т.е. характером субстрата, его заселенностью сидячими организмами, также направлением и скоростью течений, глубиной, степенью освещенности и д. Пластинчатые колонии могут быть однослойными (см. рис. 2, а), но нередко в процессе роста они приобретают многослойность (см. рис. 2, б, в).

Таблица 1
 Формы роста колоний

Стебельчатые колонии		
Линейная	Однорядная Многорядная	Рис. 1, а, б, в Рис. 1, г
Корковидная	Веерообразная	Рис. 1, д
Возвышающиеся колонии		
Пластинчатая	Однослочная Многослойная	Рис. 2, а Рис. 2, б, в
Массивная	Дисковидная Полусферическая Грибовидная Коническая	Рис. 3, а Рис. 3, б, в Рис. 3, д, е Рис. 3, ж
Ветвистая	Стержневидная Дихотомирующая Перистая Винтообразная	Рис. 4, а, б, в, г Рис. 4, д, ж Рис. 4, з Рис. 4, е
Сетчатая	Листовидная, веерообразная или лировидная	Рис. 5, а—в
	Кубковидная Винтовая или спирально-лопастная	Рис. 5, г Рис. 5, д

дистально-латерально и обращенными на фронтальную поверхность колонии (см. рис. 1, а, б). В этом случае возможность увеличения числа зооидов потенциально бесконечна, хотя и ограничена протяженностью субстрата, взаимодействием с другими организмами, чисто физическими препятствиями и т.д. (Jackson, 1981). Инкрустирующий тип колоний в развитии палеозойских мшанок не имел широкого распространения. Всего лишь несколько родов из палеотубулипорин обладали стебельчатыми колониями. Из них наиболее длительно существующим оказался род *Sogupotrypa* (средний ордовик — конец перми). Линейные и корковидные, а также пластинчатые колонии зависели от размеров и плотности субстратов, которые они обрастили (Гостиловская, 1976; Кубанин, 1976; Brood, 1984; Taylor, 1984).

Возвышающиеся колонии были более разнообразны — пластинчатые, массивные, ветвистые и сетчатые (см. табл. 1, рис. 2—5). Некоторые из таких колоний обладали ограниченным общим размером в связи с механической поддержкой прикреплением, нередко с детерминированным ростом (Jackson, 1977, 1979, 1981). Большинство возвышающихся колоний имело или инкрустирующее основание, или закрепляющие структуры, развитые в базальных участках.

Морфологически близки к инкрустирующим (стебельчатым) формам пластинчатые колонии, но у них, в отличие от стебельчатых форм, автозоосии расположались почти перпендикулярно к субстрату, соприкасаясь с ним лишь проксиимальными концами (см. рис. 2). Размеры и очертания такого рода колоний лимитируются, по-видимому, теми же факторами, что и у инкрустирующих форм, т.е. характером субстрата, его заселенностью сидячими организмами, также направлением и скоростью течений, глубиной, степенью освещенности и д. Пластинчатые колонии могут быть однослойными (см. рис. 2, а), но нередко в процессе роста они приобретают многослойность (см. рис. 2, б, в).

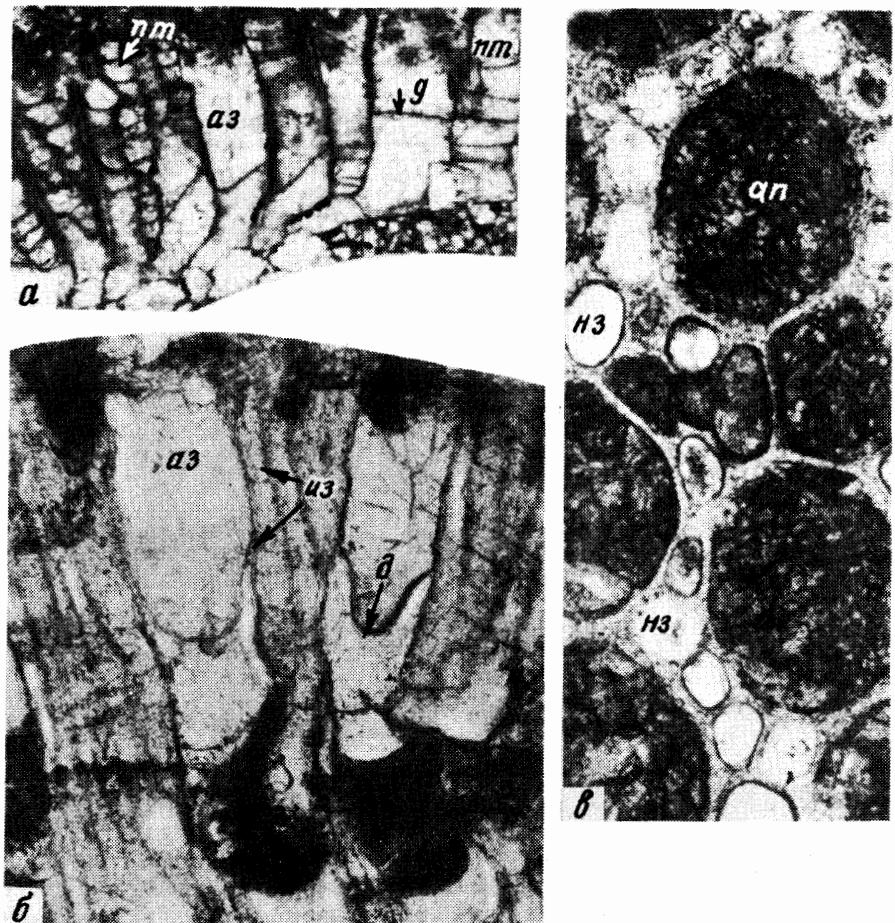


Рис. 2. Пластинчатые колонии
а — однослоиная, *Xenotrypa primaeve* (Bassler, 1911); экз. ПИН, N 3535/718, продольное сечение ($\times 40$)
Эстония, Алувере; средний ордовик, карадок, идавери-йыхвиский горизонты; б, в — двухслойная
Revalotrypa gibbosa (Bassler, 1911); экз. ПИН, N 3535/546, б — продольное сечение ($\times 40$), в — тангенциальное сечение ($\times 90$); Эстония, Сухкрумьги; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт

Массивные колонии обычно неправильные, чаще желваковидные, самые причудливых очертаний, но нередко имеют и геометрически правильную форму — дисковидную, полусферическую, грибовидную, коническую и др. (рис. 3), причем конические колонии росли или в форме статического конуса с расширенным основанием и слегка суженным дистальным концом, или в виде динамического конуса (конус роста), суженного проксимально и расширенного дистально. Массивные колонии, обычные у цистопорид и трепостомид, нередко встречаются в глинистых породах, отлагавшихся в спокойной обстановке. Но поселялись такие мшанки, конечно, на участках твердого субстрата (иногда даже раковины, гальки, песчинки) среди мягкого дна (Мянниль, 1961; Brood, 1984; Пушкин, 1987). Ветвистые колонии росли или как стержни, строго правильно, или дихотомировали, или разветвлялись неправильно, произвольно образуя кустистые формы (см. табл. 1, рис. 4, а, б, в). Как разновидность ветвистых можно рассматривать перистые колонии (рис. 4, з). Среди стержневидных форм встречаются винтообразные колонии (см. рис. 4, е).

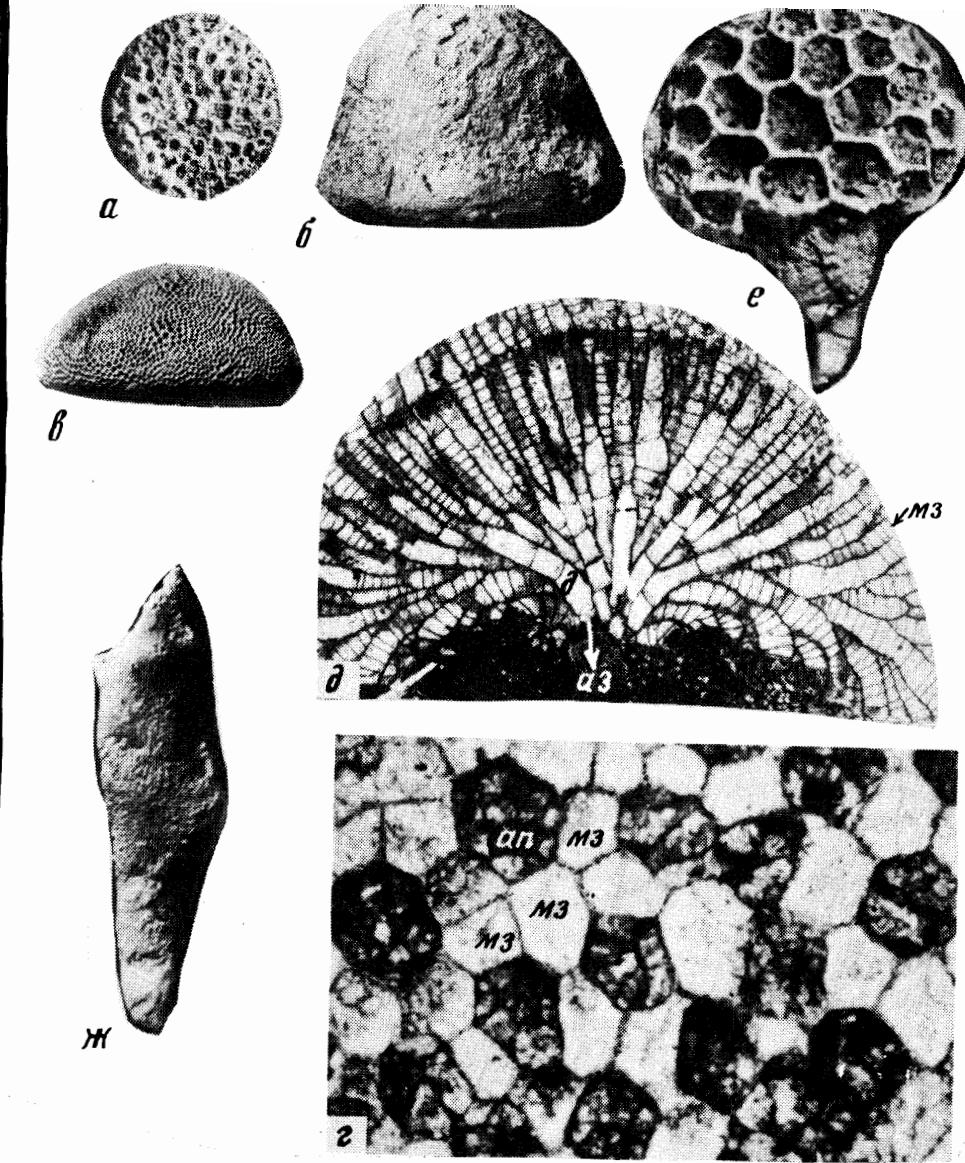
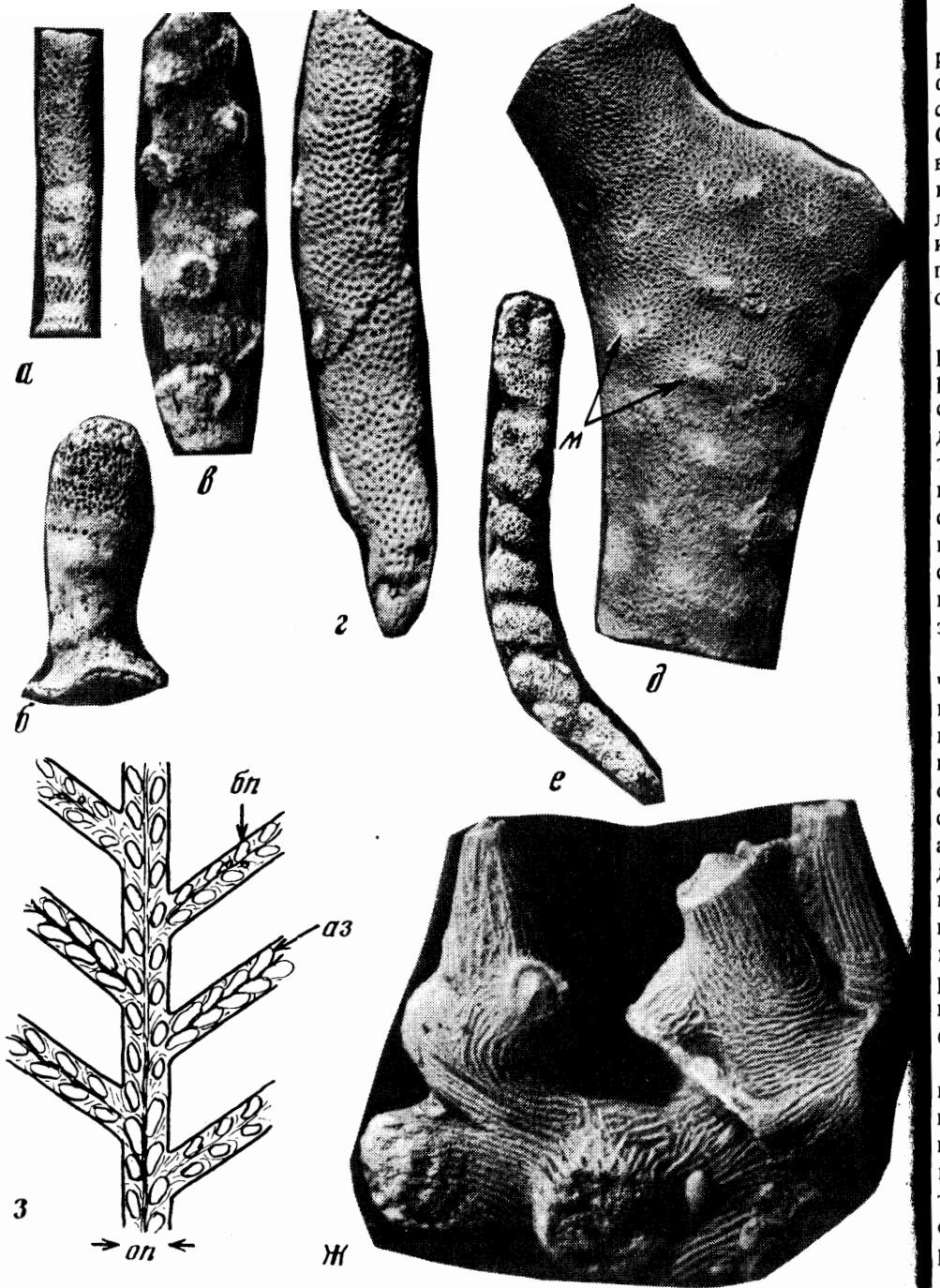


Рис. 3. Массивные и вертикально-пластиничатые колонии
а — дисковидная, *Esthoniopora lessnikowae* (Modzalevskaya, 1953); экз. ПИН, N 3535/772, сверху ($\times 8$); Ленинградская обл., р. Лава, дер. Васильково; нижний ордовик, арениг, латорпский горизонт, Ленинградская обл., Путоловские ломки; арениг, волховский горизонт; в — *Monotrypa* sp.; экз. ПИН, N 3535/785, сбоку ($\times 4$); Эстония, карьер Алувере; средний ордовик, карадок, идавереский горизонт; г—е — грибовидные: г, д — *Mezotrypa bystrowi* (Modzalevskaya, 1953); экз. ПИН, N 3535/588, г — тангенциальное сечение ($\times 40$), д — продольное сечение ($\times 20$); Эстония, карьер Маарду; лланвирн, кундаский горизонт; е — *Orgiboriga* sp.; экз. Таллинн, музей Института геологии, N B 5013 ($\times 20$); Номогтура sp.; экз. ПИН, N 3535/783 ($\times 3$); Эстония, Раквере; средний ордовик, карадок, оандуский горизонт



Rис. 4. Ветвистые колонии

a — стержневидная, *Dybowskites?* sp.; экз. ПИН, N 3535/769, сбоку ($\times 3$); Ленинградская обл., Путоловские ломки; средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт; *б* — с расширенным основанием, *Hemiphragma* sp.; экз. ПИН, N 3535/768 ($\times 3$); Ленинградская обл., р. Лава; нижний—средний ордовик, арениг-лланвири, волховский-кундаский горизонты; *в* — прямая, *Clonopora* sp.; экз. ПИН, N 3535/781 ($\times 15$); Эстония, Оанду; средний ордовик, карадок, оандуский горизонт; *г* — ланцетовидная, *Eridoturga* sp.; экз. ПИН, N 3535/964 ($\times 5$); Эстония, Алувере; средний ордовик, карадок; *д* — дихотомирующая, *Dittipora colliculata* (Eichwald, 1856); экз. ПИН, N 3535/782 ($\times 3$); Эстония, Раквере; средний ордовик,

ветвистые формы (кустистые, стержневидные и др.) типичны для трепостомид и рабдомезид, в меньшей степени распространены среди цистопорид, криптостомид, фенестеллид (перистые колонии) и палеотубулиторин. Они встречаются в самых разнообразных породах, образовавшихся в различных обстановках. Следовательно, ветвистая форма роста экологически более пластична не только в борьбе за жизненное пространство. По-видимому, ветвистые колонии устойчивы к действию волн, выдерживают большие скорости осадконакопления, а также лучше приспособлены к различным глубинам. Некоторые виды проявляют инкрустирующий рост на "нелимитированном" субстрате и прямой рост там, где поверхность субстрата строго ограничена. Колония, растущая в меняющейся обстановке, может комбинировать оба способа роста (Cook, 1968).

Сетчатые колонии создавали в пространстве разнообразные по морфологии и размерам листовидные, вееровидные и лировидные формы (см. табл. 1, рис. 5). Нередко они образовывали кубковидные или бокаловидные, а также спирально-лопастные или винтовые конструкции. Сетчатые формы, типичные для криптостомид и фенестеллид и известные лишь у отдельных представителей цистопорид и трепостомид, встречаются, как правило, в известняках, нередко биогермных. В органогенных постройках сетчатые мшанки часто служили каркасом и, вероятно, предпочитали чистые умеренно подвижные воды и небольшие глубины (Cuffey, 1977; Gibson, 1986). С инженерной точки зрения, сетчатые и винтовые конструкции представляют самые прочные сооружения, выдерживающие наиболее сильные внешние нагрузки и требующие меньших затрат строительного материала.

Многолетние наблюдения автора и анализ литературных данных показывают, что одни и те же формы роста колоний повторяются в различных группах мшанок, существовавших, по-видимому, в сходных экологических условиях шельфовых зон морских акваторий палеозоя. В развитии палеозойских стенолемат просматривается тенденция к изменению формы колоний от пластинчатых однослойных и многослойных через стелющиеся и массивные к ветвистым и сетчатым формам. Все типы колоний сформировались, очевидно, в течение аренига и лланвирина и существовали параллельно в различных соотношениях до конца перми. На разных этапах эволюции доминировали пластинчатые и массивные, а на последующих — ветвистые и сетчатые формы. Во всех параллельно развивавшихся отрядах палеозойских мшанок соотношение форм колоний весьма непостоянно, но в пределах каждого из них одна из форм роста, как правило, доминирует. Так, например, ветвистые колонии чаще встречаются у трепостомид и рабдомезид, а сетчатые формы — у криптостомид и фенестеллид.

Тем не менее, внешняя форма колоний палеозойских мшанок, определяемая по таким параметрам, как положение на субстрате и рост в пространстве, несмотря на отмеченные тенденции в ее развитии, очевидно, является результатом ненаследуемой адаптивности. Отсюда следует вывод о том, что сама по себе форма колоний без учета ее внутреннего строения не может служить надежным таксономическим признаком и играть самостоятельную роль в филогении; однако ее можно с успехом использовать как индикатор среды обитания при реконструкции палеообстановок.

карадок, оандуский горизонт; *е* — винтообразная, *Hemiphragma rotundatum* Bassler, 1911; экз. ПИН, N 3535/770, сбоку ($\times 3$); Ленинградская обл., р. Волхов, карьер Бабино; лланвири, кундаский горизонт; *ж* — свободноветвящаяся, *Oandupora* sp., экз. Таллинн, музей Института геологии, N B 868 ($\times 10$); Эстония, Тюрремас; средний ордовик, карадок, оандуский горизонт; *з* — перистая, *Pennipitepora*

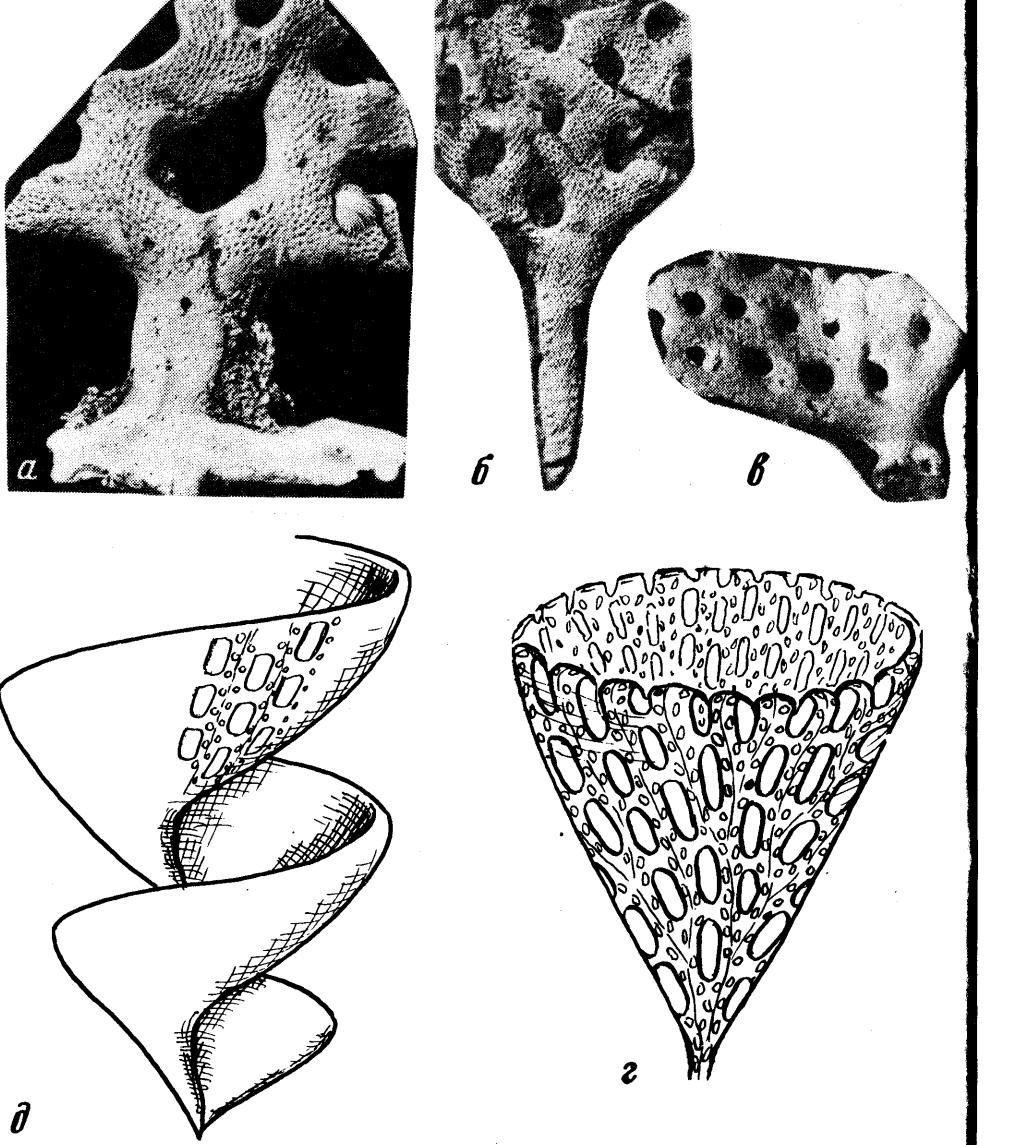


Рис. 5. Сетчатые колонии

a, б — листовидные (сетки с анастомозами), *Prophyllodictya intermedia* Gorjunova, 1987 ($\times 2$)
a — экз. ПИН, N 3535/939, сбоку; Ленинградская обл., дер. Бабино; нижний ордовик, аренг, волховский горизонт; *б* — экз. ПИН, N 3535/958; местонахождение и возраст те же; *в* — вееровидная *Proavella proava* (Eichwald, 1856); экз. ПИН, N 3535/856, сбоку ($\times 3$); Эстония, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадок, оандуский горизонт; *г* — кубковидная или воронковидная (сетки с перекладинами); *д* — спирально-лопастная

Астогенез, способы почкования и план строения колоний

Астогенез подразумевает стадии развития или роста колониальных животных, аналогичные стадиям онтогенеза одиночных организмов. У палеозойских мшанок астогенез отражает особенности развития и последовательность бесполых генераций автозооидов и внезооидальных структур, сложившихся в процессе роста колоний.

С целью изучения закономерностей астогенеза палеозойских мшанок было исследовано большое число разных по форме и строению колоний многих родов. Полученные данные, как правило, не подтверждают известное мнение специалистов о том, что в астогенезе можно выделить стадии, соответствующие стадиям роста одиночных животных (Cumings, 1904, 1905).

Напротив, они хорошо согласуются с представлением о двухзональном астогенезе (Boardman, Cheetham, 1973; Boardman et al., 1983), т.е. о существовании зоны астогенетического изменения, соответствующей нескольким начальным морфологически изменчивым генерациям, почкующимся от анцеструлы, и зоны астогенетического повторения, где шло копирование идентичных структур (рис. 6, *a, б*). К сожалению, и эта градация в значительной мере условна, так как почкование — процесс постепенный и непрерывный. Он не дает четких границ между этими зонами. К тому же возможность проследить переход одной зоны в другую крайне ограничена как у палеозойских, так и у современных стенолемат, поскольку ранний астогенез, отвечающий зоне изменения и охватывающий проксимальную часть колоний, которая, как правило, перекрыта автозооидами последующих генераций (за исключением стелющихся колоний), подвергнут значительным изменениям второго порядка, связанным с интенсивным обызвествлением. В связи с этим существуют практические трудности в изучении зоны изменения, где можно было бы проследить становление диагностических признаков таксонов и, возможно, генотипическую изменчивость. Подавляющее большинство сохранившихся в палеозое мшанок представлено фрагментами колоний, соответствующими, как правило, участкам зоны астогенетического повторения, т.е. стадии морфологической зрелости. Именно такие участки колоний дают относительно полную информацию о морфологии фенотипа.

При изучении астогенеза палеозойских мшанок автор исходил из идеи происхождения колоний половым путем — от анцеструлы и дальнейшего их формирования за счет почкования. При этом принималось во внимание, что каждая колония обладает свойствами саморегуляции. Она включает разнообразные составляющие ее особи — автозооиды и гетерозооиды. Разнообразие зооидов служило определенной гарантией сохранения колоний как единой системы, в разной степени интегрированной. Саморегулирование и устойчивость колонии обеспечивались автозоидами, игравшими доминирующую роль в процессе ее жизнедеятельности.

Увеличение числа колоний путем фрагментации, по-видимому, было нехарактерно для палеозойских стенолемат и известно лишь в виде исключения. Таким способом, вероятно, могли размножаться мшанки рода *Archimedes*, богато представленного в карбоне Северной Америки (McKinney, 1983) и СССР (Шульга-Нестеренко, 1951, 1955). Тейлор (Taylor, 1985) описал размножение колоний путем фрагментации у рода *Cogutotrypa* (карбон Англии), установив с помощью электронного микроскопа следы повреждений на зооидах, находившихся в основании мелких колоний. По мнению Тейлора, эти зооиды механически отделились от большой колонии и дали начало новой, состоящей всего лишь из нескольких автозоидов. На наш взгляд, это явление, скорее, было связано с регенерацией отдельных участков колонии после воздействия на нее каких-то разрушающих факторов, чем с размножением.

Почкование. В литературе существует богатый набор прилагательных, с помощью которых определяется почкование: параллельное, радиальное, латеральное, периферическое, прямое, боковое, центрально-боковое, спиральное, межзооидальное, двухслойно-симметричное и т.д. — часто без конкретной характеристики значения каждого из них. К сожалению, обилие и многообразие терминов не раскрывают сущности процессов почкования и нередко вносят значительную путаницу, вводя в заблуждение читателей, поскольку одинаковые или сходные

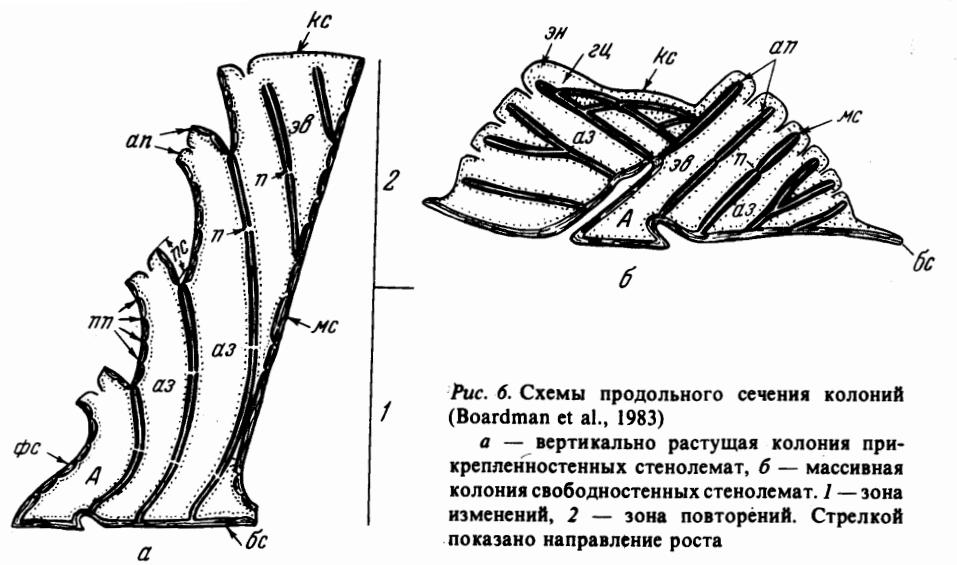


Рис. 6. Схемы продольного сечения колоний (Boardman et al., 1983)

a — вертикально растущая колония прикрепленностенных стенолемат, *б* — массивная колония свободностенных стенолемат. 1 — зона изменений, 2 — зона повторений. Стрелкой показано направление роста

способы почкования именуются по-разному и, наоборот, под одним названием принимаются разные варианты этого процесса.

Анализ внутреннего строения колоний палеозойских мшанок показал, что процесс почкования и формы его проявления очень сложны. В связи с этим необходимо уточнить терминологию, конкретизируя понятия и вкладываемое в них содержание, что позволяет сократить число терминов, нередко затрудняющих понимание самих процессов почкования.

Известно, что вегетативное размножение осуществляется у беспозвоночных двумя путями: делением и почкованием. При делении материнский "индивидуум" уничтожается, распадаясь на части, а каждая часть затем дополняет себя до состояния целого. Почкиование подразумевает процесс новообразования, в основе которого лежит дифференцированный рост (Иванова-Казас, 1977а, б). Рост и развитие колоний мшанок осуществляются лишь путем париетального или столониального почкования, причем последнее является разновидностью первого (Ryland, 1970; Иванова-Казас, 1977 а, б). Париетальное почкование — это такая форма размножения, при которой материнский зоид не отмирает, а продолжает функционировать наравне с вновь появившимися дочерними зоидами. Дочерние почки у палеозойских мшанок закладывались с наружной стороны известковой стенки материнского зоида, причем и первые, и вторые автозоиды органически были связаны через гипостегальный целом в зоне роста (см. рис. 6, б). При столониальном почковании первоначально идет образование бесполипидных столонов, состоящих из отдельных сегментов, на которых затем развиваются почки автозоидов (Marcus, 1924, 1983; Brien, 1936; Иванова-Казас, 1977 б). Эта форма почкования у палеозойских мшанок мною не наблюдалась. По месту закладки дочерних почек на теле материнских автозоидов следует выделить четыре способа: базальный, базально-латеральный, дистально-латеральный и дистальный.

При базальном почковании место закладки дочерних почек было ограничено областью проксимальных концов материнских автозоидов (см. рис. 2, 3). Рост автозоидов шел, как правило, под острым или прямым углами к поверхности субстрата. В результате такого почкования автозоиды тесно соприкасаются друг с другом либо только в проксимальных частях, расходясь дистально; либо по всей длине, образуя корковидные, пластинчатые и массивные колонии с отверстиями автозооцеев, обращенными только на фронтальную поверхность (Cystoporida, Trepostomida). Данный способ почкования наиболее

древний и, очевидно, самый примитивный, характерный для самых первых стенолемат, появившихся в латорпе (Revalotrypa, Esthoniopora).

При базально-латеральном почковании дочерние автозоиды отделялись от материнских, последовательно отступая от проксимального конца на некоторое расстояние. Колония имела инкрустирующее основание, а затем росла вверх, формируя преимущественно ветвистые формы и, как исключение, стелющиеся (см. рис. 4). Автозоиды открывались отверстиями со всех сторон колонии и располагались первоначально беспорядочно, довольно произвольно (Cystoporida, Trepostomida). Затем, почкуясь базально-латерально, в астогенезе автозоиды приобрели более правильную последовательность, располагаясь вертикально строго по спирали (Rhabdomesida), или по плану двусторонней симметрии с образованием мезотеки (Cryptostomida). В эволюции стенолемат этот способ почкования появился в волховское время, т.е. позже предыдущего, но имел преимущество в течение последующих периодов палеозоя.

Дистально-латеральное почкование обеспечивало рост дочерних автозоидов на боковой стороне ближе к дистальному концу материнских автозоидов с образованием не только ветвистых, но и сетчатых колоний (рис. 7). Совершенствование этого метода шло от беспорядочного расположения автозоидов (Trepostomida) к более правильному (Fenestellida, Tubuliporida). Если в ветвистых колониях трепостомид автозоиды открывались отверстиями на всех сторонах, то в ветвистых и сетчатых колониях фенестеллид автозоиды, приобретя правильное продольно-рядовое расположение, открывались только на фронтальную поверхность. Дорсальная сторона была без апертур, хотя прутья, составляющие сетку, росли вверх от субстрата (см. рис. 5). Дистально-латеральное почкование у мшанок возникло, вероятно, в конце лланвирина и в сочетании с сетчатой конструкцией колоний обеспечило расцвет фенестеллид в девоне и карбоне.

При дистальном почковании на дистальных концах материнских зоидов возникли дочерние, которые последовательно сменяли друг друга от генерации к генерации, образуя линейные колонии, стелющиеся по субстрату (см. рис. 1; Согунотрупа), и реже ветвистые. Этот способ почкования, появившийся на более поздних, стадиях (средний ордовик) эволюции стенолемат, не получил, однако, среди них широкого распространения.

Таким образом, в историческом развитии стенолемат, несмотря на повторение одних и тех же способов почкования в различных таксономических группах, наиболее древними, очевидно, можно считать базальный и базально-латеральный. Они характерны уже для первых стенолемат. Дистально-латеральный и дистальный способы возникли в конце раннего и среднем ордовике. При этом прослеживается тенденция от произвольного места закладки почек к наиболее определенному и стабильному, зачастую строго фиксированному положению на теле материнского зоида. Способ почкования — это признак родового и видового значения.

План строения колоний. У палеозойских мшанок почкованием нередко называется другая сторона формирования колонии, обусловленная особенностями взаимного расположения автозооцеев во время роста (например, спиральное, параллельное и др.). Суть этого процесса состоит в том, что независимо от способа почкования при наличии нефиксированного или фиксированного места закладки почек автозооцеи, располагаясь различным образом, формируют тот или иной план строения колонии. На наш взгляд, при характеристике данного явления целесообразнее употреблять термин "план строения", а не "почкование", поскольку он точнее отражает сущность этого процесса. Мной выделяются параллельный, радиальный, последовательный, спиральный, двухслойно-симметричный и билатеральный планы строения колоний (рис. 1, а; 7; 8; 9). Первые три формировались, как правило, при наличии нефиксированного места закладки почек, а остальные — при фиксированных точках отпочковывания. Правильное соотношение автозооцеев находит отражение на поверхности самих колоний,

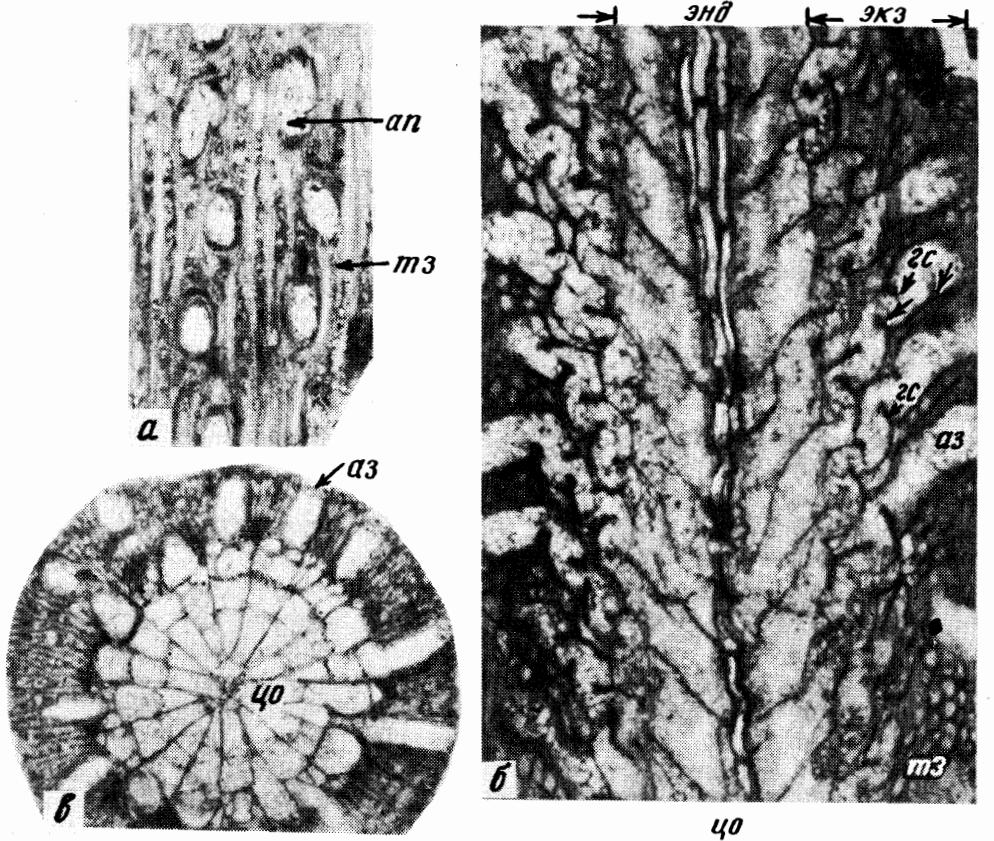


Рис. 7. Спиральный план строения колоний *Nematotrypa gracilis* Bassler, 1911; экз. ПИН, N 3535/399
а — тангенциальное сечение ($\times 40$), б — продольное сечение ($\times 40$), в — поперечное сечение ($\times 20$); Эстония, карьер Алувере; средний ордовик, идавереский горизонт

где апертуры имеют продольно- и диагонально-рядовое расположение. В филогенезе палеозойских мшанок прослеживается тенденция к изменению колоний от форм с параллельным и радиальным планом строения (Cystoporida, Trepustomida) к таксонам со спиральным (Rhabdomesida), двухслойно-симметричным (Cryptostomida), последовательным (Paleotubuliporina) и с билатеральной симметрией у фенестеллид. Выработка приспособлений шла, по-видимому, в направлении улучшения функций питания, поскольку более правильная ориентация работающих лофофоров при координированном расположении апертур дает больший эффект при заборе пищи щупальцами. Это свойство вырабатывалось в процессе эволюции и является, очевидно, генетически обусловленным признаком. Поэтому строение колоний в сочетании с формой автозооцеиев и их апертур — один из важнейших признаков отрядного и подотрядного рангов.

Стенка тела колонии. Здесь же, по-видимому, уместно обсудить еще одну морфологическую особенность стенолемат, имеющую прямое отношение к астогенезу. Она касается непосредственно общей стенки тела колонии в целом, и ее соотношения со скелетом автозооцеиев и внезооцеиальных структур. Природу и способ формирования стенок автозооцеиев и внезооидальных структур в процессе роста колоний у современных стенолемат (тубулипорид) впервые описал Борг (Borg, 1926). В этой связи целесообразно обсудить такие понятия, как "одностенное"

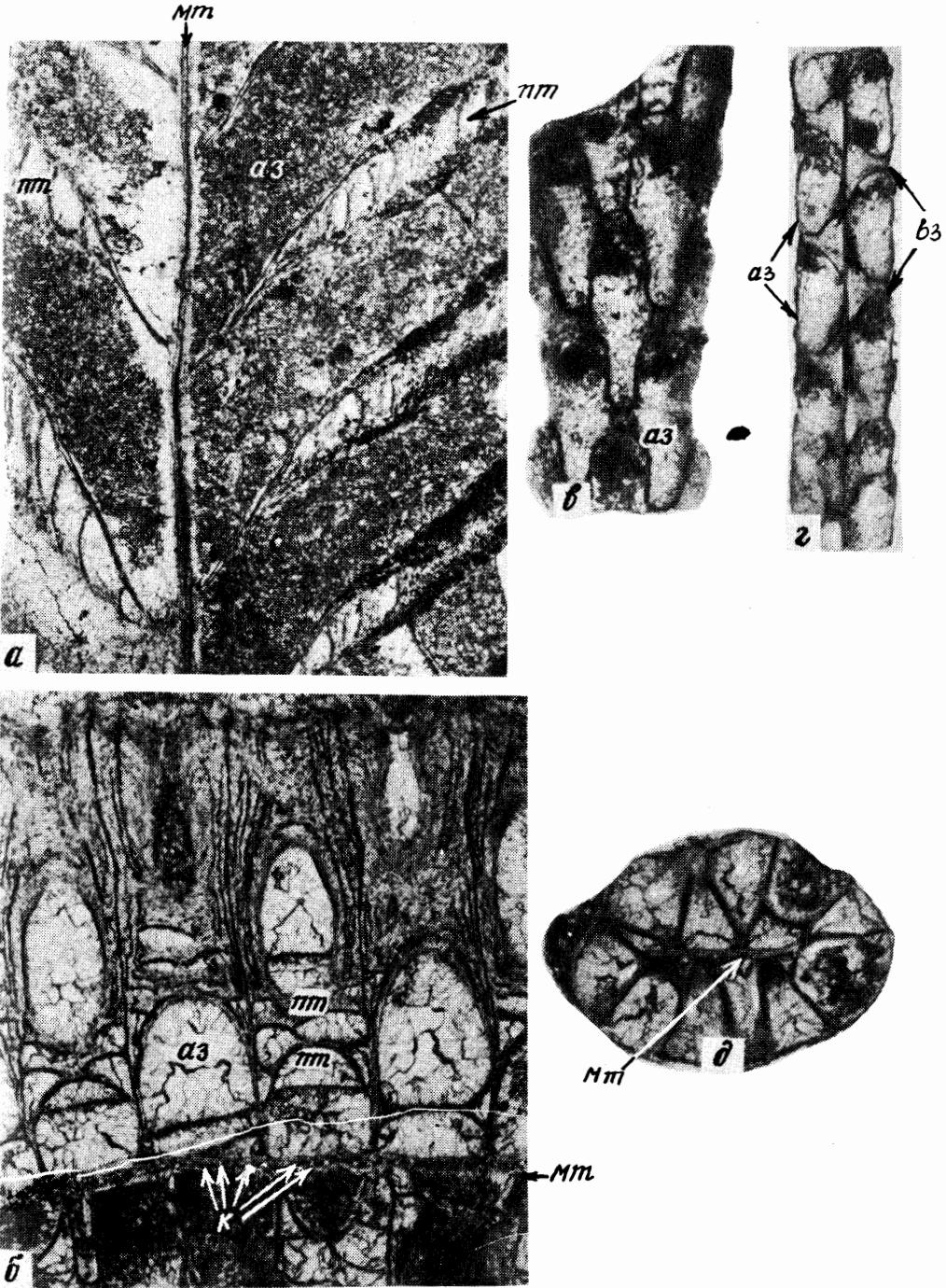


Рис. 8. Двухслойно-симметричный план строения колоний
а—б — *Trigonodictya cyclostomoides* (Eichwald, 1855); экз. ПИН, N 3535/894 ($\times 40$): а — продольное сечение, б — поперечное сечение, конусовидная микроструктура стенок с капиллярами в экзозоне; Эстония, Аллику; средний ордовик, карадок, Йыхвиский горизонт; в—д — *Diploclima regulareformae* Коряевич, 1972; экз. ПИН, N 3534/225; в — тангенциальное сечение ($\times 40$), г — продольное сечение ($\times 25$), д — поперечное сечение ($\times 60$); Эстония, о. Сааремаа, Сууринку; нижний силур, венлок, яниский горизонт

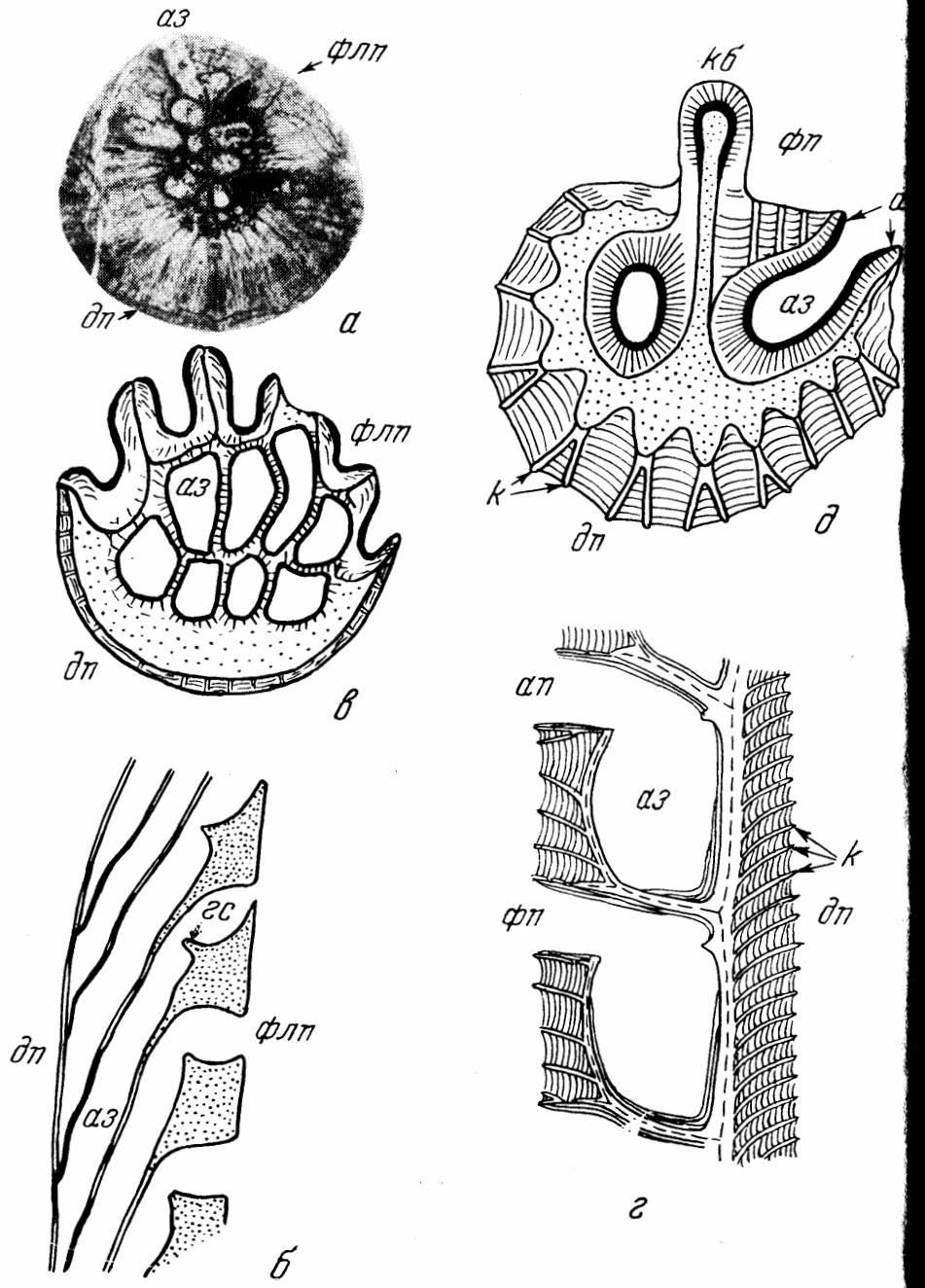


Рис. 9. Билатеральный план строения колоний

а — *Ramipora asiatica* Gorjunova, 1970; голотип — ПИН, N 2351/219, поперечное сечение ($\times 20$); Юго-Восточный Памир, р. Кур-Теке; нижняя пермь, артинский ярус; б, в — схемы сечения филлопоринин; б — продольное, в — поперечное; г, д — схемы сечения фенестеллин; г — продольное, д — поперечное

и "двустенное" расположение (Borg, 1926), которое встречается и в новейшей литературе по мшанкам (Brood, 1973, 1976).

Согласно Боргу, одностенными формами являются колонии, у которых в процессе роста общеколониальная и наружные стенки зооцеев образуют единое целое. Эта стенка состоит из кутикулы (внешнего органического покрова), субкутикулярного минерального слоя и внешнего эпителия. Возможно, секретирование внешней зооциальной стенки осуществляется самостоятельно каждым автозооидом, поскольку, как только межзооциальные стенки соединяются с эпителием, связь их с другими частями колонии прерывается (за исключением межзооциальных пор). Следовательно, автозооиды в колониях такого типа более автономны, поскольку наличие жесткой стенки значительно ослабляет физиологическую связь между ними.

Двустенное расположение предполагает наличие мягкой внешней стенки по всей колонии, окруженной внешней кутикулой с подстилающим ее внешним эпителием. Эта мягкая внешняя стенка тела заключает целомическое пространство, где расположена генеративная зона с интенсивным клеточным делением, отделяющая терминальные концы вертикальных стенок автозооцеев. Предполагается, что целомическая полость, а точнее гипостегальный целом, служила главным проводником циркулирующих в ней питательных веществ, необходимых для построения скелета и роста мягких тканей зооидов (Brood, 1976). При двустенном расположении рост шел, вероятно, под общеколониальным контролем. Это означает, что рост скелета в такого типа колониях обычно не ограничен отдельными автозооцелями. Как правило, он охватывает одновременно, если не всю колонию, то ее значительную часть.

Позднее многие исследователи неоднократно отмечали (Boardman, Cheetham, 1969; Thavener-Smith, Williams, 1972; Brood, 1973, 1976), что деление тубулипорид на одностенные и двустенные в значительной мере условно и таксономически неопределено. Два типа стенки тела, которые хорошо различаются морфологически, нередко встречаются в одной и той же колонии. В основном одностенный тип всегда двустенный в своих растущих частях, а в основном двустенный является одностенным в своей базальной пластине. Не удивительно поэтому, что до сих пор не было попыток оценить таксономическое значение этого признака, в связи с чем он не нашел применения и в систематике мшанок. Определенным тормозом в использовании типов стенки тела в классификации группы, на наш взгляд, явились сами понятия "одностенные" и "двустенные", не отражающие истинной сущности рассмотренных процессов в астогенезе. В биологии группы значение соотношений и взаимосвязей общеколониальных стенок со стенками "индивидуов", составляющих колонии, очевидно, поскольку они связаны с функцией питания и способами распределения зон почкования. Следовательно, естественно допустить, что эта жизненно важная особенность мшанок является адаптивным признаком, который играет определенную роль как в колониальной интеграции, так и в эволюции группы в целом.

Бордман и его соавторы (Boardman et al., 1983) отказались от понятий "одностенные" и "двустенные", предложив вместо них, соответственно, термины "прикрепленностенные" (fixed-walled) и "свободностенные" (free-walled). В новых терминах точнее отражено положение фронтальных (или наружных) и вертикальных стенок автозооцеев и их связь с мягкими тканями, облекающими живые колонии стенолемат. Согласно Бордману (Boardman et al., 1983), у прикрепленностенных мшанок внешняя кутикула колонии непосредственно покрывает фронтальную стенку и, следовательно, соединяет индивидуальные стенки с отверстиями непосредственно с зооциальными апертурами (см. рис. 6, а). В свободностенных колониях все скелетные части отделены от наружных, покрытых кутикулой мембранных стенок внешней полости тела, а отверстия (апертуры) автозооцеев не соединены непосредственно с устьями, выходящими на

поверхность колонии (см. рис. 6,б). К третьему типу принадлежат колонии, в которых обе морфологические структуры комбинируются.

По мнению некоторых бриоохнологов (Borg, 1926, 1933; Brood, 1976; Boardman et al., 1983), у современных стенолемат относительно легко определить прикрепленностенный или свободностенный тип колоний. На наш взгляд, это утверждение правомерно лишь по отношению к живым функционирующими колониям. Однако, когда мягкие ткани, облекающие колонии, утрачены, то на основании морфологии одного жесткого скелета, как показали наши исследования, выделить указанные типы затруднительно. Борг (Borg, 1926, 1965) по аналогии с современными мшанками допускал принадлежность трепостомид к двустенному (т.е. свободностенному) типу. Позднее Брод (Brood, 1976) к свободностенным причислял всех палеозойских стенолемат, за исключением палеотубулопорин, которых он считал прикрепленностенными. Однако прямых доказательств правильности такого представления нет. По-видимому, для определения типов стенок тела колоний у палеозойских стенолемат необходимо использовать косвенные способы.

С этой целью я пытаюсь установить дополнительные отличия в морфологии скелета с уже известной прикрепленностенной и свободностенной структурой колоний у современных стенолемат. Результаты исследований показали, что первые четко отличаются от вторых по степени развития перистомов. У прикрепленностенных форм перистомы автозооцеиев длинные. Они выступают над общей поверхностью колонии и отстоят друг от друга на значительном расстоянии (см. рис. 1, а, б, в; 6, а). У свободностенных автозооцеиев не имеют резко выраженных перистомов, а апертуры их часто примыкают непосредственно друг к другу (см. рис. 5).

Вторым отличительным признаком является наличие или отсутствие пор и псевдопор. Прикрепленностенные мшанки имеют межзооцеальные поры, которые пронизывают внутренние стенки автозооцеиев, и псевдопоры, развитые в наружных и фронтальных стенках (рис. 6, а). У свободностенных поры и псевдопоры, как правило, отсутствуют.

Отсутствие или наличие диафрагм в автозооцеях служит третьим показателем прикрепленно- или свободностенности соответственно.

На основе рассмотренных выше положений мы пришли к выводу, что к свободностенным бесспорно принадлежат цистопориды. Для них характерно отсутствие перистомов, пор и псевдопор, наличие пузырчатой ткани, редких или частых диафрагм в автозооцеях.

Для трепостомид весьма вероятно присутствие гипостегального целома и кутикулярного слоя, облекавшего колонии при жизни. Автозооцеии трепостомид лишены фронтальных стенок, а терминально расположенные апертуры не имеют перистомов. Отсутствуют у них также поры и псевдопоры. Наличие различного рода диафрагм, гемифрагм и цистифрагм в автозооцеях — дополнительное свидетельство в пользу того, чтобы считать трепостомид также свободностенными мшанками.

Рабдомезиды, как и трепостомиды, обладали автозооцеями, лишенными фронтальных стенок. У них нет псевдопор и перистомов. У рабдомезид часто отсутствуют диафрагмы и имеются поры, свойственные прикрепленностенным мшанкам. Таким образом, рабдомезиды сочетают признаки свободностенных и прикрепленностенных форм. К этой категории, возможно, следует отнести криптостомид и фенестеллид. В пользу такого решения свидетельствует отсутствие у них фронтальных стенок и перистомов в автозооцеях. С прикрепленностенными их объединяет практически полное отсутствие диафрагм в автозооцеях. К тому же, как те, так и другие обладали сложной системой пор и капилляров.

Такие признаки как длинные перистомы и межзооцеальные поры, нередко и псевдопоры, имеющиеся у палеотубулопорин, позволяют отнести их к прикреп-

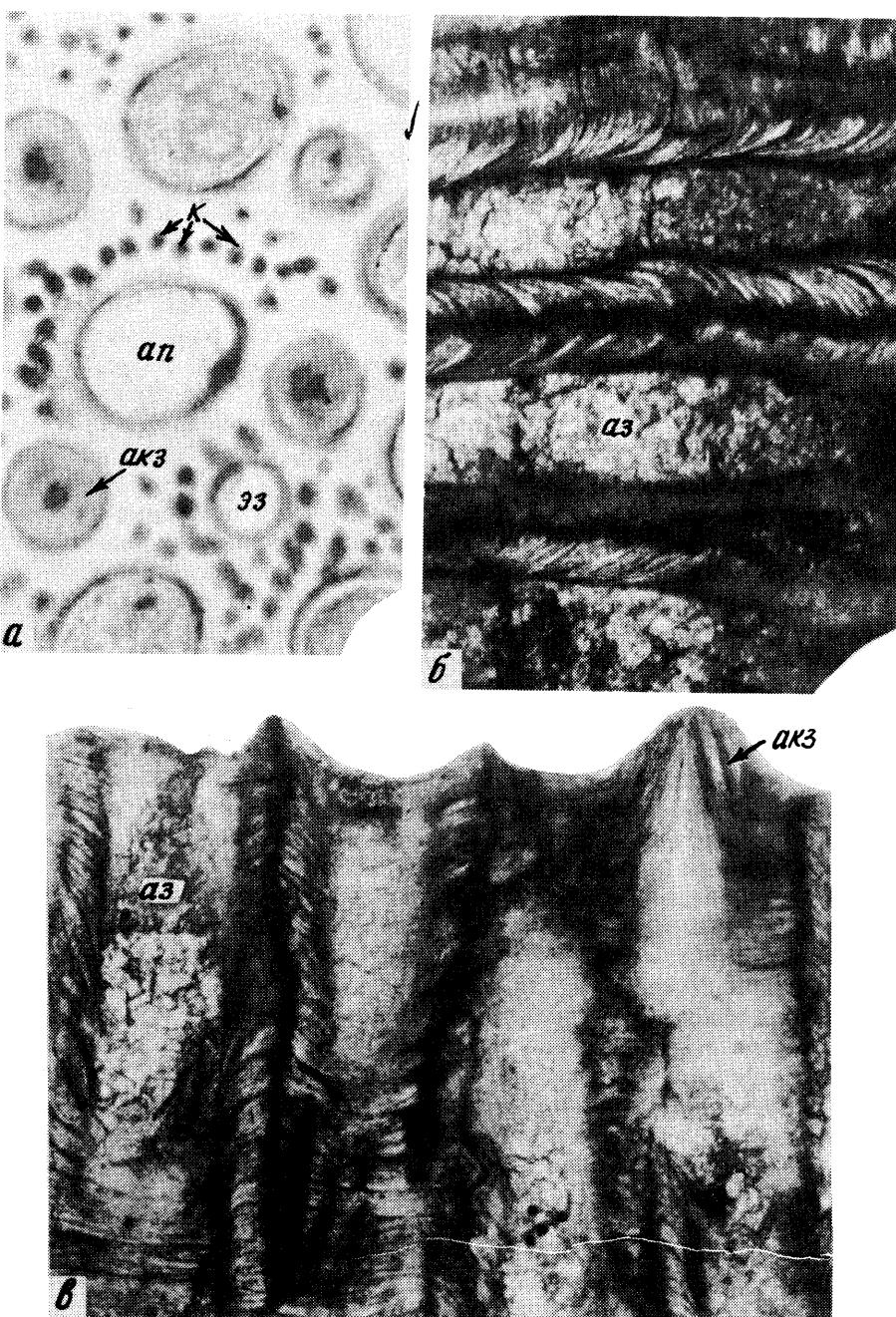


Рис. 10. *Rhombotrypella tschernovi* Linskaya, 1951; голотип ПИН, N 2907—16/10 ($\times 90$)

а — тангенциальное сечение, б, в — продольное сечение, ко-спластичная микроструктура стенок с гранулированной линией на границе соединения соседних автозооцеиев; Северный Урал, р. Кожим; нижняя пермь, артинский ярус

ленностенным формам. Среди них лишь один род *Diploclema* имеет фронтальные стенки (см. рис. 8). А *Kukersella* обнаруживает в одной колонии комбинацию признаков свободностенных и прикрепленностенных стенолемат. Если предположить, что у кукерселлы осевые зооэции, растущие вертикально, функционировали как свободностенные, то автозооэции, почкоющиеся вокруг пучка осевых зооэциев, имели четко выраженную вертикальную псевдопоровую стенку, аналогичную фронтальной и соединенную непосредственно с апертурой. Следовательно, кукерселла сочетает в пределах одной колонии два способа соединения стенок с апертурой автозооэциев — свободное и прикрепленное.

Отсюда следует, что способ соединения стенок автозооэциев с апертурами, несмотря на бесспорно важное значение его в биологии стенолемат, не имеет таксономической ценности и в настоящее время не может использоваться в классификации группы. В эволюции класса, однако, свободностенный тип организации появился на более раннем этапе (ранний ордовик), чем прикрепленностенный (средний ордовик), который, возможно, был более продвинутым признаком (р. *Diploclema*).

Микроструктура стенок у палеозойских стенолемат по форме кристаллов кальцита делится на два типа: зернистый (гранулярный) и пластинчатый. Комбинация их в одной колонии неизвестна. Как правило, стенки, имеющие зернистую микроструктуру, были равномерно однородными по всей длине автозооэциев, и в пределах всей колонии. Они не претерпели существенных изменений в филогенезе класса. Этот тип стенок свойствен лишь единичным, обычно более древним родам аренига из отрядов цистопорид и трепостомид (см. рис. 2, б, в).

Для подавляющего большинства стенолемат характерна пластинчатая микроструктура. Она определяется взаимным расположением кристаллов пластинчатого кальцита в процессе секретирования стенок и делится на параллельно-пластинчатый, поперечно-пластинчатый, косо-пластинчатый, конусовидный или дугообразный подтипы (см. рис. 8, а, в; 9, б, в, г; 10, а, б, в). Одни таксоны имеют лишь параллельно-пластинчатую микроструктуру, которая постоянна в онтогенезе автозооэциев в тех колониях, где отсутствует деление на эндо- и экзозону. У других параллельно-пластинчатый подтип комбинируется с косо-пластинчатым (рис. 10), либо с поперечно-пластинчатым, подчеркивая деление колоний на эндо- и экзозону (см. рис. 8, а, б). В эндоzone микроструктура стенок чаще всего имеет параллельно-пластинчатое строение. В области экзозоны в процессе роста стенки пластины наслаживаются под разными углами друг к другу, нередко образуя конус или располагаясь дугообразно (рис. 10). Пластинчатый тип микроструктуры сформировался уже в арениге у трепостомид и в указанных сочетаниях встречается в различных отрядах, существовавших в разное время.

Таксономическое значение микроструктуры оценить практически невозможно, поскольку однотипное строение стенок наблюдается не только в разных семействах, но и в разных отрядах. Лишь в тех случаях, когда тот или иной таксон оладает своеобразной микроструктурой, она может использоваться как дополнительный диагностический признак.

Эндо- и экзозоны (незрелая и зрелая зоны) колоний. Выделение в колониях мшанок эндо- и экзозон основано на толщине стенок, а точнее на изменении ее в онтогенезе автозооэциев. Тонкостенные части их, расположенные часто почти параллельно оси роста колонии, составляют эндоzonу. Экзозону слагают толстостенные части дистальных концов автозооэциев, которые ориентированы под большим углом к оси роста колонии (см. рис. 8, 10). Границы между зонами отчетливые и строго выдержаны в онтогенезе. Размеры этих зон чрезвычайно изменчивы, однако, отношение ширины эндоzone к экзозоне — величина обычно постоянная для вида. Колонии, возвышающиеся над субстратом, обладают обычно эндо- и экзозонами. В другом случае, при равномерной толщине

стенок, граница между эндо- и экзозонами определяется наличием в области дистальных концов автозооэциев межзооэциальных промежутков, выполненных либо зооэциями другого вида, либо пузырчатой или плотной известковой тканью (см. рис. 1).

Деление на эндо- и экзозоны отсутствует в инкрустирующих и массивных колониях с равномерными стенками автозооэциев и равномерным распределением межзооэциальных структур, формирующихся в их базальных частях. Это свойственно древнейшим мшанкам (см. рис. 1). В эволюции палеозойских мшанок намечается тенденция к развитию от колоний без разделения на эндо- и экзозоны к колониям с дифференцированными зонами.

Значение этого признака для классификации мшанок оценить однозначно практически невозможно. Однако деление на эндо- и экзозоны свойственно целым отрядам, например, криптостомидам и рабдомезидам (см. рис. 8). Особенности морфологии стенок автозооэциев в экзозонах и их соотношение с эндоzonами используются при диагностике родов, но чаще видов.

Автозооэции

Автозооэции (зооэции, ячейки) — это скелетные остатки автозооидов, представляющие собой жилую камеру (см. рис. 3, б—8). Они, как правило, имеют идентичную морфологию во всей колонии и служили вместоилищем для живых мягких полипидов, защищая их. К стенкам автозооэциев полипиды прикреплялись с помощью различных мускулов, которые способствовали как выталкиванию, так и втягиванию венчика щупалец в автозооэции, аналогично тому, как это происходит у современных мшанок.

Палеозойским мшанкам свойственны трубчатые (в широком понимании) автозооэции, морфология которых для каждого отряда отдельно рассматривается ниже.

На современных мшанках было выяснено, что форма автозооэциев является потенциально консервативным признаком в силу высокой степени обызвествления их скелета (Bigey, 1986). Однако в эволюции палеозойских мшанок наблюдается тенденция к изменению автозооэциев от трубчато-цилиндрических у цистопорид к трубчато-призматическим у трепостомид, к коленчато-изогнутым у рабдомезид и криптостомид, а затем к грушевидным у фенестеллид (см. рис. 11). Форма автозооэциев — один из основных отрядных признаков.

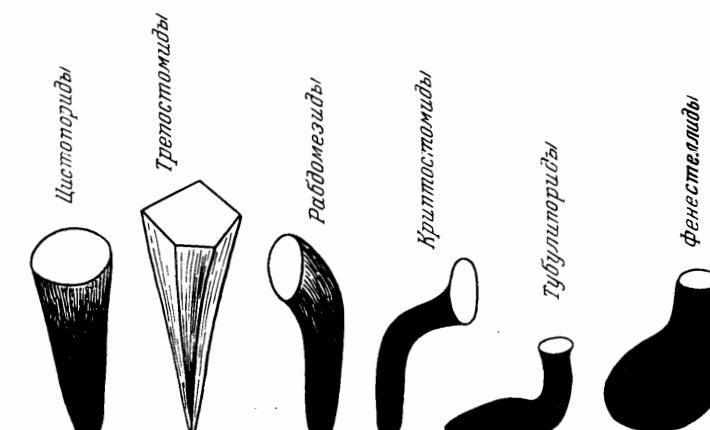


Рис. 11. Форма автозооэциев в отрядах палеозойских мшанок

Апертуры и лунарии

У палеозойских стенолемат апертурами называются терминальные отверстия на дистальных концах автозооцеев, т.е. отверстия, ограниченные жестким скелетом автозооидов (Boardman et al., 1983). С помощью апертур, по-видимому, осуществлялась не только эверсия щупальцевого аппарата, но и физиологическая связь с гипостегальным целомом. Апертуры, играющие важную роль в питании мшанок, различаются по местоположению на автозооцеях, форме и взаимному расположению в пределах колонии. По положению на автозооцеях выделяются терминальные и фронтальные апертуры. Первые характерны для класса стено-лемат, а вторые — для гимнолемат. Стенолематы, к которым относятся все палеозойские мшанки, обладали круглыми, полигональными и овальными апертурами, сформировавшимися уже в раннем и среднем ордовике. Доминировали среди них круглые апертуры, которые являются, вероятно, самыми древними. В эволюции стенолемат от аренита до перми наблюдается тенденция к изменению апертур от круглых (цистопориды, см. рис. 2, 8) через полигональные (трепостомиды, см. рис. 11, 12) к овальным (рабдомезиды и криптостомиды, см. рис. 7, 12), а затем опять к круглым, но с меньшим диаметром (тубулиториды, фенестеллиды и тиманодиктииды, рис. 12). При этом расстояние между апертурами увеличивалось от нулевого до значительного. В начале среднего ордовика наметилась тенденция к упорядоченному расположению апертур: от произвольного (цистопориды, трепостомиды) к строго правильному продольно-рядовому или продольно-диагональному (рабдомезиды, криптостомиды, фенестеллиды и тиманодиктииды). По крайней мере, только круглые и овальные апертуры в большей степени подвергались упорядочению, а полигональные апертуры имели произвольный разброс на поверхности колоний. Вероятно, естественный отбор среди палеозойских мшанок шел в сторону усиления и интенсификации функции питания, а также в направлении повышения уровня колониальной интеграции, обусловленного выработкой приспособлений для более эффективного извлечения пищи из окружающего пространства при сидячем образе жизни.

Лунарии — капюшоновидные, серповидные или козырьковидные скелетные выступы, частично прикрывающие апертуры автозооцеев (см. рис. 12). Выпуклость лунариев, имеющая изменчивый радиус изгиба, обычно направлена проксимально к росту колоний. У некоторых таксонов лунарии выступают в виде гребешков и над поверхностью колоний, и над апертурой. Согласно Астровой (1965), лунарий представляет собой утолщенный и приподнятый участок стенки автозооцения над общей поверхностью колонии, который нередко вдается в апертуру, нависая заостренными концами (см. рис. 1, 2). Утгард (Utgaard, 1983а) утверждает, что лунарий развивается рано в онтогенезе автозооцения и является отчетливой скелетной структурой, которую можно видеть как в продольном, так и в тангенциальном срезах.

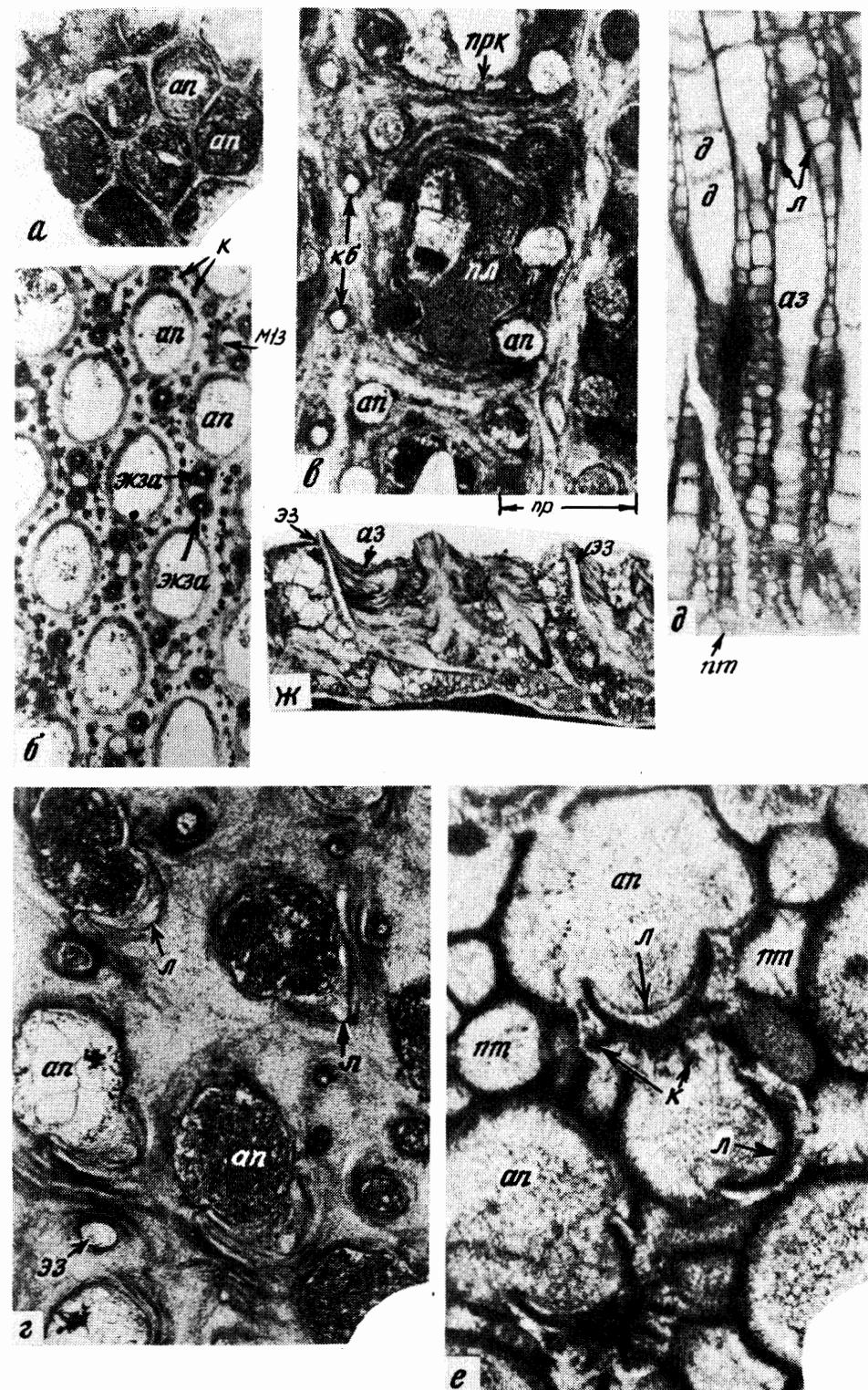


Рис. 12. Форма апертур

a — многоугольная, *Esthoniopora lessnikowae* (Modzalevskaya, 1953); экз. ПИН, N 3535/772, тангенциальное сечение (40); Ленинградская обл., р. Лава, дер. Васильково; нижний ордовик, арениг, латорский горизонт; *б* — овальная, *Attachedella arguta* Gorjupova, 1985; голотип ПИН, N 436/251, тангенциальное сечение ($\times 90$); Русская платформа, Донская Лука, р. Арчеда; средний карбон; *в* — круглая, *Rectifinenestella rotatiformis* (Gorjupova, 1975); голотип ПИН, N 2351/368, тангенциальное сечение ($\times 40$); Юго-Восточный Памир, р. Игрымьюз; нижняя пермь, сакмарский-артинский ярусы; *г, д* — круглая с лунарием, *Seratoporella minor* (Bassler, 1911); экз. ПИН, N 3535/748: *г* — тангенциальное сечение ($\times 60$), *д* — продольное сечение ($\times 20$); Эстония, Алувере; карадок, идавереский горизонт; *е, ж* — округлая, *Fistulipora milleporacea* (Bassler, 1929); экз. ПИН, N 2351/440, *е* — тангенциальное сечение ($\times 95$), *ж* — продольное сечение ($\times 20$); Юго-Западный Дарваз, левый берег р. Обиминсингарук; верхняя пермь, чапсайская свита

По-видимому, оба способа секретирования лунария имели место. Возникли лунарии, вероятно, в онтогенезе автозооидов путем выпуклого изгиба вертикальной стенки и утолщения ее в направлении к оральному концу. Стенки лунариев построены плотным, однородным, светлоокрашенным, прозрачным кальцитом, иногда пронизанным сетью ветвящихся капилляров (см. рис. 12).

В филогенезе какие-либо закономерности в развитии лунариев не прослежены. Форма и размеры их неопределенно варьируют от таксона к таксону, оставаясь относительно постоянными в пределах каждого таксона. Как правило, в каждом автозооидии присутствует один лунарий. Известна единственная находка колонии *Seratopora*, у которой автозооидии имели по два лунария (Utgaard, 1968а,в), и *Fistulipora* (см. рис. 12).

Функциональное значение лунариев трактуется по-разному. Астрова (1965) допускала, что в своих "нишах" лунарии могли содержать "органы" или придатки мягкого тела полипида, связанные с защитными функциями. Утгард, считал, что лунарии, модифицируя форму автозооидиев, возможно, влияли не только на конфигурацию терминально-вестибулярной мембрани, но и регулировали поток воды из щупальцевой короны и, следовательно, влияли на ток пищевых частиц (Utgaard, 1973, 1983а,в). Общих взглядов с Утгардом относительно функции лунариев у стенолемат придерживаются и другие исследователи (Anstey, 1981, 1987а,в; Boardman, 1983). Они также считают, что лунарии у ископаемых и современных мшанок являются гомологичными структурами, близкими и функционально. У современных лихенопорид лунарии оказывают непосредственное влияние на положение полипида в автозооидиях и берут под свой контроль расположение лоффоров и, соответственно, ориентацию щупалец, с помощью которых регулируются пищевые потоки. У палеозойских мшанок, в частности у цистопорид, лунарий крупнее и массивнее, чем у нынешивущих лихенопорид. Очевидно, они еще более ограничивали пространство в апертурах и должны были осуществлять еще больший контроль над расположением и ориентацией верхних щупалец. Особенности морфогенеза лунариев, их форма и размеры не противоречат высказанным Астровой, Утгардом и Ансти предположениям об их функциях. В равной степени они могли одновременно чисто механически выполнять защитную функцию и играть вспомогательную роль при добывче пищи. Наличие или отсутствие лунариев — признак семейств и родов, а их форма и размеры — признаки видов.

Внутризооидные структуры

Диафрагмы представляют собой тонкие горизонтальные, прямые или в разной степени изогнутые, сплошные известковые пластины, перекрывающие поперек полости автозооидиев (см. рис. 3, 8). Микроструктура диафрагм сходна с таковой стенок автозооидиев, непосредственным продолжением которых они являются. Это свидетельствует о близком способе и, вероятно, общем источнике их секреции. Происхождение и функции диафрагм трактуются различно. По мнению Астровой (1964, 1965, 1978), наличие "бурых тел" между диафрагмами определяет эти структуры как продукт дегенерации и регенерации полипидов. Другие исследователи полагают, что образование диафрагм связано с периодическим перемещением, т.е. подтягиванием полипидов к дистальному концу автозооидиев для нормального функционирования в процессе роста последних. Быть может, они служили "дном" для полипидов и, возможно, были местом их временного прикрепления (Boardman, 1971; Boardman et al., 1983).

Особенности морфологии и характер распределения диафрагм как в онтогенезе, так и в астогенезе варьируют в широких пределах. Многолетний опыт наблюдений показывает, что в эндозоне колоний, где, как предполагается, скорость роста стенок автозооидиев высокая (Anstey, 1987а), диафрагмы, как правило,

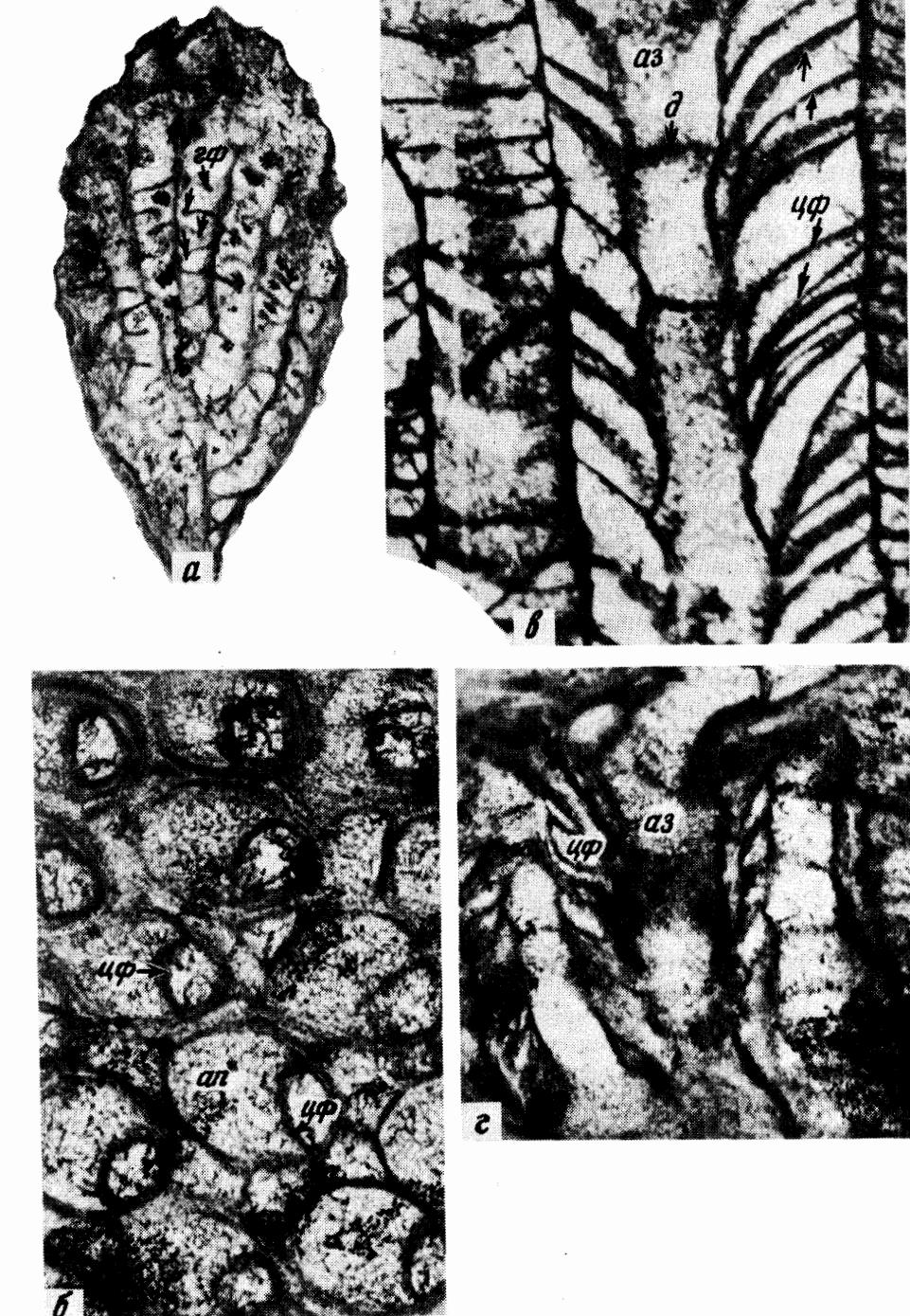


Рис. 13. Внутризооидные структуры

а — гемифрагмы и диафрагмы *Esthoniopora* sp., экз. ПИН, N 3535/797, продольное сечение ($\times 30$); Ленинградская обл., карьер Путиловские ломки; нижний ордовик, арениг, латерпский горизонт;
 б — цистифрагмы и диафрагмы, *Prasopora grayae* Nicholson et Etheridge, 1877; синтип RSM, N 1967.66.406/1, продольное сечение ($\times 90$); Шотландия; средний ордовик, карадок; в, г — цистифрагмы, *Homotypha* sp., экз. ПИН, N 3535/783 ($\times 90$); в — тангенциальное сечение, г — продольное сечение; Эстония, Раквере; средний ордовик, карадок

располагаются значительно реже или встречаются спорадически, за исключением отдельных таксонов. В большинстве своем диафрагмы приурочены к экзозонам, где скорость роста автозооцеев замедлялась, а число и частота расположения диафрагм возрастили. Таким образом, оценить таксономическое значение диафрагм не просто. С одной стороны, являясь внутризооцеальными структурами, они не должны были зависеть от внешних условий. Однако, с другой стороны, частота расположения диафрагм в экзозонах свидетельствует о влиянии среды на скорость роста автозооцеев в области экзозоны, где полипид перемещался значительно чаще. В таком случае можно предполагать, что способность к образованию диафрагм у мшанок является унаследованной, но возможность ее реализации определялась конкретными факторами микрообстановок (Бельская, 1960, с. 131).

В сочетании с формой и размерами автозооцеев наличие диафрагм используется в диагностике родов, но чаще видов.

В эволюции стенолемат не выявлено каких-либо особых закономерностей в изменении формы диафрагм или способах их распределения как в онтогенезе, так и в астогенезе. Можно лишь отметить, что диафрагмы наиболее характерны для трепостомид, часты у цистопорид и рабдомезид. В меньшей мере они свойственны криптостомидам, палеотубулипоринам и фенестеллидам, причем у фенестеллид они практически отсутствуют.

Гемифрагмы (неполные диафрагмы, полудиафрагмы) — кольцеобразные или подковообразные выступы стенок автозооцеев. Кольцеобразные гемифрагмы сужают полости автозооцеев по всему периметру, а подковообразные — лишь частично (см. рис. 7, 13). В продольных сечениях автозооцеев гемифрагмы выглядят как тонкие или утолщенные, короткие или длинные, прямые или крючкообразные, обычно проксимально загнутые пластины — выступы (рис. 13). Функционально гемифрагмы, по-видимому, сходны с диафрагмами. Они служили, очевидно, местом временного прикрепления отдельных "органов" мягкого тела и способствовали перемещению полипидов дистально в процессе роста автозооцеев (Boardman, 1971). Гемифрагмы встречаются в автозооциях как пластинчатых, так массивных и ветвистых колоний. Положение их в астогенезе тоже изменчиво: у древних представителей гемифрагмы многочисленны и распределялись в автозооциях более или менее равномерно, иногда чередуясь с диафрагмами (см. рис. 13). Лишь отдельные позднепалеозойские роды имели гемифрагмы. Они менее обильны и, как правило, приурочены к экзозоне колоний (*Tubulipora*, *Rhombotrypella* и др.).

В филогенезе трепостомид каких-либо определенных тенденций в развитии гемифрагм выявить не удалось. Форма, частота и особенности распределения гемифрагм в автозооциях обычно используются в диагнозах родов и видов.

Гемисепты — полуперегородки, представляющие собой стержневидные выступы стенок автозооцеев. Они особенно хорошо развиты у криптостомид, известны у рабдомезид и фенестеллид. Гемисепты, вероятно, секретировались одновременно со стенкой автозооцеев в процессе их роста. Развивались они чаще всего в коленчато-изогнутых автозооциях и приурочены были к области их перегиба, т.е. к границе эндо- и экзозоны. Среди гемисепт различаются верхняя и нижняя. Нижняя гемисепта является выростом проксимальной части стенки автозооида (см. рис. 7). Нередко она отходит непосредственно от мезотеки в том месте, где рост автозооцея отклоняется под углом от вертикального направления. Верхняя гемисепта развивается как выступ латеральной части стенки. Она почти всегда немнога длиннее нижней гемисепты и перекрывает ее. В онтогенезе автозооцеев гемисепты могут развиваться по-разному: у одних присутствует только нижняя гемисепта, у других — лишь верхняя, у третьих — та и другая вместе. Размеры и форма гемисепт обычно строго выдерживаются как в онтогенезе, так и в астогенезе. В филогенезе криптостомид

морфология гемисепт не претерпела особых изменений, но они почти полностью были утрачены тиманодиктиинами в позднем палеозое.

