

УДК 564.7.713.574

ИДМОНЕИФОРМНЫЕ TUBULIPORINA (МШАНКИ STENOLAEMATA): ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ, ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ, НОВЫЕ ТАКСОНЫ

© 2004 г. Л. А. Вискова

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 14.08.2002 г.

Принята к печати 22.10.2002 г.

При одноплановом типе строения фронтальной стороны колоний идмонеиформных Tubuliporina важное таксономическое значение приобретают, независимо от формы и положения гонозооэциев, особенности развития других гетерозооэциев. Исследования в шлифах позволили выявить дополнительные их разновидности: рептозооэциии, стенозооэциии, ангулизооэциии и криптозооэциии. Идмонеиформные Tubuliporina, характеризующиеся стабильным разнообразием зооэциального диморфизма, рассматриваются в семействе Idmoneidae Busk, 1859. Описаны новые таксоны из верхнего мелопалеогена Белоруссии и Казахстана: *Idemona occultata* gen. et sp. nov., *Castellia repentina* gen. et sp. nov., *Erkosonea certa* sp. nov., *Lagonoecia neoglobulifera* sp. nov. и *L. cujululensis* sp. nov.

Идмонеиформные Tubuliporina, насчитывающие около двух десятков родов, составляют весьма своеобразную группу мшанок, распространенных со средней юры по ныне. Очевидно, не лишним будет еще раз напомнить, что их колонии характеризуются своеобразным одноплановым строением передней, или фронтальной стороны ветвей: автозооэциии, почкуясь у дорсальной стороны, открываются только на фронтальной, образуя по обеим сторонам срединной линии косые или поперечные однорядные фасцикли, состоящие из одного-трех или большего числа автозооэциев. Обратную, дорсальную сторону ветвей составляют либо задние стенки автозооэциев либо разнообразные гетерозооэциии, которые было принято в последние десятилетия относить только к кенозооэцииям (Brood, 1972; Pitt, Taylor, 1990; Taylor, Voigt, 1992; Taylor, Weedon, 2000 и др.). Кроме того, в колониях этих мшанок развит такой вид гетерозооэциев, как выводковые камеры-гонозооэциии, которые чаще развиваются на фронтальной стороне, реже на дорсальной, а иногда на верхушках ветвей, в виде вздутый разных форм и размеров.

Особенности положения и форма гонозооэциев у идмонеиформных Tubuliporina до сих пор являются определяющим признаком при установлении таксонов семейственного и особенно родового уровня (Canu, Bassler, 1920; Borg, 1944; Voigt, 1975, 1989; Voigt, Eiserhardt, 1995). Примером этого могут быть роды, в прямых колониях которых другие дорсальные скелетные структуры отсутствуют или внешне не выражены. Так, дорсальная сторона ветвей широко известного рода *Exidmonea* David, Mongereau et Pouyet, 1972 (поздний

мел – ныне), имеющего фронтальные гонозооэциии, образована задними стенками автозооэциев (David et al., 1972; Taylor, Voigt, 1992 и др.). То есть гетерозооэциии, кроме выводковых камер, у мшанок этого рода обычно не развиты, если не считать кенозооэциии опорной пластины, поднимающиеся у основания колоний. Возможно, нет их также у видов рода *Coronidmonea* Voigt, 1975 (палеоцен, даний), так как в диагнозе этого рода они не упоминаются, а гонозооэциии, в отличие от таковых у *Exidmonea*, расположены в центре грибовидных головок, венчающих верхушки ветвей. Соответственно, по латеральному и дорсальному положению выводковых камер были установлены ископаемые роды *Lagonoecia* Canu et Bassler, 1920 и *Tervidmonea* Voigt et Eiserhardt, 1995, в диагнозах которых отмечалось (как оказалось, ошибочно) отсутствие кенозооэциев. Более подробно последние два рода будут рассмотрены ниже.

К сожалению, на ископаемом материале гонозооэциии встречаются не так часто. Если они не наблюдаются, то при идентификации фрагментов колоний этих мшанок возникают значительные трудности: при одноплановом строении фронтали и отсутствии выводковых камер мшанки упомянутых выше и некоторых других родов трудно отличить от хорошо известного рода *Exidmonea*. В то же время анализ литературных данных и впервые изученного материала из позднего мела-палеогена Белоруссии и Казахстана показал, что различия между родами идмонеиформных Tubuliporina, даже при наличии гонозооэциев, могут определяться особенностями развития целого ряда других зооэциальных структур – дорсальных и латеральных. Однако без детального

исследования внутреннего строения колоний в шлифах различия между дорсальными гетерозооэциями не улавливаются. В настоящее время нередко анализируются только внешние особенности колоний, сходство между которыми усиливается проявлением гомеоморфии, очень распространенной у этих мшанок. Один из примеров такого подхода рассматривается в данной статье при описании рода *Lagooecia*.

Автор считает необходимым еще раз (Вискова, 2002) подчеркнуть ошибочность утверждения, что все скелетные структуры, развивавшиеся на лишенной автозооэциев дорсальной стороне колоний идмонеиформных мшанок должны относиться только к одному типу гетерозооэциев – к кенозооэциам. Проведенные исследования не позволяют согласиться с мнением К. Бруда (Brood, 1972, с. 48), что между всеми дорсальными гетерозооэциями отсутствуют анатомические различия, а разные форма и размеры их не имеют особого значения и потому должны принадлежать к кенозооэциам. К сожалению, некоторые авторы (Pitt, Taylor, 1990; Taylor, Voigt, 1992; Taylor, Weedon, 2000 и др.), очевидно, разделяют точку зрения Бруда. Однако в свое время именно Э. Фогт (Voigt, 1964) обратил внимание на различия между короткими восходящими нематопорами (нематозооэциями) у *Heterocrisina* Gabb et Horn, 1860, восходящими длинными и тонкими кенозооэциями у *Crisisina* Orbigny, 1847 и нисходящими тонкими фирматопорами (фирматозооэциями) у *Idmidronea* Canu et Bassler, 1920.

Результаты проведенного анализа показали, что все установленные ранее (Gregory, 1896; Canu, Bassler, 1920) и выявленные в настоящей работе различные гетерозооэции, хорошо выраженные или совсем не проявляющиеся на поверхности колоний, четко группируются в два типа. Поскольку различия между гетерозооэциями приобретают особую таксономическую значимость, рассмотрим их более подробно.

Гетерозооэции первого типа. Это зооэции, изначально не имеющие терминального отверстия. Они известны под названием кенозооэциев. У современных мшанок кенозооиды лишены не только какого-либо наружного отверстия, но и функционирующего полипида (Vogt, 1926; Клюге, 1962 и др.). Обычно они служат для прикрепления к субстрату, конструктивному укреплению колоний и связи зооидов между собой. Кенозооиды также могут играть роль в образовании автозооидов. Это возможно благодаря живой мезенхиматозной ткани, заполняющей их полости и носящей эмбриональный характер с большой образовательной способностью. Очевидно, такое же значение имели они и у древних мшанок. Как показывает исследование ископаемых инкрустирующих и прямых свободно растущих колоний ид-

монеиформных *Tubuliporina*, встречающиеся у них кенозооэции характеризуются различными особенностями своего развития. На основании этого предлагается среди них различать рептозооэции, стенозооэции и ангулизооэции.

Рептозооэции (*reptozoecia*, от *reptare* лат. – ползать и *zoecium*). Разновидность кенозооэциев, представленных более или менее уплощенными или полуцилиндрическими трубками, которые стелются по субстрату и имеют меньшие или большие по сравнению с автозооэциями размеры. Как правило, рептозооэции развиты в инкрустирующих колониях мшанок, а также на начальных стадиях роста прямых свободных колоний, у которых они формируют опорную пластину. Например, к рептозооэциям предлагается относить кенозооэции, развитые в инкрустирующих колониях мшанок таких родов, как *Idmonea* Lamouroux, 1821 (средняя юра–?ныне) с фронтальными гонозооэциями на стелющихся ветвях, и *Reptoclausa* Orbigny, 1853 (средняя юра–мел) с гонозооэциями на выступающих гребнях субколоний. У первого рептозооэции образуют по латеральным сторонам основания ветвей узкую краевую кайму, а у *Reptoclausa* они формируют базальный слой между гребнями, при этом рептозооэции дают начало новым субколониям и связывают их между собой (Canu, Bassler, 1926; Mongereau, Walter, 1965; Voigt, 1967; Pitt, Taylor, 1990; Вискова, 2001 и др.).

Стенозооэции (*stenozoecia*, от *stenos* греч. – узкий и *zoecium*). Разновидность кенозооэциев, формирующих дорсальную сторону прямых колоний, представлены вертикальными, параллельными морфологической оси ветвей, очень узкими нитевидными трубочками, не отделяющимися или отделяющимися от автозооэциев внутренней дорсальной пластиной. Их диаметр значительно меньше диаметра автозооэциев, за исключением начальных стадий роста последних, когда они не отличимы от стенозооэциев. На поверхности стенозооэции выражены более или менее четкой нитевидной продольной ребристостью, связанной с их разделительными вертикальными стенками.

