

УДК 551.734.5:735.1

РАННИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ МШАНОК РОДА *NIKIFOROVELLA* NEKHOROSHEV, 1948 И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОЗДНЕГО ДЕВОНА–РАННЕГО КАРБОНА

© 2017 г. З. А. Толоконникова^{1,2}

¹Кубанский государственный университет, 350040, г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149;
²Казанский (Приволжский) федеральный университет, 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18,
e-mail: zalatoi@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.10.2016 г.; принята к печати 20.01.2017

На основе анализа изменений видовых признаков у фаменско-турнейских представителей рода *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 впервые предложена филогенетическая схема его начального развития. В эволюции никифоровелл проявились тенденции к увеличению размера, количества метазооциев и акантостилей, смене их упорядоченного расположения хаотичным. Филогенетическая схема никифоровелл может использоваться для расчленения и корреляции фаменско-турнейских отложений некоторых регионов Евразии. Мшанка *N. alternata* Nekh., 1956 характерна для нижнего турне Рудного Алтая и Восточного Забайкалья. Мшанки *N. gracilis* Ernst, Herbig, 2010 и *N. cf. gracilis* Ernst, Herbig, 2010 обнаружены в самых верхах фаменского яруса Рейнских и Уральских гор соответственно.

Ключевые слова: мшанки, верхний девон, нижний карбон, биостратиграфия, филогения

EARLY REPRESENTATIVES OF BRYOZOANS FROM GENUS *NIKIFOROVELLA* NEKHOROSHEV, 1948 AND THEIR STRATIGRAPHICAL SIGNIFICANCE FOR LATE DEVONIAN-EARLY CARBONIFEROUS

Zoya A. Tolokonnikova^{1,2}

¹Kuban State University, 149 Stavropol'skaya st., Krasnodar, 350040, Russia
²Kazan Federal University, 18 Kremlevskaya st., Kazan', 420008, Russia, e-mail: zalatoi@yandex.ru

Received 06.10.2016; accepted 20.01.2017

The aim of the present paper is to evaluate the significance of species from genus *Nikiforovella* for stratigraphy of Devonian-Carboniferous boundary from different regions of Eurasia. The study is based on author and museum collections of the Late Devonian-Early Carboniferous bryozoans from Southern Urals, western part of the Altai-Sayan Folded Area, southwestern of the West-Siberian plate, Rhenish massif, and Namur-Dinant Basin. The material was studied using a binocular microscopic. The morphological descriptions for each species were prepared in result of researching oriented sections. The first phylogenetical scheme of the genus *Nikiforovella* are offered on the base of statistical analyses of species features in Famennian-Tournaisian. Bryozoans from genus *Nikiforovella* are distributed in Northern hemisphere of the Earth in Carboniferous predominantly. The genus is stratigraphical significant because presented by low amount of taxa with short time interval of development. The specific view of colony surface (formed by a combination of autozoocies and heterozoocies) allows easy identified these bryozoans on first steps of research. Totally conclusions are next: Uppermost Famennian from some regions of Eurasia consists of various bryozoans from genus *Nikiforovella*. The genus has distinctly morphological particularities; Genus *Nikiforovella* are characterized changing of morphological particularities and species composition on the lower boundary of the Carboniferous (*sulcata* Conodont Zone); During Famennian-Tournaisian phase of evolution *Nikiforovella* demonstrated tendencies to increase of size, number and changing disposition of metazoocies and acanthostyles; Phylogenetical scheme of this genus may be used for division and correlation of Upper Devonian-Lower Carboniferous deposits in some regions of Eurasia. Species *N. gracilis* Ernst, Herbig, 2010 and *N. cf. gracilis* Ernst, Herbig, 2010 are typical for the Uppermost Famennian of Rhenish Massif and Southern Urals respectively. Species *N. alternata* Nekh., 1956 are spread in Lower Tournaisian of Rudny Altai and Eastern Transbaikalia.

Keywords: bryozoans, Upper Devonian, Lower Carboniferous, biostratigraphy, phylogeny

Для цитирования: Толоконникова З.А. (2017) Ранние представители мшанок рода *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 и их стратиграфическое значение для позднего девона–раннего карбона. *Литосфера*, 17(5), 53–66. DOI: 10.24930/1681-9004-2017-17-5-053-066

For citation: Tolokonnikova Z.A. (2017) Early representatives of bryozoans from genus *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 and their stratigraphical significance for Late Devonian-Early Carboniferous. *Litosfera*, 17(5), 53–66. DOI: 10.24930/1681-9004-2017-17-5-053-066

Acknowledgments

The author is grateful to A. Ernst (University of Hamburg, Germany) for many-sided assistance, E. Poty (University of Liege, Belgium), B. Mottequin (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Belgium) and H.-G. Herbig (Cologne University, Germany) – for active assistance in studying the bryozoans of the Arden-Rhine basin. The author is grateful to the anonymous reviewer for his critical remarks.

The work was financially supported by the International Research Program Sepkoski Grant (RUG1-1648-XX-06, RUG0-33032-XX-10, RUG1-33062-XX-12), the German Exchange Service (Deutscher Akademischer Austauschdienst, 2013, grant PKZ A/13/00100) and within the framework of the state program to improve the competitiveness of the Kazan (Volga) Federal University among the world's leading research and educational centers.

ВВЕДЕНИЕ

Таксономические единицы разных групп фоссилий с широким географическим или глобальным распространением, сравнительно простой идентификацией за счет четких индивидуальных особенностей и быстрыми эволюционными изменениями являются особо значимыми в стратиграфических схемах разного уровня. Для расчленения и сопоставления морских разрезов палеозоя в масштабе планеты традиционно применяются конодонты и фораминиферы. В региональных схемах часто используются брахиоподы, кораллы, остракоды. Для региональной биостратиграфии определенное значение имеют также мшанки [Попеко, 1995; Ариунчимэг, 2010]. Аналогично другим группам фоссилий среди типа *Bryozoa* есть таксоны, эволюционные изменения которых связаны с разнообразными процессами и событиями, вызывавшими крупные перестройки в биоте Земли. К последним, как правило, приурочены границы ярусов, систем и эратем. Для пограничных отложений девонской и каменноугольной систем таким таксоном выступает род *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 [Нехорошев, 1948].

Представители этого рода встречаются в верхнедевонских-нижнепермских отложениях Евразии и Северной Америки. Первые находки никифоровелл известны в фаменских отложениях верхнего девона. Наибольшего расцвета род достиг в карбоне. Цель настоящей статьи – оценить значимость представителей рода *Nikiforovella* для стратиграфии пограничных отложений девона–карбона разных регионов Евразии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фактической основой исследования послужили коллекции шлифов позднедевонско-раннекаменноугольных мшанок Южного Урала, западной части Алтае-Саянской области (АССО), юго-западной части Западно-Сибирской платформы, Динантского бассейна и Рейнских гор. Изученный коллекционный материал находится в Геологическом музее Сибирского государственного индустриального университета (СибГИУ) под № 12 (г. Новокузнецк, РФ), Новокузнецком инсти-

туте Кемеровского государственного университета (НИ КемГУ) под № 4 (г. Новокузнецк, РФ), Отделении палеонтологии Льежского университета под № ULg (г. Льеж, Бельгия), Геологическом институте Кёльнского университета, коллекции под № GIK 2500, 2266-2269 (г. Кёльн, Германия).

Мшанки изучались с помощью светового бинокулярного микроскопа в ориентированных шлифах. По мере описания шлифов составлялись морфологические характеристики видов. Описания легли в основу статистического анализа, проведенного для установления филогенетических отношений между фаменско-турнейскими никифоровеллами Евразии. Данные по Казахстану, Монголии, Восточному Забайкалью, частично западной части АССО взяты из литературных источников. Количество обработанных видов – 6 для фамена и 13 для турне. Для анализа брали видовые таксоны с четко выраженными морфологическими особенностями, опубликованными описаниями и конкретным систематическим положением. Таксоны со знаком “sp.” исключали. Для анализа использовали следующие данные: диаметр колонии, ширина экзозоны, диаметр эндозоны, размер апертур, размер и количество метазооциев, размер и количество акантоцилей.

ХАРАКТЕРИСТИКА РОДА И ВИДОВОЙ СОСТАВ

Изначально фрагменты колоний мшанки *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948 были встречены на Рудном Алтае (Казахстан) при геологических работах по картированию территории в 20–40 гг. прошлого столетия [Нехорошев, 1939]. Они были обнаружены в сланцах ретепориновой подсвиты тарханской свиты, датированными на тот момент как поздне-турнейские [Нехорошев, 1925]. По современным представлениям, в связи с изменением положения границы девона–карбона, возраст ретепориновых слоев считается раннетурнейским [Решения..., 1982; Решение..., 1991]. Однако публикация с описанием мшанки вышла позже и долгое время новая форма упоминалась как *Nikiforovella* in litt.

Первое описание рода В.П. Нехорошев привел только в 1948 г. при выделении трех новых видов

и одного подвида из каменноугольных отложений Северо-Восточного Прибалхашья, Казахстан [Нехорошев, 1948]. При этом описание типового вида *N. alternata* из тарханской свиты Рудного Алтая сделано не было. До его опубликования в 1956 г. никифоровеллы были обнаружены в верхнедевонских отложениях Германии (1 вид) и каменноугольных отложениях Русской платформы (5 видов), Южного Казахстана (1 вид), Туркмении (1 вид) [Nekhoroshev, 1932; Никифорова, 1933, 1948; Морозова, 1955; Шульга-Нестеренко, 1955; Нехорошев, 1956].

