

УДК 564.714:551.73

## СЕМЕЙСТВО COELOTUBULIPORIDAE FAM. NOV. И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ В ЭВОЛЮЦИИ МШАНОК

© 2011 г. Р. В. Горюнова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail rgoryunova@mai.ru

Поступила в редакцию 08.12.2010 г.

Принята к печати 20.12.2010 г.

Из верхнего девона и нижнего карбона Евразии изучены морфологически сложные мшанки, включаемые одними исследователями в отряд Rhabdomesida, другими — в отряд Trepostomata. Доказана зооидальная природа осевого зооэция. Выделено новое семейство Coelotubuliporidae fam. nov. и обосновано его положение в отряде Trepostomata. Оно включает два рода (один новый), 11 видов (один новый) и шесть подвидов. Приводятся диагнозы нового семейства Coelotubuliporidae, рода Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988 и нового рода Dunaevella gen. nov. Описаны виды: Coelotubulipora irinae sp. nov., Dunaevella shishovae (Schulga-Nesterenko, 1955) и D. peristomata (Schulga-Nesterenko, 1955). Появление осевого зооэция у представителей отряда Trepostomata оценивается как один из путей эволюции мшанок, обусловленный морфологическими параллелизмами. Полученные сведения о стратиграфическом распространении и палеогеография семейства Coelotubuliporidae свидетельствуют о его большом значении для решения вопросов биостратиграфии и корреляции отложений верхнего девона и нижнего карбона Евразии.

### ВВЕДЕНИЕ

В процессе изучения мшанок из отложений верхнего девона и нижнего карбона Армении в турнейском ярусе был найден новый вид Coelotubulipora irinae sp. nov. Род Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988, установленный китайскими учеными в разновозрастных отложениях центра провинции Хунань Китая, морфологически своеобразен (Yang et al., 1988). Оригинальность его морфологии выражается прежде всего наличием осевого, или первичного зооэция, характерного для рабдомезидных мшанок. Трубочатые автозооэции, почкующиеся вокруг осевого зооэция, венчаются округло-полигональными апертурами и несут основные черты морфологии трепостомных мшанок. В составе этого рода авторы описали пять видов и четыре подвида, развивавшихся в течение турнейского века в морском бассейне на территории Китая. Здесь важно обратить внимание на то, что китайские коллеги отнесли род Coelotubulipora к отряду Trepostomata, поместив его в семейство Stenoporidae.

Открытие вида Coelotubulipora irinae sp. nov. дало возможность продолжить изучение группы видов, в число которых входят: Rhabdomeson schischovae Schulga-Nesterenko, 1942 (=Batostomella shishovae Schulga-Nesterenko, 1955), Batostomella peristomata Schulga-Nesterenko, 1955, Rhabdomeson irregularis Nekhoroshev, 1956, Rh. maculatum Nekhoroshev, 1956, Dekayia intervacara Trizna, 1958 и D. varionodata Trizna, 1958. Исследование этих мшанок, начатое ранее, было приостановлено из-за отсутствия новых фактических данных об их морфо-

логии (Горюнова, 1985). Систематическое положение этой группы мшанок, весьма интересной в морфологическом и эволюционном плане, а также высокой значимости ее в решении сложных вопросов биостратиграфии, до последнего времени остается дискуссионным. Трудность изучения этих мшанок определяется, прежде всего, редкостью их находок. Практически каждый из видов был, как правило, описан единожды. Сложная и оригинальная композиция морфологических признаков этих видов (осевой зооэций в центре колоний — один из ведущих признаков мшанок отряда Rhabdomesida, а почкующиеся вокруг него автозооэции имеют трепостомный облик) позволяла исследователям различного рода толкование их морфогенеза. Как следствие, делались неоднозначные выводы о положении упомянутых видов в системе мшанок. Поэтому одни исследователи включали их в отряд Rhabdomesida (Шульга-Нестеренко, 1942; Нехоросhev, 1956; Горюнова, 1985; Морозова и др. 2006), другие относили их к отряду Trepostomata (Шульга-Нестеренко, 1955; Тризна, 1958; Yang et al., 1988).

Интерес к ревизии этой группы видов обусловлен не только своеобразием ее морфологии. Не менее важным является и другой аспект — это приуроченность ее к отложениям верхнего девона (фамену) и нижнему карбону многих регионов: Рудный Алтай, Кузбасс, Китай, Армения и Восточно-Европейская платформа.

Основная цель исследования — установить таксономический статус этой группы мшанок и обосновать ее принадлежность к отряду Trepostomata.

Для этого потребовалось решение целого ряда задач. Прежде всего, решить вопрос происхождения трубчатой структуры, присутствующей в осевой части колоний; более детально изучить ее морфологию: представляет ли она собой “лишь пустоту, сохранившуюся от цилиндрического тела, на которое выросли пластинчатые колонии мшанок”, или же она является осевым зооэцием, образовавшимся в процессе морфологической и функциональной дифференциации автозооидов; попытаться найти объяснение эволюционным преобразованиям, связанным с появлением осевых зооэциев у представителей мшанок отряда Trepostomata.

Для исследования использовался доступный автору статьи материал лишь по трем видам — *Coelotubulipora irinae* sp. nov. (три строго ориентированных шлифа), *Batostomella shishovae* Schulga-Nesterenko, 1955 (ориентированные шлифы из шести фрагментов колоний) и *B. peristomata* Schulga-Nesterenko, 1955 (ориентированные шлифы из пяти экземпляров фрагментов колоний).

В результате проведенного исследования выделено новое семейство *Coelotubuliporidae* fam. nov. и обосновано его положение в подотряде *Amplexoripina* отряда *Trepostomata*. В состав семейства включено два рода: *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia, 1988 (объединяет девять видов и шесть подвидов) и *Duinaevella* gen. nov. (два вида).

Проведен анализ развития семейства *Coelotubuliporidae* на рубеже поздний девон — ранний карбон и в течение раннего карбона, изложены сведения о его палеогеографии.

Появление осевого зооэция у представителей семейства *Coelotubuliporidae* оценивается как один из путей эволюции, обусловленный морфологическими параллелизмами. В истории развития отряда *Trepostomata* осевые зооэции обособились в среднем ордовике. Они характерны для семейства *Ralfimartitidae* Gorjunova, 2005 (Горюнова, 2005).

В основе статьи лежат коллекции мшанок из отложений верхнего девона и нижнего карбона Армении, переданные в Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка (ПИН) для изучения И.А. Гречишниковой. К исследованию также привлекались коллекции мшанок к работам М.И. Шульги-Нестеренко (1955), В.П. Нехорошева (1956) и В.Б. Тризна (1958), хранящиеся соответственно в ПИНе (колл. № 198, 1613), в Музее ВНИГРИ и ЦНИГРМузее Санкт-Петербурга.

Приношу искреннюю благодарность И.А. Гречишниковой — автору сборов основной коллекции изученных мшанок. Я также признательна и благодарна В.Т. Антоновой и А. Эрнсту за изготовление фотографий, а также И.Л. Ренге за техническую помощь при подготовке статьи к печати. Работа выполнена по Программе 15, подпрограмме 1 Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция

гео-биологических процессов” и гранту РФФИ № 10-05-00342-а.

### История изучения мшанок, объединенных в семейство *Coelotubuliporidae* fam. nov.

В сороковых годах прошедшего столетия Шульга-Нестеренко, проводя анализ стратиграфического распределения мшанок в карбоне Московской котловины, впервые изобразила наряду с другими мшанками фотографию голотипа выделенного ею нового вида *Rhabdomeson schischovae*, происходившего из стешевского горизонта, включаемого ныне в серпуховский ярус (Шульга-Нестеренко, 1942, с. 132, табл. 5, фиг. 4–6). К сожалению, в этой работе нет ни описания, ни каких-либо комментариев, касающихся морфологии вида. Однако осевой зооэций, как свидетельствуют иллюстрации, послужил критерием, определившим принадлежность вида к роду *Rhabdomeson* отряда *Rhabdomesida*.

Позднее Шульга-Нестеренко (1955) описала еще один новый вид, морфологически близкий к *Rh. schischovae*, — *Batostomella peristomata* Schulga-Nesterenko, 1955 из протвинского горизонта того же региона, который она отнесла уже к роду *Batostomella* из отряда *Trepostomata*. Здесь же Шульга-Нестеренко (1955) переводит *Rh. schischovae* из состава рода *Rhabdomeson* и помещает его в состав рода *Batostomella*, изменив и грамматическое написание вида: *B. shishovae* Schulga-Nesterenko, 1955. В характеристике *B. shishovae* автор отмечает, что колония “... слагается то сплошными ветками, то обрастает какой-то исчезнувший субстрат, вероятно, водорослевое слоевище...” (Шульга-Нестеренко, 1955, с. 82). Следовательно, Шульга-Нестеренко полагала, что осевой зооэций в колониях этих мшанок отсутствует и, учитывая изменчивую форму роста, морфологию автозооэциев и полигональную форму их апертур, обоснованно определяет принадлежность обоих видов к роду *Batostomella* отряда *Trepostomata*. Таким образом, Шульга-Нестеренко первая из исследователей попыталась решить труднейшую задачу классификации мшанок, обладающих смешанным комплексом или “двуликим” обликом морфологических признаков.

