

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

Л. А. В И С К О В А

**ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ МШАНКИ
CYCLOSTOMATA
ПОВОЛЖЬЯ И КРЫМА**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 132

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
TRANSACTIONS OF THE PALAEONTOLOGICAL INSTITUTE

Volume 132

L. A. VISKOVA

LATE CRETACEOUS
CYCLOSTOMATOUS BRYOZOA
OF THE VOLGA RIVER REGION
AND THE CRIMEA



PUBLISHING OFFICE «NAUKA»

Moscow 1972

Л. А. ВИСКОВА

ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ МШАНКИ
СУСЛОСТОМАТА
ПОВОЛЖЬЯ И КРЫМА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1972

Позднемеловые мшанки Cyclostomata Поволжья и Крыма.
Вискова Л. А. М., 1972.

В монографии впервые описываются два подотряда (Cancellata и Salpingina) циклостоматовых мшанок, широко распространенных в позднем мелу Крыма и Поволжья. Приведены новые данные по систематике, морфологии и истории развития. На основе микроскопического исследования пересмотрены диагнозы всех рассматриваемых родов и семейств, относящихся к этим подотрядам.

Книга рассчитана на широкий круг биологов, палеонтологов и геологов-стратиграфов.

Илл. 40, фототаблиц 18, библи. 108 назв.

Ответственный редактор

А. А. АСТРОВА

Мшанки отряда *Cyclostomata*, широко распространенные в меловых отложениях различных районов Советского Союза (Крым, Донбасс, Поволжье, Урал, Мангышлак, Дальний Восток и др.), до последнего времени оставались по существу неизученными. В то же время исследование этого древнего ствола мшанок, представители которого известны с раннего палеозоя и продолжают существовать в современных морях, имеет большое значение. До сих пор не раскрыта природа многих морфологических образований в зоариях *Cyclostomata*. Выяснение их происхождения и роли в жизнедеятельности мшанок значительно поможет в построении естественной системы *Cyclostomata*, состояние которой в настоящее время крайне неудовлетворительно. Недостаточно ясны и связи *Cyclostomata* как с рядом вымерших палеозойских отрядов, так и с наиболее молодым, появившимся в раннем мелу отрядом *Cheilostomata*.

Удивительное разнообразие и обилие циклостомат в верхнемеловых отложениях позволяет предположить, что поздний мел был временем наивысшего расцвета мшанок *Cyclostomata*. В конце маастрихтского и датского веков многие группы меловых родов вымерли, но еще достаточно большое количество их перешло в палеоцен. Выяснение систематического состава и особенностей распространения мшанок *Cyclostomata*, обитавших в морских бассейнах позднемеловой эпохи, имеет большое биостратиграфическое значение особенно в связи с тем, что состав и особенности других групп ископаемых организмов, распространенных в датских бассейнах, послужили источником различных точек зрения на возраст отложений датского яруса. Одни геологи в настоящее время рассматривают датий как последний этап мелового периода, другие — как начало палеогена (Яншин, 1960; Москвин, Найдин, 1960; Найдин, 1960; Фойтг, 1963).

Материалом для настоящей работы послужили коллекции мшанок из верхнемеловых отложений Среднего Поволжья (Ульяновская, Куйбышевская и Саратовская области) и Крыма (районы Инкермана и Бахчисарая — на юго-западе и Белогорска — на востоке), собранные автором летом 1962 г. Кроме того, изучены образцы мшанок из верхнемеловых отложений окрестностей г. Вольска, переданные автору бывшим сотрудником Вольского краеведческого музея, ныне покойной М. Н. Матесовой; большая коллекция мшанок из верхнего мела разных районов Крыма получена от геолога Института минеральных ресурсов АН УССР в г. Симферополе Л. П. Горбач; небольшой материал из скважины района Белозерки (Причерноморская впадина) передан нам Л. Ф. Плотниковой. Для сравнения использованы коллекции позднемеловых циклостомат из разных районов СССР, хранящиеся в Музее земледелия МГУ; образцы мшанок из маастрихта Кунрада (Голландия), присланные автору Э. Фогтом; небольшая коллекция из верхнего мела — палеогена Мангышлака, переданная автору Н. И. Нехриковой. Кроме того, изучались современные представители отряда *Cyclostomata* по материалам Зоологического института АН СССР и Мурманского морского биологического института АН СССР.

Собранный материал по позднемеловым мшанкам *Cyclostomata* оказался очень разнообразным по своему систематическому составу (более двадцати семейств, принадлежащих шести подотрядам). Для детального исследования были выбраны представители двух подотрядов — *Cancellata* и *Salpingina*, которые, достигнув своего расцвета в позднем мелу, почти полностью вымерли в конце этого периода. Оба подотряда составляют наиболее характерную группу меловой фауны мшанок как Европейской части СССР, так и Западной Европы. Мшанки всех остальных групп циклостомата были определены только до рода и включены в общие списки, характеризующие отдельные ярусы верхнего мела.

Изучение мшанок проводилось с применением микроскопического метода в прозрачных ориентированных шлифах. Этот метод с достаточной полнотой разработан для палеозойских мшанок, но при изучении мезозойских и третичных почти не использовался. Возможно, это было связано с трудностями изготовления шлифов из очень тонких и хрупких зоариев. Нами последние предварительно погружались в расплавленный (но не доведенный до кипения) пихтовый балзам, пропитывались им, а затем уже фиксировались с нужной ориентацией на предметном стекле. Пришлифовка и доводка образцов проводилась только вручную на матовом стекле в глицерине с применением тонкого шлифовального порошка «Ми-пуглик». В отдельных случаях, когда виды были представлены единичными экземплярами, которые могли быть легко уничтожены при доводке, приходилось оставлять шлифы достаточно толстыми. Однако и эти шлифы сравнительно хорошо просматривались под микроскопом, хотя при их фотографировании детали микроструктуры пропадали. Дальнейшие исследования и измерения велись уже обычным методом.

Микроскопическое исследование позволило детально изучить морфологические особенности зоариев *Cancellata* и *Salpingina*, выявить отдельные ранее неизвестные скелетные структуры и уточнить их систематическое и функциональное значение. Впервые изучена микроструктура стенок зооциев и установлено ее значение для систематики. Полученные данные позволили частично пересмотреть систему отряда и наметить основные пути развития семейств мшанок подотрядов *Cancellata* и *Salpingina*, а также предположительно установить положение последних в общей системе отряда *Cyclostomata*. Намечены родовые комплексы мшанок, характерные для маастрихтского и датского ярусов, а также выделена группа родов, общая для отложений дания и палеоцена.

Работа выполнена в лаборатории мшанок и кораллов Палеонтологического института АН СССР под руководством доктора биологических наук Г. Г. Астровой. В процессе работы ценные советы и указания были получены от Н. А. Шишовой, И. П. Морозовой, Е. И. Андросовой, М. Г. Гостиловской, Д. П. Найдина и К. А. Кабанова. Коллекции для сравнения, консультации и ряд работ по меловым мшанкам были получены от профессора Гамбургского государственного геологического института доктора Э. Фогта.

Автор глубоко благодарен всем перечисленным лицам, а также покойной М. Н. Матесовой, Л. П. Горбач, Н. И. Нехриковой и Л. Ф. Плотниковой, передавшим свои коллекции мшанок.

Все шлифы и микрозарисовки выполнены автором, фотографии — в фотолаборатории Палеонтологического института АН СССР Н. П. Финогеновым.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МЕЛОВЫХ МШАНОК ОТРЯДА CYCLOSTOMATA

В изучении меловых мшанок отряда Cyclostomata можно выделить два основных этапа.

Первый этап охватывает XIX век и два первых десятилетия XX века. В течение этого периода исследователи занимались морфологическим описанием мшанок по чисто внешним признакам зоариев, без учета микроскопической структуры их элементов. Это приводило к построению формальной системы. Первые работы такого типа принадлежат немецким ученым Гольдфусу (Goldfuss, 1826—1840), Хагенову (Hagenow, 1839—1840) и Рёмеру (Roemer, 1840). Гольдфус описал несколько видов выделенного им рода *Ceripora* из сеномана ФРГ. Из этих же отложений Хагенов дал описание новых видов рода *Ceripora* Goldfuss. Рёмер на основании изучения *Ceripora gracilis* Goldfuss и *C. roemeri* Hagenow установил род *Meliceritiles* и привел описание его нового вида *M. porca*. Вскоре после этого появились еще две работы Хагенова (Hagenow, 1846, 1851), в которых автор описал ряд видов из маастрихтских отложений ФРГ, установив новые роды *Cyrtopora*, *Plethopora*, *Coeloclea*, *Vaginopora*, *Esharites* и *Inversaria*. Последние два рода Хагенов выделил в отдельный подотряд Salpingina, приняв за основу такие характерные признаки, как воронковидно расширенную форму зооэциев, наличие фасеток с устьями и крышечек в устьях. Подотряд Salpingina Hagenow с последующими изменениями и дополнениями сохранил свое систематическое значение и до настоящего времени. Ряд новых родов был установлен Лонсдалем (Lonsdale, 1849, 1850): *Atagma*, *Siphodictyum*, *Charistopelalum*, *Desmepora* и *Petalopora*.

В течение первого этапа изучения меловых Cyclostomata особенно большую роль сыграли работы Орбиньи (Orbigny, 1851—1854), в которых автор описал все известные тогда меловые мшанки из Парижского бассейна. Наряду с установлением огромного количества новых родов и видов, Орбиньи сделал первую попытку систематизировать весь материал. Положив в основу системы форму зооэциев, он разделил всех мшанок на два отряда: Bryozoa Cellulines — с короткими зооэциями, тесно прилегающими друг к другу (в позднейшем понимании отряд Cheilostomata), и Bryozoa Centrifugines — с длинными трубчатыми зооэциями, куда вошли почти все Cyclostomata. Дальше свою систему Орбиньи строил на основе формы зоариев и характера расположения устьев и пор. Он выделил четыре секции, а в каждой из них — семейства. Секция 1 — Centrifugines Operculines — устья зооэциев имеют крышечки (семейства Eleidae и Myrizoumidae; в дальнейшем последнее было отнесено к мшанкам Cheilostomata). Секция 2 — Centrifugines Fasciculines — зооэции образуют пучки, дополнительные поры отсутствуют (семейства Fascigeridae, Fasciporidae). Секция 3 — Centrifugines Tubulines — зооэции выступают более или менее свободно, устья разбросаны или расположены поперечными рядами (семейства Tubigeridae, Sparsidae, Clausidae, Crisinidae, Caveidae). Секция 4 — Centrifugines Foramines — зооэции не выступают над

поверхностью зоария, между устьями — отверстия дополнительных зооциев (семейства Ceidae, Cavidae, Cytididae, Cresciidae). Предложенная Орбини система представляет в целом искусственное объединение разных групп мшанок только на основе внешних признаков зоариев. Она не была принята ни его современниками, ни последующими авторами.

До конца XIX столетия в Германии, Франции и Англии изданы статьи и монографии, в которых описывались меловые мшанки Cyclostomata без указания принадлежности их к тому или другому подотряду или семейству (Ubaghs, 1858; Busk, 1859; Reuss, 1872; Pergens, Menuier, 1886). Гамм (Hamm, 1881) выделил и описал ряд новых родов и видов из маастрихта ФРГ, но не привел их изображений. Он установил новый «тип» Stigmatoporina для родов и видов с осевым пучком цилиндрических зооциев, окруженных боковыми зооциями, и включил в него три рода: *Cyrtopora*, *Stigmatopora* и *Meliceritites*. В «типе» Stigmatoporina Гамм искусственно объединил совершенно разные по своей структуре и происхождению группы. Интересна работа Марссона (Marsson, 1887), в которой автор также описал целый ряд новых родов и видов Cyclostomata из маастрихта о-ва Рюгена (ГДР). В отдельных случаях приведены изображения не только внешней формы зоариев, но и их внутреннего строения. Марссон делил всех Cyclostomata на два «типа»: Metopoporina и Solenoporina. В первый он включил два семейства — Eleidae и Ceidae (=Semiceidae), характеризующиеся сильно расширенными у периферии зооциями; этот «тип» соответствует Salpingina Hagenow. Во втором «типе» Марссон объединил всех известных ему остальных Cyclostomata, что, конечно, ни в какой степени не отвечало их естественной группировке. Пергенс в своей работе (Pergens, 1890) предложил разделить Metopoporina Marsson на две группы: Ceina для семейства Ceidae (=Semiceidae) и Meliceritina для семейства Eleidae, которому он дал новое наименование — Melicerititidae, но оставил диагноз, характерный для Salpingina и Metopoporina.

В это же время появилась работа английского ученого Уотерса (Waters, 1891), который, разбирая природу Salpingina, высказывался в пользу принадлежности этих мшанок к Cheilostomata из-за наличия у Salpingina, как он считал, авикуляриев и крышечек, напоминающих оперкулюмы Cheilostomata.

На границе XIX и XX столетий вышли в свет две крупные монографии Грегори (Gregory, 1896; 1899; 1909). Это работы сводного характера, в которых даны описания и изображения коллекций юрских и меловых мшанок Cyclostomata, хранящихся в Британском музее естественной истории (British Museum Natural History). Наряду с этим автор приводит объяснение многих принятых ранее, а также вновь предложенных им терминов. Кроме того, Грегори разработал новую систему Cyclostomata. В основу выделенных подотрядов легли зооциальные признаки. Грегори считал, что Cyclostomata имеют три типа зооциев: 1 — простые, трубчатые, мономорфические, со сплошными стенками (подотряд Tubulata); 2 — зооции мономорфические, но их стенки канцеллятные, т. е. пронизаны различными порами и недоразвитыми зооциями (подотряд Cancelata); 3 — зооции диморфические (подотряд Dactylethrata). Система Грегори, несмотря на ее большие достоинства, строилась в основном на внешних особенностях зоариев, хотя автор и отмечал различные типы зооциев и наличие в их стенках «канцеллятной структуры». Однако в последней объединялись поры в стенках зооциев и гетерозооции, представляющие совершенно разные зоариальные структуры по своему происхождению и функциональному значению. При этом такие роды, как *Crisina* (с тергозооциями на дорсальной стороне зоария) и *Sulcocava* (со сложными порами в наружных стенках зооциев), рассматривались Грегори, несмотря на их «канцеллятную структуру», в семействе Idmoneidae подотряда Tubulata, куда они были включены на основании сход-

ного с *Idmonea* поперечно-рядового расположения устьев; в подотряд *Tubulata* Грегори поместил своеобразное семейство *Eleidae* (*Salpingina* Hagenow). Уже эти примеры показывают искусственность систематики, основанной только на внешних признаках зооэциев и зоариев.

В конце XIX века появились первые работы французского палеонтолога Каню (Canu, 1897, 1898, 1900), в которых автор указывал на огромную систематическую важность открытых им у представителей семейств *Eleidae* и *Semiceidae* гонозооэциев (овицелл). В дальнейшем, как мы увидим ниже, строение последних ляжет в основу новой системы *Cyclostomata*.

В первые два десятилетия XX века в Дании появились оригинальные работы Левинсена (Levinsen, 1902, 1912, 1925), посвященные изучению семейства *Eleidae*, для которого он принял наименование *Melicerititidae*, предложенное Пергренсом. Подчеркивая своеобразие этого семейства, Левинсен выделяет его в особую группу — *Cyclostomata operculata*, позже — в *Scilostomata tubularia*.

Семейству *Eleidae* посвящена интересная работа немецкого ученого Ланга (Lang, 1906), в которой затрагиваются вопросы систематического значения формы зоариев *Eleidae*. Предполагается, что стелящиеся и ветвистые зоарии не всегда являются различиями родового характера.

В России первый этап исследования меловых мшанок отмечен сравнительно небольшим числом работ. Среди них более крупные принадлежат Э. Эйхвальду (1846, 1850—1854), в которых описаны или приведены в списках отдельные виды родов *Crisina*, *Stomatopora*, *Berenicea*, *Ceriopora*, *Heteropora* из меловых отложений Волыно-Подоллии, Поволжья и Крыма. Описанные мшанки Эйхвальд относил к «моховым кораллам». Результатом изучения нескольких видов меловых циклостомат Крыма является работа Бэйли (Baily, 1858), изданная в Лондоне. В 1873 г. вышел труд Лагузена «Описание окаменелостей белого мела Симбирской губернии», в котором автор описал несколько мшанок *Cyclostomata*, относящихся к родам *Pustulopora*, *Bidiastopora*, *Diastopora* и *Defrancia* из верхнемеловых отложений окрестностей сел Шиловки и Языкова. В 1903 г. появилась небольшая статья И. Ф. Фавра с описанием меловых окаменелостей Славяносербского уезда Екатеринославской губернии (в настоящее время Днепропетровская область). Наряду с другими ископаемыми он установил два вида мшанок *Cyclostomata* — *Reticulipora ligeriensis* Orbigny и *Ceriopora serpens* Eichwaldi, но не привел их изображений.

К сожалению, почти все работы первого этапа исследования меловых мшанок отличаются краткими, неполными и не всегда ясными описаниями только внешних особенностей зоариев, многие видовые и родовые определения неточны. Вызывает сомнение систематическое положение многих родов и видов. Отсутствие описаний и изображений внутреннего строения зоариев или неясность и схематичность последних затрудняют использование этих работ в настоящее время.

Второй этап в исследовании меловых *Cyclostomata* открылся рядом совместных работ французского и американского ученых Каню и Басслера (Canu, Bassler, 1920; 1922; 1926), в которых авторы применили и настоятельно рекомендовали проводить изучение меловых мшанок на основе микроскопического анализа внутреннего строения зоариев при помощи прозрачных ориентированных шлифов. Однако Каню и Басслер не всегда обращали внимание на микроструктуру стенок зооэциев, а установленные ими формы зооэциев и характер их почкования почти не учитывались в предложенной новой системе мшанок *Cyclostomata*, за основу которой Каню и Басслер приняли наличие или отсутствие овицелл. Было выделено два подотряда — *Ovicellata* и *Inovicellata*. При этом строение, форма, положение и размеры овицелл были положены в основу выделенных ими семейств. Недостаток этой системы заключается не только в том, что к под-

отряду Inovicellata могут быть отнесены ископаемые формы, у которых овицеллы развивались, но они отсутствуют или разрушены только на данном участке зоария или его обломке. Основной недостаток ее в том, что в целом ряде семейств объединены формы, сходные только своими овицеллами, но имеющие различную структуру всего зоария. Предложенная Каню и Басслером новая методика исследования меловых мшанок Cyclostomata не получила должного применения даже у самих авторов. В изданном позднее американском справочнике по Bryozoa «Treatise on Invertebrate Paleontology», part G (Bassler, 1953) общая система циклостомат дана в соответствии с прежними работами Каню и Басслера. Приведенные в нем диагнозы семейств и родов очень кратки и неясны. В составе многих семейств часто рассматриваются такие формы, которые, кроме сходства в строении овицелл, не имеют между собой ничего общего. Таким образом, формальное применение одного признака привело к созданию целого ряда гетерогенных групп. Наглядным примером этого являются семейства Diastoporidae, Entalophoridae в подотряде Tubuloporina, Cytididae, Petaloporidae — в подотряде Cancellata и многие другие. Только анализ комплекса признаков, выявление закономерностей почкования зооэциев и гетерозооэциев, определяющих морфологическое постоянство зоариев, могут дать достаточные основания для построения системы Cyclostomata, близкой к естественной.

Годом раньше во Франции Буж (Buge, 1952) предложил свою систему циклостомат. Однако выделенные им подотряды также представляют искусственные группировки внешне сходных между собой зоариев. Достаточно отметить, что в составе подотряда Tubuloporina автор рассматривает семейства Crisiidae, Semiceidae, Horneridae, а в Cerioporina — Eleidae и Lichenoporidae.

В 20-е годы появляются первые работы о меловых мшанках немецкого ученого Фогта (Voigt, 1924, 1925). Начиная с 1935 г. Фогт занимается изучением мшанок Cheilostomata и Cyclostomata из маастрихтского писчего и туфового мела Северогерманской Балтийской области, а также из датско-монтских отложений Бельгии, Голландии и Центральной Польши (Voigt, 1951—1968; Voigt, Flor, 1970). Круг вопросов, поставленных в его работах очень разнообразен. В одних (Voigt, 1953, 1959b) проведена ревизия видов, описанных ранее Хагеновым (Hagenow, 1839—1840) и Гаммом (Hamm, 1881). Во многих других описаны виды и освещены особенности внутреннего строения ряда циклостомат (наряду с Cheilostomata), а также рассмотрены некоторые вопросы систематики и биостратиграфии позднемеловых мшанок (Voigt, 1951, 1956, 1957, 1959a, 1960, 1962, 1964). Экологическое и стратиграфическое исследование мшанок позднего мела показало их сильную изменчивость и зависимость от фаций. Автор выявляет родовые комплексы мшанок (в основном Cheilostomata), характерные для сеномана, турона, коньяка, сантона, кампана, маастрихта и дания, рассматривает в общих чертах эволюцию мшанок в течение позднего мела, обсуждает вопрос о верхней границе меловой системы (Фогт, 1963; Voigt, 1967a). К сожалению, описания циклостомат часто основаны только на внешних особенностях зоариев. Во многих случаях Э. Фогт не указывает семейственной принадлежности описываемых им родов, однако, справедливо считает, что существующая система Cyclostomata (Bassler, 1953) нуждается в ревизии (Voigt, 1964).

Необходимость пересмотра системы мшанок отряда Cyclostomata подчеркивается работами Вальтера, занимающегося изучением юрских и раннемеловых Cyclostomata Франции (Walter, 1966, 1967b, c). Рассматривая имеющиеся у мшанок подотрядов Cancellata и Dactylethrata дополнительные образования между зооэциями (мезопоры, дактилетры, канцелли) и отмечая, что последние могут присутствовать у представителей других подотрядов и в то же время отсутствовать у форм, входящих в состав этих

подотрядов, или у разных экземпляров одного вида, автор предлагает вообще упразднить подотряды *Cancellata*¹ и *Dactylethrata* (Walter, 1967a).

Недостаточную изученность Cyclostomata и необходимость широких и основательных их исследований отмечает в своей работе Мур (Moore, 1968), подводя итоги первой Международной конференции специалистов по мшанкам, состоявшейся летом 1968 г. в Милане (Италия). Широкий круг вопросов, обсуждаемых на конференции и касающихся палеоэкологии, морфологии, микроструктуры скелетных элементов зоариев, эволюции и систематики мшанок, рассматривался в основном на примере хейлостомат. Из докладов, посвященных мшанкам Cyclostomata, особый интерес представляет сообщение Хильмера (Hilmer, 1968b). На основании изучения изменчивости гонозооэциев у обрастающих мшанок группы *Berenicea* Хильмер, как и в предыдущей работе (Hilmer, 1968a), в которой рассматривалась серия ориентированных шлифов через гонозооэции *Diaperoecia polystoma*, приходит к разделяемому автором настоящей работы убеждению, что таксономическое значение гонозооэциев у мшанок Cyclostomata преувеличено. В докладе Бруда (Brood, 1968), изучившего и описавшего 75 видов Cyclostomata из датских отложений Швеции и Дании, также подчеркивается, что различия в форме овицелл зависят от экологических условий, и они не могут служить диагностическими признаками. Не менее интересны палеоавтологические исследования Флора (Flor, 1968), установившего, что циклостоматовая мшанка *Spiropora verticillata* является палеоэкологическим и батиметрическим индикатором для отложений сanton, кампана, маастрихта и дания в районах Северной Европы. На примере этой же мшанки рассмотрены проблемы гомеоморфии у Cyclostomata Фогтом и Флором (Voigt, 1968; Voigt, Flor, 1970). Кроме того, обнаруженные у *S. verticillata* разные по морфологии гонозооэции, привели авторов (Voigt, Flor, 1970) к мысли, что этот вид состоит из ряда различных форм, которые необходимо выделить не только в самостоятельные виды, но и роды. Однако в установленном семействе Spiroporidae они оставляют только род *Spiropora*, а новые роды — *Dichospiripora*, *Spirentalopora* и *Coelospiropora*, на основании сходства в строении гонозооэция, вводят в состав семейства Entalophoridae. Учитывая все выше сказанное о систематическом значении гонозооэциев, представляется, что эти роды, имеющие своеобразную и характерную «спиропоровую» структуру зоария, также должны рассматриваться в семействе Spiroporidae.

Изучению поздне меловых мшанок Польши посвящена работа Т. Марьяньской (Maryńska, 1969). Наряду с описанием ряда видов циклостомат и хейлостомат автор отмечает приуроченность отдельных комплексов мшанок к определенным типам пород и высказывает предположение, что образование нескольких слоев кенозооэциев на дорсальной стороне зоариев у ряда циклостомат могло быть связано с условиями их жизни в сильно подвижной зоне с привносом грубозернистого материала. Однако из-за описания только внешних особенностей зоариев остается неясной их внутренняя структура и создаются трудности при сравнении отдельных видов.

Бордман и Читам (Boardman, Cheetham, 1969), поставив в своей работе ряд актуальных вопросов, связанных с выяснением закономерностей роста и формирования всех структурных элементов зоария мшанок, отмечают исключительно слабую изученность Cyclostomata. Особое внимание они обращают на необходимость совершенствования методики их исследования, подчеркивают важность применения прозрачных ориентированных шлифов. Изучение современных Cyclostomata открывает возможность для выяснения биологического значения внутризоециальных и межзо-

¹ Вопрос о необходимости ревизии подотряда *Cancellata* рассматривается в замечаниях к этому подотряду в «Описательной части» (глава III).

оциальных структур зоариев мшанок. Бордман и Читам подчеркивают, что только при условии полного и всестороннего исследования ископаемых и современных Cyclostomata можно приступать к выявлению закономерностей эволюционного развития этого отряда мшанок.

В нашей стране после работы И. В. Фавра 1903 г. изучение мезозойских мшанок практически не проводилось. Вышедшая в 1958 г. небольшая статья О. П. Смирновой содержит описание внешних особенностей зоариев нескольких видов мшанок Cheilostomata и Cyclostomata из маастрихта Южного Урала. Кроме ряда ранее известных циклостоматовых видов: *Berenicea grandis* (Orbigny), *Bidiastopora ramosa* Orbigny, *Spiropora verticillata* (Goldfuss), *Reptomulticava* aff. *serpens* Eichwald, автор устанавливает новый вид — *Meliceritites kianensis*.

В 1960 г. издается том «Мшанки и брахиоподы» («Основы палеонтологии»), в котором Ю. М. Феофановой принята система мшанок отряда Cyclostomata, изложенная в «Treatise», и даны такие же, как в этом справочнике, краткие и неясные диагнозы семейств и родов, встречающихся только на территории СССР.

Две работы принадлежат немецкому ученому Э. Фогту и являются результатом изучения коллекций позднемеловых мшанок из разных районов Европейской и Среднеазиатской частей Советского Союза, переданных ему Д. П. Найдным, А. А. Атабекином и М. В. Титовой (Фогт, 1962; Voigt, 1967b). Наряду с многочисленными мшанками, принадлежащими отряду Cheilostomata, Фогт описывает отдельных представителей Cyclostomata. Из 16 видов циклостомат, установленных в отложениях верхнего мела Европейской части СССР и сопредельных областей, 8 описываются как новые: *Microecia laguncula*, *Diplosolen ramosus*, *Petalopora maculifera*, *P. eichwaldi*, *Tretocycloecia crispata*, *Reptoceritites acutissima*, *Inversaria ramosissima* и *I. verrucosa* (Фогт, 1962). В результате обработки и изучения мшанок из верхнего мела районов Средней Азии Фогтом описано 73 вида мшанок, из них 64 Cheilostomata и 9 Cyclostomata, в числе которых 4 вида новых — *Fascigera fasciculus*, *Multicavea distans*, *Reptoclausia iugum*, *Reptomultelea subtriangularis*; установлено одно новое семейство Siphoniotyphlidae (Voigt, 1967b). Попыткой разобраться в систематике семейства Diastoporidae является сообщение В. С. Сокурова (Сокуров, 1968).

Настоящая работа, так же как и статьи, посвященные отдельным позднемеловым видам циклостомат (Вискова, 1963, 1965, 1967, 1968, 1969; Вискова, Эндельман, 1971), является первым опытом специального исследования морфологии, системы и истории развития позднемеловых мшанок подотрядов Cancellata и Salpingina отряда Cyclostomata, основанном на микроскопическом анализе всех структурных элементов зоария.

МОРФОЛОГИЯ МШАНОК ПОДОТРЯДОВ CANCELLATA И SALPINGINA

Мшанки подотрядов Cancellata и Salpingina представляют две резко обособленные филогенетически и морфологически ветви циклостомат, поэтому их морфологические особенности рассматриваются раздельно, в двух частях настоящей главы.

1. ПОДОТРЯД CANCELLATA

Форма зоариев и характер почкования

Зоарий (колония, *soarium*). Среди мшанок Cancellata наиболее часто встречаются правильные ветвистые зоарии, имеющие округлые, овальные и округло-треугольные сечения.

Тонкие зоарии, у которых устья расположены со всех сторон их веточек, образовывались при осевом ориентированном почковании зооэциев (виды родов *Petalopora*, табл. II, фиг. 3; *Cavarinella*, табл. III, фиг. 1—3). Такой способ почкования напоминает почкование многих ветвистых палеозойских мшанок отряда Trepostomata: оно сосредоточено в осевой зоне, где зооэции имеют почти вертикальное положение. К периферии зооэции более или менее резко и равномерно отворачиваются, а их стенки, как правило, значительно утолщаются.

Особое место среди ветвистых зоариев семейства Petaloporidae занимает форма зоария рода *Cavarinella*, имеющего осевую полость, разделенную поперечными перегородками на камеры (табл. III, фиг. 2, 3б; рис. 1). Возможно, что образование этой осевой полости является результатом обрастания мшанкой мягкого стебля водоросли. Однако перегородки, представляющие собой зооэциальные образования (они имеют такую же микроструктуру, как и внутренние стенки зооэциев), характерны для всех представителей этого рода. Очевидно, такой зоарий можно считать стойкой формой роста рода *Cavarinella*.

Ветвистые зоарии, у которых устья расположены только на фронтальной стороне, образовывались при дорсальном почковании. Зооэции тянутся косо вверх от дорсального края зоария к фронтальному или к боковым сторонам передней поверхности; при этом зооэции резко или постепенно изгибаются в своей периферической части. В отдельных случаях, например, у видов рода *Hemicellaria* (табл. IX, фиг. 1а, ж; табл. X, фиг. 1з; рис. 2) дорсальные стенки срединных зооэциев, отворачивающихся в противоположных направлениях, соприкасаются друг с другом и образуют срединную пластину. У многих ветвистых зоариев наблюдается обрастающее основание, от которого поднимаются вверх и в стороны дихотомизирующие ветви (виды рода *Crisina*, табл. IV, фиг. 1а, б), или небольшой стебель (ножка), от расширенной верхней части которого радиально расходятся отдельные ветви (виды рода *Voightiella*, табл. 1, фиг. 2а).

Известны дисковидные зоарии с устьями, расположенными на верхней (фронтальной) поверхности, но на нашем материале они не наблюдались.

Правильные ветвистые зоарии сохраняют свой определенный план строения для каждого вида.

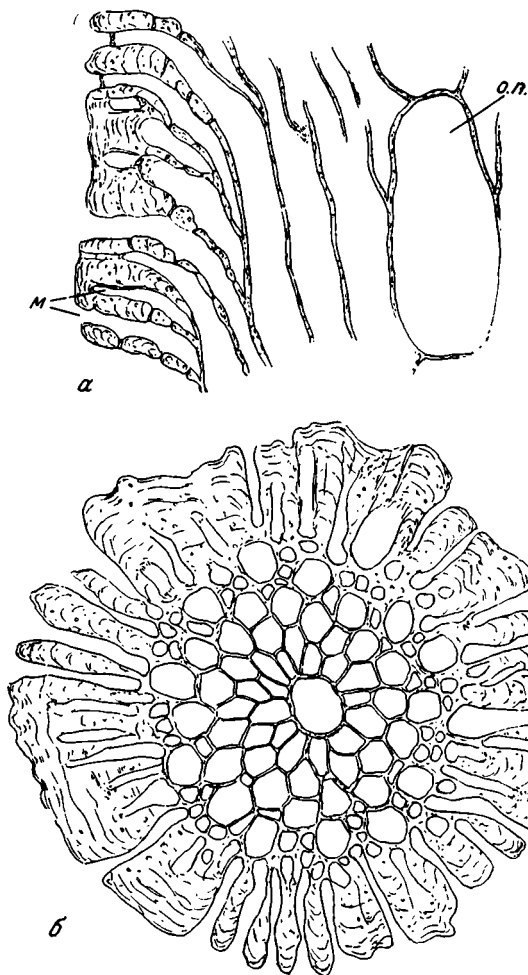


Рис. 1. *Cavarinella explicata* sp. nov.

а — экз. ПИН, № 2052/1402. Крым, у с. Большого Садового; верхний мел, даний. Участок продольного сечения зоария, видны осевая полость (о.п.), разделенная перегородками, и мезопоры (м), $\times 80$; б — голотип ПИН, № 2052/2018. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний. Видны угловатые в поперечном сечении зооэци, $\times 80$

В процессе развития зоария, по-видимому, одновременно с появлением новых зооидов и гетерозооидов, происходили неоднократные процессы их частичной дегенерации, на что указывают известковистые пористые пластинки, закрывающие устья зооэциев и гетерозооэциев. Эти пластинки наиболее часто наблюдаются в семействах *Petaloporidae* (виды родов *Petalopora* и *Cavarinella*), *Cytididae* (виды родов *Neoretenoa*, *Voigtiella*) и *Crisinidae* (виды родов *Hemicellaria*, *Reteporidea*, *Crisina*). Очевидно, явления дегенерации, как и у современных мшанок, зависели от факторов как внешнего, так и внутреннего порядка. Они могли периодически развиваться вследствие изменений внешних условий среды, часто сезонных — недостатка пищи и кислорода, повышения или понижения в известных пределах температуры, изменения солености морской воды, отложения осадков и т. п.

Внутренним фактором, вызывавшем дегенерацию, могли быть особенности индивидуального развития зоариев. Как отмечается в работах Хармера (Harmer, 1892), Остроумова (Остроумов, 1886) и Ключе (Ключе, 1962) дегенерация полипидов у современных мшанок происходит из-за отсутствия у них специального органа выделения. Эту роль, помимо других элементов (например, амебоцитов), играют стенки кишечника. По мере накопления продуктов выделения клетки кишечника теряют способность переваривать пищу и разрушаются. След за ними постепенно разруша-

ется весь полипид, превращаясь в так называемое «бурое тело», а устье затягивается известковистой пластинкой. Возможно, что подобные процессы имели место и у позднемеловых Cancellata.

Морфология зооэциев

Зооэций (цистид, ячейка, zoecium, cystid, polypidian tube). Зооэции мшанок Cancellata трубчатые, иногда слабо расширяющиеся у периферии. В поперечном сечении они угловатые (виды рода *Crisina*, табл. IV, фиг. 1ж, 2б; рис. 18, б), округло-угловатые (виды рода *Desmopora*, табл. I, фиг. 1д; рис. 12, б), округлые (виды рода *Phormopora*, табл. XI, фиг. 1г, 2г, д;

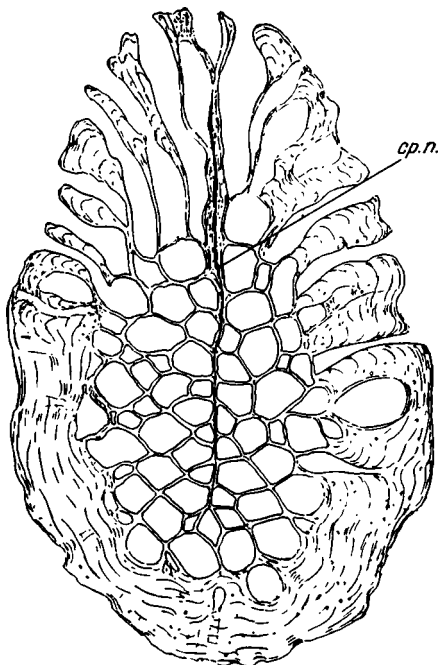


Рис. 2. *Hemicellaria tuberosa* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/1002. Крым, у с. Скалистого; верхний мел, даний. Поперечное сечение, видна срединная пластина (ср. п.), $\times 75$

рис. 4, б, 24, б). Зооэции тесно прилегают друг к другу по всей длине в осевой зоне, а в периферической они разобщены либо значительно утолщенными стенками, либо развивающимися между ними мезопорами. У мшанок родов *Petalopora* и *Cavarinella* зооэции изгибаются у периферии почти под прямым углом, у остальных представителей канцеллят этот изгиб постепенный со слабым дистальным расширением зооэциев. Форма зооэциев, характер их почкования и выхода на поверхность зоария характеризуют особенности родов и семейств.

Фа с ц и к л и (fascicles). Группировки одинаковых зооэциев, многократно повторяющиеся в составе зоария. Зооэции, собранные в пучки, могут выступать над поверхностью зоария в виде шиповидных выростов — п и н н у л, которые либо разбросаны беспорядочно по всей поверхности зоария (виды родов *Echinocava*, *Cyrtopora*, табл. XI, фиг. 3а), либо сосредоточены только на боковых сторонах (виды рода *Desmopora*, табл. I, фиг. 1а—е). У некоторых мшанок (представители родов *Homoeosolen*, *Retenoo*, *Neoretenea*, *Voightiella*) собранные в пучки зооэции заметны только в основании дорсальной стороны зоария, тогда как их устья открываются на фронтальной поверхности беспорядочно или, чаще, поперечными рядами (табл. I, фиг. 2а—е; табл. II, фиг. 1, 2). Последние образуют, так называемые, л и н е й н ы е фасцикли (виды родов *Crisina*, табл. IV, фиг. 1а; *Reteporidae*, табл. VI, фиг. 1г; табл. VII,

фиг. 1а). Разные сочетания одинаковых зооидов в зоариях мшанок В. Н. Беклемишев сравнивает с разносторонними кормидиями — «колониями внутри колоний», состоящими из групп дифференцированных зооидов, которые совместно выполняют определенные жизненные функции (Беклемишев, 1964). Возможно, фасцикли Cancellata также обеспечивали наиболее полное выполнение важных в жизни зоария функций. Различные типы фасциклей встречаются обычно в разных семействах.

Устье (апертура, aperture, orifice). Устья зооциев мшанок Cancellata всегда занимают терминальное положение. Они обычно округлые, реже — скошенные, ромбовидные (семейство Cytididae). Как было отмечено выше, в зависимости от характера расположения зооциев, устья на поверхности зоариев могут быть расположены на всех сторонах ветви продольными рядами (виды рода *Petalopora*, табл. II, фиг. 3а) или беспорядочно (виды рода *Cavarinella*, табл. III, фиг. 1а, б, 3а). Они могут группироваться в поперечные ряды по бокам фронтальной поверхности (виды родов *Crisina*, табл. IV, фиг. 1а; *Reteporidae*, табл. VI, фиг. 1а), или открываться на концах пиннул (виды родов *Desmopora*, табл. I, фиг. 1; *Cyrtopora* табл. XI, фиг. 3). Расположение устьев часто характеризует роды, их размеры — видовую особенность.

Перистом (peristomea). Приподнятый и утолщенный валик, развит у большинства Cancellata, за исключением некоторых родов семейства Cytididae, у которых устья скошенные (например, у *Homoeosolen*) или расположены на концах пиннул *Cyrtopora*, *Desmopora*).

Микроструктура известковистых стенок зооциев

До настоящего времени микроструктура стенок зооциев меловых мшанок Cancellata не была предметом специального изучения. Нашими исследованиями, проводимыми при помощи прозрачных ориентированных шлифов, установлено, что для всех изученных представителей подотряда Cancellata характерна мелкозернистая структура внутренних стенок зооциев. У периферии, где происходило утолщение стенок, последние имеют зернисто-волокнистую структуру (виды родов *Sulcocava*, табл. XII, фиг. 1; рис. 3б, 5, 25—27; *Crisina*, табл. V, фиг. 1; рис. 3а, 19; *Reteporidae*, табл. VIII, фиг. 1а, б; рис. 6, 20, 21). Участки стенок между соединительными порами часто утолщены и более или менее плавно сужаются там, где их пересекают поры. В продольных сечениях такие стенки имеют четковидный характер (виды родов *Cyrtopora*, табл. XI, фиг. 3б; рис. 3, а, 18, а; *Voigtiella*, табл. I, фиг. 2б; рис. 14, г). У мшанок *Hemicellaria* (табл. X, фиг. 1а; рис. 22, 23) стенки почти прямые, слабо утоняющиеся в местах развития пересекающих их пор. У многих представителей Cancellata происходит значительное утолщение внешних стенок зооциев за счет вторичного отложения известковистого вещества. Эти стенки имеют поперечно-волокнистую структуру (семейства Crisinidae, Horneridae и др.).

Соединительные поры (intersoecial pores, real pores). Пронизывают внутренние стенки зооциев и гетерозооциев. Обычно — это цилиндрические трубочки, прямые (виды родов *Phormopora*, *Cyrtopora*, рис. 3а, г) или изогнутые (виды родов *Neoretenoa*, *Voigtiella*, рис. 14, 15), часто расширенные на своих концах (виды родов *Cavarinella*, *Crisina*, рис. 3б, в) или в центре (виды рода *Sulcocava*, рис. 3б). Соединительные поры, аналогично порам современных Cyclostomata, очевидно, осуществляли связь между зооидами: через них разносилась целомическая жидкость и питательные вещества.

Псевдопоры (pseudopores). Поры в наружных стенках зооциев в виде коротких цилиндрических трубочек (виды родов *Neoretenoa*, табл. II,

фиг. 26; *Voigtiella*, рис. 14, 6). По мнению Борга (Borg, 1926), псевдопоры развиты не у всех циклостомат. В частности, он считает, что в наружных стенках мшанок *Horneriidae* присутствуют настоящие поры (real pores). Очевидно, последние характерны и для мшанок семейства *Sulcosavidae*. Функция псевдопор неясна. Возможно, посредством них осуществлялся газообмен. Систематического значения, по-видимому, не имеют.

Поровые каналы (вакуоли, *vacuoles*, *intermediate pores*, *interskeletal cavities*, *adventitious pores*, *tubes*, *branched maculae*, *pore-duct*). Эти образования обычно наблюдаются в сильно утолщенных наружных стенках

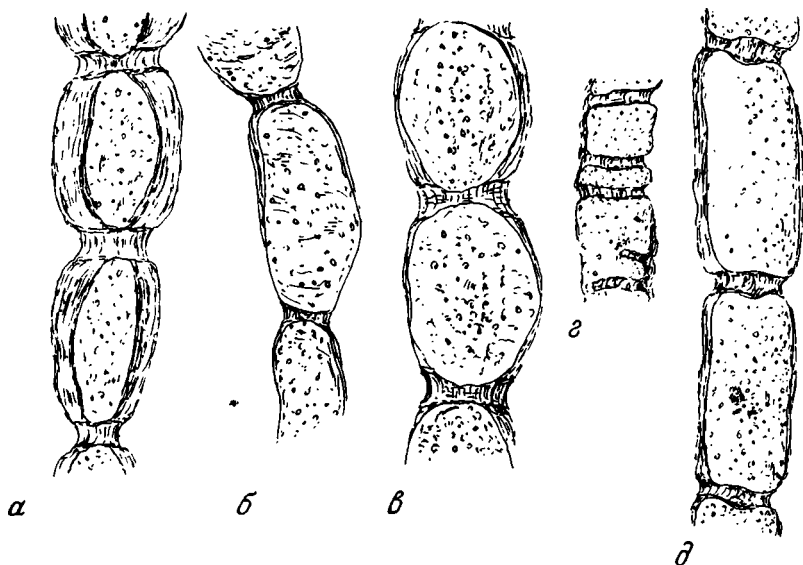
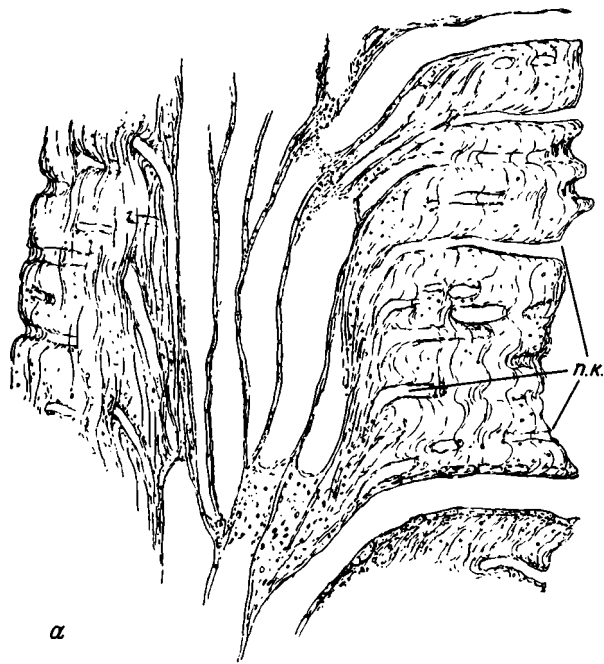


Рис. 3. Различные типы соединительных пор у представителей *Cancellata*, $\times 250$
a — *Cyrtopora*; *б* — *Cavarinella*; *в* — *Crisina*; *г* — *Phormopora*; *д* — *Sulcocava*

зооциев как на фронтальной, так и на дорсальной сторонах зоариев. Их происхождение Борг (Borg, 1944) объясняет следующим образом. Между отдельными волокнами вторичных известковистых отложений вначале находились углубления, на дне которых открывались поры или псевдопоры наружных стенок зооциев. По мере нарастания известковистого слоя стенки эти углубления постепенно превращались в узкие каналы, диаметр которых соответствовал диаметру пор. На поверхности зоариев поровые каналы открываются беспорядочно разбросанными отверстиями. По наблюдениям Борга (Borg, 1926, 1944), у некоторых современных видов *Hornera* имеются так называемые «ветвистые поры», образующиеся путем слияния двух или нескольких поровых каналов. Наиболее часто они встречаются у представителей семейства *Horneriidae* (виды родов *Hornera*, *Phormopora*, табл. XI, фиг. 1, 2; рис. 4), а также у *Gytitidae* (виды рода *Desmopora*, табл. I, фиг. 1; рис. 12). Функция поровых каналов пока не совсем ясна. Пергенс (Pergeps, 1899) полагал, что они проводят известковистое вещество для стенок. Кальве (Calvet, 1900) считал, что они являются органами дыхания. Борг (Borg, 1926), допуская последнее, предполагал, что они служили для каких-то специальных целей. Наличие или отсутствие поровых каналов является особенностями рода, их форма, характер выхода на поверхность и размеры — признаки вида.

