

УДК 564.82:551.735.1(470.3)

Изменения разнообразия брахиопод отряда *Chonetida* и колебания уровня моря в карбоне Московской синеклизы

Г.А. Афанасьева

Палеонтологический институт РАН

E-mail: g.afanasjeva@sevin.ru

Сравнение скорости изменения разнообразия брахиопод отряда *Chonetida* и частоты колебаний уровня моря в карбоне Московской синеклизы обнаружило в основном их обратное соотношение. Более широкое фацимальное и хронологическое распространение средне-позднекаменноугольных хонетид по сравнению с раннекаменноугольными, не зависящее от эвстатических флюктуаций, по-видимому, было связано у них с развитием дополнительных адаптаций, способствующих интенсификации функций дыхания, питания и экскреции.

Ключевые слова: карбон, брахиоподы отряда *Chonetida*, Московская синеклиза.

Брахиоподы отряда *Chonetida* широко распространены по всему разрезу карбона Московской синеклизы и характеризуют самые разнообразные в фацимальном отношении отложения, накопление которых происходило в обстановках от прибрежного мелководья до открытого моря. Систематический состав хонетид хорошо известен. Они были монографически изучены уже к середине прошлого столетия А.П. Ивановым и Е.А. Ивановой (1936) и А.Н. Сокольской (1950), а позднее ревизованы мною (Афанасьева, 1975б, 1976). Их изучение проводилось на обширном, стратиграфически достаточно точно привязанном материале. Это делает хонетид полноценным объектом для прослеживания реакции морской биоты на эвстатические колебания уровня моря в карбоне Московской синеклизы (Alekseev et al., 1996).

Сравнение скорости изменения разнообразия хонетид и частоты колебаний уровня моря в карбоне Московской синеклизы обнаружило в основном их обратное соотношение (рис. 1).

Действительно, в раннем карбоне на фоне относительно медленных колебаний уровня моря хонетиды, как правило, эволюционировали быстро. Так, из 15 достоверно известных видов 10, т.е. подавляющее большинство, ограничены в своем распространении одним горизонтом. Это *Subglobosochonetes malevkensis* (Sokolskaja) (малевский горизонт), *Rugosochonetes upensis* Sokolskaja (упинский горизонт), *R. distinctus* Afanasjeva, *R. znamenskensis* Sokolskaja, *Plicochonetes elegans* (Koninck) (черепетский горизонт) из турнейского яруса, *Rugosochonetes annae* Afanasjeva, *Plicochonetes tricornis* (Semenow) (тульский горизонт) из визейского яруса, *Rugosochonetes praecarboniferus*

