

УДК 564.7 : 551.734

ГОРЮНОВА Р. В., ЛАВРЕНТЬЕВА В. Д.

**НОВЫЙ РОД PROPHYLLODICTYA — ДРЕВНЕЙШИЙ  
ПРЕДСТАВИТЕЛЬ КРИПТОСТОМИДНЫХ МШАНОК**

Описаны новый род *Prophyllodictya* и три вида, в том числе два новых — *P. intermedia* (типовой вид) и *P. lauta*. Показан астогенез колоний типового вида. Выявлено стратиграфическое и географическое распространение нового рода, определены его место и роль в филогенезе криптостомид.

Разработка актуальных вопросов происхождения и филогении палеозойских мшанок определила стоящие перед исследователями задачи, решение которых непосредственно связано с ревизией самых древних — раннеордовикских групп этого типа.

Весьма ценной в этом отношении оказалась коллекция ордовикских мшанок, содержащая не только отдельные фрагменты, но и в значительной степени полные колонии с инкрустирующим основанием, часто прекрасной сохранности. Она была собрана преимущественно авторами в течение ряда лет из многих местонахождений на территории Эстонии и Ленинградской области, где развиты различные фации ордовика, богато охарактеризованные мшанками. Авторы глубоко признательны Р. М. Мяннилю и С. В. Рожнову, любезно передавшим несколько колоний мшанок нового рода с о. Вайке-Пакри и из Ленинградской области. Наряду с этим детально и всесторонне изучен дополнительный фактический материал монографических коллекций (ЦНИГРмузея, ЛГУ, ВНИГРИ, ГИН АН СССР и др.).

Среди многочисленных разнообразных по внешней форме колоний, происходящих из отложений аренигского (волхов) и лланвирнского (кунда-ласнамяги) ярусов указанной территории и принадлежащих в большинстве своем к цистопоридам и трепостомидам, обнаружены тонкопластинчатые, ветвистые и даже сетчатые колонии, состоящие из анастомозирующих, но не округлых в сечении, а уплощенных прутьев. Чисто внешне подобный план строения скелета колоний свидетельствует о несомненной принадлежности выявленных мшанок к криптостомидам, а точнее, к птилидиктиинам, отличающимся двухслойно-симметричным способом расположения автозооциев с образованием мезотеки.

Изучение внутреннего строения колоний этих мшанок в тонких прозрачных ориентированных шлифах с различными увеличениями подтвердило наличие у них бифолиатной структуры. Вместе с тем были выявлены некоторые черты морфологии, которые не позволяют отождествить их ни с одним из известных родов птилидиктиин. К таким признакам относятся прямые трубчатые автозооциии с округло-овальными устьями, неясно пластинчатая, часто с пережимами микроструктура стенок, отсутствие дифференциации на эндо- и экзозоны, развитие многочисленных и крупных кенозооциев, расположенных продольными рядами на проксимальных концах и в краевых участках колоний. Это послужило основанием для выделения нового рода *Prophyllodictya* с двумя новыми видами — *P. intermedia* и *P. lauta*.

Помимо перечисленных видов к роду *Prophyllodictya* отнесены еще два ранее известных вида: *Stictoporella gracilis* (Eichwald, 1840) и *Phyllo-dictya flabellaris* (Bassler, 1911). Первый из них происходит из аренига (верхнего волхова) окрестностей Ленинграда и нуждается в дополнитель-

ном исследовании, что в настоящее время сделать невозможно, поскольку шлифы колоний *S. gracilis* хранятся в Британском музее естественной истории и не доступны нам для переизучения. Иллюстрации к этому виду, приведенные Басслером [7], несмотря на довольно лаконичное описание, допускают принадлежность *S. gracilis* к *Prophyllodictya* из-за отсутствия у него гетерозоооциев (метазоооциев) и капилляров, характерных для *Stictoporella*.

Что касается второго вида — *Phyllodictya flabellaris*, известного из Лланвирна, те, вероятно, он был ошибочно отнесен к роду *Phyllodictya*, поскольку для последнего характерны капилляры в мезотеке, отсутствующие у *Ph. flabellaris*.

Коллекция хранится в Палеонтологическом институте АН СССР (ПИН) под № 3535.

### Астогенез колоний *Prophyllodictya intermedia*

Морфогенез и астогенез древнейших представителей отряда, относимых к птилиодиктиинам, изучены еще недостаточно хорошо. Как уже отмечалось, птилиодиктиины характеризуются двухслойно-симметричным способом расположения автозоооциев с образованием мезотеки в процессе роста колонии. У подавляющего большинства бризоологов не вызывает сомнения тот факт, что мезотека формировалась в результате соприкосновения стенок автозоооциев, почкующихся базально-латерально в строго чередующейся последовательности. Результатом такого почкования является трехслойная структура мезотеки и расположение устьев автозоооциев на поверхности колонии правильными продольными и одновременно диагональными рядами, с незначительными нарушениями этого порядка у отдельных представителей.

