

УДК 56.016.3:551.3

МОДЕЛЬ КОНОДОНТОВЫХ БИОФАЦИЙ МЕЛКОВОДНЫХ ПАЛЕООБСТАНОВОК ФРАНСКОГО ЯРУСА (ПОЗДНИЙ ДЕВОН)

Валентина Михайловна Назарова^{1✉}, Елена Михайловна Кирилишина²,
Людмила Ивановна Кононова³, Евгения Владимировна Карпова⁴,
Сергей Сергеевич Демьянков⁵

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия; VM516@yandex.ru

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Музей землеведения, Москва, Россия; conodont@mail.ru

³ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия; 2216614@list.ru

⁴ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия; karpoff_2002@mail.ru

⁵ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия; dem.s@mail.ru

Аннотация. Рассмотрены различные критерии выделения биофациальных комплексов и принципы построения палеоэкологических моделей обитания конодонтов. Предложена модель формирования конодонтовых биофаций, основанная на распределении комплексов конодонтов франского яруса (верхний девон) Воронежской антеклизы (центральные районы Русской плиты).

Ключевые слова: конодонтовые биофации, палеообстановки, палеоэкология, франский ярус, Воронежская антеклиза

Для цитирования: Назарова В.М., Кирилишина Е.М., Кононова Л.И., Карпова Е.В., Демьянков С.С. Модель конодонтовых биофаций мелководных палеообстановок франского яруса (поздний девон) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. 2022. № 6. С. 35–45.

THE CONODONT BIOFACIES MODEL OF SHALLOW PALEOENVIRONMENTS IN FRASNIAN (LATE DEVONIAN)

Valentina M. Nazarova^{1✉}, Elena M. Kirilishina², Lyudmila I. Kononova³,
Evgenija V. Karpova⁴, Sergey S. Demyankov⁵

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; VM516@yandex.ru

² Lomonosov Moscow State University, The Earth Science Museum, Moscow, Russia; conodont@mail.ru

³ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; 2216614@list.ru

⁴ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; karpoff_2002@mail.ru

⁵ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; dem.s@mail.ru

Abstract. The article considers various criteria of the conodont biofacies distinguishing, and principles of conodont paleoecological models reconstructing. The proposed conodont biofacies model is based on conodont distribution in the Frasnian (Upper Devonian) of the Voronezh anteclise (Central regions of Russian Platform).

Key words: conodont biofacies, paleoenvironments, paleoecology, Frasnian, Voronezh anteclise

For citation: Nazarova V.M., Kirilishina E.M., Kononova L.I., Karpova E.V., Demyankov S.S. The conodont biofacies model of shallow paleoenvironments in Frasnian (Late Devonian). *Moscow University Geol. Bull.* 2022; 6: 35–45. (In Russ.).

Введение. Конодонты — глобально распространенная группа морских палеозойских и триасовых животных. Долгое время считалось, что комплексы конодонтов не зависят от фаций [Аристов, 1994]. Действительно, одни и те же виды могут быть встречены и в известняках, и в глинах, и в песчаниках морского происхождения. Поэтому конодонтов широко использовали и используют в настоящее время, прежде всего для корреляции разнофациальных отложений. При этом на первых этапах активного изучения конодонтов важно было создание работающих стратиграфических схем [Москаленко, 1974; Барсков, 1985], а возможности применения этой группы ископаемых для реконструкции палеообста-

новок на тот момент были неактуальны. Тем не менее разновозрастные комплексы конодонтов могут существенно отличаться, что позволяет предположить их связь с условиями обитания и особенностями седиментации. Такие разновозрастные ассоциации конодонтов с преобладанием определенных родов или видов, встречаемые в осадочных породах, называют конодонтовыми биофациями.

