

УДК 564.7.713.551.762.31

НОВЫЕ ДАННЫЕ О КОЛОНИАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ ЮРСКИХ МШАНОК КЛАССА STENO LAEMATA

© 2009 г. Л. А. Вискова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: oweiss@mail.ru

Поступила в редакцию 08.06.2008 г.

Принята к печати 26.08.2008 г.

Установлено, что радиация юрских мшанок класса *Stenolaemata*, начавшаяся в Западной Европе в морях байосса и бата продолжилась в бассейнах Восточной Европы во время обширной среднекембрийской трансгрессии. Выявлен состав стенолемных мшанок из юры центра Европейской России и рассмотрены основные особенности их колониальной морфологии.

Постпалеозойские мшанки класса *Stenolaemata* традиционно многими палеонтологами продолжают рассматриваться в составе одного отряда *Cyclostomata*. Автор, основываясь на проведенных исследованиях, считает, что они принадлежат к трем хорошо обособленным группам отрядного уровня с четко выраженными морфологическими различиями (Вискова, Морозова, 1988; Вискова, 1992 и др.). Это – отряд *Tubuliporida*, несколькими родами перешедший из палеозоя, отряд *Senioporida*, возникший, по-видимому, в триасе от завершивших в нем свое развитие палеозойских *Trepotomida*, и отряд *Melicerititida*, ответвившийся, очевидно, от *Tubuliporida*, но уже в средней юре.

После пермско-триасового кризиса первая значительная радиация *Stenolaemata* произошла только в средней юре. До последнего времени эта радиация устанавливалась лишь на основании результатов изучения западноевропейских мшанок (Walter, 1969; Вискова, 1992, 1995; Jablonski et al., 1997 и др.), хотя и существовали определенные сведения о представителях этой группы организмов в юрских отложениях европейской части СССР (Герасимов, 1955; Завьялов, 1998). Проведенное в последние годы переизучение юрских мшанок из материалов П.А. Герасимова и исследование новых их сборов из юры центральных районов Европейской России дополнили уже имеющиеся результаты интересными новыми данными (Вискова, 2006а, б, в, 2007а, б, 2008).

К настоящему времени известно более 50 родов юрских мшанок класса *Stenolaemata*. Из них в средней и частично в верхней юре Восточно-Европейской платформы обнаружено 26 родов из 15 семейств и 38 видов, из которых 21 – новые (общее число известных видов более 100). Все они входят в состав трех упомянутых выше отрядов данного класса. Районы местонахождений мшанок представляли собой средне- и позднеюр-

ские морские бассейны Восточно-Европейской провинции на территории Москвы, Московской, Брянской, Костромской, Нижегородской, Рязанской, Саратовской и Самарской областей (сборы А.С. Алексеева, П.А. Герасимова, А.В. Гужова, В.Р. Ляпина, В.В. Митта, С.Б. Сельцера, А.В. Ступаченко). Палеогеографическое распространение многих из этих мшанок указывает на значительное сходство их со среднеюрскими мшанками Западно-Европейской провинции (Вискова, 2006б). Можно считать, что радиация *Stenolaemata*, начавшаяся в Западной Европе в морях байосса и бата (Walter, 1969), продолжилась в бассейнах Восточной Европы во время обширной среднекембрийской трансгрессии (Шевырев, 1979). Одни из вселившихся западноевропейских мшанок смогли успешно приспособиться к новым местам обитания, другие, осваивая новые экологические ниши, дали начало новым таксонам, особенно в морях центра Восточно-Европейской платформы, в которых *Stenolaemata* продолжали оставаться единственными мшанками с известковым скелетом. Так, только в среднекембрийских морях Москвы и Подмосковья возникли два новых рода и 16 новых видов, включая виды, установленные ранее П.А. Герасимовым (1955), и обнаруженные недавно (Вискова, 2006а, б, в, 2007а, б, 2008).