Функциональное значение гемисепт неясно. У ныне живущих мшанок подобных структур, по-видимому, нет. По мнению Шульги-Нестеренко (1949), гемисепты служили местом прикрепления мышц полипида. Это подтверждается положением гемисепт в месте перегиба автозооцеев. С помощью гемисепт, по-видимому, осуществлялась полипидная эверсия, т.е. выталкивание и втягивание шупалец путем работы мускулов, прикреплявшихся к гемисептам, хотя следов прикрепления их обнаружить не удалось из-за микроскопических размеров гемисепт. Таксоны с гемисептами обычно не имеют диафрагм.

Число гемисепт (одна или две), форма, размеры и способ расположения их в автозооциях характеризуют роды (*Ensipora*, *Insignia*, *Phaenopora* и др.).

Цистифрагмы, как гемифрагмы и диафрагмы, формировались в полости автозооцеев, но морфологически устроены гораздо сложнее и напоминают собой не вполне правильно гофрированные трубы, как бы вставленные в автозооцию и примыкающие к их стенкам (см. рис. 13). Тем самым они сильно сужали и ограничивали пространство, занимаемое полипидами. В автозооциях вместе с цистифрагмами присутствуют в различных комбинациях диафрагмы (см. рис. 13). Функционально цистифрагмы, очевидно, были более близки к гемифрагмам. Форма и размеры, особенности распределения цистифрагм в автозооциях колеблются в широких пределах. Эти образования свойственны трепостомидам и установлены лишь у отдельных родов древних семейств этого отряда (монтикулипориды). Поэтому какие-либо изменения в развитии цистифрагм во времени не выявлены.

Согласно Ансти (Anstey, 1987в), цистифрагмы влияли на положение полипида и ориентацию его лоффора внутри автозооцеев, с помощью которых регулировалось направление водного потока вокруг колонии. В своих предположениях Ансти исходил из наблюдений над современными лихенопоридами, у которых аналогичную функцию выполняют лунарии. При этом лунарий располагается, как правило, на выводящей стороне автозооида, т.е. выпуклой стороне он обращен вниз по росту колонии или проксимально. Цистифрагмы должны занимать противоположную сторону, поскольку они, очевидно, влияли на вводящие потоки, когда вода поступала в лоффор с той стороны, в которую он был обращен (см. рис. 13).

Каналикулусы — структуры, имеющие форму трубочек диаметром 3—5 мкм, с узкой центральной полостью и собственными пластинчатыми стенками (Горюнова, 1975а). Трубочки плотно примыкают к внутренним стенкам автозооцеев и вдаются в полость последних, придавая апертурам звездчатое очертание (рис. 14). В онтогенезе автозооцеев каналикулусы формировались на их дистальных концах. По своей морфологии они сходны с минутопорами, но последние развивались не в полости автозооцеев, а в их стенках, поднимаясь в виде шипов над поверхностью колоний.

Ранее я предполагала, что каналикулусы, будучи скелетом кенозооидов, принимали активное участие в процессах газообмена. Сейчас, опираясь на новые факты, полученные Фармером (Farmer, 1979) при изучении современных лихенопорид, уместно пересмотреть прежнюю трактовку функционального значения каналикулусов. Упомянутый исследователь установил, что лихенопориды нередко имеют иглы или шипы, расположенные как на поверхности колоний, так и внутри автозооцеев. Он высказал предположение, что шипы выполняют или функцию поддержки, или функцию прикрепления. Каналикулусы по своей морфологии и расположению в автозооциях идентичны внутризооцеальным шипам лихенопорид, поддерживающим лоффор и щупальца во время эверсии. Мы будем, очевидно, недалеки от истины, если припишем каналикулусам функцию поддержки. На это указывают их форма и особенности распределения в полости автозооцеев.

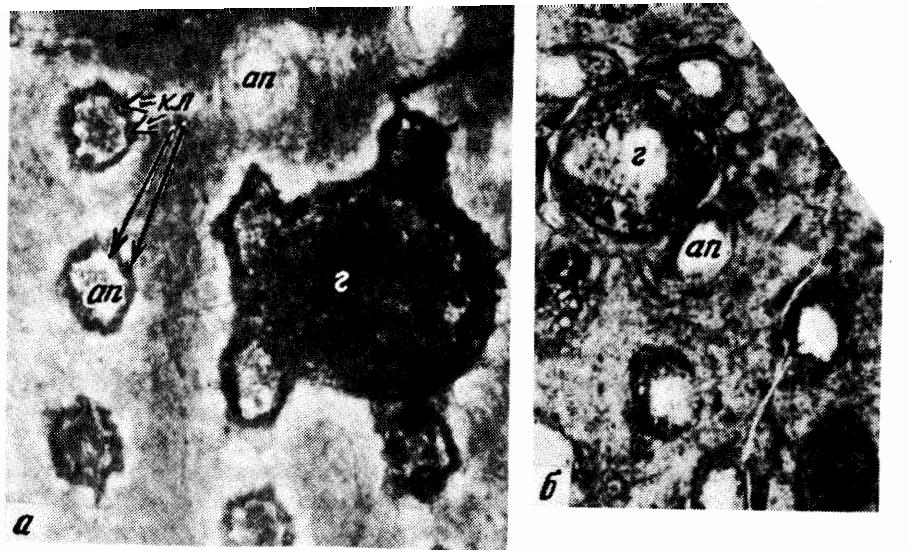


Рис. 14. Морфология гоноцистов
а — *Actinotrypella mira* Gorjupova, 1975; голотип ПИН, N 2351/418, тангенциальное сечение ($\times 40$). Юго-Западный Дарваз, западный склон горы Кухифруш; нижняя пермь, себисурская свита; б — *Fistulamina inspecta* Gorjupova et Mologova, 1979; голотип ПИН, N 2287/622, тангенциальное сечение ($\times 35$). Центральная Монголия, правый борт урочища Орхэйн-Хундэй; нижний карбон, турне—визе

Каналикулы характерны для позднепалеозойского семейства *Actinotrypidae*. В ходе эволюции этого семейства каналикулы не претерпели существенных морфологических изменений, но число их в автозооцениях немного больше у позднепермских представителей семейства (*Epiactinotrypa*).

Полиморфизм зооцеев

Явление внутриколониального полиморфизма широко распространено в типомшанок. Полиморфизм выражается у них в присутствии морфологически различных групп зооцеев, которые, как предполагается, являются скелетами видоизмененных, различным образом специализированных зооидов или гетерозооидов (Borg 1926).

К настоящему времени у палеозойских стенолемат установлено 20 типов зооцеев. Из них семь установлены автором. К гетерозооцениям относятся анцеструла, неозооцении, мезозооцении, акантозооцении, экзилизооцении, метазооцении, осевые зооцении, текстозооцении, экзакантозооцении, вазозооцении, паразооцении, циклозооцении, эндакантозооцении, кавернозооцении, аллизооцении, карликовые зооцении, микрозооцении, мегазооцении, фоссазооцении и лептозооцении.

Анцеструла — это первичный зооид или первичная "особь" колонии, образующаяся в результате метаморфоза личинки. Все остальные зооиды, составляющие колонии, возникли уже путем почкования — бесполым путем. Анцеструла имеет луковицеобразное расширение на проксимальном конце, которое называется или протоэциумом, или базальным диском (рис. 15), т.е. она отличается от остальных зооидов и морфологически. Я разделяю мнение известных бриоцоологов — Борга, Силена и Тейлора, считающих, что полиморфизм зооидов у стенолемат начинается с анцеструлы (Borg, 1926; Silen, 1977; Taylor, 1985). Да и само название "анцеструла" подчеркивает ее особый характер.

Новейшие исследования ранних стадий астогенеза как современных, так и

палеозойских стенолемат дают ключ к пониманию морфологии и развития анцеструлы у трепостомид (Cumings, 1912; Мянниль, 1961; Corneliusen, Perry, 1973; Podell, Anstey, 1979; Boardman, McKinney, 1985; Горюнова, 1987; Hickey, 1988), криптостомид (McKinney, King, 1984), тубулиторид (Nielsen, 1971; Silen, 1977; Zimmer, Woollacott, 1977), фенестеллид (Cumings, 1904, 1905; Gantier, 1973; McKinney, 1977a,b, 1978). Большинство авторов указывает на то, что различия в анцеструлах и ранних стадиях астогенеза могут иметь систематическое значение на родовом уровне.



Рис. 15. Анцеструла стенолемат

Большой интерес представляет анцеструла, найденная мною в колонии самого древнего из известных родов трепостомид — рода *Esthoniopora*, широко распространенного в аренигских отложениях Эстонии и Ленинградской области. Анцеструла расположена в центре полусферической колонии (рис. 16). Она имеет трубчатую, цилиндрическую форму, с базальным диском на проксимальном конце и круглой апертурой на дистальном. Автозооцении, почкающиеся от анцеструлы, имеют несколько иную морфологию. Трубчатая форма у них вместо цилиндрической становится призматической. В отличие от анцеструлы, автозооцении, сужающиеся проксимально и слегка расширенные дистально, заканчиваются полигональной, а не круглой апертурой (см. рис. 16). Ранний астогенез рода *Esthoniopora* и морфологические различия между анцеструлой и автозооцениями могут быть использованы в решении вопросов происхождения не только данного рода, но и отряда трепостомид.

Однако имеющиеся сведения о начальных стадиях астогенеза палеозойских стенолемат еще очень скучны. Например, у цистопорид и рабдомезид анцеструлярные зооиды до сих пор никем не наблюдались. Необходимы поиски колоний с сохранившимися основаниями и усовершенствование методики их изучения, с тем чтобы полнее использовать признаки ранней астогенеза при классификации и филогенезе группы, а также при оценке колониальной интеграции.

Неозооцении — мелкие, длинные и пустотельные трубочки с зернистой микроструктурой стенок, как у автозооцеев, без каких бы то ни было диафрагм (см. рис. 2). В поперечном сечении они имеют округло-многоугольное очертание. Эти трубочки отпочковывались на проксимальных концах автозооцеев в базальных участках колоний и росли без изменений параллельно и одновременно с автозооцениями в дистальном направлении, целиком заполняя промежутки между ними и распределяясь более или менее равномерно. На отдельных участках колоний трубочки иногда образуют скопления. Морфологически они отличаются от мезозооцеев не только отсутствием диафрагм, как указывал Басслер, но и заложением их не в экзозоне, где обычно почковались последние, а в базальной части колонии (Горюнова, 1988). Перечисленные признаки говорят о том, что это, несомненно, видоизмененные специализированные зооцении. Скелетная морфология, внутриколониальное изобилие и характер распределения неозооцеев вокруг автозооцеев позволяют предполагать, что они укрепляли, защищали и очищали колонии. В филогенезе цистопорид изменение неозооцеев шло по принципу полимеризации. У аренигского рода *Revalotrypa* вокруг каждого автозооцения располагалось обычно по одному ряду нео-

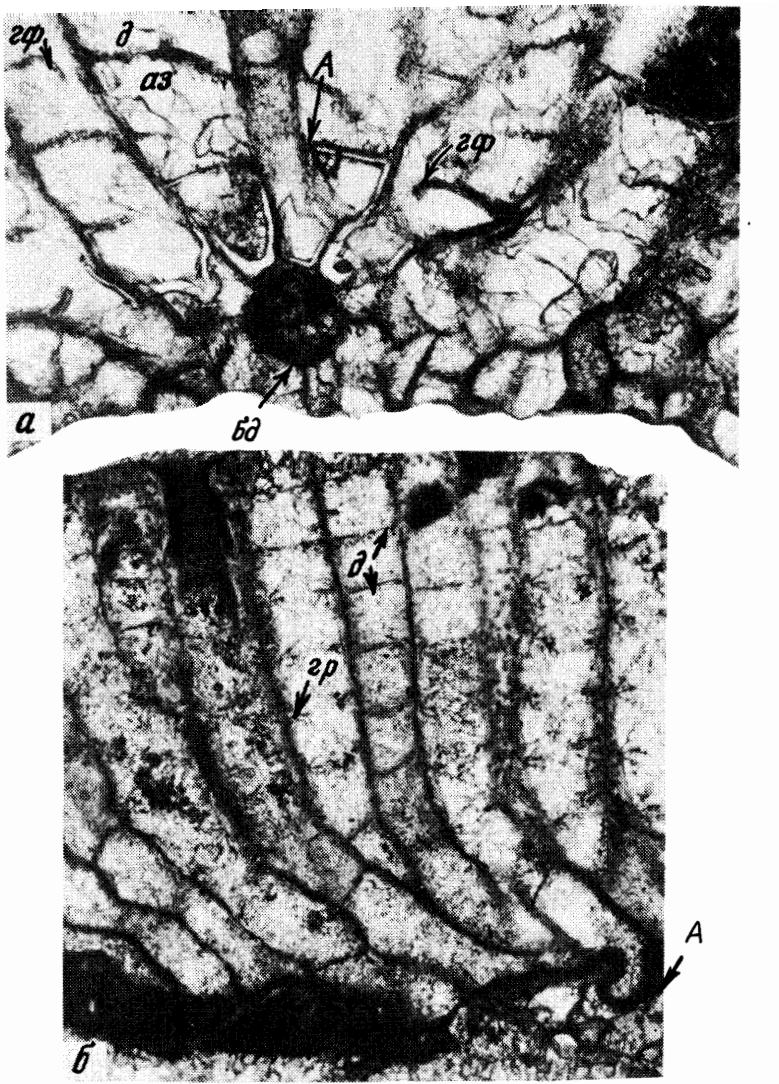


Рис. 16. Анцестральный зоид с базальным диском

a — *Estonipora lessnikowae* (Modzalevskaya, 1953); экз. ПИН, N 3535/625, продольное сечение колонии ($\times 40$); Эстония, Маарду; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт; *б* — *Hinganella clara* Морозова, 1970; экз. ПИН, N 2351/1364, продольное сечение ($\times 30$); Юго-Западный Дарваз, р. Зида Дара; верхняя пермь, гундаринская свита

зооидиев. Род *Diazipora* (средний ордовик) характеризуется двумя—тремя рядами неозооидов. У пермского рода *Metelipora* число рядов неозооидов вокруг автозооидов возрастает до четырех—пяти.

Мезозоиды (мезопоры) — скелеты мезозоидов, обычно в виде мелких трубочек с обособленной стенкой, пересеченные чаще всего прямыми диафрагмами, отстоящими друг от друга, как правило, на одинаковом расстоянии не только в онтогенезе мезозоидов, но и по всей ширине колонии. На поверхности мезозоиды выходят неправильно-многоугольными отверстиями. В пластинчатых и массивных колониях они отпочковывались на проксимальных концах автозооидов, т.е. в базальной части колоний, и росли параллельно и одновре-

менно с автозооидами в промежутках между последними (см. рис. 3). В ветвистых колониях мезозоиды чаще развивались лишь в области экзо-зоны. Они могли быть многочисленными и неравномерно распределенными в промежутках между автозооидами, иногда образуя скопления. Мезозоиды появились у трепостомид в середине раннего ордовика, а у криптостомид в силуре как результат специализации зоидов. В общем филогенезе стенолемат какие-либо четкие изменения в развитии мезозоидов не прослеживаются. В целом они более характерны для раннепалеозойских форм, а в позднем палеозое свойственны лишь отдельным родам. Мезозоидам приписывается обычно функция укрепления. Структурно они, возможно, и могли укреплять колонию. Однако функции мезозоидов были, вероятно, значительно шире. Они могли еще или защищать автозоиды, или оказывать какую-либо помощь при их питании. К сожалению, аналогов мезозоидов у современных мшанок нет, поэтому все предположения относительно их функционального значения спекулятивны.

Наличие мезозоидов в колониях чаще всего определяет подотрядный или семейственный ранг, а их форма и характер почкования характеризуют роды.

Акантозоиды (акантопоры, акантостили). Существуют две точки зрения на природу акантозоидов. Согласно одной из них, которую разделяют большинство зарубежных бриохнологов (Blake, 1983; Boardman et al., 1983), акантозоиды имеют шиповидную природу, в связи с чем было предложено именовать эти структуры в колониях трепостомид и рабдомезид акантостилиями; эти авторы считают, что функцией акантопор была поддержка мягких тканей, облекавших колонии. По мнению отечественных авторов (Астрова, 1978; Горюнова, Морозова, 1979; Горюнова, 1958а, б, в), акантозоиды следует относить к группе гетерозоидов и рассматривать как скелет зоидов, не имеющих функции питания. Морфология акантозоидов описана многими исследователями (Морозова, 1970а, Астрова, 1978; Boardman et al., 1983), поэтому нет необходимости подробно останавливаться на ней. Акантозоиды появились впервые у трепостомид в конце раннего ордовика (рис. 17, 18). Функциональную роль акантозоидов интерпретировать нелегко, поскольку у современных мшанок нет аналогичных образований. Я разделяю мнение большинства исследователей о защитной функции акантозоидов, причем считаю, что она осуществлялась как в активной, так и в пассивной формах. Активно они действовали во время работы "полипида" и, следовательно, периодически защищали колонию. Пассивная же защита обеспечивалась непосредственно самой формой акантозоидов, выступавших в виде острых шипов над поверхностью колонии, действовал этот фактор постоянно. Помимо этого, акантозоиды, очевидно, еще и укрепляли колонию благодаря наличию у них жесткого кальцитового скелета, сходного по микроструктуре со скелетом автозоидов.

Наличие акантозоидов в колониях определяет семейство, а способ и место почкования, форма и размеры их — возможные родовые признаки.

Эксилязоиды — трубчатые структуры, первоначально установленные в колониях трепостомид. Астрова (1978) предполагала, что эти структуры могли быть скелетами видоизмененных зоидов, и рассматривала их в числе гетерозоидов. Утгард (Utgaard, 1983а) использовал этот термин при характеристике цистосторид. У церамопорин эксилязоидами автор называет структуры, заполняющие промежутки между автозоидами. Они имеют форму коротких трубчатых полостей без диафрагм с округлыми отверстиями на дистальных концах (см. рис. 11, 12, 17, 19). Диаметр отверстий эксилязоидов гораздо меньше диаметра автозоидов, от которых они отпочковались. Микроструктура их стенок близка к таковой автозоидов. Функциональное значение эксилязоидов неясно. По способу почкования и расположению относительно автозоидов эти структуры аналогичны мезозоидам. Поэтому функции их могли быть сходными, но не тождественными вследствие различной морфологии. Они могли или укреп-

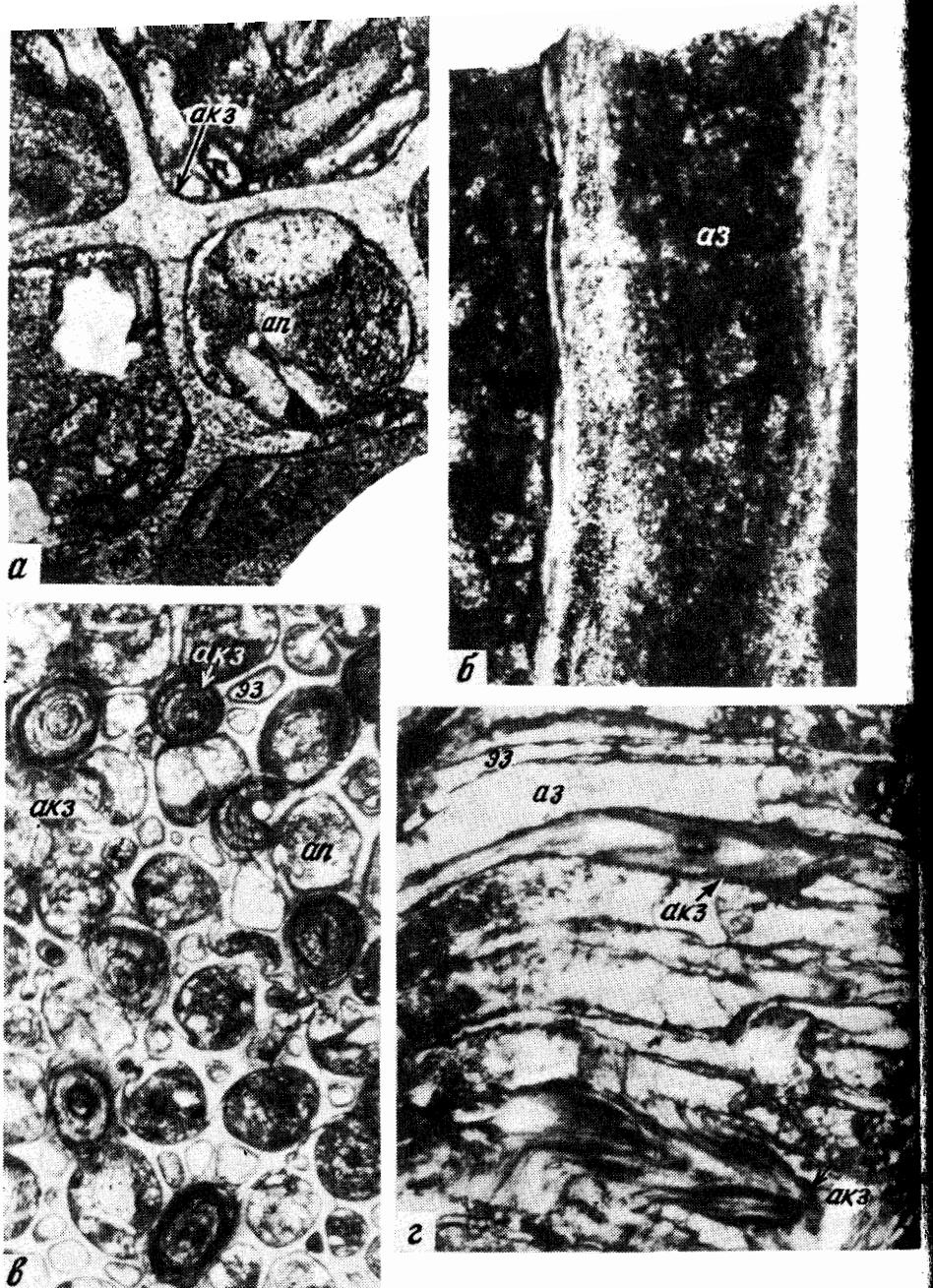


Рис. 17. Акантозооции

a, б — *Orbipora solidula* Bassler, 1911; экз. ПИН, N 3535/599 (x90): *а* — тангенциальное сечение, *б* — продольное сечение; Эстония, Сухкрумяги; средний ордовик, ллавири, кундаский горизонт;
в, г — *Dyscritellina clivosa* Morozova, 1967; голотип ПИН, N 2210/285: *в* — тангенциальное сечение (x40), *г* — продольное сечение (x25); Приморский край; верхняя пермь, барабашская свита

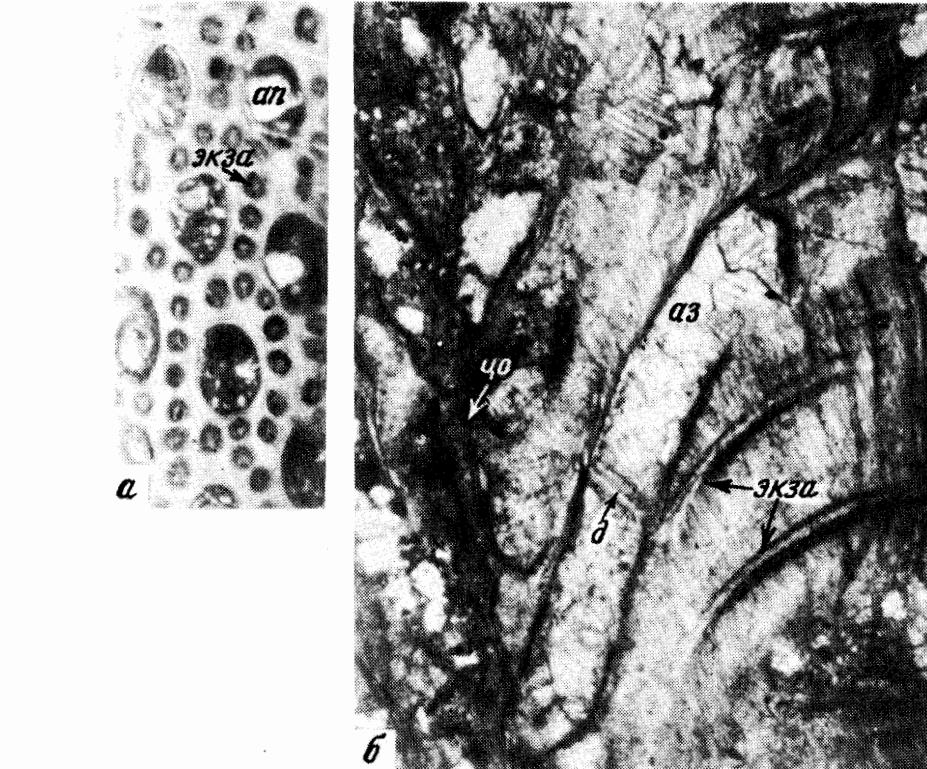


Рис. 18. Эктакантозооции: *Pamirella nitida* Gorjunova, 1975; голотип ПИН, N 2351/215
а — тангенциальное сечение (x40), *б* — продольное сечение (x90); Юго-Восточный Памир, левый приток в верховье р. Куртеке; нижняя пермь, артинский ярус

лять колонии, или поддерживать физиологическую связь между автозооциями через гипостегальный целом. Эксилязооции характерны для подотряда Сегатопорина; положение их в колонии определяет семейство (Сегатомориды), а число рядов и способ распределения вокруг автозооций отличают роды (Сегатома и др.).

К разряду эксилязооций, по-видимому, следует отнести и базальные зооции, которые Утгардом (Utgaard, 1969) выделялись как особый тип зооций, известный, к сожалению, до сих пор только у одного вида церамопор. По морфологии базальные зооции идентичны типичным эксилязооциям. Отличает их лишь положение в колонии. Первые почковались в базальной части пластинчатых колоний на тех участках, где на пути роста понижался субстрат, и колония как бы повисала над ним (Utgaard, 1969). Вероятно, "базальные" зооции функционально были направлены на усиление прикрепления колоний. Это явление, по-видимому, можно объяснить влиянием экологических факторов, вызвавших внутриколониальную изменчивость.

Метазооции (питы, метапоры) — термин предложенный Шишовой (1965) для специализированных зооций у рабдомезид. Здесь он используется также для морфологически и, возможно, функционально близких структур у криптостомид, для которых Астрова (1965) предложила, на наш взгляд, не очень удачное название "псевдомезопоры". Карклиns (Karklins, 1983) принял эти образования за эксилязооции. Морфологическое сравнение мета- и эксилязооций проводилось мною ранее (Горюнова, 1988). Метазооции — это мелкие, короткие, одного диаметра трубочки без каких-либо внутренних структур и

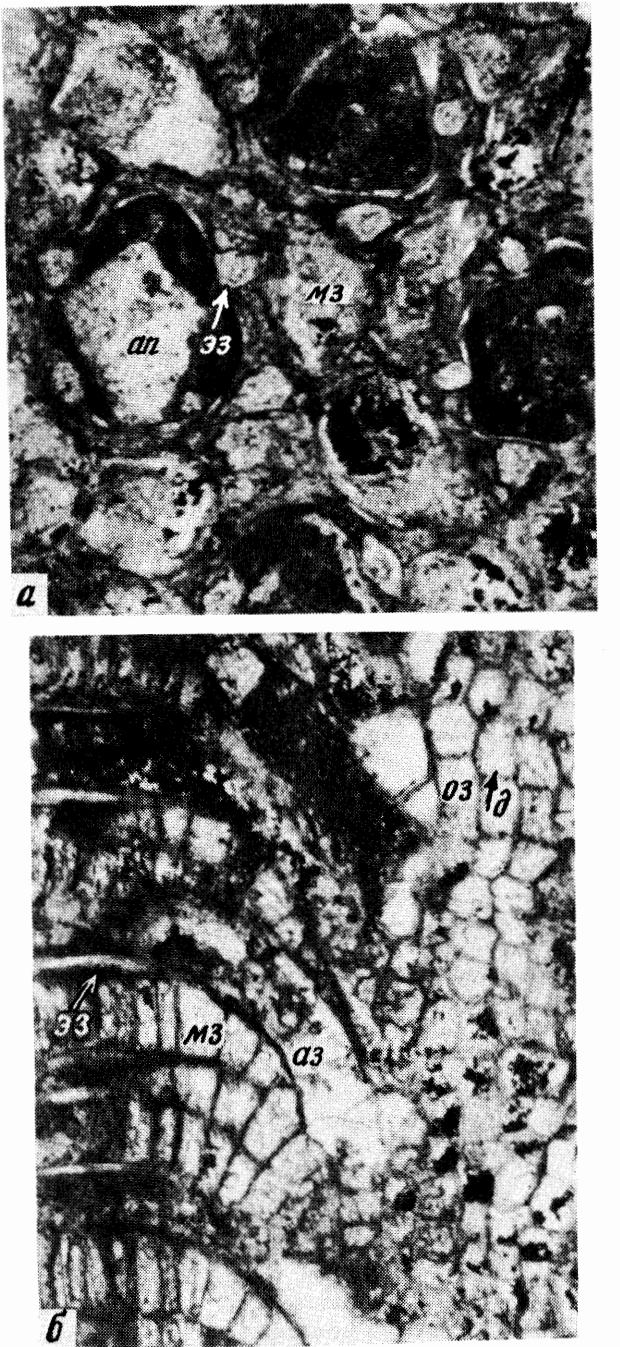


Рис. 19. Осевые зооиды *Dybowskites?* *belorussiensis* (Pushkin, 1977); экз. ПИН, N 3535/748 (X70).
а — тангенциальное сечение, б — продольное сечение; Эстония, карьер Алувере; средний ордовик, карадок, идавере-Йыхвиский горизонты

диафрагм, многоугольные в поперечном сечении, открывающиеся на поверхность колонии (рис. 20). Их почкование приурочено к экзозоне, где они, как правило, от генерации к генерации заполняют промежутки между автозооидами в области изгиба последних. Как у рабдомезид, так и у криптостомид метазооиды появились в среднем ордовике, а затем развивались параллельно у рабдомезид до конца перми. Число метазооидов на каждом промежутке обычно стабильно не только в пределах колонии, но остается постоянным и у большинства родов. Лишь в редких случаях (особенно у криптостомид) метазооиды, расположенные попарно в генерациях центральной части, образуют массовые скопления на латеральных краях колоний в тех местах, где полностью отсутствуют апертуры автозооидов (рис. 21). Причина локального почкования метазооидов неясна. В филогенезе стенолеммат это явление не имеет каких-либо закономерностей и представляет, вероятно, чисто экологическую адаптацию. В эволюции рабдомезид и криптостомид наблюдается изменение числа метазооидов в генерациях от меньшего (у древних родов) к большему (у поздних), т.е. развитие их шло путем полимеризации, одновременно с процессом упорядочения и локализации расположения. Метазооиды, кроме укрепительной функции, как считают многие исследователи (Шишова, 1965; Морозова, 1970а; Горюнова, 1975а, б; 1985а, б, в; Blake, 1976), вероятно, поддерживали физиологическую связь между соседними автозооидами. Их присутствие — важный семейственный признак, а число и особенности распределения характеризуют, соответственно, роды и виды.

Оевые зооиды (центральные пустотелые трубы, оевые трубы, первичные зооиды, оевые цилиндры) — это скелетные структуры специализированных зооидов некоторых рабдомезид, палеотубулиторин и трепостомид. Они имеют форму цилиндров или многогранных призм различного диаметра, пересеченных обычно прямыми или слабо изогнутыми, частыми или редкими, но всегда равномерно расположенными диафрагмами (см. рис. 19, 20). Однако нередко диафрагмы отсутствуют (Горюнова, 1985а, б, в). Стенки оевых зооидов тонкие, с параллельно-пластинчатой микроструктурой, равномерные по всей длине. Апертуры круглые или округло-полигональные. Оевые зооиды отпочковывались в базальных участках стержневидных и ветвистых колоний и росли вертикально вверх параллельно друг другу. Как правило, если в колонии развит один оевой зооид, он имеет цилиндрическую форму, причем диаметр его обычно превышает диаметр автозооидов, почекующихся вокруг него (рис. 22). Из-за необычной структуры и расположения его в центре колонии некоторые исследователи называли оевой зооид рода *Rhabdomes* "центральной пустотелой трубкой" (Шульга-Нестеренко, 1955) или "оевой трубкой" (Нехорошев, 1956; Elias, Condra, 1957). Присутствие диафрагм в полости оевых зооидов (Морозова, 1970а; Горюнова, 1985а, б) не оставляет сомнения в том, что они представляют собой скелетную структуру особых зооидов, отличающихся и функционально. Это мнение подтвердил Блейк (Blake, 1976), который специально рассмотрел вопрос о природе и функции "цилиндра" у рода *Rhabdomes*. По мнению Блейка, "цилиндр" отпочковывался от автозооида и способствовал укреплению колонии. В редких случаях оевой зооид имеет конусовидную структуру, что считалось основным признаком рода *Coeloconus*. Найдка в одной колонии одновременно конусовидного и цилиндрического оевых зооидов позволила Блейку считать *Coeloconus* синонимом рода *Rhabdomes*.

Призматические оевые зооиды, в отличие от цилиндрических, почковались в большем количестве. Диаметр их в одной колонии колеблется незначительно, но не превышает при этом диаметра автозооидов. Их число меняется от 2—3 до 10, а иногда и больше; тогда они образуют целый пучок в оевой зоне (см. рис. 19, 22).

Поскольку оевые зооиды занимали центральное положение в колонии,

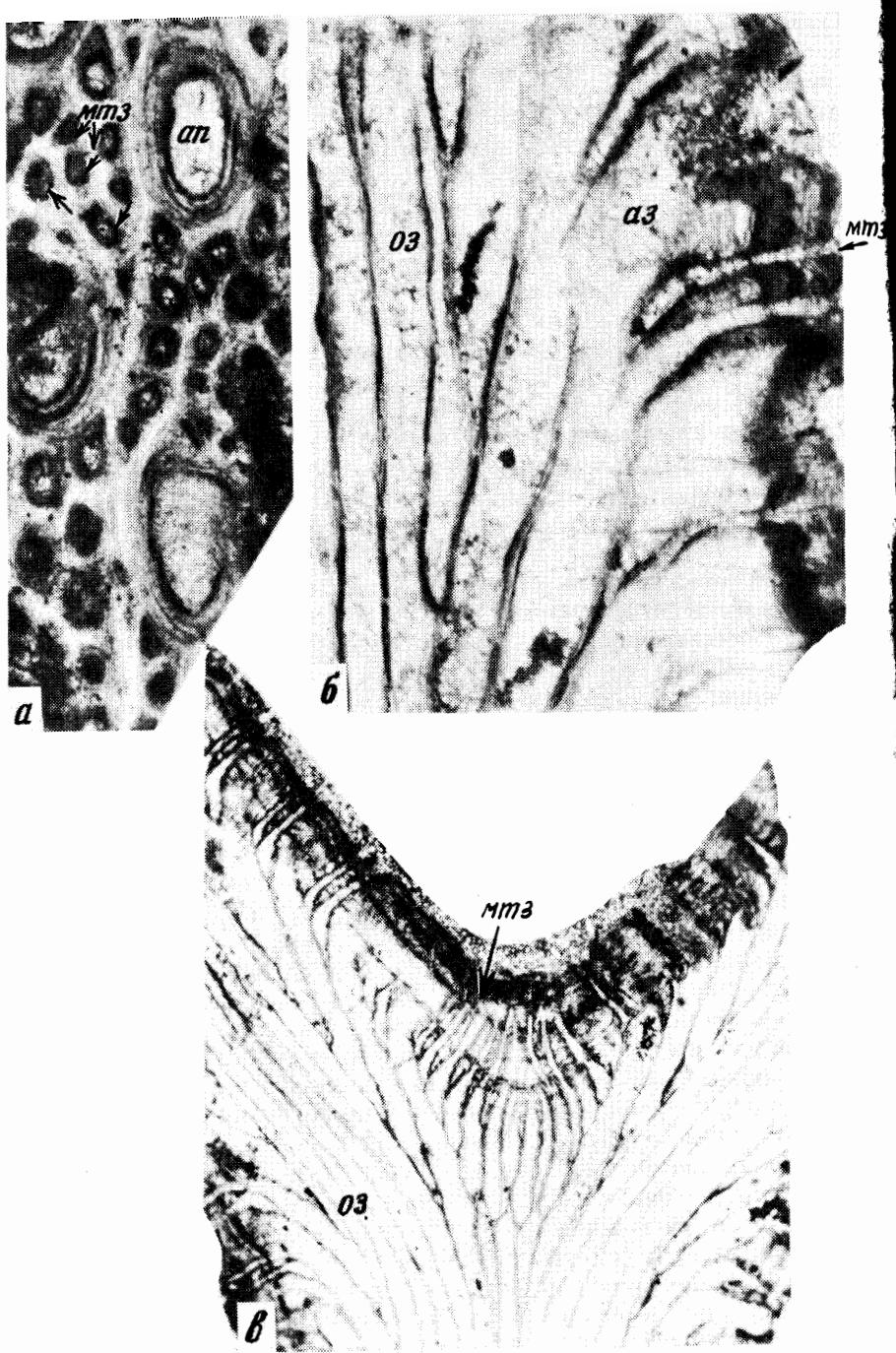


Рис. 20. Метазооции и осевые зооции

а, б — *Streblotrypa luminosa* (Gorjupova, 1975); голотип ПИН, N 2351/26 (X90): а — тангенциальное сечение, б — продольное сечение; Юго-Восточный Памир, р. Куртексе; нижняя пермь, верхняя бахардаринской свиты; в — *Streblotrypa confusa* (Могогова, 1970); экз. ПИН, N 3909/365, продольное сечение (X50), стрелкой показан переход осевых зооций в автозооции на месте дихотомии колонии Иран; верхняя пермь

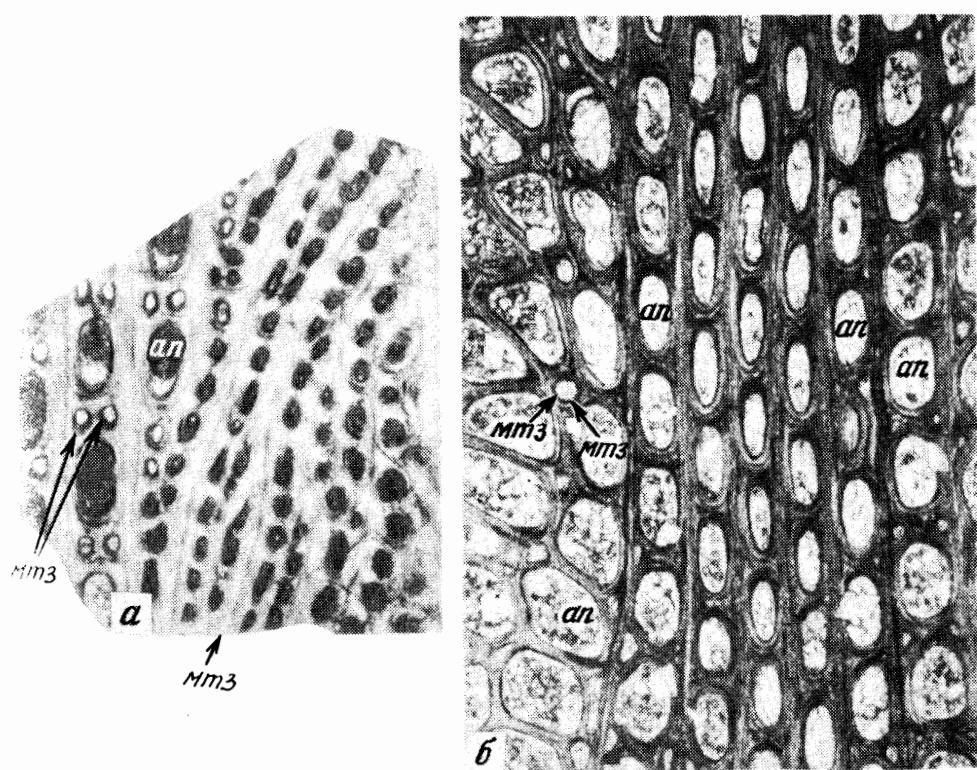


Рис. 21. Метазооции

а — *Phaenopora lonsdalei* (Vine, 1892); экз. ПИН, N 3534/199, тангенциальное сечение (X40); Эстония; силур; б — *Phaenopora* sp.; экз. ПИН, N 3535/1040, тангенциальное сечение (X40); Эстония, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт

предполагается (Blake, 1976), что они структурно могли укреплять колонию и, расширяя ее диаметр, увеличивали число почекующихся вокруг них автозооций и, следовательно, расширяли поверхность для "ловчей сети". Несомненно, осевые зооции способствовали укреплению колоний, но потенциально они, вероятно, обладали способностью к расширению, а может быть, и полной смене своей функции. Так, у рода *Rhabdomeson* автозооций мог выполнить функцию осевого. Это хорошо видно в случаях латерального ветвления колонии, когда автозооций, продолжая непрерывно расти, занимает положение осевого зооцита в боковой веточке (см. рис. 22). Напротив, осевые зооции могли функционально заменять автозооции в зависимости от структурной перестройки колонии в процессе роста. Место ветвления колонии рода *Streblotrypa* служит прекрасной иллюстрацией превращения нескольких осевых зооций в автозооции (см. рис. 20). Это подтверждает гипотезу Мянниля (1959) о превращении мезозооций в автозооции.

Оевые зооции наблюдались лишь у нескольких родов трепостомид, существование которых ограничено средним и поздним ордовиком. Они были также у рода *Kukersella* из тубулиторид, процветавшего в ордовике. Начиная с позднего девона осевые зооции формируются у рабдомезин, у которых они наиболее ярко выражены.

В процессе эволюции вышеупомянутых групп наблюдается тенденция к увеличению числа осевых зооций в пучке. Например, у древних родов

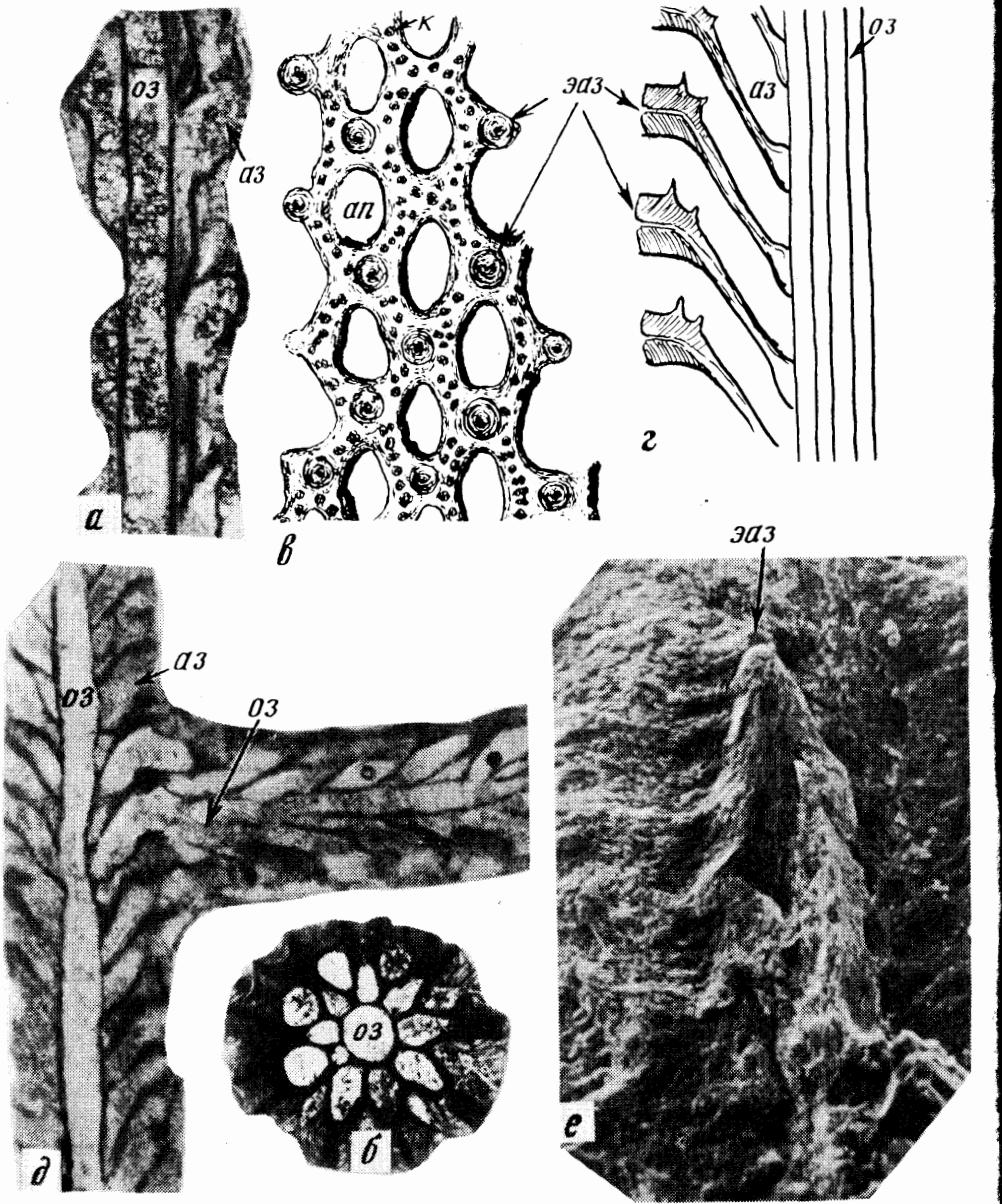


Рис. 22. Оевые зооции и эндакантозооции

а, б — *Rhabdomeson* sp.; экз. ПИН, N 2351/1367 ($\times 25$): а — продольное сечение, б — поперечное сечение, цилиндрическая форма осевого зооцита, пересеченного диафрагмами; Юго-Западный Дарваз. р. Зида-Дара, левый берег; верхняя пермь; в, г — *Ascopora nodosa* (Fischer, 1837); экз. ПИН, N 389/32; в — тангенциальное сечение ($\times 70$), г — продольное сечение ($\times 20$), пучок осевых зооций; Южный Урал, Стерлитамак; нижняя пермь, сакмарский ярус; д — *Rhabdomeson noinskii* Shishova, 1966; голотип ПИН, N 1790/916, дихотомирующая колония ($\times 20$), показан переход автозооцита в осевой зооцит; боковой веточки; Кировская обл., р. Немда; верхняя пермь, нижнеказанский подъярус; е — *Rhabdomeson rhombiferum* [Phillips, 1836]; экз. ПИН, N 136/945, микроструктура стенки эндакантозооцита ($\times 1300$); Московская обл., ст. Гжель; верхний карбон, гжельский ярус

имеется один осевой зооций (*Rhabdomeson*, *Ipmorella*), а у более поздних — десятки осевых зооций (*Ascopora*, *Ogbinopora*, *Ascoporella*), причем у более древних видов этих же родов они были в меньшем числе, чем у поздних. Следовательно, можно допустить, что за счет увеличения числа осевых зооций шла интенсификация их функции укрепления, с одной стороны, а с другой — улучшалось питание, поскольку крупные колонии, естественно, включали и большее число автозооций, которые обеспечивали жизнедеятельность всей функциональной системы в них. Кроме того, качественные изменения осевых зооций сопровождались и качественными. Единичный осевой зооций обычно, имел цилиндрическую форму, а многочисленные осевые зооции представляют многогранные призмы. Эти изменения давали возможность мшанкам на меньшей площади в условиях конкуренции увеличивать число идентичных по функциям зооций. На одном и том же пространстве призматических зооций, плотно примыкающих друг к другу, может разместиться значительно больше, чем цилиндрических.

Присутствие осевых зооций — подотрядный или семейственный признак, а форма, число и особенности их распределения характеризуют роды и виды.

Тектизооции — термин, предложенный Копаевич (1975) для специализированных гетерозооций в колониях рабдомезид. По ее определению, тектонызооции "отпочковываются от автозооций в начале поздней стадии астогенеза и выходят на поверхность зоария латерально-сдвоенной парой, покрытой общим известковым сводом, кольцеобразно-пластинчатого строения, с острой вершиной, иногда с небольшим отверстием в центре" (с. 23). Копаевич отметила, что тектизооции рода *Moyetella* имеют диафрагмы, а род *Cuneatopora* обладает тектизооциями без диафрагм. Таким образом, четкого определения термина "тектизооции" нет. Детальное изучение показало, что тектизооции Копаевич охватывают два типа морфологических структур. Первый из них представлен трубочками с постоянным диаметром на всем протяжении и без диафрагм; это типичные метазооции. Второй тип (собственно тектизооции) включает трубчатые структуры конусообразной формы, почковавшиеся по одной паре или в большом числе в каждом промежутке между двумя автозооциями в области экзозоны. Полость их пересечена через равные промежутки слегка вогнутыми диафрагмами. На поверхности колонии они имеют округло-треугольное или многоугольное очертание и полностью заполняют пространство между двумя апертурами автозооций в экзозоне (см. рис. 7). Стенки их тонкие, с продольно-волокнистой микроструктурой, а в точке соединения вершин "треугольников" сильно утолщены и выступают над поверхностью колонии в виде "шипов". В тангенциальном сечении колоний очень часто видна только эта часть стенки, выдающаяся над поверхностью колонии; она ошибочно принималась за крышечку или за "известковый свод" над устьями тектизооций (Копаевич, 1975). В действительности же крышечек тектизооций не имели, но с поверхности колонии они иногда были прикрыты плотным слоем известкового вещества, что, вероятно, связано с процессами дегенерации в базальной части колонии.

Поэтому автор настоящей работы считает, что термин "тектизооции" следует употреблять более узко и обозначать им только вторые структуры, т.е. собственно тектизооции. По предлагаемой автором классификации (Горюнова, 1985а, б, в) тектизооции — признак семейства. В процессе эволюции не наблюдалось каких-либо определенных закономерностей в их изменении. В основных линиях рабдомезид форма тектизооций сохраняется. У различных родов варьирует лишь их число в промежутках между апертурами. У поздних представителей (род *Clausotypa*) тектизооции приобретают более правильное расположение со значительным утолщением их стенок.

О функциональном значении тектизооцита судить трудно, поскольку ана-

логичных образований у современных мшанок нет. По своей морфологии они близки к мезозооидиям трепостомид. В данном случае, по-видимому, имеет место аналогия, поскольку в мезозооидиях развиты прямые, а не вогнутые диафрагмы.

Экзакантозооиды (актиностили, по Блейку) — термин, предложенный автором совместно с Морозовой (Горюнова, Морозова, 1979) для структур, которые присутствуют у рабдомезид лишь в области экзозоны между автозооидиями и представляют собой тонкостенные трубочки с одинаковым диаметром по всей длине (см. рис. 18). Над поверхностью колонии они выступали в виде невысоких шипов с отверстиями в центре. Экзакантозооиды по способам расположения относительно апертур автозооидов сильно варьируют. У древних родов они многочисленны и беспорядочно разбросаны между автозооидиями (*Acanthoclema*), а у позднепалеозойских располагались вдоль продольными рядами или кольцеобразно, окружая апертуры автозооидов (см. рис. 18). Размеры их тоже варьируют, но в целом они значительно мельче эндакантозооидов. Важно отметить, что в историческом развитии рабдомезид экзакантозооиды возникли уже у раннедевонских форм, а эндакантозооиды в начале карбона. Сочетание обеих структур в одной колонии неизвестно. Экзакантозооиды защищали колонию. Их присутствие или отсутствие — это признак семейственного ранга, а число, форма и характер расположения — признаки подсемейств и родов.

Название **вазозооиды** предлагается здесь для укороченно-трубчатых структур, сильно расширенных проксимально и постепенно сужающихся дистально (см. рис. 8). В продольном сечении они имеют форму колбы с узким, удлиненным горлом. В тангенциальном сечении можно наблюдать круглое, четко очерченное устье, расположенное терминально. Прежде эти структуры считали порами (Bassler, 1911a, b; Broad, 1975). Наши наблюдения показали, что они, по-видимому, представляют собой остатки скелета специализированных зооидов палеотубулипорин. Вазозооиды характерны для рода *Diploclema*, существовавшего от среднего ордовика до конца силура. В его колониях имеется мезотека, которая построена соприкосновением базальных стенок автозооидов и вазозооидов, почекующихся в чередующемся порядке в каждом продольном ряду (см. рис. 8). На поверхности колонии устья вазозооидов имеют продольно-диагональное расположение, как и апертуры автозооидов, в строго правильном порядке. В астогенезе эта закономерность сохраняется. Дать функциональную интерпретацию вазозоидов довольно трудно, так как подобных образований, по-видимому, нет ни у мезокайнозойских, ни у нынешивущих тубулипорид. По способу почкования, характеру расположения в колонии и форме можно предположить, что вазозооиды заключали видоизмененный полипид и выполняли функцию, связанную или с питанием, или с защитой колонии. Их морфология и расположение устьев по отношению к автозооидам между дистальным концом предыдущего и проксимальным концом последующего являются тому подтверждением (см. рис. 8).

Паразооиды — скелетные структуры особых гетерозооидов, расположенных попарно на перекладинах дорсальной поверхности сетчатых колоний фенестеллид (рис. 23). В тангенциальном сечении они имеют грушевидную форму, расширенную проксимально и сильно суженную на дистальном конце (Морозова, 1974). Апертуры их направлены в сторону петли и вниз по росту колонии. Трактовка функций этих структур затруднена. Ясно лишь, что появление паразооидов обусловлено дифференциацией и специализацией зооидов. Судя по месту расположения на перекладинах дорсальной поверхности и направлению апертур вниз по росту колонии, паразооиды могли нести функцию защиты, препятствуя осаждению инородных тел (например, личинок животных) или механической взвеси. Не исключено также, что они активно участвовали в регуляции токов

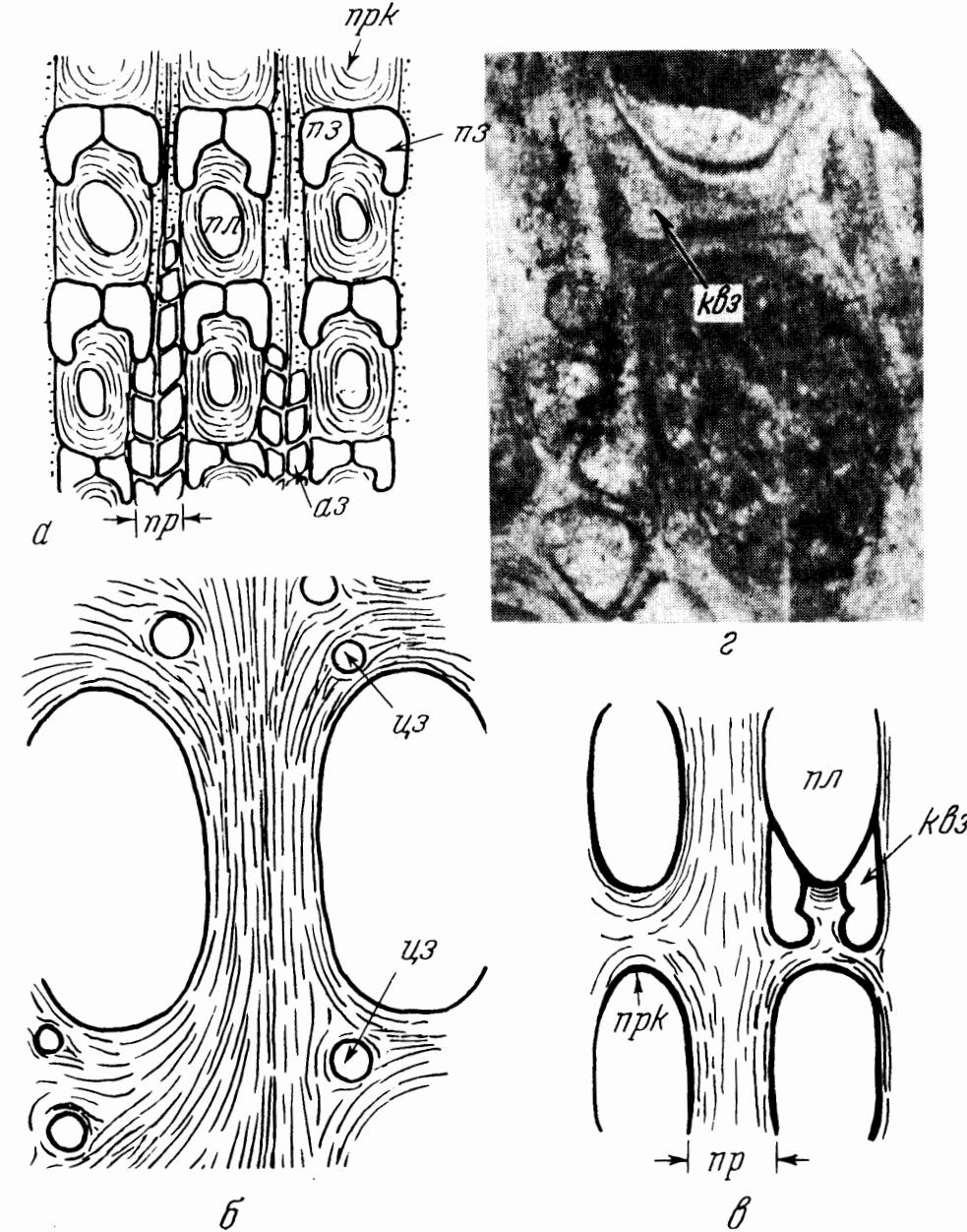


Рис. 23. Гетерозооиды

а — паразооиды (схема поперечного сечения колонии *Mirifenestella*); б — циклозооиды (схема тангенциального сечения колонии фенестеллид), в, г — кавернозооиды: в — схема тангенциального сечения кавернелл, г — *Cavernella kubergandensis* (Горюнова, 1975); голотип ПИН, N 2351/19, тангенциальное сечение ($\times 90$); Юго-Восточный Памир, р. Куберганд; верхняя пермь, кубергандинский ярус

воды с пищевыми частицами через колонию. В эволюции фенестеллид это новшество не получило распространения и паразооиды характерны только для одного среднедевонского рода.

Циклозооиды (аксессорные поры) — остатки скелета зооидов, имеющие полушаровидную форму, с тонкими стенками и круглыми отверстиями в центре

(Горюнова, Морозова, 1979; рис. 23). Эти образования впервые описал Ульрих (Ulrich, 1890). Он назвал их аксессорными порами. Позже они именовались дополнительными порами, округлыми полостями или просто отверстиями (Никифорова, 1938; Шульга-Нестеренко, 1941, 1951; Шишова, 1950). У большинства фенестеллид циклозооиды сосредоточены на прутьях в местах соединения их с перекладинами на дорсальной поверхности. Реже они встречаются только на фронтальной стороне. Однако у некоторых фенестеллид эти зооиды размывались как на дорсальной, так и на фронтальной поверхностях колоний (Шишова, 1950). Шульга-Нестеренко (1941) сначала полагала, что эти образования представляют собой следы сверления колоний мшанок загадочными организмами. Позднее, прославив закономерное развитие "аксессорных пор" у разных родов, обитавших в различных обстановках и в разное геологическое время, она отказалась от прежнего мнения и высказала предположение о связи этих структур с жизнедеятельностью колонии (Шульга-Нестеренко, 1951).

В эволюции фенестеллид наблюдалось увеличение размеров циклозооидов и, вероятно, возрастание их числа на отдельных участках колонии. Поскольку я вслед за Морозовой (1974) считаю их гетерозооидами, то, естественно, появление циклозооидов в колонии связываю с последующей дифференциацией функций. Особенности морфогенеза и положение циклозооидов в колонии и по отношению к автозооидам свидетельствуют о том, что они могли выполнять как функцию защиты, так и вспомогательную функцию при питании автозоидов, а также любую другую, направленную на поддержание нормальной жизнедеятельности колонии. Таксономическое значение циклозооидов нуждается в уточнении. Они встречаются не только у разных родов, но и в разных семействах фенестеллид.

Эндакантозооиды — термин, предложенный автором (Горюнова, Морозова, 1979) для крупных трубчатых структур, расширенных на проксимальных концах соответствующей области эндозоны (см. рис. 22). Стенки их в эндозоне, подобно стенкам осевых зооидов, тонкие, прямые, с параллельно-пластинчатой микроструктурой. В области экзозоны трубчатая полость эндакантозооидов сильно сужается за счет утолщения стенок, структура которых становится косо- или поперечнопластинчатой. Пластины направлены почти перпендикулярно осевой полости эндакантозооидов и параллельно поверхности колонии. В поперечном сечении стенки эндакантозооидов имеют концентрическую структуру. Над поверхностью колонии эндакантозооиды возвышались в виде острых шипов с апертурами на вершинах и располагались продольными и диагонально пересекающимися рядами, чередуясь с апертурами автозооидов (см. рис. 22). Эндакантозооиды характерны для рабдомезин с комплексным почкованием. Эндакантозооиды почковались одновременно с автозооидами вокруг одного осевого зооида или вокруг последнего ряда пучка осевых зооидов в области эндозоны (см. рис. 22). На каждом из промежутков между двумя апертурами наблюдается, как правило, один эндакантозооид. Он занимает строго определенное положение. Эндакантозооиды обычно немногочисленны: их число почти всегда соответствует числу апертур (см. рис. 22). Изменчивость эндакантозооидов как индивидуальная (в пределах одной колонии), так и групповая (в пределах одного вида) незначительна.

Наличие эндакантозооидов — критерий таксонов семейственного ранга, а форма и размеры их — важные родовые признаки. В эволюции рабдомезид эндакантозооиды оказались относительно стабильными по форме и размерам. Не претерпел каких-либо заметных изменений и характер расположения их в промежутках между апертурами, несмотря на довольно длительное существование семейства Rhabdomesidae (с раннего карбона до перми), для которого они характерны. Что касается функционального значения эндакантозооидов, то, по мнению

автора, они являлись "органами", защищавшими поверхность колонии; подобно викарирующим авикуляциям современных хейлостомид.

Кавернозооиды (каверны) — это удлиненно-грушевидные полости с округлыми устьями, несущими лунарии, развивающиеся на дорсальной поверхности прутьев близ перекладин у сетчатых фенестеллид (см. рис. 23). Первоначально эти структуры были описаны Шульгой-Нестеренко (1941) под названием "каверны", как пустоты неорганического происхождения. Некоторое время спустя она сама пришла к выводу о зоидальной природе "каверн" (Шульга-Нестеренко, 1952). Морозова (1974) переименовала "каверны" в кавернозооиды, приписав им защитную функцию, аналогичную функции авикуляриев у современных хейлостомид. Кавернозооиды свойственны роду *Cavernella*, существовавшему с начала карбона до конца перми и имевшему глобальное распространение. В филогенезе рода какие-либо тенденции или закономерности в изменении кавернозооидов не установлены. Они оказались довольно консервативными. Нередко кавернозооиды близ поверхности колоний закрыты плотным слоем известкового вещества. Особенно четко это явление выражено в базальных участках колоний, где, по-видимому, кавернозооиды, как и автозооиды, физиологически дегенерировали.

Аллозооиды — бокаловидные структуры без диафрагм, сильно расширенные дистально и заканчивающиеся округло-треугольными апертурами, размеры которых равны размерам апертур автозооидов или превышают их (Горюнова, 1985а; рис. 24). Аллозооиды почковались в экзозоне и располагались в чередующемся порядке с автозооидами. Они известны у среднекаменноугольного рода *Nudymiella* из рабдомезид. Форма, крупные апертуры и координация относительно автозооидов позволяют более обоснованно судить о функциях аллозооидов. Скорее всего, эти структуры принимали активное участие в регуляции движения тока воды через колонии, т.е. они могли способствовать усилению трофической функции. Наличие аллозооидов — признак рода и семейства.

Карликовые зооиды установлены автором у позднепермского вида *Fistulipora milleporacea*. Они в 2—3 раза меньше автозооидов, но по структуре стенок, строению перистома и лунариев ничем не отличаются от них (см. рис. 12). Карликовые зооиды можно, вероятно, сравнивать с нанозооидами рода *Diplosolen*, впервые описанными Боргом у современных стенолемат (Borg, 1926). Функциональное значение их неизвестно. В филогенезе цистопорид появление карликовых зооидов относится к поздней перми. Подобную дифференацию зооидов уже нельзя рассматривать на уровне вида. Она свидетельствует, очевидно, о переходе в новое, более высокое качество. Однако здесь *F. milleporacea* пока остается среди фистулипор.

Микрозооиды полностью идентичны автозооидам, отличаясь от них лишь более мелкими размерами (Морозова, 1974). Почковались они так же, как и автозооиды, и располагались на пруте попарно или по одному, чередуясь с последними (рис. 25). Число микрозооидов на пруте или вообще в колонии непостоянно: на одних участках они единичны, на других многочисленны, а иногда отсутствуют (Горюнова, Морозова, 1979). Особенности морфогенеза микрозооидов напоминают таковые у нанозооидов, которые присутствуют у некоторых современных тубулипорид (*Diplosolen*) и хейлостомид с видоизмененным полипидом. Микрозооиды обособились на последнем этапе существования фенестеллид у пермского рода *Permofenestella*, выделенного именно по наличию этих структур (Морозова, 1974).

Мегазооиды, как правило, образуют скопления среди обычных, морфологически идентичных автозооидов цистопорид и трепостомид. Они имеют больший диаметр по сравнению с автозооидами и лунариями и по радиусу обращены к центру сложенных пузырчатой тканью монтикул (рис. 26). Встречаются мегазооиды спорадически. Функциональное значение их не совсем ясно. Астроне-

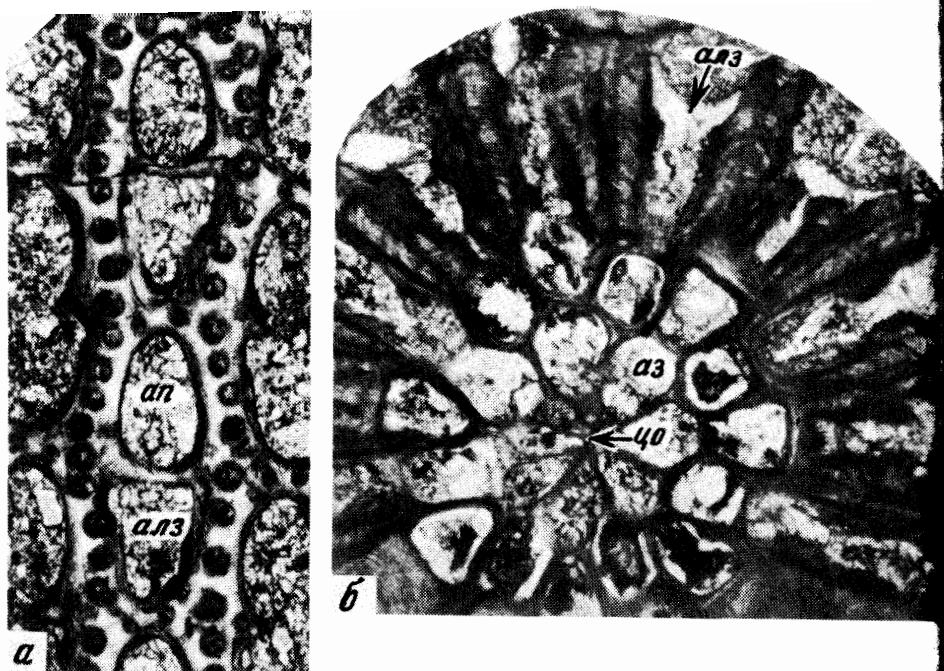


Рис. 24. Аллозооции: *Nudymella singula* (Морозова, 1981); голотип ПИН, N 2437/139
а — тангенциальное сечение ($\times 90$), б — поперечное сечение ($\times 90$); Южное Верхоянье, междууречье
Майи и Юдомы, р. Нудым; средний карбон, аллахская свита

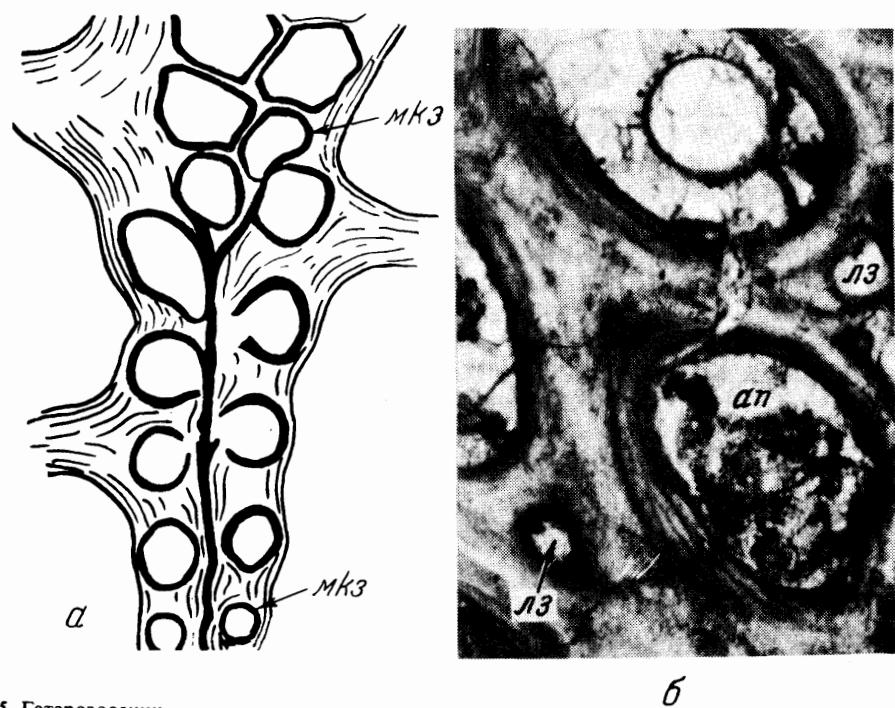


Рис. 25. Гетерозооции
а — микрозооции (схема тангенциального сечения колонии пермофенестелл), б — лептозооции
Kallodictyon perforatum Морозова, 1981; голотип ПИН, N 2437/13, тангенциальное сечение ($\times 100$);
Южное Верхоянье, р. Буордах; нижняя пермь, дыбинская свита

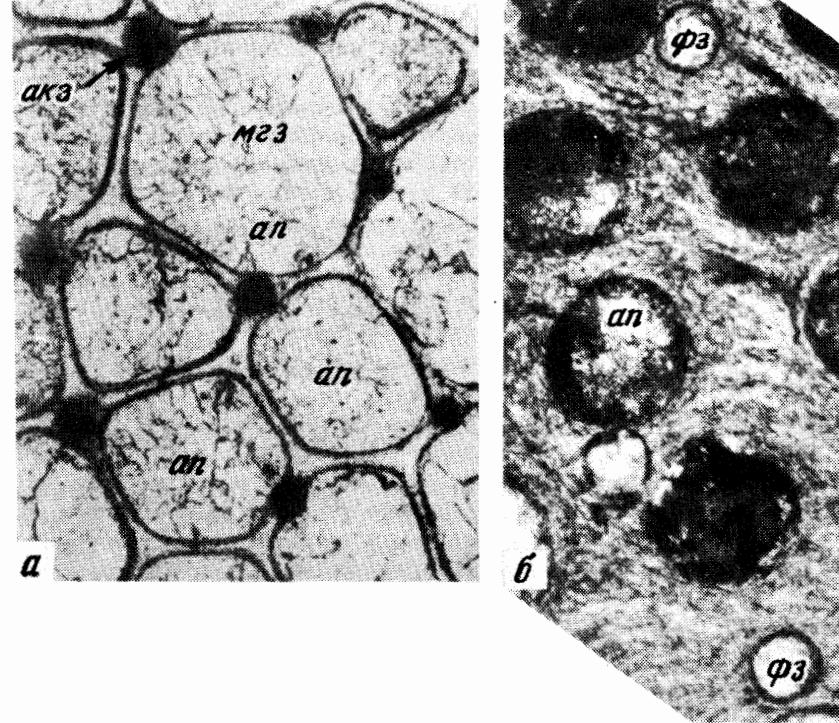


Рис. 26. Гетерозооции

а — мегазооции *Anomalotoechus typicus* Duncan, 1939, тангенциальное сечение ($\times 90$); США, штат
Мичиган; средний ордовик (Астрова, 1978, табл. 14, фиг. 1); б — фоссазооции *Girtypora ramosa* Морозова,
1970; голотип ПИН, N 1790/967, тангенциальное сечение ($\times 90$); Кировская обл., р. Вятка,
сел. Петропавловское; верхняя пермь, нижнеказанский подъярус

(1965) допускала, что мегазооции имели репродуктивное назначение. Однако Утгард (Utgaard, 1983; с. 339) отрицает такую трактовку, поскольку мегазооции нередко встречаются в колониях одновременно с гоноцистами. Согласно Ансти (Anstey, 1987в), особенности расположения лунариев мегазооциев свидетельствуют о том, что они могли способствовать регулированию скорости движения и направления токов воды с пищевыми частицами через колонии или вокруг них.

Фоссазооции — термин, предложенный Романчук (1976) для морфологических структур, присутствующих в колониях отдельных представителей тиманодиктиин. Ранее их называли аксессорными порами (Морозова, 1966). Фоссазооции представляют собой короткие трубочки без диафрагм, открывающиеся на поверхности колонии круглыми отверстиями. Стенки их очень тонкие и пронизаны многочисленными капиллярами (см. рис. 26). Романчук допускала, что фоссазооции могли быть скелетными структурами специализированных зоидов, выполнявших функцию защиты. Действительно, по положению в колонии только в экзозоне и в промежутках между автозооциями их можно принять за гетерозооции. В филогенезе криптостомид фоссазооции впервые появились у представителей позднепалеозойского семейства *Girtyporidae*. Число фоссазооциев и характер их расположения в колониях произвольны.

Лептозооции — это узкие, лишенные диафрагм трубки. Апертуры их округлые или угловатые, без перистома (см. рис. 25). В продольном сечении лептозооции имеют вид трубок разного диаметра, расположенных на проксимальном конце параллельно стенкам автозооций, а затем перпендикулярно

к ним (Морозова, 1981). По своей морфологии они очень близки к эксилязооциям и метазооациям. Развивались лептозооации чаще всего на дорсальной стороне колоний и лишь изредка на фронтальной. Морозова (1981) предполагает, что лептозооации — это скелеты гетерозооидов, выполнявших защитную функцию. Лептозооации характерны для отдельных родов филлопоринин, по которым об эволюционных преобразованиях этих структур судить трудно.

Межзооцальные и поверхностные структуры

В колониях палеозойских мшанок, наряду с автозооациями и гетерозооациями, присутствуют различного рода образования, которые, как правило, или заполняют промежутки между автозооациями, или непосредственно связаны со стенками последних. К ним относятся пузырчатая ткань, различного типа поры, стелляторы, минутопоры, бугорки, ризоиды и т.д.

Пузырчатая ткань (везикулярная ткань, пузыри, цистопоры, цистозооации) представляет собой систему пузыревидных структур с плотной известковой скелетной крышей, идентичной по микроструктуре стенкам автозооациев. "Пузыри" в продольном срезе обычно имеют полусферическую форму. Они или частично перекрывают друг друга, или располагаются друг на друге (см. рис. 8, 12). Эта ткань секretировалась, очевидно, автозооидами и заполняла пространство между ними, начинаясь или в базальных участках колоний, или на границе эндо- и экзозон, либо в экзозоне. У поверхности колоний пузырчатая ткань приобретает чешуйчатое строение с уплотненным слоем известкового вещества. Природа этих образований неясна. Одни специалисты считают "пузыри" зооации особого типа — цистозооации (Морозова, 1981). Другие исследователи, а их значительное большинство, рассматривают пузырчатую ткань как скелетные отложения, служившие механической опорой или поддержкой для автозооациев.

Такая ткань обнаружена в колониях самых древних трепостомид. В частности, у аренигского рода *Esthoniopora* пузырчатая ткань заполняет базальные участки дисковидных колоний (см. рис. 16). Проксимальные части автозооациев оказываются как бы погруженными в пузырчатый слой, толщина которого возрастает от центра к периферии колонии. В данном случае, очевидно, такая ткань выполняла функцию укрепления или опоры. У других трепостомид пузырчатая ткань неизвестна.

Гораздо шире пузырчатая ткань развита у фистулипорин и гексагонеллин отряда цистопорид. Ее строение, т.е. форма и размеры пузырей, очень многообразно и изменчиво как в астогенезе, так и филогенезе подотрядов. Нередко пузырчатая ткань заполняла и петли в сетчатых колониях гониокладиид. Пузырчатая ткань характерна также для древних форм криптостомид (подсемейство *Rhinidictyinae*). Она секretировалась у них в промежутках между автозооациями в эндозоне (очень редко), на границе эндо- и экзозоны или в основании экзозоны колоний. У фенестеллид пузырчатая ткань известна лишь у отдельных родов. Она видна обычно в базальных участках сетчатой колонии (род *Semicoscincium*) и очень редко в петлях. У рабдомезид и палеотубулипорин пузырчатая ткань отсутствует. Какие-либо закономерности в изменении пузырчатой ткани у палеозойских мшанок не прослеживаются. Она встречается у представителей разных отрядов, только у одних она развита спородически (как, например, у фенестеллид), а у других ее наличие свойственно всему подотряду (*Fistuliporina* и *Hexagonellina*) или подсемейству (*Rhinidictyinae*). Особенности внутреннего строения пузырчатой ткани (форма, размеры и распределение пузырей, а также толщина уплотненного слоя у поверхности колоний) и ее расположение вокруг автозооациев характеризуют роды, но чаще виды.

Минутопоры. Этот термин предложила Астрова (1965) для иглоподобных структур, развитых у цистопорид. Они представляют собой пустотельные трубочки

с очень тонкими стенками и замкнутой вершиной без отверстий. В пределах колонии минутопоры присутствуют в стенках автозооациев и лунариев, а также в пузырчатой ткани. В астогенезе они секретировались как в зоне изменений, так и в зоне повторений. Астрова (1965) предполагала, что минутопоры, подобно иглам и шипам у современных мшанок, выполняли защитную функцию. Подобную интерпретацию можно принять, поскольку морфология минутопор и их расположение по отношению к автозооациям являются тому подтверждением. Утгард (Utgaard, 1973) рассматривает их в числе акантостилей, функция которых, по мнению этого исследования, была аналогичной функции минутопор.

В филогенезе цистопорид минутопоры появились в среднем ордовике. Они характерны для некоторых семейств подотряда *Fistuliporina* (*Xenotrypidae* и *Constellariidae*). Размеры и число минутопор сильно варьируют. Их присутствие — это признак рода, а сочетание минутопор с другими признаками у цистопорид определяет семейственную принадлежность.

Поры (микроакантопоры, пауростили, псевдопоры). Среди палеозойских мшанок только у отдельных рабдомезид и палеотубулипорин между автозооациями в области экзозоны есть структуры, которые назывались "микроакантопорами". Блейк (Blake, 1975) предполагает стержневидную природу этих образований и называет их "пауростилями", т.е. мелкими шипами. В качестве примера он привел типовой вид рода *Nicklesopora* — *N. elegantula*. В результате детального изучения этих образований у никлесопор установлено, что это не шипы, а обыкновенные поры (Горюнова, Морозова, 1979). Они представляют собой узкие круглые трубочки одинакового диаметра на всем протяжении, с тонкими стенками, имеющими зернистое или "точечное" строение. На поверхности колонии трубочки открываются отверстиями, а их стенки выступают в виде небольших валиков. Размеры пор меняются от 15 до 20 мкм. Поры, как правило, развиты в колониях, состоящих из мономорфных автозооациев (*Nicklesopora*, *Heloclema* и др.; рис. 27). Размеры их постоянны в пределах рода. На поверхности колоний поры расположены поодиночке или группами. В развитии рабдомезид прослеживается определенная тенденция к уменьшению числа пор на каждом из промежутков. Если для древних родов (например, *Veroclema*) характерны многочисленные, беспорядочные поры, то у поздних родов (*Heloclema*; рис. 27) в каждом промежутке между апертурами присутствует только пара пор. В большом количестве, располагаясь беспорядочно, поры присутствуют в наружных стенках автозооациев некоторых палеотубулипорин (*Kukersella*; рис. 27). Размеры их не превышают 3 мкм. В астогенезе кукерселл характер расположения, форма и размеры пор практически постоянны. В эволюции кукерселл также не наблюдается тенденций к изменению пор.

О функции рассматриваемых пор нет общего мнения. Большинство исследователей полагают, что поры "являются органами дыхания, осуществляющими газообмен между жидкостью полости тела и окружающей средой" (Шульга-Нестеренко, 1949, с. 29). По мнению других, они служили для транспортировки питательных веществ между зооидами (Tavener-Smith, Williams, 1972).

Кроме вышеперечисленных пор, у мшанок известны так называемые **соединительные поры**. Это тонкие круглые отверстия, пронизывающие стенки соседних автозооидов. Диаметр их не превышает 2—3 мкм (Dzik, 1981, табл. 5, фиг. 1, 4). Число таких пор непостоянно. Оно колеблется как в онтогенезе зооидов, так и в астогенезе. Существует несколько мнений относительно функционального значения соединительных пор. Бордман и Читем (Boardman, Cheetham, 1969) предполагали, что "межзооцальные" (или соединительные) поры у тубулипорид могли обеспечивать проникновение питательных веществ. Брод (Brood, 1976) возражал против такой трактовки, указывая на то, что соединительные поры в колониях современных кризий обычно закрыты тонкой известковой пластинкой. По его мнению, функция этих пластинок проблематична, но,

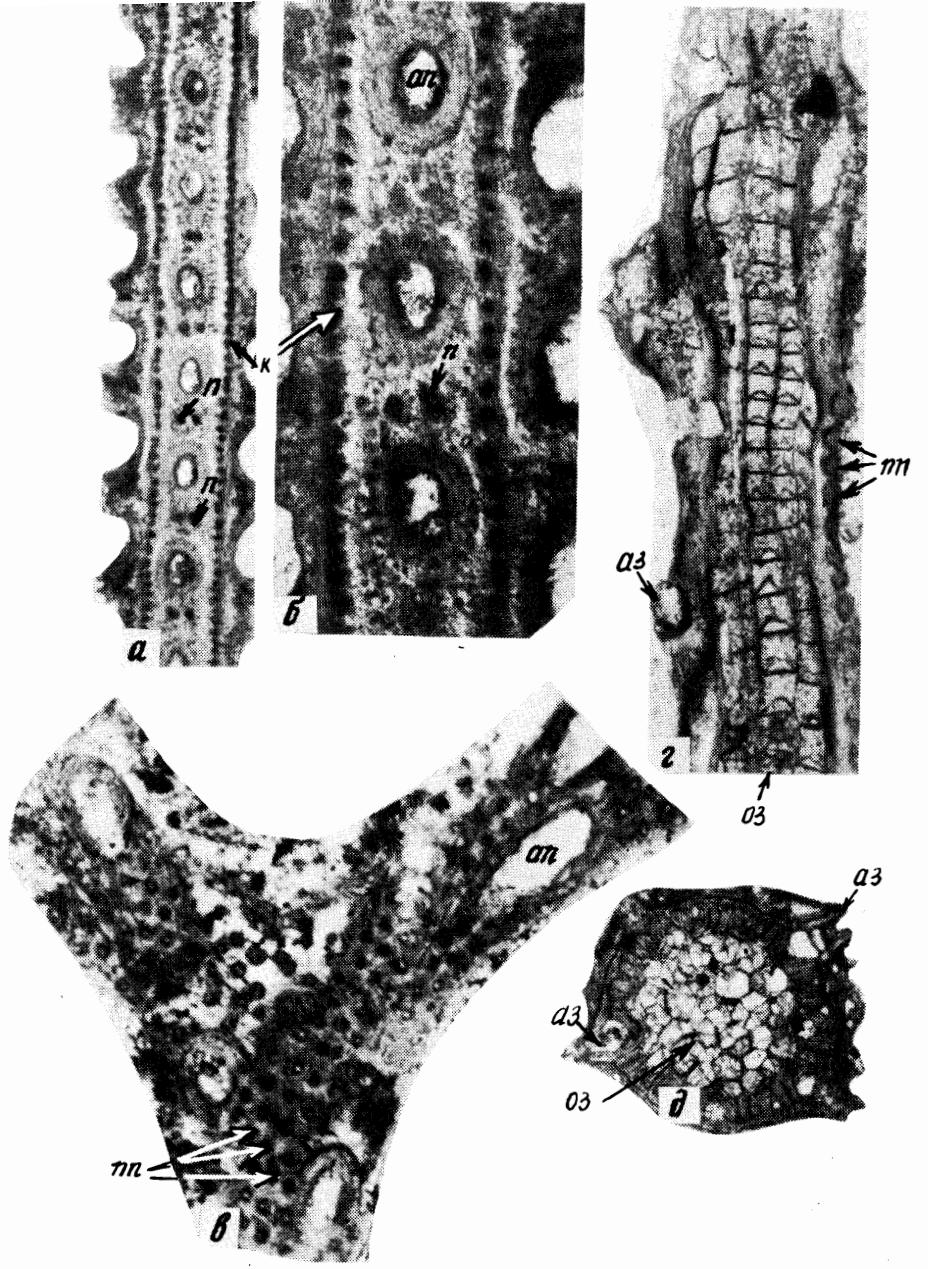


Рис. 27. Поры, псевдопоры и капилляры

а, б — *Heloclema spiralis* Schulga-Nesterenko, 1955; голотип ПИН, N 198/215: а — тангенциальное сечение ($\times 40$), б — то же ($\times 90$); Московская обл., р. Ока, дер. Лужки; нижний карбон, визе: в—д — *Kukergella* sp.: в — экз. ПИН, N 3339/88, тангенциальное сечение ($\times 60$), г — экз. ПИН, N 3535/341, продольное сечение ($\times 40$); Эстония, Кохтла-Ярве; средний ордовик, лландейло, ухакуский горизонт; д — экз. ПИН, N 3535/29, поперечное сечение ($\times 40$); Эстония, Карху; средний ордовик, лландейло, ухакуский горизонт

очевидно, они не могли препятствовать транспортировке питательных веществ между зооидами, так как их толщина составляет всего лишь 1—2 мкм. Однако Брод допускает, что соединительные поры были скорее центрами хранения пищевых ресурсов, чем каналами для транспортировки их между зооидами. До сих пор нет однозначного решения данного вопроса, несмотря на присутствие соединительных пор у всех тубулипорид, что свидетельствует о важности их в жизнедеятельности этого отряда.