Нехорошев (1956) из фаменско-турнейских отложений Рудного Алтая описал еще два вида мшанок с такой же сложной морфологией (наличие осевого зооэция и трепостомного облика автозооэциев) и отнес их к роду *Rhabdomeson* — *Rh. irregularis* Nekhoroshev, 1956 и *Rh. maculatum* Nekhoroshev, 1956. При повторном изучении этих видов, следуя за Нехорошевым, я сохранила их в составе отряда *Rhabdomesida*, но уже в составе рода *Irmogella* Gorjunova, 1992 и, как выяснилось теперь, ошибочно (Горюнова, 1992).

В 1958 г. Тризна описала два вида мшанок из визейских отложений Кузнецкой котловины, характе-

ризующихся такой же сложной морфологией, как и виды, описанные Шульгой-Нестеренко (1955) и Нехорошевым (1956). Тризна рассматривала оба вида в составе рода *DeKayia* — *D. intervacara* Trizna, 1958 и *D. varionodata* Trizna, 1958 из отряда *Trepotomata*. При этом автор отмечала, что осевой канал (ее термин) у обоих видов "... не является составной частью колонии ..., а представляет собой лишь пустоту, сохранившуюся от цилиндрического тела, на которое выросли в обоих случаях пластинчатые колонии мшанок" (Тризна, 1958, с. 54). Г.Г. Астрова (1978) не признала принадлежность этих видов к роду *DeKayia* и, естественно, не включила их в состав отряда *Trepotomata*. Кроме того, она выявила невалидность рода *Batostomella* и поместила *B. shishovae* и *B. peristomata* в состав рода *Pseudobatostomella* Morozova, 1960, сохранив их положение в отряде *Trepotomata*.

В начале 80-х гг. прошлого века я, изучив ориентированные сечения колоний видов *D. intervacara* и *D. varionodata*, хранившиеся в то время в Музее ВНИГРИ, также приняла решение не включать их в состав отряда *Rhabdomesida*. Следовательно, вопрос не только отрядной, но и родовой принадлежности этих видов остался неразрешенным.

В 1988 г. группа китайских исследователей выявила в отложениях турнейского яруса нижнего карбона Китая (центр пров. Хунань) новый род *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia, 1988 (Yang et al., 1988) рабдомезидно-трепотомного облика. Авторы описали пять видов и четыре подвида рода *Coelotubulipora*, поместив его в семейство *Stenoporidae* отряда *Trepotomata*. Характеризуя морфологические особенности этого рода, ученые использовали термин "первичный зооций", введенный мною и употребляемый до недавнего времени при описании только рабдомезидных мшанок, показав тем самым наличие этого структурного элемента колонии у представителей отряда *Trepotomata*. Кроме этого, китайские исследователи включили в состав рода *Coelotubulipora* и два вида, описанные Тризной (1958).

Однако принадлежность рода *Coelotubulipora* к мшанкам отряда *Trepotomata* совсем недавно также подверглась сомнению (Морозова и др., 2006). И.П. Морозова с соавторами описали новый вид мшанки *Coelotubulipora gara* Morozova et Weis, 2006 из верхнего девона Польши, обладающий осевым зооцием, и включили его в отряд *Rhabdomesida*. В результате авторы предложили вывести род *Coelotubulipora* из состава отряда *Trepotomata*.

К сожалению, авторы вида *S. gara*, принимая во внимание лишь осевой зооций и не учитывая всей совокупности его морфологических признаков, пришли к ошибочному выводу. *S. gara*, если судить по описанию, изображениям и результатам изучения типовых экземпляров, несет главные черты морфологии, свойственные мшанкам отряда *Rhabdomesida*, — осевой зооций, автозооции, почкую-

щиеся по спирали вокруг него, форма овальных апертур, расположенных правильными продольно-диагональными рядами, а также полиморфизм зооциев. В связи с этим вид *S. gara* исключен из видового состава рода *Coelotubulipora*, который сохранен в отряде *Trepotomata*.

Мною описывается новый вид — *Coelotubulipora irinae* sp. nov., который происходит из турнейского яруса нижнего карбона Армении. Два вида Нехорошева — *S. irregularis* (Nekhoroshev, 1956) и *S. maculata* (Nekhoroshev, 1956) включены в состав рода *Coelotubulipora*. Два вида, описанные Шульгой-Нестеренко, объединены в новый род *Dunaevella* — *D. shishovae* (Schulga-Nesterenko, 1955) и *D. peristomata* (Schulga-Nesterenko, 1955). В результате проведенного исследования все изученные виды обособлены в новое семейство *Coelotubuliporidae* fam. nov.

### Морфология и критерии выделения мшанок семейства *Coelotubuliporidae* fam. nov.

Семейство *Coelotubuliporidae* включает два рода мшанок: *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia и *Dunaevella* gen. nov., объединяющие 11 видов и четыре подвида (табл. 1). Для семейства характерны ветвистые колонии с осевым зооцием в центре, вокруг которого почковались автозооции. В углах соединения стенок автозооциев близ поверхности колоний развиты акантозооции, эксилязооции и капилляры.

**Колонии** обычно стержневидные, круглые в поперечном сечении. Дихотомия или боковое разветвление не наблюдались (рис. 1, *в*; табл. III, фиг. 1б, 1в; табл. IV, фиг. 1б, см. вклейку). Эндозона и экзозона слабо выражены у более древних представителей семейства (род *Coelotubulipora*); четкое обособление их наблюдается у рода *Dunaevella* за счет утолщения дистальной части стенок автозооциев (рис. 2, *в*).

**Осевой зооций** представляет собой цилиндрическую или призматическую трубочку с ровными или неровными стенками, круглого и округло-полигонального очертания в поперечном сечении (рис. 1, *а, б*; 2, *а, в*). Диафрагмы и какие-либо другие структуры в осевом зооции пока не обнаружены. Осевой зооций имеет собственную стенку, что можно видеть на рис. 1, *а* и кроме того, стенка осевого зооция и стенки автозооциев имеют трехслойное строение и одинаковую толщину. Такое же трехслойное строение стенок отчетливо прослеживается у видов рода *Dunaevella* (рис. 2, *а*; 3, *а*). Род *Coelotubulipora* обладает цилиндрическим осевым зооцием, а роду *Dunaevella* свойствен трубчатопризматический осевой зооций.

**Автозооции**, почковавшиеся по всему периметру вокруг осевого зооция, трубчатопризматические, прямые или слабоизогнутые близ дистальных концов или на границе с экзозоной (табл. III,

Таблица 1. Распространение мшанок семейства Coelotubuliporidae

Поздний девон	Ранний карбон			Регион
Фаменский век	Турнейский век	Визейский век	Серпуховский век	
Вид (подвид)				
Coelotubulopora irregularis	C. maculata			
	C. obliqua			
	C. euspinusa euspinusa			
	C. euspinusa ferodiaphragmata			
	C. superhemisepta superhemisepta			
	C. superhemisepta clautubulosa			
	C. superhemisepta torquicuticula			
	C. interminuta			
	C. bicurva			
	C. irinae			
	C. intervacara			Рудный Алтай
	C. varionodata			Китай
			Dunaevella shishovae	Армения
			D. peristomata	Кузбасс
				В-Е платформа

фиг. 1б, 1в; табл. IV, фиг. 1б). На проксимальных концах они заужены и в разной степени расширены в дистальном направлении, диафрагмы в них редкие, как правило, тонкие, прямые или слабоизогнутые. Однако чаще автозооэциев не содержат диафрагм, а наблюдаемые в них поперечные структуры представляют собой трещины в кристаллах кальция. Стенки автозооэциев тонкие в области эндозоны и слабо или сильно утолщены в дистальном направлении.

**Апертуры**, венчающие автозооэциев, округло-полигональной формы, хаотично расположенные на поверхности колонии (табл. III, фиг. 1а; табл. IV, фиг. 1а, 2а). Расстояние между центрами соседних апертур у древних представителей семейства значительно меньше (табл. III, фиг. 1а), чем у более молодых видов.