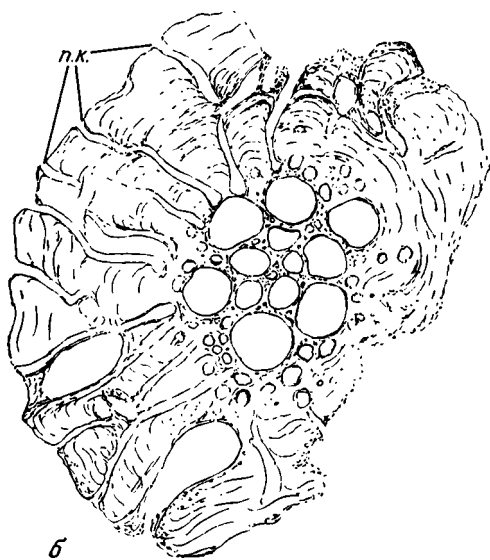
Сложные поры (*pori compositi* — лат., *composite pores*). Предлагаемое название отражает, с одной стороны, сложную структуру пор, с



а

Рис. 4. *Phormopora langethali* (Marsson), экз. ПИН, № 2052/203. Ульяновская область, карьер цементного завода у пос. Сенгилей; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 75$

а — продольное сечение; б — поперечное сечение, видны поровые каналы (п.к.)

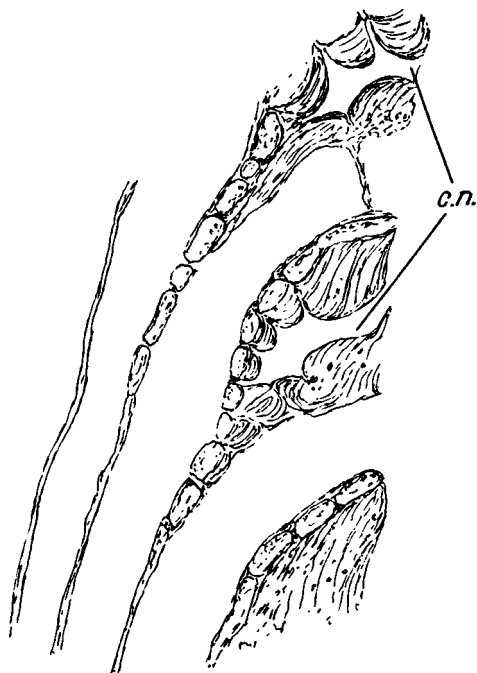


б

другой — сложность функций, которые они выполняли. Сложные поры представляют собой крупные изогнутые полости, расположенные в утолщенных периферических частях наружных стенок зооциев. Очевидно, поровые каналы, обычно имеющие самостоятельный выход на поверхности зоария, в данном случае сливались в одну общую полость — сложную пору, которая открывалась под (или над) устьями зооциев овальным или каплевидным отверстием. Таким образом, каждая сложная пора образовывалась каналами, отходящими от пор в стенках двух смежных зооциев. Посредством этих каналов полости последних сообщались со сложными порами. На наличие пор между устьями зооциев указывали в своих описаниях Орбиньи (Orbigny, 1851—1854, pores), Марссон (Marsson, 1887, pores), Басслер (Bassler, 1953, tear-shaped pores), однако внутреннее строение

Рис. 5. *Sulcocava torulosa* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/201. Ульяновская обл., карьер цементного завода у пос. Сепгилей; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 100$

Участок продольного сечения, в утолщенных наружных стенках видны сложные поры (с.п.)



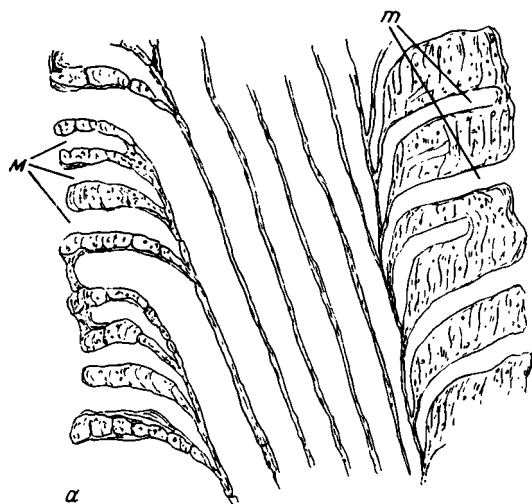
их до настоящего времени оставалось неизученным. Можно предположить, что при помощи сложных пор осуществлялся обмен целомической жидкостью между смежными зооидами, которая в полости этих пор обогащалась каким-то веществом, возможно кислородом, поступающим из окружающей среды (морской воды). Говорить с полной достоверностью о роли сложных пор в жизнедеятельности этих организмов трудно, так как они встречаются только у видов рода *Sulcocava* (табл. XII, фиг. 1—3; рис. 5, 25, а, 26, а), полностью вымершего, вероятно, в конце раннемаастрихтского времени. Размеры и форма сложных пор характеризуют особенности видов.

Сульцы (sulci). Борозды на фронтальной и дорсальной поверхностях зоариев. Обычно развиваются в зоариях, у которых наружные стенки зооциев сильно утолщены вторичными известковыми отложениями (семейства *Horneriidae*, *Sulcosaviidae*). В основании сульц часто открываются устья зооциев и мезопор, поровые каналы и сложные поры (*Voightiella*, табл. I, фиг. 26; *Phormopora*, табл. XI, фиг. 2а; *Sulcocava*, табл. XII, фиг. 1—3).

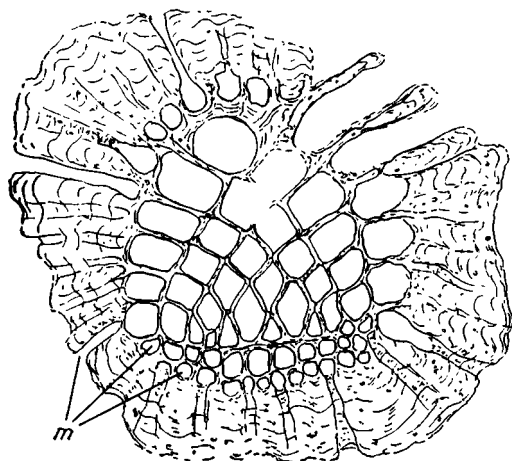
Гетерозооeciи

Мшанки подотряда *Cancellata* в составе своих зоариев, кроме обычных зооциев (автозооциев), имеют различные типы гетерозооциев. Сюда входят париетальные мезопоры, нематопоры, тергозооeciи, фирматопо-ры, дактилетры и канцелли. До настоящего времени поровые каналы (вак-уоли прежних авторов) также входили в состав перечисленных гетерозооeciев. Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1920) считали, что поровые каналы образуются как мезопоры, путем отпочковывания от зооциев. Однако разобранный выше характер поровых каналов, доказывает, что они являются не гетерозооeciями, а особыми порами наружных стенок зооциев.

Ниже рассматриваются особенности строения различных типов гетерозооeciев, которые в большей или меньшей степени представлены у позднемеловых канцеллят из рассмотренных нами местонахождений.



а



б

Рис. 6. *Reteporidea krymica* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/2008. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний, $\times 75$

а — продольное сечение; б — поперечное сечение.

На фронтальной стороне видны мезопоры (м), на дорсальной — тергозоэци (т)

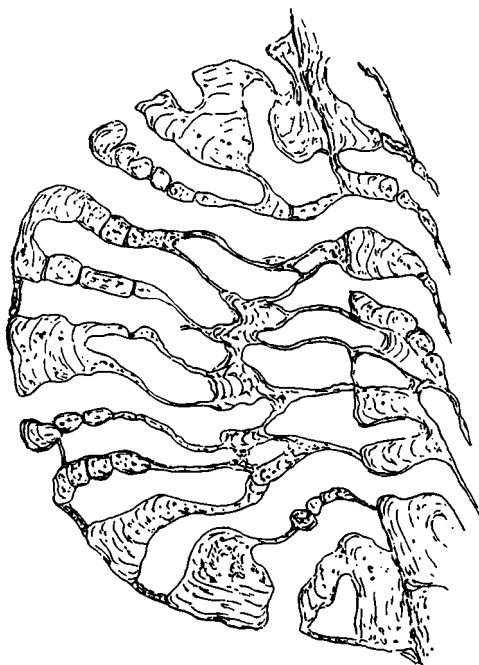


Рис. 7. *Cristina macropora* Mars-son), экз. ПИН, № 2052/1751. Крым, гора Ак-кая, близ г. Белогорска; верхний мел, верхний маастрихт. Продольное сечение гоноциста, $\times 75$

Париетальные мезопоры (мезопоры, parietal mesopores, adventitious tubes, aborted sooechia, rudimentary sooechia). Эти образования имеют скелетные полости такой же трубчатой формы, как обычные зооэции, но значительно короче, чем у последних, и обычно, меньше их в диаметре. Париетальные мезопоры всегда развивались в периферической части зоария и их трубочки почти параллельны друг другу. Их устья, округлой или угловатой формы, выходят либо правильными рядами под устьями зооэциев (например, у представителей рода *Petalopora*, табл. II, фиг. 3а), либо беспорядочно (виды родов *Cavarinella*, табл. III, фиг. 1а, б, 3а; рис. 17, а; *Voigtiella*, табл. I, фиг. 2б, г; рис. 14, а; *Reteporidae*, табл. VII, фиг. 1а). Стенки мезопор имеют ту же структуру, что и стенки зооэциев. Париетальные мезопоры, как правило, лишены диафрагм и по своему строению близки к аксиалпорам позднепалеозойских мшанок отряда *Trepostomata* (Дунаева, Морозова, 1967). Однако можно ли отождествить эти образования, покажут дальнейшие исследования. Обычно число париетальных мезопор в зоариях больше, чем количество зооэциев. Такое обилие их в зоариях, по-видимому, способствовало общему укреплению зоариев, увеличению их объема. Наличие или отсутствие мезопор, их расположение в зоариях являются особенностями рода, форма и размеры их устьев чаще всего характеризуют виды.

Тергозооэции и тергопоры (tergosoeechia, tergoropores). Представляют особый тип гетерозооэциев, образующих дорсальную сторону зоария некоторых ветвистых мшанок. Их призматические трубочки закономерно почкуются от дорсальных стенок зооэциев, у основания последних, и поднимаются косо вверх в противоположную от зооэциев сторону. Перед выходом на поверхность зоария тергозооэции резко изгибаются почти под прямым углом. При этом их стенки значительно утолщаются, приобретая поперечно-волокнистую структуру. Устья тергозооэциев округлые или угловатые. (Виды родов *Crisina*, табл. V, фиг. 1е — д; рис. 18, 19; *Reteporidae*, табл. VI, фиг. 19; рис. 6, 20, 21). Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1920), называвшие эти образования тергопорами (tergoropores), считали, что они почкуются друг от друга и не связаны с зооэциями. Бруд (Brood, 1968) относит тергопоры к поровым образованиям. Однако наши исследования подчеркивают их зооэциальное происхождение и позволяют рассматривать эти скелетные структуры как особый тип гетерозооэциев. В связи с этим название «тергопоры» заменяется названием «тергозооэции». По-видимому, тергозооэции выполняли функции опорных элементов зоария. Наличие их характеризуют семейства, размеры и расположение — особенности видов.

Гонозооэций и гоноцист (овицелла, выводковая камера, gonosoeecium, gonoeecium, gonocyst, cellules ovarinnes, brood-chamber, ovi-cell). Скелетные структуры особых образований в зоариях *Cancellata*, в которых происходило развитие оплодотворенных яиц. В одних случаях это были видоизмененные зооиды — гонозооиды, в других — зоариальные выводковые полости, или гоноцисты, образованные не только фертильным, но и смежными с ним зооидами, стенки которых частично или полностью растворялись. Гонозооэции и гоноцисты выступают над поверхностью зоария в виде более или менее крупных, округлых или овальных вздутий, расположенных на передней, боковой или дорсальной сторонах. Выводковое отверстие — оэциопора — имеет терминальное или срединное положение. Кроме оэциопоры, гоноцист может сохранять стенки и устья зооэциев, захваченных при его образовании (роды *Crisina*, табл. VI, фиг. 1д, е; рис. 7; *Hemicellaria*, табл. IX, фиг. 1а, б, г, рис. 24). Легко разрушаясь, гонозооэции и гоноцисты в ископаемом состоянии встречаются редко. Обычно они характеризуют роды и виды, реже — семейства, но в комплексе с другими морфологическими особенностями зоариев.

2. ПОДОТРЯД SALPINGINA

Форма зоариев и характер почкования

Зоарий. Среди салпингин преобладают разветвленные правильные зоарии с округлыми или овальными в сечении ветвями. Реже встречаются обрастающие зоарии со стелющимся положением зооциев. Возможно, что ветвистые зоарии *Salpingina* вначале развивались как инкрустирующие, подобно многим современным разветвленным *Cyclostomata*. Переход обрастающего зоария в ветвистый удалось наблюдать, например, у *Meliceritites volgensis* (табл. XVI, фиг. 2) из турона Поволжья. Подобные примеры приводятся также в работах Ланга (Lang, 1906) и Левинсена (Levinson, 1912). Образование инкрустирующих зоариев связано с периферическим почкованием, происходившем по всем направлениям. Обычно они имеют неопределенную форму, которая, как правило, отражает характер субстрата. Зоарии в виде полых ветвей могли образовываться вследствие обрастания стержневидных предметов, возможно водорослей, которые в дальнейшем разрушались (виды родов *Semielea* и *Semicea*).

Почкование у разветвленных правильных форм осевое, ориентированное. В зоариях выделяются осевая и периферическая зоны. В осевой зоне зооциев имеют вертикальное положение (семейство *Melicerititidae*) или наклонное (семейства *Eleidae*, *Lobosociidae*, *Semiceidae*), с резким (*Melicerititidae*) или постепенным (*Eleidae* и *Semiceidae*) отворотом к периферии, где они значительно расширяются и стенки их становятся толстыми.

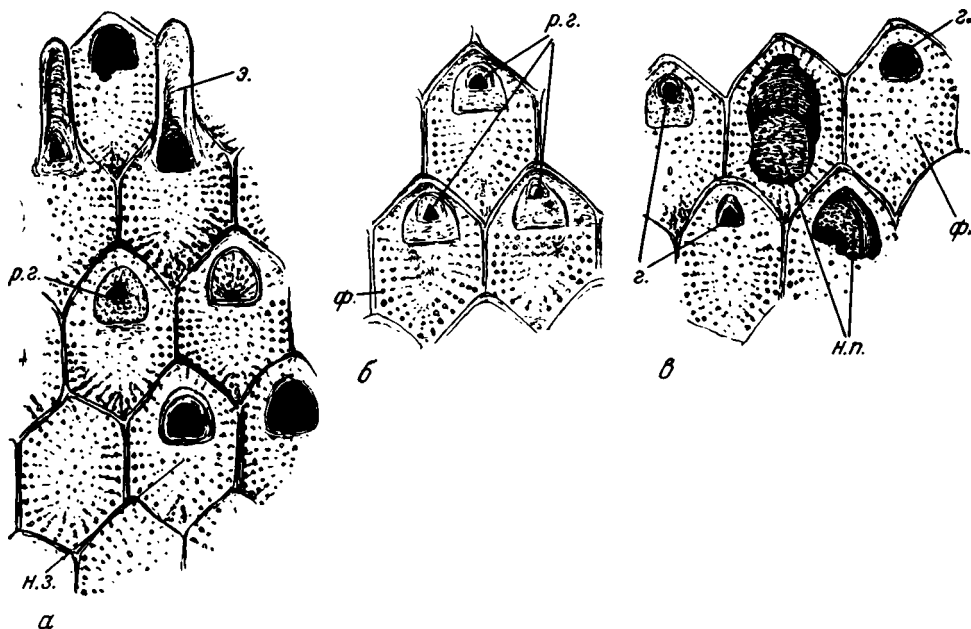


Рис. 8. *Meliceritites radioporatus* Viskova, голотип ПИН, № 2052/2. Ульяновская обл. у с. Шиловки; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 45$

Три участка зоария: а — видны элеоцеллярии (з.), регенерировавший гетерозооций (р.з.) с треугольным устьем в старом элеоцеллярии, новый зооций (н.з.) в старом и известковистые пластинки в устьях; б — видны регенерировавшие гетерозооции (р.з.) с полукруглым и треугольным устьями в старых зооциях; в — видны гетерозооции (з.) с полукруглым и треугольным устьями и прободенные известковистые пластинки (н.п.), расположенные в глубине зооциев. На всех участках зоария видны пронизанные порами фасетки (ф.)

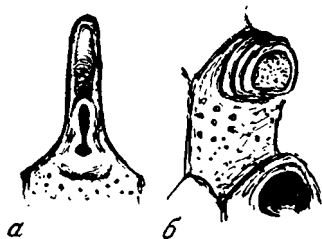


Рис. 9. Регенерация у *Meliceritites*

а — *M. volskensis* Viskova, голотип ПИН, № 2052/706. Саратовская обл., карьер завода «Красный Маяк» у г. Вольска; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 35$. Новый элеоцеллярий, регенерировавший в старом;
б — *M. dentiferus* Viskova, голотип ПИН, № 2052/554. Саратовская обл., гора Богданиха, близ г. Хвальнска; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 40$. Трехкратная регенерация нового зооцеция в старом

Среди разветвленных и обрастающих сальпингин встречаются формы, у которых наблюдаются новые слои зооцециев над старыми. Они могут занимать поверхность всего зоария или только часть его. На одном зоарии *Meliceritites matesovae* sp. nov. из маастрихта Поволжья виден участок нового слоя (табл. XVIII, фиг. 1а), образованный, очевидно, над старыми зооцециями путем бокового почкования от неповрежденных зооидов, примыкавших к этому участку. Кроме того, у мшанок рода *Meliceritites* встречаются следы регенерации отдельных зооидов и гетерозооидов. Очевидно, у ископаемых мшанок, так же как у современных, процесс самовоспроизведения происходил не только путем полового и бесполого размножения — почкованием, но и в значительной степени в результате регенерации утраченных частей зоария. Рассматривая явление регенерации у мшанок, Ключе отмечал (Ключе, 1962), что оно представляет то же явление почкования, но происходящее уже на более поздних стадиях развития зоария, когда почкует старый зооид, окруженный подобными ему зооидами. Однако бесполое размножение у мшанок — явление строго закономерное, тогда как регенерация проявляется только в случаях полной или частичной дегенерации зооида, вызванной, как отмечалось выше, внешними или внутренними факторами. В этой связи более убедительным представляется вывод Полежаева (Полежаев, 1968), что каждая из этих форм самовоспроизведения — и бесполое размножение и регенерация — основаны на своих закономерностях, они качественно различны и несводимы одна к другой.

На ископаемом материале отчетливые следы регенерировавших особей наблюдались очень редко. Они детально описаны только в работе Левинсена (Levinsen, 1912) на примере позднемеловых мелицерититид, у которых автор наметил четыре типа регенерации. Все они более или менее ярко выражены также у маастрихтских мшанок рода *Meliceritites* из Поволжья.

1. Регенерация (часто неоднократная) зооцеция внутри старого зооцеция (табл. XVII, фиг. 3б; рис. 8, а, 9, б).

2. Регенерация гетерозооцеция внутри старого элеоцеллярия (табл. XVI, фиг. 3а; рис. 8, а).

3. Регенерация элеоцеллярия внутри старого элеоцеллярия (табл. XVII, фиг. 1б; рис. 9, а).

4. Регенерация гетерозооцеция внутри старого зооцеция (возможно, наиболее обычная форма регенерации, табл. XVI, фиг. 3а; 8, б, в).

Материал для регенерирующих почек мог поступать через соединительные поры от смежно расположенных функционировавших зооидов.

Морфология зооцециев

Зооцеции. Представляют длинные трубочки, суженные проксимально и сильно расширенные дистально (рис. 10, б). У мшанок семейства *Melicerititidae* переход от узких проксимальных участков зооцециев, образующих осевой пучок, к дистальным воронковидно расширенным очень резкий (табл. XVI, фиг. 3г). В семействах *Semiceidae*, *Eleidae* и *Lobosoeidae* он более постепенный (табл. XIV, фиг. 1в, 2б). Поперечные сече-

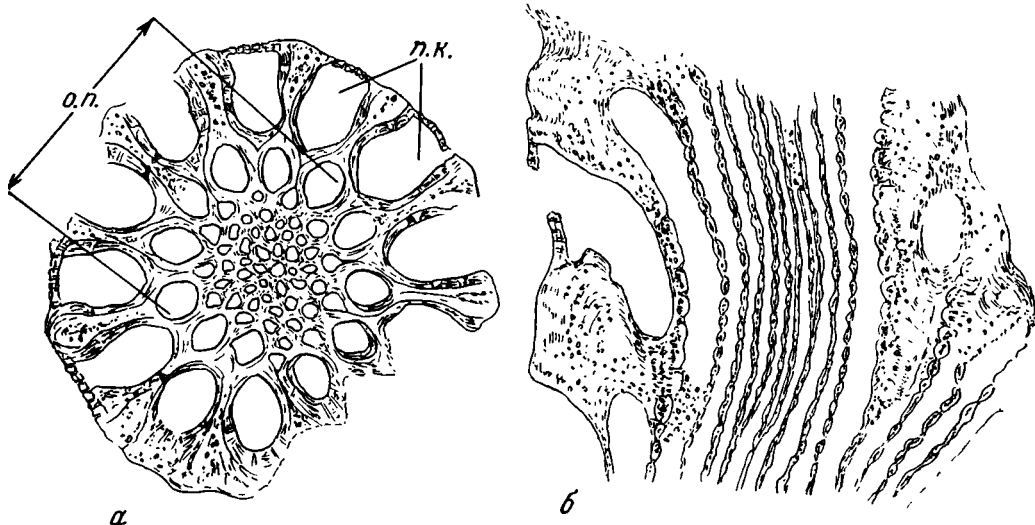


Рис. 10. *Mesiceritites radioporatus* Viskova, голотип ПИН, № 2052/2. Ульяновская обл., у с. Шиловки; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 45$

a — поперечное сечение, осевой пучок (о.п.), состоящий из проксимальных участков зооциев, окружен периферическим кольцом (п.к.) из дистальных участков зооциев; *b* — продольное сечение, видны воронковидно расширенные у периферии зооции

ния зооциев в осевом пучке угловатые, в периферической части они округло-угловатые и округлые (рис. 10, *a*). Значительно расширенная (club-shaped, trumpet-shaped) форма зооциев у периферии — это особенности всего подотряда Salpingina. Характер перехода от узкой проксимальной части зооциев к широкой дистальной у разных семейств различен.

Фасетки (facets, soecial aras). Известковистые пластинки ромбической, пентагональной или гексагональной формы, закрывающие сильно расширенные у периферии полости зооциев (табл. XIV, фиг. 1*a*, *e*; табл. XVI, фиг. 3*a*, *g*; рис. 8). Фасетки ограничены ребрами, которые в местах пересечения могут образовывать выступы или бугорки, называемые туберкулами. Многочисленные мелкие поры, пронизывающие фасетки, имеют ориентированное или беспорядочное расположение. Наличие фасеток характерно для всех представителей подотряда Salpingina; особенности их расположения в зоарии — родовой признак, а размеры характеризуют виды. Функциональное значение фасеток остается пока неясным, поскольку среди современных Cyclostomata нет подобных образований. Возможно, они выполняли защитную функцию, закрывая сильно расширенную дистальную часть полости зооция.

Устья. Расположены у большинства Salpingina в верхней, дистальной, части фасеток, реже — в их середине (табл. XIV, фиг. 1*a*, 2*a*; табл. XVI, фиг. 3*a*, *b*; рис. 8, 9). Форма устьев треугольная, округло-треугольная, полукруглая, округлая и овальная. Обычно форма устьев является признаком рода, реже характеризует виды, размеры устьев различны у разных видов.

Перистом. Развита в различной степени (семейства Eleidae, Melicerititidae и Lobosoeciidae) или отсутствует (семейство Semiceidae). Иногда перистом имеет дистальное утолщение, нависающее над устьем в виде капюшона (у *Brachysoecia arguta*, табл. XV, фиг. 1*a*).

Крышечки. В устьях зооциев большинства Salpingina встречаются тонкие прободенные мелкими порами известковистые пластинки («closure-plates» многих авторов). Они закрывают устье у самой поверхности или

расположены несколько глубже и, вероятно, образовались в результате полной дегенерации полипида (табл. XVI, фиг. 3а; рис. 8, б). Однако у представителей семейства Melicerititidae, кроме этих пластинок, встречаются известковистые пластинки с различной скульптурой, чаще радиально-струйчатой, расходящейся от центра проксимального края к их дистальным краям (табл. XVII, фиг. 2а, б, 2а; рис. 8, а, 9, г, е). Орбиньи (Orbigny, 1851—1854) и Левинсен (Levinssen, 1912) предполагали, что эти пластинки являются настоящими подвижными крышечками (operculum), подобным крышечкам Cheilostomata. Марссон (Marsson, 1887), Грегори (Gregory, 1899), Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1920, 1922) не считали эти образования крышечками и рассматривали их как простые известковистые пластинки (closure-plates). Описанные ниже виды рода *Meliceritites* имеют в устьях крышечки двух типов, однако пока не представляется возможным установить, являются ли хотя бы одни из них настоящими крышечками.

Микроструктура известковистых стенок зооциев

Микроскопическое исследование в прозрачных ориентированных шлифах позволило выявить у представителей Salpingina три типа строения стенок зооциев. Каждый тип оказался стойким для отдельных семейств этого подотряда.

У представителей семейства Semicidae стенки поперечно-струйчатые, неравномерно утолщенные, со своеобразными боковыми выростами; цилиндрические трубочки очень частых соединительных пор пересекают стенки под разными углами (рис. 11, а).

Мшанки семейства Eleidae имеют продольно-волокнистую структуру стенок зооциев с соединительными порами в виде тонких ци-

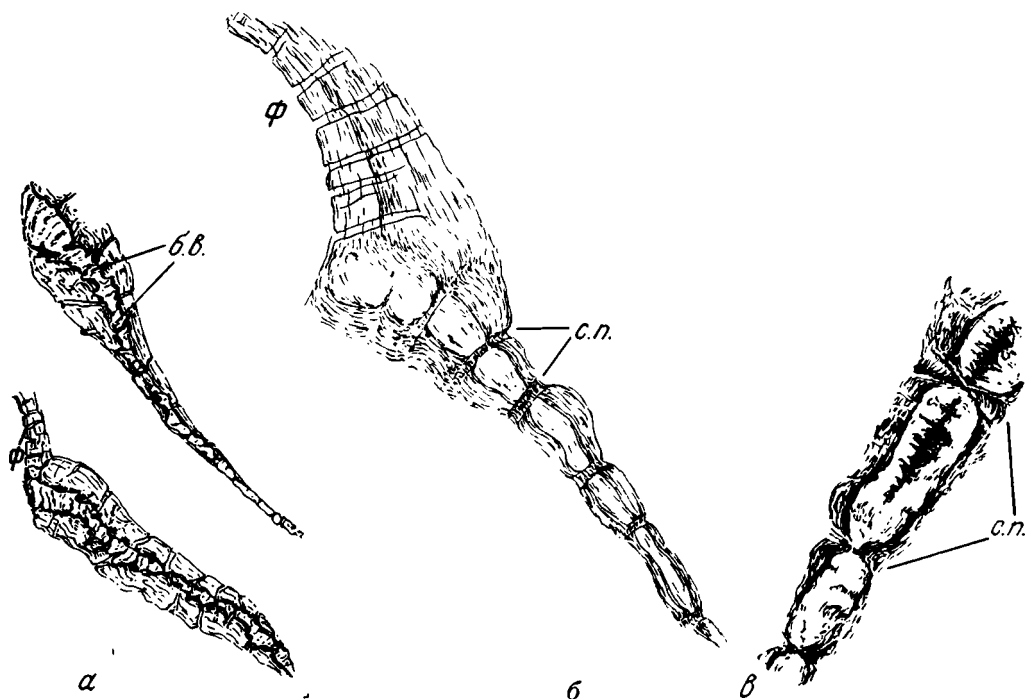


Рис. 11. Микроструктура стенок зооциев у представителей Salpingina

а — *Bisidmonea* (Semicidae), $\times 75$; б — *Brachysocia* (Eleidae), $\times 200$; в — *Meliceritites* (Melicerititidae), $\times 200$. ф. — фасетка; б. в. — боковые выросты стенок зооциев; с.п. — соединительные поры

линдрических трубочек, пронизывающих стенки под прямым углом (рис. 11, б).

Зернистая структура стенок с уплотнением зернистого вещества в срединной части характерна для представителей семейства *Melicerititidae* (рис. 11, в). Стенки пронизаны соединительными порами в виде двух воронок, узкие концы которых соприкасаются в срединной части стенок, а широкие открываются в полости смежных зооцеиев.

Участки стенок зооцеиев у всех *Salpingina* в интервалах между порами утолщены и сужены там, где поры их пронизывают. В связи с этим в продольных сечениях стенки всех трех видов почти всегда имеют четковидный характер. Последний особенно ясно выражен в периферических участках зоария, где образуются вторичные отложения волокнистого известкового вещества, значительно утолщающего стенки. Вторичные отложения также пронизаны порами, представляющими собою продолжения соединительных пор внутренних частей стенок (рис. 11). В тонких стенках осевой части зоария поры не всегда хорошо заметны, однако здесь так же как и в периферических участках, они осуществляли связь между зооидами.

Диафрагмы в зооцеиях очень редки. Они встречаются иногда только у видов рода *Meliceritites*. У некоторых родов семейства *Semiceidae* (*Filicea* и *Semicea*) близ устья имеются иногда маленькие известковистые язычки (Canu, Bassler, 1922, tongue), которые придают устью воронковидную форму. Эти язычки, как отмечают Каню и Басслер, иногда превращаются в диафрагмы, равномерно прободенные порами, напоминающие известковистые пластинки, закрывающие устья. Возможно, что появление таких прободенных диафрагм также вызывалось дегенерацией полипидов.

Гетерозооцеии

Элеоцеллярии (*eleocellaires*, *sellules acces soires*, *avicularia*). Своеобразный тип гетерозооцеиев, которые отличаются от обычных зооцеиев только наличием орального выступа над их устьями, а также формой и размерами последних. Почкуясь одновременно с зооцеиями и занимая в зоарии самостоятельное место, элеоцеллярии, так же как зооцеии, сужены проксимально и воронковидно расширены у периферии, их устья всегда занимают дистальное положение в фасетках. Возможно, они выполняли какие-то защитные функции, подобно авикуляриям хейлостомат, на которые они внешне похожи. Элеоцеллярии встречаются у представителей семейств *Melicerititidae* и *Lobosoeciidae*. Форма и размеры устьев, структура и размеры орального выступа являются видовыми признаками (табл. XVI, фиг. 1, 2, 3а, б; табл. XVII, фиг. 1а, б, 2а, 3а; табл. XVIII, фиг. 1а, 2а).

Гетерозооцеии (различные типы). Отличаются от обычных зооцеиев только формой и размером своих устьев, округлых или треугольных, и очень мелких (табл. XVI, фиг. 3а, рис. 8). Эти гетерозооцеии так же, как элеоцеллярии, занимают самостоятельное место в зоарии и, отпочковываясь от зооцеиев, очевидно, сами принимали участие в почковании, давая начало обычным зооцеиям. Можно предположить, что они являются скелетными образованиями недоразвитых в разной степени зооидов, имевших одно щупальце или редуцированные полипиды в виде небольшого скопления клеток, несущих реснички и выполнявших какие-то определенные функции. Подобные гетерозооиды встречаются у современных мшанок (Клюге, 1962). Они особенно характерны для *Melicerititidae*.

У представителей *Semiceidae* гетерозооцеии отличаются особенно мелкими размерами, поскольку они отпочковывались уже в периферической части зоария (табл. XIII, фиг. 4; рис. 29, а).

Наличие или отсутствие гетерозооцеиев с мелкими устьями — родовой признак, их форма и размеры, характер расположения в зоарии различны у разных видов.

Гонозооэции. Имеют разнообразную форму: пирамидальную, сердцевидную, овальную или округлую, часто с хвостовидным отростком (tail-shape) в проксимальной части (Levinsen, 1912), с терминальным (для большинства семейств) и срединным (семейство Lobosoeciidae) положением ооципоры. В ископаемом состоянии встречаются довольно редко, и на наших экземплярах не наблюдались. Очевидно, в отдельных случаях, гонозооэции характеризуют семейства и роды этого подотряда в совокупности с другими морфологическими особенностями.

Кенозооэции (kenosoecia). Представляют собой тип гетерозооэциев, лишенных устьев. В зоариях они разбросаны либо поодиночно, либо образуют скопления в виде поперечных рядов (виды родов *Meliceritites*, табл. XVI, фиг. 1, 2, 3а, б; *Brachysoecia*, табл. XIV, фиг. 1а; табл. XV, фиг. 1б; рис. 8). У рода *Meliceritella* кенозооэции участвуют в построении дорзальной стороны ветвистых зоариев. Очевидно, кенозооэции выполняли функции укрепления зоария. У современных мшанок, как отмечает Ключе (Ключе, 1962), кенозооиды выполняют роль не только опорного элемента, но и являются складочным местом питательного материала для дальнейшего развития зоария. Не исключено, что эту роль они выполняли и у ископаемых мшанок. Кенозооэции в разной степени развиты во всех семействах подотряда, их расположение в зоариях характеризуют роды, а размеры — виды.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД CYCLOSTOMATA

ПОДОТРЯД CANCELLATA GREGORY, 1896

Диагноз. Зоарии преимущественно прямые, дихотомически ветвящиеся, сплошные или с осевой полостью, кустистые, древовидные, реже дискоидальные и двуслойные. Зооэции цилиндрические или призматические, иногда слабо расширяющиеся дистально. Внутренние стенки зооэциев имеют мелкозернистую структуру, наружные — поперечно-волокнистую. В наружных стенках имеются псевдопоры, поровые каналы или сложные поры. Устья зооэциев терминальные, округлые, овальные или скошенные, расположены на всех сторонах веточек зоария либо только на фронтальной, либо группируются на концах пиннул. Гетерозооэции — париетальные мезопоры, нематопоры, тергозооэции и дактилетры — развиты в разной степени. Имеются гонозооэции и гоноцисты, крупные, более или менее выпуклые, расположенные на фронтальной, боковой или дорсальной сторонах зоариев с терминальной, срединной или латеральной оэциопорой.

Состав семейства. Cytididae Orbigny, 1854; Petaloporidae Gregory, 1899; Crisinidae Orbigny, 1852; Horneridae Smitt, 1867; Sulcocavidae fam. nov.

Сравнение. От подотряда Salpingina отличается отсутствием дистального расширения зооэциев, микроструктурой их стенок, всегда терминальным положением устьев, типами гетерозооэциев (мезопоры, тергозооэции, нематопоры, дактилетры) и наличием различных пор (поровые каналы, сложные поры) в наружных стенках зооэциев.

З а м е ч а н и е. В результате проведенных нами исследований установлено, что в «канцеллятной структуре», на основе которой был выделен подотряд Cancellata Gregory, объединялись различные по происхождению и функциям морфологические образования. Необходимо различать в зоариях Cancellata поровые образования в наружных стенках зооэциев (псевдопоры, поровые каналы, сложные поры) и развивавшиеся в определенных участках зоария гетерозооэции (мезопоры, канцелли, дактилетры, тергозооэции, нематопоры, фирматопоры). Вальтер (Walter, 1967a) предлагает упразднить подотряд Cancellata на том основании, что канцелли и мезопоры (образования, по мнению автора, идентичные) могут встречаться у представителей других подотрядов — Rectangulata и Cerioporina — в то же время отсутствовать у разных экземпляров одного и того же вида, относящегося к Cancellata. Это предложение Вальтера подчеркивает необходимость специальных исследований мшанок всех упомянутых подотрядов, и прежде всего тщательного изучения всех типов поровых образований и гетерозооэциев, на основе которых эти подотряды были в свое время выделены. Поскольку в семействах этих подотрядов объединялись группы родов только по сходству строения гонозооэциев, не исключено, что во многие из них были включены формы, относящиеся по общей структуре всего зоария не только к разным семействам, но и подотрядам. В результате оказалось, что ни одна из форм подотряда Cancellata не имеет в своем зоарии канцеллей, с которыми связано название подотряда, но они характерны для представителей подотряда Rectangulata (Bassler, 1953; «Основы палеонто-

логии», 1960 — Феофанова). Борг (Borg, 1926, 1942, 1944), изучавший современных *Horneridae* и *Crisinidae*, относит эти семейства не к *Cancellata*, а к установленному им подотряду *Pachystega*. При этом Борг обращает внимание на то, что мшанки этого подотряда имеют двойные наружные стенки зооциев, состоящие из гимноциста и криптоциста; последний подвержен вторичной кальцификации, вследствие чего криптоцист в старых участках зоария достигает значительной толщины. Сравнение продольных и поперечных срезов зоариев современной *Hornera lichenoides* и позднемеловых *Phormopora irregularis*, *Ph. langethalii*, *Crisina macropora* и *C. gorbatchae* не показало никаких различий в структуре их стенок: внутренние стенки — мелкозернистые, наружные — толстые, поперечно-волокнуистые.

Такая структура стенок характерна для всех изученных нами представителей подотряда *Cancellata*; поэтому можно предположить, что толстые наружные стенки у позднемеловых *Cancellata* также были двойными, а толщина их увеличивалась за счет развития вторичных известковистых отложений криптоциста. Однако эти предположения, очевидно, еще не достаточны, чтобы считать подотряд *Cancellata* Gregory тождественным подотряду *Pachystega* Borg. Возможно, Басслер, считавший подотряд *Pachystega* синонимом подотряда *Cancellata* (Bassler, 1953), имел другие основания для этого, но они не отмечены в его работе.

Распространение. Юра — ныне.

СЕМЕЙСТВО CYTIDIDAE ORBIGNY, 1854

Диагноз. Зоарии преимущественно прямые, ветвистые, кустистые, реже листообразные или дискоидальные. Зооциии цилиндрические, свободные или соединенные в фасцикли, выступающие в виде пиннул или имеющие рядовое расположение. Почкование дорсальное. Устья округлые, округло-угловатые или косые, открываются либо на концах пиннул, либо на фронтальной стороне зоариев. Гомоцист округлый, выпуклый, параллельной оси зоария, расположенный на фронтальной, боковой или дорсальной сторонах. Мезопоры, нематопоры, поровые каналы развиты в разной степени.

Родовой состав. *Bicavea* Orbigny, 1853; *Cytis* Orbigny, 1854; *Chartecytis* Canu et Bassler, 1926; *Cyrtopora* Hagenow, 1851; *Desmopora* Lonsdale, 1850; *Diplodesmopora* Canu et Bassler, 1922; *Discocytis* Orbigny, 1854; *Echinocava* Orbigny, 1854; *Heterocrisina* Cabb and Horn, 1860; *Homoeosolen* Lonsdale, 1850; *Hypocytis* Ortmann, 1890; *Osculipora* Orbigny, 1849; *Plethopora* Hagenow, 1851; *Plethoporella* Canu et Bassler, 1922; *Retenoa* Gregory, 1909; *Semicytella* Bassler, 1934; *Stephanodesma* Hamm, 1881; *Supercytis* Orbigny, 1854; *Tetrapora* Quenstedt, 1858; *Truncatulipora* Bassler, 1853; *Unicytis* Orbigny, 1854; *Voigtiella* gen. nov. и *Neoretenoa* gen. nov.

Сравнение. От других семейств подотряда отличается развитием фасциклей и наличием гетерозооциев.

З а м е ч а н и я. Приведенный родовой состав семейства *Cytididae* является условным и отражает имеющиеся в литературе последних лет данные. По существу, очевидно, такие роды, как *Cyrtopora*, *Homoeosolen*, *Osculipora*, *Retenoa* и может быть некоторые другие, лишенные гетерозооциев и пор, должны быть выведены не только из этого семейства, но даже из подотряда. Однако отсутствие в наших руках необходимого фактического материала и возможности непосредственного переизучения типичных видов не позволяет пока произвести полную ревизию этого семейства.

Распространение. Юра — палеоцен?, ныне.

Род *Desmepora* Lonsdale, 1850

Desmepora: Lonsdale, 1850, стр. 236; Gregory, 1909, стр. 119.

Semicytis: Orbigny, 1851—1854; стр. 1048 (pars).

Типовой вид: *Idmonea semicylindrica* Roemer, 1840; ФРГ; верхний мел, кампан.

Диагноз. Зоарии ветвистые, овальные в сечении. Почкование дорсальное, с последующим соединением зооэциев в фасцикли, располагающихся по бокам фронтальной поверхности зоарии в виде пиннул. Многочисленные поровые каналы пронизывают утолщенные известковисто-волокнистые фронтальную и дорсальную стороны зоарии. Гоноцист выпуклый, помещается сбоку между двумя пиннулами и ограничен глубоким желобом.

Видовой состав. *Desmepora semicylindrica* (Roemer, 1840) из турона Франции, кампана ФРГ, верхнего маастрихта Крыма и датского яруса Дании; *D. blaekmorei* Gregory, 1909, *D. pinnigera* Gregory, 1909 и *D. reussi* Gregory, 1909 из сеномана Франции; *D. rugosa* (Orbigny, 1854), из кампана Франции; *D. subbercynica* Voigt, 1924 и *D. iltenensis* Voigt, 1951 из маастрихта Западной Европы; *D. concreta* Viskova, 1971 из дания — нижнего палеоцена Мангышлака.

Сравнение. От близкого рода *Osculipora* Orbigny, 1849 отличается наличием поровых каналов на фронтальной стороне зоарии и округлыми пиннулами.

Замечание. Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922) при исследовании *D. semicylindrica* и *D. rugosa* в шлифах выделили в зоарии *Desmepora* три зоны. Первая — передняя зона, состоящая из больших цилиндрических зооэциев, разветвленных по всей длине зоарии и расходящихся в фасцикли. Вторая — зона нематопор, тонкие трубочки которых, примыкающие к передней зоне, направлены в противоположную от зооэциев сторону. Третья — периферическая зона пластинчатой ткани, прободенная поровыми каналами (вакуолями). Проведенное изучение расшлифованных зоариев *Desmepora* не позволяет выделить упомянутые зоны. (Для сравнения также использовались исключительно хорошей сохранности зоарии *Desmepora* из датско-палеоценовых отложений Мангышлака.) Как фронтальная, так и дорсальная стороны зоарии пронизаны многочисленными поровыми каналами. Присутствие пор у *Desmepora* отмечал в своих описаниях Грегори (Gregory, 1909). Можно добавить, что Форт (Voigt, 1951) при исследовании *D. iltenensis* и *D. subbercynica* подчеркивал отсутствие нематопор в зоариях этих мшанок. Очевидно, поровые каналы, выходящие на дорсальной стороне последних, Каню и Басслер принимали за нематопоры. На приведенных в их работе (Canu, Bassler, 1922, стр. 78, фиг. 17) изображениях не видно никаких структур, которые можно было бы отнести к нематопорам; более того, структуры, рассматриваемые этими авторами в качестве последних, ничем не отличаются от поровых каналов, выявленных на нашем материале. Все эти данные позволяют исключить нематопоры из диагноза рода *Desmepora*.

Desmepora semicylindrica (Roemer, 1840)

Табл. 1, фиг. 1; рис. 12

Idmonea semicylindrica: Roemer, 1840 стр. 20, m. 5, фиг. 21.

Desmepora semicylindrica: Canu and Bassler, 1922, стр. 77, табл. 28, фиг. 1—7.

Описание. Зоарий представлен небольшим обломком 2,00 мм высоты, имеет овальное сечение, размер которого 1,00—1,50 мм. Зооэции цилиндрические с округлыми сечениями, равными 0,08—0,10 мм. В продольном разрезе видно параллельное расположение зооэциев в осевой части зоарии и изогнутое у периферии, где зооэции собираются в фасцикли.

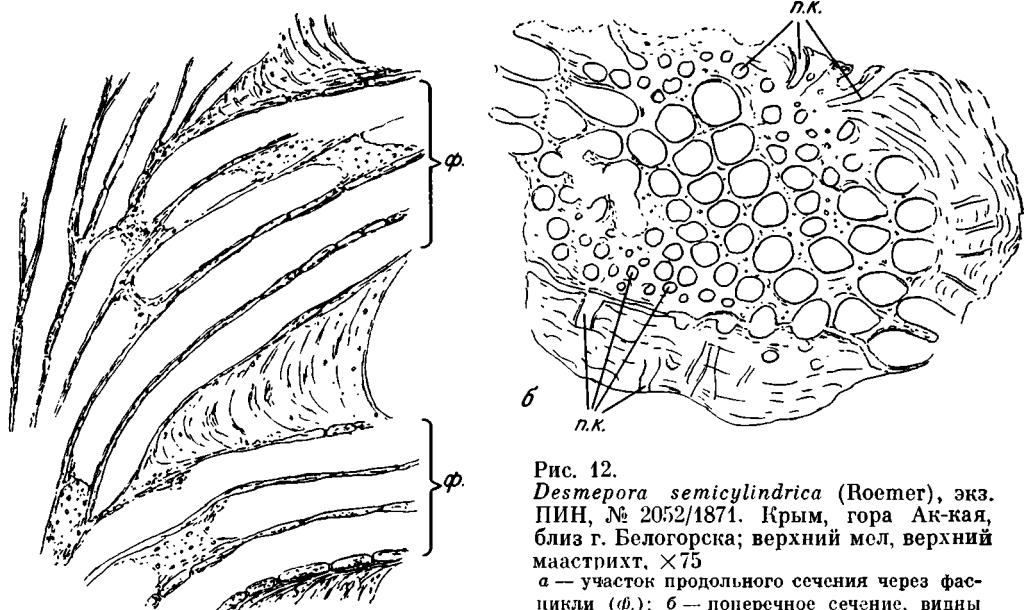


Рис. 12.
Desmopora semicylindrica (Roemer), экз.
ПИН, № 2052/1871. Крым, гора Ак-кая,
близ г. Белогорска; верхний мел, верхний
маастрихт, $\times 75$
а — участок продольного сечения через фас-
цикли (ф.); б — поперечное сечение, видны
поровые каналы (п.к.)

Внутренние стенки зооэциев равномерно мелкозернистые, толщина их в осевой части и у периферии почти одинакова — 0,015—0,020 мм. Наружные стенки зооэциев значительно утолщаются, образуя толстый, косо-волокнистый известковистый слой между пиннулами. Соединительные поры выражены неясно, диаметр их 0,005—0,006 мм. Пиннулы выступают над боковой поверхностью зоария на 0,15—0,45 мм, они округлой формы, диаметр 0,50—0,65 мм, расстояния между их центрами 0,60—1,00 мм. Устья, расположенные на концах пиннул, округлые, без перистом, размером 0,06—0,08 мм; количество их в каждом фасцикле 10—13. На фронтальной стороне зоария развит толстый известковисто-волокнистый слой, пронизанный поровыми каналами, отдельные полости которых видны в поперечном срезе зоария; диаметр их 0,05—0,07 мм. На дорсальной стороне также развиты поровые каналы, трубчатые полости которых видны в поперечном сечении зоария, их размеры 0,04—0,06 мм. Гоноцист не встречен.

Сравнение. Отличается от *D. iltenensis* (Voigt, 1951, стр. 41, табл. 5, фиг. 1—7) меньшими размерами зоария и беспорядочным расположением зооэциев в округлых пиннулах (у *D. iltenensis* пиннулы поперечно-вытянутые с 5—6 рядами зооэциев).

