

На правах рукописи



ТОЛОКОННИКОВА Зоя Алексеевна

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

1.6.2. Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

Краснодар – 2022

Работа выполнена на кафедре нефтяной геологии, гидрогеологии и геотехники ФГБОУ ВО «Кубанский государственный университет»

Официальные оппоненты:

Безносова Татьяна Михайловна,

доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории стратиграфии, Институт геологии Коми НЦ УрО РАН имени Н.П. Юшкина;

Кулагина Елена Ивановна,

доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник лаборатории геотектоники и региональной геологии, Институт геологии УФИЦ РАН;

Рожнов Сергей Владимирович,

доктор биологических наук, академик РАН, заведующий лабораторией высших беспозвоночных, Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН

Ведущая организация:

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского»

Защита состоится 12 апреля 2023 г. в 14 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета 24.1.019.01, созданного на базе ФГБУН Геологический институт Российской академии наук, в конференц-зале.

Отзыв в двух экземплярах, оформленный в соответствии с требованиями ВАК, просим направлять по адресу:

119017, г. Москва, Пыжевский пер., д. 7, стр. 1, ГИН РАН, тел. (495) 953-18-19, факс (495) 951-04-43, e-mail: fillita@yahoo.com

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИГЕМ РАН, Москва, Старомонетный переулок, д. 35 и на официальном сайте ГИН РАН: <http://ginras.ru/struct/>

Автореферат разослан декабря 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
к. г.-м. н.



Филимонова
Татьяна
Валериевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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. 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. Трудami крупнейших бризоологов (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 микротомографией – с 2010-х гг. Значимость мшанок для биоистратиграфии, биогеографии освещена в единичных работах В.П. Нехорошева, Л.И. Попеко, Дж. Росс, К.С. Янга. 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 факторов, 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 шкал (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: LI, LII, LIV сессиях Всероссийского палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2006, 2007, 2008), III Сибирской международной конференции молодых ученых по наукам о Земле (Новосибирск, 2006), I 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), I 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 и/или 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

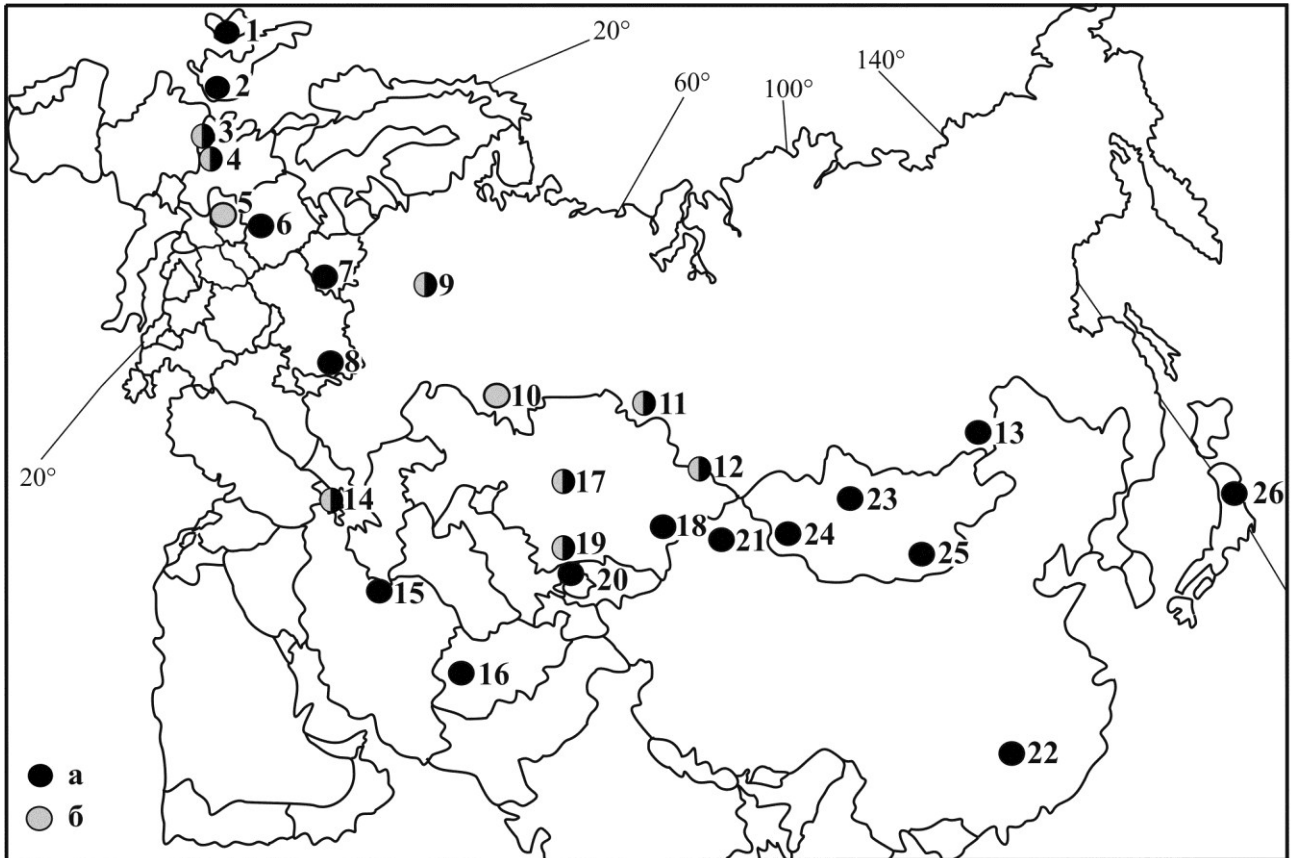


Рисунок 1 – География местонахождений фаменско-турнейских мшанок на территории Евразии, изученных предыдущими исследователями (а) и соискателем (б). Обозначения: 1 – Ирландия, 2 – Великобритания, 3 – Бельгия (Намуро-Динантский бассейн), 4 – Германия (Рейнские горы), 5 – Чехия (Богемский массив, Моравский Карст), 6 – Польша (Свентокшиские горы), 7 – Беларусь (Припятский прогиб), 8 – Украина (Днепровско-Донецкий бассейн), 9–13 Россия (9 – Центральное Девонское Поле (ЦДП) 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

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. Kumran) (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. Проанализированы и использованы результаты определений основных групп фауны (конодонт, 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 (распространение видов; география родов; фототаблицы). 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. Гутаку (СибГИУ, Новокузнецк). Слова признательности за приобщение к миру мшанок адресованы О.П. Мезенцевой (СибГИУ, Новокузнецк), 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, Н.А. Кучевой и 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. Родине (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, ЦНИГР музея 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. Родине (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. Потти (E. Poty) (Льежский университет, Льеж), Б. Моттеквиу

(В. Mottequin) (Королевский Бельгийский институт естественных наук, Брюссель), Х.-Г. Хербигу (Н.-Г. 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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** отражены данные об актуальности, степени достоверности и апробации результатов, цели и задачах работы, фактическом материале, методах исследования, научной новизне и значимости работы, личном вкладе автора и практическом значении; сформулированы основные защищаемые положения.

Глава 1. История изучения мшанок из пограничных отложений девона-карбона

1.1. История исследования фаменско-турнейских мшанок

В начале работы рассмотрена хронология изменения представлений о фаменско-турнейских мшанках на протяжении трех периодов: начала XIX–первой половины XX века, 50–90-х годов XX века и начала XXI века–ныне. Закономерное увеличение систематического разнообразия, расширение географии местонахождений обусловлено совершенствованием методов изучения, необходимостью картирования и расчленения пограничных отложений девона-карбона. Приведен анализ использования мшанок

как объекта исследования в биостратиграфии, эволюционной биологии, палеобиогеографии и палеоэкологии.

1.2. Исторический аспект проведения границы девона-карбона

На основе анализа литературных данных во втором разделе главы описаны причины неоднократного изменения положения нижней границы каменноугольной системы, объема и статуса последнего подъяруса фаменского яруса девонской системы (Струния в Арденно-Рейнском бассейне) с момента его выделения до настоящего времени. Приведена последовательность трансформации данных о Хангенбергском кризисе на границе девона-карбона и его биологическом значении.

Глава 2. Динамика разнообразия мшанок в течение позднего девона-раннего карбона

2.1. Фактическая и методологическая основы анализа родового разнообразия мшанок

Фактической основой для анализа динамики богатства мшанок, сосредоточенных в фаменско-турнейских отложениях Евразии, послужил оригинальный перечень по таксономии, стратиграфическому и географическому распространению 638 видов мшанок из 130 родов, 41 семейства, четырех отрядов (Приложение 1 в диссертации) [Tolokonnikova, Ernst, 2021]. В диссертационной работе принята компилированная система типа Bryozoa, основанная на фундаментальных трудах Г.Г. Астровой, Р.В. Горюновой, И.П. Морозовой, Р. Бордмана и многочисленных работах А. Эрнста. География 40 местонахождений, из которых соискателем монографически или с коллегами описаны фаменско-турнейские мшанки, охватывает территории семи государств.

Для оценки динамики разнообразия мшанок во времени и темпов эволюционных преобразований использовалась методика А.С. Алексеева, аналогичная измерениям биоразнообразия брахиопод Д.А. Харпером, трилобитов Р. Леросеем-Аубрилом и фораминифер М. Аретцом. Изменения в появлении, исчезновении, разнообразии мшанок рассчитаны для родов и отрядов с точностью до подъяруса (конодонтowych биозон). Построены кривые существовавших,

появившихся и исчезнувших родов мшанок, скоростей появления и исчезновения родов (Рисунок 2), а также гистограммы соотношения появления/вымирания мшанок по отрядам (Рисунок 3) [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).