В настоящее время к роду *Nikiforovella* относят 40 видов, распространенных преимущественно в верхнепалеозойских отложениях Евразии (Германия, Бельгия, Украина, Россия, Казахстан, Туркмения, Таджикистан, Китай, Монголия, Малайзия) и Северной Америки (США). Диагноз рода с учетом современной терминологии следующей. Колонии ветвистые, тонкие. Автозооэциеи почкуются под малым углом от срединной оси. Гемисепт нет, диафрагмы редкие. Эллиптические апертуры располагаются правильными диагонально пересекающимися рядами. Стенки автозооэциев слоистые с темными границами. Метазооэциеи в разном количестве. Акантостилы от редких до многочисленных [Нехорошев, 1948; Ernst, Herbig, 2010].

Род является типовым для семейства *Nikiforovellidae* Gorjunova, 1975, относящегося к подотряду *Rhabdomesina* Astrova, Morozova, 1956 отряда *Cryptostomata* Vine, 1884 [Горюнова, 1975]. Помимо типового рода к данному семейству отнесены еще 6 родов по наличию в колониях метазооэциев, акантостилей и (или) актиноостилей: *Acanthoclema* Hall, 1886, *Pinegopora* Shishova, 1965, *Robinella* Morozova, 2003, *Streblotrypella* Nikiforova, 1948, *Artchedella* Gorjunova, 1985, *Nikiforovastylus* Tolokonnikova, Ernst, Poty, Mottequin, 2015 [Hall, 1886; Никифорова, 1948; Шишова, 1965; Горюнова, 1985; Морозова, 2003; Tolokonnikova et al., 2015b].

По мере развития представлений о многообразии и морфологическом строении мшанок менялись мнения исследователей о предковой форме описываемого рода. Автором рода обсуждались черты сходства с родами *Streblotrypa* Vine, 1885, *Rhombopora* Meek, 1872, *Hyphasmopora* Etheridge, 1875, *Megacanthopora* Moore, 1929, которые на сегодняшний день характеризуются принципиально различными структурами и относятся к разным семействам [Нехорошев, 1956]. При описании нового вида *N. multipitata* Trizna, 1958 из Кузнецкого бассейна (Россия) В.Б. Тризна [1958] указывал на его сходство с родами *Streblotrypella*, *Hyphasmopora*, *Streblotrypa* за счет наличия площадок с метазооэциями и акантостилей между апертурами, характера их расположения на поверхности колонии. Связи родов *Acanthoclema*, *Nikiforovella*, *Streblotrypella*, *Streblotrypa* по присутствию метазооэциев, стилей и срединной оси отмечал D.B. Blake [1983]. По

наличию акантостилей и спиральному почкованию Р.В. Горюнова высказывала предположение о родстве родов *Saffordotaxis* Basler, 1952 и *Nikiforovella* [Горюнова, 1985]. Недавно А. Ernst [2012] показал сходство *N. gracilis* Ernst, Herbig, 2010 из верхнефаменских отложений Германии и *Acanthoclema parva* Ernst, 2011 из эмских отложений нижнего девона Испании. Проведенный им статистический и морфологический анализ убедительно демонстрирует возможность происхождения рода *Nikiforovella* от рода *Acanthoclema*.

Самым древним видом рода *Nikiforovella* является *N. nitida* Troitzkaya, 1979, представленный единичными колониями в мейстеровском горизонте (конодонтовые зоны *crepida*–*middle marginifera*) нижнего фамена Центрального Казахстана [Троицкая, 1979]. Большинство фаменских никифоровелл найдены в этренских отложениях (*Strunian*, конодонтовые зоны *upper expansa*–*praesulcata*) классической местности фаменского яруса – Арденно-Рейнском бассейне [Nekhoroshev, 1932; Ernst, Herbig, 2010; Ernst et al., 2015; Tolokonnikova et al., 2015b]. Единичные виды характерны для аналогов этренских отложений в Кузнецком бассейне и на Южном Урале [Тризна, 1958; Tolokonnikova, 2011]. Временной разрыв между *N. nitida* и этренскими никифоровеллами, вероятно, можно объяснить тем, что еще не найдены переходные формы, а также пробелами в геологической летописи.

Акантоклемы распространены преимущественно в Европе (Испании, Германии, Франции) в отложениях эмса (нижний девон)–живета (средний девон) [Ernst, 2008, 2011; Ernst, Konigshof, 2010; Ernst et al., 2011] Единичные представители известны в средне-верхнедевонских отложениях США, Марокко, Китая и Закавказья [Hall, 1883; Горюнова, 1992; Xia, 1997; Ernst, Konigshof, 2010]. Род *Acanthoclema* отличается от рода *Nikiforovella* присутствием обильных шипиков в стенках и единственным метазооэцием [Hall, 1886; Ernst, 2012]. По мнению А. Ernst [2012], никифоровеллы могли обособиться от акантоклем в раннем девоне. Шипики в стенках, иногда встречающиеся у никифоровелл, являются атавизмом, сохранившимся от акантоклем.

Далее проанализированы количественные и качественные параметры микроструктур фаменско-турнейских представителей рода *Nikiforovella*. Для удобства они сведены в табл. 1 и 2.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РОДА НА ГРАНИЦЕ ДЕВОНА–КАРБОНА

На границе девона–карбона на планете происходили неоднократные изменения уровня Мирового океана при сопутствующем чередовании фаз потепления/похолодания и аноксических событий [Becker et al., 2012; Carmichael et al., 2014; Myrow

Таблица 1. Сравнение видовых признаков фаменских (верхний девон) представителей рода *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948Table 1. Comparison of specific features of the Famennian (Upper Devonian) representatives of the genus *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948

Вид	Диаметр колоний (ДК), мм	Ширина экзозоны, мм/диаметр эндозоны (ШЭ/ДЭ)	Толщина стенок в эндозоне, мм/экзозоне, мм (ТСН/ТСК)	Апертуры (форма, размеры, мм) (А)	Мезазооции (М) (размеры, мм, кол-во на площадке)	Акантоости (АК) (размеры, мм, кол-во на площадке)	Наличие диафрагм (Д)	Расстояние между апертурами вдоль колонии, мм/по диагонали, мм (РВ/ВД)
<i>N. nitida</i> Troitzkaia, 1979	0.63–0.65	0.20–0.22/0.21	0.025/0.070–0.100	Округлые/овальные 0.18–0.21 × 0.10–0.12	0.020–0.050, 1	0.015–0.020, 1–2	Есть	–
<i>N. amzarica</i> Nekhoroshev, 1960	0.65–0.80	–	–	Удлиненно-овальные, 0.13–0.14 × 0.07–0.08	0.015–0.026 × 0.440, 4	0.015, 2	Нет	–
<i>N. bytschokensis</i> Trizna, 1958	0.60	0.10/0.40	0.025/0.050–0.070	Овальные, 0.10–0.12 × 0.08	0.020–0.040, 4–5	0.015–0.020, 2–3	Нет	0.23/0.17–0.20
<i>N. dinantia</i> Tolonnikova, Ernst, Poty, Mottequin, 2015	0.90–1.26	0.23–0.36/0.42–0.54	0.003–0.005/0.025–0.035	Овальные/округлые, 0.08–0.13	0.020–0.040, 1–2	0.025–0.050, 1	Нет	0.23–0.33/0.15–0.22
<i>N. gracilis</i> Ernst, Herbig, 2010	0.75–1.05	0.18–0.21/0.40–0.63	0.010–0.015/0.030–0.055	Овальные, 0.08–0.14	0.020–0.055, 1–5	0.030–0.650, 1–3	Нет	0.30–0.40/0.17–0.24
<i>N. cavernosa</i> (Nekhoroshev, 1932)	0.60–1.05	0.15–0.30/0.30–0.47	0.010–0.015/0.040–0.090	Овальные, 0.06–0.10	0.015–0.045, 1–2	0.030–0.055, 1–2	Нет	0.31–0.38/0.17–0.26

Таблица 2. Сравнение видовых признаков турнейских (миссисиппий, карбон) представителей рода *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948Table 2. Comparison of species features for Tournaian (Mississippian, Carboniferous) representatives of genus *Nikiforovella* Nekhoroshev, 1948

