

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи



ТОЛОКОННИКОВА Зоя Алексеевна

**МШАНКИ ПОЗДНЕГО ДЕВОНА-РАННЕГО КАРБОНА ЕВРАЗИИ:  
ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ, ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И  
СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

1.6.2. Палеонтология и стратиграфия

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени  
доктора геолого-минералогических наук

Краснодар – 2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
<b>Глава 1. История изучения мшанок из пограничных отложений девона-карбона.....</b>	<b>16</b>
1.1. История исследования фаменско-турнейских мшанок .....	16
1.2. Исторический аспект проведения границы девона-карбона...	38
<b>Глава 2. Динамика разнообразия мшанок в течение позднего девона-раннего карбона .....</b>	<b>50</b>
2.1. Фактическая и методологическая основы анализа родового разнообразия мшанок.....	52
2.2. Динамика родового разнообразия мшанок в фамене-турне.....	61
2.3. Влияние событий позднего девона-раннего карбона на мшанок.....	75
<b>Глава 3. Морфологическая эволюция мшанок на протяжении фамена-турне.....</b>	<b>81</b>
3.1. Форма колонии и полиморфизм зооидов.....	82
3.2. Характеристика автозооидов .....	95
3.3. Защитные структуры .....	100
<b>Глава 4. Палеобиогеография мшанок фамена-турне.....</b>	<b>105</b>
4.1. Ранний фамен.....	112
4.2. Средний фамен.....	119
4.3. Поздний фамен.....	124
4.4. Самый поздний фамен.....	130
4.5. Ранний турне.....	140
4.6. Поздний турне.....	147
<b>Глава 5. Корреляция фаменско-турнейских отложений азиатской части Евразии по мшанкам.....</b>	<b>156</b>

5.1. Распространение мшанок в позднедевонских-раннекаменноугольных отложениях .....	158
5.1.1. Западная часть Алтае-Саянской складчатой области ....	158
5.1.1.1. Расчленение фаменских отложений.....	159
5.1.1.2. Расчленение турнейских отложений.....	169
5.1.2. Казахстан.....	173
5.1.3. Юго-западная часть Западно-Сибирской платформы....	179
5.1.4. Узбекистан, Киргизия.....	187
5.1.5. Монголо-Охотский орогенный пояс.....	190
5.1.6. Монголия.....	197
5.1.7. Китай.....	200
5.1.7.1. Северо-Западный Китай.....	200
5.1.7.2. Южный Китай.....	203
5.1.8. Япония.....	207
5.2. Корреляция фаменско-турнейских отложений Палеоазиатской провинции по мшанкам.....	207
Заключение.....	212
Список литературы.....	214
Приложение 1. Таксономия и распространение видов мшанок из фаменско-турнейских отложений Евразии.....	274
Приложение 2. Матрица распространения родов мшанок в фамене-турне.....	301
Приложение 3. Палеонтологические фототаблицы и их объяснения.....	311

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** Тип Мшанки (Bryozoa) – бентосные колониальные организмы, составляющие важную часть водных, преимущественно морских, экосистем с позднего кембрия по настоящее время. Девон рассматривается как переходный период смены раннепалеозойских сообществ, представленных преимущественно отрядами Trepostomata и Cystoporata, на мшанковые ассоциации с доминированием отрядов Fenestrata и Cryptostomata, широко развитых в карбоне и перми [Bigey, 1988; Ernst, 2013a]. На границе среднего и позднего палеозоя мшанки активно колонизировали морские бассейны вследствие интенсивной морфологической специализации. В результате последней появились и получили широкое распространение новые таксоны родового и семейственного уровней, имеющие разное географическое происхождение. В то же время продолжали существовать мшанки, известные еще с ордовика и силура. Такая ситуация характеризовала лавразийские и гондванские области, образующие территорию современной Евразии. С момента выделения типа Мшанки и до начала XXI века позднедевонско-раннекаменноугольная история его развития была наиболее слабо исследована. К настоящему времени она задокументирована достаточно полно для самого большого континента Земли. Это позволяет обобщить многие данные, рассмотреть ряд вопросов, связанных с систематическим разнообразием мшанок и их палеобиогеографией, проследить последовательные эволюционные изменения мшанковой фауны на рубеже девонского и каменноугольного периодов и показать, что эта группа организмов может быть полезна для расчленения и корреляции морских отложений фамена-турне азиатской части Евразии. При этом совместное нахождение характерных видов и родов мшанок с фауной конодонтов, фораминифер, брахиопод позволяет непосредственно сопоставлять

вмещающие их отложения с подразделениями Международной стратиграфической шкалы.

**Степень разработанности темы исследования.** Изучение ископаемых мшанок началось с первой половины XIX века. На протяжении более 160 лет проводились их нерегулярные сборы из разных регионов Евразии. Трудями крупнейших бриозоологов (В.П. Нехорошева, И.П. Морозовой, Р.С. Блейка, Р.В. Горюновой, Р. Бордмана, К.С. Янга и др.) была разработана терминология, система типа Мшанки, описаны сотни видов. Методика определения и описания видов палеозойских мшанок с 1870-х гг. поныне основана на микроскопическом исследовании строго ориентированных шлифов, измерении внутрикониальных структур. Изучение микроструктуры элементов скелета колоний сканирующей электронной микроскопией началось с конца XX века, а рентгеновской компьютерной микрофотографией – с 2010-х гг. Значимость мшанок для биостратиграфии, биогеографии освещена в единичных работах [Нехорошев, 1957; Попеко, 1995, 2000; Ross, 1981; Yang et al., 1988]. Сложность использования мшанок в решении разных задач палеонтологии и стратиграфии обусловлена неполнотой данных и неравномерностью степени изученности, особенно из пограничных отложений девона-карбона.

**Цель и задачи.** Главная цель работы состояла в характеристике мшанковых ассоциаций, заключенных в фаменско-турнейских отложениях Евразии: изучении их разнообразия, истории развития доминирующих отрядов, их распространения во времени и пространстве. Достижение поставленной цели обусловило постановку и решение следующих задач:

- 1) исследовать новые материалы по фаменским и турнейским мшанкам разных районов континента;
- 2) проанализировать все доступные данные по фаменско-турнейским мшанкам Евразии, включая определение и/или уточнение их

систематической принадлежности, стратиграфического и географического распространения;

3) проследить эволюционные изменения колониальной организации мшанок на границе девона-карбона с оценкой степени влияния события Хангенберг;

4) проанализировать пространственную дифференциацию мшанковых сообществ в течение позднего девона-раннего карбона;

5) провести корреляцию региональных стратиграфических подразделений для фамена-турне Евразии на основе данных по мшанкам.

**Научная новизна.** 1) Работа представляет собой первое обобщающее исследование по фаменско-турнейским мшанкам Евразии, основанное на новых и ревизированных данных по их таксономическому разнообразию, стратиграфическому и географическому распространению. 2) В ходе подготовки диссертации выявлены и охарактеризованы эволюционные тренды в развитии представителей типа Bryozoa на рубеже девонского и каменноугольного периодов, проанализировано воздействие внутренних и внешних факторы их обусловивших. 3) Установлено снижение влияния массового Хангенбергского вымирания на мшанки за счет резкого возрастания их морфологической специализации в конце фамена. 4) В результате анализа морфологической эволюции фаменско-турнейских мшанок отмечен критический рубеж их развития в самом конце фаменского века, близкий к современной границе девона-карбона. 5) В результате уточнения проведенного совместно с коллегами [Толоконникова, 2009г, д, 2014б, 2018а; Tolokonnikova, Ernst, 2010; Tolokonnikova et al., 2014b] анализа пространственной дифференциации мшанок, в диссертации впервые выделены три палеозоогеографические провинции. 6) Впервые скоррелированы по мшанкам фаменско-турнейские отложения наиболее полно охарактеризованных ими регионов Палеоазиатской палеобиогеографической провинции (Казахстана, России, Китая и

Монголии). 7) В результате авторских исследований впервые региональные стратиграфические схемы верхнего девона-нижнего карбона Западно-Сибирской платформы, Южного Урала, среднего фамена западной части Алтае-Саянской складчатой области (АССО) получили биостратиграфическую характеристику по мшанкам. Существенные дополнения были внесены в стратиграфические схемы фамена-турне западной части АССО, характеристику мшанковых комплексов Германии, Бельгии, Армении и Азербайджана. Установлены характерные комплексы мшанок для семи изученных автором районов Евразии и впервые выделены три слоя с мшанками для фаменских отложений западной части АССО (в пределах России). 8) Соискателем самостоятельно или в соавторстве описаны и опубликованы в открытой печати четыре новых рода и 51 новый вид, что существенно увеличило таксономическое разнообразие фаменско-турнейских мшанок исследуемой территории.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследований вносят значительный вклад в изучение эволюции, разнообразия и морфологии фаменско-турнейских мшанок – важнейшей части морских экосистем девона-карбона. Определения коллекций мшанок и биостратиграфические заключения нашли применение при среднемасштабном государственном геологическом картировании западной части АССО. Атлас изображений характерных видов мшанок и опубликованный перечень 638 видов из 130 родов (в том числе 51 новый вид и четыре новых рода, описанных монографически или с коллегами) может применяться специалистами при установлении возраста пограничных отложений девонской и каменноугольной систем. Использование результатов исследования дополняет палеонтологическую характеристику региональных стратиграфических схем (Западно-Сибирской платформы, западной части АССО). Данные по фаменско-турнейским мшанкам Евразии применимы для поиска и разведки углеводородного сырья, а также в геологосъемочных

работах. Результаты проведенных исследований использовались в образовательном процессе в Институте географии, геологии, туризма и сервиса КубГУ.

Материалы диссертации нашли применение в отчетах по проектам Американского Палеонтологического общества (PalSIRP Sepkoski Grant) 2008, 2010, 2012, 2014, 2016 гг. (RUG1-1648-XX-06, RUG0-33032-XX-10, RUG1-33062-XX-12, 998X-14-60753-1, 3000-16-62576-1), Германской службы академических обменов (DAAD) 2013 г. (PKZ A/13/00100), Губернатора Кемеровской области (2009, 2013 гг.), Российского фонда фундаментальных исследований (18-05-00245), при работе по проекту Российского научного фонда (22-27-00030). Полученные данные по фаменско-турнейским мшанкам Курганской области изложены в отчете по перспективам нефтегазоносности восточных районов обозначенного субъекта Российской Федерации (госконтракт № 8/08).

**Методология и методы исследования.** Исследование группы проводилось с применением общепризнанных концепций о закономерностях эволюции органического мира, методов биостратиграфической корреляции, основ таксономической классификации. Анализ пространственного размещения ареалов мшанок в фамене-турне осуществлялся комплексным подходом, включающим ареалографический, таксономический, исторический и кластерный методы. При изучении колоний ископаемых мшанок использовался преимущественно традиционный микроскопический метод их исследования в прозрачных ориентированных шлифах (по В.П. Нехорошеву), в последние годы дополненный рентгеновской компьютерной микротомографией.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Проведенный анализ динамики богатства 130 родов и 41 семейства показал позднефаменскую диверсификацию и резкое повышение скоростей появления/вымирания в самом конце фамена, очевидно связанное с

Хангенбергским кризисом. Установленные явления наиболее важны на фаменско-турнейском этапе эволюции типа Мшанки и близки к границе девона-карбона в её современном понимании.

2. В морфологической эволюции мшанок на протяжении фамена-турне установлены три основных тренда: 1) формирование определенных форм колоний (преимущественно ветвистых в ранне- и позднефаменских мшанковых ассоциациях, сетчатых – в турнейских), 2) изменение характерных особенностей автозооидов (формы апертур, диа-, цисти-, гемифрагм, гемисепт), меняющаяся степень развития полиморфизма и 3) формирование защитных структур (килей, шипиков, суперструктур, разнообразных стилей). Для каждого из четырех рассматриваемых отрядов типа Мшанки была характерна индивидуальная стратегия выживания с отдельными проявлениями параллелизма и конвергенции.

3. В результате анализа пространственной дифференциации мшанок в фамене-турне выделена Тропическая палеобиогеографическая область, подразделяемая на Лаврусскую, Палеоазиатскую и Гондванскую провинции. Выявлено снижение степени провинциализма в самом конце фамена и раннем турне для Лаврусской и Палеоазиатской провинций, перерывы существования Гондванской провинции в середине фамена и раннем турне. Установлена биполярность центров диверсификации мшанок (Казахстан и Южное Закавказье).

4. Наибольшее сходство мшанковых фаун прослежено между отдельными подпровинциями Палеоазиатской провинции. Фаменские отложения западной части Алтае-Саянской складчатой области (в пределах России) расчленены на три слоя с мшанками: слои с *Leioclema numerosum*, слои с *Eridocampylus striatum*-*Atactotoechus cellatus* и слои с *Monotrypa carbonica*. Характерные мшанковые комплексы, виды-индексы значимы для корреляции фаменско-турнейских отложений западной части АССО,

Казахстана, Монголии, Восточного Забайкалья, юго-западной части Западно-Сибирской платформы и Северо-Западного Китая.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Основные результаты исследования были представлены соискателем на международных и всероссийских совещаниях, конференциях и опубликованы в их тезисах и/или материалах: LII, LIII, LIV сессиях Всероссийского Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2006, 2007, 2008), Третьей Сибирской Международной конференции молодых ученых по наукам о Земле (Новосибирск, 2006), Первой Всероссийской конференции «Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография» (Казань, 2007), V Всероссийском литологическом совещании (Екатеринбург, 2008), II Всероссийской конференции «Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ» (Казань, 2009), Первой Международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов, посвященная памяти академика А.П. Карпинского (Санкт-Петербург, 2009), XV Международной конференции Международной Бриозоологической Ассоциации (Киль, 2010), IV и V Международных симпозиумах «Эволюция жизни на Земле» (Томск, 2010, 2018), Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Технологический форсайт» (Краснодар, 2014), Палеострате-2015 (Москва, 2015), XVIII и XIX Международных конгрессах по карбону и перми (Казань, 2015; Кёльн, 2019), Международном совещании «Верхнедевонские и каменноугольные карбонатные постройки и стратотипы границ» (Алматы-Туркестан, 2017). Монография по фаменским мшанкам западной части Алтае-Саянской складчатой области удостоена премии им. Х. Раусинга (2009).

По теме диссертации опубликовано 99 научных работ: из них 39 статей в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных Scopus, Web of Science, одна персональная монография, 17 статей и 42 публикации в Материалах или Тезисах докладов конференций.

*Личный вклад автора* заключается в следующем: соискателем лично проведен сбор и описание фактического материала из разных районов России (2003–2010 гг.), Бельгии, Германии (2013 г.) и Казахстана (2017–2018 гг.) (Рисунок 1); изготовлена большая часть ориентированных шлифов из фрагментов колоний мшанок, в дальнейшем сфотографированная и описанная. Дополнительно автором с 2005 по 2017 гг. изучались фаменско-турнейские таксоны мшанок по личным коллекциям О.П. Мезенцевой (СибГИУ) из окраин Кузбасса, А.М. Ярошинской (ТГУ) из Горного Алтая, И.А. Гречишниковой и В.Д. Лаврентьевой (ПИН) из Южного Закавказья, А.В. Пахневича (ПИН) из Центрального Девонского Поля Русской платформы, Т. Кампена (Т. Kumpen) (Масариков университет) из Богемского массива. Керновый материал из скважин юго-западной части Западно-Сибирской платформы был любезно предоставлен Г.А. Мизенсом (УрО РАН) в 2009–2010 гг. Обработанный соискателем материал происходит из 40 местонахождений (шести скважин и 34 обнажений) и насчитывает более 1200 экземпляров. В период с 2005 по 2015 г. в качестве сравнительного материала были изучены фаменско-турнейские мшанки Горного Алтая из музейных коллекций В.П. Нехорошева (ЦНИГРМузей) и К.Н. Волковой (ЦСГМ СО РАН), окраин Кузнецкого бассейна из коллекций В.Б. Тризны (ВНИГРИ) и И.П. Морозовой (ПИН), Казахстана из коллекций Т.Д. Троицкой (ПИН) и В.П. Нехорошева (ЦНИГРМузей), Азербайджана, Армении, Ирана, Афганистана из коллекций Р.В. Горюновой и В.Д.Лаврентьевой (ПИН), Германии из коллекций А. Эрнста (A.Ernst) (Сенкенбергский музей естественной истории). Аналитические данные по просмотренному музейному материалу также учтены в диссертации. Одновременно с оригинальными исследованиями фактического материала проводился анализ и обобщение многочисленных литературных источников.

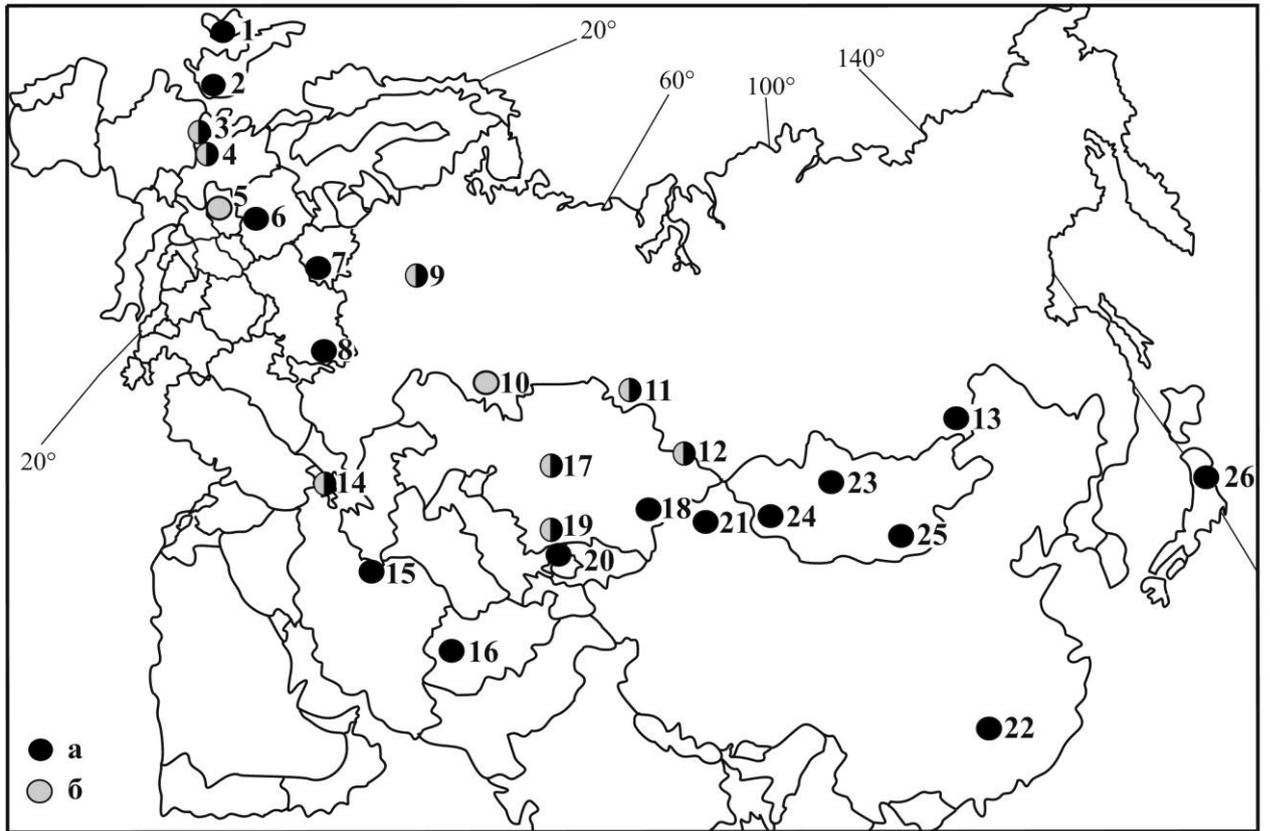


Рисунок 1 – География местонахождений фаменско-турнейских мшанок на территории Евразии, изученных предыдущими исследователями (а) и соискателем (б). Обозначения: 1 – Ирландия, 2 – Великобритания, 3 – Бельгия (Намюро-Динантский бассейн), 4 – Германия (Рейнские горы), 5 – Чехия (Богемский массив, Моравский Карст), 6 – Польша (Свентокшиские горы), 7 – Беларусь (Припятский прогиб), 8 – Украина (Днепровско-Донецкий бассейн), 9–13 Россия (9 – Центральное Девонское Поле Русской платформы, 10 – Южный Урал, 11 – юго-западная часть Западно-Сибирской платформы, 12 – западная часть Алтае-Саянской складчатой области (включая Рудный Алтай на территории Казахстана), 13 – Буреинский массив и Монголо-Охотская складчатая система Монголо-Охотского орогенного пояса), 14 – Азербайджан и Армения (Даралагезский массив), 15 – Иран, 16 – Афганистан, 17–19 Казахстан (17 – Центральный, 18 – Восточный, 19 – Южный), 20 – Узбекистан и Киргизия (Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня), 21–22 Китай (21 – Северо-Западный (Синьцзян-Уйгурский автономный район), 22 – Южный (провинция Хунань)), 23–25 Монголия (23 – Северная, 24 – Юго-Западная, 25 – Южная), 26 – Япония

Проанализированы и использованы результаты определений основных групп фауны (конодонтов, фораминифер, брахиопод, кораллов) из пограничных отложений девона-карбона разных регионов Евразии, опубликованные другими исследователями.

На этой основе автором проведен эволюционный, палеобиогеографический, биостратиграфический анализы и корреляция фаменско-турнейских отложений. Определения таксонов, аналитические исследования, интерпретация и обобщение данных также принадлежат автору. На основе собранных материалов и полученных результатов была определена цель и поставлены задачи, направленные на решение самостоятельно сформулированных научных проблем. Все иллюстрации к данной работе были выполнены соискателем.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, списка литературы и трех приложений. Работа изложена на 354 страницах, проиллюстрирована 52 рисунками, тремя текстовыми таблицами, 26 фототаблицами. Список литературы включает 497 наименований, в том числе 282 на иностранных языках.

**Благодарности.** Искреннюю признательность за разностороннюю и многолетнюю поддержку исследований автор выражает Я.М. Гутак (СибГИУ, Новокузнецк). Слова признательности адресованы О.П. Мезенцевой (СибГИУ, Новокузнецк) за приобщение к миру мшанок, а также за переданные образцы из окраин Кузнецкого бассейна и фотографии шлифов мшанок из салаирских разрезов. За предоставленный каменный материал, тематическую литературу автор благодарен Г.А. Мизенсу (УрО РАН, Екатеринбург), консультации по мшанкам Восточного Забайкалья – Л.И. Попеко (ИТиГ ДВО РАН, Хабаровск); тесное сотрудничество – А.Л. Анфимову (УрО РАН, Екатеринбург), Н.А. Кучевой (УрО РАН, Екатеринбург), Т.И. Степановой (УрО РАН, Екатеринбург).

Неоценимую помощь и консультации по вопросам систематики и морфологии мшанок оказала Р.В. Горюнова (ПИН, Москва). Особая благодарность адресуется Л.А. Висковой (ПИН, Москва) за критический просмотр рукописи. За предоставленные возможности изучения музейных коллекций автор благодарен О.Б. Вейс (ПИН, Москва), О.А. Родиной (ИНГГ СО РАН, Новосибирск), Л.Г. Пороховниченко, Н.И. Савиной (ТГУ, Томск), П. Конигсхофу (P. Köenigshof) (Сенкенбергский музей естественной истории, Франкфурт-на-Майне), личной коллекции – В.Д. Лаврентьевой, А.В. Пахневичу (ПИН, Москва). За содействие в организации работы с коллекциями ВНИГРИ, ЦНИГРМузея и ценную литературу автор признателен Л.В. Нехорошевой (ВНИИОкеангеология, Санкт-Петербург). Коллегам В.А. Антоновой (СибГИУ, Новокузнецк), Р.В. Савицкому и М.Ф. Габовой (ТФГИ по Сибирскому федеральному округу, Новокузнецк), О.А. Родиной (ИНГГ СО РАН, Новосибирск), Родыгину С.А. (ТГУ, Томск) автор благодарен за совместные полевые работы в 2004–2010 гг. и помощь в поиске необходимых данных. Коромысловой А.В. (ПИН, Москва) и Федорову П.В. (СПбГУ, Санкт-Петербург) признательна за совместные микротомографические исследования мшанок.

Сердечную благодарность автор выражает А.Эрнсту (A. Ernst) (Гамбургский университет, Гамбург) за поддержку идей, плодотворное сотрудничество и всестороннюю помощь, Э. Поти (E. Poty) (Льежский университет, Льеж), Б. Моттеквину (B. Mottequin) (Королевский Бельгийский институт естественных наук, Брюссель), Х.-Г. Хербигу (H.-G. Herbig) (Кёльнский университет, Кёльн) за познавательные экскурсии по пограничным отложениям девона-карбона Намюро-Динантского бассейна и Рейнских гор, за сотрудничество при обработке данных и предоставленные для изучения рабочие коллекции. Изучение турнейских мшанок Чехии было бы невозможно без содействия Ю. Калводы (J. Kalvoda) и Т.Кампена (T. Kumpán) (Масариков университет, Брно). Посещение южнокаратауских

разрезов с А.Е. Зориным, Д.Н. Ельниковым (ТОО АГП ПСЭ, Алматы), В.Я. Жайминой и В.Г. Жемчужниковым (Институт геологических наук им. Сатпаева, Алматы) дало ценный материал для исследования. Консультации А.С. Алексеева (МГУ, Москва) значительно улучшили содержательность и целостность работы.

Самые глубокие слова благодарности выражаю Т.И. Толоконниковой и А.А. Толоконникову, родительская любовь которых позволила мне лично состояться.

## Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МШАНОК ИЗ ПОГРАНИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ДЕВОНА-КАРБОНА

### 1.1. История исследования фаменско-турнейских мшанок

Зарождение интереса к познанию мшанок как самостоятельному объекту исследования приходится на первую половину XIX столетия [Ehrenberg, 1831]. Несмотря на длительный процесс накопления данных о типе *Bryozoa Ehrenberg, 1831*, объем сведений о них из отложений верхнего девона-нижнего карбона значительно уступал до недавнего времени объему информации из других стратиграфических интервалов. В Северной Америке мшанки известны из отложений фаменского [Fritz, 1944; Prezbindowski, Anstey, 1978] и турнейского ярусов [Ulrich, 1882, 1883, 1884, 1890; Snyder, 1991a, b], в Западной Австралии из формации Файерфилд (Fairfield) [Ross, 1961], соответствующей объему конодонтовой зоны *praesulcata* (устное сообщение Т. Беккера (T. Becker), 2010). В настоящее время сведения о фаменско-турнейских мшанках, обнаруженных в местонахождениях на территории современной Евразии, характеризуются наибольшей полнотой по сравнению с данными по другим континентам мира. Они позволяют выделить три основных периода в истории изучения мшанок позднего девона-раннего карбона. В настоящей главе названия таксонов мшанок оставлены в том виде, в котором они были изначально определены их авторами с целью сохранения хронологического принципа. Актуальные названия видов отражены в последующих главах диссертации.

*Первый период* (начало XIX–первая половина XX века). Первые упоминания о присутствии мшанок в разрезах нижнего карбона встречаются в пионерных работах по изучению геологии Великобритании, Ирландии [Phillips, 1836; M'Coу, 1844; Whidborne, 1895], Бельгии [Koninck, 1842-1844] и Рудного Алтая [Tchihatcheff, 1845] (Рисунок 1). Сетчатые колонии фенестратных мшанок обычно сразу привлекали внимание исследователей

при осмотре обнажений (Рисунок 2а). Однако их описания сводились, в лучшем случае, к краткой характеристике визуально наблюдаемых особенностей колоний. Из-за внешнего сходства колоний к одному таксону относили совершенно разные морфотипы, рассматриваемые сегодня в составе неродственных видов, родов и зачастую семейств. Ветвистые и инкрустирующие колонии мшанок из-за их невзрачного вида и весьма малых размеров практически не были востребованы (Рисунок 2б, в).

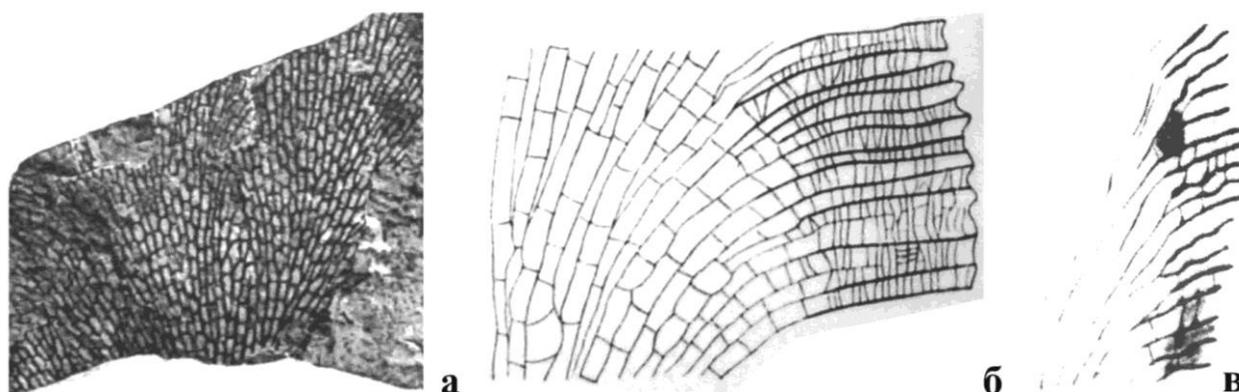


Рисунок 2 – Некоторые изображения позднедевонских и раннекаменноугольных мшанок, помещенные в публикациях начала XIX века и первой половины XX века: **а** – колония *Fenestella* aff. *polyporata* (Phillips, 1836) [Demanet, 1938, pl. II, fig. 7a]; **б** – продольное сечение *Lioclema soulni* Nekhoroshev, 1925 [Нехорошев, 1925в, pl. XXIV, fig. 13]; **в** – продольное сечение *Stenopora tenuipora* Lee, 1912 [Lee, 1912, pl. XV, fig. 6]

Прогресс в изучении ископаемых мшанок наметился после введения микроскопического метода их исследования в прозрачных ориентированных шлифах. Впервые данный метод применили при описании ветвистых и массивных колоний ордовикских мшанок, рассматриваемых тогда в качестве кораллов [Nicholson, 1876, 1879]. В США с 80-х гг. XIX столетия предложенный способ исследования служил базой не только для накопления обширных знаний по палеозойским мшанкам, но и признания этой группы беспозвоночных ценной для стратиграфии [Ulrich, 1890; Bassler, 1939].

В начале XX столетия европейская литература содержала описания внешнего облика колоний единичных турнейских видов мшанок из

Ирландии [Lee, 1912], Бельгии [Maillieux, 1933; Demanet, 1938; Kaisin, 1942] и фаменско-турнейских видов из Германии и Польши [Nekhoroshev, 1932]. На территории бывшего СССР в это время проводились интенсивные геологосъёмочные работы и поиски углеводородного сырья. Одним из районов детального геологического изучения стал Кузнецкий каменноугольный бассейн (Кузбасс) и его окраины. Обнаруженные здесь мшанки отличались большим таксономическим разнообразием. Однако более двух десятков фенестратных видов было описано преимущественно по внешним признакам колоний [Петц, 1901; Толмачев, 1915, 1931], что делает их практически не пригодными для современных сравнений, помимо таксонов переописанных позже В.П. Нехорошевым [1956]. Дальнейшее изучение этого же района показало наличие в «переходных девонско-каменноугольных» отложениях легко диагностируемого вида мшанок *Lioclema souniha* Nekh., 1925 [Нехорошев, 1925в, стр. 911], а в нижнекаменноугольных – 21 вида (в том числе восьми новых) из 12 родов четырех отрядов [Нехорошев, 1924]. Половину раннекаменноугольного мшанкового комплекса Кузбасса составляли североамериканские виды, описанные из слоев кеокук-варсау [Ulrich, 1882, 1883, 1884, 1890]. Согласно современным представлениям [Ettensohn, 2009] указанные слои соответствуют турнейскому и нижней части визейского яруса. Обилие североамериканских видов в кузбасской ассоциации мшанок объясняется отсутствием на тот период времени специальной литературы по другим регионам мира. Единичные виды были обнаружены в этот период изучения в верхнем девоне Горного Алтая [Краснопеева, 1935].

Во время геологической съемки на Рудном Алтае В.П. Нехорошевым в полевых условиях среди однородных зеленовато-серых глинистых сланцев были выделены слои с обильными мшанками из семейства *Reteporinae*. Эти слои имели узкое вертикальное и широкое латеральное распространение в брахиоподовой и ретепориновой толщах тарханской свиты [Нехорошев,

1925а, б]. Производственная необходимость расчленения отложений, богатых мшанками, способствовала активным поискам подходящих методов их изучения. После неудачных попыток исследования скелета колоний путем соскабливания, протравливания кислотами В.П. Нехорошев ознакомился с работами вышеупомянутых американских бризоологов. В результате обработки обширного каменного материала, собранного с территории Горного и Рудного Алтая, Монголии, он усовершенствовал ставший впоследствии традиционным микроскопический метод исследования ископаемых мшанок в строго ориентированных шлифах. В это же время им были предложены дополнительные замеры микроструктур для представителей всех отрядов и формула, отражающая соотношение прутьев/петель/ячеек для фенестратных мшанок. Кроме того, В.П. Нехорошев существенно доработал терминологию для всего типа Bryozoa [Нехорошев, 1926, 1932, 1948а]. Все сделанные им нововведения давали возможность составлять более полноценные описания видов на основе знаний о внутреннем строении колоний и использовать мшанки в биостратиграфических, палеогеографических и палеоэкологических построениях. С применением всех новых разработок за этот период были описаны два десятка видов верхнетурнейских мшанок Южного Казахстана [Никифорова, 1948, 1950], Узбекистана и Киргизии [Никифорова, 1926, 1933, 1948].

*Второй период* (50-е–90-е годы XX века) изучения фаменско-турнейских мшанок был связан с возросшей потребностью в разработке региональных стратиграфических схем и проведения межрегиональных корреляций. Однако в Европе работы с подробными описаниями мшанок рассматриваемого стратиграфического интервала во втором периоде практически неизвестны. Имеются только единичные публикации, посвященные ревизии турнейско-визейских мшанок *Rhabdomeson rhombiferum* (Phillips, 1836) и *Fistulipora incrustans* (Phillips, 1836) [Bancroft,

Wyse Jackson, 1995; Wyse Jackson, Bancroft, 1995], описанию нового вида *Rhabdomeson progracile* Wyse Jackson, Bancroft, 1995 и перечню видового состава мшанок из отложений турне-нижнего визе (подъярус Courseyan-Chadian) Англии и Ирландии без их описания [Wyse Jackson, Buttler, 1994].

В азиатской части континента мшанки рассматриваемого интервала привлекли большее внимание исследователей. Первый перечень фаменских мшанок Нахичеванской автономной республики Азербайджана и Армении опубликован в обзоре В.Д. Лаврентьевой [1985]. Выделенные в Южном Закавказье мшанковые ассоциации рассматривались с привязкой к брахиоподовым зонам: *Mesoplica meisteri*, соответствующей в публикации В.Д. Лаврентьевой 1985 года нижнему фамену, *Cyrtospirifer ramificus-Enchondrospirifer gharensis* – верхней части фаменского яруса, *Paurogastroderhynchus nalivkini* – самым верхам девона. В этом же году Р.В. Горюновой [1985] описан новый вид *Pseudoascopora valentinae* из верхнефаменских отложений Южного Закавказья. В нерасчлененных турнейско-визейских отложениях Афганистана установлено 10 видов разнообразных мшанок, из которых три вида приведены в открытой номенклатуре [Termier, Termier, 1971]. Фаменские мшанки западных отрогов Тянь-Шаня изучались М.Б. Орловским [1961, 1962]. Им выделено девять новых видов трепостомат из родов *Anomalotoechus* Duncan, 1939, *Atactotoechus* Duncan, 1939, *Schulgina* Morozova, 1957, *Stereotoechus* Orlovskij, 1961, *Leptotrypella* Vinassa et Regny, 1921, распространенных в Чаткало-Нарынской зоне Тянь-Шаня. Описанные Орловским единичные виды из рода *Stereotoechus* [Орловский, 1961] были отнесены к роду *Schulgina* [Троицкая, 1970] и кроме того род *Stereotoechus* указывался младшим синонимом рода *Anomalotoechus* [Астрова, 1978, стр. 119]. Перечень новых видов этих родов приведен в автореферате кандидатской диссертации Орловского [1962] и его совместных с коллегами статьях [Орловский, Поярков, 1962; Модзалевская, Орловский, 1968].

Многочисленные и разнообразные нижнекаменноугольные мшанки были впервые обнаружены в Центральном Казахстане [Нехорошев, 1953]. В монографии «Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири» [Нехорошев, 1956] наряду с систематическим описанием мшанок приведено их стратиграфическое и географическое распространение в четырех крупных районах исследования в пределах территории СССР (Кузнецкий бассейн, Рудный Алтай, Томская область, Восточное Забайкалье). В работе обобщены результаты тщательного многолетнего исследования мшанок тарханской свиты Рудного Алтая. Для каждой из её толщ установлен характерный мшанковый комплекс. Для брахиоподовой толщи тарханской свиты, соответствующей «этрениским слоям» [Нехорошев, 1956, стр. 10] наиболее специфичны мшанки: *Cyclotrypa gigantea* Nekh., *Batostomella longipora* Nekh., *Tabulipora stellata* Nekh., *T. membranacea* Nekh., *Fenestella triangularis* Nekh., ретепориновой (низы-середина турне согласно В.П. Нехорошеву) – *Cyclotrypa laminata* Nekh., *Tabulipora incrustans* Nekh., *Fenestella longa* Nekh., *Reteporina altaica* Nekh., *R. minima* Nekh., *Semicoscium intermedium* Nekh., *Hemitrypa altaica* Nekh., *Nikiforovella alternata* Nekh. Нехорошев В.П., сравнив выделенные мшанковые комплексы тарханской свиты Рудного Алтая с таковыми из Кузбасса, Восточного Забайкалья и зарубежной Европы, пришел к заключению о наибольшем сходстве рудноалтайских и забайкальских комплексов мшанок [Нехорошев, 1956].

Результаты исследования дополнительных сборов фаменских мшанок Восточного Казахстана [Троицкая, 1960, 1963] позже вошли в состав еще одной капитальной монографии «Девонские мшанки Казахстана» [Троицкая, 1968]. В работе описано 32 фаменских вида, преимущественно установленных впервые. Автором монографии отмечался высокий эндемизм мшанок на видовом уровне, кратко рассматривались их экология и стратиграфическое значение. В более поздней публикации того же исследователя описано два новых рода *Triplopora* Troizkaya, 1970 и

*Eodyscritella Troizkaya*, 1970 [Троицкая, 1970]. Накопление значительного объема данных позволило Т.Д. Троицкой выделить характерные комплексы фаменских и турнейских мшанок Казахстана для региональных горизонтов стратиграфической шкалы. Мейстеровский горизонт нижнего фамена охарактеризован девятью видами восьми родов, еще восемь видов мшанок определены в открытой номенклатуре [Троицкая, 1979]. Для сульфидерового горизонта среднего фамена приведен комплекс из 57 видов, в том числе 12 из них также описаны в открытой номенклатуре [Троицкая, 1975а]. Симоринский горизонт охарактеризован 10 видами (два из них идентифицированы лишь до рода), кассинский горизонт – 15 видами, из которых шесть определены только до родового уровня [Троицкая, 1975б]. По современным представлениям граница симоринского и кассинского горизонтов соответствует границе девона-карбона [Решение ..., 1991; Сергеева, 2005; Верхнедевонско-каменноугольные ..., 2017]. Троицкая Т.Д. возраст отложений симоринского горизонта рассматривала как раннетурнейский [Троицкая, 1975б].

В 1977 году выходит еще одна работа В.П. Нехорошева [1977], в которой из фамена Центрального Казахстана описано 15 новых видов. Один новый род мшанок с типовым видом *Tamaroclema troizkayae* Gorjun. описан отсюда позже Горюновой [1992]. Перечень фаменских видов мшанок Казахстана и западных отрогов Тянь-Шаня без каких-либо систематических описаний представлен в тезисах доклада А.Г. Пламенской и Ф.А. Исабаевой [1986].

В результате многолетних работ Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, начатых в 70-х годах прошлого века, был накоплен богатый материал по палеозойским мшанкам Монголии, в том числе и по турнейско-визейским. Данные о них вошли в совместную монографию Р.В. Горюновой и И.П. Морозовой [1979]. Позже в отложениях турнейского яруса Южной Монголии были обнаружены еще два новых вида

– *Megacanthoporina composita* Moroz. и *Nikiforovella novella* Ariun. [Ариунчимэг, Морозова, 1992]. Всё известное на конец XX века таксономическое разнообразие турнейских мшанок Монголии отражено в кандидатской диссертации Я. Ариунчимэг [1995].

На территории Китая мшанки рассматриваемого стратиграфического интервала были описаны из южной и северо-западной частей страны. Первые находки ниже-среднефаменских мшанок приурочены к отложениям формации Ксикуангшан (*Xikuangshan*) провинции Хунань (*Hunan*) Южного Китая [Yang, 1950]. Они представлены четырьмя новыми видами из родов *Atactotoechus*, *Monotrypa* Nicholson, 1879 и *Diplotrypa* Nicholson, 1879. Позднее в отложениях этой же формации обнаружены трепостоматы, отнесенные к десяти новым видам и четырем новым эндемичным родам [Yang, Hu, 1981]. Обобщением данных об южно-китайских мшанках из пограничных отложений девона-карбона стала коллективная монография «*Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of central Hunan*» [Yang et al., 1988]. С учетом уже опубликованных таксонов из формации Ксикуангшан в ней описано 40 фаменских видов. Китайскими исследователями предложено деление формации на две мшанковые зоны (снизу вверх): *Loxophragma multiseptatum*–*Sinoatactotoechus hunanensis* и *Schulgina punctata*–*Rhombopora biseptata*. По современным представлениям возраст формации Ксикуангшан охватывает конодонтовые зоны *upper crepida*–*upper marginifera* [Ma, Sun, 2008].

В монографии китайских бриозологов приведены первые данные о мшанках формаций Шаодонг (*Shaodong*) и Менгонгао (*Menggongao*), возраст которых соотнесен позже со Струнием Западной Европы и охватывает конодонтовые зоны *expansa*–*praesulcata* [Ma, Sun, 2008]. В формации Шаодонг установлены две мшанковые зоны (снизу вверх): *Europora similomesoporis*–*E. peculiaris*, *Nicklesopora simulatrix*–*Coelotubulipora oblique* [Yang et al., 1988]. Семнадцать видов мшанок из этой формации

рассматривались авторами как раннекаменноугольные, но согласно современным представлениям их возраст следует считать позднедевонским. В отложениях Шаодонг найдены мшанки двух новых родов *Europora* и *Coelotubulipora* в составе нескольких видов и подвидов. В формации Менгонгао выделены мшанковые слои с *Nicklesopora tabulata*–*Coelotubulipora bicurva*, *Saffordotaxis implicata*–*Euthyrhombopora hunanensis*. Отложения турнейского возраста в Южном Китае отнесены к формации Лиуджатанг (*Liujiatang*) регионального подъяруса Аикуний (*Aikuanian*). Для них выделены следующие последовательные мшанковые зоны (снизу вверх): *Nicklesopora tabulata*–*Coelotubulipora bicurva*, *Saffordotaxis implicata*–*Euthyrhombopora hunanensis*, *Permofenestella mesoporasa*–*Tabulipora spinoseptata* (Yang et al., 1988). Турнейский комплекс мшанок представлен 29 видами. В нижнем турне обнаружены первые представители нового рода *Euthyrhombopora* Yang, Hu, Xia, 1988.

В северо-западной части Китая (Синьцзян-Уйгурский автономный район) в фаменских отложениях формации Хонгалеленг (*Hongguleleng*) установлен 41 вид (из них 22 новые) мшанок [Xia, 1997]. Изученные мшанковые комплексы этой формации привязаны к стандартным конодонтовым зонам. В интервале *early triangularis*–*early crepida* (по данным Xia, 1997) встречено пять новых видов и четыре формы, распространенные в сульфидером горизонте Казахстана. В конодонтовой зоне *middle crepida* установлено 19 видов мшанок, среди которых имеются виды, распространенные в фаменских отложениях Казахстана и франских отложениях Кузнецкого бассейна. Обеднение видового состава отмечено для конодонтовых зон *late crepida*–*late postera* и *early expansa*. В каждом из указанных интервалов встречено только по три вида мшанок. Позднефаменские мшанки того же района Китая описаны в 1999 году [Lu, 1999]. Они представлены 37 видами 24 родов, из них новыми являются 14 видов и один род *Junggarotrypa* Lu, 1999. Китайским бризоологом

указывался предположительный Этрен-турнейский возраст изученных мшанок и близость систематического состава к мшанкам Рудного Алтая, Кузнецкого бассейна и Казахстана.

В Японии в отложениях нижней части Оми лаймстоун (Omi limestone), коррелируемых со Струнием зарубежной Европы, обнаружены единичные виды из космополитных родов *Lioclema* Ulrich, 1882, *Fistulipora* M'Coey, 1849 и *Fenestella* Lonsdale, 1839 [Sakagami, 1962].

Во второй половине прошлого столетия особенно крупные успехи в изучении палеозойских мшанок были достигнуты советскими палеонтологами из научно-исследовательских институтов Москвы и Санкт-Петербурга – ПИН РАН, ВСЕГЕИ, ВНИГРИ. В этих учреждениях до настоящего времени хранятся обширные тщательно обработанные коллекции палеозойских мшанок, постоянно пополнявшиеся новыми сборами во время геологических исследований различных территорий бывшего Советского Союза.

Наиболее представительные коллекции фаменско-турнейских мшанок были собраны в этот период из окраин Кузнецкого бассейна, относящегося к западной части Алтае-Саянской складчатой области (АССО), Буреинского массива и Верхнеамурской зоны Монголо-Охотского орогенного пояса (МООП). Из курундусской свиты (нижний фамен) северо-западной окраины Кузнецкого бассейна было описано четыре новых вида *Lioclema numerosum*, *L. ivanovae*, *Schulgina nesterenkoae*, *Rhombopora mariae* [Морозова, 1961]. Мшанки из отложений абышевской зоны окраин Кузнецкого бассейна изучались В.Б. Тризной. Ею установлено 11 видов из карбонатных отложений, обнажающихся по берегам рек Тыхта и Иня между деревнями Катково и Васьково [Тризна, 1958]. В каменном материале из 15 разрезов и двух скважин, вскрывших отложения тайдонского и фоминского горизонтов турнейского яруса, В.Б. Тризна выделила около 100 видов мшанок. На основе анализа изменений таксономического состава ею сделано первое обобщение

о географическом и временном распространении турнейских мшанок в пределах осадочного бассейна Кузнецкой котловины и отмечено значительное сходство мшанковых ассоциаций окраин Кузбасса, Казахстана, Восточного Забайкалья и США [Тризна, 1958]. Следует отметить, что в связи с изменением положения границы девона-карбона возраст видов мшанок, описанных В.Б. Тризной из абышевской зоны, стал считаться более древним – девонским [Толоконникова, 2009б; Gutak et al., 2011].

Разнообразные мшанки (48 видов 31 рода четырех отрядов) встречены в турнейских отложениях Буреинского массива и Верхнеамурской зоны МООП [Нехорошев, 1956; Котляр, Попеко, 1967; Попеко, 1977]. Всеми исследователями этого региона подчеркивалось наличие общих видов с мшанковой фауной Казахстана, окраин Кузнецкого бассейна и США. В результате многолетнего исследования каменноугольных отложений этого сегмента МООП Л.И. Попеко были установлены последовательно сменяющие друг друга мшанковые ассоциации и их пространственное распространение [Попеко, 1995]. В турнейском ярусе выделены четыре мшанковые зоны: *Qudrisemicoscium intermedium*–*Arborocladia argolensis* (нижнее турне, низы павловского горизонта), *Polyporella spininodata* (нижнее турне, средняя часть павловского горизонта), *Fenestella zabaikalica* (нижнее турне, верхи павловского горизонта), *Polypora zvonkovaе* (верхнее турне, ямкунский горизонт).

О фаменско-турнейских мшанках других районов СССР известны разрозненные данные. Из франско-нижнефаменских отложений юго-восточной части Горного Алтая описаны трепостоматные мшанки *Pseudobatostomella majuscula* Volk., 1974, *Minussina akkayensis* Volk., 1974 и *Lioclema ramosa* Nekh., 1948 [Волкова, 1974]. В отложениях юргинской свиты средне-позднефаменского возраста Томь-Колыванской зоны (западная часть АССО) зарегистрированы первые находки фенестратных мшанок, определенных преимущественно в открытой номенклатуре [Краевская, 1960].

Описания задонско-лебединских мшанок (нижний-средний фамен) из центральной части Русской платформы составлены В.Д. Лаврентьевой [1970, 1974]. В многочисленных образцах из 11 местонахождений, локализованных в бассейнах рек Дона и Оки, встречено всего шесть видов из родов *Anomalotoechus*, *Leptotrypa* Ulrich, 1883 и *Leptotrypella* Vinassa de Regny, 1920, относящихся к отряду *Treplostomata*. Такое низкое таксономическое разнообразие объяснялось неблагоприятными условиями среды обитания, связанными, по мнению Лаврентьевой, с «...мелководностью бассейна, ... периодическим опреснением и сокращением связей с другими более открытыми бассейнами» [Лаврентьева, 1974, стр. 45]. В малевском и упинском горизонтах (нижнее турне) Центрального Девонского поля (ЦДП) установлены три вида мшанок: *Leptotrypa fistulosa* Lavr., 1970, *L. crassimularis* Lavr., 1970 и *Rectifenestella cesteriensiformis* (Nekh., 1956) [Лаврентьева, 1970, 1974]. В Донецком бассейне изучением мшанок в 60-х годах XX столетия занималась Н.Н. Дунаева. Из новотроицкого горизонта (зона  $C_1^t a$ ) ею описано два новых рода с типовыми видами *Aisenvergia cylindrica* и *Volvovachia distincta* (Дунаева, 1964). Кроме них установлены еще два вида *Leptotrypa singularis* Dun. и *Fenestella karakubensis* Nikif. [Дунаева, 1964, 1969].

Появившиеся в начале второго периода сведения о фаменско-турнейских мшанках СССР вошли в состав сводных статей и монографий, опубликованных во второй половине XX столетия. Наиболее значимые из них рассмотрены ниже. В единственной публикации, посвященной развитию типа *Vruzoa* на границе девона-карбона, проанализированы видовые и родовые комплексы мшанок из разных районов СССР [Лаврентьева, Пламенская, 1988]. Авторами этой работы отмечались два рубежа в развитии мшанок. Первый (на границе фамена-Этрена) был связан с вымиранием девонских трепостомат и фаменских видов из других отрядов. Второй установлен в основании конодонтовой зоны *Siphonodella sulcata*, где

фиксировалось доминирование фенестрат. Положение границы девона-карбона по мшанкам исследователи приурочивали к расцвету фенестрат. Следует отметить, что аналоги слоев Этрэн в СССР на тот период времени относили к каменноугольной системе.

Анализ мшанковых комплексов из разных стратонев девона и карбона обусловил появление ряда палеогеографических реконструкций. Сравнительно подробные палеогеографические построения по разным фаунистическим группам, в том числе и мшанкам, были сделаны для фамена и турне Кузнецкого бассейна (Рисунок 3) [Бельская, 1960; Сарычева и др., 1963].

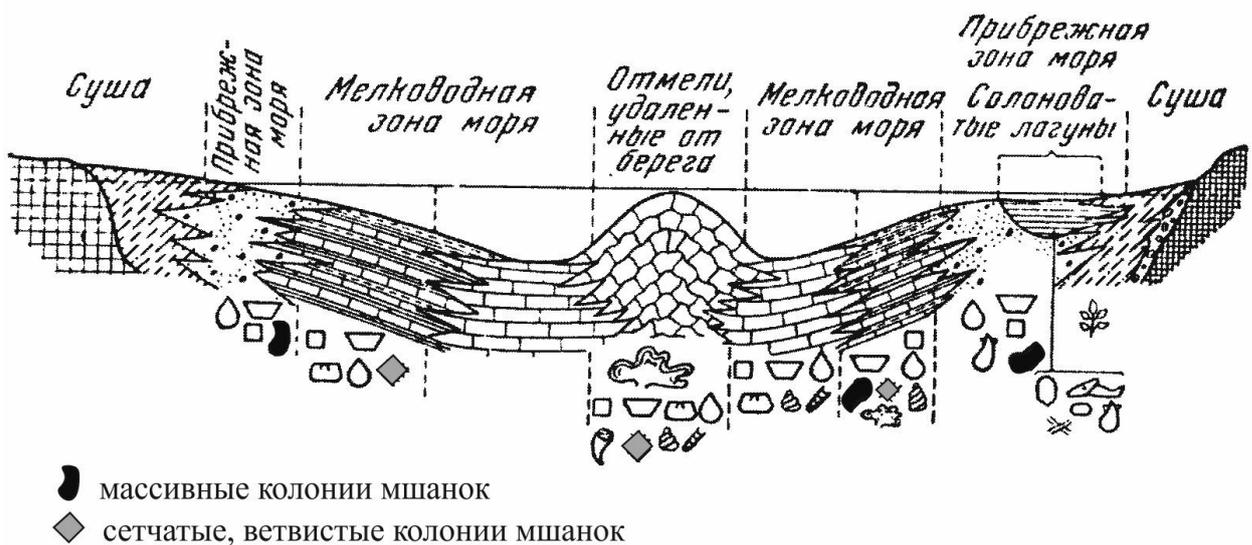


Рисунок 3 – Приуроченность разных колоний мшанок к морским осадкам нижнего фамена в Кузнецкой котловине [по Бельской, 1960 с упрощениями]

Для раннего карбона на основе анализа состава мшанковых ассоциаций были выделены Южно-Сибирская и Казахстанская фаунистические провинции [Нехорошев, 1948б, 1957]. Комплексный анализ каменноугольной фауны территории Советского Союза продемонстрировал некоторые расхождения палеогеографического районирования по разным ископаемым организмам, включая мшанки [Эйно́р и др., 1964]. Сами же исследователи

данный факт увязывали с различной степенью изученности территорий, неравномерностью латерального и вертикального распространения разных групп фоссилий.

Таким образом, второй период исследования фаменско-турнейских мшанок Евразии был ознаменован накоплением обширного блока данных об их систематическом составе, морфологии, биостратиграфическом потенциале, стратиграфическом и географическом распространении, который, однако, характеризовался крайней неравномерностью. Для детально изученных территорий (Казахстан, российская часть МООП, Южный и Северо-Западный Китай) по мшанкам установлены последовательно сменяющиеся комплексы, слои и даже зоны. В других регионах скудные данные не предоставляли практически никаких возможностей для их практического использования.

*Третий период* (начало XXI века–ныне). Этот период в истории изучения фаменско-турнейских мшанок характеризуется необходимостью корректировки и повышения детальности палеонтологического наполнения существующих стратиграфических схем, комплексным подходом к изучению отложений, расширением спектра современных технических средств, используемых для палеонтологических работ. Разнообразие европейских мшанок пополнилось за счет публикации ряда работ по Ирландии, Германии и Бельгии. В двух статьях П. Вайс Джексона [Wyse Jackson, 2001, 2006] освещаются вопросы систематической принадлежности каменноугольных мшанок без их описания. Одна статья посвящена видовому разнообразию рода *Stenophragmidium* Bassler, 1952 с морфологической характеристикой двух турнейских видов *S. wexfordensis* (Lee, 1912) и *S. hibernicum* Cleary, Wyse Jackson, 2007 без уточнения возраста [Cleary, Wyse Jackson, 2007]. Рассмотрены фенестратные мшанки из турнейско-визейских отложений Ирландии [Wyse Jackson et al., 2006]. Опубликован ревизованный список турнейско-визейских мшанок из работы В.П. Нехорошева 1932 года [Weber,

Wyse Jackson, 2006]. Вышла статья с описанием новой мшанки *Eridopora singula* Morozova, Veis, 2006 из верхнетурнейских отложений Свентокшских гор Польши [Morozova et al., 2006]. Еще один вид эридопор *E. moravica* Tolokonnikova, Kalvida, Kumpan, 2017 был обнаружен в нижнем турне Моравского Карста Чехии [Tolokonnikova et al., 2017]. Три вида этренских мшанок – *Dyscritella* sp., *Stenophragmidium velbertensis* Ernst, Herbig, 2010, *Nikiforovella gracilis* Ernst, Herbig, 2010 были описаны из отложений формации Вельберт (Velbert) северо-западной Германии [Ernst, Herbig, 2010]. В верхней части этой же формации, сопоставляемой с отложениями Струния, в последние годы найдены 14 видов мшанок. Из них три отнесены к новым родам *Velbertopora*, *Ratingella* и *Rhenishella* [Tolokonnikova et al., 2014a; Ernst et al., 2015a]. Перечень турнейско-визейских видов мшанок Бельгии без описательной части приведен в работе P.N. Wyse Jackson [2006]. Из средне-, верхнефаменских отложений Динантского синклинория было описано семь эндемичных видов мшанок [Tolokonnikova et al., 2015a]. У одного из них выявлены микроструктуры, ранее для палеозойских мшанок неизвестные. В турнейских отложениях упомянутой выше страны обнаружено 10 видов, из которых только *Rectifenestella rudis* (Ulrich, 1890) распространена за её пределами [Tolokonnikova et al., 2015b].

Новый вид *Nicklesopora? gorobtsovensis* Push., 2007 обнаружен в нижнефаменских отложениях (нерасчлененные задонско-елецкие отложения) Днепровско-Донецкого прогиба на территории Украины [Пушкин, 2007]. В Припятском прогибе (Беларусь) фаменские мшанки из родов *Schulgina*, *Leptotrypella*, *Leptotrypa* [Пушкин, 2007] установлены в отложениях задонского (конодонтовая зона *triangularis-crepida*), елецкого надгоризонтов (конодонтовая зона *early-middle rhomboidea*) и петриковского горизонта (конодонтовая зона *late rhomboidea*) [Стратиграфические схемы., 2010].

Новым районом местонахождения верхнетурнейско-визейских мшанок в Евразии стала юго-западная часть Западно-Сибирской платформы. Первое

сообщение о них появилось в материалах Всероссийской научной конференции «Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография» в 2007 году [Мезенцева, 2007]. В верхнетурнейско-визейских известняках Косолаповской подзоны Урало-Обской зоны, вскрытых скважиной С-310, обнаружено шесть видов, установленных изначально в североамериканских, казахстанских и кузбасских мшанковых ассоциациях. В результате изучения каменного материала из скважин Курган-Успенская 1, Восточно-Курганская 44 из верхнетурнейских отложений Уватской подзоны Обь-Тазовской зоны Западно-Сибирской платформы описано более 25 видов мшанок, из которых семь новых [Tolokonnikova, 2012; Толоконникова, 2011, 2014а, 2015в]. Высокая доля общих видов мшанок из турне-визе юго-западной части Западно-Сибирской платформы с одновозрастными комплексами Казахстана и окраин Кузбасса позволила предположить сообщение морских бассейнов в начале миссисипия. Аналогичная тенденция прослежена по брахиоподам и фораминиферам [Мизенс и др., 2011; Степанова и др., 2011]. В литературе появляется первая информация о позднефаменских мшанках Уватской подзоны Обь-Тазовской зоны [Толоконникова, 2012в]. Мшанковая ассоциация, описанная из керна скважины Восточно-Курганская 49, насчитывает 11 видов 11 родов. Вся встреченная позднедевонская биота (мшанки, фораминиферы, брахиоподы, водоросли) указанного района исследования весьма схожа по видовому составу с казахстанской [Мизенс и др., 2011].

Кроме юго-западной части Западно-Сибирской платформы первые сведения о мшанках из пограничных отложений девона-карбона (гумеровский горизонт) получены и по Южному Уралу. Редкие фрагменты колоний мшанок обнаружены на западном склоне южной части Уральских гор. Они принадлежат девяти видам из семи родов, включая шесть видов, установленных в открытой номенклатуре [Tolokonnikova, 2011]. Три вида из южноуральской мшанковой ассоциации изначально были описаны из самых

верхов фамена в Германии и Кузбассе (*Nikiforovella* cf. *gracilis* Ernst, Herbig, 2010, *Spinofenestella* cf. *abyschevoensis* (Trizna, 1958) соответственно) и из верхнего турне Казахстана (*Filites trapezoides* (Nekh., 1956)).

В начале XXI века из брахиоподовой зоны *Ardiviscus meisteri*–*Cyrtiopsis armenica* (низы фаменского яруса) Южного Закавказья описан новый вид *Anomalotoechus pervulgatus* Lavr. [Лаврентьева, 2001]. Разнообразие мшанок этого региона увеличилось за счет двух новых позднефаменских видов *Primorella remota* Gor. и *Pseudoascopora subtilis* Gor. и шести турнейских [Горюнова, Лаврентьева, 2007]. В отложениях, сопоставляемых с брахиоподовыми зонами *Paurogastroderhynchus nalivkini* и *Sphenospira julii*–*Spinocarinfera nigra* (верхи фамена), впервые встречены необычные криптостоматные мшанки из эндемичных родов *Geranopora* Gor., *Mysticella* Gor. новых семейств *Mysticellidae* и *Worthenoporidae* [Горюнова, 2007]. Доизучение рабочей коллекции В.Д. Лаврентьевой по Южному Закавказью позволило существенно пополнить таксономическое разнообразие фаменско-турнейских мшанок данного региона, установить общие таксоны с одновозрастными мшанковыми ассоциациями Русской платформы, Казахстана, западной части АССО, Восточного Забайкалья, Монголии, западных отрогов Тянь-Шаня [Толоконникова, 2015б, 2016а, б].

Две эндемичные мшанки из родов *Europora* Yang, Hu, Xia, 1988 и *Vidronovella* Gorjunova, 2006 обнаружены в аналогах слоев Этрэн в западном Афганистане [Горюнова, 2006]. В отложениях формации Геруд (*Geirud*) (конодонтовая зона *expansa*) на территории Ирана установлены два новых вида мшанок – *Ascopora geirudensis* Ernst, Mohammadi, 2009 и *Schulgina mutabilis* Troiz., 1975 [Ernst, Mohammadi, 2009]. В нижнефаменских отложениях центрального Ирана недавно обнаружено четыре вида, включая одного представителя нового рода *Zefrehopora* [Ernst et al., 2020]. Мшанковая фауна формации Бахрем (*Bahram*) однообразна, многочисленна по остаткам колоний и на 50% состоит из позднефранских таксонов.

Результаты многолетних исследований каменноугольных мшанок российской части МООП обобщены в монографии Л. И. Попеко [2000]. Систематическая часть этой работы содержит описания 10 фаменских, 11 турнейских видов и одного впервые установленного турнейского рода *Raissiella* Попеко, 2000. Особенности изменения таксономического состава мшанок во времени положены в основу уточнения ранее выделенных биостратиграфических подразделений. По сравнению с вариантом мшанковой шкалы 1995 года, зона *Polyporella spininodata* была переименована в зону *Pseudobatostomella minima* в связи с уточнением данных по распространению вида-индекса. В истории развития мелководной бентосной фауны обозначенного выше района выделен турнейско-ранневизейский этап. Мшанки на этом этапе представлены преимущественно полирегиональными видами, более характерными для Бореальной, чем для Тетической зоогеографической области [Попеко, 2000, стр. 81]. Наличие общих мшанковых видов позволило Попеко коррелировать между собой местные стратиграфические подразделения, а также провести межрегиональные сопоставления стратонів верхнего девона-нижнего карбона исследуемого района МООП, окраин Кузнецкого бассейна (Россия) и Рудного Алтая (Казахстан). Данные по мшанкам хорошо согласовались с результатами изучения брахиопод, криноидей и кораллов [Атлас..., 2002].

Первые данные о систематическом составе позднефаменских мшанок Юго-Западной Монголии были получены Я. Ариунчимэг [2000]. Из отложений самнуурулинской свиты ею описано шесть видов мшанок. Установлено, что мшанковый комплекс разреза Самнуур имеет общие таксоны с ассоциациями мшанок Центрального Казахстана, Рудного Алтая и Китая. Возросшее таксономическое разнообразие турнейских мшанок Монголии отражено в другой работе Я. Ариунчимэг [2005]. По палеозойским мшанкам Монголии вышла коллективная монография [Палеонтология Монголии, 2003а], в которой для фаменских и турнейских мшанок

приводятся обобщенные данные, взятые из предыдущих публикаций. Некоторые уточнения и дополнения по мшанкам пограничных отложений девона-карбона Монголии содержатся в докторской диссертации Я. Ариунчимэг [2010]. Мшанки верхнего подъяруса фаменского яруса представлены 12 видами 11 родов и характеризуют мшанковые слои с *Intraporora lanceolata*. Они содержат общие виды с одновозрастными комплексами мшанок Рудного Алтая, Центрального Казахстана, Северо-Западного Китая. В турнейских отложениях Монголии Я. Ариунчимэг [2010] впервые выделены следующие слои с мшанками: *Nematorpora afgana* (нижнее турне, барлаггольский комплекс северных и западных районов страны), *Pseudobatostomella minima* (среднее турне, таряцкий комплекс Северной Монголии), *Rhomborora simplex* (верхнее турне, багабаянуульский комплекс Южной Монголии). Для турнейских отложений установлено более 30 видов мшанок, большая часть которых приурочена к верхней части разреза.

По западной части АССО (в пределах российской территории) после более чем 30-летнего затишья возобновилось активное поступление новых данных. С 2003 года З.А. Толоконникова приступила к планомерному изучению как новых, так и ранее известных в литературе местонахождений фаменско-турнейских мшанок. Изначально её внимание было сосредоточено преимущественно на систематическом описании мшанок и характере их распределения по разрезам. К прежним спискам нижефаменских мшанок из окраин Кузнецкого каменноугольного бассейна было добавлено 17 видов (в том числе шесть новых) 13 родов ([Толоконникова, 2006б, 2007а, 2008, 2012а] и районов Горного Алтая – 22 вида (включая два новых) 13 родов [Толоконникова, 2008, 2010]. Комплекс позднефаменских (топкинских) мшанок окраин Кузбасса пополнился семью видами пяти родов, ранее здесь не известными [Толоконникова, 2007б, 2009б]. Подробную мшанковую характеристику получили отложения подонинского горизонта среднего-верхнего фамена окраин Кузнецкого бассейна, считавшиеся «немыми»

[Толоконникова, 2006а], и Томь-Колыванской области [Tolokonnikova, 2010]. Морские отложения верхней части подонинского горизонта содержат фрагменты колоний мшанок, относимых к 13 видам (девять новых) 12 родов. Позднетурнейская ассоциация мшанок Салаирского кряжа пополнилась еще одним новым видом *Paranicklesopora kuzbassica* Tolok., 2006 [Мезенцева, Толоконникова, 2006].

Выделение последовательности смены мшанковых комплексов в западной части АССО дало возможность рассмотреть региональные особенности развития мшанок в позднефранско-раннетурнейское время, а также проследить особенности их изменения на нижнем и верхнем рубежах фаменского века [Толоконникова, 2008; Gutak et al., 2008]. Анализ литературных данных и результатов исследований автора по изменению таксономического состава мшанок в западной части АССО в течение фаменского века позволил выделить четыре биостратиграфических подразделения в ранге слоев с мшанками. Слои с *Leioclema numerosum* характерны для самых низов фаменского яруса (косоутесовский горизонт), слои с *Megacanthopora glubokaensis* – для верхней части нижнего фамена (митихинский горизонт), слои с *Eridocampylus striatum*–*Atactotoechus cellatus* соответствуют верхам верхнего фамена (верхи подонинского горизонта), слои с *Monotrypa carbonica* характерны для отложений топкинского горизонта, рассматриваемого в качестве аналога Струния Западной Европы [Толоконникова, 2012б].

Использование биостратиграфического потенциала мшанок в региональной стратиграфии было продемонстрировано в работах по западной части АССО [Гутак, Толоконникова, 2008; Толоконникова, 2009б, в, 2012б, 2016в], юго-западной части Западно-Сибирской платформы [Мизенс и др., 2011] и другим регионам России [Tolokonnikova, 2017; Толоконникова, 2018б]. Составленная впервые филогенетическая схема начального развития рода *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 отразила

стратиграфическую значимость его видов для расчленения и корреляции фаменско-турнейских отложений отдельных районов Евразии, включая российские территории [Толоконникова, 2017a]. Мшанки как парастратиграфическая группа окаменелостей оказались полезными при выделении и сопоставлении местных стратиграфических единиц. Применение их в межрегиональной корреляции возможно при условии хорошей изученности и разнообразии комплексов. Эта идея неоднократно выражалась в трудах отечественных бризоологов [Нехорошев, 1948, 1956; Нехорошев, Модзалевская, 1966; Морозова, 1970; Волкова, 1974; Попеко, 1995] и подтверждается упомянутыми в тексте работами автора данной диссертации. Даже мелкие фрагменты колоний пригодны для определения систематической принадлежности вплоть до вида, а высокая частота встречаемости в отложениях морского генезиса и относительно быстрые эволюционные изменения делают мшанки востребованными в биостратиграфической практике.

Особый интерес представляет серия палеобиогеографических работ З.А.Толоконниковой. Первая статья освещала биогеографию и эволюцию трепостоматного рода *Minussina*, Morozova 1961, существовавшего в девонских палеобассейнах Подолии, Предчингизья и Алтае-Саянской складчатой области [Толоконникова, 2009д]. В последующей публикации рассматривалась палеобиогеография различных представителей типа *Bryozoa* в начале, середине и конце фаменского века [Толоконникова, 2009д], после дополненная совместной статьей с А. Эрнстом [Tolokonnikova, Ernst, 2010]. В этих работах были установлены виды и роды, имеющие в самом конце девона значительное латеральное и ограниченное вертикальное распространение. Кластерные диаграммы, иллюстрирующие текст статьи [Tolokonnikova, Ernst, 2010], показали наличие свободного сообщения между определенными морскими бассейнами на каждом исследуемом временном отрезке. Казахстан оказался ключевым центром в миграции фаменской

мшанковой биоты [Толоконникова, 2018a]. В продолжающих серию палеобиогеографических работ статьях [Толоконникова, 2014б; Tolokonnikova et al., 2014b] проанализированы турнейско-визейские мшанки Евразии. Турнейские мшанки представлены более чем 350 видами, известными из 14 районов континента, шесть из которых находятся на территории Российской Федерации. На основе анализа таксономического разнообразия мшанок в этой публикации предложены «восточный» и «западный» центры их расселения, частично захватывающие южные районы России. Характерными видами мшанок для турнейских отложений нескольких регионов Евразии указываются *Triznotrypa tenuilignata* (Trizna, 1958) и *Klausena (Spira) aculeus* Trizna, 1958, первоначально установленные на окраинах Кузнецкого бассейна.

Изучение формы колоний мшанок и характера вмещающих их отложений, а также сопутствующих групп окаменелостей определило палеоэкологическое направление исследований З.А. Толоконниковой. Первая реконструкция обитания раннефаменских мшанок относится к Курайской зоне Горного Алтая [Толоконникова, 2009а]. Адаптация мшанок каждого отряда мшанок к цикличности трансгрессий и регрессий, абиотическим факторам в пределах девонского Кызылшинского палеобассейна выражалась в различных способах их специализации (усложнение организации колоний, гигантизм, численное преимущество единичных эврибионтных видов). Опубликована статья по палеоэкологии фаменско-турнейских мшанок из четырех регионов России [Tolokonnikova, Ernst, 2017]. В ней показана взаимосвязь, существовавшая между мшанками с определенной формой колоний и глубиной морского бассейна, с энергией воды и скоростью седиментации. В эту работу вошли новые данные по раннефаменским мшанкам ЦДП Русской платформы из двух ранее не охарактеризованных ими местонахождений [Толоконникова, Пахневич, 2019].

Корректность аналитической обработки накопленного массива данных по фаменско-турнейским мшанкам из местонахождений Евразии напрямую связана с определением положения границы девона-карбона [например, Raeckelmann, Schindewolf, 1937; Paproth, Streel, 1984; Paproth et al., 1991; Kaiser, 2009; Aretz, Corradini, 2019], и соответственно объёмами фаменского и турнейского ярусов. Проведение границы между девонской и каменноугольной системами было причиной научных дискуссий более века. Исторический обзор изменения представлений об её положении приведен далее.

## **1.2. Исторический аспект проведения границы девона-карбона**

В первой половине XIX века в Корнуолле и Девоншире (Великобритания) были выделены девонская и кульмская серии, впоследствии рассматриваемые как девонская и каменноугольная системы [Стратиграфия СССР. Девонская система, 1973; Чижова, 1988]. Более дробные стратиграфические подразделения обеих систем стали устанавливаться во второй половине XIX века по разрезам Арденно-Рейнского бассейна, административно располагающимся на территории современных государств Франции и Бельгии (Рисунок 4А). Фаменский ярус верхнего девона выделен А. Дюмоном на юге Бельгии в регионе Фамен (Famenne) [Dumon, 1832, 1855], в пределах Намюро-Динантского бассейна (Namur-Dinant basin). Упомянутый бассейн образован герцинидами: Динантским и Намюрским синклиноориями, областью Весдре (Vesdre), продолжающейся в область Аахен (Aachen) на территорию Германии, и тектоническим окном Теукс (Theux) массива Стэвелот-Вен (Stavelot-Venn) [Thorez et al., 2006]. В долине р. Маас южной Бельгии (Динантский синклинорий) фаменские отложения представлены преимущественно

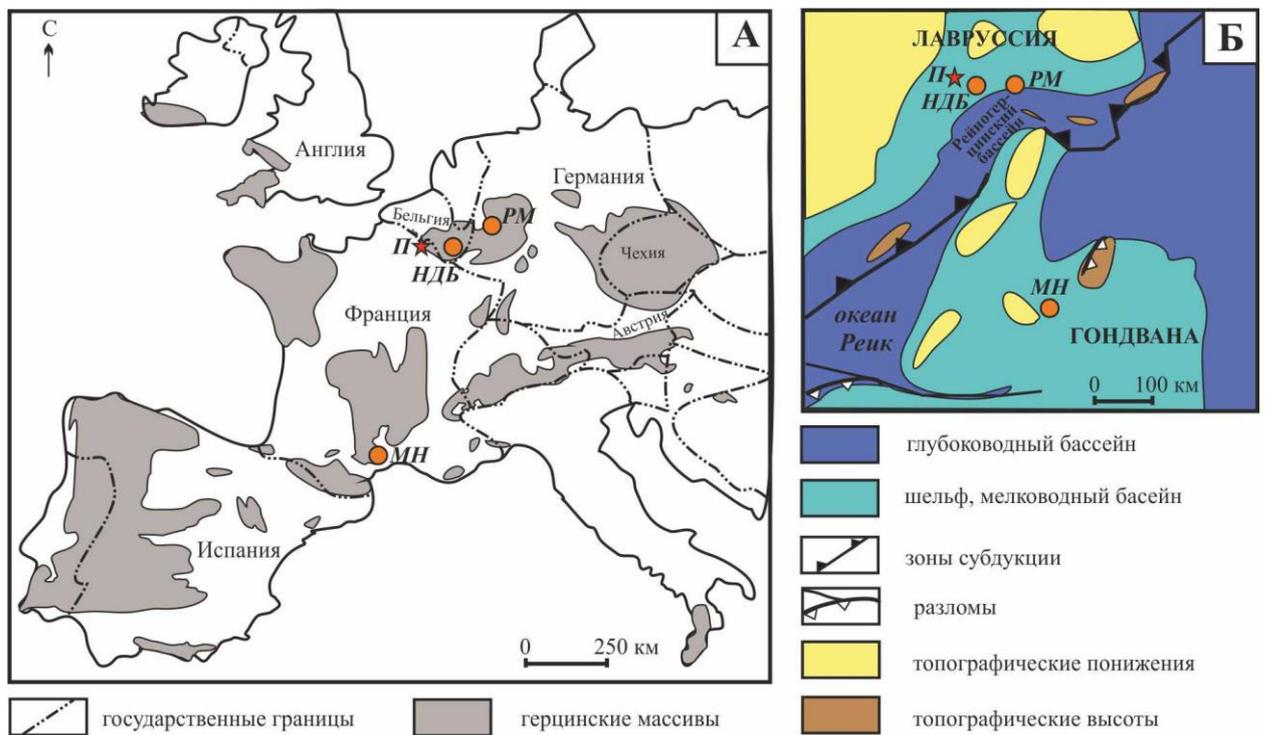


Рисунок 4 – Схема расположения районов со стратотипическими и опорными разрезами фаменского и турнейского ярусов: А – настоящее время, Б – поздний девон. Условные обозначения: НДБ – Намюро-Динантский бассейн, П – карьер Депарк, МН – разрез Монтагни Ноир, РМ – Рейнский массив [основа по Vábek et al., 2016 с изменениями]

терригенными осадками (песчаниками, алевролитами, сланцами) с отдельными карбонатными прослоями [Thorez et al., 2006]. Турнейский ярус нижнего карбона выделен в окрестностях г. Турне (Tournai) на западе страны [Dumont, 1832; Gosselet, 1860]. В классической области развития турнейских отложений широко распространены криноидные известняки и доломиты. В других районах Бельгии турнейские карбонаты содержат терригенные прослойки разной мощности, сложенные песчаниками, сланцами и аргиллитами [Hance et al., 2006]. Пограничные отложения между фаменом и турне представлены известняками Этрен (Etrœungt Limestones), выделенными по переходному облику литологии и фауны в карьере Депарк (de Parcq) на севере Динантского синклиория (Франция) и изначально отнесенные к девону [Gosselet, 1857, 1860; Streel et al., 2006]. В южной части Намюро-Динантского бассейна известнякам Этрен соответствуют строматопоровые

известняки с нодулярными фоссилизированными сланцами формации Комблен-о-Пон (Comblain-au-Pont) [Thorez et al., 2006]. Неритовые фации Бельгии с разнообразными строматопоратами, брахиоподами, кораллами сменяются на западе Германии в области Аахен пелагическими с обильными остатками раковин головоногих моллюсков. Детальное исследование глубоководных разрезов Рейнского массива (Rhenish Massif) (Рисунок 4Б) привело к разработке основных принципов установления границ стратиграфических подразделений разного ранга. Одним из ведущих принципом стало расчленение разреза по филогении одной архистратиграфической группы организмов, в частности цефалопод [Wedekind, 1918; Schmidt, 1928; Schindewolf, 1928]. В германских разрезах Древер (Drewer), Штокум (Stokum), Хассельбахталь (Hasselbachtal) и Оберодингаусен (Oberrödinghausen) была установлена последовательность литостратиграфических подразделений (снизу вверх): Дасбергские известняки (Dasberg Limestones), Воклюмские известняки (Wocklum Limestones), Хангенбергские сланцы (Hangenberg Shale), Штокумские известняки (Stockum Limestones) и Хангенбергские известняки (Hangenberg Limestones), соотнесенная с цефалоподовой шкалой [Schmidt, 1924]. Латеральным эквивалентом известняков Этрэн в области Аахен рассматривались отложения Струния (Strunian), предложенные в качестве отдельного яруса верхнего девона [Barrois, 1913].

На Первом Геерленском конгрессе по стратиграфии и геологии карбона в 1927 г. нижняя граница каменноугольной системы была принята в основании Струния в результате обобщения данных по германским разрезам. Объем Струния рассматривался в объеме генозоны Wocklumeria, охватывающей интервал от верхней части Дасбергских известняков до Хангенбергских сланцев (Рисунок 5). На Втором Геерленском конгрессе в 1935 г. граница девона-карбона проводилась по первому появлению аммоноидей (цефалопод) *Gattendorfia subinvoluta* [Jangmans, Gotnan, 1937] и

исчезновению клименид, широко распространенных в фаменских отложениях.

Однако в типовом разрезе Оберодингаусен первому появлению рода *Gattendorfia* предшествовал перерыв в осадконакоплении, что нарушало один из принципов проведения хроностратиграфических границ. Последовательность смены генозон *Wocklumeria* и *Gattendorfia* становилась неопределенной в связи с появлением представителей рода *Acutimitoceras*, относимых разными авторами либо к одной, либо к другой зоне [Paeckelmann, Schindewolf, 1937; Vöhringer, 1960].

Редкие находки *Gattendorfia subinvoluta* в переходных отложениях девона-карбона за пределами Рейнского массива обусловили поиск иных биостратиграфических маркеров. Возникший с 50-х годов прошлого столетия устойчивый интерес к конодонтам определил их широчайшее практическое использование и создание зональных шкал [например, Bischoff, 1957; Klapper, Ziegler, 1979; Sandberg et al., 1978; Ziegler, Sandberg, 1984]. В 1979 г. границу девона-карбона было предложено проводить в филогенетической линии конодонтов рода *Siphonodella*, по первому появлению вида *S. sulcata* [Paproth, Streel, 1984]. Конодонты вида *S. praesulcata* исчезали в кровле слоев Струния [Sandberg et al., 1978]. К тому же основание зоны *sulcata* располагалось немного ниже основания генозоны *Gattendorfia* и совпадало с обилием цефалопод рода *Acutimitoceras*.

Для мелководных фаций пограничных отложений девона-карбона Франции и Бельгии во второй половине XX века были разработаны коралловые, фораминиферовые и брахиоподовые шкалы [Mamet et al., 1965; Conil et al., 1976, 1986, 1991], для прибрежных фаций – миоспоровые [Streel, 1966, 1986]. Самому верхнему фамену (Струнию) отвечали палинозоны *lepidophyta-verrucosus* (LV), *lepidophyta-literatus* (LL), *lepidophyta-explanatus* (LE), *lepidophyta-nitidus* (LN) [Streel, 1986], коралловая зона RC0 и нижняя часть зоны RC1 [Poty, 1984]. Основание слоев Струния было установлено



по первому появлению фораминифер зоны *Quasiendothyra kobeitusana* *kobeitusana*, миоспор зоны *Retispora lepidophyta* [Mamet et al., 1965; Conil et al., 1976], конодонтов подзоны *late expansa* [Streel et al., 2004]. Верхняя граница Струния в Динантском бассейне проводилась несколько выше основания формации Хастьер (Hastière) (в современном расчленении) [Poty et al., 2002, 2011].

Помимо палеонтологических данных для решения проблемы границы девона-карбона дополнительно привлекались и литологические особенности. При детальном описании глубоководных разрезов Древер, Штокум, Хассельбахталь, Оберодингаусен в переходных слоях были отмечены черные и серые сланцы [Schmidt, 1924], разделяющие карбонатные слои. По мнению О. Валлизера [Walliser, 1984], этот литологический маркер отражал завершение девонской регрессии и начало каменноугольной трансгрессии с кратковременными эвстатическими пиками и высокой концентрацией органического углерода. Эти условия определили формирование Хангенбергских сланцев, массовое вымирание клименид, кроме *Symaclymenia evoluta*, и послужили основанием для выделения Хангенбергского события [Walliser, 1984]. Оно стало дополнительным репером границы девона-карбона и рассматривалось как одно из знаковых событий, отличающееся значительным массовым вымиранием биоты в фанерозое [House, 1985; Walliser, 1996].

Постепенная детализация вследствие накопления объема информации о верхнедевонских отложениях обусловила закономерное увеличение количества стратиграфических подразделений фаменского яруса от одного до четырех [Dumont, 1855; Gosselet, 1860; Sartenaer, 1957; Thorez, Dreesen, 1986; Streel et al., 1998, 2006]. Однако на протяжении нескольких десятилетий представления в мировом научном сообществе о возрасте Струния и его положении (в девоне или карбоне) сохраняли неоднозначность.

До 80-х годов прошлого столетия советские специалисты рассматривали Струний в составе карбона [Граница девона и карбона..., 1988; Newsletter SDS, 1998]. Иного мнения придерживались западноевропейские стратиграфы, относящие его к девону [Paproth, Streeb, 1984; Conil et al., 1986; Paproth et al., 1991; Becker, 1998]. В 1990 г. была ратифицирована нижняя граница турнейского яруса [Paproth et al., 1991] в разрезе Ла Серре (La Serre) (43°33'19.9'' N, 3°21'26.3'' E, Южная Франция) в филогенетической линии конодонтов рода *Siphonodella* (*praesulcata-sulcata*), что окончательно закрепило место Струния в девоне. Эквиваленты слоев Струния были установлены во многих районах земного шара [Sartenaer, 1997] и предложены в качестве четвертого подъяруса фамена [Newsletter, 1998, 2003]. В результате многолетних мультидисциплинарных исследований разрезов верхнего фамена в Евразии, Северной Африке, Северной Америке была подтверждена самостоятельность Струния [например, Poty et al., 2006; Kaiser, Corradini, 2008; Hance et al., 2011; Hartenfels, Backer, 2012]. В 2003 г. Международной стратиграфической комиссией принято четырехчленное деление фаменского яруса, представленное нижним, средним, верхним и самым верхним (=Струнием) подъярусами [Newsletter, 2008; Becker, 2013, 2016]. В России официально сохранилось традиционное трехчленное деление фамена [Соболев, Евдокимова, 2013].

В начале XXI века переизучение стратотипа нижней границы карбона показало первое появление *S. sulcata* ниже пограничного слоя 89 (а именно, в слое 84) и переотложение материала в пограничном интервале [Kaiser, 2009]. На этом же уровне отмечено появление вида *Protognathodus kockeli* [Ziegler, Sandberg, 1990], по которому проводится основание подзоны late *S. praesulcata* [Kaiser et al., 2009; Corradini et al., 2011]. В связи с этим были поставлены вопросы о выборе нового стратотипа границы, пересмотре важных рубежей в последовательности конодонтов и других групп фауны [Aretz, 2014; Aretz, Corradini, 2016].

Задача однозначного определения нижней границы каменноугольной системы не разрешается уже столетие в силу разных причин [Симаков, 1985, 1986, 1988, Simakov, 1993]. Первой объективной причиной, вероятно, является отсутствие разреза, абсолютно удовлетворяющего основным принципам проведения хроностратиграфических границ (прослеживание смены зон, установленных по филогении одной группы организмов в непрерывной последовательности осадконакопления, наличие в едином разрезе нескольких архистратиграфических групп, позволяющих проводить четкие межрегиональные корреляции). Среди иных причин можно перечислить такие, как проблема корреляции разнофациальных разрезов (неритовых, пелагических, континентальных), перерыв в осадконакоплении, географическая разобщенность стратотипов ярусов и подъярусов, гетерохронность в эволюционном развитии разных групп организмов (в первую очередь аммоноидей, брахиопод, остракод, фораминифер, конодонтов и спор), различная степень изученности разрезов в мире.

Согласно К.В. Симакову [1988, стр. 29], «...установить глобальное распространение всех подразделений любой ортостратиграфической шкалы и добиться... равноценного по детальности расчленения и корреляции разнофациальных отложений в принципе невозможно...» и «... ни одна группа не имеет объективных преимуществ перед другой...». Хотя им поддерживалась идея цефалоподового стандарта расчленения пограничных отложений девона и карбона, т.к. зональные подразделения выделялись не по видам, как в случае с конодонтовой шкалой, а родам, что позволяло уловить существенные преобразования в составе и структуре ассоциаций не только аммоноидей, но и других групп организмов. Симаков считал границу девона и карбона «вечной» проблемой, решение которой возможно лишь в случае использования заменяющих друг друга «парахронологических маркеров» в разных фациальных типах разрезов. Важным условием для достижения

консенсуса, по его мнению, являлось единство взглядов на то, что такое хроностратиграфическая граница и как её проводить.

В большинстве регионов планеты на границе рассматриваемых систем зафиксирован перерыв в осадконакоплении, переотложение материала, геохимические изменения [например, Седаева и др., 2010; Седаева, 2013; Higgs, Streef, 1984; Poty et al., 2011]. В России лучше всего исследованы пограничные отложения в разрезах Сиказа и Зиган на Южном Урале [Кочеткова и др., 1988; Пазухин и др., 2009; Алексеев и др., 2013]. Граница девона-карбона проводится внутри гумеровского горизонта, содержащего в нижней части конодонты зоны *Siphonodella graesulcata*, миоспоры верхней части палинозоны LE, фораминиферы зоны *Quasiendothyra kobeitusana*, в верхней части горизонта установлен комплекс фораминифер с доживающими квазиэндотридами, конодонты зоны *early sulcata*, миоспоры зоны PM [Пазухин и др., 2009]. Характеристика остальных отечественных разрезов за редким исключением (например, Кожим в Тимано-Печорской провинции [Чермных и др., 1988; Плотыцын, Вевель, 2019]), к сожалению, сильно уступает зарубежному уровню изученности.

Активная деятельность рабочих групп подкомиссий по девонской и каменноугольной системам Международной стратиграфической комиссии в последнее десятилетие [Newsletter, 2017] возможно поставит точку в затянувшихся дискуссиях. К настоящему времени специалисты располагают результатами анализа высокоточных данных по биостратиграфии, литологии, геохимии, секвенстратиграфии, событийной стратиграфии многих фаменско-турнейских разрезов мира. Логично сохранение стратотипа и гипостратотипа в максимально полно и всесторонне изученных европейских разрезах, что предопределенно исторически. Помимо бельгийских (Ansremme, Rivage, Chanxhe), французских (La Serre, Les Ardennes), германских (Drewer, Stokum, Hasselbachtal, Oberrödinghausen) детально описаны пограничные отложения фамена-турне в разрезах Альп Австрии и Италии (например, Malpasso),

Богемского массива Чехии (Lésni lom, Mokr), Свентокшикских гор Польши, Пиренеях Испании (Saubette) [Kalvoda et al., 2015; Spalletta et al., 2021; Hance et al., 2006; Kaiser, 2005; Vbek et al., 2016]. Территории перечисленных стран представляют собой единую в геодинамическом и историческом развитии область седиментации разнофациальных осадков, накапливающихся между мелководным южным шельфом Лавруссии (или Древнего Красного континента (Old Red continent)) и Рейногерцинским (Rhenohercynian) глубоководным бассейном (Рисунок 3Б) [Paul, 1939; Conil, Paproth, 1968, Frank et al., 1975; Amler, Herbig, 2006; Vbek et al., 2016].

На совещании членов рабочих групп подкомиссий по девонской и каменноугольной системам Международной стратиграфической комиссии в г. Кельне (Германия) в 2019 г. большинством голосов было решено поддержать проведение границы на основе комплексного критерия: 1) учета события Хангенберг как конца вымирания девонской фауны и начала каменноугольной радиации организмов, 2) пика максимальной регрессии (=Хангенбергский песчаник), 3) в кровле конодонтовой зоны *Protognathodus kockeli* [Aretz, Corradini, 2019; Aretz et al., 2020] (Рисунок 5). Данное решение в какой-то мере совпадает с предложением Симакова [1986] о проведении хроностратиграфической границы девона и карбона в виде абстрактной линии на схеме геологического времени на основании совмещения «фило-, страто-, лито- и хроноэктонов».

В 2021 г. в специальном выпуске «Global review of the Devonian-Carboniferous Boundary» журнала «Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments» был подведен своего рода итог по вопросу положения границы девона-карбона [например, Aretz, Corradini, 2021; Knigshof et al., 2021; Kumpan et al., 2021; Spalletta et al., 2021]. Согласно представленным в этом выпуске обобщающим работам по пограничным разрезам разных районов Земли большинством специалистов подтверждена ранее высказанная мысль [Walliser, 1996; Симаков, Разина, 1988; Kaiser, 2005; Kaiser et al., 2016], что

Хангенбергский кризис – не одноактное явление, а череда многократно повторяющееся внезапных и коротких циклов на протяжении нескольких сотен тысяч лет. На рубеже девона-карбона исчезли крупные таксономические единицы (семейства, отряды) среди пелагических групп, тогда как на неритовые организмы это событие повлияло в меньшей степени, вызвав структурные перестройки без кардинальных изменений. Крупный кризис среди нектонных и планктонных ассоциаций отмечается в течение трансгрессии и аноксии на уровне Хангенбергских Черных Сланцев (Hangenberg Blake Shale) (Рисунок 6), затем последовало вымирание среди бентосных ассоциаций в течение регрессивного Хангенберг сандстоун события (Hangenberg Sandstone event) [Denayer et al., 2021].

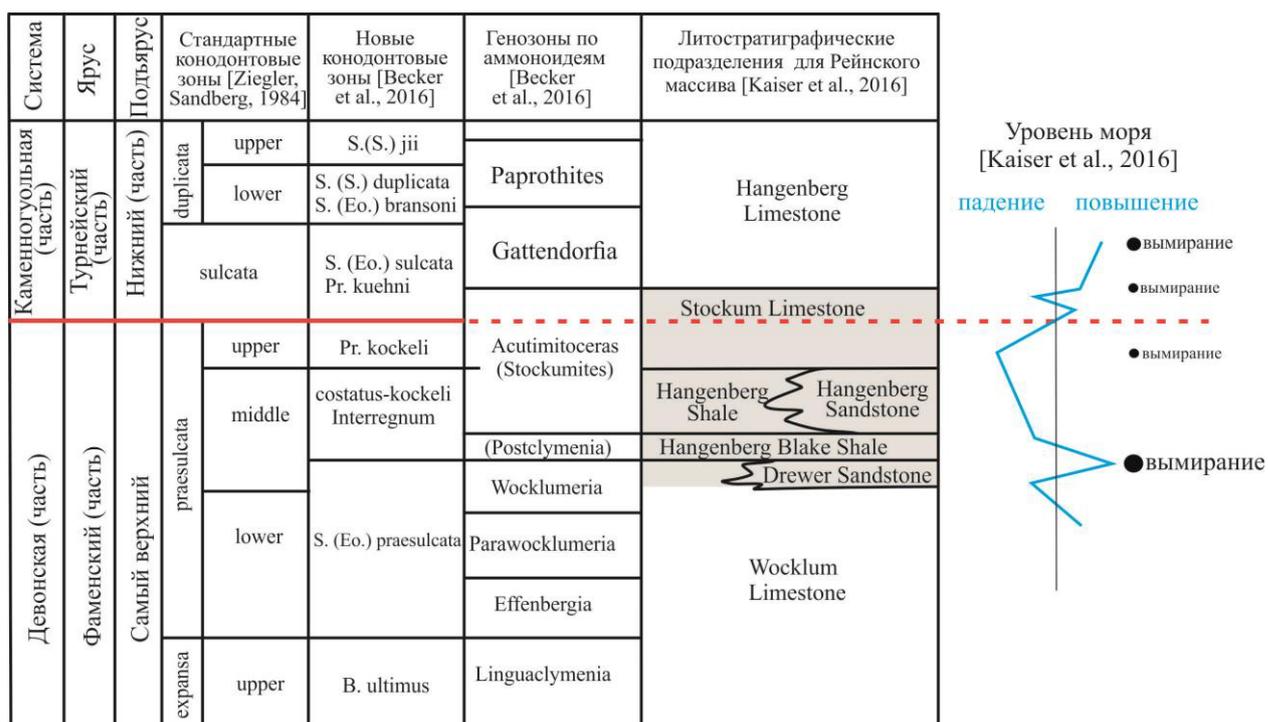


Рисунок 6 – Современное положение границы девона-карбона (красная линия) и Хангенбергский кризис (выделен серым цветом)

Коллективом авторов [Becker et al., 2021] обобщены разнообразные данные (изотопные, палеонтологические, литологические, событийные и другие) по 29 германским разрезам, на основании чего выделены новые конодонтовые и

аммонитовые зоны, добавляющие детальности в имеющиеся схемы. Также предложены разрезы Бокевер (Borkewehr) и Барберг (Burgberg) как кандидаты в стратотип границы девона-карбона.

Таким образом, проведенный анализ демонстрирует на текущий момент времени значительный объем накопленной информации по фаменско-турнейским мшанкам из десятков разрезов Евразии и некоторую стабильность в фиксации положения границы девона-карбона. Эти два факта благоприятны для рассмотрения динамики родового богатства мшанок в пределах исследуемого отрезка геологической летописи, что и отражено в главе 2.

## Глава 2. ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ МШАНОК В ТЕЧЕНИЕ ПОЗДНЕГО ДЕВОНА-РАННЕГО КАРБОНА

Тип Мшанки (Bryozoa Ehrenberg, 1831) представлен эпибионтными организмами, формирующими из модульных единиц (зооидов) разнообразные по внешнему облику колонии. Примечателен факт размеров колоний (от первых миллиметров до первых дециметров в длину) при размере зооидов менее 1 мм. С конца кембрия до настоящего времени мшанки широко распространены в различных водных биотопах планеты и характеризуются высоким таксономическим разнообразием [Boardman et al., 1983; McKinney, Jackson, 1989; Hu, Spjeldnaes, 1991; Ma et al., 2015]. Известно более 6600 современных и 15000 ископаемых видов [Taylor, Ernst, 2004; Gordon et al., 2009]. Эта группа беспозвоночных является объектом изучения в экологических [Hageman et al., 1997; Smith et al., 2006; Tolokonnikova, Ernst, 2017], биогеографических [Cuffey, 1977; Ross, 1981; Tolokonnikova, Ernst, 2010], эволюционных [Островский, 2011; Taylor, Waeschenbach, 2015] и биостратиграфических исследованиях [Bancroft, 1987; Yang et al., 1988; Попеко, 2000; Толоконникова, 2012б].

На протяжении палеозоя в мшанковых сообществах доминировали представители надотряда Palaeostomata Ma et al., 2014, относящиеся к отрядам Cystoporata Astrova, 1964, Trepostomata Ulrich, 1882, Cryptostomata Vine, 1884 и Fenestrata Astrova et Morozova, 1956 (класс Stenolaemata Borg, 1926). Они испытали несколько кризисов в развитии [Taylor, Larwood, 1988; Ernst, 2013b, 2018], не всегда совпадающие с крупнейшими массовыми вымираниями биоты (Рисунок 7). Для конца девонского периода установлена последовательность событий, кардинально повлиявшая на различные группы органического мира [House 1985; Simakov, 1993; Walliser 1996; Sepkoski, 1996]. В обобщающих статьях по фанерозойским [Нехорошев, Модзалевская, 1966; Вискова, Морозова, 1993] и девонским мшанкам мира [Horowitz et al., 1996] содержатся лаконичные выводы о вымирании мшанок и значительном

кризисе на уровне семейств в конце девона. Основные черты развития мшанок на границе девона-карбона рассмотрены для Центрального Казахстана [Троицкая, 1975б] и территории бывшего СССР [Лаврентьева, Пламенская, 1988]. Однако содержание перечисленных работ устарело в связи с пересмотром положения границы рассматриваемых систем, изменения представлений о богатстве, морфологии и системе мшанок. За последние два десятилетия накоплен представительный материал по фаменско-турнейским мшанкам из местонахождений, расположенных на территории Евразии, обобщение и анализ которого позволили рассмотреть динамику их таксономического разнообразия и основные направления развития на границе девона-карбона [Толоконникова, 2014б, 2017а; Толоконникова, Волкова, 2019; Gutak et al., 2008; Tolokonnikova, 2015, 2019].

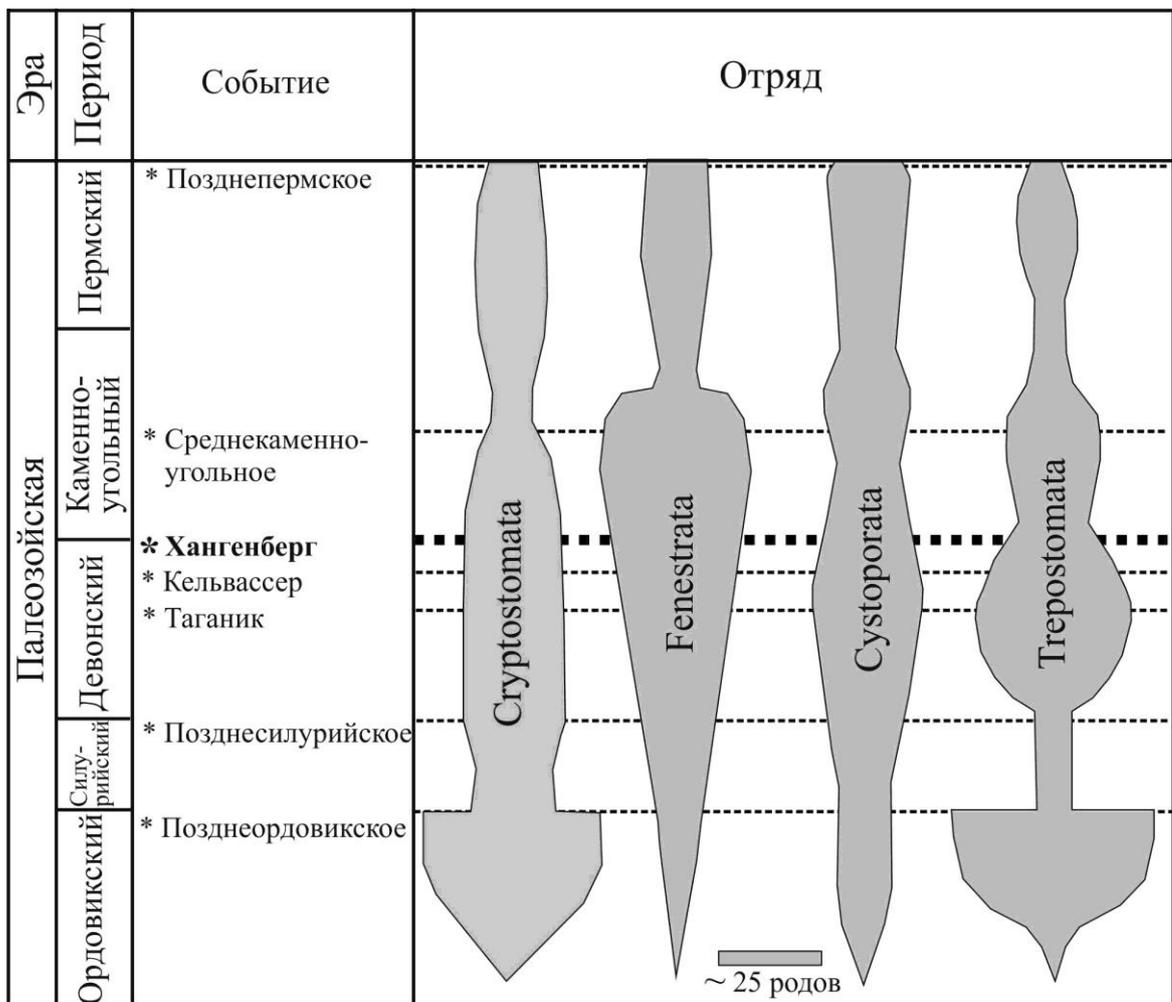


Рисунок 7 – Приблизительное родовое богатство доминирующих отрядов надотряда Palaeostomata Ma et al., 2014 [по McKinney, Jackson 1989 с изменениями; события по Walliser, 1996]

## 2.1. Фактическая и методологическая основы анализа родового разнообразия мшанок

Фактической основой для анализа динамики разнообразия мшанок, сосредоточенных в фаменско-турнейских отложениях Евразии, послужил оригинальный перечень видов, опубликованный с участием А. Эрнста (Приложение 1) [Tolokonnikova, Ernst, 2021]. В него вошли: 1) результаты обработки собственных сборов или сборов коллег из различных учреждений (более 1200 экземпляров), 2) сведения из всех доступных литературных источников, по большей мере актуализированных в результате личного знакомства с коллекциями В.П. Нехорошева (ЦНИГР музей, Санкт-Петербург), К.Н. Волковой (ЦСГМ СО РАН, Новосибирск), В.Б. Тризны (ВНИГРИ, Санкт-Петербург), И.П. Морозовой, Т.Д. Троицкой, Р.В. Горюновой, В.Д. Лаврентьевой (ПИН, Москва), 3) описания соискателем раннее необработанного музейного материала (коллекции А.М. Ярошинской, И.А. Гречишниковой и В.Д. Лаврентьевой). Колоссальный объем данных по типу Bryozoa сосредоточен на Интернет-ресурсах: Международная Бризоологическая Ассоциация [International Bryozoology Association, [www.bryozoa.net](http://www.bryozoa.net)], Всемирный перечень морских видов [World Register of marine species, [www.marinespecies.org](http://www.marinespecies.org)], Палеобиологическая база данных [The Paleobiology Database, [www.paleobiodb.org](http://www.paleobiodb.org)], но в первых двух отсутствует детальность в стратиграфическом распространении таксонов, в последней – правильность систематической принадлежности многих ископаемых видов, не обоснованная современными морфологическими исследованиями скелета колоний.

Большинство работ по исследуемой группе организмов было напечатано в прошлом столетии, что зачастую затрудняло установление точного местоположения находок колоний мшанок, их возраста и сравнение описаний микроструктур. Использование данных из статей XIX века было еще более проблематично в силу краткости характеристик колоний, отсутствия параметров измеряемых в настоящее время и качественных

изображений внутреннего строения колоний. Для решения указанных проблем проводилась кропотливая работа по сопоставлению оригинальной информации в опубликованных работах последующих исследователей с современными описаниями указанных местонахождений и их возраста в соответствии с актуальными стратиграфическими представлениями, личное посещение и опробование местонахождений. Во многих случаях удалось достичь положительного результата, но часть информации не вошла в базу данных по причине утраты голотипов или отсутствия опубликованных описаний. Очевидно, что не все опубликованные, и тем более рукописные, источники были использованы, поэтому приведенные сведения о местонахождениях могут быть в будущем дополнены и уточнены.

В авторских коллекциях помимо уже известных таксонов, установленных предшественниками, были обнаружены четыре новых рода и 51 новый вид, описанные монографически или с соавторами [Толоконникова, 2007а, б, 2008, 2009б, 2010, 2012а, в, 2014а, 2015в, 2016а, б; Толоконникова, Пахневич, 2019; Tolokonnikova, 2010, 2012; Tolokonnikova et al., 2014а, 2015а, б, 2017; Ernst et al., 2015а, б, 2017]. В итоге, используемый в диссертации перечень видов по позднедевонско-раннекаменноугольным мшанкам, известным из евразийских местонахождений, насчитывает 638 видов (Приложение 1). По современным представлениям они относятся к 130 родам, 41 семейству, четырем отрядам (Cystoporata, Trepostomata, Cryptostomata и Fenestrata). В диссертационной работе принята компилированная система типа Bryozoa, основанная на фундаментальных трудах Астровой Г.Г. [1978], Горюновой Р.В. [1992], Морозовой И.П. [2001], Boardman et al. [1983] и многочисленных работах А. Эрнста [например, Ernst, 2005, 2008, 2010, 2011].

География 40 местонахождений, из которых соискателем монографически или с коллегами описаны фаменско-турнейские мшанки, охватывает территории семи государств (Таблица 1). Среди изученных разрезов особый интерес представляет Геранкаласинский, расположенный на

Таблица 1 – Количественная характеристика изученных соискателем местонахождений мшанок

Страна, регион	Разрез/скважина/ карьер	Возраст	Кол-во новых таксонов		Общее кол-во изученных видов	Общее кол-во экземпляров	
			видов	родов			
Россия	Юго-западная часть Западно-Сибирской платформы	Скважина Восточно-Курганская 49	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	2	0	11	94
		Скважина Курган-Успенская 1	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	5	0	15	100
		Скважина Восточно-Курганская 44	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	2	0	19	47
	Южный Урал	Разрез Сиказа	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	0	0	3	10
		Разрез Зиган	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub> -C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>			6	
	Западная часть АССО (Томь-Колыванская зона)	Разрез у с. Глубокое	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	1	0	7	33
		Разрез у с. Кусмень	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	1	0		
		Юргинский разрез	D <sub>3</sub> fm <sub>2-3</sub>	6	0	9	27
	Западная часть АССО (окраины Кузнецкого бассейна)	Разрез Косой Утес	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	1	0	3	418
		Яя-Петропавловский разрез	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	4		5	
		Невский разрез	D <sub>3</sub> fm <sub>2-3</sub>	3		5	
		Абышевский разрез	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	2		10	
		Топкинский разрез	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	0		4	
		Костенковский разрез	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	1		0	
	Новостройковский разрез	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>					
	Прокопьевский разрез	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>					
	Западная часть АССО (Горный Алтай)	Кызылшинский разрез	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	2	0	7	27
		Разрез у о. Чейбеккель	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	0	0	23	49
	Центральная часть Русской платформы	Горностаевский карьер	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	0	0	2	8
		Разрез у с. Липовка	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	1	0		
Бельгия (Намюро-	Разрез Понт-де-Бонне (Pont-de-	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	4	1	7	32	

Динантский бассейн)	Bonne)					
	Разрез Понт-де-Скай (Pont-de-Scau)	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>				
	Разрез Шанкс (Chanxe)	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>				
	Разрез Ансерем (Anseremme )	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>				
	Карьер Нутонс (Nutons)	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>				
	Карьер Лес Орнаис (Les Ornais)	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>				
	Скважина Реккем 2 (Rekkem 2)	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	5	0	12	83
	Скважина Босьюит К (Bossuit K)	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>				
	Карьер Белле Роше (Belle Roche)	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>				
Германия (Рейнские горы)	Скважина Вельберт (Velbert 4)	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	2	2	11	39
	Разрез Ратинген-Кромфорд (Ratingen-Cromford)	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	1	1	4	11
Чехия (Богемский массив)	Карьер Мокра (Mokra)	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	1	0	4	14
	Карьер Лесни (Lesni)	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	0	0		
Армения	Разрез у с. Кардлу	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	1	0	7	27
	Разрез у г.Бирали-Кузей	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	0			
	Разрез у с. Кярки	C <sub>1</sub> t <sub>1+2</sub>	1		4	
Азербайджан (Республика Нахичевань)	Разрез г. Мюнк-Бала-Оглы	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	2	0	23	
	Разрез у с. Данзик	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	1			
	Геран-Каласинский разрез	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	2			
		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	2			
	C <sub>1</sub> t <sub>1+2</sub>	2	12			
Казахстан (Каратау)	Разрез Жанакуртан	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub> , C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	0	0	6	25
Итого	40 местонахождений	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub> -C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	51 вид	4 рода	236 видов	1211 экземп-в

левом берегу р. Арпа на северо-восточном склоне одноименной горы в пределах Нахичевани, Азербайджан (Рисунок 8). В нём можно проследить последовательную смену фаунистических комплексов (конодонт, брахиопод, мшанок) на границе девона-карбона [Гречишникова и др., 1982; Аристов, 1994; Гречишникова, Левицкий, 2011; Толоконникова, 2016а, б], что с учетом перерыва в осадконакоплении во многих пограничных разрезах мира не всегда удаётся.

Анализ динамики разнообразия был проведен на родовом уровне, поскольку эволюционно род выступает более стабильной единицей, а имеющиеся таксономические и стратиграфические данные по видам являются менее адекватными по сравнению с данными для родов [Ernst, 2013a]. Кроме того, анализ на родовом уровне позволяет уловить самые общие и отчетливые тенденции.

Автор придерживается мнения, высказанного отдельными исследователями [Vambach et al., 2004; Taylor, 2004], что разнообразие организмов определяется по соотношению их вымирания и появления: если появление превышает вымирание, разнообразие увеличивается и наоборот. Данные об эволюционных изменениях и их темпах используются для выявления закономерностей диверсификации, массового вымирания или восстановления группы после кризиса [Ernst, 2013b]. Все данные по стратиграфическому распространению родов мшанок, известных из фаменских и турнейских отложений Евразии, сведены в Таблицу 2 [Tolokonnikova, Ernst, 2010; Tolokonnikova et al., 2014b с добавлениями], составленную с учетом эффекта Лазаруса [Wignall, Benton, 1999; Fara, 2001].

