

УДК 564.714: 551.73

## Морфология, эволюция и биогеография палеозойских мшанок рода *Ascopora* Trautschold, 1876

Р.В. Горюнова, Е.Б. Наймарк

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: rgoryunova@mail.ru

В результате комплексного изучения морфологии, динамики разнообразия и пространственно-временного распределения видов рода *Ascopora* установлено, что многие признаки у аскопор изменялись направленно: увеличивались диаметр колоний, ширина экзозоны, размеры осевого пучка и число зооциев в нем, длина апертур и диаметр акантозооциев. Эти признаки, вероятно, обеспечили приспособленность данного рода к относительно глубоководным местообитаниям. Эволюция аскопор проходила преимущественно в пределах субтропической зоны; лишь в среднем карбоне они смогли освоить бассейны умеренного климата. В артинском веке ареал аскопор, как и ареалы многих других морских животных ранней перми, стал биполярным.

*Ключевые слова:* палеозой, мшанки, морфология, эволюция, биогеография.

Анализ таксономического разнообразия мшанок с учетом изменений их морфологии и пространственного распределения оказывается зачастую весьма плодотворным при изучении хода и механизмов эволюции, как это было показано нами ранее на примере развития рода *Rhombotrypella* (Наймарк, Горюнова, 2004). Этот подход позволяет проследить морфологические и биогеографические изменения одновременно с хронологическими в противовес кладистическому методу и вместе с тем увязывает морфогенез с пространственно-временной динамикой таксона в отличие от классического филогенетического подхода. В данном исследовании применялся именно такой комплексный подход для анализа эволюционных изменений. В его основу легла история развития интересного и достаточно хорошо изученного рода *Ascopora*.

*Ascopora* — один из родов высокоинтегрированной группы мшанок отряда Rhabdomesida. Его своеобразие обусловлено сложным планом строения ветвистых колоний, в центре которых пучок вертикально и параллельно растущих осевых зооциев окружен автозооциями, почкующимися последовательно вверх по спирали и формирующими в свою очередь шипообразные акантозооции.

Начальный этап изучения рода *Ascopora* связан с именами выдающихся российских палеонтологов XIX в. Г.И. Фишера фон Вальдгейма и Г.А. Траутшольда. Изучая отложения мячковского горизонта Подмосковья, Фишер обнаружил в них многочисленные фрагменты ветвистых колоний мшанок, поверхность которых была покрыта крупными и

Таблица 1. Стратиграфическое и географическое распространение мшанок рода *Ascopora*

| Вид   | C1vt | C1val | C1vm | C1v-s | C1s | C1s-C2b       | C2b | C2m   | C3k | C3g | P1as | P1s | P1ar |
|---|------|-------|------|-------|-----|---------------|-----|-------|-----|-----|------|-----|------|
| <i>A. primitiva</i> Sch.-Nest., 1955        | Pn   |       |      |       |     |               |     |       |     |     |      |     |      |
| <i>A. mstensis</i> Sch.-Nest., 1955         |      | Pn    |      |       |     |               |     |       |     |     |      |     |      |
| <i>A. persimilis</i> Ulrich, 1884           |      |       | Am   | Am    |     |               |     |       |     |     |      |     |      |
| <i>A. worthenoides</i> McKinney, 1972       |      |       | Am   | Am    |     |               |     |       |     |     |      |     |      |
| <i>A. djeskazganica</i> Nekhoroshev, 1953   |      |       |      |       | Kz  |               |     |       |     |     |      |     |      |
| <i>A. tricellata</i> Morozova, 1955         |      |       |      |       |     | Pn, Пр, Ал, С |     |       |     |     |      |     |      |
| <i>A. laklyensis</i> Trizna, 1961           |      |       |      |       |     |               | Б   |       |     |     |      |     |      |
| <i>A. oblonga</i> (Nikiforova, 1933)        |      |       |      |       |     |               | Пр  | Pn, Д |     |     |      |     |      |
| <i>A. triseriata</i> Sch.-Nest., 1955       |      |       |      |       |     |               |     | Pn    |     |     |      |     |      |
| <i>A. sokolovae</i> Sch.-Nest., 1955        |      |       |      |       |     |               |     | Pn    |     |     |      |     |      |
| <i>A. florata</i> Sch.-Nest., 1955          |      |       |      |       |     |               |     | Pn    |     |     |      |     |      |
| <i>A. duplicata</i> Sch.-Nest., 1955        |      |       |      |       |     |               |     | Pn    |     |     |      |     |      |
| <i>A. absoluta</i> Sch.-Nest., 1955         |      |       |      |       |     |               |     | Pn    |     |     |      |     |      |
| <i>A. nodosa</i> (Fischer, 1837)            |      |       |      |       |     |               |     | Pn    |     |     |      |     |      |
| <i>A. nesviti</i> Trizna, 1961              |      |       |      |       |     |               |     | Пр    |     |     |      |     |      |
| <i>A. miliradovitchi</i> Trizna, 1961       |      |       |      |       |     |               |     | Пр    |     |     |      |     |      |
| <i>A. proukensis</i> Trizna, 1961           |      |       |      |       |     |               |     | Б     |     |     |      |     |      |
| <i>A. elanyensis</i> Trizna, 1961           |      |       |      |       |     |               |     | Б     |     |     |      |     |      |
| <i>A. latiaxis</i> Sch.-Nest., 1955         |      |       |      |       |     |               |     | Pn    | Pn  | Pn  |      |     |      |
| <i>A. muromensis</i> Sch.-Nest., 1955       |      |       |      |       |     |               |     |       | Pn  |     |      |     |      |
| <i>A. dentata</i> Sch.-Nest., 1955          |      |       |      |       |     |               |     |       | Pn  |     |      |     |      |
| <i>A. magniseptata</i> Sch.-Nest., 1955     |      |       |      |       |     |               |     |       | Pn  |     |      |     |      |
| <i>A. ukensis</i> Trizna, 1961              |      |       |      |       |     |               |     |       | Б   |     |      |     |      |
| <i>A. alani</i> Fritz, 1963                 |      |       |      |       |     |               |     |       | Ка  |     |      |     |      |
| <i>A. postukensis</i> Trizna, 1961          |      |       |      |       |     |               |     |       |     | Б   |      |     |      |
| <i>A. sterlitamakensis</i> Nikiforova, 1939 |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     | Б    |     |      |
| <i>A. mixta</i> Nikiforova, 1939            |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     | Б    |     |      |
| <i>A. irregularis</i> Nikiforova, 1939      |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     |      | Б   |      |
| <i>A. attenuata</i> Trizna, 1950            |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     |      | Б   |      |
| <i>A. nakornsrui</i> Sakagami, 1968         |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     |      | Тд  |      |
| <i>A. yanagodae</i> Sakagami, 1968          |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     |      | Тд  |      |
| <i>A. asiatica</i> Sakagami, 1968           |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     |      | Тд  |      |
| <i>A. magna</i> Sakagami, 1971              |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     |      | Тд  |      |
| <i>A. burtoni</i> Sakagami, 1971            |      |       |      |       |     |               |     |       |     |     |      | Тд  |      |

Условные обозначения: Ал — Алтай, Ам — Америка (США), Б — Башкирия, Д — Донбасс, Ка — Канада, Кз — Казахстан, Пр — Приуралье, Рп — Русская платформа, С — Сибирь, Тд — Таиланд; C1 vt — карбон, визе, тульский горизонт, C1 al — визе, алексинский горизонт, C1 vm — визе, михайловский горизонт, C1 v-s — визе-серпухов, C1s-C2b — граница нижнего и среднего карбона, серпухов-башкир, C2 b — башкирский ярус, C2 m — московский ярус, C3 k — верхний карбон, касимов, C3 g — гжель, P1 as — нижняя пермь, ассель, P1 s — сакмара, P1 ar — артинский ярус

правильно расположенными бугорками. Включив этих мшанок в состав современного рода *Cerriopora*, он дал им новое видовое название *C. nodosa* (Fischer, 1837). Позднее Траутшольд (Trautschold, 1876), усомнившись в принадлежности каменноугольного вида Фишера к современному мшанкам, отнес его к новому роду *Ascopora*. Так появился род *Ascopora* Trautschold, 1876 с типовым видом *Cerriopora nodosa* Fischer, 1837, официально утвержденным недавно в этом статусе Комиссией по зоологической номенклатуре (Wyse Jackson, 1993).