Конодонты обитали в различных морских обстановках — от заливно-лагунных до глубоководных. Соответственно, конодонтовые элементы после смерти животных оседали в отложениях, накапливавшихся в этих обстановках. При этом однотипные породы могли быть сформированы в

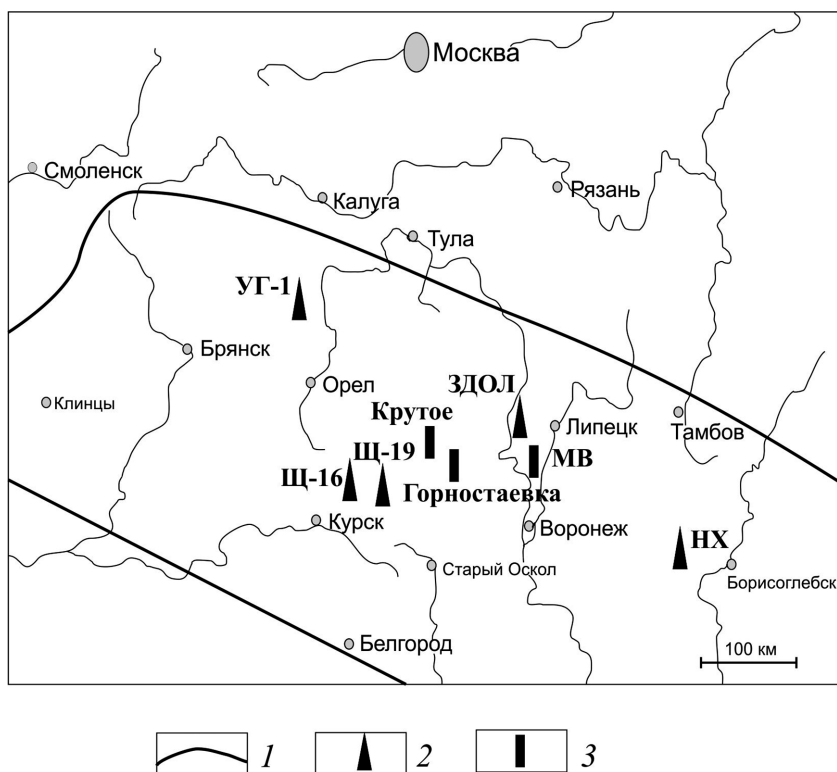


Рис. 1. Расположение изученных разрезов Воронежской антеклизы: 1 — границы Воронежской антеклизы, 2 — скважины, 3 — обнажения

разных обстановках с точки зрения обитания конодонтов. Особенно вариативны условия образования карбонатно-глинистых пород — это и заливно-лагунные участки крайнего мелководья, и относительно удаленные, приглубые. Таким образом, связь конодонтовых биофаций и литологических типов не всегда очевидна, поскольку конодонтовые биофации контролируются не столько обстановками седиментации, сколько условиями обитания организмов.