Для оценки динамики разнообразия мшанок во времени и темпов эволюционных преобразований использовалась методика, предложенная в работе А.С. Алексеева [1983]. Уровень вымирания (или появления) рассчитывался как процентное выражение вымерших (или появившихся) таксонов от общего числа существовавших в течение конкретного временного отрезка. Скорость вымирания (или появления) рассматривалась

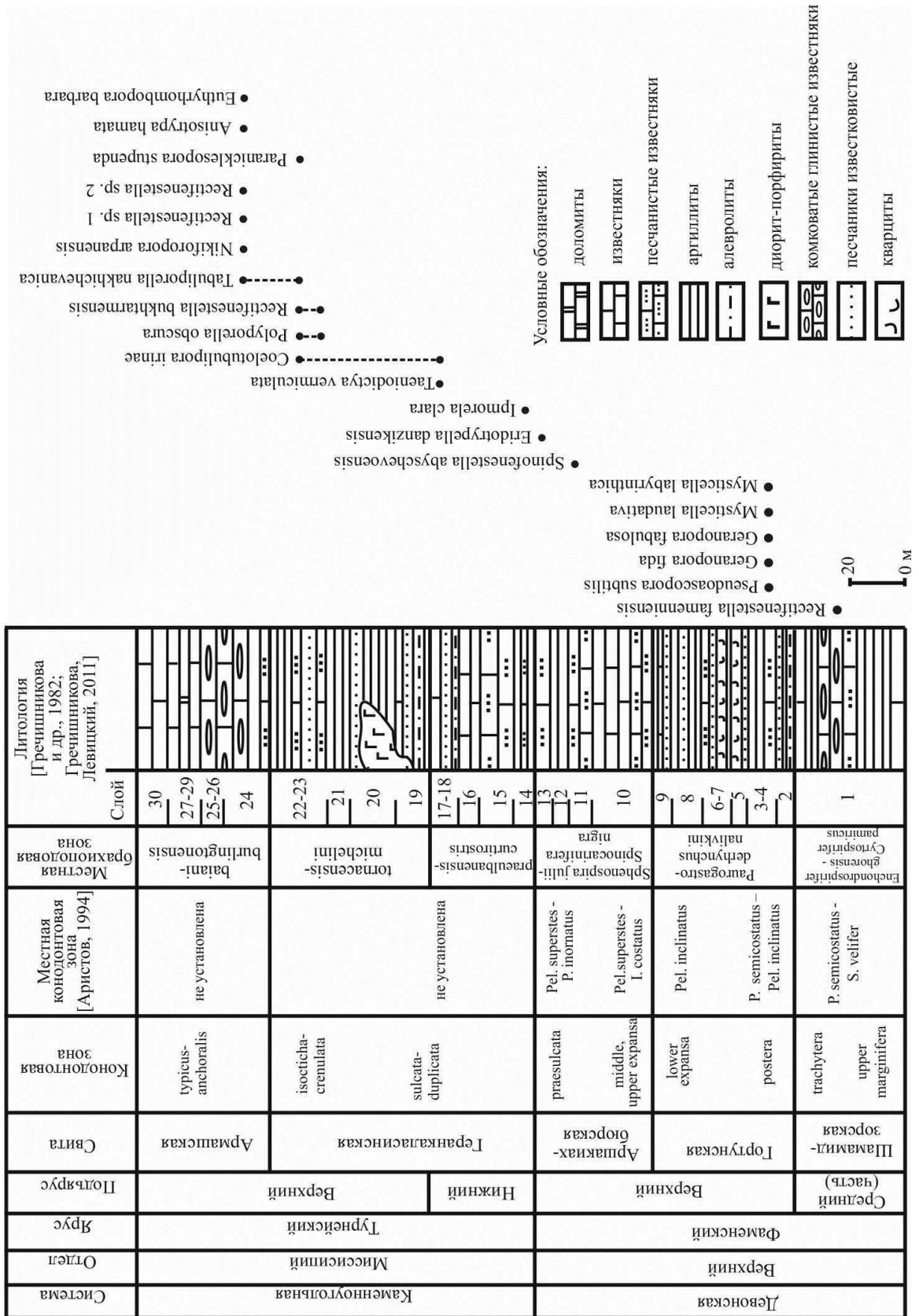


Рисунок 8 – Распространение мшанок в среднефаменско-турнейском интервале Гранкаласинского разреза [Горюнова, 2007; Горюнова, Лаврентьева, 2007; Толоконникова, 2016а, б]

Таблица 2 – Стратиграфическое распространение родов фаменско-турнейских мшанок (для территории Евразии)

№	Ярус Подъярус	Замечания	Фаменский				Турнейский	
			Нижний	Средний	Верхний	Самый верхний	Нижний	Верхний
Отряд Cystoporata								
1.	Acrogenia	В	-----	-----	-----	-----	-----	
2.	Cheilotrypa			-----			-----	-----
3.	Cyclotrypa							
4.	Cystiramus		-----	-----			-----	-----
5.	Dichotrypa		-----	-----	-----	-----	-----	
6.	Eofistulotrypa	В	-----	-----				
7.	Eridopora		-----	-----	-----	-----		
8.	Fistulammina	П						
9.	Fistulipora			-----				
10.	Fistuliramus			-----	-----	-----	-----	-----
11.	Meekopora		-----	-----	-----			
12.	Ramipora	П						
13.	Sulcoretopora		-----	-----	-----	-----		
14.	Velbertopora	П/В						
Отряд Trepostomata								
15.	Aisenvergia	П/В						
16.	Anomalotoechus	В						
17.	Anisotrypa		-----	-----	-----	-----		
18.	Armillopora	П/В						
19.	Atactotoechus	В		-----			-----	
20.	Boardmanella	В	-----	-----				
21.	Coeloclemis			-----	-----	-----	-----	-----
22.	Coelotubulipora		-----	-----				
23.	Crustopora			-----	-----			
24.	Cyphotrypa	В		-----				
25.	Dyscritella		-----	-----	-----			
26.	Eodyscritella	П/В						
27.	Eostenopora	В				-----	-----	
28.	Eridotrypa	В						
29.	Eridotrypella						-----	
30.	Eridocampylus	В	-----	-----				
31.	Hinaclema	П					-----	-----
32.	Hyalotoechus			-----	-----	-----	-----	-----
33.	Leioclema							
34.	Leptotrypa							
35.	Leptotrypella							
36.	Loxophragma	В						
37.	Megacanthopora	П		-----	-----	-----	-----	-----
38.	Microcampylus	В						
39.	Minussina	В		-----	-----	-----		
40.	Monotrypa			-----				-----

41.	Neotrematopora	В		-----	-----			
42.	Nikiforopora	П				-----	-----	
43.	Paralioclema			-----	-----	-----	-----	-----
44.	Petalotrypa	В						
45.	Polyspinopora	П/В						
46.	Pseudobatostomella			-----	-----			
47.	Raissiella	П/В						
48.	Ratingella	В	-----	-----				
49.	Rhombotrypella	П					-----	-----
50.	Schulgina	В						
51.	Sinoatactotoechus	П/В						
52.	Stenodiscus	П						
53.	Stenophragmidium	П					-----	
54.	Stenopora	П						
55.	Tabulipora	П						
56.	Tabuliporella	П		-----				
57.	Triplopora	П/В						
58.	Triznotrypa		-----	-----				
59.	Ulrichotrypella	П						
60.	Volnovachia	П/В						
61.	Zefrehopora	П/В						
Отряд Cryptostomata								
62.	Artchedella	П					-----	-----
63.	Ascopora	П				-----	-----	-----
64.	Bactropora			-----	-----	-----	-----	-----
65.	Bigeyella	В						
66.	Clausotrypa	П						
67.	Europora	П					-----	-----
68.	Euthyrhombopora			-----	-----			
69.	Geranopora	П/В						
70.	Intrapora							-----
71.	Junggarotrypa	П/В						
72.	Ipmorella	П/В						
73.	Klaucena (Klaucena)	П						-----
74.	Klaucena (Spira)		-----	-----				-----
75.	Mediapora		-----	-----		-----		
76.	Megacanthoporina	П						
77.	Mysticella	П/В						
78.	Nematopora		-----	-----	-----	-----		
79.	Nicklesopora							
80.	Nikiforovella	П		-----	-----			
81.	Nikiforovastylus	П/В						
82.	Orthopora			-----	-----	-----	-----	
83.	Pamirella	П					-----	-----
84.	Paranicklesopora	П						
85.	Primorella	П						
86.	Pseudoascopea	П/В						
87.	Pseudonematopora	П		-----	-----			
88.	Rhabdomeson	П			-----	-----	-----	
89.	Rhenishella	П/В						

90.	Rhombopora							
91.	Saffordotaxis							
92.	Streblotrypa (Streblascopora)	П					-----	-----
93.	Streblotrypella		-----	-----				
94.	Tamaroclema	П/В						
95.	Taeniodictya	П						
96.	Vidronovella	В	-----	-----	-----			
Отряд Fenestrata								
97.	Anastomopora			-----	-----	-----		-----
98.	Arborocladia	П						
99.	Eosemicoscium			-----	-----	-----		-----
100.	Exfenestella		-----	-----		-----	-----	
101.	Fabifenestella		-----	-----	-----	-----		
102.	Fenestella			-----				
103.	Filites		-----	-----	-----	-----		
104.	Flexifenestella		-----	-----				
105.	Hemitrypa			-----				
106.	Hemitrypella	В	-----	-----				
107.	Ichthyorachis		-----	-----	-----	-----	-----	
108.	Laxifenestella							
109.	Mackinneyella		-----	-----	-----	-----		
110.	Minilya			-----				
111.	Narynella	П						
112.	Neoretaporina	П/В						
113.	Parafenestralia	П						
114.	Paraseptopora		-----	-----	-----			
115.	Rhombocladia		-----	-----	-----	-----	-----	
116.	Penniretepora		-----					
117.	Permofenestella	П						
118.	Polypora		-----	-----	-----			
119.	Polyporella		-----	-----		-----		
120.	Pseudopolypora							
121.	Pseudounitrypa	П						
122.	Ptiloporella		-----	-----	-----	-----		-----
123.	Ptylopora		-----	-----	-----	-----		
124.	Quadrisemicoscium	В	-----	-----	-----	-----		
125.	Rarifenestella	В	-----					
126.	Rectifenestella			-----				
127.	Semicoscium	В	-----	-----	-----			
128.	Semifenestella	В	-----					
129.	Septopora		-----	-----	-----	-----		
130.	Spinofenestella			-----	-----			

Замечания: пунктиром показано предполагаемое распространение таксона (Лазарус эффект) на основании находок более молодых или древних видов конкретного рода в Евразии или за её пределами; п – первое появление, в – вымирание.

как отношение количества таксонов вымерших (или появившихся) к продолжительности конкретного геохронологического подразделения, выраженная в миллионах лет. Данная методика близка к современным измерениям биоразнообразия таких организмов, как брахиоподы [Harper et al., 2004], трилобиты [Lerosey-Aubril, Feist, 2012], фораминиферы [Aretz et al., 2014]. Изменения в появлении, исчезновении, разнообразии мшанок рассчитаны для родов и отрядов с точностью до подъяруса (конодонтowych биозон). Таксономическое богатство, нормализованное разнообразие (т.е. отношение всех существовавших таксонов к продолжительности конкретного временного отрезка) также могут быть полезны при оценке богатства рассматриваемых организмов.

На основании данных Таблицы 2, построены следующие кривые: существовавших, появившихся и исчезнувших родов мшанок (Рисунок 9), скоростей появления и исчезновения родов (Рисунок 10), а также гистограммы относительного разнообразия и соотношения появления/вымирания мшанок по отрядам (Рисунки 11, 12) [Толоконникова, 2014в; Tolokonnikova, 2015 с изменениями]. Темпы эволюционных изменений мшанок показаны для четырех отрезков фаменского века девонского периода (общая длительность 13,3 млн. лет) и двух отрезков турнейского века каменноугольного периода (общая длительность 12,3 млн. лет). Продолжительность геохронологических подразделений определена согласно Ogg et al. [2016] по Международной стратиграфической шкале (МСШ).

## **2.2. Динамика родового разнообразия мшанок в фамене-турне**

Началу фамена предшествовало позднефранское событие Верхний Кельвассер (Upper Kellwasser) [House, 1985; Walliser, 1984; Schülke, 1998], которое характеризовалось резким сокращением состава морских фаун [Алексеев, 1998; Walliser, 1996; Racki, 2005]. Имеются данные о вымирании от 28% [Racki, Koeberl, 2004] до 50% родов [Sepkoski, 1996] и

приблизительно 15% семейств морских организмов [Алексеев, 1998]. Что касается мшанок, то на рубеже франа и фамена у них установлены слабые изменения таксономического состава видов, родов, семейств и низкие темпы вымирания [Bigey, 1988; Horowitz, Pachut, 1993, 2000; Horowitz et al., 1996; Morozova et al., 2002]. Надо отметить, что для многих родов раннефаменских мшанок характерно длительное существование на протяжении нескольких веков или даже периодов. Древнейшие из них возникли в ордовике (11 родов), силуре (15 родов) и на протяжении раннего-среднего девона (39 родов). Во франском веке появилось шесть родов, продолживших свое развитие в фамене. В результате проведенного анализа оказалось, что 71 род перешел в ранний фамен из франа, из них к концу турне продолжали существовать 55 родов. С учетом родов, появившихся в течение фаменского века, к началу визе разнообразие мшанок возросло до 94 родов.

На протяжении раннего фамена (продолжительность 5.5 млн. лет, конодонтовые зоны *triangularis-rhomboidea*) существовало 89 родов мшанок, девять родов появилось и восемь вымерло (Рисунок 9). Скорости появления и вымирания родов характеризовались практически одинаковыми значениями (1,6 и 1,3 рода/млн. лет соответственно) (Рисунок 10). Глобальная трансгрессия в начале фамена несомненно способствовала расселению мшанок. В обширных мелководных бассейнах с прогретыми водами, обилием пищевых ресурсов в мшанковых ассоциациях господствовали трепостоматы (38,6%) (Рисунок 11) с относительно крупными ветвистыми, инкрустирующими, массивными и двуслойно-симметричными колониями. Трепостоматы отличались самыми высокими темпами эволюционных изменений (Рисунок 12). Среди них в течение раннего фамена исчезли эндемичные роды *Armillopora* Yang et Hu, 1981, *Polyspinopora* Yang et Hu, 1981, *Sinoatactotoechus* Yang et Hu, 1981, *Zefrehopora* Ernst, Bahrami et Parast, 2020 и длительно существовавшие *Eridotrypa* Ulrich, 1893 (с ордовика), *Loxophragma* Boardman, 1960 (с силура), *Microcampylus* Duncan, 1939 (с середины девона) (Рисунок 13). Разнообразие отряда *Cryptostomata*,

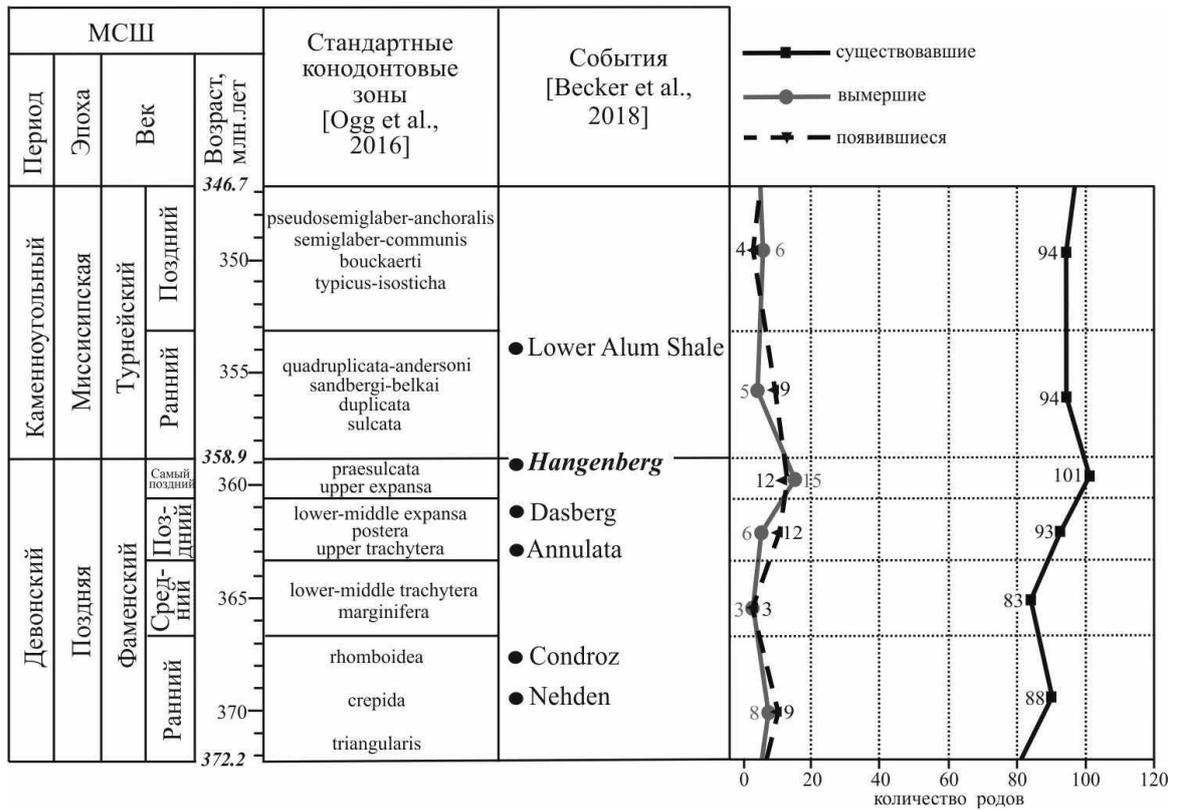


Рисунок 9 – Количественные показатели изменения разнообразия мшанок в фамене-турне (на уровне родов)

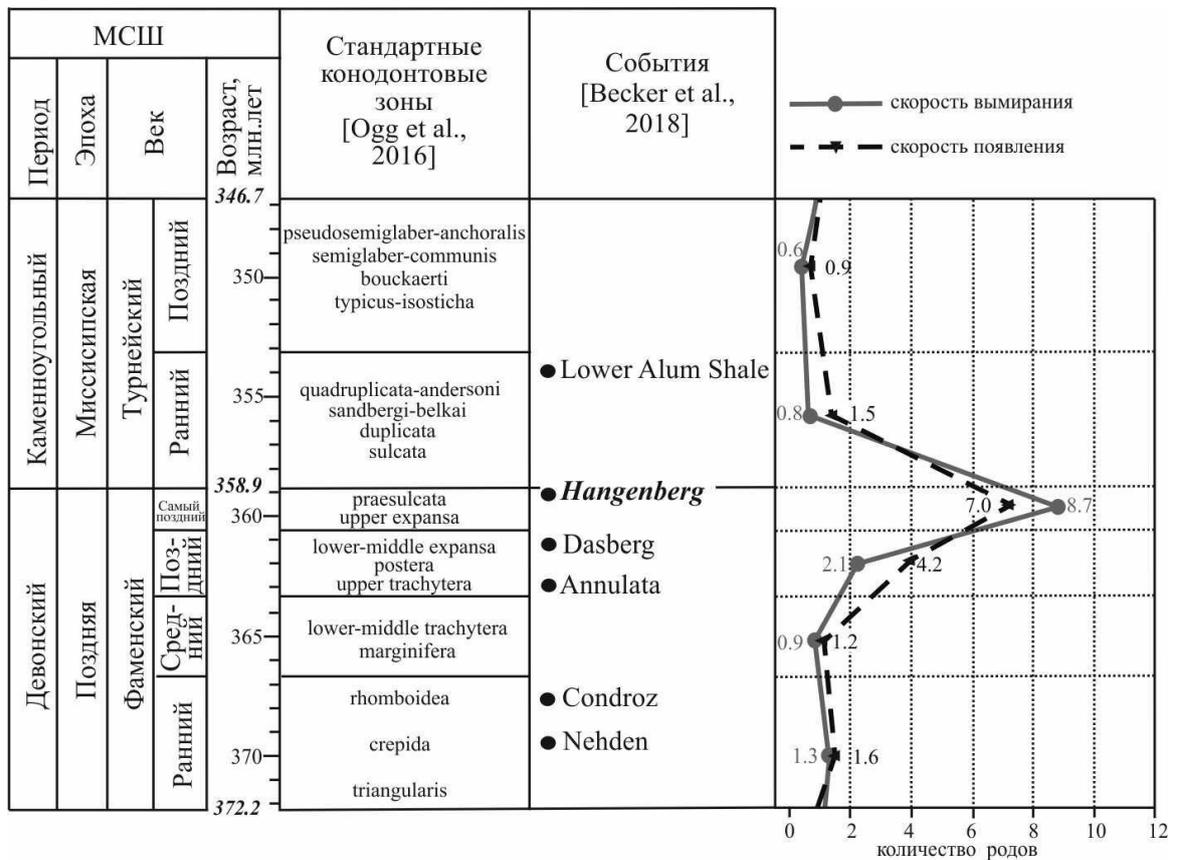


Рисунок 10 – Изменение скоростей появления и вымирания родов мшанок в фамене-турне (значения – количество родов/ 1 млн. лет)

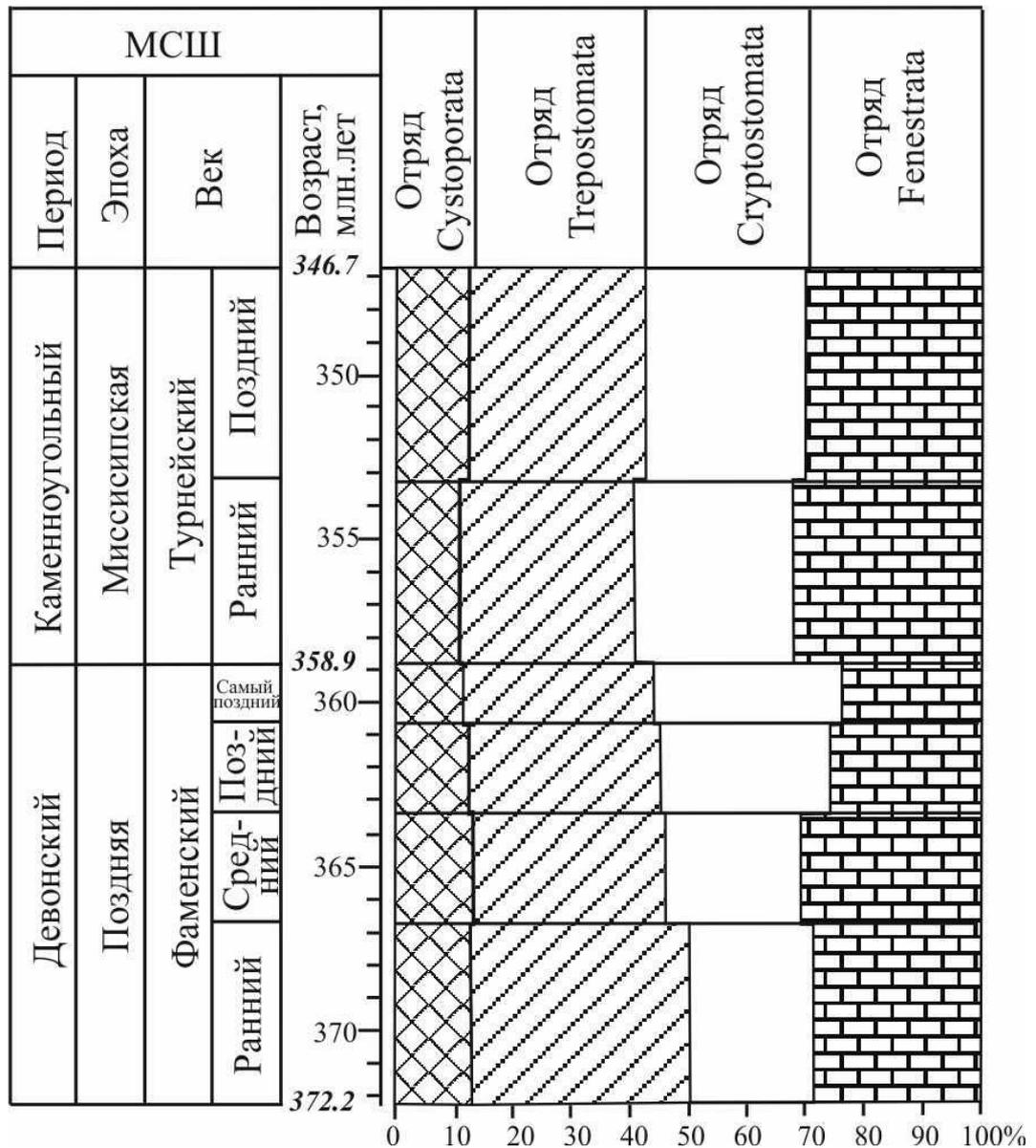


Рисунок 11 – Относительное разнообразие родов мшанок по отрядам в фамене-турне

составлявшего 18,2% от общего разнообразия раннефаменских мшанок, пополнилось новыми родами *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948, *Pseudonematorpora* Balakin, 1974, *Clausotrypa* Bassler, 1929 (Рисунок 14). Возникшие криптостоматные таксоны отличались обширной радиацией уже в раннем карбоне [Горюнова, 1985; Толоконникова, 20176]. Среди криптостомат в начале фаменского века исчезло семейство *Lenaporidae* Ernst, Königshof, Taylor et Bahaty, 2011 с вымиранием рода *Bigeyella* Morozova et Weiss, 2006.

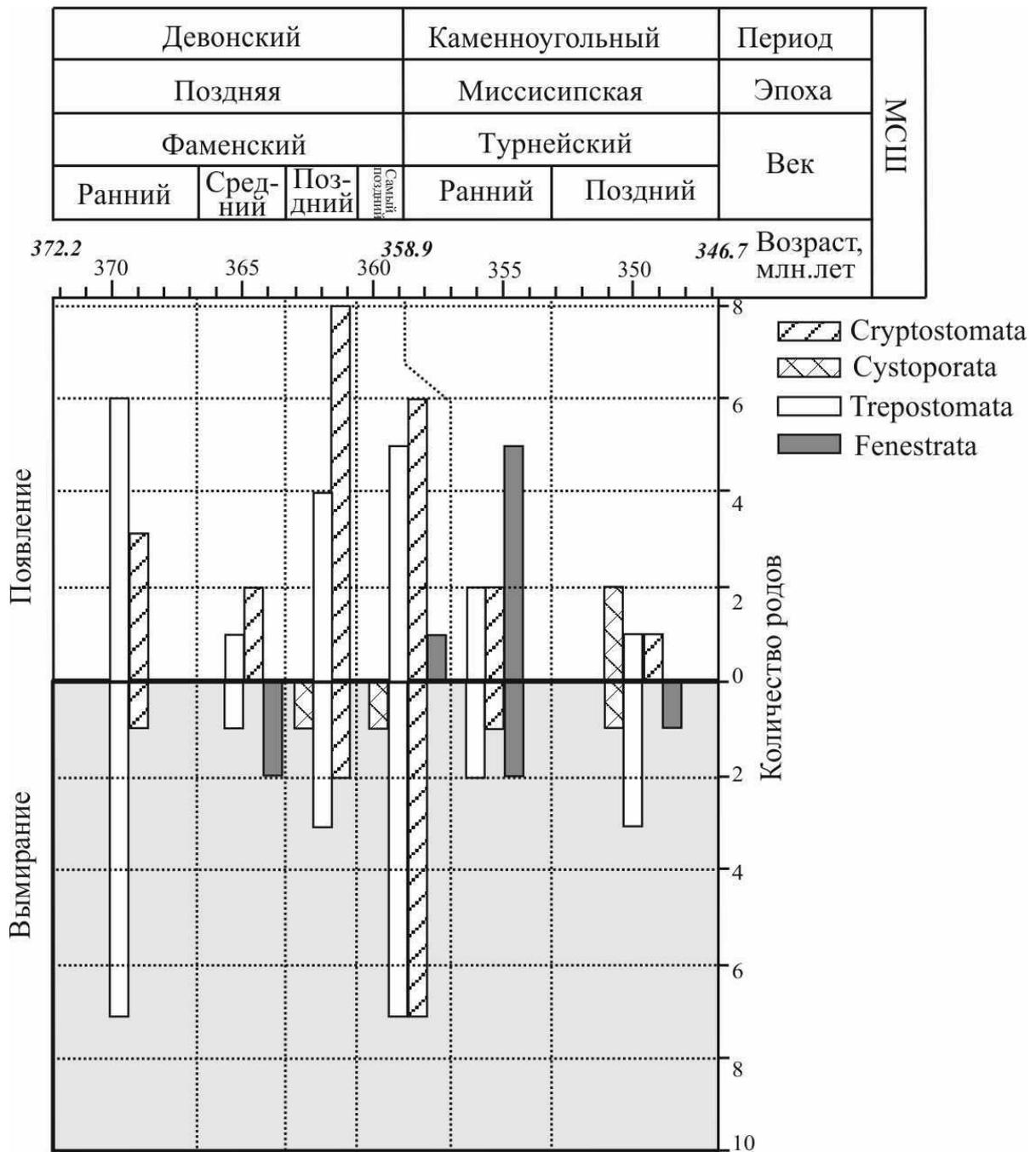


Рисунок 12 – Гистограмма появления и вымирания родов мшанок по отрядам в фамен-турне

Общее количество родов мшанок в среднем фамене (продолжительность 3,3 млн. лет, конодонтовые зоны *marginifera*-*middle trachytera*) снизилось с 88 родов (в раннем фамене) до 83 (Рисунок 9). Скорости появления и вымирания родов уменьшились до 1,2 и 0,9 родов/млн. лет соответственно (Рисунок 10).

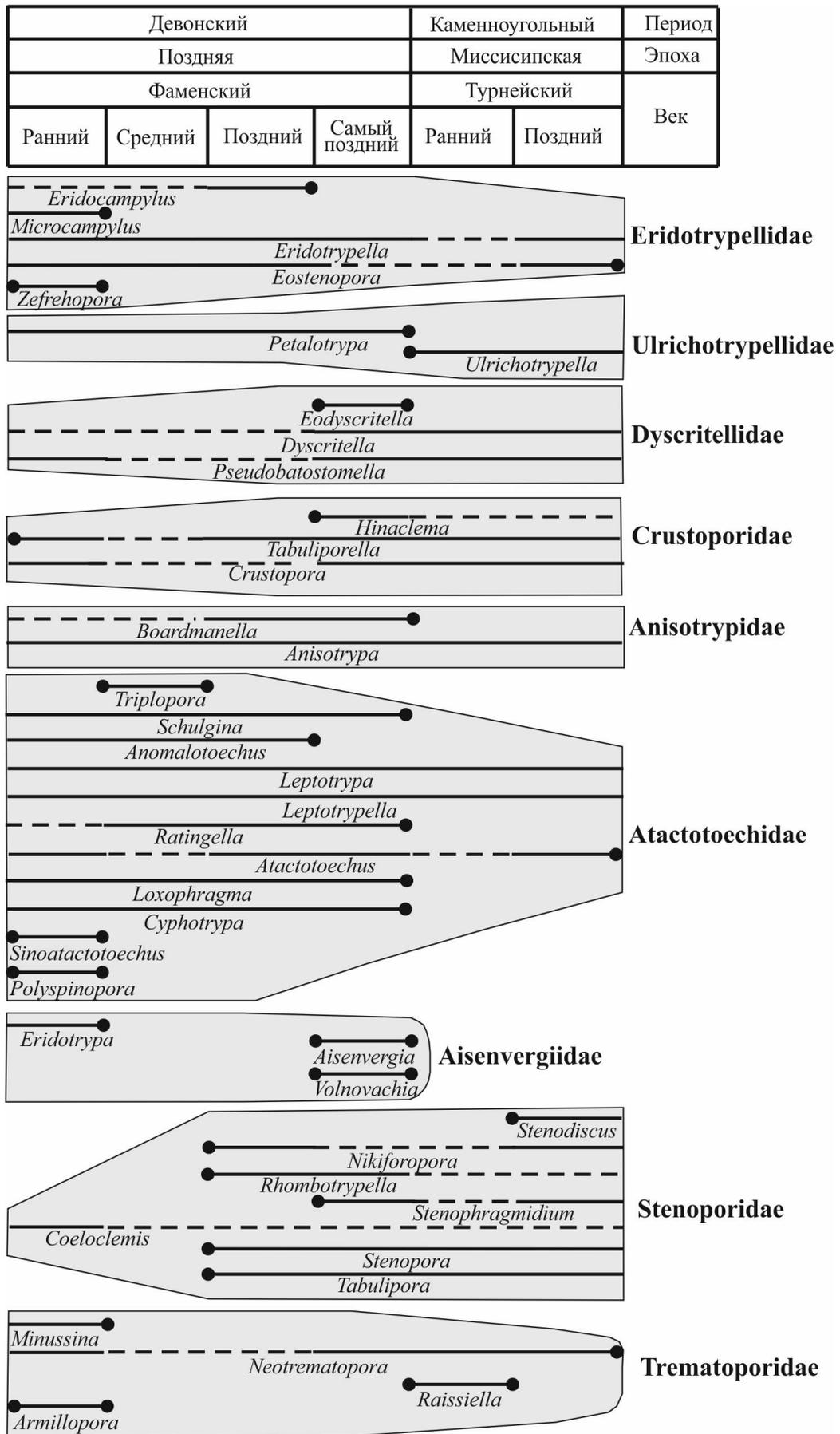


Рисунок 13 – Стратиграфическое распространение некоторых семейств и родов мшанок отряда Trematopomata на протяжении фамена-турне

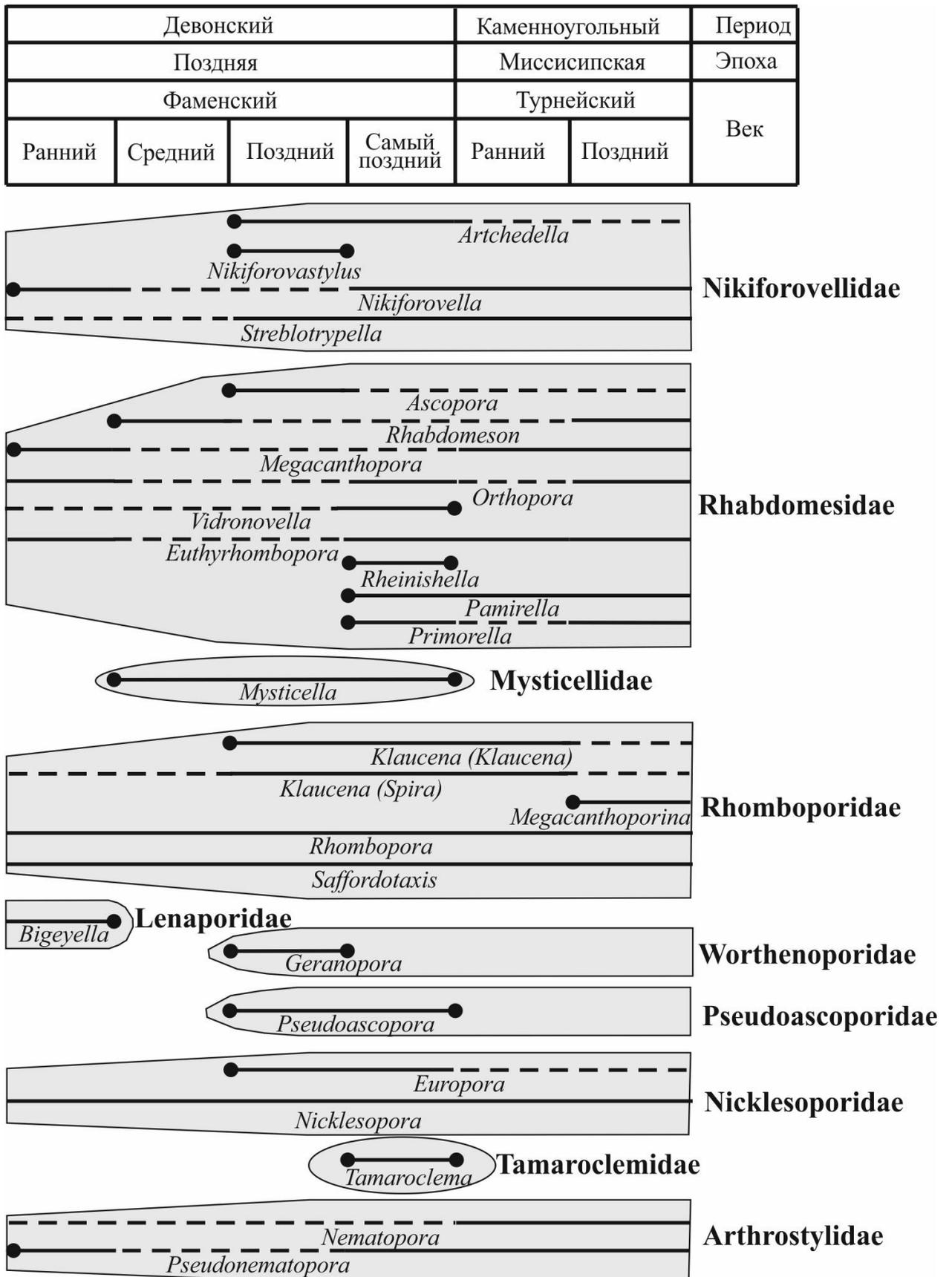


Рисунок 14 – Стратиграфическое распространение некоторых семейств и родов мшанок отряда Cryptostomata на протяжении фамена-турне

Девонский				Каменноугольный	Период	
Поздняя				Миссисипская	Эпоха	
Фаменский				Турнейский		
Ранний	Средний	Поздний	Самый поздний	Ранний	Поздний	Век

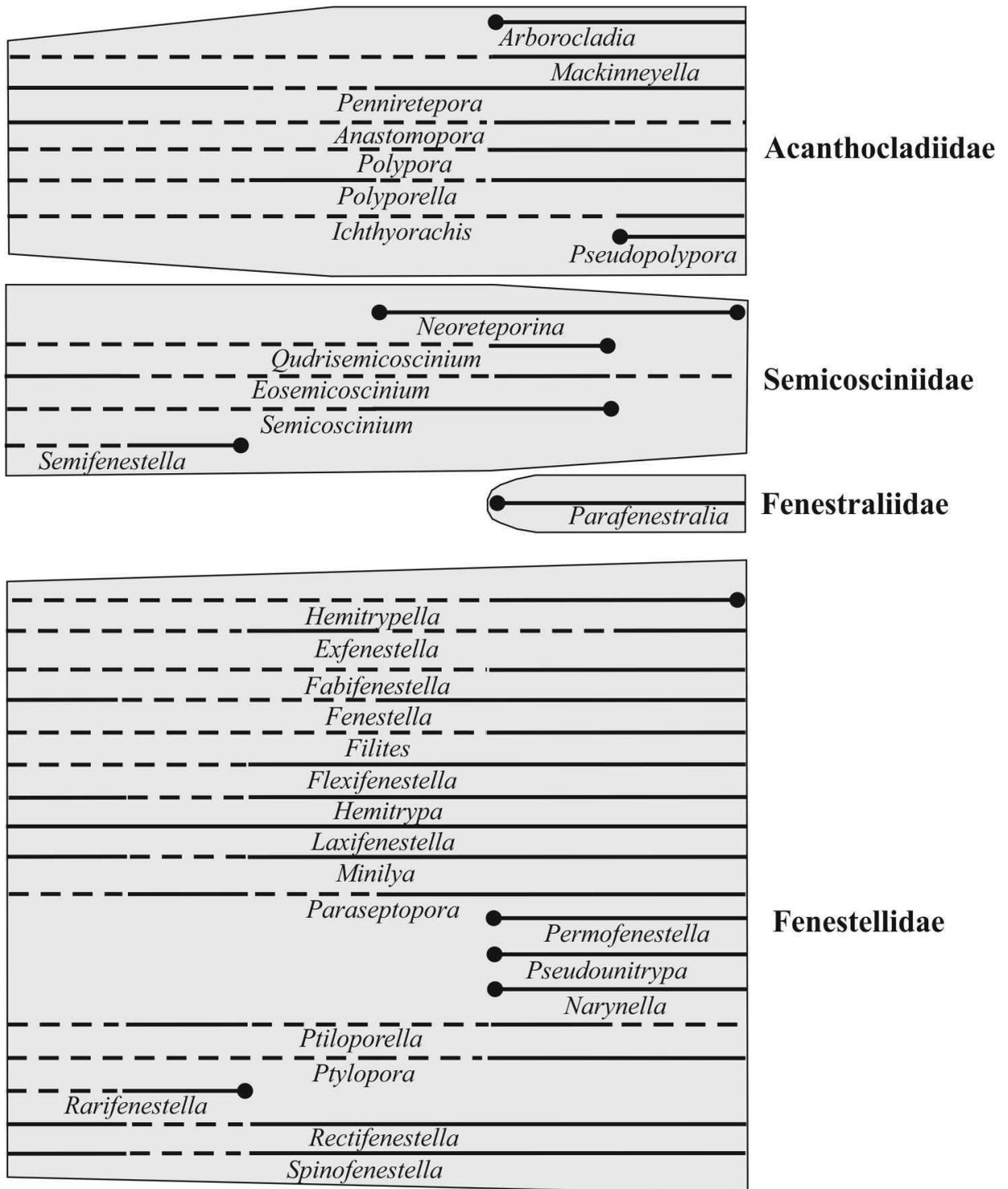


Рисунок 15 – Стратиграфическое распространение некоторых семейств и родов мшанок отряда Fenestrata на протяжении фамена-турне

Девонский				Каменноугольный	Период
Поздняя				Миссисипская	Эпоха
Фаменский				Турнейский	
Ранний	Средний	Поздний	Самый поздний	Ранний	Поздний
Век					

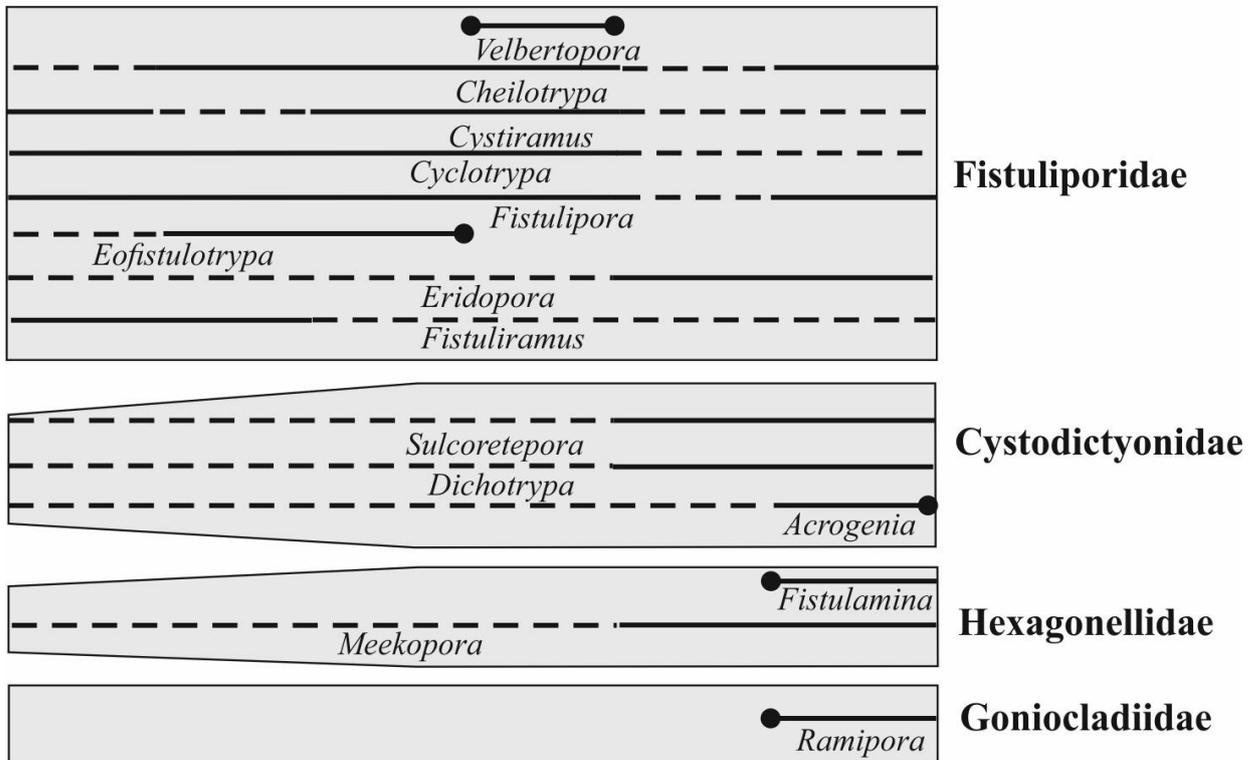


Рисунок 16 – Стратиграфическое распространение семейств и родов мшанок отряда Cystoporata на протяжении фамена-турне

Изменение таксономического разнообразия затронуло три отряда (Рисунок 11). Среди трепостомат, составляющих 33,7% от общего родового разнообразия (Рисунок 12), появился и вымер род *Triplorora* Troizkaya, 1970 (Рисунок 13). В отряде криптостомат (20,5% от общего разнообразия) появились новые роды *Rhabdomeson* Young, Young, 1874, *Mysticella* Gorjunova, 2007 и монотипическое семейство *Mysticellidae* Gorjunova, 2007 (Рисунки 11, 14). У фенестрат (32,5% от общего разнообразия) исчезли из морских акваторий планеты роды *Rarifenestella* Morozova, 1974 и *Semifenestella* Nekhorosheva, 1989 (Рисунки 11, 15).

Согласно работам Горюновой Р.В. [1992, 1996] трепостоматные мшанки из семейства *Atactotoechidae* Duncan, 1939 и фенестратные из

семейства Fenestellidae Astrova et Morozova, 1956 находились к началу фамена на стадии расцвета (Рисунок 13, 15). Ухудшение условий окружающей среды наиболее негативно сказывается на доминантах мшанковых групп, несмотря на их высокую морфологическую адаптацию [Горюнова и др., 2004, стр. 56]. Если принимать эту точку зрения, то следующими фазами рассматриваемых семейств должны были быть спад и снижение разнообразия. Для атактотоехид это правомерно (Рисунок 13). К концу турне остаются только два рода *Leptotrypa*, Ulrich, 1883 и *Leptotrypella* Vinassa et Regny, 1921. Последний представитель рода *Leptotrypa* исчезает из морских бассейнов планеты в московском веке (пенсильваний, поздний карбон). Однако разнообразие фенестеллид достигло апогея в позднем турне-раннем визе [Морозова, 2001] и характеризовалось наивысшими показателями среди других семейств до конца перми.

Вероятными причинами уменьшения разнообразия морской фауны в первой половине среднего фамена были глобальная регрессия и усиление тектонической активности на планете [Сергеева, 2005; Johnson et al., 1985; Sandberg et al., 1988; Hallam, Wignall, 1999; Golonka, 2020]. Эти явления вызвали уменьшение площади морских бассейнов, возникновение водоемов или лагун с замкнутой циркуляцией и периодическим поступлением океанической воды, изменением солености, объема и скорости поступления обломочного материала. С этими факторами можно увязать повсеместное обеднение разнообразия мшанок или их полное исчезновение из отдельных морских бассейнов. Вторая половина среднего фамена отмечена глобальной трансгрессией и восстановлением утраченных связей между морскими акваториями. В новых условиях трепостоматные мшанки формировали тонкие однослойные инкрустирующие колонии, массивные, реже ветвистые, а фенестратные – различные сетчатые (воронковидные, веерообразные, перистые) со сравнительно тонкими прутьями и перекладинами. Деликатные фенестраты вероятно обитали в локальных понижениях дна со спокойной гидродинамической обстановкой.

На протяжении позднего фамена (продолжительность 2,76 млн. лет, конодонтовые зоны upper trachytera-middle expansa) количество родов по сравнению с серединой века (83 рода) возросло до 93 (Рисунок 9). Менее чем за три млн. лет возникло 12 родов, а вымерло шесть (Рисунок 12). Скорость появления тем самым резко повысилась до 4,3 родов/млн. лет по сравнению с серединой века (1,2 родов/млн. лет). Темпы вымирания возросли до 2,1 родов/млн. лет (по сравнению с 0,9 родов/млн. лет в среднем фамене). Эволюционные изменения происходили в отрядах Trepodomata, Cystoporata и Cryptostomata (Рисунок 13, 14, 16). Интенсивная морфологическая дивергенция, обусловившая вспышку родового разнообразия, была особенно характерна для криптостоматных мшанок, составлявших 28% от общего разнообразия (Рисунок 11, 12, 14). Среди мшанок подотрядов Ptilodictyina Astrova et Morozova, 1956 и Rhabdomesina Astrova et Morozova, 1956 возникли узкоспециализированные роды, с каким-либо единственным типом стилей, слабым развитием или полным отсутствием гетерозооидов. Они представляли семь родов из 12 появившихся в позднем фамене. Однако существование *Geranopora Gorjunova*, 2007, *Pseudoascopora Gorjunova*, 1985, *Junggarotrypa Lu*, 1999 было кратковременным и они имели весьма ограниченный ареал распространения (Рисунок 14). Прогрессивным моментом в эволюции рабдомезин было возрастание от раннего к позднему палеозою, как отмечала Р.В. Горюнова [Горюнова, 1985], полиморфизма зооидов в колониях (сочетание разнообразных гетерозооидов, стилей, первичного зооида или пучка зооидов). Полиморфизм стал основой эволюционной устойчивости и продолжительного развития до конца перми мшанок таких фаменских родов, как *Ascopora Trautschold*, 1876, *Klaucena (Klaucena) Trizna*, 1958. В конце фамена среди криптостоматных мшанок появились не только роды, но и семейства (Рисунок 14): *Worthenoporidae Ulrich*, 1893 – с появлением рода *Geranopora Gorjunova*, 2007, *Pseudoascoporidae Gorjunova*, 1985 – с возникновением рода *Pseudoascopora Gorjunova*, 1985. Таксономический состав трепостоматных мшанок,

составлявших 33,3% от общего родового состава, обновился родами *Nikiforopora Dunaeva*, 1964, *Stenopora Lonsdale*, 1844, *Rhombotrypella Nikiforova*, 1933 и *Tabulipora Young*, 1883 (Рисунок 12, 13). У цистопорат (11,8% от общего разнообразия) исчез из морских акваторий планеты род *Eofistulotrypa Morozova*, 1959 (Рисунок 16). Среди фенестрат (27% от общего разнообразия) никаких изменений в родовом составе не происходило (Рисунок 12, 15).

В самом конце фаменского века (продолжительность 1,73 млн. лет, конодонтовые зоны *upper expansa-praesulcata*) сохранялась позднефаменская тенденция увеличения разнообразия и темпов появления/вымирания родов мшанок. В рассматриваемый интервал геологического времени существовало 101 род мшанок, при этом появилось 12 и вымерло 15 родов (Рисунок 9, 12). Скорость появления по сравнению с концом фамена возросла почти в два раза, увеличившись с 4,3 до 7,0 родов/млн. лет (Рисунок 10). Кривая скорости вымирания демонстрирует резкий пик для самого конца фамена, обусловленного повышением значения с 2,1 в позднем фамене до 8,7 родов/млн. лет в завершении века. Во всех отрядах происходили эволюционные изменения (Рисунок 12), очевидно связанные с разнородными геологическими и биологическими процессами, происходящими в конце девонского периода на Земле [Sandberg et al., 2002; Kaiser, 2005; Kaiser et al., 2006, 2016]. Изменения в скорости появления родов, очевидно, связаны с эвстатическими колебаниями Мирового океана в позднем девоне-раннем карбоне [Qie et al., 2019] и похолоданием [Haq, Schutter 2008].

Обновление родового разнообразия единичными таксонами отмечено у цистопорат, составлявших 11,8% от общего разнообразия (род *Velbertopora Tolokonnikova*, Ernst, Herbig, 2014) и фенестрат (25,7% от общего количества родов, род *Neoretroporina Miller*, 1962) (Рисунок 11, 15, 16). Наиболее значительные изменения коснулись трепостомат и криптостомат, составлявших 32,7% и 29,8% от общего разнообразия соответственно (Рисунок 11, 13, 15). Среди трепостомат возникло пять родов, а исчезло семь.

Это был существовавший с ордовика род *Cyphotrypa* Ulrich et Bassler, 1904, возникшие во франском веке *Ratingella* Ernst, Tolokonnikova, Herbig, 2015 и *Schulgina* Morozova, 1957, *Boardmanella* Gorjunova et Weis, 2003, а также короткожившие эндемики *Eodyscritella* Troizkaya, 1970, *Aisenvergia* Dunaeva, 1964 и *Volnovachia* Dunaeva, 1964. С исчезновением последних двух родов прекратило свое существование семейство *Aisenvergiidae* Dunaeva, 1964 (Рисунок 13). В мелководных морских бассейнах планеты зародились криптостоматные мшанки родов *Primorella* Romanchuk et Kiseleva, 1968, *Imporella* Gorjunova, 1985, *Pamirella* Gorjunova, 1975, исчезли позднефаменские эндемичные роды *Jungganotrypa* Lu, 1999, *Mysticella* Gorjunova, 2007, *Pseudoascopora* Gorjunova, 1985, а также известный с праги род *Vidronovella* Gorjunova, 2006. Только самым поздним фаменом ограничено развитие родов *Tamaroclema* Gorjunova, 1992, *Rhenishella* Tolokonnikova, Ernst, Herbig, 2014 и *Nikiforovastylus* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015. Также вымерли эндемичные монотипические семейства *Mysticellidae* Gorjunova, 2007 и *Tamaroclemidae* Gorjunova, 1992 (Рисунок 14).

В течение раннего турне (продолжительность 5,8 млн. лет, конодонтовые зоны *sulcata-andersoni*) общее количество родов мшанок снизилось со 101 (существовавших в самом конце девонского периода) до 94 (Рисунок 9). Скорость появления новых родов в это время резко падает с 7,0 (в самом конце фамена) до 1,5 родов/млн. лет, так как за сравнительно продолжительный период времени (5,8 млн. лет) появилось девять родов (Рисунок 10, 12). Скорость вымирания родов повторно достигает наименьших значений для фамена-турне и составляет 0,8 родов/млн. лет (Рисунок 10). Темпы изменения родового разнообразия по сравнению с поздним девоном в трех отрядах снижаются (Рисунок 12), абсолютно не затрагивая цистопорат. Наиболее высокими показателями появления/вымирания отличались фенестраты, составлявшие 32,9% от общего таксономического разнообразия (Рисунок 11, 12). Начиная с раннего

девона, для них характерен рост морфологической специализации, связанный с адаптацией к новым и различным факторам среды обитания [Suárez Andrés, Wyse Jackson, 2015]. В раннем турне появились роды *Parafenestralia* Prout, 1859, *Narynella* Morozova, 2001, *Pseudounitrypa* Nekhoroshev, 1926, *Permofenestella* Morozova, 1974, существовавшие до перми, и *Arborocladia* Nekhoroshev, 1956, исчезнувший в раннем карбоне, а вымерли древние роды *Semicoscium* Prout, 1859 (известен с ордовика) и *Quadrisemicoscium* Plamenskaya, 1991 (известен с девона). С появлением рода *Parafenestralia* Morozova, 1963 возникло семейство *Fenestraliidae* Morozova, 1963, исчезнувшее в перми (Рисунок 15).

Позднее турне (продолжительность 6,4 млн. лет, конодонтовые зоны *isosticha-anchoralis*) характеризовалось стабильностью родового разнообразия (Рисунок 9) и низкой скоростью вымирания – 0,9 родов/ млн. лет (Рисунок 10). Скорость появления по сравнению с началом турнейского века продолжала падать и достигла 0,6 родов/млн. лет (Рисунок 10). Состав всех отрядов обновился единичными новыми таксонами (Рисунок 13, 14, 15, 16). Вымерли трепостоматные роды *Atactotoechus* Duncan, 1939, *Eostenopora* Duncan, 1939, *Raissiella* Popesco, 2000, *Neotrematopora* Morozova, 1960 и семейство *Trematoporidae* Miller, 1889. В семействе *Stenoporidae* Waagen et Wentzel, 1886 появился род *Stenodiscus* Crockford, 1945. Возникшие цистопоратные роды *Ramipora* Toula, 1875 и *Fistulamina* Crockford, 1947 имели более продолжительное время существования. Состав криптостомат (26,5% от общего разнообразия) пополнился родом *Megacanthopora* Morozova, 1992 [Нехорошев, 1956; Ариунчимэг, Морозова, 1992]. Среди фенестрат (31,9% от общего разнообразия) появился новый род *Pseudopolypora* Morozova et Lisitsyn, 1996, достигший глобального распространения в пермских морях планеты. Вторая половина турне-начало визе сопровождались глобальной трансгрессией, благодаря которой широко распространились однотипные мшанковые фауны в морских бассейнах планеты. В визейском веке произошла последняя палеозойская

диверсификация мшанок [Ross, 1981; Ernst, 2013b; Tolokonnikova et al., 2014b], сменившаяся кризисом в серпуховском веке. После этого таксономическое разнообразие мшанок стабильно снижалось вплоть до вымирания большинства их палеозойских отрядов в перми и триасе [McKinney, Jackson, 1989].

### **2.3. Влияние событий позднего девона-раннего карбона на мшанок**

Для позднего девона-начала карбона установлены биотические кризисы разного ранга [House, 1985; Sepkoski, 1996; Walliser, 1996; Алексеев, 1998; Qie et al., 2019], отражающие перестройку в структуре большинства морских и наземных биот за счет исчезновения различных таксономических групп организмов. Однако анализ динамики родового разнообразия мшанок, описанный в диссертации выше, не выявил влияния событий раннего фамена Нехден (Nehden) и Кондроз (Condroz), позднего фамена Аннулата (Annulata) и Дасберг (Dasberg), а также среднего турне Лоуве Алум Шейл (Lower Alum Shale) [Walliser, 1984; Becker, 1993a, b] на мшанок. В литературе никаких сведений по этому поводу не приводится.

Повышенный интерес вызывает событие Хангенберг (Hangenberg), приуроченное к самому концу фаменского века позднего девона (ему соответствуют конодонтовые зоны middle, upper praesulcata и самые низы sulcata) [Kaiser, 2005; Kaiser et al., 2016]. Оно рассматривается как одно из крупнейших массовых вымираний в фанерозое [House, 1985; Walliser 1996; McGhee et al., 2013], проявившееся в исчезновении около 45% родов [Sepkoski, 1996] и 20% семейств различных групп органического мира [Simakov, 1993; Sandberg et al., 2002]. Среди вызвавших его вероятных причин обсуждаются изменение климата [Caplan, Bustin, 1999; Streel et al., 2000; Myrow et al., 2013, 2014; Cole et al., 2015; Lakin et al., 2016], глобальная аноксия [House, 1985; Becker et al., 2012; Formolo et al., 2014], влияние космических объектов, изменение орбиты планеты [De Vleeschouwer et al., 2014], трансгрессивно-регрессивная цикличность, вулканизм и

геотектонические процессы раннего этапа герцинского орогенеза [Joachimski, Buggisch, 2002; Sandberg et al., 2002; Kaiser et al., 2006, 2008; Carmichael et al., 2016]. Хангенбергское событие представляется не одноактным явлением, а серией событий гетерохронного исчезновения разных групп организмов [Walliser 1996; Kaiser, 2005]. Наиболее сильно оно отразилось на амmonoидеях (исчезло 85 % общего разнообразия), пелагических остракодах, трилобитах (вымерли отряды Phacopida, Omegops), рыбах (100% плакодерм), позвоночных (потеряли 50% отрядов) [Sallan et al., 2011], конодонтах (исчезли господствовавшие в девоне роды *Palmatolepis*, *Icriodus*, *Bispathodus*), строматопоратах и табулятах, флоре (полностью исчезли хитинозоиды, лепидофитовая флора, снизилось разнообразие акритархов) [например, Ziegler, Sandberg, 1984; Streele et al., 2000; Webb, 2002, 2005; Kaiser, 2005; Kaiser et al., 2016]. Исчезновение многих пелагических и гемипелагических организмов сказалось на пищевых цепях, вызвав тем самым значительные изменения в составе и структуре всех экосистем, включая бентосные сообщества [Sallan, Coates, 2010].

По мнению К.В. Симакова [Simakov, 1993], событие Хангенберг разграничивает угасание типично девонских форм и зарождение каменноугольных во всех существовавших группах организмов. Данное суждение правомочно для мшанок. На рубеже девона-карбона завершилась смена господствовавшего в ордовике-девоне отряда *Trepostomata* на доминировавший в карбоне-перми отряд *Fenestrata* [Bigey, 1988; Gutak et al., 2008; Tolokonnikova, Ernst, 2010; Ernst, 2013a, b]. В самом конце девона в составе мшанковых ассоциаций Евразии присутствовали долго существовавшие (с ордовика, силура, раннего девона) и более молодые (поздний девон, ранний-поздний фамен) роды. Из 36 родов появившихся в фамене 24 рода (66,7% от существовавших) продолжили свое развитие в карбоне, достигнув расцвета в визейском или башкирском-московском веках. Событию Хангенберг предшествовала наивысшая диверсификация мшанок родового ранга в позднем фамене (Рисунок 17). Пик их родового

разнообразия в это время был обусловлен высокими темпами появления морфологических изменений, различно выраженных у каждого отряда. Темпы диверсификации родов и семейств на рубеже девона-карбона почти совпадали, характеризуясь отрицательными значениями. На этом фоне родовое разнообразие мшанок в раннем турне незначительно снизилось по сравнению с концом фамена (Рисунок 9).

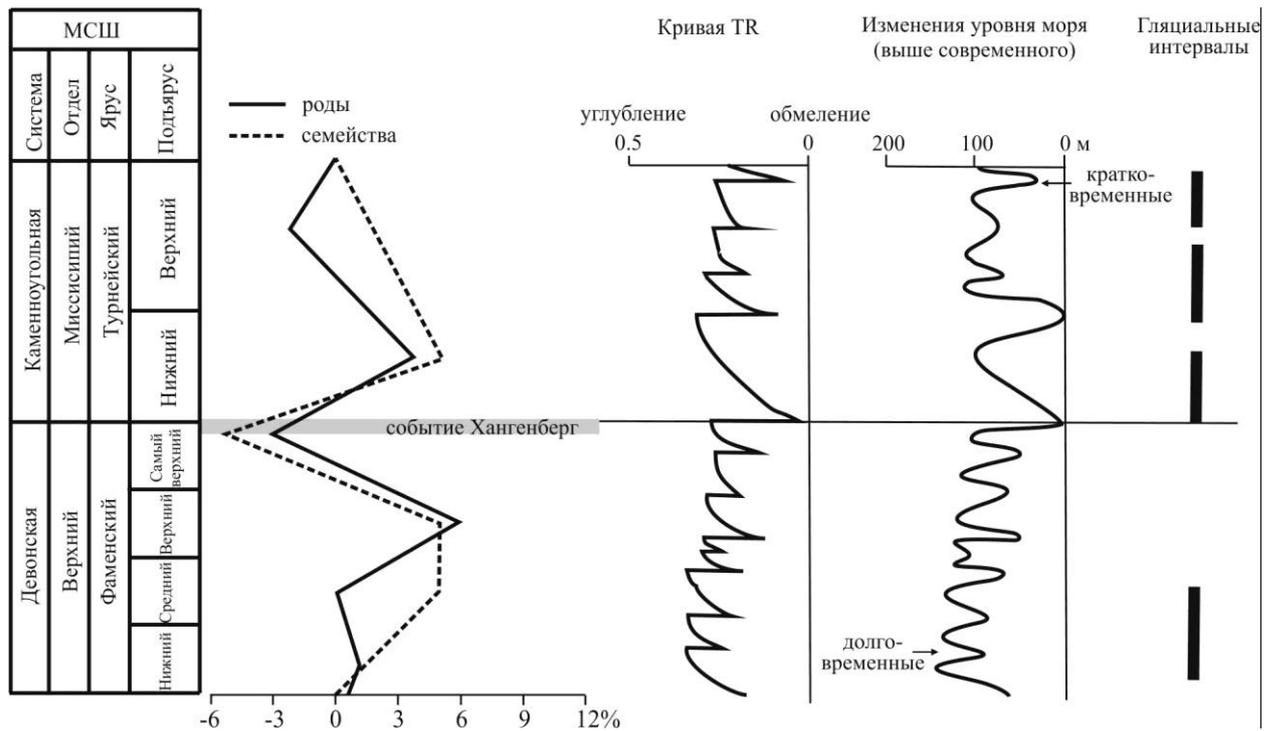


Рисунок 17 – Скорость диверсификации мшанок в фамене-турне (процентное соотношение разности появившихся и вымерших таксонов к числу существующих) на уровне родов и семейств. Глобальные изменения уровня и глубины моря, климатические тренды по [Наq, Schutter, 2008]

В самом конце фаменского века вымерло 14,8 % родов мшанок от всех существовавших. Данный показатель близок к значениям вымирания родов в позднем ордовике – хирнант 16,5%, катий 22,5%, считающийся одним из критических рубежей в эволюции типа Bryozoa [Ernst, 2018]. Очевидно, что позднефаменское вымирание мшанок было связано с воздействием события Хангенберг. В эволюционном развитии группы на самый поздний фамен приходится пик появления/вымирания родов и семейств. Этот рубеж

принимается соискателем наиболее важным на фаменско-турнейском этапе эволюции исследуемых беспозвоночных и близок к границе девона-карбона в основании конодонтовой зоны *sulcata*.

Родовое разнообразие (=богатство) мшанок Евразии в завершении фаменского века демонстрирует резкое и почти равное увеличение количества появившихся и вымерших таксонов, скоростей появления и вымирания родов (Рисунок 10, 12). Кроме того, значительное исчезновение мшанок в конце девонского периода было скомпенсировано интенсивным ростом их таксономического разнообразия уже в раннем карбоне (позднее турне-визе), в котором они пережили расцвет [Tolokonnikova et al., 2014b]. За счет удачной внутригрупповой конкуренции мшанки заселили различные субстраты и заняли экологические ниши, освободившиеся в результате исчезновения строматопорат, губок, табулят (главных рифостроителей). Однако к середине раннего карбона (серпухов) мшанки снова испытали кризис [Ross, 1981]. Подобные изменения можно рассматривать как закономерное развитие группы организмов по следующему пути массовое событие-вымирание-диверсификация и снова массовое событие [Алексеев, 1989, 1998]. С началом карбона (визе) совпадает их последняя обширная диверсификация в палеозое: разнообразие стенолаематных мшанок в последующих эрах уже не достигала упомянутых значений [Taylor, Ernst, 2008; Ernst, 2013b; Tolokonnikova et al., 2014b].

Похожая картина описана и для брахиопод. Смешанная фауна брахиопод из Струния Западной Европы содержит малое количество девонских форм при доминировании новых видов, широко распространенных в нижнекаменноугольных отложениях [Conil et al., 1986]. Анализ брахиопод из фаменско-турнейских отложений Южного Китая показал [Sun, Baliński, 2011] скачок родообразования в середине турне после снижения разнообразия на границе девона-карбона. Новые роды обладали широким спектром адаптивных стратегий к разным экологическим нишам. Существует мнение, что узкий диапазон толерантности родов является

признаком восстанавливающего биоценоза [Harries et al. 1996; Erwin, 1998]. Шен С.-З. с коллегами [Shen et al., 2006], анализируя разнообразие брахиопод из разных регионов мира, пришел к выводу, что глобально их восстановление произошло немного позже, в серпухове. Анализ развития на рубеже девона-карбона нескольких отрядов брахиопод из Бельгии [Mottequin et al., 2014] показал исчезновение большинства родов с усложненной морфологией и специализацией из отряда Rhynchonellida. Наивысшего таксономического разнообразия достигают в турне брахиоподы отрядов Spiriferida и Productida. Увеличение диаметра, количества или размера акантостиллей у трепостомат, возрастание численности разных стилей у криптостомат, развитие защитных сеток, высоких килей, бугорков у фенестрат совпадает с аналогичными преобразованиями у брахиопод (крупные раковины, обилие шипов и ребер на их поверхности). Нельзя не согласиться, что развитие подобных структур у бентосных организмов следует рассматривать как усиление защиты от возросшего разнообразия хищников [Sallan et al., 2011; Sun, Baliński, 2011; Ernst, 2013b], но не исключено, что и для более эффективной работы лофофоров при фильтрации пищевых частиц [McKinney, Jackson 1989].

Высокая морфологическая специализация характерна в самом начале карбона и для других бентосных организмов. Большинство эндемичных фаменских родов ругоз исчезали под влиянием события Хангенберг из морских бассейнов планеты. Однако восстановление кораллов начинается уже в раннем турне [Poty et al., 2006; Denayer, Webb, 2017]. На криноидеях согласно [Brom et al., 2018] также воздействие кризиса не проявилось. В течение фамена-турне у них продолжалась диверсификация, выборочная хаотичная адаптация у разных таксонов к конкретным экологическим условиям. На фоне существования маленьких и больших кораллитов отмечалась общая тенденция увеличения среднего размера тела.

Резюмируя данную главу, можно сформулировать первое защищаемое положение диссертации: **«Проведенный анализ динамики богатства 130**

**родов и 41 семейства показал позднефаменскую диверсификацию и резкое повышение скоростей появления/вымирания в самом конце фамена, очевидно связанное с Хангенбергским кризисом. Установленные явления наиболее важны на фаменско-турнейском этапе эволюции типа Мшанки и близки к границе девона-карбона в её современном понимании».**

Основные морфологические тенденции среди стенолаематных мшанок отрядов *Cystoporata*, *Trepostomata*, *Cryptostomata* и *Fenestrata*, проявившиеся на рубеже девона-карбона, рассмотрены в следующей главе.

### **Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ МШАНОК НА ПРОТЯЖЕНИИ ФАМЕНА-ТУРНЕ**

По мнению автора диссертации, изменение таксономического разнообразия мшанок, обнаруженных в местонахождениях Евразии, в течение фамена-турне контролировалось как внешними, так и внутренними факторами. Соглашаясь, с одной стороны, с крупными исследователями палеозойских мшанок [Морозова, 2001; Горюнова и др., 2004], среди внутренних причин можно рассматривать нахождение отдельных групп на конкретной фазе эволюционного развития (экстенсивная дивергенция, расцвет, упадок или реликтовая фаза), способ реализации того или иного эволюционного пути (ароморфоз, дивергенция, гомеоморфизм, параллелизм). С другой стороны, очевидно, важное значение имели существовавшие конструктивные морфологии (структура стенки, развитие или отсутствие гетерозооидов) [Ernst, 2013a, b]. К внешним факторам следует отнести глобальные процессы (трансгрессия-регрессия, тектоническая активность, изменение климата и другие), а также воздействие со стороны биоты (конкуренция между мшанками разных отрядов, с иными бентосными группами, влияние хищников) [Ernst, 2013a, b]. Кроме того, необходимо учитывать и причины локального характера: температуру воды, соленость, глубину, особенности субстрата [Nelson et al., 1988; McKinney, Jackson 1989; Nageman et al., 1998; Tolokonnikova, Ernst, 2017]. Комплексное воздействие условий окружающей среды значительно влияло на форму и строение колоний, вызывало появление или исчезновение в них конкретных структурных элементов. Длительная морфологическая эволюция этих колониальных организмов с ордовика до настоящего времени предопределена модульной организацией мшанок и высокой степенью адаптации к различным условиям обитания [Горюнова, 1985; Горюнова и др., 2004; Ernst, 2020].

Негативное воздействие события Хангенберг на мшанки компенсировалось высокими темпами появления новых родов с широким спектром морфологических стратегий выживания по-разному выраженных в каждом отряде. Анализ морфологических изменений, происходивших у мшанок на протяжении 25,5 млн. лет (с раннего фамена до позднего турне) показал три основных тренда в их эволюции: 1) формирование определенных форм колоний, 2) изменение характерных особенностей автозооидов, меняющаяся степень развития полиморфизма и 3) формирование защитных структур [Толоконникова, 2021].

### **3.1. Форма колонии и полиморфизм зооидов**

Палеозойские мшанки строили разнообразные по форме колонии, которые можно рассматривать как совокупный результат филогенетической истории и адаптации к условиям окружающей среды [Nageman et al., 1997, 1998; Taylor, 2005]. Развитие первичного зооида колонии – анцеструлы – могло начинаться на литокластике (гальке, песчинке, конкреции) или биокластике (створке раковины, части скелетов различных существ), живых организмах (водорослях) [Nageman et al., 1998]. Дальнейший рост колонии, помимо генетического контроля, зависел от комплекса локальных абиотических факторов, например, пищевых ресурсов, энергии, температуры и солености воды, скорости седиментации [McKinney, Jackson, 1989]. Габитус колоний определялся формой, характером почкования и расположения автозооидов (Рисунок 18). У мшанок выявлена высокая степень конвергенции между крупными группами [Anstey, Pachut, 1995; Ernst, 2013b], а также гомеоморфия и параллелизмы [Астрова, 1978; Морозова, 2001; Горюнова, 2011].

На рубеже девона-карбона колонии мшанок характеризовались вертикальными конструкциями, благодаря которым снижалась конкуренция за площадь на субстрате между ними и с другими бентосными организмами.

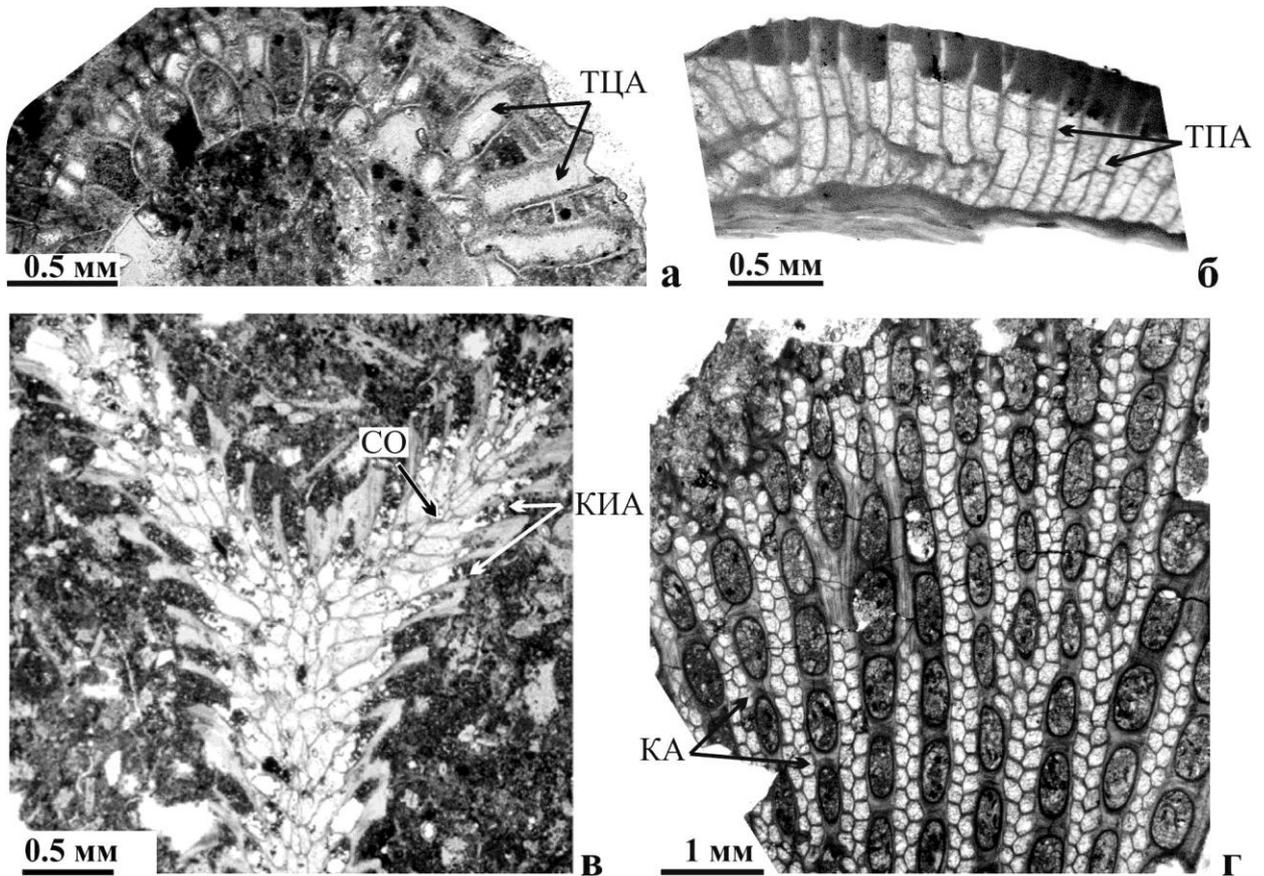


Рисунок 18 – Разнообразие форм колоний мшанок и автозооциев: **а** – однослойная инкрустирующая колония цистопоратной *Fistulipora praetubulosa* Lu, 1999 с трубчатыми цилиндрическими автозооциями (ТЦА), экз. КузГПА, № 4/41.1; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 767,5 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*-*Quasiendothyra communis*; **б** – инкрустирующая однослойная колония трепостоматной *Leptotrypa lipovkiensis* Tolokonnikova et Pakhnevich, 2019 с трубчатыми призматическими автозооциями (ТПА), голотип СибГИУ, № 12/24.2; Липецкая область РФ, местонахождение у с. Липовка; верхний девон, фаменский ярус, задонский горизонт; **в** – тонковетвистая колония криптостоматной *Nikiforovastylus ourthensis* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015 с коленчато-изогнутыми автозооциями (КИА) и срединной осью (СО), голотип Льежского университета, ULg PDS-72i; Бельгия, Динантский синклиорий, разрез Pont-de-Scau, слой 72; верхний девон, фаменский ярус, формация Comblain-au-Pont; **г** – сетчатая пластинчатая колония фенестратной *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958) с коробчовидными автозооциями (КА), экз. ПИН, № 1613/412; Нахичевань, Геранкаласинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, аршакиахбюрская свита, местная брахиоподовая зона *julii-nigra*. Изображения **а–в** в продольном сечении, **г** – в тангенциальном

Кроме того, увеличивалась площадь поверхности колонии, орошаемой токами воды, несущими питательные вещества. Анализ строения колоний фаменско-турнейских мшанок из 43 местонахождений Центральной и Южной России показал доминирование ветвистых вертикальных форм (Рисунок 19) в ранне- и позднефаменских мшанковых ассоциациях, и сетчатых – в турнейских [Tolokonnikova, Ernst, 2017]. Подобное распределение колониальных форм соответствовало смене доминантов в этих ассоциациях: преобладание в позднем девоне трепостомат, а в раннем карбоне – фенестрат (глава 2 диссертации, Рисунок 11) [Толоконникова, 2007в, 2008, 2017б; Gutak et al., 2008].

Изменение разнообразия форм колоний в рассматриваемом интервале, вероятно, было связано с осцилляциями площади и глубины морских бассейнов. Трансгрессии в самом конце фамена и начале турне способствовали формированию на мелководном шельфе (средние глубины 80–200 метров) разнообразных типов колоний мшанок. В благоприятных условиях (прогретые воды, нормальная соленость, невысокая энергия воды и низкая скорость седиментации) развивались преимущественно поднятые и приподнятые над субстратом колонии (сетчатые, прямые ветвистые, двуслойно-симметричные ветвистые и пластинчатые). Тонкие веточки мшанок, очевидно, росли в условиях неровностей микрорельефа дна на участках со спокойным движением воды. Инкрустирующие (Таблица I, фиг. 2а; Таблица VII, фиг. 1, 2а) одно- и многослойные колонии формировались недалеко от береговой линии, поскольку они наиболее устойчивы в условиях активной гидродинамики и разнородности субстрата [McKinney, Jackson, 1989; Bone, Wass, 1990]. Возрастание доли инкрустирующих колоний в мшанковых сообществах раннего-среднего фамена по сравнению с поздним франом было обусловлено постепенным обмелением бассейнов и, как следствие этого, изменениями солености воды и объема поступавшего терригенного материала, нарушением нормальной циркуляции вод, обеспечивавших мшанок пищей.

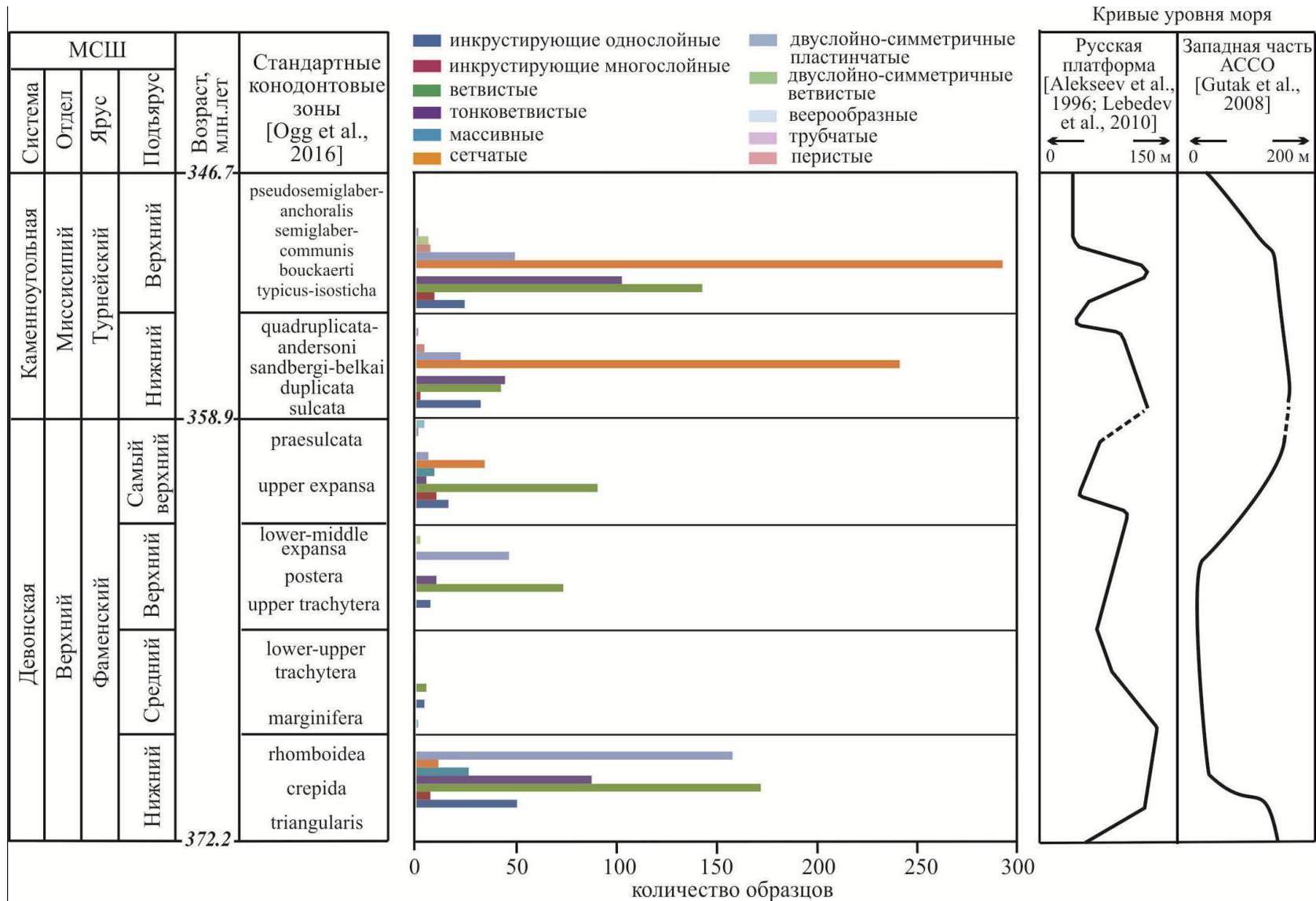


Рисунок 19 – Разнообразие колоний мшанок в фаменско-турнейских отложениях Центральной и Южной России

Проявившиеся в начале девона возрастание гетерогенности структурных типов сетчатых колоний фенестрат (пластинчатые, веерообразные, ветвистые, воронковидные и др.) и эволюционное преобразование формы автозооидов стали основой наибольшей значимости этой группы мшанок в каменноугольном периоде (глава 2 диссертации, Рисунок 11). Колонии фенестрат были образованы свободными, анастомозирующими или соединенными перекладинами прутьями (Рисунок 20, например, Таблица XXV, фиг. 1a). Потоки воды омывали фронтальную поверхность колонии с расположенными на ней апертурами автозооидов, и проходили через петли или свободные промежутки между прутьями на её дорсальную сторону, где апертуры отсутствовали [Морозова, 2001; Cowen, Rider, 1972; McKinney, Jackson, 1989]. Кили, разделявшие ряды апертур автозооидов, и бугорки на прутьях, помимо защитных функций, очевидно, были важны для регуляции гидродинамической ситуации вокруг автозооидов и усиления эффективности питания [McKinney, 1981; Ernst, 2013b; Suarez Andres, Wyse Jackson, 2015].

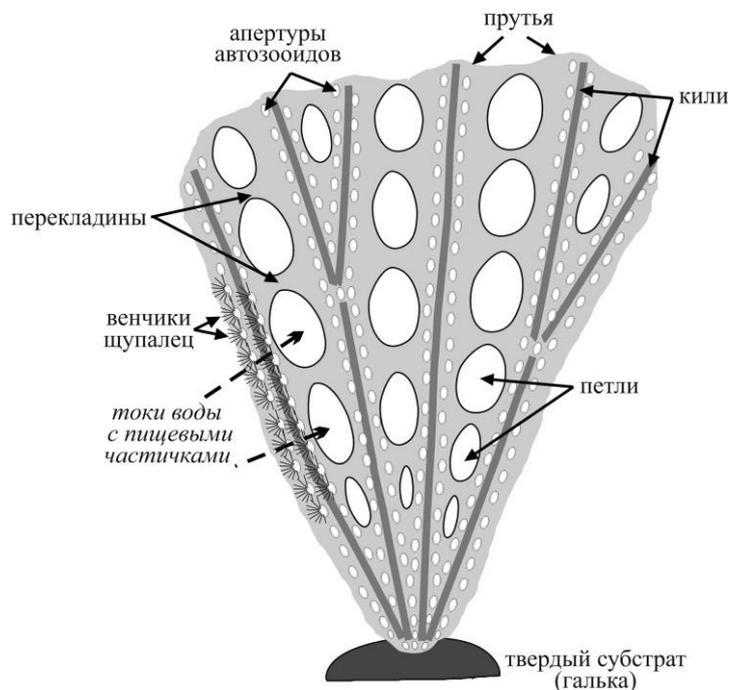


Рисунок 20 – Схема сетчатой веерообразной колонии фенестратной мшанки (фронтальная сторона)

Наивысшего расцвета среди фенестрат в начале карбона достигли мшанки семейства *Fenestellidae* King, 1849 (глава 2 диссертации, Рисунок 15) с билатеральной симметрией прутьев, сформированных двумя рядами чередующихся автозооидов [Tolokonnikova, 2019]. В Мировом океане Земли они составляли 70–80% мшанковых ассоциаций [Морозова, 2001, стр. 35]. Наибольшим видовым разнообразием (4–9 видов одного рода) в фаменско-турнейских отложениях Евразии отличались мшанки родов *Rectifenestella* Morozova, 1974 (Таблица XXIV, фиг. 1, 2, 3), *Spinofenestella* Termier et Termier, 1971 (Таблица XXIII, фиг. 3, 4) и *Fenestella* Lonsdale, 1839 с пластинчатыми, веерообразными или бокалообразными сетчатыми колониями.

К самому началу турне приурочен расцвет семейства *Acanthocladidae* Zittel, 1880, связанный с появлением такого рода, как *Arborocladia* Nekhoroshev, 1956, и с обильным возникновением новых видов у уже существовавших родов (глава 2 диссертации, Рисунок 15). Мшанки семейства *Acanthocladidae* (Рисунок 21) отличались усложненными структурными типами колоний (утолщенные прямые или волнистые прутья, свободные либо соединенные перекладинами или анастомозами), развитием прутьев, состоявших из двух-шести рядов автозооидов, присутствием на перекладинах автозооидов, обилием бугорков на обеих сторонах колонии. Значительное увеличение количества автозооидов, формировавших прутья, проявилось и у возникшего в раннем турне семейства *Fenestraliidae* Morozova, 1963, существовавшего до конца перми. Вероятно, возраставшее количество автозооидов на прутьях было коррелятивно связано с уменьшением на рубеже девона-карбона количества и разнообразия фитопланктона (зеленые водоросли, диатомеи, цианобактерии, акритархи), являвшегося пищей для мшанок [Schwark, Empt, 2006; Strother, 2008]. Некоторые авторы связывают изменения в биомассе фитопланктона с концентрацией углекислого газа [Berner, 2006] или со сменой теплого климата на более прохладный [Lakin et al., 2016].

Полиморфизм фенестрат в фамене-турне был слабо выражен. Кроме автозооидов, известны только микрозооиды у рода *Permofenestella* Morozova, 1974 [Yang et al., 1988], с которым связывается некоторое увеличение разнообразия фенестеллид в начале турне.

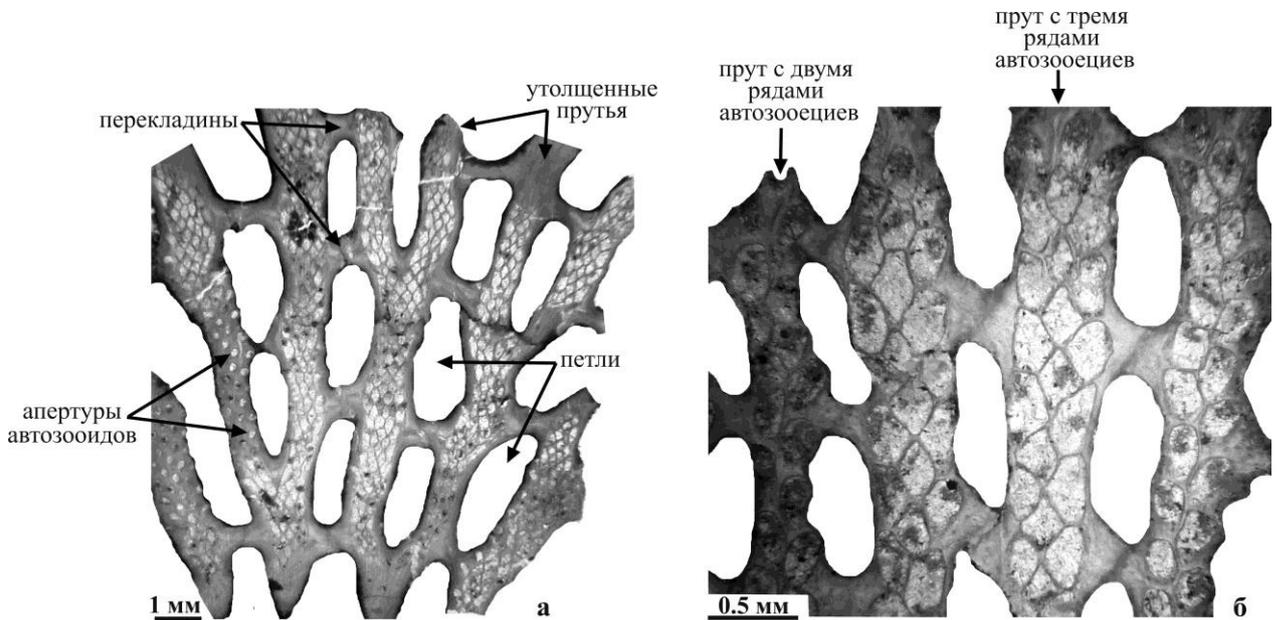


Рисунок 21 – Мшанки семейства Acanthocladiidae: **а** – крупнопетлистая сетчатая веерообразная колония *Maskinneyella massoyana* (Ulrich, 1890), экз. КузГПА, № 4/31.1; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 44, глубина 454,0–466,3 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус; **б** – мелкопетлистая сетчатая колония *Polyporella biseriataformis* (Nekh., 1956), экз. КузГПА, № 4/31a.1; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 44, глубина 497,0–506,4 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус

Криптостоматные мшанки Евразии относятся к подотрядам *Ptilodictyina* Astrova et Morozova, 1956 и *Rhabdomesina* Astrova et Morozova, 1956. Птилодиктиинам, находившимся, по мнению Горюновой [2007], в реликтовой фазе эволюционного развития, в фамене-турне были свойственны различные формы колонии (ветвистые, пластинчатые и др.) преимущественно с двуслойно-симметричным планом строения. С середины до конца фамена появились и исчезли роды *Junggarotrypa*, *Geranopora*, *Mysticella* (Таблица XV, фиг. 3) и *Tamaroclema*, у которых гетерозоиды

были представлены только актинотостилиями (глава 2 диссертации, Рисунок 14). В турне птилидиктиины были представлены родами *Taeniodictya* Ulrich, 1888 и *Intrapora* Hall, 1883. Виды рода *Intrapora*, возникшие в середине девона, отличались двуслойно-симметричными пластинчатыми колониями с обильными метазооидами (Таблица XX, фиг. 1). Билатеральный план строения, с которым связана работа лофофоров на обеих сторонах колонии во время фильтрации воды, был, очевидно, эффективнее при направленном её орошении. Кроме птилидиктиин, этот план строения известен у цистопоратных мшанок подотряда *Hexagonellina* Crockford, 1947, конкретно у родов *Sulcoretopora* d'Orbigny, 1849 (Таблица I, фиг. 1) и *Meekopora* Ulrich, 1889, а у трепостоматных мшанок подотряда *Amplexoporina* Astrova, 1965 – у родов *Triznotrypa* Lavrentjeva, 1997 (Таблица X, фиг. 1, 2, 3) и *Petalotrypa* Ulrich, 1890 (Таблица XII, фиг. 2, 3).

Параллельное развитие у птилидиктиин (отряд *Cryptostomata*) и амплексопорин (отряд *Trepostomata*) билатеральных колоний и стилей отражает один из результатов адаптации разных мшанок к сходным условиям окружающей среды (Рисунок 22). У криптостоматных мшанок рода *Mysticella* и трепостоматных мшанок рода *Petalotrypa* колонии ветвистые двуслойно-симметричные с мезотекой, редкими актинотостилиями или акантостилиями соответственно.

Исключительно прямые ветвистые колонии рабдомезин со средним диаметром 0,5–1,5 мм отличались спиральной формой роста (Рисунок 23а), увеличивавшей, по мнению Р.В. Горюновой [Горюнова, 1985], их устойчивость и прочность в освоенных экологических нишах. Межзооидные образования в колониях этих мшанок были довольно разнообразно представлены: тектизооидами (*Clausotrypa* и *Pseudonematorpora* (Таблица XX, фиг. 3), метазооидами (*Nikiforovella* и *Mediapora* Trizna, 1958), пауростилиями у рода *Paranicklesopora* Gorjunova, 1988 (Таблица XXII, фиг. 2) и порами, макроакантостилиями у *Rhombopora* Meek, 1872 (Таблица XX, фиг. 2) и

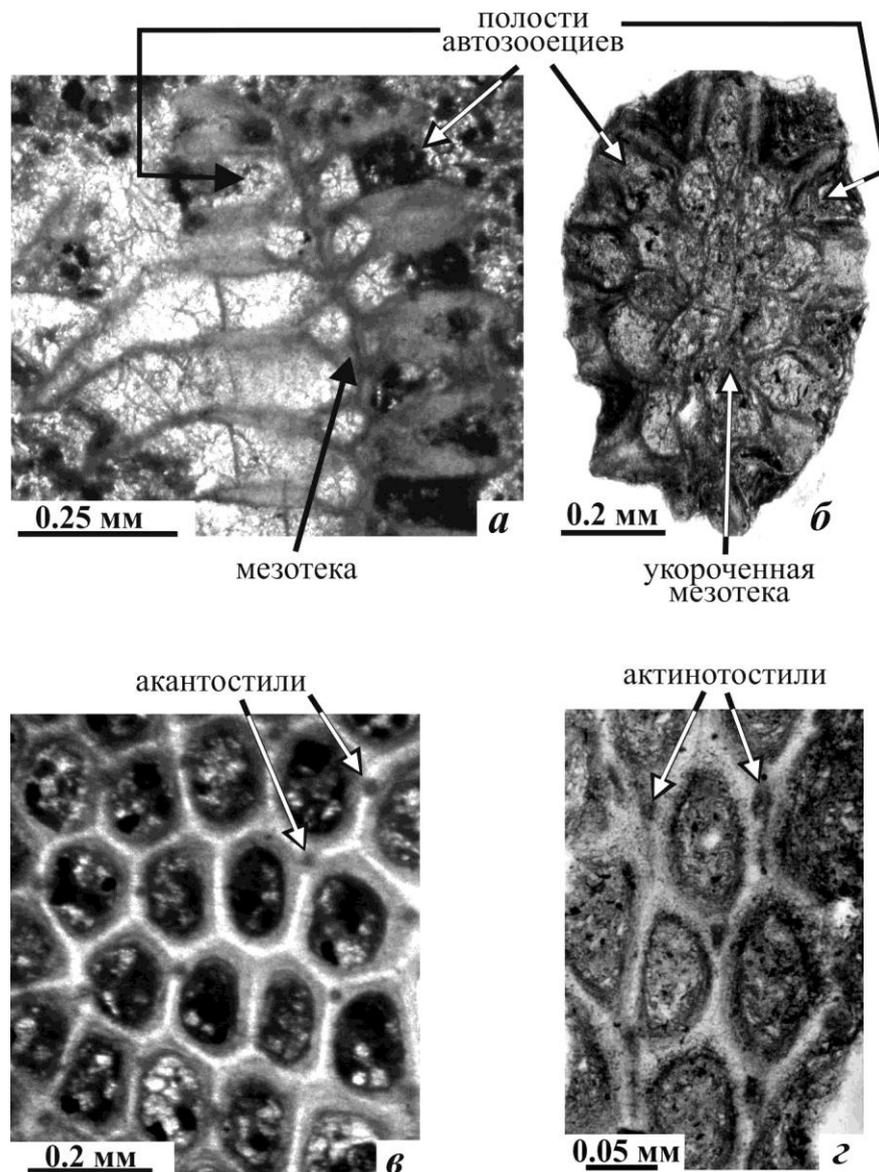


Рисунок 22 – Пример параллелизма у мшанок отрядов Trepostomata и Cryptostomata – билатеральные колонии с мезотекой и стилями: **а, в** – *Petalotrypa proprius* (Tolokonnikova, 2006), голотип КузГПА, №4/5.1; Россия, Кузнецкий бассейн, Невский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт; **б, г** – *Mysticella sarcosanta* Gorjunova, 2007, экз. ПИН, №1613/695; Армения, южный склон г. Бирали-Кузей; верхний девон, фаменский ярус, шамамидзорская свита, местная брахиоподовая зона *ghorensis*–*pamiricus*. Изображения **а, б** в поперечном сечении, **в, г** – в тангенциальном

Клаусена (Клаусена) (Таблица XVI, фиг. 1, 2), актиностилиями у *Rhenishella* (Таблица XVII, фиг. 1) и *Primorella* (Таблица XXI, фиг. 1). В колониях большинства родов сочетались гетерозоиды и стили. В ходе эволюции рабдомезин на рубеже девона-карбона происходило постепенное усложнение

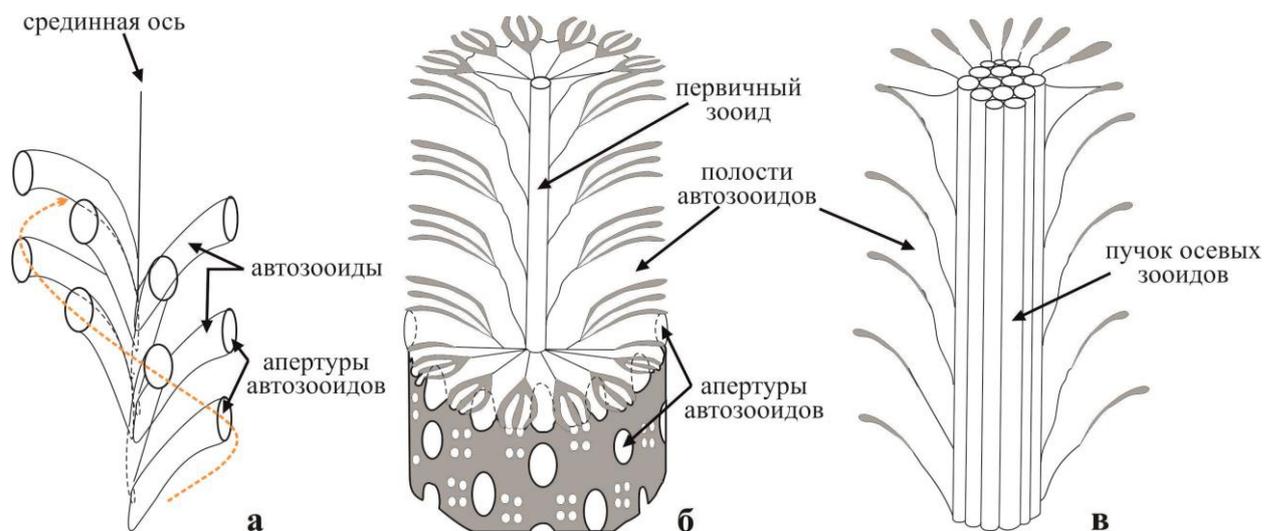


Рисунок 23 – Схемы типов почкования автозооидов у рабдомезин: **а** – спиральный с образованием срединной оси, **б** – комплексный вокруг первичного зооида, **в** – комплексный вокруг пучка первичных (осевых) зооидов

морфологии и усиленное видообразование у ведущих родов, хорошо прослеживающиеся на примере *Nikiforovella*. Появившись в начале фамена с видом *N. nitida* Troizkaya, 1979, этот род к концу турне насчитывал 11 видов [Толоконникова, 2017а]. Тонкие веточки никифоровелл (диаметром 0,60–1,95 мм) образовывались почковавшимися вокруг спиральной оси автозооидами, промежутки между которыми заполнялись метазооидами и акантостилиями. Метазооиды выполняли функции укрепления колонии и связи между автозооидами (Таблица XVIII, фиг. 1, 2, 3). С начала фамена до конца турне возрастало количество метазооидов (от 1–2 до 5–8 на площадке между апертурами) и увеличивался их диаметр (от 0,02–0,04 мм до 0,03–0,06 мм). Характер расположения метазооидов вокруг апертур на поверхности колоний менялся в сторону его хаотичности (Таблица XIX, фиг. 1, 2, 3, 4). Аналогичная тенденция проявилась у выполнявших защитную функцию акантостилей: в течение фамена-турне происходило увеличение их количества вокруг одной апертуры (от 2–3 до обильных). К концу турнейского века беспорядочное расположение акантостилей у *Nikiforovella* почти полностью заменило закономерное, характерное для фаменских

представителей этого рода [Толоконникова, 2017а]. К концу фамена приурочена вспышка образования родов и семейств у рабдомезин. Анализ динамики родового разнообразия криптостомат на рубеже девона-карбона (глава 2 диссертации, Рисунок 12, 14) [Толоконникова, Волкова, 2019; Tolokonnikova, 2019] демонстрирует большое количество как появившихся, так и вымерших родов мшанок. Их морфологическое разнообразие характеризует узкую специализацию (теломорфоз), связанную с приспособлением к особым условиям существования локального или регионального масштаба. Изменение этих условий вызывало их гибель.

В течение фамена появилось и вымерло три рода рабдомезин с упрощенной организацией колоний: *Rhenishella* (только акантостили) (Таблица XVII, фиг. 1), *Pseudoascopora* (пучок первичных зооидов и актинотостили), *Nikiforovastylus* (метазооиды и актинотостили) (Таблица XXI, фиг. 2). Мшанки рода *Irmorella* Gorjunova, 1985 с единственным первичным зооидом в центре колонии и редкими метазооидами, возникнув в конце фамена, уже в первой половине турне исчезли из морских бассейнов планеты. Сравнительно успешной эволюционной инновацией стало почкование автозооидов вокруг осевого зооида (род *Rhabdomeson*) или пучка осевых зооидов (род *Ascopora*) с дополнительным развитием вокруг них вторичных зооидов, макроакантостилей, актинотостилей и пор (Рисунок 23б, в). Перечисленные роды просуществовали до конца перми, испытав расцвет видообразования в карбоне. В конце фамена рабдомезины достигли наивысшей степени полиморфизма, более до конца палеозоя не обновлявшегося.

Фаменские трепостоматы формировали радиальные ветвистые, двуслойно-симметричные пластинчатые и ветвистые, обрастающие, массивные колонии с различно выраженной степенью полиморфизма. Кроме автозооидов, были развиты эксилязооиды, как у *Eridotrypella* Duncan, 1939 (Таблица X, фиг. 4, Таблица XI, фиг. 1), *Cyphotrypa* Ulrich et Bassler, 1904, *Leptotrypella* (Таблица V, фиг. 1), мезозооиды – у *Neotrematopora*, *Minussina*

Morozova, 1960 (Таблица XII, фиг. 1), акантостили – у *Leioclema* Ulrich, 1882 (Таблица. XIV, фиг. 1, 2, 3). У большинства вымерших в фамене родов трепостомат колонии были разнообразными, как, например у *Anomalotoechus* Duncan, 1939, *Cyphotrypa* (Таблица IX, фиг. 2), *Schulgina* (Таблица V, фиг. 3) и *Microcampylus*. У вида *Atactotoechus cellatus* Tolokonnikova, 2010 (Таблица III, фиг. 3), обитавшего в подонинское время (средний фамен) в Кузнецком бассейне, колонии ветвистые и инкрустирующие, у позднегурнейской мшанки *A. vaulxensis* Ernst, Tolokonnikova, Poty, 2017 (Таблица IV, фиг. 1) из Намюрского бассейна Бельгии – только ветвистые [Tolokonnikova, 2010; Ernst et al., 2017]. Виды *Anomalotoechus promiscuus* Lavrentjeva, 1974 (Таблица VII, фиг. 3, 4, 5) и *Schulgina zushaensis* Lavrentjeva, 1974 из задонско-лебединских отложений (нижний-средний фамен) Русской платформы характеризуются инкрустирующими, массивными и ветвистыми колониями [Лаврентьева, 1974]. Они формировались во внутренней части мелководного шельфа в периодически изменяющихся условиях (углубление/обмеление) бассейна. Появившиеся в конце девона роды характеризовались преимущественно ветвистыми формами: *Tabulipora* (Таблица VIII, фиг. 4), *Stenopora*, *Nikiforopora* (Таблица XI, фиг. 2, 3). В целом к началу визе произошло снижение разнообразия колониальных форм трепостомат [Tolokonnikova, 2019]. Можно заметить, что ветвистая прямая колония являлась довольно широко распространенной формой среди палеозойских мшанок. Её ветви, приподнятые над субстратом, имели большую площадь орошения токами воды, несущей пищевые ресурсы. Однако тонковетвистая форма уязвима при сильной подвижности вод, поэтому она тяготела к относительно гидродинамически спокойным участкам дна [Cheetham, Thomsen, 1981]. У появившихся в фамене трепостомат повышение устойчивости и прочности ветвистых колоний достигалось за счет расширения эндозоны и, соответственно, диаметра колонии, как у мшанок родов *Rhombotrypella* Nikiforova, 1933 (Таблица III, фиг. 2) и *Nikiforopora* (Таблица XI, фиг. 2, 3), или за счет возрастания

количества и/или размеров гетерозооидов. Толстоветвистые колонии были более устойчивы к активным движениям воды и могли колонизировать верхнюю литораль.

Цистопораты отличались преобладавшими в фамене инкрустирующими колониями, как у *Fistulipora* McCoy, 1849 (Таблица I, фиг. 3) и *Cyclotrypa* Ulrich, 1896 (Таблица II, фиг. 2). Однако наряду с ними были пластинчатые, массивные, реже ветвистые – у *Eofistulotrypa* (Таблица II, фиг. 3). Инкрустирующие колонии в определенных условиях имели преимущество перед другими формами роста: обрастая любой тип субстрата [Bone, Wass, 1990], они быстро осваивали большую площадь и сохраняли устойчивость к различным внешним воздействиям [McKinney, Jackson, 1989]. Полиморфизм у цистопорат не был выражен. Во второй половине турне появились новые роды *Fistulamina* и *Ramipora* с ленточно-ветвистой формой колоний и коленчато-изогнутыми более крупными автозооидами. Подобная форма автозооидов считается продвинутой. Она сменила преобладавшую в фамене трубчатую и, очевидно, обеспечивала дополнительную защиту полипидов. Для всех родов цистопоратных мшанок характерно развитие везикул. Их количество в колониях от фамена к турне увеличивалось. Это можно связать с тем, что везикулы придавали дополнительную устойчивость поднимавшимся над субстратом ветвистым, сетчатым, двуслойно-симметричным колониям, доля которых возрастала к началу карбона. Помимо конструктивной функции обилие везикул увеличивало расстояние между крупными апертурами. Подобный факт был, очевидно, благоприятен для полного раскрытия короны щупалец и создания ресничками более энергично направленного тока воды ко рту [McKinney, Jackson, 1989]. Мшанки с крупными полипидами и лофофорами могли потреблять более крупные частицы пищи, чем мшанки с мелкими автозооидами [Ernst, 2013b].

У цистопорат и трепостомат развивались также макулы (Таблица VII, фиг. 2в) и монтикулы, образованные крупными автозооидами, как, например, у родов *Ratingella* (Таблица V, фиг. 2в), *Fistulipora* и/или скоплениями

гетерозооидов (роды *Triznotrypa*, *Petalotrypa*). Развитие таких участков на поверхности колоний способствовало усилению циркуляции вод, как поступающих, несущих питательные частицы, так и отфильтрованных [Taylor, 1979; Anstey, 1987; Ernst, 2013b].

### 3.2. Характеристика автозооидов

Форма автозооидов, структура их стенок и внутризоеидальные образования мшанок претерпели на рубеже девона-карбона определенные изменения.

У фаменско-турнейских фенестрат в полости укороченно-трубчатых, грушевидных автозооидов [McKinney, 1981; Snyder, 1991a, b; Морозова, 2001] развивались одна или две гемисепты (например, у рода *Minilya* Crockford, 1944), но у некоторых родов гемисепты не были развиты (у *Narynella*). Возможно, эти структуры служили для прикрепления мышц-ретракторов, регулировавших положение щупалец [Boardman et al., 1983]. Отсутствие гемисепт у некоторых родов можно связать с процессом избирательной фоссилизации или сохранностью материала. Автозооиды открывались на поверхности колонии округлыми апертурами с перистомом (Рисунок 24а), часто несущим бугорки, шипики, как у рода *Rectifenestella* (Таблица XXIV, фиг. 3б). Стенки автозооидов у фенестратных мшанок трехслойные (Рисунок 24б, Таблица XXV, фиг. 1в). Толщина наружного пластинчатого слоя стенок возрастала от фамена к турне (например, у рода *Nemitrypa* Phillips, 1841).

Для криптостомат характерно расположение овальных апертур правильными диагонально-пересекающимися рядами (Таблица XVIII, фиг. 3а). На протяжении 25,5 миллионов лет ширина апертур увеличивалась. Например, у *Nikiforovella* этот показатель возрос в среднем от 0,09 мм у фаменских видов до 0,12 мм у турнейских [(Толоконникова, 2017а)]. Возможно, это было связано с похолоданием в миссисипии [Davudov et al., 2012]. Согласно исследованиям ряда авторов [O'Dea, Okamura, 1999; Taylor,

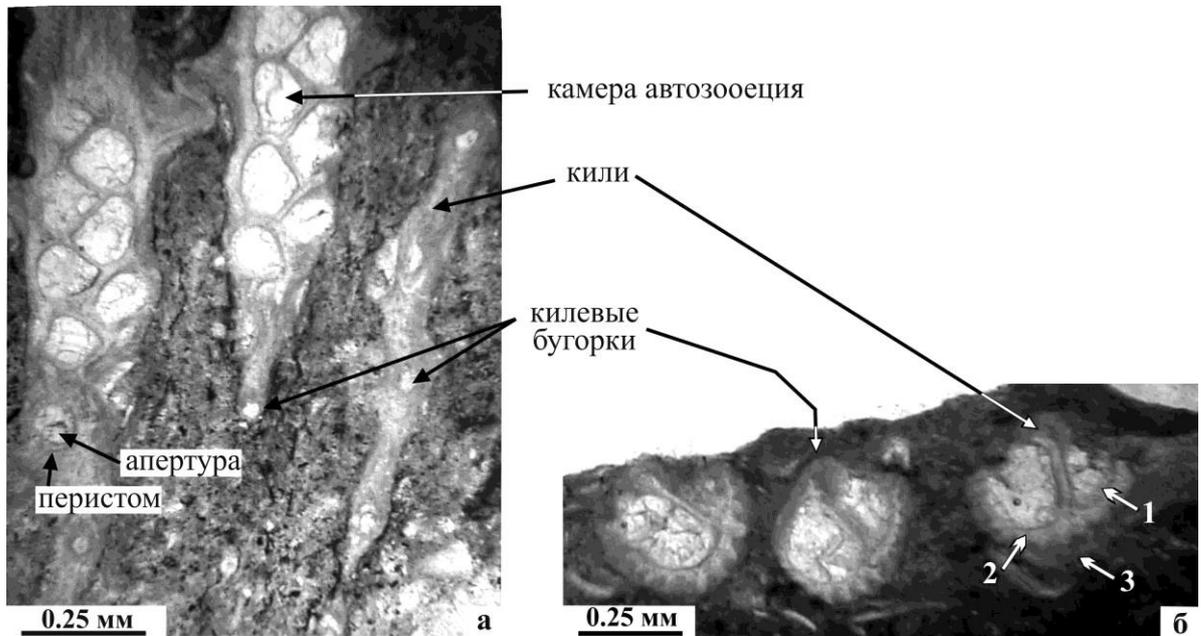


Рисунок 24 – Автозооиды *Rectifenestella* aff. *nododorsalis* (Ulrich, 1890); экз. КузГПА, № 4/35.1: **а** – округлая апертюра с перистомом, тангенциальное сечение; **б** – слои стенок автозооида: внутренний известковый (1), срединный (2) и наружный пластинчатый (3), поперечное сечение; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 44, глубина 497,0–506,4 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус

2005] размер зооидов у современных мшанок возрастает при пониженных значениях температуры. Крупные полипиды могли продуктивнее фильтровать водные потоки, насыщенные пищевыми частицами. В результате секреции стенок в полости трубчатых призматических или цилиндрических автозооидов криптостоматных мшанок могли развиваться гемисепты, как, например у *Paranicklesopora* Gorjunova, 1988 и *Orthopora* Hall, 1886 (Таблица XVII, фиг. 2) или диафрагмы, как у *Primorella* (Таблица XXI, фиг. 1а) и *Rhabdomeson*. Образование диафрагм у представителей типа Мшанки связывают с дегенерацией полипидов и их последующей регенерацией [Горюнова, 1985].

