

На правах рукописи

Кер

КОРОМЫСЛОВА Анна Викторовна

МШАНКИ ЛАТОРПСКОГО И ВОЛХОВСКОГО ГОРИЗОНТОВ (НИЖНИЙ – СРЕДНИЙ
ОРДОВИК) ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

25.00.02 – Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва 2008

Работа выполнена на кафедре палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова и в Палеонтологическом институте РАН

Научный руководитель доктор геолого-минералогических наук, профессор Алексеев Александр Сергеевич

Официальные оппоненты: доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник Дронов Андрей Викторович
кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник Келлер Наталья Борисовна

Ведущая организация Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского

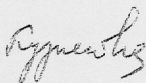
Защита состоится 27 мая 2008 года в 15 час. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д.501.001.87 в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: г. Москва, Ленинские горы, МГУ, геологический факультет, ауд. 415.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке геологического факультета МГУ (6 этаж).

Автореферат разослан 25 апреля 2008 г.

Отзывы, заверенные печатью учреждений, в двух экземплярах просьба направлять по адресу: 119991, г. Москва, Ленинские горы, МГУ, геологический факультет, каф. палеонтологии, Ученому секретарю диссертационного совета.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат геолого-минералогических наук



Кузнецова Т.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Мшанки биллингенского подгоризонта латорпского горизонта (нижний ордовик, флоский ярус) Ленинградской области являются самыми древними в пределах Восточно-Европейской платформы. Создавшиеся в Балтийском бассейне в раннем и начале среднего ордовика благоприятные условия позволили этой группе достичь наибольшего разнообразия по сравнению с другими одновозрастными бассейнами. В средней части волховского горизонта (средний ордовик, дапинский ярус) Ленинградской обл. встречены 4 из 6 известных отрядов мшанок. Древнейшие находки из латорпского горизонта, многочисленность и разнообразие их в волховском горизонте указывают на необходимость их изучения, в целях понимания начального этапа развития типа Bryozoa. Несмотря на наличие публикаций по этой теме (Горюнова, 1992; 1996; Pushkin, Popov, 1999), многие из существующих вопросов остаются еще не освещенными.

Цель и задачи работы. Целью работы явилось определение комплексов мшанок латорпского горизонта, нижней, средней и верхней частей волховского горизонта, а также уточнение морфологии встреченных родов и видов.

Для достижения этой цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Выявить комплексы мшанок, характерные для латорпского горизонта, нижней, средней и верхней частей волховского горизонта.
2. Определить основные этапы в развитии мшанок изучаемого интервала на основании изменения их таксономического состава и особенностей морфологии.
3. Изучить географическое распространение мшанок тремадокского – раннедарвиллского времени и уточнить время и место появления основных отрядов мшанок класса Stenolaemata.

Научная новизна. Детально изучена морфология латорпских и волховских мшанок Ленинградской области. Среди них выделено 5 новых видов и 1 род. Впервые установлены четыре комплекса мшанок: латорпский – 13 видов 7 родов (4 вида установлены впервые и 3 из них новые); нижневолховский – 19 видов 8 родов (4 вида установлены впервые и 2 из них новые); средневолховский – 30 видов 16 родов (3 вида установлены впервые и 3 из них новые); верхневолховский – 36 видов 18 родов (4 вида установлены впервые и 4 из них новые). На этой основе впервые выделены три этапа развития мшанок. На основании смены таксонов мшанок и особенностей их морфологии установлено, что переход от ранневолховского к средневолховскому времени является наиболее важным. Появление всех типов гетерозооциев, присутствующих в колониях изученного интервала произошло в латорпское (неозооэци, мезозооэци и акантозооэци) и ранневолховское (эксилязооэци) время. Впервые составлена сводная схема распространения мшанок для раннего и начала среднего

ордовика всего мира, а также построены карты распространения мшанок в тремадокское, флоское, дапинское и раннедарривилское время.

Теоретическое и практическое значение. Основные результаты могут быть использованы при решении вопросов региональной стратиграфии, при палеобиогеографических построениях и реконструкции путей миграции и расселения ранне- и среднеордовикских мшанок, а также при чтении курса лекций по палеонтологии беспозвоночных.

Основные защищаемые положения.

1. В латорпском и волховском горизонтах присутствуют четыре комплекса мшанок: латорпский (13 видов из 7 родов, 5 семейств, 3 подотрядов и 2 отрядов); нижневолховский (19 видов из 8 родов, 6 семейств, 4 подотрядов и 2 отрядов); средневолховский (30 вид из 16 родов, 10 семейств, 6 подотрядов и 4 отрядов); верхневолховский (36 видов из 18 родов, 10 семейств, 6 подотрядов и 4 отрядов).

2. В латорпско-волховское время на основании смены таксонов мшанок и особенностей их морфологии выделены три этапа в их развитии: первый – соответствует латорпскому времени, второй – ранневолховскому и третий – средне- и поздневолховскому. Наиболее значимым в развитии мшанок явился переход от ранневолховского к средневолховскому времени, когда появились 2 отряда, 2 подотряда, 4 семейства, 7 родов и 11 видов, стала более разнообразна форма колоний, сформировался последовательный и двуслойно-симметричный план строения колоний, среди трепостомид стали преобладать колонии с многочисленными диафрагмами в автозооциях.

3. На основе анализа палеогеографического распространения древнейших мшанок удалось установить, что наиболее вероятным центром их формирования был бассейн Южного Китая, откуда известны самые древние мшанки отрядов *Treplostomida* и *Cryptostomida*. В ордовикский бассейн Балтоскандии они мигрировали позже (в середине флоского времени) в связи с повышением уровня моря во время латорпской трансгрессии и открытием бассейна на восток (в современных координатах), в сторону Уральского палеоокеана.

Материал и методы. Основой для диссертации послужила коллекция, включающая свыше 500 колоний или их фрагментов из 5 местонахождений Ленинградской области. К мшанкам, собранным с середины 1980-х годов сотрудниками Палеонтологического института РАН в ходе экспедиций, возглавлявшихся С.В. Рожновым, относятся: 9 колоний из латорпского горизонта (плитный карьер около дер. Путилово и р. Лава), 9 колоний из нижней части (р. Лава) и 12 – из средней части волховского горизонта (р. Волхов). Этот материал был предоставлен автору для изучения Р.В. Горюновой. В пополнении коллекции

принимали участие автор совместно с П.В. Федоровым и В.Б. Ершовой, которыми в августе 2005 г. из латорпского горизонта севернее дер. Белые кресты были собраны 30 колоний. Из верхней части волховского горизонта (р. Лынна) происходит 470 колоний, из них 435 экземпляров получено от А.А. Мадисон, собранных ею и Рожновым в 2000 г. путем промывки породы с 15 уровней. Для привязки уровней отбора проб использовался детальный разрез, составленный А.В. Дроновым. Позже материал промывки был разделен на фракции 10–5, 5–2 и <2 мм. Наибольшее количество колоний было обнаружено во фракциях 2–5 мм и <2 мм, которые не могли быть использованы для изготовления шлифов из-за малых размеров. Сюда же входят 35 колоний, собранные автором в этом же местонахождении в 2002 г.

В целом сохранность материала хорошая. Многие экземпляры были зарисованы, измерены и сфотографированы с различным увеличением. Автором были изготовлены ориентированные шлифы из 30 колоний латорпских и 77 колоний волховских мшанок.

Применялся традиционный метод исследования внутреннего строения колоний мшанок в прозрачных ориентированных шлифах с помощью биологического микроскопа при разном увеличении. Фотографии шлифов были изготовлены цифровыми фотоаппаратами Nikon, модели D200 и E950. Изученные коллекции хранятся в Палеонтологическом институте РАН (№ 3535 и 5075).

Апробация. Основные результаты работы были изложены в докладах на I и II и III Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов, в 2004, 2005, 2006 гг. (Палеонтологический институт РАН, г. Москва) и на 6-ой Балтийской стратиграфической конференции, 2005 г. (г. С.-Петербург), а также приведены в 6 публикациях.

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, заключения, списка литературы, 25 фототаблиц с изображениями мшанок и объяснения к ним. Она изложена на 147 страницах, включая 1 текстовую таблицу и 46 рисунков. Список литературы содержит 183 наименования, в том числе 66 на иностранных языках.

Исследования ордовикских мшанок были начаты мною в 2003 г. под руководством О.Б. Бондаренко и Р.В. Горюновой во время обучения на кафедре палеонтологии геологического факультета МГУ и продолжены в магистратуре и во время обучения в аспирантуре под руководством А.С. Алексеева.