По способу роста колоний на начальных стадиях астогении (или в зоне астогенетических изменений, по терминологии Р. Бордмана [9]) птилиодиктиины подразделяются условно на две группы. Одни птилиодиктиины имели колонии с жестким и неподвижным прикреплением к субстрату, другие соединялись подвижно путем сочленения заостренной, вертикально растущей части колонии с расширенным основанием [1, 5]. Отмечалось также, что в обоих случаях птилиодиктиины имели однослойную структуру скелета на проксимальном конце колонии [1, 2, 6].

Г. Г. Астрова обратила внимание, что у некоторых птилиодиктиин «начальные базальные участки колоний имеют расширенный обрастающий характер и состоят только из одного слоя ячеек, охватывающих обрастаемый предмет. Двухслойно-симметричная вертикально растущая колония постепенно развивается от базальной обрастающей части, изменяя, таким образом, первоначальный боковой тип почкования на вертикальный билатеральный, который возникает только в одном участке первоначально обрастающей колонии» [1, с. 95].

В. П. Нехорошев также отмечал, что «у большинства двухслойно-симметричных форм мшанок начальная стадия развития бывает однослойной, прочно прирастающей к постороннему предмету, а затем формируется складка и далее растет двухслойно-симметричная пластинчатая колония, которая в дальнейшем уже не утрачивает приобретенного признака — двухслойной симметрии, в развитых колониях значительно превосходит размеры однослойного основания» [5, с. 44].

К сожалению, до сих пор последовательность изменения морфологических структур в астогенезе колоний птилиодиктиин никем не описывалась и не иллюстрировалась на конкретном фактическом материале. Как правило, приводились изображения только внешней формы колонии и не более трех сечений уже морфологически зрелого участка колонии [1—3, 5, 8, 11].

В изученной коллекции из 11 колоний типового вида *P. intermedia* одна сетчатая форма сохранилась почти полностью. Ее базальная (проксимальная) часть представлена инкрустирующим основанием, с постепенным переходом в возвышающийся над субстратом уплощенный прут,

который разветвляется, и анастомозирующие дистально ветви создают сетчатую конструкцию в виде веера или листа не совсем правильной формы (рис. 1). Поскольку подобная степень сохранности колоний у мшанок представляет весьма редкое явление, то можно полагать, что мы обладаем уникальным фактическим материалом для изучения астогенеза колоний нового рода.

Главная цель нашего исследования — это попытка установить, как же все-таки шло становление бифолиатной структуры на ранних стадиях астогенеза, а также определить роль двухслойной симметрии в филогенезе криптостомид и уточнить ее систематическое значение.

Для решения этих задач из указанной колонии *P. intermedia* было сделано предельно возможное число последовательных специально ориентированных шлифов, которые помогли выявить и изучить относительно

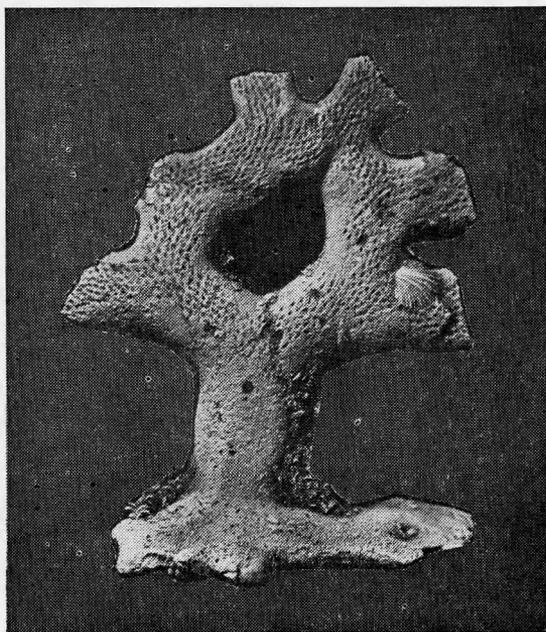
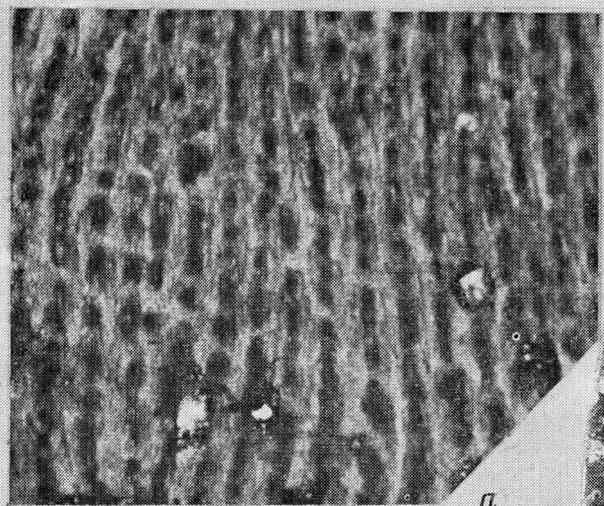