У цистопорат автозооиды почковались от эпитеки и развивались вертикально или под небольшим углом. На поверхности колонии они открывались округлыми апертурами с развитыми лунариями, как у рода *Eridopora* Ulrich, 1882 (Таблица I, фиг. 2г), или слабо выраженными, как у

*Cyclotrypa* Ulrich, 1896 и *Velbertopora* (Таблица II, фиг. 1). В полости автозооидов у единичных родов присутствовали гемисепты, например у *Meekopora* Ulrich, 1889.

Для трепостомат конец девона был временем максимального развития морфологической специализации [Горюнова и др., 2004; Ernst, 2013a, b]. Одним из её направлений на рубеже девона-карбона стало изменение структуры стенок автозооидов в экзозоне за счёт их утолщения (семейства *Stenoporidae* Waagen et Wentzel, 1886, *Dyscritellidae* Dunaeva et Morozova, 1967, *Aisenvergiidae* Dunaeva, 1964, *Anisotrypidae* Dunaeva et Morozova, 1967). Длительно существовавшие роды, как, например, *Dyscritella* Girty, 1911, отличаются умеренным отложением кальцита в стенках цистиды. У вида *D. perforata* Tolokonnikova, Ernst, Poty, Mottequin, 2015 (Таблица IX, фиг. 1), распространенного в отложениях Струния Динантского синклиория Бельгии, толщина стенок автозооидов в экзозоне 0,02–0,05 мм, а у его вероятного потомка *D. ornata* Tolokonnikova, Ernst, Poty, 2015 из низов турне того же бассейна – 0,02–0,045 мм [Tolokonnikova et al., 2015a, b]. Крайне неравномерное утолщение экзозональных стенок у эндемичных родов *Aisenvergia* и *Volnovachia*, возможно, привело к чрезмерному сужению полости автозооидов, что обусловило кратковременное существование этих родов в самом конце фамена (глава 2 диссертации, Рисунок 13) [Tolokonnikova, 2019]. Развитие гиперутолщенных стенок у узкоспециализированного рода *Eodyscritella* также не способствовало его длительному существованию (Рисунок 25).

Одним из вариантов разрастания экзозональных стенок было образование в них полых расширений – «чётков», например, у мшанок родов *Triplogora* Troizkaya, 1970 и *Schulgina* (Рисунок 26, Таблица V, фиг. 3в), исчезнувших к концу фамена. У семейства *Atactotoechidae* Duncan, 1939, мшанки которого почти полностью вымерли на границе девона-карбона (глава 2 диссертации, Рисунок 13) [Толоконникова, Волкова, 2019; Tolokonnikova, 2019], были, очевидно, исчерпаны адаптивные возможности.

Только мшанки родов *Leptotrypella* и *Leptotrypa* продолжали существовать до позднего карбона [Астрова, 1978].

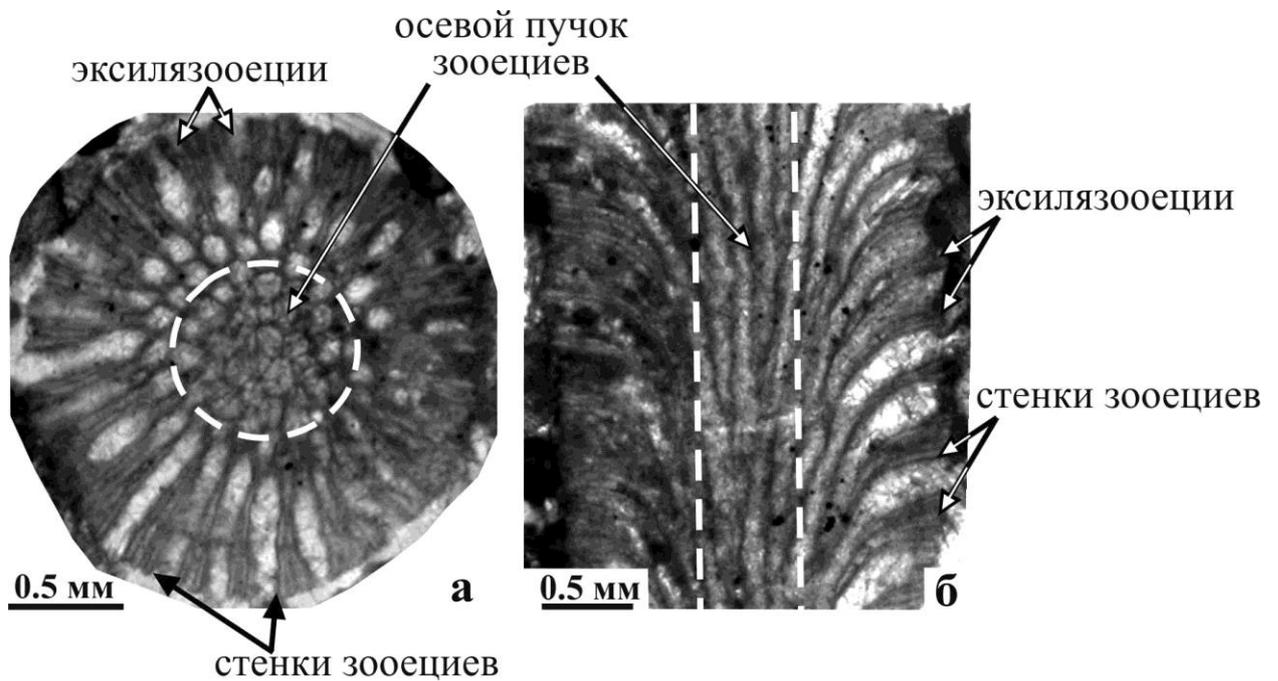


Рисунок 25 – *Eodyscritella clatrata* Troizkaya, 1970; экз. КузГПА, № 4/12а.1: **а** – поперечное сечение, **б** – продольное сечение; Кемеровская область РФ, Топкинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт

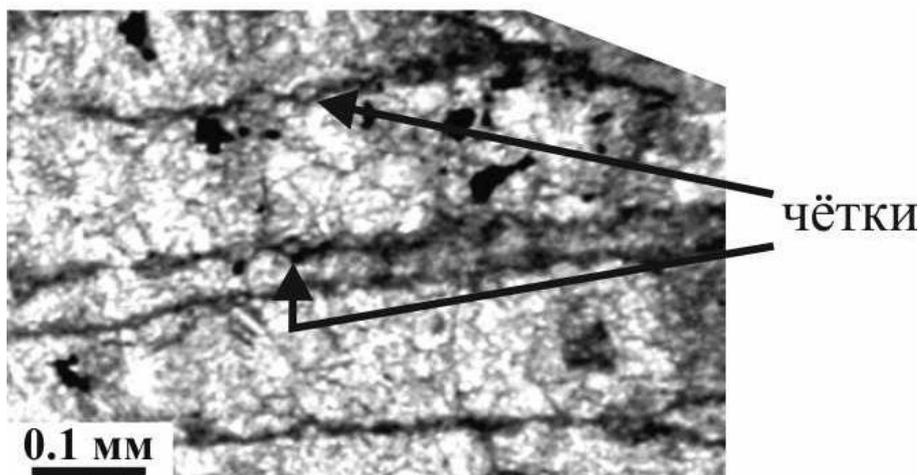


Рисунок 26 – *Schulgina distincta* Tolokonnikova, 2007, экз. КузГПА, № 4/12.1: продольное сечение; Кемеровская область РФ, Абышевский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт

В течение фамена-турне происходила начавшаяся в раннем девоне смена многоугольной формы апертур автозооидов на овально-округлую, [Астрова, 1978; Горюнова и др., 2004]. Примером могут служить мшанки родов *Eridotrypella* и *Nikiforopora*. У вида *E. danzikensis* Tolokonnikova, 2016 (ранний фамен) апертуры многоугольно-округлые (Таблица XI, фиг. 1в), у *E. stellata* Tolokonnikova, 2007 (поздний фамен) (Таблица X, фиг. 4б) – овальные [Толоконникова, 2007б, 2016а]. У *N. jurgensis* Tolokonnikova, 2010 в позднем фамене апертуры были вытянутые многоугольные (Таблица XI, фиг. 3в), а в позднем турне они стали овальными и округлыми, как у *N. arpaensis* Tolokonnikova, 2016 (Таблица XI, фиг. 2г) [Толоконникова, 2016б; Tolokonnikova, 2010].

Интересным фактом является формирование у ветвистых колоний трепостоматных мшанок родов *Rhombotrypella* (Таблица III, фиг. 2в) и *Eodyscritella* (Рисунок 25) осевого пучка автозооидов в эндозоне, который аналогичен пучку первичных (осевых) зооидов рабдомезин (например, у родов *Pseudoascopora*, *Ascopora*) (Рисунок 23в). Наличие осевого пучка зооидов у ветвистых колоний мшанок разных отрядов можно рассматривать как явление параллелизма. Такой пучок увеличивал диаметр колонии в целом и способствовал усилению прочности конструкций.

В полости автозооидов трепостомат развивались разнообразные микроструктуры: гемифрагмы (род *Tabuliporella*, Рисунок 27б), диафрагмы – у родов *Anomalotoechus* (Таблица VII, фиг. 4, 5) и *Atactotoechus* (Рисунок 27а), цистифрагмы – у рода *Eridocampylus* Duncan, 1939 (Таблица VIII, фиг. 3в). Гемифрагмы могли развиваться совместно с диафрагмами. У представителей рода *Nikiforopora* количество этих структур в полости автозооида с середины фамена (*N. jurgensis* Tolokonnikova, 2010) до позднего турне (*N. arpaensis* Tolokonnikova, 2016) было постоянно: 1–2 гемифрагмы и 1–2 диафрагмы [Толоконникова, 2016б; Tolokonnikova, 2010].

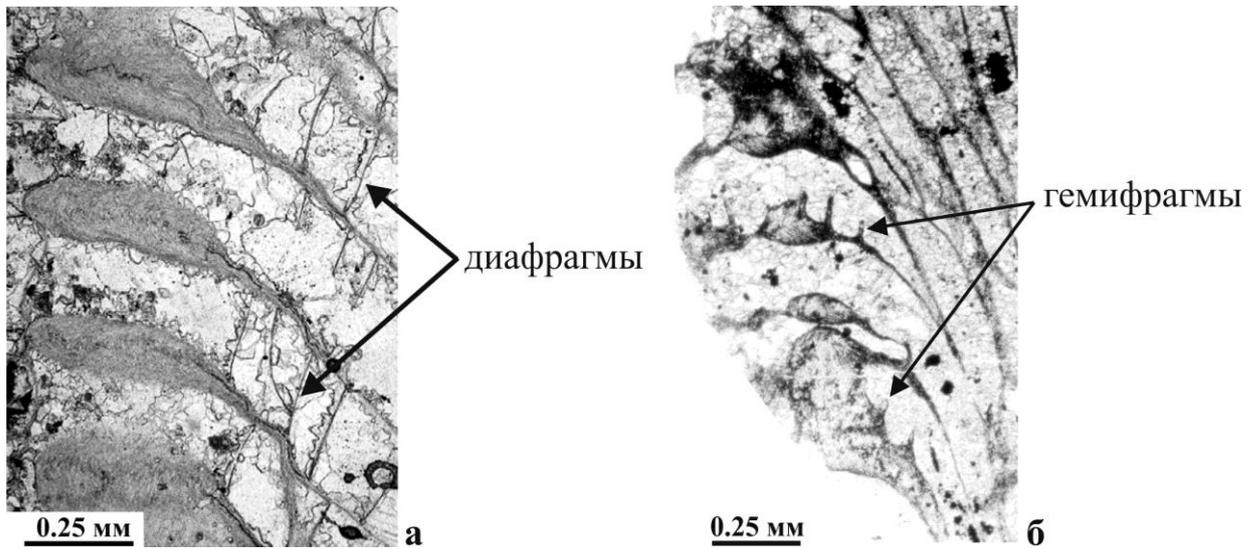


Рисунок 27 – Микроструктуры в полости автозооциев трепостоматных мшанок (в продольном сечении): **а** – *Atactotoechus vaulxensis* Ernst, Tolokonnikova et Poty, 2017, голотип Льежского университета, ULg. PA.Mil./1c; Бельгия, карьер Le Milieu около деревни Vaulx; нижний карбон, турнейский ярус, Ivorian подъярус, формация Tournai (Providence Mb.); **б** – *Tabuliporella nakhichevanica* Tolokonnikova, 2016, экз. ПИН, № 1613/719-3; Нахичевань (Азербайджан), разрез №11, слой 22; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус, местная брахиоподовая зона *tornacensis-michelini*

### 3.3. Защитные структуры

Поедание мшанок различными животными (рыбами, моллюсками, членистоногими, иглокожими) рассматривается как одна из причин развития у них защитных морфологических адаптаций [McKinney et al., 2003; Lidgard, 2008]. Пассивная защита от хищников осуществлялась у мшанок разных отрядов различными способами. У фенестрат происходило формирование прочных массивных сетчатых колоний и шипов на перистоме апертур, разрастание килей на прутьях (Таблица XXIV, фиг. 4), килевых бугорков (Рисунок 24, Таблица XXIV, фиг. 1а), образование защитных сеток (=суперструктур) [McKinney, 1987; Ernst, 2013a]. Защитные сетки получили наибольшее развитие в начале девона в семействе *Semicosciniidae* Morozova, 1987. К концу девонского периода большинство узкоспециализированных родов семикосциниид исчезло (глава 2 диссертации, Рисунок 15), а единичные выжившие роды вымерли в турнейском (*Qudrisemicoscinium*,

*Semicoscinium*) или в визейском (*Eosemucoscinium* Morozova, 1987) веках. Данный факт связывают со снижением «давления» хищников [Vambach, 1999; Sallan et al., 2011] и уменьшением активности гидродинамического режима из-за углубления бассейнов, вследствие глобальной трансгрессии в раннем карбоне [Haq, Schutter, 2008]. Однако для мшанок с аналогичными защитными сетками, принадлежавших к родам *Hemitrypa* и *Pseudounitrypa* (семейство *Fenestellidae* King, 1849), эти обстоятельства не стали лимитирующими, они существовали до конца карбона и начала перми соответственно.

У криптостомат в рассматриваемом интервале на поверхности колоний развивались бугорки, крупные макроакантостилы (род *Rhombopora*) и/или обильные мелкие микроакантостилы (Рисунок 28а).

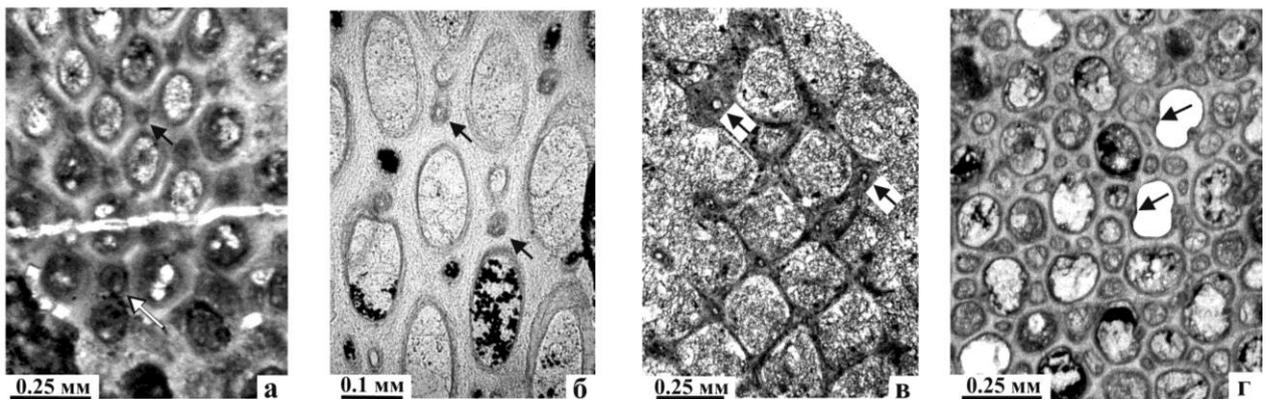


Рисунок 28 – Акантостилы (указаны стрелками) у мшанок разных отрядов (в тангенциальном сечении): **а** – криптостоматная мшанка *Rhombopora floriformis* Trizna, 1958, экз. КузГПА, № 4/49; Россия, Кузнецкий бассейн, Костенковский разрез; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт; **б** – криптостоматная мшанка *Nikiforovella cavernosa* (Nekhoroshev, 1932), экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-13b); Германия, Рейнские горы, скважина Velbert, глубина 103,8–131,5 м; верхний девон, фаменский ярус, формация Velbert; **в** – трепостоматная мшанка *Tabulipora corticosa* Nekhoroshev, 1956, экз. КузГПА, 4/50; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Прокопьевский-2; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт; **г** – трепостоматная мшанка *Leioclema numerosum* Morozova, 1961, экз. КузГПА, № 4a/2.1; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Косой Утес; верхний девон, фаменский ярус, косоутесовский горизонт

У трепостоматных мшанок в возникшем в среднем фамене семействе *Stenoporidae* (глава 2 диссертации, Рисунок 13) до конца перми происходило равномерное (реже неравномерное) утолщение стенок автозооидов в экзозоне, например, у родов *Rhombotrypella* (Таблица III, фиг. 2), *Stenophragmidium* Bassler, 1952, *Nikiforopora* (Таблица XI, фиг. 2, 3), *Tabulipora*. У трепостомат также развивались для защиты многочисленные акантостили (Рисунок 28в, г). От раннего фамена до позднего турне прослежено два направления изменения указанных стилей. У одних родов (*Atactotoechus*, *Eridotrypa* Ulrich, 1893, *Leptotrypa*) выявлена тенденция уменьшения размера акантостилей при возрастании их количества. У среднефаменной мшанки *Atactotoechus cellatus* Tolokonnikova, 2010 (Таблица III, фиг. 3) вокруг каждой апертуры было 3–5 акантостилей диаметром 0,025–0,05 мм, у позднетурнейской мшанки *A. vaulxensis* Ernst, Tolokonnikova, Poty, 2017 (Таблица IV, фиг. 1) – 0–1 акантостили диаметром 0,01–0,02 мм [Tolokonnikova, 2010; Ernst et al., 2017]. У других родов (*Dyscritella*, *Eostenopora*) происходила их дифференциация по размерам (крупные и мелкие) в пределах одной колонии (Таблица VIII, фиг. 1). Например, позднефаменный вид *Dyscritella perforata* Tolokonnikova, Ernst, Poty, Mottequin, 2015a (Таблица IX, фиг. 1) из Намюро-Динантского бассейна характеризовался 2–6 акантостилями диаметром от 0,015 до 0,045 мм вокруг одной апертуры, а его турнейский потомок *D. ornata* Tolokonnikova, Ernst, Poty, 2015 (Таблица VIII, фиг. 5) из того же бассейна – 2–8 акантостилями, диаметром от 0,015 до 0,06 мм [Tolokonnikova et al., 2015a, b]. Длительно существовавшие роды (например, *Leioclema*) отличались обилием крупных акантостилей, которые вдавались в апертуры, придавая им тем самым петалоидный облик (Рисунок 28г, Таблица XIV, фиг. 1б, 3а). У мшанок рода *Leptotrypella* на поверхности колонии формировались шипы [Boardman, 1960; Ernst, 2010].

Конвергенция в развитии стилей у представителей отрядов *Trepostomata* и *Cryptostomata* обуславливалась сходными условиями

существования прикрепленных организмов, при которых необходимо развитие структур, помогающих в отпугивании хищников. Шипы, бугорки на поверхности колонии, очевидно, усиливали защиту, выполняя аналогичную функцию в колониях мшанок трех из четырех описываемых отрядов. У цистопорат защитные структуры на поверхности колоний в фамене-турне не выявлены.

Таким образом, на рубеже девона-карбона у мшанок происходили следующие эволюционные изменения:

- в трех из четырёх рассматриваемых отрядов под воздействием условий обитания эволюция шла по пути выработки разных форм колоний при доминировании к концу турне вертикальных поднятых над субстратом. Их разнообразие возрастало у цистопорат и у наиболее развитых в карбоне фенестрат, но оно снижалось у трепостомат;

- у большинства мшанок происходило увеличение экзозонального скелета (за счет разрастания везикулярной ткани у цистопорат, утолщения и изменения структуры стенок автозооидов у трепостомат, усложнения полиморфизма у криптостомат, утолщения и изменения строения прутьев у фенестрат);

- у рабдомезин (отряд *Cryptostomata*) изменялась внутренняя структура колоний (образование срединной оси, комплексная упаковка автозооидов), их эволюция шла по пути теломорфоза;

- в трех из четырёх рассматриваемых отрядах развивались защитные структуры (кили, бугорки, защитные сетки у фенестрат; акантостили и утолщенные стенки автозооидов в экзозоне у трепостомат; макро- и микроакантостили, шипики и бугорки у криптостоматных рабдомезин);

- у мшанок отрядов *Trepodomata* и *Cryptostomata* изменялась форма автозооидов и апертур, в полости автозооидов развивались различные внутренние структуры (гемисепты, диафрагмы, гемифрагмы, цистифрагмы).

Резюмируя сделанный в настоящей главе обзор, можно сформулировать второе защищаемое положение диссертации: «В

**морфологической эволюции мшанок на протяжении фамена-турне установлены три основных тренда: 1) формирование определенных форм колоний (преимущественно ветвистых в ранне- и позднефаменских мшанковых ассоциациях, сетчатых – в турнейских), 2) изменение характерных особенностей автозооидов (формы апертур, диа-, цисти-, гемифрагм, гемисепт), меняющаяся степень развития полиморфизма и 3) формирование защитных структур (килей, шипиков, суперструктур, разнообразных стилей). Для каждого из четырех рассматриваемых отрядов типа Мшанки была характерна индивидуальная стратегия выживания с отдельными проявлениями параллелизма и конвергенции».**

Особенности географического распространения мшанок в фаменских и турнейских морях планеты описаны в главе 4.

#### **Глава 4. ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ МШАНОК ФАМЕНА-ТУРНЕ**

Основная задача палеобиогеографии заключается в разделении поверхности Земли на ряд территорий (=палеобиохорем), отличающихся по ареалам распространения специфичных только для них таксонов флоры и фауны в конкретный интервал времени [Захаров, 2005]. Морские палеобиохоремы характеризуются следующей иерархичностью (от высшей к низшей): надобласть, область, подобласть, провинция и подпровинция. Ранг каждой из них обосновывается геоисторически и таксономическим составом разного систематического уровня. Совокупность ареалов конкретных видов одной фаунистической группы (например, мшанок) позволяет оконтурить подпровинцию и/или провинцию. Анализ ареалов родов (как более стабильных таксономических единиц во времени) той же группы организмов служит для выделения палеобиохорем более высокого ранга. Палеобиогеографические области выделяются по нескольким или одной фаунистической группе по совокупному картированию ареалов таксонов родового и семейственного уровней. Поскольку палеобиохоремы низшего ранга выделяются по одной группе организмов, то пространственные и временные границы по разным фаунистическим группам зачастую не совпадают. Чем выше ранг палеобиогеографической единицы, тем более она устойчива во времени и пространстве (принцип устойчивости палеобиохорем по времени). При определении палеобиохорем используются также принципы актуализма и историзма, правило Уоллеса (богатство и разнообразие в тропических широтах выше, чем в умеренных и высоких), наличие/отсутствие таксонов-эндемиков [Захаров и др., 2003].

Палеобиогеографические реконструкции строятся различными методами: ареалографическим, таксономическим, историческим и кластерным. В настоящей диссертации использовались все перечисленные. Качественная оценка сходства/различия провинций проводилась по

присутствию/отсутствию таксона в конкретный отрезок времени на данной территории (Приложение 2). Для статистического подтверждения применялся коэффициент Жаккара [Jaccard, 1901], наложенный на кластерные диаграммы. Коэффициент Жаккара определялся как соотношение характеристик, совпадающих между регионами, исключая те, которые отсутствуют в обоих регионах. Кластерный анализ проводился по методу среднего значения в парных группах, при котором кластеры объединялись на основе среднего расстояния между всеми членами группы в пару, и был выполнен с применением программного обеспечения PAST [Hammer et al., 2001].

О биогеографии позднедевонских и раннекаменноугольных мшанок до недавнего времени имелись лишь разрозненные сведения. Первым, кто пытался оценить значение мшанок для биогеографических реконструкций древних морских акваторий был В.П. Нехорошев. На основе анализа обширного материала по каменноугольным мшанкам территории бывшего СССР им были выделены две провинции – Сибирская, в составе Томской области, Кузнецкого бассейна, Рудного и Монгольского Алтая, Восточного Забайкалья, и Киргизская, объединяющая Казахстан, Киргизию и другие страны Центральной Азии в пределах горной системы Тянь-Шаня [Нехорошев, 1948б]. Впоследствии при обработке дополнительных данных названия провинций изменились на Южно-Сибирскую и Казахстанскую [Нехорошев, 1957]. Однако к каменноугольным мшанкам В.П. Нехорошев относил и позднефаменские, что противоречит современному представлению о границе девона-карбона.

Комплексный анализ морской раннекаменноугольной фауны, включая мшанок, и флоры лег в основу региональных палеобиогеографических реконструкций для территории Советского Союза [Эйнон и др., 1964]. Для раннего карбона по фораминиферам, брахиоподам было выделено две провинции: Европейско-Среднеазиатская и Казахстано-Сибирская, по

мшанкам – три: Восточноевропейская, Казахстано-Среднеазиатская и Сибирская. Выделение Сибирской провинции (Алтайский, Кузнецкий районы) по мшанкам было обусловлено резким отличием сибирского комплекса от казахстано-тяньшанского. Данное несоответствие коллектив авторов связывал с неравномерностью географического и стратиграфического распространения, разной степенью изученности фаунистических групп.

Глобальные биогеографические построения на основе мшанок для всего каменноугольного периода были выполнены Дж. Росс [Ross, 1981]. Ею было предложено пять зон на визейский век: две с холодной температурой (северная и южная), тропическая, субтропическая и одна Тетическая тропическая. Для турнейского века отмечалось обилие космополитных таксонов в тепловодных морских бассейнах Северо-Западной Европы, Канады, окраин Лавруссии, Кузнецкого бассейна, Алтая, Забайкальского региона, Японии, Средней Азии, Китая и Казахстана. Широкое распространение здесь получили фенестеллиды, рабдомезины, фистулипориды, гексагонелы и гониокладии. Русская платформа и Донецкий бассейн выделялись в отдельный тропический регион из-за высокого эндемизма и низкого таксономического разнообразия. Холодноводной мшанковой фауной отличался лишь западный шельф Тасмании. Географическое распространение фаменских мшанок мира первой попыталась проанализировать Ф. Биге [Bigey, 1985, p. 18–19]. Однако скудные данные позволили ей только перечислить работы с описаниями или указаниями на наличие мшанок в нескольких регионах на шельфе Палеотетиса и западе Северной Америки.

В последнее десятилетие детальные палеобиогеографические исследования по мшанкам для фаменского и турнейского веков проведены автором диссертации, в том числе при участии зарубежных коллег [Толоконникова, 2009г, д, 2014б, 2018а; Tolokonnikova, Ernst, 2010;

Tolokonnikova et al., 2014b]. Были предложены два центра радиации (расселения) в раннем миссисипии: западный (в современных координатах), включающий Германию, Бельгию, Великобританию, и восточный, охватывающий территории Казахстана, Монголии, Кузнецкого бассейна, Восточного Забайкалья, Киргизии и Узбекистана. Согласно проведенным исследованиям положение Казахстана в фаменском веке было ключевым при расселении мшанок на запад (через Южное Закавказье в Европу) и восток (через Алтае-Саянскую область в Восточное Забайкалье, Монголию).

Распространение мшанок в морских бассейнах контролируется преимущественно двумя факторами: типом личинки, наличием и скоростью течений [Горюнова и др., 2004]. У мшанок выделяются два типа личинок с различными стратегиями расселения – лецитотрофные и планктотрофные. Для большинства мезозойско-кайнозойских мшанок характерны лецитотрофные короткоживущие личинки, которые развивались в специальных выводковых камерах. Мшанки с подобным типом личинок, возможно, испытывали высокие скорости видообразования [Taylor, 1988; Taylor, Larwood, 1990; Lidgard et al., 1993]. Лецитотрофные личинки не могли расселяться далеко от родительских колоний. В отличие от них, долгоживущие планктотрофные личинки, более характерные, очевидно, для большинства палеозойских мшанок, мигрировали с морскими течениями на значительные расстояния [Нехорошев, 1957]. Однако их широкое распространение могло характеризоваться пониженными показателями аллопатрического видообразования за счет возможной стабилизации потока генов внутри и между популяциями мшанок.

Определенный габитус колоний мшанок связан с характером субстрата, на котором закрепляются личинки. Анализ биотопов современных мшанок показал прямую зависимость между наличием подходящего субстрата и формированием мшанковых ассоциаций на разных глубинах [Ryland, 1963; Kuklinski et al., 2005]. Логично предположить, что у палеозойских мшанок

тоже существовала подобная закономерность. На твердых субстратах развивались прямые ветвистые, сетчатые, инкрустирующие колонии, на мягких – только инкрустирующие и массивные. С увеличением глубины количество и разнообразие таксонов мшанок возрастало, достигая максимальных в пределах литорали. К абиссали рассматриваемые показатели снижались. Исследования современных мшанковых ассоциаций в прибрежных водах о. Гренландии показали линейную закономерность видового богатства и различий в видовом составе от температуры, глубины морского бассейна в сочетании с геоморфологией дна и циркуляцией водных масс [Denisenko et al., 2021]. Наибольшее количество видов установлено в интервалах 0–50 и 100–150 метров, заселивших твердый субстрат. На глубинах около 700 м обнаружены однообразные в систематическом отношении ассоциации мшанок, обитающих на мягком грунте.

Анализ приуроченности мшанок к осадкам палеобассейнов разного типа (эпиконтинентальным, окраинным) показал, что благоприятными условиями для их обитания в геологическом прошлом были акватории вблизи континентов с глубинами от первых до нескольких сотен метров. Они отличались обилием пищевых ресурсов, умеренной седиментацией, нормальной соленостью, изменяющимся от спокойного до активного гидродинамическим режимом [Tolokonnikova, Ernst, 2017].

В конце девона-начале карбона климатическая зональность проявлялась слабо, границы между зонами были нечеткими [Невеская, 1998; Попеко, 2000, стр. 81; Афанасьева, Амон, 2012]. На большей территории планеты господствовали экваториальный и тропический климаты [Blasey, 2008; Scotese, 2014a, b]. Палеозойские мшанки обитали преимущественно в тропических водах [Taylor, Allison, 1998].

Территория современной Евразии образована множеством континентальных блоков и океанических депрессий, располагавшихся в разных гемисферах в конце девона-начале карбона [Stampfli et al., 2013].

Северная Евразия относилась к Лавразии, южная – Гондване. Согласно палеогеографическим реконструкциям [Scotese, 2014a, b; Sandberg et al., 2002; Kaiser et al., 2006; Golonka, 2020] в рассматриваемый отрезок геологического времени происходило глобальное похолодание климата, геотектонические процессы герцинской складчатости, появление в турнейском веке обширных мелководных эпиконтинентальных прогретых бассейнов.

Степень изученности мшанковой фауны в пределах Евразии не равнозначна. Наиболее полно описаны мшанковые местонахождения в Казахстане, западной части Алтае-Саянской складчатой области, Монголии, Восточном Забайкалье и Китае. Это позволило выделить биостратиграфические единицы в ранге слое с мшанками или мшанковых зон и проводить межрегиональную корреляцию между обозначенными регионами [Yang et al., 1988; Попеко, 1995, 2000; Ариунчимэг, 2010; Толоконникова, 2012б]. С другой стороны, есть регионы с фрагментарно изученным распространением мшанок по разрезу, что не допускает какие-либо биостратиграфические построения. Схема корреляции региональных стратиграфических подразделений для фаменского и турнейского ярусов исследованных территорий Евразии показана на рисунке 29. Серой заливкой выделены интервалы, никак не охарактеризованные мшанками. Звездочкой помечены уровни, для которых сведения о точном распространении и составе мшанок ограничены и/или нуждаются в дополнительном исследовании. Пунктирной линией показаны части региональных стратиграфических подразделений, содержащие фрагменты колоний мшанок в случае значительного стратиграфического интервала формаций или горизонтов. Волнистая линия отражает перерывы в осадконакоплении.

Накопленный к настоящему времени палеонтологический материал, переосмысление литературных и собственных данных стало основанием для

Девонская										Каменноугольная						Система				
Верхний										Миссисиппий						Отдел				
Фаменский										Турнейский						Ярус				
Нижний			Средний		Верхний			Самый верхний			Нижний			Верхний			Подъярус			
triangularis	sterida	rhomboides	marginifera	lower-middle trachyeta	upper trachyeta	postera	lower-middle expansa	upper expansa	lower-middle praesulcata	upper praesulcata	sulcata	duplicata	sandbergi-belkai	quaduplicata-andersoni	isosticha	typicus	aphegialis bouckaerti	Стандартные конодонтовые зоны		
			*формация Souverain-Pre				формация Comblain-au-Pont			формация Hastière			Pont d'Arcole	формация Yvoir		формация Ourthe		Намюро-Динантский бассейн		
			формация Veltbert				формация Hastière										Рейнские горы			
										*региоярус Courceyan							Ирландия, Великобритания			
										известняк Upper Křtiny формации Lišeň										Богемский массив
																Слой Radlin (часть D)				Свентокшиские горы
Задонский горизонт		Елецкий горизонт		Лебедянский горизонт						Малевский горизонт		Упинский горизонт					Центральное Девонское Поле	Русская платформа		
*						Новотроицкий горизонт									Днепровско-Донецкий прогиб					
Задонский надгоризонт		Елецкий надгоризонт														Припятский прогиб				
Нораванкская свита			Шамамидзорская свита			Гортунская свита		Аршакиахюрская свита			Геранкаласинская свита			Армашская свита			Даралагезский массив			
							Лытвинский горизонт		Гумеровский горизонт		Малевский горизонт					Южный Урал				
Косольсайский горизонт			Донгаузский горизонт			Сайрамский горизонт								Узбекистан, Киргизия						
							*									Афганистан				
формация Geirud																Иран				
формация Bahgat (верхняя часть)																				
Мейстеровский горизонт			Сульфидерный горизонт			Симоринский горизонт		Кассинский горизонт			Русаковский горизонт			Казахстан						
Косоутесовский горизонт		Митихинский горизонт		Подонинский горизонт			Топкинский горизонт		Тайдонский горизонт			Фоминский горизонт			Западная часть АССО					
						Лугинецкий горизонт						Тамырская серия			ЮЗ Западно-Сибирской платформы					
формация Xikuangshan (верхняя часть)				формация Shaodong			формация Menggongao		*формация Liujiatang						Южный Китай					
формация Hongguleleng												Северо-Западный Китай								
				Самнурулинская свита			Барлаггольская свита		Урмугтейуульская свита		Багабаянуульская свита			Монголия						
							Котихинский горизонт		Павловский горизонт			Ямкунский горизонт			Восточное Забайкалье					
							*Omi limestone									Япония				

Рисунок 29 – Корреляция региональных стратиграфических подразделений фамена-турне Евразии по шкалам. При построении использовались стратиграфические данные из [Аристов, 1994; Ариуничимэг, 2010; Веймарн и др., 1989; Гречинникова и др., 1982; Гречинникова, Левинский, 2011; Изох и др., 2000; Клец, 2005; Ключевые разрезы..., 2004; Кулагина и др., 2014; Мамедов, 2002; Махлина и др., 1993; Мизенс и др., 2011; Орловский, Поляков, 1962; Родионова и др., 1995; Пазухин и др., 2009; Попек, 2000, 2002; Постановление..., 2014; Поляков, 1957, 1969; Решения..., 1982, 1990, 1991, 1999; Сергеева, 2003, 2005; Степанова и др., 2011; Стратиграфические..., 1993; Типовые разрезы..., 1992; Chen et al., 2009; Ernst, Mohajipadi, 2009; Ernst et al., 2020; Gatak et al., 2011; Намсе et al., 1993; Netbig, Marnet, 2006; Nigges et al., 2013; Kalvoda et al., 2015; Kido et al., 2013; Kikvidze, 2013; Lu, 1999; Ma et al., 2009, 2013; Poty et al., 2011, 2014; Suttner et al., 2014; Wang, Ziegler, 1982; Xia, 1997; Yang et al., 1988; Zhao, 1986; Zong et al., 2014]

предложения авторского палеобиогеографического районирования по мшанкам. Географическое распространение мшанок в фамене-турне было ограничено Тропической (Тетической) областью, располагавшейся между 35-ми палеоширотами обоих полушарий. В рассматриваемый отрезок геологического времени в её пределах выделяются три провинции: Лаврусская, Палеоазиатская и Гондванская. К Лаврусской провинции можно отнести территорию, охватывающую Восточную, Западную и Северную Европу, европейскую часть России, западный склон Южного Урала и Закавказье. Палеоазиатская провинция включает Среднюю Азию, Казахстан, юг Западной и Восточной Сибири, Монголию, Китай и Японию. Гондванская провинция охватывает Иран и Афганистан. Различия между провинциями выявляются по степени видового и родового эндемизма (провинциализма), количеству (богатству) видов и родов, морфологическим особенностям колоний. Причины различий заключаются, по-видимому, в цикличности трансгрессий-регрессий, изменчивости обстановок осадконакопления, гидрологических и палеотектонических характеристик ареалов обитания мшанок. В течение фамена-турне Гондванская провинция характеризуется прерывистым развитием, но это, очевидно, связано с низкой степенью изученности позднедевонско-раннекаменноугольных мшанок современного южного полушария.

Предложенные провинции по мшанкам в некоторой мере совпадают с выделенными провинциями для фаменского века по фораминиферам и трилобитам: Лаврусской, Сибирской, Палеоазиатской и Австралийской [Афанасьева, Амон, 2009, 2012; Feist et al., 1997].

#### **4.1. Ранний фамен**

В начале фаменского века мшанки обитали в девяти ареалах, тяготеющих преимущественно к шельфам Лаврусии и Казахстани. Раннефаменская трансгрессия [Johnson et al., 1985; Hallam, Wignall, 1999]

вызвала в целом небольшое увеличение разнообразия морской фауны после Кельвассерского события на рубеже франа-фамена, однако у мшанок оно было достаточно высоким (133 вида 50 родов 37 семейств четырех отрядов).

*Лавруская провинция* в раннем фамене охватывала Припятский и Днепрово-Донецкий прогибы, Центральное Девонское Поле (ЦДП) Русской платформы и Даралагезский массив Южного Закавказья (Рисунок 30).

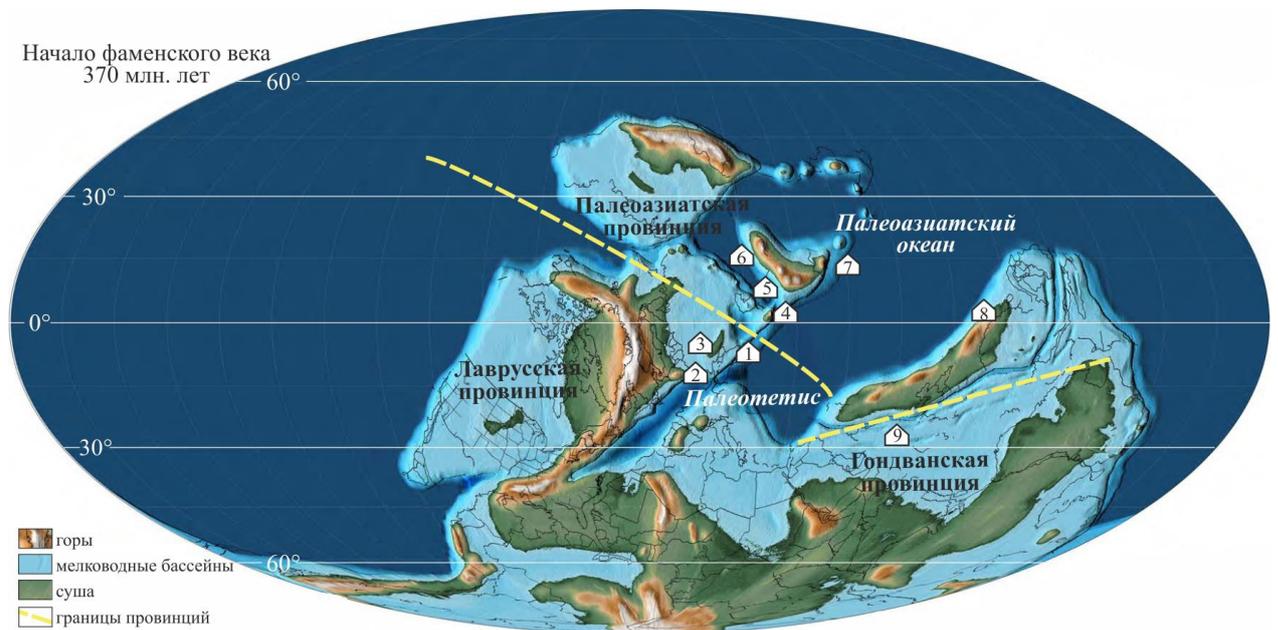


Рисунок 30 – Палеобиогеография для раннего фамена по мшанкам [палеогеографическая реконструкция по Scotese, 2014a]. *Лавруская провинция*: 1 – Даралагезский массив [Лаврентьева, 1985, 2001; Толоконникова, 2015б, 2016а], 2 – Припятский и Днепрово-Донецкий прогибы [Пушкин, 2007], 3 – Центральное Девонское Поле Русской платформы [Лаврентьева, 1970, 1974; Толоконникова, Пахневич, 2019]; *Палеоазиатская провинция*: 4 – Киргизия и Узбекистан [Орловский, 1962], 5 – Центральный Казахстан [Троицкая, 1975б, 1979], 6 – западная часть Алтае-Саянской складчатой области [Краснопеева, 1935; Морозова, 1961; Волкова, 1974; Толоконникова, 2007б, 2008, 2010, 2012а], 7 – Северо-Западный Китай [Xia, 1997], 8 – Южный Китай [Yang, Hu, 1981; Yang et al., 1988]; *Гондванская провинция*: 9 – Иран [Ernst et al., 2020]

Мшанки разных регионов Русской платформы обитали, по-видимому, в изолированных палеобассейнах с периодически меняющимся режимом [Родионова и др., 1995; Алексеев, Реймерс, 2005]. Этим можно объяснить низкое систематическое разнообразие и обилие фрагментов их колоний. В карбонатно-терригенных разрезах Припятского прогиба фрагменты колоний слагают прослойки разной мощности от пяти до 20 см [Пушкин, 2007]. Раннефаменная ассоциация мшанок Русской платформы представлена небольшим набором таксонов – 12 видов пяти родов широкого или глобального географического распространения *Schulgina*, *Leptotrypella*, *Anomalotoechus*, *Leptotrypa* (отряд *Treplostomata*) и *Nicklesopora* (отряд *Cryptostomata*) [Лаврентьева, 1970, 1974; Пушкин, 2007; Толоконникова, Пахневич, 2019]. В составе мшанкового комплекса 92 % видов-эндемиков. Из всего комплекса только мшанка вида *Leptotrypa zadonskensis* Lavr., 1970 сумела достигнуть в среднем фамене Южного Закавказья [Лаврентьева, 1985].

В нораванкской ассоциации Даралагезского массива (Армения, Азербайджан) известно восемь видов шести родов, представляющих трепостоматы и криптостоматы [Лаврентьева, 1985, 2001; Толоконникова, 2015б, 2016а]. Видовой эндемизм составляет 63 %. Присутствие нескольких видов-мигрантов указывает на связь Лаврусской и Палеоазиатской провинций. Мшанка вида *Nicklesopora famensis* (Nekh., 1977) обнаружена в раннефаменском комплексе Северо-Западного Китая (Xia, 1997) и среднефаменском комплексе Казахстана [Нехорошев, 1960]. Еще два вида из космополитных родов *Leptotrypella* и *Rhombopora* оказались в среднем фамене в Казахстане, Киргизии и Кузнецком бассейне [Орловский, 1961; Нехорошев, 1977; Tolokonnikova, 2010].

*Палеоазиатская провинция* в начале фаменского века была представлена Чаткало-Нарынской зоной западных отрогов Тянь-Шаня (Киргизия, Узбекистан), Центральным Казахстаном, западной частью Алтае-

Саянской складчатой области (АССО), Северо-Западным и Южным Китаем (Рисунок 30). Комплексы раннефаменских мшанок этой провинции более разнообразны и многочисленны, чем комплексы Лаврусской провинции. В начале фамена на окраинах Палеоазиатского океана появилось шесть новых родов (по три среди трепостомат и криптостомат).

Ассоциация косолюсайских мшанок западных отрогов Тянь-Шаня насчитывает восемь эндемичных видов широко распространенных или космополитных родов *Anomalotoechus*, *Schulgina*, *Eridotrypella* и *Eostenopora* из отряда *Trepostomata* [Орловский, 1961, 1962; Модзалевская, Орловский, 1968].

В мастерском горизонте Центрального Казахстана известно девять видов мшанок семи родов, относящихся к трепостоматам (45 %), криптостоматам (33 %) и фенестратам (22 %) (Троицкая, 1979). Количество видов-эндемиков – 67 %. Из видов-иммигрантов *Leioclema numerosum* Moroz., 1961 и *Spinofenestella normalis* Troiz., 1979 являются общими с раннефаменскими мшанковыми комплексами Северо-Западного Китая и Кузнецкого бассейна [Толоконникова, 2008; Xia, 1997]. Вид *Schulgina mutabilis* Troiz., 1975 установлен в верхнефаменских отложениях формации *Geirud* (конодонтовая зона *lower-middle expansa*) Ирана [Ernst, Mohammadi, 2009]. Его присутствие указывает на слабую связь Палеоазиатской и Гондванской провинций в течение фаменского века. В раннем фамене в Казахстане возникли мшанки нового криптостоматного рода *Nikiforovella*, распространившиеся во всех мелководных акваториях Палеотетиса и Палеоазиатского океана к концу турне [Толоконникова, 2017a].

В нижнефаменских отложениях западной части АССО известно 35 видов 21 рода мшанок [Краснопеева, 1935; Морозова, 1961; Волкова, 1974; Толоконникова, 2006б, 2008, 2010, 2012a]. Шесть видов (17%) известны в других подпровинциях Палеоазиатской провинции (Монголия, Казахстан) в фаменском веке. На отрядном уровне доминируют трепостоматы (66%).

Другие отряды представлены родами широкого географического распространения: цистопораты – *Cyclotrypa*, криптостоматы – *Rhombopora*, *Saffordotaxis*, *Nicklesopora*, фенестраты – *Fenestella* и *Hemitrypa*. Разнообразие фаменских мшанок обогащается с появлением рода *Megacanthopora* [Толоконникова, 2012а]. В палеогеографическом аспекте западная часть АССО в самом конце девона представляла собой шельф эпиконтинентального мелководного субмеридианально ориентированного бассейна, расположенного между Казахстанией и Ангаридой (Сибирией) в пределах 30°-х палеоширот северного полушария [Дубатов, Краснов, 2000; Golonka, 2000; Scotese, 2001; Изох и др., 2009]. Теплый тропический/субтропический климат способствовал прогреву воды выше 15°C, что создавало благоприятные условия для развития и расселения бентосных организмов [Изох и др., 2009]. Высокий процент сходства морской фауны указывает на свободное сообщение Алтае-Саянского бассейна с Уральским и Джунгаро-Балхашским бассейнами [Дубатов, Краснов, 2000, 2011].

Комплексы мшанок Северо-Западного и Южного Китая абсолютно различны на видовом и родовом уровнях в течение раннего и среднего фамена. Этот факт, вероятно, связан со значительными расстояниями между палеобассейнами (географическим барьером). Современная территория Китая образована в результате объединения комплекса островных дуг, континентальных кратонов (Тарим, Северно-Китайского) и Центрально-Азиатского орогенного пояса [Carmichael et al., 2016]. Разнообразный комплекс мшанок раннего фамена Северо-Западного Китая [Xia, 1997] объединяет 32 вида 17 родов четырех отрядов с относительно низким содержанием видов-эндемиков – 39 %. Большинство транзитных видов (93%) известно в фаменских мшанковых комплексах Казахстана [Нехорошев, 1977; Троицкая, 1968, 1979], меньшая часть (7 %) – во франских комплексах Кузнецкого бассейна [Морозова, 1961]. Впервые появляются мшанки рода

*Pseudonematorora* [Балакин, 1974; Xia, 1997]. Широкая экспансия мшанок этого рода в пределах всех провинций пришлась на визейский век. Здесь же возникают новые роды *Clausotrypa* и *Tabuliporella* [Xia, 1997].

Обособленный высокоэндемичный (100 % видов и 22 % родов) комплекс раннефаменских мшанок описан из формации *Xikuangshan* Южного Китая [Yang, 1950; Yang, Zhao-Xun, 1981; Yang et al., 1988]. Он насчитывает 28 видов 13 родов, принадлежащих исключительно трепостоматам. В ассоциации доминируют мшанки родов *Loxophragma* (шесть видов), *Polyspinopora* (шесть видов) и *Sinoatactotoechus* (четыре вида). Только в течение раннего фамена здесь существовали роды-эндемики *Armillopora*, *Polyspinopora* и *Sinoatactotoechus*.

*Гондванская провинция* в начале фаменского века включала только Иран. Обедненный комплекс представлен четырьмя видами-эндемиками четырех родов [Ernst et al., 2020]. Появился и исчез род *Zefreporora*. Частичное сходство с мшанковыми фаунами Лаврусской и Палеоазиатской провинций придает присутствие одного местного вида космополитного рода *Anomalotoechus*.

Таким образом, на начало фаменского века в мшанковых ассоциациях выделенных провинций прослеживаются четкие различия по степени видового и родового провинциализма, таксономическому богатству, морфологическим особенностям колоний. Гондванская провинция отличается 100% видовым провинциализмом, крайне низким разнообразием и присутствием рода *Zefreporora* со специфическими морфологическими особенностями скелета колоний. Лаврусская и Палеоазиатская провинции характеризуются в целом почти одинаковой степенью видового эндемизма – 77,5% и 77,8% соответственно. Однако видовое богатство Палеоазиатской провинции выше в 5,6 раза. Специфические морфологические особенности в колониях (например, тектизоиды, гемифрагмы) отмечаются у мшанок Палеоазиатской провинции, относящихся к семи местным родам:

*Armillopora*, *Polyspinopora*, *Sinoatactotoechus*, *Tabuliporella* (отряд *Trepodomata*), *Clausotrypa*, *Pseudonematopora* и *Nikiforovella* (отряд *Cryptostomata*). Среди них выделяется род *Tabuliporella* с шестью видами в своем составе в отличие от одного-двух видов у остальных родов. Родовой состав Лаврусской провинции представлен таксонами-космополитами или широкого географического распространения.

Система течений способствовала обмену вод как внутри провинций, так и за их пределами, обуславливая расселение мшанок. Основной миграционный поток в течение фаменского века, вероятно, проходил через Казахстан в северо-восточном и юго-западном направлениях [Толоконникова, 2018a; Tolokonnikova, Ernst, 2010]. Общий вид *Nicklesopora famensis* (Nekh., 1960) в комплексах мшанок Лаврусской и Палеоазитской провинций указывает на слабую связь между ними в начале фамена. Наиболее распространенными видами в раннем фамене на шельфе Палеоазиатского океана были *Leioclema numerosum* Moroz, 1961 и *Spinofenestella normalis* Troiz., 1979. Представители отдельных родов разнообразно представлены в мшанковых ассоциациях Лаврусской, Палеоазиатской и Гондванской провинций: из трепостомат – *Anomalotoechus* (девять видов), *Schulgina* (восемь видов), *Leioclema* (восемь видов), *Leptotrypella* (пять видов), *Eostenopora* (три вида), из криптостомат – *Nicklesopora* (четыре вида), *Rhombopora* и *Saffordotaxis* (по три вида).

Анализ латерального распространения родов мшанок в начале фамена с применением кластерного метода (Рисунок 31) в некоторой мере подтвердил результаты ареалографического и таксономического подходов. В раннем фамене выделяются два обособленных кластера. Первый объединяет мшанковые фауны западных отрогов Тянь-Шаня (Узбекистан, Киргизия) и ЦДП Русской платформы (коэффициент сходства Жаккара 0,60). Кластер этих подпровинций тесно связан с мшанковыми фаунами Припятского и Днепровско-Донецкого прогибов – 0,46, Даралагезского массива Южного

Закавказья – 0,25. Определенное сходство имели мшанковые фауны первого обособленного кластера с Ираном (0,10). Второй обособленный кластер охватывает мшанковые ассоциации Казахстана и Северо-Западного Китая с невысоким коэффициентом сходства между собой (0,20). Однако мшанки западной части АССО и Южного Китая отдаленно близки к обоим крупным кластерам (коэффициент сходства Жаккара 0,09).

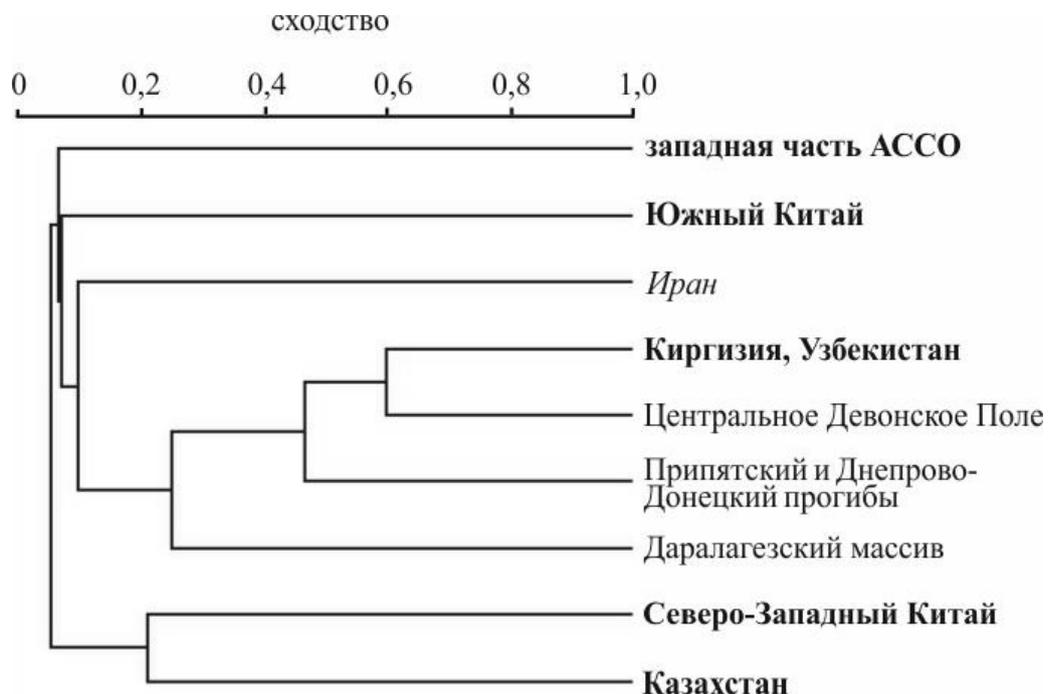


Рисунок 31 – Кластерная диаграмма, отражающая сходство между мшанковыми фаунами в раннем фамене. Шрифтом выделены подпровинции провинций: Лаврусской – обычным, Палеоазиатской – жирным, Гондванской – курсивом

#### 4.2. Средний фамен

В среднем фамене количество ареалов мшанок сокращается до шести, вероятно, из-за глобальной регрессии и тектонической активизации [Johnson et al., 1985; House, 2002]. Данные о мшанках средней части века во многих регионах Евразии отсутствуют в силу преобладания континентального седиментогенеза, изолированности морских бассейнов, возникновения полузамкнутых водоемов, лагун с периодическим поступлением воды. К

концу среднего фамена глобальная трансгрессия способствует восстановлению свободного сообщения морских акваторий. Мшанки середины фаменского века представлены 54 видами 21 рода 36 семейств четырех отрядов. В целом разнообразие мшанковых ассоциаций значительно снизилось по сравнению с началом века, сохранились только две провинции (Рисунок 32).

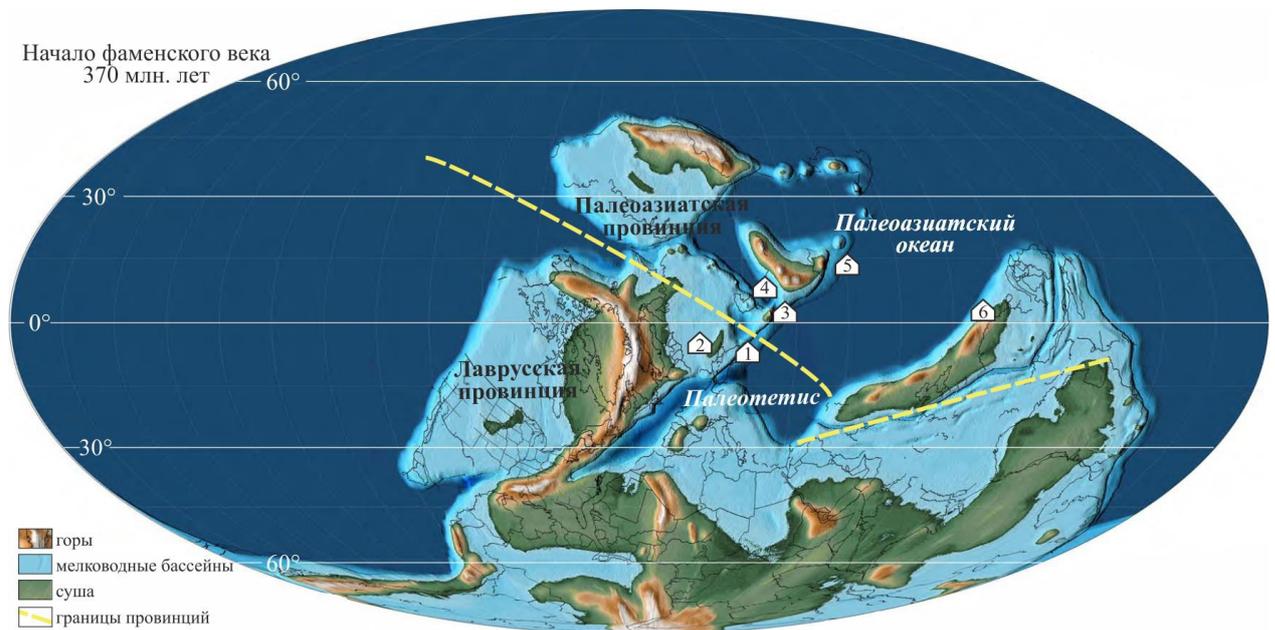


Рисунок 32 – Палеобиогеография для среднего фамена по мшанкам [палеогеографическая реконструкция по Scotese, 2014a]. *Лавруская провинция*: 1 – Даралагезский массив [Лаврентьева, 1985; Горюнова, 2007; Толоконникова, 2015б, 2016а], 2 – Центральное Девонское Поле Русской платформы [Лаврентьева, 1974]; *Палеоазиатская провинция*: 3 – Киргизия и Узбекистан [Орловский, 1961, 1962], 4 – Центральный Казахстан [Нехорошев, 1948а; Троицкая, 1968, 1975б], 5 – Северо-Западный Китай [Xia, 1997], 6 – Южный Китай [Yang et al., 1988]

В *Лаврусской провинции* уменьшилось количество ареалов мшанок на территории Русской платформы. В пределах ЦДП численность видов сократилась до двух эврибионтных мшанок *Anomalotoechus promiscus* Lavr., 1974 и *Schulgina zushaensis* Lavr., 1974 [Лаврентьева, 1974]. Видовой

эндемизм составляет 100%. Можно предположить взаимосвязь между колебаниями численности и темпов видообразования мшанок на Русской платформе с ритмами эвстазии Мирового океана в конце девона [Alekseev et al., 1996]. С каждым трансгрессивным пиком количество таксонов мшанок возрастало, с регрессивным – падало или они совсем исчезали из биотопов. Как и другие бентосные организмы, мшанки прибрежной зоны с богатыми пищевыми ресурсами, но чрезвычайно нестабильными условиями, формировали бедное в таксономическом отношении сообщество с большой биомассой за счет одного-двух доминирующих видов.

В Южном Закавказье (Даралагезский массив) шамамидзорский мшанковый комплекс представлен семью видами пяти родов трех отрядов (трепостоматы – один вид, криптостоматы – три вида, фенестраты – три вида) [Лаврентьева, 1985; Горюнова, 2007; Толоконникова, 2015б, 2016а]. В закавказском палеобассейне впервые появились птилидиктиидные (отряд *Cryptostomata*) мшанки вида *Mysticella sarcosanta* Gor., 2007 упрощенного облика. Они обладали ветвистой колонией с укороченной мезотеккой, в экзозоне из гетерозооидов были развиты только актинотостили. Появление этого вида обусловило возникновение нового рода и монотипического провинциального семейства *Mysticellidae* Gorjunova, 2007 [Горюнова, 2007]. Видовой эндемизм шамамидзорского комплекса мшанок составляет 29%, родовой – 17%. Виды-иммигранты представлены общими таксонами с мшанковыми фаунами фамена ЦДП Русской платформы (14%), Казахстана (57%) и Северо-Западного Китая (43%) [Нехорошев, 1960, 1977; Троицкая, 1968; Лаврентьева, 1970; Xia, 1997].

Количество подпровинций и таксономическое разнообразие мшанок в *Палеоазиатской провинции* к середине фамена тоже уменьшилось по сравнению с началом века. Для Чаткало-Нарынской зоны западных отрогов Тянь-Шаня (Киргизия, Узбекистан) из отложений донгаузского горизонта известно 19 видов шести родов двух отрядов (*Trepodomata* – 84%,

Cryptostomata – 16%) [Орловский, 1961, 1962; Поярков, 1969]. В комплексе доминируют мшанки трепостоматных родов *Anomalotoechus* и *Schulgina*. Местные виды преобладают (95%). Единственная мшанка вида *Leptotrypella rojarkovi* Orlov., 1961 известна в нораванском комплексе раннего фамена Южного Закавказья и юргинской мшанковой ассоциации позднего фамена Кузнецкого бассейна [Лаврентьева, 1985; Tolokonnikova, 2010].

Раннесульфидеровая ассоциация мшанок Казахстана в среднем фамене насчитывает 13 видов 11 родов четырех отрядов [Троицкая, 1970, 1975б; Нехорошев, 1977]. Видов-эндемиков 42%. Транзитные виды связывают мшанковые ассоциации среднего-позднего фамена Центрального Казахстана, Северо-Западного Китая и Кузнецкого бассейна [Морозова, 1961; Толоконникова, 2008; Xia, 1997]. В казахстанском палеобассейне впервые появляется род *Triploroga* [Троицкая, 1970].

Комплекс мшанок средней части формации *Eregennaren* Северо-Западного Китая обеднен [Xia, 1997]. Он включает пять видов четырех родов (два криптостоматных, три фенестратных). Видовой эндемизм – 60%. Два вида-иммигранта *Rectifenestella crassimuralis* (Troiz., 1968) и *R. rengarteni* (Troiz., 1968) известны из сульфидерового горизонта Центрального Казахстана [Троицкая, 1968, 1975б] и представляют космополитный род.

На юге Китая в провинции Хунань среднефаменский комплекс мшанок насчитывает 12 видов четырех родов, относящихся к трепостоматам (33%) и криптостоматам (67%) [Yang et al., 1988]. Ассоциация представлена преимущественно эндемичными видами (83%) широко распространенных родов *Schulgina*, *Rhombopora* и *Saffordotaxis*. Только два вида трепостоматных мшанок *Schulgina devonica* (Nekh., 1948) и *S. punctata* Yang, Hu, Xia, 1988 известны в позднефаменских комплексах западной части АССО [Нехорошев, 1948а; Толоконникова, 2009б]. Первый вид встречен в отложениях подонинского и топкинского горизонтов, второй – только в самых верхах фамена. В Южном Китае появились мшанки рода *Rhabdomeson*

с осевым зооидом, что было принципиально новой морфологической особенностью в эволюции рабдомезин [Горюнова, 1985].

Различия между Лаврусской и Палеоазиатской провинциями усиливаются. Степень видового провинциализма снижает до 64,5% и 70% соответственно (по сравнению с 77,5–77,8% в раннем фамене). Однако разрыв в видовом богатстве увеличивается, достигая превышения разнообразия видов мшанок в Палеоазиатской провинции в 5,3 раза. В Лаврусской появляется родовой эндемик *Mysticella* – типовой представитель семейства *Mysticellidae* с укороченной мезотеккой и единственным типом стилей. Для Палеоазиатской провинции характерно возникновение рода *Rhabdomeson*. К сохраняющемуся доминированию в мшанковых комплексах тех же космополитных и широко распространенных родов, что и в начале фаменского века, присоединяется *Rectifenestella*. Виды этого рода *R. rengarteni* (Troiz., 1968), *R. crassimuralis* (Troiz., 1968) и *Nicklesopora famensis* (Nekh., 1960) существовали в обеих провинциях. Направления миграционных потоков сохранялись.

Кластерный анализ родов в среднем фамене (Рисунок 33) показал некоторые изменения состава парных групп по сравнению с началом века. Самая высокая степень сходства сохраняется для первого обособленного кластера, представленного ЦДП, Киргизией и Узбекистаном (коэффициент сходства Жаккара понизился до 0,32 по сравнению с 0,60 в раннем фамене). Сходство мшанок этого кластера с мшанками Южного Китая незначительно возросло (0,17 вместо 0,09 в начале фаменского века). Во втором обособленном кластере слабеет связь между мшанковыми ассоциациями Казахстана и Северо-Западного Китая (коэффициент сходства Жаккара 0,15), но появляется близость мшанковых комплексов Даралагезского массива и Казахстана (0,20). Для обоих кластеров сохраняется низкий коэффициент сходства Жаккара – 0,04.

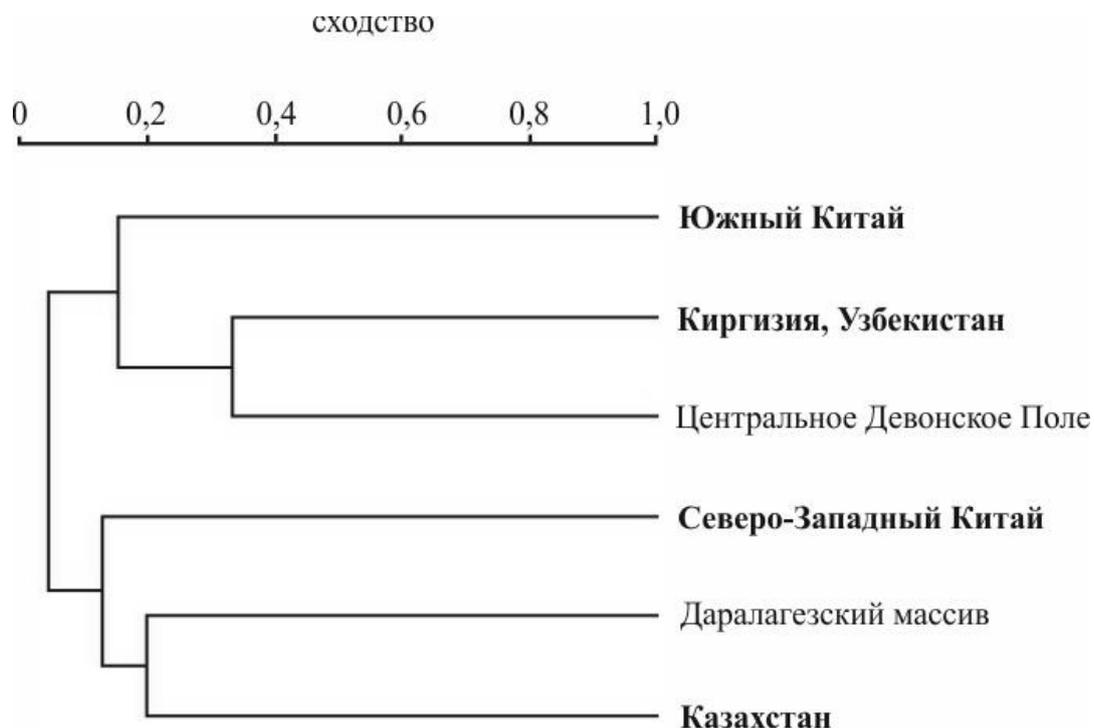


Рисунок 33 – Кластерная диаграмма, отражающая сходство между мшанковыми фаунами в среднем фамене. Условные обозначения на рисунке 31

### 4.3. Поздний фамен

На конец девона приходится серия трансгрессивных пиков, вызвавших увеличение разнообразия среди организмов морской биоты [например, Hallam, Wignall, 1999; Haq, Schutter, 2008; Carmichael et al., 2015]. Для евразийских мшанок в конце фамена характерно двукратное увеличение количества видов и родов после среднефаменной регрессии, экспансия и освоение новых экологических ниш. Трансгрессивные импульсы способствовали их свободному перемещению в пространстве.

В позднефаменных ассоциациях мшанок Евразии насчитывается 113 видов 52 родов 38 семейств четырех отрядов. Количество провинций вновь увеличивается до трех (Рисунок 34).

*Лавруская провинция* была представлена только Даралагезским массивом (Армения, Азербайджан). Гортунские отложения содержат комплекс мшанок, состоящий из шести видов трех родов исключительно

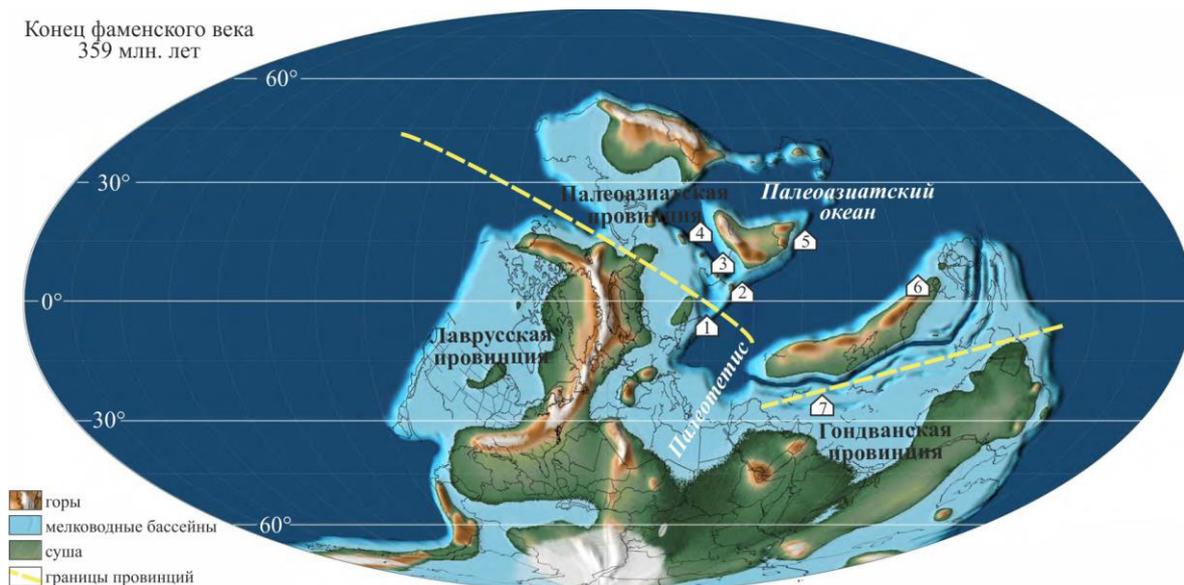


Рисунок 34 – Палеобиогеография для позднего фамена по мшанкам [палеогеографическая реконструкция по Scotese, 2014a]. *Лавруская провинция*: 1 – Даралагезский массив [Горюнова, 2007; Горюнова, Лаврентьева, 2007]; *Палеоазиатская провинция*: 2 – Киргизия и Узбекистан [Орловский, 1962], 3 – Казахстан [Нехорошев, 1977, Троицкая, 1968, 1970, 1975a], 4 – западная часть Алтае-Саянской складчатой области [Нехорошев, 1948a, 1956; Толоконникова, 2006a; Tolokonnikova, 2010], 5 – Северо-Западный Китай [Xia, 1997; Lu, 1999], 6 – Южный Китай [Yang et al., 1988]; *Гондванская провинция*: 7 – Иран [Ernst, Mohammadi, 2009].

отряда *Cryptostomata* [Горюнова, 2007; Горюнова, Лаврентьева, 2007]. Примечательно, что местные таксоны составляют на уровне видов и родов 100%, семейств – 67%. В закавказском палеобассейне таксономическое разнообразие обновилось за счет появления двух видов эндемичного рода *Geraporog*, относимого к ранее не известному в геологической летописи семейству *Worthenpororidae* Ulrich, 1893 [Горюнова, 2007]. Для мшанок рода *Geraporog* свойственны двуслойно-симметричные колонии, образованные почкованием слабо коленчато-изогнутых автозооидов вокруг мезотеки. В экзозоне из гетерозооидов были развиты только актинотостили. Сочетание актинотостилей с пучком осевых автозооидов у мшанок местного рода

*Pseudoascopora* и нового семейства *Pseudoascoporidae* было еще одним проявлением успешной морфологической адаптации криптостомат к изменившимся условиям окружающей среды [Горюнова, 1985].

В позднем фамене в составе *Палеоазиатской провинции* снова появилась западная часть АССО. Ассоциация мшанок верхней части подонинского горизонта представлена 17 видами 15 родов четырех отрядов [Нехорошев, 1948а, 1956; Толоконникова, 2006а; Tolokonnikova, 2010]. Видовой эндемизм – 69%. Виды-мигранты (*Rhombopora subtilis* Nekh., 1977, *Leptotrypella rojarkovi* Orlov., 1961, *Leioclema ramosa* Nekh., 1948, *Klaucena* (*Klaucena*) *lalolamina* Yang, Hu, Xia, 1988, *Schulgina devonica* (Nekh., 1948)) указывают на сообщение морских акваторий Лаврусской и Палеоазиатской провинций [Орловский, 1961; Нехорошев, 1977; Лаврентьева, 1985; Yang et al., 1988] на протяжении всего фаменского века. В западной части АССО в позднем фамене возникли трепостоматные мшанки рода *Nikiforopora* с утолщенными экзозональными стенками и криптостоматные мшанки подрода *Klaucena* (*Klaucena*) с крупными акантостилиями [Tolokonnikova, 2010]. Появление мшанок трепостоматного рода *Tabulipora* с утолщенными экзозональными стенками и многочисленными гемифрагмами установлено в палеобассейнах западной части АССО и Северо-Западного Китая [Нехорошев, 1956; Lu, 1999].

Таксономический состав мшанковых ассоциаций Северо-Западного Китая для позднего фамена и струния по литературным данным [Xia, 1997; Lu, 1999] един. Он насчитывает 27 видов 22 родов четырех отрядов. Видов-эндемиков 63%. Транзитные виды формации *Hebukehe* – *Intrapora lanceolata* (Nekh., 1960) и *Nicklesopora graciosa* Troiz., 1968 – являются общими с позднефаменскими мшанковыми фаунами Центрального Казахстана [Нехорошев, 1960; Троицкая, 1968, 1975б]. Остальные виды-иммигранты демонстрируют некоторое сходство (15%) с видами мшанковых комплексов раннего турне западной части АССО. В северо-западнокитайском

палеобассейне возникли криптостоматные мшанки родов *Junggarotrypa* (эндемик), *Artchedella* [Lu, 1999]. Для представителей *Junggarotrypa* были свойственны двуслойно-симметричные колонии с зигзагообразной мезотекой, обильными метазооидами и актинотостилиями. Мшанки других новых родов отличались ветвистыми колониями со срединной осью и различными полиморфами: у *Artchedella* – экзакантостили, актинотостили и метазооиды.

В Южном Китае существовало 15 видов мшанок шести родов трех отрядов [Yang et al., 1988]. Местные виды составляли 80%. Виды-иммигранты *Fenestella equinodata* Nekh., 1956, *Nicklesopora simulatrix* (Ulrich, 1884) представлены таксонами из космополитных родов, продолжавших свое развитие в турнейское время как в подпровинции, так и за её пределами [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Ulrich, 1884; Tolokonnikova, 2012]. В позднем фамене в Южном Китае появились мшанки эндемичных родов *Europora* (четыре вида) и *Stenopora* [Yang et al., 1988]. Глобальная радиация мшанок рода *Stenopora* в мелководных шельфах планеты пришлось на начало каменноугольного периода (позднее турне-визе).

Комплекс мшанок сайрамского горизонта Чаткало-Нарынской зоны западных отрогов Тянь-Шаня (Киргизия, Узбекистан) представлен шестью видами четырех родов исключительно трепостомат [Орловский, 1962; Поярков, 1969]. Родовой состав представлен космополитами и таксонами широкого географического распространения: *Anomalotoechus*, *Schulgina*, *Atactotoechus* и *Eostenopora*. Видовой эндемизм абсолютный (100%).

Позднесульфидеровая ассоциация мшанок Казахстана наиболее разнообразна и многочисленна по сравнению с другими ассоциациями Палеоазиатской провинции: 44 вида 23 родов четырех отрядов [Троицкая, 1968, 1970, 1975а; Нехорошев, 1977]. Видовой эндемизм составляет 36%. Транзитные виды мшанок из казахстанского палеобассейна распространились в течение раннего фамена-раннего турне по всем

мелководным участкам Палеоазиатского океана. Они составляли разную долю видов-иммигрантов в мшанковых ассоциациях фауны западной части АССО, Северо-Западного и Южного Китая, юго-западной части Западно-Сибирской платформы, Восточного Забайкалья, Монголии [Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010; Толоконникова, 2008, 2009, 2012в; Xia, 1997; Lu, 1999]. Единичные виды мшанок (*Cyphotrypa explorata* Troiz., 1968, *Cyclotrypa arboracea* Nekh., 1956) проникли в струнии в Лаврусскую провинцию (Южное Закавказье, Германия) [Толоконникова, 2016а; Tolokonnikova et al., 2014а; Ernst et al., 2015а].

В конце фауны снова обособляется *Гондванская провинция*, представленная единственным регионом (Рисунок 33). Имеющиеся сведения о франских мшанках Ирана [Tolokonnikova et al., 2011; Ernst et al., 2012] указывают на прерывистое существование данной провинции в конце девонского периода. Это можно объяснить низкой степенью изученности познедевонских мшанок высоких южных широт (в палеокоординатах). В отложениях формации Geirud (Рисунок 29) установлено только два познефаунических вида [Ernst, Mohammadi, 2009], обитавших на мелководном шельфе континентального склона [Wendt et al., 2005]. Один из них – *Schulgina mutabilis* Troiz., 1975 – изначально был обнаружен в мейстеровской ассоциации мшанок Казахстана [Троицкая, 1975б]. Мшанки вида *Ascoropa geirudensis* Ernst, Mohammadi, 2009 дали начало роду *Ascoropa* (отряд *Cryptostomata*), для которого специфично разделение автозооидов колонии на первичные (в форме центрального пучка) и вторичные. Полиморфизм выражен присутствием в экзозоне колоний акантостилей, актинотостилей или пор.

В конце фауны различия между провинциями аналогичны ранне- и среднефауническим, но с более высокими показателями видового и родового провинциализма, таксономического богатства, морфологических особенностей колоний. Резкая обособленность Лаврусской провинции по

сравнению с серединой фауны выражалась в 100% провинциализме видов и родов, появлении двух местных родовых таксонов *Geranopora*, *Pseudoascopora* и одного семейства *Worthenoporidae*. Палеоазиатская провинция сохраняла доминирование по всем позициям: видовой эндемизм 69,6% на фоне высокого видового разнообразия (богатство видов в 17,2 раза выше, чем в Лаврусской провинции), появилось шесть новых родов *Nikiforopora*, *Tabulipora*, *Junggarotrypa*, *Artchedella*, *Europora*, *Stenopora* и один подрод *Клаусена* (*Klausena*). Для Гондванской провинции характерно крайне низкое таксономическое разнообразие, появление одного нового рода *Ascopora*.

Кластерная диаграмма (Рисунок 35) отражает кардинальные изменения состава парных групп по сравнению с серединой фауны. В целом характерна



Рисунок 35 – Кластерная диаграмма, отражающая сходство между мшанковыми фаунами в позднем фауне. Условные обозначения на рисунке 31

тенденция снижения сходства между провинциями. Подпровинции Палеоазиатской провинции образуют единый кластер с вариациями коэффициент сходства Жаккара между собой в пределах 0,05–0,20. Наиболее близки мшанковые ассоциации Северо-Западного Китая и западной части АССО (коэффициент 0,20). Присутствие мшанок рода *Schulgina* (латерально широко распространенного) в таксономическом составе Киргизии, Узбекистана и Ирана обуславливает некоторое сходство Палеоазиатской и Гондванской провинций (коэффициент сходства Жаккара 0,20). Абсолютно изолирована была Лавруская провинция, представленная Даралагезским массивом (коэффициент сходства 0,00).

#### 4.4. Самый поздний фамен

Перед началом каменноугольного периода мшанки испытали новую обширную экспансию. Продолжался начавшийся в позднем фамене рост их таксономического богатства, вызванный появлением новых морфологических адаптаций в ответ на комплексное воздействие изменившихся биотических и абиотических факторов окружающей среды. За два-три млн. лет вероятной продолжительности самого позднего фамена [Trapp et al., 2004; Ogg et al., 2016] среди мшанок появилось 12 новых родов. Мшанки этого временного интервала представлены 140 видами 69 родов 39 семейств четырех отрядов. Они заселяли различные биотопы на шельфе Казахстании, Лаврусии, Ангарида (Сибири), а также мелководные участки морских бассейнов, ограниченных островными дугами или террейнами.

*Лавруская провинция* представлена Намуро-Динантским бассейном, Рейнскими горами, Днепрово-Донецким прогибом, Южным Уралом и Даралагезским массивом (Рисунок 36). Все перечисленные подпровинции в течение фаменского века располагались на мелководном шельфе Лаврусии [Пучков, 2000; Мизенс, 2002; Raproth et al., 1986]. Палеомагнитные данные для Южного Урала указывают на его расположение в конце девона в

приэкваториальной зоне в пределах  $9^{\circ} \pm 4.6^{\circ}$  северного полушария [Мизенс, Свяжина, 2007].

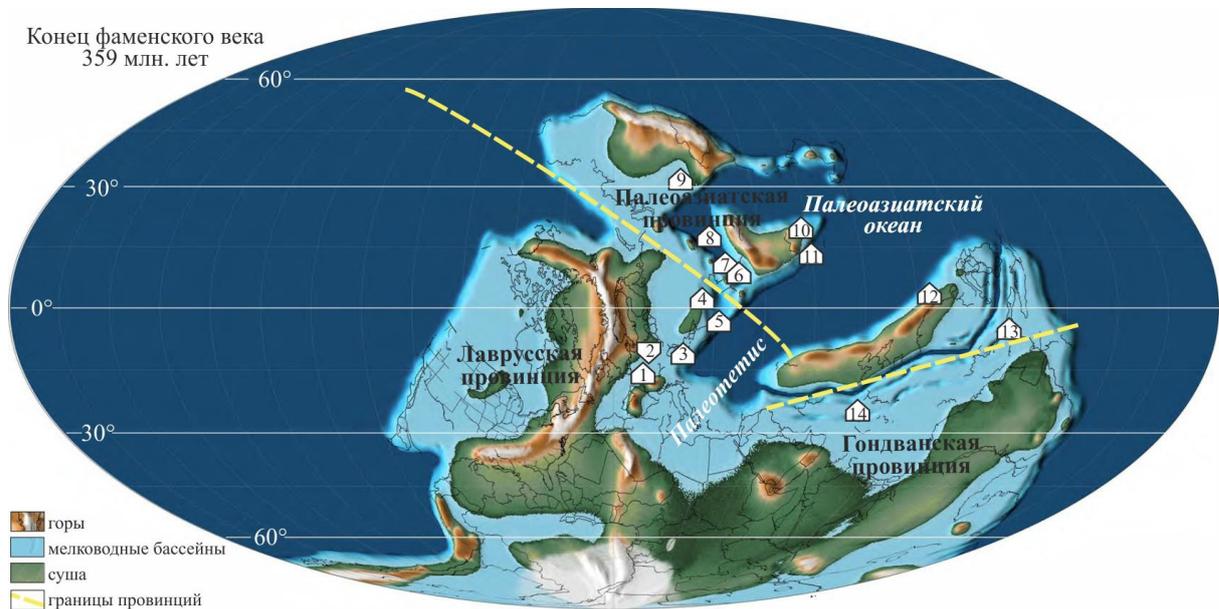


Рисунок 36 – Палеобиогеография для самого позднего фамена по мшанкам [палеогеографическая реконструкция по Scotese, 2014a]. *Лаврусийская провинция*: 1 – Намюро-Динантский бассейн [Tolokonnikova et al., 2015a], 2 – Рейнские горы [Nekhoroshev, 1932; Ernst, Herbig, 2010; Tolokonnikova et al., 2014a; Ernst et al., 2015a], 3 – Днепровско-Донецкий прогиб [Дунаева, 1964, 1969], 4 – Южный Урал [Tolokonnikova, 2011], 5 – Даралагезский массив [Горюнова, 1985, 2007; Горюнова, Лаврентьева, 2007; Толоконникова, 2016a]; *Палеосибирийская провинция*: 6 – Казахстан [Нехорошев, 1953, 1956; Троицкая, 1975a], 7 – юго-западная часть Западно-Сибирской платформы [Толоконникова, 2012в], 8 – западная часть Алтае-Саянской складчатой области [Нехорошев, 1925а, 1956; Тризна, 1958; Толоконникова, 2007а, 2009б], 9 – Восточное Забайкалье [Нехорошев, 1956; Котляр, Попеко, 1967; Попеко, 1977, 2000], 10 – Монголия [Ариунчимэг, 2000, 2010], 11 – Северо-Западный Китай [Xia, 1997; Lu, 1999], 12 – Южный Китай [Yang et al., 1988], 13 – Япония [Sakagami, 1962]; *Гондванская провинция*: 14 – Афганистан [Горюнова, 2006]

В отложениях формации Comblain-au-Pont и нижней части формации Nastière Намюро-Динантского бассейна (Рисунок 29) установлен абсолютно эндемичный комплекс мшанок (100%) из четырех видов четырех родов

трепостомат и криптостомат [Tolokonnikova et al., 2015a]. Три вида относятся к родам широкого географического (*Pseudobatostomella*, *Nikiforovella*) или космополитного распространения (*Dyscritella*). Мшанковая ассоциация содержит род *Nikiforovastylus*, не известный в других регионах планеты. Эндемик отличается от остальных таксонов семейства *Nikiforovellidae* Goryunova, 1975 сочетанием в экзозоне колонии метазооидов и актинотостилей.

В Рейнских горах самые позднефаменские мшанки представлены 11 видами 11 родов трех отрядов [Nekhoroshev, 1932; Ernst, Herbig, 2010; Tolokonnikova et al., 2014a; Ernst et al., 2015a]. Они распространены в верхней части формации Вельберт (*Velbert*), сильно дислоцированные силикатно-карбонатные отложения которой [Herbig, Mamet, 2006] накапливались между мелководной карбонатной платформой и склоном глубоководного Рейногерцинского бассейна [Franke et al., 1975; Amler, Herbig, 2006]. Виды-эндемики образуют большую часть комплекса – 63%. В родовом составе доля местных мшанок составляет 36% за счет появления *Velbertopora* с сильно изогнутыми в экзозоне автозооидами, *Rhenishella* и *Pamirella* с обильными акантостилиями, *Hinaclema* [Tolokonnikova et al., 2014a], а также *Stenophragmidium* с утолщенными стенками зооидов и многочисленными гемифрагмами [Ernst, Herbig, 2010]. Среди видов-иммигрантов присутствуют *Cyphotrypa explorata* Troiz., 1968, распространенный в сульфидовом горизонте Казахстана [Троицкая, 1968], *Clausotrypa ramosa* [Owen, 1973], описанный из нижнего визе Ирландии и Германии [Owen, 1973; Wyse Jackson, 1996; Ernst, 2005]. В вельбертском комплексе мшанок встречены визейские виды *Pamirella minor* (Ulrich, 1890) и *Penniretopora volgensis* Shishova, 1959, установленные изначально на Русской платформе, в США [Шишова, 1959; Ulrich, 1890].

Для новотроицкого горизонта Днепрово-Донецкого прогиба Русской платформы известен абсолютно эндемичный мшанковый комплекс (100%),

состоящий из трепостомат *Leptotrypa singularis* Dunaeva, 1964, *Aisenvergia cylindrica* Dunaeva, 1964, *Volnovachia distincta* Dunaeva, 1964 и единственной фенестраты *Fenestella karakubensis* Nikif., 1927 [Дунаева, 1964, 1969]. Представители местных родов *Aisenvergia* и *Volnovachia* с гиперутолщенными экзозональными стенками из провинциального семейства *Aisenvergiidae* Dunaeva, 1964 более нигде в мире не обнаружены [Дунаева, 1964].

Скудный комплекс южноуральских мшанок из литвинского горизонта представлен криптостоматами *Rhombopora* sp., *Nikiforovella* cf. *gracilis* Ernst, Herbig, 2010 и фенестратой *Spinofenestella* cf. *abyschevoensis* (Trizna, 1958) [Tolokonnikova, 2011]. Мшанки указанных видов изначально установлены в самых позднефаменских комплексах Рейнских гор и западной части АССО [Тризна, 1958; Ernst, Herbig, 2010].

Аршакиабюрский комплекс мшанок Даралагезского массива насчитывает 11 видов восьми родов четырех отрядов [Горюнова, 1985, 2007; Горюнова, Лаврентьева, 2007; Толоконникова, 2016а]. Комплекс характеризуется высокими показателями видового эндемизма – 54%. Видо-иммигранты представлены *Cyclotrypa arboracea* Nekh., 1956, *Fenestella quadrulla* Nekh., 1956, *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958), известными в мшанковых ассоциациях Кузнецкого бассейна, Рудного Алтая и Южного Урала [Нехорошев 1948; Тризна, 1958; Tolokonnikova, 2011]. В закавказском палеобассейне зарождается род *Primorella* [Горюнова, 2007].

В самом конце девонского периода *Палеоазиатская провинция* включала Казахстан, юго-западную часть Западно-Сибирской платформы, западную часть АССО, Восточное Забайкалье, Монголию, Северо-Западный и Южный Китай, Японию. Самфе позднефаменские мшанки здесь были более разнообразны и многочисленны, чем в Лаврусской провинции.

Симоринский комплекс мшанок Казахстана представлен 10 видами 10 родов [Нехорошев, 1953, 1956; Троицкая, 1975а; Горюнова, 1985, 1992]. На

фоне относительно высокого видового эндемизма (60%) присутствует вид *Eodyscritella clatrata* Troiz., 1970, встреченный в топкинской мшанковой ассоциации западной части АССО [Толоконникова, 2009б]. Видо-иммигранты в казахстанском палеобассейне смешанного позднефаменско-турнейского состава. Мшанки видов *Fistulipora tubulosa* Nikif., 1933 и *Klausena (Spira) firma* Trizna, 1958 известны в раннетурнейских ассоциациях Казахстана [Никифорова, 1933], Северо-Западного Китая [Yang et al., 1988] и Кузнецкого бассейна [Тризна, 1958]. В данной подпровинции в конце девона появились эндемичные таксоны высокого ранга: рода *Eodyscritella* (отряд *Trepodomata*), *Tamaroclema*, *Irmorella* и монотипическое семейство *Tamaroclemidae* Gorjunova, 1992 из отряда *Cryptostomata* [Троицкая, 1970; Горюнова, 1985, 1992].

По сравнению с поздним фаменом в самом позднем фамене акватория Палеоазиатского океана активнее осваивалась мшанками. В юго-западной части Западно-Сибирской платформы комплекс мшанок насчитывает 11 видов 10 родов четырех отрядов [Толоконникова, 2012в]. Видовой провинциализм невысокий – 20%. Мшанки видов *Intrapora kasakhstanica* Nekh., 1977, *Rhombotrypella ancestralis* Nekh., 1977, *Spinofenestella ischimica* (Troiz., 1968), *Ratingella texta* (Troiz., 1968) и *Minilya nurensis* (Nekh., 1977) известны в позднефаменских комплексах Казахстана [Троицкая, 1968; Нехорошев, 1977]. Последний вид присутствует также в мшанковых ассоциациях самнуурулинской свиты Монголии и верхней части формации *Hongguleleng* Северо-Западного Китая [Ариунчимэг, 2000; Xia, 1997]. Отложения формации *Hebuke* Северо-Западного Китая и верхней части лугинецкого горизонта Западно-Сибирской платформы объединяет вид *Fistulipora praetubulosa* Lu, 1999 [Lu, 1999]. Некоторые виды установлены в раннетурнейских комплексах западной части АССО, Казахстана и Восточного Забайкалья [Нехорошев, 1956; Троицкая, 1975б; Попеко, 2000]. Преобладание казахстанских видов-иммигрантов (64%) в западносибирской

ассоциации мшанок связано, очевидно, с географической близостью подпровинций. В конце фамена юго-западная часть Западно-Сибирской платформы располагалась на окраине Казахстанского континента, занимавшего 20°-е палеошироты северного полушария [Пучков, 2000; Мизенс, 2002]. Согласно Мизенсу, Кокшиной [2010] осадконакопление происходило во внутренней зоне карбонатного шельфа. Высокое разнообразие фаунистических групп показывает относительно нормальную соленость морского бассейна и не слишком активную гидродинамику [Мизенс и др., 2011; Степанова и др., 2011]. В западносибирском палеобассейне в конце фамена появился род *Neoretroporina* с утолщенными прутьями и перекладинами, несущими узкие и низкие кили [Толоконникова, 2012в].

Ассоциация мшанок топкинского горизонта западной части АССО охарактеризована 29 видами 15 родов четырех отрядов [Нехорошев, 1925а, 1956; Тризна, 1958; Толоконникова, 2007а, 2008, 2009б]. Видовой эндемизм 27%. Среди видов-иммигрантов доминируют таксоны (21%) общие с котихинской ассоциацией мшанок Восточного Забайкалья [Попеко, 2000]. Единичные виды сближают самые позднефаменские комплексы мшанок западной части АССО, Южного Китая [Yang et al., 1988], Казахстана [Троицкая, 1970], Южного Урала [Tolokonnikova, 2011] и Даралагезского массива [Толоконникова, 2016а]. Наиболее широко латерально распространенными являются такие виды мшанок, как *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958), *Laxifenestella juxtaserratula* (Trizna, 1958), *Nikiforovella bytchokensis* Trizna, 1958, *Coelotubulipora irregularis* (Nekh., 1956), *Monotrypa carbonica* (Tschich. in Nekh., 1956), *Neotrematopora podunskensis* (Trizna, 1958), *Pseudobatostomella longipora* (Nekh., 1956). Западная часть АССО представляла в конце девона пролив между Казахстанией и Ангаридой [Краснов, Дубатов, 2007]. Горный Алтай поставлял вулканический материал, препятствующий нормальному

существованию живых организмов в этом морском палеобассейне [Гутак и др., 2002, 2003].

В котихинском горизонте Восточного Забайкалья установлен комплекс мшанок из 12 видов 12 родов четырех отрядов [Нехорошев, 1956; Котляр, Попеко, 1967; Попеко, 1977, 2000]. Его отличительной особенностью является присутствие только транзитных видов (100%), общих с видами фаменских ассоциаций мшанок Казахстана и западной части АССО [Нехорошев, 1956, 1977; Тризна, 1958].

Самнуурулинский мшанковый комплекс Монголии содержит 12 видов 11 родов четырех отрядов [Ариунчимэг, 2000, 2010]. Видов-эндемиков 12%. Транзитные виды демонстрируют близость состава мшанковых фаун Монголии, Казахстана и Северо-Западного Китая [Нехорошев, 1956, 1977; Xia, 1997].

Состав мшанковых ассоциаций Северо-Западного Китая позднего фамена и струния по литературным данным идентичен [Xia, 1997; Lu, 1999]. Он представлен 27 видами 22 родов четырех отрядов. Видов-эндемиков по сравнению с поздним фаменом становится меньше – 55%. Транзитные виды указывают на сообщение морских бассейнов Монголии, юго-западной части Западно-Сибирской платформы и Казахстана [Нехорошев, 1960; Троицкая, 1968, 1975б; Ариунчимэг, 2000; Толоконникова, 2012в].

В южнокитайском палеобассейне в струнии существовало 19 видов 10 родов трех отрядов [Yang et al., 1988]. Местные виды составляют 68% ассоциации. Виды-иммигранты относятся преимущественно к космополитным родам, обитавшим на протяжении позднего фамене-турне в Палеоазиатском океане и океане Палеотетисе [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Ulrich, 1884; Tolokonnikova, 2012].

В Японии в отложениях формации Omi limestone установлен мшанковый комплекс из 15 видов девяти родов [Sakagami, 1962]. Видовой эндемизм 73%. Виды-иммигранты известны в турнейско-визейских

ассоциациях мшанок Казахстана [Нехорошев, 1953], Русской платформы [Шульга-Нестеренко, 1951], США [Ulrich, 1890].

*Гондванская провинция* в струнии была представлена только Афганистаном. В отложениях, сопоставляемых со слоями Этрэн Арденно-Рейнского бассейна, обнаружены мшанки *Europora gerirudensis* Gor., 2006 и *Vidronovella fastigata* Gor., 2006 [Горюнова, 2006]. На видовом уровне эндемизм 100%.

Таким образом, для самого конца девонского периода в различиях мшанковых провинций выявлены следующие тенденции. Гондванская провинция сохраняла наивысшую обособленность, отличаясь 100% видовым провинциализмом, крайне низким систематическим разнообразием. В Лаврусской провинции степень видового провинциализма снизилась до 63,4% по сравнению с 100% в позднем фамене. Появилось восемь эндемичных родов *Nikiforovastylus*, *Velbertopora*, *Rhenishella*, *Pamirella*, *Hinaclema*, *Stenophragmidium*, *Aisenvergia* и *Volnovachia* с новыми элементами защиты (например, гиперутолщенными стенками, сильно изогнутым автозооидами, обильными актиното- или акантостилиями). Особенностью лаврусских мшанок является низкая степень полиморфизма зооидов: в колониях формировался только один тип каких-либо гетерозооидов. В Палеоазиатской провинции зародилось четыре рода *Eodyscritella*, *Tamaroclema*, *Ipmorella*, *Neoreteropora* и одно монотипическое семейство *Tamaroclemidae*. Появившиеся мшанки характеризовались усложненным полиморфизмом зооидов (сочетанием нескольких типов гетерозооидов и стилей в колониях). Степень видового провинциализма снизилась до 46,9% по сравнению с 69,6% в позднем фамене. Видовое богатство Палеоазиатской провинции выше разнообразия видов Лаврусской провинции в 3,7 раза. Это значение является самым низким за весь фаменский век (ранний фамен 5,6, средний фамен – 5,3, поздний фамен – 17,2). Количество видов-иммигрантов между подпровинциями и даже

провинциями значительно увеличивается, по сравнению с единичными таксонами в раннем-позднем фамене. Относительно свободное сообщение устанавливается внутри Палеоазиатской провинции, усиливаются связи между Лаврусской и Палеоазиатской провинциями. Для средне- и позднефаменных комплексов обеих провинций характерны мшанки видов *Nicklesopora graciosa* Troiz., 1968, *N. famensis* (Nekh., 1960), *Rectifenestella rengarteni* (Troiz., 1968), позднефаменных и струнийских – *Cyphotrypa explorata* Troiz., 1968, *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958), *Cyclotrypa arboracea* Nekh., 1956. Общими являются роды *Eridotrypella*, *Nikiforovella* и *Ratingella*.

В общей картине географического распространения мшанок на протяжении фаменского века выделяются два центра диверсификации [Толоконникова, 2009г, 2018а; Tolokonnikova and Ernst, 2010; Tolokonnikova, 2015]. Первый тяготеет к Даралагезскому массиву Лаврусской провинции, второй – к Казахстану Палеоазиатской провинции. Центры отличаются таксономическим богатством, показателями видового и родового провинциализма, морфологическим полиморфизмом зооидов. Во время глобальных трансгрессий/поднятий уровня моря увеличивалось видовое разнообразие мшанок (поздний и самый поздний фамен), возрастало количество ареалов их обитания. Подобная ситуация была выявлена в целом для палеозойских мшанок [Ross, Ross, 1996] и предполагается для меловых [Larwood, 1979]. Одновременно с эвстазией Мирового океана благоприятные условия для видообразования обуславливались тектоническими подвижками, обилием фитопланктона и хищниками [McKinney et al., 2001].

Особенности географического распространения родов мшанок в самом позднем фамене, отраженные на кластерной диаграмме (Рисунок 37), совпадают с результатами ареалографического и таксономического методов. Гондванская провинция, представленная одним Афганистаном, наиболее

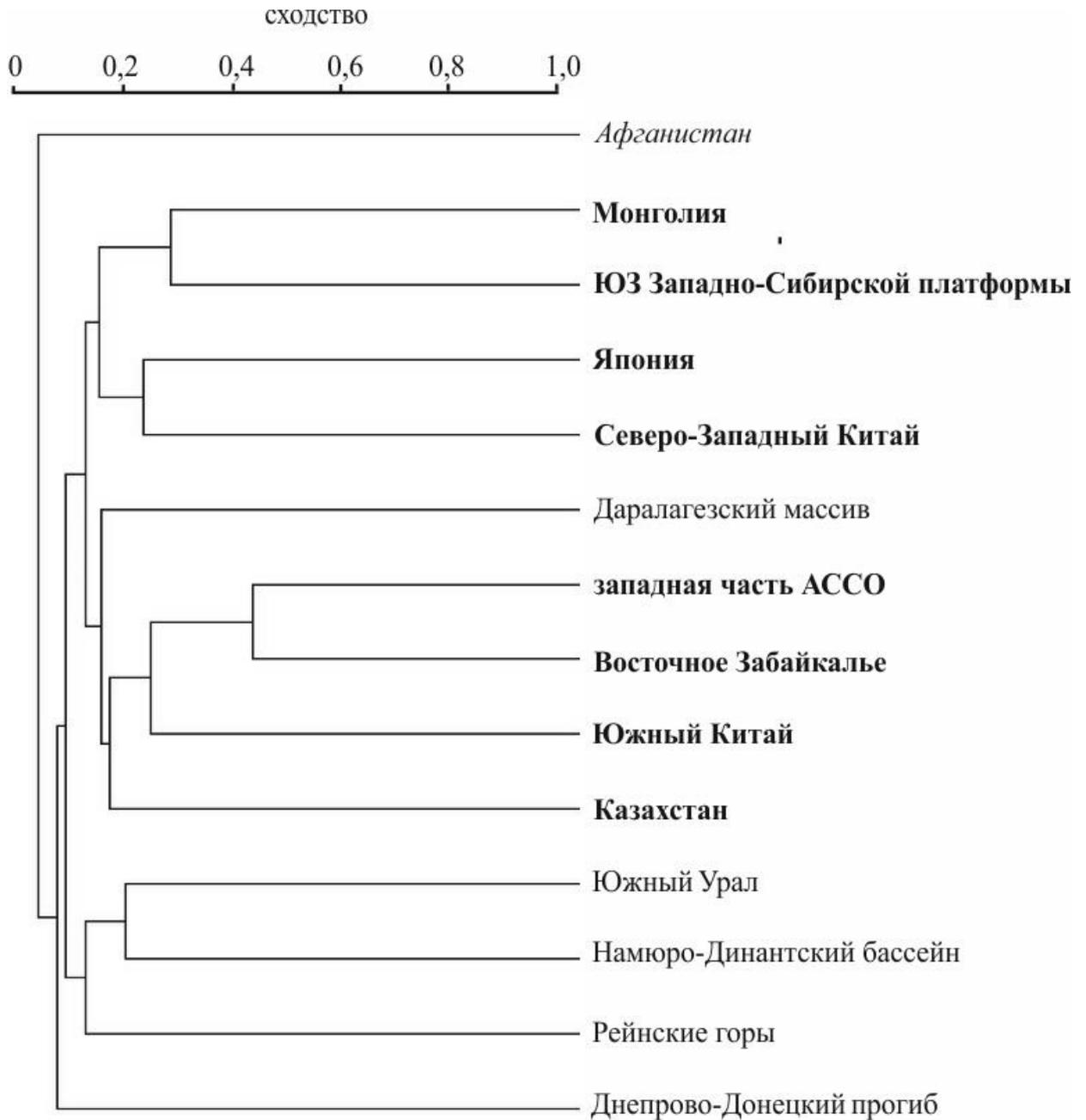


Рисунок 37 – Кластерная диаграмма, отражающая сходство между мшанковыми фаунами в самом позднем фамене. Условные обозначения на рисунке 31

изолирована от остальных ареалов (коэффициент сходства Жаккара 0,04). Два крупных кластера образованы подпровинциями Палеоазиатской и Лаврусской провинций. В самом позднем фамене на фоне ослабления позднефаменных связей между Казахстаном, западной частью АССО, Северо-Западным и Южным Китаем (коэффициент сходства 0,15) возникло

сообщение между новыми подпровинциями Палеоазиатской провинции. Наиболее высокое сходство характерно для западной части АССО и Восточного Забайкалья (коэффициент сходства Жаккара 0,43). Относительно высокие показатели свойственны Монголии и юго-западной части Западно-Сибирской платформы (коэффициент сходства 0,29), Японии и Северо-Западному Китаю (коэффициент сходства 0,24). Восстановилось полностью утраченное в позднем фамене сообщение между Палеоазиатской и Лаврусской провинциями через Даралагезский массив (коэффициент сходства 0,17). Внутри Лаврусской провинции близость ареалов невысокая, вариации коэффициента сходства находятся в пределах 0,12–0,20. Наиболее обособленным в пределах Лаврусской провинции был Днепрово-Донецкий прогиб (коэффициент сходства 0,08).

#### 4.5. Ранний турне

В начале миссисипия сохранилось две трети позднедевонских ареалов обитания мшанок. В течение турнейского века происходил повсеместный рост видового и родового богатства, который достиг своего пика к концу визейского века [Tolokonnikova et al., 2014b]. Раннетурнейские комплексы мшанок Евразии включают 153 вида 67 родов 37 семейств четырех отрядов. Лавруская провинция была представлена Намюро-Динантским бассейном, Богемским и Даралагезским массивами, ЦДП Русской платформы и Южным Уралом (Рисунок 38). Количество подпровинций Палеоазиатской провинции сократилось до пяти по сравнению со самым поздним фаменом. Гондванская провинция в начале турнейского века не выделялась.

Раннетурнейский мшанковый комплекс Намюро-Динантского бассейна, относящегося к *Лаврусской провинции*, содержит восемь видов восьми родов трех отрядов [Tolokonnikova et al., 2015b]. Видов-эндемиков 88%. Единственный вид-иммигрант *Rectifenestella rudis* (Ulrich, 1890) широко

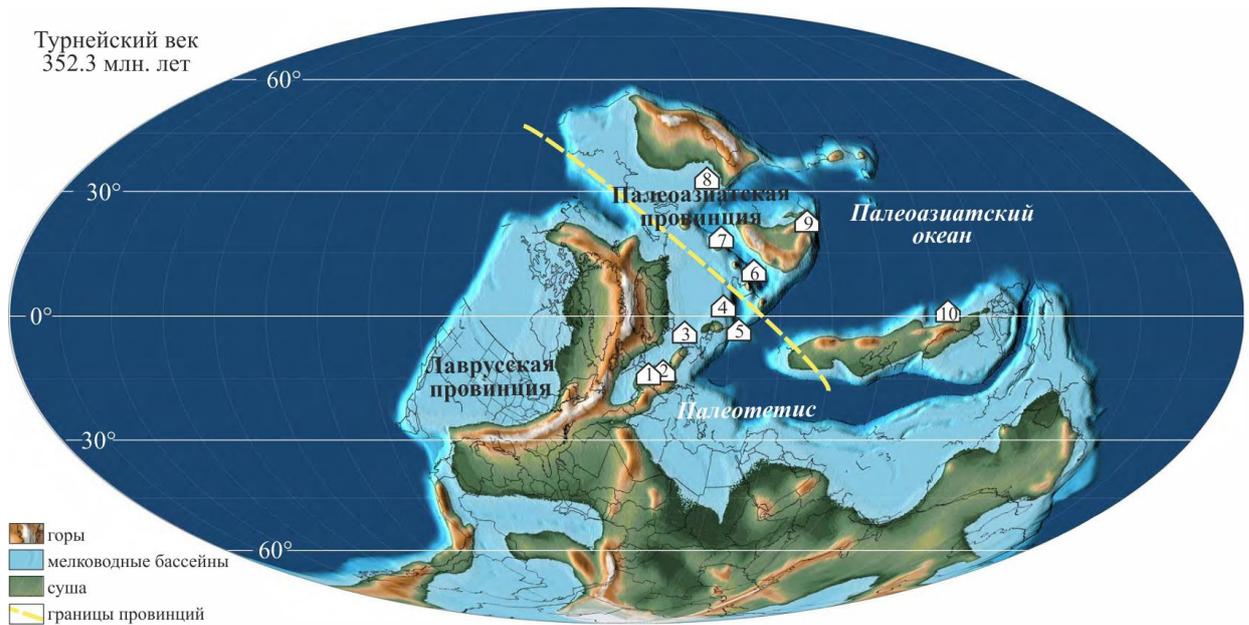


Рисунок 38 – Палеобиогеография для раннего турне по мшанкам [палеогеографическая реконструкция по Scotese, 2014b]. *Лаврусеккая провинция*: 1 – Намуро-Динантский бассейн [Tolokonnikova et al., 2015b], 2 – Богемский массив [Tolokonnikova et al., 2017], 3 – Центральное Девонское Поле Русской платформы [Лаврентьева, 1970, 1974], 4 – Южный Урал [Tolokonnikova, 2011], 5 – Даралагезский массив [Горюнова, 1985, 2011; Горюнова, Лаврентьева, 2007; Толоконникова, 2016б]; *Палеоазиатская провинция*: 6 – Казахстан [Нехорошев, 1953, 1956], 7 – западная часть Алтае-Саянской складчатой области [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958], 8 – Восточное Забайкалье [Нехорошев, 1956; Попеко, 2000], 9 – Монголия [Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг, 2005, 2010], 10 – Южный Китай [Yang et al., 1988].

распространен в турнейско-визейских отложениях Евразии [Никифорова, 1948; Нехорошев, 1953, 1956; Михно, Балакин, 1975; Тризна, 1958; Попеко, 2000; Nekhoroshev, 1932]. Большинство родов – космополиты. Впервые в морях Земли появляется род *Paranicklesoroga* [Горюнова, Лаврентьева, 2007]. Во второй половине турне он освоил мелководные бассейны Монголии и западной части АССО Палеоазиатской провинции [Горюнова, Морозова, 1979; Мезенцева, Толоконникова, 2006], достигнув наивысшего разнообразия в визейских морях планеты.

Единственная мшанка вида *Eridopora moravica* Tolokonnikova, Kalvoda, Kumran, 2017 обнаружена в известняках Křtiny формации Líšeň Богемского массива [Tolokonnikova et al., 2017]. Помимо неё встречены представители космополитных родов *Saffordotaxis* sp., *Nikiforovella* sp., ?*Streblotrypella* sp. [Tolokonnikova et al., 2017]. Видовой эндемизм 100%. На протяжении раннего миссисипия Богемский массив был частью эпиконтинентального бассейна на рейногерцинской окраине Лаврусии [Franke, 1989; Kalvoda et al., 2008].

В малевской и упинской ассоциациях мшанок ЦДП Русской платформы присутствуют три вида двух родов [Лаврентьева, 1970, 1974]. Видовой эндемизм 67%. Вид *Rectifenestella cesteriensiformis* (Nekh., 1956) отличается широким географическим и стратиграфическим распространением: верхнее турне Восточного Забайкалья, юго-западной части Западно-Сибирской платформы, турне западной части АССО, нижнее визе Узбекистана [Нехорошев, 1956; Михно, Балакин, 1975; Попеко, 2000; Толоконникова, 2011].

В Даралагезском массиве Южного Закавказья нижнюю часть геранкаласинской свиты характеризует комплекс мшанок из шести видов шести родов, представляющих отряды *Trepodomata*, *Cryptostomata* и *Fenestrata* [Горюнова, 1985, 2011; Горюнова, Лаврентьева, 2007; Толоконникова, 2016б]. Количество местных видов составляет 67%. В то же время присутствуют виды-иммигранты *Spinofenestella maximovae* (Trizna, 1958), *Pseudobatostomella minima* (Nekh., 1956), общие с раннетурнейскими мшанковыми комплексами Казахстана, Монголии, Восточного Забайкалья и западной части АССО [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010]. В закавказском палеобассейне появляется новый род *Taeniodictya* [Горюнова, Лаврентьева, 2007].

