

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 551.736:562

doi: 10.26907/2542-064X.2022.3.501-513

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ МОРФОГЕНЕЗ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ МШАНОК РОДА *Shulgapora* Termier & Termier, 1971

З.А. Толоконникова, А.А. Ищенко

Кубанский государственный университет, г. Краснодар, 350040, Россия

Аннотация

В работе реконструирован морфогенез фенестратной мшанки рода *Shulgapora* Termier & Termier, 1971 по результатам переизучения музейных коллекций и литературным данным. Уточнен видовой состав рода. На примере 18 видов шулгапор проанализировано 11 морфологических признаков, для шести из которых установлена изменчивость по времени. Прослежена аналогия функциональности циклозооидов у ископаемых мшанок с авикуляриями у современных представителей группы.

Ключевые слова: мшанки, карбон, пермь, эволюция, морфогенез, циклозооэци

Введение

Мшанки рода *Shulgapora* Termier & Termier, 1971 относятся к самому распространенному в карбоне – перми отряду Fenestrata. Разнообразие фенестрат с момента их зарождения в ордовикском периоде постоянно увеличивалось за счет изменения формы и строения колоний. Изначально облик сетчатых фенестратных колоний был положен в основу выделения родов. С развитием методологической базы накапливались представления о микроструктуре элементов колоний, что привело к затруднению идентификации таксонов, установленных в XIX – начале XX в., ревизии и изменению системы типа Мшанки в целом (см., например, [1, 2]). Выделение новых типов гетерозооидов у ископаемых мшанок вызывало вопросы об их функциональном предназначении и поиске аналогов у современных представителей группы (см., например, [3, 4]).

Анализ фактического материала, исследованного нами, позволил изучить филогенетическую изменчивость признаков мшанок рода *Shulgapora* и увязать ее с эволюцией рода. Дополнительно наше внимание было сосредоточено на сопоставлении функциональности аналогичных гетерозооидов у ископаемых и современных мшанок. Результаты проведенной работы представлены в настоящей статье.

Материал и методы

Фактической основой стали коллекции Палеонтологического института РАН, г. Москва (далее ПИН) и Геологического музея Казанского (Приволжского) федерального университета, г. Казань (далее музей КФУ). Первым автором рассмотрены и переописаны голотипы следующих видов, хранящихся в ПИН:

Sh. helenae (Schulga-Nesterenko, 1951), № 136/21 (1 экз.); *Sh. abundans* (Schulga-Nesterenko, 1951), № 136/7 (1 экз.); *Sh. pseudokolvae* (Schulga-Nesterenko, 1952), № 613/541 (1 экз.). Ею также изучены голотип вида *Sh. kolvae* (Stuckenberg, 1895), № K11 (1 экз.) и паратип *Sh. goldfussi* (Eichwald, 1860), № 330/ш₂ (1 экз.) из коллекционных материалов музея КФУ. Фрагменты колоний мшанок были исследованы по ориентированным шлифам микроскопическим методом. В настоящей работе использована современная терминология морфологических характеристик фенестрат [5, 6]. Сведения по другим видам, указанным далее в статье, позаимствованы из публикаций предшествующих исследователей [4, 7–13]. Данные о стратиграфическом положении взяты из публикаций разных лет и сопоставлены с современными представлениями [14–16]. Эволюция рода была рассмотрена согласно методике Е.Б. Наймарк и Р.В. Горюновой [17].

История выделения рода и видовой состав

Род *Shulgapora* без указания типового вида и диагноза выделен супругами Г. и Ж. Термье [11, р. 33] на основании находки мшанки *Polypora* cf. *abundans* Schulga-Nesterenko, 1951 в гвадалупских отложениях (нижняя пермь) Афганистана. Изначально вид *Polypora abundans* был установлен в касимовских отложениях (верхний карбон) Московского бассейна и включен М.И. Шульгой-Нестеренко в состав филогенетической ветви *Polypora helenae* – *P. kolvae*, выделенной на материале, полученном с Русской платформы и Урала [12]. Характеристика микроструктур, положенная в основу построения филогенетических ветвей у Шульги-Нестеренко, существенно дополняла принятое группирование таксонов по количеству, размеру, форме ячеек и петель [13].

Филогенез по линии *P. helenae* – *P. kolvae*, включающей семь видов в интервале от подольского (средний карбон) до саргинского горизонта (нижняя пермь), рассматривался по пути преобладания форм, развивающихся в одном направлении. М.И. Шульга-Нестеренко отмечала постоянство облика сеток (крупнопетлистые с удлинёнными петлями и тонкими перекладинами), формы ячеек в срединном сечении (овальная, овально-шестиугольная, овально-ромбическая), расположения «дополнительных пор» (по одной между апертурами, более 1–2 в местах соединения прутьев и перекладин на неячейстой поверхности), микроструктур (частые капилляры, крупные капилляры редки), числа рядов ячеек на пруте независимо от ширины прута (четыре). Наиболее изменчивы, по ее мнению, размеры петель и ячеек.

Диагноз рода был дан в 1986 г. с выделением 12 видов в его составе. *Shulgapora* в отличие от рода *Polypora* M'Coу, 1844 характеризовался «...закономерным развитием циклозооциев на фронтальной и дорсальной сторонах колонии» [18, с. 111]. Валидность рода обоснована, несмотря на несоблюдение Термье Международного кодекса зоологической номенклатуры, преобладанием в видовом составе таксонов, описанных Шульгой-Нестеренко из самостоятельной филогенетической ветви *P. helenae* – *P. kolvae*. Типовым видом был выбран самый древний вид этой ветви *Sh. helenae* (Schulga-Nesterenko, 1951). Позднее И.П. Морозовой предложен в качестве типового вида *Sh. abundans* (Schulga-Nesterenko, 1951) [1]. На основе фактического материала, изученного первым автором, анализа литературных данных к роду *Shulgapora*, по нашим представлениям, следует