Среди широко распространенных юрских видов, систематическая принадлежность которых уточнена согласно современным данным, здесь выявлены такие инкрустирующие мшанки, как имеющие унисериальные колонии *Stomatopora dichotoma* (Lamouroux, 1821), *S. waltoni* Haime, 1854 и *S. bajocensis* (d'Orbigny, 1850), олигосериальные *Proboscina morinica* (Sauvage, 1899) и *P. alfredi* Haime, 1854, мультисериальные *Plagioecia orbiculata* (Goldfuss, 1826) и *Mesenteripora undulata* (Michelin, 1846). У последнего вида они могли быть и многослойными. Также хорошо представлены

мшанки с прямыми (вертикально растущими) разветвленными колониями. Это не менее известные юрские виды *Terebellaria ramossissima* (Lamouroux, 1821), *Multisparsa lamellosa* (Michelin, 1845), *Spiropora pseudostraminea* Gerasimov, 1955, *S. nodosa* Gerasimov, 1955, а также новые виды *Entalophora alexeevi* Viskova, 2007, *Seata kamushkensis* Viskova, 2007 и *Sava* sp. Мшанки *Reptonodicava conviva* (Gerasimov, 1955) и *Reptomulticava pileola* Viskova, 2008 имеют более или менее массивные колонии. При этом, виды родов *Seata* и *Reptomulticava* впервые регистрируются в средней юре, ранее они были известны только из нижнего мела Западной Европы (d'Orbigny, 1851–1854; Canu, Bassler, 1926; Pitt, Taylor, 1990).

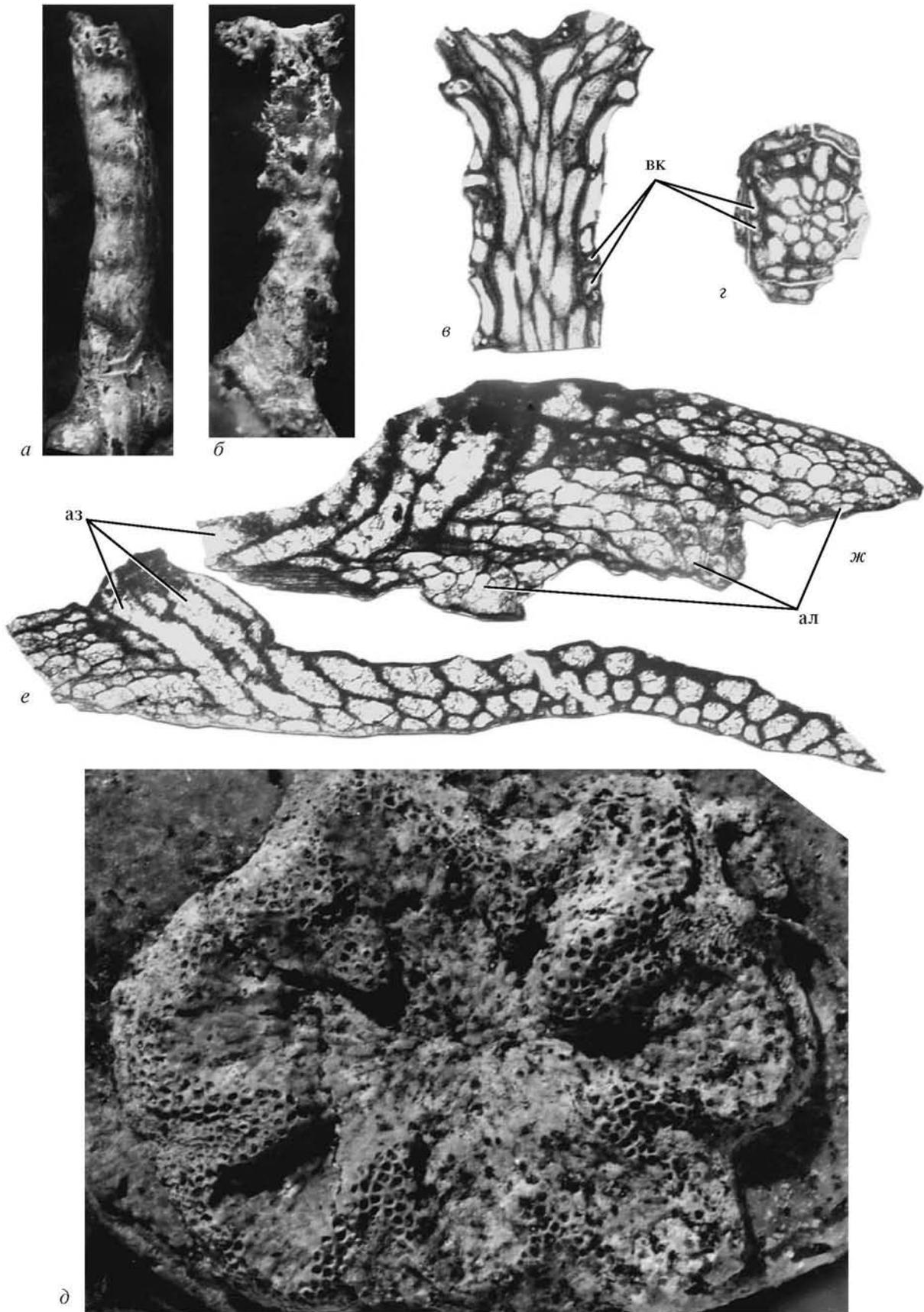
Небезынтересно отметить, что все указанные выше виды мшанок, как и многие другие, описанные из юры Западной Европы, характеризуются почти полным отсутствием в их колониях зооциального полиморфизма. Обычно отмечались только такие типы гетерозоооциев, как элеозоооциии (у *Melicerititida*), кенозоооциии (= мезозоооциии у *Ceriporida*) и выводковые камеры (Walter, 1969; Jablonski et al., 1997 и др.). Однако наличие последних в данном случае не рассматривается, так как они свойственны всем *Stenolaemata*, а их появление носит сезонный характер. В связи с этим особый интерес представляют недавние находки среднекелловейских мшанок на территории Москвы и Московской области. Они немногочисленны и принадлежат всего к шести родам (Вискова, 2006а, 2007а, 2008). Однако в их разнообразной колониальной организации выделяются различного типа гетерозоооциии, которые могут свидетельствовать о заметном, а не слабом развитии зооциального полиморфизма у юрских мшанок в целом. Рассмотрим их более подробно.

