

УДК 564.7:551.762

ЮРСКИЕ МШАНКИ СЕМЕЙСТВА ELEIDAE (MELICERITITIDA, STENOLAEMATA)

© 2024 г. Л. А. Вискова*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: l_viskova@mail.ru

Поступила в редакцию 22.08.2023 г.

После доработки 17.10.2023 г.

Принята к публикации 17.10.2023 г.

Проведен дополнительный анализ скелетной морфологии мшанок семейства Eleidae d'Orbigny, 1852 (Melicerititida, Stenolaemata) и трех его видов из среднего келловоя (средняя юра) Подмосковья – *Elea lyapini* Viskova, 2011, *E. troshkovensis* Viskova, 2011 и *E. taylori* Viskova, 2011. Он подтвердил принадлежность этих видов к данному семейству. Наряду с оперкулумами (известковыми и, возможно, не известковыми) и элеозооидами (гетерозооиды), они характеризуются воронковидными автозооидами, фасетками и дистальным положением в них апертур с прямым проксимальным краем, отсутствием перистом и рядом других особенностей. Морфология Eleidae рассматривается как результат перестройки основного плана строения цилиндрического автозооида определенных Stenolaemata – Tubuliporida, которая была приурочена к первой после пермо-триасового кризиса радиации мшанок, происшедшей во время обширной келловейской трансгрессии.

Ключевые слова: мшанки, Stenolaemata, Eleidae, оперкулумы, элеозооиды, перестройка, средняя юра, келловей, Подмосковье

DOI: 10.31857/S0031031X24020067, **EDN:** FICANV

ВВЕДЕНИЕ

Eleidae d'Orbigny, 1852 – это единственное семейство отряда Melicerititida Pergens, 1890. Оно представляет очень своеобразную группу ископаемых мшанок класса Stenolaemata. Кроме целого ряда морфологических особенностей, Eleidae имеют необычное сходство с хейлостомными мшанками класса Eurystomata, благодаря наличию известковых оперкулумов, закрывающих апертуры автозооидов, и элеозооидов (гетерозооиды), похожих на авикулярии. Уже более полутора веков не угасает интерес к этой группе мшанок (Roemer, 1840; Hagenow, 1851; d'Orbigny, 1851–1854; Hamm, 1881; Marsson, 1887; Pergens, 1889; Waters, 1891; Gregory, 1899; Lang, 1906; Levinsen, 1912, 1925; Canu, Bassler, 1922, 1926; Voigt, 1951, 1953, 1960, 1967, 1972, 1973, 1975, 1981, 1983, 1985, 1989; Bassler, 1953; Смирнова, 1958; Вискова, 1965, 1972, 1992, 2011, 2014, 2016, 2019, 2023; Hennig, 1966; Вискова, Морозова, 1988; Taylor, 1986, 1987, 1994, 2010, 2022a, b; Pitt, Taylor, 1990; Фаворская, 1996; Taylor, Weedon, 2000; Taylor, Gordon, 2002; Taylor, Ernst, 2008; Taylor, Zágoršek, 2011; Viskova, 2020; Koromyslova, Pervushov, 2022; Koromyslova, 2023; и др.). В одной из последних статей английского исследователя П. Тэйлора (Taylor, 2022a) еще раз подчеркнуты особенности морфологии Eleidae

и приведена история их изучения. По данным этого ученого, первые мшанки семейства Eleidae появились в барреме (ранний мел) на территории юго-востока Франции (Taylor, 2010); семейство насчитывает 10 родов и более сотни видов, распространенных в интервале ранний мел–палеоцен (наиболее широко – в позднем мелу), в основном, в странах Западной и Восточной Европы.

В России мшанки семейства Eleidae изучены в основном из верхнего мела Южного Урала (Смирнова, 1958), Брянской области (Фогт, 1962), районов Среднего Поволжья (Вискова, 1965, 1972) и Нижнего Поволжья (Koromyslova, Pervushov, 2022). В последнее время отдельные виды Eleidae были описаны из отложений нижнего мела Дагестана (Koromyslova, 2023). Относительно недавно к этому семейству было отнесено еще три вида, принадлежащие к роду *Elea* d'Orbigny, 1853 – *E. lyapini* Viskova, 2011, *E. troshkovensis* Viskova, 2011 и *E. taylori* Viskova, 2011 (Вискова, 2011); они приурочены к отложениям среднего келловоя (средняя юра) на территории Подмосковья. Однако, по мнению Тэйлора (Taylor, 2022a), нет убедительных доказательств того, что эти виды принадлежат к Eleidae, и того, что в апертурах их автозооидов имеются оперкулумы, а в колониях этих

видов присутствуют элезооиды. Он предлагает первые два вида отнести к подотряду Tubuliporina (Stenolaemata), а третий – *E. taylori*, из-за неудовлетворительной сохранности колонии, оставить не идентифицированным. Отдавая должное автору великолепных работ по мшанкам, согласиться с этими предложениями невозможно.