относить 18 видов (табл. 1). Таксоны *Sh. cyclopora kossjensis* Ravikovich, 1948 и *Sh. porosa* subsp. *sulaensis* (Nikiforova, 1938) [13, 19] не являются самостоятельными морфотипами и относятся к видам *Sh. cyclopora* (Eichwald, 1860) и *Sh. porosa* (Eichwald, 1860). В палеозойских отложениях Монголии указано распространение видов *Sh. devonica*, *Sh. densa* [20] и *Sh. aguiulensis* [21]. Эти перечисленные таксоны, очевидно, не относятся к описываемому роду. Мшанка, определенная Я. Ариунчимэг как *Sh. devonica* из франских отложений Юго-Западной Монголии, отличается от шульгапор обильными микроакантостилиями, апертурой с выраженным перистомом, несущим обильные бугорки, автозоооцеями ромбической или удлинненно-овальной формы в срединном сечении и нижней слабо развитой гемисептой. Количество автозоооцеиев на пруте у этой мшанки варьирует в пределах 2–4. Мшанка *Sh. aguiulensis* (московские отложения карбона, Юго-Восточная Монголия) более похожа на представителя рода *Septopora* Prout, 1859, поскольку угловатые перекладки несут автозоооцеии (ромбические или удлинненно-овальные в срединном сечении), прутья образованы 2–3 рядами автозоооцеиев, количество которых максимально достигает 4 только перед бифуркацией. У мшанки *Sh. densa* (биндэрский горизонт, низы кэптеэнского яруса, Северо-Восточная Монголия) редкие циклозоооцеии, автозоооцеии располагаются в три ряда на пруте, в срединном сечении автозоооцеии удлинненно-овальные. Ряды автозоооцеиев у трех названных монгольских мшанок разделены низким килем.

Диагноз рода: колонии сетчатые разной формы, образованные прямыми или слабоизвилистыми бифуркирующими прутьями, соединенные лишенными зоооцеиев перекладинами. На прутьях 4–5 рядов автозоооцеиев. Камеры автозоооцеиев удлинненно-трубчатые с коротким вестибюлем, в среднем сечении четырех-шестиугольные. Гемисепт нет. Апертуры округлые. Кили слабо развиты или отсутствуют. Циклозоооцеии регулярно представлены на фронтальной стороне колонии. Иногда присутствуют на дорзальной. Микроакантостилии и бугорки обычно развиты на фронтальной поверхности колонии [1, 22].

Сравнение: от рода *Synoclediella* Lisitsyn, 2004 отличается соединением прутьев с помощью перекладин, а не сливающихся отростков; от рода *Thamniscus* King, 1849 – сетчатой колонией, образованной соединением прямых прутьев перекладинами без автозоооцеиев, а не ветвистой из свободно дихотомирующих прутьев, изредка соединенных анастомозами или перекладинами [23].

Распространение: карбон (пенсильваний) – пермь (гвадалупий); Евразия, Австралия, Северная Америка (табл. 2).

Мшанки рода *Shulgapora* относятся к семейству Septoporidae Morozova, 1962 выделяемому по присутствию особых гетерозоооцеиев – циклозоооцеиев – полусферовидных скелетных структур с тонкими стенками [1]. Их первое упоминание встречается в работах XIX в. (см., например, [24]) в качестве «диморфных» или «акцессорных пор», позднее – «дополнительных пор» или «округлых полостей» [3, 12]. Предположение о том, что это результат паразитирования или сверления мшанок какими-то организмами [3, 25], было опровергнуто наличием у циклозоооцеиев собственной гранулярной стенки с внутренним ламинарным слоем, терминальных диафрагм и приуроченностью к углам соединения прутьев и перекладин или боковых прутьев на обеих сторонах колонии [1, 4, 18]. И.П. Морозовой [1]

