

Р. М. МЯННИЛЬ

Вопросы стратиграфии и мшанки ордовика Эстонии

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени кандидата
геолого-минералогических наук

Научный руководитель
доктор геолого-минералогических наук
академик АН ЭССР К. К. ОРВИКУ

Работа выполнена в Институте геологии Академии наук
Эстонской ССР.

Территория Прибалтики, в частности Северной Эстонии, вполне обоснованно считается классической областью распространения ордовикских отложений платформенного (эпиконтинентального) типа. Отложения этой системы представлены здесь относительно маломощной толщей карбонатных пород, изобилующих разнообразными и прекрасно сохранившимися органическими остатками. Детальное стратиграфическое и литологическое изучение последовательности этих пород и их изменений по площади позволяет выявить подробности формирования и развития Прибалтийского эпиконтинентального бассейна и тем самым пролить свет на процесс осадконакопления в ордовикских морях вообще. Изучение же включенных в эти породы органических остатков позволяет не только обосновать стратиграфические подразделения пород, пополнить списки древних организмов и выявить их таксономические соотношения, но и раскрыть подробности развития фауны, взаимосвязи между отдельными организмами и между ними и средой и выявить закономерности хода эволюции этих организмов.

Стратиграфическая схема ордовика Эстонии была в основных чертах разработана Ф. Б. Шмидтом во второй половине прошлого столетия. После Шмидта стратиграфия ордовика Эстонии изучалась уже многими исследователями, которые главным образом уточнили литологическую и фаунистическую характеристику и границы выделенных Шмидтом стратиграфических единиц, а также детализировали его схему. Эти исследования в течение нескольких десятков лет ограничивались лишь полосой выхода и носили, в общем, случайный характер. После Великой Отечественной войны изучению стратиграфии ордовика Эстонии стали уделять значительно больше внимания. Были начаты систематические детальные исследования не только выходов, но и областей глубокого залегания ордовикских отложений, причем для этой цели был использован богатый керновый материал буровых скважин. Соответствующие исследования на территории Эстонии, которые выполнялись, по вирусской и харьюской сериям, отчасти и автором настоящей диссертации, дали ряд интересных результатов. Их изложению посвящена первая часть настоящей диссертации.

В результате проведенных автором стратиграфических работ была уточнена схема расчленения ордовика Эстонии — ревизован объем двух горизонтов и предложены в связи с этим новые названия для них (оандуский и набалаский), а также выделены четыре новых подгоризонта; установлены и уточнены границы ряда горизонтов, выявлены их литологические и фациальные особенности и дополнены фаунистические характеристики. Обследование многочисленных кернов буровых скважин, проведенное параллельно с изучением соответствующих отложений на выходах, позволило установить значительную фациальную дифференцированность почти всех горизонтов вирусской и харьюской серий на территории республики. Это привело автора к заключению о необходимости выделить в пределах вирусской и харьюской серий параллельно с горизонтами особые группировки пород (свиты, пачки), границы которых нередко не совпадают с границами горизонтов. В противоположность горизонтам эландской и нижней части вирусской серий, мощность которых закономерно уменьшается в северном и северо-западном направлениях, автору удалось установить закономерность увеличения мощности горизонтов верхней части вирусской и нижней части харьюской серий в этих же направлениях. Было установлено, что перераспределение мощностей связано с началом интенсивной вулканической деятельности в районе каледонид. Следы этой деятельности в виде прослоев метаботонитов были впервые в Эстонии успешно использованы автором для сопоставления отдельных разрезов.

Стратиграфические исследования по древнему палеозою Эстонии всегда были тесно связаны с палеонтологическими. Здесь уместно отметить, что успехи Ф. Б. Шмидта в подразделении древнепалеозойских отложений Прибалтики обусловлены в основном тем, что он первым уделил должное внимание изучению комплексов фауны. В области изучения фауны ордовика Эстонии уже в шмидтовский период и в годы, непосредственно следовавшие за этим периодом, был выполнен ряд ценных монографических работ по трилобитам, иглокожим, мшанкам, гастроподам, некоторым группам брахиопод и др. Впоследствии так же детально изучались брахиоподы, трилобиты, остракоды, цефалоподы и др. В период после Великой Отечественной войны были монографически изучены табуляты, ругозы, наутилоидеи, остракоды, дендроидеи и др.

Среди фауны ордовика Эстонии видное место занимают мшанки, которые по количеству видов и частоте встречаемости не уступают трилобитам, брахиоподам и остракодам, а, пожалуй, и превосходят их. Мшанки ордовика Эстонии изучались монографически Р. Басслером (1911). Впоследствии более детально изучались лишь криптостоматы кукурузского гори-

зонта и трепостоматы. В результате указанных исследований, однако, не был еще выявлен полный видовой состав мшанок ордовика Эстонии, а также не было получено вполне ясного представления о распространении этих организмов по отдельным горизонтам. Ввиду этого мшанки до последнего времени не использовались для стратиграфических целей наравне с другими группами фауны ордовика. Отсюда становится ясным, что мшанки ордовика нуждались в Эстонии в углубленном и систематическом изучении. Соответствующие исследования были выполнены автором в аспирантуре при Институте геологии АН ЭССР под руководством академика АН ЭССР К. К. Орвику, в основном в 1957—1959 гг.; их результаты изложены во второй части настоящей диссертации.

Материалом по мшанкам служили богатые коллекции Геологического музея АН ЭССР, собранные главным образом Х. Беккером, А. Эпиком, К. Орвику, А. Рыымусоксом, самим автором и многими другими лицами. Всего изучено свыше 10 000 образцов мшанок, по которым изготовлено более 6000 шлифов и 1200 фотографий. В процессе работы главное внимание уделялось видовому составу мшанок и их распространению; наряду с этим рассматривались и некоторые вопросы систематики, морфологии и экологии ордовикских мшанок.

Диссертация, согласно двум основным направлениям исследований автора, состоит из двух частей, первая из которых посвящена вопросам стратиграфии, а вторая — мшанкам ордовика Эстонии. В первой части работы излагаются краткая история изучения (стр. 17—24), общие вопросы расчленения (стр. 25—41) и обзор стратиграфии ордовика Эстонии (стр. 42—102), а также рассматриваются дальнейшие задачи ее изучения (стр. 103—113). Вторая часть состоит из пяти глав: история изучения (стр. 114—124), систематическое описание фауны (стр. 125—511), стратиграфическое распространение (стр. 512—541), вопросы морфологии, экологии и эволюционного развития (стр. 542—604) и общие выводы (стр. 605—609). Общий объем диссертации составляет 636 страниц машинописного текста с 6 таблицами, 43 рисунками и со списком литературы (на 25 страницах). Кроме того, к работе приложены 94 палеонтологические таблицы с 760 фотографиями.

Краткая история изучения

Историю изучения ордовикских отложений Эстонии можно подразделить на четыре естественных этапа: 1) дошмидтовский период (с начала до середины XIX века), 2) шмидтовский период (с середины до конца XIX века), 3) период первой половины XX века до восстановления советской власти в Эстонии (1940 г.) и 4) период Советской Эстонии. Первые три периода по продолжительности почти равны и характеризуются

определенной глубиной и определенной методикой изучения ордовика Эстонии. Указанным трем периодам противопоставляется четвертый, советский период, основным отличительным признаком которого является резко увеличившийся размах и объем производимых многосторонних исследований.

Дошмидтовский период изучения ордовика Эстонии характеризуется исследованиями, лишенными почти всякой систематичности. В течение этого периода, главным образом в результате деятельности Э. Эйхвальда, накопился определенный материал по породам и окаменелостям ордовика Эстонии, но эти знания были отрывочными и не дали еще стройной стратиграфической схемы рассматриваемых отложений. обстоятельное изучение стратиграфии ордовика Эстонии начинается лишь в 50-х годах XIX века и в течение полувека связано почти лишь с одним именем Ф. Б. Шмидта. Обычно началом шмидтовского периода изучения геологии Эстонии считают год выхода его основополагающего геологического труда, опубликованного в 1858 г. Однако Шмидт еще в октябре 1854 г. представил собранию Дерптского общества естествоиспытателей в качестве результата своих исследований предварительную геологическую карту Эстонии, на которой было выделено 9 стратиграфических зон, в том числе 3 ордовикских. По-видимому, именно эту дату следует принять за начало шмидтовского периода в истории изучения стратиграфии древнего палеозоя Эстонии. В работе 1858 г. Шмидт подразделяет ордовик Эстонии на 10 стратиграфических единиц. Следующий основной момент в развитии стратиграфии ордовика Эстонии представлен выходом в свет новой геологической карты Эстонии (Grewingk, 1879) и первого тома монографии Ф. Б. Шмидта по трилобитам (Schmidt, 1881), в котором излагается весьма подробный обзор стратиграфии древнего палеозоя. Схема Шмидта 1879—1881 гг. отличается несколько большим количеством (14) стратиграфических единиц (горизонтов) и их группированием в более крупные единицы. Некоторые новые дополнения в эту схему были им внесены еще в период 1886—1899 гг. Разработанная Ф. Б. Шмидтом стратиграфическая схема расчленения ордовика Эстонии послужила прочной основой для дальнейших стратиграфических работ.

В первой половине XX века в результате работ В. В. Ламанского (1901, 1905), П. Раймонда (1916), Х. Беккера (1921, 1924), А. Эпика (1927, 1929, 1930 и др.), К. Орвику (1927, 1940 и др.), В. Яануссона (1944, 1945, 1956) и др. стратиграфическая схема была значительно уточнена. Был выделен ряд новых горизонтов (ласнамягский, ухакусский, сауньяский, вормиский, пиргуский); большинство горизонтов подразделено на подгоризонты. Впервые стали обращать внимание и на детали строения отдельных горизонтов. Из работ этого периода

следует особо указать на работу В. Ламанского (1905), которая своим комплексным литолого-биостратиграфическим подходом к решению вопросов детальной стратиграфии считается и поныне образцовой, и на работу К. Орвику (1940) о литостратиграфии азериского, ласнамягиского и ухакусского горизонтов — основополагающий труд по детальной литостратиграфии древнего палеозоя Эстонии.

В период советской власти (начиная с 1940 г.) стратиграфические исследования по ордовикским отложениям Эстонии распространились на область их глубокого залегания. Наряду с этим углубилось и расширилось комплексное изучение стратиграфии отдельных горизонтов. К настоящему времени, в результате работ К. Орвику, К. Мююрисеппа, А. Рыымусокса, А. Ораспыльд, Э. Юргенсон, Ю. Сирка и др., а также автора настоящей диссертации, выявлены фации, литологические пачки, границы и мощности большинства горизонтов ордовика в средней и южной частях Эстонии. На основании новых данных составлены обзоры стратиграфии ордовика Эстонии.

Общие вопросы расчленения ордовика Эстонии

Основными стратиграфическими подразделениями ордовика Эстонии являются горизонты, общей численностью 17 (см. табл. 1). К настоящему времени эти подразделения определенно приобрели значение хроностратиграфических единиц, что находится в соответствии с содержанием русского термина «горизонт» в определении Межведомственного стратиграфического комитета (1956), Д. Л. Степанова (1958) и др.

Горизонты ордовика Эстонии принято подразделять на подгоризонты, т. е. на хроностратиграфические единицы более низкого ранга, чем горизонты. Критерии для выделения подгоризонтов при этом в принципе не отличаются от таковых при выделении горизонтов, они основываются лишь на менее значительных и географически менее распространенных стратиграфических признаках. Подгоризонты не тождественны с местными биостратиграфическими зонами, которые должны выделяться на основании действительного распространения в отложениях определенного руководящего ископаемого или их комплекса и которые поэтому могут соответствовать любой части горизонта или их комплексу. Границы соседних зон могут при этом не смыкаться. Подгоризонты не тождественны также с литостратиграфическими пачками (см. ниже), хотя они местами могут друг друга полностью перекрывать.