Дорсальная сторона колоний может быть образована многими слоями стенозооэциев или всего одним слоем. К многослойным стенозооэциям предлагается относить кенозооэции мшанок рода *Crisisina* Orbigny, 1847 (поздний мел–палеоцен), у которого известны глобулярные латеральные и дорсальные гонозооэции. Внутреннее строение колоний *Crisisina* было изучено Фогтом (Voigt, 1964), который впервые показал, что их дорсальная сторона сформирована узкими кенозооэциями, развивавшимися параллельно автозооэциям и не отделявшимися от них базальной (дорсальной) пластиной (Voigt, 1964, с. 428–429, табл. IV, фиг. 1–7). Стенозооэции, образующие только один слой, от-

деленный от автозоооциев внутренней дорсальной пластиной, впервые были рассмотрены как кенозоооци на примере мшанок рода *Lagonoecia* (Вискова, 2003). В настоящей статье однослойные стенозоооци описываются у двух новых видов этого рода – *L. neoglobulifera*, *L. cujulusensis* (табл. VI, фиг. 1–6; рис. 2).

Ангулизоооци (*angulizoecia*, от *angulus lat.* – угол и *zoecium*). Разновидность кенозоооциев, формирующих дорсальную сторону прямых колоний, представлена вертикальными, параллельными морфологической оси ветвей, относительно широкими призматическими трубками, которые образуют несколько четких однорядных слоев нарастания по неполной спирали. Их поперечные прямоугольные или четырехугольные сечения имеют размеры меньшие или почти равные таковым автозоооциев. В продольном сечении ветвей ангулизоооци почти не отличаются от проксимальной и срединной частей автозоооциев. На поверхности ангулизоооци выражены неравномерной продольной ребристостью, соответствующей их разделительным вертикальным стенкам. Эти впервые выделенные дорсальные структуры рассмотрены при описании *Castellia gerentina* gen. et sp. nov. (табл. VI, фиг. 1, см. вклейку).

Гетерозоооци второго типа. Этот тип объединяет гетерозоооци, имеющие терминальные отверстия, которые открываются на дорсальной стороне или обращены к ней. К числу гетерозоооциев второго типа было предложено (Вискова, 2002) относить такие уже известные их разновидности, как дактилетры, нематозоооци, тергозоооци и фирматозоооци. В этот тип включены также впервые установленные и описанные в данной работе криптозоооци. К сожалению, все функции упомянутых гетерозоооциев пока не раскрыты. Формируя дорсальную сторону прямых ветвей, они, несомненно, способствовали их конструктивному укреплению, а также поддержанию связей между ними и автозооидами через систему соединительных пор в их стенках. Наличие первичных терминальных отверстий и более или менее крупные их размеры позволяют предположить, что в них могли функционировать редуцированные полипиды с одним или несколькими щупальцами, или другие образования, которые могли принимать участие в очистке колонии от взвеси, в создании дополнительных токов воды по направлению к автозооидам или ее отвода и т.п. Возможно, деятельность гетерозооидов координировалась с действиями автозооидов. По мере роста колонии и ее старения, отверстия у одних гетерозооидов закрывались известковыми пористыми пластинами, у других затягивались известковыми отложениями частично или полностью. Ниже приводятся краткие сведения об отнесенных ко второму типу гетерозоооциев, уста-

новленных и неоднократно описанных ранее, а также основная характеристика криптозоооциев, выделенных впервые.

Дактилетры (*dactylethrae*). Этот термин был предложен Дж. Грегори (Gregory, 1896). В нашем материале дактилетры представлены у нового и самого древнего вида рода *Erkosonea* Canu et Bassler, 1920 – *E. certa* sp. nov. из маастрихта Казахстана (табл. VI, фиг. 4). Ранее мшанки этого рода были известны только из эоцена США. Выводковые камеры у них фронтальные, на всю ширину ветви.

Названия трех следующих видов гетерозоооциев были предложены Ф. Каню и Р. Басслером (Canu, Bassler, 1920): нематопоры (*nematopores*), фирматопоры (*firmatopores*), тергопоры (*tergopores*). Поскольку эти скелетные элементы не имеют ничего общего с порами, а являются зоооциальными образованиями с такой же микроструктурой стенок, как у автозоооциев (Brood, 1972; Вискова, 1972, 1992, 2000), для них автором были предложены несколько видоизмененные названия, а именно: нематозоооци, тергозоооци и фирматозоооци.

Нематозоооци. Характер их строения особенно детально был рассмотрен Фогтом на примере мшанок рода *Heterocrisina* Gabb et Horn, 1860 (поздний мел–палеоцен), имеющего фронтальные, как у большинства родов, гонозоооци (Voigt, 1964, с. 432–433, табл. III, фиг. 1–6).

Тергозоооци. Наиболее ярко они представлены у разных видов рода *Pleurogona* Canu et Bassler, 1920 (палеоцен–?ныне), у которого встречаются как фронтальные, так и латеральные гонозоооци (Canu, Bassler, 1920, 1922; Вискова, Эндельман, 1971 и др.).

Фирматозоооци. Более или менее детально они описаны у различных видов рода *Idmidronea* Canu et Bassler, 1920 (поздний мел–ныне), обладающего фронтальными выводковыми камерами (Canu, Bassler, 1920; Borg, 1944; Voigt, 1951, 1964; Вискова, Эндельман, 1971). Среди них можно отметить вид *I. macilenta* (Hagenow, 1851), достаточно широко распространенный в маастрихте Западной Европы (Voigt, 1951), но впервые обнаруженный в верхнем маастрихте Казахстана (рис. 1).

Криптозоооци (*cryptozoecia*, от *cryptos греч.* – скрытый и *zoecium*). Округло-призматические трубки, диаметр которых чуть меньше диаметра проксимальной половины автозоооциев, но они заметно отличаются от последних отсутствием воронковидного расширения в дистальной части. Криптозоооци почкуются от автозоооциев с образованием внутренней дорсальной пластины, вдоль которой вытягиваются высоко вверх под очень острым углом, постепенно отклоняясь в противоположную от автозоооциев сторону, почти достигая длины последних. Отверстия крипто-

