

УДК 564.714:551.73

НОВЫЙ РОД *ASUPIROGA* GEN. NOV. ИЗ ВЕРХНЕГО КАРБОНА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ И ПРОБЛЕМА КЛАССИФИКАЦИИ МШАНОК ОТРЯДА FENESTELLIDA

© 2012 г. Р. В. Горюнова, О. Б. Вейс

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: rgoryunova@mail.ru; oweiss@mail.ru

Поступила в редакцию 05.04.2011 г.

Принята к печати 16.05.2011 г.

Ревизован видовой состав мшанок рода *Paucipora* Termier et Termier, 1971. Описан новый вид *Paucipora akishinensis* sp. nov. и новый род *Asupiroga* gen. nov. с типовым видом *Polypora subborealis* Schulga-Nesterenko, 1951. Рассмотрены проблемы классификации отряда Fenestellida. Разработаны критерии, положенные в основу деления отряда на семейства и подсемейства. Эволюция фенестеллид шла по пути морфологической дифференциации структурных элементов колоний, полимеризации автозоооциев и формирования гетерозоооциев. Она сопровождалась морфологическими параллелизмами. Приводится схема филогенетических взаимоотношений семейств и подсемейств отряда.

ВВЕДЕНИЕ

Среди палеозойских мшанок отряд Fenestellida (s. str.) занимает доминирующее положение, вероятно, благодаря ароморфным преобразованиям в самом начале его развития (Горюнова и др., 2004). Обособление выводковых камер, обеспечивавших вынашивание личинок, также способствовало процветанию этой группы мшанок (Tavener-Smith, 1966; Морозова, 2001). В эволюции отряда наряду с длительно существовавшими родами появлялись и развивались короткоживущие, экологически специализированные роды. Явление экологической специализации могло быть связано также с доминирующим положением этой группы мшанок (Горюнова и др., 2004). Вышеуказанные особенности, отраженные в морфологии колоний фенестеллид, создают серьезные трудности в определении их родовой принадлежности, о чем свидетельствует гетерогенность видового состава рода *Fenestella* Lonsdal, 1839 и рода *Polypora* McCoy, 1844.

Ревизия видов рода *Fenestella* началась вскоре после его установления в середине девятнадцатого столетия (табл. 1). Из 98 родов, описанных и объединенных И.П. Морозовой (2001) в отряд Fenestellida, типовые виды 27 родов прежде были в составе рода *Fenestella* (s. lat.). Диагностика многих родов основана на форме сечения автозоооциев, отражавшей в определенной степени их объемную морфологию и особенности почкования в чередующейся последовательности в два ряда на прутьях сетчатых и перистых колоний (Морозова, 2001).

На гетерогенность рода *Polypora* впервые обратила внимание Морозова (1963). К настоящему

времени известно уже девять родов, основанных на видах, ранее относившихся к роду *Polypora* (табл. 2). В этом случае использовался тот же критерий классификации — сечение автозоооциев, почковавшихся на прутьях в три ряда и более (Морозова, 2001). Оценка надежности этого критерия классификации фенестеллид предполагает изучение изменений сечения автозоооциев не только в астогенезе, но и с учетом временного фактора, то есть в филогенезе таксонов.

К сожалению, сейчас наметилась тенденция к объединению родов, выделенных в большинстве своем по форме сечения автозоооциев. Так, согласно Морозовой (2001), два рода — *Cubifenestella* Snyder, 1991 и *Apertostella* Snyder, 1991 — младшие синонимы рода *Rectifenestella* Morozova, 1974; род *Mirandifenestella* Termier et Termier, 1971 сведен в синонимы к роду *Alternifenestella* Termier et Termier, 1971; род *Rhombifenestella* Termier et Termier, 1971 оказался синонимом рода *Minilya* Crockford, 1944, а роды *Medisemicoscinium* Plamenskaya, 1991 и *Praesemicoscinium* Plamenskaya, 1991 — синонимами рода *Eosemicoscinium* Morozova, 1987. Два рода — *Polyporellina* Morozova et Lisitsin, 1996 и *Pseudopolypora* Morozova et Lisitsin, 1996 признаны младшими синонимами рода *Polyporella* Simpson, 1895 (Gorjunova, 2002). Зарубежные авторы предложили считать род *Alternifenestella* Termier et Termier, 1971 младшим синонимом рода *Spinofenestella* Termier et Termier, 1971 (Hageman, McKinney, 2010) с треугольным сечением автозоооциев. А. Ернст (Ernst, Königshof, 2010), расширив диагноз рода *Hemitrypa* Phillips, 1842 с пятиугольной формой сечения автозоооциев, счел возможным свести в синонимику к нему род *Neohemitrypa*

Таблица 1. Список родов, выделенных из состава рода *Fenestella*

Род	Типовой вид
<i>Fenestrellina</i> d'Orbigny, 1849	<i>Fenestella crassa</i> M'Coy, 1844
<i>Proterotepora</i> d'Koninck, 1876	<i>F. ampla</i> Lonsdale, 1844
<i>Isotrypa</i> Hall, 1885	<i>F. conjunctiva</i> Hall, 1883
<i>Unitrypa</i> Hall, 1885	<i>F. lata</i> Hall, 1883
<i>Loculipora</i> Hall, 1885	<i>F. perforata</i> Hall, 1885
<i>Polyporella</i> Simpson, 1895	<i>F. fistulata</i> Hall, 1884
<i>Anastomopora</i> Simpson, 1897	<i>F. cinctulata</i> Hall, 1894
<i>Parafenestella</i> Miller, 1961	<i>F. formosa</i> M'Coy, 1844
<i>Archaeafenestella</i> Miller, 1962	<i>F. rigida</i> M'Coy, 1850
<i>Triznella</i> Morozova, 1963	<i>F. permiana</i> Nikifirova, 1945
<i>Spinofenestella</i> Termier et Termier, 1971	<i>F. spinulosa</i> Condra, 1902
<i>Alternifenestella</i> Termier et Termier, 1971	<i>F. minor</i> Nikiforova, 1933
<i>Rarifenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. geometrica</i> Nekhoroshev, 1949
<i>Mirifenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. murengolensis</i> Shishova, 1970
<i>Ignotifenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. tshernyshinensis</i> Schulga-Nesterenko, 1951
<i>Laxifenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. sarytchevae</i> Schulga-Nesterenko, 1951
<i>Rectifenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. medvedkensis</i> Schulga-Nesterenko, 1951
<i>Permofenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. labuensis</i> , Morozova, 1970
<i>Cavernella</i> Morozova, 1974	<i>F. dvinensis</i> Schulga-Nesterenko, 1951
<i>Exfenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. erkovae</i> Schulga-Nesterenko, 1951
<i>Flexifenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. eichwaldi</i> Stuckenbergh, 1895
<i>Fabifenestella</i> Morozova, 1974	<i>F. praevirgosa</i> Schulga-Nesterenko, 1951
<i>Semifenestella</i> L. Nekhorosheva, 1989	<i>F. kurjensis</i> Nekhoroshev, 1948
<i>Ogbinofenestella</i> Morozova, 2001	<i>F. duplipora</i> Morozova, 1970
<i>Ispanayella</i> Morozova, 2001	<i>F. pennata</i> Balakin, 1975
<i>Narynella</i> Morozova, 2001	<i>F. naynica</i> Nikiforova, 1933
<i>Lunofenestella</i> Morozova, 2001	<i>F. ferganensis</i> Nekhoroshev, 1949

Таблица 2. Список родов, выделенных из состава рода *Polypora*

Род	Типовой вид
<i>Parafenestralia</i> Morozova, 1963	<i>Polypora arboroscens</i> Netschjaew, 1893
<i>Shulgapora</i> Termier et Termier, 1971	<i>P. abundans</i> Schulga-Nesterenko, 1951
<i>Paucipora</i> Termier et Termier, 1971	<i>P. hemiseptata</i> Schulga-Nesterenko, 1951
<i>Septatopora</i> Engel, 1975	<i>P. pustulosa</i> Crockford, 1949
<i>Mckinneyella</i> Morozova et Lisitsin, 1996	<i>P. ornamentata</i> Schulga-Nesterenko, 1941
<i>Parapolypora</i> Morozova et Lisitsin, 1996	<i>P. sparsa</i> Morozova, 1970
<i>Neopolypora</i> Morozova et Lisitsin, 1996	<i>P. tenuata</i> Schulga-Nesterenko, 1952
<i>Biarmiella</i> Morozova et Lisitsin, 1997	<i>P. trigonocella</i> Schulga-Nesterenko, 1941
<i>Acupipora</i> gen. nov.	<i>P. subborealis</i> Schulga-Nesterenko, 1951

Schastlivceva in Morozova, 2001, характеризующийся треугольно-трапециевидной формой сечения автозооциев. Эти примеры ясно говорят о том, что в решении проблемы классификации мшанок отряда Fenestellida огромную роль играет пока субъективный фактор.