ЮРСКИЕ ВИДЫ ELEIDAE И ОСОБЕННОСТИ МШАНОК ЭТОГО СЕМЕЙСТВА

Прямые билатеральные ветви колоний мшанок Eleidae были обнаружены в отложениях средней юры (средний келловей) Подмосковья частным коллекционером С.Р. Ляпиным и переданы автору настоящей статьи. Они не отличаются очень хорошей сохранностью, но все важнейшие элементы скелетной морфологии колоний этих мшанок сохранили свое диагностическое значение. Это позволило идентифицировать и описать три упомянутых выше вида (*E. lyapini*, *E. troshkovensis*, *E. taylori*) и отнести их к семейству Eleidae отряда Melicerititida класса Stenolaemata (Вискова, 2011, табл. VII, VIII, рис. 2).

Проведенный дополнительный анализ скелетной морфологии мшанок семейства Eleidae позволяет подчеркнуть, что, кроме уникальных оперкулумов и элезооидов, дифференцированных и недифференцированных, они характеризуются целым рядом других важных особенностей (Вискова, 1965, 1972, 2011, 2016, 2023; Taylor, 1986, 1994, 2022a, б; Viskova, 2020). Их трубчатые автозооиды – четко воронковидные, они резко расширены в дистальной части. У всех остальных Stenolaemata трубки автозооидов цилиндрические или призматические, постепенно расширяющиеся в дистальном направлении. Это фасетки – известковые пластины, которые, как крыша, закрывают сверху расширенную дистальную часть автозооидов, играя роль наружных стенок последних. Фасетки не гомологичны наружным стенкам автозооидов всех других Stenolaemata, у которых эти стенки являются непосредственным продолжением внутренних стенок автозооидов. Ребра, ограничивающие фасетки и представляющие собой невысокие внешние выступы внутренних стенок автозооидов, придают фасеткам ромбические или шестиугольные очертания, а на стыке ребер могут образовываться туберкулы. Это апертурные автозооидов, они полукруглые, полуовальные, треугольные, округло-треугольные, более или менее вытянутые дистально. Апертурные лише-

ны трубчатого перистома и имеют характерный прямой (или почти прямой) проксимальный край. На этом краю находится замочный край, или шарнирная линия (hingeline, по: Taylor, 1994) – место, где происходило, очевидно, подвижное сочленение известкового (возможно, не известкового) оперкулума с проксимальным краем апертурной. У всех других Stenolaemata апертурные круглые или угловато-округлые, у них нет оперкулумов, и они имеют более или менее высокий трубчатый перистом. Апертурные автозооидов Eleidae занимают большую или меньшую часть верхней половины фасеток и поэтому оказываются дистальными по своему положению, оставаясь лишь частично терминальными, поскольку находятся только над частью расширенной дистали трубки автозооида. Как известно, апертурные всех других мшанок Stenolaemata полностью терминальные.

В связи с предложением Тэйлора оставить колонию юрского вида *E. taylori* неидентифицированной, представляется уместным привести его замечание относительно *Ceripora gracilis* Goldfuss, 1821 – типового вида рода *Meliceritites* Roemer, 1840, который был первым в списке родов установленного А. д'Орбиньи семейства Eleidae (Taylor, 2022a, с. 27): “Unfortunately Goldfuss’s figure of *Meliceritites gracilis* from the Cenoman of Essen in Germany depicts a heavily worn bryozoan. Only traces of the reinforced hingelines dividing the openings of some zooids into two parts point to the identity of this species as an eleid”. Также уместно привести иллюстрацию фрагмента колонии *M. gracilis* (рис. 1, а) из этой же статьи Тэйлора (Taylor, 2022a, с. 27, рис. 5, с), поместив ее рядом с изображением ветви колонии *E. taylori* (рис. 1, б) из статьи Л.А. Висковой (2011, табл. VIII, фиг. 16). Итак, в отверстиях поверхностно разрушенных автозооидов, составляющих деликатную ветвь колонии *E. taylori*, наблюдаются точно такие же следы (или остатки) шарнирных линий, как и в отверстиях автозооидов колонии *M. gracilis*; в этом состоит даже определенное сходство юрского и мелового видов (рис. 1, а, б). Как отмечено выше Тэйлором, только наличие следов крепких шарнирных линий в сильно поврежденной колонии *M. gracilis* позволило отнести этот вид к Eleidae. Однако точно такие же следы шарнирных линий в колонии *E. taylori* почему-то не позволили Тэйлору отнести этот вид к Eleidae. Помимо сохранившихся шарнирных линий, колонию *E. taylori* характеризуют автозооиды с полукруглыми, иногда дистально слабо заостренными