Автор благодарен руководителю А.С. Алексееву и особенно глубоко признателен Р.В. Горюновой, которая направляла мои исследования в ПИНе, за научные консультации и помощь в написании статей. Автор благодарит: за обсуждение результатов и ценные рекомендации – О.Б. Бондаренко, Л.И. Кононову, И.С. Барскова, Л.А. Вискову, О.Б. Вейс, С.В. Рожнова, за предоставленный материал – А.А. Мадисон и С.В. Рожнова, за присланную

литературу – А. Эрнста (A. Ernst), за информацию о типовых экземплярах видов рода *Orbipora* – П.Д. Тейлора (P.D. Taylor), за предоставленный материал и консультации – П.В. Федорова и В.Б. Ершову, за помощь в изготовлении шлифов – В.И. Сидоркина, фотографий – А.В. Мазина и П.Б. Кабанова.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МШАНОК ЛАТОРПСКОГО И ВОЛХОВСКОГО ГОРИЗОНТОВ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

1.1. Мшанки латорпского и волховского горизонтов в работах, посвященных палеонтологии и стратиграфии ордовика Ленинградской области. Первые работы, посвященные мшанкам, в том числе и из ордовика Ленинградской области, принадлежат Э. Эйхвальду (Eichwald, 1829, 1855, 1856, 1860; Эйхвальд, 1861). В 1877 г. В. Дыбовский (W. Dybowski) впервые применил микроскопический метод при изучении ордовикских мшанок Прибалтики. Мшанкам ордовика в 1911 г. посвятил свою работу Р. Басслер (Bassler, 1911).

Впервые в латорпских отложениях Ленинградской области мшанки (*Nicholsonella gibosa* Bassler, 1911 и *Monticuliporella lessnikowae* Modzalevskaya, 1953) были обнаружены Е.А. Модзалевской (1951, 1953, 1955а). Кроме того, ею было намечено четыре комплекса видов трепостомид, которые соответствовали отделам ордовика.

В работах Астровой, 1955, 1960; Нехорошевой, 1957, 1960; Мянниля, 1960; Нехорошева, Модзалевской, 1966 был дан анализ ордовикских мшанок Прибалтики.

Сведения о мшанках ордовика Ленинградской области с 1985 г. встречаются в работах Пушкина 1987а,б, 2003; Горюновой, 1992, 1996, 2005; Горюновой, Лаврентьевой, 1993; Лаврентьевой, 1996; Пушкина, Попова, 2001; Горюновой, Маркова, Наймарк, 2004.

1.2. Работы, посвященные мшанкам латорпского и волховского горизонтов. Е.А. Модзалевская (1986) специально рассмотрела мшанки латорпского и волховского горизонтов Ленинградской области. Виды *Dittopora clavaeformis* Dybowski, 1877 и *D. annulata* (Eichwald, 1860) были встречены ею в обоих горизонтах, а *Hemiphragma rotundatum* Bassler, 1911 и *H. multiporatum* Bassler, 1911 – только в волховском. В работе В.И. Пушкина и Л.Е. Попова (Pushkin, Popov, 1999) описаны латорпские мшанки родов *Revalotrypa*, *Esthoniopora*, *Diamulites*, *Phragmopora*, *Hemiphragma* из коллекций, собранных на рр. Лава, Сясь, Поповка и Волхов. Волховским мшанкам посвящены работы Р.В. Горюновой и В.Д. Лаврентьевой (1987), Горюновой (1988), П.Д. Тэйлора и С.В. Рожнова (Taylor, Rozhnov, 1996), Пушкина и Попова (Pushkin, Popov, 2005).

Мшанки ордовика Ленинградской области описаны в 30 работах, из них мшанкам латорпского и волховского горизонтов посвящены только 6 работ. На этом основании можно заключить, что они изучены недостаточно хорошо. Новые находки уточняют их систематический состав, дополняют знания по внутреннему строению уже известных родов.

Кроме того, более детальное изучение распространения мшанок на уровне горизонтов и подгоризонтов, могло быть полезно для региональной стратиграфии, в то время как результаты исследований, проводимые по мшанкам на уровне систем, отделов и ярусов, являются недостаточными для этих целей.

ГЛАВА 2. СТРАТИГРАФИЯ ЛАТОРПСКОГО И ВОЛХОВСКОГО ГОРИЗОНТОВ

2.1. Расположение Балтии и Балтийского бассейна в ордовикское время. Балтийский бассейн занимал значительную часть палеоконтинента Балтии (Восточно-Европейский кратон), располагавшегося в начале ордовика в средних широтах (около 60°) Южного полушария, но в течение ордовика постепенно перемещавшегося ближе к экватору (Nestor, Einasto, 1997; Cocks, Torsvik, 2005).

Начиная с пакерортского времени, территория Ленинградской области была частью мелководного эпиконтинентального Балтийского бассейна, открытого на восток после латорпской трансгрессии в сторону Уральского палеобассейна (Nikishin et al., 1996). В начальные этапы своего развития он простирался с северо-запада на северо-восток (от Норвегии до центральной части Восточно-Европейской платформы) и с севера на юго-восток до Белорусского выступа Сарматского щита (Nestor, Einasto, 1997). Со второй половины среднеордовикской эпохи началась медленная общая регрессия моря к западу. Ордовикское море ушло с территории Ленинградской области в набальское время, после чего в позднем ордовике, силуре и раннем девоне здесь господствовали континентальные условия (Соколов и др., 1960; Кофман, 1971).

2.2. Распространение ордовикских отложений. Ордовикское плато сложено известняками и доломитами нижнего, среднего и на отдельных участках верхнего отделов ордовика. Оно протягивается от р. Сяси на востоке до Эстонии на западе (Селиванова, 1971). К северу Ордовикское плато круто обрывается уступом – глинтотом, который сложен среднеордовикскими известняками (волховский и кундаский горизонты) с подстилающими их песчано-глинистой глауконитовой толщей (латорпский и варангуский горизонты). Ниже идут оболочные песчаники и диактионемовые сланцы пакерортского горизонта.

Ордовикские отложения Ленинградской области, обнаженные в разрезах Балтийско-Ладожского глинта, относятся к Волховской структурно-фациальной зоне, переходной между северной частью Эстонско-Литовской фациальной зоны и Московским бассейном (Иванцов, 1997).

2.3. Международная и общая стратиграфические шкалы. В современной стратиграфической шкале ордовикская система подразделена на три отдела: нижний (тремадокский и флоский ярусы), средний (дапинский и дарривилский ярусы) и верхний (сандбийский, катийский и хирнантский ярусы). Для всех 7 ярусов утверждены

биостратиграфические маркеры границ, основанные на первом появлении видов граптолитов и конодонтов высокого корреляционного потенциала (Корень и др., 2006).

2.4. Региональная и местная стратиграфические схемы. При написании работы использована недавно принятая международная стратиграфическая шкала, региональная схема Балтоскандии и местная стратиграфическая схема Ленинградской области. **Латорпский** горизонт рассматривается в объеме двух подгоризонтов: хуннебергского и биллингенского (Решения..., 1984; Дронов, 1998; Федоров, 2003, 2004), тогда как некоторыми исследователями латорпский горизонт считается надгоризонтом, а хуннебергский и биллингенский подгоризонты – горизонтами (Дронов, 2000; Корень и др., 2006; Ершова, Федоров, 2006). Латорпский горизонт представлен лэтсеской и нижней частью волховской свиты, которая включает нижнюю часть толщи «дикарей» (Дронов, 1998, 2000). Основание хуннебергского подгоризонта относится к тремадокскому ярусу, его верхняя часть и биллингенский подгоризонт – к флоскому ярусу (Корень и др., 2006). **Волховский** горизонт представлен волховской свитой, которая делится на нижнюю, среднюю и верхнюю подсвиты, за которыми сохраняются также традиционные названия: дикари, желтяки и фризы соответственно. Нижняя и средняя подсвиты соответствуют дапинскому ярусу, верхняя – дарривилскому. Граница между латорпским и волховским горизонтами (соответственно между нижним и средним отделами ордовика) проходит внутри толщи «дикарей» и совпадает с поверхностью, которая в России носит название «стекла» (Дронов, 2000). Это «твердое дно» с амфорообразными норками сверлящих организмов *Gastrohaenolites oelandicus* (Дронов и др., 1993; Дронов, 1998, 2000, 2004).