В отряде *Tubuliporida* такими гетерозоооцииями являются **нанозоооциии** у рода *Diplosolen* Canu, 1918, **лакуны** у рода *Cellulipora* d'Orbigny, 1849, а также **циркулярные рептозоооциии** и **ризоиды** у рода *Stoporatoma* Viskova, 2006. Самые древние виды *Diplosolen* до сих пор отмечались в морях позднего мела Западной и Восточной Европы, а *Cellulipora* – в морях раннего мела Западной Европы (d'Orbigny, 1851–1854; Gregory, 1899; Voigt, 1929, 1951; Brood, 1972; Buge, Voigt, 1972, Виско-

ва, 1992, 2006б, 2007а; и др.). От позднемеловых и современных видов *Diplosolen*, имеющих инкрустирующие однослойные или вертикально растущие двухслойные мультисериальные колонии, сформированные автозоооцииями и нанозоооцииями, среднеюрский вид *D. pravus* Viskova, 2007 отличается отсутствием строгой закономерности в характере почкования и расположения нанозоооциев между автозоооцииями, слагающими инкрустирующую колонию (табл. VI, фиг.1, см. вклейку). Сложные колонии рода *Cellulipora*, кубковидные или грибовидные, состоят из субколоний, которые образованы цилиндрическими автозоооцииями и поверхностными лакунами, развитыми между дистальными концами автозоооциев (табл. VI, фиг. 2). От наиболее близкого сеноманского вида *C. westfalica* Buge et Voigt, 1972 среднекелловейский вид *C. retshitsiensis* Viskova, 2007 отличается более крупными размерами колонии и всех ее элементов. Недавно установленный в среднем келловее род *Stoporatoma* имеет инкрустирующие унисериальные разветвленные колонии, близкие по внешнему виду к широко известному роду *Stomatopora* Bronn, 1825. Но в отличие от последнего у *Stoporatoma* каждый автозоооциий в колонии окружен низким трубчатый ободком – циркулярным рептозоооциием, от которого отпочковываются трубчатые отростки – ризоиды (табл. VI, фиг. 3). Если у последнего рода гетерозоооциии – новые скелетные элементы, то у *Diplosolen* и *Cellulipora* гетерозоооциии уже были известны, и в среднекелловейском веке регистрируется их становление.