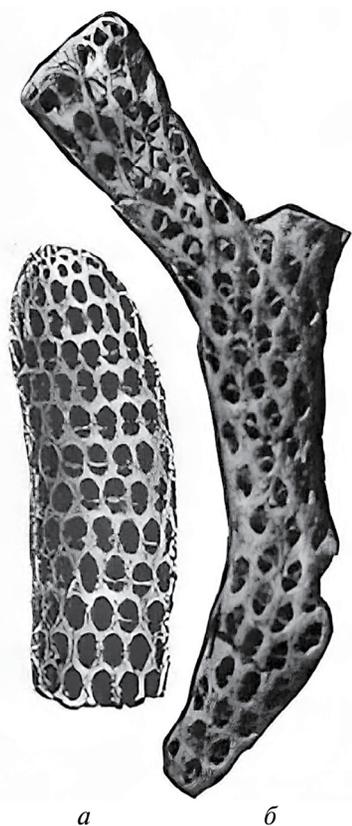


Рис. 1. Шарнирные линии (hingelines) в поверхностно разрушенных автозооидах мшанок двух видов Eleidae: *a* – *Meliceritites gracilis* (Goldfuss, 1821); сеноман Германии (по: Taylor, 2022a, с. 27, рис. 5, с); *б* – *Elea taylori* Viskova, 2011, голотип ПИН, № 5038/50; часть билатеральной ветви колонии ($\times 12$); Россия, Московская обл., карьер между пос. Трошково – Речицы; средняя юра, средний келловей.

апертурами, имеющими прямой проксимальный край, а также известковые оперкулумы (рис. 1, б). При этом оперкулумы, закрывающие апертуры, относительно редки. Однако они наблюдаются почти во всех автозооидах с разрушенными фасетками, отличаясь разным положением по отношению к шарнирным линиям, с которыми эти оперкулумы сочленяются. Очевидно, это связано с моментом гибели колонии и воздействия засыпавших ее осадков: есть оперкулумы полуоткрытые, более или менее глубоко и под разными углами погруженные или перевернутые (рис. 1, б). Между отдельными шарнирными линиями и примыкающими к ним смещенными в различной степени вглубь автозооидов оперкулумами местами образовались срединные щелевидные отверстия, или округлые поры. Их можно принять за элементы морфологии этого вида, но таковыми они не являются, что показали дополнительные исследования. На боковых краях ветви

колонии *E. taylori* встречаются недифференцированные элезооиды, они несколько длиннее автозооидов и имеют короткий и неглубокий ростр. Однако все эти скелетные элементы колонии *E. taylori*, ранее рассмотренные в статье (Вискова, 2011, табл. VIII, фиг. 1а–1ж), остались, как и шарнирные линии, незамеченными, или, очевидно, показались Тэйлору недостаточными, чтобы идентифицировать этот вид и признать его принадлежность к Eleidae.

Уже после опубликования статьи (Вискова, 2011) Тэйлору были высланы (по его просьбе) оставшиеся после изготовления шлифов мелкие фрагменты колоний описанных юрских Eleidae. Изображение одного из таких фрагментов колонии *Elea taylori* Viskova, 2011 (рис. 2), выполненное с применением сканирующего электронного микроскопа, приведено в его публикации (Taylor, 2022a, с. 30, рис. 7Е), как “a Jurassic bryozoan that shows no certain eleid traits”. Однако даже плохая сохранность этого крохотного участка колонии не мешает увидеть, что апертуры автозооидов полукруглые и имеют прямой проксимальный край. Они закрыты либо известковыми оперкулумами, либо включениями породы, заполнившей апертуры после утраты этих оперкулумов, т.е., слепками, имеющими характерную для оперкулумов полукруглую форму с прямым проксимальным краем. Можно увидеть также, что апертуры занимают дистальную половину плохо сохранившихся фасеток, а фасетки, закрывающие заметно расширенную дистальную часть автозооидов, имеют характерные ромбические очертания. Разве все эти особенности, хотя и не очень четко выраженные, не характерны для мшанок семейства Eleidae? И главное: вид *E. taylori* был установлен не на основе изучения только этого выбранного Тэйлором фрагмента колонии, а в результате исследования вполне презентабельной повторно изображенной здесь колонии (рис. 1, б), и шлифов из нее (Вискова, 2011, табл. VIII, фиг. 1а–1ж).