2.5. Описание изученных разрезов Ленинградской области (прил. 1). Нижний ордовик, флоский ярус, латорпский горизонт, биллингенский подгоризонт: 1. **Мелиоративная канава севернее д. Белые Кресты.** Мощность подгоризонта 1.3 м. Изучены 30 колоний: *Revalotrypa krestensis* Koromysova, sp. nov. (4 экз.); *Esthoniopora lessnikowae* (Modzalevskaya, 1953) (23 экз.); *Phragmopora lavaensis* Pushkin in Pushkin et Popov, 1999 (1 экз.); *Dittopora clavaeformis* Dybowski, 1877 (1 экз.) и *Hemiphragma* sp. (1 экз.). Мшанки приурочены к прослоям песчано-глинистых пород и происходят с уровня 55–95 см разреза ниже поверхности «стекла». 2. **Плитный карьер у дер. Путилово.** Мощность подгоризонта 3.0 м. Изучены 5 колоний: *Esthoniopora clara* Koromysova, sp. nov. (3 экз.); *E. curvata* Bassler, 1911 (1 экз.) и *Esthonioporella miranda* Koromysova, sp. nov. (1 экз.). 3. **Река Лава.** Мощность подгоризонта 2.2 м. Изучены 4 колонии: *Revalotrypa eugeniae* Goryunova, 1988 (2 экз.); *Esthonioporella miranda* (2 экз.). **Средний ордовик, дапинский – дарривилский ярусы, волховский горизонт (Вп):** 4. **Р. Лава (подгоризонт В_{1д}, толщина дикарей).** Мощность подгоризонта 1.7 м. Изучены 9 колоний: *Revalotrypa krestensis* (1 экз.); *Esthonioporella*

miranda (1 экз.); *Dianulites fastigiatus* Eichwald, 1829 (1 экз.); *D. janischevskiy* Modzalevskaya, 1953 (2 экз.); *Diplotrypa petropolitana* (Nicholson, 1879) (2 экз.); *Phragmopora multiporata* (Bassler, 1911) (1 экз.) и *Dittopora annulata* (Eichwald, 1860) (1 экз.). 5. Р. Лава (подгоризонт В_{IIв}, толща желтяков). Мощность подгоризонта 1.5 м. Изучены 3 колонии: *Dianulites janischevskiy* (1 экз.) и *Dittopora annulata* (2 экз.). 6. Р. Волхов, останец близ с. Симанково (подгоризонт В_{IIв}, толща желтяков). Из ядра органической постройки типа илового холма изучены 9 колоний: *Revalotrypa krestensis* (1 экз.); *R. papillaris* (Modzalevskaya, 1953) (1 экз.); *Esthoniopora curvata* (4 экз.); *Anaphragma verectum* Koromyslova, sp. nov. (3 экз.). 7. Левый берег р. Лынна близ дер. Хамонтово (подгоризонт В_{IIг}, толща фриз). Мощность подгоризонта 3.65 м. Изучено 38 колоний: *Revalotrypa krestensis* (7 экз.); *R. gibbosa* (Bassler, 1911) (7 экз.); *R. papillaris* (2 экз.); *Lynnopora lunata* Goryunova et Koromyslova, sp. nov. (1 экз.); *Esthonioporella miranda* (1 экз.); *Orbipora acanthophora* Bassler, 1911 (4 экз.); *Dittopora annulata* (5 экз.); *Dianulites fastigiatus* (1 экз.); *D. janischevskiy* (1 экз.); *Diplotrypa olgae* Koromyslova, 2004 (1 экз.); *D. moniliformis* Bassler, 1911 (3 экз.); *Anaphragma verectum* (1 экз.) и *Prophyllodictya intermedia* Gorjunova in Gorjunova et Lavrentjeva, 1987 (4 экз.). 8. Плитный карьер у дер. Путилово волховский (подгоризонт В_{IIг}, фриз) и кундаский (подгоризонт В_{IIIа}) горизонты. Отсюда изучена 1 колония, определенная как *Goryunovia* sp.

ГЛАВА 3. КОМПЛЕКСЫ МШАНОК ЛАТОРПСКОГО И ВОЛХОВСКОГО ГОРИЗОНТОВ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

На основании литературных данных и собственных исследований проанализировано распространение мшанок в латорпском и волховском (подгоризонты В_{IIа}, В_{IIв} и В_{IIг}) горизонтах с учетом количества колоний и выделены 4 комплекса (прил. 1).

1. Комплекс I (латорпский) (флоский ярус). Наиболее древние находки мшанок происходят из латорпского горизонта (биллингенский подгоризонт, леэсская свита) (Модзалеvская, 1953, 1986; Pushkin, Popov, 1999) и относятся к отрядам *Cystoporida* и *Trepostomida*. Первый отряд представлен родом *Revalotrypa* Bassler, 1952 и 3 видами, второй – 6 родами и 10 видами: *Esthoniopora* Bassler, 1911 с 3 видами и *Esthonioporella* Modzalevskaya, 1953 с 1 видом (сем. Esthonioporidae); *Dianulites* Eichwald, 1829 с 1 видом (сем. Halloporidae); *Phragmopora* Vinassa de Regny, 1920 с 1 видом (сем. Phragmoporidae), *Dittopora* Dybowski, 1877 с 2 видами и *Hemiphragma* Ulrich, 1893 с 2 видами (сем. Monticuliporidae) (рис. 1).

Среди них наиболее многочисленны *Revalotrypa* и *Esthoniopora*.

На рубеже латорпского и волховского времени или раннего и среднего ордовика, флоского и дапинского веков, исчезают 5 видов.

2. Комплекс II (нижневолховский) (дапинский ярус) включает мшанки отрядов Cystoporida и Trepostomida. Отряд Cystoporida представлен родом *Revalotrypa* с 3 видами; Trepostomida – 7 родами и 16 видами: *Esthoniopora* с 3 видами, *Esthonioporella* с 1 видом, *Dianulites* с 7 видами, *Diplotrypa* с 1 видом, *Phragmopora* с 1 видом, *Dittopora* с 2 видами и *Anaphragma* с 1 видом.

В ранневолховское время в отряде Trepostomida появился подотряд Amplexoporina и сем. Stenoporidae, кроме этого, 9 новых видов ранее существовавших родов: *Revalotrypa papillaris*, *Esthoniopora communis*, *Dianulites fastigiatus*, *D. modzalevskae*, *D. multimesoporiticus*, *D. eichwaldi*, *D. collucatus*, *D. janischevskiyi*, *Phragmopora multiporata* и два вида новых родов: *Diplotrypa* Nicholson, 1879 (*D. petropolitana*) и *Anaphragma* Ulrich et Bassler, 1904 (*A. vetustum*).

В ранневолховское время доминировали *Revalotrypa*, *Esthoniopora* и *Dianulites*.

На рубеже ранневолховского и средневолховского времени не отмечено исчезновения ни одного вида мшанок.

3. Комплекс III (средневолховский) (дапинский ярус) включает мшанки отрядов Cystoporida, Trepostomida, Tubuliporida и Cryptostomida. Отряд Cystoporida представлен родом *Revalotrypa* с 3 видами, Trepostomida – 12 родами и 24 видами: *Esthoniopora* с 3 видами, *Esthonioporella* с 1 видом, *Orbipora* с 2 видами, *Dianulites* с 7 видами, *Diplotrypa* с 1 видом, *Hexaporites* с 1 видом, *Phragmopora* с 1 видом, *Dittopora* с 3 видами, *Hemiphragma* с 1 видом, *Anaphragma* с 2 видами, *Monotrypa* с 1 видом и *Chyphotrypa* с 1 видом, Tubuliporida – родом *Wollinella* с 1 видом и *Goryunovia* с 1 видом, Cryptostomida – родом *Prophyllodictya* с 1 видом.

В средневолховское время появляется 2 отряда с 2 подотрядами и 2 семействами: Tubuliporida (подотряд Paleotubuliporina, сем. Phaceloporidae) и Cryptostomida (подотряд Ptilodictyina, сем. Ptilodictyidae), а также 2 семейства отряда Trepostomida – Aisenvergiidae Dunaeva, 1964 и Anisotrypidae Dunaeva et Morozova, 1967, 3 новых вида ранее существовавших родов: *Dittopora sokolovi*, *Hemiphragma rotundatum*, *Anaphragma verectum* и 8 видов 7 новых родов: *Orbipora* Eichwald, 1856 (*O. solida* и *O. acanthophora*), *Hexaporites* Pander, 1830 (*H. fungiformis*); *Monotrypa* Nicholson, 1879 (*M. jewensis*), *Chyphotrypa* Ulrich et Bassler, 1904 (*C. antiqua*), *Wollinella* Dzik, 1981 (*W. baltica*), *Goryunovia* Taylor et Rozhnov, 1996 (*G. hemiseptata*) и *Prophyllodictya* Gorjunova, 1987 (*P. intermedia*).

В средневолховское время преобладали *Esthoniopora*, *Dianulites* и *Dittopora*.

На рубеже среднего и поздневолховского времени, примерно соответствующего границе дапинского и дарривилского веков исчезают 2 вида.

4. Комплекс IV (верхневолховский) (дарривилский ярус) включает мшанки отрядов Cystoporida, Trepostomida, Tubuliporida и Cryptostomida. Отряд Cystoporida представлен 2 родами и 5 видами: *Revalotrypa* с 3 видами, *Lynnopora* с 2 видами; Trepostomida – 12 родами и 26 видами: *Esthoniopora* с 3 видами, *Esthonioporella* с 1 видом, *Orbipora* с 2 видами, *Dianulites* с 7 видами, *Diplotrypa* с 3 видами, *Hexaporites* с 1 видом, *Eichwaldopora* с 1 видом, *Phragmopora* с 1 видом, *Dittopora* с 5 видами, *Hemiphragma* с 1 видом, *Anaphragma* с 2 видами и *Monotrypa* с 1 видом; Tubuliporida – родом *Wollinella* с 1 видом и *Goryunovia* с 1 видом; Cryptostomida – родом *Prophyllodictya* с 3 видами.