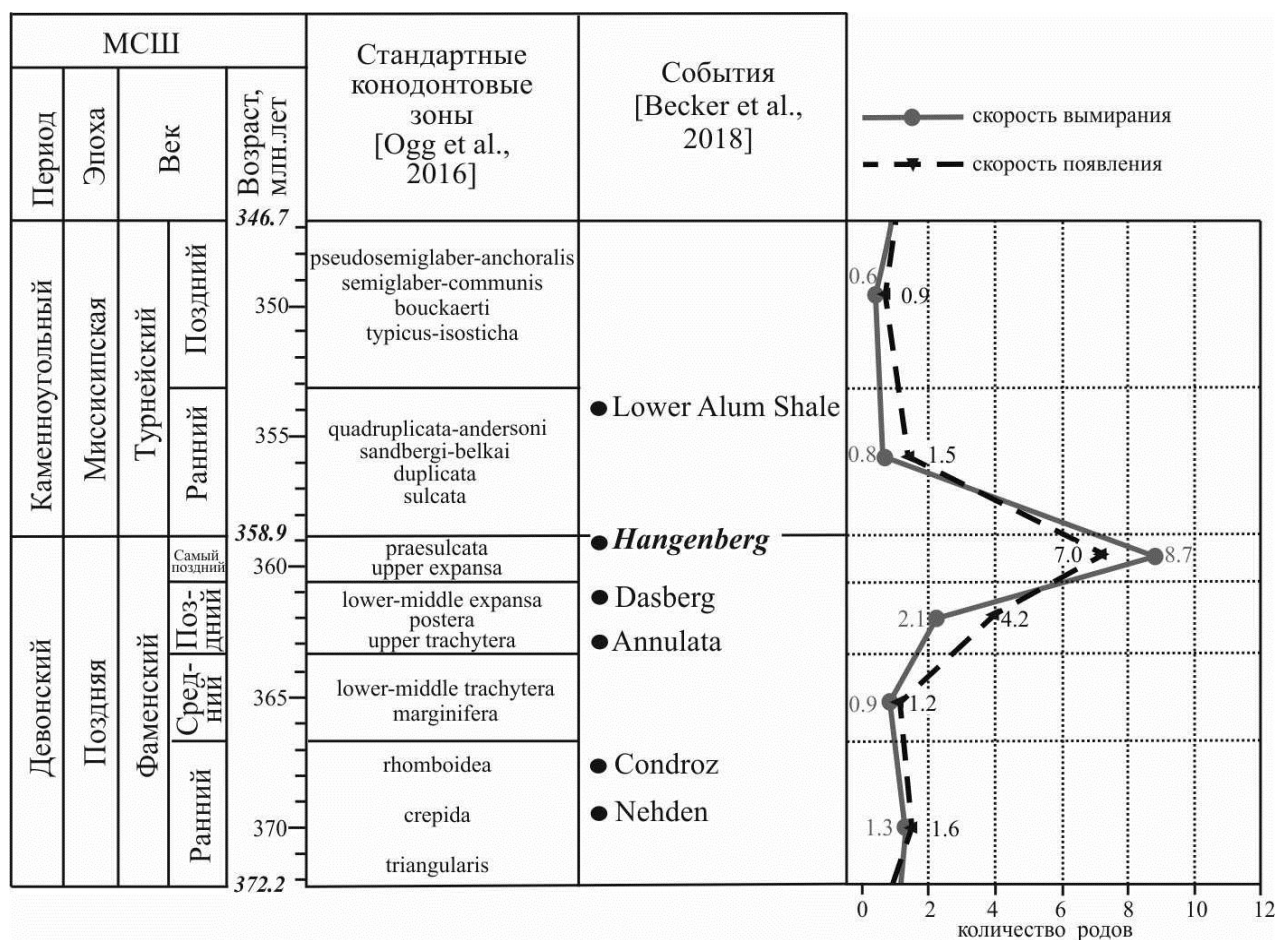


Рисунок 2 – Изменение скоростей появления и вымирания родов мшанок в фамене-турне (значения – количество родов/ 1 млн. лет)

2.2. Динамика родового разнообразия мшанок в фамене-турне

На протяжении раннего фамена (продолжительность 5,5 млн. лет, конодонтовые зоны triangularis-rhomboidea) существовало 88 родов мшанок, девять появилось и восемь вымерло. Скорости появления и вымирания родов характеризовались практически одинаковыми значениями (1,6 и 1,3 рода/млн. лет соответственно)

(Рисунок 2). 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 %), отличавшиеся самыми высокими темпами эволюционных изменений (Рисунок 3).

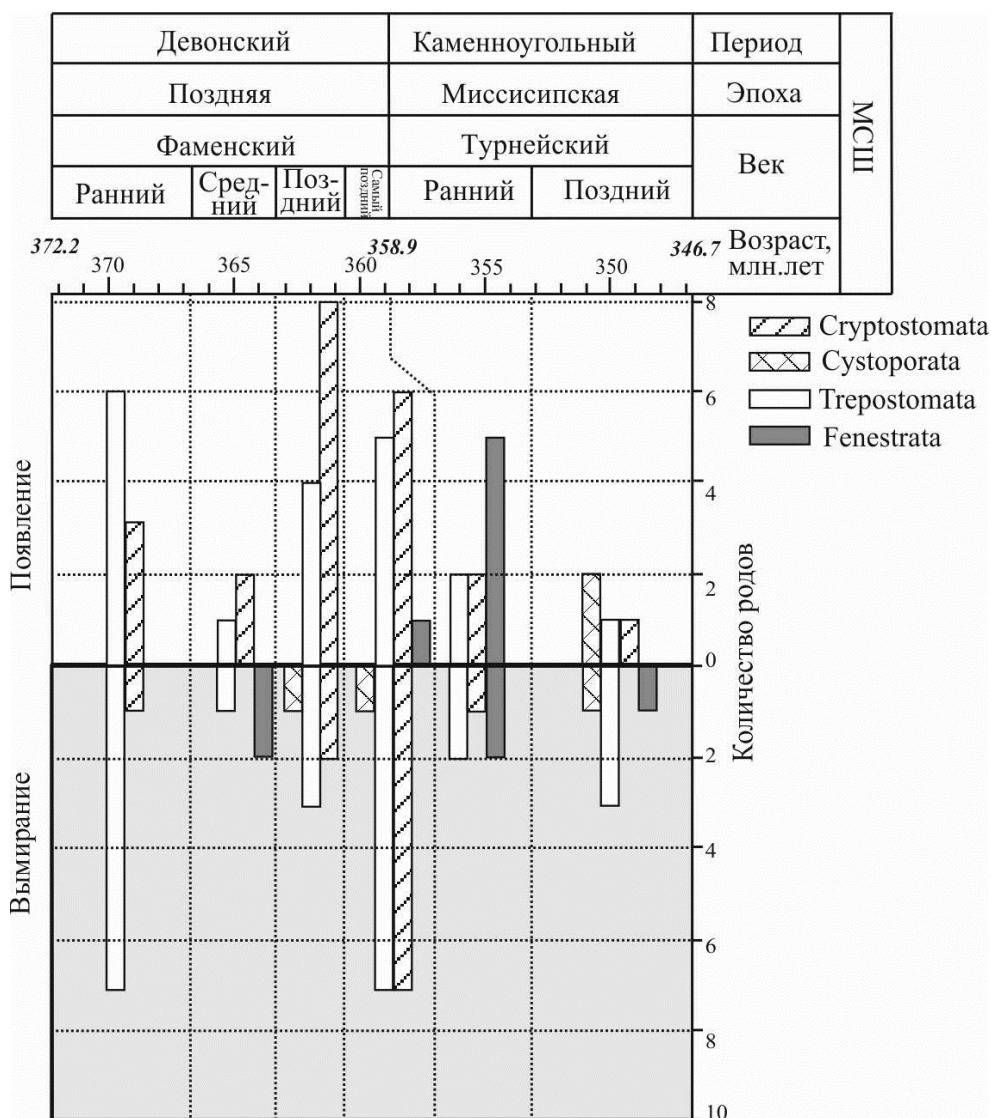


Рисунок 3 – Гистограмма появления и вымирания родов мшанок по отрядам в фамене-турне

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. Скорости появления и вымирания родов уменьшились до 1,2 и 0,9

родов/млн. лет соответственно (Рисунок 2). Изменение таксономического разнообразия затронуло три отряда (Рисунок 3). Вероятными причинами уменьшения разнообразия морской фауны в первой половине среднего фамена были глобальная регрессия и усиление тектонической активности на планете. Вторая половина среднего фамена отмечена глобальной трансгрессией и восстановлением утраченных связей между морскими акваториями.

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. Менее чем за три млн. лет возникло 12 родов, а вымерло шесть (Рисунок 2). 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 рода/млн. лет в среднем фамене). Эволюционные изменения происходили в отрядах *Trepodomata*, *Cystoporata* и *Cryptostomata*, наиболее интенсивно среди криптостоматных мшанок, составлявших 28 % от общего разнообразия (Рисунок 3).

