

УДК 564.7:551.734

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ МШАНОК РОДА NEOTREMATOPORA MOROZOVA И ЕГО НОВЫЕ ВИДЫ ИЗ ДЕВОНА САЛАИРСКОГО КРЯЖА И РУДНОГО АЛТАЯ (РОССИЯ)

© 2011 г. О. П. Мезенцева

Кузбасская государственная педагогическая академия, Новокузнецк

e-mail: MesentsevaOP@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.11.2009 г.

Принята к печати 30.06.2010 г.

Эволюция неотрематопор шла в направлении укрепления колонии, осуществляемом разными путями: за счет изменения диаметра устьев и толщины стенок автозооэциев, изменения локализации и количества диафрагм, количества акантозооэциев, мезозооэциев и степени зарастания последних. Усиленное развитие одних структурных элементов колонии компенсировалось уменьшением роли других. Общее направление эволюции рода *Neotrematorora* и последовательность смены во времени его видов позволили наметить несколько филогенетических линий развития раннедевонско-раннеживетских неотрематопор Алтае-Саянской складчатой области. В ходе среднеэмской трансгрессии виды Салаирского палеобассейна проникли в Горноалтайский, а горноалтайские – в Салаирский. Описаны новые виды из эмского (*N. spinula* sp. nov.) и эйфельского (*N. alveolata* sp. nov., *N. ariadnae* sp. nov.) ярусов Салаирского кряжа и из эмского яруса (*N. rudnoaltaica* sp. nov.) Рудного Алтая.

В разрезах девона Салаирского кряжа, окраин Кузбасса, Минусинских котловин, Горного и Рудного Алтая обнаружены 23 вида мшанок рода *Neotrematorora* Morozova, 1961, из которых 12 монографически изучены автором. С учетом других районов Евразии, к настоящему времени насчитывается 38 видов неотрематопор, сменявших друг друга во времени. Таким образом, появилась возможность проанализировать эволюцию морфологических признаков рода *Neotrematorora* и на этой основе наметить филогенетические линии.

Основная часть материала публикуемой работы собрана автором на территории Салаирского кряжа, Горного Алтая и окраин Кузбасса в экспедициях кафедры физической географии и геологии Кузбасской государственной педагогической академии (КузГПА). Кроме того, отбор материала производился во время работы автора в группе сотрудников Института геологии нефти и газа (ИГНиГ СО РАН), составлявших послынные описания разрезов девонских отложений этих регионов (Стратотипические..., 1986, 1987; Ключевые..., 2004). В Рудном Алтае коллекции неотрематопор были отобраны автором во время VII выездной сессии Девонской комиссии Межведомственного стратиграфического комитета России (Опорные..., 2000) и полевой экскурсии международной конференции “Девонские наземные и морские обстановки”. Также были переизучены хранящиеся в Кузбасской государственной педагогической академии г. Новокузнецка (КузГПА) коллекции неотрематопор, ранее обработанные ее сотрудником Ю.В. Удодовым.

Изученная коллекция шлифов мшанок хранится под № 8.

### ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РОДА NEOTREMATOPORA

Род *Neotrematorora* был выделен И.П. Морозовой (1961) с типовым видом *N. typica* Morozova, 1961 из живетских отложений Кузбасса и Южно-Минусинской котловины. К этому же виду она отнесла один из экземпляров вида *Lioclema yakovlevi* (Schönnmann, 1926), описанного В.П. Нехорошевым (1948, табл. X, фиг. 6а, 6б) из нижнего франа Горного Алтая. В результате переизучения Морозовой мшанок бейской свиты живетского яруса Минусинских котловин в этот род вошли виды, описанные Ю.М. Шейнманном (1926) как *Trematorora schirienensis*, *Batostoma sibirica* и *Eridotrypa vasilievskiji*.

Т.Д. Троицкая (1963, 1968) обнаружила представителей рода *Neotrematorora* в живетских отложениях Тарбагатая и Юго-Западного Предчингизья (*N. morozovae*, *N. comperta*, *N. flexuosa*, *N. rara*), а также Джунгарского Алатау (*N. dzhungarensis*). Из франских отложений этих регионов ею описаны *N. shishovae* и *N. inusitata*.

Г.Г. Астрова (1964) отнесла к данному роду вид из чортковского горизонта верхнего лохкова Подолии, ранее описанный ею из одновозрастных отложений Молдавии как *Trematorora petaloides* (Астрова, 1954). В результате ревизии трепостомид Астровой (1978) был упразднен род *Abakana* Morozova, 1961, а единственный его вид (*A. macrospina*) отнесен к ро-

ду *Neotrematopora*. Из рода *Pseudobatostomella* Morozova, 1961) в род *Neotrematopora* Астровой перенесены *P. tschuensis* (Nekhoroshev, 1948) и *P. salairiensis* Morozova, 1961. К неотрематопорам она отнесла и *Batostomella tabulata* Nekhoroshev, 1956.

К.Н. Волкова (1974) обнаружила в нескольких местонахождениях мшанок Горного Алтая представителей нового позднеживетского вида — *N. plena* Volkova, 1974. Кроме того, ею изучен вид *N. vasilievskiji* (Schoenmann, 1926), в синонимику которого она внесла *N. sibirica* (Schoenmann, 1926). В результате переизучения трематопорид бейской свиты Минусинских котловин Волкова (1975) отнесла к роду *Neotrematopora* вид, описанный Морозовой (1961) как *Minussina fruticosa*.