Капилляры — это тонкие волосовидные трубочки, диаметр которых 1—2 мкм. Они пронизывают утолщенные стенки автозооцеев, будучи особенно густыми и обильными в промежутках между ними в области экзозоны. Капиллярные трубочки могут быть прямыми или сильно разветвленными на дистальных концах (рис. 28). На поверхности колонии они, как правило, располагались в одиночку или группами между апертурами. У рабдомезид капилляры присутствуют также в экзозоне, т.е. в утолщенных стенках автозооцеев. Обычно ближе к поверхности колонии они разделялись на целую серию более мелких капилляров. Какие-либо закономерности в изменении капилляров у рабдомезид не выявлены.

Капилляры развиты у мшанок всех отрядов, за исключением палеотубулипорин. В колониях цистопорид и трепостомид они развиты слабо, причем свойственны чаще позднепалеозойским родам, хотя известны и у более древних форм. Капилляры у них пронизывали экзозону и располагались в одиночку или группами между апертурами. У рабдомезид капилляры присутствуют также в экзозоне, т.е. в утолщенных стенках автозооцеев. Обычно ближе к поверхности колонии они разделялись на целую серию более мелких капилляров. Какие-либо закономерности в изменении капилляров у рабдомезид не выявлены.

В отличие от мшанок вышеупомянутых отрядов, все фенестеллиды имели хорошо развитую капиллярную систему (Шульга-Нестеренко, 1941, 1949, 1951, 1952; Морозова, 1970а, 1974). Капилляры у них пронизывают утолщенные стенки дорсальной поверхности, где они особенно многочисленны, и промежутки между апертурами на фронтальной поверхности (рис. 8, 29). Размеры их также варьируют. Расположение капилляров обычно беспорядочное. У криптостомид капилляры присутствуют и в мезотеке. От экзозональных капилляров они отличаются более крупными размерами (см. рис. 28). В связи с этим Копаевич (1972) назвала их "системой зоариальных каналов" (*Rhinidictyinae*).

Природа и, следовательно, функциональное значение капилляров трактуются по-разному. В отличие от советских исследователей (Шульга-Нестеренко, 1949; Нехорошев, 1956; Астррова, 1965; Морозова, 1966, 1970а; Копаевич, 1975), которые считают рассмотренные структуры капиллярами, выполнявшими функцию газообмена в колониях, зарубежные авторы предполагают их стержневую природу (Tavener-Smith, Williams, 1972; Blake, 1983; Karklins, 1983). Капилляры, развитые в мезотеке, они рассматривают как медиальные стержни, а экзозональные — как муральные шипы. Сравнение их обычно проводится с акантостилями. Согласно Блейку (Blake, 1983), акантостили могли защищать мягкие части растущих колоний. Однако Карклинс (Karklins, 1983) считает, что медиальные стержни и муральные шипы отличаются от акантостилей по структуре, распределению и обилию в колониях палеозойских мшанок и, естественно, допускает для них иную функцию, которая еще неизвестна. Таким образом, декларируется стержневидная природа этих образований, а трубковидная морфология их отрицается. Как основной аргумент в защиту "стержневидности" рассмотренных структур приводится общее отсутствие в их полостях терригенных частиц (Karklins, 1983). Однако это довольно слабое доказательство, так как терригенный материал, как правило, не наблюдается и в несомненно жилых камерах, т.е. в автозооциях, или других гетерозооциях.

Если исходить из того, что большинство палеозойских мшанок принадлежит к свободностенным стенолемматам и их колонии при жизни облекались гипостегальным целомом, то не исключено, что физиологическая связь автозооидов

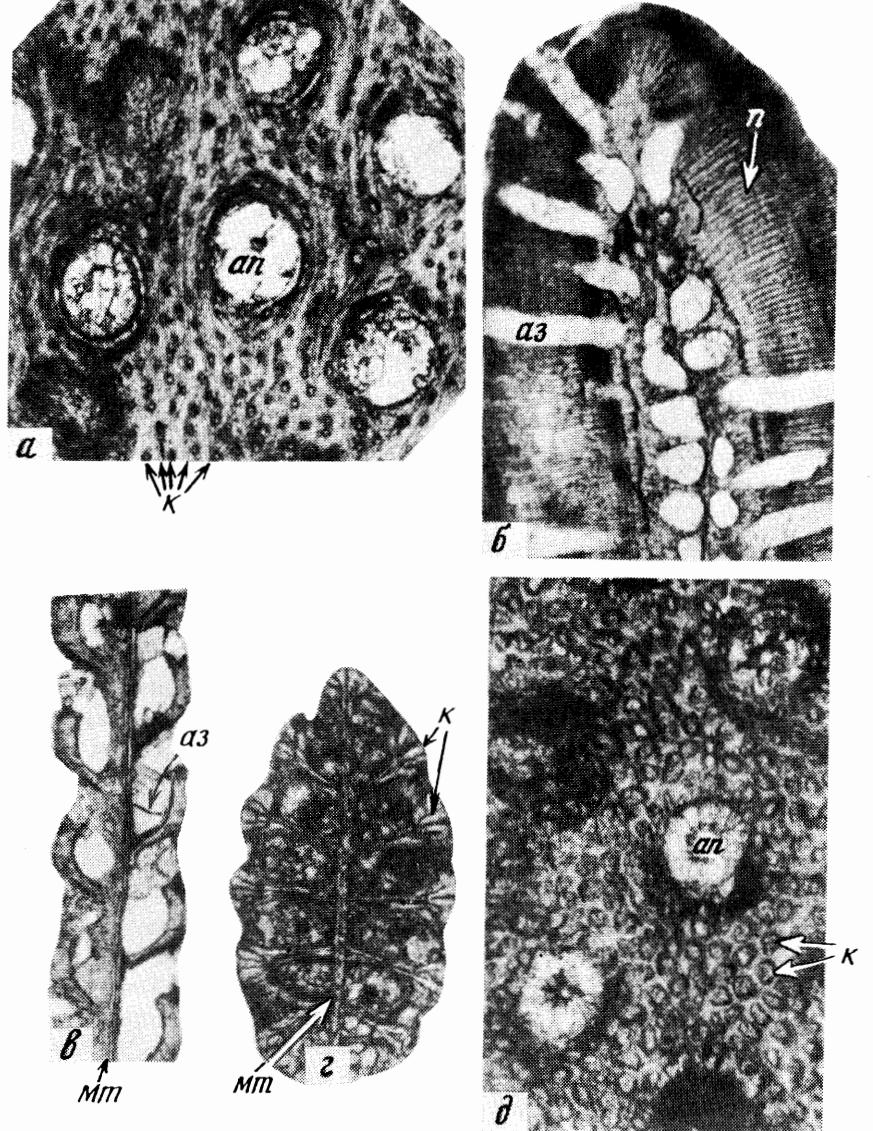


Рис. 28. Капилляры

a, б — *Timanotrypa borealis* Morozova, 1970; голотип ПИН, N 1692/548: *a* — тангенциальное сечение ($\times 90$); *б* — поперечное сечение ($\times 30$); Архангельская обл., р. Пинега, Марьина гора; верхняя пермь, казанский ярус; *в, г* — *Dicranopora* sp., экз. Таллинн, музей Института геологии, N B 5016 ($\times 60$): *в* — продольное сечение, *г* — поперечное сечение; Эстония, пос. Моз; верхний ордовик: ашгилл, пиргуский горизонт; *д* — *Polypora ornamentata* Schulga-Nesterenko, 1941; экз. ПИН, N 2351/428, тангенциальное ($\times 95$); Юго-Западный Дарваз, Кухифруш; нижняя пермь, сакмарский ярус, себисурхская свита

могла осуществляться также с помощью такого рода трубочек — капилляров. Последние, естественно, открывались не наружу, а в целомическую полость и были защищены от попадания посторонних частиц. Приуроченность капилляров к утолщенным участкам колоний также не свидетельствует в пользу их стержневидности, поскольку и без того плотные известковые стенки изолировали автозоиды друг от друга и тем самым затрудняли физиологические связи

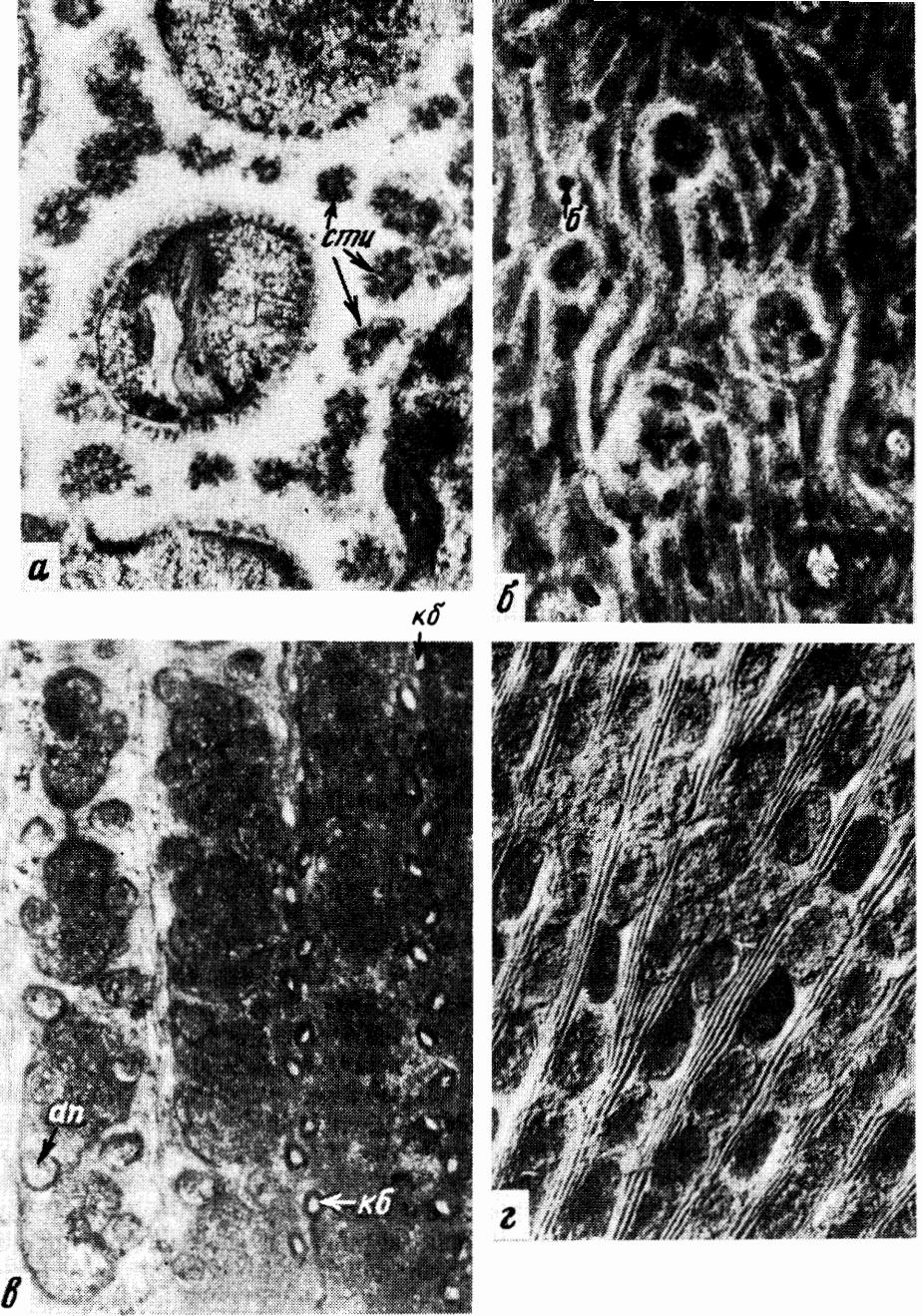


Рис. 29. Морфологические структуры на поверхности колоний

а — стеллатопоры *Primorella decimana* Gorjunova, 1985; голотип ПИН, N 3229/449, тангенциальное сечение ($\times 90$); Башкирия, сел. Дуван; нижняя пермь, сакмарский ярус; *б* — бугорки *Clausotrypa manticola* (Eichwald, 1860); экз. ПИН, N 613/869, тангенциальное сечение ($\times 50$); Приуралье, нижняя пермь, артинский ярус; *в* — кильевые бугорки *Minilya duplipora* (Morozova, 1970); экз. ПИН, N 2351/390, тангенциальное сечение ($\times 40$); Центральный Памир, р. Чон-Су; нижняя пермь; *г* — продольная струйчатость *Fenestella* sp.; экз. ПИН, N 2351/796, дорсальная поверхность ($\times 30$); Юго-Восточная Памир, Талды-Кол; нижняя пермь, сакмарский ярус

между ними. Мне представляется, что капилляры, кроме функции газообмена, могли, как и предполагала Шульга-Нестеренко (1949; с. 38), "служить для проведения на периферию питательного вещества к эктодермальному эпителию, отлагавшему наружный скелет колоний".

Систематическое значение капилляров неравнозначно. У цистопорид и трепостомид они не играли особой роли в диагностике родов. Их присутствие, особенности расположения, размеры и количество характеризуют виды. В других отрядах наличие капилляров может определять семейственный и даже подотрядный уровень (Timanodictyina).

Стелляторы — термин, предложенный Романчук (1967) для структур, обнаруженных ею в колониях рода *Primorella* (см. рис. 29). В морфологическом отношении стелляторы представляют собой трубочки, пронизывающие утолщенные части стенок автозооцеев в экзозоне и открывающиеся на поверхности колонии в виде звездчатых полостей, но не образующие шиповидных выступов. Их стенки имеют зернистое строение и пронизаны многочисленными мельчайшими капиллярами, под углом направленными в центральный канал. Романчук считает стелляторы функциональными аналогами акантозооцеев, выполнявших защитную функцию. Я склонна приписывать им иную роль. Поскольку стелляторы и морфологически, и по приуроченности к уплотненным частям колоний более сходны с капиллярами, то и функции их могли быть близкими, а, возможно, и одинаковыми.

Стелляторы присущи отдельным семействам трепостомид, рабдомезид и криптостомид. Эти структуры появились у них практически в позднем палеозое. В эволюции стенолемат какие-либо закономерности или тенденции в изменении стелляторов не прослеживаются. Однако следует указать, что в колониях тех родов, у которых развиты стелляторы (*Primorella*, *Tamarclema*, *Pseudoascoroga*), отсутствуют такие гетерозооцеии, как аканто-, мезо-, метазооцеии и пр. Лишь редко в сочетании со стелляторами встречаются эксилязооцеии (*Ulrichotrypa*).

По наличию стелляторов легко определяются роды, а особенности морфологии, форма, размеры и координация этих структур вокруг автозооцеев используются для классификации на видовом уровне.

Бугорки (шипы) — распространенный элемент на поверхности колоний ископаемых и современных мшанок. Если в колониях современных мшанок это полые, цилиндрические или конические, обызвествленные или хитиновые, короткие или длинные образования, то у палеозойских мшанок под бугорками мы условно понимаем только основания и следы прикрепления бугорков или шипов. Полных данных о форме и размерах бугорков в колониях палеозойских стенолемат пока нет, но несомненным является факт развития их, как и у современных представителей, только на самой поверхности колонии (см. рис. 29). Форма бугорков варьирует от круглой до овальной. У одних родов они более или менее густо и беспорядочно разбросаны по всей поверхности колонии в промежутках между апертурами, у других располагаются избирательно, группируясь в один ряд вокруг апертур автозооцеев или вдоль продольных рядов апертур, придавая колонии характерный орнамент.

Бугорки или шипы выполняли, по-видимому, защитную функцию, чисто механически отталкивая мелкий детрит и не позволяя селиться на поверхности колонии личинкам различных донных животных. Если у древних форм бугорки чаще всего распределялись на поверхности колонии хаотически, то в процессе эволюции они постепенно сосредоточивались вокруг автозооцеев или вдоль рядов апертур, образуя цепочки. Наличие или отсутствие бугорков — признак родового значения, а форма и особенности их распределения характеризуют виды.

Среди палеозойских стенолемат по строению наружной поверхности можно

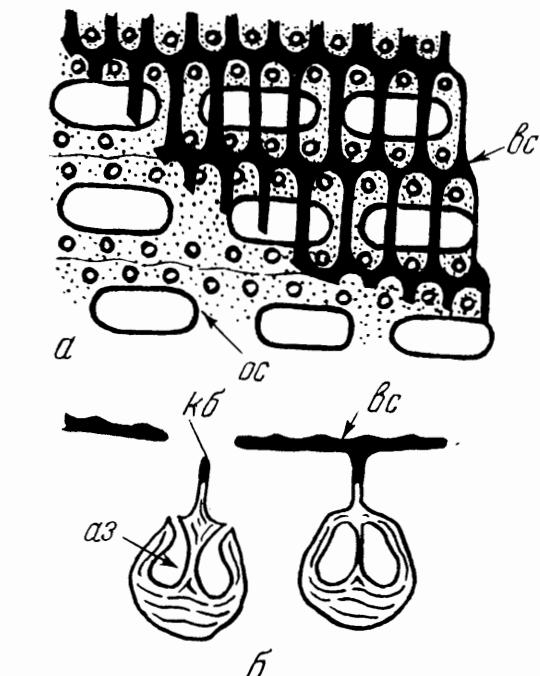
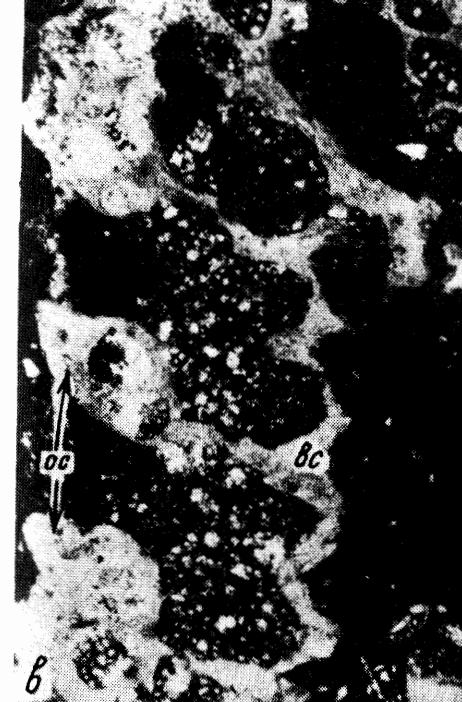


Рис. 30. Вспомогательная сетка хемитрипид

а, б — схема: а — тангенциальное сечение, б — поперечное сечение; в — *Hemitrypa sognea* Nekhoroshev, 1948; экз. ПИН, N 1613/504, поперечное сечение (×40); Нахичеванская АССР, гора Догна; средний девон, эйфель

выделить четыре типа колоний: монтикулярный, бороздчатый, струйчатый и килеватый или гребневидный (рис. 29, 30).

У многих палеозойских мшанок поверхность колоний покрыта ребрами, бороздками, струйками, разнообразными килями и вспомогательными сетками, которые отсутствуют у монтикулярных форм. Чередование возвышений и понижений, причем возвышения обычно с апертурами, а понижения без апертур, идет или поперек (некоторые виды диттопор), или по спирали (*Hemiphragma rotundatum*) или параллельно (*Sceptropora*) направлению роста стержневидных колоний. В пластинчатых колониях они направлены часто под острым углом к вертикально растущему центру (*Pteropora*) или параллельно направлению роста прутьев в сетчатых формах (*Prophyllodictya*).

Практически все фенестеллиды имели продольно ребристую или бороздчатую дорсальную поверхность прутьев. На фронтальной поверхности многих из них развиты еще кили или валики с бугорками, разделяющие ряды апертур (*Fenestella*, *Semicoscincium*, *Polyporella* и др.).

В свете новейших исследований кажется вероятным, что различного рода бороздки у мшанок служили артериями, вводящими, выводящими или отводящими воду. При этом разнообразие типов водного движения внутри или вокруг колоний нередко строго коррелируется с формой колониального роста. Например, продольная ребристость на дорсальной поверхности прутьев в сочетании с петлями у сетчатых форм могла создавать специфические картины микротечений, смывающих колонии и связанных с пищевыми ресурсами.

Киль и килевые бугорки. Один из неотъемлемых структурных элементов многих фенестеллид — так называемый киль или килевая пластина. Это более или менее возвышенный гребень, расположенный на фронтальной поверхности между продольными рядами автозооцеев (см. рис. 29). Согласно Камингсу (Cummings, 1904), Тавенер-Смиту (Tavener-Smith, 1969) и Морозовой (1987), киль представляет собой первичную складку пластины, образующуюся на ранней стадии астогенеза. Строение киля коррелятивно связано с геометрической формой автозооцеев (их очертанием в поперечном сечении) и их расположением относительно друг друга. Например, если четырехугольные автозооцеи почковались одновременно парами, то киль в этом случае, как правило, был прямым с линейным рядом бугорков или гладким без бугорков. В том случае, когда треугольные или пятиугольные автозооцеи во время почкования последовательно смещались на строго определенное расстояние относительно друг друга, то киль приобретал зигзагообразную форму и часто нес закономерно распределенные бугорки, называемые килевыми (см. рис. 29).

В некоторых филогенетических линиях фенестеллин киль и особенно килевые бугорки имели тенденцию к увеличению размеров не только вверх в виде булавы, но и латерально, разрастаясь строго симметрично, сливаясь друг с другом. В результате этих преобразований фенестеллины приобрели сетчатую суперструктуру или вспомогательную, так называемую "защитную сетку", образованную путем слияния симметрично разросшихся киля и килевых бугорков (см. рис. 30).

Традиционно килевым бугоркам приписывается защитная функция. Они, по-видимому, чисто механически способствовали отталкиванию инородных частиц, предохраняя колонию от загрязнения или обрастаания другими организмами. На наш взгляд, кили, килевые бугорки и вспомогательные сетки выполняли, с одной стороны, механическую функцию защиты колоний, а с другой — могли контролировать расположение щупалец и лоффоров, симметрично разделяя ряды автозооцеев (например, у фенестелл), и тем самым устраняя хаотичность водных потоков в области петель и прутьев.

Присутствие киля и килевых бугорков — важный диагностический признак родового значения. Наличие вспомогательной сетки характеризует надсемейство. Особенности его расположения над сеткой с питающими зооидами — признак семейственного ранга, а форма и строение вспомогательной сетки — признаки родового уровня.

Ризоиды (или корневые выросты) у палеозойских мшанок представляют обызвествленные трубочки различного диаметра, которые отходят от боковых сторон автозооидов в проксимальной части колонии, где соединяются в пучки, прикрепляющиеся к грунту. С их помощью, по-видимому, легкие по конструкции колонии прочнее удерживались на мягком субстрате. В ископаемом состоянии ризоиды известны в базальной части бокаловидных, воронковидных или вееро-видных, как правило, сетчатых колоний (рис. 31).

Монтикулы. Известно, что около сотни палеозойских родов обладали монтикулярным типом колоний. Монтикулы — это конические и куполовидные, круглые или овальные возвышения на поверхности колоний. Расстояние между ними более или менее постоянно. Располагаются они в ромбическом порядке. Размеры монтикулов почти постоянны в пределах вида и лишь слегка изменяются от таксона к таксону. Монтикулы неоднородны по своему составу, который зависит от систематической принадлежности колонии (см. рис. 3, 4, 32).

Согласно Ансти (Anstey, 1987), монтикула состоит из возвышающегося центра — макулы, выполненной или группой полиморф (таких, как мета- и мезозооцеи), или пузырчатой тканью, или плотным скелетным материалом, и окружающих его более крупных, чем обычные, автозооцеи. Иногда монтикулы не выступают над поверхностью колоний, но отличаются от соседних участков своим соста-

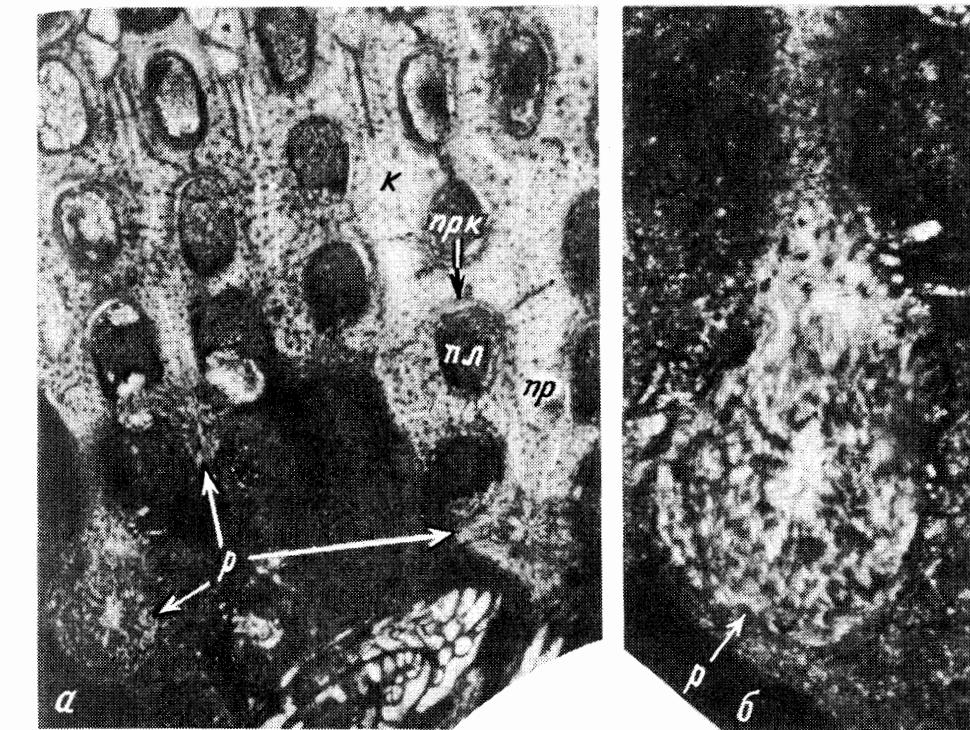


Рис. 31. Ризоиды *Rectifenestella* sp.; экз. ПИН, N 2351/1125

а — тангенциальное сечение ($\times 30$), б — поперечное сечение ризоида ($\times 80$), в базальных участках сетчатой колонии ризоиды наблюдаются в поперечных срезах; Юго-Западный Дарваз, Каракаты, р. Сайбулак; нижняя пермь, ассыльский ярус

вом. Морфологическое сходство монтикулов, постоянство их астогенезов и определенные изменения в филогенезе таксонов свидетельствуют, по всей вероятности, об их унаследованной природе.

Монтикулы приурочены к массивным, толстоветвистым, уплощенным и вертикально растущим пластинчатым колониям. В сетчатых колониях они отсутствуют. Монтикулярный тип колоний особенно широко представлен у ордовикских трепостомид и криптостомид, а позже — у цистопорид. Наличие монтикулов используется при диагностике семейств, а такие признаки, как строение, состав монтикулов, расположение в них автозооцеев, с учетом морфологии последних, и особенности распределения их в колониях учитываются в родовых, но чаще в видовых диагнозах.

Функции монтикулов у ископаемых мшанок, установленные по аналогии с нынешними формами, освещены преимущественно в зарубежной литературе (Anstey, 1981, 1987; Banta, McKinney, Zimmer, 1974; Podell, Anstey, 1979; Горюнова, Мянниль, 1990). По мнению указанных авторов, монтикулы были мультифункциональными. Возможно, они включали репродуктивные камеры (Ulrich, 1890; Астрова, 1965). У некоторых мшанок монтикулы, вероятно, были центрами почкования субколоний (Banta et al., 1974). В последнее время предложена более правдоподобная трактовка функциональной роли этих структур. Она основана на наблюдениях за способом питания современных мшанок (Winston, 1978, 1981; Anstey, 1981, 1987a,b). Большинство современных видов тубулипоридного рода *Lichenopora* имеет скелет, определенным образом контролирующий расположение и ориентацию щупалец и лоффора, с помощью которых поглощаются

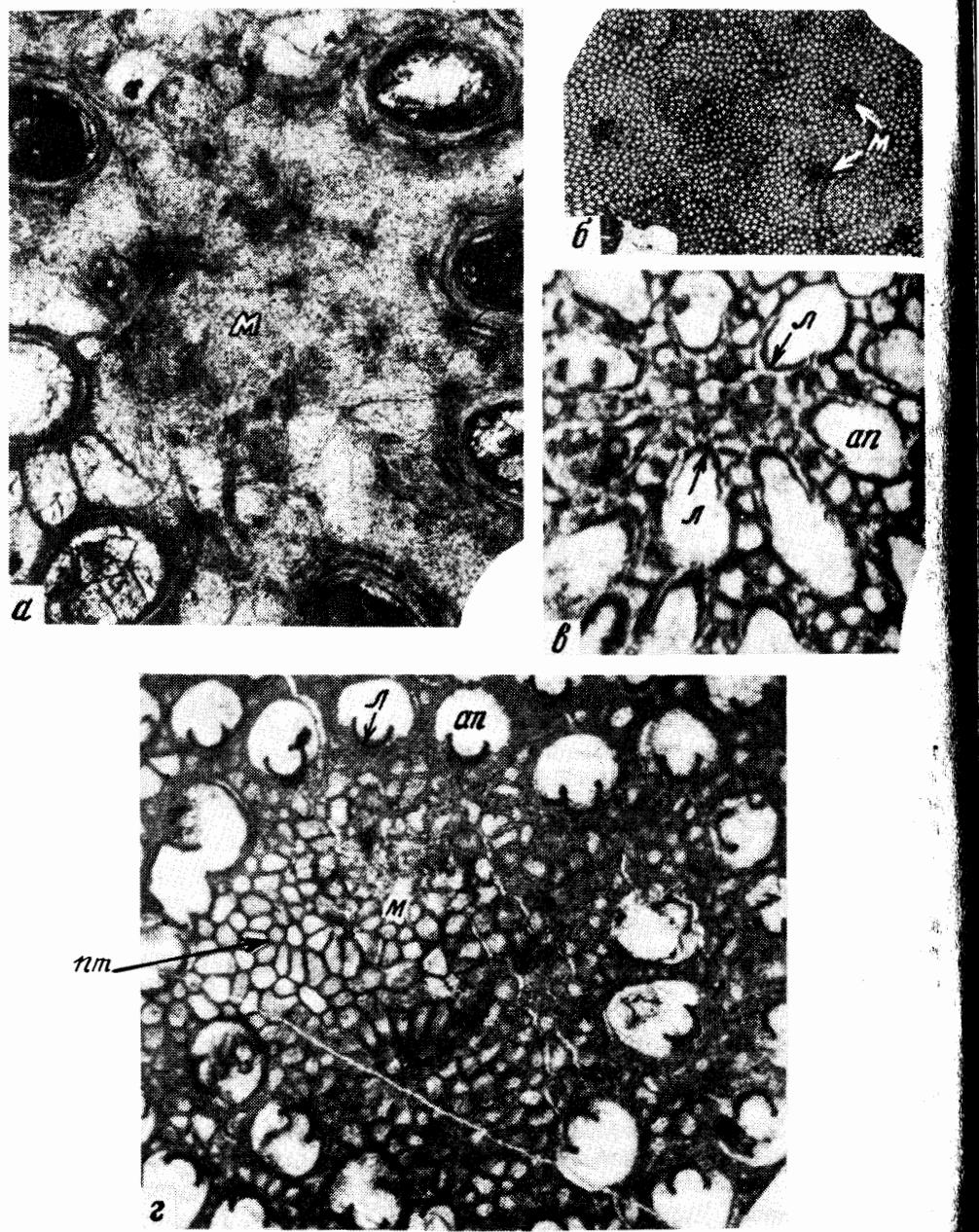


Рис. 32. Строение монтикул

а — *Dittipora colliculata* (Eichwald, 1856); экз. ПИН, N 3535/782, тангенциальное сечение ($\times 60$); Эстония, Раквере; средний ордовик, карадок оандуский горизонт; б, в — *Fistulipora elegantula* Nikiforova, 1933; б — экз. ПИН, N 2351/1072, тангенциальное сечение ($\times 24$); Юго-Западный Дарваз, р. Оби-Равноу; пермь, гундаринская свита; в — экз. ПИН, N 2351/836, тангенциальное сечение ($\times 20$); Юго-Западный Дарваз, Чойлептук; верхняя пермь; г — *Fistulipora* sp.; экз. ПИН, N 2351/439, тангенциальное сечение ($\times 20$); Юго-Западный Дарваз, р. Оби-Минью; верхняя пермь, ганская свита

направление тока воды с пищевыми частицами вокруг колонии или через нее. По мнению этих авторов, различные типы строения и расположения монтикул у палеозойских мшанок отражают многообразие направлений токов воды через колонию, обеспечивающих их питание. Следовательно, развитие монтикул у них связано с совершенствованием функции питания. Такая стратегия должна была иметь адаптивное значение в условиях ограниченного пищевого снабжения, включая конкуренцию из-за пищи с другими организмами (Anstey, 1987а). При этом более крупные лохофоры мегазоидов у трепостомид, заметно возвышающиеся над поверхностью колоний, могли быть особенно эффективными в подвижной воде.

Наличие закономерно расположенных монтикул используется при диагностике семейств, а такие признаки, как строение и состав монтикул, расположение в них автозооцеиев (с учетом морфологии последних), а также особенности распределения их в колониях учитываются в родовых, но чаще в видовых диагнозах.

Макулы. У некоторых палеозойских родов на поверхности колоний нередко встречаются видоизмененные участки несомненно иной природы, чем монтикулы. Эти участки причудливой конфигурации, неопределенной формы и размеров. Как правило, они не выступают рельефно над общим уровнем, хотя и формируются за счет скопления укрупненных или уменьшенных автозооцеиев или метамезо-, эксилязооцеиев и различного рода акантозооцеиев. Встречаются они спорадически в колониях разного типа и разной систематической принадлежности без каких-либо изменений во времени. Все это свидетельствует о том, что образование подобных "монтикул" могло быть вызвано различными причинами, которые связаны с повреждениями или нарушениями в процессе роста колонии. Очевидно, концентрация какого-либо типа зооцеиев — это результат регенерации отдельного участка колонии как ответная реакция организма на повреждения. Мы имеем здесь пример модификационной изменчивости. Для такого рода образований предлагается закрепить название "макулы" или " пятна". При характеристике истинных монтикул следует использовать такие понятия, как центр монтикулы (вместо макулы) и обрамляющие его края.

В филогенезе стенолемат монтикулярный тип колоний наиболее древний. Он появился у массивных трепостомид в середине аренига (Dianulites). В конце аренига — начале лланвирна возникает поперечная и спиральная бороздчатость также у трепостомид, но среди стержневидных форм (Dittipora, Hemiphragma). Такие же структуры отмечены и у ордовикских рабдомезид. В это время формируется параллельно-продольная бороздчатость у криптостомид с сетчатой формой колоний (Prophyllodictya). Несколько позже (в среднем ордовике) аналогичная скульптура развивается у фенестеллид и как исключение у рабдомезид. Следует подчеркнуть, что у палеотубулипорин монтикулы, макулы, гребни и бороздки отсутствуют.

Структуры, связанные с размножением

Большую роль в понимании и интерпретации биологических особенностей палеозойских мшанок сыграла блестящая сводка по современным цикlostомидам шведского зоолога Борга (Borg, 1926). Он выделил по трубковидной форме автозооцеиев класс Stenolaemata и указал на то, что скелеты таких современных мшанок, как лихенопориды и горнериды, облекаются мягкими живыми тканями с образованием полости тела, или гипостегального целома, вокруг растущей колонии. Поверхность живой колонии полностью покрывается внешней кутикулой, за исключением базальных стенок дисков (protoэциумов), непосредственно контактирующих с субстратом. Позднее он высказал предположение о том, что палеозойские мшанки, в частности трепостомиды, имели такой же тип организации

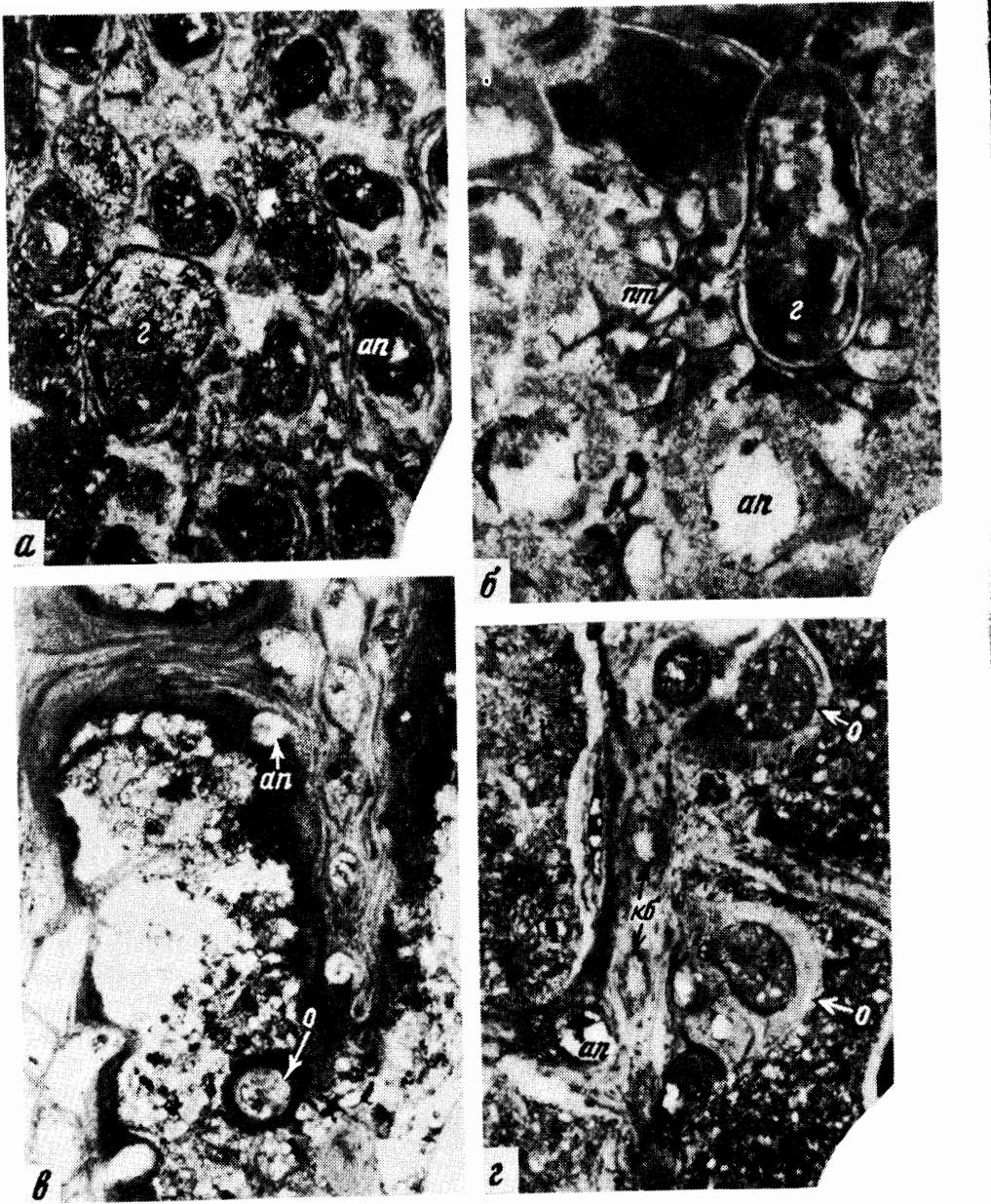


Рис. 33. Выводковые камеры

a, б — гоноцисты: *a* — *Lichenalia pakriensis* sp. nov.; голотип Таллинн, музей Института геологии, N B 5003, тангенциальное сечение ($\times 40$); Эстония, Вийке-Пакри; средний ордовик, лланвирн, кун-даский горизонт; *б* — *Cyclotrypa exposita* Gorjupova, 1975; голотип ПИН, N 2351/120, тангенциальное сечение ($\times 90$); Юго-Западный Дарваз, левый берег р. Оби-Ниу при впадении ее в Пяндж; нижняя пермь, сафетдаронская свита; *в, г* — овицеллы: *в* — *Polypora sagillata* Gorjupova, 1975; голотип ПИН, N 2351/228, тангенциальное сечение ($\times 40$); Юго-Западный Дарваз, правый берег р. Руйкашт, в 1 км выше устья; нижняя пермь, сакмарский ярус; *г* — *Rectifenestella* sp.; экз. ПИН, N 2287/996, тангенциальное сечение ($\times 40$); Южная Монголия, Гобийский Алтай, Баян-Сайрин-Худук; нижний карбон, визе

стенок автозооцеиев (Borg, 1933, 1944, 1965). Жизненный цикл мшанок характеризуется чередованием полового и бесполого поколения (Иванова-Казас, 1977). Обычно в результате полового размножения появляются новые колонии или новые "особи", а процесс почкования обеспечивает их рост. Вопросы, имеющие какое-либо отношение к проблеме фертилизации у современных мшанок, рассмотрены в специальных работах (Borg, 1926; Silen, 1942, 1944a,b, 1966, 1972; Briët, 1959; Ryland, 1970; Boardman et al., 1983; Иванова-Казас, 1986a,b). К сожалению, скелет палеозойских мшанок практически не несет никакой информации о процессах фертилизации в их колониях. Поэтому мы не касаемся здесь этой сложной биологической проблемы, в решении которой роль палеозойских мшанок ничтожна мала. Отметим лишь только, что большинство современных мшанок — гермафродиты. Эмбриональное развитие у них происходит вне или внутри колонии, у одних видов прямо в атриальной полости фертильного зоонда, у других — в гонозоонде, гоноцисте, овицелле и овицеллоподобных структурах (Клюге, 1962; Silen, 1985; Иванова-Казас, 1986a,b, 1987). Камеры, подобные гоноцистам или овицеллам, известны у отдельных родов цистопорид, криптостомид и фенестеллид (Горюнова, 1975a; Киселева, 1982; Морозова, 1970a, 1981, 1987; Копаевич, 1975; Некорошев, 1961; Tavener-Smith, 1966; Utgaard, 1973; Stratten, 1975; Southwood, 1985; Bancroft, 1986; Hillmer, Schallreuter, 1987).

Гоноцисты найдены у представителей разных родов цистопорид. Это полуширивидные вздутия или камеры, которые образовались, вероятно, в результате адсорбции стенок фертильного зоонда и окружающих его утолщений на экзо-зональной стадии роста. Эти камеры обычно охватывают не один, а сразу несколько автозооцеиев (рис. 33). Гоноцисты довольно разнообразны по своей морфологии и размерам, но в любом случае они значительно крупнее апертур нормальных автозооцеиев. К сожалению, у нас пока нет никаких сведений о форме, размерах и месте расположения у них выводковых отверстий, поскольку мы имеем дело, как правило, с продольным или поперечным сечением этих образований. В филогенезе палеозойских мшанок какие-либо закономерности в изменении гоноцистов не выявлены. Эти образования спорадически встречаются у разных родов в колониях, достигших, очевидно, половозрелой стадии.

Овицеллы — шаровидные образования, расположенные, как правило, вокруг апертур фертильных зоондов и имеющие собственную стенку с отверстием в центре (см. рис. 33). Овицеллы известны у фенестеллид. По особенностям своей морфологии они близки к овицеллам хейлостомид (Клюге, 1962; Морозова, 1970a, 1987), у которых они являются производными фертильных зоондов и служат камерами для вынашивания оплодотворенных яиц до стадии личинок. Хотя эти структуры и причисляются к гетерозооцеям, но в овицеллах нет полипида. В таксономическом отношении наличие овицелл является отрядным признаком. Однако вероятность находок их в ископаемом состоянии очень мала, так как фертильные зоонды характерны только для половозрелой стадии астогенеза, которой достигает далеко не каждая колония.

Наличие гоноцистов и овицелл в отдельных отрядах палеозойских мшанок проливает свет на способы размножения разных групп. Однако следует обратить внимание на то, что ни у одного из палеозойских родов ни в гоноцистах, ни в овицеллах не наблюдалось какие-либо образования, по форме напоминающие яйца или личинки современных мшанок. Как правило, это пустотельные структуры. А вот в колониях некоторых трепостомид непосредственно в полости автозооцеиев иногда присутствуют единичные или многочисленные мелкие сферические образования, оконтуренные тонкой, вероятно, кальцитовой стенкой органического происхождения. Морфология и особенности распределения в полости автозооцеиев указывают на их сходство с яйцами современных тубулипорид. Вполне возможно, что описанные структуры представляют собой сохранившиеся

оболочки яиц (Dunaeva, 1968; Киселева, 1976; Горюнова, 1983а, б, в, 1985а). Зооэции, включающие "цисты", хотя по форме и размерам идентичные автозооэциям без "цист", по-видимому, следует рассматривать как фертильные, функционально связанные с половым размножением.

Как правило, у современных мшанок из одного яйца развивается одна личинка. Но тубулипориды, имеющие гонозоиды или гоноцисты, обладают полизембрионией (Клюге, 1962; Иванова-Казас, 1986а, б, 1987). На стадиях морулы или гаструлы первый зародыш путем деления дает вторичные зародыши, которые в свою очередь тем же способом производят третичные и так далее. Таким образом, в определенной последовательности из одного яйца развивается несколько личинок, иногда до 100 и более (Клюге, 1962). По мнению Борга (Borg, 1965), некоторые ископаемые формы, например, фистулипориды, имели репродуктивные камеры и, следовательно, могли обладать полизембрионией.

Личночный период в развитии мшанок включает две стадии — меропелагическую (или планктонную) и стадию метаморфоза. Вышедшие из полости автозооидов или овицелл личинки мшанок, как и личинки многих других животных и прикрепленных животных, немедленно поднимаются в зону, богатую пищей, но где нередко сами являются жертвой мелких хищников. Продолжительность меропелагической стадии у различных видов современных мшанок различна: от нескольких часов до двух месяцев (Jackson, 1981). За это время приливы и течения относят не только планктотрофных, но и лецитотрофных личинок далеко от места обитания родительской колонии. Затем они оседают на дно и прикрепляются довольно избирательно и в значительной степени на определенном субстрате (Брайко, 1967). Таким образом расселяются современные мшанки. Вероятно, аналогичным путем занимали новые экологические ниши и палеозойские стенолематы. Вторая стадия личночного периода у мшанок — это метаморфоз, в процессе которого идет коренная перестройка организации личинки. В результате образуется первый индивид колонии — анцеструла (Cumings, 1904; Иванова-Казас, 1986а, б). Она имеет базальный диск на проксимальном конце. Более детально анцеструла была рассмотрена ранее.

КРАТКАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДОВ

ОТРЯД CYSTOPORIDA

Настоящий обзор морфологии цистопорид в значительной степени основан на исследованиях Астровой (1965), Морозовой (1970а) и Утгарда (Utgard, 1968а, б, 1969, 1973, 1983а, в), дополненных автором (Горюнова, 1964, 1975а, 1987, 1988а, б, 1989).

Мшанки, относящиеся к отряду Cystoporida, имеют разнообразную форму колоний — от самых простых пластинчатых до сложных сетчатых — с широким диапазоном их размеров — от 3—5 мм до 10 см и более у некоторых фистулипорид (см. рис. 2). Очевидно, как форма, так и размеры колоний зависели от конкретных условий существования, и поэтому таксономическое значение их невелико. Цистопориды имели базальный, базально-латеральный и дистально-латеральный способы почкования и параллельный, радиальный и двуслойно-симметричный планы внутреннего строения колоний. Некоторые из них обладали билатеральной симметрией, при которой обособились фронтальная и дорсальная поверхности.

Самые древние цистопориды (Revalotrypa) характеризуются пластинчатыми (чаще однослойными, реже многослойными) и массивными колониями (см. рис. 2). В таких колониях автозооэции, почкуясь базально или базально-латерально, стелились по субстрату, а затем отгибались вверх от него (см. рис. 2).

Автозооэции в них располагались беспорядочно. Дифференциация на эндо- и экзозону отсутствовала. Среди массивных колоний выделяются неправильномассивные и правильные в виде дисков, полусфер и конусов. В дисковидных и полусферических колониях локус почкования, как правило, находится в центре, а автозооэции, почкуясь базально-латерально, располагались либо параллельно друг другу, либо радиально. Пластины могут быть тонкими, прямыми или изогнутыми, волнистыми в основании, повторяющими поверхность субстрата.

К концу раннего ордовика у цистопорид появились ветвистые колонии. Автозооэции приобрели дистально-латеральный способ почкования; в результате на начальных стадиях астогенеза они инкорудировали субстрат, а затем, постоянно возвышаясь над ним, росли в форме веточек различных очертаний и размеров. Общая морфология таких колоний очень изменчива, и поэтому никакой закономерности изменений ее в процессе эволюции выявить не удалось. Разделение на эндо- и экзозону отсутствовало, лишь близ поверхности редко секретировался тонкий слой плотного известкового вещества.

В дальнейшей эволюции цистопорид ветвистая форма как таковая сохраняется, но автозооэции, почкуясь базально-латерально, росли направленно дистально и латерально, образуя соприкосновением базальных стенок по способу двуплановой симметрии мезотеку, и располагались симметрично по отношению друг к другу. Таким образом, ветвистые колонии приобрели двухслойно-симметричный план строения, что нашло отражение в упрощенной форме веточек (см. рис. 8, 34), имеющих в поперечном сечении овальное очертание. Ветвистый тип колоний, возникнув в лланвирне у гексагонеллин, развивался параллельно с предыдущими у церамопорин и фистулипорин в последующие периоды палеозоя. На более поздних этапах эволюции при сохранении двухслойно-симметричного плана строения гексагонеллины создали с помощью анастомоз сетчатые конструкции. В раннем карбоне в колониях обособились фронтальная и дорсальная поверхности, и колонии приобрели билатерально-симметричный план строения (Goniocladiidae) (см. рис. 9). В поперечном сечении их веточки имеют яйцевидную форму, слегка суженную и заостренную на фронтальной стороне и слабо расширенную на дорсальной. Ветвистые колонии гониокладиид, дихотомируя, образовывали еще и сетчатые конструкции вследствие слияния боковых отростков второго и третьего порядков. Для некоторых родов цистопорид характерна дву- и трехлопастные колонии.

В филогенезе цистопорид наблюдается тенденция к упорядоченному расположению автозооэций в процессе их почкования — от параллельного и радиального плана строения с беспорядочным распределением апертур (подотряды Сегаторогина и Fistuliporina) и гораздо более правильному двухслойно-симметричному строению (Hexagonellina) и билатерально-симметричному (Goniocladiidae).

Автозооэции имеют в разной степени видоизмененную цилиндрическую форму (см. рис. 2, 8, 32, 33). В эволюции отряда она не претерпела существенных изменений и оказалась постоянным признаком, хотя у гексагонеллин автозооэции приобрели в разной степени коленчатоизогнутую форму, но сохранили при этом трубчатость с постоянным диаметром в онтогенезе (см. рис. 8). У большинства цистопорид апертуры автозооэций круглые, варьирующие по величине диаметра, уменьшающиеся в эволюции отряда. Нередко круглое очертание апертур нарушаются в зависимости от формы и размеров присутствующих в них лунариев. Если радиус изгиба лунариев меньше радиуса апертур, то последние приобретают овальное очертание, причем длинная ось располагается параллельно лунарию (см. рис. 8). Если радиус больше радиуса апертуры, то последняя становится слегка расширенной (см. рис. 14, 32, 33). В тех случаях, когда радиусы апертуры и лунария равны между собой, апертура остается круглой.

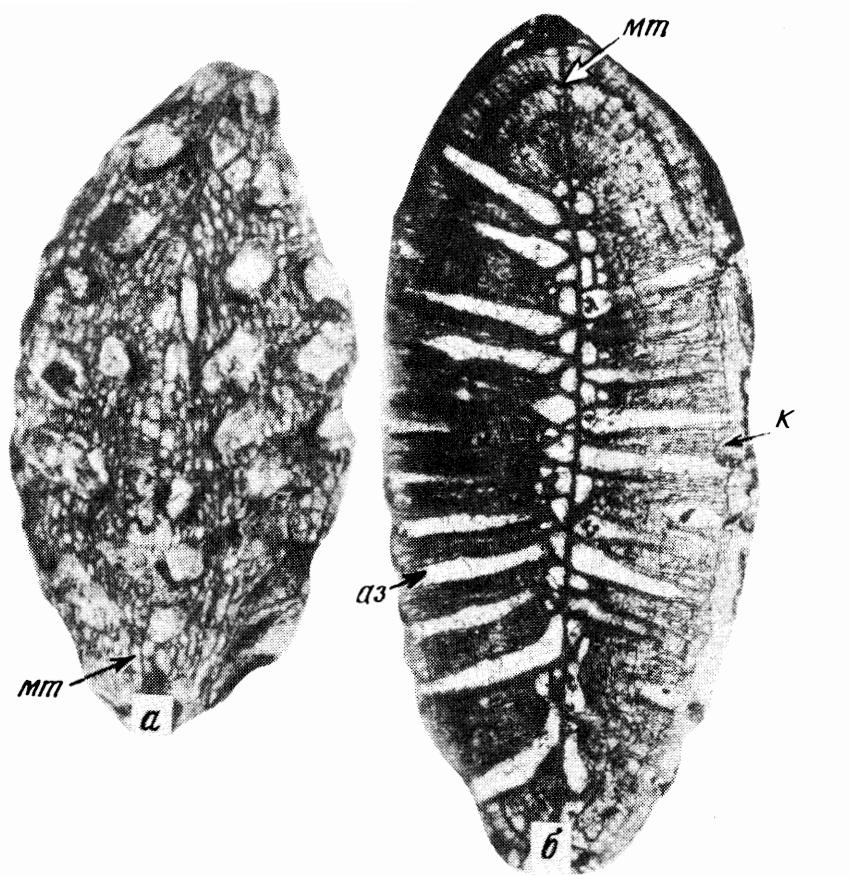


Рис. 34. Двухслойно-симметричный план строения колоний

a — *Pakridictya maculata* Männil, sp. nov.; Таллинн, музей Института геологии, N B 1240, поперечное сечение ($\times 25$); Эстония, Вайке-Пакри; средний ордовик, лланвиран, кундаский горизонт; *б* — *Hexagonella recta* Gorjunova, 1970; голотип ПИН, N 2351/117, поперечное сечение прута ($\times 20$); Юго-Западный Дарваз, р. Обиниоу при впадении ее в Пяндж; нижняя пермь, артинский ярус, сафедаронская свита

В целом план строения колоний, форма автозооцеиев и их апертур у цистопорид — достаточно консервативные признаки. Они характеризуют отряд или подотряды.

Цистопориды обладают очень тонкими, равномерными по всей длине автозооциальными стенками, толщина которых, как правило, не превышает 3—5 мкм. Микроструктура стенок зернистая или пластинчатая (см. рис. 2, 8), причем первый тип стенок преобладал у древних родов, а второй — у поздних. Характер микроструктуры в отдельных случаях определяет род, семейство или подотряд (*Fistuliporina*).

Из внутризооциальных структур у цистопорид развиты практически только диафрагмы, гемисепты и каналикулусы. Диафрагмы редкие, иногда единичные (см. рис. 2). В филогенезе прослеживается тенденция к их утрате. Так, у гексагонеллии диафрагмы практически отсутствуют, но у некоторых из них имеются гемисепты (см. рис. 8). Оба признака обычно принимаются во внимание при диагностике видов, но они не имеют при этом решающего значения. Присутствие каналикулусов характеризует семейство *Actinotrypidae* (см. рис. 14).

Полиморфизм обусловлен наличием неозооцеиев, эксилязооцеиев, мегазооцеиев и карликовых зооцеиев (см. рис. 2, 12). Предполагается, что эти зооцеии могли выполнять защитную функцию. Они характеризуют семейство и роды.

В стенках автозооцеиев отдельных родов присутствуют минутопоры. Капилляры развиты в лунариях отдельных видов fistulipor или пронизывают утолщенные стенки автозооцеиев в экзозоне (см. рис. 12). Пузырчатая ткань — один из наиболее важных структурных элементов цистопорид. Ее строение многообразно. Обильнее всего она развита у fistuliporин и гексагонеллии (см. рис. 8, 12, 32, 34). Среди цистопорид монтикулярный тип колоний широко представлен у ордовикских родов гексагонеллии и у многих родов fistuliporин. Монтикулы у них обычно сложены укрупненными автозооцеями с определенной ориентацией лунариев или пузырчатой тканью (см. рис. 32). Наличие упорядочено расположенных монтикул используется при диагностике семейств; строение, состав и характер ориентации в них автозооцеиев учитывается в родовых, а размеры их чаще в видовых диагнозах.

Геноцисты встречаются спорадически и известны лишь у немногих родов в колониях, достигших половозрелой стадии (см. рис. 14, 33).

ОТРЯД TREPOSTOMIDA

Для трепостомид характерны разнообразные по очертанию и размерам пластинчатые, массивные, ветвистые и очень редко сетчатые колонии (см. рис. 3, 4). В их истории от раннего ордовика до конца триаса преобладали ветвистые колонии, формировавшиеся путем базально- и дистально-латерального почкования. Они имели параллельный или радиальный план строения с беспорядочной ориентацией апертур на поверхности колоний.

Перечисленные колонии, образующиеся при базально-латеральном почковании, имели расширенную базальную часть нередко с толстым слоем эпитехи, несущей укрепительную функцию (Мянниль, 1961). Диаметр колоний варьировал от 0,5 см до 40—50 см. В колониях нет дифференциации на эндо- и экзозоны. Такой способ почкования и связанная с ним форма колоний характеризуют древнейших представителей отряда (*Esthoniopora*, *Orbipora* и др.).

В процессе исторического развития, начиная с лланвирина, трепостомиды приобрели дистально-латеральный способ почкования. Зона появления дочерних почек сместилась с проксимального конца материнских зооидов ближе к дистальному. Колонии стали расти не вширь, а вверх, создавая ветвистые формы. Отбор шел в сторону уменьшения площади, занимаемой узким основанием колоний на субстрате, и увеличения числа зооидов за счет роста в высоту. Среди ветвистых колоний наиболее древней формой можно считать грибовидную (см. рис. 3, 4). На начальных стадиях астогенеза формировалась стержневидная, слегка расширенная в основании веточка, направленная вертикально вверх. Вскоре колония разрасталась в ширину, по форме напоминая гриб. В отличие от конусовидных колоний с расширенным основанием, имеющих эпитеху, в грибовидных колониях зооиды открывались на все стороны, в том числе и на нижнюю поверхность, обращенную к субстрату, но приподнятую над ним посредством "ножки". Четкой дифференциации на эндо- и экзозону еще нет, обособление этих зон наблюдается в астогенезе стержневидных, т.е. прямых и разветвленных кустистых колоний. У ветвистых форм в эндозоне зооции плотно примыкали друг к другу проксимально, а ближе к дистальным концам между стенками соседних автозооцеиев в результате их изгиба оставались зазоры, которые заполнялись либо известковым веществом, либо вновь почкующимися гетерозооцеями, что способствовало обособлению экзозоны (см. рис. 3, 35). Следовательно, при дистально-латеральном почковании

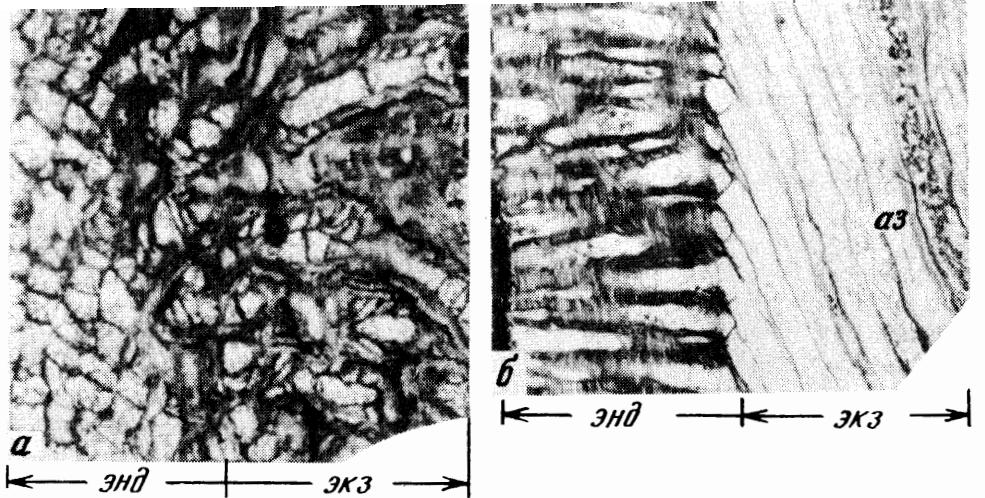


Рис. 35. Эндо- и экзоны колоний
 а — *Homotrypella granulifera* (Ulrich, 1879); экз. ПИН, N 3398/81, продольное сечение ($\times 40$); Эстония, Юкснурме; средний ордовик, лландейло, кукурзеский горизонт; б — *Agaxoroga araxensis* Мого佐va, 1970; экз. ПИН, N 2351/373, продольное сечение ($\times 20$); Юго-Восточный Памир, Боз-Торе; верхняя пермь

формировались уже более высоко интегрированные колонии, в которых открылась возможность развития полиморфизма. В онтогенезе материнского автозооцения место закладки дочерних почек могло быть или в средней части, или смещено дистально. У трепостомид просматривается тенденция развития от пластинчатых и массивных колоний с базально-латеральным почкованием к массивным и ветвистым с дистально-латеральным. Последние доминировали в позднем палеозое. Однако у трепостомид отсутствует строгий порядок в расположении апертур на поверхности колонии. Это один из важных признаков данного отряда. Форма колоний и способ почкования вместе взятые имеют большое значение при выделении родов трепостомид и лишь в редких случаях используются при диагностике таксонов более высокого ранга.

Автозооцении трепостомид трубчатые — многогранно-призматические, варьирующих размеров. В поперечном сечении они, как правило, полигональные, реже округлые. В филогенезе трепостомид многогранность автозооцении оставалась наиболее постоянным признаком, характеризующим отряд. Изменения выражались лишь в приобретении ими более правильной призматической формы, ромбической в поперечном сечении (*Rhombotrypa*, *Eodyscritella*). Морфофункциональный анализ выявил прямую зависимость между размерами и формой автозооцении, с одной стороны, и способами почкования и формой колоний — с другой. Крупные и относительно короткие автозооцении, с более или менее параллельным или радиальным расположением характерны для пластинчатых и массивных колоний с базально-латеральным почкованием (см. рис. 3). Такие колонии еще не дифференцированы на эндо- и экзоны. Удлиненные и относительно узкие, в разной степени изогнутые на дистальных концах (от 15 до 90°), вертикально расположенные автозооцении характерны для ветвистых колоний с дистально-латеральным почкованием. В них четко обособлены эндо- и экзоны (см. рис. 35). Форма автозооцении у трепостомид — характерный признак отряда.

Апертуры трепостомид полигональные или округло-многоугольные, беспорядочно расположенные на поверхности колоний. Многоугольные апертуры преобла-

дали у древних трепостомид (см. рис. 12), а округлые доминировали у более молодых (см. рис. 10). Форма апертур и их размеры — важный видовой признак.

Стенки автозооцении могут быть двух типов: 1) одинаковый толщины в онтогенезе всего автозооцения у тех таксонов, где отсутствует деление на эндо- и экзозоны (см. рис. 3), 2) одинаковой толщины в эндозоне и равномерно или неравномерно утолщенные (четковидные) в экзоzone (см. рис. 35). Микроструктура стенок или зернистая (гранулярная), или пластинчатая (Астрова, 1978; Singh, 1979). Пластинчатый тип микроструктуры сам по себе не испытал особых преобразований в филогенезе отряда. Однако он довольно четко подразделяется на три подтипа: параллельно-пластинчатый, косопластинчатый и поперечно-пластинчатый (см. рис. 10). Разные подтипы микроструктуры встречаются в одних и тех же отрядах и наоборот.

Внутризооцальные структуры у трепостомид представлены диафрагмами, гемифрагмами и цистифрагмами. Распределение диафрагм в онтогенезе и в астогенезе весьма изменчиво. В филогенезе отряда выявить закономерности в развитии диафрагм не удается. Однако, как правило, у древних родов они развиты слабее, чем, например, у девонских форм. Девонские роды отличаются исключительным обилием диафрагм (*Atactotoechus*, *Anomalotoechus* и др.), а большинство позднепалеозойских родов совсем их не имеет (*Dyscritellidae*, *Ulrichotrypellidae*). Особенности формы, характер распределения и частота диафрагм используются как критерии в диагнозах родов и видов. Положение гемифрагм в астогенезе тоже изменчиво: у древних родов они многочисленны и распределялись в автозооцениях более или менее равномерно, у позднепалеозойских форм они, как правило, приурочены к экзоzone. Форма, частота и особенности распределения гемифрагм — признаки родов и видов. Цистифрагмы свойственны только трепостомидам и лишь отдельным родам древнего семейства *Monticuliporidae* (см. рис. 13, 35).

Полиморфизм у трепостомид обусловлен наличием акантозооцении (см. рис. 17), выполнявших защитную функцию, а также мезо-, эксиля- и осевых зооцении (см. рис. 3, 17, 19), служивших для укрепления колоний. Видимого порядка в расположении и числе акантозооцении в колониях нет. Размеры их варьировали от мелких до крупных, причем в некоторых филогенетических линиях шло укрупнение акантозооцении. Наличие акантозооцении определяет семейство, а способ и место их заложения, форма и размеры являются родовыми признаками. Четкие изменения в развитии мезозооцении не просматриваются. В целом они характерны для раннепалеозойских форм, а в позднем палеозое были свойственны лишь отдельным родам. Наличие эксилязооцении характеризует таксон подотрядного ранга (*Amplexoropina*). Оевые зооцении присущи лишь некоторым родам трепостомид. Пузырчатая ткань развита только у самых древних родов. Среди трепостомид встречаются таксоны с монтикулами (семейство *Monticuliporidae*). Стелляторы, капилляры и бугорки у трепостомид развиты у немногих родов. Какие-либо структуры, свидетельствующие об особенностях размножения, у них отсутствуют.

ОТРЯД RHABDOMESIDA

Морфологии рабдомезид посвящены обобщающие работы Блейка (Blake, 1983) и Горюновой (1985а). Предлагаемый здесь обзор сделан с учетом дополнительных сведений, полученных при изучении нового фактического материала.

Рабдомезиды имели тонковетвистые, нередко нитевидные, правильные, стержневидные или дихотомирующие, иногда сегментированные колонии, диаметром 0,5 мм до 2–3 мм, реже 5 мм и более. Среди них неизвестны сетчатые

и инкрустирующие формы. Все рабдомезиды, как правило, обладают строго правильным спиральным планом строения колоний. При базально-латеральном способе почкования автозооэции в процессе роста располагались по спирали, причем положение каждого последующего автозооэция совпадает с первоначальным положением предыдущего после поворота его на определенный угол вокруг оси и дополненного сдвигом вдоль этой же оси (см. рис. 36). Вследствие этого рабдомезиды обладали винтовой симметрией, которая, по-видимому, способствовала большей прочности изящных колоний. Подтверждением высказанного предположения о том, что колонии рабдомезид с винтовой симметрией имели большую прочность и устойчивость, служит недавно проведенное исследование

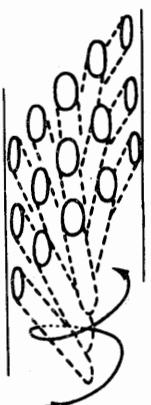


Рис. 36. Схема спирального почкования автозооэциев в колониях рабдомезид

Читема и Томсона (Cheetham, Thomson, 1981). Испытав на прочность древовидные колонии кайнозойских и современных хейлостомид, они установили что их сопротивление разрушению под воздействием внешних факторов находится в прямой зависимости от конструкции опорных скелетных частей этих колоний. На модельных и реальных колониях они показали, что гибкость увеличивает возможность противостоять разрушению. Таким образом, с достаточной уверенностью можно утверждать, что изменение конструкции колоний рабдомезид способствовало возрастанию их устойчивости и прочности. В то же время спираль является в природе сдерживающим началом, направленным на экономию энергии и материала. Как подчеркивалось выше, колонии рабдомезид мелкие, в некоторых случаях нитевидные и построены микроскопическими автозооэциями. Это также предполагает, что рабдомезиды строили колонии с наименьшей затратой материала и максимальным использованием энергии для их быстрого роста и воспроизводства новых зоидов и колоний (Blake, 1979, 1980).

В процессе филогенеза рабдомезид спиральный план строения оставался у них неизменным. Это один из главных признаков отряда. Однако он имел свои отличительные черты в разных подотрядах. В одном случае спиральный план строения непосредственно не наблюдается, и о нем лишь косвенно свидетельствует продольно-рядовое и диагональное расположение апертур на всех сторонах колоний. В центре колонии автозооэции расположены компактно, непосредственно примыкая друг к другу и напоминая расположение таковых в ветвистых колониях трепостомид. Это наиболее древний и относительно примитивный тип спирального плана строения (подотряд Goldfussitrypina), ордовик—пермь. В другом случае формировалась срединная ось, благодаря соприкосновению базальных стенок автозооэциев (см. рис. 7, 18, 24). У отдельных родов (*Oltoseetaxis*) в центре колонии на каком-то этапе астогенеза формировалась слабо выраженная "мезотека". Она достигала краев колонии и не нарушила продольно-диагонального распределения апертур автозооэциев на поверхности

колонии. Затем эта "мезотека" переходила в обычную срединную ось. Рассмотренный план строения, возникший в среднем ордовике, определяет подотряд *Nikiforovellina*. В третьем подотряде — *Rhabdomesina* также доминирует спираль как одна из форм роста, но в более сложном виде. Формирование колоний происходило здесь путем роста вертикальных и центрально расположенных одного или целого пучка осевых зооциев, вокруг которых по спирали почковались автозооэции, открывавшиеся апертурами на поверхности со всех сторон колонии (см. рис. 20, 22).

Таким образом, в филогенезе рабдомезид ясно выражена тенденция к усложнению спирального плана строения в трех направлениях, отвечающих трем подотрядам. Первый наиболее древний тип характеризует подотряд *Goldfussitrypina* (середина раннего ордовика—конец перми), второй — подотряд *Nikiforovellina* (средний ордовик—конец перми), третий — подотряд *Rhabdemesina* (поздний девон—конец перми).

В колониях рабдомезид поражают совершенство, гармоничность, исключительная точность ориентации автозооэциев и значительное разнообразие гетерозооэциев. Автозооэции удлиненно- или укороченотрубчатые, слабо изгибающиеся на дистальных концах, с округло-ovalными и овальными апертурами, открывающимися на всех сторонах колоний строго правильными продольными и диагонально пересекающимися рядами (см. рис. 7, 18, 22). Стенки тонкие, ровные, параллельно-пластинчатые в эндозоне и сильно утолщенные, косо- или поперечно-пластинчатые в экзозоне. Диафрагмы, гемифрагмы и гемисепты встречаются спорадически. Цистифрагм нет. Из гетерозооэциев развиты текти-, мета- и осевые зооэции, выполнявшие в колониях функции укрепления и опоры (см. рис. 7, 20, 22), а также экзакантозооэции (см. рис. 18), эндакантозооэции (см. рис. 22) и аллозооэции (см. рис. 24), служившие для защиты поверхности колоний. У них неизвестны ни гоноцисты, ни гонозооэции, ни овицеллы.

В эволюции отряда форма тектизооэциев сохраняется неизменной. Варьирует лишь их число в промежутках между апертурами от большего к меньшему (нематотрипы—мойереллы) и наблюдается тенденция к их более упорядоченному расположению. В развитии метазооэциев у многих родов проявляется тенденция к увеличению их числа, упорядочению и локализации в промежутках между автозооэциями. Если у древних представителей метазооэции были единичными и размещались хаотично на любом участке колонии, то у поздних родов они располагались рядами. Экзакантозооэции по размерам и особенностям распределения сильно варьируют. Однако наблюдается тенденция к упорядоченности вдоль продольных рядов апертур или по периметру вокруг них. Эндакантозооэции обычно немногочисленны. Их число почти всегда соответствует числу апертур. Изменчивость их незначительная. В историческом развитии рабдомезид просматривается тенденция к увеличению числа осевых зооэциев в пучке — от одного до нескольких десятков. Количественные изменения сопровождались качественными преобразованиями: единственный осевой зооэций имел цилиндрическую форму, а многочисленные осевые зооэции представляют многогранные призмы с гораздо более мелкими размерами. У рабдомезид хорошо развиты поры, стеллятопоры, капиллярная система и бугорки.

В классификации рабдомезид на уровне семейств, подсемейств и родов решающая роль принадлежит полиморфизму: отсутствию или наличию и определенному сочетанию различного рода гетерозооэциев (текти-, мета-, экзаканто-, эндаканто-, алло- и осевых зооэциев), а также межзооэциальных структур (пор, стеллятопор, капилляров и др.).

Существующие разногласия в определении систематического состава и объема этого отряда делают анализ его морфологии особенно необходимым. В этой работе криптостомиды принимаются в объеме двух подотрядов: Ptilodictyina и Timanodictyina. Первый из них был богато представлен в бассейнах раннего палеозоя, а второй доминировал в позднем палеозое.

Криптостомиды представлены растущими вверх от субстрата пластинчатыми и ветвистыми колониями, а также сетчатыми, образованными с помощью анастомоз, без перекладин, с широкими пределами изменчивости внешних очертаний и размеров (см. рис. 5, 32). Сегментированные формы встречаются редко, но известны у некоторых семейств.

Ветвистая форма колоний у криптостомид является изначальной. Она очень характерна для птилодиктийд, известных с аренига (волховский горизонт). В эволюции отряда ветвистые колонии сохраняются до конца перми. Значительным изменениям подвержены лишь очертания самих веточек и их размеры. Сетчатые конструкции известны у криптостомид с конца раннего ордовика. Как уже отмечалось, эти сетки создавались с помощью анастомоз. Они имели, как правило, пластинчатую или вееровидную форму, слегка расширяющуюся дистально (см. рис. 32). В процессе эволюции криптостомиды с сетчатой формой колоний постепенно исчезают к началу карбона. В позднем палеозое преобладали ветвистые формы (подотряд тиманодиктийин). В развитии этого подотряда шло упрощение формы колоний вплоть до инкрустирующей. Таксономическое значение внешней формы колоний у криптостомид, как и других мшанок, невелико.

Колонии имеют двухслойно-симметричный план строения (см. рис. 8, 28). Автозооции, почкаясь базально-латерально и строго фиксированно, располагались, как правило, в шахматном порядке, а их апертуры — обычно правильными продольными и диагонально пересекающимися рядами (см. рис. 21). В эволюции отряда план строения остается практически постоянным за исключением позднепалеозойских родов, у которых не всегда четко выражена мезотека, и может рассматриваться как основной признак отряда.

Автозооции у криптостомид трубчатые, прямые или коленчатоизогнутые, слегка суженные проксимально и немного расширенные дистально, как правило, с овальными и округлыми апертурами (см. рис. 21). В астогенезе они изменяются незначительно: стенки их в эндозоне значительно тоньше и с иной микроструктурой, чем в экзозоне. В историческом развитии криптостомид трубчатые автозооции, с одной стороны, изменялись в сторону уменьшения их диаметра и образования овальных, круглых апертур, а с другой — приобретали коленчато-изогнутую форму трубок, расширенных проксимально и слегка суженных к дистальному концу (см. рис. 21), причем место изгиба совпадает с границей эндо- и экзозон: чем уже экзозона, тем короче отогнутая часть, и наоборот. В астогенезе же форма автозооций очень устойчива. В филогенезе отряда какие-либо закономерности в изменении коленчато-изогнутых автозооций не выявлены.

Для отряда криптостомид характерна пластинчатая микроструктура стенок (см. рис. 21, 37). В эндозоне колоний, т.е. на проксимальных концах автозооций, микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. В экзозоне характер расположения пластин меняется. Пластинчатые отложения насылаются здесь не параллельно, а под углом друг к другу, образуя конус (см. рис. 37) или располагаясь дугообразно (см. рис. 21). Конусообразные стени выступают в виде гребешков или валиков, разделяющих ряды апертур. При дугообразной микроструктуре стенок выступы на поверхности колоний, как правило, не наблюдаются, но в области экзозоны при этом образуются промежутки между

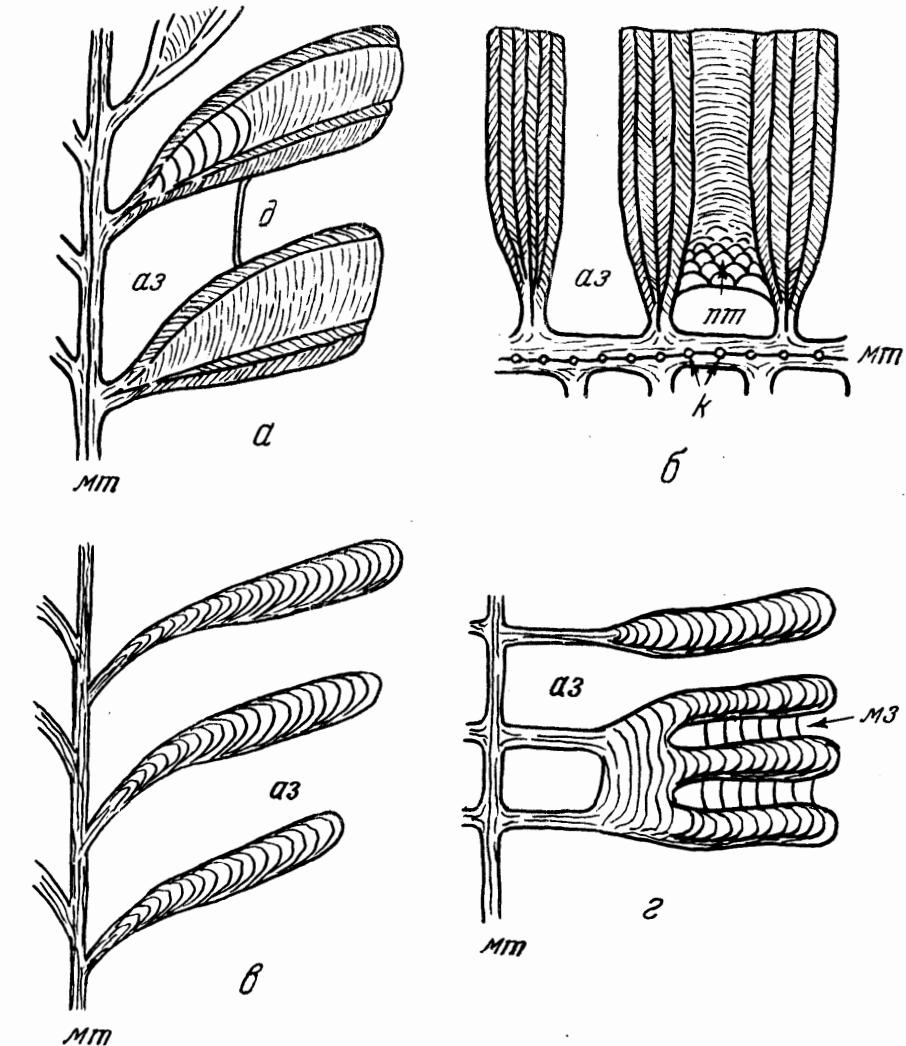


Рис. 37. Микроструктура стенок в колониях криптостомид
а, б — конусовидная микроструктура (древнейший тип): а — продольное сечение, б — поперечное сечение; в, г — дугообразная микроструктура: в — продольное сечение, г — поперечное сечение

автозооциями, которые заполняются или пузырчатой тканью у древних представителей (Ptilodictyinae, Stictoporellinae), или различными гетерозооциями.

В филогенезе параллельно-пластинчатая микроструктура в области эндозоны — устойчивый признак. Сочетание параллельно-пластинчатой микроструктуры с конусовидной характерно для древних подсемейств (Ptylodictyinae, Stictoporellinae). Более поздним криптостомидам свойственна параллельно-пластинчатая микроструктура в эндозоне и дугообразная в экзозоне (Phaenoporinae и др.). В полости автозооций диафрагмы очень редки; гемисепты присутствуют в коленчато-изогнутых автозооциях; цистифрагмы известны лишь у рода *Phragmophera*; гемифрагм нет. В эволюции отряда прослеживается тенденция к изменению формы апертур от овальной (подотряд Ptilodictyina) к округлой (подотряд Timanodictyina), сопровождавшаяся уменьшением их размеров.

Полиморфизм у криптостомид обусловлен развитием трех типов гетерозооций (мета-, мезо- и фоссазооций), обеспечивавших укрепление и защиту

колоний (см. рис. 21). Они почковались в экзозоне и различным образом располагались вокруг апертур. Наличие одного из указанных типов зооцеиев определяет семейственную принадлежность. Форма, размеры и способы расположения мезо- и фоссазооцеиев обычно относительно устойчивы; число же метазооцеиев изменялось по принципу полимеризации, т.е. шло увеличение их числа от рода к роду в эволюции семейств (стиктопореллы фенопорины).

В число характерных структурных элементов колоний криптостомид входят пузырчатая ткань, поры, капилляры и стелляторы. Эти образования носят изменчивый характер и, как правило, встречаются в различных таксонах. Монтикулярный тип колоний наблюдается у немногих родов, чаще всего ордовикских (см. рис. 32). Монтикулы состоят или из метазооцеиев, или из мезозооцеиев. Нередко они сложены просто кальцитовым веществом. Достоверные гоноцисты у криптостомид не известны. Морфология своеобразных структур, относимых к гоноцистам у ряда родов криптостомид, вызывает большое сомнение (Некорошев, 1961; Копаевич, 1975; Hillmer, Schallreuter, 1987).

ОТРЯД TUBULIPORIDA

ПОДОТРЯД PALEOTUBULIPORINA

Тубулипориды представлены в палеозое подотрядом палеотубулипорин (Bgoos, 1973; Dzik, 1981). Для него характерны ветвистые, относительно просто устроенные с параллельным планом строения, сложные, двухслойно-симметричные колонии, инкрустирующие — цепочечные, с последовательным ростом (см. рис. 1). Сетчатые формы отсутствуют. Форма колоний у палеотубулипорин не отличалась большим разнообразием, но изменялась в соответствии со способом почкования. Первые палеотубулипорины (*Wolinella*, начало лланвирна) характеризуются тонковетвистыми колониями. Автозооцеии в них почковались базально-латерально по одному в каждой последующей генерации и открывались на поверхности колонии последовательно со всех ее сторон, располагаясь без особого порядка.

В истории подотряда доминировал базально-латеральный способ почкования. В среднем ордовике таким же способом формировались также ветвистые колонии, однако диаметр их увеличивался путем умножения числа вертикально растущих автозооцеиев от генерации к генерации до определенного предела. Примером могут служить роды *Clonopora* и *Dentalitrypa* (семейство *Phaceloporidae*). Тенденция к более упорядоченному двухслойно-симметричному расположению автозооцеиев при базально-латеральном почковании четко выражена у рода *Diploclema* (см. рис. 8). Этот тип колоний, возникнув в лланвирне, развивался параллельно с другими до конца силура (семейство *Diploclemaidae*).

На более поздних ступенях эволюции в среднем ордовике ветвистые колонии палеотубулипорин строились уже усложненным способом почкования, сочетавшим базальный и дистально-латеральный, с дифференциацией зооцеиев на осевые и автозооцеии у *Crownoporidae*. У рода *Kukersella* осевые зооцеии почковались базально в виде пучка в осевой зоне колонии, а автозооцеии — дистально-латерально, располагаясь вокруг внешнего ряда пучка осевых зооцеиев (см. рис. 27). В поперечном сечении эти колонии имеют округлое очертание. В развитии рода *Kukersella* от середины до конца ордовика варьировал только диаметр колоний.

В конце лланвирнского века среднего ордовика у палеотубулипорин появились стелющиеся колонии, которые затем существовали параллельно с ветвистым формами. Как правило, личинки этих мшанок использовали в качестве субстрата раковины брахиопод, трилобитов или иглокожих. Самый древний тип стелющихся колоний известен у рода *Corynotrypa* (см. рис. 1), имевшего дистальное по-

чкование. Почкование шло от анцеструлы с округлорасширенным протоэциумом. На ее дистальном конце развивался, как правило, один автозооцеий и затем это повторялось в каждой из последующих генераций (Taylor, 1985). Отличительная особенность почкования коринотрип состоит в том, что внутренняя стенка между соседними автозооцеями отсутствует (см. рис. 1). По способу линейного роста *Corynotrypa* напоминает юрский род *Rugiforopsis* из отряда *Cheilostomida*, но зоиды последнего имеют полную стенку (Taylor, 1980). Ряд авторов (Larwood, Taylor, 1979) считает, что у коринотрип самый примитивный способ почкования, известный у мшанок. Однако в палеонтологической летописи стенолемат дистальный способ почкования более совершен. Он появился в начале лланвирна, а не в начале аренига (латорпа), откуда известны самые древние мшанки с известковым скелетом (*Revalotrypa*, *Estoniopora*). Следовательно, коринотрипидный тип (дистальный способ) почкования, несмотря на его казалось бы выраженную примитивность, нельзя считать самым древним и принимать за исходный при решении вопроса о происхождении и филогении мшанок.

Со среднего ордовика до раннего силура параллельно с рассмотренным типом стелющихся колоний формировались корковидные колонии различной конфигурации: дисковидные (*Scenellopora*), вееровидные (*Flabellotrypa*) и линейные, многорядные (*Saganella*). Все они формировались при базально-латеральном почковании. У *Scenellopora* автозооиды в процессе почкования имели соединенные стенки только на проксимальных концах и свободные в дистальных частях. У *Flabellotrypa* автозооиды соприкасались по всей длине вееровидной колонии, а открывались только строго по краю колонии, причем радиус веера ограничивался длиной автозооцеиев (см. рис. 1). У *Saganella* автозооцеии располагались в несколько линейных рядов и соединялись только в проксимальных частях (см. рис. 1). Здесь следует особо подчеркнуть, что в колониях палеотубулипорин полностью отсутствует дифференциация на эндо- и экзозоны.

