

5.1395

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В ИЮЛЕ 1959 г.
ВЫХОДИТ 4 РАЗА В ГОД

№ 4

ОКТЯБРЬ, НОЯБРЬ, ДЕКАБРЬ

1993



«НАУКА» • МОСКВА

УДК 564.714 : 551.73

© 1993 г. ГОРЮНОВА Р. В.

К МОРФОЛОГИИ, ТЕРМИНОЛОГИИ И КЛАССИФИКАЦИИ ЦИСТОПОРИДНЫХ МШАНОК

Проведен сравнительный морфогенетический анализ отдельных структурных элементов зоариев палеозойских мшанок с целью уточнения их терминологии. Из среднего девона Монголии описаны два новых рода цистопорид — *Pileotrypella* и *Realeksella* — с типовыми видами *P. lautissima* и *R. optata*. В новом объеме восстановлены семейства *Selenoporidae* Simpson, 1897 и *Cheilotrypidae* Moore et Dudley, 1944.

При изучении мшанок из девона Монголии (рис. 1), переданных автору сотрудниками Палеонтологического института РАН Р. Е. Алексеевой и О. А. Эрлангер, выявлены представители пяти отрядов: цистопорид, трепостомид, рабдомезид, криптостомид и фенестеллид. К сожалению, ограниченный объем статьи не позволяет привести полные результаты проделанной работы. Из большого разнообразия монгольских мшанок я выбрала цистопорид, поскольку они преобладают в данном комплексе и отличаются определенной новизной. Они содержат оригинальные семейства, отвечающие неизвестным ранее линиям развития мшанок. Хотелось бы также привлечь внимание бризоологов к более углубленному исследованию этой группы, которая, возможно, стояла у истоков класса стенолемат [4, 6].

Изученная коллекция мшанок хранится в Палеонтологическом институте РАН (Москва) под № 2287.

Хочу выразить сердечную признательность Р. Е. Алексеевой и О. А. Эрлангер за переданные мне образцы, имеющие строго датированную стратиграфическую привязку. Я благодарна также А. Г. Власову за изготовление шлифов, В. Т. Антоновой за фотографии, а С. Н. Букреевой за перепечатку данной статьи.

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ЦИСТОПОРИД

Известно, что цистопориды были распространены всесветно от раннего ордовика до конца перми, причем расцвет их приходится на средний девон [6]. Отрядный ранг, предложенный для этой группы Астровой [1], в настоящее время признан большинством исследователей [19].

Несмотря на достаточно высокий уровень изученности цистопорид, все еще остаются нерешенными некоторые вопросы их классификации, хотя определенные успехи в этом направлении уже сделаны [7, 24]. Существующие разногласия касаются прежде всего ранга того или иного таксона. Они вызваны, очевидно, расхождениями в оценке таксономической значимости признаков и слабой разработанностью принципов классификации мшанок в целом. Например, Дж. Утгард [24] подразделяет цистопорид на два подотряда: фистулипорин, несущих везикулярную ткань, и церамопорин, имеющих эксилязооци. В первый подотряд он включил ряд семейств, которых ранее И. П. Морозова [13] по характеру почкования объединила в подотряд *Hexagonellina*. Я попыталась четче обозначить критерии, на основании которых предложила сохранить за гексагонеллинами подотрядный ранг [7].

Дальнейшие успехи в систематике цистопорид тесно связаны с их ревизией

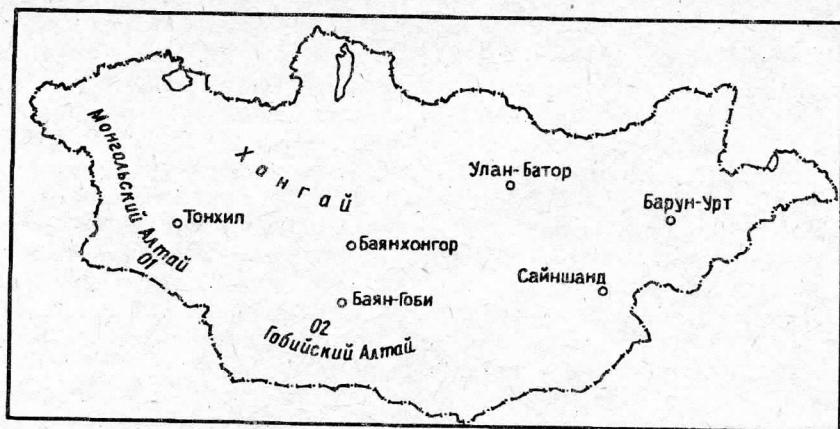


Рис. 1. Схема местонахождений мшанок на территории Монголии: 1 — Барун-Хурай, Тайган-Худук; 2 — Цахирын-Худук

на видовом уровне. Цистопориды, включающие около половины всех родов палеозойских мшанок, остро нуждаются в таком анализе.

Еще одна немаловажная проблема касается терминологии. Она выходит за рамки изучения цистопорид и затрагивает всех палеозойских мшанок. Недостатки существующей терминологии прежде всего выражаются в обилии названий, употребляемых при характеристике одной и той же морфологической структуры. Многие термины используются, на мой взгляд, весьма свободно, а иногда просто неверно. Обилие терминов засоряет бризоологическую литературу и нередко ведет к бесплодным спорам.

Гораздо труднее достичь взаимопонимания в том случае, когда один и тот же термин используется для обозначения структур, несходных между собой ни морфологически, ни функционально, т. е. когда в одно и то же название вкладывается совершенно разное содержание. Это происходит главным образом потому, что при описании цистопорид игнорируется значение морфогенеза самих структур. Именно таким образом был использован термин «цистозооэциии» при характеристике церампорид, обладающих эксилизооэциями и не имеющих везикулярной ткани [16].

Если проследить историю терминологии мшанок, то можно заметить, что ее развитие подчиняется общим правилам, известным для других групп животного царства. Первоначально термины носили чисто описательный характер, т. е. большинство названий давалось по внешнему облику морфологических структур. В конце прошлого и начале нынешнего века практически все образования, расположенные между автозооэциями, в зоориях палеозойских мшанок именовались «мезопорами» [17, 22]. Однако внешний вид, как выяснилось, не всегда отражает основное свойство признака. Поэтому по степени важности одни признаки стали вытесняться другими, например функциональными, что моментально повлекло за собой увеличение числа терминов.

Не способствовала прогрессу в изучении мшанок и существующая тенденция использовать в каждом отряде свою терминологию для несомненно идентичных морфологических структур [11].

