

УДК 564.7 : 551.733.1

ГОРЮНОВА Р. В.

## О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ РОДА REVALOTRYPA (BRYOZOA)

Обоснована принадлежность рода *Revalotrypa* к отряду *Cystoporida*. Приведены диагнозы семейства *Revalotrypidae* и рода *Revalotrypa*, показан их состав и распространение. Описаны типовой вид *R. gibbosa* (Bassler, 1911) и новый вид *R. eugeniae* из аренигского яруса Эстонии и Ленинградской обл.

Для понимания исторического развития мшанок важно выяснить, какие таксоны стояли у их истоков, где и когда они появились.

Ревизия палеозойских мшанок показала, что древнейшим следует признать комплекс форм из латорпского горизонта, который обнажается на территории Ленинградской обл. (бассейн р. Волхов) и Эстонии (карьеры Сухкрумяги и Маарду, п-ов Палдиски, Вьяке-Пакри). Этот комплекс включает всего лишь два рода — *Revalotrypa* и *Esthoniopora*. Впервые его обнаружила Е. А. Модзалевская [9] в районе Старой Ладоги. В настоящее время имеются дополнительные сборы как из тех же, так и из новых местонахождений Ленинградской обл. и Эстонии. Однако они не обогатили таксономический состав латорпского комплекса. Данные из посмертной статьи Модзалевской [10] о присутствии рода *Dittopora* среди латорпских мшанок сомнительны и ненадежны, поскольку определения основаны только на внешнем виде колоний.

Таким образом, достоверный состав мшанок с этого стратиграфического уровня по-прежнему ограничивается двумя родами, а Восточно-Европейская платформа (Ленинградская обл. и Эстония) остается единственным местом в мире, где встречаются самые древние мшанки. Отсюда естественно следует вывод о том, что фактическая летопись мшанок начинается с ордовика, причем не с самого начала тремадока, как считают некоторые палеонтологи, а с раннего аренига [5—7], поскольку тремадоковский *Marcusodictyon priscum*, претендовавший на роль древнейшего представителя [4, 15], как показала ревизия его типовых образцов, в действительности не имеет признаков мшанок [16, 18].

Итак, *Revalotrypa* и *Esthoniopora*, будучи самыми древними родами мшанок, играют важную роль в понимании происхождения этой группы. Решение данного вопроса осложняется разногласиями, связанными с отрядной принадлежностью указанных родов. Согласно классификации Р. Басслера [14, 15], оба они входят в отряд *Trepostomida*. Г. Г. Астрова [1—3] включила ревалотрип в состав выделенного ею отряда *Cystoporida*, оставив эстониопор среди трепостомид. Тем самым она положила начало разногласиям о систематической принадлежности этих родов. Большинство исследователей относили и по-прежнему относят их к трепостомидам [4, 11, 12, 17, 19, 20]. В этом вопросе я следую за Астровой и включаю ревалотрип в отряд *Cystoporida* [6, 7]. В данной статье я пытаюсь обосновать эту точку зрения, рассматривая широкий круг вопросов, касающихся морфологии, ареала и времени существования ревалотрип. Понять положение рода *Revalotrypa* в системе мшанок нельзя без глубокого и всестороннего анализа морфологии и астогенеза колоний этого рода, без оценки таксономического значения отдельных признаков и, наконец, без уточнения терминологии.

При решении указанных задач были использованы многочисленные коллекции ордовикских мшанок, преимущественно собранных автором в Эстонии и Ленинградской обл. Среди них имеются десятки колоний ревалотрип, как полных, так и фрагментов, из которых изготовлено более 100 прозрачных ориентированных шлифов. Колонии, как правило, приурочены к глауконитовым песчаникам и известнякам аренигского яруса. Дополнительный материал из тех же местонахождений был получен от С. В. Рожнова (ПИН АН СССР). Кроме того, просмотрены монографические коллекции ЦНИГРмузея и ЛГУ, а также латорпские мшанки в коллекциях В. И. Пушкина (БелНИГРИ).

Род *Revalotrypa* с типовым видом *Nicholsonella gibbosa* в 1952 г. установил Басслер, который включил его в семейство *Halloporidae* отряда *Trepotomida* и сопроводил кратким диагнозом: «Подобен *Nicholsonella*, но обычно без диафрагм в зооэциях и мезопорах. Гранулированная структура стенок, как у *Dianulites*» [14, с. 383]. В последующее десятилетие *Revalotrypa* рассматривался как самостоятельный монотипичный род трепостомид [15], либо как синоним рода *Nicholsonella* в том же отряде [4]. А род *Nicholsonella* в это же время пополнялся новыми видами с признаками ревалотрип [9, 22].

