

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 562+551.7

doi: 10.26907/2542-064X.2024.2.342-367

КЛАССИФИКАЦИЯ ЗАЩИТНЫХ СТРУКТУР ИСКОПАЕМЫХ МШАНОК

З.А. Толоконникова^{1,2}, П.В. Федоров³, Д.М. Михненко¹

¹Кубанский государственный университет, г. Краснодар, 350040, Россия

²Казанский (Приволжский) федеральный университет,
г. Казань, 420008, Россия

³Санкт-Петербургский государственный университет,
г. Санкт-Петербург, 199034, Россия

Аннотация

В работе впервые проведена типизация по функциональному критерию защитных структур мшанок из четырех отрядов – Trepostomata, Cryptostomata, Fenestrata и Cheilostomata. Предложенная классификация включает пять групп, отвечающих за: 1) снижение давления воды; 2) увеличение питающей площади за счет возрастания расстояния между апертурами автозооидов, повышение устойчивости и целостности колонии, ее укрепление; 3) физическую защиту полипида, прикрепление мускулатуры; 4) отпугивание хищников; 5) физическую защиту от хищников, очистку от осадка, личинок и мелких беспозвоночных. Анализ эволюции гетерозооидов, стилей и авикулярий показал появление длительно существующих полиморф в раннем ордовике, позднем девоне и раннем мелу. Среди абиотических и биотических факторов наиболее влияющими на эволюционные изменения мшанок были колебания уровня Мирового океана, климата, объема фитопланктона и состава хищников. Для защиты от хищников у мшанок формировались отпугивающие стили и физически препятствующие поеданию гетерозооиды разных модификаций. Возникновение авикулярий и подобных им гетерозооидов происходило неоднократно: в раннем ордовике и раннем девоне у фенестрат, в середине карбона у криптостомат, в начале мела у хейлостомат.

Ключевые слова: мшанки, гетерозооэци, авикулярии, ордовик, девон, пермь, мел, эволюция, стили защиты.

Введение

Мшанки (Bryozoa) – колониальные организмы-фильтраторы, наиболее разнообразно представленные в бентосных экосистемах. Колонии этих беспозвоночных построены питающими особями – автозооидами и не питающими – гетерозооидами. Любая особь колонии состоит из полипида (полного или редуцированного), образованного мягкими тканями, не сохраняющимися в ископаемом состоянии, и цистидом, который после фоссилизации называется зооэцием. Тип Bryozoa Ehrenberg, 1831 включает класс пресноводных мшанок – Phylactolaemata Allman, 1856 без минерального скелета и два класса морских – Stenolaemata Borg, 1926 и Gymnolaemata Allman, 1856 с обызвествленными стенками зооидов. К стенолематам относятся преимуще-

ственно палеозойско-мезозойские отряды, вымершие в середине девонского периода (*Esthonioporata* Astrova, 1978), конце пермского (*Fenestrata* Elias and Condra, 1957) или на протяжении триасового (*Cryptostomata* Vine, 1884, *Cystoporata* Astrova, 1964, *Trepostomata* Ulrich, 1882) [1]. До настоящего времени из стенолемат дожил единственный отряд *Cyclostomata* Buck, 1852, зародившийся в ордовике. Разнообразие современных гимнолемат ограничено мшанками из отряда *Stenostomata* Buck, 1852, известного с ордовика, и *Cheilostomata* Buck, 1852, возникшего в меловом периоде [2]. Каждый отряд отличается определенным набором гетерозооидов с различным строением и предназначением (рис. 1).

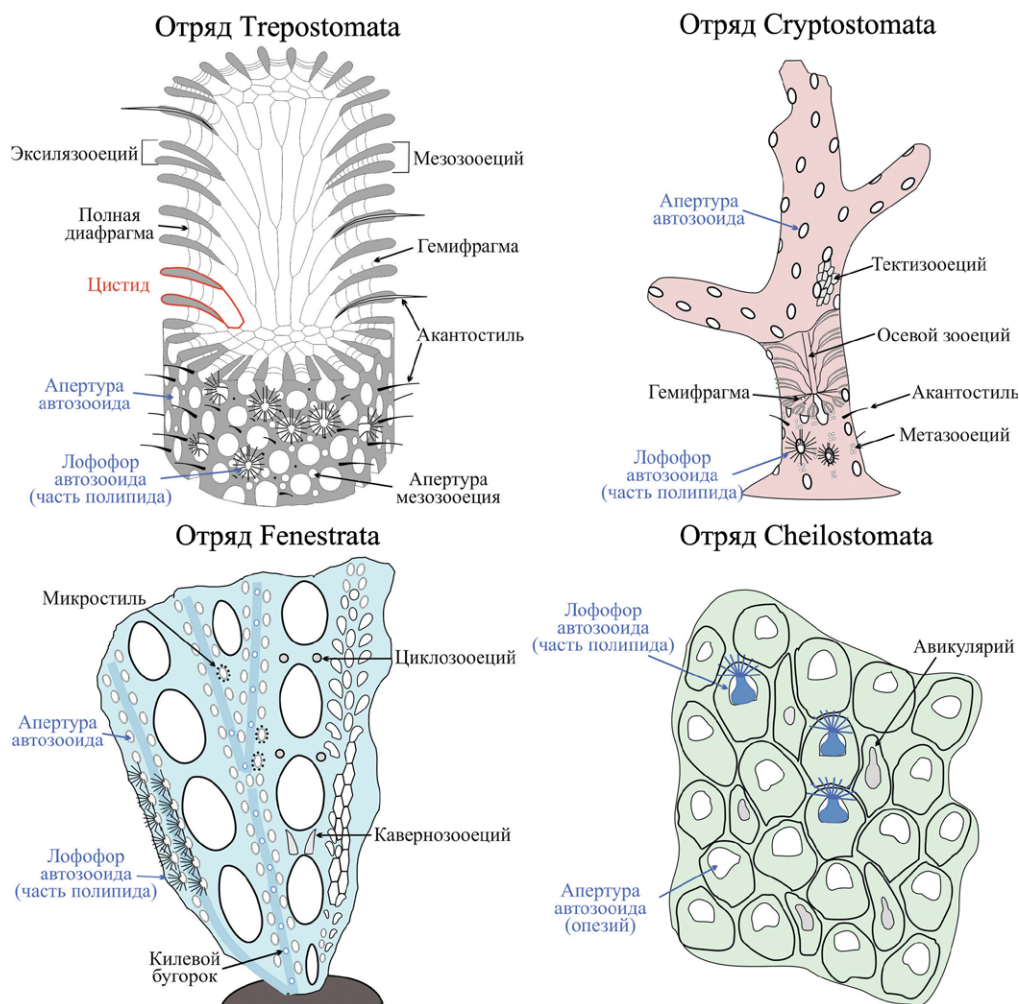


Рис. 1. Принципиальные схемы строения колоний ископаемых мшанок из разных отрядов

Мшанки характеризуются долгой эволюционной историей развития почти в 500 млн лет [1, 3, 4]. Их биологический успех объясняется колониальной организацией, распределением функций между структурными единицами колонии и различными типами личинок [5, 6]. Развитие разнообразных защитных структур (гетерозооидов, стилей, авикуляриев) стало одним из приоритетных направлений

эволюции типа Мшанки на протяжении всего фанерозоя. В статье рассматриваются эволюционные изменения в численно доминирующих палеозойско-мезозойских отрядах Trepostomata, Cryptostomata (класс Stenolaemata), палеозойском Fenestrata и мезо-кайнозойском Cheilostomata (класс Gymnolaemata) на следующих временных отрезках: ордовик, поздний девон – ранний карбон, пермь и мел. Выбор данных интервалов определен приуроченностью к ним крупнейших массовых вымираний среди биоты Земли и принципиальных перестроек у представителей типа Мшанки (рис. 2).

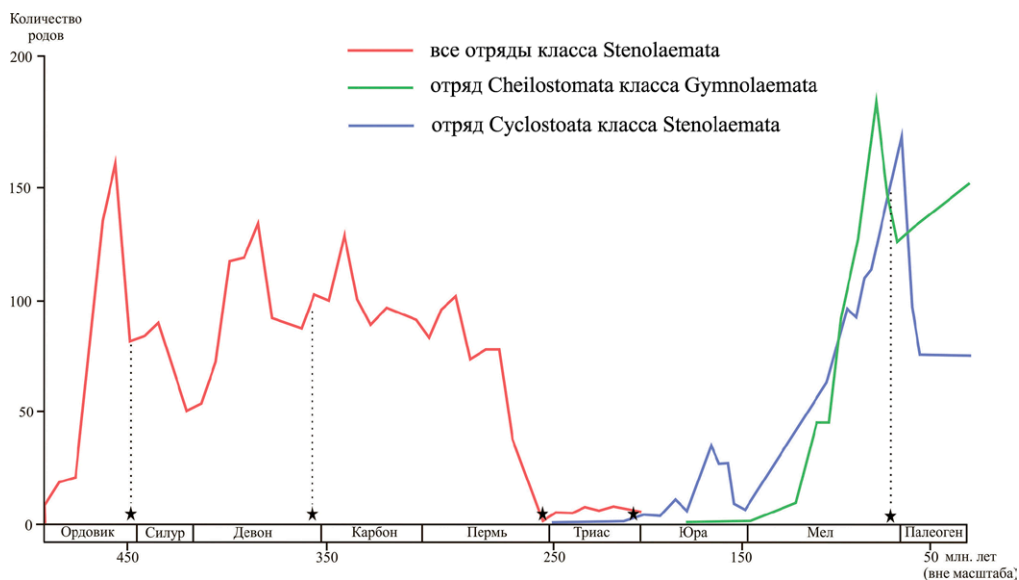


Рис. 2. Родовое богатство ископаемых мшанок и события крупнейших массовых вымираний (звезды) на протяжении ордовика-палеогена. Адаптировано из [1, 7, 8, 9]

Цель настоящей работы – типизация защитных структур мшанок из господствующих палеозойских и мезо-кайнозойских отрядов по функциональному критерию. Основой послужили авторские коллекции из более чем 50 местонахождений разного возраста с территории Евразии, музейные материалы и литературные данные.

Фрагменты колоний ископаемых мшанок изучали преимущественно по ориентированным шлифам методом световой микроскопии при различных увеличениях. Отдельные колонии либо фрагменты колоний описывали по результатам сканирующей электронной микроскопии и рентгеновской компьютерной микротомографии. Эти исследования выполнены в Ресурсном центре Санкт-Петербургского государственного университета «Рентгенодифракционные методы исследования» и Научно-образовательном центре «Диагностика структуры и свойств наноматериалов» Кубанского государственного университета.

1. Ордовик

Достоверные находки первых мшанок известны из нижнеордовикских отложений Южного Китая [4, 10–12] и Балтоскандии [13, 14]. Наиболее многочисленны и разнообразны в ордовикских ассоциациях трепостоматы и криптостоматы.

В массивных, ветвистых, инкрустирующих колониях трепостоматных мшанок полиморфизм был выражен мезозооидами (например, роды *Diplotrypa* Nicholson, 1879, *Dittopora* Dybowski, 1877) или эксилязооидами (роды *Anaphragma* Ulrich and Bassler, 1904, *Cyphotrypa* Ulrich and Bassler, 1904, *Monotrypa* Nicholson, 1879). Эти трубчатые структуры полигонального сечения располагались между автозооидами в один или несколько рядов (рис. 1, а, и рис. 3, а, б).