Вид	ДК, мм	ШЭ, мм/ДЭ, мм	ТСН, мм/ТСК, мм	А, мм	М (размеры, мм, кол-во)	АК (размеры, мм, кол-во)	Д	РВ, мм/РД, мм
<i>N. alternata</i> Nekhoroshev, 1956	1.20–1.50	0.25/0.70–1.00	–	0.13–0.15 × 0.09–0.12	0.02–0.05, 1–2	0.02–0.05, 2	Нет	–
<i>N. diaphragmata</i> Trizna, 1958	1.00	0.20/0.50–0.60	–	0.10–0.12 × 0.08–0.10	0.03–0.06, 3–4	0.02–0.04, 3–5	Есть	–
<i>N. elegantula</i> Nikiforova, 1948	1.50	0.20/1.10	–	Овальные, 0.13–0.16 × 0.06–0.08	0.02–0.04, 3–4	0.03, 3	Нет	–
<i>N. humilis</i> Trizna, 1958	1.90–1.95	0.28–0.33/1.38–1.40	–	Округло-овальные, 0.16–0.22 × 0.12–0.14	0.04–0.14, 3–5	0.06–0.08, 3–5	Есть	–
<i>N. multipitata</i> Trizna, 1958	0.70–1.10	0.20–0.25/0.50–0.65	–	Овальные, 0.14–0.16 × 0.07–0.08	0.03–0.04, 4–7	0.03–0.04, 5–8	Есть	–
<i>N. kasakhstanica</i> Nekhoroshev, 1948	1.00–1.75	0.20–0.24/0.60–1.00	–	Овальные, 0.18–0.20 × 0.11–0.12	0.035–0.045, 3–4	0.04, 4–5	Нет	–
<i>N. kutchumondensis</i> Trizna, 1958	1.00–1.10	0.25/0.40–0.45	–	0.14–0.16 × 0.08–0.10	0.02–0.06, 3–4	0.02–0.04, 4	Есть	–
<i>N. mukhini</i> (Nikiforova, 1933)	0.80–1.50	0.11/0.60	–	Овальные, 0.15–0.17 × 0.06–0.07	0.05, 5	0.04, 3	Нет	–
<i>N. novella</i> Ariunchimeg, 1992	1.30	0.22/0.68–0.79	0.01/0.05–0.07	Овальные, 0.18–0.21 × 0.10–0.13	0.03–0.06, 4–6	0.03–0.05, 1–2	Нет	0.25–0.29/–
<i>N. ulbensis</i> Nekhoroshev, 1956	1.15–1.70	0.50/0.65	–	Овальные, 0.10–0.15 × 0.20–0.22	0.02–0.06, 4	0.025–0.030, 4–5	Нет	++
<i>N. gasimurensis</i> Popoco, 2000	1.00–1.60	0.20–0.30/–	–	Овальные, 0.14–0.18 × 0.10–0.12	0.02–0.04, 4–8	0.03–0.04, 5	Нет	–
<i>N. indigena</i> Gorjunova, Morozova, 1979	0.92–0.95	0.22/0.60–0.70	0.008/–	Овальные, 0.22–0.24 × 0.12–0.14	0.03–0.05, 1–2	0.02–0.04, 2–3	Нет	–
<i>N. tobolensis</i> Tolokonnikova, 2015	1.00–1.55	0.17–0.25/0.65–1.00	0.014/0.075–0.12	Овальные, 0.75–0.10 × 0.15–0.20	0.025–0.050, 5–8	0.025, 2–6	Нет	0.50–0.57/0.17–0.25

et al., 2014; Cole et al., 2015]. Изменение условий окружающей среды влияло на состав и разнообразие морской биоты. В карбоне отмечается радиация типа *Bryozoa*, наиболее ярко выразившаяся у фенестрат и криптостоматных рабдомезин [Ernst, 2013b; Tolokonnikova et al., 2014]. В ходе эволюции рабдомезин происходило постепенное усложнение морфологии, хорошо прослеживаемое у представителей рода *Nikiforovella*.

Характерной особенностью никифоровелл является тонковетвистая колония, образующаяся за счет почкования автозооидов вокруг срединной оси, а также угол наклона автозооциев в экзо- и эндозонах и орнамент поверхности колоний, сформированный при сочетании авто-, метазооциев и акантоциев.

Анализ количественных характеристик фаменско-турнейских представителей *Nikiforovella* показал следующие тенденции в эволюции рода за исследуемый отрезок геологического времени. На начальном этапе развития отмечается возрастание диаметра колонии, в среднем с 0.6–0.8 мм (в фамене) до 1.0–1.5 мм (в турне). При относительном постоянстве ширины узкой экзозоны, обычно составляющей 1/4 диаметра колонии, увеличение диаметра колонии происходило за счет вариации диаметра эндозоны. Разрастание эндозоны обеспечивало устойчивость колониальной конструкции.

Увеличение площади скелета между автозооциями в процессе эволюции было также направлено на поддержание устойчивости колонии и охват большей “кормовой” территории [Ernst, 2013a, b]. Между автозооциями у никифоровелл расположены метазооциевые, выполняющие функции укрепления колонии и объединения соседних автозооциев [Горюнова, 1985]. Эволюция метазооциев в фамене–турне выражалась в возрастании их количества (от 1–2 до 5–8 на площадке между апертурами) и размеров (в среднем от 0.02–0.04 мм в фамене до 0.03–0.06 мм в турне). Характер локализации метазооциев вокруг апертур на поверхности колоний менялся в сторону более хаотичного расположения.

Размер апертур на протяжении 25.5 млн лет возрос в среднем от 0.09×0.15 мм в фамене до 0.12×0.17 мм в турне. Возможно, это связано с изменением климата. На миссисипий приходится одно из глобальных похолоданий Земли [Davudov et al., 2012]. Согласно исследованиям О’Деа, Окамура [1999] и Р. Тейлора [2005], размер зооидов у современных мшанок увеличивается при пониженных значениях температуры. Большие полипиды могли продуктивнее фильтровать водные течения, насыщенные пищей.

Сравнительно стабильным параметром оказалась форма апертур. Автозооциевые в поперечном сечении имеют эллиптическую форму с незначительными отклонениями показателей по ширине (до округлых) или длине (до удлинненно-овальных).

В полости автозооциев некоторых никифоровелл встречаются редкие диафрагмы. Среди девонских видов они зафиксированы у раннефаменской *N. nitida* Troiz., 1979 и *N. multipitata* Trizna, 1958, существовавшей с конца фамена до конца визе. Среди 13 турнейских видов диафрагмы есть у 4 мшанок *N. diaphragmata* Trizna, 1958, *N. humilis* Trizna, 1958, *N. multipitata* Trizna, 1958, *N. kutchumondensis* Trizna, 1958 [Тризна, 1958]. Примечательно, что все они возникли в Кузнецком бассейне, но в разное время. Образование диафрагм у представителей типа *Bryozoa* связывают с дегенерацией полипидов и их последующей регенерацией [Горюнова, 1985]. Вероятно, в Казахском и Кузнецком палеобассейнах, где существовали перечисленные мшанки, происходило чередование прекращения и возобновления роста колоний.

В скелете колонии между метазооциями у никифоровелл развиты акантоциевые, выполняющие защитную функцию [Горюнова, 1985]. В течение фамена–турне увеличивалось их количество (от 2–3 до обильных). К концу турнейского века беспорядочное расположение акантоциев почти полностью вытеснило закономерное, характерное для фаменских представителей рода. Усиление защиты колонии в форме возникновения многочисленных акантоциев предположительно связано с изменившимся разнообразием хищников, а также является ответом на стрессовое событие Hangenberg [Ernst, 2013b].

Исходя из анализа видовых признаков и стратиграфического положения, были предположены филогенетические связи между видами рода *Nikiforovella* в фаменско-турнейский этап его развития. Графическое изображение филогении отражено на рис. 1.

Самыми важными эволюционировавшими признаками рода являются диаметр эндозоны, ширина апертур, количество метазооциев и акантоциев. Исходным видом рода является *N. nitida*, обладающей редкими диафрагмами. В самом конце фамена от нее возникло несколько филогенетических ветвей. Тупиковой ветвью стала *N. dinantia* (табл. I, фиг. 1–3), характеризующаяся самой крупной колонией (0.90–1.26 мм) среди фаменских представителей рода и широкой эндозоной (0.42–0.54 мм). Примечателен факт наличия у этой мшанки единичных акантоциев, против 1–3 у других никифоровелл. Ширина апертур, и количество метазооциев равны среднестатистическим для позднефаменских никифоровелл.

Вид *N. gracilis* (табл. I, фиг. 7–9) с диаметром эндозоны 0.40–0.63 мм, по-видимому, был предком *N. tobolensis* (табл. II, фиг. 3–5), у которой диаметр эндозоны возрос до 0.65–1.00 мм. Ширина апертур немного сократилась с 0.08–0.14 до 0.75–0.10 мм соответственно, что отличается от общей тенденции эволюционных изменений рода. Количество