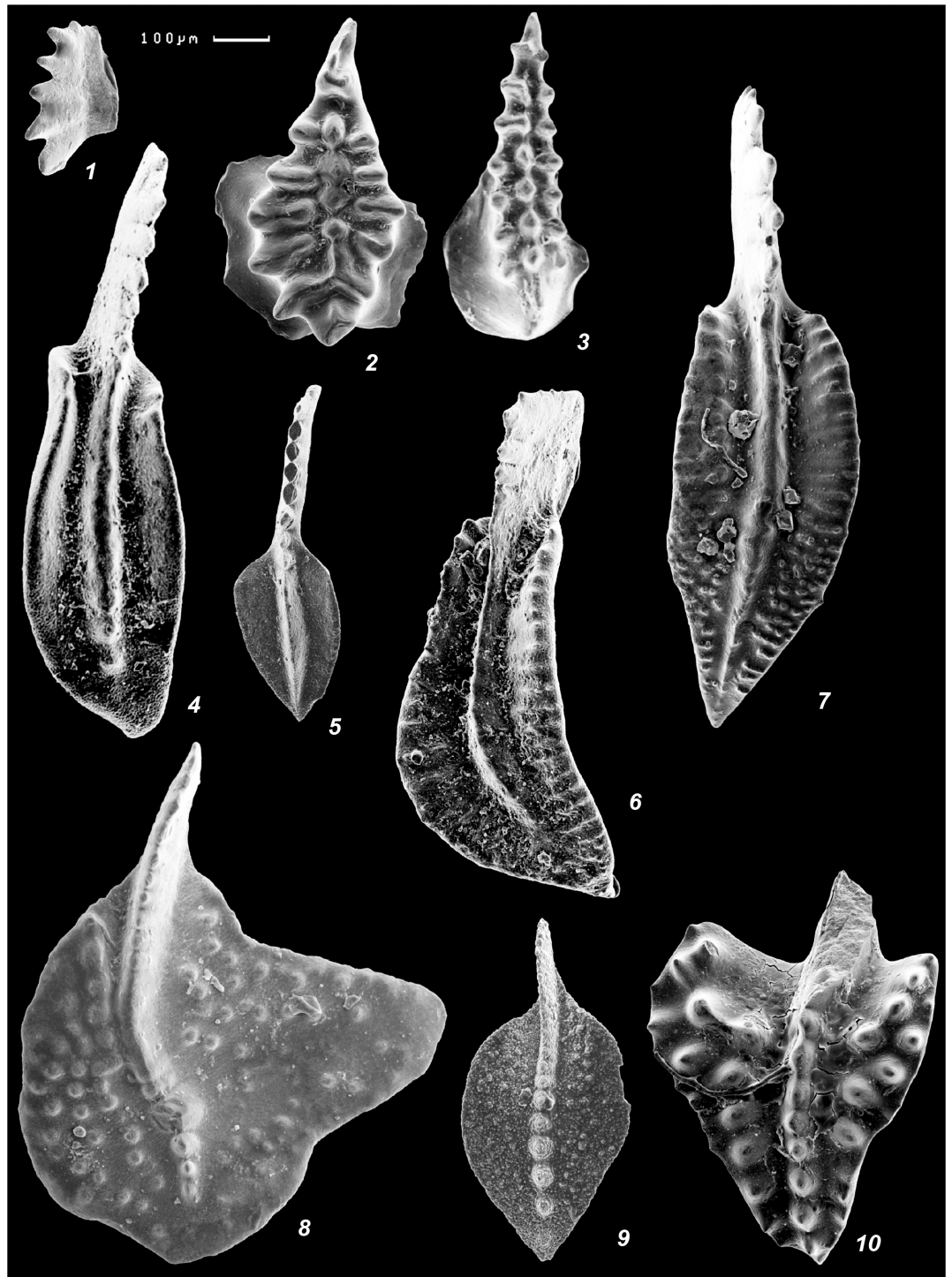
На распределение конодонтов могло влиять также изменение кормовой базы, зависящее не только от глубины и характера грунта, но и от связи палеобассейна с океаном или изменения химического состава вод, что могло быть вызвано, например, вулканизмом.

Следует учитывать, что в позднедевонское время на территории Воронежской антеклизы существовал эпиконтинентальный морской бассейн глубиной не более 100 м, расположенный на шельфе, над карбонатной платформой [Карпова, 2004], а предполагаемый континентальный склон находился гораздо восточнее [Nikishin et al., 1996]. Соответственно, в разрезах Воронежской антеклизы нет ассоциаций склоновых и глубоководных литологических типов осадков, формирующихся гравитационными способами осаждения (конглобрекчии и обломочные осадки плотностных потоков), под действием глубоководных течений и глубоководной фоновой седиментации.

Материалы и методы исследований. Работа основана на материале, собранном авторами на территории центральных районов Восточно-Европейской платформы и дополненном сборами сотрудников кафедры палеонтологии и кафедры региональной