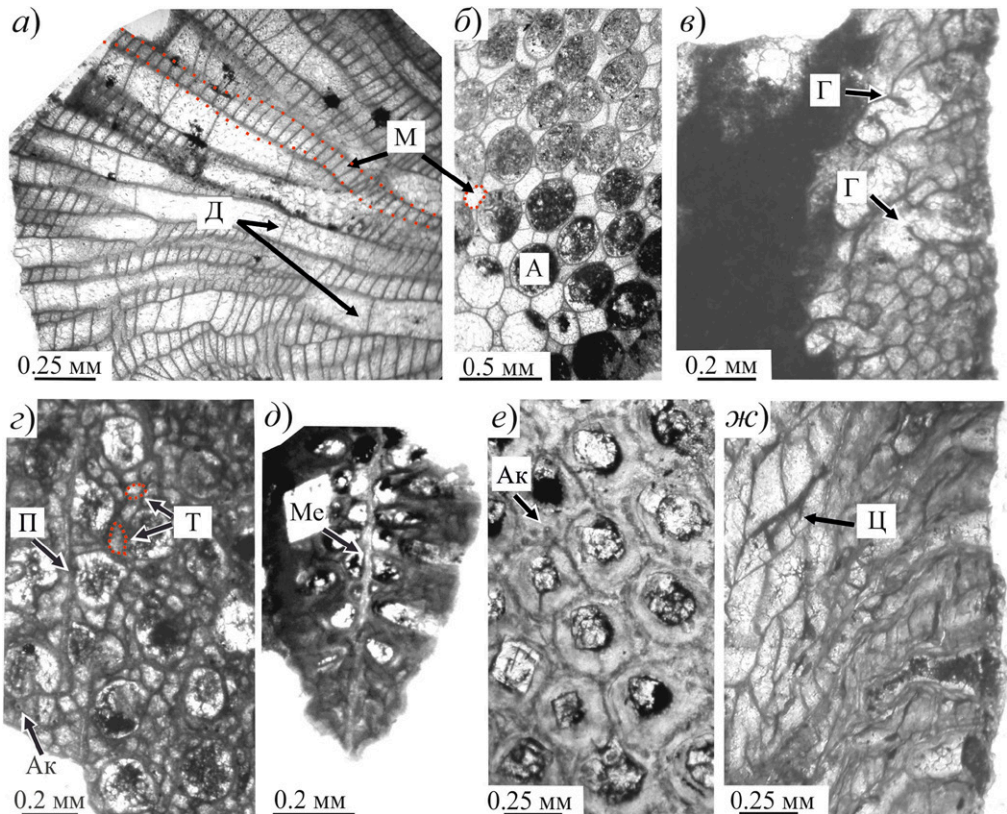


Рис. 3. Структуры в колониях ордовикских мшанок отрядов Trepostomata и Cryptostomata (верхний ордовик, сандбийский ярус, хревицкая свита; Ленинградская область РФ, р. Хревица): а, б – *Diplotrypa abnormis* (Modzalevskaya, 1953), экз. ЦНИГР музей, № 4/13403; в, г – *Nematotrypa robusta* (Spjeldnaes, 1984), экз. ЦНИГР музей, № 1/13403; д – *Prophyllodictya khrevitsa* Tolokonnikova et Fedorov, 2023, экз. ЦНИГР музей, № 16/13403; е, жс – *Amplexopora* sp., экз. ЦНИГР музей, № 11/13403. Условные обозначения: А – апертура автозооэция, Ак – акантостиль, Г – гемифрагма, Д – диафрагма, М – мезозооций, Ме – мезотека, П – пауростиль, Т – тектизооций, Ц – цистифрагма

Отличительной особенностью мезозооидов являлось наличие в их полостях многочисленных диафрагм [15]. У эксилязоидов диафрагмы отсутствовали (рис. 1, а). Оба типа гетерозоидов способствовали упорядоченному расположению автозооидов, тем самым повышая эффективность питания [16]. Их присутствие в колонии также способствовало ее устойчивости [1]. Аналогичные функции в колониях криптостоматных мшанок, вероятно, выполняли тектизооиды, например, род *Nematotrypa* Bassler, 1911 (рис. 3, г) [21].

Фенестраты подотряда *Phylloporinina* отличались особым типом гетерозооидов – лептозооидами [17]. Эти трубчатые структуры округлого сечения без диафрагм располагались в экзозоне колоний хаотично (род *Phylloporina* Ulrich and Foerste, 1887). Считается, что они эквивалентны авикуляриям хейлостоматных мшанок [1, 17].

Впячивание лофофора щупалец в камеру цистиды и его вытягивание для улавливания пищевых частиц происходит за счет мускулатуры. Существует мнение [18, 19], что у ископаемых мшанок мышцы крепились к латеральным выростам стенок цистиды – диа-, цисти-, гемифрагмам, гемисептам (рис. 1, а, б и рис. 3, а, в, ж), перекрывающим полость камеры полностью или частично. Их многочисленность объясняется дегенерацией полипида в растущем цистиде и дальнейшей регенерацией полипида [15]. Дополнительно в литературе обсуждается предназначение этих структур для защиты мягкого полипида и деления камеры полипида на части [1, 20]. Данные структуры были развиты у представителей всех палеозойских отрядов: диафрагмы – роды *Amplexopora* (трепостомата), *Fistulipora* М'Сой, 1849 (цистопората), *Dianulites* Vinassa and Regny, 1921 (эстониопората), *Phylloporina* (фенестрата); цистифрагмы – роды *Homotrypa* Ulrich, 1882 (трепостомата), гемифрагмы – род *Nematotrypa* (криптостомата), гемисепты – роды *Pseudohornera* Roemer, 1876 (фенестрата) и *Trepocryptopora* Yang, 1957 (криптостомата).

Рост сетчатых колоний криптостомат (например, роды *Prophyllodictya* Gorjunova, 1987, *Stictopora* Hall, 1847) происходил путем двустороннего почкования автозооидов вокруг мезотеки – срединной пластинки с капиллярами или без них (рис. 3, д). Билатеральный план строения повышал эффективность питания, поскольку лофофоры щупалец располагались на обеих сторонах колонии во время фильтрации воды.

Пассивную защиту многих стенолематных мшанок обеспечивали разного рода стили. Акантостили (например, роды *Amplexopora* Ulrich, 1882, *Anaphragma* Ulrich and Bassler, 1904, *Nematotrypa*) – тоненькие стержни одинакового диаметра на всем своем протяжении с четко выраженными стенками ламинарного или поперечного строения, частично выступающие над поверхностью колонии в виде игл (рис. 1, а, б, и рис. 3, г, е). Вероятно, при жизни колоний они препятствовали их поеданию хищниками (рыбами, моллюсками, членистоногими, иглокожими). Согласно [21, 22], хищничество – одна из причин развития защитных морфологических адаптаций. С середины ордовика стала закладываться дифференциация акантостилей (роды *Heterotrypa* Nicholson, 1879, *Mesotrypa* Ulrich, 1893) на крупные – макроакантостили и мелкие – микроакантостили, ярко проявившаяся у девонских и более молодых трепостомат [15]. Однако у некоторых мшанок акантостили не развивались вовсе (род *Monotrypa*). Пауростили мельче акантостилей, без выраженного ядра и неслоистого строения. Они известны только у криптостомат, например, у родов *Prophyllodictya* и *Nematotrypa* (рис. 3, г).

Таким образом, функциональное разделение зооидов колонии изначально стало залогом успешного развития группы. Родовое разнообразие мшанок с тремадока стабильно повышалось (рис. 2), достигнув пика в конце сандбья – начале

катия [3, 4]. Уже на первом этапе эволюции группы появились различные формы колоний (ветвистые, двуслойно-симметричные, сетчатые, массивные, инкрустирующие) как результат приспособления к гетерогенным условиям водной среды обитания. Наличие в полости автозооидов диа-, цисти-, гемифрагм, гемисепт способствовало регенерации и защите мягкого полипида, развитию мускулатуры венчика щупалец. Это, в свою очередь, обеспечивало питание, а значит, и рост, развитие колонии. У мшанок каждого из существовавших отрядов различные по облику гетерозооиды (мезо-, эксила-, тектизооиды) выполняли единые функции – укрепление колонии и повышение эффективности питания автозооидов. Аканто- и пауростили стали неизменными средствами «пассивной» защиты палео-мезозойских мшанок.

В самом конце ордовика известно крупнейшее массовое вымирание биоты, связанное с похолоданием на планете, изменениями уровня моря, содержания углекислого газа и кислорода в воде, тектонической активностью, увеличением биомассы фитопланктона в катии, служащего пищей организмам-фильтраторам [1, 3, 4, 23]. На мшанках этот глобальный кризис отразился достаточно сильно. Они пережили три волны вымираний (в начале и конце катия, хирнанте), в течение которых исчезло от 16.0% до 22.7% существовавших таксонов родового ранга [3]. Тем не менее все известные с начала ордовика защитные структуры в колониях мшанок передались их потомкам без качественных изменений.

2. Поздний девон – ранний карбон

На протяжении силура – девона среди мшанок продолжали процветать трепостоматы, постепенно уступая экологические ниши фенестратам [5, 19]. Зародившиеся в ордовике защитные структуры сохранялись и модифицировались в колониях стенолематных мшанок, и вместе с тем происходило накопление новых морфологических адаптаций к изменяющимся условиям окружающей среды. Это обусловило всплеск родообразования в живетском веке девонского периода (рис. 2) [1].

В раннем и среднем девоне билатеральный план строения колонии получил широкое распространение у цистопоратных (роды *Sulcoretepora* d'Orbigny, 1849, *Meekopora* Ulrich, 1889) и трепостоматных мшанок (роды *Triznotrypa* Lavrenyeva, 1997, *Petalotrypa* Ulrich, 1890), а в конце девона и у криптостомат (род *Mysticella* Gorjunova, 2007) (рис. 4, а). Центральные части колоний для повышения их устойчивости, прочности в условиях активной гидродинамики, увеличения диаметра колонии преобразовывались в осевой зооид (роды *Rhabdomeson* Young and Young, 1874, *Ipmorella* Goriunova, 1985), пучок осевых зооидов (роды *Ascopora* Trautschold, 1876, *Strebloascopepora* Bassler, 1952, *Eodyscritella* Troizkaya, 1970 (рис. 4, ж)) или расширенную эндозону (род *Rhombotrypella* Nikiforova, 1933, *Nikiforopora* Dunaeva, 1964). Появлялись новые типы гетерозооидов. Структуры, подобные авикуляриям современных хейлостоматных мшанок, – паразооиды установлены у ранне-среднедевонских родов *Fenestrapora* Hall, 1885 и *Mirifenestella* Morozova, 1974, относимых к фенестратам [24].

К концу девона у криптостомат в колониях формировались крупные макроакантостили (род *Rhombopora* Meek, 1872) и/или обильные мелкие микроакантостили. Дифференциация акантостилей по размерам прослеживалась и у трепостомат (например, роды *Dyscritella* Girty, 1911, *Eostenopora* Duncan, 1939). У некоторых мшанок (роды *Atactotoechus* Duncan, 1939, *Eridotrypa* Ulrich, 1893) размеры акантостилей снижались на фоне возрастания их количества на единицу площади колонии. Актинотостили – тип стилей звездчатого строения в поперечном сечении – в разном количестве присутствовали в колониях криптостоматных мшанок (например, роды *Mysticella* (рис. 4, б), *Primorella* Romantchuk and Kiseleva, 1968).

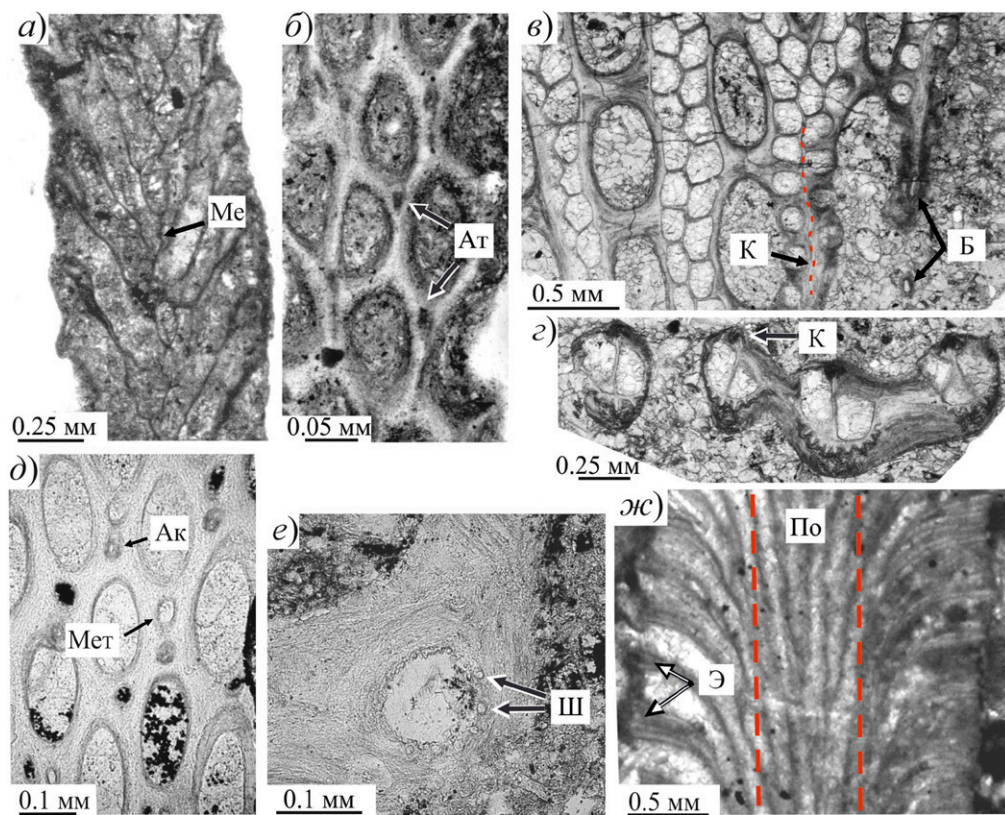


Рис. 4. Структуры в колониях девонских мшанок отрядов Cryptostomata, Trepostomata и Fenestrata (верхний девон, фаменский ярус): а, б – *Mysticella sarcosanta* Gorjunova, 2007, экз. ПИН, № 1613/695; шамамидзорская свита; Армения, г. Бирали-Кузей; в, з – *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958), экз. КузГПА, № 4а/11.1; топкинский горизонт; Кемеровская область РФ, Абышевский разрез; д – *Nikiforovella cavernosa* (Nekhoroshev, 1932), экз. Кельнский университет, GIK 2500 (V4-13b); формация Velbert; Германия, Рейнские горы, скважина Velbert, глубина 103,8–131,5 м; е – *Rectifenestella rudis* (Ulrich, 1890), экз. Льежский университет, Ulg 6-2a; формация Yvoir; Бельгия, Динантский синклиниорий, карьер Nutons; ж – *Eodyscritella clatrata* Troizkaya, 1970, экз. КузГПА, № 4/12a.1; топкинский горизонт; Кемеровская область РФ, Топкинский разрез. Условные обозначения: Ак – акантостиль, Ат – актинотостиль, К – киль, Ме – мезотека, Мет – метазооций, По – пучок осевых зооциев, Э – эксилезооций, Ш – шип