В последнее время отрицательно сказалось на состоянии терминологии мшанок слепое следование моде изменять окончание «поры» на «зооэциии» у ранее введенных терминов. Это также обусловило появление большого числа названий, что нередко приводило к искажению смыслового значения понятий.

В своем исследовании я столкнулась с необходимостью уточнения и стабилизации терминологии. С этой целью следует конкретизировать то или иное

понятие и вкладываемое в него содержание, т. е. термин должен отражать в какой-то степени сущность того или иного процесса в астогенезе мшанок.

При решении этой проблемы необходимо соблюдать определенные условия. Во-первых, при выборе термина нужно учитывать и форму, и функцию, если это возможно. К сожалению, судить о функциях многих зооэциев у палеозойских мшанок очень трудно. Их интерпретация довольно часто носит спекулятивный характер, хотя идентичность морфологических структур устанавливается относительно просто. Часто суждения о функциях делаются по косвенным признакам. Во-вторых, следует глубже изучать морфогенез, т. е. проследить становление признака в астогенезе и его изменение в филогенезе. При изучении процессов морфогенеза можно наблюдать переход от одной биологической структуры и, следовательно, биологической функции к другой. Р. М. Мянниль [14] и позднее М. М. Кей [20] описали смену мезозооэциев автозооэциями.

Одновременно следует выявлять изоморфные признаки, т. е. те структуры или зооэции, которые присутствуют у многих отрядов мшанок, но нередко в каждом из них носят свое особое название. Изоморфизм как результат поддержания и сохранения основных форм широко распространен в биологии. У мшанок он носит ярко выраженный характер. Возьмем, например, автозооэции, которые в филогенезе группы изменялись соответствующим образом, но ни у кого из исследователей не возникает и мысли назвать их по-разному. Говоря «автозооэций», каждый подразумевает наличие в нем мягкого полипида, и уже как зооид он выполняет целый ряд функций, и прежде всего функцию питания.

Необходимость совершенствования терминологии заставила меня заняться более углубленным изучением морфогенеза структурных элементов зоариев, в частности, везикулярной ткани и некоторых типов зооэциев (нео- и эксилязооэциев). Для уточнения терминов пришлось сравнить строение морфогенезов изоморфных признаков, присутствующих в разных отрядах.

Ниже приводится характеристика цистопорид с детальным анализом морфогенеза отдельных морфологических элементов и их терминологии.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИСТОПОРИД

Отряд *Cystoporida* объединяет свободнотельных мшанок с разнообразной формой зоариев (от самых простых пластинчатых до сложных сетчатых), разделенных или неразделенных на эндо- и экзозоны, и широким диапазоном их размеров (от нескольких миллиметров до 20—30 см). Зоарии ди- и триморфные. Почкование базальное, базально-латеральное и дистально-латеральное. План строения зоариев параллельный, радиальный и двухслойно-симметричный. Некоторые цистопориды обладали билатеральной симметрией, с обособлением фронтальной и дорсальной сторон. В филогенезе изменения шли от параллельного и радиального плана с хаотичным распределением апертур на поверхности (подотряды *Ceramoporina* и *Fistuliporina*) к более правильному, обусловленному локусом почкования, двухслойно-симметричному строению (*Hexagonellina*), а затем к билатеральной симметрии (*Goniocladidae*).

Автозооэции трубчато-цилиндрические, прямые или изогнутые близ наружной поверхности зоариев, короткие или длинные. В эволюции отряда форма автозооэциев не претерпела существенных изменений и оказалась относительно консервативным признаком. Лишь у гексагонеллин автозооэции приобрели колеччатую форму, но сохранили при этом трубчатость равного диаметра в онтогенезе.

Апертуры автозооэциев у подавляющего большинства цистопорид круглые, варьирующие лишь по величине диаметра, постепенно уменьшающегося при переходе от церамопорин к гексагонеллинам. В зависимости от формы и размеров лунариев круглое очертание апертур утрачивается. Очень редко апертуры при отсутствии в них лунариев приобретают овально-вытянутую форму. Автозооэциальные стенки не толще 3—5 мкм. Микроструктура зернистая или пластинчатая.

Первый тип преобладал у древних родов, а второй характерен для более поздних таксонов.

В полости автозооэциев развиты или диафрагмы, или гемисепты, или каналулы. В эволюции отряда выражена тенденция к утрате диафрагм. Так, гексагонеллины в отличие от фистулипорин не имеют диафрагм, но у них обособились гемисепты. Минутопсы развиты лишь у единичных родов. Капилляры пронизывают толстые, уплотненные стенки экзозоны, гораздо реже — стенки лунариев. Везикулярная ткань является одним из важных структурных элементов колоний цистопорид. Ее строение многообразно. Обильнее всего она развита у фистулипорин и гексагонеллин.

Монтикулярный тип колоний хорошо представлен. Монтикулы обычно сложены укрупненными автозооэциями с определенной ориентацией их лунариев или везикулярной тканью.

Гонисты спорадически встречаются в зоариях очень немногих родов.

Полиморфизм выражен наличием неозооэциев, служивших для укрепления зоариев, эксилязооэциев, обеспечивавших, вероятно, защиту поверхности зоариев от загрязнений, и осевых зооэциев, расширявших диаметр зоариев и, по-видимому, повышавших устойчивость их в пространстве.

ВЕЗИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ

Везикулярная ткань имеет несколько синонимов: мезопоры, vesicular tissue, цистопоры, тектизооэции, цистозооэции, пузырьчатая ткань. Зарубежные авторы, признав цистопорид в ранге отряда, название которого образовано от цистопор, остались верны своим традициям и продолжают использовать лишь один термин «vesicular tissue» (пузырчатая ткань). Вместе с тем в современной, особенно отечественной, литературе при характеристике тех же самых образований фигурирует не менее пяти названий. Перечисленные выше в хронологическом порядке, они как в зеркале отражают эволюцию взглядов ученых в области терминологии палеозойских мшанок.

Первоначально пузырьчатые структуры фистулипорид называли мезопорами [22]. Позднее появились термины «vesiculas» или «пузыри», и «vesicular tissue», или «пузырчатая ткань» [18]. Г. Г. Астрова [2], проводя унификацию терминов, предложила пузыри и пузырьчатую ткань объединить под названием «цистопоры», рассматривая их при этом как трубчатые полости с многочисленными неправильными диафрагмами, выполнявшими функцию укрепления. Следующий термин — «цистозооэции» ввела Морозова [9], заменив поры на зооэции в слове «цистопоры». Она рассматривала их как скелетные остатки специализированных особей, имеющих трубчатое строение. Термин «тектизооэции» предложила Г. В. Копаевич [11] для пузырьчатых структур у рабдомезидных мшанок, которые Р. С. Басслер [17], а позднее Н. Спьелднес [21] именовали мезопорами. По мнению Копаевич [11], морфологические образования, несмотря на их идентичность, в каждом отряде должны иметь свои названия.