Табл. 1

Характеристика видовых морфологических признаков шульгапор

Виды	Диаметр апертур, мм	Расстояние между апертурами в центре, мм	Диаметр апертур / по диаметру апертур вдали от центра, мм	Ширина перекладных, мм	Расстояние между центрами прутьев, мм	Ширина прута после/до бифуркации, мм	Ширина камеры автосоции в среднем сечении, мм	Диаметр циклозооцев, мм	Диаметр бугорков, мм	Количество автосоцев на длину петли	Размер петли, мм	Ядов автосоцев на пруте после/до бифуркации
<i>Sh. helena</i> (Shulga-Nesterenko, 1951)	0.12	0.15-0.18/ 0.12-0.15	0.10-0.17	0.50-0.70	0.50-0.65/ 0.77-0.85	0.09-0.12	0.06-0.11	-	0.50-0.87 × 0.60-1.85	5-6	0.50-0.87 × 0.60-1.85	3-5/ 6-7
<i>Sh. hungarica</i> Zagorsek, 1993	0.21-0.27	0.38-0.45/ -	0.17-0.27	0.53-0.72	0.53-0.70/ 0.92-1.36	0.12	0.08-0.12	-	0.57-0.76 × 2.00-2.60	6-9	0.57-0.76 × 2.00-2.60	4-5/ 6
<i>Sh. testata</i> Schastlivtseva, 1992	0.15-0.16	0.21-0.28/ 0.18-0.21	0.30-0.35	0.60-0.80	0.40-0.55/ 0.70-1.00	0.12-0.15	0.07-0.08	-	0.45-0.55 × 0.90-1.00	3-4	0.45-0.55 × 0.90-1.00	4-5/ 6-8
<i>Sh. abundans</i> (Shulga-Nesterenko, 1951)	0.12	0.40-0.50/ 0.25-0.35	0.28-0.50	0.80-1.50	0.60-0.77/ 1.40-1.75	0.11	0.06-0.11	0.01-0.03	0.35-0.67 × 1.50-2.05	5-6	0.35-0.67 × 1.50-2.05	4-5/ 7
<i>Sh. sekmenensis</i> (Dunaeva, 1961)	0.14	-/-	0.19-0.26	-	0.50-0.55/ 1.00	-	0.07-0.12	-	0.53-0.66 × 1.50-1.60	3-4	0.53-0.66 × 1.50-1.60	2-3/ 5
<i>Sh. postabundans</i> (Shulga-Nesterenko, 1949)	0.10-0.14	-/-	0.25	-	0.80-0.90/ 1.10-1.30	-	0.06-0.10	-	0.45-0.90 × 2.20	6-7	0.45-0.90 × 2.20	3-4/ 5
<i>Sh. pseudokolva</i> (Shulga-Nesterenko, 1952)	0.16-0.22	0.35-0.50/ 0.30-0.40	0.50-0.75	3.00-3.80	0.80-1.00/ 1.80-2.00	0.10-0.12	0.12-0.16	0.03-0.06	0.90-1.50 × 3.70-6.00	7-9	0.90-1.50 × 3.70-6.00	4-5/ 7
<i>Sh. cyclopora</i> (Eichwald, 1860)	0.12-0.15	0.20-0.25/ -	0.50-0.75	-	0.87-1.0/ 1.62	-	0.12-0.15	0.05-0.07	0.62-1.00 × 1.78-1.95	4-5	0.62-1.00 × 1.78-1.95	4-5/ 7-8
<i>Sh. soshkinae</i> (Shulga-Nesterenko, 1952)	0.15	-/-	0.22-0.35	-	0.65-0.80/ 1.10-1.30	-	0.09-0.12	-	0.93-0.97 × 2.48	7-9	0.93-0.97 × 2.48	3-4/ 5-6
<i>Sh. subkolva</i> (Shulga-Nesterenko, 1952)	0.09-0.12	-/-	0.20-0.40	-	0.80-0.90/ 1.20-1.40	-	0.10-0.12	-	0.90-1.5 × 3.50-5.00	-	0.90-1.5 × 3.50-5.00	3-4/ 5-6
<i>Sh. goldfussi</i> (Eichwald, 1860)	0.15 × 0.17	0.25-0.40/ 0.30-0.35	0.32-0.75	2.25-2.50	1.50-1.87/ 0.87-1.00	0.12	0.12	-	0.75-1.10 × 1.10-6.00	6-8	0.75-1.10 × 1.10-6.00	4-6/ 7-9
<i>Sh. kimberleyensis</i> (Crockford, 1957)	0.10-0.13	0.33-0.50/ -	0.65-0.85	-	0.65-0.80/ 0.88-1.80	-	0.12	-	0.50-1.30 × 2.50-4.00	10	0.50-1.30 × 2.50-4.00	4-6/ 7-8
<i>Sh. kolva</i> (Stuckenberg, 1895)	0.14-0.20	0.30-0.44/ 0.24-0.30	0.25-0.50	1.75-2.75	0.50-1.00/ 0.80-1.60	0.14-0.16	0.10-0.20	0.07-0.10	0.80-2.00 × 1.00-6.00	10-11	0.80-2.00 × 1.00-6.00	4-5/ 6-7
<i>Sh. magnafenestrata</i> (Crockford, 1941)	0.18-0.23	0.51-0.67/ -	0.32-0.56	-	0.80-1.40/ 2.00	0.10-0.22	0.15	-	0.41-1.30 × 1.00-7.50	5-11	0.41-1.30 × 1.00-7.50	3-5/ 6-8
<i>Sh. orbicibrata</i> (Keyserling, 1846)	0.15-0.17	0.17/-	0.28-0.39	-	0.80-1.40/ 1.70-1.94	-	0.10-0.15	-	0.44-0.61 × 1.00-1.40	2-4	0.44-0.61 × 1.00-1.40	5-7/ 8-9

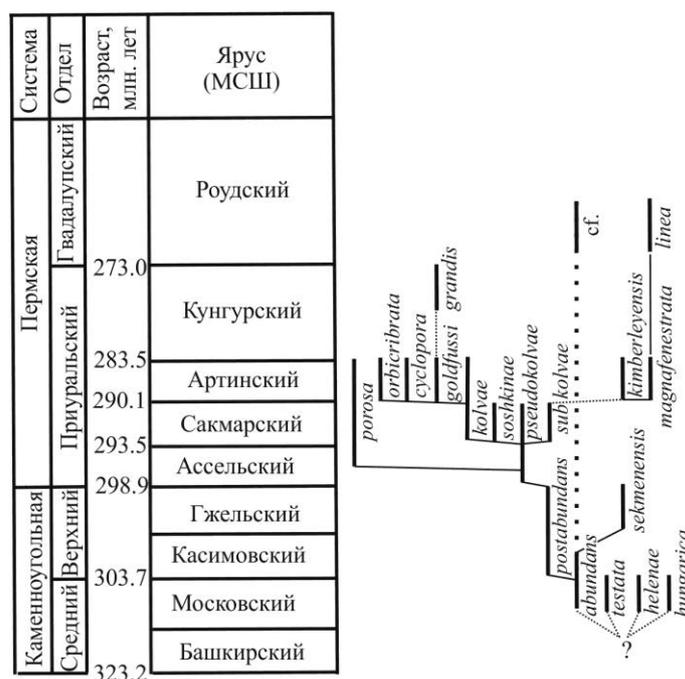
<i>Sh. porosa</i> (Eichwald, 1860)	0.15	0.17/-	0.50-0.72	-	0.67-0.83/ 1.67	-	0.05- 0.12	3-4	0.83-1.11 × 1.50-1.83	4-6/ 7
<i>Sh. grandis</i> Schastlivtseva, 1992	0.18	0.45-0.54/ 0.25-0.35	0.40-1.00	-	1.40-1.70/ 2.15-2.35	0.20	0.14-0.16	6-7	0.80-1.90 × 5.00-7.50	4-5/ 7-8
<i>Sh. linea</i> (Crockford, 1941)	0.22	0.43-0.60	0.27-0.32	-	0.80/ 1.20	0.18	0.15	6-9	0.56-1.04 × 2.90-3.80	4/ 6-7