В настоящее время род *Ascopora* объединяет 34 вида из карбона и нижней перми (табл. 1). 26 из них (76%) происходят с территории России, Украины (Донбасс) и Казахстана и только 8 видов (24%) — из США, Канады и Таиланда.

Морфология 13 видов аскопор уточнена Р.В. Горюновой (1985) при изучении типовых материалов в коллекциях ЦНИГРмузея (С.-Петербург) к работам В.П. Нехорошева

(1953, 1956) и А.И. Никифоровой (1933, 1938, 1939), а также в коллекциях музея ВНИГРИ (С.-Петербург) к работам В.Б. Тризны (1950, 1961). Другие 13 видов этого рода из карбона Русской платформы (Шульга-Нестеренко, 1955, 1960) ревизованы Р.В. Горюновой с использованием материалов, собранных в последние годы А.С. Алексеевым и П.Б. Кабановым. Для них составлены новые описания (Gorjunova, 2002).

Цель данной работы — проследить пространственно-временную эволюцию этого разнообразного рода. Для этого необходимо было изучить изменения морфологических признаков видов (всего 25 признаков) во времени и их пространственное распределение. При переизучении материала были проведены измерения основных морфологических признаков видов этого рода. И лишь сведения о морфологии восьми видов аскопор взяты из работ зарубежных коллег (Ulrich, 1884; Fritz, 1963; Sakagami, 1968, 1971; McKinney, 1972). Данные о количественных оценках их морфологических признаков взяты из текстовых описаний; для признаков, отсутствующих в описаниях, проводились замеры по фотографиям в соответствующих публикациях.

Основная часть изученного материала хранится в Палеонтологическом институте РАН (коллекции № № 136, 198, 1050).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 04-05-65054).

### Морфологическая характеристика рода *Ascopora*

**К о л о н и я.** Аскопоры обладают ветвистыми колониями (стержневидными, столбчатыми, разветвленными или дихотомирующими), круглыми в поперечном сечении (рис. 1, а). Диаметр их колеблется от нитевидного (около 1 мм) до сравнительно крупного (5 мм и более). Колония условно делится на эндозону и экзозону. Эндозона — это центр колонии, где тесно примыкающие друг к другу осевые зооэци и автозооэци одинаково тонкостенные (рис. 1, а, б). Экзозона начинается с момента утолщения стенок и размежевания автозооэциев дистально на то или иное расстояние друг от друга при выходе их апертур на поверхность колонии. К сожалению, целые колонии, а также фрагменты с базальным основанием, т.е. с начальными стадиями роста, пока не найдены, поэтому пока не удалось изучить астогенез аскопор в полном объеме. Чаще всего встречаются различные фрагменты колоний, морфологически соответствующие, как правило, зоне астогенетических повторений.

**П л а н с т р о е н и я к о л о н и й** основан на различных способах почкования. У аскопор он комплексный, сочетающий простой план с более сложным, спиральным планом. Первый план строения формировался на ранней стадии роста колоний, когда шло почкование осевых зооэциев базально-латеральным способом при наличии у них изменчивого положения локуса почкования. Осевые зооэци в разном количестве (до целого пучка) росли параллельно друг другу и вертикально по отношению к субстрату (рис. 1, б). На последующих стадиях астогенеза вокруг последнего ряда пучка осевых зооэциев по спирали почковались автозооэци, имеющие строго фиксированный локус почкования, отраженный на внешней поверхности колоний закономерным расположением всех морфологических структур (рис. 1, в).

**О с е в ы е з о о э ц и** и представляют собой прямые, длинные, тонкостенные призматические трубочки полигонального сечения (см. рис. 1, а, б). В центре колоний они, как правило, собраны в пучок, включающий от четырех до 30 и более зооэциев у разных видов, хорошо различимых в поперечных и продольных сечениях (табл. I, фиг. 1б, 1в, 2 б, 2 в). Форма, размеры и число осевых зооэциев в пучке широко варьируют. Морфологически изменчиво также и строение самого пучка. В одних случаях осевой

