

На правах рукописи

Удодов Юрий Вадимович

**РАННЕ-СРЕДНЕДЕВОНСКИЕ ТРЕПОСТОМИДЫ (МШАНКИ)  
САЛАИРА И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук

Томск 2004

Работа выполнена в Томском государственном университете на кафедре палеонтологии и исторической геологии

Научный руководитель: доктор геолого-минералогических наук,  
профессор, академик РАЕН  
Подобина Вера Михайловна

Официальные оппоненты: доктор геолого-минералогических наук,  
профессор Гутак Ярослав Михайлович  
(КузГПА, г. Новокузнецк);  
доктор биологических наук  
Морозова Ираида Павловна  
(Палеонтологический институт  
РАН, г. Москва)

Ведущее предприятие: Институт геологии и нефтегазового дела Томского политехнического университета

Защита состоится « 30 » июня 2004 года в 10.00 час. на заседании диссертационного совета К 212.267.07 при Томском государственном университете по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, главный корпус, ауд. 119

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан « 25 » мая 2004 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

Н.И.Савина

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Разнообразная биота ниже-среднедевонских отложений Салаирского кряжа (Салаира) в целом описана весьма детально, благодаря чему сводный разрез этих отложений в окрестностях г.Гурьевска, приобрел всемирную известность. Неудовлетворительной до последнего времени оставалась изученность мшанок (Bryozoa), особенно представителей отряда Trepostomida. Частично этот пробел был ликвидирован О.П.Мезенцевой, монографически описавшей эмских трепостомид. Однако трепостомиды пограничных верхнеэмско-эйфельских (верхнешандинских) отложений были изучены недостаточно. Практически неизученными как на Салаире, так и в других районах Евразии оставались эйфельско-раннеживетские трепостомиды. Вследствие этого, с одной стороны, оставались неясными общие закономерности эволюции трепостомид в девонском периоде, с другой – страдали неполнотой представления о среднедевонской биоте Салаирского палеобассейна. Таким образом, изучение позднеэмско-раннеживетских трепостомид представляется весьма актуальным.

**Целью настоящей работы** явилась всесторонняя характеристика позднеэмско-раннеживетских трепостомид Салаира и установление их стратиграфической значимости на основе изучения динамики эволюции в течение ранне-среднедевонского интервала геологического времени.

**В задачи исследования** входило:

- определение видового состава трепостомид верхнеэмско-нижеживетских отложений Салаира и установление возрастных границ каждого вида;
- монографическое описание видов с позиции политипической концепции, обращая особое внимание на изучение изменчивости;
- выявление этапности эволюции трепостомид в течение ранне-среднедевонского интервала геологического времени на основе анализа литературного материала и результатов собственных исследований;
- определение теоретически возможной точности корреляции по трепостомидам на локальном, региональном и глобальном уровнях;
- установление возможности использования трепостомид для корреляции разнофациальных отложений;
- уточнение ранга подразделений региональной стратиграфической схемы по результатам изучения трепостомид;
- изучение трансгрессивно-регрессивной цикличности Салаирского палеобассейна как фактора эволюции трепостомид.

**Материалом исследований** явилась коллекция трепостомид (31 вид, 9 родов, 5 семейств, 2 подотряда; около 1500 колоний; около 5000 шлифов), отобранная в результате послыонного изучения 18 разрезов (рис.1), из которых 9 описаны нами впервые. Десять разрезов вскрыты стенками карьеров, что обусловило сплошную обнаженность пород. В остальных разрезах задернованные участки вскрывались канавами. В основном, коллекции отбирались из стратотипов среднедевонских стратонов, а также из отложений, возраст которых однозначно определялся по другим группам морской фауны.

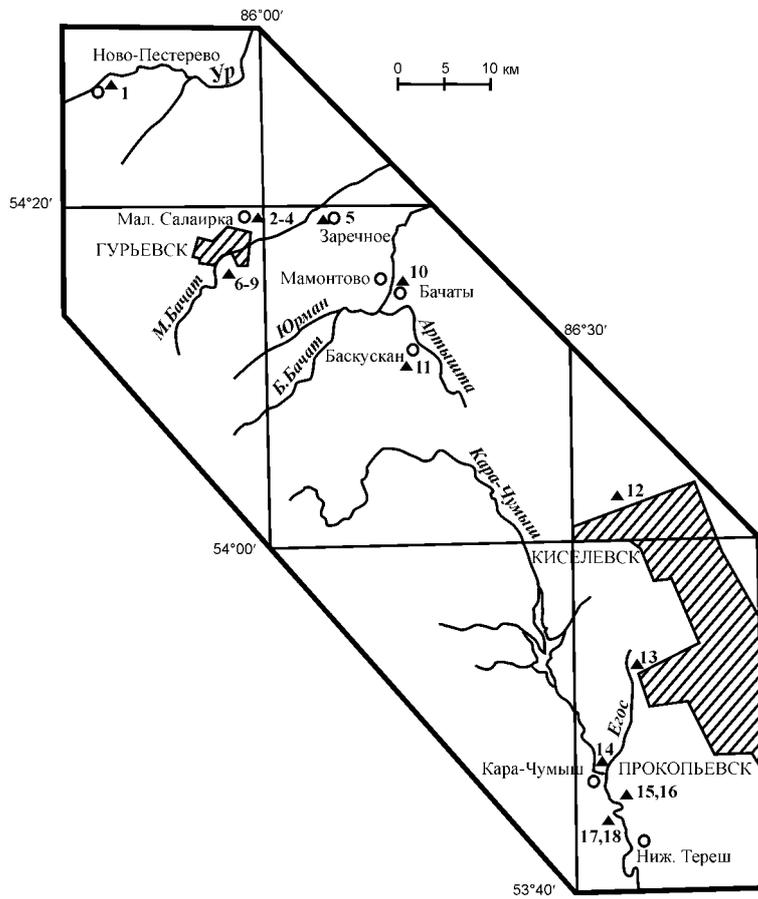


Рис.1. Схема расположения изученных разрезов

1 - Новопестеревский, 2 - Малосалаиркинский, 3 - Малосалаиркинский 1, 4 - Малосалаиркинский 2, 5 - Зареченский, 6 - Гурьевский 9, 7 - Гурьевский 25, 8 - Гурьевский 2.Пб, 9 - разрез на Гурьевском холме, 10 - Бачатский, 11 - Баскусанский, 12 - Киселевский, 13 - Прокопьевский, 14 - Карачумышский, 15 - Малиновогорский 1, 16 - Малиновогорский 2, 17 - Карачумышский 1, 18 - Карачумышский 2.

**Методика лабораторных исследований** предусматривала определение в шлифах под микроскопом МБС-9 основных параметров скелета колоний, использовавшихся в качестве классификационных признаков разных рангов. Детально изучалась изменчивость различных уровней (внутриколониальная, внутриволюционная, межпопуляционная). При обработке результатов замеров применялись простейшие приемы вариационной статистики.

**Защищаемые положения:** 1) морфология и стратиграфическое значение девонских трепостомид; 2) расчленение верхнеэмско-нижеживетских отложений Салаира на основе этапности эволюционного развития трепостомид и выделение в качестве подгоризонта верхнешандинских отложений; 3) трансгрессивно-регрессивная цикличность на Салаире в ранне-среднедевонское время как фактор динамики видового разнообразия трепостомид.