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. Существовал 101 род мшанок, при этом появилось 12 и вымерло 15 родов (Рисунок 3). Скорость появления по сравнению с концом фамена возросла почти в два раза, увеличившись с 4,3 до 7,0 родов/млн. лет (Рисунок 2). 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, очевидно связанные с разнородными геологическими и биологическими процессами, происходящими в конце девонского периода на Земле.

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. 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 3). Скорость вымирания родов

повторно достигает наименьших значений для фамена-турне и составляет 0,8 родов/млн. лет (Рисунок 2). Темпы изменения родового разнообразия по сравнению с поздним девоном в трех отрядах снижаются, абсолютно не затрагивая цистопорат. Наиболее высокими показателями появления/вымирания отличались фенестраты, составлявшие 32,9 % от общего таксономического разнообразия.

Поздний турне (продолжительность 6,4 млн. лет, конодонтовые зоны *isosticha-anchoralis*) характеризовался стабильностью родового разнообразия и низкой скоростью вымирания – 0,9 родов/млн. лет (Рисунок 2). Скорость появления по сравнению с началом турнейского века продолжала падать и достигла 0,6 родов/млн. лет. Состав всех отрядов обновился единичными новыми таксонами (Рисунок 3).

2.3. Влияние событий позднего девона-раннего карбона на мшанок

Анализ динамики родового разнообразия мшанок не выявил влияние фаменских событий Нехден (Nehden), Кондроз (Condroz), Аннулата (Annulata) и Дасберг (Dasberg), а также турнейского Лоуве Алум Шейл (Lower Alum Shale) на мшанок. В литературе никаких сведений по этому поводу не приводится. По мнению К.В. Симакова, событие Хангенберг (Hangenberg), приуроченное к самому концу фаменского века позднего девона (конодонтовые зоны *middle, upper praesulcata*) и началу карбона (самые низы *sulcata*), разграничивает угасание типично девонских форм и зарождение каменноугольных во всех существовавших группах организмов. На рубеже девона-карбона завершилась смена господствовавшего в ордовике-девоне отряда *Trepodomata* на доминировавший в карбоне-перми отряд *Fenestrata* [Gutak et al., 2008; Tolokonnikova, Ernst, 2010]. Событию Хангенберг предшествовала наивысшая диверсификация мшанок родового и семейственного рангов в позднем фамене (Рисунок 4). Пик их богатства 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.

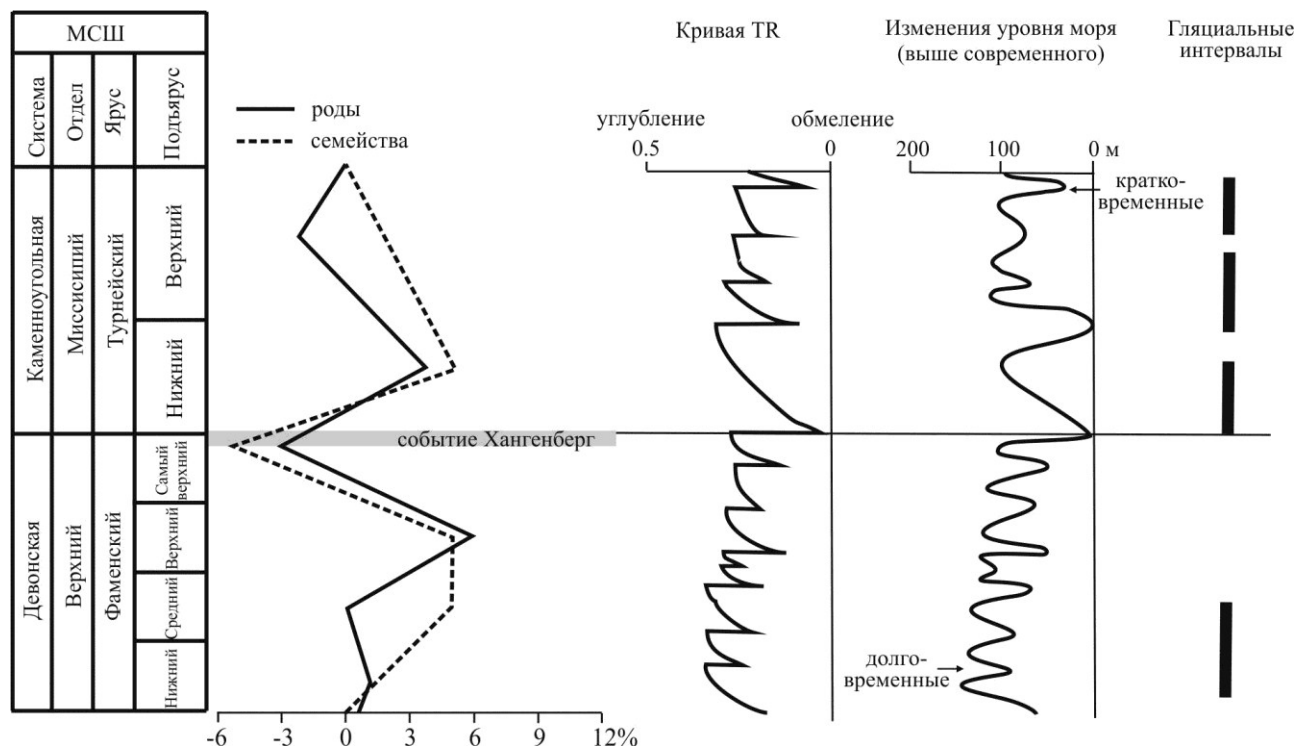


Рисунок 4 – Скорость диверсификации мшанок в фамене-турне (процентное соотношение разности появившихся и вымерших таксонов к числу существующих) на уровне родов и семейств (глобальные изменения уровня и глубины моря, климатические тренды по работе Б. Хака и С. Шаттера)

В самом конце фаменского века вымерло 14,8 % родов мшанок от всех существовавших, что близко к значениям вымирания родов в позднем ордовике – хирнант 16,5 %, катий 22,5 %. В эволюционном развитии группы на самый поздний фамен приходится пик появления/вымирания родов и семейств. Этот рубеж принимается автором наиболее важным на фаменско-турнейском этапе эволюции исследуемых беспозвоночных и близок к границе девона-карбона в основании конодонтовой зоны *sulcata*.

Похожая картина описана для брахиопод Р. Конилом, С.-Я. Шеном, Б. Моттеквином. Увеличение диаметра, количества или размера акантостил 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). Развитие подобных структур у бентосных организмов следует рассматривать как усиление защиты от возросшего разнообразия хищников. Высокая морфологическая

специализация характерна в самом начале карбона и для таких бентосных организмов, как ругозы, криноидеи.

Материал, изложенный в главе 2, использован для обоснования *первого защищаемого положения*.

Глава 3. Морфологическая эволюция мшанок на протяжении фамена-турне

Анализ морфологических изменений, происходивших у мшанок на протяжении 25,5 млн. лет показал три основные тренда в их эволюции [Tolokonnikova, 2021].

3.1. Форма колонии и полиморфизм зооидов

На рубеже девона-карбона колонии мшанок характеризовались вертикальными конструкциями, благодаря которым снижалась конкуренция за площадь на субстрате между ними и с другими бентосными организмами, а также 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 в ранне- и позднефаменских мшанковых ассоциациях (Рисунок 5), и сетчатых – в турнейских [Tolokonnikova, Ernst, 2017].

Колонии фенестрат были образованы свободными, анастомозирующими или соединенными перекладинами прутьями. Наивысшего расцвета среди фенестрат в начале карбона достигли мшанки семейства Fenestellidae с билатеральной симметрией прутьев, сформированных двумя рядами чередующихся автозооидов. Вероятно, возраставшее количество автозооидов на прутьях колоний у мшанок семейств Acanthocleriidae и Fenestraliidae было коррелятивно связано с уменьшением на рубеже девона-карбона количества и разнообразия фитопланктона (зеленые водоросли, диатомеи, цианобактерии, акритархи), являвшегося пищей для мшанок, обусловленных в свою очередь изменениями концентрации углекислого газа или сменой теплого климата на более прохладный.

Криптостоматным птилидиктиинам в фамене-турне были свойственны различные формы колонии преимущественно с двуслойно-симметричным планом строения. Подобный план известен