Взгляды ученых на положение ревалотрип в системе мшанок разделились после того, как Астрова [1] в 1964 г. выделила отряд *Cystoporida*, объединив в нем два циклостомидных и два трепостомидных семейства. Некоторые исследователи негативно восприняли перевод в цистопориды семейства *Dianulitidae* [17, 19, 20]. Трудно было бы не согласиться с их мнением, если бы семейство дианулитид принималось как монотипичное в его первоначальном понимании [21]. К сожалению, род *Revalotrypa*, оказавшийся без надлежащего учета его скелетной морфологии и лишь на основании зернистой микроструктуры стенок в одном семействе с *Dianulites*, также не признали цистопоридной мшанкой. На взгляд автора, объединение ревалотрип в одном семействе с дианулитами ошибочно, а отнесение рода *Revalotrypa* к отряду цистопорид правомерно.

Всесторонний сравнительно-морфофункциональный анализ родов *Dianulites* и *Revalotrypa* показал как сходство, так и различия между ними в фундаментальных чертах морфологии. Прежде всего они близки по форме колоний, которые могут быть пластинчатыми, дисковидными, полусферическими или неправильно массивными, варьирующими по своим размерам. Помимо этого их сближают простой базально-латеральный способ почкования и зернистая микроструктура стенок автозооэциев.

Существенные различия между указанными родами, не учтенные Астровой, выражаются прежде всего в форме автозооэциев, которая служит критерием отрядной принадлежности у палеозойских мшанок. Дианулиты имеют типично трепостомидную морфологию автозооэциев в виде многогранных удлиненных призм с полигональными апертурами, расположенными терминально. Ревалотрипам свойственны трубчато-цилиндрические автозооэции с круглыми апертурами (табл. III, фиг. 1, 2). Объединению этих родов препятствуют также отсутствие полиморфизма в колониях дианулитов и наличие «мезопор без диафрагм» (по терминологии Басслера [14]) у ревалотрип (табл. III, фиг. 1–3).

Все сказанное выше дает право присоединиться к тем исследователям, которые считают дианулитов трепостомидами. Однако ревалотрип, по моему мнению, целесообразно оставить среди цистопорид в составе самостоятельного семейства *Revalotrypidae* [6, 7]. Один из главных признаков этого семейства составляет присутствие в колониях «мезопор без диафрагм». Их морфология подробно описывается ниже.

В колониях ревалотрип в промежутках между автозооэциями присутствуют мелкие, длинные и пустотелые трубочки с зернистой микроструктурой стенок, как у автозооэциев, без каких бы то ни было диафрагм (табл. III, фиг. 2в, 3). В поперечном сечении они имеют округло-многоугольное очертание (табл. III, фиг. 2б). Эти трубочки отпочковывались на проксимальных концах автозооэциев в базальных участках колоний и

росли без изменений в онтогенезе параллельно и одновременно с автозоооцеями в дистальном направлении, целиком заполняя промежутки между ними и распределяясь более или менее равномерно. На отдельных участках колоний трубочки иногда образуют скопления в виде пятен. Морфологически они отличаются от мезопор или, точнее, мезозоооцеив [17] не только тем, что в них нет диафрагм, как указывал Басслер, но и заложением их не в экзозоне, где обычно почковались последние, а в базальной области колоний.

Астрова [1, 2] переименовала рассматриваемые структуры ревалотрип в цистопоры, с которыми их сближает как положение в астогенезе колоний, так и характер распределения вокруг автозоооцеив. Однако отсутствие диафрагм резко отграничивает их от цистопор, имеющих внутри полостей не только прямые или слабоизогнутые диафрагмы, но цистифрагмы и пузыреобразные структуры.

Нельзя отождествлять указанные «мезопоры без диафрагм» ни с эксилязоооцеями, ни с метазоооцеями, хотя по форме «трубочек» все три морфологические структуры имеют между собой гораздо больше общих признаков, чем с мезозоооцеями и цистопорами. Прежде всего они лишены внутризеооциальных структур, т. е. диафрагм.