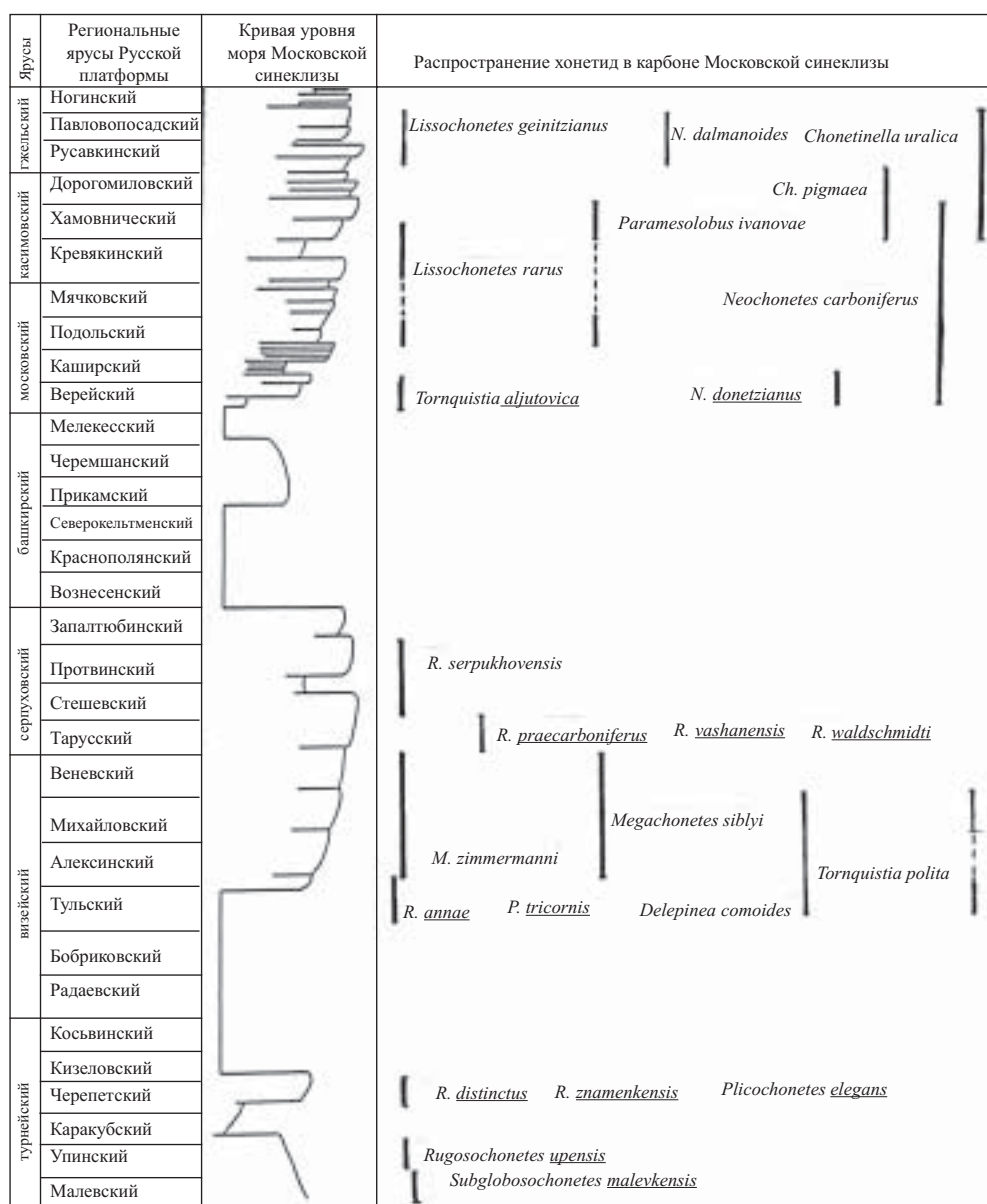


Рис. 1. Схема сопоставления изменения уровня моря (по Alekseev et al., 1996) и состава хонетид в карбоне Русской платформы. Подчеркнуты виды, встреченные в каком-либо одном горизонте; вертикальной чертой показано стратиграфическое распространение видов.

(Sokolskaja), *R. vashanensis* (Sokolskaja), *Plicochonetes waldschmidtii* Paeckelmann (стешевский горизонт) из серпуховского яруса. И только 5 видов встречены в двух или в трех горизонтах. Так, вид *Tornquistia polita* (McCoy) найден в тульском и михайловском горизонтах визейского яруса, а *Rugosochonetes serpuhovensis* Afanasjeva — в стешевском и протвинском горизонтах серпуховского яруса. По три горизонта визейского яруса характеризуют *Delepinea comoides* (J.Sowerby) (тульский, алексинский и михайловский

горизонты), *Megachonetes siblyi* (Paeckelmann) и *M. zimmermanni* (Paeckelmann) (алексинский, михайловский и веневский горизонты).

Что же касается родов хонетид, существовавших в морях раннего карбона Московской синеклизы, то их также характеризует сравнительно узкое хронологическое распространение. Все они ограничены только этой эпохой. Исключение составляет род *Plicochonetes*, единственный вид которого представлен также в фаменском веке позднего девона. Один из родов — *Subglobosochonetes* приурочен только к малевскому горизонту. Роды *Megachonetes*, *Delepinea* и *Tornquistia* характеризуют только визейский ярус.

В течение среднего и позднего карбона, когда частота изменений уровня моря увеличилась, хонетиды развивались гораздо медленнее, чем в раннем карбоне. Их родовой и видовой состав полностью обновляется, сокращаясь по сравнению с ранним карбоном. В это время формируется родовой комплекс, который существовал практически без изменения на протяжении всего среднего и позднего карбона и перешел в раннюю пермь. Некоторые различия видового и родового состава хонетид просматриваются в основном на уровне ярусов и то не всегда.