В поздневолховское время появляется 5 новых видов ранее существовавших родов: *Diplotrypa olgae*, *Dittopora ramosa*, *D. moniliformis*, *Prophyllodictya putilovensis*, *P. gracilis* и 3 видов 2 новых родов: *Lynnopora* Goryunova et Koromysova, gen. nov. (*L. lunata* и *L. arborea*) и *Eichwaldopora* Pushkin et Popov, 2005 (*E. ovulum*). Новых таксонов на уровне отрядов, подотрядов или семейств в поздневолховское время не появилось.

В поздневолховское время преобладали *Dianulites*, *Dittopora*, *Revalotrypa* и *Hexaporites*.

На рубеже волховского и кундаского времени исчезают 12 видов.

В латорпско-волховское время на основании смены таксонов, а также особенностей морфологии, в развитии мшанок можно выделить три этапа, смена которых связана с трансгрессиями и регрессиями.

В тремадоке Балтийский бассейн представлял собой широкий залив, распространявшийся в глубь Русской платформы с запада и простиравшийся в широтном направлении. В латорпское время он оказался связан с Уральским бассейном в результате поднятия уровня моря после произошедшей в конце тремадока регрессии. Первый этап соответствует середине латорпского времени (биллингенское), когда мшанки впервые появились в Балтийском бассейне и были представлены 13 видами, принадлежащими 2 отрядам, 3 подотрядам, 5 семействам и 7 родам. На рубеже латорпского и волховского времени произошла кратковременная регрессия, сопровождавшаяся перерывом в осадконакоплении. На этом рубеже установлено исчезновение 5 видов.

Второй этап соответствует ранневолховскому времени. В это время в отряде Trepostomida произошло становление сем. Stenoporidae и подотряда Amplexoporina. В относительно мелководной части бассейна (Ленинградская область) существовали мшанки 19 видов, принадлежащие 2 отрядам, 4 подотрядам, 6 семействам и 8 родам.

На рубеже раннего и среднего волховского времени происходит резкое увеличение глубины бассейна (Кофман, 1971; Дронов, 1998, 1999, 2000). Установлено появление 2 отрядов, 2 подотрядов, 4 семейств, 7 родов и 11 видов. Возможно, что повышение разнообразия мшанок в это время связано с их миграцией из других акваторий, которая стала

возможна в результате подъема уровня моря. Переход от ранневолховского к средневолховскому времени является наиболее значимым в развитии мшанок Балтийского бассейна.

На первом и втором этапе развития балтийские мшанки обладали в основном полусферическими формами колоний, для которых было характерно: простой параллельный или радиальный план строения колоний, трубчато-цилиндрические и трубчато-призматические автозооэци, с беспорядочно расположенными на поверхности колоний апертурами. Цистопориды имели округлые апертуры, трепостомиды – округлые, многоугольно-округлые и петалоидные. Из гетерозооэциев у латорпских мшанок известны неозооэци (отряд Cystoporida), мезозооэци и акантозооэци (отряд Trepostomida), у ранневолховских – эксилязооэци (отряд Trepostomida). В автозооэциях латорпских трепостомид обнаружены многочисленные гемифрагмы. В ранневолховское время начали появляться мшанки с многочисленными диафрагмами.

Третий этап относится к средне- и поздневолховскому времени. В средневолховское время существовали 30 видов из 16 родов, в позднее – 36 видов из 18 родов, принадлежащие 4 отрядам, 6 подотрядам и 10 семействам. Средневолховскому времени соответствует уровень максимального затопления. В дальнейшем, в поздневолховское время происходит постепенное уменьшение глубины бассейна, пестроцветные отложения вверх по разрезу сменяются сероцветными известняками, обогащенными глауконитом (Кофман, 1971; Дронов, 2000). На мшанках это событие сказалось не значительно. Новые таксоны на уровне отрядов, подотрядов или семейств в поздневолховское время не появилось, но исчезли 2 вида и появились 8 новых.

Третий этап характеризуется появлением стержневидных и стелющихся колоний (отряд Tubuliporida), для которых был характерен последовательный план строения, с не фиксированным местом закладки почек автозооэциев, и сетчатые веерообразные, лентовидные, лентовидные ветвистые и стелющиеся колонии (отряд Cryptostomida), имеющие двуслойно-симметричный план строения и фиксированное место закладки почек автозооэциев. Наблюдается большое разнообразие стержневидных колоний отряда Trepostomida. Для тубулипорид характерны трубчато-цилиндрические автозооэци и округлые апертуры, для криптостомид – трубчато-коленчато-изогнутые автозооэци и овальные апертуры. У мшанок этих отрядов апертуры открывались на фронтальную поверхность колонии. В средне- и поздневолховское время новые типы гетерозооэциев не появились. В автозооэциях трепостомид были развиты многочисленные диафрагмы.

На рубеже волховского и кундаского времени произошло резкое падение уровня моря (Роэнов, 2005). В это время исчезло 12 видов мшанок.

ГЛАВА 4. НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ МШАНОК

4.1. К вопросу о происхождении мшанок. Существуют две гипотезы происхождения мшанок: (1) от камптозоа (Nielsen, 1977); (2) от форонид (Clark, 1979; Larwood, Taylor, 1979; Иванова-Казас, 1986, 1987; Горюнова, 1996; Малахов, 1995).

О происхождении колониальных организмов, в том числе и мшанок, имеются две гипотезы (Марфенин, 1993): (1) происхождение колониальных организмов от одиночных; (2) колониальность как один из способов регуляции роста организма, возникшая в результате бластогенеза. Согласно первой гипотезе Н.Н. Марфенин (1993) предполагает, что одной из важнейших особенностей происхождения колониальности у мшанок было раннее появление внешнего скелета. Палеонтологическая летопись не дает ответа на вопрос о времени и способе возникновения колоний мшанок. Не найдены отпечатки ни одиночных, ни колониальных бесскелетных мшанок. Все известные первые мшанки обладали скелетом и колониальной организацией.

Древнейшими представителями мшанок, потомками форонид считают: (1) класс Phylactolaemata (Jebram, 1986); (2) класс Gymnolaemata (Larwood, Taylor, 1979; Горюнова, 1996). Предполагают, что первые мшанки были подобны современному роду *Monobryozoon*, который является колониальной мшанкой, по мнению одних исследователей (Беклемишев, 1964; Вискова, 1992; Марфенин, 1993) и одиночной – других (Горюнова, 1986, 1996). Считают, что от них произошли мшанки отряда Stenostomida (класс Gymnolaemata) (Горюнова, 1992, 1996) или отряда Vesiculariida (надкласс Gymnolaemata, класс Eurystomata) (Вискова, 1992).

Вопрос о происхождении мшанок класса Stenolaemata неоднозначный. Согласно одной из гипотез, от мшанок отряда Stenostomida произошли мшанки отряда Tubuliporida (Taylor, Larwood, 1979), второй – Cystoporida (Горюнова, 1996), третьей – Trepostomida (Pushkin, Popov, 1999; Пушкин, 2003). Наиболее древние известные мшанки тремадока не дают ответа на этот вопрос. Они принадлежат трем отрядам: Trepostomida, Cryptostomida и Cystoporida.

4.2. Распространение древнейших мшанок (рис. 1).

Южный Китай. Наиболее древние мшанки известны из нижнего ордовика Южного Китая. В **тремадокском ярусе** [формация Феньсиан (Fenxiang Formation), конодонтовая зона *Paltodus deltifer*] провинции Хубей установлены мшанки отрядов *Trepostomida* (сем. Aisenvergiidae) и *Cryptostomida* (сем. Ptilodictyidae). Оба отряда представлены новыми видами: первый – *Nekhorosheviella nodulifera*, *N. semisphaerica*, *Orbiramus normalis*, *O. ovalis*, *O. minus*; второй – *Prophyllodictya prisca* (Xia et al., 2007). Следует отметить, что род *Prophyllodictya* в других районах мира известен с середины дапинского яруса, а *Nekhorosheviella* – с катийского яруса верхнего ордовика, что придает данному комплексу

молодой облик. Авторы статьи (Xia et al., 2007) коррелируют отложения формации Феньсиан с хуннебергским подгоризонтом, но, по мнению Т.Ю. Толмачевой (Корень и др., 2006) зона *Paltodus deltifera* должна соответствовать варангускому горизонту.

Дапинский – дарривилский ярусы. В провинции Шанси (Shensi) мшанки происходят из брахиоподовой зоны *Poloi* и слоев с *Didymograptus* sp. (Yang, 1957; Kobayashi, 1960) и представлены отрядами *Cystoporida* (сем. *Revalotrypidae*) и *Cryptostomida* (сем. *Intraporidae*). К первому относится *Revalotrypa huoi* (Yang, 1957), ко второму – *Trepocryptopora dichotomata* Yang, 1957 и *T. flabelata* Yang, 1957. В провинции Синьцзян (Xinjiang) мшанки *Batostoma jinhongshanense* Yang et Xia, 1986 и *B. altunshanense* Yang et Xia, 1986 (отряд *Trepostomida*, сем. *Monticuliporidae*) найдены в нижней части серии Малиезикен (Malieziken), что соответствует по Р.В. Горюновой (1996) верхнему аренигу (дапинский – дарривилский ярусы).