Проблема гетерогенности родов отряда Fenestellida, несмотря на целую серию работ посвященных решению разных вопросов этой темы, не утратила своей актуальности (Termier, Termier, 1971; Морозова, 1974; Wyse Jackson, 1988; Snyder, 1991; Морозова, Лисицын, 1996; Морозова, 2001; Hageman, McKinney, 2010).

Так, в числе сборных таксонов оказался не так давно установленный род *Paucipora* Termier et Termier, 1971. В процессе уточнения диагноза в его состав были включены виды с бисериальными колониями — *Polypora hemiseptata* Schulga-Nesterenko, 1951 (типовой вид) и виды с мультисериальными колониями — *Polypora ulitinensis* Schulga-Nesterenko, 1951, *P. subborealis* Schulga-Nesterenko, 1951 и *P. krasnopolskyi* Stuckenberg, 1895 (Морозова, 2001) (в дальнейшем, для краткости, такие виды, роды и семейства называются бисериальными и мультисериальными). Согласно общепринятому делению по числу рядов автозооциев на семейства Fenestellidae (бисериальное почкование) и Acanthocladidae (мультисериальное), род *Paucipora* объединяет представителей не только разных родов, но и разных семейств (Морозова, 2001, с. 40, 77, 81).

В ходе ревизии и детального изучения морфологии каменноугольных мшанок Восточно-Европейской платформы был уточнен диагноз рода *Paucipora*, его видовой состав и распространение, а также опубликовано развернутое описание типового вида (*Gorjunova*, 2002). Кроме типового вида — *Paucipora hemiseptata* (Schulga-Nesterenko, 1951) и вида *P. lucinensis* (Schulga-Nesterenko, 1951), переведенного из рода *Fenestella*, здесь описан новый вид рода — *P. akishinensis* sp. nov. Таким образом, род *Paucipora* в объеме трех указанных выше видов, согласно принимаемой классификации отряда Fenestellida, находится в подсемействе Fenestellinae семейства Fenestellidae (s. str.) (Горюнова, 1996). Род *Paucipora*, по-видимому, был эндемиком среднекаменноугольного бассейна Восточно-Европейской платформы. Один из мультисериальных видов — *Polypora ulitinensis* Schulga-Nesterenko, 1951 выведен из состава рода *Paucipora* и обоснован его перевод в состав рода *Polyporella*, рассматриваемого мною в подсемействе *Polyporinae* семейства Fenestellidae (*Gorjunova*, 2002).

Нами предпринято более детальное изучение двух мультисериальных видов — *Polypora subborealis* Schulga-Nesterenko, 1951 и *P. krasnopolskyi* Stuckenberg, 1895, исключенных из состава бисериального рода *Paucipora*, с целью определения их родо-

вой принадлежности. По ходу исследования решены следующие задачи.

Во-первых, на основе сравнительно-морфологического анализа показано четкое различие между этими видами. Для *P. subborealis*, обильно представленного в гжельском ярусе верхнего карбона Восточно-Европейской платформы, характерны 3–4 ряда автозооциев с округло-четырёхугольной формой их сечения. Другой вид *P. krasnopolskyi*, описанный детально из верхнего карбона Урала и Тимана, отличаются 4–6 рядов автозооциев и четырёхугольная и гексагональная форма их сечения в средних рядах (Штукенберг, 1895; Никифорова, 1938). Указанные отличительные особенности, несомненно, свидетельствуют о принадлежности этих двух видов к разным родам.

Во-вторых, уточнены ареалы рассматриваемых видов. Мнение Шульги-Нестеренко (1951), а позднее Морозовой и Лисицына (1996) о присутствии в карбоне Подмосковья представителей вида *P. krasnopolskyi* не подтвердилось изучением фактического материала. Три фрагмента колоний подмосковных образцов, идентифицированных Шульгой-Нестеренко (1951) как *P. krasnopolskyi*, четко отличаются от типовых экземпляров вида меньшим числом рядов автозооциев (3–4 ряда вместо 4–6 рядов) и формой их сечения. Три–четыре ряда автозооциев и незначительные различия метрических показателей всего комплекса признаков, не превышающие порог внутривидовой изменчивости, показывают практически полную идентичность этих трех экземпляров с типовыми экземплярами вида *P. subborealis*. Косвенно это заключение подтверждает совместная находка их в одних и тех же местонахождениях и сведения об их морфологии, изложенные М.И. Шульгой-Нестеренко (1951, с. 126, табл. 3). Именно на этих данных основан наш вывод об отсутствии представителей *P. krasnopolskyi* в отложениях верхнего карбона Подмосковного региона. Из-за отсутствия возможности детального изучения типового материала, хранящегося в ЦНИГРмузее Санкт-Петербурга, *P. krasnopolskyi* пока сохраняется в составе рода *Polypora*.

Оригинальная совокупность признаков (3–4 ряда ретортоподобной формы автозооциев и округло-четырёхугольное их сечение), свойственная *P. subborealis*, позволила признать его в качестве типового вида нового рода *Aucipora*, включенного здесь в подсемейство *Polyporinae* семейства Fenestellidae (s. str.).

Ниже дано описание нового вида *Paucipora akishinensis* sp. nov., приводится диагноз нового рода *Aucipora* gen. nov., описание его типового вида *Aucipora subborealis* (Schulga-Nesterenko, 1951) и сравнительный анализ морфологии этих двух родов.

Исследование основано на монографическом материале к работе Шульги-Нестеренко (1951) и

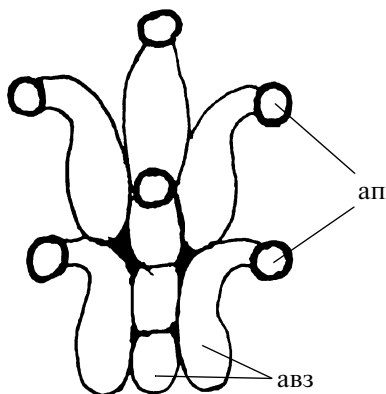


Рис. 1. Ретортоподобная форма автозооциев (авз) с круглыми апертурами (ап).

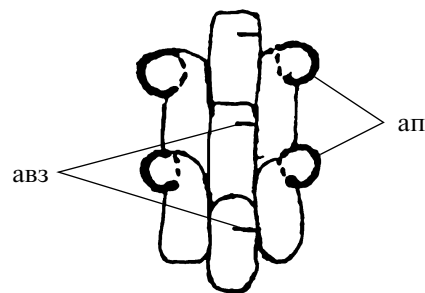


Рис. 2. Гемисептоподобные структуры: крючковидная — это стенка утолщенного перистома апертур (ап), уцелевшая при изготовлении ориентированных сечений, пунктир — исчезнувший отрезок стенки перистома; короткая прямолинейная структура, вдающаяся в полость автозооциев (авз), — фрагмент стенки вестибуля.

многолетних сборов П.Б. Кабанова и частично Р.В. Горюновой из среднего и верхнего карбона Восточно-Европейской платформы. Коллекции изученных мшанок хранятся в Палеонтологическом институте им А.А. Борисяка РАН под номерами ПИН, № 136 и ПИН, № 5090. Искренне благодарим В.Т. Антонову за изготовление фотографий изученных мшанок. Работа выполнена по Программе Президиума РАН “Эволюция гео-биологических систем”.