Вопрос о выделении в ордовике Эстонии хроностратиграфических единиц более высокого ранга, чем горизонты, всегда имел второстепенное значение. Это обусловлено тем, что здесь уже с самого начала изучения ордовика были выделены местные детальные подразделения в виде горизонтов. Ввиду того,

Хроностратиграфическое расчленение ордовика Эстонии и его

сопоставление с разрезами Швеции, Норвегии, Англии и Сев. Америки

Эстония					Норвегия	Швеция	Англия		Сев. Америка			
Серия	Год-серия	Горизонт	Индекс	Подгоризонт			Зона	Ярус		Серия		
Харьюская (= верхний ордовик)		Поркуниский	F _{II}		5b	Далманитиновый горизонт	Dicellograptus anceps	Ашгилл	Гамач	Цинцин- натская		
		Пиргуский	F _{Гс}	γ β α	Пийрсалуский Лохуский Нийбиский	5a			Стауроцефалусовый горизонт Красная третасписовая свита		Ричмонд	
		Вормсиский	F _{Гb}	β α	Нымкюлаский Кыргессаареский	4d 4c	«Средние третасписовые слои» Черный третасписовый сланец	D. complanatus	Мейсвиль			
		Набалаский	F _{Га}	β α	Сауньяский Гяэкснаский		Известняк сландром	Pleurograptus linearis	Иден			
		Раквереский	E									
	Вируская (= средний ордовик)	Курнаская	Оандуский	D _{III}		4bδ	Макроурусовый (верхний хасмопсовый) известняк	Dicranograptus clingani Climacograptus wilsoni Climacograptus peltifer Nemagraptus gracilis	Карадок		Трентон	
Кейлаский			D _{II}	β α	Лаагриский Ристнаский					4bγ	Блекривер	
Йыхвиский			D _I									
Идавереский			C _{III}	β α	Шундоровский Оямааский	4bβ 4bα 4aβ	Лудибундусовый (нижний хасмопсовый) известняк					
Пургесская		Таллинский	Кукрузеский	C _{II}	β α	4aα ₄	Известняк с Illaenus grassicauda	Glyptograptus teretiusculus	Лландейло	Чамплэн- ская		
			Ухакусский	C _{Гс}	β α						Пюссиский Раазикуский	4aα ₃
			Ласнамягиский	C _{Гb}			Известняк с Illaenus schroeteri					
			Азериский	C _{Га}			Известняк с Asaphus platyurus		Лланвирн		Чези	
Эландская (= нижний ордовик)	Онтикаская	Кундаский	V _{III}	γ β	Алуояский Валастеский	3cβ—3cγ	Orthoceratitiform известняк	Didymograptus murchisoni Didymograptus bifidus	Арениг	Канад- ская		
		Волховский	V _{II}	γ β α	Лангевояский Вяэнаский Тырвайыэский	3bε—3ca						
		Лээтсеский	V _I	β α	Мяэкюлаский Йоаский	3bγ—δ		Хуннебергский горизонт (+цератопигиевые слои?)			Didymograptus hirundo Didymograptus extensus	
						3bβ 3bα (+3aγ?)						
	Ируская	Пакерортский	A ₂₋₃			3aβ 3aα 2a		Диктионемовые слои			Bryograptus Dictyonema	Тремадок

что английская ярусная система по различным причинам неприменима для подразделения ордовикских отложений Эстонии, здесь неоднократно делались попытки группировать горизонты в крупные подразделения местного значения. Ф. Б. Шмидт (1881) выделил в ордовике Эстонии (в современном понимании) шесть групп слоев (A_2 — A_3 , B, C, D, E и F), П. Раймонд (1916) — три серии (отдела), А. Эпик (1930) — четыре серии. В 1958 Д. Кальо, А. Рыымусокс и автор диссертации, следуя П. Раймонду и его последователям, а также А. Эпику, предложили наименовать три серии ордовика Прибалтики (снизу вверх) эландской, вируской и харьюской сериями. Эти серии приняты и в настоящей диссертации, причем с границами, предложенными еще П. Раймондом. Согласно этому нижняя граница ордовика проводится по подошве пакеортского, а верхняя — по кровле поркуниского горизонта.

Трехчленное деление ордовика Эстонии хорошо отражает геологическое развитие данной территории и должно быть поэтому оценено как естественное и удачное. Наряду с тем, однако, намечается выделение еще более мелких, чем серии, группировок горизонтов, которые также имеют большое теоретическое и практическое значение. В каждой серии намечается выделить по две подсерии, из которых четыре нижних совпадают с соответствующими группами слоев Ф. Б. Шмидта. Для них предложены названия ирусской (=тремадок) (A_{2-3}), онтикаской (B), пуртеской (C_I — C_{II}) и курнаской (C_{III} —D) подсерий. Харьюскую серию, по-видимому, также целесообразно подразделить на две основные части. Нижняя часть (E + F_{Ia} + F_{Ib}) сопоставляется с верхней частью карадокского яруса, а верхняя (F_{Ic} + F_{II}) — с ашгиллским ярусом английской схемы.

Все перечисленные выше подразделения ордовика Эстонии относятся к категории хроностратиграфических единиц, определяемых, в общем, как отложения, образовавшиеся в течение известного промежутка геологического времени. Согласно этому все эти единицы разграничены изохронными поверхностями и теоретически независимы от литологических, палеонтологических и прочих признаков пород. Хроностратиграфическим единицам можно противопоставить литостратиграфические подразделения отложений (пачки, свиты), которые представляют собой естественные геологические тела с физически выраженными границами и которые выделяются преимущественно на основании литологических признаков.

Литостратиграфические подразделения выделялись в ордовике Эстонии до последнего времени довольно случайно. На необходимость более систематического их выделения автор указывал еще в 1949 г. в связи с изучением разрезов буровых скважин харьюской серии в средней части Эстонии. Эта необходимость обусловлена в основном 1) достижением определен-

ной степени детальности в изучении соответствующих отложений и 2) распространением исследований на область глубокого их залегания, где они могут быть вскрыты лишь бурением.

Детальное изучение отдельных горизонтов показало, что они в различных районах страны представлены различными породами, отличающимися друг от друга как литологически, так и фаунистически. Оказывается, что в некоторых случаях вертикальное распространение литологического комплекса пород не ограничивается определенным горизонтом, а захватывает и часть следующего или предыдущего горизонта. При этом нужно иметь в виду, что литостратиграфические единицы в качестве естественных, литогенетических группировок осадочных пород имеют постоянное значение как для теоретической стратиграфии, так и для непосредственной геологоразведочной практики. При стратиграфическом расчленении разрезов глубоких скважин у исследователя в большинстве случаев нет на руках достаточного количества данных для того, чтобы дать правильное и точное хроностратиграфическое их расчленение. Литостратиграфические же единицы могут быть в таких случаях выделены обычно уже при макролитологическом изучении кернов. То же самое относится и к картированию выходов коренных пород в районах, где хроностратиграфические подразделения трудно устанавливаются или же имеют лишь теоретическое значение.

Может возникнуть вопрос, что не целесообразно ли в условиях ордовика Эстонии выделять намечаемые литологические группировки пород в качестве определенных фаций, вместо того чтобы прибегать к выделению пачек и свит как стратиграфических единиц особой категории. На этот вопрос следует ответить отрицательно. Литостратиграфические единицы и фации — понятия различные и не могут заменить друг друга. Под фациями мы подразумеваем осадки определенной стратиграфической единицы, отложенные на определенной площади в условиях, отличных от тех, которые господствовали в соседних районах (ср. Рухин, 1959). Другими словами, фация — это регионально ограниченная часть определенной стратиграфической единицы (см. Мооге, 1949). В соответствии с этим мы можем говорить, например, о песчанистой (северо-западной) и нормальной фации кундаского горизонта, о северо-западной (кейлаской) и юго-восточной (алутагузеской) фации кейлаского горизонта и т. д. Фации, как определенные литогенетические типы пород, мы называем литофациями.

Обзор стратиграфии ордовика Эстонии

В этой главе описываются основные черты стратиграфии ордовика Эстонии по 17 горизонтам. По каждому горизонту перечисляются главные обнажения, дается общая характери-

стика пород, границ и мощности. Затем следует краткая литологическая и фаунистическая характеристика отдельных подразделений горизонта (подгоризонтов, литостратиграфических пачек) и рассматривается их площадное распространение. В некоторых случаях автор останавливается на вопросах истории изучения того или другого горизонта.

Предлагаемое послыжное описание ордовика Эстонии составлено в основном по литературным данным, причем по идавверескому, йыхвискому, кейласкому, оандускому, ракверескому и набаласкому горизонтам использованы работы и статьи самого автора. Автор не считал нужным более подробно останавливаться в диссертации на результатах своих собственных исследований и выделять их в специальную главу, так как это нарушило бы единство обзора стратиграфии ордовика Эстонии, служащего одновременно и введением ко второй части диссертации. Подробно читатель может ознакомиться с результатами стратиграфических исследований автора в специальных статьях и работах.

Обзор стратиграфии иллюстрируется 7 рисунками, в число которых входят схематическое изображение выхода ордовикских отложений Эстонии и схематические широтные разрезы эландской, вирусской и харьюской серий. В виде таблицы I дается полная схема хроностратиграфического расчленения ордовика Эстонии и его сопоставление с разрезами Швеции, Норвегии, Англии и Северной Америки.

Дальнейшие задачи изучения

В разработке литостратиграфической схемы расчленения ордовика Эстонии, по существу, сделаны лишь первые шаги. Выделенные в отдельных горизонтах литостратиграфические пачки неравноценны и не охватывают еще всех отложений ордовика республики. В дальнейшем необходимо подвергнуть некоторой общей ревизии всю систему пачек с одновременным выделением и более крупных подразделений — свит и надсвит. Больше внимания следует уделить детальному литологическому и фаунистическому изучению отдельных пачек. Очень мало освещены еще вопросы фациальной обстановки и формирования пачек.

Дальнейшая детализация хроностратиграфической схемы ордовика Эстонии должна осуществляться в основном путем уточнения границ и выделения новых подгоризонтов, а в случае необходимости и еще более мелких единиц. В качестве первоочередных задач дальнейшего усовершенствования хроностратиграфической схемы рассматриваемых отложений отметим разрешение вопросов о возрасте юльгазской пачки пакепортского горизонта, о более совершенном хроностратиграфи-

ческом расчленении нижней части онтикаской подсерии, о биостратиграфии азерского, ласнамягского, ухакусского, идавеского и оандуского горизонтов, а также харьюской серии в целом.

В области палеонтологии ордовика Эстонии требует ревизии биостратиграфия трилобитов, брахиопод, гастропод и других групп фауны. Необходимо довести до конца составление списка всей описанной фауны ордовика Эстонии и на основании накопленных таким путем материалов составить обзорную схему динамики фауны. Наряду с ревизией ранее изученных групп фауны необходимо подвергнуть монографическому изучению и пелеципод, беззамковых брахиопод, конодонт, конулярий и некоторые другие группы ископаемых, с тем чтобы их также можно было использовать для стратиграфических целей. Должное внимание должно быть уделено палеоэкологическим вопросам фауны.