Лаврентия. Тремадокский ярус. Самые древние находки мшанок на континенте Лаврентия установлены в формации Кайндблейд (Kindblade Formation), серия Орбакл (Arbuckle Group), ярус канадий (Canadian), в штате Оклахома, США. Они относятся к отряду *Cystoporida* (сем. *Ceramoporidae*) и представлены *Ceramopora unapensis* Ross, 1966 (Ross, 1966; Dzik, 1981; Tuckey, 1990). Канадий по Л.Ф. Хинтзу (Hintze, 1973) соответствует тремадоку и аренигу Великобритании; по С.П. Робсону и Б.П. Пратту (Robson, Pratt, 2001) его верхняя часть (формация Кайндблейд) относится к зоне *Tetragraptus*, что соответствует верхней части хуннебергского и основанию биллингенского подгоризонтов (Корень и др., 2006). Формация Кайндблейд по Р.Л. Этингтону и Д.Л. Кларку (Ethington, Clark, 1981) соответствует интервалу зон конодонтов *Oerikodus communis* – “*Microzarkodina*” *marathonensis*, коррелирующемуся с верхней частью хуннебергского и основанием биллингенского подгоризонтов (Webby et al., 2004). По М.Е. Таки (Tuckey, 1990) формация Кайндблейд относится к верхнему тремадоку.

Во флоском ярусе в верхней части формации Филлмор (Fillmore Formation) Западной Юты (США) выявлены мшанки отряда *Trepostomida* – *Orbipora utahensis* (Hinds, 1970) (сем. *Aisenvergiidae*) (Wilson et al., 1992) и *Dianulites fastigiatus* Eichwald, 1829 (сем. *Halloporidae*) (Taylor, Wilson, 1999). Верхняя часть формации Филлмор коррелируется с биллингенским подгоризонтом (Ethington, Clark, 1981; Wilson et al., 1992; Taylor, Wilson, 1999; Taylor, Ernst, 2004). Кроме того, мшанки *D. fastigiatus* были встречены в штатах Арканзас и Миссури (США) в пределах поднятия Озарк в канадии (Canadian), точнее в кассинии (Cassinian), Блек-рок (Black Rock), зона *Didymograptus bifidus* (Decker, 1935; McLeod, 1978). Кассиний – это верхняя часть канадия (Kay, 1960) и он соответствует биллингенскому подгоризонту (McLeod, 1978; Dzik, 1981; Taylor, Wilson, 1999).

Дапинский ярус – нижний дарривил. В формации Кенош (Kanosh Formation, зона *Histioidella altifrons*) Западной Юты установлены мшанки отряда Trepostomida: *Orbipora utahensis*, *Ibexella multidiaphragmata* Ernst, Taylor et Wilson, 2007 и *Kanoshopora droserae* Ernst, Taylor et Wilson, 2007 – сем. Aisenvergiidae; *?Diplotrypa* sp. – сем. Halloporidae; *Eridotrypa subtilis* Bork and Perry, 1968, *E. hindsii* Ernst, Taylor et Wilson, 2007, *Batostoma* sp. и *Nicholsonella* sp. – сем. Monticuliporidae; *Amplexopora?* sp. – сем. Stenoporidae (Hinds, 1970; Ernst et al., 2007). Отложения, содержащие эти мшанки, коррелируются со средней и верхней частями волховского горизонта (Webby et al., 2004; Ernst et al., 2007). А. Эрнст и др. (Ernst et al., 2007) считают эти мшанки нижнеордовикскими: ибекский ярус (Ibexian). В основании дарривилского яруса формации Леман (Lehman Formation) штата Юта установлены мшанки отряда Cryptostomida (сем. Ptilodictyidae) – *Phyllodictya crystalaria* Hinds, 1970.

Авалония. Во флоском ярусе [аренигская серия, моридунский ярус (Moridunian), верхняя пачка формации Огоф-Хен (Ogof Hen Formation), зона T. phyllograptoides] Южного Уэльса (район Кармартена) известны мшанки отряда Trepostomida – *Orbipora* sp. (сем. Aisenvergiidae) (Taylor, Cope, 1987). Формация Огоф-Хен коррелируется с хуннебергским подгоризонтом латорпского горизонта (Webby et al., 2004; Taylor, Ernst, 2004).

В дапинско-дарривилском интервале Ирландии из верхнего аренига (Tounmakeady Limestone, зоны *Isograptus gibberus* – *Didymograptus hirundo*) описаны мшанки отряда Phylloporinida: *Alwynopora orodamus* Taylor et Curry, 1985 (сем. Enalloporidae) (Taylor, Curry, 1985). Зона *Isograptus gibberus* коррелируется со средней и верхней частями волховского горизонта, а зона *Didymograptus hirundo* – с верхней частью волховского и нижней частью кундаского горизонтов (Webby et al., 2004).

Балтия. Флоский ярус. Наиболее древние мшанки на территории Балтии установлены в биллингенском подгоризонте латорпского горизонта Ленинградской области. Они представлены двумя отрядами: Cystoporida (сем. Revalotrypidae) и Trepostomida (сем. Esthonioporidae, Halloporidae, Phragmoporidae и Monticuliporidae) (Модзалевская, 1953, 1986; Горюнова, 1988, 1992, 1996; Pushkin, Popov, 1999).

Из отложений дапинского и дарривилского (нижняя часть) ярусов Ленинградской области России, Эстонии и Белоруссии известны мшанки 5 отрядов: Cystoporida (сем. Revalotrypidae), Trepostomida (сем. Aisenvergiidae, Esthonioporidae, Halloporidae, Ralfimartitidae, Monticuliporidae, Stenoporidae и Anisotrypidae), Rhabdomesida (сем. Goldfussitrypidae), Tubuliporida (сем. Phaceloporidae) и Cryptostomida (сем. Ptilodictyidae).

Новая Земля. В отложениях нелидовского горизонта (нижний – средний ордовик, тремадокский – дарривилский ярусы) Вайгачско-Южно-Новоземельской структурно-фациальной зоны мшанки известны только на Новой Земле и представлены отрядами

Cystoporida и Trepostomida (Астрова, 1965; Бондарев и др., 1965, 1968; Нехорошева, 1968, 1970). К первому отряду относятся роды *Revalotrypa* (сем. Revalotrypidae), *Ceramopora* и *Lamshinopora* (сем. Ceramoporidae), *Profistulipora* (сем. Anolotichiidae); ко второму – *Dianulites* и *Diplotrypa* (сем. Halloporidae), *Nicholsonella* и *Stigmatella* (сем. Monticuliporidae), *Cyphotrypa* (сем. Stenoporidae).

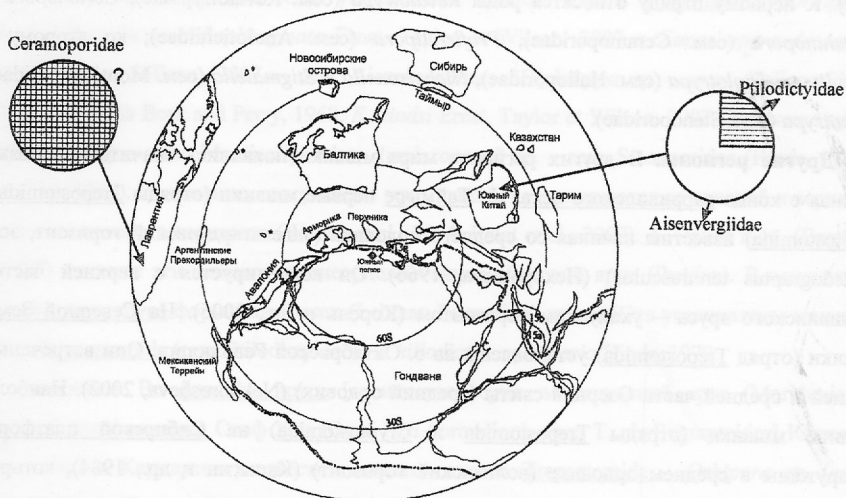
Другие регионы. В других регионах мира мшанки появились значительно позже, начиная с конца дарривилского века. На Таймыре первые мшанки (отряды Trepostomida и Cryptostomida) известны начиная со среднего ордовика (энгельгардтовский горизонт, зона *Hustedograptus teretiusculus*) (Нехорошева, 1966). Он коррелируется с верхней частью дарривилского яруса – ухакусским горизонтом (Корень и др., 2006). На Северной Земле мшанки (отряд Trepostomida) установлены на о. Октябрьской Революции. Они встречены в нижней и средней части Озерной свиты (средний ордовик) (Nekhorosheva, 2002). Наиболее древние мшанки (отряды Trepostomida и Cryptostomida) на Сибирской платформе обнаружены в среднем ордовике (волгинский горизонт) (Каныгин и др., 1984), который коррелируется с верхней частью дарривилского яруса – ласнамягским горизонтом (Корень и др., 2006). С территорий, принадлежавших в ордовике континенту Гондвана, мшанки известны начиная только с верхнего ордовика (Ross, 1961; Suttner, Ernst, 2007).

