

УДК 564.7:551.7

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ МШАНОК ЕВРАЗИИ В ТЕЧЕНИЕ ФАМЕНА–ТУРНЕ

© 2021 г. З. А. Толоконникова^{a, b, *}

^aКубанский государственный университет, Краснодар, Россия

^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

*e-mail: zalatoi@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.02.2020 г.

После доработки 28.02.2020 г.

Принята к публикации 28.02.2020 г.

В результате изучения позднедевонско–раннемиссисипских мшанок Евразии установлены основные тенденции их морфологической эволюции на рубеже девона–карбона. С начала фаменского века и до конца турнейского возрастало разнообразие их вертикальных колоний: происходило разрастание везикулярной ткани у *Cystoporata*, изменение структуры стенок автозооидов у *Trepostomata*, усложнение полиморфизма у *Cryptostomata*, изменение строения прутьев у *Fenestrata*. Наиболее быстрые эволюционные изменения отмечены у рабдомезин из отряда *Cryptostomata*, выраженные в смене спирального расположения автозооидов на комплексное и высоком разнообразии гетерозооидов и стилей. Развитие в колониях мшанок килей, бугорков, защитных сеток, акантостилей и шпиков, очевидно, было связано с необходимостью защиты от хищников.

Ключевые слова: Мшанки, эволюция, морфология, девон, миссисипий, Евразия

DOI: 10.31857/S0031031X21010141

ВВЕДЕНИЕ

С ордовика по настоящее время мшанки широко представлены в различных водных биотопах планеты (Boardman et al., 1983; McKinney, Jackson, 1989; Hu, Spjeldnaes, 1991; Ma et al., 2015). Вероятными причинами столь длительного их существования рассматриваются модульная организация мшанок и высокая степень адаптации к различным условиям обитания (Горюнова, 1985; Горюнова и др., 2004; Ernst, 2019). Морфологическая эволюция этих колониальных организмов обусловлена комплексным воздействием разнородных факторов. Среди внутренних причин можно рассматривать нахождение отдельных групп на конкретной фазе эволюционного развития (экстенсивная дивергенция, расцвет, упадок или реликтовая фаза), способ реализации того или иного эволюционного пути (ароморфоз, дивергенция, гомеоморфия, параллелизмы) (Морозова, 2001; Горюнова и др., 2004). С другой стороны, очевидно, важное значение имели существовавшие конструктивные морфологии (структура стенки, развитие или отсутствие гетерозооидов) (Ernst, 2013a, b). К внешним факторам следует отнести глобальные процессы (трансгрессия–ре-

грессия, тектоническая активность, изменение климата и т.д.), а также воздействия со стороны биоты (конкуренция между мшанками разных отрядов, с иными бентосными группами, влияние хищников) (Ernst, 2013a, b). Кроме того, необходимо учитывать и причины локального характера: температуру и соленость воды, глубину, особенности субстрата (Nelson et al., 1988; McKinney, Jackson, 1989; Hageman et al., 1998; Tolokonnikova, Ernst, 2017). Комплексное воздействие условий окружающей среды значительно влияло на форму и строение колоний, вызывало появление или исчезновение в них конкретных структурных элементов.

Цель настоящей работы заключается в анализе морфологических изменений, происходивших у мшанок на протяжении 25.5 млн лет (с раннего фамена до позднего турне). Выбор конкретного временного интервала обусловлен важностью в эволюции рассматриваемых организмов. На границе девона–карбона завершилась смена раннепалеозойских мшанковых сообществ на позднепалеозойские, появились разнообразные внутренние структуры, получившие широкое развитие у каменноугольно–пермских родов. Учтены толь-

ко данные по территории Евразии, вследствие ограниченности сведений о находках позднедевонско–раннекаменноугольных мшанок на других континентах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фактической основой для анализа морфологических изменений мшанок, распространенных в фаменско–турнейских отложениях Евразии, послужила составленная автором база данных. В нее вошли: 1) сведения из всех доступных литературных источников, 2) данные переописанного автором музейного материала (коллекции А.М. Ярошинской и В.Д. Лаврентьевой) и 3) результаты обработки собственных сборов или сборов коллег (около 1200 экз.). Были дополнительно изучены фаменско–турнейские мшанки из коллекций В.П. Нехорошева (ЦНИГР музей), К.Н. Волковой (ЦСГМ СО РАН), В.Б. Тризны (ВНИГРИ), И.П. Морозовой, Т.Д. Троицкой, Р.В. Горюновой, В.Д. Лаврентьевой (ПИН) и А. Эрнста (Гамбургский ун-т). В итоге проанализировано 689 видов, которые по современным представлениям относятся к 127 родам, 41 семейству, четырем отрядам (Cystoporata, Trepostomata, Cryptostomata и Fenestrata). Ископаемые мшанки изучались в ориентированных шлифах, изготовленных из фрагментов их колоний, микроскопическим методом.

ФОРМА КОЛОНИИ И ПОЛИМОРФИЗМ ЗООИДОВ

Палеозойские мшанки строили разнообразные по форме колонии, которые можно рассматривать как совокупный результат филогенетической истории и адаптации к условиям окружающей среды (Hageman et al., 1997, 1998; Taylor, 2005). Развитие первичного зооида колонии – анцеструлы – могло начинаться на литокластике (гальке, песчинке, конкреции) или биокластике (створке раковины, части скелета различных существ), живых организмах (водорослях) (Hageman et al., 1998). Дальнейший рост колонии, помимо генетического контроля, зависел от комплекса локальных абиотических факторов, например, пищевых ресурсов, энергии, температуры и солености воды, скорости седиментации (McKinney, Jackson, 1989). Габитус колоний определялся формой, характером почкования и расположения автозооидов (рис. 1). У мшанок выявлена высокая степень конвергенции между крупными группами (Anstey, Pachut, 1995; Ernst, 2013b), а также гомеоморфия и параллелизмы (Астрова, 1978; Морозова, 2001; Горюнова, 2011).

На рубеже девона–карбона колонии мшанок характеризовались вертикальными конструкциями, благодаря которым снижалась конкуренция за площадь на субстрате между ними и с другими бентосными организмами. Кроме того, увеличивалась площадь поверхности колонии, орошаемой токами воды, несущими питательные вещества. Анализ строения колоний фаменско–турнейских мшанок из 43 местонахождений Центральной и Южной России показал доминирование ветвистых вертикальных форм в ранне- и позднефаменских мшанковых ассоциациях, и сетчатых – в турнейских (Tolokonnikova, Ernst, 2017). Подобное распределение колониальных форм соответствовало смене доминантов в этих ассоциациях: преобладание в позднем девоне трепостомат, а в раннем карбоне – фенестрат (Толоконникова, 2008; Gutak et al., 2008).

Изменение разнообразия форм колоний в рассматриваемом интервале, вероятно, было связано с осцилляциями площади и глубины морских бассейнов. Трансгрессии в самом конце фамена и в начале турне способствовали формированию на мелководном шельфе (средние глубины 80–200 м) разнообразных типов колоний мшанок. В благоприятных условиях (прогретые воды, нормальная соленость, невысокая энергия воды и низкая скорость седиментации) развивались преимущественно поднятые и приподнятые над субстратом колонии (сетчатые, прямые ветвистые, двуслойно-симметричные ветвистые и пластинчатые). Тонкие веточки мшанок, очевидно, росли в условиях неровностей микрорельефа дна на участках со спокойным движением воды. Инкрустирующие одно- и многослойные колонии формировались недалеко от береговой линии, поскольку они наиболее устойчивы в условиях активной гидродинамики и разнородности субстрата (McKinney, Jackson, 1989; Bone, Wass, 1990). Возрастание доли инкрустирующих колоний в мшанковых сообществах раннего–среднего фамена по сравнению с поздним франом было обусловлено постепенным обмелением бассейнов и, как следствие этого, изменениями солености воды и объема поступавшего терригенного материала, нарушением нормальной циркуляции вод, обеспечивавших мшанок пищей.