Сравнительный анализ морфологии родов *Acupipora* gen. nov. и *Raupipora* Termier et Termier, 1971

Колонии рода *Acupipora* представляют собой простые, стандартной конструкции сетки, состоящие из прутьев, соединенных перекладинами. Оригинальность морфологии этого рода определяют форма и локус почкования автозооциев, образующих мультисерийные прутья. Автозооциев имеют не просто колбовидную, а ретортоподобную форму (рис. 1; табл. III, фиг. 2; см. вклейку). В проксимальной части они округло вздутые и расширенные, затем постепенно сужающиеся в дистальном направлении вплоть до начала вестибуля. Вестибуль узкий, удлиненный, почти под прямым углом отворачивается в сторону от вертикально направленного роста, затем он снова расширяется и, слегка отклоняясь проксимально, венчается круглой апертурой. На углубленных сечениях в крайних рядах автозооциев четырехугольные, с прямыми или округлыми углами; в средних рядах из-за разного уровня сечений они имеют слабо выраженную гексагональную форму (табл. III, фиг. 2, 3; табл. IV, фиг. 1в; см. вклейку).

Мнение о наличии гемисепт в автозооциях рассматриваемых мшанок (Шульга-Нестеренко, 1951; Морозова, 2001) нами не разделяется. Опи-

раясь на результаты нашего исследования, мы пришли к выводу, что в автозооциях такой причудливой формы, свойственной родам *Raupipora* и *Acupipora*, гемисепт нет. В своих рассуждениях мы исходили из того, что истинные гемисепты — это утолщенные выступы стенок, вдающихся в полость автозооциев в виде крючкообразных или прямолинейных структур, закругленных, как правило, на кончиках. Согласно их функциональному назначению, гемисепты обычно занимают строго определенное положение в полости автозооциев, повторяющееся от генерации к генерации. Как правило, форма, размеры и место расположения гемисепт выдерживаются как в онтогенезе автозооциев, так и в астогенезе. Характер крючковидных и прямолинейных структур в автозооциях изученных видов не совсем ясен. Кончики их обрывисты и представляют собой либо отрезки утолщенного перистома апертур, либо обрывки более тонких стенок вестибуля, уцелевших при изготовлении ориентированных сечений (рис. 2; табл. III, фиг. 1–3; табл. IV, фиг. 1).

По форме автозооциев и локусу их почкования род *Acupipora* с типовым мультисерийным видом *P. subborealis* обнаруживает наибольшее сходство с родом *Raupipora*, с его типовым бисерийным видом *P. hemiseptata*. Очевидно, это позволило Шульге-Нестеренко рассматривать оба вида в одной филогенетической ветви рода *Polypora*. При этом бисерийность и мультисерийность свидетельствуют о принадлежности указанных видов к разным родам и положению их в разных подсемействах и даже семействах. Устанавливая принадлежность *P. hemiseptata* к роду *Polypora* по сходной форме автозооциев с *P. subborealis*, Шульга-Нестеренко высказала определенные сомнения относительно своего решения. Она писала (Шульга-Нестеренко, 1951, с. 123): “двурядное расположе-

ние ячеек на прутьях у этой мшанки настолько превосходит трехрядное, что определение рода становится затруднительным. Полипоровые три ряда ячеек появляются хотя и задолго до бифуркации, но при редкой бифуркации строение мшанки даже в шлифах с трудом отличимое от фенестеллового строения". Именно бисериальность в совокупности с формой автозоооциев лежит в основе выделения рода *Paucipora*.

Выделенный здесь новый род *Asucipora* gen. nov. с типовым видом *Polypora subborealis* Schulga-Nesterenko, 1951 проявляет большое сходство по форме автозоооциев с родом *Paucipora*, но четко отличается от последнего мультисериальностью. Ретортоподобная форма автозоооциев обособляет род *Asucipora* от мультисериальных родов *Polyporella* и *Polypora*, а от последнего рода, кроме того, этот род отличается меньшим числом автозоооциев на прутьях (3–4 ряда вместо 5 и более).

Оба рода, *Paucipora* и *Asucipora*, существовали в каменноугольном морском бассейне Восточно-Европейской платформы, первый их них в составе трех видов развивался в московском веке (Горюнова, 2002), а второй монотипный род *Asucipora* – в гжельском веке позднего карбона. Одинаковую форму автозоооциев они приобрели в результате, хотя и гетерохронного, но параллельного развития в подсемействах *Fenestellinae* (*Paucipora*) и *Polyporinae* (*Asucipora*) семейства *Fenestellidae* и были, по-видимому, эндемиками каменноугольной морской акватории указанного региона.

Проблема классификации и система мшанок отряда *Fenestellida* (s. str.)

На сегодняшний день классификация фенестеллид – одна из наиболее сложных и дискуссионных проблем в бризоологии. Одной из причин, затрудняющих классификацию мшанок отряда *Fenestellida*, является, очевидно, обилие в его эволюции морфологических параллелизмов, обусловленное, вероятнее всего, биологическими особенностями самой группы. Существующие традиционные методы исследования фенестеллид, по-видимому, устарели. Они не способствуют выявлению в колониях фенестеллид, построенных микроскопическими автозоооциями, новых морфологических структур, которые можно было использовать в качестве дискретных признаков, то есть структур, контролируемых филогенез и направление развития. Это касается, прежде всего, автозоооциев и их формы, различные сечения которых не дают адекватного представления о строении их в объемном виде.

Суть разногласий сводится к следующему. Существуют две точки зрения на принадлежность этой группы к разным классам мшанок. Согласно одной из них, фенестеллиды относятся к классу

Stenolaemata (McKinney, 1994; Горюнова, 1996; Wyse Jackson et al., 2010). По мнению других ученых, фенестеллиды принадлежат к классу *Eurystomata* (Вискова, Морозова, 1988, 1990; Морозова, 2001).

Второй вопрос касается таксономического ранга и объема этого отряда. Зарубежные исследователи рассматривают отряд *Fenestellida* в объеме двух подотрядов – *Phylloporinina* Lavrentjeva, 1979 и *Fenestellina* Astrova et Morozova, 1956 (Wyse Jackson et al., 2010). Горюнова (1992, 1996) предлагала разделить отряд *Fenestellida* (s. str.) на два подотряда: *Fenestellina* Astrova et Morozova, 1956 и *Hemitrypina* Gorjunova, 1996. В ранге надотряда *Fenestelloidea* Astrova et Morozova, 1956 этих мшанок принимают Морозова и Вискова, подразделяя его на два отряда: *Phylloporinida* Lavrentjeva, 1979 и *Fenestellida* Astrova et Morozova, 1956 (Вискова, Морозова, 1988, 1990; Морозова, 2001).

Существует также разногласие относительно авторов и даты установления отряда: *Fenestrída* Condra et Elieas, 1957 (Wyse Jackson et al., 2010) или *Fenestellida* Astrova et Morozova, 1956 (Морозова, 2001). В настоящей работе мы принимаем, согласно А.А. Кубанину (1983, с. 34), последнее название отряда, предложенные Астровой и Морозовой (1956) с типовым семейством *Fenestellidae*.

Деление мшанок отряда *Fenestellida* на семейства также не имеет однозначного или согласованного решения. Морозова (2001), долгие годы изучавшая этот отряд, подразделяла его на семь семейств, основанных на разных критериях, подробно изложенных в ее монографии. В середине 70-х г. двадцатого столетия И.П. Морозова и Н.Н. Дунаева предложили деление фенестеллид на подсемейства по двум критериям – числу автозоооциев на пруте, т. е. бисериальности и мультисериальности (Dunaeva, Morozova, 1975). Позднее эта классификация использовалась при описании позднепалеозойских мшанок Монголии (Горюнова, Морозова, 1979). Однако в своей последней монографии Морозова (2001) отказалась от выделения подсемейств в отряде *Fenestellida*, признав ошибочной дробную классификацию, которую с небольшими уточнениями использует Горюнова (1996).

При разработке критериев классификации нами использован более полный комплекс признаков, с учетом их эволюционных изменений. В предлагаемой здесь классификации этой группы мшанок внешняя форма колоний (пластинчатая, веерообразная, чашеобразная, кубковидная, бокаловидная или воронкообразная) не принимается во внимание. Однако сама архитектура указанных конструкций (ветвисто-перистые колонии, анастомозирующие сетки, сетки, состоящие из прутьев с перекладинами, сетчатые с утолщенными

путьями или винтообразные колонии и др.) становятся, как правило, признаком семейства. Практически каждая из указанных конструкций обладает стабильностью: однажды созданная, она не претерпевает каких-либо изменений в процессе эволюции.