Относительно видов *E. lyarini* (Вискова, 2011, табл. VII, фиг. 1, рис. 2) и *E. troshkovensis* (Вискова, 2011, табл. VII, фиг. 2) можно еще раз отметить следующее. Билатеральные ветви их колоний состоят из воронковидных автозооидов; апертуры занимают верхнюю половину фасеток, отличаясь дистальным положением, они лишены перистом и имеют более или менее четкий прямой проксимальный край. Уже только эти признаки не позволяют отнести данные виды, как это предлагает Тэйлор, к мшанкам Tubuloporina, для которых характерны цилиндрические

дрические трубки автозооидов, округлые терминальные апертур и наличие перистом. Все особенности скелетной морфологии *E. lyarini* и *E. troshkovensis*, несомненно, свойственны мшанкам Eleidae. Оперкулы в автозооидах колонии *E. lyarini*, действительно, не наблюдаются. Однако в морфологии апертур этого вида отражены следы оперкулов: это их треугольная дистально вытянутая форма и прямой или вогнутый проксимальный край, который достаточно четко выделяется в основании апертур. Апертур расположены в дистальной половине тонких и хорошо сохранившихся фасеток. Можно полагать, что оперкулы были, но, возможно, они у *E. lyarini* были очень слабо кальцифицированными или полностью мембранными, и поэтому не сохранились. Кроме того, у большинства автозооидов четко выражена нижняя половина фасеток. Элезооиды у *E. lyarini* встречаются, они недифференцированные, примерно в 1.5 раза длиннее автозооидов. Не совсем удовлетворительная сохранность колонии *E. troshkovensis* компенсируется в верхней части ее ветви, где хорошо представлены полукруглые или полуэллиптические апертур с очень четким прямым проксимальным краем. Апертур расположены поперечными выступающими и несколько нависающими рядами и закрыты сильно обызвествленными оперкулами, либо диафрагмами или просто ядрами,

образовавшимися на месте утраченных структур во время захоронения и фоссилизации колонии. Недифференцированные элезооиды у *E. troshkovensis*, действительно, не наблюдаются, но это не мешает отнести данный вид к Eleidae на основании указанных выше признаков. Более того, в некоторых апертурах старых автозооидов *E. troshkovensis* открываются мелкие апертур вторичных демизооидов, которые относятся к дифференцированным элезооидам. Последние среди Stenolaemata встречаются пока только у мшанок Eleidae.

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ELEIDAE

Появление характерных особенностей морфологии мшанок Eleidae, рассмотренных выше, совпадает с первой после пермо-триасового кризиса среднеюрской радиацией мшанок Stenolaemata. Известно, что рубеж перми и триаса пересекли всего только два рода из отряда Tubuliporida, с мшанками которого связывается происхождение Eleidae (Pitt, Taylor, 1990; Вискова 1992, 2016, 2023; Вискова, Морозова, 1993; Taylor, 1994, 2020a, b; Taylor, Weedon, 2000). В позднем триасе у Tubuliporida появились три новых рода, а в ранней юре в этом отряде стало 13 родов (Вискова, 1992; Вискова, Морозова, 1993; Afanasjeva, Viskova, 2021). Особенно значимой адаптивная радиация мшанок Tubuliporida оказалась в келловейском веке. Начавшись в морях Западной Европы (Walter, 1969), она успешно продолжилась в морских бассейнах Восточно-Европейской платформы в среднем келловее, на который пришелся первый пик обширной келловейской трансгрессии (Шевырев, 1979; и др.). Как известно, в палеозое Tubuliporida не отличались заметным развитием. Однако оптимальные условия жизни, сложившиеся в морских бассейнах среднего келловоя, позволили им реализовать все те потенциальные возможности, которые ранее были заложены в их колониальной организации и которые соответствовали изменившимся условиям (Вискова, 1998, 2006а, б, 2007а, б, 2008, 2009а, б, 2011, 2016). В среднекелловейских морях Восточной Европы Tubuliporida насчитывали уже 34 рода. При этом разнообразные процессы диверсификации, охватившие значительную часть этих мшанок (Вискова, 2014, 2016), не изменили основного плана строения их цилиндрического автозооида, заложенного еще в раннем палеозое, и он сохранился у них по настоящее время (Афанасьева и др., 1998).