Из 9 видов средне-позднекаменноугольных хонетид только два — *Tornquistia aljutovica* (Ivanova) и *Neochonetes donetzianus* (Aisenverg) встречаются в одном верейском горизонте (альютовская свита) московского яруса. Существование же основной массы остальных видов значительно протяженнее. Так, *Neochonetes carboniferus* (Keyserling) характеризует верейский, каширский, подольский и мячковский горизонты московского яруса среднего карбона, а также кревьякинский и хамовнический горизонты касимовского яруса верхнего карбона, *Paramesolobus ivanovae* Afanasjeva встречен в подольском горизонте московского яруса и в хамовническом горизонте касимовского яруса, *Lissochonetes rarus* (Ivanov) — в подольском горизонте московского яруса среднего карбона и в касимовском ярусе верхнего карбона, *Chonetinella pigmaea* (Loczy) — в кревьякинском, хамовническом и дорогомилевском горизонтах касимовского яруса, *Ch. uralica* (Moeller) — в хамовническом и дорогомилевском горизонтах касимовского яруса и в русавкинском и павловопосадском горизонтах гжельского яруса верхнего карбона, *Lissochonetes geinitzianus* (Waagen) и *Neochonetes dalmanoides* (Nikitin) — в русавкинском и павловопосадском горизонтах гжельского яруса верхнего карбона.

Наблюдаемое обратное соотношение скорости изменения видового и родового разнообразия хонетид и частоты колебаний уровня моря, вероятно, может свидетельствовать о несовпадении изменений в составе сообществ хонетид и эвстатических флюктуаций в карбоне Московской синеклизы.

Следует отметить, что протяженность веков в абсолютном летоисчислении в раннем карбоне в основном больше, чем в среднем и позднем (Menning et al, in press). Однако и при подсчете времени существования преобладающих видов каменноугольных хонетид в миллионах лет более частая смена состава этих брахиопод в раннем карбоне и более медленная — в среднем и позднем в основном прослеживается. Так, длительность существования большинства видов, характеризующих какой-либо один век раннего карбона, колеблется около 2 млн. лет (*S. malevkensis* — 2,6, *R. upensis* — 2,2, *R. distinctus*, *R. znamenskensis*, *P. elegans* — 2,0, *R. praecarboniferus*, *R. vashanensis*, *P. waldschmidtii* — 1,75). В среднем и позднем карбоне основная масса видов существовала в среднем 5–6 млн. лет (*N. carboniferus* — 7,5, *Ch. uralica*, *N. dalmanoides*, *L. geinitzianus*, *L. nanus* — 6, *P. ivanovae* — 4,5). При этом несовпадение скорости смены состава хонетид и частоты эвстатических колебаний при учете длительности веков проявляется еще отчетливее, так как относительно медленные колебания в раннем карбоне происходят на протяжении больших отрезков времени, чем относительно частые в среднем и позднем карбоне — на протяжении более коротких.

Возможно, это соотношение характерно в целом для каменноугольных замковых брахиопод Московской синеклизы и является частью общей картины развития фауны в карбоне данного бассейна. Во всяком случае Е.А.Иванова (1958) отмечала, что в ходе развития фауны в среднем и позднем карбоне на территории Московской синеклизы отсутствовали резкие и сильные изменения, хотя в морях этого времени происходила частая смена условий осадконакопления. Относительно быстрая смена родового и видового состава в раннем карбоне и относительно медленная — в среднем и позднем карбоне, кроме хонетид, и в других группах брахиопод. Например, у спириферид именно так происходило развитие большинства видов родов *Unispirifer* Campbell, *Palaeochoristites* Sokolskaja, *Podtscheremia* Kalashnikov, *Andreaspira* Abramov et Grigorjeva в раннем карбоне и родов *Neospirifer* Fredericks, *Spiriferella* Tschernyschew, *Choristites* Fischer — в среднем и позднем карбоне. Таким образом, рассмотренная особенность развития каменноугольных брахиопод, по-видимому, носит довольно общий характер и имеет единое основание.