Специальные (тематические) исследования по литологии пока мало что дали для развития стратиграфии ордовика Эстонии. В дальнейшем роль таких исследований должна в этом отношении значительно возрасти. Особое место при этом должно быть отведено изучению критериев детального сопоставления разрезов, а именно поверхностей перерыва, прослоек метабентонитов, глины и пр., а также поискам новых критериев. Необходимо иметь в виду, что чем детальнее будут расчленены наши разрезы, тем большее значение приобретут при их сопоставлении литологические методы.

В общем, основные задачи дальнейшего изучения стратиграфии ордовика Эстонии автор видит в завершении разработки литостратиграфической схемы его расчленения и в детальном биостратиграфическом изучении всех основных его разрезов, в частности разрезов онтикаской и пуртсеской подсерий, а также харьюской серии. Для успешного выполнения этих задач необходимо усилить как палеонтологическое, так и литологическое изучение ордовика Эстонии.

История изучения мшанок ордовика Эстонии

Изучение ордовикских мшанок Прибалтики имеет уже более чем 125-летнюю историю. Несмотря на это, богатая фауна этих организмов оставалась до начала текущего столетия мало известной. Это обусловлено главным образом методическими трудностями в изучении мшанок, требующем изготовления по ним прозрачных шлифов. Необходимо подчеркнуть, что эта методика была применена одним из первых В. Дыбовским в 70-х годах в Тартуском университете при изучении эстонского материала.

Мшанки ордовика Прибалтики впервые упоминаются в работе Э. Эйхвальда 1825 г., в которой среди полусферических массивных трепостомат выделен ряд их типов. Четыре года спустя (1829) тот же автор устанавливает уже два рода и несколько видов мшанок. В последующих работах Э. Эйхвальда (1840, 1842, 1854, 1855, 1856) упоминается или описывается еще целый ряд видов, а также некоторые роды. Из других авторов этого периода следует упомянуть Х. Пандера (1830), С. Куторги (1837) и Ф. Шмидта (1858), но в их работах по мшанкам приводится относительно мало данных.

Важным моментом в истории изучения мшанок Эстонии является выход в свет известной крупной монографии Э. Эйхвальда «*Lethaea rossica*» (1860), в которой сведены данные по всей ископаемой фауне и флоре России, в том числе по мшанкам Эстонии. В этой работе приведены описания и изображения 31 вида ордовикских мшанок, найденных в Эстонии. К сожалению, лишь половина из этого числа достоверно идентифицирована с позднейшими находками. Отсюда следует, что изучение и переописание сохранившихся еще в ЛГУ оригиналов Э. Эйхвальда является неотложной задачей дальнейшего изучения мшанок Эстонии и Ленинградской области, ибо в противном случае в литературе все более и более будут распространяться новые названия, часть которых, несомненно, является младшими синонимами установленных еще Э. Эйхвальдом видов.

Монография В. Дыбовского (1878) занимает в истории изучения мшанок Эстонии особое место. В этой работе на основании изучения микроскопических сечений описывается под общим названием хететид всего 27 видов и вариететов эстонских ордовикских мшанок отряда *Trepostomata* и устанавливается род *Dittopora*. После Дыбовского некоторые эстонские мшанки описывались в работах Х. Никольсона (1879, 1881, 1889).

Новый этап в изучении ордовикских мшанок Эстонии начинается в 1911 г. выходом в свет известной монографии Р. Басслера, специально посвященной ордовикским мшанкам Прибалтики. В монографии Р. Басслера описывается из ордовика Эстонии 148 видов и подвидов мшанок, в том числе 67 новых, и устанавливается 2 новых рода. Большая ценность монографии Р. Басслера заключается в том, что она была выполнена весьма опытным исследователем, в распоряжении которого находился весьма богатый и оригинальный прибалтийский и хорошо изученный североамериканский сравнительный материал. Прибалтийский материал, послуживший основанием для монографии Басслера, однако, не был собран систематически и поэтому не мог дать еще полного представления о распространении мшанок по отдельным горизонтам эстонского ордовика.

Недостатком работы является краткость описаний, в частности эстонского материала по тем видам, которые были ее автором идентифицированы с североамериканскими. Благодаря работе Р. Басслера мшанки ордовика Эстонии заняли заслуженное место среди других групп фауны, и с тех пор они стали изучаться уже многими геологами-стратиграфами и палеонтологами. Первые работы после Р. Басслера были выполнены Х. Беккером, изучавшим мшанки кукурузеского горизонта (1918, 1919, 1921). Основной заслугой этого автора является установление ряда весьма интересных новых видов криптостомат.

В начале тридцатых годов мшанки раквереского горизонта изучались В. Паулем. В те же годы изучение мшанок ордовика Эстонии было начато А. Эпиком, который собрал большой материал и изготовил значительное количество шлифов, главным образом по мшанкам кейлаского и оандуского горизонтов.

После Великой Отечественной войны монографическим изучением трепостомат ордовика Ленинградской области и Эстонии занялась Е. А. Модзалевская. Она обработала всего 920 экземпляров трепостомат, из числа которых было изготовлено около 2000 шлифов. Результаты ее исследований были первоначально оформлены в виде диссертации (1951), а затем опубликованы в двух специальных работах (1953, 1955). В первой работе приводится таблица распространения трепостомат в ордовике Прибалтики и описание 2 новых родов и 32 видов и разновидностей, в том числе 30 новых. Из встреченных на территории Эстонии видов в работе описано 14, из которых 5 видов и разновидностей рассматриваются в настоящей работе как синонимы. Е. А. Модзалевская намечает две существенные смены комплексов видов трепостомат, которые обосновывают подразделение ордовика на три этапа. Всего ею выделяются четыре комплекса видов трепостомат, из которых второй и третий характеризуют отложения среднего ордовика. Во второй работе Е. А. Модзалевская рассматривает вопросы зависимости формы зоарий некоторых мшанок от условий их существования, используя для этой цели материалы по *Dianulites petropolitanus*, *D. fastigiatus* и *Monotrypa jewensis*.

В 1952 г. Х. Тоотс опубликовал статью о мшанках кукурузеского горизонта, изученных им в Гамбурге на основании материала из привозного горючего сланца. В статье приводится описание 20 видов и подвидов, в том числе 6 новых, и устанавливается новый род *Kukersella*.

В 1958 г. вышла статья автора, посвященная новым видам семейств Fenestellidae, Phylloporinidae и Ptilodictyidae ордовика Эстонии. В статье описываются 13 видов и подвидов и выделяются три новых рода (*Aluverina*, *Oanduella* и *Proavella*).

Систематическое описание фауны

С целью получения полного представления о видовом составе и распространении фауны мшанок, а также о степени ее изученности, в диссертации дается полный перечень всех известных до настоящего времени (сентябрь 1959) видов и разновидностей мшанок ордовика Эстонии. Из общего количества 259 видов и подвидов автором изучены 229. 30 видов включены в список на основании литературных данных, причем преимущественно по данным монографии Р. Басслера. Сомнительные виды ранних авторов (Э. Эйхвальда и др.) в список не включались во избежание возможных повторений за счет синонимов. Для всех видов приведены синонимика и данные о их распространении. Кроме того, для большинства ранее известных видов под заглавием «Общие замечания» приводятся дополнительные данные, касающиеся их таксономии, морфологии и т. д.

В процессе исследования обнаружено всего 92 новых вида, 13 из которых описаны автором в специальной статье. Остальные 79 описываются в диссертации. Для 62 видов и подвидов предлагаются названия и дается более или менее полное описание. Остальные описываются лишь кратко как «*nova species*» или просто «*species*», в зависимости от полноты материала и степени его изученности. Обнаружено 7 новых родов, 3 из которых уже установлены опубликованием. Кроме того, восстановлены и снабжены диагнозом роды *Revalotrypa*, *Diazipora*, *Annunziopora* и *Phragmopora*, выделенные формально П. Винасса в 1920 г. по данным монографии Р. Басслера. Впервые установлено наличие в ордовике Эстонии представителей родов *Fistulipora* (?), *Meekopora*, *Aspidopora*, *Atactoporella*, *Stictoporella*, *Clathropora* (?) и *Dicranopora*.

За основы диагнозов родов и семейств приняты диагнозы «Основ палеонтологии»; в них внесен ряд изменений и поправок, особенно в родовые диагнозы.

При описании видов изложены: синонимика, данные о типе, диагноз, описание, замечания, сравнение, распространение и материал. Распространение дается по горизонтам или подгорizontам с перечислением всех местонахождений и указанием по ним количества экземпляров, находящихся в изученной коллекции мшанок. В ряде случаев указываются номера соответствующих экземпляров по каталогу коллекции. В описании видов автор придерживается общепринятой в русской литературе терминологии. Исключения представляют термины зоария (вместо «колония») и макула (вместо «пятно»).

Материал изложен в систематическом порядке, причем за основу принята система, использованная в «Основах палеонтологии». Из высоких таксонов, в отличие от принятой в «Ос-

новах» системы, включены группировки *Stenolaemata* Borg, 1926 и *Gymnolaemata* Allman, 1856, которым условно дается значение классов. Первый из них охватывает отряды *Cyclostomata* и *Treplostomata*, второй — отряды *Stenostomata* и *Cryptostomata*. Указанные две группировки отрядов имеют определенное филогенетическое значение и их используют уже многие зоологи и палеонтологи. Систематика древнепалеозойских мшанок среди отрядов, как вполне справедливо отметила Г. Г. Астрова (1959), в принятом в настоящее время виде еще весьма несовершенна, что обусловлено слабой изученностью филогенетических отношений между семействами. В отличие от «Основ палеонтологии», нами в отряде *Treplostomata* сделаны некоторые перестройки. Род *Revalotrypa* включен в семейство *Constellariidae*, а роды *Diazipora* и *Mesotrypa* — в семейство *Halloporidae*. Роды *Dittopora*, *Hemiphragma* и *Phragmopora* выделены в самостоятельное семейство *Dittoporidae* V. Passa, 1920. Роды *Esthoniopora*, *Orbipora*, *Nekhorosheviella*, *Orbignyella*, *Leptotrypa* и *Bythopora*, которые в «Основах» отнесены условно к различным семействам, в настоящей работе рассматриваются как роды с неустановленным систематическим положением (*incertae familiae*).

В порядке изложения отряды, подотряды и семейства распределяются следующим образом:

Класс *Stenolaemata*
 Отряд *Cyclostomata*
 Подотряд *Tubuliporina*

Сем. *Diastoporidae*. Роды: *Stomatopora*, *Corynotrypa*, *Kukersella*, *Assatkinella* n. gen.

Подотряд *Ceramoporoidea*

Сем. *Ceramoporidae*. Роды: *Ceramopora*, *Ceramoporella*, *Coeloclema*, *Crepipora*, *Anolotichia*, *Favositella*, *Spatiopora*.

Сем. *Fistuliporidae*. Роды: *Xenotrypa*, *Fistulipora*, *Meekopora*.
Incerta familiae: *Balticoporellina* n. gen.

Отряд *Treplostomata*

Сем. *Constellariidae*. Роды: *Constellaria*, *Revalopora*, *Revalotrypa*, *Dianulites*.

Сем. *Halloporidae*. Роды: *Hallopora*, *Diplotrypa*, *Diazipora*, *Mesotrypa*.

Сем. *Monticuliporidae*. Роды: *Monticulipora*, *Aspidopora*, *Atactoporella*, *Prasopora*, *Homotrypa*, *Homotrypella*.

Сем. *Amplexoridae*. Роды: *Monotrypa*, *Petalotrypa*.

Сем. *Heterotrypidae*. Роды: *Dekayella*, *Stigmatella*, *Annunziopora*, *Leioclema*, *Lioclemella*.

Сем. *Trematoporidae*. Роды: *Trematopora*, *Batostoma*, *Anaphragma*, *Eridotrypa*.