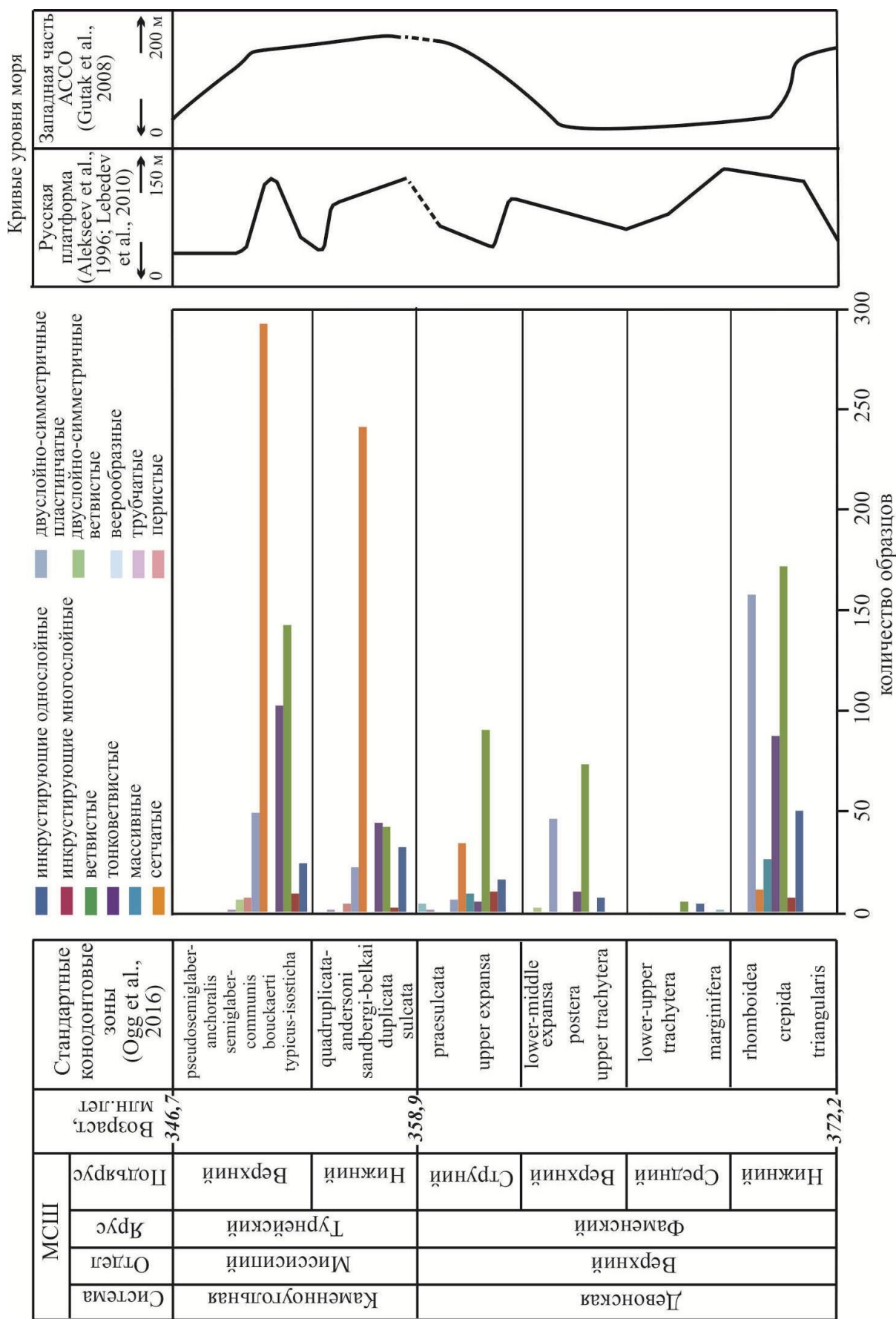


Рисунок 5 – Разнообразие колоний мшанок в фаменско-турнейских отложениях Центральной и Южной России

также у цистопоратных мшанок подотряда *Hexagonellina* у родов *Sulcoretopora* и *Meekopora*, а у трепостоматных мшанок подотряда *Amplexoporina* – у родов *Triznotrypa* и *Petalotrypa*. Исключительно прямые ветвистые колонии рабдомезин со средним диаметром 0,5–1,5 мм отличались спиральной формой роста. В колониях большинства родов сочетались различные гетерозооиды и стили. К концу фамена приурочена вспышка образования родов и семейств у рабдомезин. Их морфологическое разнообразие характеризует узкую специализацию (теломорфоз), связанную с приспособлением к особым условиям существования локального или регионального масштаба.

Фаменские трепостоматы формировали радиальные ветвистые, двуслойно-симметричные пластинчатые и ветвистые, обрастающие, массивные колонии с различно выраженной степенью полиморфизма. Кроме автозооидов, были развиты эксилезооиды, как у *Eridotrypella*, *Cyphotrypa*, *Leptotrypella*, мезозооиды – у *Neotrematopora*, *Minussina*, акантостили – у *Leioclema*. В целом к началу визе произошло снижение разнообразия колониальных форм трепостомат [Tolokonnikova, 2019].

Цистопораты отличались преобладавшими в фамене инкрустирующими колониями, как у *Fistulipora* и *Cyclotrypa*. Однако наряду с ними были пластинчатые, массивные, реже ветвистые – у *Eofistulotrypa*. Инкрустирующие колонии в определенных условиях имели преимущество перед другими формами роста: обрастая любой тип субстрата, они быстро осваивали большую площадь и сохраняли устойчивость к различным внешним воздействиям. Полиморфизм у цистопорат не был выражен.

3.2. Характеристика автозооидов

У фаменско-турнейских фенестрат в полости укороченно-трубчатых, грушевидных автозооидов развивались одна или две гемисепты (например, у рода *Minilya*), но у некоторых родов гемисепты не были развиты (у *Narynella*). Возможно, эти структуры служили для прикрепления мышц-ретракторов, регулировавших положение щупалец. Отсутствие гемисепт у некоторых родов можно связать с процессом избирательной фоссилизации или сохранностью материала. Автозооиды открывались на поверхности колонии округлыми апертурами с перистомом, часто несущим бугорки,

шипики, как у рода *Rectifenestella*. Стенки автозооидов у фенестратных мшанок трехслойные. Толщина наружного пластинчатого слоя стенок возрастала от фамена к турне (например, у рода *Nemitrypa*).

Для криптостомат характерно расположение овальных апертур правильными диагонально-пересекающимися рядами. На протяжении 25,5 миллионов лет ширина апертур увеличивалась. Возможно, это было связано с похолоданием в миссисипии. В результате секреции стенок в полости трубчатых призматических или цилиндрических автозооидов у криптостоматных мшанок могли развиваться гемисепты, как, например у родов *Paranicklesopora* и *Orthopora* или диафрагмы, как у *Primorella* и *Rhabdomeson*.

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* или слабо выраженными, как у *Cyclotrypa* и *Velbertopora*. В полости автозооидов у единичных родов присутствовали гемисепты, например у *Meekorora*.

Для трепостомат конец девона был временем максимального развития морфологической специализации [Толоконникова, Волкова, 2019; Tolokonnikova, 2019]. Интересным фактом является формирование у ветвистых колоний трепостоматных мшанок родов *Rhombotrypella* и *Eodyscritella* осевого пучка автозооидов в эндозоне, который аналогичен пучку первичных (осевых) зооидов рабдомезин (например, у родов *Pseudoascopora*, *Ascopora*). Наличие осевого пучка зооидов у ветвистых колоний мшанок разных отрядов можно рассматривать как явление параллелизма. В полости автозооидов трепостомат развивались разнообразные микроструктуры (гемифрагмы, диафрагмы).

3.3. Защитные структуры

Поедание мшанок различными животными рассматривается как одна из причин развития у них защитных морфологических адаптаций, выраженных у мшанок разных отрядов различными способами. У фенестрат происходило формирование прочных массивных сетчатых колоний и шипов на перистоме апертур, разрастание килей на прутьях, килевых бугорков, образование защитных сеток. У криптостомат на поверхности колоний

развивались бугорки, крупные макроакантостили (род *Rhombopora*) и/или обильные мелкие микроакантостили (Рисунок 6а, б). У трепостоматных мшанок в семействе *Stenoporidae*, возникшем в среднем фамене, до конца перми происходило равномерное (реже неравномерное) утолщение стенок автозооидов в экзозоне (например, у родов *Rhombotrypella*, *Stenophragmidium*, *Nikiforopora*, *Tabulipora*). У трепостомат также развивались для защиты многочисленные акантостили (Рисунок 6в, г). От раннего фамена до позднего турне прослежено два направления изменения акантостилей: у родов *Atactotoechus*, *Eridotrypa*, *Leptotrypa* уменьшался их размер при возрастании количества; у родов *Dyscritella*, *Eostenopora* происходила дифференциация на крупные и мелкие в пределах одной колонии. 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.

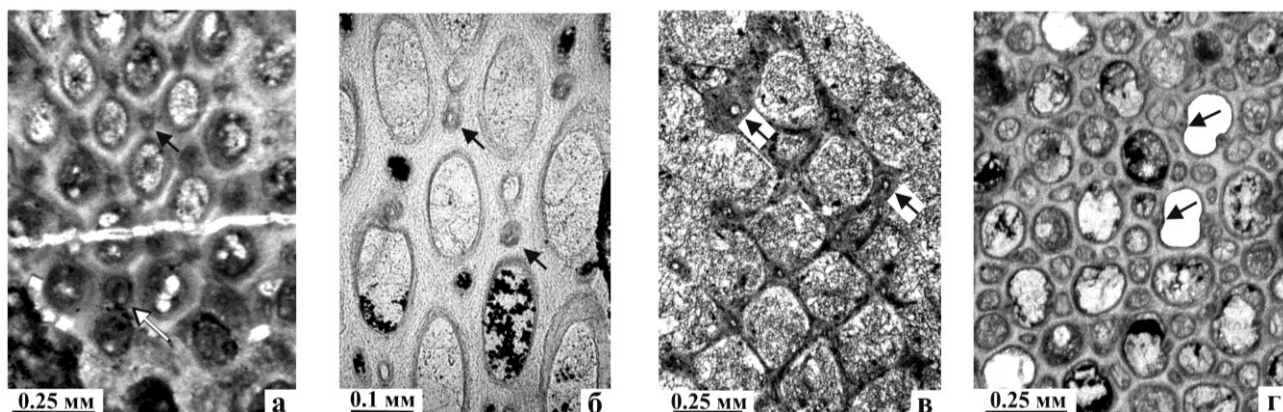


Рисунок 6 – Акантостили (указаны стрелками) у мшанок разных отрядов (в тангенциальном сечении): **а** – криптостоматная мшанка *Rhombopora floriformis* Trizna, 1958, экз. КузГПА, № 4/49; Россия, Кузнецкий бассейн, Костенковский разрез; нижний карбон, турнейский ярус, фоминский горизонт; **б** – криптостоматная 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, № 4а/2.1; Россия, Кузнецкий бассейн, разрез Косой Утес; верхний девон, фаменский ярус, косоутесовский горизонт

Изложенный в главе 3 материал позволил сформулировать *второе защищаемое положение*.