геологии и истории Земли геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Коллекции конодонтов происходят из франкских отложений восьми разрезов (из скважин Ульяново-1 (УГ-1), Задонская-1 (ЗДОЛ), Щигры-16 (Щ-16), Щигры-19 (Щ-19) и Новохоперская (НХ), а также из обнажений Горностаевка, Крутое, Маланинские Выселки (МВ)) (рис. 1). Стратиграфические колонки и описания изученных разрезов опубликованы ранее [Венгерцев, 1995; Назарова, 1995; Кирилишина, 2006; Назарова, Кононова, 2016; Назарова и др., 2019в]. Литологически отложения представлены карбонатно-глинистыми, преимущественно карбонатными толщами с остатками рыб, членистоногих, гастропод, двусторчатых моллюсков, наутилоидей, брахиопод и других организмов, характерных для мелководно-морских условий. Выделение конодонтовых элементов велось по стандартной методике растворения породы в 10%-й уксусной кислоте. Всего обработано на конодонты 650 образцов, в среднем каждый образец весил 0,5 кг, конодонты обнаружены в 400 образцах, коллекция конодонтовых элементов насчитывает около 8000 экземпляров, в том числе платформенных элементов хорошей сохранности — около 6000. Съемка конодонтов выполнялась на сканирующем электронном микроскопе в лаборатории электронной микроскопии ПИН РАН. Характерные представители конодонтов изображены на фототаблице. Весь упомянутый палеонтологический материал хранится на кафедре палеонтологии геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова под № МГУ 272, МГУ 311, МГУ 312, МГУ 313.

История изучения конодонтовых биофаций. Первое упоминание о существовании зависимости



Фототаблица. Представители конодонтовых биофаций из франского яруса Воронежской антеклизы. Все экземпляры изображены сверху (кроме 1), увеличение $\times 80$: 1 — *Pelekysgnathus* sp., экз. № МГУ 313/1-30, вид сбоку; Липецкая обл., карьер-Маланинские выселки, обр. МВ-38; евлановский горизонт, биофация А, обитатель прибрежной крайне мелководной области; 2 — *Icriodus xenium* Nazarova, 1997, экз. № МГУ 272/830; Курская обл., скв. Щигры-16, инт. 115,75–120,65 м, обр. Щ-16/87; саргаевский горизонт; биофация А, обитатель прибрежной крайне мелководной области,

эндемик (Восточно-Европейская платформа); 3 — *Icriodus symmetricus* Branson et Mehl, 1934, экз. № МГУ 272/672; Воронежская обл., обн. Рудкино, семилукский горизонт, обр. 10; биофация В-Г, обитатель приповерхностной эпипелагической области, космополит; 4 — *Polygnathus politus* Ovnatanova 1969, экз. № МГУ 312/1-43 Орловская обл., карьер Крутое, евлановский горизонт, обр. 3; биофации В-Г, обитатель приповерхностной эпипелагической области, космополит; 5 — *Polygnathus menneri* Kirilishina et Kononova, 2010, экз. № МГУ 313/1-8; Липецкая обл., карьер Маланинские Выселки, евлановский горизонт, обр. 36, биофация С, обитатель придонной, относительно мелководной области, эндемик (Восточно-Европейская платформа); 6 — *Polygnathus krestovnikovi* Ovnatanova, 1969, экз. № МГУ 312/1-12, Орловская обл., карьер Крутое, обр. 14, биофации В-Г, обитатель приповерхностной эпипелагической области, космополит; 7 — *Polygnathus reimersi* Kuzmin, 2001, экз. № МГУ 272/875; Курская обл., скв. Щигры-16, саргаевский горизонт, инт. 101,05–105,95 м, обр. Щ-16/52; биофация D, обитатель придонной, относительно глубоководной области, эндемик (Восточно-Европейская платформа); 8 — *Palmatolepis semichatovae* Ovnatanova 1976, экз. № МГУ 272/922, Воронежская обл., обнаж. Семилуки, воронежский горизонт, обр. С 44/93 (материал В.С. Венгерцева); биофация G, обитатель придонной, относительно глубоководной области, космополит; 9 — *Mesotaxis falsovalis* Sandberg, Ziegler et Bultynck, 1989 экз. № МГУ 272/921, Курская обл., скв. Щигры-19, саргаевский горизонт, инт. 101,6–106,5 м, обр. Щ-19/47; биофация E, обитатель придонной, относительно глубоководной области, космополит; 10 — *Ancyrodella rugosa* Branson et Meh, 1934, экз. № МГУ 272/873; Курская обл., скв. Щигры-16, семилукский горизонт, инт. 91,25–96,15 м, обр. Щ-16/26; биофация F, обитатель придонной, относительно глубоководной области, космополит