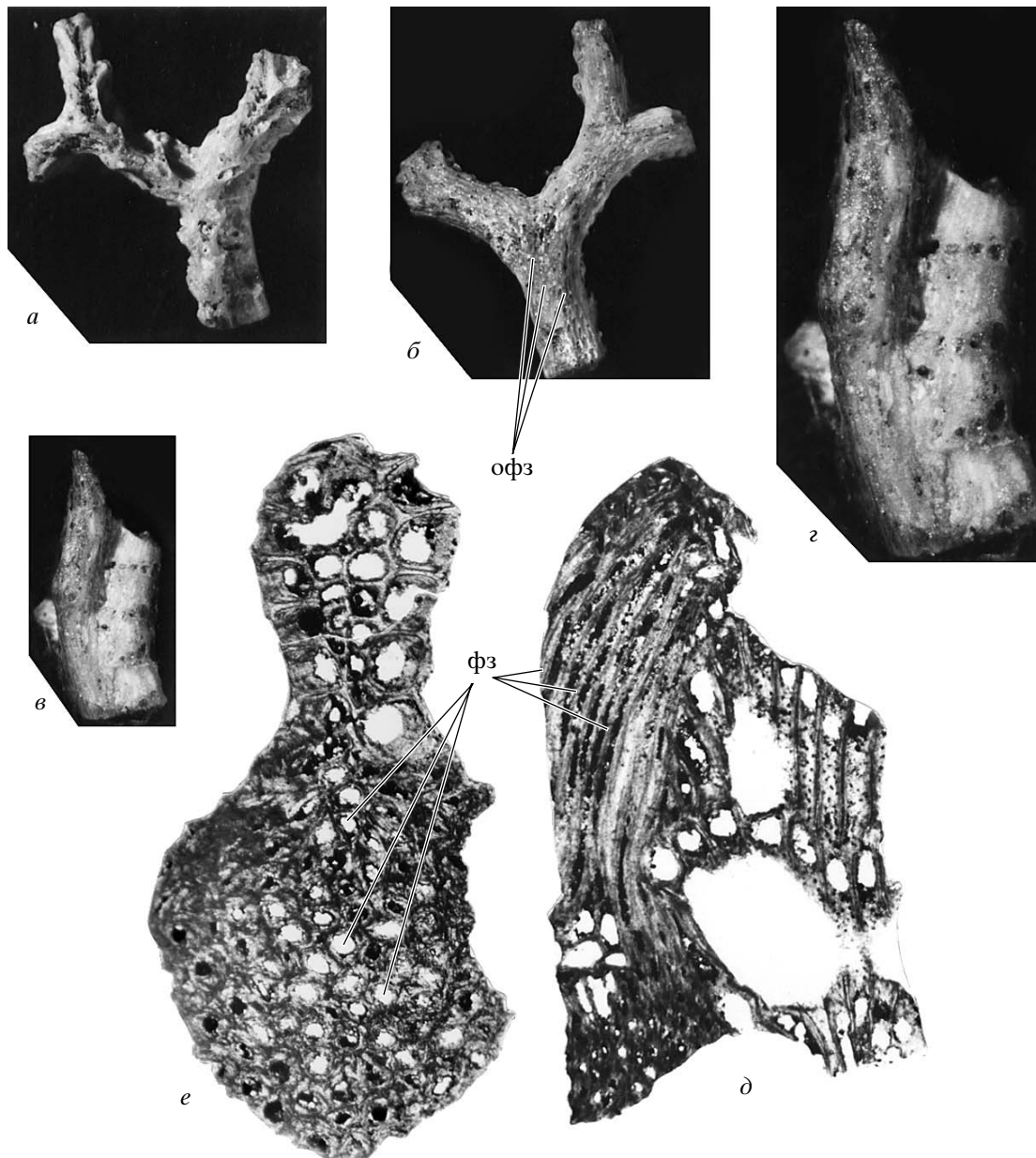


Рис. 1. *Idmidronea macilenta* (Hagenow, 1851); экз. ПИН, № 3068/139; Казахстан, западный чинк Устюрта, северо-западный Байсарлы; верхний маастрихт; *a–в* – внешний вид фрагмента колонии ($\times 12$): *a* – с фронтальной стороны, *б* – с дорсальной, видны скошенные книзу отверстия фирматозооциев; *в* – с латеральной стороны, видна выступающая толстая корка (слева); *г* – то же ($\times 24$); *д* – продольно-тангенциальное сечение, видны многослойные фирматозооциии (слева), устья автозооциев и псевдопоры в наружных стенках автозооциев ($\times 40$); *е* – поперечное сечение, в нижней половине видны угловато-округлые сечения фирматозооциев, формирующих необычно толстую дорсальную сторону колонии ($\times 60$). Обозначения: офз – отверстия фирматозооциев, фз – фирматозооциии.

зооциев на поверхности не выражены, так как скрыты под общеколониальным известковым слоем дорсальной стороны ветвей. Слабо выступающие на ней продольные тонкие ребра соответствуют разделительным вертикальным стенкам криптозооциев. Эти четко выраженные дорсальные структуры, характеризующие *Idemona occultata* gen. et sp. nov. (табл. VI, фиг. 2), отличаются от других гетерозооциев второго типа

тем, что их отверстия не имеют выхода на поверхность колонии.

Обсуждение. Необходимо еще раз отметить, что разнообразие гетерозооциев в колониях идмонеформных *Tubuliporina* не всегда проявляется во внешнем облике колоний. За исключением рептозооциев, особенности развития остальных гетерозооциев могут быть вскрыты только в ориентированных срезах колоний. Более того,

наличие отверстий на дорсальной стороне, как правило, не определяет, к какой разновидности гетерозоооциев они принадлежат. Исключением могут быть только дактилетры, которые обычно закрыты пористыми известковыми пластинами.

При одноплановом типе строения фронтальной стороны колоний этих мшанок особенности внутреннего строения их дорсальной стороны становятся определяющими признаками даже при наличии выводковых камер. Ведь форма, размер и положение гонозооидов, в которые трансформируются фертильные зооиды, не влияют на характер почкования автозооидов и гетерозооидов и, следовательно, на общий план строения колонии. Проксимальная часть фертильного зоооциев не отличается от таковой автозоооциев, и, очевидно, поэтому ее описание даже не входит в характеристику гонозоооциев. В качестве гонозоооциев, как правило, рассматривается только дистальная часть фертильного зоооциев, в разной степени расширенная и выпуклая. Именно эта дистальная часть, принимаемая за гонозоооциев, прилегает своей нижней поверхностью к одной из сторон колонии, например, к фронтальной, как у мшанок рода *Idmidronea* (Schaefer, 1991, табл. 2, фиг. 3; табл. 3, фиг. 1), или к латеральной и дорсальной сторонам, как, например, у видов *Crisisina* (Voigt, 1964, табл. IV, фиг. 4, 5) и *Lagonoecia* (табл. VII, фиг. 1, 2, 6б, 6г, см. вклейку). В другом случае она слегка или частично погружена вдоль срединной линии фронтали и между фасциклями, как, например, у видов рода *Heterocrisina* (Voigt, 1964, табл. III, фиг. 4, 5). Здесь затрагиваются дистальные части автозоооциев, которые становятся несколько укороченными, но это не изменяет сложившийся внутренний план строения колонии. Коррелятивные связи между положением и формой гонозоооциев и типом строения колоний у идмонеиформных *Tubuliporina* не просматриваются, если не считать особенностей почкования и начальных стадий роста, которые являются общими для автозоооциев и гонозоооциев. Эти особенности, как отмечает П. Шэфер (Schaefer, 1991), характеризуют зависимые признаки, контролируемые колонией, и они подходят для высоких таксономических категорий; независимые признаки, лишённые такого контроля, подходят для более низких таксономических категорий. Очевидно, следует полагать, что к последним должны относиться варьирующие форма, размеры и положение гонозоооциев. Зависимые признаки определяют тип выводковой камеры. Для подотряда *Tubuliporina* это гонозоооциев, которые, кроме хорошо выраженной консервативности, отличаются и эволюционной необратимостью (Вискова, 1992). Поэтому основной план строения гонозоооциев является признаком крупных таксонов – класса, групп отрядного ранга. Детали строения независимых признаков гонозоооциев –

скорее критерии видов, а не родов. Однако, как было отмечено выше, гонозоооциев у ископаемых мшанок встречаются не часто.

Здесь следует заметить, что несмотря на выявленное разнообразие гетерозоооциев, свидетельствующее в целом о значительном полиморфизме идмонеиформных *Tubuliporina* (Вискова, 2002), в этой группе мшанок четко выделяется зоооциальный диморфизм, отличающийся стабильностью. Почти в каждой колонии диморфизм выражен автозооооциев и однотипными гетерозооооциев, которые представляют собой какую-либо одну из их разновидностей (Вискова, 1992, с. 112). У рассмотренных мшанок это рептозооооциев у видов *Idmonea* и *Reptoclausia* (соответственно, в виде узкой каймы и базальтного слоя), стенозооооциев – у *Crisisina* и *Lagonoecia* (соответственно, многослойные и однослойные), ангулизооооциев – у *Castellia* gen. nov., дактилетры – у *Erkosonea*, нематозооооциев – у *Heterocrisina*, тергозооооциев – у *Pleuronea*, фирматозооооциев – у *Idmidronea*, криптозооооциев – у *Idemona* gen. nov. (гонозооооциев не учитываются, поскольку они появляются только в период репродукции и не влияют на план внутреннего строения колонии). Становится очевидным, что в основе систематического расчленения данной группы мшанок на отдельные роды лежат особенности их зоооциального диморфизма.

Таким образом, одноплановый тип строения фронтали колонии с характерными фасциклями из автозооооциев, свидетельствующими об их групповой активности (Shunatova, Ostrovsky, 2001), а также зоооциальный диморфизм составляют основные особенности идмонеиформных *Tubuliporina*. Этими особенностями они отличаются от остальных мшанок семейства *Tubuliporidae* Blainville, 1834, к которому их обычно относят (Bassler, 1953; Voigt, 1964, 1975, 1989; Brood, 1972; Voigt, Taylor, 1992; Voigt, Eiserhardt, 1995 и др.). Поэтому предлагается рассматривать данных мшанок в семействе *Idmoneidae* Busk, 1859. Палеонтологи, как правило, это семейство приводят в синонимике *Tubuliporidae*, а неонтологи объединяют в нем современных представителей родов *Idmonea* (= *Exidmonea*), *Idmidronea*, *Idmoneoides* Kluge, 1955 (Borg, 1944; Клюге, 1962 и др.).

Некоторые роды, несомненно, принадлежащие к семейству *Idmoneidae*, требуют дополнительного исследования в шлифах. Так, нет ясности о наличии или отсутствии гетерозооооциев у *Coronidmonea* Voigt и *Spiridmonea* Hennig, 1894, а у *Idmonella* Levinsen, 1925 необходимо уточнить разновидность гетерозооооциев. Кроме того, последние два рода, так же как и род *Lagonoecia* (подробно рассмотренный ниже), по мнению Бруда (Brood, 1972, с. 349), являются синонимами рода *Crisisina*.

Следует заметить, что среди *Idmoneidae* уже намечаются две группы мшанок: у одной развиты

гетерозооэции первого типа, а у другой – второго типа (см. выше). Дальнейшие исследования, очевидно, позволят рассматривать каждую из этих групп как самостоятельное семейство.