У трепостоматных мшанок рода *Leptotrypella* Vinassa and Regny, 1921 на поверхности колонии формировались шипы [25, 26]. Аналогичные структуры известны и у фенестратных мшанок рода *Rectifenestella* Morozova, 1974 на перистоме апертур (рис. 4, *e*). У фенестрат автозооиды располагались в один или несколько рядов на прутьях и были разделены киями (рис. 1, *в* и рис. 4, *в*, *г*). Кили являлись продолжением килевой пластинки, образованной путем соприкасания стенок соседних автозооидов. Их основное предназначение заключалось в регуляции гидродинамической ситуации вокруг автозооидов и усилении эффективности питания [27], дополнительное – в отпугивании хищников. На киях обычно локализовались бугорки, расположенные также и на дорсальной поверхности колонии без какой-либо закономерности. Усиленное разрастание килей приводило к формированию защитных сеток [19, 28]. Защитные сетки получили наибольшее развитие в начале девона в семействе Semicosciniidae Morozova, 1987. К концу девонского периода большинство узкоспециализированных родов семикосциниид исчезло. Данный факт связывают со снижением «давления» хищников [19, 29] и уменьшением активности гидродинамического режима из-за углубления бассейнов вследствие глобальной трансгрессии в раннем карбоне [30]. У некоторых таксонов (род *Minilya* Crockford, 1944) во внешнем скелете колонии развивались микростили, а стенки были пронизаны тубулями, отвечающими за сообщение между всеми структурными единицами колонии. Бугорки, шипики, микростили выполняли защитную функцию [1].

В конце фаменского века позднего девона зафиксировано крупнейшее массовое вымирание – событие Хангенберг [8, 31]. Среди вызвавших его вероятных причин обсуждаются изменение климата [32–35], глобальная аноксия [36, 37], трансгрессивно-регрессивная цикличность, вулканизм и геотектонические процессы раннего этапа герцинского орогенеза [38–40]. Исчезновение многих пелагических и гемипелагических организмов сказалось на пищевых цепях, вызвав тем самым значительные изменения в составе и структуре всех экосистем, включая бентосные сообщества [41]. На мшанках Хангенбергский кризис практически не сказался, поскольку исчезновение 14.8 % родов от всех существовавших в конце девонского периода было скомпенсировано интенсивным ростом таксономического разнообразия уже в раннем карбоне (позднее турне-визе), в котором они пережили очередной расцвет [42].

В рассматриваемый отрезок времени у мшанок сохранялись основные эволюционные тренды, первоначально проявившиеся в ордовике. Они были направлены на усиление питания (кили, метазооиды), повышение прочности колоний (осевой зооид, пучок осевых зооидов, широкая эндозона), отпугивание хищников (паразооиды, микро- и актинотостили, защитные сетки). Среди защитных структур происходило увеличение их размеров или количества на единицу площади, степени их дифференциации (мелкие и крупные защитные структуры в пределах одной колонии), изменение сочетаний того или иного типа гетерозооида и стилия в этих пределах. Там стали появляться таксоны с двумя типами стилей. Появление новых образований (мета-, паразооидов, актиното-, микростилей) было направлено на компенсацию негативного воздействия абиотических и биотических факторов среды.

3. Пермь

В позднем палеозое во всех морях планеты господствовали фенестраты. Их эволюция шла по пути увеличения количества рядов автозооидов на пруте (рис. 5, б, з) разнообразия форм колоний (перистые, лиро-, винтообразные и др.), обилия бугорков на обеих сторонах колонии (например, роды *Pseudopolypora* Morozova and Lisitsyn, 1996, *Mackinneyella* Morozova and Lisitsyn, 1996). Вероятно, возраставшее количество автозооидов на прутьях и увеличение размера их апертур было коррелятивно связано с уменьшением на рубеже девона-карбона количества и разнообразия фитопланктона (зеленых водорослей, диатомей, цианобактерий, акритархов), являвшегося пищей для мшанок [43, 44]. Некоторые авторы связывают изменения в биомассе фитопланктона с концентрацией углекислого газа или со сменой теплого климата среднего палеозоя на более прохладный в конце эры [45, 46]. Количество микростилей у многих родов, например, *Mackinneyella*, также возрастало (рис. 5, в).

В колониях каменноугольно-пермских мшанок отряда Fenestrata были широко представлены кавернозооиды, циклозооиды, которые рассматриваются как аналоги авикулярий хейлостоматных или элеозооидов циклостоматных мшанок [24, 47, 48]. Циклозооиды ископаемых мшанок – полушаровидные скелетные структуры с тонкими стенками (рис. 5, з). Увеличение их размеров и количества в колониях каменноугольно-пермских мшанок рода *Shulgapora* Termier and Termier, 1971 можно связать с изменениями в структуре пищевых цепей и возросшей потребностью в защите от разнообразных хищников, населявших позднепалеозойские моря Земли [49]. Кавернозооиды известны у единственного рода *Cavernella* Morozova, 1974 со среднего девона [50], но максимальное видообразование этого рода пришлось на пермский период [24]. Кавернозооиды представляли собой удлиненные одиночные структуры грушевидной формы, локализованные в углах переключин на дорсальной стороне колонии (рис. 5, д). Аналогичными структурами по функциональности в колониях криптостоматной мшанки *Nudymiella* Gorjunova, 1985, видимо, были аллозооиды [51].

У криптостомат и трепостомат в пермском периоде проявилась тенденция возрастания размеров, количества и дифференциации стилей. Например, трепостоматные мшанки рода *Rhombotrypella* отличаются сочетанием крупных макроакантостилей и обилия мелких микроакантостилей в пределах одной колонии (рис. 5, е, ж). Крипостоматный род *Rhombopora* характеризуется крупными макроакантостилями и многочисленными микроакантостилями.

В конце перми вымерли все фенестраты [1], родовое разнообразие трепостомат и криптостомат существенно снизилось (рис. 2). Последняя криптостоматная мшанка рода *Tebitopora* Hu, 1984 исчезла в середине триаса; единичные трепостоматы дожили до конца триасового периода. Единственный сохранившийся палеозойский отряд Cyclostomata испытал расцвет в юрском периоде. В конце юры появились первые хейлостоматы (рис. 2) рода *Pyriporopsis* Pohowsky, 1973 [2].

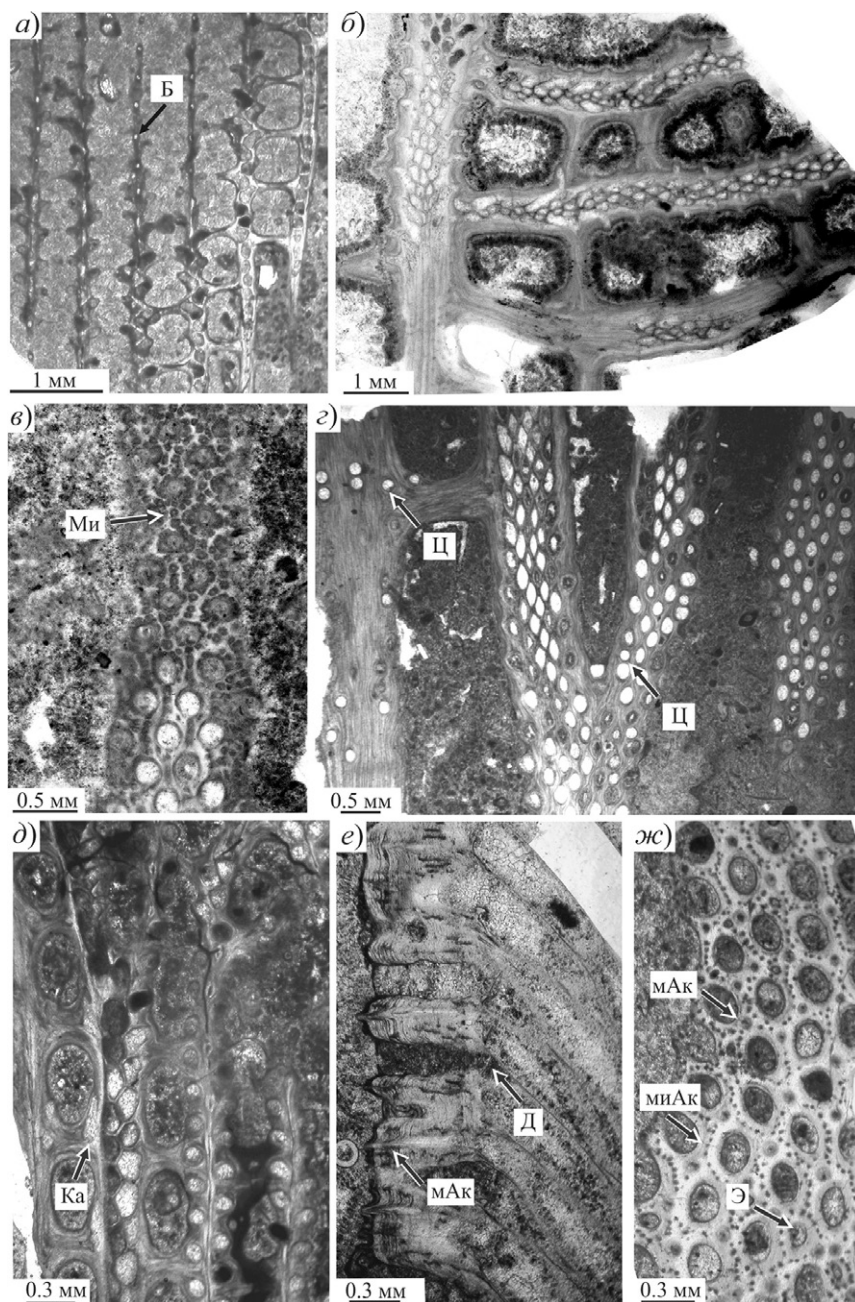


Рис. 5. Структуры в колониях пермских мшанок отрядов Fenestrata и Trepostomata (приуральский отдел перми, сакмарский ярус; РФ, Башкирия): а – *Spinofenestella quadratoraeformis* (Schulga-Nesterenko, 1941), экз. СибГИУ, № 12/31; карьер Шахтау; б – *Trataucladia noinskyi* (Schulga-Nesterenko, 1941), экз. ПИН, № 2985/718; г. Юрактау; в – *Mackinneyella ornamentata* (Schulga-Nesterenko, 1941), экз. ПИН, № 2985/474; г. Тора-тау; г – *Shulgapora pseudokolvae* (Schulga-Nesterenko, 1952), экз. ПИН, № 613/541; Кузьминовский массив, скважина 102/21; д – *Cavernella cavifera* (Schulga-Nesterenko, 1939), экз. СибГИУ, № 12/30; г. Куштау; е, ж – *Rhombotrypella composita* Nikiforova, 1939, экз. СибГИУ, № 12/29; карьер Шахтау. Обозначения: Б – бугорок, Д – диафрагма, Ка – кавернозооций, Ми – микростиль, МАК – макроакантостиль, МИАК – микроаканто-стиль, Ц – циклозооций, Э – экилязооций

Позднекаменноугольный высокий уровень Мирового океана в начале перми сменился серией низких уровней моря на фоне периодов похолодания. Сакмарский век – время быстрых климатических изменений [52], сменившееся глобальной аридизацией климата, начиная с артинского века, до конца перми. На фоне чередования циклов оледенения и таяния ледников изменялся уровень Мирового океана, что периодически приводило к возникновению изолированных бассейнов и изменению состава мшанковой фауны [53]. В пермский период биота Земли достигла наивысшего развития после позднедевонского кризиса и снова испытала массовое вымирание на границе перми – триаса [54, 55]. Среди основных причин позднепермского массового вымирания обсуждаются климатические изменения, трапповый вулканизм, аноксия [53, 56, 57]. Эволюция мшанок на этом временном отрезке совпадает с общей тенденцией в биосфере.