Г.В. Копаевич (1984) описала из эмско-эйфельских отложений Восточной и Южной Монголии *N. tschuensis* (Nekhoroshev, 1948) и новые виды — *N. coriacea* и *N. daedalea*, а из эйфельско-живетских отложений Северо-Западной Монголии новый вид — *N. cristiformis*. Из фаменских отложений Юго-Западной Монголии Я. Ариунчимэг (2000) описан новый вид *N. baitagensis*. В фаменских отложениях Китая (Yang et al., 1988) был обнаружен вид *N. altilis* (Yang, Hu et Xia, 1988). По нашему мнению, к данному роду принадлежит также вид из фаменских отложений, описанный этими авторами как *Pseudobatostomella jielingensis*. Л.И. Попеко (2000) из турнейского яруса Забайкалья описаны наиболее молодые представители рода *Neotrematopora* — *N. nurensis*. Вид *N. tabulata* (Nekhoroshev, 1956) из одновозрастных отложений Кузбасса отнесен ею к новому роду *Raissiella* Попесо, 2000. Из эйфельско-раннеживетских отложений Салаира Удодовым (2009) описано два ранее неизвестных вида — *N. eifeliensis* и *N. pulchra*.

Автором (Мезенцева, 2000) из эмских отложений Алтае-Саянской складчатой области были монографически описаны шесть новых видов — *Neotrematopora leptoclada*, *N. multi*, *N. schebalinoensis*, *N. crassiramosa*, *N. yolkini*, *N. vulgaris*. При описании стратотипа барагашской свиты эмского яруса в правобережье ручья Куваш (Удодов, Мезенцева, 2000) был детально изучен вид *Eridotrypa celebrata* (Jaroshinskaja, 1968). Морфологические особенности этого вида (расположение автозооэциев в большей части экзозоны перпендикулярно к поверхности колонии, многочисленные акантозооэциии и мезозооэциии, зарастающие в различной степени) противоречат диагнозу рода *Eridotrypa* и указывают на его принадлежность к роду *Neotrematopora*.

Кроме того, к неотрематопорам автор относит виды, описанные Волковой (1974) в качестве *Pseudobatostomella koksairiensis* и *P. majuscula*, поскольку они имеют характерные для рода *Neotrematopora* признаки (в частности, типичные мезозооэциии, полость которых в различной степени зарас-

тает известковым веществом). К этому роду принадлежит и ряд новых эмских (*N. spinula* sp. nov., *N. rudnoaltaica* sp. nov.) и эйфельских (*N. alveolata* sp. nov., *N. ariadnae* sp. nov.) видов, описания которых приводятся ниже.

### МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ РОДА НЕОТРЕМАТОПОРА И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ

Характерными особенностями рода *Neotrematopora* являются преобладание ветвистой формы колоний, сильное утолщение стенок автозооэциев в экзозоне, а также полное или частичное зарастание известковым веществом полости мезозооэциев. При этом устья большинства мезозооэциев остаются открытыми и лишь некоторые из них частично или полностью зарастают. Ветвистые колонии неотрематопор прикреплены основанием, обрастающим субстрат; встречается явление самообрастания. Виды неотрематопор с наиболее крупными колониями встречены в отложениях позднего живета и раннего карбона. У двух видов (*N. schebalinoensis* и *N. typica*), кроме ветвистой, имеется обрастающая форма колоний. В ветвистых колониях экзозона четко обособлена; соотношение экзо- и эндозоны различно. Автозооэциии в начале экзозоны резко или постепенно отклоняются к поверхности колонии и открываются овальными, округлыми, иногда петалоидными устьями, расположенными беспорядочно или невыдержанными рядами. Стенки автозооэциев в эндозоне тонкие, прямые, изогнутые, иногда волнистые. В экзозоне по мере утолщения стенки приобретают слитную косо- или поперечно-пластинчатую структуру.

Эволюционным изменениям в разной мере подвержены три морфологических признака: расположение диафрагм в автозооэциях, количество мезозооэциев и количество акантозооэциев. По первому признаку раннедевонские и часть среднедевонских (эйфельско-раннеживетские) неотрематопор подразделяются на три группы. У видов первой группы (*Neotrematopora celebrata*, *N. schebalinoensis*, *N. eifeliensis*, *N. ariadnae* sp. nov., *N. alveolata* sp. nov., *N. pulchra*) диафрагмы развивались только в эндозоне или в эндозоне и в начале экзозоны (табл. 1). У видов второй группы (*Neotrematopora petaloides*, *N. leptoclada*, *N. salairiensis*, *N. crassiramosa*, *N. yolkini*, *N. vulgaris*, *N. rudnoaltaica* sp. nov., *N. coriacea*, *N. daedalea*) диафрагмы развивались только в экзозоне или в экзозоне и в верхах эндозоны, а в осевой части колонии отсутствовали. У видов третьей группы (*Neotrematopora spinula* sp. nov., *N. multi*, *N. cristiformis*) диафрагмы развивались по всей колонии. Таким образом, среди ранне-среднедевонских видов по первому признаку (расположению диафрагм в автозооэциях) доминируют представители первой и второй групп.

В позднеживетско-турнейское время преобладают виды, у которых диафрагмы развиты по всей ко-

**Таблица 1.** Морфологические признаки видов рода *Neotrematoroga* из эмса, эйфеля и раннего живета Салаира, Горного и Рудного Алтая