Как уже говорилось, из общей картины быстрого изменения разнообразия хонетид в раннем карбоне выбивается относительно длительное существование родов *Delepinea* Muir-Wood и *Megachonetes* Sokolskaja, появившихся в момент резкого углубления бассейна во второй половине тульского времени. Особенности распространения этих родов здесь не рассматриваются, так как они должны быть проанализированы особо в связи с проявлением гигантизма, характерного для многих визейских брахиопод других отрядов.

Обращаясь к причинам наблюдаемого соотношения, прежде всего необходимо отметить, что несоответствие скорости изменения состава брахиопод и эвстатических флюктуаций в какой-то мере может быть связано с тем, что каменноугольные замковые брахиоподы, как и большинство современных представителей класса, вероятно, были эврибатными животными и в целом слабо реагировали на колебания глубины бассейна, будучи ограничены в своем распространении в основном грунтами.

Хонетиды являются одной из групп фауны, в изменении разнообразия которых на протяжении карбона данная тенденция проявляется наиболее отчетливо, и анализ изменения их разнообразия на протяжении карбона, по моему мнению, может дать хороший материал для поисков на данном частном примере возможных причин рассмотренного явления. Эти поиски проводились мною по двум направлениям: сравнительно-морфологического анализа раковины этих животных с целью определения у них разнообразия адаптаций, с одной стороны, и учета данных их фациальной приуроченности для выявления обстановок, в которых они существовали, — с другой.

Разнообразие каменноугольных хонетид Московской синеклизы создавалось в основном за счет представителей родов *Rugosochonetes* Sokolskaja в раннем карбоне и *Neochonetes* Muir-Wood в среднем и позднем карбоне. Виды этих родов, как правило, представлены большим количеством экземпляров, широко распространены по разрезу и в различных типах отложений. Очень сходные внешне, они отличаются по внутреннему строению раковины и часто упоминаются в качестве типичного примера гомеоморфии у брахиопод. И те, и другие обладают раковиной сравнительно мелкого размера (шириной 10–15 мм) полукруглого очертания, с умеренно изогнутыми створками и наружной радиальной скульптурой в виде многочисленных тонких ветвящихся струек (рис. 2). Снаружи раковины этих родов отличаются в основном лишь по наличию у *Rugosochonetes* микроскульптуры в виде очень тонких поперечных рубчиков на струйках и слабо развитых синуса и седла у *Neochonetes*. Но внутреннее строение их раковин отчетливо различно (рис. 3,4). У *Neochonetes* на внутренней поверхности брюшной створки по обеим сторонам от срединной септы параллельно ей проходят хорошо выраженные



Рис. 2. Наружное строение брюшной створки (x5): а — *Rugosochonetes serpuhovensis* Afanasjeva; Московская обл., левый берег р. Оки, д. Лужки; серпухов, стешевский горизонт; б — *Neochonetes carboniferus* (Keyserling); Московская обл., р. Медведка; касимов, хамовнический горизонт