В отряде *Ceriporida* обнаружены **вакуолярные зоооциии**, или **вакуоли** у рода *Siphodictyum* Lonsdale, 1849 и **альвеолярные кенозоооциии** или **альвеолы** у родов *Disporella* Grey, 1848 и *Spirodella* Viskova, 2008. Очевидно следует заметить, что первые два рода, найденные Герасимовым и ошибочно отнесенные им к другим родам, соответственно, к *Crisina* d'Orbigny, 1852 и *Lichenopora* Defrance, 1823 (Герасимов, 1955; Вискова, 2006б), в юре ранее не регистрировались. *Siphodictyum* был известен только из нижнего мела Западной Европы, а *Disporella* – из нижнего мела Западной и Восточной Европы (Canu, Bassler, 1926; Форт, 1962; Walter, Busnardo, 1971; Pitt, Taylor, 1990; Gor-

Рис. 1. Колониальная морфология среднекелловейских мшанок; а–д – *Siphodictyum primarium* Viskova, 2007; а–г – голотип, ГГМ-11/Гер-11; Московская обл., карьер между пос. Речицы и Трошково; средняя юра, средний келловей; а–б – фрагмент вертикально растущей ветви с фронтально-латеральной и дорсальной стороны соответственно, видны перистомы автозоооциев, собранных в поперечные фасцикли (×12); в – углубленное тангенциальное сечение (×20); г – поперечное сечение (×20), в обоих сечениях видны разной формы вакуоли; д–ж – *Spirodella radiolobata* Viskova, 2008; голотип ПИН, № 5038/40; Московская обл., карьер близ ж.-д. станции Гжель; средняя юра, средний келловей; д – обобщенный вид инкрустирующей неправильно дисковидной колонии, видны центральная площадка с равномерным расположением автозоооциев и радиальные лопасти, в которых они объединены (×6); е – продольное сечение центральной части колонии и прилегающего участка лопасти, видны многослойные альвеолы (×20); ж – продольное сечение краевой части лопасти, видны три генерации многослойных альвеол (×20). Обозначения: аз – автозоооциии, ал – альвеолы, вк – вакуоли.



don, Taylor, 1997 и др.). Мшанки *Siphodictyum* характеризуются прямыми колониями. Их автозоооции собраны в поперечные фасциклы на фронтально-латеральных сторонах ветвей, а вакуоли развиты на дорсальной стороне и между дистальными концами автозоооциев на латеральных сторонах ветвей (рис. 1, а–г). У аптского вида *S. gracile* Lonsdale, 1849 вакуоли имеют вид тонких упорядоченных трубочек, тогда как не устоявшиеся формы (почти пузырчатая) и расположение вакуолей у юрского вида *S. primarium* Viskova, 2007 могут говорить о не завершённом ещё процессе их становления. Род *Disporella* отличают дисковидные колонии, прикрепляющиеся к субстрату всей базальной поверхностью. Они сформированы автозоооциями и альвеолами, при этом автозоооции расходятся от центральной площадки к краям колонии радиально или в шахматном порядке, а альвеолы развиты как в центре диска, так и между автозоооциями и (или) их рядами. Эти особенности свойственны *D. mosquensis* (Gerasimov, 1955). Новую среднекембрийскую мшанку, отнесенную к новому роду *Spirodella* – *S. radiolobata* Viskova, 2008 отличает не только наличие многослойных альвеол, но и необычный характер их развития только под дистальными концами автозоооциев, собранных в радиальные лопасти очень крупной и неправильно дисковидной колонии (рис. 1, д–ж).