Глава 4. Палеобиогеография мшанок фамена-турне

В работе использовались ареалографический, таксономический, исторический и кластерный методы для палеобиогеографических реконструкций. Качественная оценка сходства/различия провинций проводилась по присутствию/отсутствию родового таксона в конкретный отрезок времени на данной территории (Приложение 2 в диссертации). Для статистического подтверждения применялся коэффициент Жаккара, наложенный на кластерные диаграммы, выполненные с применением программного обеспечения PAST. Согласно палеогеографическим реконструкциям С. Скотеса, С. Сандберга, С. Кайзер, Дж. Голонки, в фамене-турне происходили геотектонические процессы герцинской складчатости, глобальное похолодание климата, 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.

По мнению соискателя географическое распространение мшанок в фамене-турне было ограничено Тропической (Тетической) областью, располагавшейся между 35° южной и северной палеоширот. В рассматриваемый отрезок геологического времени в её пределах выделяются три провинции: Лаврусская, Палеоазиатская и Гондванская. 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 осадко-накопления, гидрологических и палеотектонических характеристик ареалов обитания мшанок. В течение фамена-турне Гондванская провинция характеризуется прерывистым развитием. Предложенные провинции по мшанкам в некоторой мере совпадают с выделенными провинциями для фаменского века по радиоляриям и трилобитам:

Лаврусской, Сибирской, Палеоазиатской и Австралийской (согласно работам М.С. Афанасьевой, Э.О. Амона, Р. Фейста).

4.1. Ранний фамен

В начале фаменского века мшанки обитали на шельфах Лавруссии и Казахстании (Рисунок 7). Раннефаменская трансгрессия 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). Гондванская провинция отличается 100 % видовым провинциализмом, крайне низким разнообразием и

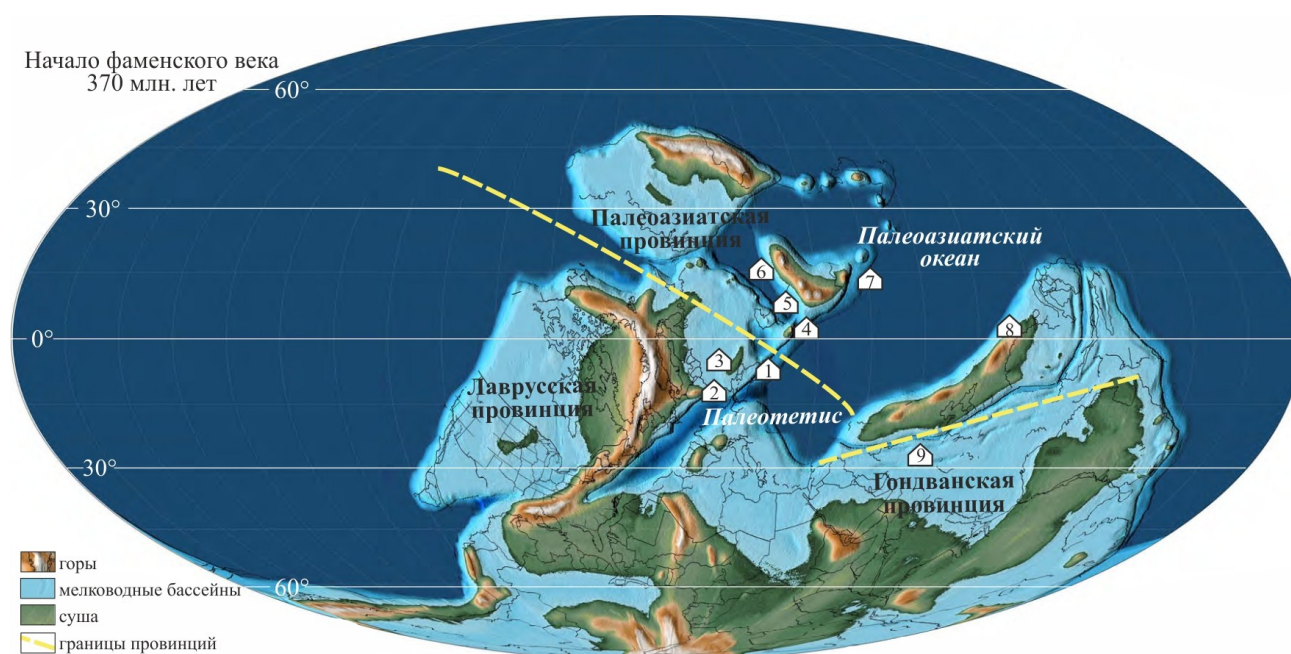


Рисунок 7 – Палеобиогеография для раннего фамена по мшанкам (палеогеографическая реконструкция С. Скотеса, 2014). *Лаврусская провинция*: 1 – Даралагезский массив [Толоконникова, 2015б, 2016а], 2 – Припятский и Днепровско-Донецкий прогиб, 3 – Центральное Девонское Поле Русской платформы [Толоконникова, Пахневич, 2019]; *Палеоазиатская провинция*: 4 – Киргизия и Узбекистан, 5 – Центральный Казахстан, 6 – западная часть Алтае-Саянской складчатой области [Толоконникова, 2007б, 2008, 2010, 2012а], 7 – Северо-Западный Китай, 8 – Южный Китай; *Гондванская провинция*: 9 – Иран. Также использованы опубликованные данные В.И. Пушкина, В.Д. Лаврентьевой, Т.Д. Троицкой, М.Б. Орловского, П.С. Краснопеевой, К.Н. Волковой, И.П. Морозовой, Я. Ариунчимэг, А. Эрнста, К. Янга

присутствием рода *Zefrepora* со специфическими морфологическими особенностями скелета колоний. Лавруская и Палеоазиатская провинции характеризуются в целом почти одинаковой степенью видового эндемизма – 77,5 % и 77,8 % соответственно. 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 *Trepostomata*), *Clausotrypa*, *Pseudonematorpora* и *Nikiforovella* (отряд *Cryptostomata*). Родовой состав Лаврусской провинции представлен таксонами-космополитами или широкого географического распространения.

Основной миграционный поток в течение фаменского века, вероятно, проходил через Казахстан в северо-восточном и юго-западном направлениях [Толоконникова, 2018a; Tolokonnikova, Ernst, 2010]. Анализ латерального распространения родов мшанок в начале фамена с применением кластерного метода в некоторой мере подтвердил результаты ареалографического и таксономического подходов. Самый высокий коэффициент сходства Жаккара (0,60) свойственен мшанковым фаунам западных отрогов Тянь-Шаня и ЦДП Русской платформы.

4.2. Средний фамен

В среднем фамене количество ареалов мшанок сокращается до шести, вероятно, из-за глобальной регрессии и тектонической активизации. 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. 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 мезотеклой 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*. Направления миграционных потоков сохранялись. Кластерный анализ родов в среднем фамене показал некоторые изменения состава парных групп по сравнению с началом века. Самая высокая степень сходства сохраняется между ЦДП Русской платформы и западными отрогами Тянь-Шаня (коэффициент сходства Жаккара понизился до 0,32).

4.3. Поздний фамен (без самого позднего фамена)

На конец девона приходится серия трансгрессивных пиков, вызвавших увеличение разнообразия среди морской биоты. В позднефаменских ассоциациях мшанок Евразии насчитывается 113 видов 52 родов 38 семейств четырех отрядов. Количество провинций вновь достигает трех. Резкая обособленность Лаврусской провинции по сравнению с серединой фамена выражалась в 100 % провинциализме видов и родов, появлении двух местных родовых таксонов *Geranopora*, *Pseudoascopora* и одного семейства *Worthenoporidae*. Кластерный анализ демонстрирует кардинальные изменения состава парных групп по сравнению с серединой фамена. Наиболее близки мшанковые ассоциации Северо-Западного Китая и западной части АССО (коэффициент сходства Жаккара 0,20). Абсолютно изолирована была Лавруская провинция, представленная Даралагезским массивом. В целом характерна тенденция снижения сходства между провинциями.

4.4. Самый поздний фамен

Перед началом каменноугольного периода мшанки испытали новую обширную экспансию. За два-три млн. лет вероятной продолжительности самого позднего фамена среди мшанок появилось 12 новых родов. Самые позднефаменские мшанки представлены 140 видами 69 родов 39 семейств четырех отрядов. Они заселяли различные биотопы на шельфе Казахстана, Лаврусии,

Ангариды (Сибири), а также мелководные участки морских бассейнов, ограниченных островными дугами или террейнами.