Ниже приводятся описания новых таксонов.

Изученный материал хранится в лаборатории высших беспозвоночных Палеонтологического института РАН, колл. №№ 2922 и 3068.

Автор искренне признателен коллегам лаборатории высших беспозвоночных за полезные советы, высказанные при обсуждении статьи, А.Ф. Вейс, О.Б. Вейс и Д.Е. Золотаренко за переданные коллекции мшанок, И.О. Ренга, В.Т. Антоновой и А.Н. Власову – за техническое оформление, изготовление фотографий и шлифов мшанок.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 03-05-64239.

О Т Р Я Д TUBULIPORIDA BLAINVILLE, 1834

ПОДОТ Р Я Д TUBULIPORINA BLAINVILLE, 1834

СЕМЕЙСТВО IDMONEIDAE BUSK, 1859

Род *Idemona* Viskova, gen. nov.

Название рода из анаграммы *Idmonea*.

Типовой вид – *Idemona occultata* sp. nov.

Диагноз. Колонии прямые, дихотомически ветвящиеся с округло-треугольным сечением ветвей. Зооэции диморфные – автозооэции и криптозооэции, отделенные внутренней дорсальной пластиной. Фасцикли состоят из двух автозооэциев с наружными стенками в виде вогнутых фасеток. Устья округлые с выступающими перистоматами. Дорсальная сторона ветвей сложена криптозооэциями, скрытыми под общеколониальным известковым слоем, который имеет почти гладкую поверхность со слабо выраженной продольной ребристостью. Гонозооэции не встречены.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства отличается развитием на дорсальной стороне колонии криптозооэциев, скрытых под общеколониальным известковым слоем.

Idemona occultata Viskova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2, 3

Название вида от *occultatus* *лат.* – скрытый.

Голотип – ПИН, №2922/40; Республика Беларусь, г. Гродно, меловой карьер Комбината строительных материалов; верхний мел, кампан.

Описание. Слабо изогнутые ветви колонии имеют сечение в виде округло-равнобедренного треугольника. Ширина ветвей 0.80–1.04 мм, толщина в фронтально-дорсальном направлении 0.53–0.63 мм. Ветви бифуркируют под углом 125–130° и расположены в одной плоскости. Автозооэции округло-ромбические в среднем сечении,

размер которого 0.075 × 0.090 мм. В дистальной части они воронковидно расширяются и имеют диаметр 0.09–0.12 мм. Толщина внутренних стенок автозооэциев 0.007–0.009 мм, у периферии она увеличивается до 0.024–0.026 мм; они тонкозернистые, пронизаны соединительными порами, более четко различимыми в поперечном срезе. Наружные стенки в виде фасеток, они вогнуты и уплотнены отложениями общеколониального известкового слоя. У выхода на поверхность автозооэции группируются в фасцикли по два в каждом и открываются на фронтально-латеральных сторонах ветви округлыми устьями с округлыми перистоматами в дистальной части фасеток. В каждой фасцикле устье, расположенное ближе к срединной линии, крупнее второго, расположенного рядом; их диаметры, соответственно, равны 0.08–0.10 мм и 0.05–0.06 мм. Фасцикли обычно косые, но могут быть поперечными к направлению роста ветвей. Они чередуются или противопоставлены друг другу по обе стороны срединной линии, расстояние между ними вдоль нее 0.37–0.46 мм.

Дорсальную сторону ветвей формируют гетерозооэции, представленные криптозооэциями. Они закономерно почкуются от автозооэциев с образованием внутренней дорсальной пластины, вдоль которой под очень острым углом вытягиваются высоко вверх и постепенно отклоняются в противоположную от автозооэциев сторону. Они почти равны последним по своей длине, имеют угловато-округлый диаметр, равный 0.032–0.045 мм. Внутренние стенки криптозооэциев такой же структуры, как и стенки автозооэциев, и также пронизаны соединительными порами. Отверстия криптозооэциев не выражены, поскольку они скрыты под тонким общеколониальным известковым слоем, равномерно покрывающим дорсальную сторону ветвей колонии. Внешне она гладкая со слабо выступающими продольными ребрами, которые соответствуют вертикальным разделительным стенкам криптозооэциев.

Изменчивость. Внутри- и межколониальная изменчивость выражается в характере расположения фасцикелей, которые могут быть косыми и поперечными, чередующимися и противопоставленными, а также не всегда с выдержанным расстоянием между ними.

Материал. Кроме голотипа, еще один фрагмент колонии из того же местонахождения – паратип № 2922/41 (сборы А.Ф. Вейс и О.Б. Вейс).

Род *Erkosonea* Canu et Bassler, 1920

Erkosonea certa Viskova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4, 5

Название вида от *certus* *лат.* – несомненный.

Голотип – ПИН, №3068/138; Казахстан, Западный чинк Устюрта, разрез Северо-Западный Байсарлы; верхний мел, верхний маастрихт.

Описание. Прямые веточки колоний имеют сечение в виде округло-равнобедренного треугольника. Их ширина 0.75–0.82 мм, толщина в дистально-дорсальном направлении 1.0 мм. Автозооеции от ромбических до округло-четырёхугольных в поперечных сечениях, размер которых 0.10 × 0.12 мм. Внутренние стенки тонкозернистые, в средней части они имеют толщину 0.002–0.003 мм, в дистальной части, где автозооеции слабо расширяются, толщина стенок увеличивается до 0.004–0.005 мм. Тонкие трубочки соединительных пор, пронизывающие внутренние стенки, выступают на их поверхности (в продольных сечениях) в виде частых мелких бугорков (табл. VI, фиг. 4в). Наружные стенки автозооециев слабо вогнутые, пронизаны более или менее различными псевдопорами. У периферии автозооеции группируются в фасцикли по шесть-семь в каждом и открываются на фронтально-латеральных сторонах ветвей угловатыми устьями с неясно выраженными перистомами. Их размер совпадает с размером поперечных сечений автозооециев в дистальной части – 0.10 × 0.12 мм. Фасцикли слегка скошены к срединной линии фронтали и слабо чередуются по обе ее стороны, расстояние между ними вдоль срединной линии 0.54–0.63 мм.

Дорсальную сторону ветвей формируют гетерозооеции, представленные дактилетрами. Они почкуются от автозооециев с образованием внутренней дорсальной пластины, от которой отходят короткими косо поднимающимися вверх трубками в противоположную от автозооециев сторону и под таким же острым углом, как автозооеции. Дактилетры имеют овальные или угловато-овальные сечения разных размеров: от 0.08 × 0.10 до 0.12 × 0.16 мм. Их внутренние стенки тонкозернистые, в дистальной части утолщены до 0.010 мм. Округло-ромбические отверстия дактилетр, с размерами от 0.12 × 0.16 до 0.20 × 0.28 мм, расположены на дорсальной стороне ветвей неправильными поперечными рядами (по три в каждом) или в шахматном порядке. Они закрыты известковыми пористыми пластинами, которые всегда несколько погружены, особенно в дистальной части. За счет этого их неравномерно широкие перистомы кажутся выступающими над почти плоской дорсальной поверхностью ветви.

Изменчивость. Внутри- и межколониальная изменчивость выражена в непостоянстве расстояний между фасциклями, в вариациях размеров и расположении дактилетр.

Сравнение. От типового вида *E. semota* Canu et Bassler, 1920 и от *E. admota* Canu et Bassler, 1920 из эоцена Северной Америки новый вид отличается меньшей шириной ветвей (0.75–0.82 мм против 1.20 мм у *E. semota* и 1.5 мм – у *E. admota*), большим числом автозооециев в фасциклях (6–7 против 5 у обоих видов) и меньшими размерами

их устьев, а также варьирующими размерами дактилетр, которые у *E. semota* и *E. admota* равны диаметру своих автозооециев, и плоской, а не выпуклой, как у этих видов, дорсальной стороной.

Материал. Кроме голотипа, еще одна веточка колонии из того же местонахождения – паратип № 3068/137.

Род *Castellia* Viskova, gen. nov.

Название рода от *castellum* *лат.* – укрепление.

Типовой вид – *Castellia repentina* sp. nov.

Диагноз. Колонии прямые дихотомически ветвящиеся с уплощенной фронтальной стороной и округло-выпуклой дорсальной. Поперечное сечение ветвей почти полукруглое. Зооеции диморфные – автозооеции и ангулизооеции. Фасцикли чередующиеся, состоят из двух автозооециев (редко – из одного). Устья округлые с низкими слабо выраженными перистомами. Дорсальная сторона ветвей сложена ангулизооециями, образующими несколько слоев нарастания по неполной спирали. Их внешний слой имеет почти гладкую поверхность с неравномерной продольной ребристостью. Гонозооеции не встречены.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От рода *Crisisina* Orbigny, 1847 отличается меньшим числом автозооециев в фасциклях (1–2 вместо 3–6), полукруглым сечением ветвей вместо клиновидного и развитием ангулизооециев вместо стенозооециев. От всех других родов семейства – наличием ангулизооециев.