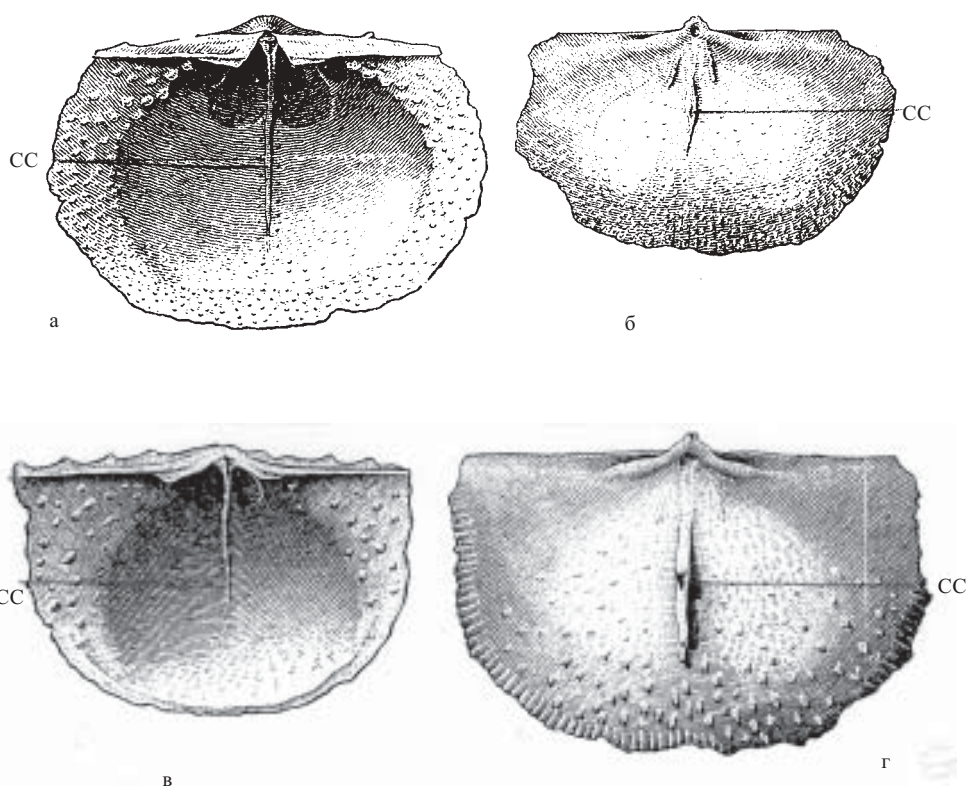


Рис. 3. Внутреннее строение раковины у видов рода *Rugosochonetes* (x5): а, б — *R. annae* Afanasjeva: а — экз. № 201/7398, брюшная створка; Тульская обл., р. Шат, д. Урусово; б — экз. № 201/2144, спинная створка; Тульская обл., р. Шат, д. Огарево; визе, тульский горизонт; в, г — *R. serpuhovensis* Afanasjeva: в — экз. № 201/971, брюшная створка; г — экз. № 201/920, спинная створка; Калужская обл., р. Шаня, Бордуковский овраг; серпухов, стешевский горизонт; CC — срединная септа.

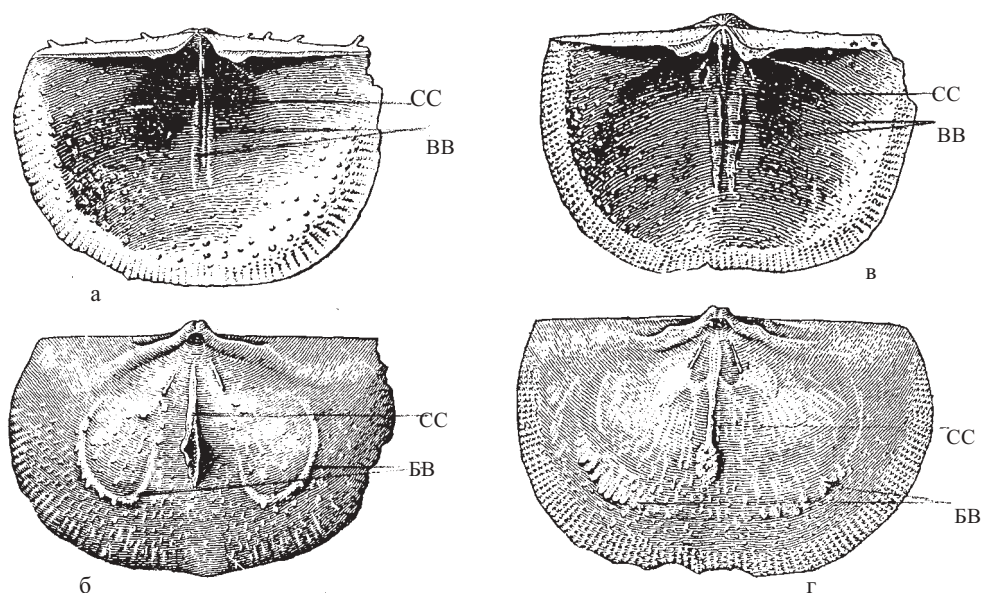


Рис. 4. Внутреннее строение раковины у видов рода *Neochonetes* (×5); а, б — *N. carboniferus* (Keyserling): а — экз. № 132/2354, брюшная створка (×5); б — экз. № 132/2337, спинная створка (×5); Московская обл., р. Медведка; касимов, хамовнический горизонт; в, г — *N. dalmanoides* (Nikitin): в — экз. № 132/2922, брюшная створка (×3); г — экз. № 132/2920, спинная створка (×4); Московская обл., карьер ст. Гжель; гжель, русавкинский горизонт; CC — срединная септа, BB — васкулярные валики, БВ — брахиальные валики.