Тем не менее использовать термин «эксилязоооцеи» для описанных выше структур у ревалотрип не следует. Этот термин Астрова [3] предложила вместо «эксилязпор», под которыми Н. Н. Дунаева и И. П. Морозова [8, с. 86] понимали «маленькие ячейки» или «недоразвитые ячейки», принимаемые иногда за мезопоры в колониях трепостомид. По их мнению, «эти образования имеют вид коротких, пустотелых трубок, развитых между ячейками в пределах зрелой зоны колонии. Они отличаются от типичных мезопор раннепалеозойских мшанок отсутствием диафрагм» [8, с. 87]. В отличие от эксилязоооцеив трубочки ревалотрип не короткие, а длинные, равные автозоооцеям, и почковались не в экзозоне колоний, а в их базальных участках. Кроме того, эксилязоооцеи обычно редкие и разбросаны беспорядочно вокруг автозоооцеив, а у ревалотрип «трубочки» обильны и окружают актозоооцеи кольцом, плотно примыкая друг к другу.

С метазоооцеями они сближаются по характеру распределения вокруг автозоооцеив и внутрикониальному изобилию, но резко отличаются по размерам и месту заложения их в астогенезе колонии, т. е. в зоне изменений, а не в экзозоне, где обычно развивались метазоооцеи. Следовательно, «трубочки» ревалотрип нельзя относить к метазоооцеям.

О своеобразии рассматриваемых структур в колониях ревалотрипид свидетельствует форма, место и способ их заложения в астогенезе, постоянство их онтогенеза, внутрикониальное изобилие и распределение вокруг автозоооцеив. Перечисленные признаки говорят о том, что это, несомненно, видоизмененные специализированные зоооцеи, для которых предлагается новое название — «неозоооцеи» (от греч. *neos* — «новый» и зоооцей).

Скелетная морфология, внутрикониальное изобилие и характер распределения неозоооцеив вокруг автозоооцеив позволяет предполагать, что они укрепляли, защищали и очищали колонии.

Ниже приводятся диагноз семейства *Revalotrypidae* и уточненный диагноз рода *Revalotrypa*, их состав и распространение, а также описание типового и одного нового видов.

ОТ Р Я Д C Y S T O P O R I D A  
П О Д О Т Р Я Д C E R A M O P O R I N A B A S S L E R, 1913  
С Е М Е Й С Т В О R E V A L O T R Y P I D A E G O R J U N O V A, 1986

Диагноз. Колонии пластинчатые (одно- и многослойные) и массивные (полусферические и желваковидные), триморфные. Почкование базально-латеральное. Автозоооцеи трубчато-цилиндрические, суженные проксимально, с диафрагмами или без них. Микроструктура стенок зер-

пистая. Стенки мелкопористые. Апертуры автозоооциев круглые, без лунариев. Полиморфизм представлен неозоооциями. Они формировались в базальных участках колоний и распределялись вокруг автозоооциев равномерно в один ряд или неравномерно и беспорядочно. Неозоооциии трубчатые, многогранно-призматические, с зернистой структурой стенок. Пятна различных размеров и очертаний. Они состоят из скопления однородных или укрупненных неозоооциев. Цистопор и минупор нет.

**Сравнение.** От церамопорид отличается наличием круглых апертур без лунариев, зернистой структурой стенок и присутствием многочисленных неозоооциев.

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

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

**Замечание.** *Haplotrypa* и *Favicella* переведены в состав ревалотрипид из семейства Ceramoporidae (подотряд Ceramoporina, отряд Cystoporida), *Metelipora* — из семейства Fistuliporidae (подотряд Fistuliporina, отряд Cystoporida), а *Diazipora* — из семейства Mesotrypidae (подотряд Hallopogina, отряд Trepostomida) из-за трубчато-цилиндрической формы их автозоооциев с круглыми апертурами и наличия неозоооциев. Последние принимались ранее за мезозоооциии, так как плохо и неправильно ориентированные сечения колоний давали ложную картину, в которой неозоооциии выглядели как диафрагмированные трубочки. В истинно продольном срезе колоний эти структуры не содержат диафрагм и их морфология идентична неозоооциииам ревалотрипид [3, табл. 16, фиг. 2].

### Род *Revalotrypa* Bassler, 1952

*Revalotrypa*: Bassler, 1952, с. 382; 1953, с. 107.

*Nicholsonella*: Астрова и др., 1960, с. 69 (pars).