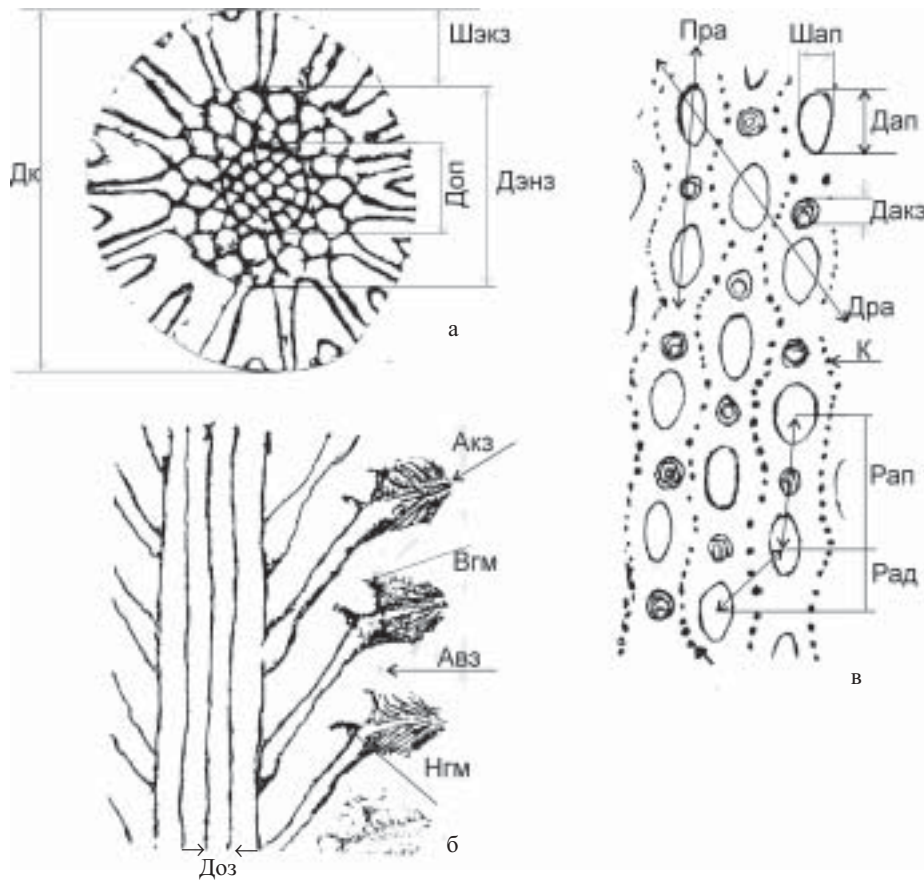
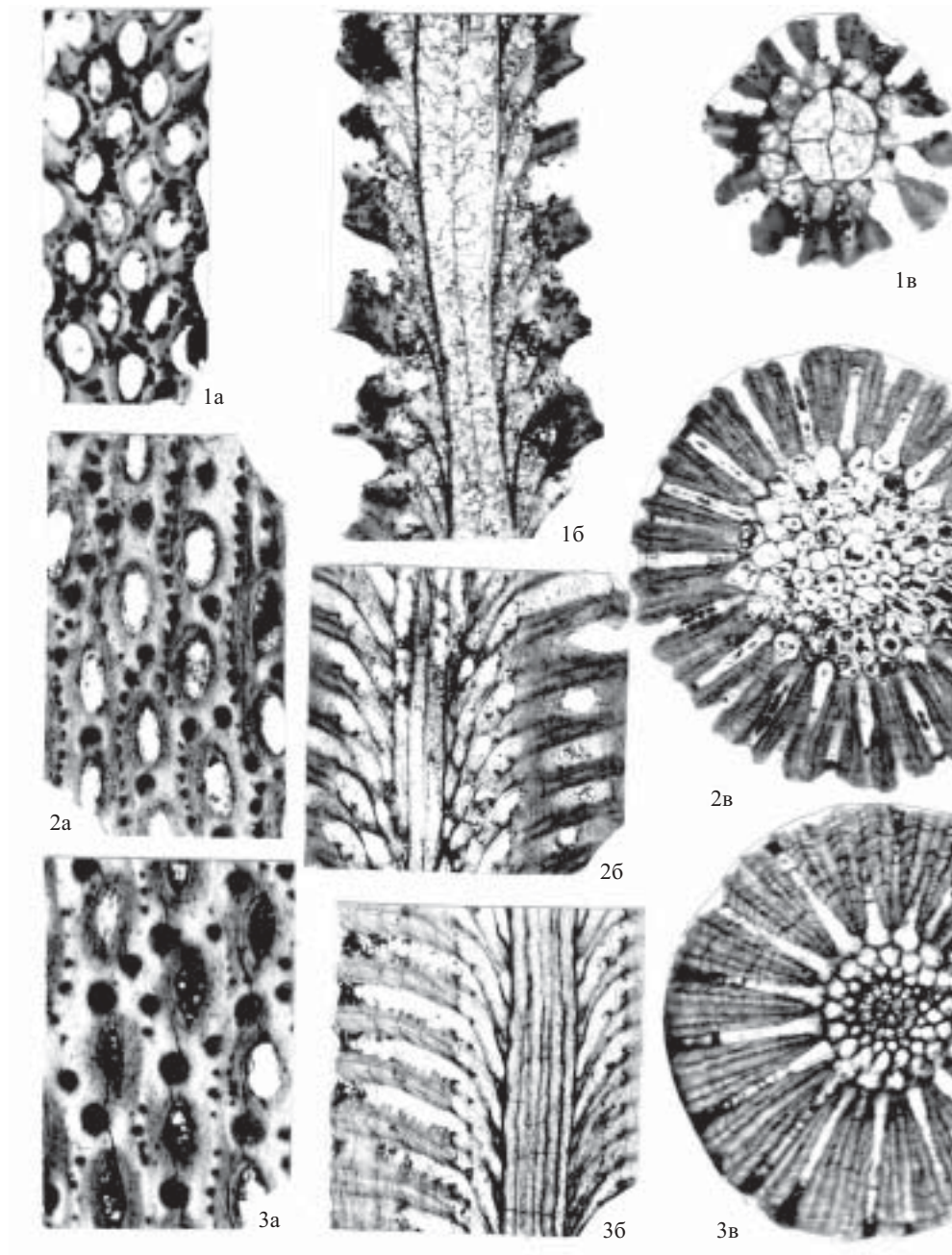


Рис. 1. Морфология и основные параметры аскопор: а — поперечное сечение, б — продольное сечение, в — тангенциальное сечение.

Условные обозначения: Дк — диаметр колонии, Дэнз — диаметр эндозоны, Шэкз — ширина экзозоны, Доп — диаметр пучка осевых зооциев, Доз — диаметр осевых зооциев, Оз — осевые зооциии, Авз — автозооциии, Акз — акантозооциии, Вгм — верхняя гемисепта, Нгм — нижняя гемисепта, Пра — продольные ряды апертур, Дра — диагональные ряды апертур, Дап — длина апертур, Шап — ширина апертур, Рап — расстояние между центрами апертур в продольных рядах, Рад — расстояние между центрами апертур в диагональных рядах, Дакз — диаметр акантозооциев, К — капилляры.

пучок несет более примитивные черты строения. Он не имеет четких границ на поперечных сечениях, но в продольных срезах выражен достаточно ярко (табл. I, фиг. 2 б, 2 в). Границы пучка большинства видов аскопор обозначены утолщением наружных стенок крайнего ряда осевых зооциев. В поперечном сечении колоний продвинутых видов пучок осевых зооциев выглядит весьма красочно. Он, как правило, состоит из двух или трех концентрически очерченных утолщенной стенкой осевых зооциев поясов. Центральный или внутренний пучок содержит обычно небольшое число укрупненных осевых зооциев. Его окружает второй пояс, состоящий из расположенных в один ряд однородных, идентичных по морфологии 12–14 осевых зооциев (табл. I, фиг. 3 б, 3 в). Вот эти два центральных пояса вместе составляют диаметр осевого пучка. Все последующие пояса, последовательно охватывающие осевой пучок, пред-

ТАБЛИЦА I



## ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ I

**Фиг. 1.** *Ascopora primitiva* Schulga-Nesterenko, 1955; голотип — ПИН, № 136/478 ( $\times 40$ ): 1а — тангенциальное сечение с продольно-диагональными рядами овальных апертур, 1б — продольное сечение с двумя осевыми зооцеями в эндозоне, 1 в — поперечное сечение четырех осевых зооцеив в центре колонии; Московская обл., Бобриковский район, Клинский овраг; визе, тульский горизонт.

**Фиг. 2.** *Ascopora latiaxis* Schulga-Nesterenko, 1955; голотип — ПИН, № 136/49: 2 а — тангенциальное сечение с овальными аперттурами, акантозоооцециями и капиллярами ( $\times 40$ ), 2 б — продольное сечение пучка осевых зоооцециев в центре ( $\times 20$ ), 2 в — поперечное сечение не обрамленного темной линией пучка осевых зоооцециев ( $\times 20$ ); Московская обл., Гжель; гжель, русавкинская свита.

**Фиг. 3.** *Ascopora dentata* Schulga-Nesterenko, 1955; голотип — ПИН, № 136/47: 3 а — тангенциальное сечение апертур, акантозоооцециев и капилляров ( $\times 40$ ), 3 б — продольное сечение пучка осевых зоооцециев в центре ( $\times 20$ ), 3 в — поперечное сечение сложно устроенного пучка осевых зоооцециев ( $\times 20$ ); местонахождение и возраст те же, что на фиг. 2.

ставляют собой поперечные сечения автозоооцециев на разных стадиях их «онтогенеза». За неимением находок аскопор с сохранившимися базальными частями колоний мы лишены возможности проследить изменения осевых зоооцециев в астогенезе. Также не встречены пока и вершины веточек колоний с сохранившейся зоной генерации, где можно было бы изучить аперттуры осевых зоооцециев, их форму, размеры и взаимосвязь с автозоооцециями.

**А в т о з о о е ц и** аскопор трубчатые, укороченные или, напротив, удлинённые, зауженные проксимально, плавно расширенные и слабо коленчато-изогнутые на границе с экзозоной. Располагаясь, как правило, под углом  $30\text{--}35^\circ$  к осевым зоооцециям, они, плотно прилегая друг к другу в эндозоне, путем утолщения стенок в экзозоне размежевываются на то или иное расстояние (см. рис. 1, б).

**Д и а ф р а г м ы** прямые или слабо вогнутые, тонкие, очень редко развитые в автозоооцециях и еще реже в осевых зоооцециях, чаще всего отсутствуют.