Сем. Dittoporidae. Роды: *Dittopora*, *Hemiphragma*, *Phragmopora*.

Incertae familiae: *Esthoniopora*, *Orbipora*, *Nekhorosheviella*, *Orbignyella*, *Leptotrypa*, *Bythopora*.

Класс Gymnolaemata

Отряд Stenostomata

Подотряд Stolonifera

Сем. Vinellidae. Роды: *Marcusodictyon*, *Vinella*, *Allonema*.

Отряд Cryptostomata

Подотряд Fenestelloidea

Сем. Phylloporinidae. Роды: *Phylloporina*, *Aluwerina*, *Pseudohornera*.

Сем. Fenestellidae. Роды: *Enallopora*, *Fenestella*, *Polypora*.

Подотряд Ptilodictyoidea

Сем. Stictoporellidae. Роды: *Stictoporella*, *Stictoporellina*.

Сем. Ptilodictyidae. Роды: *Graptodictya*, *Proavella*, *Arthropora*, *Oanduella*, *Phaenopora*, *Escharopora*, *Ptilodictya*, *Pteropora*, *Clathropora*.

Сем. Rhinidictyidae. Роды: *Rhinidictya*, *Dicranopora*, *Phyllodictya*, *Pachydictya*.

Сем. Hexagonellidae. Роды: *Coscinotrypa*, *Pakridictya* n. gen.

Сем. Rhinoporidae. Род: *Lichenalia*.

Подотряд Rhabdomesoidea

Сем. Rhabdomesidae. Роды: *Nematotrypa*, *Goldfussitrypa*.

Сем. Arthrostylidae. Роды: *Arthroclema*, *Oandupora* n. gen., *Sceptropora*, *Helopora*, *Nematopora*, *Arthrostylus*, *Glauconomella*.

Стратиграфическое распространение

Данные о стратиграфическом распространении перечисленных и описанных в диссертации мшанок сведены в табл. 2 (стр. 32).

Общая численность как родов, так и видов колеблется по отдельным горизонтам в довольно широких пределах. В волховском, азериском и ласнамягиском горизонтах общая численность видов 7—15, в кундаском горизонте 24. В кукрузеском горизонте и горизонтах курнаской подсерии (СII—DIII) встречается от 54 до 72 видов в каждом, а в горизонтах харьюской серии количество видов снова уменьшается до 14—34.

Наиболее древним представителем мшанок Эстонии является встречающийся в маардуской пачке пакерортского горизонта *Marcusodictyon priscum* (Bassl.).

В следующем, лээтсеском, горизонте мшанки отсутствуют. Указанные Е. А. Модзалевской (1951, 1953) находки *Nicholso-*

nella gibbosa Bassl. (= *Revalotrypa*) и *Monticuliporella lessnikowae* Modz. (= *Esthoniopora*) из Ленинградской области происходят в действительности, поскольку можно судить по отсутствию в соответствующих образцах песчинок кварца, не из мяэюлаского подгоризонта (В_{1β}), а из нижней части пяйте-ской пачки волховского горизонта (В_{IIa P}).

Мшанки волховского горизонта изучены в Эстонии слабее, чем в Ленинградской области. В горизонте установлено 7 видов, из которых в массовом количестве встречаются *Revalotrypa gibbosa* (Bassl.), *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.) и *Dittopora clavaeformis* Dyb. Е. А. Модзалевской (1951, 1953) в этом горизонте на территории Ленинградской области найдены еще представители родов *Orbipora*, *Hemiphragma*, *Anaphragma*, *Orbignyella* и *Monotrypa*.

Фауна мшанок нормальной фации кундаского горизонта, по существу, мало отличается от таковой предыдущего горизонта. Наиболее распространенными здесь являются *Dianulites petropolitanus* (Pand.), *Dittopora annulata* (Eichw.) и *Esthoniopora communis* Bassl. В песчанистой фации установлены следующие виды: *Fistulipora* ? *ramosa* n. sp., *Meekopora prisca* n. sp., *Balticoporellina perforata* n. gen., n. sp., *Dianulites robustus* n. sp., **Dianulites petropolitanus* (Pand.), *Leioclema* ? *pakrianum* n. sp., *Lioclemella spinea* (Bassl.), **Dittopora annulata* (Eichw.), **Hemiphragma pygmaeum rotundatum* Bassl., *H. subirrasum* n. sp., **H. pakrianum* n. sp., *Orbipora solida* Bassl., *Stictoporella* sp. a., *Stictoporellina gracilis granulosa* n. ssp., *Proavella* sp., *Phyllodictya flabellaris* Bassl., *Coscino-trypa* ? *praenuntia* (Bassl.), *Pakridictya maculata* n. gen., n. sp. Из перечисленных 18 видов лишь четыре отмеченных звездочкой вида встречаются и в нормальной фации данного горизонта. Своеобразие пакриской фауны не ограничивается, однако, лишь специфическим видовым составом. В этой фауне, в отличие от фауны нормальной фации, совершенно отсутствуют мшанки с полусферическими свободно лежащими на грунте зоариями, которые в нормальной фации преобладают. Мшанки имеют здесь или прикрепленные массивные, ветвистые, листовидные, грубосетчатые, или же нарастающие пластинчатые зоарии. Почти все трепостоматы песчанистой фации имеют толстые стенки ячеек и хорошо развитые акантопоры.

В азериском горизонте известно всего 11 видов, принадлежащих почти исключительно к отряду Трепостомата. Впервые появляются роды *Mesotrypa*, *Batostoma* и, по-видимому, *Hallopora*. Характерно также появление вида *Orbipora distincta* (Eichw.). Резко преобладают мшанки с полусферическими или дисковидными зоариями. Наиболее часто встречаются *Dianulites petropolitanus* (Pand.), *D. fastigiatus* Eichw., *D. jani-*

schewskyi Modz., *Mesotrypa excentrica* Modz., *Esthoniopora curvata* Bassl.

Мшанки ласнамягиского горизонта очень тесно связаны с мшанками предыдущего горизонта. В ласнамягиском горизонте впервые появляется род *Diplotrypa* с двумя широко распространенными видами (*D. p. petropolitana* и *D. bicornis*). Всего установлено 15 видов.

В ухакусском горизонте количество видов и подвидов резко увеличивается, доходя до 38, но новые элементы фауны еще не преобладают над старой фауной. Впервые появляются роды *Corynotrypa*, *Coeloclema*, *Revalopora*, *Hallopora*, *Diazipora*, *Monticulipora*, *Atactoporella*, *Phragmopora*, *Leptotrypa*, *Phylloporina*, *Pseudohornera*, *Enallopora*, *Graptodictya*, *Pachydictya*, *Nematotrypa*, *Nematopora*. Часть перечисленных родов появляется лишь в самых верхах горизонта. Наиболее часто встречаются *Mesotrypa excentrica* Modz., *Orbipora distincta* (Eichw.), *Diplotrypa bicornis* (Eichw.), и *D. p. petropolitana* (Nich.). Руководящее значение имеют *Diazipora parva* (Bassl.), *Phragmopora multiporata* (Bassl.), *Nematopora punctata* n. sp. и *Revalopora revalensis parvistellata* n. ssp. Весьма характерно также массовое появление *Dianulites fastigiatus* Eichw., *D. petropolitanus* (Pand.) и *Diplotrypa p. petropolitana* (Nich.).

Кукрузеский горизонт характеризуется очень богатой и разнообразной фауной мшанок, состоящей из 38 родов с 65 видами и подвидами. Особенно широкого развития достигают криптостоматы (25 видов и подвидов). По имеющимся данным, впервые появляются 11 родов и около 25 видов и подвидов. Наиболее часто встречаются *Phylloporina furcata* (Eichw.), *Graptodictya bonnemai* Bassl., *Mesotrypa excentrica* Modz., *Hemiphragma panderi* (Dyb.), *Orbipora distincta* (Eichw.), *Homotrypa kohtlaensis* n. sp., *Lioclemella clava clava* Bassl. и *Diplotrypa p. petropolitana* (Nich.). Руководящее значение имеет около 15 видов (см. табл. 2), из которых 8 встречаются часто. Бросается в глаза полное отсутствие представителей рода *Dianulites*, который широко распространен в ниже- и вышележащих горизонтах. В горизонте хорошо проявляется приуроченность отдельных видов мшанок к определенным литофациям. В кукерсите обильны тонкосетчатые и ветвистые криптостоматы (*Phylloporina*, *Pseudohornera*, *Graptodictya*, *Pachydictya*, *Nematopora*, *Helopora*, *Enallopora* и др.), а из трепостомат здесь обычен лишь *Homotrypa kohtlaensis* n. sp. Мшанки с инкрустирующими или массивными зоариями отсутствуют. В битуминозных известняках преобладают, однако, ветвистые и полусферические трепостоматы. Для нормальной фации кукрузеского горизонта характерен установленный на эландском материале вид *Hemiphragma batheri* Bassl.

Фауна мшанок идавереского горизонта известна по единичным образцам из нижнего и по обильному материалу из верхнего подгоризонтов. В первом установлены *Mesotrypa excentrica* Modz., *Batostoma granulosum* Bassl., *Lioclemella clava clava* Bassl., *Diplotrypa p. petropolitana* (Nich.), *Esthoniopora curvata* Bassl., *Hemiphragma subsphaericum* Bassl., *Diplotrypa abnormis* (Modz.) и *Phylloporina nekhoroshevi* Männil. Из них все, кроме *Esthoniopora curvata* и *Hemiphragma subsphaericum*, найдены и в верхнем подгоризонте. В верхнем, шундоровском, подгоризонте установлено 53 вида. По имеющимся данным, здесь впервые появляются роды *Assatkinella*, *Constellaria*, *Eridotrypa*, *Aluverina*, ?*Proavella*, *Oanduelia*, *Escharopora* и *Oandupora*. Наиболее часто встречаются *Coeloclema laciniatum* (Eichw.), *Lioclemella clava clava* Bassl., *Nematotrypa gracilis* Bassl., *Mesotrypa excentrica* Modz., *Homotrypa viruana* n. sp., *Batostoma granulosum* Bassl., *Esthoniopora communis* Bassl. и *Assatkinella disca* n. gen., n. sp. К хорошим руководящим видам относятся *Homotrypa viruana* n. sp., *Assatkinella disca* n. gen., n. sp., *Aluverina multiporata* Männil и *Hemiphragma aluverensis* n. sp. Мшанки шундоровского подгоризонта, в общем, теснее связаны с мшанками йыхвисского, чем с мшанками курузеского горизонта.

В йыхвисском горизонте найдено 60 видов и подвидов мшанок. Впервые появляются роды *Monotrypa*, *Orbignyella*, ?*Prasopora* и, по-видимому, *Dekayella*, а также около 20 видов, в том числе *Homotrypa similis* Foord, *Eridotrypa aedilis* (Eichw.), *Enallopora alliku* Männil. Наиболее часто встречаются *Hemiphragma panderi* (Dyb.), *Mesotrypa excentrica* Modz., *Graptodictya heckeri* n. sp., *G. delicata* n. sp., *Eridotrypa sulevi* n. sp., *Pachydictya cyclostomoides* (Eichw.), *Nematotrypa gracilis* Bassl., *Batostoma granulosum* Bassl., *Monotrypa jewensis* Bassl., *Diplotrypa p. petropolitana* (Nich.).