Castellia repentina Viskova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1

Название вида от *repentinus* *лат.* – неожиданный.

Голотип – ПИН, № 3068/134; Казахстан, Мангышлак, разрез у кол. Усак; палеоцен, монс.

Описание. Ветви колонии имеют почти плоскую фронтальную поверхность и неравномерно округло-выпуклую – дорсальную. Их ширина 0.58–0.65 мм при неравномерной толщине в фронтально-дорсальном направлении, равной 0.48–0.55 мм. После бифуркации, угол которой составляет 25–30°, ветви расположены почти в одной плоскости. Автозооеции, угловато-округлые в поперечном сечении, имеют диаметр 0.045–0.050 мм, почти одинаковый по всей их длине; в дистальной части они расширяются, достигая 0.08–0.10 мм в диаметре. Толщина внутренних стенок автозооециев более или менее равномерна по всей их длине и равна 0.003–0.004 мм; они тонкозернистые, пронизаны многочисленными соединительными порами, придающими им слабую четковидность. Наружные стенки автозоое-

циев пронизаны частыми псевдопорами, прикрытыми известковыми отложениями, связанными с развитием ангулизооциев. В дистальной части автозооциев группируются в фасцикли по два (реже по одному) в каждом. Они открываются на уплощенной или слабо выпуклой фронтальной стороне ветви округлыми устьями со слабо выраженными низкими перистоматами, диаметр которых 0.09–0.11 мм. Фасцикли чередуются по обе стороны срединной линии, расстояние между ними вдоль этой линии 0.33–0.37 мм. В целом фасцикли имеют вид поперечно-овальных или полулунных углублений со слегка приподнятыми стенками.

Дорсальную сторону ветвей формируют слои кенозооциев, представленных ангулизооциями. Они имеют квадратные и прямоугольные сечения, размером 0.025×0.025 – 0.025×0.036 мм. Ангулизооциевы почкуются от дорсальных стенок автозооциев в дистальной части последних. После небольшого изгиба в противоположную от фронтальной сторону они растут вертикально вверх параллельно морфологической оси ветви, не отличаясь от вертикальных трубок автозооциев (табл. VI, фиг. 1д). В результате такого своеобразного развития, несущего элементы винтовой симметрии, ангулизооциевы образуют четыре-пять укрепительных слоев нарастания по неполной спирали, хорошо выраженных в поперечном сечении (табл. VI, фиг. 1е). Каждый слой, состоящий из одного дуговидно изогнутого ряда ангулизооциев, отделен от предыдущего и последующего слоев смежными стенками, такими же по структуре и толщине, как стенки автозооциев. Толщина же разделительных стенок ангулизооциев в каждом слое может варьировать от 0.007 мм до 0.031 мм. Именно с этими стенками уже внешнего слоя связана неравномерно-продольная ребристость, выступающая на поверхности ветвей. Укрепительные слои ангулизооциев частично развиваются и на фронтальной стороне, где они не такие массивные, как на дорсальной, но заметно скрывают перистоматы автозооциев в фасциклах.

Изменчивость. Внутри- и межколониальная изменчивость выражается в вариациях толщины стенок ангулизооциев и в количестве их слоев.

Материал. Кроме голотипа, еще один фрагмент колонии из того же местонахождения – паратип ПИН, № 3068/135.

Род *Lagonoecia* Canu et Bassler, 1920

Lagonoecia: Canu et Bassler, 1920, с. 792.

Tervia: Jullien, 1882, с. 4 (pars).

Tervidmonea: Voigt, Eiserhardt, 1995, с. 418.

Типовой вид – *Lagonoecia lamellifera* Canu et Bassler, 1920; эоцен (Wilcoxian); США, Алабама.

Диагноз. Колонии прямые дихотомически ветвящиеся с треугольно-округлым или округлым сечением ветвей. Зоооциевы диморфные – автозоооциевы и однослойные стенозоооциевы, отделенные внутренней дорсальной пластиной. Фасцикли состоят из четырех-семи автозоооциев. Устья округло-прямоугольные с тонким выступающим перистоматом. Дорсальная сторона ветвей сложена однорядным слоем стенозоооциев, которые на почти гладкой ее поверхности выражены нитевидной продольной ребристостью. Гонозоооциевы глобулярные крупные с терминальным поперечным оэциостомом и развиты либо на дорсальной стороне в местах бифуркации или у дистального конца ветвей, либо на латеральных сторонах ветвей.

Видовой состав. Кроме типового вида, *L. daniensis* (Voigt et Eiserhardt, 1995) из маастрихта–монса Дании, Северной Германии, Нидерландов и из эоцена Германии; *L. globulifera* (Canu et Bassler, 1920) и *L. pyrifer* (Canu et Bassler, 1920) из эоцена США; два новых вида из эоцена Казахстана – *L. neoglobulifera* и *L. cujululensis*.

Сравнение. От всех родов семейства отличается развитием на дорсальной стороне колонии однорядного слоя кенозоооциев – стенозоооциев, отделенных от автозоооциев внутренней дорсальной пластиной. У наиболее близкого рода *Crisisina* Orbigny, 1847 стенозоооциевы, формирующие дорсальную сторону ветвей, многослойные и не отделены от автозоооциев (Voigt, 1964).

Замечание. Предложенный диагноз рода *Lagonoecia* дополнен характеристикой выявленных в шлифах стенозоооциев, а также варибельностью положения глобулярных гонозоооциев от латерального до дорсального. Приведенный в синонимике род *Tervidmonea* Voigt et Eiserhardt, 1995 (маастрихт–эоцен) был установлен на основании отличия его дорсальных глобулярных гонозоооциев от дорсальных продольно-вытянутых гонозоооциев рода *Tervia* Jullien, 1882, детально исследованного Шэфер (Schaefer, 1991). В связи с этим, отнесенные к роду *Tervia* виды *T. globulifera* и *T. pyrifer*, установленные Каню и Басслером (Canu, Bassler, 1920) и имеющие дорсальные глобулярные гонозоооциевы, были помещены в род *Tervidmonea* (Voigt, Eiserhardt, 1995). С этим следует согласиться, поскольку у *Tervia* можно выделить и другие особенности, которые неоспоримо отличают этот род от *Tervidmonea* и, следовательно, от *Lagonoecia* (что важно в тех случаях, когда гонозоооциевы не представлены) – это осевой характер почкования (Brood, 1972, с. 253, 260; Schaefer, 1991, с. 68) и действительное отсутствие кенозоооциев, что подчеркивается впервые. При описании типового вида *Tervidmonea daniensis* его авторы, отметив продольную нитевидную струйчатость на гладкой выпуклой дорсальной сторо-

не, не связали ее с наличием кенозооэциев. Более того, они сами подчеркнули, что если у *Tervidmonea* гонозооэциев не представлены, то чередующиеся однорядные фасцикли на фронтальной стороне ветвей и отсутствие кенозооэциев на дорсальной стороне позволяют отнести такую колонию к роду *Exidmonea* (Voigt, Eiserhardt, 1995, с. 419).

Представляется необходимым отметить, что по внешнему облику колоний один из описанных ниже видов – *L. neoglobulifera* sp. nov. по дорсальному положению гонозооэциев мог бы принадлежать к роду *Tervidmonea*, а другой – *L. sijulusensis* sp. nov. с латеральными выводковыми камерами – либо к роду *Lagonoecia* Canu et Bassler, 1920, у которого известны только латеральные гонозооэциев (Canu, Bassler, 1920; Voigt, Eiserhardt, 1995), либо к роду *Crisisina* Orbigny, 1847, у которого наблюдались как латеральные, так и дорсальные глобулярные выводковые камеры (Voigt, 1964). При исследовании колоний этих двух видов мшанок в шлифах оказалось, что дорсальную сторону их ветвей одинаково обрамляет хорошо выраженный однорядный слой очень правильных и тонких трубочек кенозооэциев, относящихся к стенозооэциам. Их разделительные стенки и образуют на поверхности нитевидную струйчатость. Кроме того, этот слой стенозооэциев отделен четкой дугообразно изогнутой внутренней дорсальной пластиной от автозооэциев, образующих вдоль нее дуговидную зону почкования, что хорошо видно на поперечных срезах (табл. VII, фиг. 3в, 4д, 5г, 6д). С таким характером зоны почкования следует связать и округлое поперечное сечение ветвей.