В основу деления на подсемейства принято число рядов автозооциев на пруте. В эволюции семейства первое более древнее подсемейство характеризуется бисериальным почкованием автозооидов, а второе подсемейство, появившееся позднее или почти одновременно и параллельно развивавшееся с первым подсемейством, отличается мультисериальным почкованием. Причем в эволюции мультисериальное подсемейство имело тенденцию к увеличению числа рядов автозооидов на пруте от трех до десяти и более.

В настоящее время готовится к выпуску новый справочник "Treatise". Наряду с другими отрядами палеозойских мшанок в этом томе также будет представлена система отряда Fenestellida. Американские исследователи в поисках принципов классификации фенестеллид провели кластерный анализ количественных параметров внешних морфологических признаков бисериальных фенестеллид, включив в него роды, выделенные по форме сечения автозооциев и не обладающие дискретными признаками (например, *Rectifenestella*), и роды с дискретными признаками (например, *Archimedes*) (Hageman, McKinney, 2010). Ученые пришли к выводу, что такие признаки, как толщина прутьев и перекладин, длина и ширина петель, расстояние между центрами апертур в разных направлениях и другие, не могут быть использованы при выделении родов, но здесь можно подчеркнуть, что указанные параметры традиционно считались отличительными признаками лишь видов. Однако, согласно результатам кластерного анализа, существующая классификация фенестеллид на уровне родов не является филогенетической, но морфологическая когерентность делает возможным предположение, что роды фенестеллид представляют собой ясные клады (Hageman, McKinney, 2010).

Как мы предполагаем, филогенетическая система мшанок отряда Fenestellida может быть построена на эволюционно-морфологической основе, на количественном анализе признаков, с учетом индекса географического распространения и продолжительности существования родов.

Согласно рассмотренным выше критериям, мы принимаем для отряда Fenestellida следующую систему (родовой состав большей части семейств и подсемейств остался прежним (Горюнова, 1996), приведены лишь роды для нового подсемейства и подсемейств, родовой состав которых был нами уточнен):

Тип Bryozoa

Класс Stenolaemata

Отряд Fenestellida Astrova et Morozova, 1956

Семейство Reteporinidae Dunaeva et Morozova, 1974

Подсемейство Reteporininae Dunaeva et Morozova, 1974 (O₂ – P₂)

Подсемейство Reteporidrinae Dunaeva et Morozova, 1974 (D₂ – P₂)

Семейство Acanthocladiidae Zittel, 1880

Подсемейство Acanthocladiinae Zittel, 1880 (S₁ – P₂)

Подсемейство Diploporariinae Vine, 1883 (S₁ – P₂)

Семейство Ptyloporidae Gorjunova, 1992

Подсемейство Ptyloporinae Gorjunova, 1992 (S₁ – P₂)

Подсемейство Lyroporidrinae Gorjunova, 1996 (C₁ – P₂)

Семейство Fenestellidae King, 1849

Подсемейство Fenestellinae King, 1849 (S₁ – P₂)

Подсемейство Polyporinae Vine, 1883 (S₁ – P₂)

Семейство Hemitrypidae Dunaeva et Morozova, 1974

Подсемейство Hemitrypinae Dunaeva et Morozova, 1974 (S₁ – P₂)

Подсемейство Wjatkellidae Dunaeva et Morozova, 1974 (P₁ – P₂)

Семейство Mirifenestellidae Gorjunova, 1992 (D₁ – P₂)

Род Mirifenestella Morozova, 1974 (D₁ – D₂)

Род Cavernella Morozova, 1974 (C₂ – P₂)

Семейство Septoporidae Morozova, 1962

Подсемейство Septoporinae Morozova, 1962 (D₃ – P₂)

Род Septopora Prout, 1859 (C₁ – P₂)

Род Paraseptopora Lisitsin, 1991 (D₃ – P₂)

Подсемейство Synocladiidae subfam. nov.

Род Pseudoseptopora Shishova, 1957 (C₃)

Род Synocladia King, 1849 (P₁ – P₂)

Семейство Fenestraliidae Morozova, 1963 (C – P)

Семейство Permofenestellidae Gorjunova, 1992

Род Permofenestella Morozova, 1974 (C₁ – P₂)

Предлагаемая система отряда Fenestellida в несколько другом варианте использовалась при количественном анализе палеозойских мшанок в целом (Горюнова и др., 2004). В среднем среднеродовые индексы географического распространения и продолжительности существования у фенестеллид гораздо выше, чем в любом другом отряде палеозойских мшанок. Повышенная равномерность распределения фенестеллид по регионам отражает высокую степень эврибионтности этой группы мшанок. Фенестеллиды – это виоленты ("силовики"), согласно терминологии Л.Г. Раменского (1935), обладавшие высокой конкурентоспособностью благодаря полному и эффективному ис-

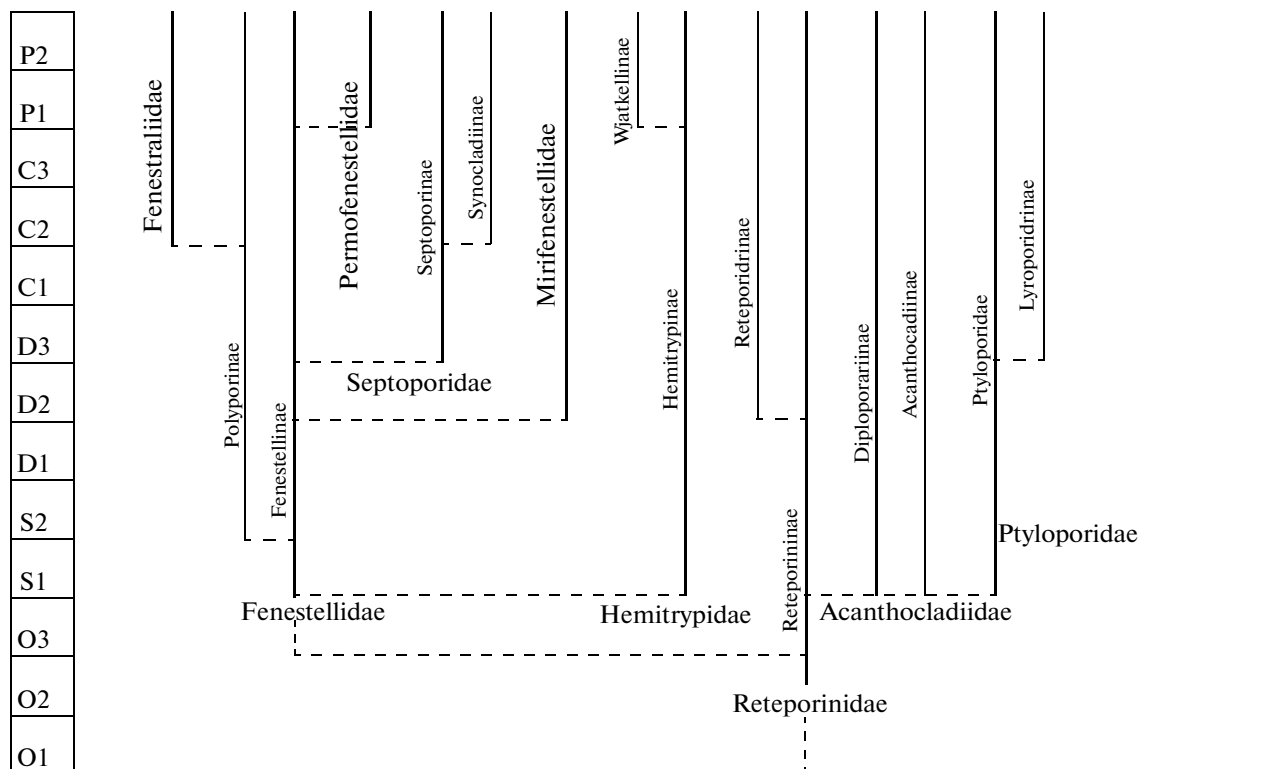


Рис. 3. Схема филогенетических взаимоотношений семейств и подсемейств отряда Fenestellida. Обозначения: утолщенная линия – семейство и бисериальное подсемейство, тонкая линия – мультисериальное подсемейство; пунктир – взаимоотношение семейств, штрих-пунктир – связи подсемейств.

пользованию ресурсов среды и относительной независимости их представителей от локальной обстановки. Эти данные свидетельствуют о том, что при возникновении отряда Fenestellida произошло событие ароморфного типа. Возможно, оно было связано с преобразованием трубчатой формы автозооидов в грушевидную или коробочковидную и особенностями их распределения при почковании правильными продольными рядами в чередующейся последовательности. Именно эти две особенности лежат в основе внутренней конструкции колоний.