Проявившиеся в начале девона возрастание гетерогенности структурных типов сетчатых колоний фенестрат (пластинчатые, веерообразные, ветвистые, воронковидные и др.) и эволюционное преобразование формы автозооидов стали основой наибольшей значимости этой группы мшанок в каменноугольном периоде (Морозова, 2001). Колонии фенестрат были образованы свободными, анастомозирующими или соединенными

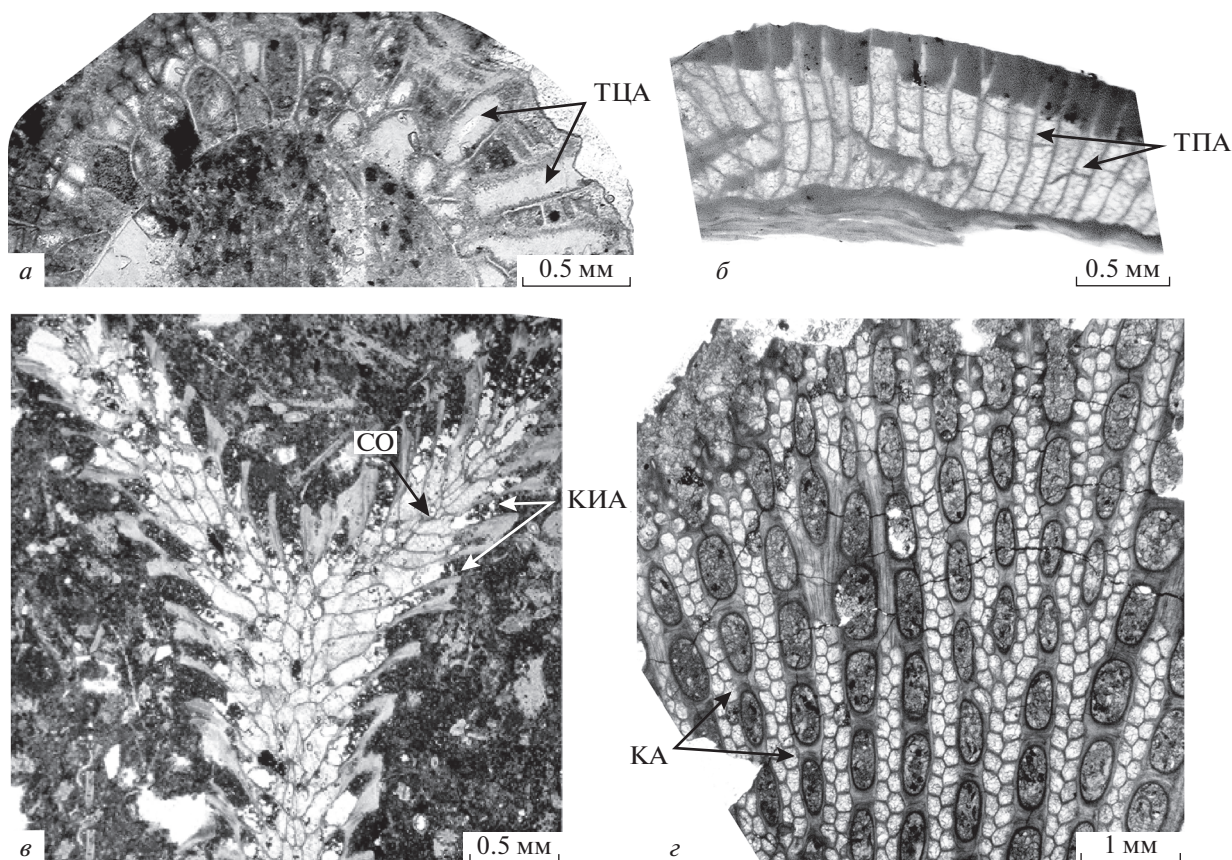


Рис. 1. Разнообразие форм колоний мшанок и автозоидов: *a* – однослойная инкрустирующая колония цистопоратной *Fistulipora praetubulosa* Lu, 1999 с трубчатыми цилиндрическими автозооидами (ТЦА), экз. КузГПА, № 4/41.1; Россия, Курганская обл., скв. Восточно-Курганская 49, глуб. 767.5 м; верхний девон, фамен, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*–*Quasiendothyra communis*; *б* – инкрустирующая однослойная колония трепостоматной *Leptotrypa lipovkiensis* Tolokonnikova et Pakhnevich, 2019 с трубчатыми призматическими автозооидами (ТПА), голотип СибГИУ, № 12/14.2; Россия, Липецкая обл., местонахождение у с. Липовка; верхний девон, фамен, задонский горизонт; *в* – тонковетвистая колония криптостоматной *Nikiforovastylus ourthensis* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015 с колечкато-изогнутыми автозооидами (КИА) и срединной осью (СО), голотип Льежский ун-т, ULg PDS-72i; Бельгия, Динантский синклиорий, разрез Pont-de-Scau, слой 72; верхний девон, фамен, формация Comblain-au-Pont; *г* – сетчатая пластинчатая колония фенестратной *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958) с коробочковидными автозооидами (КА), экз. ПИН, № 1613/412; Нахичевань, Геранкаласинский разрез; верхний девон, фамен, аршакиахбюрская свита, местная брахиоподовая зона *julii*–*nigra*.

ми перекладинами прутьями. Потoki воды омывали фронтальную поверхность колонии с расположенными на ней апертурами автозоидов, и проходили через петли или свободные промежутки между прутьями, обтекая дорсальную сторону, где апертуры отсутствовали (Cowen, Rider, 1972; Морозова, 1987; McKinney, Jackson, 1989). Кили, разделявшие ряды апертур автозоидов, и бугорки на прутьях, помимо защитных функций, очевидно, были важны для регуляции гидродинамической ситуации вокруг автозоидов и усиления эффективности питания (McKinney, 1981; Ernst, 2013b; Suarez Andres, Wyse Jackson, 2015). Наивысшего расцвета среди фенестрат в начале карбона достигли мшанки семейства *Fenestellidae* King, 1849 с билатеральной симметрией прутьев, сфор-

мированных двумя рядами чередующихся автозоидов. Они составляли 70–80% мшанковых ассоциаций (Морозова, 2001, с. 35). Наибольшим видовым разнообразием (4–9 видов одного рода) в фаменско–турнейских отложениях Евразии отличались мшанки родов *Rectifenestella* Morozova, 1974, *Spinofenestella* Termier et Termier, 1971 и *Fenestella* Lonsdale, 1839 с пластинчатыми, вееро-видными или бокаловидными сетчатыми колониями.

К самому началу турне приурочен расцвет семейства *Acanthocladiidae* Zittel, 1880 (Морозова, 2001), связанный с появлением таких родов, как *Arborocladia* Nekhoroshev, 1956, *Pseudopolypora* Morozova et Lisitsyn, 1996 и с обильным возникновением новых видов у уже существовавших родов.