Таким образом, по одинаковому характеру внутреннего строения дорсали колоний оба вида мшанок, несмотря на развитие у одного дорсальных, а у другого – латеральных гонозооэциев, могут принадлежать только к одному роду, а именно к *Lagonoecia* Canu et Bassler, 1920. Род *Crisisina* исключается, поскольку дорсальная сторона его колоний образована многими слоями стенозооэциев и внутренняя дорсальная пластина отсутствует. А род *Tervidmonea* должен стать младшим синонимом ранее установленного рода *Lagonoecia*. Выявленные особенности внутреннего строения *Lagonoecia* позволяют даже при отсутствии гонозооэциев отличить этот род не только от рода *Exidmonea*, но также и от других идмонеиформных мшанок с иным характером развития дорсальных структур.

Lagonoecia neoglobulifera Viskova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1–4

Название вида от *L. globulifera*.

Голотип – ПИН, № 3068/172; Казахстан, Мангышлак, урочище Куюлус; эоцен.

Описание (рис. 2, а–д, 3). Прямые ветви колоний имеют округлое поперечное сечение диа-

метром 0.60–0.70 мм. Ветви бифуркируют почти под прямым углом и расположены в одной плоскости. Автозооэциев угловато-округлые в поперечном сечении и в зоне роста имеют диаметр 0.05–0.06 мм. В дистальной части они постепенно расширяются, приобретая округло-прямоугольную в сечении форму и размеры 0.07 × 0.10 мм. Внутренние стенки тонкозернистые толщиной 0.002–0.003 мм, у периферии они утолщаются до 0.004–0.005 мм и приобретают небольшие шипики по одному в каждом, высота которых до 0.016 мм (они хорошо просматриваются в поперечных сечениях на рис. 1, б, д, и). Соединительные поры, более или менее равномерно пронизывающие стенки, придают им слабую четковидность. У выхода на поверхность автозооэциев группируются в фасцикли по четыре-пять в каждом и открываются на фронтально-латеральных сторонах ветви прямоугольными устьями с выступающими перистоматами, размером 0.10 × 0.12 мм. Фасцикли чередующиеся, слабо скошенные или поперечные, расстояние между ними вдоль срединной линии 0.30–0.35 мм.

Дорсальная сторона ветвей сложена стенозооэциями, диаметр которых 0.015–0.018 мм. Они формируют плотный однорядный внешний слой, отделенный от автозооэциев дуговидно изогнутой внутренней дорсальной пластиной, толщина которой 0.014–0.017 мм (рис. 2, б, д). Разделительные стенки стенозооэциев, толщиной до 0.035 мм, образуют на дорсальной поверхности очень узкие нитевидно-продольные ребра, которые не всегда прослеживаются на всех экземплярах.

Гонозооэциев развиты на дорсальной стороне в местах бифуркации ветвей; они захватывают почти всю их ширину, иногда чуть смещаясь в сторону одной из ветвей. Форма их шаровидная или овальная с более или менее сильно уплощенной верхушечной частью, которая обращена к фронтальной стороне и видна в развилке ветвей с фронталами (рис. 2, а, в, з). Высота гонозооэциев 0.75–0.92 мм, ширина 1.00–1.10 мм. В средней части уплощенной верхушки находится овально-воронковидный слабо выступающий оэциостом, размер его 0.08 × 0.10 мм. Толстые наружные стенки гонозооэциев (0.005–0.006 мм) пронизаны частыми псевдопорами. Проксимальная часть гонозооэциев не отличается от соседних автозооэциев (табл. VII, фиг. 2; рис. 3). Наблюдаемое в ней сферическое тело может быть принято за яйцо, которое продвигалось в расширенную дистальную часть фертильного зооида для дальнейшего развития. Отсутствие в оэциостоме оэциопоры свидетельствует, что личинки из гонозооэциев еще не выходили (рис. 3).

Изменчивость. Внутри- и межколониальная изменчивость, выражена в вариациях расстояния между фасциклями, в колебаниях формы и размера гонозооэциев, а также их более или ме-

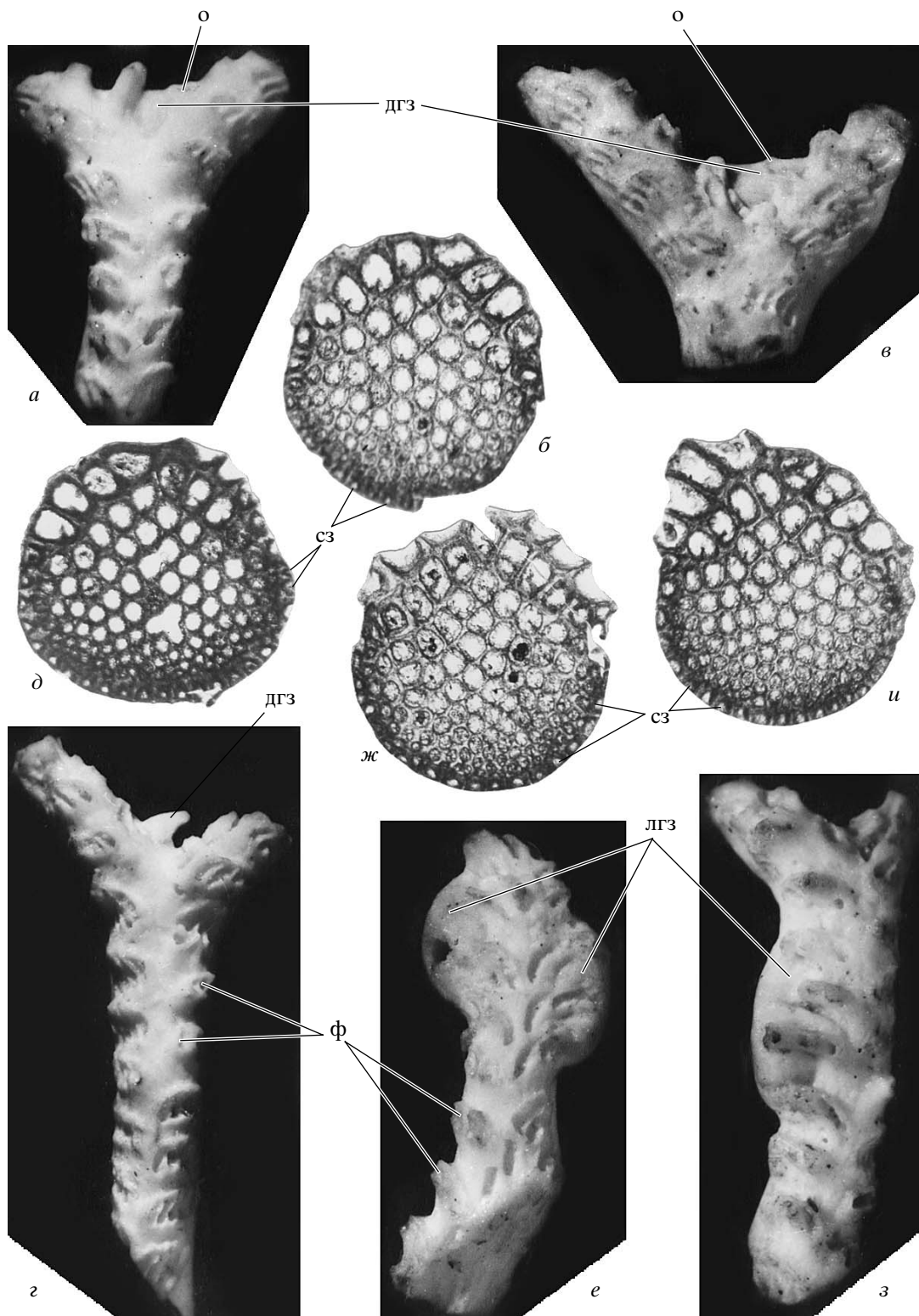


Рис. 2. *Lagonoecia* Canu et Bassler, 1920; фронтальная сторона и поперечные сечения фрагментов колоний двух видов с разным положением гонозооциев: *a-d* – *L. neoglobulifera* sp. nov.; *a, б* – голотип ПИН, № 3068/172, *в* – паратип ПИН, № 3068/170; *г, д* – паратип ПИН, № 3068/173; *а, в, г* – видны верхушечные части дорсальных гонозооциев с оэцистомами ($\times 24$); *б, д* – поперечные сечения, видны стенозооциии, окаймляющие одним слоем дорсальную сторону ветвей ($\times 60$); *e-u* – *L. sijulusensis* sp. nov.; *e, ж* – паратип ПИН, № 3068/175; *e* – видны выступающие части двух гонозооциев, развитых на обеих латеральных сторонах ветвей ($\times 24$); *ж* – поперечное сечение ($\times 60$); *и, u* – голотип ПИН, № 3068/174; *з* – видна выступающая часть латерального гонозооциия ($\times 24$); *и* – поперечное сечение ($\times 60$). Обозначения: дгз – дорсальный гонозооций, лгз – латеральный гонозооций, о – оэцистом, сз – стенозооций, ф – фасцикли.