Табл. 2

Стратиграфическое и географическое распространение видов рода *Shulgarota*

Международная стратиграфическая шкала	Средний карбон		Верхний карбон		Приуральский отдел перми				Гвадалупский отдел перми			
	Московский ярус		Касимовский ярус	Тжельский ярус	Ассельский ярус	Самарский ярус	Артинский ярус	Кунгурский ярус	Кунгурский ярус	Уфимский ярус	Казанский ярус	
Виды	Общая стратиграфическая шкала России											
<i>Sh. helena</i> (Shulga-Nesterenko, 1951)	РП											
<i>Sh. hungarica</i> Zagorsek, 1993	В											
<i>Sh. testata</i> Schastlivtseva, 1992	ПХ											
<i>Sh. abundans</i> (Shulga-Nesterenko, 1951)	М	РП, У										
<i>Sh. sekmenensis</i> (Dunaeva, 1961)			Д									
<i>Sh. postabundans</i> (Shulga-Nesterenko, 1951)		РП	РП									
<i>Sh. pseidokolvaе</i> (Shulga-Nesterenko, 1952)					КАА	СУ, КАА						
<i>Sh. cyclopora</i> (Eichwald, 1860)						У						
<i>Sh. soshkinae</i> (Shulga-Nesterenko, 1952)						У						
<i>Sh. subkolvaе</i> (Shulga-Nesterenko, 1952)						СП						
<i>Sh. goldfussi</i> (Eichwald, 1860)												
<i>Sh. kimberleyensis</i> (Crockford, 1957)												
<i>Sh. kolvaе</i> (Stuckenberг, 1895)						Т	СУ, Т, П, МТ					
<i>Sh. magnafenestrata</i> (Crockford, 1941)							А					
<i>Sh. orbicribrata</i> (Keyserling, 1846)							У, Т, П, Ш					
<i>Sh. porosa</i> (Eichwald, 1860)						Ш	У					
<i>Sh. grandis</i> Schastlivtseva, 1992									К			
<i>Sh. linea</i> (Crockford, 1941)											А	

Условные обозначения: А – Австралия, В – Венгрия, Д – Донбас, К – Колгуев о-в, М – Мексика, МТ – Малоземельская тундра, П – Памир, ПХ – Пай-Хой, РП – Русская платформа, СП – Северное Приуралье, СУ – Средний Урал, ЮУ – Южный Урал, Т – Таман, КАА – Канадский Арктический архипелаг, Ш – Шпицберген, У – Урал.

Рис. 1. Эволюционный морфогенез рода *Shulgapora*

вслед за [4, 12] было предположено постепенное развитие циклозооидов за счет секретирования наружной мантии, поскольку в колониях наблюдается разная степень зарастания их апертур и закрытие с поверхности тонкими пластинками с центральным отверстием. Предположительная функция циклозооидов указывается как защитная или очистительная [1, 25] подобно вибракулам современных аскофорных мшанок.

Обсуждение

Проведенный анализ показал однонаправленные изменения во времени для шести морфологических признаков из 11 рассмотренных (табл. 1). Неполнота сведений препятствует выявлению каких-либо эволюционных изменений для четырех признаков (расстояния между центрами апертур вдоль прута/по диагонали, расстояния между центрами прутьев, ширины камеры автозооэция в срединном сечении, диаметра бугорков). Хаотичные изменения количества автозооэциев на длину петли не рассматривались. Предка среднекаменноугольных шульгапор, очевидно, еще предстоит обнаружить, поскольку четыре вида появились во второй половине московского века (рис. 1) не только в разных морских бассейнах (Русская платформа, Пай-Хой, Венгрия, Мексика) [4, 7, 12, 22], но и палеогеографических областях (Арктическая и Тропическая). Наибольшее количество видов шульгапор обитало в раннепермских морях Русской платформы и Урала (табл. 2). Согласно [17], проследить эволюцию рода возможно с учетом географии, стратиграфии и морфологии его видов.