Я предлагаю из названных терминов оставить один — «везикулярная ткань» и присоединяюсь к тем исследователям, которые определяют ее как общеколонияльную систему тканей, секретируемых автозооидами [15, 18, 23, 24]. К сожалению, трубчатую природу этих образований, которую предполагали Астрова [2] и Морозова [9], при изучении морфогенезов подтвердить не удалось. В действительности везикулярная ткань представляет собой систему пузыревидных пустотелых структур с плотной выпуклой известковой стенкой или, точнее, скелетной крышей, идентичной по микроструктуре стенкам автозооэциев (табл. VI, фиг. 1; табл. VII, фиг. 1, см. вклейку). В астогенезе пузыри (везикулы), наблюдаемые в продольных сечениях, имеют, как правило, полусферическую форму, широко варьирующую по очертаниям и размерам. Они или частично перекрывают друг друга, распределяясь беспорядочно, или налегают друг на друга последовательно снизу вверх, группируясь в вертикально направленные

ряды и сохраняя при этом свою форму, причем трубчатость как таковая не возникает. Описанные структуры нельзя принять за трубочки с горизонтальными перегородками. Обычно ряды пузырей смещены относительно друг друга и не имеют общих стенок, ограничивающих трубочки (табл. VI, фиг. 1).

В астогенезе везикулярная ткань чаще закладывалась или в базальных участках колоний одновременно с автозооидами, заполняя пространство между ними, или ее появление предшествовало почкованию зооидов первой генерации, или на границе эндо- и экзозон, либо в экзозоне (табл. VII, фиг. 2). У поверхности колоний она приобретает чешуйчатое строение с уплотненным известковым слоем.

Значительное большинство исследователей рассматривают везикулярную ткань как скелетные отложения, служившие механической опорой при закреплении колоний на субстрате или же для укрепления самих колоний.

В филогенезе стенолематных мшанок везикулярная ткань сформировалась очень рано. Она обнаружена у самого древнего аренигского рода *Esthoniopora* из отряда трепостомид. Везикулярная ткань заполняет базальные участки дисквидных зоариев и, возможно, по времени образования в астогенезе предшествовала появлению зооидов первой генерации. Проксимальные концы автозооциев оказываются как бы погруженными в пузырчатую или пенистую массу, толщина которой возрастает от центра к периферии зоариев (табл. VI, фиг. 2). У более поздних трепостомид везикулярная ткань неизвестна. Возможно, она трансформировалась у них в мезозооэци.

Гораздо шире везикулярная ткань представлена у цистопорид, но лишь в подотрядах фистулипорин и гексагонеллин. Ее появление у последних относится к лланвирну (род *Pakridictya*). Ее строение, т. е. форма и размеры пузырей, а также их расположение относительно друг друга, очень многообразно и изменчиво как в астогенезе, так и в филогенезе обоих подотрядов (табл. VI, фиг. 3).

В лланвирне же везикулярная ткань образовалась у древних форм криптостомидных мшанок — ринидиктиин. Она секретировалась у них на границе эндо- и экзозоны или в экзозоне (табл. VI, фиг. 4).

В отряде рабдомезид везикулярная ткань (=тектизооэци) развита лишь у нематотрипид, появившихся в лландейле и вымерших в ранней перми (табл. VI, фиг. 5).

Среди фенестеллид везикулярная ткань широко представлена у филлопоринин. Здесь она обособилась в начале карадока и формировалась обычно в основании сетчатых колоний. Реже она заполняла пелли, расположенные базально (табл. VI, фиг. 6). У фенестеллин везикулярная ткань встречается значительно реже. Она наблюдается также в базальных участках сетчатых зоариев рода *Semicoscium*, обильного в силурийских и девонских отложениях (табл. VI, фиг. 7).

ЭКСИЛАЗООЭЦИИ

Термин «эксилазооэци» предложен Астровой [3] вместо эксилпор, под которыми Дунаева и Морозова [10], авторы последнего названия, понимали «маленькие ячейки» или «недоразвитые ячейки», принимавшиеся ранее за мезопоры в зоариях трепостомид. Астрова предполагала, что эти структуры могли быть скелетами видоизмененных зооидов. Немного позднее Утгард [24] предложил использовать этот же термин для идентичных образований в зоариях церамопоридных мшанок, которые Басслер [17] описывал как мезопоры, Астрова [2] именовала цистопорами, а Морозова [9] и В. И. Пушкин [16] — циклозооэциями. По мнению Утгарда [23, 24], эксилазооэции, по-видимому, включали видоизмененный полипид или другие мягкие органы. Основанием для такого заключения явилась находка бурых тел в эксилазооэциях *Ceramophylla vaupeli* (Ulrich), сделанная Утгардом [24].

Следуя за Утгардом, при описании церамопоридных мшанок я использую термин «эксилазооэци» и включаю эти образования в число изоморфных признаков, свойственных двум отрядам — трепостомидам и цистопоридам.