**Г е м и с е п т ы** в автозоооцециях хорошо развиты. Их морфология отражается в продольных сечениях колоний (см. рис. 1, б). Это короткие крючкообразные структуры, развитые или в эндозоне, близ ее границы с экзозоной, или на самой границе этих зон. Чаще всего наблюдается нижняя гемисепта, повернутая загнутым концом в направлении проксимального конца автозоооцециев. Верхняя гемисепта, если присутствует в автозоооцециях, то обязательно в паре с нижней, располагаясь на той же или противоположной стенке, но ближе к их дистальному концу (см. рис. 1, б). Кроме гемисепт, в автозоооцециях развивались частые зубчики, имеющие разную высоту и расположенные на проксимальной стенке в виде пилки (табл. I, фиг. 3 б).

**А п е р т у р ы** автозоооцециев овальные классической формы, широкоовальные или узкоовальные. В зависимости от формы размеры их варьируют, но в пределах вида, как правило, мало изменчивы (см. рис. 1, в). На поверхности колоний аперттуры располагаются продольными и диагональными рядами или в шахматном порядке (табл. I, фиг. 1а, 2а, 3а). Правильная закономерность их расположения лишь изредка нарушается, по-видимому, под влиянием неблагоприятных условий среды обитания.

**А к а н т о з о о е ц и** хорошо развиты. Они приурочены, как правило, к толстым стенкам экзозоны по одному, очень редко по два между автозоооцециями продольных рядов и тяготеют к дистальному концу апертур, располагаясь, как и аперттуры, в шахматном порядке (см. рис. 1, в). Нарушение такой закономерности иногда наблюдается, но исключительно редко и только на отдельных участках колоний.

**К а п и л л я р ы** или капиллярные скопления, четко выраженные на поверхности колоний, развивались, как и акантозоооцеции, в экзозоне. Однако различие между этими структурами четко выражено и хорошо прослеживается в поперечных сечениях: акантозоооцеции имеют концентрическое строение (см. рис. 1, в), а капиллярные скопления — точечное (сечение отдельных капиллярных трубочек). Капилляры тоже обладали тенденцией к закономерному расположению. Обычно они концентрировались в один ряд в

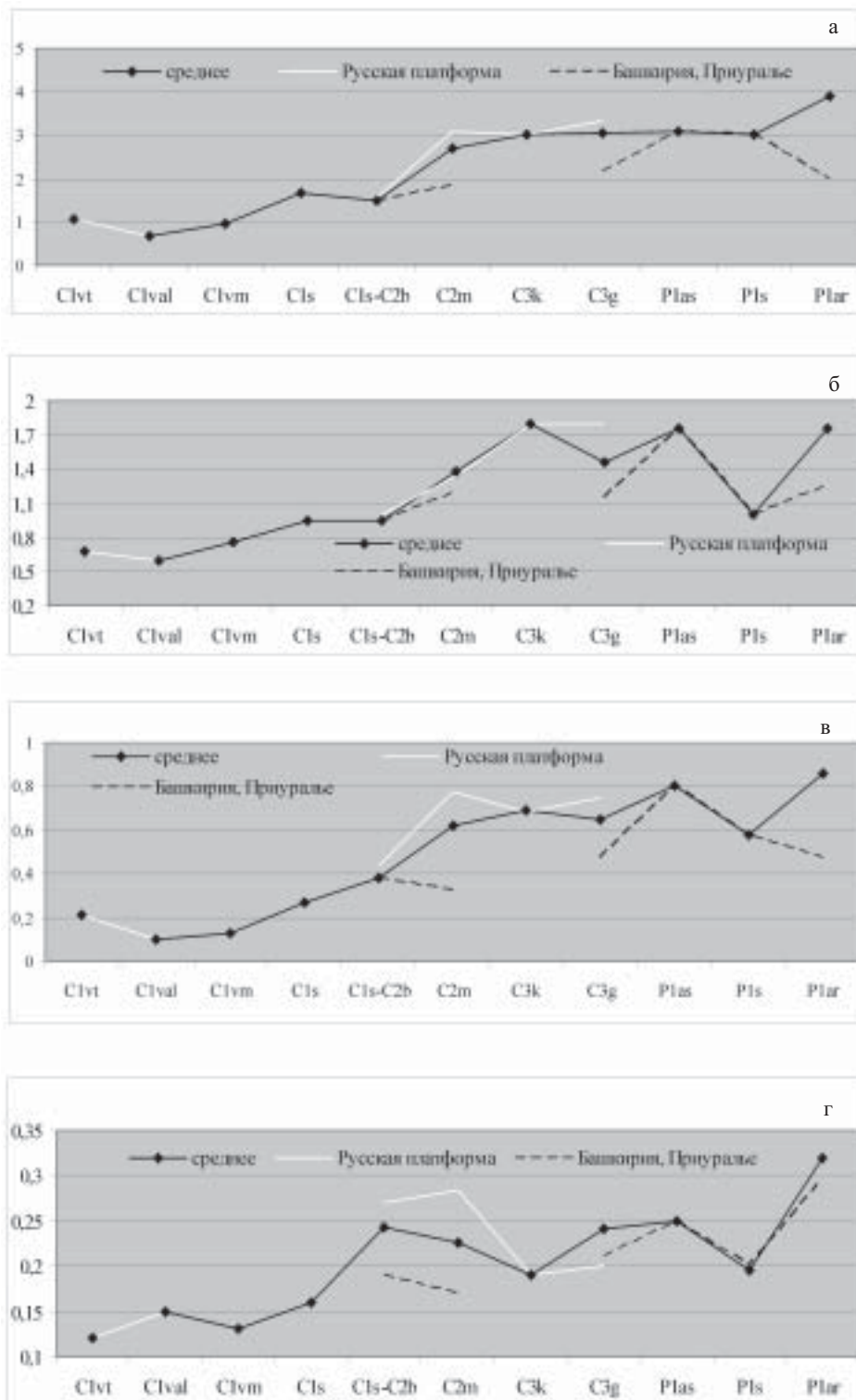


Рис. 2

Рис. 2. Изменения параметров колоний аскопор во времени и по регионам: диаметра колоний (а), диаметра эндозоны (б), ширины экзозоны (в) и отношения ширины экзозоны к диаметру колонии (г). По оси ординат — геологическое время, по оси абсцисс — размеры в мм и отношения. Условные обозначения:  $C_1^{vt}$  — ранний карбон, визе, тульское время;  $C_1^{val}$  — визе, алексинское время;  $C_1^{vm}$  — визе, михайловское время;  $C_1^s-C_2^b$  ранний-средний карбон, серпухов-башкир;  $C_2^m$  — московский век;  $C_3^k$  — поздний карбон, касимов;  $C_3^g$  — гжель;  $P_1^{as}$  ранняя пермь, ассель;  $P_1^s$  — сакмара;  $P_1^{ar}$  — артинский век.

возвышающихся стенках, разделяющих продольные ряды апертур, или же в один ряд, окружая апертуры и нередко акантозооцеи.

### Морфологический анализ видов рода *Ascopora*

К основным признакам, определяющим виды аскопор, относятся 1) диаметр колонии, включая размеры эндо- и экзозоны, 2) размерные характеристики осевого пучка зооцеиев, 3) параметры апертур, 4) диаметр акантозооцеиев и их число вокруг апертур, 5) диаметр капилляров и их расположение вокруг апертур.

Диаметр колоний у видов данного рода постепенно увеличивался со временем (рис. 2, а; табл. I, фиг. 1 в, 2 в, 3 в). Примитивные виды, обитавшие в бассейнах Русской платформы, имели мелкие колонии с размером в среднем 1 мм, к середине карбона увеличиваются в среднем в два раза, а к артинскому веку — еще в два раза. При этом поднимаются и нижние и верхние пределы варьирования этого признака. Вместе с увеличением диаметра колонии возрастают диаметр эндозоны и ширина экзозоны, причем относительная ширина экзозоны растет быстрее, чем диаметр эндозоны: в ходе развития диаметр эндозоны увеличивался в среднем в три раза (рис. 2, б), тогда как ширина экзозоны — в восемь раз (рис. 2, в). В бассейнах Русской платформы, где проходила основная эволюция аскопор, изменения этого признака более значительны, чем в бассейнах Приуралья. Последние представители рода, преодолевшие экваториальный барьер, имели сравнительно широкую экзозону (от 0,5 мм до 1 мм), чем синхронные представители Приуральских палеобассейнов.