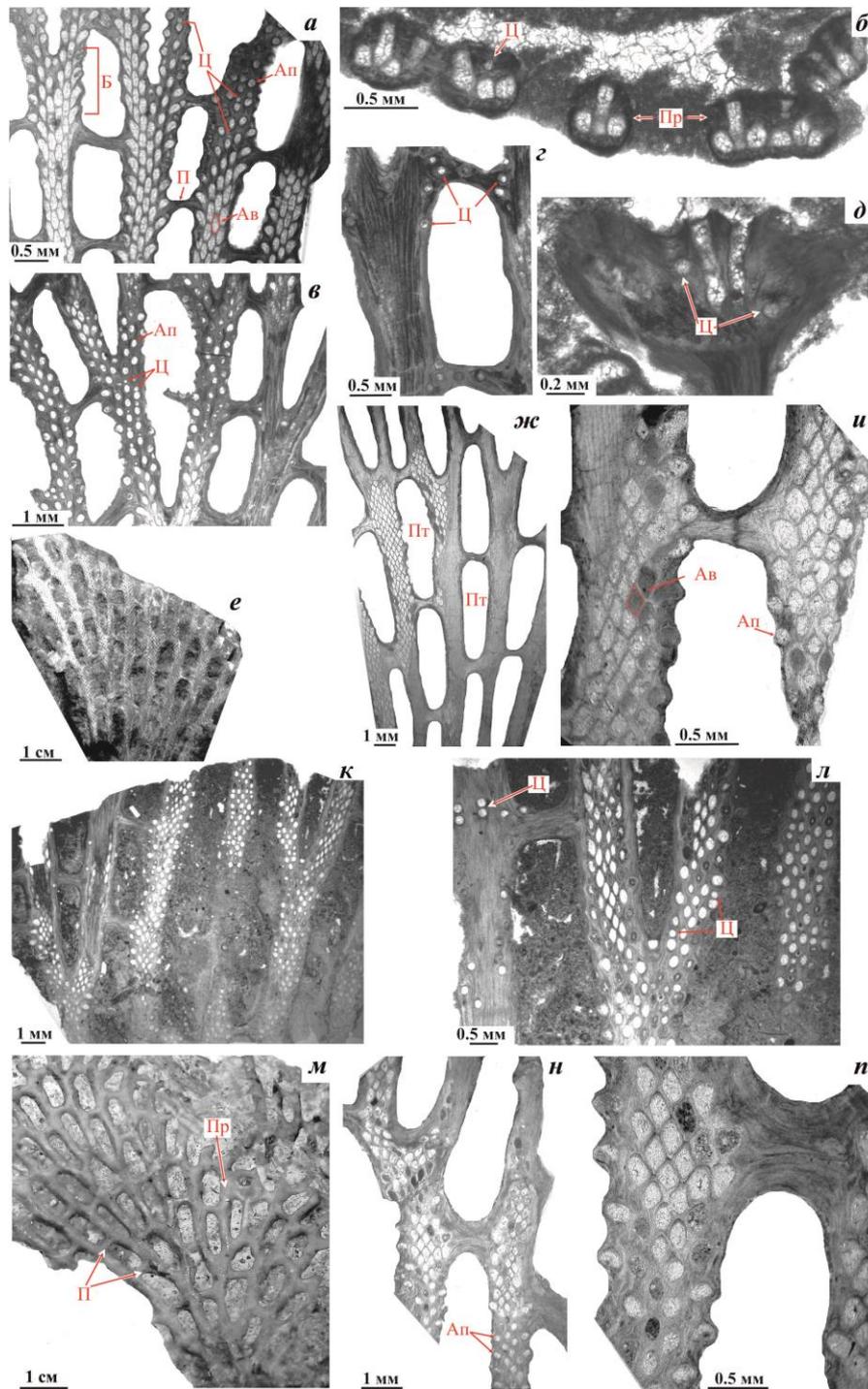


Рис. 2. Виды шугляпор из каменноугольно-пермских отложений: а, б – *Sh. helenae* (Schulga-Nesterenko, 1951), голотип ПИН № 136/21; а – тангенциальное сечение колонии, Б – поперечное сечение; р. Москва, обн. 25; средний карбон, московский ярус, подольский горизонт. в–д – *Sh. abundans* (Schulga-Nesterenko, 1951), голотип ПИН № 136/7; в, з – тангенциальное сечение фронтальной поверхности колонии, д – поперечное сечение прута; р. Медведка, ст. Воскресенск; верхний карбон, касимовский ярус. е–и – *Sh. kolvae*

(Stuckenbergh, 1895), голотип музея КФУ № К11; *e* – общий вид колонии, *ж*, *и* – тангенциальное сечение; р. Колва, д. Боец; приуральский отдел перми, сакмарский ярус. *к*, *л* – *Sh. pseudokolvae* (Schulga-Nesterenko, 1952), голотип ПИН № 613/541; *к*, *л* – тангенциальное сечение; Башкирия, Кузьминовский массив, скв. 102/21; приуральский отдел перми, сакмарский ярус. *м-н* – *Sh. goldfussi* (Eichwald, 1860), экз. музея КФУ, № 330/ш₂; *м* – общий вид колонии, *н*, *п* – тангенциальное сечение; Нижне-Саранинский завод; приуральский отдел перми, артинский ярус. Обозначения: Ап – апертура автозооэция, Ав – срединное четырех-шестиугольное сечение автозооэциев, Б – зона бифуркации, П – перекаладина, Пр – прут, Пт – петля, Ц – циклозооэций

С середины карбона до конца ранней перми у шульгапор увеличивался диаметр апертур в среднем от 0.12 до 0.16 мм. Крайние наибольшие значения 0.21–0.27 мм (у московской мшанки *Sh. hungarica*, Венгрия, формация Mályinka) [7] и 0.18–0.23 мм (у артинского вида *Sh. magnafenestrata*, Австралия, формация Branxton) [9], вероятно, отражают географическую изменчивость. Количество автозооидов на пруте коррелятивно связано с шириной прута. Оба признака отличаются тенденцией увеличения от 4 рядов до 5 (при средней ширине прута от 0.80–0.90 до 1.00 мм) после бифуркации и от 6–7 рядов (при средней ширине прута от 1.20–1.40 до 1.60 мм) до 8–9 до нее. Перекаладины пермских видов шире, чем у каменноугольных (рис. 2, *а*, *м*). Даже в пределах одной колонии увеличивалась вариативность ширины перекаладин. Похожая тенденция проявлялась и в отношении размера петель: они становились шире и длиннее со значительными изменениями количественных показателей (рис. 2, *в*, *ж*). В пределах одной колонии формировались петли разного размера (рис. 2, *м*). Диаметр циклозооидов в целом возрастал. Характер расположения циклозооидов менялся от единичных в углах сочленения перекаладин и прутьев до обильных между апертурами (рис. 2, *з*, *л*). У пермских видов циклозооиды развивались на фронтальной и дорсальной сторонах колонии, располагаясь без выраженной закономерности [26].

Характер локализации циклозооидов непосредственно над апертурами автозооидов, в углах сочленения прутьев и перекаладин, похож на картину расположения разных типов авикулярий у хейлостоматных мшанок [27]. Последние выполняют различные функции в колониях современных мшанок: защитную (механические движения или выделение химически активных веществ), распределения пищевых частичек, локомоции, образование токов воды и др. [28]. Округлые формы циклозооэциев на тангенциальных и поперечных сечениях (рис. 2, *б*, *д*, *л*) отражают форму камер этих гетерозооидов, сходную с очертаниями мягких тканей авикулярий.

Таким образом, примитивными признаками у рассматриваемого рода следует считать малые петли, узкие перекаладины, небольшое количество рядов автозооидов на пруте, редкие циклозооиды. Вероятно, шульгапоры произошли от рода *Ignotifenestella* Morozova, 1974 с двумя рядами на пруте автозооэциев четырех-пятиугольного срединного сечения и единичными циклозооэциями (рис. 1). Род *Ignotifenestella* возник в центральной части Русской платформы в самом начале турнейского века и исчез в начале касимовского [12, 14]. Эволюция мшанок от *Ignotifenestella* к *Shulgapora* шла по пути возрастания количества рядов автозооидов на прутьях (от двух до четырех), а соответственно и ширины прута; ширины и длины петель, количества циклозооидов (от единичных до обильных)

на обеих сторонах колонии; усложнения формы срединного сечения автозооида (от пятиугольного к шестиугольному); исчезновения нижней гемисепты.

Заключение

Таким образом, на основе полученных данных можно сделать следующие выводы.

1. В эволюции шультгапор (с московского века карбона до роудского века перми) установлены тенденции увеличения следующих признаков: диаметра апертур, количества автозооидов на пруте и ширины прута, ширины перекладины, диаметра и количества циклозооидов. Эволюционные изменения были вызваны глобальными и локальными причинами комплексного воздействия.

2. Впервые построена схема эволюционного морфогенеза рода *Shulgapora*, вероятно произошедшего от рода *Ignotifenestella*.

3. Увеличение размеров, количества циклозооидов в колониях каменноугольно-пермских шультгапор можно связать с изменениями в структуре пищевых цепей и усилением защиты от разнообразных хищников.