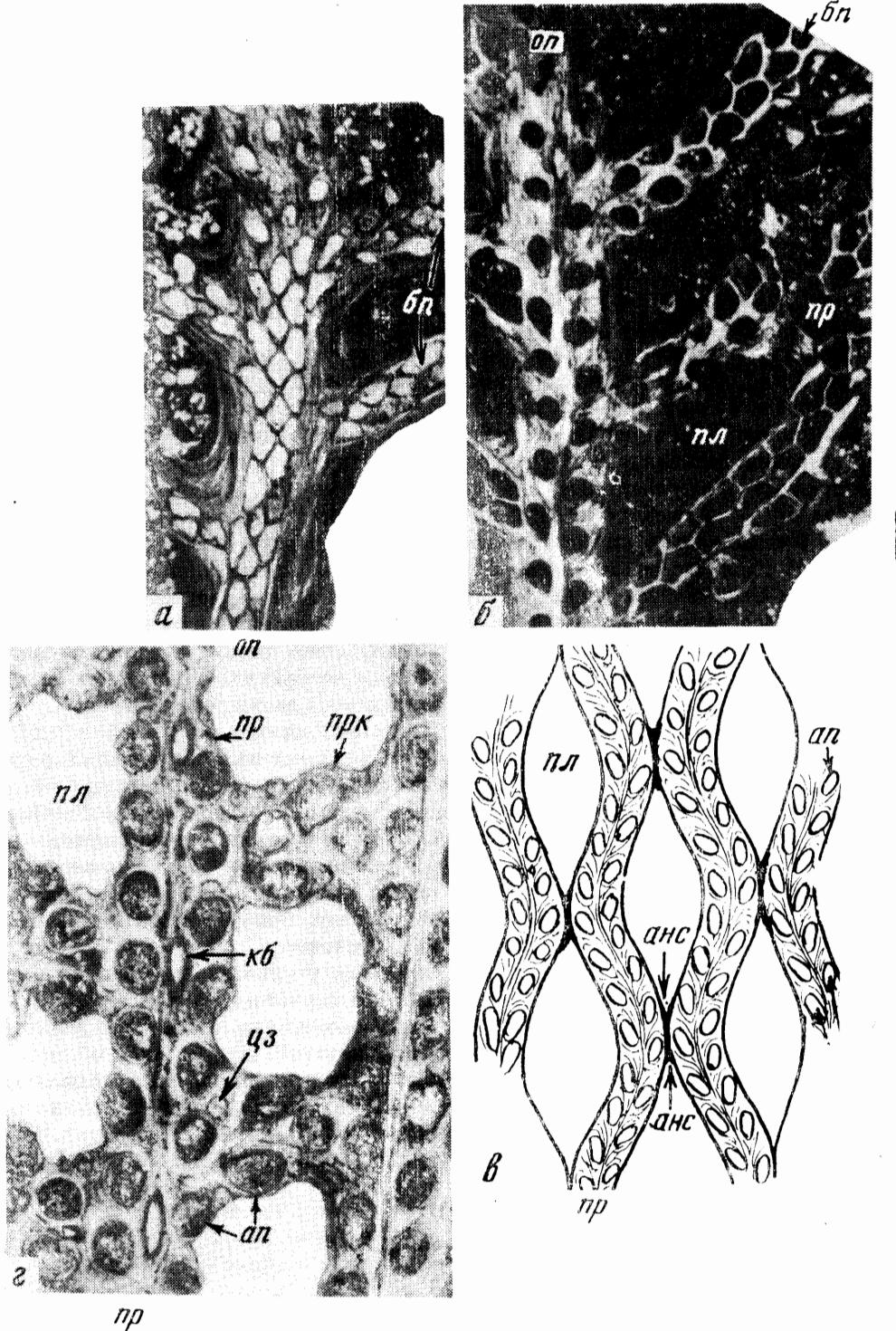
В эволюции формы колоний и коррелятивно связанных с ней способов почкования у палеотубулипорин намечаются две тенденции. С одной стороны, идет усложнение ветвистых форм от волинелл до кукерселл, а с другой — упрощение колоний, переход к стелющимся формам у коринотрип. Развитие способов почкования шло от базально-латерального через дистально-латеральный и дистальный к более сложному, сочетающему базальный и дистально-латеральный способы почкования в одной колонии. Сама по себе форма колоний очень изменчива, но план внутреннего строения более стабилен и служит критерием семейственной или родовой принадлежности.

Автозооцеии палеотубулипорин удлиненно- трубчатые, веретеновидные или боченковидные, с длинным перистомом (см. рис. 1, 8). Апертуры круглые, без лунариев. Стенки тонкие или слегка утолщенные, равномерные по всей длине с параллельно-пластиначатой микроструктурой.

Полиморфизм обусловлен наличием вазозооцеиев и осевых зооцеиев у отдельных родов (см. рис. 8, 10). Диафрагмы развиты только в осевых зооцеиях. Гемифрагмы, цистифрагмы и гемисепты отсутствуют. Развиты поры и псевдопоры (см. рис. 10). Гонозооцеии неизвестны. Наличие или отсутствие гетерозооцеиев характеризует семейства.

ОТРЯД FENESTELLIDA

Многие аспекты морфологии и классификации фенестеллид с различной степенью детальности освещены в специальных статьях и монографиях (Condrea, Elias, 1944; Elias, Condrea, 1957; Шульга-Нестеренко, 1949, 1951, 1955; Шишова, 1950; Tavener-Smith, 1973; Dunaeva, Morozova, 1975; Некорошев, 1977; McKinney, Gault, 1980; McKinney, Raup, 1982; McKinney, 1983a,b; Морозова, 1987; Вискова, Морозова, 1988). Здесь же сделана попытка детального анализа морфологии



фенестеллид и трактовки функционального значения их структур с целью выявления закономерностей в изменении признаков во времени.

Фенестеллиды обладают ветвистыми (древовидными или перистыми) и сетчатыми колониями разных размеров и очертаний с инкрустирующим основанием (см. рис. 5). Их объединяет правильный, но очень своеобразный план строения прутьев, имеющих билатеральную симметрию (см. рис. 9). Автозооэции у них почковались базально-латерально и, чередуясь, располагались на каждом пруте двумя и более линейными рядами в один или несколько ярусов, разделенных килем или килеватой пластиной. При этом обособились фронтальная поверхность, на которую открывались апертуры, и дорсальная без апертур (см. рис. 9, 12, 25, 28, 30).

В ветвистых колониях вертикально растущие прутья или свободные в виде прямых стержней, или слабо волнистые, или дихотомирующие, или с боковыми отростками (*Ralfinella*, *Pseudohornera*, *Enallopora*, *Rhombocladia*). Перистые колонии имеют в разной степени утолщенный центрально расположенный прут, от которого в строго чередующейся последовательности ответвлялись под определенным углом более тонкие боковые прутья, не соединенные перекладинами (рис. 38; *Glaconome*, *Diploporaria*, *Penniretepora*, *Acanthocladia*, *Kalvariella*), или с перекладинами (см. рис. 38; *Matheropora*, *Arborocladia*). Они образуют, как правило, вееровидные формы, где у ветвистых колоний шло постепенное увеличение числа прутьев путем дихотомии, а в перистых по мере роста последовательно удлинялись боковые прутья. Форма и размер "веера" в каждом отдельном случае определялись, очевидно, факторами среды: характером грунта, формой субстрата, различного рода препятствиями на пути роста, соседством с другими организмами, характером гидродинамического режима, размером частиц взвесей и скоростью их осаждения, наличием и распределением пищевых ресурсов и т.д. Например, "веер" мог быть большим или маленьким, узким или широким, быстро или медленно расширяющимся, но при этом форма роста и билатеральный план строения прутьев оставались без изменений. В связи с этим для таксономии важное значение имеет форма колонии (ветвистая или перистая), которая характеризует семейства и роды. Варьирование в пределах ветвистых или перистых форм — это признаки, которые не учитываются в классификации, но непременно отмечаются, так как при палеоэкологических реконструкциях они могут дать ценную информацию о гидродинамическом режиме, особенностях сопутствующей биоты и пр. В историческом развитии фенестеллид ветвистая форма роста оставалась постоянной до конца перми, но число рядов автозооэциев на пруте, особенно в перистых колониях, имело тенденцию к увеличению (например, от двух рядов у *Penniretepora* до трех и более у *Acanthocladia*; то же самое у *Diploporaria*, *Baculopora* и *Thamniscus*).

Среди сетчатых колоний четко прослеживаются два способа соединения прутьев и образования петель.

Соединение анастомозами. В процессе роста извилистые прутья, сливааясь попарно в местах их наибольшего изгиба, образуют единый — анастомозу, который, как правило, по ширине равен двум предыдущим. Анастомозный тип

Рис. 38. Строение колоний фенестеллид

а, б — перистые: а — *Arborocladiella simplex* Gorjunova et Mologozova, 1979; голотип ПИН, N 2287/618, тангенциальное сечение ($\times 20$); Центральная Монголия, правый берег урочища Орхейн-Хундэй; нижний карбон, турне-визе; б — *Ptyloporeta cedula* Gorjupova et Mologozova, 1979; голотип ПИН, N 3535/746, тангенциальное сечение ($\times 20$), основной прут и боковые прутья, соединенные перекладинами; Центральная Монголия, окрестности Улан-Батора; средний — верхний карбон; в — сетчатая с анастомозами, тангенциальное сечение колонии с двумя рядами автозооэциев на пруте; г — сетчатая с перекладинами, *Septopora exogata* Gorjupova, 1975; голотип ПИН, N 2351/409, тангенциальное сечение ($\times 40$); Центральный Памир, р. Чон-Су; нижняя пермь

сетчатых колоний у фенестеллид наиболее древний (рис. 38; *Phylloporina*, *Moeggerphylloporina*, *Reteoporidra*, *Reteoporina*, *Phyllopora*, *Kingoroga* и др.). Он появился в начале среднего ордовика и сохранился до конца перми. Размеры и форма петель в астогенезе относительно устойчивы, но широко варьируют в эволюции отряда.

Соединение перекладинами. Эта конструкция сеток доминирует у фенестеллид, причем у одних групп перекладины, соединяющие морфологически сходные или идентичные прутья, не имеют автозооцеев (рис. 12; *Fenestella*, *Polypora*), у других — они с автозооцелями (рис. 38; *Pesnastylus*, *Septopora*), у третьих — с гетерозооцелями (рис. 23; *Mirifenestella* и др.). В этом случае изменчивость габитуса сеток незначительна в пределах одного таксона и довольно широка в эволюции отряда.

Кроме вееровидных или листовидных конструкций, сетчатые фенестеллиды строили также колонии в виде конуса (воронковидные, бокаловидные, кубковидные и пр.). При этом конус обычно был повернут узким концом вниз (динамический конус, постепенно расширяющийся кверху, или конус роста) (см. рис. 7, 8).

Сетчатые конструкции с одним утолщенным прутом сбоку создавали лирообразные колонии. От одного утолщенного первичного прута справа или слева в одной плоскости под разными углами ветвились последовательно более узкие вторичные прутья, соединенные перекладинами, причем в процессе роста передний край колонии постепенно расширялся. При наличии двух утолщенных прутьев образовалась вееровидная сетчатая колония, ограниченная ими с двух сторон. В базальной части колонии первоначально рос один утолщенный прут, который, дихотомируя, давал два уплощенных прута, направленных в противоположные стороны. Каждый из этих прутьев, дихотомируя навстречу друг другу, создавал вееровидную сетчатую конструкцию, состоящую из прутьев, соединенных перекладинами. Форма такой колонии напоминает равнобедренный треугольник с обращенной вниз вершиной. В этом случае также наблюдается динамика роста, связанная с развитием или увеличением числа прутьев путем дихотомии. С инженерной точки зрения в сетчатых колониях особенно ярко проявляется принцип наиболее рационального распределения строительного материала, по-видимому, с расчетом на самые случайные и разнонаправленные нагрузки при максимальной поверхности колонии.

Особый интерес представляет конструкция сеток с утолщенным прутом в центре колонии, который рос в форме винта по спирали (см. рис. 8). Этот прут в процессе вертикального роста давал боковые отростки путем дихотомии, непрерывно создавая боковые сетки, подобно Lytorgora. Но в отличие от последней, сетки росли не вертикально, а почти перпендикулярно к направлению роста утолщенного прута. Такая форма роста колоний характерна для родов *Archimedes*

и *Kazarchimedes*, появившихся в позднем палеозое. Какие преимущества давала спиральная форма роста колоний, неясно. На этот счет высказано несколько суждений. Возможно, это связано с необходимостью увеличения поверхности облова при минимальной конструкции на площадь субстрата (Яковлев, 1923; Нехорошев, 1928; Cowen et al., 1972; McKinney, 1980a; McKinney, Raup, 1982). Шульга-Нестеренко (1955, с. 6) считала, что спираль у *Archimedes* увеличивала поверхность колонии с минимальной затратой скелетного материала для ее устойчивости в пространстве. Нам представляется, что эти функции неразрывно связаны между собой и были свойственны в равной мере винтообразным формам. Рассмотренные конструкции характерны для форм, состоящих из одинарной сетки, несущей автозооцели.

Многие фенестеллиды имеют колонии, состоящие из двойной сетки: основной и вспомогательной ("защитной"). Первая состоит из прутьев, несущих автозооцели и соединенных перекладинами. Вторая сетка, вспомогательная, зооцели не несет и, как правило, расположена на высоко поднятых килях и килевых

бугорках, соединенных различным образом над фронтальной или дорсальной поверхностью основной (см. рис. 30). Эта конструкция сеток представляет собой уникальное явление у мшанок. У подавляющего большинства родов "защитная" сетка прикрывает фронтальную поверхность колоний, а у *Bicorbis* она занимает дорсальное положение.

Форма петель и прутьев вспомогательных сеток и способы расположения их относительно главных сильно варьируют. У одних таксонов число петель "защитной" сетки равно числу апертур на пруте основной или в два раза меньше, а петли основной сетки прикрыты утолщенными прутьями "защитной" (*Hemitrypa*, *Unitrypa*, *Hinganotrypa*). У других родов петли "защитной" сетки расположены поперек петель основной и одновременно соединяют один ряд апертур автозооцеев одного с таким же рядом апертур автозооцеев соседнего прута основной сетки. Они имеют овальную форму и расположены перпендикулярно по отношению к петлям основной сетки. Над одной петлей нижней сетки имеются 3—4 петли "защитной" (*Pseudounitrypa*). У третьих родов петли обеих сеток открыты и полностью совпадают по форме и размерам, а апертуры прикрыты прутом "защитной" сетки (*Loculipora*, *Isotrypa* и др.). В подотряде *Fenestellina* по наличию или отсутствию "защитной" сетки я предлагаю выделять надсемейства, а особенности ее строения и места расположения относительно фронтальной поверхности рассматривать как родовые признаки.

Таким образом, колонии фенестеллид устроены значительно сложнее, чем у большинства палеозойских стенолемат. С одной стороны, автозооцели связаны процессом почкования непосредственно друг с другом, а с другой — объединялись общим гипостегальным целомом на отдельных прутьях, которые затем сливались друг с другом в местах закономерных изгибов, образуя анастомозы, или соединялись с помощью перекладин.

В отличие от других отрядов, фенестеллиды имеют значительно более короткие трубчато-цилиндрические и грушевидные автозооцели с круглыми апертурами, без лунариев. Первая форма автозооцеев характеризует филлопоринин, стоящих у истоков фенестеллид, а вторая — фенестеллин. В филогенезе отряда изменение автозооцеев шло в сторону уменьшения длины и расширения их на проксимальном конце, сильного сужения и отгибания на дистальном. Этот процесс, по-видимому, был непосредственно связан с положением полипида в зооидах. Очевидно, у филлопоринин в процессе роста удлиняемых автозооцеев полипид постепенно перемещался к дистальному концу, о чем свидетельствует наличие у них нередко многочисленных диафрагм. В грушевидных автозооцелях фенестеллин диафрагмы отсутствуют, но присутствие гемисепт на границе сужения и изгиба, т.е. в области "вестибуля", допускает стабильное положение в них полипидов. В обоих случаях форма автозооцеев в астогенезе изменялась незначительно. Каждый последующий автозооцель копирует предыдущий без каких-либо вариаций в зоне повторений не только по форме, но и по размерам. В пределах подотрядов форма автозооцеев — наиболее постоянный признак, хотя у фенестеллин на углубленных тангенциальных сечениях она имела тенденцию изменяться от прямоугольной до гексагональной, иногда приобретая побовидное или червеобразное очертание (Нехорошев, 1977; Морозова, 1974; Морозова, Вискова, 1977). Этот факт, очевидно, свидетельствует о различии в расположении автозооцеев в процессе почкования.

По форме автозооцеев в тангенциальном сечении в сочетании с характером киля и килевых бугорков у фенестеллид выделяются роды, хотя данный критерий не всегда надежен, поскольку форма автозооцеев нередко варьирует не только в пределах таксона, но и колонии. Например, в одной колонии могут сочетаться автозооцели с треугольным и треугольно-трапециевидным, треугольным и пятиугольным сечением и т.д.

В полости укороченно-трубчатых автозооцеев имеются диафрагмы, а в грушевидных — нет.

видных обычно присутствуют гемисепты. Те и другие образования встречаются спорадически. Гемифрагмы и цистифрагмы отсутствуют. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая.

Фенестеллиды обладают такими гетерозооэциями, как лепто-, пара-, каверно-, цикло- и микрозооэции, служившими для защиты и очистки поверхности колоний (см. рис. 32, 33, 35). Однако, несмотря на большое разнообразие зооциальных форм, полиморфизм не играл существенной роли в эволюции фенестеллид, поскольку каждый из перечисленных типов зооциев присущ практически только одному или немногим родам. Исключение составляют лишь циклоzoоции, которые развиты в различных семействах фенестеллин. Для всех фенестеллид характерны хорошо развитая капиллярная система, бугорки и ризоиды (см. рис. 38). У многих родов известны овицеллы (см. рис. 33).

В некоторых филогенетических линиях киль и килевые бугорки имели тенденцию к увеличению своих размеров и изменению формы, разрастаясь не только вверх в виде булавы, но и латерально.

В классификации фенестеллид важным признаком является не столько внешняя форма колоний (веер, воронка или винт), которая варьирует в широких пределах, а сама конструкция сеток (анастомозирующие, с перекладинами, винтообразные и др.). Она, как правило, служит семейственным признаком.

Во всех линиях развития фенестеллин наблюдается увеличение числа рядов автозооциев на пруте независимо от конструкции колоний — будь она ветвистой, перистой или сетчатой. В эволюции каждого семейства более древнее подсемейство имеет, как правило, по два ряда, а поздние — по три и более рядов автозооциев. Наиболее изменчивыми признаками у фенестеллид являются морфология и размеры петель, диаметр прутьев, форма и размеры перекладин и анастомоз. Эти признаки используются при характеристике видов.

* * *

Изучение эволюционной морфологии палеозойских мшанок позволило установить основные тенденции и закономерности в развитии колоний и составляющих их структурных элементов.

1. Палеозойский этап развития мшанок характеризуют шесть видов и не менее 20 разновидностей колоний. Выявлена тенденция к изменению от пластинчатых однослойных и многослойных колоний через стелющиеся и массивные к ветвистым и сетчатым конструкциям. Первоначально развитие палеозойских мшанок шло в сторону уменьшения горизонтальной поверхности колоний (от пластинчатых к массивным, затем к ветвистым и сетчатым, возвышающимся над субстратом), что спасало от возможного засыпания механическими взвесями и позволяло избежать конкуренции с сидячими организмами.

2. В астогенезе палеозойских мшанок различаются зона астогенетического изменения, охватывающая проксимальную часть, и зона астогенетического повторения, соответствующая стадиям морфологической зрелости.

3. Большинство палеозойских мшанок принадлежало к свободностенным формам, за исключением палеотубулопорин, объединявших и прикрепленностенных.

4. Соединительные поры в стенках автозооидов у преобладающего числа палеозойских мшанок отсутствуют.

4. Судя по внутреннему строению колоний, палеозойские мшанки обладали париетальным почкованием. Столониального почкования у них, по-видимому, не было.

6. По месту закладки дочерних почек в онтогенезе материнских зооидов различаются четыре способа почкования: базальный, базально-латеральный, дистально-латеральный и дистальный, причем последний из них появился в эволюции мшанок позже остальных.

7. Для древних таксонов характерны тонкие стенки одинаковой толщины и равномерные по всей длине автозооиды. Поздние стенолематы имели подобные стены только в эндозоне, а в экзозоне стены утолщались.

8. Для палеозойских мшанок характерны два типа микроструктуры стенок автозооидов и других гетерозооидов: зернистый и пластинчатый. Первый тип является, вероятно, древним. Он не претерпел изменений ни в онтогенезе зооидов, ни в астогенезе, ни в филогенезе. Пластинчатый тип микроструктуры изменился как в онтогенезе автозооидов, так и в астогенезе, что выражалось в различной координации пластинчатых кристаллов относительно друг друга, но без видимых закономерностей в филогенезе.

9. В филогенезе стенолемат на первом этапе их развития претерпела значительные и относительно быстрые изменения форма автозооидов. При этом развитие шло от трубчатых, прямых автозооидов с круглыми апертурами у дистопорид к многогранным, трубчатым призматическим автозооидам у трепостомид, затем к коническим с овальными апертурами у рабдомезид, к колено-вато-изогнутым с овальными и круглыми апертурами у криптостомид, к веретено-видным и коробочковидным автозооидам с выступающей апертурной частью а счет длинного перистома у палеотубулопорин и, наконец, к грушевидным автозооидам с округлыми апертурами у фенестеллид (фенестеллин). В каждом отряде форма автозооидов и их апертур — наиболее устойчивые признаки.

10. Дальнейшая эволюция протекала путем усложнения плана внутреннего строения колоний — от беспорядочного, произвольного расположения в них автозооидов у древних цистопорид и трепостомид к более правильной и закономерной последовательности по спирали у рабдомезид, затем по плану двухсторонней симметрии с мезотекой у криптостомид, а потом к палеотубулопоринам и фенестеллидам с билатеральной симметрией и апертурами только на фронтальной поверхности. Эти изменения обеспечивали повышение устойчивости колонии спираль), экономию строительного материала и, в конечном счете, увеличение числа питающих зооидов и, следовательно, поверхности облова.

11. С усложнением плана внутреннего строения колоний изменялось расположение апертур — от беспорядочного, у большинства цистопорид и трепостомид гораздо более правильному, строго закономерному продольно- и диагонально-рядовому распределению их у остальных отрядов. При ресничном способе питания мшанок упорядоченная координация их лоффоров и щупалец способствовала более эффективному регулированию скорости движения и направления водного тока с пищевыми частицами через колонию или вокруг нее.

12. Дальнейшая эволюция палеозойских мшанок сопровождалась совершенствованием укрепительно-защитных приспособлений (развитие полиморфизма и межзооидальных структур) и способов полового размножения (образование гонокистов и овицелл). В филогенезе стенолемат отчетливо проявился полиморфизм, непосредственно связанный с дифференциацией и специализацией функций. Предполагается, что одна группа зооидов (аканто-, цикло-, каверно-, микро-, лепто- и фоссазооиды) выполняла защитную функцию, другая (нео-, мезотекти-, эксиля- и метазооиды) отвечала за укрепление и упрочение колоний, вазо- и аллозооиды усиливали функцию питания.

КРИТЕРИИ КЛАССИФИКАЦИИ ПАЛЕОЗОЙСКИХ МШАНОК

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ КЛАССИФИКАЦИИ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

Классификация палеозойских мшанок основана на морфологии скелета колоний. Такой подход выработался исторически и до сих пор остается единственным, поскольку именно известковый скелет колонии, а чаще всего лишь его фрагменты, отвечающие зоне повторения в астогенезе, мы находим в ископаемом состоянии. Поэтому поле деятельности палеобиозоолога ограничено набором признаков, который представляет структуру колонии. На их основе составляются характеристики для всей иерархии таксонов.

За время изучения палеозойских мшанок разрабатывалась и постепенно совершенствовалась их классификация. Однако эта проблема не утратила своей актуальности и ныне. Общепринятая система мшанок до сих пор отсутствует. Среди специалистов пока нет единства в оценке таксономической значимости тех или иных признаков. К сожалению, полностью отсутствуют сведения о морфологической связи признаков мягкого тела с таковыми известкового скелета, столь необходимые для более достоверной интерпретации таксономического значения признаков жесткого скелета, с которыми приходится иметь дело палеонтологам. Неудивительно поэтому, что имеются разногласия в представлениях о числе и ранге тех или иных таксонов.

История классификации высших таксонов мшанок освещена в ряде работ (Hartmer, 1930; Nutman, 1959; Ryland, 1970; Boardman et al., 1983; Морозова, 1984; Вискова, Морозова, 1988). Первоначально классификация мшанок опиралась исключительно на морфологию мягких органов современных форм. Щупальца с ресничками подтвердили животную, а не растительную, как полагали вначале, природу мшанок, которые получили почти одновременно два названия: *Polyzoa* (Thompson, 1830) и *Vrwozoa* (Ehrenberg, 1831). Вскоре по форме лоффора мшанки были разделены на две крупные группы — с подковообразным и круглым лоффорами (Blainville, 1834), причем первая группа включала лишь пресноводных мшанок (Beneden, 1848), а вторая — всех морских (Busk, 1852). Олман (Allman, 1856), полагая, что группы мшанок, выделенные по форме лоффора, искусственны, использовал при классификации еще один признак — эпистом. Мшанок, у которых есть эпистом вокруг рта, он назвал *Phylactolaemata* (покрытые). Этот признак характерен только для пресноводных форм. Мшанок, у которых эпистом отсутствует, Олман отнес к группе *Gymnolaemata* (голоротые), которая включала все морские формы, но первоначально только современные. Позднее по положению ануса мшанки были разделены на *Entoprocta* и *Ectoprocta* (Nitsche, 1869). Первые затем были выделены в особый тип (Hatschek, 1888; Cori, 1929), а вторые оказались группой, эквивалентной по рангу и младшим синонимом *Vrwozoa*. Название "Vrwozoa" используется ныне большинством исследователей. Лишь некоторые специалисты пользуются названием *Ectoprocta* (Nutman, 1959 и др.). Здесь я принимаю *Vrwozoa* как название типа без *Entoprocta*.

Phylactolaemata и *Gymnolaemata* первоначально как порядки, а затем в ранге классов прочно закрепились в классификации мшанок, хотя их объем и содержание впоследствии значительно изменились. Система классов, построенная на морфологии ротового отверстия и характере оклоротовых структур (эпистом), оказалась, по всей видимости, наиболее удачной. Она довольно широко и

Таблица 2
Основные схемы классификации типа Bryozoa

Bassler, 1953	Вискова, Морозова, 1988
Подтип <i>Ectoprocta</i> Nitsche, 1869	Надкласс <i>Phylactolaemata</i> Allman, 1856
Класс <i>Gymnolaemata</i> Allman, 1856	Надкласс <i>Gymnolaemata</i> Allman, 1856
Отряд <i>Ctenostomata</i> Busk, 1852	Класс <i>Stenolaemata</i> Borg, 1926
<i>Cyclostomata</i> Busk, 1852	Отряд <i>Cystoporida</i> Astrova, 1965
<i>Trepostomata</i> Ulrich, 1882	<i>Tubuliporida</i> Johnston, 1847
<i>Cryptostomata</i> Vine, 1884	<i>Trepostomida</i> Ulrich, 1882
<i>Cheilostomata</i> Busk, 1852	<i>Rhabdomesida</i> Astrova et Morozova, 1956
Класс <i>Phylactolaemata</i> Allman, 1856	<i>Cryptostomida</i> Vine, 1884
Boardman et al., 1983	<i>Melicertitida</i> Pergens, 1890
Класс <i>Stenolaemata</i> Borg, 1926	<i>Cerioporida</i> Hagenow, 1851
Отряд <i>Tubuliporata</i> Johnston, 1847	Класс <i>Eurystomata</i> Marcus, 1938
(= <i>Cyclostomata</i> Busk, 1852)	Надотряд <i>Alcyoniidae</i> Johnston, 1847
<i>Trepostomata</i> Ulrich, 1882	Надотряд <i>Fenestellidae</i> Astrova et Morozova, 1956
<i>Cryptostomata</i> Vine, 1884	Отряд <i>Phylloporinida</i> Lavrentjeva, 1985
<i>Cystoporata</i> Astrova, 1965	<i>Fenestellida</i> Astrova et Morozova, 1985
<i>Fenestrata</i> Elias et Condra, 1957	Надотряд <i>Membraniporidea</i> Viskova, superordo nov.
Класс <i>Gymnolaemata</i> Allman, 1856	Надотряд <i>Eurystomellidae</i> D'Hondt, 1985
Отряд <i>Ctenostomata</i> Busk, 1852	Принятая автором
<i>Cheilostomata</i> Busk, 1852	Класс <i>Gymnolaemata</i> Allman, 1856
Класс <i>Phylactolaemata</i> Allman, 1856	Отряд <i>Ctenostomida</i> Busk, 1852
Класс <i>Gymnolaemata</i> Allman, 1856	<i>Cheilostomida</i> Busk, 1852
Подкласс <i>Stenolaemata</i> Borg, 1926	Класс <i>Stenolaemata</i> Borg, 1926
Отряд <i>Cyclostomida</i> Busk, 1852	Отряд <i>Cystoporida</i> Astrova, 1965
<i>Cystoporida</i> Astrova, 1965	<i>Trepostomida</i> Ulrich, 1882
<i>Trepostomida</i> Ulrich, 1882	<i>Rhabdomesida</i> Astrova et Morozova, 1956
<i>Rhabdomesida</i> Astrova et Morozova, 1956	<i>Cryptostomida</i> Vine, 1884
<i>Cryptostomida</i> Vine, 1884	<i>Tubuliporida</i> Johnston, 1847
<i>Fenestrata</i> Elias et Condra, 1957	(= <i>Cyclostomata</i> Busk, 1852)
Подкласс <i>Eurystomata</i> Marcus, 1938	<i>Fenestellida</i> Astrova et Morozova, 1956
Отряд <i>Ctenostomida</i> Busk, 1852	Класс <i>Phylactolaemata</i> Allman, 1856
<i>Cheilostomida</i> Busk, 1852	

долго была распространена среди неонтологов и палеонтологов. Как современные, так и все ископаемые мшанки относились к двум классам: *Phylactolaemata* (пресноводные) и *Gymnolaemata* (морские). Эта система с небольшими изменениями вошла в бриозологические справочники (Bassler, 1953; Астрова и др., 1960).

Борг (Borg, 1926) предложил разделить по форме зооидов обширную и разнообразную группу постпалеозойских и современных гимнолемат на собственно *Gymnolaemata*, имеющих "норовидную" форму зооидов (в объеме *Ctenostomida* и *Cheilostomida*), и *Stenolaemata* (в объеме *Cyclostomida*) (= *Tubuliporida*), обладающих трубчатыми зооидиями. Эти группировки, согласно Боргу, эквивалентны по рангу *Phylactolaemata*, Маркус (Marcus, 1938) разделил гимнолемат по строению аппарата для выталкивания щупалец на стенолемат и эвристомат, оценив их как подклассы.

Долгое время предложения Борга и Маркуса не принимались бриозологами. Большинство специалистов использовали традиционное деление мшанок на классы *Phylactolaemata* и *Gymnolaemata*. И только некоторые исследователи придержи-

вались деления на три класса: *Phylactolaemata*, *Gymnolaemata* и *Stenolaemata* (Silen, 1944a, b; Ryland, 1970; Boardman, Cheetham, 1973, Горюнова, 1975a, 1985a, б; Boardman et al., 1983) (табл. 2). Недавно Кубанин (1984) и Морозова (1984) восстановили классификацию Маркуса и приняли деление гимнолемат на два подкласса: *Stenolaemata* и *Eurystomata*. Позже Вискова и Морозова (1988) повысили ранг гимнолемат до надкласса, который они разделили на классы стенолемат и эвристомат (см. табл. 2).

В настоящей работе принимается деление мшанок на три класса: *Gymnolaemata*, *Stenolaemata* и *Phylactolaemata* (см. табл. 2).

Обзор существующих классификаций показывает, что в понимании отрядов также имеются разногласия, касающиеся их ранга или систематического положения. Например, одни бриохнологи принимают стенолемат в объеме пяти, а другие — шести или семи отрядов (см. табл. 2). Первые рассматривают рабдомезид как подотряд криптостомид, а вторые — как самостоятельный отряд. Отряд *Fenestellida* (=Fenestrata) Вискова и Морозова (1988) относят к классу *Eurystomata*, а Бордман (Boardman et al., 1983) и Горюнова (1989) — к классу *Stenolaemata* (см. табл. 2). Приведенные примеры показывают, что необходимость улучшения классификации мшанок остается весьма острой.

АНАЛИЗ КРИТЕРИЕВ КЛАССИФИКАЦИИ

В морфологической части работы впервые прослежены эволюционные преобразования структур, составляющих колонии, и дана оценка таксономического значения признаков. На эволюционно-морфологический основе удалось определить те критерии, на которых, как представляется, может быть создана филогенетическая система палеозойских мшанок. При ее построении использовались результаты изучения онтогенезов зооцеиев, астогенеза и колониальной интеграции. При этом были приняты во внимание также явления параллельного развития, процессы поли- и олигомеризации (Горюнова, 1985а, б, 1987, 1989, 1990). Следовательно, был использован более полный, чем прежде, комплекс признаков, причем с учетом их эволюционных изменений.

Новый подход к таксономической оценке признаков, связанных с развитием мшанок как колониальных организмов, позволил выявить наиболее стабильные структуры, которые используются в диагнозах класса и подотрядов. Такие медленно меняющиеся признаки, как план строения колоний и зооциальный полиморфизм, характеризуют отряды, подотряды и семейства. Большинство полимеризованных признаков определяет подсемейства и роды в группах с правильным планом строения колоний.

Все палеозойские мшанки, за исключением бесскелетных ктеностомид, вслед за Бордманом (Boardman et al., 1983) включаются мною в класс стенолемат, который состоит из шести отрядов (см. табл. 2). Их объединяют трубчатые автозооцеи с терминально расположенными апертурами, хорошо развитый известковый скелет и зернистая или пластинчатая микроструктура стенок.

Каждый отряд обладает определенной, относительно устойчивой во времени формой автозооцеиев и их апертур. В качестве другого важного признака для некоторых отрядов предлагается использовать план строения колоний, который зависит от способа почкования автозооцеиев и, как оказалось, коррелятивно связан с их формой. Поэтому в целом можно говорить о цистопоридном, трепостомидном, рабдомезидном (спиральном), криптостомидном (двухслойно-симметричном), тубулиторидном и фенестеллидном (биплатерально-симметричном) планах колоний.

Для классификации таксонов более низкого ранга особое значение имеет полиморфизм зооцеиев. Наличие или отсутствие того или иного типа зооцеиев или их сочетание позволяют четко разграничить подотряды и семейства.

При этом используется также уровень колониальной интеграции, выраженный в виде ди-, три- и тетраморфных колоний (Горюнова, 1987).

При делении мшанок на подсемейства и роды при строго правильном плане строения их колоний учитывается число гомологичных зооцеиев в идентичных генерациях и его изменение в сторону увеличения (полимеризация). Кроме того, при характеристике подсемейств принимается во внимание степень развития того или иного признака, присущего данному семейству. При отсутствии гетерозооцеиев и произвольном плане строения колоний выделение родов основано на наличии или отсутствии, а также на характере строения межзооциальных образований (пузырей, монтикул и др.) и особенностях распределения пор, стелляторов, капилляров и т.д.

Определение видов основано преимущественно на количественной характеристике признаков.

Вместе с тем, систематическое значение некоторых морфологических признаков, прежде считавшихся важными, значительно понижено. Например, характер микроструктуры стенок оценивался ранее нередко как признак отрядного ранга. Однако комплексное изучение мшанок показало, что различные типы микроструктуры встречаются в одних и тех же группах. Диафрагмы в автозоидах являются внутренними структурами по происхождению и, казалось бы, должны быть ценных при характеристике высших таксонов. В то же время последовательность и частота их расположения отражают темпы роста автозоидов, и, следовательно, скорость перемещения в них полипидов, которая в значительной степени определялась экологическими причинами.

Ниже рассматриваются таксономические критерии для каждого отряда отдельно.

ОТРЯД CYSTOPORIDA

Отряд *Cystoporida* установлен Астревой (1964), объединившей в нем 34 рода палеозойских мшанок, которые прежде относились к отрядам *Cyclostomida* (*Tubuliporida*) и *Trepostomida*. Из первого отряда она вывела подотряд *Seramoporina* с семействами *Seramoporidae* и *Fistuliporidae*, а из второго семейства *Dianulitidae* и *Constellaridae*. Астрая сгруппировала их таким образом, что в подотряде *Seramoporina* оказались *Seramoporidae* и *Dinulitidae*, а семейства *Fistuliporidae* и *Constellaridae* были объединены в новый подотряд *Fistuliporina* (табл. 3). По ее мнению, важными признаками, отличающими цистопорид от трепостомид и циклостомид (тубулиторид), являются лунарии и пузырчатая ткань (цистопоры), хотя эти образования присущи далеко не всем представителям отряда.

Классификация цистопорид, предложенная Астревой, была вскоре подвергнута критике. Росс (Ross, 1966) высказалась против перевода некоторых родов трепостомид в отряд цистопорид. Утгард (Utgard, 1968a), как и Росс, исключил из этого отряда дianулитид. Позже Морозова (1970a) дополнила цистопорид новым подотрядом *Hexagonellina*, объединив в нем по наличию пузырчатой ткани семейства *Hexagonellidae*, *Goniocladidae*, *Sulcoreteporidae* (=Cystodictyonidae) и *Etherellidae* (см. табл. 3), отличающиеся "более сложным типом почкования, при котором образуется срединная пластина, разделяющая колонию на две симметричные половины" (там же, с. 70). При этом, кроме родов и семейств, имеющих настоящую мезотеку и, следовательно, двухслойно-симметричное строение, она включила в состав гексагонеллин семейство *Goniocladidae*, отличающееся билатеральным планом строения колоний, в которых обособились дорсальная и фронтальная поверхности.

При сравнении гексагонеллин с подотрядами *Seramoporina* и *Fistuliporina* (в понимании Астревой) не удалось выявить ни одного признака, объединяющего эти три группы. Сюда относится, если даже не учитывать разнообразия коло-

Таблица 3

Основные схемы классификации отряда Cystoporida

Астрова, 1964

Подотряд Ceramoporina Bassler, 1913
 Семейство Ceramoporidae Ulrich, 1882
 Dianulitidae Eichwald, 1889
 Подотряд Fistuliporina subordo nov.
 Семейство Constellariidae Ulrich, 1896
 Fistuliporidae Ulrich, 1882

Морозова, 1970а

Подотряд Ceramoporina Bassler, 1913
 Семейство Ceramoporidae Ulrich, 1882
 Dianulitidae Eichwald, 1889
 Подотряд Fistuliporina Astrova, 1964
 Семейство Constellariidae Ulrich, 1896
 Fistuliporidae Ulrich, 1882
 Подотряд Hexagonellina subordo nov.
 Семейство Hexagonellidae Crockford, 1947
 Goniocladiidae Waagen et Pichl, 1885
 Sulcoreteporidae Bassler, 1935
 Etherellidae Crockford, 1947

Утгард, 1983

Подотряд Ceramoporina Bassler, 1913
 Семейство Ceramoporidae Ulrich, 1882
 (=Ceramoporellidae Simpson, 1897)
 Подотряд Fistuliporina Astrova, 1964
 Семейство Anolotichiidae Utgaard, 1968
 Xenotrypidae fam. nov.
 Constellariidae Ulrich, 1896
 (=Stelliporidae Miller, 1889)
 Fistuliporidae Ulrich, 1882
 (=Chilotrypidae Simpson, 1897; Favice-
 llidae Simpson, 1897; Fistulipori-
 nidae Simpson, 1897; Odontotrypidae
 Simpson, 1897; Selenoporidae Simpson,
 1897; Cheilotrypidae Moore et Dudley,
 1944)
 Botrylloporidae Miller, 1889
 Rhinoporidae Miller, 1889

Actinotrypidae Simpson, 1897
 Hexagonellidae Crockford, 1947
 Cystodictyonidae Ulrich, 1884
 (=Arcanoporidae Vine, 1884; Acrogenii-
 dae Simpson, 1897; Thamnotrypidae
 Simpson, 1897; Sulcoreteporidae Bass-
 ler, 1935)
 Etherellidae Crockford, 1947
 Goniocladiidae Waagen et Pichl, 1885

Принятая автором

Подотряд Ceramoporina Bassler, 1913
 Семейство Revalotrypidae Gorjunova, 1986
 Ceramoporidae Ulrich, 1882
 (=Ceramoporellidae Simpson, 1897)
 Подотряд Fistuliporina Astrova, 1964
 Семейство Anolotichiidae Utgaard, 1968
 Xenotrypidae Utgaard, 1983
 Constellariidae Ulrich, 1896
 (=Stelliporidae Miller, 1889)
 Fistuliporidae Ulrich, 1882
 (=Chilotrypidae Simpson, 1897; Favi-
 cellidae Simpson, 1897; Fistuliporinidae
 Simpson, 1897; Odontotrypidae Simpson,
 1897; Selenoporidae Simpson, 1897; Chei-
 lotrypidae Moore et Dudley, 1944)
 Botrylloporidae Miller, 1889
 Подотряд Hexagonellina Morozova, 1970
 Семейство Rhinoporidae Miller, 1889
 Hexagonellidae Crockford, 1947
 Cystodictyonidae Ulrich, 1884
 (=Ascanoporidae Vine, 1884; Acrogenii-
 dae Simpson, 1897; Thamnotrypidae
 Simpson, 1897; Sulcoreteporidae Bassler,
 1935)
 Actinotrypidae Simpson, 1897
 Goniocladiidae Waagen et Pichl, 1885
 Etherellidae Crockford, 1947

ний, форма автозооидов. Цилиндрические и призматические автозооиды имеются как у церамопорин, так и фистулипорин, и только трубчатые с коленчатым изгибом — у гексагонеллин. Апертуры круглые, с лунариями или без них, и полигональные. Таким образом, лунарии, которые рассматривались Астровой как один из отрядных признаков, присутствуют далеко не у всех цистопорид, что отмечала и сама Астрова.

Если исходить из названия отряда, то за признак, объединяющий цистопорид в одну филогенетическую группу, следовало бы принять цистопоры (пузырчатую ткань). К сожалению, они известны только в подотрядах Fistuliporina и Hexagonellina. У церамопорин пузырчатая ткань не развита. За цистопоры здесь ошибочно принимались морфологические структуры (Астрова, 1964; Морозова, 1970а), представляющие собой круглые или многоугольные трубочки без каких-либо диафрагм. Развивались они в промежутках между автозооидами параллельно последним: или от базального до дистального края (неозоидии), или только в области экзозоиды (эксилязооиды). По своей морфологии они

четко отличаются от цистопор и относятся к особому типу зооидов. Утгард (Utgaard, 1983) у церамопорид считает их эксилязооидами.

Микроструктура стенок автозооидов также не свидетельствует о таксономическом единстве рассматриваемых подотрядов. Зернистая микроструктура наиболее характерна для древних представителей большинства цистопорид, а пластинчатая микроструктура в филогенезе отряда появляется позже. Какую-либо четкую границу по типам микроструктуры провести довольно трудно, поскольку они очень сходно изменялись в течение палеозоя у всего класса. Способ расположения пластин непосредственно связан с изменениями в онтогенезе автозооидов. Если в эндоzone колоний микроструктура стенок параллельно-пластинчатая, то в области экзозоиды в зависимости от степени изгиба автозооидов в процессе индивидуального роста пластины располагались или конусовидно в том случае, когда изгиб был незначителен, или дугообразно, почти параллельно поверхности колоний при значительном изгибе автозооидов (45°). Следовательно, анализ признаков, на основании которых был выделен Астровой и дополнен Морозовой отряд Cystoporida, свидетельствует о его неоднородном составе и, возможно, полифилетическом происхождении.

Позднее Утгард (Utgaard, 1983а, б), отмечая гетерогенность этого отряда, рассматривал его в объеме подотрядов Ceramoporina (с одним семейством Ceramoporidae) и Fistuliporina (см. табл. 3). В подотряд Fistuliporina, кроме имевшихся в нем ранее семейств Constellariidae и Fistuliporidae, он включил выделенные им семейства Anolotichiidae и Xenotrypidae, а также семейства Hexagonellidae, Cystodictyonidae, Etherellidae и Goniocladiidae, объединенные Морозовой (1970а) в подотряд Hexagonellina, и семейство Actitrypidae, отнесенное Горюновой (1975а) к гексагонеллинам. Кроме того, он перевел сюда соответственно из цикlostомид и криптостомид (Bassler, 1953) семейства Botrylloporidae и Rhinoporidae. По оценке Утгарда, в предложенном им составе цистопориды также не имеют ни одного морфологического признака, отделяющего и четко обособляющего их от других отрядов стенолемат. Подотряд Ceramoporina в понимании Утгарда характеризуется пластинчатыми стенками автозооидов, наличием эксилязооидов, соединительных пор и лунариев. Подотряд Fistuliporina объединяет 11 семейств, имеющих пузырчатую ткань. Лунарии имеются не у всех таксонов. У фистулипорин нет эксилязооидов и соединительных пор.

Результаты нашего исследования показали, что отрядный статус цистопорид обосновать довольно трудно. Однако попытаемся это сделать, понимая данный отряд в том объеме, в каком он принимается в настоящей работе. После тщательного морфофункционального анализа данной группы я предлагаю вслед за Утгардом (Utgaard, 1983а, б) перевести семейство Dianulitidae (но только с одним родом Dianulites) в отряд Trepustomida ввиду призматической формы его автозооидов при отсутствии у него эксилязооидов и пузырчатой ткани, а семейство Revalotrypidae, имеющее, как и большинство цистопорид, цилиндрическую форму автозооидов, целесообразным оставить в составе этого отряда (Горюнова, 1988б). Таким образом, главным и пока единственным критерием принадлежности мшанок к отряду цистопорид можно считать трубчатую форму автозооидов в виде прямых (Ceramoporina и Fistuliporina) или коленчато-изогнутых цилиндров (Hexagonellina), заканчивающихся апертурами без лунариев или с ними.

Что касается плана строения колоний, то в отличие от рабдомезид или фенестеллид он, к сожалению, не является показателем обособленности цистопорид. Два подотряда — церамопорины и фистулипорины характеризуются параллельным планом строения с произвольным расположением апертур на поверхности колоний, что сближает их с трепостомидами. Гексагонеллины же, несмотря на их сходство по ряду структур с фистулипоринами, имеют в своем

составе семейства с двухслойно-симметричными и билатерально-симметричными колониями. По первому признаку они близки к криптостомидам, среди которых, как мне представляется, и следовало бы рассматривать гексагонеллии в качестве подотрядной группы, связанной происхождением с птилодиктиинами и развивающейся параллельно с ними с начала среднего ордовика. А семейство *Goniocladiidae* с билатеральной симметрией колоний следовало бы поместить в подотряд *Phylloporigina* (отряд *Fenestellida*). Такая перестановка позволила бы заполнить перерыв в развитии филлопорин в девоне, обычно объясняемый неполнотой палеонтологической летописи. В связи с этими соображениями гексагонеллии и особенно гониокладиды с большой степенью условности рассматриваются в составе цистопорид (см. табл. 3). В настоящее время я продолжаю изучение гексагонеллии с целью уточнения их положения среди стенолемат.

Деление цистопорид на подотряды также проводится по разным критериям. У церамопорин развиты нео- и эксилязооиды при отсутствии пузырчатой ткани. Фистулипорин объединяет хорошо развитая пузырчатая ткань; гетерозооиды им не свойственны. Гексагонеллии, как уже отмечалось, имеют особый план строения колоний.

В качестве главных критериев при выделении семейств используются гетерозооиды, наличие или отсутствие лунариев в апертурах, пузырчатой ткани, минутопор и другие признаки. Родовыми критериями здесь служат форма колоний, обусловленная способом роста, форма апертур, а также особенности расположения гетерозооидов и их сочетание с другими морфологическими структурами. Разделение видов опирается в основном на количественную характеристику всех морфологических структур строения колоний.

ОТРЯД TREPOSTOMIDA

Трепостомиды — древняя группа мшанок, широко распространенная и богато представленная в палеозойских отложениях. Отрядный ранг (вначале подотрядный), присвоенный ей Ульрихом в конце прошлого века (Ulrich, 1882), никогда не подвергался сомнению, что свидетельствует о достаточно четкой морфологической обособленности трепостомид. На сегодняшний день трепостомиды — одна из наиболее хорошо изученных групп мшанок. Это касается различных аспектов их морфологии, классификации и значения для биостратиграфии. Успехи в исследовании трепостомид определяются, с одной стороны, длительностью их изучения (свыше 100 лет), а с другой — особенностями морфологии. В отличие от других палеозойских мшанок, колонии трепостомид имели крупные, в отдельных случаях прямо "гигантские" размеры. Следовательно, в полевых условиях различать их, как и макрофауну, можно невооруженным глазом, что облегчает процесс сборов и увеличивает число находок. Вероятно, это также способствовало тому, что на трепостомидах гораздо раньше, чем на других отрядах, были поставлены и частично решены вопросы, связанные с классификацией и филогенией палеозойских мшанок.

Результаты изучения трепостомид освещены в большом числе (около 500) различных публикаций, вышедших как у нас в стране, так и за рубежом. Однако только в двух из них трепостомиды рассматриваются в полном объеме (McKinney, 1974; Астррова, 1978). Первая работа содержит библиографию, охватывающую период с 1900 по 1969 г., и каталог всех таксонов с указанием для каждого из них автора, даты установления и страницы, а для видов, кроме того, — таблицы и фигуры. В библиографии, составленной Маккинни, полнее представлены иностранные работы. Список литературы по трепостомидам в монографии Астровой охватывает период от 1850 до 1972 г. Здесь значитель-

но полнее учтены публикации русских и советских авторов, чем это сделал Маккинни.

За последнее время вышли из печати работы, в которых большое место также отведено трепостомидам (Горюнова, 1975а, б; Boardman, McKinney, 1979; Yang, Lu, 1979, 1984; Hu, 1980, 1986; Морозова, 1981; Yang et al., 1981; обзор позволяет увидеть, какие значительные изменения претерпела классификация трепостомид за время их изучения. Ульрих (Ulrich, 1882) выделил трепостомид как подотряд на основе призматической формы автозооидов. Позднее вместе с Басслером (Ulrich, Bassler, 1904; Bassler, 1953) он возвел эту группу в ранг отряда и, опираясь на особенности микроструктуры стенок, разделил трепостомид на два подотряда: *Amalgamata* и *Integrata* (табл. 4). Советские палеонтологи не приняли этого деления (Астррова и др., 1960), полагая, что разные типы микроструктуры могут наблюдаться даже у представителей одних и тех же семейств. Они разделили трепостомид на 10 семейств по различным признакам (см. табл. 4). Позже Астррова (1965, 1978), проведя полную ревизию отряда, дала более подробную систему трепостомид, которая включала три подотряда и 18 семейств (см. табл. 4).

Изучение раннеордовиковых трепостомид и сравнительный анализ диагнозов крупных таксонов внутри отряда позволили сделать следующие выводы. При делении на подотряды Астррова использовала микроструктуру стенок и полиморфизм зооидов. Первый признак, как выяснилось, не дает четких границ, поскольку в каждом из подотрядов имеются все типы микроструктуры. Следовательно, этот признак на подотрядном уровне не является диагностическим. Что касается полиморфизма зооидов, то он действительно развивался очень своеобразно в каждом из подотрядов. Эстониопорины, за исключением некоторых представителей, имеют акантозооиды, халлопорины — акантозооиды и мезозооиды, амплексопорины — акантозооиды и эксилязооиды.

Одним семейством халлопорин свойственны только мезозооиды, другие характеризуются сочетанием в колониях акантозооидов и мезозооидов. Среди амплексопорин отдельные таксоны обладали эксилязооидами. В большинстве же семейств этого подотряда развиты как эксилязооиды, так и акантозооиды.

При разделении на семейства Астррова использовала, как правило, комплекс признаков. Однако определить критерии, на основании которых можно выделить семейства, очень трудно (например, диафрагмы слабо развиты или отсутствуют, неопределенно меняется структура стенок или широко распространены примитивные черты в структуре стенок). Признаки, по которым идет сравнение семейств, нередко отсутствуют в диагнозах этих таксонов (Астррова, 1978, С. 88—89). В пределах каждого из подотрядов семейства отличаются друг от друга разными наборами признаков.

При решении задач, связанных с разработкой филогенетической системы трепостомид, возникла необходимость выявить признаки, развитие которых во времени позволило бы более четко проследить становление того или иного таксона. Здесь опять же самым надежным критерием оказался полиморфизм зооидов. В результате изучения астогенеза, морфологии и путей интеграции трепостомид выявлены ди-, три-, тетра- и пентаморфные колонии, на основании которых мною предложена значительно измененная система отряда (см. табл. 4). Диагностика всех таксонов проводилась по комплексу признаков, большинство которых прослежено в развитии.

В качестве главных критериев, определяющих принадлежность к отряду трепостомид, используются призматическая форма автозооидов, открывающихся многоугольными, округло-многоугольными и неправильно овальными апертурами (беспорядочно на фронтальных сторонах пластинчатых и массивных и на

Таблица 4

Основные схемы классификации отряда Trepustomida

Bassler, 1953	Crustoporidae Dunaeva et Morozova, 1967
Подотряд Amalgamata Ulrich et Bassler, 1904	Dyscritellidae Dunaeva et Morozova, 1967
Семейство Monticuloporidae Nicholson, 1881 (=Prasoporidae Simpson, 1897)	Aisenvergiidae Dunaeva, 1964
Heterotrypidae Ulrich, 1890	Stenoporidae Waagen et Wentzel, 1886
Atactotoechidae Duncan, 1939	Ulrichotrypellidae Romantchuk, 1968
Batostomellidae Miller, 1889	Araxoporidae Morozova, 1970
(=Bythoporidae Miller, 1889)	
Stenoporidae Waagen et Wentzel, 1886	
Constellariidae Ulrich, 1890	
Подотряд Integrata Ulrich et Bassler, 1904	
Семейство Amplexoporidae Miller, 1889	
Halloporidae Bassler, 1911	
Trematoporidae Miller, 1889	
Phylloporinidae Ulrich, 1890	
Астрова и др., 1960	
Семейство Constellariidae Ulrich, 1890	
Halloporidae Bassler, 1911	
(=Calloporidae Ulrich, 1890)	
Monticuloporidae Nicholson, 1881	
(=Prasoporidae Simpson, 1897)	
Amplexoporidae Miller, 1889	
Atactotoechidae Duncan, 1939	
Eridotrypellidae Morozova, fam. nov.	
Batostomellidae Miller, 1889	
Stenoporidae Waagen et Wentzel, 1886	
Надсемейство Heterotrypaea Ulrich, 1890	
Семейство Heterotrypidae Ulrich, 1890	
Trematoporidae Miller, 1889	
Астрова, 1965, 1978	
Подотряд Esthonioporoidea subordo nov.	
Семейство Esthonioporidae Vinassa de Regny, 1921	
Orbiporidae fam. nov.	
Подотряд Halloporoidea subordo nov.	
Семейство Ditttoporidae Vinassa de Regny, 1921	
Heterotrypidae Ulrich, 1890	
Halloporidae Bassler, 1911	
Trematoporidae Miller, 1889	
Monticuloporidae Nicholson, 1881	
Mesotrypidae fam. nov.	
Подотряд Amplexopoidea subordo nov.	
Семейство Amplexoporidae Miller, 1889	
Atactotoechidae Duncan, 1939	
Eridotrypellidae Morozova, 1960	
Anisotrypidae Dunaeva et Morozova, 1967	

всех сторонах ветвистых колоний), и характер полиморфизма. Основой подразделения на подотряды, как и у Астровой, служит наличие или отсутствие тех или иных гетерозооидов. При разделении на семейства в качестве главного критерия принимается степень полиморфизма зооидов, ведущего к формированию ди-, три-, тетра- и пентаморфных колоний. При составлении диагностов подсемейств использовались сочетание нескольких типов зооидов, стеллятор и капилляров, а также форма и степень развития диафрагм в автозооидах, изменение микроструктуры стенок в онтогенезе автозооидов и другие признаки.

Необходимость выделения подсемейств возникла в связи с тем, что в подотрядах Halloporna и Amplexopora оказалось по нескольку семейств с триморфными и тетраморфными колониями, различия между которыми в пределах каждой группировки, на наш взгляд, не столь значительны, чтобы считать эти таксоны самостоятельными семействами. Поэтому ранг некоторых семейств с небольшими изменениями в родовом составе понижен до подсемейственного. В качестве родовых критериев используются и форма колонии, и способ почкования, и структура стенок автозооидов, и тип гетерозооидов. Следует отметить, что различия между родами в предыдущих классификациях во многих случаях были незначительны, что позволило Астровой (1978) свести в синонимы около 60 родовых названий. Разграничение видов основывается на количественной характеристике всех морфологических структур.

ОТРЯД RHABDOMESIDA

Диапазон таксономических рангов, присваиваемых рабдомезидам, очень широк: от семейства до отряда включительно. Однако выбор того или иного ранга для этой группы, как правило, поясняется редко. Но достаточно очевидно, что оценка рабдомезид не только в качестве семейства (Vine, 1882—1884; Ulrich, 1890; McNair, 1937; Bassler, 1911a, b; 1953), но даже подотряда (Астрова, Морозова, 1956) или инфраотряда (Cuffey, 1973) не соответствует их огромному морфологическому разнообразию и не отражает их значения в истории мшанок.

История классификации рабдомезид подробно изложена в статье Блейка (Blake, 1975) и монографии Горюновой (1985). Основателем классификации рабдомезид по праву можно считать английского палеонтолога Вайна (Vine, 1884). Семейство Rhabdomesidae является первым по времени установления, а по фундаментальным чертам своей организации составляет ядро отряда. Оно было предложено Вайном в объеме одного рода *Rhabdomeson*. По мнению Вайна (Vine, 1884, 1885) и Ульриха (Ulrich, 1890), ключевыми критериями для рабдомезид можно считать ветвистые колонии, сплошные или с осевой трубкой, трубчатые зооиды, правильно расположенные апертуры на всех сторонах колонии, присутствие акантопор или более мелких шипов и отсутствие мезопор.

До конца 60-х годов рабдомезиды, вначале как семейство, а позже как подотряд (Астрова, Морозова, 1956) включались в отряд Cryptostomata. Позднее Шишова (1968) пришла к заключению о необходимости выделения рабдомезид как самостоятельного отряда в составе трех семейств (табл. 5). Она указала на различия в основных чертах организации рабдомезид и криптостомид, одновременно подчеркнув большую морфологическую близость рабдомезид к трепостомидам.

Большинство советских бриохнологов и некоторые зарубежные авторы (Huffman, 1970; Cuffey, McKinney, 1979) признают самостоятельность отряда Rhabdomesida. Однако часть исследователей продолжает считать рабдомезид подотрядом криптостомид (Blake, 1975, 1983; Некорошев, 1977). Следуя за Шишовой, я рассматриваю рабдомезид как самостоятельный отряд стенолеммат. В результате изучения астогенеза, морфологии и путей интеграции колоний разработаны критерии классификации, на основании которых предлагается здесь уточненная система этой группы мшанок (см. табл. 5). Диагнозы всех таксонов построены на совокупности признаков, каждый из которых прослежен в развитии. Главным критерием, определяющим отрядную принадлежность, является у рабдомезид трубчатая форма автозооидов, открывающихся овальными апертурами, расположенными продольными и диагонально-пересекающимися рядами, а также спиральный план строения колоний. В основу деления на подотряды положены три разновидности спирального плана строения, которые выражаются в образовании колоний без срединной оси, колоний со срединной осью и колоний

Таблица 2

Основные схемы классификации отряда Rhabdemesida

Bassler, 1953

Отряд Cryptostomata Vine, 1884

- Семейство Arthrostylidae Ulrich, 1890
- Rhabdomesidae Vine, 1884

Астрова и др., 1960

Отряд Cryptostomata Vine, 1884

- Подотряд Rhabdomesoidea Astrova et Morozova, 1956

Семейство Rhabdomesonidae Vine, 1884

- Arthrostylidae Ulrich, 1890

Шишова, 1968

Отряд Rhabdomesonata Astrova et Morozova, 1956

Семейство Arthrostylidae Ulrich, 1890

- Rhabdemesonidae Vine, 1884
- Hypasmoporidae Vine, 1886

Blake, 1983

Отряд Cryptostomata Vine, 1884

- Подотряд Rhabdemesina Astrova et Morozova, 1956
- (=Rhabdemesonata Shishova, 1968)

Семейство Arthrostylidae Ulrich, 1882

- (=Arthroclemidae Simpson, 1897)
- Rhabdemesidae Vine, 1884
- Rhomboporidae Simpson, 1895
- Bactroporidae Simpson, 1897
- Nikiforovellidae Gorjunova, 1975
- Hypasmoporidae Vine, 1886
- (=Streblotrypidae Ulrich, 1890)

Принятая автором

Отряд Rhabdomesida Astrova et Morozova, 1956

- (=Rhabdemesonata Shishova, 1968; Rhabdemesina Blake, 1983)

Подотряд Goldfussitrypina Gorjunova, 1985

Семейство Goldfussitrypidae Gorjunova, 1985

- Подсемейство Goldfussitrypinae Gorjunova, 1985
- Nicklesoporidae Gorjunova, 1985

(=Nicklesoporidae Yang, Hu et Xia, 1988)

Семейство Mediaporidae Gorjunova, 1985

- Maychellidae Gorjunova, 1985

Подотряд Nikiforovellina subordo nov.

Семейство Arthroclemidae Simpson, 1897

- (=Nematoporidae Gorjunova, 1985)

Подсемейство Arthrocleminae Simpson, 1897

- (=Nematoporinae Gorjunova, 1985)

Primorellinae Gorjunova, 1985

- Heilocleminae Gorjunova, 1985

Семейство Bactroporidae Simpson, 1897

- Nematotrypidae Spjeldnaes, 1984
- (=Nematotrypidae Gorjunova, 1985)

Подсемейство Nematomatrypinae Spjeldnaes, 1984

- (=Nematotrypinae Gorjunova, 1985)
- Moyerellinae Gorjunova, 1985
- (=Heloporinae Gorjunova, 1985, pars)

Семейство Hypasmoporidae Vine, 1886

Подсемейство Scyptroporinae sub-fam. nov.

- (=Heloporinae Gorjunova, 1985, pars)
- Hyphasmoporinae Vine, 1886

Семейство Rhomboporidae Simpson, 1895

Подсемейство Saffordotaxinae Gorjunova, 1985

- Rhomboporinae Simpson, 1895

Семейство Nikiforovellidae Gorjunova, 1975

- Nudymilliidae Gorjunova, 1985

Подотряд Rhabdemesina Astrova et Morozova, 1956

Семейство Pseudoascoporidae Gorjunova, 1985

- Streblotrypidae Ulrich, 1890
- (=Streblascoporidae Gorjunova, 1985)
- Rhabdomesidae Vinae, 1884

с осевыми зооэциями. При выделении семейств в качестве главного критерия принимается степень развития полиморфизма зооэциев, ведущего к формированию ди-, три- и тетраморфных колоний. При выделении подсемейств используются определенное соотношение и характер расположения в колониях гетерозооэциев, а также пор, стеллятопор и капилляров. В качестве родовых критерииев используются гетерозооэции (наличие одного типа определенных гетерозооэциев или сочетание чаще всего двух типов). Разграничение видов базируется в основном на количественной характеристике всех морфологических структур в колониях.

Ревизия семейства *Arthrostylidae* выявила его гетерогенность (Горюнова, 1985). Она показала, что к артостилидам были отнесены морфологически разные группы родов, каждая из которых обладала признаками, сближающими ее не только с семействами внутри рабдомезид, но и с соответствующими семействами фенестеллид и криптостомид. По-видимому, в связи с этим Блейк в своих рассуждениях о единстве отряда криптостомид, считая семейство

Arthrostylidae филогенетически целостным, пришел к заключению о подотрядном ранге рабдомезид (Blake, 1975, 1983).

Как выяснилось, в семействе Arthrostylidae были объединены морфологически четко различающиеся группы родов. Одну из них составляют роды с тонкоклетвистыми, реже сегментированными колониями. Зооэции укороченно-трубчатые с апертурами на фронтальную сторону колонии; дорсальная сторона гладкая или продольно-струйчатая. В эту группу входят *Arthrostylus*, *Arthrostylocia*, *Hemulrichostylus* и *Heminematopora*. Указанные роды образуют семейство Arthrostylidae. Многие они переведены в отряд Fenestellida (подотряд Phylloporinina).

ОТРЯД CRYPTOSTOMIDA

В истории изучения палеозойских мшанок отрядный ранг криптостомид никогда не вызывал сомнений. Существующие разногласия касаются преимущественно объема этого отряда. Основы системы криптостомид были заложены Вайном (Vine, 1884), который предложил выделить в подотряд *Cryptostomata* отряда гимнолемат пять родов: *Ptilodictya*, *Stictoporella*, *Sulcoreterora*, *Glauconome* и *Rhabdomeson*, имеющих, по его мнению, одинаковую трубчатость, угловатую в поперечном сечении форму автозооцеиев с четко выраженным вестибулем. В дальнейшем Ульрих (Ulrich, 1890, 1893) расширил диагноз этого подотряда с учетом особенностей внешнего и внутреннего строения колоний. Он включил в него несколько семейств, различающихся по форме автозооцеиев, отметив одновременно, что эти семейства образуют две морфологически обособленные группы. Одну из них, включающую *Ptilodictyidae*, *Fenestellidae* и *Acanthocladidae*, Ульрих (Ulrich, 1890. С. 344) считал типичными криптостоматами и близкими к хейлостоматам, а вторую группу в составе *Phylloporinidae*, *Rhabdomesidae* и *Arthrostylidae*, имеющую "ветвистые колонии с автозооцеями, почекущимися от действительной или воображаемой оси и открывающимися устьями на всех сторонах цилиндрических стволов", близкой по наличию трубчатых зооцеиев к трепостоматам. Следовательно, уже на заре классификации палеозойских мшанок Ульрих указывал на гетерогенный характер криптостомат. Но этот факт в дальнейших исследованиях не принимался во внимание. Криптостоматы первоначально как подотряд, а позже в ранге отряда (Bassler, 1906) продолжали пополняться таксонами родового и семейственного рангов без критического анализа их диагностических признаков.

Первую попытку частичной ревизии криптостомат предпринял Макнейр (McNair, 1937). Изучая среднедевонских мшанок США, он обратил внимание на то, что среди криптостомат по типам колоний обособляются три группы: пластинчатая — однослойные колонии с устьями зооцеиев, открывающимися на фронтальной стороне колонии (фенестеллиды и филлопориниды), цилиндрическая — ветвистые колонии с устьями зооцеиев со всех сторон (рабдомезиды, артростилиды) и двухслойно-симметричная — бифолиатные колонии с устьями зооцеиев на двух сторонах (птилодиктииды и сулькоретепориды). К сожалению, Макнейр ограничился лишь констатацией фактов, не высказав определенных суждений относительно таксономии или филогении рассмотренных группировок.

Басслер (Bassler, 1953) рассматривал отряд *Cryptostomata* традиционно в объеме 12 семейств (табл. 6), без какой-либо попытки выявления филогенетических отношений между ними.

Астрова и Морозова (1956) предложили считать три группы, выделенные Макнейром по типам колоний, подотрядами *Fenestelloidea*, *Ptilodictyoidea* и *Rhabdomesoidea* (табл. 6), полагая, что каждый из них представляет особую филогенетическую ветвь. Позже Морозова (1966) добавила к ним установленный

Таблица 6

Основные схемы классификации отряда Cryptostomida

Bassler, 1953	Подотряд Ptilodictyoidea Astrova et Morozova, 1956
Семейство Fenestellidae King, 1850	Семейство Stictoporellidae Nickles et Bassler, 1900
Acanthocladiidae Zittel, 1880	Ptilodictyidae Zittel, 1880
Arhrostylidae Ulrich, 1888	Rhinidictyidae Ulrich, 1893
Rhabdomesidae Vine, 1884	Rhinoporidae Miller, 1889
Ptilodictyidae Zittel, 1880	Подотряд Timanodictyoidea Morozova, 1966
Stictoporellidae Nickles et Bassler, 1900	Семейство Timanodictyidae Morozova, 1966
Rhinidictyidae Ulrich, 1893	Girtyporidae Morozova, 1966
Sulcoreteporidae Bassler, 1953	Karklins, Blake, 1983
Rhinoporidae Miller, 1889	Подотряд Ptilodictyna Astrova et Morozova, 1956
Cycloporidae Ulrich, 1890	Семейство Ptilodictyidae Zittel, 1880
Actinotrypidae Ulrich, 1890	Escharoporidae Karklins, fam. nov.
Worthenoporidae Ulrich, 1893	Intraporidae Simpson, 1897
Астрова, Морозова, 1956	Phragmopheridae Gorjunova, 1969
Подотряд Fenestelloidea Astrova et Morozova, 1956	Rhinidictyidae Ulrich, 1893
Семейство Phylloporinidae Ulrich, 1890	Stictoporellidae Nickles et Bassler, 1900
Fenestellidae King, 1849	Virgatellidae Bassler, 1965
Acanthocladiidae Zittel, 1880	Подотряд Rhabdomesina Astrova et Morozova, 1956
Подотряд Ptilodictyoidea Astrova et Morozova, 1956	Семейство Arhrostylidae Ulrich, 1888
Семейство Stictoporellidae Nickles et Bassler, 1900	Rhabdomesidae Vine, 1884
Ptilodictyidae Zittel, 1880	Rhomboporidae Simpson, 1895
Rhinidictyidae Ulrich, 1893	Bactroporidae Simpson, 1897
Hexagonellidae Crockford, 1947	Nikiforovellidae Gorjunova, 1975
Sulcoreteporidae Bassler, 1934	Hyphasmoporidae Vine, 1886
Goniocladidae Nikiforova, 1938	Принятая автором
Rhinoporidae Miller, 1889	Подотряд Ptilodictyna Astrova et Morozova, 1956
Подотряд Rhabdomesoidea Astrova et Morozova, 1956	Семейство Ptilodictyidae Zittel, 1880
Семейство Rhabdomesidae Vine, 1884	Подсемейство Rhinidictyinae Ulrich, 1893 (=Virgatellidae Astrova, 1965)
Arhrostylidae Ulrich, 1888	Ptilodictyinae Zittel, 1880 (=Escharoporidae Karklins, 1983)
Морозова, 1970а	Семейство Stictoporellidae Nickles et Bassler, 1900
Подотряд Fenestelloidea Astrova et Morozova, 1956	Подсемейство Stictoporellinae Nickles et Bassler, 1900 Phaenoporinae Astrova, 1965
Семейство Phylloporinidae Ulrich, 1890	Семейство Intraporidae Simpson, 1897
Fenestellidae King, 1849	Tamarocleimidae fam. nov.
Septoporidae Morozova, 1962	Phragmopheridae Gorjunova, 1969
Fenestralidae Morozova, 1963	Подотряд Timanodictyna Morozova, 1966
Polyporidae Vine, 1883	Семейство Timanodictyidae Morozova, 1966
Acanthocladiidae Zittel, 1880	Girtyporidae Morozova, 1966

ею подотряд Timanodictyoidea с двухслойно-симметричной формой колонии, а несколько лет спустя вывела из криптостомид рабдомезоидей (Морозова, 1970), за которыми по предложению Шишовой (1968) она признала отрядный статус. Таким образом, в составе криптостомид остались подотряды Fenestelloidea, Ptilodictyoidea и Timanodictyoidea (см. табл. 6). Позже Морозова приняла как отряд и фенестеллоидей (Горюнова, Морозова, 1979), которые в этом ранге рассматривались еще Элиасом и Кондрой (Elias, Condra, 1957).

В настоящее время большинство советских исследователей (Морозова, 1981; Киселева, 1982; Горюнова, 1985а) и некоторые зарубежные авторы (Huffman, 1970; Cuffey, McKinney, 1979) признают самостоятельность отрядов Fenestellida и Rhabdomesida. Однако Тавенер-Смит и Вильямс (Tavener-Smith, Williams, 1972),

следуя классификации Астровой и Морозовой (1956), считают три крупные группы криптостомид подотрядами. Блейк (Blake, 1975), работа которого так и называется "Восстановить отряд Cryptostomata", призывал бриохнологов сохранить отряд в прежнем объеме. Правда, позднее он признал отрядный статус фенестеллоид, а криптостомид рассматривал в объеме подотрядов Ptilodictyina и Rhabdomesina (Blake, 1983). Категорически возражал против выделения отрядов из состава криптостомид Некорошев (1977).

Я принимаю криптостомид в составе подотрядов Ptilodictyina и Timanodictyina, в отличие от Карклина (Karklins, 1983) и Блейка (Blake, 1983), которые включают в этот отряд вместо тиманодиктии подотряд Rhabdomesina (см. табл. 6).

В качестве критериев отрядного уровня для криптостомид используются трубчатая, прямая и коленчато-изогнутая форма автозооцеев и базально-латеральный способ почкования последних, ведущий к образованию двухслойно-симметричных ветвистых и сетчатых анастомозирующих колоний. В основу деления на подотряды положены два признака: степень развития капилляров в экзозоне колоний и полиморфизм зооцеев. При разделении на семейства как главный критерий используется отсутствие гетерозооцеев или наличие различного рода зооцеев, ведущих к формированию ди-, три- и тетраморфных колоний. Подсемейства выделяются по степени развития того или иного признака, который присущ данному семейству. Например, для всего семейства Stictoporellidae характерны метазооцеи, но по числу и степени их развития подсемейство Stictoporellinae отличается от второго подсемейства Phaenoporinae. Диагностика родов строится на полном комплексе признаков. Здесь используются форма колоний, и форма автозооцеев, и способов почкования, и структура мезотеки, и, конечно, отсутствие или наличие разных типов зооцеев. При определении видов принимаются во внимание в основном количественные характеристики всех морфологических структур.

ОТРЯД TUBULIPORIDA ПОДОТРЯД PALEOTUBULIPORINA

Подотряд Paleotubuliporina объединяет несколько родов палеозойских мшанок из прежнего отряда Cyclostomata, именуемого в настоящее время отрядом Tubuliporata (Boardman et al., 1983) или Tubuliporida (Горюнова, 1987, 1989).

Первоначально в отряд тубулипорид, кроме мезокайнозойских и нынешне живущих мшанок, включалась большая группа палеозойских родов с трубчатыми автозооцеями, разделявшаяся на чьтере подотряда и семь семейств (Bassler, 1939, 1953; табл. 7). Морозова при подготовке "Основ палеонтологии" впервые указала на гетерогенность этого отряда. По наличию двухслойно-симметричного строения колоний и форме автозооцеев она перевела семейства Hexagonellidae и Goniocladidae (подотряд Ceramopoidea) в отряд Cryptostomida (Феофанова и др., 1960). Астрова (1965), как указывалось выше, при ревизии раннепалеозойских мшанок поместила подотряд Ceramopoidea с оставшимися в нем семействами Ceramoporidae и Fistuliporidae по наличию у них лунариев и цистопор в выделенный ею отряд Cystoporida.

Следующую, более основательную ревизию палеозойских тубулипорид провел Брод (Brood, 1973, 1975), который объединил их в подотряд Paleotubuliporina (см. табл. 7).

Остановлюсь, прежде всего, на подотряде Hederelloidea (=Hederellina). Эта немногочисленная по числу родов группа включает два семейства: Reptariidae Simpson, 1897 (с родами Reptaria Rolle, 1851, Hernodia Hall, 1883) и Hederellidae Kiepura, 1973 (с родами Hederella Hall, 1883, Diversipora Kiepura, 1973). В настоящее время существует не менее трех точек зрения на природу хедереллин. По мнению Элиаса (Elias, 1944), Морозовой (1960) и Солле (Solle, 1968), Hederella

Таблица 7

Основные схемы классификации подотряда Paleotubuliporina

Bassler, 1953	Семейство Sagenellidae fam. nov. Clonoporidae fam. nov. Kukersellidae nom. nov. (pro Crownoporidae Ross, 1967) Phaceloporidae Ulrich, 1889
Отряд Cyclostomata Busk, 1852 Подотряд Articulata Busk, 1859 Семейство Phaceloporidae Miller, 1889	
Подотряд Tubuliporina Milne—Edwards, 1838 Семейство Diastoporidae Gregory, 1899	
Подотряд Hederelloidea Bassler, 1939 Семейство Reptariidae Simpson, 1898	
Подотряд Ceramoporoidea Bassler, 1913 Семейство Ceramoporidae Ulrich, 1882 Fistuliporidae Ulrich, 1882 Hexagonellidae Crockford, 1947 Goniocladidae Nikiforova, 1938	
Brood, 1973, 1975 Отряд Cyclostomata Busk, 1852 Подотряд Paleotubuliporina subordo nov.	Принятая автором Отряд Tubuliporida Johnston, 1847 (=Cyclostomata Busk, 1852) Подотряд Paleotubuliporina Brood, 1973 Семейство Phaceloporidae Ulrich, 1890 Подсемейство Clonoporidae Brood, 1975 Corynotrypinae Dzik, 1981 Sagenellinae Brood, 1975 Phaceloporinae Ulrich, 1890 Семейство Diploclermidae fam. nov. Crownoporidae Ross, 1967

морфологически наиболее близки к табулятам, а именно к роду *Aulopora*. Это сходство четко выражено в структуре стенок. Брод (Brood, 1975) также считает, что хедереллины со своим способом почкования от столона, расположенного центрально, и формой зооцеиев с широкой апертурной частью, а не узкой, как у типичных тубулипорид, не имеют ничего общего с мшанками, за исключением того, что это мелкие колониальные животные с кальцитовым скелетом.

Иную позицию в отношении природы хедереллинов занимает Кепура (Kierura, 1973), полагая, что это несомненно мшанки, которые принадлежат к отряду *Tubuliporida* по наличию пор в их стенах.

По мнению Дзика (Dzik, 1981), хедереллины напоминают современных филактолематидных плюмателлид как по способу почкования со специализированными столонами, так и по внешней форме зооцеиев. Подотряд *Hederellina* снова он возвел в ранг отряда, как это было первоначально предложено Басслером (Bassler, 1939), и поместил его, правда, под вопросом, в подкласс *Phylactolaemata*.

Как известно, филактолематы — пресноводные мшанки без кальцитового скелета. В ископаемом состоянии от них сохраняются только статобласти, имеющие хитиновую оболочку. Если принять точку зрения Дзика, то следует допустить, что филактолематы появились в силуре, имели кальцитовый скелет и вели морской обзор жизни до карбона, а затем утратили скелет и перешли в пресные воды. Таким образом, исследования Дзика не только не облегчили решение проблемы взаимоотношения палеозойских и послепалеозойских стено-лемат, но внесли в нее много путаницы. В частности, положение хедереллинов в системе мшанок стало еще менее ясным.

К сожалению, в Советском Союзе известна только одна находка рода *Hederella* с единственным видом *H. minussinensis* Морозова из живетского яруса Минусинской котловины. По мнению Морозовой (1959), этот вид относится к аулопоридным табулятам. О табулятной природе хедереллинов свидетельствуют, по ее мнению, форма "автозооцеиев" без узкой апертурной части, микроструктура их стенок и способ почкования путем заложения поперечной септы внутри столона, который прекрасно показала Кепура (Kierura, 1973). Однако необходимость исследования типовых материалов остается.

Хедереллины известны от силура до карбона. Из них более половины

всех видов приходится на средний девон (Kierura, 1973). В эту эпоху они были широко распространены в бассейнах Северной Америки и Западной Европы и редки в СССР и Австралии. Все известные среднедевонские местонахождения хедереллинов содержат богатую фауну табулят, хотя вообще такое сочетание нетипично для палеозойских мшанок, которые обычно встречаются в ассоциациях с брахиоподами, трилобитами, иглокожими и значительно реже — с кораллами. Можно предположить, что в палеозое взаимоотношения кишечнополостных и мшанок имели характер конкуренции, обусловленной преимущественно способом питания и сидячим образом жизни. Это косвенно подтверждает небризоидную природу хедереллинов. К сожалению, слишком примитивное строение жесткого скелета колоний и полная утрата мягких органов в обеих группах исключают познание их биологии и затрудняют однозначное решение вопроса о таксономической принадлежности хедереллинов. Тем не менее, я склонна присоединиться к мнению большинства исследователей, не считающих хедереллинов мшанками (Elias, 1944; Морозова, 1959; Brood, 1975), и на этом основании исключаю их из состава палеозойских стенолемат.

В результате объем отряда тубулипорид сократился. В палеозое он был представлен подотрядом *Paleotubuliporina*. Эта группа палеозойских мшанок заслуживает особого внимания. Прежде всего, требуется обосновать ее отрядную принадлежность, а затем показать целостность как подотрядной группы. Задача эта не столь проста, как кажется на первый взгляд. Многие исследователи, возлагая большие надежды на тубулипорид в решении вопросов происхождения и филогении мшанок как типа (Larwood, Taylor, 1979; Taylor, 1985 и др.), вынуждены мириться с тем, что до сих пор отсутствуют сведения о морфологии и классификации этого отряда, за исключением справочников тридцатилетней давности — "Treatise..." (Bassler, 1953) и "Основы палеонтологии" (Феофанова и др., 1960).

О принадлежности палеотубулипорин к отряду *Tubuliporida* свидетельствуют трубчатая форма автозооцеиев с удлиненными узкими перистомами и терминально расположенными круглыми апертурами, прикрепленностенный тип колоний, морфология анцестральных зооидов, наличие у некоторых родов соединительных пор и псевдопор.

Брод (Brood, 1973, 1975), выделяя подотряд *Paleotubuliporina*, включил в него семейство *Phaceloporidae* из подотряда *Articulata* (Bassler, 1953), а группу родов, относившуюся ранее к семейству *Diastoporidae*, и род *Clonopora* из хедереллоидов объединил в три новых семейства (см. табл. 7). В основу разделения на семейства им были положены форма колоний (стелиющиеся или ветвистые) и наличие или отсутствие псевдопор. В первоначальном диагнозе палеотубулипорин, данном Бродом, подчеркивается отсутствие у них соединительных пор и кенозооидов, типичных для послепалеозойских тубулипорин.

В составе палеотубулипорин Дзик (Dzik, 1981) в отличие от Брода различал только два семейства: *Corynotrypidae* fam. nov. (с родами *Corynotrypa*, *Diploclema*, *Dentalityra*, *Wolinella*, *Lagenosypho*) и *Crownoporidae* Ross, 1967 (с родами *Sagenella*, *Clonopora*, *Kukersella*). Обнаружив соединительные поры у рода *Clonopora*, он отбросил один из основных критериев, на основании которых Брод выделил палеотубулипорин. Вискова и Морозова (1988), опираясь на выводы Дзика, не признали подотрядный статус палеотубулипорин и объединили их с послепалеозойскими мшанками в подотряд *Tubuliporina*, вернувшись, тем самым, к схеме классификации Басслера (Bassler, 1953). В действительности же мшанка, изображенная Дзиком (Dzik, 1981, с. 846, табл. 119), не принадлежит к роду *Clonopora*. Судя по форме автозооцеиев и их апертур, открывающихся только на фронтальную поверхность колоний, а не на всех сторонах, как это должно было быть у клонопор, а также по наличию коммуникативных пор, эту мшанку следует относить к роду *Enallopora* из подотряда *Phylloporiginina*.

(отряд Fenestellida). Таким образом, Дзик четко показал, сам того не осознавая, что соединительные поры и псевдопоры параллельно развивались и в других отрядах палеозойских мшанок. Этот факт лишает возможности однозначно использовать указанные признаки как критерии таксонов подотрядного ранга.

Естественно, палеотубулипорины морфологически сходны с тубулипоринами по признакам, объединяющим их в отряд тубулипорид. Вместе с тем палеотубулипорины отличаются от тубулипорин наличием двухслойно-симметричного плана строения колоний у некоторых родов, иными гетерозооэциями (вазозооции и осевые зооции), а также отсутствием у них выводковых камер и нанозооэций. Указанные признаки, а также отсутствие промежуточных форм между этими подотрядами и временной разрыв между ними (поздняя пермь — средний триас) позволяют оставить за палеотубулипоринами подотрядный ранг (см. табл. 7).

В основу деления палеотубулипорин на семейства положены форма автозооэций, способ их почкования, характер полиморфизма зооэций и степень его развития, выраженная в количественной оценке (диморфные и триморфные). Семейство Phaceloporidae характеризуется диморфными колониями. Оно включает четыре подсемейства, получившиеся в результате понижения их прежнего семейственного ранга. Семейства Diploclemidae и Crownoporidae отличаются триморфностью. Для первого, кроме анцеструлы и автозооэций, характерны вазозооэции, а колонии второго включают аецеструлу, осевые зооции и автозооэции, а также имеют псевдопоры. Диагнозы родов основаны на комплексе признаков внешнего и внутреннего строения колоний. Виды характеризуются преимущественно количественными признаками.

ОТРЯД FENESTELLIDA

Фенестеллиды глобально распространены и богато представлены в отложениях всех систем палеозоя, начиная с верхов нижнего ордовика. Несмотря на множество работ, посвященных фенестеллидам, проблема их классификации до сих пор стоит на повестке дня. По-разному оцениваются положение фенестеллид в системе классов, таксономический ранг их подотрядов и объем семейств.

Первоначально Астрова и Морозова (1956) объединили три семейства — Phylloporinidae, Fenestellidae и Polyporidae в подотряд Fenestelloidea отряда криптоморфид. Американские исследователи (Elias, Condra, 1957) выделили их в самостоятельный отряд Fenestrata. Лишь четверть века спустя Морозова признала за этой группой отрядный ранг (Горюнова, Морозова, 1979). Она приняла отряд Fenestrata в объеме четырех семейств и восьми подсемейств (табл. 8). В качестве отряда фенестеллиды признаны в новом издании американского справочника (Boardman, 1983).