На Южном Урале раннетурнейский комплекс мшанок крайне беден. Из отложений верхней части гумеровского и малевского горизонтов в разрезах Сиказа и Зиган известны *Fistulipora* sp., *Fenestella* sp., ?*Rhabdomeson* sp. И

*Filites trapezoidea* (Nekh., 1956) [Tolokonnikova, 2011]. Вид *Filites trapezoidea* впервые установлен в верхней части бухтарминской свиты Рудного Алтая [Нехорошев, 1956], остальные таксоны являются представителями космополитных родов. Изотопно-геохимические, литологические характеристики глинистых и карбонатных пород в разрезах Зиган, Сиказа указывают на мелководный, опресненный и тепловодный бассейн [Седаева и др., 2008].

В первой половине турнейского века мшанки создавали более разнообразные и богатые биотопы на шельфе Палеоазиатского океана (Рисунок 38). Наиболее многочисленны (79 видов 37 родов четырех отрядов) мшанки тайдонского комплекса западной части АССО, входящей в состав *Палеоазиатской провинции* [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958]. Местных видов 30%. Доминирующие в тайдонской ассоциации виды-иммигранты, помимо западной части АССО, известны в турнейских мшанковых комплексах Казахстана, Монголии, Восточного Забайкалья и юго-западной части Западно-Сибирской платформы [Нехорошев, 1953, 1956; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010; Толоконникова, 2011, 2014a]. В подпровинции появились мшанки фенестратных родов *Arborocladia*, *Pseudounitrypa* и трепостоматного *Ulrichotrypella* [Нехорошев, 1956]. Для рода *Arborocladia* характерны колонии с центрально расположенным утолщенным прутом и развитием вокруг него боковых прутьев без выраженной закономерности. Мшанки рода *Pseudounitrypa* отличались развитием защитной сетки с редуцированными перемычками. Представители рода *Ulrichotrypella* определяются по утолщенным экзозональным стенкам автозооидов, наличием в структуре колонии эксилязооидов, актинотостиблей и капилляров.

В относительно богатом кассинском комплексе мшанок Казахстана насчитывается 37 видов 21 рода четырех отрядов [Нехорошев, 1953; Троицкая, 1975а, б]. Видов-эндемиков 45%. Присутствие общих видов в одновозрастных нижнетурнейских отложениях установлено для Казахстана и

Восточного Забайкалья (*Minilya triangularis* (Nekh., 1956)), западной части АССО (*Nicklesopora taidonensis* Trizna, 1958), Монголии (*Pseudonematorpora turkestanica* (Nikif., 1933) [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Горюнова, Морозова, 1979]. Большинство видов мшанок кассинской ассоциации за турнейский век и раннее визе широко расселились в акватории Палеоазиатского океана. Единичные виды в обозначенный временной интервал мигрировали в океан Палеотетис. В казахстанском палеобассейне появился фенестратный род *Narynella* [Никифорова, 1933]. Мшанки этого рода отличались трапециевидной формой автозооидов в среднем сечении, однорядным расположением автозооидов на пруте.

Для павловского комплекса мшанок Восточного Забайкалья, представленного 41 видом 27 родов четырех отрядов, характерен низкий видовой эндемизм (24%) [Попеко, 1995, 2000]. Большая часть видов-иммигрантов известна в тайдонском горизонте западной части АССО и турнейско-визейских отложениях Казахстана [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958]. Дополнительно фаунистическое сходство в турнейском веке прослеживается между рассматриваемой подпровинцией и Даралагезским массивом, Монголией. Транзитные виды *Rectifenestella rudis* (Ulrich, 1890), *Rectifenestella multispinosa* (Ulrich, 1890), *Hemitrypa proutana* Ulrich, 1890, *Polyporella spininodata* (Ulrich, 1890), *Laxifenestella exigua* (Ulrich, 1890) являются космополитами, известными в турне-визейских отложениях многих регионов мира. В забайкальском палеобассейне появились новые мшанки родов *Raissiella* и *Parafenestralia* [Попеко, 2000]. Представители эндемичного короткоживущего рода *Raissiella* характеризовались развитием в колонии мезозооидов, акантостиллей и петалоидных апертур, разделенных изгибающимися валиками. Род *Parafenestralia* отличался от близкородственных родов низким и широким килем, появлением дополнительных 1–2 рядов автозооидов перед бифуркацией.

Разнообразие раннетурнейских мшанок Монголии представлено 11 видами 11 родов четырех отрядов [Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг, 2005, 2010]. Видовой эндемизм 10%. Вид-иммигрант *Pseudobatostomella minima* (Nekh., 1956) известен в павловском горизонте Восточного Забайкалья, тайдонском горизонте западной части АССО и нижней части геранкаласинской свиты Даралагезского массива [Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Толоконникова, 2016б]. Остальные транзитные виды отличаются широким географическим и стратиграфическим распространением. Они установлены в турне-визейских отложениях Казахстана, Узбекистана, западной части АССО [Никифорова, 1933; Нехорошев, 1956; Тризна, 1958].

В Южном Китае мшанки из нерасчлененных отложений формации Liujiatang (Рисунок 29) отнесены к 10 видам семи родов четырех отрядов [Yang et al., 1988]. Виды-эндемики преобладают в видовом составе (80%). Виды-иммигранты указывают на сообщение между южнокитайским и казахстанским палеобассейнами в визейском веке. На родовом уровне все таксоны относятся к космополитным родам.

В целом в развитии палеобиохорем сохраняется преемственность на границе девона-карбона. Для начала турнейского века показатель видового эндемизма (64,4%) в Лаврусской провинции близок к самому позднефаменскому (63,4%). Отмечается снижение родообразования. Появились только рода *Paranicklesopora* и *Taeniodictya*. В пределах Палеоазиатской провинции крепнут связи между подпровинциями. Степень видового эндемизма снижается до 37,8%. В течение раннего турне появилось шесть новых родов: *Arborocladia*, *Pseudounitrypa*, *Ulrichotrypella*, *Narynella*, *Raissiella* и *Parafenestralia*. Видовое богатство Палеоазиатской провинции превышает разнообразие видов Лаврусской провинции в 6,7 раза. Продолжается положительный рост количества видов-иммигрантов между подпровинциями и обеими провинциями, начавшийся в самом конце фамена. Помимо Казахстана (Палеоазиатская провинция), сохранявшего ключевую

позицию в обмене мшанковых фаун на внутри- и межпровинциальных уровнях, возрастает значение Даралагезского массива (Лаврусская провинция) в обмене мшанок между двумя раннетурнейскими палеобиохоремами.

Кластерный анализ (Рисунок 39) показал возрастание сходства мшанковых фаун западной части АССО, Восточного Забайкалья

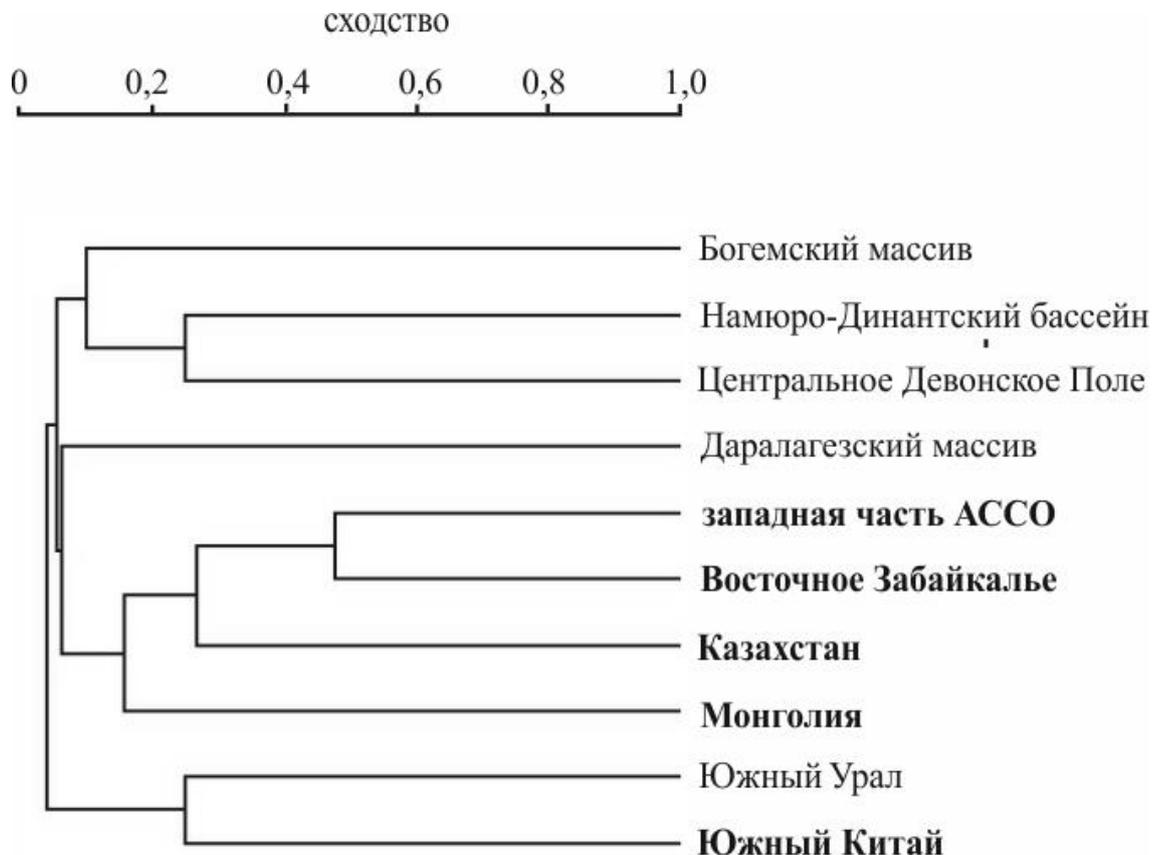


Рисунок 39 – Кластерная диаграмма, отражающая сходство между мшанковыми фаунами в раннем турне. Условные обозначения на рисунке 31

(коэффициент сходства Жаккара 0,48), Казахстана (коэффициент 0,27) и Монголии (коэффициент 0,18) по сравнению с самым поздним фаменом. В раннем турне мшанковый комплекс Даралагезского массива близок к основному ядру заселения Палеоазиатской провинции (коэффициент сходства 0,08). Богемский массив, Намюро-Динантский бассейн и ЦДП

Русской платформы образуют единый кластер с вариациями коэффициента сходства между собой 0,10–0,25. Этот кластер весьма отдаленно связан с Южным Уралом и Южным Китаем (коэффициент сходства 0,05). Близость мшанковых фаун Южного Урала и Южного Китая (коэффициент сходства 0,25) можно связать с присутствием в их составе космополитных родов *Fistulipora* и *Fenestella*.

#### 4.6. Поздний турне

Вторая половина турнейского века обозначилась началом глобальной трансгрессии, достигшей максимума к середине визе. Расширение площадей мелководных морских бассейнов создавало благоприятные условия для свободного сообщения между разными частями Мирового океана. Очевидно, с этим следует связать высокое сходство позднетурнейско-ранневизейских мшанковых ассоциаций не только Евразии, но и всего мира, а также значительное таксономическое богатство и количественное обилие фрагментов колоний мшанок в нижнемиссисипских отложениях. Позднетурнейские мшанки Евразии относятся к 277 видам 72 родов 38 семейств четырех отрядов. В их пространственном размещении выделяются три провинции (Рисунок 40).

*Лавруская провинция* в конце турне была представлена Ирландией, Великобританией, Намюро-Динантский бассейном, Свентокшискими горами и Даралагезским массивом. Позднетурнейская ассоциация мшанок Ирландии и Великобритании состоит из 31 вида 17 родов четырех отрядов [Lee, 1912; Wyse Jackson, Buttler, 1994; Bancroft, Wyse Jackson, 1995; Wyse Jackson, 1996; Cleary, Wyse Jackson, 2007]. Видов-эндемиков 90%. Виды-иммигранты *Fistulipora incrustans* (Phillips, 1936) и *Hemitrypa hibernica* McCoy 1844 характеризуются значительным вертикальным и латеральным распространением: верхнее турне-верхнее визе Монголии, западной части АССО, Казахстана, Испании, Германии, Восточного Забайкалья, Северо-

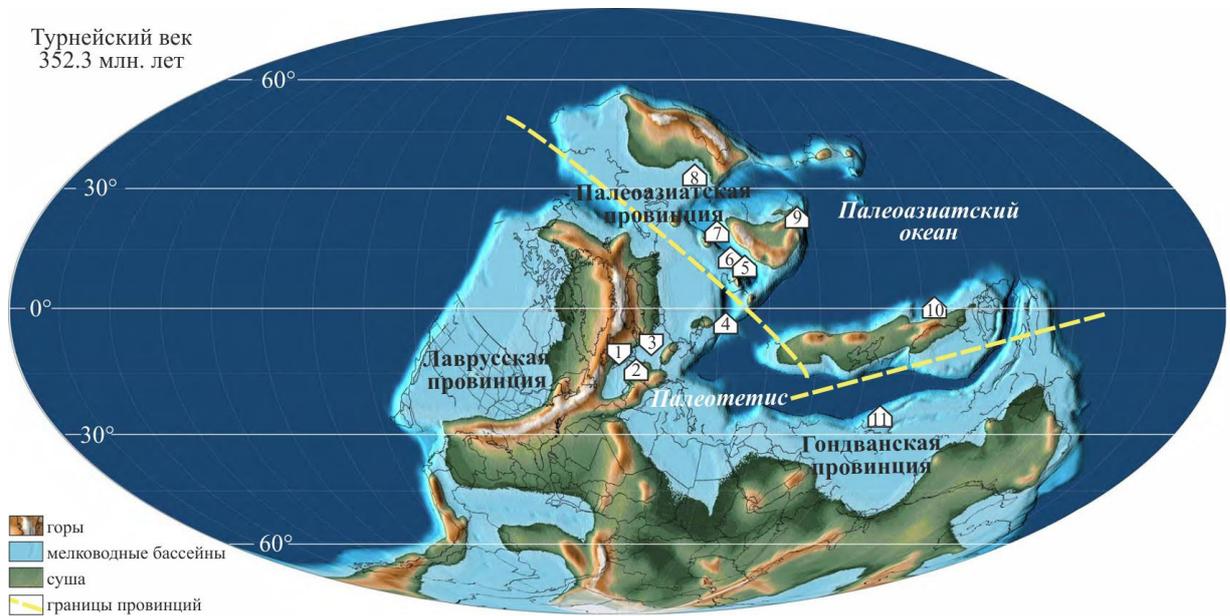


Рисунок 40 – Палеобиогеография для позднего турне по мшанкам (палеогеографическая реконструкция по Scotese, 2014b). *Лавруская провинция*: 1 – Ирландия, Великобритания [Lee, 1912; Wyse Jackson, Buttler, 1994; Bancroft, Wyse Jackson, 1995; Wyse Jackson, 1996; Cleary, Wyse Jackson, 2007], 2 – Намюро-Динантский бассейн [Tolokonnikova et al., 2015b; Ernst et al., 2017], 3 – Свентокшиские горы [Morozova et al., 2006], 4 – Даралагезский массив [Горюнова, 1985, 2011; Горюнова, Лаврентьева, 2007; Толоконникова, 2016b]; *Палеоазиатская провинция*: 5 – Казахстан [Нехорошев, 1953, 1956; Никифорова, 1948, 1950], 6 – юго-западная часть Западно-Сибирской платформы [Мезенцева, 2007; Tolokonnikova, 2012; Толоконникова, 2011, 2014а, 2015в], 7 – западная часть Алтае-Саянской складчатой области [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958, Мезенцева, Толоконникова, 2006], 8 – Восточное Забайкалье [Нехорошев, 1956; Попеко, 2000], 9 – Монголия [Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг, Морозова, 1992; Ариунчимэг, 2005, 2010], 10 – Южный Китай [Yang et al., 1988]; *Гондванская провинция*: 11 – Афганистан [Termier, Termier, 1971]

Приколымского поднятия [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Горюнова, Морозова, 1979; Морозова, 1981; Попеко, 2000; Ernst, 2005; Ernst, Rodrigues, 2013].

Мшанки из верхнетурнейских отложений формаций Ourthe, Tournai и Yvoir Намюро-Динантского бассейна представлены четырьмя видами четырех родов из отрядов Trepotomata и Cryptostomata [Tolokonnikova et al., 2015b; Ernst et al., 2017]. Видов-эндемиков 75%. Единственный транзитный вид *Streblotrypella strabona* Trizna, 1958 известен в формации Hebuke Северо-Западного Китая и фоминском горизонте западной части АССО [Тризна, 1958; Lu, 1999]. На родовом уровне все таксоны относятся к космополитам.

В Свентокшиских горах Польши позднеурнейские мшанки практически не изучены. В части D слоёв Radlin (Рисунок 29) обнаружена единственная мшанка эндемичного вида *Eridopora singula* Morozova et Weis, 2006 [Morozova et al., 2006].

В Даралагезском массиве отложения верхней части геранкаласинской свиты и армашской свиты содержат мшанки 12 видов 12 родов трех отрядов [Горюнова, 1985, 2011; Горюнова, Лаврентьева, 2007; Толоконникова, 2016б]. Количество местных видов 83%. Мшанки видов-иммигрантов *Rectifenestella bukhtarmensis* (Nekh., 1956) и *Polyporella obscura* (Trizna, 1958) являются общими для позднеурнейских ассоциаций Южного Закавказья, Казахстана, юго-западной части Западно-Сибирской платформы и западной части АССО [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Tolokonnikova, 2012].

До конца турнейского века *Палеоазиатская провинция* сохраняла свое доминирование среди провинций по всем анализируемым показателям. В русаковском комплексе мшанок Казахстана известно 64 вида 26 родов четырех отрядов [Никифорова, 1948, 1950; Нехорошев, 1953, 1956]. Местных видов 45%. Примечателен факт существования большей части транзитных видов в позднеурнейско-визейских морях Палеоазиатской и Лаврусской провинций. Наибольшее сходство установлено между позднеурнейскими мшанковыми ассоциациями юго-западной части Западно-Сибирской платформы, западной части АССО, Восточного Забайкалья и Монголии [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010;

Толоконникова, 2011; Tolokonnikova, 2012]. В конце турне на шельфе Казахстана появились новые роды *Ramipora* и *Pseudopolyora*. Представители рода *Ramipora* характеризовались сетчатыми двуслойно-симметричными колониями с мезотекой, развитыми лунариями апертур и везикулами в эндозоне. Для рода *Pseudopolyora* специфична удлинено-четырёхугольная форма срединного сечения автозооидов, протяженное двурядное расположение автозооидов на прутьях. Одновременно с казахстанским палеобассейном мшанки рода *Pseudopolyora* возникли в юго-западной части Западно-Сибирской платформы [Толоконникова, 2011].

Позднетурнейские мшанки юго-западной части Западно-Сибирской платформы формируют комплекс из 34 видов 18 родов четырех отрядов [Мезенцева, 2007; Толоконникова, 2011, 2014а, 2015в; Tolokonnikova, 2012]. Видовой эндемизм составляет 20%. Установлено высокое сходство позднетурнейско-визейских мшанок рассматриваемой подпровинции, западной части АССО, Восточного Забайкалья и Монголии [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010]. В начале миссисипия юго-западная часть Западно-Сибирской платформы представляла собой окраину Казахстанского континента, расположенного в пределах 20° с. ш. [Мизенс, 2002]. Анализ характера отложений указывает на обстановку открытого шельфа с глубинами от первых десятков до 100–150 метров [Мизенс и др., 2011]. Для конца турнейского века было типичным некоторое углубление и расширение седиментационного бассейна. Нормальная соленость и насыщенность воды кислородом обусловили оптимальные условия для существования разнообразной морской биоты в этот временной интервал (брахиоподы, мшанки, водоросли, остракоды, кораллы, гастроподы, трилобиты).

Самая богатая и разнообразная ассоциация мшанок в пределах Палеоазиатской провинции установлена в отложениях фоминского горизонта западной части АССО. Из них известно 110 видов 37 родов четырех отрядов

[Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Мезенцева, Толоконникова, 2006]. Доля местных видов – 60%. Присутствие видов-иммигрантов в фоминском комплексе указывает на свободное сообщение между палеобассейнами западной части АССО, Казахстана, юго-западной части Западно-Сибирской платформы, Восточного Забайкалья и Монголии в начале каменноугольного периода [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010]. Большую часть транзитных видов составляют фенестраты космополитных родов *Fenestella*, *Rectifenestella*, *Laxifenestella*, *Hemitrypa* и *Polyporella*. Западная часть АССО становится центром появления родов *Stenodiscus* и *Megacanthoporina* [Нехорошев, 1956]. Мшанки нового рода *Stenodiscus* выделялись среди близкородственных таксонов утолщенными экзозональными стенками автозооидов и тонкими редкими диафрагмами. Для *Megacanthoporina* характерны ветвистые колонии с удлинено-трубчатыми автозооидами и крупными актинотилостиями. Одновременно с западной частью АССО мшанка рода *Megacanthoporina* возникла в Монголии [Ариунчимэг, Морозова, 1992].

Багабаянуульский комплекс мшанок Монголии насчитывает 39 видов 20 родов четырех отрядов [Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг, Морозова, 1992; Ариунчимэг, 2005, 2010]. Видов-эндемиков 43%. Среди видов-иммигрантов доминируют общие таксоны с фоминским комплексом мшанок западной части АССО [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958]. Несколько транзитных видов объединяют мшанковые комплексы Монголии, Казахстана и юго-западной части Западно-Сибирской платформы [Нехорошев, 1953; Tolokonnikova, 2012]. В багабаянуульской ассоциации мшанок известно пять видов нового рода *Fistulamina* [Горюнова, Морозова, 1979]. Этому роду свойственны ленточно-ветвистые колонии с тонкой мезотеккой, мелкие везикулы и круглые апертуры без лунариев. В верхнетурнейских отложениях западной части АССО и юго-западной части Западно-Сибирской платформы

обнаружены мшанки вида *Fistulamina aperta* (Ulrich, 1890) [Нехорошев, 1956; Толоконникова, 2011].

Ямкунский комплекс мшанок Восточного Забайкалья насчитывает 39 видов 19 родов четырех отрядов [Нехорошев, 1956; Попеко, 2000]. Местных видов 8%. Ассоциация содержит виды-иммигранты, известные в позднеюрнейских-ранневизейских мшанковых комплексах Казахстана, западной части АССО и США: *Rectifenestella cesteriensiformis* (Nekh., 1956), *R. tenax* (Ulrich, 1890), *R. nododorsalis* (Ulrich, 1890), *Laxifenestella serratula* (Ulrich, 1890), *Hemitrypa burulica* Nikif., 1926 [Никифорова, 1926, 1948; Нехорошев, 1953, 1956; Тризна, 1958; Ulrich, 1890].

В Южном Китае мшанки из нерасчлененных отложений формации *Liujiatang* представлены 10 видами семи родов четырех отрядов [Yang et al., 1988]. Местных видов 80%. На родовом уровне все таксоны относятся к космополитным родам.

*Гондванская провинция* представлена только Афганистаном. Нерасчлененные верхнетурнейские отложения содержат комплекс мшанок из семи видов семи родов четырех отрядов [Termier, Termier, 1971]. Местных видов 72%. Виды-иммигранты *Minilya erikvae* Sch.-Nest., 1951 и *Nematorpora afgana* Termier, Termier, 1971 свидетельствуют о неустойчивых связях в начале карбона между Афганистаном и Русской платформой [Шульга-Нестеренко, 1951]. Все рода относятся к космополитным таксонам.

С начала до конца турне видовой эндемизм в Лаврусской провинции возрастал (с 64,4 до 87%). За вторую половину турнейского века ни одного нового рода не появилось. Степень видового провинциализма Палеоазиатской провинции на конец турнейского века составляла 42,6%, повысившись с 37,8% по сравнению с его началом. В Палеоазиатском океане зародилось пять новых родов *Ramipora*, *Pseudopolypora*, *Stenodiscus*, *Fistulamina* и *Megacanthoporina*. Видовое богатство Палеоазиатской провинции в 5,6 раза выше, чем в Лаврусской провинции. Гондванская

провинция сохраняла свою обособленность, отличаясь 72% видовым провинциализмом, низким систематическим разнообразием и отсутствием новых родов. В пространственном размещении турнейских мшанок сохраняются два центра диверсификации (Даралагезский массив и Казахстан), проявившиеся в фамене [Толоконникова, 2018; Tolokonnikova et al., 2014b; Tolokonnikova, 2015]. Общими видами для турнейских комплексов мшанок Лаврусской и Палеоазиатской провинций являются: *Rectifenestella cesteriensiformis* (Nekh., 1956), *R. bukhtarmensis* (Nekh., 1956), *R. analoga* (Nekh., 1956), *Pseudobatostomella minima* Nekh., 1956, *Spinofenestella maximovae* (Trizna, 1958), *Rhombopora binodata* Trizna, 1958, *R. perpera* Trizna, 1958, *Sulcoretopora toimensis* (Tolm., 1924), *Streblotrypella strabona* Trizna, 1958, *Polypora bukhtarmensisiformis* Nekh., 1956, *Polyporella krutikhensis* (Nekh., 1956) и преимущественно космополитные роды различных фенестрат.

По сравнению с началом турнейского века кластерная диаграмма (Рисунок 41) отражает сохранение некоторого единства между подпровинциями Палеоазиатской провинции с перераспределением степени близости. Наибольшее сходство прослеживается между мшанковыми фаунами Казахстана и Монголии (коэффициент сходства Жаккара 0,40). Снижается близость состава мшанковых комплексов западной части АССО и Восточного Забайкалья (с 0,48 в раннем турне до 0,32 в позднем) на фоне возобновления связей с юго-западной частью Западно-Сибирской платформы (коэффициент сходства Жаккара 0,26). Формируется связь между Южным Китаем и Великобританией, Ирландией (0,22). Стабилизируется сообщение между Палеоазиатской и Лаврусской провинциями через Даралагезский массив (коэффициент сходства 0,12 по сравнению с 0,08 в начале века). На родовом уровне появляется незначительное сходство мшанковых фаун Афганистана с другими подпровинциями (0,06). Совершенно обособленно располагаются кластеры Намюро-Динантского бассейна (0,01) и Свентокшиских гор (0,00).

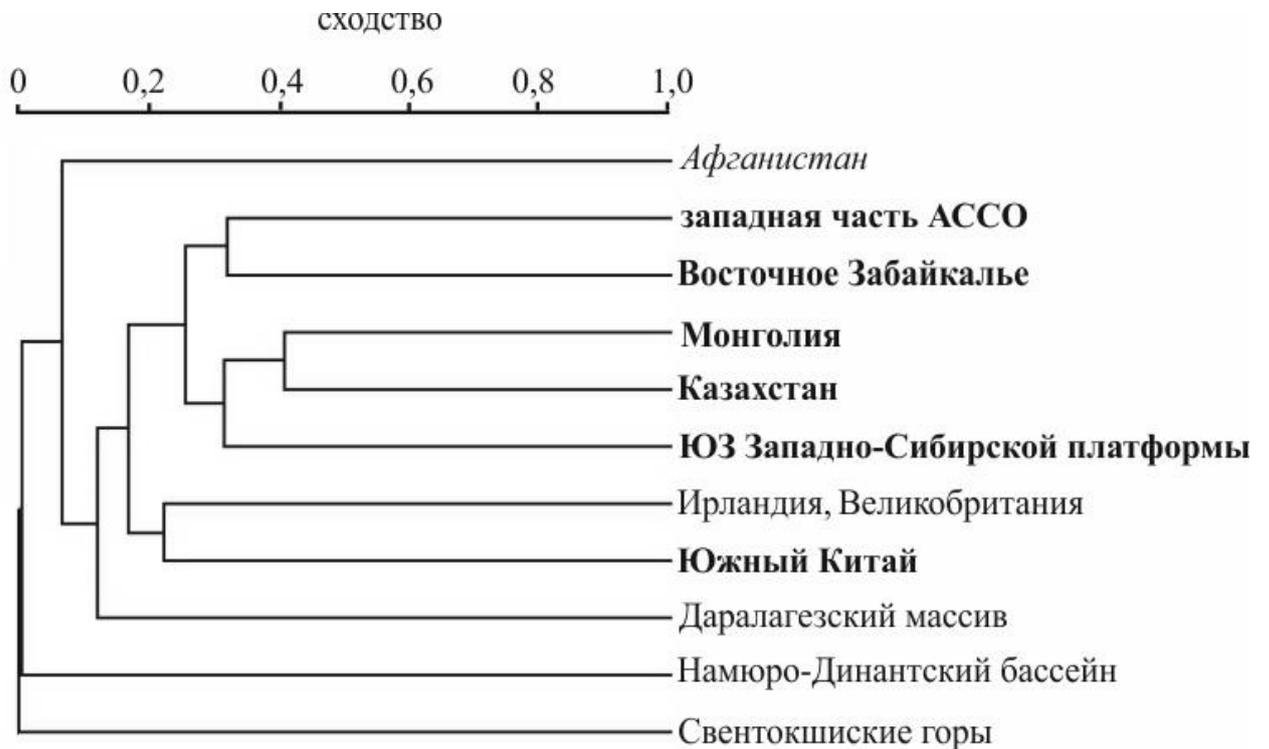


Рисунок 41 – Кластерная диаграмма, отражающая сходство между мшанковыми фаунами в позднем турне. Условные обозначения на рисунке 31

Резюмируя данный обзор, можно сформулировать третье защищаемое положение диссертации: **«В результате анализа пространственной дифференциации мшанок в фамене-турне выделена Тропическая палеобиогеографическая область, подразделяемая на Лаврусскую, Палеоазиатскую и Гондванскую провинции. Выявлено снижение степени провинциализма в самом конце фамена и раннем турне для Лаврусской и Палеоазиатской провинций, перерывы существования Гондванской провинции в середине фамена и раннем турне. Установлена биполярность центров диверсификации мшанок (Казахстан и Южное Закавказье)».**

Проведенное палеобиогеографическое районирование по мшанкам для позднего девона-раннего карбона позволяет выделить регионы Евразии, где возможно их успешное практическое использование для решения биостратиграфических задач. Между подпровинциями Лаврусской провинции пока прослеживаются лишь отдельные стратиграфические уровни. Данные о мшанковых ассоциациях Гондванской провинции весьма ограничены, поэтому какие-либо корреляции на текущий момент времени невозможны. Наиболее близкие мшанковые комплексы установлены в пределах Палеоазиатской провинции. Это значимо для проведения межрегиональных корреляций в азиатской части современной Евразии. Сопоставлению стратиграфических подразделений отдельных регионов данного континента посвящена заключительная глава диссертации.

## **Глава 5. КОРРЕЛЯЦИЯ ФАМЕНСКО-ТУРНЕЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ ЕВРАЗИИ ПО МШАНКАМ**

Практическое использование данных о стратиграфическом распространении любой группы ископаемых организмов сводится к детальному расчленению разрезов и прослеживанию биостратиграфических границ между выделенными стратиграфическими подразделениями внутри или за пределами региона. Мшанки относятся к парастратиграфической группе фоссилей, выполняя второстепенную роль при наличии ортостратиграфических организмов. Однако наряду с брахиоподами и кораллами, успешно используемыми в биостратиграфии девона-карбона не один десяток лет [например, Ржонсницкая, 1988; Poty, 1999; Poty et al., 2006], мшанки доказали свою стратиграфическую значимость для отдельных территорий [Попеко, 1995, 2000; Ариунчимэг, 2010; Толоконникова, 2012б; Yang et al., 1988].

Различная степень изученности группы, фациальные особенности, перерывы в осадконакоплении и переотложение осадочного материала на границе девона-карбона обусловили неравнозначность мшанковых биостратиграфических подразделений в пределах Евразии на текущем этапе изученности. Для одних регионов выделены зоны, других – слои с фауной, третьих – характерные комплексы. В отличие от биостратиграфических зон вспомогательные биостратиграфические подразделения не образуют непрерывной последовательности, но представляют собой ценные реперные и корреляционные уровни. Непрерывное распространение видов в таком случае редко прослеживается в одном и том же разрезе, расчленение проводится из надстраивающих друг друга интервалов отдельных слоев. Если границы не всегда смыкаются или перекрываются, то в региональных шкалах будут представлены только характерные комплексы органических остатков.

Согласно авторским палеобиогеографическим исследованиям, проведенным в главе 4, наибольшее сходство мшанковых фаун установлено между подпровинциями Палеоазиатской провинции. В современных координатах ареалы обитания фаменско-турнейских мшанок этой провинции соответствуют территориям Казахстана, Узбекистана, Киргизии, юго-западной части Западно-Сибирской платформы, западной части АССО, Восточного Забайкалья (Монголо-Охотского орогенного пояса), Китая, Монголии и Японии. В позднедевонских-раннекаменноугольных отложениях азиатской части Евразии фрагменты колоний мшанки преимущественно обильны и встречаются весьма часто. Их находки приурочены к мелководным карбонатным и карбонатно-терригенным отложениям. Сохранность палеонтологического материала, как правило, хорошая, реже отличная или удовлетворительная.

Наиболее важные изученные соискателем разрезы располагаются в западной части АССО (Россия и Рудный Алтай Казахстана), где мшанки присутствуют в интервале от нижнего фамена до верхнего турне. В крутовское время (граница девона-карбона) мшанки не известны вследствие отложения вулканогенных осадков и стратиграфического перерыва. Повсеместно с мшанками в этом регионе распространены фораминиферы, конодонты (ортостратиграфические группы) или брахиоподы (парастратиграфическая группа). Исторически сложилось, что брахиоподы хорошо изучены в западной части АССО, Монголии и Казахстане. Поэтому они играют ведущую роль при внутри- и межрегиональных корреляциях обозначенных территорий [например, Безносова, 1959; Розман, 1962; Ржонсницкая, 1964, 1968, 1988; Сарычева и др., 1963; Мартынова, 1971; Мартынова, Воронцова, 1988; Сергеева, 2005; Палеонтология Монголии, 2003б; Клец, 2005; Алексеева и др., 2006]. Относительно полно охарактеризованы мшанками фаменско-турнейские разрезы Казахстана, Восточного Забайкалья, Монголии и Китая. По остальным территориям

данные отрывочные. Далее показано распространение исследуемой группы окаменелостей в фаменско-турнейских отложениях азиатских регионов Евразии.

## **5.1. Распространение мшанок в позднедевонских-раннекаменноугольных отложениях**

### **5.1.1. Западная часть Алтае-Саянской складчатой области**

Согласно структурно-фациальному районированию западная часть АССО объединяет следующие единицы: Кузнецкий каменноугольный бассейн (Кузбасс), Томь-Колыванскую складчатую зону, Салаирский кряж, Кузнецкий Алатау, Горный и Рудный Алтай. Фаменские отложения структурно-фациальных зон отличаются большой фациальной и формационной изменчивостью, обусловленной особенностями развития, что часто затрудняет их сопоставление. Кузбасс принят стратотипическим районом для всех региональных стратиграфических подразделений верхнего девона-нижнего карбона [Решения., 1982]. По этой причине к нему тяготеет наибольшее количество изученных автором разрезов (Рисунок 42).

Анализ стратиграфического распространения мшанок позволил выделить ряд подразделений в ранге слоев с фауной (Рисунок 43) [Толоконникова, 2009в, 2012б]. Вспомогательные биостратиграфические подразделения, установленные для фаменского яруса, не образуют непрерывной последовательности, однако представляют собой значимые реперные и корреляционные уровни. Выделенные слои с мшанками сопоставлены с зонами по конодонтам, брахиоподам и фораминиферам. Обоснование предложенных ранее слоев с мшанками для турне рассматриваемого региона [Толоконникова, 2016в] нуждается в дополнительном материале из стратотипических разрезов, поэтому для нижнекаменноугольных отложений сохранены характерные мшанковые комплексы [Толоконникова, 2015а].

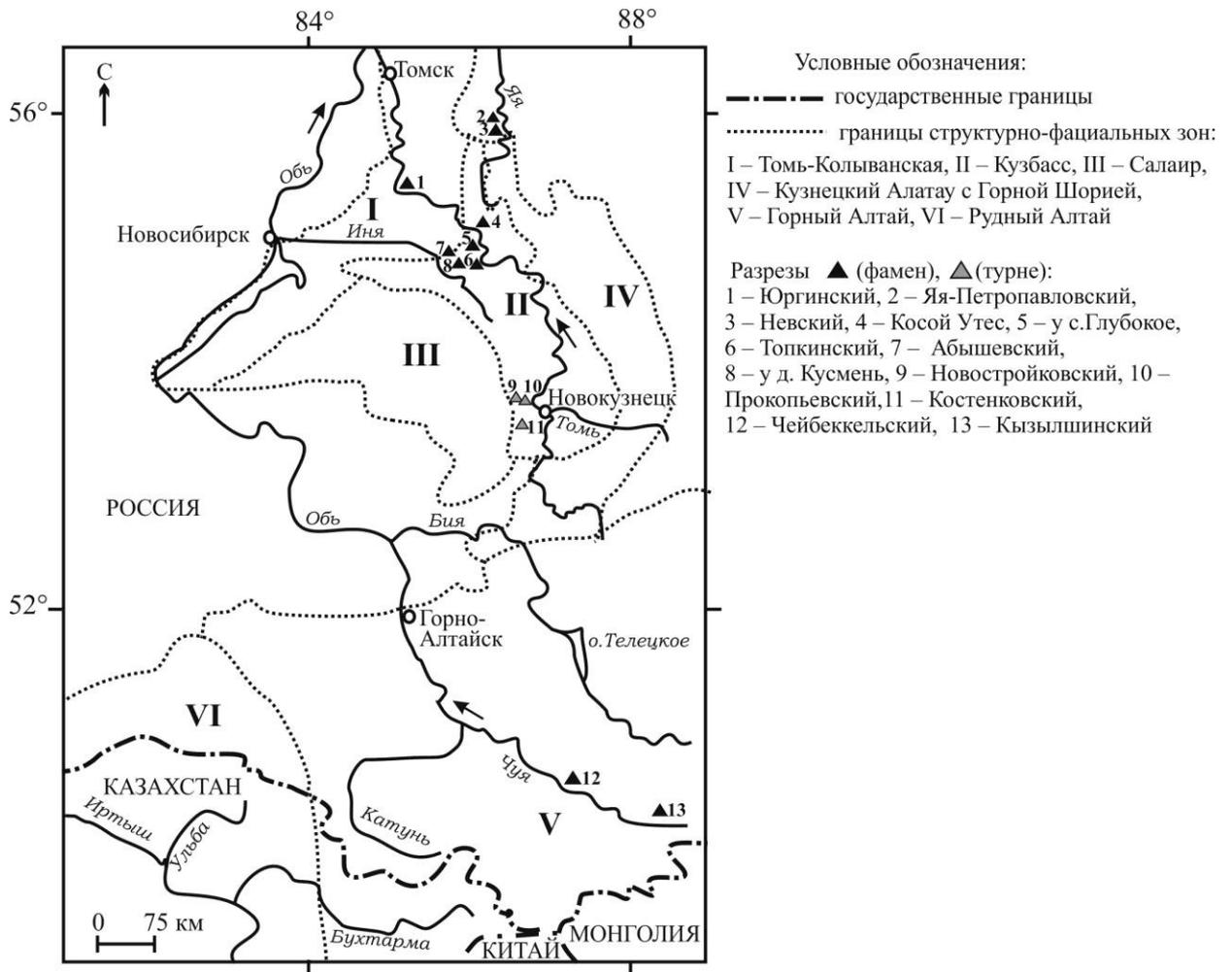


Рисунок 42 – Схема расположения изученных соискателем местонахождений фаменско-турнейских мшанок на российской территории западной части АССО

### 5.1.1.1. Расчленение фаменских отложений

Слои с *Leioclema numerosum*. На территории Российской Федерации в косоутесовском (стандартная конодонтовая зона *triangularis*, региональная брахиоподовая зона *Cyrtospirifer tschernyschevi-Mesoplica meisteri*) и митихинском горизонтах (стандартные конодонтовые зоны *serpida*, *rhombopora*, *marginifera*) [Типовые разрезы..., 1992; Ключевые разрезы..., 2004; Gutak et al., 2011; Гутак и др., 2018] установлено массовое распространение мшанки вида *Leioclema numerosum* Morozova, 1961 (Рисунок 43) [Морозова, 1961; Толоконникова, 2008, 2010, 2012а; Tolokonnikova, 2017].

Косоутесовский горизонт сложен темно-серыми детритовыми, глинистыми известняками, алевролитами и известковистыми песчаниками. Его объему соответствует фораминиферовая зона *Diplosphaerina magna* (Рисунок 44), по акулам – часть зоны *Phoebodus typicus* [Тимохина, Родина, 2014]. Для этой зоны характерны: *Phoebodus rayi* Ginter et Turner, *P. turnerae* Gint. et Ivanov, *Protacrodus aequalis* Ivanov. Установленные зоны фораминифер и рыб прослеживаются в Западной Европе, на Урале, Русской платформе, Западной Сибири [Тимохина, Родина, 2014]. В пределах северо-западной окраины Кузбасса мощность косоутесовских отложений составляет 30 метров. На других окраинах Кузбасса и смежных структурно-фациальных зонах мощность нижнефаменских отложений меняется от первых десятков до 800 метров. В отложениях косоутесовского горизонта распространены конодонты *Palmatolepis triangularis* Sannemann, *Polygnathus brevilaminus* (Brans. et Mehl), *Icriodus alternatus* Brans. et Mehl, *Icriodus iowaensis* Young. et Peterson, брахиоподы *Mesoplica meisteri* (Peetz), *Cyrtospirifer tschernyschewi* Khalf., *Athyris globularis* (Phill.), гастроподы, остракоды, ихтиофауна, криноидеи, ругозы, табуляты, строматопороидеи [Тыжнов, 1931; Бельская, 1960; Морозова, 1961; Ржонсницкая, 1968; Типовые разрезы..., 1992; Ключевые разрезы..., 2004; Изох, 2013].

Отложения митихинского горизонта согласно залегают на известняках косоутесовского горизонта [Тыжнов, 1931; Ржонсницкая, 1964] и представлены зеленовато-серыми алевролитами, аргиллитами, песчаниками с прослоями и стяжениями органогенных известняков с обильной фауной (Рисунок 45). Фаунистически охарактеризованы конодонтами, двустворками *Nucula peetzi* Khalf., брахиоподами *Mesoplica praelonga* (Sow.), *Pugnax rigauxi* Mark., *Camarotoechia boloniensis glubokiensis* Rzon., *Cyrtospirifer verneuili* (Murch.), *C. tschernyschewi* Khalf., *Athyris ahgelica* Hall, *Mesoplica meisteri* (Peetz), *Athyris globularis* (Phill.), ругозами, остракодами, криноидеями

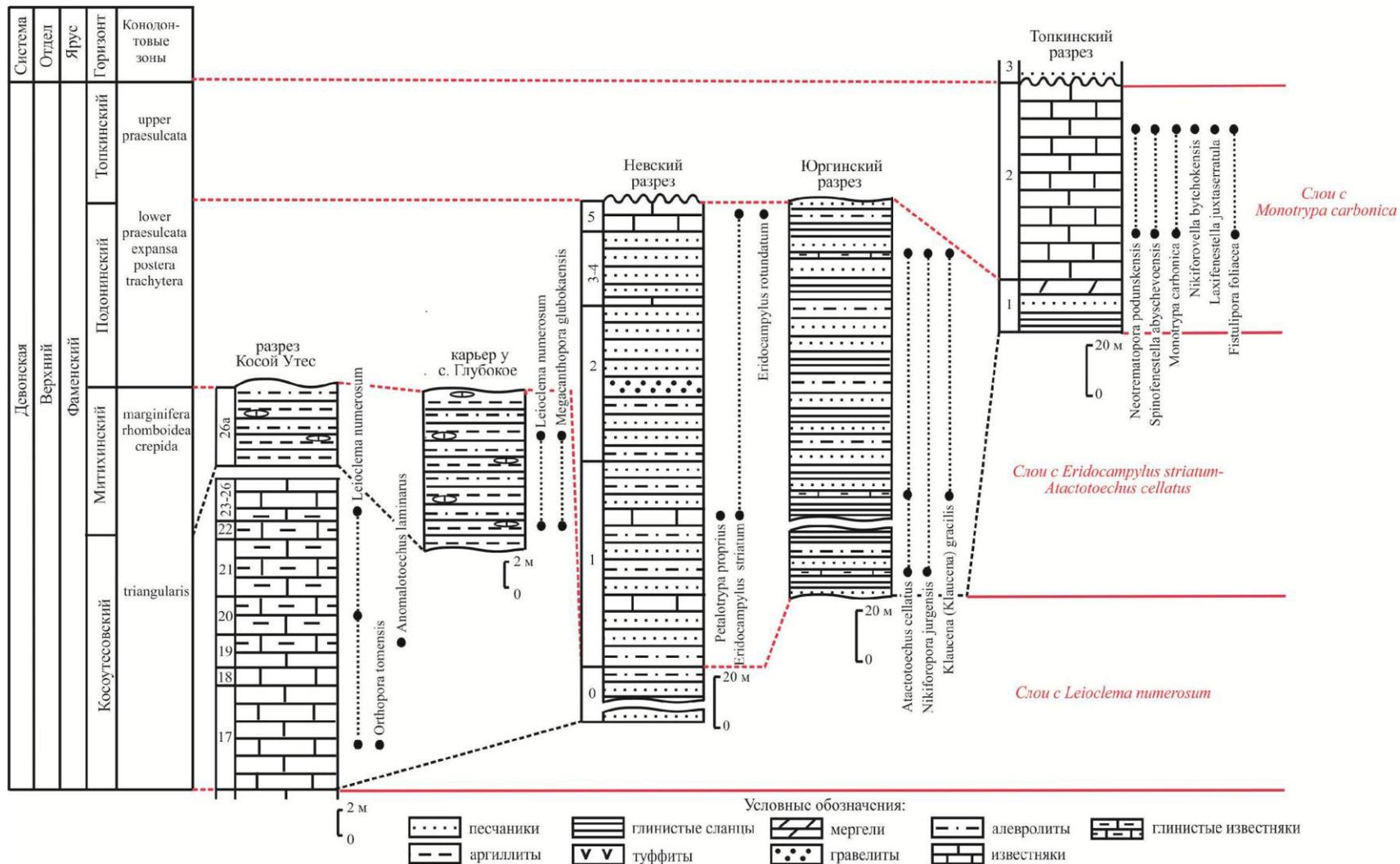


Рисунок 43 – Распространение характерных мшанок в опорных и стратотипических разрезах западной части Алтае-Саянской складчатой области (на территории России) и биостратиграфическое расчленение фаменских отложений

Система	Отдел	Ярус	Конодонтовые зоны [Типовые разрезы..., 1992; Gutak et al., 2011]	Горизонты [Постановления..., 2014; Гутак и др., 2018]	Региональные брахиоподовые зоны [Типовые разрезы..., 1992]	Слои с мшанками [Толоконникова, 2012 с уточнениями]	Фораминиферовые зоны [Тимохина, Родина, 2014]
Девонская	Верхний	Фаменский	upper praesulcata	Топкинский	<i>Sphenospira julii</i>	<i>Monotrypa carbonica</i>	Не установлены
				Подонинский	Не установлены	<i>Eridocampylus striatum–Atactotoechus cellatus</i>	Не установлены
			Митихинский			Не установлены	
				marginifera rhomboidea crepida	Не установлены		Не установлены
			triangularis	Косоутесовский	<i>Cyrtospirifer tschernyschevi–Mesoplica meisteri</i>	Не установлены	<i>Diplosphaerina magna</i>

Рисунок 44 – Сопоставление слоев с мшанками, установленных в фаменских отложениях западной части Алтае-Саянской складчатой области (в пределах РФ), с зонами по брахиоподам и фораминиферам

*Tomeocrinus observabilis* (J. Dubat.), *Schyschatocrinus? paucus* (J. Dubat.), ихтиофауной *Phoebodus rayi*, *Ph. turnerae*, *Protacrodus aequalis* [Типовые разрезы..., 1992; Иванов, Родина, 2002; Ключевые разрезы..., 2004]. Мощность митихинских отложений составляет в типовой местности 250–300 метров.



Рисунок 45 – Вид на отложения митихинского горизонта в карьере у с. Глубокого (А) и прослой органического известняка (Б, В) (фото автора, 2010 г.)

Мшанковая ассоциация слоев с *Leioclema numerosum* включает 35 видов [Краснопеева, 1935; Морозова, 1961; Волкова, 1974; Толоконникова, 2008, 2010, 2012a], среди которых наиболее характерными выступают *Minussina incrustata* Tolok. (Таблица XII, фиг. 1), *Petalotrypa laminara* (Tolok.), *Crustopora devonica* Tolok., *Leioclema numerosum* Moroz. (Таблица XIV, фиг. 1), *Orthopora tomensis* Tolok. (Таблица XVII, фиг. 2), *Megacanthopora glubokaensis* Tolok., *Pseudobatostomella majuscula* Volk., *Cyphotrypa olgae* Tolok. и *Crustopora aliena* Tolok. (Таблица VI, фиг. 1). Мшанки комплекса описаны из следующих разрезов: Яя-Петропавловского, Косой Утес, у с. Глубокое, с. Коурак, у д. Кумень, Ак-Каинского, Тыдтугемского,

Кызылшинского и Чейбеккельского [Морозова, 1961; Нехорошев, 1956; Волкова, 1974; Толоконникова, 2008, 2010, 2012a].

Изначально слои с *Leioclema numerosum* были выделены для нижней части пещеркинского горизонта [Толоконникова, 2009в]. После предложения разделения пещеркинского горизонта на косоутесовский и митихинский [Gutak et al., 2011], объему косоутесовского горизонта соответствовали мшанковые слои с *Leioclema numerosum*, митихинского – слои с *Megacanthopora glubokaensis* [Толоконникова, 2012б]. Дополнительные исследования показали распространение вида-индекса в отложениях обоих горизонтов, что отразило преждевременность выделения слоев с *Megacanthopora glubokaensis*. В настоящей работе слои с *Leioclema numerosum* принимаются в объеме косоутесовского и митихинского горизонтов (Рисунок 43).

Эталонный разрез биостратона расположен на правом берегу р. Томь ниже пос. Известковый Завод, разрез Е-896 [согласно Ключевые разрезы..., 2004], известный также как Косой Утес, слои 17–23. Слои с *Leioclema numerosum* распространены на северо-западной, северо-восточной и западной окраинах Кузнецкого бассейна (косоутесовская, митихинская, курундусская, пещеркинская свиты), Горном Алтае (чейбеккельская свита) [Толоконникова, 2012б с дополнениями]. Нижняя граница проводится по первому появлению обильных остатков колоний *Leioclema numerosum*, верхняя – не определена. Единичные находки *Leioclema numerosum* сделаны в топкинских отложениях Абышевского разреза Кузнецкого бассейна [Толоконникова, 2009б]. По присутствию *Leioclema numerosum* слои распознаются в Центральном Казахстане (мейстеровский горизонт) [Троицкая, 1968, 1979].

Слои с *Eridocampylus striatum*–*Atactotoechus cellatus*. В пределах северо-восточной окраины Кузнецкого бассейна, Томь-Колыванской зоны в отложениях верхней части подонинского горизонта установлено широкое

распространение представителей родов *Eridocampylus* и *Atactotoechus* [Толоконникова, 2006а, 2008; Tolokonnikova, 2010, 2017]. Относительный возраст подонинского горизонта определен в объеме стандартных конодонтовых зон *trachytera*, *postera*, *expansa*, *lower praesulcata* по разрезам Кузнецкого бассейна [Gutak et al., 2011; Rodygin, 2011]. По данным Н.Г. Изох объем подонинского горизонта захватывает только зону *praesulcata* [Изох, Андреева, 2013]. На большей части Кузбасса в бассейне р. Томи подонинские отложения представлены терригенными континентальными, реже лагунными отложениями (подонинская свита) [Тыжнов, 1938; Ржонсницкая, 1968; Типовые разрезы..., 1992]. Только в северных частях Кузнецкого бассейна (р. Яя, окрестности пос. Невский) в верхней части свиты имеются слои красных пляжевых известняков с морскими окаменелостями [Гутак и др., 2001; Гутак, 2006; Толоконникова, 2006а]. В пределах Притомского района Томь-Колыванской структурно-фациальной зоны средне-позднефаменский интервал образован отложениями шельфа (юргинская свита) [Краевская, 1960]. Юргинская свита представлена глинистыми серо-зелеными сланцами с известковистыми прослоями, содержащими мшанки, брахиоподы и наутилоидеи [Tolokonnikova, 2010]. Мощность подонинского горизонта варьирует от десятков до сотен метров.

Среди фауны подонинской свиты определены конодонты *Polygnathus delicatulus* Ulrich et Bassler, *P. inornatus* Branson, *Siphonodella praesulcata* Sandberg, *Icriodus costatus* Thomas, *Polygnathus delicatulus* Ulrich et Bassler, *Po. lenticularis* Gagiev, *Po. parapetus* Druce, *Po. symmetricus* E. R. Branson, *Pseudopolygnathus postinodosus* Rhodes [Гутак и др., 2001; Изох, Андреева, 2013]. Кроме них в кровле свиты встречены: брахиоподы *Cyrtospirifer schatanica* Nal., *Athyris intumescens* Khalf., *A. angelica* (Hall), *A. kiltitalica* Mart., *A. tau* Nal., ихтиофауна *Placodermi* gen. ind., *Phoebodus* sp., *Stethacanthus* sp., *Stethacanthus* cf. *thomasi* (Turner), *Stethacanthus* gen. ind., «*Acantodes*» sp., *Acanthodii* gen. ind., *Onychodontidae* gen ind.,

Palaeonisciformis gen. ind., Antiarcha gen. ind., «Cladolepis» sp., Xenacanthidae gen. ind., Bothriolepis sp., Holoptychiidae gen. ind., Sarcopterygii gen. ind (определения О.А. Родины) [Гутак и др., 2001].

На территории Рудного Алтая в правом борту р. Ульбы в районе с. Тарханского отложениям подонинского возраста соответствуют пихтовская свита и часть алейской свиты. Последняя представлена континентальными отложениями [Комар, 1957; Нехорошев, 1958]. Пихтовская свита сложена чередованием вулканических образований (лавы, туфы, туфогенные конгломераты, брекчии) и морских отложений. В её верхней части появляются тонкослоистые песчаники и глинистые сланцы с известняковыми линзами, содержащими фауну: брахиопод *Cyrtospirifer kureki* Bubl., *Sphenospira julii* Dehee, *Spirifer* ex. gr. *disjunctus* Sow., мшанок *Schulgina devonica* (Nekh.), *Sch. stellata* (Nekh.) и других (Нехорошев, 1956). Выше по разрезу в известково-кремнистых песчаниках встречены: гастроподы (*Turbo*), двустворки *Pleuronectites* cf. *devonicus* Frech., *Macrodon concnkealis* Winch., *Microdon parvulus* Kon. (определения Б.В. Наливкина), брахиоподы *Spirifer* ex.gr. *verneuili* Murch. *Productus* aff. *praelongus* Sow., *Cyrtospirifer kureki* Bubl. [Нехорошев, 1958].

Для слоев с *Eridocampylus striatum*–*Atactotoechus cellatus* характерна мшанковая ассоциация из 17 видов, в том числе типовых *Petalotrypa propria* (Tolok.) (Таблица XII, фиг. 3), *Eridocampylus rotundatum* Tolok., *E. striatum* Tolok. (Таблица VIII, фиг. 3), *Atactotoechus cellatus* Tolok. (Таблица III, фиг. 3), *Nikiforopora jurgensis* Tolok. (Таблица XI, фиг. 3), *Klaucena (Spira) gracilis* Tolok. (Таблица XVI, фиг. 1) и *Mediapora elegans* Tolok. (Таблица XVI, фиг. 3). Комплекс мшанок верхней части подонинского горизонта отличается от предшествующей и последующей ассоциаций значительным эндемизмом видов, что может быть объяснено изолированностью бассейна седиментации.

Эталонные разрезы биостратона расположены на левом берегу р. Яи вблизи устья рч. Барыни, Невский разрез, слои 1–5 [нумерация слоев

согласно Гутак, 2006] и на правом берегу р. Томи, Юргинский разрез, в 0,5 км южнее устья рч. Никольского (Рисунок 42, 43, 46). Нижняя граница биостратона проводится по первому появлению в разрезе *Eridocampylus striatum*, верхняя – исчезновению *Eridocampylus striatum* и *Atactotoechus cellatus*. За пределами окраин Кузнецкого бассейна слои не прослеживаются. В пихтовской свите Рудного Алтая известно пять видов мшанок, не встреченных в кузбасских разрезах [Нехорошев, 1948а, 1956].



Рисунок 46 – Вид на выходы юргинской свиты по р. Томи в районе рч. Никольского (А), известковистые прослои с фауной (Б, В) (фото автора, 2010 г.)

Слои с *Monotrypa carbonica*. На западной и северо-западной окраинах Кузнецкого бассейна в темно-серых органогенных известняках топкинской свиты установлено широкое распространение *Monotrypa carbonica*

[Нехорошев, 1956; Толоконникова, 2009б]. Мшанковая ассоциация топкинского горизонта (стандартная конодонтовая зона *praesulcata*, брахиоподовая зона *Sphenospira julii*) [Гутак и др., 2007, 2018; Постановления..., 2014; Gutak et al., 2011] содержит 29 видов, среди которых наиболее важны: *Neotrematopora podunskensis* (Trizna), *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna) (Таблица XXIV, фиг. 4), *Monotrypa carbonica* (Tschich. in Nekh.) (Таблица XIV, фиг. 4), *Nikiforovella bytchokensis* Trizna (Таблица XIX, фиг. 1), *Laxifenestella jxtaserratula* (Trizna) и *Fistulipora foliacea* Trizna. Мшанки описаны из Абышевского, Топкинского, Тарханского разрезов и у с. Васильевка [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Толоконникова, 2007а, 2008, 2009б].

Эталонный разрез биостратона расположен в левом борту р. Большая Камышная около д. Топки в 500 метрах выше железнодорожного моста (Топкинский разрез), слой 2 [нумерация слоев по Ротай, 1938] (Рисунок 42). Нижняя граница проводится по появлению в разрезе вида *Monotrypa carbonica*, верхняя – его исчезновению и литологической смене в разрезе темно-серых известняков туфами, песчаниками или кремнистыми мергелями крутовского горизонта без каких-либо окаменелостей (Рисунок 43). Слои с *Monotrypa carbonica* уверенно распознаются в Восточном Забайкалье (котихинский горизонт) по присутствию всех характерных кузнецких видов [Попеко, 2000], Казахстане [Нехорошев, 1953, 1956]. В брахиоподовых слоях тарханской свиты топкинского горизонта Рудного Алтая присутствуют виды *Coelotubulipora irregularis* (Nekh.), *Pseudobatostomella longipora* (Nekh.), общие с котихинским горизонтом Восточного Забайкалья [Нехорошев, 1925а, 1956; Попеко, 2000].

Топкинский горизонт в пределах Кузнецкого бассейна охарактеризован конодонтами, брахиоподами [Сарычева и др., 1963; Бушмина, Кононова, 1981; Бушмина и др., 1984]. Известны находки позднефаменских комплексов спор зоны *Hymenozonotriletes lepidophytum* [Надлер, Дрягина, 1996] в

восточной окраине Кузбасса (бассейн рр. Тайдон, Нижняя Терсь, Грязная и Заломная). Мощность отложений топкинского горизонта варьирует в пределах 50–70 метров. В позднем фамене территория Горного Алтая испытывала сводовые поднятия, завершившиеся на границе девона и карбона мощными извержениями вулканов. Главный центр вулканической активности предполагался в Северо-Чуйском хребте юго-востока Горного Алтая [Гутак и др., 2002, 2003]. Извержения носили взрывной характер с огромным количеством пироклаستي. Возможно, именно этот пирокластический материал отлагался в Кузнецком морском бассейне на границе девона-карбона.

#### 5.1.1.2. Расчленение турнейских отложений

По современным представлениям к турнейским отложениям западной части АССО относятся крутовский, тайдонский и фоминский горизонты [Решения..., 1982; Клец, 2005; Постановления..., 2014; Gutak et al., 2011]. В вулканогенных породах крутовского горизонта, несогласно перекрывающих карбонатные отложения верхнего фамена, органические остатки не обнаружены. Граница девона-карбона в регионе проводится по подошве крутовского горизонта. На окраинах Кузнецкого бассейна тайдонскому горизонту соответствует одноименная свита, в Рудном Алтае всему нижнему турне отвечают ретепориновые слои тарханской свиты. Тайдонский горизонт в стратотипической местности представлен известняками с подчиненным количеством песчаников и алевролитов. Его мощность достигает 180 метров [Сарычева и др., 1963]. На Рудном Алтае самые низы миссисипия сложены преимущественно глинистыми сланцами и вулканогенными образованиями общей мощностью 360 метров [Нехорошев, 1958].

Для тайдонского горизонта характерны фораминиферы *Tourmayella discoidea* Dain., *Pseudoplanoendothyra parachomatica* (Leb.), *Chernyshinella* (*Chernyshinella*) *glomiformis* (Lip.), *Endothyra* (*Tuberendothyra*) *tuberculata*

(Lip.), брахиоподы *Whidbornella caperata* (Sow.), *Athyris lamellosa* (L'Ev.), *Reticulatochonetes lautus* Bubl., *Fusella ussiensis* (Tolm.), *Rhipidomella burlingtonensis* (Hall) конодонты *Neopolygnathus lectus* (Konon.), остракоды *Cavellina taidonensis* Buschm., *Bairdia extenuata* Naz. [Сарычева и др., 1963, Бушмина и др., 1984; Клец, 2005; Анастасиева, 2011]. В ретепориновой подсвите тарханской свиты присутствуют брахиоподы *Spirifer platynotus* Well., *Productus rectispinus* Hall, *Dalmanella interlineata* Sow., *Schuchertella crenistria* Phill., *Leptaena analoga* Phill [Нехорошев, 1958]. Каких-либо зональных видов не установлено.

Тайдонская ассоциация мшанок насчитывает 79 видов [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958]. Они изучены из окраин Кузнецкого бассейна в нескольких разрезах по р. Томь в окрестностях г. Кемерово, в правом борту р. Кондома ниже с. Кузедеево, по р. Чумыш у с. Костенково, по р. Иня между селами Васьково и Абышево, р. Тыхта в окрестностях сел Васьково и Усть-Подуна, р. Тайдон у с. Андреевки, р. Нижняя Терсь, в устье р. Бельсу, в Барзасском районе и из скважин в окрестностях с. Ермаки. В пределах Рудного Алтая многочисленные разнообразные мшанки известны в Тарханском разрезе по р. Ульбе, по рч. Пихтовка и Чечурка в окрестностях с. Тарханского, между селами Черемшанка и Зимовье. Характерными видами раннетурнейского комплекса мшанок западной части АССО выступают: *Pseudobatostomella minima* (Nekh.), *Tabuliporella mosjuchensis* Trizna, *Ulrichotrypella glabra* (Nekh.), *Meekopora mikuckii* Trizna, *Raissiella tabulata* (Nekh.), *Hemitrypella altaica* Nekh., *Fenestella notabilis* Trizna, *Neoretaporina altaica* (Nekh.), *Anastomopora ulbensis* (Nekh.) и *Arborocladia tarkhanca* Nekh. [Толоконникова, 2015а, 2016в]. Виды *Pseudobatostomella minima* (Nekh.), *Ulrichotrypella glabra* (Nekh.), *Hemitrypella altaica* (Nekh.) и *Neoretaporina altaica* (Nekh.) являются общими с раннетурнейскими ассоциациями Центрального Казахстана, Монголии и Восточного Забайкалья [Нехорошев, 1953, 1956; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010].

На окраинах Кузнецкого бассейна фоминский горизонт сложен детритовыми, глинистыми, песчанистыми известняками с желваками черных кремней, мощностью до 90 метров [Сарычева и др., 1963; Решения., 1982]. Органические остатки обильны и представлены брахиоподами *Rugosochonetes hardrensis* (Phill.), *Camarotoechia tersiensis* Sok., *Syringothyris texta* (Hall), *Spirifer karagandae* Sim., *Pustula altaica* Tolm. *Spirifer subgrandis* Rot., остракодами *Bairdia nata* Tschig., *B. subcestriensis* Buschm., *Acratia rostrata* Zan., *Cavellina forschii* Posner, *Jonesina craterigera* J. et K., рыбами *Thrinacodus* sp., фораминиферами [Сарычева и др., 1963; Бушмина и др., 1984; Клец, 2005]. Конодонты единичны и формируют смешанный комплекс фаменско-визейских форм без характерных видов-индексов турнейского возраста. Они представлены следующими формами: *Bispathodus aculeatus aculeatus* (Brans. et Mehl.), *Clydagnathus darensis* Rhodes, Austin et Druce, *Neopolygnathus communis* (Brans. et Mehl.), *N. lectus* (Kon.), *Pseudopolygnathus multistriatus* Mehl. et Thomas, *Cavusgnathus charactus* Rexroad, *Mestognathus beckmanni* Bischoff, *Taphrognathus varians* Brans. et Mehl. [Изох и др., 2000; Клец, 2005]. На Рудном Алтае объему фоминского горизонта отвечает бухтарминская свита, представленная глинистыми сланцами с прослоями известняков и вулканического материала (туфы, туфогенные песчаники, андезиты). Мощность свиты достигает 1100 метров [Нехорошев, 1958].

Ассоциация мшанок фоминского горизонта верхнего турне насчитывает 110 видов [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Мезенцева, Толоконникова, 2006], известных из окраин Кузнецкого каменноугольного бассейна, Рудного Алтая и Салаирского кряжа (Рисунок 42). Фрагменты их колоний отобраны по р. Томь в окрестностях г. Кемерово и у с. Фомихи, окрестностях г. Прокопьевска, по р. Мрассу ниже Сосновой горы, в правом борту р. Кондома ниже с. Кузедеево, по р. Чумыш у с. Костенково, по р. Тыхта, в окрестностях сел Васьково и Усть-Подуна, р. Тайдон у с. Андреевки, р. Нижняя Терсь [Тризна, 1958; Мезенцева, Толоконникова,

2006]. Мшанки из бухтарминской свиты изучены в районе с. Тарханского по рч. Пихтовке, выше с. Медвежиха и по р. Бухтарма у с. Кондратьева [Нехорошев, 1956].

Характерными видами фоминской мшанковой ассоциации, распространенными в большинстве разрезов (Рисунок 47), выступают: *Triznotrypa crustosa* (Trizna), *T. pulposa* (Trizna), *Sulcoretepora toimensis* (Tolm.), *Rhombopora simplex* Trizna, *Rh. floriformis* Trizna, *Rh. binodata* Trizna, *Rh. novitia* Trizna, *Rectifenestella bukhtarmensis* (Nekh.), *Polyporella krutikhensis* (Nekh.), *Parafenestrella bukhtarmensis* (Nekh.), *Penniretepora virgosa* Nekh., *Tabulipora corticosa* Nekh. (Таблица VIII, фиг. 4) [Толоконникова, 2015а, 2016в; Tolokonnikova, 2017].

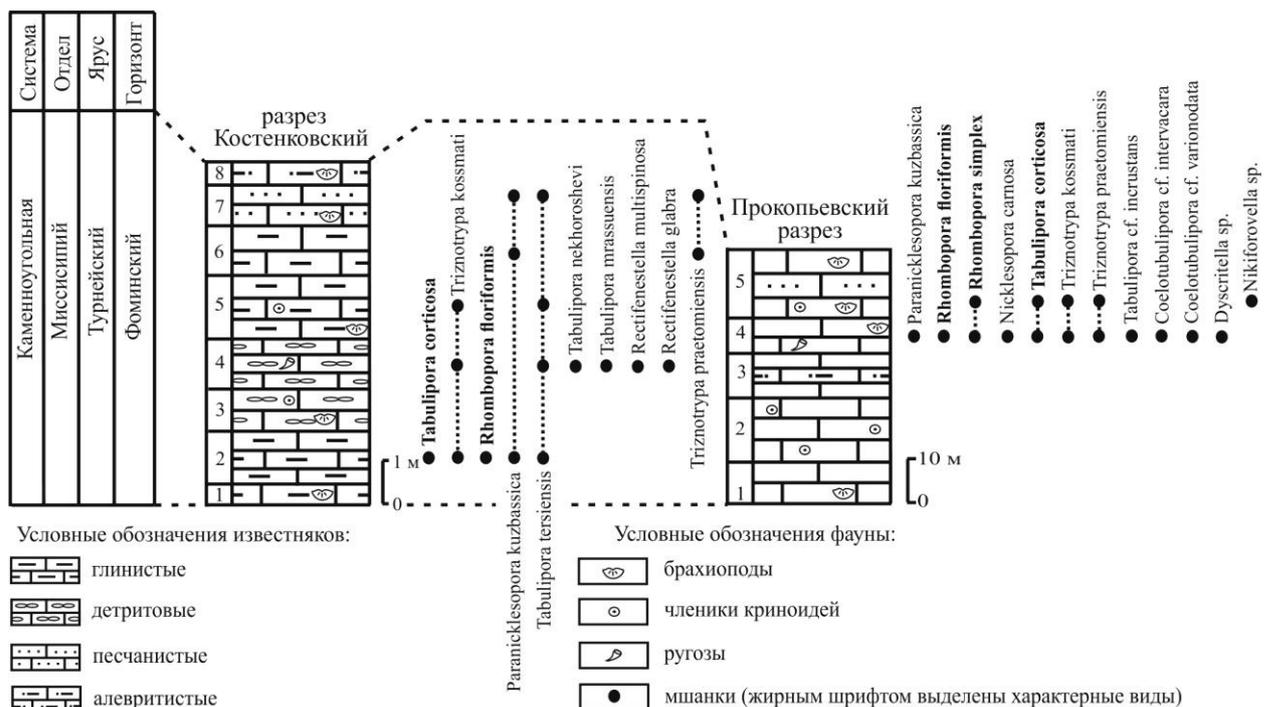


Рисунок 47 – Состав мшанковых ассоциаций в Костенковском и Прокопьевском разрезах [по Мезенцевой, Толоконниковой, 2006 с уточнениями]

Синхронность верхнетурнейских отложений по мшанкам легко устанавливается для фоминского горизонта западной части АССО, багабаянульской свиты Монголии, ямкунского горизонта Восточного Забайкалья и верхнетурнейских отложений юго-западной части Западно-

Сибирской платформы [Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010; Толоконникова, 2011, 2015в; Tolokonnikova, 2012, 2017]. Среди видов, объединяющих позднетурнейские ассоциации перечисленных регионов, следует выделить: *Rhombopora floriformis* Tr. (Таблица XX, фиг. 2), *R. binodata* Tr., *R. perpera* Tr., *Sulcoretopora toimensis* (Tolm.), *Nicklesopora tersiensis* Nekh., *Rectifenestella analoga* Nekh., *Polypora bukhtarmensisiformis* Nekh. и *Polyporella krutikhensis* (Nekh.) [Тризна, 1958; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010; Tolokonnikova, 2012, 2017]. Верхнюю подсвиту геранкаласинской свиты Южного Закавказья и фоминский горизонт западной части АССО можно скоррелировать по находкам *Polyporella obscura* (Trizna) (Таблица XXV, фиг. 2) и *Rectifenestella bukhtarmensis* (Nekh.) (Таблица XXV, фиг. 3) [Тризна, 1958; Толоконникова, 2016б]. Последняя форма распространена также в верхнетурнейских отложениях юго-западной части Западно-Сибирской платформы, сопоставляемых с фораминиферовыми слоями *Pspinoendothyra costifera*-*Tuberendothyra tuberculata* [Tolokonnikova, 2012]. Вид *Rectifenestella simulans* (Nekh.) присутствует в мшанковых ассоциациях русаковского горизонта Казахстана и верхнего турне Западно-Сибирской платформы [Нехорошев, 1953; Толоконникова, 2011].

### 5.1.2. Казахстан

В Центральном Казахстане нижефаменские отложения выделены в мастерский горизонт (стандартные конодонтовые зоны *crepida*-*middle marginifera*). По аммонитам его объем охватывает зону *Cheiloceras* [Решение..., 1991]. Из отложений мастерского горизонта описано девять видов мшанок: *Schulgina pustulosa* Troiz., *Sch. mutabilis* Troiz., *Leioclema numerosum* Moroz., *L. meisteri* Troiz., *Intrapora uniformis* Troiz., *Nicklesopora vadosa* Troiz., *Nikiforovella nitida* Troiz., *Spinofenestella normalis* (Troiz.), *Minilya usita* Troiz. [Троицкая, 1979]. Из них *Schulgina pustulosa*, *Leioclema meisteri*, *L. numerosum*, *Nikiforovella nitida* и *Spinofenestella normalis* являются



приходится максимум фаменской трансгрессии [Сергеева, 2005]. Отложения сульфидерового горизонта Центрального Казахстана разделены на три брахиоподовые зоны (снизу вверх): *Mesoplica semisbugensis-Cyrtospirifer sulcifer*, *Nigerinoplica nigerina-Cyrtospirifer konensis*, *Acanthoproductus bogdanovi-Athyris tau* [Веймарн и др., 1989]. Зоны соответствуют слоям: айдагарлинским, каракенгирским, усть-карагандинским/мунарским. Более поздними исследованиями установлено, что нижняя граница сульфидерового горизонта определяется по появлению зонального вида *Adolfia talassica* и сопутствующих ему видов-индексов нижней подзоны *Mesoplica praelonga* и *Cyrtospirifer sulcifer* [Сергеева, 2003]. Сульфидеровые отложения содержат фораминиферы зоны *Quasiendothyra communis*. Горизонт сложен известняками (доломитовыми, органогенными), известковистыми доломитами. Общая мощность 250–1160 метров.

Мшанки сульфидерового горизонта разнообразны и обильны. В Центральном Казахстане их местонахождения сосредоточены в Сарысу-Тенизском водоразделе (в верховьях р. Жаксы-Кон и в 10 км выше устья р. Таранша; ущелье Айдыгарлы; р. Кирей, рч. Кара-Су), Тенизской впадине (район оз. Кипшак (рч. Аккошкар); урочище Акчий; р. Ащи-Су; район г. Карамурза), Карагандинской области (Шетский р-н, р. Чий-озек; Кувский р-н (окрестности с. Семизбугу); Жана-Аркинский р-н, окрестности с. Аксоран; окрестности рудника Каскайгыр-Акджал), бассейне р. Терсаккан, г. Кокшетау, Целиноградской области (правый берег р. Ак-Мурза, в 12 км к юго-востоку от пос. Тимофеевка). В Восточном Казахстане мшанки изучены из разрезов хр. Тарбагатай (левобережье р. Терсайрык; долина р. Аягуз), Юго-Западного Предчингизья (районы пос. Кайнар и зим. Акбулак, Сарымбай; р. Ащи-Су), Павлодарской области (р. Шидерты и с. Асель; Баянаульский район, к югу от оз. Чункур-куль и восточнее оз. Кызыл-коль; к северо-западу от Баянаула, близ оз. Джармаколь; к югу от оз. Кызылсор; окрестностях с. Мурджик; ключ Кызыл-сплин), Семипалатинской области

(р-н месторождения Мурджик и Чингизская зона, горы Кадыр; хр. Чингиз, Северо-Восточное Прибалхашье) [Троицкая, 1970, 1975б; Нехорошев, 1977]. Только в раннесульфидеро-вом комплексе (айдагарлинские, каракенгирские слои) известны мшанки: *Schulgina vesiculosa* Troiz., *Leptotrypella tenisica* Troiz., *Triploporella granulosa* Troiz., *Intrapora taeniola* Troiz. *Semifenestella ordinaria* (Nekh.). Большая часть видов (семь из 13) распространена во всех слоях сульфидеро-вого горизонта. Позднесульфидеро-вый комплекс мшанок (усть-карагандинские/мунарские слои) объединяет 44 вида, часть из которых известна в подстилающих или перекрывающих отложениях [Нехорошев, 1977; Троицкая, 1968, 1975а, б]. Для верхней части сульфидеро-вого горизонта характерны *Cheilotrypa subtilis* Nekh., *Ratingella tubulosa* (Nekh.), *R. texta* (Troiz.), *Tabuliporella tarbagataicus* (Troiz.), *Intrapora kasakhstanica* Nekh., *Spinofenestella ischimica* (Troiz.), *Rhombotrypella ancestralis* Nekh.

Самые позднефаменские мшанки описаны из симоринского горизонта (стандартная конодонтовая зона *praesulcata*) Центрального Казахстана. Горизонт соответствует объему аммонитовой зоны *Wocklumeria*, местной брахиподовой зоне *Tenisia dada* [Веймарн и др., 1989; Решение..., 1991]. Рейтлингер Е.А. была установлена фораминиферо-вая зона *Q. Kobeitusana-Q. konensis* [Рейтлингер и др., 1978]. Согласно Л.В. Сергеевой [2003] зональным видом горизонта является *Nigeroplica niger* (Goss.). Симоринские отложения, мощностью 40–180 метров, представлены известняками с прослоями известковистых доломитов. Из фауны также известны строматопороидеи, конодонты. Симоринские мшанки описаны из местонахождений по р. Карасу (левый приток р. Кирей), в Сарыадырской мульде у оз. Кобейтуз, в Сарысу-Тенизском водоразделе по р. Жаксы-Кон и у гор Торгузкунь. Комплекс содержит виды: *Cyclotrypa laminata* Nekh., *Fistulipora tubulosa* Nikif., *Triznotrypa spinifera* (Troiz.), *Atactotoechus crustasus* Troiz., *Eodyscritella clatrata* Troiz., *Intrapora acatalecta* Troiz., *Klaucena* (Spira) *firma* Trizna, *Fenestella ajdagarlensis* Troiz., *Tamaroclema troizkayae* Gor., *Ipmorella tobolensis*

Gor. [Троицкая, 19756; Горюнова, 1985, 1992]. Характерными таксонами выступают: *Triznotrypa spinifera*, *Atactotoechus crustasus*, *Eodyscritella clatrata*, *Intrapora acatalecta*, *Tamaroclema troizkayae*, *Ipmorella tobolensis*.

Граница девона-карбона в Казахстане проводится по подошве кассинского горизонта, отвечающего нижнему подъярису турне и согласно залегающего на симоринских отложениях. Отложения горизонта соответствуют генозоне *Protocanites-Gattendorfia*, фораминиферовой зоне *Bisphaera malevkensis-Earlandia minima* [Решение..., 1991]. Кассинский горизонт представлен разными известняками (доломитистыми, ракушняковыми, детритовыми). Мощность достигает 145 метров [Мартынова, Воронцова, 1988]. По брахиоподам горизонт расчленен на три брахиоподовые зоны (снизу вверх): *Rugauris nurensis*, *Mesoplica kassini*, *Marginatia fernglenensis*. Палеонтологически охарактеризован в нижней части конодонтами *Polygnathus parapetus* Druce, *P. toxophorus* Coop., *P. inornatus inornatus* Br. et Mehl., *Pseudopolygnathus graulichii* Bouck. et Groess, фораминиферами *Quasiendothyra communis* (Raus.), *Q. konensis* (Leb.), *Septatournayella potensa* Durk., брахиоподами *Plicochonetes ornatus* (Shum.), *Pl. glenparkensis* (Well.), *Rugauris nurensis* (Nal.), *Spinulicosta arcuata* (Hall), *Shizophoria resupinata* (Martin.), *Cyrtospirifer sibiricus* (Leb.). Для верхов горизонта характерны брахиоподы *Brachythyris kassini* Nal., конодонты *Polygnathus communis communis* Br. et Mehl., *Gnathodus typicus* (Coop.).

В Восточном Казахстане раннетурнейские мшанки изучены из местонахождений в окрестностях г. Караганды, г. Экибастуза, на южном склоне хр. Тарбагатай по рч. Ак-тасты, в Акмолинском, Дегеленском и Баянаульском районах [Нехорошев, 1953]. Восточно-казахстанский комплекс представлен 28 видами, из которых девять форм описано в открытой номенклатуре. Девять мшанок переходят в верхнетурнейские отложения. В Центральном Казахстане мшанки описаны из Сарысу-Тенизского водораздела по р. Жаксы-Кон (у гор Торгузкунь, в окрестностях сая

Тулембергей, в 5 км ниже устья р. Талдысай, в ущелье Айдагарлы). Некоторое количество мшанок найдено в Юго-Западном Предчингизье, южнее о. Кобейтуз в 2 км северо-западнее п. Сарыадар [Троицкая, 1975а, б]. Комплекс мшанок Центрального Казахстана насчитывает 11 видов, из которых характерными формами Т.Д. Троицкой указывались *Spinofenestella undulata* Troiz., *Semicoscium ovicellatum* Troiz., *S. glabrum* Troiz. и *Intrapore texera* Troiz. Примечательно, что мшанковые ассоциации разных частей рассматриваемого региона не похожи друг на друга. Только две мшанки *Rectifenestella triserialis* (Ulrich) и *Pseudonematopora turkestanica* (Nikif.) встречены в обоих комплексах, однако они известны и в верхнетурнейских отложениях Казахстана.

Верхнетурнейские отложения соответствуют русаковскому горизонту (генозоны *Protocanites-Pericyclus*). Горизонт расчленен на фораминиферовые зоны (снизу вверх): *Chernyshinella glomiformis*, *Latiendothyra turkestanica*, *Palaeospiroplectamina tchernyshinensis* (Решение., 1991). Нижняя граница проводится по появлению брахиоподового вида *Marginatia vaughani* или *Palaeochoristites cinctus*. Зональный вид *Marginatia burlingtonensis* появляется выше, примерно ближе к середине объема горизонта и наиболее часто встречается в локальном максимуме среднетурнейской трансгрессии [Сергеева, 2003].

Мшанки русаковского комплекса относятся к 64 видам [Никифорова, 1948, 1950; Нехорошев, 1953; Ernst et al., 2015b]. В Восточном Казахстане они изучены из окрестностей г. Караганды, Джезканганского, Баянаульского, Сары-Адырского и Акмолинского районов, в Северо-Восточном Прибалхашье. В Южном Казахстане фрагменты колоний отобраны из многочисленных местонахождений хребтов Таласский Алатау и Каратау (бассейны рр. Дау-Баба, Малой Каинды, Машат, Ир-Су, Казан-Чукур). В разрезе Жанакуртан хр. Каратау [Толоконникова, 2020 с добавлениями] в органогенных известняках оргалысайской свиты встречены *Primorella*

*zhankurganica* sp. nov., *Spinofenestella* sp., *Fistulipora* sp., *Cheilotrypa* sp. (Таблица XXVI). Многие позднегурнейские виды распространены в низах визейского яруса. Характерными формами русаковского горизонта выступают: *Fistulipora karagandensis* Nekh., *Fenestella rudisiformis* Nekh., *Pseudopolypora pseudospininodata* (Nekh.), *Nikiforovella kasakhstanica* Nekh.

### 5.1.3. Юго-западная часть Западно-Сибирской платформы

На Западно-Сибирской платформе фаменско-гурнейские мшанковые комплексы изучены по керну скважин С-310, Восточно-Курганская 44, 49 (ВК-44, 49) и Курган-Успенская 1 (КУ-1) [Мезенцева, 2007; Толоконникова, 2011, 2012в, 2014а, 2015в; Tolokonnikova, 2012, 2017] (Рисунок 48). Административно скважины располагаются на территории Курганской области Российской Федерации. Согласно схеме структурно-фациального районирования они тяготеют к Косолаповской подзоне Урало-Обской зоны и Уватской подзоне Обь-Тазовской зоны Западно-Сибирской мегаструктуры [Решения..., 1999; Региональная..., 2012].

Вскрытый скважиной ВК-49 разрез самых верхов верхнего девона (фораминиферовые слои с *Quasiendothyra kobeitusana*–*Q. communis*) общей мощностью 80–85 метров, сложен частично окремненными и доломитизированными пакстоунами, вакстоунами и грейнстоунами [Мизенс и др., 2011]. Мшанки описаны с глубин 728,8 и 767,5 м [Толоконникова, 2012в]. При дополнительной обработке керна они найдены на уровнях 774,5 и 787,0 метров (Рисунок 49). В целом самый позднефаменский комплекс мшанок юго-западной части Западно-Сибирской платформы включает 11 видов: *Streblascopora devonica* Tolok. (Таблица XV, фиг. 1), *Intrapora kasakhstanica* Nekh., *Minilya nurensis* (Nekh.), *Penniretepora* sp., *Rhombotrypella ancestralis* Nekh. (Таблица III, фиг. 2), *Fistulipora praetubulosa* Lu (Таблица I, фиг. 3), *Spinofenestella ischimica* (Troiz.), *S. undulata* (Troiz.), *Cheilotrypa kurganica* Tolok. (Таблица III, фиг. 1), *Ratingella texta* (Troiz.), *Neoreteporina*

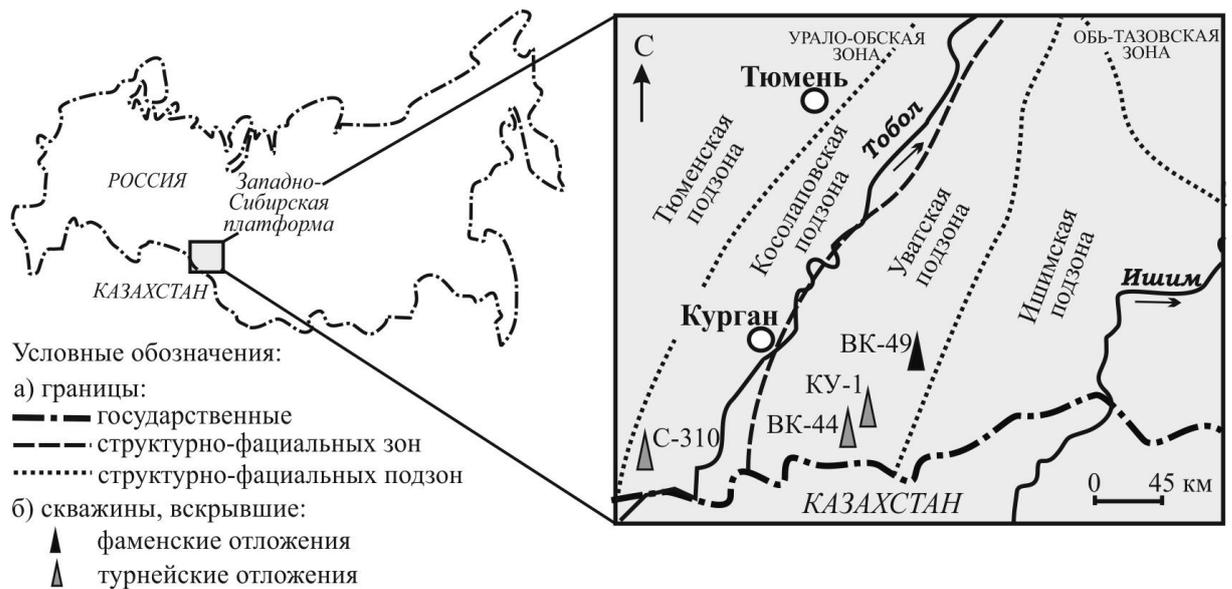


Рисунок 48 – Схема расположения охарактеризованных мшанками скважин в юго-западной части Западной Сибири

*altaica* (Nekh.). В комплексе наиболее обильны и легко диагностируемы фрагменты колоний мшанки *Rhombotrypella ancestralis*, известной из усть-карагандинских слоев сульфидеронового горизонта Казахстана [Троицкая, 1975б; Нехорошев, 1977]. Это единственный представитель ромботрипелл, встречаемый в девонских отложениях. Основная часть ромботрипелл характерна для второй половины карбона-перми. Состав западно-сибирской ассоциации наиболее близок к мшанковому комплексу верхней части сульфидеронового и симоринского горизонтов Казахстана (общих пять видов *Rhombotrypella ancestralis*, *Intrapora kashakhstanica*, *Spinofenestella ischimica*, *Ratingella texta*, *Minilya nurensis*). Вид *Fistulipora praetubulosa* распространен в формации Хонгалеленг (конодонтовая зона *expansa*) Северо-Западного Китая (Lu, 1999), *Minilya nurensis* – самнуурулинской свиты верхнего фамена Монголии [Ариунчимэг, 2000] и нижнего фамена Северо-Западного Китая (конодонтовая зона *serpida*) [Нехорошев, 1977; Xia, 1997]. Виды *Spinofenestella undulata* (Troiz.) и *Neoretroporina altaica* (Nekh.) впервые описаны из нижнетурнейских отложений Казахстана [Нехорошев, 1956;

Девонская	Каменноугольная	Система
Верхний	Миссисипий	Отдел/подсистема
Фаменский (часть)	Турнейский	Ярус
Лугинский (верхняя часть)	Тамырская (нижняя часть)	Серия/горизонт
praesulcata	anchoralis bouckaerti typicus isosticha	Стандартная конодонтовая шкала
upper expansa	quadruplicata-andersoni sandbergi-belkai duplicata sulcata	Местные фораминиферные слои (Решения..., 1999; Региональная..., 2012)
Quasiendothyra kobeitusana-Q. communis	Pspinoendothyra costifera-Tuberendothyra tuberculata	
	Chernyshinella disputabilis-Ch. glomiformis	
	Bisphaera malevkenis-Earlandia elegans	

Условные обозначения:

- известняки
- глинистые известняки
- аргиллиты
- песчано-глинистые известняки
- туфы
- мергели
- тектонические границы

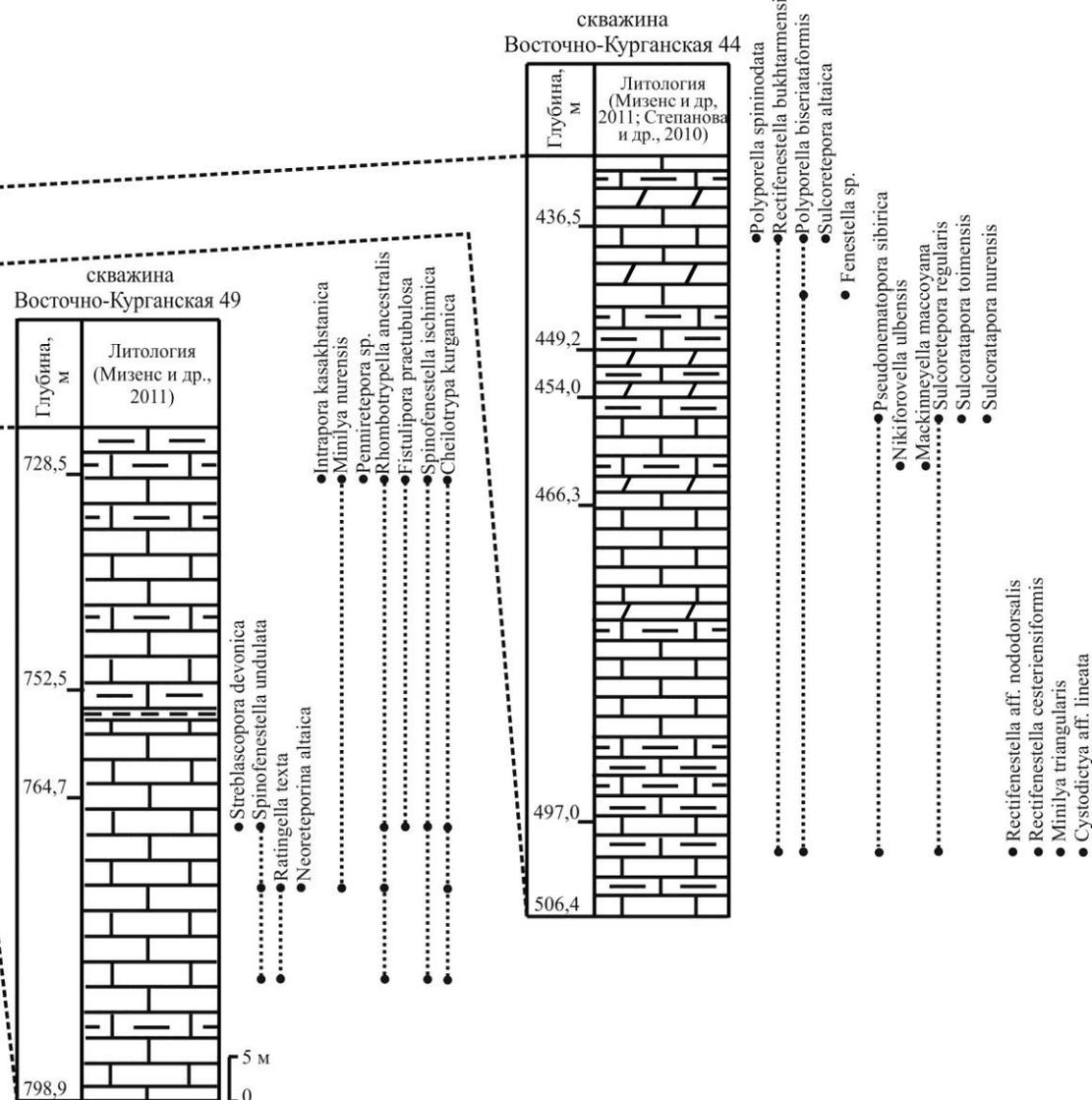


Рисунок 49 – Распространение мшанок в верхнефаменских и верхнетурнейских отложениях юго-западной части Западно-Сибирской платформы [Толоконникова, 2011, 2012в, 2014, 2015в; Толоконникова, 2012, 2017]

Троицкая, 19756]. Кроме того, *Neoretroporina altaica* (Nekh.) встречена в павловском горизонте нижнего турне Восточного Забайкалья [Попеко, 2000] и тайдонском горизонте Кузбасса [Нехорошев, 1926].

Совместно с мшанками известняки из керна скважины ВК-49 содержат фораминиферы, брахиоподы, водоросли, остракоды, гастроподы, криноидеи и губки [Иванова, Степанова, 2011]. Среди фораминифер встречены формы, распространенные в симоринском горизонте верхнефаменского подъяруса Казахстана, топкинском горизонте Кузнецкого бассейна (зона *Quasiendothyra kobeitusana*), верхнем фамене Западно-Сибирской равнины (слои с *Quasiendothyra kobeitusana*–*Quasiendothyra communis*) [Решения..., 1999; Иванова, Степанова, 2011; Мизенс и др., 2011]. Также найдена брахиопода *Cyrtospirifer* ex. gr. *sibiricus* (Leb.) и водоросли ассоциации *Kamaena tobolensis*–*Crassikamaena kurganensis*–*Menselina*, характерные для верхов фамена [Решения.... 1999; Иванова, Степанова, 2011; Региональная..., 2012]. Отложения параллелизуются с мизоновской толщей смежной Ишимской структурно-фациальной подзоны Обь-Газовской зоны (Мизенс и др., 2011).

Из верхнетурнейских отложений юго-западной части Западно-Сибирской платформы, вскрытых скважинами КУ-1, ВК-44 и С-310, известно 34 вида мшанок [Мезенцева, 2007; Толоконникова, 2011, 2014а, 2015в; Tolokonnikova, 2012, 2017]. Породы частично перекристаллизованы и деформированы [Мизенс и др., 2011], что обусловило присутствие в мшанковом комплексе определенной доли таксонов, описанных в открытой номенклатуре. В скважине С-310 находки *Tabulipora montifera* (Ulrich), *Polypora burlingtonensis* Ulrich, *Rectifenestella* cf. *bukhtarmensis* (Nekh.), *Baschkirella* sp., *Spinofenestella* sp., *Hemitrypa* sp. приурочены к интервалам 603,8–562,5 и 459,2–452,5 метров. Отложения представлены известняками мощностью 42,7 и 6,6 метров соответственно [Мезенцева, 2007].

Разрез верхнего подъяруса турне в скважине ВК-44 сложен терригенно-карбонатными породами истинной мощностью около 100 метров.

Преобладает чередование серых, глинистых и изредка массивных известняков [Степанова и др., 2010]. Разнообразные мшанки встречены в интервалах 436,5–449,2, 454,0–466,3 и 497,0–506,4 метра (Рисунок 49) [Степанова и др., 2010; Толоконникова, 2011, 2015в; Tolokonnikova, 2012, 2017]. Кроме них были обнаружены фораминиферы *Radiosphaera basilica* Reitl., *Earlanda moderata* (Malakh.), *E. elegans* (Raus et Reitl.), *Neoseptaglomospiranella* cf. *rauserae* (Dain.), *N.* cf. *quadriloba* (Dain.), *Endothyra* (*Latiendothyra*) *latispiralis*, *Pseudoplanoendothyra* sp., *Plectogyrina* ex. gr. *fomichaensis* (Leb.), а также брахиоподы *Avonia minima* (Tolm.) и *Leptagonia analoga* (Phill.) [Мизенс и др., 2011]. Ассоциация фораминифер позволяет сопоставить вмещающие горные породы со слоями *Spinoendothyra costifera*–*Tuberendothyra tuberculata* верхнего турне Западной Сибири [Решения..., 1999]. Типичными позднетурнейскими фораминиферами, встреченными в интервале 429,5–449,2 метра выступают *Neoseptaglomospiranella*, группа *Pseudoplanoendothyra rotai*, подрод *Mediendothyra*, *Latiendothyra*. Состав микрофауны близок к комплексу фоминского горизонта верхнетурнейского подъяруса Кузбасса: зоны *Endothyra tuberculata*–*Pseudoplanoendothyra* [Бушмина и др., 1984; Степанова и др., 2010].

Большинство видов мшанок, установленных в разрезе скважины ВК-44, характерны для верхней части турне и низов визейского яруса Рудного Алтая, Кузбасса, США, Даралагезского массива Южного Закавказья [Мезенцева 2007; Нехорошев 1953, 1956; Степанова и др., 2010; Тризна, 1958; Толоконникова, 2016б; Ulrich, 1890; Tolokonnikova, 2012]. В рассматриваемом разрезе также встречены виды *Polyporella spininodata* (Ulrich), *Rectifenestella nododorsalis* (Ulrich), *Mackinneyella masscoyana* (Ulrich), которые имеют более широкое географическое распространение и специфичны для верхнетурнейско-нижневизейских отложений не только перечисленных территорий, но и Восточного Забайкалья, Монголии, Узбекистана [Михно, Балакин 1975; Горюнова, Морозова, 1979; Попеко

2000; Палеонтология Монголии, 2003а]. Фрагменты колоний мшанки вида *Rectifenestella bukhtarmensis* (Nekh.) обнаружены в интервалах 497,0–506,4 и 436,5–442,9 метров. Вид известен в верхней части геранкаласинской свиты и армашской свите верхнего турне Даралагезского массива (Южное Закавказье), фоминском горизонте верхнего турне Кузбасса [Нехорошев, 1956; Толоконникова, 2016б]. Указанный таксон может использоваться как индикатор верхнетурнейских отложений.

Фаменско-визейский разрез скважины КУ-1, пробуренной в 80 км к юго-востоку от города Кургана, представляет собой флексуру, разбитую взбросами на шесть разновозрастных блоков [Мизенс и др., 2011; Степанова и др., 2011]. Отложения верхнего турне вскрыты в тектонических блоках III (интервал 1794,0–2050,0 метров) и V (интервал 1318,0–1450,0 метров) [Мизенс и др., 2011; Степанова и др., 2011]. Нерасчлененные отложения турнейского и визейского ярусов вскрыты в нижней части блока VI (1080,1–1098,8 метра) КУ-1. Они представлены глинистыми известняками и спонголитами. Мшанки *Sulcoretopora* cf. *minor* Nekh., *Nikiforovella multipitata* Trizna, *Polyporella radialis* (Ulrich), *Minilya triangularis* (Nekh.), *Triznotrypa ramosa* (Balak.) и *Polypora kiniensis* Nekh. составляют смешанный комплекс турнейских и ранневизейских форм, встречающийся в Казахстане, Кузбассе, Восточном Забайкалье, Монголии и Северной Америке [Горюнова, Морозова 1979; Нехорошев 1953; 1956; Тризна 1958; Ulrich, 1890]. Немногочисленные брахиоподы *Schuchertella* sp., *Rugosochonetes* aff. *illinoisensis taidonensis* Sokolskaja 1962, *Marginatia* sp., *Rhynchopora* aff. *coopensis* (Shumard, 1855), *Unispirifer* sp. indet., *Spirifer* cf. *aschliariki* Simorin, 1941, *Eumetria* cf. *kasachstanica* Simorin 1949 известны в верхней части турне–нижней части визе Центрального Казахстана, Кузбасса [Сарычева и др., 1963; Литвинович и др., 1969].

Блок III сложен глинистыми известняками и известковыми аргиллитами, формирующих толщу истинной мощностью 200–210 метров. В

блоке V истинная мощность глинистых известняков и аргиллитов составляет 20–30 метров [Степанова и др., 2011]. Органические остатки, представленные спикулами губок, криноидеями, мшанками, брахиоподами, гастроподами, водорослями и спорами, хаотично распределены по разрезу. Систематическое разнообразие мшанок из скважины КУ-1 охарактеризовано 13 видами (в том числе три определенных в открытой номенклатуре). Находки фрагментов колоний мшанок приурочены к интервалам 1434,0–1435,5 и 1856,8–1869,3 метров (Рисунок 50) [Толоконникова, 2011, 2014, 2015в; Tolokonnikova, 2012].

Из интервала 1434,0–1435,5 метров блока V определены мшанки *Nicklesopora simulatrix* (Ulrich, 1884), *Klaucena* sp., *Streblotrypa* sp., *Rectifenestella* sp. Представитель никлесопор известен из верхнефаменских отложений формации Shaodong Южного Китая Кузбасса, верхнетурнейских Кузбасса (фоминский горизонт), верхнетурнейских-нижневизейских отложений Монголии, Казахстана и США [Горюнова, Морозова, 1979; Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Ulrich, 1884; Yang et al., 1988].

В интервале 1860,0–1869,3 метра блока III распространены мшанки: *Triznotrypa tenuilignata* (Trizna), *T. uvatica* Tolok. (Таблица X, фиг. 1), *Leptotrypa crista* Troiz. (Таблица VI, фиг. 3), *Crustopora elegans* Tolok. (Таблица VI, фиг. 2), *Eostenopora carbonica* Tolok. (Таблица VIII, фиг. 1), *Taenioductya fenestrata* Nekh., *Nikiforovella tobolensis* Tolok., *Primorella variata* Tolok., *Rhombopora inornata* Yang et al. [Tolokonnikova, 2012; Толоконникова, 2014а, 2015в]. Вид *Triznotrypa tenuilignata* (Trizna) известен в тайдонском горизонте нижнего турне Кузнецкого бассейна, в фаменско-турнейских отложениях Северо-Западного Китая, турнейских отложениях (павловский и ямкунский горизонты) Восточного Забайкалья [Попеко, 2000; Ли, 1999]. В позднесульфидное время на территории Центрального Казахстана существовала *Leptotrypa crista* Troiz. [Троицкая, 1975б].

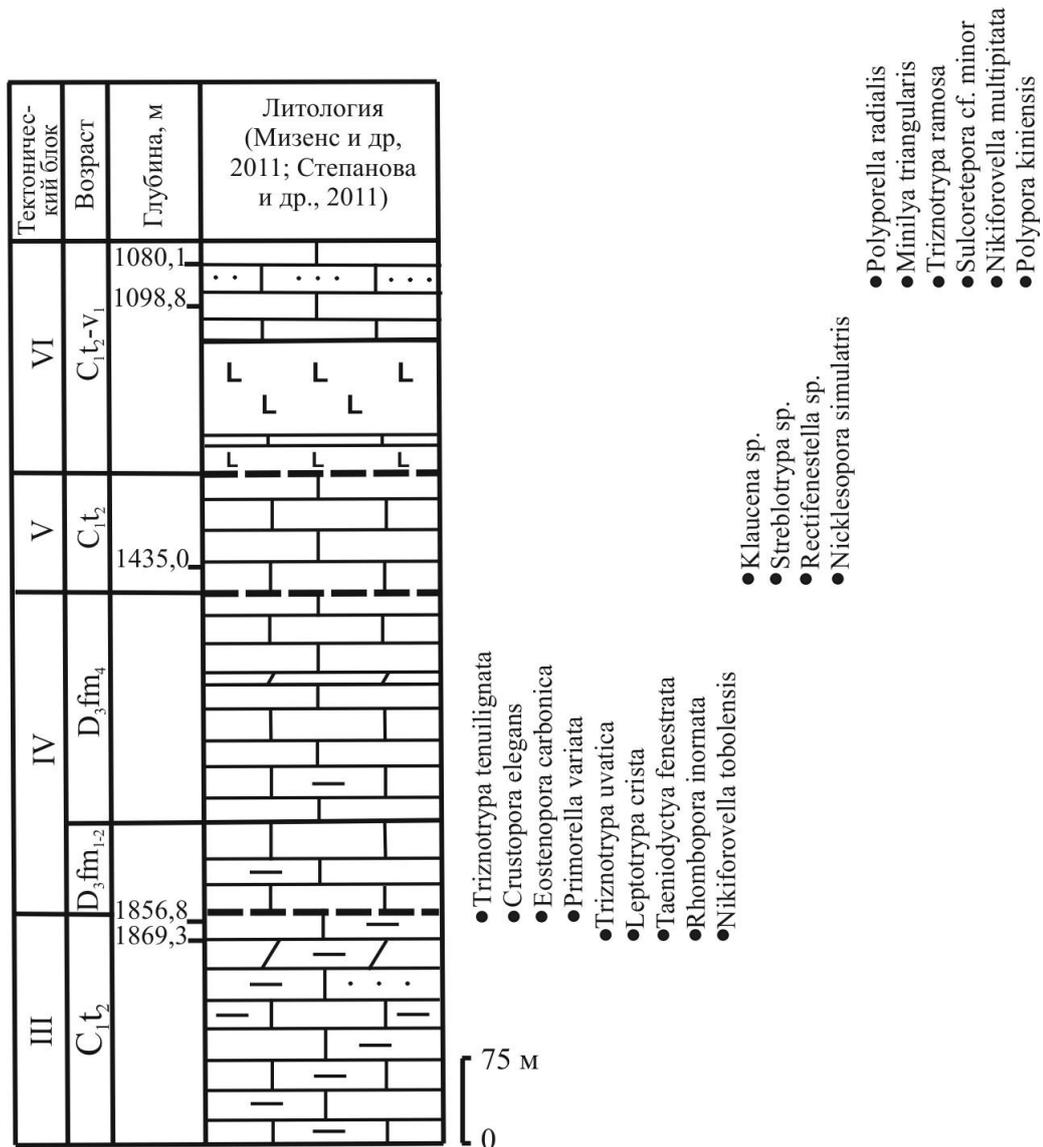


Рисунок 50 – Распространение мшанок в нижнекаменноугольных отложениях, вскрытых скважиной Курган-Успенская 1 [Толоконникова, 2011, 2014а, 2015в; Tolokonnikova, 2012, 2017]. Условные обозначения на рисунке 49

В нижней части разреза блока III встречены фораминиферы *Parathuramminites suleimanovi* (Lip.) и представители Earlanditida, брахиоподы *Mesochorispira grimesi* Hall, *Cleiothyridina kusbassica* Besn. и *Spirifer missouriensis*, известные из отложений верхнего турне Казахстана и Кузбасса [Сарычева и др., 1963; Решение..., 1991]. Брахиоподы *Unispirifer theodorovitshi*, *Tylothyris laminosus*, *Brachythyris suborbicularis* распространены в верхнетурнейских отложениях Урала, Казахстана,

Западной Европы [Наливкин, 1979; Степанова и др., 2011]. Ассоциация фораминифер блока III включает виды группы *Endothyra* (*Latiendothyra*) *latispiralis*, характерные для слоев *Spinoendothyra costifera*–*Tuberendothyra tuberculata* верхней части турнейского яруса Западно-Сибирской плиты. Присутствие в указанных блоках фораминифер *Septabrunsiina krainica* позволяет сопоставить вмещающие их отложения с кизеловским горизонтом Урала и верхами тайдонского-низами фоминского горизонтов Кузбасса [Решения..., 1982; Богуш, 1985; Стратиграфические..., 1993].

#### 5.1.4. Узбекистан, Киргизия

Фрагменты колоний фаменских мшанок довольно обильны в Чаткало-Нарынской зоне западных отрогов Тянь-Шаня, тяготеющих к территориям государств Узбекистана и Киргизии. Характерные мшанковые комплексы использовались при региональных биостратиграфических исследованиях [Поярков, 1969]. В составе комплексов преобладают эндемичные виды космополитных родов.

Косолысайский горизонт нижнего фамена (Рисунок 29) сложен глинистыми, алевритистыми, комковатыми известняками с прослоями песчаников, песчано-глинистых сланцев. Отложения содержат характерные брахиоподы *Cystospirifer verneuili* (Murch.), *C. archiaci* (Murch.), *C. aff. kurban Nal.*, *Plicatifera simplicior* (Whidb.), *Mesoplica meisteri*, *Yunnanellina triaequallis* (Goss.) фораминиферы *Archaesphaera minima* Sul., *A. grandis* Lip., *A. magna* Sul., *Eotuberitina reitlingerae* M.-Maclay, *Cribrosphaeroides simplex* Reitl, *Bisphaera elegans* Viss., мшанки, харовые водоросли [Поярков, 1969]. Брахиоподы характеризуют местную зону группы *Cyrtospirifer archiaci*. Мощность горизонта достигает местами 130 метров [Поярков, 1957].

Раннефаменские мшанки встречены в бассейне р. Сумсар (юго-западная часть Чаткальского хребта, окрестности г. Чонкул), в Присонкулье, Таласском хребте южнее с. Новониколаевка, междуречье Сайрам-Бадам по

Косолы-Саю [Орловский, Поярков, 1962; Поярков, 1969]. Комплекс включает: *Eridotrypella* aff. *intermedia* Fritz, *Anomalotoechus crassus* Orlov., *A. gratus* (Orlov.), *A. dongussaensis* Modz., *A. pojarkovi* Modz., *Schulgina cokuensis* Orlov. msc., *Sch. valentinae* Orlov. msc., *Eostenopora kirgistica* Orlov. msc., *E. horridula* Modz. msc., *Batostomella* sp., *Atactotoechus* sp. и *Eridotrypella* sp. [Орловский, 1961, 1962; Модзалевская, Орловский, 1968]. Стратиграфическое распространение *Anomalotoechus dongussaensis*, *Eostenopora horridula*, *E. kirgistica*, *Eridotrypella* aff. *intermedia* ограничено косолысайским горизонтом, остальные виды известны в перекрывающих отложениях донгузтауского горизонта. Мшанка *Eridotrypella intermedia* впервые обнаружена в верхней части формации *Percha* (конодонтовая зона *expansa*) США [Fritz, 1944].

Донгузтауский горизонт сложен чередованием различных известняков с прослоями мергелей. Мощность варьирует в пределах 70–500 метров [Поярков, 1969]. Характерный комплекс брахиопод представлен: *Camarotoechia omaliusi* (Goss.), *C. zadonica* Nal., *C. turanica* (Rom.), *Yunnanella nalivkini* Rozm., *Cyrtospirifer sulcifer* (Hall et Cl.), *C. communis* Sid. и др. Он установлен для местной брахиоподовой зоны *Camarotoechis turanica*. Отложения охарактеризованы фораминиферами *Archaeosphaera minima* Sul., *A. grandis* Lip., *Bisphaera elegans* Viss., *Parathuramina cushmani* Sul., *Cribrosphaeroides simplex* Reitl., *Eotuberitina reitlingerae* M.-Maclay, *Parathuramina suleimanovi stellata* Lip., *Eovoluntina elementa* Antr., *Tournayella mica* Skvor. *Parastegnammina tenuissima* Pojark., *P. fustisaeformis* Pojark., *P. aequaspatiosa* Pojark., харовыми водорослями *Quasiumbella rotunda* (Byk.) [Поярков, 1969].

Фрагменты колоний мшанок обнаружены в местонахождениях Срединного Тянь-Шаня в долинах рр. Кара-Сай и Таш-Сарай, в юго-западной части Чаткальского хребта (бассейн р. Сумсар, правые притоки р. Кассан, окрестности г. Чонкул), на хр. Ак-Таш по Ташлак-Саю, в верховья сая

Мынгджилкты, на хр. Молдо-Тоо по р. Назарбек [Орловский, 1961; Поярков, 1969]. Комплекс представлен: *Leptotrypella rojarkovi* Orlov., *Eridotrypella? arunctata* Orlov. msc., *Sumsaria crassa* Orlov. msc., *S. gyrata* Orlov. msc., *S. pioneri* Orlov. msc., *Anomalotoechus crassus* (Orlov.), *A. illustris* (Orlov.), *A. doubles* (Orlov.), *A. politus* (Orlov.), *A. gratus* (Orlov.), *A. invasum* Orlov. msc., *A. complexus* (Orlov.), *A. strohiliformis* Orlov. msc., *Schulgina sumsarica* Orlov., *Sch. incrustata* Orlov. msc., *Sch. nesterenkoae* Moroz. var *ramosa* Orlov. msc., *Sch. valentinae* Orlov. msc., *Sch. cokuensis* Orlov. msc., *Sch. sergunkovae* Orlov. msc., *Eostenopora talasensis* Modzalev. msc., *Nicklesopora crassa* Orlov. msc., *N. gyrata* Orlov. msc., *N. recta* Orlov. msc. [Орловский, 1962; Орловский, Поярков, 1962; Поярков, 1969]. Вид *Eostenopora talasensis* распространен в вышележащих отложениях сайрамского горизонта, остальные специфичны только для донгузтауских отложений. За пределами региона мшанка вида *Leptotrypella rojarkovi* известна в нораванкской свите Южного Закавказья, юргинской свите западной части АССО [Лаврентьева, 1985; Tolokonnikova, 2010].

