

УДК 564.7

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КОМПЛЕКСА ГОТЕРИВСКИХ МШАНОК РАЙОНА СЕЛА ГУНИБ, ДАГЕСТАН

© 2024 г. А. В. Коромылова<sup>1, \*</sup>, Ю. О. Гаврилов<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

<sup>2</sup>Геологический институт РАН, Москва, Россия

\*e-mail: koromyslova.anna@mail.ru

\*\*e-mail: yugavrilov@gmail.com

Поступила в редакцию 30.11.2023 г.

После доработки 05.03.2024 г.

Принята к публикации 23.03.2024 г.

Впервые описан комплекс мшанок из отложений нижнего мела близ села Гуниб в Дагестане. Изученный разрез находится в зоне развития отложений гапшиминской свиты (готерив). Комплекс мшанок отличается высоким таксономическим разнообразием и включает 32 таксона из четырех подотрядов отряда Cyclostomata: Tubuliporina (24 таксона), Cancellata (1 таксон), Articulina (1 таксон) и Sciporina (6 таксонов). Из-за плохой сохранности колоний большинство таксонов определены в открытой номенклатуре, в результате чего истинное разнообразие циклостомат в районе исследования отражено не полностью. Комплекс включает таксоны, которые имеют сходство с мшанками, ранее описанными из разных уровней от валанжина до баррема Швейцарии и Франции и, частично, из нижнего готерива Германии (Mecynoecia icaunensis (d'Orbigny), Mesenteripora marginata (d'Orbigny), M. reticulata (d'Orbigny), Poriceata ardescens Walter, Apsendesia neocomiensis d'Orbigny, Diplocava biformis (Roemer), "Heteropora" arborea Koch et Dunker и Elea periallos Taylor). Главное отличие гунибского комплекса от валанжин-готеривского комплекса Швейцарии и Франции и нижнеготеривского Германии – наличие мшанок из семейства Eleidae, а от барремского комплекса Франции – отсутствие представителей Cheilostomata. Среди изученных циклостомат преобладают мшанки с вертикально растущими колониями, одни из которых были билатеральные листовидные, а другие имели тонкие цилиндрические ветви. Сетчатые и массивные колонии редки, тогда как инкрустирующие мшанки, обрастающие вертикальные колонии, достаточно многочисленны.

*Ключевые слова:* Bryozoa, Cyclostomata, нижний мел, Дагестан, таксономия, рентгеновская компьютерная микротомография, стратиграфия, палеогеография

DOI: 10.31857/S0869592X24060031, EDN: VZBBQN

### ВВЕДЕНИЕ

В раннем мелу мшанки были представлены тремя отрядами: Cyclostomata (класс Stenolaemata), Stenostomata и Cheilostomata (класс Gymnolaemata). Из них в этот период доминировал отряд Cyclostomata, который существует с ордовика по настоящее время и является единственным сохранившимся в мезокайнозойе представителем класса Stenolaemata. Находки мшанок Stenostomata и Cheilostomata в отложениях нижнего мела малочисленны. У Stenostomata, существующих с ордовика по настоящее время, это связано с отсутствием минерального скелета. Мшанки

отряда Cheilostomata появились в поздней юре, но до начала их фазы быстрой диверсификации в позднем альбе или раннем сеномане они были малочисленны в раннем мелу (Larwood, 1975; Dzik, 1975; Taylor, 1988, 1994a; Ostrovsky et al., 2008).

Мшанки в нижнемеловых отложениях распространены неравномерно. Богатейшие их местонахождения, содержащие многочисленные Cyclostomata и редкие Cheilostomata, находятся в Западной Европе (Canu, Bassler, 1926; Walter, Busnardo, 1971; Walter et al., 1975; Walter, 1975, 1977, 1985, 1986, 1989a, 1989b, 1991, 1993a, 1993b, 1994, 1995, 1996, 1997; Walter, Clavel, 1979; Hillmer,

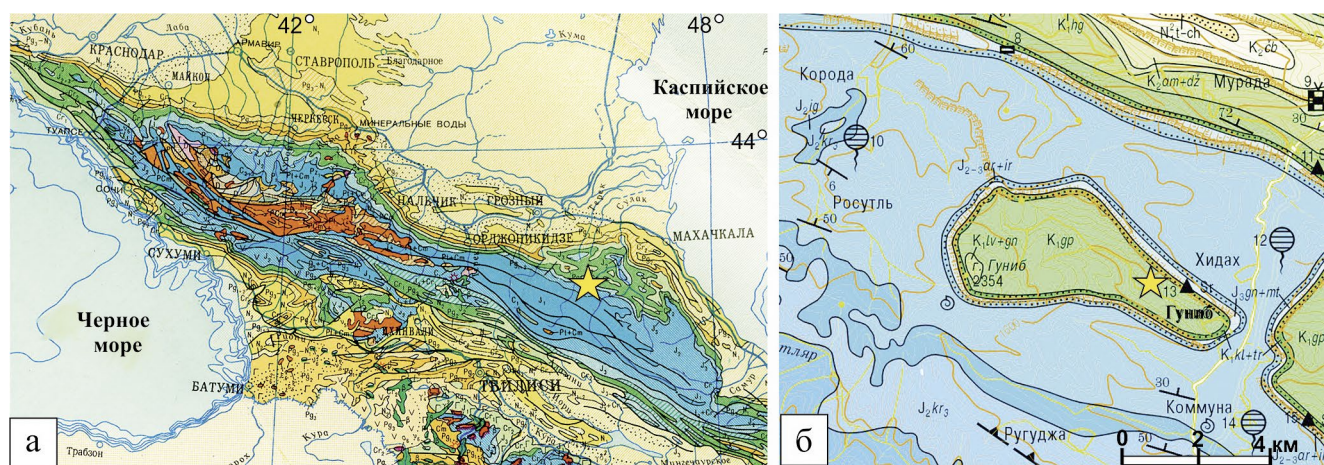
1971; Dzik, 1975; Larwood, 1975; Weitschat, Voigt, 1983; Pitt, Taylor, 1990; Taylor, 2010; Fabbi et al., 2019; Nara, Furrer, 2019). В других регионах мира находки раннемеловых мшанок редки. Один вид *Stenostomata* (см. Todd et al., 1997) и небольшой комплекс мшанок *Cyclostomata* (см. Фаворская, 1983, 1996) были описаны из берриаса и нижнего готерива Крыма соответственно. По данным Т.А. Фаворской (1996), редкие *Cyclostomata* (таксономический состав не указан) встречаются в берриасе Крыма, готериве Мангышлака, апте и альбе Туаркыра и Мангышлака, альбе Кызылкумов. Нижневаланжинский–верхнеготеривский (?нижнебарремский) комплекс мшанок был описан из Аргентины (Taylor et al., 2009). В Северной Америке мшанки известны начиная с альба (Cheetham, 1954; Cheetham et al., 2006; Thomas, Larwood, 1956; Martha et al., 2019a, 2019b). Также некоторые их представители описаны из альба Японии (Dick et al., 2014) и Индии (Taylor, 2022a).

В этой статье впервые описывается комплекс раннемеловых мшанок, содержащий только представителей *Cyclostomata*, из разреза Гуниб в Дагестане. Некоторые предварительные данные были опубликованы ранее (Коромыслова, 2022; Koromyslova, 2023). Новое местонахождение мшанок располагается на юге Европейской России, в северо-восточной части Кавказа ( $42^{\circ}24'$  с.ш.;  $46^{\circ}56'$  в.д.) (рис. 1а), т.е. на значительном расстоянии от европейских местонахождений, богатых раннемеловыми мшанками.

Ранее присутствие мшанок в валанжин-готеривских отложениях Дагестана отмечалось

В.П. Ренгартенем (1909). Изученные им образцы происходят из Южного Дагестана, из местонахождений Шахдаг и Шалбуздаг, расположенных на границе с Азербайджаном и удаленных от Гунибского плато.

На Государственной геологической карте масштаба 1 : 200 000 (2001), включающей Гунибское плато, изученный разрез находится в зоне развития отложений гапшиминской свиты (*K<sub>1gp</sub>*) (рис. 1б), которая была выделена В.А. Снежко в 1982 г. (см. Снежко и др., 2011, 2018). Согласно С.В. Лобачевой и др. (2004) и В.А. Снежко и др. (2011), гапшиминская свита по литологическим особенностям делится на две части (подсвиты): нижнюю карбонатно-терригенную и верхнюю карбонатную; ее мощность 124–198 м. Барремский возраст верхней границы верхней подсвиты обсуждается С.В. Лобачевой и др. (2004) на основании данных Т.А. Мордвилко (1962). Однако, на основании достаточно объемного списка фауны, а также находок позднеготеривских аммонитов *Speetonicerias coronatiforme* M. Pavl., *S. subinversum* M. Pavl. и *Pseudothurmannia aff. stanislavi* Torac., гапшиминская свита датирована готеривом (см. Снежко и др., 2011, 2018). Положение изученного нами стратиграфического интервала внутри гапшиминской свиты неясно, поскольку из разреза Гуниб никакие фаунистические данные, включая брахиопод, которые имеют наибольшую стратиграфическую значимость для определения возраста и расчленения готеривских отложений Дагестана (согласно: Лобачева, 2004), не опубликованы.



**Рис. 1.** Местонахождение разреза отложений, из которых отобраны образцы мшанок. (а) – геологическая карта Кавказа; положение изученного разреза Гуниб отмечено звездочкой, (б) – фрагмент государственной геологической карты К-38-ХVII масштаба 1 : 200 000 Восточного Кавказа (2001) района Гунибского плато; положение разреза отмечено звездочкой.

Цель этой статьи – описать комплекс готеривских мшанок из разреза Гуниб и обозначить его особенности. Помимо регионального значения, это исследование дополнит наши знания о палеобиогеографии мшанок в раннемеловое время.

### ХАРАКТЕРИСТИКА ОТЛОЖЕНИЙ С ВКЛЮЧЕНИЯМИ МШАНОК

Горизонт темно-серых преимущественно терригенных отложений с включениями мшанок обнаружен в центральной части Горного Дагестана в толще нижнемеловых известняков (рис. 2). Подстилают этот горизонт известняки светло-серые, органогенные, плотные, образующие пласты мощностью в несколько дециметров.

Кровля известняков слегка неровная, имеет явно эрозионный характер (рис. 2, 3).

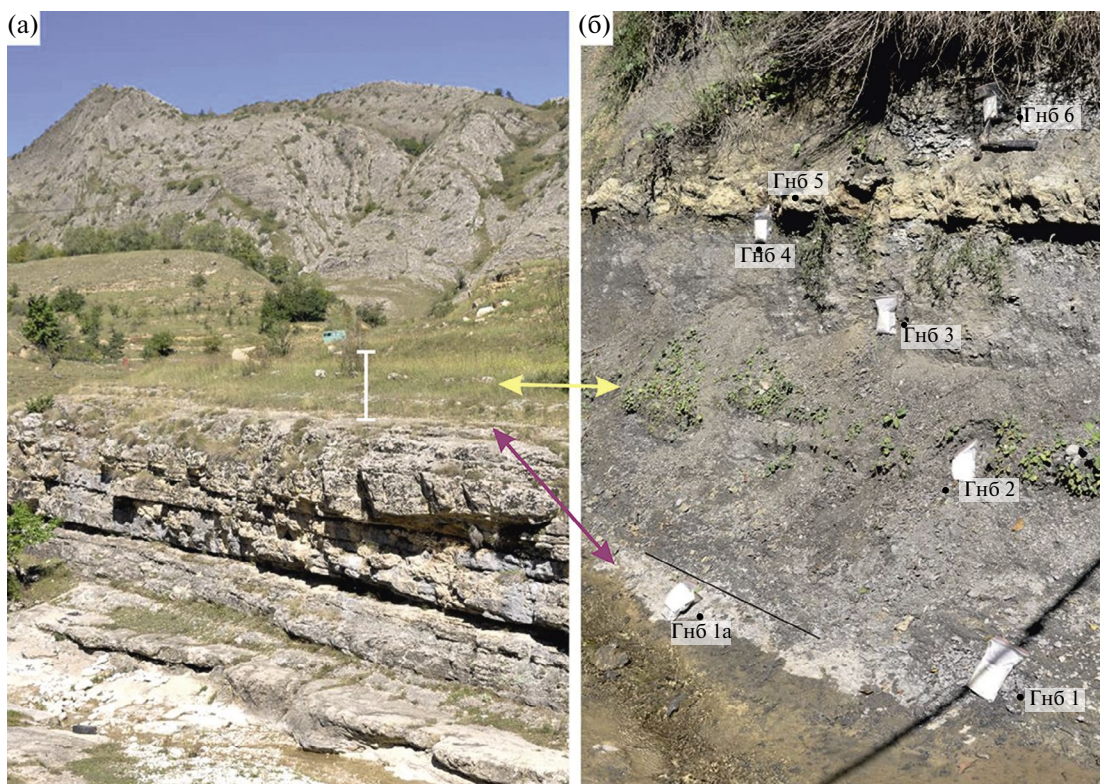
На известняки по резкой границе налегают существенно иные по литологическому составу темно-серые глинисто-алевритовые отложения

толщиной около 4 м. В 1.5 м от подошвы этого интервала залегает пласт (0.25 м) ракушняков, некоторые прослои в глинистых алевролитах содержат примесь раковинного детрита. В породах этого горизонта местами прослеживается тонкая седиментационная слоистость: в нижней его половине слойки до 3 мм толщиной, в самой верхней части (обр. 8) отмечена миллиметровая слоистость.

Перекрывается этот горизонт по резкой эрозионной границе (рис. 3) плотными плохо-сортированными породами с включениями обломков карбонатных (преимущественно) и терригенных пород.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Описание горизонта отложений, содержащих мшанки, и сбор образцов выполнены Ю.О. Гавриловым в 2015 г. Во время лабораторных исследований в результате измельчения и промывания образцов из них было извлечено около 200 фрагментов колоний размером от 1.0 до



**Рис. 2.** (а) Общий вид разреза готеривских отложений центральной части Гунибского плато (близ с. Гуниб), (б) нижняя часть изученного горизонта и расположение в нем отобранных образцов пород.

На рис. 2а белой риской показано положение изученного горизонта глинисто-алевритовых отложений, содержащих ископаемые мшанки. Стрелками показаны соответствующие уровни разреза на рис. 2а и 2б.

20.0 мм. Наибольшее количество мшанок было обнаружено в обр. № 1, который почти полностью состоит из сцементированных фрагментов колоний. Мшанки имеют среднюю и плохую сохранность, внешние их структуры часто истерты и окварцованы, а внутренние – заполнены микритом.

Исследование мшанок проводилось в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), Москва, на сканирующих электронных микроскопах (СЭМ) Tescan Vega 2 и Tescan Vega 3 и на рентгеновском компьютерном микротомографе NEOSCAN-80. Образцы на СЭМ изучались без покрытия, с использованием детектора обратно-рассеянных электронов (BSE), работающего в низком вакууме (10 Па) при напряжении 20 или 30 кВ. Рентгеновская компьютерная микротомография (РКМ) образцов проводилась без фильтра или с фильтром при 50 кВ и 80 мкА; образцы поворачивали на 180° с шагом 0.2. Использование РКМ заменило изготовление шлифов, которое при малых размерах и плохой сохранности колоний

было нецелесообразно. Данный метод хорошо зарекомендовал себя при исследовании ископаемых мшанок разного возраста (см. обзор Коромылова и др., 2021; Key, Wyse Jackson, 2022).

Изученная коллекция № 5883 хранится в Лаборатории высших беспозвоночных ПИН РАН.

### ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КОМПЛЕКСА

Изученные фрагменты мшанок принадлежат к 32 таксонам из четырех подотрядов отряда Cyclostomata: Tubuliporina Milne Edwards, 1838 (24 таксона), Cancellata Gregory, 1896 (1 таксон), Articulina Busk, 1859 (1 таксон) и Cerioporina von Hagenow, 1851 (6 таксонов). Комплекс включает Cyclostomata gen. et sp. indet., Stomatopora? sp., Stomatoporina? sp., Proboscina? sp., Oncousoecia? sp. 1, Oncousoecia? sp. 2, Reptoclausia sp., Rorypora gunibensis Koromylova, 2023, Mecynoecia cf. icaunensis (d'Orbigny, 1850), Spirentalophora? sp., "Spiropora" sp., Diastopora? sp., Perfodiastopora? sp., Mesenteripora cf. marginata (d'Orbigny, 1853), cf.