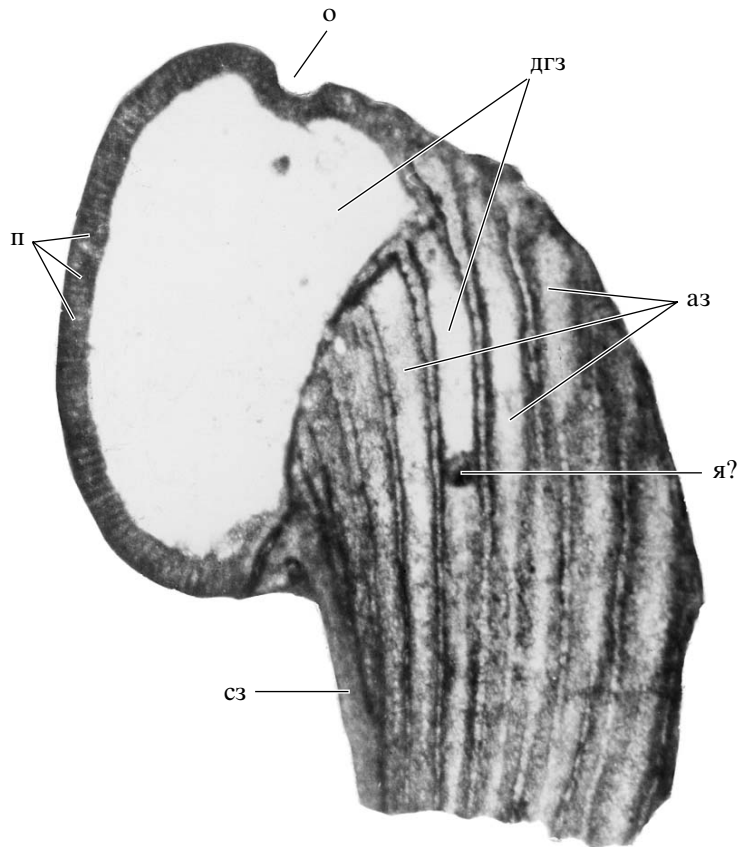


Рис. 3. *Lagonoecia neoglobulifera* sp. nov.; паратип ПИН, № 3068/171 ($\times 60$). Продольное сечение ветви колонии и дорсального гонозооцея. Видны толстая стенка гонозооцея, пронизанная частыми псевдопорами, закрытый ооциостом и проксимальная часть гонозооцея, не отличающаяся от соседних автозоооциев со сферическим телом, возможно, продвигавшимся яйцом. Обозначения: аз – автозоооциев, дгз – дорсальный гонозооций, о – ооциостом, п – псевдопоры, сз – стенозоооциев, я? – яйцо?

нее срединного положения на дорсали бифуркирующих ветвей.

Сравнение. Отличается от *L. globulifera* (Canu et Bassler, 1920) меньшими размерами всех элементов колонии, числом автозоооциев в фасциклях (4–5 вместо 7), овально-воронковидным ооциостомом (у *L. globulifera* он в виде полумесяца). От *L. daniensis* (Voigt et Eiserhardt, 1995) отличается диаметром ветвей (0.60–0.70 вместо 0.35–0.55 мм) при том же числе автозоооциев в фасциклях, расстоянием между фасциклями (0.30–0.35 мм вместо 0.40–0.60 мм), формой и положением гонозооциев: у *L. daniensis* они полностью глобулярные и развиты на дистальных концах ветвей. От *L. cujulusensis* sp. nov. – формой и дорсальным (вместо латерального) положением гонозооциев.

Материал. Кроме голотипа, три фрагмента бифуркирующих ветвей колонии хорошей сохранности из того же местонахождения – паратипы ПИН, №№ 3068/170, 171, 172 (сборы Д.Е. Золотаренко).

***Lagonoecia cujulusensis* Viskova, sp. nov.**

Табл. VII, фиг. 5, 6

Название вида от местонахождения Куюлус.

Голотип – ПИН, № 3068/174; Казахстан, Мангышлак, урочище Куюлус; эоцен.

Описание (рис. 2, e–u). Прямые ветви колонии имеют округлое поперечное сечение диаметром 0.70–0.76 мм. Ветви бифуркируют под почти прямым или отчасти тупым углом, расположены в одной плоскости. Автозоооциев в средней части имеют угловато-округлые поперечные сечения диаметром 0.050–0.060 мм. В дистальной части они расширяются и приобретают в сечении округло-прямоугольную форму размером 0.06 × 0.08 мм. Внутренние стенки автозоооциев тонкозернистые, толщиной 0.002–0.003 мм, у периферии они утолщаются до 0.004–0.005 мм и приобретают шиповидные выросты высотой до 0.015 мм. Стенки пронизаны соединительными порами, которые придают им четковидность, хорошо выраженную в дистальной части автозоооциев, где стенки более толстые. У выхода на поверх-

ность автозооэци группированы в поперечные фасцикли по три-пять в каждом и открываются на фронтально-латеральных сторонах ветвей прямоугольными устьями с высокими перистомами, размером 0.07×0.09 мм. Они придают фасциклям вид поперечных гребней, выступающих над поверхностью ветвей параллельно друг другу и чередуясь по обе стороны срединной линии. Расстояние между фасциклями $0.37-0.41$ мм.

Дорсальная сторона ветвей сложена стенозооэциями, диаметр которых равен $0.016-0.018$ мм. Они образуют внешний плотный однорядный слой, отделенный от автозооэциев дуговидно-изогнутой внутренней дорсальной пластиной, толщиной $0.015-0.017$ мм. Разделительные стенки стенозооэциев, толщиной до 0.033 мм, выступают на дорсальной поверхности нитевидно-продольными более или менее слабо выраженными ребрами.

Гонозооэциев развиты на латеральных (дорсально-латеральных) сторонах ветвей на уровне трех-четырех рядов поперечных фасциклей, при этом могут встречаться одновременно два почти противопоставленных гонозооэциев (табл. VII, фиг. 5 а-в; 6 а-г; рис. 2, е, з). Они шаровидно-удлиненные в направлении роста колонии и имеют размеры в высоту $1.00-1.30$ мм, в ширину – $0.75-0.77$ мм. Оэциостомы не развиты (очевидно, формирование гонозооэциев не было завершено до гибели мшанок). Наружные стенки гонозооэциев толстые, $0.004-0.005$ мм, и пронизаны частыми псевдопорами.

Изменчивость. Внутри- и межколониальная изменчивость наиболее ярко выражена в вариациях положения гонозооэциев на латеральных (дорсально-латеральных) сторонах ветвей и их размеров.

Сравнение. Отличается от *L. lamellifera* Canu et Bassler, 1920 значительно меньшим диаметром ветвей ($0.70-0.76$ мм вместо 2.00 мм), меньшим числом автозооэциев в фасциклях (3–5 вместо 5–6) при больших расстояниях между фасциклями ($0.37-0.41$ мм вместо 0.30 мм), а также меньшими размерами перистом. От *L. neoglobulifera* sp. nov. отличается развитием гонозооэциев на латеральных сторонах ветвей, а не на дорсали бифуркирующих.