Разнообразие защитных структур стенолемат на начало перми достигло своего максимума. Принципиально новые структуры не появлялись, изменялись лишь количественные параметры уже существовавших. Помимо стилей, выступающих над поверхностью колонии как частокол и тем самым «пассивно» отпугивающих хищников, в колониях отдельных каменноугольно-пермских мшанок присутствовали особые гетерозооиды (цикло-, каверно-, аллозооиды). Последние предположительно могли уже активно защищать колонии от засыпания осадком, от личинок, от нападающих организмов в результате вращательных движений, подобно авикуляриям у современных хейлостомат.

4. Мел

Хейлостоматы (рис. 1, 2) появились в поздней юре (около 160 млн лет назад), но максимальной радиации достигли в конце мела [9, 58] (рис. 2). Основными защитными элементами колоний у них были авикулярии – гетерозооиды с редуцированным полипидом и развитой крышечкой, мышцами-ретракторами для поддержки, фиксации колонии на мягком грунте, очистки от частиц поступающего осадка и/или личинок (путем создания дополнительного тока воды), мелких беспозвоночных, нападающих животных и локомоции [47, 48, 59]. По современным представлениям в зависимости от формы, размеров и локализации авикулярии подразделяются на четыре типа: адвентивные (например, род *Beisselina* Canu, 1913), относительно мелкие межзооидальные (род *Rhagasostoma* Koschinsky, 1885), крупные викарирующие (рис. 6,) и вибракулы [47, 48, 60]. Адвентивные авикулярии считаются высокоспециализированными. Формируясь на стенках автозооидов, они подразделяются на стебельчатые или сидячие [47, 48]. Согласно исследованию [61], количество авикулярий напрямую зависит от хищников и питания: чем их больше, тем выше плотность авикулярий на единицу площади колонии. Вибракулы являются наиболее модифицированными авикуляриями с очень длинной мандибулой (сетой), которая у отдельных видов совершает вращательные движения [60, 62]. В расположении вибракул не определена какая-либо закономерность. Например, у разных видов свободноживущих мшанок рода *Lunulites* Lamarck, 1816 они локализованы либо упорядоченными радиальными рядами, либо хаотично (рис. 6, а) [59]. На распределение вибракул у лунулитесов по площади колонии в большей мере, очевидно, влияли географическая изоляция и локальные факторы окружающей среды.

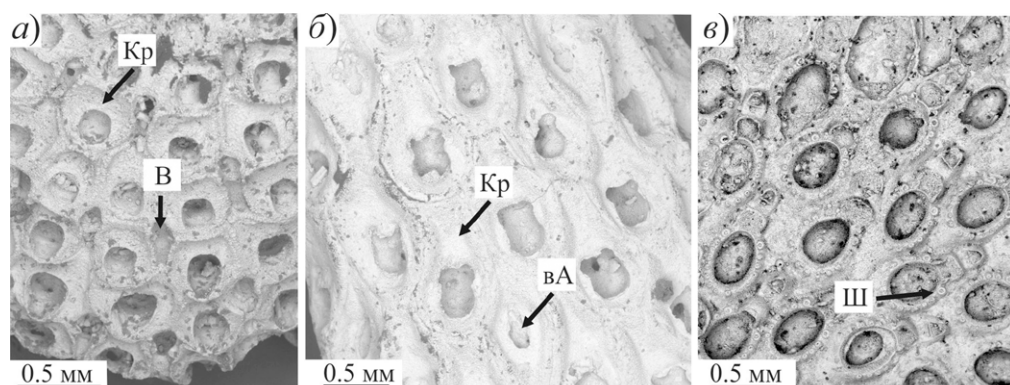


Рис. 6. Структуры в колониях меловых мшанок отряда Cheilostomata (верхний мел, нижний маастрихт, карсунская свита; Самарская область РФ, окрестности с. Подвалье): а – *Lunulites pseudocretacea* Håkansson et Voigt, 1996, экз. СибГИУ, № 12/32; б – *Rhagasostoma rowei* (Brydone, 1906), экз. СибГИУ, № 12/33; в – *Biaviculigera* sp., экз. СибГИУ, № 12/34. Обозначения: В – вибраккула, ВА – викарирующий авикулярный, Кр – криптоцист, Ш – шип

Кенозооиды (род *Acoscinopleura* Voigt, 1956) – мелкие зооиды между автозооидами, выполняют функции фиксации на субстрате, придания большей жесткости колонии и пассивной защиты [60, 62]. Дополнительной защитой мягкого полипида выступает наличие криптоциста. Эта (рис. 6, а, б) пластинка на фронтальной мембране цистида развивается из стенки автозооида. У некоторых хейлостомат она становилась очень массивной, превращаясь в фронтальный щит (роды *Porella* Gray, 1848, *Rhamphostomella* von Lorenz, 1886) [1, 63].

Массовое вымирание биоты на границе мела – палеогена незначительно повлияло на мшанки. В эоцене у хейлостомат отмечается новая экспансия, не достигающая по своим значениям позднемеловой [1, 9, 64]. В мезозое завершилось принципиальное обновление таксономического состава мшанок и соответственно набора защитных структур колоний. Все защитные элементы, свойственные стенолематным мшанкам с «твердыми» кальцитовыми или арагонитовыми колониями, исчезли. У гимнолемат структуры «пассивной» защиты (криптоцист, фронтальный щит) второстепенны по сравнению с гетерозооидами (авикуляриями), обеспечивающими комплексную «активную» оборону от большинства неблагоприятных факторов. Вероятно, развитие разных типов авикуляриев связано с первостепенной необходимостью защиты «мягких» колоний мшанок из отряда Cheilostomata.

5. Обсуждение

На протяжении палеозоя мшанки характеризовались высоким родовым разнообразием [1, 5], значительно снизившимся к концу эры (рис. 2). Появившиеся в ордовике отряды Trepostomata, Cryptostomata, Fenestrata обладали изначально удачными в эволюционном отношении полиморфами, позволившими им просуществовать несколько сотен миллионов лет до конца перми (фенестраты) или триаса (криптостоматы, трепостоматы). Среди «долговременных» гетерозооидов можно отметить мезо-, текти-, мета-, эксилязооиды, которые эволюционировали только в плане изменения размеров и/или количества на единицу площади

колонии (табл. 1). На протяжении палеозоя в колониях отдельных мшанок периодически появлялись относительно «кратковременные» полиморфы, сохраняющиеся несколько десятков миллионов лет: лепто-, цикло-, алло-, кавернозоиды. В конце мезозоя – начале кайнозоя мшанки отличались высокой степенью диверсификации (рис. 2), обновив отрядный состав появлением Cheilostomata с авикуляриями. У большинства палеозойских мшанок совместно с гетерозооидами в колониях развивались стили одного или двух типов: аканто-, микро-, актиното-, пауро-, макроаканто-, микроакантостили. Сочетание конкретного гетерозооида и стили/стилей обеспечивало эффективную защиту от разных факторов окружающей среды. Начиная с мезозойской эры за защиту колоний, усиленную у некоторых родов наличием шипов или фронтальных щитов, отвечали авикулярии разных модификаций (табл. 1).

Возникновение и преобразование защитных структур у ископаемых мшанок на тех или иных интервалах геологического прошлого можно рассматривать как фиксацию изменений, произошедших в биосфере Земли. Эти изменения являлись результатом воздействия взаимосвязанных и взаимообусловленных физических явлений и/или процессов: изменения уровня Мирового океана, потепления/похолодания, оледенения/таяния ледниковых шапок, вулканизма, тектонических подвижек континентальных блоков, концентрации углекислого газа в атмосфере и воде, аноксии и пр. Любой процесс глобального воздействия запускал череду других, кардинально изменяющих в итоге состав биоты планеты (после массовых вымираний) или существенно ее корректирующих появлением новых родов, семейств, отрядов во многих группах организмов, включая мшанки. Новые таксоны отличались иным гетерозооидом и стилем либо сочетанием гетерозооида и стили/стилей в одной колонии. Однако эволюционные кризисы у мшанок не всегда совпадали с глобальными биосферными тенденциями [1, 5, 19, 42].

Эволюционный успех каждого из рассмотренных выше отрядов связан со структурными особенностями колоний, запасом адаптивных возможностей, реализующихся в изменяющихся условиях окружающей среды, пластичностью группы [5, 19, 24]. Лимитирующими факторами для появления новых типов полиморф и/или стили выступали как глобальные процессы, например, трансгрессия и регрессия, изменение уровня Мирового океана, изменение климата, так и локальные, в первую очередь количество пищевых ресурсов, температура воды, соленость, глубина, особенности субстрата [7, 65]. Трансгрессивные пики, повышение уровня моря совпадают с диверсификацией [66, 67] и экспансией мшанок (например, визейский век раннего карбона, сакмарский век ранней перми, сеноманский век позднего мела). Также глобальные потепления положительно влияли на эволюцию группы [68]. Вспышки в увеличении биомассы фитопланктона в прогретых, освещенных морских водах напрямую способствовали появлению новых адаптаций и новых таксонов родового и семейственного рангов у мшанок [6]. Определенную роль играли наличие хищников и конкуренция с другими бентосными группами [19]. Очевидно, защита от нападающих животных и очистка колоний от осадка являлись важными процессами в жизни мшанок, поскольку возникновение авикулярий и подобных им структур (лепто-, пара-, алло-, кавернозоидов) происходило неоднократно, причем у разных отрядов: в раннем ордовике и раннем девоне у фенестрат, в середине карбона у криптостомат, в начале мела у хейлостомат.

Проведенный анализ защитных структур у стенолематных и гимнолематных мшанок показал, что на протяжении нескольких сотен миллионов лет они придерживались конкретных стратегий выживания, направленных на улучшение питания, укрепление колонии, снижение давления воды, препятствие поеданию другими организмами и засыпанию осадком (табл. 1).