Благодарности. Авторы признательны В.В. Силантьеву, О.Ю. Андрушкевичу (КФУ, г. Казань), А.В. Коромысловой и О.Б. Вейс (ПИН, г. Москва) за содействие в изучении музейных коллекций. Отдельные слова благодарности адресованы А. Эрнсту (Гамбургский университет, г. Гамбург) и Х.А. Накрему (Университет Осло, г. Осло) за помощь в поиске необходимой литературы. О.Л. Коссовой (ВСЕГЕИ, г. Санкт-Петербург) авторы благодарны за критический просмотр рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках научного проекта № 22-27-00030.

Литература

1. Морозова И.П. Мшанки отряда Fenestellida (морфология, система, историческое развитие). – М.: ГЕОС, 2001. – 177 с. (Тр. Палеонтол. ин-та, Т. 277)
2. Морозова И.П. Ревизия рода *Fenestella* // Палеонтол. журн. – 1974. – № 2. – С. 54–67.
3. Шульга-Нестеренко М.И. Нижнепермские мшанки Урала. – М.-Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1941. – 276 с. (Палеонтология СССР, Т. 5, Ч. 5, Вып. 1)
4. Счастливцева Н.П. Новые виды рода *Shulgapora* (мшанки) // Палеонтол. журн. – 1992. – № 3. – С. 9–14.
5. McKinney F.K., Jackson P.N.W. Part G, revised, Volume 2, Chapter 8A: Order Fenestrata: Morphology and growth. // Treatise Online. – 2015. – No 66. – P. 1–91. – doi: 10.17161/to.v0i0.4952.
6. Ernst A. 2 Fossil record and evolution of Bryozoa // Phylum Bryozoa / Ed. by T. Schwaha. – Berlin, Boston: De Gruyter, 2020. – P. 11–56. – doi: 10.1515/9783110586312-002.
7. Zágórsék K. New Carboniferous Bryozoa from Nagyvisnyó (Bükk Mts., Hungary) // Földtani Közlöny. – 1993. – V. 123, No 4. – P. 417–440.
8. Дунаева Н.Н. Верхньокам'яновугільні моховатку Західне частини Донбасу. – Київ: Видавниччево Акад. наук Української РСР, 1961. – 117 с.
9. Crockford J.M. Permian bryozoan of eastern Australia. Part II. New species from the upper Marine series of New South Wales // J. Proc. R. Soc. N. S. W. – 1941. – V. 74. – P. 502–519.

10. *Crockford J.M.* Permian Bryozoa from the Fitzroy Basin, Western Australia. – Canberra: Commonw. Gov. Printer, 1957. – 136 p.
11. *Termier H., Termier G.* Bryozoaires du Paleozoique superieur de Lâfganistan // Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. – 1971. – V. 47. – P. 1–52.
12. *Шульга-Нестеренко М.И.* Каменноугольные фенестеллиды Русской платформы. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1951. – 198 с. (Тр. Палеонтол. ин-та, Т. 32)
13. *Никифорова А.И.* Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР. – М.-Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1938 – 294 с. (Палеонтология СССР, Т. 4, Ч. 5, Вып. 1)
14. *Горюнова Р.В.* Мшанки // Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Т. 2: Палеонтологическая характеристика / Ред. А.С. Алексеев, С.М. Шик. – М.: Науч. мир, 2001. – С. 80–195.
15. *Reid C.V.* Permian Bryozoa of Tasmania and New Wales: Systematics and Their Use in Tasmanian Biostratigraphy. – Canberra: Assoc. Australas. Palaeontol., 2003. – 133 p.
16. *Nakrem H.A., Blażejowski B., Gaździcki A.* Lower Permian bryozoans from southern and central Spitsbergen, Svalbard // Acta Palaeontol. Pol. – 2009. – V. 54, No 4. – P. 677–698. – doi: 10.4202/app.2008.0078.
17. *Наймарк Е.Б., Горюнова Р.В.* Биогеография и эволюция палеозойских мшанок рода *Rhombotrypella* // Палеонтол. журн. – 2004. – № 6. – С. 50–63.
18. *Морозова И.П., Кручинина О.Н.* Пермские мшанки Арктики (Западный сектор). – М.: Наука, 1986. – 144 с.
19. *Равикович А.И.* Новые виды *Polypora* М'Соу и *Phyllopora* King из нижнепермских отложений Северного Урала // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та. – 1948. – Т. 52, Вып. 3. – С. 37–67.
20. *Ариунчимэг Я.* Палеозойские мшанки Монголии: разнообразие и распространение: Дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. – М., 2010. – 333 с.
21. *Ariunchimeg Ya.* New species of the genus *Schulgapora* (Bryozoa) from the Upper Carboniferous of Mongolia // Mong. Geosci. – 2004. – No 25. – P. 18–19.
22. *Ernst A., Vachard D.* Middle Pennsylvanian bryozoans of Cerros de Tule, Sonora, Mexico // Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh. – 2017. – Bd. 285, H. 1. – S. 11–38. – doi: 10.1127/njgpa/2017/0660.
23. *Лисицын Д.В., Эрнст А.* Ревизия палеозойских мшанок родов *Synocladia* и *Thamniscus* // Палеонтол. журн. – 2004. – № 3. – С. 53–59.
24. *Ulrich E.O.* Palaeozoic Bryozoa // Geol. Surv. Ill. – 1890. – V. 8, Pt. 2. – P. 283–688.
25. *Ruiz G.M., Lindberg D.R.* A fossil record for trematodes: Extent and potential uses // Lethaia. – 1989. – V. 22, No 4. – P. 431–438. – doi: 10.1111/j.1502-3931.1989.tb01447.x.
26. *Шульга-Нестеренко М.И.* Новые нижнепермские мшанки Приуралья. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 86 с. (Тр. Палеонтол. ин-та, Т. 37)
27. *Carter M.C., Gordon D.P., Gardner J.P.A.* Polymorphism and variation in modular animals: Morphometric and density analyses of bryozoan avicularia // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2010. – V. 399. – P. 117–130. – doi: 10.3354/meps08348.
28. *Carter M.C., Gordon D.P., Gardner J.P.A.* Polymorphism and vestigiality: Comparative anatomy and morphology of bryozoan avicularia // Zoomorphology. – 2010. – V. 129, No 3. – P. 195–211. – doi: 10.1007/s00435-010-0113-9.