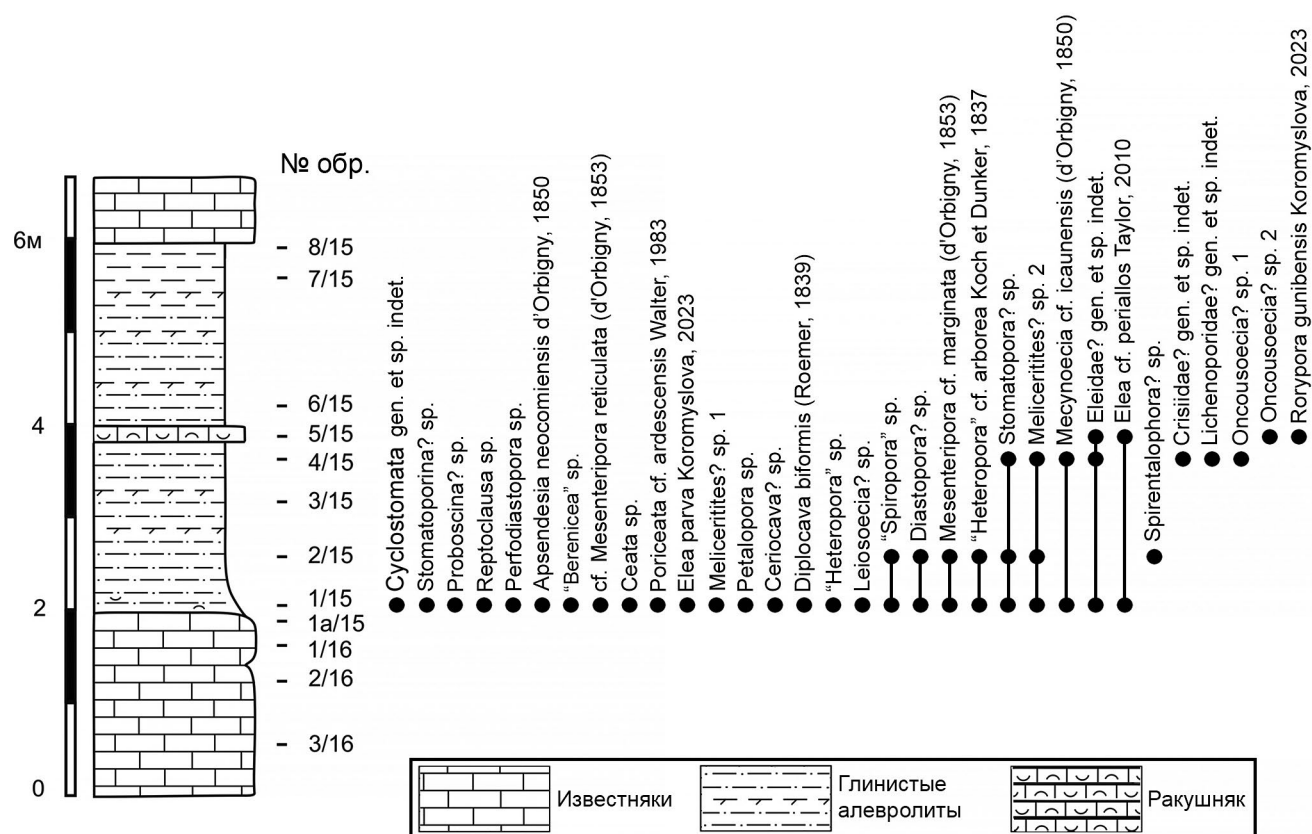


Рис. 3. Схема фрагмента разреза готеривских отложений Гуниб с номерами образцов и распределением в них изученных мшанок.

*Mesenteripora reticulata* (d'Orbigny, 1853), *Ceata* sp., *Poriceata* cf. *ardescens* Walter, 1983, *Apsendesia neocomiensis* d'Orbigny, 1850, “*Berenicea*” sp., *Eleidae?* gen. et sp. indet., *Elea* cf. *periallos* Taylor, 2010, *E. parva* Koromyslova, 2023, *Meliceritites?* sp. 1, *Meliceritites?* sp. 2, *Petalopora* sp., *Crisiidae?* gen. et sp. indet., *Ceriocava?* sp., *Diplocava biformis* (Roemer, 1839), “*Heteropora*” sp., “*Heteropora*” cf. *arborea* Koch et Dunker, 1837, *Leiosoecia?* sp., *Lichenoporidae?* gen. et sp. indet.

Ниже приведены пояснения к таксономической идентификации мшанок в систематической последовательности, а также даны сведения об их распространении. Изображения изученных мшанок приведены в стратиграфической последовательности: обр. № 1 (табл. I–VII), обр. № 2 (табл. VIII, IX), обр. № 4 (табл. X, XI) и обр. № 5 (табл. XII).

#### Подотряд *Tubuliporina*

К *Cyclostomata* gen. et sp. indet. отнесен один фрагмент вертикально растущей колонии (экз. ПИН, № 5883/15b; табл. I, фиг. 7, 8), состоящий из трубчатых автозооидов и, вероятно, принадлежащий к подотряду *Tubuliporina*. Однако необходимые диагностические признаки для определения до родового и видового уровня у данного экземпляра отсутствуют.

#### *Семейство Stomatoporidae Pergens et Meunier, 1886*

К роду *Stomatopora* Bronn, 1825 (триас (карний)—современность) предварительно отнесены фрагменты пяти плохо сохранившихся однорядных инкрустирующих колоний (экз. ПИН, №№ 5883/11a, 5883/12a (табл. I, фиг. 1, 4, 5), 5883/13a (табл. V, фиг. 13), 5883/72b (табл. VIII, фиг. 2, 4, 5), 5883/82a (табл. X, фиг. 1)), которые, возможно, принадлежат к разным видам.

К роду *Stomatoporina* Balavoine, 1958 (юра (байос)—современность) предварительно отнесены две плохо сохранившиеся колонии (экз. ПИН, №№ 5883/14a, 5883/15a; табл. I, фиг. 2, 3, б), возможно принадлежащие к одному виду. Для мшанок этого рода характерны инкрустирующие спиралевидные колонии однорядные и на более поздней стадии астогенеза двухрядные, с апертурой автозооидов, открывающимися на одну сторону колонии (см. Illies, 1975; Pitt, Taylor, 1990).

#### *Семейство Oncousoeciidae Canu, 1918*

К роду *Proboscina* Audouin, 1826 (юра—современность) предварительно отнесены фрагменты двух инкрустирующих колоний (экз. ПИН, №№ 5883/16a, 5883/17a; табл. I, фиг. 9, 10, 11; табл. II, фиг. 1), возможно принадлежащие к одному виду. Для мшанок рода *Proboscina* характерны лентовидные колонии с бисериальными и олигосериальными ветвями, состоящими из двух-пяти, реже из шести-восьми автозооидов (Вискова, 2005).

К роду *Oncousoecia* Canu, 1918 (юра (синемюр?, аален)—современность) предположительно отнесены два фрагмента инкрустирующих лентовидных колоний плохой сохранности, возможно принадлежащие к разным видам: *Oncousoecia?* sp. 1 (экз. ПИН, № 5883/84, табл. X, фиг. 2) и *Oncousoecia?* sp. 2 (экз. ПИН, № 5883/1d, табл. XII, фиг. 1). Для мшанок этого рода характерны колонии с широкими мультисериальными лопастями. Вид *Oncousoecia?* sp. 1 имеет треугольно-округлые апертур. Вид *Oncousoecia?* sp. 2 представлен крупной лентовидной и дихотомически разветвленной колонией, автозооиды в которой имеют округлые апертур.

#### *Семейство Multisparsidae Bassler, 1935*

К роду *Reptoclausa* d'Orbigny, 1853 (юра (аален—байос)—мел (маастрихт)) отнесены фрагменты двух инкрустирующих колоний (экз. ПИН, №№ 5883/18a, 5883/19a; табл. II, фиг. 3–6), возможно принадлежащих к одному виду. Для мшанок этого рода характерно наличие гребней, образованных автозооидами, которые разделены бороздами, состоящими из кенозооидов (см. Hillmer, 1971; Pitt, Taylor, 1990).

#### *Семейство Mecynoeciidae Canu, 1918*

К *Mecynoecia* cf. *icaunensis* отнесены пять фрагментов прямостоячих узковетвистых колоний (экз. ПИН, №№ 5883/20, 5883/21, 5883/22, 5883/23, 5883/85; табл. II, фиг. 7–13, табл. X, фиг. 3–6) с отверстиями зооидов, расположенными по спирали; перистомы у изученных экземпляров не сохранились; осевой канал отсутствует; гонозооиды не наблюдались. Представители рода *Mecynoecia* Canu, 1918, в отличие от *Entalophora* Lamouroux, 1821, куда ранее входил данный вид, характеризуются отсутствием осевого канала (Walter, 1970). Вид *M. icaunensis* является типичным для валанжина и нижнего готерива Швейцарии и Франции (Canu, Bassler, 1926; Walter, 1987, 1993a, 1994, 1995). Кроме того,

он обнаружен в нижнем готериве Крыма (Фаворская, 1983, 1996) и, вероятно, может встречаться в барреме (Taylor, 2010).

К роду **Spirentalophora** Voigt, 1968 (мел, валанжин–сантон) предварительно отнесен один фрагмент вертикальной цилиндрической колонии без осевого канала, длиной 2 мм и диаметром около 1 мм (экз. ПИН, № 5883/73, табл. VIII, фиг. 6–15). У *Spirentalophora?* sp. была обнаружена структура, подобная мешковидному гонозооиду (табл. VIII, фиг. 9–14). Такого типа гонозооиды характерны для рода *Spirentalophora* (Voigt, 1968; Voigt, Flor, 1970; Walter, 1993a). Автозооиды в колонии объединены в кольцевые группы по 8 штук. Согласно Валтеру (Walter, 1993a), вид *Spirentalophora helvetica* (Voigt et Flor, 1970) из валанжина–готерива Швейцарии в настоящее время представляет собой самый древний вид рода.

#### *Семейство Spiroporidae Voigt, 1968*

К роду “**Spiropora**” Lamouroux, 1821 (юра (ааллен)–палеоген (танет)) отнесены несколько фрагментов прямых вертикальных колоний плохой сохранности (экз. ПИН, №№ 5883/16b, 5883/26, 5883/27, 5883/28, 5883/29, 5883/34, 5883/74, 5883/75; табл. I, фиг. 9, табл. III, фиг. 1–6, табл. VIII, фиг. 16, 17; Коромыслова, 2022, рис. 2.10). Название “*Spiropora*” здесь используется для колоний, имеющих вертикальные дихотомически ветвящиеся цилиндрические ветви (около 1 мм в диаметре), которые состоят из автозооидов, объединенных в кольцевые группы по 10–12 штук и полностью окружающих ветвь по спирали. Гонозооиды в изученных экземплярах отсутствуют. Согласно Э. Фогту и соавторам (Voigt, 1968; Voigt, Flor, 1970), существуют несколько родов, имеющих подобное строение, но без информации о гонозооидах определить их родовую принадлежность невозможно (см. также Taylor, McKinney, 2006).

#### *Семейство Entalophoridae Reuss, 1869*

К роду **Diastopora** Lamouroux, 1821 (юра (байос)–современность) предварительно отнесены несколько фрагментов трубчатых колоний плохой сохранности, имеющих широкий осевой канал и, возможно, принадлежащих к одному виду (экз. ПИН, №№ 5883/35, 5883/76; табл. III, фиг. 7–9, табл. VIII, фиг. 18). *Diastopora?* sp. имеет округлые апертуры и близок к виду *D. tubulosa* d’Orbigny, 1850, известному из валанжина и готерива Швейцарии и Франции (Walter, 1986) и нижнего готерива Германии (Hillmer, 1971). От представителей рода *Perfodiastopora* Walter,

1989, описанных ниже, мшанки *Diastopora* отличаются овицеллами, которые не пронизаны перистомами автозооидов (Walter, 1989b, 1993a). Однако у изученных экземпляров, предварительно относимых к *Diastopora* и *Perfodiastopora*, гонозооиды отсутствуют.

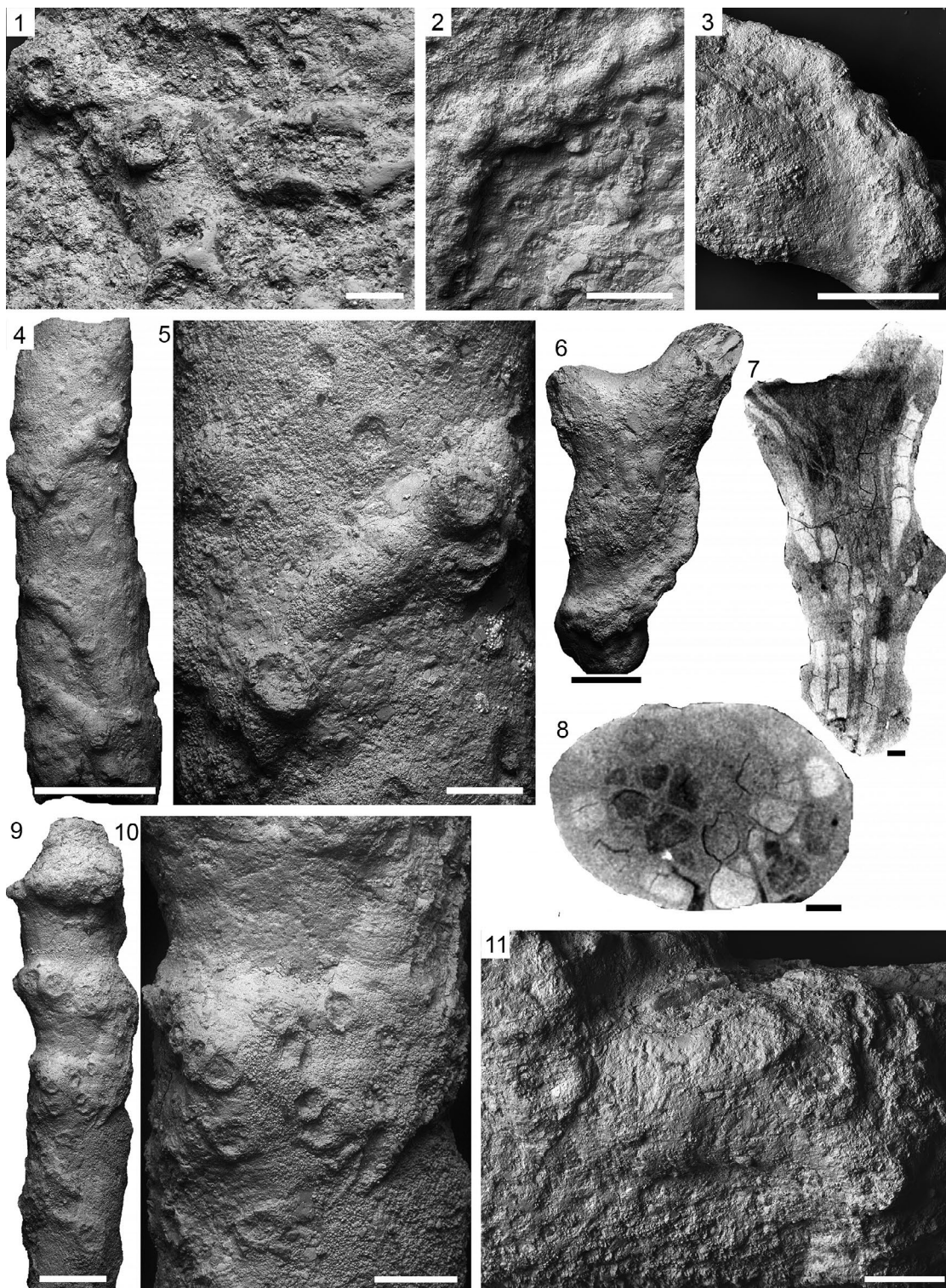
#### *Семейство Plagioeciidae Canu, 1918*

К роду **Perfodiastopora** (нижний мел, валанжин–апт) предварительно отнесены несколько фрагментов трубчатых колоний, имеющих широкий осевой канал и, возможно, принадлежащих к одному виду (экз. ПИН, №№ 5883/12b, 5883/19b, 5883/39, 5883/42; табл. I, фиг. 4, 5, табл. III, фиг. 10–15). Вид *Perfodiastopora?* sp. с треугольными апертурами, а также с поперечным срезом, состоящим из двух кругов зооидальных сечений, имеет сходство с готеривским видом *Diastopora salevensis* (de Loriol, 1863) (см. Walter, 1986), позже отнесенным к роду *Perfodiastopora* (см. Walter, 1989b).