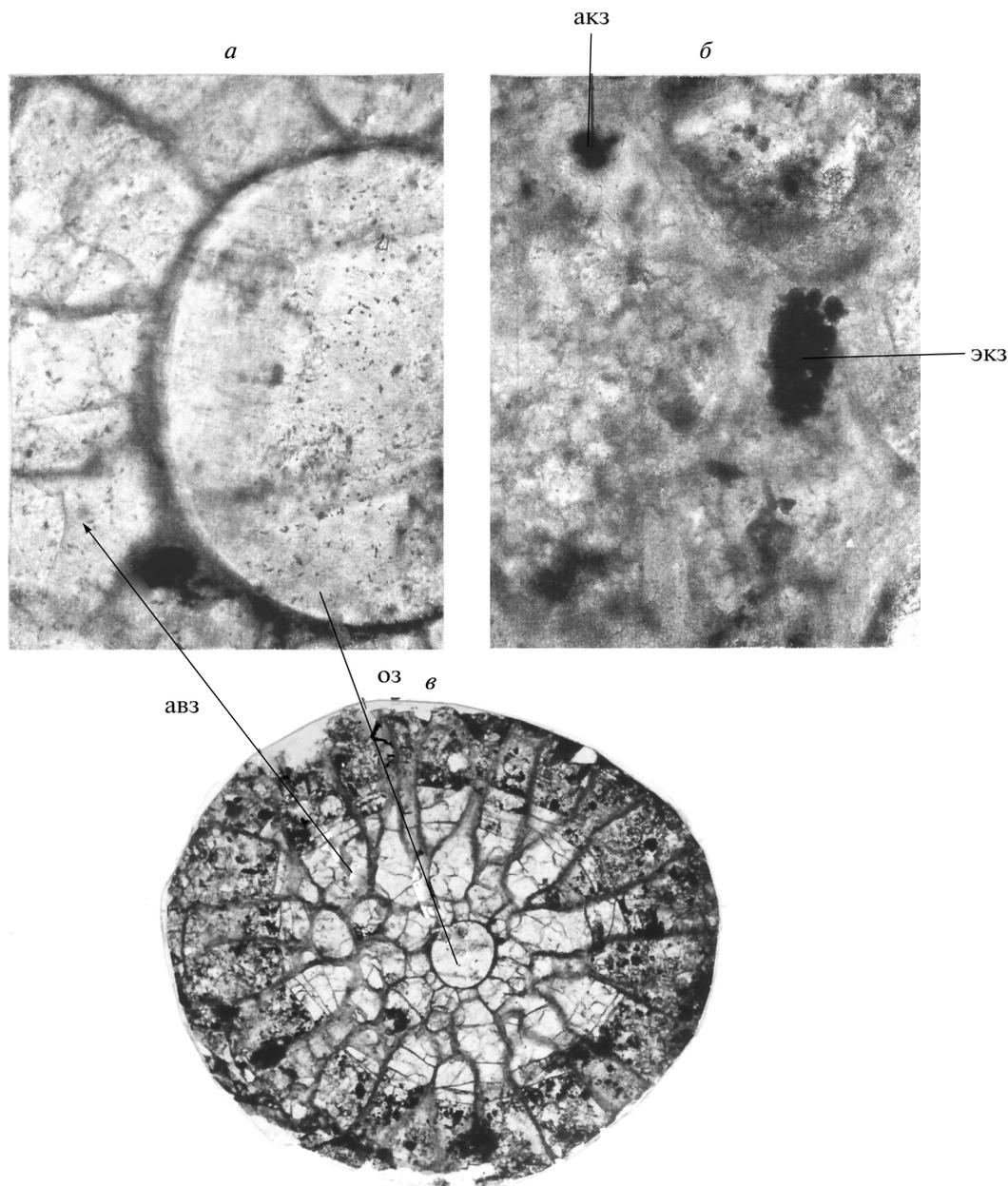
**Акантозооэциев** небольших размеров с широким осевым каналом присутствуют в углах соединения стенок автозооэциев и в промежутках между автозооэциевыми в утолщенных стенках экзозоны (рис. 1, б; табл. III, фиг. 1а; табл. IV, фиг. 1а).

**Эксилязооэциев** представляют собой полости неправильных очертаний в поперечном сечении.

Обычно они приурочены к поверхностным участкам экзозоны. У древних видов рода Coelotubulipora эксильзооэциев редкие (рис. 1, б). Частота встречаемости и дифференциация эксильзооэциев по размерам увеличились у более поздних представителей рода Dunaevella (табл. III, фиг. 1а).

**Капилляры** в виде мельчайших трубочек развиты в области экзозоны (табл. IV, фиг. 1а, 2а). Их длина соответствует толщине экзозоны. В расположении капилляров не наблюдается какой-либо закономерности. Частота капилляров тесно связана с толщиной стенок автозооэциев в области экзозоны: чем меньше расстояние между апертурами, тем реже капилляры (табл. IV, фиг. 1а) и, напротив, количество капилляров возрастает на более широких промежутках (табл. IV, фиг. 2а).

Осевой зооэций, присутствующий в колониях изученных мшанок, использован в качестве основного критерия при выделении семейства Coelotubuliporidae. В основу выделения родов положена форма осевого зооэция, претерпевшая изменения в эволюции семейства от трубчатого-цилиндрической у более древнего рода Coelotubulipora до трубчатого-призматической формы у рода Dunaevella.



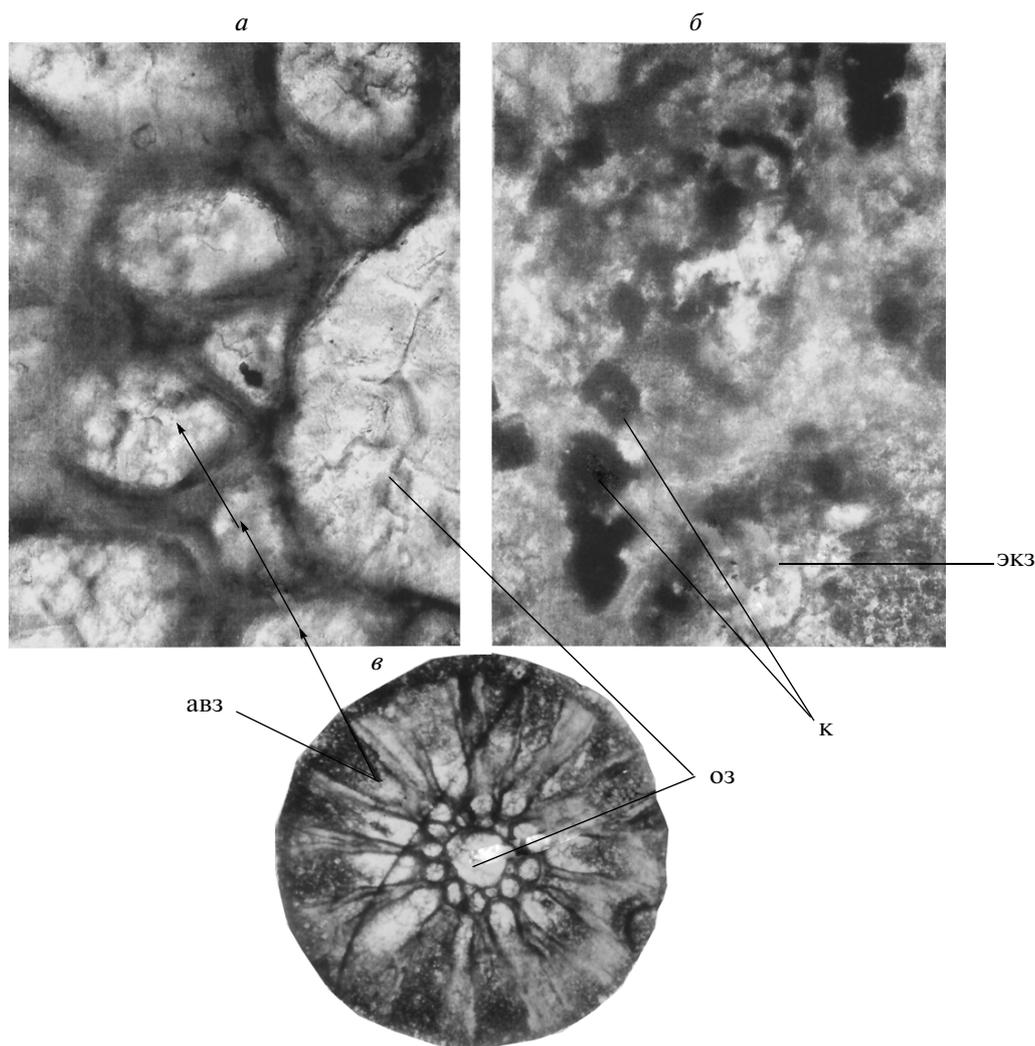
**Рис. 1.** *Coelotubulipora irinae* sp. nov., голотип ПИН, № 1613/554: *a* – участок поперечного сечения осевого зооэция и автозооэциев, микроструктура стенок ( $\times 50$ ), *б* – тангенциальное сечение ( $\times 250$ ), иллюстрирующее акантозооэциии и эксилязооэциии, *в* – поперечное сечение ( $\times 40$ ); Нахичевань, окрестности с. Кярки; нижний карбон, турнейский ярус, зона *Unispirifer praeulbanensis* – *Rhipidomella michelini*. Обозначения: авз – автозооэциии, акз – акантозооэциии, оз – осевой зооэциии, экз – эксилязооэциии.