**Научная новизна.** Впервые изучен видовой состав позднеэмско-ранне-живетских трепостомид Салаира и описано 14 новых видов, принадлежащих к 6 родам. Выявлена этапность изменения видового разнообразия трепостомид в ранне-среднедевонское время. Проведена ревизия родов *Eostenopora* Duncan и *Eridotrypella* Duncan, изменен их объем. Выделен верхнешандинский подгоризонт. Изучена трансгрессивно-регрессивная цикличность Салаирского палеобассейна.

**Практическое значение.** Выявлены комплексы трепостомид верхнешандинского подгоризонта, мамонтовского горизонта и нижеживетского подъяруса, позволяющие диагностировать эти стратоны, проводить расчленение и корреляцию разрезов.

**Апробация работы.** Результаты исследований докладывались на II Международном симпозиуме "Эволюция жизни на Земле" (Томск, 2001), Международной научно-технической конференции "Горно-геологическое образование в Сибири" (Томск, 2001), научной конференции, посвященной 125-летию основания Томского государственного университета (Томск, 2003).

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, трёх глав и заключения. Первая глава включает 2 параграфа, вторая – 7 параграфов, третья глава на параграфы не делится. Общий объем диссертации 170 страниц. Работа иллюстрирована 57 таблицами, 33 рисунками и 10 фото таблицами. Список цитированной литературы включает 155 наименований, в том числе 23 работы на иностранных языках. Фототаблицы и таблицы 15-57 помещены в приложении.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 12 статей в соавторстве. Список публикаций приведен в данном автореферате.

Работа подготовлена на кафедре палеонтологии и исторической гео-логии Томского государственного университета под руководством профессора Веры Михайловны Подобной. Ценные замечания по морфологии мшанок автор получил от ныне покойной Ариадны Михайловны Ярошинской. Большая практическая помощь в годы аспирантуры была оказана доцентом Кузбасской государственной педагогической академии Ольгой Петровной Мезенцевой. При изучении общих вопросов биостратиграфии девона значительную помощь автору оказали доценты Томского государственного университета Сергей Александрович Родыгин и Людмила Ильинична Быстрицкая. Весьма полезным было участие автора в научной экспедиции Института геологии СО РАН, руководимой доктором геолого-минералогических наук Евгением Александровичем Елкиным. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю, консультантам и учителям.

## **Глава I. СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ ВЕРХНЕЭМСКО-СРЕДНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ САЛАИРА**

### **I.1. Этапы исследования**

История изучения девонских толщ Салаира и заключенных в них окаменелостей описывалась многими авторами (Иванья, 1965; Елкин, 1968; Ржонсницкая, 1968; Мезенцева, 1997).

Изучению девонских толщ Салаира положил начало П.А.Чихачев, определивший в 1842 году девонский возраст органогенных известняков окрестностей села Томского. В последующие десятилетия XIX века было установлено широкое распространение на Салаире морских ниже-сред-недевонских отложений и предприняты попытки их корреляции с соот-ветствующими толщами Урала и Западной Европы. В 20-70-е годы XX века усилиями большого коллектива палеонтологов были монографически описаны различные группы органического мира девона. Особо следует отметить исследования М.А.Ржонсницкой (1952; 1968), впервые описавшей, наряду с изучением брахиопод, основные стратоны девона Салаира. В середине XX века завершилось издание геологических карт масштаба 1:200000 и началось составление геологических карт масштаба 1:50000. Итогом этого этапа явилась унифицированная стратиграфическая схема девонских отложений Салаира (Решения..., 1982).

В 80-е годы последние описания разрезов нижедевонско-эйфельских отложений в окрестностях г. Гурьевска составили сотрудники ИГиГ СО АН под руководством Е.А.Елкина (Стратоипические разрезы..., 1986; 1987). Исследования рифогенных комплексов осуществляли С.А.Степанов и Г.Д.Исаев. Фациальную приуроченность эмско-эйфельских мшанок в некоторых разрезах окрестностей г. Гурьевска описала А.М.Ярошинская (1987). Девонские конодонты Салаира изучали М.Х.Гагиев, С.А.Родыгин, О.Б.Тимофеева (1986) и Н.Г.Изох (1990, 1998). Эмские мшанки (трепо-стомиды) Салаира были изучены О.П.Мезенцевой (1997). Однако изученность верхнеэмско-эйфельско-нижеживетских отложений оставалась недостаточной. В результате послыного описания нами 18 фрагментарных разрезов (рис.1) этот пробел частично восполнен.

## 1.2. Основные подразделения верхнеэмско-эйфельско-нижеживетских отложений

### Салаира

#### 1.2а. Шандинский горизонт ( $D_1^3 schand$ )

Шандинский горизонт (свита) был выделен М.А.Ржоннической (1952, с.13) в Акарачкинском карьере окрестностей г. Гурьевска, где его мощность оценивается в 100 м (Стратотипические..., 1986).

#### **Верхнешандинский подгоризонт ( $D_1^3 schand^3$ )**

В результате исследований 80-х годов (Стратотипические..., 1987) горизонт получил принятое ныне трехчленное строение: существенно терригенная пачка верхов горизонта была выделена в качестве верхнешандинских слоев, которые автором в итоге проведенных исследований повышены в ранге до уровня подгоризонта. В эталонном разрезе верхнешандинских отложений (разрез 9, слой 25, Стратотипические..., 1986) наряду с остатками остракод, ругоз, табулят, строматопорат, брахиопод были обнаружены трепостомиды, изученные автором совместно с О.П.Мезенцевой. Были определены *Paralioclema protea* Mesent., *Neotrema-topora celebrata* (Jarosh.), *N. crassiramosa* Mesent., *N. vulgaris* Mesent., *N. schebalinoensis* Mesent., *N. pesterevensis* J.Udodov, sp. nov.

Судя по видовому составу трепостомид, к верхнешандинским отложениям окрестностей г. Гурьевска могут относиться известняково-аргиллитовая (слои 17-23) и существенно известняковая пачки (слои 3-7), вскрытые, соответственно, разрезами Гурьевский 25 и Гурьевский 2.Пб (Стратотипические..., 1986; 1987). Из трепостомид в первой пачке определены *Neotrematopora salairiensis* Moroz., *Eridotrypa kuzbassica* Mesent., *Lioclema akarachica* J.Udodov, sp.nov., *L. salairiense* Moroz., *L. florea ampla* Mesent., *Neotrematopora pulchra* J.Udodov., sp.nov., а во второй - *Lioclema akarachica* J.Udodov, sp.nov., *L. schandiensis* Mesent., *Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp.nov., *N. yolkini* Mesent., *Paralioclema volkovae* Mesent., *P. magnum* Astrova, *Eridotrypella pluristratosa* J.Udodov, sp.nov.

По данным изучения трепостомид верхнешандинские отложения выделены еще на 4 участках, что дало нам основание отнести их к рангу подгоризонта. В пос. Ново-Пестерево к этому подгоризонту отнесены темно-серые тонко-плитчатые кораллово-строматопорово-брахиоподовые известняки, содержащие остатки трилобитов, остракод и мшанок. Из мшанок определены *Neotrema-topora pesterevensis* J.Udodov, sp. nov., *N. pulchra* J.Udodov, sp. nov., *Lioclema florea ampla* Mesent., *Raissiella fragilis* J.Udodov, sp. nov., *Eridotrypella* sp., *Leptotrypa* sp.