Однако признание отрядного ранга фенестеллид — это лишь частичное решение проблемы их классификации. В последнее время наметилась тенденция к более дробному делению фенестеллид и, естественно, к изменению ранга таксонов внутри этой группы. Так, Лаврентьева (1985), ревизуя семейство Phylloporinidae, подняла его ранг до подотрядного уровня и предложила более детальное деление на семейства. Затем Морозова (1981), считая филлопоринин подотрядом объединила семейства Fenestellidae, Acanthocladidae, Fenestraliidae и Septoporidae в другой подотряд — Fenestellina. Позже она подняла ранг этих подразделений до отрядного уровня, объединив их в надотряд Fenestellidea (табл. 8), который в свою очередь включила в класс Eurystomata (Морозова, 1984, 1987; Висков: Морозова, 1988). Согласно представлениям Морозовой, фенестеллиды резко отличаются от стенолемат и сближаются с эвристоматами по форме автозооэций — шестигранных камер с апертурами, смещенными на фронтальную стенку, дифференциации стенок, наличию гиперстомиальных овицелл, строению

Таблица 8

Основные схемы классификации отряда Fenestellida

Принятая автором	
Класс Gymnolaemata Allman, 1856	Класс Stenolaemata Borg, 1926
Отряд Fenestrata Elias et Condra, 1957	Отряд Fenestellida Astrova et Morozova, 1956
Семейство Phylloporinidae Ulrich, 1890	Подотряд Phylloporinina Lavrentjeva, 1979
Fenestellidae King, 1849	Семейство Phylloporinidae Ulrich, 1890
Подсемейство Fenestellinae King, 1849	Chasmatorpidae Schulga-Nesterenko, 1955
Diploporinae Dunaeva et Morozova, 1974	Enalloporidae Miller, 1889 (=Arthrostyliidae Ulrich, 1890; Enalloporidae Lavrent., 1985)
Reteoporinae Dunaeva et Morozova, 1974	Ralfinidae Lavrentjeva, 1893
Hemitrypinae Dunaeva et Morozova, 1974	Sardesoninidae Lavrentjeva, 1983
Семейство Acanthocladidae Zittel, 1880	Chainodictyonidae Nickles et Bassler, 1900
Подсемейство Polyoporinae Vine, 1883	Подотряд Fenestellina Astrova et Morozova, 1956
Acanthocladinae Zittel, 1880	Надсемейство Fenestelloidea King, 1849
Reteoporidrinae Dunaeva et Morozova, 1974	Семейство Reteoporinidae Dunaeva et Morozova, 1974
Wjatkellinae Dunaeva et Morozova, 1974	Подсемейство Reteoporininae Dunaeva et Morozova, 1974
Семейство Fenestraliidae Morozova, 1963	Ретеопоридринаe Dunaeva et Morozova, 1974
Septoporidae Morozova, 1962	Семейство Acanthocladidae Zittel, 1880
Морозова, 1987, 1988	Подсемейство Diploporellinae Vine, 1883
Класс Eurystomata Marcus, 1938	Acanthocladinae Zittel, 1880
Надотряд Fenestellidea Astrova et Morozova, 1956	Семейство Fenestellidae King, 1849
Отряд Phylloporinidae Lavrentjeva, 1985	Подсемейство Fenestellinae King, 1849 (=Semicosciniumidae Morozova, 1987, pars)
Надсемейство Phylloporinacea Ulrich, 1890	Polyporininae Vine, 1883
Семейство Phylloporinidae Ulrich, 1890	Семейство Mirifenestellidae fam. nov.
Ralfinidae Lavrentjeva, 1983	Permofenestellidae fam. nov.
Chainodictyonidae Schulga-Nesterenko, 1955	Ptyloporidae fam. nov.
Надсемейство Enalloporacea Miller, 1889	Подсемейство Ptyloporinae subfam. nov.
Семейство Enalloporidae Miller, 1889	Lyroporinae subfam. nov.
Chasmatorpidae Schulga-Nesterenko, 1955	Семейство Septoporidae Morozova, 1962
Отряд Fenestellida Astrova et Morozova, 1956	Fenestraliidae Morozova, 1963
Семейство Fenestellidae King, 1849	Надсемейство Hemitrypoidea Dunaeva et Morozova, 1974
Semicosciniumidae Morozova, 1987	Семейство Hemitrypidae Dunaeva et Morozova, 1974
Acanthocladidae Zittel, 1880	Подсемейство Hemitrypinae Dunaeva et Morozova, 1974
Fenestraliidae Morozova, 1963	Wjatkellinae Dunaeva et Morozova, 1974
Septoporidae Morozova, 1962	

анцеструл, постоянному присутствию пор и некоторым другим признакам.

На наш взгляд, приведенные Морозовой аргументы в пользу эвристоматной природы фенестеллид, неубедительны. Прежде всего, фенестеллиды обладают щитовым известковым скелетом, отсутствующим или слабо развитым у эвристомат, сложным билатерально-симметричным планом строения колоний. Автозооэции фенестеллид укороченно-трубчатые и грушевидные, с овальными и круглыми апертурами, расположенными в действительности терминально, а не на фронтальной стенке, поскольку у них нет дифференциации стенок на фронтальную, базальную, латеральные и попеченные, как у эвристомат. Анцеструлы фене-

стеллид изучены еще недостаточно, чтобы однозначно судить о их строении. В конечном счете, овицеллы — единственный признак, который сближает фенестеллид с эвристоматами. Все остальные признаки не позволяют связывать фенестеллид непосредственно с ктеностомидными эвристоматами. Напротив, указанные отличия свидетельствуют в пользу филогенетической близости фенестеллид к криптостомидам. Поэтому я сохраняю приверженность традиционной точке зрения на принадлежность фенестеллид к классу стенолемат и на их отрядный статус.

Я предлагаю более дробную классификацию фенестеллид, значительно отличающуюся от предыдущих, с анализом критериев, используемых для выделения внутриотрядных таксонов (табл. 8).

Для отряда в целом характерны укороченно-трубчатые и грушевидные автозооэции в сочетании с билатеральным планом строения колоний, при котором апертуры открываются на фронтально-латеральную или фронтальную поверхности. Разделение на подотряды проводится по форме автозооэциев и характеру их почкования. Для филлопорин характерны мелкие трубчатые автозооэции без коленчатого изгиба, расположенные в несколько ярусов и слабо изменяющиеся в онтогенезе, равномерные по всей длине, часто с диафрагмами. Фенестеллины имеют грушевидные автозооэции, нередко с гемисептами и обособленным вестибулем на дистальном конце, расположенные в один ярус или в одной плоскости.

Впервые для фенестеллин предлагаются надсемейства по наличию или отсутствию "защитной сетки". При разделении на семейства используется конструкция колоний, в частности сетки, в сочетании с расположением автозооэциев на пруте и перекладинах, а также наличие полиморфизма зооэциев. Для некоторых родов как дополнительный признак используется форма сечения автозооэциев близ базальной поверхности. Вновь принято деление на подсемейства. Они выделяются по числу рядов автозооэциев на пруте, причем изменение здесь шло в сторону увеличения числа рядов в почкующейся генерации от ранних подсемейств к поздним.

Диагностика родов опирается на признаки, характеризующие колонию в целом. Характеристика видов основана на меристических признаках.

ТИП BRYOZOA EHRENBERG, 1831

КЛАСС STENOLAEMATA BORG, 1926

Диагноз. Колонии разнообразные по форме (пластиначатые, массивные, ветвистые, листообразные, перистые, сетчатые) и плану внутреннего строения (параллельный, радиальный, спиральный, двухслойно-симметричный и билатеральный). Дифференциация на эндо- и экзозону имеется или отсутствует. Почкование в общей зоне роста и внутри общей почки. Оно может быть базальным, базально-латеральным, дистально-латеральным и дистальным. Наружного почкования нет. Внешняя кутикула образует полный, самый наружный слой вокруг живых колоний. Вероятно, он окружал также колонии и ископаемых мшанок. Стенки зооидов обызвествлены. Скелет обычно кальцитовый, очень редко арагонитовый, микроструктура зернистая или пластинчатая. Свободно-стенные или прикрепленностенные формы. Фронтальные стенки отсутствуют. Анцеструла и автозооэции трубчатые различных очертаний. Апертуры терминальные, различные по форме и размерам. Фронтальные и субтерминальные апертуры отсутствуют. Оперкулум нет. Лоффор круглый. Соединительные поры имеются или отсутствуют. Париетальных мышц нет. Полиморфизм обусловлен наличием различных гетерозооэциев: неозооэциев, эксилязооэциев, акантозооэциев, экзакантозооэциев, эндакантозооэциев, мезозооэциев, тектизооэциев, алло-зооэциев, метазооэциев, фоссазооэциев, осевых зооэциев, вазозооэциев, лептозооэциев, паразооэциев, кавернозооэциев, микрозооэциев и циклозооэциев. Встречаются мега- и микрозооэции. Авикулярии и вибракулярии отсутствуют. Развиты пузырчатая ткань, капилляры, поры, псевдопоры, стеллаторы, бугорки, каналикулусы, кили и кильевые бугорки, минутопоры и ризоиды. На поверхности колоний наблюдаются пятна и монтикулы. Характерна полизмбриония. Выводковые камеры различные: гоноцисты, овицеллы, гонозооиды; иногда отсутствуют. Исключительно морские мшанки.

Сравнение. Отличается от гимнолемат почкованием в общей зоне роста и внутри общей почки, трубчатыми автозооэциями с терминальными апертурами, отсутствием фронтальных апертур, оперкулума и париетальных мышц, а также авикуляриев и вибракуляриев, наличием нео-, эксиля-, аканто-, экзаканто-, эндаканто-, мезо-, текти-, алло-, мета-, фосса-, вазо-, лепто-, пара-, каверно-, микро- и циклозооэциев, осевых зооэциев; от пресноводных филактолемат — мощным известковым скелетом и круглым лоффором, а также зооциальным полиморфизмом.

Состав. Шесть отрядов: Cystoporida Astrova, 1964; Trepustomida Ulrich, 1882; Rhabdomesida Astrova et Morozova, 1956; Cryptostomida Vine, 1884; Tubuliporida Johnston, 1847; Fenestellida Astrova et Morozova, 1956.

Распространение. Нижний ордовик (арениг) — ныне. Всесветно.

Замечания. Изучение тубулипорид ограничено палеозойским подотрядом Paleotubuliporina.

ОТРЯД CYSTOPORIDA ASTROVA, 1964

[ном. correct. Gorjunova et Morozova, 1979
(pro *Cystoporata Astrova*, 1964)]

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные и многослойные), массивные (дисковидные, полусферические, желваковидные), ветвистые (стержневидные, кустистые или перистые), листообразные (двухслойно-симметричные, с мезотекой, дву-, трех- и многолопастные), сетчатые с анастомозами, но без перекладин, или билатерально-симметричные с килевой пластиной, фронтальной и дорсальной поверхностями, без спирального плана строения. Колонии диморфные и триморфные. Дифференциация на эндо- и экзозону нередко отсутствует. Автозооэции трубчатые, цилиндрические, короткие или длинные и в разной степени коленчато-изогнутые с диафрагмами и реже с гемисептами или без них. Гемифрагм и цистифрагм нет. Почекование базальное, базально-латеральное и дистально-латеральное. Микроструктура стенок зернистая или пластинчатая. Могут быть соединительные поры, но обычно они отсутствуют. Апертуры круглые, без лунариев или с лунариями у большинства родов. Лунарии полукруглые, серповидные, удлиненные или укороченные. Минутопоры развиты не у всех цистопорид. Перистом отсутствует. Стеллятор нет. Из гетерозооэциев развиты неозооэции и эксилязооэции; спорадически встречаются мегазооэции и карликовые зооэции. Нет аканто-, экзаканто-, мета-, текти-, фосса-, алло-, лепто-, пара-, каверно-, микро-, вазо-, циклозооэциев и осевых зооэциев. Вокруг автозооэциев у многих таксонов развита пузырчатая ткань. В экзозоне она сменяется плотным слоем известкового вещества. Незооэции, мегазооэции, эксилязооэции или пузырчатая ткань образуют монтикулы и пятна, гладкие или возвышающиеся над поверхностью колоний. Могут быть гоноциты и гонозооэции. Капилляры и каналикулусы развиты у отдельных семейств.

Сравнение. Отличается от трепостомид цилиндрической формой автозооэциев, круглыми апертурами, часто с лунариями, отсутствием гемифрагм и цистифрагм, мезозооэциев и акантозооэциев, наличием неозооэциев, минутопор, каналикулусов и гоноцитов или гонозооэциев у некоторых представителей, от рабдомезид — трубчато-цилиндрическими автозооэциями, круглыми апертурами, часто с лунариями, отсутствием спирального плана внутреннего строения колоний, а также экзаканто-, эндаканто-, текти-, алло-, метазооэциев и осевых зооэциев, наличием нео- и эксилязооэциев, пузырчатой ткани и выводковых камер (гонозооэциев и гоноцитов), от криптостомид — цилиндрической формой автозооэциев, круглыми апертурами, нередко обрамленными лунариями, наличием нео- и эксилязооэциев, отсутствием мета-, мезо- и фоссазооэциев, от палеотубулопори — удлиненно-трубчатыми цилиндрическими автозооэциями без перистома, наличием нео- и эксилязооэциев, четко выраженной пузырчатой ткани, минутопор, каналикулусов и капилляров, отсутствием вазозооэциев и осевых зооэциев, от фенестеллид — цилиндрической формой автозооэциев, беспорядочным расположением апертур и наличием лунариев в них у отдельных таксонов, присутствием нео- и эксилязооэциев, отсутствием сетчатых конструкций с перекладинами, защитных сеток и четко выраженной капиллярной системы.

Состав. Три подотряда: Сегамоторина, Fistuliporina и Hexagonellina.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, латорп) — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДОТРЯД CERAMOPORINA BASSLER, 1913

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные или многослойные), массивные (дисковидные, полусферические, конусовидные и желваковидные) и ветвистые, без мезотеки и килевой пластины, триморфные. Деление на эндо- и экзозону

есть или нет. Автозооэции цилиндрические, относительно короткие, иногда с диафрагмами. Соединительные поры имеются или отсутствуют. Микроструктура стенок зернистая и пластинчатая. Апертуры округлые, без лунариев или с ними. Неозооэции многочисленные. Эксилязооэции единичные или многочисленные, иногда образуют монтикулы или отсутствуют. Могут быть минутопоры. Каналикулусы и капилляры отсутствуют. Пузырчатой ткани нет.

Сравнение. Отличается от фистулипорин триморфными колониями, наличием в них нео- и эксилязооэциев, отсутствием пузырчатой ткани, от гексагонеллии — отсутствием двухслойно-симметричных колоний, коленчато-изогнутых автозооэциев, каналикулусов и капилляров и наличием нео- и эксилязооэциев.

Состав. Два семейства: Revalotrypidae и Ceramoporidae.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, латорп) — нижняя пермь. Западная Европа, США, СССР.

СЕМЕЙСТВО REVALOTRYPIDAE GORJUNOVA, 1986

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные или многослойные) и массивные (полусферические и желваковидные). Почекование базально-латеральное. Автозооэции трубчато-цилиндрические, суженные проксимально, с диафрагмами или без них. Микроструктура стенок зернистая. Апертуры круглые, без лунариев. Неозооэции трубчатые, многогранно-призматические, с зернистой микроструктурой стенок. Пятна различных размеров и очертаний. Они состоят из скоплений недифференцированных однородных или укрупненных неозооэциев. Эксилязооэции и минутопоры отсутствуют.

Сравнение. Отличается от церамоторид зернистой микроструктурой стенок, апертурами без лунариев, наличием многочисленных неозооэциев и отсутствием эксилязооэциев.

Состав. Пять родов: *Revalotrypa* Bassler 1952; *Diazipora* Vinassa de Regny, 1921; *Haplotrypa* Bassler, 1936; *Favicella* Hall et Simpson, 1887; *Metelipora* Trizna, 1950.

Распространение. Нижний и средний ордовик СССР и Западной Европы; силур США и СССР; средний девон США; карбон — нижняя пермь СССР.

Замечания. *Haplotrypa* и *Favicella* переведены в семейство ревалотрипид из семейства Ceramoporidae (подотряд Ceramoporina, отряд Cystoporida), *Metelipora* — из семейства Fistuliporidae (подотряд Fistuliporina, отряд Cystoporida) и *Diazipora* — из семейства Mesotrypidae (подотряд Hallopentina, отряд Trepostonida) ввиду трубчато-цилиндрической формы их автозооэциев с круглыми апертурами и наличия неозооэциев, которые Астррова (1978) принимала за мезопоры.

Род *Revalotrypa* Bassler, 1952

Табл. I, фиг. 1, 2

Revalotrypa: Bassler, 1952, c. 382; 1953, c. 107; Горюнова, 1988б, c. 34.
Nicholsonella: Астррова и др., 1960, c. 69 (pars).

Типовой вид — *Nicholsonella gibbosa* Bassler, 1911; нижний ордовик, арениг (волхов) — средний ордовик, карадок Эстонии и Ленинградской обл.

Диагноз. Колонии пластинчатые (инкрустирующие) и массивные, однослойные и многослойные. Автозооэции удлиненно-трубчатые. В отдельных автозооэциях спорадически встречаются редкие (1—2), прямые или слабо вогнутые диафрагмы. Неозооэции удлиненно-призматические, полигональные в поперечных срезах, вокруг автозооэциев расположены в один ряд. Иногда неозооэции на отдельных участках колоний без какой-либо закономерности образуют пятна.

Сравнение. От рода *Diazipora* отличается более правильным расположением неозооэциев в один ряд вокруг каждого из автозооэциев.

Состав. Шесть видов: *R. eugeniae* Gorjunova, 1988 — нижний ордовик, арениг, Латорпский горизонт Ленинградской обл.; *R. gibbosa* (Bassler, 1911), *R. arborea*

(Modzalevskaia, 1953), *R. papillaris* (Modzalevskaia, 1953) — нижний ордовик, аренгит, волховский горизонт и средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт Эстонии и Ленинградской обл., *R. huoi* (Yang, 1957) — нижний ордовик, верхний аренгит Китая; *R. duplex* (Modzalevskaia, 1953) — средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт Эстонии и Ленинградской обл.

Замечания. Пять последних видов ранее относились к роду *Nicholsonella*.

СЕМЕЙСТВО CERAMOPORIDAE ULRICH, 1882

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные или многослойные), массивные (дисковидные, полусферические, неправильномассивные) и ветвистые. Почкование базально-латеральное. Автозооекции конические с диафрагмами или без них. Микроструктура стенок пластинчатая. Соединительные поры отсутствуют. Апертуры круглые, с различными по форме лунариями. Минутопоры присутствуют у отдельных родов. Эксилазооекции редкие, беспорядочно распределенные между автозооекциями. Неозооекции нет.

Сравнение. Отличается от ревалотрипид присутствием лунариев в апертурах, пластинчатой микроструктурой стенок без пор, развитием эксилазооекций и отсутствием неозооекций.

Состав. Восемь родов: *Papillalunaria* Utgaard, 1969; *Ceramoporella* Ulrich, 1882 (=*Cheiloporella* Ulrich, 1882); *Ceramophylla* Ulrich, 1893; *Acanthoceramoporella* Utgaard, 1968; *Favositella* Etheridge et Foord, 1884 (=*Dnestropora* Astrova, 1965); *Crepidipora* Ulrich, 1882; *Ceramopora* Hall, 1851; *Isphairamella* Orlovskii, 1964.

Распространение. Средний ордовик — девон. Западная Европа, СССР.

ПОДОТРЯД FISTULIPORINA ASTROVA, 1964

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные и многослойные), массивные (часто желваковидные) и ветвистые, диморфные. Двухслойно-симметричные и билатерально-симметричные колонии нет. Апертуры удлиненно-трубчатые, автозооекции с редкими диафрагмами круглые, без лунариев или с ними. Микроструктура стенок зернистая или пластинчатая. Могут быть минутопоры. Эксилазооекции, неозооекции и каналикулы отсутствуют. Пузырчатая ткань хорошо развита. Соединительных пор нет. В уплотненных частях экзозоны иногда развиты капилляры. Монтикулы часто отсутствуют.

Сравнение. Отличается от церамопорин диморфными колониями без неозоекций и эксилазооекций и развитием пузырчатой ткани, от гексагонеллий — отсутствием колоний с двухслойно-симметричным и билатерально-симметричным планом строения.

Состав. Пять семейств: *Anolotichiidae*, *Xenotrypidae*, *Constellariidae*, *Fistuliporidae*, *Botrylloporidae*.

Распространение. Средний ордовик (лланвирн, кунда) — верхняя пермь. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО ANOLOTICHIIDAE UTGAARD, 1968

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные), массивные (полусферические и желваковидные) и неправильно ветвистые. Апертуры округлые, с лунариями. Микроструктура стенок зернистая. Пузыри мелкие, редко расположенные. Пять не наблюдалось, монтикулы отсутствуют.

Сравнение. От семейства *Xenotrypidae* отличается отсутствием минутопор наличием лунариев в апертурах.

Состав. Шесть родов: *Profistulipora* Astrova, 1965; *Bythotrypa* Ulrich, 1893; *Scenellopora* Ulrich, 1882; *Anolotchia* Ulrich, 1890; *Crassaluna* Utgaard, 1968; *Altshedat* Morozova, 1959.

Распространение. Средний ордовик (лланвирн, кунда) — средний девон. СССР, США.

СЕМЕЙСТВО XENOTRYPIDAE UTGAARD, 1983

Диагноз. Колонии пластинчатые, однослойные и многослойные, массивные (полусферические) или ветвистые. Апертуры круглые, без лунариев. Микроструктура стенок зернистая. Минутопоры многочисленные. Пузырчатая ткань выполняет пространство между автозооекциями и представлена крупными пузырями. Монтикулы и пятен нет.

Сравнение. Отличается от анолотихиид апертурами без лунариев и наличием минутопор.

Состав. Два рода: *Xenotrypa* Bassler, 1952; *Hennigopora* Bassler, 1952.

Распространение. Средний ордовик (лланвирн, кунда) — нижний силур. СССР, США.

СЕМЕЙСТВО CONSTELLARIIDAE ULRICH, 1896

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные и многослойные) и ветвистые. Апертуры круглые, без лунариев. Микроструктура стенок пластинчатая. Пузыри чешуйчатые; они образуют скопления — монтикулы, звездчатые по форме. Минутопор нет.

Сравнение. От ксенотрипид отличается отсутствием минутопор и наличием звездчатых монтикулов, от фистулипорид — отсутствием лунариев и наличием звездчатых монтикулов, построенных чешуйчатыми пузырями.

Состав. Три рода: *Constellaria* Dana, 1846 (=*Stellipora* Hall, 1847); *Revalopora* Vinassa de Regny, 1921; *Cyclotrypa* Ulrich, 1896.

Замечания. Последний род переведен из семейства *Fistuliporidae* из-за отсутствия лунариев в апертурах.

Распространение. Средний ордовик — пермь. СССР, США, Западная Европа.

СЕМЕЙСТВО FISTULIPORIDAE ULRICH, 1882

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные и многослойные), массивные, разнообразной формы, и ветвистые. Апертуры округлые, с лунариями. Микроструктура стенок зернистая или пластинчатая. Могут быть мегазооекции, карликовые зооекции и гоноцисты. Пузырчатая ткань слагается различными по форме и размерам пузырями. Могут быть минутопоры. Звездчатые монтикулы отсутствуют, но развиты обычные монтикулы, простые по форме. Наблюдаются пятна.

Сравнение. Отличается от конstellариид наличием лунариев в апертурах, карликовых зооекций у отдельных родов и гоноцистов и отсутствием звездчатых монтикулов.

Состав. 27 родов: *Lunaferamita* Utgaard, 1981; *Diamesopora* Hall, 1852; *Pholiodopora* Grabbs, 1839; *Duncano clema* Bassler, 1952; *Fistulipora* McCoy, 1849; *Fistuliporella* Simpson, 1897; *Fistuliramus* Astrova, 1960; *Coelocaulus* Hall et Simpson, 1887; *Buskopora* Ulrich, 1886; *Canutrypa* Bassler, 1952; *Fistuliphragma* Bassler, 1934; *Fistuliporidra* Simpson, 1897; *Odontotrypa* Hall, 1886; *Pileotrypa* Hall, 1886; *Pinacotrypa* Ulrich, 1886 (=*Fistulicella* Simpson, 1897; *Fistuliporina* Simpson, 1897); *Selenopora* Hall, 1886; *Lichenotrypa* Ulrich, 1886; *Kasachstanella* Nekhoroshev, 1956; *Cystiramus* Morozova, 1959; *Eofistulotrypa* Morozova, 1959; *Strotopora* Ulrich, 1889; *Cheilotrypa* Ulrich, 1884; *Cliotrypa* Ulrich et Bassler, 1929; *Eridopora* Ulrich, 1882; *Dybowskiella* Waagen et Wentzel, 1886 (=*Triphyllotrypa* Moore et Dudley, 1944); *Fistulocladia* Bassler, 1929; *Fistulotrypa* Bassler, 1929.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО BOTRYLLOPORIDAE MILLER, 1889

Диагноз. Колонии пластинчатые, однослойные. Автозооции в колонии расположены пучками, отделяемыми друг от друга пузырчатой тканью. Апертуры автозооций округлые, без лунариев. Микроструктура стенок пластинчатая. Минутопор нет.

Сравнение. Отличается от консталлариид однослойными колониями, распределением автозооций в виде пучков и отсутствием звездчатых монтикул, сложенных пузырчатой тканью.

Состав. Один род *Botryllopora* Nicholson, 1874.

Распространение. Средний девон. Северо-восток Америки.

ПОДОТРЯД HEXAGONELLINA MOROZOVA, 1970

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные, дисковидные), ветвистые (двухслойно-симметричные и многолопастные), сетчатые с анастомозами и перистые, с мезотекой или кильевой пластиной, с фронтальной и дорсальной сторонами, диморфные. Эндо- и экзозоны четкие. Автозооции трубчатые, с коленчатым изгибом. Апертуры круглые, с лунарием или без него. Микроструктура стенок зернистая и пластинчатая. Диафрагмы в автозооциях слабо развиты. Гетерозооции не развиты. У отдельных родов есть минутопоры. Иногда присутствуют каналикулусы. Всем гексагонеллидам свойственна пузырчатая ткань, развитая между автозооциями; близ поверхности колоний она застает плотным слоем известковистого вещества, выступающим в виде ребер. Капилляры развиты не всегда. Пятна есть, но чаще они отсутствуют.

Сравнение. Отличается от фистулипорин колониями с двухслойно-симметричным и билатерально-симметричным планом строения и коленчато-изогнутыми автозооциями; от церамопорин, кроме того, наличием пузырчатой ткани и каналикулусов, а также отсутствием гетерозооций.

Состав. Шесть семейств: *Rhinoporidae*, *Hexagonellidae*, *Cystodictyonidae*, *Actinotrypidae*, *Etherallidae*, *Goniocladiidae*.

Распространение. Средний ордовик (кунда, лланвири) — верхняя пермь. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО RHINOPORIDAE MILLER, 1889

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные) и ветвистые (двухслойно-симметричные), с четко выраженной мезотекой. Автозооции слабо коленчато-изогнутые. Лунарии четко выражены. Микроструктура стенок зернистая. Пузырчатая ткань сложена, как правило, очень крупными пузырями, распределенными в один или два ряда между соседними автозооциями. Каналикулусов и минутопор нет.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого семейства гексагонеллид наличием редких и крупных пузырей между автозооциями и отсутствием минутопор.

Состав. Три рода: *Rhinopora* Hall, 1851; *Lichenalia* Hall, 1851; *Rhinoporella* gen. nov.

Распространение. Средний ордовик (кунда, лланвири) — нижний силур СССР, Северная Америка и Западная Европа.

Род *Rhinopora* Hall, 1851

Rhinopora vesiculosus sp. nov.

Табл. II, фиг. 1

Название вида от *vesiculosus* (лат.) — пузырчатый.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, В 5002; Эстония, о. Вайк-

Пакри: средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт.

Описание. Колонии призматические, трехлопастные, с двухслойно-симметричным строением. Диаметр колоний в области слияния лопастей 4,5×5,0 мм и 4,5×5,7 мм. Ширина одной из лопастей в момент ответвления 2,20 мм, постоянно уменьшается до 0,60 мм. Мезотека тонкая — 0,02 мм. Ширина экзозоны варьирует от 0,35 мм в боковых ветвях до 1,0 мм в центре колонии. Автозооции трубчатые, короткие, прямые, не изгибающиеся близ поверхности колонии. В поперечном сечении они округлые, диаметром 0,17—0,27 мм. В автозооциях на дистальном конце нередко присутствуют не более двух диафрагм. Апертуры овальные, длиной 0,19—0,25 мм при ширине 0,17—0,19 мм, и круглые, диаметром 0,19 мм. Лунарии слегка приподняты на проксимальном конце апертур в виде валиков. На поверхности колоний апертуры имеют продольно диагональное расположение. На 2 мм вдоль колонии приходится 5 апертур, по диагонали также 5. Пузырчатая ткань почти полностью заполняет пространство между автозооциями. Пузыри, беспорядочно налегающие друг на друга, выпуклостью обращены по направлению к росту автозооций. Близ поверхности колоний пузырчатая ткань застает известковым веществом.

Сравнение. От известных представителей рода отличается трехлопастной колонией и многочисленными пузырями в области эндозоны.

Распространение. Средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт; Эстония.

Материал. Голотип.

Род *Lichenalia* Hall, 1851

Lichenalia pakriensis sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

Название вида от о. Вайке-Пакри.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, В 5003; Эстония, о. Вайке-Пакри; средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт.

Описание. Колонии инкрустирующие, многослойные. Толщина слоев нарастания от 0,36 до 0,70 мм. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. Автозооции трубчатые, относительно короткие, прямые, с редкими диафрагмами. Апертуры округло-овальные, с нечетко выраженным лунарием, имеющим не постоянную форму и размеры. В углубленных тангенциальных сечениях апертуры овально-вытянутые, лунарии по форме и размерам адекватны проксимальным краям апертур. Длина апертур 0,25—0,27 мм, ширина 0,19—0,22 мм. Лунарии округло-треугольные, шириной 0,27—0,36 мм, высотой 0,27—0,36 мм и толщиной 0,10 мм. На поверхности колонии апертуры распределяются продольными и диагонально-пересекающимися рядами. На 2 мм вдоль колонии приходится 3 апертуры, по диагонали — 4—5. Среди однотипных апертур присутствует одна апертура более крупных размеров и отличная по форме, с четко выраженным лунарием. Вероятно, эта структура представляет собой скелет гоноциста. По длиной оси он равен 0,60 мм, по короткой 0,55 мм. Ширина лунария у гоноциста 0,36 мм, высота — 0,20 мм. Пузыри неравномерно распределены между автозооциями. Размеры их варьируют от 0,10 до 0,25 мм. Близ поверхности колонии часто застает известковым веществом. Капилляры сгруппированы в продольные ряды между апертурами. Размеры капилляров колеблются от 0,01 до 0,03 мм. Нередко они сливаются и образуют несколько "створок" между автозооциями.

Сравнение. От *L. concentrica* Hall, 1952 из силура США новый вид отличается многослойной колонией, более плотной пузырчатой тканью между автозооциями, наличием капилляров и гоноцистов.

Распространение. Средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт; Эстония.

Материал. Голотип.

Род *Rhinopora* gen. nov.

Название рода — от рода *Rhinopora*.

Типовой вид — *Rh. vasalemmica* sp. nov.; средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт; Эстония.

Диагноз. Колонии пластинчатые, листовидные, направленные вверх от субстрата, двухслойно-симметричные, диморфные. Мезотека тонкая. Автозооэции удлиненно-трубчатые, с редкими диафрагмами. Стенки пластинчатые, тонкие в эндозоне и слегка утолщенные в экзозоне. Экзозона очень узкая. Апертуры округло-ovalные, со слабо развитыми лунариями. Полиморфизм отсутствует. Пузырчатая ткань развита в экзозоне, близ поверхности колоний она обычно застает.

Сравнение. От рода *Rhinopora* отличается удлиненно-трубчатой формой автозооэциев и наличием в них редких диафрагм, а также слабым развитием пузырчатой ткани.

Состав. Типовой вид.

Rhinoporella vasalemmica sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1

Название вида от карьера Вазалемма.

Голотип — ПИН, N 3535/773; Эстония, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт.

Описание. Ширина фрагментов пластинчатой колонии от 0,8 до 1 мм, высота 1,10—1,12 мм, толщина 0,63—0,75 мм. Мезотека слегка волнисто-изогнутая, грехслойная. Средний слой окрашен темнее и имеет зернистую микроструктуру, а боковые слои — параллельно-пластинчатую. Толщина мезотеки 0,02—0,03 мм. Экзозона 0,07—0,10 мм, ширина эндозоны 0,45—0,70 мм. Автозооэции удлиненно-трубчатые, расширенные проксимально и суженные ближе к дистальному концу. В зоне сужения в них присутствуют диафрагмы по одной в каждом автозооэции. Апертуры округло-ovalные, длиной 0,20—0,24 мм, шириной 0,15—0,19 мм. Лунарии в виде небольших выемочек едва заметны. На 2 мм вдоль колонии приходится 3—4 апертуры, по диагонали — 6. Единичные пузыри между автозооэциями. Размер их не превышает 0,03 мм.

Распространение. Средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт; Эстония.

Материал. 3 колонии из того же местонахождения, что и голотип.

СЕМЕЙСТВО HEXAGONELLIDAE CROCKFORD, 1947

[nom. transl. Bassler, 1953 (ex *Hexagonellinae* Crockford, 1947)]

Диагноз. Колонии ветвистые, листообразные, двухслойно-симметричные, правильные или неправильные, дву-, трех- и многолопастные и сетчатые с мезотекой. Микроструктура стенок пластинчатая. Как правило, колонии дифференцированы на эндо- и экзозоны. Автозооэции трубчатые, прямые или с коленчатым изгибом. Апертуры петалоидные или округлые без лунариев или с лунариями. Пузыри разнообразной формы и размеров, четкие в эндозоне и слабо выраженные в экзозоне. Минутопоры есть или нет. Капилляры в мезотеке присутствуют у отдельных представителей. Каналикулусов нет.

Сравнение. Отличается от цистодиктионид строением пузырчатой ткани и наличием капилляров лишь у отдельных родов.

Состав. 15 родов: *Pakridictya* Männil, gen. nov.; *Prismopora* Hall, 1883; *Scallopiora* Hall, 1883; *Ceramella* Hall et Simpson, 1887; *Phractopora* Hall, 1883; *Coscinotrypa* Hall, 1886; *Fistulamina* Crockford, 1947; *Evactinopora* Meek et Worthen, 1865; *Meekoporella* Moore et Dudley, 1944; *Meekopora* Ulrich, 1889; *Glyptopora* Ulrich, 1884;

Volgia Stuckenberg, 1905 (=*Ramiporina* Schulga-Nesterenko, 1933); *Evactinostella* Crockford, 1947; *Hexagonella* Waagen et Wentzel, 1886; *Coscinium* Keyserling, 1846.

Распространение. Средний ордовик (ланвири, кунда) — верхняя пермь. СССР, Северная Америка, Западная Европа, Азия и Австралия.

Род *Coscinotrypa* Hall, 1886

Табл. V, фиг. 1, 2

Coscinotrypa: Hall, 1886; p. 26; Hall, Simpson, 1887, p. 19; Miller, 1889, p. 298; Simpson, 1897, p. 534; Bassler, 1953, p. G87; Utgaard, 1983, p. 413.

Типовой вид — *Clathropora carinata* Hall, 1883; средний девон; США. Диагноз. Колонии сетчатые с анастомозирующими прутьями. Мезотека без капилляров. Автозооэции коленчато-изогнутые с четко выраженной нижней гемисептой. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. Апертуры округлые с лунарием. Минутопоры многочисленные, нередко вдающиеся в апертуры. Пузырчатая ткань развита слабо.

Сравнение. От рода *Coscinium* отличается коленчато-изогнутой формой автозооэциев, наличием в них гемисепт, обилием минутопор и слабо развитой пузырчатой ткани.

Состав. Два вида: *C. praenuntia* (Bassler, 1911) — средний ордовик, лланвири, Эстонии и Ленинградской обл. и *C. carinata* (Hall, 1883) — средний девон США.

Род *Pakridictya* Männil, gen. nov.

Pakridictya: Мянниль, 1959, с. 38 (nom. nud.)

Название рода по местонахождению на о. Вайке-Пакри.

Типовой вид — *P. maculata* sp. nov.; средний ордовик, лланвири; Эстония и Ленинградская обл.

Диагноз. Колонии листообразные или ветвистые. Мезотека тонкая с капиллярами или без них. Автозооэции трубчатые, короткие, плавно отгибающиеся к поверхности колоний, с прямыми или отогнутыми диафрагмами. Гемисепт нет. Апертуры петалоидные с приподнятыми краями в виде нечеткого перистома, без лунариев. Пузырчатая ткань хорошо развита; иногда она образует скопления в виде пятен. Развиты минутопоры и монтикулы.

Сравнение. От рода *Coscinotrypa* новый род отличается формой колонии, прямыми автозооэциями, наличием в них диафрагм, отсутствием гемисепт и обилием пузырчатой ткани.

Состав. Типовой вид.

Pakridictya maculata Männil, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1

Pakridictya maculata: Мянниль, 1959, с. 38 (nom. nud.)

Название вида от *maculatus* (лат.) — пятнистый.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, B1240; Эстония, Вайке-Пакри; средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт.

Описание. Колонии прикрепляются к субстрату расширенным основанием. Ширина колоний достигает 3,5—4,00 см, высота 2,5—3,00 см при толщине 1,00—1,50 мм. Мезотека с капиллярами диаметром 0,02—0,03 мм. Апертуры автозооэциев немного косые, петалоидные, диаметром 0,15—0,20 мм и 0,20—0,25 мм в области монтикул. На 2 мм приходится 6—8 апертур. Поверхность колонии ровная, с монтикулами из пузырчатой ткани, окруженными более крупными апертурами. Диаметр монтикул около 1 мм и расположены они на расстоянии 2 мм друг от друга. Межзооэциальное пространство заполнено пузырчатой тканью, состоящей из относительно крупных пузырьков. Минутопоры встречаются спорадически. Они круглого сечения и имеют диаметр 0,01—0,02 мм.

Распространение. Средний ордовик, лланвири, кундасский горизонт; Эстония и Ленинградская обл.

Материал. Три колонии с о. Вяйке-Пакри и одна колония из карьера Путоловские ломки, Ленинградской обл.

СЕМЕЙСТВО CYSTODICTYONIDAE ULRICH, 1884

(=Sulcoreporidae Bassler, 1935)

Диагноз. Колонии ветвистые и сетчатые (двухслойно-симметричные). Веточки с дву- или трехлопастной, нередко зигзаговидной мезотекой. Автозооэции в разной степени коленчато-изогнутые. Микроструктура стенок пластинчатая. Апертуры круглые, с лунариями или без них. В эндозоне часто присутствует пузырчатая ткань. Развиты минутопоры и капилляры, образующие сгущения между соседними рядами автозооэциев.

Сравнение. От гексагонеллид отличается постоянным развитием капилляров и строением пузырчатой ткани.

Состав. 12 родов: *Acrogenia* Hall, 1883; *Ptilocella* Simpson, 1897 (=*Stictoporidra* Simpson, 1897); *Semiopora* Hall, 1883; *Stictocella* Simpson, 1897; *Taeniopora* Nicholson, 1874 (=*Pteropora* Hall, 1883); *Thamnotrypa* Hall et Simpson, 1874; *Dichotrypa* Ulrich, 1889; *Cystodictya* Ulrich, 1882; *Sulcorepora* Orbigny, 1849 (=*Acratopora* Vine, 1884); *Mstaina* Schulga-Nesterenko, 1952; *Lophoclema* Morozova, 1955; *Filiramoporina* Fry et Cuffey, 1976; *Mongolodictya* Gorjunova, 1988.

Распространение. Средний девон — нижняя пермь. СССР, Западная Европа, Северная Америка, Монголия, Китай.

Замечания. Различия между семействами *Hexagonellidae* и *Cystodictyonidae* настолько незначительны, что в будущем их следовало бы рассматривать на уровне подсемейства.

СЕМЕЙСТВО ACTINOTRYPIDAE SIMPSON, 1897

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные) и ветвистые (двухслойно-симметричные). Мезотека прямая. Автозооэции коленчато-изогнутые. Микроструктура стенок пластинчатая. Апертуры имеют звездчатое очертание, обусловленное наличием в них каналикулусов. Пузырчатая ткань развита в эндозоне. В экзозоне нередко присутствуют капилляры. Минутопоры отсутствуют.

Сравнение. Отличается от всех семейств подотряда наличием каналикулусов, придающих апертурам звездчатое очертание.

Состав. Три рода: *Actinotrypa* Ulrich, 1889; *Actinotrypella* Gorjunova, 1972; *Epiactinotrypa* Kiseleva, 1973.

Распространение. Нижний карбон — верхняя пермь. Северная Америка и СССР.

СЕМЕЙСТВО ETHERELLIDAE CROCKFORD, 1957

Диагноз. Колонии ветвистые и сетчатые, двухслойно-симметричные. Апертуры автозооэциев с лунариями или без них. Цистопоры хорошо развиты. Экзозона четко обособлена уплотненным слоем известкового вещества.

Сравнение. С другими семействами невозможно из-за недостаточной изученности этереллид, поскольку они описаны только по внешней форме колоний.

Состав. Два рода: *Etherella* Crockford, 1957; *Luguloclema* Crockford, 1957.

Распространение. Пермь. Австралия.

СЕМЕЙСТВО GONIOCLADIIDAE WAAGEN ET PICHL, 1885

Диагноз. Колонии ветвистые, стержневидные или с боковыми отростками, и сетчатые, билатерально-симметричные. Автозооэции в разной степени коленчато-изогнутые, открывающиеся апертурами только на фронтальную поверхность. Микроструктура стенок пластинчатая. На прутьях автозооэции обычно располагались в несколько рядов и несколько ярусов, образуя кильевую пластину, выступающую в виде киля на фронтальной стороне и не доходящую до поверхности на дорсальной. Апертуры округлые, без лунариев или с лунариями. Пузырчатая ткань хорошо развита в эндозоне. Иногда наблюдаются капилляры, пронизывающие экзозону. Каналикулусов и минутопор нет.

Сравнение. От других семейств отличается билатерально-симметричным планом строения, наличием кильевой пластины и апертур только на фронтальной поверхности, а также отсутствием каналикулусов и минутопор.

Состав. Семь родов: *Goniocladia* Etheridge, 1876; *Aetomocladia* Bretnal, 1926; *Goniocladiella* Nekhoroshev, 1953; *Ramiporalia* Schulga-Nesterenko, 1933; *Ramiporella* Schulga-Nesterenko, 1933; *Ramiporidra* Nikiforova, 1938; *Ramipora* Toula, 1875.

Распространение. Нижний карбон — верхняя пермь. Европа, СССР, Азия, Австралия.

ОТРЯД TREPOSTOMIDA ULRICH, 1882

[nom. correct. Gorjunova et Morozova, 1979

(pro *Trepostomata* Ulrich, 1882)]

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные или многослойные), массивные (дисковидные, полусферические, конусовидные), не дифференцированные на эндо- и экзозоны, и ветвистые, разделенные на эндо- и экзозоны с параллельным и радиальным планом строения: очень редко двухслойно-симметричные, диморфные, триморфные, тетраморфные и пентаморфные. Спиральный и билатеральный планы строения отсутствуют. Автозооэции призматические, короткие или длинные, прямые или в разной степени изогнутые на дистальных концах. Поперечное сечение автозооэциев неправильно многоугольное или ромбическое. Редко автозооэции дифференцированы на осевые в форме прямых длинных призм и на почкующиеся вокруг них автозооэции, укороченные, отгибающиеся к экзозоне. Коленчато-изогнутых автозооэциев нет. Почекование автозооэциев базально-латеральное, с правильным или радиальным расположением автозооэциев и беспорядочным расположением апертур.

Стенки равномерно или неравномерно утолщенные (четковидные). Микроструктура стенок зернистая или пластинчатая (полностью параллельно-пластинчатая и комбинированная — параллельно-пластинчатая в эндозоне и косо- или поперечно-пластинчатая в экзозоне). Соединительных пор нет. Диафрагмы в автозооэциях прямые и косые, правильные или неправильные, частые или редкие. Гемифрагмы короткие и длинные, прямые и крючкообразные. Гемисепт нет. Цистифрагмы есть или их нет. Апертуры автозооэциев многоугольные, округло-многоугольные, без лунариев. Из гетерозооэциев присутствуют акантозооэции, мезозооэции, экслиязооэции, редко осевые зооэции. Иногда в колониях встречаются мегазооэции, образующие монтикулы. Нео-, мета-, текти-, алло-, эндаканто-, вазо-, пара-, лепто-, каверно-, микро- и циклозооэции отсутствуют. В экзозоне в промежутках между зооэциями могут быть стелляторы. Капилляры присутствуют или отсутствуют. Минутопор нет. Пузырчатая ткань имеется у древних представителей. Гонозооэции и гоноцисты нет.

Сравнение. Отличается от цистопорид призматической формой автозооэциев, их многоугольными или округло-многоугольными апертурами без лунариев, наличием акантозооэциев, мезозооэциев, гемифрагм и цистифрагм, отсутствием неозооэциев, минутопор и каналикулусов, а также гоноцистов и гонозооэциев.

от рабдомезид — не спиральным планом строения с беспорядочным расположением апертур, полигональными апертурами и отсутствием мета-, текти-, алло- и эндакантозооцеев, от криптостомид — отсутствием коленчато-изогнутых автозооцеев и овальных апертур, метазооцеев и двухслойно-симметричного плана внутреннего строения колоний, от палеотубулипорин — призматической формой автозооцеев без перистома, полигональными или округлыми апертурами, отсутствием вазозооцеев и наличием мезо-, аканто- и эксилязооцеев, от фенестеллид — не билатеральным планом строения, формой автозооцеев и апертур, наличием диафрагм и цистифрагм в автозооциях, а также отсутствием лепто-, пара-, каверно-, микро- и циклозооцеев.

Состав. Три подотряда: *Esthonioporina*, *Halloporna* и *Amplexoporina*.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, латорпский горизонт) — верхний триас. Всесветно.

Замечания. Семейство *Dianulitidae* рассматривается здесь в отряде трепостомид. Для исключения этого семейства из отряда *Trepustomida* и отнесения его к отряду *Cystoporida* (Астрова, 1965) нет оснований. Дианулитиды имеют, как это свойственно трепостомидам, автозооции в форме многогранных призм, с полигональными апертурами без лунариев.

ПОДОТРЯД ESTHONIOPORINA ASTROVA, 1978

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные или многослойные), массивные (дисковидные, полусферические и конусовидные), не дифференцированные на эндо- и экзозоны, или ветвистые, разделенные на эндо- и экзозоны, диморфные и триморфные. Тетра- и пентаморфные колонии неизвестны. Автозооции в поперечном сечении неправильно многоугольные. Стенки автозооцеев равномерно утолщенные. Микроструктура стенок зернистая, параллельно-пластинчатая и комбинированная (параллельно-пластинчатая в эндозоне и косопластинчатая в экзозоне). Диафрагмы в автозооциях тонкие, прямые, частые или редкие. Гемифрагмы различной формы и размеров или отсутствуют. Цистифрагмы есть или их нет. Апертуры автозооцеев многоугольные и округлогоугольные. Акантозооции есть или их нет. Стеллатопоры и капилляры отсутствуют. Пузырчатая ткань свойственна некоторым родам и присутствует обычно в базальных участках колоний.

Сравнение. Отличается от подотряда *Halloporna* меньшим полиморфизмом, отсутствием мезозооцеев и осевых зооцеев, от *Amplexoporina* — отсутствием тетраморфных колоний и эксилязооцеев, а также стеллатопор и капилляров.

Состав. Два семейства: *Esthonioporidae* и *Aisenvergiidae*.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, латорпский горизонт) — нижний карбон. СССР, США, Китай и Западная Европа.

Замечания. В подотряд *Esthonioporina* переведены семейство *Aisenvergiidae* из амплексопорин и семейство *Dianulitidae* из цистопорид. Дианулитиды здесь рассматриваются в ранге подсемейства.

СЕМЕЙСТВО ESTHONIOPORIDAE VINASSA DE REGNY, 1921

Диагноз. Колонии пластинчатые и массивные (однослойные или многослойные, полусферические или конусовидные), не разделенные на эндо- и экзозоны, диморфные. Почекование автозооцеев базально-латеральное. Микроструктура стенок зернистая и параллельно-пластинчатая. Диафрагмы в автозооциях тонкие, редкие. Гемифрагмы крючковидные, частые. Апертуры автозооцеев многоугольные. Акантозооции нет.

Сравнение. Отличается от семейства *Aisenvergiidae* диморфными колониями без акантозооцеев и многочисленными гемифрагмами.

Состав. Два подсемейства: *Esthonioporinae* и *Dianulitinae*.

Распространение. Нижний (арениг, латорпский горизонт) — верхний ордовик. СССР, Канада, Китай.

ПОДСЕМЕЙСТВО ESTHONIOPORINA VINASSA DE REGNY, 1921

[nom. transl. hic (ex *Esthonioporidae Vinassa de Regny, 1921*)]

Диагноз. Микроструктура стенок зернистая и параллельно-пластинчатая. В автозооциях частые гемифрагмы. Диафрагмы редкие.

Сравнение. От дианулитин отличается наличием частых гемифрагм в автозооциях.

Состав. Два рода: *Esthoniopora* Bassler, 1911 (табл. VII, фиг. 1, 2, 3; табл. VIII, фиг. 1, 2); *Esthonioporella* Modzalevskaya, 1953.

Распространение. Нижний (арениг, латорпский горизонт) — верхний ордовик. СССР (Эстония, Ленинградская обл. и Подолия).

ПОДСЕМЕЙСТВО DIANULITINA VINASSA DE REGNY, 1921

[nom. transl. hic (ex *Dianulitidae Vinassa de Regny, 1921*)]

Диагноз. Микроструктура стенок зернистая. Диафрагмы в автозооциях частые или редкие. Гемифрагм нет.

Сравнение. От подсемейства *Esthonioporinae* отличается развитием только зернистой микроструктуры стенок и полным отсутствием гемифрагм.

Состав. Три рода: *Dianulites* Vinassa de Regny, 1921; *Lamtshinopora* Astrova, 1965; *Amsassipora* Jaroshinskaya, 1960.

Распространение. Средний (ланвини) — верхний ордовик. СССР, Канада, Китай.

СЕМЕЙСТВО AISENVERGIIDAE DUNAEVA, 1964

Диагноз. Колонии массивные (полусферические), не дифференцированные на эндо- и экзозоны, и ветвистые, с четко выраженной экзозоной, триморфные. Почекование автозооцеев базально-латеральное и дистально-латеральное. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая и комбинированная (параллельно-пластинчатая в эндозоне и косопластинчатая в экзозоне). Диафрагмы в автозооциях редкие в эндозоне и частые в экзозоне. Гемифрагм нет. Апертуры автозооцеев многоугольные и округло-многоугольные или неправильно-овальные. Акантозооции многочисленные, почковавшиеся в базальной части колоний или в области экзозоны.

Сравнение. От семейства *Esthonioporidae* отличается наличием триморфных колоний, в которых развиты акантозооции, а также отсутствием зернистой микроструктуры стенок и гемифрагм в автозооциях.

Состав. Два подсемейства: *Orbiporinae* и *Aisenvergiinae*.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — нижний карбон. СССР, США, Китай.

Замечания. Семейство *Aisenvergiidae* из амплексопорин переведено в эстониопорины из-за низкого полиморфизма. Оно имеет только акантозооции.

ПОДСЕМЕЙСТВО ORBIPORINA ASTROVA, 1978

[nom. transl. hic (ex *Orbiporidae Astrova, 1978*)]

Диагноз. Колонии массивные. Почекование базально-латеральное. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. Диафрагмы редкие, неравномерно распределенные. Апертуры автозооцеев многоугольные. Акантозооции отпочковывались в базальной части колоний.

Сравнение. От подсемейства *Aisenvergiinae* отличается массивными коло-

ниями, базально-латеральным почкованием автозооцеев, некомбинированной (параллельно-пластинчатой) микроструктурой стенок и почкованием акантозооцеев в базальной части колоний.

Состав. Три рода: *Orbipora* Eichwald, 1856; *Nekhorosheviella* Modzalevskaya, 1953; *Chondraulus* Duncan, 1939.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — средний девон. СССР, США.

ПОДСЕМЕЙСТВО AISENVERGIINAE DUNAEVA, 1964

[nom. transl. hic (ex *Eisenvergiidae* Dunaeva, 1964)]

Диагноз. Колонии ветвистые, с эндо- и экзозоной. Почкивание дистально-латеральное. Микроструктура стенок комбинированная (параллельно-пластинчатая в эндоzone и косопластинчатая в экзозоне). Диафрагмы частые в экзозоне. Апертуры округло-многоугольные или неправильно-ovalьные. Акантозооцеи почковались в экзозоне колоний.

Сравнение. От орбипорин отличается ветвистыми колониями, дистально-латеральным почкованием, комбинированной микроструктурой стенок, округло-многоугольной и неправильно-ovalьной формой апертур, а также почкованием акантозооцеев в экзозоне.

Состав. Шесть родов: *Polycylindricus* Boardman, 1960; *Armillopora* Yang et Hu, 1981; *Multiphragma* Yang et Hu, 1981; *Sinoactactotoechus* Yang et Hu, 1981; *Polyspinopora* Yang et Hu, 1981; *Aisenvergia* Dunaeva, 1964.

Распространение. Нижний девон — нижний карбон. СССР, США, Китай.

Замечания. Род *Armillopora* переведен из халлопорин, роды *Multiphragma*, *Sinoactactotoechus* и *Polyspinopora* из амплексопорин, имеющих только акантозооцеи.

ПОДОТРЯД HALLOPORINA ASTROVA, 1965

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные или многослойные), массивные (полусферические и конусовидные), не разделенные на эндо- и экзозоны, и ветвистые, с эндо- и экзозоной, триморфные, тетраморфные и пентаморфные. Автозооцеи неправильно многоугольные и ромбические в поперечном сечении. Стенки автозооцеев равномерно утолщены. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая и комбинированная (параллельно-пластинчатая в эндоzone, косо- и поперечно-пластинчатая в экзозоне). Диафрагмы прямые или изогнутые, правильные и неправильные. Гемифрагмы короткие и длинные, прямые или искривленные. Иногда в автозооцеях есть цистифрагмы. Апертуры автозооцеев округло многоугольные. Из гетерозооцеев развиты мезозооцеи и акантозооцеи; у одних представителей есть только мезозооцеи, у других — в колонии сочетаются мезозооцеи и акантозооцеи. Кроме того, есть роды с одновременным развитием осевых зооцеев в виде длинных призм с диафрагмами и автозооцеев. Нередко присутствуют мегазооцеи и капилляры. Стеллятор нет.

Сравнение. От эстониопорин отличается более высоким полиморфизмом колоний (диморфные неизвестны); от амплексопорин — отсутствием эксилязооцеев и стелляторов.

Состав. Два семейства: *Halloporidae*, *Monticuliporidae*.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — верхний карбон. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО HALLOPORIDAE BASSLER, 1911

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные и многослойные), массивные (полусферические, конусовидные) и ветвистые, дифференцированные на эндо- и экзозоны, триморфные. Поперечное сечение автозооцеев неправильно-много-

угольное или ромбическое. Диафрагмы тонкие, прямые или искривленные. Цистифрагм нет. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая и комбинированная (параллельно-пластинчатая в эндоzone и косопластинчатая в экзозоне) Мезозооцеи почковались как в базальной части колонии, так и в экзозоне. Акантозооцеи, стелляторы и капилляры отсутствуют.

Сравнение. От монтикулипорид отличается триморфными колониями, в которых присутствуют мезозооцеи, но нет акантозооцеев.

Состав. Восемь родов: *Diplotrypa* Nicholson, 1879 (=*Diplotrypina* Vinassa de Regny, 1921; *Monotrypa* Astrova, 1940; *Panderpora* Bassler, 1952); *Halloporella* Bassler, 1911 (=*Mesotrypella* Astrova, 1959); *Calloporella* Ulrich, 1882 (=*Calloporella* Vinassa de Regny, 1921); *Parvohalloporella* Singh, 1979; *Tarphophragma* Karklins, 1984; *Phragmoporella* Vinassa de Regny, 1921 (=*Phragmoporella* Vinassa de Regny, 1921); *Astroviellina* Pushkin, 1973; *Tetratoechus* Boardman et McKinney, 1976.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — верхний силур. СССР, США, Канада и Западная Европа.

Замечания. Род *Astroviellina*, имеющий триморфные колонии, в которых из гетерозооцеев присутствуют только мезозооцеи, рассматривается здесь в семействе *Halloporidae*, а не в семействе *Monticuliporidae*, куда поместил его автор рода (Пушкин, 1973).

СЕМЕЙСТВО MONTICULIPORIDAE NICHOLSON, 1881

Диагноз. Колонии пластинчатые, массивные (конусовидные), не дифференцированные на эндо- и экзозоны, и ветвистые, с четко выраженными эндо- и экзозонами, тетраморфные. Форма автозооцеев в поперечном сечении неправильно многоугольная. Почкивание базально-латеральное и дистально-латеральное. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая и комбинированная (параллельно-пластинчатая в эндоzone и поперечно-пластинчатая в экзозоне). Диафрагмы и гемифрагмы в автозооцеях прямые или косые, правильные или неправильные, обильные в экзозонах колоний. Цистифрагмы есть или нет. Мезозооцеи и акантозооцеи в различном соотношении (много первых и мало вторых или наоборот; многочисленные и редкие). Капилляры есть или нет. Стеллятор нет.

Сравнение. От халлопорид отличается тетраморфными колониями и наличием в них как мезозооцеев, так и акантозооцеев.

Состав. Пять подсемейств: *Dittoporinae*, *Heterotrypinae*, *Trematoporinae*, *Monticuliporinae* и *Hemieridotrypinae*.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — верхний карбон. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО DITTOPORINAE VINASSA DE REGNY, 1921

[nom. transl. hic (ex *Dittoporidae* Vinassa de Regny, 1921)]

Диагноз. Колонии массивные и ветвистые. Диафрагмы редкие, правильные и неправильные; гемифрагмы многообразные.

Сравнение. От других подсемейств отличается наличием гемифрагм различной формы.

Состав. Два рода: *Dittopora* Dybowski, 1877; *Hemiphragma* Ulrich, 1893 (=*Balticoporella* Vinassa de Regny, 1921; *Balticoporella* Vinassa de Regny, 1921).

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — верхний ордовик. СССР, США, Канада.

ПОДСЕМЕЙСТВО HETEROTRYPINAE ULRICH, 1890

[nom. transl. hic (ex *Heterotrypidae Ulrich, 1890*)]

Диагноз. Колонии пластинчатые, массивные и ветвистые. Диафрагмы полные, прямые или чаще правильные. Гемифрагм нет.

Сравнение. От диттоторин отличается наличием пластинчатых колоний, полных, правильных диафрагм в автозооесиях и отсутствием гемифрагм.

Состав. Шесть родов: *Stigmatella* Ulrich et Bassler, 1911; *Lioclemella* Foerste, 1895; *Heterotrypa* Nicholson, 1879; *Dekayia* Milne-Edwards et Haime, 1851 (= *Petigopora* Ulrich, 1882); *Lioclema* Ulrich, 1882 (= *Asperopora* Owen, 1969); *Paralioclema* Morozova, 1961.

Распространение. Средний ордовик (ланвинирн) — верхний карбон. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО TREMATOPORINAE MILLER, 1889

[nom. transl. hic (ex *Trematoporidae Miller, 1889*)]

Диагноз. Колонии ветвистые. Диафрагмы полные, многочисленные, правильные или неправильные.

Сравнение. От гетеротрипин отличается отсутствием пластинчатых и массивных колоний и наличием, кроме правильных, еще и неправильных диафрагм в автозооесиях.

Состав. Девять родов: *Nicholsonella* Ulrich, 1890; *Lamattopora* Ross, 1963; *Trematopora* Astrova, 1965; *Batostoma* Ulrich, 1882; *Trematopora* Hall, 1851 (= *Batostomella* Bassler, 1906; *Lattopora* Ross, 1963); *Bythopora* Miller et Dyer, 1878; *Eridotrypa* Ulrich, 1893; *Neotrematopora* Morozova, 1961; *Minussina* Morozova, 1961.

Распространение. Средний ордовик (ланвинирн) — нижний карбон. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО MONTICULIPORINAE NICHOLSON, 1881

[nom. transl. hic (ex *Monticuliporidae Nicholson, 1881*)
= *Mesotrypidae Astrova, 1965*]

Диагноз. Колонии пластинчатые, массивные и ветвистые. Присутствуют диафрагмы прямые, косые и изогнутые и цистифрагмы в автозооесиях.

Сравнение. От других подсемейств отличается развитием цистифрагм в автозооесиях.

Состав. Шесть родов: *Prasopora* Nicholson et Etheridge, 1877 (= *Aspidopora* Ulrich, 1882; *Prasoporella* Vinassa de Regny; *Prasopora* Bassler, 1952); *Monticulipora* Orbigny, 1850 (= *Monticuliporella* Bassler, 1935); *Peronopora* Nicholson, 1881 (= *Nicholsonia* Waagen et Wentzel, 1887; *Peronoporella* Cumings et Galloway, 1913); *Homotrypa* Ulrich, 1882 (= *Homotrypella* Ulrich, 1886; *Canaripora* Vinassa de Regny, 1921; *Caridonipora* Vinassa de Regny, 1921); *Atactoporella* Ulrich, 1883; *Mesotrypa* Ulrich, 1893.

Распространение. Средний ордовик (ландейло) — верхний силур. Всесветно.

Замечания. Семейство *Mesotrypidae Astrova, 1965* мною упразднено. В него входили два рода — *Diazipora* и *Mesotrypa*. Морфологические особенности первого рода позволили отнести его к отряду цистопорид, а второй род по наличию в его автозооесиях цистифрагм включен в *Monticuliporinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО HEMIERIDOTRYPINAE PUSHKIN, 1973

[nom. transl. hic (ex *Hemieridotrypidae Pushkin, 1973*)]

Диагноз. Колонии пластинчатые, массивные и ветвистые. В автозооесиях развиты как тонкие, прямые диафрагмы, так и цистифрагмы. Стенки автозооесиях в экзозоне пронизаны многочисленными короткими капиллярами.

Сравнение. От остальных подсемейств отличается наличием капилляров в экзозоне колоний.

Состав. Два рода: *Hemieridotrypa* Astrova, 1965; *Astroviella* Pushkin, 1973.

Распространение. Верхний силур — средний девон. СССР.

ПОДОТРЯД AMPLEXOPORINA ASTROVA, 1965

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные и многослойные), массивные (дисковидные, полусферические и желваковидные) и ветвистые, редко неправильно двухслойно-симметричные, дифференцированные на эндо- и экзозоны, триморфные и тетраморфные. Автозооесии в поперечном сечении неправильно-многоугольные или ромбические. Стенки равномерно или неравномерно утолщенные (четковидные). Микроструктура стенок автозооесиев параллельно-пластинчатая и комбинированная (параллельно-пластинчатая в эндозоне и косо- или поперечнопластинчатая в экзозоне). Диафрагмы в автозооесиях разных типов (прямые, косые), обильные или редкие. Автозооесии имеют форму неправильно многогранных или правильно четырехгранных призм. Апертуры автозооесиев округлого-угольные или неправильно овальные. Из гексилизооесиев у одних представителей развиты только эксилязооесии, у других — эксилязооесии и акантозооесии. Цистифрагмы развиты не у всех родов. Гемифрагмы чаще отсутствуют. Мегазооесии есть или нет. В промежутках между автозооесиями развиты стеллятопоры или капилляры.

Сравнение. От подотряда *Halloporna* отличается отсутствием мезозооесиев, наличием эксилязооесиев и стеллятопор.

Состав. Три семейства: *Anisotrypidae*, *Maychellinidae* и *Stenoporidae*.

Распространение. Средний ордовик (ланвинирн) — верхний триас. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО ANISOTRYPIDAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1967

Диагноз. Колонии массивные и ветвистые, триморфные. Автозооесии в поперечном сечении неправильно многоугольные. В экзозоне могут отсутствовать капилляры и стеллятопоры. Эксилозооесии редкие или частые. Акантоzoоесии нет.

Сравнение. От стенопорид отличается триморфными колониями с эксилозооесиями, но без акантозооесиев, и наличием стеллятопор.

Состав. Два подсемейства: *Anisotrypinae* и *Ulrichotrypellinae*.

Распространение. Средний ордовик (ланвинирн, кунда) — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANISOTRYPINAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1967

[nom. transl. hic (ex *Anisotrypidae Dunaeva et Morozova, 1967*)]

Диагноз. Колонии массивные и ветвистые. Для всех родов характерны эксилозооесии. Капилляры могут присутствовать. Стеллятопор нет.

Сравнение. От ультрихотрипеллинов отличается наличием массивных колоний и отсутствием стеллятопор.

Состав. Семь родов: *Monotrypa* Nicholson, 1879 (= *Ptychonema* Simpson, 1897); *Monotrypella* Ulrich, 1882; *Halloporna* Bassler, 1913 (табл. IX, фиг. 1, 2); *Kysylschinopora* Volkova, 1974; *Anisotrypa* Ulrich, 1883; *Mongoloclema* Shishova, 1964; *Volnovachia* Dunaeva, 1964.

Распространение. Средний ордовик (ланвинирн, кунда) — нижний карбон. Всесветно.

Замечания. Из подсемейства анизотропин выведен род *Diplostenopora*, имеющий акантозооесии и двухслойно-симметричную колонию, и отнесен к семейству *Stenoporidae*. *Monotrypa*, *Monotrypella*, *Halloporna* и *Kysylschinopora*, не имеющие акантозооесиев, переведены в рассматриваемое семейство из семейства *Amplexoporidae*, *Volnovachia* — из *Aisenvergiidae*, *Mongoloclema* — из отряда *Rhabdomesida*.

ПОДСЕМЕЙСТВО ULRICHOTRYPPELLINAE ROMANTCHUK, 1967

[nom. transl. hic (ex *Ulrichotrypellidae Romantchuk, 1967*)]

Диагноз. Колонии ветвистые, иногда двухслойно-симметричные. Эксилазооции редкие. Стеллятопоры хорошо развиты. Капилляры есть или отсутствуют. **Сравнение.** От анизотрипин отличается отсутствием массивных колоний и наличием стеллятопор.

Состав. Пять родов: *Stenocladia* Girty, 1911; *Ulrichotrypa* Bassler, 1929; *Hin-ganella* Romantchuk, 1967; *Ulrichotrypella* Romantchuk, 1967; *Anisotrypella* Morozova, 1967.

Распространение. Нижний карбон — пермь. США, СССР, Индонезия (о-в Тимор) и Австралия.

СЕМЕЙСТВО MAYCHELLINIDAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии ветвистые, триморфные. Автозооции в поперечном сечении неправильно-многоугольные. Стенки четковидные. Апертуры округлые. Редкие гемифрагмы. Эксилазооции многочисленные. Капилляры и капиллярные скопления. Стеллятор и акантозооции нет. Присутствуют бугорки.

Сравнение. Отличается от анизотрипид ветвистыми колониями, наличием гемифрагм, капилляров и отсутствием стелляторов, от стенопорид — отсутствием акантозооций.

Состав. Один род *Maychellina* Gorjunova et Morozova, 1979.

Распространение. Карбон — верхняя пермь. СССР и Монголия.

СЕМЕЙСТВО STENOPORIDAE WAAGEN ET WENTZEL, 1886

Диагноз. Колонии пластинчатые, массивные и ветвистые, иногда двухслойно-симметричные, тетраморфные. Стенки автозооций равномерно утолщенные или четковидные. Автозооции в поперечном сечении или неправильно многоугольные, или ромбические. Диафрагмы в автозооциях разнообразные по форме или отсутствуют. Есть цистифрагмы. Гемифрагмы встречаются реже. Апертуры автозооций округло-многоугольные, иногда овальные. Эксилазооции и акантозооции разнообразные по форме, дифференцированные по размерам. Число и соотношение их варьирует у разных таксонов. Капилляры есть или отсутствуют. Стеллятор нет.

Сравнение. От семейства *Anisotrypidae* отличается тетраморфными колониями, с эксилазооциями и акантозооциями и без стелляторов. Кроме того, в отдельных подсемействах стенопорид автозооции, в отличие от анизотрипид, имеют форму правильных четырехгранных призм.

Состав. Восемь подсемейств: *Amplexoporinae*, *Atactotoechinae*, *Eridotrypellinae*, *Crustoporinae*, *Dyscritellinae*, *Stenoporinae*, *Nipponostenoporinae* и *Araxoporinae*.

Распространение. Средний ордовик (ланвин) — верхний триас. Все светно.

ПОДСЕМЕЙСТВО AMPLEXOPORINAE MILLER, 1889

[nom. transl. hic (ex *Amplexoporidae* Miller, 1889)]

Диагноз. Автозооции неправильно многоугольные или ромбические в поперечном сечении. Стенки автозооций равномерно утолщенные. Диафрагмы прямые или косые. Цистифрагмы отсутствуют. Гемифрагмы у отдельных родов. Эксилазооции обычно редкие. Акантооации мелкие. Капилляры присутствуют.

Сравнение. От актотехин отличается равномерно утолщенными стенками, наличием капилляров и недифференцированными мелкими акантооациями.

Состав. Пять родов: *Amplexopora* Ulrich, 1882 (= *Acanthoporella* Vinassa de Regny, 1921); *Anaphragma* Ulrich et Bassler, 1904; *Discotrypa* Ulrich, 1882 (= *Pseu-*

doleptotrypa Astrova, 1965); *Actinotrypina* Vinassa de Regny, 1921; *Rhombotrypa* Ulrich et Bassler, 1904.

Распространение. Средний ордовик (ланвин — кунда) — средний девон. Все светно.

ПОДСЕМЕЙСТВО ATACTOTOECHINAE ASTROVA, 1965

[nom. transl. hic (ex *Atactotoechidae* Astrova, 1965)]

Диагноз. Автозооции неправильно многоугольные в поперечном сечении. Стенки автозооций четковидно утолщенные. Диафрагмы прямые или косые. Есть цистифрагмы. Эксилазооции редкие. Акантооации в разном количестве и разных размеров. Капилляров нет.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого подсемейства *Amplexoporinae* четковидно утолщенными стенками, наличием цистифрагм и отсутствием капилляров.

Состав. Девять родов: *Cyphotrypa* Ulrich et Bassler, 1904; *Orbignyella* Ulrich et Bassler, 1904; *Leptotrypa* Ulrich, 1883; *Atactopora* Ulrich, 1879; *Atactotoechus* Duncan, 1939; *Anomalotoechus* Duncan, 1939 (= *Stereotoechus* Duncan, 1939); *Leptotrypella* Vinassa de Regny, 1921 (= *Fitzroyopora* Ross, 1961); *Loxophragma* Boardman, 1960; *Schulgina* Morozova, 1957 (= *Granivallum* Ross, 1961).

Распространение. Нижний ордовик (ланвин) — средний карбон. Все светно.

Замечания. Род *Triplopora* Troizkaya, 1970, имеющий двухслойно-симметричную колонию с капиллярами в экзозоне, исключен из атактотехин и отнесен к подсемейству *Nipponostenoporinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО ERIDOTRYPPELLINAE MOROZOVA, 1960

[nom. transl. hic. (ex *Eridotrypellidae* Morozova, 1960)]

Диагноз. Автозооции неправильно многоугольные в поперечном сечении. Стенки равномерно утолщенные. Эксилазооции редкие. Акантооации разных размеров. Промежутки между автозооциями в области экзозоны пронизаны многочисленными капиллярами, нередко образующими скопления. Диафрагмы и гемифрагмы имеются у некоторых родов.

Сравнение. От кrustопорин отличается равномерно утолщенными стенками, редкими эксилазооциями и наличием капилляров.

Состав. Восемь родов: *Coeloclemis* Girty, 1911 (= *Eostenopora* Duncan, 1939; *Eridotrypellina* Astrova, 1965); *Eridotrypella* Duncan 1939 (= *Amplexoporella* Morozova, 1958); *Trachytoechus* Duncan, 1939; *Eridocampilus* Duncan, 1939; *Micricampilus* Duncan, 1939; *Permopora* Romantchuk, 1967; *Neoeridotrypella* Morozova, 1970; *Neoeridocampilus* Kiseleva, 1976.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. СССР, США, Канада.

ПОДСЕМЕЙСТВО CRUSTOPORINAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1967

[nom. transl. hic (ex *Crustoporidae* Dunaeva et Morozova, 1967)]

Диагноз. Автозооции неправильно многоугольные в поперечном сечении. Диафрагмы редкие. Цистифрагм нет. Гемифрагмы развиты чаще, чем диафрагмы. Стенки автозооций равномерно утолщенные, иногда четковидные. Эксилазооции многочисленные, образующие пятна. Акантооации мелкие. Капилляров нет.

Сравнение. От эридотрипеллин отличается обильными эксилазооциями, нередко образующими скопления — пятна, и отсутствием капилляров.

Состав. Три рода: *Callocladia* Girty, 1911; *Tabuliporella* Nikiforova, 1933; *Crustopora* Dunaeva, 1964.

Распространение. Верхний силур — нижняя пермь. СССР, США, Япония.

ПОДСЕМЕЙСТВО DYSKRITELLINAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1967

[nom. transl. hic (ex *Dyskritellidae* Dunaeva et Morozova, 1967)]

Диагноз. Автозооиды в поперечном сечении неправильно многоугольные или ромбические. Стенки автозооидов равномерно утолщенные. Диафрагмы редкие, чаще отсутствуют. Цистифрагм и гемифрагм нет. Эксиллязоиды и акантозооиды многочисленные и разнообразные по форме и размерам. Капилляров нет. Сравнение. От стенопорин отличается равномерно утолщенными стенками, частыми эксиллязоидами и отсутствием капилляров.

Состав. Шесть родов: *Dyskritella* Girty, 1911 (=Leeporina Vinassa de Regny, 1921); *Eodyskritella* Troizkaya, 1970; *Pseudobatostomella* Morozova, 1960; *Dyskritella* Morozova, 1960; *Arcticopora* Fritz, 1961; *Stellihexaformis* Gilmour, 1988.

Распространение. Средний девон — верхний триас. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО STENOPORINAE WAAGEN ET WENTZEL, 1886

[nom. transl. hic (ex *Stenoporidae* Waagen et Wentzel, 1886)]

Диагноз. Автозооиды неправильно многоугольные или ромбические в поперечном сечении. Стенки автозооидов четковидно утолщенные. Диафрагмы редкие. Цистифрагм нет. Гемифрагмы короткие, прямые или крючковидные. Эксиллязоиды обычно редкие. Акантозооиды мелкие и крупные, частые или редкие. Капилляры многочисленные.

Сравнение. От дискрителлий отличается четковидными стенками и наличием многочисленных капилляров.

Состав. 12 родов: *Dyoidophragma* Duncan, 1939; *Paratrachytoechus* Hu, 1980; *Tabulipora* Young, 1883 (=*Amphiporella* Girty, 1911; *Sinotabulipora* Yang, 1950); *Stenopora* Lonsdale, 1844 (=*Tubulicladia* Lonsdale, 1845); *Stenodiscus* Crockford, 1945; *Nikiforopora* Dunaeva, 1964; *Stenoporella* Bassler, 1936; *Stenophragmidium* Bassler, 1952; *Megacanthopora* Moore, 1929; *Rhombotrypella* Nikiforova, 1933; *Parastenodiscus* Kiseleva, 1982; *Iraidina* Kiseleva, 1982.

Распространение. Средний девон — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО NIPPONOSTENOPORINAE XIA, 1987

[nom. transl. hic (ex *Nipponostenoporidae* Xia, 1987)]

Диагноз. Колонии ветвистые без мезотеки или двухслойносимметричные с мезотекой. Автозооиды в поперечном сечении полигональные. Диафрагмы редкие. Гемифрагмы многочисленные в экзозоне. Цистифрагм нет. Эксиллязоиды в большом количестве. Акантозооиды редкие, мелкие. Нередко присутствуют капилляры.

Сравнение. Отличается от стенопорин наличием двухслойносимметричных колоний, многочисленными эксиллязоидами и обилием гемифрагм в автозооидах.

Состав. Пять родов: *Diplostenopora* Ulrich et Bassler, 1913; *Petalotrypa* Ulrich, 1890; *Triplopora* Troizkaya, 1970; *Yunnanopora* Xia, 1987; *Nipponostenopora* Sakagami, 1960.

Распространение. Нижний девон — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARAXOPORINAE MOROZOVA, 1970

[nom. transl. hic (ex *Araxoporidae* Morozova, 1970)]

Диагноз. Автозооиды многоугольные в поперечном сечении. Диафрагмы тонкие, редкие в экзозоне. Цистифрагм и гемифрагм нет. Стенки четковидные. Эксиллязоиды редкие. Акантозооиды многочисленные, сильно видоизмененные и гипертрофированные, с широкой центральной полостью, разнообразные по форме и размерам. Капилляров нет.

Сравнение. От стенопорин отличается неправильными акантозооидами, отсутствием капилляров и гемифрагм в автозооидах.

Состав. Два рода: *Araxopora* Morozova, 1965; *Ruzhencevia* Kiseleva, 1982.

Распространение. Пермь. СССР, Китай.

ОТРЯД RHABDOMESIDA ASTROVA ET MOROZOVA, 1956

[nom. transl. Shishova, 1968 (ex subordo *Rhabdomesidea* Astrova et Morozova, 1956); =*Rhabdomesonata* Shishova, 1968; *Rhabdomesinida* Gorjunova et Morozova, 1979; *Rhabdomesina* Blake, 1983; nom. correct. Gorjunova, 1985)]

Диагноз. Колонии ветвистые, дихотомирующие или с боковыми отростками, актиноморфные. Веточки тонкие, нередко нитевидные, иногда сегментированные. Массивные и сетчатые колонии не свойственны. Четко выражены эндo- и экзозона. Колонии диморфные, триморфные и тетраморфные. Почекование базальное и базально-латеральное. Спиральный план строения. По плану винтовой симметрии располагались как автозооиды, так и все гетерозооиды. Колонии либо со срединной осью, либо без нее. Автозооиды удлиненно- и укорочено-трубчатые, призматические, прямые или конические, плавно или резко отгибающиеся от области экзозоны. Коленчато-изогнутых автозооидов нет. Диафрагмы и гемифрагмы редкие, часто отсутствуют. Цистифрагм нет. Микроструктура стенок пластинчатая. В эндозоне стени тонкие, параллельно-пластинчатые, в экзозоне — сильно утолщенные, косо-пластинчатые. Апертуры овальные, реже ромбические, с округлыми углами. Они открываются на всех сторонах колонии строго правильными продольными и диагонально пересекающимися рядами. Гетерозооиды — осевые зооиды, экзаканто-, эндаканто-, текти-, алло- и метазооиды. Нео-, эксилля-, мезо-, вазо-, лепто-, микро-, каверно-, цикло- и фоссазооиды отсутствуют. Присутствуют разнообразные по форме и размерам поры, стеллаторы, капилляры и бугорки. Лунариев, минутопор, каналикулусов, пузырчатой ткани, псевдопор, килей и килевых бугорков нет. Выводковые камеры не установлены.

Сравнение. Отличается от цистопорид автозооидами с овальными апертурами без лунариев, отсутствием нео- и эксиллязооидов, а также минутопор, каналикулусов, пузырчатой ткани и гоноцистов, и наличием спирального плана строения колоний, осевых зооидов, эндаканто-, экзаканто-, текти-, алло- и метазооидов, от трепостомид — овальными апертурами, спиральным планом строения колоний и строго правильным расположением в них всех структур, наличием текти-, алло- и метазооидов, отсутствием массивных колоний, эксиллязооидов и цистифрагм, от криптостомид — трубчатыми автозооидами без коленчатого изгиба, спиральным планом строения колоний, наличием осевых зооидов, текти-, алло-, экзаканто- и эндаканто-зооидов, отсутствием двухслойно-симметричного плана строения колоний и соответственно мезотеки, а также фоссазооидов, от палеотубулопорин — автозооидами с овальными апертурами без перистома, спиральным планом строения колоний, наличием мета-, текти-, алло-, экзаканто-, эндаканто-зооидов и стеллаторов, отсутствием вазозооидов и псевдопор, от фенестеллид — удлиненными автозооидами с овальными апертурами, спиральным планом строения, с апертурами на всех сторонах колоний, наличием осевых зооидов, текти-, алло-, мета-, экзаканто- и эндаканто-зооидов, а также стеллаторов, отсутствием сетчатых колоний, лепто-, пара-, каверно- и циклозооидов, киля и килевых бугорков и овицелл.

Состав. Три подотряда: *Goldfussitrypina*, *Nikiforovellina* и *Rhabdomesina*.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — пермь. Всесветно.

Диагноз. Колонии без срединной оси, диморфные, триморфные и тетраморфные, толстоветвистые, часто дихотомирующие. Автозооекции удлиненно-трубчатые, плавно или резко отгибающиеся к поверхности колонии в области экзозоны. Диафрагмы и гемифрагмы присутствуют или их нет. Апертуры овальные или круглые. Развиты метазооекции или экзакантозооекции, либо те и другие. Могут быть стеллятопоры, поры, капилляры и бугорки. Осевые зооекции и эндакантозооекции отсутствуют. Нет также текти- и аллозооекции.

Сравнение. Отличается от никифоровеллинов более удлиненными автозооекциями, отсутствием срединной оси и наличием экзакантозооекций, от рабдомедин — наличием экзакантозооекций и отсутствием осевых зооекций и эндакантозооекций.

Состав. Три семейства: Goldfussitrypidae, Mediaporidae и Maychellidae.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — пермь. СССР, Монголия и Северная Америка.

СЕМЕЙСТВО GOLDFUSSITRYPIDAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии диморфные и триморфные. Развиты гемифрагмы и диафрагмы. В экзозоне очень редкие экзакантозооекции и многочисленные крупные и мелкие поры и стеллятопоры. Метазооекции отсутствуют. Капилляров и бугорков нет.

Сравнение. Отличается от медиапорид наличием экзакантозооекций, пор и стеллятопор.

Состав. Два подсемейства: Goldfussitrypinae и Nicklesoporinae.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — нижняя пермь. СССР, Монголия и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО GOLDFUSSITRYPINAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии доморфные. Многочисленные крупные поры расположены беспорядочно. Стеллятопор нет. Экзакантозооекции нет.

Сравнение. Отличается от подсемейства Nicklesoporinae диффузным расположением крупных пор и отсутствием экзакантозооекций и стеллятопор.

Состав. Два рода: Goldfussitrypa Bassler, 1952; Veroclema nom. nov. (=Verella Gorjunkova, 1985, non Dalmatskaya, 1951).

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — силур. СССР, Монголия, Северная Америка.

Род Veroclema Gorjunkova, nom. nov.

Verella: Горюнова, 1985, с. 78, ном. Долматская, 1951, с. 195.

Типовой вид — Verella sytovae Gorjunkova, 1985; нижний силур, лландовери; США.

Диагноз. Автозооекции удлиненно-трубчатые, круто отгибающиеся в экзозоне. Есть диафрагмы. Гемифрагм нет. Апертуры овальные. Развиты многочисленные, беспорядочно расположенные поры, пронизывающие экзозону.

Сравнение. Отличается от рода Goldfussitrypa более круто изогнутыми автозооекциями и отсутствием гемифрагм.

Состав и распространение. Три вида: V. sytovae (Gorjunkova, 1985); нижний силур, лландовери США; V. privatum (Коряевич, 1975) — нижний силур, венлок Эстонии и V. kogulense (Gorjunkova, 1985), верхний силур, лудлов Эстонии.

ПОДСЕМЕЙСТВО NICKLESOPORINAE GORJUNOVA, 1985

[=Nicklesoporidae Yang, Hu et Xia, 1988]

Диагноз. Колонии триморфные. В экзозоне многочисленные стеллятопоры и мелкие поры, окаймляющие по периметру апертуры правильными рядами. Экзакантозооекции развиты спорадически; чаще отсутствуют.

Сравнение. Отличается от гольдфусситрипин наличием редких экзакантозооекций, стеллятопор и мелких пор.

Состав. Два рода: Nicklesopora Bassler, 1952; Paranicklesopora Gorjunkova, 1988.

Распространение. Верхний девон — нижняя пермь. СССР, Монголия и Северная Америка.

Род Paranicklesopora Gorjunkova, 1988

Табл. X, фиг. 4; табл. XI, фиг. 1

Paranicklesopora: Горюнова, 1988а, с. 13.

Типовой вид — P. elena Gorjunkova, 1988; нижний карбон, визейский ярус, баянрайинский горизонт; Монголия.

Диагноз. Колонии тонковетвистые, стержневидные или дихотомирующие, диморфные. Покровование автозооекций спиральное, без срединной оси. Автозооекции удлинено-трубчатые, слегка расширяющиеся, и плавно отгибающиеся в области экзозоны. В зоне расширения автозооекций на границе эндозоны с экзозоной присутствуют нависающие и частично перекрывающие друг друга на равном расстоянии две противолежащие гемифрагмы с отгибающимися краями, направленными вниз по росту автозооекций. Апертуры овальные. Экзозона узкая, пронизанная беспорядочно расположенными мелкими стеллятопорами. Акантооекции нет.

Сравнение. От Nicklesopora отличается формой трубчатых автозооекций, имеющих расширение в экзозоне, и наличием в них на границе перехода эндозоны в экзозону двух гемифрагм, а также стеллятопор, пронизывающих экзозону вокруг апертур, и отсутствием экзакантозооекций.

Состав и распространение. Три вида: P. hostica (Gorjunkova et Morozova, 1979), P. collatata (Gorjunkova et Morozova, 1979) из нижнего карбона Северной Монголии (хр. Джиргаланту-Ула) и P. elena Gorjunkova, 1988 из нижнего карбона (визейский ярус, баянрайинский горизонт) Гобийского Алтая Монголии.

СЕМЕЙСТВО MEDIAPORIDAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии триморфные и тетраморфные. Диафрагмы редкие или отсутствуют. В области экзозоны развиты или экзакантозооекции или метазооекции и экзакантозооекции одновременно. Поры, капилляры, стеллятопор и бугорков нет.

Сравнение. Отличается от гольдфусситрипид наличием метазооекций и экзакантозооекций, отсутствием стеллятопор и пор, от майхеллид — отсутствием бугорков и капилляров.

Состав. Два рода: Mediapora Trizna, 1958; Promediapora gen. nov.

Распространение. Верхний девон — нижний карбон. СССР (Кузбасс, Казахстан и Закавказье).

Род Promediapora gen. nov.

Название рода от греч. — перед и Mediapora.

Типовой вид — P. transcaucasica sp. nov.; верхний девон, франский ярус; Закавказье.

Диагноз. Колонии тонковетвистые, без срединной оси, тетраморфные. Апертуры овальные, расположенные более или менее правильными рядами. Диафрагмы и гемифрагмы нет. В стенках автозооекций в области экзозоны развиты экзакантозооекции.

зооции и метазооции, причем первые довольно многочисленны, а вторые — редки. Метазооции варьируют в размерах. Поры, стеллятопоры, капилляры и бугорки отсутствуют.

Сравнение. Отличается от рода *Mediapora* наличием метазооциев, наряду с экзакантозооциями.