В раннем силуре продолжали существовать фенестеллиды, появившиеся в среднем ордовике, сетчатые конструкции которых строились анастомозирующими прутьями (рис. 3, сем. Reteporinidae). В анастомозной конструкции сеток сочетаются бисериальность и мультисериальность. На протяжении, равной длине петли, прутья несут два ряда автозооидов, затем, сливаясь, они образуют анастомозы, объединяющие уже четыре ряда автозооидов. Такая конструкция сеток не претерпевает существенных изменений до конца пермского периода (подсем. Reteporinidae). Позднее, в начале среднего девона, начинается полимеризация автозооидов, то есть увеличение числа рядов автозооидов на пруте до трех и более; происходит рас-

ширение прутьев и, соответственно, анастомоз, где число рядов возрастает, как правило, вдвое. Четко обособляется мультисериальное подсемейство Reteporidrinae, параллельно существующее с первым подсемейством до конца пермского периода (рис. 3).

В раннесилурийскую эпоху у фенестеллид наблюдается другой путь развития – формирование перистых конструкций (сем. Acanthoclaadiidae). Первоначально, по-видимому, обособилось бисериальное подсемейство Diploporarinae. Почти одновременно с ним появились первые представители второго мультисериального подсемейства Acanthoclaadiinae (рис. 3). Оба подсемейства параллельно развивались до конца пермского периода, порождая длительно существующие и глобально распространенные роды фенестеллид.

Третий тип конструкций представляют сетчатые формы, состоящие из бисериальных прутьев, дифференцированных по размерам, соединенных перекладинами без зооидов. Сильно утолщенные прутья в небольшом числе или обрамляют, как правило, с боковых сторон пластинчатые колонии, или же они формируются в центре спиральных конструкций. Эти конструкции сформировались также в раннем силуре. Они характерны для семейства Ptyloporidae, включающего древнее,

обособившееся в раннем силуре, бисериальное подсемейство *Ptyloroginae* и мультисериальное подсемейство *Lyrporidrinae*, появившееся в позднем девоне (рис. 3). Оба подсемейства параллельно развивались до конца пермского периода (рис. 3).

Сетчатые конструкции, состоящие из сравнительно однотипных изящных бисериальных и более массивных мультисериальных прутьев, соединенных перекладинами без зооциев, характеризуют семейство *Fenestellidae*. Оно существовало от раннего силура до конца пермского периода (рис. 3). Эти конструкции характерны как для древнего бисериального подсемейства *Fenestellinae*, возникшего в раннем силуре, так и для мультисериального подсемейства *Polypoginae*, появившегося немного позднее и параллельно развивавшегося до конца пермского периода (рис. 3). Это четвертая, самая крупная ветвь эволюции с многочисленными длительно существовавшими и глобально распространенными родами.

Следующая конструкция, как пятый способ адаптации фенестеллид, характеризуется суперсеткой без автозооциев, расположенной над бисериальной сеткой. Ею обладали представители подсемейства *Hemitrypinae* семейства *Hemitrypidae*, появившегося также в раннем силуре. Мультисериальное подсемейство *Wjatkellinae* обособилось лишь в ранней перми (рис. 3).

Начиная со среднего девона, эволюция фенестеллид шла по пути развития кавернозооидов, характерных для семейства *Mirifenestellidae*, филогенетически тесно связанного с бисериальным подсемейством *Fenestellinae* семейства *Fenestellidae*.

В позднем девоне обособилось новое семейство *Septoporidae*, где автозооиды почковались не только на прутьях, но и на перекладинах, а полиморфизм был представлен циклозооидами. Подсемейство *Septoporinae*, филогенетически тесно связанное с бисериальными представителями фенестеллид, существовало до конца перми (рис. 3). Мультисериальное подсемейство *Synoclaidiidae* появилось в позднем карбоне и параллельно с первым подсемейством развивалось до конца пермского периода (рис. 3).

В раннепермскую эпоху появилось семейство *Permofenestellidae*, которое характеризовалось наличием микрозооидов (рис. 3). Это семейство в составе единственного одноименного рода, включавшего около десяти видов, было широко распространено и существовало до конца пермского периода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В эволюции мшанок отряда *Fenestellida* прослеживаются следующие закономерности:

1. У истоков отряда *Fenestellida*, появившегося в среднем ордовике, возможно, стояли представители отряда *Phylloporinida*.

2. Пережив позднеордовикский биологический кризис, фенестеллиды на фоне пришедших в упадок других отрядов палеозойских мшанок в течение силура быстро заняли адаптивное пространство и вступили в экстенсивную фазу развития. Она отличалась появлением устойчивых, долгоживших форм, достигавших широкого расселения.

3. Эволюция фенестеллид шла по пути морфологической дифференциации, которая сопровождалась формированием различных типов конструкций колоний. У истоков стояли анастомозные конструкции, появившиеся в среднем ордовике и существовавшие до конца пермского периода. В конструкции этого типа, по-видимому, была генетически заложена способность фенестеллид к бисериальности и мультисериальности в области анастомоз. В течение раннего силура появились сетчатые конструкции, построенные прутьями, равнозначными по размерам или дифференцированными на утолщенные и тонкие, соединенными перекладинами, а также перистые конструкции и конструкции с суперсеткой. Этот процесс сопровождался диверсификацией на семейства и подсемейства, у истоков семейств были, как правило, бисериальные подсемейства, которые в свою очередь порождали мультисериальные подсемейства.

4. В позднем силуре и раннем девоне фенестеллиды продолжали свое развитие в фазе экстенсивной дивергенции.

5. Начиная со среднего девона, фенестеллиды вступили в фазу расцвета, и повысилась их эврибионтность. Появились морфологические структуры, связанные с экологической специализацией. Специализация сопровождалась появлением недолговечных таксонов с маленькими ареалами наряду с длительно существовавшими и широко распространенными родами. В богатом разнообразии фенестеллид насчитывается не менее 20 экологически специализированных родов.

6. В среднем девоне эволюция фенестеллид сопровождалась появлением гетерозооидов — кавернозооидов, определивших развитие семейства *Mirifenestellidae*.

7. В позднем девоне усложнение морфологии сетчатых конструкций было связано с почкованием автозооидов не только на прутьях, но и на перекладинах, а также с развитием циклозооидов.

8. В начале пермского периода обособилось семейство *Permofenestellidae* за счет образования микрозооидов.

9. В эволюции фенестеллид широко представлены морфологические параллелизмы: а) во всех семействах параллельно развивались бисериальные и мультисериальные подсемейства; б) циклозооиды присутствовали во многих линиях разви-

тия как бисерильных, так и мультисериальных таксонов (Lygorporidrinae, Synocladinae, Septoporidae, Fenestellinae и Polyporinae).

10. Мультисериальность в эволюции фенестеллид — это особый путь адаптации, тесно связанный с оптимизацией питания путем увеличения числа автозооидов (питающихся зооидов) на пруте, то есть полимеризации.

11. В конце пермского периода отряд Fenestellida прекратил свое существование, ни один из родов не пересек границу перми и триаса, несмотря на широкий спектр адаптаций, представленный в этой группе мшанок.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО FENESTELLIDAE KING, 1849

ПОДСЕМЕЙСТВО FENESTELLINAE KING, 1849

Род *Paucipora* Termier et Termier, 1971

Paucipora akishinensis Gorjunova et Weis, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

Название вида от дер. Акишино.

Голотип — ПИН, № 5090/67; Россия, Московская обл., дер. Акишино; средний карбон, московский ярус, мячковский горизонт, домодедовская свита, паньшинская подсвита.