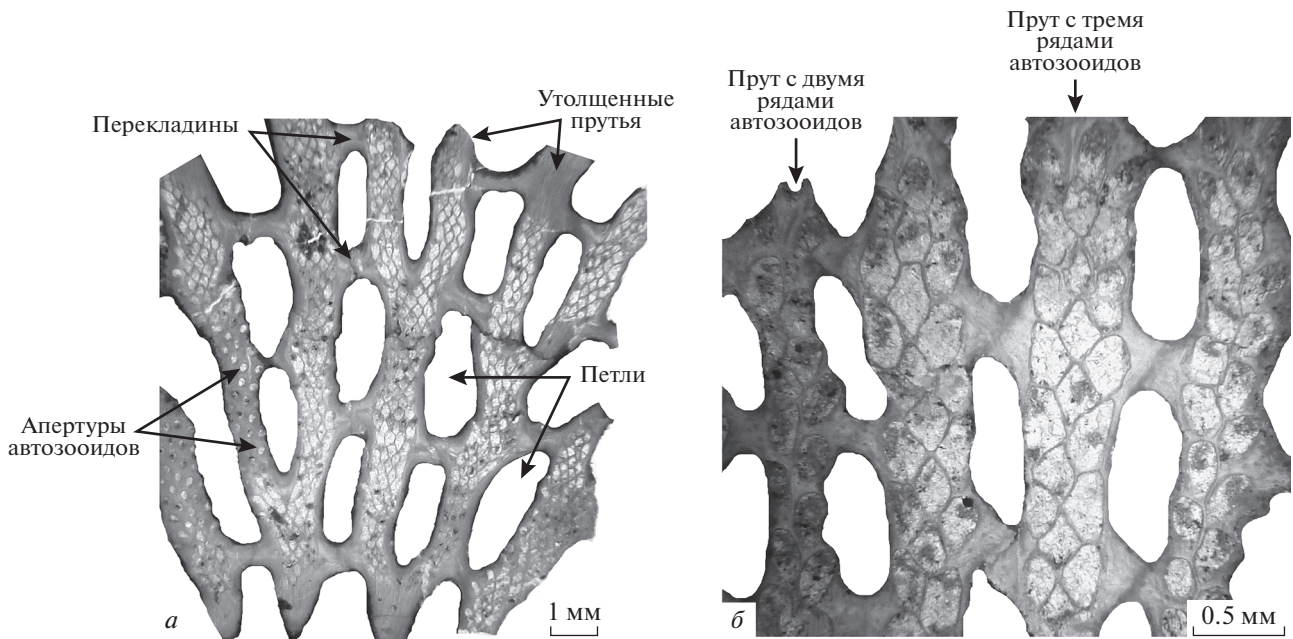


Рис. 2. Мшанки семейства Acanthocladidae: *a* – крупнопетлистая сетчатая веероидная колония *Mackinneyella macsoyana* (Ulrich, 1890), экз. КузГПА, № 4/31.1; Россия, Курганская обл., скв. Восточно-Курганская 44, глуб. 454.0–466.3 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус; *б* – мелкопетлистая сетчатая колония *Polyporella bisectiataformis* (Nekh., 1956), экз. КузГПА, № 4/31a.1; местонахождение то же, глуб. 497.0–506.4 м; возраст тот же.

Мшанки семейства Acanthocladidae отличались усложненными структурными типами колоний (утолщенные прямые или волнистые прутья, свободные либо соединенные перекладинами или анастомозами), развитием прутьев, состоявших из двух–шести рядов автозооидов, присутствием на перекладинах автозооидов, обилием бугорков на обеих сторонах колонии (рис. 2). Значительное увеличение количества автозооидов, формировавших прутья, проявилось и у возникшего в раннем турне семейства Fenestraliidae Morozova, 1963, существовавшего до конца перми. Вероятно, возраставшее количество автозооидов на прутьях было коррелятивно связано с уменьшением на рубеже девона–карбона количества и разнообразия фитопланктона (зеленые водоросли, диатомеи, цианобактерии, акритархи), являвшегося пищей для мшанок (Schwark, Empt, 2006; Strother, 2008; Riegel, 2008). Некоторые авторы связывают это явление с концентрацией углекислого газа (Bernier, 2006) или со сменой теплого климата на более прохладный (Lakin et al., 2016). Полиморфизм фенестрат в фамене–турне был слабо выражен. Кроме автозооидов, известны только микрозооиды у рода *Permofenestella* Morozova, 1974 (Yang et al., 1988), с которым связывается некоторое увеличение разнообразия фенестеллид в начале турне.

Криптостоматные мшанки Евразии относятся к подотрядам *Ptilodictyina* Astrova et Morozova,

1956 и *Rhabdomesina* Astrova et Morozova, 1956. Птилодиктиинам, находившимся, по мнению Горюновой (2007), в реликтовой фазе эволюционного развития, в фамене–турне были свойственны различные формы колонии (ветвистые, пластинчатые и др.), преимущественно с двуслойно-симметричным планом строения. С середины до конца фамена появились и исчезли роды *Junggarotrypa* Lu, 1999, *Geranopora* Gorjunova, 2007, *Mysticella* Gorjunova, 2007 (рис. 3, б, з) и *Tamaroclema* Gorjunova, 1992, у которых гетерозоиды были представлены только актинотостилями. В турне птилодиктиины были представлены родами *Taeniodictya* Ulrich, 1888 и *Intrapora* Hall, 1883. Виды *Intrapora*, возникшие в середине девона, отличались двуслойно-симметричными пластинчатыми колониями с обильными метазооидами. Билатеральный план строения, с которым связана работа лофофоров на обеих сторонах колонии во время фильтрации воды, был, очевидно, эффективнее при направленном ее орошении. Кроме птилодиктиин, этот план строения известен у цистопоратных мшанок подотряда *Hexagonellina* Crockford, 1947, у родов *Sulcoretopora* d’Orbigny, 1849 и *Meekopora* Ulrich, 1889, а у трепостоматных мшанок подотряда *Amplexoporina* Astrova, 1965 – у родов *Triznotrypa* Lavrentjeva, 1997 и *Petalotrypa* Ulrich, 1890 (рис. 3, а, в).

Параллельное развитие у птилодиктиин (*Cryptostomata*) и амплексопорин (*Trepostomata*)



Рис. 3. Пример параллелизма у мшанок отрядов Trepostomata и Cryptostomata – билатеральные колонии с мезотеккой и акантостилиями: *a, в* – *Petalotrypa proprius* (Tolokonnikova, 2006), голотип КузГПА, №4/5.1: *a* – поперечное сечение, *в* – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Невский разрез; верхний девон, фамен, подонинский горизонт; *б, г* – *Mysticella sarcosancta* Gorjunova, 2007, экз. ПИН, № 1613/695: *б* – поперечное сечение, *г* – тангенциальное сечение; Армения, юж. склон г. Бирали-Кузей; верхний девон, фамен, шамамидзорская свита, местная брахиоподовая зона *ghorensis*–*patiricus*.

билатеральных колоний и стилей отражает один из результатов адаптации разных мшанок к сходным условиям окружающей среды. У криптостоматных мшанок рода *Mysticella* и трепостоматных мшанок рода *Petalotrypa* колонии ветвистые двуслойно-симметричные с мезотеккой, редкими актинотостилиями или акантостилиями соответственно (рис. 3).

Исключительно прямые ветвистые колонии рабдомезин со средним диаметром 0.5–1.5 мм отличались спиральной формой роста, увеличивавшей их устойчивость и прочность в освоенных экологических нишах (Горюнова, 1985). Межзооидальные образования в колониях этих мшанок были довольно разнообразно представлены: тектизооидами (*Clausotrypa* Bassler, 1929 и *Pseudoneumatopora* Balakin, 1974), метазооидами (*Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 и *Mediapora* Trizna, 1958), макроакантостилиями [*Rhombopora* Meek, 1872 и *Klaucena* (*Klaucena*) Trizna, 1958], актинотостилиями (*Rhenishella* Tolokonnikova, Ernst et Herbig, 2014 и *Primorella* Romanchuk et Kiseleva, 1968), пауристелиями у рода *Paranicklesopora* Gorjunova, 1988 и порами. В колониях большинства родов сочетались гетерозооиды и стили. В ходе эволюции рабдомезин на рубеже девона–карбона происходило постепенное усложнение морфологии и усиленное видообразование у ведущих родов, хорошо прослеживающиеся на примере *Nikiforovella*. Появившись в начале фамена с видом *N. nitida* Troitzkaya, 1979, этот род к концу турне насчитывал 11 видов (Толоконникова, 2017). Тонкие веточки мшанок *Nikiforovella* (диаметром 0.60–1.95 мм) об-

разовывались почковавшимися вокруг спиральной оси автозооидами, промежутки между которыми заполнялись метазооидами и акантостилиями. Метазооиды выполняли функции укрепления колонии и связи между автозооидами. С начала фамена до конца турне возрастало количество метазооидов (от 1–2 до 5–8 на площадке между аперттурами) и увеличивался их диаметр (от 0.02–0.04 до 0.03–0.06 мм). Характер расположения метазооидов вокруг апертур на поверхности колоний менялся в сторону его хаотичности. Аналогичная тенденция проявилась у выполнявших защитную функцию акантостилей: в течение фамена–турне происходило увеличение их количества вокруг одной аперттуры (от 2–3 до обильных). К концу турнейского века беспорядочное расположение акантостилей у *Nikiforovella* почти полностью заменило закономерное, характерное для фаменских представителей этого рода (Толоконникова, 2017).