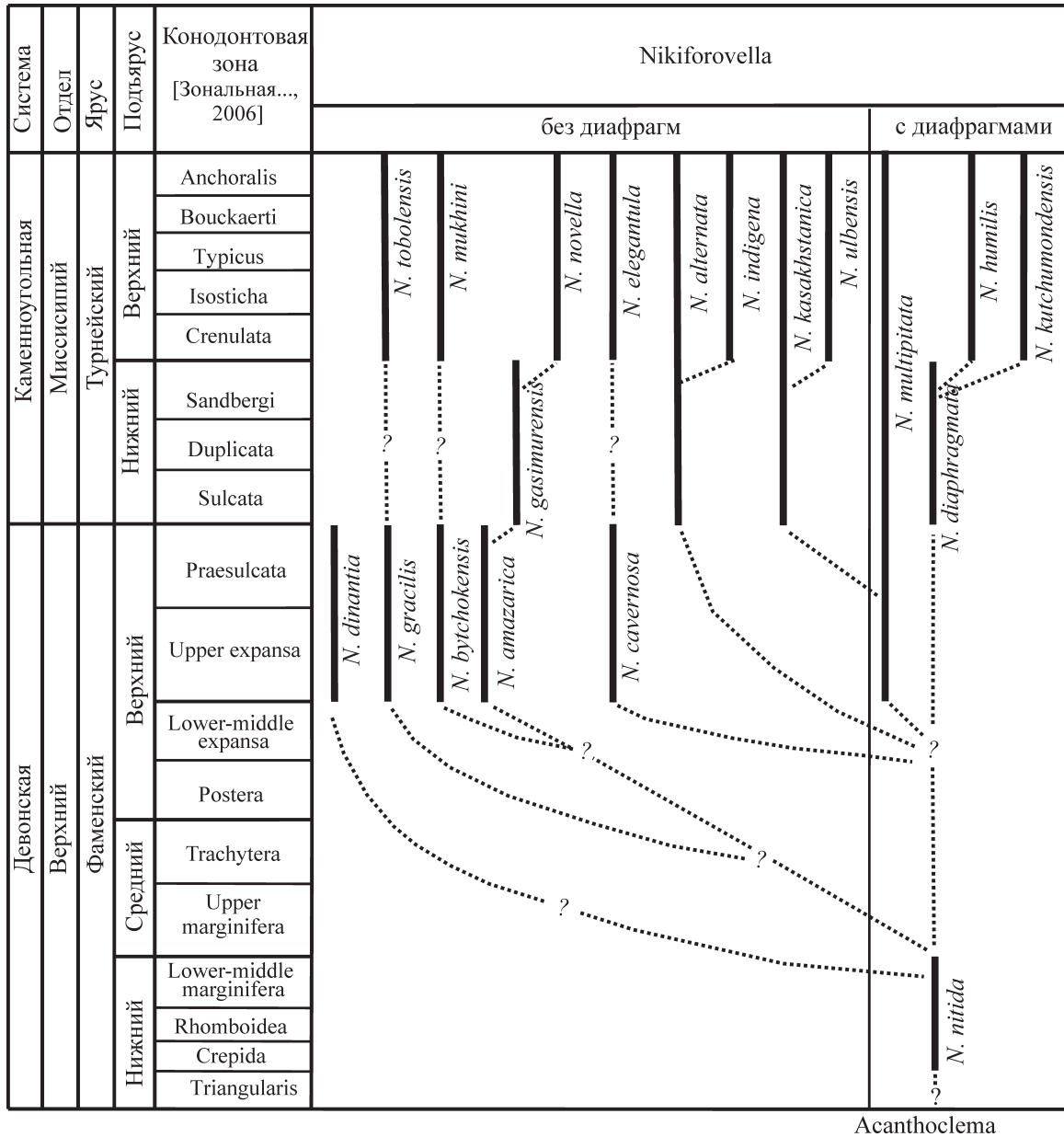


Рис. 1. Филогенетические связи рода *Nikiforovella* в фамене–турне.

Fig. 1. Phylogenetic connections of the genus *Nikiforovella* in the Famennian–Tournaisian

метазооциев на площадках между аперттурами увеличилось с 1–5 у *N. gracilis* до 5–8 у *N. tobolensis*. Численность акантостилелей возросла с 1–3 у *N. gracilis* до 2–6 у *N. tobolensis*.

От общего, пока не установленного, предка возникли мшанки *N. bytchokensis* (табл. II, фиг. 1, 2) и *N. amazarica*, давшие каждая филогенетическую ветвь. Последовательное изменение видовых признаков прослеживается в линии: *N. amazarica*–*N. gasimurensis*–*N. novella*. Вследствие отсутствия в литературе данных о диаметре эндозоны (для первых двух видов) для сравнения брали диаметр

всей колонии. Он менялся следующим образом: 0.65–0.80 мм у *N. amazarica*, 1.00–1.60 у *N. gasimurensis* и 1.30 мм у *N. novella*. Изменения параметров у первых двух видов хорошо согласуется с общим эволюционным трендом никифоровелл. Увеличивается ширина апертур от 0.07–0.08 мм (в фамене) до 0.10–0.12 мм (в турне), количество метазооциев от 4 у *N. amazarica* до 4–8 у *N. gasimurensis*, число акантостилелей – от 2 до 5 соответственно. Те же показатели для *N. novella* снижаются: ширина апертур составляет 0.10–0.13 мм, количество метазооциев – 4–6, акантостилелей – 1–2.

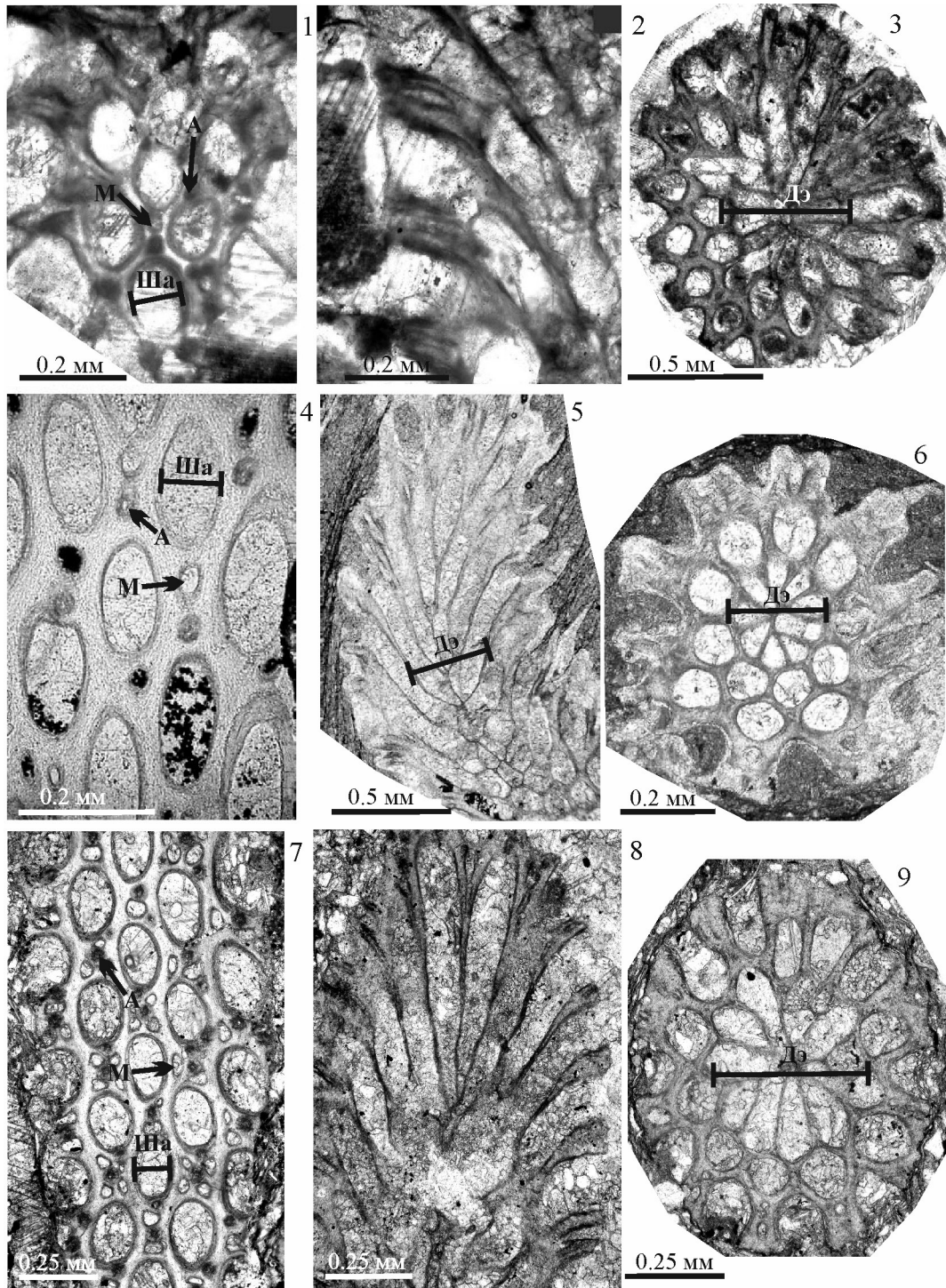


Таблица I

Ша – ширина апертур, М – метазооэци, А – акантостили, Дэ – диаметр эндозоны

Фиг. 1–3. *Nikiforovella dinantia* Tolokonnikova, Ernst, Poty, Mottequin, 2015; голотип Льежского университета, ULg PDS 95 (19.5–25): 1 – тангенциальное сечение, 2 – продольное сечение, 3 – поперечное сечение; Бельгия, разрез Pont-de-Scauy; верхний девон, фаменский ярус, формация Comblain-au-Pont.

Фиг. 4–6. *Nikiforovella cavernosa* (Nekhoroshev, 1932); экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-13b): 4 – тангенциальное сечение, экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-4); 5 – продольное сечение; экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2500 (V4-13); 6 – поперечное сечение; Германия, антеклиза Velbert; верхний девон, фаменский ярус, формация Velbert.

Фиг. 7–9. *Nikiforovella gracilis* Ernst, Herbig, 2010; голотип Геологического института Кельнского университета, GIK 2269: 7 – тангенциальное сечение; экз. Геологического института Кельнского университета, GIK 2267; 8 – продольное сечение; 9 – поперечное сечение; Германия, антеклиза Velbert; верхний девон, фаменский ярус, формация Velbert.

Table I

Ша – the width of the apertures, М – the metazooecia, А – the acanthostyles, Дз – the diameter of endozone
 Fig. 1–3 *Nikiforovella dinantia* Tolokonnikova, Ernst, Poty, Mottequin, 2015; holotype of Liege University, ULg PDS 95 (19.5–25): 1 – tangential section, 2 – longitudinal section, 3 – cross section; Belgium, the Pont-de-Scay section; Upper Devonian, Famennian Stage, the Comblain-au-Pont formation.
 Fig. 4–6. *Nikiforovella cavernosa* (Nekhoroshev, 1932); specimen of the Geological Institute of Cologne University, GIK 2500 (V4-13b): 4 – tangential section, specimen of the Geological Institute of Cologne University, GIK 2500 (V4-4); 5 – longitudinal section; specimen of the Geological Institute of Cologne University, GIK 2500 (V4-13); 6 – cross section; Germany, Antekliza Velbert; Upper Devonian, Famennian stage, Velbert formation.
 Fig. 7–9. *Nikiforovella gracilis* Ernst, Herbig, 2010; holotype of the Geological Institute of Cologne University, GIK 2269: 7 – tangential section; spec. of the Geological Institute of Cologne University, GIK 2267; 8 – longitudinal section; 9 – cross section; Germany, Antekliza Velbert; Upper Devonian, the Famennian stage, the Velbert formation.