### Эволюция семейства *Coelotubuliporidae* fam. nov. и морфологические параллелизмы

Глобальные физико-географические изменения, происходившие в биосфере в конце девонского и начале каменноугольного периодов, существенно повлияли на ход развития палеозойских мшанок в целом. Этот временной интервал в эволюции мшанок был ознаменован кардинальной сменой крупных таксономических единиц: инадаптивные груп-

пы мшанок заменились эвадаптивными (Горюнова и др., 2004).

Разнообразие мшанок отряда *Trepostomata* в позднем девоне резко сократилось. Однако эволюция отряда продолжалась, и она нашла выражение в появлении семейства *Dyscritellidae*, развитие которого пошло по пути выработки крупных акантозооэциев (табл. 2). Вероятнее всего, к этому же времени относится появление семейства *Coelotubuliporidae* fam. nov. У истоков его находится, по-



**Рис. 2.** *Dunaevella shishovae* (Schulga-Nesterenko, 1955), голотип ПИН, № 198/810: *а* – участок поперечного сечения осевого зооэция и автозооэциев, микроструктура стенок ( $\times 630$ ), *б* – тангенциальное сечение ( $\times 580$ ), капилляры, *в* – поперечное сечение осевого зооэция, автозооэциев и эксилязооэциев ( $\times 40$ ); Калужская обл., р. Шаня, дер. Бордуково; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт, сл. “n”. Обозначения: к – капилляры, остальные см. рис. 1.

видимому, род *Coelotubulipora*. Филогенетически семейство *Coelotubuliporidae* fam. nov., очевидно, связано с представителями семейства *Stenoporidae*, от которого оно унаследовало мелкого размера акантозооэции и редкие эксилязооэции. Адаптация этих мшанок в фаменском веке сопровождалась сокращением диаметра ветвистых колоний. Для повышения их устойчивости в пространстве было выработано новое приспособление, а именно осевой зооэций. Осевой зооэций обособился, вероятнее всего, путем трансформации автозооэция на ранней стадии астогенеза, т.е. в момент инкрустации субстрата. В процессе роста колонии, при ее переходе от инкрустирующего роста к вертикально направленному, автозооэции стали почковаться вокруг осевого зооэция. При этом трубчато-призматическая форма автозооэциев и трепостомный

способ их почкования сохранились. Изменения коснулись лишь их размеров и были связаны с сокращением длины автозооэциев. Трепостомный способ почкования автозооэциев, отличающийся непостоянством локуса, остался прежним, что отражено в беспорядочности расположения апертур на поверхности колоний.

В фаменском веке семейство *Coelotubuliporidae* было представлено одним родом с одним видом – *Coelotubulipora irregularis* (Nekhoroshev, 1956). Он существовал в морском бассейне на территории Рудного Алтая (табл. 1). Род продолжил свое развитие в турнейском веке в том же морском бассейне в качестве другого вида – *C. maculata* (Nekhoroshev, 1956). В это же время род *Coelotubulipora* расширяет свою палеогеографию. Кроме Рудного Алтая, пять видов и четыре подвида развивались в морском бас-

сейне на территории Китая (табл. 1). А в турнейский век *S. iginae* sp. nov. появился в морском бассейне на территории Армении. Расцвет рода приходится на турнейский век раннего карбона, когда существовало семь видов и четыре подвида (см. табл. 1). В визейском веке род *Coelotubulipora* мигрировал в Кузнецкий бассейн, где продолжил свое развитие в составе двух видов (табл. 1). В конце визейского века род *Coelotubulipora*, по-видимому, вымер.

В серпуховском веке семейство продолжало существовать с обособлением рода *Dunaevella* gen. nov., являющегося, по-видимому, потомком рода *Coelotubulipora*, в морском бассейне Восточно-Европейской платформы. Появление рода сопровождалось трансформацией цилиндрической формы осевого зооэция в трубчато-призматическую, и развитием наряду с акантозооэциями и эксилязооэциями многочисленных капилляров, пронизывающих утолщенные стенки экзозоны. Существовал род *Dunaevella* в составе двух видов — *D. shishovae* и *D. peristomata*, распространенных соответственно в стешевском и протвинском горизонтах Восточно-Европейской платформы (табл. 1). Можно предположить, что в связи с наступившей морской регрессией на территории Восточно-Европейской платформы, род *Dunaevella* вымер, а вместе с ним, очевидно, не получило дальнейшего развития и семейство *Coelotubuliporidae* fam. nov.

Параллельно с отрядом *Trepotomata* в позднем девоне и раннем карбоне свое существование продолжили представители других четырех отрядов — *Rhabdomesida*, *Cryptostomata*, *Cystoporata* и *Fenestellida* (Горюнова, 2002б). Их адаптация в этот промежуток времени протекала в разных направлениях, среди которых преваляровал путь развития и обособления полиморфных зооэциев, морфологически и, очевидно, функционально идентичных в разных отрядах.

В фаменский век в фазу расцвета вступил отряд *Rhabdomesida*. Увеличение разнообразия происходит не только на уровне родов и семейств, но и таксонов более высокого ранга. Появился подотряд *Rhabdomesina*. Его адаптация шла по пути формирования осевых зооэциев в сочетании с акантозооэциями, присутствующими в параллельно развивавшемся отряде *Trepotomata*. Единичный осевой зооэций в центре колоний и акантозооэции в экзозоне характеризуют семейство *Rhabdomesidae*. Пучок осевых зооэциев и стеллятопоры в экзозоне характерны для семейства *Pseudoascororidae* (табл. 2). На протяжении раннего карбона продолжился рост родового разнообразия подсемейства *Rhabdomesinae*, давшее начало подсемейству *Ascoroginae* в результате преобразования пучка осевых зооэциев. Оно происходило путем изменения формы самих осевых зооэциев, возрастания их числа и изменения характера взаимного расположения в пучке (Горюнова, 2010).

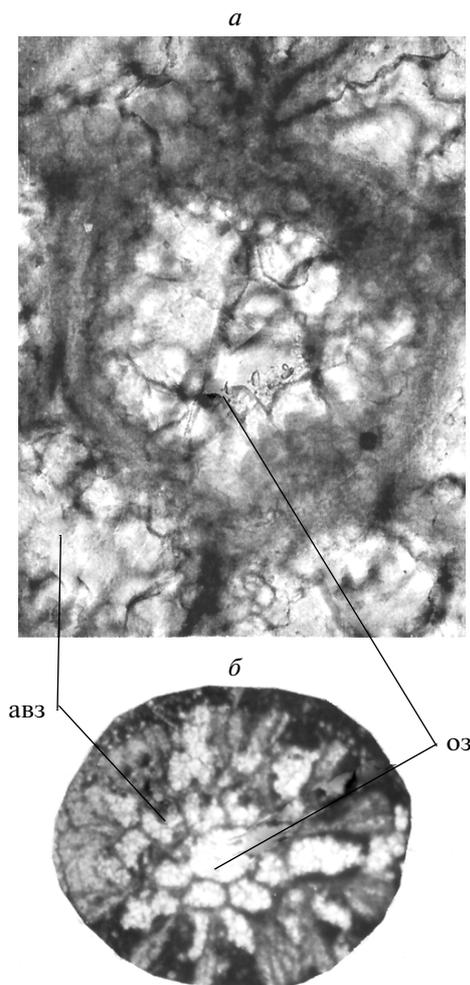


Рис. 3. *Dunaevella peristomata* (Schulga-Nesterenko, 1955): *a* — голотип ПИН, № 198/336, поперечное сечение осевого зооэция и автозооэциев, микроструктура стенок ( $\times 450$ ), *б* — экз. ПИН, № 198/811, поперечное сечение осевого зооэция и автозооэциев ( $\times 40$ ); Калужская обл., р. Лужа, с. Кременское; нижний карбон, серпуховский ярус, протвинский горизонт, сл. "h". Обозначения см. рис. 1.

Мезозооэции, свойственные трепостомным мшанкам, появляются у представителей параллельно существовавшего отряда *Cryptostomata* (семейство *Tamaroclimidae*).