Для тремадокского, флоского, дапинского и раннедарривилского времени построены схемы географического распространения мшанок (рис. 2, 3). В качестве основы использована карта расположения материков для тремадокского – начала дарривилского времени (Cocks, Torsvik, 2004).

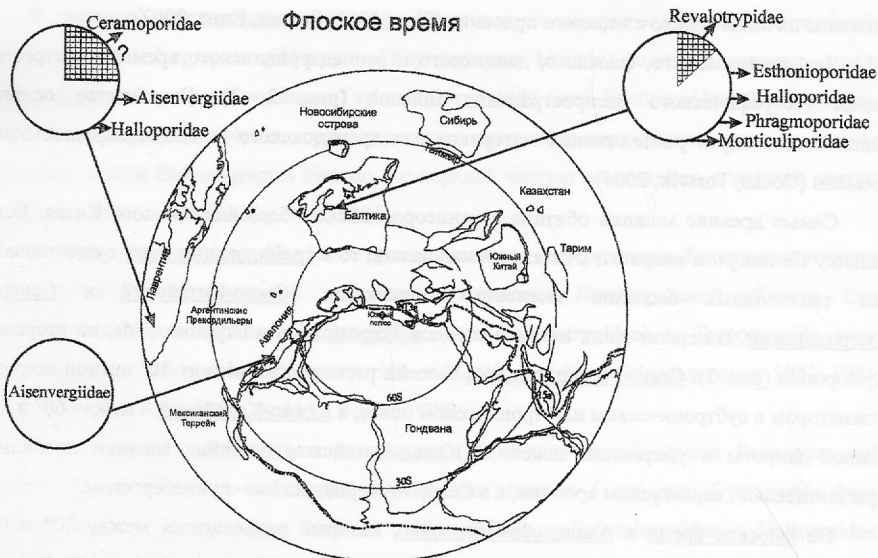
Самые древние мшанки обитали в раннеордовикском бассейне Южного Китая. Если мшанку *Ceramopora unapensis* считать тремадокской, то в тремадокском веке, существовали два тепловодных бассейна заселенных мшанками: Южно-Китайский и Северо-Американский. В первом жили мшанки отрядов Trepostomida и Cryptostomida, во втором – Cystoporida (рис. 3). Северо-Американский бассейн располагался между 30° южной широты и экватором в субтропическом или тропическом поясе, а Южно-Китайский – между 60° и 30° южной широты в умеренном поясе. В Южно-Китайском бассейне мшанки появились приблизительно варангуском времени, а в Северо-Американском – хуннебергском.

Во флоское время в Авалонском бассейне, который располагался между 30° и 60° южной широты в умеренном поясе, обитали мшанки отряда Trepostomida (рис. 2). Возраст этих мшанок соответствует хуннебергскому времени. Возможно, мшанки сем. *Aisenvergiidae* мигрировали в Авалонский бассейн из Южно-Китайского. В Северо-Американском бассейне существовали мшанки отряда Cystoporida (сем. *Ceramoporidae*), а в период, соответствующий хуннебергскому – началу биллингского времени, появились мшанки отряда Trepostomida

Тремадокское время



Флоское время



Условные обозначения



Рис. 2. Распространение мшанок в тремадокское и флоское время: 1-3 – отряды: 1 – Trepostomida, 2 – Cystoporida, 3 – Cryptostomida.

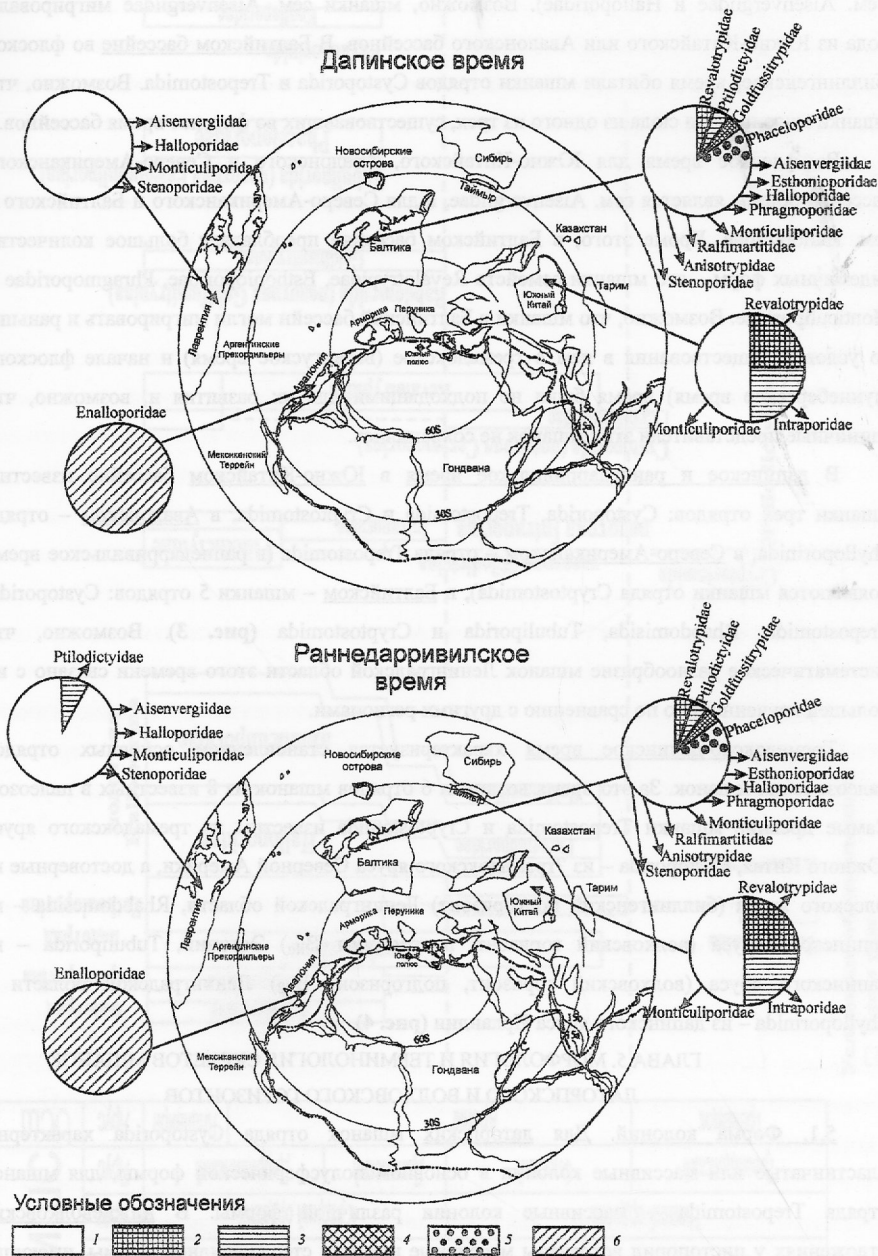


Рис. 3. Распространение мшанок в далинском и начале дарривилского времени: 1-3 – отряды: 1 – Trepostomida, 2 – Cystoporida, 3 – Cryptostomida, 4 – Rhabdomesida, 5 – Tubuliporida, 6 – Phylloporinida.

(сем. Aisenvergiidae и Halloporidae). Возможно, мшанки сем. Aisenvergiidae мигрировали сюда из Южно-Китайского или Авалонского бассейнов. В Балтийском бассейне во флоское (биллингенское) время обитали мшанки отрядов Cystoporida и Trepostomida. Возможно, что мшанки мигрировали сюда из одного из трех, существовавших во флоское время бассейнов.

Во флоское время для Южно-Китайского, Авалонского и Северо-Американского бассейна общим является сем. Aisenvergiidae, а для Северо-Американского и Балтийского – сем. Halloporidae. Кроме этого, в Балтийском бассейне преобладает большое количество эндемичных форм – это мшанки семейств Revalotrypidae, Esthonioporidae, Phragmoporidae и Monticulporidae. Возможно, что мшанки в Балтийский бассейн могли мигрировать и раньше, но условия существования в нем в тремадокское (варангуское время) и начале флоского (хуннебергское время) время были не подходящими для их развития и, возможно, что единичные представители этих мшанок не сохранились.

В дапинское и раннедарривильское время в Южно-Китайском бассейне известны мшанки трех отрядов: Cystoporida, Trepostomida и Cryptostomida, в Авалонском – отряда Phylloporinida, в Северо-Американском – отряда Trepostomida (в раннедарривильское время появляются мшанки отряда Cryptostomida), в Балтийском – мшанки 5 отрядов: Cystoporida, Trepostomida, Rhabdomisida, Tubuliporida и Cryptostomida (рис. 3). Возможно, что систематическое разнообразие мшанок Ленинградской области этого времени связано с их большей изученностью по сравнению с другими регионами.