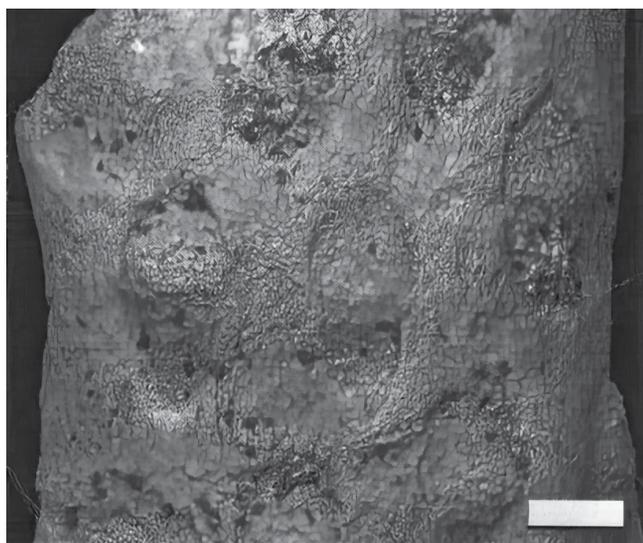


Рис. 2. *Elea taylori* Viskova, 2011, голотип ПИН, № 5038/50; поверхность небольшого фрагмента билатеральной ветви колонии мшанки (по: Taylor, 2022a, с. 30, рис. 7E, масштабная линейка – 200 мкм); Россия, Московская обл., карьер между пос. Трошково – Речицы; средняя юра, средний келловей.

В то же время, очевидно, в среднем келловее у некоторых мшанок Tubuliporida произошла перестройка основного плана строения трубчатого цилиндрического автозооида на автозооид воронковидный. И, по-видимому, один из возникших родов – *Elea d'Orbigny*, 1853 – определил становление в среднем келловее семейства Eleidae и нового отряда Melicerititida в классе Stenolaemata. При этом перестройке были подвержены в основном дистальные части цилиндрических трубок автозооидов. Так, расширившаяся дисталь трубки автозооида сверху закрылась известковой фасеткой, которая стала наружной стенкой автозооида. Апертура автозооидов потеряла трубчатый перистом и осталась только частично терминальной, но сохранила прежний небольшой размер, и ее положение в фасетке определилось как дистальное. А фасетка, кроме того, стала тем важным скелетным элементом, который позволил сохранить небольшой размер апертуры Eleidae (Вискова, 2016). Такой размер апертуры соответствует небольшому числу щупалец, характерному для современных Stenolaemata – 8–16 (Shunatova, Ostrovsky, 2001) или 6–17 (Taylor, Weedon, 2000) и, исходя из размеров апертур древних мшанок этого класса, можно предположить, что число щупалец было небольшим и у них. Изменение положения апертуры и утрата жесткой (известковой) трубки перистома, которая, как и у рецентных мшанок, очевидно, ограничивала действия щупалец, должны были повлиять на характер функционирования последних (Вискова, 2017). Щупальца могли приобрести большую активность, но лофофор в целом становился открытым и более уязвимым для воздействий различных внешних факторов, сильных течений, заносов, нападений хищников и т.п. Необходимость защиты лофофора, очевидно, привела к образованию известкового оперкулума в апертуре автозооида и к приобретению апертурой прямого проксимального края, который определил подвижное сочленение оперкулума. Возможно, у некоторых начальных келловейских форм Eleidae, как, например, у *E. lyarini*, оперкулумы были слабо кальцифицированными или даже не обызвествленными.

Формирование элеозооидов у Eleidae также происходило на поздних стадиях онтогенеза автозооидов с преобразованием их дистальных частей: появились разной степени сложности роостры и изменился характер апертур (Taylor, 1994; Lidgard et al., 2012; Вискова, 2016). У меловых мшанок Eleidae Тейлор (Taylor, 1994) предложил

выделить два типа элеозооидов – недифференцированные и дифференцированные. Первые отличаются более простым строением, разным удлинением дистальной части фасеток и апертур, более узкими и менее выраженными роострами. К такому типу относятся элеозооиды и в прямых билатеральных колониях юрских Eleidae, у которых они развивались ближе к боковым сторонам их ветвей. Дифференцированные элеозооиды – ростоозоиды, трифолиозоиды и демизоиды, удачная классификация которых также принадлежит Тэйлору, отличаются разнообразием формы и размеров их роостров и апертур, а также особенностями расположения в колонии. Но этот тип элеозооидов пока очень широко представлен только у меловых мшанок этого семейства (Вискова, 1965, 1972, 2016; Taylor, 1986, 1994; Pitt, Taylor, 1990; и др.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный дополнительный анализ скелетной морфологии мшанок семейства Eleidae и трех его среднекелловейских видов – *Elea taylori*, *E. troshkovensis* и *E. lyarini* не подтвердил возражений Тэйлора, и эти виды не находят другого положения, кроме как в семействе Eleidae. Воронковидные автозооиды и элеозооиды, известковые оперкулумы (возможно, не известковые на ранних этапах их становления) в апертурах автозооидов, фасетки и дистально расположенные в них апертуры, лишённые перистомом и с прямым проксимальным краем, а также другие особенности морфологии Eleidae, очевидно, являются результатом перестройки основного плана строения цилиндрической трубки автозооида мшанок Tubuliporida класса Stenolaemata. Эта перестройка была приурочена к первой после пермо-триасового кризиса радиации мшанок, происходившей во время обширной келловейской трансгрессии с максимумом в среднем келловее. По-видимому, оптимальные условия жизни, сложившиеся в морских бассейнах среднего келловее, позволили им реализовать те потенциальные возможности из заложенных в их колониальной организации, которые соответствовали изменившимся обстоятельствам.