Доминирующее положение отряда *Fenestellida* выразилось увеличением разнообразия родов и видов и, в меньшей степени, семейств. В фаменский век возникло семейство *Fenestraliidae*, а в турнейском веке появились семейства *Septatororidae* и *Septororidae* за счет развития у представителей последнего полиморфных особей-циклозооэциев (табл. 2).

В отряде *Cystoporida* продолжал существовать подотряд *Fistuliporina*, бурное развитие в раннем карбоне получил подотряд *Hexagonellina*. Разнооб-

**Таблица 2.** Распространение семейств и подсемейств мшанок на рубеже девона–карбона

Система	Девонская		Каменноугольная		
Отдел	верхний		нижний		
Ярус	франский	фаменский	турнейский	визейский	серпуховский
		Nicklesporinae Rh Mediaporidae Rh Dyscritellidae Tr Coelotubuliporidae Tr Rhabdomesinae Rh Pseudoascoporidae Rh Fenestraliidae Fe Mysticellidae Cr Worthenoporidae Cr Tamaroclemidae Cr			
				Actinotrypidae Cy Goniocladidae Cy Ascoporinae Rh Helocleminae Rh Hyphasmoporidae Rh Sreblotrypidae Rh Lyroporinae Fe Septatoporidae Fe Septoporidae Fe	

Обозначения отрядов: Cy – Cystoporida, Tr – Trepostomata, Rh – Rhabdomesida, Cr – Cryptostomata, Fe – Fenestellida.

разие последнего возросло с появлением семейств Actinotrypidae и Goniocladidae (табл. 2).

#### К Л А С С STENOLAEMATA

#### О Т Р Я Д TREPOSTOMATA

#### ПОДОТРЯД AMPLEXOPORINA

#### СЕМЕЙСТВО COELOTUBULIPORIDAE GORJUNOVA, FAM. NOV.

Типовой род – *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia, 1988; верхний девон (фамен) – нижний карбон (турне-визе); Кузбасс, Алтай, Китай и Армения.

**Диагноз.** Колонии тонковетвистые, чаще стержневидные, реже разветвленные, с узкой эндозоной и толстой экзозоной, с осевым зооцием в центре. Осевой зооций трубчато-цилиндрический или трубчато-призматический. Автозооциии укороченно-трубчатые, зауженные проксимально, плавно расширенные и слабоизогнутые; на границе эндозоны с экзозоной, почковались вокруг осевого зооциии беспорядочно. Стенки автозооциии тонкие в эндозоне и в разной степени утолщены в области экзозоны. Поэтому расстояние между апертурами варьирует. Диафрагмы в автозооциии чаще отсутствуют. Апертуры автозооциии полигональные или округло-

полигональные. Из полиморфных зооциии присутствуют акантозооциии и эксилязооциии. Многочисленные капилляры беспорядочно пронизывают стенки экзозоны или они отсутствуют.

**Состав.** Два рода: *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia, 1988 и *Dunaevella* gen. nov.

**Сравнение.** От всех семейств подотряда *Amplexoporina* новое семейство отличается наличием осевого зооциии и укороченно-трубчатыми автозооциии.

#### Род *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia, 1988

*Coelotubulipora*: Yang et al., 1988, c 110.

Типовой вид – *Coelotubulipora euspinosa* Yang, Hu et Xia, 1988; Китай, центр пров. Хунань, Шаодун; нижний карбон (Aikuanian), нижняя и средняя часть формации Менкунгао (Mengkungao).

**Диагноз.** Колонии стержневидные, тонкие или утолщенные, с узкой эндозоной и толстой экзозоной. Осевой зооций трубчато-цилиндрической формы, округлый в поперечном сечении. Автозооциии укороченно-трубчатые. Вокруг осевого зооциии почкуются под острым углом, располагаясь беспорядочно. На границе с экзозоной они изгиба-

ются почти под прямым углом от вертикально направленного роста колонии. Апертуры автозооциев округлые близ поверхности колонии; на углубленном сечении полигональные. Эксилязооциев округлые или угловатые, редкие. Мелкие акантозооциев развиты в углах соединения стенок автозооциев и в самих стенках. Капилляры развиты или отсутствуют.

**С о с т а в.** Десять видов и шесть подвидов: *C. irregularis* (Nekhoroshev, 1956), верхний девон, фаменский ярус, тарханская свита Рудного Алтая (Россия); *C. obliqua* Yang, Hu et Xia, 1988, *C. euspinosa* Yang, Hu et Xia, 1988 (с тремя подвидами: номинативный, *C. euspinosa ferodiaphragma* Yang, Hu et Xia, 1988 и *C. euspinosa clautubulosa* Yang, Hu et Xia, 1988), *C. superhemiseptata* Yang, Hu et Xia, 1988 с тремя подвидами (номинативный, *C. superhemiseptata clautubulosa* Yang, Hu et Xia, 1988 и *C. superhemiseptata torquicuticula* Yang, Hu et Xia, 1988), *C. interminuta* Yang, Hu et Xia, 1988 и *C. bicurva* Yang, Hu et Xia, 1988, формация Mengkungao центра пров. Хунань, Китай; *C. maculata* (Nekhoroshev, 1956), нижний карбон, турнейский ярус, бухтарминская свита Рудного Алтая (Россия); *C. irinae* sp. nov., нижний карбон, турнейский ярус, зона *Unispirifer praeulbanensis* – *Rhipidomella michelini*, Армения; *C. intervaca* (Trizna, 1958) и *C. varionodata* (Trizna, 1958), нижний карбон, визейский ярус, верхняя половина фоминской зоны Кузнецкой котловины (Россия).

*Coelotubulipora irinae* Gorjunova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

**Н а з в а н и е** вида в честь Ирины Авнотановны Гречишниковой – автора сборов коллекции мшанок из девона и карбона Закавказья.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 1613/554; Нахичевань, окрестности с. Кярки; нижний карбон, турнейский ярус, зона *Unispirifer praeulbanensis* – *Rhipidomella michelini*.

**О п и с а н и е.** Колонии ветвистые диаметром 1.80–2.00 мм; толщина экзозоны 0.45–0.63 мм, диаметр эндозоны 0.54–0.63 мм вместе с осевым зооцием. Осевой зооциев круглый в поперечном сечении диаметром 0.22–0.24 мм. Толщина стенок осевого зооциев 0.008 мм. Автозооциев укороченно трубчатые; толщина стенок в эндозоне 0.008 мм, в экзозоне 0.016–0.024 мм. Диафрагмы в автозооциев редкие, чаще отсутствуют. Апертуры автозооциев близ поверхности колонии округлые, диаметром 0.17–0.18 мм; на углублении неправильно многоугольные, размером 0.20–0.23 мм. Толщина стенок между апертурами 0.01–0.02 мм, на углубленных сечениях 0.008 мм. На площадках в углах соединения стенок соседних апертур, размером 0.02–0.04 мм, развиты акантозооциев, круглые в поперечнике. Диаметр их варьирует от 0.008 мм до 0.01 мм, осевой канал которых составляет 0.005–0.006 мм. Вокруг каждой апертуры не менее 4–5 акантозооциев.

Значительно реже на таких же площадках присутствуют эксильзооциев. Они обычно округлой или неправильно овальной формы в поперечном срезе, размером не более 0.016–0.02 мм.

**С р а в н е н и е.** Новый вид отличается от *C. obliqua* Yang, Hu et Xia, 1988 большим диаметром колоний (1.80–2.00 мм вместо 0.60–0.136 мм), более крупным осевым зооцием (0.22–0.24 мм против 0.11–0.14 мм) и укрупненными апертурами (0.17–0.18 мм вместо 0.12–0.16 мм); от *C. maculata* (Nekhoroshev, 1956) отличается более мелкими размерами всех структурных элементов колонии: диаметр осевого зооциев 0.22–0.24 мм вместо 0.35–0.40 мм, размеры апертур 0.17–0.18 мм против 0.20–0.26 мм.

**М а т е р и а л.** Голотип.

**Род *Dunaevella* Gorjunova, gen. nov.**

**Н а з в а н и е** рода в память крупнейшего палеонтолога Н.Н. Дунаевой.

**Т и п о в о й** вид – *Batostomella shishovae* Schulga-Nesterenko, 1955; Восточно-Европейская платформа; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт.

**Д и а г н о з.** Колонии тонковетвистые с трубчато-призматическим, полигональным в поперечном сечении осевым зооцием в центре. Автозооциев укороченно-трубчатые, узкие проксимально и плавно расширенные в дистальном направлении, слабоизогнутые на границе с экзозоной, чаще без диафрагм. Почкование автозооциев беспорядочное. Апертуры неправильно округлые, расположены беспорядочно. Утолщенные стенки экзозоны пронизаны редкими акантозооциев и еще более редкими эксильзооциев. Многочисленные капилляры равномерно рассеяны в экзозоне.