Сайрамский горизонт Чаткало-Нарынской зоны западных отрогов Тянь-Шаня сложен разнообразными известняками (органогенными, глинистыми, алевролитистыми, слабо доломитизированными). Отложения содержат брахиоподы *Cyrtospirifer romanovskii* Nal., *C. sulcifer* (H. et Cl.) var. *tebisica* Nal., *Cyrtospirifer communis* Sid., *C. pamiricus* (Reed), *C. aqailinax* (Rom.), *C. baitalensis kazakhstanica* Rozm., *Yunnanellina karatanensis* Rozm., характеризующих местную брахиоподовую зону *Cyrtospirifer baitalensis kazakhstanica*. Мощность сайрамского горизонта 60–520 метров [Поярков, 1957].

Мшанки были изучены М. Б. Орловским из междуречья Чеманды-Ункур-сая, низовий р. Мынгджилкты, хр. Ак-Таш по Ташлак-Саю, в долинах рек Кара-Сай и Таш-Сарай. Обедненный комплекс представлен: *Anomalotoechus brevisus* (Orlov.) msc., *A. privus* (Orlov.) msc., *Atactotoechus*

*sonculiensis* Orlov., *A. budimircus* Modz. msc, *Schulgina irissuensis* Orlov. msc., *Eostenopora talasensis* Modzal. msc. [Орловский, 1961, 1962].

Самые верхи фамена в Чаткало-Нарынской зоне отнесены к коктерекскому горизонту (местная брахиоподовая зона *Adolfia talassica*). Мшанки в нём не известны. Данные о турнейских мшанках Чаткало-Нарынской зоны западных отрогов Тянь-Шаня в открытых источниках отсутствуют.

### 5.1.5. Монголо-Охотский орогенный пояс

Монголо-Охотский орогенный пояс (МООП) территориально охватывает южные районы Восточной Сибири, Дальнего Востока России и центральную часть Монголии. В пределах России позднедевонско-раннекаменноугольные мшанки известны из Буреинского массива и Монголо-Охотской складчатой системы (Рисунок 51).

Самые поднефаменские мшанки *Monotrypa carbonica* (Tschich. in Nekh.), *Pseudobatostomella longipora* Nekh., *Coelotubulipora irregularis* (Nekh.), *Nikiforovella bytchokensis* Trizna, *Laxifenestella juxtaserratula* (Trizna), *Cyclotrypa arboracea* Nekh., *Fenestella quadrulla* Nakh., *Triznotrypa* sp., *Leptotrypella* sp., *Neotrematopora podunskensis* (Trizna), *Klaucena* sp., *Saffordotaxis* sp. описаны из отложений верхней части яковлевской свиты и нижней части нижней толщи аргалейской свиты [Попеко, 2000, 2002], относящиеся к котихинскому горизонту [Котляр и др., 1990; Котляр, Попеко, 1995; Решения..., 1995]. Мощность горизонта достигает 200 метров.

Последовательные отложения девона и карбона установлены в бассейне р. Газимур и на левом берегу р. Онон (хр. Аргалей, Буреинский массив). Это в МООП единственная территория, где образования девонской и каменноугольной систем не разобщены. В водоразделе рр. Котихи и Быстрой (бассейн р. Газимур) верхнему девону отвечает яковлевская свита.

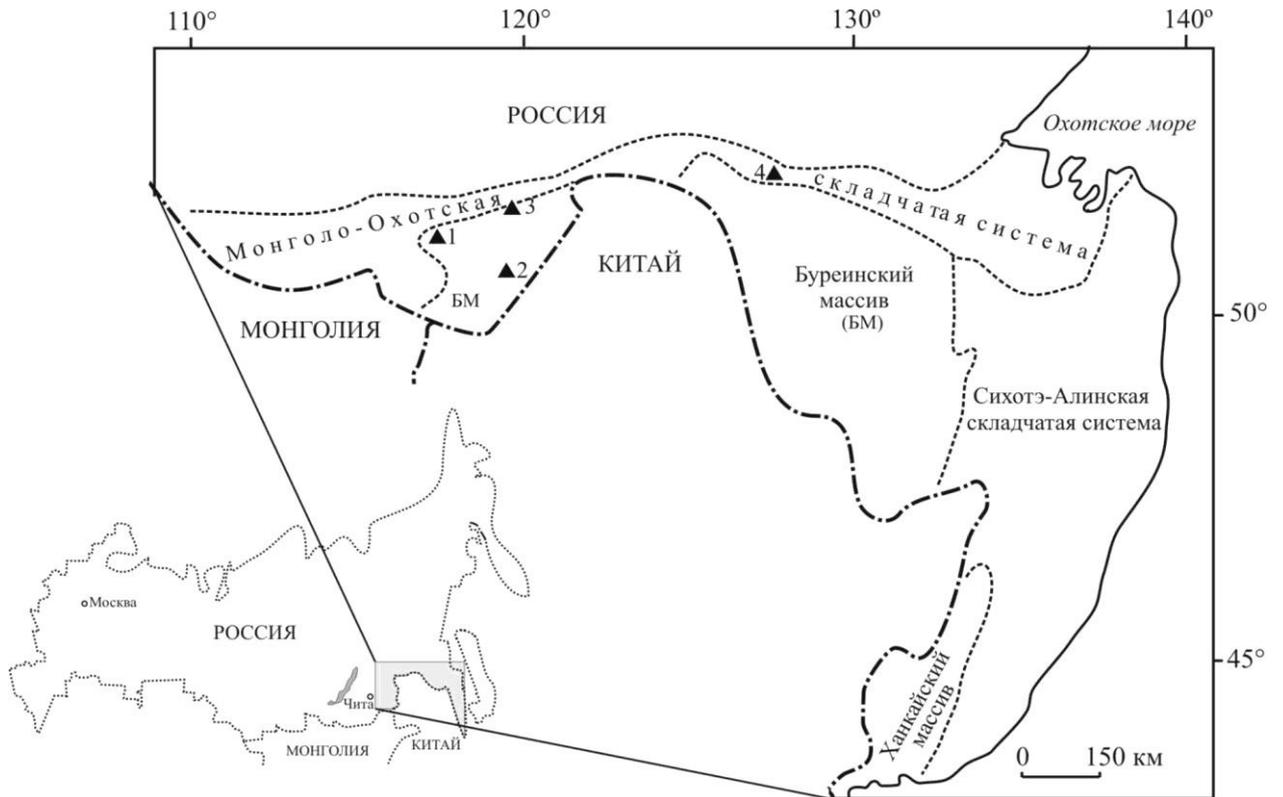


Рисунок 51 – Схема местонахождений позднефаменско-турнейских мшанок в МООП: 1 – в районе Цугуловского Дацана на левом берегу р. Онон, 2 – в водоразделе рр. Котики и Быстрой, 3 – в водоразделе рр. Средняя и Малая Кулинды, 4 – в Ольдонском прогибе [составлено по Решения..., 1995; Попеко, 2000]

Она сложена разномерными песчаниками с прослоями органогенных и песчаных известняков, алевролитов. Мощность достигает 200 метров.

Верхняя часть яковлевской свиты палеонтологически охарактеризована брахиоподами: *Avonia inflata* (Sok.), *Camarotoechia asiatica* Sok., *Sphenospira julii* (Dehee), *Semiproductus tykhtensis* Sar., *Retzia tykhtensis* Besn., *Prospira platynota* (Well.), *Tenticospirifer dobroljubovae* Besn., мшанками (Попеко, 2000, 2002). Верхи яковлевской свиты по криноидеям соответствуют биозоне *Platycrinites? subtuberosus*, содержащей смешанные девонско-каменноугольные таксоны [Kurilenko. Kulkov, 2008]. В левобережье р. Онон в районе Цугуловского Дацана (хр. Аргалей) аргалейская свита

позднефаменского-ранневизейского возраста делится на две толщи общей мощностью 800 метров. Нижняя толща свиты фаменского возраста сложена кремнистыми алевролитами, известково-глинистыми сланцами с маломощными прослоями песчаников. В низах нижней толщи найдены брахиоподы *Cyrtospirifer ivanovae* Besn., *Tenticospirifer dobroljubovae* Besn., *Sphenospira julii* (Dehee), мшанки. По брахиоподам котихинский горизонт коррелируется с топкинским горизонтом западной части АССО [Попеко, 2000].

Большая часть видов котихинского мшанкового комплекса известна в топкинских отложениях западной части АССО [Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Толоконникова, 2008; Tolokonnikova, 2017]. Виды *Cyclotrypa arboracea* Nekh., *Coelotubulipora irregularis* (Nekh.) установлены в верхнефаменских отложениях Казахстана [Нехорошев, 1977; Троицкая, 1975a], представитель рода *Cyclotrypa* обнаружен также в аршакиабюрской свите Даралагезского массива [Толоконникова, 2016a].

Нижнему подъярису турне в МООП соответствует павловский горизонт [Котляр, Попеко, 1995]. Совместно с ямкунским горизонтом (верхнее турне) и кулиндинским горизонтом (нижнее визе) он объединен в газимуровский надгоризонт [Решения..., 1995]. Общая мощность газимуровского надгоризонта достигает 800–1000 метров. Павловский горизонт сложен терригенно-карбонатными отложениями с примесью вулканического материала (песчаниками, алевролитами, гравелитами, сланцами, преимущественно органогенными известняками, туфами), мощность которых варьирует в регионе в пределах 180–250 метров [Попеко, 2000]. Данные о раннекаменноугольных конодонтах описываемого региона не известны, что не позволяет провести по этой группе фоссилей межрегиональную корреляцию [Решения..., 1995].

Наиболее распространенными окаменелостями в павловских отложениях являются: брахиоподы *Leptagonia analoga*, *Plicochonetes*

*glenparkensis*, *Sentosia nummularis*, *Camarotoechia davidsoni*, *Prospira platynota*, *Torynifer cooperensis*, криноидеи *Bicostulatocrinus circumvallatus* (Yelt.), *Pentaridica pulcher* Yelt., *Platycrinites? subtuberosus* Stuk., *Ungulicrinus unguiformis* Kuril., мшанки. Палинокомплекс представлен *Punctatisporites grabratus* Lub., *Dictyotriletes rotundatus* (Naum.) Kedo, *Leiotriletes inermis* (Waltz) Naum., *Vallatisporites ciliaris* (Lub.) Osch. [Решения..., 1995; Попеко, 2000].

Разнообразный комплекс мшанок описан из верхов нижней толщи аргалейской свиты (левобережье р. Онон в районе Цугуловского Дацана). Согласно схеме структурно-формационного районирования аргалейская свита распространена в Аргалейском районе Аргунской зоны Буреинского массива. В бассейне р. Газимур (водораздел рек Котиха и Быстрая), на водоразделе рек Средняя и Большая Кулинды мшанки известны из нижней части газимуровской свиты турнейско-ранневизейского возраста. Газимуровская свита развита в одноименном районе Аргунской зоны. Кроме этого обедненный комплекс мшанок определен из нижней подсвиты типаринской свиты (позднефаменско?-турнейского возраста), распространенной в Гагско-Сагайском районе Верхнеамурской зоны Монголо-Охотской складчатой системы. Всего в павловском комплексе насчитывается 39 видов мшанок [Попеко, 2000, 2002]. Анализ их стратиграфического распространения позволил расчленить отложения на три зоны (снизу вверх): *Qudrisemicoscinium intermedium-Arborocladia argolensis*, *Pseudobatostomella minima*, *Fenestella zabaikalica* (Рисунок 52) [Попеко, 1995, 2000, 2002].

В основании павловского горизонта прослеживается зона *Qudrisemicoscinium intermedium-Arborocladia argolensis* [Попеко, 1995, 2000, 2002], в составе которой 21 вид. Только в этой зоне кроме видов-индексов распространены мшанки: *Leioclema tubulosa* Nekh., *Tabulipora incrustans* Nekh., *Ulrichotrypella glabra* (Nekh.), *Parafenestralia bukhtarmensis* (Nekh.),

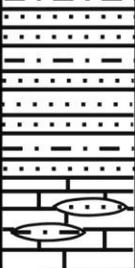
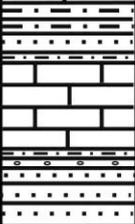
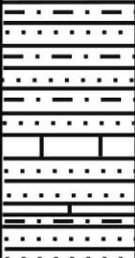
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт [Решения..., 1995]	Мшанковые зоны [Попеко, 1995, 2000]	Литология [Попеко, 2000]	Мощность, м	Характерный комплекс [Нехорошев, 1956, 1960; Попеко, 2000]
Каменноугольная	Миссисипий	Турнейский	Верхний	Ямкунский	Polypora zvonkovae		500-800	Polypora zvonkovae, Rhombopora floriformis, R. binodata, Sulcoretepora curvata, Stenopora zabaycalica
								Fenestella zabaikalica, Klaucena aculeus
			Нижний	Павловский	Pseudobatosomella minima		Ulrichotrypella nekhoroschevi, Nikiforovella kasakhstanica, Pseudobatosomella minima	
					Qudrisemicoscium intermedium-Arborocladia argolensis		Qudrisemicoscium intermedium, Arborocladia argolensis, Leioclema tubulosa, Tabulipora incrustans, Ulrichotrypella glabra, Parafenestralia bukhtarmensis, Anastomopora ovalifenestra, Flexifenestella taidonica	
Девонская	Верхний	Фаменский	Самый верхний	Котихинский	не установлена		200-300	Pseudobatosomella longipora, Nikiforovella bytchokensis, Monotrypa carbonica, Laxifenestella juxtaserratula, Coelotubulipora irregularis, Neotrematopora podunskensis

Рисунок 52 – Расчленение верхнефаменско-верхнетурнейских отложений МООП по мшанкам

*Anastomopora ovalifenestra* Nekh., *Flexifenestella taidonica* (Nekh.). Остальные таксоны переходят в вышележащие отложения.

Зона *Pseudobatosomella minima* охватывает среднюю часть павловского горизонта. В ней известно 16 видов, из которых семь общие с мшанковым комплексом зоны *Qudrisemicoscium intermedium-Arborocladia argolensis*. Специфичными для зоны *Pseudobatosomella minima* выступают следующие формы: *Ulrichotrypella nekhoroschevi* Попеко, *Nikiforovella kasakhstanica* Nekh., *Pseudobatosomella minima* (Nekh.). Четыре мшанки, появившиеся в

среднепавловское время, прослеживаются в вышележащей зоне *Fenestella zabaikalica*.

Верхнюю часть павловского горизонта характеризует комплекс мшанок из 22 видов (мшанковая зона *Fenestella zabaikalica*). Два вида *Fenestella zabaikalica* Popesco и *Klaucena aculeus* Trizna обнаружены только в этой ассоциации. Шесть мшанок *Mediapora ex.gr. fragilis* Tr., *Rectifenestella rudis* (Ulrich), *Rectifenestella multispinosa* (Ulrich), *Minilya kulindina* (Popesco), *Hemitrypa proutana* Ulrich, *Penniretepora ex. gr. subangulata* Ulrich встречаются и в верхнетурнейских отложениях региона. Остальные виды переходят из нижележащих отложений.

В целом характерными мшанками для нижнего турне Восточного Забайкалья выступают *Leioclema tubulosa* Nekh., *Raissiella tabulata* (Nekh.), *Tabulipora incrustans* Nekh., *Pseudobatostomella minima* (Nekh.), *Ulrichotrypella glabra* (Nekh.), *Neoreteporina altaica* (Nekh.), *Nikiforovella alternata* Nekh., *Klaucena aculeus* Tr., *Fenestella zabaikalica* Popesco, *Qudrisemicoscium intermedium* (Nekh.), *Arborocladia argolensis* Popesco, *Anastomopora ovalifenestra* Nekh., *Flexifenestella taidonica* (Nekh.) и *Hemitrypella altaica* Nekh. Большая часть раннетурнейских видов МООП известна в турнейско-визейских отложениях Казахстана, западной части АССО [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Tolokonnikova, 2017]. Вид *Pseudobatostomella minima* распространен в тайдонском горизонте западной части АССО, нижней части геранкаласинской свиты Южного Закавказья, нижней части урмугтейуульской свиты Монголии [Нехорошев, 1956; Ариунчимэг, 2010; Толоконникова, 2016б]. Мшанка *Triznotrypa tenuilignata* характерна для турнейских отложений описываемого региона, западной части АССО, юго-западной части Западной Сибири, верхнефаменских отложений Северо-Западного Китая [Тризна, 1958; Толоконникова, 2014; Ли, 1999]. Виды *Rectifenestella rudis*, *Rectifenestella multispinosa*, *Hemitrypa proutana*, *Polyporella spininodata*, *Laxifenestella exigua* являются космополитами,

известными в турне-визейских отложениях многих регионов мира (Южный Китай, Русская платформа, Узбекистан, Намьюро-Динантский бассейн) [Шульга-Нестеренко, 1951, 1955; Михно, Балакин, 1975; Lu, 1999; Tolokonnikova et al., 2015b; Ernst et al., 2017].

Верхнему подъярису турне в МООП соответствует ямкунский горизонт – средняя часть газимуровского надгоризонта [Котляр, Попеко, 1995]. Горизонт представлен алевролитами, песчаниками, туфопесчаниками, известняками (чаще органогенными). Выделение в разрезе происходит по смене фаунистических комплексов. Мощность ямкунских отложений в стратотипе на водоразделе рр. Средней и Малой Кулинда достигает 100 метров. Наиболее распространенными брахиоподами в ямкунских отложениях являются: *Rugosochonetes hardrensis* Phill., *Avonia minima* Tolm., *Samarotoechia tersiensis* Sok., *Syringothyris textus* и *Spirifer karagandae* Sim.

Мшанки ямкунского возраста описаны из средних частей газимурозаводской, аргалейской и типаринской свит [Нехорошев, 1956; Попеко, 2000]. Фрагменты их колоний встречены в тех же местонахождениях, из которых известны раннетурнейские комплексы. Мшанки представлены видами широкого географического распространения, характерными для верхнетурнейских-нижневизейских отложений Казахстана, западной части АССО, США: *Rectifenestella cesteriensiformis* (Nekh.), *R. tenax* (Ulrich), *R. nododorsalis* (Ulrich), *Laxifenestella serratula* (Ulrich), *Rhombopora simplex* Trizna, *Hemitrypa burulica* Nikif. и др. [Никифорова, 1926, 1948; Нехорошев, 1953, 1956; Тризна, 1958; Ulrich, 1890; Попеко, 2000]. Ямкунский комплекс мшанок насчитывается 29 видов, в том числе пять форм, определенных в открытой номенклатуре [Нехорошев, 1956; Попеко, 2000]. По мшанкам ямкунскому горизонту соответствует зона *Polypora zvonkovaе* [Попеко, 1995, 2000, 2002]. Только в обозначенной зоне встречаются кроме вида-индекса *Rhombopora floriformis*, *R. binodata*, *Sulcoretopora curvata*, *Stenopora zabaycalica*, *Mediapora* ex. gr. *rhombicellata*,

*Stenophragmidium* ex. gr. *verchotomicum*. Пять форм мшанковой ассоциации переходят в визейские отложения, остальная часть известна в подстилающих отложениях.

### 5.1.6. Монголия

Ранне- и среднефаменские мшанки Монголии не установлены. Представители исследуемой группы беспозвоночных найдены в отложениях самнуурулинской свиты верхнего фамена, параллелизуемых со слоями Этрэн Арденно-Рейнского бассейна, на юго-западе страны (Баруунхурайская структурно-формационная зона) [Ариунчимэг, 2000]. Мощность свиты в стратотипе около г. Самнуур достигает 450 метров. Свита сложена чередующимися пачками песчаников, алевролитов, гравелитов, сланцев, известняков и туффитов [Kido et al., 2013]. В алевролитах средней части самнуурулинской свиты обнаружены конодонты *Polygnathus communis* Branson et Mehl, *Bispathodus stabilis* (Brans. et Mehl), брахиопода *Cyrtospirifer ivanovae* Besnosova, фораминифера *Quasiendothyra dentata* Durkina, мшанки [Ариунчимэг, 2010; Kido et al., 2013].

Самнуурулинский мшанковый комплекс содержит 12 видов: *Pseudonematopora hextolgayensis* (Xia), *Cyclotrypa gigantea* Nekh., *C. tubuliformis* Nekh., *Cheilotrypa subtilis* Nekh., *Neotrematopora baitagensis* Ariun., *Intrapora lanceolata* Nekh., *Clausotrypa cellaris* (Xia), *Minilya nurensis* (Nekh.), *Spinofenestella* sp., *Streblotrypella* sp., *Nikiforovella* sp., *Unitrypa* sp. Он характеризует мшанковые слои с *Intrapora lanceolata* [Ариунчимэг, 2010]. Самнуурулинский комплекс содержит общие виды с ассоциациями мшанок верхней части сульфидерового, симоринского, кассинского и русаковского горизонтов Казахстана, пихтовской и тарханской свит Рудного Алтая [Нехорошев, 1956, 1977]. В разновозрастных фаменских отложениях (стандартные конодонтовые зоны *triangularis*, *crepida*, *postera*, *expansa*) Северо-Западного Китая установлено несколько общих таксонов [Xia, 1997].

Турнейские отложения Монголии расчленены на три свиты (снизу вверх): барлаггольскую, урмугтейуульскую и багабаянуульскую (Рисунок 29). Каждая из них отличается определенными комплексами мшанок, соответствующими мшанковым слоям.

В основании карбона выделен барлаггольский комплекс, характеризующий мшанковый слой с *Nematorora afgana* [Ариунчимэг, 2010]. Комплекс специфичен для барлаггольской свиты, распространенной в восточной части северо-баруунхурайской подзоны Баруунхурайской структурно-формационной зоны. В составе свиты выделяются андезит-базальтовая, кремнистая, андезит-дацитовая и туфо-кремнистая пачки, общей мощностью 1600–2000 метров. Мшанки *Clausotrypa costatiformis* (Ariun.), *Nematorora afgana* (Term., Term.), *Pseudonematorora turkestanica* (Nikif.), *Streblotrypella* cf. *major* Ulrich, *Nikiforovella* sp., *Primorella* sp., *Spinofenestella* sp., *Fenestella* sp., *Penniretepora* sp. обнаружены в известковистых песчаниках слоя № 5 разреза юго-западного склона г.Харбоом (в 8 км к северу от родника Увчуу). Виды *Clausotrypa costatiformis*, *Nematorora afgana* найдены еще в дэлийнхаринской подзоне Гобиалтайской структурно-формационной зоны совместно с брахиоподами рода *Parallelora* в 2,5 км к юго-юго-западу от кол. Борной-шинэ-ус [Ариунчимэг, 2005, 2010].

Тарятский комплекс мшанок, соответствующий слоям с *Pseudobatostomella minima*, характеризует нижнюю часть урмугтейуульской свиты [Ариунчимэг, 2010]. В Тарятском прогибе Северной Монголии мшанки *Pseudobatostomella minima* Nekh., *Laxifenestella serratula* (Ulrich) встречены в песчанистых известняках бассейна р. Чулуут. Представитель рода *Pseudobatostomella* известен в павловском горизонте Восточного Забайкалья, тайдонском горизонте западной части АССО и нижней части геранкаласинской свиты Даралагезского массива [Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Толоконникова, 2016б].

Большинство видов барлаггольского и тарянского комплексов нижнего турне обладают широким интервалом географического и стратиграфического распространения. Помимо Монголии, они известны в турне-визейских отложениях Казахстана, Узбекистана, западной части АССО, Афганистана [Никифорова, 1948; Нехорошев, 1956; Троицкая, 1975б; Михно, Балакин, 1975; Termier, Termier, 1971].

Багабаянуульский комплекс мшанок позднего турне характеризует слои с *Rhombopora simplex* [Ариунчимэг, 2010]. Он содержит 39 видов, большая часть которых распространена в турнейско-визейских отложениях Монголии [Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг, Морозова, 1992; Ариунчимэг, 1995, 2005; Палеонтология Монголии, 2003а], западной части АССО [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958], Казахстана [Никифорова, 1948, 1950; Нехорошев, 1953], Узбекистана [Михно, Балакин, 1975], юго-западной части Западно-Сибирской платформы [Tolokonnikova, 2012], Японии и Австралии [Crockford, 1947; Sakagami, 1964].

В хребте Бага Номгон Южногобийской структурно-формационной зоны встречены мшанки *Coelotubulipora intervacara* (Trizna), *Paranicklesopora collatata* (Gor., Moroz.), *Klaucena aculeus* Trizna, *Rhombopora binodata* Trizna, *R. perpera* Trizna, *R. simplex* Trizna, *Nicklesopora tersiensis* (Nekh.), *Streblotrypa strabona* Trizna, *Megacanthoporina* sp., *Laxifenestella* sp., *Rectifenestella* sp., *Polyporella* sp., *Saffordotaxis* sp., *Fistulamina* sp. Фрагменты колоний приурочены к линзам известняков в туфово-терригенной пачке, сложенной чередованием мелко-среднезернистых массивных и слоистых песчаников, алевролитов, андезито-дацитовых литокристаллокластических и литокластических туфов, туфопесчаников.

В разрезе г. Бага баян уул Гобиалтайской структурно-формационной зоны багабаянуульский комплекс мшанок представлен следующими видами: *Fistulipora sana* Trizna, *Fistulamina* sp., *Sulcoretopora nurensis* Nekh., *Fenestella pseudoirregularis* Nekh., *Exfenestella ignota* Gor., Moroz., *Rhombopora simplex*

Trizna, *Rh.binodata* Trizna, *Nikiforovella novella* Ariun., *Klaucena aculeus* Trizna, *Primorella* sp., *Megacanthoporina composita* Moroz., *Rectifenestella nododorsalis* (Ulrich), *R. analoga* Nekh., *Polypora bukhtarmensisiformis* Nekh., *Mackinneyella multipora* (Nikif.), *P.chesteriensis* Ulrich, *Polyporella krutikhensis* (Nekh.) и *Meekorora* sp. [Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг, 2005, 2010].

В Мандалобинском массиве Гобиалтайской структурно-формационной зоны мшанки известны в разрезе талынской свиты позднеурнейско-визейского возраста, в 3,5 км к юго-востоку от г. Талын хар. Талынская свита подразделяется на три толщи и сложена алевролитами, известняками, глинистыми сланцами, песчаниками. Средняя карбонатная толща содержит криноидеи: *Mediocrinus* sp., *Pandocrinus* sp., мшанки: *Fistulammina inornata* Crock., *Sulcoretopora nurensis* Nekh., *Streblasporora antiqua* Sakagami, *Fistulipora* sp., *Sulcoretopora* sp., *Hemitrypa* sp., *Polyporella* sp. и брахиоподы: *Grandispirifer mylkensis*, *Spirifer aschliarii*, *Rugosochonetes* cf. *nalivkini*, *Cleiothyridina* sp.

### 5.1.7. Китай

В Китае фаменско-турнейскими мшанками охарактеризованы северо-западная (Синьцзян-Уйгурский автономный район, Xinjian) и южная части государства (провинция Хунан, Hunan). Далее обе части будут рассмотрены по отдельности из-за существенных различий в составе мшанковых комплексов и степени изученности.

#### 5.1.7.1. Северо-Западный Китай

В Синьцзян-Уйгурском автономном районе мшанки известны только из фаменских разрезов формации Хонгалеленг (*Hongguleleng*) (Рисунок 29).

Отложения формации Хонгалеленг франско-фаменского возраста (конодонтовые зоны *linguiformis-praesulcata*) представлены мелководными фациями, сложенными биокластовыми глинистыми известняками, мергелями

с прослоями известковистых сланцев [Zhao, 1986; Chen et al., 2009; Suttner et al., 2014; Ma et al., 2017]. По данным разных исследователей мощность формации варьирует от 97 до 700 м [Ma et al., 2009; Suttner et al., 2014]. Органические остатки разнообразные и обильные: конодонты, мшанки, брахиоподы, кораллы, криноидеи, трилобиты, споры, аммоноидеи и ихтиофауна [Suttner et al., 2014; Zong et al., 2015]. Фрагменты колоний мшанок встречены в разрезах Болонгар (Bolonggur=Bulongguoer) и Эрегенарен (Eregennaren), расположенных в окрестностях г. Хокстолгай (Hoxtolgay).

Несколько выше основания формации установлено два раннефаменских комплекса мшанок. Первый комплекс распространен в отложениях, коррелируемых со стандартными конодонтовыми зонами *early triangularis-early crepida* [Xia, 1997]. В нем насчитывается 13 видов, в том числе *Intraporella aperiflorina* Xia, *Nicklesopora famenniensis* (Nekh.), *N. sexagula* Troiz., переходящие из верхнефранских отложений. Только в этом комплексе присутствуют *Tabuliporella similivirgatus* Xia, *Saffordotaxis junggarensis* Xia, *Spinofenestella tshingizica* (Troiz.), *Laxifenestella tichomirovi* (Troiz.), *Minilya berkarensis* (Troiz.). Четыре вида (*Tabuliporella tarbagataicus* (Troiz.), *T. brevisseptus* Xia, *Intraporella similitaeniola* Xia, *Minilya alticarininodialis* Xia) объединяют описываемый комплекс и второй раннефаменский комплекс из отложений конодонтовой зоны *middle crepida* по данным Feng-Sheng Xia [1997]. Мшанка *Intraporella lanceolata* (Nekh.) в Северо-Западном Китае обладает длительным интервалом стратиграфического распространения (верхний фран-верхний фамен).

Во втором раннефаменском комплексе мшанок формации Хонгалеленг (конодонтовая зона *middle crepida*) определено 22 вида. Вид *Clausotrypa cellaris* (Xia) распространен в более молодых отложениях региона, коррелируемых по конодонтам с зонами *late crepida-late postera*. Для 17 видов мшанок (*Rectifenestella praerudis* (Troiz.), *Spinofenestella normalis* (Troiz.),

*Minilya nurensis* (Nekh.), *Pseudonematorpora hextolgayensis* (Xia), *Bactropora hextolgayensis* Xia, *Intrapora taeniola* Troiz., *I. triangularis* Xia, *Neotrematorpora inspinosa* Xia, *Tabuliporella virgatus* (Troiz.), *T. inspinosa* Xia, *T. bulonggurensis* Xia, *Cyclotrypa gigantea* Nekh., *Fistuliramus eregennarenensis* Xia, *Cheilotrypa primacylindilla* Xia, *Fistulipora vassinensis* Moroz., *Fistulipora paricella* Xia, *F. lunuliformis* Xia) стратиграфический интервал распространения ограничен лишь конодонтовой зоной middle crepida.

В составе обоих раннефаменных комплексов Северо-Западного Китая присутствуют таксоны, описанные из ранне- и позднесульциферовой (42% от общего количества видов) симоринской (*Nicklesopora sexagula* Troiz.) и мейстеровской (*Spinofenestella normalis* (Troiz.) ассоциаций Казахстана [Троицкая, 1970, 1975б; Нехорошев, 1977]. Вид *Fistulipora vassinensis* Moroz. известен в нижнефранских отложениях Кузнецкого бассейна (Морозова, 1961). Мшанки видов *Pseudonematorpora hextolgayensis* (Xia) и *Clausotrypa cellaris* (Xia) обнаружены в отложениях самнуурулинской свиты Монголии [Ариунчимэг, 2000].

В разрезе Эрегенарен (Eregennaren) в интервале стандартных конодонтовых зон late crepida–late postera (нижний-верхний фамен) установлено присутствие пяти видов мшанок: *Clausotrypa cellaris* (Xia), *Intrapora lanceolata* (Nekh), *Rectifenestella crassimuralis* (Troiz.), *R. rengarteni* (Troiz.), *Rarifenestella octoformis* Xia [Xia, 1997]. Согласно F.S. Xia [1997] данный комплекс мшанок характеризовал отложения формации Эрегенарен (Eregennaren). По мнению T.J. Sutter et al. [2014] отложения параллелизуются с верхней частью формации Хонгалеленг и нижней частью формации Хебукех (Hebukehe). В настоящее время формация Хебукех рассматривается как синоним формации Хонгалеленг [Ma et al., 2013, 2017; Zong, Gong, 2019].

Позднефаменные мшанки *Cyclotrypa tubuliformis* Nekh., *Nicklesopora graciosa* Troiz., *Intrapora lanceolata* Nekh. обнаружены в органогенных, глинистых известняках, мадстоунах в разрезе Хебукех (Hebukehe) на уровне

конодонтовой зоны *expansa* [Xia, 1997]. Присутствие 27 видов мшанок, брахиопод *Rhynchopora triznae*, *Syringothyris curzoni*, *Ectochoristites arentus*, *Cystospirifer chaoi*, *Rugaria aff. indica*, конодонтов *Icriodus cornutus* установлено в самой верхней части формации Хонгалеленг [Lu, 1999]. Находки фрагментов колоний мшанок приурочены к прослоям темно-серых глинистых известняков в разрезах около г. Хокстолгай: на Шебелсмит Хил (*Shebelsmeat Hill*), Селканюквалобозенг Хил (*Selkunyubolozheng Hill*) и в восточном борту р. Хебукех во впадине Лонгкау (*Longkou*). Мшанковый комплекс представлен: *Fistulipora praetubulosa* Lu, *Cyclotrypa tubuliformis* Nekh., *Cheilotrypa irregularis* Lu, *Cystiramus junggarensis* Lu, *Eodyscritella lamellosa* Lu, *Leioclema tubulosa* Nekh., *Triznotrypa tenuilignata* (Trizna), *Tabulipora pessasica* Trizna, *Intrapora sinensis* Lu, *I. xinjiangensis* Lu, *I. lanceolata* (Nekh), *Rhombopora hoxtolgayensis* Lu, *Rh. prima* Lu, *Nicklesopora graciosa* Troiz., *Klaucena (Spira) multipora* Lu, *Junggarotrypa gratiosa* Lu, *J. lepida* Lu, *Streblotrypella? tenuispira* Lu, *Streblotrypella strabona* Trizna, *Nikiforovella? verellaformis* Lu, *Artchedella elegans* Lu, *Clausotrypa lineata* Lu, *Hemitrypa devonica* Lu, *Fenestella bipunctata* Nekh., *Flexifenestella reterporoides* (Nekh.), *Rectifenestella rudis* (Ulrich), *Pennireteropora heishanensis* Lu. Только вид *Intrapora lanceolata* (Nekh.) известен в подстилающих отложениях, остальные таксоны характерны в Северо-Западном Китае для верхов фамена. Общие виды установлены с мшанковыми ассоциациями верхнего фамена-нижнего турне Кузнецкого бассейна, Казахстана, юго-западной части западно-Сибирской платформы [Нехорошев, 1956; Трizza, 1958; Троицкая, 1968; Толоконникова, 2012в; Lu, 1999].

#### 5.1.7.2. Южный Китай

На юге Китая в центральной части провинции Хунан (*Hunan*) ранне- и среднефаменские мшанки известны из отложений формаций Ксикуангшан (*Xikuangshan*) (Рисунок 29) в разрезах Ксинтиан (*Xintian*), Лингдинг

(Lingling), Шаодонг (Shaodong), Лианюан (Lianyuan) и Лонгхай (Longhui) [Yang et al., 1988]. Отложения формации мощностью около 600 метров представлены терригенной кластикой с чередованием мергелей и нодулярных известняков. Биостратиграфическое расчленение разреза проведено по нескольким группам окаменелостей.

Китайскими исследователями [Yang et al., 1988] предложено разделение формации Ксикуангшан на две мшанковые зоны (снизу вверх): *Loxophragma multiseptatum*–*Sinoatactotoechus hunanensis* и *Schulgina punctata*–*Rhombopora biseptata*. Зона *Loxophragma multiseptatum*–*Sinoatactotoechus hunanensis* отвечает нижнему фамену и коррелируется с местной конодонтовой зоной *Palmatolepis rhomboids*–*P. quadrantinodosa*, низами местной брахиоподовой зоны *Yunnanella grandis*–*Tenticospirifer gortani* и зоной *Yunnanellina hanburyi*–*Cyrtiopsis davidsoni*. Конодонты *Palmatolepis quadrantinodosa* распространены в слоях с брахиоподами *Yunnanella grandis*–*Tenticospirifer gortani*. Мшанковый комплекс из зоны *Loxophragma multiseptatum*–*Sinoatactotoechus hunanensis* содержит 28 абсолютно эндемичных видов.

Комплекс среднефаменских мшанок в составе 12 видов описан из верхней части формации Ксикуангшан [Yang et al., 1988]. Он соответствует мшанковой зоне *Schulgina punctata*–*Rhombopora biseptata*. Объем этой зоны совпадает с местными зонами: конодонтов *Polygnathus nodocostatus*, брахиопод *Yunnanella supersynplicata*–*Tenticospirifer triplisinosus*. Только один вид *Schulgina devonica* (Nekh.) описан из верхнефаменских отложений западной части АССО [Нехорошев, 1948а], остальные – эндемики провинции Хунан.

Присутствие позднефаменских мшанок установлено в отложениях формаций Шаодонг (Shaodong) и Менгкангао (Mengkungao) [Yang et al., 1988]. По современным представлениям они соответствуют конодонтовым

зонам middle expansa–middle praesulcata [Hance et al., 1993, устное сообщение Wenkun Qie, 2015].

Шаодонгские мшанки обнаружены в разрезах Вангчонг (Wangchong), Льюджиачонг (Liujiachong) и Лонгхай (Longhui) [Yang et al., 1988]. Формация Шаодонг сложена глинистыми известняками с прослоями песчаников и сланцев [Yoh, Hou, 1962; Hou, 1965] мощностью около 200 метров [Shao et al., 2011]. В ней установлены две мшанковые зоны (снизу вверх): *Europora similomesoporis*–*E. peculiaris*, *Nicklesopora simulatrix*–*Coelotubulipora oblique* [Yang et al., 1988]. Комплекс зоны *Europora similomesoporis*–*E. peculiaris* насчитывает шесть видов, из которых *Fenestella equinodata* Nekh. распространена в визейских отложениях Рудного Алтая [Нехорошев, 1956], остальные – местные формы. Для этой мшанковой зоны характерны кораллы из местной коралловой зоны *Ceriphyllum elegantum*, конодонты *Polygnathus semicostatus*, *Icriodus costatus*, *Bispathodus aculeatus aculeatus* [Wang, Zigler, 1982].

Для мшанковой зоны *Nicklesopora simulatrix*–*Coelotubulipora oblique* характерно 11 видов, в том числе два переходящие из предшествующей зоны. Виды *Nicklesopora simulatrix* (Ulrich) и *Rectifenestella kalbensis* (Nekh.) характерны для турне-визейских отложений Монголии, юго-западной части Западно-Сибирской платформы, западной части АССО [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Горюнова, Морозова, 1979; Tolokonnikova, 2012]. Остальные формы – эндемики Южного Китая. Обозначенная мшанковая зона совпадает с коралловой зоной *Caninia dorlodoti* [Wu et al., 1981; Yang et al., 1988]. В этом же интервале известны конодонты *Bispathodus aculeatus plumulus*, *Clydagnathus cavusformis*, *Polygnathus communis communis* и фораминиферы *Septotournayella rauserae*, *Septaglomospiranella complanata*, *Glomospiranella rare*, *Vicinesphaera* sp., *Asterosphaera* sp. По ним отложения коррелируются с Tn1a Намюро-Динантского бассейна Бельгии. В отложениях формации Шаодонг встречены брахиоподы *Camarotoechis kinlingensis*, *Tenticospirifer* sp.

Формация Менгкангао сложена известняками, сланцами, мощностью около 100–145 метров. Отложения содержат конодонты *Polygnathus obliquicostatus*, *Spathognathus stabilis*, *S. planiconvexus*, *S. strigosus*, *Icriodus costatus*, *Apatognathus varians*, *Ozarkodina immersa*, споры *Retispora lepidophyta* (Kedo), фораминиферы *Quasiendothyra kobeitusana* (Raus.), *Q. konensis* (Lebed.) (Hance et al., 1993). Мшанки описаны из разрезов Даоксиан (Daoxian), Шаодонг (Shaodong), Лианюан (Lianyuan) и Лонгхай (Longhui). По ним установлены две зоны (снизу вверх): *Nicklesopora tabulata*–*Coelotubulipora bicurva*, *Saffordotaxis implicata*–*Euthyrhombopora hunanensis* [Yang et al., 1988].

Комплекс зоны *Nicklesopora tabulata*–*Coelotubulipora bicurva* насчитывает 10 видов и два подвида, зоны *Saffordotaxis implicata*–*Euthyrhombopora hunanensis* – шесть видов. Большинство видов обеих зон эндемичные. Указаны четыре вида *Laxifenestella exigua* (Ulrich), *Rectifenestella triserialis* (Ulrich), *Fenestella limitaris* Ulrich, *Nicklesopora tabulata* (Ulrich), описанные из турне-визейских отложений США [Ulrich, 1890], МООП, западной части АССО, Узбекистана, юго-западной части Западной Сибири [Никифорова, 1933; Нехорошев, 1953, 1956; Трizza, 1958; Михно, Балакин, 1975; Попеко, 2000; Мезенцева, 2007].

Комплекс турнейских мшанок Южного Китая из формации Льюджатанг (Liujiatang) включает 10 видов, в основном эндемичных. Разделение на ранне- и поздне-турнейские комплексы в настоящее время не представляется возможным без дополнительных исследований. Китайскими бризоологами установлены две зоны (снизу вверх): *Fenestella trianguliformis* и *Permofenestella mesopora*–*Tabulipora spinoceptosa* [Yang et al., 1988]. Зона *Fenestella trianguliformis* представлена бедным комплексом из трех мшанок. Кроме вида-индекса в нем присутствуют *Fenestella equinodata* Nekh., описанная из кокпектинской свиты Рудного Алтая и *Fenestella limitaris* Ulrich, известная в визейских отложениях США [Нехорошев, 1956; Ulrich, 1890].

Оба вида в Хунань впервые зафиксированы в верхнефаменских отложениях формации Шаодонг. В зоне *Permofenestella mesopora*-*Tabulipora spinoseptosa* распространено семь эндемичных видов космополитных родов: *Fistulipora diaphragmoclausa* Yang et al., *Tabulipora spinoseptosa* Yang et al., *Rhombopora? saffordotaxiformis* Yang et al., *Euthyrhombopora diaphragmata* Yang et al., *Nicklesopora longhuiensis* Yang et al., *Permofenestella mesoporosa* Yang et al., *Fenestella levigata* Yang et al.

### 5.1.8. Япония

Данные о фаменско-турнейских мшанках Японии ограничены. В отложениях формации Оми Лаймтоун, *Omi limestone* (массив Китаками, *Kitakami*), параллелизуемых с верхним фаменом, установлен высокоэндемичный мшанковый комплекс из 15 видов: *Cheilotrypa chanjiensis* Sakag., *Meekopora* cf. *approximata* Ulrich, *Nicklesopora exigua* (Ulrich), *Streblotrypella amicula* Sakag., *Fenestella* aff. *cribriformis* (Crockf.), *F. sokolskayae* Sch.-Nest., *F. buguniensis higuchizawaensis* Sakag., *F. hikoroichiensis* Sakag., *F. crassistereoma* Sakag., *F. hikoroichiensis* Sakag., *F. ofunatoensis* Sakag., *Penniretepora decora* Sakag., *Leioclema kabayashii* Sakag., *Acanthocladia peculiaris* Sakag., *Polypora polyclada* Sakag. [Sakagami, 1962]. Единичные таксоны из него известны в турнейско-визейских ассоциациях Казахстана [Нехорошев, 1953], Русской платформы [Шульга-Нестеренко, 1951] и США (Ulrich, 1890).

## 5.2. Корреляция фаменско-турнейских отложений

### Палеоазиатской провинции по мшанкам

Анализ мшанковых зон, слоев, характерных комплексов в пределах Палеоазиатской провинции позволяет проследить отдельные коррелятивные уровни (Таблица 3). Для наглядности в таблице 3 выделены одним и тем же цветом одинаковые виды, встречающиеся в стратиграфических

подразделениях смежных или удаленных территорий. По наличию вида-индекса *Leioclema numerosum* одноименных слоев пещеркинский и митихинский горизонты западной части АССО могут быть сопоставлены с мастерским горизонтом Казахстана. Присутствие *Spinofenestella normalis* сближает мшанковые комплексы мастерского горизонта и нижней части формации Хонгалеленг (конодонтовая зона *middle crepida*) Северо-Западного Китая [Троицкая, 1979; Xia, 1997].

Ранне- и позднесульциферовые комплексы Казахстана содержат мшанку вида *Rectifenestella crassimuralis*, обнаруженную также в нижневерхнефаменских отложениях формации Хонгалеленг (конодонтовые зоны *late crepida–late postera*) [Троицкая, 1968, 1975б; Xia, 1997]. Позднесульциферовая ассоциация мшанок Казахстана очень близка по своему составу (*Rhombotrypella ancestralis*, *Intrapora kasakhstanica*, *Spinofenestella ischimica*, *Ratingella texta*) с комплексом верхней части лугинецкого горизонта юго-западной части Западно-Сибирской платформы [Троицкая, 1979; Толоконникова, 2012в; Tolokonnikova, 2017]. По присутствию вида *Fistulipora praetubulosa* лугинецкие мшанки Западной Сибири близки и к позднефаменскому мшанковому комплексу формации Хонгалеленг (конодонтовая зона *expansa*) [Xia, 1997; Толоконникова, 2012в]. Слои с *Intrapora lanceolata*, соответствующие в Монголии самнуурулинской свите, помимо вида-индекса содержат вид *Cheilotrypa subtilis*. Оба таксона известны в позднесульциферовой ассоциации мшанок Казахстана [Нехорошев, 1977; Троицкая, 1975б; Ариунчимэг, 2010]. По присутствию мшанок *Monotrypa carbonica*, *Neotrematopora podunskensis*, *Nikiforovella bytchokensis*, *Laxifenestella juxtaserratula*, *Pseudobatostomella longipora* (слои с *Monotrypa carbonica*) уверенно сопоставляются отложения топкинського горизонта западной части АССО и котихинского горизонта МООП [Попеко, 2000; Толоконникова, 2012б; Tolokonnikova, 2017]. Вид *Eodyscritella clatrata* объединяет позднефаменские комплексы мшанок Казахстана (симоринский

Система	Ярус	Польюрус	Стандартные конодонтовые зоны [Ogg et al., 2016]	Узбекистан, Киргизия [Орловский, 1961, 1962; Поярков, 1969]	Казахстан [Никифорова, 1948, 1950; Нехорошев, 1953, 1977; Троицкая, 1975а, б, 1979]	Западная часть АССО [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Толоконникова, 2012б; Tolokonnikova, 2017]	ЮЗ Западно-Сибирской платформы [Tolokonnikova, 2017]	Южный Китай [Yang et al., 1988]	Северо-Западный Китай [Xia, 1997; Lu, 1999]	Монголия [Ариунчимэг, 2010]	Восточное Забайкалье [Попеко, 1995, 2000]	Япония [Sakagami, 1962]										
Каменноугольная	Турнейский	Верхний	anchoralis bouckaerti typicus	Не установлены	Не установлены	Не установлены	Не установлены	формация <i>Liujiatang</i>	Не установлены	Багабаянульская свита	Ямкунский горизонт	Не установлены										
			isosticha																			
			quadruplicata-andersoni																			
			sandbergi-belkai																			
		Нижний	uplicata																			
			sulcata																			
			Самый верхний										upper praesulcata	Сайрамский горизонт	Сулциферовый горизонт	Слои с <i>Monotrypa carbonica</i>	Не установлены	формация <i>Menggongao</i>	Не установлены	Самнуруллинская свита	Котихинский горизонт	Не установлены
													lower-middle praesulcata									
	upper expansa																					
	lower-middle expansa																					
	Верхний	postera	Донгузтаузский горизонт	Сулциферовый горизонт	Слои с <i>Eridocampylus striatum</i> – <i>Atactotoechus cellatus</i>	Не установлены	Не установлены	формация <i>Shaodong</i>	Не установлены	формация <i>Hongguleleng</i>	Не установлены	Не установлены										
		upper trachytera																				
lower-middle trachytera																						
marginifera																						
Средний	rhomboidea	Косольсайский горизонт	Сулциферовый горизонт	Слои с <i>Leioclema numerosum</i>	Не установлены	Не установлены	формация <i>Xikuangshan</i> (верхняя часть)	Не установлены	формация <i>Junggarotrypa gratiosa</i>	Не установлены	Не установлены											
	crepida																					
	triangularis																					
	triangularis																					

Таблица 3 – Корреляция фаменско-турнейских отложений Палеоазиатской провинции по мшанкам

горизонт) и западной части АССО (топкинский горизонт) [Троицкая, 1970; Толоконникова, 2009б].

Для корреляции нижнетурнейских отложений западной части АССО, Монголии и Восточного Забайкалья (=МООП) стратиграфически ценна мшанка вида *Pseudobatostomella minima*, предложенная видом-индексом слоев и зоны [Нехорошев, 1956; Попеко, 1995; Ариунчимэг, 2010]. Помимо неё, виды *Ulrichotrypella glabra*, *Anastomopora ovalifenestra*, *Flexifenestella taidonica* позволяют параллелизовать отложения тайдонского горизонта западной части АССО и нижней части павловского горизонта МООП (мшанковая зона *Qudrisemicoscinium intermedium*-*Arborocladia argolensis*) [Нехорошев, 1956; Попеко, 1995].

Общие таксоны установлены в позднеурнейских мшанковых комплексах пяти подпровинций Палеоазиатской провинции (Таблица 3). Присутствие в ассоциациях видов *Sulcoretopora toimensis*, *Rectifenestella bukhtarmensis*, *Polyporella biseriataformis* дает возможность сопоставить верхнетурнейские отложения западной части АССО (фоминский горизонт) и юго-западной части Западно-Сибирской платформы (нижняя часть тамырсагской серии) [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Tolokonnikova, 2017]. Фоминская ассоциация мшанок западной части АССО близка по составу (*Rhombopora simplex*, *Rh. binodata*, *Nicklesopora tersiensis*, *Polyporella krutikhensis*, *Polypora bukhtarmensisiformis*) к багабаянуульской ассоциации Монголии [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Ариунчимэг, 2010]. Отложения ямкунского горизонта Восточного Забайкалья сопоставляются с отложениями русаковского горизонта Казахстана и фоминского горизонта западной части АССО по присутствию в комплексах видов *Sulcoretopora curvata*, *Rhombopora floriformis*, *Rh. binodata* [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Попеко, 2000].

Мшанковые комплексы Узбекистана, Киргизии и Японии установлены лишь для фаменской части разреза и представлены эндемичными видами

космополитных родов [Орловский, 1961, 1962; Поярков, 1969; Sakagami, 1962]. Расчленение фаменско-турнейских отложений в провинции Хунан Южного Китая проведено с точностью до мшанковых зон [Yang et al., 1988]. Однако почти абсолютное присутствие в составе характерных комплексов эндемичных видов и даже родов ограничивает какие-либо сопоставления с другими регионами.

Резюмируя данный обзор, можно сформулировать четвертое защищаемое положение диссертации: **«Наибольшее сходство мшанковых фаун прослежено между отдельными подпровинциями Палеоазиатской провинции. Фаменские отложения западной части Алтае-Саянской складчатой области (в пределах России) расчленены на три слоя с мшанками: слои с *Leioclema numerosum*, слои с *Eridocampylus striatum-Atactotoechus cellatus* и слои с *Monotrypa carbonica*. Характерные мшанковые комплексы, виды-индексы значимы для корреляции фаменско-турнейских отложений западной части АССО, Казахстана, Монголии, Восточного Забайкалья, юго-западной части Западно-Сибирской платформы и Северо-Западного Китая».**

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы соискателем получены следующие результаты:

1. Выявлен систематический состав фаменско-турнейских мшанок Евразии, общее биоразнообразие которых составило 638 видов, принадлежащих 130 родам, 41 семейству и четырем отрядам. Установлены новые таксоны (51 вид, четыре рода), описания которых опубликованы в открытой печати. На основе анализа собственного и музейного фактического материала, литературных источников впервые составлен перечень по стратиграфическому и географическому распространению мшанок фаменатурне крупнейшего континента планеты.

2. Определена наивысшая диверсификация мшанок от видового до семейственного рангов в самом конце девонского периода (перед событием Хангенберг). Это обусловлено высокими темпами появления морфологических изменений, различно выраженных у представителей отрядов Trepostomata, Cystoporata, Fenestrata и Cryptostomata. К началу каменноугольного периода биоразнообразие мшанок незначительно сократилось, в составе мшанковых фаун стали доминировать фенестраты.

3. В колониальной организации представителей типа Мшанки (Bryozoa) на границе девона-карбона установлено три направления морфологических изменений, затронувших а) форму колоний, б) строение и размеры автозооидов, разнообразие гетерозооидов, в) защитные структуры. У каждого из рассмотренных четырех отрядов они проявлялись различно под комплексным влиянием биотических и абиотических факторов окружающей среды.

4. Впервые проведен анализ распределения фаменско-турнейских мшанок и выделены три палеобиогеографические провинции (Лавруская,

Палеоазиатская, Гондванская) Тропической (Тетической) области, располагавшейся между 35° южной и северной палеоширот.

5. В фаменских отложениях западной части АССО выделено три вспомогательных биостратиграфических подразделения в ранге слоев с фауной: слои с *Leioclema numerosum*, слои с *Eridocampylus striatum*–*Atactotoechus cellatus*, слои с *Monotrypa carbonica*. Два из предложенных биостратона представляют реперные уровни, которые можно использовать для сопоставления отложений фамена западной части АССО, Казахстана и Восточного Забайкалья.

6. Впервые по характерным мшанковым комплексам сопоставлены фаменские и турнейские отложения западной части АССО, Казахстана, Монголии, Восточного Забайкалья, юго-западной части Западно-Сибирской платформы и Северо-Западного Китая. Наиболее уверенно по мшанкам коррелируются разрезы самого верхнего фамена и верхнего турне.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев, А.С. Методические основы количественного анализа изменений таксономического разнообразия органического мира во время «Великих Вымираний» / А.С. Алексеев // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. – 1983. – Т. 58, № 6. – С. 126–136.
2. Алексеев, А.С. Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории Земли / А.С. Алексеев // в кн.: Биотические события на основных рубежах фанерозоя / ред. В.В. Меннер. – М.: МГУ, 1989. – С. 22–47.
3. Алексеев, А.С. Массовые вымирания в фанерозое: автореф. дис. ... доктор. геол.-мин. наук: 04.00.09 / Алексеев Александр Сергеевич. – М., 1998. – 87 с.
4. Алексеев, А.С. Сравнительный анализ морской биоты бассейнов позднего девона и среднего-позднего карбона центральных районов Русской платформы / А.С. Алексеев, А.Н. Реймерс // в сб.: Палеобиология и детальная стратиграфия фанерозоя. К 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера / ред. А.С. Алексеев. – М.: РАЕН, 2005. – С. 94–101.
5. Алексеев, А.С. Состояние и перспективы совершенствования общей шкалы каменноугольной системы России / А.С. Алексеев, О.Л. Коссовая, Н.В. Горева // Общая стратиграфическая шкала России: состояние и проблемы обустройства / ред. М.А. Федонкин. – Москва: ГИН РАН, 2013. – С. 165–177.
6. Алексеева, Р.Е. Брахиоподы и стратиграфия девона Монголо-Охотской области (Дальний Восток и Восточное Забайкалье России, Монголия) / Р.Е. Алексеева, Г.А. Афанасьева, Е.Е. Барабашева [и др.]. – М.: Наука, 2006. – 365 с. (Тр. ПИН; Т. 285).
7. Анастасиева, С.А. Представители различных семейств остракод в разрезах нижнего карбона Алтае-Саянской складчатой области / С.А.

Анастасиева // Биостратиграфия, палеогеография и события в девоне и нижнем карбоне (Международная подкомиссия по стратиграфии девона/Проект 596 ИПГК). – Уфа, Новосибирск: изд-во СО РАН. – 2011. – С. 10–14.

8. Аристов, В.А. Конодонты девона–нижнего карбона Евразии / В.А. Аристов. – М.: Наука, 1994. – 191 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 484).

9. Ариунчимэг, Я. Каменноугольные мшанки Монголии и их стратиграфическое значение: автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук: 04.00.09 / Ариунчимэг Яринпилийн. – М., 1995. – 25 с.

10. Ариунчимэг, Я. Первые находки фаменских мшанок в Монголии / Я. Ариунчимэг // Палеонтологический журнал. – 2000. – № 1. – С. 45–48.

11. Ариунчимэг, Я. Новые каменноугольные мшанки Монголии / Я. Ариунчимэг // Палеонтологический журнал. – 2005. – № 3. – С. 40–45.

12. Ариунчимэг, Я. Палеозойские мшанки Монголии (разнообразие и распространение): автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук: 25.00.02 / Ариунчимэг Яринпилийн. – М., 2010. – 52 с.

13. Ариунчимэг, Я. Новые палеозойские мшанки Монголии // Я. Ариунчимэг, И.П. Морозова // Новые таксоны ископаемых беспозвоночных Монголии. – М.: Наука, 1992. – С. 75–84. (Тр. ССМПЭ; Вып. 2).

14. Астрова, Г.Г. История развития, система и филогения мшанок отряда Trepostomata / Г.Г. Астрова. – М.: Наука, 1978. – 240 с.

15. Атлас фауны и флоры палеозоя – мезозоя Забайкалья / А.В. Куриленко, Г.В. Котляр, Н.П. Кульков [и др.]. – Новосибирск: Наука, 2002. – 714 с.

16. Афанасьева, М.С. Палеобиогеографические радиоляриевые провинции позднего девона / М.С. Афанасьева, Э.О. Амон // Литосфера. – 2009. – № 3. – С. 75–79.

17. Афанасьева, М.С. Биостратиграфия и палеобиогеография радиолярий провинции позднего девона России / М.С. Афанасьева, Э.О. Амон. – М.: ПИН РАН, 2012. – 280 с.

18. Балакин, Г.В. *Pseudonematorora* – новый род нижнекаменноугольных мшанок / Г.В. Балакин // Палеонтологический журнал. – 1974. – № 4. – С. 130–134.

19. Безносова, Г.А. Нижнекаменноугольные брахиоподы Кузнецкого бассейна / Г.А. Безносова. – М.: Наука, 1959. – 148 с. (Тр. ПИН РАН; Том 75).

20. Бельская, Т.Н. Позднедевонское море Кузнецкой котловины, история его развития, населения и осадки / Т.Н. Бельская. – М.: АН СССР, 1960. – 184 с. (Тр. ПИН; Т. LXXXII).

21. Богуш, О.И. Фораминиферы и стратиграфия нижнего карбона Западно-Сибирской плиты / О.И. Богуш // Биостратиграфия палеозоя Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 49–68.

22. Бушмина, Л.С. Микрофауна и биостратиграфия пограничных слоев девона и карбона (юг Западной Сибири) / Л.С. Бушмина, Л.И. Кононова. – М.: Наука, 1981. – 123 с. (Тр. ИГиГ СО РАН СССР; Вып. 459).

23. Бушмина, Л.С. Микрофауна и биостратиграфия нижнего карбона (юг Западной Сибири) / Л.С. Бушмина, О.И. Богуш, Л.И. Кононова. – М.: Наука, 1984. – 128 с.

24. Веймарн, А.Б. Стратиграфия, палеогеография и железомарганцевое оруденение фаменского яруса Центрального Казахстана / А.Б. Веймарн, Т.Н. Воронцова, М.В. Мартынова // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. – 1989. – Т. 64, Вып. 2. – С. 64–80.

25. Верхнедевонско-каменноугольные рифогенные постройки в горах Большой Каратау (Южный Казахстан): путеводитель Международной полевой экскурсии Алматы–Туркестан, 15–22 августа, 2017. – Алматы: ТОО «378», 2017. – 188 с.

26. Вискова, Л.А. Эволюционные преобразования морских мшанок и кризисные ситуации фанерозоя / Л.А. Вискова, И.П. Морозова // Палеонтологический журнал. – 1993. – № 3. – С. 49–55.
27. Волкова, К.Н. Девонские мшанки Юго-Восточного Алтая / К.Н. Волкова. – М.: Наука, 1974. – 181 с.
28. Горюнова, Р.В. Морфология, система и филогения мшанок (отряд Rhabdomesida) / Р.В. Горюнова. – М.: Наука, 1985. – 152 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 208).
29. Горюнова, Р.В. Морфология и система палеозойских мшанок / Р.В. Горюнова. – М.: Наука, 1992. – 168 с.
30. Горюнова, Р.В. Филогения палеозойских мшанок / Р.В. Горюнова. – М.: Наука, 1996. – 161 с. (Тр. ПИН РАН; Вып. 267).
31. Горюнова, Р.В. Новые мшанки из девона Афганистана и карбона Ирана / Р.В. Горюнова // Палеонтологический журнал. – 2006. – № 6. – С. 43–51.
32. Горюнова, Р.В. Новые криптостомидные мшанки из верхнего девона Закавказья и некоторые аспекты эволюции отряда Cryptostomida / Р.В. Горюнова // Палеонтологический журнал. – 2007. – № 6. – С. 12–23.
33. Горюнова, Р.В. Позднепалеозойские мшанки Монголии / Р.В. Горюнова, И.П. Морозова. – М.: Наука, 1979. – 140 с. (Тр. ССМЭ; Вып. 9).
34. Горюнова, Р.В. Эволюция и биогеография палеозойских мшанок: результаты количественного анализа / Р.В. Горюнова, А.В. Марков, Е.Б. Наймарк. – М.: ГЕОС, 2004. – 182 с.
35. Горюнова, Р.В. Новые мшанки из пограничных отложений девона и карбона Закавказья / Р.В. Горюнова, В.Д. Лаврентьева // Палеонтологический журнал. – 2007. – № 2. – С. 31–38.

36. Горюнова, Р.В. Семейство Coelotubuliporidae fam. nov. и морфологические параллелизмы в эволюции мшанок / Р.В. Горюнова // Палеонтологический журнал. – 2011. – № 5. – С. 37–49.

37. Граница девона и карбона на территории СССР: сб. стат. / отв. ред. В.К. Голубцов. – Минск: Наука и техника, 1988. – 344 с.

38. Гречишникова, И.А. Биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона Закавказья (опорные разрезы) / И. А. Гречишникова, В. А. Аристов, Е. А. Рейтлингер, В. А. Чижова. – Магадан: АН СССР, 1982. – 38 с.

39. Гречишникова, И.А. Опорный разрез фамена и нижнего карбона Геран–Каласи (Нахичеванская АР, Азербайджан) / И.А. Гречишникова, Е.С. Левицкий // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2011. – Т. 9, № 1. – С. 24–26.

40. Гутак, Я.М. Позднефаменные отложения восточной части Кузнецкого каменноугольного бассейна (левобережье р. Яя у бывшего пос. Невский) / Я.М. Гутак // Природа и экономика Кузбасса. – 2006. – Вып. 10, Т. 1. – С. 37–39.

41. Гутак, Я.М. Палеонтологическая характеристика подонинского горизонта (фаменский ярус, девон) Алтае-Саянской складчатой области / Я.М. Гутак, С.А. Родыгин, О.А. Родина // Эволюция жизни на Земле: Материалы II Международного симпозиума (12–15 ноября 2001 г., г. Томск) / отв. ред. В.М. Подобина. – Томск: ТГУ, 2001. – С. 170–171.

42. Гутак, Я.М. Постдевонский вулканизм Горного Алтая / Я.М. Гутак, В.И. Крупчатников, С.И. Федак // Формационный анализ в геологических исследованиях: Материалы научно-практической конференции посвященной 80-летию профессора И. А. Вылцана (05–06 апреля 2002 г., г. Томск). – Томск: ТПУ, 2002. – С. 45–47.

43. Гутак, Я.М. Постдевонский вулканизм Горного Алтая / Я.М. Гутак, В.И. Крупчатников, С.И. Федак // Материалы II Всерос. симпоз. по

вулканологии и палеовулканологии «Вулканизм и геодинамика». – Екатеринбург: ИГиГ УрО РАН, 2003. – С. 254–258.

44. Гутак, Я. М. Нижняя граница каменноугольной системы в западной части Алтае-Саянской складчатой области / Я.М. Гутак, С.А. Родыгин, З.А.Толоконникова // Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография: Материалы Всероссийской конференции (25–27 сентября 2007 г., г. Казань) / отв. ред. В.В. Силантьев, Г.М. Сунгатуллина.– Казань: КГУ, 2007. – С. 94–97.

45. Гутак, Я.М. Использование мшанок для корреляции верхнедевонских-нижнекаменноугольных отложений / Я.М. Гутак, З.А. Толоконникова // Материалы LIV сессии Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 07–11 апреля 2008 г.). – Санкт-Петербург: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2008. – С. 59–61.

46. Гутак, Я.М. Региональная стратиграфическая шкала девона западной части Алтае-Саянской складчатой области (новая редакция) / Я.М.Гутак, С.А. Родыгин, Л.Г. Перегоедов, С.Н. Макаренко, В.А. Антонова // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. – 2018. – № 1 (33). – С. 3–13.

47. Дубатов, В.Н. Палеоландшафты среднедевонских и франских морей Сибири / В.Н. Дубатов, В.И. Краснов // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2000. – Т. 8, № 6. – С. 34–58.

48. Дубатов, В.Н. Палеоландшафты азиатской части России в среднем палеозое / В.Н. Дубатов, В.И. Краснов. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 2011. – 169 с.

49. Дунаева, Н.Н. Новые мшанки отряда Trepostomata из нижнего карбона Донецкого бассейна / Н.Н. Дунаева // Палеонтологический журнал. – 1964. – № 2. – С. 39–44.

50. Дунаева, Н.Н. Значение ископаемых мшанок для стратиграфии карбона Донецкого бассейна / Н.Н. Дунаева // Геологический журнал. – 1969. – Т. XXIX, Вып. 2. – С. 79–84.

51. Захаров, В.А. Палеобиогеография, палеогеография и палеогеодинамика // Биосфера-экосистема-биота в прошлом Земли: палеобиогеографические аспекты / В.А. Захаров // М.: Наука, 2005. – С. 46–71. (Тр. Геол. инст.; Вып. 516).

52. Захаров, В.А. Палеобиохории юрских бореальных бассейнов / В.А. Захаров, С.В. Меледина, Б.Н. Шурыгин // Геология и геофизика. – 2003. – Т. 44, № 7. – С. 664–675.

53. Иванов, А.О. Смена комплексов хрящевых рыб на границе франа и фамена в Кузнецком бассейне / А.О. Иванов, О.А. Родина // Геология девонской системы: Материалы Международного симпозиума (9–12 июля 2002 г., г. Сыктывкар) / отв. ред. Н.П. Юшкин, В.С. Цыганко, П. Мянник. – Сыктывкар: Геопринт, 2002. – С. 84–86.

54. Иванова, Р.М. Известковые водоросли верхнего девона юга Западной Сибири (зона *Quasiendothyra kobeitusana*) / Р.М. Иванова, Т.И. Степанова // Литосфера. – 2011. – № 3. – С. 22–38.

55. Изох, Н.Г. Конодонты пограничного фран-фаменского интервала верхнего девона северной окраины Кузнецкого бассейна / Н.Г. Изох // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2013. IX Международный научный конгресс (15–26 апреля 2013 г., Новосибирск): Междунар. науч. конф. "Недропользование. Горное дело. Новые направления и технологии поиска, разведки и разработки месторождений полезных ископаемых. Геоэкология": сб. материалов в 3 т. – 2013. – Т. 1. – С. 116–119.

56. Изох, Н.Г. Первая находка визейских (нижний карбон) конодонтов в Кузнецком бассейне / Н.Г. Изох, С.А. Анастасиева, Н.К. Бахарев, А.Г. Клец // Новости палеонтологии и стратиграфии: Приложение к журналу Геология и геофизика. – 2000. – № 2–3. – С. 195–199.

57. Изох, О.П. Изотопы углерода и кислорода в отложениях фран-  
фаменского разреза Кузнецкого бассейна (юг Западной Сибири) / О.П. Изох,  
Н.Г. Изох, В.А. Пономарчук, Д.В. Семенова // Геология и геофизика. – 2009.  
– Т. 50, № 7. – С. 786–795.

58. Изох, Н.Г. Конодонты зоны *Siphonodella praesulcata* в разрезах  
верхнего девона северо-восточной окраины Кузнецкого бассейна / И.Г. Изох,  
Е.С. Андреева // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2013. IX Междунар. науч. конгр.  
(15–26 апреля 2013 г., Новосибирск): Междунар. науч. конф.  
"Недропользование. Горное дело. Новые направления и технологии поиска,  
разведки и разработки месторождений полезных ископаемых. Геоэкология":  
сб. материалов в 3 т. – 2013. – Т. 1. – С. 120–122.

59. Клец, А.Г. Верхний палеозой окраинных морей Ангариды /  
А.Г.Клец // Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2005. – 240 с.

60. Ключевые разрезы девона Рудного Алтая, Салаира и Кузбасса /  
ред. Е.А. Елкин. – Новосибирск: СО РАН, 2004. – 104 с.

61. Комар, В.А. Стратиграфия девонских отложений Рудного Алтая /  
В.А. Комар // Труды ВАГТ. – 1957. – Вып. 3. – С. 15–45.

62. Котляр, Г.В. Биостратиграфия, мшанки и брахиоподы верхнего  
палеозоя Забайкалья / Г.В. Котляр, Л.И. Попеко // Записки Забайкальского  
филиала Географического Общества СССР. – 1967. – Вып. XXVIII. – 323 с.

63. Котляр, Г.В. Региональные стратиграфические подразделения  
карбона Монголо-Охотской складчатой области / Г.В. Котляр, Л.И. Попеко // Тихоокеанская геология. – 1995. – Т. 14, № 2. – С. 68–74.

64. Котляр, Г.В. Региональные стратиграфические подразделения  
каменноугольных отложений Забайкалья / Г.В. Котляр, Л.И. Попеко, Е.Е.  
Барабашева, А.В. Куриленко // Стратиграфия докембрия и фанерозоя  
Забайкалья и юга Дальнего Востока. – 1990. – С. 97–98.

65. Кочеткова, Н.М. Граница девона и карбона на Южном Урале /  
Н.М. Кочеткова, Е.А. Рейтлингер, В.Н. Пазухин, В.И. Авхимович // Граница

девона и карбона территории СССР: сб. статей / отв. ред. В.Е. Голубцов. – Минск: Наука и Техника, 1988. – С. 157–165.

66. Краевская, Л.Н. Спирифериды верхнеуржуминской толщи и их возраст / Л.Н. Краевская // Труды ТГУ. Геологическая серия. – 1960. – Т. 146. – С. 29–36.

67. Краснов, В.И. Палеоклиматы азиатской части России в девоне / В.И. Краснов, В.Н. Дубатовол // Проблемы теории стратиграфии. Средний палеозой Сибири: избранные труды. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 2007. – С. 423–456.

68. Краснопеева, П.С. Мшанки среднего и верхнего девона Алтая / П.С. Краснопеева // Материалы по геологии Западно-Сибирского края. – 1935. – Вып. 20. – С. 43–84.

69. Кулагина, Е.И. Предложения по обновлению стратиграфической схемы нижнего карбона Урала / Е.И. Кулагина, В.Н. Пазухин, Н.Н. Кочетова // Геологический сборник. – 2014. – № 10. – С. 88–98.

70. Лаврентьева, В.Д. Новые позднедевонские и раннекаменноугольные мшанки рода *Leptotrypa* Русской платформы / В.Д. Лаврентьева // в кн.: Новые виды палеозойских мшанок и кораллов. – М.: Наука, 1970. – С. 47–50.

71. Лаврентьева, В.Д. Позднедевонские и раннетурнейские мшанки центральной части Русской платформы / В.Д. Лаврентьева // Палеонтологический журнал. – 1974. – № 2. – С. 45–53.

72. Лаврентьева, В.Д. Верхнедевонские мшанки Закавказья / В.Д. Лаврентьева // Геология и разведка. – 1985. – № 8. – С. 12–18.

73. Лаврентьева, В.Д. Новые виды мшанок семейства *Atactotoechidae* из девона Закавказья / В.Д. Лаврентьева // Палеонтологический журнал. – 2001. – № 2. – С. 45–49.

74. Лаврентьева, В.Д. Мшанки из пограничных отложений девона и карбона СССР / В.Д. Лаврентьева, А.Г. Пламенская // Граница девона и

карбона территории СССР: сб. статей / отв. ред. В.Е. Голубцов.– Минск: Наука и Техника, 1988. – С. 300–306.

75. Литвинович, Н.В. Стратиграфия и литология отложений нижнего карбона западной части Центрального Казахстана / Н.В. Литвинович, Г.Г. Аксенова, Т.П. Разина. – М.: Недра, 1969. – 448 с.

76. Мамедов, А.Б. Фаменский ярус Южного Закавказья / А.Б. Мамедов // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2002. – Т. 10, № 1. – С. 62–74.

77. Мартынова, М.В. К вопросу о границе девона и карбона в Центральном Казахстане / М.В. Мартынова // в кн.: Стратиграфическое совещание по допалеозою и палеозою Казахстана. – Алма-Ата: АН Каз ССР, 1971. – С. 167–169.

78. Мартынова, М.В. Характерные разрезы пограничных отложений девона и карбона Центрального Казахстана / М.В. Мартынова, Т.Н. Воронцова // Граница девона и карбона на территории СССР: сб. статей / отв. ред. В.Е. Голубцов. – Минск: Наука и техника, 1988. – С. 181–187.

79. Махлина, М.Х. Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы / М.Х. Махлина, М.В. Вдовенко, Алексеев А.С. Алексеев [и др.]. – М.: Наука, 1993. – 220 с.

80. Мезенцева, О.П. О раннекаменноугольных мшанках юго-западной окраины Западно-Сибирской плиты / О.П. Мезенцева // Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография: материалы Всероссийской научной конференции (25–27 сентября 2007 г., Казань) / отв. ред. В.В. Силантьев, Г.М. Сунгатуллина. – Казань: КГУ, 2007. – С. 208–210.

81. Мезенцева, О.П. Новые данные о раннекаменноугольных мшанках (BRYOZOA) окраин Кузбасса / О.П. Мезенцева, З.А. Толоконникова // Природа и экономика Кузбасса. – 2006. – Вып. 10, Т.1. – С. 39–46.

82. Мизенс, Г.А. Седиментационные бассейны и геодинамические обстановки в позднем девоне-раннем карбоне юга Урала / Г.А. Мизенс. – Екатеринбург: ИГГ, 2002. – 159 с.

83. Мизенс, Г.А. Стратиграфия и условия образования девонских и каменноугольных отложений Тобол-Убаганского поднятия и Вагай-Ишимской впадины (юго-западная окраина Западной Сибири) / Г.А. Мизенс, Н.А. Кучева, Т.И. Степанова, Л.И. Мизенс, З.А. Толоконникова, Р.М. Иванова, С.А. Рыльков // Литосфера. – 2011. – № 4. – С. 20–44.

84. Мизенс, Г.А. О палеогеографии юга Урала в девоне / Г.А. Мизенс, И.А. Свяжина // Литосфера. – 2007. – № 2. – С. 29–44.

85. Мизенс, Г.А. Условия осадконакопления в среднепалеозойских бассейнах на юго-западе Западной Сибири (зона сочленения уральских и казахстанских структур) / Г.А. Мизенс, Л.В. Кокшина // Фундамент, структуры обрамления Западно-Сибирского мезозойско-кайнозойского осадочного бассейна, их геодинамическая эволюция и проблемы нефтегазоносности: материалы II Всерос. науч. конф. с участием иностранных ученых (27–29 апреля, 2010 г., Тюмень). – Новосибирск: «Гео», 2010. – С. 111–113.

86. Михно, Н.М. Фораминиферы и мшанки нижнего карбона Чаткальских гор / Н.М. Михно, Г.В. Балакин. – Ташкент: "ФАН" Узбекской ССР, 1975. – 126 с.

87. Модзалевская, Е.А. Новые виды силурийских и девонских мшанок Средней Азии / Е.А. Модзалевская, М.В. Орловский // Новые виды древних растений и беспозвоночных. – М.: Наука, 1968. – С. 47–54.

88. Морозова, И.П. Новые верхнедевонские мшанки Кузнецкого бассейна / И.П. Морозова // Доклады Академии наук СССР. – 1955. – Т. 100, № 4. – С. 783–786.

89. Морозова, И.П. Девонские мшанки Минусинских и Кузнецкой котловин / И.П. Морозова. – М.: АН СССР, 1961. – 172 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т.86).
90. Морозова, И.П. Позднепалеозойские мшанки Северо-Востока СССР / И.П. Морозова. – М.: Наука, 1981. – 104 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 188).
91. Морозова, И.П. Мшанки отряда Fenestellida (морфология, система, историческое развитие) / И. П. Морозова. – М.: ГЕОС, 2001. – 177 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 277).
92. Надлер, Ю. С. Первая находка позднефаменских спор в Кузнецком бассейне / Ю.С. Надлер, Л.Л. Дрягина // Кузбасс – ключевой район в стратиграфии верхнего палеозоя Ангарида: сб. науч. трудов / ред. И.В. Будников. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1996. – Т. 2. – С. 86–88.
93. Наливкин, Д.В. Брахиоподы турнейского яруса Урала / Д.В. Наливкин. – Л.: Наука, 1979. – 248 с.
94. Невеская, Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой / Л.А. Невеская. – М.: Наука, 1998. – 503 с. (Тр. Палеонтол. ин-та; Т. 270).
95. Нехорошев, В.П. Нижнекаменноугольные мшанки Кузнецкого бассейна / В.П. Нехорошев // Известия Геологического Комитета. – 1924. – Т. XLIII, № 10. – С. 1238–1290.
96. Нехорошев, В.П. Геологическое строение Прииртышских гор близ устья реки Бухтармы в Рудном Алтае / В.П. Нехорошев // Известия Геологического Комитета. – 1925а. – Т. 43, № 6. – С. 767–786.
97. Нехорошев, В.П. Алтайские Retetoginae тарханской свиты / В.П. Нехорошев // Известия Геологического Комитета. – 1925б. – Т. XLIV, № 8. – С. 785–803.

98. Нехорошев, В.П. Некоторые девонские мшанки Кузнецкого бассейна / В.П. Нехорошев // Известия Геологического Комитета. – 1925в. – Т. XLIV, № 10. – С. 905–915.

99. Нехорошев, В.П. Среднедевонские мшанки Северо-Западной Монголии с описанием микроскопического метода определения фенестеллид / В.П. Нехорошев // Труды Геол. музея АН СССР. – 1926. – Т. 1. – 28 с.

100. Нехорошев, В.П. Микроскопический метод исследования палеозойских мшанок семейства Fenestellidae / В.П. Нехорошев // Известия Всесоюзного Геолого-Разведочного Объединения. – 1932. – Т. LI, Вып.17. – С. 279–301.

101. Нехорошев, В.П. Девонские мшанки Алтая / В.П. Нехорошев. – М.: АН СССР, 1948а. – 172 с. (Палеонтология СССР; Т. 3. – Ч. 2, Вып. 1).

102. Нехорошев, В.П. Выделение Сибирской и Киргизской нижнекаменноугольных фаунистических провинций на основе изучения мшанок / В.П. Нехорошев // Материалы ВСЕГЕИ. Палеонтология и стратиграфия. – 1948б. – Сб. 5. – С.134–154.

103. Нехорошев, В.П. Нижнекаменноугольные мшанки Казахстана / В.П. Нехорошев. – М.: АН СССР, 1953. – 236 с.

104. Нехорошев, В.П. Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири / В.П. Нехорошев. Л.: Госгеолтехиздат, 1956. – 418 с. (Тр. ВСЕГЕИ; Т. 13).

105. Нехорошев, В.П. Значение мшанок для палеогеографии палеозоя СССР / В.П. Нехорошев // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. – М.: Госгеолтехиздат, 1957. – С. 124–146.

106. Нехорошев, В.П. Геология Алтая / В.П. Нехорошев. – М.: Госгеолтехиздат, 1958. – 262 с.

107. Нехорошев, В.П. Некоторые виды палеозойских криптостомат / В.П. Нехорошев // в кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. – М.: Недра, 1960. – С. 268–283.

108. Нехорошев, В.П. Девонские мшанки Казахстана / В.П. Нехорошев. – М.: Недра, 1977. – 192 с.

109. Нехорошев, В.П. Стратиграфические рубежи на примере эволюционного развития палеозойских мшанок / В.П. Нехорошев, Е.А. Модзалевская // Труды VIII сессии Всесоюзного Палеонтологического Общества. – 1966. – С. 93–112.

110. Никифорова, А.И. Нижнекаменноугольные мшанки Туркестана / А.И. Никифорова // Известия Геологического Комитета. – 1926. – Т. 45, № 3. – С. 175–192.

111. Никифорова, А.И. Каменноугольные отложения Средней Азии. Материалы к познанию мшанок Туркестана / А.И. Никифорова // Труды Всесоюзного Геолого-Разведочного Объединения. – 1933. – Вып. 207. – С. 1–77.

112. Никифорова, А.И. Нижнекаменноугольные мшанки Каратау / А.И. Никифорова. – Алма-Ата: АН Каз ССР, 1948. – 53 с.

113. Никифорова, А.И. Нижнекаменноугольные мшанки западной оконечности хребта Таласского Алатау (Тянь-Шань) / А.И. Никифорова // Труды Института Геологии УзССР, 1950. – Вып. 5, Сб. 1. – С. 90–157.

114. Орловский, М.Б. Новые фаменские виды мшанок Чаткало-Нарынской зоны Тянь-Шаня / М.Б. Орловский // Палеонтологический журнал. – 1961. – № 2. – С. 64–71.

115. Орловский, М.Б. Девонские и некоторые позднесилурийские мшанки советского Тянь-Шаня и их значение для стратиграфии: автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук: 04.00.00 / Орловский Михаил Борисович. – Фрунзе, 1962. – 21 с.

116. Орловский, М.Б. О мшанках из фаменских отложений Чаткало-Нарынской зоны Тянь-Шаня / М.Б. Орловский, Б. В. Поярков // Известия АН Киргизской ССР. – 1962. – Т. 4, Вып. 7. – С. 56–60.

117. Островский, А.Н. Эволюция лецитотрофных личинок у морских беспозвоночных на примере мшанок класса Gymnolaemata / А.Н. Островский // Биосфера. – 2011. – Вып. 3 (2). – С. 233–252.

118. Пазухин, В.Н. Граница девона-карбона на западном склоне Южного Урала / В.Н. Пазухин, Е.И. Кулагина, К.М. Седаева // Типовые разрезы карбона России и потенциальные глобальные стратотипы. Южноуральская сессия: материалы Международного полевого совещания Уфа-Сибай (13–18 августа 2009 г., Уфа). ред. В.Н. Пучков. – Уфа: ООО ДизайнПолиграфСервис, 2009. – С. 22–33.

119. Палеонтология Монголии. Bryozoa / И.П. Морозова, Р.В. Горюнова, Я. Ариунчимэг. – М.: Наука, 2003а. – 168 с.

120. Палеонтология Монголии. Брахиоподы / Г.А. Афанасьева, Р.Е. Алексеева, Т.А. Грунт [и др.]. – М.: Наука, 2003б. – 253 с.

121. Петц, Г.Г. Материалы к познанию фауны девонских отложений окраин Кузнецкого каменноугольного бассейна / Г.Г. Петц // Труды геологической части Комитета Его Императорского Величества. – 1901. – № 4. – 393 с.

122. Пламенская, А.Г. Мшанки фаменского яруса Южного Казахстана / А.Г. Пламенская, Ф.А. Исабаева // VII Всесоюзный коллоквиум по ископаемым и современным мшанкам. – М.: ПИН РАН, 1986. – С. 39–41.

123. Плотицын, А.Н. Биостратиграфия верхнедевонско-нижнекаменноугольных отложений опорного разреза на р. Кожим (Приполярный Урал) по конодонтам / А.Н. Плотицын, Я.А. Вевель // Нефтегазовая геология. Теория и практика. – 2019. – Т. 14, № 3. – С. 1–27.

124. Попеко, Л.И. Новые виды раннекаменноугольных мшанок Забайкалья / Л.И. Попеко // в кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. – М.: Наука, 1977. – Вып. 4. – С. 92–95.

125. Попеко, Л.И. Зональное расчленение каменноугольных отложений Монголо-Охотской складчатой области по мшанкам / Л.И. Попеко // Тихоокеанская геология. – 1995. – Т. 14, № 3. – С. 23–29.

126. Попеко, Л.И. Карбон Монголо-Охотского орогенного пояса / Л.И. Попеко. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 124 с.

127. Попеко, Л.И. Мшанки / Л.И. Попеко // Атлас фауны и флоры палеозоя-мезозоя Забайкалья / ред. А. Н. Олейников. – Новосибирск: Наука, 2002. – С. 200–220.

128. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. – СПб.: ВСЕГЕИ, 2014. – Вып. 43. – 48 с.

129. Поярков, Б.В. О фораминиферах из фаменских и турнейских отложений западных отрогов Тянь-Шаня / Б.В. Поярков // Вестник Ленинградского Университета. – 1957. – № 12. – С. 26–41.

130. Поярков, Б.В. Стратиграфия и фораминиферы девонских отложений Тянь-Шаня / Б.В. Поярков. – Фрунзе: Илим, 1969. – 185 с.

131. Пучков, В.Н. Палеогеодинамика Южного и Среднего Урала / В.Н. Пучков. – Уфа: ГИЛЕМ, 2000. – 146 с.

132. Пушкин, В.И. Позднедевонские мшанки Беларуси и Украины / В.И. Пушкин // Природа и экономика Кузбасса. – 2007. – Вып. 1, Т. 1. – С. 23–34.

133. Рейтлингер, Е.А. Граница девона и карбона на территории СССР / Е.А. Рейтлингер, С.В. Семихатова, Т.В. Бывшева [и др.] // Общие проблемы стратиграфии каменноугольных отложений: VIII Международный конгресс по стратиграфии и геологии карбона. – М.: Наука, 1978. – Т. 1. – С. 70–82.

134. Региональная стратиграфическая схема девонских образований Западно-Сибирской нефтегазоносной провинции / ред. В.И. Краснов. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 2012. – 43 с.

135. Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1982. – Ч. II (средний и верхний палеозой). – 130 с.

136. Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами. Девонская система. – Л.: ВСЕГЕИ, 1990а. – 58 с.

137. Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами. Каменноугольная система / Ред. А. Х. Кагарманова, Л.М. Донакова. – Л.: ВСЕГЕИ, 1990б. – 41 с.

138. Решение III Казахстанского стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою. Ч. 1. Докембрий и палеозой. Алма-Ата: АН КазССР, 1991. – С. 3–7, 110–135.

139. Решения IV межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Забайкалья. Хабаровск: ХГГПИ, 1995. – Схемы 18, 21.

140. Решения Межведомственного совещания по рассмотрению и принятию региональной стратиграфической схемы палеозойских образований Западно-Сибирской равнины / ред. В.И. Краснов. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1999. – 80 с.

141. Ржонсницкая, М.А. Стратиграфия и брахиоподы девона окраин Кузнецкого бассейна: автореф. дис... канд. геол.-мин. наук / Ржонсницкая Мария Адольфовна. – Л., 1964. – 20 с.

142. Ржонсницкая, М.А. Биостратиграфия девона окраин Кузнецкого бассейна. Т. 1. Стратиграфия / М.А. Ржонсницкая. – Л.: Госгеолтехиздат, 1968. – 288 с.

143. Ржонсницкая, М.А. Брахиоподы пограничных отложений девона и карбона на территории СССР / М.А. Ржонсницкая // Граница девона и карбона на территории СССР: сб. статей / отв. ред. В.Е. Голубцов. – Минск: Наука и техника, 1988. – С. 262–271.

144. Розман, Х.С. Стратиграфия и брахиоподы фаменского яруса Мугоджар и смежных районов. – М.: АН СССР, 1962. – 240 с. (Труды Геол. инст-та; Вып. 50).

145. Родионова, Г.Д. Девон Воронежской антеклизы и Московской синеклизы / Г.Д. Родионова, В.Т. Умнова, Л.И. Кононова [и др.]. – М.: ЦРГЦ, 1995. – 265 с.

146. Ротай, А.П. Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений Кузнецкого бассейна / А.П. Ротай // Труды ЦНИГРИ. – 1938. – Вып. 102. – 82 с.

147. Сарычева, Т.Г. Брахиоподы и палеогеография карбона Кузнецкой платформы / Т.Г. Сарычева, А.Н. Сокольская, Г.А. Безносова, С.В. Максимова. – М.: АН СССР, 1963. – 548 с.

148. Седаева, К.М. Хангербергское глобальное геологическое событие и его отражение в литологии и изотопном составе ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) разреза р. Сиказы (Башкортостан Ю.Урал) / К.М. Седаева, В.Н. Кулешов, Е.Н. Горожанина [и др.] // Био- и литостратиграфические рубежи в истории Земли: труды Международной Научной конференции (25–27 ноября 2008 г., Тюмень) / ред. Ю.С. Папин. – Тюмень: ТюмГНГУ, 2008. – С. 250–255.

149. Седаева, К.М. Тектоно-магматические процессы, проявленные на рубеже девона-карбона, и их отражение в биосфере и седиментосфере / К.М. Седаева // Осадочные бассейны, седиментационные и постседиментационные процессы в геологической истории / ред. Л.Г. Вакуленко, П.А. Ян. – Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2013. – Т. 3. – С. 88–92.

150. Седаева, К.М. Отражение Хангенбергского глобального геологического события рубежа девона и карбона в разрезах западного

склона приполярного (р. Кожим) и Южного (р. Сиказа) Урала / К.М. Седаева, Н.Н. Рябинкина, В.Н. Кулешов, О.В. Валяева // Литосфера. – 2010. – № 6. – С. 25–37.

151. Сергеева, Л.В. Зональное расчленение фаменского яруса северо-западной части хребта Большой Каратау по брахиоподам / Л.В. Сергеева // Известия НАН РК. – 2003. – № 2. – С. 3–7.

152. Сергеева, Л.В. Морские фамен-каменноугольные отложения Казахстана: автореф. дисс... докт. геол.-мин. наук: 25.00.01 / Сергеева Любовь Викторовна. – Алматы, 2005. – 50 с.

153. Симаков, К.В. Граница девона и карбона и проблема определения хроностратиграфических границ / К.В. Симаков // Тихоокеанская геология. – 1985. – № 2. – С. 27–93.

154. Симаков, К.В. Проблема определения хроностратиграфических границ девона и карбона / К.В. Симаков // Опорные разрезы и корреляции границ девона и карбона Евразии. – Магадан: АН СССР ДНЦ СВКНИИ, 1986. – С. 4–16.

155. Симаков, К.В. Поиск решения проблемы границы девона и карбона / К.В. Симаков // Граница девона и карбона территории СССР: сб. статей / отв. ред. В.Е. Голубцов. – Минск: Наука и Техника, 1988. – С. 27–33.

156. Симаков, К.В. Опорный разрез пограничных отложений девона и карбона Омолонского массива (Северо-восток СССР) / К.В. Симаков, Т.П. Разина // Граница девона и карбона на территории СССР: сб. статей / отв. ред. В.Е. Голубцов. – Минск: Наука и Техника, 1988. – С. 222–232.

157. Соболев, Н.Н. Общая стратиграфическая шкала девонской системы: состояние и проблемы / Н.Н. Соболев, И.О. Евдокимова // Общая стратиграфическая шкала России: состояние и проблемы обустройства / Ред. М.А. Федонкин. – Москва: ГИН РАН, 2013. – С. 139–148.

158. Степанова, Т.И. О возрасте и условиях образования терригенно-карбонатных отложений, вскрытых скважиной ВК-44 в Вагай-Ишимской

впадине (юг Западной Сибири) / Т.И. Степанова, Н.А. Кучева, Г.А. Мизенс // Ежегодник-2009. Тр. Ин-та геологии и геохимии им. акад. А.Н. Заварицкого. – 2010. – Вып. 157. – С. 83–87.

159. Степанова, Т.И. Стратиграфия палеозойского разреза, вскрытого параметрической скважиной Курган-успенская-1 (юго-западная окраина Западной Сибири) / Т.И. Степанова, Н.А. Кучева, Г.А. Мизенс, Р.М. Иванова, Л.И. Мизенс, З.А. Толоконникова, С.А. Рыльков // Литосфера. – 2011. – № 3. – С. 3–21.

160. Стратиграфические схемы Урала (докембрий, палеозой). – Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 1993.

161. Стратиграфические схемы докембрийских и фанерозойских отложений Беларуси: объяснительная записка / ред. С.А. Кручек. – Минск: ГП “БелНИГРИ”, 2010. – 282 с.

162. Стратиграфия СССР. Девонская система: в 2 кн. / ред. Д.В. Наливкин, М.А. Ржонсницкая, Б.П. Марковский. – М.: Недра, 1973. – Кн. 1. – 520 с.

163. Тимохина, И.Г. Биостратиграфия верхнедевонских отложений Кузнецкого бассейна по фораминиферам и эласмобранхиям / И.Г. Тимохина, О.А. Родина // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2014. X Междунар. науч. конгр. (8–18 апреля 2014 г., г. Новосибирск): Междунар. науч. конф. "Недропользование. Горное дело. Направления и технологии поиска, разведки и разработки месторождений полезных ископаемых. Геоэкология": сб. материалов в 4 т. – 2014. – Т. 1. – С. 162–165.

164. Типовые разрезы пограничных отложений среднего и верхнего девона, франского и фаменского ярусов окраин Кузнецкого бассейна: материалы V выездной сессии комиссии МСК по девонской системе (16–29 июля 1991 г., Кузбасс) / ред. В.И. Краснов, М.А. Ржонсницкая, Я.М. Гутак [и др.]. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1992. – 185 с.

165. Толмачев, И.П. Верхнедевонская фауна р. Усы в Алтайском горном округе / И.П. Толмачев // Труды Геологической части кабинета Его Императорского Величества. – 1915. – Вып. 2. – 15 с.

166. Толмачев, И.П. Нижнекаменноугольная фауна Кузнецкого угленосного бассейна / И.П. Толмачев. – М.-Л., 1931. – 645 с.

167. Толоконникова, З.А. Мшанки позднего фамена (поздний девон) западной части Алтае-Саянской складчатой области / З.А. Толоконникова // Природные ресурсы Горного Алтая. Геология, геофизика, гидрогеология, геоэкология, минеральные и водные ресурсы. – 2006а. – № 1. – С. 61–65.

168. Толоконникова, З.А. Новые фаменские мшанки Яя-Петропавловского разреза (Кузбасс) / З.А. Толоконникова // Природа и экономика Кузбасса. – 2006б. – Вып. 10, Т.1. – С. 47–51.

169. Толоконникова, З.А. Мшанки абышевского горизонта Кузбасса / З.А. Толоконникова // Вестник ТГУ. – 2007а. – № 297. – С. 171–174.

170. Толоконникова, З.А. Новые мшанки (Bryozoa) из верхнего девона (нижний фамен) Кузбасса / З.А. Толоконникова // Палеонтологический журнал. – 2007б. – № 5. – С. 64–67.

171. Толоконникова, З.А. Развитие мшанок (Тип Bryozoa) на границе девона-карбона в западной части Алтае-Саянской складчатой области / З.А. Толоконникова // Известия Томского политехнического университета. – 2007в. – Т. 311, №1. – С. 5–8.

172. Толоконникова, З.А. Палеонтология Кузбасса. Фаменские мшанки западной части Алтае-Саянской складчатой области / З.А. Толоконникова. – Новокузнецк: КузГПА, 2008. – 125 с. (Тр. НИЛ «Палеонтологии и палеогеографии»; Вып. 2).

173. Толоконникова, З.А. Палеоэкология девонских мшанок Кызылшинского разреза (Юго-Восточный Алтай, Россия) / З.А. Толоконникова // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – М.: ПИН РАН, 2009а. – С. 59–66.

174. Толоконникова, З.А. Позднефаменские мшанки из окраин Кузнецкого бассейна и их стратиграфическое значение / З. А. Толоконникова // Региональная геология и металлогения. – 2009б. – № 39. – С. 52–57.

175. Толоконникова, З.А. Биостратиграфическое значение верхнедевонских мшанок окраин Кузбасса / З.А. Толоконникова // Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ: материалы II Всероссийской конференции (27–30 сентября 2009 г., Казань). – Казань: КГУ, 2009в. – С. 120–122.

176. Толоконникова, З.А. Биогеографический обзор фаменских мшанок / З.А. Толоконникова // Природа и экономика Западной Сибири и сопредельных территорий: материалы Всероссийской конференции. – Новокузнецк: КузГПА, 2009г. – Т. 1. – С. 106–112.

177. Толоконникова, З.А. Биогеография и эволюция мшанок рода *Minussina Morozova*, 1961 / З.А. Толоконникова // Палеонтологический журнал. – 2009д. – № 4. – С. 37–45.

178. Толоконникова, З.А. Новые мшанки из девона Горного Алтая (Россия) / З.А. Толоконникова // Палеонтологический журнал. – 2010. – № 2. – С. 149–152.

179. Толоконникова, З.А. Раннекаменноугольные мшанки Курганской области, Россия / З.А. Толоконникова // Вестник ИГ Коми НЦ Уро РАН. – 2011. – № 7 (199). – С. 2– 5.

180. Толоконникова, З.А. Мшанки митихинской свиты (нижний фамен, верхний девон) Кузнецкого бассейна, Россия / З.А. Толоконникова // Палеонтологический журнал. – 2012а. – № 4. – С. 27–31.

181. Толоконникова, З.А. Биостратиграфическое расчленение верхнедевонских отложений западной части Алтае-Саянской складчатой области по мшанкам / З.А. Толоконникова // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2012б. – Т. 20, № 6. – С. 41–53.

182. Толоконникова, З.А. Позднедевонские мшанки Боровской зоны (юго-запад Западной Сибири) / З. А. Толоконникова // Литосфера. – 2012в. – № 3. – С. 22–30.

183. Толоконникова, З.А. Трепостомные мшанки из отложений нижнего карбона юго-западной части Западно-Сибирской равнины / З.А. Толоконникова // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. – 2014а. – № 3 (19). – С. 18–24.

184. Толоконникова, З.А. Палеобиогеография миссиссиппских мшанок Евразии / З.А. Толоконникова // VII Сибирская научно-практическая конференция молодых ученых по наукам о Земле (с участием иностранных специалистов) (17–21 ноября 2014 г., Новосибирск): материалы конференции. – Новосибирск: РИЦ НГУ. – 2014б. – С. 214–215.

185. Толоконникова, З.А. Динамика разнообразия мшанок Евразии на границе девона-карбона / З.А. Толоконникова // Технологический форсайт: материалы Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых (01–03 октября 2014 г., Краснодар). – Краснодар: КубГУ-Вика-Принт, 2014в. – С. 317–322.

186. Толоконникова, З.А. Комплексы турнейских мшанок западной части Алтае-Саянской складчатой области / З.А. Толоконникова // Палеострат-2015. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (26–28 января 2015 г., Москва) / ред. А.С. Алексеев. – М.: ПИН, 2015а. – С. 75.

187. Толоконникова, З.А. Фаменско-турнейские комплексы мшанок Нахичевани (Азербайджан) и Южной Армении / З.А. Толоконникова // Геология в развивающемся мире: материалы VIII науч.-практ. конф. студ., аспирантов и молодых ученых с междунар. участием (23–26 апреля 2015 г., Пермь): сб. в 2 т. / отв. ред. П. А. Белкин. – Пермь: ПГНИУ, 2015б. – Т.1. – С.224–228.

188. Толоконникова, З.А. Новые турнейские мшанки (миссиссиппий, нижний карбон) Курганской области, Россия / З.А. Толоконникова // Палеонтологический журнал. – 2015в. – № 6. – с. 43–47.

189. Толоконникова, З.А. Новые фаменские мшанки (верхний девон) Азербайджана и Армении / З.А. Толоконникова // Палеонтологический журнал. – 2016а. – № 3. – С. 34–42.

190. Толоконникова, З.А. Новые данные о турнейских мшанках (нижний карбон) Азербайджана и Армении / З.А. Толоконникова // Палеонтологический журнал. – 2016б. – № 4. – С. 68–75.

191. Толоконникова, З.А. Биостратиграфия турнейских отложений западной части Алтае-Саянской области по мшанкам / З.А. Толоконникова // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований: материалы LXII сессии Палеонтологического общества при РАН (4–8 апреля 2016 г., Санкт-Петербург). – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ. – 2016в. – С. 181–183.

192. Толоконникова, З.А. Ранние представители мшанок рода *Nikiforovella Nekhoroshev, 1948* и их стратиграфическое значение для позднего девона-раннего карбона / З.А. Толоконникова // Литосфера. – 2017а. – Т.17, № 5. – С. 53–66.

193. Толоконникова, З.А. Основные черты развития класса *Stenolaemata (Bryozoa)* в позднем девоне-раннем карбоне России / З.А. Толоконникова // Международная стратиграфическая конференция Головкинского-2017 и Четвертая Всероссийская конференция «Верхний палеозой России». Планетарные системы верхнего палеозоя: биостратиграфия, геохронология и углеводородные ресурсы (19–23 сентября 2017 г., Казань) / под ред. Д.К. Нургалиева, В.В. Силантьева. – Казань: изд-во Каз.ун-та, 2017б. – С. 200–201.

194. Толоконникова, З.А. Направления миграций мшанковой биоты в фамене (для территории Евразии) / З. А. Толоконникова // Фундаментальная

и прикладная палеонтология. Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН (02–06 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). – СПб: Картфабрика ВСЕГЕИ. – 2018а. – С. 126–128.

195. Толоконникова, З.А. Корреляция фаменско-турнейских отложений по мшанкам / З.А. Толоконникова // Эволюция жизни на Земле: материалы V Международного симпозиума (12–16 ноября 2018 г., Томск) / отв. ред. В.М. Подобина. – Томск: ИД ТГУ, 2018б. – С. 125–128.

196. Толоконникова, З.А. Морфологическая эволюция мшанок Евразии в течение позднего девона-раннего карбона / З.А. Толоконникова, В.В. Волкова // Осадочные планетарные системы позднего палеозоя: стратиграфия, геохронология, углеводородные ресурсы [Электронный ресурс]: сб. тез. Международной стратиграфической конференции Головкинского 2019 (Казань, 24–28 сентября 2019 г.). – Казань: Изд-во КФУ, 2019. – С. 301–302.

197. Толоконникова, З.А. Мшанки и брахиоподы из фаменских отложений (верхний девон) центральной части Русской платформы / З.А. Толоконникова, А.В. Пахневич // Палеонтологический журнал. – 2019. – № 1. – С. 46–52.

198. Толоконникова, З.А. Роль мшанок в органогенных постройках Большого Каратау, Казахстан / З.А. Толоконникова // Геология рифов: материалы Всероссийского литологического совещания, посвященного 130-летию со дня рождения В.А. Варсанофьевой (25–26 июня 2020 г., Сыктывкар) / ред. А.И. Антошкина. – Сыктывкар: ИГ Коми НЦ Уро РАН, 2020. – С. 122–123.

199. Толоконникова, З.А. Морфологическая эволюция мшанок Евразии в течение фамена-турне / З.А. Толоконникова // Палеонтологический журнал. – 2021. – № 1. – С. 48–60.

200. Тризна, В. Б. Раннекаменноугольные мшанки Кузнецкой котловины / В.Б. Тризна. – Л.: Госнаучтехиздат, 1958. – 433 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 122).

201. Троицкая, Т.Д. Новый фаменский представитель гетеротрипид из Тарбагатая / Т.Д. Троицкая // в кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. – М.: Госгеолтехиздат, 1960. – Ч.1. – С. 258–260.

202. Троицкая, Т.Д. Мшанки верхнего силура и девона / Т.Д. Троицкая // Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай (ордовик, силур, девон, нижний карбон). – М.: Госгеолтехиздат, 1963. – С. 209–231.

203. Троицкая, Т.Д. Девонские мшанки Казахстана / Т.Д. Троицкая. – М.: Недра, 1968. – 237 с.

204. Троицкая, Т.Д. Некоторые фаменские мшанки Центрального Казахстана (Сарысу-Тенизский водораздел) / Т.Д. Троицкая // в кн.: Новые виды палеозойских мшанок и кораллов / отв. ред. Г.Г. Астрова, И.И. Чудинова. – М.: Наука, 1970. – С. 40–46.

205. Троицкая, Т.Д. Мшанки / Т.Д. Троицкая // Фауна пограничных отложений девона и карбона Центрального Казахстана. – М.: Недра, 1975а. – С. 42–50. (Материалы по геологии Центрального Казахстана; Т. XVIII).

206. Троицкая, Т.Д. Основные черты развития мшанок на границе девона и карбона в Центральном Казахстане / Т.Д. Троицкая // Палеонтологический журнал. – 1975б. – № 3. – С. 54–69.

207. Троицкая, Т.Д. Мшанки мейстеровского горизонта Центрального Казахстана / Т.Д. Троицкая // Палеонтологический журнал. – 1979. – № 4. – С. 31–39.

208. Тыжнов, А.В. К изучению девонских известняков северо-западной окраины Кузнецкого бассейна / А.В. Тыжнов // Вестник Зап.-Сиб. геол. управ. – 1931. – Вып. 3. – С. 43–46.

209. Тыжнов, А.В. Геологический очерк Барзасского района Кузнецкого бассейна / А.В. Тыжнов // *Материалы по геологии Западной Сибири*. – Томск, 1938. – № 3 (45). – 155 с.

210. Чермных, В.А. Пограничные девонско-каменноугольные отложения Северного и Приполярного Крала / В.А. Чермных, Н.М. Кочеткова, В.Н. Пазухин, О.А. Липина // *Граница девона и карбона на территории СССР: сб. статей / отв. ред. В.Е. Голубцов* – Минск: Наука и техника, 1988. – С. 145–151.

211. Чижова, В.А. Состояние проблемы границы девонской и каменноугольной системы / В.А. Чижова // *Граница девона и карбона на территории СССР: сб. статей / отв. ред. В.Е. Голубцов*. – Минск: Наука и техника, 1988. – С. 8–22.

212. Шишова, Н.А. Новые виды мшанок рода *Penniretepora* из подмосковного карбона / Н.А. Шишова // *Материалы к "Основам палеонтологии"*. – М.: Наука, 1959. – Вып. 3. – С. 16–28.

213. Шульга-Нестеренко, М.И. Каменноугольные фенестеллиды Русской платформы / М.И. Шульга-Нестеренко. – М.: АН СССР, 1951. – 161 с. (Тр. ПИН; Т. 32).

214. Шульга-Нестеренко, М.И. Каменноугольные мшанки Русской платформы / М.И. Шульга-Нестеренко. – М.: АН СССР, 1955. – 207 с. (Тр. ПИН; Т. 57).

215. Эйно́р, О.Л. Биогеография территории Советского Союза в каменноугольном периоде / О.Л. Эйно́р, Н.П. Василюк, М.В. Вдовенко, К.Г. Войновский-Кригер, Н.Н. Дунаева, Г.П. Радченко // *Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. Труды VII сессии ВПО*. – М.: Недра, 1964. – С. 196–210.

216. Alekseev, A.S. The Devonian and Carboniferous of the Moscow Syncline (Russian Platform): stratigraphy and sea-level changes / A.S. Alekseev, L.I. Kononova, A.M. Nikishin // *Tectonophysic*. – 1996. – V. 268. – P. 149–168.

217. Amler, M.R.W. Ostrand der Kohlenkalk-Plattform und Übergang in das Kulm-Becken im westlichsten Deutschland zwischen Aachen und Wuppertal / M.R.W. Amler, H.-G. Herbig // Deutsche Stratigraphische Kommission, Stratigraphie von Deutschland VI. Unterkarbon (Mississippium). Schriftenreihe der Deutschen Geologischen Gesellschaft. – 2006. – V. 41. – P. 441–477.

218. Anstey, R.L. Astogeny and phylogeny: evolutionary heterochrony in Paleozoic bryozoans / R.L. Anstey // *Paleobiology*. – 1987. – V. 13. – P. 20–43.

219. Anstey, R.L. Phylogeny, diversity history, and speciation in Paleozoic bryozoans / R.L. Anstey, J.F. Pachut // In: *New approaches to speciation in the fossil record*. D.H. Erwin, R.L. Anstey (Eds.). Columbia University Press, New York & Chichester. – 1995. – P. 239–284.

220. Aretz, M. Redefining the Devonian-Carboniferous boundary: an overview of problems and possible solutions / M. Aretz // In: *STRATI 2013*. R. Rocha, J. Pais, J. Kullberg, S. Finney (Eds.). – Springer Geology. – 2014. – P. 227–231.

221. Aretz, M. Diversity patterns and palaeobiogeographical relationships of latest Devonian-Lower Carboniferous foraminifers from South China: What is global, what is local? / M. Aretz, E. Nardin, D. Vachard // *Journal of Palaeontology*. – 2014. – V. 3 (1). – P. 35–59.

222. Aretz, M. The redefinition of the Devonian- Carboniferous Boundary: recent developments / M. Aretz, C. Corradini // *Berichte des Institutes für Erdwissenschaften, Karl-Franzens-Universität Graz*. – 2016. – Band 22. – P. 6–7.

223. Aretz, M. The redefinition of the Devonian/Carboniferous boundary: state of the art / M. Aretz, C. Corradini // *Kölner forum für Geologie und Paläontologie*. – 2019. – V. 23. – P. 31–32.

224. Aretz, M. The Carboniferous Period / M. Aretz, H.G. Herbig, X.D. Wang // In: *Geologic Time Scale*. F.M. Gradstein, F.P. Agterberg, J.G. Ogg (Eds.). – Elsevier, 2020. – P. 811–874.

225. Aretz, M. Global review of the Devonian-Carboniferous boundary: an introduction / M. Aretz, C. Corradini // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2021. – Vol. 101, № 2. – P. 285–293.

226. Bábek, O. Devonian/Carboniferous boundary glacioeustatic fluctuations in a platform-to-basin direction: a geochemical approach of sequence stratigraphy in pelagic settings / O. Bábek, T. Kumpan, J. Kalvoda, T.M. Grygar // *Sedimentary Geology*. – 2016. – V. 337. – P. 81–99.

227. Bambach, R.K. Energetics in the global marine fauna: a connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere / R.K. Bambach // *Geobios*. – 1999. – V. 32. – P. 131–144.

228. Bancroft, A.J. Biostratigraphical potential of Carboniferous Bryozoa / A.J. Bancroft // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. – 1987. – V. 98. – P. 193–197.

229. Bancroft, A.J. Revision of the Carboniferous cystoporate bryozoans *Fistulipora incrustans* (Phillips, 1936), with remarks on the type species of *Fistulipora* M'Coy 1849 / A.J. Bancroft, P.N. Wyse Jackson // *Geological Journal*. – 1995. – V. 30. – P. 129–143.

230. Barrois, C. Note sur quelques sondages profonds exécutés entre Douai et Arras par la Compagnie de Châtillon / C. Barrois // *Annales de la Société géologique du Nord*. – 1913. – V. 42. – P. 2–20.

231. Bassler, R.S. The Hederelloidea, a suborder of Paleozoic cyclostomatous Bryozoa / R.S. Bassler // *United States National Museum Proceedings*. – 1939. – V. 87. – P. 25–91.

232. Becker, R.T. Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to lowermost Carboniferous global ammonoid diversity / R.T. Becker // *The Ammonoidea: Environment, Ecology, and Evolutionary Change* / M.R. House (Ed.). – Systematics Association. – 1993a. – Special Volume 47. – P. 115–163.

233. Becker, R.T. Analysis of ammonoid palaeobiogeography in relation to the global Hangenberg (terminal Devonian) and Lower Alum Shale (Middle

Tournaisian) events / R.T. Becker // *Annales de la Société Géologique de Belgique*. – 1993b. – V. 115. – P. 459–473.

234. Becker, R.T. Prospects for an international substage subdivision of the Famennian / R.T. Becker // *Newsletter Subcommittee on Devonian stratigraphy*. – 1998. – V. 15. – P. 14–17.

235. Becker, R.T. Towards the formal voting on Famennian substages / R.T. Becker // *Newsletter Subcommittee on Devonian stratigraphy*. – 2013. – V. 28. – P. 24–29.

236. Becker, R.T. The Devonian period / R.T. Becker, F. Gradstein, O. Hammer // *The Geologic Time Scale 2012* / F.M. Gradstein, J.G. Ogg, M. Schmitz, G. Ogg (Eds.). – Amsterdam: Elsevier, 2012. – P. 559–601.

237. Becker, R.T. Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian–Carboniferous Boundary / R.T. Becker, S.I. Kaiser, M. Aretz // *Geological Society, Special Publications*. – 2016. – V. 423. – P. 355–386.

238. Becker, R.T. Review of Devonian–Carboniferous boundary sections in the Rhenish Slate Mountains (Germany) / R.T. Becker, S. Hartenfels, S.I. Kaiser // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2021. – V. 101, № 2. – P. 357–420.

239. Berner, R.A. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> / R.A. Berner // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2006. – V. 70. – P. 5653–5664.