К концу фамена приурочена вспышка образования родов и семейств у рабдомезин. Анализ динамики родового разнообразия криптостомат на рубеже девона–карбона (Tolokonnikova, 2019) демонстрирует большое количество как появившихся, так и вымерших родов этих мшанок. Их морфологическое разнообразие характеризует узкую специализацию (теломорфоз), связанную с приспособлением к особым условиям существования локального или регионального масштаба. Изменение этих условий вызывало их гибель. В течение фамена появилось и вымерло три рода рабдомезин с упрощенной организацией коло-

ний: *Rhenishella Tolokonnikova*, Ernst et Herbig, 2014 (только акантостили), *Pseudoascopora Gorjunova*, 1985 (пучок первичных зооидов и актинотостили), *Nikiforovastylus Tolokonnikova*, Ernst, Poty et Mottequin, 2015 (метазооиды и актинотостили). Мшанки рода *Irmorella Gorjunova*, 1985 с единственным первичным зооидом в центре колонии и редкими метазооидами, возникнув в конце фамена, уже в первой половине турне исчезли из морских бассейнов планеты. Сравнительно успешной эволюционной инновацией стало почкование автозооидов вокруг осевого зооида (род *Rhabdomeson Young et Young*, 1874) или пучка осевых зооидов (род *Ascopora Trautschold*, 1876) с дополнительным развитием вокруг них вторичных зооидов, макроакантостилей, актинотостилей и пор. Перечисленные роды просуществовали до конца перми, испытав расцвет видообразования в карбоне. В конце фамена рабдомезины достигли наивысшей степени полиморфизма, более до конца палеозоя не обновлявшегося.

Фаменские трепостоматы формировали радиальные ветвистые, двуслойно-симметричные пластинчатые и ветвистые, обрастающие, массивные колонии с различно выраженной степенью полиморфизма. Кроме автозооидов, были развиты эксилязооиды, как у *Eridotrypella Duncan*, 1939, *Cyphotrypa Ulrich et Bassler*, 1904, *Lepotrypella Vinassa et Regny*, 1921, мезозооиды – у *Neotrematorpora Morozova*, 1960, *Minussina Morozova*, 1960, акантостили – у *Leioclema Ulrich*, 1882. У большинства вымерших в фамене родов трепостомат колонии были разнообразными, как, например, у *Anomalotoechus Duncan*, 1939, *Cyphotrypa Ulrich et Bassler*, 1904, *Schulgina Morozova*, 1957, *Microcampylus Duncan*, 1939. У вида *Atactotoechus cellatus Tolokonnikova*, 2010, обитавшего в подонинское время (средний фамен) в Кузнецком бассейне, колонии ветвистые и инкрустирующие, у позднетурнейского *A. vaulxensis Ernst, Tolokonnikova et Poty*, 2017 из Намюрского бассейна Бельгии – только ветвистые (Tolokonnikova, 2010; Ernst et al., 2017). Виды *Anomalotoechus promiscuus Lavrentjeva*, 1974 и *Schulgina zushaensis Lavrentjeva*, 1974 из задонско–лебедевских отложений (нижний–средний фамен) Русской платформы характеризуются инкрустирующими, массивными и ветвистыми колониями (Лаврентьева, 1974). Они формировались во внутренней части мелководного шельфа в периодически изменявшихся условиях (углубление/обмеление) бассейна. Появившиеся в конце девона роды характеризовались преимущественно ветвистыми формами: *Tabulipora Young*, 1883, *Stenopora Lonsdale*, 1884, *Nikiforopora Dunaeva*, 1964. В целом к началу визе произошло снижение разнообразия

колониальных форм трепостомат (Tolokonnikova, 2019). Можно заметить, что ветвистая прямая колония являлась довольно широко распространенной формой среди палеозойских мшанок. Ее ветви, поднятые над субстратом, имели большую площадь орошения токами воды, несущей пищевые ресурсы. Однако тонковетвистая колония уязвима при сильной подвижности вод, поэтому она тяготела к относительно гидродинамически спокойным участкам дна (Cheetham, Thomsen, 1981). У появившихся в фамене трепостомат повышение устойчивости и прочности ветвистых колоний достигалось за счет расширения эндозоны и, соответственно, увеличения диаметра колонии, как у мшанок родов *Rhombotrypella Nikiforova*, 1933 и *Nikiforopora Dunaeva*, 1964, или за счет возрастания количества и/или размеров гетерозооидов. Толстоветвистые колонии были более устойчивы к активным движениям воды и могли колонизировать верхнюю литораль.

Цистопораты отличались преобладавшими в фамене инкрустирующими колониями, как у *Fistulipora McCoy*, 1849 и *Cyclotrypa Ulrich*, 1896. Однако наряду с ними были пластинчатые, массивные, реже ветвистые – у *Eofistulotrypa Morozova*, 1959. Инкрустирующие колонии в определенных условиях имели преимущество перед другими формами роста: обрастая любой тип субстрата (Bone, Wass, 1990), они быстро осваивали большую площадь и сохраняли устойчивость к различным внешним воздействиям (McKinney, Jackson, 1989). Полиморфизм у цистопорат не был выражен. Во второй половине турне появились новые роды *Fistulamina Crockford*, 1947 и *Ramipora Toula*, 1875 с ленточно-ветвистой формой колоний и с коленчато-изогнутыми более крупными автозооидами. Подобная форма автозооидов считается продвинутой. Она сменила преобладавшую в фамене трубчатую и, очевидно, обеспечивала дополнительную защиту полипидов. Для всех родов цистопоратных мшанок характерно развитие везикул. Их количество в колониях от фамена к турне увеличивалось. Это можно связать с тем, что везикулы придавали дополнительную устойчивость поднимавшимся над субстратом ветвистым, сетчатым, двуслойно-симметричным колониям, доля которых возрастала к началу карбона. Помимо конструктивной функции, обилие везикул увеличивало расстояние между крупными апертурами. Подобный факт был, очевидно, благоприятен для полного раскрытия короны щупалец и создания ресничками более энергично направленного тока воды ко рту (McKinney, Jackson, 1989). Мшанки с крупными полипидами и лофофорами могли потреблять бо-

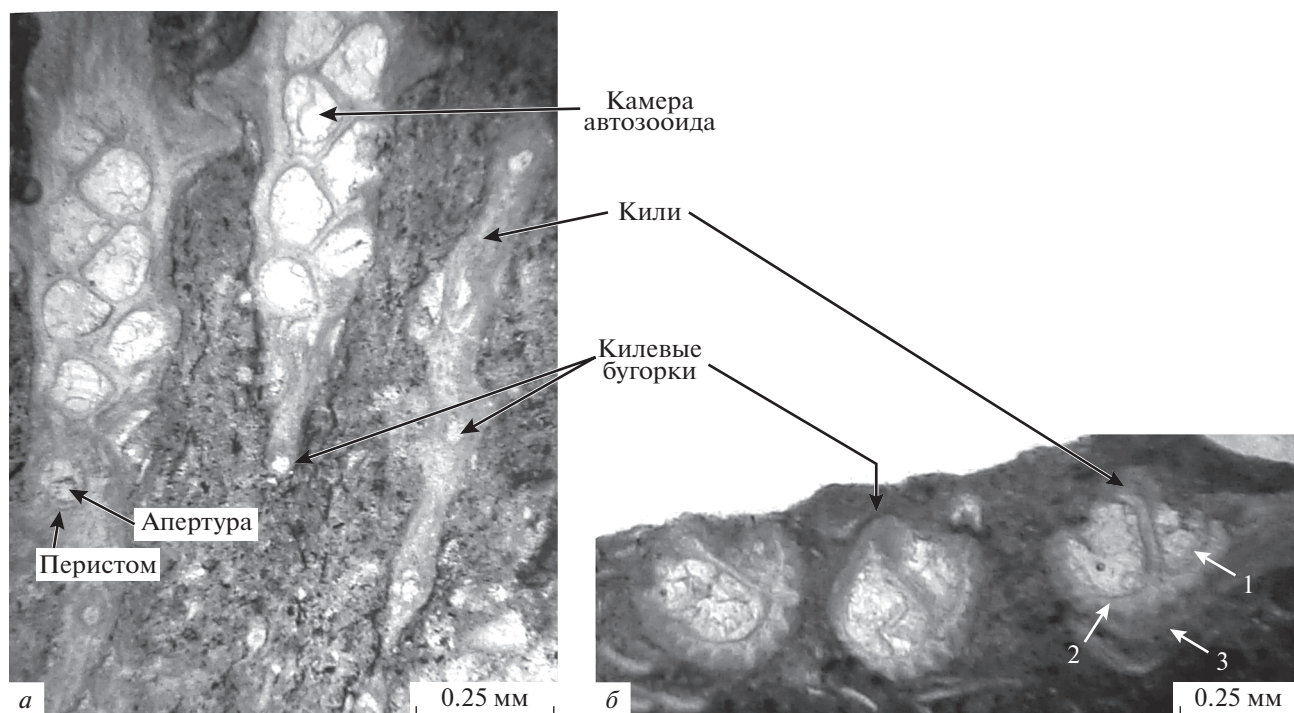


Рис. 4. Автозоиды *Rectifenestella* aff. *nododorsalis* (Ulrich, 1890), экз. КузГПА, № 4/35.1: *a* – округлая апертура с перистомом, тангенциальное сечение; *б* – слои стенок автозооида: внутренний известковый (1), срединный (2) и наружный пластинчатый (3), поперечное сечение; Россия, Курганская обл., скв. Восточно-Курганская 44, глуб. 497.0–506.4 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

лее крупные частицы пищи, чем мшанки с мелкими автозооидами (Ernst, 2013b).