Тремадокско-дапинское время характеризуется становлением основных отрядов палеозойских мшанок. За это время возникли 6 отрядов мшанок из 8 известных в палеозое. Самые древние мшанки Trepostomida и Cryptostomida известны из тремадокского яруса Южного Китая, Cystoporida – из ?тремадокского яруса Северной Америки, а достоверные из флоского яруса (биллингенский подгоризонт) Ленинградской области, Rhabdomesida – из дапинского яруса (волховский горизонт, подгоризонт В_{IIa}) Эстонии, Tubuliporida – из дапинского яруса (волховский горизонт, подгоризонт В_{IIb}) Ленинградской области и Phylloporinida – из дапинского яруса Ирландии (рис. 4).

ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ СКЕЛЕТОВ МШАНОК ЛАТОРПСКОГО И ВОЛХОВСКОГО ГОРИЗОНТОВ

5.1. Форма колоний. Для латорпских мшанок отряда Cystoporida характерны пластинчатые или массивные колонии в основном полусферической формы, для мшанок отряда Trepostomida – массивные колонии различной формы. В нижневолховских отложениях у цистопорид встречены массивные колонии стержневидной формы, имеющие плоское слегка расширенное основание. Среди трепостомид наблюдались в основном полусферические формы колоний. В средневолховских отложениях цистопориды имеют те

же формы колоний, что и в нижневолховских, трепостомиды – сферические, полусферические и грибовидные формы колоний. Для впервые появившегося в средневолховское время отряда Tubuliporida характерны стелющиеся и стержневидные колонии, а для отряда Cryptostomida – ветвистые лентовидные или сетчатые колонии, с расширенным инкрустирующим основанием. В верхневолховских отложениях у цистопорид известны массивные колонии дисковидной, полусферической и древовидной формы, у трепостомид – полусферической, стержневидной и ветвистой формы, у тубулипорид – стелющейся и стержневидной формы, у криптостомид – в основном веерообразной сетчатой и лентовидной ветвистой формы.

Наиболее разнообразна форма колоний мшанок стали в средне- поздневолховское время, когда появились сетчатые веерообразные, лентовидные, лентовидные ветвистые, стелющиеся и многочисленные стержневидные колонии.

5.2. План строения колоний и способы почкования автозоооциев. В латорпское время сформировался простой параллельный и радиальный план строения колоний, которые характерны в основном для полусферических форм. Начиная с средневолховского времени, появляются стержневидные и стелющиеся колонии с последовательным планом строения, не имеющие фиксированного места закладки почек автозоооциев и двуслойно-симметричные колонии, с фиксированным местом закладки почек.

5.3. Автозоооци и их апертуры. В латорпское и ранневолховское время мшанки имели автозоооци: трубчато-цилиндрические, с округлыми апертурами, и трубчато-призматические, с округлыми, многоугольно-округлыми и петалонидными апертурами. Апертуры на поверхности колонии распределялись беспорядочно. В средневолховское время появились мшанки с трубчато-цилиндрическими автозоооциями и округлыми апертурами и трубчатými коленчато-изогнутыми автозоооциями и овальными апертурами. Их апертуры открывались на фронтальную поверхность колонии.

5.4. Полиморфизм зоооциев. У мшанок из латорпского и волховского горизонтов полиморфизм наблюдался в отрядах Cystoporida и Trepostomida. У первого известны неозоооци (*Revalotrypa* и *Lynnopora*), у второго – мезозоооци (*Dianulites*, *Diplotrypa*, *Phragmopora*, *Dittopora* и *Hemiphragma*) и эксилязоооци (*Anaphragma*). Структуры, сходные с акантозоооциями обнаружены у трепостомид и представлены двумя типами: (1) шпы – это мелкие структуры ($d=0.01-0.02$ мм), не являющиеся гетерозоооциями, развитые на поверхности колоний и расположенные в углах автозоооциев (*Esthonioporella*). Наблюдаются шпы редко, так как обычно сошлифовываются; (2) гетерозоооци, имеющие внутреннюю полость и тонкие стенки (*Orbipora*, *Dittopora*, *Hemiphragma* и *Anaphragma*). От акантозоооциев они отличаются толщиной стенки и отсутствием вторичной сильно

утолщенной стенки, от шипов – наличием внутренней полости. В работе эти структуры именуется акантозооэциями, за не имением достаточного материала для выделения их в новый тип гетерозооэциев.

В латорпское время появились неозооэциии, мезозооэциии и акантозооэциии, в ранневолховское – эксилязооэциии. В средне- и поздневолховское время новых типов гетерозооэциев не появилось.

5.5. Внутриззооэциальные структуры. В автозооэциях латорпских мшанок обнаружены многочисленные гемифрагмы, расположенные на одной стенке автозооэция, на двух друг против друга и в чередующемся порядке: *Esthoniopora*, *Esthonioporella*, *Phragmopora*, *Dittopora* и *Hemiphragma*. Колонии *Dianulites helenae* не имели ни гемифрагм, ни диафрагм. В ранневолховское время появились мшанки с диафрагмами: *Dianulites* и *Diplotrypa*. Колонии с диафрагмами начали преобладать в средневолховское и поздневолховское время.

5.6. Пузырчатая ткань. У латорпских и волховских мшанок пузырчатая ткань встречается в отрядах Cystoporida и Trepostomida. Среди цистопорид она известна у *Revalotrypa eugeniae* и *R. papillaris*, среди трепостомид – у *Esthoniopora lessnikowae*, *E. curvata* и *Esthonioporella miranda*. Наиболее хорошо она развита у мшанок *E. lessnikowae*. Наблюдаются два типа ее строения: (1) пузырчатая ткань развита в основании колоний или на периферии, но незначительно. Пузыри очень мелкие, сливаются и перекрывают друг друга; (2) пузырчатая ткань охватывает всю колонию кольцом, шириной от 1.0 до 3.0 мм. В одних случаях пузыри имеют закономерное расположение друг над другом и образуют вертикально-направленные ряды, в других – многочисленные пузыри имеют неравномерное расположение.

В латорпско-волховское время почти полностью сформировался только отряд Trepostomida, представленный всеми своими подотрядами: Esthonioporina, Halloporina и Amplexoporina, у которых появились все известные типы гетерозооэциев (кроме осевых зооэциев): акантозооэциии, мезозооэциии и эксильзооэциии.

ГЛАВА 6. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В работе описано 24 вида (5 новых), принадлежащие 13 родам (1 новый), 4 подсемействам, 9 семействам, 6 подотрядам и 4 отрядам.

Тип Bryozoa Ehrenberg, 1831

Класс Stenolaemata Borg, 1926

Отряд Cystoporida Astrova, 1964

Подотряд Ceramoporina Bassler, 1913

Семейство Revalotrypidae Goryunova, 1986

Род *Revalotrypa* Bassler, 1952

Revalotrypa eugeniae Goryunova, 1988

Revalotrypa krestensis Koromyslova, sp. nov

Revalotrypa gibbosa Bassler, 1911

Revalotrypa papillaris (Modzalevskaya, 1953)

- Род *Lynnopora* Goryunova et Koromyslova, gen. nov.
Lynnopora lunata Goryunova et Koromyslova, sp. nov.
- Отряд Trepostomida Ulrich, 1822
 Подотряд Esthonioporina Astrova, 1978
 Семейство Esthonioporidae Vinnassa de Regny, 1921
 Род *Esthoniopora* Bassler, 1911
Esthoniopora clara Koromyslova, sp. nov.
Esthoniopora lessnikowae (Modzalevskaya, 1953)
Esthoniopora curvata Bassler, 1911
 Род *Esthonioporella* Modzalevskaya, 1953
Esthonioporella miranda Koromyslova, sp. nov.
- Семейство Aisenvergiidae Dunaeva, 1964
 Подсемейство Orbiporinae Astrova, 1978
 Род *Orbipora* Eichwald, 1856
Orbipora acanthophora Bassler, 1911
- Подотряд Halloporina Astrova, 1965
 Семейство Halloporidae Bassler, 1911
 Род *Dianulites* Eichwald, 1829
Dianulites fastigiatus Eichwald, 1829
Dianulites janischevskyi Modzalevskaya, 1953
 Род *Diplotrypa* Nicholson, 1879
Diplotrypa petropolitana (Nicholson, 1879)
Diplotrypa olgae Koromyslova, 2004
Diplotrypa moniliformis Bassler, 1911
- Семейство Phragmoporidae Pushkin, 1987
 Род *Phragmopora* Vinassa de Regny, 1921
Phragmopora lavaensis Pushkin in Pushkin et Popov, 1999
Phragmopora multiporata (Bassler, 1911)
- Семейство Monticuliporidae Nicholson, 1881
 Подсемейство Dittoporinae Vinassa de Regny, 1921
 Род *Dittopora* Dybowski, 1877
Dittopora clavaeformis Dybowski, 1877
Dittopora annulata (Eichwald, 1860)
 Род *Hemiphragma* Ulrich, 1893
Hemiphragma sp.
- Подотряд Amplexoporina Astrova, 1965
 Семейство Stenoporidae Waagen et Wentzel, 1886
 Подсемейство Amplexoporinae Miller, 1889
 Род *Anaphragma* Ulrich et Bassler, 1904
Anaphragma verectum Koromyslova, sp. nov.
- Отряд Tubuliporida
 Подотряд Paleotubuliporina
 Семейство Phaceloporidae Ulrich, 1890
 Род *Goryunovia* Taylor et Rozhnov, 1996
Goryunovia sp.
- Отряд Cryptostomida Vine, 1884
 Подотряд Ptilodictyina Astrova et Morozova, 1956
 Семейство Ptilodictyidae Zittel, 1880
 Подсемейство Rhinodictyinae Ulrich, 1893
 Род *Prophyllodictya* Gorjunova in Gorjunova et Lavrentjeva, 1987
Prophyllodictya intermedia Gorjunova in Gorjunova et Lavrentjeva, 1987