Мшанка *N. bytchokensis* близка к *N. mukhini*. Диаметр эндозоны в этой филогенетической линии изменяется с 0.40 до 0.60 мм, ширина апертур – с 0.08 до 0.06–0.07 мм, количество метазооциев – с 4–5 до 6–12, акантоциев – с 2–3 до 3–4.

В середине–конце фамена, вероятно, произошло разделение переходных форм от *N. nitida* на четыре ветви. В одной из них прослеживается сходство между *N. cavernosa* (табл. I, фиг. 4–6) и *N. elegantula*. Эволюционные изменения выглядят здесь следующим образом: увеличивается диаметр эндозоны с 0.30–0.47 до 1.10 мм, ширина апертур – с 0.06–0.10 до 0.06–0.08 мм, количество метазооциев – с 1–2 до 3–4, акантоциев – с 1–2 до 3.

В раннем турне появляется *N. alternata*, давшая начало *N. indigena*. Изменения в этой линии шли различно. Количество метазооциев (1–2) осталось неизменным. Диаметр эндозоны уменьшился (с 0.70–1.00 мм у *N. alternata* до 0.60–0.70 мм у *N. indigena*), но возросли ширина апертур (с 0.09–0.12 мм до 0.12–0.14 мм) и число акантоциев (с 2 до 2–3).

В конце фаменского века возникла *N. multipitata* (табл. II, фиг. 6, 7). В раннем турне от нее отпочковалась ветвь *N. kasakhstanica*, давшая в позднем турне начало *N. ulbensis* (табл. II, фиг. 8, 9). В линии *N. multipitata*–*N. kasakhstanica* увеличился диаметр эндозоны с 0.50–0.65 до 0.60–1.00 мм, ширина апертур – с 0.07–0.08 до 0.11–0.12 мм. Количество метазооциев уменьшилось с 4–7 до 3–4 у *N. kasakhstanica*, акантоциев – с 5–8 до 4–5 у *N. kasakhstanica*. В линии *N. kasakhstanica*–*N. ulbensis* произошли изменения в диаметре эндозоны. Она несколько уменьшилась с 0.60–1.00 до 0.50–0.65 мм. Возросла ширина апертур с 0.11–0.12 до 0.10–0.15 мм у *N. ulbensis*. Число метазооциев (3–4) и акантоциев (4–5) оставалось постоянным.

Возможно, от *N. multipitata* или другой мшанки возникла в раннем турне *N. diaphragmata*. Виды *N. humilis* и *N. kutchumondensis* появились в геологической летописи одновременно и, скорее всего, произошли от более древнего вида *N. diaphragmata*. В этой филогенетической ветви у *N. humilis* прослеживается увеличение анализируемых параметров, а у *N. kutchumondensis*, наоборот, – уменьшение. Диаметр эндозоны в линии *N. diaphragmata*–

N. humilis возрастает с 0.50–0.60 до 1.38–1.40 мм, ширина апертур – с 0.08–0.10 до 0.12–0.14 мм, количество метазооциев – с 3–4 до 3–5, число акантоциев остается неизменным – 3–5. В линии *N. diaphragmata*–*N. kutchumondensis* диаметр эндозоны снижается с 0.50–0.60 до 0.40–0.45 мм, ширина апертур и количество метазооциев постоянны и равны 0.08–0.10 мм, 3–4 соответственно. Количество акантоциев в среднем тоже не меняется – 4 на площадке между апертурами.

Условно все никифоровеллы можно дополнительно разделить по наличию или отсутствию диафрагм. У исходной раннефаменской мшанки *N. nitida* они отмечаются в единичных автозооциях [Троицкая, 1979]. Редкие диафрагмы имеются у *N. multipitata* и турнейских *N. diaphragmata*, *N. humilis*, *N. kutchumondensis*. У остальных мшанок из рода *Nikiforovella* они не обнаружены.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РОДА

Мшанки рода *Nikiforovella* распространены в Северном полушарии планеты преимущественно в каменноугольных отложениях. Они обитали в мелководных эпиконтинентальных морских бассейнах с позднего девона (фамен) до ранней перми (сакмарий) Евразии и Северной Америки, не достигая большой численности в биотопах. Небольшое количество таксонов, встречающихся в узком временном диапазоне, и возможность проследить их родственные связи делают этот род стратиграфически ценным. Характерный рисунок поверхности колонии, образованный сочетанием авто- и гетерозооциев, позволяет сравнительно легко диагностировать эти мшанки на самых ранних стадиях исследования. Стратиграфическое распространение фаменско-турнейских видов рода *Nikiforovella* отражено на рис. 2.

В результате анализа распространения никифоровелл в фаменско-турнейских отложениях Евразии установлено, что с позднего фамена до раннего турне представители рода развивались в изолированных частях палеобассейна. Они образовывали несколько отдельных сукцессий на территории Западной и Центральной Европы, Казахстана, Кузнецкого бассейна и Восточного Забайкалья. Самые

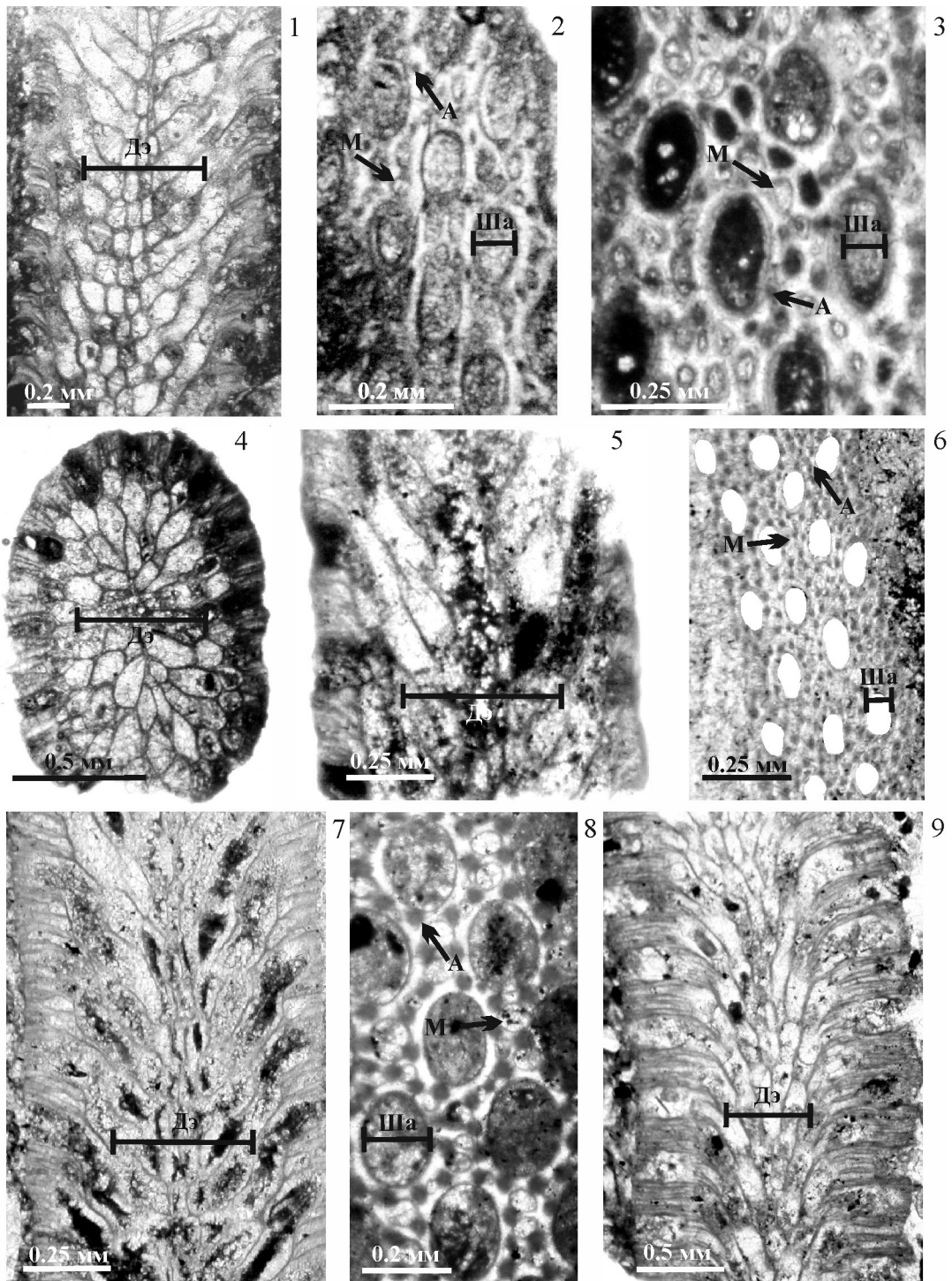


Таблица II

Фиг. 1–2. *Nikiforovella bytchokensis* Trizna, 1958; экз. НИ КемГУ, № 4а/9.1: 1 – продольное сечение, 2 – тангенциальное сечение; Кузнецкий бассейн, Абышевский разрез; верхний девон, фаменский ярус, топкинский горизонт.