Ширина экзозоны и ее относительные размеры рассматривались нами ранее для рода *Rhombotrypella* (Горюнова, Наймарк, 2004). В той статье было сделано заключение о хаотическом характере изменения ширины экзозоны среди ромботрипелл, что определяло скорее экологическое, а не эволюционное значение этого признака. По-видимому, данный признак определял глубоководную эволюционную и экологическую стратегию *Ascopora*.

О с е в ы е с т р у к т у р ы. Основной диагностический признак рода *Ascopora* — пучок осевых зооцеиев. Логично ожидать, что именно признаки, характеризующие строение осевого пучка, будут демонстрировать стабильные эволюционные изменения. Изучались диаметр пучка осевых зооцеиев, их число в пучке и размеры.

Диаметр пучка действительно увеличивается по мере развития рода (рис. 3, а). Резкий скачок этого параметра замечен в среднем и позднем карбоне. Эта тенденция поддерживается и последними представителями аскопор из южного полушария. Разнообразие видов с различными размерами осевого пучка резко увеличивается также в среднем карбоне. У представителей аскопор с Русской платформы диаметр пучка больше, чем у синхронных видов из Башкирии и Приуралья.

Диаметр пучка мог увеличиваться как за счет возрастания числа зооцеиев в нем, так и за счет увеличения диаметра самих зооцеиев. Число зооцеиев в пучке увеличивается от 4–5 зооцеиев у раннекаменноугольных представителей аскопор до 20 у серпуховских



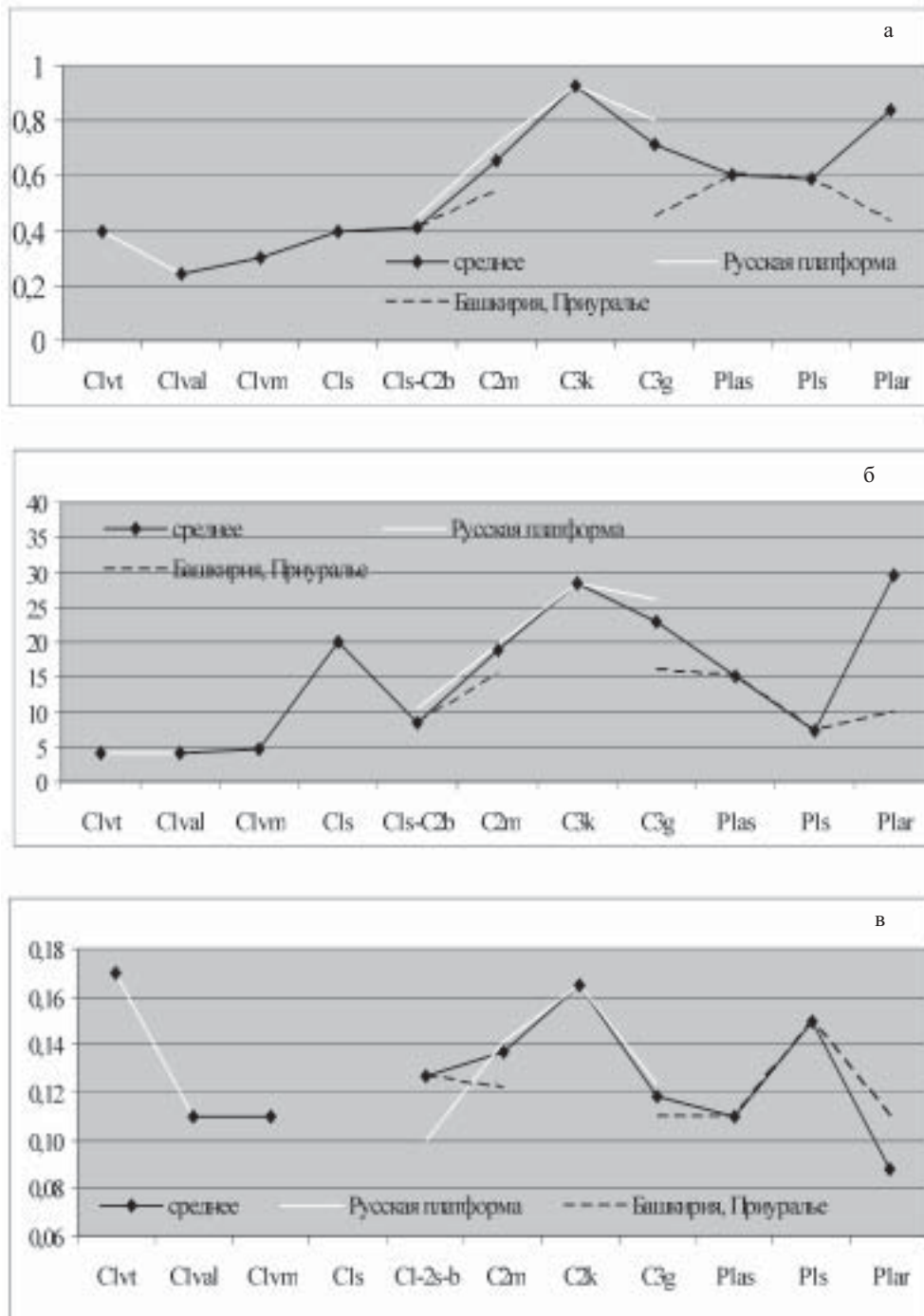


Рис. 3. Изменения диаметра пучка осевых структур у аскопор во времени и по регионам: диаметра пучка осевых зооциев (а), числа осевых зооциев в пучке (б), диаметра осевых зооциев (в). По оси ординат — геологическое время, по оси абсцисс — размеры и число. Условные обозначения см. на рис. 2.

и московских и 30 у одного из артинских видов (рис. 3, б). Однако этот признак сильно варьирует в региональных фаунах. У аскопор Русской платформы число зооэциев в пучке больше, чем у синхронных видов из Башкирии; максимальное число зооэциев в пучке у артинских тайландских видов. Усредненная кривая на рис. 3, б отражает эти различия. Нужно подчеркнуть, что именно за счет видов из палеобассейнов Башкирии усредненные показатели и диаметра осевого пучка, и числа зооэциев в пучке снизились в гжельском, ассельском и сакмарском веках.

Размеры самих зооэциев не только не увеличиваются по мере диверсификации рода, но даже несколько снижаются, если сравнивать раннекаменноугольные и артинские виды. Диаметр зооэциев в пучке сильно варьирует у разных представителей и в разных бассейнах (рис. 3, в). Вероятно, этот параметр находился вне русла основных экологических приспособлений рода.

Таким образом, некоторые признаки центрального пучка зооэциев проявляют тенденцию к направленному изменению: увеличиваются и диаметр центрального пучка, и число слагающих его зооэциев. При этом данные признаки в разных бассейнах имеют некоторые вариации. Более всего выражены указанные тенденции в бассейнах Русской платформы и Юго-Восточной Азии. В Башкирии и Приуралье, напротив, изменение этих признаков незначительно. У последних представителей из артинского века Таиланда, напротив, изменение этих признаков максимально. В связи с этим допустимо предположить, что увеличение диаметра осевого пучка и числа зооэциев в нем способствует освоению относительно глубоководных участков океанического дна, позволившему мшанкам трансэкваториальные прохорезы, а малые размеры пучка и небольшое число укрупненных зооэциев указывают на относительно мелководные местообитания. По-видимому, в среднем карбоне бассейны Казахстана, Башкирии, Приуралья представляли собой акватории с небольшими глубинами или, по крайней мере, с меньшим разнообразием условий обитания.