Автор выражает искреннюю благодарность Г.А. Афанасьевой и А.В. Коромысловой (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН – ПИН РАН) за оказанные консультации и И.О. Ренга (ПИН РАН) за техническую помощь и подготовку иллюстраций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева Г.А., Вискова Л.А., Морозова И.П., Невеская Л.А.* Последствия пермского кризиса для различных групп беспозвоночных // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН, 1998. С. 30–37.
- Вискова Л.А.* Позднемеловые мшанки рода *Meliceritites* Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 1965. № 3. С. 49–58.
- Вискова Л.А.* Позднемеловые мшанки *Cyclostomata* Поволжья и Крыма. М.: Наука, 1972. 96 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 132).
- Вискова Л.А.* Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука, 1992. 187 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 250).
- Вискова Л.А.* Новые данные о среднеюрских мшанках центра европейской части России // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2006а. Т. 81. Вып. 4. С. 49–59.
- Вискова Л.А.* Диверсификация юрских мшанок (*Stenolaemata*) Русской платформы // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2006б. С. 168–176.
- Вискова Л.А.* Новые мшанки *Stenolaemata* из средней юры Москвы и Подмоскovie // Палеонтол. журн. 2007а. № 1. С. 46–55.
- Вискова Л.А.* Среднеюрская радиация мшанок и некоторые особенности их развития на Русской платформе // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. 2-е всеросс. совещ. Ярославль, 2007б. С. 36–38.
- Вискова Л.А.* Новые стенолемные мшанки из юры центра Европейской части России (Москва, Подмоскovie и Костромская область) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 46–53.
- Вискова Л.А.* Новые виды стенолемных мшанок из юры Подмоскovie и Саратовской области (Россия) // Палеонтол. журн. 2009а. № 4. С. 51–58.
- Вискова Л.А.* Новые данные о колониальной морфологии юрских мшанок класса *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. 2009б. № 5. С. 65–70.
- 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.* Особенности диверсификации юрских мшанок Восточно-Европейской платформы // Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Матер. LX сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2014. С. 47–49.
- Вискова Л.А.* Мшанки *Melicerititida*: особенности морфологии и положение отряда в таксономической структуре класса *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 48–57.
- Вискова Л.А.* Некоторые особенности поведенческих реакций лофофора и трофическое структурирование колоний постпалеозойских мшанок *Stenolaemata* // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 37–45.
- Вискова Л.А.* Среднеюрская эволюционная радиация мшанок *Stenolaemata* // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва. СПб., 2019. С. 35–37.
- Вискова Л.А.* О семействе *Eleidae* d'Orbigny (Bryozoa, *Stenolaemata*) и его юрских видах // Палеострат-2023. Программа. Тез. докл. (Москва, 30 января–1 февраля 2023 г.). М., 2023. С. 22–23.
- Вискова Л.А., Морозова И.П.* К ревизии системы высших таксонов типа Bryozoa // Палеонтол. журн. 1988. № 1. С. 10–21.
- Вискова Л.А., Морозова И.П.* Эволюционные преобразования морских мшанок и кризисные ситуации фанерозоя // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 49–56.
- Смирнова О.П.* О некоторых новых и характерных видах мшанок из верхнего мела Южного Урала // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1958. Т. 33. Вып. 3. С. 111–127.
- Шевырев А.А.* Биogeография юры // Итоги науки и техники. Стратигр. Палеонтол. Т. 9. М.: ВИНТИ, 1979. С. 29–58.
- Фаворская Т.А.* Практическое руководство по макрофауне России и сопредельных территорий. Мшанки мезокайнозоя. СПб.: ВСЕГЕИ, 1996. 81 с.
- Фогт Э.* Верхнемеловые мшанки европейской части СССР и некоторых сопредельных областей / Пер. и ред. Д.П. Найдина. М.: Изд-во МГУ, 1962. 125 с.
- Afanasjeva G.A., Viskova L.A.* Morphophysiological peculiarities of articulated brachiopods and marine bryozoans as a reason for their different evolutionary consequences of the Permian-Triassic crisis // *Paleontol. J.* 2021. V. 56. № 7. P. 742–751.
- Bassler R.S.* Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt G. Bryozoa. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1953. 253 p.
- Canu F., Bassler R.S.* Studies on the cyclostomatous Bryozoa // *Proc. U.S. Nat. Mus. Wash.* 1922. V. 61. Art. 22. P. 1–154.
- Canu F., Bassler R.S.* Studies on the cyclostomatous Bryozoa // *Proc. U.S. Nat. Mus. Wash.* 1926. V. 67. Art. 21. P. 1–124.
- Gregory J.W.* The Cretaceous Bryozoa. Catalogue of the Fossil Bryozoa in the British Museum (Natural History). L., 1899. 457 p.
- Hagenow F.* Die Bryozoen der Maastrichter Kreidebildung. Cassel, 1851. I-XVI+111 s.
- Hamm H.* Die Bryozoen des Maastrichter Obersenon. I. Teil. Die Cyclostomen Bryozoen. Diss. Berlin, 1881. S. 1–47.
- Hennig W.* Phylogenetic Systematics. Urbana: Illinois Press, 1966. 263 p.
- Koromylova A.V.* New cyclostome bryozoans from the Lower Cretaceous of Dagestan // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2023. Bd 309. № 1. P. 49–64.