К **Mesenteripora cf. marginata** отнесены две прямые листовидные билатеральные колонии с апертурами автозооидов, открывающимися на обе ее стороны (экз. ПИН, №№ 5883/46 (табл. IV, фиг. 8) и 5883/72a (табл. VIII, фиг. 1–4)). Согласно Валтеру (Walter, 1985), вид *M. marginata* известен из валанжина Швейцарии и нижнего готерива Франции и Швейцарии.

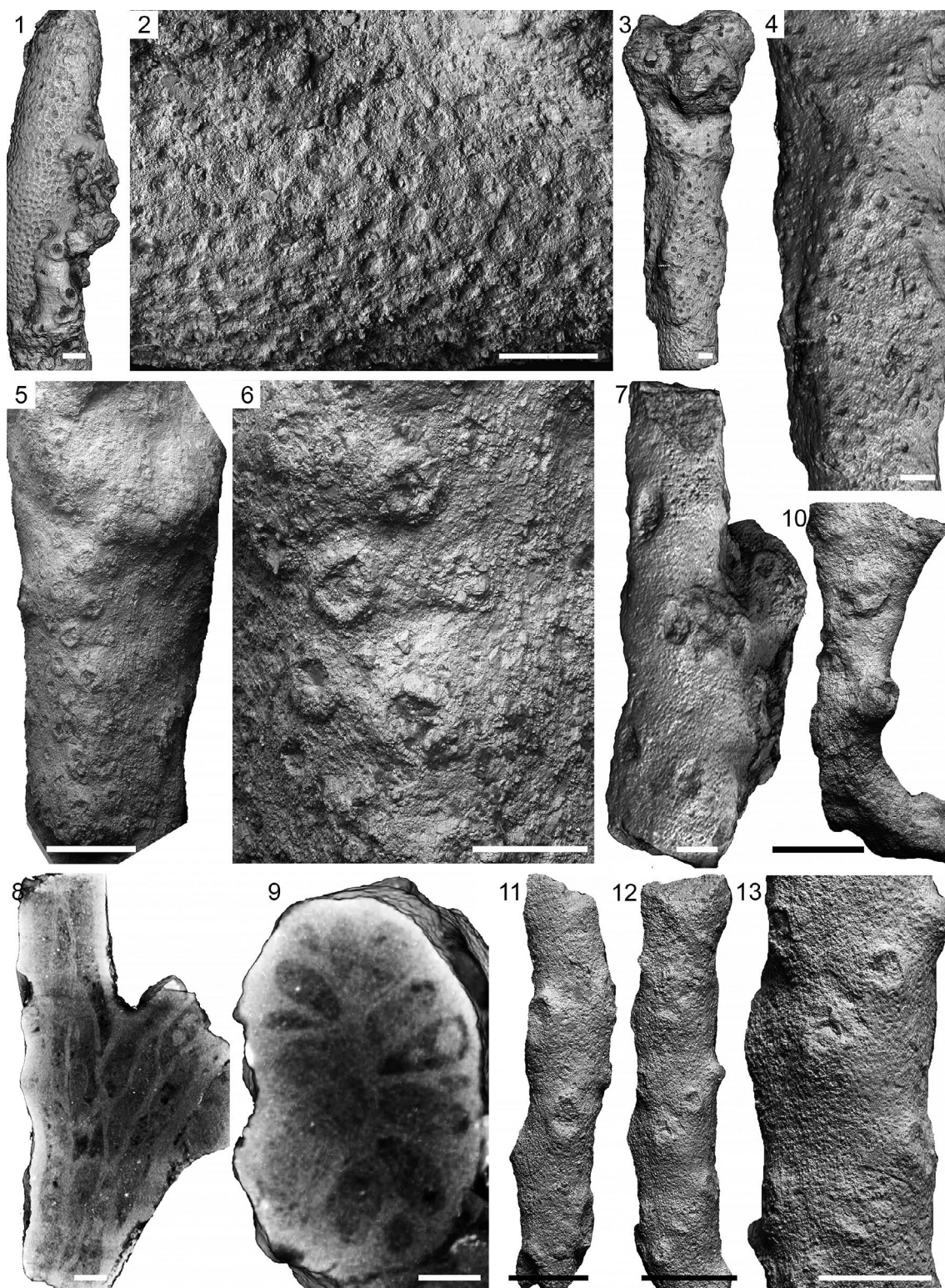
К cf. **Mesenteripora reticulata** отнесены несколько фрагментов прямых колоний с билатеральными узкими лентовидными ветвями (экз. ПИН, №№ 5883/47, 5883/48 (табл. V, фиг. 1–3)). Вид *M. reticulata* известен из валанжина Швейцарии, нижнего готерива Швейцарии и Франции (см. Canu, Bassler, 1922, 1926; Walter, 1972, 1985) и, возможно, из нижнего готерива Германии (Hillmer, 1971).

К **Rorypora gunibensis** отнесены три крупных фрагмента, возможно принадлежащих одной колонии (голотип ПИН, №№ 5883/1a, паратипы 5883/1b и 5883/1c; табл. XII, фиг. 2–6; Koromysova, 2023, figs. 2, 3). Мшанки отнесены к роду *Rorypora* Taylor, 2012, поскольку они имеют вертикальные сетчатые колонии, образованные билатеральными ветвями, которые регулярно разветвляются и анастомозируют с образованием удлиненных яйцевидных лакун (см. Koromysova, 2023). Представители *Rorypora* впервые встречены в нижнем мелу. Ранее этот род был описан только из средней юры (аален–байос) Франции и Швейцарии (см. Taylor, 2012).



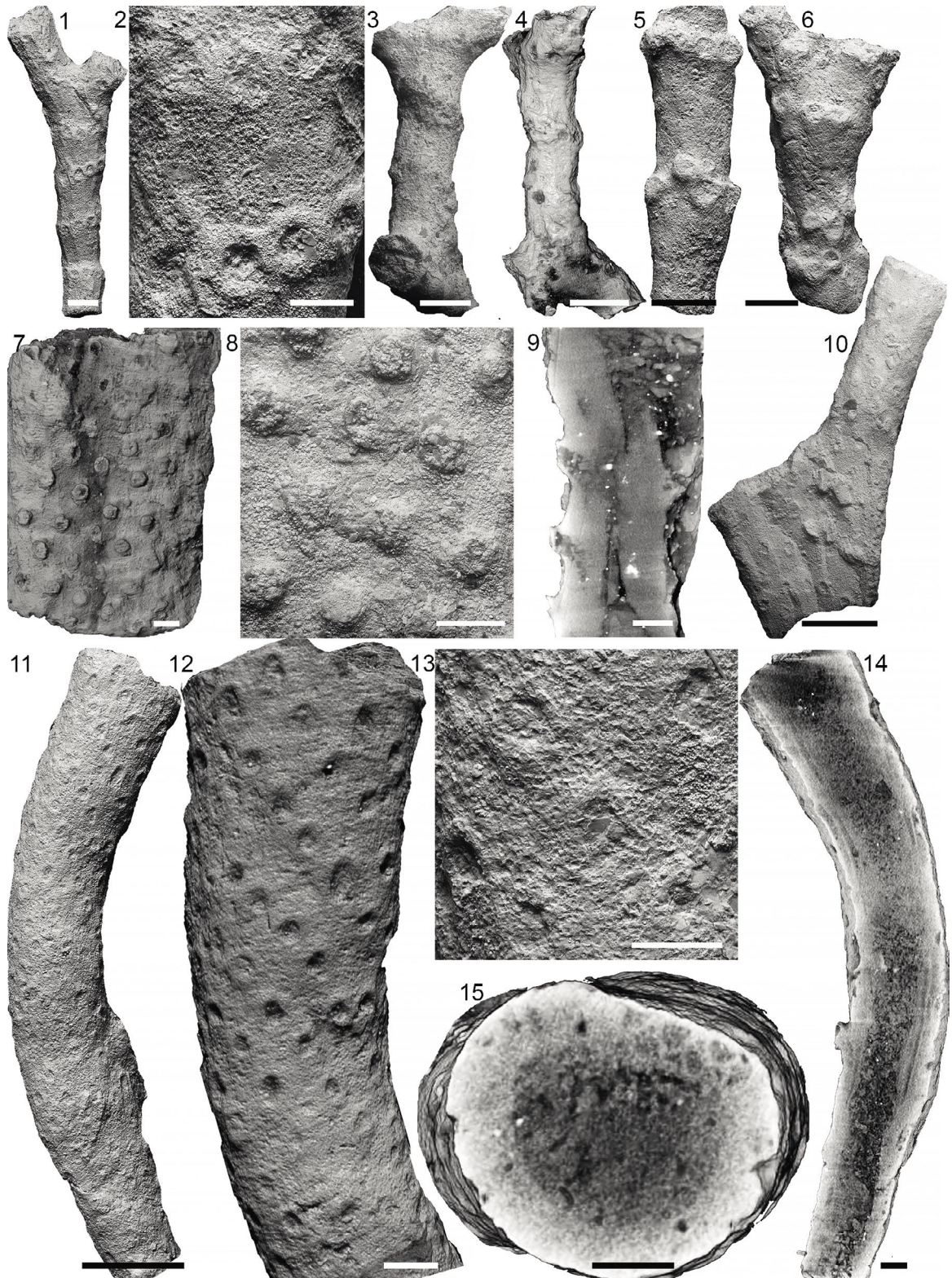
**Таблица I.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 1; СЭМ (фиг. 1–6, 9–11) и РКМ (фиг. 7, 8).

1, 4, 5 – *Stomatopora?* sp.: 1 – экз. ПИН, № 5883/11а, инкрустация по *Poriceata* cf. *ardescensis* Walter, 1983 (экз. ПИН, № 5883/11b); 4, 5 – экз. ПИН, № 5883/12а, инкрустация по *Perforodiastopora?* sp. (экз. ПИН, № 5883/12b); 2, 3, 6 – *Stomatoporina?* sp.: 2 – экз. ПИН, № 5883/14а, инкрустация по *Eleidae?* gen. et sp. indet. (экз. ПИН, № 5883/14b); 3, 6 – экз. ПИН, № 5883/15а, инкрустация по *Cyclostomata* gen. et sp. indet. (экз. ПИН, № 5883/15b); 7, 8 – *Cyclostomata* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5883/15b: 7 – продольный срез, 8 – поперечный срез; 9–11 – *Proboscina?* sp.: 9, 10 – экз. ПИН, № 5883/16а, инкрустация по “*Spirorora*” sp. (экз. ПИН, № 5883/16b); 11 – экз. ПИН, № 5883/17а, инкрустация по *Leiosocia?* sp. (экз. ПИН, № 5883/17b). Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 4; 500 мкм для фиг. 2, 3, 6, 9; 200 мкм для фиг. 1, 5, 10, 11; 100 мкм для фиг. 7, 8.



**Таблица II.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 1; СЭМ (фиг. 2, 5, 6, 10–13) и РКМ (фиг. 1, 3, 4, 7–9). 1 – *Proboscina*? sp., экз. ПИН, № 5883/17а, инкрустация по *Leiosoezia*? sp. (экз. ПИН, № 5883/17b); 2 – *Leiosoezia*? sp., экз. ПИН, № 5883/17b, внешняя поверхность колонии; 3–6 – *Reptoclausia* sp.: 3, 4 – экз. ПИН, № 5883/18а, инкрустация по “*Heteropora*” cf. *arboorea* Koch et Dunker, 1837 (экз. ПИН, № 5883/18b); 5, 6 – экз. ПИН, № 5883/19а, инкрустация по *Perfodiastopora*? sp. (экз. ПИН, № 5883/19b); 7–13 – *Mesynoecia* cf. *isaunensis* (d’Orbigny, 1850): 7–9 – экз. ПИН, № 5883/20; 10 – экз. ПИН, № 5883/21; 11 – экз. ПИН, № 5883/22; 12, 13 – экз. ПИН, № 5883/23. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 12; 500 мкм для фиг. 5, 10, 11, 13; 250 мкм для фиг. 1, 3, 4, 7–9; 200 мкм для фиг. 2, 6.





**Таблица III.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 1; СЭМ (фиг. 1–3; 5, 6, 8, 10, 11, 13) и РКМ (фиг. 4, 7, 9, 12, 14, 15). 1–6 – “*Spiropora*” sp.: 1, 2 – экз. ПИН, № 5883/26: 1 – общий вид колонии, 2 – автозоиды; 3, 4 – экз. ПИН, № 5883/27: 3 – вид спереди, 4 – вид сбоку; 5 – экз. ПИН, № 5883/28; 6 – экз. ПИН, № 5883/29; 7–9 – *Diastopora*? sp., экз. ПИН, № 5883/35: 7 – внешний вид, 8 – автозоиды, 9 – продольный срез; 10–15 – *Perfodiastopora*? sp.: 10 – экз. ПИН, № 5883/42; 11–15 – экз. ПИН, № 5883/39: 11 – общий вид колонии, 12, 13 – автозоиды, 14 – продольный срез, 15 – поперечный срез. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 10, 11; 500 мкм для фиг. 1, 3–6; 250 мкм для фиг. 12, 14, 15; 200 мкм для фиг. 7–9, 13.

*Семейство Semiceidae Buge, 1952*

К роду *Ceata* Strand, 1928 (юра (келловей)— мел) отнесены несколько фрагментов колоний плохой сохранности, которые, возможно, принадлежат к одному виду (экз. ПИН, №№ 5883/49, 5883/50, 5883/51 (табл. V, фиг. 4–9)). Для данного рода характерны билатеральные колонии, в которых фронтальные стенки автозооидов не развиты или разрушены (см. Pitt, Taylor, 1990; Taylor, 2010).

К *Poriceata* cf. *ardescensis* отнесены две крупные листовидные билатеральные колонии, шестигранные апертуры автозооидов которых имеют толстые бугорки в каждом из углов (экз. ПИН, №№ 5883/11b и 5883/13b (табл. V, фиг. 12–14)). Вид *P. ardescensis* ранее был зарегистрирован в готериве и нижнем барреме Швейцарии и в барреме Франции (Walter, 1983, 1993b; Taylor, 2010).

*Семейство Fasciculiporidae Walter, 1970*

К *Apsendesia neocomiensis* отнесена одна крупная колония (экз. ПИН, № 5883/43a, табл. IV, фиг. 1–3). Для данного вида характерны колонии, автозооиды в которых собраны в пучки. *A. neocomiensis* известен из верхнего валанжина Швейцарии и готерива Франции (Walter, 1972), также он встречен в барреме Франции (Taylor, 2010).

*Family uncertain*

К “*Berenicea*” sp. отнесены несколько дисковидных инкрустирующих колоний плохой сохранности (экз. ПИН, №№ 5883/13c, 5883/44, 5883/45; табл. IV, фиг. 4–7), которые могут принадлежать к родам *Plagioecia* Canu, 1918, *Nyrosopora* Canu et Bassler, 1929, *Microeciella* Taylor et Sequeiros, 1982 или *Mesonopora* Canu et Bassler, 1929. Эти роды различаются главным образом по морфологии гонозооида (см. Taylor, Sequeiros, 1982). Поскольку ни один из изученных экземпляров не имеет однозначных гонозооидов, их невозможно идентифицировать до рода или семейства. Таким образом, мшанки отнесены к *Berenicea* Lamouroux, 1821 (см. Taylor, Sequeiros, 1982). Название “*Berenicea*” широко используется для дисковидных или вееровидных инкрустирующих однослойных циклостомных мшанок, у которых не был обнаружен гонозооид.