Распространение. Верхний мел Западной Европы, верхний маастрихт Крыма.

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности, найденный в глауконитовых песчаниках верхнего маастрихта в р-не г. Белогорска, на горе Ак-Кая.

Род *Cyrtopora* Hagenow, 1851

Cyrtopora: Hagenow, 1851; стр. 21; Orbigny, 1851—1854; стр. 672; Canu and Bassler, 1922, стр. 54.

Типовой вид. *Cyrtopora elegans* Hagenow, 1851; Голландия; верхний мел, маастрихт.

Диагноз. Зоарии цилиндрические, дихотомически ветвящиеся. Зооэции угловатые в сечении, с осевым почкованием вокруг одной или

нескольких центральных зооэциев. У выхода на поверхность зооэции соединены в фасцикли, выступающие в виде пиннул со всех сторон зоария. Устья округло-угловатые, без перистом. Гоноцист в виде яйцеобразного выроста (Gregory, 1909). Гетерозоэции отсутствуют.

Видовой состав. Три вида: *C. campicheana* Orbigny, 1854 из неоконма Франции; *Cyrtopora elegans* Hagenow, 1851 из маастрихта Голландии; *C. verrucosa* sp. nov. из дания Крима.

Сравнение. От близкого рода *Echinocava* Orbigny, 1854 отличается отсутствием гетерозоэциев.

З а м е ч а н и я. Принадлежность этого рода, как отмечалось выше, к семейству Cytididae сомнительна, хотя это семейство объединяет роды, у которых зооэции соединены в фасцикли. Очевидно, наиболее существенными отличиями рода *Cyrtopora* от всех других характерных родов семейства являются осевой характер почкования и отсутствие у *Cyrtopora* каких бы то ни было гетерозоэциев и поровых образований, что противоречит не только его положению в семействе Cytididae, но и в составе подотряда Cancellata. Поскольку положение ряда других родов этого семейства, представители которых не описываются в настоящей работе, также требует пересмотра, род *Cyrtopora* условно рассматривается в семействе Cytididae.

Cyrtopora verrucosa sp. nov.

Табл. XI, фиг. 3; рис. 13

Название вида от латинского verruca — бородавчатый.

Голотип. ПИН, № 2052/1451; Крым, с. Большое Садовое; верхний мел, даний.

О п и с а н и е. Веточки зоариев округлые в сечении, диаметр 0,88—1,13 мм. В центре осевого пучка выделяются три крупных, угловато-округлых в сечении зооэция, размер которых 0,08—0,10 мм. Вокруг них почкуются зооэции, округлые, сечения которых имеют размеры от 0,06 до 0,12 мм. Продольный разрез показывает почти параллельное расположение зооэциев. Последние изгибаются у периферии, где они соединяются в фасцикли. Внутренние стенки зооэциев мелкозернистые, четковидные, почти одинаковой толщины — 0,010—0,015 мм, как в осевой части, так и в фасциклях. Толщина наружных стенок 0,025—0,030 мм, структура их зернисто-слоистая. Соединительные поры слегка расширены на концах, диаметр их 0,006—0,008 мм. В фасциклях соединяются 4—5, реже 6 зооэциев. Фасцикли выступают над поверхностью зоария на 0,30—0,50 мм в виде пиннул, подобно тупым или острым шишикам. Пиннулы разбросаны беспорядочно по всему зоарию, расстояние между ними по вертикали 0,75—1,50 мм, по горизонтали — 0,40—0,80 мм. Устья, расположенные на концах пиннул, треугольно-округлой, реже округлой формы, размером 0,08—0,012 мм. Поверхность зоариев между пиннулами обычно гладкая, в сильно выветрелых участках она бороздчатая или ячеистая. Бороздчатость соответствует обнаженным на поверхности зоария стенкам зооэциев, а ячеистость — косым срезам зооэциев. Гоноцисты не встречены.

С р а в н е н и е. Отличается от *G. elegans* Hagenow (Hagenow, 1851, стр. 21, т. 1, фиг. 14) крупными размерами зоариев и устьев и сравнительно редко разбросанными пиннулами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Крым; верхний мел, даний.

М а т е р и а л. Три экземпляра хорошей сохранности, найденные в датских известняках в р-не с. Большого Садового.

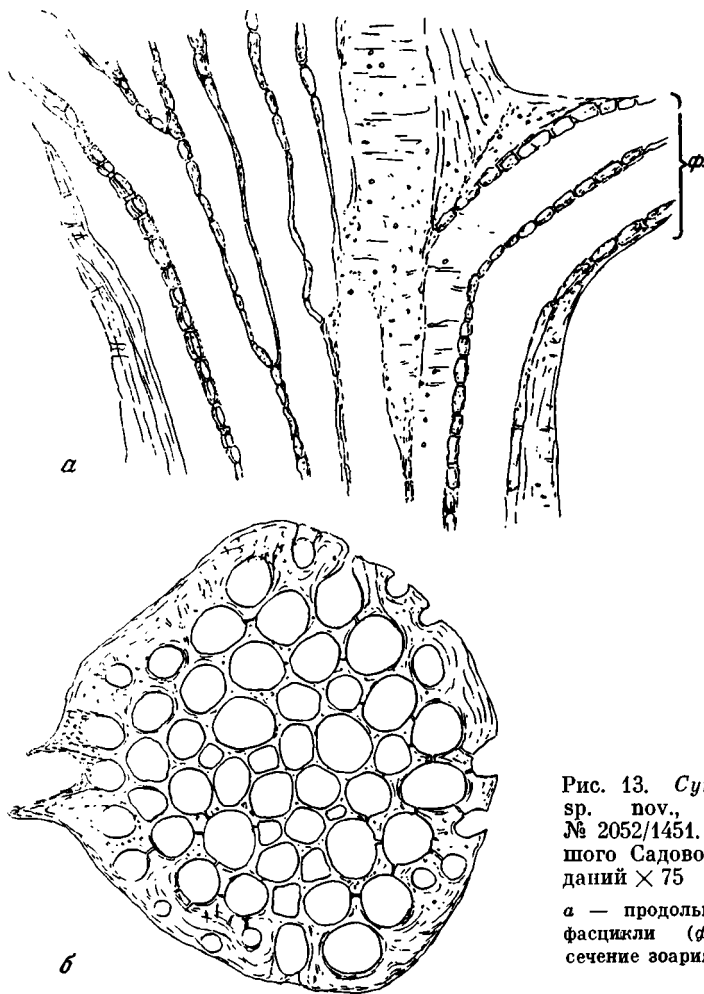


Рис. 13. *Cyrtopora verrucosa* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/1451. Крым, у с. Большого Садового; верхний мел, даний $\times 75$

а — продольное сечение, видны фасцикли (φ.); б — поперечное сечение зоария

Род *Voigtiella* gen. nov.

Название рода дано в честь немецкого ученого — специалиста по меловым мшанкам Эрхарда Форга (E. Voigt).

Типовой вид. *Voigtiella invisitata* sp. nov.; Крым, г. Инкерман; верхний мел, даний.

Диагноз. Зоарии кустистые, с овальными в сечении ветвями. Зооэции цилиндрические, с дорсальным почкованием, образующие фасцикли только в основании зоария на дорсальной стороне его. Устья округлые, расположены в шахматном порядке на фронтальной поверхности. Мезопоры многочисленны, разбросаны беспорядочно между устьями, открываясь в неглубоких сульцах. Дорсальная поверхность гладкая с поперечно-пластинчатыми известковистыми отложениями между основаниями фасцикелей. Гonoцист не встречается.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от близкого рода *Homoeosolen* Hagenow, 1851 округлой формой устьев, наличием мезопор и сульц.

Voigtiella invisitata sp. nov.

Табл. I, фиг. 2; рис. 14

Название вида от латинского *invisitatus* — невиданный (редкий).

Голотип. ПИН № 2052/2007; Крым, г. Инкерман; верхний мел, даний.

Описание. Веточки зоариев, расходящиеся от центрального поля, дохотомически ветвятся в разных плоскостях. Овальные сечения их равны $1,75 \times 2,00$ и $1,50 \times 2,00$ мм. Зооэции угловато-округлые в сечениях, диаметр их $0,09-0,12$ мм. Внутренние стенки зооэциев мелкозернистые, иногда наблюдается сгущение зернистого вещества, особенно в периферической части. У дорсального края стенки сравнительно тонкие, $0,015-0,020$ мм, к периферии они заметно утолщаются, достигая $0,035-$

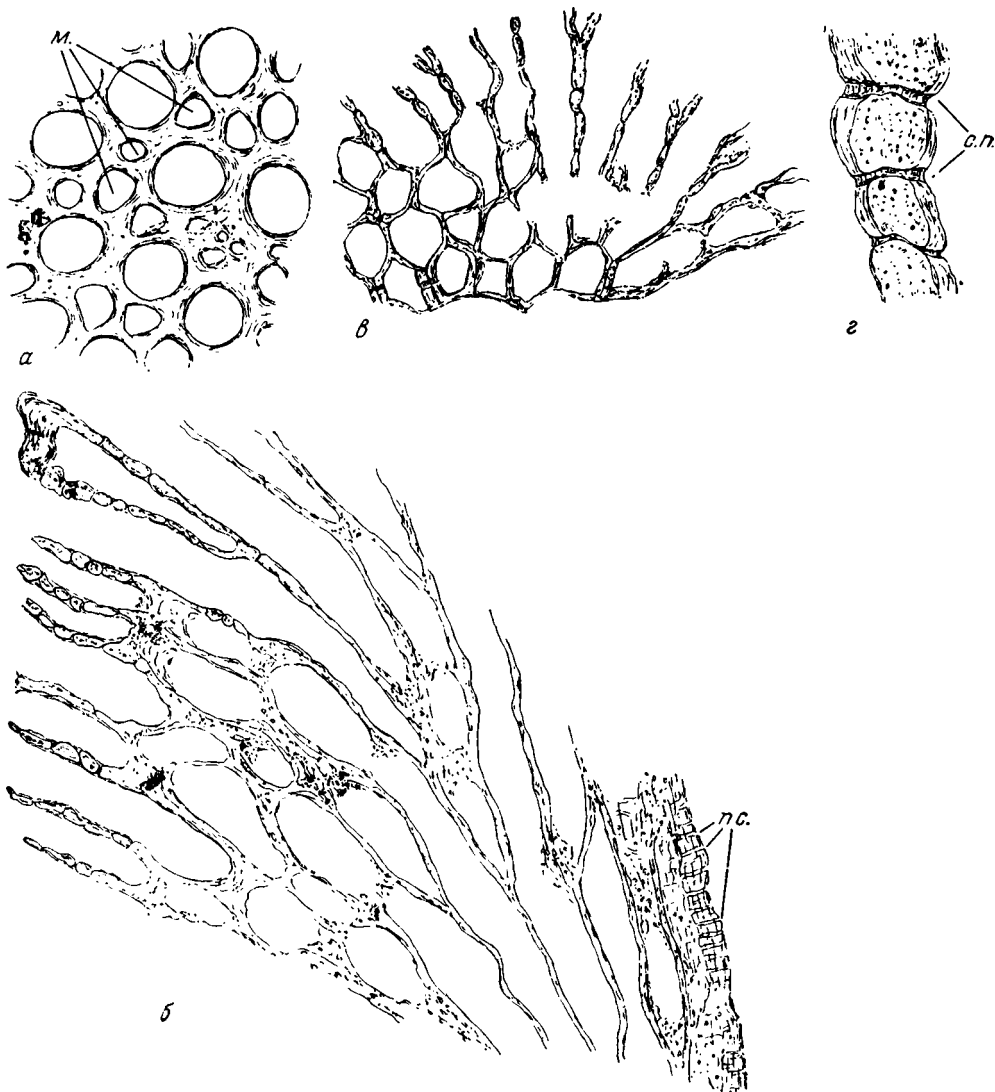


Рис. 14. *Voigtiella invisitata* gen. et. sp. nov., голотип ПИН, № 2052/2007. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний

а — тангенциальное сечение, видны мезопоры (м.), разбросанные между устьями, $\times 75$; б — продольное сечение, видны псевдопоры (пс.) на дорсальной стороне зоария, $\times 75$; в — участок поперечного сечения, $\times 75$; г — участок внутренней стенки зооэция с соединительными порами (с.п.), $\times 250$

—0,045 мм толщины, и приобретают ясно выраженную четковидность. Участки стенок между соединительными порами утолщены в своей средней части. Диаметр соединительных пор, имеющих вид слегка изогнутых и расширенных на своих концах трубочек, равен 0,005—0,007 мм. Продольный разрез показывает очень узкую зону почкования зооциев, где последние расположены почти вертикально, и широкую периферическую, где зооции принимают почти горизонтальное положение. Устья округлые, диаметр их 0,8—0,10 мм, перистом тонкий, 0,02 мм толщины. В периферической части зоария в стенках зооциев развиваются многочисленные мезопоры, угловатые и округло-угловатые, сечения которых имеют размеры 0,03—0,06 мм. Микроструктура стенок мезопор такая же, как у зооциев, толщина их 0,065—0,075 мм. Мезопоры начинают отпочковываться одновременно с отворотом зооциев к периферии. Устья мезопор беспорядочно разбросаны между устьями зооциев и открываются в неглубокие сульцы, косо или продольно ориентированные. На дорсальной поверхности хорошо заметны пучки зооциев, радиально расходящиеся от центра зоария и имеющие иногда продольно-ребристую скульптуру. Между основаниями пучков развиты поперечно-слоистые известковистые отложения наружных стенок зооциев.

Распространение. Крым; верхний мел, датий.

Материал. Два экземпляра отличной и хорошей сохранности, найденные в датских известняках в районе г. Инкермана, по пр. берегу р. Черной.

Род *Neoretenoa* gen. nov.

Название рода указывает на его близость к роду *Retenoa* Gregory, 1909.

Типовой вид. *Neoretenoa erhardi* sp. nov.; Крым, г. Инкерман; верхний мел, датий.

Диагноз. Зоарии прямые, с ответвлениями в одной плоскости и в одном направлении. Зооции цилиндрические, образующие фасцикулярные ветви, почкование дорсальное. Устья округлые, расположены поперечными рядами на фронтально-боковых сторонах зоария и беспорядочно разбросаны в срединной фронтальной части. Мезопоры располагаются в один-два ряда под рядами устьев и беспорядочно в срединной части зоария. Дорсальная поверхность гладкая, с многочисленными псевдопорами, пронизывающими наружные стенки зооциев, или слабо-продольно-ребристая. Гonoцист не известен.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род по форме зоария и расположению устьев сходен с *Retenoa* Gregory, 1909, но отличается от него присутствием мезопор.

Neoretenoa erhardi sp. nov.

Табл. II, фиг. 1, 2; рис. 15

Название вида дано в честь Эрхарда Форта (Erhard Voigt).

Голотип. ПИН, № 2052/2027; Крым, г. Инкерман; верхний мел, датий.

Описание. Зоарии ветвистые, имеют овальные сечения, равные $1,50 \times 2,0$ мм. Зооции угловато-округлые в сечениях, диаметр которых 0,10—0,12 мм. Внутренние стенки зооциев равномерно мелкозернистые, тонкие в зоне почкования, где их толщина равна 0,10—0,12 мм, и значительно четковидно утолщенные у периферии, где они достигают 0,025—0,035 мм толщины. Соединительные поры в виде цилиндрических трубочек, диаметр которых равен 0,004—0,006 мм. Продольное сечение показывает постепенный отворот зооциев от зоны почкования к неширокой периферической части, где зооции равномерно группируются в поперечные ряды. На поверхности зоария они открываются округлы-

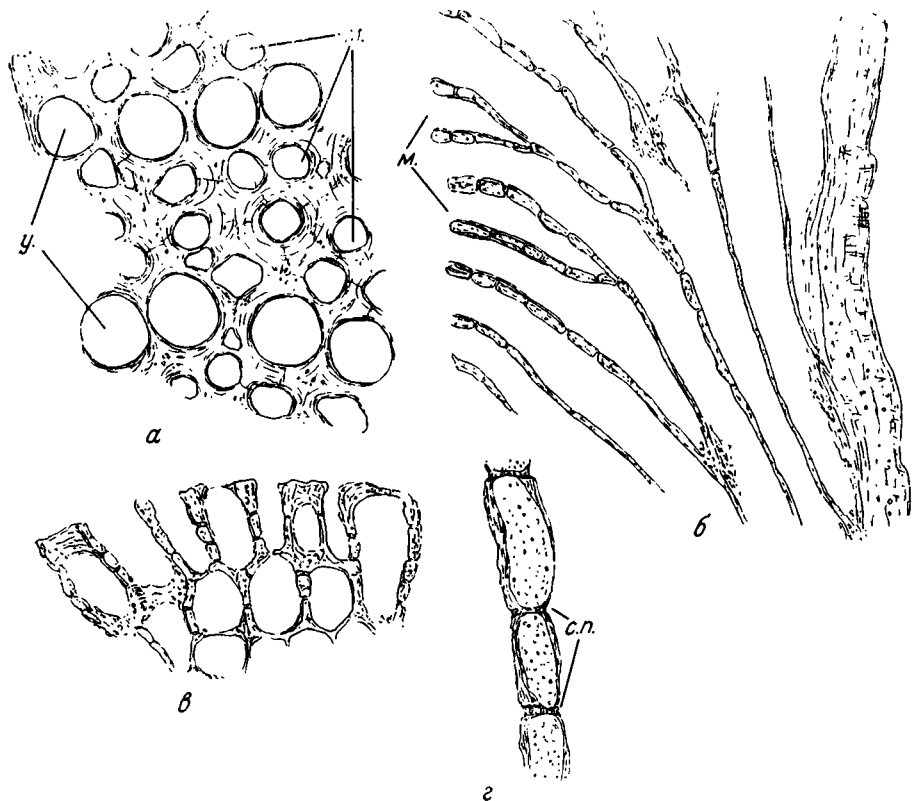


Рис. 15. *Neoretetnoea erhardi* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2052/2027. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний

а — тангенциальное сечение, видны мезопоры (м.), разбросанные между поперечными рядами устьев (у.), $\times 75$; б — продольное сечение (м. — мезопоры), $\times 75$; в — участок поперечного сечения, $\times 250$; г — участок внутренней стенки зооэци с соединительными порами (с.п.), $\times 250$

ми устьями, диаметр которых 0,10—0,12 мм. Устья тесно прилегают друг к другу в поперечных рядах на фронтально-боковых участках зоария и беспорядочно разбросаны в центральной части зоария, где они разобщены мезопорами. Перистом 0,015 мм толщины, иногда слабо выступающий. Расстояние между поперечными рядами устьев 0,18—0,30 мм. Мезопоры равномерно почкуются в периферической части зоария, образуя правильные ряды между рядами устьев. Устья мезопор, как и их сечения, угловатые или округлые, размером 0,06—0,10 мм. Мезопоры часто заходят на боковые участки зоария, но здесь их устья обычно закрыты отложениями известковистой ткани. Дорсальная поверхность часто несет тонкие продольные ребра, представляющие собой выступающие стенки между соседними зооэциями. Стенки пронизаны трубчатыми псевдопорами, диаметр которых 0,003—0,010 мм.

Распространение. Крым; верхний мел, даний.

Материал. Два экземпляра отличной сохранности, найденные в датских известняках в р-не г. Инкермана, правый берег р. Черной.

СЕМЕЙСТВО PETALOPORIDAE GREGORY, 1899

Диагноз. Зоарии прямые, дихотомически ветвящиеся, сплошные или с осевой полостью. Зооэции призматические, иногда постепенно расширяющиеся дистально, с осевым почкованием. Устья округлые или

овальные, расположены со всех сторон веточек продольными рядами или беспорядочно. Париектальные мезопоры многочисленны, имеют рядовое или беспорядочное расположение. Гонацист крупный, округлый или овальный, выпуклый, с многочисленными устьями зооэциев. Оэциопора обычно срединная.

Родовой состав. *Petalopora* Lonsdale, 1850; *Cavarinella* Marsson, 1887; *Choristopetalum* Lonsdale, 1850; *Coelocochlea* Hagenow, 1851; *Crammantosoecia* Canu and Bassler, 1922; *Crammasoecia* Canu and Bassler, 1922, *Multicavea* Orbigny, 1853; *Multisonopora* Orbigny, 1853; *Sparsicavea* Orbigny, 1853.

Сравнение. От семейства Crisinidae отличается осевым характером почкования и расположением устьев вокруг веточек зоария, от семейства Sulcocavidae — наличием париектальных мезопор.

Замечания. В составе семейства Petaloporidae до последнего времени находился ряд родов, не связанных с его типичным родом *Petalopora*. Предлагаемый выше объем этого семейства является результатом его пересмотра.

В семействе Petaloporidae Грегори объединял роды, представители которых имели цилиндрические или сжатые ветвистые зоарии, сплошные или с осевой полостью, с устьями зооэциев и мезопор, открывающихся на всех сторонах ветвей. Как показали исследования Каню и Басслера (Canu, Bassler, 1920, 1922), а также и наши, роды этого семейства отличаются осевым характером почкования зооэциев. Однако открытие Каню (Canu, 1919) гонацистов (овицелл) у представителей этого семейства привело к тому, что в его состав на основании сходства в строении гонациста был введен целый ряд родов (Canu, Bassler, 1922, 1926), характер почкования которых и типы гетерозооэциев отличались от типичных представителей этого семейства. С другой стороны, зоариальные формы с осевой полостью и различающиеся только формой и размерами гонациста, Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1920, 1922, 1926) и Басслер (Bassler, 1953) помещали не только в семейство Petaloporidae, но и в семейства Leiosoeiidae (род *Leiosoeia*) и Tretocycloeciidae (род *Tretocycloecia*) подотряда Cerioporina. Поскольку хрупкие гонацисты в ископаемом состоянии встречаются редко, то лишенный гонациста участок зоария может быть по усмотрению исследователя отнесен к любому вышеназванному семейству. В настоящее время известно, что у современных Cyclostomata (Клюге, 1962) форма, размеры и положение гонозооэциев и гонацистов очень изменчивы (в семействе Horneriidae у рода *Hornera* гонозооиды помещаются на дорсальной стороне ветвей, у *Stegohornera* — на фронтальной или в развилке ветвей). Только форма и положение выводной трубки (оэциостома) и ее отверстия (оэциопоры), как отмечает Клюге (1962), являются постоянными и могут быть надежным систематическим критерием. Интересно, что Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922, стр. 37) также отмечали, что форма и размер гонациста даже на одном экземпляре не всегда одинаковы. Поэтому нам представляется, что гонозооэций или гонацист могут иметь систематическое значение только в совокупности с рядом других жизненно важных признаков: формой зооэциев и характером их почкования, микроструктурой стенок зооэциев, расположением устьев и характером гетерозооэциев. В связи с этим из Petaloporidae нами был выделен ряд родов в самостоятельные семейства — Crisinidae и Sulcocavidae, а в составе Petaloporidae оставлены те роды, основные признаки которых близки к его типовому роду *Petalopora* и тому диагнозу, который был предложен для семейства Грегори.

Входившие ранее в состав Petaloporidae роды *Atagma* Lonsdale, 1850 и ? *Bevestis* Hamm, 1881, переведены уже Фогтом (Voigt, 1853) в семейство Eleidae на основе характерной для элеид расширенной формы

зооэциев (при этом *Bevestis* рассматривается как синоним рода *Atagma*).
Распространение. Мел.

Под *Petalopora* Lonsdale, 1850

Petalopora: Lonsdale, 1850, стр. 285.

Chrysaora: Roemer, 1840, стр. 29.

Cavea: Orbigny, 1851—1854, стр. 941.

Clavicavea: Orbigny, 1851—1854, стр. 940.

Reptocavea: Orbigny, 1851—1854, стр. 954.

Entalophora (pars.): Orbigny, 1851—1854, стр. 944.

Parascosoeia (pars.): Canu, 1918, стр. 347.

Типовой вид. *Chrysaora pulchella* Roemer, 1840; ФРГ, верхний мел, кампан.

Диагноз. Зоарии прямые, дихотомически ветвящиеся. Призматические зооэциии иногда постепенно расширяются дистально. Устья округлые или овальные, расположены продольными рядами, разграниченными ребрами. Париетальные мезопоры располагаются под устьями рядами, или беспорядочно. Гоноцист крупный, овальный, пронизан зооэциями.

Видовой состав. Известно много видов рода *Petalopora* из верхнего мела Западной Европы; из маастрихта Европейской части СССР один вид — *Petalopora costata* (Orbigny), 1852.

Сравнение. От близкого рода *Cavarinella* Marsson, 1887 отличается отсутствием осевой полости с перегородками и продольно-рядовым расположением устьев, разделенных ребрами.

Замечания. Пересмотр описанных в литературе видов рода *Petalopora* (Orbigny, 1851—1854; Hamm, 1881; Gregory, 1899; Canu, Bassler, 1920, 1922; Voigt, 1953, 1962) позволил установить что род *Petalopora* понимался очень широко и имел неясный объем. В настоящее время, однако, проведенные микроскопические исследования позволяют определить более или менее четкие границы этого рода. Основой для этого являются форма и характер почкования зооэциев и париетальных мезопор, их ориентированный выход на поверхность. Виды, зоарии которых имеют осевую полость с перегородками и беспорядочное расположение устьев зооэциев и мезопор, прежде часто относимые к роду *Petalopora*, следует считать представителями рода *Cavarinella* Marsson, 1887.

Petalopora costata Orbigny, 1852

Табл. II, фиг. 3; рис. 16

Cavea costata: Orbigny, 1851—1854, стр. 944, табл. 774, фиг. 4.

Entalophora costata: Orbigny, 1851—1854, стр. 911, табл. 621, фиг. 19—22.

Описание. Цилиндрические веточки зоариев имеют диаметр 1,00—1,25 мм, перед бифуркацией—1,50 мм. Зооэциии почкуются вокруг центральной оси зоария. Сечения зооэциев угловатые, их размеры увеличиваются от 0,03—0,05 мм в осевой части до 0,07—0,08 мм — в периферической. Толщина внутренних стенок 0,010 мм, наружных — 0,02—0,04 мм; структура их равномерно-зернистая, четковидность стенок выражена слабо и только в периферических участках. Соединительные поры слегка расширены на своих концах, их размер 0,002—0,003 мм. Устья зооэциев округлые, диаметр их 0,06—0,07 мм, с очень тонкими перистоматами. Расстояние между устьями в продольных рядах 0,30—0,32 мм, между продольными рядами — 0,15—0,17 мм. На 2 мм вдоль веточки приходится 6—7 устьев. Продольные ряды устьев разделены слегка извилистыми ребрами, толщина которых 0,03—0,04 мм. Под каждым устьем зооэциев располагаются два продольных ряда устьев париетальных мезопор, по 4—5 в каждом ряду. В продольном сечении мезопоры

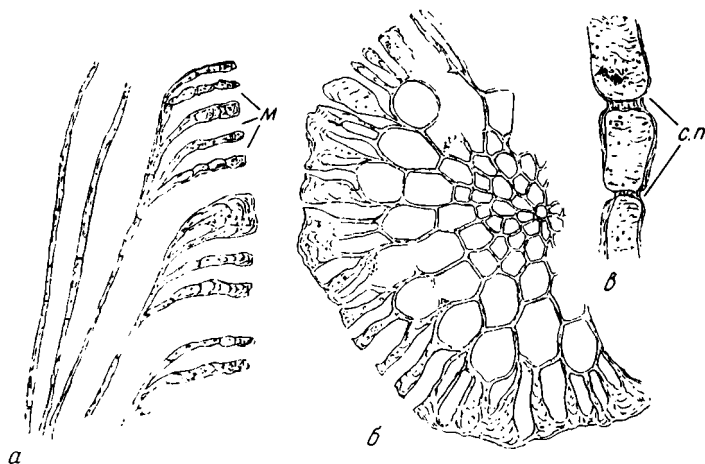


Рис. 16. *Petalopora costata* Orbigny, экз. ПИН, № 2052/2201. Причерноморская впадина, р-н Белозерки, скв. 252, глубина 286—300 м; верхний мел, нижний маастрихт
 а — участок продольного сечения, видны мезопоры (м), $\times 60$; б — участок поперечного сечения, $\times 60$; в — участок внутренней стенки с соединительными порами (с.п.), $\times 250$

образуют правильные пучки между соседними зооэциями в их периферической части. Стенки мезопор имеют такую же зернистую структуру, как стенки зооэциев, толщина их до 0,04 мм, они почти параллельны друг другу у выхода на поверхность. Устья мезопор округло-угловатые, размер их 0,01—0,02 мм. Гonoцист не встречается.

Сравнение. От близкого вида *P. flexuosa* (Orbigny, 1851—1854, стр. 947, табл. 774, фиг. 4) отличается характером расположения мезопор, которые у *P. costata* не развиваются по бокам устьев.

Распространение. Верхний мел, маастрихт Западной Европы и нижний маастрихт Европейской части СССР (Причерноморская впадина).

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности из нижнего маастрихта буровой скважины № 252 р-на Белозерки (Причерноморская впадина), глубина 286—300 м.

Род *Cavarinella* Marsson, 1887

Cavarinella: Marsson, 1877, стр. 19.

Типовой вид. *Cavarinella ramosa* Marsson, 1887; верхний мел, маастрихт о-ва Рюген (ГДР).

Диагноз. Зоарии с осевой полостью, разделенной перегородками на камеры. Зооэции призматические. Устья округлые, расположены беспорядочно. Мезопоры многочисленны, разбросаны между устьями. Гonoцист округлой формы, вышуклый, с многочисленными устьями зооэциев, занимает всю ширину ветвистого зоария.

Видовой состав. *Cavarinella ramosa* Marsson, 1887 из кампана — дания Западной Европы и *Cavarinella explicata* sp. nov из дания Крыма.

Сравнение. От близкого рода *Petalopora* Lonsdale, 1850 отличается наличием осевой полости с перегородками и беспорядочным расположением устьев и мезопор.

Название вида от латинского *explicatus* — ясный (определенный).

Голотип. ПИН, № 2052/2018; Крым, г. Инкерман; верхний мел, датий.

Описание. Цилиндрические веточки зоариев имеют диаметр 1,40—1,150 мм, перед бифуркацией ширина их равна 2,65—2,70 мм. Зооэции почкуются вокруг осевой полости, округлое сечение которой имеет 0,10—0,12 мм. Осевая полость разделена перегородками на камеры овальной формы и различной высоты — от 0,12 до 0,60 мм. Перегородки имеют такую же мелкозернистую структуру, как и внутренние стенки зооэциев, их толщина равна 0,015—0,20 мм. Сечения зооэциев полигональные, вокруг осевой полости они равны 0,03—0,05 мм и 0,07—0,08 мм в периферической части. Внутренние стенки зооэциев очень тонкие — 0,015 мм толщины; к периферии они утолщаются до 0,03—0,4 мм, приобретая четкое видное строение; между соединительными порами участки стенок утолщены. Соединительные поры имеют вид цилиндрических трубочек, расширенных на своих концах, их диаметр 0,003—0,004 мм. Устья зооэциев округлые, диаметр их 0,08—0,10 мм, с тонким перистомом, толщина которого 0,01 мм. Беспорядочное расположение устьев участками заменяется шахматным. Расстояние между устьями — 0,25—0,30 мм. На 2 мм вдоль веточки зоария приходится 5—6 устьев, по диагонали — до 7. Вся поверхность между устьями пронизана многочисленными парietальными мезопорами. Они почкуются в периферической части зоария, обычно в стенке между двумя зооэциями образуется 3—5 мезопор. Их стенки неравномерно утолщены, имеют поперечно-волокнистую структуру. Устья мезопор округлые, угловато-округлые и угловатые, часто закрытые известковистыми прободенными пластинками. Размер устьев мезопор 0,02—0,03 мм, между устьями зооэциев они разбросаны беспорядочно. Гоналист,

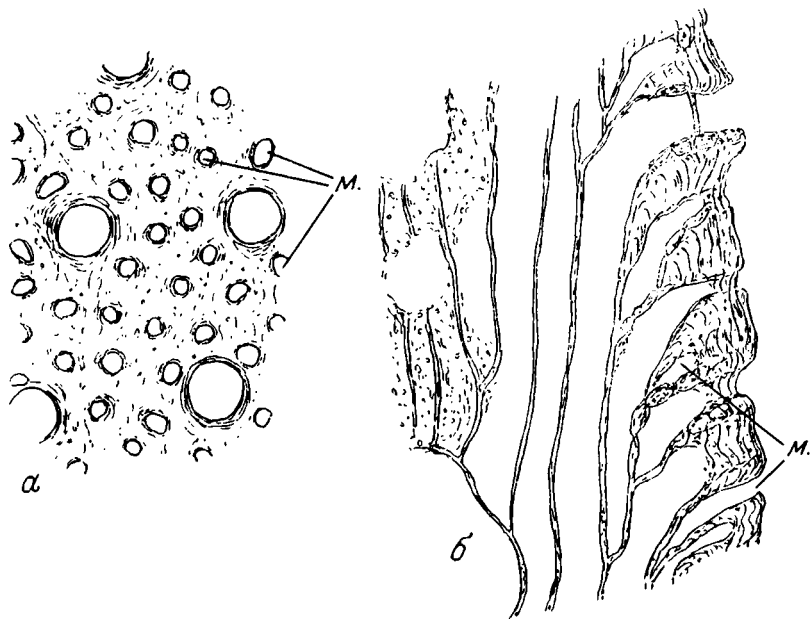


Рис. 17. *Cavarinella explicata* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/2018. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, датий, $\times 80$

а — тангенциальное сечение, видны мезопоры (м.); б — участок продольного сечения, видны мезопоры (м.)

встреченный на одном экземпляре, почти полностью разрушен. По его остаткам можно судить, что он имел округлую форму, занимал всю ширину веточки зоария и был пронизан многочисленными зооцециями, трубчатые выступы которых сохранились в разрушенном гоноцисте.

Сравнение. Отличается от *C. ramosa* (Marsson, 1887, стр. 19, табл. 1, фиг. 6) крупными размерами зоариев и более частым расположением устьев и мезопор.

Распространение. Крым; верхний мел, даний.

Материал. Восемь экземпляров отличной сохранности из датских известняков районов г. Инкермана и с. Малого Садового.

СЕМЕЙСТВО CRISINIDAE ORBIGNY, 1852

Диагноз. Зоарии прямые, ветвистые, кустистые. Зооцеции призматические, иногда слабо расширяющиеся дистально. Почкование дорсальное, ориентированное. Устья округлые или овальные, расположены поперечными чередующимися рядами на боковых сторонах фронтальной поверхности зоария. Parietalные мезопоры на фронтальной стороне развиты или отсутствуют. На дорсальной стороне имеются тергозооцеции, дактилетры или поровые каналы. Гоноцисты крупные, захватывающие поперечные ряды устьев и занимающие половину или всю ширину фронтальной поверхности зоария.

Родовой состав: *Crisina* Orbigny, 1852; *Filicrisina* Orbigny, 1852; *Hemicellaria* Orbigny, 1852; *Laterocavea* Orbigny, 1852; *Reteporidea* Orbigny, 1852; *Multicrisina* Orbigny, 1852.

Сравнение. Отличается от семейства Petaloporidae дорсальным характером почкования и наличием тергозооцеций или поровых каналов.

Замечания. Перечисленные выше роды семейства введены в его состав впервые. Семейство Crisinidae было выделено Орбигни в 1852 г. (Orbigny, 1851—1854). Однако вскоре оно было забыто, а входящие в него роды разными авторами включались в другие семейства. Поскольку типовой род этого семейства — *Crisina* и ряд других родов, помещенных Каню и Басслером в семейство Petaloporidae, отличаются общностью ряда морфологических особенностей, позволяющих их выделить в самостоятельное семейство, целесообразнее было бы восстановить семейство Crisinidae Orbigny, чем давать ему новое название. Тем более, что Борг (Borg, 1941), установивший существование *Crisina* в современных морях, также выделил семейство Crisinidae, в состав которого им и был помещен род *Crisina*. Первоначальный родовой состав этого семейства был такой: *Crisina*, *Hornera*, *Reticulipora*, *Bicrisina*, *Filicrisina*, *Multicrisina*. Род *Hornera* отнесен в настоящее время к семейству Horneridae, Reticulipora и Bicrisina, лишенные гетерозооцеций, выведены в подотряд Tubuloporina (Bassler, 1953). Вновь включенные в семейство Crisinidae роды *Reteporidea* и *Hemicellaria* также характеризуются дорсальным почкованием и присутствием таких гетерозооцеций, как париетальные мезопоры. Необходимо отметить, что у родов *Crisina* и *Reteporidea* тергозооцеции до настоящего времени ошибочно принимались за поровые каналы («вакуоли», Canu, Bassler, 1922; Bassler, 1953; «Основы палеонтологии», 1960). Наши исследования зоариев видов *Crisina* и *Reteporidea* в прозрачных ориентированных шлифах, а также изображения продольных сечений этих же представителей, приведенные Каню и Басслером (Canu, Bassler, 1922, стр. 117, фиг. 34, стр. 125, фиг. 37), показывают, что образования, расположенные на дорсальной стороне зоария, не имеют ничего общего с поровыми каналами, а являются тергозооцециями. Они почкуются от дорсальных стенок зооцеций и, поднимаясь косо вверх в противоположную от зооцеций сторону, отворачиваются под прямым углом перед выходом

на дорсальную поверхность зоария. Если сечение недостаточно правильно ориентировано или шлиф недостаточно тонок, то начальные участки почкования тергозооциев выпадают из поля зрения, а их дистальные части становятся похожими на поровые каналы. Последние и описывались прежними авторами как вакуоли.

Распространение. Мел, палеоген, ныне.

Род *Crisina* Orbigny, 1852

Crisina: Orbigny, 1851—1854, стр. 912; Canu and Bassler, 1922, стр. 116.

Crisidmonea: Marsson, 1887, стр. 30.

Типовой вид. *Crisina normaniana* Orbigny, 1852, Франция; верхний мел, коньяк.

Диагноз. Зоарии кустистые. Устья овальные. Париетальные мезопоры отсутствуют. На дорсальной стороне развиты тергозооциевые. Гोनотист крупный, выпуклый, захватывает поперечные ряды устьев и занимает половину ширины фронтальной поверхности зоария.

Видовой состав. *Crisina normaniana* Orbigny, 1852, *C. triangularis* Orbigny, 1851, *C. subgradata* Orbigny, 1852 распространены в сеномане — маастрихте Западной Европы, *C. macropora* (Marsson, 1887) — в маастрихте о-ва Рюгена (ГДР) и Крыма, *C. gorbatchae* sp. nov. — в дачии Крыма. Несколько видов рода *Crisina* встречаются в современных морях.

Сравнение. От всех других родов семейства род *Crisina* отличается отсутствием париетальных мезопор на фронтальной стороне зоария.

Замечания. Польский палеонтолог Т. Марьянска (Maryńska, 1969, стр. 106) считает *Crisidmonea* Marsson, 1887 синонимом рода *Reteporidae* Orbigny, 1849 (= *Polyascosoecia* Canu et Bassler, 1920). В свое время Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922, стр. 116), проводившие изучение рода *Crisina* в шлифах, отмечали идентичность структуры *Crisina* и *Crisidmonea* и подчеркивали, что отличие *Crisina* от *Reteporidae* (= *Polyascosoecia*) состоит в отсутствии у первого рода, следовательно и у *Crisidmonea*, фронтальных мезопор. Микроскопический анализ имеющихся в нашем распоряжении видов *Crisina*, показывающий отсутствие мезопор, а также описание и изображение внутреннего и внешнего строения *Crisidmonea*, приведенные Марссоном (Marsson, 1887, стр. 30, табл. II, фиг. 13), позволяют согласиться с выводами Каню и Басслера и считать *Crisidmonea* Marsson, 1887 синонимом *Crisina* Orbigny, 1852. Поэтому рассмотрение *Crisidmonea* как синонима рода *Reteporidae* (имеющего фронтальные мезопоры) в «Treatise» (Bassler, 1953), является ошибочным. *Reteporidae macropora* (Marsson, 1887), которая приводится в работе Марьянской (Maryńska, 1969, стр. 106, табл. IV, фиг. 4), по-видимому, тождественна описываемой ниже *Crisina macropora* (Marsson, 1887). К сожалению, отсутствие описания, а также изображение только внешней формы зоария *R. macropora* не позволяют установить это с полной достоверностью.

Crisina macropora (Marsson, 1887)

Табл. IV, фиг. 1; табл. V, фиг. 1; рис. 7, 18

Crisidmonea macropora: Marsson, 1887, стр. 30, табл. II, фиг. 13.

Описание. Вид представлен крупным кустистым зоарием, высота которого 30 мм и ширина около 25 мм. Он прикреплялся расширенным пластинчатым основанием, трубчато-изогнутым, по-видимому, обрастающим субстрат цилиндрической формы. Длина основания 1,5 см, диа-

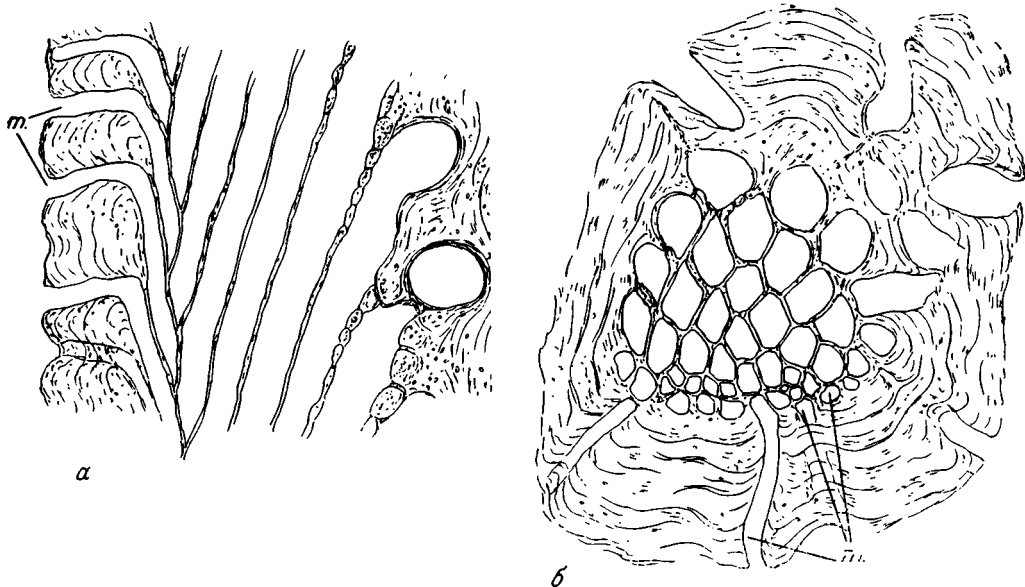


Рис. 18. *Crisina macropora* (Marsson), экз. ПИН, № 2052/1751. Крым, гора Ак-кая близ г. Белогорска; верхний мел, верхний маастрихт, $\times 75$

а — продольное сечение; б — поперечное сечение; видны тергозоэции (т) на дорсальной стороне зоария

метр — 0,7 см, толщина 1,0 мм. Веточки зоария треугольно-округлого сечения, равного $1,25 \times 1,37$ мм, перед бифуркацией — 2,50—2,80 мм. Зооэции ромбовидные в сечениях, размер которых почти одинаков по всей их длине и равен 0,12—0,15 мм. Внутренние стенки зооэциев 0,025 мм толщины, к периферии они утолщаются до 0,17 мм; их зернистая структура уплотняется в срединной части стенок. Стенки зооэциев, между порами сильно утолщенные, имеют ясно выраженное четковидное строение. Наружные стенки зооэциев очень толстые, до 0,25—0,30 мм толщины, имеют плотную зернисто-волокнистую структуру. Соединительные поры сильно расширены на своих концах, диаметр их 0,015—0,018 мм. Устья овальные, размер их $0,08 \times 0,13$ мм; толщина пористома 0,01—0,02 мм. Устья расположены поперечными чередующимися рядами, в каждом ряду по 4 (редко по 3) устья. Расстояние между устьями в поперечном ряду равны — 0,15—0,17 мм, между рядами — 0,30—0,35 мм. Ширина срединной части фронтальной стороны, лишенной устьев, составляет 0,50 мм. На дорсальной стороне зоария развиты тергозоэции с округлыми сечениями, равными 0,03—0,05 мм. Наружные стенки тергозоэциев имеют поперечно-волокнистую структуру. Их округлые устья располагаются в шахматном порядке. Тергозоэциев особенно обильны в области расширенного основания зоария. На отдельных веточках встречаются гоноцисты в виде округлых выпуклостей поверхности зоария, диаметр последних 1,10—1,12 мм, а высота 1,35—1,40 мм. Гоноцист захватывает несколько рядов устьев зооэциев. В продольном сечении через гоноцист видны полости зооэциев с их стенками, тянущиеся через весь гоноцист и выходящие на поверхность беспорядочно разбросанными устьями. Внутри этого гоноциста видны очертания меньшего гоноциста, диаметр которого около 1,00 мм и высотой 0,33 мм. Возможно, образование гоноциста в целом происходило в два этапа; очевидно, что-то помешало его развитию, так как у поверхности первого гоноциста наблюдается утолщение стенок зооэциев. Может быть, новый, более крупный гоноцист, развивался на месте старого.

Сравнение. Отличается от *C. gorbatchae* sp. nov. очень крупными размерами зоария и устьев, большим количеством устьев в поперечном ряду (4 вместо 2—3 у *C. gorbatchae*) и расположением тергозооциев в шахматном порядке.

Распространение. О-ов Рюген (ГДР) и Крым; верхний мел, маастрихт.

Материал. Один крупный кустистый зоарий отличной сохранности, найденный в глауконитовом песчанике верхнего маастрихта на горе Ак-кая, в р-не г. Белогорска.

Crisina gorbatchae sp. nov.

Табл. IV, фиг. 2; рис. 19

Вид назван в честь Л. П. Горбач, которой принадлежат сборы многих позднемеловых мшанок Крыма.

Голотип. ПИН, № 2052/1556; Крым, с. Большое Садовое; верхний мел, даний.

Описание. Округло-треугольные сечения веточек зоариев имеют размер $0,75 \times 0,80$ мм. Зооции округло-ромбовидных сечений равных $0,08—0,12$ мм и почти одинаковых по всей их длине. Толщина внутренних стенок у дорсального края $0,015$ мм; к периферии они утолщаются до $0,10—0,12$ мм. Четковидность стенок выражена неясно. Соединительные поры слабо расширены на своих концах, диаметр их $0,008—0,010$ мм. Наружные стенки зооциев толстые, $0,12—0,15$ мм толщины. Устья овальные, размер их $0,06 \times 0,10$ мм, толщина перистомы $0,01—0,02$ мм. Устья расположены поперечными чередующимися рядами, в каждом ряду по 2—3 устья. Расстояние между устьями в поперечном ряду $0,13—0,15$ мм, между рядами — $0,30—0,40$ мм. Ширина срединной части фронтальной поверхности, лишенной устьев, $0,22$ мм. На дорсальной стороне зоария развиты тергозооции. Наружные стенки последних толстые, косо-волоконистой структуры. Округлые сечения тергозооциев равны $0,03—0,04$ мм, устья их разбросаны беспорядочно. Гonoцист не встречен.