240. Bigey, F.P. Biogeography of Devonian Bryozoa / F.P. Bigey // *Bryozoa: Ordovician to Recent* / C. Nielsen, G.P. Larwood (Eds.). – Olsen and Olsen, Fredensborg, 1985. – P. 9–23.

241. Bigey, F.P. Devonian Bryozoa and global events: the Frasnian/Famenian extinction / F.P. Bigey // *The Devonian of the world: Proceedings of the Second International Symposium of the Devonian System (Calgary, Canada)* / N.J. McMillan, A.F. Embry, D.J. Glass (Eds.). – Canadian Society of Petroleum Geology. – 1988. – Memoir 14. – V. 3. – P. 53–62.

242. Bischoff, G. Die Conodonten-Stratigraphie des Rheno-Hercynischen Unter-carbons mit Berücksichtigung des Wocklumeria-Stufe und der Devon-Karbon Grenze / G. Bischoff // Abh. Hess. L.-Anst. Bodenforsch. – 1957. – V. 19. – S. 1–64.

243. Blakey, R. 2008. Late Devonian Paleogeography / R. Blakey// Colorado Plateau Geosystems. Developments in Palaeontology and Stratigraphy. – 2008. – V. 20. – P. 225–262.

244. Boardman, R.S. Trepostomatous Bryozoa of the Hamilton Group of New York State / R.S. Boardman // Geology Survey Professional Paper. – 1960. – V. 340. – P. 1–87.

245. Boardman, R.S. Bryozoa / R.S. Boardman, A.H. Cheetham, D.B. Blake [et al.] // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G. – Boulder and Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas, 1983. – 625 p.

246. Bone, Y. Sub-Recent bryozoan-serpulid build-ups in the Coorong Lagoon, South Australia / Y. Bone, R.E. Wass // Australian Journal of Earth Sciences. –1990. – V. 37. – P. 207–214.

247. Brom, K.R. Body-size increase in crinoids following the end-Devonian mass extinction / K.R. Brom, M.A. Salamon, P. Gorzelak // Scientific reports. –2018. – V. 8, № 1. – P. 1–7.

248. Caplan, M.L. Devonian-Carboniferous mass extinction event, widespread organic-rich mudrock and anoxia: causes and consequences / M.L. Caplan, R.M. Bustin // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1999. – V. 148. – P. 187–207.

249. Carmichael, S.K. 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 / S.K. Carmichael, J.A. Waters, C.J. Batchelor, D.M. Coleman, T.J. Suttner [et al.] // Gondwana Research. – 2016. – V. 32. – P. 213–231.

250. Chen, X.Q. Late Devonian (Latest Frasnian-Famennian) faunas from the “Hongguleleng Formation” and the F-F boundary in northern Xinjiang, NW China / X.Q. Chen, R. Mawson, T.J. Suttner, J.A. Talent, J. Frýda, D. Mathieson, P. Molloy, S. Berkyová // *Ber Inst Erdwissenschaften, Karl-Franzens-Universität Graz*. – 2009. – V. 14. – P. 18–19.

251. Cole, D. Uppermost Devonian (Famennian) to Lower Mississippian events of the western U.S.: Stratigraphy, sedimentology, chemostratigraphy, and detrital zircon geochronology / D. Cole, P.M. Myrow, D.A. Fike, G.E. Gehrels // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2015. – V. 427. – P. 1–19.

252. Conil, R. Mit Foraminiferen gegliederte Profile aus dem nordwestdeutschen Kohlenkalk und Kulm / R. Conil, E. Paproth // *Decheniana*. – 1968. – V. 119, № 1/2. – P. 51–94.

253. Conil, R. Nouvelle charte stratigraphique du Dinantien type de Belgique / R. Conil, E. Groessens, H. Pirlet // *Annales de la Société géologique du Nord*. – 1976. – V. 96. – P. 363–371.

254. Conil, R. The Devonian-Carboniferous transition in the Franco-Belgian basin with reference to Foraminifera and Brachiopods / R. Conil, R. Dreesen, M.A. Lentz, M. Lys, G. Plodowski // *Annales de la Société géologique de Belgique*. – 1986. – V. 109. – P. 19–26.

255. Conil, R. Carboniferous guide foraminifers, corals and conodonts in Franco-Belgian and Campine basins: their potential for widespread correlation / R. Conil, E. Groessens, M. Laloux, E. Poty, F. Tourneur // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. – 1991. – V.130. – P. 15–30.

256. Corradini, C. Protognathodus (Conodonta) and its potential as a tool for defining the Devonian/Carboniferous boundary / C. Corradini, S.I. Kaiser, M.C. Perri, C. Spalletta // *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. – 2011. – V. 117. – P. 15–28.

257. Cleary, D. *Stenophragmidium* Bassler, 1952 (Trepotomida: Bryozoa) from the Mississippian of Ireland and Britain / D. Cleary, P. N. Wyse Jackson // *Irish Journal of Earth Sciences*. – 2007. – V. 25. – P. 1–25.

258. Cowen, R. Functional analysis of fenestellid bryozoan colonies / R. Cowen, J. Rider // *Lethaia*. – 1972. – V. 5. – P. 145–164.

259. Crockford, J. Bryozoa from the Lower Carboniferous of New South Wales and Queensland / J. Crockford // *Proceedings of the New South Wales Linnean Society*. – 1947. – V. 72. – P. 1–48.

260. Davydov, V.I. The Carboniferous period / V.I. Davydov, D. Korn, M.D. Schmitz // *The Geologic Time Scale* / F.M. Gradstein, J.G. Ogg, M. Schmitz, G. Ogg (Eds.). – Amsterdam: Elsevier, 2012. – P. 603–653.

261. De Vleeschouwer, D. The impact of astronomical forcing on the Late Devonian greenhouse climate / D. De Vleeschouwer, M. Crucifix, N. Bounceur, P. Claeys // *Global and Planetary Change*. – 2014. – V. 120. – P. 65–80.

262. Demanet, F. La Faune des Couches de passage du Dinantien au Namurien dans le synclinorium de Dinant / F. Demanet // *Mémoires de Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*. – 1938. – Mémoire 84. – P. 1–201.

263. Denayer, J. Earliest Mississippian rugose corals of eastern Australia: post-disaster fauna across the Devonian-Carboniferous Boundary? / J. Denayer, G.E. Webb // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2017. – V. 97, № 3. – P. 655–667.

264. Denayer, J. The Devonian–Carboniferous boundary in Belgium and surrounding areas / J. Denayer, C. Prestianni, B. Mottequin, L. Hance, E. Poty // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2021. – V. 101, № 2. – P. 313–356.

265. Denisenko, N.V. Bryozoan diversity, biogeographic patterns and distribution in Greenland waters / N.V. Denisenko, M. E. Blicher // *Marine Biodiversity*. – 2021. – V. 51, № 73. <https://doi.org/10.1007/s12526-021-01213-9>.

266. Dumont, A.H. Mémoire sur la constitution géologique de la Province de Liège / A.H. Dumont // Mémoire couronné de l'Académie royale des Sciences. – 1832. – V. 8. – P. 1–374.

267. Dumont, A.H. Carte géologique de l'Europe / A.H. Dumont // Paris-Liège, 1855.

268. Ehrenberg, C.G. 1831. Symbolae Physicae, seu Icones et descriptiones Corporum Naturalium novorum aut minus cognitorum, quae ex itineribus per Libyam, Aegyptum, Nubiam, Dongalaam, Syriam, Arabiam et Habessiniam, studia annis 1820–25, redirent / G.G. Ehrenberg // Pars Zoologica, Part 4, Animalia Evertebrata exclusis Insectis. Berlin: Mittler, 1831. – 325 p.

269. Ernst, A. Lower Carboniferous Bryozoa from some localities in Sauerland, Germany / A. Ernst // Bryozoan studies 2004 / M. Cancino, P.N. Wyse Jackson (Eds.). – 2005. – P. 49–61.

270. Ernst, A. Non-fenestrate bryozoans from the Middle Devonian of the Eifel (western Rhenish Massif, Germany) / A. Ernst // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. – 2008. – V. 250/3. – P. 313–379.

271. Ernst, A. Trepostome bryozoans from the Lower – Middle Devonian of NW Spain / A. Ernst // Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia. – 2010. – V. 116. – P. 283–308.

272. Ernst, A. Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa / A. Ernst // Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. – 2013a. – V. 93. – P. 45–63.

273. Ernst, A., Diversity dynamics and evolutionary patterns of the Palaeozoic stenolaemate Bryozoa / A. Ernst // Habilitationsschrift, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. – 2013b. – 435 p.

274. Ernst, A. Diversity dynamics of Ordovician Bryozoa / A. Ernst // Lethaia. – 2018. – V. 51. – P. 198–206.

275. Ernst, A. Fossil record and evolution of Bryozoa / A. Ernst // Phylum Bryozoa. Handbook of zoology / T. Schwaha (Ed.). – 2019. – P.11–56.

276. Ernst, A. Stenolaemate bryozoans from the Geirud Formation (Upper Devonian/Lower Carboniferous) of Central Alborz (Iran) / A. Ernst, M. Mohammadi // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2009. – V. 83. – P. 439–447.

277. Ernst, A. Stenolaemate bryozoans from the Latest Devonian (Uppermost Famennian) of Western Germany / A. Ernst, H.-G. Herbig // *Geologica Belgica*. – 2010. – V. 13, № 3. – P. 173–182.

278. Ernst, A. Upper Devonian (Frasnian) Bryozoa from the Shishtu 1 Formation of Niaz area (eastern Tabas, central Iran) / A. Ernst, Z. Tolokonnikova, H. Yarahmadzahi // *Revue de Paléobiologie*. Genève. – 2012. – V. 31(1). – P. 1–14.

279. Ernst, A. Stenolaemate bryozoan fauna from the Mississippian of Guadiato Area, southwestern Spain / A. Ernst, S. Rodrigues // *Spanish Journal of Palaeontology*. – 2013. – V. 28, № 2. – P. 173–192.

280. Ernst, A. Uppermost Famennian bryozoans from Ratingen (Velbert Anticline, Rhenish massif/ Germany) – Taxonomy, facies dependencies and palaeobiogeographic implications / A. Ernst, Z. Tolokonnikova, H.-G. Herbig // *Geologica Belgica*. – 2015a. – V. 18/1. – P. 37–47.

281. Ernst, A. Stratigraphic relevance and typification of the Mississippian fenestrate bryozoan *Narynella narynica* (Nikiforova, 1933) / A. Ernst, Z. Tolokonnikova, P.N. Wyse Jackson // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2015b. – № 89(3). – P. 645–651.

282. Ernst, A. A bryozoan fauna from the Mississippian (Tournaisian and Viséan) of Belgium / A. Ernst, Z. Tolokonnikova, E. Poty, B. Mottequin // *Geobios*. – 2017. – V. 50, № 2. – P. 105–121.

283. Ernst, A. Early Famennian bryozoan fauna from the Baqer-abad section, northeast Isfahan, central Iran / A. Ernst, A. Bahrami, A. Parast // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2020. – V. 100. – P. 705–718.

284. Erwin, D. The end and the beginning: recoveries from mass extinctions / D. Erwin // *TREE*. – 1998. – V. 13. – P. 344–349.

285. Ettensohn, F.R. The Mississippian of the Appalachian Basin / F.R. Ettensohn // Carboniferous of the Appalachian and black warrior Basin / eds. S.F. Gred, D.R. Chesnut Jr. – Kentucky Geological Survey. – 2009. – P. 22–31.
286. Fara, E. What are Lazarus taxa? / E. Fara // Geological Journal. – 2001. – V. 36. – P. 291–303.
287. Feist, R. Correlation between the evolution of benthic faunal communities and convergent movements of lithospheric blocs from the Silurian to the Late Devonian in the mid-Paleozoic Uralian basin / R. Feist, K.S. Ivanov, V.P. Sapelnikov [et al.] // Tectonophysics. – 1997. – V. 276. – P. 301–311.
288. Formolo, M.J. Geochemical evidence for euxinia during the Late Devonian extinction events in the Michigan Basin (USA) / M.J. Formolo, N. Riedinger, B. C. Gill // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2014. – V. 414. – P. 146–154.
289. Franke, W. Tectonostratigraphic units in the Variscan belt of central Europe / W. Franke // Geological Society of America. – 1989. – Special paper 230. – P. 67–90.
290. Franke, W. Sedimentology of a Lower Carboniferous shelf-margin (Velbert Anticline, Rheinisches Schiefergebirge, W-Germany) / W. Franke, W. Eder, W. Engel // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. – 1975. – V. 150. – P. 314–353.
291. Fritz, M.A. Upper Devonian Bryozoa from New Mexico / M.A. Fritz // Journal of Paleontology. – 1944. – V. 18, № 1. – P. 31–41.
292. Golonka, J. Cambrian–Neogene Plate Tectonic Maps / J. Golonka. – Krakow: Wydawnictwa Uniwersytetu Jagiellonskiego, 2000.
293. Golonka, J. Late Devonian paleogeography in the framework of global plate tectonics / J. Golonka // Global and Planetary Change. – 2020. – V. 186. – P. 103–129.
294. Gordon, D.P. Phylum Bryozoa / D.P. Gordon, P.D. Taylor, F.P. Bigey // New Zealand inventory of biodiversity. 1. Animalia. Radiata, Lophotrochozoa,

Deuterostomia / ed. D.P. Gordon. – Canterbury University Press, Canterbury, 2009. – P. 271–297.

295. Gosselet, J. Note sur le terrain Devonien de l'Ardenne et du Hainaut / J. Gosselet // Bulletin Society Geology of France. – 1857. – S. 2, V. 14. – P. 363–374.

296. Gosselet, J. Memoire sur les terrains primaires de la Balgique, de l'arroubdissement d'Avesnes et du Boulonnais / J. Gosselet. – Paris, 1860. – 164 p.

297. Gutak, J.M. Bryozoan diversity in southern Siberia at the Devonian-Carboniferous transition: new data confirm a resistivity to two mass extinctions / J.M. Gutak, Z.A. Tolokonnikova, D.A. Ruban // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2008. – V. 264. – P. 93–99.

298. Gutak, Ya. The Famennian stage, Late Devonian of the Kuznetsk depression / Ya. Gutak, V. Antonova, Z. Tolokonnikova // Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS/IGCP 596 joint field meeting, July 20–August 10, 2011, Ufa, Novosibirsk). – Novosibirsk: Publishing House of SB RAS, 2011. – P. 52–54.

299. Hageman, S.J. Cool water carbonate production from epizoic bryozoans on ephemeral substrates / S.J. Hageman, N.P. James, Y. Bone // Palaios. – 1997. – V. 15. – P. 33–48.

300. Hageman, S.J. Bryozoan growth habits: classification and analysis / S.J. Hageman, P.E. Bock, Y. Bone, B. McGowran // Journal of Paleontology. – 1998. – V. 72. – P. 418–436.

301. Hallam, A. Mass extinctions and sea-level changes / A. Hallam, A.M. Wignall // Earth Sciences Review. – 1999. – V. 48. – P. 217–250.

302. Hammer, Ø. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis / Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica. – 2001. – V. 4, № 1. – 9 p. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).

303. Hance, L. Hastarian / L. Hance, E. Poty // *Geologica Belgica*. – 2006. – V. 9/1-2. – P. 111–116.
304. Hance, L. Biostratigraphy and sequence stratigraphy at the Devonian-Carboniferous transition in southern China (Hunan province) comparison with southern Belgium. / L. Hance, Ph. Muchez, M. Coen, X.-S. Fang, E. Groessens [et al.] // *Annales de la Societe geologique de Belgique*. – 1993. – V. 116, № 2. – P. 359–378.
305. Hance, L. Tournaisian / L. Hance, E. Poty, F.-X. Devuyst // *Geologica Belgica*. – 2006. – V. 9/1-2. – P. 47–53.
306. Hance, L. Upper Famennian to Visean foraminifers and some carbonate microproblematica from South China-Hunan, Guangxi and Guizhou / L. Hance, H. F. Hou, D. Vachard. – Beijing: Geological Publishing House, 2011. – 359 p.
307. Haq, B. U. A chronology of Paleozoic sea-level changes / B. U. Haq, S. R. Schutter // *Science*. – 2008. – V. 322. – P. 64–68.
308. Harper, D.A. Brachiopods / D.A.T. Harper, L.R.M. Cocks, L.E. Popov, P.M. Sheehan, M.G. Bassett [et al.] // *The Great Ordovician Biodiversification Event* / B.D. Webby, F. Paris, M.L. Droser, I.C. Percival (Eds.). – New York: Columbia University Press, 2004. – P. 157–179.
309. Harries, P.J. Models for biotic survival following mass extinction / P.J. Harries, E.G. Kauffman, T.A. Hansen // *Biotic recovery from Mass Extinction Events* / M.B. Hart (Ed.). – Geology Society of London. – 1996. – Special Publication 102. – P. 41–60.
310. Hartenfels, S. Conodont age and correlation of the transgressive *Goniclymenia* and *Kalloclymenia* Limestones (Famennian, Anti-Atlas, SE Morocco) / S. Hartenfels, R.T. Becker // *Terra Nostra*. – 2012. – V. 3. – P. 67.
311. Herbig, H.-G. A muddy to clear carbonate ramp, Latest Devonian, Velbert Anticline (Rheinisches Schiefergebirge, Germany) / H.-G. Herbig, B. Mamet // *Geologica et Palaeontologica*. – 2006. – V. 40. – P. 1–25.

312. Higgs, K. Spore stratigraphy at the Devonian-Carboniferous boundary in the northern “Rheinisches Schiefergebirge”, Germany / K. Higgs, M. Streel // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. – 1984. – V. 67. – P. 157–180.

313. Higgs, K. High resolution miospore stratigraphy of the Upper Famennian of eastern Belgium, and correlation with the conodont zonation / K. Higgs, C. Prestianni, M. Streel, J. Thorez // *Geologica Belgica*. – 2013. – V. 16, № 1. – P. 84–94.

314. Horowitz, A.S. Specific, generic and familial diversity of Devonian bryozoan / A.S. Horowitz, J.F. Pachut // *Journal of Paleontology*. – 1993. – V. 67, № 1. – P. 42–52.

315. Horowitz, A.S. Devonian bryozoans diversity, extinctions and originations / A.S. Horowitz, J.F. Pachut, R.L. Anstey // *Journal of Paleontology*. – 1996. – V. 70, № 3. – P. 373–380.

316. Horowitz, A.S. The fossil record of bryozoan species diversity / A.S. Horowitz, J.F. Pachut // 11-th International Bryozoology Association Conference. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Republic of Panama, 2000. – P. 245–248.

317. Hou, H. Early Carboniferous brachiopods from the Mengkungao Formation of Gieling, Central Hunan and discussion of the lower boundary of the carboniferous / H. Hou // *Professional papers Academia Geological Sciences*. – 1965. – Serie B, № 1. – P. 116–146.

318. House, M.R. Correlation of mid-Palaeozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations / M.R. House // *Nature*. – 1985. – V. 313. – P. 17–22.

319. House, M.R. Strength, timing, setting and cause of mid-Palaeozoic extinctions / M.R. House // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2002. – V. 181. – P. 5–25.

320. Hu, Z.-X. Early Ordovician bryozoans from China / Z.-X. Hu, N. Spjeldnaes // *Bryozoa Actuels et Fossiles: Bryozoa Living and Fossil* / F.P.

Bigey, J.-L. d'Hondt (Eds.). – Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France. – 1991. – Mémoire HS 1. – P. 179–185.

321. International Bryozoology Association: site. – Deacon, 1996. – URL: <https://bryozoa.net> (date of the application 01.06.2022). – Text: electronic.

322. Jaccard, P. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et des Jura / P. Jaccard // Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles. – 1901. – V. 37. – P. 547–579.

323. Joachimski, M.M. Conodont apatite  $\delta^{18}\text{O}$  signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction / M.M. Joachimski, W. Buggisch // Geology. – 2002. – V. 30. – P. 711–714.

324. Johnson, J.G. Devonian Eustatic Fluctuations in Euramerica / J.G. Johnson, G. Klapper, C.A. Sandberg // Geological Society of America Bulletin. – 1985. – V. 96. – P. 567–587.

325. Jongmans W.J. Schlussbetrachtungen / W.J. Jongmans, W. Gotnan // Deuxième congrès pour l'avancement des études de stratigraphie du Carbonifère, Heerlen, 1935. W.J. Jongmans (Ed.). – Liege, 1937. – Compte rendu 1. – P. 4–40.

326. Kaiser, S.I. Mass extinctions, climatic and oceanographic changes at the Devonian/Carboniferous boundary. Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades eines Doctors der Naturwissenschaften / S.I. Kaiser. – Ruhr-Universität Bochum. – 2005. – 156 p.

327. Kaiser, S.I. The Devonian/Carboniferous boundary stratotype section (La Serre, France) revisited / S.I. Kaiser // Newsletters on Stratigraphy. – 2009. – V. 43/2. – P. 195–205.

328. Kaiser, S.I. Geochemical evidence for major environment change at the Devonian-Carboniferous boundary in the Carnic Alps and the Rhenish Massif / S.I. Kaiser, T. Steuber, R.T. Becker, M.M. Joachimski // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2006. – V. 240. – P. 146–160.

329. Kaiser, S.I. Should the Devonian-Carboniferous boundary be redefined? / S.I. Kaiser, C. Corradini // Newsletter Subcommission on Devonian Stratigraphy. – 2008. – V. 23. – P. 55–56.

330. Kaiser, S.I. Environmental change during the Late Famennian and Early Tournaisian (Late Devonian–Early Carboniferous) – implications from stable isotopes and conodont biofacies in southern Europe / S.I. Kaiser, T. Steuber, R.T. Becker // Geological Journal. – 2008. – Special Issue 43 (2–3). – P. 241–260.

331. Kaiser, S.I. High-resolution conodont stratigraphy, biofacies and extinctions around the Hangenberg Event in pelagic successions from Austria, Italy and France / S.I. Kaiser, R.T. Becker, C. Spalletta, T. Steuber // Palaeontographica Americana. – 2009. – V. 63. – P. 97–139.

332. Kaiser, S.I. The global Hangenberg Crisis (Devonian–Carboniferous transition): review of a first-order mass extinction / S.I. Kaiser, M. Aretz, R.T. Becker // Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events / eds. R.T. Becker, P. Königshof, C.E. Brett. – Geological Society. – 2016. – Special Publications 423. – P. 387–439.

333. Kaisin, F.Jr. Les Bryozoaires Fenestrellinidés et Acanthocladiidés du Tournaisien de la Belgique / F.Jr. Kaisin // Mémoires de l'Institut géologique de l'Université de Louvain. – 1942. – V. 13. – P. 92–141.

334. Kalvoda, J. Brunovistulian terrane (Bohemian Massif, Central Europe) from late Proterozoic to late Paleozoic: a review / J. Kalvoda, O. Bábek, O. Fatka, J. Leichmann [et al.] // International Journal of Earth Sciences. – 2008. – V. 97. – P. 497–517.

335. Kalvoda, J. Upper Famennian and Lower Tournaisian sections of the Moravian Karst (Moravo-Silesian Zone, Czech Republic): a proposed key area for correlation of the conodont and foraminiferal zonations / J. Kalvoda, T. Kumpan, O. Bábek // Geological Journal. – 2015. – V. 50. – P. 17–38.

336. Kido, E. Devonian deposits of the Baruunhuurai Terrane, western Mongolia (IGCP 596 Field Workshop) / E. Kido, T. J. Suttner, J. A. Waters, Y.

Ariunchimeg, S. Gonchigdorj, J.W. Atwood, G.D. Webster // *Episodes*. – 2013. – V. 36. – P. 242–254.

337. Klapper, G. Devonian conodont biostratigraphy: the Devonian system / G. Klapper, W. Ziegler // *Palaeontology. Special paper*. – 1979. – V. 23. – P. 199–224.

338. Königshof, P. Devonian-Carboniferous boundary sections in Iran / P. Königshof, A. Bahrami, S.I. Kaiser // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2021. – V. 101, №2. – P. 613–632.

339. Koninck, L.-G. de. Description des animaux fossiles qui se trouvent dans le terrain carbonifère de Belgique / L.-G. de Koninck. – Liège: Dessain, 1842–1844. – 650 p.

340. Kuklinski, P. Composition of bryozoan assemblages related to depth in Svalbard fjords and sounds / P. Kuklinski, G. Bjørn, O.J. Lønne, J. M. Weslawski // *Polar Biology*. – 2005. – V. 28, № 8. – P. 619–630.

341. Kulagina, E. I. Taxonomic diversity of foraminifers of the Devonian – Carboniferous boundary interval in the South Urals / E.I. Kulagina // *Bulletin of Geosciences*. – 2013. – V. 88, № 2. – P. 265–282.

342. Kumpan, T. The Devonian-Carboniferous boundary in the Moravian Karst (Czech Republic) / T. Kumpan, J. Kalvoda, O. Bábek, J. Frýda // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2021. – V. 101, №2. – P. 473–485.

343. Kurilenko, A.V. A proposed crinoids zonation of the Devonian deposits of eastern Transbaikal / A.V. Kurilenko, N. P. Kul'kov // *Bulletin of Geosciences*. – 2008. – V. 83, № 4. – P. 461–472.

344. Lakin, J.A. Greenhouse to icehouse: a biostratigraphic review of latest Devonian–Mississippian glaciations and their global effects / J.A. Lakin, J.E.A. Marshall, I. Troth, I.C. Harding // *Geological Society*. – 2016. – Special Publications. – V. 423. – P. 439–464.

345. Larwood, G.P. Colonial integration in Cretaceous cribrimorph Bryozoa / G.P. Larwood // *Advances in Bryozoology Systematics* /eds. G.P. Larwood, M.B. Abbott. – Academic Press. – 1979. – V. 13. – P. 503–520.

346. Lebedev, O.A. Palaeozoogeographical connections of the Devonian vertebrate communities of the Baltica Province. Part II. Late Devonian / O.A. Lebedev, E. Lukševics, G.V. Zakharenko // *Palaeoworld*. – 2010. – V. 19. – P. 108–128.

347. Lee, G.W. The British carboniferous Trepostomata / G.W. Lee // *Memoirs of the Geological Survey of Great Britain*. – 1912. – V. 1. – P. 135–195.

348. Lerosey-Aubril, R. Quantitative approach to diversity and decline in Late Palaeozoic trilobites / R. Lerosey-Aubril, R. Feist // *Earth and Life, International year of planet Earth* / ed. J.A. Talent. – Springer Science+Business Media, 2012. – P. 535–555.

349. Lidgard, S. Competition, clade replacement, and a history of cyclostome and cheilostome bryozoan diversity / S. Lidgard, F.K. McKinney, P.D. Taylor // *Paleobiology*. – 1993. – V. 19, № 3. – P. 352–371.

350. Lidgard, S. Predation on bryozoan colonies: taxa, traits and trophic groups // S. Lidgard // *Marine Ecology Progress Series*. – 2008. – V. 359. – P. 117–131.

351. Lu, L. Famennian-Tournaisian bryozoans of the Aergati Mt., N W Xinjiang / L. Lu // *Palaeozoic fossils of northern Xinjiang, China*. Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Nanjing, 1999. – V. 37–47. – P. 142–186.

352. Ma, X. Brachiopod faunal successions and the subdivision of the Famennian in South China / X. Ma, Y. Sun // *Newsletter of Subcommittee on Devonian stratigraphy*. – 2008. – V. 23. – P. 32–34.

353. Ma, X.-P. The Devonian System of China, with a discussion on sea-level change in South China / X.-P. Ma, W.-H. Liao, D.-M. Wang // *In: Devonian Change: Case Studies in Palaeogeography and Palaeoecology*. P. Konigshof (Ed.).

The Geological Society, London, Special Publications. – 2009. – V. 314. – P. 241–262.

354. Ma, X. Subdivision of Famennian (Late Devonian) strata in the northwest border of the Junggar Basin, Xinjiang, Northwestern China / X. Ma, P. Zong, Y. Zhang, M. Zhamg, J. Xue // *Earth Science Frontiers*. – 2013. – V. 20, № 6. – P. 255 – 268.

355. Ma, J. The oldest known bryozoan: *Prophyllodictya* (Cryptostomata) from the lower Tremadocian (Lower Ordovician) of Liujiachang, south-western Hubei, central China / J. Ma, P.D. Taylor, F. Xia, R. Zhan // *Palaeontology*. – 2015. – V. 58, № 5. – P. 925–934.

356. Ma, X. Temporal and spatial distribution of the Late Devonian (Famennian) strata in the northwestern border of the Junggar Basin, Xinjiang, Northwestern China / X. Ma, M. Zhang, P. Zong, Y. Zhang, D. Lü // *Acta Geologica Sinica*. – 2017. – V. 91, № 4. – P. 1413–1437.

357. Maillieux, E. Terrains, roches et fossiles de la Belgique / E. Maillieux. – Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, 1933. – 217 p.

358. Mamet, B. Réflexions à propos du Calcaire d'Etroeungt / B. Mamet, G. Mortelmans, P. Sartenaer // *Bulletin de la Société belge de Géologie*. – 1965. – V. 74, № 1. – P. 41–51.

359. M'Coy, F. A synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of Ireland / F. M'Coy. – Dublin, 1844. – 207 p.

360. McGhee, G.R. A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises / G.R. McGhee, M.E. Clapham, P.M. Sheehan, D.J. Bottjer, M.L. Droser // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2013. – V. 370. – P. 260–270.

361. McKinney, F.K. Intercolony fusion suggests polyembryony in Paleozoic fenestrate bryozoans / F.K. McKinney // *Paleobiology*. – 1981. – V. 7. – P. 247–251.

362. McKinney, F.K. Paleobiological interpretation of some skeletal characters of Lower Devonian fenestrate Bryozoa, Prague Basin, Chechoslovakia / F.K. McKinney // *Bryozoa: past and present*. – Bellingham: Western Washington University, 1987. – P. 161–168.

363. McKinney, F.K. *Bryozoan evolution* / F.K. McKinney, J.B.C. Jackson. – Boston: Unwin Human, 1989. – 238 p.

364. McKinney, F.K. *Macroevolutionary trends* / F.K. McKinney, S. Lidgard, P.D. Taylor // *Evolutionary Patterns. Growth, Form, and Tempo in Evolution* / J.B.C. Jackson, S. Lidgard, F.K. McKinney (Eds.). – Chicago, London: The University of Chicago Press, 2001. – P. 348–385.

365. McKinney, F.K. *Predation on bryozoans and its reflection in the fossil records* / F.K. McKinney, P.D. Taylor, S. Lidgard // *Predatorprey interactions in the fossil record*. – N. Y.: Kluwer Academic and Plenum Publishers, 2003. – P. 239–261.

366. Mottequin, B. *Biostratigraphic significance of brachiopods near the Devonian–Carboniferous boundary* / B. Mottequin, D. Brice, M. Legrand-Blain // *Geological Magazine*. – 2014. – V. 151. – P. 216–218.

367. Morozova, I.P. 2006. *New Devonian and Carboniferous Bryozoans of the Holy Cross Mountains (Central Poland)* / I.P. Morozova, O.B. Weis, G. Racki // *Paleontological Journal*. – 2006. – V. 40, № 5. – P. 529–540.

368. Myrow, P. M. *Latest Devonian (Famennian) global events in western Laurentia: Variations in the carbon isotopic record linked to diagenetic alteration below regionally extensive unconformities* / P.M. Myrow, A. Hanson, A.S. Phelps, J.R. Creveling [et al.] // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2013. – V. 386. – P. 194–209.

369. Myrow, P.M. *High-precision U–Pb age and duration of the latest Devonian (Famennian) Hangenberg event, and its implications* / P.M. Myrow, J. Ramezani, A.E. Hanson [et al.] // *Terra Nova*. – 2014. – V. 26. – P. 222–229.

370. Nekhoroshev, V.P. Die Bryozoen des deutschen Unterkarbons / V.P. Nekhoroshev // *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt*. 1932. – Neue Folge 141. – P. 1–74.
371. Nelson, C.S. Application of bryozoan growth form studies in facies analysis of non-tropical carbonate deposits in New Zealand / C.S. Nelson, F.M. Hyden, S.L. Keane, W.L. Leask, D.P. Gordon // *Sedimentary Geology*. – 1988. – V. 60. – P. 301–322.
372. Newsletter Subcommittee on Devonian stratigraphy / Crick (Ed.). – Arlington, 1998. – V. 15. – 84 p.
373. Newsletter Subcommittee on Devonian stratigraphy / E. Crick (Ed.). – Arlington, 2003. – V. 19. – 79 p.
374. Newsletter Subcommittee on Devonian stratigraphy / R.T. Becker (Ed.). – Münster, 2008. – V. 23. – 127 p.
375. Newsletter on Carboniferous stratigraphy / W. Qie (Ed.). – Nankin, 2017. – V. 33. – 68 p.
376. Nicholson, H.A. Notes on the Palaeozoic corals of the State of Ohio / H.A. Nicholson // *Annals and Magazine of Natural History*. – 1876. – Series 4, № 18. – P. 85–94.
377. Nicholson, H.A. On the structure and affinities of the «Tabulate corales» of the Paleozoic period with critical descriptions of illustrative species / H.A. Nicholson. – Edinburgh, 1879. – 342 p.
378. O’Dea, A. Influence of seasonal variation in temperature, salinity and food availability on module size and colony growth of the estuarine bryozoan *Conopeum seurati* / A. O’Dea, B. Okamura // *Marine Biology*. – 1999. – V. 135. – P. 581–588.
379. Ogg, J.G. Geological Time Scale 2016 / J.G. Ogg, G. Ogg, F.M. Gradstein. – Elsevier. – 2016. – 240 p.
380. Owen, D.E. Carboniferous Bryozoa from County Tyrone / D.E. Owen // *Geological Journal*. – 1973. – V. 8, № 1. – P. 297–306.

381. Paeckelmann, W. Die Devon-Karbon-Grenze / W. Paeckelmann, O.H. Schindewolf // II International Congress Stratigraphy et Geology. Carbon (Heerlen, 1935). – 1937. – Bd. 2. – S. 703–714.

382. Paproth, E. Precision and practicability: on the definition of the Devonian-Carboniferous boundary / E. Paproth, M. Streeel // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. – 1984. – № 67. – P. 255–258.

383. Paproth, E. Famennian paleogeography and event stratigraphy of Northwestern Europe / E. Paproth, R. Dreesen, J. Thorez // Late Devonian events around the Old Red Continent Bless / M.J.M. Streeel (Ed). – Annales de la Société géologique de Belgique. – 1986. – V. 109. – P. 175–186.

384. Paproth, E. Decision on the Devonian-Carboniferous boundary stratotype / E. Paproth, R. Feits, G. Flajs // Episodes. – 1991. – V. 41. – P. 171–185.

385. Paul, H. Zur Kenntnis der Visestufe bei Ratingen / H. Paul // Decheniana. – 1939. – V. 98, № 2. – P. 185–190.

386. Phillips, J. Illustrations of the geology of Yorkshire, a description of the strata and organic remains of the Yorkshire. The Mountain limestone district / J. Phillips. – London, 1836. – 253 p.

387. Poty, E. Rugose corals at the Devonian-Carboniferous boundary / E. Poty // Cour. Forsch. Inst. Sencken. – 1984. – V. 67. – P. 29–35.

388. Poty, E. Famennian and Tournaisian recoveries of shallow water Rugosa following late Frasnian and late Strunian major crises, southern Belgium and surrounding areas, Hunan (South China) and the Omolon region (NE Siberia) / E. Poty // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1999. – V. 154. – P. 11–26.

389. Poty, E. Dinantian lithostratigraphic units (Belgium) / E. Poty, L. Hance, A. Lees, M. Hennebert // Geologica Belgica. – 2002. – V. 4/1-2. – P. 69–93.

390. Poty, E. Upper Devonian and Mississippian foraminiferal and rugose coral zonations of Belgium and northern France: a tool for Eurasian correlations / E. Poty, F.-X. Devuyst, L. Hance // *Geological Magazine*. – 2006. – V. 143/6. – P. 829–857.
391. Poty, E. Field trip 3: Uppermost Devonian and Lower Carboniferous of Southern Belgium / E. Poty, M. Aretz, J. Denayer // *Kölner Forum für Geologie und Paläontologie*. – 2011. – V. 20. – P. 99–150.
392. Poty, E. Belgian substages as a basis for an international chronostratigraphic division of the Tournaisian and Viséan / E. Poty, M. Aretz, L. Hance // *Geological Magazine*. – 2014. – V.151. – P. 229–243.
393. Prezbindowski, D.R. A Fourier-numerical study of a bryozoan fauna from the Threeforks Formation (Late Devonian) of Montana / D.R. Prezbindowski, R. Anstey // *Journal of Paleontology*. – 1978. – V. 52, № 2. – P. 353–369.
394. Qie, W. Global events of the Late Paleozoic (Early Devonian to Middle Permian): a review / W. Qie, T.J. Algeo, G. Luo, A. Herrman // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2019. – V. 531. – P. 109–259.
395. Racki, G. Toward understanding Late Devonian global events: few answers, many questions / G. Racki // *Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach* / D.J. Over, J.R. Morrow, P.B. Wignall (Eds.). – 2005. – P. 5–36.
396. Racki, G. Comment on “Impact ejecta layer from the Mid-Devonian: possible connection to global mass extinctions” / G. Racki, C. Koeberl // *Science*. 2004. – V. 303. – P. 471b.
397. Ross, J.R.P. Ordovician, Silurian and Devonian Bryozoa of Australia / J.R.P. Ross // *Bureau of Mineral Resources*. – 1961. – V. 50. – P. 1–172.
398. Ross, J.R.P. Biogeography of Carboniferous ectoproct Bryozoa / J.R.P. Ross // *Palaeontology*. – 1981. – V. 24, № 2. – P. 313–341.

399. Ross, J.R.P. Bryozoan evolution and dispersal and Paleozoic sea-level fluctuations / J.R.P. Ross, C.A. Ross // *Bryozoans in Space and Time* / D.P. Gordon, A.M. Smith, J.A. Grant-Mackie (Eds.). – NIWA, Wellington. – 1996. – P. 243–258.

400. Rodygin, S.A. Conodonts in Middle and Upper Devonian sections from the Kuznetsk Basin margins / A.S. Rodygin // *Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS/IGCP 596 joint field meeting, July 20–August 10, 2011, Ufa, Novosibirsk)*. – Novosibirsk: Publishing House of SB RAS, 2011. – P. 139–140.

401. Ryland, J.S. Systematic and biological studies Polyzoa (Bryozoa) from western Norway / J.S. Ryland // *Sarsia North Atlantic Marine Science*. – 1963. – V. 14. – P. 1–59.

402. Sakagami, S. Lower Carboniferous bryozoan from the Hikoroichi series, Japan / S. Sakagami // *Transactions and Proceeding of the Palaeontological Society of Japan*. – 1962. – V. 46. – P. 227–242.

403. Sakagami, S. Bryozoa of Akiyoshi. Part 2. Lower Carboniferous bryozoa from the Uzura Quarry / S. Sakagami // *Transactions and Proceeding of the Palaeontological Society of Japan*. – 1964. – V. 56. – P. 295–308.

404. Sallan, L.C. End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates / L.C. Sallan, M.I. Coates // *PNAS*. – 2010. – V. 107, № 2. – P. 10131–10135.

405. Sallan, L.C. Persistent predator-prey dynamics revealed by mass extinction / L.C. Sallan, T.W. Kammer, W.I. Ausich, L.A. Cook // *PNAS*. – 2011. – V. 108, № 20. – P. 8335–8338.

406. Sandberg, C.A. Phylogeny, speciation and zonation of Siphonodella (Conodonta, Upper Devonian and Lower Carboniferous) / C.A. Sandberg, W. Ziegler, K. Leuteriz, S. Brill // *Newsletter Stratigraphy*. – 1978. – V. 7, № 2. – P. 102–120.

407. Sandberg, C.A. Upper Devonian of western United States / C.A. Sandberg, F.G. Poole, J.G. Johnson // Devonian of the World / Ed. N.J. McMillan. – Proceeding of the Canadian Society of Petrology and Geology International Symposium. Devonian System. – 1988. – Memoir 14. – P. 183–220.
408. Sandberg, C.A. Late Devonian sea-level changes, catastrophic events, and mass extinctions / C.A. Sandberg, J.R. Morrow, W. Ziegler // Geological Society of America. – 2002. – Special Paper 356. – P. 473–487.
409. Sartenaer, P. Esquisse d'une division stratigraphique nouvelle des dépôts du Famennien inférieur du Bassin de Dinant / P. Sartenaer // Bulletin Society Belgium Géology. – 1957. – V. LXV, № 3. – P. 421–446.
410. Sartenaer, P. Is the term Strunian worth being properly defined, and thus kept? / P. Sartenaer // Subcommittee on Devonian Stratigraphy Newsletter. – 1997. – V. 14. – P. 9–10.
411. Schwark, L. Sterane biomarkers as indicators of Palaeozoic algal evolution and extinction events / L. Schwark, P. Empt // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2006. – V. 240. – P. 225–236.
412. Schindewolf, O.H. Die Liegendgerenze des Karbons im Lichte biostratigraphischer Ktitik / O.H. Schindewolf // I International Congress Stratigraphy et Geology. Carbon (Heerlen, 1927). – Liege, 1928. – S. 651–661.
413. Schmidt, H. Zwei Caphalopodenfaunen an der Devon-Carbon Grenze im Sauerland / H. Schmidt // Jahrd. Preuss. Geol. Landesanst. – 1924. – B. 44. – S. 98–171.
414. Schmidt, H. Biostratigraphie des Karbon in Deutschland / H. Schmidt // I International Congress Stratigraphy Carbon. (Heerlen, 1927). – Liege, 1928. – S. 663–672.
415. Scotese, C.R. Digital paleogeographic map archive on CD-ROM. PALEOMAP Project / C.R. Scotese // University of Texas, Arlington. – 2001. <http://www.scotese.com> (PALEOMAP website).

416. Scotese, C.R., 2014a. Atlas of Devonian Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, volume 4, The Late Paleozoic, Maps 65-72, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.

417. Scotese, C.R., 2014b. Atlas of Permo-Carboniferous Paleogeographic Maps (Mollweide Projection), Maps 53–64, Volumes 4, The Late Paleozoic, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston, IL.

418. Schülke, I. Conodont community structure around the “Kellwasser mass extinction event” (Frasnian/Famennian boundary interval) / I. Schülke // *Senckenbergiana lethaea*. – 1998. – V. 77. – P. 87–99.

419. Sepkoski, Jr.J.J. Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases / Jr. J.J. Sepkoski // *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic* / O.H. Walliser (Ed). – Berlin: Springer-Verlag. – 1996. – P. 35–51.

420. Shao, L. Ramp facies in an intracratonic basin: a case study from the Upper Devonian and Lower Carboniferous in central Huanan, southern China / L. Shao, D. Wang, H. Cai, J. Lu, P. Zhang // *Geoscience frontiers*. – 2011. – V. 2, № 3. – P. 409–419.

421. Shen, S.-Z. Brachiopod diversity patterns from Carboniferous to Triassic in South China / S.-Z. Shen, H. Zhang, W.-Z. Li, L. Mu, J.-F. Xia // *Geological Journal*. – 2006. – V. 41. – P. 345–361.

422. Simakov, K.V. Biochronological aspects of the Devonian-Carboniferous crisis in the regions of the former USSR / K.V. Simakov // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 1993. – V. 104. – P. 127–137.

423. Smith, A.M. Skeletal mineralogy of bryozoans: taxonomic and temporal patterns / A.M. Smith, M.M.Jr. Key, D.P. Gordon // *Earth-Science Reviews*. – 2006. – V. 78. – P. 287–306.

424. Snyder, E.M. Revised taxonomic procedures and paleoecological implications for some North American Mississippian Fenestellidae and

Polyporidae / E.M. Snyder // *Palaeontographica Americana*. – 1991a. – V. 57. – P. 1–275.

425. Snyder, E.M. Revised taxonomic approach to acanthoclatiid Bryozoa / E.M. Snyder // *Bryozoaires Actuels et Fossiles: Bryozoa Living and Fossil* / eds. F.P. Bigey, J.-L. d'Hondt. – *Bulletin de la Societe des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France Mémoire*. – 1991b. – HS 1. – P. 431–445.

426. Spalletta, C. The Devonian–Carboniferous boundary in the Carnic Alps (Austria and Italy) / C. Spalletta, C. Corradini, R. Feist [et al.] // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2021. – V. 101, №2. – P. 487–505.

427. Stampfli, G. M. The formation of Pangea / G. M. Stampfli, C. Hochard, C. Verard, C. Wilhem, J. von Raumer // *Tectonophysics*. – 2013. – V. 593. – P. 1–19.

428. Streel, M. Criteres palinologiques pour une stratigraphie detaillee du Tn1a dans les Bassins Ardenno-Rhenans / M. Streel // *Ann. Soc. Geol. Belg.* – 1966. – V. 89, № 4. – P. 65–96.

429. Streel, M. Miospore contribution to the Upper Famennian-Strunian event stratigraphy / M. Streel // *Ann. Soc. Geol. Belg.* – 1986. – V. 109. – P. 75–92.

430. Streel, M. Proposal for a Strunian Substage and a subdivision of the Famennian Stage into four Substages / M. Streel, D. Brice, J.-M. Degardin, C. Derycke, R. Dreesen [et al.] // *SDS Newsletter*. – 1998. – V. 15. – P. 47–52.

431. Streel, M. Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the Late Devonian glaciations / M. Streel, M.V. Caputo, S. Loboziak, J.H.G. Melo // *Earth-Science Reviews*. – 2000. – V. 52. – P. 121–173.

432. Streel, M. Relation of the neritic microfaunas and continental microfloras with the conodont and other pelagic faunas within the latest part of the Famennian, with a few, new additional data and a synthetic correlation chart /

M. Streel, Z. Belka, R. Dreesen, A.V. Durkina, H. Groos-Uffenorde [et al.] // SDS Business Meeting Florence. – 2004. – P. – 64–72.

433. Streel, M. Strunian / M. Streel M., D. Brice, B. Mistiaen // *Geologica Belgica*. – 2006. – V. 9/1-2. – P. 105–109.

434. Strother, P.K. A speculative review of factors controlling the evolution of phytoplankton during Paleozoic time / P.K. Strother // *Revue de micropaléontologie*. – 2008. – V. 1. – P. 9–21.

435. Suárez Andrés, J.L. Feeding currents: a limiting factor for disparity of Palaeozoic fenestrate bryozoans / J.L. Suárez Andrés, P.N. Wyse Jackson // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2015. – V. 433. – P. 219–232.

436. Sun, Y. Silicified Mississippian brachiopods from Muhua, southern China: rhynchonellides, athyridides, spiriferides, spiriferinides, and terebratulides / Y. Sun, A. Baliński // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2011. – V. 56, № 4. – P. 793–842.

437. Suttner, T.J. Stratigraphy and facies development of the marine Late Devonian near the Boulongour Reservoir, northwest Xinjiang, China / T.J. Suttner, E. Kido, X. Chen, R. Mawson, J.A. Waters [et al.] // *Journal of Asian Earth Sciences*. – 2014. – V. 80. – P. 101–118.

438. Taylor, P.D., The inference of extrazoooidal feeding currents in fossil bryozoan colonies / P.D. Taylor // *Lethaia*. – 1979. – Vol. 12, № 1. – P. 47–56.

439. Taylor, P.D. Major radiation of cheilostome bryozoans: triggered by the evolution of a new larval type / P.D. Taylor // *Journal of the History of Biology*. – 1988. – V. 1. – P. 45–64.

440. Taylor, P.D. Extinction and the fossil record / P.D. Taylor // *Extinctions in the history of life* / P.D. Taylor (Ed.). – London: Cambridge University Press, 2004. – P. 1–34.

441. Taylor, P.D. Bryozoans and palaeoenvironmental interpretation / P.D. Taylor // *Journal of the Palaeontological Society of India*. – 2005. – V. 50. – P. 1–11.
442. Taylor, P.D. Bryozoan carbonates through time and space / P.D. Taylor, P.A. Allison // *Geology*. – 1998. – V. 26, № 5. – P. 459–462.
443. Taylor, P.D. Major evolutionary radiations in the Bryozoa / P.D. Taylor, G.P. Larwood // *Major Evolutionary Radiations* / P.D. Taylor, G.P. Larwood (Eds.). – *Systematic Associate Species*. – 1990. – V. 42. – P. 209–233.
444. Taylor, P.D. Bryozoans / P.D. Taylor, A. Ernst // *The great Ordovician diversification event* / B.D. Webby (Ed.). – New York: Columbia University Press, 2004. – P. 147–156.
445. Taylor, P.D. Bryozoans in transitions: the depauperate and patchy Jurassic biota / P.D. Taylor, A. Ernst // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2008. – V. 263. – P. 9–23.
446. Taylor, P.D. Phylogeny and diversification of bryozoans / P.D. Taylor, A. Waeschenbach // *Palaeontology*. – 2015. – V. 5, № 4. – P. 585–599.
447. Tchihatcheff, F. Voayge scientifique dans l'Altai Oriental et les parties adjacentes de la frontiere de Chine / F. Tchihatcheff. – Paris, 1845. – Part B.
448. Termier, H. Bryozoaires du Paleozoique superieur de Lâfganistan / H. Termier, G. Termier // *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*. – 1971. – V. 47. – P. 1–52.
449. Thorez, J. A model of a regressive depositional system around the Old Red Continent as Exemplified by a Field Trip in the Upper Famennian “Psammites du Condroz” in Belgium / J. Thorez, R. Dreesen // *Symposium on the Old Red Continent* / ed. M.J.M. Bless, M. Streel. – *Annales Society Géology Belgique*. – 1986. – V. 109. – P. 285–323.

450. Thorez, J. Famennian / J. Thorez, R. Dreesen, M. Streeel // *Geologica Belgica*. – 2006. – V. 9/1-2. – P. 27–45.

451. Tolokonnikova, Z.A. Bryozoans from the Jurginskaya Formation (Famennian, Upper Devonian) of the Tom-Kolyvansk area (Western Siberia, Russia) / Z.A. Tolokonnikova // *Geologos*. – 2010. – V. 16, № 3. – P. 139–152.

452. Tolokonnikova, Z. The first data on bryozoans from Devonian-Carboniferous boundary beds of the Southern Urals (Zigan and Sikaza sections) / Z. Tolokonnikova // *Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS/IGCP 596 joint field meeting, 20 July–10 August, 2011, Ufa, Novosibirsk)*. – Novosibirsk: Publishing House of SB RAS, 2011. – P. 156–158.

453. Tolokonnikova, Z., Early Carboniferous bryozoans from Western Siberia, Russia / Z.A. Tolokonnikova // *Bryozoan Studies 2010* / A. Ernst, P. Schäfer, J. Scholz (Eds.). *Lecture Notes in Earth System Sciences* 143. – Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2012. – P. 385–399.

454. Tolokonnikova, Z. Bryozoan diversity in Eurasia at the Devonian-Carboniferous boundary / Z. Tolokonnikova // *XVIII International congress on the Carboniferous and Permian (August 11–15, 2015, Kazan)* / D.K. Nurgaliev (Ed.). – Kazan: Kazan University Press, 2015. – P. 193.

455. Tolokonnikova, Z.A. Stratigraphical significance of the Famennian-Tournaisian bryozoans from the southern and central regions of Russia / Z.A. Tolokonnikova // *International conference “Uppermost Devonian and Carboniferous carbonate buildups and boundary stratotypes” (August 15–22, 2017, Turkestan)* / ed. G.Zh. Zholtayev. – Almaty: LLP, 2017. – P. 40–45.

456. Tolokonnikova, Z. The influence of the Hangenberg event on the Eurasia bryozoans / Z. Tolokonnikova // *Kölner forum für Geologie und Paläontologie*. – 2019. – V. 23. – P. 307–308.

457. Tolokonnikova, Z. Palaeobiogeography of Famennian (Late Devonian) bryozoans / Z. Tolokonnikova, A. Ernst // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2010. – V. 298. – P. 360–369.

458. Tolokonnikova, Z. Frasnian bryozoans (Late Devonian) from the Khoshyeilagh Section, Alborz Mountains (northern Iran) / Z. Tolokonnikova, A. Ernst, H. Yarahmadzahi // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2011. – V. 85, № 4. – P. 393–405.

459. Tolokonnikova, Z. Famennian (Upper Devonian) bryozoans from borehole Velbert 4, Rhenish Slate Massif (Germany) / Z. Tolokonnikova, A. Ernst, H.-G. Herbig // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. – 2014a. – V. 273/1. – P. 25–44.

460. Tolokonnikova, Z. Palaeobiogeography and diversification of Tournaisian-Viséan bryozoans (lower-middle Mississippian, Carboniferous) from Eurasia / Z. Tolokonnikova, A. Ernst, P.N. Wyse Jackson // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2014b. – V. 414. – P. 200–211.

461. Tolokonnikova, Z. Middle and uppermost Famennian (Upper Devonian) bryozoans from southern Belgium / Z. Tolokonnikova, A. Ernst, E. Poty, B. Mottequin // *Bulletin of Geosciences*. – 2015a. – V. 90, № 1. – P. 33–49.

462. Tolokonnikova, Z. Tournaisian (Lower Mississippian) bryozoans from Belgium / Z. Tolokonnikova, A. Ernst, E. Poty // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. – 2015b. – V. 278/1. – P. 23–45.

463. Tolokonnikova, Z. Palaeoecology of Famennian-Tournaisian (Late Devonian-Early Carboniferous) bryozoans from central and southern regions of Russia / Z. Tolokonnikova, A. Ernst // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2017. – V. 97, № 4. – P. 731–745.

464. Tolokonnikova, Z. An early Tournaisian (Mississippian) bryozoan fauna from the Moravian Karst (Rhenohercynian Zone, Czech Republic) /

Z. Tolokonnikova, J. Kalvoda, T. Kumpan // *Geobios.* – 2017. – V. 50, № 4. – P. 341–348.

465. Trapp, E. Numerical calibration of the Devonian-Carboniferous boundary: Two new U-Pb isotope dilution-thermal ionization mass spectrometry single-zircon ages from Hasselbachtal (Sauerland, Germany) / E. Trapp, B. Kaufmann, K. Mezger, D. Korn, D. Weyer // *Geology.* – 2004. – V. 32, № 10. – P. 857–860.

466. Ulrich, E.O. American Palaeozoic Bryozoa / E.O. Ulrich // *Journal of the Cincinnati Society of Natural History.* – 1882. – V. 5. – P. 121–257.

467. Ulrich, E.O. 1883. American Palaeozoic Bryozoa / E.O. Ulrich // *Journal of the Cincinnati Society of Natural History.* – 1883. – V. 6. – P. 245–279.

468. Ulrich, E.O. American Palaeozoic Bryozoa / E.O. Ulrich // *Journal of the Cincinnati Society of Natural History.* – 1884. – V. 5. – P. 136–175.

469. Ulrich, E.O. Palaeontology of Illinois. Part II. Section VI. Palaeozoic Bryozoa / E.O. Ulrich // *Report of the Geological Survey of Illinois, 1890.* – V. 8. – P. 283–688.

470. Vöhringer, E. Die Goniatiten der unterkarbonischen Gattendorfia-Stufe im Hönnetal (Sauerland) / E. Vöhringer // *Fortschr. Geol. Rhein-Westf.* – 1960. – V. 8. – P. 107–196.

471. Walliser, O.H. Pleading for a natural D/C boundary / O.H. Walliser // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg.* – 1984. – V. 67. – P. 241–246.

472. Walliser, O.H. Global Events in the Devonian and Carboniferous / O.H. Walliser // *Global Events and Events Stratigraphy in the Phanerozoic* / O.H. Walliser (Ed.). – Berlin: Springer. 1996. – P. 225–250.

473. Wang, G. On the Devonian-Carboniferous boundary in South China based on conodonts / G. Wang, W. Ziegler // *Geological Paleontology.* – 1982. – V. 16. – P. 151–162.

474. Webb, B. Latest Devonian and Early Carboniferous reefs: depressed reef building after the Middle Paleozoic collapse / B. Webb // *Phanerozoic Reef*

Patterns / eds. W. Kiessling, E. Flügel, J. Golonka. – SEPM Special publication. – 2002. – V. 72. – P. 239–270

475. Webb, G.E. Quantitative analysis and paleoecology of earliest Mississippian microbial reefs, Gudman Formation, Queensland, Australia: not just post-disaster phenomena / G.E. Webb // *Journal of Sedimentary Research*. – 2005. – V. 75. – P. 877–896.

476. Weber, H.M. Bryozoen / H.M. Weber, P.N. Wyse Jackson // Deutsche stratigraphische commission, *Stratigraphie von Deutschland VI. Untercarbon (Mississippium) Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften*. – 2006. – V. 41. – P. 101–105.

477. Wedekind, R. Die Genera des Palaeoammonoidea (Goniatiten) / R. Wedekind // *Palaeontographica*. – 1918. – V. 62. – S. 85–184.

478. Wendt, J. Devonian/Lower carboniferous stratigraphy, facies patterns and palaeogeography of Iran. Part P. North and central Iran / J. Wendt, B. Kaufmann, Z., Belka, N. Farsan, A. K. Bavandpur // *Acta Geologica Polonica*. – 2005. – V. 55, № 1. – P. 31–97.

479. Whidborne, G.F. The Devonian Fauna of the South of England / G.F. Whidborne // *Monograph of the Palaeontographical Society London*. – 1895. – V. 2, № 4. – P. 161–212.

480. Wignall, P.B. Lazarus taxa and fossil abundance at times of biotic crisis / P.B. Wignall, M.J. Benton // *Journal of Geological Society*. – 1999. – V. 156. – P. 453–456.

481. World Register of marine species: site. – Ostend, 2008. – URL: <https://www.marinespecies.org> (date of the application 15.07.2022). – Text: electronic.

482. Wu, W. Corals from the Shaodong Formation (Etrœugt) of South China / W. Wu, J. Zhao, S. Jiang // *Acta Paleontologica Sinica*. – 1981. – V. 20. – P. 1–14.

483. Wyse Jackson, P.N. 1996. Bryozoa from the Lower Carboniferous of County Fermanagh, Ireland / P.N. Wyse Jackson // *Bulletin of the Natural History Museum*. – 1996. – Geology Series, 52, № 2. – P. 119–171.

484. Wyse Jackson, P.N. *Permofenestella* Morozova, 1974 (Fenestrata, bryozoa): first record from the Lower Carboniferous of Ireland and western Europe / P.N. Wyse Jackson // *Irish Naturalists' Journal*. – 2001. – V. 26, № 11. – P. 420–423.

485. Wyse Jackson, P.N. Bryozoa from Waulsortian buildups and their lateral facies (Mississippian, Carboniferous) in Belgium and Ireland / P.N. Wyse Jackson // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. – 2006. – V. 257. – P. 149–160.

486. Wyse Jackson, P.N. Fossil bryozoan localities in Ireland / P.N. Wyse Jackson, C. J. Buttlar // *Biology and palaeobiology of bryozoans* / P.J. Hayward, J.S. Ryland, P.D. Taylor (Eds.). – Olsen and Olsen, Fredensborg. – 1994. – P. 219–222.

487. Wyse Jackson, P.N. Genetic revision of the cryptostome bryozoans *Rhabdomeson* Young and Young, 1874, with descriptions of two species from the Lower Carboniferous of the British Isles / P.N. Wyse Jackson, A.J. Bancroft // *Journal of Palaeontology*. – 1995. – V. 69, № 1. – P. 28–45.

488. Wyse Jackson, P.N. Fenestrate bryozoan genera based on species from Ireland originally described by Frederick M'Coy in 1844 / P.N. Wyse Jackson, F.K. McKinney, A.J. Bancroft // *Palaeontology*. – 2006. – V. 49, № 4. – P. 741–767.

489. Xia, F.S. Marine microfaunas (bryozoans, conodonts and microvertebrate remains) from the Frasnian–Famennian interval in northwestern Junggar Basin of Xinjiang in China / F.S. Xia // *Beiträge zur Paläontologie*. – 1997. – V. 22. – P. 91–207.

490. Yang, K.C. Some Bryozoa from Upper Devonian and Lower Carboniferous of Hunan / K.C. Yang // *Paleontological Society China*. – 1950. – V. 6. – P. 1–16.
491. Yang, J. Some new trepostomatous Bryozoa from the Sikuangshan Formation (Famennian) of central Hunan, China / J. Yang, Z. Hu // *Special papers of the geological society of America*. – 1981. – V. 187. – P. 77–95.
492. Yang, K.C. Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of Central Hunan / K.C. Yang, Z.X. Hu, F. Xia // *Palaeontologia Sinica*. – 1988. – V. 174, New series B 23. – P. 1–197.
493. Yoh, S. On the Devonian-Carboniferous boundary and the existence of «Etroeugt» in South China / S. Yoh, H. Hou // *Acta Science Nature Uni Peking*. – 1962. – V. 8, № 3. – P. 276–295.
494. Zhao, Z.-X. The conodonts from Hobokasar Formation of Aljiati hill, northern Xinjiang / Z.-X. Zhao // *Xinjiang Petroleum Geology (Xinjiang Shiyou Dizhi)*. – 1986. – V. 7, № 3. – P. 89–107.
495. Ziegler, W. *Palmatolepis*-based revision of upper part of standard Late Devonian conodont zonation / W. Ziegler, C.A. Sandberg // *Geol. Soc. Amer. Spec. paper*. – 1984. – V. 196. – P. 179–194.
496. Zong, P. Upper Devonian (Famennian) and Lower Carboniferous (Tournaisian) ammonoids from western Junggar, Xinjiang, northwestern China—stratigraphy, taxonomy and palaeobiogeography / P. Zong, R. T. Becker, X. Ma // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2015. – V. 95, №2. – P. 1–44.
497. Zong, R. The discovery of the Late Devonian fossils from the Hebukehe Formation and its stratigraphic position in Kelasaileke Mountain, western Junggar, Xinjiang / R. Zong, Y. Gong // *Geology in China*. – 2019. – V. 46, № 6. – P. 1259–1269.

## ТАКСОНОМИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ МШАНОК ИЗ ФАМЕНСКО-ТУРНЕЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЕВРАЗИИ

№	Актуальное видовое название	Изначальное видовое название	СР	Географическое распространение	Источники
Отряд CYSTOPORATA Astrova 1964					
Семейство Cystodictyonidae Ulrich 1884					
1.	<i>Acrogenia sibirica</i>	Tschichatschev in Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
2.	<i>Dichotrypa expatata</i>	Ulrich, 1890	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
3.	<i>Dichotrypa tyrganensis</i>	Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
4.	<i>Fistulipora incrustans</i> (Phillips, 1836)	<i>Calamopora incrustans</i> Phillips, 1836	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Bancroft and Wyse Jackson 1995; Wyse Jackson 1996
5.	<i>Sulcoretopora altaica</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Монголия; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1956; Горюнова, Морозова, 1979; Попеко, 2000; неопубликован- ные данные автора
6.	<i>Sulcoretopora curvata</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t2</sub>	Казахстан; Монголия; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010
7.	<i>Sulcoretopora longacella</i> Nikiforova 1936	<i>Sulcoretopora dichotoma</i> var <i>longacella</i> Nikiforova 1936	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1936, 1948
8.	<i>Sulcoretopora gigantopora</i> Termier, Termier, 1971		C <sub>1t2</sub>	Афганистан	Termier and Termier, 1971
9.	<i>Sulcoretopora nurensis</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t</sub>	Казахстан; Монголия	Нехорошев, 1953; Горюнова, Морозова, 1979
10.	<i>Sulcoretopora parallela</i> (Phillips 1836)	<i>Flustra? parallela</i> Phillips 1836	C <sub>1t</sub>	Ирландия, Бельгия	Demant 1923; Wyse Jackson 1996; 2006
11.	<b><i>Sulcoretopora regularis</i> Tolokonnikova, 2015*</b>		C <sub>1t2</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2015в
12.	<i>Sulcoretopora toimensis</i> (Tolmatchev 1924)	<i>Cystodictya toimensis</i> Tolmatchev, 1924	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; западная часть ЗСП	Толмачев, 1924; Нехорошев, 1956; неопубликованн е данные автора
13.	<i>Sulcoretopora zigzag</i> (Ulrich, 1888)	<i>Cystodictya zigzag</i> Ulrich, 1888	C <sub>1t2</sub>	Казахстан; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
Семейство Fistuliporidae Ulrich 1882					
14.	<i>Cheilotrypa chanjiensis</i> Sakagami, 1962		D <sub>3fm4</sub>	Япония	Sakagami, 1962
15.	<i>Cheilotrypa irregularis</i> Lu, 1999		D <sub>3fm3,4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
16.	<b><i>Cheilotrypa kurganica</i> Tolokonnikova, 2012</b>		D <sub>3fm4</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2012в
17.	<i>Cheilotrypa primacylindilla</i> (Xia, 1997)	<i>Eofistulotrypa primacylindilla</i> Xia, 1997	D <sub>3fm1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997

18.	<i>Cheilotrypa subtilis</i> Nekhoroshev, 1977		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Казахстан; Монголия	Нехорошев, 1977; Ариунчимэг, 2000
19.	<i>Cyclotrypa arboracea</i> Nekhoroshev, 1956		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub> -C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Азербайджан и Армения, Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; Казахстан; Западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Троицкая, 1975а; Попеко, 2000; Толоконникова, 2008, 2016а
20.	<i>Cyclotrypa coynicha</i> (Nekhoroshev, 1926)	<i>Lioclema coynicha</i> Nekhoroshev, 1926	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1926
21.	<i>Cyclotrypa gigantea</i> Nekhoroshev, 1948		D <sub>3</sub> fm <sub>1-4</sub>	Западная часть АССО; Северо-Западный Китай; Казахстан; Монголия	Нехорошев, 1948, 1956, 1977; Троицкая, 1975а; Хиа 1997; Ариунчимэг, 2000; Толоконникова, 2008
22.	<i>Cyclotrypa irregularis</i> Nekhoroshev, 1926		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1926
23.	<i>Cyclotrypa laminata</i> Nekhoroshev 1956		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО; Казахстан	Нехорошев, 1956; Троицкая, 1975а; Толоконникова, 2008
24.	<i>Cyclotrypa kulindaensis</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956
25.	<i>Cyclotrypa tubuliformis</i> Nekhoroshev, 1953		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub> - C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан; Монголия; Северо-Западный Китай	Нехорошев, 1953; Хиа, 1997; Ариунчимэг, 2010
26.	<i>Cystiramus junggarensis</i> Lu, 1999		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu 1999
27.	<b><i>Eofistulotrypa famennensis</i></b> <b>Tolokonnikova, 2010</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Западная часть АССО	Tolokonnikova, 2010
28.	<b><i>Eridopora moravica</i></b> Tolokonnikova, <b>Kalvoda and Kumpán, 2017</b>		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Моравский Карст	Tolokonnikova et al. 2017
29.	<i>Eridopora singula</i> Morozova, Veiss and Racki, 2006		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Свентокшиские горы	Morozova et al. 2006
30.	<i>Fistulipora altilia</i> Troizkaya, 1975		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975а
31.	<i>Fistulipora artelacunata</i> Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
32.	<i>Fistulipora condomensis</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
33.	<i>Fistulipora crassa</i> Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
34.	<i>Fistulipora diaphragmoclausa</i> Yang, Hu and Xia, 1988		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
35.	<i>Fistulipora djeskazganica</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
36.	<i>Fistulipora foliacea</i> Trizna, 1958		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958; Толоконникова, 2009б
37.	<i>Fistulipora granulata</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
38.	<i>Fistulipora karagandensis</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
39.	<i>Fistulipora lacerta</i> Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
40.	<i>Fistulipora lunuliformis</i> Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Хиа, 1997
41.	<i>Fistulipora paricella</i> Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Хиа 1997
42.	<i>Fistulipora praetubulosa</i> Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Северо-Западный Китай; западная часть ЗСП	Хиа, 1997; Толоконникова, 2012в
43.	<i>Fistulipora sana</i> Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО Монголия	Тризна, 1958; Горюнова,

					Морозова, 1979;
44.	Fistulipora taidonensis Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
45.	Fistulipora tubulosa Nikiforova, 1933		D <sub>3fm3-4</sub> -C <sub>1t</sub>	Казахстан; западная часть АССО	Тризна, 1958; Нехорошев, 1956; Троицкая, 1975b
46.	Fistulipora uniformica Troizkaya, 1975		D <sub>3fm3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975a
47.	Fistulipora usitata Gorjunova and Morozova 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
48.	Fistulipora vassinensis Morozova, 1955		D <sub>3fm1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
49.	Fistuliramus eregnarenensis Xia 1997		D <sub>3fm1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
50.	<b>Velbertopora** geometrica Tolokonnikova, Ernst and Herbig, 2014</b>		D <sub>3fm4</sub>	Рейнский массив	Tolokonnikova et al., 2014a
Семейство Gonioclaidiidae Waagen and Pichl 1885					
51.	Ramipora kashstanica (Nekhoroshev, 1953)	Gonioclaidiella kashstanica Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
52.	Ramipora betpadalensis (Nekhoroshev, 1953)	Ramiporidra betpadalensis Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
Семейство Hexagonellidae Crockford 1947					
53.	Fistulamina arguta Gorjunova and Morozova, 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
54.	Fistulamina aperta (Ulrich, 1890)	Meekopora aperta Ulrich, 1890	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1956; Мезенцева, 2007;
55.	Fistulamina delicata Gorjunova and Morozova, 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
56.	Fistulamina inspecta Gorjunova and Morozova, 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
57.	Fistulamina minuscula Gorjunova and Morozova, 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
58.	Fistulamina ovata Gorjunova and Morozova, 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
59.	Meekopora approximata Ulrich, 1890		D <sub>3fm4</sub> - C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Япония	Нехорошев, 1956; Sakagami, 1962
60.	Meekopora eximia Ulrich, 1890		C <sub>1t1-2</sub>	Западная часть АССО; Казахстан	Нехорошев, 1953, 1956; Тризна, 1958
61.	Meekopora mikuckii Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
62.	Meekopora regularis Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
63.	Meekopora stepanovi Nekhoroshev, 1926		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Казахстан	Нехорошев, 1926, 1956
Отряд TREPOSTOMATA Ulrich 1882					
Семейство Aisenvergiidae Dunaeva 1964					
64.	Aisenvergia cylindrica Dunaeva, 1964		D <sub>3fm4</sub>	Донецкий бассейн	Дунаева, 1964
65.	Eridotrypa hunanensis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
66.	Eridotrypa spinosa Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
67.	Volnovachia distincta Dunaeva, 1964		D <sub>3fm4</sub>	Донецкий бассейн	Дунаева, 1964
Семейство Amplexoporidae Miller 1889					
68.	Monotrypa carbonica (Tschichatschev in Nekhoroshev, 1956)	Monotrypella carbonica Tschichatschev in Nekhoroshev, 1956	D <sub>3fm4</sub> - C <sub>1t1</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО; Казахстан	Нехорошев, 1953, 1956; Попеко, 2000; Толоконникова, 2009б
69.	Monotrypa devonica (Yang, 1950)	Diplotrypa devonica Yang, 1950	D <sub>3fm1</sub>	Южный Китай	Yang 1950

70.	<i>Monotrypa hsui</i> Yang, 1950		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang, 1950
71.	<i>Monotrypa kasakhstanica</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Monotrypella kasakhstanica</i> Nekhoroshev, 1977	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977
72.	<i>Monotrypa maculata</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Monotrypella maculata</i> Nekhoroshev 1977	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977
73.	<i>Triznotrypa axiculata</i> (Trizna, 1958)	<i>Petalotrypa axiculata</i> Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
74.	<i>Triznotrypa clivula</i> (Trizna, 1958)	<i>Petalotrypa clivula</i> Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
75.	<i>Triznotrypa crustosa</i> (Trizna, 1958)	<i>Petalotrypa crustosa</i> Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
76.	<i>Triznotrypa faviformis</i> (Trizna, 1958)	<i>Petalotrypa faviformis</i> Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО	Тризна, 1958
77.	<i>Triznotrypa inculta</i> (Trizna, 1958)	<i>Petalotrypa inculta</i> Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
78.	<i>Triznotrypa kossmati</i> (Nikiforova, 1933)	<i>Petalotrypa kossmati</i> Nikiforova, 1933	C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО	Никифорова, 1948; Тризна, 1958
79.	<i>Triznotrypa praetomiensis</i> (Trizna, 1958)	<i>Petalotrypa praetomiensis</i> Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
80.	<i>Triznotrypa pulposa</i> (Trizna, 1958)	<i>Petalotrypa pulposa</i> Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
81.	<i>Triznotrypa spinifera</i> (Troizkaya, 1975)	<i>Petalotrypa spinifera</i> Troizkaya, 1975	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975б
82.	<i>Triznotrypa tenuilignata</i> (Trizna, 1958)	<i>Petalotrypa tenuilignata</i> Trizna, 1958	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub> – C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО; Северо-Западный Китай; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть ЗСП	Тризна, 1958; Lu 1999; Попеко, 2000; Толоконникова, 2014
83.	<b><i>Triznotrypa uvatica</i> Tolokonnikova, 2014</b>		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2014
Семейство Anisotrypidae Dunaeva nad Morozova 1967					
84.	<i>Anisotrypa hamata</i> Gorjunova, 2007		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, Лаврентьева, 2007
85.	<b><i>Anisotrypa kjarkiella</i> Tolokonnikova, 2016</b>		C <sub>1</sub> t	Даралагезский массив	Толоконникова, 2016б
86.	<i>Boardmanella indistincta</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Dyscritella indistincta</i> Nekhoroshev, 1977	D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977
Семейство Atactotechidae Duncan 1939					
87.	<i>Anomalotoechus brevisus</i> Orlovskij, 1962		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, Поярков, 1962
88.	<i>Anomalotoechus complexus</i> Orlovskij, 1961		D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, 1961
89.	<i>Anomalotoechus crassus</i> Orlovskij, 1961		D <sub>3</sub> fm <sub>1-2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, 1961

90.	Anomalotoechus dongussaensis Modzalevskaya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Модзалеvская, Орловский, 1968
91.	Anomalotoechus doubles (Orlovskij, 1961)	Stereotoechus doubles Orlovskij, 1961	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, 1961
92.	Anomalotoechus illustris (Orlovskij, 1961)	Stereotoechus illustris Orlovskij, 1961	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, 1961
93.	Anomalotoechus gratus (Orlovskij, 1961)	Stereotoechus gratus Orlovskij, 1961	D <sub>3</sub> fm <sub>1-2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, 1961
94.	Anomalotoechus moniliformis (Yang, Hu and Xia, 1988)	Stereotoechus moniliformis Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
95.	Anomalotoechus parvus Ernst, Bahrami and Parast, 2020		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Иран	Ernst et al., 2020
96.	Anomalotoechus pervulgatus Lavrentjeva, 2001		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Даралагезский массив	Лаврентьева, 2001
97.	Anomalotoechus pojarkovi Modzalevskaya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Модзалеvская, Орловский, 1968
98.	Anomalotoechus politus (Orlovskij, 1961)	Stereotoechus politus Orlovskij, 1961	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, 1961
99.	Anomalotoechus privus Orlovskij, 1962		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, Поярков, 1962
100.	Anomalotoechus promiscuus Lavrentjeva, 1974		D <sub>3</sub> fm <sub>1-2</sub>	ЦДП	Лаврентьева, 1974
101.	Anomalotoechus verrucosus (Troizkaya, 1970)	Stereotoechus verrucosus Troizkaya, 1970	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1970
102.	Atactotoechus belskyae Morozova, 1957		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Морозова, 1961
103.	<b>Atactotoechus cellatus Tolokonnikova 2010</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Западная часть АССО	Tolokonnikova, 2010
104.	Atactotoechus crustasus Troizkaya, 1975		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975б
105.	Atactotoechus lui Yang, 1950		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang, 1950
106.	Atactotoechus solus Troizkaya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968
107.	Atactotoechus sonculiensis Orlovskij, 1962		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, Поярков, 1962
108.	Atactotoechus vaulxensis Ernst, Tolokonnikova, Poty, Mottequin, 2017		C <sub>1t2</sub>	Намюро-Динантский бассейн	Ernst et al., 2017
109.	Cyphotrypa explorata Troizkaya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Казахстан; Рейнский массив	Троицкая, 1968; Tolokonnikova et al., 2014a
110.	Cyphotrypa minuscula Volkova, 1974		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Volkova, 1974
111.	<b>Cyphotrypa olgae Tolokonnikova, 2010</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2010
112.	Leptotrypa crassimularis Lavrentjeva, 1970		C <sub>1t1</sub>	ЦДП	Лаврентьева, 1970
113.	Leptotrypa crista Troizkaya, 1975		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub> -C <sub>1t2</sub>	Казахстан; западная часть ЗСП	Троицкая, 1975б; Толоконникова, 2014
114.	Leptotrypa dilatata Troizkaya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968
115.	Leptotrypa donensis Lavrentjeva, 1970		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	ЦДП	Лаврентьева, 1970
116.	Leptotrypa fistulosa Lavrentjeva, 1970		C <sub>1t1</sub>	ЦДП	Лаврентьева, 1970
117.	<b>Leptotrypa hexagona Tolokonnikova,</b>		C <sub>1t2</sub>	Намюро-Динантский	Tolokonnikova et

	<b>Ernst and Poty, 2015</b>			бассейн	al., 2015b
118.	<i>Leptotrypa gracilis</i> Lavrentjeva 1970		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	ЦДП	Лаврентьева, 1970
119.	<b><i>Leptotrypa lipovkiensis</i> Tolokonnikova and Pakhnevich 2019</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	ЦДП	Толоконникова, Пахневич, 2019
120.	<i>Leptotrypa petrikovensis</i> Pushkin, 2007		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Припятская впадина	Пушкин, 2007
121.	<i>Leptotrypa singularis</i> Dunaeva, 1969		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Донецкий бассейн	Дунаева, 1969
122.	<i>Leptotrypa vana</i> (Troizna, 1958)	<i>Dekayia vana</i> Troizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
123.	<i>Leptotrypa zadonskensis</i> Lavrentjeva, 1970		D <sub>3</sub> fm <sub>1-2</sub>	ЦДП; Даралагезский массив	Лаврентьева, 1970, 1985; Толоконникова, 2016a
124.	<i>Leptotrypella tenisica</i> Troizkaya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968, 1975b
125.	<i>Loxophragma compactum</i> Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
126.	<i>Loxophragma delicatum</i> (Yang, Hu and Xia, 1988)	<i>Multiphragma delicatum</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
127.	<i>Loxophragma hunanensis</i> (Yang, Hu and Xia, 1988)	<i>Multiphragma hunanensis</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
128.	<i>Loxophragma multiseptatum</i> (Yang and Hu, 1981)	<i>Multiphragma multiseptatum</i> Yang and Hu, 1981	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981
129.	<i>Loxophragma pellucidum</i> Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
130.	<i>Loxophragma unicum</i> Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
131.	<i>Polyspinopora ampliata</i> Yang and Hu, 1981		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981
132.	<i>Polyspinopora hastilis</i> Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
133.	<i>Polyspinopora regularis</i> Yang and Hu, 1981		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981
134.	<i>Polyspinopora shaodongensis</i> Yang and Hu, 1981		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981
135.	<i>Polyspinopora simplex</i> Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
136.	<i>Polyspinopora spissa</i> Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al. 1988
137.	<b><i>Ratingella** cromfordensis</i> (Nekhoroshev, 1932)</b>	<i>Monotrypella (?) cromfordensis</i> Nekhoroshev, 1932	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Рейнский массив	Nekhoroshev, 1932; Ernst et al., 2015
138.	<i>Ratingella texta</i> (Troizkaya, 1963)	<i>Leptotrypa tabulosa</i> Nekh. var <i>texta</i> Troizkaya, 1963	D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Казахстан; западная часть ЗСП	Троицкая, 1968; Толоконникова, 2012b
139.	<i>Ratingella tubulosa</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Leptotrypa tubulosa</i> Nekhoroshev, 1977	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977
140.	<i>Schulgina cokuensis</i> Orlovskij, 1962		D <sub>3</sub> fm <sub>1-2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, Поярков, 1962
141.	<i>Schulgina devonica</i> (Nekhoroshev, 1948)	<i>Tabulipora devonica</i> Nekhoroshev, 1948	D <sub>3</sub> fm <sub>2-4</sub>	Западная часть АССО; Южный Китай	Нехорошев, 1948; Yang et al., 1988
142.	<b><i>Schulgina distincta</i> Tolokonnikova,</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова,

	2007			2008	
143.	<i>Schulgina elegantula</i> Troizkaya, 1968	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968	
144.	<i>Schulgina hunanensis</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988	
145.	<i>Schulgina massalis</i> Pushkin, 2007	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Донецкий бассейн	Пушкин, 2007	
146.	<i>Schulgina mutabilis</i> Troizkaya, 1979	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub> , D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Иран; Казахстан	Троицкая, 1979, Ernst and Mohammadi, 2009	
147.	<i>Schulgina nesterenkoae</i> Morozova, 1957	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Морозова, 1961	
148.	<i>Schulgina numerosa</i> Pushkin, 2007	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Донецкий бассейн	Пушкин, 2007	
149.	<i>Schulgina punctata</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>2,4</sub>	Южный Китай; Западная часть АССО	Yang et al., 1988; Толоконникова, 2009б	
150.	<i>Schulgina pustulosa</i> Troizkaya, 1979	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1979	
151.	<i>Schulgina robusta</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988	
152.	<i>Schulgina stellata</i> (Nekhoroshev, 1948)	<i>Tabulipora stellata</i> Nekhoroshev, 1948	D <sub>3</sub> fm <sub>2,4</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1948, 1956
153.	<i>Schulgina sumsarica</i> Orlovskij, 1961	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, 1961	
154.	<i>Schulgina valentinae</i> Orlovskij, 1962	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, Поярков, 1962	
155.	<i>Schulgina vesiculosa</i> Troizkaya, 1970	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Казахстан	Троицкая, 1970; Нехорошев, 1977	
156.	<i>Schulgina zushaensis</i> Lavrentjeva, 1974	D <sub>3</sub> fm <sub>1,2</sub>	ЦДП	Лаврентьева, 1974	
157.	<i>Sinoatactotoechus densiseptatus</i> Yang and Hu, 1981	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981	
158.	<i>Sinoatactotoechus hunanensis</i> Yang and Hu, 1981	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981	
159.	<i>Sinoatactotoechus obliquus</i> Yang and Hu, 1981	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981	
160.	<i>Sinoatactotoechus rarispinus</i> Yang and Hu, 1981	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981	
161.	<i>Triplopore granulosa</i> Troizkaya, 1970	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Казахстан	Троицкая, 1970; Нехорошев, 1977	
Семейство Coelotubuliporidae Gorjunova 2011					
162.	<i>Coelotubulipora bicurva</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988	
163.	<i>Coelotubulipora euspinosa</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Южный Китай; западная часть АССО	Yang et al., 1988; Толоконникова, 2009б	
164.	<i>Coelotubulipora interminuta</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988	
165.	<i>Coelotubulipora intervacara</i> (Trizna, 1958)	<i>Dekayia intervacara</i> (Trizna, 1958)	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
166.	<i>Coelotubulipora irinae</i> Gorjunova, 2011	C <sub>1t</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 2011	
167.	<i>Coelotubulipora irregularis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Rhabdomeson irregularum</i> Nekhoroshev, 1956	D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Казахстан; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
168.	<i>Coelotubulipora maculata</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Rhabdomeson maculatus</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
169.	<i>Coelotubulipora obicurva</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988	
170.	<i>Coelotubulipora oblique</i> Yang, Hu and	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988	

	Xia, 1988				
171.	Coelotubulipora superhemisepta Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
172.	Coelotubulipora variodata (Trizna, 1958)	Dekayia variodata (Trizna, 1958)	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
Семейство Crustoporidae Dunaeva and Morozova 1967					
173.	<b>Crustopora aliena Tolokonnikova, 2010</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2010
174.	<b>Crustopora devonica Tolokonnikova, 2006</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
175.	<b>Crustopora elegans Tolokonnikova, 2014</b>		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2014
176.	<b>Crustopora fistulosa Ernst, Tolokonnikova, and Herbig, 2015</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Рейнский массив	Ernst et al., 2015
177.	Crustopora lubrica (Trizna, 1958)	Lioclema lubrica Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
178.	Hinaclema sp.		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Рейнский массив	Tolokonnikova et al., 2014a
179.	Tabuliporella angulosa Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
180.	Tabuliporella badamica Nikiforova, 1933		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1948
181.	Tabuliporella breviseptus Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
182.	Tabuliporella bulonggurensis Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
183.	Tabuliporella inspinosa Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
184.	Tabuliporella mosjuchensis Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
185.	<b>Tabuliporella nakhichevanica Tolokonnikova, 2016</b>		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Даралагезский массив	Толоконникова, 2016b
186.	Tabuliporella risilla Trizna, 1958		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
187.	Tabuliporella similivirgatus Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
188.	Tabuliporella tarbagataicus (Troizkaya, 1960)	Pseudocampylus tarbagataicus Troizkaya, 1960	D <sub>3</sub> fm <sub>1,3</sub>	Казахстан; Северо-Западный Китай	Троицкая, 1960, 1968, 1975a; Xia, 1997
189.	Tabuliporella vesca Trizna, 1958		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
190.	Tabuliporella virgatus (Troizkaya, 1960)	Pseudocampylus virgatus Troizkaya, 1960	D <sub>3</sub> fm <sub>1-3</sub>	Казахстан; Северо-Западный Китай	Троицкая, 1960, 1968, 1975a; Xia, 1997
Семейство Dyscritellidae Dunaeva and Morozova 1967					
191.	Eodyscritella clatrata Troizkaya, 1970		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Казахстан; Западная часть АССО	Троицкая, 1970; Толоконникова, 2009b
192.	Dyscritella clara (Trizna, 1958)	Lioclema clara Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
193.	<b>Dyscritella perforata Tolokonnikova, Ernst, Poty and Mottequin, 2015</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Намюро-Динантский бассейн	Tolokonnikova et al., 2015a
194.	<b>Dyscritella ornata Tolokonnikova, Ernst and Poty, 2015</b>		C <sub>1</sub> t	Намюро-Динантский бассейн	Tolokonnikova et al., 2015b
195.	Pseudobatostomella bukhtarmensis (Nekhoroshev, 1956)	Batostomella bukhtarmensis Nekhoroshev, 1956	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
196.	Pseudobatostomella jielingensis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
197.	Pseudobatostomella longipora (Nekhoroshev, 1956)	Batostomella longipora Nekhoroshev, 1956	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
198.	Pseudobatostomella majuscula Volkova, 1974		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Волкова, 1974
199.	Pseudobatostomella	Batostomella	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО;	Нехорошев, 1956;

	minima (Nekhoroshev, 1956)	longipora var. minima Nekhoroshev, 1956		Даралагезский массив; Монголия; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010; Толоконникова, 2016б
200.	<b>Pseudobatostomella parva</b> <b>Tolokonnikova, Ernst, Poty and</b> <b>Mottequin, 2015</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Намюро-Динантский бассейн	Tolokonnikova et al., 2015a
Семейство Eridotrypellidae Morozova 1960					
201.	Eostenopora egosica Mezentseva, 2006		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Мезенцева, Толоконникова, 2006
202.	<b>Eostenopora carbonica Tolokonnikova,</b> <b>2014</b>		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2014
203.	Eostenopora horridula Modzalevskya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь- Шаня	Модзалеvская, Орловский, 1968
204.	Eostenopora kirgisisca Orlovskij, 1962		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь- Шаня	Орловский, Поярков, 1962
205.	Eostenopora talassensis Modzalevskya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>2-3</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь- Шаня	Модзалеvская, Орловский, 1968
206.	<b>Eridocampylus rotundatum</b> <b>Tolokonnikova, 2006</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
207.	<b>Eridocampylus striatum Tolokonnikova,</b> <b>2006</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
208.	<b>Eridotrypella danzikensis</b> <b>Tolokonnikova, 2016</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1, 4</sub>	Даралагезский массив	Толоконникова, 2016а
209.	Eridotrypella digna (Trizna, 1958)	Batostomella digna Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
210.	Eridotrypella foeda (Trizna, 1958)	Batostomella foeda Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
211.	Eridotrypella fundata Troizkaya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968, 1975б
212.	Eridotrypella aff. intermedia Fritz, 1944		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь- Шаня	Орловский, Поярков, 1962
213.	Eridotrypella penita (Trizna, 1958)	Batostomella penita Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
214.	<b>Eridotrypella stellata Tolokonnikova,</b> <b>2007</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
215.	<b>Eridotrypella tyzhnovi Tolokonnikova,</b> <b>2010</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Западная часть АССО	Tolokonnikova, 2010
216.	<b>Microcampylus daedaleus</b> <b>Tolokonnikova, 2006</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
217.	Zefrehopora asynithis Ernst, Bahrami and Parast, 2020		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Иран	Ernst et al., 2020
Семейство Heterotrypidae Ulrich, 1890					
218.	Leioclema editum Morozova, 1961		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Морозова, 1961; Толоконникова, 2008
219.	Leioclema exileramosa Nekhoroshev, 1977		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
220.	Leioclema ivanovae Morozova, 1961		D <sub>3</sub> fm	Западная часть АССО, Казахстан	Морозова, 1961; Троицкая, 1968, 1975б; Толоконникова, 2009б, 2010
221.	Leioclema kabayashii Sakagami, 1962		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Япония	Sakagami, 1962

222.	<b>Leioclema kumensis Tolokonnikova, 2012</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2012а
223.	Leioclema meisteri Troizkaya, 1979		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1979
224.	Leioclema numerosum Morozova, 1961		D <sub>3</sub> fm <sub>1,4</sub>	Западная часть АССО, Казахстан	Морозова, 1961; Троицкая, 1968; Толоконникова, 2008
225.	Leioclema ramosa Nekhoroshev, 1948		D <sub>3</sub> fm <sub>1-2</sub>	Западная часть АССО, Казахстан	Нехорошев, 1948; Толоконникова, 2008
226.	Leioclema textila Trizna, 1958		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
227.	Leioclema tubulosa Nekhoroshev, 1956		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub> C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; Северо-Западный Китай	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Lu 1999
228.	Paralioclema multiforma Volkova, 1974		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Волкова, 1974
Семейство Stenoporidae Waagen and Wentzel 1886					
229.	Coeloclemis zefrehensis Ernst, Königshof, Bahrami, Yazdi and Boncheva, 2017		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Иран	Ernst et al., 2020
230.	<b>Megacanthopora glubokaensis Tolokonnikova, 2012</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2012а
231.	<b>Nikiforopora arpanensis Tolokonnikova, 2016</b>		C <sub>1t2</sub>	Даралагезский массив	Толоконникова, 2016б
232.	<b>Nikiforopora jurgensis Tolokonnikova, 2010</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Западная часть АССО	Tolokonnikova, 2010
233.	Rhombotrypella ancestralis Nekhoroshev 1977		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Казахстан; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1977; Толоконникова, 2012в
234.	Stenodiscus lucida (Trizna, 1958)	Stenopora lucida Trizna, 1958	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
235.	Stenophragmidium hibernicum Cleary and Wyse Jackson, 2007		C <sub>1t2</sub>	Ирландия	Cleary and Wyse Jackson, 2007
236.	Stenophragmidium velbertensis Ernst and Herbig, 2010		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Рейнский массив	Ernst and Herbig, 2010
237.	Stenophragmidium wexfordensis (Lee, 1912)	Tabulipora wexfordensis Lee, 1912	C <sub>1t2</sub>	Ирландия	Cleary and Wyse Jackson, 2007
238.	Stenophragmidium verchotomicum (Trizna, 1958)	Tabulipora verchotomica Trizna, 1958	C <sub>1t2</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попеко, 2000
239.	Stenopora domratchevi Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
240.	Stenopora incondita Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
241.	Stenopora pertusa Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
242.	Stenopora stereotoechuiformis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
243.	Stenopora tenuipora Lee, 1912		C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Lee, 1912; Wyse Jackson and Buttler, 1994
244.	Stenopora zabaycalica Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t2</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956
245.	Tabulipora corticosa Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Мезенцева, Толоконникова, 2006
246.	Tabulipora incrustans Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000

247.	Tabulipora membranacea Nekhoroshev, 1956		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
248.	Tabulipora montifera (Ulrich, 1890)		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО; западная часть ЗСП	Тризна 1958; Толоконникова, 2014
249.	Tabulipora mrassuensis Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна 1958
250.	Tabulipora nekhoroshevi Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО	Тризна, 1958
251.	Tabulipora pessasica Trizna, 1958		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub> , C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Северо-Западный Китай; западная часть АССО	Тризна, 1958; Lu 1999
252.	Tabulipora spinoceptosa Yang, Hu and Xia, 1988		C <sub>1</sub> t	Южный Китай	Yang et al., 1988
253.	Tabulipora tersiensis Trizna, 1958			Западная часть АССО	Тризна, 1958
254.	Tabulipora urii (Fleming 1828)	Cellepora urii Fleming 1828	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub> -v	Ирландия	Wyse Jackson, 1996
Семейство Trematoridae Miller 1889					
255.	Armillopora sinensis Yang and Hu, 1981		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981
256.	Armillopora spinosa Yang and Hu, 1981		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang and Hu, 1981
257.	Neotrematopora altilis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
258.	Neotrematopora baitagensis Ariunchimeg, 2000		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Монголия	Ариунчимэг, 2000
259.	Neotrematopora inspinosa Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
260.	Neotrematopora nurensis Popeco, 2000		C <sub>1</sub> t	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попеко, 2000
261.	Neotrematopora podunskensis (Trizna, 1958)	Lioclema podunskensis Trizna, 1958	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; Западная часть АССО	Тризна, 1958; Попеко, 2000
262.	Minussina akkayensis Volkova, 1974		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Волкова, 1974; Толоконникова, 2008
263.	Minussina incrustata Tolokonnikova, 2007		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
264.	Raissiella bystrensis Popeco, 2000		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попеко, 2000
265.	Raissiella tabulata (Nekhoroshev, 1956)	Batostomella tabulata Nekhoroshev, 1956	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
Семейство Ulrichotrypidae Romantchuk 1968					
266.	Petalotrypa kazakhstanensis Troizkaya, 1963		D <sub>3</sub> fm <sub>2-3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968
267.	Petalotrypa genuina Troizkaya, 1963		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968
268.	<b>Petalotrypa myunkhbalaensis Tolokonnikova, 2016</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Даралагезский массив	Толоконникова, 2016а
269.	<b>Petalotrypa laminara (Tolokonnikova, 2006)</b>	Anomalotoechus laminarus Tolokonnikova, 2006	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
270.	<b>Petalotrypa propria (Tolokonnikova, 2006)</b>	Anomalotoechus proprius Tolokonnikova, 2006	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
271.	Ulrichotrypella glabra (Nekhoroshev, 1956)	Stenopora? glabra Nekhoroshev, 1956	C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
272.	Ulrichotrypella nekhoroshevi Popeco 2000		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Буреинский массив и	Попеко, 2000

			Верхнеамурская зона МООП		
Семейство не определено					
273.	Hyalotoechus ovatus Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988	
Отряд CRYPTOSTOMATA Vine 1884					
Семейство Arthrostylidae Ulrich 1882					
274	Nematopora afgana Termier and Termier, 1971	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Монголия; Афганистан	Termier and Termier, 1971; Ариунчимэг, 2010	
275	Pseudonematopora hexatolgayensis (Xia, 1997)	Sulcoretopora hexatolgayensis Xia, 1997	D <sub>3</sub> fm <sub>1,4</sub>	Монголия; Северо-Западный Китай	Xia 1997; Ариунчимэг, 2000
276	<b>Pseudonematopora sibirica Tolokonnikova, 2012</b>		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть ЗСП	Tolokonnikova, 2012
277	Pseudonematopora turkestanica (Nikiforova, 1948)	Nematopora turkestanica Nikiforova, 1948	C <sub>1</sub> t	Казахстан; Монголия	Никифорова, 1948; Нехорошев, 1953; Троицкая, 1975a
Семейство Bactroporidae Simpson 1897					
278	Bactropora hexatolgayensis Xia, 1997	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997	
Семейство Intraporidae Simpson 1897					
279	Intrapora kasakhstanica Nekhoroshev, 1960	D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968; Нехорошев, 1977	
280	Intrapora acatalecta Troizkaya, 1975	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975b	
281	Intrapora aperiflorina Xia, 1997	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997	
282	Intrapora lanceolata Nekhoroshev, 1960	D <sub>3</sub> fm	Северо-Западный Китай; Монголия; Казахстан	Троицкая, 1968, 1975a; Нехорошев, 1977; Xia 1997; Ариунчимэг, 2000	
283	Intrapora similitaeniola Xia, 1997	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997	
284	Intrapora sinensis Lu, 1999	D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999	
285	Intrapora taeniola Troizkaya, 1975	D <sub>3</sub> fm <sub>1-2</sub>	Северо-Западный Китай; Казахстан	Троицкая, 1975b; Xia, 1997	
286	Intrapora texera Troizkaya, 1975	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975a	
287	Intrapora triangularis Xia, 1997	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997	
288	Intrapora uniformis Troizkaya, 1979	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1979	
289	Intrapora xinjiangensis Lu, 1999	D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999	
Семейство Lenaporidae Ernst, Königshof, Taylor and Bohatý 2011					
290	Bigeyella mariae (Morozova, 1961)	Rhombopora mariae Morozova, 1961	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Морозова, 1961
Семейство Mediaporidae Gorjunova, 1985					
291	<b>Mediapora elegans Tolokonnikova, 2010</b>	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Западная часть АССО	Tolokonnikova, 2010	
292	Mediapora fragilis Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Тризна, 1958; Попеко, 2000	
293	Mediapora injaensis Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО	Тризна, 1958	
294	Mediapora rhombicellata Trizna, 1958	C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Тризна, 1958; Попеко, 2000	
Семейство Mysticellidae Gorjunova 2007					
295	Mysticella labyrinthica Gorjunova, 2007	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 2007	
296	Mysticella laudativa Gorjunova, 2007	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 2007	
297	Mysticella orvita Gorjunova, 2007	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 2007	
298	Mysticella sacrosancta Gorjunova, 2007	D <sub>3</sub> fm <sub>2,4</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 2007	
Семейство Nematotrypidae Spjeldnaes 1984					
299	Clausotrypa	Nijiforovella cellaris	D <sub>3</sub> fm	Северо-Западный Китай; Xia, 1997;	

	cellaris (Xia, 1997)	Xia, 1997		Монголия	Ариунчимэг, 2000
300	<i>Clausotrypa costata</i> (Termier and Termier, 1971)	<i>Nemacantho-pora costata</i> Termier and Termier, 1971	C <sub>1t2</sub>	Афганистан	Termier and Termier, 1971
301	<i>Clausotrypa costatiformis</i> (Ariunchimeg, 2005)	<i>Nemacantho-pora costatiformis</i> Ariunchimeg, 2005	C <sub>1t</sub>	Монголия	Ариунчимэг, 2005
302	<i>Clausotrypa lineata</i> Lu, 1999		D <sub>3fm3-4</sub>	Сеевро-Западный Китай	Lu, 1999
303	<i>Clausotrypa ramosa</i> (Owen, 1973)	<i>Sulcoretepora? ramosa</i> Owen, 1973	D <sub>3fm4</sub>	Рейнский массив	Tolokonnikova et al., 2014a
304	<i>Clausotrypa ivanovi</i> (Nikiforova, 1948)	<i>Batostomella ivanovi</i> Nikiforova, 1948	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1948
Семейство Nicklesporidae Goryunova, 1985					
305	<i>Nicklesopora angustiaperturata</i> Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
306	<i>Nicklesopora carnosa</i> Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
307	<i>Nicklesopora crassa</i> Orlovskij, 1962		D <sub>3fm2</sub>	Чаткало-Нарынская зона западных отрогов Тянь-Шаня	Орловский, Поярко, 1962
308	<i>Nicklesopora elegantula</i> (Ulrich, 1882)	<i>Rhombopora elegantula</i> Ulrich, 1882	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
309	<i>Nicklesopora exigua</i> (Ulrich, 1890)	<i>Rhombopora exigua</i> Ulrich, 1890	D <sub>3fm4</sub> , C <sub>1t2</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО; Казахстан; Япония	Тризна, 1958; Sakagami, 1962; Нехорошев, 1953; Попеко, 2000
310	<i>Nicklesopora famensis</i> (Nekhoroshev, 1960)	<i>Rhombopora famensis</i> Nekhoroshev, 1960	D <sub>3fm1-3</sub>	Казахстан; Даралагезский массив; Северо-Западный Китай	Троицкая 1968; Нехорошев, 1977; Лаврентьева, 1985; Xia, 1997; Толоконникова, 2016a
311	<i>Nicklesopora gorobtsovensis</i> Pushkin, 2007		D <sub>3fm1</sub>	Припятская впадина	Пушкин, 2007
312	<i>Nicklesopora graciosa</i> Troizkaya, 1968		D <sub>3fm</sub>	Казахстан; Северо-Западный Китай; Даралагезский массив	Троицкая, 1968, 1975b; Лаврентьева, 1985; Xia, 1997; Толоконникова, 2016a
313	<i>Nicklesopora longhuiensis</i> Yang, Hu and Xia, 1988		C <sub>1t</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
314	<i>Nicklesopora sexagula</i> Troizkaya, 1968		D <sub>3fm1-3</sub>	Казахстан; Северо-Западный Китай	Троицкая, 1968; Xia 1997
315	<i>Nicklesopora simulatrix</i> (Ulrich, 1884)	<i>Rhombopora simulatrix</i> Ulrich, 1884	D <sub>3fm3</sub> , C <sub>1t2</sub>	Монголия; юго-западная часть ЗСП; западная часть АССО; Южный Китай	Тризна, 1958; Горюнова, Морозова, 1979; Yang et al., 1988; Tolokonnikova, 2012
316	<i>Nicklesopora tabulata</i> (Ulrich, 1890)	<i>Rhombopora tabulata</i> Ulrich, 1890	D <sub>3fm4</sub> , C <sub>1t2</sub>	Южный Китай; западная часть АССО	Тризна, 1958; Yang et al., 1988
317	<i>Nicklesopora taidonensis</i> Trizna, 1958		C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО; Казахстан	Тризна, 1958; Троицкая, 1975a
318	<i>Nicklesopora tersiensis</i>	<i>Rhombopora tersiensis</i>	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958

	(Nekhoroshev, 1926)	Nekhoroshev, 1926			
319	Nicklesopora uvaspinalis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988;
320	Nicklesopora vadosa Troizkaya, 1979		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1979
321	Europora bilaminata Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
322	Europora gerirudensis Gorjunova, 2006		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Афганистан	Горюнова, 2006
323	Europora peculiaris Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
324	Europora saffordotaxiformis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
325	Europora similomesoporis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
326	Europora unilaminata Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
Семейство Nikiforovellidae Gorjunova 1975					
327	Artchedella elegans Lu, 1999		D <sub>3</sub> fm <sub>3,4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
328	<b>Nikiforovastylus** ourthensis Tolokonnikova, Ernst, Poty and Mottequin, 2015</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Наморо-Динантский бассейн	Tolokonnikova et al., 2015a
329	Nikiforovella alternata Nekhoroshev, 1956		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попекко, 2000
330	Nikiforovella bytchokensis Trizna, 1958		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО	Тризна, 1958; Попекко, 2000; Толоконникова, 2008
331	Nikiforovella cavernosa (Nekhoroshev, 1932)	Acanthoclema? cavernosa Nekhoroshev, 1932	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Рейнксий массив	Nekhoroshev, 1932; Tolokonnikova et al., 2014a
332	Nikiforovella diaphragmata Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
333	<b>Nikiforovella dinantia Tolokonnikova, Ernst, Poty and Mottequin, 2015</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Наморо-Динантский бассейн	Tolokonnikova et al., 2015a
334	Nikiforovella elegantula Nikiforova, 1948		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1948
335	Nikiforovella gasimurensis Popeco 2000		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попекко, 2000
336	Nikiforovella gracilis Ernst and Herbig, 2010		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Рейнский массив; Южный Урал	Ernst and Herbig, 2010; Tolokonnikova, 2011
337	Nikiforovella humilis Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
338	Nikiforovella kasakhstanica Nekhoroshev, 1953		C <sub>1</sub> t	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; Казахстан	Нехорошев, 1953; Попекко, 2000
339	Nikiforovella kutchumondensis Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
340	Nikiforovella mukhini (Nikiforova, 1933)	Hyphasmopora mukhini Nikiforova, 1933	C <sub>1</sub> t	Казахстан; Западная часть АССО; западная часть ЗСП	Никифорова, 1948; Нехорошев, 1953; Тризна, 1958; неопубликованные данные автора
341	Nikiforovella multipitata Trizna, 1958		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub> –C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО; западная часть ЗСП	Тризна, 1958; Толоконникова, 2008, Tolokonniova, 2012
342	Nikiforovella nitida Troizkaya, 1979		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1979

343	Nikiforovella novella Ariunchimeg, 1992		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Ариунчимэг, Морозова, 1992
344	<b>Nikiforovella tobolensis Tolokonnikova, 2015</b>		C <sub>1t2</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2015в
345	Nikiforovella ulbensis Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Tolokonnikova, 2012с
346	Streblotrypella amicula Sakagami 1962		D <sub>3fm4</sub>	Япония	Sakagami, 1962
347	Streblotrypella eximia Gorjunova and Morozova, 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
348	Streblotrypella major (Ulrich, 1890)	Streblotrypa major Ulrich, 1890	C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО; Монголия; Казахстан	Никифорова, 1948; Нехорошев, 1953; Тризна, 1958; Ариунчимэг, 2010
349	Streblotrypella strabona Trizna, 1958		D <sub>3fm3-4</sub> ; C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Северо-Западный Китай; Намуро-Динантский бассейн	Тризна, 1958; Lu, 1999; Ernst et al., 2017
350	Streblotrypella? tenuispira Lu, 1999		D <sub>3fm3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
351	Streblotrypella zagensis (Ariunchimeg, 2005)	Streblotrypa zagensis Ariunchimeg, 2005	C <sub>1t2</sub>	Монголия	Ариунчимэг, 2005
Семейство Pseudoascoporidae Simpson 1895					
352	Pseudoascopora subtilis Gorjunova 2007		D <sub>3fm3</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, Лаврентьева, 2007; Толоконникова, 2016а
353	Pseudoascopora valentinae Gorjunova, 1985		D <sub>3fm3-4</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 1985; Толоконникова, 2016а
Семейство Ptilodictyidae Zittel 1880					
354	Taeniodictya fenestrata Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t2</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2015в
355	Taeniodictya vermiculata Gorjunova, 2007		C <sub>1t1</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, Лаврентьева, 2007
Семейство Rhabdomesidae Vine 1884					
356	Ascopora geirudensis Ernst and Mohammadi, 2009		D <sub>3fm3</sub>	Иран	Ernst and Mohammadi, 2009
357	Euthyrhombopora barbara Gorjunova, 2007		C <sub>1t2</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, Лаврентьева, 2007
358	Euthyrhombopora diaphragmata Yang, Hu and Xia, 1988		C <sub>1t</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
359	Euthyrhombopora hunanensis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
360	Euthyrhombopora tenuis Ernst, Bahrami and Parast, 2020		D <sub>3fm1</sub>	Иран	Ernst et al., 2020
361	Euthyrhombopora tripullula Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
362	Rhabdomeson progradile Wyse Jackson and Bancroft 1995		C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Bancroft, 1995
363	Rhabdomeson rhombiferum (Phillips, 1836)	Millepora rhombifera Phillips, 1836	C <sub>1t2-v</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Bancroft, 1995
364	Rhabdomeson shaodongense Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
365	<b>Orthopora tomensis Tolokonnikova, 2007</b>		D <sub>3fm1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
366	Pamirella cf. minor	Rhombopora minor	D <sub>3fm4</sub>	Рейнский массив	Tolokonnikova et

	(Ulrich, 1890)	Ulrich, 1890			al., 2014a
367	Paranicklesopora collata (Gorjunova and Morozova, 1979)	Nicklesopora collata Gorjunova and Morozova, 1979	C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
368	Paranicklesopora hostica (Gorjunova and Morozova, 1979)	Nicklesopora hostica Gorjunova and Morozova, 1979	C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
369	<b>Paranicklesopora kuzbassica Tolokonnikova, 2006</b>		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Мезенцева, Толоконникова, 2006
370	<b>Paranicklesopora ornaisa Tolokonnikova, Ernst, Poty and Mottequin, 2015</b>		C <sub>1t1</sub>	Намуро-Динантский бассейн	Tolokonnikova et al., 2015b
371	Paranicklesopora stupenda Gorjunova, 2007		C <sub>1t2</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, Лаврентьева, 2007
372	Primorella remota Gorjunova, 2007		D <sub>3fm4</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, Лаврентьева, 2007
373	Primorella testata Gorjunova, 2007		C <sub>1t2</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, Лаврентьева, 2007
374	<b>Primorella variata Tolokonnikova, 2015</b>		C <sub>1t2</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2015в
375	Rhabdomeson progracile Wyse Jackson and Bancroft, 1995		C <sub>1t2-s</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Bancroft, 1995
376	<b>Rhenishella** hirsuta Tolokonnikova, Ernst and Herbig, 2014</b>		D <sub>3fm4</sub>	Рейнский массив	Tolokonnikova et al., 2014a
Семейство Rhinidictyidae Ulrich 1893					
377	Junggarotrypa gratiosa Lu, 1999		D <sub>3fm3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
378	Junggarotrypa lepida Lu, 1999		D <sub>3fm3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
Семейство Rhomboporidae Simpson, 1894					
379	Klaucena (Klaucena) confragosa Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
380	Klaucena (Klaucena) immortalis Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
381	Klaucena (Klaucena) lalolamina Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm3-4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
382	Klaucena (Klaucena) pauper Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
383	Klaucena (Spira) aculeus Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО	Тризна, 1958; Попеко, 2000
384	Klaucena (Klaucena) spiroformis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
385	<b>Klaucena (Spira) gracilis Tolokonnikova, 2010</b>		D <sub>3fm3</sub>	Западная часть АССО	Tolokonnikova, 2010
386	Klaucena (Spira) aequabilis Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
387	Klaucena (Spira) altinodata Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
388	Klaucena (Spira) firma Trizna, 1958		D <sub>3fm4</sub> -C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО; Казахстан	Тризна, 1958; Троицкая, 1975а
389	Klaucena (Spira) multipora Lu, 1999		D <sub>3fm3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
390	Megacanthoporina altaica (Nekhoroshev, 1956)	Rhombopora altaica Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
391	Megacanthoporina composita Morozova, 1992		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Ариунчимэг, Морозова, 1992
392	Rhombopora astricta (Gorjunova, 1985)	Rhombopora astricta (Gorjunova, 1985)	C <sub>1t2</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 1985

393	Rhombopora binodata Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Тризна, 1958; Попеко, 2000
394	Rhombopora biseptata Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
395	Rhombopora cylindrica Wyse Jackson, 1996		C <sub>1t2-s</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson, 1996
396	Rhombopora floriformis Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Тризна, 1958; Попеко, 2000
397	Rhombopora hexagona Wyse Jackson, 1996		C <sub>1t2-v</sub>	Ирландия	Wyse Jackson, 1996
398	Rhombopora hoxtolgayensis Lu, 1999		D <sub>3fm3,4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
399	Rhombopora hunanensis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
400	Rhombopora inornata Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm2</sub> , C <sub>1t2</sub>	Южный Китай; западная часть ЗСП	Yang et al., 1988; неопубликованные данные автора
401	Rhombopora inspissata Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
402	Rhombopora magna Volkova, 1974		D <sub>3fm1</sub>	Западная часть АССО	Волкова, 1974
403	Rhombopora. multituberculata Nekhoroshev, 1977		D <sub>3fm3</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977
404	Rhombopora novitia Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Тризна, 1958; Попеко, 2000
405	Rhombopora perpera Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
406	Rhombopora prima Lu, 1999		D <sub>3fm3,4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
407	Rhombopora saffordotaxiformis Yang, Hu and Xia, 1988		C <sub>1t</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
408	Rhombopora sarcinulata Trizna, 1958		C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
409	Rhombopora simplex Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; Монголия	Тризна, 1958; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010
410	Rhombopora spirala Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
412	Rhombopora subtilis Nekhoroshev, 1977		D <sub>3fm1,3</sub>	Казахстан; западная часть АССО; Даралагезский массив	Нехорошев, 1977; Tolokonnikova, 2010; Толоконникова, 2016a
413	Saffordotaxis implicate Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
414	Saffordotaxis indonensis Gorjunova, 1985		D <sub>3fm1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
415	Saffordotaxis incrassata (Ulrich, 1888)	Rhombopora incrassata Ulrich, 1888	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
416	Saffordotaxis junggarensis Xia, 1997		D <sub>3fm1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
417	Saffordotaxis macrospinosa Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
418	Saffordotaxis regularis Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm2</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
419	Saffordotaxis sinserus Gorjunova, 1985		D <sub>3fm1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
420	<b>Saffordotaxis spinigerus Tolokonnikova,</b>		C <sub>1t1</sub>	Намьюро-Динантский	Tolokonnikova et