- Koromysova A.V., Pervushov E.M.* Uppermost Turonian bryozoans from the Lower Volga River region: scanning-electron microscopy and micro-computed tomography studies // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2022. Bd 305. № 3. P. 263–295.
- Lang W.D.* The reptant eleid Polyzoa // *Geol. Mag.* 1906. V. 10. P. 1–26.
- Levinsen G.M.R.* Studies on the Cyclostomata operculata // *Kgl. D. Vid. Sels. Skr. Nat. mat.* 1912. Afd. 10. R. 7. P. 1–52.
- Levinsen G.M.R.* Undersøgelser over Bryozoaerne i den Danske Kridtformation (nach d. Tode d. Verf. herausg. v. K. Brunn, Nielsen und Th. Mortensen) // *Kgl. D. Vid. Sels. Skr. Nat. mat.* 1925. Afd. 8. R. 7. № 3. S. 224–445.
- Lidgard S., Carter M.C., Dick M.H. et al.* Division of labor and recurrent evolution of polymorphism in a group of colonial animals // *Evol. Ecol.* 2012. V. 26. № 2. P. 233–257.
- Marsson T.F.* Die Bryozoen der weien Schreiekreide der Insel Rugen // *Palaeontol. Abh.* 1887. Bd 4. № 1. S. 1–112.
- d'Orbigny A.* Bryozaires. Paléontologie française. Terrains crétacé. Texte et atlas. P., 1851–1854. P. 1–1192.
- Pergens E.* Révision des Bryozaires du Crétacé figures par d'Orbigny // *Mém. Soc. Belge geol., paléontol. hydrol.* 1889. T. 3. P. 305–400.
- Pitt L.J., Taylor P.D.* Cretaceous Bryozoa from the Faringdon Sponge Gravel (Aptian) of Oxfordshire // *Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. (Geol.)*. 1990. V. 46. № 1. P. 61–152.
- Roemer F.A.* Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges. Erste Lieferung. Hannover: Hahn'sche Hofbuchhandlung, 1840. 145 s.
- Shunatova N.N., Ostrovsky A.N.* Individual autozooidal behaviour and feeding in marine bryozoans // *Sarsia*. 2001. V. 86. P. 113–142.
- Taylor P.D.* Polymorphism in meliceritid cyclostomes // *Bryozoa: Ordovician to Recent* / Eds. Nielsen C., Larwood G.P. Fredensborg: Olsen and Olsen, 1986. P. 311–318.
- Taylor P.D.* Fenestrate colony-form in a new meliceritid bryozoan from the U. Cretaceous of Germany // *Mesozoic Research*. V. 1. Leiden, 1987. P. 71–77.
- Taylor P.D.* Systematics of the meliceritid cyclostome bryozoans; introduction and the genera Elea, Semielea and Reptomultelea // *Bull. Natur. Hist. Mus. Lond. (Geol.)*. 1994. V. 50. № 1. P. 1–103.
- Taylor P.D.* Barremian bryozoans from Serre de Bleyton (Drôme, SE France) // *Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. A*. 2010. V. 112. P. 673–700.
- Taylor P.D.* The operculate cyclostome bryozoans: a chronicle of convergence, controversy and classification // *Annals of Bryozoology 7: aspects of the history of research on bryozoans* / Eds. Wyse Jackson P.N., Spencer Jones J.E. Dublin: Intern. Bryozoology Assoc., 2022a. P. 19–41.
- Taylor P.D.* First taxonomic descriptions of operculate cyclostome bryozoans (Eleidae) from the Cretaceous of India and North America // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2022b. Bd 304. № 3. P. 227–237.
- Taylor P.D., Ernst A.* Bryozoans in transition: the depauperate and patchy Jurassic biota // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2008. V. 263. P. 9–23.
- Taylor P.D., Gordon D.P.* Alcide d'Orbigny's work on Recent and fossil bryozoans // *C. R. Palevol.* 2002. V. 1. № 7. P. 533–547.