парные васкулярные валики типа *vascula media* (рис. 4). У *Rugosochonetes* они отсутствуют или лишь едва заметны (рис. 3). Васкулярным валикам этого типа у брахиопод соответствуют мантийные каналы, главной функцией которых являлась респираторная. По-видимому, у *Neochonetes*, по сравнению с *Rugosochonetes*, эта функция усиливалась. Подобные же изменения в сосудистой системе, не сопровождавшиеся заметными изменениями наружного строения раковины, на рубеже раннего и среднего карбона отмечены и у представителей других отрядов брахиопод, во всяком случае, у *Orthida* и *Spiriferida* (Lazarev, Poletaev, 1982), что может свидетельствовать о некоей единой реакции этих животных на общие изменения условий существования.

Кроме того, на внутренней поверхности спинной створки у *Neochonetes* обычно хорошо развиты брахиальные валики (рис. 4), у *Rugosochonetes* они выражены слабо или отсутствуют (рис. 3). Это свидетельствует о наличии у *Neochonetes*, по сравнению с *Rugosochonetes*, относительно более сильного лофофора, основного органа фильтрующей системы, обеспечивающей питание и дыхание животных.

У *Neochonetes* присутствует относительно высокая гребнеобразная дорсальная срединная септа, воздымающаяся по направлению вперед (рис. 4). У *Rugosochonetes* срединная септа спинной створки невысокая, понижающаяся кпереди (рис. 3). Предполагается, что у хонетид, подобно тому, как это наблюдается у современных брахиопод с бугорчатым рельефом внутренней поверхности створок, специализированная мантия участвовала в процессах дыхания, питания и экскреции (Афанасьева, 1988). Поэтому более выраженный рельеф мантии в области массивной гребнеобразной срединной

септы у *Neochonetes*, по-видимому, способствовал активизации данных процессов. Помимо этого подобный тип срединной септы спинной створки, вероятно, был связан непосредственно с функцией лофофора, подобно тому, как это предполагалось у ортид. Воздымающаяся кпереди срединная септа у некоторых из них при закрывании раковины делила мантийную полость пополам, разделяя лопасти шизолофа в ходе его роста и тем самым способствуя интенсификации фильтрации (Williams et al., 1997). Одновременное усиление отпечатков лофофора и сосудов мантии у представителей рода *Neochonetes*, по-видимому, прежде всего свидетельствует об усилении у них респираторной функции этих органов, поскольку у современных брахиопод лофофор и сосуды мантии теснее всего связаны в процессе дыхания, так как эритроциты, несущие респираторный протеин, присутствуют как в васкулярной, так и в целомической жидкостях, предполагая значительный обмен между этими двумя системами (Rowley, Hayward, 1985).

Таким образом, результаты сравнительно-морфологического анализа раковины хонетид *Rugosochonetes* и *Neochonetes*, по-видимому, свидетельствуют о том, что у *Neochonetes* по сравнению с *Rugosochonetes* усилилась деятельность органов, обеспечивающих дыхание, питание и экскрецию. При этом в основном интенсифицировалась функция дыхания. Это, возможно, давало представителям рода *Neochonetes* более широкие возможности для освоения разнообразных местообитаний и более длительного существования в условиях сравнительно частых изменений режима осадконакопления средне-позднекаменноугольного бассейна.

Такое предположение подтверждается и данными фацальной приуроченности изученных хонетид. Хотя каменноугольные хонетиды в целом эврифацальны (Афанасьева, 1975а), детальное рассмотрение фацального распространения отдельных видов *Rugosochonetes* и *Neochonetes* выявило несколько различный диапазон условий их существования в раннем и среднем-позднем карбоне. Фацальные реконструкции приводятся мною по следующим публикациям: Иванова, 1958; Осипова и др., 1983; Махлина и др., 1984, 1993, 2001; Alekseev et al., 1996; Кабанов, 2003; Kabanov, 2003, 2004, и др.