Рис. 1. *Prophyllodictya intermedia* sp. nov. ( $\times 2$ ); экз. № 3535/939; общий вид сетчатой колонии с расширенным пластинчатым основанием; Ленинградская область, карьер Бабино; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (В11γ)

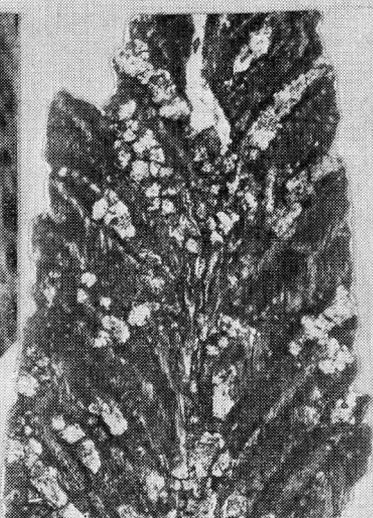
полную картину астогенетических изменений в пределах этой сетчатой колонии.

Исследование поверхностных и продольных сечений пластинчатого основания по обе стороны вертикально направленного прута показало, что инкрустирующий слой представляет собой ребристую структуру (рис. 2, а). Ребристость определяется чередованием гребней и понижений. Гребни округлые, плотные, с однородной пластинчатой микроструктурой. Углубления выполнены кенозооeciями, расположенными, как правило, в один ряд. Описанную морфологическую структуру, по-видимому, следует относить к особому типу кенозооeciев, ранее неизвестному у криптостомид. На всей поверхности пластинчатого основания устья автозооeciев не обнаружены. Отсутствуют также какие-либо следы вторичного замещения автозооeciев с последующим изменением их морфологии. Следовательно, можно утверждать, что инкрустирующий базальный слой колонии образовался путем формирования кенозооeciев, а не в результате почкования стелющихся по субстрату автозооeciев.

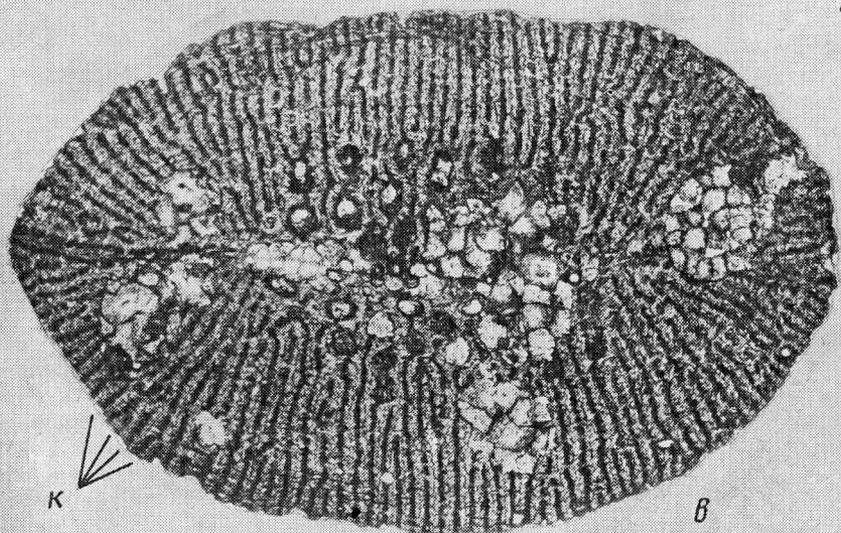
По-видимому, процесс секретирования инкрустирующего слоя был непосредственно связан с функцией анцеструлы. Возможно также, что ке-