	<b>Ernst and Poty, 2015</b>			бассейн	al., 2015b
421	Saffordotaxis subtilis Troizkaya, 1975		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975б
Семейство Streblotrypidae Ulrich 1890					
422	Ipmorella clara Gorjunova, 2007		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, Лаврентьева, 2007
423	Ipmorella tobolensis Gorjunova, 1985		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Казахстан	Горюнова, 1985
424	<b>Streblotrypa (Streblascopora) devonica Tolokonnikova, 2012</b>		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Западная часть ЗСП	Толоконникова, 2012в
Семейство Tamaroclemidae Gorjunova 1992					
425	Tamaroclema troizkayae Gorjunova, 1992		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Казахстан	Горюнова, 1992
Семейство Vidronovellidae Gorjunova 2006					
426	Vidronovella fastigata Gorjunova, 2006		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Афганистан	Горюнова, 2006
Семейство Worthenoporidae Ulrich 1893					
427	Geranopora fida Gorjunova, 2007		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 2007
428	Geranopora fabulosa Gorjunova, 2007		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 2007
429	Geranopora finitima Gorjunova, 2007		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Даралагезский массив	Горюнова, 2007
Отряд FENESTRATA Astrova et Morozova 1956					
Семейство Acanthoclaidiidae Zittel 1880					
430	Anastomopora irregularis (Nekhoroshev, 1956)	Reteporidra irregularis Nekhoroshev, 1956	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
431	Anastomopora ovalifenestra (Nekhoroshev, 1956)	Reteporidra ovalifenestra Nekhoroshev, 1956	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
432	Anastomopora stellata (Krasnopeeveva, 1935)	Reteporidra stellata Krasnopeeveva, 1935	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Краснопеева, 1935; Нехорошев, 1956; Толоконникова, 2008
433	Anastomopora ulbensis (Nekhoroshev, 1956)	Reteporidra ulbensis Nekhoroshev, 1956	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
434	Arborocladia argolensis Popoco, 2000		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попеко, 2000
435	Arborocladia tarkhanca Nekhoroshev, 1956		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
436	Ichthyorachis newenhami, M' Coy, 1844		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson, 1996; Wyse Jackson et al., 2006
437	Mackinneyella maccoyana (Ulrich, 1890)	Polypora maccoyana Ulrich, 1890	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть ЗСП	Tolokonnikova, 2012
438	Mackinneyella multipora (Nikiforova, 1950)	Polypora maccoyana Ulrich var. multipora Nikiforova, 1950	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Монголия	Ариунчимэг, 2010
439	Mackinneyella sibirica (Yanischevsky, 1915)	Polypora sibirica Yanischevsky, 1915	C <sub>1</sub> t	Казахстан	Нехорошев, 1953
440	Penniretepora decora Sakagami, 1962		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Япония	Sakagami, 1962
441	Penniretepora elegans (Young et Young, 1975)	Polypora elegans Young et Young, 1975	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
442	Penniretepora fomitchevi Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958

443	<i>Penniretepora grandis</i> (M'Coy 1844)	<i>Pinnatopora grandis</i> M'Coy 1844	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания; Намуро-Динантский бассейн	Wyse Jackson and Buttler, 1994; Wyse Jackson, 2006
444	<i>Penniretepora heishanensis</i> Lu, 1999		D <sub>3fm3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
445	<i>Penniretepora multipinnata</i> Nekhoroshev, 1977		D <sub>3fm2</sub>	Даралагезский массив	Лаврентьева, 1985; Голоконникова, 2016а
446	<i>Penniretepora pulcherrima</i> (M'Coy, 1844)	<i>Pinnatopora pulcherrima</i> M'Coy, 1844	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Buttler, 1994
447	<i>Penniretepora subangulata</i> Ulrich, 1888		C <sub>1t</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попеко, 2000
448	<i>Penniretepora vinei</i> (Ulrich, 1888)	<i>Polypora vinei</i> Ulrich, 1888	C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
449	<i>Penniretepora virgosa</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
450	<i>Penniretepora cf. volgensis</i> Shishova, 1955		D <sub>3fm4</sub>	Рейнский массив	Tolokonnikova et al., 2014а; Ernst et al., 2015а
451	<i>Polypora bukhtarmensiformis</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t2</sub>	Монголия; западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Ариунчимэг, 2010
452	<i>Polypora burlingtonensis</i> (Ulrich, 1890)	<i>Penniretepora burlingtonensis</i> Ulrich, 1890	C <sub>1t2</sub>	Западная часть ЗСП	Мезенцева, 2007
453	<i>Polypora cesteriensis</i> Ulrich, 1890		C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
454	<i>Polypora dendroides</i> M'Coy 1844		C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson, 2006; Wyse Jackson et al., 2006
455	<i>Polypora halliana</i> Prout, 1860		C <sub>1t</sub>	Монголия; Казахстан	Нехорошев, 1953; Горюнова, Морозова, 1979
456	<i>Polypora kassini</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
457	<i>Polypora kiniensis</i> Nekh., 1926		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; западная часть ЗСП	Тризна, 1958; Tolokonnikova, 2012
458	<i>Polypora polyclada</i> Sakagami, 1962		D <sub>3fm4</sub>	Япония	Sakagami, 1962
459	<i>Polypora undulata</i> Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
460	<i>Polypora varsoviensis</i> Prout, 1859		C <sub>1t2</sub>	Казахстан; Западная часть АССО	Нехорошев, 1953; Тризна, 1958
461	<i>Polypora verrucosa</i> M'Coy 1844		C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Buttler, 1994; Wyse Jackson, 2006
462	<i>Polypora zvonkovaе</i> Попеко, 2000		C <sub>1t2</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попеко, 2000
463	<i>Polyporella biseriata</i> (Ulrich, 1890)	<i>Polypora biseriata</i> Ulrich, 1890	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Казахстан	Нехорошев, 1953, 1956; Тризна, 1958
464	<i>Polyporella biseriataformis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Polypora biseriataformis</i> (Nekhoroshev 1956)	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1956; Tolokonnikova, 2012
465	<i>Polyporella ermakensis</i> (Trizna, 1958)	<i>Polypora ermakensis</i> Trizna, 1958	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
466	<i>Polyporella krutikhensis</i> (Nekhoroshev,	<i>Polypora krutikhensis</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО; Монголия	Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Ариунчимэг, 2010

	1956)				
467	<i>Polyporella kusedeevensis</i> Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
468	<i>Polyporella nododorsalis</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Polypora nododorsalis</i> Nekhoroshev, 1977	D <sub>3fm3</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977; Троицкая, 1975а, б
469	<i>Polyporella obscura</i> (Trizna, 1958)	<i>Polypora obscura</i> Trizna, 1958	C <sub>1t2</sub>	Даралагезский массив; западная часть АССО	Тризна, 1958; Толоконникова, 2016б
470	<i>Polyporella paucula</i> (Trizna, 1958)	<i>Polypora paucula</i> Trizna, 1958	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
471	<i>Polyporella radialis</i> (Ulrich, 1890)	<i>Polypora radialis</i> Ulrich, 1890	C <sub>1t2</sub>	Западная часть ЗСП; Монголия	Горюнова, Морозова, 1979; Tolokonnikova, 2012
472	<i>Polyporella spininodata</i> (Ulrich, 1890)	<i>Polypora spininodata</i> Ulrich, 1890	C <sub>1t</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Попеко, 2000; Tolokonnikova, 2012
473	<i>Pseudopolypora pseudospininodata</i> (Nekhoroshev, 1953)	<i>Polypora pseudospininodata</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
Семейство Chainoductyonidae Nickles and Bassler, 1900					
474	<i>Rhombocladia dichotoma</i> (M'Coy, 1844)	<i>Vimcularia dichotoma</i> M'Coy, 1844	C <sub>1t2-v</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson, 1996
Семейство Fenestellidae King 1849					
475	<i>Exfenestella ignota</i> Gorjunova and Morozova 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг, 2010
476	<i>Exfenestella tobolica</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Fenestella tobolica</i> Nekhoroshev, 1977	D <sub>3fm3</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977
477	<i>Fabifenestella symmetrica</i> (Nekhoroshev, 1948)	<i>Fenestella symmetrica</i> Nekhoroshev, 1948	C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
478	<i>Fabifenestella vulgaris</i> Gorjunova and Morozova 1979		C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг, 2010
479	<i>Fenestella aksaensis</i> Nikiforova, 1948		C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1948
480	<i>Fenestella ajdagarlensis</i> Troizkaya, 1975		D <sub>3fm4</sub> -C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975б
481	<i>Fenestella balkhaschensis</i> Nekhoroshev, 1948		C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
482	<i>Fenestella buguniensis</i> Nikiforova, 1948		C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Никифорова, 1948; Нехорошев, 1953
483	<i>Fenestella bipunctata</i> Nekhoroshev, 1953		D <sub>3fm3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu 1999
484	<i>Fenestella carinata</i> M'Coy 1844		C <sub>1t2</sub>	Намюро-Динантский бассейн	Demanet, 1923; Wyse Jackson, 2006
485	<i>Fenestella compressa</i> Ulrich, 1890		C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
486	<i>Fenestella confusa</i> Nikiforova, 1948		C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1948
487	<i>Fenestella corpulenta</i> Trizna, 1958		C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
488	<i>Fenestella crassistereoma</i> Sakagami, 1962		D <sub>3fm4</sub>	Япония	Sakagami, 1962
489	<i>Fenestella densimura</i> Yang, Hu and Xia,		D <sub>3fm4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988

	1988			
490	<i>Fenestella equinodata</i> Nekhoroshev, 1956	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub> – C <sub>1t</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
491	<i>Fenestella fabagina</i> Trizna, 1958	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
492	<i>Fenestella fastuosa</i> (De Koninck 1842)	C <sub>1t2</sub>	Намюро-Динантский бассейн	Demanet, 1923; Wyse Jackson, 2006
493	<i>Fenestella frutex</i> M'Coy 1844	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Buttler, 1994; Miller 1961
494	<i>Fenestella grumulosa</i> Trizna, 1958	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
495	<i>Fenestella hikoroichiensis</i> Sakagami, 1962	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Япония	Sakagami, 1962
496	<i>Fenestella ingloria</i> Trizna, 1958	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
497	<i>Fenestella irregularis</i> Phillips, 1836	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Buttler, 1994
498	<i>Fenestella karagandensis</i> Nekhoroshev, 1948	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
499	<i>Fenestella karakubensis</i> Nikiforova, 1927	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Донецкий бассейн	Дунаева, 1969
500	<i>Fenestella karatauensis</i> Nikiforova, 1948	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1948
501	<i>Fenestella kassini</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
502	<i>Fenestella levigata</i> Yang, Hu and Xia, 1988	C <sub>1t</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
503	<i>Fenestella longa</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
504	<i>Fenestella longacella</i> Nikiforova, 1950	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1950
505	<i>Fenestella longacellaeformis</i> Nikiforova, 1950	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1950
506	<i>Fenestella multispinoformis</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
507	<i>Fenestella miracula</i> Trizna, 1958	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
508	<i>Fenestella notabilis</i> Trizna, 1958	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
509	<i>Fenestella oblongata</i> Koenig, 1958	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Buttler, 1994
510	<i>Fenestella ofunatoensis</i> Sakagami, 1962	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Япония	Sakagami, 1962
511	<i>Fenestella orientalis</i> Eichwald, 1860	C <sub>1t2</sub>	Бельгия	Demanet, 1923; Wyse Jackson, 2006
512	<i>Fenestella ovalis</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
513	<i>Fenestella ovicellata</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
514	<i>Fenestella ovicellataeformis</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
515	<i>Fenestella plebeia</i> M'Coy 1844	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Buttler, 1994
516	<i>Fenestella pluriramosa</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
517	<i>Fenestella polynodosa</i> Miller, 1961	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson and Buttler, 1994
518	<i>Fenestella postmiracula</i> Trizna, 1958	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
519	<i>Fenestella praeminor</i> Trizna, 1958	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
520	<i>Fenestella praemultispinosa</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
521	<i>Fenestella pluriserispinodata</i> Yang, Hu and Xia, 1988	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
522	<i>Fenestella pseudoirregularis</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t</sub>	Казахстан; Монголия	Нехорошев, 1953; Ариунчимэг, 2010
523	<i>Fenestella quadradecimalis</i> M'Coy 1844	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Miller, 1961
524	<i>Fenestella quadrulla</i> Nekhoroshev, 1948	D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub> – C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО; Бурейнский массив и Верхнеамурская зона МООП; Даралагезский	Нехорошев, 1948, 1956; Попеко, 2000; Толоконникова,

			массив	2016а
525	Fenestella rossica Schulga-Nesterenko, 1936		C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания Wyse Jackson and Buttler, 1994
526	Fenestella rudisiformis Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t2</sub>	Казахстан Нехорошев, 1953
527	Fenestella sergunkovae Nikiforova, 1950		C <sub>1t</sub>	Казахстан Никифорова, 1950; Нехорошев, 1953
528	Fenestella subcompressa Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t</sub>	Казахстан Нехорошев, 1953
529	Fenestella sokolskayae Schulga-Nesterenko, 1951		D <sub>3fm4</sub>	Япония Sakagami, 1962
530	Fenestella tarkhanca Nekhoroshev, 1956		D <sub>3fm4</sub> -C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО Нехорошев, 1956
531	Fenestella tenuivarata Trizna, 1958		C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО Тризна, 1958
532	Fenestella tychtaensis Trizna, 1958		C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО Тризна, 1958
533	Fenestella trianguliformis Yang, Hu and Xia, 1988		C <sub>1t</sub>	Южный Китай Yang et al., 1988
534	Fenestella tscheremschanca Nekhoroshev, 1956		D <sub>3fm4</sub> -C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО Нехорошев, 1956
535	Fenestella usitata Nekhoroshev, 1953		D <sub>3fm1</sub>	Западная часть АССО Толоконникова, 2008
536	Fenestella ustjensis Trizna, 1958		D <sub>3fm4</sub>	Западная часть АССО Тризна, 1958
537	Fenestella verneuilliana Michelin, 1846		C <sub>1t2</sub>	Намюро-Динантский бассейн Demanet, 1923; Wyse Jackson, 2006
538	Fenestella zabaikalica Popeco, 1977		C <sub>1t1</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП Попеко, 2000
539	Fenestella zapolynodosa Yang, Hu and Xia, 1988		D <sub>3fm3</sub>	Южный Китай Yang et al., 1988
540	Parafenestella formosa (M' Coy, 1844)	Fenestella formosa M' Coy, 1844	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания Wyse Jackson et al., 2006
541	Fenestellina crassa (M' Coy, 1844)	Fenestella crassa M' Coy, 1844	C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания Wyse Jackson et al., 2006
542	Filites stellata (Nekhoroshev, 1956)	Penniretepora stellata Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО Нехорошев, 1956
543	Filites trapezoidea (Nekhoroshev, 1956)	Penniretepora trapezoidea Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО; Южный Урал Нехорошев, 1956; Tolokonnikova, 2011
544	Filites ulbensis (Nekhoroshev, 1956)	Penniretepora ulbensis Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО Нехорошев, 1956
545	Flexifenestella explorata Troizkaya, 1975		C <sub>1t1</sub>	Казахстан Троицкая, 1975а
546	Flexifenestella reteporoides (Nekhoroshev, 1953)	Fenestella reteporoides Nekhoroshev, 1953	D <sub>3fm3-4</sub> , C <sub>1t2</sub>	Северо-Западный Китай; Казахстан Нехорошев, 1953; Lu, 1999
547	Flexifenestella taidonica (Nekhoroshev, 1956)	Fenestella taidonica Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
548	Hemitrypa bespalovi Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t2</sub>	Казахстан Нехорошев, 1953
549	Hemitrypa burulica Nikiforova, 1926		D <sub>3fm1</sub> , C <sub>1t</sub>	Казахстан; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО Никифорова, 1948; Тризна, 1958; Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Толоконникова, 2008
550	Hemitrypa campanula Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t2</sub>	Казахстан Нехорошев, 1953

551	<i>Hemitrypa devonica</i> Nekhoroshev, 1926		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Толоконникова, 2008
552	<i>Hemitrypa hibernica</i> McCoy, 1844		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Монголия; Ирландия и Великобритания	Горюнова, Морозова, 1979; Wyse Jackson and Buttler, 1994
553	<i>Hemitrypa karagandensis</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
554	<i>Hemitrypa microfenestrata</i> Trizna, 1958		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
555	<i>Hemitrypa proutana</i> Ulrich, 1890		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub> , C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Тризна, 1958; Попеко, 2000; Толоконникова, 2008
556	<i>Hemitrypa regida</i> Gorjunova and Morozova 1979		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
557	<i>Hemitrypella altaica</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1</sub> t	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
558	<i>Hemitrypella devonica</i> Lu, 1999		D <sub>3</sub> fm <sub>3-4</sub>	Северо-Западный Китай	Lu, 1999
559	<i>Hemitrypella kasakhstanica</i> Nekh.		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
560	<i>Laxifenestella asiatica</i> (Nikiforova, 1936)	<i>Fenestella serratula</i> Ulrich var. <i>asiatica</i> Nikiforova, 1936	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Никифорова, 1948, 1950; Нехорошев, 1953
561	<i>Laxifenestella exigua</i> (Ulrich, 1890)	<i>Fenestella exigua</i> Ulrich, 1890	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub> -C <sub>1</sub> t	Западная часть ЗСП; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; Южный Китай	Yang et al., 1988; Попеко, 2000; Мезенцева, 2007
562	<i>Laxifenestella juxtaserratula</i> (Trizna, 1958)	<i>Fenestella juxtaserratula</i> Trizna, 1958	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО	Тризна, 1958; Попеко, 2000
563	<i>Laxifenestella microtuberculata</i> (Nekhoroshev, 1960)	<i>Fenestella microtuberculata</i> Nekhoroshev, 1960	D <sub>3</sub> fm <sub>2-3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968, 1975b; Нехорошев, 1977
564	<i>Laxifenestella serratula</i> (Ulrich, 1890)	<i>Fenestella serratula</i> Ulrich 1890	C <sub>1</sub> t	Монголия; Казахстан; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО	Тризна, 1958; Нехорошев, 1956; Троицкая, 1975a; Горюнова, Морозова, 1979; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010
565	<i>Laxifenestella tichomirovi</i> (Troizkaya, 1968)	<i>Fenestella tichomirovi</i> Troizkaya, 1968	D <sub>3</sub> fm <sub>1, 3</sub>	Казахстан; Северо-Западный Китай	Нехорошев, 1977; Троицкая, 1968, 1975b; Lu, 1999
566	<i>Levifenestella limitaris</i> (Ulrich, 1890)	<i>Fenestella limitaris</i> Ulrich, 1890	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub> - C <sub>1</sub> t	Южный Китай	Yang et al., 1988
567	<i>Minilya alticarininodialis</i> Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
568	<i>Minilya berkarensis</i> (Troizkaya, 1968)	<i>Fenestella berkarensis</i> Troizkaya, 1968	D <sub>3</sub> fm <sub>1, 3</sub>	Северо-Западный Китай; Казахстан	Троицкая, 1975b, 1979; Нехорошев, 1977; Xia, 1997
569	<i>Minilya erkovae</i> (Schulga-Nesterenko, 1951)	<i>Fenestella erkovae</i> Schulga-Nesterenko, 1951	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Афганистан	Termier and Termier, 1971
570	<i>Minilya illustria</i> Troizkaya, 1975		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975b; Нехорошев, 1977
571	<i>Minilya kulindina</i> Popesco, 1995		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Буреинский массив и	Попеко, 2000

				Верхнеамурская зона МООП	
572	<i>Minilya nurensis</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Fenestella nurensis</i> Nekhoroshev, 1977	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub> 3, 4	Северо-Западный Китай; Монголия; Казахстан; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1977; Xia, 1997; Ариунчимэг, 2000; Толоконникова, 2012в
573	<i>Minilya triangularis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Fenestella triangularis</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; Казахстан; Западная часть АССО; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Tolokonnikova, 2012
574	<i>Minilya usita</i> Troizkaya, 1979		D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1979
575	<i>Paraseptopora granulosa</i> (Nekhoroshev, 1953)	<i>Septopora granulosa</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
576	<i>Paraseptopora karagandensis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Polypora karagandensis</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t</sub>	Казахстан; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1956; Tolokonnikova 2012
577	<i>Paraseptopora radialis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Septopora radialis</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
578	<i>Paraseptopora taidonica</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Septopora taidonica</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
579	<i>Paraseptopora variabilis</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Septopora variabilis</i> Nekhoroshev, 1977	D <sub>3</sub> fm	Казахстан	Нехорошев, 1956
580	<i>Permofenestella mesoporosa</i> Yang, Hu and Xia, 1988		C <sub>1t</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
581	<i>Pseudounitypa kondomensis</i> Trizna, 1958		C <sub>1t1</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
582	<i>Pseudounitypa sibirica</i> Nekhoroshev, 1926		C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1956; Тризна, 1958
583	<i>Narynella narynica</i> (Nikiforova, 1933)	<i>Fenestella narynica</i> Nikiforova, 1933	C <sub>1t</sub>	Казахстан	Никифорова, 1933
584	<i>Ptiloporella medoevi</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
585	<i>Ptiloporella vodrezovi</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
586	<i>Ptylopora dentata</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
587	<i>Ptylopora lebedevi</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1956
588	<i>Ptylopora multiporata</i> Nekhoroshev, 1956		C <sub>1t1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1956
589	<i>Ptylopora pluma</i> M'Cooy 1844		C <sub>1t2</sub>	Ирландия и Великобритания	Wyse Jackson et al., 2006
590	<i>Ptylopora valida</i> Ulrich, 1890		C <sub>1t2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1956
591	<i>Rarifenestella octoformis</i> Xia, 1997		D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Северо-Западный Китай	Xia, 1997
592	<i>Rectifenestella analoga</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Fenestella analoga</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t2</sub>	Монголия; Западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Ариунчимэг, 2010
593	<i>Rectifenestella bukhtarmensis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Fenestella bukhtarmensis</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t</sub>	Западная часть ЗСП; Даралагезский массив; западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Мезенцева, 2007; Толоконникова, 2016б

594	<i>Rectifenestella cesteriensiformis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Fenestella cesteriensiformis</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t</sub>	ЦДП; западная часть АССО; западная часть ЗСП; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Лаврентьева, 1974; Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Tolokonnikova, 2012
595	<i>Rectifenestella crassimuralis</i> (Troizkaya, 1968)	<i>Fenestella crassimuralis</i> Troizkaya, 1968	D <sub>3fm2-3</sub>	Казахстан; Северо-Западный Китай	Троицкая, 1968, 1975b; Xia, 1997
596	<i>Rectifenestella glabra</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Fenestella glabra</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Мезенцева, Толоконникова, 2006
597	<i>Rectifenestella invulgata</i> (Shishova, 1960)	<i>Fenestella invulgata</i> Shishova, 1960	C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
598	<i>Rectifenestella kalbensis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Fenestella kalbensis</i> Nekhoroshev, 1956	D <sub>3fm3</sub>	Южный Китай	Yang et al., 1988
599	<b><i>Rectifenestella kadrluensis</i> Tolokonnikova, 2016</b>		D <sub>3fm4</sub>	Даралагезский массив	Толоконникова, 2016a
600	<i>Rectifenestella langae</i> (Bolkhovitvinova, 1948)	<i>Fenestella langae</i> Bolkhovitvinova, 1948	C <sub>1t2</sub>	Монголия	Горюнова, Морозова, 1979
601	<i>Rectifenestella legibilis</i> (Trizna, 1958)	<i>Fenestella legibilis</i> Trizna, 1958	D <sub>3fm4</sub> – C <sub>1t1</sub>	Даралагезский массив; западная часть АССО	Тризна, 1958; Толоконникова, 2016a
602	<i>Rectifenestella macropora</i> (Nekhoroshev, 1953)	<i>Fenestella macropora</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t</sub>	Казахстан; Монголия	Нехорошев, 1953; Горюнова, Морозова, 1979
603	<i>Rectifenestella multispinosa</i> (Ulrich, 1890)	<i>Fenestella multispinosa</i> Ulrich, 1890	C <sub>1t</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО; Монголия	Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Горюнова, Морозова, 1979; Попеко, 2000
604	<i>Rectifenestella nododorsalis</i> (Ulrich, 1890)	<i>Fenestella nododorsalis</i> Ulrich, 1890	D <sub>3fm4</sub> – C <sub>1t</sub>	Даралагезский массив; Западная часть АССО; Казахстан; Mongolia; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1953, 1956; Тризна, 1958; Горюнова, Морозова, 1979; Попеко, 2000; Ариунчимэг, 2010; Tolokonnikova, 2012; Толоконникова, 2016a
605	<i>Rectifenestella praevalidis</i> (Troizkaya, 1963)	<i>Fenestella praevalidis</i> Troizkaya, 1963	D <sub>3fm1,3</sub>	Северо-Западный Китай; Казахстан	Троицкая, 1968, 1975b; Нехорошев, 1977; Xia, 1997
606	<i>Rectifenestella prorsia</i> Troizkaya, 1975		D <sub>3fm3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975b
607	<i>Rectifenestella rengarteni</i> (Troizkaya, 1968)	<i>Fenestella rengarteni</i> Troizkaya, 1968	D <sub>3fm1,3</sub>	Казахстан; Даралагезский массив; Северо-Западный Китай	Троицкая, 1968, 1975b; Лаврентьева, 1985; Xia, 1997; Толоконникова, 2016a
608	<i>Rectifenestella rudis</i> (Ulrich, 1890)	<i>Fenestella rudis</i> Ulrich, 1890	D <sub>3fm3</sub> – C <sub>1t</sub>	Северо-Западный Китай; Намьюро-Динантский	Тризна, 1958; Нехорошев, 1953,

	1890)			бассейн; Западная часть АССО; Казахстан; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	1956; Lu, 1999; Попеко, 2000; Tolokonnikova et al., 2015b; Ernst et al., 2017
609	<i>Rectifenestella simulans</i> (Nekhoroshev, 1953)	<i>Fenestella simulans</i> Nekhoroshev, 1953	C <sub>1t2</sub>	Казахстан; западная часть ЗСП	Нехорошев, 1953; Tolokonnikova, 2012
610	<i>Rectifenestella tenax</i> (Ulrich, 1890)	<i>Fenestella tenax</i> Ulrich, 1890	C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО; Казахстан; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Нехорошев, 1953, 1956; Тризна, 1958
611	<i>Rectifenestella triserialis</i> (Ulrich, 1890)	<i>Fenestella triserialis</i> Ulrich, 1890	D <sub>3fm4</sub> –C <sub>1t</sub>	Южный Китай; Казахстан; западная часть АССО; западная часть ЗСП	Yang et al., 1988; Тризна, 1958; Нехорошев, 1953, 1956; Tolokonnikova, 2012
612	<i>Spinofenestella abyschevoensis</i> (Trizna, 1958)	<i>Fenestella abyschevoensis</i> Trizna, 1958	D <sub>3fm4</sub>	Западная часть АССО; Даралагезский массив; Южный Урал	Тризна, 1958; Tolokonnikova, 2011; Толоконникова, 2016a
613	<i>Spinofenestella akbulakensis</i> (Troizkaya, 1968)	<i>Fenestella akbulakensis</i> Troizkaya, 1968	D <sub>3fm3</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968, 1975b
614	<i>Spinofenestella ischimica</i> (Troizkaya, 1968)	<i>Fenestella ischimica</i> Troizkaya, 1968	D <sub>3fm3-4</sub>	Казахстан; западная часть ЗСП	Троицкая, 1968; Толоконникова, 2012b
615	<i>Spinofenestella maximovae</i> (Trizna, 1958)	<i>Fenestella maximovae</i> Trizna, 1958	C <sub>1t</sub>	Западная часть АССО; Даралагезский массив	Тризна, 1958; Толоконникова, 2016b
616	<i>Spinofenestella media</i> (Nikiforova, 1933)	<i>Fenestella media</i> Nikiforova, 1933	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
617	<i>Spinofenestella minor</i> (Nikiforova, 1933)	<i>Fenestella minor</i> Nikiforova, 1933	C <sub>1t2</sub>	Западная часть АССО	Тризна, 1958
618	<b><i>Spinofenestella nodosa</i> Tolokonnikova, Ernst and Poty, 2015</b>		C <sub>1t1</sub>	Намюро-Динантский бассейн	Tolokonnikova et al., 2015
619	<i>Spinofenestella normalis</i> (Troizkaya, 1979)	<i>Alternifenestella normalis</i> Troizkaya, 1979	D <sub>3fm1</sub>	Казахстан; Северо-Западный Китай	Троицкая, 1979; Xia, 1997
620	<i>Spinofenestella tshingizica</i> (Troizkaya, 1968)	<i>Fenestella tshingizica</i> Troizkaya, 1968	D <sub>3fm1,3</sub>	Казахстан; Северо-Западный Китай	Троицкая, 1968, 1975b; Xia, 1997
621	<i>Spinofenestella undulata</i> Troizkaya, 1975		D <sub>3fm4</sub> –C <sub>1t1</sub>	Казахстан; западная часть ЗСП	Троицкая, 1975a; Толоконникова, 2012b
622	<i>Spinofenestella wakakensis</i> (Termier and Termier, 1971)	<i>Mirandifenestella wakakensis</i> Termier and Termier, 1971	C <sub>1t2</sub>	Афганистан	Termier and Termier, 1971
Семейство Fenestraliidae Morozova 1963					
623	<i>Parafenestralia bukhtarmensis</i> (Nekhoroshev, 1956)	<i>Polypora bukhtarmensis</i> Nekhoroshev, 1956	C <sub>1t</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
Семейство Semicosiniidae Morozova 1987					

624	<i>Eosemicoscinium delicatum</i> (Krasnopeeva, 1935)	<i>Semicoscinium delicatum</i> Krasnopeeva, 1935	D <sub>3</sub> fm <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Краснопеева, 1935; Нехорошев, 1956
625	<i>Eosemicoscinium tzugolense</i> (Popoco, 1967)	<i>Semicoscinium tzugolense</i> Popoco 1967	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Котляр, Попеко, 1967
626	<i>Neoreteporina altaica</i> (Nekhoroshev, 1926)	<i>Reteporina altaica</i> Nekhoroshev, 1926	D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub> –C <sub>1</sub> t	Западная часть ЗСП; Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000; Толоконникова, 2012в
627	<i>Neoreteporina minima</i> (Nekhoroshev, 1926)	<i>Reteporina minima</i> Nekhoroshev, 1926	C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Западная часть АССО	Нехорошев, 1956
628	<i>Qudrisemicosciniu m intermedium</i> (Nekhoroshev, 1926)	<i>Semicoscinium intermedium</i> Nekhoroshev, 1926	C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП; западная часть АССО	Нехорошев, 1956; Попеко, 2000
629	<i>Semicoscinium glabrum</i> Troizkaya, 1975		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975а
630	<i>Semicoscinium nodosum</i> Nekhoroshev, 1977		D <sub>3</sub> fm <sub>3</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977
631	<i>Semicoscinium ovicellatum</i> Troizkaya, 1975		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Казахстан	Троицкая, 1975а
632	<i>Semicoscinium praeintermedium</i> Troizkaya, 1968		D <sub>3</sub> fm <sub>4</sub>	Казахстан	Троицкая, 1968
633	<i>Semifenestella ordinaria</i> (Nekhoroshev, 1977)	<i>Reteporina ordinaria</i> Nekhoroshev, 1977	D <sub>3</sub> fm <sub>2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1977
Семейство Septoporidae Morozova 1962					
634	<i>Septopora ekybastusica</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
635	<i>Septopora kadjaensis</i> Termier and Termier, 1971		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Афганистан	Termier and Termier, 1971
636	<i>Septopora karagandensis</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
637	<i>Septopora magna</i> Nekhoroshev, 1953		C <sub>1</sub> t <sub>2</sub>	Казахстан	Нехорошев, 1953
638	<i>Septopora rara</i> Popoco, 2000		C <sub>1</sub> t <sub>1</sub>	Буреинский массив и Верхнеамурская зона МООП	Попеко, 2000

\*новый вид

\*\*новый род

Используемые сокращения в таблице:

CP – стратиграфическое распространение

АССО – Алтае-Саянская складчатая область

МООП – Монголо-Охотский орогенный пояс

ЗСП – Западно-Сибирская платформа

ЦДП – Центральное Девонское поле Русской платформы

**МАТРИЦА РАСПРОСТРАНЕНИЯ РОДОВ МШАНОК В ФАМЕНЕ-  
ТУРНЕ**

(присутствие рода показано 1, отсутствие 0)

*Ранний фамен*

Условные обозначения: **1** – Казахстан, **2** – Узбекистан, Киргизия, **3** – Северо-Западный Китай, **4** – Даралагезский массив, **5** – западная часть АССО, **6** – Центральное Девонское Поле Русской платформы, **7** – Припятский и Днепрово-Донецкий прогибы, **8** – Южный Китай, **9** – Иран

Род	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>
Anastomopora	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Anomalotoechus	0	1	0	1	1	1	0	1	1
Atactotoechus	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Armilopora	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Bactropora	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Bigyella	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Coeloclemis	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Crustopora	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Cyclotrypa	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Clausotrypa	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Cheilotrypa	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Cyphotrypa	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Eostenopora	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Eosemicoscium	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Eridotrypa	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Eridotrypella	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Euthyrhombopora	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Fenestella	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hemitrypa	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hyalotoechus	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Fistulipora	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Fistuliramus	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Intrapora	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Laxifenestella	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Leioclema	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Loxophragma	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Leptotrypa	0	0	0	0	0	1	1	0	0

Leptotrypella	0	1	0	1	0	1	1	0	0
Megacanthopora	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Microcampylus	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Monotrypa	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Minilya	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Minussina	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Neotrematopora	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Nicklesopora	1	0	1	1	0	0	1	0	0
Nikiforovella	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthopora	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Paralioclema	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Petalotrypa	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Pseudonematopora	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Pseudobatostomella	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Polyspinopora	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Rectifenestella	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Rhombopora	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Sinoatactotoechus	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Saffordotaxis	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Schulgina	1	1	0	0	1	1	1	0	0
Spinofenestella	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Tabuliporella	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Zefrehopora	0	0	0	0	0	0	0	0	1

*Средний фамен*

Условные обозначения: **1** – Казахстан, **2** – Узбекистан, Киргизия, **3** – Северо-Западный Китай, **4** – Даралагезский массив, **5** – Центральное Девонское Поле Русской платформы, **6** – Южный Китай

Род	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
Anomalotoechus	0	1	0	0	1	0
Cyclotrypa	1	0	0	0	0	0
Clausotrypa	0	0	1	0	0	0
Eostenopora	0	1	0	0	0	0
Eridotrypella	0	1	0	0	0	0
Intrapora	1	0	1	0	0	0
Laxifenestella	1	0	0	0	0	0
Leioclema	1	0	0	0	0	0
Leptotrypa	1	0	0	1	0	0
Leptotrypella	1	1	0	0	0	0

Mysticella	0	0	0	1	0	0
Nicklesopora	1	1	0	1	0	0
Penniretepora	0	0	0	1	0	0
Petalotrypa	1	0	0	0	0	0
Rectifenestella	1	0	1	1	0	0
Rarifenestella	0	0	1	0	0	0
Rhombopora	0	0	0	0	0	1
Rhabdomeson	0	0	0	0	0	1
Saffordotaxis	0	0	0	0	0	1
Schulgina	1	1	0	0	1	1
Triplopورا	1	0	0	0	0	0

*Поздний фамен*

Условные обозначения: **1** – Казахстан, **2** – Узбекистан, Киргизия, **3** – Северо-Западный Китай, **4** – Даралагезский массив, **5** – западная часть АССО, **6** – Южный Китай, **7** – Иран

Род	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>
Anomalotoechus	0	1	0	0	1	0	0
Atactotoechus	1	1	0	0	1	0	0
Archedella	0	0	1	0	0	0	0
Ascopora	0	0	0	0	0	0	1
Boardmanella	1	0	0	0	0	0	0
Cheilotrypa	0	0	1	0	0	0	0
Clausotrypa	0	0	1	0	0	0	0
Coelotubulipora	0	0	0	0	0	1	0
Cystiramus	0	0	1	0	0	0	0
Cyphotrypa	1	0	0	0	1	0	0
Cyclotrypa	1	0	1	0	1	0	0
Eridocampylus	0	0	0	0	1	0	0
Eridotrypella	1	0	0	0	1	0	0
Eofistulotrypa	0	0	0	0	1	0	0
Eostenopora	0	1	0	0	0	0	0
Europora	0	0	0	0	0	1	0
Exfenestella	1	0	0	0	0	0	0
Hemitrypa	0	0	1	0	0	0	0
Hemitrypella	0	0	1	0	0	0	0
Fenestella	0	0	1	0	1	1	0
Flexifenestella	0	0	1	0	0	0	0
Fistulipora	1	0	0	0	0	0	0

Geranopora	0	0	0	1	0	0	0
Intrapora	1	0	1	0	0	0	0
Junggarotrypa	0	0	1	0	0	0	0
Klaucena (Klaucena)	0	0	0	0	1	0	0
Klaucena (Spira)	0	0	1	0	1	0	0
Laxifenestella	1	0	0	0	0	0	0
Leioclema	0	0	1	0	1	0	0
Leptotrypa	1	0	0	0	1	0	0
Leptotrypella	1	0	0	0	0	0	0
Mediapora	0	0	0	0	1	0	0
Monotrypa	1	0	0	0	0	0	0
Mysticella	0	0	0	1	0	0	0
Minilya	1	0	0	0	0	0	0
Nicklesopora	1	0	1	0	0	1	0
Nikiforopora	0	0	0	0	1	0	0
Petalotrypa	1	0	0	0	0	0	0
Pseudoasopora	0	0	0	1	0	0	0
Penniretepora	0	0	1	0	0	0	0
Polyporella	1	0	0	0	0	0	0
Rhombopora	0	0	1	0	1	0	0
Rhombotrypella	1	0	0	0	0	0	0
Rectifenestella	1	0	1	0	0	1	0
Ratingella	1	0	0	0	0	0	0
Schulgina	1	1	0	0	1	0	1
Saffordotaxis	1	0	0	0	0	0	0
Streblotrypella	0	0	1	0	0	0	0
Stenopora	0	0	0	0	0	1	0
Tabuliporella	1	0	0	0	0	0	0
Tabulipora	0	0	1	0	1	0	0
Triznotrypa	0	0	1	0	0	0	0

*Самый поздний фамен*

Условные обозначения: **1** – Казахстан, **2** – Япония, **3** – Северо-Западный Китай, **4** – Даралагезский массив, **5** – западная часть АССО, **6** – Днепровско-Донецкий прогиб, **7** – Восточное Забайкалье, **8** – Южный Китай, **9** – Монголия, **10** – юго-западная часть Западно-Сибирской платформы, **11** – Южный Урал, **12** – Рейнские горы, **13** – Намюро-Динантский бассейн, **14** – Афганистан

Род	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Artchedella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aisenvergia	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Atactotoechus	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cheilotrypa	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Boardmanella	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clausotrypa	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Coelotubulipora	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Cyclotrypa	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Cystiramus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyphotrypa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Crustopora	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Dyscritella	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Eodyscritella	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Euthyrhombopora	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Eridotrypella	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Europora	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Fenestella	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Fistulipora	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Flexifenestella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hinaclema	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Hemitrypa	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hemitrypella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Intrapora	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Ipmorella	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Junggarotrypa	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Klaucena (Klaucena)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Klaucena (Spira)	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Laxifenestella	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Leioclema	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Leptotrypella	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Leptotrypa	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Minilya	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Monotrypa	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Meekopora	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mysticella	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Neotrematopora	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Neoretaporina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Nicklesopora	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Nikiforovastylus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Nikiforovella	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0



Crustopora	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Coelotubulipora	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Clausotrypa	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Cyclotrypa	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Dyscritella	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Euthyrombopora	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Eridopora	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Fenestella	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Fabifenestella	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0
Fistulipora	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Flexifenestella	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0
Filites	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Hemitrypa	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Hemitrypella	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Intrapora	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Ipmorella	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Klaucena (Klaucena)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Klaucena (Spira)	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Laxifenestella	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Leioclema	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
Leptotrypa	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Leptotrypella	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Meekopora	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Monotrypa	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Mediapora	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Minilya	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Minussina	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Mackinneyella	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nematopora	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Neoretaporina	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Neotrematopora	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Narynella	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nicklesopora	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
Nikiforovella	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1
Paranicklesopora	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Paraseptopora	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Parafenestralia	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Penniretopora	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0
Permofenestella	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Polyporella	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Polypora	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0

Primorella	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Pseudobatostomella	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0
Pseudounitrypa	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Pseudonematopora	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Ptiloporella	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ptylopora	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Eosemicoscium	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Rhombopora	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
Raissiela	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Rectifenestella	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
Qudrisemicoscium	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Semicoscium	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Septopora	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Saffordotaxis	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Spinofenestella	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0
Stenopora	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Streblotrypella	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Sulcoretepora	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tabulipora	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
Taeniodictya	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Triznotrypa	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Tabuliporella	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Ulrichotrypella	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0

*Поздний турне*

Условные обозначения: **1** – Казахстан, **2** – Даралагезский массив, **3** – западная часть АССО, **4** – Ирландия, Великобритания, **5** – Свентокшиские горы, **6** – Южный Китай, **7** – Монголия, **8** – Восточное Забайкалье, **9** – юго-западная часть Западно-Сибирской платформы, **10** – Афганистан, **11** – Намюро-Динантский бассейн

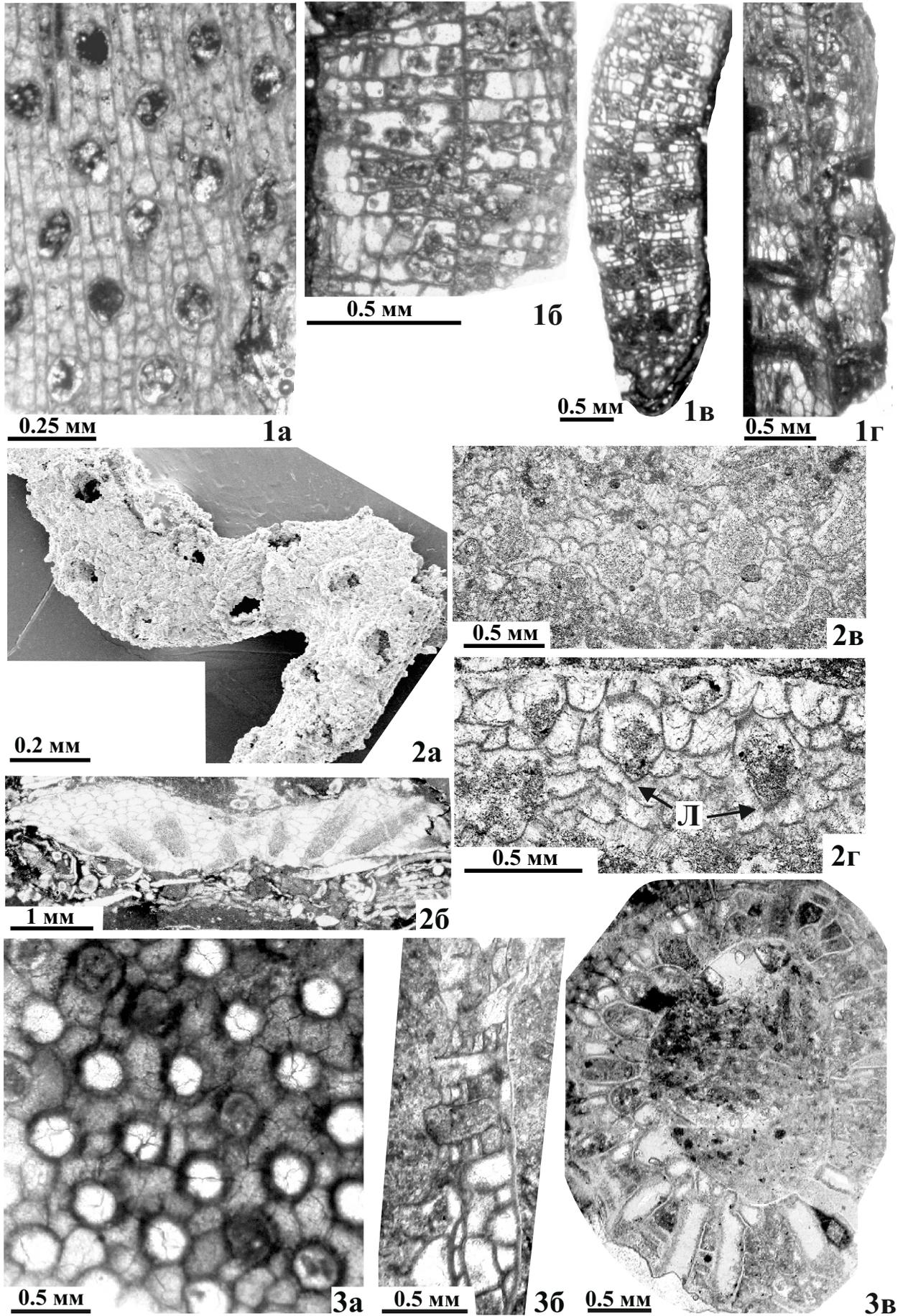
Род	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>
Acrogenia	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Anisotrypa	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arborocladia	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Atactotoechus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Crustopora	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Coelotubulipora	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Clausotrypa	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0

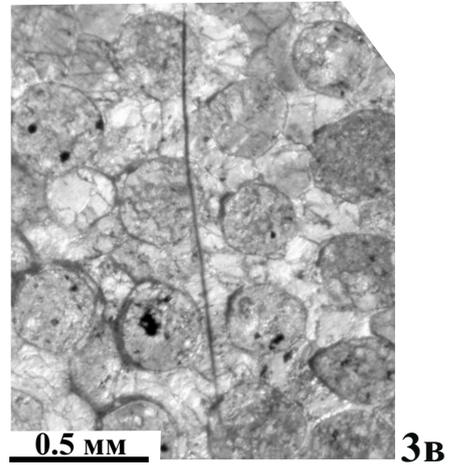
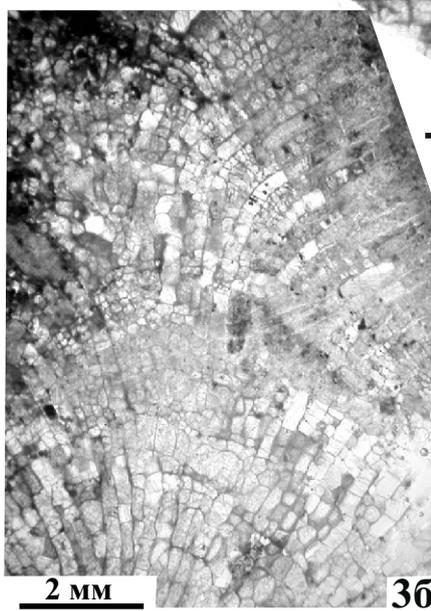
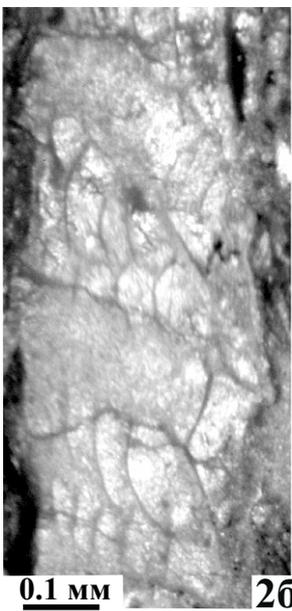
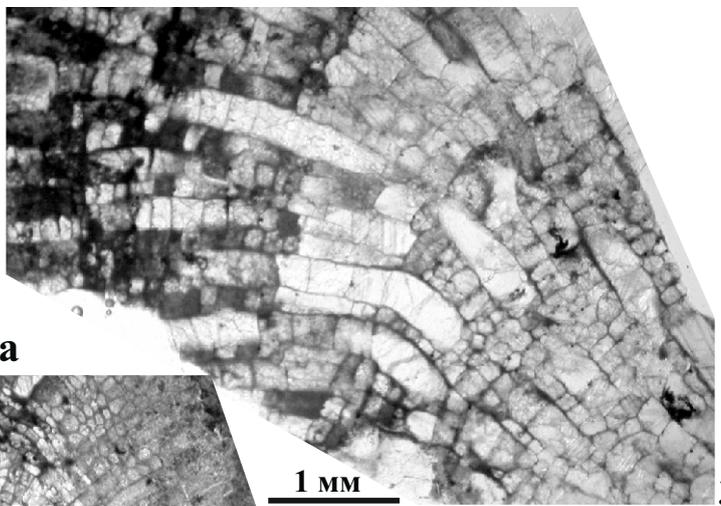
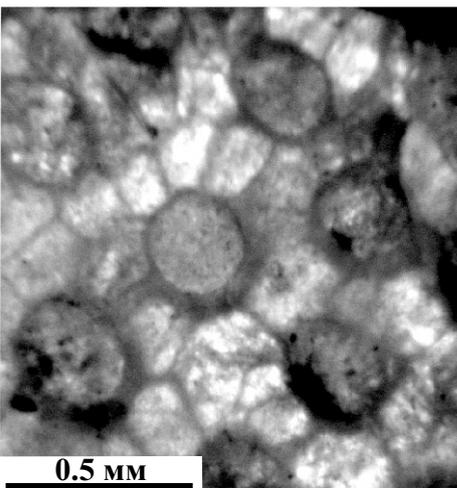
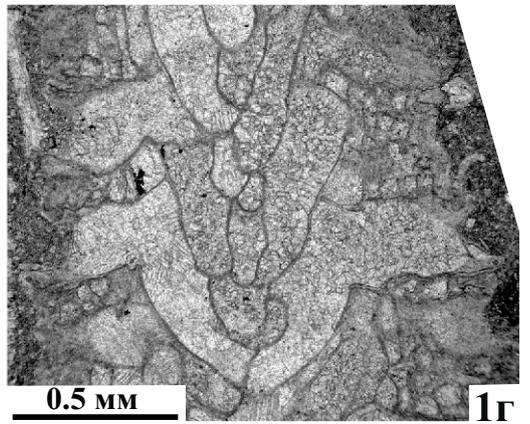
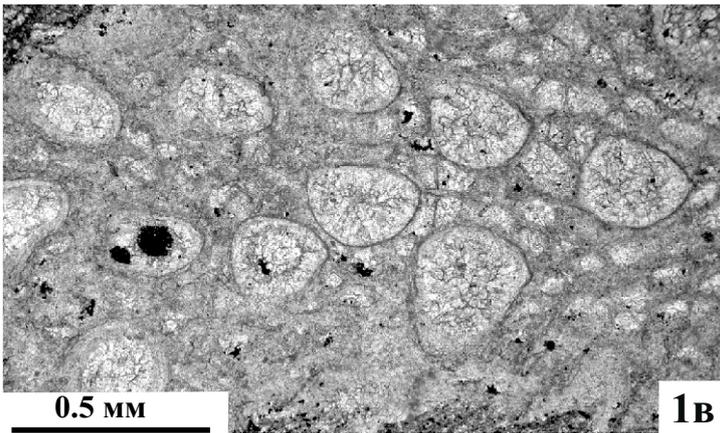
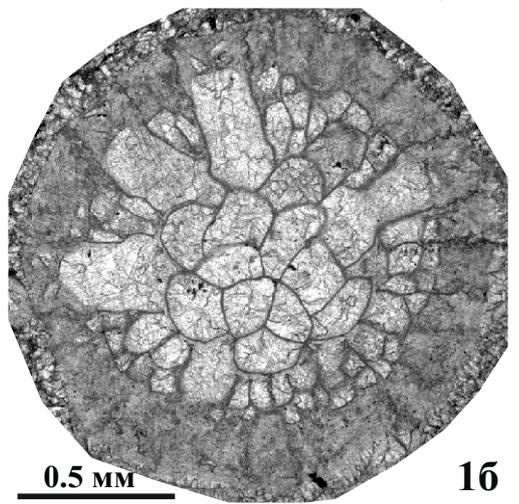
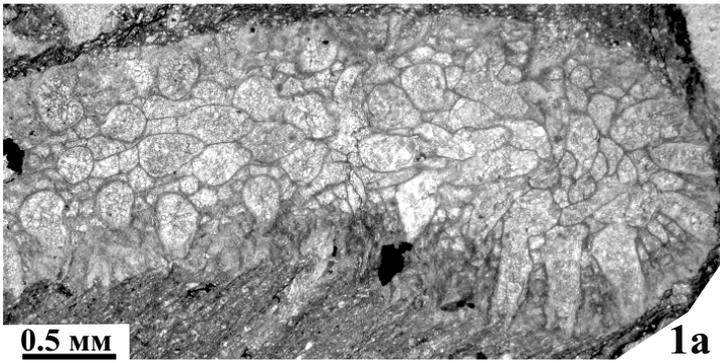
Cyclotrypa	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Dichotrypa	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Dyscritella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Eridotrypella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Euthyrombopora	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Eostenopora	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Exfenestella	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Eridopora	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Fenestella	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
Fabifenestella	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Filites	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Fistulamina	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
Fistulipora	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
Flexifenestella	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Hemitrypa	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0
Hemitrypella	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Ichthyorachis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Laxifenestella	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
Leioclema	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Leptotrypa	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Leptotrypella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Megacanthoporina	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Meekopora	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Mediapora	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Minilya	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Mackinneyella	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Nematopora	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Neoretaporina	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Neotrematopora	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Narynella	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nikiforopora	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nicklesopora	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0
Nikiforovella	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
Orthopora	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Paranicklesopora	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Paraseptopora	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Parafenestralia	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Penniretopora	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
Permofenestella	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Polyporella	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0
Polypora	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0

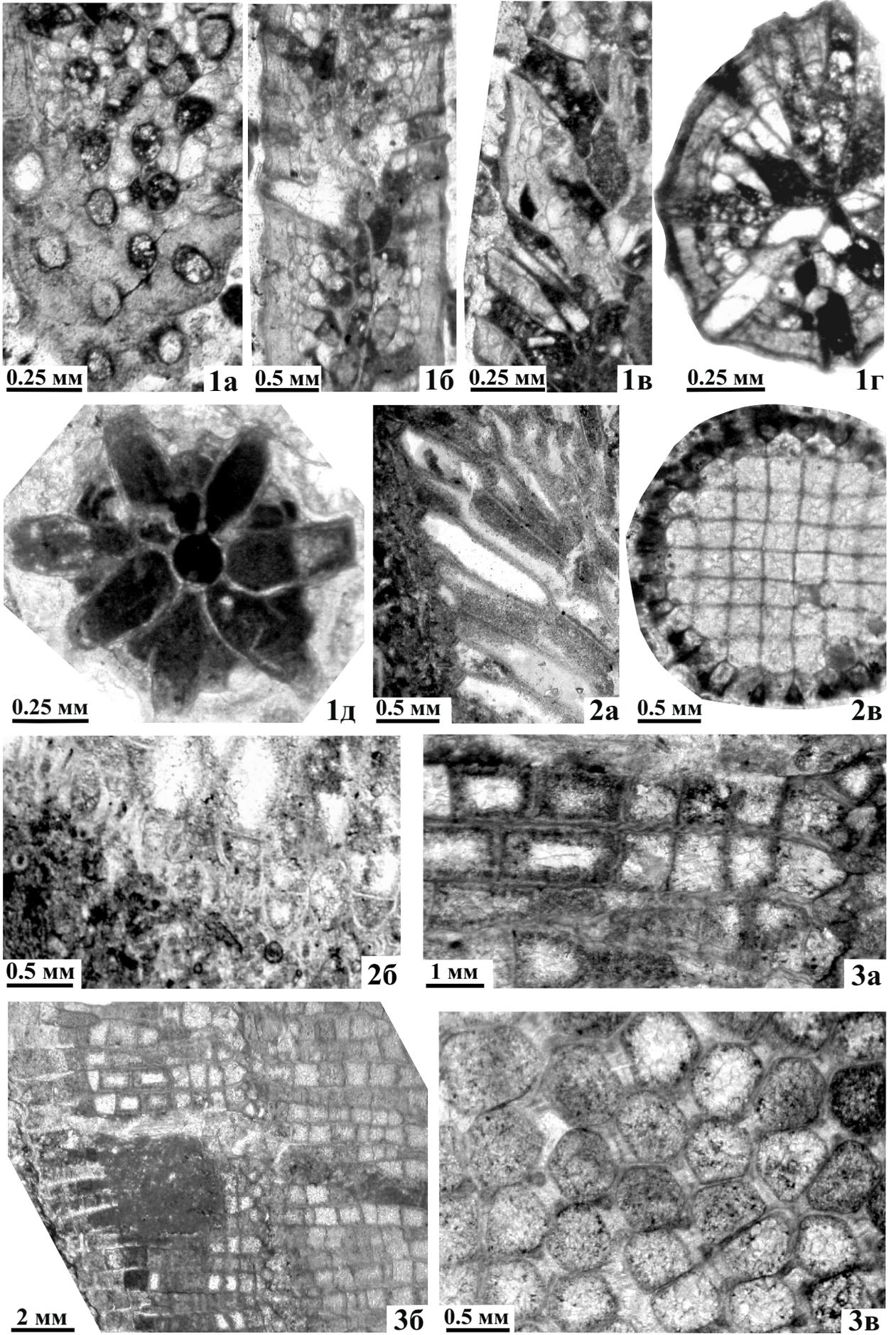
Primorella	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Pseudobatostomella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudounitrypa	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Pseudopolypora	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pseudonematopora	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Ptylopora	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Rhombopora	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0
Ramipora	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhabdomeson	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Rhombocladia	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Rectifenestella	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0
Septopora	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Saffordotasix	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Spinofenestella	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
Stenopora	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0
Stenophragmidium	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
Stenodiscus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Streblotrypella	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Sulcoretepora	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0
Tabulipora	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0
Taeniodictya	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Triznotrypa	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Tabuliporella	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Ulrichotrypella	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

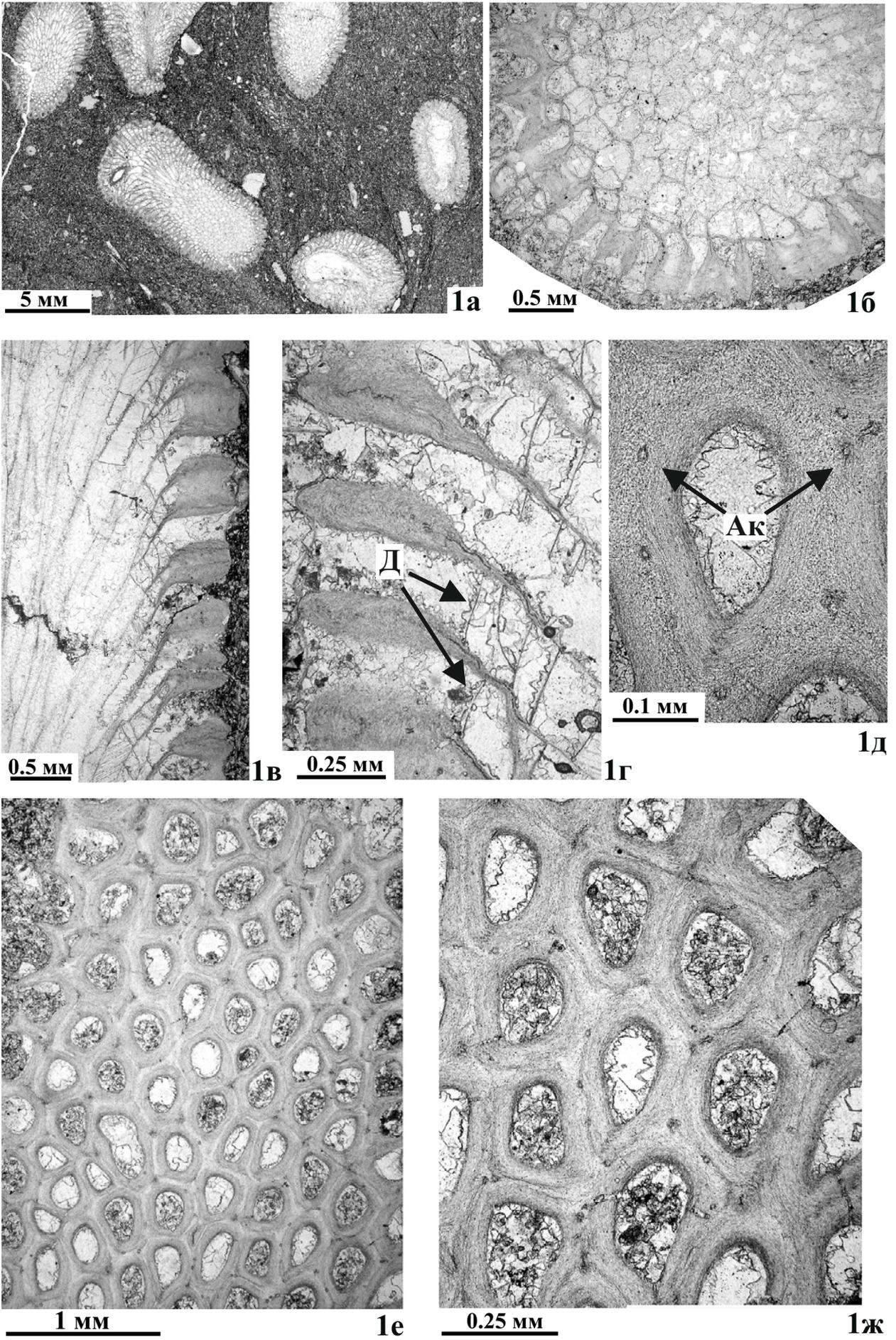
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ФОТОТАБЛИЦЫ И ИХ ОБЪЯСНЕНИЯ

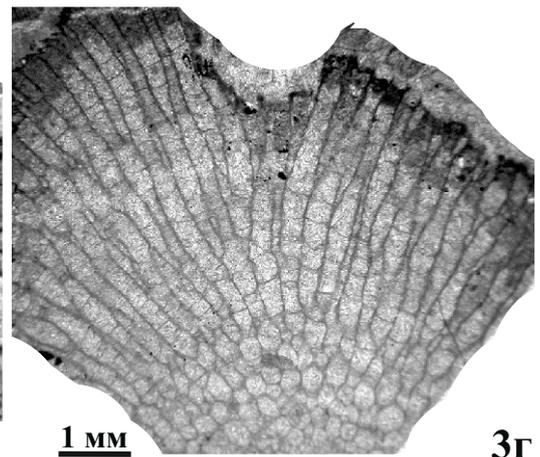
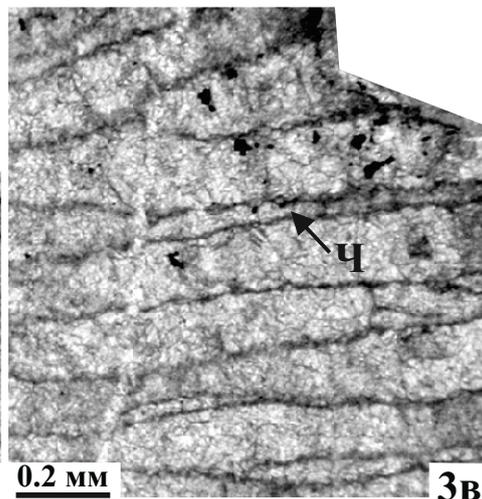
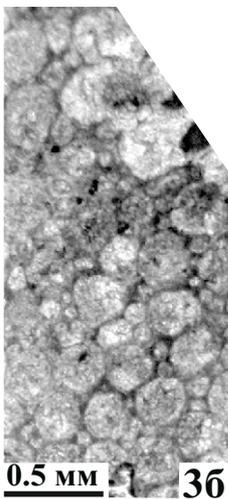
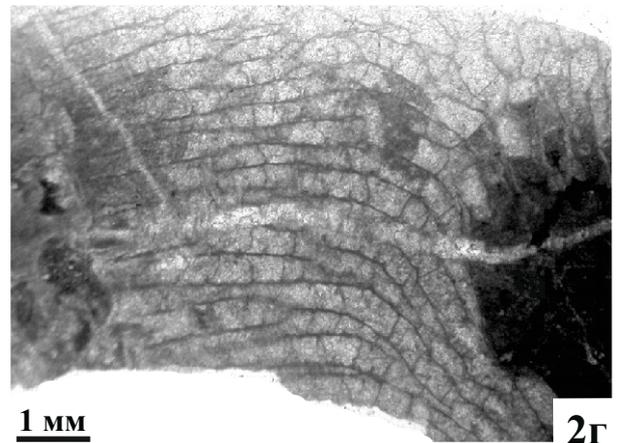
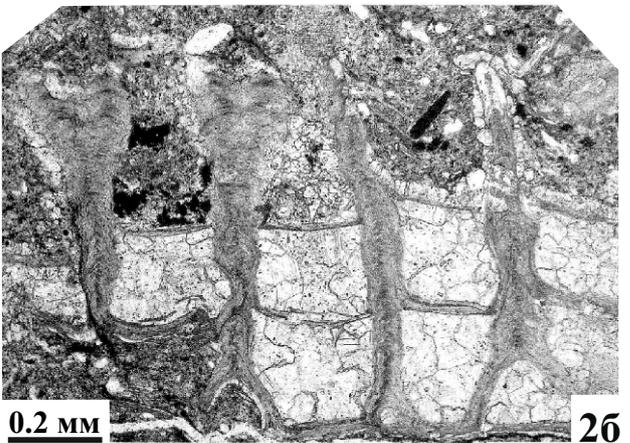
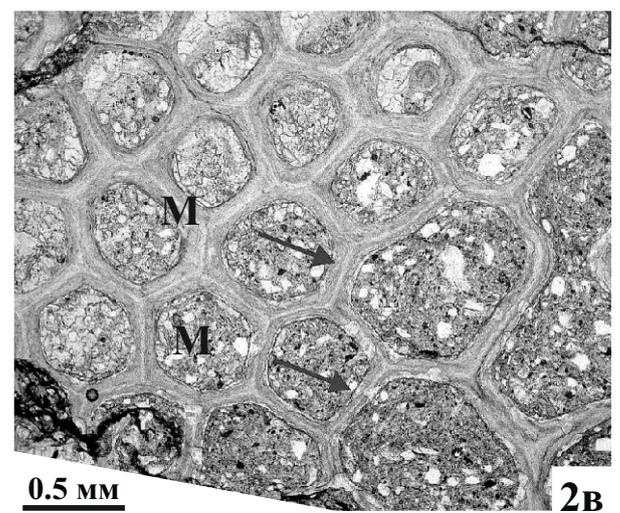
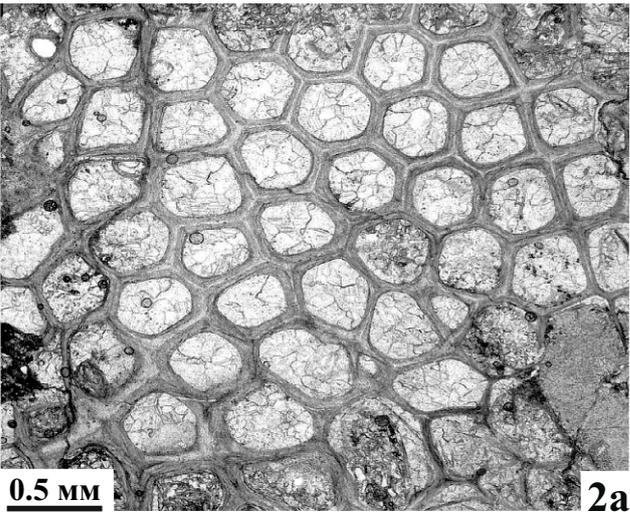
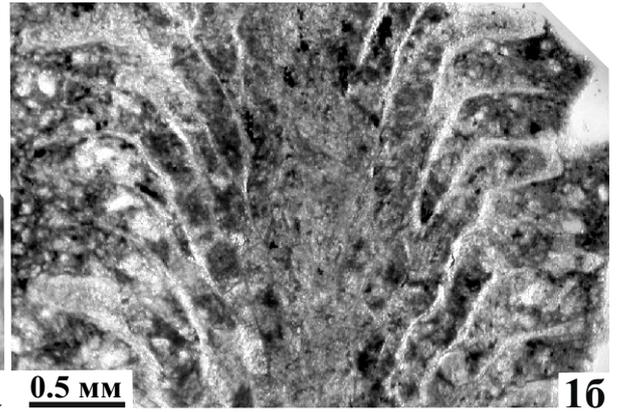
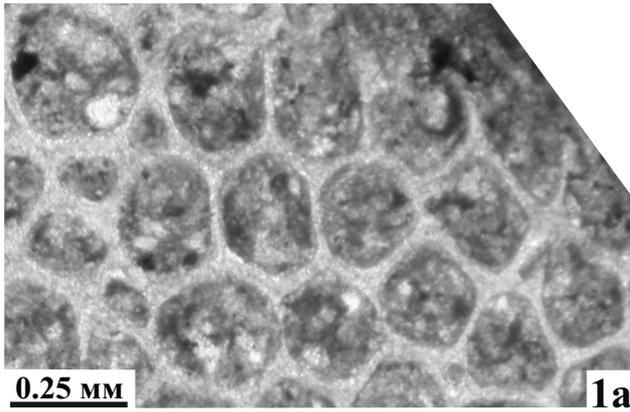
Таблица I

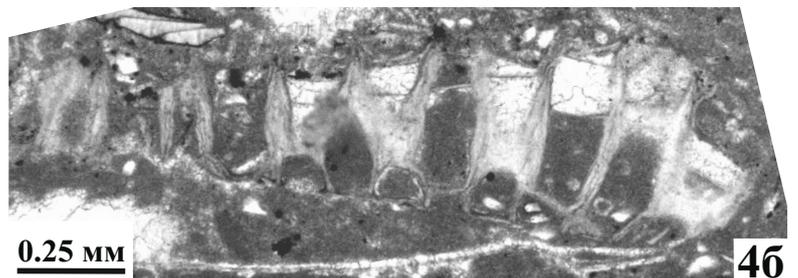
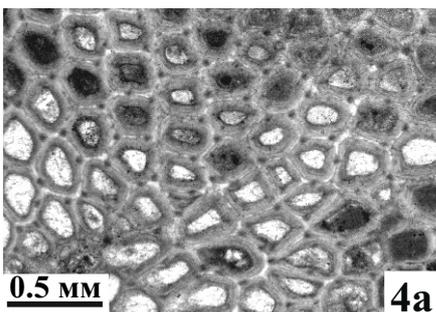
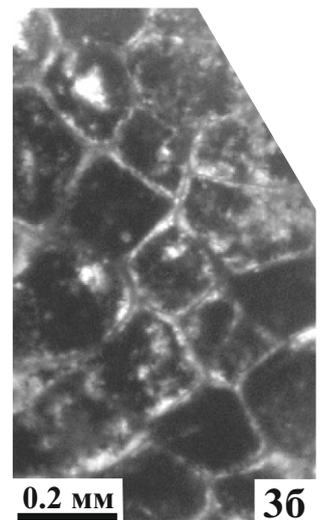
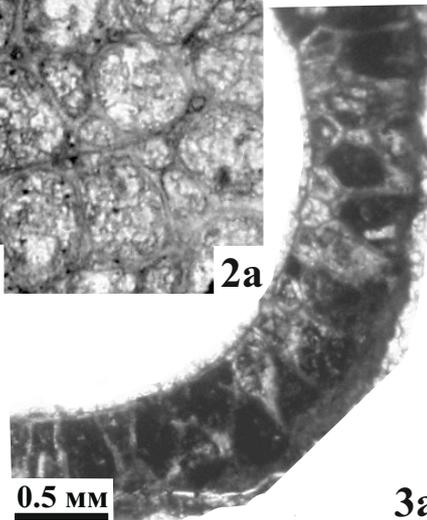
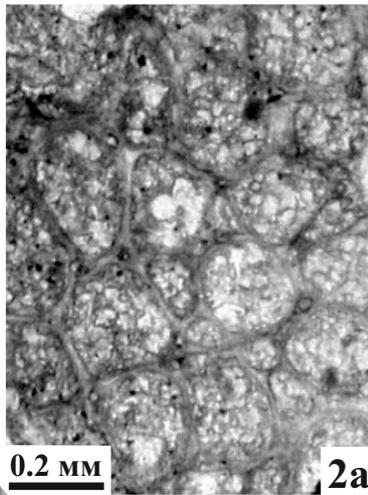
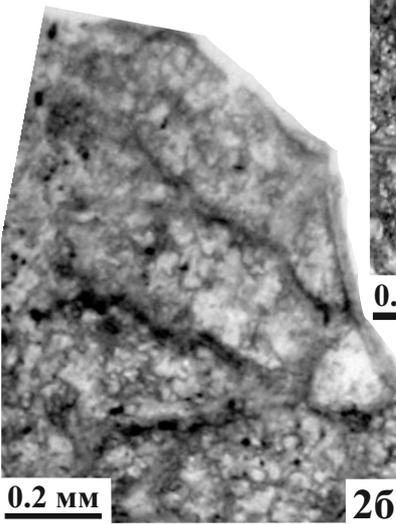
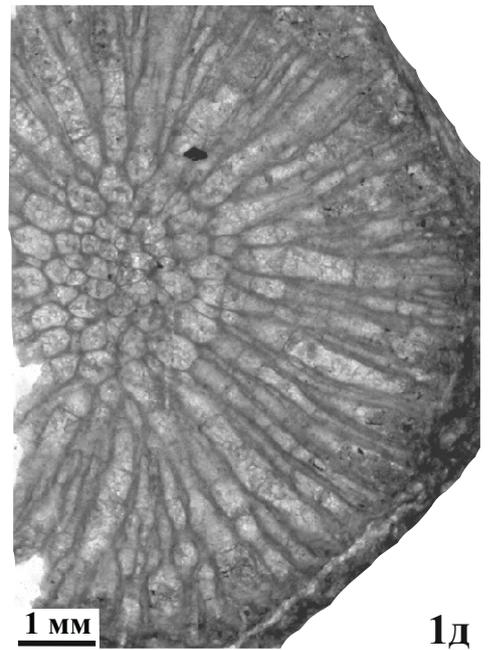
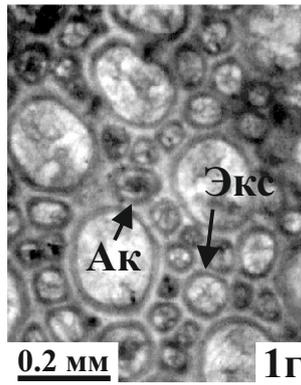
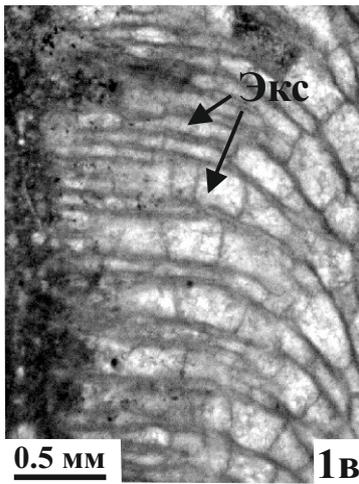
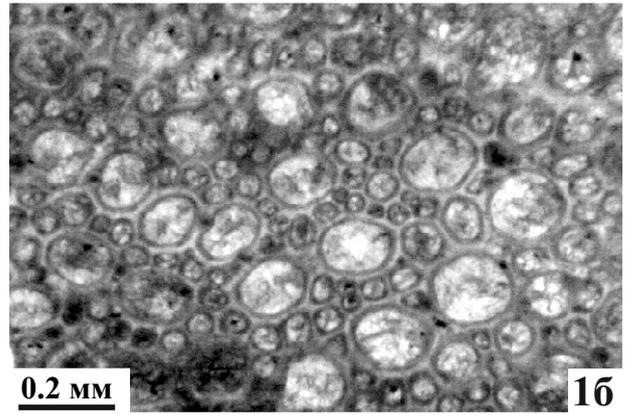
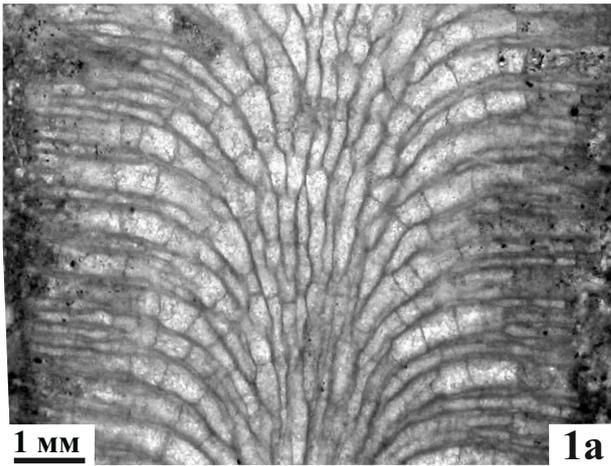


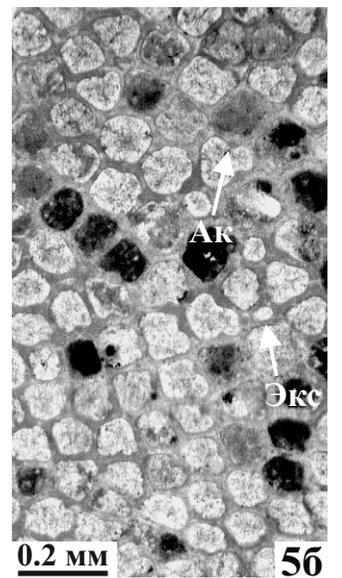
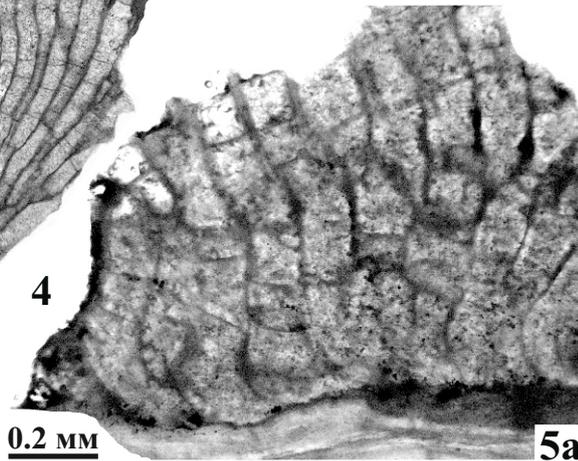
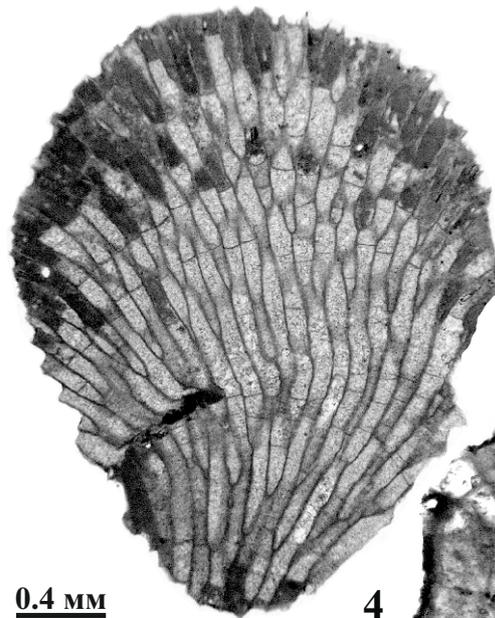
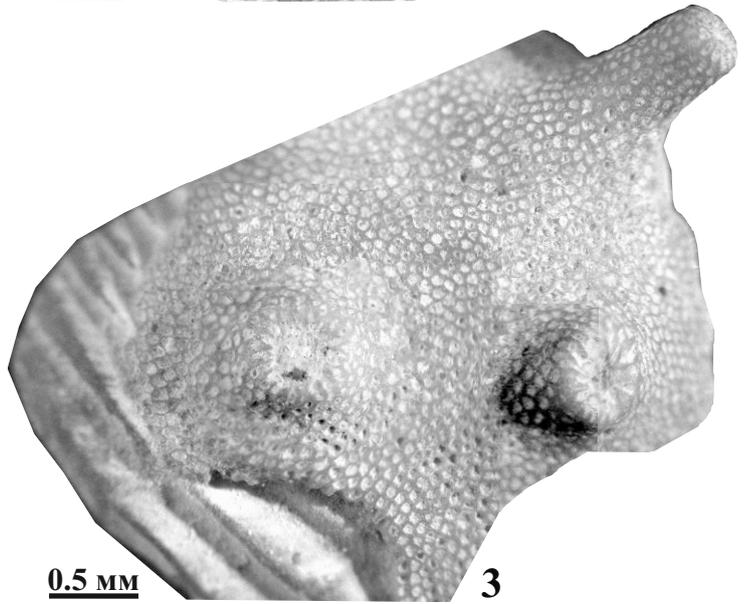
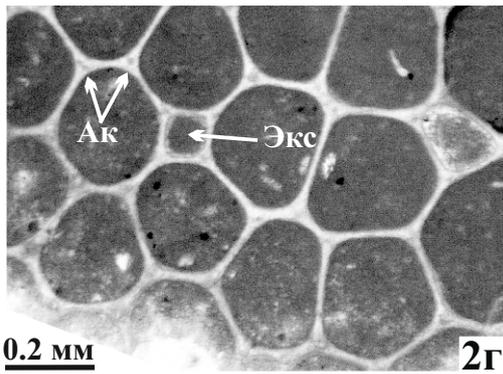
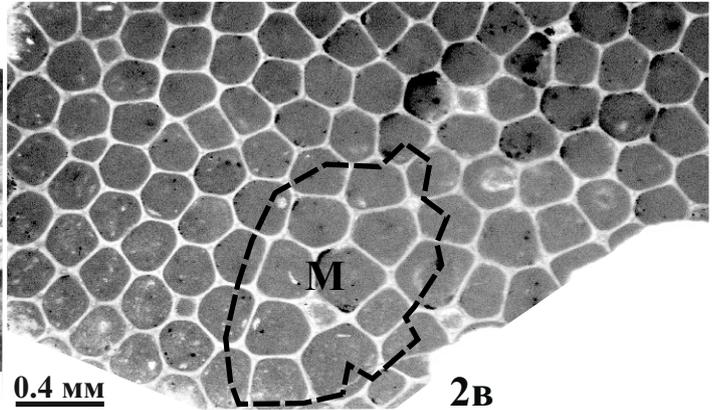
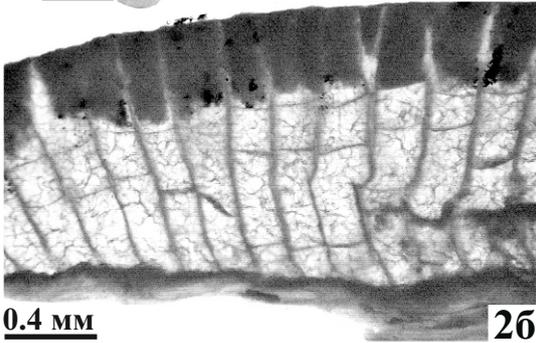
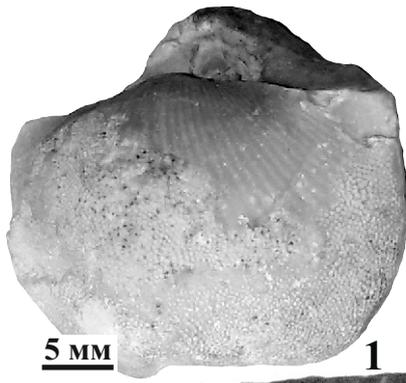


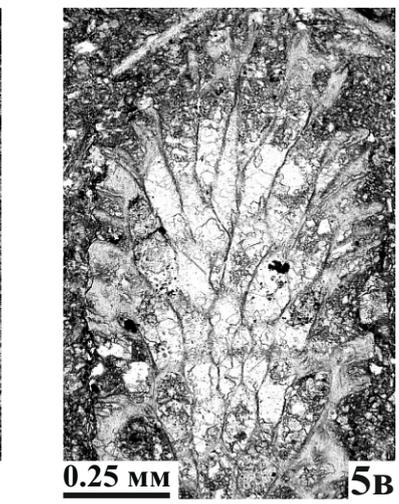
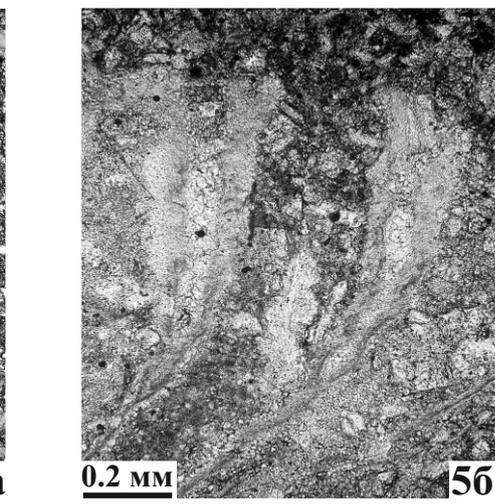
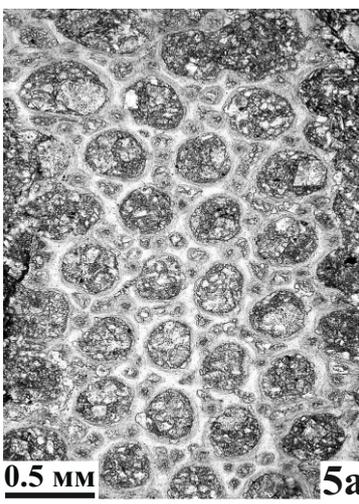
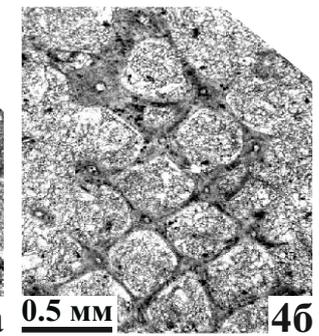
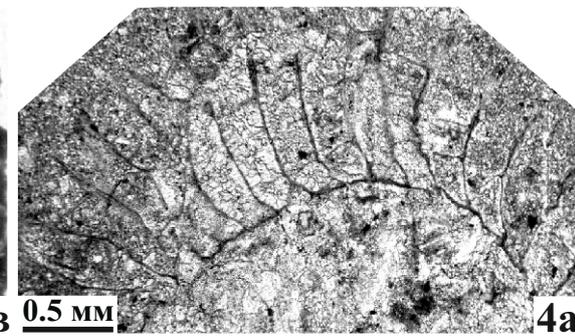
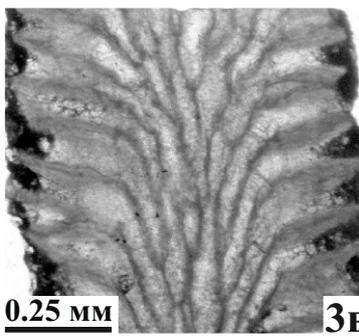
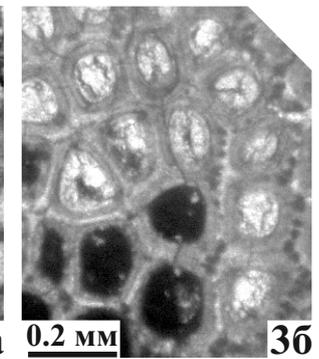
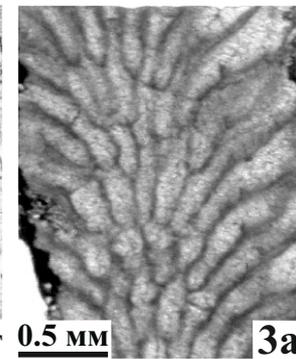
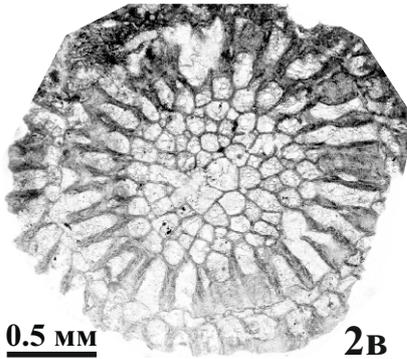
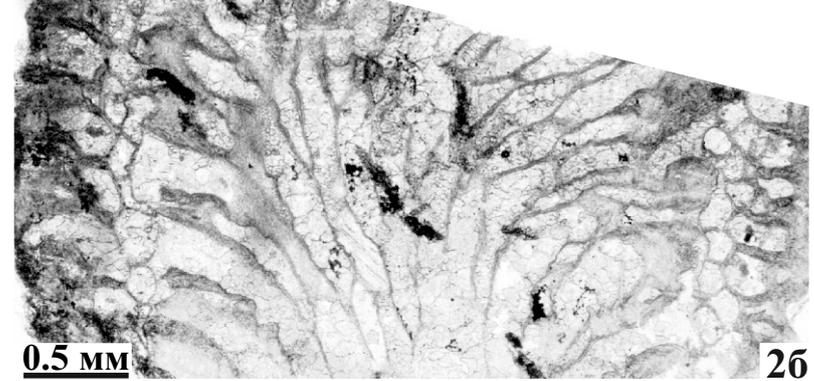
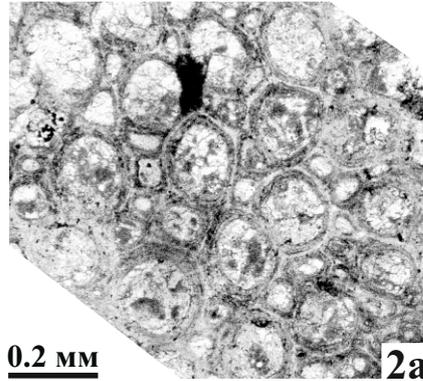
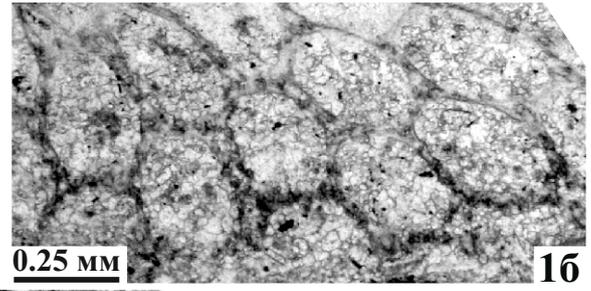
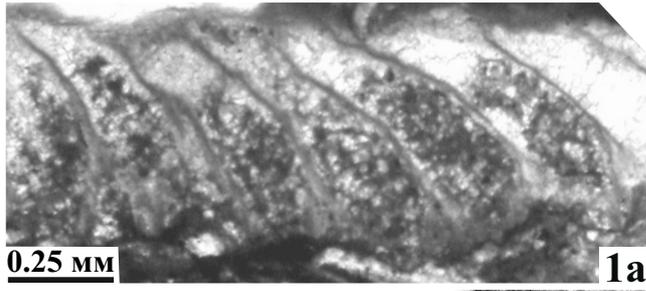


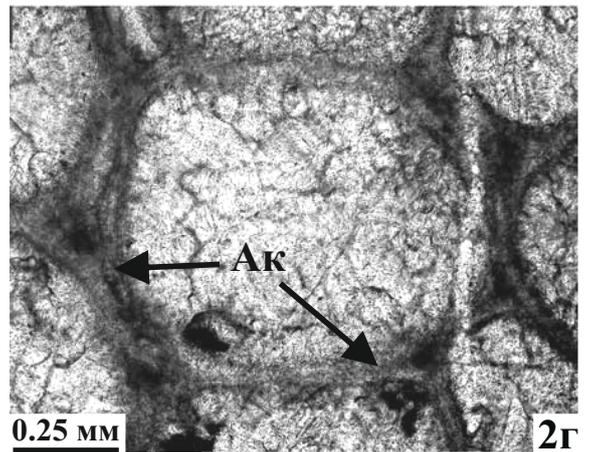
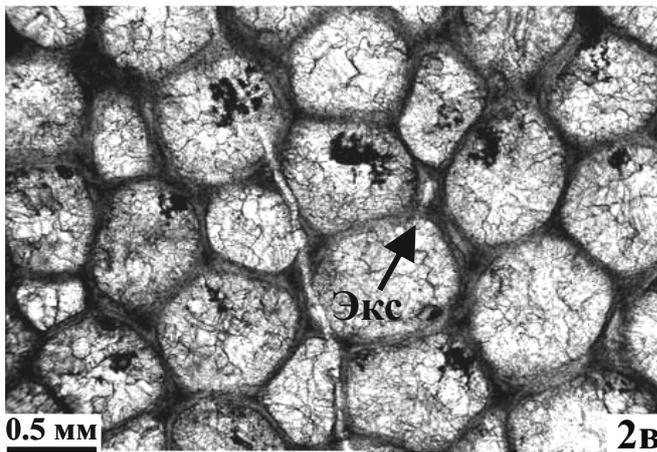
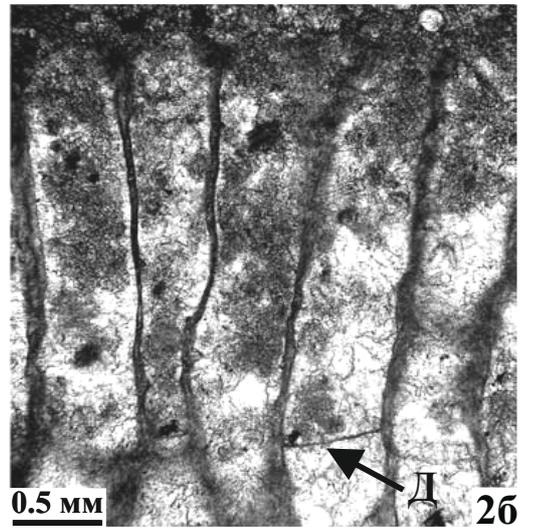
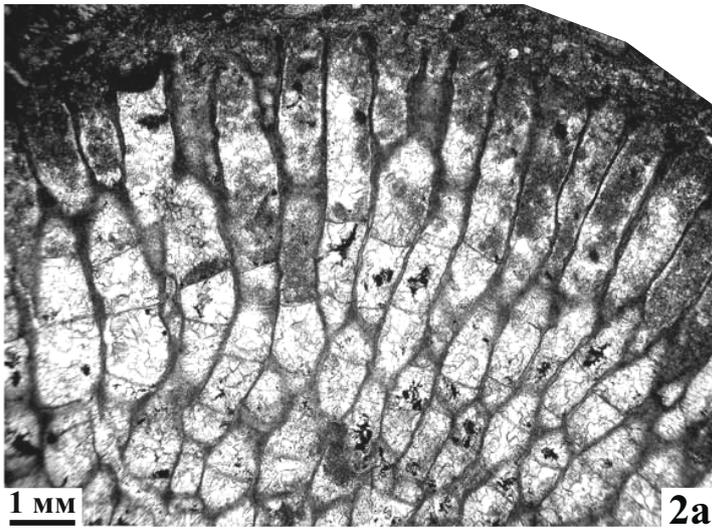
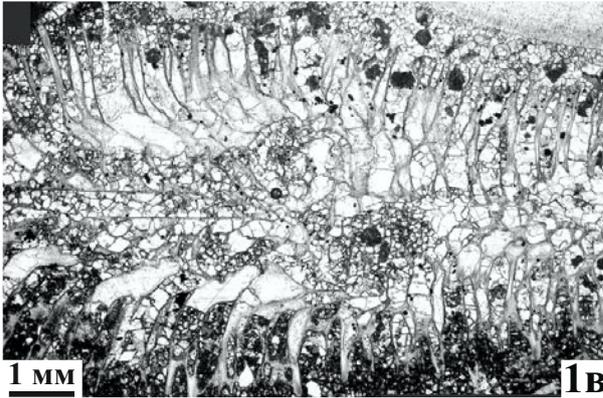
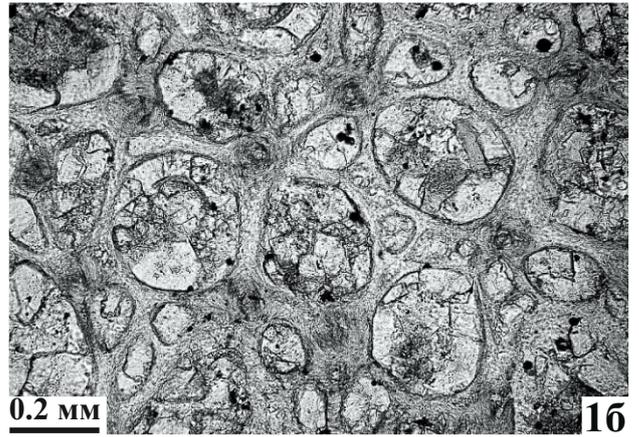
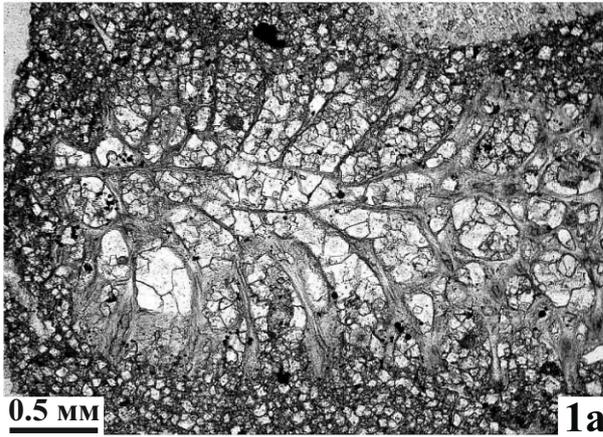


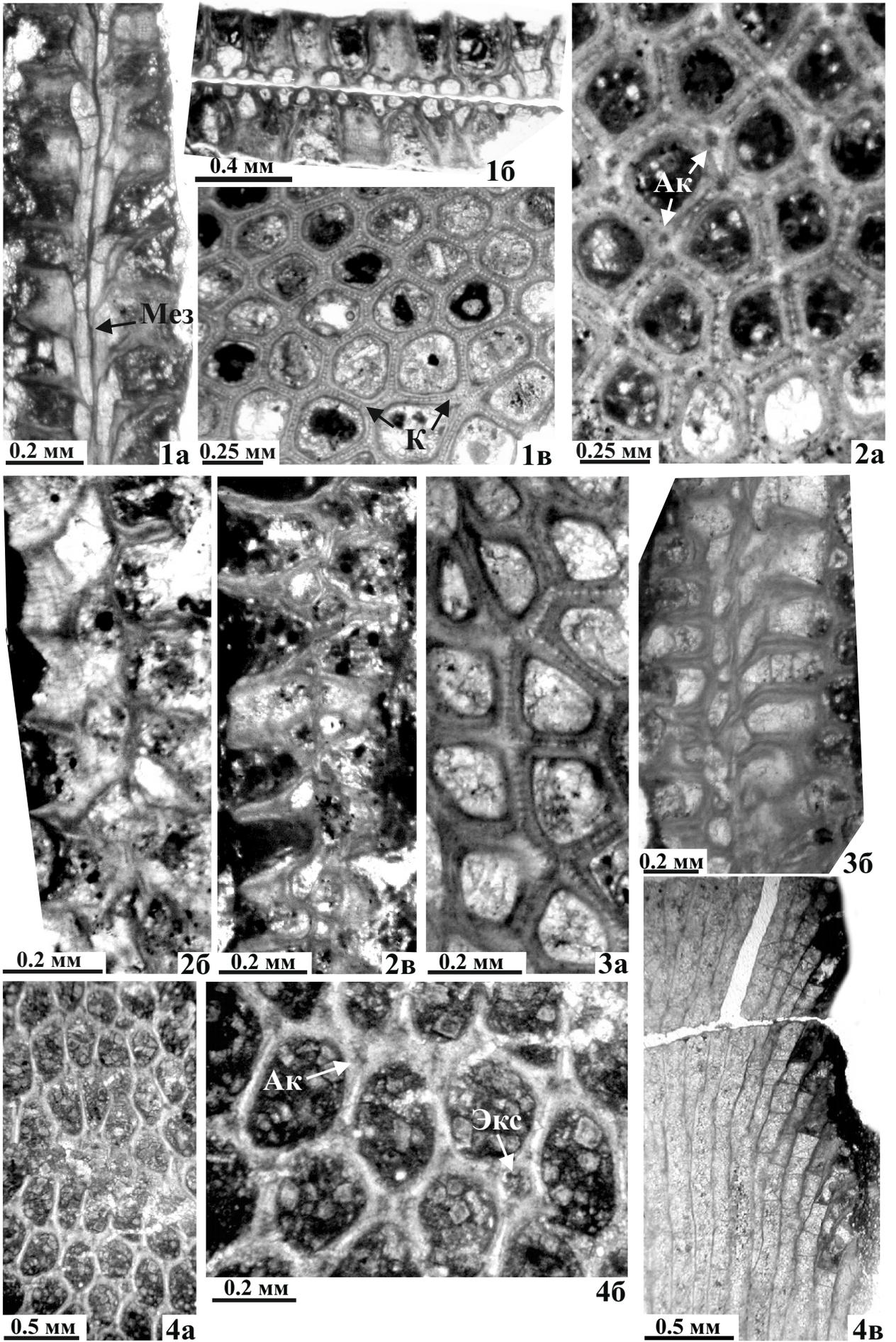


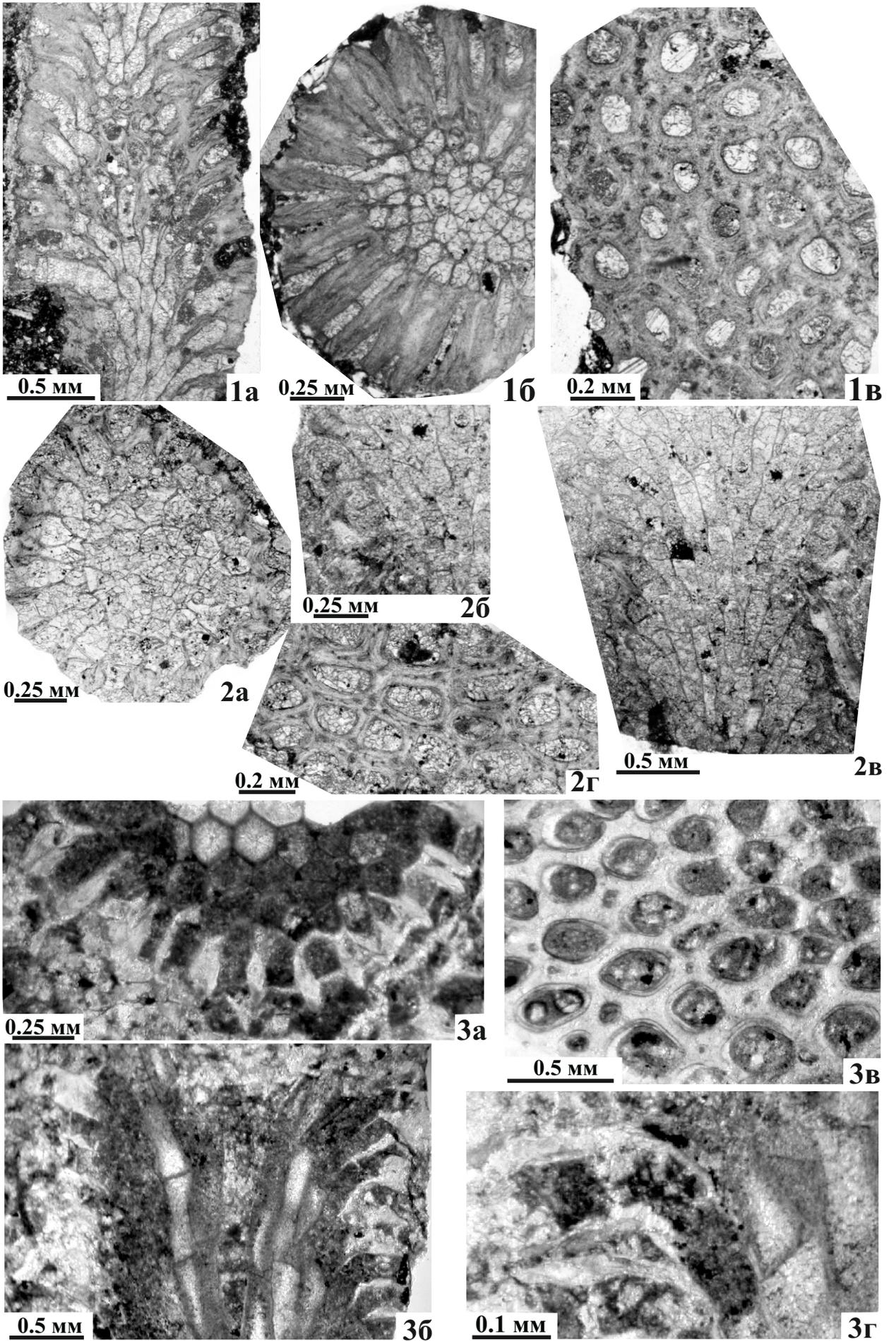


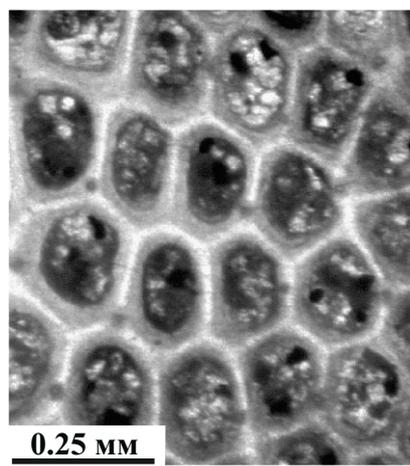
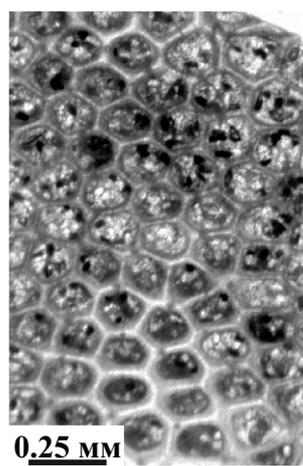
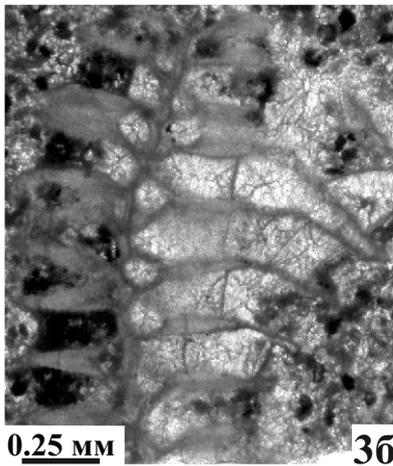
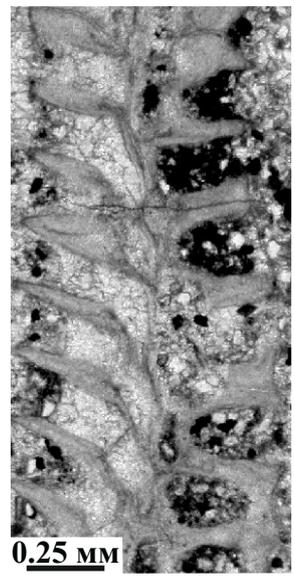
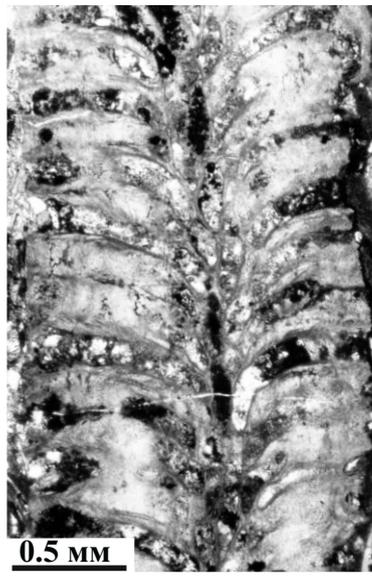
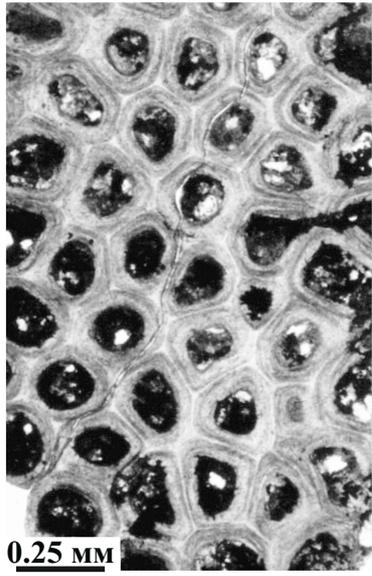
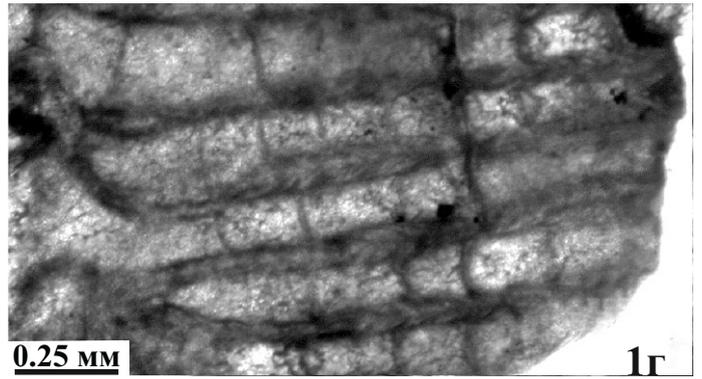
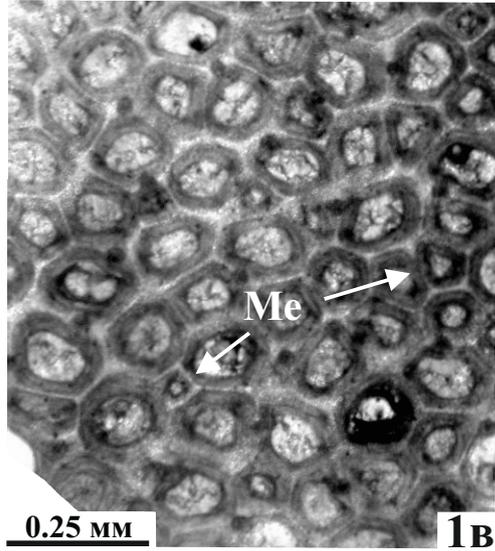
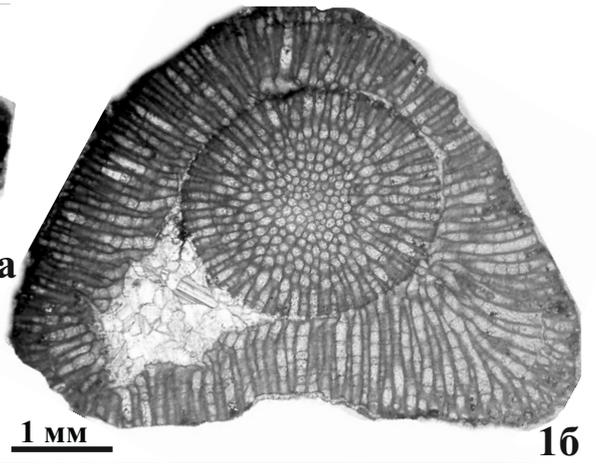
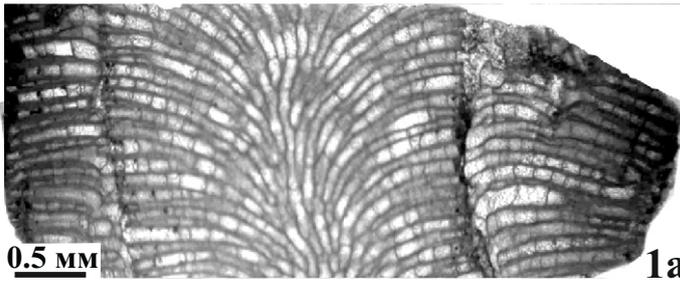