Описание. Колонии листообразные или веерообразные. Сетки с массивными прутьями, шириной 0.33–0.36 мм, перед бифуркацией 0.72 мм. Расстояние между центрами прутьев 0.65 мм. На 10 мм ширины колонии приходится 15 прутьев при ширине перекадин 0.22 мм. Петли овально вытянутые, длиной 0.72 мм и шириной 0.36 мм. На 10 мм по росту колонии насчитывается 12 петель. На пруте преобладает два ряда автозооидов, лишь незадолго до бифуркации вклинивается третий ряд, после бифуркации на обоих прутьях идет почкование в два ряда. Форма автозооидов в поверхностных сечениях червеобразная, на углубленных срезах неправильно треугольно-трапециевидная. Гемисепты в автозооидиях отсутствуют. Структуры, напоминающие гемисепты и имеющие различное положение и изменчивую длину, представляют собой часть стенки автозооидия, сохранившуюся в результате ее неполного среза в области вестибуля. Апертуры круглые, без бугорков в перистоме. Диаметр апертур 0.10–0.11 мм. Расстояние между центрами апертур вдоль прута 0.24–0.25 мм, по диагонали 0.24–0.27 мм. На длину петли приходится 3–4 апертуры; на 5 мм вдоль прута 20 апертур. Киль несет бугорки, диаметром 0.01 мм, видимые лишь на поперечных сечениях прутьев, что затрудняет описание особенностей их расположения. Фронтальная и дорсальная стенки колонии пронизаны равномерно рассеянными мельчайшими капиллярами.

Сравнение. Новый вид *P. akishinensis* sp. nov. отличается от *P. hemiseptata* (Sch.-Nest., 1951) более массивными прутьями (0.33–0.36 мм, перед бифуркацией 0.72 мм против 0.22–0.30 мм и 0.33 мм), меньшим числом их на 10 мм (15 вместо 18–19), более удлиненными петлями (0.72 мм против 0.57–0.66 мм), меньшим числом их на 10 мм (12 против 13–14), а также более крупными апертурами (0.10–0.11 мм вместо 0.08–0.10 мм) и меньшим расстоянием между центрами апертур по диагонали (0.24–0.25 мм вместо 0.29–0.31 мм).

Материал. Голотип (сборы П.Б. Кабанова).

ПОДСЕМЕЙСТВО POLYPORINAE VINE, 1883

Род *Acupipora* Gorjunova et Weis, gen. nov.

Название рода — анаграмма от *Paucipora*.

Типовой вид — *Polypora subborealis*: Schulga-Nesterenko, 1951 из верхнего карбона Московской области.

Диагноз. Колонии листовидные, веерообразные, воронкообразные или бокаловидные. Сетки построены практически прямыми прутьями, соединенными короткими перекадинами. На прутьях 3–4 ряда автозооидов, но преобладает трехрядное расположение. Путь с четырьмя рядами автозооидов после бифуркации несут на каждом из двух последующих прутьев по два ряда автозооидов на протяжении не более чем одной петли. Автозооидии колбовидные, ретортоподобные с длинным зауженным вестибулем, дистальный конец которого, венчаясь круглой апертурой, отклоняется проксимально. В продольном сечении близ основания они имеют округло четырехугольные очертания. Гемисепты отсутствуют. В более поверхностных сечениях автозооидов неровные стенки полости последних делятся поперек на две-три части. Это создает видимость гемисепта. Апертуры круглые, с бугорками или без бугорков в перистоме. Продольные ряды апертур отчетливо разделяются сгруппированными в прямые ряды бугорками. Утолщенные фронтальные и дорсальные стенки автозооидов пронизаны многочисленными мельчайшими, хаотично разбросанными капиллярами.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род *Acupipora* отличается от рода *Polyporella* своеобразной, ретортообразной формой автозооидов с узким в основании и расширенным близ апертур длинным вестибулем, отсутствием гемисепта, округло прямоугольной формой сечения автозооидов в основании, обилием капилляров, пронизывающих фронтальную и дорсальную стенки прутьев.

Acupipora subborealis (Schulga-Nesterenko, 1951)

Табл. III, фиг. 2, 3; табл. IV, фиг. 1, 2

Polypora subborealis: Шульга-Нестеренко, 1951, с. 128, табл. 27, фиг. 4, табл. 28, фиг. 1–3, рис. 49.

Polypora krasnopolskyi: Шульга-Нестеренко, 1951, с. 129, табл. 27, фиг. 1, табл. 28, фиг. 4. (поп Штукенберг, 1895, с. 161, табл. 23, фиг. 6; поп Никифорова, 1938, с. 131, табл. 27, фиг. 3–5, табл. 30, фиг. 1–4).

Голотип — ПИН, № 136/30; Московская обл., с. Русавкино; верхний карбон, гжельский ярус, добрянтинский горизонт, русавкинская свита.

Описание. Колонии листовидные, вееро-видные, кубковидные и воронкообразные. Сетки мелкопетлистые. На 10 мм поверхности колонии приходится 9–15 прутьев, но доминирует 13–14. Ширина прутьев варьирует от 0.38 мм до 0.72 мм перед бифуркацией. Петель на 10 мм насчитывается 8–11 при толщине перекладин 0.21–0.37 мм, реже 0.40–0.45 мм. Петли овальные длиной 0.63–1.08 мм, а доминирует 0.70–0.80 мм. Ширина петель колеблется от 0.20 мм до 0.60 мм. На пруте 3–4 ряда автозооэциев. После обычно очень редкой бифуркации прутьев автозооэциии почкуются в два ряда на коротком отрезке, равной одной петле, и затем вклинивается третий ряд. Три ряда автозооэциев на пруте преобладают на всех фрагментах колоний. Автозооэциии колбовидной формы: расширены в проксимальной части до 0.09–0.10 мм и сужены ближе к вестибюлю до 0.06–0.07 мм. Вестибюль, в основании шириной 0.05 мм, резко изгибается в направлении к фронтальной поверхности и, постепенно расширяясь до 0.08 мм, слегка отклоняется в проксимальном направлении. На углубленных тангенциальных сечениях автозооэциии в основании правильной округло прямоугольной формы, длиной 0.30 мм и шириной 0.13 мм; в среднем сечении полость автозооэциев делится дугообразно изогнутыми стенками и как бы подразделяется на две или три прямоугольные или трапециевидные камеры, что обусловлено разными уровнями сечения автозооэциев. Гемисепты отсутствуют. Апертуры круглые, диаметром 0.08–0.09 мм. В перистоме апертур один или несколько бугорков, диаметром около 0.012 мм. Расстояние между центрами апертур вдоль прута 0.27–0.31 мм, по диагонали — 0.22–0.25 мм. Бугорки, диаметром 0.02–0.05 мм, закономерно расположены в продольные ряды между апертурами. Расстояние между их центрами вдоль прута 0.22–0.33 мм, поперек прута 0.13–0.22 мм. Дорсальная и фронтальные стенки прутьев и перекладин пронизаны равномерно рассеянными мельчайшими многочисленными капиллярами диаметром 5 мкм. Иногда капилляры образуют скопления в виде звездочек.

Размеры в мм (обозначения: N — число измерений, X — среднее значение, SD — стандартное отклонение, CV — коэффициент вариации,

MIN — минимальное значение, MAX — максимальное значение):

	X	SD	CV	MIN	MAX	N
Толщина прута	0.48	0.097	20.42	0.35	0.72	17
Толщина перекладин	0.28	0.0432	15.393	0.21	0.37	17
Длина петель	0.787	0.159	20.422	0.62	1.08	17
Ширина петель	2.138	7.439	34.784	0.25	0.60	20
Расстояние между апертурами вдоль прута	0.289	0.026	9.094	0.25	0.36	15
Расстояние между апертурами по диагонали	0.241	0.012	5.303	0.22	0.27	13
Диаметр бугорков	0.037	0.0116	30.928	0.02	0.05	13

Замечания. Фрагменты трех колоний (экз. ПИН, № 136/79, 149, 195) из гжельского яруса Московской синеклизы, идентифицированные Шульгой-Нестеренко (1951) с *Polypora krasnopolskyi* Stuckenberg, 1895 из одновозрастных отложений Тимана (Никифорова, 1938), отличаются от типовых экземпляров этого вида ретортоподобной формой автозооэциев и расположением их на пруте в 3–4 ряда, вместо 5–6 рядов. Кроме того, форма сечения автозооэциев и другие количественные признаки указывают на принадлежность этих фрагментов к *Acupipora subborealis* (Schulga-Nesterenko, 1951) и свидетельствуют о более широких пределах его внутривидовой изменчивости.

Шульга-Нестеренко (1951) относил к *Polypora subborealis* еще шесть фрагментов колоний (экз. ПИН, № 174/4, 5, 7, 18, 25, 26), происходящих из отложений касимовского яруса верхнего карбона, обнажающихся на берегах р. Северная Двина у дер. Верхнее и Часовенская, которые, как выяснилось, в результате изучения, не обладают признаками нового рода *Acupipora*. Определение их родовой принадлежности требует специального изучения.