Табл. 1

Разнообразие защитных структур ископаемых мшанок

Функциональ- ная группа	Структура	Время появле- ния/исчезнове- ния структуры	Род (пример)	Отряд
1	2	3	4	5
Снижение дав- ления воды на колонию	Кили, защитные сетки	$O_3.S_1/P_3$	Semicoscinium Hemitrypa	Fenestrata
	Гребни	D_1/P_3	Minussina	Trepostomata
			Pseudonematopora	Cryptostomata
Увеличение питающей площади за счет возрастания рас- стояния между апертурами автозооидов; повышение устойчивости и целостности колонии, ее укре- пление	Пучок осевых зооэциев, расширенная эндозона	D_2/P_3	Pseudoascopepora	Cryptostomata
	Eodyscritella Rhombotrypella		Trepostomata	
	Осевой зооэций	O_3/P_3	Pseudorhabdomeson	Cryptostomata
	Мезотека	O_1/P_3	Prophyllodictya	Cryptostomata
			Triznotrypa	Trepostomata
	Мезозооэции	O_1/P_3	Hallopora Amplexopora	Trepostomata
	Эксилязооэции	O_1/T_3	Monotrypa Dyscritella	Trepostomata
	Тектизооэции	O_1/P_3	Nematotrypa Clausotrypa	Cryptostomata
	Метазооэции	O_2/P_3	Helopora Nikiforovella	Cryptostomata
Физическая защита полипида, прикрепление мускулатуры	Диафрагмы	O_1/T_3	Monotrypa Mesotrypa	Trepostomata
	Гемифрагмы	O_1/P_3	Nematotrypa	Cryptostomata
	Цистифрагмы	O_1/T_3	Prasopora	Trepostomata
	Гемисепта	O_1/P_3	Fabifenestella	Fenestrata
			Paranicklesopora	Cryptostomata
	Криптоцист, фронтальный щит	$K_1/\text{ныне}$	Desmacystis Rhamphostomella	Cheilostomata
Отпугивание хищников	Акантостили	O_1/T_3	Leioclema	Trepostomata
	Микроакан- тостили	O_2/P_3	Rhombotrypella	Trepostomata
			Polypora	Fenestrata
	Макроакан- тостили		Rhombopora	Cryptostomata
			Rhombotrypella	Trepostomata
	Пауростили	O_1/P_3	Nematotrypa Prophyllodictya	Cryptostomata
	Микростили	S_1/P_3	Rectifenestella	Fenestrata
Актинотостили	D_1/P_3	Mysticella Primorella	Cryptostomata	

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5
Физическая защита от хищников, очистка от осадка, личинок, мелких беспозвоночных	Авикуляррии разных типов	$K_1/\text{ныне}$	Lunulites Beisselina Rhagasostoma	Cheilostomata
		D_1/D_1	Fenestrapora	Fenestrata
	Кавернозооэциии	D_2/P_2	Cavernella	Fenestrata
	Циклозооэциии	C_2/P_2	Shulgapora	Fenestrata
	Аллозооэциии	C_2/C_2	Nudymiella	Cryptostomata
	Паразооэциии	D_1/D_2	Mirifenestella	Fenestrata
	Лептозооэциии	O_1/P_1	Phylloporina Kallodictyon	Fenestrata

Все палеозойские таксоны относились к прикрепленному бентосу, и у них вырабатывались только «пассивные» средства защиты. В первую очередь за счет пластичности внешнего облика и внутреннего плана строения колоний (билатеральный, осевой и др.), поверхностных разрастаний отдельных частей колонии (килей, бугорков, защитных сеток) мшанки адаптировались к разнообразным гидродинамическим условиям (от активных в мелководной зоне до слабых на глубинных участках). Гидродинамическая ситуация была коррелятивно связана с освещенностью, глубиной, температурой, пищевыми ресурсами, давлением воды и другими характеристиками морского бассейна. Узкая специализация автозооидов на питание послужила толчком для развития разных типов гетерозооидов в колониях. В раннем палеозое гетерозооиды (мезо-, эксия-, текти-, метазооиды) отвечали за укрепление и стабилизацию колонии, увеличение расстояния между автозооидами для повышения эффективности питания колонии в целом (табл. 1). Раннеордовикские мшанки обладали преимущественно массивной или инструирующей колониями и обитали на мягком субстрате [69]. С конца ордовика количество вертикально ориентированных форм колоний, произрастающих на твердом субстрате, стабильно увеличивалось [15, 24, 51]. В среднем и позднем палеозое отдельные виды гетерозооидов (каверно-, цикло-, аллозооиды) обеспечивали, вероятно, более прогрессивную «активную» защиту от хищников, очистку колонии от осадка и личинок беспозвоночных. Наличие на поверхности или в экзозоне колоний разного вида стилей (аканто-, актиното-, микро-, пауростилей) отпугивало хищников. Появление/исчезновение того или иного вида гетерозооида, стиля или их новых сочетаний, очевидно, было связано с изменяющимися условиями окружающей среды, наиболее резко проявлявшимися на кризисных рубежах развития биосферы (в конце ордовика, перми, на границе девона – карбона). На протяжении мезозоя структуры «пассивной» защиты уступили место более прогрессивным структурам «активной» защиты – авикуляриям. Последние выполняли несколько функций: очистительную, отпугивающую, сенсорную, двигательную [47, 48, 60]. Часть мшанок стала подвижным бентосом, что требовало более быстрой и сильной ответной реакции на любое внешнее воздействие.

Заключение

В результате проведенных исследований установлено следующее:

1. Эволюционные преобразования мшанок в значительной степени были ориентированы на возникновение и модификацию разнообразных защитных структур (гетерозооидов, стилей, авикуляриев и вариаций их сочетаний в одной колонии).
2. Палеозойские и мезозойские отряды характеризовались наличием в колониях аналогичных по предназначению полиморф, что, вероятно, было обусловлено сходными лимитирующими факторами среды обитания (в первую очередь уровнем Мирового океана, климатом, объемом пищевых ресурсов, хищниками).
3. В зависимости от функциональности защитные структуры в колониях мшанок можно разделить на пять групп: 1) снижение давления воды, 2) увеличение питающей площади за счет возрастания расстояния между апертурами автозооидов; повышение устойчивости и целостности колонии, ее укрепление, 3) физическая защита полипида, прикрепление мускулатуры, 4) отпугивание хищников, 5) физическая защита от хищников, очистка от осадка, личинок, мелких беспозвоночных.

Благодарности. Исследования проводились при поддержке гранта РНФ (проект № 22-27-00030, <https://rscf.ru/project/22-27-00030/>).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Phylum Bryozoa / Schwaha T. (Ed.). Berlin: De Gruyter, 2020. 458 p. <https://doi.org/10.1515/9783110586312>.
2. Taylor P.D., Ernst A. Bryozoans in transition: The depauperate and patchy Jurassic biota // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2008. V. 263, No 1–2. P. 9–23. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.01.028>.
3. Ernst A. Diversity dynamics of Ordovician Bryozoa // *Lethaia*. 2018. V. 51, No 2. P. 198–206. <https://doi.org/10.1111/let.12235>.
4. Ma J., Taylor P.D., Buttler C.J., Xia F. Bryozoans from the early Ordovician Fenhshiang Formation (Tremadocian) of South China and the early diversification of the phylum // *Sci. Nat.* 2022. V. 109, No 2. Art. 21. <https://doi.org/10.1007/s00114-022-01791-z>.
5. Горюнова Р.В., Марков А.В., Наймарк Е.Б. Эволюция и биогеография палеозойских мшанок: результаты количественного анализа. М.: ГЕОС, 2004. 182 с.
6. Островский А.Н. Эволюция лецитотрофных личинок у морских беспозвоночных на примере мшанок класса Gymnolaemata // *Биосфера*. 2011. Вып. 3, № 2. С. 233–252.
7. McKinney F.K., Jackson J.B.C. Bryozoan Evolution. Boston, MA: Unwin Human, 1989. 238 p.
8. Walliser O.H. Global events in the Devonian and Carboniferous // Walliser O.H. (Ed.) *Global Events and Events Stratigraphy in the Phanerozoic*. Berlin: Springer, 1996. P. 225–250. https://doi.org/10.1007/978-3-642-79634-0_11.
9. Taylor P.D., Waeschenbach A. Phylogeny and diversification of bryozoans // *Palaeontology*. 2015. V. 58, No 4. P. 585–599. <https://doi.org/10.1111/pala.12170>.
10. Hu Z.-X., Spjeldnaes N. Early Ordovician bryozoans from China // *Bull. Soc. Sci. Nat. l'Ouest Fr. Mém.* 1991, Hors-Ser. 1. P. 179–185.
11. Xia F.-S., Zhang S.-G., Wang Z.-Z. The oldest bryozoans: New evidence from the late Tremadocian (early Ordovician) of East Yangtze Gorges in China // *J. Paleontol.* 2007. V. 81, No 6. P. 1308–1326. <https://doi.org/10.1666/04-128.1>.

12. Ma J., Taylor P.D., Xia F., Zhan R. The oldest known bryozoan: *Prophyllodictya* (Cryptostomata) from the lower Tremadocian (Lower Ordovician) of Liujiachang, south-western Hubei, central China // *Palaeontology*. 2015. V. 58, No 5. P. 925–934. <https://doi.org/10.1111/pala.12189>.
13. Fedorov P.V., Koromylova A.V., Martha S.O. The oldest bryozoans of Baltoscandia from the lowermost Floian (Ordovician) of north-western Russia: Two new rare, small and simple species of Revalotrypidae // *PalZ*. 2017. V. 91, No 3. P. 353–373. <https://doi.org/10.1007/s12542-017-0351-y>.
14. Fedorov P.V., Koromylova A.V. New findings of the genus *Revalotrypa*, the oldest bryozoan genus of Baltoscandia, in north-western Russia // *Carnets Geol.* 2019. V. 19, No 11. P. 199–209. <https://doi.org/10.4267/2042/70296>.
15. Астрова Г.Г. История развития, система и филогения мшанок отряда Trepostomata. М.: Наука, 1978. 240 с.
16. Boardman R.S., Buttler C.J. Zooids and extrazooidal skeleton in the order Trepostomata (Bryozoa) // *J. Paleontol.* 2005. V. 79, No 6. P. 1088–1104. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2005\)079\[1088:ZAESIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2005)079[1088:ZAESIT]2.0.CO;2).
17. Лаврентьева В.Д. Мшанки подотряда Phylloporinina. М.: Наука, 1985. 101 с.
18. Boardman R.S. The growth and function of skeletal diaphragms in the colony life of lower Paleozoic Trepostomata (Bryozoa) // *J. Paleontol.* 2001. V. 75, No 2. P. 225–240. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2001\)0752.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2001)0752.0.CO;2).
19. Ernst A. Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa // *Palaeobiodiversity Palaeoenviron.* 2013. V. 93, No 1. P. 45–63. <https://doi.org/10.1007/s12549-012-0086-4>.
20. Boardman R.S. Mode of Growth and Functional Morphology of Autozooids in Some Recent and Paleozoic Tubular Bryozoa. Ser.: Smithsonian Contributions to Paleobiology. No 8. Washington, DC: Smithsonian Inst. Press, 1971. 51 p. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.8.1>.
21. McKinney F.K., Taylor P.D., Lidgard S. Predation on bryozoans and its reflection in the fossil records // Kelley P.H., Kowalewski M., Hansen T.A. (Eds.) *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*. Ser.: Topics in Geobiology. Vol. 20. Boston: Springer, 2003. P. 239–261. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0161-9_10.
22. Lidgard S. Predation on bryozoan colonies: Taxa, traits and trophic groups // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2008. V. 359. P. 117–131. <https://doi.org/10.3354/meps07322>.
23. Servais T., Harper D.A.T. The Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): Definition, concept and duration // *Lethaia*. 2018. V. 51, No 2. P. 151–164. <https://doi.org/10.1111/let.12259>.
24. Морозова И.П. Мшанки отряда Fenestellida (морфология, система, историческое развитие). М.: ГЕОС, 2001. 177 с.
25. Boardman R.S. Trepostomatous Bryozoa of the Hamilton Group of New York State. Ser.: U.S. Geological Survey Professional Paper. No 340. Washington, DC: U. S. Gov. Print. Off., 1960. 87 p. <https://doi.org/10.3133/pp340>.
26. Ernst A. Trepostome bryozoans from the Lower-Middle Devonian of NW Spain // *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 2010. V. 116, No 3. P. 283–308. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/6391>.
27. Suárez Andrés J.L., Wyse Jackson P.N. Feeding currents: A limiting factor for disparity of Palaeozoic fenestrate bryozoans // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2015. V. 433. P. 219–232. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.05.015>.
28. McKinney F.K. Paleobiological interpretation of some skeletal characters of Lower Devonian fenestrate Bryozoa, Prague Basin, Czechoslovakia // *Bryozoa: Present and Past:*