Состав. Типовой вид.

Promediapora transcaucasica sp. nov.

Табл. X, фиг. 1, 2

Название вида по местонахождению в Закавказье.

Голотип — ПИН, N 1613/684; Закавказье, Нахичеванская АССР, гора Геран-Каласы; верхний девон, франский ярус.

Описание. Веточки тонкие, нередко дихотомирующие. Диаметр их колеблется от 0,80 мм до 1,00 мм. Диаметр эндозоны 0,36—0,45 мм; ширина экзозоны 0,20—0,30 мм. Апертуры неправильно овальные. Длина их 0,13—0,22 мм при ширине 0,07—0,13 мм. На 2 мм вдоль колонии приходится 6—7 апертур, по диагонали — 8—10. Экзакантозооции диаметром 0,03—0,05 мм распределяются, как правило, вокруг апертур по периметру в один ряд по 5—7, неравномерно. Расстояние между экзакантозооциями неопределенено. Метазооции наблюдаются значительно реже. В поперечном сечении они имеют или округлую, или полигональную форму и встречаются по одному на некоторых промежутках между апертурами.

Распространение. Верхний девон, франский ярус; Закавказье, Нахичеванская АССР.

Материал. Пять фрагментов колоний из того же местонахождения, что и голотип.

СЕМЕЙСТВО MAYCELLIDAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии тетраморфные. Диафрагмы редкие. Характерны экзакантозооции и метазооции. Хорошо развиты капилляры и бугорки. Поры и стеллятопоры отсутствуют.

Сравнение. Отличается от медиапорид наличием капилляров и многочисленных бугорков.

Состав. Род *Maychella* Mogo佐ova, 1970.

Распространение. Верхняя пермь. СССР (Северо-Восток, Хабаровский и Приморский край).

ПОДОТРЯД NIKIFOROVELLINA GORJUNOVA, SUBORDO NOV.

(=subordo *Streblotrypina* Gorjunova, 1985, pars)

Диагноз. Колонии со срединной осью, диморфные, триморфные и тетраморфные, тонко- и толстоветвистые, дихотомирующие. Веточки иногда состоят из отдельных сегментов. Автозооции укороченно- или удлиненно-трубчатые. Диафрагмы и гемифрагмы очень редкие. Апертуры овальные. Полиморфизм обусловлен развитием текти-, мета-, алло- и экзакантозооций. Осевые зооции отсутствуют. У отдельных родов развиты поры, стеллятопоры и капилляры. Могут быть бугорки.

Сравнение. Отличается от гольдфусситрипин колониями со срединной осью, наличием тектизооций и аллозооций, от рабдомезин — отсутствием осевых зооций и эндакантозооций.

Состав. Семь семейств: Arthroclimidae, Bactroporidae, Nematotrypidae, Hypastoporidae, Rhomboporidae, Nikiforovellidae, Nudymelliidae.

Распространение. Средний ордовик — пермь. Всесветно.

Замечания. В 1985 году я выделила подотряд *Streblotrypina*, объединив в нем

стреблоторипид с перечисленными выше семействами (Горюнова, 1985). В качестве характерного признака этого подотряда было принято отсутствие осевых зооций. Однако ревизия типового материала показала, что колонии стреблоторипид на самом деле обладают осевыми зооциями (Blake, 1983). Это заставляет меня включить стреблоторипид в подотряд рабдомезин. Таким образом, название *Streblotrypina* становится синонимом *Rhabdomesina*. Для остальных семейств прежнего подотряда *Streblotrypina*, действительно не имеющих осевых зооций, я предлагаю новое подотрядное название *Nikiforovellina*.

СЕМЕЙСТВО ARTHROCLEMIDAE SIMPSON, 1897

(=Nematoporidae Gorjunova, 1985)

Диагноз. Колонии тонковетвистые, диморфные. Диафрагмы и гемифрагмы, как правило, отсутствуют. Гетерозооции нет. Присутствуют поры, расположенные беспорядочно или попарно, но не у всех родов. Стеллятопоры, капилляры и бугорки развиты не у всех таксонов.

Сравнение. От других семейств подотряда отличается диморфными колониями без гетерозооций.

Состав. Три подсемейства: Arthrocliminae, Primorellinae и Helocleminaе.

Распространение. Средний ордовик — пермь. СССР, Северная Америка, Англия и Афганистан.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARTHROCLEMINAE SIMPSON, 1897

(= Nematoporinae Gorjunova, 1985)

Диагноз. Колонии стержневидные или членистые. Поры беспорядочные. Парных пор нет. У отдельных родов развиты бугорки. Диафрагм, стеллятопор и капилляров нет.

Сравнение. Отличается от примореллин наличием многочисленных пор и отсутствием стеллятопор, от хелоклемин — отсутствием парных пор и капилляров.

Состав. Четыре рода: *Nematopora* Ulrich, 1888; *Cuneatopora* Siegfried, 1963; *Ottoseetaxis* Bassler, 1952; *Arthroclema* Billings, 1862.

Распространение. Средний ордовик — карбон. СССР, Северная Америка и Афганистан.

ПОДСЕМЕЙСТВО PRIMORELLINAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии тонковетвистые. Диафрагмы обычно отсутствуют. Стеллятопоры либо редкие, либо многочисленные. Пор и капилляров, как правило, нет.

Сравнение. Отличается от артроклемин наличием стеллятопор и отсутствием пор, от хелоклемин — наличием стеллятопор и отсутствием пор и капилляров.

Состав. Четыре рода: *Mitoclema* Ulrich, 1882 (= *Osburnostylus* Bassler, 1952); *Nemataxis* Hall, 1886; *Hexites* Schulga-Nesterenko, 1955; *Primorella* Romantchuk et Kiseleva, 1968.

Распространение. Средний ордовик — пермь. СССР, США.

ПОДСЕМЕЙСТВО HELOCLEMINAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии тонковетвистые, часто нитевидные. Между апертурами развиты довольно крупные парные поры. Имеются капилляры. Стеллятопор нет.

Сравнение. Отличается от примореллин отсутствием стеллятопор и наличием парных пор, от артроклемин — наличием парных пор и капилляров.

Состав. Два рода: *Heloclema* Schulga-Nesterenko, 1955; *Permoheloclema* Ozhgibesov, 1983.

Распространение. Карбон — пермь. СССР, Канада.

СЕМЕЙСТВО BACTROPORIDAE SIMPSON, 1897

Диагноз. Колонии стержневидные, диморфные. Диафрагмы нет.

Гемифрагмы редкие. Близ поверхности колоний между апертурами имеются многочисленные, однородные, дифузно расположенные бугорки. Полиморфизм не развит. Поры, стеллятопоры и капилляры также отсутствуют.

Сравнение. Отличается от артроклемид наличием многочисленных бугорков и отсутствием стеллятопор, пор и капилляров.

Состав. Род *Bactropora* Hall et Simpson, 1887.

Распространение. Средний девон. США.

СЕМЕЙСТВО NEMATOTRYPIDAE SPJELDNAES, 1984

(= *Nematotrypidae* Gorjunova, 1985)

Диагноз. Колонии тонко- и толстоветвистые, дихотомирующие, триморфные. Автозооэции укороченно- или удлиненно трубчатые. Диафрагмы редкие. Гемифрагмы частые или отсутствуют. В области экзозоны развиты тектизооэции. Могут быть бугорки и капилляры. Пор и стеллятопор нет. Также отсутствуют мета-, алло- и экзакантозооэции.

Сравнение. Отличается от остальных семейств подотряда наличием тектизооэциев.

Состав. Два подсемейства: *Nematotrypinae* и *Moyerellinae*.

Распространение. Средний ордовик — верхняя пермь. СССР, Малайзия, Япония, Индонезия и Канада.

ПОДСЕМЕЙСТВО NEMATOTRYPINAE SPJELDNAES, 1984

[nom. transl. hic (ex *Nematotrypidae* Spjeldnaes, 1984);
= *Nematotrypinae* Gorjunova, 1985]

Диагноз. Автозооэции удлиненно-трубчатые, нередко с гемифрагмами, у большинства родов без диафрагм. В экзозоне развиты многочисленные неправильной формы и беспорядочно расположенные тектизооэции, близ поверхности колонии зарастающие плотным слоем известкового вещества. Иногда развиты капилляры и бугорки.

Сравнение. Отличается от мойереллии удлиненно-трубчатыми автозооэциями и наличием большого числа беспорядочно расположенных тектизооэциев.

Состав. Четыре рода: *Nematotrypa* Bassler, 1911; *Clausotrypa* Bassler, 1929; *Nemacanthopora* Termier et Termier, 1971; *Pseudonematopora* Balakin, 1974.

Распространение. Средний ордовик — пермь. СССР, Афганистан, о. Тимор, Канада, Малайзия, Япония.

ПОДСЕМЕЙСТВО MOYERELLINAE GORJUNOVA, 1985

(= *Heloporinae* Gorjunova, 1985, pars)

Диагноз. Автозооэции укорочено-трубчатые, без диафрагм и гемифрагм. Имеются тектизооэции, расположенные по одному или попарно между апертурами. Капилляров нет. Бугорки присутствуют.

Сравнение. Отличается от нематопорин редкими тектизооэциями и характером их расположения (по одному или попарно) между апертурами, отсутствием гемифрагм.

Состав. Два рода: *Moyerella* Nekhoroshev, 1956; *Helopora* Hall in Silliman et al., 1851.

Распространение. Средний ордовик — средний девон. СССР, Северная Америка, Китай, Индонезия.

СЕМЕЙСТВО HYPHASMOPORIDAE VINE, 1886

Диагноз. Колонии триморфные, тонковетвистые, иногда членистые. В промежутках между автозооэциями в области экзозоны имеются метазооэции, расположенные рядами или беспорядочно, редкие или многочисленные. Иногда наблюдаются стеллятопоры, поры, капилляры и бугорки. Диафрагмы редко встречаются у некоторых родов.

Сравнение. Отличается от остальных семейств подотряда наличием метазооэциев и отсутствием других гетерозооэциев.

Состав. Два подсемейства: *Sceptroporinae* и *Hypasmoporinae*.

Распространение. Средний ордовик — пермь. СССР, Северная Америка, Аргентина, Китай, Швеция, Польша, Чехословакия, о-в Тимор, Австралия и Япония.

ПОДСЕМЕЙСТВО SCEPTROPORINAE GORJUNOVA, SUBFAM. NOV.

(= *Heloporinae* Gorjunova, 1985, pars)

Диагноз. Диафрагмы в автозооэциях редкие. Метазооэции единичные, редкие, расположенные беспорядочно. Развиты поры, стеллятопоры и бугорки.

Сравнение. Отличается от хифазмопорин наличием единичных метазооэциев, пор и стеллятопор.

Состав. Три рода: *Sceptropora* Ulrich, 1888; *Trematella* Hall, 1886; *Neorhombopora* Shishova, 1964.

Распространение. Средний ордовик — верхний карбон. СССР, Северная Америка, Аргентина, Китай, Польша, о. Тимор и Австралия.

ПОДСЕМЕЙСТВО HYPHASMOPORINAE VINE, 1886

[nom. transl. hic (ex *Hypasmoporidae* Vine, 1886)]

Диагноз. Между автозооэциями в области экзозоны в разном количестве развиты метазооэции, закономерно расположенные между апертурами. У отдельных родов имеются капилляры. Диафрагмы не встречены. Стеллятопор, пор и бугорков нет.

Сравнение. Отличается от подсемейства *Sceptroporinae* наличием более многочисленных и закономерно расположенных метазооэциев, а также отсутствием стеллятопор, пор, бугорков, и диафрагм.

Состав. Четыре рода: *Matsutrypa* Gorjunova, 1985; *Petaloporella* Prantl, 1935; *Rozanovia* gen. nov.; *Hypasmopora* Etheridge, 1875.

Распространение. Средний ордовик — пермь. СССР, Швеция, Чехословакия, США, Япония и Индонезия.

Род *Petaloporella* Prantl, 1935

Petaloporella remota sp. nov.

Табл. XV, фиг. 1

Название вида от *remota* (лат.) — отдаленный, удаленный.

Голотип — ПИН, N 2830/506; Северо-Восток СССР, Верхоянские хребты Хараулахи; верхний карбон, низы верхоянской свиты.

Описание. Веточки уплощенно-цилиндрические, диаметром 1,75—2,20 мм. Диаметр эндозоны 0,90—1,10 мм; ширина экзозоны 0,45—0,65 мм. Автозооэции удлиненно-трубчатые, без диафрагм и гемисепт. Толщина стенок в эндозоне 0,02 мм; в экзозоне стенки сильно утолщаются и могут иметь толщину 0,05—0,06 мм. Апертуры округло-овальные, длина которых колеблется от 0,13 мм до 0,22 мм, ширина — 0,10—0,13 мм. Строгая правильность в расположении апертур на поверхности колоний выдерживается не всегда. На 2 мм вдоль колонии приходится три апертуры, по диагонали не более четырех. Промежутки между апертурами имеют, как правило, неправильное полигональное очертание. Размеры их

варьируют как по длине, так и по ширине от 0,20 мм до 0,53 мм. Метазооиды развиты исключительно в экзозоне, многочисленные и изменчивые по размерам. Диаметр их колеблется от 0,02 мм до 0,05 мм, но преобладает 0,035 мм. Распределены метазооиды беспорядочно; они заполняют все промежутки между апертурами. Число метазооидов на каждом промежутке колеблется от 8 до 15 и более в зависимости от его размера.

Сравнение. От *R. bohemica* Prantl, 1935 новый вид отличается большим диаметром колоний (1,75—2,20 вместо 1,10—1,80 мм), более мелкими апертурами и меньшим числом их на 2 мм (3 и 4 апертуры вместо 4 и 6).

Распространение. Верхний карбон; Северо-Восток СССР.

Материал. Голотип.

Род *Rozanovaia* gen. nov.

Название рода в честь А.Ю. Розанова.

Типовой вид — *R. unica* sp. nov.; верхний девон, франский ярус; Закавказье.

Диагноз. Колонии тонковетвистые, триморфные. Автозооиды укороченно-трубчатые, слабо изгибающиеся дистально, без диафрагм и гемисепт. Апертуры овальные, расположенные строго продольными рядами, разделенными возвышающимися валиками. Между каждой парой апертур присутствует по одному метазооиду. Экзозона пронизана тончайшими капиллярами.

Сравнение. От всех родов подсемейства отличается развитием одного метазооида на межапертурных промежутках.

Состав. Типовой вид.

Rozanovaia unica sp. nov.

Табл. X, фиг. 3

Название вида от *unicus* (лат.) — единственный, исключительный.

Голотип — ПИН, N 1613/490; Закавказье, Нахичеванская АССР, гора Геран-Каласы; верхний девон, франский ярус.

Описание. Колонии тонковетвистые, слегка уплощенные; срединная ось слегка волнистая, местами переходящая в слабо выраженную очень короткую мезотеку, занимающую центральную часть экзозоны. Ширина веточек по длинной оси — 1,45 мм, по короткой — 1,10 мм. Эндозона и экзозона практически равны между собой; размеры их колеблются от 0,45 мм до 0,55 мм. Толщина стенок автозооидов в экзозоне 0,01 мм; в экзозоне она возрастает до 0,03 мм. Апертуры овально вытянутые, длиной 0,17—0,20 мм, шириной 0,07—0,08 мм. Ширина валиков, разделяющих продольные ряды апертур, 0,10 мм. На 2 мм вдоль колонии насчитывается 6 апертур, по диагонали 8. Промежутки между апертурами имеют квадратное очертание, размером 0,18—0,20 мм. Метазооиды развиты в верхней части экзозоны и распределяются строго закономерно по одному на каждом из промежутков. На углубленных срезах метазооиды уже не наблюдаются. Диаметр их колеблется от 0,03 мм до 0,05 мм. Капилляры многочисленные, беспорядочно пронизывают всю экзозону. Диаметр их 1—2 мкм.

Распространение. Верхний девон, франский ярус; Закавказье.

Материал. Кроме голотипа, еще три обломка колоний из того же место-нахождения.

СЕМЕЙСТВО RHOMBOPORIDAE SIMPSON, 1895

Диагноз. Колонии триморфные, тонко- и толстоветвистые. Из гетерозооидов присутствуют только экзакантозоиды разных размеров. Нет ни текти-, ни алло-ни метазооидов. У некоторых родов развиты поры, стеллятопоры или капилляры и редкие диафрагмы. Бугорков нет.

Сравнение. Отличается от других семейств наличием экзакантозоидов при отсутствии текти-, алло- и метазооидов.

Состав. Два подсемейства: *Saffordotaxinae* и *Rhomboportinae*.

Распространение. Силур — пермь. СССР, Северная Америка, Япония, Китай и Индонезия.

ПОДСЕМЕЙСТВО SAFFORDOTAXINAЕ GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Экзакантозоиды мелкие, частые, развитые в экзозоне. Иногда присутствуют капилляры. Стеллятопоры и поры нет.

Сравнение. Отличается от ромбопорин более многочисленными и мелкими экзакантозоидами, а также отсутствием пор и стеллятопоров.

Состав. Четыре рода: *Orthopora* Hall, 1886; *Saffordotaxis* Bassler, 1952; *Klaucena* Trizna, 1958; *Pamirella* Gorjunova, 1975.

Распространение. Силур — пермь. СССР, Северная Америка, Япония, Китай и Индонезия.

ПОДСЕМЕЙСТВО RHOMBOPORINAЕ SIMPSON, 1895

[nom. transl., Gorjunova, 1985 (ex Rhomboporidae Simpson, 1895)]

Диагноз. Экзакантозоиды крупные, редкие. У отдельных родов имеются стеллятопоры, поры и капилляры.

Сравнение. Отличается от саффордотаксин крупными и редко расположенным экзакантозоидами, а также наличием стеллятопоров и пор.

Состав. Три рода: *Rhombopora* Meek, 1872; *Linotaxis* Bassler, 1952; *Shishoviclemma* Gorjunova, 1985.

Распространение. Средний девон — пермь. СССР и Северная Америка.

СЕМЕЙСТВО NIKIFOROVELLIDAE GORJUNOVA, 1975

Диагноз. Колонии тетраморфные, тонковетвистые. Имеются в разном количестве метазооиды и экзакантозоиды, а также поры, стеллятопоры, капилляры и бугорки. Текти- и аллозооиды отсутствуют. Диафрагмы нет.

Сравнение. Отличается от ромбопорид тетраморфными колониями с развитием в них одновременно экзакантозоидов и метазооидов.

Состав. Пять родов: *Acanthoclema* Hall, 1886; *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948; *Streblotrypella* Nikiforova, 1948; *Artchedella* Gorjunova, 1985; *Pinegorora* Shishova, 1965.

Распространение. Верхний девон — пермь. СССР, Таиланд.

СЕМЕЙСТВО NUDYMIELLIDAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии триморфные, тонковетвистые. Диафрагмы обычно редкие. Развиты аллозооиды. Имеются крупные поры, расположенные продольными рядами. Стеллятопоры, капилляры и бугорки отсутствуют. Нет ни метазооидов, ни экзакантозоидов.

Сравнение. Отличается от никифоровеллид наличием аллозооидов и крупных пор, отсутствием метазооидов, экзакантозоидов, стеллятопоров, капилляров и бугорков.

Состав. Род *Nudymella* Gorjunova, 1985.

Распространение. Средний карбон СССР (Южное Верхоянье).

Сравнение. Отличается от стреоботрипид наличием эндакантозооциев и отсутствием метазооциев, от псевдоаскопорид — наличием эндакантозооциев.

Состав. Три рода: *Rhabdomeson* Young et Young, 1874; *Ascopora* Trautschold, 1876; *Ascoporella* Krutchinina, 1986.

Распространение. Карбон — пермь. СССР, Западная Европа, Афганистан, Индия, Индонезия, Таиланд, Япония, Австралия и Канада.

ОТРЯД CRYPTOSTOMIDA VINE, 1884

[nom. transl. Bassler, 1906 (ex subordo Cryptostomata Vine, 1884); nom. correct. Gorjunova, 1987]

Диагноз. Колонии ветвистые (стержневидные, листовидные, ланцетовидные, поластновидные и дихотомирующие, редко сегментированные), сетчатые, с анастомозами, без перекладин и пластинчатые, двухслойно-симметричные, реже однослойные, яйцевидные или линзовидные в поперечном сечении, с мезотекой, диморфные, триморфные, тетраморфные. Мезотека прямая или волнисто-изогнутая, разделяющая колонии на строго симметричные части как в эндо-, так и в экзозоне, или она развита лишь в эндоzone. Почекование базально-латеральное. Автозооции преимущественно трубчатые, прямые или в разной степени коленчато-изогнутые. Микроструктура стенок пластинчатая: в эндоzone параллельно-пластинчатая, а в экзозоне дугообразно-пластинчатая или конусообразно-пластинчатая. Соединительных пор нет. Диафрагмы, гемифрагмы, цистифрагмы и гемисепты в автозооциях есть или их нет. Апертуры овальные, реже округлые, округло-прямоугольные и полигональные, без лунариев; на поверхности колонии они располагаются с двух сторон вдоль длинной оси мезотеки продольными и диагонально пересекающимися рядами, иногда беспорядочно. Развиты мета-, мезо- и фоссазооции. По способу расположения разные типы зооциев подразделяются на междустьевые, краевые или образуют скопления в виде монтикул разнообразных очертаний. В эндоzone близ мезотеки или на границе эндо- и экзо- зоны и в экзозоне между автозооциями иногда развита пузырчатая ткань. В мезотеке у отдельных представителей, а в экзозоне у многих развиты капилляры в виде простых или ветвящихся трубочек или экзозона пронизана порами. Стеллятопоры присутствуют или отсутствуют. Аканто-, эксиля-, нео-, экзаканто-, эндаканто-, текти-, алло-, вазо-, пара-, микро-, каверно-, цикло-, лептозооции и осевые зооции отсутствуют. Гонозоидов, гонозооциев и овицелл нет. На поверхности колоний иногда есть бугорки. Минутопор, киля и килевых бугорков нет.

Сравнение. От цистопорид отличается формой апертур без лунариев, наличием мета-, мезо- и фоссазооциев, отсутствием минутопор и развитием капилляров в мезотеке, от трепостомид — более правильной двухслойно-симметричной формой колоний, округлоovalными апертурами, коленчато-изогнутыми автозооциями, наличием мета- и фоссазооциев и отсутствием акантозооциев, от рабдомезид — прямыми трубчатыми и коленчато-изогнутыми автозооциями, двухслойно-симметричным планом строения колоний с мезотекой, наличием мезо- и фоссазооциев, отсутствием эндаканто-, эндаканто-, текти-, аллозооциев и осевых зооциев и спирального плана строения колоний, от палеотубулипорин — трубчатыми и коленчато-изогнутыми автозооциями с овальными апертурами без перистома, только двухслойно-симметричным планом строения, наличием мета-, мезо- и фоссазооциев, отсутствием осевых зооциев и вазозооциев, а также псевдопор, от фенестеллид — трубчатой, а не грушевидной формой автозооциев, двухслойно-симметричным строением колоний, наличием мета-, мезо- и фоссазооциев и отсутствием пара-, каверно-, микро- и циклозооциев, а также отсутствием киля и килевых бугорков.

Состав. Два подотряда: *Ptilodictyina* и *Timanodictyina*.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, верхолаховского горизонта) — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДОТРЯД PTILODICTYINA ASTROVA ET MOROZOVA, 1956

[nom. correct. Romantchuk, 1979 (pro subordo Ptilodictyoidea Astrova et Morozova, 1956)]

Диагноз. Колонии диморфные и триморфные. Мезотека с капиллярами или без них, чаще выступающая в форме киля с двух сторон колонии. Автозооции трубчатые, прямые или коленчато-изогнутые. Микроструктура стенок комбинированная: параллельно-пластинчатая в эндоzone и конусо- или дугообразно-пластинчатая в экзозоне. Диафрагмы, гемифрагмы, цистифрагмы и гемисепты развиты или отсутствуют. Апертуры преимущественно овальные, округлые, округло-прямоугольные и полигональные. Из гетерозооциев развиты мета- и мезозооции. Нередко мета- и мезозооции, капилляры и стеллятопоры, а также укрупненные автозооции образуют монтикулы различных очертаний и размеров. Фоссазооциев нет. Капилляры, стеллятопоры и бугорки присутствуют не всегда. Поры отсутствуют.

Сравнение. От тиманодиктиин отличается строением мезотеки, развитой в эндо- и экзозоне и иногда пронизанной капиллярами, развитием гемифрагм, цистифрагм и гемисепт, более разнообразным строением апертур, присутствием мета- и мезозооциев, пузырчатой ткани, стеллятопор и бугорков, отсутствием фоссазооциев и крупных пор.

Состав. Пять семейств: *Ptilodictyidae*, *Stictoporellidae*, *Intraporidae*, *Tamoclemidae* и *Phragmopheridae*.

Распространение. Нижний ордовик (верх аренига) — верхний карбон. Всесветно.

Замечания. Семейства *Escharoporidae* Karklins, 1983 и *Virgatellidae* Astrova, 1965 по принятым в настоящей работе критериям классификации сведены в синонимы семейства *Ptilodictyidae*.

СЕМЕЙСТВО PTILODICTYIDAE ZITTEL, 1880

Диагноз. Колонии диморфные, ветвистые или сетчатые, с анастомозами. Мезотека прямая или волнисто-изогнутая, с капиллярами или без них. Автозооции трубчатые, прямые или коленчато-изогнутые. Микроструктура стенок продольно-пластинчатая в эндоzone и конусообразно- или дугообразно-пластинчатая в экзозоне. Пузырчатая ткань развита не всегда. Гетерозооции отсутствуют. Капилляры в экзозоне развиты в разной степени, иногда отсутствуют.

Сравнение. От семейства *Stictoporellidae* отличается диморфными колониями и отсутствием метазооциев, а также развитием капилляров в мезотеке у отдельных представителей.

Состав. Два подсемейства: *Rhinidictyinae* и *Ptilodictyinae*.

Распространение. Нижний ордовик (верх аренига) — нижний карбон. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО RHINIDICTYINAE ULRICH, 1893

[nom. transl. hic. (ex *Rhinidictyidae* Ulrich, 1893);
= *Virgatellidae* Astrova, 1965]

Диагноз. Мезотека прямая или волнисто-изогнутая, с капиллярами. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая в эндоzone и конусообразно-пластинчатая в экзозоне. Развита пузырчатая ткань. В экзозоне многочисленные капилляры.

Сравнение. От птилодиктиин отличается конусообразно-пластинчатой микроструктурой стенок в экзозоне и развитием пузырчатой ткани и капилляров в мезотеке.

Состав. 18 родов: *Prophyllodictya* Gorjunova, 1987; *Phyllodictya* Ulrich, 1882 (= *Amalgamoporus* Farmer, 1975); *Pachydictya* Ulrich, 1882; *Orectodictya* Karklins, 1983; *Carinodictya* Astrova, 1965; *Eopachydictya* Ross, 1963; *Virgatella* Astrova, 1955; *Arthrophragma* Karklins, 1969 (= *Cystostictoporus* Farmer, 1975); *Pseudopachydictya*

Astrova, 1965; *Eurydictya* Ulrich, 1889; *Rhinidictya* Ulrich, 1882; *Sibiredictya* Nekhoroshev, 1960; *Trigonodictya* Ulrich, 1893 (= *Astreptodictya* Karklins, 1969); *Stictopora* Hall, 1847 (= *Sulcopora* Orbigny, 1849; *Hemidictya* Coryell, 1921; *Dicranopora* Ulrich, 1882); *Metadictya* Koraevich, 1968; *Goniotrypa* Ulrich, 1889; *Hemipachydictya* Koraevich, 1968; *Euspilopore* Ulrich, 1889.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — средний девон (гамильтон). СССР, Канада, США, Ирландия, Англия, Швеция, Монголия, Австралия.

ПОДСЕМЕЙСТВО PTILODICTYINAE ZITTEL, 1880

[nom. correct. Bassler, 1953 (pro *Ptilodictyonidae* Zittel, 1880)
= *Clathroporidae* Simpson, 1897; *Escharoporidae* Karklins, 1983]

Диагноз. Мезотека прямая, без капилляров. Микроструктура стенок в экзозоне дугообразно-пластинчатая, в эндозоне параллельно-пластинчатая. Пузырчатая ткань отсутствует. Капилляры в экзозоне присутствуют или нет.

Сравнение. Отличается от ринидиктиин дугообразно-пластинчатой микроструктурой стенок, отсутствием пузырчатой ткани и капилляров в мезотеке.

Состав. 10 родов: *Chazydictya* Ross, 1963; *Proavella* Männil, 1958; *Escharopora* Hall, 1847; *Clathropora* Hall, 1852; *Graptodictya* Ulrich, 1882; *Championodictya* Ross, 1964; *Ptilodictya* Lonsdale, in Murchison, 1839; *Ganiella* Jaroshinskaya, 1968; *Amurodictya* Romantchuk, 1979; *Taenodictya* Ulrich, 1888.

Распространение. Средний ордовик (ланнвири) — нижний карбон. СССР, Польша, Англия, Швеция, Гренландия, США, Канада.

СЕМЕЙСТВО STICHIPORELLIDAE NICKLES ET BASSLER, 1900

Диагноз. Колонии триморфные, ветвистые или сетчатые. Мезотека прямая или зигзагообразная, без капилляров. Автозооции коленчато-изогнутые. Диафрагмы, гемисепты в автозооциях редкие или отсутствуют. Микроструктура стенок автозооциев параллельно-пластинчатая в эндозоне, конусообразно- и дугообразно-пластинчатая в экзозоне. Пузырчатая ткань отсутствует. Из гетерозооциев присутствуют метазооции в разном количестве. Капилляры редкие или многочисленные, развиты только в стенах автозооциев. В мезотеке они отсутствуют. Иногда метазооции и капилляры образуют скопления, выраженные на поверхности колоний в виде монтикул.

Сравнение. Отличается от птилодиктиид триморфными колониями, наличием в них метазооциев и отсутствием капилляров в мезотеке.

Состав. Два подсемейства: *Stictoporellinae* и *Phaenoporidae*.

Распространение. Средний ордовик (ланндейло) — нижний девон. СССР, США, Швеция, Англия, Франция, Монголия, Канада.

ПОДСЕМЕЙСТВО STICHIPORELLINAE NICKLES ET BASSLER, 1900

[nom. transl. hic (ex *Stictoporellidae* Nickles et Bassler, 1900)]

Диагноз. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая в эндозоне и конусообразно-пластинчатая в экзозоне. Метазооции редкие, расположенные беспорядочно. Капилляры хорошо развиты в экзозоне.

Сравнение. От фенопорин отличается редко расположенными метазооциями и конусообразно-пластинчатой микроструктурой стенок в экзозоне.

Состав. Шесть родов: *Stictoporella* Ulrich, 1882; *Stictoporellina* Nekhoroshev, 1956; *Pseudostictoporella* Ross, 1977; *Oanduella* Männil, 1958; *Ptilotrypa* Ulrich, 1889; *Oanduellina* Pushkin, 1977.

Распространение. Средний ордовик (ланндейло) — нижний силур. СССР, Швеция, Англия, Франция, Монголия, США.

ПОДСЕМЕЙСТВО PHAENOPORINAE ASTROVA, 1965

Диагноз. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая в эндозоне и дугообразно-пластинчатая в экзозоне. В экзозоне между автозооциями обычно имеется по два и более закономерно расположенных метазооций. Метазооции или более крупные автозооции иногда образуют монтикулы, чаще по краям колоний. Капилляры редкие.

Сравнение. От стиктопореллин отличается дугообразно-пластинчатой микроструктурой стенок в экзозоне и закономерно развитыми метазооциями.

Состав. Шесть родов: *Phaenoporella* Nekhoroshev, 1956; *Phaenopora* Hall, 1852 (= *Ensipora* Astrova, 1965); *Fimbriapora* Astrova, 1965; *Insignia* Astrova, 1965; *Pteropora* Eichwald, 1855; *Phaenophragma* Koraevich, 1984.

Распространение. Средний ордовик (ланндейло) — нижний девон. СССР, США, Канада, Швеция, Англия, Монголия.

СЕМЕЙСТВО INTRAPORIDAE SIMPSON, 1897

Диагноз. Колонии триморфные, пластинчатые, ветвистые и сетчатые. Мезотека без капилляров. Автозооции коленчатоизогнутые. Диафрагмы и гемисепты развиты или отсутствуют. Цистифрагм нет. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая в эндозоне и дугообразно-пластинчатая в экзозоне. Присутствуют мезозооции, иногда образуют монтикулы. Метазооции нет. Капилляры и бугорки отсутствуют. Стелляторы нет.

Сравнение. Отличается от стиктопореллид триморфными колониями, в которых наряду с автозооциями в экзозоне почковались мезозооции, от фрагмоферид — отсутствием цистифрагм и капилляров.

Состав. Четыре вида: *Ptilotrypina* Astrova, 1965; *Tergoscyrtopora* Yang, 1957; *Ensiphragma* Astrova, 1968; *Intrapora* Hall, 1881.

Распространение. Нижний ордовик (верхи аренига) — нижний карбон. СССР, США, Китай.

СЕМЕЙСТВО TAMAROCLEMIDAE FAM. NOV.

Диагноз. Колонии пластинчатые, двухслойно-симметричные, диморфные. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая и дугообразно-пластинчатая. Автозооции трубчатые, слабо изогнутые в экзозоне, с редкими диафрагмами. Гемисепт нет. Апертуры округло-ромбические. В стенах автозооциев развиты стелляторы. Мета-, фосса- и мезозооции отсутствуют.

Сравнение. Отличается от интрапорид наличием стелляторов и отсутствием мезозооциев.

Состав. Род *Tamaroclema* gen. nov.

Распространение. Верхний девон — нижний карбон. Казахстан.

Род *Tamaroclema* gen. nov.

Название рода в честь палеонтолога Тамары Дмитриевны Троицкой.

Типовой вид — *T. troizkaya* sp. nov.; верхний девон (фамен) — нижний карбон (турне), Казахстан.

Диагноз. Как у семейства.

Состав. Типовой вид.

Tamaroclema troizkaya sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1

Название вида в честь Т.Д. Троицкой.

Голотип — ПИН, КМ-6/200; Казахстан, южный берег Тенизской впадины, южнее озера Кышак, урочище Акчай; верхний девон (фамен) — нижний карбон (турне).

Описание. Колонии пластинчатые длиной 2—3 см при ширине 2,65—3,10 мм. Мезотека прямая, толщиной 0,14—0,15 мм. Эндозона узкая, 0,40—0,80 мм; ширина экзозоны 1,00—1,02 мм. Соответственно варьирует толщина стенок — от 0,10—0,12 мм в эндозоне до 0,18—0,20 мм в экзозоне. Практически в каждом автозооидии 1—2 слабо вогнутые диафрагмы, приуроченные к области экзозоны или к ее началу. Апертуры чаще округло-ромбические. Размер их варьирует от 0,20 до 0,36 мм. Доминируют апертуры 0,27 мм в диаметре. На 2 мм вдоль колонии в продольных рядах приходится 4—4,5 апертуры, по диагонали — 5 апертур. На поверхности колоний хорошо выражены монтикулы, различные по составу и размерам. Розетковидные монтикулы состоят из укрупненных апертур, диаметр которых 0,54—0,56 мм, и беззооидальных макул, пронизанных стелляторами. Диаметр таких монтикулов достигает 3 и более мм, а размер центрально расположенных макул — 1,45 мм. Второй тип монтикулов имеет звездчатое строение за счет расположения округло-треугольных апертур, своими вершинами направленных к центру макулы. Диаметр упомянутых монтикулов 1,32—1,35 мм, с макулами, сложенными стенками автозооидов, размером 0,25 мм. Стекки автозооидов пронизаны стелляторами близ поверхности колоний. Диаметр стеллятор 0,054—0,07 мм, реже 0,03 мм и 0,10 мм. Вокруг апертур по 4—6 стелляторов.

Распространение. Верхний девон — нижний карбон. Казахстан.

Материал. 3 колонии из того же местонахождения, что и голотип.

СЕМЕЙСТВО PHRAMMOPHERIDAE GORJUNOVA, 1969

Диагноз. Колонии триморфные, ветвистые. Мезотека без капилляров. Автозооидии коленчато-изогнутые, с большим числом цистифрагм. Диафрагмы гемисепты нет. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая в эндозоне и конусообразно-пластинчатая в экзозоне. Развиты мезозооидии и бугорки. Метазооидии нет. Капилляры в экзозоне мелкие, многочисленные, беспорядочно расположенные. Монтикулы отсутствуют.

Сравнение. Отличается от интрапорид наличием многочисленных цистифрагм в автозооидиях и бугорков и развитием капилляров.

Состав. Род *Phragmophera* Gorjanova, 1969.

Распространение. Верхний карбон. Урал.

ПОДОТРЯД TIMANODICTYINA MOROZOVA, 1966

Диагноз. Колонии диморфные и триморфные, ветвистые, двухслойно-симметричные, редко пластинчатые, однослойные. Мезотека без капилляров; как правило она не достигает краев колонии и не делит ее на две строго симметричные части в области экзозоны, как у птилодиктий. Автозооидии прямые или коленчато-изогнутые. Диафрагмы редкие. Гемифрагмы, цистифрагмы и гемисепты нет. Микроструктура стенок в эндозоне параллельно-пластинчатая, а в экзозоне — дугообразно-пластинчатая. Апертуры округлые и овальные. Фоссазоидии развиты или отсутствуют. Мета- и мезозооидии, цистопор и стеллятор нет. Экзозона пронизана многочисленными порами и капиллярами. Скопления автозооидов и пор иногда образуют монтикулы. Пузырчатая ткань отсутствует. Бугорки развиты не всегда.

Сравнение. Отличается от птилодиктий строением мезотеки без капилляров, не доходящей до краев веточек, наличием многочисленных пор только в экзозоне и фоссазоидов у отдельных представителей, отсутствием мета- и мезозооидов, пузырчатой ткани, стелляторов и внутризооидальных структур (гемифрагмы, цистифрагмы и гемисепты).

Состав. Два семейства: *Timanodictyidae* и *Girtyporidae*.

Распространение. Нижний карбон — верхняя пермь. СССР, Япония, Китай, Таиланд, Пакистан, Канада, США и Гренландия.

СЕМЕЙСТВО TIMANODICTYIDAE MOROZOVA, 1966

Диагноз. Колонии диморфные, ветвистые, реже пластинчатые, однослойные. Автозооидии коленчато-изогнутые. На поверхности колонии развиты бугорки, поры и капилляры. Фоссазоидов нет.

Сравнение. Отличается от гиртипорид отсутствием фоссазоидов.

Состав. Четыре рода: *Morozovapora* Sakagami et Sugimura, 1978; *Hayasakapora* Sakagami, 1960; *Timanodictya* Nikiforova, 1938; *Timanotrypa* Nikiforova, 1938.

Распространение. Нижний карбон — верхняя пермь. СССР, Япония, Канада, США, Китай, Таиланд, Гренландия.

СЕМЕЙСТВО GIRTYPORIDAE MOROZOVA, 1966

Диагноз. Колонии триморфные, ветвистые, но нередко пластинчатые, однослойные. Автозооидии трубчатые, слабо коленчато-изогнутые. Присутствуют фоссазоидии. На поверхности колоний нередко наблюдаются бугорки, в стенках автозооидов развиты капилляры.

Сравнение. Отличается от тиманодиктий триморфностью колоний с развитием фоссазоидов.

Состав. Шесть родов: *Sugimuriella* Sakagami, 1983; *Girtypora* Morozova, 1966; *Girtyporina* Morozova, 1966; *Tavajzopora* Kiseleva, 1969; *Morozoviella* Gilmour et Snyder, 1986; *Gilmouropora* Morozova, 1986.

Распространение. Нижний карбон — верхняя пермь. СССР, США, Монголия, Пакистан, Япония.

ОТРЯД TUBULIPORIDA JOHNSTON, 1847

[nom. correct. hic (pro *Tubulipora* Hohnston, 1847;
Tubuliporata Boardman et al., 1983) = *Cyclostomata* Busk,
1852, non *Cyclostomata* Dumeril, 1806]

ПОДОТРЯД PALEOTUBULIPORINA BROOD, 1973

Диагноз. Колонии стелющиеся по субстрату, линейные, однорядные и многорядные, корковидные (вееровидные и дисковидные) и возвышающиеся на нем, ветвистые, стержневидные (прямые или дихотомирующие), в поперечнике круглые, без мезотеки, или овальные и пластинчатые (двухслойно-симметричные), с мезотекой, диморфные и триморфные. Почкование базальное, базально-латеральное, дистально-латеральное, дистальное и комплексное (базальное и базально-латеральное в одной колонии). Деление на эндо- и экзозону отсутствует. Автозоидии трубчатые, конические, веретеновидные, суженные проксимально и расширенные дистально, с удлиненным перистомом и терминалным положением апертур, чаще без диафрагм. Коленчато-изогнутых автозооидов нет. Гемисепты отсутствуют; гемифрагмы также нет. Апертуры круглые, открываются или только на фронтальную поверхность, или латерально, или со всех сторон колонии, беспорядочно или продольными и диагональными рядами. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. Стенки толстые или тонкие, равномерно по всей длине. Иногда внутренняя стенка между материнским и дочерними автозоидами отсутствует. Как правило, автозоиды примыкали плотно друг к другу только на их проксимальных концах, расходясь на дистальных. Из гетерозоидов присутствуют осевые зооидии и вазозоидии, но у большинства родов гетерозоидов не развиты. Осевые зооидии округло-призматические, длинные, с частыми прямыми диафрагмами. Соединительные поры есть или их нет. У нескольких родов развиты псевдопоры. Нет лунариев, минутопор, стелляторов, гемифрагм, цистифрагм и капилляров.

Сравнение. Отличается от тубулипорин наличием осевых зооцеиев и вазо-зооцеиев и отсутствием нанозооцеиев.

Состав. Три семейства: Phaceloporidae, Diploclemidae и Crownporidae.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — верхняя пермь. Западная Европа, СССР и Северная Америка.

СЕМЕЙСТВО PHACELOPORIDAE ULRICH, 1890

Диагноз. Колонии стелющиеся по субстрату или возвышающиеся над ним, линейные, однорядные или многорядные, дисковидные и вееровидные или ветвистые, стержневидные, реже дихотомирующие, без мезотеки, диморфные. Почекование базально-латеральное, дистально-латеральное и дистальное. Автозооции конические или вееровидные, суженные проксимально и расширенные дистально, с терминальным положением круглых апертур. Диафрагмы в автозооциях редкие, чаще отсутствуют. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. Соединительные поры в стенках автозооций развиты слабо и характерны для отдельных родов. Псевдопор и вазозооцеиев нет.

Сравнение. От диплоклемид отличается диморфными колониями и отсутствием мезотеки и вазозооцеиев.

Состав. Четыре подсемейства: Clonoporinae, Cogutotrypinae, Sagenellinae и Phaceloporinae.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — верхняя пермь. Западная Европа, СССР и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО CLONOPORINAE BROOD, 1975

[nom. transl. hic (ex Clonoporidae Brood, 1975)]

Диагноз. Колонии ветвистые, чаще стержневидные. Почекование базально-латеральное. Автозооции веретенообразные, с длинным узким проксимальным концом. Межзооциальные стенки полные. Соединительные поры в стенках автозооций не всегда развиты.

Сравнение. От наиболее близкого подсемейства Sagenellinae отличается ветвистой формой колоний, возвышающихся над субстратом, удлиненными веретенообразными автозооциями и базально-латеральным почкованием.

Состав. Пять родов: Wolinella Dzik, 1981; Lagenosypho Shandell, 1898; Clonopora Hall, 1883 (= Mitoclemella Bassler, 1952; Cystoporella Bassler, 1953); Dentalitrypa Kiepura, 1962; Voigtia Hillmer et Schallreuter, 1985.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — средний девон. Западная Европа, СССР и Северная Америка.

Замечания. Л.В. Нехорошева (1990), установив новый род Mitoclemina, включила его в отряд Cyclostomata (= Tubuliporida). К сожалению, приведенный ею диагноз и способ иллюстрации морфологии этого рода оказались недостаточными и малоубедительными для того, чтобы признать род Mitoclemina и согласиться с заключением Нехорошевой о принадлежности его к тубулипоридам. Бриозоологи, как правило, для иллюстрации новых таксонов приводят изображения тангенциального, поперечного и продольного сечений, сделанных из одной колонии, выбранной в качестве голотипа для нового вида или типового вида нового рода. Однако для рода Mitoclemina почему-то было сделано исключение (при наличии семи обломков ветвистых колоний). Так, для голотипа дана фотография лишь одного тангенциального сечения, на которой отражены признаки строения внешней поверхности: чередование поясов с устьями, имеющими неправильно-округлые очертания, и без устьев (Нехорошева, 1990, табл. I, фиг. 1). Эти признаки свойственны некоторым истинным трепостомидам (Dittipora, Nemiphragma) и неизвестны у палеозойских тубулипорид. Судить же о форме и внутреннем строении колоний рода Mitoclemina нам приходится не по морфологии