Гондванская провинция (Рисунок 8) отличалась 100 % видовым провинциализмом, крайне низким систематическим разнообразием, появлением одного нового рода *Ascoroga*. В Лаврусской провинции степень видовой провинциализма снизилась до 63,4 % по сравнению с 100 % в позднем фамене. Появилось восемь

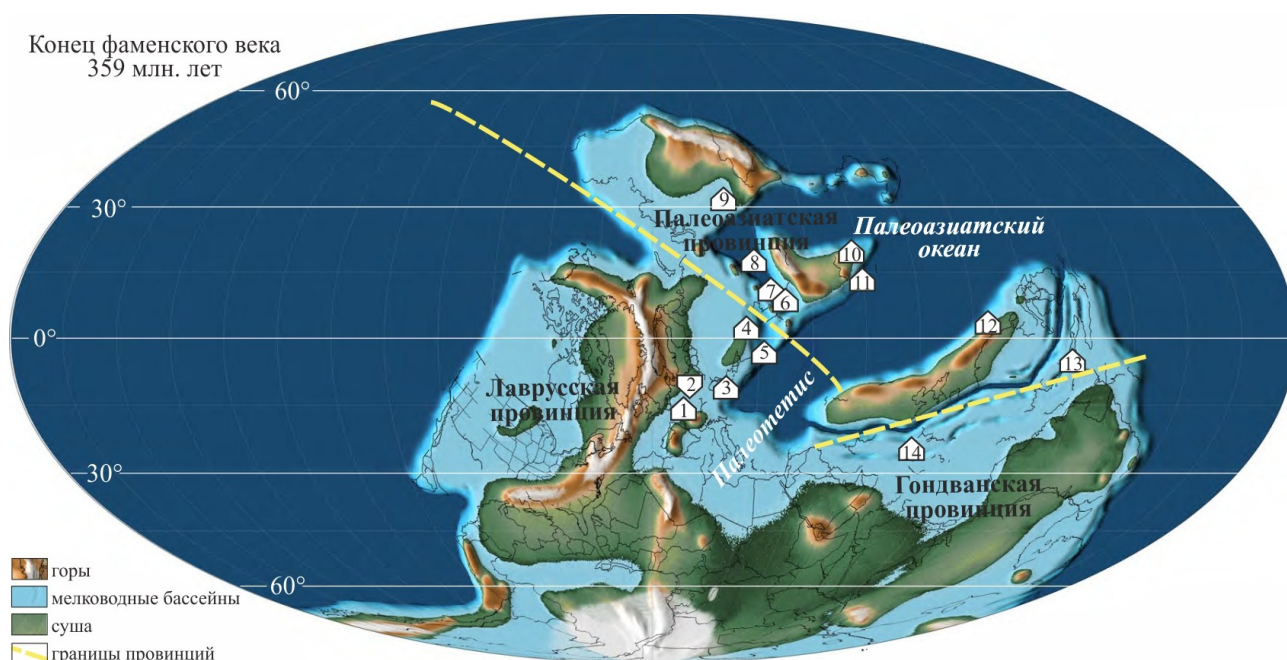


Рисунок 8 – Палеобиогеография для самого позднего фамена по мшанкам (палеогеографическая реконструкция С. Скотеса, 2014). *Лаврусская провинция*: 1 – Намуро-Динантский бассейн [Tolokonnikova et al., 2015a], 2 – Рейнские горы [Tolokonnikova et al., 2014a], 3 – Днепровско-Донецкий прогиб, 4 – Южный Урал [Tolokonnikova, 2011], 5 – Даралагезский массив [Толоконникова, 2016a]; *Палеоазиатская провинция*: 6 – Казахстан, 7 – юго-западная часть Западно-Сибирской платформы [Толоконникова, 2012в], 8 – западная часть Алтае-Саянской складчатой области [Толоконникова, 2007а, 2009б], 9 – Восточное Забайкалье, 10 – Монголия, 11 – Северо-Западный Китай, 12 – Южный Китай, 13 – Япония; *Гондванская провинция*: 14 – Афганистан. Также использованы опубликованные данные В.П. Нехорошева, Н.Н. Дунаевой, Р.В. Горюновой, В.Д. Лаврентьевой, Т.Д. Троицкой, В.Б. Тризны, Л.И. Попеко, Я. Ариунчимэг, С. Сакагами, К. Янга, Л. Лу, Ф. Ксиа

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). В Палеоазиатской провинции зародилось четыре рода *Eodyscritella*, *Tamaroclema*, *Ipmorella*, *Neoreteporina* и одно монотипическое семейство *Tamaroclemidae*. Появившиеся мшанки характеризовались усложненным полиморфизмом зооидов. 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. Относительно свободное сообщение устанавливается внутри Палеоазиатской провинции, усиливаются связи между Лаврусской и Палеоазиатской провинциями.

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. Особенности географического распространения родов мшанок в самом конце фамена, выявленные кластерным анализом, совпадают с результатами ареалографического и таксономического методов. Наиболее высокое сходство характерно для западной части АССО и Восточного Забайкалья (коэффициент сходства Жаккара 0,43). Гондванская провинция, представленная одним Афганистаном, наиболее изолирована от остальных ареалов (коэффициент сходства Жаккара 0,04).

4.5. Ранний турне

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. Лаврусская провинция была представлена Намюро-Динантским бассейном, Богемским и Даралагезским массивами, ЦДП Русской платформы и Южным Уралом. Гондванская провинция в начале турнейского века не выделялась.

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. Кластерный анализ показал возрастание сходства мшанковых фаун западной части АССО, Восточного Забайкалья (коэффициент сходства Жаккара 0,48), Казахстана (коэффициент 0,27) и Монголии (коэффициент 0,18) по сравнению с самым поздним фаменом.

4.6. Поздний турне

Вторая половина турнейского века обозначилась началом глобальной трансгрессии, достигшей максимума к середине визе. Позднетурнейские мшанки Евразии относятся к 277 видам 72 родов 38 семейств четырех отрядов. 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 %. 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 по-прежнему отличалась своей обособленностью. В пространственном размещении турнейских мшанок сохраняются два центра диверсификации (Даралагезский массив и Казахстан), проявившиеся в фамене [Tolokonnikova et al., 2014b; Tolokonnikova, 2015]. По сравнению с началом турнейского века кластерный анализ демонстрирует 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).

Результаты, отраженные в главе 4, соответствуют *третьему защищаемому положению*.

Глава 5. Корреляция фаменско-турнейских отложений азиатской части Евразии по мшанкам

Наибольшее сходство мшанковых фаун установлено между подпровинциями Палеоазиатской провинции, которые в современных координатах соответствуют территориям Казахстана, Узбекистана, Киргизии, юго-западной части Западно-Сибирской платформы, западной части АССО, Восточного Забайкалья (Монголо-Охотского орогенного пояса или МООП), Китая, Монголии и Японии.

Анализ стратиграфического распространения фаменских мшанок в западной части АССО позволил выделить ряд подразделений в ранге слоев с фауной [Толоконникова, 2009в, Tolokonnikova, 2012b]. Для косоутесовского (стандартная конодонтовая зона *triangularis*, региональная брахиоподовая зона *Cyrtospirifer tschernyschevi-Mesoplica meisteri*) и митихинского горизонтов (стандартные конодонтовые зоны *crepida*, *rhombopora*, *marginifera*) выделены слои с *Leioclema numerosum* (Рисунок 9), содержащие комплекс из 35 видов. Относительный возраст подонинского горизонта определен в объеме стандартных конодонтовых зон *trachytera*, *postera*, *expansa*, *lower praesulcata* по разрезам Кузнецкого бассейна. Для отложений его верхней части выделены слои с *Eridocampylus striatum-Atactotoechus cellatus*, охарактеризованные 17 видами. Мшанковая ассоциация топкинского горизонта (стандартная конодонтовая зона *upper praesulcata*, региональная брахиоподовая зона *Sphenospira julii*) содержит 29 видов и характеризует слои с *Monotrypa carbonica*.

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. Для нижнекаменноугольных отложений установлены характерные мшанковые комплексы [Толоконникова, 2015а].

Характерными видами тайдонского комплекса (нижний турне) выступают: *Pseudobatostomella minima*, *Tabuliporella mosjuchensis*, *Ulrichotrypella glabra*, *Meekopora mikuckii*, *Raissiella tabulata*, *Fenestella*