Сравнение. Отличается от *C. triangularis* Orbigny, 1851 (Orbigny, 1851—1854, стр. 915, табл. 612, фиг. 11—15; табл. 769, фиг. 11—14) меньшим количеством устьев в поперечном ряду (2—3 вместо 4 у *C. triangularis*) и отсутствием сульц на дорсальной поверхности зоария.

Распространение. Крым; верхний мел, даний.

Материал. Несколько веточек зоариев отличной сохранности, найденных в датских известняках в р-не с. Большого Садового.

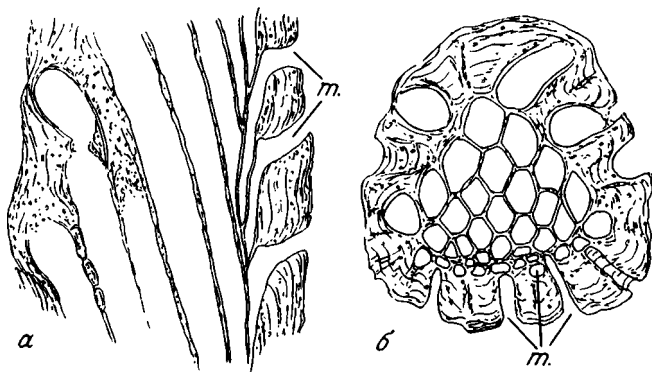


Рис. 19. *Crisina gorbatchae* sp. nov., голотип, ПИН, № 2052/1556. Крым, у с. Большого Садового; верхний мел; даний, $\times 75$

а — продольное сечение; б — поперечное сечение, на дорсальной стороне зоария видны тергозооции (т.)

Род *Reteporidea* Orbigny, 1849

Reteporidea: Orbigny, 1849, 1851—1854; стр. 937; Canu and Bassler, 1922, стр. 129.
Polyascosoeicia: Canu and Bassler, 1920, стр. 837.

Типовой вид. *Reteporidea royana* Orbigny, 1852; сантон Франции.

Диагноз. Зоарии прямые, ветвистые. Зооэции призматические. Устья округлые. На фронтальной стороне развиты парietальные мезопоры, на дорсальной — тергозооэции. Гonoцист крупный, округлый, выпуклый, расположен на фронтальной стороне зоария и занимает всю его ширину.

Видовой состав. Известно много видов рода *Reteporidea* из верхнего мела Западной Европы и палеогена Северной Америки. В СССР три вида из дания Кpыма: *Reteporidea gracilis* sp. nov., *R. krymica* sp. nov. и *R. magna* sp. nov.

Сравнение. От довольно близкого рода *Crisina* отличается наличием парietальных мезопор на фронтальной стороне зоария.

Reteporidea gracilis sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1, ркс. 20

Название вида от латинского *gracilis* — тонкий, стройный.

Голотип. ПИН, № 2052/2005; Кpым, г. Инкерман; верхний мел, даний.

Описание. Тонкие, дихотомически ветвящиеся веточки зоариев имеют округло-треугольные сечения, равные 0,88—1,00 мм, перед бифуркацией ширина зоариев увеличивается до 1,5 мм. Зооэции имеют ромбовидные сечения, размер которых одинаков по всей длине и равен 0,07—0,08 мм. Внутренние стенки зооэциев очень тонкие, их толщина 0,010 мм,

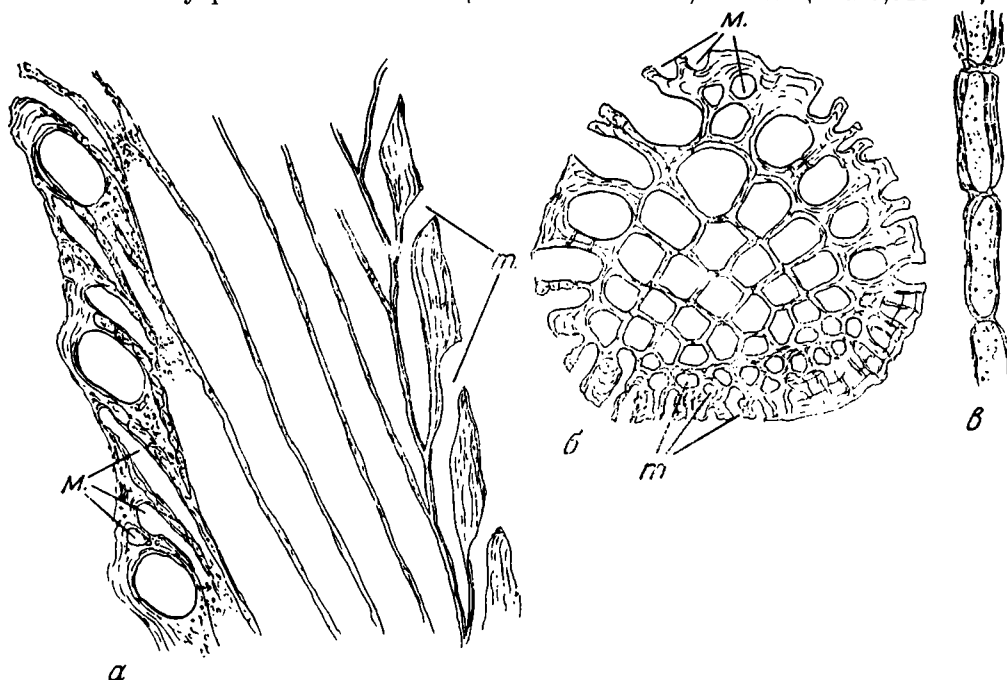


Рис. 20. *Reteporidea gracilis* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/2005. Кpым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний

а — продольное сечение, $\times 90$; б — поперечное сечение; на фронтальной стороне видны мезопоры (м.), на дорсальной — тергозооэции (т.), $\times 90$; в — участок внутренней стенки зооэция с соединительными порами, $\times 250$

к периферии они несколько утолщаются, до 0,020 мм, становится хорошо заметной их мелкозернистая структура.

Между соединительными порами стенки зооэциев утолщены, что придает им четковидное строение. Соединительные поры в виде цилиндрических трубочек, слабо расширенных на своих концах, их диаметр 0,006—0,008 мм. Устья зооэциев округлые, диаметр их 0,07—0,09 мм, расположены косыми поперечными рядами по бокам фронтальной поверхности, в каждом ряду по 3 (редко по 4) устья. Устья, стоящие в начале каждого ряда, часто имеют трубчатые перистомы, выступающие над поверхностью зоария. Иногда третье и четвертое устья в ряду заметно смещены вниз и помещаются между двумя рядами. Расстояние между устьями в поперечном ряду 0,07—0,09 мм, между рядами — 0,25—0,30 мм. Ширина срединной части фронтальной поверхности, лишенной устьев, равна 0,50—0,60 мм. Она, так же как промежутки между рядами устьев, пронизана многочисленными париетальными мезопорами; последние почкуются в периферической части зоария. На поверхности они выходят округло-угловатыми устьями, размер которых равен 0,02—0,03 мм, располагаясь беспорядочно, реже образуя продольные ряды в средней части фронтальной поверхности. Дорсальная сторона зоария образована многочисленными тергозооэциями, стенки которых имеют поперечно- или косо-волокнистую структуру. Устья тергозооэциев округлые, диаметр их 0,03—0,04 мм, располагаются продольными рядами. Гonoцист, встреченный только у одного экземпляра, разрушен. Остатки его овальной полости размером $0,25 \times 0,75$ мм занимают всю ширину фронтальной поверхности зоария.

Сравнение. *Reteporidea gracilis* имеет некоторое сходство *R. cancellata* (Goldfuss), 1829, продольное и поперечное сечения зоариев которой приводятся в работе Каню и Басслера (Canu, Bassler, 1922, стр. 128, фиг. 37). Однако описание последнего вида настолько кратко, что детальное сравнение невозможно.

Распространение. Крым; верхний мел, даний.

Материал. Три экземпляра отличной сохранности, найденные в датских известняках в районах г. Инкермана и с. Большого Садового.

Reteporidea krymica sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1, 2; рис. 6

Название вида дано по его местонахождению.

Голотип. ПИН, № 2052/2008; Крым, г. Инкерман; верхний мел, даний.

Описание. Зоарии ветвятся почти под прямым углом. Сечения их треугольно-округлые, приближающиеся к овальным, размером 0,75—0,80 мм, перед бифуркацией ширина зоариев достигает 1,50 мм. Зооэции имеют ромбовидные сечения, размер которых почти одинаков по всей длине зооэциев и равен 0,09—0,10 мм. Внутренние стенки по всей длине почти одинаковой толщины — 0,025—0,030 мм. Стенки четковидные; участки стенок между порами сильно утолщены. Соединительные поры в виде цилиндрических трубочек, иногда они изогнуты или расширены на своих концах; диаметр их 0,008—0,009 мм. Устья зооэциев округлые, диаметр их 0,05—0,07 мм, расположены прямыми поперечными рядами по бокам фронтальной поверхности, в каждом ряду по 4 (редко по 5) устья. Толщина перистомов 0,010—0,012 мм, они несколько выступающие, так что ряды устьев как бы приподняты над поверхностью зоария. Расстояние между устьями в поперечном ряду 0,12—0,13 мм, между рядами — 0,27—0,35 мм. Ширина срединной части фронтальной поверхности, лишенной устьев 0,35—0,40 мм. Промежутки между рядами устьев и фронтальная поверхность пронизаны частыми париетальными мезопорами. Стенки мезопор с вторичными отложениями известковистого вещества значительно тол-

ще стенок зооэциев, их толщина — 0,05—0,06 мм. Устья мезопор округло-угловатые, овальные, размер их 0,03—0,04 мм, располагаются беспорядочно. Дорсальная сторона образована тергозооэциями с очень толстыми, до 0,05—0,07 мм, наружными стенками. Устья тергозооэциев овальные, размером 0,03 × 0,04 мм, расположены в шахматном порядке. Гоноцист не встречен.

Сравнение. Отличается от *Reteporidea coronopus* (Canu and Bassler, 1922, стр. 126, табл. 20, фиг. 1—3) крупными размерами зоариев, при меньших размерах их устьев, и шахматным расположением более редких тергозооэциев (у *R. coronopus* тергозооэции образуют плотные продольные ряды).

Распространение. Крым; верхний мел, датский.

Материал. Четыре экземпляра отличной сохранности, найденные в датских известняках в районах г. Инкермана и с. Скалистого.

Reteporidea magna sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1; рис. 21

Название вида от латинского *magnus* — большой, крупный.

Голотип. ПИН, № 2052/1552; Крым, с. Большое Садовое; верхний мел, датский.

Описание. Крупные зоарии имеют округло-треугольное сечение, равное 1,50 мм, перед бифуркацией ширина веточки достигает 2,50 мм. Ромбовидные сечения зооэциев равны 0,11—0,13 мм. Внутренние стенки слабо волнистые, толщина их 0,010—0,012 мм. В сторону периферии они постепенно утолщаются до 0,07 мм, приобретая ясно выраженный четковидный характер. Между соединительными порами участки стенок зооэциев очень толстые, но они резко сужаются в сторону пересекающих их пор. Соединительные поры в виде тонких цилиндрических трубочек, диаметр которых 0,005—0,007 мм, сильно расширенных на своих концах. Устья зооэциев округлые, диаметр их 0,07—0,08 мм, с плохо выраженным перистомом, толщина которого 0,01—0,02 мм. Устья расположены прямыми или изогнутыми поперечными рядами, в каждом ряду по 5, редко по 6, устьев. Расстояние между устьями в поперечном ряду 0,06—0,08 мм, между рядами — 0,45—0,47 мм. Ширина срединной части фронтальной поверхности равна 0,40—0,50 мм. Передняя и боковые стороны (в промежутках между рядами устьев) фронтальной поверхности зоария пронизаны многочисленными париетальными мезопорами, имеющими очень толстые стенки, поперечно-волокнистой структуры, толщина их 0,07—0,09 мм. Устья мезопор округлые или овальные, размер их до 0,05 мм, разбросаны беспорядочно, открываясь в слабо выраженные сульцы. Тергозооэции многочисленны, имеют толстые, до 0,07—0,08 мм, стенки, открываются на дорсальной стороне мелкими, округлыми устьями, диаметр которых 0,02—0,03 мм. Последние расположены беспорядочно, участками образуют неясные продольные ряды. Гоноцист не встречен.

Сравнение. Отличается от *R. krymica* sp. nov. значительно более крупными размерами зоария и устьев, а также большим числом устьев в поперечном ряду.

Распространение. Крым; верхний мел, датский.

Материал. Два экземпляра отличной сохранности, найденные в датских известняках в р-не с. Большого Садового.

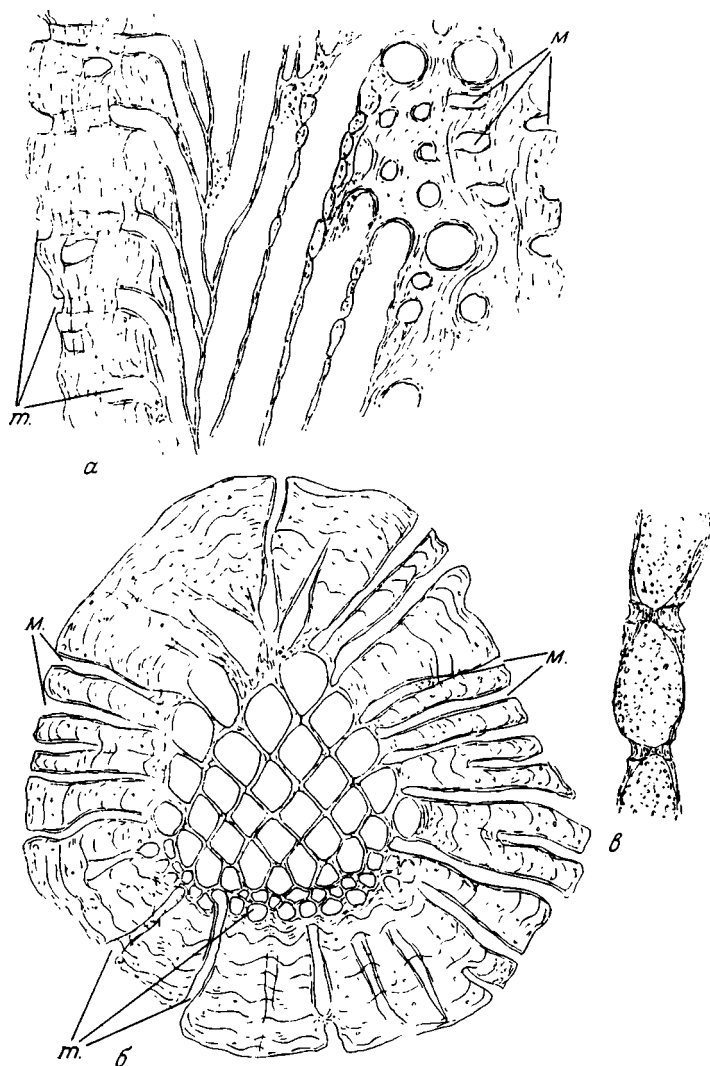


Рис. 21. *Reteporidea magna* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/1552. Крым, у с. Большого Садового; верхний мел, даний

a — продольное сечение, $\times 75$; *b* — поперечное сечение, $\times 75$; на фронтальной стороне зоария видны мезопоры (м.), на дорсальной — тергозооции (т.); *в* — участок внутренней стенки зооции с соединительными порами, $\times 200$

Род *Hemicellaria* Orbigny, 1852

Hemicellaria: Orbigny, 1850, стр. 86.

Semicellaria: Orbigny, 1851—1854, стр. 934.

Типовой вид. *Hemicellaria ramosa* Orbigny, 1950; апт Франции.

Диагноз. Зоарии прямые, ветвистые. Зооции призматические. Почкование дорсальное с образованием срединной пластины. Устья округлые. На фронтальной стороне развиты парietальные мезопоры, на дорсальной — поровые каналы. Гonoцист крупный, но слабо выпуклый, с многочисленными устьями зооциев, расположен на фронтальной стороне зоария и занимает всю его ширину.

Видовой состав. Три вида: *Hemicellaria ramosa* Orbigny, 1852 из апта Франции, *H. pectinacea* sp. nov. и *H. tuberosa* sp. nov. из дания Крыма.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Reteporidea* отличается наличием срединной пластины и развитием поровых каналов на дорсальной стороне зоария.

Название вида от латинского *pectinaceus* — гребенчатый.

Голотип. ПИН, № 2052/2025; Крым, г. Инкерман; верхний мел, даний.

Описание. Крупные веточки зоариев с овальным сечением, равным 1,12—1,65 мм; перед бифуркацией ширина зоария 2,25 мм. Полигональные сечения зооциев равны 0,04—0,06 мм. Внутренние стенки зооциев тонкие, 0,020—0,025 мм толщины, у периферии толщина стенок достигает 0,04—0,05 мм. В продольном сечении стенки слегка извилисты. Соединительные поры в виде тонких прямых цилиндрических трубочек, диаметр

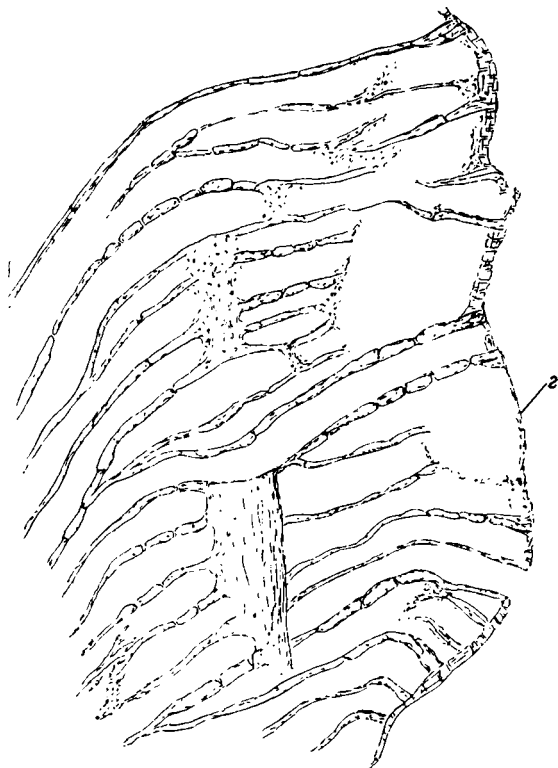


Рис. 22. *Hemicellaria pectinacea* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/2025. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний, $\times 75$

Продольное сечение участка зоария с гоноцистом (г.)

которых 0,006—0,008 мм. Зооции протягиваются вверх и, отворачиваясь в противоположные стороны, соединяются своими дорсальными стенками, в результате чего образуется срединная пластина. Последняя хорошо видна как в поперечном сечении, так и в продольном, сделанном перпендикулярно к гребню зоария. Образование срединной пластины происходит не у самого дорсального края зоария, а несколько глубже. Толщина пластины в начале 0,025 мм, в периферии увеличивается до 0,04—0,05 мм. Устья зооциев округлые, их диаметр 0,07—0,08 мм, толщина слегка выступающего перистомы 0,02 мм. Устья расположены поперечными косыми неправильными рядами по обе стороны срединного гребня. Расстояние между устьями в поперечном ряду 0,18—0,20 мм, между рядами — 0,25—0,50 мм. В устьях часто встречаются тонкие прободенные известковистые пластинки. Parietalные мезопоры, развивающиеся в периферической части зоария, многочисленны, их стенки утолщены, часто изогнуты. Устья мезопор округлые и угловатые, мелкие и крупные, от 0,035 до 0,06 мм, разбросаны беспорядочно. На дорсальной стороне развиты толстые известковистые отложения, продольной или косо-волокнистой структуры.

Они пронизаны поровыми каналами, имеющими вид округлых, сужающихся к периферии полостей и выходящими на поверхность продольными рядами или беспорядочно, особенно в местах бифуркации; диаметр поровых каналов 0,05—0,07 мм. На одном зоарии удалось наблюдать два частично разрушенных гоноциста: один появился до бифуркации, второй — после. Это довольно крупные образования на фронтальной стороне зоария, захватывающие много рядов устьев, которые открываются на поверхности гоноциста. Ширина гоноцистов 1,50—1,65 мм, длина 2,25—2,30 мм, высота 0,25—0,30 мм. В продольном сечении через гоноцист видны полости зооциев и мезопор, упирающиеся в верхнюю стенку гоноциста, которая имеет такую же зернистую структуру, только несколько уплотненную, и пронизана очень мелкими порами.

Сравнение. Отличается от *Hemicellaria tuberosa* sp. nov. отсутствием своеобразных пучков на гребне зоария. Сравнение с другим видом рода — *H. ramosa* Orbigny, 1852 (Orbigny, 1851—1854, стр. 935, табл. 772, фиг. 11—14) из-за отсутствия детального описания последнего невозможно.

Распространение. Крым; верхний мел, даний.

Материал. Два ветвистых зоария отличной сохранности из датских известняков р-на г. Инкермана.

Hemicellaria tuberosa sp. nov.

Табл. X, фиг. 1; рис. 23

Название вида от латинского *tuber* — нарост, шишка.

Голотип. ПИН № 2052/1002; Крым, с. Скалистое; верхний мел, даний.

Описание. Зоарии ветвистые, радиально расходящиеся от расширенного основания. Сечения веточек яйцевидные, их размеры в старых участках зоария $1,00 \times 1,50$ мм, в более молодых — $0,75 \times 1,25$ мм, перед бифуркацией ширина веточек равна соответственно 2,20 и 1,75 мм. Полигональные сечения зооциев имеют размеры 0,09—0,12 мм. Внутренние стенки зооциев очень тонкие, 0,015—0,020 мм толщины, к периферии они утолщаются до 0,04—0,06 мм. Участки стенок между соединительными порами несколько утолщены, что не всегда заметно. Соединительные поры в виде

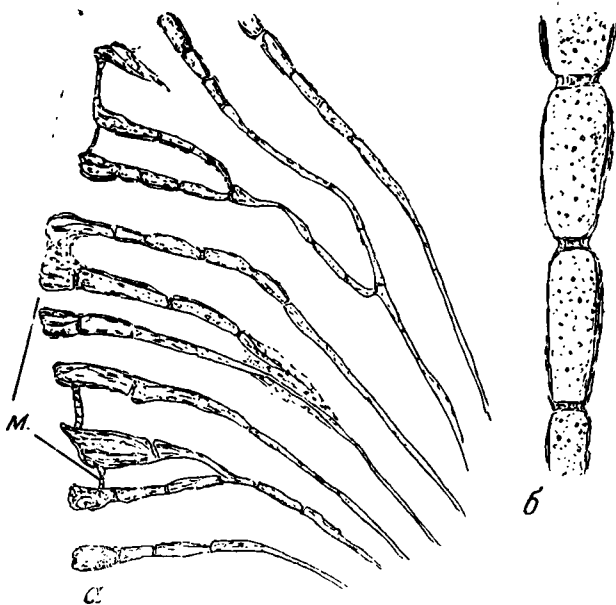


Рис. 23. *Hemicellaria tuberosa* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/1002. Крым, у с. Скалистого; верхний мел, даний

а — участок продольного сечения, видны мезопоры (м.), $\times 100$; б — участок внутренней стенки зооциев с соединительными порами, $\times 250$

коротких цилиндрических трубочек, диаметр которых 0,006—0,007 мм. Зооэции тянутся вертикально вверх, а затем отворачиваются к периферии в противоположные боковые стороны; дорсальные стенки их соприкасаются, образуя срединную пластину на некотором расстоянии от дорсального края. Толщина пластины увеличивается от 0,025—0,030 мм в начале ее образования до 0,04—0,07 мм у периферии. На отдельных участках срединной пластины заметно, что она образована из двух смежных стенок зооэциев (рис. 2). Устья зооэциев округлые, их диаметр 0,07—0,08 мм, перистом слегка выступающий, 0,02 мм толщины. Устья располагаются неспло выраженными рядами или беспорядочно вдоль срединного гребня и по бокам фронтальной поверхности зоария. Очень часто устья закрыты тонкими известковистыми пластинками. Парietальные мезопоры многочисленны, они почкуются в периферической части зоария. Устья мезопор округлые и угловатые, их размер 0,03—0,07 мм. Очень часто зооэции и парietальные мезопоры образуют на гребне зоария пучки, выступающие над поверхностью на 0,50—0,75 мм. Пучки имеют округлое или овальное сечение, равное 0,62—0,65 или 0,75—0,88 мм. Они располагаются на гребне по одному или по 2—3, близко один за другим. Утолщенная дорсальная сторона зоария состоит из косоволокнистых известковистых отложений, она пронизана крупными поровыми каналами, которые сужаются перед выходом на поверхность, где они разбросаны беспорядочно; диаметр поровых каналов 0,05—0,06 мм. Встречены следы двух гоноцистов, один полностью, второй частично разрушен; их размеры — 0,75×1,25 и 1,00×2,00 мм. Зооэции, пронизывающие полость гоноциста, открываются на его поверхности устьями, которые сохраняют свое рядовое расположение.

Сравнение. *Hemicellaria tuberosa* sp. nov. отличается от известных двух видов рода развитием своеобразных пучков, выступающих над гребнем зоария.

Распространение. Крым; верхний мел, даний.

Материал. Три экземпляра отличной сохранности из датских известняков районов с. Скалистого и г. Инкермана.

СЕМЕЙСТВО HORNERIDAE SMITT, 1867

Диагноз. Зоарии свободно растущие, разветвленные, прикрепляющиеся расширенным основанием. Зооэции цилиндрические, с осевым или дорсальным почкованием. В толстых наружных стенках зооэциев имеются многочисленные поровые каналы, открывающиеся на поверхности фронтальной и дорсальной сторон. Устья округлые или овальные, выходящие только на фронтальной стороне зоария. Гонозооэций мешковидный, расширенный в срединной части, с продольным гребнем и с латеральной или срединной оэциопорой, помещается на дорсальной, реже на фронтальной поверхности зоария, или в развилке между его ветвями. Иногда на дорсальной поверхности развиты поры с выступающими трубчатыми перистоматами.

Родовой состав. *Hornera* Lamouroux, 1821; *Siphodictyum* Lonsdale, 1849; *Phormopora* Marsson, 1887; *Crassohornera* Waters, 1887; *Stegohornera* Borg, 1944.

Сравнение. От других семейств подотряда Cancellata отличается округлыми в сечении зооэциями, сильным развитием известковистого слоя наружных стенок, наличием поровых каналов и строением гонозооэциев.

Замечания. Меловые Horneridae, как показало их изучение в прозрачных ориентированных шлифах, несколько отличаются от современных, главным образом, характером почкования зооэциев. Так, у ряда

меловых форм (роды *Siphodictyum*, *Phormopora*) почкование происходило вокруг центральной оси, несколько смещенной к дорсальной стороне зоария, с последующим поворотом зооэциев к фронтальной поверхности. Кроме того, у представителей рода *Phormopora* между поровыми каналами на дорсальной стороне развивались довольно редкие поры с тонкими трубчатыми перистомами, выступающими над поверхностью зоария. Однако в продольных сечениях проследить их отличие от поровых каналов пока не удается. Возможно, дальнейшее исследование на большом количестве зоариев позволит установить природу этих пор.

Представление об объеме семейства *Horneridae* было в разное время различным. Так, роды *Siphodictyum* и *Phormopora* рассматривались и раньше в семействе *Horneridae* (Gregory, 1909; Canu, Bassler, 1922). Однако позже Басслер (Bassler, 1953) вводит эти роды в состав семейства *Petaloporidae*, причем род *Phormopora* приводится в синонимике рода *Filicrisina* Orbigny, 1853. Но у представителей *Siphodictyum* и *Phormopora*¹ значительно развиты вторичные известковистые отложения в наружных стенках зооэциев, в которых имеются многочисленные поровые каналы как на фронтальной, так и на дорсальной сторонах зоария. Эти морфологические особенности говорят об их несомненной принадлежности к семейству *Horneridae*.

Борг рассматривал род *Stegohornera* в семействе *Stegohorneridae* (Borg, 1944). Однако Клюге (1962) ввел этот род в семейство *Horneridae*, очевидно, правильно считая, что фронтальное положение гонозооида не является важным и единственным критерием для выделения семейства.

Распространение. Мел, эоцен, ныне.

Род *Phormopora* Marsson, 1887

Phormopora: Marsson, 1887, стр. 32; Canu and Bassler, 1920, стр. 803.

Типовой вид: *Phormopora irregularis* Marsson, 1887; о-в Рюген (ГДР); верхний мел, маастрихт.

Д и а г н о з. Дихотомически ветвящиеся зоарии, округлые или овальные в сечении. Зооэции с осевым, дорсально смещенным почкованием. Устья округлые, с низкими или выступающими перистомами, расположены в шахматном порядке или косо-поперечными рядами. Многочисленные поровые каналы открываются в сульцы; последние могут отсутствовать. На дорсальной поверхности развиты мелкие поры с трубчатыми перистомами. Гонозооэции неизвестны.

Видовой состав. Два вида: *Phormopora irregularis* Marsson, 1887 и *Ph. langethalii* (Marsson, 1887) из маастрихта о-ва Рюген (ГДР), из нижнего маастрихта Среднего Поволжья.

С р а в н е н и е. Отличается от наиболее близкого рода *Hornera* характером почкования и наличием своеобразных пор на дорсальной поверхности зоария.

З а м е ч а н и я. Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922), а позже Басслер (Bassler, 1953) рассматривали род *Phormopora* в качестве синонима рода *Filicrisina* Orbigny, 1852. Приводимые ими описания и изображения продольного и поперечного сечений *F. verticillata* Orbigny, 1852 (Canu, Bassler, 1922, стр. 137, табл. XIX, фиг. 1—9) не имеют ничего общего с внутренним строением представителей рода *Phormopora*. Если для последнего характерно развитие более или менее толстого известковистого слоя наружных стенок зооэциев, которые пронизаны многочисленными поровыми канала-

¹ Самостоятельность рода *Phormopora* обосновывается ниже, в замечаниях к этому роду.

ми, то у *Filicrisina*, отсутствуют и известковистый слой и поровые каналы, а на дорсальной стороне развиты дактилетры, закрытые ромбовидными фасетками. Совершенно очевидно, что *Phormopora* и *Filicrisina* должны рассматриваться как самостоятельные роды.

Описываемые ниже два вида рода *Phormopora* отличаются друг от друга размерами зоариев и устьев и характером расположения последних. Значительное различие в толщине наружных стенок зооэциев не может иметь систематического значения, поскольку эта толщина может быть различной на разных участках зоария (больше в его старой, проксимальной, части, меньше — в дистальной, где еще не имело место вторичное обызвествление стенок). Однако Марссон (Marsson, 1887) видел основное отличие рода *Phormopora* от рода *Hornera* в том, что у последнего сильно развита утолщенная наружная стенка. Из описанных им двух видов он отнес один к *Hornera langethalii*, другой — к *Phormopora irregularis*. Описываемые ниже виды близки к вышеупомянутым видам Марссона. Изучение их в прозрачных ориентированных плифах и сравнение видов с поперечными сечениями, приводимыми Марссоном, показало, что они однотипны по своему внутреннему строению и принадлежат к одному роду — *Phormopora*.

Phormopora irregularis Marsson, 1887

Табл. XI, фиг. 1; рис. 24

Phormopora irregularis: Marsson, 1887, стр. 33, табл. III, фиг. 4.

Описание. Ветвистый зоарий представлен обломком длиной 6 мм, диаметр его округлого сечения 0,70—0,75 мм. В осевом пучке выделяются зооэции с крупными овальными полостями, диаметр которых 0,050—0,075 мм, и с мелкими округло-угловатыми, диаметр их 0,025—0,040 мм. Стенки зооэциев в осевой зоне тонкие, мелкозернистые, пронизаны короткими трубочками соединительных пор, диаметр которых 0,007—0,009 мм. Наружные известкисто-волокнистые стенки толстые, 0,17—0,20 мм, пронизанные многочисленными трубчатыми изогнутыми поровыми каналами, диаметр которых 0,015—0,020 мм; они открываются на всех сторонах зоария; сульцы отсутствуют. Очень часто поровые каналы тянутся вдоль зооэциев и открываются рядом с устьями, отде-

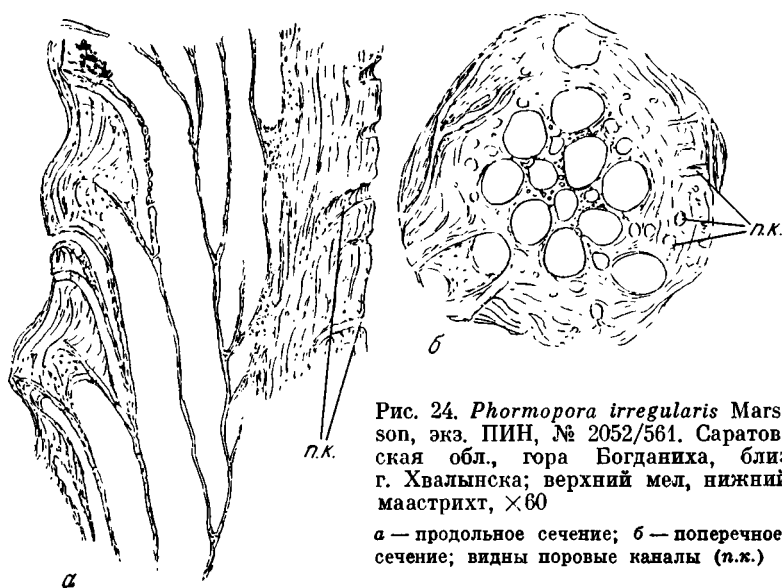


Рис. 24. *Phormopora irregularis* Marsson, экз. ПИН, № 2052/561. Саратовская обл., гора Богданиха, близ г. Хвалынска; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 60$

а — продольное сечение; б — поперечное сечение; видны поровые каналы (п.к.)

ляясь от последних тонкой перистой устьев. Округлые устья зооциев группируются в поперечные ряды, косо расположенные по отношению друг к другу. Диаметр устьев 0,05—0,06 мм, ширина тонких перистом 0,017—0,020 мм; иногда они вытянуты в трубочки, выступающие на 0,10—0,15 мм над поверхностью, что особенно заметно на боковых участках зоария. Расстояние между центрами устьев в ряду 0,22—0,25 мм, между удаленными концами рядов устьев — 0,65—0,75 мм, между сближенными — 0,45—0,50 мм. На дорсальной поверхности между поровыми каналами выступают довольно редкие мелкие трубчатые перистомы своеобразных пор, диаметр которых 0,017—0,020 мм; высота их над поверхностью зоария 0,03—0,05 мм.

Сравнение. Отличается от *Ph. langethalii* (Marsson, 1887, стр. 32, табл. III, фиг. 2) мелкими размерами зоария, поперечно-рядовым расположением устьев и отсутствием сульц.

Распространение. Верхний мел, маастрихт о-ва Рюген (ГДР) и нижний маастрихт Среднего Поволжья.

Материал. Один экземпляр отличной сохранности, найденный в ишчем мелу нижнего маастрихта на южном склоне горы Богданиха, около г. Хвалынска Саратовской области.

Phormopora langethalii (Marsson, 1887)

Табл. XI, фиг. 2; рис. 4

Hornera langethalii: Marsson, 1887, стр. 32, т. III, фиг. 2.

Описание. Зоарии дихтомически разветвленные, овальные в поперечном сечении, равном $1,00 \times 1,30$ мм; перед бифуркацией сечение достигает 2,00 мм. В осевом пучке выделяются крупные овальные полости зооциев, размер которых 0,08—0,10 мм и мелкие, округло-угловатые размером от 0,035—0,050 мм. Стенки зооциев в осевой зоне тонкие, зернистые, толщиной 0,025 мм, пронизаны соединительными порами в виде очень коротких цилиндрических трубочек, иногда несколько изогнутых, диаметр их 0,008—0,010 мм. Внешние стенки, толщина которых 0,30—0,35 мм, состоят из поперечно-волоконистых известковистых отложений криптоцисты и пронизаны многочисленными поровыми каналами. В продольном разрезе последние имеют вид прямых или изогнутых трубчатых полостей, косо или перпендикулярно к поверхности зоария пронизывающих толстые наружные стенки. Они открываются на всех сторонах зоария в продольные, неглубокие сульцы, которые выражены не на всех участках зоария. Диаметр поровых каналов 0,015—0,020 мм. Округлые устья зооциев разбросаны в шахматном порядке; иногда, у боковых сторон зоариев намечается расположение их в поперечные ряды. Диаметр устьев 0,08—0,10 мм, ширина неравномерно выступающих перистом 0,020—0,025 мм, иногда перистомы имеют вид вытянутых трубочек, выступающих над поверхностью зоария на 0,10—0,20 мм. Расстояние между центрами устьев 0,37—0,50 мм, между рядами на боковых участках зоария — 0,75—0,90 мм. На дорсальной поверхности зоариев наблюдаются трубчатые перистомы очень мелких пор, выступающих над поверхностью на 0,05—0,07 мм; диаметр пор 0,025—0,030 мм.

Сравнение. Приведено при описании *Ph. irregularis* Marsson, 1887.

Замечания. Т. Марьянска (Maryńska, 1969, стр. 103, табл. V, фиг. 1—2) считает *Hornera langethalii* Marsson, 1887 синонимом *Hemicellaria langethalii*. Однако у представителей рода *Hemicellaria* на фронтальной стороне зоария развиты мезопоры, тогда как у *Hornera* и *Phormopora*, как было отмечено выше, имеются поровые каналы, а мезопоры

отсутствуют. Поскольку Т. Марьянска приводит изображение только внешней формы зоариев *H. langethalii*, трудно определить, являются ли поры, открывающиеся в сульцы, действительно мезопорами, как описывает их автор, или это открывающиеся на поверхности зоария поровые каналы. По внешнему виду описанная нами *Ph. langethalii* близка к форме, изображенной Марьянской, но у нее имеются ясные поровые каналы, а не мезопоры.

Распространение. Верхний мел; маастрихт о-ва Рюген (ГДР), нижний маастрихт Среднего Поволжья.

Материал. Два экземпляра отличной сохранности, найденные в писчем мелу нижнего маастрихта в карьере около пос. Сенгилей Ульяновской области.

СЕМЕЙСТВО SULCOCAVIDAE FAM. NOV.

Диагноз. Зоарии дихотомически ветвящиеся. Зооэции слабо расширяющиеся дистально. Почкование осевое, ориентированное. Устья расположены поперечными чередующимися или противопоставленными рядами на широких противоположных сторонах ветвей; узкие боковые стороны гладкие или продольно-ребристые. Гоноцист округлый, развивается на боковой стороне зоария и захватывает половину широкой его стороны; встречается редко. В толстых наружных стенках зооэциев имеются сложные поры.

Родовой состав. Один род *Sulcocava* Orbigny, 1854.

Сравнение. От всех семейств подотряда Cancellata семейство Sulcocavidae отличается наличием своеобразных сложных пор, а также выходом зооэциев на противоположные стороны ветвистого зоария.

Замечания. Систематическое положение рода *Sulcocava* долгое время оставалось неясным. Орбини (Orbigny, 1854, стр. 1020) рассматривал его в семействе Cavidae, Марссон (Marsson, 1887, стр. 23) — в Entalporhoridae, Грегори (Gregory, 1899, стр. 211) — в Idmoneidae, наконец, Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922, стр. 133) поместили его в Petaloporhoridae, отмечая при этом неопределенность его положения из-за неясности в строении гоноциста.

Однако отсутствие мезопор, характерных для представителей Petaloporhoridae, своеобразное строение сложных пор, способ почкования вокруг линейной оси зоария с выходом зооэциев только на две противоположные стороны ветвистого зоария — все это позволяет рассматривать представителей рода *Sulcocava* как самостоятельную группу, которая выделяется в новое семейство Sulcocavidae.

Распространение. Верхний мел, коньяк — маастрихт.

Род *Sulcocava* Orbigny, 1854

Sulcocava: Orbigny, 1854, стр. 1020; Marsson, 1887, стр. 23; Gregory, 1899, стр. 211; Canu and Bassler, 1922, стр. 133.

Типовой вид. *Sulcocava cristata* Orbigny, 1854; сантон Франции.

Диагноз. Зоарии прямые, дихотомически ветвящиеся в одной плоскости, овального сечения. Зооэции округло-призматические. Устья овальные или округлые, с несколько меньшим диаметром, чем диаметр зооэциев, из-за развития толстого известкового слоя. Сложные поры расположены по одной (иногда по две) под каждым устьем. Устья и сложные поры открываются в сульцы; последние могут отсутствовать.

Видовой состав. *Sulcocava cristata* Orbigny, 1854, из сантона Франции, маастрихта о-ва Рюген (ГДР) и Поволжья; *S. lacryma* Orbigny, 1854 из сантона Франции; *S. costulata* Marsson, 1887 из маастрихта о-ва

Рюген (ГДР); *S. klimovkensis* sp. nov. и *S. torulosa* sp. nov. из нижнего маастрихта Поволжья.

Sulcocava cristata Orbigny, 1854

Табл. XII, фиг. 1; рис. 25

Sulcocava cristata: Orbigny, 1854, стр. 2021, табл. 789, фиг. 4—8; Gregory, 1899, стр. 211, 215; Canu and Bassler, 1922, стр. 134, табл. 19, фиг. 13—18.

Sulcocava sulcata: Orbigny, 1854, стр. 1021, табл. 789, фиг. 1—3; Marsson, стр. 23.

О п и с а н и е. Прямые веточки зоариев с овальным сечением, равным $1,00 \times 1,50$ мм, перед бифуркацией до $2,25—2,50$ мм. Зооэции с угловато-округлыми сечениями, размер которых $0,05—0,07$ мм в центре зоария и $0,13—0,15$ мм у периферии. Поперечное сечение осевого пучка имеет ромбовидное очертание. Внутренние стенки зооэциев тонкие, толщина их

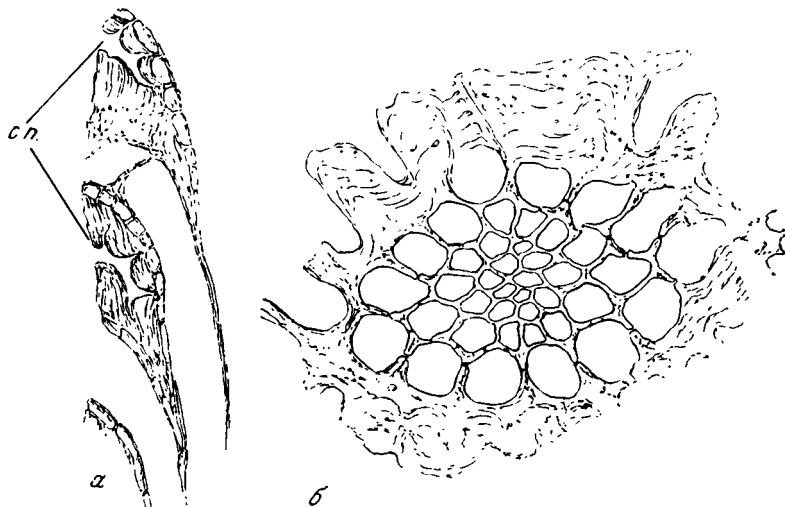


Рис. 25. *Sulcocava cristata* Orbigny, экз. ПИН, № 2052/751. Саратовская обл., карьер завода «Красный Маяк» у г. Вольска; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 60$

а — участок продольного сечения, видны сложные поры (с.п.) в наружных стенках зооэциев; б — поперечное сечение

$0,015—0,020$ мм. К периферии стенки утолщаются до $0,25—0,27$ мм. В периферической части стенок хорошо заметны прямые цилиндрические трубочки соединительных пор, диаметр которых $0,010—0,012$ мм. В сильно утолщенных вторичными известковистыми отложениями наружных стенках зооэциев развиты сложные поры. Их полости имеют изогнутую форму, общая длина пор равна $0,12—0,15$ мм, диаметр $—0,05—0,07$ мм устья пор овальной или каплевидной формы, размер $0,05 \times 0,08$ мм. Устья зооэциев овальные, их размер $0,08 \times 0,10$ мм, расположены поперечными чередующимися рядами (по 4 в каждом) на широких сторонах зоария. Перистом выражен слабо, часто разрушен. Устья открываются в продольные сульцы, разграниченные более или менее ясно выраженными ребрами. Расстояние между устьями в поперечных рядах $0,20—0,23$ мм, в продольных $—0,40—0,45$ мм. Всего на каждую из противоположных сторон зоария приходится по 8 продольных рядов устьев. На 2 мм вдоль зоария приходится 2 устья. Узкие боковые стороны зоария, ширина которых $0,25$ мм, имеют слабо выраженную продольно-ребристую поверхность. Голцист не встречен.

С р а в н е н и е. Описанные представители из маастрихта Поволжья по форме зоариев и строению продольных и поперечных сечений очень сход-

ны с *Sulcocava cristata* Orbigny, изображение которой без полного описания приводится в работе Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922, стр. 134, табл. 19, фиг. 13—18). Новые данные, касающиеся характера строения сложных пор и микроструктуры стенок зооциев, дополняют представление о внутренних особенностях этого вида. От *Sulcocava klimovkensis* sp. nov. отличается меньшими размерами зоария, устьев и сложных пор.

Распространение. Верхний мел, маастрихт о-ва Рюген (ГДР), сантон Франции и нижний маастрихт Среднего Поволжья.

Материал. Три экземпляра хорошей сохранности, найденных в песч. мелу нижнего маастрихта в районах городов Хвалынского и Вольска Саратовской области.

Sulcocava klimovkensis sp. nov.

Табл. XII, фиг. 2; рис. 26

Название вида дано по его местонахождению.

Голотип. ПИН, № 2052/501; Куйбышевская область, близ с. Климовка; верхний мел, нижний маастрихт.