Материал. Кроме голотипа хорошей сохранности, один фрагмент ветви колонии с двумя латеральными гонозооэциями из того же местонахождения – паратип ПИН, № 3068/175 (сборы Д.Е. Золотаренко).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вискова Л.А. Позднемеловые мшанки Cyclostomata Поволжья и Крыма. М.: Наука, 1972. 96 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 123).
- Вискова Л.А. Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука, 1992. 187 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 250).
- Вискова Л.А. Новые находки позднемеловых стенолемных мшанок с закрытым типом роста // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 26–31.
- Вискова Л.А. Особенности роста сложных колоний постпалеозойских мшанок Stenolaemata и их новые виды // Палеонтол. журн. 2001. № 3. С. 46–53.
- Вискова Л.А. Особенности полиморфизма ископаемых и современных идмонеиформных Tubuliporina (мшанки Stenolaemata) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2002. Т. 77. Вып. 6. С. 49–54.
- Вискова Л.А. К вопросу о таксономической значимости выводковых камер идмонеиформных Tubuliporina // Мшанки Земного шара. Международный сборник научных статей. Новокузнецк: Изд-во КузГПА, 2003. Т. 2. С. 1–5.
- Вискова Л.А., Эндельман Л.Г. Некоторые новые данные о мшанках Cyclostomata из пограничных отложений мела–палеогена Мангышлака // Биостратиграфия мезозойских и кайнозойских отложений нефтегазонасыщенных областей Средней Азии, Западной Сибири и Русской платформы. М.: Ин-т геол. и разр. горюч. ископ. АН СССР, 1971. С. 134–141.
- Клюге Г.А. Новые и малоизвестные мшанки (Bryozoa) из Северного Ледовитого Океана. II // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1955. Т. 18. С. 63–99.
- Клюге Г.А. Мшанки северных морей СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 584 с.
- Bassler R.S. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. G. Bryozoa. Lawrence: Geol. Soc. Amer. – Univ. Kansas Press, 1953. 253 p.
- Borg F. Studies on recent cyclostomatous Bryozoa // Zool. Bidr. Uppsala. 1926. Bd 10. P. 182–507.
- Borg F. The stenolaematous Bryozoa: Further zool. results Sweed. Antarct. exped., 1901–1903. Stockholm, 1944. 276 p.
- Brood K. Cyclostomatous Bryozoa from the Upper Cretaceous and Danian in Scandinavia // Acta Univ. Stockholm. Contrib. Geol. 1972. V. 26. P. 1–464.
- Canu F., Bassler R.S. North American early tertiary Bryozoa // Bull. US Nat. Mus. 1920. № 106. P. 1–879.
- Canu F., Bassler R.S. Studies on the cyclostomatous Bryozoa // Proc. US Nat. Mus. 1922. V. 61. Art. 22. P. 1–160.
- Canu F., Bassler R.S. Studies on the cyclostomatous Bryozoa // Proc. US Nat. Mus. 1926. V. 67. Art. 21. P. 1–124.
- David L., Mongereau N., Pouet S. Bryozoaires du Neogène du bassin du Rhône. Gisements burdigaliens de Mus. (Gard) // Docum. Lab. Géol., Fac. Sci. Lyon. 1972. № 53. P. 1–118.
- Gregory J.W. Jurassic Bryozoa. Pt I. Catalogue of the fossil Bryozoa in the Department of Geology. L.: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1896. 239 p.
- Hagenow F. Die Bryozoen der Maastrichter Kreidebildung. Kassel, 1851. 111 S.
- Jullien J. Dragages du “Travailleur” – Bryozoaires-espèces draguées dans l’Océan Atlantique en 1881 // Bull. Soc. Zool. France. 1882. V. 7. P. 457–529.
- Lamouroux J.V.F. Exposition méthodique des genres de l’ordre des Polypiers, avec leur description et celle des principales espèces. Paris, 1821. P. I–VIII, 1–115.
- Levinsen G.M.R. Undersøgelser over Bryozoerne i dem danske Kridtformation // D. Kal. Danske Vid. – Selsk. Skr. Nat.-Math. 1925. Afd. 8. Raekke 7. S. 224–445.

- Mongereau N., Walter B.* Description d'un neotype d'Idmonea triquetra Lamouroux, 1821 (Bryozoa Cyclostomata) // Trav. Lab. Géol., Fac. Sci. Lyon. 1965. № 12. P. 19–24.
- Pitt L., Taylor P.D.* Cretaceous Bryozoa from the Faringdon Sponge Gravel (Aptian) of Oxfordshire // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. 1990. V. 46. № 1. P. 61–152.
- Schaefer P.* Brutkammern der Stenolaemata (Bryozoa): Konstruktionsmorphologie und phylogenetische Bedeutung // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. 1991. Bd 136. S. 1–263.
- Shunatova N.N., Ostrovsky A.H.* Individual autozooidae behaviour and feeding in marine bryozoans // Sarsia. 2001. V. 86. P. 113–142.
- Taylor P.D., Voigt E.* Taxonomic status of the cyclostome bryozoan genus *Exidmonea*, with a redescription of *E. dorsata* (von Hagenov) from the Upper Cretaceous // Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg. 1992. NF 33. P. 121–130.
- Taylor P.D., Weedon M.J.* Skeletal ultrastructure and phylogeny of cyclostome bryozoans // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 128. P. 337–399.
- Voigt E.* Das Maastricht-Vorkommen von Ilten bei Hannover und seine Fauna // Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg. 1951. H. 20. S. 15–109.
- Voigt E.* A bryozoan fauna of Dano-Montian age from Boryszew and Sochaczew in Central Poland // Acta Palaeontol. Pol. 1964. V. 9. № 4. P. 419–498.
- Voigt E.* Oberkreide Bryozoen aus den asiatischen Gebiet in der UdSSR // Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg. 1967. H. 36. S. 5–95.
- Voigt E.* Heteromorphy in Cretaceous Bryozoa // "Bryozoa 1974", Docum. Lab. Géol., Fac. Sci. Lyon. Hors. Ser. 3. 1975. Fasc. 1. P. 77–95.
- Voigt E.* Neue cyclostome Bryozoen aus dem Untercenomanium von Mulheim-Broich (Westfalen) // Muenster. Forsch. Geol. Paläontol. 1989. Bd 69. S. 87–113.
- Voigt E., Eiserhardt K.-H.* *Tervidmonea* n. gen. (Bryozoa, Cyclostomata) aus dem Palaeogen Mitteleuropas // Paläontol. Z. 1995. Bd 69. H. 3/4. S. 417–427.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Castellia repentina* sp. nov.; голотип ПИН, № 3068/134: 1а – вид фрагмента колонии с фронтальной стороны (×12); 1б – участок того же фрагмента (×24); 1в – с дорсальной стороны (×12); 1г – участок того же фрагмента (×24); 1д – продольное сечение (×40); 1е – поперечное сечение (×60); Казахстан, Мангышлак, разрез у кол. Усак; палеоцен, монс.

Фиг. 2, 3. *Idemona occultata* sp. nov.; 2 – голотип ПИН, № 2922/40; 2а – вид фрагмента колонии с фронтальной стороны (×12); 2б – участок того же фрагмента (×24); 2в – с дорсальной стороны (×12); 2г – участок того же фрагмента (×24); 2д – продольное сечение (×40); 2е – поперечное сечение (×40); 3 – паратип ПИН, № 2922/41, поперечное сечение (×80); Республика Беларусь, г. Гродно, меловой карьер Комбината строительных материалов; верхний мел, кампан.

Фиг. 4. *Erkosonea certa* sp. nov.; голотип ПИН, № 3068/138; 4а–4е – внешний вид фрагмента колонии: 4а – с фронтальной стороны (×12), 4б – то же (×24), 4в – с дорсальной (×12), 4г – то же (×24), 4д – с латеральной (×12), 4е – то же (×24); 4ж – продольное сечение (×30); 4з – поперечное сечение (×30); Казахстан, Западный чинк Устюрта, Северо-Западный Байсарлы; верхний мел, верхний маастрихт.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–4. *Lagonoecia neoglobulifera* sp. nov.; 1 – паратип ПИН, № 3068/170; 1а, б – вид фрагмента колонии (×12): 1а – с фронтальной стороны, 1б – с дорсальной; 1в – вид на гонозооций на дорсальной стороне бифуркирующих ветвей (×24); 2 – паратип ПИН, № 3068/171, продольное сечение ветви и гонозооция (×40); 3 – голотип, ПИН № 3068/172; 3а, б – вид фрагмента колонии (×12): 3а – с фронтальной стороны, 3б – с дорсальной; 3в – поперечное сечение, виден окаймляющий слой стенозооциев (×40); 4 – паратип ПИН, № 3068/173; 4а, б – вид фрагмента колонии (×12): 4а – с фронтальной стороны, 4б – с дорсальной; 4в – вид на дорсальный гонозооций с разрушенной крышей (×24); 4г – продольное сечение (×40); 4д – поперечное сечение (×40); Казахстан, Мангышлак, урочище Куюлус; эоцен.

Фиг. 5, 6. *Lagonoecia cujulensis* sp. nov.; 5 – паратип ПИН, № 3068/175; 5а, б – вид фрагмента колонии (×12): 5а – с фронтальной стороны, 5б – с дорсальной; 5в – вид на два латеральных гонозооций (×24); 5г – поперечное сечение (×40); 6 – голотип ПИН, № 3068/174; 6а, б – вид фрагмента колонии (×12): 6а – с фронтальной стороны, 6б – с дорсальной; 6в – вид на латеральный гонозооций (×24); 6г – продольное сечение ветви и гонозооция (×40); 6д – поперечное сечение (×40); местонахождение и возраст те же.

Idmoneiform Tubuliporina (Bryozoa, Stenolaemata): Morphological Features, Problems in Systematics, and New Taxa

L. A. Viskova

Since the frontal sides of the colonies of idmoneiform Tubuliporina follow a single plan, the developmental features of various heterozoecia acquire great taxonomic significance independently of the shape and position of gonozoecia. New kinds of such heterozoecia have been discovered in thin sections: reptozoecia, stenozoecia, angulizoecia, and cryptozoecia. Those idmoneiform Tubuliporina that clearly show a different kind of zoecial dimorphism are considered to belong to the family Idmoneidae Busk, 1859. New taxa from the Upper Cretaceous–Paleogene of Belarus and Kazakhstan are described: *Idemona occultata* gen. et sp. nov., *Castellia repentina* gen. et sp. nov., *Erkosonea certa* sp. nov., *Lagonoecia neoglobulifera* sp. nov., and *L. cujulensis* sp. nov.