Эксилазооэции — это короткие, узкие и пустотелые трубочки, округлые в по-

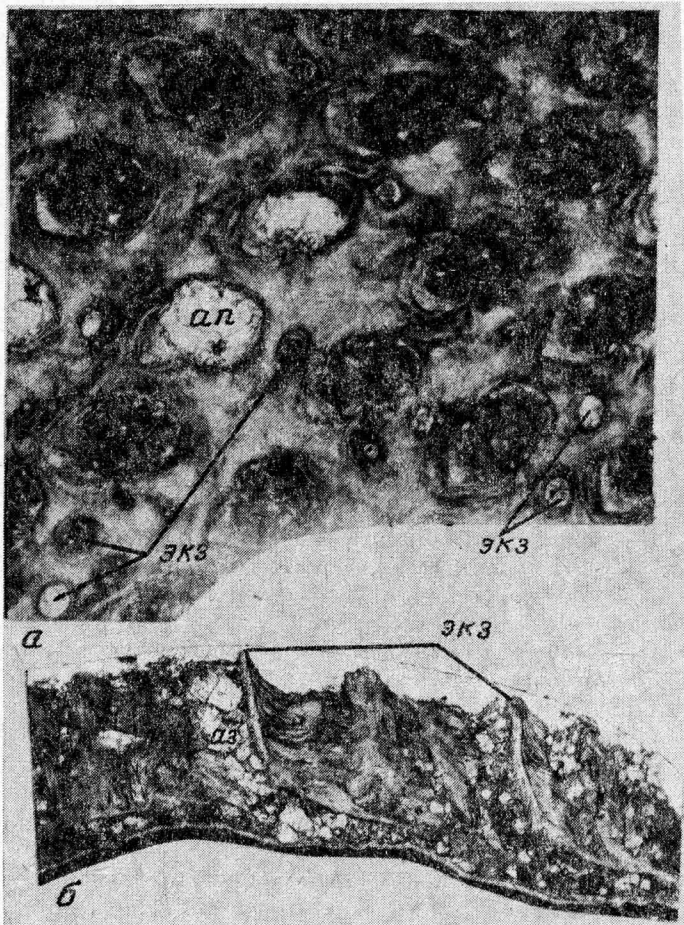


Рис. 2. Эксилязооции цистопорид (подотряд Ceramoporina) — *Ceramoporella minor* Bassler, 1911; экз. ПИН, № 3535/748: а — тангенциальное сечение ($\times 60$), б — продольное сечение ($\times 20$); Эстония, Алувере; средний ордовик, карадок, идавереский горизонт; ап — апертур, аз — автозооции, экз — эксиллязооции

перечном сечении (рис. 2, 3). Их появление в астогенезе приурочено к краям эндозоны или к началу экзозоны. Обычно они развивались в экзозоне. В зоариях эксиллязооции распределяются хаотично. Между автозооциями они могут быть частыми или редкими. Пучки эксиллязооциев нередко выполняют центр монтикул. Размеры их сильно варьируют — от сотых долей до 0,2 мм, реже диаметр возрастает до 0,3 мм. Микроструктура стенок эксиллязооциев идентична таковой автозооциев. В онтогенезе диаметр эксиллязооциев, как правило, уменьшается ближе к поверхности зоариев или остается постоянным. С неозооциями их сближает только трубчатая форма. В отличие от эксиллязооциев, трубочки неозооциев длинные, равные автозооциям и почкующиеся не в экзозоне, а в базальных участках колоний. Кроме того, неозооции обильны и окружают автозооции кольцом, плотно примыкая друг к другу (рис. 4). Следовательно, эксиллязооции отличаются от неозооциев длиной трубочек, местом и способом их заложения в астогенезе, непостоянством онтогенезов и характером распределения вокруг автозооциев.

В эволюции стенолемат эксиллязооции появились в конце раннего ордовика у трепостомид и начале среднего ордовика (ланвирн) у цистопорид. Среди трепостомид они развивались лишь в подотряде Amphlexorogina, расцвет которого приходится на поздний палеозой. Среди цистопорид эксиллязооции свойственны

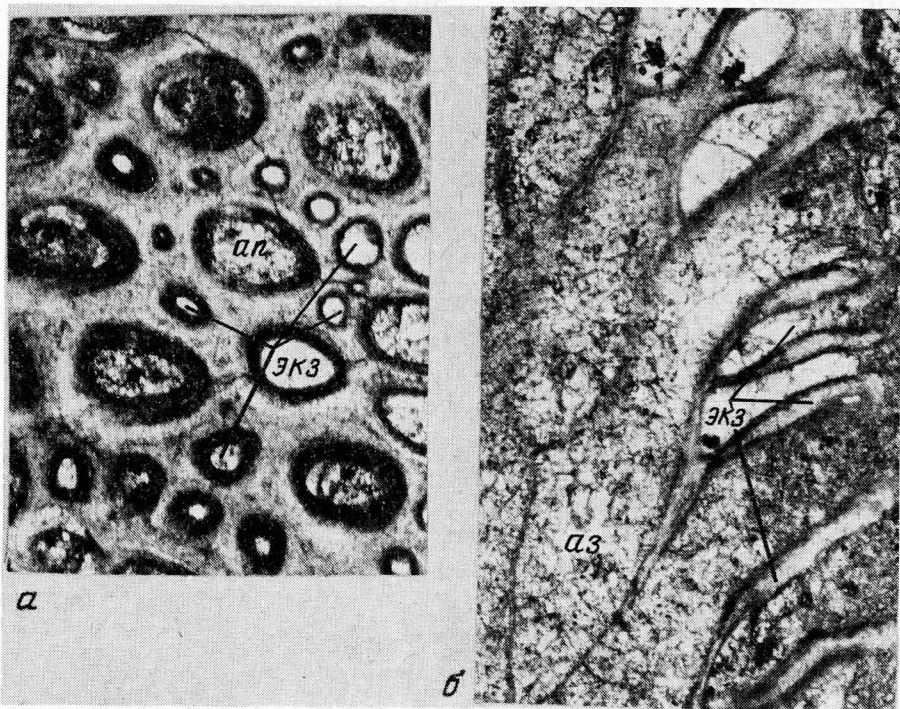


Рис. 3. Эксилязооции трепостомид — *Leptotrypella* sp., экз. ПИН, № 2287/2004 (×90): а — тангенциальное сечение, б — продольное сечение. Обозначения, как на рис. 2

только подотряду Сегаторогина, который был богато представлен в среднем ордовике, а вымер в конце девона.

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ТАКСОНОВ

О Т Р Я Д CYSTOPORIDA ASTROVA, 1964

ПОДОТРЯД FISTULIPORINA ASTROVA, 1964

СЕМЕЙСТВО SELENOPORIDAE SIMPSON, 1897

(= *Fistuliporinidae* Simpson, 1897; *Odontotrypidae* Simpson, 1897)

Д и а г н о з. Зоарии инкрустирующие, пластинчатые, реже массивные, не разделенные на эндо- и экзозону, диморфные. Монтикулы разной формы, построенные различным образом и расположенные закономерно на всей поверхности зоариев. Автозооции укороченно-трубчатые, слабо изогнутые проксимально. Диафрагмы редкие. Гемифрагмы есть или отсутствуют. Стенки тонкие, пластинчатые. Апертуры округло-овальные, с лунариями. Промежутки между автозооциями, начиная с базального слоя зоариев, выполнены хорошо развитой везикулярной тканью. Мегазооции и гоноцисты отсутствуют.

С о с т а в. 10 родов: *Pholidopora* Grubbs, 1939; *Selenopora* Hall, 1886; *Odontotrypa* Hall, 1886; *Lichenotrypa* Ulrich, 1886; *Pileotrypa* Hall, 1886; *Pinacotrypa* Ulrich, 1889 (= *Fistulicella* Simpson, 1897; *Fistuliporina* Simpson, 1897); *Fistuliporidra* Simpson, 1897; *Buskopora* Ulrich, 1886; *Pileotrypella* gen. nov.; *Kasakhstanella* Nekhoroshev, 1956.