В отряде *Melicerititida*, представленном в среднем кембрийе всего двумя родами – *Seata* Strand, 1928 и *Retelea* d'Orbigny, 1852, гетерозоооции – **элеозоооции** развиты только у последнего. До настоящего времени к роду *Retelea* принадлежали два вида: один – из батских отложений, а другой – из сенаона Франции (d'Orbigny, 1851–1854). Новый вид, исследование которого ещё не завершено, имеет среднекембрийский возраст. Его прямые двухслойные колонии характеризуются сильным уплощением и развитием срединной пластины, а также более или менее значительным расширением верхушечной части ветвей. Ветви дихотомизируют и сформированы они в основном автозоооциями и редкими викарирующими элеозоооциями, имеющими небольшой острый или округлый роstr (табл. VI, фиг. 4).

Итак, в течение среднего кембрия у стенолемных мшанок к отмеченным выше мезозооидам и элеозооидам (Jablonski et al., 1997) добавились новые биологически важные морфологические структуры (циркулярные рептозооиды, ризоиды, нанозооиды, лакуны, вакуоли, альвеолы), усложнившие их колониальную организацию и усилившие их структурную, физиологическую и функциональную интеграцию. Вариации взаимного расположения автозооидов, а также последних и гетерозооидов в колониях среднекембрийских мшанок свидетельствуют о сложившемся разнообразии их поведенческих реакций при добыче

пищевых ресурсов из воды. Исходя из сравнения с современными мшанками (Шунатова, 2002) можно предположить, что в колониях среднекембрийских *Stomatopora*, *Stoporatoma*, *Multisparsa*, *Seata* и др. относительная равноудалённость автозооидов друг от друга определяла их индивидуальную деятельность при питании. Групповое расположение перистомов в фасциклях (поперечные – у *Siphodictyum*, кольцевые – у *Spirigora*, радиальные – у *Disporella*) характеризовало коллективную деятельность автозооидов. У *Spirodella* равномерно расположенные автозооиды центральной площадки, очевидно, функционировали индивидуально, тогда как объединение в радиальные лопасти предполагает их коллективное действие. В целом же у этого рода, очевидно, была комбинированная деятельность, индивидуальная и групповая, ранее не отмечаемая. Объединённые действия щупалец смежных автозооидов могли создавать как направленные потоки с пищевыми частицами к ротовому отверстию в центре воронки щупалец, так и направленное удаление уже отфильтрованной воды. Различные гетерозооиды могли играть дополнительную роль в регуляции движения водных потоков.

Особенности жизненных форм рассмотренных стенолемных мшанок позволяют считать, что в среднем кембрии завершилось формирование всех типов роста колоний – открытого, закрытого и комбинированного. Первый включает все разнообразие инкрустирующих форм, представленных уни-, олиго- и мультисериальными ветвями или лопастями, однослойными или многослойными, с дихотомической и латеральной рамификацией. Прямые двухслойные и простые цилиндрические колонии, появившиеся ещё в ранней юре (Jablonski et al., 1997), в среднем кембрии получили дальнейшее развитие и возникли их многослойные вариации: слои нарастания формировались по восходящей или нисходящей спирали (соответственно у видов *Seata* и *Terebellaria*), либо концентрическим их наведением (у *Multisparsa*). Впервые в среднем кембрии, а не в мелу, регистрируются инкрустирующие дисковидные колонии (*Disporella*) и неправильно дисковидные (*Spirodella*), характеризующие закрытый тип роста, и кубковидные сложные колонии (*Cellerora*), сформировавшиеся в результате комбинированного роста.

Полученные данные о колониальной морфологии *Stenolaemata* свидетельствуют о том, что многие морфологические новации появились у них почти одновременно – в среднем кембрии, по-видимому, в течение одного миллиона лет. И это заметно меняет представление о том, что у *Stenolaemata* новации возникали достаточно равномерно на протяжении 100 млн. лет в интервале с позднего триаса до середины мела (Jablonski et al., 1997). Здесь интересно заметить, что анализ

одних только идмонеиформных мшанок из отряда Tubuliporida (Вискова, 2004) показал, что наибольшее разнообразие их полиморфизма было связано уже с поздне меловым (кампан-маастрихт) – палеогеновым этапом их развития.