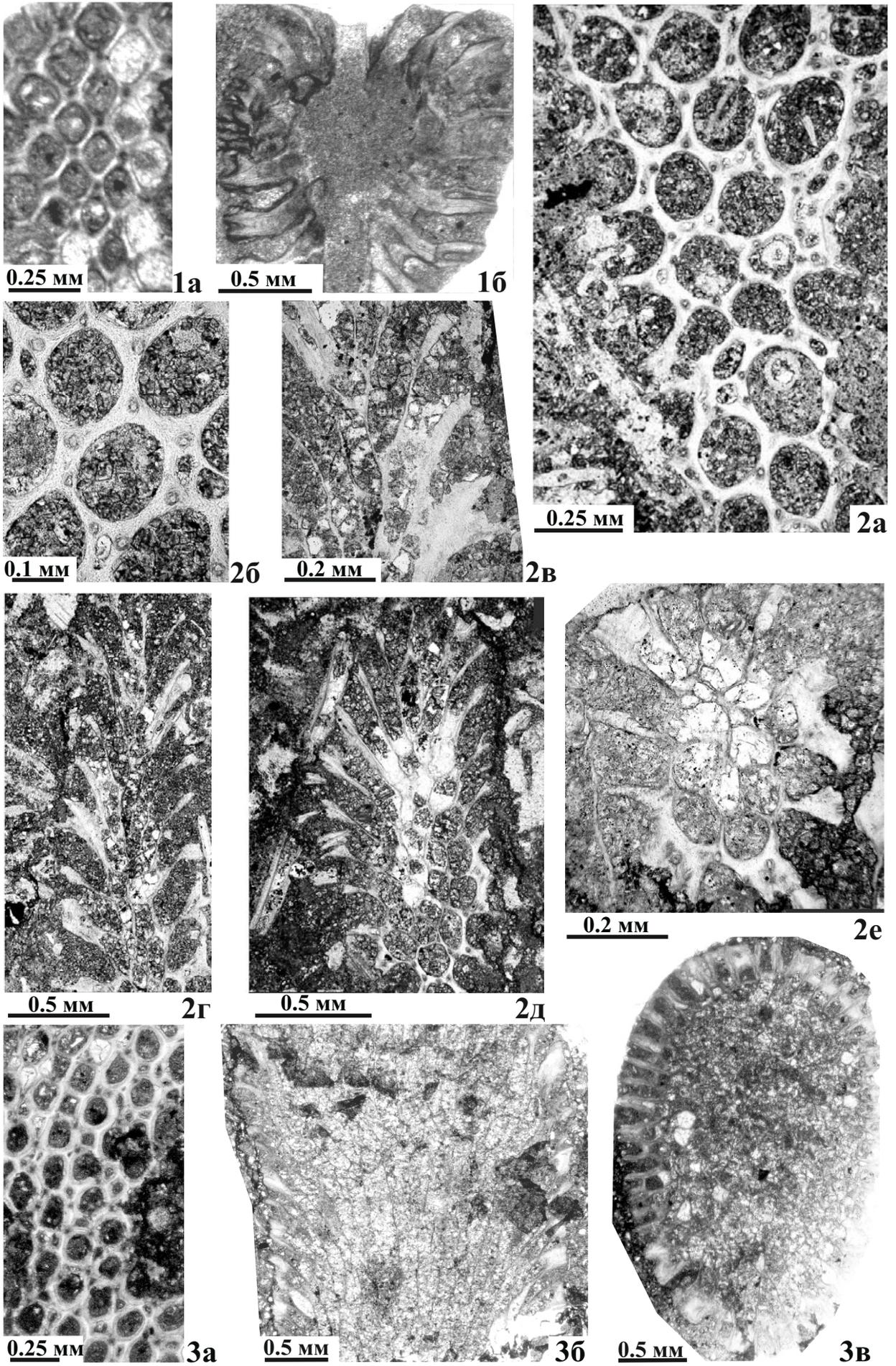


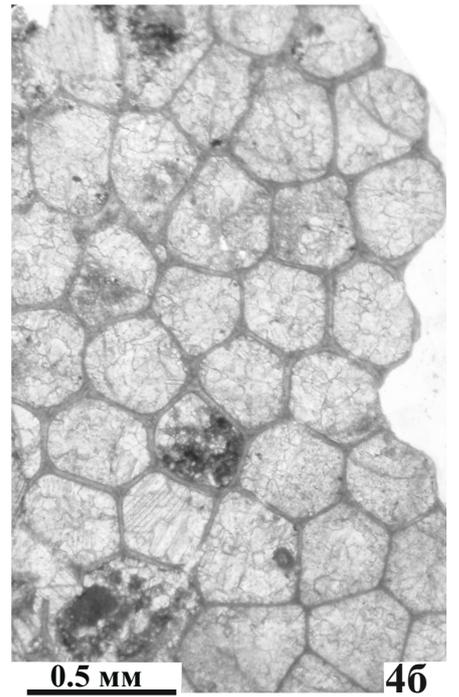
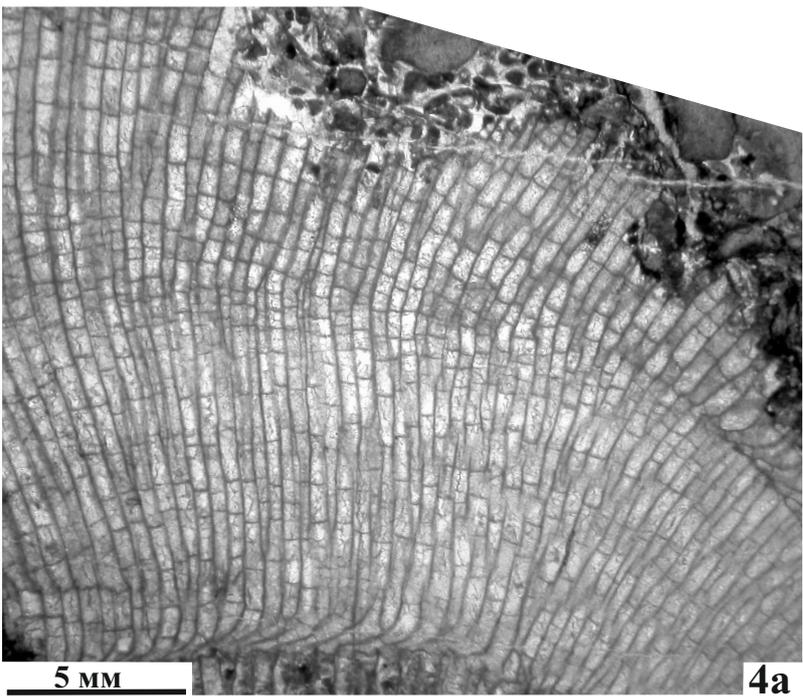
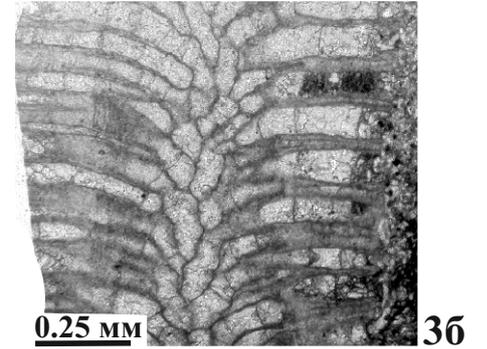
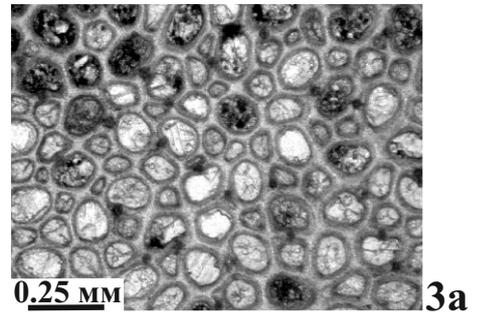
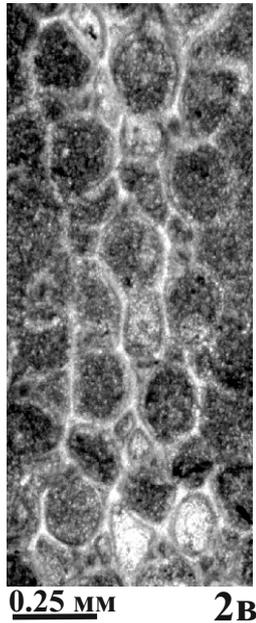
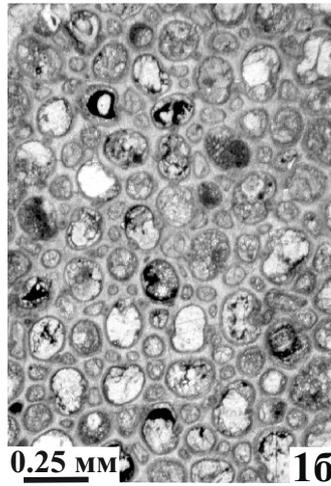
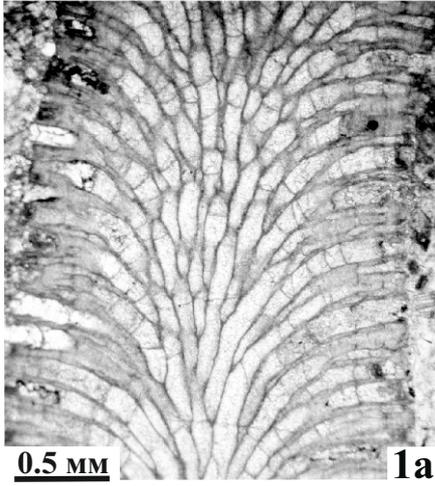


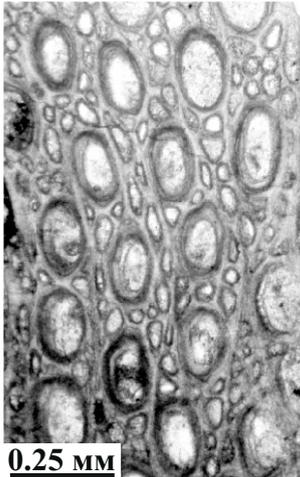




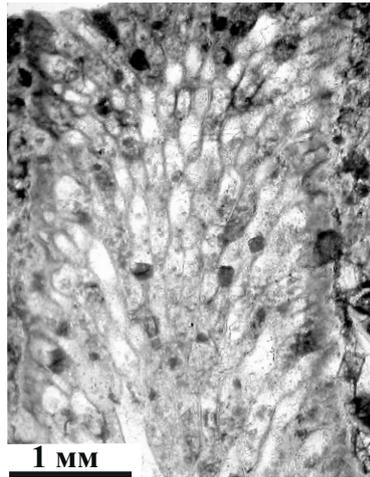




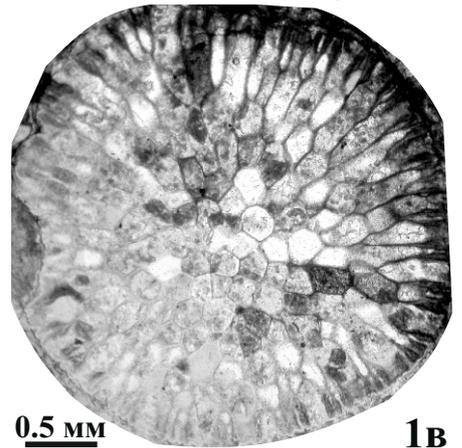




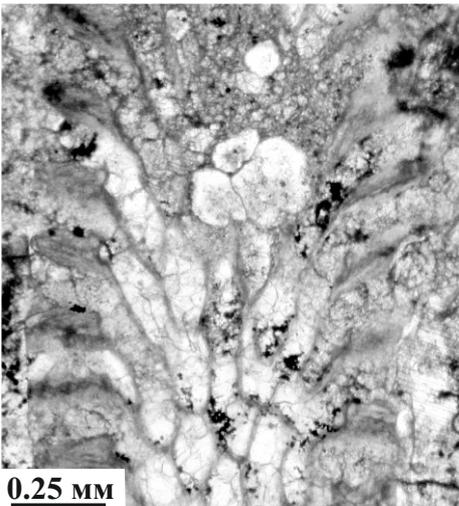
1a



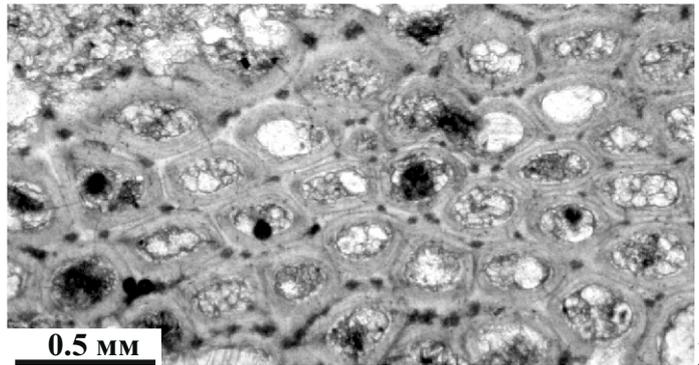
1б



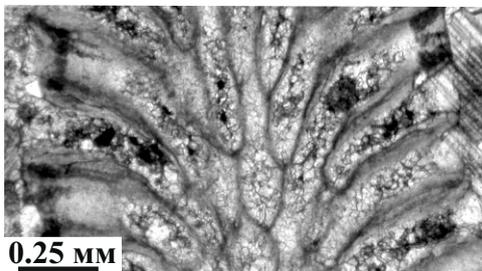
1в



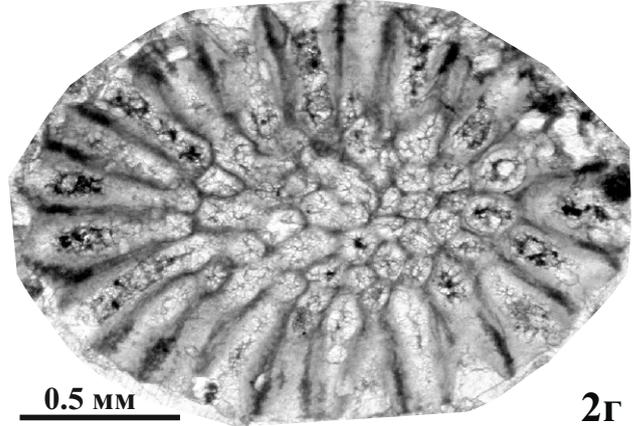
2a



2б



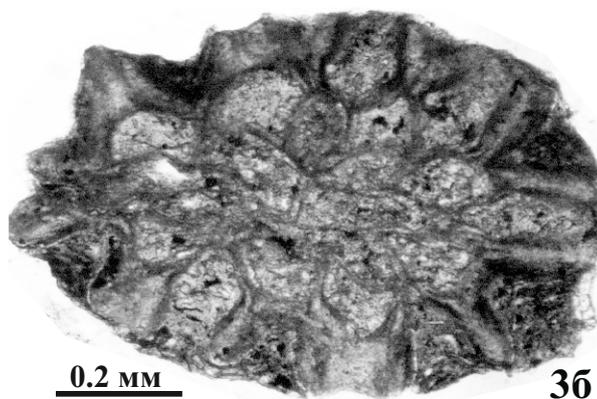
2в



2г



3a



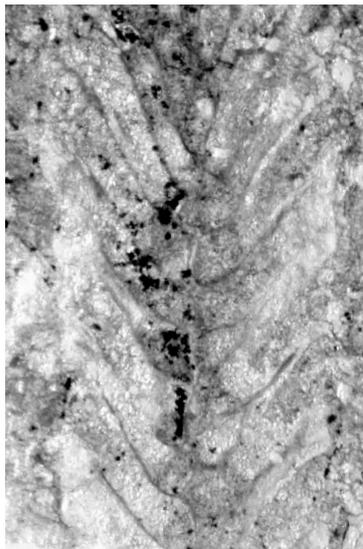
3б



3г

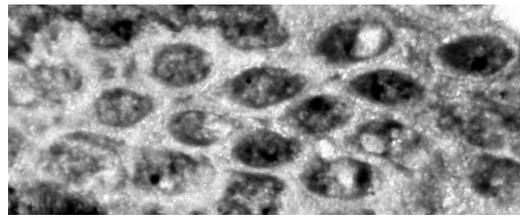


3в



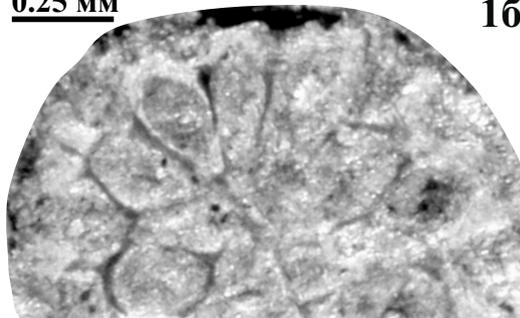
0.25 mm

1a



0.25 mm

1b



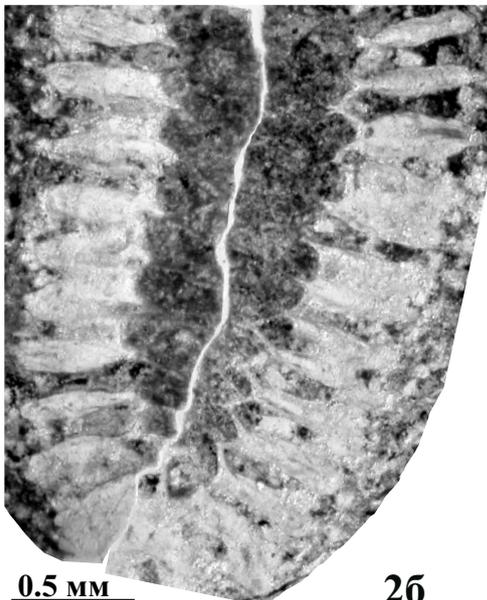
0.2 mm

1b



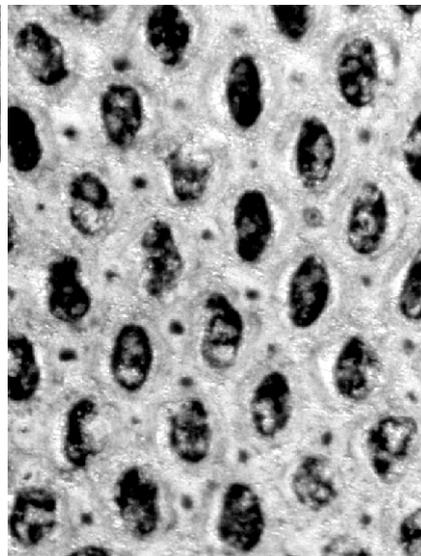
0.25 mm

2a



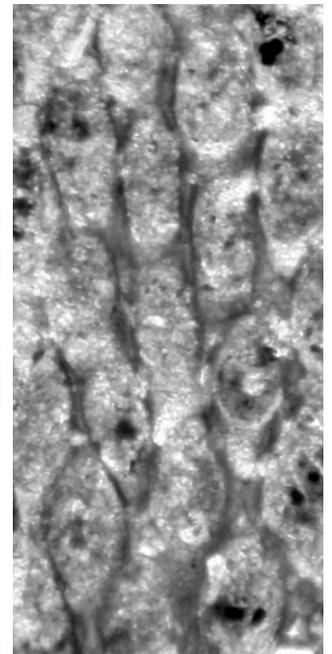
0.5 mm

2b



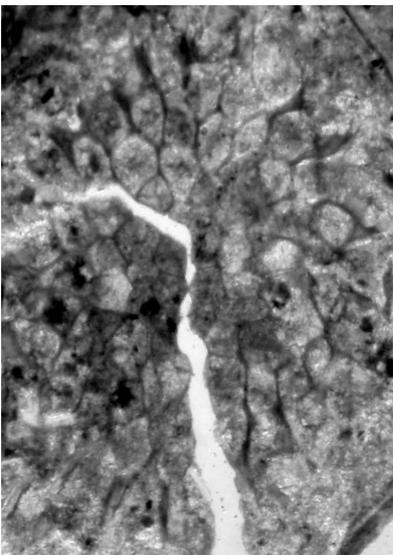
0.25 mm

2b



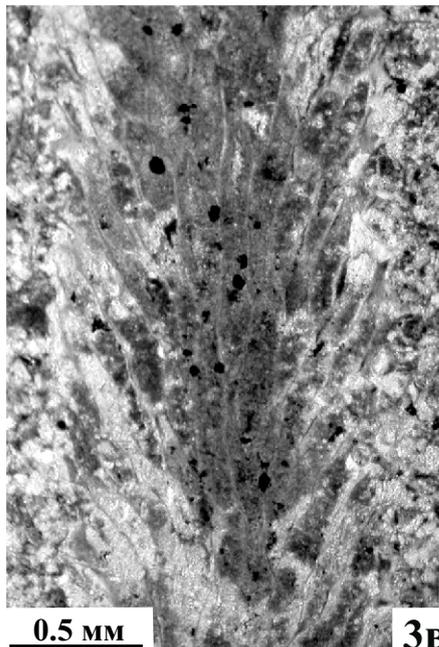
0.1 mm

3a



0.25 mm

3b



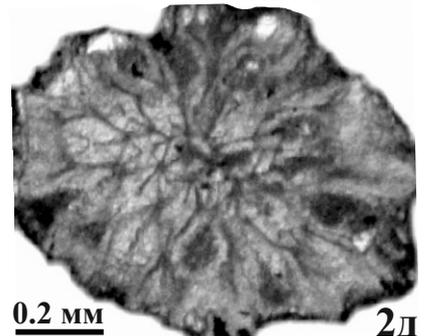
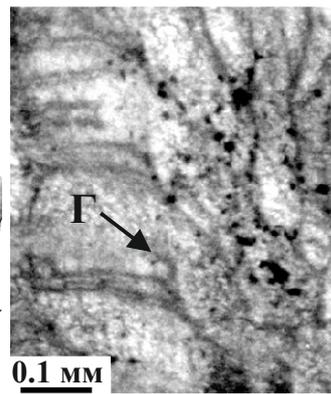
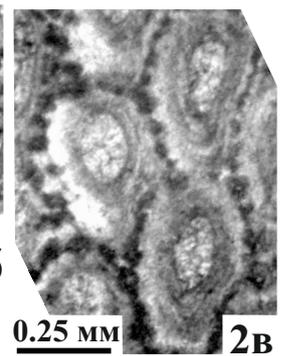
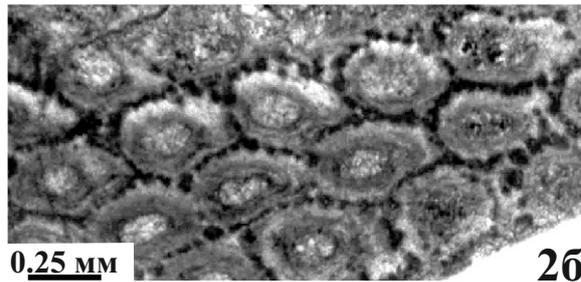
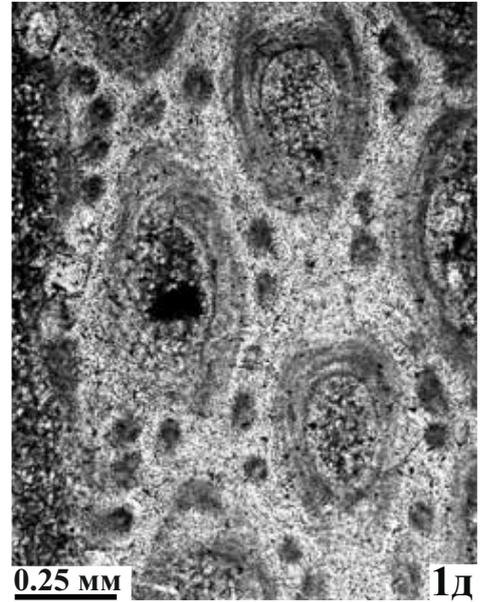
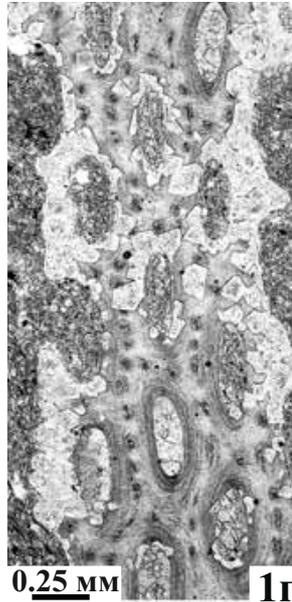
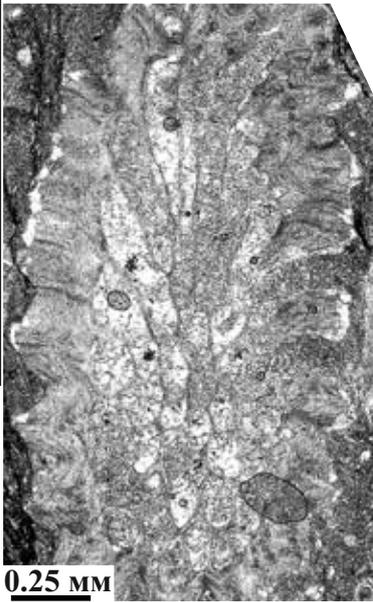
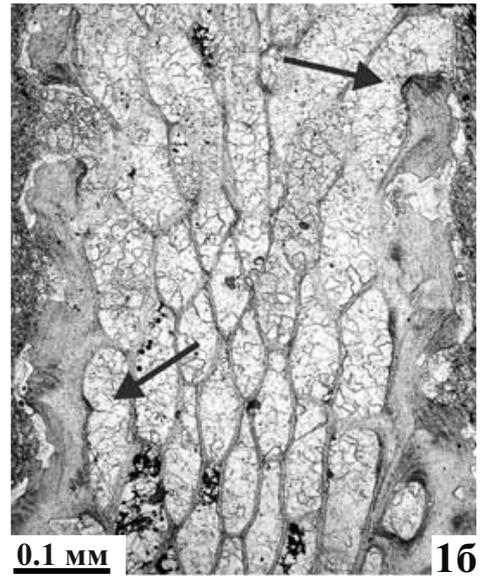
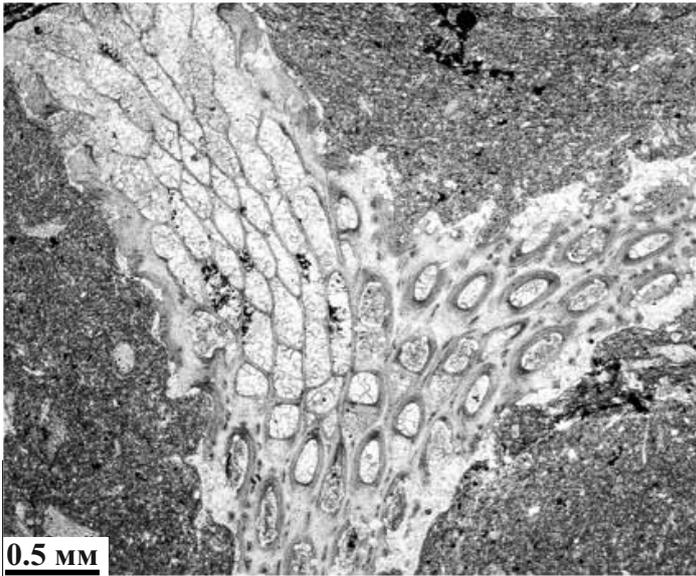
0.5 mm

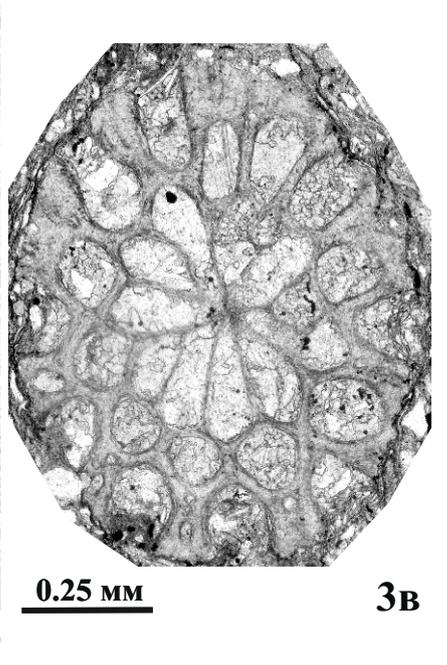
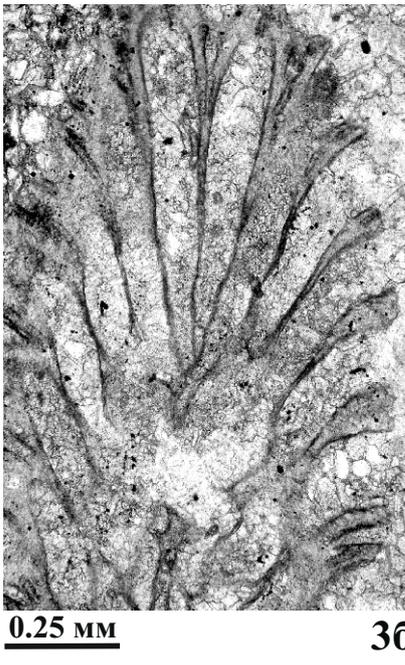
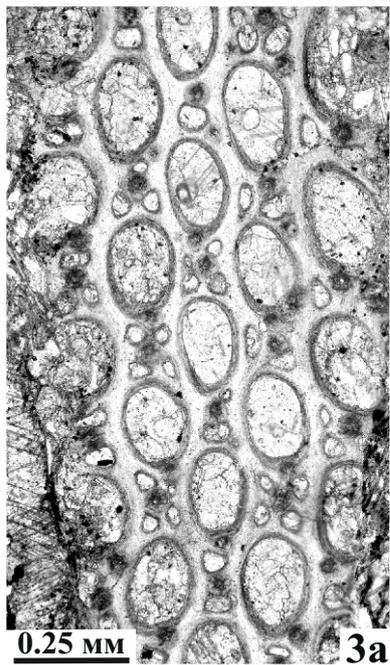
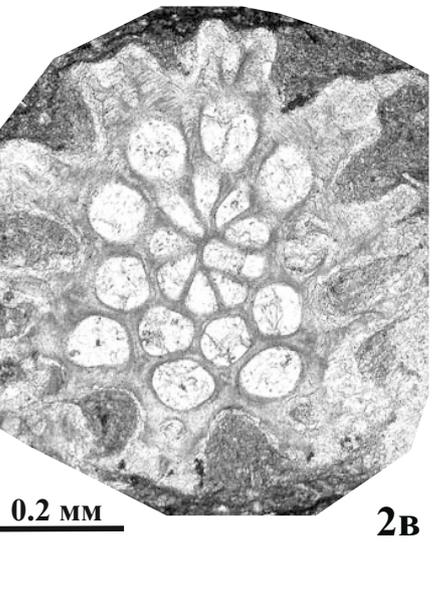
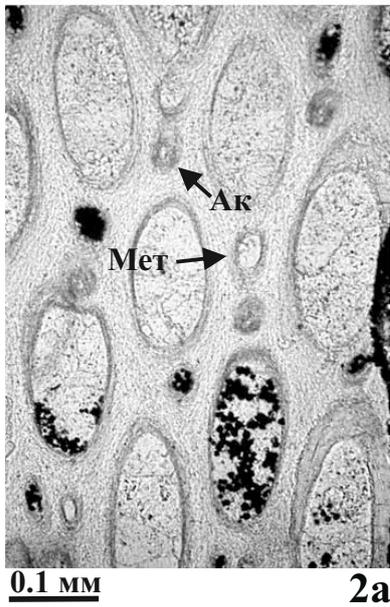
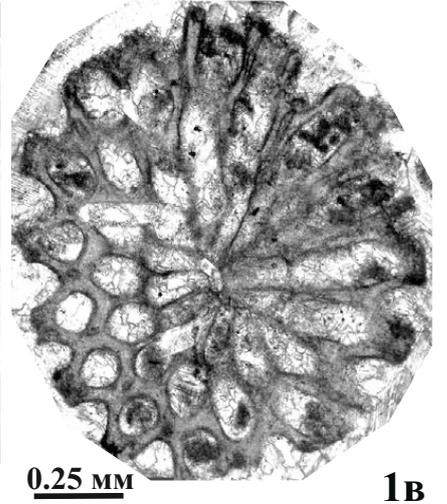
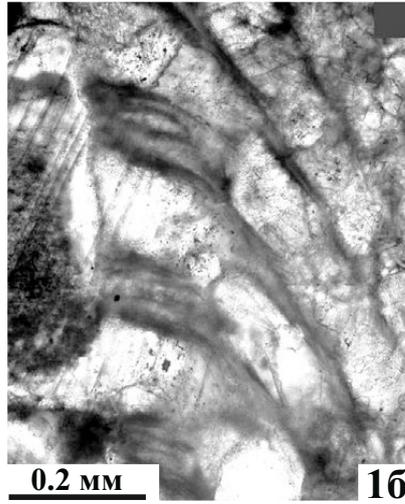
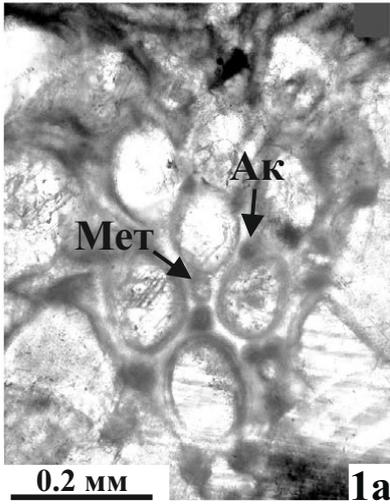
3b

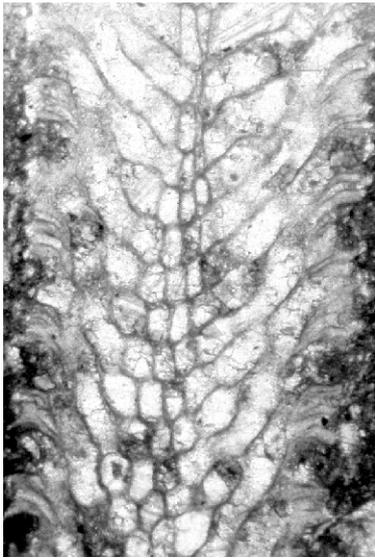


0.1 mm

3g

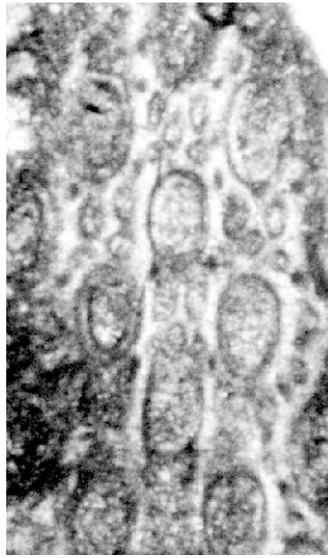






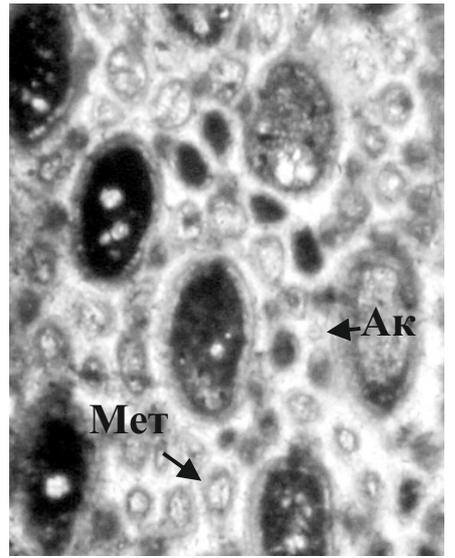
0.2 mm

1a



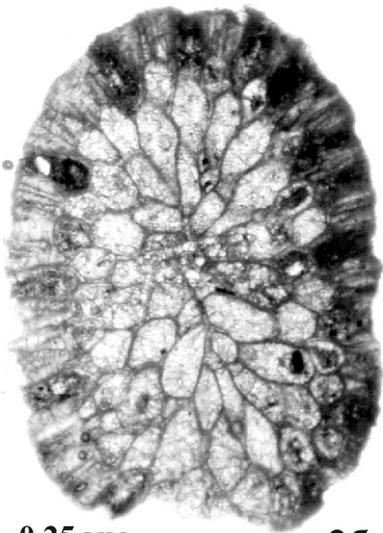
0.2 mm

1b



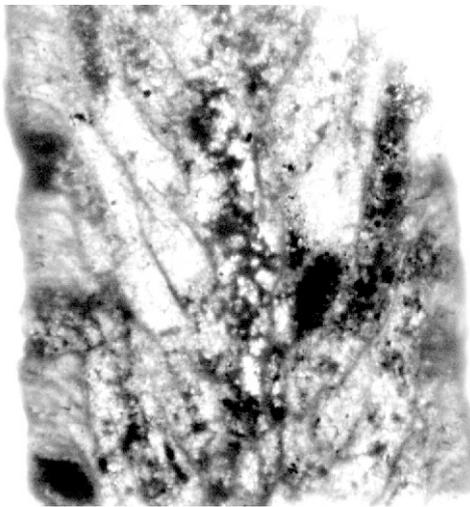
0.25 mm

2a



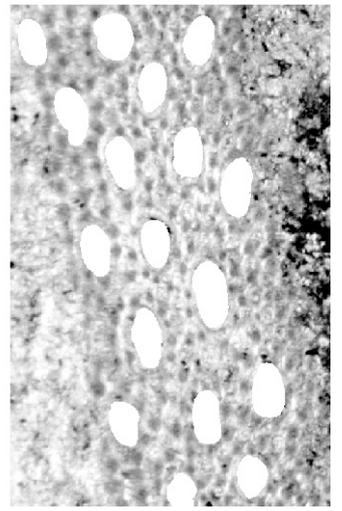
0.25 mm

2b



0.25 mm

3a



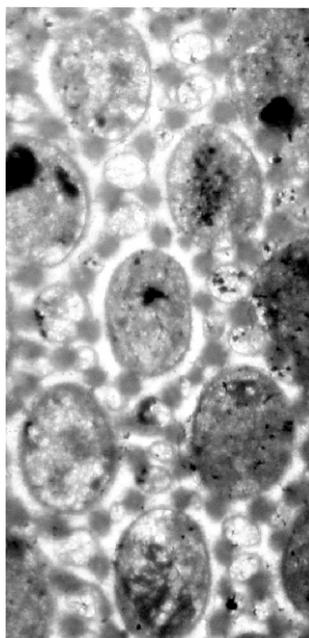
0.25 mm

3b



0.25 mm

3c



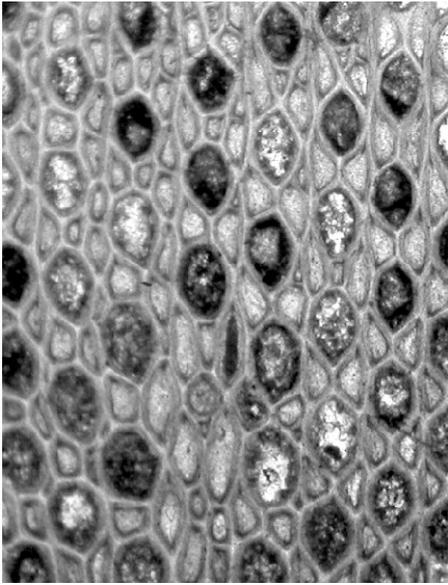
0.2 mm

4a



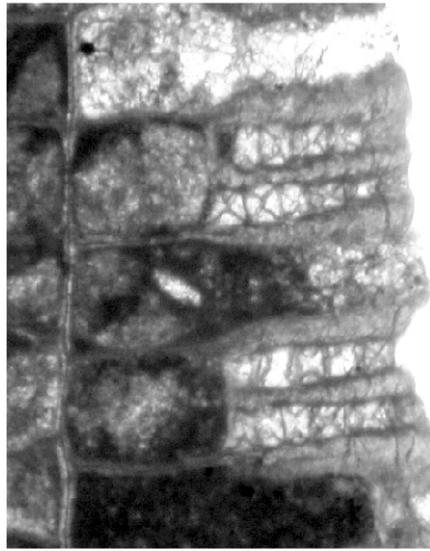
0.5 mm

4b



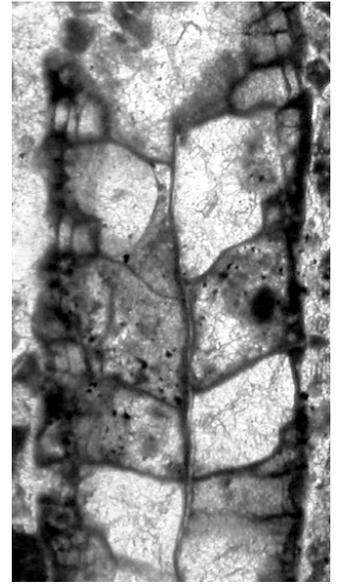
0.25 MM

1a



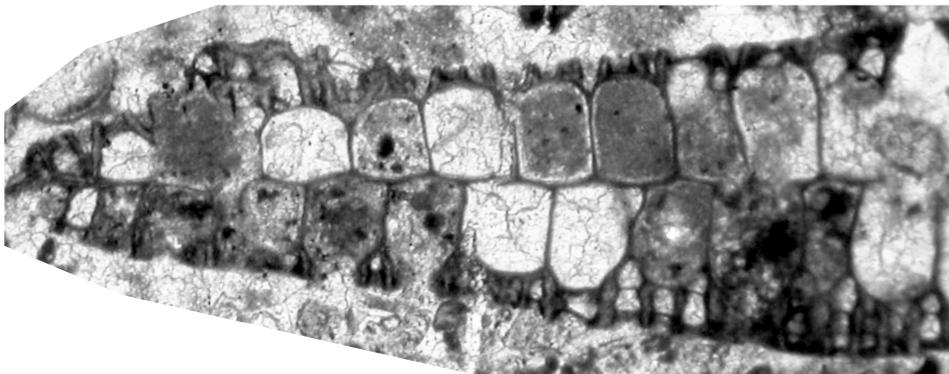
0.25 MM

1b



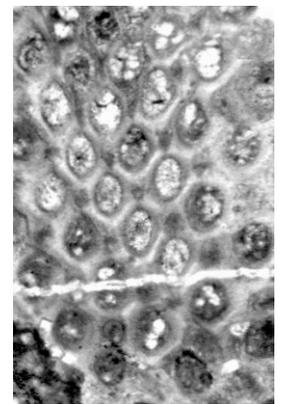
0.5 MM

1B



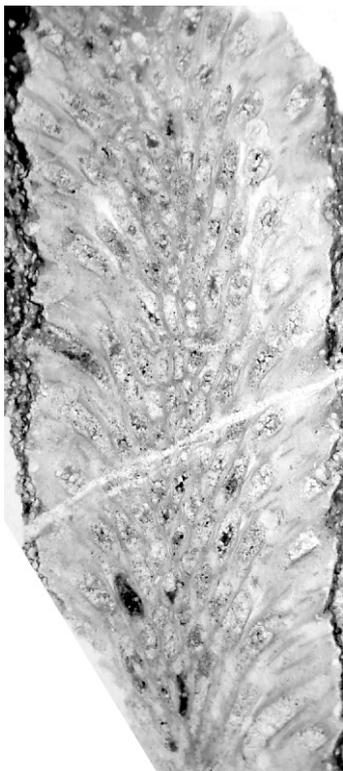
0.25 MM

1Г



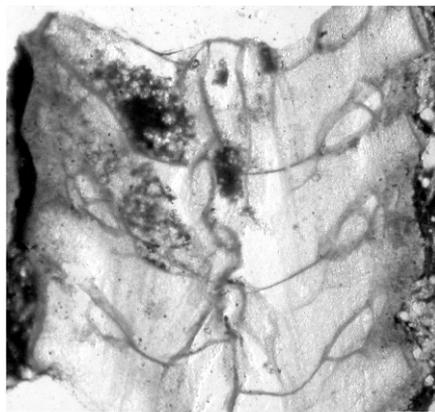
0.5 MM

2a



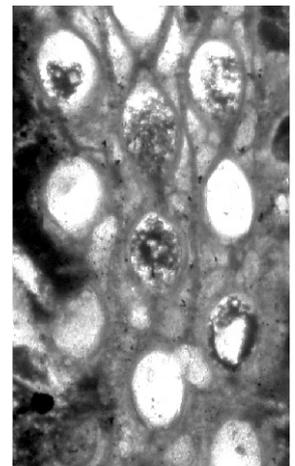
0.5 MM

2b



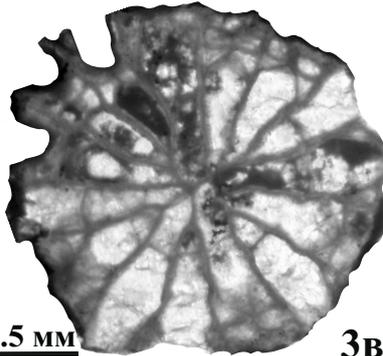
0.5 MM

3a



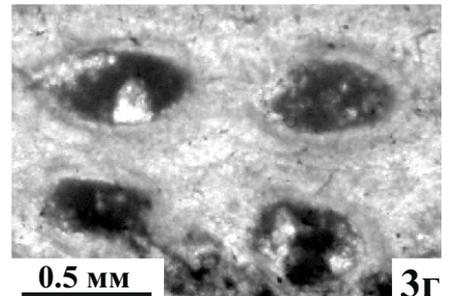
0.25 MM

3b



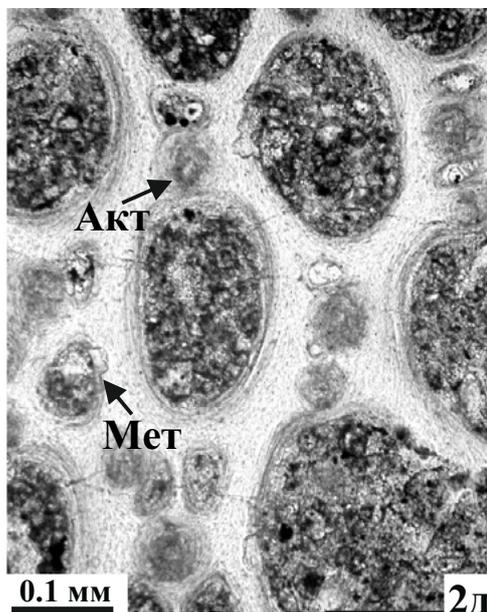
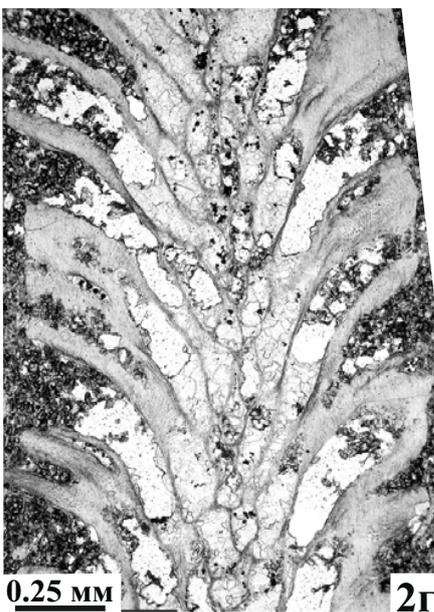
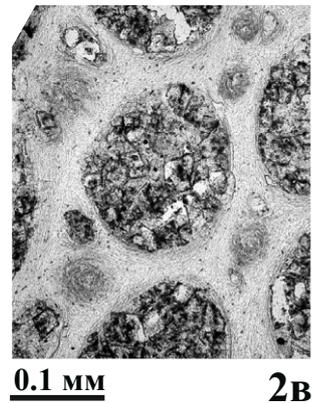
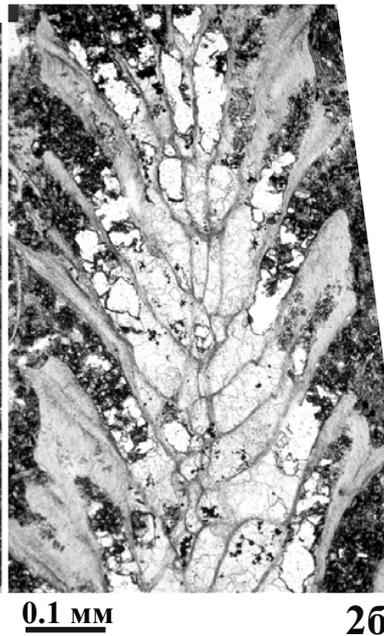
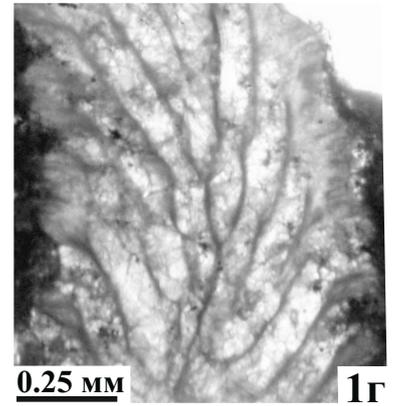
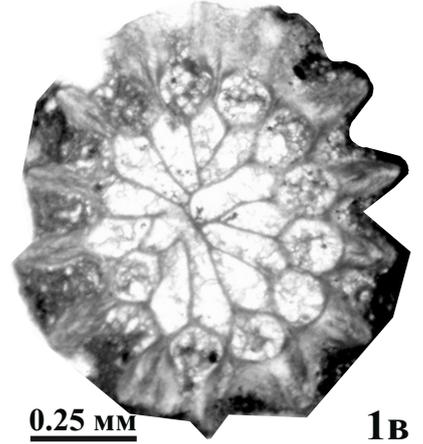
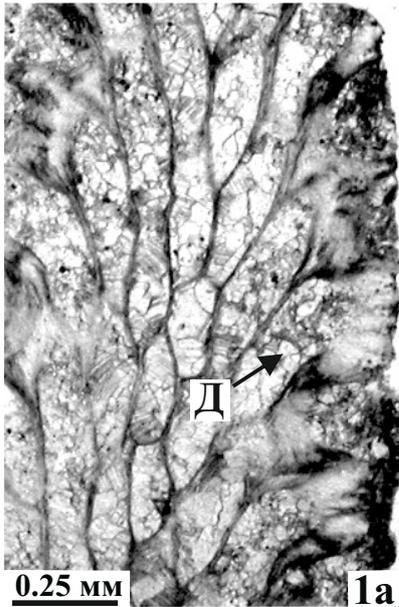
0.5 MM

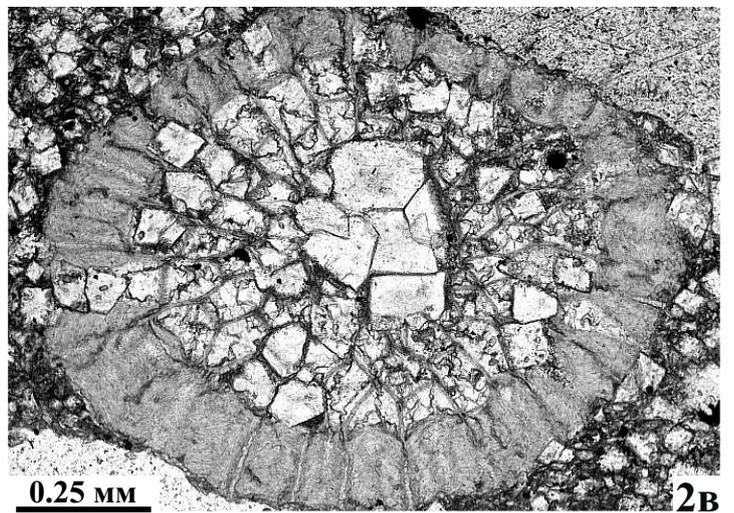
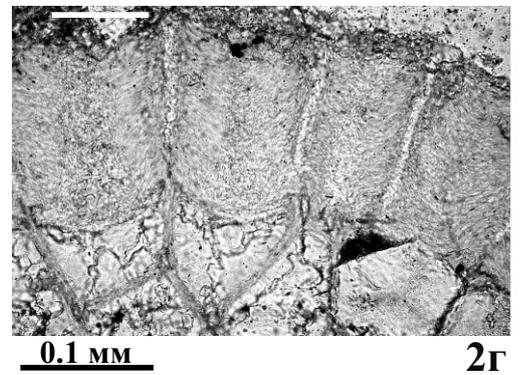
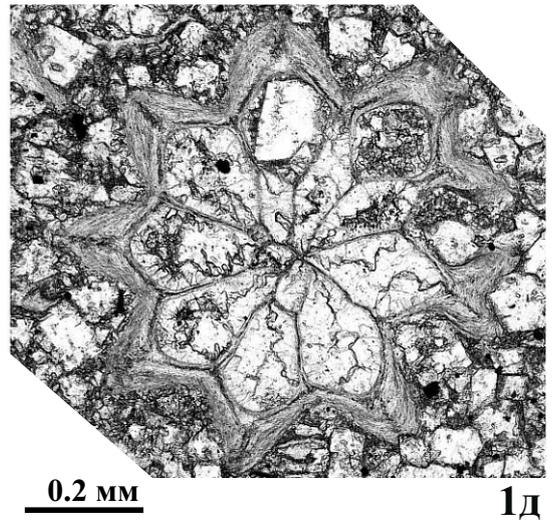
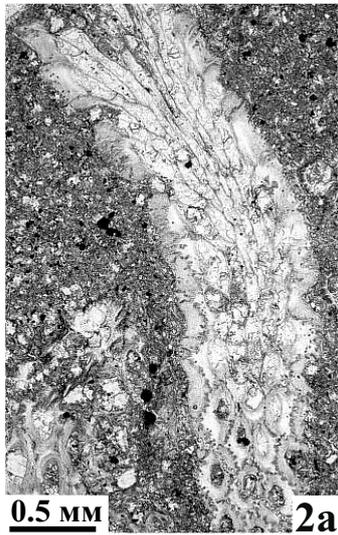
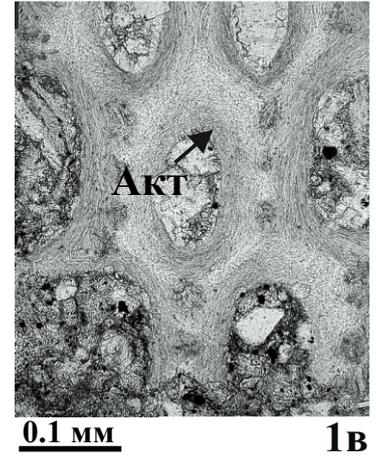
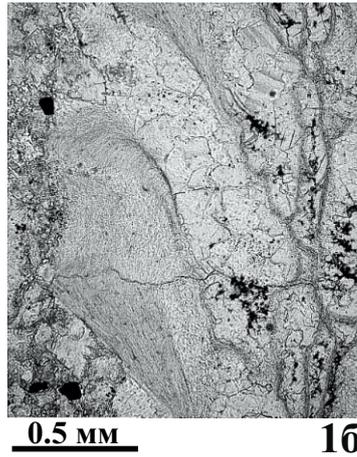
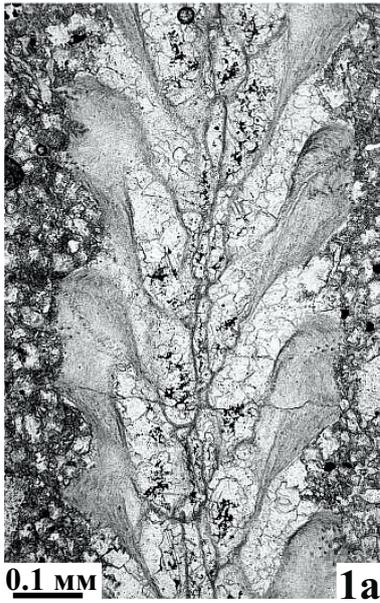
3B

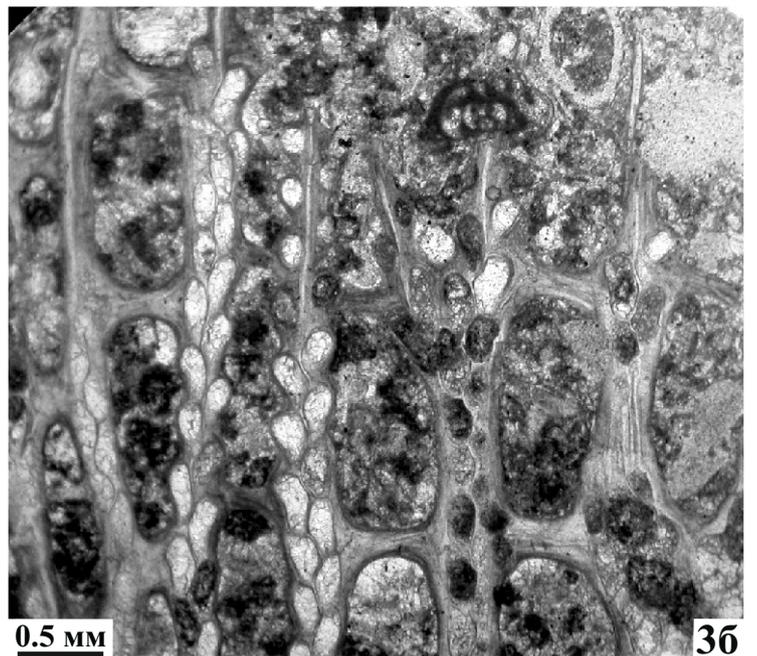
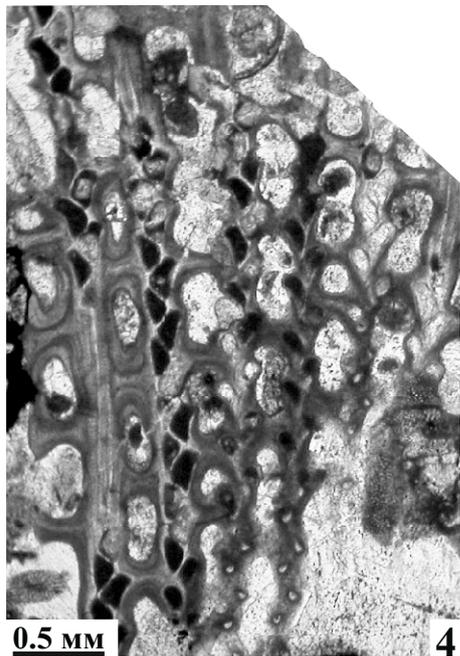
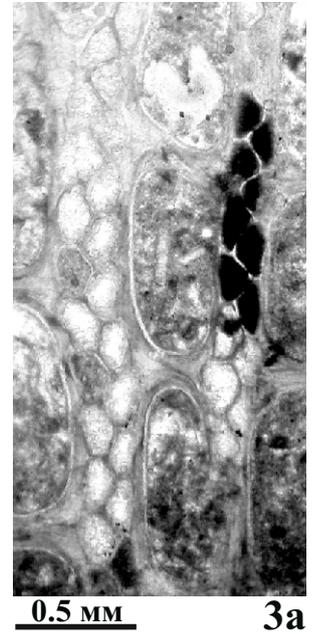
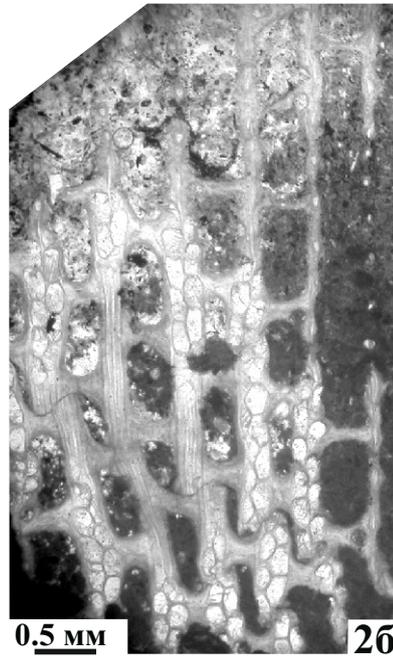
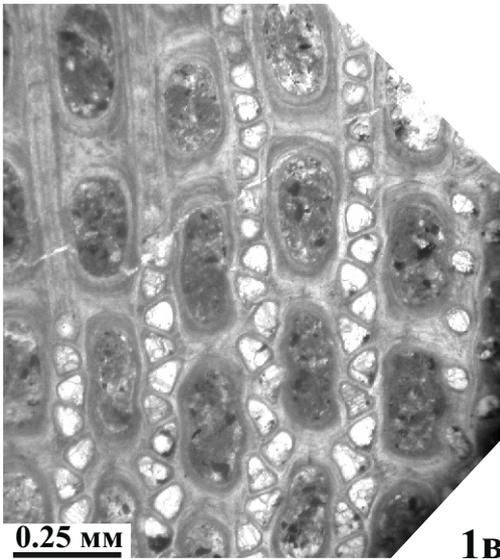
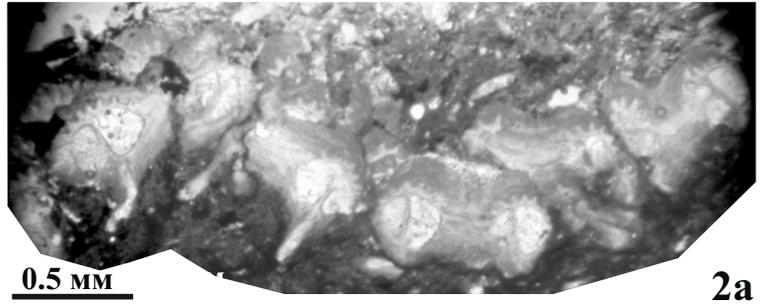
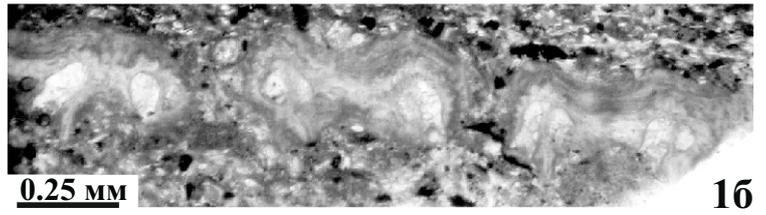
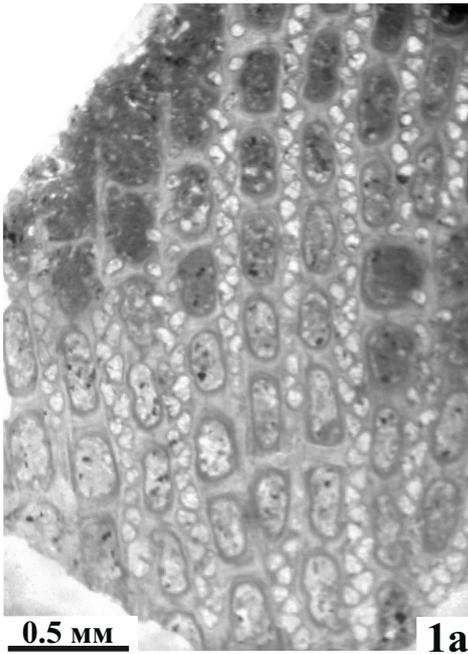


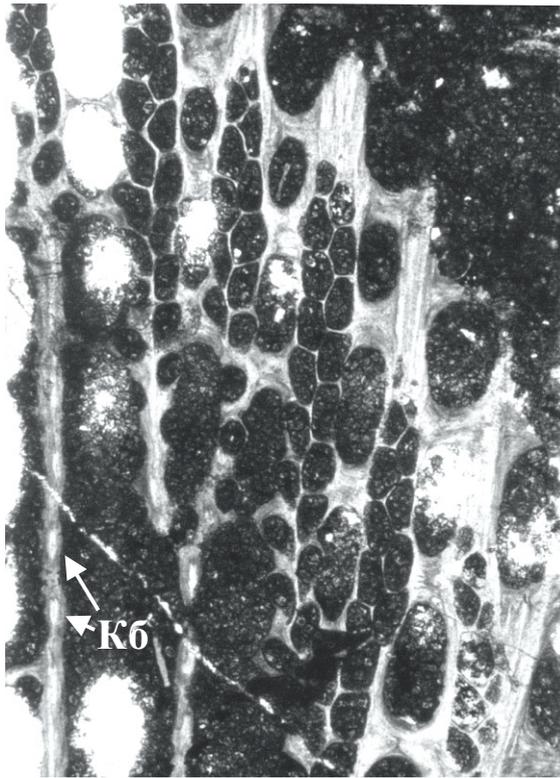
0.5 MM

3Г

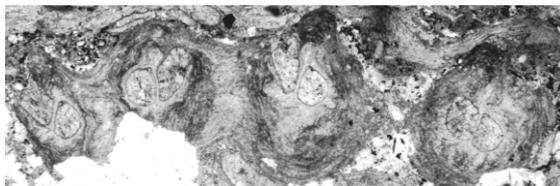




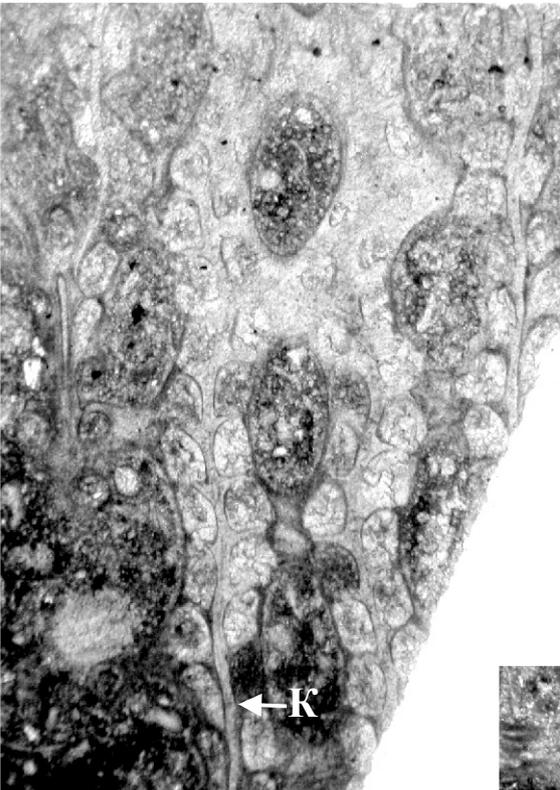




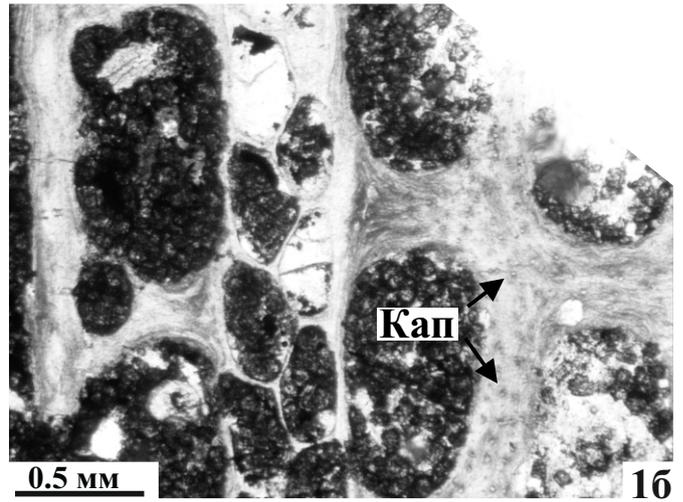
0.25 mm 1a



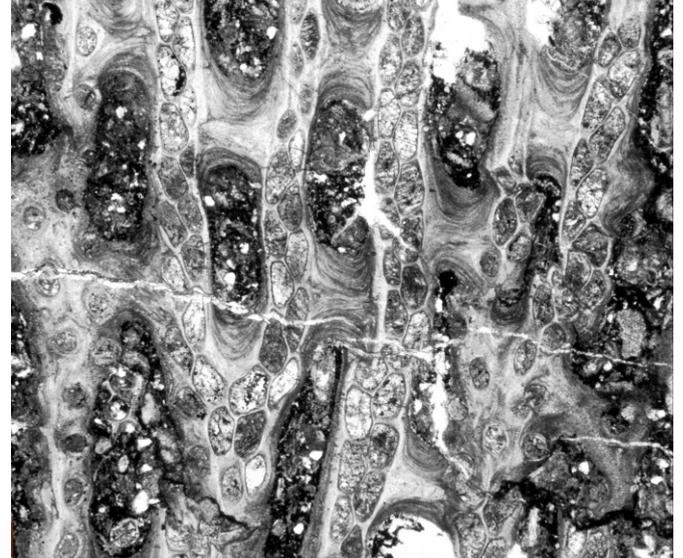
0.5 mm 2a



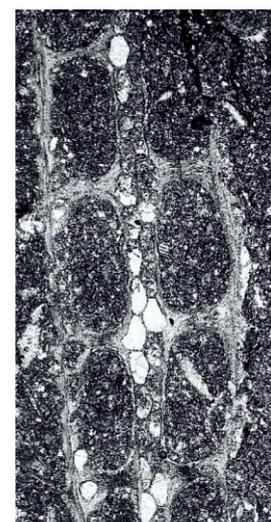
0.25 mm 4a



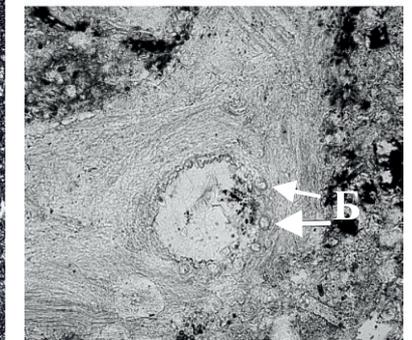
0.5 mm 16



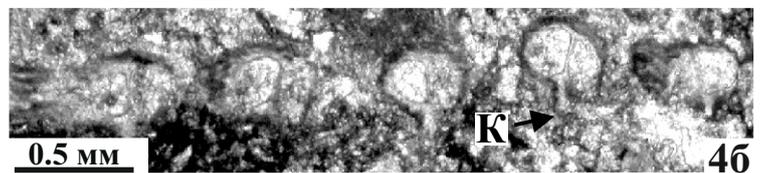
0.5 mm 26



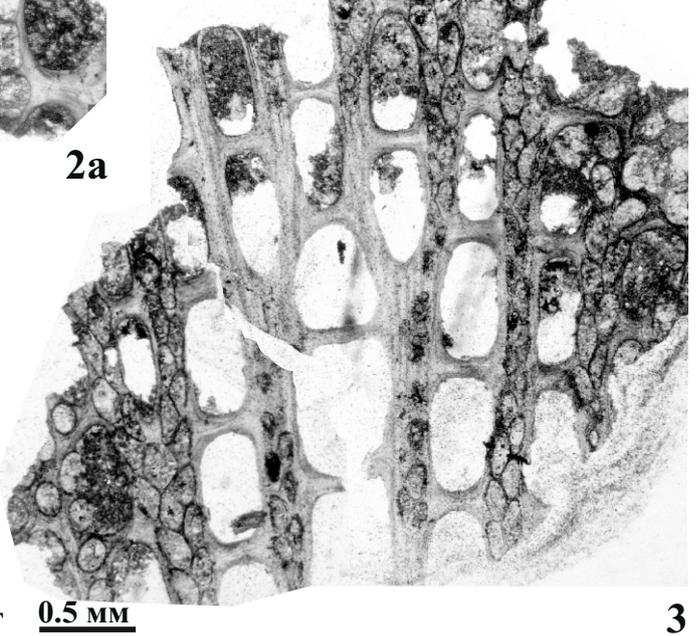
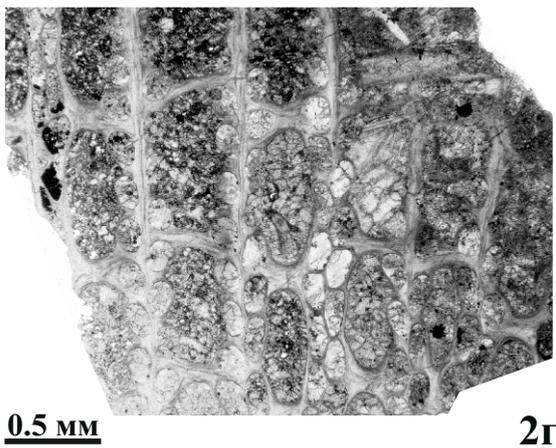
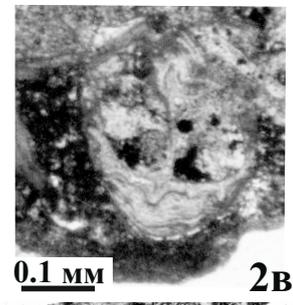
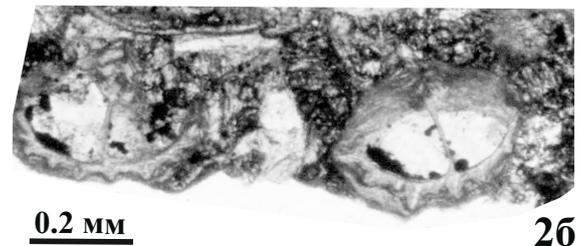
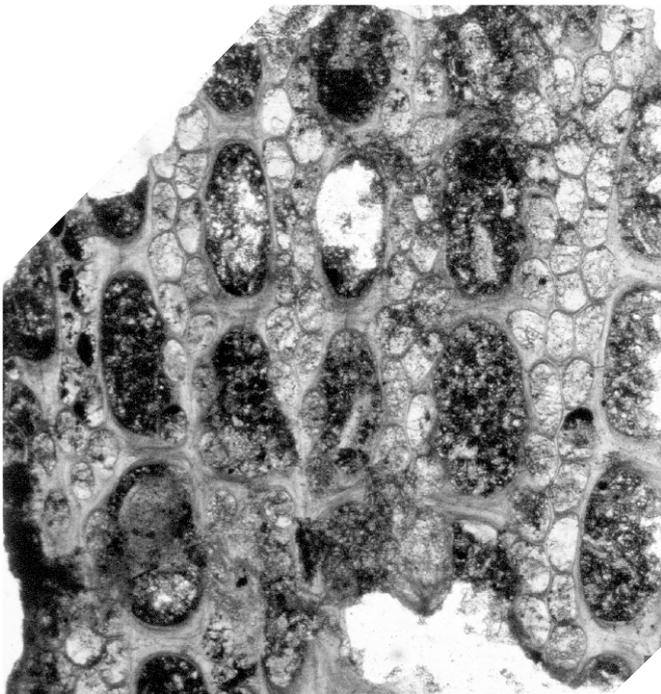
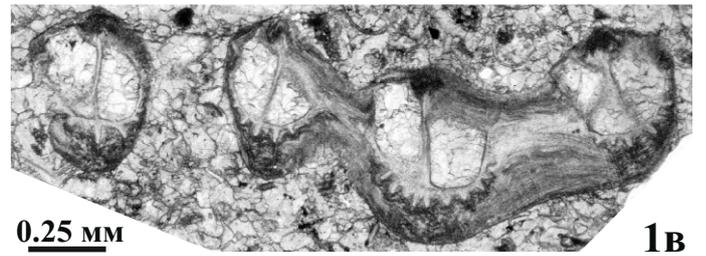
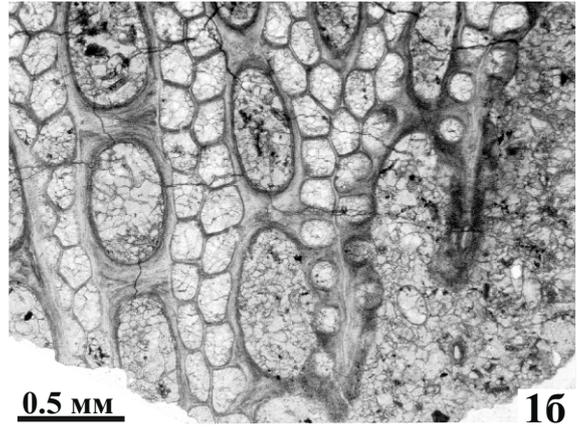
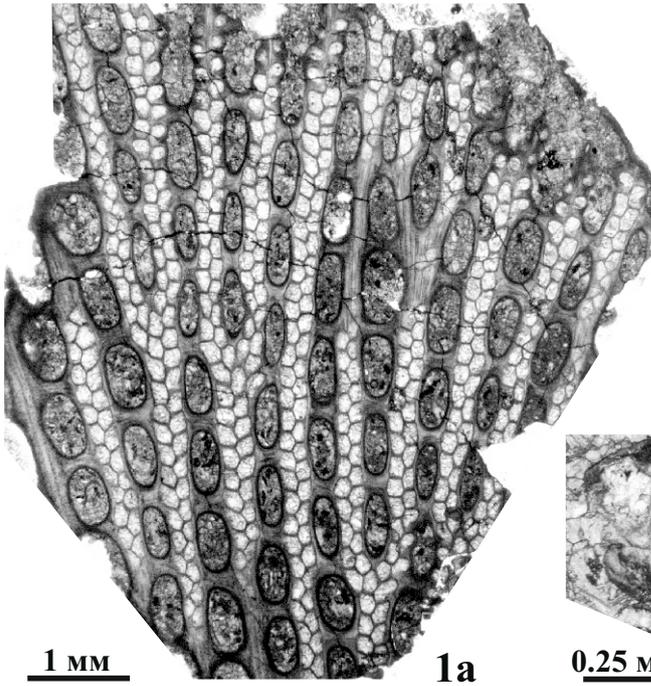
0.5 mm 3a

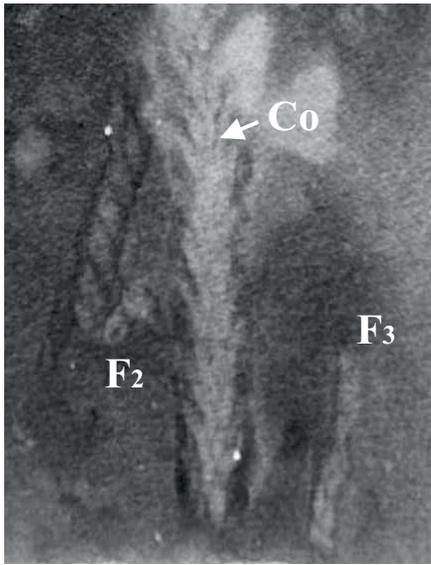
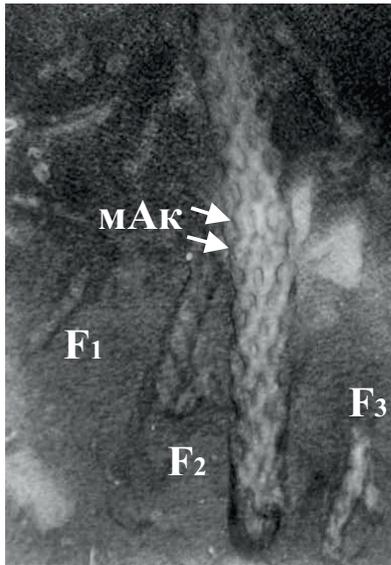


0.1 mm 36



0.5 mm 46

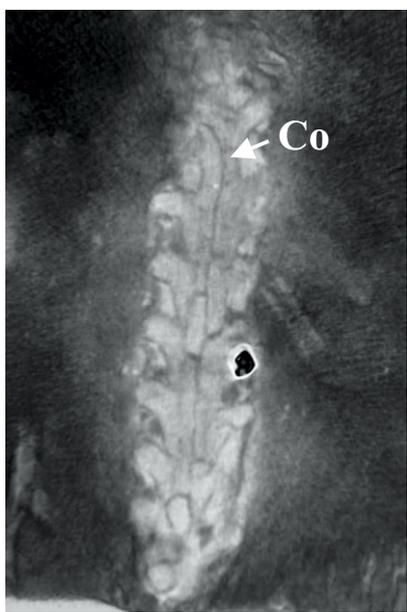
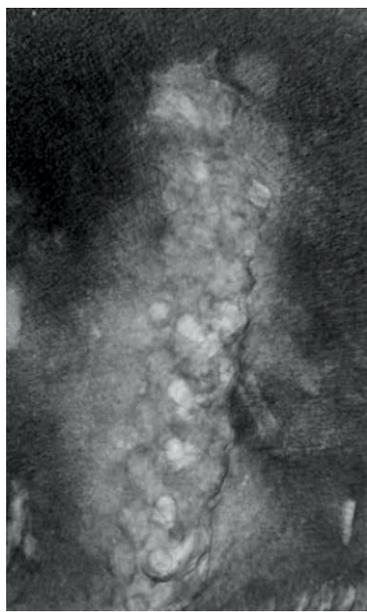




1 MM **1B**

1 MM **1a**

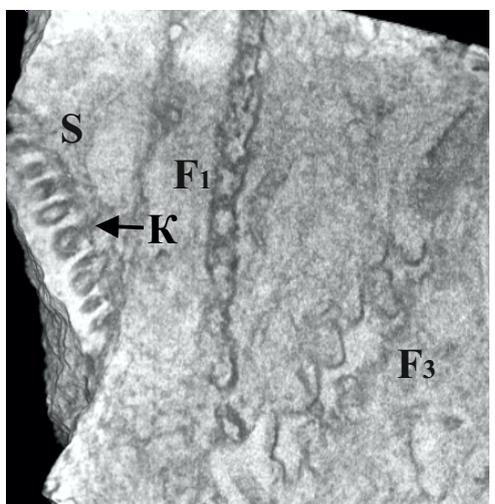
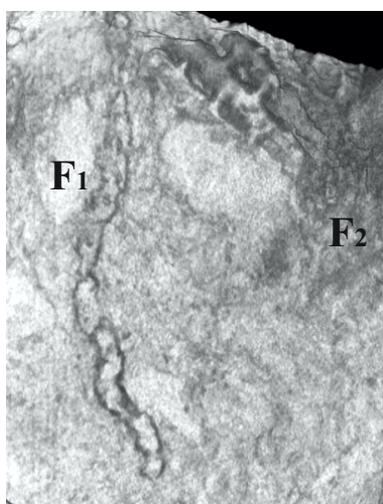
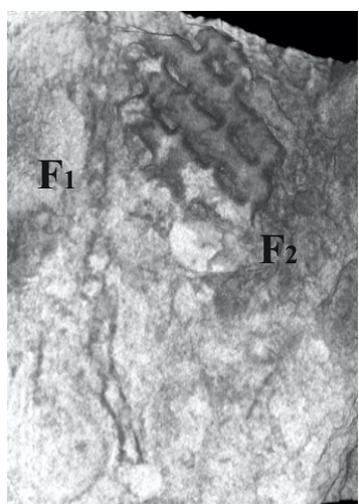
1 MM **1b**



1 MM **2a**

1 MM **2b**

1 MM **2B**



1 MM **3a**

1 MM **3b**

1 MM **3B**

## ОБЪЯСНЕНИЯ ФОТОТАБЛИЦ

## Т а б л и ц а I

Фиг. 1. *Sulcoretopora regularis* Tolokonnikova, 2015, голотип СибГИУ, № 12/13.1: 1а – тангенциальное сечение, 1б, 1в – поперечное сечение, 1г – продольное сечение; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 44, глубина 454,6 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус, слои с фораминиферами *Palaeospiroplectamina tchernyshinensis*–*Endothyra inflata*.

Фиг. 2. *Eridopora moravica* Tolokonnikova, Kalvoda et Kumpan, 2017, экз. Отделения геологических наук Масаракского университета, IGS-РК-0324: 2а – фрагмент инкрустирующей колонии; Моравский Карст, карьер Lesní lom; нижний карбон, турнейский ярус, известняк Upper Křtiny, конодонтовая зона *Siphonodella sulcata*; экз. Отделения геологических наук Масаракского университета, IGS-РК-0321: 2б – продольное сечение; Чехия, Моравский Карст, карьер Mokrá; нижний карбон, турнейский ярус, известняк Upper Křtiny, конодонтовая зона *Siphonodella quadruplicata*; голотип Отделения геологических наук Масаракского университета, IGS-РК-0309: 2в – тангенциальное сечение; Чехия, Моравский Карст, карьер Mokrá; нижний карбон, турнейский ярус, известняк Upper Křtiny, конодонтовая зона *Siphonodella quadruplicata*; экз. Отделения геологических наук Масаракского университета, IGS-РК-0313: 2г – тангенциальное сечение, демонстрирующее треугольные лунарии (Л); Чехия, Моравский Карст, карьер Mokrá; нижний карбон, турнейский ярус, известняк Upper Křtiny, конодонтовая зона *Siphonodella quadruplicata*.

Фиг. 3. *Fistulipora praetubulosa* Lu, 1999, экз. КузГПА, № 4/41.1: 3а – тангенциальное сечение, 3б – продольное сечение, 3в – поперечное сечение; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 767,5 м;

верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*-*Quasiendothyra communis*.

#### Т а б л и ц а II

Фиг. 1. *Velbertopora geometrica* Tolokonnikova, Ernst, Herbig, 2014, голотип Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-11): 1а – косое сечение, 1б – поперечное сечение, 1в – тангенциальное сечение; Рейнские горы, антеклиза Velbert, скважина Velbert 4, глубина 103,8–131,5 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, формация Velbert; экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-12): 1г – продольное сечение; Рейнские горы, антеклиза Velbert, скважина Velbert 4, глубина 103,8–131,5 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, формация Velbert.

Фиг. 2. *Cyclotrypa gigantea* Nekhoroshev, 1948, экз. НИТГУ, № 146/1.1: 2а – тангенциальное сечение, 2б – продольное сечение; Россия, Юго-Восточный Алтай, оз. Чейбеккель; верхний девон, фаменский ярус, чейбеккельская свита.

Фиг. 3. *Eofistulotrypa famennensis* Tolokonnikova, 2010, экз. КузГПА, № 4/18.2: 3а – продольное сечение, 3б – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Юргинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт, юргинская свита; голотип КузГПА, № 4/18.1: 3в – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Юргинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт, юргинская свита.

#### Т а б л и ц а III

Фиг. 1. *Cheilotrypa kurganica* Tolokonnikova, 2012, голотип КузГПА, № 4/39.1: 1а – тангенциальное сечение, 1б – продольное сечение, показывающее коленчато-изогнутую форму камеры автозооида, 1в – продольное сечение демонстрирующее диафрагмы, 1г – поперечное сечение веточки колонии с осью; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 728,8 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с

фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*-*Quasiendothyra communis*; экз. КузГПА, № 4/39.2: 1д – поперечное сечение с осевым зооцием; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 767,5 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*-*Quasiendothyra communis*.

Фиг. 2. *Rhombotrypella ancestralis* Nekhoroshev, 1977; экз. КузГПА, № 4/42.1: 2а – продольное сечение с неполными диафрагмами, 2б – косое тангенциальное сечение; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 767,5 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*-*Quasiendothyra communis*; экз. КузГПА, № 4/42.2: 2в – поперечное сечение; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 728,8 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*-*Quasiendothyra communis*.

Фиг. 3. *Atactotoechus cellatus* Tolokonnikova, 2010, голотип КузГПА, №4/19.1: 3а – продольное сечение, показывающее структуру стенок; 3б – продольное сечение; 3в – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, р. Томь, Юргинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт, юргинская свита.

#### Т а б л и ц а IV

Фиг. 1. *Atactotoechus vaulxensis* Ernst, Tolokonnikova et Poty, 2017, экз. Льежского университета, ULg. PA.Mil./1h: 1а – фрагменты ветвистых колоний *in situ*; экз. Льежского университета, ULg. PA.Mil./1f: 1б – поперечное сечение; голотип Льежского университета, ULg. PA.Mil./1c: 1в – продольное сечение, 1г – продольное сечение в области экзозоны с диафрагмами (Д), 1д – тангенциальное сечение, демонстрирующее акантостили (Ак), 1е – тангенциальное сечение, 1ж – тангенциальное сечение, демонстрирующее округло-многоугольные апертуры; Бельгия,

карьер Le Milieu около деревни Vaulx; нижний карбон, турнейский ярус, Ivorian подъярус, формация Tournai (Providence Mb.).

#### Т а б л и ц а V

Фиг. 1. *Leptotrypella rojarkovi* Orlovski, 1961, экз. КузГПА, № 4/20а: 1а – тангенциальное сечение, 1б – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, р. Томь, Юргинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт, юргинская свита.

Фиг. 2. *Ratingella cromfordensis* (Nekhoroshev, 1932), экз. Сенкенбергского музея, №SMF23.101: 2а – тангенциальное сечение, 2б – продольное сечение; Рейнские горы, антеклиза Velbert, разрез Ratingen-Cromford; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, формация Velbert; экз. Сенкенбергского музея, №SMF23.102: 2в – тангенциальное сечение с макрозооэциями (М); Рейнские горы, антеклиза Velbert, разрез Ratingen-Cromford; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, формация Velbert.

Фиг. 3. *Schulgina distincta* Tolokonnikova, 2007, экз. КузГПА, № 4/12.1: 3а – продольное сечение, 3б – тангенциальное сечение, 3в – продольное сечение, демонстрирующее четки (Ч), 3г – поперечное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, р. Иня, Абышевский разрез; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, топкинский горизонт.

#### Т а б л и ц а VI

Фиг. 1. *Crustopora aliena* Tolokonnikova, 2010, голотип КузГПА, № 4/13.1: 1а – продольное сечение, 1б – тангенциальное сечение, 1в – продольное сечение, показывающее эксилязооэции, 1г – тангенциальное сечение, демонстрирующее акантостили (Ак) и эксилязооэции (Экс), 1д – поперечное сечение; Россия, Горный Алтай, Кызылшинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, чейбеккельская свита.

Фиг. 2. *Crustopora elegans* Tolokonnikova, 2014, голотип СибГИУ, № 12/7: 2а – тангенциальное сечение, 2б – продольное; Курганская область РФ,

скважина Курган-Успенская 1, глубина 1865.0 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 3. *Leptotrypa crista* Troizkaya, 1975, экз. СибГИУ, № 12/6: 3а – продольное сечение, 3б – тангенциальное сечение; Курганская область РФ, скважина Курган-Успенская 1, глубина 1867,9 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 4. *Leptotrypa zadonskensis* Lavrent'eva, 1970, голотип ПИН, 2652/152: 4а – тангенциальное сечение, 4б – продольное сечение; Русская платформа, р. Дон, с. Воскресенка; верхний девон, фаменский ярус, задонский горизонт.

#### Т а б л и ц а VII

Фиг. 1. Инкрустирующая однослойная колония *Leptotrypa lipovkiensis* Tolokonnikova et Pakhnevich, 2019 на раковине брахиоподы *Cystospirifer archiachi* (Murchison, 1840), экз. СибГИУ, № 12/24.1; Россия, Липецкая обл., местонахождение у с. Липовка; верхний девон, фаменский ярус, задонский горизонт.

Фиг. 2. *Leptotrypa lipovkiensis* Tolokonnikova et Pakhnevich, 2019, голотип СибГИУ, № 12/24.2: 2а – продольное сечение инкрустирующей однослойной колонии, 2б – продольное сечение участка колонии, видны прямые и наклонные диафрагмы, 2в – тангенциальное сечение, видна макула (М), 2г – тангенциальное сечение, видны акантостили (Ак) и эксилязооэции (Экс); Россия, Липецкая обл., местонахождение у с. Липовка; верхний девон, фаменский ярус, задонский горизонт.

Фиг. 3. Колония *Anomalotoechus promiscuus* Lavrent'eva, 1974 с инкрустирующим основанием и отходящими от него прямыми ветвями на обломке створки раковины брахиоподы, экз. СибГИУ, № 12/15.1; Россия, Орловская обл., Горностаевский карьер, верхний девон, фаменский ярус, задонский горизонт, слой 9.

Фиг. 4. *Anomalotoechus promiscuus* Lavrent'eva, 1974, экз. СибГИУ, № 12/15.2, продольное сечение массивной колонии; Россия, Орловская обл., Горностаевский карьер, верхний девон, фаменский ярус, задонский горизонт, слой 9.

Фиг. 5. *Anomalotoechus promiscuus* Lavrent'eva, 1974, экз. СибГИУ, № 12/15.3: 5а – продольное сечение инкрустирующей колонии, 5б – тангенциальное сечение, видны акантостили (Ак) и эксилязооэциии (Экс); Россия, Орловская обл., Горностаевский карьер, верхний девон, фаменский ярус, задонский горизонт, слой 9.

#### Т а б л и ц а VIII

Фиг. 1. *Eostenopora carbonica* Tolokonnikova, 2014, голотип СибГИУ, № 12/8: 1а – продольное сечение, 1б – тангенциальное сечение; Курганская область РФ, скважина Курган-Успенская 1, глубина 1865,0 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 2. *Tabuliporella nakhichevanica* Tolokonnikova, 2016, голотип ПИН, № 1613/674: 2а – тангенциальное сечение, 2б – продольное сечение, 2в – поперечное сечение; Нахичевань (Азербайджан), разрез №11, слой 24; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус, местная брахиоподовая зона *baiani-burlingtonensis*; экз. ПИН, № 1613/719-3: 2г – продольное сечение с гемифрагмами (Г); Нахичевань (Азербайджан), разрез №11, слой 22; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус, местная брахиоподовая зона *tornacensis-michelini*.

Фиг. 3. *Eridocampylus striatum* Tolokonnikova, 2006, голотип КузГПА, № 4/6.1: 3а – продольное сечение; экз. КузГПА, №4/6.3: 3б – тангенциальное сечение, 3в – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Невский разрез, пачка 5; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт.

Фиг. 4. *Tabulipora corticosa* Nekhoroshev, 1956, экз. КузГПА, 4/50: 4а – продольное сечение, 4б – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий

бассейн, разрез Прокопьевский-2; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт.

Фиг. 5. *Dyscritella ornata* Tolokonnikova, Ernst et Poty, 2015, голотип Льежского университета, ULg 6-2b: 5a – тангенциальное сечение, 5б – продольное сечение; экз. Льежского университета, ULg 6-2i: 5в – продольное сечение; Бельгия, карьер Nutons; нижний карбон, турнейский ярус, Nastarian подъярус, формация Yvoir (Hun часть).

#### Т а б л и ц а IX

Фиг. 1. *Dyscritella perforata* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015, голотип Льежского университета, ULg PDS-72a: 1a – продольное сечение, 1б – тангенциальное сечение; экз. Льежского университета, ULg PDS-72d: 1в – продольное сечение, 1г – продольное сечение; Бельгия, Динантский синклиорий, разрез Pont-de-Scau, слой 72; верхний девон, фаменский ярус, формация Comblain-au-Pont.

Фиг. 2. *Cyphotrypa explorata* Troizkaya, 1968, экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-29): 2a – продольное сечение, 2б – продольное сечение, демонстрирующее диафрагму (Д) и слоистую структуру стенок; 2в – тангенциальное сечение отражающее редкие эксилязооции (Экс), 2г – тангенциальное сечение, демонстрирующее форму апертуры и акантостили (Ак); Рейнские горы, антеклиза Velbert, скважина Velbert 4, глубина 103,8–131,5 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, формация Velbert.

#### Т а б л и ц а X

Фиг. 1. *Triznotrypa uvatica* Tolokonnikova, 2014, голотип СибГИУ, № 12/1: 1a – продольное сечение, демонстрирующее коленчато-изогнутые автозооции, мезотеку (Мез), 1б – поперечное сечение, 1в – тангенциальное сечение, демонстрирующее обильные капилляры (К); Курганская область РФ, скважина Курган-Успенская 1, глубина 1867,9 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 2. *Triznotrypa ramosa* (Balakin, 1975), экз. СибГИУ, № 12/2: 2а – тангенциальное сечение, демонстрирующее акантостили (Ак), 2б – продольное сечение, 2в – поперечное сечение; Курганская область РФ, скважина Курган-Успенская 1, глубина 1080,1–1098,8 м; нижний карбон, нерасчлененные верхнетурнейский-нижневизейский подъярусы.

Фиг. 3. *Triznotrypa tenuilignata* (Trizna, 1958), экз. СибГИУ, № 12/3: 3а – тангенциальное сечение, 3б – продольное сечение; Курганская область РФ, скважина Курган-Успенская 1, глубина 1860,0–1865,8 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 4. *Eridotrypella stellata* Tolokonnikova, 2007, голотип КузГПА, №4/11; 4а – тангенциальное сечение, 4б – тангенциальное сечение, демонстрирующее эксилязооэциии (Экс) и акантостили (Ак), 4в – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Абышевский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт.

#### Т а б л и ц а XI

Фиг. 1. *Eridotrypella danzikensis* Tolokonnikova, 2015, голотип ПИН, №1613/800: 1а – продольное сечение, 1б – поперечное сечение, 1в – тангенциальное сечение, отражающее многоугольно-округлую форму апертур; Нахичевань (Азербайджан), разрез №36, слой 1092; верхний девон, фаменский ярус, нижнефаменский подъярус, местная брахиоподовая зона *Mesoplica meisteri*.

Фиг. 2. *Nikiforopora arpanensis* Tolokonnikova, 2016, голотип ПИН, № 1613/789-1: 2а – поперечное сечение, 2б – продольное сечение, отражающее гемифрагмы, 2в – продольное сечение, 2г – тангенциальное сечение; Нахичевань (Азербайджан), разрез №11, слой 24; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус, местная брахиоподовая зона *baiani-burlingtonensis*.

Фиг. 3 *Nikiforopora jurgensis* Tolokonnikova, 2010, голотип КузГПА, №4/21.1: 3а – поперечное сечение, 3б – продольное сечение; экз. КузГПА, №

4/21.2: 3в – тангенциальное сечение; экз. КузГПА, 4/21.3: 3г – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Юргинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт, юргинская свита.

#### Т а б л и ц а XII

Фиг. 1. *Minussina incrustata* Tolokonnikova, 2007, голотип КузГПА, №4/9.1: 1а – продольное сечение, 1б – поперечное сечение, отражающее самообрастание ветвистой колонии, 1в – тангенциальное сечение, демонстрирующее мезозооэции (Me), 1г – продольное сечение, демонстрирующее косопластинчатую структуру стенок и частые диафрагмы; Россия, Кузнецкий бассейн, Яя-Петропавловский разрез; верхний девон, фаменский ярус, косоутесовский горизонт.

Фиг. 2. *Petalotrypa myunkhbalaensis* Tolokonnikova, 2015, голотип ПИН, № 1613/848: 2а – тангенциальное сечение, 2б – продольное сечение; Нахичевань (Азербайджан), разрез №5, слои 2–4; верхний девон, фаменский ярус, нижнефаменский подъярус, местная брахиоподовая зона *Mesoplica meisteri*.

Фиг. 3. *Petalotrypa proprius* (Tolokonnikova, 2006), голотип КузГПА, №4/5.1: 3а – продольное сечение, 3б – поперечное сечение; 3в – тангенциальное сечение, 3г – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Невский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт.

#### Т а б л и ц а XIII

Фиг. 1. *Coelotubulipora euspinusa* Yang, Hu et Xia, 1988, экз. КузГПА, №4а/10.1; 1а – тангенциальное сечение, 1б – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Абышевский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт.

Фиг. 2. *Pseudobatostomella parva* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015, голотип Льежского университета, ULg PDS-72с: 2а – тангенциальное сечение, 2б – тангенциальное сечение, 2в – продольное сечение, 2г –

продольное сечение; экз. Льежского университета, ULg PDS-72g: 2д – продольное сечение, 2е – поперечное сечение; Бельгия, Динантский синклиорий, разрез Pont-de-Scau, слой 72; верхний девон, фаменский ярус, формация Comblain-au-Pont.

Фиг. 3. *Pseudobatostomella cf. minima* (Nekhoroshev, 1956), экз. ПИН, 1613/781: 3а – тангенциальное сечение, 3б – продольное сечение, 3в – поперечное сечение; Армения, разрез №27; нижний карбон, турнейский ярус, нижнетурнейский подъярус, низы геранкаласинской свиты.

#### Т а б л и ц а XIV

Фиг. 1. *Leioclema numerosum* Morozova, 1961, экз. КузГПА, № 4а/2.1: 1а – тангенциальное сечение, 1б – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Косой Утес; верхний девон, фаменский ярус, косоутесовский горизонт.

Фиг. 2. *Leioclema ivanovae* Morozova, 1961, экз. КузГПА, №4а/5.1; 2а – тангенциальное сечение, 2б – продольное сечение, 2в – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Абышевский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт.

Фиг. 3. *Leioclema ramosa* Nekhoroshev, 1948, экз. КузГПА, №4а/6.1; 3а – тангенциальное сечение, 3б – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Невский; верхний девон, фаменский ярус, митихинский горизонт.

Фиг. 4. *Monotrypa carbonica* Tschichatschev in Nekhoroshev, 1956; экз. КузГПА №4/11а.1: 4а – продольное сечение, 4б – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Топкинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт.

#### Т а б л и ц а XV

Фиг. 1. *Streblotrypa (Streblascopora) devonica* (Tolokonnikova, 2012), голотип КузГПА, № 4/40.1: 1а – тангенциальное сечение, 1б – продольное сечение, 1в – поперечное сечение; Курганская область РФ, скважина

Восточно-Курганская 49, глубина 767,5 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*-*Quasiendothyra communis*.

Фиг. 2. *Megacanthopora glubokaensis* Tolokonnikova, 2012, голотип. КузГПА, № 4/29.1; 2а – продольное сечение; экз. КузГПА, № 4/29.4: 2б – тангенциальное сечение; экз. КузГПА, № 4/29.2: 2в – продольное сечение; экз. КузГПА, № 4/29.3: 2г – поперечное сечение; Кузнецкий бассейн, карьер около с. Глубокое; верхний девон, фаменский ярус, митихинский горизонт.

Фиг. 3. *Mysticella sarcosantha* Gorjunova, 2007, экз. ПИН, №1613/695: 3а – продольное сечение, 3б – поперечное сечение, 3в, 3г – тангенциальное сечение; Армения, южный склон г. Бирали-Кузей; верхний девон, фаменский ярус, шамамидзорская свита, местная брахиоподовая зона *ghorensis*-*ramiricus*.

#### Т а б л и ц а XVI

Фиг. 1. *Klaucena (Spira) gracilis* Tolokonnikova, 2010. Голотип КузГПА, № 4/24.1: 1а – продольное сечение, 1б – тангенциальное сечение; экз. КузГПА, № 4/24.2: 1в – поперечное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Юргинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт, юргинская свита.

Фиг. 2. *Klaucena (Klaucena) lalolamina* Yang, Hu et Xia, 1988, экз. КузГПА, № 4/25.1: 2а – продольное сечение, демонстрирующее гемисепты (Г), 2б – поперечное сечение, 2в – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Юргинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт, юргинская свита.

Фиг. 3. *Mediaporra elegans* Tolokonnikova, 2010, Голотип КузГПА, № 4/26.1: 3а – тангенциальное сечение, 3б – поперечное сечение; экз. КузГПА, №4/26.2: 3в – продольное сечение, 3г – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Юргинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, подонинский горизонт, юргинская свита.

## Т а б л и ц а XVII

Фиг. 1. *Rhenishella hirsuta* Tolokonnikova, Ernst et Herbig, 2014, голотип Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-31a): 1а – тангенциально-продольное сечение дихотомирующей веточки; 1б – продольное сечение, отражающее гемисепты (стрелки); Рейнские горы, антеклиза Velbert, скважина Velbert 4, глубина 100,0–125,0 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, формация Velbert; экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-8): 1в – неправильное продольное сечение; Рейнские горы, антеклиза Velbert, скважина Velbert 4, глубина 100,0–125,0 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, формация Velbert; экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-26): 1г – тангенциальное сечение, 1д – тангенциальное сечение, отражающее овальные апертуры и акантостили (Ак); Рейнские горы, антеклиза Velbert, скважина Velbert 4, глубина 100,0–125,0 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, формация Velbert.

Фиг. 2. *Orthopora tomensis* Tolokonnikova, 2007; голотип КузГПА, №4/10.1: 2а – продольное сечение, 2б – тангенциальное сечение, 2в – тангенциальное сечение; экз. КузГПА, №4/10.4: 2г – продольное сечение, демонстрирующее верхнюю гемисепту (Г), 2д – поперечное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Косой Утес; верхний девон, фаменский ярус, косоутесовский горизонт.

## Т а б л и ц а XVIII

Фиг. 1. *Nikiforovella dinantia* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015, голотип Льежского университета, ULg PDS 95 (19.5–25): 1а – тангенциальное сечение, демонстрирующее метазооэции (Мет) и акантостили (Ак), 1б – продольное сечение, 1в – поперечное сечение; Бельгия, Динантский синклиорий, разрез Pont-de-Scau, слой 95; верхний девон, фаменский ярус, формация Comblain-au-Pont.

Фиг. 2. *Nikiforovella cavernosa* (Nekhoroshev, 1932), экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-13b): 2а – тангенциальное сечение, демонстрирующее метазооэциии (Мет) и акантостили (Ак); экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-4): 2б – продольное сечение; экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-13): 2в – поперечное сечение; Германия, Рейнские горы, скважина Velbert, глубина 103,8–131,5 м; верхний девон, фаменский ярус, формация Velbert.

Фиг. 3. *Nikiforovella gracilis* Ernst, Herbig, 2010, голотип Геологического института Кельнского университета, GIK 2269: 3а – тангенциальное сечение; экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2267: 3б – продольное сечение, 3в – поперечное сечение; Германия, Рейнские горы, антеклиза Velbert; верхний девон, фаменский ярус, формация Velbert.

#### Т а б л и ц а XIX

Фиг. 1. *Nikiforovella bytchokensis* Trizna, 1958; экз. КузГПА, № 4а/9.1: 1а – продольное сечение, 1б – тангенциальное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Абышевский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт.

Фиг. 2. *Nikiforovella tobolensis* Tolokonnikova, 2015, голотип СибГИУ, № 12/11.1: 2а – тангенциальное сечение, 2б – поперечное сечение, 2в – продольное сечение; Россия, Курганская область, скважина Курган-Успенская 1; глубина 1865,8–1869,3 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 3. *Nikiforovella multipitata* Trizna, 1958, экз. КузГПА, 4/30.1: 3а – тангенциальное сечение, 3б – продольное сечение; Курганская область РФ, скважина Курган-Успенская 1, глубина 1080,1–1098,8 м; нижний карбон, нерасчлененные турнейско-визейские отложения.

Фиг. 4. *Nikiforovella ulbensis* Nekhoroshev, 1956, экз. СибГИУ, № 12/14.1: 4а – тангенциальное сечение, 4б – продольное сечение; Курганская

область РФ, скважина Восточно-Курганская 44, глубина 460,0–466,3 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

#### Т а б л и ц а XX

Фиг. 1. *Intrapora kasakhstanica* Nekhoroshev, 1960, экз. КузГПА, № 4/43.1: 1а – тангенциальное сечение, 1б – поперечное сечение с диафрагмами в метазооecиях в центральной части колонии, 1в – продольное сечение, 1г – поперечное сечение на краю колонии; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 728,8 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*-*Quasiendothyra communis*.

Фиг. 2. *Rhombopora floriformis* Trizna, 1958, экз. КузГПА, № 4/49: 2а – тангенциальное сечение, 2б – продольное сечение; Россия, Кузнецкий бассейн, Костенковский разрез; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт.

Фиг. 3. *Pseudonematorpora sibirica* Tolokonnikova, 2012, голотип КузГПА, № 4/27.1: 3а – продольное сечение, 3б – тангенциальное сечение; экз. КузГПА, №4/27.3: 3в – поперечное сечение; экз. КузГПА, №4/27.2: 3г – тангенциальное сечение; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 44, глубина 454,0–460,0 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

#### Т а б л и ц а XXI

Фиг. 1. *Primorella variata* Tolokonnikova, 2015, голотип СибГИУ, № 12/12.1: 1а – продольное сечение, демонстрирующее диафрагму, 1б – тангенциальное сечение, 1в – поперечное сечение; экз. СибГИУ, № 12/12.2: 1г – продольное сечение; Курганская область РФ, скважина Курган-Успенская 1, глубина 1860,0–1869,3 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 2. *Nikiforovastylus ourthensis* Tolokonnikova, Ernst, Poty et Mottequin, 2015, голотип Льежского университета, ULg PDS-72i: 2а –

продольное сечение дихотомирующей веточки, 2б – продольное сечение, 2в – тангенциальное сечение, 2г – продольное сечение, 2д – тангенциальное сечение, демонстрирующее метазооэци (Мет) и актинотостили (Акт); экз. Льежского университета, ULg PDS-72b: 2е – продольное сечение; Бельгия, Динантский синклиорий, разрез Pont-de-Scau, слой 72; верхний девон, фаменский ярус, формация Comblain-au-Pont.

#### Т а б л и ц а XXII

Фиг. 1. *Saffordotaxis spinigerus* Tolokonnikova, Ernst et Poty, 2015, голотип Льежского университета, ULg 4-1b-1: 1а – продольное сечение, 1б – продольное сечение, 1в – тангенциальное сечение, демонстрирующее актинотостили (Акт); экз. Льежского университета, ULg 4-3a-6: 1г – тангенциальное сечение; экз. Льежского университета, ULg 4-3a-7: 1д – тангенциальное сечение; Бельгия, карьер Les Ornaïs; нижний карбон, турнейский ярус, Nastarian подъярус, формация Yvoir (Hun часть).

Фиг. 2. *Paranicklesopora ornaisa* Tolokonnikova, Ernst et Poty, 2015, голотип Льежского университета, ULg 4-3d-2: 2а – тангенциально-продольное сечение веточки, 2б – тангенциальное сечение, демонстрирующее акантостили и пауростили, 2в – поперечное сечение; экз. Льежского университета, ULg 4-3a-3: 2г – поперечное сечение ULg4-3a-3. Бельгия, Динантский синклиорий, карьер Les Ornaïs; нижний карбон, турнейский ярус, Nastarian подъярус, формация Yvoir (Hun часть).

#### Т а б л и ц а XXIII

Фиг. 1. *Minilya triangularis* (Nekhoroshev, 1956), экз. КузГПА, 4/32.1: 1а – тангенциальное сечение, 1б – поперечное сечение, 1в – тангенциальное сечение; Курганская область РФ, скважина Курган-Успенская 1, глубина 1080,1–1098,8 м; нижний карбон, нерасчлененные отложения турнейско-визейского ярусов.

Фиг. 2. *Rectifenestella cesteriensiformis* (Nekhoroshev, 1956), экз. КузГПА, № 4/33.1: 2а – поперечное сечение, 2б – тангенциальное сечение;

Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 44, глубина 497,0–506,4 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 3. *Spinofenestella undulata* Troizkaya, 1975, экз. КузГПА, № 4/46.1: 3а – тангенциальное сечение, 3б – тангенциальное сечение; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 767,5 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*–*Quasiendothyra communis*.

Фиг. 4. *Spinofenestella ischimica* (Troizkaya, 1968); экз. КузГПА, № 4/45.1: тангенциальное сечение; Курганская область РФ, скважина Восточно-Курганская 49, глубина 728,8 м; верхний девон, фаменский ярус, верхнефаменский подъярус, слои с фораминиферами *Quasiendothyra kobeitusana*–*Quasiendothyra communis*.

#### Т а б л и ц а XXIV

Фиг. 1. *Rectifenestella kadrlyiensis* Tolokonnikova, 2015; голотип ПИН, № 1613/464: 1а – тангенциальное сечение, демонстрирующее килевые бугорки (Кб), 1б – тангенциальное сечение, демонстрирующее обильные капилляры (Кап); Армения, разрез № 7, слой ба; верхний девон, фаменский ярус, аршакиахбюрская свита, местная брахиоподовая зона *Sphenospira julii*–*Spinocarinfera nigra*.

Фиг. 2. *Rectifenestella famenniensis* Tolokonnikova, 2015.; голотип ПИН, № 1613/792: 2а – поперечное сечение, 2б – тангенциальное сечение; Нахичевань (Азербайджан), разрез № 11, слой 1; верхний девон, фаменский ярус, шамамидзорская свита, местная брахиоподовая зона *Euchondrospirifer ghorensis*–*Cyrtospirifer pamiricus*.

Фиг. 3. *Rectifenestella rudis* (Ulrich, 1890), экз Льежского университета, ULg 6-2e: 3а – тангенциальное сечение; экз. Льежского университета, ULg 6-2a: 3б – тангенциальное сечение, демонстрирующее бугорки вокруг апертуры (Б); Бельгия, Динантский синклиорий, карьер Nutons; нижний карбон, турнейский ярус, Hastarian подъярус, формация Yvoir (Hun часть).

Фиг. 4. *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958), экз. КузГПА, № 4а/11.1: 4а – тангенциальное сечение, отражающее высокий киль, 4б – поперечное сечение, демонстрирующее структуру стенок и киль; Россия, Кузнецкий бассейн, Абышевский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт, брахиоподовая зона *Sphenospira julii*.

#### Т а б л и ц а XXV

Фиг. 1. *Spinofenestella abyschevoensis* (Trizna, 1958), экз. ПИН, № 1613/412: 1а – тангенциальное сечение, 1б – тангенциальное сечение, 1в – поперечное сечение; Нахичевань, Геранкаласинский разрез; верхний девон, фаменский ярус, аршакиахбюрская свита, местная брахиоподовая зона *julii-nigra*.

Фиг. 2. *Polyporella obscura* (Trizna, 1958), экз. ПИН, № 1613/778: 2а – тангенциальное сечение; 2б – поперечное сечение, 2в – поперечное сечение, 2г – тангенциальное сечение; Нахичевань (Азербайджан), Геранкаласинский разрез; нижний карбон, турнейский ярус, верхи геранкаласинской свиты, местная брахиоподовая зона *tornacensis-michelini*.

Фиг. 3. *Rectifenestella bukhtarmensis* (Nekhoroshev, 1956), экз. ПИН, № 1613/722: 3 – тангенциальное сечение; Нахичевань (Азербайджан), Геранкаласинский разрез; нижний карбон, турнейский ярус, верхи геранкаласинской свиты, *tornacensis-michelini*.

#### Т а б л и ц а XXVI

Фиг. 1. *Primorella zhankurganica* sp. nov., экз. СибГИУ, №12/23.1: 1а – тангенциальный срез колонии, полученный методом рентгеновской компьютерной микротомографии; дополнительно косые продольные срезы *Fenestellidae* sp. ind. (F<sub>1</sub>–F<sub>3</sub>); 1б – продольный срез, показывающий срединную ось (Co) и утолщение стенок в экзозоне; дополнительно косые продольные срезы *Fenestellidae* sp. ind. (F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>); 1в – продольный срез ветвящегося участка колонии; Казахстан, разрез Жанакуртан; нижний карбон, турнейский ярус, оргалысайская свита.

Фиг. 2. *Cheilotrypa* sp., экз. СибГИУ, №12/23.1: 2а – тангенциальный срез; 2б – продольный срез, демонстрирующий срединную ось (Co), 2в – тангенциально-продольный срез; Казахстан, разрез Жанакурган; нижний карбон, турнейский ярус, оргалысайская свита.

Фиг. 3. Мшанки отряда *Fenestrata*, экз. СибГИУ, №12/22: 3а, 3б – косые срезы колоний *Fenestellidae* sp. ind. (F<sub>1</sub>–F<sub>2</sub>), 3в – косые срезы колоний *Fenestellidae* sp. ind. (F<sub>1</sub>, F<sub>3</sub>); Казахстан, разрез Жанакурган; нижний карбон, турнейский ярус, оргалысайская свита.