Остальные три участка находятся в долине среднего течения р. Кара-Чумыша. В урочище Малиновая гора (окрестности бывшего пос. Красный Холм) верхнешандинский подгоризонт представлен существенно известняковой пачкой мощностью около 40 м, обнажающейся в восточном и западном крыльях антиклинальной складки (разрезы Малиновогорский 1 и 2). В коллекции трепостомид определены *Neotrematopora pesterevensis* J.Udodov, sp. nov. и *Leptotrypa* sp. В разрезе Карачумышский 1, расположенном в 3 км ниже по течению урочища Малиновая гора, из трепостомид определены *Neotrematopora schebalinoensis* Mesent., *Minussina udodovi* Mesent., *Lioclema florea ampla* Mesent., *Leptotrypa prima* (Duncan). Разрез Карачумышский 2, располагающийся на правом берегу р. Кара-Чумыша в 1 км ниже по течению разреза Карачумышский 1, вскрывает пачку терригенно-известняковых пород (мощность 51 м) с остатками разнообразной фауны. Из трепостомид определены *Lioclema salairiense* Moroz., *Neotrematopora schebalinoensis* Mesent., *Lioclema florea ampla* Mesent., *Paralioclema volkovae* Mesent. Характерными формами данного подгоризонта являются *Lioclema salairiense* Moroz., *Neotrematopora schebalinoensis* Mesent., *Neotrematopora pesterevensis* J.Udodov, sp. nov. (табл.1).

Стратиграфическая схема девона восточного склона Салаира\*

Таблица 1

Стандартная стратиграфическая шкала				Региональные подразделения восточного склона Салаира			
Система	Отдел	Ярус	Зоны (Yolkin, 1998)	Горизонт, подгоризонт, слои	Мшанки		
Девонская	Средний	Живетский	<i>varcus hemiansatus</i>	Сафоновский	<i>Lioclema rara, Leptotrypa spinosa, Kysylschinipora tyrganensis</i>		
		Эйфельский	<i>kockeli-anus australis c. costatus c. partitus</i>	Мамонтовский		<i>Neotrematopora eifeliensis, Raissiella fragilis, Eridotrypella distributa, Kysylschinipora malosalarensis</i>	
	Нижний	Эмский	<i>c. patulus serotinus inversus nothoper-bonus</i>	Шандинский	Верхнешандинский подгоризонт	<i>Lioclema salariense, Neotrematopora schebali-noensis, N. pesterevensis</i>	
					Среднешандинские слои		<i>Eridotrypa beloviense, E. kusbassica, Paralioclema protea, Neotrematopora leptoclada</i>
					Нижнешандинские слои		
		kitabicus	Салаиркинский	Беловский		<i>Neotrematopora multi, N. spinula, Kysylshinipora admiranda, Lioclema florea florea</i>	
				Верхнесалаиркинские слои			
				Среднесалаиркинские слои			
	Пражский	<i>pirenae kindlei sulcatus</i>	Малобачатский				
			Лохковский	<i>pesavis delta</i>	Крековский	Верхнекрековский подгоризонт	<i>Cyphotrypa variabile</i>
	Нижнекрековский подгоризонт						
	<i>woschmidtii post-woschmidtii</i>	Томьчумышский					

\* Составлена Ю.В.Удодовым на основе стратиграфической схемы 1979 года (Решения..., 1982) и результатов последующих исследований (Стратотипические разрезы..., 1986; 1987; Ржонницкая, 1989; Протокол..., 1996ф, Мезенцева, 1997ф).

На севере Горного Алтая верхнешандинскому подгоризонту, возможно, соответствует известняково-сланцевая пачка, обнажающаяся в правом борту коленообразного изгиба долины ключа Ганина (Елкин, 1968). Из трепостомид этой пачки нами определены *Lioclema salairiense* Moroz. и *Neotrematopora crassiramosa* Mesent. В Центральном Алтае к данному стратиграфическому интервалу могут принадлежать шивертинские слои, изученные Е.А.Елкиным (1968). Из этих отложений нами определена *Neotrematopora salairiensis* (Moroz). В юго-восточной части Горного Алтая к переходным верхнеэмско-эйфельским отложениям принадлежит даянская свита, в отложениях которой К.Н.Волкова (1974) обнаружила *Neotrematopora salairiensis* (Moroz.) и *Lioclema salairiense* Moroz. На юго-западе Горного Алтая (окрестности пос. Мендурсакон) к этому стратиграфическому интервалу принадлежат чарышские слои (Удодов, 1995). В Рудном Алтае (в черте г. Змеиногорска) верхи эмского яруса представлены известняково-алевролитовой пачкой мощностью около 21 м, выделенной Я.М.Гутаком (1997) в качестве влангалевских слоев. В коллекции трепостомид из этих слоев мною определены *Neotrematopora crassiramosa* Mesent. и *Anomalotoechus bublitschenko* (Nekh.). Проведенная нами корреляция до подтверждения её результатами изучения других групп фауны рассматривается как предварительная.

### **I.2б. Мамонтовский горизонт (D<sub>2</sub><sup>1</sup>mat)**

Мамонтовский горизонт (мощность 350 – 450м), выделенный М.А.Ржонсничкой (1952, с.18), соответствует эйфельскому ярусу. В 1996 году в его состав были включены отложения, фигурировавшие в качестве акарачкинского горизонта. Остатки трепостомид отобраны нами из пяти фрагментарных разрезов этого горизонта. В четырех, расположенных в окрестностях г.Гурьевска (разрез на Гурьевском холме, разрезы Мало-салаиркинский 1 и Малосалаиркинский 2 в южной стенке одноименного карьера, разрез Малосалаиркинский 3 на восточной окраине пос. Малая Салаирка), эйфельский возраст вмещающих отложений был надежно обоснован предшествующими исследователями. В результате изучения трепостомид из этих разрезов выделился характерный для данного горизонта комплекс видов: *N. eifeliensis* J.Udodov, sp. nov., *Raissiella fragilis* J.Udodov, sp. nov., *Eridotrypella distributa* J.Udodov, *Kysylschinipora malosalairiensis* J.Udodov, sp. nov. Наличие короткоживущего вида-доминанта этого комплекса - *Eridotrypella distributa* J.Udodov - позволило отнести к данному горизонту пачку темно-серых тонкоплитчатых коралловых известняков (мощность 18 м), вскрытую небольшим известняковым карьером в левобережье Кара-Чумыша против дер.Кара-Чумыш (разрез Карачумышский 3).

За пределами Салаира два вида мамонтовского комплекса (*Raissiella fragilis* J.Udodov, sp. nov. и *Kysylschinipora malosalairiensis* J.Udodov, sp. nov.) обнаружены нами на окраине г.Змеиногорска в фаунистически охарактеризованных отложениях верхов эйфельского яруса (основание разреза Заводских сопков, канава 3320, слой 1; Опорные..., 2000, с.11).

### **I.2в. Керлегешский горизонт (D<sub>2</sub><sup>2a</sup>kr)**

Керлегешский горизонт, выделенный М.А.Ржонсничкой (1952, с.19), представлен темно-серыми битуминозными тонкокристаллическими известняками, мергелями, алевритистыми аргиллитами, песчаниками, конгломератами, общей мощностью 400-500 м. Остатки трепостомид обнаружены лишь в Баскусанском разрезе, впервые изученном М.А.Ржонсничкой (1968, с.60), а затем послойно описанном нами. В собранной коллекции определены *Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp. nov., *Raissiella fragilis* J.Udodov, sp. nov., *Lioclema bascuscanensis* J.Udodov, sp. nov., *L. rara* J.Udodov, sp. nov., *Leptotrypa spinosa* J.Udodov, sp. nov.