- Taylor P.D., Zágorský K.* Operculate cyclostome bryozoans (Eleidae) from the Bohemian Cretaceous // *Paläontol. Z.* 2011. Bd 85. P. 407–432.
- Viskova L.A.* Additions to the diagnosis of the bryozoan class Stenolaemata // *Paleontol. J.* 2020. V. 54. № 7. P. 701–703.
- Voigt E.* Das Maastricht-Vorcomen von Ilten bei Hannover und seine Fauna mit besonderer Berücksichtigung der Gross-Foraminiferen und Bryozoen // *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*. 1951. H. 20. S. 15–125.
- Voigt E.* Revision von: H. Hamm "Die Bryozoen des Maastrichter Obersenon" (1881) // *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*. 1953. H. 22. S. 32–75.
- Voigt E.* Bryozoen und andere benthonische Kleinfossilien aus dem Liechtensteiner Kreideflysch // *Abh. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin*. 1960. Kl. III. № 1. S. 28–234.
- Voigt E.* Oberkreide -Bryozoen aus den asiatischen Gebieten der UdSSR // *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*. 1967. H. 36. S. 5–95.
- Voigt E.* Les méthodes d' utilisation stratigraphique des Bryozaires du Crétacé supérieur // *Mém. BRGM France*. 1972. № 77. P. 45–53.
- Voigt E.* Bryozoen aus dem Santon von Gehrden bei Hannover. I. Cyclostomata // *Ber. Naturhist. Ges. Hannover*. 1973. № 117. S. 111–147.
- Voigt E.* Bryozoen aus dem Campan von Misburg bei Hannover // *Ber. Naturhist. Ges. Hannover*. 1975. № 119. S. 235–277.
- Voigt E.* Répartition et utilisation stratigraphique des Bryozaires du Crétacé Moyen (Aptien-Coniacien) // *Cret. Res.* 1981. V. 2. P. 439–462.
- Voigt E.* Zur Biogeographie der europäischen Oberkreide Bryozoenfauna // *Zitteliana*. 1983. H. 10. S. 317–347.
- Voigt E.* The Bryozoa of the Cretaceous-Tertiary boundary // *Bryozoa: Ordovician to Recent* / Eds. Nielsen C., Larwood G.P. Fredensborg: Olsen and Olsen, 1985. P. 329–342.
- Voigt E.* Neue cyclostome Bryozoen aus dem Untercenomanium von Mülheim-Broich (Westfalen) // *Münster. Forsch. Geol. Palaeontol.* 1989. Bd 69. S. 87–113.
- Walter B.* Les Bryozaires jurassiques en France. Etude systématique. Rapports avec la stratigraphie et la paléocéologie // *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lion*. 1969. № 35. 328 p.
- Waters A.W.* On chilostomatous characters in Meliceritidae and other fossil Bryozoa // *Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 6*. 1891. V. 8. P. 48–53.

Jurassic Bryozoans of the Family Eleidae (Melicerititida, Stenolaemata)**L. A. Viskova***Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

Additional analysis of the skeletal morphology of bryozoans of the family Eleidae d'Orbigny, 1852 (Melicerititida, Stenolaemata) and three of its species from the Middle Jurassic (Middle Callovian) of the Moscow Region – *Elea lyapini* Viskova, 2011, *E. troshkovensis* Viskova, 2011 и *E. taylori* Viskova, 2011 was conducted. It confirmed that these species belong to the family Eleidae. The morphology of these bryozoans is considered as the result of reconstruction of the principal plan of construction of the cylindrical autozoid of the Tubuliporida bryozoans. It took place to the first after Permian-Triassic extinction the radiation of bryozoans that occurred in time of the vast Callovian transgression.

Keyword: bryozoans, Stenolaemata, Eleidae, reconstruction, Tubuliporida, Middle Jurassic, Callovian, Moscow Region