a

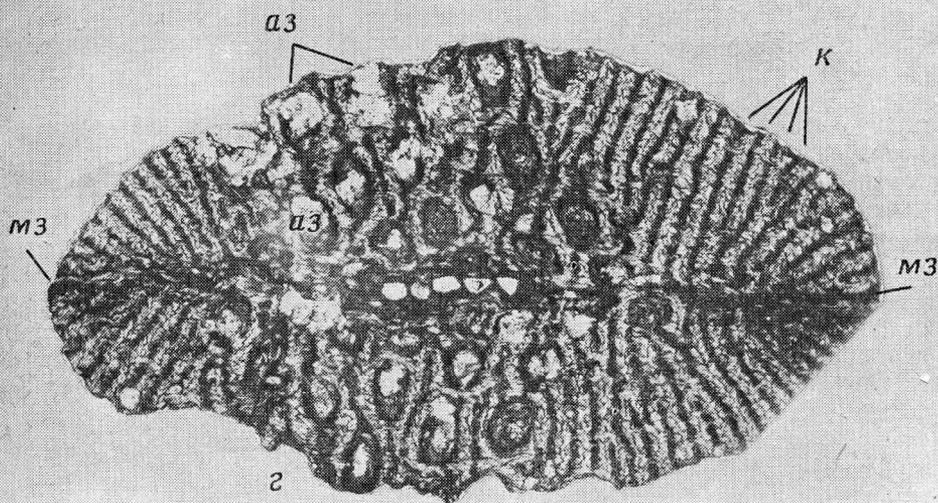


b



K

c



a3

K

m3

a3

m3

d

нозооэци в колонии появились раньше, чем автозооэци первой генерации, либо они почковались одновременно. Первые из них располагались, очевидно, горизонтально вокруг анцеструлы, а автозооэци почковались, вероятно, вертикально по отношению к субстрату и анцеструле. Поскольку автозооэци имели удлинненно-трубчатую форму, то проксимальный участок возвышающегося прута сложен только основаниями автозооэциев. Это подтверждается отсутствием их устьев в этой части колонии, которая, как и пластинчатое основание, имеет ребристую структуру (рис. 2, а). Вероятно, кенозооэци выполняли функцию прикрепления и укрепления. Развитие их как в базальном слое, так и на боковых участках прутьев в направлении к их дистальным концам обеспечивало стабильное положение на субстрате растущей колонии.

Автозооэци были вскрыты на продольном и поперечном срезах этого же участка колонии (рис. 2, б, в). На предлагаемых фотографиях хорошо видно, что автозооэци имели форму прямых и длинных трубок. Они почковались вертикально вверх под острым углом по отношению друг к другу лишь в центральной части прута (рис. 2, б). В краевых участках прута, т. е. вокруг пучка вертикально растущих автозооэциев, развивались те же морфологические структуры, что и в основании колонии (рис. 2, в). Аналогичное внутреннее строение имеют и другие виды нового рода (табл. V, фиг. 1г, 2б). Однако ни на одном из этих срезов мы не наблюдаем еще четко выраженной мезотеки. Следовательно, на данной стадии роста колонию еще нельзя назвать бифолиатной, хотя в центре прута и только с одной стороны, на поверхности которой открываются устья автозооэциев, мезотека приобретает более ясные очертания (рис. 2, б; табл. V, фиг. 1г, 2б). Разделение веточки на симметричные слои едва намечается. Устья автозооэциев еще не имеют правильного продольно-диагонального расположения.

Следующее поперечное сечение, отвечающее более поздней стадии астогенеза, вскрывает уже полную мезотеку (рис. 2, г). Прут в процессе роста становится более уплощенным, приобретая линзовидную форму в поперечном сечении. На данной стадии роста колонии автозооэци открываются лишь в расширенной, центральной части прута. Его суженные края и промежутки между автозооэциями выполнены кенозооэциями (рис. 3).

На всех последующих поперечных сечениях прутьев на каждой веточке сетчатой колонии сохраняется их бифолиатное строение с ясно выраженной мезотеккой (рис. 2, г), причем в каждом случае наблюдается повторение морфологических структур предыдущих генераций. Ни автозооэци, ни кенозооэци, ни характер их взаимного расположения практически не претерпевают каких-либо существенных изменений в процессе дальнейшего роста колонии.

В заключение этого обзора можно сделать следующие выводы. Последовательность изменения морфологических структур в процессе роста колонии нового рода условно делится на две стадии. Первая из них, вероятно, соответствует зоне астогенетических изменений. В ней прослеживается постепенное становление признаков от генерации к генерации. К сожалению, начальный астогенез мы не наблюдали. Нам не удалось проследить почкование автозооэциев непосредственно от анцеструлы. Причины этого кроются не только в микроскопических размерах анцеструлы и автозооэциев, но и в далеко еще не совершенной методике из-

Рис. 2. *Prophyllodictya intermedia* sp. nov.; экз. № 3535/939; а — тангенциальное сечение пластинчатого основания, на котором пет устьев автозооэциев, вся поверхность имеет ребристую структуру ( $\times 40$ ); б — продольное сечение, перпендикулярное плоскости симметрии прута ( $\times 15$ ); в — поперечное сечение прута близ основания, мезотека еще нечетко выражена, но бифолиатная структура намечается ( $\times 15$ ); г — поперечное сечение прута в области дихотомии, иллюстрирующее положение мезотеки и характер почкования автозооэциев ( $\times 20$ ); Ленинградская область, карьер Бабино; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (В11г). Обозначения: аз — автозооэци, к — кенозооэци, мз — мезотека

готовления необходимых ориентированных шлифов. При этом нередко вынужденно уничтожаются весьма ценные для данного исследования участки внутреннего строения колоний. Тем не менее мы установили, что обособление мезотеки, а следовательно, и разделение колонии на симметричные слои шло постепенно. Именно в зоне астогенетических изменений, очевидно на ее верхней границе, сформировалась билатеральная