*Семейство Eleidae d’Orbigny, 1852*

Семейство *Eleidae* относят к отряду *Cyclostomata* в составе подотряда *Tubuliporina* (см. Pitt, Taylor, 1990; Taylor, 1994b, 2010, 2022a, 2022b;

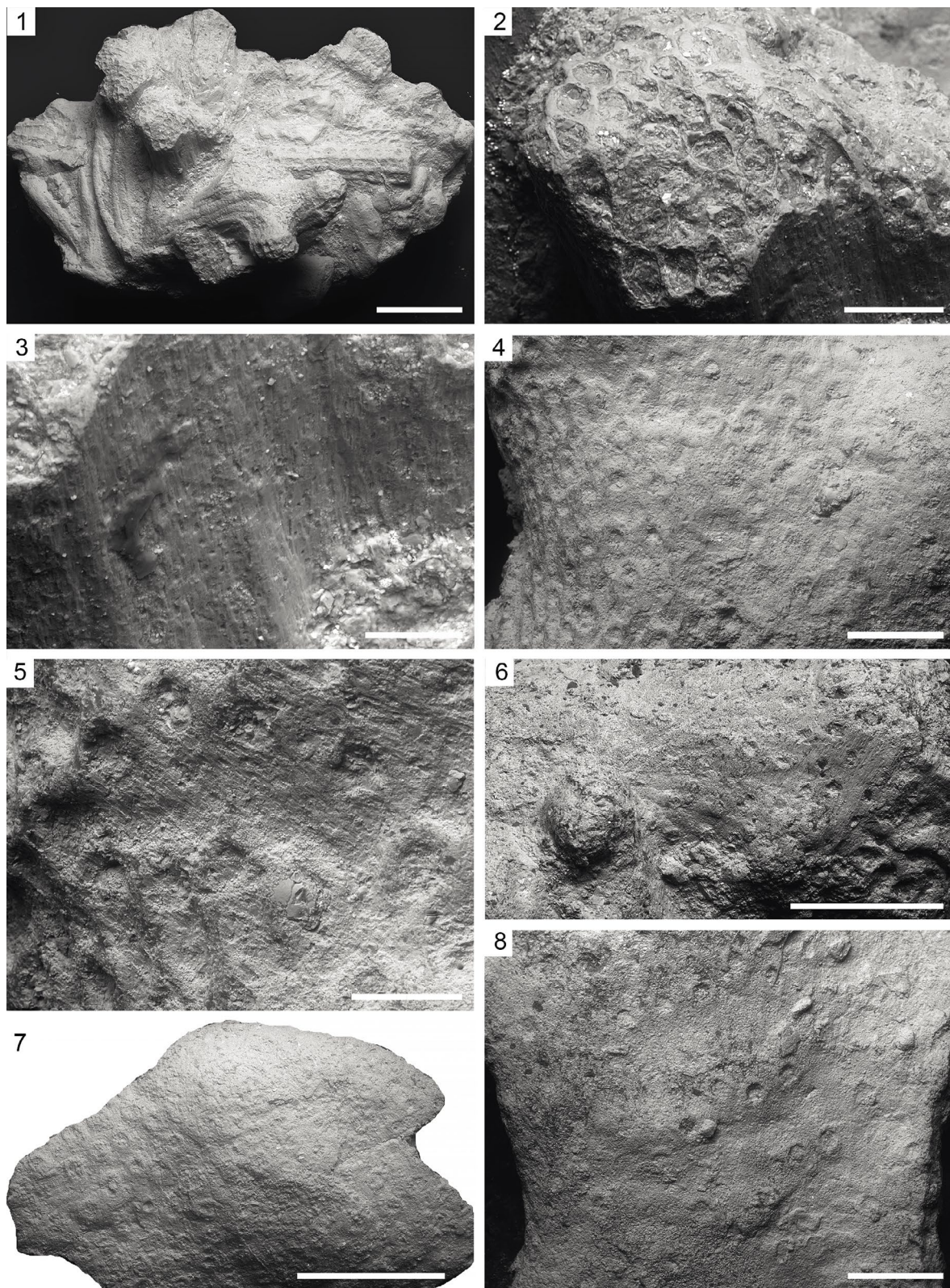
Ernst, 2021 и др.) или подотряда *Melicerititida* Pergens, 1890 (Фаворская, 1996; Martha et al., 2019c). Согласно Л.А. Висковой, семейство *Eleidae* должно быть выделено в отдельный отряд *Melicerititida* Pergens, 1890 (см. Вискова, 1992, 2011, 2016).

К *Eleidae*? gen. et sp. indet. отнесены две крупные листовидные билатеральные колонии, автозооиды которых имеют фронтальную стенку (фасетку, согласно Висковой (2011, 2016)) с крупными псевдопорами (экз. ПИН, №№ 5883/14b, 5883/82b и 5883/89 (табл. V, фиг. 10, 11, табл. X, фиг. 7–9, табл. XII, фиг. 7–10)). Из-за плохой сохранности изученные экземпляры нельзя с достоверностью отнести к семейству *Eleidae*; кроме того, апертуры автозооидов выглядят округлыми или овальными с щелевидными углублениями в углах и не имеют следов шарнирной линии или оперкулума.

К *Elea* cf. *periallos* отнесены три крупных билатеральных колонии (экз. ПИН, №№ 5883/6 (табл. VI, фиг. 1, 2; Koromysova, 2023, fig. 5), 5883/4 (табл. XII, фиг. 11–13; Koromysova, 2023, fig. 4.1–4.4), 5883/5 (Koromysova, 2023, fig. 4.5–4.7)). Самый древний представитель рода *Elea* d’Orbigny, 1853 – *E. periallos* – описан из баррема Франции (Taylor, 2010). Изученные экземпляры из разреза Гуниб имеют сходство с *Elea periallos* по морфологии и размерам автозооидов, но отличаются отсутствием гонозооидов и достоверных элеозооидов.

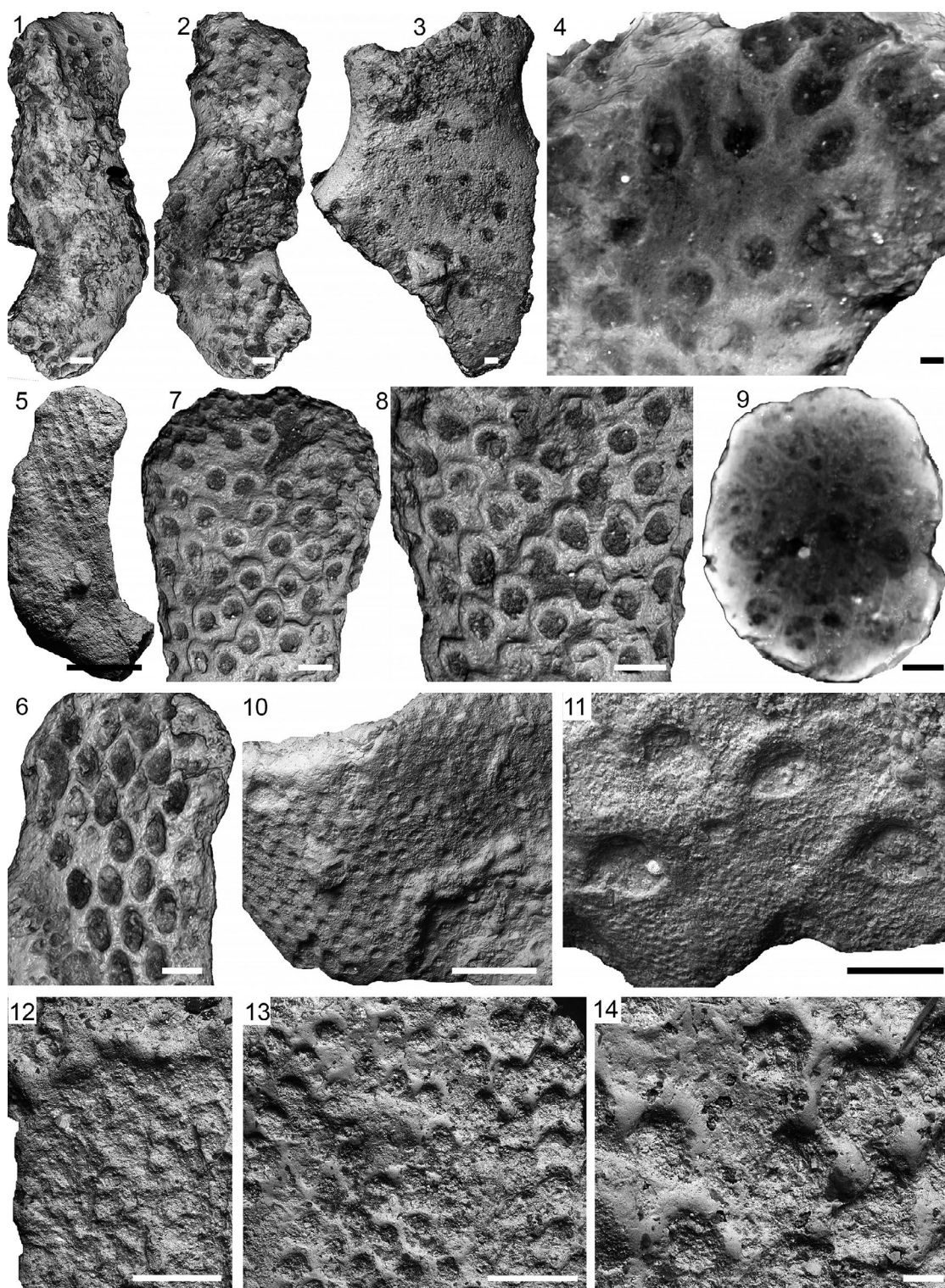
К *Elea parva* отнесена одна крупная билатеральная колония (голотип ПИН, № 5883/7 (табл. VI, фиг. 3, 4; Koromysova, 2023, figs. 6, 7)). Изученная мшанка была отнесена к роду *Elea*, так как были обнаружены оперкулумы, закрывающие апертуры автозооидов. Этот вид отличается от *E. cf. periallos* и многих других видов рода *Elea* (см. Taylor, 1994b) очень мелкими апертурами автозооидов и отсутствием элеозооидов (см. Koromysova, 2023).

К роду *Meliceritites* Roemer, 1840 предположительно отнесены несколько фрагментов колоний плохой сохранности, принадлежащие к разным видам: *Meliceritites*? sp. 1 (экз. ПИН, №№ 5883/8 (табл. VI, фиг. 5; Koromysova, 2023, фиг. 8, 9), 5883/9, 5883/10) и *Meliceritites*? sp. 2 (экз. ПИН, №№ 5883/59 (см. Коромысова, 2022, фиг. 2.7–2.9), 5883/77 (табл. IX, фиг. 1–4), 5883/86 (табл. XI, фиг. 1–8)). К *Meliceritites*? sp. 1 отнесены мшанки со стержневидными колониями без осевого канала, у которых обнаружены полиморфы, подобные элеозооидам, а также туберкулы на проксимальных углах апертур автозооидов (см. Koromysova, 2023). Согласно Тейлору

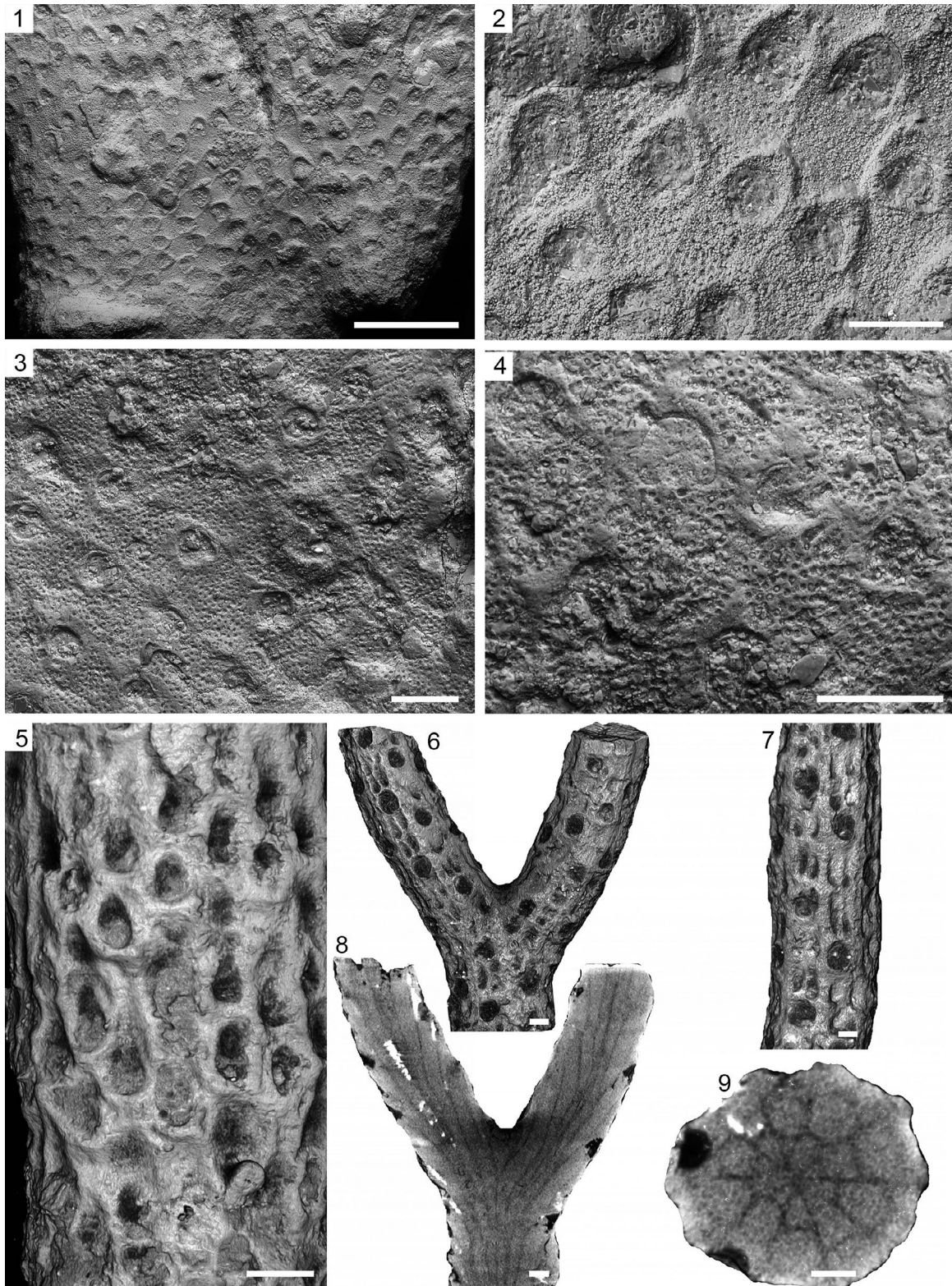


**Таблица IV.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 1; СЭМ (фиг. 1–8).

1–3 – *Apsendesia neocomiensis* d’Orbigny, 1850, экз. ПИН, № 5883/43а: 1 – общий вид колонии с *Petalopora* sp. (экз. ПИН, № 5883/43b), 2 – апертурсы автозооидов, 3 – пористые стенки; 4–7 – “*Berenicea*” sp.: 4, 5 – экз. ПИН, № 5883/44, показаны автозооиды; 6 – экз. ПИН, № 5883/13с; 7 – экз. ПИН, № 5883/45; 8 – *Mesenteripora* cf. *marginata* (d’Orbigny, 1853), экз. ПИН, № 5883/46. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 1, 6–8; 500 мкм для фиг. 4; 250 мкм для фиг. 12, 14, 15; 200 мкм для фиг. 2, 5; 100 мкм для фиг. 3.