Вид	Диаметр колонии, мм	Ширина экзозоны, мм	Диаметр устьев автозооэциев, мм; кол-во на 2 мм	Толщина стенок, мм	Область развития диафрагм, расстояние между ними, мм	Мезозооэци			Акантозооэци	
						кол-во	диаметр устьев, мм	расстояние между диафрагмами, мм	диаметр, мм	кол-во вокруг устья автозооэция
<i>N. leptoclada</i> Mesentseva, 2000	1.2–2.0	0.25–0.50	0.10–0.15; 4.5–6.5	0.02–0.04	В верхней части эндозоны; редкие (0.07–0.20)	Образующие 1, реже 2 ряда, иногда редкие	0.04–0.10	0.03–0.04, реже 0.07–0.13	0.02–0.03	3–4
<i>N. multi</i> Mesentseva, 2000	3.0–4.5	1.25–1.80	0.13–0.17; 6–7.5	0.03–0.06	По всей колонии, но более частые в верхах эндозоны и в экзозоне	1–2 ряда, иногда редкие	0.06–0.10	0.06–0.11	0.04–0.06	3–5
<i>N. spinula</i> sp. nov.	0.9–1.4	0.22–0.45	0.10–0.14; 6–8	0.03–0.08	По всей колонии, но более частые в верхах эндозоны	1 ряд, реже редкие	0.04–0.07	0.03–0.06	0.03–0.06	4–5, реже 3 или 6
<i>N. schebalinoensis</i> Mesentseva, 2000	1.7–3.0 ветвистые, иногда об-растающие	0.67–1.12	0.14–0.18; 6–7, реже 5.5 или 8	0.03–0.10	В эндозоне (0.07–0.21)	От редких до 1–3 рядов	0.06–0.10	0.04–0.08	0.03–0.05	6–7, а также между мезозооэциями
<i>N. celebrata</i> (Jaroshinskaja, 1968)	1.5–2.5	0.50–0.95	0.12–0.17; 5–6	0.04–0.08	В эндозоне и в начале экзозоны (0.07–0.21)	1–2 ряда, иногда редкие	0.04–0.08	0.04–0.08	0.02–0.03	4–7
<i>N. salairiensis</i> (Morozova, 1961)	1.5–3.5	0.32–0.60	0.08–0.15; 5.5–8	0.04–0.09	В верхах эндо- и в начале экзозоны; от 1 до 5 в автозооэции	1 ряд, скопления	0.03–0.07, реже до 0.11	0.04–0.10	0.02–0.04, реже 0.05	3–4
<i>N. yolkini</i> Mesentseva, 2000	1.4–2.0	0.40–0.75	0.11–0.17; 3.5–7	0.04–0.11	Единичные в верхах эндозоны и в экзозоне	1–2, реже 3–4 ряда	0.02–0.06	0.04–0.13	0.03–0.05	3–6

Таблица 1. Окончание

Вид	Диаметр колонии, мм	Ширина экзозоны, мм	Диаметр устьев автозооциев, мм; кол-во на 2 мм	Толщина стенок, мм	Область развития диафрагм, расстояние между ними, мм	Мезозооэци			Акантозооэци	
						кол-во	диаметр устьев, мм	расстояние между диафрагмами, мм	диаметр, мм	кол-во вокруг устья автозооэция
<i>N. vulgaris</i> Mesentseva, 2000	1.6–3.0	0.42–0.87	0.10–0.14; 5–6.5	0.06–0.11	В верхах эндо- и в начале экзозоны (0.07–0.20)	От редких до 1–2 рядов	0.04–0.07	0.06–0.11	0.04–0.05	4–5
<i>N. crassiramosa</i> Mesentseva, 2000	3.0–6.5	0.50–1.00	0.11–0.15; 2.5–6.5	0.04–0.10	В верхах эндо- и на 1/2 экзозоны (0.10–0.21)	1–2, реже 3 ряда, иногда редкие	0.06–0.11	0.04–0.21	0.02–0.04	3–5
<i>N. rudnoaltaica</i> sp. nov.	4.0–10.0	1.0–4.5	0.13–0.25 до 0.32 в пятнах; 5–6.5	0.02–0.08	В верхах эндо- и в экзозоне (0.20–0.50)	1–2 ряда	0.04–0.11, реже до 0.14–0.18	0.03–0.08	0.04–0.07	1–2, местами отсутствуют
<i>N. alveolata</i> sp. nov.	1.0–1.6	0.42–0.63	0.20–0.25; 4.5–5.5	0.07–0.11	В середине эндозоны единичные, в верхах эндозоны и на 1/2 экзозоны до 3–4 на 1 мм	1 ряд, иногда редкие	0.04–0.07	0.04–0.07	0.03–0.04	1–3
<i>N. eifeliensis</i> J. Udodov, 2009	1.4–2.0	0.48–0.68	0.10–0.13; 5–7.5	0.02–0.04, реже до 0.07–0.10	В эндозоне и в начале экзозоны (0.14–0.20)	1–3 ряда	0.02–0.07	0.07–0.10	0.03–0.04	5–7, иногда 9, а также между мезозооэциями
<i>N. ariadnae</i> sp. nov.	3.0–4.5	1.0–1.8	0.13–0.17; в пятнах 0.18–0.22 до 0.30; 3.5–6.5	0.03–0.06, реже до 0.10	Более частые в верхах эндозоны и начале экзозоны (0.10–0.28)	1–2 ряда	0.07–0.17	0.02–0.04	0.03–0.04	4–5, реже 6, а также между мезозооэциями
<i>N. pulchra</i> J. Udodov, 2009	1.5–3.0	0.45–1.0	0.14–0.22; 6–7	0.03–0.04, реже до 0.10	В эндозоне и на 1/2 экзозоны (0.14–0.22)	Редкие, иногда 1 ряд	0.07–0.10	0.06–0.15	0.04–0.07, реже до 0.11	4–6



трального Алтая (правобережье ручья Куваш, вдающегося справа в р. Песчаную).

Нами, несмотря на длительные поиски, остатков неотрематопор (в том числе *N. celebrata*) в отложениях пражского яруса Северного Алтая и Салаира не обнаружено. В то же время установлено широчайшее распространение *N. celebrata* в отложениях эмского яруса. В Центральном Алтае (правобережье ручья Куваш) этот вид распространен в средней подсвите стратотипического разреза барагашской свиты, коррелируемой с беловско-среднешандинскими слоями эмского яруса Салаира (Удодов, Мезенцева, 2000). Из этого разреза автором было отобрано для монографического изучения 44 колонии этого вида. Они оказались неотличимы от голотипа вида *N. celebrata* из “ганинской формации” правобережья ключа Ганина. На Салаире этот вид характерен для верхнесалаиркинско-верхнешандинских отложений эмского яруса окрестностей г. Гурьевска, где было обнаружено 38 колоний (обн. Б-819, слои 21–25; обн. Б-8331, слои 1–5; Стратотипические..., 1986, 1987). Автор считает, что вследствие мелкоблокового строения участка ключа Ганина Ярошинская ошибочно отнесла к “ганинской формации” пражского яруса отложения эмского яруса, содержащие остатки *N. celebrata*.