### **I.2г. Сафоновский горизонт (D<sub>2</sub><sup>2a</sup>sf)**

Наиболее полный разрез сафоновского горизонта, выделенного М.А.Ржонсничкой (1952, с.20), вскрывается в правом борту долины р. Б.Бачат выше дер. Заречная, где терригенно-туфогенно-известняковые отложения этого горизонта общей мощностью около 660 м расчленены на пять пачек (Ржонсницкая, 1968, с.63 – 64). Нами изучен интервал разреза мощностью около 20 м второй (существенно известняковой) пачки. Из трепостомид определены *Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp. nov., *Raissiella fragilis* J.Udodov, sp. nov., *Kysylschinipora zarechensis* J.Udodov, sp., *Eridotrypella* №1, sp.nov., *Lioclema* sp., *Leptotrypa* sp.

Еще три разреза сафоновского горизонта описываются нами впервые. Бачатский разрез, расположенный в правобережье верхнего течения р.Б.Бачата против дер.Мамонтово, вскрывает терригенно-известняковую толщу мощностью 114 м с остатками массивных и ветвистых колоний табулят, члеников криноидей, геололитид, изредка - строматопорат, брахиопод, мшанок. Из брахиопод определена руководящая форма сафоновского горизонта *Indospirifer* cf. *pseudowilliamsi* Rzon. Из ругоз Н.В.Гумерова определила *Calceola sandalina* Lam., *Grypophyllum gracile* Wedk., *G. salairicum* Bulv. Из мшанок автором определены *Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp. nov., *Leptotrypa spinosa* J.Udodov, sp. nov., *Eridotrypella bachatensis* J.Udodov, sp. nov.

Киселёвский разрез вскрывается в западной стенке второго участка Киселёвского углеразреза. Здесь девонская терригенно-известняковая толща Салаира мощностью около 200 м надвинута на пермские отложения Кузбасса. В послойно отобранных автором коллекциях органических остатков определены брахиоподы, табуляты, ругозы, а также мшанки, изученные автором совместно с О.П.Мезенцевой. Из

трепостомид, отобранных из верхней части разреза, отнесенной к сафоновскому горизонту (мощность 47 м), определены *Lioclema rara* J.Udodov, sp. nov., *Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp. nov., *Raissiella fragilis* J.Udodov, sp. nov., *Leptotrypa spinosa* J.Udodov, sp. nov.

Разрез Прокопьевский, расположенный на западной окраине города в левобережье верхнего течения рч.Егоса, вскрыт двумя небольшими карьерами и несколькими канавами. Принадлежность к сафоновскому горизонту вскрытой разрезом терригенно-известняковой пачки (мощность 62 м) обоснована результатами изучения, собранных автором коллекций брахиопод и ругоз. Из трепостомид автором определены *Leptotrypa spinosa* J.Udodov, sp. nov., *Lioclema rara* J.Udodov, sp. nov., *Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp. nov., *Kysylschinipora tyrganensis* J.Udodov, sp. nov.; последний вид доминирует.

Характерными видами нижнеживетских отложений Салаира являются *Leptotrypa spinosa* J.Udodov, sp. nov., *Lioclema rara* J.Udodov, sp. nov., *Kysylschinipora tyrganensis* J.Udodov, sp. nov. На современном уровне изученности раннеживетские трепостомиды позволяют надежно отличать вмещающие отложения от эйфельских и верхнеживетских толщ, но не могут быть использованы для расчленения их на керлегешский и сафоновский горизонты.

## Глава II. ТРЕПОСТОМИДЫ

### II.1. История изучения

Систематическое изучение мшанок началось во второй половине XVIII века, когда была доказана их принадлежность к царству животных. В середине XIX века мшанки (Bryozoa) были разделены на два порядка - Phylactolaemata и Gymnolaemata. В данной работе рассматриваются только представители второго порядка, поскольку лишь они встречаются в ископаемом состоянии. Во второй половине XIX века американские исследователи Е.Ульрих, Ю.Холл, Г.Симпсон впервые применили микроскопический метод при изучении ископаемых мшанок.

В 20-е годы XX века изучением ископаемых мшанок начинают заниматься советские палеонтологи. Обширные коллекции девонских и позднепалеозойских мшанок из разных районов СССР были изучены в течение 40 лет В.П.Нехорошевым и А.И.Никифоровой, впервые в нашей стране применившими методику изучения ископаемых мшанок в шлифах под микроскопом. В 30-50-е годы серию работ по позднепалеозойским мшанкам Русской платформы и Урала опубликовали М.И.Шульга-Нестеренко и В.Б.Тризна. Из зарубежных исследований этого периода следует в первую очередь отметить работы Е.Ульриха, Р.Басслера, Е.Данкан.

Во второй половине XX века основное внимание бриозологов нашей страны уделялось проблемам морфологии и систематики. Циклостомиды, цистопориды и трепостомиды были детально изучены Г.Г.Астровой, филлопориниды – В.Д.Лаврентьевой, И.П.Морозовой, Л.А.Висковой, тиманодиктииды и рабдомезиды Р.В.Горюновой, фенестеллиды – И.П.Морозовой. Из работ регионально-биостратиграфического направления особое значение имеют монографии Г.Г.Астровой (1964) по лохковским мшанкам Подолии и Молдавии, В.П.Нехорошева (1977), Т.Д.Троицкой (1968) и А.Г.Пламенской (1991) - по девонским мшанкам Казахстана, В.П.Нехорошева (1948) и К.Н.Волковой (1974) - по девонским мшанкам Алтая. Серию статей по девонским мшанкам Алтае-Саянской складчатой области опубликовала А.М.Ярошинская. Изучением палеозойских мшанок Арктики на протяжении многих лет занимается Л.В.Нехорошева.

К концу XX века были сравнительно хорошо изучены позднеживетско-франские и в меньшей степени - лохков-пражские трепостомиды Алтае-Саянской складчатой области (АССО). В последние годы эмские трепостомиды Салаира и Горного Алтая были изучены О.П.Мезенцевой. Нами были изучены эйфельско-раннеживетские трепостомиды Салаира, что позволило хронологически «сомкнуть» данные предыдущих исследователей и выявить общие закономерности развития этой фаунистической группы в ранне-среднедевонское время.

### II.2. Методика лабораторных исследований

В процессе лабораторных исследований особое внимание уделялось определению структуры и границ вида. Исходя из определения вида как таксона «...имеющего ограниченный ареал распространения и стратиграфический диапазон» (Подобина, 2003), мы, вслед за Ю.И.Тесаковым (1978), подразделяли основные его элементы – популяции – на стратиграфические и локальные.

Изученные нами трепостомиды включают в себя три разновозрастных комплекса: позднеэмский, эйфельский и раннеживетский. В составе видов, представленных в двух или трех разновозрастных комплексах, выделялись, соответственно, две или три стратопопуляции. Особое внимание уделялось выявлению устойчивых морфологических различий между стратопопуляциями. Если это удавалось, последние выделялись в качестве таксонов видового или внутривидового ранга.