**С о с т а в.** Два вида – типовой и *D. peristomata* (Schulga-Nesterenko, 1955) из серпуховского яруса Восточно-Европейской платформы.

**С р а в н е н и е.** От рода *Coelotubulipora* новый род отличается трубчато-призматической формой осевого зооциев, более четко выраженной экзозоной, обусловленной утолщением стенок автозооциев, и наличием в экзозоне многочисленных капилляров.

***Dunaevella shishovae* (Schulga-Nesterenko, 1955)**

Табл. III, фиг. 2; табл. IV, фиг. 1

*Rhabdomeson schishovae*: Шульга-Нестеренко, 1942, с. 129, табл. 5, фиг. 4 [nom. nud].

*Batostomella shishovae*: Шульга-Нестеренко, 1955, с. 82, табл. 9, фиг. 9–10.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 198/810; Калужская обл., р. Шаня, дер. Бордуково; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт, слой “n”.

**О п и с а н и е.** Тонковетвистые колонии, диаметром 1.90–2.00 мм, преобладает диаметр 1.10–

1.20 мм. Осевой зооций призматической формы, без диафрагм, его диаметр варьирует от 0.18 мм до 0.25 мм. Диаметр эндозоны 1.45–2.30 мм, толщина экзозоны 0.45–0.70 мм, доминирует 0.35 мм. Автозооции укороченно-трубчатые, зауженные проксимально и плавно расширенные к дистальному концу, слабоизогнутые в области начала расширения, неправильно полигональные в поперечном сечении. Почкование автозооциев вокруг осевого зооция без какой-либо закономерности. Диафрагмы редкие, прямые, сосредоточены преимущественно в области эндозоны. Апертуры округлые, варьирующего диаметра от 0.15 мм до 0.25 мм. На 2 мм в разных направлениях насчитывается от 6 до 12 апертур. Акантозооции, диаметром 0.05–0.08 мм, редко разбросаны между апертурами. Эксилязооции, размером 0.05–0.07 мм, редкие и беспорядочные. Многочисленные капилляры, диаметром 0.005–0.01 мм, пронизывают стенки автозооциев в области экзозоны. Иногда капилляры образуют скопления диаметром 0.05 мм. Наблюдаются макулы из скопления укрупненных или мелких апертур, а также из эксильазооциев или капилляров.

**Изменчивость.** В широких пределах варьируют диаметр колоний, диаметр осевого зооция, а также размеры апертур и акантозооциев.

**Сравнение.** См. описание *D. peristomata*.

**Замечания.** Первоначально Шульга-Нестеренко (1942) отнесла данный вид к роду *Rhabdomeson* из-за наличия у него осевого зооция. Позднее она пришла к выводу, что форма автозооциев и их апертур этой мшанки в большей степени соответствуют признакам отряда *Trepodomata*, чем отряду *Rhabdomesida*, и отнесла ее к роду *Batostomella* (Шульга-Нестеренко, 1955). Астрова (1978) перевела виды *Batostomella shishovae* и *B. peristomata* в состав рода *Pseudobatostomella* семейства *Dyscritellidae*.

**Распространение.** Нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт; Восточно-Европейская платформа.

**Материал.** Кроме голотипа, паратипы — ПИН, № 198/384, 388, 824, 825, 829 (колл. Т.Г. Сарычевой).

#### *Dunaevella peristomata* (Schulga-Nesterenko, 1955)

Табл. IV фиг. 2, 3

*Batostomella peristomata*: Шульга-Нестеренко, 1955, с. 82, табл. 9, фиг. 4, рис. 6.

**Голотип** — ПИН, № 198/336; Калужская обл., р. Лужа, с. Кременское; нижний карбон, серпуховский ярус, протвинский горизонт, слой "h".

**Описание.** Колонии тонковетвистые диаметром 1.00–1.20 мм. Толщина экзозоны 0.20–0.28 мм, диаметр эндозоны 0.58–0.60 мм. В центре эндозоны развит осевой зооций призматической формы, полигональный в поперечном сечении,

диаметром 0.10 мм. Автозооции укороченно-трубчатые, зауженные проксимально, плавно расширенные в эндозоне, полигональные в поперечном сечении, размером от 0.08 мм до 0.20 мм, с тонкими, прямыми диафрагмами, нередко продырявленными в середине. Диафрагмы в автозооциях сосредоточены в области эндозоны. Апертуры округлые, диаметром 0.15–0.20 мм или слегка овальные в скошенных тангенциальных срезах, длиной 0.15–0.20 мм при ширине 0.07–0.15 мм. На поверхности колонии апертуры располагаются беспорядочно. В любом направлении на 2 мм насчитывается 5–6 или 5–7 апертур. Вокруг апертур развит узкий перистом, шириной 0.02–0.05 мм. В экзозоне развиты немногочисленные акантозооции, диаметром 0.05–0.09 мм. Эксилязооции также редкие. Они имеют округлое поперечное сечение, размером 0.05–0.09 мм. Стенки экзозоны пронизаны многочисленными, беспорядочно расположенными капиллярами, диаметром не более 0.01 мм. На поверхности колонии они рассеяны достаточно равномерно и лишь иногда образуют скопления, диаметром 0.02–0.04 мм.

**Сравнение.** От *D. shishovae* описываемый вид отличается более мелкими колониями, наличием перистома в апертурах, меньшим числом их на 2 мм (5–7 апертур вместо 10–12 у *D. shishovae*) и более многочисленными капиллярами.

**Материал.** Кроме голотипа, четыре паратипа: ПИН, № 198/319, 320, 811, 812 из типового местонахождения (колл. Т.Г. Сарычевой).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Расхождение во взглядах ученых на принадлежность мшанок, объединенных в семейство *Coelotubuliporidae*, к разным отрядам основывалось преимущественно на различном понимании и неоднозначной интерпретации природы трубчатой структуры, присутствующей в их колониях. Является ли она превращенным в окаменелость в процессе минерализации остатком мягкого тела животного или растительного организма? Или же трубчатая структура имеет зооидальное происхождение и представляет собой скелет полиморфного зооида — осевой зооций?

Следует, по-видимому, напомнить, что до открытия рода *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia, 1988 осевой зооций традиционно считался одним из важнейших критериев мшанок только отряда *Rhabdomesida*. Зооидальная природа осевого зооция у рода *Rhabdomeson* Young et Young, 1874, подвергавшаяся сомнению (Newton, 1971), была убедительно доказана благодаря находке диафрагм в полости осевого зооция (Горюнова, 1971), изучению структуры стенок с помощью сканирующего микроскопа (Blake, 1976) и астогенеза колоний (Горюнова, 2002a). Поэтому нет ничего удивительного в том,

что сообщение о наличии осевого зооэция у представителей отряда Trepostomata, куда китайские палеонтологи включили род *Coelotubulipora*, вызвало отрицательную реакцию (Морозова и др., 2006).

Анализ существующих представлений о происхождении трубчатой структуры показал противоречивые суждения, как по этому вопросу, так и по вопросу отрядной принадлежности изученных мшанок. Одна группа исследователей единогласно признавала зооидальную природу осевого зооэция, но их мнения кардинально разошлись в оценке отрядной принадлежности описанных ими видов. Так, Нехорошев (1956) относил описанные им виды к отряду Rhabdomesida, а китайские палеонтологи к отряду Trepostomata (Yang et al., 1988). Ученые другой группы были единодушны во мнении о принадлежности изученных мшанок к отряду Trepostomata, но по-разному комментировали происхождение трубчатой структуры. Так, Шульга-Нестеренко (1955) и Трizza (1958) занимали “субстратную” позицию, т.е. они полностью отрицали зооидальное происхождение трубчатой структуры в колониях изученных ими видов и не рассматривали ее как осевой зооэций. Китайские авторы посчитали ее осевым зооэцием, но не привели никаких доказательств в пользу ее зооидального происхождения.

Принимая семейство *Coelotubuliporidae* в составе отряда Trepostomata, мы попытались подтвердить правомерность нашего решения. С этой целью мы провели детальное изучение морфологии на доступном нам фактическом материале по трем видам: *Coelotubulipora irinae* sp. nov., *Dunaevella shishovae* (Schulga-Nesterenko, 1955) и *D. peristomata* (Schulga-Nesterenko, 1955). Изучение в продольных и поперечных сечениях колоний структуры стенок показало, что осевой зооэций обособлен самостоятельной стенкой и ее строение аналогично строению стенок автозооэциев, почкующихся вокруг него (рис. 1, а; 2, а; 3, а). Наше исследование показало, что рассматриваемые виды действительно обладали ветвистой формой колоний, в центре которых формировался осевой зооэций, подобно таковому рабдомезидных мшанок. На принадлежность этих мшанок к отряду Trepostomata указывают трубчато-призматическая форма автозооэциев, почковавшихся беспорядочно, а не по принципу винтовой симметрии рабдомезид, и округло-полигональная форма их апертур, расположенных хаотично. Апертуры автозооэциев рабдомезид имеют овальную форму и продольно-диагональное расположение на поверхности колонии.