**Таблица V.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 1; СЭМ (фиг. 5, 10–14) и РКМ (фиг. 1–4, 6–9). 1–3 – ?*Mesenteripora reticulata* (d'Orbigny, 1853): 1, 2 – экз. ПИН, № 5883/47, 3 – экз. ПИН, № 5883/48; 4–9 – *Seata* sp.: 4, 9 – экз. ПИН, № 5883/49; 4 – автозооиды, 9 – поперечный срез, мезотека видна слабо, 5, 6 – экз. ПИН, № 5883/50, 7, 8 – экз. ПИН, № 5883/51; 7 – автозооиды и, предположительно, разрушенный гонозооид, 8 – автозооиды с обратной стороны колонии; 10, 11 – *Eleidae?* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5883/14b; 10 – общий вид колонии, 11 – автозооиды с овальными апертурами и опециулами; 12–14 – *Poriceata* cf. *ardescensis* Walter, 1983: 12 – экз. ПИН, № 5883/13b, инкрустированный *Stomatopora?* sp. (экз. ПИН, № 5883/13a), 13, 14 – экз. ПИН, № 5883/11b. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 5, 10; 500 мкм для фиг. 12, 13; 250 мкм для фиг. 1, 2, 6, 7, 8; 200 мкм для фиг. 11, 14; 100 мкм для фиг. 3, 4, 9.



**Таблица VI.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 1; СЭМ (фиг. 1–4) и РКМ (фиг. 5–9).

1, 2 – *Elea cf. periallos* Taylor, 2010, экз. ПИН, № 5883/6: 1 – общий вид фрагмента колонии; 2 – автозоиды; 3, 4 – *Elea parva* Koromyslova, 2023, голотип ПИН, № 5883/7: 3 – автозоиды и, предположительно, гонозоид, 4 – автозоиды, апертюра одного из которых закрыта оперкулумом; 5 – *Meliceritites?* sp. 1, экз. ПИН, № 5883/8; 6–9 – *Petalopora* sp., экз. ПИН, № 5883/60: 6 – общий вид фрагмента колонии, 7 – ветвь колонии, 8 – продольный срез, 9 – поперечный срез. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 1; 250 мкм для фиг. 5; 200 мкм для фиг. 2–4; 100 мкм для фиг. 6–9.

(Taylor, 1994b, 2022b), у представителей семейства Eleidae, например у *Meliceritites gracilis* (Goldfuss, 1827) и *Reptomultealea bituberosa* Taylor, 1994b, туберкулы могут быть развиты на концах шарнирной линии. К *Meliceritites?* sp. 2 отнесены стержневидные колонии, имеющие цилиндрические ветви с осевым каналом и трубчатые автозооиды с ромбической фронтальной поверхностью. Однако фронтальная поверхность автозооидов сильно разрушена.

### Подотряд *Cancellata*

#### *Семейство Petaloporidae Gregory, 1896*

К роду *Petalopora* Lonsdale, 1850 (мел, готерив—маастрихт) отнесены три колонии плохой сохранности, возможно принадлежащие к одному виду *Petalopora* sp. (экз. ПИН, №№ 5883/43b, 5883/60 и 5883/61 (табл. VI, фиг. 6–9, табл. VII, фиг. 1–3)). Самый древний вид этого рода — *Petalopora flavapetrensis* Walter, 1993a — известен из нижнего готерива (Walter, 1993a), тогда как большинство других видов описаны из верхнего мела. *Petalopora* sp., подобно *P. flavapetrensis*, имеет две пары кенозооидов между последовательно расположенными перистомами автозооидов (табл. VI, фиг. 6, 7). Однако плохая сохранность изученных экземпляров не позволяет отнести эти мшанки к данному виду.

### Подотряд *Articulina*

#### *Семейство Crisiidae Johnston, 1838*

К *Crisiidae?* gen. et sp. indet. отнесен фрагмент одной колонии очень плохой сохранности (экз. ПИН, № 5883/88, табл. XI, фиг. 9–14). Тонкий и мелкий фрагмент не более 4 мм длиной и 1 мм шириной, состоящий из четырех трубчатых автозооидов, вероятно, являлся частью членистой колонии. Ранее были описаны два представителя *Crisiidae* — *Crisia? nozeroyensis* Voigt et Walter, 1991 и *Filicrisia? neocomiensis* Voigt et Walter, 1991 — из верхнего валанжина—нижнего готерива, которые, по-видимому, являются самыми древними представителями этого семейства (Voigt, Walter, 1991; Walter, 1994, 1995).

### Подотряд *Ceroporina*

#### *Семейство Cavidae d'Orbigny, 1854*

К роду *Ceriocava* d'Orbigny, 1854 (юра—мел) предварительно отнесена одна крупная колония (экз. ПИН, № 5883/63, табл. VII, фиг. 4, 5), состоящая из крупных автозооидов, апертуры

которых предположительно закрыты терминальными диафрагмами (см. Canu, Bassler, 1922, 1926; Nye, 1976).

К *Diplocava biformis* отнесена крупная колония, состоящая из двух субколоний, разграниченных пространством, образованным недоразвитыми зооидами (экз. ПИН, № 5883/64, табл. VII, фиг. 6–8). Вид *D. biformis* известен из валанжина и нижнего готерива Швейцарии и Франции, а также из нижнего готерива Германии (Hillmer, 1971; Walter, 1991).

#### *Семейство Heteroporidae Waters, 1880*

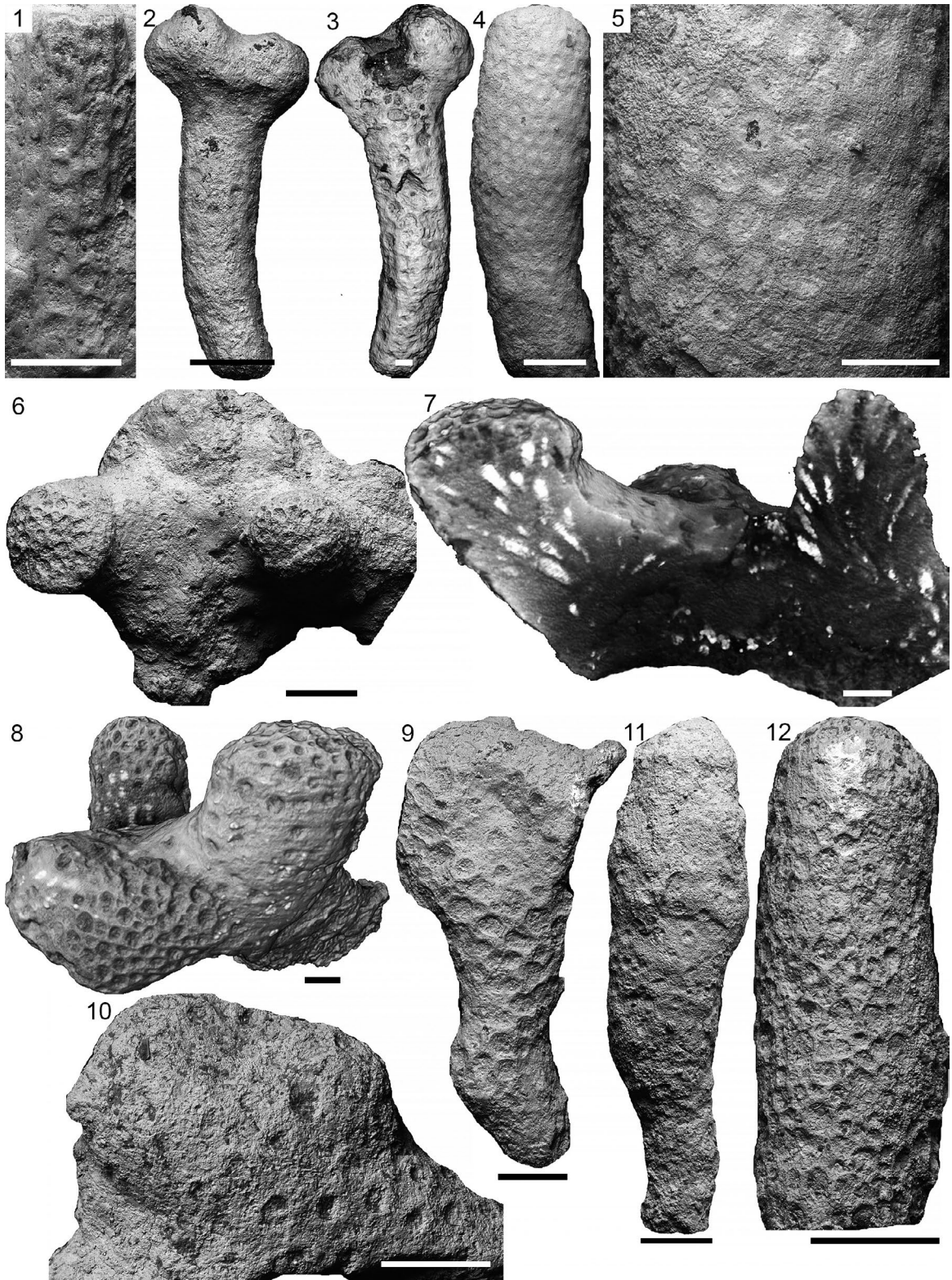
К роду *Heteropora* Blainville, 1830 (юра (аален)—современность) отнесены стержневидные колонии, имеющие хорошо выраженный зооидальный диморфизм, где апертуры автозооидов окружены более мелкими апертурами кенозооидов (экз. ПИН, № 5883/65, табл. VII, фиг. 9, 10). Название *Heteropora* используется условно, поскольку у типового вида *H. cruptopora* (Goldfuss, 1826) из маастрихта зооидальный диморфизм обнаружен не был (см. Nye, 1976; Pitt, Taylor, 1990).

К "*Heteropora*" cf. *arborea* отнесены несколько стержневидных колоний разной сохранности, у которых крупные апертуры автозооидов равномерно окружены более мелкими апертурами кенозооидов (см. Walter, 1989c) (экз. ПИН, №№ 5883/18b, 5883/67, 5883/68, 5883/78 и 5883/79 (табл. II, фиг. 3, 4, табл. VII, фиг. 11, табл. IX, фиг. 5–9)). Согласно Валтеру (Walter, 1989c, 1993b), вид "*H.*" cf. *arborea* известен из валанжина—нижнего готерива Швейцарии и Франции и, возможно, из баррема Франции.

К роду *Leiosoecia* Canu et Bassler, 1920 (нижний мел (валанжин)—палеоген (танет)) предположительно отнесены несколько стержневидных колоний, у которых размеры апертур автозооидов и кенозооидов почти одинаковые (см. Walter, 1989c) (экз. ПИН, №№ 5883/17b (табл. II, фиг. 1, 2), 5883/71 (табл. VII, фиг. 12)).

#### *Семейство Lichenoporidae Smitt, 1867*

К *Lichenoporidae?* gen. et sp. indet. (мел—современность) отнесена одна дисковидная колония плохой сохранности, поскольку автозооиды сгруппированы в несколько приподнятых радиальных рядов, которые сходятся в центре диска или около него (экз. ПИН, № 5883/82c, табл. X, фиг. 8, 10, 11).



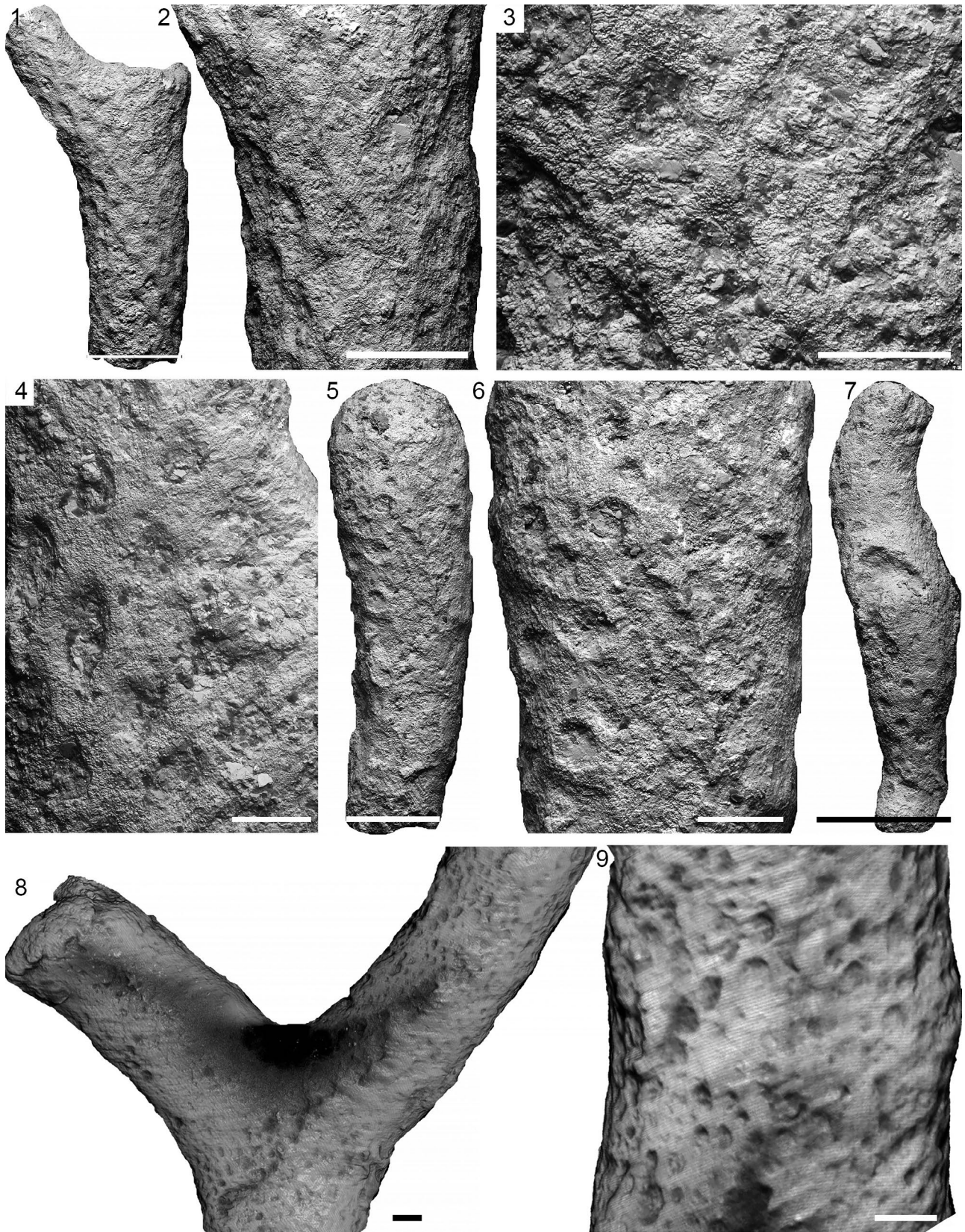
**Таблица VII.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 1; СЭМ (фиг. 1, 2, 4–6, 9–12) и РКМ (фиг. 3, 7, 8).

1–3 – *Petalopora* sp.: 1 – экз. ПИН, № 5883/43b, 2, 3 – экз. ПИН, № 5883/61: 2 – общий вид колонии, 3 – вид колонии с обратной стороны; 4, 5 – *Seriosava*? sp., экз. ПИН, № 5883/63: 4 – общий вид колонии, 5 – апертуры автозооидов; 6–8 – *Diplosava biformis* (Roemer, 1839), экз. ПИН, № 5883/64: 6 – вид колонии сверху, 7 – продольный срез, 8 – вид колонии сбоку; 9, 10 – “*Heteropora*” sp., экз. ПИН, № 5883/65; 11 – “*Heteropora*” cf. *arborea* Koch et Dunker, 1837, экз. ПИН, № 5883/67; 12 – *Leiosocia*? sp., экз. ПИН, № 5883/71. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 4; 500 мкм для фиг. 1, 2, 5, 6, 9–12; 250 мкм для фиг. 7, 8; 100 мкм для фиг. 3.