Выделение локальных популяций определялось расположением разрезов, из которых они отобраны. Разрезы верхнешандинских отложений значительно удалены один от другого, поэтому в составе позднешандинских стратопопуляций видов выделялось до 8 локпопуляций, в том числе до пяти на Салаире (гурьевская, малиновгорская, карачумышская, киселёвская, новопестеревская), две в Горном Алтае (ганинская и шивертинская) и одна в окрестностях г.Змеиногорска (рудноалтайская). В составе эйфельских страто-популяций видов выделялись гурьевская и карачумышская локпопуляции. В составе раннеживетских

стратопопуляций видов выделялось до пяти локпопуляций (зареченская, баскуская, киселевская, прокопьевская, бачатская). Определение границ вида осуществлялось на основе изучения внутривидовой изменчивости. Для каждой популяции составлялся «популяционно-статистический эталон» - таблица модальных значений количественных признаков. После изучения не менее 3-х популяций составлялся «обобщенный статистический эталон» вида. Учитывая, что при большом количестве экземпляров имеет место перекрытие границ изменчивости признаков близких видов, рассчитывался «интервал 3/4», охватывающий 75% замеров признака.

При наличии ряда переходных форм экземпляры, характеризующиеся определенным уровнем морфологических различий, относились к одному виду. Такая ситуация возникла при изучении вида *Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp. nov., охарактеризованного 300 экземплярами (около 900 шлифов). В начале исследования обособились три морфологически различные группы (морфы 1,2,3), которые можно было считать самостоятельными видами. Однако по мере изучения разных уровней изменчивости был выявлен неустойчивый характер этих различий. Обнаружилось значительное количество экземпляров, которые по большинству признаков относились к одной морфе, а по остальным – к другой. В конечном счете, принадлежность всех трех морф к одному виду стала очевидной.

### II.3. Анализ коррелятивных связей элементов скелета трепостомид

Определение систематической позиции ископаемых мшанок производится на основе классификационных признаков, априорно считающихся независимыми друг от друга. Нами была предпринята попытка оценить степень взаимозависимости некоторых из этих признаков и, соответственно, проверить существование коррелятивных связей между элементами скелета среднедевонских трепостомид.

Определение коррелятивной связи между размерами отдельных элементов скелета осуществлялось на основе использования рангового коэффициента корреляции Спирмена (Лакин, 1973). Был изучен характер связей между: 1) расстоянием между диафрагмами в зооэциях и толщиной стенок зооэций; 2) расстоянием между диафрагмами в зооэциях и расстоянием между диафрагмами в мезозооэциях; 3) диаметром устьев зооэций и диаметром устьев мезозооэций; 4) диаметром устьев зооэций и диаметром акантозооэций. В качестве моделей нами были использованы *Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp. nov., *N. pesterevensis* J.Udodov, sp. nov., *N. eifeliensis* J.Udodov, sp. nov., *Lioclema salairiense* Morozova. Оказалось, что в абсолютном большинстве случаев коррелятивная зависимость между рассмотренными признаками отсутствует, то есть последние являются независимыми один от другого. Однако в 4 случаях из 16 между этими признаками прослеживается устойчивая коррелятивная связь, для выяснения природы которой необходимы дальнейшие исследования.

### II.4. Систематическая позиция и структура отряда Trepostomida

В качестве самостоятельного таксона трепостомиды были выделены 1882 году Е.Ульрихом, рассматривавшим их как подпорядок Trepostomata порядка Gymnolaemata типа Bryozoa. В 20-е годы XX века Ф.Борг выделил из гимнолемат, отнесенных к рангу класса, подкласс Stenolaemata, включавший в себя современные и ископаемые циклостомные, а также палеозойские трепостомные и фистулипоридные мшанки, фигурировавшие в ранге отрядов. Г.Г.Астрова (1964) исключила из отряда Trepostomata семейства Dianulitidae Vinassa de Regny, 1921 и Constellariidae Ulrich, 1890. Позднее она разделила этот отряд на три подотряда (Астрова, 1978): Esthonioporina Astrova, 1978, Halloporina Astrova, 1965, Amplexoporina Astrova, 1965, из которых два последних представлены в нашей коллекции.

В подотряд Halloporina Г.Г.Астрова включила 6 семейств. Два из них - Heterotrypidae Ulrich, 1890; Trematorporidae Ulrich, 1890 - представлены в изученной коллекции. Из семейства Heterotrypidae нами переописан один и изучено три вида рода *Lioclema* Ulrich, 1882. Семейство Trematorporidae представлено в нашей коллекции родами *Neotrematopora* Morozova, 1961 и *Raissiella* Popoko, 2000. Нами описано три новых вида неотрематопор и один вид - раиссиелл.

Подотряд Amplexoporina (Астрова, 1978) включает 10 семейств. В.И.Пушкин дополнил этот подотряд новым семейством Revalotrypidae Pushkin, 1987. Р.В.Горюнова (1996) рассматривает подотряд Amplexoporina в составе трех семейств. Мы принимаем объем подотряда в трактовке Г.Г.Астровой с дополнением В.И.Пушкина. В изученную нами коллекцию входят представители семейств Atactotoechidae Duncan, 1939, Eridotrypidae Morozova, 1960 и Ulrichotrypidae Romantchuk, 1968. Из семейства Atactotoechidae в нашей коллекции имеются род *Leptotrypa* Ulrich, 1883, представленный двумя видами, и род *Anomalotoechus* Duncan, 1939 – одним видом. Семейство Eridotrypidae в нашей коллекции представлено родом *Eridotrypella* Duncan, 1939, в состав которого включено три новых вида. Изучение этих видов, а также новых видов рода *Eostenopora*, выполненное О.П.Мезенцевой, позволило существенно пересмотреть объем родов *Eostenopora* и *Eridotrypella* (Мезенцева, Ю.Удодов, 2003). В состав семейства Ulrichotrypidae мы, в некоторой мере условно, включаем род *Kusylschinipora* Volkova, 1974, представленный в нашей коллекции 3 новыми видами.

### II.5. Описание видов

В данном разделе приведены описания 17 видов, принадлежащих к 7 родам, 5 семействам, 2 подотрядам. Все виды описаны по единой схеме: диагноз, материал, описание, изменчивость, сравнение,

фациальная приуроченность, распространение, местонахождение. Автором описано 14 новых видов и составлены диагнозы для трех переописанных видов. Ревизован состав рода *Eridotrypella* Duncan, 1939, уточнен его диагноз, а также диагноз рода *Kysylschinipora* Volkova, 1974.

Тип BRYOZOA Ehrenberg, 1831

Надкласс GYMNOLAEMATA Allman, 1856

Класс STENOLAEMATA Borg, 1926

Отряд TREPOSTOMIDA Ulrich, 1882

Подотряд Halloporina Astrova, 1965

Семейство Heterotrypidae Ulrich, 1890

Род *Lioclema* Ulrich, 1882

*Lioclema akarachica* J.Udodov, sp. nov.

*Lioclema salairiense* Morozova, 1961

*Lioclema bascuscanensis* J. Udodov, sp. nov.

*Lioclema rara* J.Udodov, sp. nov.

Семейство Trematoridae Ulrich, 1890

Род *Neotrematopora* Morozova, 1961

*Neotrematopora pesterevensis* J. Udodov, sp. nov.

*Neotrematopora pulchra* J.Udodov, sp. nov.

*Neotrematopora eifeliensis* J.Udodov, sp. nov.

Род *Raissiella* Popeko, 2000

*Raissiella fragilis* J.Udodov, sp. nov.

Подотряд Amplexoporina Astrova, 1965

Семейство Atactotoechidae Duncan, 1939

Род *Leptotrypa* Ulrich, 1883

*Leptotrypa prima* (Duncan, 1939)

*Leptotrypa spinosa* J. Udodov, sp. nov.