К сожалению, у других девяти видов рода *Coelotubulipora* структура стенок осевого зооэция остается неисследованной. Несомненно важным аргументом в пользу зооидальной природы осевого зооэция служит сама история развития семейства *Coelotubuliporidae*. Его эволюция сопровождалась устойчивым во времени сочетанием осевого зо-

оэция с почкующимися вокруг него автозооэциями и другими морфологическими признаками мшанок отряда Trepostomata. Тем самым было обеспечено существование коелотубулипорид от позднего девона (фаменский век) до конца серпуховского века раннего карбона, что подтверждает также и его палеогеография (см. табл. 1). Появившись в морском бассейне Рудного Алтая в фаменский век, семейство *Coelotubuliporidae* мигрировало в турнейский бассейн Китая и Армении, в визейский век в бассейн Кузбасса, а в серпуховский век в бассейн на территории Восточно-Европейской платформы.

Осевые зооэции у мшанок отряда Trepostomata были установлены мною раньше (Горюнова, 2005). Впервые они были обнаружены у представителей среднеордовикского семейства *Ralfimartitidae* Горюнова, 2005 из древнейшего подотряда *Halloporina*. Их зооидальная природа не вызывала сомнений. Осевые зооэции у мшанок указанного семейства представляют собой призматические трубочки, пересеченные многочисленными диафрагмами. Они по одному или целому пучку приурочены к центру колоний и органично вписываются в ее структуру, характеризующуюся, как и мшанки этого подотряда в целом, часто диафрагмированными автозооэциями и мезозооэциями, а также гигантскими акантозооэциями.

Подотряд *Amplexorogina*, параллельно существовавший с халлопоринами, отличается слабым развитием, чаще полным отсутствием диафрагм в автозооэциях и других морфологических структурах, в частности, в эксиллязооэциях. Следствием такой эволюционной направленности и является отсутствие диафрагм в осевом зооэции семейства *Coelotubuliporidae*. В результате нашего исследования теория зооидального происхождения осевого зооэция у представителей подотряда *Amplexorogina* в определенной степени нашла подтверждение на фактическом материале.

Каждый из подотрядов (*Halloporina* и *Amplexorogina*) развивался, по-видимому, самостоятельно и асинхронно. Подотряд *Halloporina* в конце девонского периода вступил в реликтовую фазу. Его разнообразие резко сократилось. Напротив, подотряд *Amplexorogina* в позднем девоне находился в фазе расцвета, а в раннем карбоне он испытал экстенсивную дивергенцию. Развитие сопровождалось увеличением разнообразия на уровне родов, семейств и подсемейств за счет высокого развития полиморфизма (см. табл. 2). Появление осевых зооэциев свидетельствует о высокой адаптивности амплексопорин и повышенной устойчивости их к определенным изменениям условий среды, ведущим к повышению доли эврибионтных родов в общем разнообразии отряда Trepostomata (Горюнова и др., 2004). Наглядным примером служит эволюция рода *Coelotubulipora* и семейства *Coelotubuliporidae*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Филогенез мшанок в палеозое протекал в направлении повышения колониальной интеграции и осуществлялся различными путями, среди которых наиболее ярко выражены процессы полимеризации и явления морфологических параллелизмов (Горюнова, 1996). Результат полимеризации отражался, по-видимому, в интенсификации функций и был связан с необходимостью повышения работы однотипных модулей путем увеличения их числа в колонии.

В эволюции древнего подотряда *Hallorogina* отряда *Trepotomata* мшанки с осевыми зооэциями появились в среднем ордовике, когда обособилось семейство *Ralfimartitidae* (Горюнова, 2005). Это пришлось на время бурной морфологической дифференциации, выражавшейся появлением в астогене-зе колоний различного рода зооэциев, предназначенных для выполнения различных функций, то есть полиморфизмом. Возникли диморфные, триморфные, тетраморфные и пентаморфные колонии (Горюнова, 1992).

В позднем девоне, по-видимому, при наступлении “благоприятных условий” проявилась генетически заложенная способность трепостомных мшанок формировать колонии с обособлением в их центре осевых зооэциев, контролирующих вертикальное направление роста и способствующих укреплению их на субстрате, повышающих устойчивость в пространстве и, возможно, служивших каналом накопления и проведения пищи в генеративную зону. Таким образом, можно предположить, что семейство *Coelotubuliporidae* возникло в процессе морфологических преобразований, протекавших параллельно и гетерохронно в подотряде *Ampelxorogina*.

Здесь важно будет отметить, что отряд *Rhabdomesida*, осевые зооэции которого обособились также в позднем девоне, является, согласно нашей классификации, потомственной группой мшанок отряда *Trepotomata* (Горюнова, 1992, 1996). К сожалению, зарубежные исследователи по-прежнему принимают рабдомезид в ранге подотряда отряда *Cryptostomata* (Treatise... 1983; Nakrem, 1994; Ernst et al., 2005; Ernst, Konigshof, 2010). Прекрасной иллюстрацией полимеризации осевых зооэциев отряда *Rhabdomesida* служат две параллельно развивавшиеся линии родов, соответствующие семействам: *Irmorella* – *Streblascopora* – *Ogbinopora* и *Rhabdomeson* – *Ascopora* – *Ascoporella* (Горюнова, 1996, 2010).

Современный уровень знаний о морфологии, разнообразии и путях эволюции палеозойских мшанок свидетельствует о направленном характере морфологических изменений или адаптации типа *Bryozoa* в целом. Наряду с этим, мшанки четко реагировали на стрессовые ситуации, возникавшие на различных рубежах палеозоя, путем выра-

ботки полиморфных зооэциев, разнонаправленных функционально. Это служит показателем высокой значимости группы в решении проблем биостратиграфии. Иллюстрацией этого тезиса являются количественные данные о кардинальном изменении таксономических структур мшанок на рубежах: поздний ордовик–ранний силур, поздний девон–ранний карбон и поздняя пермь–ранний триас (Горюнова и др., 2004).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астрова Г.Г.* История развития, система и филогения мшанок. Отряд *Trepotomata*. М.: Наука, 1978. 240 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 169).
- Горюнова Р.В.* Некоторые новые данные по морфологии позднепалеозойских мшанок отряда *Rhabdomesopata* // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46. № 6. С. 149.
- Горюнова Р.В.* Морфология, система и филогения мшанок (отряд *Rhabdomesida*). М.: Наука, 1985. 152 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 208).
- 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.* *Pseudorhabdomeson* – новый род каменноугольных мшанок: морфогенез и астогенез // Палеонтол. журн. 2002а. № 5. С. 49–58.
- Горюнова Р.В.* Явления параллелизма в эволюции палеозойских мшанок // Палеострат – 2002. Годичное собр. секц. МОИП. Москва, 28–29 января 2002 г. Прогр. и тезисы докладов. М.: МГУ, 2002б. С. 10.
- Горюнова Р.В.* *Ralfimartitidae* – новое семейство трепостомных мшанок // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 48–63.
- Горюнова Р.В.* О палеозойских мшанках рода *Ascopora* *Trautschold* // Палеонтол. журн. 2010. № 1. С. 21–33.
- Горюнова Р.В., Марков А.В., Наймарк Е.Б.* Эволюция и биогеография палеозойских мшанок. Результаты количественного анализа. М.: ГЕОС, 2004. С. 1–182.
- Морозова И.П., Вейс О.Б., Рацки Г.* Новые девонские и каменноугольные мшанки Свентокшиских гор (Центральная Польша) // Палеонтол. журн. 2006. № 5. С. 58–67.
- Нехорошев В.П.* Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири. М.: Недра, 1956. С. 1–418 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 13).
- Тризна В.Б.* Раннекаменноугольные мшанки Кузнецкой котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 418 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 122).
- Шульга-Нестеренко М.И.* Очерк стратиграфического распределения каменноугольных мшанок Подмосквонной котловины // Изв. АН СССР. 1942. № 1–2. С. 99–132.
- Шульга-Нестеренко М.И.* Каменноугольные мшанки Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 207 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 58).
- Blake D.V.* Functional morphology and taxonomy of branch dimorphism in the Paleozoic bryozoans genus *Rhabdomeson* // *Lethaia*. 1976. V. 9. № 9. P. 169–178.

Ernst A., Königshof P. Bryozoan fauna and microfacies from a Middle Devonian reef complex (Western Sahara, Morocco) // Abh. Senckenb. Ges. Naturforsch. 2010. № 568. S. 1–91.