- Proc. 7th Int. Conf. on Bryozoa / Ross J.R.P. (Ed.). Bellingham, WA: West. Wash. Univ., 1987. P. 161–168.
29. Sallan L.C., Kammer T.W., Ausich W.I., Cook L.A. Persistent predator-prey dynamics revealed by mass extinction // PNAS. 2011. V. 108, No 20. P. 8335–8338. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100631108>.
30. Haq B.U., Schutter S.R. A chronology of Paleozoic sea-level changes // Science. 2008. V. 322, No 5898. P. 64–68. <https://doi.org/10.1126/science.116164>.
31. Kaiser S.I., Aretz M., Becker R.T. The global Hangenberg Crisis (Devonian–Carboniferous transition): Review of a first-order mass extinction // Becker R.T., Königshof P., Brett C.E. (Eds.) Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events. Ser.: GSL Special Publications. V. 423. Geol. Soc. London, 2016. P. 387–439. <https://doi.org/10.1144/SP423.9>.
32. Streel M., Caputo M.V., Loboziak S., Melo J.H.G. Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the Late Devonian glaciations // Earth-Sci. Rev. 2000. V. 52, No 1–3. P. 121–173. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(00\)00026-X](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00026-X).
33. Myrow P.M., Ramezani J., Hanson A.E., Bowring S.A., Racki G., Rakociński M. High-precision U–Pb age and duration of the latest Devonian (Famennian) Hangenberg event, and its implications // Terra Nova. 2014. V. 26, No 3. P. 222–229. <https://doi.org/10.1111/ter.12090>.
34. Cole D., Myrow P.M., Fike D.A., Hakim A., Gehrels G.E. Uppermost Devonian (Famennian) to Lower Mississippian events of the western U.S.: Stratigraphy, sedimentology, chemostratigraphy, and detrital zircon geochronology // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2015. V. 427. P. 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.03.014>.
35. Lakin J.A., Marshall J.E.A., Troth I., Harding I.C. Greenhouse to icehouse: A biostratigraphic review of latest Devonian–Mississippian glaciations and their global effects // Becker R.T., Königshof P., Brett C.E. (Eds.) Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events. Ser.: GSL Special Publications. V. 423. Geol. Soc. London, 2016. P. 439–464. <https://doi.org/10.1144/SP423.12>.
36. Becker R.T., Kaiser S.I., Aretz M. Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian–Carboniferous Boundary // Becker R.T., Königshof P., Brett C.E. (Eds.) Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events. Ser.: GSL Special Publications. V. 423. Geol. Soc. London, 2016. P. 355–386. <https://doi.org/10.1144/SP423.10>.
37. Formolo M.J., Riedinger N., Gill B.C. Geochemical evidence for euxinia during the Late Devonian extinction events in the Michigan Basin (U.S.A.) // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2014. V. 414. P. 146–154. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.08.024>.
38. Sandberg C.A., Morrow J.R., Ziegler W. Late Devonian sea-level changes, catastrophic events, and mass extinctions // Koeberl C., MacLeod K.G. (Eds.) Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond. Ser.: GSA Special Papers. V. 356. Boulder, CO: Geol. Soc. Am., 2002. P. 473–487. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2356-6.473>.
39. Kaiser S.I., Steuber T., Becker R.T. Environmental change during the Late Famennian and Early Tournaisian (Late Devonian–Early Carboniferous): Implications from stable isotopes and conodont biofacies in southern Europe // Geol. J. 2008. V. 43, No 2–3. P. 241–260. <https://doi.org/10.1002/gj.1111>.
40. Carmichael S.K., Waters J.A., Batchelor C.J., Coleman D.M., Suttner T.J., Kido E., Moore L.M., Chadimová L. Climate instability and tipping points in the Late Devonian: Detection of the Hangenberg Event in an open oceanic island arc in the Central Asian Orogenic Belt // Gondwana Res. 2016. V. 32. P. 213–231. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2015.02.009>.
41. Sallan L.C., Coates M.I. End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates // PNAS. 2010. V. 107, No 22. P. 10131–10135. <https://doi.org/10.1073/pnas.091400010>.

42. Толоконникова З.А. Фаменско-турнейские мшанки Евразии. Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2022. 348 с.
43. Schwark L., Emt P. Sterane biomarkers as indicators of Palaeozoic algal evolution and extinction events // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2006. V. 240, No 1–2. P. 225–236. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.050>.
44. Strother P.K. A speculative review of factors controlling the evolution of phytoplankton during Paleozoic time // *Rev. Micropaléontol.* 2008. V. 51, No 1. P. 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2007.01.007>
45. Fielding C.R., Frank T.D., Isbell J.I. The late Paleozoic ice age – a review of current understanding and synthesis of global climate patterns // Fielding C.R., Frank T.D., Isbell J.I. (Eds.) *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space*. Ser.: GSA Special Papers. V. 441. Boulder, CO: Geol. Soc. Am., 2008. P. 343–354. [https://doi.org/10.1130/2008.2441\(24\)](https://doi.org/10.1130/2008.2441(24)).
46. Bishop J.W., Montañez I.P., Gulbranson E.L., Brenckle P.L. The onset of mid-Carboniferous glacioeustasy: Sedimentologic and diagenetic constraints, Arrow Canyon, Nevada // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2009. V. 276, No 1–4. P. 217–243. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.02.019>.
47. 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. <https://doi.org/10.3354/meps08348>.
48. 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. <https://doi.org/10.1007/s00435-010-0113-9>.
49. Толоконникова З.А., Ищенко А.А. Эволюционный морфогенез позднепалеозойских мшанок рода *Shulgapora* Termier & Termier, 1971 // *Ученые записки Казанского университета. Серия естественные науки*. 2022. Т. 164, кн. 3. С. 501–513. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2022.3.501-513>.
50. Suárez Andrés J.L., Ernst A. Lower–Middle Devonian Fenestellidae (Bryozoa) of NW Spain: Implications for fenestrate palaeobiogeography // *Facies*. 2015. V. 61, No 1. Art. 415. <https://doi.org/10.1007/s10347-014-0415-3>.
51. Горюнова П.В. Морфология, система и филогения мшанок (отряд Rhabdomesida). М.: Наука, 1985. 52 с.
52. Eyles N., Mory A.J., Backhouse J. Carboniferous–Permian palynostratigraphy of west Australian marine rift basins: Resolving tectonic and eustatic controls during Gondwanan glaciations // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2002. V. 184, No 3–4. P. 305–319. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00260-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00260-2)
53. Гилмор Э.Г., Морозова И.П. Биogeография позднепермских мшанок // *Палеонтологический журнал*. 1999. № 1. P. 38–53.
54. Alroy J., Aberhan M., Bottjer D.J., Footer M., Fürsich F.T., Harries P.J., Hendy A.J.W., Holland S.M., Ivany L.C., Kiessling W., Kosnik M.A., Marshall C.R., McGowan A.J., Miller A.I., Olszewski T.D., Patzkowsky M.E., Peters S.E., Villier L., Wagner P.J., Bonuso N., Borkow P.S., Brenneis B., Clapham M.E., Fall L.M., Ferguson C.A., Hanson V.L., Krug A.Z., Layou K.M., Leckey E.H., Nürnberg S., Powers C.M., Sessa J.A., Simpson C., Tomašových A., Visaggi C.C. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates // *Science*. 2008. V. 321, No 5885. P. 97–100. <https://doi.org/10.1126/science.1156963>.
55. Erwin D.H. *The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Permian*. New York, NY: Columbia Univ. Press, 1993. 327 p.
56. Bowring S.A., Erwin D.H., Jin Y.G., Martin M.W., Davidek K., Wang W. U/Pb zircon geochronology and tempo of the End-Permian mass extinction // *Science*. 1998. V. 280, No 5366. P. 1039–1045. <https://doi.org/10.1126/science.280.5366.1039>.

57. *Hallam A., Wignall P.B.* Mass extinctions and sea-level changes // *Earth-Sci. Rev.* 1999. V. 48, No 4. P. 217–250. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(99\)00055-0](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(99)00055-0).
58. *Taylor P.D.* Bioimmured ctenostomes from the Jurassic and the origin of the cheilostome Bryozoa // *Palaeontology*. 1990. V. 33, Pt 1. P. 19–34.
59. *Cook P.L., Chimonides P.J.* A short history of the Lunulite bryozoa // *Bull. Mar. Sci.* 1983. V. 33, No 3. P. 566–581.
60. *Serova K.M., Belikova E.V., Kotenko O.N., Vishnyakov A.E., Bogdanov E.A., Zaitseva O.V., Shunatova N.N., Ostrovsky A.N.* Reduction, rearrangement, fusion, and hypertrophy: evolution of the muscular system in polymorphic zooids of cheilostome Bryozoa // *Org. Divers. Evol.* 2022. V. 22, No 4. P. 925–964. <https://doi.org/10.1007/s13127-022-00562-y>.
61. *O'Dea A., Håkansson E., Taylor P.D., Okamura B.* Environmental change prior to the K–T boundary inferred from temporal variation in the morphology of cheilostome bryozoans // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2011. V. 308, No 3–4. P. 502–512. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.06.001>.
62. *Schack C.R., Gordon D.P., Ryan K.G.* Modularity is the mother of invention: A review of polymorphism in bryozoans // *Biol. Rev.* 2019. V. 94, No 3. P. 773–809. <https://doi.org/10.1111/brv.12478>.
63. *Gordon D.P., Voigt E.* The kenozooidal origin of the ascophorine hypostegal coelom and associated frontal shield // *Bryozoans in Space and Time: Proc. 10th Int. Conf. / Gordon D.P., Smith A.M., Grant-Mackie J.A. (Eds.).* Wellington: Natl. Inst. Water Atmos. Res., 1996. P. 89–107.
64. *McKinney F.K., Taylor P.D.* Bryozoan generic extinctions and originations during the last one hundred million years // *Palaeontol. Electron.* 2001. V. 4, No 1. Art. 3. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/bryozoan/issue1_01.htm.
65. *Nelson C.S., Hyden F.M., Keane S.L., Leask W.L., Gordon D.P.* Application of bryozoan growth-form studies in facies analysis of non-tropical carbonate deposits in New Zealand // *Sediment. Geol.* 1988. V. 60, No 1–4. P. 301–322. [https://doi.org/10.1016/0037-0738\(88\)90126-1](https://doi.org/10.1016/0037-0738(88)90126-1).
66. *Ross J.R.P., Ross C.A.* Bryozoan evolution and dispersal and Paleozoic sea-level fluctuations // *Gordon D.P., Smith A.M., Grant-Mackie J.A. (Eds.) Bryozoans in Space and Time: Proc. 10th Int. Conf. / Gordon D.P., Smith A.M., Grant-Mackie J.A. (Eds.).* Wellington: Natl. Inst. Water Atmos. Res., 1996. P. 243–258.
67. *Taylor P.D., Ernst A.* Bryozoans // *Webby B., Paris F., Droser M., Percival I. (Eds.) The Great Ordovician Diversification Event. Ser.: The Critical Moments and Perspectives in Earth History and Paleobiology.* New York, NY: Columbia Univ. Press, 2004. P. 147–156. <https://doi.org/10.7312/webb12678-017>.
68. *McKinney F.K., Lidgard S., Taylor P.D.* Macroevolutionary trends: Perception depends on the measure used // *Jackson J.B.C., Lidgard S., McKinney F.K. (Eds.) Evolutionary Patterns: Growth, Form, and Tempo in Evolution.* Chicago, IL: Univ. of Chicago Press, 2001. P. 348–385.
69. *Hageman S.J., Ernst A.* The last phylum: Occupation of Bryozoa morpho-ecospace (colony growth habits) during the early phase of the Great Ordovician Biodiversification Event // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2019. V. 534. Art. 109270. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109270>.

Толоконникова Зоя Алексеевна, доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник Научно-исследовательской части; старший научный сотрудник НИЦ «Цифровая Земля» Института геологии и нефтегазовых технологий

Кубанский государственный университет

ул. Ставропольская, д. 149, г. Краснодар, 350040, Россия

Казанский (Приволжский) федеральный университет

ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия

E-mail: zzalatoi@yandex.ru

Федоров Петр Владимирович, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры осадочной геологии

Санкт-Петербургский государственный университет

Университетская наб., д. 7/9, г. Санкт-Петербург, 199034, Россия

E-mail: p.fedorov@spbu.ru

Михненко Дарья Михайловна, лаборант Научно-исследовательской части

Кубанский государственный университет

ул. Ставропольская, д. 149, г. Краснодар, 350040, Россия

E-mail: dartina21@bk.ru

ISSN 2542-064X (Print)

ISSN 2500-218X (Online)

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

2024, vol. 166, no. 2, pp. 342–367

ORIGINAL ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2024.2.342-367

A Classification of Protective Structures in Fossil Bryozoans

Z.A. Tolokonnikova ^{a,b}, P.V. Fedorov ^{c**}, D.M. Mikhnenko ^{c***}*

^aKuban State University, Krasnodar, 350040 Russia

^bKazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

^cSt. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia

*E-mail: *zzalatoi@yandex.ru, **p.fedorov@spbu.ru, ***dartina21@bk.ru*

Received August 28, 2023; Accepted October 17, 2023

Abstract

The protective structures of bryozoans representing four orders—Trepodomata, Cryptostomata, Fenestrata, and Cheilostomata—were analyzed and classified for the first time based on functional criteria. The proposed classification includes five groups of protective structures responsible for: 1) reducing water pressure; 2) increasing the feeding area by expanding the distance between the autozoecia apertures, as well as strengthening the colony's stability and integrity; 3) physically protecting the polypide and providing attachment points for muscles; 4) scaring off predators; and 5) enabling physical protection against predators while also cleaning the colony from sediments, larvae, and small invertebrates. The study of the development of heterozooids, stylets, and avicularia in fossil bryozoans revealed the emergence of persistent, effective polymorphs in the Early Ordovician, Late Devonian, and Early Cretaceous. The evolutionary changes in bryozoans were primarily driven by fluctuations in the levels of the World Ocean, climate, phytoplankton biomass, and predator composition, among other complex interplays between abiotic and biotic factors. To shield themselves from predation threats, bryozoans evolved acanthostyles protruding above colony surfaces and various types of heterozooids physically protecting them from being eaten (caverno-, para-, cyclo-, lepto-, and allozooids in the old groups, along with avicularia in cheilostomates). Avicularia and similar structures occurred repeatedly in different orders: in fenestrates during the Early Ordovician and Early Devonian, in cryptostomates during the Middle Carboniferous, and in cheilostomates during the Early Cretaceous.