В нижнем карбоне первый представитель рода *Rugosochonetes* — *R. upensis* найден в тонкоплитчатых глинистых известняках в нижней части упинского горизонта. Выше, в желтых мергелистых известняках в нижней части чернышинской известняковой толщи черепетского горизонта распространен *R. distinctus*. В верхней части этой же толщи, в белых и желтых рыхлых известняках, часто глинистых, содержащих конкреции кремней, найден *R. znamenskensis*. Вид *R. annae* характеризует темные, так называемые «хонетесовые глины», образующие постоянный прослой в нижней части тульского. В желтых и серых мергелях стешевского горизонта встречены *R. vashanensis* и *R. praecarboniferus*. Вид *R. serpuikhovensis* найден в криноидных известняках и серых мергелистых глинах стешевского горизонта и в глинистых известняках протвинского горизонта.

Таким образом, представители рода *Rugosochonetes* в нижнем карбоне Московской синеклизы встречены в основном в глинистых и мергелистых породах и известковых породах, а именно: в глинах, в тонкоплитчатых глинистых известняках, в рыхлых мергелистых известняках, в криноидных известняках, в мергелях и мергелистых глинах, отложения которых происходили в зонах открытого мелкого моря, мелкого моря, в разной степени удаленного от берега, в области течений и тиховодного мелкого моря, с привносом илистого материала, с нормальным солевым режимом, с нормальной или пониженной аэрацией.

В среднем и верхнем карбоне встречены всего три вида *Neochonetes*, но каждый из них в разных горизонтах найден в породах, характеризующих более разнообразные, чем в раннем карбоне, условия осадконакопления. Наиболее широко распространенным горизонтально

и вертикально и представленным наибольшим числом экземпляров является *N. carboniferus*. В московском ярусе среднего карбона этот вид найден в переслаивании глин с известняками и песчаниками, в переслаивании мергелей и известняков, а также в мергелях, глинах и известняках альютовской свиты в нижней части верейского горизонта, накопление которых происходило в обстановках прибрежной мелководной зоны, с неустойчивым режимом, постоянным притоком илистого материала, с пониженной аэрацией. В каширском горизонте этот вид встречается в переслаивании глин, мергелей и известняков, в доломитовых мергелях, в микрозернистых известняках и в доломитах, отлагавшихся как в условиях прибрежного мелководья, иногда с умеренно пониженной или повышенной соленостью, так и в зоне относительно глубокого моря с нормальным солевым режимом. В подольском горизонте этот вид характеризует мергели, переслаивание известняков и мергелей, микрозернистые, тонкодетритовые и органогенно-обломочные известняки, указывающие также, помимо мелководной зоны, на относительно глубоководную зону с несколько пониженной аэрацией и нормальной соленостью. В мячковском горизонте представители вида найдены в органогенно-обломочных, тонкодетритовых и микрозернистых известняках, доломитизированных и окремнелых, и в переслаивании известняков и мергелей, характеризующих прибрежную мелководную зону с неустойчивым режимом и относительно глубоководную зону с нормальным солевым режимом.

В касимовском ярусе *N. carboniferus* встречается в переслаивании известняков, красных и зеленых глин и частично доломитовых мергелей, в мелкозернистых, обломочных и фораминиферовых известняках, свидетельствующих об условиях прибрежной мелководной зоны с неустойчивым режимом, удаленной от суши мелководной зоны с постоянным движением воды и относительно глубоководной зоны.

Два другие вида *Neochonetes* характеризуют более однообразные обстановки. Так, *N. donetzianus* встречается в верейском горизонте в фации переслаивания, указывающей на прибрежную мелководную зону с неустойчивым режимом, с пониженной аэрацией и нормальной соленостью, а *N. dalmanoides* — в переслаивании известняков и мергелей гжельского яруса, отложение которых связано с зоной глубокого моря.

Суммируя приведенные данные, можно заключить, что в среднем и верхнем карбоне виды рода *Neochonetes* встречаются в переслаивании глин, известняков, песчаников, мергелей и доломитов, а также в органогенно-обломочных, фораминиферовых, тонкодетритовых, микрозернистых и доломитовых известняках, желтых и серых мергелях. Данные породы предполагают более разнообразные обстановки обитания хонетид в среднем — позднем карбоне, чем в раннем, а именно: мелководную прибрежную зону, в разной мере удаленную от берега, с неустойчивым режимом, с приносом илистого материала, с пониженной аэрацией, с нормальной, умеренно повышенной или пониженной соленостью; мелководную зону, удаленную от суши, с постоянным движением воды, с нормальными аэрацией и соленостью; относительно глубоководную зону, с нормальным солевым режимом и пониженной аэрацией.