С р а в н е н и е. От семейства *Fistuliporidae* отличается пластинчатыми зоариями монтикулярного типа без эндо- и экзозоны и укороченными автозооциями.

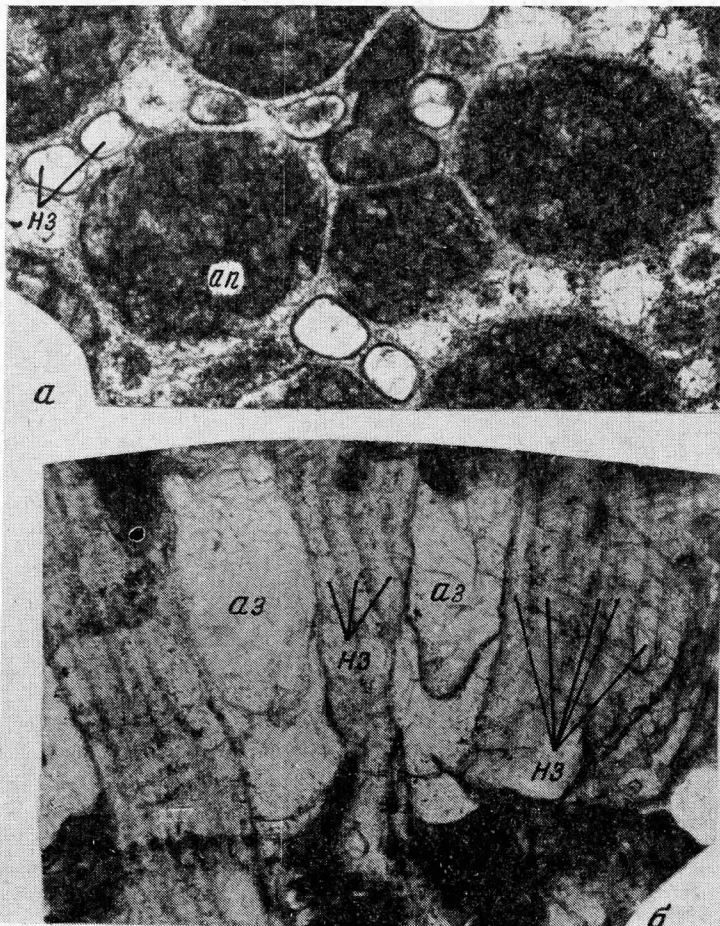


Рис. 4. Неозооэци — *Revalotrypa gibbosa* (Bassler, 1911): а — экз. ПИН № 3535/624, тангенциальное сечение ($\times 90$); Эстония, карьер Маарду; нижний ордовик, волховский горизонт; б — экз. ПИН, № 3535/546, продольное сечение ($\times 40$): Эстония, Сухкрумяги; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт: нз — неозооэци (остальные обозначения, как на рис. 2)

Распространение. Верхний силур США; средний девон Северной Америки, Европы и Монголии; средний и верхний девон Казахстана.

Род *Pileotrypella* Gorjunova, gen. nov.

Название рода от *Pileotrypa*.

Типовой вид — *P. lautissima* sp. nov.; средний девон, живет; Юго-Западная Монголия.

Диагноз. Зоарии пластинчатые, корковидные. Монтикулы куполовидные с везикулярной тканью в центре. Апертуры, обрамляющие центр монтикул, расположены по радиусу и направлены к нему выпуклой стороной лунариев. Автозооэци укороченно-трубчатые, с диафрагмами, но без гемифрагм. Апертуры округло-овальные, слегка суженные в области лунариев. Лунарии выемчатые, без нависающего капюшона, не возвышающиеся над общим уровнем поверхности зоариев. Промежутки между автозооэциями широкие. Везикулы крупные, частично перекрывающие друг друга. Монтикулы распределяются более или менее правильно в шахматном порядке.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От близкого рода *Pileotrypa* отличается куполовидными монтикулами с везикулярной тканью в центре, укороченными автозооэциями без гемифрагм и выемчатыми лунариями.

Pileotrypella lautissima Gorjunova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1

Название вида от *lautissimus* лат. — великолепный.

Голотип — ПИН, № 2287/999; Юго-Западная Монголия, Барун-Хурай, Тайган-Худук; средний девон, живет.

Описание. Площадь пластинчатых зоариев 3—5 см². Толщина пластин от 0,36 до 1,26 мм. На 1 см² поверхности зоариев приходится не менее четырех монтикул. Расстояние между центрами монтикул 1,55—1,65 мм. Толщина стенок автозооэциев, включая лунарий, 0,03 мм на всем протяжении. В полости автозооэциев диафрагмы плоские, прямые или косые. В каждом автозооэции не более трех-четырёх диафрагм, отстоящих друг от друга на разном расстоянии (от 0,11 до 0,36 мм). Апертуры на поверхности зоариев в области монтикул располагаются радиально по отношению к их центру. В каждом ряду не более трех-четырёх апертур. В понижениях между монтикулами апертуры распределяются без видимого порядка. На 2 мм поверхности зоариев приходится четыре-пять апертур. Апертуры округло-овальные, длиной 0,25—0,30 мм. Ширина апертур 0,19—0,20 мм, в области лунариев уменьшается до 0,13—0,15 мм, часто соответствует основанию лунариев. Глубина или радиус выемки лунариев 0,07—0,10 мм. При переходе от дистального конца автозооэциев к проксимальному выемка лунариев уменьшается и они постепенно исчезают полностью. Везикулярная ткань обильная. Везикулы крупные: высота их от 0,1 до 0,3 мм, ширина в основании 0,10—0,35 мм. В поперечном сечении диаметр их от 0,15 до 0,25 мм. На всем протяжении зоариев, начиная от базального основания до наружной поверхности, толщина стенок пузырей 9 мкм. Близ поверхности зоариев зарастания или уплотнения везикулярной ткани не происходит.

Распространение. Средний девон, живет; Юго-Западная Монголия.

Материал. 5 экз. из того же местонахождения, что и голотип.

СЕМЕЙСТВО CHEILOTRYPIDAE MOORE ET DUDLEY, 1944

Диагноз. Зоарии ветвистые, часто стержневидные, дифференцированные на эндо- и экзозону, с одним или пучком осевых зооэциев, триморфные. Монтикулы есть или отсутствуют. Автозооэции укороченно-трубчатые, суженные или расширенные дистально. Осевые зооэции удлинённо-трубчатые, изменчивые в диаметре, с диафрагмами или без них. Диафрагмы в автозооэциях редкие или отсутствуют. Стенки пластинчатые, тонкие в эндозоне и гранулированные, чешуйчатые, утолщенные в области экзозоны. Апертуры овальные, с лунариями или без лунариев, оконтуренные черной линией. На поверхности зоариев они располагаются более или менее правильными продольными и диагональными рядами. Промежутки между апертурами в области экзозоны заполнены мельчайшими короткими капиллярами. Везикулярная ткань выражена по-разному, иногда в виде отдельных пузырьков.