У цистопорат и трепостомат развивались также макулы и монтикулы, образованные крупными автозооидами, как, например, у родов *Ratingella* Ernst, Tolokonnikova et Herbig, 2015, *Fistulipora*, и/или скоплениями гетерозоидов (роды *Triznotrypa* Lavrentjeva, 1997, *Petalotrypa* Ulrich, 1890). Развитие таких структур на поверхности колоний способствовало усилению циркуляции вод, как поступающих, несущих питательные частицы, так и отфильтрованных (Taylor, 1979; Anstey, 1987; Ernst, 2013b).

ХАРАКТЕРИСТИКА АВТОЗООИДОВ

Форма автозоидов, структура их стенок и внутризоеидальные образования мшанок претерпевали на рубеже девона–карбона определенные изменения.

У фаменско-турнейских фенестрат в полости укороченно-трубчатых, грушевидных автозоидов (McKinney, 1981; Snyder, 1991; Морозова, 2001) развивались одна или две гемисепты (напр., у рода *Minilya* Crockford, 1944), но у некоторых родов гемисепты не были развиты (у *Narynella* Morozova, 2001). Возможно, эти структуры слу-

жили для прикрепления мышц-ретракторов, регулировавших положение шупалец (Blake, 1983). Отсутствие гемисепт у некоторых родов также можно связать с процессом избирательной фоссилизации или сохранностью материала. Автозоиды открывались на поверхности колонии округлыми апертурами с перистомом (рис. 4, *a*), часто несущим бугорки, шипики, как у рода *Rectifenestella* Morozova, 1974. Стенки автозоидов у фенестратных мшанок трехслойные (рис. 4, *б*). Толщина наружного пластинчатого слоя стенок возрастала от фамена к турне (напр., у рода *Hemistrypa* Phillips, 1841).

Для криптостомат характерно расположение овальных апертур правильными диагонально-пересекающимися рядами. На протяжении 25.5 млн лет ширина апертур увеличивалась. Например, у *Nikiforovella* этот показатель возрос в среднем от 0.09 мм у фаменских видов до 0.12 мм у турнейских (Толоконникова, 2017). Возможно, это было связано с похолоданием в миссисипии (Davydov et al., 2012). Согласно исследованиям ряда авторов (O’Dea, Okamura, 1999; Taylor, 2005), размер зоидов у современных мшанок возрастает при пониженных значениях температуры. Крупные полипиды могли продуктивнее фильтровать водные потоки, насыщенные пищевыми частицами.

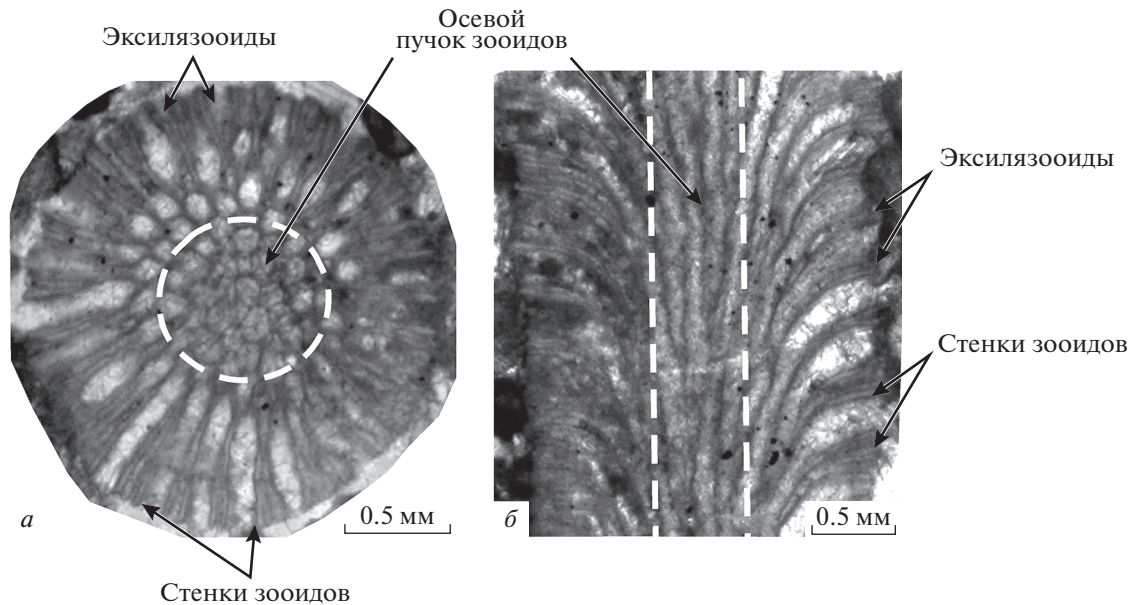


Рис. 5. *Eodyscritella clatrata* Troizkaya, 1970, экз. КузГПА, № 4/12а.1: а – поперечное сечение, б – продольное сечение; Россия, Кемеровская обл., Топкинский разрез; верхний девон, фамен, топкинский горизонт.

В результате секреции стенок в полости трубчатых призматических или цилиндрических автозооидов криптостоматных мшанок могли развиваться гемисепты, как, например, у *Paranicklespora Gorjunova*, 1988 и *Orthopora Hall*, 1886, или диафрагмы, как у *Primorella Romantchuk et Kiseleva*, 1968 и *Rhabdomeson Young et Young*, 1874. Образование диафрагм у представителей типа *Bryozoa* связывают с дегенерацией полипидов и их последующей регенерацией (Горюнова, 1985).

У цистопорат автозооиды почковались от эпителии и развивались вертикально или под небольшим углом. На поверхности колонии они открывались округлыми аперттурами с развитыми лунариями, как у рода *Eridopora Ulrich*, 1882, или слабо выраженными, как у *Cyclotrypa Ulrich*, 1896 и *Velbertopora Tolokonnikova, Ernst et Herbig*, 2014. В полости автозооидов у единичных родов присутствовали гемисепты, например, у *Meekopora Ulrich*, 1889.

Для трепостомат конец девона был временем максимального развития морфологической специализации (Горюнова и др., 2004; Ernst, 2013а, б). Одним из ее направлений на рубеже девона–карбона стало изменение структуры стенок автозооидов в экзозоне за счет их утолщения (семейства *Stenoporidae Waagen et Wentzel*, 1886, *Dyscritellidae Dunaeva et Morozova*, 1967, *Aisenvergiidae Dunaeva*, 1964, *Anisotrypidae Dunaeva et Morozova*, 1967). Длительно существовавшие роды, как, например, *Dyscritella Girty*, 1911, отличаются умеренным отложением кальцита в стенках цистиды. У вида

D. perforata Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015, распространенного в отложениях Струниан Динантского синклинория Бельгии, толщина стенок автозооидов в экзозоне 0.02–0.05 мм, а у его вероятного потомка *D. ornata Tolokonnikova, Ernst et Poty*, 2015 из низов турне того же бассейна – 0.02–0.045 мм (Tolokonnikova et al., 2015а, б). Крайне неравномерное утолщение экзозональных стенок у эндемичных родов *Aisenvergia Dunaeva*, 1964 и *Volnovachia Dunaeva*, 1964, возможно, привело к чрезмерному сужению полости автозооидов, что обусловило кратковременное существование этих родов в самом конце фамена (Tolokonnikova, 2019). Развитие гипертрофированных стенок у узкоспециализированного рода *Eodyscritella Troizkaya*, 1970 также не способствовало его длительному существованию (рис. 5). Одним из вариантов разрастания экзозональных стенок было образование в них полых расширений – “чётков”, например, у мшанок родов *Triplopora Troizkaya*, 1970 и *Schulgina*, исчезнувших к концу фамена. У семейства *Atactotrichidae Duncan*, 1939, мшанки которого почти полностью вымерли на границе девона–карбона, были, очевидно, исчерпаны адаптивные возможности. Только мшанки родов *Leptotrypella Vinassa et Regny*, 1921 и *Leptotrypa Ulrich*, 1883 продолжали существовать до позднего карбона (Астрова, 1978).