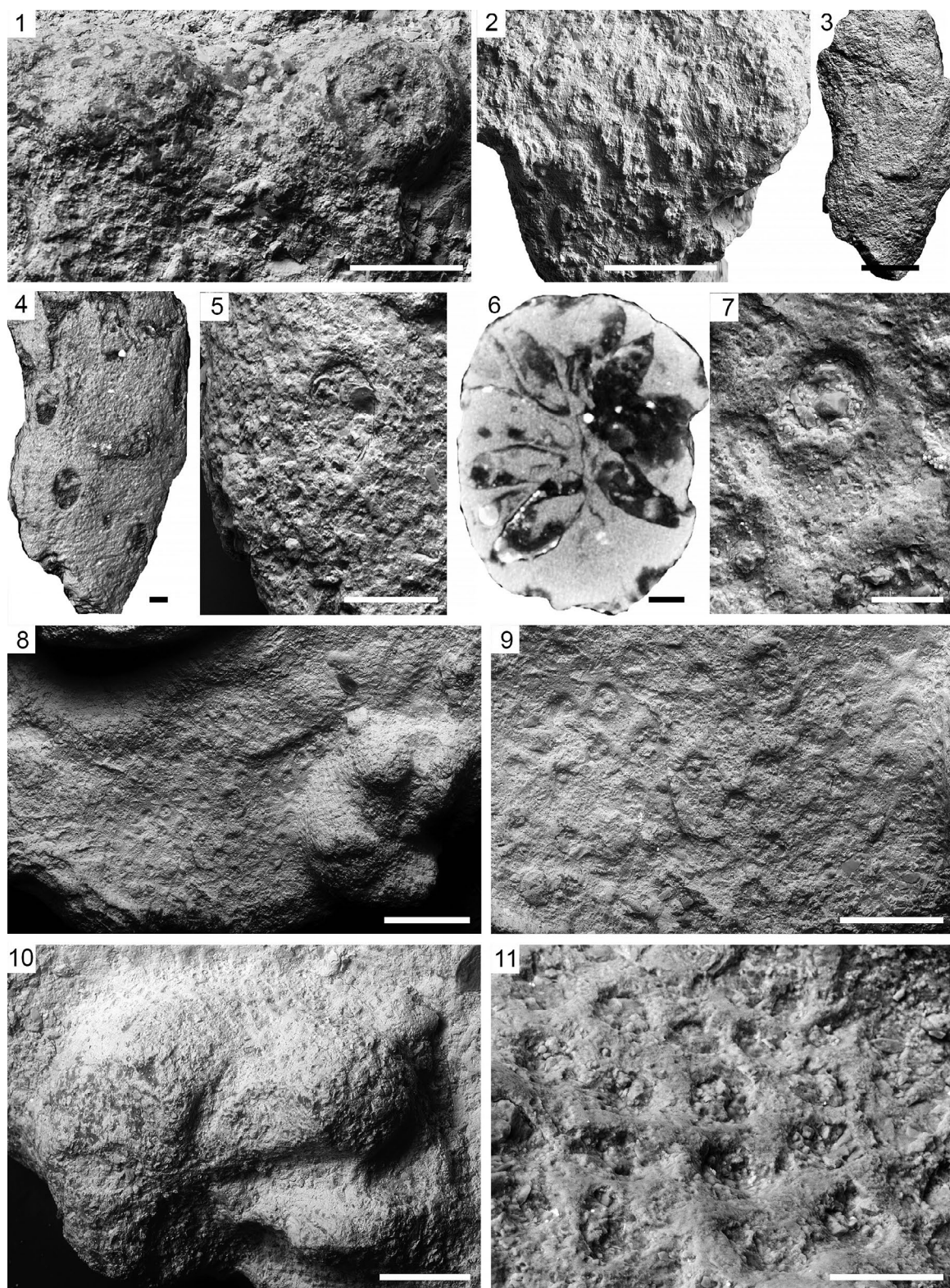


**Таблица VIII.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 2; СЭМ (фиг. 1–5, 9, 10, 16–18) и РКМ (фиг. 6–8, 11–15). 1–5 – *Mesenteripora* cf. *marginata* (d’Orbigny, 1853), экз. ПИН, 5883/72a, инкрустированный *Stomatopora*? sp. (экз. ПИН, № 5883/72b); 6–15 – *Spirentalophora*? sp., экз. ПИН, № 5883/73: 6, 7 – поперечные срезы, 8 – продольный срез, 9, 10 – общий вид колонии с гонозооидом, 11, 13 – гонозооид, вид сбоку, 12 – гонозооид, вид спереди, 14 – продольный срез через гонозооид и автозооиды, 15 – фронтальный срез через гонозооид; 16, 17 – “*Spiropora*” sp.: 16 – экз. ПИН, № 883/74, 17 – экз. ПИН, № 5883/75; 18 – *Diastopora*? sp., экз. ПИН, № 5883/76. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 1, 2, 16, 17; 500 мкм для фиг. 3, 4, 9, 10, 18; 200 мкм для фиг. 5; 100 мкм для фиг. 6–8, 11–15.

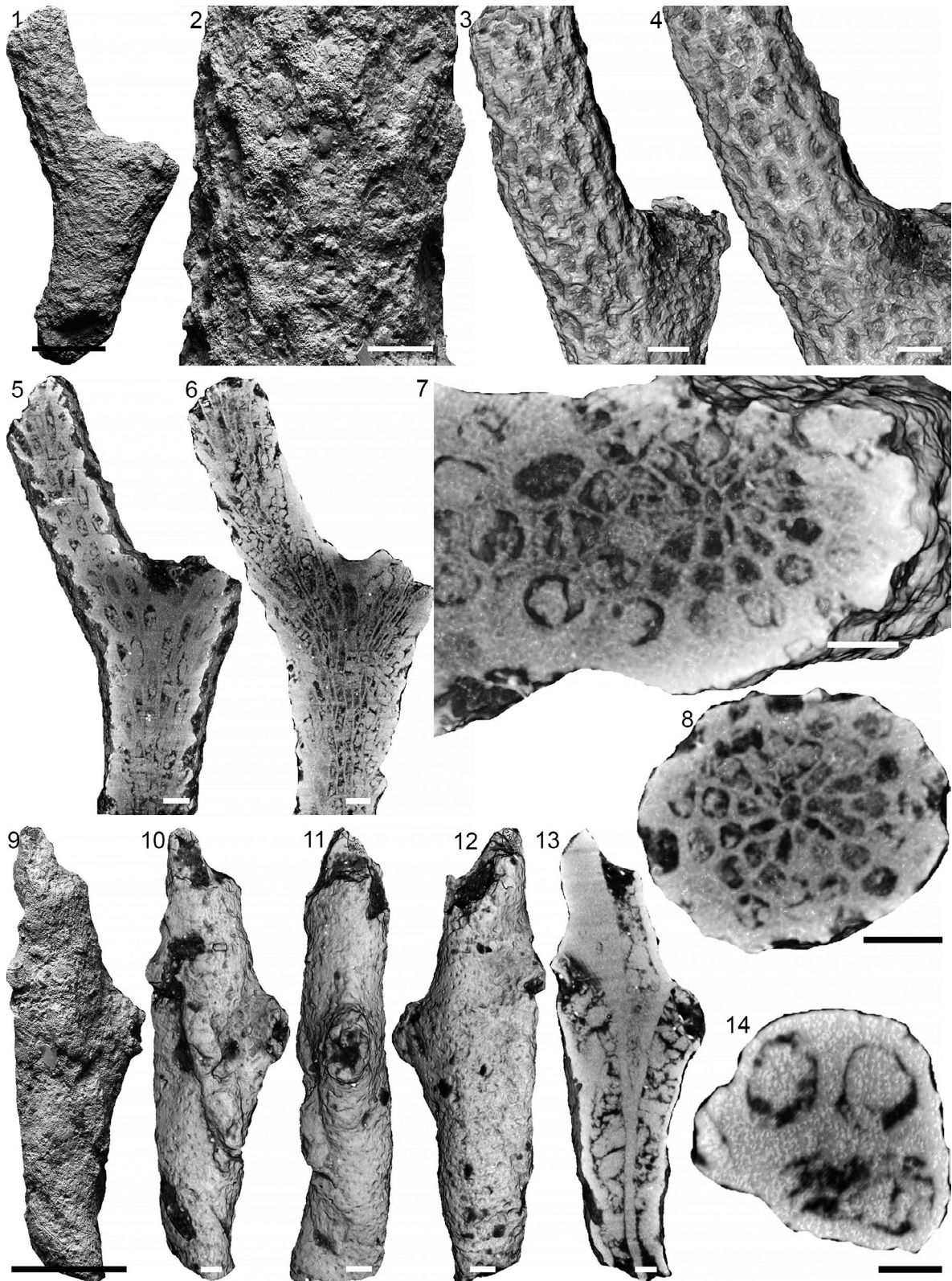




**Таблица IX.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 2; СЭМ (фиг. 1–7) и РКМ (фиг. 8, 9).  
 1–4 – *Meliceritites?* sp. 2, экз. ПИН, № 5883/77: 1 – общий вид колонии, 2–4 – автозоиды; 5–9 – “*Heteropora*” cf. *arborea* Koch et Dunker, 1837: 5, 6 – экз. ПИН, № 5883/78, 7 – экз. ПИН, № 5883/79, 8, 9 – экз. ПИН, № 5883/68 (обр. № 1). Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 1, 7; 500 мкм для фиг. 2, 5; 250 мкм для фиг. 8, 9; 200 мкм для фиг. 3, 4, 6.



**Таблица X.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 4; СЭМ (фиг. 1–3, 5, 7–11) и РКМ (фиг. 4, 6).  
 1 – *Stomatopora?* sp., экз. ПИН, № 5883/82а, инкрустирующий *Eleidae?* gen. et sp. indet.; 2 – *Oncousoecia?* sp. 1, экз. ПИН, № 5883/84; 3–6 – *Mesupoecia* cf. *isaunensis* (d'Orbigny, 1850), экз. ПИН, № 5883/85: 3, 4 – общий вид колонии, 5 – апертура и псевдопоры, 6 – поперечный срез; 7–9 – *Eleidae?* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5883/82b: 7 – автозооид, 8 – общий вид колонии, 9 – автозооиды; 10, 11 – *Lichenoporidae?* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5883/82c: 10 – внешний вид колонии, 11 – апертуры зооидов. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 8; 500 мкм для фиг. 2, 3, 9, 10; 200 мкм для фиг. 1, 5; 100 мкм для фиг. 4, 6, 7, 11.



**Таблица XI.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 4; СЭМ (фиг. 1, 2, 9) и РКМ (фиг. 3–8, 10–14).

1–8 – *Meliceritites?* sp. 2, экз. ПИН, № 5883/86: 1 – общий вид колонии, 2 – автозоиды, 3, 4 – ветвь колонии, 5 – приповерхностный срез, 6 – продольный срез, 7, 8 – поперечные срезы на разных уровнях, виден осевой канал; 9–14 – *Crisiidae?* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5883/88: 9, 10, 12 – внешний вид колонии с разных сторон, 11 – вид сбоку, 13 – продольный срез, 14 – поперечный срез. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 1; 500 мкм для фиг. 9; 250 мкм для фиг. 3–8, 200 мкм для фиг. 2; 100 мкм для фиг. 10–14.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Образцы из горизонта темно-серых глинисто-алевритовых пород разреза Гуниб включают множество фрагментов колоний мшанок. Как видно из рис. 3, наибольшее количество экземпляров и наиболее разнообразные таксоны происходят из обр. № 1. Это связано с тем, что данный образец является самым крупным и содержит легко извлекаемые фрагменты колоний, сохранность которых лучше, чем в обр. №№ 2–5. В целом было выявлено 32 таксона мшанок отряда Cyclostomata, принадлежащих к четырем подотрядам: Tubuliporina (24 таксона), Cancellata (1 таксон), Articulina (1 таксон) и Scipiorina (6 таксонов). Из-за плохой сохранности материала многие колонии остались неидентифицированными, а большинство таксонов определены в открытой номенклатуре. В результате полученные данные не полностью отражают истинное разнообразие представителей Cyclostomata в разрезе Гуниб.

**Колониальная организация изученных таксонов мшанок.** В основном мшанки представлены вертикально растущими колониями, размеры которых значительно варьируют от 2.0 до 30.0 мм. Большинство из них представлены колониями с цилиндрическими ветвями без осевого канала (*M. cf. icaunensis*, *Spirentalophora? sp.*, “*Spirorora*” *sp.*, *Meliceritites? sp. 1*, *Petalopora sp.*, *Crisiidae? gen. et sp. indet.*, *Ceriocava? sp.*, “*Heteropora*” *sp.*, “*H.*” *cf. arborea* и *Leiosoecia? sp.*) и с осевым каналом (*Meliceritites? sp. 2*, *Diastopora? sp.* и *Perfodiastopora? sp.*), реже встречаются колонии с уплощенными билатеральными ветвями, зооиды в которых открываются на обе стороны ветви (*cf. M. reticulata* и *Seata sp.*). Присутствует также много билатеральных листовидных колоний с зооидами, открывающимися на обе стороны колонии (*M. cf. marginata*, *P. cf. ardescens*, *Eleidae? gen. et sp. indet.*, *Elea cf. periallos* и *E. parva*).

Вертикальные билатеральные сетчатые колонии размером 20.0 мм × 20.0 мм обнаружены только у мшанок *Rogurora*. Такие колонии образованы билатеральными уплощенными ветвями, регулярно разветвляющимися и анастомозирующими с образованием удлиненных лакун. Род *Rogurora* является единственным представителем отряда Cyclostomata, обладающим такой формой колонии. Сетчатая форма колонии редко встречается среди мезокайнозойских мшанок (Taylor, 2012), однако широко распространена в палеозойском отряде *Cryptostomata* (см. Горюнова, Лаврентьева, 1993).

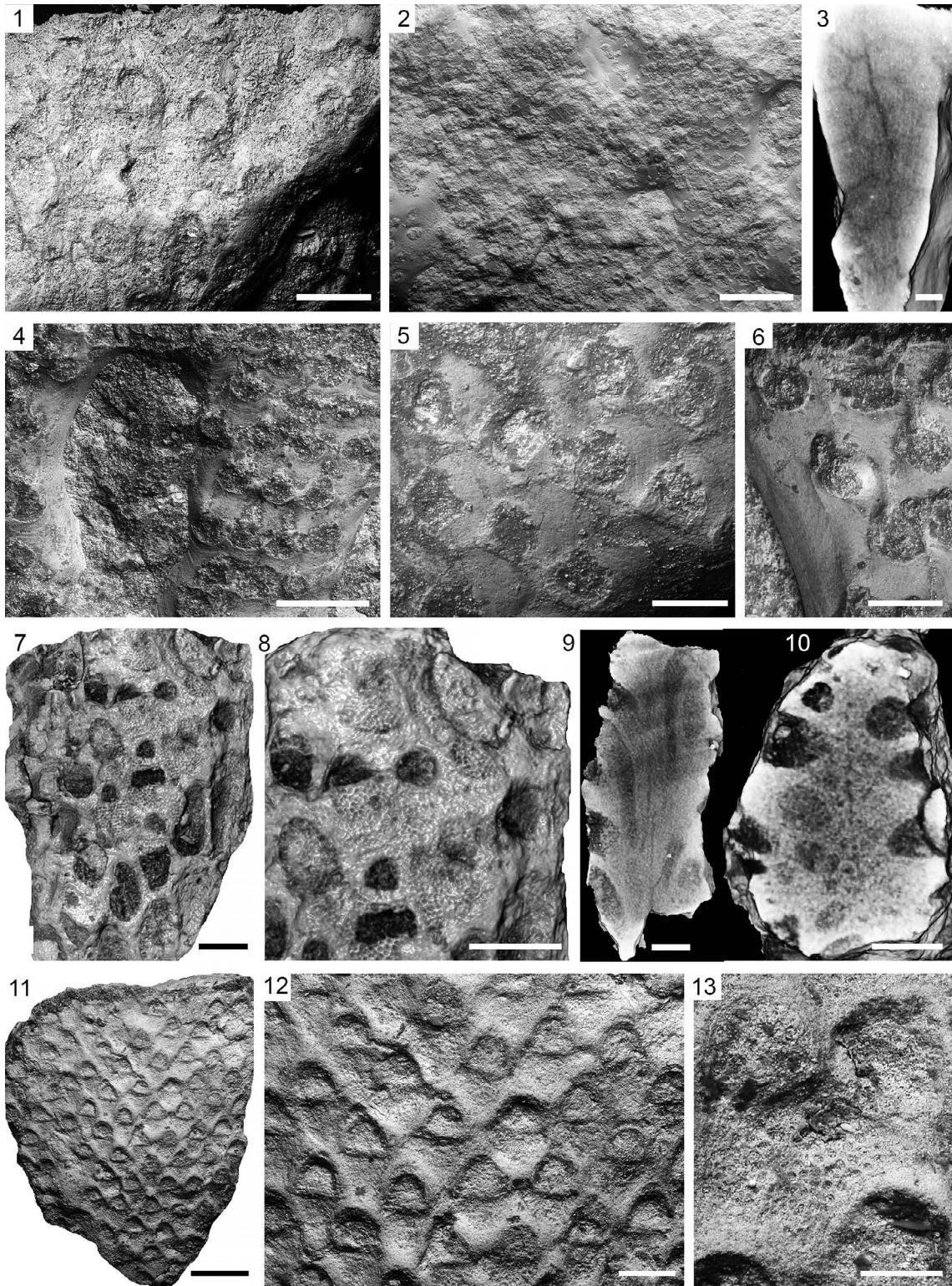
Массивные колонии единичны; одни из них имеют зооиды, собранные в пучки (*A. neocomiensis* и *Lichenoporidae? gen. et sp. indet.*), а другие (*D. bififormis*) – отходящие в стороны стержневидные субколонии.