Ernst A., Schafer P., Reumer J.J.G. Stenolaemate Bryozoa from Upper Carboniferous of the Cantabrian Basin Northern Spain // Senckenb. Iethaea. 2005. V. 85. № 2. P. 301–317.

Nakrem H.A. Middle Carboniferous to Early Permian bryozoans from Spitsbergen // Acta Palaeontol. Pol. 1994. V. 39. № 1. P. 45–116.

Newton G.B. Rhabdomesid bryozoans of the Wrexford megacyclotem (Wofcampian, Permian) of Nebraska, Kansas and Oklahoma // Paleontol. Contrib. Univ. Kans. 1971. Art. 56 (Bryozoa 2). P. 1–71.

Treatise on invertebrate paleontology. Pt G. Bryozoa. V. 1. Lawrence: Univ. Kans. Press, 1983. P. 530–616.

Yang Jingehi, Hu Zhaoxun, Xia Fensheng. Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of Central Hunan // Palaeontol. Sin. 1988. V. 174. New Ser. B. № 23. P. 1–197.

### Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Coelotubulipora irinae* sp. nov., голотип ПИН, № 1613/554: 1а – тангенциальное сечение (×80), 1б – продольное сечение (×40), 1в – продольное сечение другого участка той же колонии (×40), 1г – поперечное сечение (×40); Нахичевань, окрестности с. Кярки; нижний карбон, турнейский ярус, зона *Unispirifer praeulbanensis* – *Rhipidomella michelini*.  
Фиг. 2. *Dunaevella shishovae* (Schulga-Nesterenko, 1955), экз. ПИН, № 198/829, поперечное сечение (×80); Калужская обл., р. Шаня, дер. Бордуково; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт, сл. “n”.

### Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Dunaevella shishovae* (Schulga-Nesterenko, 1955), голотип ПИН, № 198/810: 1а – тангенциальное сечение (×80), 1б – продольное сечение (×40), 1в – поперечное сечение (×40); Калужская обл., р. Шаня, дер. Бордуково; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт, сл. “n”.  
Фиг. 2, 3. *Dunaevella peristomata* (Schulga-Nesterenko, 1955); 2 – голотип ПИН, № 198/336: 2а – тангенциальное сечение (×80), 2б – продольное сечение (×40); 3 – экз. ПИН, № 198/811, поперечное сечение (×40); Калужская обл., р. Лужа, с. Кременское; нижний карбон, серпуховский ярус, протвинский горизонт, сл. “h”.

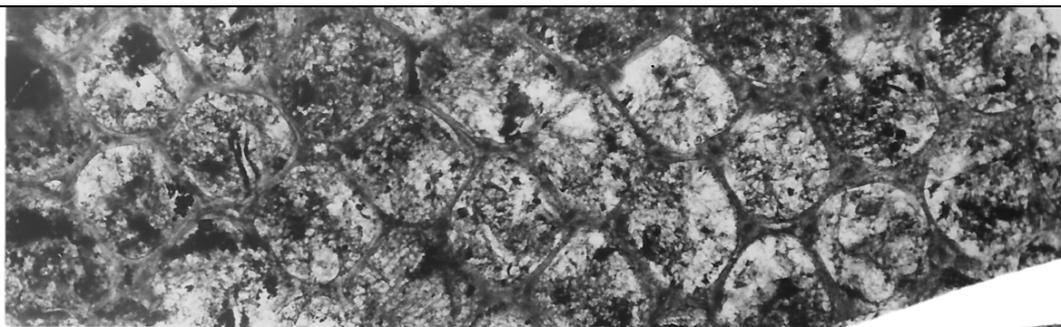
## Family Coelotubuliporidae fam. nov. and Morphological Parallelisms in the Evolution of Bryozoans

R. V. Gorjunova

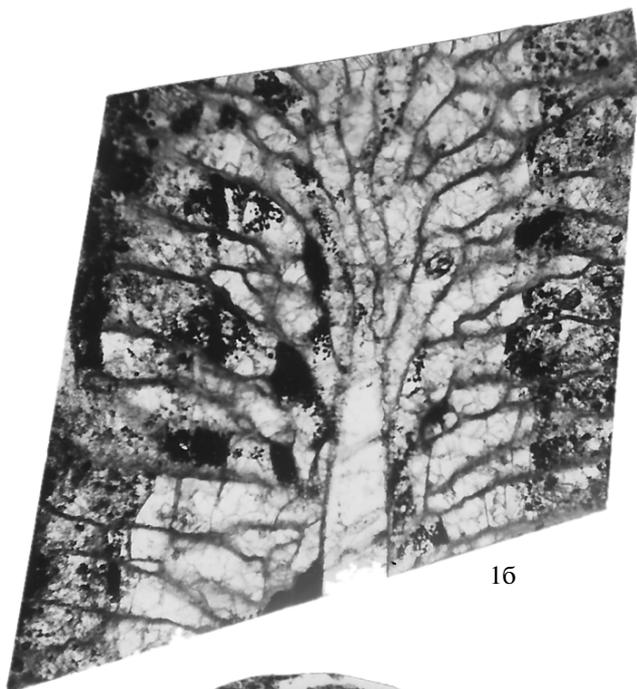
Morphologically complex bryozoans from the Upper Devonian and Lower Carboniferous of Eurasia that some research workers include in the order Rhabdomesida and others place in the order Trepostomata are studied. The axial zooecium is demonstrated to be of zooidal nature. A new family, Coelotubuliporidae fam. nov., is established and its position in the order Trepostomata is substantiated. It includes two genera (one new), 11 species (1 new), and four subspecies. Diagnoses of a new family, Coelotubuliporidae, the genus *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia, 1988, and a new genus, *Dunaevella* Gorjunova gen. nov., are presented. The following species are described: *Coelotubulipora irinae* Gorjunova, sp. nov., *Dunaevella shishovae* (Schulga-Nesterenko, 1955), and *D. peristomata* (Schulga-Nesterenko, 1955). The emergence of axial zooecia in representatives of the order Trepostomata is considered as one of the evolutionary ways of bryozoans due to morphological parallelisms. It is shown that data presented on the stratigraphic range and paleogeography of the family Coelotubuliporidae are of great significance for solving the problems of biostratigraphy and correlation of deposits of the Upper Devonian and Lower Carboniferous of Eurasia.

**Keywords:** Bryozoa, new family, morphological parallelism, evolution.

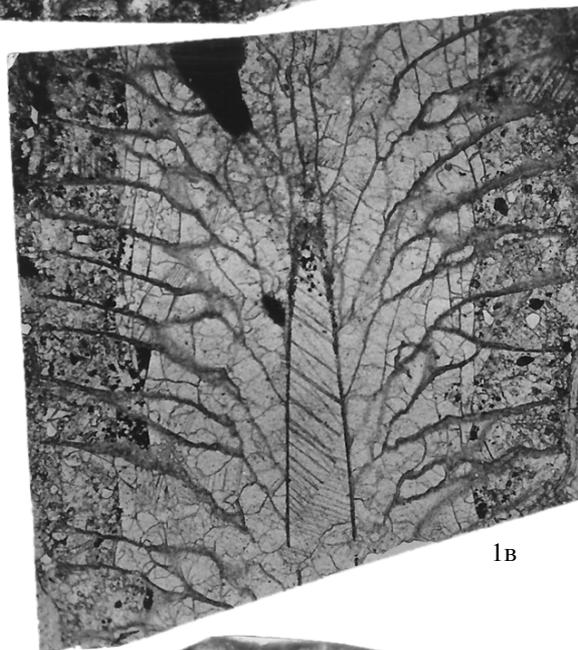
1a



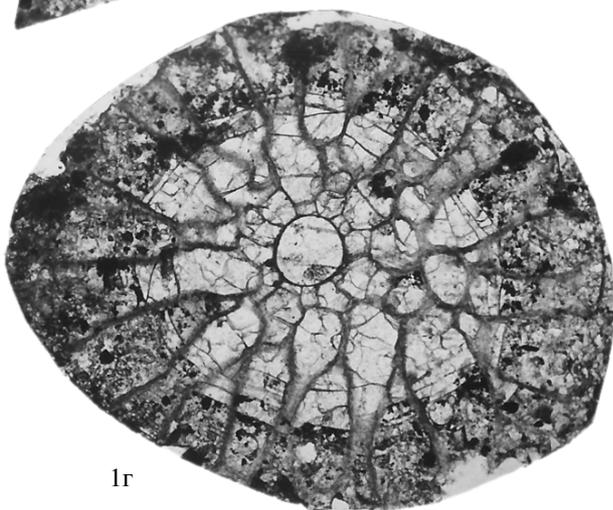
1б



1в



1г



2