В течение фамена–турне происходила начавшаяся в раннем девоне смена многоугольной формы апертур автозооидов на овально-округлую

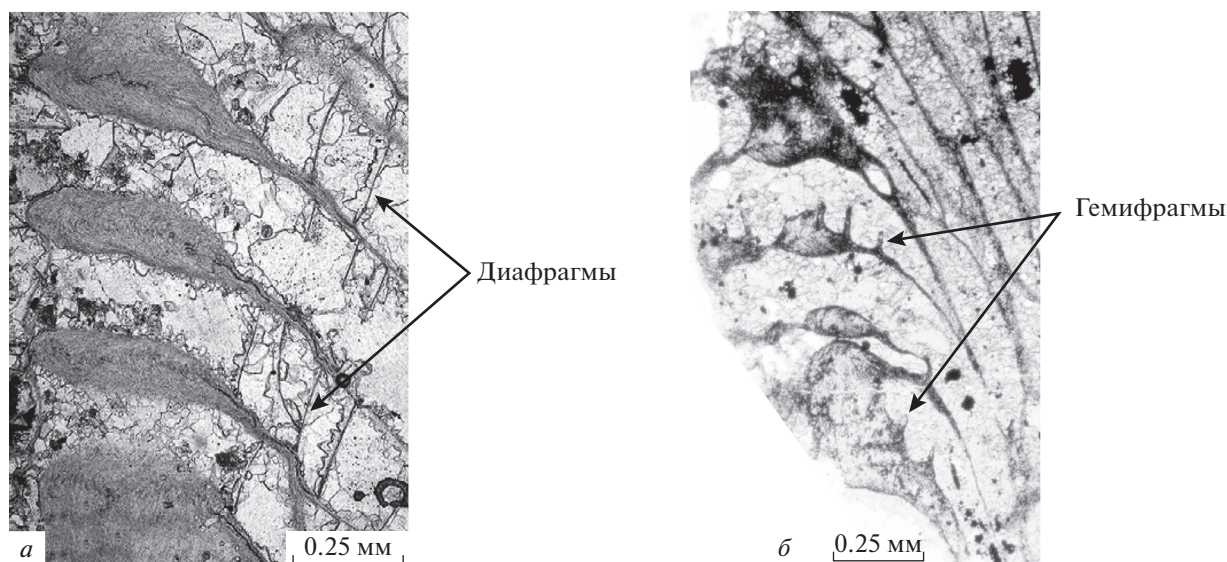


Рис. 6. Внутризоидальные структуры трепостоматных мшанок (в продольном сечении): *a* – *Atactotoechus vaulxensis* Ernst, Tolokonnikova et Poty, 2017, голотип Льежский ун-т, ULg. PA.Mil./1c; Бельгия, карьер Le Milieu около дер. Vaulx; нижний карбон, турнейский ярус, Ivorian подъярус, формация Tournai (Providence Mb.); *b* – *Tabuliporella nakhichevanica* Tolokonnikova, 2016, экз. ПИН, № 1613/719-3; Нахичевань (Азербайджан), разр. №11, слой 22; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус, местная брахиоподовая зона tornacensis–michelini.

(Астрова, 1978; Горюнова и др., 2004). Примером могут служить мшанки родов *Eridotrypella* и *Nikiforopora*. У вида *E. danzikensis* Tolokonnikova, 2016 (ранний фамен) апертуры многоугольно-округлые, у *E. stellata* Tolokonnikova, 2007 (поздний фамен) – овальные (Толоконникова, 2007, 2016а). У *N. jurgensis* Tolokonnikova, 2010 в позднем фамене апертуры были вытянутые многоугольные, а в позднем турне они стали овальными и округлыми, как у *N. arpaensis* Tolokonnikova, 2016 (Tolokonnikova, 2010; Толоконникова, 2016б).

Интересным фактом является формирование у ветвистых колоний трепостоматных мшанок родов *Rhombotrypella* и *Eodyscritella* (рис. 5) осевого пучка автозооидов в эндозоне, который аналогичен пучку первичных (осевых) зооидов рабдомезин (напр., у родов *Pseudoascopora*, *Ascopora*). Наличие осевого пучка зооидов у ветвистых колоний мшанок разных отрядов можно рассматривать как явление параллелизма. Такой пучок увеличивал диаметр колонии в целом и способствовал усилению прочности конструкций. В полости автозооидов трепостомат развивались разнообразные микроструктуры: гемифрагмы (род *Tabuliporella*), диафрагмы – у родов *Anomalotoechus*, *Atactotoechus* (рис. 6) и цистифрагмы – у рода *Eridocampylus*. Гемифрагмы могли развиваться совместно с диафрагмами. У представителей рода *Nikiforopora* количество этих структур в полости автозооида с середины фамена (*N. jurgensis* Tolokonnikova, 2010) до позднего турне

(*N. arpaensis* Tolokonnikova, 2016) было постоянно: 1–2 гемифрагмы и 1–2 диафрагмы (Tolokonnikova, 2010; Толоконникова, 2016б).

ЗАЩИТНЫЕ СТРУКТУРЫ

Поедание мшанок различными животными (рыбами, моллюсками, членистоногими, иглокожими) рассматривается как одна из причин развития у них защитных морфологических адаптаций (McKinney et al., 2003; Lidgard, 2008). Пассивная защита от хищников осуществлялась у мшанок разных отрядов различными способами. У фенестрат происходило формирование прочных массивных сетчатых колоний и шипов на перистоме апертур, разрастание килей на прутьях, килевых бугорков (рис. 2, 4), образование защитных сеток (=суперструктуры) (McKinney, 1987; Ernst, 2013а). Защитные сетки получили наибольшее развитие в начале девона в семействе *Semicosciniiidae* Morozova, 1987. К концу девонского периода большинство узкоспециализированных родов семикосциниид исчезло, а единичные выжившие роды вымерли в турнейском (*Qudrisemicoscinium* Plamenskaya, 1991, *Semicoscinium* Prout, 1859) или в визейском (*Eosemucoscinium* Morozova, 1987) веках. Данный факт связывают со снижением “давления” хищников (Vambach, 1999; Sallan et al., 2011) и уменьшением активности гидродинамического режима из-за углубления бассейнов, вследствие глобальной трансгрессии в

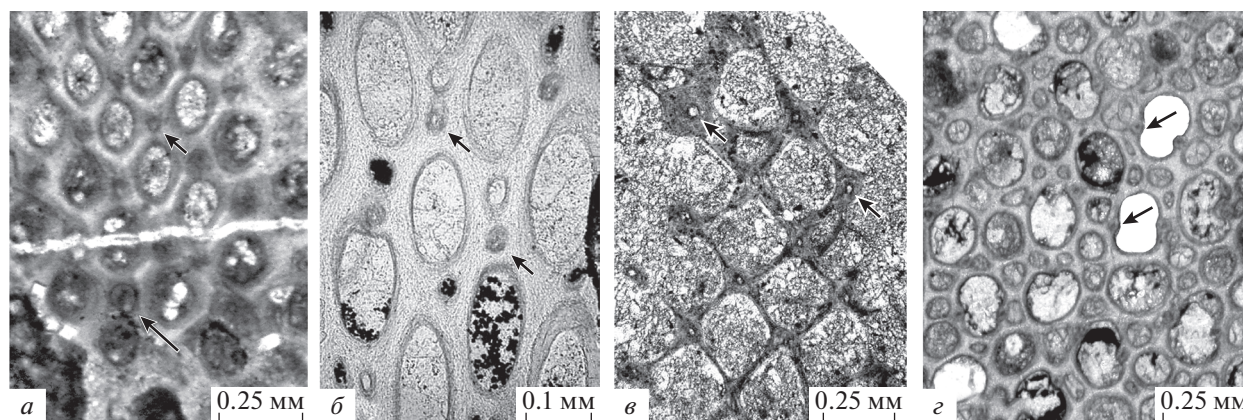


Рис. 7. Акантостили (указаны стрелками) у мшанок разных отрядов (в тангенциальном сечении): *a* – криптостоматная *Rhombopora floriformis* Trizna, 1958, экз. КузГПА, № 4/49; Россия, Кузнецкий бассейн, Костенковский разрез; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт; *b* – криптостоматная *Nikiforovella cavernosa* (Nekhoroshev, 1932), экз. Геол. ин-т Кельнского ун-та, GIK 2500 (V4-13b); Германия, Рейнские горы, скв. Velbert, глуб. 103.8–131.5 м; верхний девон, фамен, формация Velbert; *v* – трепостоматная *Tabulipora corticosa* Nekhoroshev, 1956, экз. КузГПА, 4/50; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Прокопьевский-2; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт; *z* – трепостоматная *Leioclema numerosum* Morozova, 1961, экз. КузГПА, № 4a/2.1; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Косой Утес; верхний девон, фамен, косоутесовский горизонт.