Наиболее древние виды неотрематопор Алтае-Саянской складчатой области — *N. leptoclada*, *N. multi*, *N. spinula* sp. nov. — обнаружены в нижнесалаиркинских слоях нижнего эмса Салаира. Наибольшее сходство с *N. petaloides* имеет *N. leptoclada*, существовавшая в Салаирском палеобассейне с раннесалаиркинское по беловское время. У обоих видов устья автозоооциев сходны по величине их диаметра, большую часть ветвистых колоний занимает эндозона, в верхней части которой развиты редкие диафрагмы (Мезенцева, 2000). Однако у *N. leptoclada* более тонкие стенки, более многочисленные мезозоооциев, образующие один, иногда два ряда; акантозоооциев более редкие, мелкие (табл. 1).

В Салаирском палеобассейне в течение салаиркинское времени от *N. leptoclada*, вероятно, произошли три ветви неотрематопор (рис. 1). Развитие первой ветви начинается в раннесалаиркинское время, по-видимому, в последовательности *N. leptoclada* → *N. multi* → *N. spinula* sp. nov. У этих видов в ходе эволюции увеличивалась толщина стенок автозоооциев, диафрагмы развивались по всей колонии, а количество мезозоооциев уменьшалось (табл. 1). *N. multi* характеризует ранне-среднесалаиркинские слои, *N. spinula* sp. nov. — ранне-позднесалаиркинские. В более молодых отложениях эти виды не обнаружены.

В среднесалаиркинское время начинается развитие второй ветви неотрематопор: *N. leptoclada* → *N. salairiensis* → *N. yolkinii* → *N. alveolata* sp. nov. (рис. 1). У видов этой ветви в ходе эволюции многократно менялись пути укрепления колонии. При

переходе от *N. leptoclada* к *N. alveolata* sp. nov. диафрагмы развивались не только в эндозоне, но и в экзозоне, однако их количество при этом постепенно уменьшалось до единичных (табл. 1). С другой стороны, укрепление колоний происходило за счет возрастания толщины стенок автозоооциев и количества мезозоооциев, число рядов которых менялось от одного до четырех (кроме *N. alveolata* sp. nov.). Усиливалась степень зарастания мезозоооциев известковым веществом, максимум которого наблюдается у *N. yolkinii*. У *N. alveolata* sp. nov. количество мезозоооциев (один ряд, местами редкие), как и степень их зарастания, уменьшились. По-видимому, у данного вида прочность колонии обеспечивалась уменьшением диаметра колонии при увеличении диаметра автозоооциев и толщины стенок.

Вид *N. salairiensis* широко распространен в верхней части салаиркинское и в средней части шандинское горизонтов окрестностей г. Гурьевска. Во время беловско-шандинское трансгрессии этот вид, вероятно, проник в Горный Алтай. Волкова (1974) обнаружила *N. salairiensis* в юго-восточной его части (бассейн среднего течения р. Чуи, между рр. Кызыл-Чина и Даи) в отложениях даянской свиты эмского яруса, коррелируемой с шандинским горизонтом Салаира. *N. yolkinii* характеризует верхнюю часть шандинское горизонта, а *N. alveolata* sp. nov. — пестеревские слои мамонтовского горизонта Салаира.

В позднесалаиркинское время в Салаирском палеобассейне начинается развитие третьей ветви неотрематопор: *N. leptoclada* → *N. crassiramosa* → *N. vulgaris* (рис. 1). У близкородственных видов *N. crassiramosa* и *N. vulgaris* диафрагмы развиваются не только в верхней части эндозоны, но и в экзозоне, увеличивается толщина стенок; количество мезозоооциев меняется мало, но диаметр их устьев уменьшается (см. табл. 1). Мшанки *N. vulgaris* встречаются только в Салаирском палеобассейне в средне- и верхнешандинские отложениях. Вид *N. crassiramosa*, широко распространенный в Салаирском палеобассейне с позднесалаиркинское времени (Мезенцева, 2000), в шандинское время проникает в Горноалтайский палеобассейн. Остатки колоний этого вида обнаружены нами в средней подсвите стратотипа барагашской свиты в правобережье ручья Куваш и в мукурчергинской свите по ключу Ганина.

В Рудном Алтае в известняках влангальевских слоев, по-видимому, коррелируемых с верхнешандинскими слоями Салаира, нами обнаружен вид *N. rudnoaltaica* sp. nov., имеющий некоторое сходство с *N. crassiramosa*, но характеризующийся меньшей толщиной стенок автозоооциев, меньшим количеством диафрагм и мезозоооциев. Это, возможно, компенсировалось увеличением диаметра устьев автозоооциев и мезозоооциев. Происхождение *N. rudnoaltaica* sp. nov. от *N. crassiramosa* проблема-

Период	Эпоха	Век	Горизонт, слои (Салаир)	
Девонский	Среднедевонская	Живет	Сафоновский, керлегешский	
		Эйфель	Мамонтовский	
	Раннедевонская	Эмс	Вернешандинские	
			Среднешандинские	
			Нижнешандинские	
			Беловский	
			Верне-салаиркинские	
			Средне-салаиркинские	
			Нижне-салаиркинские	