Были изучены также п а р а м е т р ы а п е р т у р. Как показывают графики, только длина апертуры увеличивалась в ходе эволюции рода (рис. 4, а), а их ширина и число на 2 мм по вертикали оставались относительно постоянными. Таким образом, приспособительное значение у аскопор имела форма апертур: в процессе эволюции она становилась более вытянутой. И опять все же у видов с Русской платформы эти изменения более выражены по сравнению с видами из Башкирии и Приуралья. Увеличение длины апертур прослеживается также и в эволюции рода *Rhombotrypella*. Вариации параметров апертур, в частности, их удлинение, представляют более общее морфогенетическое эволюционное преобразование Rhabdomesida, а характеристики апертур являются признаками отрядного ранга.

Возрастает и д и а м е т р а к а н т о з о о э ц и е в (рис. 5, а), хотя число их вокруг апертур не меняется и, по всей видимости, минимально — 1, редко — 2.

Был проанализирован также и р а з м е р к а п и л л я р о в. Кривая демонстрирует некоторое увеличение их диаметра, хотя эта характеристика имеет сложную региональную динамику (рис. 5, б). У видов с Русской платформы диаметр капилляров уменьшается, а у видов из Приуралья и Башкирии, напротив, имеет тенденцию к увеличению. К сожалению, из-за плохой сохранности не удалось оценить этот параметр у артинских видов аскопор из Таиланда. В результате кривая средних значений для данного признака отражает скорее представленность региональных видов в общей выборке, чем эволюционный тренд. Различная динамика изменений диаметра капилляров у видов Русской платформы и Башкирии говорит о том, что эта морфологическая структура имеет важное приспособительное значение и в конечном итоге отражает, вероятно, разницу в ус-

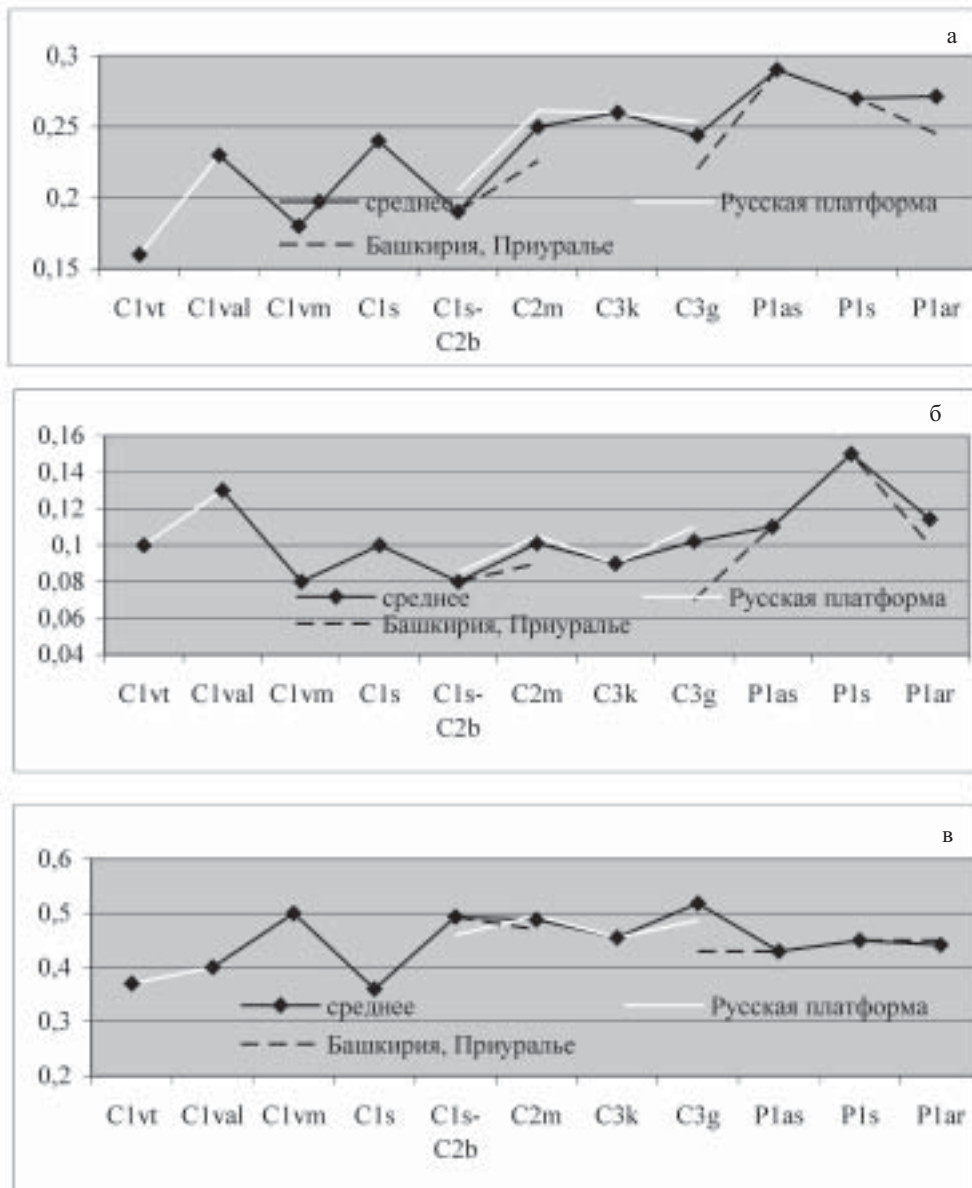


Рис. 4. Изменения параметров апертур у аскопор во времени и по регионам: длины (а), ширины (б), расстояния между центрами апертур по вертикали (в). По оси ординат — геологическое время, по оси абсцисс — размеры. Условные обозначения см. на рис. 2.

ловиях обитания мшанок в этих палеобассейнах. Ранее и для ромботрипелл было показано (Наймарк, Горюнова, 2004), что размер капилляров указывает на региональные особенности фаун, а не на общий эволюционный тренд.

Морфогенетические тенденции, показанные для аскопор, продолжают и дальше у других родов мшанок. Так, увеличение диаметра осевого пучка и числа зооциев в нем приводит в конечном итоге к появлению рода *Ascoporella*, видимо, производного от