раннем карбоне (Наг, Schutter, 2008). Однако для мшанок с аналогичными защитными сетками, принадлежавших к родам *Hemitrypa* и *Pseudounitrypa* Nekhoroshev, 1926 (семейство *Fenestellidae* King, 1849), эти обстоятельства не стали лимитирующими, они существовали до конца карбона и начала перми соответственно.

У криптостомат в рассматриваемом интервале на поверхности колоний развивались бугорки, крупные макроакантостили (род *Rhombopora*) и/или обильные мелкие микроакантостили (рис. 7, *a*).

У трепостоматных мшанок в возникшем в среднем фамене семействе *Stenoporidae* до конца перми происходило равномерное (реже неравномерное) утолщение стенок автозооидов в экзозоне, например, у родов *Rhombotrypella*, *Stenophragmidium* Bassler, 1952, *Nikiforopora*, *Tabulipora*. У трепостомат также развивались для защиты многочисленные акантостили (рис. 7, *v*, *z*). С раннего фамена до позднего турне прослежено два направления изменения указанных стилей. У одних родов (*Atactotoechus*, *Eridotrypa* Ulrich, 1893, *Leptotrypa*) выявлена тенденция уменьшения размера акантостилей при возрастании их количества. У среднефаменной мшанки *Atactotoechus cellatus* Tolokonnikova, 2010 вокруг каждой апертуры было 3–5 акантостилей диаметром 0.025–0.05 мм, у позднетурнейской *A. vaulxensis* Ernst, Tolokonnikova et Poty, 2017 – 0–1 акантостиль диаметром 0.01–0.02 мм (Tolokonnikova, 2010; Ernst et al., 2017). У других родов (*Dyscritella* Girty, 1911,

Eostenopora Duncan, 1939) происходила их дифференциация по размерам (крупные и мелкие) в пределах одной колонии. Например, позднефаменный вид *Dyscritella perforata* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015 из Намюро-Динантского бассейна характеризовался 2–6 акантостиллями диаметром от 0.015 до 0.045 мм вокруг одной апертуры, а его турнейский потомок *D. ornata* Tolokonnikova, Ernst et Poty, 2015 из того же бассейна – 2–8 акантостиллями, диаметром от 0.015 до 0.06 мм (Tolokonnikova et al., 2015a, b). Длительно существовавшие роды (напр., *Leioclema* Ulrich, 1882) отличались обилием крупных акантостилей, которые вдавались в апертуры, придавая им тем самым петалоидный облик (рис. 7, *z*).

Параллелизмы среди акантостилей у представителей отрядов *Trepostomata* и *Cryptostomata* (рис. 7) являются результатом не только прикрепленного образа жизни, но и таких сходных условий существования, которые требовали развития структур для защиты от хищников. У цистопорат такие защитные структуры на поверхности колоний в рассматриваемом интервале не выявлены.

ВЫВОДЫ

В трех из четырех рассматриваемых отрядов под воздействием условий обитания эволюция шла по пути выработки разных форм колоний при доминировании к концу турне вертикальных поднятых над субстратом. Их разнообразие возраста-

ло у цистопорат, и у наиболее развитых в карбоне фенестрат, но оно снижалось у трепостомат;

– у большинства мшанок происходило увеличение экзозонального скелета (за счет разрастания везикулярной ткани у цистопорат, утолщения и изменения структуры стенок автозооидов у трепостомат, усложнения полиморфизма у криптостомат, утолщения и изменения строения прутьев у фенестрат);

– у рабдомезин (отряд *Cryptostomata*) изменялась внутренняя структура колоний (образование срединной оси, комплексная упаковка автозооидов), их эволюция шла по пути теломорфоза;

– в трех из четырех рассматриваемых отрядов развивались защитные структуры (кили, бугорки, защитные сетки у фенестрат; акантостили и утолщенные стенки автозооидов в экзозоне у трепостомат; акантостили, шипики и бугорки у криптостоматных рабдомезин);

– у мшанок отрядов *Trepostomata* и *Cryptostomata* изменялась форма автозооидов и апертур, в полости автозооидов развивались различные внутренние структуры (гемисепты, диафрагмы, гемифрагмы, цистифрагмы).

* * *

Автор благодарна коллегам, предоставившим каменный материал или способствовавшим изучению музейных коллекций: О.Б. Вейс, Т. Кампену, Л.В. Нехорошевой, О.П. Мезенцевой, Г.А. Мизенсу, А.В. Пахневичу, Л.Г. Пороховниченко, Э. Потти, О.А. Родине, Х.-Г. Хербигу и А. Эрнсту. За критический просмотр рукописи и ценные замечания, способствовавшие ее улучшению, автор признательна Л.А. Висковой. Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проект 18-05-00245а) и в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астрова Г.Г.* История развития, система и филогения мшанок отряда *Trepostomata*. М.: Наука, 1978. 240 с.
- Горюнова Р.В.* Морфология, система и филогения мшанок (отряд *Rhabdomesida*). М.: Наука, 1985. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 208).
- Горюнова Р.В.* Новые криптостомидные мшанки из верхнего девона Закавказья и некоторые аспекты эволюции отряда *Cryptostomida* // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 12–23.
- Горюнова Р.В.* Семейство *Coelotubuliporidae* fam. nov. и морфологические параллелизмы в эволюции мшанок // Палеонтол. журн. 2011. № 5. С. 37–49.
- Горюнова Р.В., Марков А.В., Наймарк Е.Б.* Эволюция и биогеография палеозойских мшанок: результаты количественного анализа. М.: ГЕОС, 2004. 182 с.
- Лаврентьева В.Д.* Позднедевонские и раннетурнейские мшанки центральной части Русской платформы // Палеонтол. журн. 1974. № 2. С. 45–53.
- Морозова И.П.* Морфогенез, система и колониальная интеграция мшанок отряда *Fenestrada* // Морфогенез и пути развития колониальности мшанок и кишечнополостных. М.: Наука, 1987. С. 70–88 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 222).
- Морозова И.П.* Мшанки отряда *Fenestellida* (морфология, система, историческое развитие). М.: ГЕОС, 2001. 177 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 277).
- Толоконникова З.А.* Мшанки абышевского горизонта Кузбасса // Вестн. Томского гос. ун-та. 2007. № 297. С. 171–174.
- Толоконникова З.А.* Палеонтология Кузбасса. Фаменные мшанки западной части Алтае-Саянской складчатой области. Новокузнецк: КузГПА, 2008. 125 с. (Тр. н.-и. лаб. “Палеонтологии и палеогеографии”. Вып. 2).
- Толоконникова З.А.* Новые фаменные мшанки (верхний девон) Азербайджана и Армении // Палеонтол. журн. 2016а. № 3. С. 34–42.
- Толоконникова З.А.* Новые данные о турнейских мшанках (нижний карбон) Азербайджана и Армении // Палеонтол. журн. 2016б. № 4. С. 68–75.
- Толоконникова З.А.* Ранние представители мшанок рода *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 и их стратиграфическое значение для позднего девона–раннего карбона // Литосфера. 2017. Т. 17(5). С. 53–66.
- Anstey R.L.* Astogeny and phylogeny: evolutionary heterochrony in Paleozoic bryozoans // *Paleobiology*. 1987. V. 13. P. 20–43.
- Anstey R.L., Pachut J.F.* Phylogeny, diversity history, and speciation in Paleozoic bryozoans // *New approaches to speciation in the fossil record*. N.Y., Chichester: Columbia Univ. Press, 1995. P. 239–284.
- Bambach R.K.* Energetics in the global marine fauna: a connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere // *Geobios*. 1999. V. 32. P. 131–144.
- Berner R.A.* Geocarbsulf: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂ // *Geochim. et Cosmochim. Acta*. 2006. V. 70. P. 5653–5664.
- Blake D.B.* Introduction to the Suborder *Rhabdomesina* // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part G. Lawrence; Univ. Kansas press, 1983. P. 530–549.
- Boardman R.S., Cheetham A.H., Blake D.B., Cook P.L.* Bryozoa // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part G. Lawrence; Univ. Kansas press, 1983. 625 p.
- Bone Y., Wass R.E.* Sub-Recent bryozoans-serpulid build-ups in the Coorong Lagoon, South Australia // *Austr. J. Earth Sci.* 1990. V. 38. P. 207–214.
- Cheetham A.H., Thomsen E.* Functional morphology of arborecent animals: strength and design of cheilostome bryozoan skeletons // *Paleobiology*. 1981. V. 7. № 3. P. 355–383.