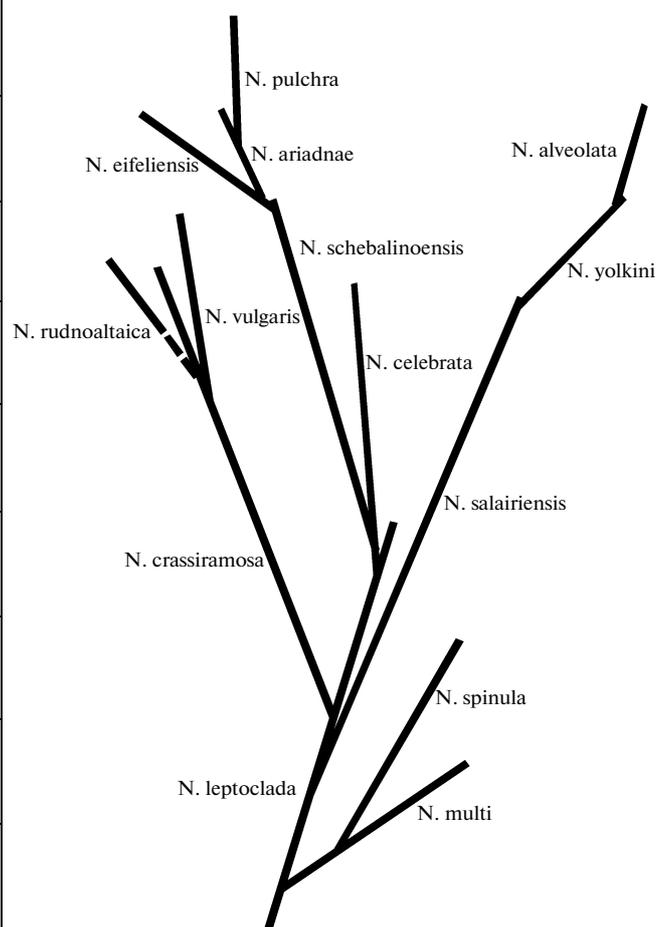


Рис. 1. Схема эволюции и стратиграфического распространения неотрематопор Алтае-Саянской складчатой области.

тично, поскольку их ареалы пространственно разобщены.

Начало четвертой ветви эволюции неотрематопор (рис. 1) было положено проникновением *N. leptoclada* из Салаирского палеобассейна в Горноалтайский в ходе среднеэмской трансгрессии. Остатки колоний *N. leptoclada* удовлетворительной сохранности обнаружены нами в сильно измененных песчаниках Кондратьевской сопки, описанных Л.Л. Халфиным (1948, с. 49-62) в качестве “кондратьевской формации”, вероятно, соответствующей низам средней подсвиты стратотипа барагашской свиты. У видов четвертой ветви (*N. leptoclada* → *N. celebrata* → *N. schebalinoensis*) происходит увеличение толщины стенок, количества диафрагм и развитие их по всей эндозоне; количество мезозооциев не меняется, но расположены они неравномерно.

Во время беловско-шандинской трансгрессии *N. celebrata* и *N. schebalinoensis* проникают из Горноалтайского палеобассейна в Салаирский. Остатки колоний этих видов обнаружены в разрезах окрестностей г. Гурьевска. Здесь *N. schebalinoensis* дает начало дополнительной ветви неотрематопор: *N. schebalinoensis* → *N. eifeliensis* → *N. ariadnae* sp. nov. → *N. pulchra* (рис. 1). У данных видов при сохранении толстых стенок автозооциев, количество мезозооциев уменьшается, несколько сокращается и количество диафрагм, развивавшихся уже до середины экзозоны (табл. 1). Виды *N. celebrata* и *N. schebalinoensis* вымирают в позднешандинское время. *N. eifeliensis* и *N. ariadnae* sp. nov. широко распространены в раннемамонтовское (малосалаиркинское) время (ранний эйфель). *N. pulchra* появляется в малосалаиркинское время и вымирает в конце сафоновского (ранний живет).

Проведенный автором сравнительный анализ исторического развития эмско-раннеживетских видов рода *Neotrematorpora* Алтае-Саянской складчатой области показал, что эволюция этого рода проходила значительно сложнее обобщенного пути, намечившегося при сравнении видового состава раннедевонско-раннеживетского и позднеживетско-турнейского комплексов неотрематопор Земного шара. Укрепление колоний в каждом отдельном случае, в зависимости от внутренних и внешних факторов, происходило по-разному, а общая закономерность — уменьшение числа мезозоооциев, компенсируемое развитием диафрагм по всей колонии — проявилась на достаточно большом отрезке геологического времени. В целом, изложенный материал о многовариантном способе укрепления колоний ранне-среднедевонских неотрематопор хорошо согласуется с общими представлениями о многовариантной эволюции органического мира.

В других районах Северо-Восточной Евразии неотрематопоры появились позднее. В конце эмса — начале эйфеля они проникли в Монголию (Морозова и др., 2003), в живетском веке — в Минусинские котловины, Казахстан и на северную окраину Кузбасса. Во франском веке представители рода *Neotrematorpora* появились в Китае, а в турнейском веке каменноугольного периода — в Забайкалье.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### О Т Р Я Д TREPOSTOMIDA

#### ПОДОТ Р Я Д HALLOPORINA

#### СЕМЕЙСТВО ТРЕМАТОПОРИДАЕ MILLER, 1889

#### Род *Neotrematorpora* Morozova, 1961

#### *Neotrematorpora spinula* Mesentseva, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1 (см. вклейку)

На з в а н и е в и д а *spinula* *lat.* — шипик.

Г о л о т и п — КузГПА, № 8/1; Салаирский кряж, окрестности г. Гурьевск, железнодорожная выемка восточнее виадука автомобильной дороги Белово—Гурьевск; нижний девон, эмский ярус, салаиркинский горизонт.