Описание. Веточки зоария имеют почти круглое сечение размером 1,40 мм, перед бифуркацией — около 3,00 мм. Зооциевые имеют угловато-ок-

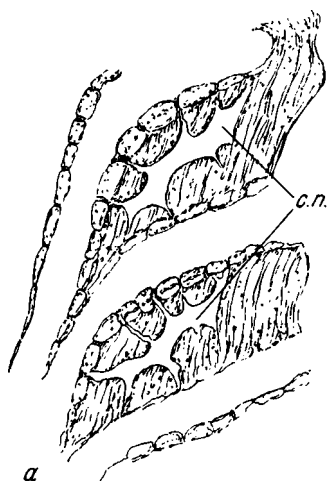


Рис. 26. *Sulcocava klimovkensis* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/501. Куйбышевская обл., карьер мелового завода у с. Климовки; верхний мел, нижний маастрихт

а — участок продольного сечения, видны сложные поры (с.п.), $\times 75$; б — участок поперечного сечения, $\times 75$



руглые сечения, размер которых в центре осевого пучка равен 0,08—0,10 мм, у периферии — 0,15—0,18 мм. Очертание осевого пучка — ромбовидное. Внутренние стенки зооциев тонкие, 0,018—0,020 мм толщины, они значительно утолщаются к периферии — до 0,30—0,35 мм. Соединительные поры имеют вид цилиндрических трубочек, несколько расширенных в своей средней части, диаметр их 0,010—0,13 мм. Толстые наружные стенки зооциев имеют поперечно-волокнистую структуру. Сложные поры вытянутые, общая длина их 0,20—0,25 мм, диаметр — 0,09—0,12 мм; устья их округлые, 0,08 мм в диаметре. Устья зооциев овальные, размер их 0,10 × 0,12 мм, и округлые, диаметр которых 0,10 мм; перистом неясный. Устья расположены поперечными, плохо выраженными чередующимися рядами, по 3 устья в каждом ряду. Сульцы отсутствуют. Расстояние между устьями в поперечных рядах 0,25—0,26 мм, в продольных — 0,50 мм. Всего на каждой из противоположных сторон зоария по 6 продольных рядов устьев. На 2 мм вдоль зоария приходится 1,5 устья. Узкие боковые стороны зоария, размером до 0,50 мм несут тонкие, продольные, иногда анастомозирующие ребра. Гоноцист не встречен.

Сравнение. От всех известных видов рода отличается крупными размерами устьев, при их небольшом количестве в поперечном ряду (3), крупными сложными порами и отсутствием сулец.

Распространение. Среднее Поволжье, верхний мел, нижний маастрихт.

Материал. Несколько обломков зоария отличной сохранности, найденных в писчем мелу нижнего маастрихта в карьере завода около с. Климовка Куйбышевской области.

Sulcocava torulosa sp. nov.

Табл. XII, фиг. 3; рис. 5, 27

Название вида от латинского *torulosus* — бугорчатый.

Голотип. ПИН, № 2052/201; Ульяновская область, пос. Сенгилей; верхний мел, нижний маастрихт.

Описание. Веточки зоария овального сечения, размер которых 1,20 × 1,60 мм, перед бифуркацией — до 2,80 мм. Угловато-округлые сечения зооциев равна 0,04—0,07 мм в центре осевого пучка и до 0,20 мм у периферии. Толщина тонких внутренних стенок зооциев в центре осевого пучка равна 0,015—0,017 мм, у периферии стенки утолщаются, достигая 0,35—0,42 мм, где они пронизаны соединительными порами, расширенными на своих концах. Диаметр пор 0,012—0,015 мм. В толстых, продольно-волокнистых наружных стенках зооциев имеются крупные сложные поры, длина их 0,30—0,32 мм, внутренний диаметр — 0,010—0,015 мм устья мелкие, округлые, размер их 0,05—0,06 мм. Округлые устья зооциев, диаметр которых 0,10—0,15 мм, имеют ясно выраженные трубчатые перистомы, выступающие над поверхностью зоария в виде бугорков. Устья располагаются поперечными, почти противопоставленными рядами, по три в каждом ряду, а между ними, в срединной части зоария, наблюдается еще продольный ряд устьев, занимающий промежуточное положение между поперечными рядами. Расстояние между устьями в поперечных рядах 0,25—0,27 мм, в продольных 0,38—0,40 мм. Всего на каждой из противоположных сторон зоария по 7 продольных рядов устьев. На 2 мм вдоль зоария приходится 1,5 устья. Узкие боковые стороны зоария, ширина которых равна 0,37—0,40 мм, имеют слабо выраженные тонкие продольные ребра. Гоноцист не встречен.

Сравнение. *Sulcocava torulosa* sp. nov. имеет некоторое сходство с неполно описанной *S. costulata* (Marsson, 1887, стр. 24, т. II, фиг. 1). Однако у *S. torulosa* сильно развиты трубчатые перистомы устьев, которые со-

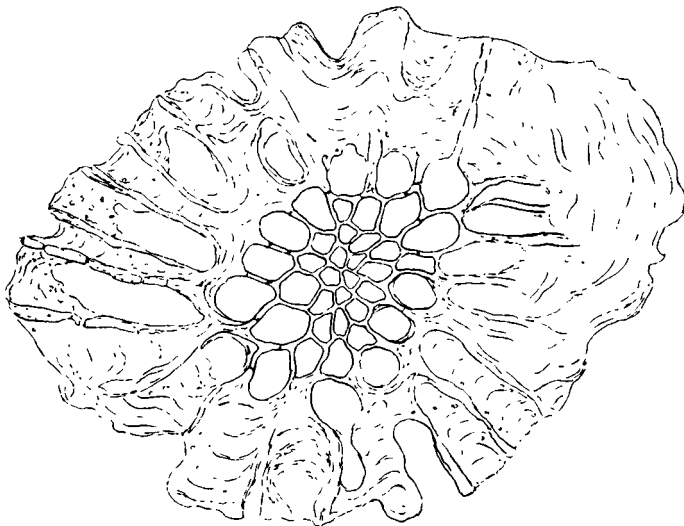


Рис. 27. *Sulcocava torulosa* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/201. Ульяновская область, карьер цементного завода у пос. Сенгилей; верхний мел, нижний маастрихт

Поперечное сечение, $\times 75$

вершенно отсутствуют на изображении *S. costulata*, приведенном Марссоном.

Распространение. Среднее Поволжье, верхний мел, нижний маастрихт.

Материал. Голотип. Обломки зоария отличной сохранности, найденные в писчем мелу нижнего маастрихта в карьере около пос. Сенгилей Ульяновской области.

ПОДОТРЯД SALPINGINA HAGENOW, 1851

Диагноз. Зоарии ветвистые, сплошные или полые, обрастающие, однослойные или многослойные. Зооэтии трубчатые, резко или постепенно расширяющиеся дистально, с пористыми фасетками, закрывающими с поверхности сильно расширенные полости зооэциев. Стенки зооэциев имеют зернистую, продольно-волокнистую или поперечно-струйчатую структуру. Устья расположены в верхней, реже в срединной, части фасеток, открываясь на всех сторонах ветвистых зоариев. Элеоцеллярии и другие типы гетерозооэциев развиты в различной степени. Гонозооэций крупный, различной формы.

Состав. Семейства Semiceidae, Buge, 1952; Eleidae, Orbigny, 1852; Meliceritidae Pergens, 1890; Lobosoeiidae Canu and Bassler, 1922.

Сравнение. От всех других подотрядов отряда Cyclostomata отличается сильно расширенной формой зооэциев у периферии, наличием фасеток и характером расположения устьев в них, а также своеобразными гетерозооэциями.

Замечания. Подотряд Salpingina был выделен Хагеновом (Hagenow, 1851). Он включил в него представителей двух родов — *Escharites* (= *Meliceritites*) и *Inversaria*, характерной особенностью которых считал воронковиднорасширенную форму зооэциев, смещенные устья с крышечками и наличие авикуляриев (=элеоцелляриев). Своеобразие этого подотряда и его резкое отличие от всех других Cyclostomata, очевидно, объясняет тот факт, что разные авторы по-разному подходили к оценке тех или иных система-

тических признаков и положению подотряда в общей системе. Некоторые авторы подчеркивали особую роль крышечек в устьях зооцеиев. Так, Орбиньи (Orbigny, 1851—1854), объединивший меловые мшанки с воронковидно расширенной формой зооцеиев, закрытых фасетками, в семейство Eleidae, выделял последнее в особый подотряд Centrifugines operculines. Левинсен, посвятивший специальный труд этой интересной группе (Levinson, 1912), выделил ее в подотряд Cyclostomata operculata, но при этом также подчеркивал важное значение воронковидно расширенной дистально формы зооцеиев и наличия элеоцелляриев. Именно последние явились причиной того, что уже в 1925 г. Левинсен рассматривал этот подотряд в составе отряда Cheilostomata как Cheilostomata tubularis (Levinson, 1925). Можно отметить, что до Левинсена предположение о том, что Salpingina близки к Cheilostomata высказывал Уотерс (Waters, 1891). С одной стороны, Уотерс был уверен, что элеоцеллярии являлись викарирующими авикуляриями, подобными авикуляриям Cheilostomata, с другой — он предполагал, что дистальные расширения зооцеиев были связаны с мощными мышцами, поддерживающими и закрывающими хитиновые крышечки.

Другие исследователи придавали ведущую роль расширенным зооцеиям и элеоцелляриям и отрицали существование крышечек. Последние считались образованиями, аналогичными известковистым пластинкам, закрывающим зооцеии большинства мшанок Cyclostomata, когда полипид перестает функционировать или остается недоразвитым. К числу этих исследователей относились Гамм (Hamm, 1881), выделивший семейство Eleidae в «тип» Stigmatoporina; Марссон (Marsson, 1887), который включил семейства Eleidae и Ceidae (= Semiceidae) в свой новый «тип» Metoporopora; Пергенс (Pergens, 1890), разделивший Metoporopora Marsson на две группы Ceina (Ceidae) и Meliceritina (Meliceritidae-Eleidae); Грегори (Gregory, 1899—1909), поместивший Eleidae в подотряд Tubulata; Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922, 1926), рассматривавшие Eleidae в подотряде Rectangulata, а Ceidae (= Semiceidae) — в подотряде Parallelata; наконец, Басслер (Bassler, 1953) и Феофанова («Основы палеонтологии», 1960), принявшие выделенный Хагеновым подотряд Salpingina, в состав которого они включили семейства Semiceidae, Eleidae и Lobosoeidae. Изучение морфологических особенностей и микроструктуры стенок представителей Salpingina позволило автору обосновать самостоятельность семейств Eleidae Orbigny и Meliceritidae Pergens (Вискова, 1968).

Утверждения Каню и Басслера (Canu, Bassler, 1920, 1922), что формы с фасетками могут встречаться в семействах других подотрядов, куда эти авторы их помещали только на основании сходства в строении гонозооцеия, представляются ошибочными. Проведенное нами исследование двух родов — *Brachysoecia* Canu et Bassler, 1922 и *Bisidmonea* Orbigny, 1852, находившихся до последнего времени в подотряде Tubuloporina (Bassler, 1953), показало, что и по микроструктуре своих стенок они не отличаются от представителей Salpingina.

· СЕМЕЙСТВО SEMICEIDAE BUGÉ, 1952

Диагноз. Зоарии ветвистые, изредка стелющиеся. Зооцеии расширяются дистально постепенно. Стенки зооцеиев, неравномерно утолщенные в периферической части, имеют поперечно-струйчатую структуру. Соединительные поры пронизывают стенки под разными углами. Почкование осевое, ориентированное вокруг нескольких зооцеиев, расположенных вдоль срединной линии зоария. Устья округлые или овальные, занимают дистальное положение в фасетках. Гонозооцеий выпуклый или погруженный, с неясными очертаниями, с терминальной или проксимальной оэциопорой. Гетерозооцеии и кенозооцеии имеются или отсутствуют.

Родовой состав. *Semicea* Orbigny, 1852; *Laterocea* Orbigny, 1852; *Bisidmonea* Orbigny, 1852; *Filicea* Orbigny, 1852.

Сравнение. От других семейств подотряда отличается поперечно-сгруппчатой структурой неравномерно утолщенных стенок зооэциев и характером почкования последних.

З а м е ч а н и я. Род *Bisidmonea* в настоящей работе помещен в семейство Semiceidae. Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922) рассматривали отдельные виды этого рода в различных семействах подотряда Tubuloporina, в которых они объединялись на основании сходства в строении гонозооэция. Однако эти исследователи отмечали, что такие виды, как *B. tetragona* *B. globuloecia*, имеющие расширенные у периферии зооэции, закрытые фасетками, близки к Salpingina, но тем не менее они оставляли эти виды в семействе Entalpororidae подотряда Tubuloporina.

Микроскопическое исследование микроструктуры стенок зооэциев и характера почкования у *B. tetragoniformis* Viskova и сравнение с описаниями и поперечными и продольными сечениями мшанок *B. tetragona* и *B. globuloecia*, приводимыми в работе Каню и Басслера (Canu, Bassler, 1922, стр. 24, фиг. 4), показали, что эти виды имеют общее происхождение с салпингинами, объединяемыми в семействе Semiceidae.

Однако систематическое положение двух других видов этого рода (*B. gabbiana* Ulrich et Bassler, 1904 и *B. johnstruppi* Meunier et Pergens, 1885), остается пока невыясненным, так как нет ни изображения, ни описания их внутреннего строения. Каню и Басслер относят их к семейству Plagioeciidae.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средняя юра—мел.

Род *Filicea* Orbigny, 1852

Filicea: Orbigny, 1852, стр. 1000; Вискова, 1968, стр. 38.

Типовой вид. *Filicea regularis* Orbigny, 1852; маастрихт Франции.

Д и а г н о з. Фасетки гексагональной формы, с параллельными верхними и нижними ребрами, расположены в шахматном порядке. Устья овальные, косо открывающиеся. Гонозооэций округлый, выпуклый или плоский, с ооципорой меньшего диаметра, чем диаметр устьев, расположенной в проксимальной части гоноциста. Гетерозооэции имеются или отсутствуют.

Видовой состав. *Filicea regularis* Orbigny, 1852; *F. subcompressa* Orbigny, 1852; *F. rhomboidalis* Orbigny, 1852; *F. obliqua* Orbigny, 1852, из сантона-маастрихта Франции; *F. vellata* (Hagenow, 1839), *F. irnichensis* Vogel, 1892; *F. cincta* Voigt, 1924 из маастрихта Западной Европы; *F. danica* Viskova, 1968 из дания Крима.

Сравнение. От рода *Bisidmonea* отличается формой фасеток, имеющих параллельные верхние и нижние ребра, их шахматным расположением, а также округлым гонозооэцием с мелкой проксимально расположенной ооципорой.

Filicea danica Viskova, 1968

Табл. XIII, фиг. 1—3; рис. 28

Filicea danica: Вискова, 1968, стр. 38, табл. VII, фиг. 4.

Г о л о т и п. ПИН, № 2052/2032; Крым, г. Инкерман; верхний мел, датский ярус.

О п и с а н и е. Веточки зоария имеют диаметр 1,37—1,50 мм. Зоэции почкуются вокруг 5—7 зооэциев, расположенных вдоль срединной оси и соприкасающихся своими основаниями так, что образуется короткая срединная пластина. В осевом пучке зооэции имеют угловатые сечения, почти одинаковых размеров: от 0,06 до 0,98 мм. В периферическом кольце 19—20 зооэциев округлого или овального сечения, равного 0,28—0,35 мм. Тол-

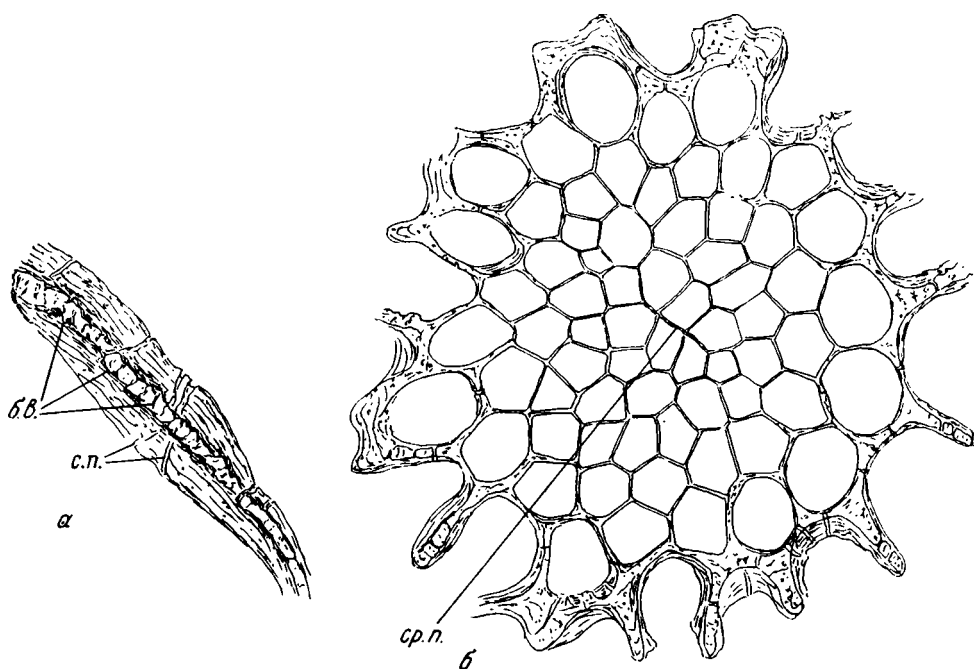


Рис. 28. *Filicea danica* Viskova, голотип ПИН, № 2052/2032. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний

а — участок продольного сечения зооэция, видны боковые выросты стенок (б.в.) и секущие их под разными углами соединительные поры (с.п.), $\times 200$; б — поперечное сечение, видна короткая срединная пластина (ср. п.), $\times 75$

щина стенок в осевом пучке 0,015—0,020 мм, в периферической части, где развиты значительные вторичные известковистые отложения, имеющие продольно-волокнистую структуру, толщина стенок достигает 0,06—0,08 мм. Соединительные поры пронизывают стенки и их вторичные отложения под разными углами, диаметр пор 0,005—0,006 мм. Фасетки гексагональные, с короткими или удлиненными верхними и нижними ребрами, расположены в шахматном порядке. Высота фасеток 0,37—0,45 мм, ширина 0,15—0,17 мм. Фасетки часто оказываются разрушенными, сохраняются только ограничивающие их ребра. Устья овальные, без перистома, размером до 0,15 мм. Гонозооэции и другие гетерозооэции не наблюдались.

Сравнение. По характеру расположения и форме фасеток описанный вид близок к *Filicea subcompressa* (Orbigny, 1851—1854, стр. 1061, табл. 786, фиг. 5—7), но отличается меньшими размерами ветвистого зоария и его округлым сечением, а также наличием короткой срединной пластины.

Распространение. Крым; верхний мел даний.

Материал. Семь экземпляров хорошей сохранности, найденных в датских известняках в районах г. Инкермана, с. Малого Садового и г. Белогорска.

Род *Bisidmonea* Orbigny, 1852

Bisidmonea: Orbigny, 1852, стр. 720; Canu and Bassler, 1922, стр. 23; Вискова, 1968, стр. 39.

Типовой вид. *Spiropora tetragona* Lamouroux, 1821; бат Франции.

Диагноз. Фасетки гексагональные с параллельными боковыми ребрами, расположены поперечно-косыми рядами по обе стороны от средин-

ного продольного ряда фасеток. Устья округлые. Гонозооций удлинненно-выпуклый с терминальной выдающейся озципорой, размер которой равен размеру обычных устьев. Гетерозооции имеются или отсутствуют.

Видовой состав. *Bisidmonea tetragona* (Lamouroux, 1821) из бата Франции; *B. globuloecia* Canu et Bassler, 1922 из сеномана Франции; *B. tetragoniformis* Viskova, 1968 из дания Крыма.

Сравнение. От других родов семейства род *Bisidmonea* отличается чередующимся характером расположения поперечных рядов фасеток, имеющих параллельные боковые ребра.

Bisidmonea tetragoniformis Viskova, 1968

Табл. XIII, фиг. 4; рис. 29

Bisidmonea tetragoniformis: Вискова, 1968, стр. 39, табл. VII, фиг. 5.

Голотип. ПИН, № 2052/2017; Крым, г. Инкерман; верхний мел, датский ярус.

Описание. Ветвистые зоарии 1,125—1,50 мм в диаметре, перед бифуркацией — до 2,65 мм. Осевые зооции, угловатые сечения которых имеют размер 0,04—0,06 мм, образуют тонкую изогнутую срединную пластину. Осовой пучок зооциев имеет очертания неправильного четырехугольника. Периферическое кольцо образовано 17—18 зооциями, угловато-овальными в сечении, равном 0,25—0,30 мм. Стенки зооциев в осевом

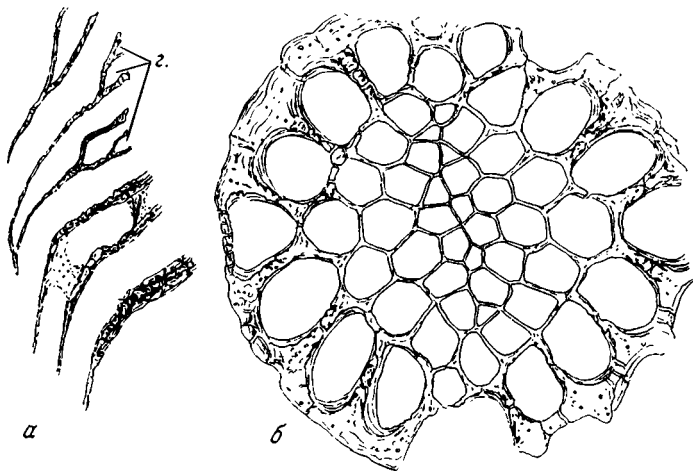


Рис. 29. *Bisidmonea tetragoniformis* Viskova, голотип ПИН, № 2052/2017. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний

а — участок продольного сечения, видны гетерозооции (2.), $\times 40$; б — поперечное сечение, $\times 60$

пучке очень тонкие, 0,022—0,025 мм, у периферии сильно, но неравномерно утолщенные, до 0,05—0,07 мм, со своеобразными боковыми выростами. В периферической части наблюдаются вторичные известковисто-волокнистые отложения стенок. Цилиндрические трубочки соединительных пор, диаметр которых 0,004—0,006 мм, пронизывают стенки под разными углами. Фасетки гексагональные, с удлиненными боковыми стенками, расположены чередующимися косыми поперечными рядами, немного уменьшаются в размерах к боковым частям ветви. Высота фасеток 0,30—0,38 мм, ширина 0,18—0,20, толщина 0,03—0,04 мм. Фасетки пронизаны очень мелкими многочисленными, беспорядочно разбросанными порами, диаметр которых 0,003—0,004 мм. Устья, занимающие дистальное положение в фа-

сетках, округлые, размер их около 1,125 мм. Поскольку крупные фасетки оказываются разрушенными, форма и размер устьев определяются с трудом. Гонозооэци не встречены. На противоположных боковых участках веточек зоариев имеются мелкие, округлые или угловатые, часто треугольные устья гетерозооэциев, размер которых 0,04—0,07 мм. В продольном сечении последние наблюдаются в периферической части зоария в виде коротких зооэциев, отпочковывающихся от нормальных зооэциев. Кенозооэци не встречены.

Сравнение. От всех других видов рода отличается наличием гетерозооэциев. Поперечное и продольное сечения зоария *B. tetragoniformis* очень похожи на изображения таких же сечений *R. tetragona* из сеномана Франции, приведенных в работе Каню и Басслера (Canu, Bassler, стр. 24, 1922, табл. 3, фиг. 6). Однако эти авторы отмечают только пузырчатую (vesicular) структуру стенок расширенных у периферии зооэциев и совершенно не указывают на развитие гетерозооэциев. Возможно, что последние появятся уже у более молодых, датских форм.

Распространение. Крым; верхний мел, датский.

Материал. Два экземпляра хорошей сохранности, найденные в датских известняках в районе г. Инкермана, правый берег р. Черной.

СЕМЕЙСТВО ELEIDAE ORBIGNY, 1852

Диагноз. Зоарии дихотомически ветвящиеся. Зооэци дистально расширяющиеся, с утолщенными у периферии стенками, имеющими продольно-волокнистую структуру, с соединительными порами, цилиндрические трубочки которых пронизывают стенки под прямым углом. Почкование ориентированное, вокруг осевого зооэция. Устья занимают дистальное или срединное положение в фасетках; открываются со всех сторон ветви. Гонозооэци крупные, грушевидные или эллиптические с терминальной оэциопорой. Гетерозооэци редки или отсутствуют. Кенозооэци редки или многочисленны.

Родовой состав. *Elea* Orbigny, 1852; *Cyclocites* Canu et Bassler, 1922; *Brachysoecia* Canu et Bassler, 1922.

Сравнение. От наиболее близкого семейства *Melicerititidae* Pergens, 1890 отличается продольно-волокнистой структурой стенок зооэциев и отсутствием элеоцелляриев.

Замечания. В семействе *Eleidae* Орбиньи (Orbigny, 1852) объединял роды, внешней отличительной особенностью которых было наличие фасеток и округло-треугольная форма устьев, часто затянутых известковистыми пластинками, принимаемыми за крышечки. Кроме того, в зоариях многих элеид отмечались своеобразные гетерозооэци — элеоцеллярии, которые Орбиньи и другие авторы (Pergens, 1890; Marsson, 1887) рассматривали как овицеллы.

Позднее Пергенс (Pergens, 1890) переименовал семейство *Eleidae* в *Melicerititidae* без изменения его родового состава. Это название семейства в дальнейшем было принято Левинсеном (Levinson, 1912), который подчеркивал систематическую важность воронковидно расширенной формы зооэциев и наличия элеоцелляриев.

Последующие авторы (Canu, Bassler, 1922, 1926, Bassler, 1953; «Основы палеонтологии», 1960) рассматривали семейство *Melicerititidae* Pergens как синоним семейства *Eleidae*.

Микроскопическое исследование внутренней структуры *Eleidae* показало, что в этом семействе объединены две различные группы родов. Представляется целесообразным одну из них, с типовым родом *Meliceritites*, выделить в самостоятельное семейство *Melicerititidae* (см. ниже), сохранив за ним название, предложенное Пергенсом.

В семействе Eleidae оставлены формы, лишенные элеоцелляриев и имеющие продольно-волокнистую структуру стенок, с цилиндрическими соединительными порами, пронизывающими стенки под прямым углом (рис. 11). Кроме того, в это семейство переведен род *Brachysoecia* Canu et Bassler, 1922, входивший в семейство Entalophoridae Reuss, 1869 (подотряд Tubuloporina). Мшанки рода *Brachysoecia*, помимо отмеченных выше особенностей элеид, имеют характерную для Salpingina расширенную у периферии форму зооэциев и устья, расположенные в фасетках, которые коррелятивно связаны по форме и размерам с воронковидными периферическими участками зооэциев. Форма, положение и размеры овицелл, на основании которых Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922) отнесли этот род к Entalophoridae, не могут рассматриваться как единственный систематический критерий. К тому же положение оэциопоры у *Brachysoecia* терминальное, что характерно для большинства Salpingina.

Распространение. Юра-палеоген.

Род *Brachysoecia* Canu et Bassler, 1922

Brachysoecia: Canu and Bassler, 1922, стр. 22; Вискова, 1968, стр. 34.

Типовой вид. *Brachysoecia convexa* Canu et Bassler, 1922; верхний мел, сеноман Франции.

Диагноз. Устья округлые, занимают дистальное и срединное положение в фасетках. Последние неправильно гексагонально-ромбические, расположены в шахматном порядке. Гонозооций эллиптический с терминальной поперечно-вытянутой оэциопорой, диаметр которой меньше диаметра устья. Гетерозооэциев отсутствуют. Кенозооэциев редки или многочисленны.

Видовой состав. *Brachysoecia convexa* Canu et Bassler, 1922 из сеномана Франции; *B. alterna* Viskova, 1968; *B. arguta* Viskova, 1968 из дания Крыма; *B. grandis* Viskova, 1968 из дания Крыма и палеоцена Мангышлака.

Сравнение. Отличается от близкого рода *Cyclocites* эллиптической формой гонозооэциев с более мелкими оэциопорами и менее резко выраженным изгибом зооэциев на периферических участках.

Brachysoecia alterna Viskova, 1968

Табл. XIV, фиг. 2

Brachysoecia alterna: Вискова, 1968, стр. 34, табл. VII, фиг. 1.

Голотип. ПИН, № 2052/2002; Крым, г. Инкерман; верхний мел, даний.

Описание. Диаметр цилиндрических веточек зоариев 1,12—1,14 мм, перед бифуркацией — до 2,00 мм. Осевой зооэций в поперечном сечении округлый, диаметр его 0,05 мм; вокруг него почкуются зооэциев, угловатые сечения которых равны 0,03—0,04 мм. Периферическое кольцо образовано 16—18 зооэциев, угловато-округлыми в сечении, диаметр которых 0,12—0,15 мм. В осевом пучке стенки очень тонкие, их толщина 0,005—0,007 мм; у периферии они значительно толще, 0,050—0,075 мм. Соединительные поры придают стенкам в периферической части зоария четковидный характер, их диаметр 0,006—0,008 мм. Фасетки неправильно гексагонально-ромбической формы, разграничены неясно выраженными ребрами, расположены в шахматном порядке или неправильными поперечными рядами. Высота фасеток 0,25—0,50 мм, ширина 0,22—0,25 мм, толщина 0,035 мм. Поры, пронизывающие фасетки, очень мелкие, 0,005—0,007 мм

в диаметре, частые и беспорядочно разбросанные. Устья круглые, диаметр их 0,08—0,10 мм; перистом очень тонкий, 0,015—0,020 мм толщины, сохраняется редко. За счет разрушения перистоста устья принимают часто треугольную форму. Устья занимают дистальную и срединную части фасеток, иногда смещены в нижнюю часть последних, особенно перед бифуркацией. Часто устья закрыты тонко прободенными известковистыми пластинками. По 2 мм вдоль веточек приходится 1,5—2 устья, по диагонали — 2. Гонозооэции не встречаются. Кенозооэции многочисленны, одиночные, либо образуют скопления.

Изменчивость. Наиболее изменчивым является положение устьев, находящихся в дистальной, срединной или, реже, проксимальной частях фасеток.

Сравнение. Отличается от *B. convexa* (Canu, Bassler, 1922, стр. 22, табл. 3, фиг. 1—5) меньшим количеством зооэциев во внешнем периферическом кольце (16—18 вместо 21 у *B. convexa*) и более крупными устьями при почти одинаковом диаметре зоариев.

Распространение. Крым; верхний мел, даний.

Материал. Кроме голотипа, 12 экземпляров хорошей сохранности, найденных в датских известняках в районах с. Малого Садового и г. Инкермана.

Brachysoecia grandis Viskova, 1968

Табл. XIV, фиг. 1; рис. 30

Brachysoecia grandis: Вискова, 1968, стр. 35, табл. VII, фиг. 2.

Голотип. ПИН, № 2052/1922; Крым, Инкерман; верхний мел, даний.

Описание. Зоарии крупные, 2,10—2,15 мм в диаметре, перед бифуркацией — до 3,00 мм. Осовой зооэций округлого сечения, равного 0,10 мм; вокруг него почкуются угловатые в поперечном сечении зооэции, размер которых 0,06—0,08 мм. Периферическое кольцо образовано 19—20 зооэциями, угловато-округлыми и овальными в сечении, равном 0,25—0,30 мм. Стенки зооэциев в осовом пучке очень тонкие, 0,005—0,007 мм, у периферии сильно утолщенные, до 0,08—0,10 мм. Цилиндрические трубочки соединительных пор, хорошо наблюдаемые в утолщенных участках стенок зооэциев, имеют диаметр 0,006—0,008 мм. Фасетки неравномерно гексагонально-ромбические, иногда сильно вытянутые, в отдельных участках укороченные, расположены то в шахматном порядке, то неправильными поперечно-косыми рядами. Высота фасеток меняется от 0,50 до 1,00 мм, ширина 0,25—0,30 мм, толщина 0,10 мм. Фасетки пронизаны многочисленными мелкими порами, диаметр которых 0,005—0,006 мм; в продольном сечении поры имеют вид тонких цилиндрических трубочек. Устья округлые, крупные, диаметр их 0,20—0,29 мм; перистом сохраняется очень редко, его толщина 0,035 мм. Обычно устья занимают дистальное положение, но иногда встречаются и в средней части фасеток. Часто устья закрыты тонко прободенными известковистыми пластинками. На 2 мм вдоль веточки и по диагонали приходится по 1 устью. Гонозооэции не встречаются. Кенозооэции многочисленны, обычно рассеяны по одной, реже образуют скопления в виде продольных и поперечных рядов.

Изменчивость. Наблюдается значительная изменчивость в форме и размерах фасеток даже в пределах одного зоария.

Сравнение. Отличается от *Brachysoecia alterna* (Viskova, 1968, стр. 34, табл. VII, фиг. 1) крупными зоариями, значительно большими размерами зооэциев и их устьев.

Распространение. Крым; верхний мел, даний; Мангышлак; палеоцен.

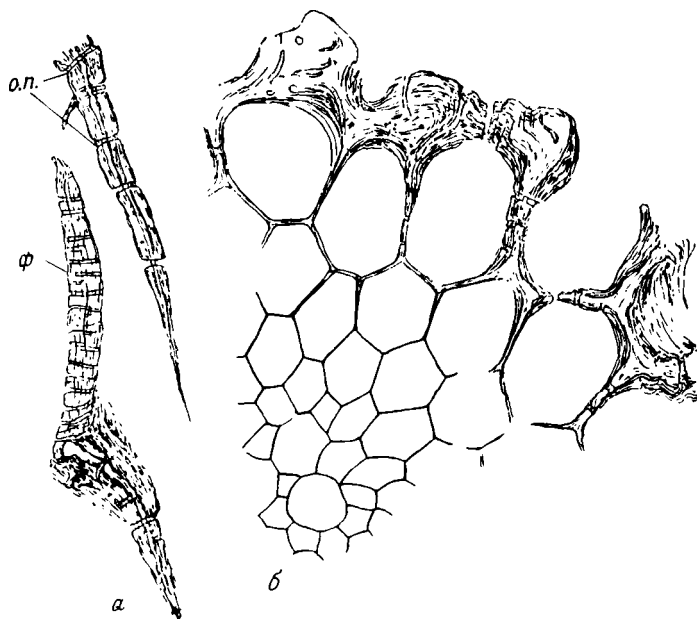


Рис. 30. *Brachysoecia grandis* Viskova, голотип ПИН, № 2052/1922. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, даний, $\times 75$

а — участок продольного сечения зооэция, видны пронизанная порами фасетка (φ) и соединительные поры (o.p.); б — участок поперечного сечения

М а т е р и а л. Кроме голотипа, 30 экземпляров хорошей сохранности, найденных в датских известняках в районах г. Бахчисарая, сел Большого Садового, Малого Садового, Скалистого, Староселья и г. Инкермана.

Brachysoecia arguta Viskova, 1968

Табл. XV, фиг. 1; рис. 31

Brachysoecia arguta: Вискова, 1968, стр. 36, табл. VII, фиг. 3.

Голотип. ПИН, № 2052/2004; Крым, г. Инкерман; верхний мел, даний.

О п и с а н и е. Ветвистые зоарии с овальным поперечным сечением, равным $2,00 \times 2,25$ мм. Осовой зооэций округло-угловатого сечения, диаметр его 0,12 мм; от него почкуются зооэции, угловатые сечения которых равны 0,05—0,07 мм. Периферическое кольцо образовано 16—20 зооэциями, округло-угловатыми в поперечном сечении, равном 0,25—0,40 мм. Стенки в осовой пучке тонкие, толщина их 0,010—0,012 мм. В периферической части они значительно толще, до 0,05—0,07 мм, четковидной формы. Цилиндрические трубочки соединительных пор имеют диаметр 0,007—0,008 мм. Фасетки вогнутые, гексагонально-ромбические, реже пентагональные, расположены косыми поперечными рядами или в шахматном порядке. Высота их 0,50—0,63 мм, ширина 0,20—0,23 мм, толщина 0,030 мм. Фасетки пронизаны мелкими, частыми, беспорядочно разбросанными порами. Устья округло-треугольные, диаметр их 0,20—0,22 мм; иногда высота устьев достигает 0,25 мм при ширине основания в 0,12—0,15 мм. Устья всегда занимают дистальное положение в фасетках и снабжены сильно развитым перистомиальным утолщением в своей дистальной части, которое сливается с верхними ребрами фасеток, образуя значительный

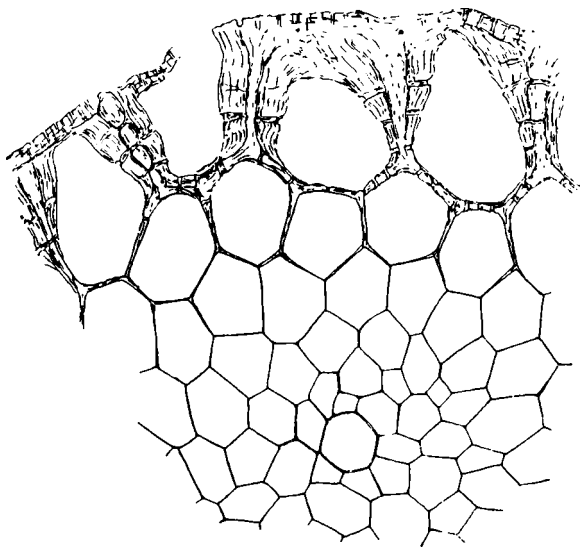


Рис. 31. *Brachysoecia arguta* Viskova, голотип ПИН, 2052/2004. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; верхний мел, датский, $\times 75$

Участок поперечного сечения

выступ, 0,04—0,07 мм толщиной. В проксимальной части перистом тонкий, слегка выступающий. На 2 мм вдоль веточки приходится 2,5—3 устья, а по диагонали 3—4. Гонозооэци не встречены. На отдельных участках наблюдаются гетерозооэци с мелкими треугольными устьями, высота которых 0,10—0,12 мм при ширине основания в 0,05—0,07 мм. Кенозооэци либо расположены каждый отдельно, либо образуют скопления чаще на суженных сторонах зоариев.

Изменчивость. Наиболее изменчивым является количество зооэциев во внешнем периферическом кольце, оно меняется от 16 до 20.

Сравнение. От всех видов рода *Brachysoecia* описанный вид отличается округло-треугольной формой устьев с дистальным утолщением перистомы, выступающего в виде капюшона, а также дистальным положением устьев в вогнутых фасетках.

Распространение. Крым; верхний мел, датский.

Материал. Кроме голотипа, 12 экземпляров хорошей сохранности, найденных в датских известняках в районах с. Малого Садового и г. Инкермана.

СЕМЕЙСТВО MELICERITITIDAE PERGENS, 1890

Диагноз. Зоарии ветвистые и обрастающие. Зооэциев воронковидные. Структура стенок неравномерно-зернистая, с соединительными порами в виде воронок, узкие концы которых соприкасаются в срединной части стенок, а широкие открываются в полости смежных зооэциев. Почкование осевое, ориентированное, вокруг осевого зооэциев. Устья полукруглые, округло-треугольные и овальные, занимают терминальное положение в фасетках. Гонозооэций крупный, выпуклый, сердцевидной, овальной или округлой формы, с терминальной оэципорой. Имеются элеоцеллярии, кенозооэци и другие типы гетерозооэциев.

Родовой состав. *Meliceritites* Roemer, 1840; *Foricula* Orbigny, 1853; *Reptomultitea* Orbigny, 1853; *Semielea* Orbigny, 1853; *Meliceritella* Levinsen, 1925.

Сравнение. От других семейств подотряда отличается воронковидной формой зооэциев, особой микроструктурой стенок последних и наличием элеоцелляриев.

Замечания. Как отмечалось выше, общность происхождения родов, объединяемых нами в семействе Melicerititidae Pergens, обосновы-

вается рядом морфологических признаков, из которых наиболее важными являются наличие элеоцелляриев и зернистая структура стенок зооцелиев с соединительными порами в виде двух воронок, узкие концы которых соприкасаются в срединной части стенок, а расширенные открываются в полости смежных зооцелиев (рис. 11, в).

Распространение. Мел.

Род *Meliceritites* Roemer, 1840

Meliceritites: Roemer, 1840, стр. 18.

Escharites: Roemer, 1840, стр. 18.

Vaginopora: Hagenow, 1846, стр. 600.

Chisma: Lonsdale, 1849, стр. 98.

Multealea: Orbigny, 1853, стр. 643.

Multinodelea: Orbigny, 1853, стр. 614.

Nodelea: Orbigny, 1853, стр. 609 (pars.).

Reptoceritites: Gregory, 1899, стр. 319.

Типовой вид. *Ceritopora gracilis* Goldfuss, 1827; Западная Германия; верхний мел, сеноман.

Диагноз. Зоарии цилиндрические, ветвистые, реже обрастающие. Стенки зооцелиев четковидные. Фасетки гексагонально-ромбические, расположены поперечными или косыми спиральными рядами или в шахматном порядке. Туберкулы развиты или отсутствуют. Устья округло-треугольные и полукруглые. В устьях имеются различные типы известковистых пластинок. Гонозооций сердцевидной формы с хвостовидным отростком на проксимальном конце. Элеоцеллярии многочисленны; имеются другие типы гетерозооцелиев и конозооцелиев.

Видовой состав. Около 50 видов из мела Западной Европы. В СССР: один вид — *Meliceritites acutissima* (Voigt, 1962) из турона Брянской области, один вид — *M. kianensis* Smirnova, 1958 из маастрихта Актюбинской области, семь видов из маастрихта Среднего Поволжья, два из которых новые.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого рода *Meliceritella* Levinsen, 1925 беспорядочным расположением кенозооцелиев, от рода *Foricula* Orbigny, 1853 — полукруглой формой устьев.

Meliceritites volgensis Viskova, 1965

Табл. XVI, фиг. 2; рис. 32

Meliceritites volgensis: Вискова, 1965, стр. 52, табл. V, фиг. 1.

Голотип. ПИН, № 2052/51; Среднее Поволжье, Ульяновская область, с. Шиловка; верхний мел, верхний турон.

Описание. Зоарий обрастающий, площадью 5×3 мм, переходящий в ветвистый. Диаметр одной цилиндрической веточки 0,85 мм, от второй веточки сохранился только небольшой участок. Вблизи переходов обрастающего зоария в ветвистый наблюдаются устья вновь отпочковавшихся зооцелиев, находящихся в центре небольшого углубления и окруженных 5—6 зооцелиями, которые дают начало новому поверхностному слою. Зооцелии имеют более или менее правильную ромбическую форму и дистально слабо приподняты. Длина зооцелиев 0,35—0,50 мм, ширина 0,18—0,23 мм. Стенки зооцелиев, толщина которых 0,04—0,05 мм, пронизаны многочисленными мелкими порами. Фасетки выпуклые, местами плоские, разделены ясно выраженными очень тонкими ребрами. Многочисленные поры в фасетках имеют диаметр 0,017—0,020 мм и расположены правильными или изогнутыми поперечными рядами. Устья округло-треугольные, иногда со слабо вытянутым дистальным краем, высота их 0,10—0,13 мм, ширина 0,08—0,13 мм. Перистом выступающий, толщина его 0,02—0,03 мм. На 2 мм в диагональном ряду приходится 5 устьев.

Устья часто закрыты тонкими, сильно пористыми, вогнутыми известковистыми пластинками. Элеоцеллярии несколько крупнее, чем обычные зооэции, длина их 0,62—0,75 мм, ширина 0,23—0,25 мм. Устья их в виде очень узкого, вытянутого к вершине треугольника, высота 0,33—0,38 мм, ширина 0,05—0,08 мм, ограничены выступающими латеральными утолщениями, несущими небольшие зубчики, которые нависают над устьем.

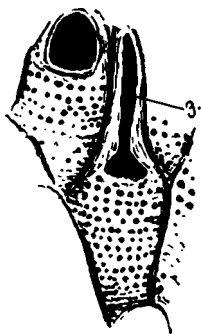


Рис. 32. *Meliceritites volgensis* Viskova, голотип ПИН, № 2052/51. Ульяновская обл. у с. Шиловки; верхний мел, верхний турон
Участок зоария с элеоцеллярием (а.), $\times 40$

Единственный гетерозооций, обнаруженный в зоарии, отличается от обычных зооэций только округлым устьем, диаметр которого 0,05 мм. Кенозооэции расположены обычно у периферии зоария, имеют форму и размеры обычных зооэций, иногда они более мелкие, 0,18—0,25 мм длины, 0,12—0,18 мм ширины.

Сравнение. От наиболее близкого вида *Meliceritites acutissima* (Фогт, 1962, стр. 18, табл. III; табл. IV, фиг. 1) отличается более мелкими размерами основных элементов зоария.

Распространение. Среднее Поволжье; верхний мел, верхний турон.

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности, найденный в мелоподобных известняках верхнего турона около с. Шиловки Ульяновской области.

Meliceritites minimus Viskova, 1965

Табл. XVI, фиг. 1; рис. 33

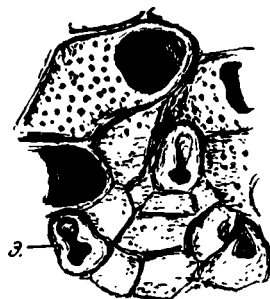
Meliceritites minimus: Вискова, 1965, стр. 53, табл. V, фиг. 2.

Голотип. ПИН, № 2052/52; Среднее Поволжье, Ульяновская область, с. Шиловка; верхний мел, верхний турон.

Описание. Зоарий обрастающий, размер его 9×6 мм. Зооэции ромбической или гексагонально-ромбической формы, длина их 0,40—0,75 мм и ширина 0,18—0,28 мм. Дистальные части зооэций слабо приподняты, что наиболее заметно в центральной части зоария. Стенки зооэций, толщина которых 0,03—0,04 мм, пронизаны многочисленными, очень мелкими порами. Фасетки в центральной части зоария выпуклые, по направлению к периферии становятся плоскими или вогнутыми; они ограничены тонкими, ясно выраженными ребрами. Пory в фасетках, диаметр которых 0,020—0,23 мм, частые, разбросаны беспорядочно. Устья округло-треугольные, с прямым или вогнутым наружу проксимальным краем, высота их 0,15—0,20 мм, ширина 0,13—0,15 мм. Перистом выступающий, толщиной около 0,03 мм. На 2 мм в диагональном ряду приходится 4 устья. Иногда устья закрыты тонкими пористыми известковистыми пластинками. Гетерозооэции разнообразны и сконцентрированы в центральной части зоария. Элеоцеллярии мелкие, длина их 0,20—0,28 мм, ширина 0,18—0,25 мм. Устья их округло-треугольные, вытянутые дистально, высота их 0,13—0,18 мм, ширина 0,03—

0,07 мм. Они ограничены латеральными утолщениями, несущими зубчики (рис. 3). Гетерозооэции сильно отличаются от обычных зооэциев своим сечением, которое варьирует от треугольного до многоугольного, а также малыми размерами, 0,30—0,40 мм. Преобладают гетерозооэции с треугольным устьем, высота и ширина которого 0,08—0,10 мм. Гетерозооэции с округлым устьем такого же размера, довольно редки. Многочисленные

Рис. 33. *Meliceritites minimus* Viskova, голотип ПИН, № 2052/52, Ульяновская, обл. у с. Шиловки; верхний мел, верхний турон
Участок зоария с элеоцеллярием (э.) и кенозооэциями (к.), $\times 40$



кенозооэции имеют разнообразную форму. Наиболее мелкие, размер которых 0,10—0,15 мм, находятся в центральной части зоария; крупные достигают 0,75—0,88 мм длины и 0,25—0,28 мм ширины.

Сравнение. От всех известных видов рода отличается необычно мелкими размерами элеоцелляриев.

Распространение. Среднее Поволжье; верхний мел, верхний турон.

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности, найденный в мелоподобных известняках верхнего турона около с. Шиловки Ульяновской области.