- Cowen R., Rider J. Functional analyses of fenestellid bryozoan colonies // *Lethaia*. 1972. V. 5. P. 145–164.
- Davydov V.I., Korn D., Schmitz M.D. The Carboniferous period // *The Geologic Time Scale*. Amsterdam: Elsevier, 2012. P. 603–653.
- Ernst A. Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa // *Palaeobiodiv. and Palaeoenvirnm.* 2013a. V. 93. P. 45–63.
- Ernst A. Diversity dynamics and evolutionary patterns of the Palaeozoic stenolaemate Bryozoa. Habilitationsschrift (unpublished), Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 2013b. 435 p.
- Ernst A. Fossil record and evolution of Bryozoa // *Handbook of Zoology Online*. Berlin: De Gruyter, 2019. P. 1–24.
- Ernst A., Tolokonnikova Z., Poty E., Mottequin B.A. bryozoan fauna from the Mississippian (Tournaisian and Viséan) of Belgium // *Geobios*. 2017. V. 50. № 2. P. 105–121.
- Gutak J.M., Tolokonnikova Z.A., Ruban D. A Bryozoan diversity in Southern Siberia at the Devonian-Carboniferous transition: New data confirm a resistivity to two mass extinctions // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2008. V. 264. P. 93–99.
- Hageman S.J., Bock P.E., Bone Y., McGowran B. Bryozoan growth habits: classification and analysis // *J. Paleontol.* 1998. V. 72. P. 418–436.
- Hageman S.J., James N.P., Bone Y. Cool water carbonate production from epizoic bryozoans on ephemeral substrates // *Palaios*. 1997. V. 15. P. 33–48.
- Haq B.U., Schutter S.R. A chronology of Paleozoic sea-level changes // *Science*. 2008. V. 322. P. 64–68.
- Hu Z.-X., Spjeldnaes N. Early Ordovician bryozoans from China // *Bull. Soc. Sci. Natur. Ouest France*. 1991. Mém. HS № 1. P. 179–185.
- Lakin J.A., Marshall J.E.A., Troth I., Harding I.C. Greenhouse to icehouse: a biostratigraphic review of latest Devonian–Mississippian glaciations and their global effects // *Devonian climate, Sea level and Evolutionary Events*. L., 2016. P. 439–464 (*Geol. Soc. Spec. Publ.* V. 423).
- Lidgard S. Predation on bryozoan colonies: taxa, traits and trophic groups // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2008. V. 359. P. 117–131.
- Ma J., Taylor P.D., Xia F., Zhan R. The oldest known bryozoan: *Prophyllodictya* (Cryptostomata) from the lower Tremadocian (Lower Ordovician) of Liujiachang, south-western Hubei, central China // *Palaeontology*. 2015. V. 58. Pt 5. P. 925–934.
- McKinney F.K. Planar branch systems in colonial suspension feeders // *Paleobiology*. 1981. V. 7. № 3. P. 344–354.
- McKinney F.K. Paleobiological interpretation of some skeletal characters of Lower Devonian fenestrate Bryozoa, Prague Basin, Czechoslovakia // *Bryozoa: past and present*. Bellingham: Western Washington University, 1987. P. 161–168.
- McKinney F.K., Jackson J.B.C. Bryozoan evolution. Boston: Unwin Hyman, 1989. 238 p.
- McKinney F.K., Taylor P.D., Lidgard S. Predation on bryozoans and its reflection in the fossil records // *Predator-prey interactions in the fossil record*. N. Y.: Kluwer Academic and Plenum Publishers, 2003. P. 239–261.
- Nelson C.S., Hyden F.M., Keane S.L. et al. Application of bryozoan zoarial growth-form studies in facies analysis of non-tropical carbonate deposits in New Zealand // *Sedimentary Geol.* 1988. V. 60. P. 301–322.
- O’Dea A., Okamura B. Influence of seasonal variation in temperature, salinity and food availability on module size and colony growth of the estuarine bryozoan *Conopeum seurati* // *Mar. Biol.* 1999. V. 135. P. 581–588.
- Riegel W. The Late Palaeozoic phytoplankton blackout – Artefact or evidence of global change? // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2008. V. 148. P. 73–90.
- Sallan L.C., Kammer T.W., Ausich W.I., Cook L.A. Persistent predator-prey dynamics revealed by mass extinction // *PNAS*. 2011. V. 108(20). P. 8335–8338.
- Schwark L., Empt P. Sterane biomarkers as indicators of Palaeozoic algal evolution // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 240. P. 225–236.
- Snyder E.M. Revised taxonomic procedures and paleoecological applications for some North American Mississippian Fenestellidae and Polyporidae (Bryozoa) // *Palaeontogr. Amer.* 1991. V. 57. P. 1–275.
- Strother P.K. A speculative review of factors controlling the evolution of phytoplankton during Paleozoic time // *Rev. Micropaleontol.* 2008. V. 51. P. 9–21.
- Suárez Andrés J.L., Wyse Jackson P.N. Feeding currents: a limiting factor for disparity of Palaeozoic fenestrate bryozoans // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2015. V. 433. P. 219–232.
- Taylor P.D. The inference of extrazoidal feeding currents in fossil bryozoan colonies // *Lethaia*. 1979. V. 12. P. 47–56.
- Taylor P.D. Bryozoans and palaeoenvironmental interpretation // *J. Palaeontol. Soc. India*. 2005. V. 50. № 2. P. 1–11.
- Taylor P.D., Ernst A. Bryozoans // *The great Ordovician diversification event*. N. Y.: Columbia University Press, 2004. P. 147–156.
- Tolokonnikova Z.A. Bryozoans from the Jurginskaya Formation (Famennian, Upper Devonian) of the Tom-Kolyvansk area (Western Siberia, Russia) // *Geologos*. 2010. V. 16. № 3. P. 139–152.
- Tolokonnikova Z.A. The influence of the Hangenberg event on the Eurasia bryozoans // 19th Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian. Kölner forum für Geologie und Paläontologie. 2019. Bd 23. P. 307–308.
- Tolokonnikova Z., Ernst A. Palaeoecology of Famennian–Tournaisian (Late Devonian–Early Carboniferous) bryozoans from central and southern regions of Russia // *Palaeobiodiv. and Palaeoenvirnm.* 2017. V. 97. № 4. P. 731–745.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Poty E., Mottequin B. Middle and uppermost Famennian (Upper Devonian) bryozoans from southern Belgium // *Bull. Geosci.* 2015a. V. 90. № 1. P. 33–49.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Poty E. Tournaisian (Lower Mississippian) bryozoans from Belgium // *N. Jb. Geol. Paläontol.* 2015b. V. 278/1. P. 23–45.
- Yang K.C., Hu Z.X., Xia F. Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of Central Hunan // *Palaeontol. Sin.* 1988. V. 174. N. Ser. B 23. P. 1–197.

Morphological Evolution of Eurasian Bryozoans during Famennian–Tournaisian

Z. A. Tolokonnikova

The main trends in the morphological evolution of bryozoans are established on the Devonian–Carboniferous boundary. The diversity of vertical colonies increased from Early Famennian to Late Tournaisian. The increase in their strength occurred by growth the exozonal skeleton due to the growth of vesicular tissue in cystoporates, thickening of the autozooidal walls in trepostomates, complication of polymorphism in cryptostomates, and thickening of the branches in fenestrates. The most rapid evolutionary changes were observed in rhabdomesines from the order Cryptostomata, expressed 1) in a change of the spiral budding of autozooids to complex; 2) a high diversity of heterozooids and styles. Protection from predators was carried out in bryozoans with the help of keels, nodes, superstructures, acanthostyles and spines.

Keywords: Bryozoa, evolution, morphology, Devonian, Mississippian, Eurasia