В кейласком горизонте установлено 67 видов и подвидов мшанок, принадлежащих к 44 родам. Впервые появляются роды *Ceramopora* и *Bythopora* и около 25 видов. Все новые виды появляются в верхнем подгоризонте. Часто встречаются *Hallopora wesenbergiana* (Dyb.), *H. tolli* Bassl., *Eridotrypa aedilis* (Eichw.), *Diplotrypa p. petropolitana* (Nich.), *Mesotrypa discoidea orientalis* Bassl., *M. excentrica* Modz., *Dianulites ramosus* n. sp., *Diplotrypa moniliformis* Bassl., *Monotrypa jewensis* Bassl., *Mesotrypa egena* Bassl. В экологическом отношении преобладают ветвистые и массивные формы. В пределах горизонта отмечается некоторая специфичность фауны отдельных пачек. Для пяэскюлаской пачки характерны *Revalopora sphaerica* n. sp., *Dianulites ramosus* n. sp. и *Hallopora wesenbergiana* (Dyb.), для сауэской пачки — *Stigmatella massalis* Bassl., *Ceramopora massalis* n. sp., *Mesotrypa discoidea orientalis*

Bassl. и др. Для алутагузской фации характерны *Mesotrypa discoidea orientalis* Bassl., *Monotrypa jewensis* Bassl., *Hallopora tolli* Bassl., *Pachydictya triangularis* n. sp., *Proavella proavus* (Eichw.) и др. В кейласком горизонте исчезают роды *Mesotrypa*, *Prasopora* и *Esthoniopora*, а также ряд долговечных видов.

В оандуском горизонте* мшанки достигают в Эстонии своего максимального развития (известно 72 вида и подвида). Появляется около 25 видов, распространение преобладающей части которых ограничивается данным горизонтом. Основные фации горизонта — нормальная (оандуская) и рифовая (вазалеммаская) — обладают специфическим сообществом мшанок. В нормальной фации наиболее распространены *Kukersella borealis borealis* (Bassl.), *Homotrypa similis* Foord, *Bythopora* cf. *subgracilis* Ulr., *Batostoma speciosum* Modz., *Dittopora colliculata* (Eichw.), *Stigmatella massalis* Bassl., *Hemiphragma* cf. *tenuimurale* Ulr., *H. subsphaericum* Bassl., *Hallopora wesenbergiana* (Dyb.), *Eridotrypa aedilis* (Eichw.), *Anaphragma mirabile cognatum* Bassl., *Graptodictya delicata* n. sp., *Stictoporellina vesiculosa* n. sp., *Pachydictya ilmari* n. sp., *Oandupora francisca* (Bassl.). В экологическом отношении преобладают прикрепленные ветвистые трепостоматы и тонковетвистые криптостоматы. Полусферические зоарии с эпитекой у основания отсутствуют. В рифовой фации обычны *Homotrypella cribrosa* Bassl., *Homotrypa similis* Foord, *Dittopora colliculata* (Eichw.), *Diplotrypa petropolitana ligniformis* (Dyb.), *Orbignyella germana* Bassl., *Crepipora* ? *mickwitzi* (Bassl.), *Nekhorosheviella cribrosa* Modz., *Proavella proavus* (Eichw.), *Oanduella bassleri* Männil, *Hallopora wesenbergiana* (Dyb.), *Nematotrypa media* n. sp., *Pachydictya ilmari* n. sp., *Diazipora milleporacea* (Bassl.) и др. Из перечисленных видов *Homotrypella cribrosa*, *Diplotrypa petropolitana ligniformis*, *Orbignyella germana* и *Diazipora milleporacea*, по-видимому, относятся к основным рифообразующим организмам. В рифовой фации основную роль играют крупные ветвистые трепостоматы, различные представители семейства Monticuliporidae и инкрустирующие циклостоматы — формы, которые в нормальной фации или отсутствуют, или являются редкими, Полусферические трепостоматы полностью отсутствуют. Из 46 родов, встречаемых в оандуском горизонте, 18 родов не переходят его верхней границы.

Фауна мшанок раквереского горизонта, по сравнению с нижележащими горизонтами, сильно обеднена (известно лишь

* Все установленные в вазалеммаской пачке (D_{II-III}V) мшанки условно показаны в табл. 2 как встреченные в оандуском горизонте (D_{III}). В действительности часть этих мшанок встречается, по-видимому, только в нижней, по возрасту относящейся к кейласкому горизонту (D_{II}) части указанной пачки.

26 видов). Наиболее часто встречаются *Hallopora wesenbergiana* (Dyb.), *Eridotrypa aedilis* (Eichw.), *Hemiphragma subsphaericum* Bassl., *Pachydictya rakverensis* n. sp., *Anolotichia rhombica* Bassl., *Batostoma tenuispinosum* (Bassl.) *Diplotrypa p. petropolitana* (Nich), *Dianulites petropolitanus* (Pand.), *Hallopora dybowskii* Bassl., *Monotrypa jewensis* Bassl., *Pachydictya* cf. *elegans* Ulr. Руководящими являются *Anolotichia rhombica* Bassl. и *Pachydictya rakverensis* n. sp. В экологическом отношении преобладают мелкие ветвистые и массивные трепостоматы.

Мшанки набалаского горизонта изучены относительно слабо. Установлено 23 вида, из которых обычными являются *Diplotrypa petropolitana densitabulata* Modz., *Glauconomella ? strigosa* (Bill.), *Pachydictya bifurcata* Hall, *Dicranopora estonica* n. sp., *Eridotrypa aedilis* (Eichw.), *Lioclemella clava circularis* n. sp., *Dianulites petropolitanus* (Pand.), *Ceramopora intercellata* Bassl. Впервые появляется более 10 видов, которые почти все, в отличие от появляющихся в предыдущем горизонте видов, являются долговечными. По сравнению с нижележащими горизонтами, набалаский горизонт, как и все горизонты харьюской серии, беден видами и особенно индивидами мшанок.

В вормсиском горизонте известно 37 видов мшанок, из которых 15 появляются здесь впервые. Наиболее часто встречаются виды, перечисленные для предыдущего горизонта. Около 10 видов найдено только в данном горизонте, но ввиду редкости их стратиграфическое значение сомнительно.

В пиргуском горизонте установлено 28 видов, из которых 21 вид переходит из нижележащих горизонтов. Наиболее часто встречаются *Glauconomella ? strigosa* (Bill.), *Pachydictya bifurcata* (Hall), *Nematopora sublineata* n. sp., *Dicranopora estonica* n. sp., *Dianulites grandis* Bassl., *Diplotrypa petropolitana densitabulata* Modz., *Orbignyella expansa baltica* Bassl., *Phylloporina tenella* (Eichw.). В пределах горизонта намечается различие между фаунами нижней и верхней его части. Только в верхней части найдены *Pteropora pennula* Eichw. и *Clathropora ? baltica* Männil.

Фауна мшанок поркуниского горизонта особенно бедна — известно лишь 14 видов. Наиболее распространены *Lichenalia concentrica* Hall, *Pachydictya bifurcata* (Hall), *Hallopora elegantula* (Hall), *Ptilodictya flabellata* (Eichw.) и *Phylloporina tenella* (Eichw.).

Изучение фауны мшанок ордовика Эстонии на основании большого материала показывает, что более половины из общего количества установленных видов и подвидов являются редкими. Естественно, что стратиграфическое значение таких видов второстепенно и не идет в сравнение со значением видов, встречаемых часто или даже массами. Исходя из этого, нами

из общей фауны выделено около 100 видов мшанок, имеющих важное стратиграфическое значение. Эти виды были разделены на две группы: 1) виды и подвиды с ограниченным и 2) виды с широким вертикальным диапазоном распространения. В последнюю группу наряду с видами включены и филогенетические ряды видов. По обеим группам составлены таблицы их распространения, в которых виды приведены в порядке последовательности их появления в стратиграфическом разрезе. Эти таблицы облегчают оценку стратиграфического значения мшанок.

Оказывается, что несмотря на большое общее число видов в ордовике Эстонии, среди них довольно мало хороших руководящих для отдельных горизонтов видов. Шесть горизонтов (В_I, С_{Ia}, С_{Ib}, F_{Ia} F_{Ib} и F_{Ic}) практически лишены руководящих видов, а пять имеют по 1—2 таких вида. Руководящие для кундаского и кейлаского горизонтов виды приурочены лишь к определенным фациям и не являются поэтому руководящими в узком смысле слова. Лишь немногие горизонты ордовика Эстонии, а именно кукрузеский (С_{II}) идавереский (С_{III}) и оандуский (D_{III}), характеризуются определенным комплексом руководящих видов мшанок.

Лучше, чем горизонты, характеризуются определенным комплексом руководящих форм отдельные серии и подсерии прибалтийского ордовика.

Для эландской серии характерно широкое развитие *Revalotrypa*, *Dianulites petropolitanus* (Pand.) и *Orbipora solida* Bassl. В вирусской серии присутствует очень большое количество руководящих видов и родов, среди которых особое значение имеют *Mesotrypa excentrica* Modz., *Diplotrypa bicornis* (Eichw.), *Favositella*, *Graptodictya* и *Diazipora*. В пределах данной серии для пуртсеской подсерии характерны *Phragmopora*, *Orbipora distincta* (Eichw.) и *Dianulites fastigiatus* (Eichw.), для курнаской подсерии — *Oanduella*, *Proavella*, *Bythopora*, *Pseudohornera bifida* (Eichw.), *Hemiphragma panderi* (Dyb.), *Hallopora tolli* Bassl., *Batostoma granulosum* Bassl., *B. speciosum* Modz., *Mesotrypa egena* Bassl., *Homotrypa similis* Foord и др. Для харьюской серии характерны *Glauconomella*, *Dicranopora* и *Diplotrypa petropolitana densitabulata* Modz.

Хорошо маркируются по мшанкам и границы между эландской и вирусской и между вирусской и харьюской сериями. Для первой характерно исчезновение *Revalotrypa* и появление *Mesotrypa* и *Orbipora distincta* (Eichw.), для второй — исчезновение целого комплекса вирусских родов и видов, а именно *Ceramoporella*, *Coeloclema*, *Favositella*, *Homotrypella*, *Diazipora*, *Stigmatella*, *Constellaria*, *Bythopora*, *Escharopora*, *Grapto-*

dictya, *Oanduella*, *Corynotrypa delicatula* (James), *Diplotrypa moniliformis* Bassl., *Hemiphragma panderi* (Dyb.), *Hallopora tolli* Bassl.

Мшанки достигают в Эстонии своего расцвета во второй половине вирусной эпохи. Необходимо отметить, что этот расцвет достигается довольно постепенно в течение второй половины эландской и всей вирусной эпохи, главным образом за счет иммиграции новых элементов фауны из арктического бассейна.

В общем, мшанки ордовика Эстонии, благодаря их частой встречаемости и относительно хорошей изученности, несомненно имеют большое стратиграфическое значение. Но поскольку они являются в основном медленно эволюционирующей группой и вследствие этого дают ограниченное количество руководящих форм, их значение для местной детальной био-стратиграфии, по сравнению с трилобитами и брахиоподами, относительно невелико. Тем не менее, благодаря сравнительно широкому вертикальному и площадному распространению, мшанки представляют исключительное значение для обоснования крупных хроностратиграфических единиц, для стратиграфической корреляции и палеогеографических построений. Наряду с этим мшанки ордовика Эстонии являются наилучшими индикаторами среды и тем самым они незаменимы при определении условий осадконакопления.

Вопросы морфологии, экологии и эволюционного развития

Полусферические, свободно лежащие на дне водоема зоарии трепостомат по характеру основания могут быть подразделены на две группы: 1) зоарии с эпитекой у основания и 2) зоарии с так называемым мезопоровым основанием.