Распространение. Верхний карбон, гжельский ярус, добрянтинский горизонт, русавкинская свита; Восточно-Европейская платформа.

Материал. Кроме голотипа, 13 фрагментов колоний: экз. ПИН, № 136/24, 31, 79, 119, 148, 149, 195, 210, 213, 214, 216, 504, 593 происходят из фации переслаивания, обнажающейся в карьере близ ст. Гжель Казанской ж/д (сборы А.П. Иванова и Т.А. Добролюбовой).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астрова Г.Г., Морозова И.П. К систематике мшанок отряда Cryptostomata // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 4. С. 661–664.

- 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.* Новые данные по систематике высших таксонов типа Bryozoa // Систематика и филогения беспозвоночных. М.: Наука, 1990. С. 103–113.
- Горюнова Р.В.* Морфология и система палеозойских мшанок. М.: Наука, 1992. 168 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 251).
- Горюнова Р.В.* Филогения палеозойских мшанок. М.: Наука, 1996. 166 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 267).
- Горюнова Р.В., Марков А.В., Наймарк Е.Б.* Эволюция и биогеография палеозойских мшанок. М.: ГЕОС, 2004. 182 с.
- Горюнова Р.В., Морозова И.П.* Позднепалеозойские мшанки Монголии. М.: Наука, 1979. 140 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 9).
- Кубанин А.А.* О названиях высших таксонов мшанок и форонид // Тез. докл. VI конф. по ископаемым и современным мшанкам. Пермь, 1983. С. 33–35.
- Морозова И.П.* Fenesteraliidae – новое семейство фенестеллоидей // Палеонтол. журн. 1963. № 3. С. 78–83.
- Морозова И.П.* Ревизия рода Fenestella // Палеонтол. журн. 1974. № 2. С. 54–57.
- Морозова И.П.* Мшанки отряда Fenestellida. М.: ГЕОС, 2001. 170 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 277).
- Морозова И.П., Лисицын Д.В.* Ревизия рода Polypora // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 38–47.
- Никифорова А.И.* Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР // Палеонтология СССР. Т. 4. Вып. 1. М.-Л.: Госгеолгиздат, 1938. 288 с.
- Раменский Л.Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–42.
- Штукенберг А.А.* Кораллы и мшанки каменноугольных отложений Тимана и Урала // Тр. Геол. ком. 1895. Т. 10. Вып. 3. С. 1–244.
- Шульга-Нестеренко М.И.* Каменноугольные фенестеллиды Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 161 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 32).
- Dunaeva N.N., Morozova I.P.* Revision of the suborder Fenestelloidea // Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. N. S. 1975. V. 3. Fasc. 1. P. 225–233.
- Ernst A., Konigshof P.* Bryozoan fauna and micrifacies from a Middle Devonian reef complex (Western Sahara, Morocco) // Abh. Senckenb Naturfor. 2010. Bd 568. S. 1–91.
- Gorjunova R.V.* Middle Carboniferous bryozoans of the Russian Platform // Paleontol J. 2002. V. 36. Suppl. 4. P. S261–S352.
- Hageman S.J., McKinney F.K.* Discrimination of fenestrate bryozoan genera in morphospace // Palaeontol. Electronica. 2010. V. 13. № 2. P. 1–42.
- McKinney F.K.* The bryozoan genera Lyropora and Lyriporidra (order Fenestrida, family Polyporidae) in Upper Mississippian (Chesterian) rocks of eastern North America // Amer. Museum Novit. 1994. № 3111. P. 1–31.
- Snyder E.M.* Revised taxonomic procedures and paleoecological applications for some North American Mississippian Fenestellidae and Polyporidae (Bryozoa) // Paleontogr. Amer. 1991. № 57. P. 1–275.
- Tavener-Smith R.* Ovicells in fenestrate cryptostomes of Viséan age // J. Paleontol. 1966. V. 40. P. 190–198.
- Termier H., Termier G.* Bryozoaires du Paléozoïque supérieur de L'Afghanistan // Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. 1971. № 47. P. 1–52.
- Wyse Jackson P.N.* New fenestrate Bryozoa from the lower Carboniferous (Viséan) of County Fermanagh // Irish. J. Earth Sci. 1988. № 9. P. 197–208.
- Wyse Jackson P.N., McKinney F.M., Ernst A.* Retepora undata M'Coy, 1844 type species of Philloporella Frederiks, 1916, a junior synonym of Chinodictyon Forste, 1887: a phylloporinid bryozoan from the Mississippian of Ireland redescribed // Irish. J. Earth Sci. 2010. № 28. P. 58–60.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Raupipora akishinensis* sp. nov., голотип ПИН, № 5090/67: 1а – тангенциальное сечение (×20), 1б – то же (×40), 1в – поперечное сечение (×50), 1г – тангенциальное сечение (×60); Московская обл., дер. Акишино; средний карбон, московский ярус, мячковский горизонт, домодедовская свита, паньшинская подсвита.

Фиг. 2, 3. *Ascipipora subborealis* (Schulga-Nesterenko, 1951): 2 – экз. ПИН, № 136/195 (×60), тангенциальное сечение автосооциев с гемисептоподобными структурами (стрелки); Московская обл., ст. Гжель Казанской ж/д; верхний карбон, гжельский ярус, добрятинский горизонт, русавкинская свита; 3 – экз. ПИН, № 136/500 (×60), тангенциальное сечение, иллюстрирующее форму автосооциев на разных уровнях сечения; в некоторых присутствуют гемисептоподобные структуры (стрелки); местонахождение и возраст те же.

Объяснение к таблице IV

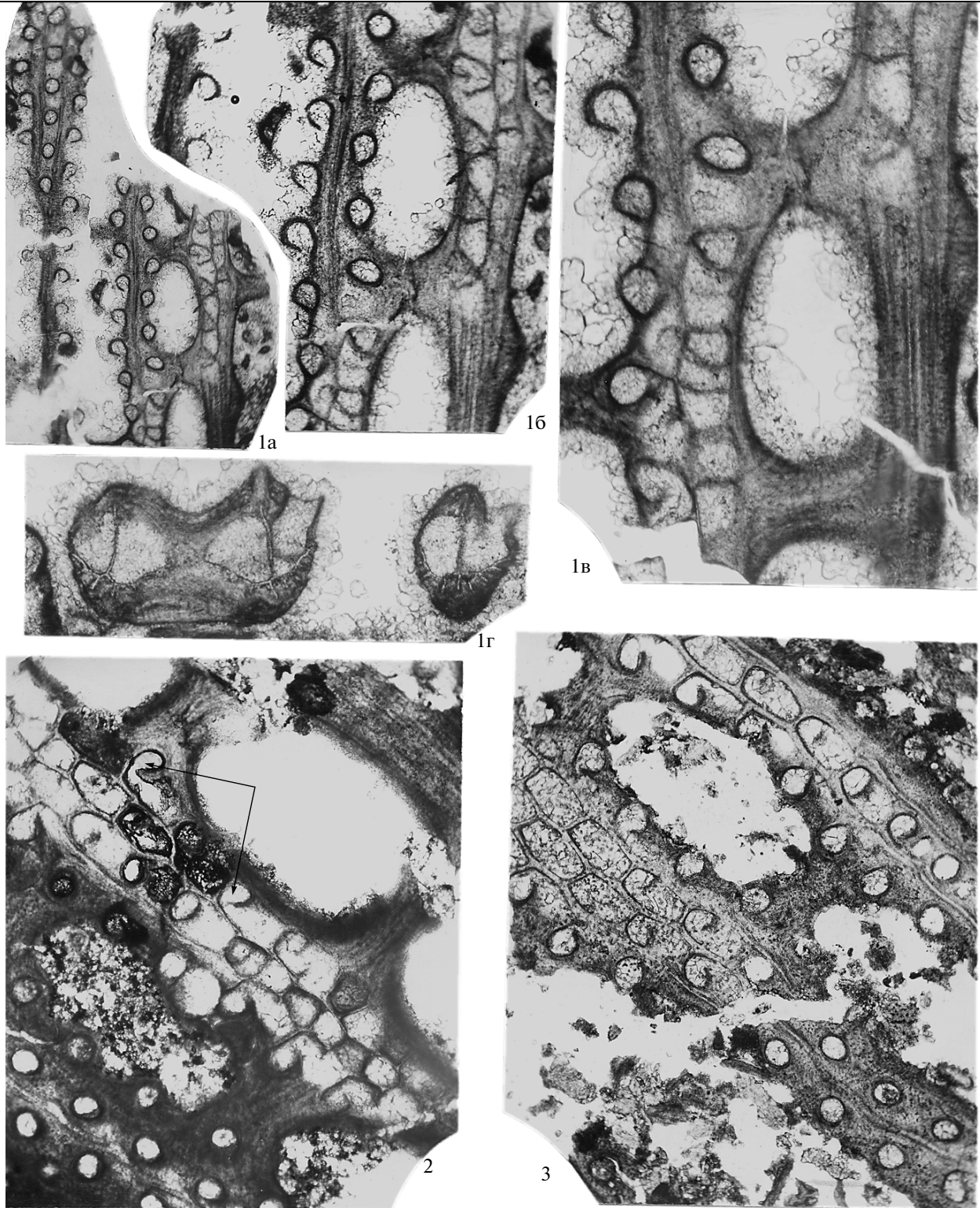
Фиг. 1, 2. *Ascipipora subborealis* (Schulga-Nesterenko, 1951): 1 – голотип ПИН, № 136/30: 1а – тангенциальное сечение (×15), 1б – тангенциальное сечение прутьев с бугорками, расположенными вдоль продольных рядов круглых апертур, и овицеллой (стрелка) (×60), 1в – тангенциальное сечение прутьев перед бифуркацией и после нее (×60); 2 – экз. ПИН, № 136/195 (×15), тангенциальное сечение, овицелла (стрелка); Московская обл., ст. Гжель Казанской ж/д; верхний карбон, гжельский ярус, добрятинский горизонт, русавкинская свита.