Таким образом, можно предположить, что более широкое фациальное и хронологическое распространение видов и родов средне-позднекаменноугольных хонетид по сравнению с раннекаменноугольными, не зависящее от эвстатических флюктуаций, было связано у них с развитием дополнительных адаптаций, способствующих интенсификации функций дыхания, питания и экскреции, которые давали им более широкие возможности для освоения разнообразных и часто меняющихся обстановок и более длительного существования в этих условиях. Наличие подобных адаптаций одновременно и у других групп, возможно, отражает некую общую реакцию брахиопод на изменения условий обитания бентоса на рубеже раннего и среднего карбона. Отмеченная особенность раз-

вития каменноугольных брахиопод, возможно, также была частично обусловлена их эврибатностью, которая присуща многим современным представителям класса.

Литература

- Афанасьева Г.А. 1975а. Каменноугольный этап развития надсемейства Chonetacea (Brachiopoda) // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–9.
- Афанасьева Г.А. 1975б. Chonetacea (Brachiopoda) среднего и позднего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн. № 2. С. 96–113.
- Афанасьева Г.А. 1976. Chonetacea (Brachiopoda) раннего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн. № 3. С. 58–70.
- Афанасьева Г.А. 1988. Брахиоподы отряда Chonetida (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система) // Труды Палеонтол. ин-та РАН. Т. 228. 123 с.
- Иванов А.П., Иванова Е.А. 1936. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна. Ч. 1. Вып. 2. Strophalosiinae, Chonetinae, Lyttoniidae // Труды Всес. ин-та минеральн. сырья. Вып. 108. 52 с.
- Иванова Е.А. 1958. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 69. 303 с.
- Кабанов П.Б. 2003. Стратотип серпуховского яруса в карьере Заборье (Подмосковье). Ч. 1. Литофациальная характеристика // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 11. № 1. С. 20–38.
- Махлина М.Х., Алексеев А.С. и др. 2001. Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Т. 1. Стратиграфия. М: Мин-во природн. рес., Геол. ин-т РАН, Палеонтол. ин-т РАН. С. 205–214.
- Махлина М.Х., Вдовенко М.В., Алексеев А.С. и др. 1993. Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы. М.: Наука. 222 с.
- Махлина М.Х., Исакова Т.Н., Жулитова В.Е. 1984. Верхний карбон в Подмосковье // Верхний карбон СССР. М.: Наука. С. 5–14.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н., Геккер Р.Ф. 1983. Изучение экологии и развития основных групп бентоса в каменноугольных морях Русской платформы // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 194. С. 98–119.
- Сокольская А.Н. 1950. Chonetidae Русской платформы // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 27. 108 с.
- Alekseev A.S., Kononova L.I., Nikishin A.M. 1996. The Devonian and Carboniferous of the Moscow Syncline (Russian Platform): Stratigraphy and sea-level changes // Tectonophysics. Vol. 268. P. 149–168.
- Kabanov P. 2003. The Upper Moscovian and basal Kasimovian (Pennsylvanian) of Central European Russia: facies, subaerial exposures and depositional model // Facies. Vol. 49. P. 243–270.
- Lazarev S.S., Poletaev V.I. 1982. The development of the brachiopod mantle canal system at the Early – Middle Carboniferous boundary // Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous boundary. Leeds: Subcomm. Carbonifer. Stratigr. Leeds. P. 89–94.
- Menning M., Alekseev A.S., Chuvashov B.J. et al. 2003. Global time scale and regional stratigraphic scales of Central and West Europe, East Europe, Thetys, South China, and North America of the Devonian – Carboniferous – Permian correlation chart (DCP-2003) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. In press.
- Rowley A.F., Hayward P.J. 1985. Blood cells and coelomocytes of the inarticulate brachiopod *Lingula anatina* // J. Zool. Ser. A. Vol. 205. P. 9–18.
- Williams A., Brunton C.H.C., MacKinnon D.I. 1997. Morphology // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Vol. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press. P. 321–422.