Род *Anomalotoechus* Duncan, 1939

*Anomalotoechus typicus* Duncan, 1939

Семейство Eridotrypellidae Morozova, 1960

Род *Eridotrypella* Duncan, 1939

*Eridotrypella pluristratosa* J. Udodov, 2003

*Eridotrypella distributa* J. Udodov, 2003

*Eridotrypella bachatensis* J.Udodov, sp. nov.

*Eridotrypella* sp.

Семейство Ulrichotrypidae Romantchuk, 1968

Род *Kysylschinipora* Volkova, 1974

*Kysylschinipora malosalairensis* J.Udodov, sp. nov.

*Kysylschinipora tyrganensis* J.Udodov, sp. n.

*Kysylschinipora zarechensis* J.Udodov, sp. nov.

## II.6. Фациальная приуроченность трепостомид и возможность их использования для корреляции разрезов разнофациальных отложений

Вслед за И.А.Вылцаном (2002, с.12) мы рассматриваем фацию, как «совокупность первичных генетических признаков осадков и физико-географических условий их образования». Зависимость видовой разнообразия и структуры колоний мшанок, в том числе трепостомид, от условий обитания многократно освещалась в литературе (Нехорошев, 1948; Шульга-Нестеренко, 1949; Модзалевская, 1955; Астрова, 1959; Boardman, 1960). Установлено, что остатки мшанок наиболее обильны и разнообразны в глинистых известняках и известковистых аргиллитах. В дополнение к этим данным М.Б.Орловский (1962) обнаружил, что при определенных сочетаниях притока обломочного материала и динамики водной среды колонии мшанок тяготеют к конгломератам и отсутствуют в аргиллитах. Сравнительный анализ адаптивных возможностей различных структурных типов колоний проведен Р.В.Горюновой (2003) на примере мшанок среднего карбона Московской синеклизы. На Салаире видовой состав и характер колоний мшанок в некоторых типах пород шандинского и мамонтовского горизонтов изучила А.М.Ярошинская (1987). В шандинском горизонте она описала мшанковую фауну бурых алевролитов, обнажающихся в верхнем уступе Акарачкинского карьера. В мамонтовском горизонте она изучила мшанки шельфового, рифогенно-аккумулятивного и бассейнового литокомплексов, отметив различия в видовом составе мшанок алевро-песчанниковых пород и водорослево-строматопорово-коралловых известняков.

Нами верхнеэмско-эйфельско-нижнеживетские отложения Салаира по составу и условиям образования подразделены на два литокомплекса, для обозначения которых использовался, вслед за сотрудниками Института геологии и геофизики СО АН (Стратотипические..., 1986; 1987), термин «литофация». Литофация *плитчатых известняков*, формировавшаяся при слабом притоке тонкодисперсного обломочного материала, подразделена на четыре субфации: 1) глинисто-алевритистые тонкоплитчатые брахиоподовые известняки с прослоями алевро-пелитовых пород, 2) тонко- и толстоплитчатые коралловые и брахиоподово-коралловые известняки с прослоями алевро-пелитовых пород, 3) «чистые» преимущественно толстоплитчатые известняки, 4) плитчатые известняки с остатками гониатитов и

тентакулитид. *Пелито-алевро-псаммитовая* литофация накапливалась при усилении притока терригенного материала и уменьшении его дисперсности.

В отложениях **верхнешандинского подгоризонта эмского яруса** выделены обе литофации, причем литофация *плитчатых известняков* представлена двумя субфациями. Глинисто-алеврیتیстые тонкоплитчатые брахиоподовые известняки с прослоями алевро-пелитовых пород изучены в разрезах Гурьевский 2.Пб, Гурьевский 25, Киселёвский. Субфация «чистых» преимущественно толстоплитчатых известняков вскрыта разрезами Малиновогорский 1, Малиновогорский 2, Новопестренинским. *Пелито-алевро-мелкопсаммитовая* литофация верхнешандинского подгоризонта, вскрыта разрезами Гурьевский 9, Карачумышский 1 и Карачумышский 2.

Отложения **мамонтовского горизонта эйфельского яруса**, содержащие остатки мшанок, представлены субфацией коралловых известняков с тонкими прослоями алевро-пелитовых пород, вскрытой 5 разрезами (разрез на Гурьевском холме, Малосалаиркинский 1, Малосалаиркинский 2, Малосалаиркинский 3, Карачумышский 3).

**Нижнеживетские отложения керлегешского и сафоновского горизонтов** на данном уровне исследования мы рассматриваем как единое литостратиграфическое подразделение – нижнеживетский подъярус. Отложения этого подъяруса, содержащие остатки мшанок, представлены тремя субфациями литофации *плитчатых известняков*. Субфация тонко- и толсто-плитчатых коралловых и брахиоподово-коралловых известняков изучена в разрезах Баскусанский, Киселевский, Зареченский, Бачатский. Субфация глинисто-алеврیتیстых тонкоплитчатых брахиоподовых известняков с тонкими прослоями алевро-пелитовых пород представлена в разрезе Проконьевский. Слои 1-7 этого разреза выделены в качестве субфации плитчатых известняков с остатками гониатитов и тентакулитид, характеризующей удаленную от берега часть шельфа.

Итоги исследований оформлены в виде блок-диаграмм, каждая из которых характеризует видовой состав и форму колонии мшанковой фауны какой-либо фациально-экологической обстановки. Всего построено восемь блок-диаграмм, из которых четыре характеризуют эколого-фациальные обстановки позднешандинского времени, одна – мамонтовского и три – раннеживетского.

Проведенные исследования показали, что разрезы, характеризующие разные литофации и субфации одного и того же стратона, содержат весьма близкие по видовому составу комплексы трепостомид. Это обусловлено тем, что, практически во всех разрезах какого-либо стратона представлен весь набор литофациальных типов отложений. Специфической особенностью каждого разреза является лишь количественное соотношение этих типов. Таким образом, для каждого стратона выделился комплекс видов, существенно отличный от соответствующих комплексов смежных стратонов (табл.1). В итоге применительно к конкретной пространственно-временной ситуации, оказалась решенной одна из наиболее сложных задач биостратиграфии - корреляция разнофациальных разрезов.

## II.7 Динамика изменения видовой состава ранне-среднедевонских трепостомид и их стратиграфическое значение

Циклический характер изменения по стратиграфической нормали видовой разнообразия раннеживетских трепостомид Северо-Востока США установлен Р.Бордманом (1960). Материалы Р.Бордмана позволяют оценить среднюю продолжительность существования выделенных им видов – около 0,6 млн. лет. Данные о динамике изменения таксономического разнообразия трепостомид на глобальном уровне в течение палеозоя весьма противоречивы (Горюнова, Марков, Наймарк, 1994; Horowitz, Pachut and Anstey, 1996).

Нами изучено распространение во времени 31 вида из верхнеэмско-эйфельско-нижнеживетских отложений Салаира. В состав этого комплекса входят 2 вида, описанные Е.Данкан (Duncan, 1939) из группы Траверс штата Мичиган, 2 вида, описанные Г.Г.Астровой и А.М.Ярошинской (1968) из среднедевонских отложений Горного Алтая. Остальные виды выделены на салаирском материале, в том числе И.П.Морозовой (1961) – 2, О.П.Мезенцевой (1997) – 10, автором – 15. В абсолютном большинстве случаев каждый вид обнаружен в нескольких разрезах, что косвенно подтверждает правомочность его выделения.