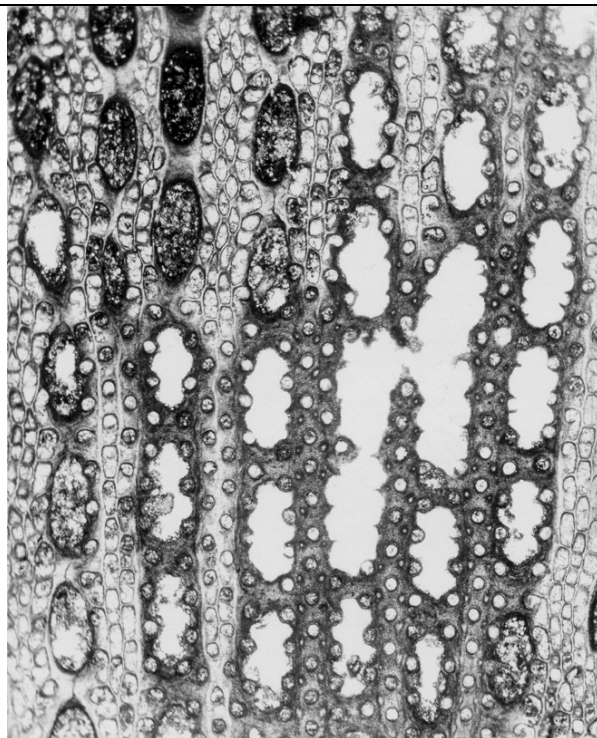
**A New Genus *Acupipora* gen. nov. from the Upper Carboniferous
of the East European Platform and Problem of Classification of Bryozoans
of the Order Fenestellida**

R. V. Gorjunova, O. B. Weiss

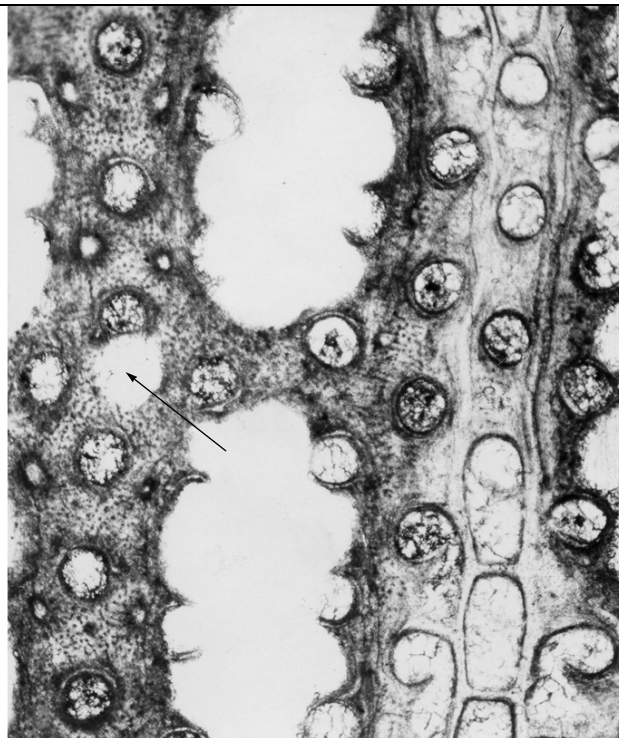
The species composition of the bryozoan genus *Paucipora* Termiet et Termier, 1971 is revised. A new species, *Paucipora akishinensis* sp. nov., and a new genus, *Acupipora* gen. nov., with the type species *Polypora subborealis* Schulga-Nesterenko, 1951, are described. The problems of classification of the order Fenestellida are discussed. Criteria for the division of the order into families and subfamilies are developed. The evolution of fenestellids is shown to proceed along the path of morphological differentiation of structural elements of colonies, polymerization of autozoecia, and formation of heterozoecia. It was accompanied by morphological parallelisms. A scheme of the phylogenetic relationships between the families and subfamilies of the order is presented.

Keywords: new genus, Fenestellida, Upper Carboniferous, East European Platform, classification of bryozoans.

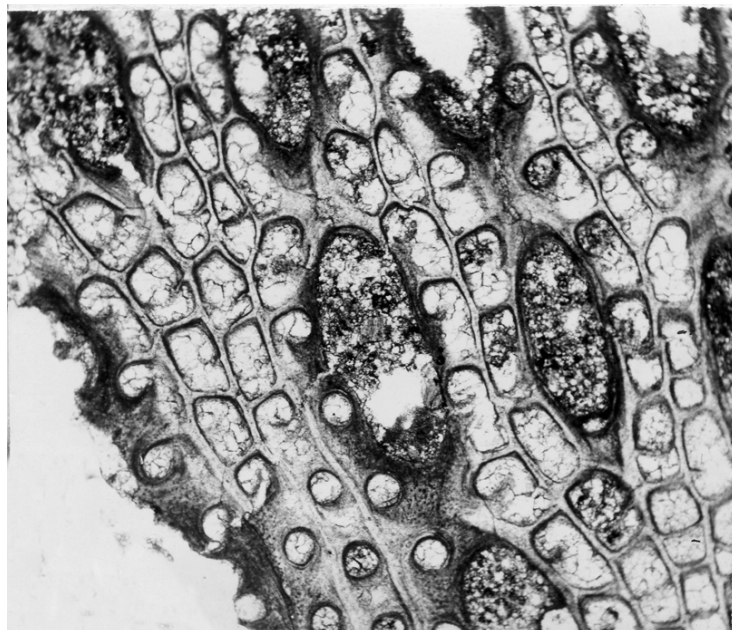




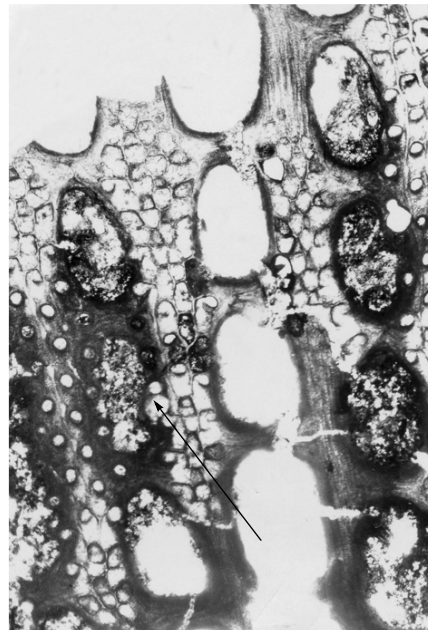
1a



1b



1в



2