Состав. Три рода: *Realeksella* gen. nov.; *Cheilotrypa* Ulrich, 1884; *Fistulocladia* Bassler, 1929.

Сравнение. От других семейств подотряда отличается наличием осевых зооэциев и автозооэциев с овальными апертурами.

Распространение. Средний девон Монголии; карбон Северной Америки; пермь Индонезии.

Род *Realeksella* Gorjunova, gen. nov.

Название рода в честь Раисы Евграфовны Алексеевой — крупнейшего специалиста по биостратиграфии девона Монголии.

Типовой вид — *E. optata* sp. nov.; средний девон, эйфель; Южная Монголия.

Диагноз. Зоарии стержневидные. В центре зоариев развит один осевой зооэций, изменчивый по ширине на разных участках ветви и напоминающий собой в продольном срезе произвольно гофрированную трубку причудливых очертаний. Поверхность зоариев гладкая, без мантикул. Автозооэции укороченно-трубчатые, плавно изгибающиеся и постепенно расширяющиеся к дистальному концу, с редкими диафрагмами. Апертуры овально-вытянутые, без лунариев, сгруппированные в диагонально-перекрещивающиеся ряды. Темный гранулированный контур, окаймляющий апертуры, имеет форму заостренного треугольника на проксимальном краю апертур. Везикулы мелкие, куполовидные, встречаются очень редко на границе эндо- и экзозоны. Самый верхний слой экзозоны пронизан мельчайшими капиллярами, расположенными беспорядочно. Мегазооэциев и гоноцист нет.

Видовой состав. Два вида: *R. optata* sp. nov. — средний девон, эйфель, цаганхалгинский горизонт Южной Монголии; *R. antiqua* (Koraevich, 1984) — средний девон, эйфель, уланобинские слои Восточной Монголии [12].

Сравнение. От наиболее близкого рода *Cheilotrypa* отличается овально вытянутыми апертурами без лунариев, окаймленными темным контуром, и редкими везикулами.

Realeksella optata Gorjunova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 2, 3

Название вида от *optatus* лат. — желанный, приятный.

Голотип — ПИН, № 2287/2013; Южная Монголия, Гобийский Алтай, хребет Джинсэту-Ула, южный склон, западный борт колодца Цахирин-Худук; средний девон; эйфель, цаганхалгинский горизонт.

Описание. Диаметр зоариев от 2,42 до 2,85 мм, преимущественно 2,65 мм. Диаметр эндозоны 0,8—0,9 мм. Ширина экзозоны 0,65—0,80 мм. Форма осевого зооэция непостоянна даже в пределах одного зоария. Как правило, это цилиндрическая трубка, круглая или овальная в поперечном сечении за счет сужения или расширения полости осевого зооэция. Диаметр его от 0,30 до 0,45 мм, значительно реже до 0,75 мм. Стенки в эндозоне 6—8 мкм толщиной; в экзозоне они утолщаются до 0,04—0,05 мм. Апертуры овально-вытянутые, длиной 0,27—0,36 мм, преобладает 0,33 мм. Ширина апертур от 0,13 до 0,15 мм. На углубленных срезах она доходит до 0,2 мм. Апертуры расположены в углублениях, высота бортиков которых 0,04—0,05 мм. Лунарии в апертурах отсутствуют. Апертуры оконтурены черной полоской в форме заостренного треугольника на конце, проксимально направленном по отношению к росту зоария. Ширина полоски 0,16—0,20 мм. На 2 мм вдоль колонии приходится три-четыре апертуры, по диагонали — четыре-пять. Везикулярная ткань развита слабо. Единичные везикулы размером 0,12×0,08—0,16 мм, встречаются крайне редко на границе эндо- и экзозоны. Диаметр капилляров 6—8 мкм. Расположены они беспорядочно.

Сравнение. От *R. antiqua* отличается более крупными апертурами (0,33×0,15 мм против 0,13—0,22×0,09—0,13 мм) и слабым развитием везикулярной ткани.

Распространение. Средний девон, эйфель, цаганхалгинский горизонт; Южная Монголия.

Материал. Кроме голотипа, два фрагмента зоариев из того же местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астрова Г. Г. О новом отряде палеозойских мшанок // Палеонтол. журн. 1964. № 2. С. 22—31.
2. Астрова Г. Г. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок // Тр. ПИН АН СССР. М.: Наука, 1965. Т. 106. 431 с.
3. Астрова Г. Г. История развития, система и филогения мшанок. Отряд Trepostomata // Тр. ПИН АН СССР. М.: Наука, 1978. Т. 106. 240 с.