Фиг. 3–5. *Nikiforovella tobolensis* Tolokonnikova, 2015; голотип СибГИУ, № 12/11.1: 3 – тангенциальное сечение, 4 – поперечное сечение, 5 – продольное сечение; Россия, Курганская область, скважина Курган-Успенская 1; глубина 1865.8–1869.3 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Фиг. 6–7. *Nikiforovella multipitata* Trizna, 1958; экз. НИ КемГУ, 4/30.1: 6 – тангенциальное сечение, 7 – продольное сечение; Россия, Курганская область, скважина Курган-Успенская 1; глубина 1080.1–1098.8 м; нижний карбон, нерасчлененные турнейско-визейские отложения.

Фиг. 8–9. *Nikiforovella ulbensis* Nekhoroshev, 1956; экз. СибГИУ, № 12/14.1: 8 – тангенциальное сечение, 9 – продольное сечение; Россия, Курганская область, скважина Восточно-Курганская 44; глубина 460.0–466.3 м; нижний карбон, турнейский ярус, верхнетурнейский подъярус.

Table II

Fig. 1–2. *Nikiforovella bytchokensis* Trizna, 1958; spec. of Novokuznetsk Insinute of Kemerovo State Univ., No. 4a/9.1: 1 – longitudinal section, 2 – tangential section; Kuznetsk basin, Abyshevsky section; Upper Devonian, Famennian Stage, Topki horizon.

Fig. 3–5. *Nikiforovella tobolensis* Tolokonnikova, 2015; holotype of Siberian State Univ. No. 12/11.1: 3 – tangential section, 4 – cross-section, 5 – longitudinal section; Russia, Kurgan region, well Kurgan-Uspenskaya 1; depth of 1865.8–1869.3 m; Lower Carboniferous, Tournaisian Stage, Upper Tournaisian Substage.

Fig. 6–7. *Nikiforovella multipitata* Trizna, 1958; spec. of Novokuznetsk Insinute of Kemerovo State Univ., No. 4/30.1: 6 – tangential cross section, 7 – longitudinal section; Russia, Kurgan region, well Kurgan-Uspenskaya 1; depth 1080.1–1098.8 m; Lower Carboniferous, undivided Tournaisian-Visean deposits.

Fig. 8–9. *Nikiforovella ulbensis* Nekhoroshev, 1956; spec. Siberian State Univ., No. 12/14.1: 8 – tangential cross section, 9 – longitudinal section; Russia, Kurgan region, well Vostochno-Kurganskaya 44; depth 460.0–466.3 m; Lower Carboniferous, Turnaian Stage, Upper Tournaisian Substage.

Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Конодонто- вая зона [Зональная ..., 2006]	Бельгия, Германия, Чехия [Nekhoroshev, 1932; Ernst, Herbig, 2010; Ernst et al., 2015; Tolokonnikova et al., 2015a, b]	Казахстан [Никифорова, 1933, 1948; Нехорошев, 1953, 1956; Троицкая, 1979]	Монголия [Горюнова, Морозова, 1979; Ариунчимэг Морозова, 1992]	Россия																		
								Кузнецкий бассейн [Тризна, 1958]	Восточное Забайкалье [Нехорошев, 1960; Попеко, 2000]	Южный Урал [Tolokonni- kova, 2011]	Юго-запад Западной Сибири [Tolokonni- kova, 2012; Толоконни- кова, 2015]															
Девонская	Верхний	Фаменский	Верхний	Anchoralis																						
				Bouckaerti																						
				Typicus																						
				Isosticha																						
				Crenulata																						
				Sandbergi																						
					Duplicata																					
				Sulcata																						
				Praesulcata																						
					Upper expansa																					
				Lower-middle expansa																						
					Postera																					
				Trachytera																						
					Upper marginifera																					
Lower-middle marginifera																										
	Rhomboidea																									
	Crepida																									
Triangularis																										

Рис. 2. Стратиграфическое распространение видов рода *Nikiforovella* в фамене–турне.

Fig. 2. Stratigraphic distribution of species of the genus *Nikiforovella* in the Famennian–Tournaisian.

верхи фамена Европы характеризуются совместным распространением 5 видов мшанок (в том числе 2 со знаком “sp.”), один из которых, вероятно, проник на Южный Урал. Раннее турне характеризуется пока лишь фактом присутствия представите-

лей рода. В Казахстане низы фамена определяются мшанкой *N. nitida*, в верхней части фамена никифоровеллы неизвестны. Низы турне маркируются появлением *N. alternata*. В Кузнецком бассейне последовательность никифоровелл выглядит следу-

ющим образом. Верхнефаменскому интервалу отвечает типичная мшанка *N. bytchokensis*, в раннем турне ее сменяет *N. diaphragmata*. В Восточном Забайкалье верхи фамена характеризуются возникновением *N. amazarica*. Для раннего турне этого региона отмечается увеличение разнообразия никифоровелл до 3 видов, один из которых (*N. alternata*) был распространен в это же время в Казахстане. В верхнетурнейских отложениях никифоровеллы неизвестны в Европе и Восточном Забайкалье, но обнаружены на юго-западе Западно-Сибирской платформы и Монголии.

Таким образом, по мшанкам можно сопоставлять относительно мелководные разрезы Арденно-Рейнского бассейна (исторически типовой местности для отложений фаменского и турнейского ярусов) и других регионов Евразии. Самые верхи фамена северо-запада Рейнских гор (Германия) и Южного Урала (Россия) характеризуются распространением мшанок *N. gracilis* и *N. cf. gracilis* соответственно. Отложения нижнего подъяруса турне Рудного Алтая (Казахстан) и Восточного Забайкалья (Россия) объединяют находки *N. alternata*.

ВЫВОДЫ

1. Самые верхи фаменского яруса некоторых районов Евразии содержат разнообразные мшанки из рода *Nikiforovella* с четко выраженными морфологическими особенностями.

2. На нижней границе карбона (конодонтная зона *sulcata*) у рода *Nikiforovella* отмечается изменение морфологических характеристик и видового состава.

3. На фаменско-турнейском этапе эволюции никифоровелл проявились тенденции к увеличению размера, количества метазооциев и акантостилей, смене их упорядоченного расположения хаотичным.

4. Филогенетическую линию никифоровелл можно использовать для расчленения и корреляции фаменско-турнейских отложений некоторых регионов Евразии. Мшанка *N. alternata* Nekh., 1956 характерна для нижнего турне Рудного Алтая и Восточного Забайкалья. Мшанки *N. gracilis* Ernst, Herbig, 2010 и *N. cf. gracilis* Ernst, Herbig, 2010 обнаружены в самых верхах фаменского яруса Рейнских и Уральских гор соответственно.

Автор выражает признательность А. Ernst (Гамбургский университет, Германия) за разностороннюю помощь, Е. Poty (Льежский университет, Бельгия), В. Mottequin (Королевский бельгийский институт естественных наук, Бельгия) и Н.-Г. Herbig (Кёльнский университет, Германия) – за активное содействие в изучении мшанок Арденно-Рейнского бассейна. Автор благодарит также анонимного рецензента за критические замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Международной исследовательской программы Sepkoski Grant (проекты RUG1-1648-XX-06, RUG0-33032-XX-10, RUG1-33062-XX-12), Германской службы обменов (Deutscher Akademischer Austauschdienst, 2013, грант PKZ A/13/00100) и в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ариунчимэг Я. (2010) Палеозойские мшанки Монголии (разнообразие и распространение). Автореф. дис. докт. геол.-мин. наук. М.: ПИН, 52 с.
- Ариунчимэг Я., Морозова И.П. (1992) Новые палеозойские мшанки Монголии. *Тр. ССМПЭ*, (2), 75-84.
- Горюнова Р.В. (1975) Пермские мшанки Памира. *Тр. ПИН АН СССР*, **148**, 1-127.
- Горюнова Р.В. (1985) Морфология, система и филогения мшанок (отряд Rhabdomesida). *Тр. ПИН АН СССР*, **208**, 1-152.
- Горюнова Р.В., Морозова И.П. (1979) Позднепалеозойские мшанки Монголии. *Тр. ССМПЭ*, (9), 1-140.
- Зональная стратиграфия фанерозоя России (2006). (Науч. ред. Т.Н. Корень). СПб.: ВСЕГЕИ, 256 с.
- Морозова И.П. (1955) Новые верхнедевонские мшанки Кузнецкого бассейна. *Докл. АН СССР*, **100**(4), 783-786.
- Морозова И.П. (2003) Новый род *Robinella* (мшанки) из нижней перми Восточной Австралии. *Мшанки земного шара*. Новокузнецк: КузГПА, 16-19.
- Нехорошев В.П. (1925) Геологическое строение Прииртышских гор близ устья реки Бухтармы в Рудном Алтае. *Изв. Геол. комитета*, **43**(6), 767-786.
- Нехорошев В.П. (1939) Геологическая карта Рудного Алтая, планшет X-3 (Тарханка). *Мат-лы по геологии Рудного Алтая*, 5-33.
- Нехорошев В.П. (1948) Девонские мшанки Алтая. *Палеонтология СССР*. Т. 3, ч. 2, вып. 1. М.: АН СССР, 172 с.
- Нехорошев В.П. (1953) Нижнекаменноугольные мшанки Казахстана. М.: АН СССР, 182 с.
- Нехорошев В.П. (1956) Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири. *Тр. ВСЕГЕИ*, **13**, Л.: Госнаучтехиздат, 419 с.
- Нехорошев В.П. (1960) Некоторые виды палеозойских криптостомат СССР. *Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР*. Ч. 1. М.: Недра, 268-283.
- Никифорова А.И. (1933) Каменноугольные отложения Средней Азии. Материалы к познанию мшанок Туркестана. *Тр. Всесоюзного геол.-развед. объединения*, **207**, 1-77.
- Никифорова А.И. (1948) Нижнекаменноугольные мшанки Каратау. Алма-Ата: АН КазССР, 53 с.
- Попеко Л.И. (1995) Зональное расчленение каменноугольных отложений Монголо-Охотской складчатой области по мшанкам. *Тихоокеанская геология*, **14**(3), 23-29.
- Попеко Л.И. (2000) Карбон Монголо-Охотского орогенного пояса. Владивосток: Дальнаука, 124 с.
- Решение III Казахстанского стратиграфического совеща-