Изученный материал хранится в Государственном геологическом музее имени В.И. Вернадского под коллекционным номерами ГГМ-№/Гер-№ и в Лаборатории высших беспозвоночных Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) под коллекционным номером 5038.

Исследования проведены при поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы”, Направление 5, Проект № 18 и РФФИ, грант № 06-05-64641.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вискова Л.А. Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука, 1992. 187 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 250).
- Вискова Л.А. Динамика родового разнообразия мшанок (классы Stenolaemata и Eurystomata) в интервале триас–ныне // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН, 1995. С. 80–83.
- Вискова Л.А. Идмонеиформные Tubuliporina (мшанки Stenolaemata): особенности морфологии, вопросы систематики, новые таксоны // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 43–55.
- Вискова Л.А. Мшанки родов Stomatopora Bronn и Stomatopora gen. et sp. nov. из средней юры Москвы и Московской области // Палеонтол. журн. 2006а. № 4. С. 73–77.
- Вискова Л.А. Новые данные о среднеюрских мшанках центра европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2006б. Т. 81. Вып. 4. С. 49–59.
- Вискова Л.А. Диверсификация юрских мшанок (Stenolaemata) Русской платформы // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: КМК, 2006в. С. 168–176.
- Вискова Л.А. Новые мшанки Stenolaemata из средней юры Москвы и Подмоскovie // Палеонтол. журн. 2007а. № 1. С. 46–55.
- Вискова Л.А. Среднеюрская радиация мшанок и некоторые особенности их развития на Русской платформе // Юрская система России: Проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе всерос. совещ. Ярославль, 2007б. С. 36–38.
- Вискова Л.А. Новые стенолемные мшанки из юры центра европейской части России (Москва, Подмоскovie и Костромская область) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 46–53.
- Вискова Л.А., Морозова И.П. К ревизии системы высших таксонов типа Bryozoa // Палеонтол. журн. 1988. № 1. С. 10–21.
- Герасимов П.А. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей европейской части СССР. Часть II. Иглокожие, ракообразные, черви, мшанки и кораллы юрских отложений. М.: Госгеолтехиздат, 1955. 90 с.
- Завьялов М.А. Систематическое положение келловейских мшанок Подмоскovie // Матер. Междунар. конф. студентов и аспирантов по фундаментальным наукам “Ломоносов”. Вып. 2. М.: Изд-во МГУ, 1998. С. 222–225.
- Шевырев А.А. Биогеография юры // Итоги науки и техники. Стратигр. Палеонтол. М.: ВИНТИ, 1979. Т. 9. С. 29–58.
- Шунатова Н.Н. Пищевое поведение и особенности морфо-функциональной организации пищедобывающего аппарата морских мшанок (Bryozoa, Gymnolaemata). Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН, 2002. 18 с.
- Фогт Э. Верхнемеловые мшанки европейской части СССР и некоторых сопредельных областей / Пер. и ред. Д.П. Найдина. М.: Изд-во МГУ, 1962. 125 с.
- Brood K. Cyclostomatous Bryozoa from the Upper Cretaceous and Danian in Scandinavia // Stockh. Contr. Geol. 1972. V. 26. 464 p.
- Buge E., Voigt E. Les Cellulipora (Bryozoa, Cyclostomata) du Cenomanien Francais et la famille des Celluliporidae // Geobios. 1971. V. 5. Fasc. 2. P. 121–150.
- Canu F., Bassler R.S. Studies on the Cyclostomatous Bryozoa // Proc. U.S. Nat. Museum Wash. 1926. V. 67. Art. 21. P. 1–124.
- Gordon D.P., Taylor P.D. The Cretaceous-Miocene genus Lichenopora (Bryozoa) with a description of a new species from New Zealand // Bull. Natur. Hist. Museum Geol. 1997. V. 53. № 1. P. 71–78.
- Gregory J.W. The Jurassic Bryozoa. Catalogue of the fossil Bryozoa in the British Museum (Natur. Hist.). L., 1896. 239 p.
- Gregory J.W. The Cretaceous Bryozoa. Catalogue of the fossil Bryozoa in the British Museum (Natur. Hist.). L., 1899. 457 p.
- Jablonski D., Lidgard S., Taylor P.D. Comparative ecology of bryozoan radiations: origin of novelites in cyclostomes and cheilostomes // Palaios. 1997. V. 12. P. 505–523.
- Orbigny A., d'. Bryozoaires. Paléontologie française. Terrains cretaces. Texte et Atlas. P. 1851–1854. T. 5. P. 1–1192.
- Pitt L.J., Taylor P.D. Cretaceous Bryozoa from the Faringdon Sponge Gravel (Aptian) of Oxfordshire // Bull. Brit. Museum Natur. Hist. Geol. 1990. V. 46. № 1. P. 61–152.
- Voigt E. Die Bryozoengattung Diplosolen in der Schreibkride de von Ruegen // Mitt. Naturwiss. Ver. Neuvorpommern und Ruegen Greifswald. 1929. Bd 52/56. S. 22–6.
- Voigt E. Das Maastricht –Vorkommen von Ilten bei Hannover und seine Fauna mit besonderer Beeruecksichtigung der Gross-Foraminiferen und Bryozoen // Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg. 1951. № 20. S. 15–109.
- Walter B. Les Bryozoaires jurassiques en France. Étude systématique. Rapports avec la stratigraphie et la paléocologie // Docum. Lab. Géol. Fas. Sci. Lyon. 1969. № 35. P. 1–328.
- Walter B., Busnardo R. Un gisement aptien de Bryozoaires dans les Alpes francaises (Vercors, Is`ere) // Geobios. 1971. V. 4. Fasc. 2. P. 87–99.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Diplosolen pravus* Viskova, 2007; голотип ГГМ-1/Гер-1-4; общий вид инкрустирующей мультисериальной колонии с нанозооэциями (стрелки), неравномерно расположенными между автозооэциями (×12); Московская обл., карьер между пос. Трошково и Речицы; средняя юра, средний келловей.