О п и с а н и е. Колонии ветвистые диаметром 0.90–1.40 мм, прикрепляющиеся обрастающим основанием. Встречается самообрастание; толщина слоя — 0.25–0.63 мм. Автозоооции постепенно отклоняются к поверхности, но в большей части экзозоны перпендикулярны ей; ширина экзозоны 0.22–0.45 мм. Устья автозоооциев овальной, реже круглой формы, диаметром 0.10–0.14 мм, образующие продольные ряды; на 2 мм в ряду насчитывается 6–8 устьев. Стенки автозоооциев в эндозоне тонкие, местами волнистые; в экзозоне — слитные, косо-пластинчатые, толщиной 0.03–0.08 мм. Диафрагмы в автозоооциях тонкие, прямые или слабоогнутые. В колониях с хорошо выраженной экзозонной заметна неравномерность развития диафрагм: в осе-

вой части эндозоны расстояние между диафрагмами 0.18–0.42 мм, а в верхней части эндозоны и в экзозоне 0.07–0.20 мм. Устья мезозоооциев округленно-многоугольные, диаметром 0.04–0.07 мм. Из-за маленьких размеров мезозоооции обычно зарастают известковым веществом по всей длине, но при этом их устья зарастают частично или открыты. Мезозоооции почкуются в начале экзозоны и одним рядом изолируют автозоооции; местами мезозоооции редкие (4–6 вокруг автозоооция). Диафрагмы в мезозоооциях прямые, утолщенные, располагаются на расстоянии 0.03–0.06 мм друг от друга; в начале экзозоны мезозоооции четковидные. Акантозоооции диаметром 0.028–0.060 мм почкуются в начале экзозоны, располагаясь по 4–5, реже 3 или 6 вокруг автозоооция.

С р а в н е н и е. От *N. multi* Mesentseva, 2000 новый вид отличается мелкими колониями с узкой экзозонной, мелкими, расположенными продольными рядами устьями автозоооциев, более мелкими мезозоооциями, обычно образующими один ряд между автозоооциями и большим количеством акантозоооциев (4–5 вокруг автозоооция). От *N. eifeliensis* Udodov, 2009 отличается почкованием акантозоооциев в начале экзозоны, меньшим количеством мезозоооциев, образующих не более одного ряда, а также крупными акантозоооциями. От *N. tschuensis* (Nekhoroshev, 1948) отличается большими размерами устьев автозоооциев (на 2 мм приходится 6–8 устьев), крупными акантозоооциями, а также более частыми мезозоооциями.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний девон, эмский ярус, салаиркинский горизонт, Салаирский кряж.

М а т е р и а л. Кроме голотипа — 69 экз. (199 шлифов) из 5 разрезов окрестностей г. Гурьевска (Салаирский кряж).

#### *Neotrematorpora rudnoaltaica* Mesentseva, sp. nov.

Табл. V, фиг. 2

На з в а н и е в и д а от Рудного Алтая.

Г о л о т и п — КузГПА, № 8/2; Рудный Алтай, окрестности г. Змеиногорск, Мельничные сопки; нижний девон, эмский ярус, мельничная свита, влангальевские слои.

О п и с а н и е. Колонии ветвистые диаметром 4–7.5 мм; ширина экзозоны составляет 1.0–2.0 мм. Автозоооции в эндозоне располагаются вертикально, а в начале экзозоны резко отклоняются к поверхности, однако граница между зонами плохо выражена из-за почкования мезозоооциев в верхней части эндозоны. Устья автозоооциев расположены беспорядочно; диаметр круглых устьев 0.13–0.21 мм, длина овальных и округло-овальных устьев 0.15–0.25 мм, иногда до 0.32 мм. На 2 мм насчитывается 5–6.5, иногда 4.5 устьев автозоооциев. Стен-

ки автозоооциев в эндозоне прямые, тонкие; в экзозоне утолщаются до 0.02–0.08 мм и приобретают слитную косоластинчатую структуру. Диафрагмы в автозоооциях прямые, тонкие, развитые в верхах эндозоны и в экзозоне на расстоянии 0.12–1.00 мм; в осевой части эндозоны отсутствуют. Устья мезозоооциев округленно-многоугольные, диаметром 0.04–0.11 мм, реже до 0.18 мм. Мезозоооции почкуются в начале экзозоны и в верхах эндозоны, изолируя автозоооции одним, реже двумя рядами. Диафрагмы в мезозоооциях утолщенные, расположенные обычно на расстоянии 0.03–0.08 мм; в верхней части эндозоны мезозоооции четковидные, а диафрагмы развиты на расстоянии 0.06–0.08 мм. Вокруг автозоооция насчитывается по 1–2 акантозоооции диаметром 0.04–0.07 мм; у некоторых автозоооциев — отсутствуют.

**С р а в н е н и е.** От *N. crassiramosa* Mesentseva, 2000 новый вид отличается большим диаметром устьев автозоооциев, акантозоооциев и меньшим количеством последних (один, реже два вокруг автозоооция). От *N. coriacea* Koraevich, 1984 отличается меньшим количеством устьев автозоооциев (5–6 на 2 мм), большим количеством мезозоооциев, образующих один — два ряда между автозоооциями, а также почкованием мезозоооциев в верхах эндозоны и в начале экзозоны.

**М а т е р и а л.** Кроме голотипа, 8 экз. (72 шлифа) из стратотипического разреза влангальевских слоев (окрестности г. Змеиногорска, Рудный Алтай).

*Neotrematopora ariadnae* Mesentseva, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3

**Н а з в а н и е** вида в память бризоолога Ариадны Михайловны Ярошинской.

**Г о л о т и п** — КузГПА, № 8/3; Салаирский кряж, окрестности г. Гурьевск, Малосалаиркинский карьер; средний девон, эйфельский ярус, мамонтовский горизонт, малосалаиркинские слои.

**О п и с а н и е.** Колонии ветвистые диаметром 3.0–4.5 мм со слоями самообрастания; толщина слоя 0.25–0.90 мм. В начале экзозоны автозоооции резко отклоняются к поверхности; ширина экзозоны 1.0–1.8 мм. Имеются слабо выраженные пятна, образованные мегазоооциями. Устья автозоооциев петалоидные, диаметром 0.13–0.17 мм, а в пятнах — 0.18–0.22 мм, изредка до 0.30 мм; на 2 мм в разных направлениях насчитывается 3.5–6.5 устьев автозоооциев. Стенки автозоооциев в экзозоне слитные, косоластинчатые, утолщенные до 0.03–0.06 мм, реже до 0.10 мм. Диафрагмы в автозоооциях тонкие, прямые, слабоогнутые, развитые в верхах эндозоны и начале экзозоны на расстоянии 0.10–0.28 мм друг от друга (на 1 мм приходится 4–6, реже 8 диафрагм); в осевой части эндозоны редкие (на 1 мм

1–3 диафрагмы), а на большей части экзозоны — отсутствуют. Мезозоооции, в различной степени зарастающие известковым веществом, почкуются в начале экзозоны, изолируя автозоооции одним или двумя рядами. Диаметр округленно-многоугольных устьев мезозоооциев варьирует от 0.02–0.08 мм до 0.07–0.24 мм. Диафрагмы в мезозоооциях обильные, развитые на расстоянии 0.02–0.04 мм (на 1 мм насчитывается 20–23, реже 15 диафрагм); в начале экзозоны мезозоооции четковидные (расстояние между диафрагмами увеличивается до 0.06–0.10 мм). Акантозоооции диаметром 0.03–0.04 мм почкуются в начале экзозоны и располагаются по 4–5, реже 6 вокруг автозоооция, сильно вдаваясь в устье, а также в стенках мезозоооциев.