Сравнительная распространенность видов по латерали в пределах стратона оценивалась нами (Удодов, Мезенцева, Ю.Удодов, 2003) *коэффициентом распространенности* -  $K_p$

$$K_p = n_1 : n_2$$

где  $n_2$  - общее число изученных разрезов данного стратона, а  $n_1$  – число разрезов, в которых обнаружен этот вид.

Динамика видовой разнообразия количественно характеризовалась изменениями видовой состава на границах стратонов, оценивавшимися *коэффициентом обновления*  $K_0$

$$K_0 = (n_1 + n_2 + n_3 : 2) : (n_4 + 1)$$

где  $n_1$  и  $n_2$  – количество видов, соответственно, исчезнувших и появившихся на данном рубеже,  $n_3$  – число видов, изменившихся количественно (обилие вместо единичных экземпляров или, наоборот),  $n_4$  – число видов, прошедших этот рубеж без изменения.

Наибольшими оказались обновления на позднешандинско-мамон-товском (эмско-эйфельском) и сафоново-мазаловскокитатском (ранне-поз-днеживетском) рубежах ( $K_o > 15$ ). Значительными являются обновления на малобачатско-раннесалаиркинском, средне-позднесалаиркинском, средне-позднешандинском и мамонтовско-керлегешском рубежах ( $K_o > 3$ ). Исходя из этих данных, выделено 5 комплексов трепостомид, сменявшихся в Салаирском палеобассейне на протяжении эмско-эйфельско-раннеживетского времени: ранне-среднесалаиркинский, позднесалаиркино-среднешандинский, поздне-шандинский, мамонтовский, керлегешско-сафоново-ский.

Верхнеживетско-франско-фаменские отложения на Салаире отсутствуют, а лохков-пражские – обеднены остатками трепостомид. Поэтому для выявления динамики развития этой фаунистической группы в течение всего девонского периода результаты наших исследований были дополнены анализом литературного материала по трепостомидам Горного и Рудного Алтая, Монголии и Казахстана. На основе данных о распространении во времени 116 видов трепостомид, населявших девонские бассейны этих регионов, построена схема этапности изменения видового разнообразия трепостомид в течение девонского периода, включающая в себя 2 надэтапа и 6 этапов, из которых эмский подразделяется на 3 подэтапа (табл.2).

Динамика изменения видового состава девонских трепостомид Алтае-Саянской складчатой области

Таблица 2

Период	Эпоха		Надэтап	Этап	Подэтап	K <sub>0</sub> *	Характерные виды		
	Век	Век							
Девонский	Поздняя	Фаменский	Средне-поздне-девонский	Фаменский	Не выделены		?		
		Франский		Позднеживетский	Франский	?	<i>Anomalotoechus grandis</i> , <i>A. bifoliatu</i> s, <i>Lioclema vassinense</i> , <i>Paralioclema ninae</i> **		
		Живетский		Раннеживетский	Позднеживетский	?	<i>Neotrematopora typica</i> , <i>Paralioclema vulgatum</i> **		
		Средняя		Эйфельский	Ранне-среднедевонский	Раннеживетский	Раннеживетский	>25	<i>Lioclema rara</i> , <i>Leptotrypa spinosa</i> , <i>Kysylshinipora tyrganensis</i>
						Эйфельский	Не выделены	5,5	<i>Neotrematopora eifeliensis</i> , <i>Raissiella fragilis</i> , <i>Eridotrypella distributa</i> , <i>Kysylshinipora malosalirensis</i>
						Эмский	Позднеэмский (позднешандинский)	Позднеэмский (позднешандинский)	23,5
	Среднеэмский (позднесалаиркинско-среднешандинский)	4,5	<i>Eridotrypa beloviense</i> , <i>E. kuzbassica</i> , <i>Paralioclema protea</i> , <i>Neotrematopora leptoclada</i>						
	Ранняя	Эмский	Ранне-среднедевонский	Ранне-среднесалаиркинский	Ранне-среднесалаиркинский	8,0	<i>Neotrematopora multi</i> , <i>N. spinula</i> , <i>Kysylshinipora admiranda</i> , <i>Lioclema florea florea</i>		
				Празжский	Не выделены	3,5	?		
					Не выделены	?	<i>Cyphotrypa variabile</i>		
				Лохков-ский	Лохков-ский	Не выделены	?		
						Не выделены	?		

\* - K<sub>0</sub> - коэффициент обновления, \*\* - по данным И.П.Морозовой (1961).

Анализ продолжительности существования 116 видов трепостомид показал, что у 13% видов она не превышает 2 млн. лет, у 56% видов - составляет 3-4 млн. лет, у 21% - 5-7 млн. лет, у 5% - 7-10 млн. лет; более 10 млн. лет существовало 5% общего количества видов. Не менее 14 видов (около 12%) являются «космополитными». Скорость миграции трепостомид, по-видимому, была достаточно высокой: расселение видов в пределах Северного полушария осуществлялось в течение первых миллионов лет.

При благоприятных обстоятельствах внутрирегиональные корреляции по трепостомидам возможны с точностью до подъяруса или даже его подразделений. Корреляция разрезов смежных регионов возможна с точностью до яруса, а на субглобальном уровне - до отдела. Центрами расселения ранне-среднедевонских трепостомид были Молдавско-Западноукраинский палеобас-сейн в лохков-пражское время, Салаирский - в эмском веке, Северо-Американский - в раннеживетское время, Алтайский - в позднеживетское.

### **Глава III. ТРАНСГРЕССИВНО-РЕГРЕССИВНАЯ ЦИКЛИЧНОСТЬ САЛАИРСКОГО СЕДИМЕНТАЦИОННОГО БАССЕЙНА В РАННЕ-СРЕДНЕДЕВОНСКОЕ ВРЕМЯ КАК ФАКТОР ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ТРЕПОСТОМИД**

Девонские отложения восточного склона Салаира характеризуются чередованием существенно терригенных и известняковых толщ, свидетельствующих о циклическом характере седиментации. Нами выявлено пять литоциклов, более или менее соответствующих лохков-пражскому, эмскому, эйфельскому (мамонтовскому), эйфельско-раннеживетскому (позднемамонтовско-керлегешскому) и раннеживетскому (сафоновскому) интервалам геологического времени. В основании каждого литоцикла залегают терригенные, нередко грубообломочные отложения, в средней части преобладают существенно карбонатные, а в верхах вновь появляются терригенные. По мощности и времени накопления литоциклы отвечают ритмическим единицам 6-го порядка классификации И.А.Вылцана (1974).

*Лохков-пражский* литоцикл имеет двучленное строение. Нижняя – терригенная - литофаза представлена существенно песчаниковой сухой свитой, известняковая (верхняя) литофаза, включает томьчумышский, крековский и малобачатский горизонты. Соотношение известняков и терригенных пород в составе литоцикла близко 4:1. Мшанки в этих отложениях редки.

*Эмский* литоцикл охватывает отложения салаиркинского, беловского и шандинского горизонтов. В начале цикла возрос приток терригенного материала псаммитовой размерности, содержащего примесь пирокластиков. В существенно известняковой литофазе, отвечающей максимуму эмской трансгрессии, содержится обильный и разнообразный (не менее 20 видов) комплекс трепостомид. Третья – регрессивная – литофаза эмского литоцикла соответствует верхнешандинскому подгоризонту. Соотношение существенно карбонатных и терригенных пород в составе литоцикла варьирует от 8:1 до 1:2.