4. Горюнова Р. В. Происхождение и ранняя дивергенция стенолемат // Тез. докл. VII Всесоюз. коллоквиума по современным и ископаемым мшанкам. М.: ПИН, 1986. С. 16—18.
5. Горюнова Р. В. О систематическом положении рода *Revalotrypa* // Палеонтол. журн. 1988. № 2. С. 31—36.
6. Горюнова Р. В. Ранняя дивергенция и палеозойский этап развития мшанок: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ПИН, 1989. 45 с.
7. Горюнова Р. В. Морфология и система палеозойских мшанок // Тр. ПИН РАН. М.: Наука, 1992. Т. 251. 169 с.
8. Горюнова Р. В., Лаурентьева В. Д. Морфология и система криптостомидных мшанок // Тр. ПИН РАН. М.: Наука, 1993. Т. 257. 00 с.
9. Горюнова Р. В., Морозова И. П. Позднепалеозойские мшанки Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции. М.: Наука, 1979. Вып. 9. 140 с.
10. Дунаева Н. Н., Морозова И. П. Особенности развития и систематическое положение некоторых позднепалеозойских трепостомат // Палеонтол. журн. 1967. № 4. С. 86—94.
11. Копаевич Г. В. Силурийские мшанки Эстонии и Подолии // Тр. ПИН АН СССР. М.: Наука, 1975. Т. 151. 155 с.
12. Копаевич Г. В. Атлас мшанок ордовика, силура и девона Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции. М.: Наука, 1984. Вып. 22. 164 с.
13. Морозова И. П. Мшанки поздней перми // Тр. ПИН АН СССР. М.: Наука, 1970. Т. 122. 347 с.
14. Мянниль Р. М. Вопросы стратиграфии и мшанки ордовика Эстонии: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Таллинн, 1959. 40 с.
15. Нехорошев В. П. Нижнекамменноугольные мшанки Алтая и Сибири // Тр. ВСЕГЕИ. Н. с. М.: Недра, 1956. Т. 13. 418 с.
16. Пушкин В. И. Мшанки семейства *Seraporidae* из ордовика Восточно-Европейской платформы // Новые представители ископаемой фауны и флоры Белоруссии и других районов СССР. Минск: Наука і техника, 1990. С. 5—34.
17. Bassler R. S. The Early Paleozoic Bryozoa of Baltic Provinces // Bull. Smiths. US Nat. Museum. 1911. № 77. P. 1—382.
18. Bassler R. S. The Permian Bryozoa of Timor // Paläontologie von Timor. Stuttgart, 1929. Lief. 16. № 28. P. 36—89.
19. Boardman R. S., Cheetham A. H., Cook P. L. Introduction to the Bryozoa // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, 1983. Pt G. V. 1. P. 3—48.
20. Key M. M. A new family of trepostome bryozoans from the Ordovician Simpson Group of Oklahoma // J. Paleontol. 1990. V. 64. № 5. P. 700—724.
21. Spjeldnaes N. Upper Ordovician bryozoans from Ojh Myr, Gotland, Sweden // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. N. S. 1984. V. 10. P. 1—66.
22. Ulrich E. O. American Paleozoic Bryozoa // J. Cincinnati Soc. Natur. History. 1882. V. 5. P. 121—175, 232—257.
23. Utgaard J. Mode of colony growth, autozooids, and polymorphism in the bryozoan order Cystoporata // Animal Colonies. Stroudsburg: Dowden et al., 1973. P. 317—360.
24. Urgaard J. Paleobiology and taxonomy of the order Cystoporata // Treatise on invertebrate paleontology. Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, 1983. Pt G. V. 1. P. 327—356.

Палеонтологический институт
РАН

Поступила в редакцию
1.VI.1992

Goryunova R. V.

ON THE MORPHOLOGY, TERMINOLOGY AND CLASSIFICATION OF CYSTOPORID BRYOZOANS

A comparative morphogenetic analysis of some structural elements in zoaria of Paleozoic bryozoans has been made with the aim to clarify their terminology. Two new cystoporid genera, *Pileotrypella* and *Realeksella* with the type species *P. lautissima* and *R. optata*, are described from the Middle Devonian of Mongolia. The families Selenoporidae Simpson, 1897 and Cheilotrypidae Moore et Dudley, 1944, are reestablished in new scopes.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Везикулярная ткань у цистопорид — *Fistulipora enodata* Goryunova, 1970; сечения голотипа ПИН, № 2351/121: 1a — тангенциальное (×35), 1б — продольное (×20); Юго-Западный Дарваз, р. Оби-Ниоу при впадении ее в р. Пяндж; нижняя пермь, артинский ярус, сафетдаронская свита; *ap* — апертуры, *az* — автозооции, *vt* — везикулярная ткань (то же на других фигурах).

Фиг. 2. Везикулярная ткань у трепостомид — *Esthoniopora clivosa* (Modzalevskaya, 1953); экз.

ПИН, № 3535/543, продольное сечение полусферического зоария с везикулярной тканью в основании ($\times 25$); Эстония, Сухкрумяги; нижний ордовик, арениг, латорпский — волховский горизонты.

Фиг. 3. Везикулярная ткань у гексагонеллин — *Pakridictya maculata* Männil, 1992; голотип ИГ АН Эстонии, № В5004, продольное сечение ($\times 25$); Эстония, Вяйке-Паكري; средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт.

Фиг. 4. Везикулярная ткань у криптостомид — *Trigonodictya cyclostomoides* (Eichwald, 1855); экз. ПИН, № 3535/709, поперечное сечение ($\times 40$); Эстония, Алувере; средний ордовик, карадок, идавер-Иыхвиский горизонт.

Фиг. 5. Везикулярная ткань у рабдомезид — *Nematotrypa gracilis* Bassler, 1911; экз. ПИН, № 3535/399, продольное сечение ($\times 40$); Эстония, Алувере; средний ордовик, карадок, идаверский горизонт; *гм* — гемифрагмы, *вт* — везикулярная ткань (остальные обозначения см. фиг. 1).

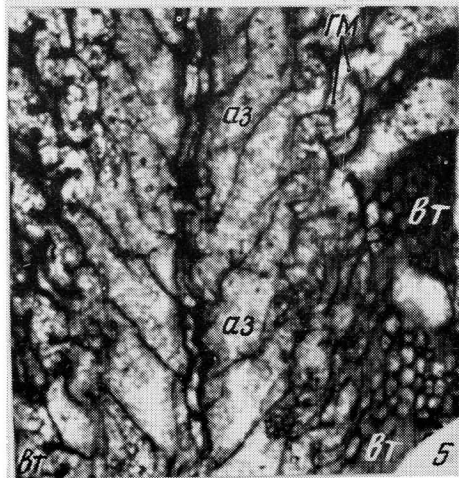
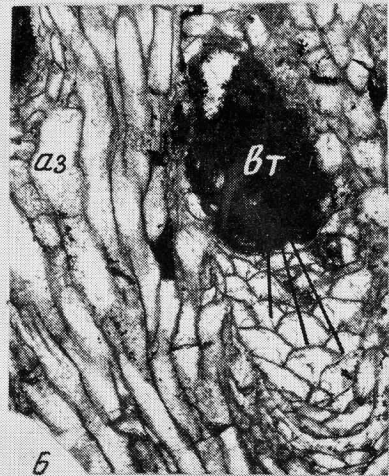
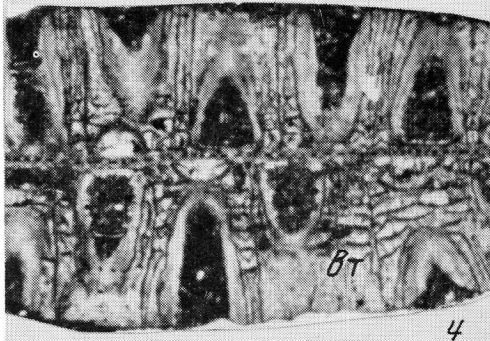
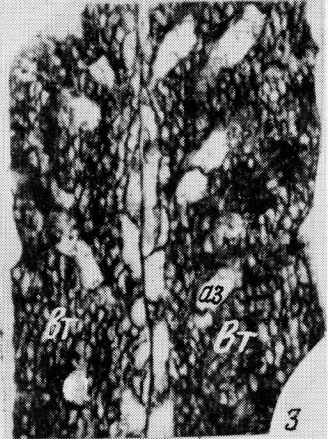
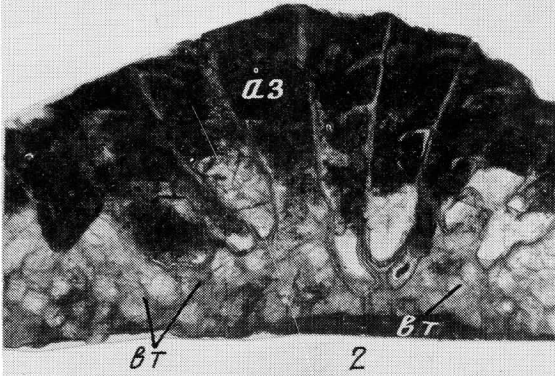
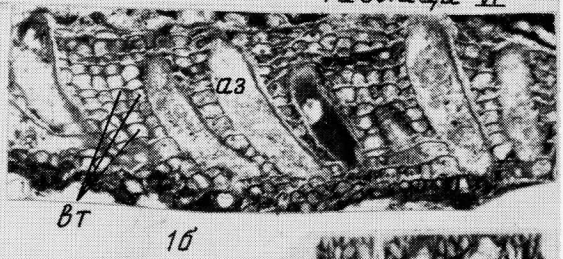
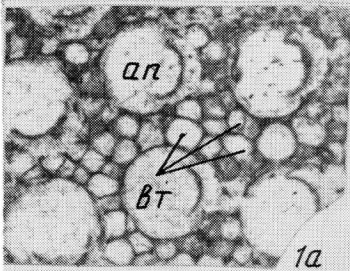
Фиг. 6. Везикулярная ткань у филлопоринин — *Sardesonina carinata* (Männil, 1958); экз. ПИН, № 3535/195, углубленное тангенциальное сечение ($\times 20$); Эстония, Пээтри; средний ордовик, карадок, Иыхвиский горизонт.