- ния по докембрию и фанерозою. Ч. 1. Докембрий и палеозой (1991) Алма-Ата: АН КазССР, 3-7, 110-135.
- Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири. Ч. II. Средний и верхний палеозой (1982) Новосибирск: СНИИГГиМС, 130 с.
- Толоконникова З.А. (2015) Новые турнейские мшанки (миссисипий, нижний карбон) Курганской области, Россия. *Палеонт. журн.*, (6), 43-47.
- Тризна В.Б. (1958) Раннекаменноугольные мшанки Кузнецкой котловины. *Тр. ВНИГРИ*, (122), 1-433.
- Троицкая Т.Д. (1979) Мшанки мейстеровского горизонта Центрального Казахстана. *Палеонт. журн.*, (4), 31-39.
- Шишова Н.А. (1965) О систематическом положении и объеме семейства Нурфасморидеае. *Палеонт. журн.*, (2), 55-62.
- Шульга-Нестеренко М.И. (1955) Каменноугольные мшанки Русской платформы. *Тр. ПИН. АН СССР*, 57, 207 с.
- Becker R., Gradstein F., Hammer O. (2012) The Devonian period. *The Geologic Time Scale*. (Eds F.M. Gradstein et al.). V. 2. Oxford, Elsevier, 559-601.
- Blake D.B. (1983) Introduction to the suborder Rhabdomesina. Systematic descriptions for the Suborder Rhabdomesina. *Treatise on invertebrate paleontology*. Ed. R.A. Robison. Pt G (1). Bryozoa (revised). Lawrence, Univ., Kansas, 530-592.
- Carmichael S.K., Waters J.A., Suttner T.J., Kido E., DeReuil A.A. (2014) A New Model for the Kellwasser Anoxia Events (Late Devonian): Shallow Water Anoxia in an Open Oceanic Setting in the Central Asian Orogenic Belt. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 399, 394-403.
- Cole D., Myrow P.M., Fike D.A., Gehrels G.E. (2015) Uppermost Devonian (Famennian) to Lower Mississippian events of the western U.S.: Stratigraphy, sedimentology, chemostratigraphy, and detrital zircon geochronology. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 427, 1-19.
- Davydov V.I., Korn D., Schmitz M.D. (2012) The Carboniferous period. *The Geologic Time Scale*. (Eds F.M. Gradstein et al.). V. 2. Oxford, Elsevier, 603-651.
- Ernst A. (2008) Non-fenestrate bryozoans from the Middle Devonian of the Eifel (western Rhenish Massif, Germany). *Neues Jb. Geol. Palaeont. Abh.*, 250(3), 313-379.
- Ernst A. (2011) Cryptostome (ptilodictyine and rhabdomesine) Bryozoa from the Lower Devonian of NW Spain. *Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*. 239(4-6), 147-183.
- Ernst A. (2012) *Acanthoclema* (Rhabdomesina, Cryptostomata) from the Devonian of Europe. (Eds A. Ernst et al.). *Bryozoan Studies 2010, Lecture Notes in Earth System Sci.*, 143, 45-58.
- Ernst A. (2013a) Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93, 45-63.
- Ernst A. (2013b) **Diversity dynamics and evolutionary patterns of the Palaeozoic stenolaemate Bryozoa**. Habilitationsschrift, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 435 p.
- Ernst A., Herbig H.-G. (2010) Stenolaemate bryozoans from the Late Devonian (Famennian) of SW Germany. *Geologica Belgica*, 13(3), 173-182.
- Ernst A., Königshof P. (2010) Bryozoan fauna and microfaunas from Middle Devonian reef complex (Western Sahara, Morocco). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 568, 1-91.
- Ernst A., Dorsch T., Keller M. (2011) A bryozoan fauna from the Santa Lucia Formation (Lower-Middle Devonian) of Abelgas, Cantabrian Mountains, NW Spain. *Facies*, 57, 301-329.
- Ernst A., Tolokonnikova Z., Herbig H.-G. (2015) **Uppermost Famennian bryozoans from Ratingen (Velbert Anticline, Rhenish Massif, Germany) – Taxonomy, facies dependencies and palaeobiogeographic implications**. *Geologica Belgica*, 18(1), 37-47.
- Hall J. (1886) Bryozoa of the Upper Helderberg groups; plates and explanations. *State geologist of New York*, 5th ann. report, 25-53.
- Myrow P.M., Ramezani J., Hanson A.E., Bowring S.A., Racki G., Rakociński M. (2014) High-precision U-Pb age and duration of the latest Devonian (Famennian) Hangenberg event, and its implications. *Terra Nova*, 26, 222-229.
- Nekhoroshev V.P. 1932. Die Bryozoen des deutschen Unterkarbons. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt. Neue Folge*, 141, 1-74.
- O'Dea A., Okamura B. (1999) Influence of seasonal variation in temperature, salinity and food availability on module size and colony growth of the estuarine bryozoans. *Conopeum seurati*. *Marine Biology*, 135, 581-588.
- Taylor P.D. (2005) Bryozoans and palaeoenvironmental interpretation. *J. Palaeontol. Soc. India*, 50(2), 1-11.
- Tolokonnikova Z.A. (2011) The first data on bryozoans from Devonian-Carboniferous boundary beds of the Southern Urals (Zigan and Sikaza sections). *Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS/IGCP 596 joint field meeting)*. Novosibirsk, SB RAS, 156-158.
- Tolokonnikova Z.A. (2012) **Early Carboniferous bryozoans from Western Siberia, Russia**. (Eds. A. Ernst et al.). *Bryozoan Studies 2010, Lecture Notes in Earth System Sci.*, 143, 385-399.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Poty E. (2015b) Tournaisian (Lower Mississippian) bryozoans from Belgium. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 278/1, 23-45.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Poty E., Mottequin B. (2015a) Middle and uppermost Famennian (Upper Devonian) bryozoans from southern Belgium. *Bull. Geosci.*, 90(1), 33-49.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Wyse Jackson P.N. (2014) Palaeobiogeography and diversification of Tournaisian-Visean bryozoans (lower-middle Mississippian, Carboniferous) from Eurasia. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 414, 200-211.
- Xia F.S. (1997) Marine microfaunas (bryozoans, conodonts and microvertebrate remains) from Frasnian-Famennian interval in northwestern Jungar Basin of Xinjiang in China. *Beitrage zur Palaontologie*, 22, 91-207.

REFERENCES

- Ariunchimeg Ya. (2010) *Paleozoiskie mshanki Mongolii (raznoobrazie i rasprostranenie)*. Dis. dokt. geol.-min. nauk. [Paleozoic bryozoans of Mongolia (diversity and distribution)]. Doct. geol. and min. sci. diss. Moscow: PIN RAN, 52 p. (In Russian)