Meliceritites radioporatus Viskova, 1965

Табл. XVI, фиг. 3; рис. 34

Meliceritites radioporatus: Вискова, 1965, стр. 54, табл. V, фиг. 3, 4.

Голотип. ПИН, № 2052/2; Среднее Поволжье, Ульяновская область, с. Шиловка; верхний мел, нижний маастрихт.

Описание. Зоарии ветвящиеся, цилиндрические, диаметр их 1,50—1,90 мм. Перед бифуркацией сечение веточек становится овальным, наибольший диаметр его 2,13—2,30 мм. В поперечном сечении осевого пучка выделяется центральный, особенно крупный, сжатый с боков, зооэций, длина его сечения 0,12 мм, ширина 0,017 мм. У экземпляра № 2052/502 в центре осевого пучка зооэциев наблюдается тонкая пластинка, имеющая в поперечном сечении длину 0,12 мм и толщину 0,017 мм (возможно, что эта пластинка представляет собой сжатый осевой зооэций). Вокруг центрального зооэция почкуются зооэции с угловатыми поперечными сечениями, размеры которых 0,03—0,05 мм. Периферическое кольцо образовано 11—13 зооэциями, имеющими в сечении овальную форму, наибольший диаметр которых 0,28—0,30 мм, наименьший — 0,18—0,20 мм. Число зооэциев в периферическом кольце перед бифуркацией увеличивается до 15. Четковидные стенки зооэциев в осевом пучке имеют толщину 0,010—0,015 мм, у периферии 0,09—0,15 мм. Диаметр соединительных пор в узкой части воронок 0,005—0,010 мм, в широкой 0,010—0,017 мм. В расширенной части зооэциев встречаются прободенные диафрагмы. Фасетки гексагональные, разграничены тонкими, ясно выраженными ребрами и расположены в поперечные спиральные чередующиеся ряды. Высота фасеток 0,50—0,55 мм, ширина 0,32—0,35 мм, толщина 0,04—

0,05 мм. Перед бифуркацией ширина достигает 0,40—0,43 мм, при этом боковые ребра часто укорачиваются, фасетки приобретают ромбические очертания, а рядовое расположение их в зоарии сменяется шахматным. Фасетки прободены многочисленными порами, диаметром около 0,01 мм. Поры образуют частые короткие ряды с интервалом 0,015 мм, которые сходятся у центрального поля фасеток. В местах соединения ребер, ограничивающих фасетки, иногда имеются слабо выступающие туберкулы. Устья полукруглые, вытянутые дистально, с прямым проксимальным краем, высота их 0,15—0,18 мм, ширина 0,13—0,15 мм. Перистом слабо выступающий, толщина его 0,02 мм. На 2 мм вдоль веточки зоария приходится 3 устья, по диагонали — 5. Устья очень часто закрыты тонкими плоскими известковистыми пластинками, пронизанными многочисленными порами. Гонозооции не встречены. Элеоцеллярии ред-

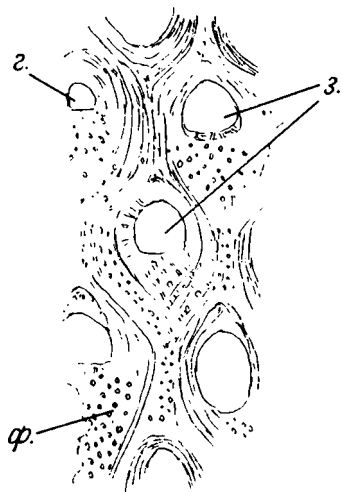


Рис. 34. *Meliceritites radioporus* Viskova. Видны прободенные фасетки (ф.) с устьями зооциев (з.) и гетерозооциев (з.) Голотип ПИН, № 2052/2. Ульяновская область, у с. Шиловки; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 50$

Тангенциальное сечение

ки, высота их 0,88 мм, ширина 0,32—0,36 мм. Устья элеоцелляриев округло-треугольные, вытянутые дистально, высота их 0,40—0,45 мм, ширина 0,12—0,13 мм. Оральный выступ языковидный, неширокий, с латеральными утолщениями без зубчиков. Другие типы гетерозооциев отличаются от обычных зооциев только формой и размерами устьев. Преобладают гетерозооции с устьями треугольной формы, высота которых 0,05—0,12 мм, ширина 0,03—0,10 мм. Гетерозооции с устьями округлой формы, диаметром 0,10—0,13 мм, довольно редки. Гетерозооции с полукруглым устьем, 0,10—0,12 мм высоты и 0,08—0,10 мм ширины, встречаются очень редко и не у всех экземпляров. Кенозооции единичны или образуют небольшие скопления, по два — пять, иногда они скапливаются поясами, состоящими из одного-двух поперечных спиральных рядов. Наблюдаются многочисленные следы регенерации различных гетерозооидов в старых зооидах.

Сравнение. От наиболее близкого вида *Meliceritites roemeri* Hagenow, описанного Левинсеном (Levinson, 1912, стр. 32, табл. V, фиг. 18—24), отличается более крупными устьями зооциев, разнообразным строением устьев гетерозооциев, меньшим количеством зооциев в поперечном спиральном ряду (11—13 вместо 15 у *M. roemeri*), а также своеобразным радиальным расположением пор в фасетках.

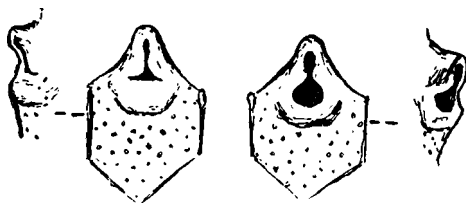
Распространение. Среднее Поволжье; верхний мел, нижний маастрихт.

Материал. Пять экземпляров, хорошей и удовлетворительной сохранности, собранных в писчем мелу нижнего маастрихта около с. Шиловки, Ульяновской области.

Голотип. ПИН, № 2052/706; Среднее Поволжье, Саратовская область, г. Вольск, карьер завода «Красный Маяк»; верхний мел, нижний маастрихт.

Описание. Зоарии ветвящиеся, цилиндрические, диаметр их 1,30—1,80 мм. В осевом пучке выделяется один центральный зооций, округлого сечения, диаметр которого 0,015 мм. Вокруг него почкуются зооцеии, угловатые в поперечном сечении, размером 0,02—0,03 мм. Периферическое кольцо образовано 8—10 зооцеиями, овальными в сечении, наибольший диаметр их 0,45—0,48 мм, наименьший 0,18—0,20 мм. Четковидные

Рис. 35. *Meliceritites volskensis* Viskova, голотип ПИН, № 2052/706. Саратовская область, карьер завода «Красный Маяк» у г. Вольска; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 35$
Два элеоцеллярия



стенки зооцеиев в осевом пучке имеют толщину 0,010—0,015 мм, у периферии 0,06—0,08 мм. Диаметр соединительных пор в узкой части воронок 0,03—0,05 мм, в широкой 0,008—0,010 мм. Диафрагмы в зооцеиях не наблюдаются. Фасетки гексагонально-ромбические, часто с очень низкими боковыми стенками, разграничены плохо выраженными ребрами, расположены в шахматном порядке. Высота фасеток 0,55—0,65 мм, ширина 0,35—0,40 мм. Поры, пронизывающие фасетки, очень мелкие, 0,007—0,010 мм в диаметре, расположены часто и беспорядочно. Туберкулы иногда выступают в виде небольших шипиков над дистальной частью устья. Устья округло-треугольные, высота их 0,18—0,23 мм, ширина 0,15—0,20 мм. Перистом, имеющий толщину 0,04 мм, выступает преимущественно в дистальной части устья. На 2 мм вдоль веточки зоария приходится 3 устья, по диагонали 5. В устьях встречаются известковистые пластинки двух типов. Первые, выпуклые по краям и плоские в центре, пронизаны порами, радиально расходящимися от проксимального края пластинки. Вторые, вогнутые, часто пористые, очень тонкие. Гонозооцеии не наблюдались. Элеоцеллярии встречаются часто. Одни из них, высотой 0,9—1,0 мм и шириной 0,40—0,45 мм, имеют дистально вытянутое треугольное устье, высота которого 0,50—0,62 мм, ширина 0,03—0,10 мм. Оральный выступ языковидный, узкий, ограниченный латеральными утолщениями без зубчиков. Другие элеоцеллярии имеют форму и размеры обычных зооцеиев, но в дистальной части они клювовидно выступают над поверхностью зоария. Устья этих элеоцелляриев ограничены латеральными утолщениями с маленькими боковыми зубчиками, между которыми проступает щелевидное отверстие устья, расширяющегося проксимально, высота его 0,18—0,20 мм. Иногда зубчики почти совсем закрывают устье и оно принимает форму перевернутой буквы Т; высота устья 0,08—0,14 мм, ширина 0,05—0,08 мм. Другие гетерозооцеии единичны, одного типа — с круглым устьем, диаметр которого 0,08 мм. Кенозооцеии либо расположены по одному, либо образуют широкие пояса, особенно в основании ветвящейся части зоария. Регенерация очень распространена, наиболее часто наблюдаются новые элеоцеллярии в старых.

Сравнение. Отличается от *Meliceritites gothica* (Levensen, 1912,

стр. 30, табл. 1, фиг. 11—14), меньшими размерами устьев, разнообразным строением элеоцелляриев и отсутствием хорошо развитых туберкул.

Распространение. Среднее Поволжье, верхний мел, нижний маастрихт.

Материал. Четыре экземпляра хорошей сохранности, собранные в песч. мелу нижнего маастрихта в карьере завода «Красный Маяк» у г. Вольска Саратовской области.

Meliceritites dentiferus Viskova, 1965

Табл. XVII, фиг. 3, рис. 36

Meliceritites dentiferus: Вискова, 1965, стр. 56, табл. XI, фиг. 3.

Голотип. ПИН, № 2052/554; Среднее Поволжье, Саратовская область, гора Богданиха, близ г. Хвалынска; верхний мел, нижний маастрихт.

Описание. Зоории цилиндрические, 1,75—1,85 мм в диаметре, переходящие в овальные, больший диаметр их 2,00 мм, меньший — 1,5 мм. В поперечном сечении осевого пучка выделяется один центральный зооций, округлой формы, диаметр которого 0,020 мм. Вокруг него почкуются

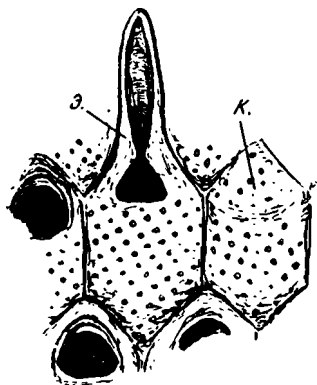


Рис. 36. *Meliceritites dentiferus* Viskova, голотип ПИН; № 2052/554. Саратовская область, гора Богданиха, близ г. Хвалынска; верхний мел, нижний маастрихт, $\times 40$

Участок зоария с элеоцеллярием (з) и кенозооцием (к.)

зооции, угловатые в сечении, имеющие размеры 0,03—0,05 мм. Периферическое кольцо образовано 12—13 зооциями с овальным сечением, больший диаметр которого 0,30—0,35 мм, меньший 0,15—0,18 мм. Четковидные стенки зооциев в осевом пучке имеют толщину 0,010—0,015 мм, у периферии 0,05—0,06 мм. Диаметр соединительных пор в узкой части воронок 0,005—0,010 мм, в широкой 0,015—0,020 мм. Диафрагмы не встречаются. Фасетки гексагональные, разграниченные ясно выраженными тонкими ребрами и расположены в поперечные спиральные ряды. Высота фасеток 0,57—0,63 мм, ширина 0,33—0,35 мм, толщина 0,035 мм. Фасетки часто вогнуты. Поры, пронизывающие фасетки, имеют диаметр 0,010—0,015 мм и расположены неправильными поперечными или косыми пересекающимися рядами. Туберкулы отсутствуют. Устья округло-треугольные, с прямым или выпуклым проксимальным краем, высотой 0,20—0,22 мм, шириной 0,18—0,20 мм. Перистом выступающий, толщина его 0,03—0,04 мм. Оральный выступ наблюдается редко, ширина его 0,02 мм. На 2 мм вдоль веточки зоария приходится 2,5 устья, по диагонали — 4. Устья иногда закрыты плоскими известковыми пластинками, пронизанными порами, радиально расходящимися от проксимального края. Гонозооции не наблюдались. Элеоцеллярии часты, высота их 1,0—1,10 мм, ширина 0,35—0,38 мм. Устья их в виде треугольника, сильно вытянутого дистально, 0,48—0,53 мм высоты, 0,08—0,10 мм ширины. Оральный выступ элеоцелляриев языковидный, узкий, с выступающими латеральными утолщениями, несущими зубчики. Гетерозооции другого

типа отсутствуют. Кенозооэции единичны, иногда располагаются друг над другом. Кенозооэции и особенно элеоцеллярии чаще всего помещаются на боковых противоположных сторонах веточек. Наблюдается регенерация новых элеоцелляриев в старых, а также неоднократная регенерация новых зооэциев в одном и том же старом зооэции.

Сравнение. Отличается от *Meliceritites undata* (Orbigny, 1851—1854, стр. 625, табл. 737, фиг. 11—14), иным строением элеоцелляриев и отсутствием разного типа гетерозооэциев.

Распространение. Среднее Поволжье, верхний мел, нижний маастрихт.

Материал. Два экземпляра хорошей сохранности, найденные в писчем мелу нижнего маастрихта на горе Богданихе, около г. Хвалынска Саратовской области.

Meliceritites matesovae sp. nov.

Табл. XVIII, фиг. 1; рис. 37

Название вида дано в честь М. Н. Матесовой — краеведа Вольского краеведческого музея, которой принадлежали сборы многих мшанок из окрестностей г. Вольска.

Голотип. ПИН, № 2052/703; Среднее Поволжье, Саратовская область, г. Вольск, карьер завода «Большевик»; верхний мел, нижний маастрихт.

Описание. Зоарии ветвящиеся, цилиндрические, диаметр их 1,38—1,75 мм. Перед бифуркацией сечение становится овальным, размер которого $1,88 \times 2,13$ мм. На проксимальном конце веточки (экземпляр № 2052/702) наблюдается участок вторично обрастающего зоария. В центре небольшого углубления находится устье вновь отпочковавшегося зооэция, окруженное расходящимися от него 7 зооэциями, дающими начало новому поверхностному слою, переходящему в цилиндрическую веточку, диаметром 0,95 мм (табл. XVIII, фиг. 1а). В поперечном сечении выделяется центральный зооэций округлой формы, диаметр его 0,017 мм. Вокруг него почкуются зооэции, угловатые сечения которых равны 0,03—0,07 мм. Периферическое кольцо образовано 11—12 зооэциями, число которых перед бифуркацией увеличивается до 14. Овальные сечения этих зооэциев имеют больший диаметр, равный 0,30—0,48 мм, и меньший, составляющий 0,17—0,30 мм. Четковидные стенки в осевом пучке имеют толщину 0,02—0,04 мм, у периферии 0,08—0,10 мм. Диаметр соединительных пор в узкой части воронок 0,005 мм, в широкой 0,010—0,015 мм. В расширенной части зооэциев иногда встречаются диафрагмы. Фасетки гексагональные, разграниченные более или менее ясно выраженными ребрами, расположены поперечными спиральными рядами. Высота фасеток 0,55—0,63 мм, ширина 0,25—0,38 мм, толщина 0,02—0,03 мм. Поры, пронизывающие фасетки и имеющие диаметр 0,015—0,020 мм, расположены часто, равномерно, с интервалом в 0,02 мм. Туберкулы встречаются редко и выражены слабо. Устья округло-треугольные, иногда удлинённые дистально, высотой 0,18—0,25 мм, шириной 0,15—0,20 мм. Перистом, толщина которого 0,02 мм, иногда сильно выступает. На 2 мм вдоль веточки зоария приходится 2 устья, по диагонали 4. Устья часто закрыты известковистыми пластинками. Они либо выпуклые, с порами, расходящимися радиальными рядами от проксимального края, либо тонкие, вогнутые, беспорядочно пронизанные многочисленными порами. Генозооэции не встречены. Элеоцеллярии часты, высота их 1,20—1,25 мм, ширина 0,35—0,40 мм. Устья элеоцелляриев в форме вытянутого дистально треугольника, высотой 0,70—0,75 мм, шириной 0,10—0,20 мм. Оральный выступ языковидный, ограниченный латеральными утолщениями без боковых зубчиков, распи-

ряющийся у дистального конца. Встречаются элеоцеллярии, оральный выступ которых покрыт тонкой известковистой пластинкой — мандибулой (экземпляр № 2052/702). Другие гетерозооции отличаются только формой и размерами своих устьев; последние либо круглые, диаметром 0,05—0,10 мм, либо треугольные, высотой 0,15 мм, шириной 0,12 мм, иногда с сильно выступающей дистальной частью. Гетерозооции с округлым устьем встречаются довольно часто, с треугольным — редко. Кенозооции чаще единичны, но иногда располагаются группами по 2—5. Наблюдается регенерация новых элеоцелляриев в старых и гетерозооциях с округлым устьем в старых зооциях.

Сравнение. Отличается от *Meliceritites angulosa* (Orbigny, 1852), описанного Левинсеном (Levinson, 1912, стр. 23, табл. 11, фиг. 4—22), значительно меньшими размерами элеоцелляриев и формой последних, а также наличием различного типа гетерозооций.

Распространение. Среднее Поволжье, верхний мел, нижний маастрихт.

Материал. Восемь экземпляров хорошей и удовлетворительной сохранности, собранных в псичем мелу нижнего маастрихта в окрестностях г. Вольска (карьеры заводов «Красный Маяк» и «Большевик»).

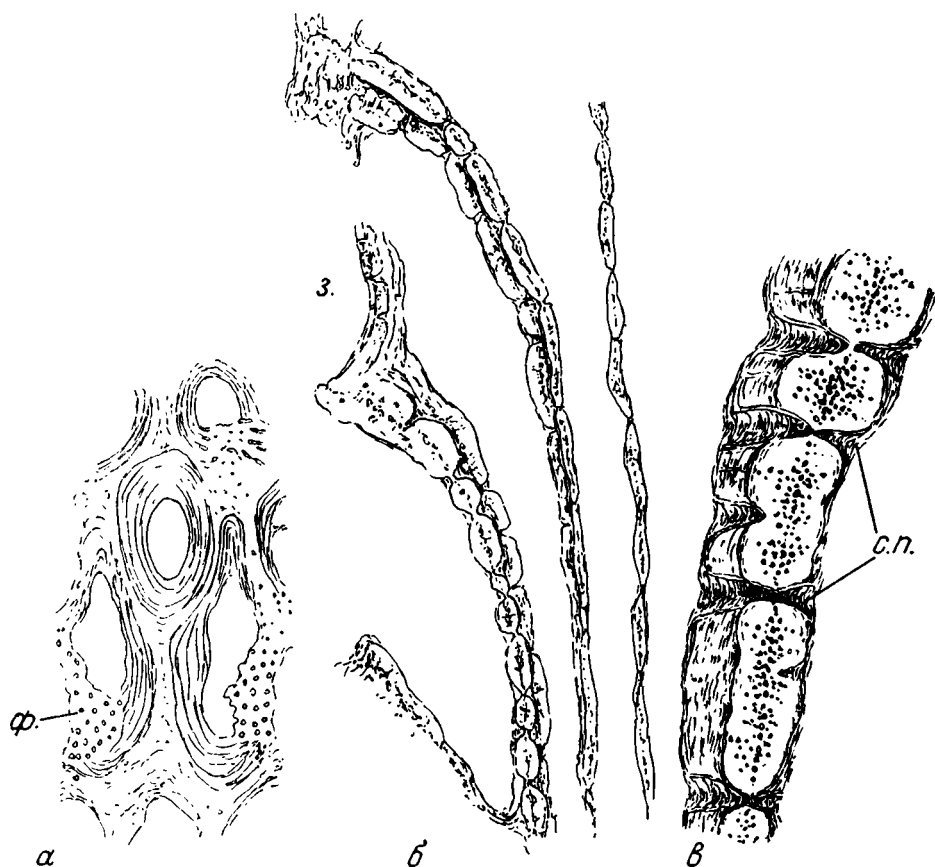


Рис. 37. *Meliceritites matesovae* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/703. Саратовская область, карьер завода «Большевик» у г. Вольска» верхний мел, нижний маастрихт
а — тангенциальное сечение, $\times 45$; б — участок продольного сечения, видны воронковидно расширенные у периферии зооции (з.), $\times 45$; в — участок внутренней стенки зооции с соединительными порами (с.п.), $\times 150$

Название вида от латинского *spina* — игла, шип.

Голотип. ПИН, № 2052/560; Среднее Поволжье, Саратовская область, гора Богданиха, близ г. Хвалынска; верхний мел, нижний маастрихт.

Описание. Ветвистый зоарий представлен слегка изогнутой веточкой 5,5 мм длины, 0,92—1,25 мм в диаметре. В поперечном сечении выделяется центральный зооций, округлой формы, диаметр его 0,03 мм. Вокруг него почкуются зооции, угловатые в сечении, размер которых 0,05—0,06 мм. Периферическое кольцо образовано 8—9 зооциями, овальными в поперечном сечении, наибольший диаметр их 0,38—0,45 мм, наименьший 0,20—0,23. Четковидные стенки в осевом пучке имеют толщину 0,008—0,010 мм, у периферии 0,04—0,05 мм. Диаметр соединительных пор в узкой части воронок 0,005 мм, в широкой — 0,010—0,015 мм. В расширенной части зооциев встречаются прободенные диафрагмы. Фасетки гексагонально-ромбические, ограниченные не всегда ясно выраженными ребрами, расположены косыми или поперечными спиральными рядами.

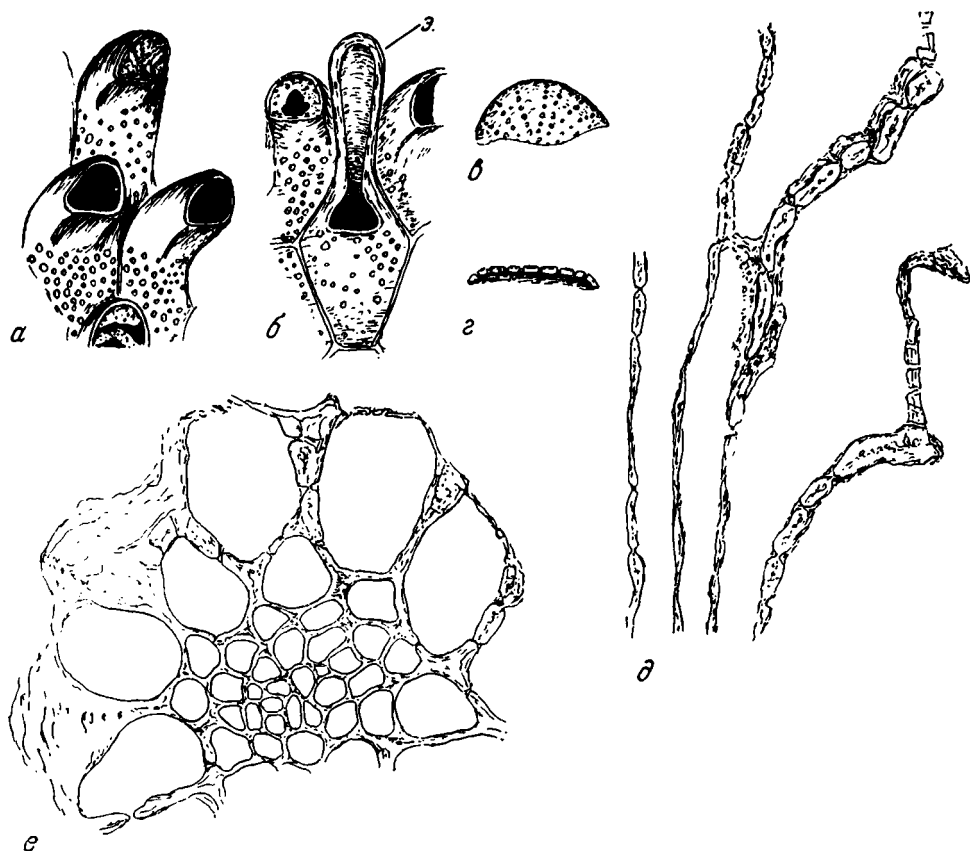


Рис. 38. *Meliceritites spinosus* sp. nov., голотип ПИН, № 2052/560. Саратовская область, гора Богданиха близ г. Хвалынска; верхний мел, нижний маастрихт

а — участок зоария с трубчатыми выступами зооциев, $\times 45$; б — участок зоария с алвеоллярием (а.), $\times 45$; в, г — обломок крышечки; в — вид сверху, г — вид сбоку, $\times 100$; д — участок продольного сечения зоария, $\times 45$; е — участок поперечного сечения зоария, $\times 45$

Высота фасеток 0,50—0,65 мм, ширина 0,30—0,38 мм, толщина 0,03 мм. Поры, пронизывающие фасетки, относительно крупные, диаметр их 0,02—0,03 мм, они расположены часто и беспорядочно. Дистальные части фасеток и стенок зооцелиев вытягиваются в трубочки, цилиндрические в основании и полукруглые у дистального конца. Диаметр этих трубчатых участков зооцелиев 0,27—0,30 мм, длина 0,10—0,18 мм. Они резко выступают над поверхностью зоария. Устья трубчатых выростов зооцелиев полукруглые с прямым проксимальным краем, высота их 0,13—0,15 мм и ширина основания 0,13—0,15 мм. Перистом узкий, 0,03 мм толщиной. На 2 мм вдоль веточки зоария приходится 3 устья, по диагонали 5. Устья закрыты известковистыми пластинками двух типов: выпуклыми, сравнительно толстыми (0,04 мм), с порами, расположенными по периферии пластинок, и тонкими, вогнутыми, прободенными многочисленными порами. Гонозооцелии не встречены. Элеоцеллярии редки, 1,00 мм высоты, 0,33 мм ширины. Устья элеоцелляриев треугольные, вытянутые дистально, высота их 0,60 мм, ширина 0,13 мм. Оральный выступ языковидный, ограниченный латеральными утолщениями со слабо-развитыми зубчиками. Кенозооцелии единичны.

Сравнение. Отличается от *Meliceritites lonsdalei* Gregory, 1899 (Gregory, 1899, p. 32, табл. XV, фиг. 5—9) более мелкими устьями, меньшим количеством зооцелиев в поперечном ряду (8—9 вместо 10—12 у *M. lonsdalei*), строении элеоцелляриев и сильно развитыми трубчатыми выростами в дистальных частях зооцелиев.

Распространение. Среднее Поволжье, верхний мел, нижний маастрихт.

Материал. Один экземпляр хорошей сохранности, найденный в писчем мелу нижнего маастрихта в окрестностях г. Хвалынска, на горе Богданихе.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ МШАНОК ПОДОТРЯДОВ CANCELLATA И SALPINGINA

Эволюционные изменения отдельных морфологических особенностей меловых мшанок Cyclostomata до настоящего времени не изучались, а имеющийся фактический материал недостаточен, чтобы сделать это с более или менее определенной точностью. Поэтому не представляется пока возможным выявить филогенетические отношения внутри подотрядов Cancellata и Salpingina. Можно сделать только предположение об общем направлении развития их семейств.

Несомненно, что все астогенетические изменения, происходившие в зоариях мшанок этих подотрядов, сопровождалось возрастанием степени колониальности. Признаками значительного развития последней являются, с одной стороны, высокий уровень правильности разветвленных зоариев Cancellata и Salpingina со свойственным им постоянством состава и плана строения, с другой — достаточно яркое проявление полиморфизма. Рассмотренные выше различные типы гетерозооэциев — гонозооэции (гоноцисты), мезопоры, тергозооэции, элеоцеллярии, кенозооэции и др. — являются скелетными остатками разных типов зооидов, возникших в результате разделения важных жизненных функций внутри зоария. Более того, часто встречающиеся у многих форм группировки одинаковых зооэциев — фасциклы, повторяющиеся в каждой последующей генерации зоария, также можно рассматривать как ступень усиления колониальности. Таким образом, эволюция мшанок подотрядов Cancellata и Salpingina шла по пути усложнения структуры их зоариев, возрастания индивидуальности последних за счет ослабления самостоятельности отдельных зооидов.

Можно предположить, что родоначальной группой для всего ствола мшанок подотряда Cancellata были Cytididae (рис. 39), в структуре зоариев которых большое значение приобрели фасциклы и мезопоры. Cytididae — типично меловое семейство, достигшее своего наивысшего расцвета в позднем мелу. Известен только один представитель цитидид из юры ФРГ — *Tetrapora suevica* Quenstedt, 1858 и один современный вид из Японского моря — *Hypocyrtis asteriscus* Ortman, 1890. Однако принадлежность последнего к этому семейству сомнительна, так как его зоарий лишен каких бы то ни было пор и гетерозооэциев.

Вероятно, Cytididae дали начало двум ветвям — Petaloporidae Crisnidae. Петалопориды, отличающиеся осевым почкованием зооэциев и значительным развитием мезопор, появились, очевидно, в готериве. Они существовали на протяжении всего мела и, пережив расцвет в позднем мелу, почти полностью вымерли в конце поздне меловой эпохи. Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922) описали один современный вид петалопорид — *Grammascosoeia porosa* из Южной Африки, но они не были уверены в правильном отнесении этого вида к роду *Grammascosoeia*.

Если считать правильным определение Герасимова (Герасимов, 1955), то первые кризиниды появились в поздней юре, в келловее. Однако опи-

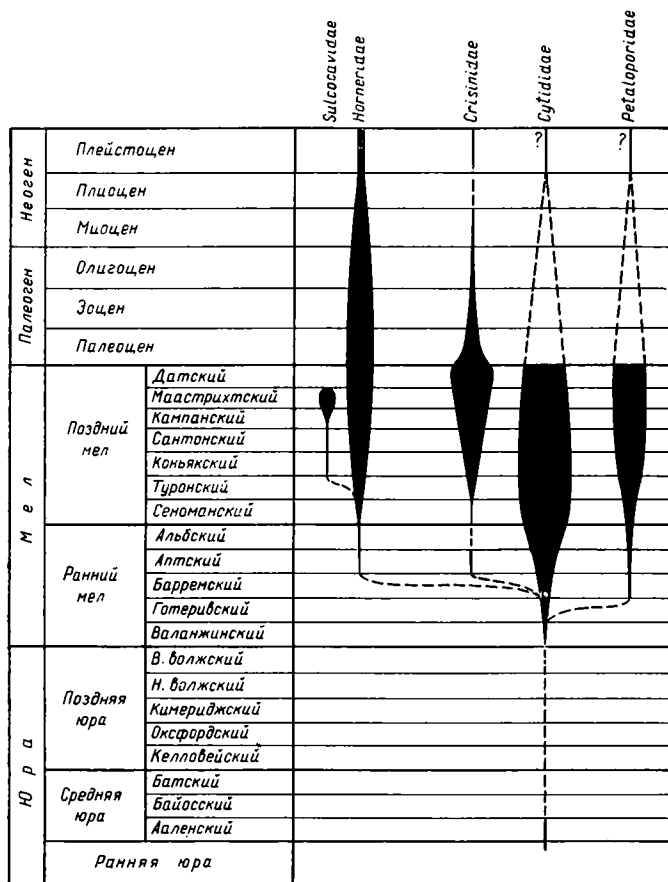


Рис. 39. Схема развития подотряда Cancellata

сание и изображение *Crisina* sp. в этой работе недостаточны для того, чтобы безоговорочно отнести ее к роду *Crisina*. Достоверные находки кризинид известны пока только из апта. В зоариях Crisinidae, сохранявших дорсальное почкование своих предков, особенного развития достигают тергозооции. Что касается мезопор, то в одних родовых группах они продолжают сохранять свое значение (*Reteporidea*), тогда как в других наблюдается их редукция (*Crisina*), сопровождающаяся развитием толстого известкового слоя в наружных стенках зооциев. Crisinidae существовали в течение всего позднего мела, достигнув максимального расцвета в маастрихтском и датском веках. В палеогене известны многочисленные виды лишь рода *Reteporidea*. Отдельные представители *Crisina* встречаются в современных морях.

В раннем мелу от Crisinidae, возможно в самом начале их появления, отделились первые Horneridae, утолщенные наружные стенки которых пронизаны многочисленными поровыми каналами. Horneridae развивались в течение мелового и третичного периодов, продолжают существовать в настоящее время, но уже в сокращенном объеме.

В начале позднего мела, предположительно в туроне, Horneridae дают новую ветвь — Sulcovavidae, которая характеризуется развитием своеобразных сложных пор в утолщенных наружных стенках зооциев и осевым ориентированным почкованием последних. При этом зооции открываются на широких противоположных сторонах разветвленных зоариев. Семейство представлено одним родом *Sulcovava*. Виды его ранее отмечались в сеноне, но большинство находок приурочено к маастрихту. По-

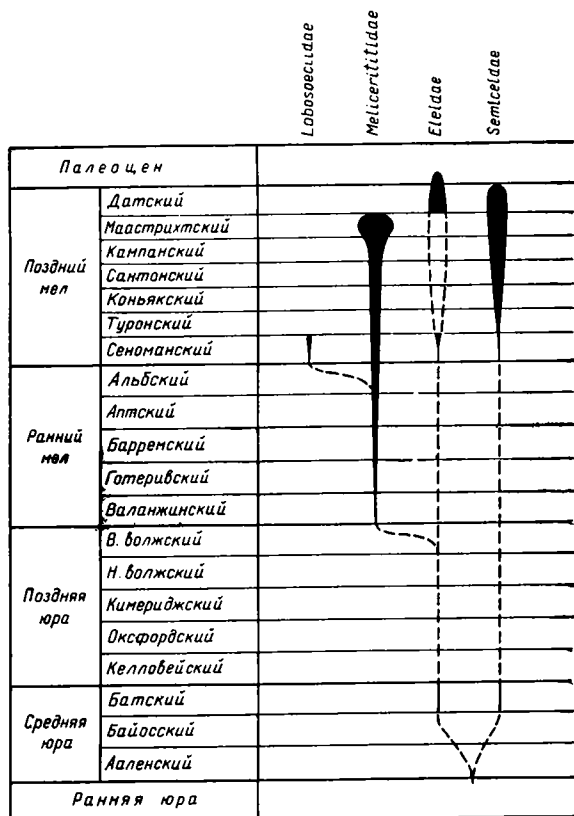


Рис. 40. Схема развития подотряда Salpingina

видимому, маастрихтский век был временем пышного расцвета этой небольшой, но очень оригинальной группы, которая в конце этого века полностью вымерла.

В итоге можно отметить, что мшанки подотряда Cancellata существовали на протяжении почти всего мелового периода, но огромного систематического разнообразия они достигли в позднем мелу, особенно в датское время.

Для мшанок подотряда Salpingina общее направление развития может быть представлено следующим образом (рис. 40).

Семейства Semiceidae и Eleidae, очевидно, появились одновременно в конце ранней или начале средней юры, возможно, от общего предка. Ветвистые зоарии Semiceidae приобретают небольшую срединную пластину, поперечно-струйчатую структуру стенок с косо секущими их соединительными порами. Для них характерно отсутствие элеоцелляриев, но развиты другие типы гетерозооцеиев. Первые семидеиды известны из бата, но в раннем мелу их находки пока не обнаружены. Semiceidae развивались в течение всего позднего мела и, очевидно, вымерли на границе мела и палеогена.

У Eleidae отмечается другой характер почкования (вокруг осевого зооцеия), продольно-волоконная структура стенок, пронизанных порами под прямым углом и слабое развитие гетерозооцеиев. Единичные находки элеид известны из бата и сеномана, более многочисленные — из отложений датского яруса и палеоцена. По-видимому, Eleidae завершили свое существование в конце раннего палеоцена.

Возможно, что семейство Eleidae дало в конце поздней юры начало своеобразной ветви — семейству Melicerititidae. Последнее, сохранив осевой характер почкования, приобрело особую структуру, стенок воронковидных зооцеиев и специализированные особи — элеоцеллярии. Семейство развивалось в продолжение всего мелового периода, но достигло расцвета в позднем мелу, в маастрихтское время, в конце которого оно вымерло.

Если семейство Lobosoeciidae представляет самостоятельную ветвь, то оно, наверное, появилось где-то в конце раннего мела. Семейство представлено одним родом *Lobosoecia* с одним видом — *L. semiclausula* Michelin, 1846, распространенным только в сеномане.

Выделяя это семейство, Каню и Басслер (Canu, Bassler, 1922) подчеркивали отличную от Eleidae форму гонозооцеия, что, на наш взгляд, не является основанием для выделения семейства. Однако, поскольку нет возможности в настоящее время изучить микроструктуру стенок рода *Lobosoecia*, это семейство приходится пока рассматривать в составе подотряда Salpingina.

В целом необходимо отметить, что Salpingina являются естественной группировкой мшанок в отряде Cyclostomata. Входящие в него семейства объединяются прежде всего типом зооцеиев — трубчатых, но сильно расширенных дистально и закрытых фасетками, коррелятивно связанными с формой и размером зооцеиев.

Расположенные в фасетках устья имеют всегда размер меньший, чем размер расширенной части зооцеиев, в отличие от всех других Cyclostomata, у которых устья занимают терминальное положение и почти равны диаметру трубчатых зооцеиев. Эти морфологические особенности, а также сложная микроструктура внутренних стенок зооцеиев, различная в разных семействах Salpingina, говорят о своеобразной организации представителей этого подотряда, составляющих наиболее специализированную ветвь мшанок Cyclostomata.

Что касается общего положения подотрядов мшанок Cancellata и Salpingina в отряде Cyclostomata, то они, безусловно, представляют самостоятельные по своему происхождению ветви, непосредственно не связанные друг с другом. Об этом свидетельствуют различные структуры зооцеиев обоих подотрядов, разная форма зооцеиев (цилиндрическая у Cancellata и воронковидно расширенная у Salpingina); положение устьев (терминальное у Cancellata, и смещенное, расположенное в фасетках у Salpingina); различная микроструктура стенок, более сложная у Salpingina, наконец, разные типы гетерозооцеиев.

Можно предположить, что Cancellata, появившиеся в поздней юре, близки к подотряду Cerioporina по форме зооцеиев и терминальному положению устьев, а также наличию такого типа гетерозооцеиев, как мезопоры.

Мшанки Salpingina, представляющие исключительно своеобразную специализированную группу, обособившуюся в средней юре, возможно, связаны с подотрядом Tubuloporina, представители которого известны с ордовика и существуют в современных морях. Намечается некоторое сходство трубчатых слабо расширенных зооцеиев известного с юры семейства Entalophoridae с семейством Eleidae.

Грегори (Gregory, 1899, 1909) предполагал, что Melicerititidae дали начало мшанкам Cheilostomata путем редукции узких проксимальных участков зооцеиев и дальнейшего развития их расширенных, периферических участков. Однако эта точка зрения на данном этапе наших знаний о Cyclostomata в целом не получает подтверждения. Сложность строения зооцеиев Cheilostomata, совершенно отличная от Salpingina форма их зооцеиев, поры в стенках и ряд других морфологических особенностей — все это позволяет рассматривать отряд Cheilostomata как особую ветвь.

класса *Gymnolaemata*, далеко отстоящую по своему происхождению вообще от *Cyclostomata*.

Как было отмечено выше, сходство *Melicerititidae* с *Cheilostomata* конвергентное, ибо трубчатая структура зооэциев мелицерититид типична для всех *Cyclostomata*.

Необходимо подчеркнуть, что изложенные данные по истории развития семейств мшанок подотрядов *Cancellata* и *Salpingina*, а также сведения об их распространении во времени являются предварительными в связи с тем, что автором изучен сравнительно небольшой фактический материал, а литературные данные в этом отношении очень скудны. Высказанные предположения, возможно, будут уточнены или изменены дальнейшими исследованиями.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ МШАНОК ПОВОЛЖЬЯ И КРЫМА

Мшанки *Salpingina* и *Cancellata*, описанные в настоящей работе, происходят из верхнемеловых отложений Среднего Поволжья и Горного Крыма — районов, входящих в Европейскую палеозоогеографическую провинцию. Вместе с этими подотрядами распространены и другие группы мшанок отряда *Cyclostomata*, списки родов которых здесь приводятся.

Нами приняты схемы расчленения верхнемеловых отложений Поволжья и Крыма, предложенные в «Атласе верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма» (Маслакова, 1959), в работе «Юрские и меловые отложения Русской платформы» (Найдин, 1962), а также в ряде других трудов (Муратов, 1963; Найдин, 1960 и др.).

В Среднем Поволжье мшанки были найдены пока только в отложениях туронского и маастрихтского ярусов.

В районах Ульяновской, Куйбышевской и на севере Саратовской области турон представлен верхним подъярусом, сложенным мелоподобными мергелями и грубым толстоплитчатым мелом, с большим количеством обломков крупных раковин иноцерамов (*Inoceramus lamarchi* Park.), которые служили субстратом для большинства найденных здесь мшанок как *Cyclostomata*, так и *Cheilostomata*. Из *Salpingina* в Поволжье, в районе Ульяновска, в окрестностях с. Шиловки, были встречены *Meliceritites volgensis* Viskova, *M. minimus*, из других подотрядов *Cyclostomata* — *Stomatopora* sp., *Diastopora* sp., *Berenicea* sp., *Reptomultisparsa* sp. и *Proboscina* sp. Представители этих родов встречаются также в отложениях турона других районов Поволжья (с. Кременки Ульяновской области, села Подвалье и Новодевичье Куйбышевской области, окрестности городов Хвалынского и Вольска Саратовской области).

Маастрихтские отложения Среднего Поволжья представлены нижним подъярусом с *Belemnella lanceolata* (Schloth.) и сложены карбонатными породами — белым писчим мелом, песчанистыми, известковистыми или кремнистыми мергелями. Наиболее богата мшанками фация белого писчего мела, где встречаются тонкие ветвистые зоарии *Salpingina* и *Cancellata*. В районе Ульяновска в маастрихте были найдены *Meliceritites radioporus* Viskova (окрестности с. Шиловка), *Phormopora langethalii* (Marsson) и *Sulcocava torulosa* sp. nov. (меловой карьер Сенгилеевского цементного завода). В карьере мелового завода около с. Климовки (Куйбышевская область) найдено несколько экземпляров *Sulcocava klimovkensis* sp. nov. В районе Саратова, в окрестностях г. Хвалынского (гора Богданиха), встречены *Phormopora irregularis* Marsson, *Sulcocava cristata* Orbigny, *Meliceritites dentiferus* Viskova, *M. spinosus* sp. nov.; в окрестностях г. Вольска (карьеры заводов «Красный Маяк» и «Большевик») обнаружены *Sulcocava cristata* Orbigny, *Meliceritites volskensis* Viskova, *M. matesovae* sp. nov. Кроме указанных выше видов мшанок *Cancellata* и *Salpingina*, в маастрихте Поволжья были найдены отдельные представители других мшанок *Cyclostomata*: *Berenicea* sp., *Stomatopora* sp., *Pustulopora* sp., *Proboscina* sp., *Idmonea* sp., *Heteropora* sp., *Lichenopora* sp., а также мшанки отряда *Cheilostomata*.

К югу от Саратова (с. Нижняя Банновка) мшанки в отложениях верхнего мела очень редки, что, возможно, связано с увеличением в породах содержания кремнезема.

В Крыму мшанки встречаются в отложениях верхнего маастрихта, и обильно представлены в датском ярусе.

Верхний маастрихт, представленный рыхлыми известковистыми или мергелистыми глауконитовыми песчаниками и песчанистыми мергелями с *Belemnella arkhangelski* Najd., содержит небольшое число мшанок. Из *Cancellata* в окрестностях г. Белогорска были найдены крупный кустистый зоарий *Crisina macropora* (Marsson) и небольшой обломок *Desmepora semicylindrica* (Roemer). Другие мшанки Cyclostomata представлены только *Cerlocava* sp. и *Leiosoezia* sp. из окрестностей городов Инкермана и Бахчисарая.

Наиболее богаты мшанками отложения датского яруса, желтовато-серые и зеленовато-серые рыхлые песчанистые мергели и известковистые песчаники которого с *Protobrissus akkajensis* (Web.) переходят в светлосерые мягкие мшанковые известняки с большим количеством серпул. Эти мелководные отложения содержат разнообразных мшанок. Из Cyclostomata в районе г. Белогорска найдены *Diastopora* sp., *Retecava* sp., *Tretocycloecia* sp., *Parleiosoezia* sp.

В известковистых глауконитовых песчаниках дания районов Юго-Западного Крыма мшанки *Cancellata* и *Salpingina* имеют следующий состав: *Cyrtopora verrucosa* sp. nov. и *Crisina gorbatachae* sp. nov. из окрестностей с. Большого Садового; *Voigtiella invisitata* gen. et. sp. nov., *Neoretenoa erhardi* gen. et sp. nov., *Hemicellaria pectinacea* sp. nov., *Bisidmonea tetragolisto*; *Hemicellaria tuberosa* sp. nov. встречается близ г. Инкермана и р. Черной; *Reteporidae gracilis* sp. nov., *R. krymica* sp. nov. и *R. magna* sp. nov. собраны в районах г. Инкермана, сел. Большого Садового и Скалистого; *Hemicelberosa tuberosa* sp. nov., встречается близ г. Инкермана и с. Скалистого; *Brachysoezia grandis* Viskova, *B. arguta* Viskova и *Cavarinella explicata* sp. nov. распространены в районах г. Инкермана и селах Большого и Малого Садового; *Brachysoezia alterna* Viskova — в окрестностях городов Инкермана и Бахчисарая, сел. Скалистого, Малого Садового, Староселья. Кроме этого, в датских известняках районов юго-западного Крыма встречаются другие многочисленные мшанки Cyclostomata: *Spiropora* sp., *Idmonea* sp., *Pleuronea* sp., *Tretonea* sp., *Filispara* sp., *Tervia* sp., *Entalophora* sp., *Peripora* sp., *Tretocycloecia* sp., *Partretocycloecia* sp., *Parleiosoezia* sp., *Lichenopora* sp., *Reptomulticlausa* sp. и др., а также разнообразные представители Cheilostomata.

Исследование систематического состава мшанок Cyclostomata из отдельных горизонтов верхнего мела Поволжья и Крыма и сопоставление тех немногих данных об этой группе ископаемых, которые были известны из других районов Советского Союза, а также за рубежом, позволили выявить некоторые закономерности их вертикального распространения в течение позднемеловой эпохи.

Очевидно, наиболее резко для всего позднего мела состав мшанок Cyclostomata менялся на границе маастрихтского и датского веков. Так, до начала датского века заканчивают свое существование такие роды, как *Meliceritites*, *Sulcocava*, *Phormopora*, *Petalopora*, *Ceripora*. Переходят в даний и, по-видимому, вымирают в конце этого века роды *Cyrtopora*, *Bisidmonea*, *Filicea*, *Cavarinella*, *Hemicellaria*.