ВЫВОДЫ

1. В латорпском и волховском горизонтах выделены четыре комплекса мшанок. Латорпский комплекс представлен 13 видами из 7 родов, 5 семейств, 3 подотрядов и 2 отрядов; нижневолховский – 19 видами из 8 родов, 6 семейств, 4 подотрядов и 2 отрядов; средневолховский – 30 видами из 16 родов, 10 семейств, 6 подотрядов и 4 отрядов; верхневолховский – 36 видами из 18 родов, 10 семейств, 6 подотрядов и 4 отрядов.

2. Выделены три этапа в развитии мшанок: латорпский, ранневолховский и средне-поздневолховский. Наиболее значимым явился переход от ранневолховского к средневолховскому времени. В средневолховское время появились 2 отряда, 2 подотряда, 4 семейства, 7 родов и 11 видов; стала более разнообразна форма колоний, сформировались последовательный и двуслойно-симметричный план строения колоний, среди трепостомид стали преобладать колонии с многочисленными диафрагмами в автозооэциях.

3. Появление всех типов гетерозооэциев, присутствующих в колониях мшанок изученного интервала произошло в латорпское (неозооэци, мезозооэци и акантозооэци) и ранневолховское (эксилязооэци) время. В средне- и поздневолховское время новые типы гетерозооэциев не появились.

4. У мшанок отряда *Treplostomida* обнаружены гетерозооэции, имеющие внутреннюю полость и тонкие стенки. От акантозооэциев они отличаются толщиной стенки и отсутствием вторичной сильно утолщенной стенки, от шипов – наличием внутренней полости. В работе эти структуры именуется акантозооэциями, за неимением достаточного материала для выделения их в новый тип гетерозооэциев.

5. Выявлены два типа строения пузырьчатой ткани у латорпских мшанок *Esthoniopora lessnikowae* (отряд *Treplostomida*): (1) в основании колоний или на периферии, но незначительно, пузыри очень мелкие, сливаются и перекрывают друг друга; (2) пузырьчатая ткань охватывает всю колонию кольцом. В одних случаях пузыри расположены закономерно друг над другом, с образованием вертикально-направленных рядов, в других – многочисленные пузыри имеют неравномерное расположение.

6. На основе анализа палеогеографического распространения древнейших мшанок удалось установить, что наиболее вероятным центром их формирования был бассейн Южного Китая, откуда известны самые древние мшанки отрядов *Treplostomida* и *Cryptostomida*. Таксономическое и морфологическое разнообразие древнейших мшанок позволяет предположить, что эта группа появилась раньше. В ордовикский бассейн Балтоскандии они мигрировали позже (в середине флоского времени) в связи с повышением уровня моря во время латорпской трансгрессии и открытием бассейна на восток (в современных координатах), в сторону Уральского палеоокеана.

7. Подтверждено, что в латорпско-волховское время почти полностью сформировался только отряд Trepostomida. Он представлен всеми известными подотрядами: Esthonioporina, Halloporina и Amplexoporina, у которых появились все известные типы гетерозооциев (кроме осевых зооциев), известные у этих мшанок на протяжении палеозоя: Esthonioporina (акантозооциев), Halloporina (мезозооциев) и Amplexoporina (эксилязооциев и акантозооциев).

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

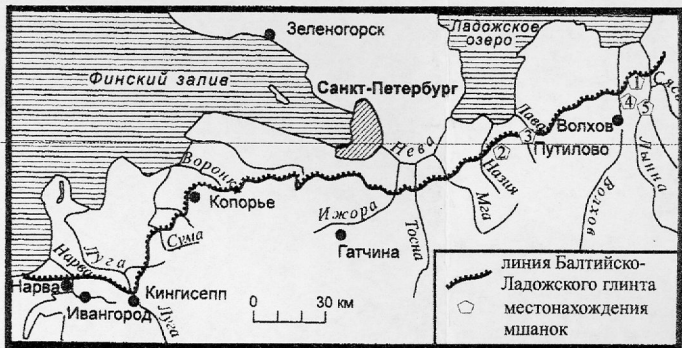
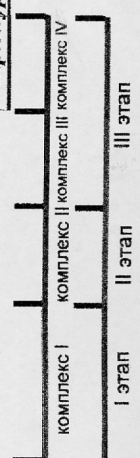
Статьи по перечню ВАК

1. Коромыслова А.В. Мшанки рода *Diplotrypa* Nicholson, 1879 из среднего ордовика Ленинградской области // Палеонтол. журн. 2004. № 6. С. 47-49.
2. Коромыслова А.В. Морфогенез, филогенетические связи и распространение мшанок рода *Orbipora* Eichwald, 1856 (отряд Trepostomida) // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 19-30.

Другие публикации

3. Коромыслова А.В. Морфология и развитие мшанок рода *Orbipora* Eichwald, 1856 (отряд Trepostomida) в ордовике Восточно-Европейской платформы // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. I школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докладов. Москва, 2004. С. 40-41.
4. Koromyslova A.V. Middle Ordovician bryozoans (order Trepostomida) from the Volkhov and Kunda Stages of the Lynna River (Leningrad Region) // The Sixth Baltic Stratigraphical Conference. Abstracts. St. Petersburg, 2005. P. 56-58.
5. Коромыслова А.В. Ордовикские мшанки рода *Orbipora* Eichwald, 1856: морфогенез, распространение и филогенетические связи // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. II школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докладов. Москва, 2005. С. 41-42.
6. Коромыслова А.В. Таксономический состав и морфология мшанок латорпского горизонта (нижний ордовик, аренигский ярус) окрестностей дер. Белые Кресты Ленинградской области // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. III школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докладов. Москва, 2006. С. 32-33.

- Anaphragma vetustum* Modzalevskaya, 1953
 ***Revalotrypa papillaris* (Modzalevskaya, 1953)
Dianulites eichwaldi Pushkin, 2001
 ***D. fastigiatus* Eichwald, 1829
D. multimesoporicus Modzalevskaya, 1953
D. collucatus Pushkin, 2001
 ***Phragmopora multiporata* (Bassler, 1911)
Eshonotopora communis Bassler, 1911
 ***Dianulites janischewskyi* Modzalevskaya, 1953
Diplotrypa petropolitana Nicholson, 1879
Goryunovia hemiseptata Taylor et Kozhnov, 1996
Chyphotrypa antiqua (Modzalevskaya, 1953)
 **Anaphragma verectum* Koromyslova, sp. nov.
Orbipora solida Bassler, 1911
 ***O. acanthophora* Bassler, 1911
Dittopora sokolovi (Modzalevskaya, 1953)
 ***Prophyllodictya intermedia* Gorjunova, 1987
Hemiphragma rotundatum Bassler, 1911
Monotrypa jewensis Bassler, 1911
Wollinella baltica Dzik, 1981
Hexaporites fungiformis Pander, 1830
 **Lynnopora lunata* Gorjunova et Korom., sp. nov.
Diplotrypa olgae Koromyslova, 2004
Dittopora ramosa Modzalevskaya, 1953
Lynnopora arborea (Modzalevskaya, 1953)
 ***Prophyllodictya putilovensis* Lavrentjeva, 1993
P. gracilis (Eichwald, 1860)
Eichwaldopora ovulum Pushkin et Popov, 2005
 ***Diplotrypa moniliformis* Bassler, 1911



1 - Кресты; 2 - карьер Путиловские ломки; 3 - р. Лава; 4 - р. Волхов; 5 -
 10 - количество колоний:
 11 - виды, продолжающие
 12 - собственные и литературные данные; 13 - литературные

Издательство	Иркутский государственный университет	Иркутск
Секция	Секция геологических наук	
Специальность	Специальность «Геология»	
Степень	Степень кандидата наук	
Содержание	Содержание диссертации	
Объем	Объем 100 экз.	
Срок	Срок 1970	
Состояние	Состояние «В печати»	

Отпечатано в отделе оперативной
печати Геологического ф-та МГУ
Тираж 100 экз. Заказ № 16