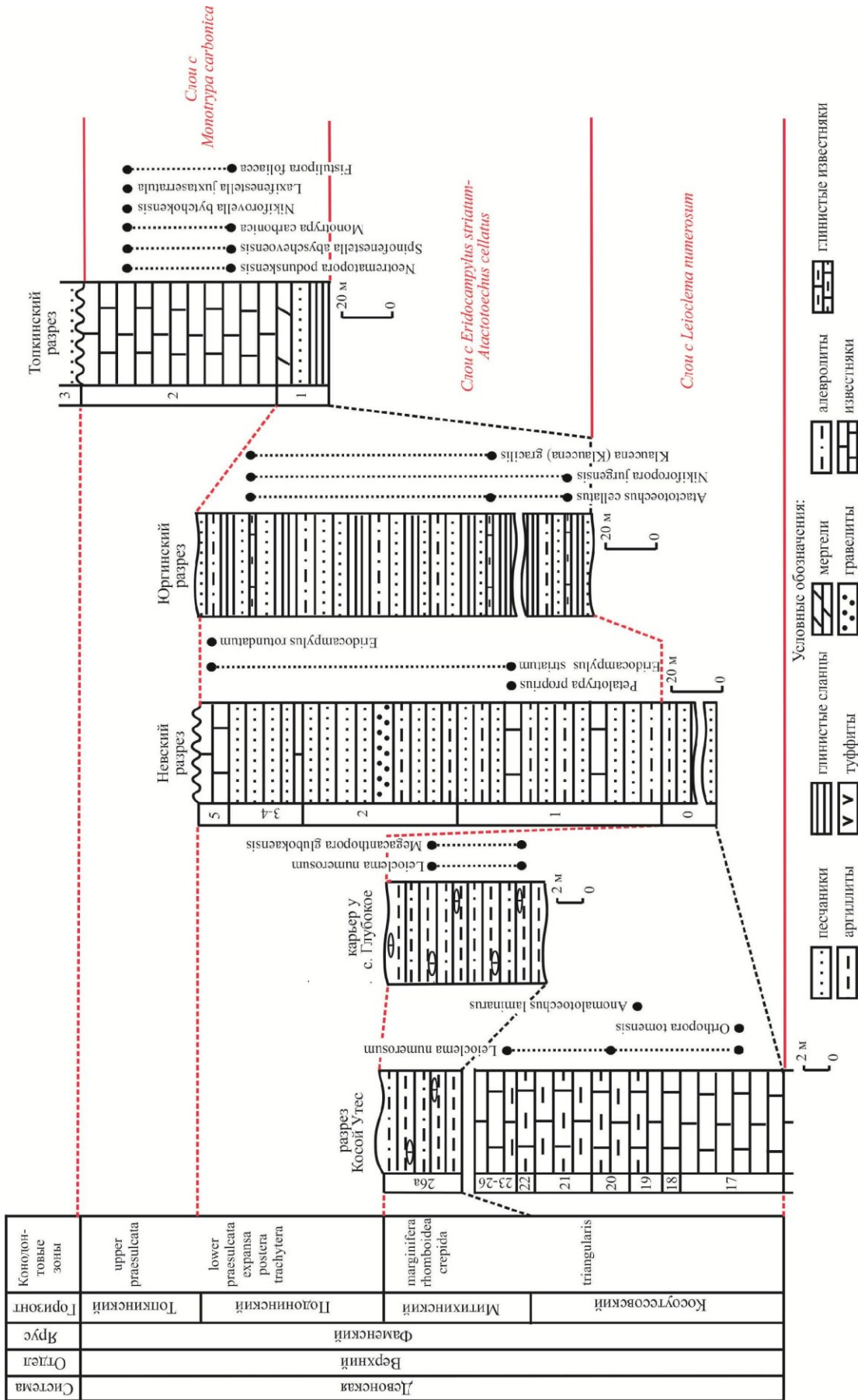


Рисунок 9 – Распространение характерных мшанок в опорных и стратотипических разрезах западной части Алтае-Саянской складчатой области (на территории России) и биостратиграфическое расчленение фаменских отложений [Толоконникова, 2009в, Толоконникова, 2012b]

notabilis, *Hemitrypella altaica*, *Neoretetopora altaica*, *Anastomopora ulbensis* и *Arborocladia tarkhanca* [Толоконникова, 2015а, 2016в]. Характерными видами фоминской мшанковой ассоциации (верхний турне) являются: *Triznotrypa crustosa*, *T. pulposa*, *Sulcorettopora toimensis*, *Rhombopora simplex*, *Rh. floriformis*, *Rh. binodata*, *Rh. novitia*, *Rectifenestella bukhtarmensis*, *Polyporella krutikhensis*, *Parafenestrella bukhtarmensis*, *Pennirettopora virgosa*, *Tabulipora corticosa* [Толоконникова, 2015а, 2016в; Tolokonnikova, 2017].

В главе 5 также приведены характерные комплексы для мастерского, сульфидового, симоринского, кассинского и русаковского горизонтов Казахстана. В разрезе самых верхов верхнего девона (фораминиферовые слои с *Quasiendothyra kobeitusana*-*Q. communis*) юго-западной части Западно-Сибирской платформы описан характерный комплекс мшанок (Толоконникова, 2012в) с обильными фрагментами колоний мшанки *Rhombotrypella ancestralis*, известной из усть-карагандинских слоев сульфидового горизонта Казахстана. Верхнетурнейские отложения Западной Сибири (фораминиферовые слои с *Spinoendothyra costifera*-*Tuberendothyra tuberculata* (нижняя часть тамырчатской серии) содержат разнообразный комплекс мшанок, среди которых наиболее типичны *Rectifenestella bukhtarmensis*, *Sulcorettopora toimensis*, *Polyporella biseriataformis*, *Pseudonematopora sibirica* [Tolokonnikova, 2012, 2017]. Фрагменты колоний фаменских мшанок довольно обильны в Чаткало-Нарынской зоне западных отрогов Тянь-Шаня (Узбекистан, Киргизия). В составе комплексов преобладают эндемичные виды космополитных родов.

Согласно данным Л.И. Попеко, котихинский горизонт самых верхов фамена в МООП содержит комплекс мшанок, большая часть которых известна из слоев с *Monotrypa carbonica* западной части АССО. Для павловского горизонта нижнего турне этим же исследователем установлены мшанковые зоны *Qudrisemicoscinium intermedium*-*Arborocladia argolensis*, *Pseudobatostomella minima*, *Fenestella zabaikalica*, ямкунского горизонта верхнего турне – *Polypora zvonkovaе*. Результатом изучения Я. Ариунчимэг позднефаменско-турнейских мшанок Монголии стало выделение слоев с *Intrapora lanceolata* (самнуурулинская свита верхнего фамена), слоев с *Nematopora afgana* (барлаггольская свита нижнего турне), слоев с *Pseudobatostomella minima* (нижняя часть урмугтейуульской свиты) и

слоев с *Rhombopora simplex* (багабаянульская свита верхнего турне). В Северо-Западном Китае характерные мшанковые комплексы описаны Ф. Ксиа (F.S. Xia) и Л. Лу (L. Lu) только из формации Хонгалеленг (Hongguleleng) фаменского возраста (конодонтные зоны *triangularis-praesulcata*). На юге Китая в провинции Хунань (Hunan) ранне- и среднефаменские мшанки известны из отложений формаций Ксикуангшан (Xikuangshan). Китайскими исследователями предложено её расчленение на две мшанковые зоны (снизу вверх): *Loxophragma multiseptatum-Sinoatactotoechus hunanensis* и *Schulgina punctata-Rhombopora biseptata*. Верхнефаменские отложения Южного Китая разделены по мшанкам на зоны: *Europora similomesoporis-E. peculiaris*, *Nicklesopora simulatrix-Coelotubulipora oblique* (формация Шаодонг, Shaodong) и *Nicklesopora tabulata-Coelotubulipora bicurva*, *Saffordotaxis implicata-Euthyrhombopora hunanensis* (формация Менгкангао, Mengkungao). Комплекс турнейских мшанок Южного Китая из формации Льюджатанг (Liujiatang) включает 10 видов, в основном эндемичных. Китайскими бризоологами установлены две мшанковые зоны (снизу вверх): *Fenestella trianguliformis* и *Permofenestella mesopora-Tabulipora spinoseptosa*. Данные о фаменско-турнейских мшанках Японии ограничены. В отложениях формации Оми Лаймтоун (Omi limestone) массива Китаками (Kitakami), параллелизуемых с верхним фаменом, установлен высокоэндемичный мшанковый комплекс из 15 видов.

Анализ мшанковых зон, слоев, характерных комплексов в пределах Палеоазиатской провинции позволяет проследить отдельные коррелятивные уровни, для наглядности выделенные на вклейке жирным шрифтом.

Материал, представленный в главе 5, позволил сформулировать *четвертое защищаемое положение*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы соискателем получены перечисленные ниже 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 фамена-турне 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 (Лаврусская, 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 биостратонов 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.

Основные публикации по теме диссертации

Статьи в журналах из перечня ВАК и изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования

1. Tolokonnikova, Z.A. New bryozoans (Bryozoa) from the Upper Devonian (Lower Famennian) of the Kuznetsk Basin / Z.A. Tolokonnikova // *Paleontological Journal*. – 2007. – Vol. 41, № 5. – P. 537–541 (WoS, Scopus).

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

3. 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. – Vol. 264. – P. 93–99 (WoS, Scopus).

4. Tolokonnikova, Z.A. Biogeography and evolution of bryozoans of the genus *Minussina* Morozova, 1961 / Z.A. Tolokonnikova // *Paleontological Journal*. – 2009. – Vol. 43, № 4. – P. 391–400 (WoS, Scopus).

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

6. Tolokonnikova, Z.A. New bryozoans from the Devonian of Gorny Altai (Russia) / Z.A. Tolokonnikova // *Paleontological Journal*. – 2010. – Vol. 44, № 2. – P. 151–156 (WoS, Scopus).

7. Толоконникова, З.А. Раннепермские мшанки р. Илыч (север Урала) / З.А. Толоконникова, Е.С. Пономаренко // *Вестник ТГУ*. – 2010. – № 334. – С. 180–185.

8. Tolokonnikova, Z. Palaeobiogeography of Famennian (Late Devonian) bryozoans / Z. Tolokonnikova, A. Ernst // *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*. – 2010. – Vol. 298. – P. 360–369 (WoS, Scopus).

9. 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.

10. 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.

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

12. Tolokonnikova, Z. Frasnian bryozoans (Late Devonian) from the Khoshyeilagh Section, Alborz Mountains (northern Iran) / Z. Tolokonnikova, A. Ernst, H. Yarahmadzahi // Paläontologische Zeitschrift. – 2011. – Vol. 85, № 4. – P. 393–405 (WoS, Scopus).