Наряду с ними в дании распространена большая группа родов, частично перешедшая из маастрихта и частично возникшая в течение датского века, которая продолжала существовать и в палеогене: *Desmepora*, *Brachysoezia*, *Crisina*, *Reteporidae*, *Diastopora*, *Spiropora*, *Idmonea*, *Pleuronea*, *Tretonea*, *Filispara*, *Tervia*, *Entalophora*, *Peripora*, *Heteropora*,

Tretocycloecia, *Partretocycloecia*, *Parleiosoecia* и др.¹. В течение датского века впервые также появляются роды *Voightiella*, *Neoretenoa*, но о распространении их после дания судить трудно, поскольку они известны пока по единичным видам.

Таким образом, по общему составу родовых комплексов мшанок датские отложения больше отличаются от нижележащих верхнемеловых отложений, чем от палеоценовых.

Небезынтересно отметить, что Фогт (Фойгт, 1963; Voigt, 1964) указывает на большое сходство мшанок *Cyclostomata* и особенно *Cheilostomata* из низов монтских отложений Бельгии с мшанками из дания Балтийского района. В Центральной Польше Фогт выделяет комплекс мшанок датско-монтского возраста. При этом он обращает внимание на то, что многие роды, характерные для сенона и особенно маастрихта, часто не имеют ничего общего с фауной мшанок из дания, а типичные датские или монтские формы не известны в сеноне.

Однако вопросы стратиграфического значения мшанок *Cyclostomata* при выяснении границы мела и палеогена могут быть решены только тогда, когда будут изучены все их видовые комплексы как из верхнемеловых так и из третичных отложений.

¹ Эти роды встречаются в палеоцене Северной Америки (Canu, Bassler, 1920) и Мангышлака (Мокринский, 1916; коллекции из палеогена Мангышлака).

- Беклемишев Б. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, т. 1. Изд-во «Наука», 432 стр.
- Вискова Л. А. 1963. О верхнемеловых мшанках Cyclostomata Поволжья и Крыма.— Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 38, № 57, стр. 154—155.
- Вискова Л. А. 1965. Позднемеловые мшанки рода *Meliceritites* Среднего Поволжья.— Палеонтол. журн., № 3, стр. 49—58.
- Вискова Л. А. 1967. *Petaloporidae* (мшанки Cyclostomata) из верхнемеловых отложений Поволжья и Крыма.— Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 12, № 2, стр. 150—155.
- Вискова Л. А. 1968. Новые мшанки подотряда *Salpingina*.— Палеонтол. журн., № 2, стр. 32—41.
- Вискова Л. А. 1969. О некоторых морфологических особенностях рода *Sulcocava* и его распространении.— Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 44, № 3, стр. 150—151.
- Вискова Л. А., Эндельман Л. Г. 1971. Некоторые новые данные о мшанках Cyclostomata из пограничных отложений мела — палеогена Мангышлака.— Сб. статей ИГиРГИ по стратиграфии мезозоя Средней Азии и Западной Сибири.
- Герасимов П. А. 1955. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей Европейской части СССР. Упр. центральных р-нов Министерства геологии и охраны недр, ч. II, Тип Вузоа, 57 стр.
- Горбач Л. П. 1965. Моллюски датских и нижнепалеоценовых отложений Горного Крыма.— Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 40, № 3, стр. 145—146.
- Дунаева Н. Н., Морозова И. П. 1967. Особенности развития и систематическое положение некоторых позднепалеозойских трепостомат.— Палеонтол. журн., № 4, стр. 86—94.
- Клюзе Г. А. 1962. Мшанки северных морей. М.—Л., Изд-во АН СССР, 584 стр.
- Лагузин И. И. 1873. Описание окаменелостей белого мела Симбирской губернии. СПб., Тип. Имп. Академии наук, 59 стр.
- Маслакова Н. И. 1959. Крым. Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. Гостехиздат, 501 стр.
- Мокринский В. В. 1916. Третьичные Вузоа Мангышлака.— Труды геол. и минерал. музея им. Петра Великого Академии наук, т. II, вып. 3, стр. 49—79.
- Москвин М. М., Найдин Д. П. 1960. Датские и пограничные с ними отложения Крыма, Кавказа, Закаспийской области и юго-восточной части Русской платформы.— В сб. «Международный геологический конгресс, XXI сессия, проблема 5. Доклады советских геологов». М., Изд-во АН СССР, стр. 15—40.
- Муратов М. В. 1963. Краткий очерк геологического строения Крымского полуострова. Госгеолгиздат, стр. 1—35.
- Найдин Д. П. 1960. К вопросу о границе между маастрихтом и датским ярусом.— В сб. «Международный геологический конгресс, XXI сессия, проблема 5. Доклады советских геологов» М., Изд-во АН СССР, стр. 41—46.
- Найдин Д. П., Герасимов П. А., Мизачева Е. Е., Стерлин Б. П. 1962. Очерки региональной геологии СССР, вып. 8. Юрские и меловые отложения Русской платформы. Изд-во МГУ, 196 стр.
- Остроумов А. 1886. Опыт исследования мшанок Севастопольской бухты в систематическом и морфологическом отношении.— Труды Об-ва естествоиспытат. при Казанском ун-те, т. 16, вып. 2, стр. 1—122.
- Полежаев Л. В. 1968. Утрата и восстановление регенерационной способности органов и тканей у животных. Изд-во «Наука», 326 стр.
- Смирнова О. П. 1958. О некоторых новых и характерных видах мшанок из верхнего мела Южного Урала.— Бюлл. МОИП, отд. геол. т. 33, № 3, стр. 111—127.
- Сокуров В. С. 1969. Некоторые вопросы систематики семейства *Poridae* (мшанки).— Сб. IV Научн. отчеты конференции геол. фак. Моск. ун-та. Тезисы докладов, стр. 175—176.
- Фаер И. В. 1903. Меловые окаменелости Славяносербского уезда Екатеринославской губ.— Харьковский листок (электропечатная газета), стр. 1—85.
- Феофанова Ю. М. 1960. Мшанки, брахиоподы. В кн. «Основы палеонтологии.— Мшанки, брахиоподы». Москва. Госгеолтехиздат.

- Фогт Э.** 1962. Верхнемеловые мшанки Европейской части СССР и некоторых сопредельных областей. Перевод и редакция Д. П. Найдина. Изд-во МГУ, 125 стр.
- Фойгт Э.** 1963. К вопросу о стратиграфической самостоятельности датского яруса.— В сб. «Труды XXI Международного геологического конгресса», вып. 1. Изд-во иностр. литературы, стр. 146—162.
- Эйхвальд Э.** Геоглозия преимущественно в отношении к России. СПб., стр. 1—572.
- Эйхвальд Э.** 1850—1854. Палеонтология России. СПб., 284 стр.
- Яншин А. Л.** 1960. Стратиграфическое положение датского яруса и проблема мел-палеогеновой границы.— В сб. «Международный геологический конгресс. XXI сессия. Проблема 5. Доклады советских геологов». М., Изд-во АН СССР, стр. 5—14.
- Baily E. H.** 1858. Descriptions of fossil Invertebrata from the Crimea.— Quart. J. Geol. Soc., London, XIV.
- Bassler R. S.** 1934. Fossilium Catalogues, I. Animalia. Pars 67. Bryozoa, Ed. W. Quenstedt., p. 1—229.
- Bassler R. S.** 1953. Bryozoa. Treatise on invertebrate paleontology. Part G. Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press. G., p. 1—253.
- Boardman R. S., Cheetham A. H.** 1969. Skeletal growth intracolony variation and evolution in Bryozoa.— J. Paleontol., v. 43, N 2, p. 205—234.
- Borg F.** 1926. Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa.— Biss. Uppsala Zool. B. Bidrag. Uppsala, bd. 10, p. 182—507.
- Borg F.** 1941. On the structure and relationships of Crisina (Bryozoa Stenolaemata).— Arkiv. zool., bd. 33 A, N 11, p. 1—115.
- Borg F.** 1944. The stenolaematous Bryozoa. Further Zool. Results of the Swedish Antarctic Exped. 1901—1903, Naturhistoriska Riksmuseum, Stockhol., p. 1—271.
- Brood K.** 1968. Stenolaematous ectoprocts from the Danian deposits of Sweden and Denmark (Bryozoa).— Atti Soc. ital. sci. natur., fasc. 108, p. 300—302.
- Buge E.** 1952. Bryozoaires.— In traité paléontologie, t. 1. J. Piveteau (Ed.), Paris, p. 688—749.
- Busk G.** 1858. A monograph of the fossil Polyzoa of the Crag. Paleontogr. Soc. London, J. E. Adlard, pr. 1859, XIV, p. 1—136.
- Calvet L.** 1900. Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoprectes marins.— Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier N. S. Mem. VIII, p. 1—488.
- Canu F.** 1897. Bryozoaires du Cenomanien de Saint-Calais. Bull. Soc. géol. France, ser. 3, t. XXV, p. 737—754.
- Canu F.** 1898. Etude sur les ovicelles des Bryozoaires du Bathonien d'Occagnes.— Bull. Soc. géol. France, Sér. 3, 26, p. 111—114.
- Canu F.** 1900. Revision des bryozoaires du Crétacé figures par A. d'Orbigny.— Bull. Soc. géol. France, Sér. 3, t. 28, p. 334—463.
- Canu F.** 1918. Les ovicelles des Bryozoaires Cyclostomes. Etudes sur quelques familles nouvelles et anciennes.— Bull. Soc. géol. France, Sér. 4, t. 16 (année 1917), p. 324—335.
- Canu F.** 1919a. Etudes sur les ovicelles des Bryozoaires cyclostomes (2 contribution).— Bull. Soc. géol. France, Ser. 4, t. 17, p. 248—249.
- Canu F.** 1919b. Bryozoaires crétacées des Pyrénées.— Bull. Soc. géol. France. Sér. 4, t. 19, p. 186—211.
- Canu F., Bassler R. S.** 1920. North American Early Tertiary Bryozoa.— Bull. Smithsonian Inst. U. S. Nat. Mus., 106, p. 33—879.
- Canu F., Bassler R. S.** 1922. Studies on the cyclostomatous Bryozoa. Proc. U. S. Nat. Mus., v. 61, p. 1—160.
- Canu F., Bassler R. S.** 1926. Studies on the cyclostomatous Bryozoa.— Proc. U. S. Nat. Mus., v. 67, art. 21, p. 1—124.
- Canu F., Bassler R. S.** 1928. Fossil and recent Bryozoa of the Gulf of Mexico region.— Proc. U. S. Nat. Mus., v. LXXII (Art. 14), p. 1—199.
- Eichwald E.** 1860. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, t. 1. Stuttgart, p. 1—682.
- Flor F.** 1968. The variation of Spiropora verticillata Goldfuss 1827 from Upper Cretaceous deposits (Bryozoa).— Atti Soc. ital. sci. natur. fasc. 108, p. 161—164.
- Gabb W. M., Horn G. A.** 1860. Descriptions of new species of American Tertiary and Cretaceous fossils.— J. Acad. Nat. Soc., ser. 2, IV. Philadelphia.
- Goldfuss A.** 1826—1840. Petrefacta Germaniae Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacter Deutschlands und der agrenzenden Länder. Bryozoa, v. 1. Düsseldorf, p. 1—128.
- Gregory T. W.** 1896. Catalogue of fossil Bryozoa in the Department of Geology. I. The Yurassic Bryozoa. Brit. Mus. (Natur. Hist.), London, p. 1—284.
- Gregory T. W.** 1899. Catalogue of the Bryozoa in the Department of Geology British Mus. (Natur. Hist.). The Cretaceous Bryozoa. Ibid., v. 1, p. 1—457.
- Gregory T. W.** 1909. Catalogue of the Bryozoa in the Department of Geology British Mus. (Natur. Hist.). The Cretaceous Bryozoa. Ibid., v. 2, p. 346.
- Hagenow F.** 1839—1840. Monographie der Rügenschens Kreideversteinerungen.— Neues. Jahrb. Mineral. 1839, S. 253—296; 1840, S. 631—672.

- Hagenow F. 1846. Bryozoa. In H. B. Geinitz. Grundriss der Versteinerungskunde. Dresden, S. 1—817.
- Hagenow F. 1851. Die Bryozoen der Maastrichter Kreidebildung. Kassel, S. 1—XVI+111.
- Hamm H. 1881. Die Bryozoen der Maastrichter Ober — Senon. I. Teil. Die Cyclostomen Bryozoen. Diss. Berlin, S. 1—47.
- Harmer S. F. 1892. On the nature of the excretory process in marine Polyzoa.— Quart. J. Microsc. Sci., N. S., v. XXXIII (1891), p. 123—126.
- Harmer S. F. 1898. Notes on cyclostomatous Polyzoa.— Proc. Cambridge Philos. Soc., v. 9 (1896), p. 208—214.
- Hilmer G. 1968a. Zum systematisch-taxonomischen Wert der Gonozoocien cyclostomer Bryozoen erläutert an Diaperoecia polystoma (Roemer, 1839).— Paläontol. Z., v. 42, N 3—4, p. 186—194.
- Hilmer G. 1968b. On the variation of gonozoocia of encrusting «Berenicea» — forms Lower Cretaceous (Bryozoa).— Atti Soc. ital. sci. natur., fasc. 108, p. 64—70.
- Lamouroux J. V. F. 1821. Exposition méthodique des genres de l'ordre des Polypiers, avec leur description et celle des principales espèces. Paris, p. 1—VIII, 1—115.
- Lang W. D. 1906. The reptant eleid Polyzoa.— Geol. Mag., v. X, p. 1—26.
- Levinson G. M. R. 1902. Studies on Bryozoa.— Vid. Medd. Dansk naturhist. foren, København, p. 1—32.
- Levinson G. M. R. 1912. Studies on the Cyclostomata operculata. Kgl. Danske vid. selskol. Scr., naturvid. og math. Afd. X Raekke 7, N 3, p. 1—52.
- Levinson G. M. R. 1925. Undersøgelser over Bryozoen i den danske Kridtformation. Kgl. Danske vid. Selskol. Skl. naturvid. og math. Afd. 8, Raekke 7, N 3, p. 224—445.
- Lonsdale W., Dixon F. 1850. The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex. London, p. 1—424.
- Marsson Th. 1887. Die Bryozoen der weissen Schreiekreide der Insel Rügen.— Paleontol. Abhandl., Bd. IV, S. 1—112.
- Maryńska T. 1969. Bryozoa from the uppermost Maastrichtian and Palaeocene Deposits of the Middle Vistula Gorge near Pulawy.— Prace museum ziemi, Warszawa, N 14, p. 85—129.
- Meunier A., Pergens E. 1885. Nouveaux Bryozoaires du Crétacé supérieur.— Mem. Soc. roy. malacol. Belgique, Sér. 5, t. XX, p. 13—19.
- Moor R. S. 1968. Development, trends and outlooks in paleontology.— J. Paleontol., v. 42, N 6, p. 1327—1377.
- Orbigny A. 1849. Description de quelques genres nouveaux de mollusques Bryozoaires.— Rev. Mag. Zool. Ser. 2, p. 499—514.
- Orbigny A. 1850. Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés. Paris, p. 1—120.
- Orbigny A. 1851—1854. Paléontologie française. Terr. Crét., t. 5. Bryozoaires, Texte et atlas, Paris, p. 1192.
- Ortmann A. 1890. Die japanische Bryozoenfauna.— Arch. Naturgesch., Jahrg. 56, Bd. 1. S. 7—12.
- Pergens E. 1889. Révision des Bryozoaires du Crétacé figures par d'Orbigny.— Mém. Soc. Belge géol., paléontol. et hydrologie, III, p. 305—400.
- Pergens E. 1890. Nouveaux Bryozoaires cyclostomes du Cretace.— Bull. Soc. Belge géol., t. IV, p. 277—279.
- Pergens R., Meunier A. 1886. La faune des Bryozoaires Garumniens de Faxe.— Ann. Soc. roy. malacol. Belgique, t. 21, p. 187—242.
- Reuss A. E. 1869. Zur fossilen Faune der Oligocän-Schichten von Gass.— Sitzungs. ber. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Bd. LIX, H. 3, 1 Abt., p. 446—488.
- Reuss A. E. 1872. Die Bryozoen und Foraminiferen des unteren Pläners. In H. B. Geinitz. Das Elbthalgebirge in Sachsen.— Paleontographica, Bd. 20, p. 97—144.
- Roemer F. A. 1840. Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. Bryozoa. Hannover, 4^{to}, 11—25.
- Smitt F. 1867. Kritisk Förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoe. Pt. II. Öfvers. Kgl. vetenskaps-akad. förhandl., 1866, S. 395—533.
- Ubaghs J. C. 1858. Neue Bryozoenarten aus der Tuff-Kreide von Maastricht.— Palaeontographica, Bd. V, S. 127—131.
- Ulrich E. O., Bassler R. S. 1904. Bryozoa. In Woller. Geol. Surv. New Jersey, Paleontol., 4. (Cretaceous faunae). New Jersey, p. 307—356.
- Voigt E. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen fauna der Subherzynen Kreidemulde.— Paläontol. Z. Bd. VI, 93—247.
- Voigt E. 1925. Gehört das Danien zum Tertiär?— Z. Geschiebeforsch. Bd. 1, S. 1—18.
- Voigt E. 1925. Über das Vorkommen von Bryozoen in Diluvialgeschieben und die Grundlage ihrer Systematik.— Z. Geschiebeforsch., Bd. 1, S. 13—28.
- Voigt E. 1951. Das Maastricht-Vorkommen von Ilten bei Hannover und seine Fauna mit besonderer Berücksichtigung der Gross-Foraminiferen und Bryozoen.— Mitt. Geol. Staatsinst., Hamburg, Bd. 20, S. 15—109.
- Voigt E. 1953. Revision von: H. Hamm. Die Bryozoen des Maastrichter Ober — Senon (1881). Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg 22, S. 32—75.

- Voigt E.* 1956. Nachweis des Phytals durch Epizoen als Kriterium der Tiefe vorseitlicher Meere.— *Geol. Rundschau*. Bd. 45, N 1, 55, S. 97—119.
- Voigt E.* 1957. Bryozoen aus dem Kreidetuff von St. Symphorien bei Ciply (Ob. Maastrichtien).— *Bull. Inst. Roy. sci. natur. Belgique*, t. 33, N 33, p. 14—21.
- Voigt E.* 1959a. La signification stratigraphique des Bryozoaires dans le Crétacé supérieurs. *Comptes rendus du 84-me Congrès des Sociétés savantes de Paris et des départements tenu à Dijon*, Paris, 1959, p. 701—707.
- Voigt E.* 1959b. Revision der von F. V. Hagenow 1839—1850 aus der Schreibkreide von Rügen veröffentlichten Bryozoen.— *Geologie, Beih.* N. 25, S. 1—80.
- Voigt E.* 1960. Zur stratigraphischen Selbständigkeit der Danienstufe. *Rep. 21-st Internat. Geol. Congr. Norden*, P. S. Copenhagen, S. 199—209.
- Voigt E.* 1962. Neue Bryozoen aus Schreibkreide-Geschieben (Maastrichten, Ob. Kreide) der Umgebung von Hamburg.— *Paläontol. Z. H. Schmidt Festband*. Stuttgart, S. 244—253.
- Voigt E.* 1964. A bryozoan fauna of Dano-Montian Age from Boryszew and Sochaczew in Central Poland.— *Acta paleontol. polon.*, v. IX, 4, Warszawa, 419—498.
- Voigt E.* 1967a. Ökologische und stratigraphische Untersuchungen an Bryozoen der oberen Kreide.— *Dtsch. Ges. Geol. Wiss.*, A 12, N 5, Berlin, S. 479—491.
- Voigt E.* 1967b. Oberkeile Bryozoen aus den asiatischen Gebieten der UdSSR.— *Mitt. Geol. Staatsinst.*, H. 36, S. 5—95.
- Voigt E.* 1968. Homoeomorphy in cyclostomatous Bryozoa as demonstrated in *Spiropora*.— *Atti. Soc. ital. sci. natur.*, fasc. 108, p. 43—53.
- Voigt E., Flor F.* 1970. Homöomorphien bei fossilen cyclostomen Bryozoen, dargestellt am Beispiel der Gattung *Spiropora* Lamouroux 1821.— *Mitt. Geol.—Paleontol. Inst.*, 39, S. 7—96.
- Walter B.* 1966. Les bryozoaires du Néocomien de Miéges (jura).— *Bull. Soc. géol. France*, v. 8, N 6, p. 896—900.
- Walter B.* 1967a. Les tubes accessoires et leur valeur systématique chez les bryozoaires cyclostomes.— *Trav. Labs. géol. Fac. sci. Lyon*, N 14, p. 39—42.
- Walter B.* 1967b. Révision de la faune de bryozoaires du Bajocien supérieur de Ship-ton Gorge (dorset, Grande — Bretagne).— *Trav. Labs. géol. Fac. sci. Lyon*, N 14, p. 43—52.
- Walter B.* 1967c. Les bryozoaires hauteriviens de la partie occidentale du département de l'Ain.— *Trav. Labs. géol. Fac. sci. Lyon*, N 14, p. 53—62.
- Waters A. W.* 1890. On some Ovicells of Cyclostomatous Bryozoa.— *J. Linnean Soc. Zool. London*, v. 20.
- Waters A. W.* 1891. On Cheilostomatous characters in Meliceritidae and other fossil Bryozoa.— *Ann. and Mag. Natur. History*, ser. 6, v. VIII, p. 48—53.

ТАБЛИЦЫ I—XVIII
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Т а б л и ц а I

Фиг. 1. *Desmepora semicylindrica* (Roemer) (стр. 30), экз. ПИН, № 2052/1871. Крым, гора Ак-кая, близ г. Белогорска; верхний маастрихт

a — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *b* — зоарий с боковой стороны, $\times 12$; *e* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *г* — продольное сечение, $\times 40$; *д* — поперечное сечение, $\times 40$

Фиг. 2. *Volgtiella invistata* gen. et sp. nov. (стр. 34), голотип ПИН, № 2052/2007, Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; даний

a — зоарий, вид сбоку, № 4; *b* — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *e* — зоарий с дорсальной поверхности, $\times 12$; *г* — тангенциальное сечение, $\times 25$; *д* — продольное сечение, $\times 40$; *e* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а II

Фиг. 1, 2. *Neoretenoa erhardi* gen. et sp. nov. (стр. 35).

1 — голотип ПИН, № 2052/2027. Крым, правый берег, близ г. Инкермана; даний: *a* — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *b* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *e* — продольное сечение, $\times 40$; *г* — участок поперечного сечения, $\times 40$

2 — экз. ПИН, № 2052/2034. Местонахождение и возраст те же: *a* — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *b* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$

Фиг. 3. *Petalopora costata* Orbigny (стр. 38), экз. ПИН, № 2052/2201. Причерноморская впадина, р-н Белозерки, скв. 252, глубина 286—300 м; нижний маастрихт

a — зоарий, $\times 12$; *b* — продольное сечение, $\times 40$; *e* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а III

Фиг. 1—3. *Cavarinella explicata* sp. nov. (стр. 40)

1 — голотип ПИН, № 2052/2018. Крым, правый берег, р. Черной, близ г. Инкермана; даний: *a* — зоарий, $\times 12$; *b*, *e* — тангенциальные сечения, $\times 40$; *г* — поперечное сечение, $\times 40$

2 — экз. ПИН, № 2052/1921. Местонахождение и возраст те же; продольное сечение, $\times 25$

3 — экз. ПИН, № 2052/1402. Крым, у с. Малого Садового; даний: *a* — зоарий с разрушенным гоноцистом, $\times 12$; *b* — продольное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а IV

Фиг. 1. *Cristina macropora* (Marsson) (стр. 42) экз. ПИН, № 2052/1751. Крым, гора Ак-кая, близ г. Белогорска; верхний маастрихт

a — вид на зоарий сбоку, $\times 4$; *b* — вид со стороны основания зоария, $\times 4$; *e* — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *г* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *д* — зоарий с гоноцистом, $\times 12$; *e* — продольное сечение участка зоария с гоноцистом, $\times 40$; *ж* — поперечное сечение, $\times 40$

Фиг. 2. *Crisina gorbatchae* sp. nov. (стр. 44), голотип ПИН, № 2052/1556. Крым, у с. Большого Садового; даний

a — тангенциальное сечение, $\times 40$; *b* — продольное сечение, $\times 40$; *e* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а V

Фиг. 1. *Cristina macropora* (Marsson) (стр. 42), экз. ПИН, № 2052/1751. Крым, гора Ак-кая, близ г. Белогорска; верхний маастрихт

a — тангенциальное сечение передней поверхности зоария, $\times 40$; *b* — тангенциальное сечение боковой поверхности зоария, $\times 40$; *c* — углубленное тангенциальное сечение боковой поверхности зоария, $\times 40$; *g* — тангенциальное сечение дорсальной поверхности, $\times 40$; *d* — продольное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а VI

Фиг. 1. *Reteporidea gracilis* sp. nov. (стр. 45), голотип ПИН, № 2052/2005. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; даний

a — зоарий с фронтальной стороны, $\times 4$; *b* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 4$; *e* — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *g* — зоарий с боковой стороны, $\times 12$; *d* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *e* — тангенциальное сечение передней поверхности зоария, $\times 40$; *ж* — тангенциальное сечение боковой поверхности зоария, $\times 40$; *z* — углубленное тангенциальное сечение боковой поверхности зоария, $\times 40$; *и* — продольное сечение, $\times 40$; *к* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а VII

Фиг. 1, 2. *Reteporidea krymica* sp. nov. (стр. 46)

1 — голотип ПИН, № 2052/2008. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; даний: *a* — зоарий с фронтально-боковой стороны, $\times 12$; *b* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *c* — тангенциальное сечение боковой поверхности зоария, $\times 40$; *g* — углубленно тангенциальное сечение передней поверхности зоария, $\times 40$; *d* — продольное сечение, $\times 40$; *2* — экз. ПИН, № 2052/1924. Местонахождение и возраст те же: *a* — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *b* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$

Т а б л и ц а VIII

Фиг. 1. *Reteporidea magna* sp. nov. (стр. 47), голотип ПИН, № 2052/1552. Крым, у с. Большого Садового; даний

a — зоарий с фронтально-боковой стороны, $\times 12$; *b* — зоарий с дорсально-боковой стороны, $\times 12$; *c* — тангенциальное сечение передней поверхности зоария, $\times 25$; *g* — тангенциальное сечение боковой поверхности зоария, $\times 40$; *d* — продольное сечение, $\times 40$; *e* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а IX

Фиг. 1. *Hemicellaria pectinacea* sp. nov. (стр. 49), голотип ПИН, № 2052/2025. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; даний

a — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$, видны два полуразрушенных гоноциста; *b* — зоарий с боковой стороны, видна боковая поверхность гоноциста; *c* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *g* — продольное сечение участка зоария с гоноцистом, $\times 40$; *d* — продольное сечение, перпендикулярное к срединной пластине, $\times 40$; *e* — продольное сечение, параллельное срединной пластине, $\times 40$; *ж* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а X

Фиг. 1. *Hemicellaria tuberosa* sp. nov. (стр. 50), голотип ПИН, № 2052/1002. Крым, у с. Скалистого; даний

a — зоарий, $\times 4$; *b* — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *c* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *g* — зоарий с двумя полуразрушенными гоноцистами, $\times 12$; *d* — тангенциальное сечение передней поверхности зоария, $\times 40$; *e* — тангенциальное сечение боковой поверхности зоария, $\times 40$; *ж* — продольное сечение, $\times 40$; *z* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а Х I

- Фиг. 1.** *Phormopora irregularis* Marsson (стр. 53), экз. ПИН, № 2052/561. Саратовская обл., гора Богданиха, близ г. Хвалынского; нижний маастрихт
a — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *b* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *в* — продольное сечение, $\times 40$; *г* — поперечное сечение, $\times 40$
- Фиг. 2.** *Phormopora langethali* (Marsson) (стр. 54), экз. ПИН, № 2052/203. Ульяновская обл., карьер цементного завода у пос. Сенгилей; нижний маастрихт
a — зоарий с фронтальной стороны, $\times 12$; *b* — зоарий с дорсальной стороны, $\times 12$; *в* — тангенциальное сечение, $\times 40$; *г* — продольное сечение, $\times 40$; *д* — поперечное сечение, $\times 40$
- Фиг. 3.** *Cyrtopora verrucosa* sp. nov. (стр. 32), голотип ПИН, № 2052/1451. Крым, у с. Большого Садового, даний
a — участок зоария, $\times 12$; *b* — продольное сечение, $\times 40$; *в* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а Х II

- Фиг. 1.** *Sulcocava cristata* Orbigny (стр. 56), экз. ПИН, 2052/751. Саратовская обл., карьер завода «Красный Маяк» у г. Вольска; нижний маастрихт
a — вид на широкую сторону зоария, $\times 12$; *b* — вид на боковую узкую сторону зоария, $\times 12$; *в* — тангенциальное сечение, $\times 40$; *г* — продольное сечение, $\times 40$; *д* — поперечное сечение, $\times 10$
- Фиг. 2.** *Sulcocava klimovkensis* sp. nov. (стр. 57), голотип ПИН, № 2052/501. Куйбышевская обл., карьер мелового завода у с. Климовки; нижний маастрихт
a — вид на широкую сторону зоария, $\times 12$; *b* — вид на боковую узкую сторону зоария, $\times 12$; *в* — продольное сечение, $\times 40$
- Фиг. 3.** *Sulcocava torulosa* sp. nov. (стр. 58), голотип ПИН, № 2052/201. Ульяновская обл., карьер цементного завода у пос. Сенгилей; нижний маастрихт
a — вид на широкую сторону зоария, $\times 12$; *b* — вид на боковую узкую сторону зоария, $\times 12$; *в* — продольное сечение, $\times 40$; *г* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а Х III

- Фиг. 1—3.** *Filicea danica* Viskova (стр. 61)
1 — голотип ПИН, № 2052/2032. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана даний: *a* — зоарий, $\times 12$; *b* — поперечное сечение, $\times 40$
2 — экз. ПИН, № 2052/1873. Крым, гора Ак-кая, близ г. Белогорска; даний; зоарий $\times 12$
3 — экз. ПИН, № 2052/1452. Крым, у с. Малого Садового; даний: *a* — зоарий, $\times 12$, *b* — продольное сечение, $\times 40$
- Фиг. 4.** *Bisidmonea tetragoniformis* Viskova (стр. 63), голотип ПИН, № 2052/2017. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; даний
a — зоарий, $\times 12$; *b* — продольное сечение, $\times 40$; *в* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а Х IV

- Фиг. 1.** *Brachysoecia grandis* Viskova (стр. 66), голотип ПИН, № 2052/1922. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; даний
a, *b* — участки зоария, $\times 12$; *в* — продольное сечение, $\times 40$; *г* — поперечное сечение, $\times 40$
- Фиг. 2.** *Brachysoecia alterna* Viskova (стр. 65), голотип ПИН, № 2052/2002. Место нахождения и возраст те же
a — зоарий, $\times 12$; *b* — продольное сечение, $\times 40$; *в* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а Х V

- Фиг. 1.** *Brachysoecia arguta* Viskova (стр. 67), голотип ПИН, № 2052/2004. Крым, правый берег р. Черной, близ г. Инкермана; даний
a, *b* — участки зоария, $\times 12$; *в* — тангенциальное сечение, $\times 40$; *г* — продольное сечение, $\times 40$; *д* — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а XVI

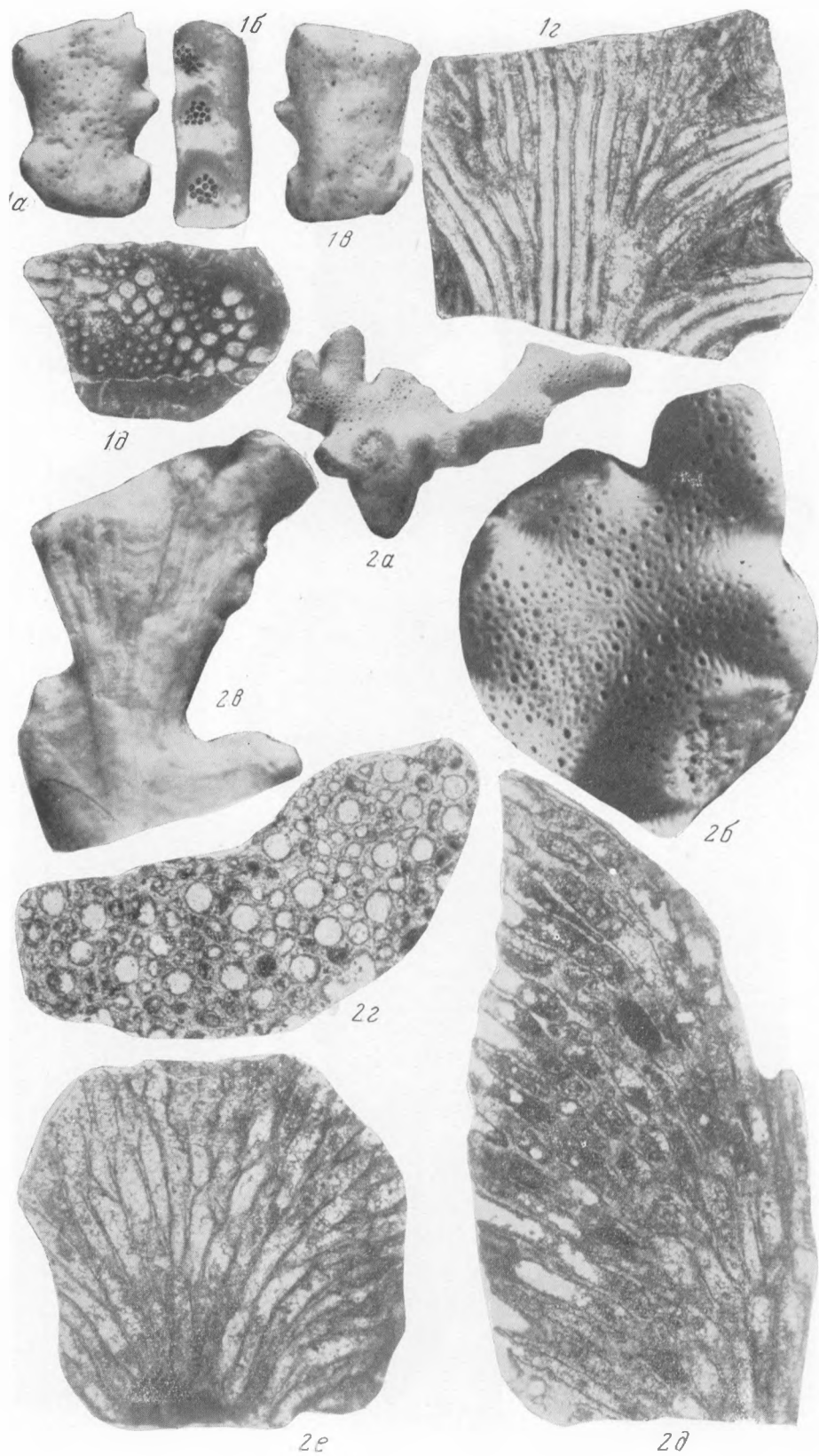
- Фиг. 1. *Meliceritites minimus* Viskova (стр. 70), голотип ПИН, № 2052/52. Ульяновская обл., окрестности с. Шиловка; верхний турон
Стелющийся зоарий, $\times 12$
- Фиг. 2. *Meliceritites volgensis* Viskova (стр. 69), голотип ПИН, № 2052/51. Местонахождение и возраст те же
Стелющийся зоарий, $\times 12$, сверху слева виден переход обрастающего зоария в ветвистый
- Фиг. 3. *Meliceritites radioporus* Viskova (стр. 71), голотип ПИН, № 2052/2. Ульяновская обл., окрестности с. Шиловка; нижний маастрихт
 a, b — зоарии, $\times 12$; e — тангенциальное сечение, $\times 40$; g — продольное сечение, $\times 40$; d — поперечное сечение, $\times 40$.

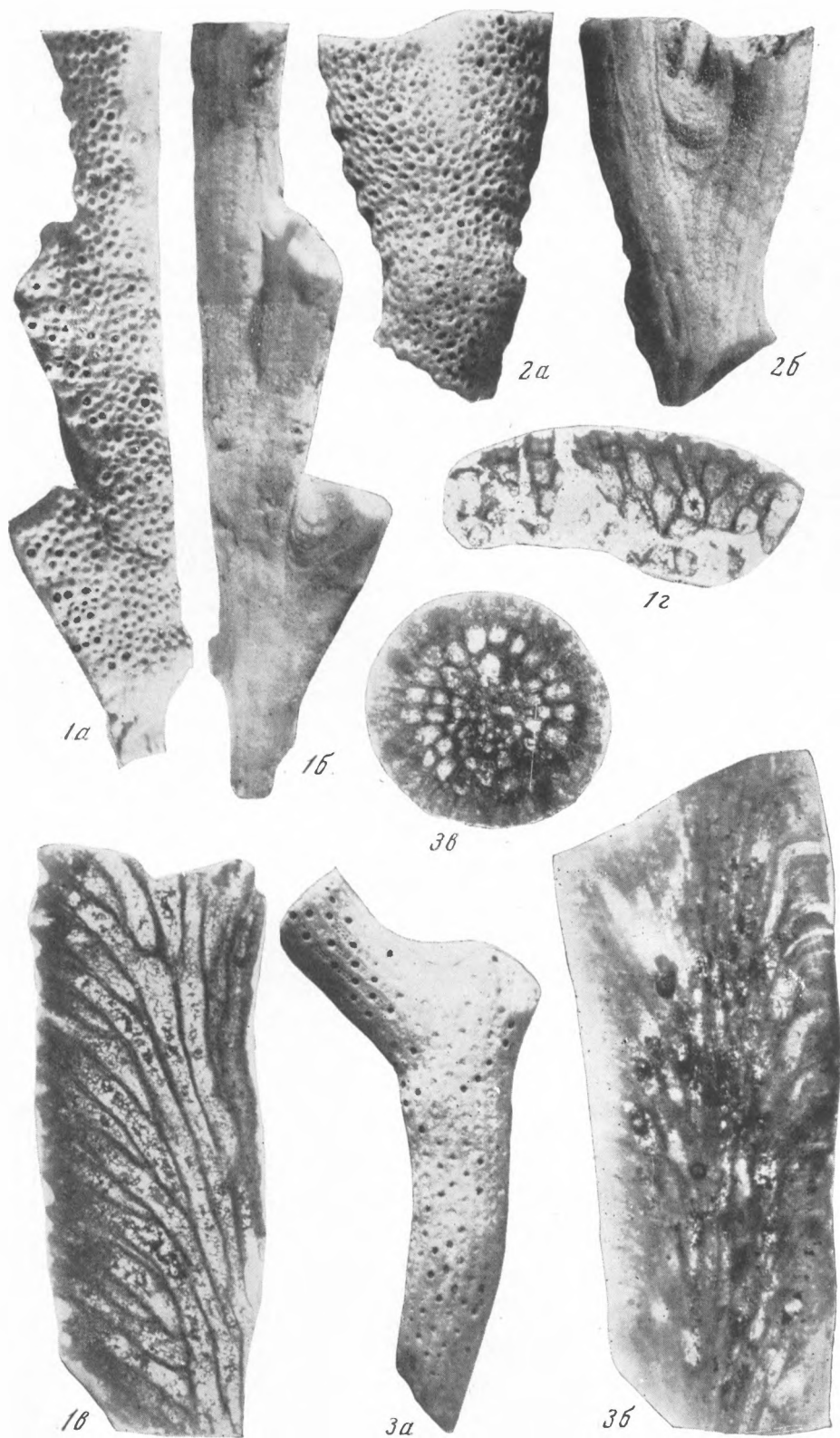
Т а б л и ц а XVII

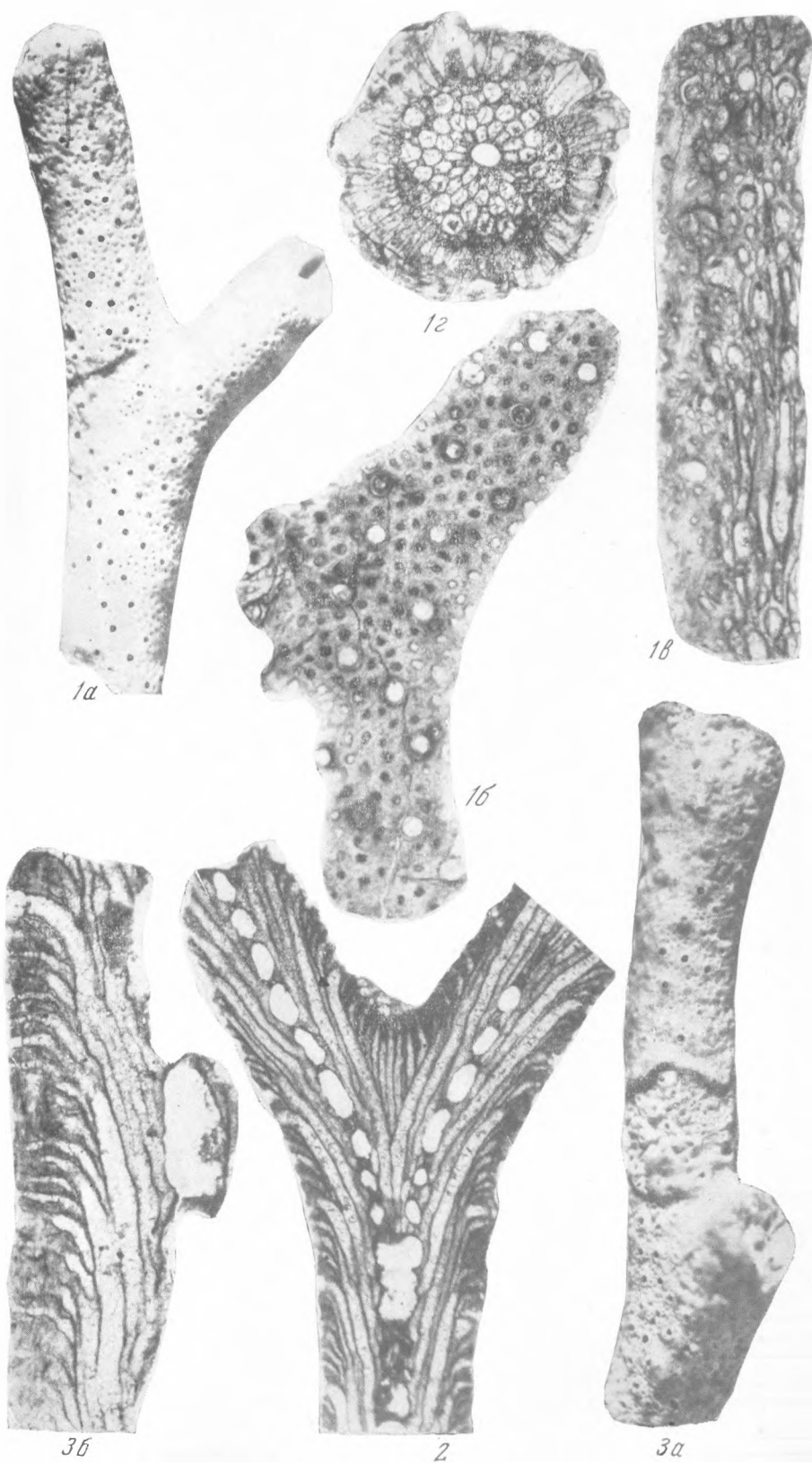
- Фиг. 1, 2. *Meliceritites volskensis* Viskova (стр. 73).
1 — голотип ПИН, № 2052/708. Саратовская обл., карьер завода «Красный Маяк» у г. Вольска; нижний маастрихт: a, b — участки зоария, $\times 12$; e — поперечное сечение, $\times 40$
2 — экз. ПИН, № 2052/705. Местонахождение и возраст те же: a — зоарий, $\times 12$; b — продольное сечение, $\times 40$
- Фиг. 3. *Meliceritites dentiferus* Viskova (стр. 74), голотип ПИН № 2052/554. Саратовская обл., гора Богданиха, близ г. Хвалынска; нижний маастрихт
 a, b — участки зоария, $\times 12$; e — продольное сечение, $\times 40$; g — поперечное сечение, $\times 40$

Т а б л и ц а XVIII

- Фиг. 1. *Meliceritites matesovae* sp. nov. (стр. 75), голотип ПИН, № 2052/703. Саратовская обл., карьер завода «Большевик» у г. Вольска; нижний маастрихт
 a, b — участки зоария, $\times 12$; e — тангенциальное сечение, $\times 40$; g — продольное сечение, $\times 40$; d — поперечное сечение, $\times 40$
- Фиг. 2. *Meliceritites spinosus* sp. nov. (стр. 77), голотип ПИН, № 2052/560. Саратовская обл., гора Богданиха, у г. Хвалынска; нижний маастрихт
 a — зоарий, $\times 12$; b — продольное сечение, $\times 40$; e — участок поперечного сечения, $\times 40$