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

**Диагноз.** Колонии пластинчатые (инкрустирующие) и массивные однослойные и многослойные. Автозоооциии удлиненно-трубчатые, с круглыми или округло-овальными апертурами без лунариев. В отдельных автозоооцииих спорадически встречаются редкие (одна-две), прямые или слабо вогнутые диафрагмы. Неозоооциии удлиненно-призматические, полигональные в поперечных срезах, вокруг автозоооциев распределены в один ряд. Иногда неозоооциии на отдельных участках колоний без какой-либо закономерности образуют скопления в виде пятен на поверхности.

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

**Видовой состав.** Шесть видов: *R. eugeniae* sp. nov. — нижний ордовик, арениг, латорпский горизонт (В<sub>1</sub>) Ленинградской обл.; *R. gibbosa* (Bassler, 1911), *R. arborea* (Modzalevskaja, 1953), *R. papillaris* (Modzalevskaja, 1953) — нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (В<sub>2</sub>) и средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт (В<sub>3</sub>) Эстонии и Ленинградской обл.; *R. huoi* (Yang, 1957) — нижний ордовик, верхи аренигского яруса Китая; *R. duplex* (Modzalevskaja, 1953) — средний ордовик, лланвирн, кундаский горизонт (В<sub>3</sub>) Эстонии и Ленинградской обл.

**Замечание.** Пять видов ревалотрипид, кроме *R. eugeniae* и *R. gibbosa*, ранее находились в составе рода *Nicholsonella*.

*Revalotrypa eugeniae* Gorjunova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида в память Евгении Алексеевны Модзалевской.

Голотип — ПИН, № 3535/942; Ленинградская обл.; правый берег р. Лава, д. Васильково; нижний ордовик, арениг, латорпский горизонт (В<sub>1</sub>).

Описание. Колония пластинчатая, однослойная, мелкая, размером 2×4 мм. Толщина слоя 3–4 мм. Толщина стенок автозооцеи колеблется от 0,010 до 0,035 мм. Апертуры автозооцеи округло-овальные, длиной 0,36–0,45 мм и шириной 0,25–0,27 мм. На 2 мм поверхности колонии приходится две–четыре апертуры. Неозооцеи окружают автозооцеи по 3–12, располагаясь обычно в один ряд. Диаметр неозооцеи 0,06–0,08 мм. Их скопления образуют пятна размером 0,65×1,10 мм. Диаметр отдельных неозооцеи в пятнах достигает 0,18–0,22 мм.

Сравнение. Отличается от *R. gibbosa* мелкими колониями, более крупными апертурами и более мелкими неозооцеями.

Материал. Голотип.

*Revalotrypa gibbosa* (Bassler, 1911)

Табл. III, фиг. 2, 3

*Nicholsonella gibbosa*: Bassler, 1911, с. 224, табл. II, фиг. 1–6, рис. 125, 126.

Лектотип — экземпляр, изображенный Басслером [13, табл. II, фиг. 2, 6]; хранится в Британском музее естественной истории (Лондон): Ленинградская обл., правый берег р. Лава, д. Васильково; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (В<sub>2</sub>).

Описание. Колонии массивные, неопределенных очертаний или правильные, полусферические, с гладкой или морщинистой эпитекой, одно- или многослойные. Размеры колоний варьируют от 5 до 20–30 мм. Толщина слоев обрастания от 2–3 до 10–20 мм. Апертуры автозооцеи круглые, от 0,26 до 0,40 мм, обычно 0,36 мм в диаметре. На 2 мм поверхности колонии во всех направлениях приходится пять апертур. Вокруг каждого автозооцеи в один ряд располагаются 10–12 неозооцеи. Диаметр неозооцеи 0,07–0,11 мм. Скопления более крупных неозооцеи, достигающих 0,30–0,36 мм в диаметре, образуют пятна округло-прямоугольных очертаний размером 3,6–1,8 мм.

Сравнение. Отличается от *R. eugeniae* крупными и более разнообразными по форме колониями, более мелкими апертурами и наличием пятен из скопления гипертрофированных неозооцеи.

Распространение. Нижний ордовик, аренигский ярус, волховский горизонт; Ленинградская обл. и Эстония; средний ордовик, лланвирнский горизонт, кундаский и ласнамягский горизонты; Эстония.

Материал. 9 колоний: 3 — из карьера Сухкрумьяги и 6 — из карьера Маарду.