Инкрустирующие колонии обрастали вертикально растущие и встречаются на многих экземплярах. Присутствуют одно-, двух- или многорядные колонии (*Stomatopora? sp.*, *Stomatoporina? sp.*, *Proboscina? sp.* и *Reptoclausa sp.*), а также лентовидные (*Oncousoecia? sp. 1* и *Oncousoecia? sp. 2*) или дисковидные (“*Berenicea*” *sp.*) колонии.

Практически все колонии, включая инкрустирующие, возвышались над субстратом, что, по-видимому, спасало их от заиливания. Считается (Stach, 1936), что преобладание прямых жестких колоний с тонкими цилиндрическими ветвями может свидетельствовать о существовании мшанок в относительно глубоких или защищенных водах, где волнение отсутствует и течения слабы.

**Специфичность изученного комплекса мшанок.** Ниже приведено сравнение изученного комплекса мшанок (на родовом и видовом уровне) с некоторыми валанжин-барремскими комплексами мшанок Европы.

**Валанжин-готеривский комплекс Дагестана.** Ранее в валанжин-готеривских отложениях Южного Дагестана из местонахождений Шахдаг и Шалбуздаг, расположенных на границе с Азербайджаном, В.П. Ренгартеном (1909) были определены (без описаний и изображений) следующие виды мшанок отряда Cyclostomata: *Entalophora salevensis* de Loriol, 1863 (= *Perfodiastopora salevensis* (de Loriol, 1863), согласно: Walter, 1989b), *Reptomulticrescis neocomiensis* de Loriol, 1863 (= *Reptocavea tuberosa* (Roemer, 1839), согласно: Walter, 1989c, 1993a), *Reptomulticava micropora* (Römer, 1839) (возможно, губки, согласно: Walter, 1972), *Heteropora sp.* и *Stomatopora sp.* С этим комплексом мшанок комплекс из разреза Гуниб имеет предположительно три общих рода (*Stomatopora*, *Perfodiastopora* и *Heteropora*). Кроме того, в разрезе Гуниб были обнаружены возможные представители семейства *Lichenoporidae*, не идентифицированные до рода и вида; к этому же семейству также принадлежат *R. tuberosa*, обнаруженные Ренгартеном (1909). В целом на родовом и видовом уровне гунибский комплекс значительно богаче, чем описанный ранее из Южного Дагестана.



**Таблица XII.** Комплекс мшанок из разреза Гуниб, обр. № 5; СЭМ (фиг. 1, 2, 4–6, 11–13) и РКМ (фиг. 3, 7–10).  
 1 – *Oncousoecia?* sp. 2, экз. ПИН, № 5883/1d; 2–6 – *Rorypora gunibensis* Koromysslova, 2023: 2, 4–6 – голотип ПИН, № 5883/1a: 2 – общий вид колонии, слева видна часть гонозооида, 3 – паратип ПИН, № 5883/1c, срез ветви колонии, 4 – зооиды и лакуна, 5 – автозооиды, 6 – автозооиды и кенозооиды; 7–10 – *Eleidae?* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5883/89: 7 – внешний вид колонии, 8 – зооиды, 9 – продольный срез, 10 – поперечный срез; 11–13 – *Elea* cf. *periallos* Taylor, 2010, экз. ПИН, № 5883/4: 11 – внешний вид колонии, 12 – автозооиды, 13 – апертурсы автозооиды, левый закрыт оперкулумом. Длина масштабной линейки равна 1 мм для фиг. 2; 500 мкм для фиг. 4, 11; 250 мкм для фиг. 7–10; 200 мкм для фиг. 1, 5, 6, 12; 100 мкм для фиг. 3, 13.

Нижнеготеривский комплекс Крыма. Согласно Т.А. Фаворской (1983, 1996), нижнеготеривский комплекс Крыма (междуречье Альма–Бодрак) включает только представителей Cyclostomata: *Proboscina crassa* (Roemer, 1839), *Filisparsa neocomiensis* d'Orbigny, 1852, *Mesyuoecia icaunensis*, *Cardioecia neocomiensis* (d'Orbigny, 1853), *Multicrestis tuberosa* (Roemer, 1839) (= *Reptocavea tuberosa*, согласно: Walter, 1989c) и *Ceriopora tuberosa* (Roemer, 1839). Гунибский и крымский комплексы имеют предположительно два общих рода (*Proboscina* и *Mesyuoecia*) и, возможно, один общий вид – *Mesyuoecia icaunensis*, известный с валанжина по баррем (рис. 4).

В гунибском и крымском разрезах также присутствуют представители семейства *Lichenoporidae* – *Lichenoporidae?* gen. et sp. indet. и *R. tuberosa* соответственно. В целом на родовом и видовом уровне гунибский комплекс значительно богаче, чем крымский.

Нижнеготеривский комплекс Северо-Восточной Германии. Комплексы мшанок из разреза Гуниб и Северо-Восточной Германии (по: Hillmer, 1971) включают только представителей

отряда Cyclostomata и имеют предположительно восемь общих родов (*Proboscina*, *Reptoclausa*, *Mesyuoecia*, *Diastopora*, *Perfodiastopora*, *Mesenteripora*, *Berenicea*, *Heteropora* и *Diplocava*) и три общих вида: *M. reticulata* и *D. biformis*, известных с валанжина по готерив (рис. 4), и *M. icaunensis*. Гунибский комплекс отличается предположительным присутствием 13 родов, не известных в нижнем готериве Германии (*Stomatoporina*, *Rorypora*, *Spirentalophora*, “*Spiropora*”, *Seata*, *Poriceata*, *Apsendesia*, *Elea*, *Meliceritites*, *Petalopora*, *Ceriocava*, *Leiosoecia*), а также представителей *Crisiidae?* gen. et sp. indet. и *Lichenoporidae?* gen. et sp. indet. и отсутствием 10 родов, характерных для нижнего готерива Германии (*Filisparsa* d'Orbigny, 1852, *Reptomuitisparsa* d'Orbigny, 1853, *Cardioecia Canu et Bassler*, 1922, *Diaperoecia Canu*, 1918, *Defranciopora Hamm*, 1881, *Reptomulticava* d'Orbigny, 1852, *Actinopora* d'Orbigny, 1853, *Multicrescis* d'Orbigny, 1854 и *Ceriopora Goldfuss*, 1827). В целом на родовом и видовом уровне нижнеготеривский комплекс Германии значительно богаче, а мшанки имеют лучшую сохранность, чем в разрезе Гуниб. Главное отличие

Виды	Ярусы	Валанжин		Готерив		Баррем
		нижний	верхний	нижний	верхний	
<i>Diplocava biformis</i> (Roemer, 1839)						
<i>Mesenteripora marginata</i> (d'Orbigny, 1853)						
<i>Mesenteripora reticulata</i> (d'Orbigny, 1853)						
<i>Mesyuoecia icaunensis</i> (d'Orbigny, 1850)						-----
“ <i>Heteropora</i> ” <i>arborea</i> Koch et Dunker, 1837						-----
<i>Apsendesia neocomiensis</i> d'Orbigny, 1850						
<i>Poriceata ardescens</i> Walter, 1983						
<i>Elea periallos</i> Taylor, 2010						

**Рис. 4.** Стратиграфическое распространение некоторых мшанок, близких к изученным Cyclostomata из разреза Гуниб (по: Canu, Bassler, 1926; Hillmer, 1971; Walter, 1972, 1983, 1985, 1987, 1989c, 1993a, 1993b, 1994, 1995; Фаворская, 1996; Taylor, 2010).

гунибского комплекса от комплекса Германии – присутствие мшанок семейства Eleidae (роды Elea и, предположительно, Meliceritites).

Валанжин-готеривский комплекс Швейцарии и Франции. Детально сравнить комплексы мшанок из разреза Гуниб с валанжин-готеривским комплексом Швейцарии и Франции не представляется возможным, поскольку богатство родов и видов в местонахождениях этих стран значительно превышает гунибский (см. Canu, Bassler, 1926; Walter, 1975, 1977, 1985, 1986, 1989a, 1991, 1993a, 1993b, 1994, 1995, 1996, 1997). Тем не менее нужно отметить, что в валанжин-готеривском комплексе Швейцарии и Франции известны представители всех отрядов, а также почти все роды, обнаруженные в разрезе Гуниб, за исключением Stomatopora, Rorypora и представителей семейства Eleidae (роды Elea и, возможно, Meliceritites). Кроме того, семь изученных нами циклостомат имеют сходство с видами, описанными из Швейцарии и Франции: *M. marginata*, *M. reticulata* и *D. biformis* (известны с валанжина по готерив, согласно: Canu, Bassler, 1926; Walter, 1972, 1985; Hillmer, 1971), “*H.*” *arborea*, *M. icaunensis* и *A. neocomiensis* (известны с валанжина по баррем, согласно: Canu, Bassler, 1926; Walter, 1972, 1987, 1989c, 1993a, 1993b, 1994, 1995; Фаворская, 1996; Taylor, 2010) и *P. ardescens* (известен с готерива по баррем, согласно: Walter, 1983, 1993b; Taylor, 2010) (рис. 4).

Барремский комплекс Франции. Комплексы мшанок из готеривского разреза Гуниб и баррема юго-востока Франции (по: Taylor, 2010) имеют предположительно 10 общих родов (*Stomatopora*, *Oncousoecia*, *Reptoclausa*, *Mecynoecia*, *Seata*, *Poriceata*, *Apsendesia*, *Elea*, *Meliceritites* и *Diplocava*) и, возможно, четыре общих вида (*M. icaunensis*, *P. ardescens*, *A. neocomiensis* и *E. periallos*). Первые три вида известны с валанжина по баррем, тогда как *E. periallos* ранее был описан только из баррема (рис. 4). Гунибский комплекс отличается предположительным присутствием 11 родов, не известных в барреме Франции (*Stomatopora*, *Proboscina*, *Rorypora*, *Spirentalophora*, “*Spiropora*”, *Diastopora*, *Perfodiastopora*, *Mesenteripora*, “*Berenicea*”, *Petalopora*, *Ceriocava*), а также представителей *Crisiidae?* gen. et sp. indet. и *Lichenoporidae?* gen. et sp. indet. и отсутствием шести родов, характерных для баррема Франции (*Cardioecia*, *Wassypora* Walter, 1993, *Siphodictyum* Lonsdale, 1849, *Ceriopora*, *Clausa d’Orbigny*, 1853, *Charixa* Lang, 1915). Мшанки рода *Charixa* принадлежат к отряду *Cheilostomata*, представители которого не были обнаружены в разрезе Гуниб.

Гунибский комплекс с комплексом из баррема Франции сближает присутствие представителей семейства Eleidae (роды Elea и, возможно, Meliceritites), которые отсутствуют в комплексах мшанок, описанных из Дагестана (Ренгартен, 1909), Крыма (Фаворская, 1983, 1996), а также из валанжина–готерива Швейцарии и Франции. Присутствие в проанализированном материале мшанок семейства Eleidae может указывать на близкий к барремскому возрасту включающих их отложений, поскольку самые древние достоверные находки этого семейства известны из баррема Франции (Taylor, 2010, 2022b). Между тем мшанки семейства Eleidae могли появиться уже в позднем готериве. Согласно П.Д. Тейлору (Taylor, 2022b), предположение о том, что элеиды возникли в барреме на территории современной Европы, необоснованно, так как присутствие в отложениях этого возраста двух родов (*Elea* и *Meliceritites*) этого семейства указывает на предысторию, не представленную в палеонтологической летописи. Более того, Л.А. Висковой (2011) из юры были описаны три вида, предположительно принадлежащие к роду *Elea* – *E. lyapini* Viskova, 2011, *E. troshkovensis* Viskova, 2011 и *E. taylori* Viskova, 2011.

Возможно, изученный комплекс из разреза Гуниб занимает промежуточное положение между валанжин-готеривскими комплексами Швейцарии и Франции и барремским комплексом Франции.

## ВЫВОДЫ

Из нижнего мела Дагестана, предположительно из верхнего готерива, описан комплекс мшанок, включающий 32 рода мшанок из четырех подотрядов отряда *Cyclostomata*: *Tubuliporina* (24 таксона), *Cancellata* (1 таксон), *Articulina* (1 таксон) и *Cerioporina* (6 таксонов). Однако эти данные не охватывают истинного разнообразия представителей *Cyclostomata* в изученных отложениях, поскольку выявить более точный таксономический состав комплекса мешает плохая сохранность материала.

В основном мшанки представлены вертикально растущими колониями с цилиндрическими ветвями, а также билатеральными листовидными колониями, зооиды в которых открывались на обе стороны. Инкрустирующие колонии, обраставшие вертикальные стержневидные или билатеральные листовидные колонии, достаточно многочисленны. Сетчатые и массивные колонии редки. Практически все

колонии, включая инкрустирующие, возвышались над субстратом, что, по-видимому, спасало их от заиливания.

Большинство мшанок из разреза Гуниб принадлежит к родам, имеющим широкое стратиграфическое распространение. Однако некоторые описанные таксоны близки к видам *M. marginata*, *M. reticulata* и *D. biformis* (известны только из валанжина и готерива), “*H.*” *arborea*, *M. icaunensis* и *A. neocomiensis* (известны из валанжина–баррема), *P. ardescens* (известен из готерива–баррема) и *E. periallos* (известен из баррема). Присутствие мшанок семейства Eleidae может указывать на близкий к барремскому возраст включающих их отложений.