Фиг. 2. *Cellepora retshitsiensis* Viskova, 2007; голотип ГГМ-1/Гер-1-3; 2а – общий вид внутренней латеральной стороны кубковидной колонии, состоящей из субколоний (×12); 2б – часть устьевой поверхности с лакунами (стрелка) между перистомами автозооэциев (×24); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3. *Stoporatoma gerasimovi* Viskova, 2006; голотип ПИН, № 5038/3; общий вид фрагмента унисериальной колонии, видны циркулярные рептозооэции (жирная стрелка), окружающие каждый автозооэций и ризоиды (тонкая стрелка), отходящие от рептозооэциев (×24); Москва, Краснопресненский р-н, карьер Камушки; средняя юра, средний келловей.

Фиг. 4. *Retelea* sp.; экз. ПИН, № 5038/51 (×12): 4а, 4б – общий вид на две широкие стороны фрагмента двухслойной вертикально растущей колонии, видны викарирующие элеозооэции (стрелки); 4в – вид на узкую сторону той же ветви; Московская обл., карьер между пос. Трошково и Речицы; средняя юра, средний келловей.

New Data on the Colonial Morphology of the Jurassic Bryozoans of the Class Stenolaemata

L. A. Viskova

Abstract—It was determined that radiation of bryozoans Stenolaemata, which have been started in seas of the Bajocian and the Bathonian of the West Europe, was continued in basins of the East Europe during the Middle Callovian vast transgression. It was revealed the composition of stenolaematous bryozoans from the Jurassic of the Center of the European Russia and was considered principal features of their colonial morphology.

Key words: Bryozoa, Stenolaemata, Jurassic, Middle Callovian, European Russia.