ЛИТЕРАТУРА

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. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1965. Т. 106. 431 с.
3. Астрова Г. Г. История развития, система и филогения мшанок. Отряд *Trepostomata* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 169. 240 с.
4. Астрова Г. Г., Морозова И. П., Шульга-Нестеренко М. П. Отряд *Trepostomata* // Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 57–71.
5. Горюнова Р. В. Происхождение и ранняя дивергенция мшанок // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1986. Т. 61. № 1. С. 119.
6. Горюнова Р. В. Происхождение и ранняя дивергенция стенолемат // 7-й Всесоюз. коллоквиум по современным и ископаемым мшанкам. М., 1986. Тезисы докл. М., 1986. С. 16–18.
7. Горюнова Р. В. Раннеордовикские мшанки: их систематический состав и распространение // 7-й Всесоюз. коллоквиум по современным и ископаемым мшанкам. М., 1986. Тезисы докл. М., 1986. С. 15–16.

8. Дунаева Н. Н., Морозова И. П. Особенности развития и систематическое положение некоторых позднепалеозойских трепостомат // Палеонтол. журн. 1967. № 4. С. 86–94.
9. Модзалевская Е. А. Трепостоматы ордовика Прибалтики и их стратиграфическое значение // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1953. Вып. 78. С. 91–196.
10. Модзалевская Е. А. Мшанки семейства Dittoporidae из ордовика Ленинградской области // Ежегод. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Т. 29. Л.: Наука, 1986. С. 74–91.
11. Мянниль Р. М. Вопросы стратиграфии и мшанки ордовика Эстонии: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Таллин, 1959. 40 с.
12. Пушкин В. И. Сообщества мшанок и брахиопод в ниже-среднеордовикских отложениях Южной Прибалтики // Палеонтология и ее роль в познании строения территории Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1986. С. 33–63.
13. Bassler R. S. The Early Paleozoic Bryozoa of Baltic Provinces // Bull. Smits. U. S. Nat. Museum. 1911. № 77. P. 1–382.
14. Bassler R. S. Taxonomic notes on genera of fossil and recent Bryozoa // J. Wash. Acad. Sci. 1952. V. 42. № 12. P. 381–385.
15. Bassler R. S. Bryozoa // Treatise on invertebrate paleontology. New York; Lawrence: Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1953. Pt G. P. 1–253.
16. Garwood E. P., Taylor P. D. Early structural and ecological diversification in the Bryozoa // Origin mayor invertebrate groups. L., 1979. P. 209–234.
17. Ross J. P. R. Early Ordovician ectoproct from Oklahoma // Oklahoma Geol. Notes. 1966. V. 26. № 8. P. 216–224.
18. Taylor P. D. Marcusodictyon Bassler from the Lower Ordovician of Estonia: not the earliest bryozoan but a phosphatic problematicum // Alcheringa. 1984. № 8. P. 177–186.
19. Utgaard J. A revision of North American genera of Ceramoporoid bryozoan (Ectoprocta). Pt I. Anolotichiidae // J. Paleontol. 1968. V. 42. № 4. P. 1033–1045.
20. Utgaard J. Systematic descriptions for the order Cystoporata // Treatise on invertebrate paleontology. New York; Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, 1983. Pt G. V. 1. P. 358–369.
21. Vinassa de Regny P. E. Sulla classificazione dei Trepostomidi // Ital. Soc. sci. natur. atti. 1921. V. 59. P. 212–231.
22. Yang K. C. Some Bryozoa from the upper part of the Lower Ordovician of Liangshan, Southern Shensi // Acta palaeontol. sinica. 1957. V. 5. P. 1–10.

Палеонтологический институт  
АН СССР

Поступила в редакцию  
3.II 1987

### Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Revalotrypa eugeniae* sp. nov., голотип № 3535/942; 1а — тангенциальное сечение колонии (×60) (Ап — апертуры автозооециев, Нз — неозооедии); 1б — продольное сечение автозооециев (Ав) (×25)

Фиг. 2, 3. *Revalotrypa gibbosa* (Bassler, 1911); 2 — экз. № 3535/624; Эстония, карьер Маарду; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (В<sub>2</sub>); 2а, б — тангенциальное сечение, (2а — ×25, 2б — ×90); 2в — продольное сечение автозооециев и неозооециев (×20); 3 — экз. № 3535/546; Эстония, карьер Сухкрумяги; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт (В<sub>2</sub>); продольное сечение автозооециев и неозооециев, имеющих зернистую микроструктуру стенок (×25). Обозначения, как на фиг. 1