Поступила в редакцию
28.03.2022

Толоконникова Зоя Алексеевна, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры нефтяной геологии, гидрогеологии и геотехники

Кубанский государственный университет
ул. Ставропольская, 149, г. Краснодар, 350040, Россия
E-mail: zzalatoi@yandex.ru

Ищенко Алиса Антоновна, студент Института географии, геологии, туризма и сервиса

Кубанский государственный университет
ул. Ставропольская, 149, г. Краснодар, 350040, Россия
E-mail: middleearth28022003@gmail.com

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2022, vol. 164, no. 3, pp. 501–513

ORIGINAL ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2022.3.501-513

**Evolutionary Morphogenesis of the Late Paleozoic Bryozoans
from the Genus *Shulgapora* Termier & Termier, 1971**

Z.A. Tolokonnikova^{*}, A.A. Ischenko^{**}

Kuban State University, Krasnodar, 350040 Russia

E-mail: ^{*}zzalatoi@yandex.ru, ^{**}middleearth28022003@gmail.com

Received March 28, 2022

Abstract

Bryozoans of the genus *Shulgapora* Termier & Termier, 1971 (Fenestrata) are known from the Middle Carboniferous–Middle Permian of Eurasia, Australia, and North America. Here, we explored their phylogenetic variability related to the development of cyclozooids using the materials from the collections of the Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences and from the Stuckenberg Geological Museum of Kazan Federal University. The oriented sections of the fragments of bryozoan colonies were examined by light microscopy, the relevant published data were also considered. The functions of cyclozooids seen in the fossils studied were defined. The species composition of the genus was revised and specified. The type species and taxa abundant within the Russian Platform of the Ural Mountains were redescribed. The taxa originally assigned to the genus *Shulgapora* were revealed. Their main evolutionary trends were traced. A total of 11 morphological characters were analyzed based on 18 species belonging to the genus *Shulgapora*, and 6 of them demonstrated variability over time. The evolutionary morphogenesis of the genus was outlined. It was suggested that the genus *Shulgapora* probably descended from the genus *Ignotifenestella* Morozova, 1974. This evolution was accompanied by an increase in the number of rows of autozooids on branches, the width and length of fenestrules, the number of cyclozooids, as well as by a change in the shape of the middle section of the autozooid and by the loss of the lower hemiseptum. Parallels were drawn between the functions of cyclozooids observed in the fossil bryozoans with avicularia in modern representatives of the group. Our findings are important for a better understanding of the evolution of the entire phylum Bryozoa and the environmentally driven changes in the development of benthic invertebrates.

Keywords: bryozoans, Carboniferous, Permian, evolution, morphogenesis, cyclozoecia

Acknowledgements. We thank V.V. Silant'ev and O.Yu. Andrushkevich (Kazan Federal University, Kazan), A.V. Koromyslova and O.B. Veis (Borissiak Paleontological Institute, Moscow) for their invaluable assistance during the study of the museum collections, as well as A. Ernst (Hamburg University, Hamburg) and H.A. Nakrem (University of Oslo, Oslo) for their kind help with the literature

search. We are also grateful to O.L. Kossova (Russian Geological Research Institute, St. Petersburg) for critical reading of this manuscript.

The study was supported by the Russian Science Foundation (project no. 22-27-00030).

Figure Captions

Fig. 1. Evolutionary morphogenesis of the genus *Shulgapora*.

Fig. 2. Species of the genus *Shulgapora* from the Carboniferous–Permian deposits: *a, b* – *Sh. helenae* (Schulga-Nesterenko, 1951), holotype BPI, no. 136/21; *a* – tangential section of the colony, *b* – transverse section; Moscow River, outcrop 25; Middle Carboniferous, Moscovian Stage, Podolino horizon. *c–e* – *Sh. abundans* (Schulga-Nesterenko, 1951), holotype BPI, no. 136/7; *c, d* – tangential section of the frontal surface of the colony, *e* – transverse section of the branch; Medvedka River, Voskresensk; Upper Carboniferous, Kasimovian Stage. *f–i* – *Sh. kolvae* (Stuckenberg, 1895), holotype KFU museum, no. K11; *f* – general view of the colony, *g, i* – tangential section; Kolva River, Boets village; Cisuralian of the Permian, Sakmarian Stage. *j, k* – *Sh. pseudokolvae* (Schulga-Nesterenko, 1952), holotype BPI, no. 613/541; *j, k* – tangential section; Bahskiria, Kuzminovsky Massif, borehole 102/21; Cisuralian of the Permian, Sakmarian Stage. *l–o* – *Sh. goldfussi* (Eichwald, 1860), specimen KFU museum, no. 330/sh₂; *l* – general view of the colony, *m, o* – tangential section; Nizhnaya Sarana plant; Cisuralian of the Permian, Artinskian Stage. Key: Ap – autozoecium aperture, Au – median four-hexagonal section of autozoecia, B – bifurcation zone, D – dissepiment, Br – branch, Fn – fenestrule, C – cyclozoecium.