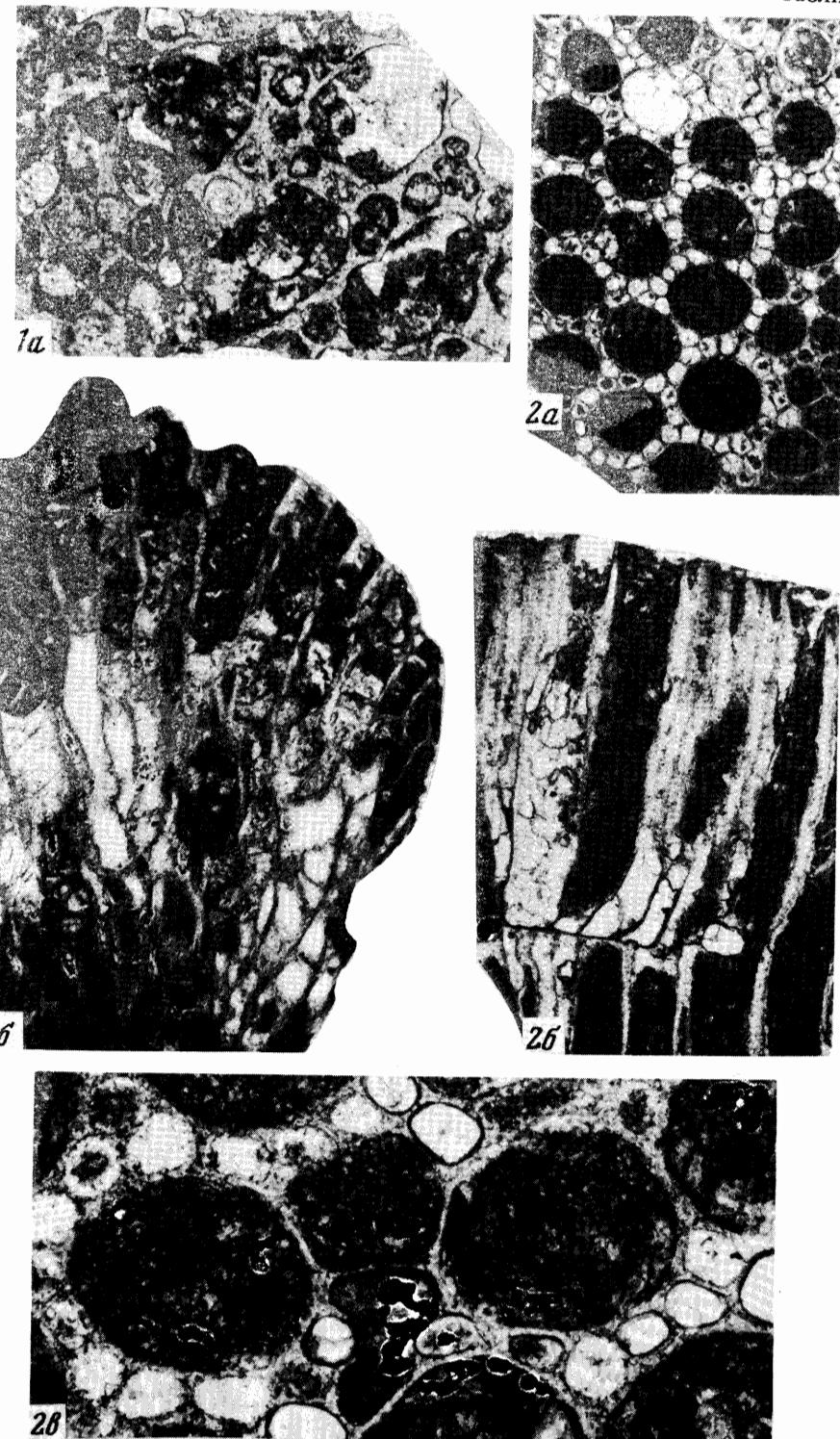


Таблица II

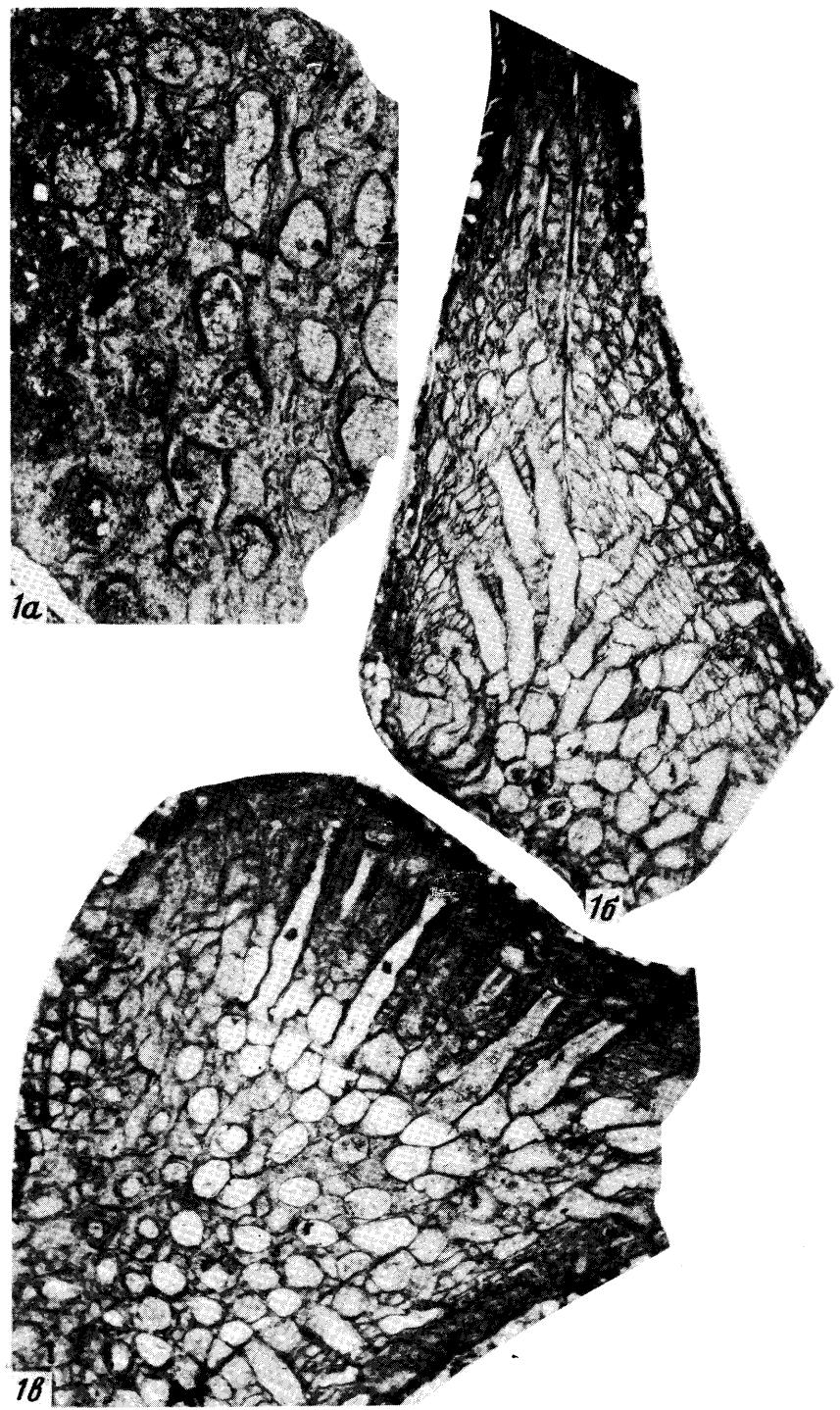


Таблица III

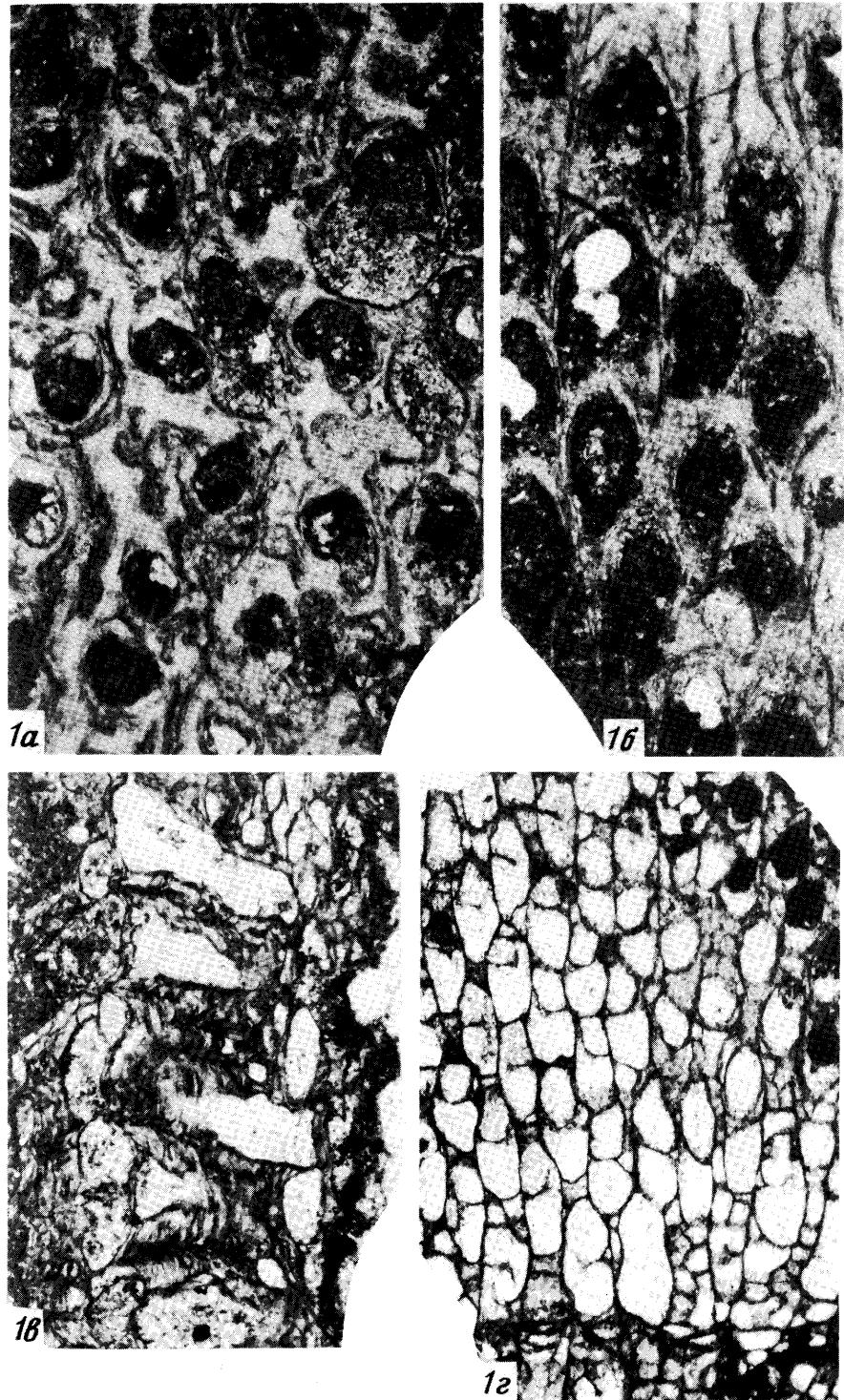


Таблица IV

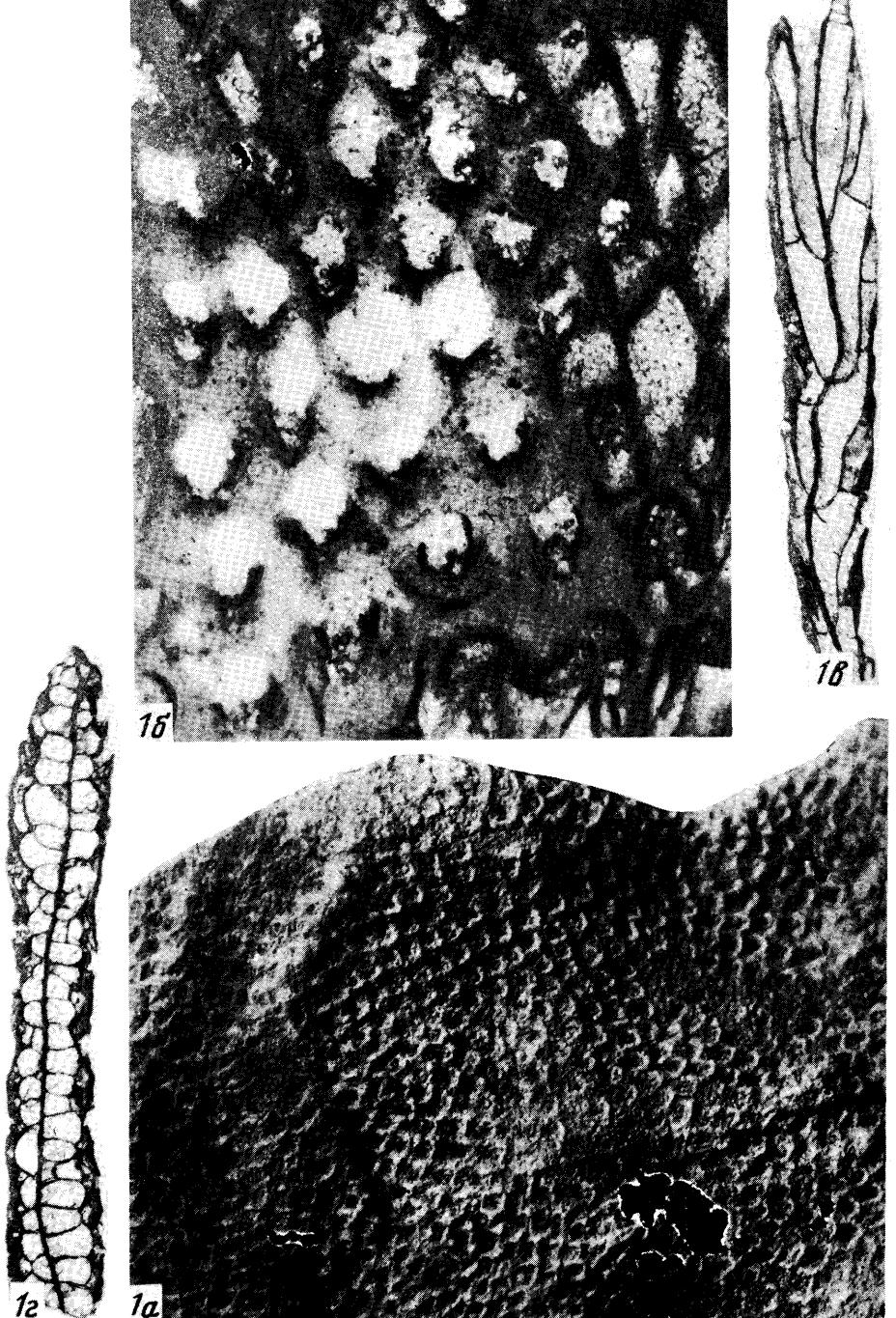


Таблица V

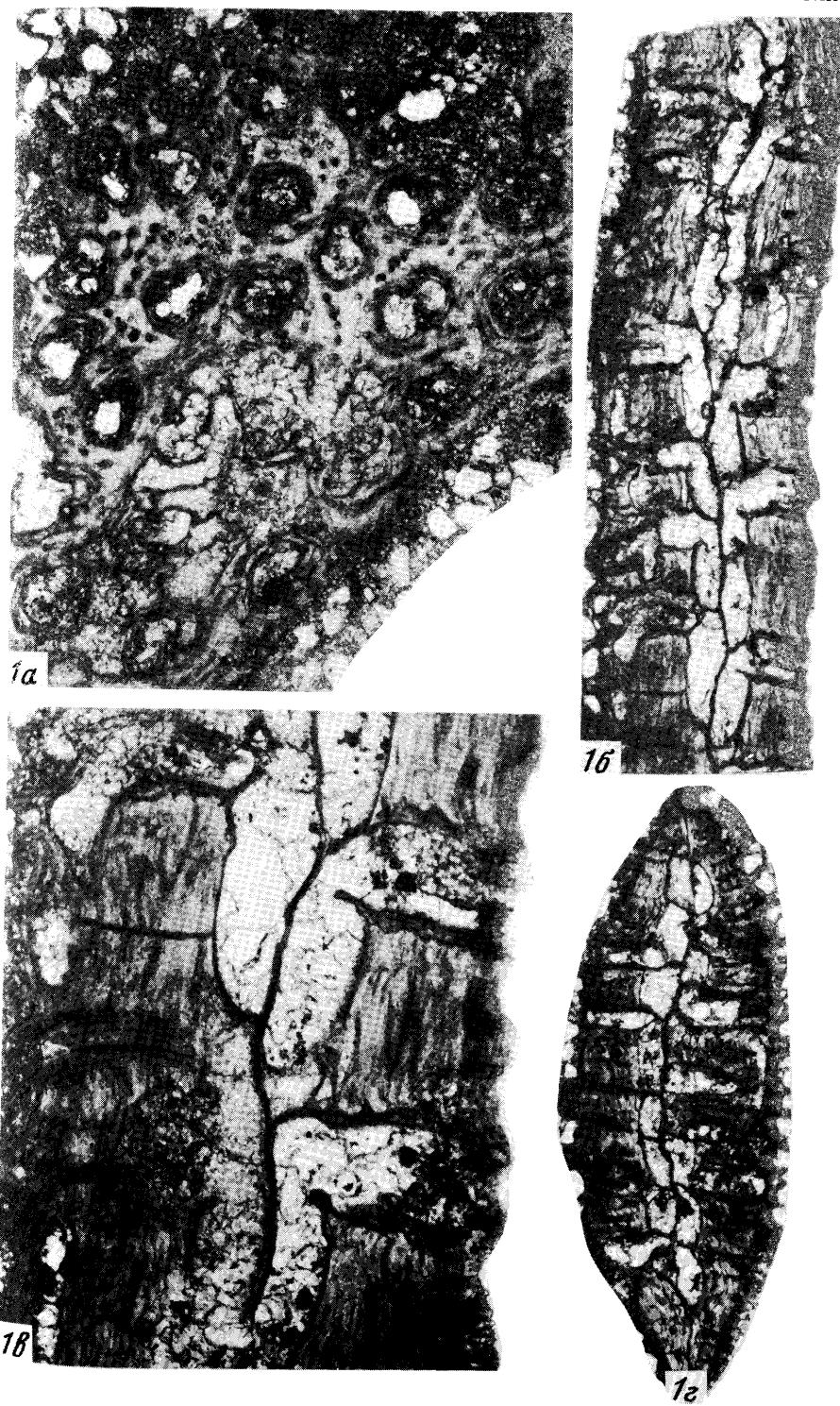


Таблица VI

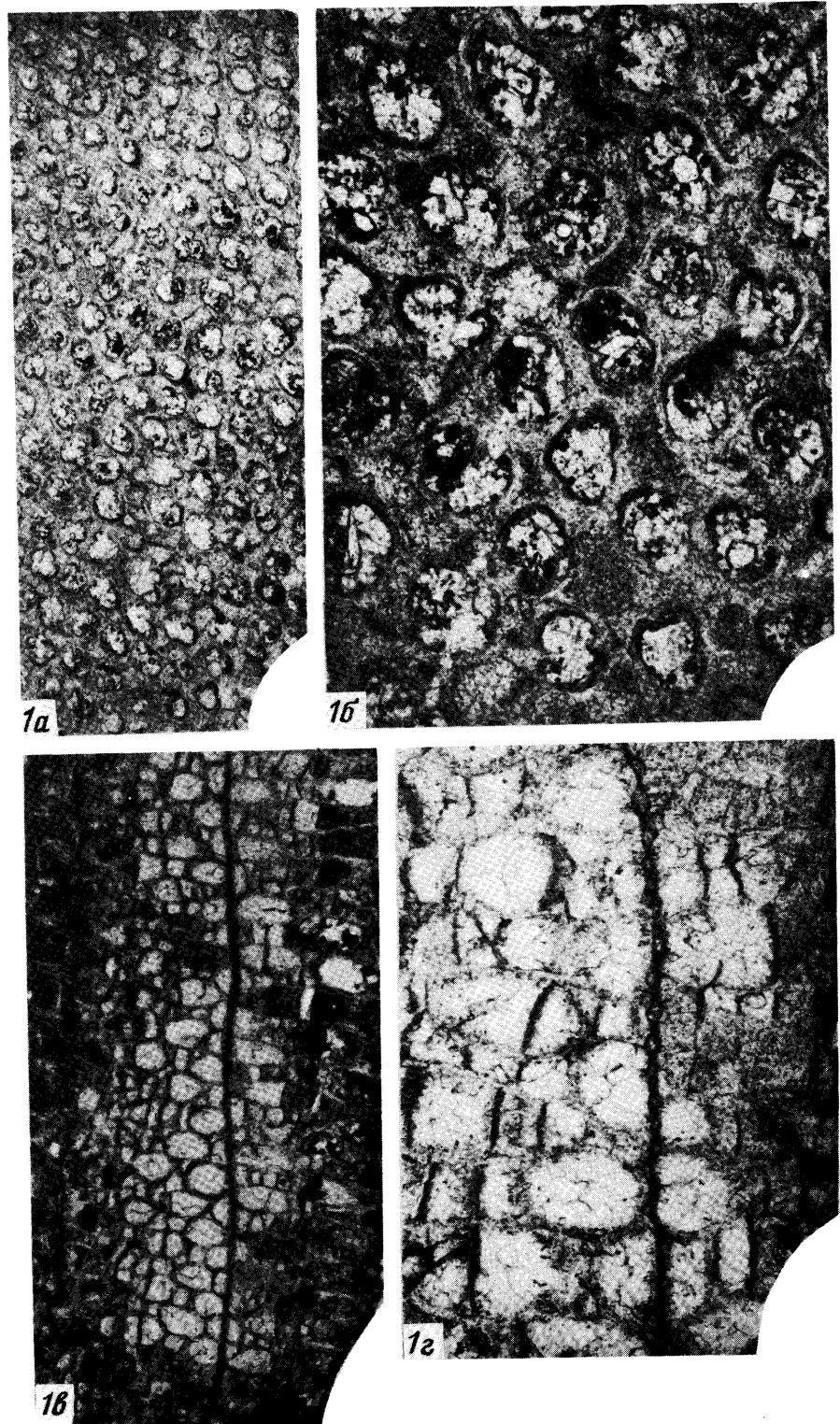


Таблица VII

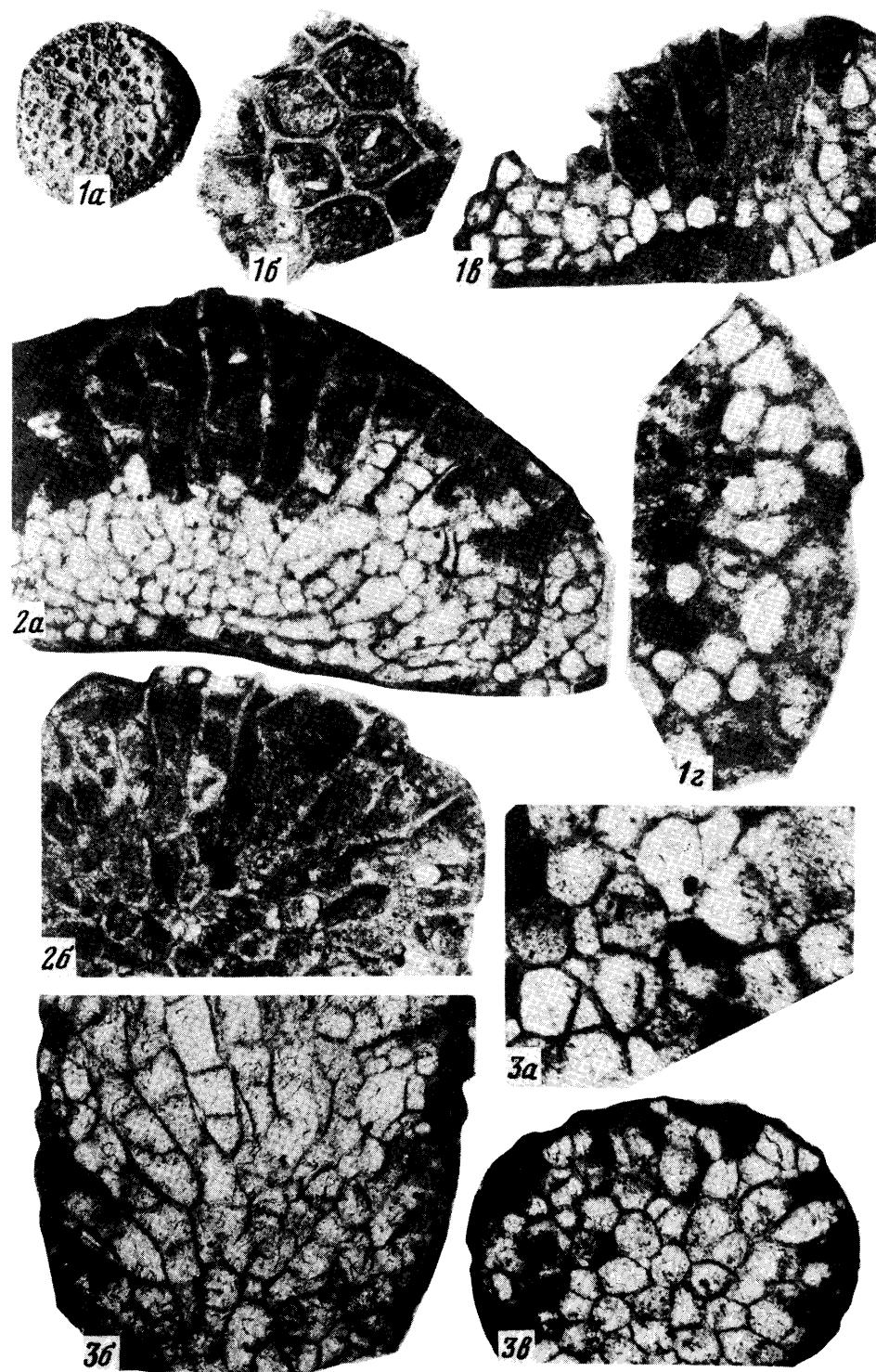


Таблица VIII

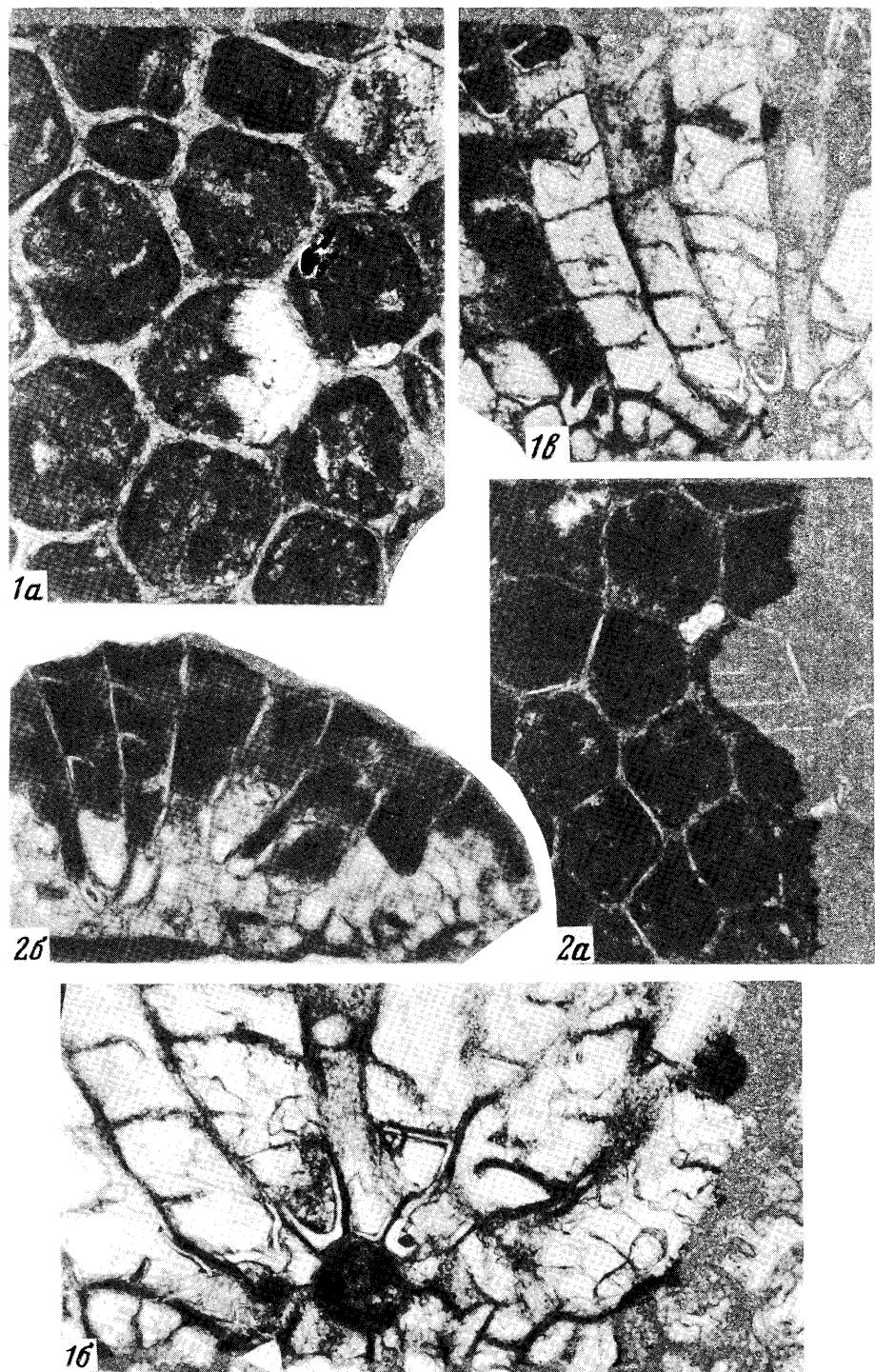


Таблица IX

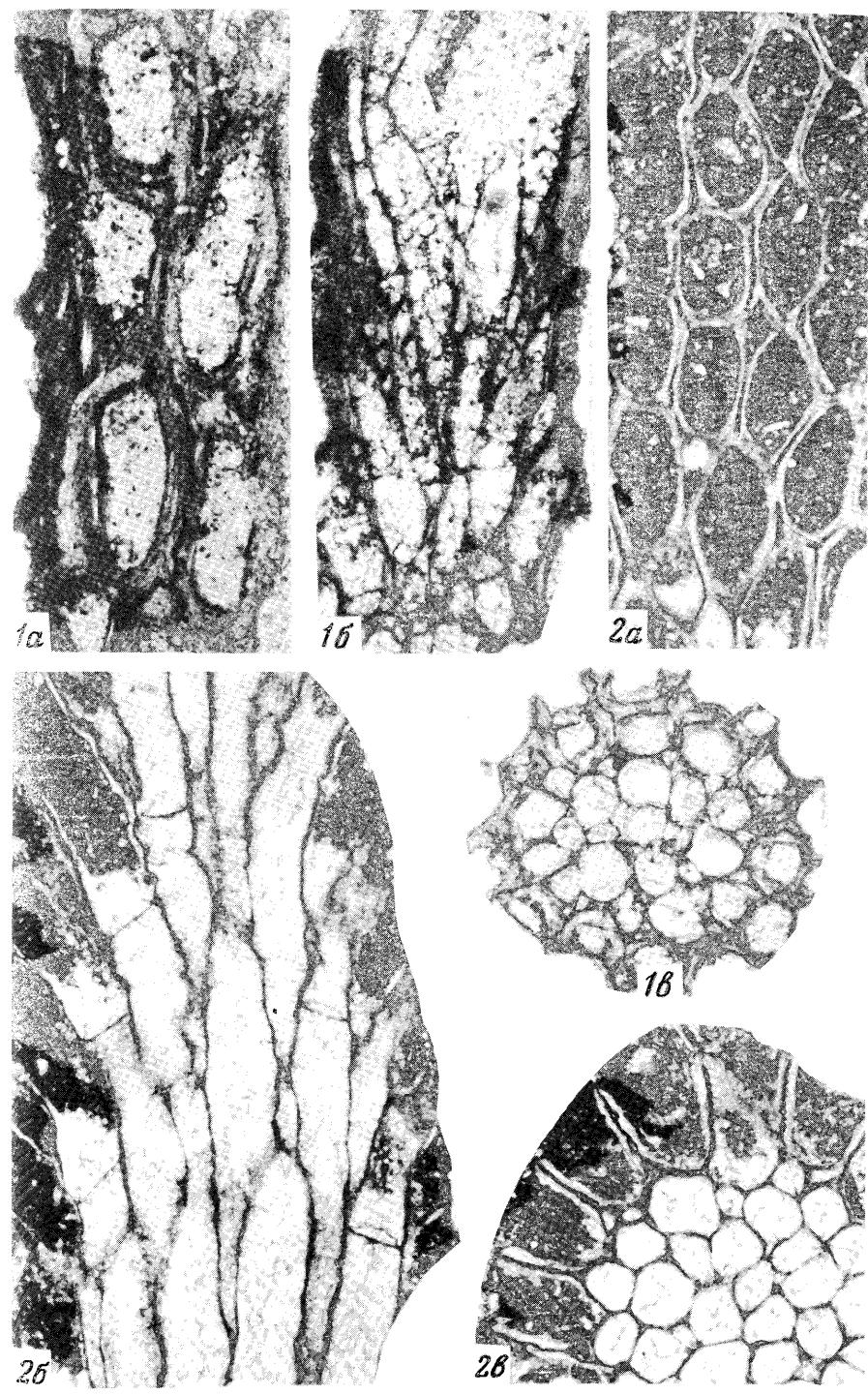


Таблица X

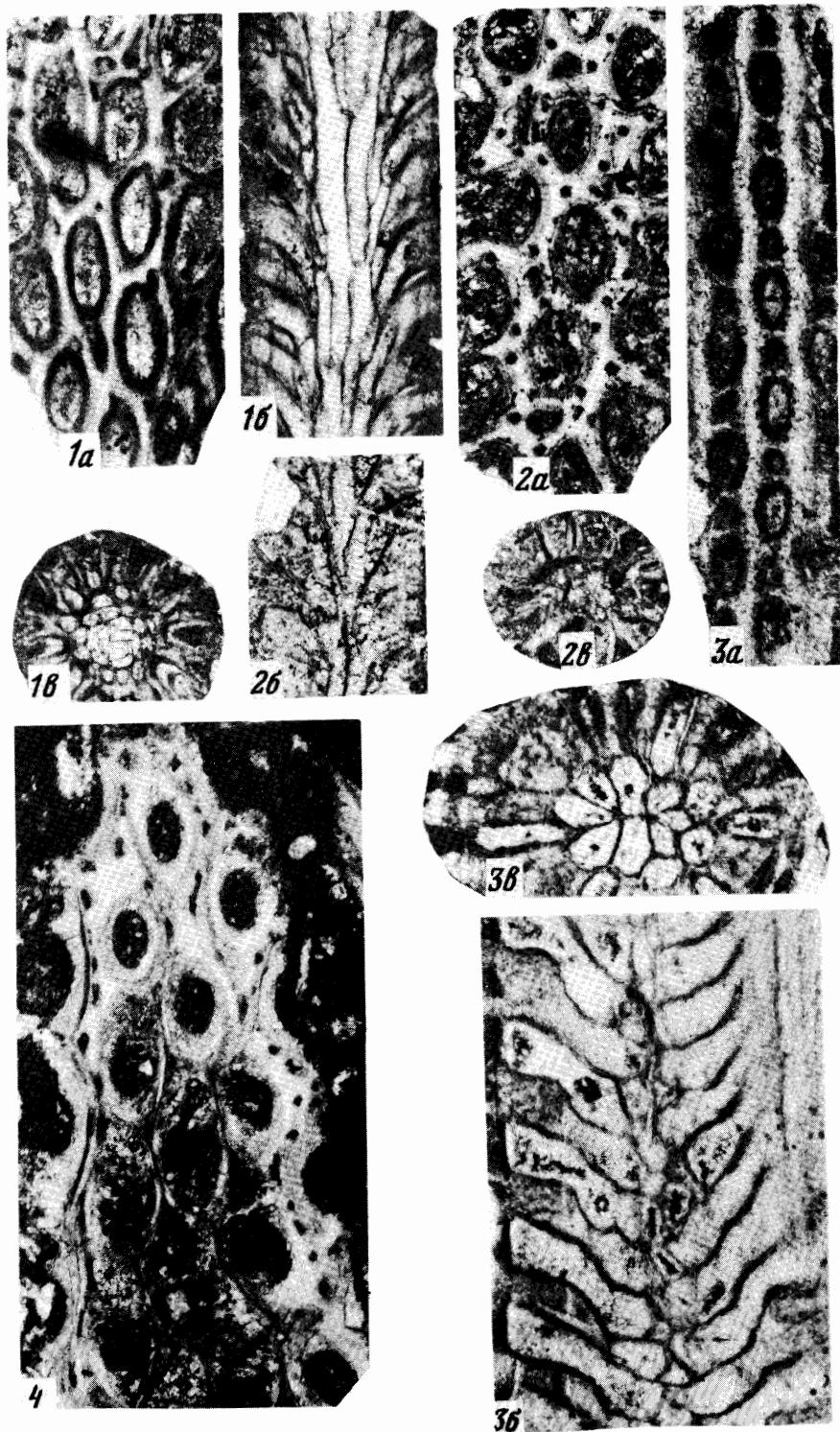


Таблица XI

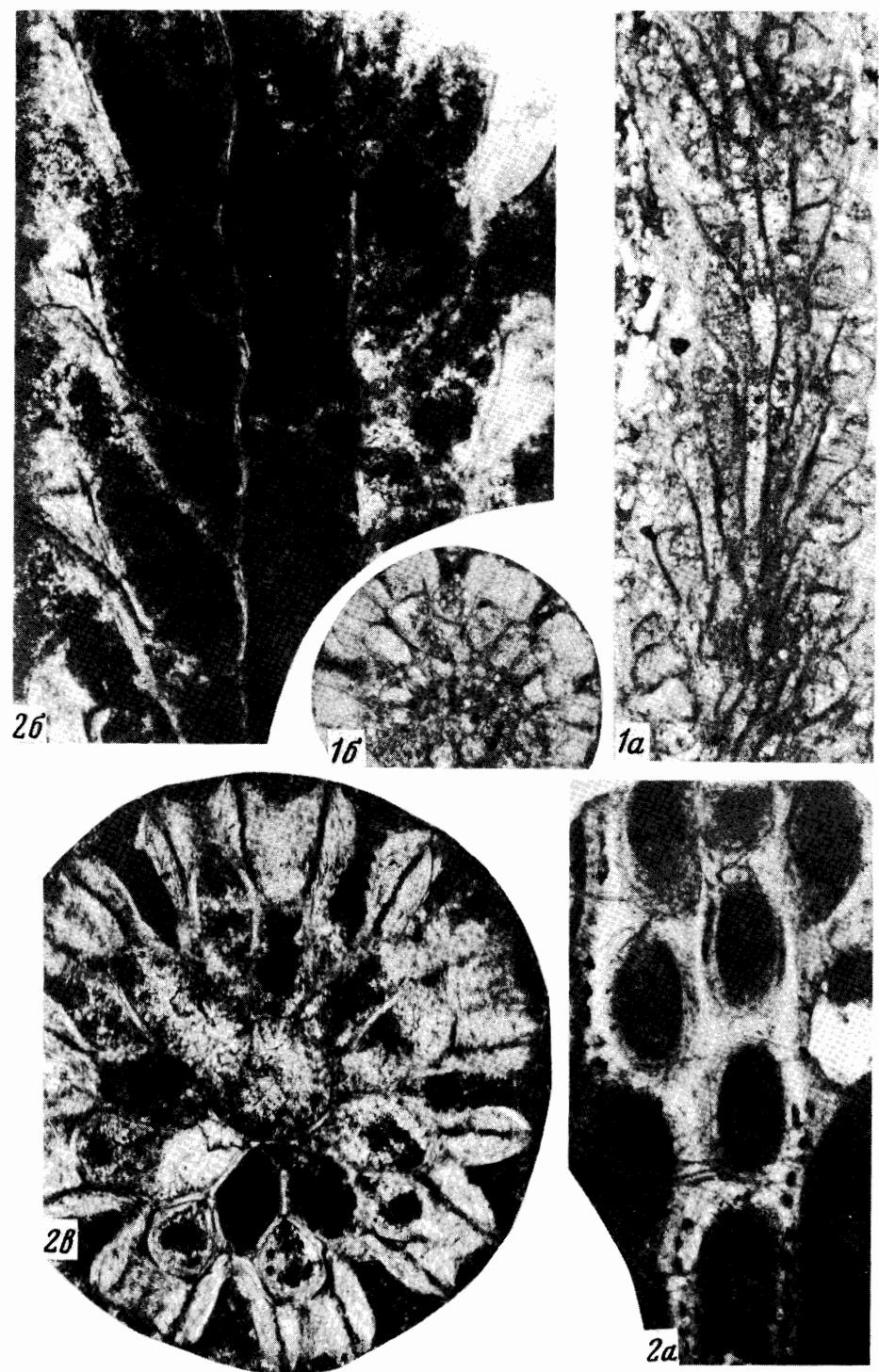


Таблица XII

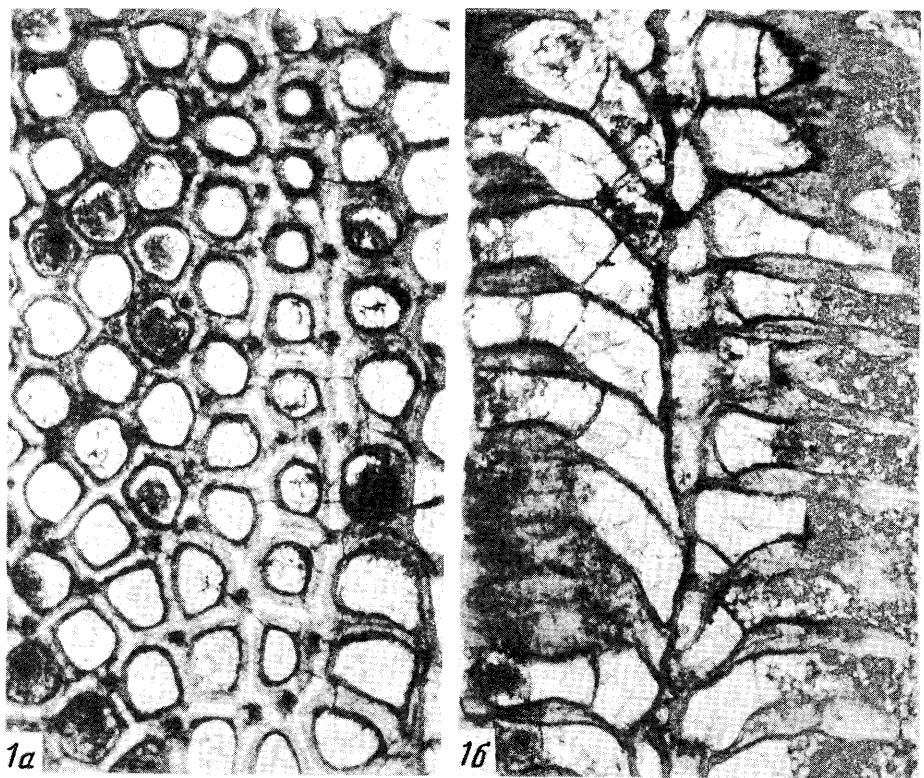


Таблица XIII

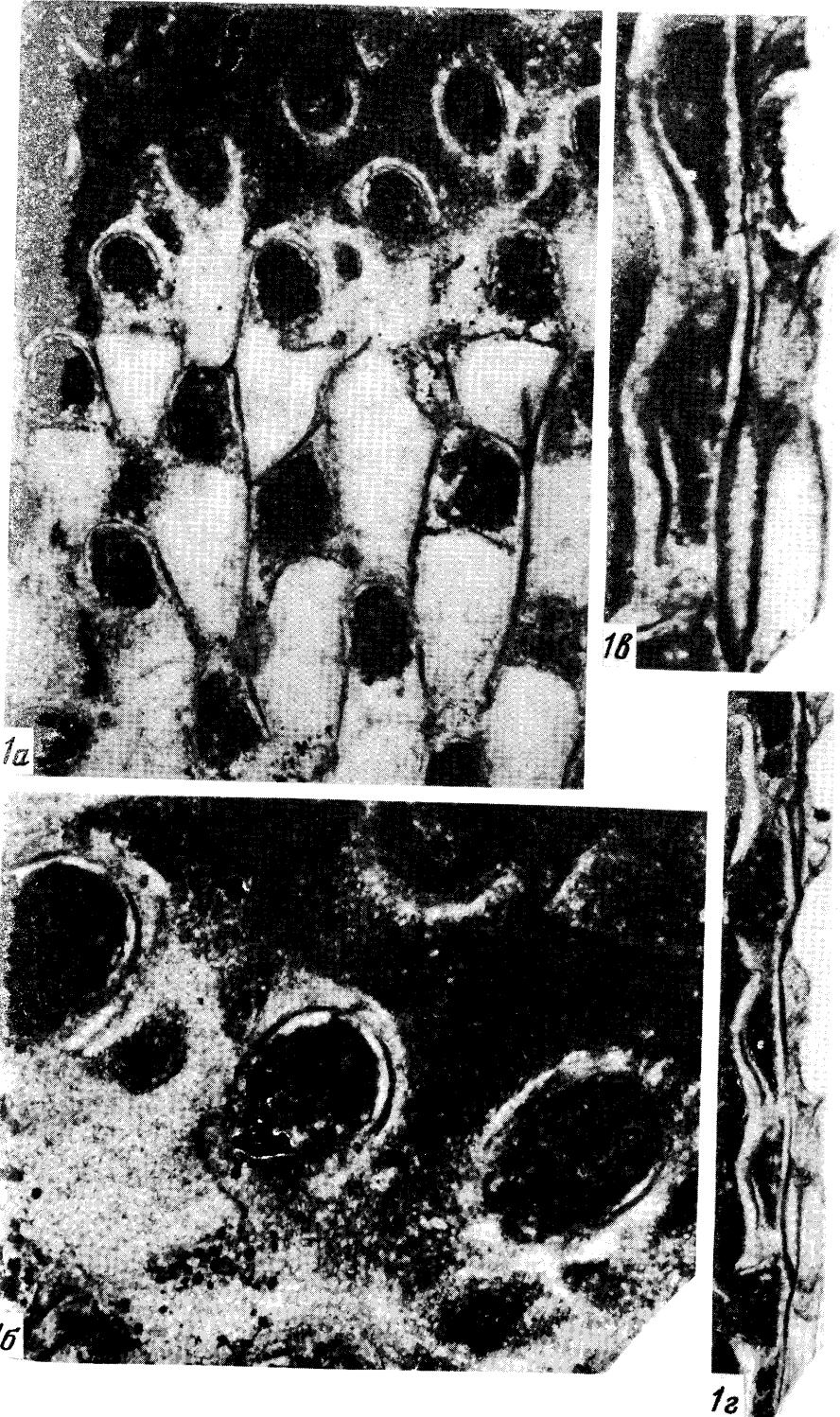


Таблица XIV

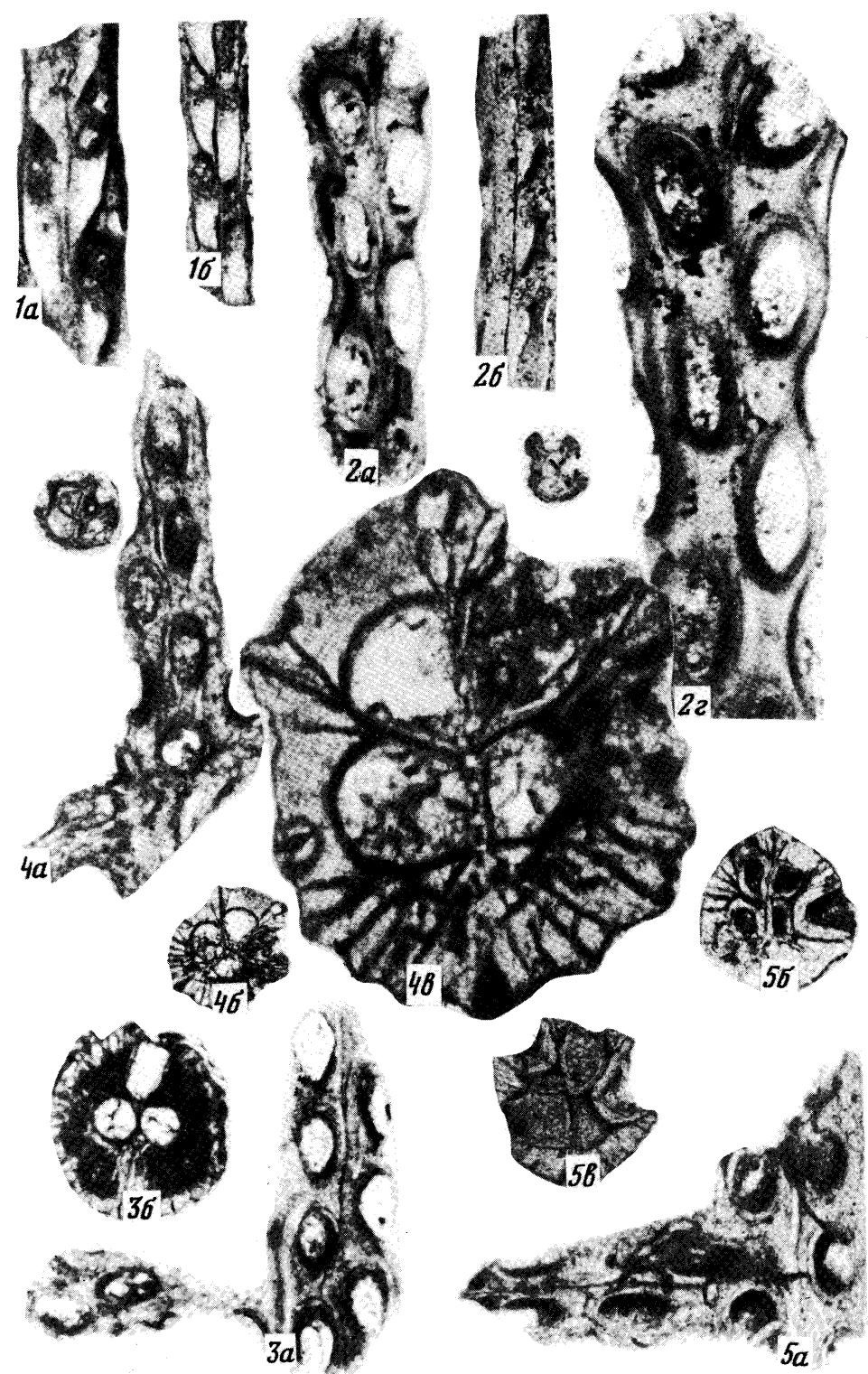


Таблица XV

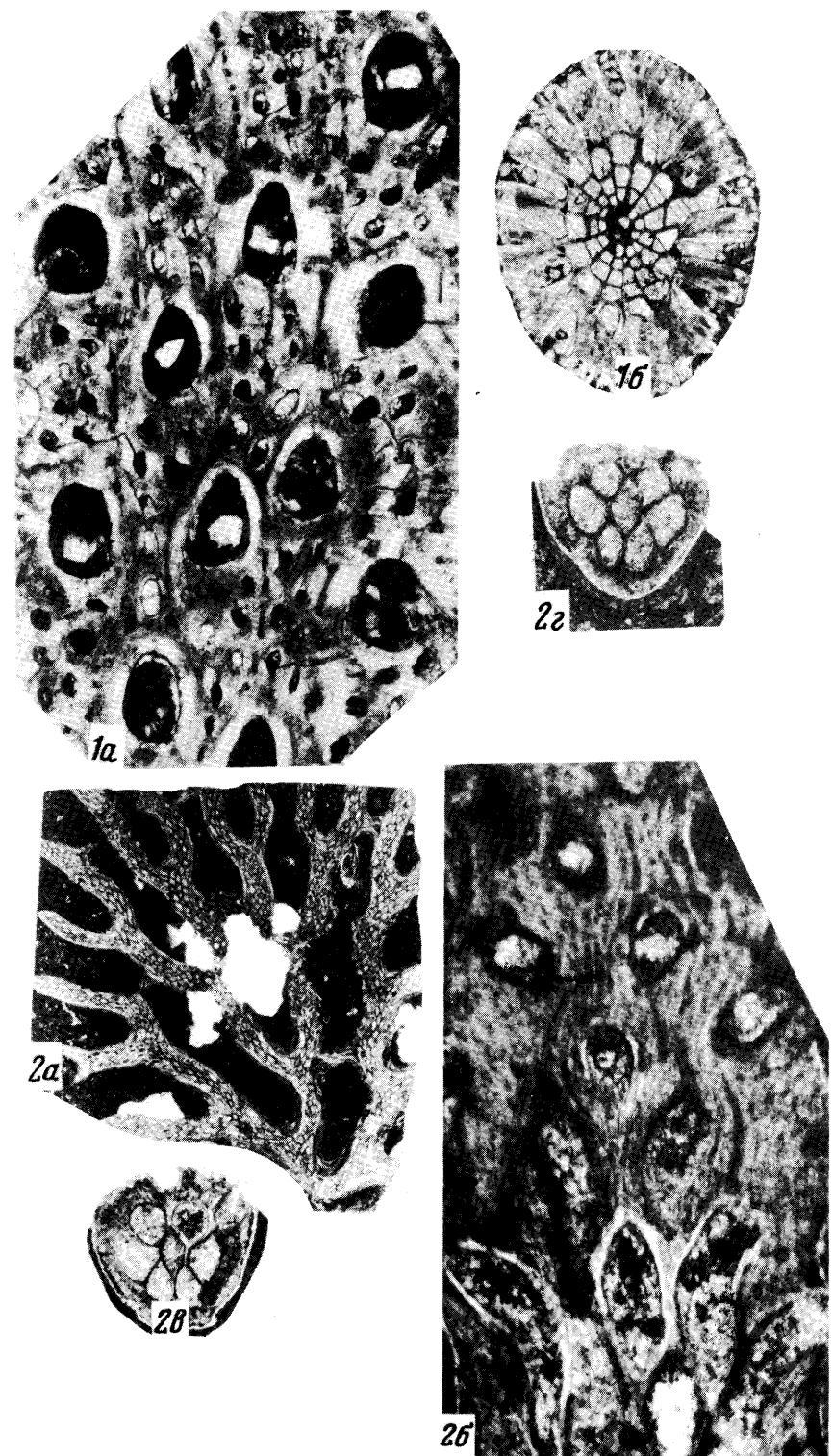
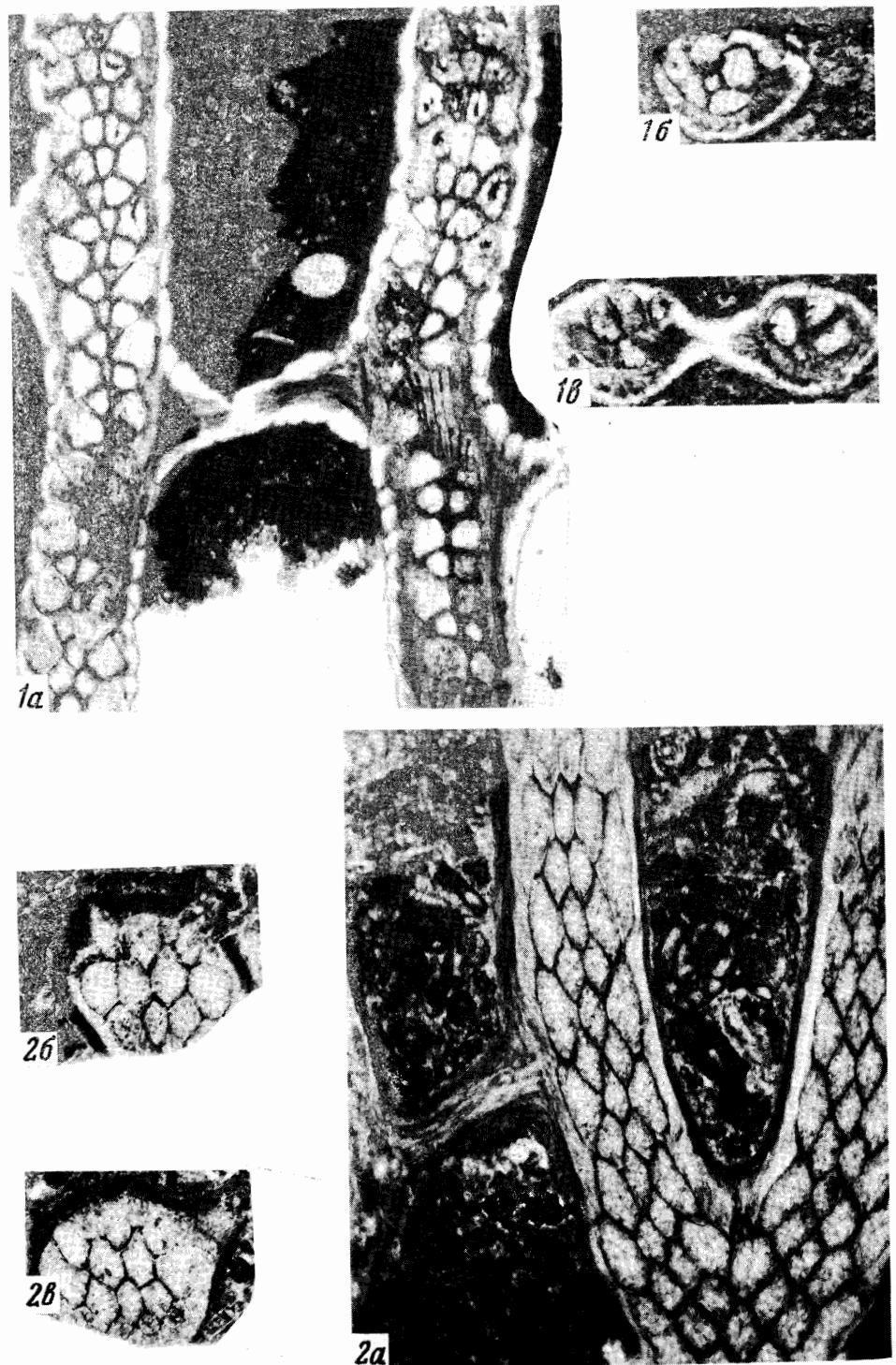


Таблица XVI



поперечного и продольного сечений голотипа (фотографий их нет), а по тем же сечениям трех паратипов, при отсутствии для них изображений тангенциальных сечений (Некорошева, 1990, табл. 1, фиг. 2, 3, рис. 1). На фотографиях продольных сечений колоний-паратипов хорошо видны развитые в автозооэсиях гемифрагмы, о которых не упоминается ни в диагнозе рода, ни в описании типового вида. Гемифрагмы хорошо развиты также у названных выше родов трепостомид и отсутствуют у подлинных тубулипорид (цикlostомат).

ПОДСЕМЕЙСТВО CORYNOTRYPINAE DZIK, 1981

[nom. transl. hic (ex *Corynotrypidae* Dzik, 1981)]

Диагноз. Колонии стелющиеся по субстрату, линейные, однорядные. Почекование автозооэсиев дистальное. Межзооэциальные стенки отсутствуют. Автозооэции конические, с апертурами на фронтальную поверхность. Проксимальный конец автозооэсия обычно значительно уже его самой широкой части. Соединительных пор и псевдопор нет.

Сравнение. От клонопорин отличается стелющейся формой колоний, дистальным способом почкования и отсутствием межзооэциальной стенки, от сагенеллиин — дистальным способом почкования однорядно расположенных автозооэсиев и отсутствием межзооэциальных стенок.

Состав. Род *Corynotrypa* Bassler, 1911 (= *Stomatopora* Bronn, 1825, pars).

Распространение. Средний ордовик (ланвирин, кунда) — верхняя пермь. Западная Европа, СССР и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО SAGENELLINAE BROOD, 1975

[nom. transl. hic (ex *Sagenellidae* Brood, 1975)]

Диагноз. Колонии стелющиеся по субстрату, корковидные, в виде веера и линейные, многорядные. Почекование автозооэсиев базально-латеральное. Межзооэциальные стенки полные. Автозооэции конические, расширенные на дистальном конце. Апертуры автозооэсиев круглые, располагающиеся или строго вдоль дистального края колонии, или беспорядочно. Соединительных пор и псевдопор нет.

Сравнение. От наиболее близкого подсемейства *Corynotrypinae* отличается базально-латеральным способом почкования, многорядно расположенными автозооэсиями и наличием полных межзооэциальных стенок.

Состав. Три рода: *Scenellopora* Ulrich, 1882; *Flabellotrypa* Bassler, 1952; *Sagenella* Hall, 1851 (= *Diastopora* Lamouroux, 1821, pars; *Berenicea* Lamouroux, 1821, pars; *Aulopora* Goldfuss, 1829, pars).

Распространение. Средний ордовик — нижний девон. Швеция, Польша, СССР и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО PHACELOPORINAE ULRICH, 1890

[nom. transl. hic (ex *Phaceloporidae* Ulrich, 1890)]

Диагноз. Колонии стелющиеся, линейные, многорядные. Почекование дистально-латеральное. Автозооэции конические, располагающиеся в виде мутовок в два—три ряда и плотно прилегающие друг к другу только на проксимальных концах. Соединительных пор и псевдопор нет.

Сравнение. От сагенеллиин отличается дистально-латеральным почкованием и мутовчатым расположением автозооэсиев.

Состав. Род *Phacelopora* Ulrich, 1890.

Распространение. Средний—верхний ордовик. Северная Америка.

Диагноз. Колонии ветвистые, стержневидные или дихотомирующие, с овальным или линзовидным поперечным сечением, и пластинчатые, двухслойно-симметричные, диморфные и триморфные. Почекование базально-латеральное, с образованием мезотеки. Автозооиды веретеновидные, укороченные, без диафрагм. Стенки автозооидов равномерные по всей длине, параллельно-пластинчатой микроструктуры. Мезотека прямая, трехслойная, не доходящая до краевых участков ветвистых колоний. Средний гранулированный слой мезотеки окружен с обеих сторон параллельно-пластинчатым. Апертуры автозооидов круглые, открываются со всех сторон колоний продольными и диагонально пересекающимися рядами. Вазозооиды укороченно-трубчатые, колбовидные, сильно расширенные проксимально и суженные дистально, заканчивающиеся терминально-круглыми отверстиями, или вазозооиды отсутствуют. Соединительные поры отсутствуют. Псевдопоры единичные.

Сравнение. По форме ветвистых колоний диплоклемиды наиболее близки к кроунопоридам, но отличаются от последних овальным или линзовидным поперечным сечением, обусловленным двухслойно-симметричным строением, наличием мезотеки, вазозооидов и единичных псевдопор.

Состав. Два рода: *Diploclema* Ulrich, 1889; *Diastoporina* Ulrich, 1890.

Распространение. Средний ордовик — силур. СССР, Западная Европа и Северная Америка.

Род *Diastoporina* Ulrich, 1890

Diastoporina: Ulrich, 1890, p. 177; 1893, p. 121; Bassler, 1953, p. 45

Типовой вид — *D. flabellata* Ulrich, 1890; средний ордовик, трентон; США, шт. Миннесота.

Диагноз. Колонии пластинчатые, листовидные, двухслойно-симметричные диморфные. Мезотека тонкая, слегка волнисто-изогнутая. Почекование дистально-латеральное. Автозооиды коробковидные, суженные проксимально и дистально без диафрагм и гемисепт. Стенки, обращенные на фронтальную поверхность колонии, слабо выпуклые в средней части автозооидов. Апертуры, смещенные фронтально, круглые. В стенках автозооидов присутствуют единичные псевдопоры, расположенные вокруг апертур. Вазозооидов нет.

Сравнение. От рода *Diploclema* отличается пластинчатой формой колоний отсутствием вазозооидов и наличием псевдопор.

Состав и распространение. Два вида: *D. flabellata* Ulrich, 1890 — средний ордовик, трентон США и *D. consona* sp. nov. — нижний силур, лландовери, юуруский горизонт Эстонии.

Diastoporina consona sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1

Голотип — ПИН, N 3534/129; Эстония, о-в Хийума, пос. Хиллесте; нижний силур, лландовери, юуруский горизонт.

Описание. Колонии пластинчатые, площадью 1 см² и более, при толщине 0,30 мм. Толщина мезотеки не превышает 0,02 мм. Длина автозооидов 0,45—0,55 мм, ширина средней части 0,36 мм, высота — 0,13—0,15 мм. Апертуры круглые диаметром 0,20—0,22 мм, обрамленные небольшим валиком, ширина которого колеблется от 0,03 мм до 0,07 мм, и распределенные, как правило, в диагональные ряды. На 2 мм вдоль рядов приходится 4—5 апертур. Наружные стенки автозооидов пронизаны порами, диаметр которых 0,03—0,01 мм. На поверхности колоний они располагаются беспорядочно, но при этом группируются или же посредственно вокруг апертур по одной или две поры, или в промежутках между апертурами.

Сравнение. От *D. flabellata* новый вид отличается более крупными колониями (1 см² вместо 5,5 см), диаметром апертур (0,20—0,22 мм вместо 0,05 мм) и меньшим числом их на 2 мм (4—5 вместо 6—7).

Распространение. Нижний силур, лландовери, юуруский горизонт Эстонии.

Материал. Кроме голотипа, еще один фрагмент колонии из того же местонахождения.

СЕМЕЙСТВО CROWNOPORIDAE ROSS, 1967

(= *Kukersellidae* Brood, 1975)

Диагноз. Колонии ветвистые, прямые, цилиндрические, без мезотеки или дихотомирующие, триморфные. Почекование комплексное: базальное и базально-латеральное. Зооиды дифференцированы на осевые, расположенные в центре колонии, и автозооиды, почекующиеся вокруг пучка осевых зооидов. Осевые зооиды призматические, с тонкими, равномерными стенками параллельно-пластинчатой микроструктуры и многочисленными, полными, прямыми диафрагмами. Автозооиды веретеновидные, узкие проксимально, расширенные в средней части и слегка суженные на дистальном конце, с параллельно-пластинчатой микроструктурой стенок. Апертуры круглые. Соединительные поры присутствуют. Стенки автозооидов на фронтальной поверхности колонии пронизаны многочисленными псевдопорами. Вазозооидов нет.

Сравнение. Отличается от диплоклемид отсутствием мезотеки и вазозооидов, наличием осевых зооидов и многочисленных псевдопор.

Состав. Род *Kukersella* Toots, 1952 (= *Crownopora* Ross, 1967).

Распространение. Средний—верхний ордовик. Западная Европа, СССР и Северная Америка.

ОТРЯД FENESTELLIDA ASTROVA ET MOROZOVA, 1956

[nom. transl. Elias et Condra, 1957 (ex subordo Fenestelloidea Astrova et Morozova, 1956); = ordo Fenestrata Elias et Condra, 1957, nom. correct. Viskova et Morozova, 1988]

Диагноз. Колонии ветвистые (древовидные, кустистые, перистые, иногда членистые) и сетчатые (воронковидные, листвообразные, вееровидные, лировидные и винтообразные), состоящие из анастомизирующих прутьев или прутьев соединенных перекладинами (диссепментами), билатерально-симметричные, диморфные и триморфные. Сетки одинарные или двойные, состоящие из основных и расположенных над ними вспомогательных ("защитных") сеток. Сетчатые колонии имеют дифференцированные прутья: толстые, прямые или винтовые, расположенные с боковых сторон или в центре, и более тонкие, многочисленные и однотипные морфологически. Автозооиды укорочено-трубчатые и грушевидные. Коленчатоизогнутых автозооидов нет. Почекование автозооидов дистально-латеральное в одной, двух и более плоскостях (ярусах). Кильевая пластина развита или не образуется. На прутьях два и более рядов чередующихся автозооидов. На перекладинах автозооидов чаще отсутствуют. Защитная сетка без автозооидов. Апертуры автозооидов расположены фронтально и фронтально-латерально, продольными и диагонально-пересекающимися рядами. Форма их варьирует от овальной до круглой, редко с лунариями. Дорсальная поверхность без апертур, гладкая или струйчатая. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. Форма сечения автозооидов на проксимальных концах колеблется от трапециевидной до гексагональной, иногда червеобразной или бобовидной. Диафрагмы и гемисепты развиты не всегда. Киль, кильевая пластина и кильевые бугорки есть или отсутствуют. Капилляры хорошо развиты. Поры мелкие или крупные у отдельных родов. Пузырчатая ткань присутствует в петлях или в базальной области колоний. Из гетерозооидов могут быть развиты лептозооиды, паразооиды,

кавернозооции, микрозооции и циклозооции. Многим родам свойственны овицеллы. Ризоиды и "корневые" выросты сохраняются редко. Цистифрагмы, гемифрагмы, минутопоры и стелляторы отсутствуют.

Сравнение. Отличается от криптостомид билатеральным планом строения, с апертурами на фронтальной и фронтально-латеральной поверхности колонии, укороченно-трубчатой и грушевидной формой автозооциев, наличием пара-, каверно-, микро-, лепто- и циклозооциев и развитием овицелл.

Состав. Два подотряда: *Phylloporinina* и *Fenestellina*.

Распространение. Нижний ордовик (верх аренига) — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДОТРЯД PHYLLOPORININA LAVENTJEVA, 1979

Диагноз. Колонии древовидные, кустистые (иногда перистые и членистые) и сетчатые, состоящие из анастомозирующих прутьев и редко из прутьев, соединенных перекладинами, диморфные и триморфные. "Задняя" сетка отсутствует. Покровование автозооциев дистально-латеральное в два и более ярусов. Автозооции на пруте расположены в несколько чередующихся рядов (более двух) и в два и более ярусов, разделенных или не разделенных килевой пластиной. Автозооции в разной степени укорочено-трубчатые, плавно изгибающиеся дистально. В автозооциях часто присутствуют диафрагмы, но гемисепты редки. Апертуры округлые, овальные, реже неправильно округлые, с лунариями. Килевая пластина и килевые бугорки присутствуют не всегда. Капилляры иногда отсутствуют. Поры развиты не у всех родов. Пузырчатая ткань встречается спорадически. Лептозооции есть или их нет. Наличие овицелл сомнительно.

Сравнение. Отличается от фенестеллинов покровением автозооциев в два и более ярусов, трубчатой формой автозооциев, наличием диафрагм, отсутствием "задней" сетки и развитием лептозооциев у некоторых родов.

Состав. Шесть семейств: *Enalloporidae*, *Phylloporinidae*, *Chasmatoporidae*, *Sardesoninidae*, *Ralfinidae* и *Chainodictyonidae*.

Распространение. Нижний ордовик (арениг) — нижняя пермь. СССР, Северная Америка, Западная Европа (Швеция, Бельгия, Чехословакия, Италия, Польша, Австрия, Англия, Франция), Австралия.

СЕМЕЙСТВО ENALLOPORIDAE MILLER, 1889

(= *Arthrostylidae* Ulrich, 1890; *Enalloporidae* Lavrentjeva, 1985)

Диагноз. Колонии ветвистые (перистые или членистые) и сетчатые, диморфные. На пруте 3—6 рядов автозооциев, в области анастомоз — 8. Апертуры автозооциев округлые, овальные и выемчатые, с лунарием. Стенки автозооциев пронизаны порами. Нередко развита пузырчатая ткань. Капилляров нет.

Сравнение. Выделяется среди других семейств присутствием в стенках автозооциев пор близ их апертур, что придает последним неправильные очертания и апертурами с выемчатым лунарием.

Состав. Пять родов: *Alwynopora* Taylor et Curry, 1985; *Enallopora* Orbigny, 1849 (= *Heminematopora* Bassler, 1952; = *Hemulrichostylus* Bassler, 1952); *Aluveria* Männil, 1958; *Arthrostylus* Ulrich, 1888 (= *Arthrostylocia* Bassler, 1952); *Pushkinella* Lavrentjeva, 1979.

Распространение. Нижний ордовик (верх аренига) — нижний силур. СССР, Северная Америка и Западная Европа (Швеция, Англия, Ирландия, Франция, Польша).

Род Arthrostylus Ulrich, 1888

Arthronema: Ulrich, 1882, p. 151, non Eschscholtz, 1825.

Arthrostylus: Ulrich, 1888, p. 230, 1890, p. 188; 1890, p. 400, 1893, p. 187; Zittel, 1896, p. 280; Simpson, 1897, p. 527; Nickles et Bassler, 1900, p. 42; Cumings, 1912, p. 340; Bassler, 1911, p. 147; 1953, p. G128; Астрова и др., 1960, c. 91; Blake, 1983, p. 553.

Типовой вид — *Helopora tenuis* James, 1878; верхний ордовик, цинциннати; США.

Диагноз. Колонии тонковетвистые, нередко нитевидные, иногда членистые. В поперечном сечении они округло-полигональные. Автозооции прямые со слабым изгибом близ поверхности, с редкими диафрагмами. Апертуры округло-овальные, расположенные в чередующемся порядке в три—четыре ряда. Дорсальная поверхность струйчатая. Поры выражены слабо. Килевая пластина и килевые бугорки не развиты.

Сравнение. От рода *Enallopora* отличается меньшим числом рядов автозооциев (3—4 ряда вместо 4—6), отсутствием килевой пластины и слабым развитием пор.

Состав и распространение. Пять видов: *A. obliquus* Ulrich, 1890 — средний ордовик, лландейло, блекривер; США, шт. Миннесота и лландейло, ухакуский горизонт; СССР, Ленинградская обл. и Эстония (табл. XIV, фиг. 1); *A. conjunctus* Ulrich, 1890 — средний ордовик, лландейло, блекривер; США, шт. Миннесота и лайндейло и карадок, кукурузеский и идавереский горизонты; Эстония (табл. XIV, фиг. 2); *A. curtus* (Ulrich, 1882) — верхний ордовик, цинциннати; США, шт. Огайо; *A. tenuis* (James, 1878) — верхний ордовик, цинциннати; США, шт. Огайо и ашгилл, пиргусский горизонт; Эстония (табл. XIV, фиг. 3); *A. pentagonus* Crubbs, 1939 — нижний силур; США, Чикаго.

СЕМЕЙСТВО PHYLLOPORINIDAE ULRICH, 1890

Диагноз. Колонии ветвистые и сетчатые, диморфные и триморфные. На пруте 3—8 рядов автозооциев. Апертуры овальные, реже округлые. Килевые бугорки отсутствуют. Лептозооции развиты на фронтальной стороне или отсутствуют. Пузырчатая ткань присутствует в базальной части колоний или в области петель. Есть капилляры.

Сравнение. Отличается от семейства *Chasmatoporidae* наличием ветвистых и сетчатых колоний без килевых бугорков и лептозооциев, хотя и не у всех родов.

Состав. Два рода: *Phyllopora* Foerste, 1887; *Pseudohornera* Roemer, 1876.

Распространение. Средний ордовик (лландейло, ухаку) — нижний силур. СССР, Северная Америка и Швеция.

СЕМЕЙСТВО CHASMATOPORIDAE SCHULGA-NESTERENKO, 1955

Диагноз. Колонии сетчатые и перистые, диморфные. На пруте 3—7 рядов автозооциев. Апертуры округлые и овальные. Некоторые роды имеют килевые бугорки, а также пузырчатую ткань в базальной области колонии или в петлях. Есть капилляры.

Сравнение. Отличается от филлопоринид диморфными колониями без лептозооциев, наличием килевых бугорков и, наряду с сетчатыми, перистых колоний.

Состав. Десять родов: *Chasmatopora* Eichwald, 1854; *Esthonioporina* Lavrentjeva, 1981; *Parachasmatopora* Morozova et Lavrentjeva, 1981; *Chasmatopora* Lavrentjeva, 1988; *Glaconome* Goldfuss, 1926; *Glaconomella* Bassler, 1952; *Pesnastylus* Crockford, 1942; *Bashkirella* Nikiforova, 1939; *Hemibashkirella* Gorjunova, 1966; *Admiratella* Plamenskaja, 1972.

Распространение. Средний ордовик (лландейло, ухаку) — нижняя пермь. СССР, Бельгия, Чехословакия, Австрия, Италия и Северная Америка.

Род *Glauconomella* Bassler, 1952

Табл. XIV, фиг. 4, 5

Glauconomella: Bassler, 1952, p. 384; 1953, p. 128; Blake, 1983, p. 557.
Glaucome: Goldfuss, 1831, p. 27 (pars); Lonsdale, 1839, p. 677; Phillips, 1841, p. 21; Eichwald, 1860, p. 383; Vine, 1882, p. 63; Shrubsole, Vine, 1884, p. 329; Miller, 1889, p. 307 (pars); Bassler, 1911, p. 159; Нехорошев, 1933, с. 10; Шульга-Нестеренко и др., 1960, с. 93; Копаевич, 1975, с. 88; Лаврентьев, 1985, с. 50.
Ptylopora: Eichwald, 1860, p. 381 (pars).

Типовой вид — *Glaucome disticha* Goldfuss, 1831; нижний силур, венлокский ярус; Западная Европа.

Диагноз. Колонии перистые, диморфные. Сетчатые формы отсутствуют. Автозооиды укороченно-трубчатые, практически без диафрагм и гемисепт. Ряды автозооидов симметрично разделены килевой пластиной, иногда пронизанной капиллярами. Апerture овальные. Дорсальная поверхность пронизана многочисленными капиллярами, расположеными беспорядочно или сгруппированными в продольные ряды.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Pesnastylus* отличается перистой формой колонии и наличием килевой пластины, у некоторых видов пронизанной капиллярами.

Состав и распространение. Типовой вид и *G. plumula* Wiman, 1902 — верхний ордовик; США, Польша, Швеция и Эстония.

Род *Admiratella* Plamenskaja, 1972

Admiratella: Пламенская, 1972, с. 164; Балакин, 1975, с. 110.

Типовой вид — *A. prima* Plamenskaja, 1972; нижний карбон, низы визейского яруса; СССР, Южный Казахстан.

Диагноз. Колонии веерообразные, сетчатые, состоящие из прутьев, соединенных перекладинами, диморфные. На прутьях 6—8 рядов укорочено-трубчатых автозооидов, почкающихся в два яруса с образованием оси симметрии, смещенной к дорсальной поверхности, несущей струйчатость. Капилляры обильные, образующие разетковидные или звездчатые скопления.

Сравнение. От рода *Bashkirella* отличается строением сетки, состоящей из прямых прутьев, соединенных перекладинами без автозооидов, и отсутствием диафрагм.

Состав и распространение. Два вида: *A. prima* Plamenskaja, 1972 — нижний карбон, низы визейского яруса; СССР, Южный Казахстан и Узбекистан; *A. improvida* — нижняя пермь, артинский ярус, сафедаронская свита; СССР, Юго-Западный Дарваз.

Замечания. Существуют две точки зрения на систематическое положение рода *Admiratella*. А.Г. Пламенская (1972, с. 164), автор рода *Admiratella*, отнесла его к филлопоринидам по "укоочено-трубчатой форме ячеек и характеру отпочковывания их от срединной оси прутьев". Согласно Г.В. Балакину (Михно, Балакин, 1975, с. 110), род *Admiratella* "по форме ячеек, микроструктуре и форме колоний" следует включать в состав фенестеллид.

В решении данного вопроса я следую за Пламенской и считаю, что ее аргументация о включении рода *Admiratella* в состав филлопоринид ближе к истине, чем доводы Балакина, поскольку такие признаки, как трубчатая, а не грушевидная, форма автозооидов, двухъярусное расположение их на прутьях и срединная ось, образующаяся при почковании, смещенная к дорсальной поверхности, являются главными критериями, на основании которых В.Д. Лаврентьева (1979) выделила подотряд *Phylloporinina*.

Admiratella improvida sp. nov.

Табл. XV, фиг. 2; табл. XVI, фиг. 1, 2

Название вида от *improvidus* (лат.) — неожиданный.

Голотип — ПИН, N 2351/1417; Юго-Западный Дарваз, водораздел рек Чарым-Дара и Зида-Дара, отм. 3713,8 м; нижняя пермь, артинский ярус, сафедаронская свита.

Описание. Основные размеры: 3—4/1—2//12/6—8. Сетка неправильная, крупнопетлистая с тонкими перекладинами, часто бифуркирующая. На 10 мм ширины колонии приходится 3—4 прута, шириной от 1,10 мм до 2,20 мм, перед бифуркацией — 3,00—4,00 мм, после бифуркации — 1,00—1,10 мм. Петли разнообразной формы — от округло-четырехугольных до четырехугольных, длинные и обычно узкие, и различных размеров. Длина их 3,85—9,10 мм, ширина — 1,10—1,75 мм. На 10 мм вдоль колонии насчитывается одна, но чаще всего 2 петли. Толщина перекладин 0,22—0,44 мм, реже 0,65 мм. Автозооиды трубчатые, прямые, укороченные без диафрагм и гемисепт. В тангенциальном сечении имеют неправильно-многоугольную форму — в средних рядах более мелкие, в крайних — немного крупнее. Срединная ось обнаруживается только в глубоких тангенциальных сечениях. Толщина ее 0,02—0,03 мм. Ближе к апertureйной поверхности ось не выражена. Апertureи круглые, диаметром 0,20—0,21 мм. На 5 мм длины прута приходится не более 12 апertureй, расположенных на пруте перед бифуркацией в восемь рядов, после бифуркации — в шесть. Поверхностная ткань как дорсальной, так и апertureйной сторон прутьев пронизана многочисленными довольно крупными капиллярами, диаметр которых 0,008—0,01 мм. На дорсальной стороне капилляры нередко образуют струйчатость. Ризоиды или корневые выросты не наблюдались.

Сравнение. От типового вида — *A. prima* — новый вид отличается более крупными размерами сеток и всех составляющих этих сетки элементов: прутьев, петель, автозооидов и капилляров, а также отсутствием ризоидов.

Распространение. Нижняя пермь, артинский ярус, сафедаронская свита Юго-Западного Дарваза.

Материал. Четыре фрагмента колоний: три из них, включая голотип, происходят из одного местонахождения, четвертый найден на левом притоке р. Гундара (высота 3713,8 м).

СЕМЕЙСТВО SARDESCONINIDAE LAVRENTJEVA, 1985

Диагноз. Колонии сетчатые, диморфные. На пруте 4—8 рядов автозооидов. Апertureи круглые или овальные. Развита пузырчатая ткань. Килевая пластина пронизана капиллярами.

Сравнение. Отличается от всех семейств подотряда хорошо развитой килевой пластиной, пронизанной крупными капиллярами.

Состав. Род *Sardesonina* Bassler, 1952.

Распространение. Средний ордовик (ландейло и карадок). СССР и США.

СЕМЕЙСТВО RALFINIDAE LAVRENTJEVA, 1985

Диагноз. Колонии ветвистые и сетчатые, диморфные. На пруте 3—7 рядов автозооидов. Апertureи овальные. Капилляры отсутствуют.

Сравнение. Отличается от сардесонинид отсутствием килевой пластины и капилляров.

Состав. Два рода: *Ralfina* Lavrentjeva, 1985; *Ralfinella* Lavrentjeva, 1985.

Распространение. Средний ордовик (карадок). СССР (Эстония).

СЕМЕЙСТВО CHAINODICTYONIDAE SCHULGA-NESTERENKO, 1955

Диагноз. Колонии ветвистые и сетчатые, триморфные. На пруте 3—12 рядов автозооцеев, в области анастомоз до 20. Апертуры овальные. Лептозооции развиты как на фронтальной, так и на дорсальной поверхности. Капилляры присутствуют.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого семейства Chasmatoporidae триморфными колониями с лептозооциями и большим числом рядов автозооцеев на пруте.

Состав. Четыре рода: *Chainodictyon* Foerste, 1887; *Rhombocladia* Rogers, 1900; *Streblocladia* Crockford, 1944; *Kallodictyon* Morozova, 1981.

Распространение. Нижний карбон (визе) — нижняя пермь. СССР, Северная Америка, Италия, Австралия.

ПОДОТРЯД FENESTELLINA ASTROVA ET MOROZOVA, 1956

Диагноз. Колонии перистые и сетчатые (листообразные, вееровидные, лировидные, воронковидные и винтообразные), состоящие из анастомизирующих прутьев или прутьев, соединенных перекладинами. Сетки одинарные или двойные (вторая сетка "защитная"). Колонии диморфные или триморфные. Сетчатые колонии нередко имеют прутья двух типов — толстые, прямые или винтовые, расположенные с боковых сторон или в центре колонии, и более тонкие, многочисленные. Почекование автозооцеев дистально-латеральное, в одной плоскости. На прутьях два и более рядов чередующихся автозооцеев. На перекладинах автозооции есть или их нет. "Защитная сетка" без автозооцеев. Автозооции грушевидные, с обособленным вестибулем. В тангенциальном сечении форма их варьирует от треугольной до гексагональной и бобовидной. Присутствуют гемисепты. Стенки автозооцеев утолщены в экзозоне, но тонкие в эндозоне. Апертуры, как правило, круглые. Кильевые бугорки есть или их нет. Капилляры хорошо развиты. В области петель или в базальных участках колоний иногда встречается пузырчатая ткань. Полиморфизм обусловлен развитием пара-, каверно-, микро- и циклозооцеев. Известны овицеллы.

Сравнение. Отличается от филлопоринин грушевидными с четко выраженным вестибулем автозооциями без диафрагм, почкующимися в одной плоскости, наличием гемисепт и "защитной" сетки у некоторых семейств, хорошо развитой системой капилляров и полиморфизмом, выраженным в присутствии у отдельных родов пара-, каверно-, микро- и циклозооцеев.

Состав. Два надсемейства: *Fenestelloidea* и *Hemitrypoidea*.

Распространение. Средний ордовик (ландейло) — верхняя пермь. Всесветно.

НАДСЕМЕЙСТВО FENESTELLOIDEA KING, 1849

[nom. transl. hic (ex *Fenestellidae* King, 1849)]

Диагноз. Колонии перистые и сетчатые, разнообразной формы, но с одинарной сеткой; "защитная" сетка отсутствует. Прутья соединены анастомозами или перекладинами. Колонии диморфные или триморфные. Автозооции на перекладинах развиты не у всех семейств. Нередко сетки имеют утолщенные, прямые или винтовые прутья. Из гетерозооцеев развиты пара-, каверно-, микро- и циклозооции.

Сравнение. Отличается от *Hemitrypoidea* отсутствием "защитной" сетки, наличием как анастомоз, так и перекладин, несущих автозооции, утолщенных прутьев и, кроме диморфных, еще триморфных колоний с пара-, каверно-, микро- и циклозооциями.

Состав. Восемь семейств: *Reteporinidae*, *Acanthocladiidae*, *Ptyloporidae*, *Fenestellidae*, *Septoporidae*, *Fenestraliidae*, *Mirifenestellidae* и *Permofenestellidae*.

Распространение. Средний ордовик — верхняя пермь. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО RETEPORINIDAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1974

[nom. transl. hic (ex *Reteporininae* Dunaeva et Morozova, 1974)]

Диагноз. Колонии сетчатые, с различного рода анастомозами, диморфные. На прутьях от 2 до 10 рядов автозооцеев. Киль и кильевые бугорки есть или отсутствуют. Капилляры хорошо развиты.

Сравнение. От других семейств отличается анастомозирующими сетками.

Состав. Два подсемейства: *Reteporininae* и *Reteporidrinae*.

Распространение. Средний ордовик (ландейло) — верхняя пермь. СССР, Западная Европа, Северная Америка и Азия.

ПОДСЕМЕЙСТВО RETEPORININAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1974

(= *Semicosciniiumidae* Morozova, 1987, pars)

Диагноз. На прутьях два ряда автозооцеев, в области анастомоз четыре; иногда развиты киль и кильевые бугорки.

Сравнение. Отличается от подсемейства *Reteporidrinae* наличием двух рядов автозооцеев на пруте и четырех — в области анастомоз.

Состав. Четыре рода: *Moorephyllopora* Lavrentjeva et Morozova, 1981; *Semicosciniium* Prout, 1839; *Reteporina* Orbigny, 1849 (= *Seriopora Pocta*, 1894); *Eosemicosciniium* Morozova, 1987.

Распространение. Средний ордовик — верхний девон. СССР, Западная Европа и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО RETEPORIDRINAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1974

Диагноз. На прутьях три и более рядов автозооцеев, в области анастомоз 6—8 и более рядов.

Сравнение. От ретепоринин отличается большим числом рядов на пруте и соответственно увеличенным в два раза числом рядов автозооцеев в области анастомоз.

Состав. Пять родов: *Anastomopora* Simpson, 1897; *Reteporidra* Nickles et Bassler, 1900; *Phyllopora* King, 1849 (= *Protoretopora* Ko., 1876); *Shulgapora* Termier et Termier, 1971; *Kingopora* Morozova, 1970.

Распространение. Средний девон — верхняя пермь. СССР, Северная Америка, Западная Европа и Азия.

СЕМЕЙСТВО ACANTHOCLADIIDAE ZITTEL, 1880

Диагноз. Колонии перистые, с утолщенным центрально расположенным основным прутом и более тонкими боковыми прутьями, диморфные. На прутьях два и более рядов автозооцеев.

Сравнение. Отличается от птилопорид перистыми колониями с центрально расположенным утолщенным прутом, от других — перистой формой колоний.

Состав. Два подсемейства: *Diploporiginae* и *Acanthocladiinae*.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО DIPLOPORARIINAE VINE, 1883

Диагноз. На основном пруте и боковых отростках по два ряда автозооцеев, расположенных в шахматном порядке.

Сравнение. Отличается от акантокладин наличием двух рядов автозооцеев на пруте.

Состав. Два рода: *Diploporgia* Nickles et Bassler, 1900 (= *Diplopora* Joung et

Joung, 1875); *Penniretepora* Orbigny, 1849 (= *Acanthopora* Joung et Joung, 1875; *Pinnatopora* Vine, 1883).

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. СССР, Монголия, Китай, Япония, Афганистан, Иран, Австралия, Западная Европа и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО ACANTHOCLADIINAE ZITTEL, 1880

Диагноз. На основном пруте и боковых отростках по три и более рядов автозооцециев, расположенных в шахматном порядке.

Сравнение. Отличается от диплопорариин большим числом рядов автозооцециев на прутьях.

Состав. Четыре рода: *Thamniscus* King, 1849; *Ichtiorachis* McCoy, 1844; *Acanthocladia* King, 1849; *Kalvariella* Morozova, 1970.

Распространение. Нижний силур — пермь. СССР, Монголия, Китай, Индонезия, Япония, Афганистан, Иран, Австралия и Северная Америка.

СЕМЕЙСТВО FENESTELLIDAE KING, 1849

Диагноз. Колонии сетчатые, с однотипными прямыми или в разной степени изогнутыми прутьями, соединенными перекладинами без автозооцециев, диморфные и триморфные. На прутьях два и более рядов автозооцециев. Киль и килевые бугорки хорошо развиты. Из гетерозооцециев имеются циклозооцеции у некоторых родов.

Сравнение. Отличается от птилопорид сетками без утолщенных прутьев и анастомоз.

Состав. Два подсемейства: *Fenestellinae* и *Polyporinae*.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО FENESTELLINAE KING, 1849

Диагноз. Колонии диморфные. На пруте два ряда автозооцециев, перед бифуркацией иногда вклинивается третий ряд; после бифуркации каждый прут несет опять только два ряда. Киль и килевые бугорки хорошо развиты. Тангенциальное сечение автозооцециев от треугольного до бобовидного. Гексагональные и ромбические сечения неизвестны. Циклозооцеции нет.

Сравнение. Отличается от полипорин наличием двух рядов автозооцециев на пруте, киля и формой автозооцециев в сечении и отсутствием циклозооцециев.

Состав. 12 родов: *Archaefenestella* Miller, 1962; *Fenestella* Lonsdale, 1839; *Shishkarella* Vashurova, 1960; *Rarifenestella* Morozova, 1974; *Rectifenestella* Morozova, 1974; *Spinofenestella* Termier et Termier, 1971; *Laxifenestella* Morozova, 1974; *Minilya* Crockford, 1944; *Fabifenestella* Morozova, 1974; *Exfenestella* Morozova, 1974; *Alternifenestella* Termier et Termier, 1971; *Flexifenestella* Morozova, 1974.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО POLYPORINAЕ VINE, 1883

Диагноз. Колонии триморфные. На пруте три и более рядов автозооцециев. Автозооцеции в тангенциальном сечении гексагональные или ромбические. Килевые бугорки развиты не всегда. Развиты циклозооцеции.

Сравнение. От фенестеллиин отличается формой сечения автозооцециев, большим числом рядов их на пруте, не имеющим киля, и наличием циклозооцециев.

Состав. Три рода: *Polyporella* Simpson, 1895; *Polypora* McCoy, 1854; *Ptyloporella* Hall, 1885.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО MIRIFENESTELLIDAE FAM. NOV.

Диагноз. Колонии триморфные. На прутьях обычно два ряда автозооцециев, четырех- или пятиугольных в тангенциальном сечении. На перекладинах дорсальной стороны, а также на фронтальной поверхности присутствуют у одних родов паразооцеции, у других — кавернозооцеции.

Сравнение. Отличается от пермофенестеллид развитием пара- или кавернозооцециев.

Состав. Три рода: *Mirifenestella* Morozova, 1974; *Ignotifenestella* Morozova, 1974; *Cavernella* Morozova, 1974.

Распространение. Средний девон — верхняя пермь. СССР и Северная Америка.

СЕМЕЙСТВО PERMOFENESTELLIDAE FAM. NOV.

Диагноз. Колонии триморфные. На прутьях обычно два ряда автозооцециев, пятиугольных в тангенциальном сечении. Имеются микрозооцеции. Пара- и кавернозооцециев нет.

Сравнение. От мирифенестеллид отличается наличием микрозооцециев при отсутствии пара- и кавернозооцециев.

Состав. Род *Permafenestella* Morozova, 1974.

Распространение. Карбон — пермь. СССР.

СЕМЕЙСТВО PTYLOPORIDAE FAM. NOV.

Диагноз. Колонии сетчатые, с утолщенными прямыми или винтовыми прутьями с одной или двух сторон и в середине, диморфные. Прутья несут по два и более рядов автозооцециев. Тонкие прутья соединяются перекладинами без автозооцециев.

Сравнение. Отличается от акантокладиид сетчатыми колониями с перекладинами между прутьями.

Состав. Два подсемейства: *Ptyloporellinae* и *Lygoroprinae*.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. СССР, Западная Европа, Монголия, Китай и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО PTYLOPORINAЕ SUBFAM. NOV.

Диагноз. На прутьях два ряда автозооцециев.

Сравнение. Отличается от лиропорин наличием только двух рядов автозооцециев на пруте.

Состав. Четыре рода: *Ptylopora* McCoy, 1844 (= *Dendricopora* Koninck, 1877); *Ptyloporella* Hall, 1885 (= *Pinnaporella* Simpson, 1897); *Lygoradia* Schulga-Nesterenko, 1930; *Archimedes* Owen, 1838 (= *Archimedipora* Orbigny, 1849).

Распространение. Нижний силур — нижняя пермь. СССР, Западная Европа, Монголия, Китай и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО LYROPORINAЕ SUBFAM. NOV.

Диагноз. На пруте три и более рядов автозооцециев.

Сравнение. Отличается от птилопорин присутствием трех и более рядов автозооцециев на пруте.

Состав. Пять родов: *Matheropora* Bassler, 1953; *Arborocladia* Nekhoroshev, 1953; *Lyropora* Hall, 1857 (= *Dictyoretmon* Whitfield, 1904); *Kazarchimedes* Plamenskaja, 1964; *Eulyra* Plamenskaja, 1984.

Распространение. Нижний карбон — верхняя пермь. СССР, Северная Америка, Монголия, Китай, Япония и Западная Европа.

СЕМЕЙСТВО SEPTOPORIDAE MOROZOVA, 1962

Диагноз. Колонии триморфные. На пруте и перекладинах автозооиды расположены в два и более рядов. Развиты циклозооиды.

Сравнение. Отличается от фенестеллид развитием автозооидов не только на прутьях, но и на перекладинах.

Состав. Пять родов: *Septopora* Prout, 1852 (= *Loculiporella* Frederiks, 1920; *Silvaseptopora* Chronick, 1949); *Pseudoseptopora* Shishova, 1957; *Synocladia* King, 1849; *Polyfrenestella* Bancroft, 1986; *Lanarkopora* Graham, 1973.

Распространение. Нижний карбон — верхняя пермь. СССР, Западная Европа, Китай, Индонезия, Япония и Северная Америка.

СЕМЕЙСТВО FENESTRALIIDAE MOROZOVA, 1963

Диагноз. Колонии сетчатые, диморфные. На прутьях развито четное число рядов автозооидов (4 или 6). Хорошо выраженный киль делит эти ряды симметрично. Перекладины без автозооидов.

Сравнение. Отличается от септопорид перекладинами без автозооидов и большим числом рядов автозооидов на пруте.

Состав. Три рода: *Fenestralia* Prout, 1858; *Parafenestralia* Morozova, 1963; *Triznella* Morozova, 1963.

Распространение. Карбон — пермь. СССР и Северная Америка.

НАДСЕМЕЙСТВО HEMITRYPIDEA DUNAEVA ET MOROZOVA, 1974

[nom. transl. hic (ex *Hemitrypinae* Dunaeva et Morozova, 1974)]

Диагноз. Колонии диморфные, состоящие из двух сеток. Основная сетка несет 2 и 2—4 ряда автозооидов на прутьях, соединенных перекладинами без автозооидов. "Защитная" сетка расположена над фронтальной или дорсальной поверхностью основной. Она не несет зооидов и имеет разнообразную форму, размещаясь на высоко поднятых килях или килевых бугорках, соединенных различным образом. Гетерозооидов нет..

Сравнение. Отличается от фенестелоидей развитием "защитной" сетки и отсутствием гетерозооидов.

Состав. Семейство *Hemitrypidae*.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. СССР, Западная Европа, Китай и Северная Америка.

СЕМЕЙСТВО HEMITRYPIDAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1974

[nom. transl. hic (ex *Hemitrypinae* Dunaeva et Morozova, 1974)]

Диагноз. Основная сетка несет 2 или 2—4 ряда автозооидов на прутьях, соединенных перекладинами без автозооидов. "Защитная" сетка расположена над фронтальной или дорсальной поверхностью.

Состав. Два подсемейства: *Hemitrypinae* и *Wjatkellinae*.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. СССР, Западная Европа, Китай и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО HEMITRYPINAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1974

Диагноз. На пруте два ряда автозооидов; "защитная" сетка над фронтальной поверхностью.

Сравнение. Отличается от вяткллий только двумя рядами автозооидов на пруте и расположением "защитной" сетки только над фронтальной поверхностью.

Состав. Восемь родов: *Unitrypa* Hall, 1885; *Loculipora* Hall, 1885 (= *Tectulipora* Hall, 1888; *Pseudoisotrypa* Prantl, 1932); *Isotrypa* Hall, 1885 (= *Tectuliporella* Simpson,

1895; *Amorphotrypa* Whidborne, 1897); *Ignotrypa* Wass et Byrnes, 1968; *Hemitrupa* Nekhoroshev, 1926; *Hinganotrypa* Romantchuk et Kiseleva, 1968.

Распространение. Нижний силур — верхняя пермь. СССР, Западная Европа, Китай и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО WJATKELLINAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1974

Диагноз. На пруте 2—4 ряда автозооидов. "Защитная" сетка располагается над фронтальной и дорсальной поверхностями.

Сравнение. Отличается от хемитрипин развитием на прутьях основной сетки 2—4 рядов автозооидов и развитием "защитной" сетки как над фронтальной, так и дорсальной сторонами основной сетки.

Состав. Два рода: *Wjatkella* Morozova, 1970; *Bicorbis* Condra et Elias, 1954.

Распространение. Нижняя — верхняя пермь. СССР и Северная Америка.

ЛИТЕРАТУРА

- Астрова Г.Г. О новом отряде палеозойских мшанок // Палеонтол. журн. 1964. N 2. С. 22—31.
- Астрова Г.Г. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. М.: Наука, 1965. 431 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 106).
- Астрова Г.Г. История развития, система и филогения мшанок. Отряд Trepustomata. М.: Наука, 1978. 240 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 169).
- Астрова Г.Г., Морозова И.П. К систематике мшанок отряда Cryptostomata // Доклад АН СССР. 1956. Т. 110, N 4. С. 661—664.
- Астрова Г.Г., Морозова И.П., Шульга-Нестеренко М.И. Отряд Trepustomata // Основы палеонтологии: Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 57—71.
- Бельская Т.Н. Позднедевонское море Кузнецкой котловины, история его развития, население и осадки. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 185 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 82).
- Брайко В.Д. Роль субстрата в оседании личинок мшанок // Вопросы биоокеанографии. Киев: Наук. думка, 1967. С. 75—83.
- Вискова Л.А. Основные закономерности астогенеза колоний постпалеозойских мшанок // Морфогенез и пути развития колониальности мшанок и кишечнополостных. М.: Наука, 1987. С. 88—111. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 222).
- Вискова Л.А. Морские постпалеозойские мшанки: Автореф. дис.... д-ра биол. наук. М., 1988. 57 с.
- Вискова Л.А., Морозова И.П. К ревизии системы высших таксонов типа Bryozoa // Палеонтол. журн. 1988. N 1. С. 10—21.
- Горюнова Р.В. Раннеказанские фистулипориды Русской платформы // Палеонтол. журн. 1964. N 3. С. 47—51.
- Горюнова Р.В. Пермские мшанки Памира. М.: Наука, 1975а. 127. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 148).
- Горюнова Р.В. О систематическом положении и объеме рода Polyporella // Палеонтол. журн. 1975б. N 1. С. 62—69.
- Горюнова Р.В. Явления полимеризации и олигомеризации у рабдомезид // VI Конф. по ископаемым и соврем. мшанкам. Пермь, 1983а. С. 20—24.
- Горюнова Р.В. Первые находки каменноугольных трепостомид в Монголии // Новые виды беспозвоночных ископаемых Монголии. М.: Наука, 1983б. С. 62—66. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции; Вып. 20).
- Горюнова Р.В. Происхождение и филогения рабдомезид // VI Конф. по ископаемым и соврем. мшанкам. Пермь, 1983б. С. 19—22.
- Горюнова Р.В. Морфология, система и филогения мшанок (отряд Rhabdomesida). М.: Наука, 1985а. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 208).
- Горюнова Р.В. Особенности колониальной организации мшанок отряда Rhabdomesida // Палеонтол. журн. 1985б. N 2. С. 48—58.
- Горюнова Р.В. Колониальность и полиморфизм рабдомезид // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1985в. Т. 60, вып. 3. С. 139—140.
- Горюнова Р.В. Пути колониальной интеграции палеозойских мшанок // Морфогенез и пути развития колониальности мшанок и кишечнополостных. М.: Наука, 1987. С. 45—69. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 222).
- Горюнова Р.В. Новые каменноугольные мшанки Гобийского Алтая // Новые ископаемые беспозвоночные Монголии. М.: Наука, 1988а. С. 10—23. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции; Вып. 33).
- Горюнова Р.В. О систематическом положении рода Revalotrypa // Палеонтол. журн. 1988б. N 2. С. 31—36.
- Горюнова Р.В. Ранняя дивергенция и палеозойский этап развития мшанок: Автореф. дис.... д-ра биол. наук. М., 1989. 45 с.
- Горюнова Р.В. Морфологические параллелизмы в эволюции палеозойских мшанок // VIII Всесоюзный коллоквиум по ископаемым и современным мшанкам: Тез. докл. Таллинн, 1990. С. 17—19.
- Горюнова Р.В., Лаврентьев В.Д. Новый род Prophyllodictya — древнейший представитель крипто-стомидных мшанок // Палеонтол. журн. 1987. N 1. С. 41—51.
- Горюнова Р.В., Лазуткина О.Ф. Новые раннепермские мшанки Шпицбергена, Памира и Дарваза // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1972. С. 166—168.
- Горюнова Р.В., Морозова И.П. Позднепалеозойские мшанки Монголии. М.: Наука, 1979. 140 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции; Вып. 9).
- Горюнова Р.В., Мянниль Р.М. Топография колоний и ее функциональная роль у палеозойских мшанок // VIII Всесоюзный коллоквиум по ископаемым и современным мшанкам: Тез. докл. Таллинн, 1990. С. 19—22.
- Гостиоловская М.Г. К составу, распределению и экологии мшанок в юго-восточной части Баренцева моря // IV Всесоюзной коллоквиум по ископаемым и современным мшанкам / ПИН АН СССР. М., 1976. С. 64—67.
- Далматская И.И. Новый род фузулинид из нижней части среднекаменоугольных отложений Русской платформы // Тр. МОИП. 1951. Т. 1. С. 194—196.
- Дунаева Н.Н., Морозова И.П. Особенности развития и систематическое положение некоторых позднепалеозойских трепостомат // Палеонтол. журн. 1967. N 4. С. 86—94.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. М.: Наука, 1977а. 312 с.
- Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977б. 239 с.
- Иванова-Казас О.М. Анализ личиночного развития Tentaculata. I. Личинки Phoronida и Brachipoda // Зоол. журн. 1986а. Т. 65, N 5. С. 757—770.
- Иванова-Казас О.М. Происхождение и филогенетическое значение трохофорных личинок. 4. Личинки Камбротгоа: Общие соображения // Там же, 1986б. Т. 65, N 2. С. 165—174.
- Иванова-Казас О.М. Происхождение, эволюция и филогенетическое значение ресничных личинок // Там же. 1987. Т. 66, N 3. С. 325—338.
- Киселева А.В. Новые мшанки отряда Amplexorhoidae из верхнепермских отложений Южного Приморья // Морфология и систематика ископаемых беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток, 1976. С. 44—50. (Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР; Т. 42).
- Киселева А.В. Позднепермские мшанки Южного Приморья. М.: Наука, 1982. 128 с.
- Клюге Г.А. Мшанки северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 582 с.
- Копаевич Г.В. О полиморфизме мшанок семейства Ptilodictyidae // Палеонтол. журн. 1972. N 1. С. 57—63.
- Копаевич Г.В. Силурийские мшанки Эстонии и Подолии. М.: Наука, 1975. 155 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 151).
- Копаевич Г.В. Атлас мшанок ордовика, силура и девона Монголии. М.: Наука, 1984. 164 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции; Вып. 22).
- Кубанин А.А. Жизненные формы современных мшанок // IV Всесоюзный коллоквиум по ископаемым и современным мшанкам / ПИН АН СССР. М., 1976. С. 68—73.
- Кубанин А.А. Морские мшанки (класс Gymnolaemata) и их участие в обрастании судов в северо-западной части Японского моря: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 24 с.
- Лаврентьева В.Д. Мшанки подотряда Phylloporinina. М.: Наука, 1985. 102 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 214).
- Михно Н.М., Балакин Г.В. Фораминиферы и мшанки нижнего карбона Чаткальских гор // Новые данные по фауне палеозоя и мезозоя Узбекистана. Ташкент: ФАН, 1975. С. 23—31.
- Морозова И.П. Девонские мшанки отряда Cyclostomata из Кузнецкой и Минусинских котловин // Материалы к "Основам палеонтологии". М.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 3. С. 7—11.
- Морозова И.П. Девонские мшанки Минусинской и Кузнецкой котловин. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 107 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 86).
- Морозова И.П. Новый подотряд позднепалеозойских мшанок отряда Cryptostomata // Палеонтол. журн. 1966. N 2. С. 33—41.
- Морозов И.П. Мшанки поздней перми. М.: Наука, 1970а. 347 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 122).
- Морозов И.П. Некоторые новые позднепермские мшанки Юго-Восточной Монголии // Новые виды палеозойских мшанок и кораллов. М.: Наука, 1970б. С. 60—68.
- Морозова И.П. Ревизия рода Fenestella // Палеонтол. журн. 1974. N 2. С. 54—67.
- Морозова И.П. Позднепалеозойские мшанки Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1981. 120 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 188).
- Морозова И.П. Мшанки (Bryozoa) // Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука, 1984. С. 57—62.
- Морозова И.П. Морфогенез, система и колониальная интеграция мшанок отряда Fenestrida // Морфогенез и пути развития колониальности мшанок и кишечнополостных. М.: Наука, 1987. С. 70—88. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 222).
- Морозова И.П., Вискова Л.А. Историческое развитие морских мшанок Ectoprocta // Палеонтол. журн. 1977. N 4. С. 3—20.
- Морозова И.П., Лаврентьева В.Д. О происхождении мшанок подотряда Fenestellina // Там же. 1981. N 2. С. 56—63.
- Мянниль Р.М. Вопросы стратиграфии и мшанки ордовика Эстонии // Автореф. дис.... канд. геол.-мин. наук. Таллинн, 1959. 40 с.
- Мянниль Р.М. К морфологии полусферических мшанок отряда Trepustomata // Тр. Ин-та геологии АН ЭССР. 1961. Т. 6. С. 113—140.
- Мянниль Р.М. О фосфатных облицовках в зооэциях древнепалеозойских мшанок // VI Конф. по ископаемым и современным мшанкам. Пермь, 1983. С. 45—46.
- Некоторые И.П. История развития палеозойских мшанок семейства Fenestellidae // Изв. Геол. ком. 1928. Т. 47, N 5. С. 479—518.

- Некороеш В.П.** Верхнесилурийские мшанки восточного Прибалхашья. Л.; М.: Госгеолиздат, 1933. С. 1—16. (Тр. Всесоюз. геол.-развед. об-ния; Т. 51, вып. 338).
- Некороеш В.П.** Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири // Тр. ВСЕГЕИ. Н.С. 1956. Т. 13. С. 1—418.
- Некороеш В.П.** Ордовикские и силурийские мшанки Сибирской платформы // Там же. 1961. Т. 41, вып. 2. С. 1—246.
- Некороеш В.П.** Палеозойские мшанки отряда *Cryptostomata* // Там же. 1977. Т. 228. С. 1—110.
- Некороеша Л.В.** Новый представитель диастопорид (мшанки) из среднего ордовика о-ва Вайгач // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1990. Т. 33. С. 256—261.
- Никифорова А.И.** Каменноугольные отложения Средней Азии // Материалы к познанию нижнекаменноугольных мшанок Туркестана. Л.; М.: Госгеолиздат, 1933. С. 1—77. (Тр. Всесоюз. геол.-развед. об-ния; вып. 207).
- Никифорова А.И.** Типы каменноугольных мшанок европейской части СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. С. 1—390. (Палеонтология СССР; Т. 4, ч. 5).
- Пламенская А.Г.** Новые представители раннекаменноугольных мшанок Бетпакдала // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1972. С. 163—165.
- Пушкин В.И.** Hemieridotrypidae — новое семейство раннепалеозойских мшанок отряда *Trepostomata* // Палеонтол. журн. 1973. Н 4. С. 47—55.
- Пушкин В.И.** Ордовикские мшанки Восточно-Европейской платформы: Автограф. дис.... д-ра геол.-минерал. наук. Минск, 1987, 40 с.
- Романчук Т.В.** Новые мшанки отряда *Trepostomata* из верхней перми Хабаровского края // Палеонтол. журн. 1967. Н 2. С. 69—73.
- Романчук Т.В.** Первые находки каменноугольных мшанок в Тугоро-Чумиканском районе Хабаровского края // Там же, 1975. Н 2. С. 69—78.
- Романчук Т.В.** Основные направления эволюции подотряда *Timanodictyina* // Там же. 1976. Н 4. С. 77—86.
- Феофанова Ю.М., Модзалевская Е.А., Морозова И.П.** Отряд *Cyclostomata* // Основы палеонтологии: Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 43—56.
- Шишова Н.А.** Новые акантокладиды Подмосковного и Доно-Медведицкого карбона // Докл. АН СССР. 1950. Т. 70, № 3. С. 497—500.
- Шишова Н.А.** О систематическом положении и объеме семейства *Hypasmoporidae* // Палеонтол. журн. 1965. Н 2. С. 55—62.
- Шишова Н.А.** Новый отряд палеозойских мшанок // Там же. 1968. Н 1. С. 129—132.
- Шульга-Нестеренко М.И.** Нижнепермские мшанки Урала. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 276 с. (Палеонтология СССР; Т. 5, ч. 5, вып. 1).
- Шульга-Нестеренко М.И.** Функциональное, филогенетическое и стратиграфическое значение микроструктуры скелетных тканей мшанок. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 66 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 23).
- Шульга-Нестеренко М.И.** Каменноугольные фенестеллиды Русской платформы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 161 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 32).
- Шульга-Нестеренко М.И.** Новые нижнепермские мшанки Приуралья. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 84 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 37).
- Шульга-Нестеренко М.И.** Каменноугольные мшанки Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 207 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 58).
- Яковлев Н.Н.** Подвижное и неподвижное прикрепление сидячих животных // Природа. 1923. № 1/6. С. 53—60.
- Allman G.Y. A monograph of the fresh-water Polyzoa, including all the known species both British and foreign. L., 1856. Vol. 8. 119 p.
- Anstey R.L. Zooid orientation structures and water flow patterns in Paleozoic bryozoan colonies // Lethaia. 1981. Vol. 14, N 4. P. 287—302.
- Anstey R.L. Astogeny and phylogeny: evolutionary heterochrony in Paleozoic Bryozoa // Paleobiology. 1982. Vol. 13, N 1. P. 20—43.
- Anstey R.L. Colony patterning and functional morphology of water flow in Paleozoic stenolaemate Bryozoa // Bryozoa: Present and past. Wash. (D.C.): West. Wash. Univ., 1987b. P. 1—8.
- Bancroft A.J. Ovicells in the Palaeozoic bryozoan order Fenestrata // Palaeontology. 1986. Vol. 29, pt 1. P. 155—164.
- Banta W.C., McKinney F.K., Zimmer R.L. Bryozoan monticles: Excurrent water outlets? // Science. 1974. Vol. 185, N 4153. P. 783—784.
- Bassler R.S. The bryozoan fauna of the Rochester shale. Wash. (D.C.), 1906. 134 p. (Bull. US Geol. Surv.; N 292).
- Bassler R.S. Corynotrypa, a new genus of tubuliporoid Bryozoa // Proc. US Nat. Mus. 1911a. Vol. 39. P. 497—527.
- Bassler R.S. The Early Paleozoic Bryozoa of Baltic provinces // Bull. Smithsonian US Nat. Mus. 1911b. N 77. P. 1—382.
- Bassler R.S. The Hederelloidea, a suborder of Paleozoic cyclostomatous Bryozoa // Proc. US Nat. Mus. 1939. Vol. 87. P. 25—73.
- Bassler R.S. Taxonomic notes on the genera of fossil and recent Bryozoa // J. Wash. Acad. Sci. 1952. Vol. 42, N 12. P. 381—385.
- Bassler R.S. Bryozoa // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1953. Pt G. P. 1—253.
- Beneden P.-J. Recherches sur les Bryozoaires fluviatiles de Belgique // Mem. Acad. Roy. Bruxelles. 1848. Vol. 21. P. 1—33.
- Bigey F.P. Les Bryozoaires dans les communautés benthiques actuelles et fossiles // Bull. Mus. nat. hist. natur. Sér. 4. 1986. T. 8, sect. C, N 2. P. 195—218.
- Blainville H.M. Manuel d'actinologie et de zoophytologie. P., 1834. 694 p.
- Blake D.B. The order *Cryptostomata* resurrected // Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon. N.S. 1975. Vol. 3, fasc. 1. P. 211—223.
- Blake D.B. Functional morphology and taxonomy of branch dimorphism in the Paleozoic bryozoan genus *Rhabdomesos* // Lethaia. 1976. Vol. 9, N 2. P. 169—178.
- Blake D.B. The Arthrostylidae and articulated growth habits in Paleozoic bryozoans // Advances in bryozoology. L., 1979. P. 337—344.
- Blake D.B. Homeomorphy in Paleozoic bryozoans: A search for explanations // Paleobiology. 1980. Vol. 6, N 4. P. 451—465.
- Blake D.B. Introduction to the suborder *Rhabdomesina* // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1983. Pt G, Vol. 1. P. 530—616.
- Boardman R.S. Mode of growth and functional morphology of autozooids in some Recent and Paleozoic tubular Bryozoa // Smithsonian Contrib. Paleobiol. 1971. N 8. P. 1—51.
- Boardman R.S. Body walls and attachment organs in some Recent cyclostomes and Paleozoic trepostomes // Living and fossil Bryozoa. L.: Acad. press, 1973. P. 231—246.
- Boardman R.S. General features of the class Stenolaemata // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1983. Pt. G, Vol. 1. P. 49—138.
- Boardman R.S., Cheetham A.H. Skeletal growth, intracolony variation, and evolution in Bryozoa: A review // J. Paleontol. 1969. Vol. 43, N 2. P. 205—233.
- Boardman R.S., Cheetham A.H. Degrees of colony dominance in stenolaemate and gymnolaemate Bryozoa // Animal colonies. Stroudsburg: Dowden et al., 1973. P. 121—220.
- Boardman R.S., Cheetham A.H., Cook P.L. Introduction to the Bryozoa // Treatise on invertebrate paleontology. Laurence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1983. Pt. G, Vol. 1. P. 3—48.
- Boardman R.S., McKinney F.K. Skeletal architecture and preserved organs of foursided zooids in convergent genera of Paleozoic Trepostomata (Bryozoa) // J. Paleontol. 1976. Vol. 50, N 1. P. 25—78.
- Boardman R.S., McKinney F.K. Soft part characters in stenolaemate taxonomy // Bryozoa: Ordovician to Recent. Fredensborg: Olson, 1985. P. 35—44.
- Borg F. Studies on Recent cyclostomatous Bryozoa // Zool. Bidr. Uppsala. 1926. Bd 10. S. 181—507.
- Borg F. A revision of the Recent Heteroporidae (Bryozoa) // Ibid. 1933. Bd. 14. S. 254—394.
- Borg F. The stenolaematus Bryozoa // Further zoological results of the Swedish Antarctic expedition, 1901—1903. Stockholm, 1944. T. 3, N 5. P. 3—276.
- Borg F. A comparative and phyletic study on fossil and recent Bryozoa of the suborders Cyclostomata and Trepostomata // Ark. zool. Ser. 2. 1965. Bd 17, N 1. S. 1—91.
- Brien P. Contribution à l'étude de la reproduction asexuée des Phylactolémates // Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. Ser. 2. 1936. Fasc. 3. P. 570—625.
- Brien P. Classe des endoproctes ou kamptozaires (Endoprocta Nitsche, 1870, Kamptozoa Lori, 1929) // Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie. Paris: Masson, 1959. P. 927—1007.
- Brood K. Paleozoic Cyclostomata (a preliminary report) // Living and fossil Bryozoa. L.; N.Y., 1973. P. 247—256.
- Brood K. Cyclostomatous Bryozoa from the Silurian of Gotland // Stockholm Contrib. Geol. 1975. Vol. 28. P. 45—119.
- Brood K. Wall structure and evolution in cyclostomate Bryozoa // Lethaia. 1976. Vol. 9, N 2. P. 377—389.
- Brood K. Bryozoan ecology in the Silurian of Gotland // Spec. Pap. Palaeontol. 1984. N 32. P. 211—224.
- Busk G. Cheilostomata // Catalogue of marine Polyzoa in the collection of the British museum. L., 1852. Vol. 1. P. 1—54.
- Busk G. A monograph of the fossil Polyzoa of the Crag. L., 1859. 136 p. (Palaeontogr. Soc. Monogr.).
- Cheetham A.H., Thomson E. Functional morphology of arborescent animals: Strength and design of cheilostome bryozoan skeletons // Palaeontology. 1981. Vol. 7, pt 3. P. 355—383.
- Condra G.E., Elias M.K. Study and revision of Archimedes Hall // Bull. Geol. Soc. Amer. 1944. Vol. 53. P. 1—243.
- Conti S., Serpagli E. A new interpretation of the anthozoan *Septodaeum Bischoff*, 1984 as a bryozoan // Boll. Soc. paleontol. ital. 1984. Vol. 23, N 1. P. 3—20.
- Conti S., Serpagli E. Functional morphology of the cap-like apparatus in autozooids of a Paleozoic trepostome bryozoan // Lethaia. 1987. Vol. 20, N 1. P. 1—20.
- Conti S., Serpagli E. Bimimetic (calcareous and phosphatic) skeleton in Late Ordovician Bryozoa from Sardinia: Geological implications // Boll. Soc. paleontol. ital. 1988. Vol. 27, N 2. P. 129—162.
- Cook P.L. Observations on living Bryozoa // Atti Soc. Ital. sci. natur. 1968. Vol. 108. P. 155—160.
- Cori C.J. Kamptozoa // Küenthal-Krumbach. Handb. Zool. B., 1929. Bd. 2, N 6. S. 1—64.

- Corneliussen E.F., Perry T.G.* Monotrypa, Hallopore, Amplexopora and Hennigopora (Ectoprocta) from the Brownsport formation (Niagaran), western Tennessee // *J. Paleontol.* 1975. Vol. 47, N 2. P. 151—220.
- Cowen R., Rider J.* Functional analysis of fenestellid bryozoan colonies // *Lethaia*. 1972. Vol. 5, N 2. P. 147—164.
- Cuffey R.J.* An improved classification, based upon numerical taxonomic analyses, for the higher taxa of ectoproct and ectoproct bryozoans // *Living and fossil Bryozoa*. L.: Acad. press, 1973. P. 549—564.
- Cuffey R.J.* Bryozoan contributions to reefs and bioherms through geologic time // *Amer. Assoc. Petro. Geol. Stud. Geol.* 1977. N 4. P. 181—194.
- Cuffey R.J., McKinney F.K.* Devonian Bryozoa // *Devonian system*. L., 1979. P. 307—311. (Spec. Pap. Paleontol.; N 23).
- Cumings E.R.* Development of some Paleozoic Bryozoa // *Amer. J. Sci.* 1904. Vol. 17. P. 49—87.
- Cumings E.R.* Development of Fenestella // *Ibid.* 1905. Vol. 20. P. 169—177.
- Cumings E.R.* Development and systematic position of the monticuliporoids // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1912. Vol. 23. P. 357—370.
- Cumings E.R., Galloway J.J.* A note on the batostomas of the Richmond series // *Proc. Ind. Acad. Sci.* 1912. P. 147—168.
- Dunaeva N.N.* On the mode of sexual reproduction of some trepostomatous Bryozoa // *Atti Soc. ital sci. natur.* 1968. Vol. 108. P. 61—63.
- Dunaeva N.N., Morozova I.P.* Revision of the suborder Fenestelloidea // *Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon.* N.S. 1975. Vol. 3, fasc. 1. P. 225—233.
- Dzik J.* Evolutionary relationships of the Early Palaeozoic "cyclostomatous" Bryozoa // *Palaeontology*. 1981. Vol. 24, pt 4. P. 827—861.
- Eichwald E.* *Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie*. Stuttgart, 1860. Vol. 1. 681 p.
- Ehrenberg C.G.* Symbole physicae, seu icones et descriptiones corporum naturalium novorum aut minus cognitorum, quare ex itineribus per Libyam, Aegyptum, Nibiam, Dongalam, Syriam, Arabiam et Habessiniam, studio annis 1820—25 redient. Pars Zoologica // *Animalia Evertebrata exclusis Insectis*. 1831. Vol. 4.
- Elias M.K.* Auloporidae and Hederelloidea // *J. Paleontol.* 1944. Vol. 18, N 6. P. 529—534.
- Elias M.K., Condra G.E.* Fenestella from the Permian of west Texas // *Mem. Geol. Soc. Amer.* 1957. N 70. P. 1—158.
- Farmer J.D.* Morphology and function of zoocial spines in cyclostome Bryozoa: Implications for paleobiology // *Advances in bryozoology*. L.: Acad. press, 1979. P. 219—246.
- Gautier T.G.* Growth in bryozoans of the order Fenestrata // *Living and fossil Bryozoa*. L.: Acad. press, 1973. P. 271—274.
- Gibson M.A.* Paleoecology and biostratigraphic implications of a fenestrate bryozoan buildup in a noncarbonate environment, Pennington formation (Late Mississippian), Alabama // *Compass Sigma Gamma Epsilon*. 1986. Vol. 64, N 1. P. 23—29.
- Goldfuss A.* *Petrefacta Germaniae: Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angrenzenden Länder*. Düsseldorf, 1826—1833. Bd 1. S. 20—40.
- Hall J.* Bryozoa of the Upper Helderberg group: Plates and explanations // *Fifth Ann. Rep. State Geol. N.Y. Albany*, 1886. P. 35—46.
- Hall J., Simpson G.B.* Corals and Bryozoa: Text and plates containing descriptions and figures of species from the Lower Helderberg, Upper Helderberg and Hamilton groups // *Paleontology New York Albany*, 1887. 298 p.
- Harmer S.F.* Polyzoa // *Proc. Linn. Soc. London*. 1930. Vol. 141. P. 68—118.
- Hatschek B.* Lehrbuch der Zoologie, eine morphologische Übersicht des Thierreiches zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft. Jena: Fischer, 1888. Bd. 1. 144 S.
- Hickey D.R.* Bryozoan astogeny and evolutionary novelties: their role in the origin and systematics of the Ordovician monticuliporid trepostome genus Peronopora // *J. Paleontol.* 1988. Vol. 62, N 1. P. 180—203.
- Hillmer G., Schallreuter R.* Ordovician bryozoan from erratic boulders of Northern Germany and Sweden // *Bryozoa: Present and past*. Wash. (D.C.): West. Wash. Univ., 1987. P. 113—119.
- Hu Z.* Some trepostomatous Bryozoa from early Middle Devonian of Guizhou // *Acta palaeontol. sinica*. 1980. Vol. 19, N 4. P. 289—295.
- Hu Z.* Late Ordovician bryozoans from Yushan county, Jingxi province // *Acta micropalaeontol. sinica*. 1986. Vol. 3, N 2. P. 167—184.
- Huffman S.F.* The ectoproct (bryozoan) Rhombopora lepidodendroides Meek, Late Pennsylvanian (Virginian), Nebraska // *J. Paleontol.* 1970. Vol. 44, N 4. P. 673—680.
- Hyman L.H.* The lophophorate coelomates: Phylum Ectoprocta // *The invertebrates*. N.Y.: McGraw-Hill, 1959. Vol. 5. P. 275—515.
- Jackson J.B.C.* Competition on marine hard substrates: The adaptive significance of solitary and colonial strategies // *Amer. Natur.* 1977. N 980. P. 743—767.
- Jackson J.B.C.* Morphological strategies of sessile animals // *Biology and systematics of colonial organisms*. L.: Acad. press, 1979. P. 499—555.
- Jackson J.B.C.* Competitive interactions between bryozoans and other organisms // *Lophophorates. Univ. Tenn.* 1981. P. 22—36.
- Jackson J.B.C.* Ecology of cryptic coral reef communities. 3. Abundance and aggregation of encrusting organisms with particular reference to cheilostome Bryozoa // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1984. Vol. 75. P. 37—57.
- Johnston G.* A history of the British zoophytes. 2nd ed. L.: Van Voorst, 1847. Vol. 1, 2.
- Karklins O.L.* Introduction to the suborder Ptilodictyina // *Treatise on invertebrate paleontology*. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1983. Pt G, Vol. 1. P. 453—528.
- Karklins O.L.* Trepostome and cystoporate bryozoans from the Lexington Limestone and the clays of Ferry formation (Middle and Upper Ordovician) of Kentucky // *US Geol. Surv. Prof. Pap.* 1984. N 1066—I. P. 1—182.
- Kiepura M.* Devonian bryozoans of the Holy Cross Mountains, Poland. Pt 2. Cyclostomata and Cystopora // *Acta palaeontol. pol.* 1973. Vol. 18, N 4. P. 323—400.
- Larwood E.P., Taylor P.D.* Early structural and ecological diversification in the Bryozoa // *Origin of major invertebrate groups*. L., 1979. P. 209—234.
- Lonsdale W.* Corals // *Murchison R.J. Silurian system*. L., 1839. P. 676—680.
- Lu L., Xia F.* Carboniferous bryozoans from Weining, western Guizhou // *Acta palaeontol. sinica*. 1978. Vol. 17, N 3. P. 319—342.
- Marcus E.* Zur vergleichenden Embryologie der Bryozoa // *Mitteil. Zool. Mus. Berlin*. 1924. Bd 2. S. 155—166.
- Marcus E.* Bryozoarios marinhos brasileiros // *Bol. Univ. São Paulo Fac. filos. cienc. let.* 1938. N 4. P. 1—137.
- McKinney F.K.* Functional interpretation of lyre-shaped Bryozoa // *Paleobiology*. 1977a. Vol. 3, N 1. P. 90—97.
- McKinney F.K.* Autozoocacial budding patterns in dendroid Paleozoic bryozoans // *J. Paleontol.* 1977b. Vol. 51, N 2. P. 303—329.
- McKinney F.K.* Astogeny of the lery-shaped bryozoan Lyroporella // *Ibid.* 1978. Vol. 52, N 1. P. 83—90.
- McKinney F.K.* Erect spiral growth in some living and fossil bryozoans // *Ibid.* 1980a. Vol. 54, N 3. P. 597—613.
- McKinney F.K.* The Devonian fenestrate bryozoan Utropora Pocta // *Ibid.* 1980b. Vol. 54, N 1. P. 241—252.
- McKinney F.K.* Asexual colony multiplication by fragmentation: An important mode of genetic longevity in the Carboniferous bryozoan Archimedes // *Paleobiology*. 1983a. Vol. 9, N 1. P. 35—43.
- McKinney F.K.* Ectoprocta (Bryozoa) from the Permian Kaibab formation, Grand Canyon National Park, Arizona // *Fieldiana: Geol. N.S.* 1983b. N 13. P. 1—17.
- McKinney F.K.* Evolution of erect marine bryozoan faunas: Repeated success of unilaminar species // *Amer. Natur.* 1986. Vol. 128, N 6. P. 795—809.
- McKinney F.K., Gault H.W.* Paleoenvironment of Late Mississippian fenestrate bryozoans, eastern United States // *Lethaia*. 1980. Vol. 13, N 2. P. 127—146.
- McKinney F.K., King B.F.* Early growth stages of some Paleozoic phylloporinid bryozoans // *J. Paleontol.* 1984. Vol. 58, N 3. P. 852—866.
- McKinney F.K., Raup D.M.* A turn in the right direction: Simulation of erect spiral growth in the bryozoans Archimedes and Bugula // *Paleobiology*. 1982. Vol. 8, N 2. P. 101—112.
- McNair A.H.* Cryptostomatous Bryozoa from the Middle Devonian Traverse group of Michigan // *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich.* 1937. Vol. 5, N 9. P. 103—170.
- Miller S.A.* North American geology and paleontology. Cincinnati, 1889. P. 289—330.
- Nickles J.M., Bassler R.S.* A synopsis of American fossil Bryozoa // *Bull. US Geol. Surv.* 1900. N 173. P. 469—663.
- Nielsen C.* Entoproct life cycles and the entoproct/ectoproct relationship // *Ophelia*. 1971. Vol. 9. P. 209—216.
- Nitsche H.* Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen // *Ztschr. wiss. Zool.* 1869. Bd. 20, H. 1. S. 1—36.
- Phillips J.* Figures and descriptions of the Palaeozoic fossils of Cornwall, Devon, and west Somerset. Bryozoa. L., 1841. P. 20—27.
- Podell M.E., Anstey R.L.* The interrelationship of early colony development, monticles and branches in Palaeozoic bryozoans // *Palaeontology*. 1979. Vol. 22, pt 4. P. 965—982.
- Ross J.* Champlainian cryptostome Bryozoa from New York state // *J. Paleontol.* 1964a. Vol. 38, N 1. P. 1—32.
- Ross J.* Morphology and phylogeny of early Ectoprocta (Bryozoa) // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1964b. Vol. 75. P. 927—948.
- Ross J.* Early Ordovician ectoproct from Oklahoma // *Oklahoma Geol. Notes*. 1966. Vol. 26, N 8. P. 218—224.
- Ryland J.S.* Bryozoans. L.: Hutchinson Univ. Libr., 1970. 175 p.
- Silén L.* Origin and development of the cheilo-ctenostomatous stem of Bryozoa // *Zool. Bidr. Uppsala*. 1942. Bd 22. S. 1—59.
- Silén L.* The main features of the development of the ovum, embryo and ooecium in the ooeciferous Bryozoa (Gymnolaemata) // *Ark. zool.* 1944a. Bd 35, N 17. S. 1—34.
- Silén L.* On the formation of the interzooidal communications of the Bryozoa // *Zool. Bidr. Uppsala*. 1944b. Bd 22. S. 433—488.
- Silén L.* On the fertilization problem in the gymnolaematus Bryozoa // *Ophelia*. 1966. Vol. 10. P. 27—34.
- Silén L.* Fertilization in the Bryozoa // *Ibid.* 1972. Vol. 10. P. 27—34.
- Silén L.* Structure of adnate colony portions in Crisiaidae (Bryozoa, Cyclostomata) // *Acta zool.* 1977. Vol. 58. P. 227—244.
- Simpson G.B.* A handbook of the genera of the North American Palaeozoic Bryozoa // N.Y. State Geol. Ann. Rept. 1885. Vol. 14. P. 403—669.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Singh R.J. Trepomatous bryozoan fauna from the Bellevue limestone, Upper Ordovician, in the tri-state area of Ohio, Indiana and Kentucky // Bull. Amer. Paleontol. 1979. Vol. 76, N 307. P. 1—288.