До сих пор на характер основания полусферических трепостомат обращалось мало внимания, и поэтому указанным двум группам не дано таксономического значения. Углубленное изучение основания этих мшанок показывает, однако, что его характер является в большинстве случаев отличным видовым признаком. Большая ценность этого признака заключается в том, что он распознается уже при беглом осмотре образца.

Эпитекой покрыты основания следующих трепостомат ордовика Эстонии: *Mesotrypa discoidea orientalis* Bassl., *M. egena* Bassl., *Diazipora milleporacea* (Bassl.), *Dianulites petropolitanus* (Pand.), *D. grandis* Bassl., *Orbipora distincta* (Eichw.), *Esthoniopora communis* Bassl., *E. curvata* Bassl., *Diplotrypa p. petropolitana* (Nich.), *D. p. densitabulata* Modz., *D. abnormis* (Modz.). Кроме того, базальная эпитека встречается, как исключение, у *Diplotrypa moniliformis* Bassl. и *Mono-trypa jewensis* Bassl.

В массивных зоариях с базальной эпитекой ячейки расположены двумя основными способами. Они могут иметь: 1) радиальное расположение, причем началом роста зоарии является центр эпитеки, или 2) более или менее вертикальное, параллельное друг другу расположение ячеек. Зоарии с радиально расположенными ячейками свойственны, например, видам *Diplotrypa petropolitana* (Nich.) и *Diplotrypa abnormis* (Modz.), а зоарии с параллельно расположенными ячейками — видам *Orbipora distincta* (Eichw.), *Esthoniopora communis* Bassl., *Esthoniopora curvata* Bassl., *Mesotrypa discoidea orientalis* Bassl., *Mesotrypa egena* Bassl. и др. Второй способ расположения ячеек обусловлен преимущественным почкованием ячеек на базальной эпитеке, первый — почкованием их на всей поверхности зоарии. Эти способы расположения также имеют большое таксономическое значение и помогают определить вид или род по разлому зоарии.

Зоарии с так называемым мезопоровым основанием лишены базальной эпитеки; у них основание слагается более или менее толстым слоем мезопороподобных ячеек, направленных обычно косо вниз. Нормальные ячейки в зоариях с мезопоровым основанием всегда имеют радиальное расположение.

Зоарии с мезопоровым основанием описывались Э. Эйхвальдом (1825, 1829, 1860), В. Дыбовским (1878), Р. Басслером (1911) и Е. А. Модзалевской (1955) у *Dianulites petropolitanus* (Pand.), *Diplotrypa bicornis* (Eichw.), *Esthoniopora lessnikowae* (Modz.), *Mesotrypa expressa* Bassl. и *Leptotrypa* cf. *hexagonalis* Ulr. Нами установлено наличие мезопорового основания, кроме указанных видов, еще у *Revalotrypa gibbosa* (Bassl.), *Diplotrypa moniliformis* Bassl., *Mesotrypa excentrica* Modz., *Prasopora insularis esthonica* Modz., *Stigmatella massalis* Bassl., *Annunziopora foordi* (Nich.), *Hemiphragma subsphaericum* Bassl., *Phragmopora multiporata* (Bassl.), *P. ornata* n. sp., *Leptotrypa libra* n. sp.

Детальное изучение мезопорового основания у перечисленных видов, в частности у *Diplotrypa bicornis*, *Mesotrypa excentrica*, *Stigmatella massalis*, *Hemiphragma subsphaericum* и *Leptotrypa libra*, показывает, что оно 1) слагается ячейками, гомологичными настоящим мезопорам, 2) служило укрепляющей, опорной и иногда, возможно, и прикрепляющей частью зоарии и 3) развивалось обычно на дне водоема, но могло в некоторых случаях развиваться и в илистом грунте. Мезопороподобные ячейки основания зоарий указанных видов представляют собой, по-видимому, кенозоиды (в понимании Ф. Борга, 1926, 1933).

Изучение мшанок ордовика Эстонии позволяет высказаться и относительно функционального значения настоящих

мезопор. Согласно общему мнению видных советских специалистов по ископаемым мшанкам (Г. Г. Астрова, 1940; М. И. Шульга-Нестеренко, 1949, 1952; В. П. Нехорошев, 1953, 1956 и др.), мезопоры трепостомат представляют собой жилые камеры, которые были заняты какими-то видоизмененными полилидами, возможно типа нанозооидов.

Мезопоры расположены обычно в зрелой зоне зоарии между ячейками, но они встречаются иногда у самого основания зоарии, где могут образовывать скопления, которые в принципе не отличаются от как называемого мезопорового основания. Форма мезопор очень разнообразна, но она всегда подчинена форме ячеек, промежутки между которыми мезопоры заполняют. Диаметр трубок мезопор к проксимальной части зоарии постепенно уменьшается, и, в конце концов, сходит на нет. Это показывает, что по меньшей мере проксимальные части мезопор не были заняты полилидами. Установлено, что в дистальной своей части мезопоры, у большинства массивных и у многих ветвистых трепостомат, замещаются нормальными ячейками. Появление новых ячеек каким-то другим путем у этих видов не наблюдалось. Отсюда следует, что мезопоры здесь заполняли промежутки между ячейками до тех пор, пока эти промежутки в процессе роста зоарии не достигли размеров, подходящих для возникновения в них ячеек. Мезопоры нередко пересечены очень правильными диафрагмами, расположенными через определенные промежутки. По мнению Г. Г. Астровой (1940), это якобы противоречит чисто структурной роли мезопор. Нам представляется, однако, что правильная форма диафрагм здесь говорит именно о том, что их выделение не было непосредственно связано с довольно непостоянной жизнедеятельностью отдельных полилипид. В некоторых случаях (у *Diplotrypa abnormis*, *D. petropolitana* и др.) удалось наблюдать, как прямые диафрагмы в мезопорах замещаются мелкими пузырьками. У некоторых же представителей *Revalopora* и *Trematopora* (?) ясно видно, как мезопоры постепенно переходят в настоящую пузырьчатую ткань. Нет сомнения, что здесь и те и другие выполняли роль чисто структурной ткани. У *Kukersella* мезопоры образуют осевой пучек, который выполнял роль субстрата (опоры) для инкрустирующих ячеек. Здесь перед нами весьма убедительный пример мезопор, как чисто механического, опорного элемента зоарии. Аналогичный в некотором отношении случай наблюдается у *Leptotrypa libra* n. sp., близкий родственник которого в виде *Leptotrypa hexagonalis* Ulr. вел инкрустирующий образ жизни на постороннем предмете. Мезопоры теснейшим образом связаны с так называемыми мезопороподобными ячейками. Последние, как уже указывалось выше, по-видимому, гомологичны мезопорам, а возможно, и совершенно идентичны с ними. Так или иначе, большое морфологическое сходство мезопор с так называемыми мезопоро-

подобными ячейками позволяет заключить, что они близки друг к другу и по своему функциональному значению.

Образования, очень сходные с настоящими мезопорами трепостомат, встречаются у гетеропорид (отряд Cyclostomata) — наиболее близких современных родственников трепостомат. Ф. Боргу (1933) при изучении указанных образований не удалось найти в них ни полипид, ни коричневых тел, и это заставило его рассматривать их как кенозооиды, т. е. выделяемые эктодермальным слоем зоарии ячейки, вообще лишённые полипид, в том числе видоизменённых. Одной из основных функций кенозооидов у гетеропорид было, по Ф. Боргу, укрепление зоарии. Все сказанное хорошо согласуется с нашими наблюдениями над мезопорами трепостомат. Таким образом, представляется весьма вероятным, что и мезопоры трепостомат являются кенозооидами, лишены видоизменённых полипид и играли в зоарии роль чисто структурной ткани.

Изучение субстрата прикрепления и обрастания мшанок имеет своей целью выяснить взаимосвязи, существовавшие между мшанками и характером их субстрата. Эти взаимосвязи представляют собой у мшанок, как в той или другой мере прикрепленных колониальных организмов, один из наиболее важных элементов их экологии. Взаимосвязи между мшанками и их субстратом, несомненно, многообразны и сложны, что обусловлено, в первую очередь, многообразием как самих мшанок, так и субстрата. Последним могли служить и на самом деле служили самые различные предметы — различные живые организмы, их мертвые мягкие или скелетные части, различные фрагменты организмов, частицы органического детрита, песчинки и морской ил, а также гладкое каменное дно. Для выяснения взаимосвязи между мшанками и их субстратом недостаточно изучать только мшанки и объекты, служившие их субстратом; необходимо также изучить весь комплекс предметов, существовавших на дне водоема одновременно с мшанками и могущих теоретически служить субстратом для мшанок. Лишь в результате этого можно выяснить особенности того или другого конкретного субстрата и установить конкретные «требования» той или другой мшанки к субстрату.

В диссертации по вопросам взаимосвязи между мшанками и их субстратом рассматриваются на основании изученного материала те органические остатки и их следы, которые служили основанием для прикрепления личинок и зоарий эстонских ордовикских мшанок. При этом автор останавливается отдельно на водорослях и прочих растительных остатках, кораллах, других мшанках, брахиоподах, моллюсках и иглокожих. Изложенные по данному вопросу материалы позволяют глубже познать характер субстрата и прикрепления мшанок, а также зависимость формы зоарии от субстрата прикрепления.

Если мшанки, с одной стороны, использовали различные организмы и их остатки для прикрепления, то зоарии самих мшанок представляли собой, с другой стороны, благоприятное основание для заселения другими организмами. В диссертации изображены ругозы, аннелиды и различные иглокожие, которые пользовались живыми зоариями мшанок в качестве основания или опоры. Изображен случай одновременного роста зоарии *Nekhorosheviella cribrosa* Modz. с ругозой *Rhabdocyclus* sp.?, а также различные полости в зоариях массивных и ветвистых трепостомат, которые, по-видимому, были заняты аннелидами. Все эти случаи классифицируются как более или менее случайные явления сожителства различных организмов с мшанками. Отдельно рассматривается в диссертации сожителство некоторых полусферических трепостомат с мелкими конуляриями, а также обнаруженный Р. Ф. Геккером (1928) случай сожителства полусферической мшанки с аннелидой типа *Hicetes*. Нам удалось установить, что аннелида типа *Hicetes* встречается в зоариях лишь у одного определенного вида, а именно у *Mesotrypa excentrica* Modz., причем практически у всех экземпляров последнего. Это обстоятельство придает данному случаю сожителства особое биологическое значение.