Keywords: bryozoans, heterozooecia, avicularia, Ordovician, Devonian, Permian, Cretaceous, evolution, styles of protection

Acknowledgements. This study was supported by the Russian Science Foundation (project no. 22-27-0030, <https://rscf.ru/project/22-27-00030/>).

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Figure Captions

Fig. 1. Typical structures of colonies in fossil bryozoans from different orders.

Fig. 2. Generic diversity of fossil bryozoans and the largest mass extinction events (asterisks) during the Ordovician–Paleogene. Adapted from [1, 7, 8, 9].

Fig. 3. Structures in the colonies of Ordovician bryozoans from the orders Trepotomata and Cryptostomata (Upper Ordovician, Sandbian, Khrevitsa Formation; Leningrad region, Russia, Khrevitsa River): *a, b* – *Diplotrypa abnormis* (Modzalevskaya, 1953), specimen TsNIGR Museum, no. 4/13403; *c, d* – *Nematotrypa robusta* (Spjeldnaes, 1984), specimen TsNIGR Museum, no. 1/13403; *e* – *Prophyllodictya khrevitsa* Tolokonnikova et Fedorov, 2023, specimen TsNIGR Museum, no. 16/13403; *f, g* – *Amplexopora* sp., specimen TsNIGR Museum, no. 11/13403. Key: A – autozooecium aperture, Ac – acanthostyle, H – hemiphragm, D – diaphragm, M – mesozooecium, Me – mesotheca, P – paurostyle, T – tektitooecia, C – cystiphragm.

Fig. 4. Structures in the colonies of Devonian bryozoans from the orders Cryptostomata, Trepotomata, and Fenestrata (Upper Devonian, Famennian): *a, b* – *Mysticella sarcosanta* Gorjunova, 2007, specimen PIN, no. 1613/695; Shamamidzor Formation; Armenia, Biralı-Kuzei Mountain; *c, d* – *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958), specimen KuzGPA, no. 4a/11.1; Topkinsky horizon; Kemerovo region of Russia, Abyshevsky section; *e* – *Nikiforovella cavernosa* (Nekhoroshev, 1932), specimen Cologne Institute, GIK 2500 (V4-13b); Velbert Formation; Germany, Rhenish Massif, Velbert borehole, depths 103.8–131.5 m; *f* – *Rectifenestella rudis* (Ulrich, 1890), specimen University of Liège, Ulg 6-2a; Yvoir Formation; Belgium, Dinant Synclitorium, Nutons quarry; *g* – *Eodyscritella clatrata* Troizkaya, 1970, specimen KuzGPA, no. 4/12a.1; Topkinsky horizon; Kemerovo region, Russia, Topkinsky section. Key: Ac – acanthostyle, Ak – aktinostyle, K – keel, Me – mesotheca, Met – metazooecium, Ba – bundle of axial zooecia, E – exilazooecium, S – spine.

Fig. 5. Structures in the colonies of Permian bryozoans from the orders Fenestrata and Trepotomata (Permian, Cisuralian, Sakmarian; Bashkiria, Russia): *a* – *Spinofenestella quadratoporaeformis* (Schulga-Nesterenko, 1941), specimen SibGIU, no. 12/31; Shakhtau quarry; *b* – *Tratacladia noinskyi* (Schulga-Nesterenko, 1941), specimen PIN, no. 2985/718; Yuraktau Mountain; *c* – *Mackinneyella ornamentata* (Schulga-Nesterenko, 1941), specimen PIN, no. 2985/474; Turataw Mountain; *d* – *Shulgapora pseudokolvae* (Schulga-Nesterenko, 1952), specimen PIN, no. 613/541; Kuzminov Massif, borehole 102/21; *e* – *Cavernella cavifera* (Schulga-Nesterenko, 1939), specimen SibGIU, no. № 12/30; Kushtau mountain; *f, g* – *Rhombotrypella composita* Nikiforova, 1939, specimen SibGIU, no. 12/29; Shakhtau quarry. Key: N – node, D – diaphragm, Ca – cavernozooecium, Mi – microstyle, mAc – macroacanthostyle, miAc – microacanthostyle, C – cyclozooecium, E – exilazooecium.

Fig. 6. Structures in the colonies of Cretaceous bryozoans from the order Cheilostomata (Upper Cretaceous, lower Maastrichtian, Karsun Formation; Samara region, Russia, near Podval'e village): *a* – *Lunulites pseudocretacea* Håkansson et Voigt, 1996, specimen SibGIU, no. 12/32; *b* – *Rhagasostoma rowei* (Brydone, 1906), specimen SibGIU, no. 12/33; *c* – *Biaviculigera* sp., specimen SibGIU, no. 12/34. Key: V – vibraculum, vA – vicarious avicularium, Cr – cryptocyst, S – spine.

References

1. *Phylum Bryozoa*. Schwaha T. (Ed.). Berlin, De Gruyter, 2020. 458 p. <https://doi.org/10.1515/9783110586312>.
2. Taylor P.D., Ernst A. Bryozoans in transition: The depauperate and patchy Jurassic biota. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2008, vol. 263, nos. 1–2, pp. 9–23. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.01.028>.
3. Ernst A. Diversity dynamics of Ordovician Bryozoa. *Lethaia*, 2018, vol. 51, no. 2, pp. 198–206. <https://doi.org/10.1111/let.12235>.

4. Ma J., Taylor P.D., Buttler C.J., Xia F. Bryozoans from the early Ordovician Fenhsiang Formation (Tremadocian) of South China and the early diversification of the phylum. *Sci. Nat.*, 2022, vol. 109, no. 2, art. 21. <https://doi.org/10.1007/s00114-022-01791-z>.
5. Goryunova R.V., Markov A.V., Naimark E.B. *Evolutsiya i biogeografiya paleozoiskikh mshanok: rezultaty kolichestvennogo analiza* [Evolution and Biogeography of Paleozoic Bryozoans: Results of a Quantitative Analysis]. Moscow, GEOS, 2004. 182 p. (In Russian)
6. Ostrovsky A.N. Evolution of lecithotrophic larvae in marine invertebrates exemplified with Gymnolaemata bryozoans. *Biosfera*, 2011, vol. 3, no. 2, pp. 233–252. (In Russian)
7. McKinney F.K., Jackson J.B.C. *Bryozoan Evolution*. Boston, MA, Unwin Human, 1989. 238 p.
8. Walliser O.H. Global events in the Devonian and Carboniferous. In: Walliser O.H. (Ed.) *Global Events and Events Stratigraphy in the Phanerozoic*. Berlin, Springer, 1996. pp. 225–250. https://doi.org/10.1007/978-3-642-79634-0_11.
9. Taylor P.D., Waeschenbach A. Phylogeny and diversification of bryozoans. *Palaeontology*, 2015, vol. 58, no. 4, pp. 585–599. <https://doi.org/10.1111/pala.12170>.
10. Hu Z.-X., Spjeldnaes N. Early Ordovician bryozoans from China. *Bull. Soc. Sci. Nat. l'Ouest Fr. Mém.*, 1991, hors-ser. 1, pp. 179–185.
11. Xia F.-S., Zhang S.-G., Wang Z.-Z. The oldest bryozoans: New evidence from the late Tremadocian (early Ordovician) of East Yangtze Gorges in China. *J. Paleontol.*, 2007, vol. 81, no. 6, pp. 1308–1326. <https://doi.org/10.1666/04-128.1>.
12. Ma J., Taylor P.D., Xia F., Zhan R. The oldest known bryozoan: *Prophyllodictya* (Cryptostomata) from the lower Tremadocian (Lower Ordovician) of Liujiachang, south-western Hubei, central China. *Palaeontology*, 2015, vol. 58, no. 5, pp. 925–934. <https://doi.org/10.1111/pala.12189>.
13. Fedorov P.V., Koromysova A.V., Martha S.O. The oldest bryozoans of Baltoscandia from the lowermost Floian (Ordovician) of north-western Russia: Two new rare, small and simple species of Revalotrypidae. *PalZ*, 2017, vol. 91, no. 3, pp. 353–373. <https://doi.org/10.1007/s12542-017-0351-y>.
14. Fedorov P.V., Koromysova A.V. New findings of the genus *Revalotrypa*, the oldest bryozoan genus of Baltoscandia, in north-western Russia. *Carnets Geol.*, 2019, vol. 19, no. 11, pp. 199–209. <https://doi.org/10.4267/2042/70296>.
15. Astrova G.G. *Istoriya razvitiya, sistematika i filogeniya mshanok otryada Trepotomata* [Evolution, Systematics, and Phylogeny of Trepotomata Bryozoans]. Moscow, Nauka, 1978. 240 p. (In Russian)
16. Boardman R.S., Buttler C.J. Zooids and extrazooidal skeleton in the order Trepotomata (Bryozoa). *J. Paleontol.*, 2005, vol. 79, no. 6, pp. 1088–1104. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2005\)079\[1088:ZAESIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2005)079[1088:ZAESIT]2.0.CO;2).
17. Lavrentjeva V.D. *Mshanki iz podotaryada Phylloporinina* [Bryozoans of the Suborder Phylloporinina]. Moscow, Nauka, 1985. 101 p. (In Russian)
18. Boardman R.S. The growth and function of skeletal diaphragms in the colony life of lower Paleozoic Trepotomata (Bryozoa). *J. Paleontol.*, 2001, vol. 75, no. 2, pp. 225–240. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2001\)0752.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2001)0752.0.CO;2).
19. Ernst A. Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa. *Palaeobiodiversity Palaeoenviron.*, 2013, vol. 93, no. 1, pp. 45–63. <https://doi.org/10.1007/s12549-012-0086-4>.
20. Boardman R.S. *Mode of Growth and Functional Morphology of Autozooids in Some Recent and Paleozoic Tubular Bryozoa*. Ser.: Smithsonian Contributions to Paleobiology. No. 8. Washington, DC, Smithsonian Inst. Press, 1971. 51 p. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.8.1>.
21. McKinney F.K., Taylor P.D., Lidgard S. Predation on bryozoans and its reflection in the fossil records. In: Kelley P.H., Kowalewski M., Hansen T.A. (Eds.) *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*. Ser.: Topics in Geobiology. Vol. 20. Boston, MA, Springer, 2003. pp. 239–261. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0161-9_10.
22. Lidgard S. Predation on bryozoan colonies: Taxa, traits and trophic groups. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, 2008, vol. 359, pp. 117–131. <https://doi.org/10.3354/meps07322>.
23. Servais T., Harper D.A.T. The Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): Definition, concept and duration. *Lethaia*, 2018, vol. 51, no. 2, pp. 151–164. <https://doi.org/10.1111/let.12259>.