**С р а в н е н и е.** Новый вид отличается от *N. eifeliensis* Udodov, 2009 толстоветвистыми колониями с диафрагмами в верхах эндозоны и начале экзозоны, более крупными устьями автозоооциев и мезозоооциев, образующих один или два ряда вокруг автозоооциев, а также меньшим числом акантозоооциев, почкующихся в начале экзозоны; от *N. pulchra* Udodov, 2009 отличается наличием пятен, образованных мегазоооциями, многочисленными крупными мезозоооциями с более частыми диафрагмами, а также мелкими акантозоооциями (диаметром 0.03–0.04 мм).

**М а т е р и а л.** Кроме голотипа, 36 экз. (142 шлифа) из Малосалаиркинского карьера (окрестности г. Гурьевск, Салаирский кряж).

*Neotrematopora alveolata* Mesentseva, sp. nov.

Табл. V, фиг. 4

**Н а з в а н и е** вида от *alveolatus* *лат.* — ячеистый.

**Г о л о т и п** — КузГПА, № 8/4; Салаирский кряж, окрестности г. Гурьевск, Малосалаиркинский карьер; средний девон, эйфельский ярус, мамонтовский горизонт, пестеревские слои.

**О п и с а н и е.** Колонии ветвистые диаметром 1.0–1.6 мм. Экзозона хорошо выражена, шириной 0.42–0.63 мм. Автозоооции в эндозоне расположены косо, а в большей части экзозоны — перпендикулярно поверхности. Устья автозоооциев круглые, округло-овальные, овальные, реже петалоидные, расположенные беспорядочно, реже — образующие короткие продольные ряды. Диаметр устьев автозоооциев 0.20–0.25 мм, иногда до 0.32 мм; на 2 мм насчитывается 4.5–5.5 устьев. Толщина стенок автозоооциев в экзозоне 0.07–0.11 мм, структура слитная, поперечноластинчатая. Диафрагмы в автозоооциях прямые, тонкие; в осевой части эндозоны единичные, в верхах эндозоны и в экзозоне на 1 мм приходится 3–4 диафрагмы (иногда единичные). Мезозоооции почкуются в начале экзозоны и образуют один ряд, изолирующий автозоооции; иногда

автозооэциии соприкасаются. Устья мезозооэциев овальные, округлые, иногда щелевидные, диаметром 0.04–0.07 мм. Диафрагмы в мезозооэциях утолщенные, сближенные у поверхности; расстояние между диафрагмами варьирует от 0.04 до 0.07 мм. Крупные мезозооэциии зарастают известковым веществом в различной степени, а мелкие – полностью. Акантозооэциии диаметром 0.03–0.04 мм почкуются в начале экзозоны по 1–3 вокруг автозооэциии. Некоторые акантозооэциии развиваются во внутренних стенках автозооэциев, придавая устьям петалоидный характер.

**С р а в н е н и е.** От *N. tschuensis* (Nekhoroshev, 1948) новый вид отличается большим диаметром устьев автозооэциев, меньшим количеством их на 2 мм, а также меньшим количеством акантозооэциев и более частыми мезозооэцииями.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний девон, эйфельский ярус, мамонтовский горизонт, пестеревские слои; Салаир; живетский ярус, низы каменевской свиты; Рудный Алтай.

**М а т е р и а л.** Кроме голотипа, 7 экз. (16 шлифов) из Малосалаиркинского карьера (окрестности г. Гурьевск, Салаирский кряж) и 1 экз. (3 шлифа) из разреза по правому борту р. Золотуха у бывшего пос. Горюново (Рудный Алтай).