Исследователи древнепалеозойских мшанок неоднократно обращали внимание на то, что установление их филогенетического развития затруднено вследствие их весьма изменчивых морфологических признаков и отсутствия возможности изучения их онтогенеза. При этом указывалось (Астрова, 1959), что единственным путем восстановления филогенеза этих мшанок является метод сравнительного морфологического анализа в совокупности с данными о стратиграфическом распространении соответствующих форм. Отметим, что на современном уровне наших знаний, однако, мы вынуждены при морфологическом анализе древнепалеозойских мшанок исходить почти из одних лишь теоретических положений о прогрессивном развитии формы зоарий и их внутренней структуры. К таким положениям относятся: 1) представление о развитии зоарий из примитивных обрастающих, через массивные, к ветвистым с хорошо обособленными незрелой и зрелой зонами (см. Нехорошев, 1956), 2) представление о прогрессивном развитии внутренней структуры зоарий, от зоарий с недифференцированными простыми ячейками к высокоорганизованным зоариям с полиморфными особями и со сложной структурой стенок. Форма зоарии мшанок, как известно, в значительной степени обусловлена приспособлением к различным условиям среды и поэтому далеко не всегда отражает степень древности той или другой таксономической единицы. То же самое относится к наличию или отсутствию полиморфных особей, характеру стенок ячеек и т. д. Бесчисленные явления конвергенции наряду с тем могут

вызывать ошибочное представление о родстве далеко стоящих друг от друга таксонов. При всем этом необходимо отметить, что филогенетическое значение отдельных морфологических признаков древнепалеозойских мшанок пока не изучалось, и до сих пор еще не выяснено функциональное значение целого ряда органов этих мшанок — диафрагм, гелифрагм, гемисепт, цистифрагм, макул и др. Все это заставляет нас пока воздержаться от построения филогенетических схем родов и видов эстонских ордовикских мшанок и ограничиться рассмотрением лишь некоторых конкретных линий эволюционного развития. Согласно этому в диссертации рассматриваются эволюционные ряды *Kukersella borealis bassleri* → *Kukersella b. borealis*, *Diplotrypa p. petropolitana* → *Diplotrypa p. densitabulata*, *Diazipora parva* → *Diazipora milleporacea*, *Graptodictya bonnemai* → *Graptodictya delicata*, *Pseudohornera b. bifida* → *Pseudohornera bifida excedens*, *Nematotrypa gracilis* → *Nematotrypa obliqua* и некоторые другие. Направленная изменчивость выражается у перечисленных рядов прежде всего в прогрессивном увеличении размеров ячеек и других элементов зоарии. В ряду *Nematotrypa gracilis* → *Nematotrypa obliqua* прослеживается постепенное замещение гемисепт полными диафрагмами и связанное с этим выпрямление трубочек ячеек.

Общие выводы

Произведенная ревизия мшанок в значительной степени уточняет видовой состав и распространение этих организмов в ордовике Эстонии. Полученные данные позволяют теперь использовать мшанки ордовика Эстонии для стратиграфических целей наравне с другими удовлетворительно изученными группами фауны.

Наиболее распространенным в ордовике Эстонии является отряд *Treplostomata*, представленный здесь 34 родами и 122 видами (и подвидами). Второе место занимает отряд *Cryptostomata* с 33 родами и 94 видами. Затем следует отряд *Cyclostomata* (15 родов с 40 видами) и *Stenostomata* (3 рода с 3 видами). Общее количество установленных видов и подвидов — 259, родов — 85.

Мшанки ордовика Эстонии исключительно ценны для выделения и разграничения подсерий и серий. Несмотря на то, что они, по сравнению с трилобитами и брахиоподами, содержат, в общем, небольшое количество хороших руководящих для отдельных горизонтов видов, последние в комплексе с долговечными видами вполне могут быть применены и для установления, а также разграничения горизонтов.

Произведенные наблюдения над морфологией ряда видов в совокупности с выявленными особенностями направленной

изменчивости отдельных эволюционных рядов представляют ценный материал для оценки филогенетического значения некоторых морфологических признаков древнепалеозойских мшанок. Интересные результаты, полученные на основании эстонского материала по вопросу о функциональном значении мезопор, показывают, что дальнейшее использование этого богатого материала в целях изучения морфологии и функционального значения органов древнепалеозойских мшанок обещает дать не менее ценные сведения.

Послойное изучение фауны мшанок ордовика Эстонии дает ценный материал и по их палеоэкологии. Установлено, например, что широко распространенный в ордовике Эстонии свободнолежащий полусферический тип зоарии не мог существовать в условиях интенсивно движущейся воды, а также на участках бассейна с илистым дном. Некоторые виды, имеющие в «нормальных» условиях постоянно полусферическую зоарию (*Diplotrypa petropolitana*, *Dianulites petropolitanus*), в таких случаях могут быть представлены крупными ветвистыми зоариями. С другой стороны, на участках бассейна с движущейся водой хорошо приспособленными оказываются, наряду с ветвистыми, и грубосетчатые зоарии типа *Proavella* и им подобные. В спокойных условиях на илистом дне (например, на кукерситовом иле) жили почти одни лишь тонковетвистые и тонкосетчатые зоарии криптостомат. Изучение мшанок различных фаций кундаского и оандуского горизонтов показывает, что для относительно мелководных условий характерны толстые стенки ячеек и интенсивно развитые акантопоры и, наоборот, для относительно глубоководных условий — тонкие стенки и слабое развитие акантопор.

Основной задачей дальнейшего изучения мшанок ордовика Эстонии является, наряду с уточнением их таксономии и распространения, специальное изучение морфологии и палеоэкологии этих организмов. Предпосылками для этого служат обилие и хорошая сохранность мшанок ордовика Эстонии, а также детальная стратиграфическая расчлененность соответствующих отложений.

Результаты изучения мшанок ордовика Эстонии могут быть использованы при проведении стратиграфических исследований и геологосъемочных работ. Приложенные к работе палеонтологические таблицы могут при этом служить атласом для определения видов мшанок.

Наименование мшанок	Эландская серия (=нижний ордовик)			Вируская серия (=средний ордовик)						Харьюская серия (=верхний ордовик)				
	A ₂₋₃	B _I	B _{II}	Пуртсеская подсерия				Курнаская подсерия		E	F _{Ia}	F _{Ib}	F _{Ic}	F _{II}
				C _{Ia}	C _{Ib}	C _{Ic}	C _{II}	C _{III}	D _I					
Cyclostomata														
<i>Stomatopora arachnoidea</i> (Hall)														
<i>Corynotrypa delicatula viruana</i> n. ssp.						?	×	×	×					×
<i>Corynotrypa delicatula oanduana</i> n. ssp.							×	×	×	×				
<i>Corynotrypa dichotoma</i> n. sp.							×	×	×	×				
<i>Corynotrypa inflata</i> (Hall)									×					
<i>Corynotrypa schucherti</i> Bassler												×	×	
<i>Corynotrypa abrupta</i> Bassler												×	×	
<i>Corynotrypa barberi</i> Bassler													×	
<i>Corynotrypa dissimilis</i> (Vine)													×	×
<i>Kukersella borealis bassleri</i> Toots							×						×	×
<i>Kukersella borealis borealis</i> (Bassler)													×	×
<i>Assatkinella disca</i> n. gen., n. sp.				?				×	×			×	×	
<i>Ceramopora massalis</i> n. sp.								×						
<i>Ceramopora spongiosa</i> Bassler										×				
<i>Ceramopora invenusta</i> Bassler										×				
<i>Ceramopora intercellata</i> Bassler											×			
<i>Ceramoporella granulosa minor</i> Bassler							×	×	×			×	×	
<i>Ceramoporella vasalemmica</i> n. sp.							×	×	×	×			×	
<i>Coeloclema laciniatum</i> (Eichwald)							×	×	×	×				
<i>Coeloclema tabulatum</i> n. sp.							×	×	×	×				
<i>Coeloclema crassimurale</i> Bassler								×	×	×				
<i>Coeloclema punctatum</i> (Bassler)								×	×	×				
<i>Crepipora schmidti</i> Bassler									×	×				
<i>Crepipora lunatifera</i> Bassler									×	×				
<i>Crepipora uxnormensis</i> (Bassler)											×			

Crepipora? *incrassata* Bassler
Crepipora? *mickwitzi* (Bassler)
Anolotichia revalensis Bassler
Anolotichia brevipora Bassler
Anolotichia impolita Ulrich
Anolotichia rhombica Bassler
Favositella discoidalis Bassler
Favositella exserta Bassler
Favositella anijana n. sp.
Favositella luna n. sp.
Spatiopora lineata incepta Bassler
Xenotrypa primaeva (Bassler)
Fistulipora? *ramosa* n. sp.
Meekopora prisca n. sp.
Balticoporellina perforata n. gen., n. sp.

Trepostomata

Constellaria varia Ulrich
Revalopora revalensis revalensis (Dybowski)
Revalopora revalensis parvistellata n. ssp.
Revalopora apsendesoides (Bassler)
Revalopora sphaerica n. sp.
Revalopora constellata (Dybowski)
Revalotrypa gibbosa (Bassler)
Dianulites fastigiatus Eichwald
Dianulites cf. fastigiatus Eichwald
Dianulites janischewskyi Modzalevskaia
Dianulites glauconiticus n. sp.
Dianulites robustus n. sp.
Dianulites petropolitanus (Pander)
Dianulites ramosus n. sp.
Dianulites grandis Bassler
Dianulites colliferus Bassler
Hallopora dybowskii Bassler, emend. nov.
Hallopora tolli Bassler
Hallopora dumalis (Ulrich)
Hallopora wesenbergiana (Dybowski)
Hallopora splendens Bassler

	A ₂₋₃	B _I	B _{II}	B _{III}	C _{Ia}	C _{Ib}	C _{Ic}	C _{II}	C _{III}	D _I	D _{II}	D _{III}	E	F _{Ia}	F _{Ib}	F _{Ic}	F _{II}
Hallopora undulata (Ulrich)																	
Hallopora elegantula (Hall)																	
Diplotrypa petropolitana petropolitana (Nicholson)						×	×	×	×	×	×	×	×	×	×		×
Diplotrypa petropolitana ligniformis (Dybowski)												×	×	×	×		
Diplotrypa petropolitana densitabulata Modzalevskaja														×	×	×	
Diplotrypa abnormis (Modzalevskaja), emend. nov.															×	×	
Diplotrypa bicornis (Eichwald)						×	×	×	×	×	×				×	×	
Diplotrypa moniliformis Bassler						×	×	×	×	×	×	×					
Diplotrypa bekkeri n. sp.								×	×	×	×						
Diplotrypa? hennigi Bassler								×	×	×	×						
Diazipora parva (Bassler)								×	×	×	×						
Diazipora milleporacea (Bassler)								×	×	×	×						
Mesotrypa volchovensis Modzalevskaja					×	×				×	×						
Mesotrypa excentrica Modzalevskaja, emend. nov.					×	×				×	×						
Mesotrypa expressa Bassler																	
Mesotrypa discoidea orientalis Bassler									×	×	×						
Mesotrypa egena Bassler										×	×						
Monticulipora sp.										×	×						
Monticulipora kalevi n. sp.																	
Monticulipora arborea bispinulata Bassler											×	×					
Monticulipora dagoensis Bassler												×					
Aspidopora markae n. sp.														×		×	
Aspidopora? sulcata (Dybowski)															×		
Atactoporella sp.							×										
Atactoporella baltica n. sp.											×						
Prasopora insularis esthonica Modzalevskaja								?		×	×						
Homotrypa kohtlaensis n. sp.								×									
Homotrypa viruana n. sp.									×								
Homotrypa similis Foord										×	×	×				?	