**Благодарности.** Авторы благодарны Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за предоставление технической помощи в работе на сканирующих электронных микроскопах и микротомографе. Авторы также благодарны Н.В. Денисенко (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), Е.Ю. Барабошкину (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) и А.С. Тесакову (Геологический институт РАН) за конструктивные замечания и предложения.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вискова Л.А.* Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука, 1992. 187 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 250).
- Вискова Л.А.* Новые мшанки (*Tubulirogina*, *Stenolaemata*) из верхнего мела Среднего Поволжья (Россия) // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 56–62.
- Вискова Л.А.* Редкие мшанки (*Stenolaemata*) с билатеральными колониями из юры и мела Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 2011. № 1. С. 37–47.
- Вискова Л.А.* Мшанки *Melicerititida*: особенности морфологии и положение отряда в таксономической структуре класса *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 48–57.
- Государственная геологическая карта масштаба 1 : 200 000. Сер. Кавказская. Лист К-38-XVII (Хунзах). Объяснительная записка. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2001. 71 с.
- Горюнова Р.В., Лаврентьева В.Д.* Морфология и система криптостомидных мшанок. М.: Наука, 1993. 152 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 257).
- Коромылова А.В.* Новые данные о мшанках из нижнего мела Дагестана (разрез Гуниб) // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы Одиннадцатого Всероссийского совещания, Томск, 19–24 сентября 2022 г. Гл. ред. Барабошкин Е.Ю. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 2022.
- Коромылова А.В., Толоконникова З.А., Федоров П.В., Пахневич А.В.* Микротомография ископаемых мшанок // Природа. 2021. С. 24–33.
- Лобачева С.В.* Брахиоподы и морские ежи // Атлас важнейших групп фауны мезозойско-кайнозойских отложений Северного Кавказа и Предкавказья. Ред. Богданова Т.Н., Гаврилова В.А. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2004. С. 45–62.
- Лобачева С.В., Богданова Т.Н., Янин Б.Т.* Брахиоподы, морские ежи и двустворчатые моллюски нижнего мела Северного Кавказа // Атлас важнейших групп фауны мезозойско-кайнозойских отложений Северного Кавказа и Предкавказья. Ред. Богданова Т.Н., Гаврилова В.А. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2004. С. 40–45.
- Мордвилко Т.А.* Нижнемеловые отложения Северного Кавказа и Предкавказья. Часть 2. Нижнемеловые отложения юго-восточных районов Северного Кавказа и Предкавказья. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 294 с.
- Ренгартен В.П.* О фауне меловых и титонских отложений Юго-Восточного Дагестана // Изв. Геол. ком. 1909. Т. 28. № 9. С. 637–690.
- Снежко В.А., Богданова Т.Н., Лобачева С.В., Снежко В.В.* Стратиграфия нижнемеловых отложений Дагестана (Северный Кавказ) // Региональная геология и металлогения. 2011. № 45. С. 29–41.
- Снежко В.А., Богданова Т.Н., Снежко В.В.* Нижнемеловые отложения центральной и восточной частей северного склона Большого Кавказа (палеонтологическое и литологическое сопоставление) // Региональная геология и металлогения. 2018. № 74. С. 59–70.
- Фаворская Т.А.* О раннеготеривских мшанках Крыма // Тез. докл. VI Конференции по ископаемым и современным мшанкам, Пермь, 1–10 августа 1983 г. Пермь, 1983. С. 55.
- Фаворская Т.А.* Практическое руководство по макрофауне России и сопредельных территорий. Мшанки мезокайнозоя. СПб.: ВСЕГЕИ, 1996. 81 с.
- Canu F., Bassler R.S.* Studies on the cyclostomatous Bryozoa // Proc. U. S. Nat. Mus. 1922. V. 61. P. 1–160.
- Canu F., Bassler R.S.* Studies on the cyclostomatous Bryozoa // Proc. U. S. Nat. Mus. 1926. V. 67. P. 1–124.
- Cheetham A.H.* A new Early Cretaceous cheilostome bryozoan from Texas // J. Paleont. 1954. V. 28. P. 177–184.
- Cheetham A.H., Sanner J., Taylor P.D., Ostrovsky A.N.* Morphological differentiation of avicularia and proliferation of



- species in mid-Cretaceous Wilbertopora Cheetham, 1954 (Bryozoa: Cheilostomata) // *J. Paleont.* 2006. V. 80. P. 49–71.
- Dick M.H., Komatsu T., Takashima R., Ostrovsky A.N.* A mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) shell-rubble bryozoan fauna from the Goshoura Group, Kyushu, Japan // *J. Systematic Palaeontology*. 2014. V. 12. P. 401–425.
- Dzik J.* The origin and early phylogeny of the cheilostomatous Bryozoa // *Acta Paleont. Pol.* 1975. V. 20. P. 395–423.
- Ernst A.* Cyclostomata (Stenolaemata) // *Handbook of Zoology. Bryozoa*. Ed. Schwaha T. Berlin: De Gruyter, 2021. P. 225–263.
- Fabbi S., Cipriani A., Citton P., Romano M.* First report of Sclerobiont Bryozoans in the Maiolica Fm. of the Umbria-Marche Basin (Northern Apennines, Italy) // *Rend. Online Soc. Geol. It.* 2019. V. 48. P. 106–111.
- Hara U., Furrer H.* Lower Cretaceous bryozoans of the northern Tethyan carbonate platform (Alpstein area, northeastern Switzerland) // *XIV Jurassica Conference & Workshop of the ICS Berriasian Group Field: Trip Guide and Abstracts Book*, Bratislava, June 10–14, 2019. Eds. Fekete K., Michalík J., Reháková, D. Bratislava: Earth Science Institute, Slovak Academy of Sciences & Faculty of Natural Sciences, Comenius University Bratislava, 2019.
- Hillmer G.* Bryozoen (Cyclostomata) aus dem Unter-Hauterive von Nord-westdeutschland // *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg*. 1971. V. 40. S. 5–106.
- Illies G.* On the genus *Stomatoporina* Balavoine, 1958 (Bryozoa Cyclostomata) // *Docums Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon (H. S.)*. 1975. V. 3. P. 51–57.
- Key M.M., Wyse Jackson P.N.* History of micro-computed tomographic three-dimensional imaging in bryozoology // *Annals of Bryozoology 7 online first*. Eds. Wyse Jackson P.N., Spencer Jones J.E. Dublin: International Bryozoology Association, 2022. P. 57–72.
- Koromysova A.V.* New cyclostome bryozoans from the Lower Cretaceous of Dagestan // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 2023. V. 309 (1). P. 49–64.
- Larwood G.P.* Preliminary report on early (pre-Cenomanian) cheilostome Bryozoa // *Docums Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, H.S.* 1975. V. 3. P. 539–545.
- Martha S.O., Taylor P.D., Rader W.L.* Early Cretaceous cyclostome bryozoans from the early to middle Albian of the Glen Rose and Walnut formations of Texas, USA // *J. Paleontol.* 2019a. V. 93. № 2. P. 244–259.
- Martha S.O., Taylor P.D., Rader W.L.* Early Cretaceous gymnolaemate bryozoans from the early to middle Albian of the Glen Rose and Walnut formations of Texas, USA // *J. Paleontol.* 2019b. V. 93. № 2. P. 260–277.
- Martha S.O., Matsuyama K., Scholz J., Taylor P.D., Hillmer G.* The bryozoans collection of Prof. Dr. Ehrhard Voigt (1905–2004) at the Senckenberg Institute in Frankfurt. Part 1 – Introduction and Cyclostomata // *Carnets Geol.* 2019c. V. 19. № 13. P. 221–275.
- Nye O.B.Jr.* Generic revision and skeletal morphology of some ceriopodid cyclostomes (Bryozoa) // *Bull. Am. Paleontol.* 1976. V. 69. P. 1–222.
- Ostrovsky A.N., Taylor P.D., Dick M.H., Mawatari S.F.* Pre-Cenomanian cheilostome Bryozoa: current state of knowledge // *The Origin and Evolution of Natural Diversity. Proceedings of the International Symposium, Sapporo, October 1–5, 2007*. Eds. Okada H., Mawatari S.F., Suzuki N., Gautam P. Sapporo, Hokkaido University, 2008. P. 69–74.
- Pitt L.J., Taylor P.D.* Cretaceous Bryozoa from the Far-Ingdon Sponge Gravel (Aptian) of Oxfordshire // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*. 1990. V. 46. P. 61–152.
- Stach L.W.* Correlation of zoarial form with habitat // *J. Geol.* 1936. V. 44. P. 60–65.
- Taylor P.D.* Major radiation of cheilostome bryozoans: triggered by the evolution of a new larval type? // *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*. 1988. V. 1. P. 45–64.
- Taylor P.D.* An early cheilostome bryozoan from the Upper Jurassic of Yemen // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 1994a. V. 191. P. 331–344.
- Taylor P.D.* Systematics of the meliceritid cyclostome bryozoans; introduction and the genera *Elea*, *Semielea* and *Reptomultealea* // *Bull. Nat. Hist. Mus. London. Geol. Ser.* 1994b. V. 50. P. 1–103.
- Taylor P.D.* Barremian bryozoans from Serre de Bleyton (Drôme, SE France) // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A*. 2010. V. 112. P. 673–700.
- Taylor P.D.* A new bryozoan genus from the Jurassic of Switzerland, with a review of the cribrate colony-form in bryozoans // *Swiss J. Palaeontol.* 2012. V. 131. P. 201–210.
- Taylor P.D.* First taxonomic descriptions of operculate cyclostome bryozoans (Eleidae) from the Cretaceous of India and North America // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 2022a. V. 304. P. 227–237.
- Taylor P.D.* The operculate cyclostome bryozoans: a chronicle of convergence, controversy and classification // *Annals of Bryozoology 7 online first*. Eds. Wyse Jackson P.N., Spencer Jones J.E. Dublin: International Bryozoology Association, 2022b. P. 19–41.
- Taylor P.D., McKinney F.K.* Cretaceous Bryozoa from the Campanian and Maastrichtian of the Atlantic and Gulf Coastal Plains, United States // *Scripta Geol.* 2006. V. 132. P. 1–346.

- Taylor P.D., Sequeiros L.* Toarcian bryozoans from Belchite in north-east Spain // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol.* 1982. V. 36. P. 117–129.
- Taylor P.D., Lazo D.G., Aguirre-Urreta M.B.* Lower Cretaceous bryozoans from Argentina: a “by-catch” fauna from the Agrio Formation (Neuquén Basin) // *Cret. Res.* 2009. V. 30. P. 193–203.
- Thomas H.D., Larwood G.P.* Some “uniserial” membraniporine polyzoan genera and a new American Albian species // *Geol. Mag.* 1956. V. 93. P. 369–376.
- Todd J.A., Taylor P.D., Favorskaya T.A.* A bioimmured stenostome bryozoan from the Early Cretaceous of the Crimea and the new genus *Simplicidium* // *Geobios.* 1997. V. 30. P. 205–213.
- Voigt E.* Homeomorphy in cyclostomatous Bryozoa as demonstrated in *Spiropora* // *Atti della Società Italiana di Scienze Natrali e Museo Civico di Storia Naturale de Milano.* 1968. V. 108. P. 43–53.
- Voigt E., Flor F.D.* Homöomorphien bei fossilen cyclostomen Bryozoen, dargestellt am Beispiel der Gattung *Spiropora* Lamouroux 1821 // *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg.* 1970. V. 39. P. 7–96.
- Voigt E., Walter B.* De possibles Crisiidae (Bryozoa – Articulata) dans le Néocomien du Jura franco-suisse // *Geobios.* 1991. V. 24. № 1. P. 41–46.
- Walter B.* Les bryozoaires Jurassiques en France // *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon.* 1970 [for 1969]. V. 35. P. 1–328.
- Walter B.* Les bryozoaires neocomiens du Jura Suisse et Français // *Geobios.* 1972. V. 5. P. 277–354.
- Walter B.* Révision des types de bryozoaires Albiens et Cénomaniens de la collection Michelin // *Geobios.* 1975. V. 8. P. 307–316.
- Walter B.* *Poriceata ardescensis*. Nouveau genre et nouvelle espèce de bryozoaire cyclostome du crétacé inférieur d'Europe occidentale // *Geobios.* 1983. V. 16. P. 251–255.
- Walter B.* Un gisement de bryozoaires aptiens dans le Gard // *Geobios.* 1977. V. 10. P. 325–336.
- Walter B.* Les “mésentéripores” (Bryozoaires Cyclostomes) du Néocomien du Jura Suisse et Française // *Geobios.* 1985. V. 18. P. 5–27.
- Walter B.* Les *Diastopora* (Bryozoaires cyclostomes) néocomiens du Jura Suisse et Français // *Geobios.* 1986. V. 19. P. 143–177.
- Walter B.* Les bryozoaires cyclostomes Neocomiens de forme “*Entalophora*” et “*Spiropora*” // *Revue de paleobiologie.* 1987. V. 6. № 1. P. 29–53.
- Walter B.* Au Valanginien supérieur, une crise de la faune de bryozoaires: indication d'un important refroidissement dans le Jura // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1989a. V. 74. P. 255–263.
- Walter B.* Les Diastoporidae bereniciformes neocomiens du Jura franco-suisse. Etude systématique et parallélisme entre leurs genres et ceux des “Diastopores” et “Mesenteripores” // *Palaeontographica.* 1989b. Pal. A. Bd. 207. P. 107–145.
- Walter B.* Heteroporidae et Lichenoporidae néocomiens (Bryozoa, Cyclostomata) // *Revue de Paléobiologie.* 1989c. V. 8 (2). P. 373–403.
- Walter B.* Cavidés Néocomiens (Bryozoa, Cyclostomata) // *Geobios.* 1991. V. 24. P. 289–308.
- Walter B.* Une nouvelle faune de bryozoaires de l'Hauterivien inférieur du Jura // *Geobios.* 1993a. V. 26. P. 555–574.
- Walter B.* Les bryozoaires de “l'Urgonien Inférieur” de Vaulion (Jura, Suisse) – un premier pas vers les faunes Barremo-Aptiennes // *Palaeontographica Abteilung A.* 1993b. V. 226. P. 55–75.
- Walter B.* Une faune en milieu détritique côtier: les bryozoaires hauteriviens d'Ancerville, Meuse (est du Bassin de Paris) // *Cretaceous Res.* 1994. V. 15. P. 583–598.
- Walter B.* Les bryozoaires de l'Hauterivien inférieur de Velloreille-les-Choye, Haute Saone. Une faune de transition entre bassin de Paris et Jura // *Geobios.* 1995. V. 28. P. 413–424.
- Walter B.* La faune de bryozoaires de la transgression hauterivienne dans le Bassin de Paris // *Geobios.* 1996. V. 29. P. 5–11.
- Walter B.* Une faune berriasienne de bryozoaires à Musièges (Jura méridional, Haute-Savoie) // *Geobios.* 1997. V. 30. P. 371–377.
- Walter B., Busnardo R.* Un gisement aptien de bryozoaires dans les alpes françaises (Vercors, Isere) // *Geobios.* 1971. V. 4. P. 87–99.
- Walter B., Clavel B.* Nouveaux apports à la connaissance de la faune aptienne de bryozoaires du sud-est de la France // *Geobios.* 1979. V. 12. P. 819–837.
- Walter B., Arnaud A., Arnaud H., Busnardo R., Ferry S.* Les Bryozoaires barrémo-aptiens du sud-est de la France Gisement et Paléocologie, Biostratigraphie // *Geobios.* 1975. V. 8. P. 83–117.
- Weitschat W., Voigt E.* *Poroplagioecia* – ein neues Bryozoen-Genus aus dem norddeutschen Barremium (Unterkreide) (Ordo Cyclostomata) // *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (Neue Folge).* 1983. V. 26. P. 37–46.

Рецензенты Е.Ю. Барабошкин, Н.В. Денисенко

## Taxonomic Composition of the Hauterivian Bryozoan Assemblage in the Environs of Gunib Village (Dagestan)

A. V. Koromylova<sup>a, #</sup>, Yu. O. Gavrilov<sup>b, ##</sup>

<sup>a</sup>*Borisyak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>b</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: koromylova.anna@mail.ru*

<sup>##</sup>*e-mail: yugavrilov@gmail.com*

The Lower Cretaceous bryozoan assemblage in the environs of Gunib village in Dagestan is for the first time described. The studied section is located in the zone of development of the Gapshima Formation (Hauterivian) deposits. The bryozoan assemblage is characterized by high taxonomic diversity and includes 32 taxa from four suborders of order Cyclostomata: Tubuliporina (24 taxa), Cancellata (1 taxon), Articulina (1 taxon) и Cerioporina (6 taxa). Due to the poor preservation of the colonies, most taxa are defined in open nomenclature; therefore, the true diversity of cyclostomes in the study area is not fully reflected. The assemblage includes the taxa that have the similarities to bryozoans previously described from different levels from Valanginian to Barremian of Switzerland and France and, partly, from the lower Hauterivian of Germany (*Mecynoecia icaunensis* (d'Orbigny), *Mesenteripora marginata* (d'Orbigny), *M. reticulata* (d'Orbigny), *Poriceata ardescensis* Walter, *Apsendesia neocomiensis* d'Orbigny, *Diplocava bififormis* (Roemer), "*Heteropora*" *arborea* Koch et Dunker, and *Elea periallos* Taylor). The main difference of the Gunib assemblage from the Valanginian–Hauterivian assemblage of Switzerland and France and the lower Hauterivian assemblage of Germany is in having bryozoans from the family of Eleidae, but it differs from the Barremian assemblage of France in lacking of representatives of Cheilostomata. Among the studied cyclostomes, bryozoans with erect colonies predominate, some of which were bilateral leaf-shaped, while others had thin cylindrical branches. Reticulate and massive colonies are rare, while encrusting bryozoans, which grow over erect colonies, are quite numerous.

*Keywords:* Bryozoans, Cyclostomata, Lower Cretaceous, Dagestan, taxonomy,  $\mu$ CT, stratigraphy, palaeogeography