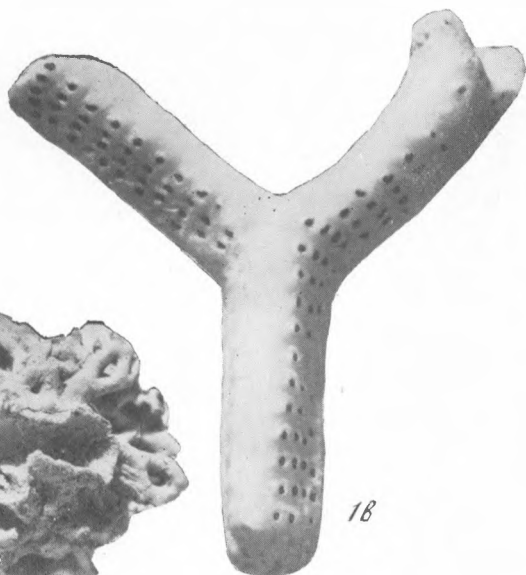




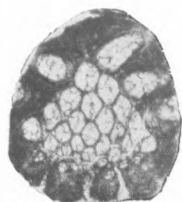




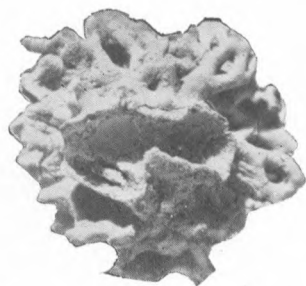
1a



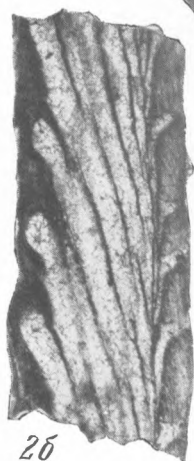
1b



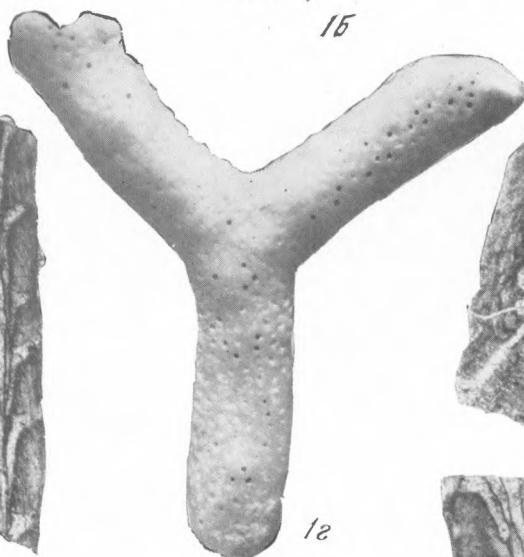
2b



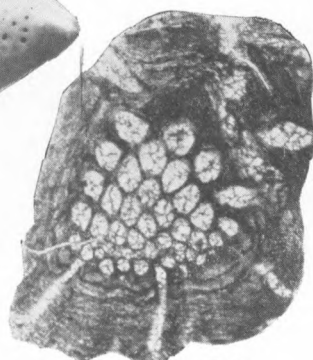
1c



2c



1d



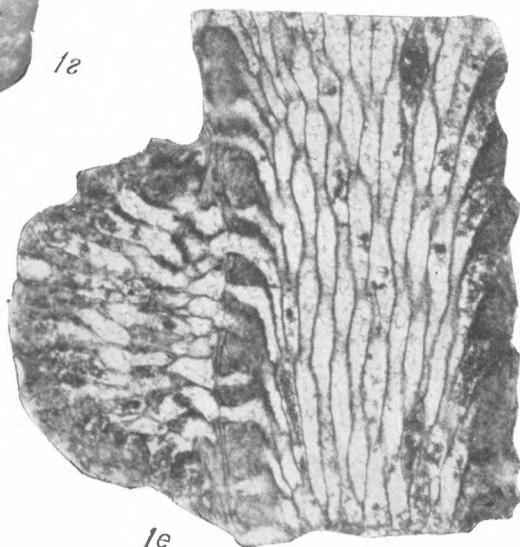
1e



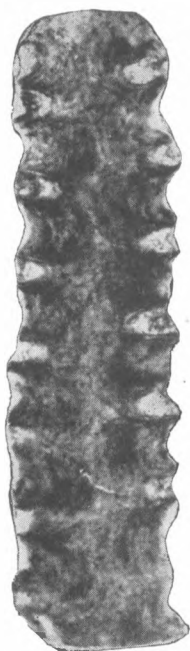
2a



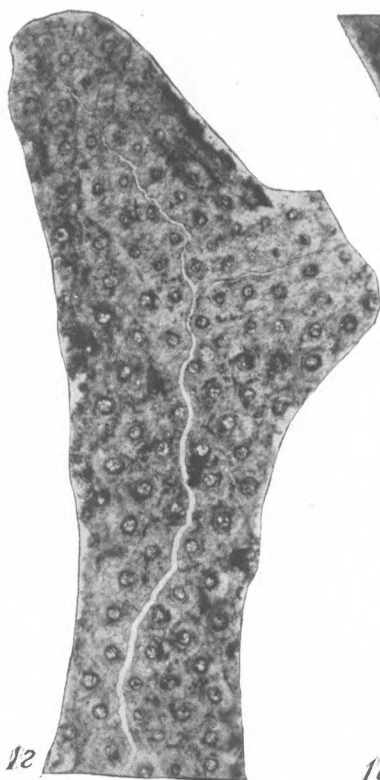
1f



1g



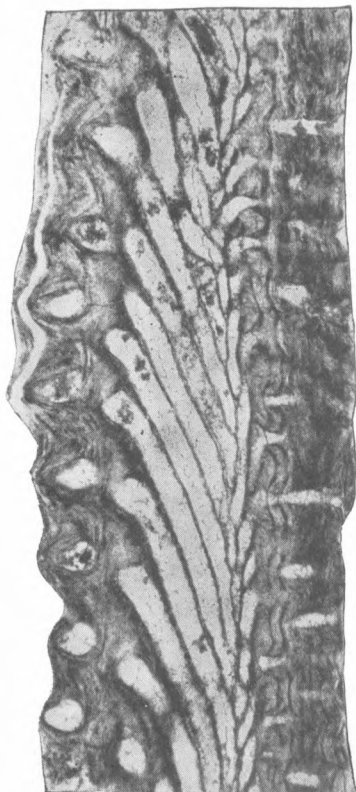
1a



12



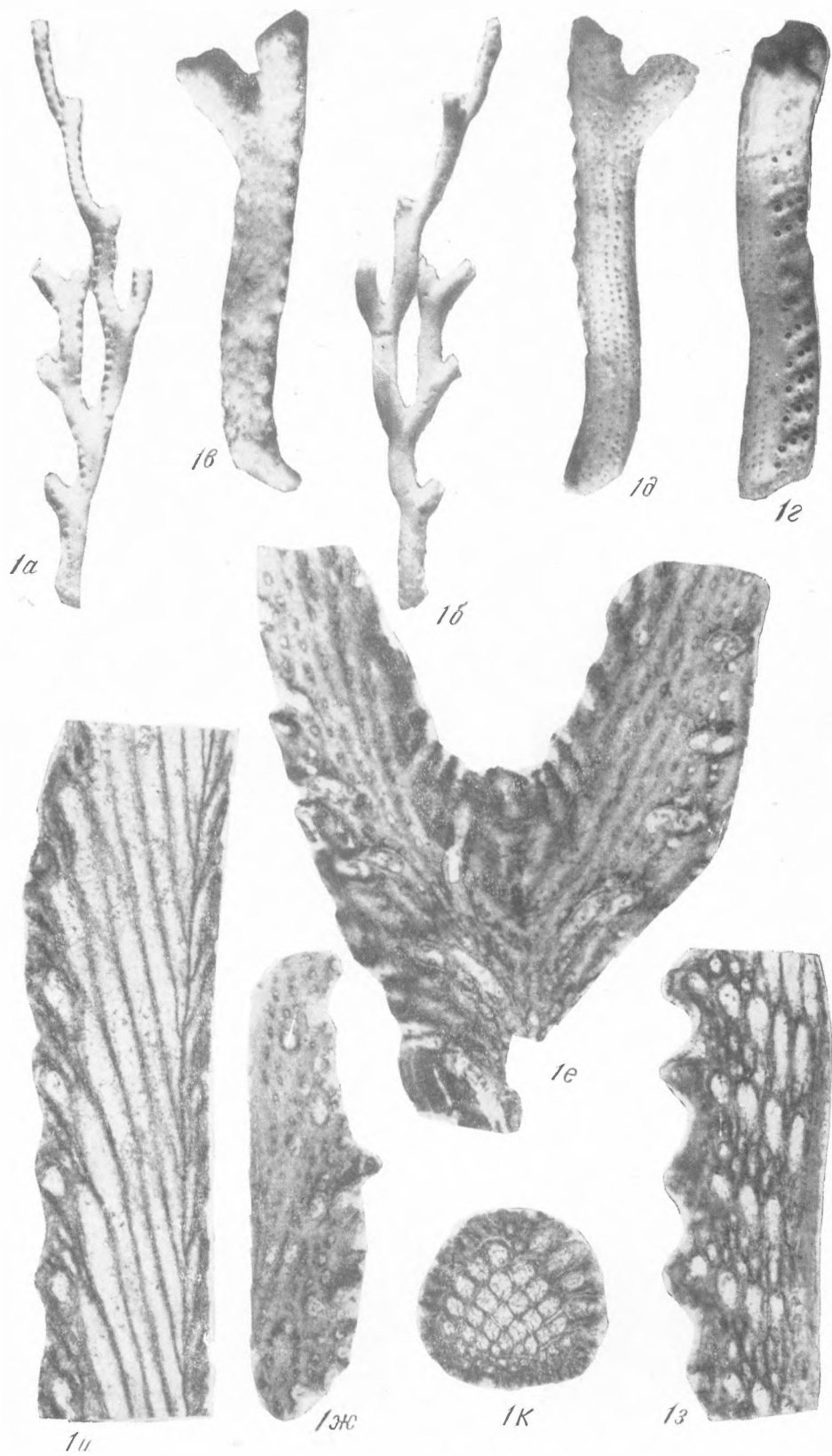
16

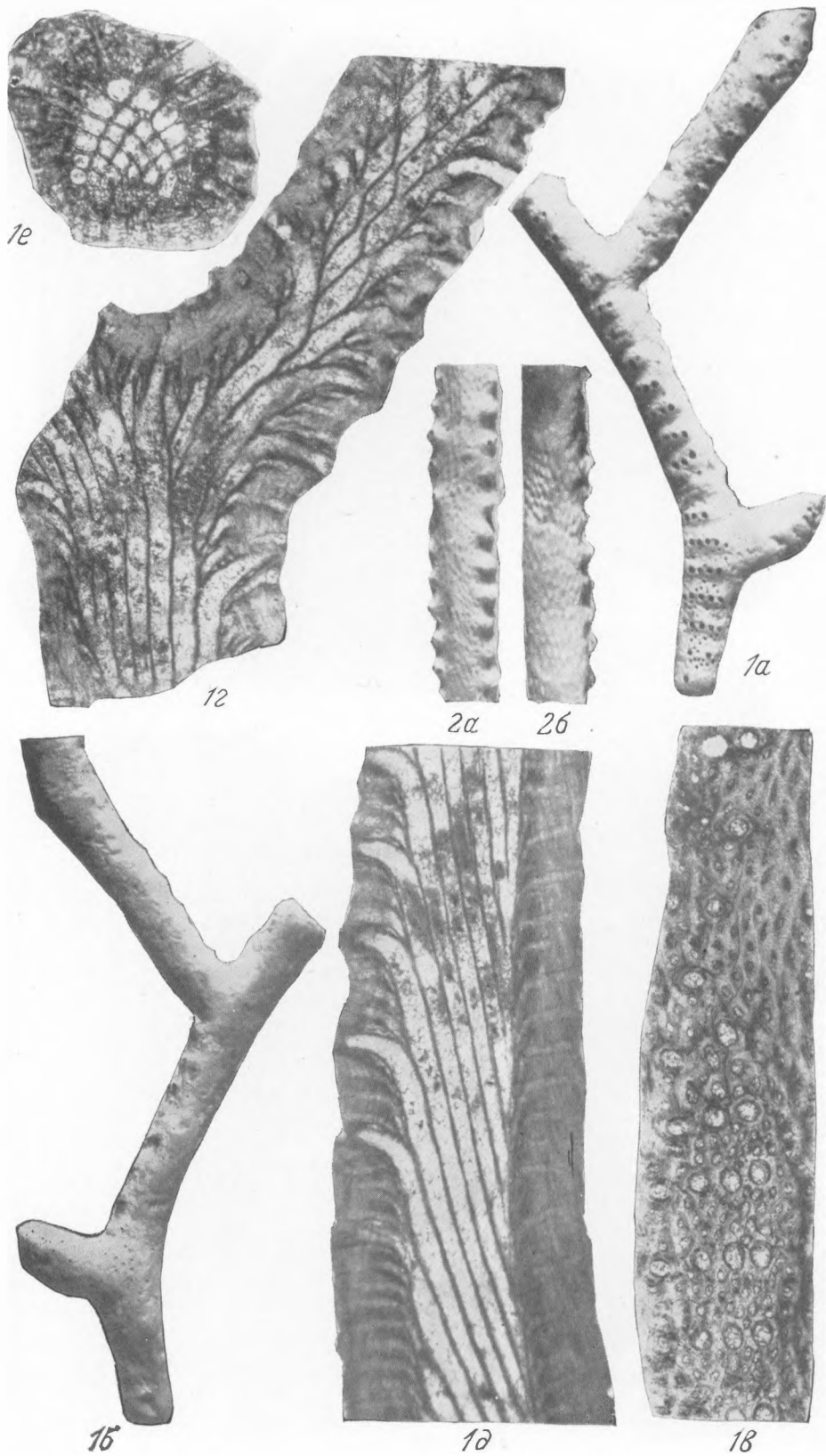


18



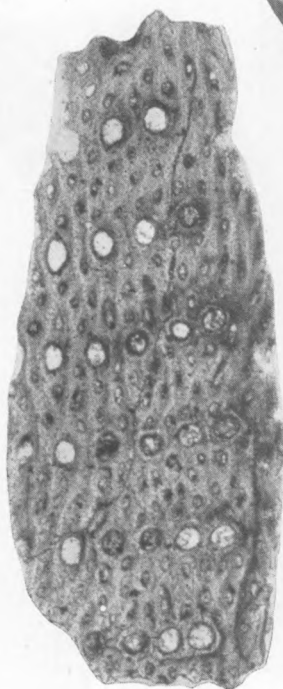
1d







15



12



1a



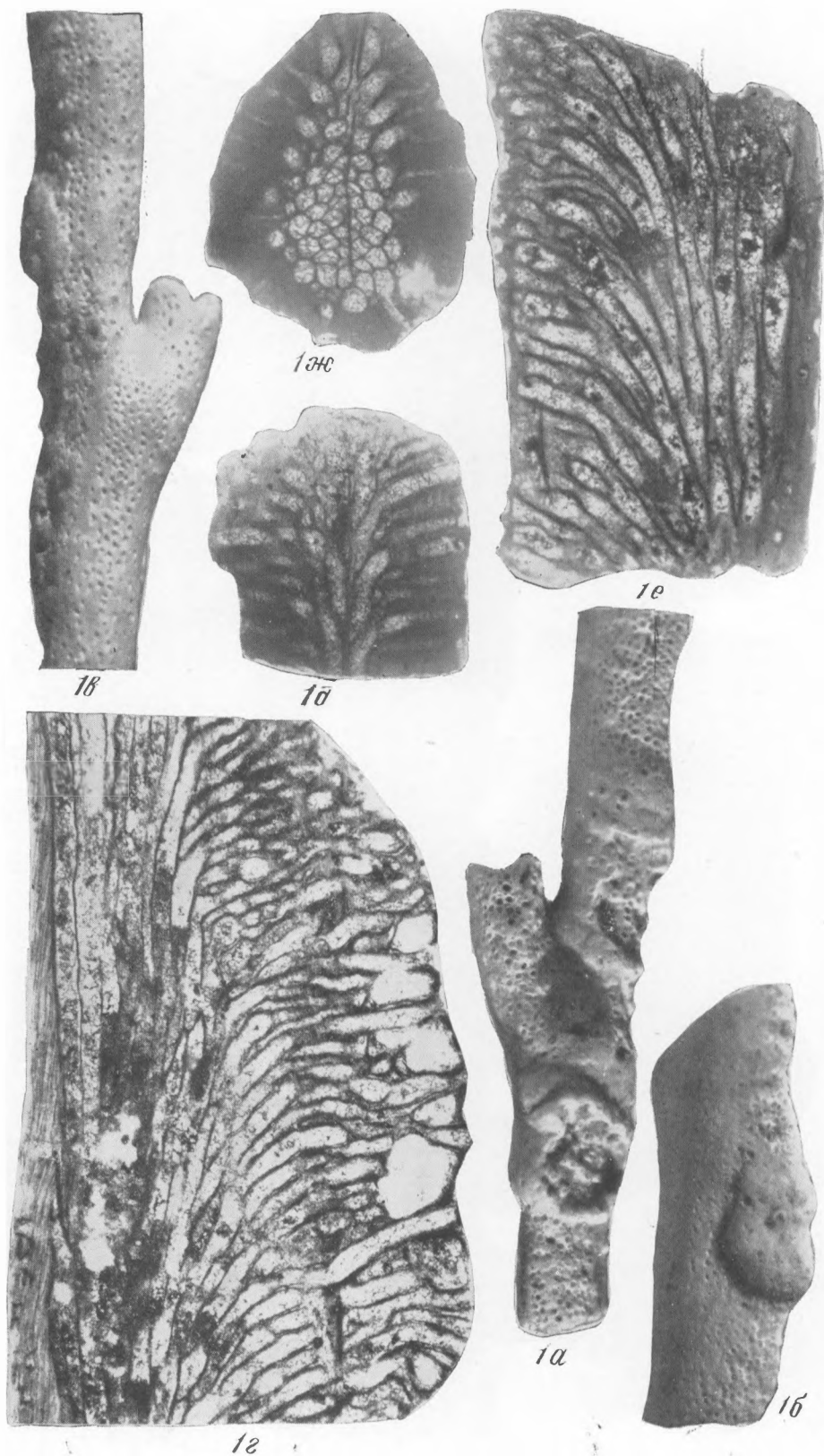
1b

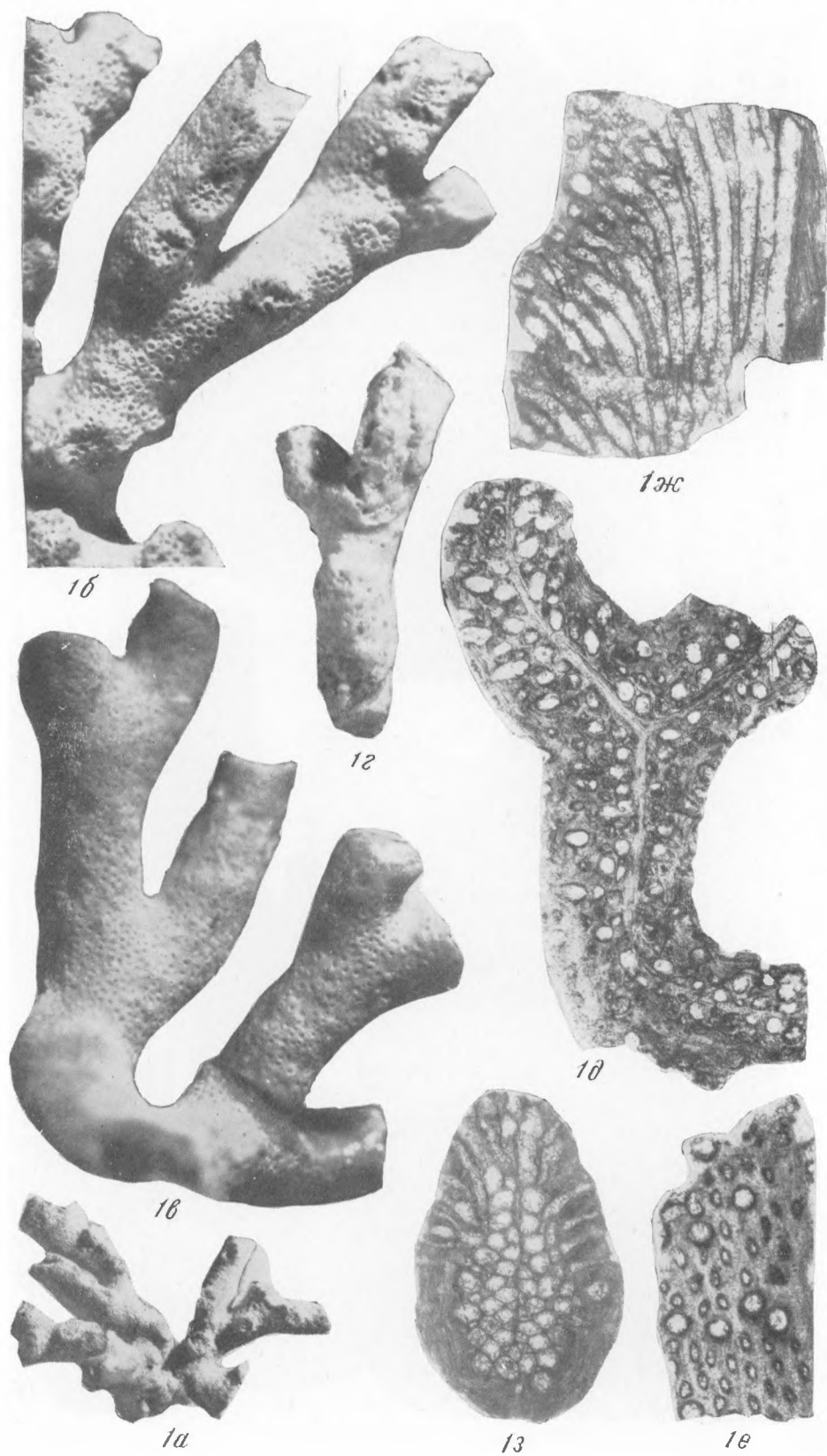


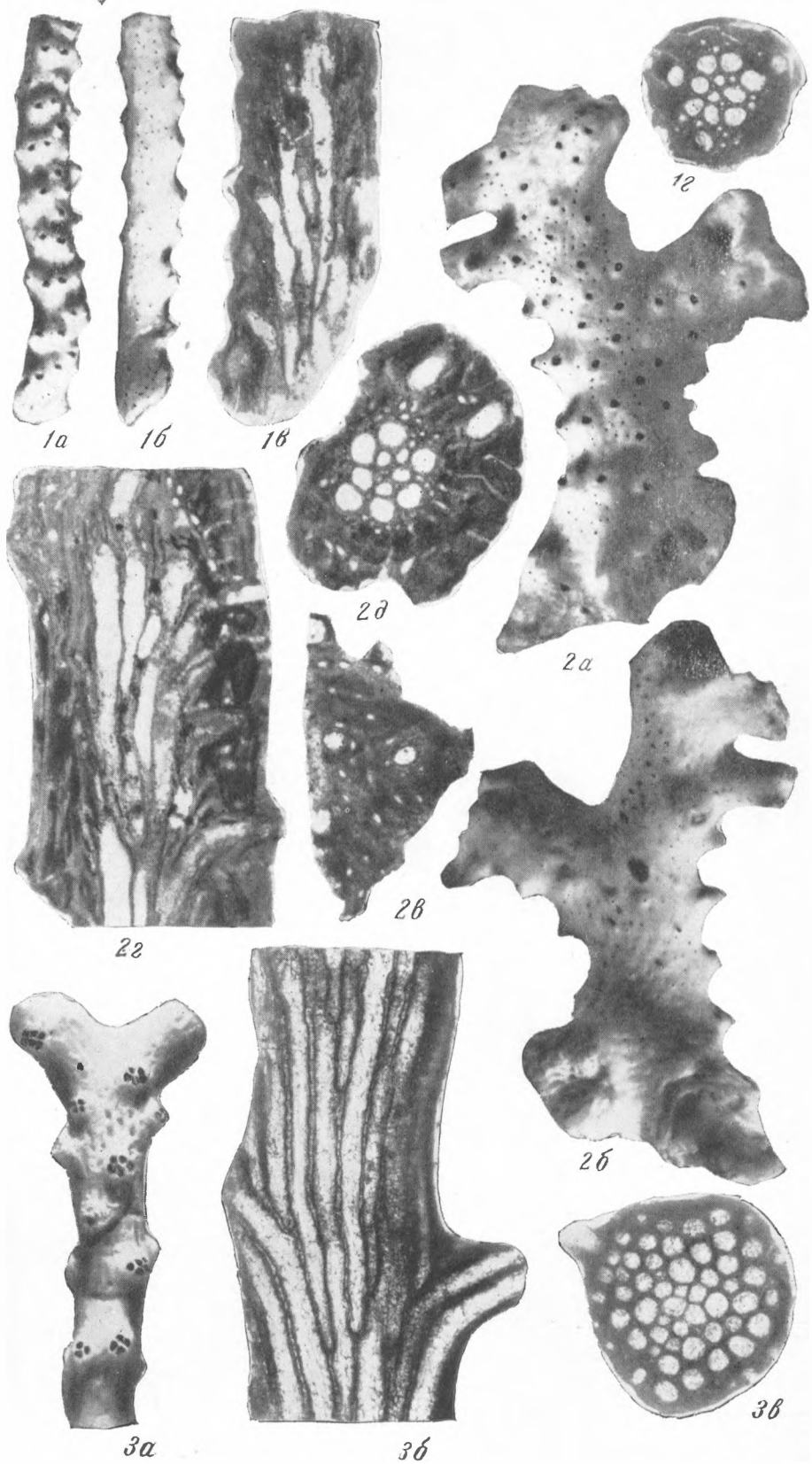
1d

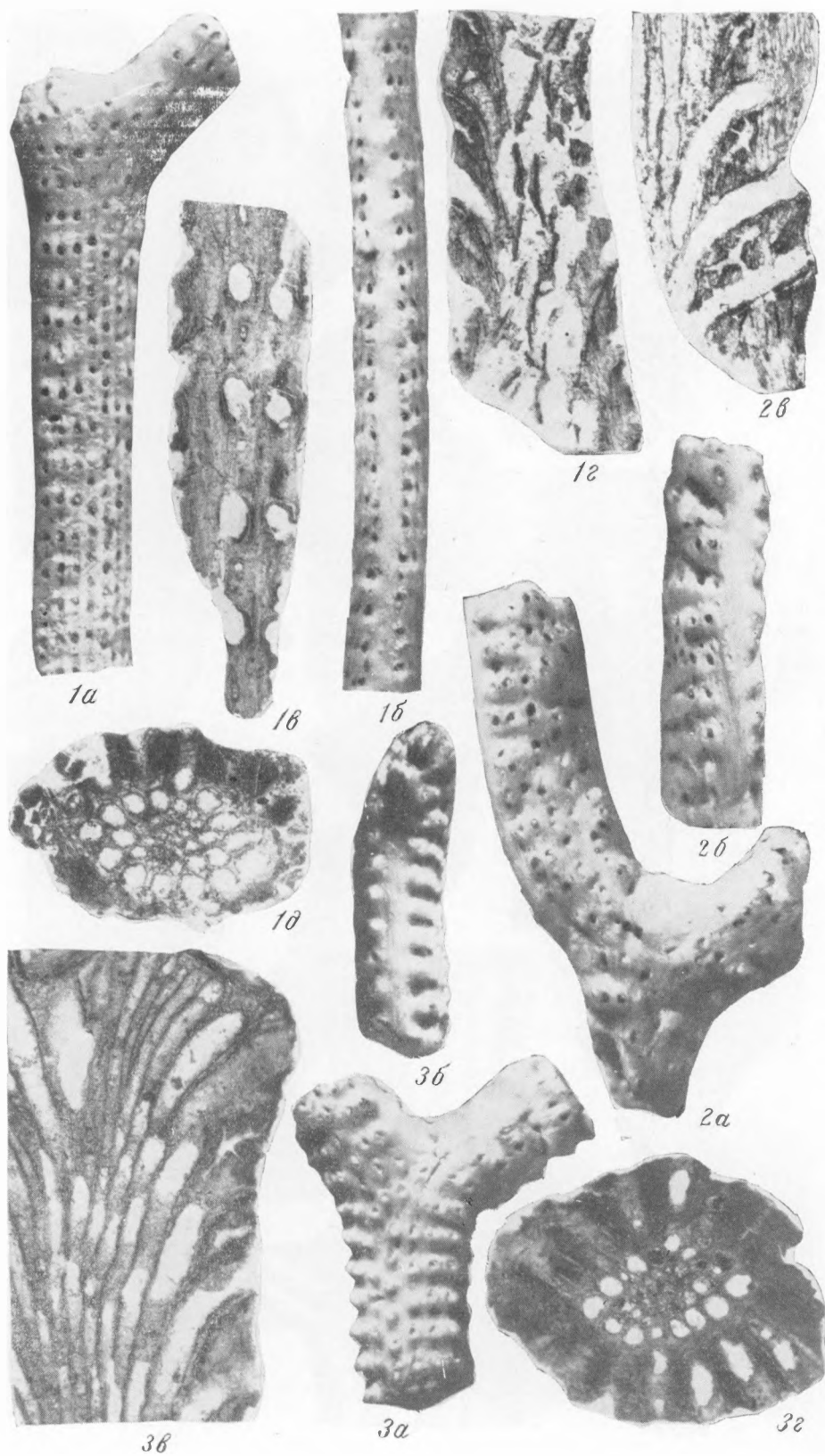


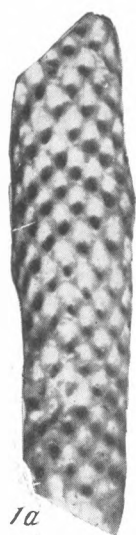
1e











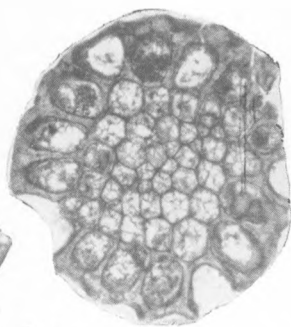
1a



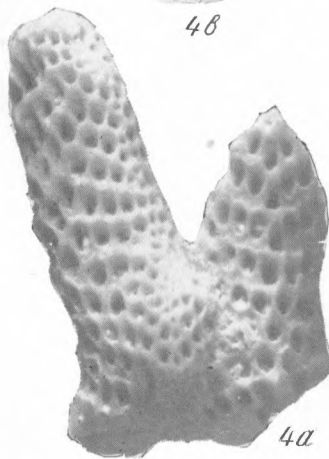
2



3a



4b



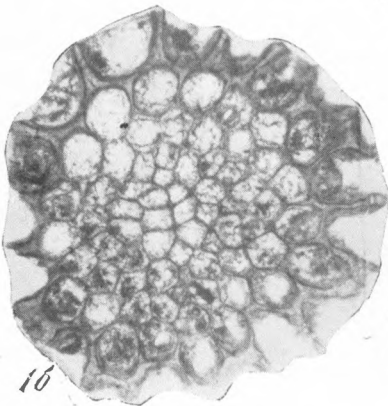
4a



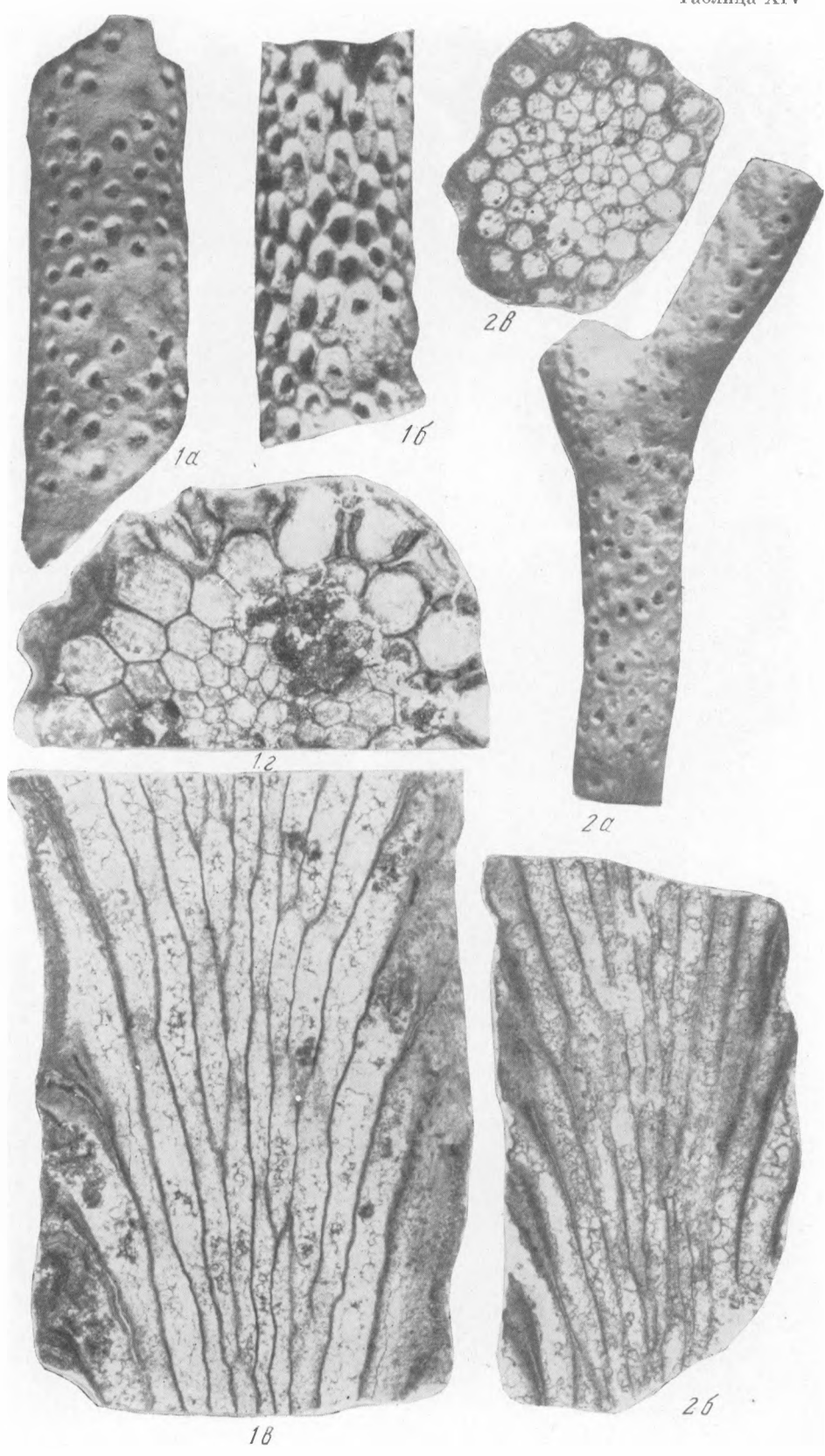
3b

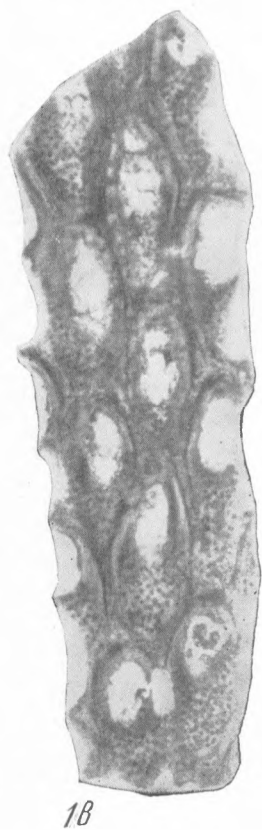
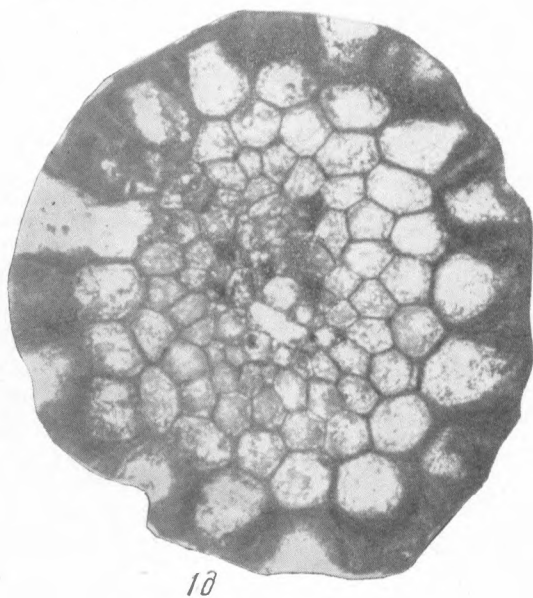
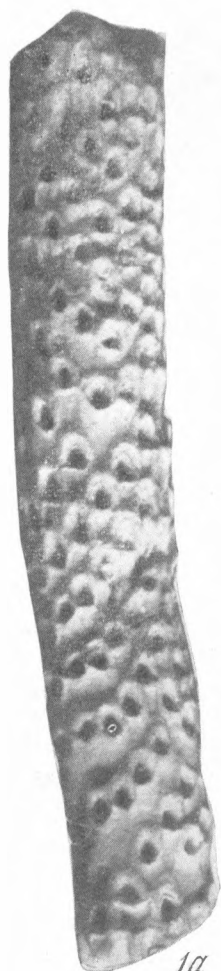


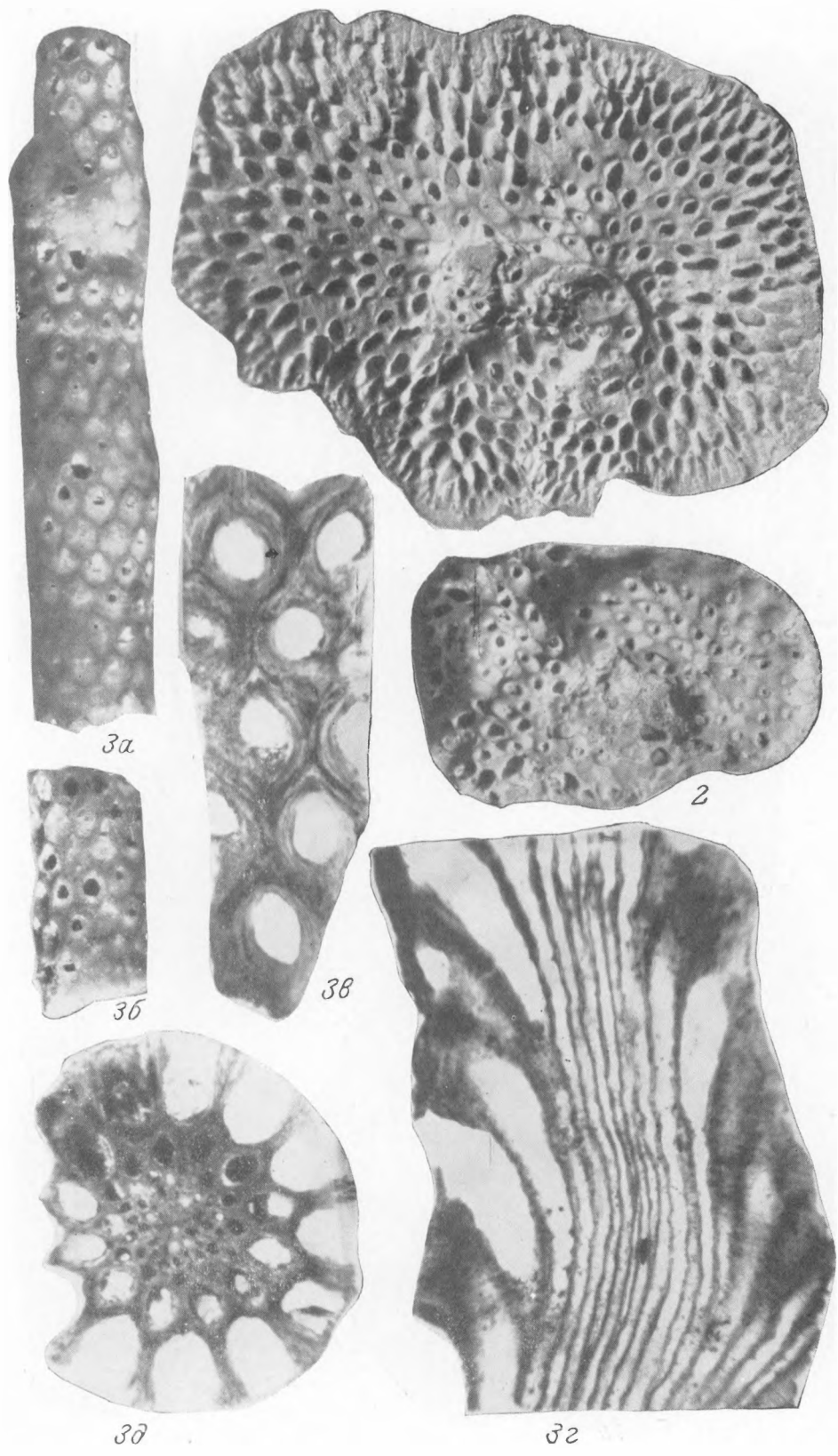
4c

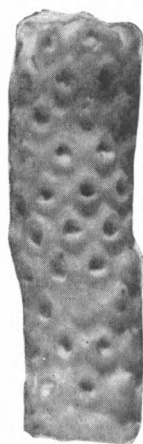


1b

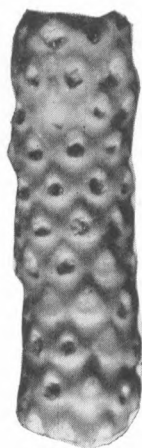




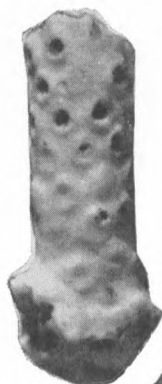




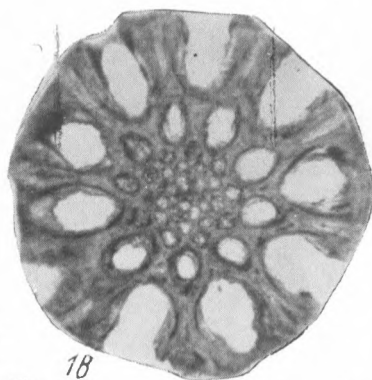
1a



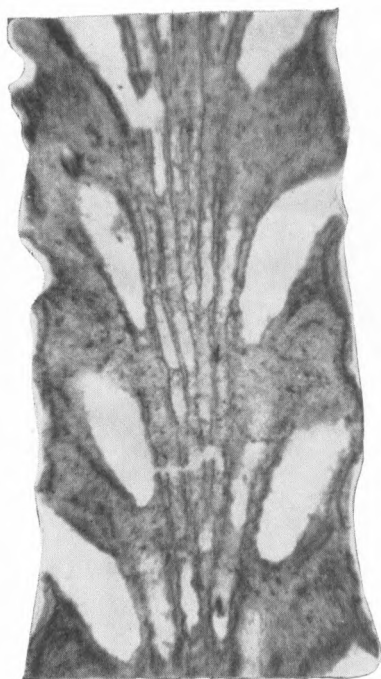
1b



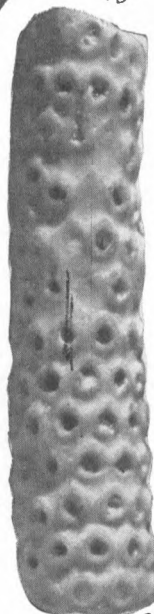
2a



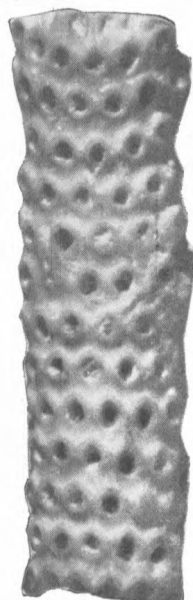
18



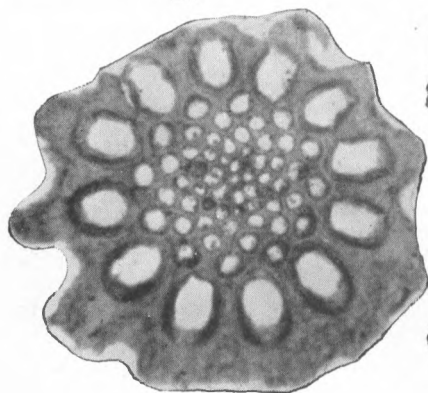
2b



3a



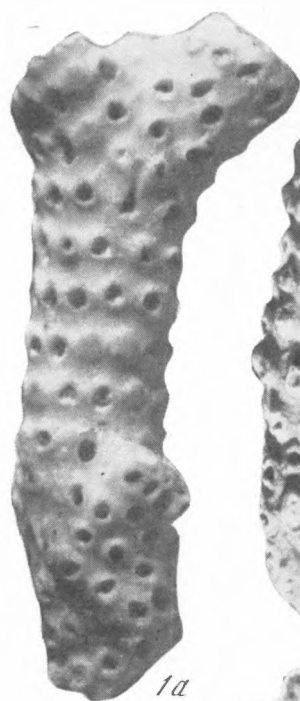
3b



32



38



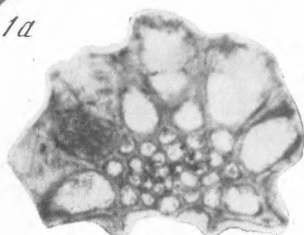
1a



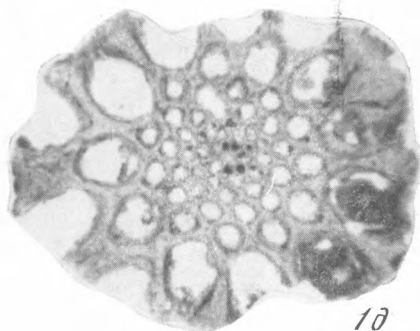
2a



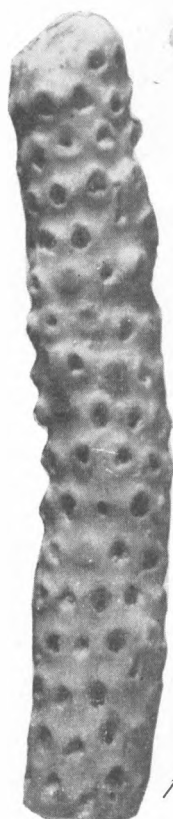
1c



2b



1d



1e



1b



2c

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
<i>Глава I.</i> История изучения меловых мшанок отряда Cyclostomata	7
<i>Глава II.</i> Морфология мшанок подотрядов Cancellata и Salpingina	13
1. Подотряд Cancellata	13
2. Подотряд Salpingina	22
<i>Глава III.</i> Описательная часть	28
Отряд Cyclostomata	28
Подотряд Cancellata	28
Семейство Cytididae	29
Род <i>Desmopora</i>	30
Род <i>Cyrtopora</i>	31
Род <i>Voigtiella</i>	33
Род <i>Neoretenoa</i>	35
Семейство Petaloporidae	36
Род <i>Petalopora</i>	38
Род <i>Cavarinella</i>	39
Семейство Crisinidae	41
Род <i>Crisina</i>	42
Род <i>Reteporidea</i>	45
Род <i>Hemicellaria</i>	48
Семейство Horneridae	51
Род <i>Phormopora</i>	52
Семейство Sulcocavidae	55
Род <i>Sulcocava</i>	55
Подотряд Salpingina	59
Семейство Semiccidae	60
Род <i>Filicea</i>	61
Род <i>Bisidmonea</i>	62
Семейство Eleidae	64
Род <i>Brachysoecia</i>	65
Семейство Melicerititidae	68
Род <i>Meliceritites</i>	69
<i>Глава IV.</i> Основные направления развития мшанок подотрядов Cancellata и Salpingina	79
<i>Глава V.</i> Стратиграфическое и географическое распределение позднемеловых мшанок Поволжья и Крыма	84
Литература	87
Таблицы I—XVIII и объяснения к ним	91

Лена Алексеевна Вискова
Позднемиеловые мшанки Cyclostomata
Поволжья и Крыма

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства *В. С. Ванин*
Технический редактор *И. А. Макогонова*

Сдано в набор 3/XII 1971 г.
Подписано к печати 14/IV 1972 г.
Усл. печ. л. 8,4+1,75 вкл. Уч.-изд. л. 9,2
Тираж 850 экз. Бумага № 2.
Тип. зак. 13. Т-06378.
Цена 92 коп.

Издательство «Наука».
Москва, К-62, Подсосенский пер., д. 21
2-я типография издательства «Наука».
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
4	1 стр.	А. А. Астрова	Г. Г. Астрова
85	25 св.	<i>Btsidmonea tetrago-</i>	<i>Btsidmonea tetragoniformis</i> Viskova и <i>Filicea danica</i> Viskova найдены близ г. Инкермана, по р. Черной; <i>Reteporidea gracilis</i> sp. nov., <i>R. krymica</i> sp. nov. и <i>R. magna</i> sp. nov. собраны в районах г. Инкермана, сел Большого Садового и Ска-
94	22 св.	продольное сечение, $\times 40$;	продольное сечение, $\times 40$; е — поперечное сечение, $\times 40$;