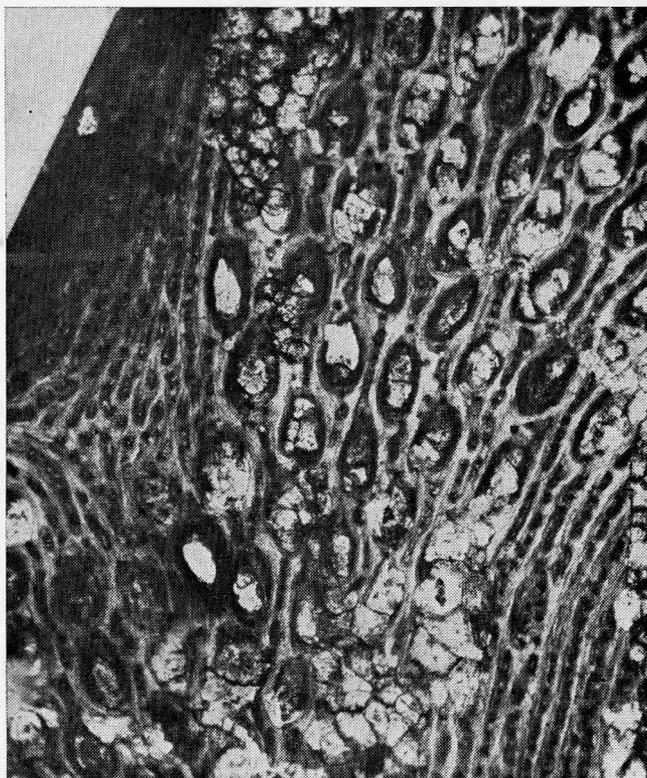


Рис. 3. *Prophyllodictya intermedia* sp. nov. ( $\times 20$ ); экз. 3535/939; тангенциальное сечение прута; Ленинградская область, карьер Бабино; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (В<sub>П</sub>)

симметрия. Затем этот признак закрепился в астогенезе колонии. На второй стадии астогенеза (зона астогенетических повторений) происходило уже копирование гомологичных морфологий.

#### ПОДОТРЯД PTILODICTYINA

СЕМЕЙСТВО RHINIDICTYIDAE ULRICH, 1893

Род *Prophyllodictya* Gorjunova, gen. nov.

Название рода от *pro* греч. — перед и *Phyllodictya*.

Типовой вид — *P. intermedia* sp. nov.; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (В<sub>П</sub>) и средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт; Эстония и Ленинградская область.

Диагноз. Колонии ветвистые, пластинчатые (листообразные) и сетчатые, двухслойно-симметричные, диморфные. Мезотека без капилляров. Автозооеции удлинненно-трубчатые без коленчатого изгиба. Стенки автозооециев параллельно-пластинчатой микроструктуры, морщинистые, иногда четковидные. Диафрагмы в автозооециях редкие. Гемисепт нет. Устья автозооециев округлые или овальные, на поверхности колонии расположены продольно-диагональными рядами. Проксимальные и боковые участки ветвей и прутьев ребристые. Кенозооеции имеют продольно-рядовое

расположение на поверхности колонии. Встречаются пятна из скоплений кенозооциев.

**С о с т а в.** Четыре вида: *P. intermedia* sp. nov. — нижний ордовик, арениг, волховский горизонт и средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт Эстонии и Ленинградской области; *P. gracilis* (Eichwald, 1840) — нижний ордовик, арениг, волховский горизонт Ленинградской области; *P. flabellaris* (Bassler, 1911) — средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт Эстонии; *P. lauta* sp. nov. — средний ордовик, лланвирн, ласна-мягиский горизонт Эстонии.

**С р а в н е н и е.** От рода *Phyllodictya* отличается отсутствием капилляров в мезотеке и наличием кенозооциев в виде ребристой структуры с продольно-рядовым расположением.

### ***Phyllodictya intermedia* Gorjunova, sp. nov.**

Табл. V. фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида от *intermedius* лат. — промежуточный.

Голотип — ПИН, № 3535/471; Эстония, карьер Маарду, 14 км к востоку от Таллина; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (верх, В<sub>II</sub>γ).

**О п и с а н и е** (рис. 1—3). Колонии ветвистые, дихотомирующие и сетчатые неправильно-анастомозирующие с расширенным, инкрустирующим основанием (рис. 1). Поверхность прутьев в краевых участках и у основания колоний ребристая. Мезотека у основания прута не развита, затем с ростом колонии она появляется в одной половине, на которой открываются устья автозооциев, а вторая половина прутьев остается без автозооциев. Постепенно мезотека захватывает и вторую половину прута и в верхней части уплощенных прутьев образует на поверхности острые кили. Толщина мезотеки не превышает 0,07 мм. В сетчатой колонии на 10 мм ее ширины приходится один прут, на то же расстояние вдоль колонии — одна петля. Ширина уплощенных прутьев 4—5, толщина 2—4 мм. В области анастомоз ширина прутьев увеличивается до 10 мм. Петли имеют форму округлых, неправильных четырехугольников или овалов длиной 3—6, шириной 2,5—5 мм. Эндозона узкая — 0,03 мм, экзозона 0,50—0,85 мм. Зооциевы удлиненно-трубчатые, прямые, с единичными диафрагмами или без них. Устья автозооциев преимущественно овальные с нечетким контуром. Длина их 0,25—0,40, ширина 0,17—0,22 мм. На 2 мм вдоль колонии приходится два-три устья, по диагонали — три-четыре. Расстояния между устьями в ряду сильно варьируют и равны 0,25—0,65 мм, по диагонали расстояния между устьями менее подвержены колебаниям — 0,20—0,26 мм. Размеры кенозооциев колеблются от 0,02 до 0,09 мм, преобладают 0,05—0,07 мм. В промежутках между устьями автозооциев они образуют продольные ряды или распределяются без определенного порядка. Вокруг каждого из устьев насчитывается шесть — восемь кенозооциев. В краевых участках прутьев или у основания колонии они группируются в продольные ряды. Пятна из скоплений кенозооциев не наблюдались.