References

1. Morozova I.P. *Mshanki otryada Fenestellida (morfologiya, sistema, istoricheskoe razvitiye)* [Bryozoans from the Order Fenestellida (Morphology, Taxonomy, Historical Development)]. Moscow, GEOS, 2001. 177 p. Tr. Paleontol. Inst., vol. 277. (In Russian)
2. Morozova I.P. Revision of the genus *Fenestella*. *Paleontol. Zh.*, 1974, no. 2, pp. 54–67. (In Russian)
3. Shulga-Nesterenko M.I. *Nizhnepermskie mshanki Urala* [Lower Permian Bryozoans of the Ural Mountains]. Moscow, Leningrad, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1941. 276 p. Paleontol. SSSR, vol. 5, pt. 5, no. 1. (In Russian)
4. Shastlivtseva N.P. New species from the genus *Shulgapora* (bryozoans). *Paleontol. Zh.*, 1992, no. 3, pp. 9–14. (In Russian)
5. McKinney F.K., Jackson P.N.W. Part G, revised, Volume 2, Chapter 8A: Order Fenestrata: Morphology and growth. *Treatise Online*, 2015, no. 66, pp. 1–91. doi: 10.17161/to.v0i0.4952.
6. Ernst A. 2 Fossil record and evolution of Bryozoa. In: Schwaha T. (Ed.) *Phylum Bryozoa*. Berlin, Boston, De Gruyter, 2020, pp. 11–56. doi: 10.1515/9783110586312-002.
7. Zágórsék K. New Carboniferous Bryozoa from Nagyvisnyó (Bükk Mts., Hungary). *Földtani Közlöny*, 1993, vol. 123, no. 4, pp. 417–440.
8. Dunaeva N.N. *Verkhn'okam'ianovuh l'ni mokhovatku Zakhydnoe chastyny Donbasu* [Upper Carboniferous Bryozoans in the Western Part of Donbas]. Kyiv, Vydavnychstvo Akad. Nauk Ukr. RSR, 1961. 117 p. (In Ukrainian)
9. Crockford J.M. Permian bryozoan of eastern Australia. Part II. New species from the upper marine series of New South Wales. *J. Proc. R. Soc. N. S. W.*, 1941, vol. 74, pp. 502–519.
10. Crockford J.M. *Permian Bryozoa from the Fitzroy Basin, Western Australia*. Canberra, Commonw. Gov. Printer, 1957. 136 p.
11. Termier H., Termier G. Bryozoaires du Paleozoique superieur de Lâfganistan. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 1971, vol. 47, pp. 1–52. (In French)
12. Shulga-Nesterenko M.I. *Kamennougol'nye fenestellidy Russkoi platformy* [Carboniferous Fenestellida of the Russian Platform]. Moscow, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1951. 198 p. Tr. Paleontol. Inst., vol. 32. (In Russian)
13. Nikiforova A.I. *Tipy kamennougol'nykh mshanok evropeiskoi chasti SSSR* [Types of Carboniferous Bryozoans in the European Part of the USSR]. Moscow, Leningrad, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1938. 294 p. Paleontol. SSSR, vol. 4, pt. 5, no. 1. (In Russian)

14. Goryunova R.V. Bryozoans. In: Alekseev A.S., Shik S.M. (Eds.) *Srednii karbon Moskovskoi sineklizy (yuzhnaya chast')* [The Middle Carboniferous of the Moscow Syncline (Southern Part)]. Vol. 2: Paleontological description. Moscow, Nauchn. Mir, 2001, pp. 80–195. (In Russian)
15. Reid C.V. *Permian Bryozoa of Tasmania and New Wales: Systematics and Their Use in Tasmanian Biostratigraphy*. Canberra, Assoc. Australas. Palaeontol., 2003. 133 p.
16. Nakrem H. A., Błażejowski B., Gaździcki A. Lower Permian bryozoans from southern and central Spitsbergen, Svalbard. *Acta Palaeontol. Pol.*, 2009, vol. 54, no. 4, pp. 677–698. doi: 10.4202/app.2008.0078.
17. Naimark E.B., Goryunova R.V. Biogeography and evolution of Paleozoic bryozoans from the genus *Rhombotrypella*. *Paleontol. Zh.*, 2004, no. 6, pp. 50–63. (In Russian)
18. Morozova I.P., Kruchinina O.N. *Permskie mshanki Arktiki (zapadnyi sektor)* [Permian Bryozoans of the Arctic (Western Sector)]. Moscow, Nauka, 1986. 144 p. (In Russian)
19. Ravikovich A.I. *Polypora* M' Coy and *Phyllopora* King, the new species from the Permian of the Northern Urals. *Uch. Zap. Mosk. Gos. Pedagog. Inst.*, 1948, vol. 52, no. 3, pp. 37–67. (In Russian)
20. Ariunchimeg Ya. Paleozoic bryozoans of Mongolia: Diversity and distribution. *Doct. Geol.-Mineral. Sci. Diss.* Moscow, 2010. 333 p. (In Russian)
21. Ariunchimeg Ya. New species of the genus *Schulgapora* (Bryozoa) from the Upper Carboniferous of Mongolia. *Mong. Geosci.*, 2004, no. 25, pp. 18–19.
22. Ernst A., Vachard D. Middle Pennsylvanian bryozoans of Cerros de Tule, Sonora, Mexico. *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh.*, 2017, Bd. 285, H. 1, S. 11–38. doi: 10.1127/njgpa/2017/0660.
23. Lisitsyn D.B., Ernst A. A revision of the Paleozoic bryozoan genera *Synocladia* and *Thamniscus*. *Paleontol. J.*, 2004, vol. 38, no. 3, pp. 285–293.
24. Ulrich E.O. Palaeozoic Bryozoa. *Geol. Surv. Ill.*, 1890, vol. 8, pt. 2, pp. 283–688.
25. Ruiz G.M., Lindberg D.R. A fossil record for trematodes: Extent and potential uses. *Lethaia*, 1989, vol. 22, no. 4, pp. 431–438. doi: 10.1111/j.1502-3931.1989.tb01447.x.
26. Shulga-Nesterenko M.I. *Novye nizhneperskie mshanki Priural'ya* [New Lower Permian Bryozoans from the Cis-Urals Region]. Moscow, Akad. Nauk SSSR, 1952. 86 p. Tr. Paleontol. Inst., vol. 37. (In Russian)
27. Carter M.C., Gordon D.P., Gardner J.P.A. Polymorphism and variation in modular animals: Morphometric and density analyses of bryozoan avicularia. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, 2010, vol. 399, pp. 117–130. doi: 10.3354/meps08348.
28. Carter M.C., Gordon D.P., Gardner J.P.A. Polymorphism and vestigiality: Comparative anatomy and morphology of bryozoan avicularia. *Zoomorphology*, 2010, vol. 129, no. 3, pp. 195–211. doi: 10.1007/s00435-010-0113-9.

Для цитирования: Толконникова З.А., Ищенко А.А. Эволюционный морфогенез позднепалеозойских мшанок рода *Schulgapora* Termier & Termier, 1971 // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2022. – Т. 164, кн. 3. – С. 501–513. – doi: 10.26907/2542-064X.2022.3.501-513.

For citation: Tolokonnikova Z.A., Ischenko A.A. Evolutionary morphogenesis of the Late Paleozoic bryozoans from the genus *Schulgapora* Termier & Termier, 1971. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2022, vol. 164, no. 3, pp. 501–513. doi: 10.26907/2542-064X.2022.3.501-513. (In Russian)