В составе *эйфельского* литоцикла, выраженного мамонтовским горизонтом (свитой), существенно известняковая литофаза занимает от 10 до 50% его мощности. Комплекс эйфельских трепостомид насчитывает 8 видов. В смежных с Салаиром регионах морские отложения эйфельского яруса имеют незначительное распространение.

Существенно грубообломочные отложения наиболее высокой части мамонтовского горизонта, ранее выделявшиеся в качестве акарачкинского горизонта, рассматриваются нами как базальная литофаза – *верхнеэйфельско-нижнеживетского (верхнемамонтовско-керлегешского)* - литоцикла. Остатки трепостомид (5 видов) обнаружены лишь в Баскусанском разрезе известняковой литофазы.

В составе *сафоновского* литоцикла известняковая литофаза занимает около 1/3 его мощности. Трепостомиды представлены 8 видами. Накопление этого литоцикла, также как и предшествующего, происходило в условиях региональной регрессии.

Изложенный материал свидетельствует о зависимости видового разнообразия трепостомид от трансгрессивно-регрессивной циклическости регионального уровня. Наибольшим разнообразием трепостомид отличается известняковая литофаза эмского литоцикла, хронологически совпадающая со среднеэмской трансгрессией, охватившей значительную часть АССО. В известняковых литофазах трех вышележащих литоциклов, формировавшихся в эпоху региональной регрессии, видовое разнообразие трепостомид уменьшается в 3-4 раза. Лохков-пражское время, характеризовавшееся локальной трансгрессией на Салаире, явилось эпохой регрессии в смежных регионах, в силу чего разнообразие трепостомид было минимальным.

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

В результате проведенных исследований впервые на территории России детально изучены позднеэмско-раннеживетские трепостомиды в составе 31 вида, 9 родов, 5 семейств и 2 подотрядов. Удалось «собрать» данные предшествующих исследователей, изучивших раннедевонских и позднеживетско-франских представителей этой фаунистической группы. На основе количественного определения степени обновления видового состава на границах горизонтов и подгоризонтов построена ранжированная схема динамики видового разнообразия трепостомид АССО в течение девонского периода. Установлено совпадение во времени максимумов видового разнообразия трепостомид с эпохами региональных

трансгрессий, а минимумов – с эпохами регрессий. Таким образом, выявлена зависимость динамики видового разнообразия трепостомид от трансгрессивно-регрессивной цикличности регионального уровня.

Одновременно было решено несколько частных задач. С позиций популяционной концепции описано 14 новых видов, при определении границ которых на основе изучения изменчивости широко применялись простейшие приемы вариационной статистики. Изменен объем семейств *Eridotrypidae* и *Ulrichotrypidae*. Проведена ревизия и изменен объем рода *Eridotrypella*. Расширен объем родов *Lioclema*, *Neotrematopora*, *Raissiella*, *Leptotrypa*, *Kysylschinipora* за счет включения в состав каждого из них от 1 до 4 новых видов.

Определена средняя продолжительность существования видов девонских трепостомид, оценена скорость их миграции в пределах Северного полушария. Установлено, что внутрирегиональные корреляции по трепостоидам могут осуществляться с точностью до подъяруса или его подразделений. Корреляция разрезов смежных регионов по трепостоидам возможна с точностью до яруса, а на субглобальном уровне – с точностью до отдела.

По данным изучения трепостомид обоснована возможность выделения верхнешандинского подгоризонта, намечены его стратиграфические аналоги на территории Горного и Рудного Алтая. Выявлены комплексы трепостомид, позволяющие диагностировать верхнешандинские, мамонтовские и керлегешско-сафоновские отложения. Установлена значительная степень постоянства видового состава трепостомид в разных литофациях каждого из этих страто-нов. Таким образом, открывается возможность использования трепостомид для корреляции разнофациальных отложений, что существенно повышает их биостратиграфическую ценность. Задачей дальнейших исследований является изучение силурийских и фаменско-раннекаменноугольных трепостомид с целью прослеживания выявленных закономерностей в пределах более широкого хроностратиграфического интервала.

### СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Елкин Е.А., Алексеенко А.А., Бахарев Н.К., Изох Н.Г., Клец А.Г., Мезенцева О.П., Родина О.А., Удодов Ю.В. Сопоставление опорного разреза нижнего девона в терригенных фациях по руч. Куваш с фрагментами разреза по логу Суркобу (Центральный Алтай) // 300 лет горно-геологической службе России.- Материалы региональной научно-практической конференции.- Барнаул: Изд-во Алтайского государственного университета, 2000.- С.205-208.
2. Елкин Е.А., Бахарев Н.К., Алексеенко А.А., Изох Н.Г., Клец А.Г., Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Находка аммоноидей и тентакулитов в опорном для Горного Алтая разрезе эмского яруса (нижний девон) по речке Куваш (юг Западной Сибири) // Новости палеонтологии и стратиграфии.- Вып.2-3.- Приложение к журн. Геология и геофизика.- Т.41.- Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000.- С. 189-193.
3. Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Трепостоматы (*Bryozoa*) эмских отложений Кувашского разреза Горного Алтая // Природа и экономика Кузбасса: Материалы межвузовской научной конференции.- Новокузнецк: Изд-во НГПИ, 1994.- С. 39-41.
4. Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Трепостомиды эмского яруса центральной части Горного Алтая // Материалы научно-практической конференции.- Кемерово: Изд-во Комитета природных ресурсов по Кемеровской области, 1999.- С. 59-62.
5. Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Распространение трепостомид в эмско-эйфельских отложениях юго-восточной окраины Салаира (бассейн верховий р.Чумыш) // Материалы научно-практической конференции.- Кемерово: Изд-во Комитета природных ресурсов по Кемеровской области, 1999.- С. 62-64.
6. Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Распространение трепостомид (мшанки) в нижне-среднедевонских отложениях юго-западной периферии Кузбасса // Природа и экономика Кузбасса.– Вып. 8.– Новокузнецк: Изд-во НГПИ, 2000.-С. 37-45.
7. Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Миграционная способность ранне-среднедевонских трепостомид // Материалы II Международного симпозиума «Эволюция жизни на Земле». – Томск: Изд-во ПТЛ, 2001. – С. 190-191.
8. Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Этапы эволюции ранне-средне-девонских трепостомид (мшанки) // Материалы II Международного симпозиума «Эволюция жизни на Земле». – Томск: Изд-во ПТЛ, 2001. – С. 192-196.
9. Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Об объёме родов *Eostenopora* Duncan и *Eridotrypella* Duncan // Мшанки Земного шара. – Международный сборник научных статей. – Новокузнецк: Изд-во КузГПА, 2003. – Т. 1. – С. 73-92.
10. Удодов В.П., Надлер Ю.С., Мезенцева О.П., Гумерова Н.В., Удодов Ю.В., Мамедов А.Д. Стратиграфия девонских отложений Тырганского надвига//Региональная геология. Геология месторождений полезных ископаемых: Материалы международной научно-технической конференции.- Томск: Изд-во ТПУ, 2001.- С. 141-143.
11. Удодов В.П., Мезенцева О.П., Удодов Ю.В. Биостратиграфическая характеристика ранне-среднедевонских трепостомид (мшанки) Салаира и Алтая // Мшанки Земного шара. – Международный сборник научных статей. – Новокузнецк: Изд-во КузГПА, 2003. – Т. 1. – С. 55-72.
12. Удодов Ю.В., Мезенцева О.П. Новые данные о среднедевонских трепостоидах (мшанки) Салаира // Вестник Томского государственного университета. Приложение №3 (II).- Томск, 2001.- С. 193-195.