Homotrypa subramosa Ulrich								×	×	?	×						
Homotrypella orvikui n. sp.								×									
Homotrypella sp. cf. orvikui n. sp.									×	×	×	×					
Homotrypella pauli n. sp.										×	×	×					
Homotrypella cribrosa Bassler										×	×	×					
Homotrypella? hospitalis crassa (Ulrich)											×	×					
Monotrypa jewensis Bassler													×			×	
Monotrypa n. sp.																	×
Petalotrypa folium Bassler										×	×	×					
Dekayella cf. praenuntia simplex Ulrich								?		×	×	×					
Dekayella ludvi n. sp.											×	×					
Dekayella n. sp. a														×	×		
Dekayella n. sp. b														×	×		
Dekayella sp.?																	
Stigmatella luhai n. sp.								×									
Stigmatella massalis Bassler											×	×					
Stigmatella claviformis (Ulrich)												×					
Annunziopora inilecta (Bassler)				×													
Annunziopora foordi (Nicholson)						×											
Annunziopora bassleri n. sp.								×		×							
Leioclema? pakrianum n. sp.				×				×									
Leioclema? vetustum Bassler								×									
Lioclemella spinea (Bassler)				×													
Lioclemella clava clava Bassler								×	×	×	×	×					
Lioclemella clava circularis n. ssp.									×	×	×	×		×	×		×
Trematopora kuckersiana Bassler								?		×							
Trematopora? cystata Bassler								?			×						
Trematopora primigenia Ulrich												×					
Batostoma fertile fertile Ulrich						?											
Batostoma fertile circulare Ulrich						?											
Batostoma cf. magnoporum Ulrich												×					
Batostoma granulosum Bassler									×	×	×	×					
Batostoma tenuispinosum (Bassler)											×	×	×				
Batostoma speciosum Modzalevskaja												×					
Batostoma winchelli winchelli Ulrich											×	×					
Batostoma winchelli spinulosum Ulrich												×					
Batostoma ohtuense n. sp.											×	×					
Batostoma sp.																	×
Anaphragma mirabile cognatum Bassler											×	×	×				

	A ₂₋₃	B _I	B _{II}	B _{III}	C _{Ia}	C _{Ib}	C _{Ic}	C _{II}	C _{III}	D _I	D _{II}	D _{III}	E	F _{Ia}	F _{Ib}	F _{Ic}	F _{II}
Anaphragma mirabile mirabile Ulrich et Bassler																	
Eridotrypa aedilis (Eichwald)										×	×	×	×	×	×	×	
Eridotrypa? exigua Ulrich										×	×	×	×	×	×	×	
Eridotrypa sulevi n. sp.									×	×	×	×	×	×	×	×	
Dittopora clavaeformis Dybowski			×														
Dittopora annulata (Eichwald)				×													
Dittopora colliculata (Eichwald)																	
Hemiphragma pygmaeum pygmaeum Bassler								×			×	×	×	×	×	×	
Hemiphragma pygmaeum rotundatum Bassler																	
Hemiphragma subirrasum n. sp.				×													
Hemiphragma pakrianum n. sp.				×													
Hemiphragma? maculatum Bassler				×													
Hemiphragma panderi (Dybowski)								×	×	×	×	×	×	×	×	×	
Hemiphragma batheri Bassler								×	×	×	×	×	×	×	×	×	
Hemiphragma subsphaericum Bassler								×	×			×	×	×	×	×	
Hemiphragma aluverensis n. sp.								×	×			×	×	×	×	×	
Hemiphragma cf. tenuimurale Ulrich											×	×	×	×	×	×	
Hemiphragma glabrum Bassler											×	×	×	×	×	×	
Phragmopora multiporata (Bassler)								×	×								
Phragmopora ornata n. sp.								×	×								
Esthoniopora lessnikowae (Modzalevskaja)			×														
Esthoniopora communis Bassler			×	×													
Esthoniopora curvata Bassler			×	×	×					×	×	×					
Orbipora solida Bassler			×	×	×												
Orbipora sp.?			×	×	×												
Orbipora distincta (Eichwald)				×	×												
Nekhorosheviella cribrosa Modzalevskaja					×	×											
Orbignyella germana Bassler											×	×	×				
Orbignyella? wahlhi n. sp.										×	×	×	×				
Orbignyella expansa baltica Bassler															×	×	
Leptotrypa hexagonalis Ulrich									×								
Leptotrypa libra n. sp.																	
Bythopora cf. subgracilis (Ulrich)											×	×					

Ctenostomata

Marcusodictyon priscum (Bassler) ×
 Vinella repens Ulrich
 Allonema n. sp.

Cryptostomata

Phylloporina punctata (Bekker) ×
 Phylloporina furcata (Eichwald) ×
 Phylloporina maxima Toots ×
 Phylloporina papillosa Bekker ×
 Phylloporina carinata Männil ×
 Phylloporina aluverensis Männil ×
 Phylloporina nekhoroshevi Männil ×
 Phylloporina reticulata (Hall) ×
 Phylloporina tenella (Eichwald) ×
 Phylloporina sp. ×
 Aluverina multiporata Männil ×
 Pseudohornera bifida bifida (Eichwald) ×
 Pseudohornera bifida excedens Männil ×
 Pseudohornera striata Männil ×
 Pseudohornera? plana Männil ×
 Pseudohornera orosa (Wiman) ×
 Enallopora wimani (Reed) ×
 Enallopora oepiki Männil ×
 Enallopora alliku Männil ×
 Enallopora moe Männil ×
 Fenestella striolata Eichwald ×
 Polypora quadrata Bekker ×
 Stictoporella sp. a ×
 Stictoporella sp. b ×
 Stictoporellina gracilis gracilis (Eichwald) ×
 Stictoporellina gracilis granulosa n. ssp. ×
 Stictoporellina vesiculosa n. sp. ×
 Graptodictya bonnemai Bassler ×
 Graptodictya minima Bekker ×
 Graptodictya heckeri n. sp. ×
 Graptodictya delicata n. sp. ×
 Graptodictya? originalis n. sp. ×

	A ₁₋₃	B _I	B _{II}	B _{III}	C _{Ia}	C _{Ib}	C _{Ic}	C _{II}	C _{III}	D _I	D _{II}	D _{III}	E	F _{Ia}	F _{Ib}	F _{Ic}	F _{II}
Proavella sp.																	
Proavella proavus (Eichwald)				x													
Proavella obliqua (Bassler)									x	x	x	x			x	x	?
Arthropora cf. simplex Ulrich									x	x		x					
Oanduella antiqua Männil												x					
Oanduella bassleri Männil											x	x					
Phaenopora? oepiki Toots								x				x					
Phaenopora sakuensis n. sp.											x	x					
Phaenopora rakverensis n. sp.												x	x				
Escharopora cf. subrecta Ulrich									x			x	x				
Escharopora magna n. sp.											x	x					
Ptilodictya sp.?											x	x					
Ptilodictya flabellata Eichwald														x	x	x	
Ptilodictya schmidti n. sp.															x	x	
Pteropora pennula Eichwald																x	x
Clathropora? baltica Männil																x	x
Rhinidictya sp. a						x											
Rhinidictya sp. b																	
Rhinidictya cf. exserta (Eichwald)								x		x							
Rhinidictya cf. mutabilis (Ulrich)											x	x					
Rhinidictya exserta (Eichwald)													x				
Rhinidictya haapsaluensis n. sp.																x	x
Dicranopora estonica n. sp.														x			
Phyllodictya flabellaris Bassler				x											x	x	
Pachydictya kuckersensis Bekker							x	x									
Pachydictya sp.							x	x									
Pachydictya ilmari n. sp.									x								
Pachydictya rakverensis n. sp.												x					
Pachydictya cf. elegans Ulrich						x	x	x		x	x	x	x				
Pacydictya bifurcata (Hall)							x	x	x	x	x	x		x	x	x	
Pacydictya cyclostomoides (Eichwald)														x	x	x	
Pachydictya triangularis n. sp.										x							x
Coscinotrypa? praenuntia (Bassler)				x													
Pakridictya maculata n. gen., n. sp.				x													
Lichenalia concentrica Hall																	x

Nematotrypa spiralis Bekker									x								
Nematotrypa gracilis Bassler							x	x									
Nematotrypa media n. sp.									x	x	x						
Nematotrypa obliqua n. sp.										x	x	x		x	x		
Goldfussitrypa esthoniae (Bassler)																	
Arthroclema cf. armatum Ulrich		x															
Oandupora francisca (Bassler)									x	x	x	x		x	x	x	
Sceptropora facula Ulrich																	
Helopora divaricata Ulrich								x									
Helopora spiniformis macropora Toots								x									
Nematopora purtsensis n. sp.																	
Nematopora punctata n. sp.							x	x									
Nematopora ramosa Bekker							x	x									
Nematopora consueta Bassler									x								
Nematopora voighti Toots																	
Nematopora cf. granosa Ulrich																	
Nematopora sp.?																	
Nematopora ovalis Ulrich							x	x									
Nematopora tenuis n. sp.										x							
Nematopora excavata n. sp.											x						
Nematopora heloporoides n. sp.												x					
Nematopora sublineata n. sp.													x	x	x	x	
Nematopora fragilis Ulrich															x	x	
Arthrostylus conjunctus Ulrich												x					
Arthrostylus saxbyanus n. sp.															x	x	
Glaucnomella plumula (Wiman)														x	x	x	
Glaucnomella? strigosa (Billings)															x	x	

Статьи, опубликованные по теме диссертации

1. О состоянии геологического изучения древнего палеозоя в Эстонской ССР. Тезисы докладов научной сессии, посвященной 50-й годовщине со дня смерти акад. Ф. Б. Шмидта. Таллин, 1958.
2. Uurimistest Eesti aluspõhja geoloogia alal. [Об исследованиях по геологии древнего палеозоя в Эстонии]. Eesti Loodus, nr. 4. 1958.
3. О жизни и творчестве академика Ф. Б. Шмидта (1832—1908). Труды Инст. геологии АН ЭССР, вып. III. Таллин, 1958.
4. Основные черты стратиграфии кейлаского горизонта (D_{тт}, ордовик) в Эстонии. Изв. АН ЭССР, т. VII, сер. техн. и физ.-мат. наук, 1958, № 3.
5. Стратиграфия и палеогеография оандуского горизонта (D_{ттт}) в Эстонии. Тезисы докладов научной сессии, посвященной 50-й годовщине со дня смерти акад. Ф. Б. Шмидта. Таллин, 1958.
6. К стратиграфии набалаского горизонта (F_{га}) верхнего ордовика Эстонской ССР. Труды Инст. геологии АН ЭССР, вып. II. Таллин, 1958.
7. О палеогеографии ордовика северо-запада Русской платформы [совместно с А. Рымыусоксом]. Тезисы докладов научной сессии, посвященной 50-й годовщине со дня смерти акад. Ф. Б. Шмидта. Таллин, 1958.
8. О сериях ордовика Прибалтики и их значении [совместно с Д. Кальо и А. Рымыусоксом]. Изв. АН ЭССР, т. VII, сер. техн. и физ.-мат. наук, 1958, № 1.
9. Ордовикская система. В кн.: Обзор стратиграфии палеозойских и четвертичных отложений Эстонской ССР, под общей редакцией К. К. Орвику. Инст. геологии АН ЭССР, Таллин, 1958.
10. Новые мшанки отряда Cryptostomata из ордовика Эстонии. Изв. АН ЭССР, т. VII, сер. техн. и физ.-мат. наук, 1958, № 4.

Статьи по теме диссертации, сданные в печать

1. О состоянии изучения древнего палеозоя в Эстонской ССР. Труды Инст. геологии АН ЭССР, вып. V.
2. Стратиграфия оандуского («вазалеммасского») горизонта. Труды Инст. геологии АН ЭССР, вып. V.
3. К палеогеографии ордовика северо-запада Русской платформы [совместно с А. Рымыусоксом]. Труды Инст. геологии АН ЭССР, вып. V.
4. Ордовикские отложения Эстонской ССР [совместно с А. Рымыусоксом]. Сб.: Стратиграфия СССР, т. IV.
5. Kunda lademe faunast ja paleoökoloogiast avamuse loodeosas. [О фауне и палеоэкологии кундаского горизонта в северо-западной части Эстонии]. Kogumik «V Eesti Loodusuurijate Päeva Tööd». LUS-i väljaanne.
6. Стратиграфическое значение мшанок ордовика Прибалтики. Сборник, посвященный XXI Международному геологическому конгрессу.
7. Sammalloomade stratigraafilisest levikust ja tähtsusest Eesti ordoviitsiumis. [О стратиграфическом распространении и значении мшанок в ордовике Эстонии]. Kogumik «Geoloogilisi märkmeid», I. LUS-i väljaanne.