**С р а в н е н и е.** От *P. flabellaris* отличается ветвистой формой колоний, отсутствием пятен на поверхности, а также более крупными кенозооциевыми.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний ордовик, арениг, волховский горизонт и средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт Эстонии и Ленинградской области.

**М а т е р и а л.** 11 колоний: 1 — из карьера Маарду, 2 — с о. Вяйке-Пакри, 6 — из Бабинского карьера и 2 — из карьера Путиловские ломки.

### ***Phyllodictya flabellaris* (Bassler, 1911)**

*Phyllodictya flabellaris*: Bassler, 1911, с. 135, табл. 7, фиг. 7, 8, рис. 59.

**О п и с а н и е** (рис. 4). Колонии пластинчатые, листовидные. Ширина обломков не превышает 3 см, толщина 1,3—3,5 мм. Эндозона шириной

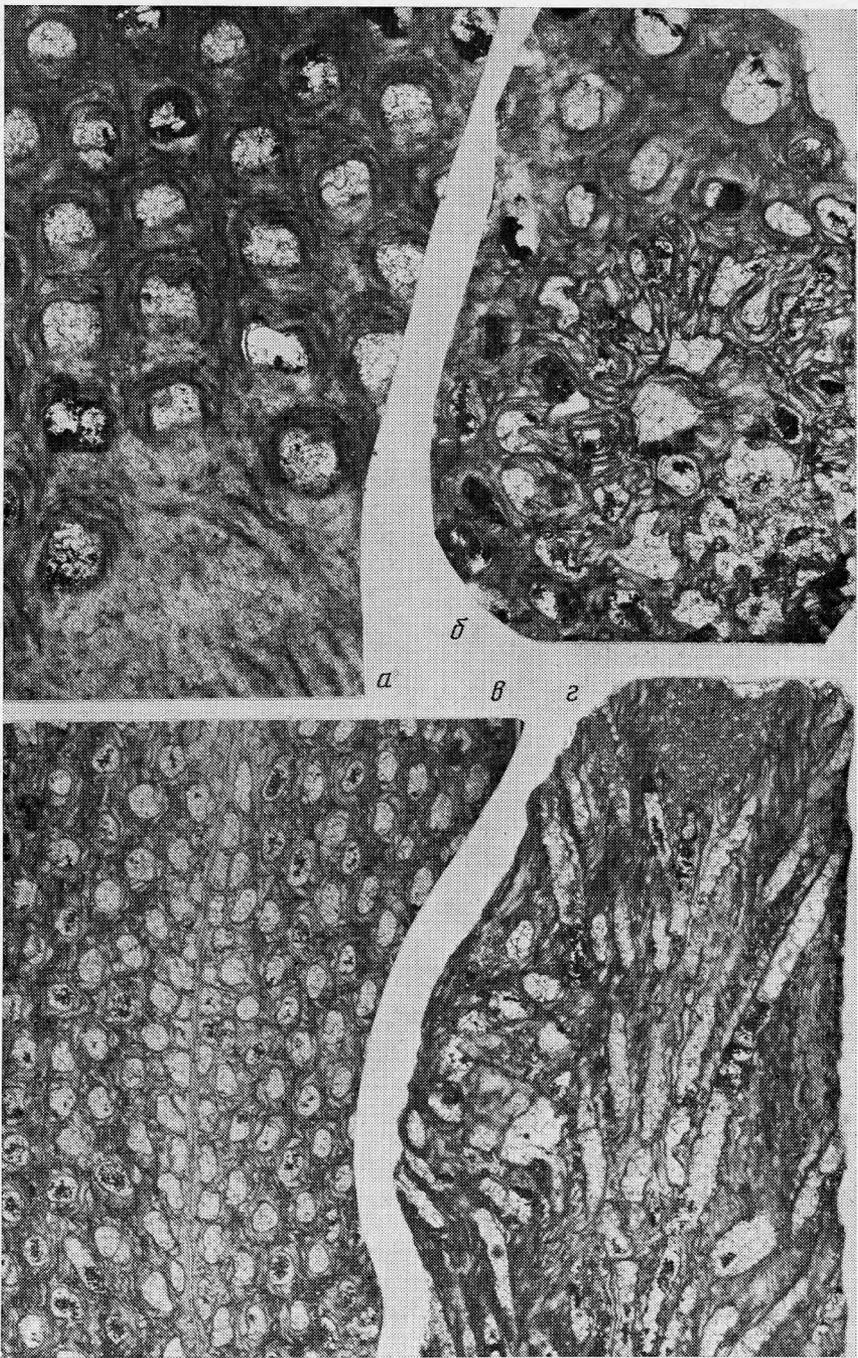


Рис. 4. *Prophyllodictya flabellaris* (Bassler, 1911); экз. № 3535/869: *а* — тангенциальное сечение ( $\times 40$ ); *б* — поперечное сечение базальной части колонии ( $\times 40$ ); *в* — поперечное сечение ( $\times 25$ ); *г* — продольное сечение ( $\times 25$ ); Эстония, о. Вайке-Пакри; средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт

0,2 мм, экзозона — 1,2—3,0 мм. Мезотека нечеткая, ширина ее не более 0,09 мм. Автозооэции прямые, с мезотекой они составляют угол 30°, иногда пересечены одной-двумя диафрагмами. Стенки автозооэциев морщинистые, пластинчатые. Устья автозооэциев с выемкой на проксимальном крае. Диаметр округлых устьев 0,17 мм, длина овальных 0,27—0,33, ширина 0,19—0,23 мм. На 2 мм вдоль колонии приходится 4—4,5 устья, по диагонали — 4,5—5. Промежутки между устьями в продольных и диагональных рядах примерно одинаковы — 0,17—0,25 мм. Изредка где-либо промежуток сужается до 0,07 мм. Многочисленные кенозооэции оконтопривают устья автозооэциев, располагаясь в продольные ряды или беспорядочно. Диаметр их равен 0,02—0,03 мм. На поверхности колоний наблюдаются пятна, не имеющие устьев автозооэциев, а целиком выполненные кенозооэциями. Пятна представляют плоские, ровные или возвышенные поверхности диаметром 1—2 мм.

**Сравнение.** От *P. intermedia* отличается пластинчатой, листовидной формой колонии и наличием пятен из скоплений кенозооэциев на отдельных участках.

**Замечание.** Первое и единственное описание вида было сделано в начале XX в. [7]. На основании нового фактического материала детально изучена морфология и уточнена его родовая принадлежность.

**Распространение.** Средний ордовик, лланвирн, кудаский горизонт Эстонии.

**Материал.** 5 колоний с о. Вяйке-Пакри (прежде о. Рого).

### ***Prophyllodictya lauta* Lavrentjeva, sp. nov.**

Табл. V. фиг. 2

**Название вида** от *lautus* *lar.* — прекрасный, великолепноый.

**Голотип** — ПИН, № 3535/558; Эстония, карьер Маарду; средний ордовик, лланвирн, ласнамягский горизонт.

**Описание.** Колонии ветвистые. Ширина ветвей 2,5, толщина 1,8—2,0 мм. Мезотека прямая, не всегда четкая. Автозооэции прямые, без диафрагм. Стенки автозооэциев толстые, морщинистые; устья их овальные, длиной 0,2—0,3, шириной 0,12—0,15 мм. На 2 мм вдоль колонии приходится 3—3,5 устья, по диагонали — 5. Промежутки между соседними устьями в ряду равны 0,17—0,25 мм. Эти промежутки и поверхность между рядами, а также боковые края прутьев выполнены кенозооэциями, расположенными продольными рядами. Диаметр их варьирует от 0,015 до 0,025 мм. Пятен не наблюдалось.

**Сравнение.** От *P. intermedia*, имеющего близкую форму колоний, отличается меньшими размерами устьев автозооэциев и более мелкими кенозооэциями.

**Распространение.** Средний ордовик, лланвирн, ласнамягский горизонт Эстонии.

**Материал.** Голотип.

\* \* \*

Согласно результатам анализа систематического состава ордовикских мшанок и рассмотренным выше данным, *Prophyllodictya* представляет собой самый древний род среди известных в настоящее время птилидиктиин и, следовательно, криптостомид. Этот род был обнаружен в отложениях нижнего и среднего ордовика, начиная от волхова (верхи аренига) до ласнамяги (лланвирн), на территории Эстонии и Ленинградской области.

С целью определения возможных предков криптостомид было проведено сравнение профиллодикций по ряду морфологических структур, в число которых входят форма и особенности роста колоний, форма и способ почкования автозооэциев, а также особенности и степень развития полиморфизма, с древнейшими родами цистопорид (*Revalotrypa*), трепостомид (*Esthoniopora*) и рабдомезид (*Goldfussitrypa*). Полученные результаты показывают, что криптостомиды филогенетически наиболее близки к цистопоридам. Связь между ними, очевидно, следует проводить

через роды *Revalotrypa* и *Prophyllodictya*. Вероятно, в середине волхова от *Revalotrypa gibbosa* произошла *Prophyllodictya* (рис. 5). От предкового рода она унаследовала трубчатую форму и базально-латеральный способ почкования автозооциев. Эволюционные преобразования выразились в изменении характера роста колоний. Колонии профиллодикций приобрели двухслойно-симметричное строение. Базальные стенки автозооциев, будучи наружными у ревалотрип, стали внутренними, судя по положению мезотеки, у профиллодикций. Этот процесс сопровождался изменением формы устьев от круглой до округло-прямоугольной, а затем оваль-