Автор искренне благодарен Л.А. Висковой и Р.В. Горюновой за ценные рекомендации и замечания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ариунчимэг Я.* Первые находки фаменских мшанок в Монголии // Палеонтол. журн. 2000. № 1. С. 45–48.
- Астрова Г.Г.* Верхнесилурийские мшанки Молдавии // Геол. сб. Львовск. геол. об-ва. 1954. № 1. С. 128–215.
- Астрова Г.Г.* Мшанки борщовского и чортковского горизонтов Подолии. М.: Изд-во АН СССР, 1964. 52 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 98).
- Астрова Г.Г.* История развития, система и филогения мшанок отряда Trepostomata. М.: Наука, 1978. 240 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 169).
- Астрова Г.Г., Ярошинская А.М.* Раннедевонские и эйфельские мшанки Салаира и Горного Алтая // Нов. матер. по стратиграфии и палеонтологии нижнего и среднего палеозоя Западной Сибири. Томск, 1968. С. 47–62.
- Волкова К.Н.* Девонские мшанки Юго-Восточного Алтая. М.: Наука, 1974. 181 с.
- Волкова К.Н.* Трематопоиды (мшанки) Минусинской котловины // Биостратиграфия девона и карбона Сибири. Новосибирск: Наука СО, 1975. С. 55–58.
- Горюнова Р.В.* Морфология и система палеозойских мшанок. М.: Наука, 1992. 168 с.
- Елкин Е.А.* Трилобиты (дехенеллиды) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири. М.: Наука, 1968. 154 с.
- Ключевые разрезы девона Рудного Алтая, Салаира и Кузбасса. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 104 с.
- Копеевич Г.В.* Атлас мшанок ордовика, силура и девона Монголии. М.: Наука, 1984. 164 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 22).
- Мезенцева О.П.* Новые виды рода *Neotrematorpa* (мшанки) из эмских отложений (нижний девон) Салаира и Горного Алтая (юг Западной Сибири) // Новости палеонтологии и стратиграфии. Прил. журн. Геол. и геофиз. 2000. Т. 41. Вып. 2–3. С. 61–71.
- Морозова И.П.* Девонские мшанки Минусинских и Кузнецкой котловин. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 172 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 86).
- Морозова И.П., Горюнова Р.В., Ариунчимэг Я.* Палеонтология Монголии. Мшанки. М.: Наука, 2003. 168 с.
- Нехорошев В.П.* Девонские мшанки Алтая. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 172 с. (Палеонтология СССР. Т. 3. Ч. 2. Вып. 1).
- Опорные разрезы девона Рудного Алтая и граница среднего и верхнего девона // Путевод. полевой экспедиции VI выезд. сесс. Девонской комиссии Межвед. стратиграфического комитета России. Змеиногорск: ОАО “Рудно-Алтайская экспедиция”, 2000. 75 с.
- Попеко Л.И.* Карбон Монголо-Охотского орогенного пояса. Владивосток: Дальнаука, 2000. 124 с.
- Стратотипические разрезы нижнего и среднего девона Салаира. Теленгитский надгоризонт: терригенно-карбонатные фации. Новосибирск: Изд-во ИГиГ СО АН СССР, 1986. 143 с.
- Стратотипические разрезы нижнего и среднего девона Салаира. Теленгитский надгоризонт: карбонатные фации. Новосибирск: Изд-во ИГиГ СО АН СССР, 1987. 193 с.
- Троицкая Т.Д.* Мшанки // Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай (ордовик, силур, девон, нижний карбон). М.: Госгеолтехиздат, 1963. С. 209–231.
- Троицкая Т.Д.* Девонские мшанки Казахстана. М.: Недра, 1968. 237 с.
- Удодов Ю.В.* Эйфельско-раннеживетские мшанки семейства Trematorgidae восточного склона Салаирского кряжа // Природа и экономика Западной Сибири и сопредельных территорий. Т. 1. Геол. и палеонтол. Матер. Всерос. конфер. Новокузнецк: Изд-во КузГПА, 2009. С. 118–125.
- Удодов В.П., Мезенцева О.П.* Стратотип барагашской свиты как эталонный разрез эмского яруса Центрального Алтая // Природа и экономика Кузбасса. Вып. 8. Новокузнецк: Изд-во НГПИ, 2000. С. 19–36.
- Халфин Л.Л.* Фауна и стратиграфия девонских отложений Горного Алтая // Изв. Томск. политехн. ин-та. 1948. Т. 65. Вып. 1. С. 1–464.
- Шейнманн Ю.М.* Trepostomata из среднего девона Минусинского уезда Енисейской губернии // Изв. Геол. ком. 1926. Т. 44. № 10. С. 917–934.
- Yang J., Hu Z., Xia F.* Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of Central Hunan // Palaeontol. Sin. 1988. V. 174. № 23. P. 1–197.

## Объяснение к таблице V

Фиг. 1. *Neotrematopora spinula* sp. nov., голотип КузГПА, № 8/1: 1а – продольное сечение (×50), 1б – тангенциальное сечение (×50); Салаирский кряж, Гурьевск; нижний девон, эмс, салаиркинский горизонт.

Фиг. 2. *Neotrematopora rudnoaltaica* sp. nov., голотип КузГПА, № 8/2: 2а – тангенциальное сечение (×50), 2б – продольное сечение (×12); Рудный Алтай, Змеиногорск, Мельничные сопки; нижний девон, эмс, мельничная свита, влангалевские слои.

Фиг. 3. *Neotrematopora ariadnae* sp. nov., голотип КузГПА, № 8/3: 3а – продольное сечение (×30), 3б – тангенциальное сечение (×50); Салаирский кряж, Гурьевск, Малосалаиркинский карьер; средний девон, эйфель, мамонтовский горизонт, малосалаиркинские слои.

Фиг. 4. *Neotrematopora alveolata* sp. nov., голотип КузГПА, № 8/4: 4а – тангенциальное сечение (×50), 4б – продольное сечение (×30); Салаирский кряж, Гурьевск, Малосалаиркинский карьер; средний девон, эйфель, мамонтовский горизонт, пестеревские слои.

## Some Evolutionary Features of Bryozoans of the Genus *Neotrematopora* Morozova and New *Neotrematopora* Species from the Devonian of the Salair Ridge and Rudnyi Altai (Russia)

O. P. Mezentseva

The evolution of the *Neotrematopora* species is shown to trend in the direction of developing stronger colonies, implemented in different ways: through changes in the diameter of apertures and thickness of walls of autozooezia, changes in the location and number of diaphragms, number of acanthozoecia and mesozoecia, and the degree to which the latter are filled. An increased development of some structural elements of the colony was compensated for by a decrease in the role of others. Based on the general direction of evolution in the genus *Neotrematopora* and the succession of its species changing each other in time, several phylogenetic lines in the development of the Early Devonian–Early Givetian *Neotrematopora* species in the Altai–Sayan folded region are outlined. During the Middle Emsian transgression the species of the Salair paleobasin invaded Gornyi Altai, and those of the Gornyi Altai invaded the Salair. New species from the Emsian (*N. spinula* sp. nov.) and Eifelian (*N. alveolata* sp. nov., *N. ariadnae* sp. nov.) stages of the Salair Ridge and from the Emsian Stage (*N. rudnoaltaica* sp. nov.) of Rudnyi Altai are described.

**Keywords:** evolutionary features, Bryozoans, new *Neotrematopora* species, Devonian, Salair Ridge, Rudnyi Altai.