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

14. Tolokonnikova, Z.A. Bryozoans from the Mitikha Formation (Lower Famennian, Upper Devonian) of the Kuznetsk Basin, Russia / Z.A. Tolokonnikova // Paleontological journal. – 2012a. – Vol. 46, № 4. – P. 354–359 (WoS, Scopus).

15. Tolokonnikova, Z.A. Biostratigraphy of Upper Devonian Sections in the western Altai-Sayany Region based on bryozoans / Z.A. Tolokonnikova // Stratigraphy and Geological Correlation. – 2012b. – Vol. 20, № 6. – P. 528–540 (WoS, Scopus).

16. Tolokonnikova, Z.A. Early Carboniferous bryozoans from the Kodinka Section, Middle Urals / Z.A. Tolokonnikova // Paleontological journal. – 2013. – Vol. 47, № 2. – P. 147–153 (WoS, Scopus).

17. Tolokonnikova, Z. Early Visean bryozoans from the Shishtu II Member, Shishtu Formation, central Iran / Z. Tolokonnikova, M. Yazdi-Moghadam // Geologos. – 2013. – Vol. 19, № 4. – P. 291–299 (WoS, Scopus).

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

19. 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. – Vol. 273/1. – P. 25–44 (WoS, Scopus).

20. 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. – Vol. 414. – P. 200–211 (WoS, Scopus).

21. Tolokonnikova, Z.A. New Tournaisian Bryozoans (Mississippian, Lower Carboniferous) from the Kurgan Region, Russia / Z.A. Tolokonnikova // Paleontological Journal. – 2015. – Vol. 49, № 6. – P. 602–607 (WoS, Scopus).

22. Tolokonnikova, Z. Middle and uppermost Famennian (Upper Devonian) bryozoans from southern Belgium / Z. Tolokonnikova, A. Ernst, E. Poty, B. Mottequin // Bulletin of Geosciences. – 2015a. – Vol. 90, № 1. – P. 33–49 (WoS, Scopus).

23. Tolokonnikova, Z. Tournaisian (Lower Mississippian) bryozoans from Belgium / Z. Tolokonnikova, A. Ernst, E. Poty // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. – 2015b. – Vol. 278/1. – P. 23–45 (WoS, Scopus).

24. Ernst, A. Upper Frasnian (Upper Devonian) bryozoans in proximal facies of southern Belgium / A. Ernst, Z. Tolokonnikova, J. Denayer // Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia. – 2015a. – Vol. 121, № 1. – P. 3–20 (WoS, Scopus).

25. 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. – 2015b. – Vol. 18/1. – P. 37–47 (WoS, Scopus).

26. 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. – 2015c. – № 89 (3). – P. 645–651 (WoS, Scopus).

27. Tolokonnikova, Z. A. New Famennian bryozoans (Upper Devonian) from Azerbaijan and Armenia / Z. A. Tolokonnikova // Paleontological Journal. – 2016a. – Vol. 50, № 3. – P. 245–254 (WoS, Scopus).

28. Tolokonnikova, Z. A. New data on the tournaisian bryozoans (lower Carboniferous) from Azerbaijan and Armenia / Z. Tolokonnikova // *Paleontological Journal*. – 2016b. – Vol. 50, № 4. – P. 388–395 (WoS, Scopus).

29. Ernst, A. A bryozoan fauna from the Mississippian (Tournaisian and Viséan) of Belgium / A. Ernst, Z. Tolokonnikova, E. Poty, B. Mottequin // *Geobios*. – 2017. – Vol. 50, № 2. – P. 105–121 (WoS, Scopus).

30. Tolokonnikova, Z. An early Tournaisian (Mississippian) bryozoan fauna from the Moravian Karst (Rhenohercynian Zone, Czech Republic) / Z. Tolokonnikova, J. Kalvoda, T. Kumpan // *Geobios*. – 2017. – Vol. 50, № 4. – P. 341–348 (WoS, Scopus).

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

32. 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. – Vol. 97, № 4. – P. 731–745 (WoS, Scopus).

33. Tolokonnikova, Z.A. The first data on bryozoans from the Lyaiol Formation (Upper Devonian, Upper Frasnian) in South Timan / Z.A. Tolokonnikova, E.S. Ponomarenko // *Paleontological Journal*. – 2018. – Vol. 52, № 6. – P. 593–598 (WoS, Scopus).

34. Tolokonnikova, Z.A. Bryozoans and brachiopods from the Famennian (Upper Devonian) of the central Russian platform / Z. A. Tolokonnikova, A.V. Pakhnevich // *Paleontological journal*. – 2019. – Vol. 53, № 1. – P. 44–51 (WoS, Scopus).

35. Tolokonnikova, Z. Bryozoan fauna from the Mississippian of the Akuyuk section, southern Kazakhstan / Z. Tolokonnikova, P.V. Fedorov, P.N. Wyse Jackson // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*. 2020. – Vol. 295/2. – P. 159–168 (WoS, Scopus).

36. Tolokonnikova, Z. Permian bryozoans from the Nemda horizon (Roadian) of Samara Region, Russia / Z. Tolokonnikova // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2020. – Vol. 94, № 1. – P. 79–92 (WoS, Scopus).

37. Tolokonnikova, Z.A. Morphological Evolution of Eurasian Bryozoans during Famennian-Tournaisian / Z.A. Tolokonnikova // Paleontological Journal, 2021. – Vol. 55, № 1. – P. 42–53 (WoS, Scopus).

38. Коромыслова, А.В. Микротомография ископаемых мшанок / А.В. Коромыслова, З.А. Толоконникова, П.В. Федоров, А.В. Пахневич // Природа. – 2021. – № 1. – С. 24–33.

39. Tolokonnikova, Z. Richness of Famennian-Tournaisian (Late Devonian-Early Carboniferous) bryozoans in shallow areas of Palaeotethys and Palaeoasian oceans / Z. Tolokonnikova, A. Ernst // Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. – 2021. – Vol. 101, № 4. – P. 885–906 (WoS, Scopus).

Монография

1. Толоконникова, З.А. Фаменские мшанки западной части Алтае-Саянской складчатой области / З.А. Толоконникова. – Новокузнецк: КузГПА, 2008. – 125 с. (Палеонтология Кузбасса. Вып. 2).

Корреляция фаменско-турнейских отложений Палеоазиатской провинции по мшанкам

Система	Ярус	Польярус	Стандартные конодонтовые зоны [Ogg et al., 2016]	Узбекистан, Киргизия [Орловский, 1961, 1962; Поярков, 1969]	Казахстан [Никифорова, 1948, 1950; Нехорошев, 1953, 1977; Троицкая, 1975 а, б, 1979]	Западная часть АССО [Нехорошев, 1956; Тризна, 1958; Толоконникова, 2012 б; 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		<i>Русаковский горизонт</i>	<i>Фоминский горизонт</i>	<i>Тамырская серия (нижняя часть)</i>	формация <i>Liujiatang</i>		<i>Багабаянульская свита</i>	<i>Ямкунский горизонт</i>		
			bouckaerti										
			typicus										
			isosticha										
		Нижний	quadruplicata-andersoni		<i>Кассинский горизонт</i>	<i>Тайдонский горизонт</i>	<i>Тамырская серия (верхняя часть)</i>	формация <i>Menggongao</i>		<i>Урмугтейульская свита (нижняя часть)</i>	<i>Самнуурулинская свита</i>		
			sandbergi-belkai										
			uplicata										
			sulcata										
Девонская	Фаменский	Самый верхний	upper praesulcata	<i>Сайрамский горизонт</i>	<i>Симоринский горизонт</i>	<i>Топкинский горизонт</i>	<i>Лугинецкий горизонт (верхняя часть)</i>	формация <i>Shandong</i>	<i>формация Hongguleleng</i>	<i>Самнуурулинская свита</i>	<i>Котихинский горизонт</i>		
			lower-middle praesulcata										
			upper expansa										
			lower-middle expansa										
			postera										
			upper trachytera										
		Верхний	lower-middle expansa	<i>Донгузтаузский горизонт</i>	<i>Сульфидерный горизонт</i>	<i>Симоринский горизонт</i>	<i>Топкинский горизонт</i>	<i>Лугинецкий горизонт (нижняя часть)</i>	формация <i>Xikuangshan (верхняя часть)</i>	<i>формация Hongguleleng</i>	<i>Самнуурулинская свита</i>	<i>Котихинский горизонт</i>	
			marginifera										
			rhomboidea										
		Средний	marginifera	<i>Косольсайский горизонт</i>	<i>Сульфидерный горизонт</i>	<i>Симоринский горизонт</i>	<i>Топкинский горизонт</i>	<i>Лугинецкий горизонт (нижняя часть)</i>	формация <i>Xikuangshan (нижняя часть)</i>	<i>формация Hongguleleng</i>	<i>Самнуурулинская свита</i>	<i>Котихинский горизонт</i>	
			rhomboida										
			crepida										
Нижний	triangularis	<i>Косольсайский горизонт</i>	<i>Сульфидерный горизонт</i>	<i>Симоринский горизонт</i>	<i>Топкинский горизонт</i>	<i>Лугинецкий горизонт (нижняя часть)</i>	формация <i>Xikuangshan (нижняя часть)</i>	<i>формация Hongguleleng</i>	<i>Самнуурулинская свита</i>	<i>Котихинский горизонт</i>			
	marginifera												
	rhomboida												