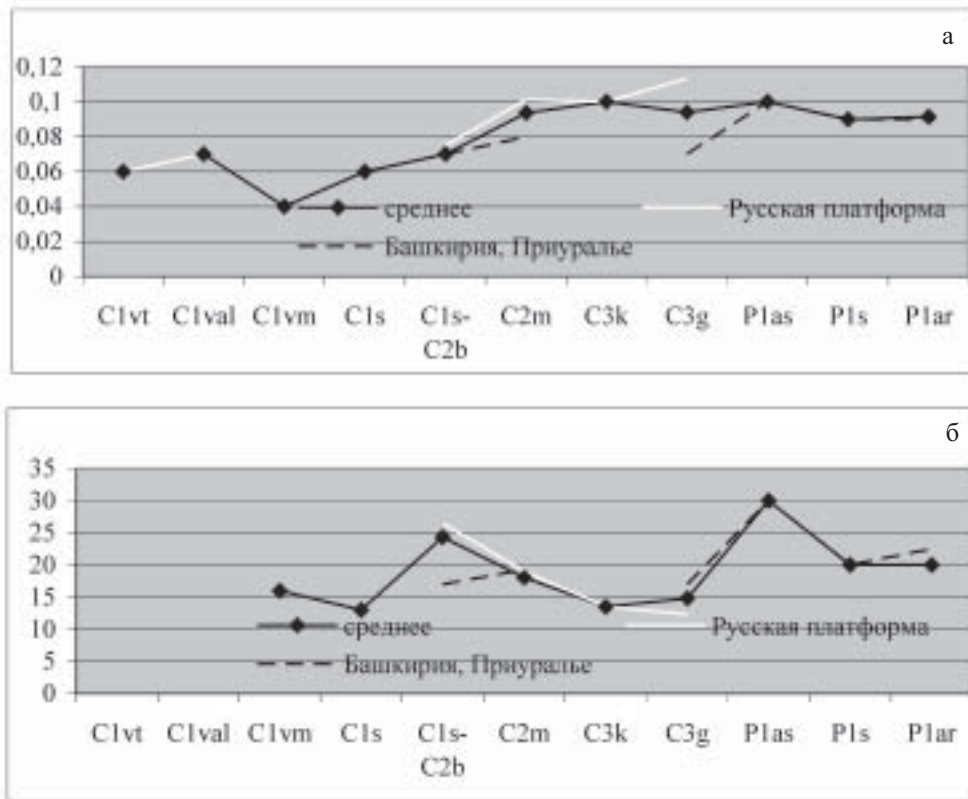


Рис. 5. Изменения диаметра акантозооциев (а) и диаметра капилляров (б) у аскопор. По оси ординат — геологическое время, по оси абсцисс — размеры. Условные обозначения см. на рис. 2.

*Ascopora*. У аскопорелл осевой пучок занимает до двух третей диаметра колонии, а число зооциев в нем в среднем достигает 50. Один из последних представителей аскопор — *A. burtoni* уже напоминал по своей морфологии аскопорелл. Это, однако, не означает, что *A. burtoni* был родоначальником аскопорелл. Важно лишь то, что аскопореллы продолжили те эволюционные тенденции, которые прослеживаются у аскопор.

Исходя из перечисленных закономерностей, наиболее примитивными следует считать виды с мелкими колониями, узким пучком осевых зооциев, укороченными апертурами и с несколькими мелкими акантозооциями вокруг них (табл. I, фиг. 1). При этом число и диаметр капилляров, диаметр зооциев, число и диаметр апертур могли не быть жестко заданы. Именно такими и были первые виды аскопор, представлявшие собой относительно неспециализированные формы (табл. I, фиг. 1). В палеобассейнах Приуралья и Башкирии обитали более примитивные виды по сравнению с аскопорами из бассейнов Русской платформы. Артинские виды из Таиланда по всем признакам являются самыми специализированными аскопорами (см. рис. 2). Виды из палеобассейнов Русской платформы, по-видимому, приспособились к относительно глубоководным местообитаниям. В палеобассейнах Башкирии аскопоры обитали на меньших глубинах. С этим связана, вероятно, их более примитивная морфология.

По сравнению с тепловодными и обитающими на мелководьях ромботрипеллами у аскопор лучше прослеживаются морфологические преобразования, хотя изменчивость

всех признаков у них относительно меньше. Такая картина преобразования признаков аскопор, очевидно, объясняется более узкими экологическими рамками.

### Палеогеография рода *Ascopora*

Первые аскопоры появляются в позднем визе. Они обнаружены в тульском горизонте Русской платформы (рис. 6, а). Более поздние находки их известны из центральных районов Северной Америки и Южного Казахстана. Дальнейшее распространение аскопор в среднем карбоне связано с освоением палеобассейнов Приуралья, Сибири, Алтая и Донбасса. Судя по числу видов и размеру ареала, расцвет этого рода приходится на средний карбон. В эту эпоху появляется вид *A. tricellata*, расселившийся относительно широко в палеобассейнах Русской платформы, Приуралья, Алтая и Сибири. Указанные палеобассейны в среднем карбоне располагались не только в экваториальном, но и в субтропи-

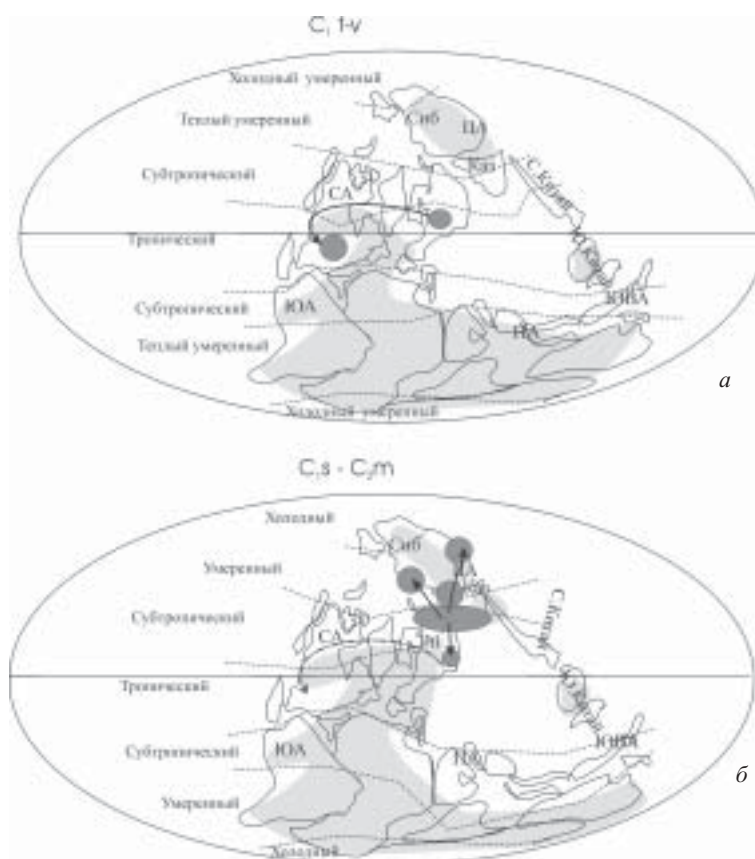


Рис. 6. Ареал аскопор в раннем карбоне (а) и среднем карбоне (б). Палеогеографические и палеоклиматические реконструкции по Paleomap Project, С. Scotese — <http://www.scotese.com>. Районы распространения видов отмечены серыми кружками; сплошная стрелка — прохорезы *Ascopora*, штрихпунктирная стрелка — синхронные прохорезы *Rhombotrypella*, пунктир — границы климатических поясов. Сокращения: Сиб — Сибирская платформа, ЦА — Центральная Азия, Каз — Казахстан, С. и Ю. Китай — Северный и Южный Китай, ЮВА — Юго-Восточная Азия, ПА — Передняя Азия, РП — Русская платформа, СА и ЮА — Северная и Южная Америка.

ческом и умеренном климатических поясах. Как показали недавно проведенные фацциальные исследования на Русской платформе, виды рода *Ascopora* тяготеют к относительно глубоководным экотопам (Горюнова, 2005). В связи с этим широкое расселение видов этого рода в период расцвета скорее всего объясняется именно предпочтением относительно глубоководных местообитаний, чем эврибионтностью. Родственный, но тепловодный род *Rhombortypella* в это время распространялся в пределах тепловодных бассейнов (штрихпунктирная стрелка на рис. 6, б).

В позднем карбоне ареал рода сокращается (рис. 7, а), несколько видов продолжают существовать в палеобассейнах Русской платформы, а один вид — *A. alani* — известен из западной Канады, а второй — *A. ukensis* — из Башкирии. Все находки приурочены к субтропическому поясу позднего карбона. *Rhombortypella* в это время вообще перестают расселяться (на рис. 7, а стрелка отсутствует). Это опять-таки косвенно свидетельствует о различной экологической стратегии двух родов. Сокращение ареала и регионального разнообразия продолжается и в ранней перми (рис. 7, б), причем последние представители аскопор описаны из палеобассейнов Юго-Восточной Азии (Таиланд). Это тоже субтропические палеобассейны. Ареал раннепермских аскопор, таким образом, был биполярным, как и ареалы многих морских обитателей этого времени (Устрицкий и др.