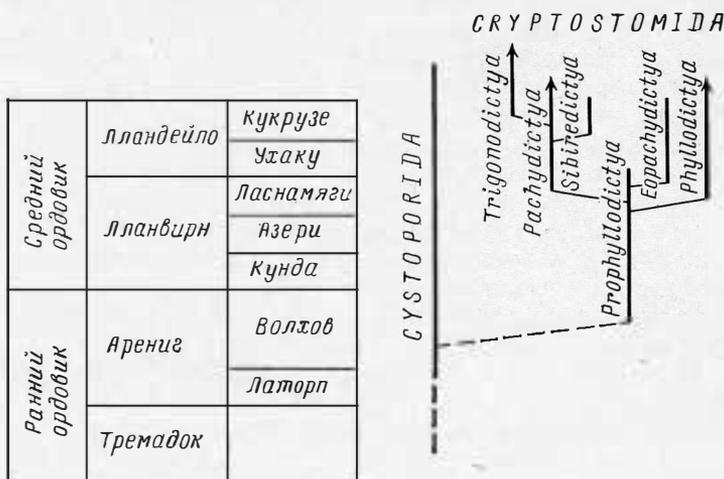


Рис. 5. Схема филогенетических отношений цистопорид и криптостомид

ной, открывавшихся правильными продольными и диагональными рядами. Эта морфологическая особенность закрепилась и оказалась консервативным признаком в филогенезе криптостомид. Весьма важным структурным элементом в колониях профиллодикций являются многочисленные кенозооции разных очертаний, сгруппированные в продольные ряды.

*Prophyllodictya*, вероятно, в середине лланвирна дала начало *Phyllodictya*, а в конце этого века (ласнамяги) — *Pachydictya* (рис. 5). В самом начале лландейла от *Pachydictya* произошла *Epachydictya*, а в конце лландейла последовательно появились *Trigonodictya* и *Sibiredictya*.

Прилагаемая схема показывает время появления и ранний этап эволюции криптостомид (рис. 5). Местом их происхождения с уверенностью можно считать Балтийскую палеозоогеографическую провинцию, поскольку профиллодикции существовали в данной акватории, а за ее пределами находки аренигских криптостомид отсутствуют. Лишь со среднего ордовика началось расширение ареала этой группы, которая постепенно занимала новые экологические ниши в бассейнах Полярного Урала, Пай-Хоя, Новой Земли, Сибири, Китая, Австралии, Западной Европы и Северной Америки [2, 4, 5, 10, 11].

В филогенезе птилидиктиев, несмотря на значительные эволюционные преобразования, связанные с изменением формы автозооциев, развитием полиморфизма, обусловленного разделением функций, двухслойно-симметричный способ роста остался практически без изменений. Следовательно, этот признак можно рассматривать как критерий высокого таксономического значения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Астрова Г. Г. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1965. Т. 106. 431 с.
2. Копачевич Г. В. Силурийские мшанки Эстонии и Подолии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 151. 155 с.

3. *Мянниль Р. М.* Новые мшанки отряда Cryptostomata из ордовика Эстонии // Изв. АН ЭССР. Сер. техн. и физ.-мат. наук. 1958. Т. 7. № 4. С. 330–345.
4. *Мянниль Р. М.* Вопросы стратиграфии и мшанки ордовика Эстонии. Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Таллин, 1959. 40 с.
5. *Нехорошев В. П.* Ордовикские и силурийские мшанки Сибирской платформы // Тр. Всесоюз. н.-и. геол. ин-та, нов. сер. 1961. Т. 41. Вып. 2. 246 с.
6. *Нехорошев В. П.* Палеозойские мшанки отряда Cryptostomata // Тр. Всесоюз. н.-и. геол. ин-та, нов. сер. 1977. Т. 228. 111 с.
7. *Bassler R. S.* The Early Paleozoic Bryozoa of Baltic Provinces // Bull. Smithsonian U. S. Nat. Mus. 1911. № 77. P. 1–382.
8. *Blake D. B.* The order Cryptostomata // Treatise on invertebrate paleontology. Pt G. V. 1. N. Y., Lawrence: Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1983. P. 440–452.
9. *Boardman R. S.* General features of the class Stenolaemata // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. G. V. 1. N. Y., Lawrence: Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1983. P. 49–138.
10. *Karklins O. L.* Introduction to the suborder Ptilodictyina // Treatise on invertebrate paleontology. Pt G. V. 1. N. Y., Lawrence: Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1983. P. 453–487.
11. *Ross J. R. P.* Ordovician, Silurian and Devonian Bryozoa of Australia // Bull. Bur. Miner. Resources, Geol. and Geophys. Dept. Nat. Developm. Common Wealth Australia. 1961. № 50. P. 1–58.
12. *Ulrich E. O.* American Paleozoic Bryozoa // J. Cincinnati Soc. Natur. History. 1882. V. 5. P. 121–175, 232–257.

Палеонтологический институт  
АН СССР

Поступила в редакцию  
28.1.1986