24. Morozova I.P. *Mshanki otryada Fenestellida (morphologiya, systema, istoricheskoe razvitie)* [Fenestellida Bryozoans (Morphology, Systematics, and Evolution)]. Moscow, GEOS, 2001. 177 p. (In Russian)
25. Boardman R.S. *Trepomatous Bryozoa of the Hamilton Group of New York State*. Ser.: U.S. Geological Survey Professional Paper. No. 340. Washington, DC, U. S. Gov. Print. Off., 1960. 87 p. <https://doi.org/10.3133/pp340>.
26. Ernst A. Trepostome bryozoans from the Lower-Middle Devonian of NW Spain. *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.*, 2010, vol. 116, no. 3, pp. 283–308. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/6391>.
27. Suárez Andrés J.L., Wyse Jackson P.N. Feeding currents: A limiting factor for disparity of Palaeozoic fenestrate bryozoans. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2015, vol. 433, pp. 219–232. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.05.015>.
28. McKinney F.K. Paleobiological interpretation of some skeletal characters of Lower Devonian fenestrate Bryozoa, Prague Basin, Czechoslovakia. *Bryozoa: Present and Past: Proc. 7th Int. Conf. on Bryozoa*. Ross J.R.P. (Ed.). Bellingham, WA, West. Wash. Univ., 1987. pp. 161–168.
29. Sallan L.C., Kammer T.W., Ausich W.I., Cook L.A. Persistent predator-prey dynamics revealed by mass extinction. *PNAS*, 2011, vol. 108, no. 20, pp. 8335–8338. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100631108>.
30. Haq B.U., Schutter S.R. A chronology of Paleozoic sea-level changes. *Science*, 2008, vol. 322, no. 5898, pp. 64–68. <https://doi.org/10.1126/science.116164>.
31. Kaiser S.I., Aretz M., Becker R.T. The global Hangenberg Crisis (Devonian–Carboniferous transition): Review of a first-order mass extinction. In: Becker R.T., Königshof P., Brett C.E. (Eds.) *Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events*. Ser.: GSL Special Publications. Vol. 423. Geol. Soc. London, 2016, pp. 387–437. <https://doi.org/10.1144/SP423.9>.
32. Streel M., Caputo M.V., Loboziak S., Melo J.H.G. Late Frasnian–Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the Late Devonian glaciations. *Earth-Sci. Rev.*, 2000, vol. 52, nos. 1–3, pp. 121–173. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(00\)00026-X](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00026-X).
33. Myrow P.M., Ramezani J., Hanson A.E., Bowring S.A., Racki G., Rakociński M. High-precision U–Pb age and duration of the latest Devonian (Famennian) Hangenberg event, and its implications. *Terra Nova*, 2014, vol. 26, no. 3, pp. 222–229. <https://doi.org/10.1111/ter.12090>.
34. Cole D., Myrow P.M., Fike D.A., Hakim A., Gehrels G.E. Uppermost Devonian (Famennian) to Lower Mississippian events of the western U.S.: Stratigraphy, sedimentology, chemostratigraphy, and detrital zircon geochronology. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2015, vol. 427, pp. 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.03.014>.
35. Lakin J.A., Marshall J.E.A., Troth I., Harding I.C. Greenhouse to icehouse: A biostratigraphic review of latest Devonian–Mississippian glaciations and their global effects. In: Becker R.T., Königshof P., Brett C.E. (Eds.) *Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events*. Ser.: GSL Special Publications. Vol. 423. Geol. Soc. London, 2016, pp. 439–464. <https://doi.org/10.1144/SP423.12>.
36. Becker R.T., Kaiser S.I., Aretz M. Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian–Carboniferous Boundary. In: Becker R.T., Königshof P., Brett C.E. (Eds.) *Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events*. Ser.: GSL Special Publications. Vol. 423. Geol. Soc. London, 2016, pp. 355–386. <https://doi.org/10.1144/SP423.10>.
37. Formolo M.J., Riedinger N., Gill B.C. Geochemical evidence for euxinia during the Late Devonian extinction events in the Michigan Basin (U.S.A.). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2014, vol. 414, pp. 146–154. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.08.024>.
38. Sandberg C.A., Morrow J.R., Ziegler W. Late Devonian sea-level changes, catastrophic events, and mass extinctions. In: Koeberl C., MacLeod K.G. (Eds.) *Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond*. Ser.: GSA Special Papers. Vol. 356. Boulder, CO, Geol. Soc. Am., 2002, pp. 473–487. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2356-6.473>.
39. Kaiser S.I., Steuber T., Becker R.T. Environmental change during the Late Famennian and Early Tournaisian (Late Devonian–Early Carboniferous): Implications from stable isotopes and conodont biofacies in southern Europe. *Geol. J.*, 2008, vol. 43, nos. 2–3, pp. 241–260. <https://doi.org/10.1002/gj.1111>.
40. Carmichael S.K., Waters J.A., Batchelor C.J., Coleman D.M., Suttner T.J., Kido E., Moore L.M., Chadimová L. Climate instability and tipping points in the Late Devonian: Detection of the

- Hangenberg Event in an open oceanic island arc in the Central Asian Orogenic Belt. *Gondwana Res.*, 2016, vol. 32, pp. 213–231. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2015.02.009>.
41. Sallan L.C., Coates M.I. End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates. *PNAS*, 2010, vol. 107, no. 22, pp. 10131–10135. <https://doi.org/10.1073/pnas.091400010>.
 42. Tolokonnikova Z.A. *Famensko-Turneiskie mshanki Evrazii* [Famennian–Tournaisian Bryozoans of Eurasia]. Krasnodar, Kuban. Gos. Univ., 2022. 348 p. (In Russian)
 43. Schwark L., Empt P. Sterane biomarkers as indicators of Palaeozoic algal evolution and extinction events. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2006, vol. 240, nos. 1–2, pp. 225–236. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.050>.
 44. Strother P.K. A speculative review of factors controlling the evolution of phytoplankton during Paleozoic time. *Rev. Micropaléontol.*, 2008, vol. 51, no. 1, pp. 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.revmic.2007.01.007>.
 45. Fielding C.R., Frank T.D., Isbell J.I. The late Paleozoic ice age – a review of current understanding and synthesis of global climate patterns. In: Fielding C.R., Frank T.D., Isbell J.I. (Eds.) *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space*. Ser.: GSA Special Papers. Vol. 441. Boulder, CO, Geol. Soc. Am., 2008, pp. 343–354. [https://doi.org/10.1130/2008.2441\(24\)](https://doi.org/10.1130/2008.2441(24)).
 46. Bishop J.W., Montañez I.P., Gulbranson E.L., Brenckle P.L. The onset of mid-Carboniferous glacioeustasy: Sedimentologic and diagenetic constraints, Arrow Canyon, Nevada. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2009, vol. 276, nos. 1–4, pp. 217–243. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.02.019>.
 47. 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. <https://doi.org/10.3354/meps08348>.
 48. 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. <https://doi.org/10.1007/s00435-010-0113-9>.
 49. Tolokonnikova Z.A., Ischenko A.A. Evolutionary morphogenesis of the Late Paleozoic bryozoans from the genus *Shulgapora* Termier & Termier, 1971. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2022, vol. 164, no. 3, pp. 501–513. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2022.3.501-513>. (In Russian)
 50. Suárez Andrés J.L., Ernst A. Lower–Middle Devonian Fenestellidae (Bryozoa) of NW Spain: Implications for fenestrate palaeobiogeography. *Facies*, 2015, vol. 61, no. 1, art. 415. <https://doi.org/10.1007/s10347-014-0415-3>.
 51. Goryunova R.V. *Morfologiya, sistema i filogeniya mshanok (otryad Rhabdomesida)* [Morphology, Systematics, and Phylogeny of Bryozoans (Order Rhabdomesida)]. Moscow, Nauka, 1985. 152 p. (In Russian)
 52. Eyles N., Mory A.J., Backhouse J. Carboniferous–Permian palynostratigraphy of west Australian marine rift basins: Resolving tectonic and eustatic controls during Gondwanan glaciations. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2002, vol. 184, nos. 3–4, pp. 305–319. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00260-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00260-2).
 53. Gilmour E.H., Morozova I.P. Biogeography of the Late Permian bryozoans. *Paleontol. J.*, 1999, vol. 33, no. 1, pp. 36–51.
 54. Alroy J., Aberhan M., Bottjer D.J., Footer M., Fürsich F.T., Harries P.J., Hendy A.J.W., Holland S.M., Ivany L.C., Kiessling W., Kosnik M.A., Marshall C.R., McGowan A.J., Miller A.I., Olszewski T.D., Patzkowsky M.E., Peters S.E., Villier L., Wagner P.J., Bonuso N., Borkow P.S., Brenneis B., Clapham M.E., Fall L.M., Ferguson C.A., Hanson V.L., Krug A.Z., Layou K.M., Leckey E.H., Nürnberg S., Powers C.M., Sessa J.A., Simpson C., Tomašových A., Visaggi C.C. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science*, 2008, vol. 321, no. 5885, pp. 97–100. <https://doi.org/10.1126/science.1156963>.
 55. Erwin D.H. *The Great Paleozoic Crisis: Life and Death in the Permian*. New York, NY, Columbia Univ. Press, 1993. 327 p.

56. Bowring S.A., Erwin D.H., Jin Y.G., Martin M.W., Davidek K., Wang W. U/Pb zircon geo-chronology and tempo of the end-Permian mass extinction. *Science*, 1998, vol. 280, no. 5366, pp. 1039–1045. <https://doi.org/10.1126/science.280.5366.1039>.
57. Hallam A., Wignall P.B. Mass extinctions and sea-level changes. *Earth-Sci. Rev.*, 1999, vol. 48, no. 4, pp. 217–250. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(99\)00055-0](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(99)00055-0).
58. Taylor P.D. Bioimmured ctenostomes from the Jurassic and the origin of the cheilostome Bryozoa. *Palaeontology*, 1990, vol. 33, pt. 1, pp. 19–34.
59. Cook P.L., Chimonides P.J. A short history of the lunulite bryozoa. *Bull. Mar. Sci.*, 1983, vol. 33, no. 3, pp. 566–581.
60. Serova K.M., Belikova E.V., Kotenko O.N., Vishnyakov A.E., Bogdanov E.A., Zaitseva O.V., Shunatova N.N., Ostrovsky A.N. Reduction, rearrangement, fusion, and hypertrophy: Evolution of the muscular system in polymorphic zooids of cheilostome Bryozoa. *Org. Diversity Evol.*, 2022, vol. 22, no. 4, pp. 925–964. <https://doi.org/10.1007/s13127-022-00562-y>.
61. O’Dea A., Håkansson E., Taylor P.D., Okamura B. Environmental change prior to the K–T boundary inferred from temporal variation in the morphology of cheilostome bryozoans. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2011, vol. 308, nos. 3–4, pp. 502–512. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.06.001>.
62. Schack C.R., Gordon D.P., Ryan K.G. Modularity is the mother of invention: A review of polymorphism in bryozoans. *Biol. Rev.*, 2019, vol. 94, no. 3, pp. 773–809. <https://doi.org/10.1111/brv.12478>.
63. Gordon D.P., Voigt E. The kenozooidal origin of the ascophorine hypostegal coelom and associated frontal shield. *Bryozoans in Space and Time: Proc. 10th Int. Conf.* Gordon D.P., Smith A.M., Grant-Mackie J.A. (Eds.). Wellington, Natl. Inst. Water Atmos. Res., 1996. pp. 89–107.
64. McKinney F.K., Taylor P.D. Bryozoan generic extinctions and originations during the last one hundred million years. *Palaeontol. Electron.*, 2001, vol. 4, no. 1, art. 3. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/bryozoan/issue1_01.htm.
65. Nelson C.S., Hyden F.M., Keane S.L., Leask W.L., Gordon D.P. Application of bryozoan growth-form studies in facies analysis of non-tropical carbonate deposits in New Zealand. *Sediment. Geol.*, 1988, vol. 60, nos. 1–4, pp. 301–322. [https://doi.org/10.1016/0037-0738\(88\)90126-1](https://doi.org/10.1016/0037-0738(88)90126-1).
66. Ross J.R.P., Ross C.A. Bryozoan evolution and dispersal and Paleozoic sea-level fluctuations. *Bryozoans in Space and Time: Proc. 10th Int. Conf.* Gordon D.P., Smith A.M., Grant-Mackie J.A. (Eds.). Wellington, Natl. Inst. Water Atmos. Res., 1996, pp. 243–258.
67. Taylor P.D., Ernst A. Bryozoans. In: Webby B., Paris F., Droser M., Percival I. (Eds.) *The Great Ordovician Diversification Event*. Ser.: The Critical Moments and Perspectives in Earth History and Paleobiology. New York, NY, Columbia Univ. Press, 2004. pp. 147–156. <https://doi.org/10.7312/webb12678-017>.
68. McKinney F.K., Lidgard S., Taylor P.D. Macroevolutionary trends: Perception depends on the measure used. In: Jackson J.B.C., Lidgard S., McKinney F.K. (Eds.) *Evolutionary Patterns: Growth, Form, and Tempo in Evolution*. Chicago, IL, Univ. of Chicago Press, 2001. pp. 348–385.
69. Hageman S.J., Ernst A. The last phylum: Occupation of Bryozoa morpho-ecospace (colony growth habits) during the early phase of the Great Ordovician Biodiversification Event. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2019, vol. 534, art. 109270. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109270>.

Для цитирования: Толоконникова З.А., Федоров П.В., Михненко Д.М. Классификация защитных структур ископаемых мшанок // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2024. Т. 166, кн. 2. С. 342–367. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2024.2.342-367>.

For citation: Tolokonnikova Z.A., Fedorov P.V., Mikhnenko D.M. A classification of protective structures in fossil bryozoans. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2024, vol. 166, no. 2, pp. 342–367. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2024.2.342-367>. (In Russian)