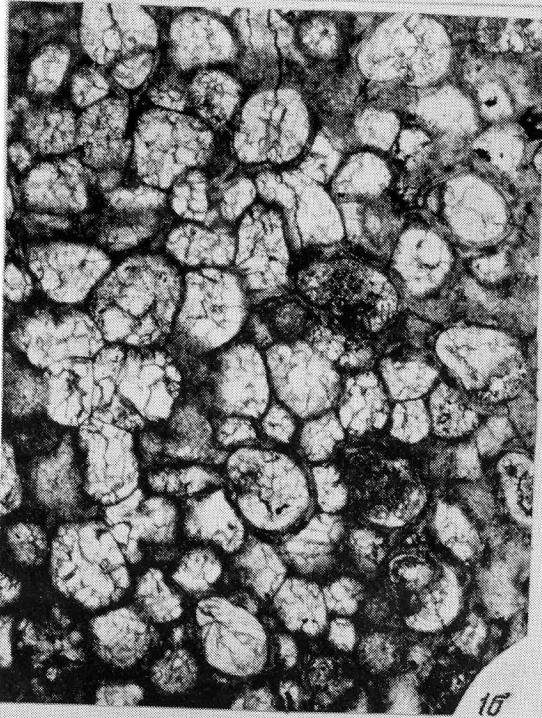
Фиг. 7. Везикулярная ткань у фенестеллин — *Semicoscium bugusunicum* Nekhoroshev, 1948; паратип ЦНИГР музей, № 168в/5569, тангенциальное сечение основания зоария ($\times 5$); Горный Алтай, р. Бугусун; верхний девон; низы франга; *пр* — прутья, *п* — петли (остальные обозначения см. фиг. 1).

Объяснение к таблице VII

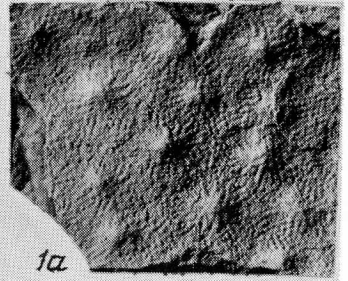
Фиг. 1. *Pileotrypella lautissima* Gorjunova, sp. nov.; голотип ПИН, № 2287/999: 1а — внешний вид колонии сверху ($\times 2$); 1б — тангенциальное сечение ($\times 40$), вверху слева показан центр монтикулы, образованный везикулярной тканью, вокруг которого по радиусу расположены апертуры, обращенные лунариями в его сторону; 1в — продольное сечение ($\times 40$); Юго-Западная Монголия, Барун-Хурай, Тайган-Худук; средний девон, живет.

Фиг. 2, 3. *Realeksella optata* Gorjunova, sp. nov.: 2 — сечения голотипа ПИН № 2287/2013: 2а — тангенциальное ($\times 40$); 2б — продольное ($\times 15$), 2в — поперечное ($\times 15$); Южная Монголия, Гобийский Алтай; южный склон хребта Джинсэту-Ула, западный борт колодца Шахири-Худук; средний девон, эйфель, цаганхалпинский горизонт; 3 — экз. ПИН, № 2287/2013(1), продольное сечение ($\times 15$); местонахождение и возраст те же.

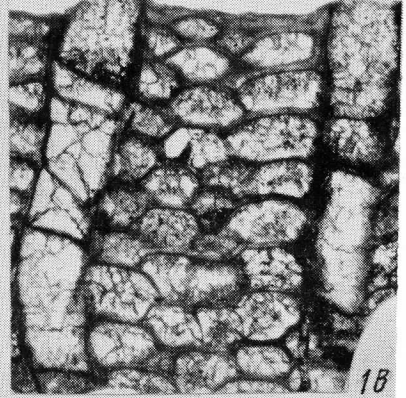




1б



1а



1в



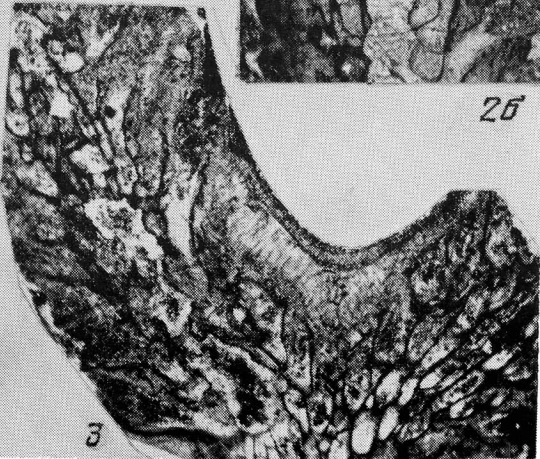
2а



2б



2в



3