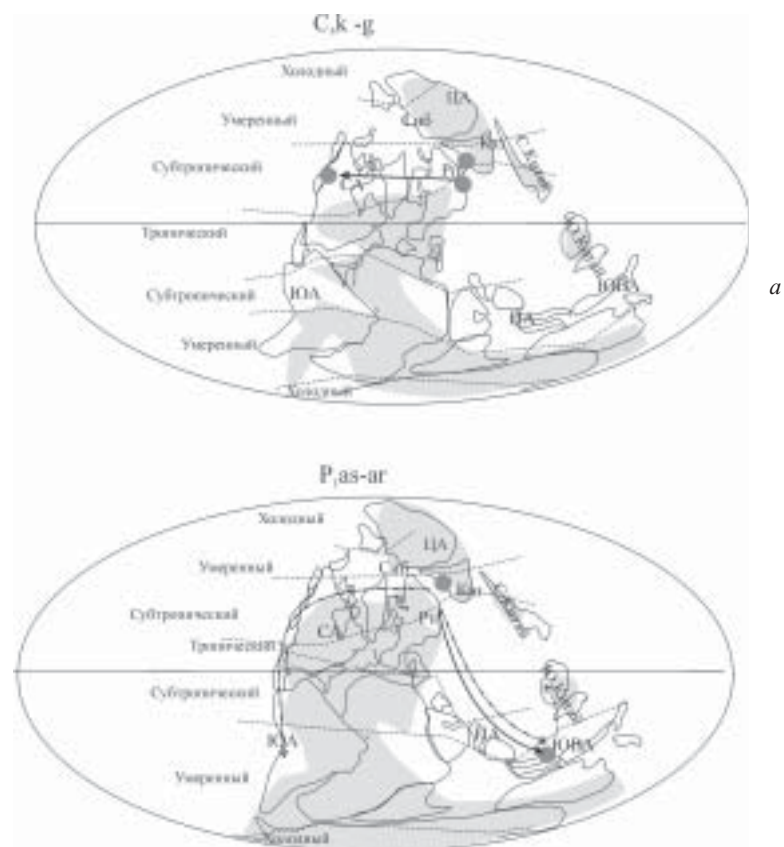


Рис. 7. Ареал аскопор в позднем карбоне (а) и ранней перми (б). Условные обозначения как на рис. 6.

1981). Тепловодные *Rhombotrypella* повторяют путь аскопор только из северного полушария в южное, подтверждая тем самым эту общую закономерность расселения пермской фауны. Остальные прохорезы у этих родов различаются.

### Выводы

1. Многие морфологические признаки аскопор (диаметр колоний, ширина экзозоны, диаметр пучка осевых зооциев и число зооциев в нем, диаметр акантозооциев и длина апертур) обнаруживают четкий эволюционный тренд, который можно объяснить приспособлением к жизни в относительно глубоководных условиях. Адаптация к глубоководным условиям у этого рода дала более четкую картину изменения морфологии в ходе эволюции, чем для мелководного рода *Rhombotrypella*.

2. Увеличение длины апертур характерно не только для рода *Ascopora*, но является общей закономерностью морфогенеза мшанок отряда Rhabdomesida.

3. Род *Ascopora* появился в раннекаменноугольном тепловодном экваториальном палеобассейне, в период расцвета в среднем карбоне эволюция его проходила в субтропическом и умеренном климатических поясах, а дальнейшее развитие аскопор полностью ограничилось палеобассейнами субтропического пояса, приобретя в ранней перми биполярный характер.

### Литература

- Горюнова Р.В. 1985. Морфология, система и филогения мшанок: Отряд Rhabdomesida // Тр. ПИН АН СССР. Т. 208. М.: Наука. 152 с.
- Горюнова Р.В. 2005. Фациальное распределение мшанок в домодедовской циклотеме разрезов Пески и его связь с эвстатическими колебаниями среднекаменноугольного моря Русской плиты // Палеострат-2005. Программа и тезисы докладов. М. С. 15–16.
- Наймарк Е.Б., Горюнова Р.В. 2004. Биогеография и эволюция палеозойских мшанок рода *Rhombotrypella* // Палеонтол. журн. № 6. С. 50–63.
- Нехорошев В.П. 1953. Нижнекаменноугольные мшанки Казахстана. М.: Изд-во АН СССР. 236 с.
- Нехорошев В.П. 1956. Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. Сер. Т. 13. М.: Недра. 418 с.
- Никифорова А.И. 1933. Среднекаменноугольные мшанки Донецкого бассейна // Тр. Всесоюз. геол.-развед. об-ния. Вып. 237. Л.-М. С. 1–45
- Никифорова А.И. 1938. Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР // Палеонтология СССР. Т. 4. Ч. 5. С. 1–390.
- Никифорова А.И. 1939. Новые виды верхнепалеозойских мшанок Предгорной полосы Башкирии // Тр. Нефт. геол.-развед. ин-та. Сер. А. Вып. 115. С. 70–102.
- Тризна В.Б. 1950. К характеристике рифовых и слоистых фаций центральной части Уфимского плато // Микрофауна СССР // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 50. Сб. 3. М.: Госнаучтехиздат. С. 47–144
- Тризна В.Б. 1961. Мшанки раннего и среднего карбона некоторых районов западного склона Урала // Микрофауна СССР / Тр. ВНИГРИ. Вып. 179. Сб. 13. М.: Госнаучтехиздат. С. 27–136.
- Устрицкий В.И., Черняк Г.Е., Мейен С.В. 1981. Палеобиогеография карбона и перми и проблема перемещения материков // Тр. 31 сессии Палеонтол. о-ва. Л.: Наука. С. 82–90.
- Шульга-Нестеренко М.И. 1955. Каменноугольные мшанки Русской платформы // Тр. ПИН АН СССР. Т. 58. М.: Изд-во АН СССР. 207 с.
- Шульга-Нестеренко М.И. 1960. Развитие каменноугольных мшанок Русской платформы // Сб. трудов по геол. и палеонтол. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР. С. 250–272.
- Gorjunova R.V. 2002. Middle Carboniferous bryozoans of the Russian Platform // Paleontol. Journ. Vol. 36. Suppl. 4. P. S261–S352.

- Fischer de Waldheim G. 1837. Oryctographie du Gouvernement de Moscou. M.: Soc. Imp. Natur. Moscou, 203 p.
- Fritz M.A. 1963. An Early Middle Pennsylvanian bryozoan fauna from the Banff. area, Alberta //Bull. Canada Petrol. Geol. Vol. 11. No. 1. P. 54–58.
- McKinney F.K. 1972. Nonfenestrate Ectoprocta (Bryozoa) of the Bangor Limestone (Chester) of Alabama // Bull. Geol. Surv. Alabama. No. 98. P. 1–144.
- Sakagami S. 1968. Permian Bryozoa from Khao Phrik, near Rat Buri, Thailand // Geol. and Palaeontol. Southeast Asia. Vol. 4. P. 45–66.
- Sakagami S. 1971. On the Palaeozoic Bryozoa collected by Burten from Chumphon, Peninsular Thailand // Geol. and Paleontol. Southeast Asia. Vol. 9. P. 135–136.
- Trautschold H. 1876. Bryozoa // Nouv. Mem. Soc. Imp. Moscow. Vol. 5. P. 367.
- Ulrich E.O. 1884. American Paleozoic Bryozoa // J. Cincinnati Soc. Natur. Hist. Vol. 8. P. 24–51.
- Wyse Jackson P.N. 1993. *Ascopora* Trautschold, 1876 (Bryozoa, Cryptostomata): proposed designation of *Ceripora nodosa* Fischer, 1837 as type species // Bull. Zool. Nomencl. Vol. 50. P. 13–15.