Solle G. Hederelloidea (Cyclostomata) und einige ctenostome Bryozoen aus dem Preinischen Devon // Abh. Hess. Landesamt. Bodenforsch. 1968. Bd. 54. S. 1—40.

Southwood D.A. Ovicells in some Fenestella from the Permian of N.E. England // Bryozoa Ordovician to Recent. Fredensborg: Olsen, 1985. P. 301—310.

Stratten J.F. Ovicells in Fenestella from the Speed member, North Vermon Limestone (Eifelian, Middle Devonian) in southern Indiana, USA // Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon. N.S. 1975. Vol. 3, fasc. 1. P. 169—177.

Tavener-Smith R. Ovicells in fenestrate cryptostomes of Visean age // J. Paleontol. 1966. Vol. 40, N 1. P. 190—198.

Tavener-Smith R. Skeletal structure and growth in the Fenestellidae (Bryozoa) // Palaeontology. 1969a. Vol. 12, pt 2. P. 281—309.

Tavener-Smith R. Fenestrate Bryozoa from the Visean of county Fermanagh, Ireland // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. 1973. Vol. 23, N 7. P. 389—493.

Tavener-Smith R., Williams A. The secretion and structure of the skeleton of living and fossil Bryozoa // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1972. Vol. 264. P. 97—159.

Taylor P.D. Two new Jurassic Bryozoa from southern England // Palaeontology. 1980. Vol. 23, pt 3. P. 699—706.

Taylor P.D. Marcusodictyon Bassler from the Lower Ordovician of Estonia: Not the earliest bryozoan but a phosphatic problematicum // Alcheringa. 1984. Vol. 8, N 3/4. P. 177—186.

Taylor P.D. Carboniferous and Permian species of the cyclostome bryozoan Corynotrypa Bassler, 1911 and their clonal propagation // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. 1985. Vol. 38, N 5. P. 359—372.

Thompson J.V. On Polyzoa, a new animal discovered as an inhabitant of some zoophites, with a description of the newly instituted genera of Pedicellaria and Vesicularia, and their species // Zoological researches, and illustrations, or natural history of nondescript or imperfectly known animals, in a seriea of memoires. Cork: King, Ridings, 1830. Mem. 5. P. 89—102.

Ulrich E.O. American Paleozoic Bryozoa // J. Cincinnati Soc. Natur. Hist. 1882. Vol. 5. P. 121—175, 232—257; 1883. Vol. 6. P. 82—92, 148—168, 245—279; 1884. Vol. 7. P. 24—51.

Ulrich E.O. On Sceptropora, a new genus of Bryozoa, with remarks on Helopora Hall, and other genera of that type // Amer. Geologist. 1988. Vol. 1. P. 228—334.

Ulrich E.O. Paleozoic Bryozoa // Geol. Surv. Ill. 1890. Vol. 8. P. 285—688.

Ulrich E.O. Silurian Bryozoa of Minnesota // Geol. Minnesota and Nat. Hist. Surv., Geol. Minnesota. Minneapolis, 1893. Vol. 3, pt 1. P. 96—332.

Ulrich E.O., Bassler R.S. A revision of the Paleozoic Bryozoa. Pt 2. Trepomatous // Smithsonian Miscell. Coll. 1904. Vol. 47. P. 15—55.

Utgard J. A revision of North American genera of ceramoporoid bryozoans (Ectoprocta). Pt 1. Anolotichidae // J. Paleontol. 1968a. Vol. 42, N 4. P. 1033—1041.

Utgard J. A revision of North American genera of ceramoporoid bryozoans (Ectoprocta). Pt 2. Crepypora, Ceramoporella, Acanthoceramoporella, and Ceramophylla // Ibid. 1968b. Vol. 42, N 6. P. 1444—1455.

Utgard J. A revision of North American genera of ceramoporoid bryozoans (Ectoprocta). Pt 3. The ceramoporoid genera Ceramopora, Papillalunaria, Favositella, and Haplolytropa // Ibid. 1969. Vol. 43, N 2. P. 289—297.

Utgard J. Mode of colony growth, autozooids, and polymorphism in the bryozoan order Cystoporata // Animal colonies. Stroudsburg: Dowden et al., 1973. P. 317—360.

Utgard J. Paleobiology and taxonomy of the order Cystoporata // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kans. press, 1983a. Pt G, vol. 1. P. 327—356.

Utgard J. Systematic descriptions for the order Cystoporata // Ibid. 1983b. Pt G, vol. 1. P. 358—369.

Vine G.R. Fourth report of the committee appointed for the purpose of reporting on fossil Polyzoa // Rep. 53rd meet. Brit. Assoc. Adv. Sci. L., 1884. Vol. 9. P. 161—209.

Vine G.R. Notes on the Polyzoa and Foraminifera of the Cambridge Greensand // Proc. Yorkshire Geol. Polyt. Soc. 1885. Vol. 9, pt 1. P. 10—29.

Winston J.E. Polypide morphology and feeding behavior in marine ectoprocts // Bull. Mar. Sci. 1978. Vol. 28. P. 1—31.

Winston J.E. Feeding behavior of modern bryozoans // Stud. Geol. 1981. N 5. P. 1—21.

Yang J., Hu Z. Some new trepostomatous Bryozoa from the Sikuangshan formation (Famennian) of central Hunan, China // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1981. N 187. P. 77—95.

Yang J., Lu L. Araxopora (Bryozoa) from the Lower Permian of southwest China // Acta palaeontol. sinica. 1979. Vol. 18, N 4. P. 347—361.

Yang J., Lu L. New material of Early Permian Bryozoa from southwest China // Ibid. 1984. Vol. 23, N 1. P. 36—61.

Yang J., Lu L., Xia F. Late Palaeozoic bryozoans from Xizang // Палеонтология Тибета. Пекин, 1981. T. 3. C. 80—100.

Yang J., Xia F. Devonian bryozoans from Dushan and Wangyong near Huishui, Guizhou Province // Acta geol. sinica. 1976. N 1. P. 57—73.

Zimmer R.L., Woollacott R.M. Structure and classification of gymnolaemate larvae // Biology of bryozoans. N.Y.: Acad. press, 1977. P. 57—89.

Таблица I

Fig. 1. Revalotrypa eugeniae Gorjunova, 1987

Голотип — ПИН, N 3535/942; 1a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 16 — продольное сечение ($\times 25$); Ленинградская обл., правый берег р. Лава, д. Васильково; нижний ордовик, арениг, латорпский горизонт
Fig. 2. Revalotrypa gibbosa (Bassler, 1911)

Экз. — ПИН, N 3535/624; 2a — тангенциальное сечение ($\times 25$), 26 — продольное сечение ($\times 20$), 2b — тангенциальное сечение ($\times 90$); Эстония, карьер Маарду; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт

Таблица II

Fig. 1. Rhinopora vesiculosus sp. nov.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, N B 5002; 1a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 16 — продольное сечение ($\times 20$), 1b — поперечное сечение ($\times 20$); Эстония, Вийке-Пакри; средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт

Таблица III

Fig. 1. Lichenalia pakriensis sp. nov.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, N B 5003; 1a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 16 — углубленное тангенциальное сечение ($\times 40$), 1b — продольное сечение ($\times 40$), 1g — поперечный срез ($\times 20$); Эстония, Вийке-Пакри; средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт

Таблица IV

Fig. 1. Rhinoporella vazalemmica gen. et sp. nov.

Голотип — ПИН, N 3535/773; 1a — общий вид пластинчатой колонии сбоку ($\times 10$), 16 — тангенциальное сечение ($\times 40$), 1b — продольное сечение ($\times 20$), 1g — поперечное сечение ($\times 20$); Эстония, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт

Таблица V

Fig. 1. Coscinotrypa praenuntia (Bassler, 1911)

Экз. — Таллинн, музей Института геологии, N B 4104; 1a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 16 — продольное сечение ($\times 25$), 1b — то же сечение ($\times 90$), 1g — поперечное сечение ($\times 25$); Эстония, Вийке-Пакри; средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт

Таблица VI

Fig. 1. Pakridictya maculata Männil, sp. nov.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, N B 1240; 1a — тангенциальное сечение ($\times 20$); 16 — то же сечение, конфигурация петалоидных апертур ($\times 60$), 1b — поперечное сечение ($\times 20$); Эстония, Вийке-Пакри; средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт

Таблица VII

Fig. 1—3. Esthoniopora lessnikowae (Modzalevskaya, 1953)

1 — экз., ПИН, N 3535/772; 1a — дисковидная колония сверху ($\times 8$), 16 — тангенциальное сечение ($\times 40$), 1b — продольное сечение ($\times 25$), 1g — тангенциальное сечение ($\times 25$); Ленинградская обл., р. Лава, дер. Васильково; нижний ордовик, арениг, латорпский горизонт; 2 — экз., ЦНИИГР музей, N 49/12129; 2a — продольное сечение ($\times 20$), 26 — поперечное сечение той же колонии ($\times 20$); Ленинградская обл., р. Волхов, Старая Ладога; нижний ордовик, арениг, латорпский горизонт; 3 — экз. ПИН, N 3535/941; 3a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 36 — продольное сечение ($\times 25$), 3b — поперечное сечение ($\times 25$); Ленинградская обл., р. Лава, дер. Васильково; нижний ордовик, арениг, латорпский горизонт

Таблица VIII

Фиг. 1, 2. *Esthoniopora clivosa* (Modzalevskaya, 1953)

1 — экз., ПИН, N 3535/625; 1a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 1б — продольное сечение ($\times 25$), 1в — продольное сечение анцестрального зоида с базальным диском (показано стрелкой, $\times 40$); Эстония, карьер Маарду; нижний ордовик, аренг, волховский горизонт; 2 — экз., ПИН, N 3535/543; 2a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 2б — продольное сечение полусферической колонии с кенозооцеями в основании ($\times 25$); Эстония, карьер Сухкрумяги; нижний ордовик, аренг, латорпский—волховский горизонты

Таблица IX

Фиг. 1, 2. *Halloporella parva* (Ulrich et Bassler, 1904)

1 — экз., ПИН, N 3535/397; 1a — тангенциальное сечение ($\times 60$), 1б — продольное сечение ($\times 40$), 1в — поперечное сечение ($\times 40$); Эстония, Алувере; средний ордовик, карадок, идавере-йыхвиский горизонты

Таблица X

Фиг. 1, 2. *Promediapora transcaucasica* gen. et sp. nov.

1 — голотип, ПИН, N 1613/684; 1a — тангенциальное сечение ($\times 30$), 1б — продольное сечение ($\times 30$), 1в — поперечное сечение ($\times 30$); Закавказье, Нахичеванская АССР, гора Геран-Каласы; верхний девон, франский ярус; 2 — экз., ПИН, N 1613/660; 2a — тангенциальное сечение ($\times 60$), 2б — продольное сечение ($\times 30$), 2в — поперечное сечение ($\times 30$); местонахождение и возраст те же

Фиг. 3. *Rozanova unica* gen. et sp. nov.

Голотип — ПИН, N 1613/490; 3a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 3б — продольное сечение ($\times 40$), 3в — поперечное сечение ($\times 40$); Закавказье, Нахичеванская АССР, гора Геран-Каласы; верхний девон, франский ярус

Фиг. 4. *Paranicklesopora elenae* Gorjunova, 1988

Голотип — ПИН, N 2287/981; тангенциальное сечение ($\times 60$); Монголия, Гобийский Алтай, Баян-Сайрин-Худук, 15 км к юго-востоку от сомона Шинэ-Джинист; нижний карбон, визейский ярус, баянсайринский горизонт

Фиг. 5. *Silenella magica* gen. et sp. nov.

Голотип — ПИН, N 613/982; 2a — тангенциальное сечение ($\times 60$), 2б — продольное сечение ($\times 60$), 2в — поперечное сечение ($\times 60$); Башкирия, окрестности Стерлитамака; нижняя пермь, артинский ярус

Таблица XI

Фиг. 1. *Paranicklesopora elenae* Gorjunova, 1988

Голотип — ПИН, N 2287/981; 1a — продольное сечение ($\times 40$); 1б — поперечное сечение ($\times 40$); Монголия, Гобийский Алтай, Баян-Сайрин-Худук, 15 км к юго-востоку от сомона Шинэ-Джинист; нижний карбон, визейский ярус, баянсайринский горизонт

Фиг. 2. *Silenella magica* gen. et sp. nov.

Голотип — ПИН, N 613/982; 2a — тангенциальное сечение ($\times 60$), 2б — продольное сечение ($\times 60$), 2в — поперечное сечение ($\times 60$); Башкирия, окрестности Стерлитамака; нижняя пермь, артинский ярус

Таблица XII

Фиг. 1. *Tamaroclema troizkayae* gen. et sp. nov.

Голотип — ПИН, КМ-6/200; 1a — тангенциальное сечение ($\times 25$), 1б — продольное сечение ($\times 25$), 1в — тангенциальное сечение ($\times 50$); Казахстан, южный борт Тениской впадины, урочище Акчай, южнее оз. Кипшак; верхний девон—нижний карбон (турне)

Таблица XIII

Фиг. 1. *Diastoporina consona* sp. nov.

Голотип — ПИН, N 3534/129; 1a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 1б — тангенциальное сечение с увеличенными апертурами (a) и порами (n) в промежутках между ними ($\times 90$), 1в — продольное сечение двухслойно—симметричной колонии ($\times 25$), 1г — продольное сечение ($\times 90$); Эстония, о-в Хийума, пос. Хиллисте; нижний силур, лландовери, юурский горизонт

Таблица XIV

Фиг. 1. *Arthrostylus obliquus* Ulrich, 1890

Экз. — ПИН, N 3535/340; 1a — углубленное тангенциальное сечение ($\times 60$), 1б — то же сечение ($\times 40$), 1в — поперечное сечение ($\times 40$); Эстония, Кохтла-Ярве; средний ордовик, лландейло, ухакуский горизонт

Фиг. 2. *Arthrostylus conjunctus* Ulrich, 1890

Экз. — ПИН, N 3535/373; 2a — тангенциальное сечение ($\times 60$), 2б — продольное сечение ($\times 40$), 2в — поперечное сечение ($\times 40$), 2г — тангенциальное сечение ($\times 90$); Эстония, Кохтла-Ныммэ; средний ордовик, лландейло, курукзеский горизонт

Фиг. 3. *Arthrostylus tenuis* (James, 1878)

Экз. — Таллинн, музей Института геологии, N B 5007; 3a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 3б — поперечное сечение ($\times 40$); Эстония, Мое; верхний ордовик, ашгилл, пиргуский горизонт

Фиг. 4, 5. *Glaucostomella plumula* (Wiman, 1902)

4 — экз., ПИН, N 3535/261; 4a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 4б — поперечное сечение ($\times 40$), 4в — то же сечение ($\times 200$); Эстония, пос. Поркуни; верхний ордовик, ашгилл, поркуниский горизонт; 5 — экз., ИГ АН Эстонии, N B 5009; 5a — тангенциальное сечение ($\times 40$), 5б, 5в — поперечные сечения ($\times 40$); Эстония, сев. Пярну, глубина 338,0 м; верхний ордовик, ашгилл, поркуниский горизонт

Таблица XV

Фиг. 1. *Petaloporella remota* sp. nov.

Голотип — ПИН, N 2830/506; 1a — тангенциальное сечение ($\times 60$), 1б — поперечное сечение ($\times 20$); Северо-Восток СССР, Верхоянье, хребет Хараулах; верхний карбон, низы верхоянской свиты

Фиг. 2. *Admiratella improvida* sp. nov.

Экз. — ПИН, N 2351/1374; 2a — тангенциальное сечение ($\times 2$), 2б — тангенциальное сечение ($\times 40$), 2в, 2г — поперечные сечения ($\times 20$); Дарваз, правобережье р. Горин—Дара; нижняя пермь, артинский ярус, сафедаронская свита

Таблица XVI

Фиг. 1, 2. *Admiratella improvida* sp. nov.

1 — голотип, ПИН, N 2351/1417; 1a — тангенциальное сечение ($\times 20$), 1б, 1в — поперечные сечения ($\times 20$); Дарваз, водораздел р. Чарымдара и р. Зида-Дара, отметка 3713,8 м; нижняя пермь, артинский ярус, сафедаронская свита; 2 — экз., ПИН, N 2351/1381; 2a — тангенциальное сечение ($\times 20$), 2б, 2в — поперечные сечения ($\times 20$); местонахождение и возраст те же

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Acanthoceramoporella 102, 156
Acanthocladia 75, 146
Acanthocladidae 91, 92, 96, 97, 144, 145
Acanthocladinae 97, 146
Acanthoclema 42, 127
Acanthoclema 42, 127
Acanthopora 146
Acanthoporella 116
Acrogenia 108
Acrogeniidae 84
Actinotrypa 108
Actinotrypella 30, 108
Actinotrypidae 30, 84, 85, 92, 104, 108
Actinotrypina 117
Admiratella 141, 142, 159
Aetomocladia 109
Aisenvergia 112
Aisenvergiidae 88, 110, 111, 112
Aisenvergiinae 88, 110, 112
Alternifenesstella 146
Altshedata 102
Aluverina 140
Alwynopora 140
Amalgamata 87, 88
Amalgamoporus 131
Amorphotrypa 149
Amphiporella 118
Amplexopora 116, 154
Amplexoporella 117
Amplexoporidiae 88, 116
Amplexoporina 67, 88, 89, 110, 115
Amplexoporinae 88, 116
Amplexoporoidea 88, 151
Amsassipora 111
Amurodictya 132
Anaphragma 116
Anastomopora 145
Anisotrypa 115
Anisotrypella 116
Anisotrypidae 88, 115, 116
Anisotrypinas 88, 115
Anolotichia 102
Anolotichiidae 84, 85, 102
Anomalotoechus 47, 67, 117
araxensis, Araxopora 66
Araxopora 66, 119, 156
Araxoporidae 88, 118
Araxoporinae 88, 116, 118
arborea, Revalotrypa 101
Arborocladia 75, 148
Arcanoporidae 84
Archaeenesstella 146
Archimedes 13, 76, 147, 153, 155
Archimedipora 147

Arcticopora 118
arguta, Artchedella 24
Armillopora 112
Artchedella 24, 127
Arthroclema 123
Arthroclemidiae 90, 122, 123
Arthrocleminae 90, 123
Arthonema 141
Arthrophragma 131
Arthrostylidae 90, 91, 92, 97, 140, 153
Arthrostylocia 90, 140
Arthrostylus 91, 140, 141, 158
Articulata 94, 95
Ascopora 40, 41, 130
Ascoporella 41, 130
asiatica, Ramiporidra 18
Asperopora 114
Aspidopora 114
Astreptodictya 132
Astroviella 115
Astroviellina 113
Atactopora 117
Atactoporella 114
Atactotoechidae 88, 117
Atactotochiniae 88, 116, 117
Atactotoechus 67, 117
Aulopora 94, 137
Auloporidae 154

Bactropora 124
Bactroporidae 90, 92, 122, 124
Baculopora 75
Balticoporella 113
Bashkirella 141
Batostoma 114
Batostomella 114
Batostomellidae 88
belorussiensis, Dybowskites? 36
Berenicea 137
Bicorbis 149
borealis, Timanotrypa 52
Botryllopora 104
Botrylloporidae 84, 102, 104
Bryozoa 80, 99, 151
Buskopora 103
bystrowi, Mezotrypa 9
Bythopora 114
Bythotrypa 102

Callocladria 117
Calloporella 113
Calloporidae 88
Canutrypa 103

Canaripora 114
Cardonipora 114
Carinodictya 131
Cavernella 43, 45, 147
Ceramella 106
Ceramophylla 102, 156
Ceramopora 35, 102, 156
Ceramoporella 24, 102, 156
Ceramoporellidae 84, 85
Ceramoporidae 35, 83, 84, 93, 94, 101, 102
Ceramoporina 63, 83, 84, 85, 100, 101
Ceramoporoidea 93, 94
Cerioporida 81
Chainodictyon 144
Chainodictyonidae 97, 140, 144
Championodictya 132
Chasmatopora 141
Chasmatoporidae 97, 140, 141
Chasmatoporina 141
Chazydictya 132
Cheiloporella 102
Cheiostomata 81
Cheiostomida 73, 81
Cheilotrypa 103
Cheilotripidae 84
Chilotripidae 84
Chondraulus 112
clara, Hinganella 32
Clathropora 132
Clathroporidae 132
Clausotrypa 41, 53, 124
Chiotrypa 103
clivosa, Dyscritella 34
clivosa, Esthoniopora 158
clivosa, Streblotrypa 129
Clonopora 10, 72, 95, 96, 136
Clonoporidae 94, 136
Clonoporinae 94, 136
Coelocalus 103
Coeloclemis 117
Coelonus 37
collatata, Paranicklesopora 121
colliculata, Dittopora 10, 58
concentrica, Lichenalia 105
confusa, Streblotrypa 38
conjunctus, Arthrostylus 141, 158
consona, Diastoporina 138, 158
Constellaria 103
Constellariidae 49, 84, 85, 88, 102, 103
cornea, Hemitrypa 55
Corynotrypa 6, 72, 73, 95, 137, 156
Corynotripidae 95
Corynotrypinae 94, 136, 137
Coscinium 107
Coscinotrypa 106, 107, 157
Crassaluna 102
credula, Prylopora 75
Crepidopora 102, 156
Crisidiidae 155
Crownopora 139
Crownoporidae 72, 94, 95, 96, 136, 139
Crustopora 117
Crustoporidae 88, 117
Crustoporinae 88, 116, 117
Cryptostomata 81, 89, 90, 93, 130, 151, 152
Cryptostomida 5, 15, 70, 91, 92, 99, 130

Ctenostomata 81
Ctenostomida 81
Cuneatopora 123
curtus, Arthrostylus 141
Cycloporidae 92
Cyclostomata 81, 93, 94, 135, 136, 151, 152, 153, 156
Cyclostomida 5, 83
cyclostomoides, Trigonodictya 17
Cyclotrypa 60, 103
Cyphotrypa 117
Cystiramus 103
Cystodictya 108
Cystodictyonidae 83, 84, 85, 104, 108
Cystoporata 81, 100, 156
Cystoporella 136
Cystoporida 5, 14, 15, 16, 62, 81, 83, 84, 85, 93, 99, 100, 101
Cystostictoporus 131

decimana, Primorella 53
Dekayia 114
Dendricopora 147
Dentalitrypa 72, 95, 136
Diamesopora 103
Dianulites 9, 85, 111
Dianulitidae 83, 84, 85, 110, 111
Dianulitinae 111
Diastopora 137
Diastoporidae 94, 95
Diastoporina 138, 158
Diazipora 32, 101, 114
Dichotrypa 108
Dicranopora 52, 132
Dictyoretmon 148
Diploclema 17, 23, 42, 95, 138
Diploclemidiae 72, 94, 96, 136, 138
Diploporella 146
Diploporaria 75, 146
Diploporariinae 97, 146
Diploporinae 97
Diplosolen 45
Diplosthenopora 118
Diplotrypa 113
Diplotrypina 113
Discotrypa 116
disticha, Glauconome 142
Dittopora 10, 58, 113
Dittoporidae 88, 113
Dittoporinae 88, 113
Dnestropora 102
Duncanoclema 103
duplex, Revalotrypa 102
duplipora, Miniliya 53
Dybowskiella 103
Dybowskites? 10, 36
Dyoidophragma 118
Dyscritella 34, 118
Dyscritellidae 67, 88, 118
Dyscritellina 118
Dyscritellinae 88, 116, 118

Ectoprocta 80, 81, 151, 154, 155, 156
elegantula, Fistulipora 58
elegantula, Nicklesopora 49
elenae, Paranicklesopora 121, 158

Enallopora 75, 140, 141

Enalloporacea 97

Enalloporidae 97, 140

Ensiphragma 133

Ensipora 29, 133

Eodyscritella 66, 118

Eofistulotrypa 103

Eopachydictya 131

Eoseemicinum 145

Eostenopora 117

Epiactinotrypa 30

Eridocampilus 117

Eridopora 103

Eridotrypa 10, 114

Eridotrypella 117

Eridotrypellidae 88, 117

Eridotrypellina 117

Eridotrypellinae 88, 116, 117

Escharopora 132

Escharoporidae 92, 131, 132

Esthoniopora 9, 15, 24, 27, 32, 73, 111, 157, 158

Esthonioporella 111

Esthonioporidae 88, 110

Esthonioporina 65, 110, 141

Esthonioporinae 88, 111

Esthonioporoidea 88

Etherella 108

Etherellidae 81, 84, 85, 104, 108

eugeniae, Revalotrypa 101, 157

Eulyra 148

Eurydictya 132

Eurystomata 81, 82, 97

Eurystomellidae 81

Euspilopora 132

Evactinopora 106

Evactinostella 107

Exfenestella 146

exornata, Septopora 75

exposita, Cyclotrypa 60

Fabifenestella 146

Favicella 101

Favicellidae 84

Favositella 102, 156

Fenestella 53, 55, 76, 146, 151, 154, 156

Fenestellida 15, 73, 81, 82, 86, 91, 96, 99, 139

Fenestellidae 91, 92, 96, 97, 144, 146, 151

Fenestellidae 81

Fenestellina 77, 96, 97, 140, 144, 151

Fenestellinae 97, 146

Fenestelloidea 91, 92, 96, 97, 139, 144, 154

Fenestralia 148

Fenestraliidae 96, 97, 144, 148

Fenestrata 81, 82, 96, 139, 152, 154

Fenestrata 5, 96, 97, 151

Filiramoporina 108

Fimbriapora 133

Fistulamina 30, 106

Fistulicella 103

Fistuliphragma 103

Fistulipora 24, 45, 103

Fistuliporella 103

Fistuliporidae 83, 84, 93, 102, 103

Fistuliporidra 103

Fistuliporina 48, 58, 63, 64, 83, 84, 85, 100, 101, 102, 103

Fistuliporinidae 84, 85

Fistuliramus 103

Fistulocladia 103

Fistulotrypa 103

flabellata, Diastoporina 138

Flabelotrypa 6, 73, 137

Flexifenestella 146

gibbosa, Nicholsonella 101

gibbosa, Revalotrypa 8, 101, 157

Gilmouropora 135

Girtypora 47, 135

Girtyporidae 47, 92, 134, 135

Girtyporina 135

Glauconome 75, 91, 141, 142

Glauconomella 141, 142, 159

Glyptopora 106

Goldfussitrypa 120

Goldfussitrypidae 90, 120

Goldfussitrypina 68, 69, 90, 119, 120

Goldfussitrypinae 90, 120

Goniella 132

Goniocladia 109

Goniocladiella 109

Goniocladiidae 83, 84, 85, 86, 93, 94, 103, 109

Goniotrypa 132

gracilis, Nematotrypa 16

Granivallum 117

granulifera, Homotrypella 66

Graptodictya 132

grayae, Prasopora 27

Gymnolaemata 80, 81, 82, 97, 151

Hallopore 113, 154

Halloporella 113

Halloporidae 88, 112

Hallopolina 88, 89, 101, 110, 112, 115, 158

Halloporoidea 88

Haplotrypa 101, 156

Hayasakapora 135

Hederella 94

Hederellidae 94

Hederelloidea 94, 152, 154

Heloclema 49, 50, 123

Helopora 124, 156

Heloporinae 90, 125

Hemibashkirella 141

Helocleminae 90, 123

Hemidictya 132

Hemieridotrypa 115

Hemieridotrypidae 152

Hemieridotrypinae 88, 113, 114

Heminematopora 91, 140

Hemipachydictya 132

Hemiphragma 10, 11, 55, 59, 113

Hemitrypa 55, 77, 149

Hemitrypidae 97, 148

Hemitrypinae 97, 148, 149

Hemitrypoidea 97, 144, 148

Hemiulichostylus 91, 140

Hennigopora 103, 154

Heteroporidae 153

Heterotrypa 114

Heterotrypaea 88

Heterotrypidae 88

Heterotrypinae 88, 113, 114

Hexagonella 64, 107

Hexagonellidae 83, 84, 85, 92, 93, 94, 104, 106, 108

Hexagonellina 48, 63, 83, 84, 85, 100

Hexagonellinae 106

hexaporites, Dianulites 9

Hexites 123

Hinganella 32

Hinganotrypa 77, 149

Homotrypa 9, 27, 66, 114

hostica, Paranicklesopora 121

huoi, Revalotrypa 102

Hyphasmopora 125

Hyphasmoporidae 90, 92, 122, 125, 152

Hyphasmoporinae 90, 125

Ichtiorachis 146

Ignotifenestella 147

Ignotrypa 149

improvida, Admiratella 142, 143, 149

Insignia 29, 133

inspecta, Fistulamina 30

Integrata 87, 88

intermedia, Prophyllodictya 12

Intrapora 133

Intraporidae 92, 131, 133

Ipmorella 41, 129

Iraida 118

Isotrypa 77, 149

Isphairamella 102

Kallodictyon 46, 144

Kalvariella 75, 146

Kamptozoa 153

Kasachstanella 103

Kazarchimedes 76, 148

Kingopora 76, 145

Klaucena 127

kogylense, Veroclema 120

Kysylschinopora 115

kubergandensis, Cavernella 43

Kukersella 23, 39, 49, 50, 72, 95, 139

Kukersellidae 94, 139

Lagenosypho 95, 136

Lamatopora 114

Lamtshinopora 111

Lanarkopora 148

Lanopora 129

Lattopora 114

Laxifnenestella 146

Leeporina 118

lepidodendroites, Rhombopora 154

Leptotrypa 117

Leptotrypella 117

lessnikovae, Esthoniopora 9, 24, 32, 157

Lichenalia 60, 104, 105, 157

Lichenopora 57

Lichenotrypa 103

Linotaxis 127

Lioclema 114

Lioclemella 114

Loculipora 77, 149

Loculiporella 148

lonsdale, Phaenopora 39

Lophoclema 108

Loxophragma 117

Luguloclema 108

luminosa, Streblotrypa 38

Lunaferamita 103

Lyrocladia 147

Lyropora 76, 147

Lyroporella 155

Lyroporinae 97, 147, 148

maculata, Pakridictya 64, 107, 157

magica, Silenella 123, 158

Marcusodictyon 156

Matheropora 75, 148

Matsutrypa 125

Maychella 122

Maychellidae 90, 122

Maychellina 116

Maychellinidae 88, 115, 116

Mediapora 121, 122

Mediaporidae 90, 120, 121

Meekoporella 106

Megacanthopora 118

Melicertitida 81

Membraniporidea 81

Metadictya 132

Mesotrypa 9, 114

Mesotrypella 113

Mesotrypidae 88

Metelipora 32, 101

Microcampilus 117

milleporacea, Fistulipora 24, 45

Minilya 53, 146

minor, Ceramoporella 24

minussiensis, Hederella 94

Minussina 114

mira, Actinotrypella 30

Mirifenestella 43, 76, 97, 147

Mirifenestellidae 144, 147

Mitoclema 123

Mitoclemella 136

Mitoclemina 136

mongolica, Streblotrypa 129

Mongoloclema 115

Mongolodictya 108

Monotrypa 9, 133, 154

Monotrypella 115

monticola, Clausotrypa 53

Monticlipora 114

Monticliporella 114

Monticliporidae 67, 88, 112, 113, 114

Monticliporinae 88, 113, 114

Moorephylloporina 76, 145

Morozovapora 135

Morozoviella 135

Moyerella 41, 124

Moyerellinae 90, 124

Mstaina 108

Multiphragma 112

Nekhoroshevella 112

Nemacanthopora 124

Nematoporinae 90, 123
 Nematotrypa 16, 124
 Nematotrypidae 90, 122, 124
 Neoeridocampilus 117
 Neoeridotrypella 117
 Neorhombopora 125
 Neotrematopora 114
 Nicholsonella 100, 114
 Nicholsonia 114
 nicklesi, Streblotrypa 129
 Nicklesopora 49, 121
 Nicklesoporidae 90, 121
 Nicklesoporinae 90, 120, 121
 Nikiforopora 118
 Nikiforovella 127
 Nikiforvellidae 90, 92, 122, 127
 Nikiforvellina 69, 90, 119, 122
 Nipponostenopora 118
 Nipponostenoporidae 118
 Nipponostenoporinae 88, 116, 118
 nodosa, Ascopora 40
 noinskyi, Rhabdomeson 40
 Nudymiella 45, 46, 127
 Nudymiellidae 90, 122, 127
 Oanduella 132
 Oanduellina 132
 Oandupora 11
 obliquus, Arthrostylus 141, 158
 Odontotrypa 103
 Odontotrypidae 84
 Ogbinopora 41, 129
 Orbignyella 117
 Orbipora 34, 65, 112
 Orbiporidae 88, 111
 Orbiporinae 88, 111
 Orectodictya 131
 ornamentata, Polypora 52
 ornatiformis, Rectifenestella 24
 Orthopora 127
 Osburnostylus 123
 Ottosectaxis 68, 123
 Pachydictya 131
 Pakridictya 64, 106, 107, 157
 pakriensis, Lichenalia 60, 105, 157
 Paleotubuliporina 5, 16, 72, 93, 94, 95, 134
 Pamirella 127
 Panderoporta 113
 Papillalunaria 102, 156
 papillaris, Revalotrypa 102
 Parachasmatopora 141
 Parafenestralia 148
 Paralicolema 114
 Paranicklesopora 121, 158
 Parastenodiscus 118
 Paratrachytoechus 118
 parva, Halloporina 158
 Parvohallopora 113
 Pedicellaria 156
 Penniretepora 11, 75, 146
 perforatus, Kallodictyon 46
 Permofenestella 147
 Permofenestellidae 97, 144, 147
 Permoheloclema 123

Permpora 117
 Peronopora 114, 154
 Peronoporella 114
 Pesnastylus 76, 141, 142
 Petaloporella 125, 159
 Petalotrypa 118
 Petigopora 114
 Phacelopora 137
 Phaceloporidae 72, 94, 95, 96, 136, 137
 Phaenophragma 133
 Phaenopora 29, 39, 133
 Phaenoporella 133
 Phaenoporinae 71, 92, 93, 132, 133
 Pholidopora 103
 Phractopora 106
 Phragmophera 134
 Phragmopheridae 92, 131, 134
 Phragmopora 113
 Phragmoporella 113
 Phylactolaemata 80, 81, 82, 94
 Phyllodictya 131
 Phylloporeta 75, 145
 Phylloporina 76, 141
 Phylloporinacea 97
 Phylloporinida 81, 97
 Phylloporinidae 88, 92, 96, 97, 140, 141
 Phylloporinina 86, 91, 96, 97, 140, 151
 Fileotrypa 103
 Pinacotrypa 103
 Pinegopora 127
 Pinnaporella 147
 Pinnatopora 146
 plumula, Glauconomella 159
 Polycylindricus 112
 Polyfenestella 148
 Polypora 52, 60, 76, 147
 Polyporella 55, 147
 Polyporidae 92, 96, 146
 Polyporinae 97, 146, 147
 Polyspinopora 112
 Polyzoa 152, 156
 praeunitia, Coscinotrypa 107, 157
 Prasopora 27, 114
 Prasoporella 114
 Prasoporidae 88
 Prasoporina 114
 prima, Admiratella 142
 Primorella 53, 54, 123
 Primorellinae 90, 123
 Prismopora 106
 privatum, Veroclema 120
 proava, Proavella 12
 Proavella 12, 132
 Profistulipora 102
 Promediapora 121, 158
 Prophyldictya 12, 55, 59, 131
 Proteretepora 145
 Pseudoascopora 54, 128
 Pseudoascoporidae 90, 128
 Pseudobatostomella 118
 Pseudohornera 75, 141
 Pseudoisotrypa 149
 Pseudoleptotrypa 116
 Pseudonematopora 124
 Pseudopachydictya 131

Pseudoseptopora 148
 Pseudostictoporella 132
 Pseudounitypa 77
 Pteropora 55, 108, 133
 Ptichonema 115
 Ptilocella 108
 Ptilodictya 91, 132
 Ptilodictyidae 91, 92, 131, 151
 Ptilodictyina 70, 71, 92, 93, 130, 131, 155
 Ptilodictyinae 71, 92, 131, 132
 Ptilodictyoidea 91, 92, 131
 Ptilodictyonidae 132
 Ptiloporina 147
 Ptilotrypa 132
 Ptilotrypina 133
 Ptyloporeta 75, 141, 147
 Ptyloporella 147
 Ptyloporidae 97, 144, 147
 Ptyloporinae 97, 147
 Pushkinella 140
 radialis, Streblotrypa 129
 Ralfina 143
 Ralfinella 75, 143
 Ralfinidae 97, 140, 143
 Ramipora 109
 Ramiporalia 109
 Ramiporella 109
 Ramoporidra 18, 109
 Ramiporina 107
 ramosa, Girtypora 47
 Rarifestella 146
 recta, Hexagonella 64
 Rectifenestella 24, 57, 60, 146
 regulareforme, Diploclema 17
 remota, Petaloporella 125, 159
 Reptariidae 94
 Reteporidra 76, 145
 Reteporidrinae 97, 145
 Reteporina 76, 145
 Reteporinacea 97
 Reteporinidae 97, 144, 145
 Reteporininae 145
 Revalopora 103
 Revalotrypa 8, 15, 31, 62, 73, 101, 102, 157
 Revalotrypidae 84, 85, 101
 Rhabdomesida 5, 15, 16, 67, 81, 89, 90, 99, 119
 Rhabdomesidae 89, 90, 91, 92, 128, 129
 Rhabdomesina 69, 90, 93, 119, 128, 153
 Rhabdomesoidea 90, 91, 119, 128
 Rhabdomeson 37, 40, 41, 91, 130
 Rhabdomesonata 90, 119
 Rhinidictya 132
 Rhinidictyinae 48, 92, 131
 Rhinopora 104, 106
 Rhinoporella 104, 106, 157
 Rhinoporidra 84, 92, 104
 rhombiferum, Rhabdomeson 40
 Rhombocladia 75, 144
 Rhombopora 127, 154
 Rhomboporidac 90, 92, 122, 126
 Rhomboporinae 90, 127
 Rhombotrypa 66, 117
 Rhombotrypella 21, 28, 118
 rotundatum, Hemiphragma 11, 55

Rozanova 125, 126, 158
 Ruzhencevia 119
 Saffordotaxinae 90, 127
 Saffordotaxis 127
 Sagenella 6, 73, 95, 137
 Sagenellidae 94
 Sagenellinae 94, 136, 137
 sagillata, Polypora 60
 Sardesonina 143
 Sardesoninidae 97, 140, 143
 Scalaripora 106
 Scenellopora 73, 102, 137
 Sceptropora 55, 125, 156
 Sceptroporinae 90, 125
 Schulgina 117
 Selenopora 103
 Selenoporidae 84
 Semicoscium 48, 55, 145
 Semicosciumidae 97, 145
 Semiopora 108
 Septodaeum 153
 Septopora 75, 76, 148
 Septoporidae 92, 96, 97, 144, 148
 Seriopora 145
 Shishkatella 146
 Shishoviclema 127
 Shulgapora 145
 Sibiredictya 132
 Silenella 123, 158
 Silvaseptopora 148
 simplex, Arborocladia 75
 singula, Nudymiella 46
 Sinoatactotoechus 112
 Sinotabulipora 118
 solida, Orbipora 34
 Spinofenestella 146
 spiralis, Heloclema 50
 Stellihexaformis 118
 Stellipora 103
 Stelliporidae 84
 Stenocladia 116
 Stenodiscus 118
 Stenolaemata 81, 82, 97, 99, 153
 Stenophragmidium 118
 Stenopora 118
 Stenoporella 118
 Stenoporidae 88, 115, 116
 Stenoporinae 88, 118
 Stereotoechus 117
 Stictocella 108
 Stictopora 132
 Stictoporella 91, 132
 Stictoporellidae 92, 131, 132
 Stictoporellina 132
 Stictoporellinae 71, 92, 132
 Stictoporidra 108
 Stigmatella 114
 Stomatopora 137
 Streblascopora 129
 Streblascoporidae 90, 129
 Streblocladia 144
 Streblotrypella 127
 Streblotrypidae 90, 128, 129

ОГЛАВЛЕНИЕ

Streblotrypina 122, 128
striata, <i>Streblotrypa</i> 129
Strotopora 103
subspinosa, <i>Streblotrypa</i> 129
Sugimuriella 135
Sulcopora 132
Sulcoretepora 91, 108
Sulcoreteporidae 83, 84, 92, 107
Synocladia 148
sytovae, <i>Veroclema</i> 120
Tabulipora 118
Tabuliporella 117
Taeniodictya 132
Taeniopora 108
Tamaroclema 54, 133, 158
Tamaroclemidae 92, 131, 133
Tarphophragma 113
Tavajzopora 135
Thamniscus 75, 146
Thamnotrypa 108
Thamnotrypidae 84
Tectulipora 149
Tectuliporella 149
tenuis, <i>Arthrostylus</i> 141, 158
Tetratoechus 113
Timanodictya 135
Timanodictyidae 92, 134, 135
Timanodictyina 54, 70, 71, 92, 93, 130, 134, 152
Timanodictyoidea 92
Timanotrypa 52, 135
Trachytoechus 117
transcaucasica, <i>Promediapora</i> 121, 122, 158
Trematella 125
Trematopora 114
Trematoporidae 88, 114
Trematoporina 114
Trematoporinae 88, 113, 114
Trepocryptopora 133
Trepostomata 81, 109, 151, 152, 153
Trepostomida 5, 14, 15, 16, 65, 81, 83, 85, 86, 88, 99, 101, 109
Trigonodictya 17, 132
Triphyllotrypa 103
Triplopora 117, 118
Triznella 148
troizkayae, <i>Tamaroclema</i> 133
tschernovi, <i>Rhombotrypella</i> 21
Tubulicladia 118
Tubulipora 28
Tubuliporata 81, 135
Tubuliporida 5, 15, 72, 81, 83, 93, 94, 95, 99, 135, 136
Tubuliporina 5, 94, 95, 135
typicus, <i>Anomalotoechus</i> 47
Ulrichotrypa 54, 116
Ulrichotrypella 116
Ulrichotrypellidae 67, 88
Ulrichotrypellinae 88, 115, 116
unica, <i>Rozanova</i> 126, 158
Unitrypa 77, 149
Utropora 155
vasalemica, <i>Rhinoporella</i> 106, 157
Verelea 120
Veroclema 49, 120
Vesicularia 156
vesiculosa, <i>Rhinopora</i> 104, 157
Virgatella 131
Virgatellidae 92, 131
Voigtia 136
Volgia 107
Volnovachia 115
Wjatkella 149
Wjatkellina 148, 149
Wjatkellinae 97
Wolinella 72, 136
Worthenoporidae 92
Xenotrypa 8, 103
Xenotrypidae 49, 84, 85, 102, 103
Yunnanopora 118

Введение	3
Морфология и морфогенез палеозойских мшанок	5
Общая характеристика	5
Форма колоний	5
Астогенез, способы почкования и план строения колоний	12
Автозооэсия	23
Апертуры и лунарии	24
Внутризооэальные структуры	26
Полиморфизм зооэциев	30
Межзооэальные и поверхностные структуры	48
Структуры, связанные с размножением	59
Краткая морфологическая характеристика отрядов	62
Критерии классификации палеозойских мшанок	80
Краткая история классификации высших таксонов	80
Анализ критериев классификации	82
Система палеозойских мшанок	99
Тип Bryozoa Ehrenberg, 1831	99
Класс Stenolaemata Borg, 1926	99
Отряд Cystoporida Astrova, 1964	100
Подотряд Ceramoporina Bassler, 1913	100
Подотряд Fistuliporina Astrova, 1964	102
Подотряд Hexagonellina Morozova, 1970	104
Отряд Trepostomida Ulrich, 1882	109
Подотряд Esthonioporina Astrova, 1978	110
Подотряд Halloporina Astrova, 1965	112
Подотряд Amplexoporina Astrova, 1965	115
Отряд Rhabdomesida Astrova et Morozova, 1956	119
Подотряд Goldfussitrypina Gorjunova, 1985	120
Подотряд Nikiforovellina Gorjunova, subordo nov.	122
Подотряд Rhabdomesina Astrova et Morozova, 1956	128
Отряд Cryptostomida Vine, 1884	130
Подотряд Ptilodictyina Astrova et Morozova, 1956	131
Подотряд Timanodictyina Morozova, 1966	134
Отряд Tubuliporida Johnston, 1847	135
Подотряд Paleotubuliporina Brood, 1973	135
Отряд Fenestellida Astrova et Morozova, 1956	139
Подотряд Phylloporinina Lavrentjeva, 1979	140
Подотряд Fenestellina Astrova et Morozova, 1956	144
Литература	150
Объяснения к таблицам	157
Указатель латинских названий	160

CONTENTS

Introduction	3
Morphology and morphogenesis of the Paleozoic bryozoans	5
General characteristics	5
Colony morphology	5
Astogeny, budding modes, and colony composition	12
Autozooecea	22
Apertures and lunaria	24
Intrazooeacial structures	26
Zooecial polymorphism	30
Interzooeacial and extrazoecial skeletal structures	48
Structures of the sexual reproduction	59
Morphological characteristics of the orders	62
Use of characters in classification of the Paleozoic bryozoans	80
History of classification of the higher taxa	80
Taxonomic character analysis	82
System of the Paleozoic bryozoans	99
Phylum Bryozoa Ehrenberg, 1831	99
Class Stenolaemata Borg, 1926	99
Order Cystoporida Astrova, 1964	100
Suborder Ceramopora Bassler, 1913	100
Suborder Fistulipora Astrova, 1964	102
Suborder Hexagonellina Morozova, 1970	104
Order Trepostomida Ulrich, 1882	109
Suborder Esthoniopora Astrova, 1978	110
Suborder Halloporeta Astrova, 1965	112
Suborder Amplexopora Astrova, 1965	115
Order Rhabdomesida Astrova et Morozova, 1956	119
Suborder Goldfussitrypina Gorjunova, 1985	120
Suborder Nikiforovellina Gorjunova, subord. nov.	12 ²
Suborder Rhabdomesina Astrova et Morozova, 1976	12 ²
Order Cryptostomida Vine, 1884	13 ⁰
Suborder Ptilodictyna Astrova et Morozova, 1956	13 ¹
Suborder Timanodictyna Morozova, 1966	13 ⁴
Order Tubuliporida Johnston, 1847	13 ⁵
Suborder Paleotubulipora Brood, 1973	13 ⁵
Order Fenestellida Astrova et Morozova, 1956	13 ⁶
Suborder Phylloporinina Lavrentjeva, 1979	13 ⁶
Suborder Fenestellina Astrova et Morozova, 1956	13 ⁷
References	13⁸
Explanation of tables	13⁹
Paleontological index	13¹⁰

ПОДСЕМЕЙСТВО HETEROTRYPINAE ULRICH, 1890

[nom. transl. hic (ex *Heterotrypidae Ulrich, 1890*)]

Диагноз. Колонии пластинчатые, массивные и ветвистые. Диафрагмы полные, прямые или чащеправильные. Гемифрагм нет.

Сравнение. От диттоторин отличается наличием пластинчатых колоний, полных, правильных диафрагм в автозооесиях и отсутствием гемифрагм.

Состав. Шесть родов: *Stigmatella* Ulrich et Bassler, 1911; *Lioclemella* Foerste, 1895; *Heterotrypa* Nicholson, 1879; *Dekayia* Milne-Edwards et Haime, 1851 (= *Petigopora* Ulrich, 1882); *Lioclema* Ulrich, 1882 (= *Asperopora* Owen, 1969); *Paralioclema* Morozova, 1961.

Распространение. Средний ордовик (ланвири) — верхний карбон. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО TREMATOPORINAE MILLER, 1889

[nom. transl. hic (ex *Trematoporidae Miller, 1889*)]

Диагноз. Колонии ветвистые. Диафрагмы полные, многочисленные, правильные или неправильные.

Сравнение. От гетеротрипин отличается отсутствием пластинчатых и массивных колоний и наличием, кроме правильных, еще и неправильных диафрагм в автозооесиях.

Состав. Девять родов: *Nicholsonella* Ulrich, 1890; *Lamattopora* Ross, 1963; *Trematopora* Astrova, 1965; *Batostoma* Ulrich, 1882; *Trematopora* Hall, 1851 (= *Batostomella* Bassler, 1906; *Lattopora* Ross, 1963); *Bythopora* Miller et Dyer, 1878; *Eridotrypa* Ulrich, 1893; *Neotrematopora* Morozova, 1961; *Minussina* Morozova, 1961.

Распространение. Средний ордовик (ланвири) — нижний карбон. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО MONTICULIPORINAE NICHOLSON, 1881

[nom. transl. hic (ex *Monticuliporidae Nicholson, 1881*)
= *Mesotrypidae Astrova, 1965*]

Диагноз. Колонии пластинчатые, массивные и ветвистые. Присутствуют диафрагмы прямые, косые и изогнутые и цистифрагмы в автозооесиях.

Сравнение. От других подсемейств отличается развитием цистифрагм в автозооесиях.

Состав. Шесть родов: *Prasopora* Nicholson et Etheridge, 1877 (= *Aspidopora* Ulrich, 1882; *Prasoporella* Vinassa de Regny; *Prasopora* Bassler, 1952); *Monticulipora* Orbigny, 1850 (= *Monticuliporella* Bassler, 1935); *Peronopora* Nicholson, 1881 (= *Nicholsonia* Waagen et Wentzel, 1887; *Peronoporella* Cumings et Galloway, 1913); *Homotrypa* Ulrich, 1882 (= *Homotrypella* Ulrich, 1886; *Canaripora* Vinassa de Regny, 1921; *Sardonipora* Vinassa de Regny, 1921); *Atactoporella* Ulrich, 1883; *Mesotrypa* Ulrich, 1893.

Распространение. Средний ордовик (ланднейло) — верхний силур. Всесветно.

Замечания. Семейство *Mesotrypidae Astrova, 1965* мною упразднено. В него входили два рода — *Diazipora* и *Mesotrypa*. Морфологические особенности первого рода позволили отнести его к отряду цистопорид, а второй род по наличию в его автозооесиях цистифрагм включен в *Monticuliporinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО HEMIERIDOTRYPINAE PUSHKIN, 1973

[nom. transl. hic (ex *Hemieridotrypidae Pushkin, 1973*)]

Диагноз. Колонии пластинчатые, массивные и ветвистые. В автозооесиях развиты как тонкие, прямые диафрагмы, так и цистифрагмы. Стенки автозооесиях в экзозоне пронизаны многочисленными короткими капиллярами.

Сравнение. От остальных подсемейств отличается наличием капилляров в экзозоне колоний.

Состав. Два рода: *Hemieridotrypa* Astrova, 1965; *Astroviella* Pushkin, 1973.

Распространение. Верхний силур — средний девон. СССР.

ПОДОТРЯД AMPLEXOPORINA ASTROVA, 1965

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные и многослойные), массивные (дисковидные, полусферические и желваковидные) и ветвистые, редко неправильно двухслойно-симметричные, дифференцированные на эндо- и экзозоны, триморфные и тетраморфные. Автозооесии в поперечном сечении неправильно-многоугольные или ромбические. Стенки равномерно или неравномерно утолщенные (четковидные). Микроструктура стенок автозооесиев параллельно-пластинчатая и комбинированная (параллельно-пластинчатая в эндозоне и косо- или поперечнопластинчатая в экзозоне). Диафрагмы в автозооесиях разных типов (прямые, косые), обильные или редкие. Автозооесии имеют форму неправильно многогранных или правильно четырехгранных призм. Апертуры автозооесиев округлого-угольные или неправильно овальные. Из гетерозооесиев у одних представителей развиты только эксилязооесии, у других — эксилязооесии и акантозооесии. Цистифрагмы развиты не у всех родов. Гемифрагмы чаще отсутствуют. Мегазооесии есть или нет. В промежутках между автозооесиями развиты стеллятопоры или капилляры.

Сравнение. От подотряда *Halloporna* отличается отсутствием мезозооесиев, наличием эксилязооесиев и стеллятопор.

Состав. Три семейства: *Anisotrypidae*, *Maychellinidae* и *Stenoporidae*.

Распространение. Средний ордовик (ланвири) — верхний триас. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО ANISOTRYPIDAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1967

Диагноз. Колонии массивные и ветвистые, триморфные. Автозооесии в поперечном сечении неправильно многоугольные. В экзозоне могут отсутствовать капилляры и стеллятопоры. Эксилязооесии редкие или частые. Акантоzoоесии нет.

Сравнение. От стенопорид отличается триморфными колониями с эксилязооесиями, но без акантозооесиев, и наличием стеллятопор.

Состав. Два подсемейства: *Anisotrypidae* и *Ulrichotrypellinae*.

Распространение. Средний ордовик (ланвири, кунда) — верхняя пермь. Всесветно.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANISOTRYPINAE DUNAEVA ET MOROZOVA, 1967

[nom. transl. hic (ex *Anisotrypidae Dunaeva et Morozova, 1967*)]

Диагноз. Колонии массивные и ветвистые. Для всех родов характерны эксилязооесии. Капилляры могут присутствовать. Стеллятопор нет.

Сравнение. От ультрихотрипеллинов отличается наличием массивных колоний и отсутствием стеллятопор.

Состав. Семь родов: *Monotrypa* Nicholson, 1879 (= *Ptychonema* Simpson, 1897); *Monotrypella* Ulrich, 1882; *Halloporna* Bassler, 1913 (табл. IX, фиг. 1, 2); *Kysylschinopora* Volkova, 1974; *Anisotrypa* Ulrich, 1883; *Mongoloclema* Shishova, 1964; *Volnovachia* Dunaeva, 1964.

Распространение. Средний ордовик (ланвири, кунда) — нижний карбон. Всесветно.

Замечания. Из подсемейства анизотропин выведен род *Diplostenopora*, имеющий акантозооесии и двухслойно-симметричную колонию, и отнесен к семейству *Stenoporidae*. *Monotrypa*, *Monotrypella*, *Halloporna* и *Kysylschinopora*, не имеющие акантозооесиев, переведены в рассматриваемое семейство из семейства *Amplexoporidae*, *Volnovachia* — из *Aisenvergiidae*, *Mongoloclema* — из отряда *Rhabdopora*.

Род *Rhinoporella* gen. nov.

Название рода — от рода *Rhinopora*.

Типовой вид — *Rh. vasalemmica* sp. nov.; средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт; Эстония.

Диагноз. Колонии пластинчатые, листовидные, направленные вверх от субстрата, двухслойно-симметричные, диморфные. Мезотека тонкая. Автозооции удлиненно-трубчатые, с редкими диафрагмами. Стенки пластинчатые, тонкие в эндозоне и слегка утолщенные в экзозоне. Экзозона очень узкая. Апертуры округло-ovalные, со слабо развитыми лунариями. Полиморфизм отсутствует. Пузырчатая ткань развита в экзозоне, близ поверхности колоний она обычно зарастает.

Сравнение. От рода *Rhinopora* отличается удлиненно-трубчатой формой автозооциев и наличием в них редких диафрагм, а также слабым развитием пузырчатой ткани.

Состав. Типовой вид.

Rhinoporella vasalemmica sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1

Название вида от карьера Вазалемма.

Голотип — ПИН, N 3535/773; Эстония, карьер Вазалемма; средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт.

Описание. Ширина фрагментов пластинчатой колонии от 0,8 до 1 мм, высота 1,10—1,12 мм, толщина 0,63—0,75 мм. Мезотека слегка волнисто-изогнутая, трехслойная. Средний слой окрашен темнее и имеет зернистую микроструктуру, а боковые слои — параллельно-пластинчатую. Толщина мезотеки 0,02—0,03 мм. Экзозона 0,07—0,10 мм, ширина эндозоны 0,45—0,70 мм. Автозооции удлиненно-трубчатые, расширенные проксимально и суженные ближе к дистальному концу. В зоне сужения в них присутствуют диафрагмы по одной в каждом автозооции. Апертуры округло-ovalные, длиной 0,20—0,24 мм, шириной 0,15—0,19 мм. Лунарии в виде небольших выемочек едва заметны. На 2 мм вдоль колонии приходится 3—4 апертуры, по диагонали — 6. Единичные пузыри между автозооциями. Размер их не превышает 0,03 мм.

Распространение. Средний ордовик, карадок, кейлаский горизонт; Эстония.

Материал. 3 колонии из того же местонахождения, что и голотип.

СЕМЕЙСТВО HEXAGONELLIDAE CROCKFORD, 1947

[nom. transl. Bassler, 1953 (ex *Hexagonellinae* Crockford, 1947)]

Диагноз. Колонии ветвистые, листообразные, двухслойно-симметричные, правильные или неправильные, дву-, трех- и многолопастные и сетчатые с мезотекой. Микроструктура стенок пластинчатая. Как правило, колонии дифференцированы на эндо- и экзозоны. Автозооции трубчатые, прямые или с коленчатым изгибом. Апертуры петалоидные или округлые без лунариев или с лунариями. Пузыри разнообразной формы и размеров, четкие в эндозоне и слабо выраженные в экзозоне. Минутопоры есть или нет. Капилляры в мезотеке присутствуют у отдельных представителей. Каналикулусов нет.

Сравнение. Отличается от цистодиктионид строением пузырчатой ткани и наличием капилляров лишь у отдельных родов.

Состав. 15 родов: *Pakridictya* Männil, gen. nov.; *Prismopora* Hall, 1883; *Scalloporella* Hall, 1883; *Ceramella* Hall et Simpson, 1887; *Phractopora* Hall, 1883; *Coscinotrypa* Hall, 1886; *Fistulamina* Crockford, 1947; *Evactinopora* Meek et Worthen, 1865; *Meekoporella* Moore et Dudley, 1944; *Meekopora* Ulrich, 1889; *Glyptopora* Ulrich, 1884;

Volgia Stuckenbergs, 1905 (=*Ramiporina* Schulga-Nesterenko, 1933); *Evactinostella* Crockford, 1947; *Hexagonella* Waagen et Wentzel, 1886; *Coscinium* Keyserling, 1846.

Распространение. Средний ордовик (ланвири, кунда) — верхняя пермь. СССР, Северная Америка, Западная Европа, Азия и Австралия.

Род *Coscinotrypa* Hall, 1886

Табл. V, фиг. 1, 2

Coscinotrypa: Hall, 1886; p. 26; Hall, Simpson, 1887, p. 19; Miller, 1889, p. 298; Simpson, 1897, p. 534; Bassler, 1953, p. G87; Utgaard, 1983, p. 413.

Типовой вид — *Clathropora carinata* Hall, 1883; средний девон; США.

Диагноз. Колонии сетчатые с анастомозирующими прутьями. Мезотека без капилляров. Автозооции коленчато-изогнутые с четко выраженной нижней гемисептой. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. Апертуры округлые с лунарием. Минутопоры многочисленные, нередко вдающиеся в апертуры. Пузырчатая ткань развита слабо.

Сравнение. От рода *Coscinium* отличается коленчато-изогнутой формой автозооциев, наличием в них гемисепт, обилием минутопор и слабо развитой пузырчатой тканью.

Состав. Два вида: *C. praeunaria* (Bassler, 1911) — средний ордовик, лланвири, Эстонии и Ленинградской обл. и *C. carinata* (Hall, 1883) — средний девон США.

Род *Pakridictya* Männil, gen. nov.

Pakridictya: Мянниль, 1959, с. 38 (nom. nud.)

Название рода по местонахождению на о. Вайке-Пакри.

Типовой вид — *P. maculata* sp. nov.; средний ордовик, лланвири; Эстония и Ленинградская обл.

Диагноз. Колонии листообразные или ветвистые. Мезотека тонкая с капиллярами или без них. Автозооции трубчатые, короткие, плавно отгибающиеся к поверхности колоний, с прямыми или отогнутыми диафрагмами. Гемисепт нет. Апертуры петалоидные с приподнятыми краями в виде нечеткого перистома, без лунариев. Пузырчатая ткань хорошо развита; иногда она образует скопления в виде пятен. Развиты минутопоры и монтикулы.

Сравнение. От рода *Coscinotrypa* новый род отличается формой колонии, прямыми автозооциями, наличием в них диафрагм, отсутствием гемисепт и обилием пузырчатой ткани.

Состав. Типовой вид.

Pakridictya maculata Männil, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1

Pakridictya maculata: Мянниль, 1959, с. 38 (nom. nud.)

Название вида от *maculatus* (лат.) — пятнистый.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, B1240; Эстония, Вайке-Пакри; средний ордовик, лланвири, кундаский горизонт.

Описание. Колонии прикрепляются к субстрату расширенным основанием. Ширина колоний достигает 3,5—4,00 см, высота 2,5—3,00 см при толщине 1,00—1,50 мм. Мезотека с капиллярами диаметром 0,02—0,03 мм. Апертуры автозооциев немного косые, петалоидные, диаметром 0,15—0,20 мм и 0,20—0,25 мм в области монтикулов. На 2 мм приходится 6—8 апертур. Поверхность колонии ровная, с монтикулами из пузырчатой ткани, окруженными более крупными апертурами. Диаметр монтикулов около 1 мм и расположены они на расстоянии 2 мм друг от друга. Межзооцальное пространство заполнено пузырчатой тканью, состоящей из относительно крупных пузырьков. Минутопоры встречаются спорадически. Они круглого сечения и имеют диаметр 0,01—0,02 мм.

СЕМЕЙСТВО BOTRYLLOPORIDAE MILLER, 1889

Диагноз. Колонии пластинчатые, однослойные. Автозооиды в колонии расположены пучками, отделяемыми друг от друга пузырчатой тканью. Апертуры автозооидов округлые, без лунариев. Микроструктура стенок пластинчатая. Минутопор нет.

Сравнение. Отличается от консталлариид однослойными колониями, расположением автозооидов в виде пучков и отсутствием звездчатых монтикул, сложенных пузырчатой тканью.

Состав. Один род *Botryllopora* Nicholson, 1874.
Распространение. Средний девон. Северо-восток Америки.

ПОДОТРЯД HEXAGONELLINA MOROZOVA, 1970

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные, дисковидные), ветвистые (двухслойно-симметричные и многолопастные), сетчатые с анастомозами и перистые, с мезотекой или кильевой пластиной, с фронтальной и дорсальной сторонами, диморфные. Эндо- и экзозоны четкие. Автозооиды трубчатые, с коленчатым изгибом. Апертуры круглые, с лунарием или без него. Микроструктура стенок слабо развиты. Гезернистая и пластинчатая. Диафрагмы в автозооидах слабо развиты. Гетерозооиды не развиты. У отдельных родов есть минутопоры. Иногда присутствуют каналикулусы. Всем гексагонеллидам свойственна пузырчатая ткань, развитая между автозооидами; близ поверхности колоний она зарастает плотным слоем известковистого вещества, выступающим в виде ребер. Капилляры развиты не всегда. Пятна есть, но чаще они отсутствуют.

Сравнение. Отличается от фистулипорин колониями с двухслойно-симметричным и билатерально-симметричным планом строения и коленчато-изогнутыми автозооидами; от церамопорин, кроме того, наличием пузырчатой ткани и каналикулусов, а также отсутствием гетерозооидов.

Состав. Шесть семейств: *Rhinoporidae*, *Hexagonellidae*, *Cystodictyonidae*, *Actinotrypidae*, *Etherallidae*, *Goniocladiidae*.

Распространение. Средний ордовик (кунда, лланвиан) — верхняя пермь. Всесветно.

СЕМЕЙСТВО RHINOPORIDAE MILLER, 1889

Диагноз. Колонии пластинчатые (однослойные) и ветвистые (двухслойно-симметричные), с четко выраженной мезотекой. Автозооиды слабо коленчато-изогнутые. Лунарии четко выражены. Микроструктура стенок зернистая. Пузырчатая ткань сложена, как правило, очень крупными пузырями, распределенными в один или два ряда между соседними автозооидами. Каналикулусов и минутопор нет.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого семейства гексагонеллид наличием редких и крупных пузырей между автозооидами и отсутствием минутопор.

Состав. Три рода: *Rhinopora* Hall, 1851; *Lichenalia* Hall, 1851; *Rhinoporella* gen. nov.

Распространение. Средний ордовик (кунда, лланвиан) — нижний силур. СССР, Северная Америка и Западная Европа.

Род *Rhinopora* Hall, 1851

Rhinopora vesiculosus sp. nov.

Табл. II, фиг. 1

Название вида от *vesiculosus* (лат.) — пузырчатый.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, № 5002; Эстония, о. Вайк-

Описание. Колонии призматические, трехлопастные, с двухслойно-симметричным строением. Диаметр колоний в области слияния лопастей 4,5×5,0 мм и 4,5×5,7 мм. Ширина одной из лопастей в момент ответвления 2,20 мм, постоянно уменьшается до 0,60 мм. Мезотека тонкая — 0,02 мм. Ширина экзозоны варьирует от 0,35 мм в боковых ветвях до 1,0 мм в центре колонии. Автозооиды трубчатые, короткие, прямые, не изгибающиеся близ поверхности колонии. В поперечном сечении они округлые, диаметром 0,17—0,27 мм. В автозооидах на дистальном конце нередко присутствуют не более двух диафрагм. Апертуры овальные, длиной 0,19—0,25 мм при ширине 0,17—0,19 мм, и круглые, диаметром 0,19 мм. Лунарии слегка приподняты на проксимальном конце апертур в виде валиков. На поверхности колоний апертуры имеют продольно диагональное расположение. На 2 мм вдоль колонии приходится 5 апертур, по диагонали также 5. Пузыри, беспорядочно налегающие друг на друга, выпуклостью обращены по направлению к росту автозооидов. Близ поверхности колоний пузырчатая ткань застает известковым веществом.

Сравнение. От известных представителей рода отличается трехлопастной колонией и многочисленными пузырями в области эндозоны.

Распространение. Средний ордовик, лланвиан, кундасский горизонт; Эстония.

Материал. Голотип.

Род *Lichenalia* Hall, 1851

Lichenalia pakriensis sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

Название вида от о. Вайке-Пакри.

Голотип — Таллинн, музей Института геологии, № 5003; Эстония, о. Вайке-Пакри; средний ордовик, лланвиан, кундасский горизонт.

Описание. Колонии инкрустирующие, многослойные. Толщина слоев нарастания от 0,36 до 0,70 мм. Микроструктура стенок параллельно-пластинчатая. Автозооиды трубчатые, относительно короткие, прямые, с редкими диафрагмами. Апертуры округло-овальные, с нечетко выраженным лунарием, имеющим не постоянную форму и размеры. В углубленных тангенциальных сечениях апертуры овально-вытянутые, лунарии по форме и размерам адекватны проксимальным краям апертур. Длина апертур 0,25—0,27 мм, ширина 0,19—0,22 мм. Лунарии округло-треугольные, шириной 0,27—0,36 мм, высотой 0,27—0,36 мм и толщиной 0,10 мм. На поверхности колонии апертуры распределяются продольными и диагонально-пересекающимися рядами. На 2 мм вдоль колонии приходятся 3 апертуры, по диагонали — 4—5. Среди однотипных апертур присутствует одна апертура более крупных размеров и отличная по форме, с четко выраженным лунарием. Вероятно, эта структура представляет собой скелет гоноциста. По длине оси он равен 0,60 мм, по короткой 0,55 мм. Ширина лунария у гоноциста 0,36 мм, высота — 0,20 мм. Пузыри неравномерно распределены между автозооидами. Размеры их варьируют от 0,10 до 0,25 мм. Близ поверхности колоний часто застжающие известковым веществом. Капилляры сгруппированы в продольные ряды между апертурами. Размеры капилляров колеблются от 0,01 до 0,03 мм. Нередко они сливаются и образуют несколько "створок" между автозооидами.

Сравнение. От *L. concentrica* Hall, 1952 из силура США новый вид отличается многослойной колонией, более плотной пузырчатой тканью между автозооидами, наличием капилляров и гоноцистов.

Распространение. Средний ордовик, лланвиан, кундасский горизонт; Эстония.

Материал. Голотип.

составе семейства с двухслойно-симметричными и билатерально-симметричными колониями. По первому признаку они близки к криптостомидам, среди которых, как мне представляется, и следовало бы рассматривать гексагонеллии в качестве подотрядной группы, связанной происхождением с птилодиктиинами и развивающейся параллельно с ними с начала среднего ордовика. А семейство *Goniocladidae* с билатеральной симметрией колоний следовало бы поместить в подотряд *Phylloporigina* (отряд *Fenestellida*). Такая перестановка позволила бы заполнить перерыв в развитии филлопоринин в девоне, обычно объясняемый неполнотой палеонтологической летописи. В связи с этими соображениями гексагонеллины и особенно гониокладиды с большой степенью условности рассматриваются в составе цистопорид (см. табл. 3). В настоящее время я продолжаю изучение гексагонеллий с целью уточнения их положения среди стено-лемат.

Деление цистопорид на подотряды также проводится по разным критериям. У церамопорин развиты нео- и эксилязооекции при отсутствии пузырчатой ткани. Фистулипорин объединяет хорошо развитая пузырчатая ткань; гетерозооекции им не свойственны. Гексагонеллины, как уже отмечалось, имеют особый план строения колоний.

В качестве главных критериев при выделении семейств испльзуются гетерозооиды, наличие или отсутствие лунариев в апертурах, пузырчатой ткани, минутопор и другие признаки. Родовыми критериями здесь служат форма колоний, обусловленная способом роста, форма апертур, а также особенности расположения гетерозооидов и их сочетание с другими морфологическими структурами. Разделение видов опирается в основном на количественную характеристику всех морфологических структур строения колоний.

ОТРЯД TREPOSTOMIDA

Трепостомиды — древняя группа мшанок, широко распространенная и богата представленная в палеозойских отложениях. Отрядный ранг (вначале подотрядный), присвоенный ей Ульрихом в конце прошлого века (Ulrich, 1882), никогда не подвергался сомнению, что свидетельствует о достаточно четкой морфологической обоснованности трепостомид. На сегодняшний день трепостомиды — одна из наиболее хорошо изученных групп мшанок. Это касается различных аспектов их морфологии, классификации и значения для биостратиграфии. Успехи в исследовании трепостомид определяются, с одной стороны, длительностью их изучения (свыше 100 лет), а с другой — особенностями морфологии. В отличие от других палеозойских мшанок, колонии трепостомид имели крупные, в отдельных случаях прямо "гигантские" размеры. Следовательно, в полевых условиях различать их, как и макрофауну, можно невооруженным глазом, что облегчает процесс сборов и увеличивает число находок. Вероятно, это также способствовало тому, что на трепостомидах гораздо раньше, чем на других отрядах, были поставлены и частично решены вопросы, связанные с классификацией и филогенией палеозойских мшанок.

Результаты изучения трепостомид освещены в большом числе (около 500) различных публикаций, вышедших как у нас в стране, так и за рубежом. Однако только в двух из них трепостомиды рассматриваются в полном объеме (McKinney, 1974; Астрова, 1978). Первая работа содержит библиографию, охватывающую период с 1900 по 1969 г., и каталог всех таксонов с указанием для каждого из них автора, даты установления и страницы, а для видов, кроме того, — таблицы и фигуры. В библиографии, составленной Маккинни, полнее представлены иностранные работы. Список литературы по трепостомидам в монографии Астровой охватывает период от 1850 до 1972 г. Здесь значитель-

но полнее учтены публикации русских и советских авторов, чем это сделал Маккинни.

За последнее время вышли из печати работы, в которых большое место также отведено трепостомидам (Горюнова, 1975а, б; Boardman, McKinney, 1976; McKinney, 1977а, б; Yang, Xia, 1976; Lu, Xia, 1978; Горюнова, Морозова, 1979; Yang, Lu, 1979, 1984; Hu, 1980, 1986; Морозова, 1981; Yang et al., 1981; Yang, Hu, 1981; Киселева, 1982; Копаевич, 1984; Karklins, 1984 и др.). Даже краткий обзор позволяет увидеть, какие значительные изменения претерпела классификация трепостомид за время их изучения. Ульрих (Ulrich, 1882) выделил трепостомид как подотряд на основе призматической формы автозооцеев. Позднее вместе с Басслером (Ulrich, Bassler, 1904; Bassler, 1953) он возвел эту группу в ранг отряда и, опираясь на особенности микроструктуры стенок, разделил трепостомид на два подотряда: *Amalgamata* и *Integrata* (табл. 4). Советские палеонтологи не приняли этого деления (Астрова и др., 1960), полагая, что разные типы микроструктуры могут наблюдаться даже у представителей одних и тех же семейств. Они разделили трепостомид на 10 семейств по различным признакам (см. табл. 4). Позже Астрова (1965, 1978), проведя полную ревизию отряда, дала более подробную систему трепостомид, которая включала три подотряда и 18 семейств (см. табл. 4).

Изучение раннеордовикских трепостомид и сравнительный анализ диагнозов крупных таксонов внутри отряда позволили сделать следующие выводы. При делении на подотряды Астрова использовала микроструктуру стенок и полиморфизм зооцеиев. Первый признак, как выяснилось, не дает четких границ, поскольку в каждом из подотрядов имеются все типы микроструктуры. Следовательно, этот признак на подотрядном уровне не является диагностическим. Что касается полиморфизма зооцеиев, то он действительно развивался очень своеобразно в каждом из подотрядов. Эстониопорины, за исключением некоторых представителей, имеют акантозооекции, халлопорины — акантозооекции и мезозооекции, амплексопорины — акантозооекции и эксилязооекции.

Одним семействам халлопорин свойственны только мезозооиды, другие характеризуются сочетанием в колониях акантозооидов и мезозооидов. Среди амплекторин отдельные таксоны обладали эксилязооидами. В большинстве же семейств этого подотряда развиты как эксилязооиды, так и акантозооиды.

При разделении на семейства Астрова использовала, как правило, комплекс признаков. Однако определить критерии, на основании которых ею выделены семейства, очень трудно (например, диафрагмы слабо развиты или отсутствуют, неопределенна строится структура стенок или широко распространены примитивные черты в структуре стенок). Признаки, по которым идет сравнение семейств, нередко отсутствуют в диагнозах этих таксонов (Астрова. 1978. С. 88—89). В пределах каждого из подотрядов семейства отличаются друг от друга разными наборами признаков.

При решении задач, связанных с разработкой филогенетической системы рапестомид, возникла необходимость выявить признаки, развитие которых в прошлом позволило бы более четко проследить становление того или иного таксона. Здесь опять же самым надежным критерием оказался полиморфизм гоноцеиев. В результате изучения астогенеза, морфологии и путей интеграции рапестомид выявлены ди-, три-, тетра- и пентаморфные колонии, на основании которых мною предложена значительно измененная система отряда (см. табл. 4). Диагностика всех таксонов проводилась по комплексу признаков, большинство которых прослежено в развитии.

В качестве главных критерий, определяющих принадлежность к отряду пропостомид, используются призматическая форма автозооцеиев, открывающихся многоугольными, округло-многоугольными и неправильно овальными апертурами (беспорядочно на фронтальных сторонах пластинчатых и массивных и на

Диагноз. Колонии без срединной оси, диморфные, триморфные и тетраморфные, толстоветвистые, часто дихотомирующие. Автозооекции удлиненно-трубчатые, плавно или резко отгибающиеся к поверхности колонии в области экзозоны. Диафрагмы и гемифрагмы присутствуют или их нет. Апертуры овальные или круглые. Развиты метазооекции или экзакантозооекции, либо те и другие. Могут быть стеллятопоры, поры, капилляры и бугорки. Осевые зооекции и эндакантозооекции отсутствуют. Нет также текти- и аллозооекций.

Сравнение. Отличается от никифоровеллинов более удлиненными автозооекциями, отсутствием срединной оси и наличием экзакантозооекций, от рабдомезин — наличием экзакантозооекций и отсутствием осевых зооекций и эндакантозооекций.

Состав. Три семейства: Goldfussitrypidae, Mediaporidae и Maychellidae.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — пермь. СССР, Монголия и Северная Америка.

СЕМЕЙСТВО GOLDFUSSITRYPIDAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии диморфные и триморфные. Развиты гемифрагмы и диафрагмы. В экзозоне очень редкие экзакантозооекции и многочисленные крупные и мелкие поры и стеллятопоры. Метазооекции отсутствуют. Капилляров и бугорков нет.

Сравнение. Отличается от медиапорид наличием экзакантозооекций, пор и стеллятопор.

Состав. Два подсемейства: Goldfussitrypinae и Nicklesoporinae.

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — нижняя пермь. СССР, Монголия и Северная Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО GOLDFUSSITRYPINAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии доморфные. Многочисленные крупные поры расположены беспорядочно. Стеллятопор нет. Экзакантозооекций нет.

Сравнение. Отличается от подсемейства Nicklesoporinae диффузным расположением крупных пор и отсутствием экзакантозооекций и стеллятопор.

Состав. Два рода: Goldfussitrypa Bassler, 1952; Veroclema nom. nov. (=Verella Gorjunkova, 1985, non Dalmatskaya, 1951).

Распространение. Нижний ордовик (арениг, волхов) — силур. СССР, Монголия, Северная Америка.

Род Veroclema Gorjunkova, nom. nov.

Verella: Горюнова, 1985, с. 78, ном. Долматская, 1951, с. 195.

Типовой вид — Verella sytovae Gorjunkova, 1985; нижний силур, лландовери; США.

Диагноз. Автозооекции удлиненно-трубчатые, круто отгибающиеся в экзозоне. Есть диафрагмы. Гемифрагм нет. Апертуры овальные. Развиты многочисленные, беспорядочно расположенные поры, пронизывающие экзозону.

Сравнение. Отличается от рода Goldfussitrypa более круто изогнутыми автозооекциями и отсутствием гемифрагм.

Состав и распространение. Три вида: V. sytovae (Gorjunkova, 1985); нижний силур, лландовери США; V. privatum (Коряевич, 1975) — нижний силур, венлок Эстонии и V. kogulense (Gorjunkova, 1985), верхний силур, лудлов Эстонии.

ПОДСЕМЕЙСТВО NICKLESOPORINAE GORJUNOVA, 1985

[=Nicklesoporidae Yang, Hu et Xia, 1988]

Диагноз. Колонии триморфные. В экзозоне многочисленные стеллятопоры и мелкие поры, окаймляющие по периметру апертуры правильными рядами. Экзакантозооекции развиты спорадически; чаще отсутствуют.

Сравнение. Отличается от гольдфусситрипин наличием редких экзакантозооекций, стеллятопор и мелких пор.

Состав. Два рода: Nicklesopora Bassler, 1952; Paranicklesopora Gorjunkova, 1988.

Распространение. Верхний девон — нижняя пермь. СССР, Монголия и Северная Америка.

Род Paranicklesopora Gorjunkova, 1988

Табл. X, фиг. 4; табл. XI, фиг. 1

Paranicklesopora: Горюнова, 1988а, с. 13.

Типовой вид — P. elena Gorjunkova, 1988; нижний карбон, визейский ярус, баянрайинский горизонт; Монголия.

Диагноз. Колонии тонковетвистые, стержневидные или дихотомирующие, диморфные. Покровование автозооекций спиральное, без срединной оси. Автозооекции удлиненно-трубчатые, слегка расширяющиеся, и плавно отгибающиеся в области экзозоны. В зоне расширения автозооекций на границе эндозоны с экзозоной присутствуют нависающие и частично перекрывающие друг друга на равном расстоянии две противолежащие гемифрагмы с отгибающимися краями, направленными вниз по росту автозооекций. Апертуры овальные. Экзозона узкая, пронизанная беспорядочно расположенными мелкими стеллятопорами. Акантозооекций нет.

Сравнение. От Nicklesopora отличается формой трубчатых автозооекций, имеющих расширение в экзозоне, и наличием в них на границе перехода эндозоны в экзозону двух гемифрагм, а также стеллятопор, пронизывающих экзозону вокруг апертур, и отсутствием экзакантозооекций.

Состав и распространение. Три вида: P. hostica (Gorjunkova et Morozova, 1979), P. collatata (Gorjunkova et Morozova, 1979) из нижнего карбона Северной Монголии (хр. Джиргаланту-Ула) и P. elena Gorjunkova, 1988 из нижнего карбона (визейский ярус, баянрайинский горизонт) Гобийского Алтая Монголии.

СЕМЕЙСТВО MEDIAPORIDAE GORJUNOVA, 1985

Диагноз. Колонии триморфные и тетраморфные. Диафрагмы редкие или отсутствуют. В области экзозоны развиты или экзакантозооекции или метазооекции и экзакантозооекции одновременно. Поры, капилляры, стеллятопор и бугорков нет.

Сравнение. Отличается от гольдфусситрипид наличием метазооекций и экзакантозооекций, отсутствием стеллятопор и пор, от майхеллид — отсутствием бугорков и капилляров.

Состав. Два рода: Mediapora Trizna, 1958; Promediapora gen. nov.

Распространение. Верхний девон — нижний карбон. СССР (Кузбасс, Казахстан и Закавказье).

Род Promediapora gen. nov.

Название рода от греч. — перед и Mediaporis.

Типовой вид — P. transcaucasica sp. nov.; верхний девон, франский ярус; Закавказье.

Диагноз. Колонии тонковетвистые, без срединной оси, тетраморфные. Апертуры овальные, расположенные более или менее правильными рядами. Диафрагмы и гемифрагмы нет. В стенках автозооекций в области экзозоны развиты экзакантозооекции.