- Ariunchimeg Ya., Morozova I.P. (1992) New Paleozoic bryozoans of Mongolia. *Tr. SSMPE*, **2**, 75-84. (In Russian)
- Becker R., Gradstein F., Hammer O. (2012) The Devonian period. *The Geologic Time Scale*. (Eds F.M. Gradstein et al.). V. 2. Oxford, Elsevier, 559-601.
- Blake D.B. (1983) Introduction to the suborder Rhabdomesina. Systematic descriptions for the Suborder Rhabdomesina. *Treatise on invertebrate paleontology*. (Ed. R.A. Robison). Pt G (1). Bryozoa (revised). Lawrence, Univ., Kansas, 530-592.
- Carmichael S.K., Waters J.A., Suttner T.J., Kido E., DeReuil A.A. (2014) A New Model for the Kellwasser Anoxia Events (Late Devonian): Shallow Water Anoxia in an Open Oceanic Setting in the Central Asian Orogenic Belt. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **399**, 394-403.
- Cole D., Myrow P.M., Fike D.A., Gehrels G.E. (2015) Uppermost Devonian (Famennian) to Lower Mississippian events of the western U.S.: Stratigraphy, sedimentology, chemostratigraphy, and detrital zircon geochronology. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* **427**, 1-19.
- Davydov V.I., Korn D., Schmitz M.D. (2012) The Carboniferous period. *The Geologic Time Scale*. (Eds F.M. Gradstein et al.). V. 2. Oxford, Elsevier, 603-651.
- Ernst A. (2008) Non-fenestrate bryozoans from the Middle Devonian of the Eifel (western Rhenish Massif, Germany). *Neues Jb. Geol. Palaeont. Abh.*, **250**(3), 313-379.
- Ernst A. (2011) Cryptostome (ptilodictyine and rhabdomesine) Bryozoa from the Lower Devonian of NW Spain. *Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **239**(4-6), 147-183.
- Ernst A. (2012) *Acanthoclema* (Rhabdomesina, Cryptostomata) from the Devonian of Europe. (Eds A. Ernst et al.). *Bryozoan Studies 2010, Lecture Notes in Earth System Sci.*, **143**, 45-58.
- Ernst A. (2013a) Diversity dynamics and evolutionary patterns of Devonian Bryozoa. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **93**, 45-63.
- Ernst A. (2013b) **Diversity dynamics and evolutionary patterns of the Palaeozoic stenolaemate Bryozoa**. Habilitationsschrift, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, 435 p.
- Ernst A., Dorsch T., Keller M. (2011) A bryozoans fauna from the Santa Lucia Formation (Lower-Middle Devonian) of Abelas, Cantabrian Mountains, NW Spain. *Fazies*, **57**, 301-329.
- Ernst A., Herbig H.-G. (2010) Stenolaemate bryozoans from the Late Devonian (Famennian) of SW Germany. *Geologica Belgica*, **13**(3), 173-182.
- Ernst A., Königshof P. (2010) Bryozoan fauna and microfacies from Middle Devonian reef complex (Western Sahara, Morocco). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **568**, 1-91.
- Ernst A., Tolokonnikova Z., Herbig H.-G. (2015) Uppermost Famennian bryozoans from Ratingen (Velbert Anticline, Rhenish massif, Germany) – Taxonomy, facies dependencies and palaeobiogeographic implications. *Geologica Belgica*, **18**(1), 37-47.
- Goryunova R.V. (1975) *Permskie mshanki Pamira*. Perm bryozoans of the Pamirs. *Tr. PIN AN SSSR*, **148**, 1-127. (In Russian)
- Goryunova R.V. (1985) Morphology, system and phylogeny of bryozoans (order Rhabdomesida). *Tr. PIN AN SSSR*, **208**, 1-152. (In Russian)
- Goryunova R.V., Morozova I.P. (1979) Late Paleozoic bryozoans of Mongolia. *Tr. SSMPE*, **9**, 1-140. (In Russian)
- Hall J. (1886) Bryozoa of the Upper Heldelberg groups; plates and explanations. *State geologist of New York*, 5th ann. report, 25-53.
- Morozova I.P. (1955) New Upper Devonian Bryozoans of the Kuznetsk Basin. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **100**(4), 783-786. (In Russian)
- Morozova I.P. (2003) The new genus *Robinella* (bryozoans) from the Lower Permian of Eastern Australia. *Mshanki zemnogo shara* [Bryozoans of the globe]. Novokuznetsk, KuzGPA Publ., 16-19. (In Russian)
- Myrow P.M., Ramezani J., Hanson A.E., Bowring S.A., Racki G., Rakociński M. (2014) High-precision U-Pb age and duration of the latest Devonian (Famennian) Hangenberg event, and its implications. *Terra Nova*, **26**, 222-229.
- Nehoroshev V.P. (1925) The geological structure of the Priirtysh mountains near the mouth of the Bukhtarma River in the Rudny Altai. *Izv. Geol. Komiteta*, **43**(6), 767-786. (In Russian)
- Nehoroshev V.P. (1939) Geological map of the Rudny Altai, plate X-3 (Tarkhanka). *Materialy po geologii Rudnogo Altaya* [Materials on the geology of Rudny Altai], 5-33. (In Russian)
- Nehoroshev V.P. (1948) *Devonskie mshanki Altaya. Paleontologiya SSSR. T. 3, ch. 2, vyp. 1* [Devonian bryozoans of Altai. Paleontology of the USSR. V. 3, P. 2, Iss. 1]. Moscow, Akad. Nauk SSSR, 172 p. (In Russian)
- Nehoroshev V.P. (1953) *Nizhnekamennougol'nye mshanki Kazakhstana* [Lower Carboniferous Bryozoans of Kazakhstan]. Moscow, Akad. Nauk SSSR, 182 p. (In Russian)
- Nehoroshev V.P. (1956) *Nizhnekamennougol'nye mshanki Altaya i Sibiri* [Lower Carboniferous bryozoans of Altai and Siberia]. Tr. VSEGEI, **13**. Leningrad, Gosnauchtekhizdat Publ., 419 p. (In Russian)
- Nehoroshev V.P. (1960). Some species of the Paleozoic cryptostomat of the USSR *Novye vidy drevnikh rastenii i bespozvonochnykh SSSR. Ch. 1* [New species of ancient plants and invertebrates of the USSR. Pt. 1]. Moscow, Nedra Publ., 268-283. (In Russian)
- Nekhoroshev V.P. (1932) Die Bryozoen des deutschen Unterkarbons. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt. Neue Folge*, **141**, 1-74.
- Nikiforova A.I. (1933) Carboniferous deposits of Central Asia. Materials for the knowledge of bryozoans of Turkistan. *Tr. Vsesoyuznogo geol.-razved. ob`edineniya*, **207**, 1-77. (In Russian)
- Nikiforova A.I. (1948) *Nizhnekamennougol'nye mshanki Karatau* [Lower Carboniferous bryozoans of Karatau]. Alma-Ata, Akad. Nauk KazSSR Publ., 53 p. (In Russian)
- O'Dea A., Okamura B. (1999) Influence of seasonal variation in temperature, salinity and food availability on module size and colony growth of the estuarine bryozoans. *Conopeum seurati*. *Marine Biology*, **135**, 581-588.
- Popeko L.I. (1995) Zonal partition of the Carboniferous deposits of the Mongolo-Okhotsk folded region on the bryozoans. *Tihookean. Geol.*, **14**(3), 23-29. (In Russian)
- Popeko L.I. (2000) *Karbon Mongolo-Ohotskogo orogennogo poyasa* [Carbon of the Mongolo-Okhotsk orogenic belt]. Vladivostok, Dal'nauka Publ., 124 p. (In Russian)
- Reshenie III Kazakhstanskogo stratigraficheskogo soveshchaniya po dokembriyu i fanerozoju. Ch. 1. Dokembrii i paleozoi* (1991) [Decision 3rd of the Kazakhstan stratigraphic meeting on Precambrian and Phanerozo-

- ic. Part 1. Precambrian and Paleozoic] Alma-Ata, Akad Nauk KazSSR Publ., 3-7, 110-135. (In Russian)
- Resheniya Vsesoyuznogo soveshchaniya po razrabotke unifikirovannykh stratigraficheskikh skhem dokembriya, paleozoya i chetvertichnoi sistemy Srednei Sibiri. Ch. II Srednii i verkhniy paleozoi (1982) [Decisions of the All-Union Meeting on the Development of Unified Stratigraphic Schemes of Precambrian, Paleozoic and Quaternary System of Central Siberia. Part II Middle and Upper Paleozoic]. Novosibirsk, SNIIGGiMS Publ., 130 p. (In Russian)
- Shishova N.A. (1965) On the systematic position and volume of the family Hyphasporidae. *Paleontol. Zh.*, (2), 55-62. (In Russian)
- Shul'ga-Nesterenko M.I. (1955) *Kamennougol'nye mshanki Russkoi platformy*. [Carboniferous bryozoans of the Russian platform]. Tr. PIN. Akad Nauk SSSR, **57**, 207 p. (In Russian)
- Taylor P.D. (2005) Bryozoans and palaeoenvironmental interpretation. *J. Palaeontol. Soc. India*, **50**(2), 1-11.
- Tolokonnikova Z.A. (2011) The first data on bryozoans from Devonian-Carboniferous boundary beds of the Southern Urals (Zigan and Sikaza sections). *Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS/IGCP 596 joint field meeting)*. Novosibirsk, SB RAS, 156-158.
- Tolokonnikova Z.A. (2012) Early Carboniferous bryozoans from Western Siberia, Russia. Eds. A. Ernst et al. *Bryozoan Studies 2010, Lecture Notes in Earth System Sci.*, **143**, 385-399.
- Tolokonnikova Z.A. (2015) New Tournaisian bryozoans (Mississippi, Lower Carboniferous) of the Kurgan Region, Russia. *Paleontol. Zh.*, (6), 43-47. (In Russian)
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Poty E. (2015b) Tournaisian (Lower Mississippian) bryozoans from Belgium. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **278**(1), 23-45.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Poty E., Mottequin B. (2015a) Middle and uppermost Famennian (Upper Devonian) bryozoans from southern Belgium. *Bull. Geosci.*, **90**(1), 33-49.
- Tolokonnikova Z., Ernst A., Wyse Jackson P.N. (2014) Palaeobiogeography and diversification of Tournaisian-Visean bryozoans (lower-middle Mississippian, Carboniferous) from Eurasia. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **414**, 200-211.
- Trizna V.B. (1958) Early Carboniferous bryozoans of the Kuznetsk Basin. Tr. VNIGRI, **122**, 1-433. (In Russian)
- Troitskaya T.D. (1979) Bryozoans of the Meister horizon of Central Kazakhstan. *Paleontol. Zh.*, (4), 31-39. (In Russian)
- Xia F.S. (1997) Marine microfaunas (bryozoans, conodonts and microvertebrate remains) from Frasnian-Famennian interval in northwestern Jungar Dasin of Xinjiang in China. *Beitrag zur Palaontologie*, **22**, 91-207.
- Zonal'naya stratigrafiya fanerozoya Rossii (2006). (Ed. T.N. Koren'). [Zonal stratigraphy of the Phanerozoic of Russia. (Ed. T.N. Koren')] St.Petersburg, VSEGEI Publ., 256 p. (In Russian)