комплексов конодонтов от литологических фаций принадлежит К. Мюллеру [Müller, 1956]. Термин «конодонтовые биофации» впервые применил Г. Меррилл [Merrill, 1962]. Он заметил, что комплексы конодонтов из разновозрастных отложений различаются между собой и зависят, по-видимому, от условий среды. Г. Меррилл выделил две биофации для пенсильвания Северной Америки: комплекс с преобладанием представителей рода *Cavusgnathus* был встречен в мелководных эпиплатформенных осадочных породах, связанных с обстановками активной гидродинамики и нестабильной солёности, а комплексы с преобладанием представителей родов *Idiognathodus* и *Streptognathodus* — широко распространены в остальных морских отложениях пенсильвания, накапливавшихся вдали от побережья [Merrill, 1962]. Критериями, определяющими конодонтовую биофацию, Г. Меррилл считал солёность, глубину палеобассейна и степень подвижности воды. К настоящему времени конодонтовые биофации установлены для разных стратиграфических интервалов [Lindström, 1964; Druce, 1969, 1973; Sweet, Bergström, 1974; Barnes, Fåhraeus, 1975; Klapper, Barrick, 1978].

Для верхнего девона конодонтовые биофации впервые были выделены Э. Дрюсом [Druce, 1969]. В Северной Австралии им установлены три группировки конодонтов (биофация *Belodella*, биофация *Icriodus* и биофация *Palmatolepis*). Несмотря на то, что в наименованиях биофаций использовано одно родовое название, выделены они были по комплексу родов. Так, например, для биофации *Icriodus* характерно также наличие представителей родов *Pelekysgnathus* и *Polygnathus*, а для биофации *Palmatolepis* — представителей рода *Ancyrodella*.

Конодонтовые биофации прослеживались для верхнего девона других регионов мира, в том числе в России, в частности, для Волго-Урала [Халымбаджая, 1981], для Южного Урала [Tagarieva, 2013], для Приполярного Урала [Соболева и др., 2018], Рудного Алтая [Аристов, Белый, 1976; Изох и др., 2004] и др.

Подобные биофации можно отметить и на Восточно-Европейской платформе (ВЕП). Здесь первые исследования закономерностей распределения позднедевонских конодонтов проведены В.Г. Халымбаджой [1981]. На основе таксономических различий в комплексах конодонтов им были выделены три экологические группы:

1) мелководно-прибрежная с преобладанием видов рода *Polygnathus* (также в этой группе присутствуют *Icriodus*, *Pelekysgnathus*, *Ancyrodella*, это сообщество не богато видами, но представлено большим числом экземпляров, в основном эндемиками);

2) открытого моря (с характерными родами *Palmatolepis*, *Ancyrodella*, *Polygnathus*);

3) рифовая (с присутствием *Belodella*, *Ancyrodella*, *Palmatolepis*, *Polygnathus*).

На Воронежской антеклизе конодонтовые биофации для девона впервые установлены В.А. Ари-

стовым [1988]. Он выделил пять биофаций по доминирующим родам: пальматолепид-полигнатидная; полигнатидная; полигнатид-икриодидная; полигнатид-икриодид-пелекисгнатидная, а также сифоноделлид-полигнатидная для нижнего карбона. При этом В.А. Аристов отмечал, что анализ распространения конодонтов на родовом уровне недостаточен, разделение на биофациальные комплексы можно проводить на разных видах одного рода. Кроме того, В.А. Аристовым [1988] было замечено, что комплексы конодонтов сменяются вертикально в зависимости не столько от эволюции видов, сколько от обстановок обитания: от относительно мелководной биофации *Palmatolepis*–*Polygnathus* к крайне мелководной *Polygnathus*–*Icriodus*–*Pelekysgnathus* с рядом переходных биофаций.

Е.М. Кирилишиной и Л.И. Кононовой [2004] для франского яруса верхнего девона Воронежской антеклизы выделено шесть биофаций: 1) *Icriodus*, 2) *Polygnathus* (гладкие и слабоскульптурованные) 3) *Polygnathus* (скульптурованные), 4) *Mesotaxis*, 5) *Ancyrodella*–*Ancyrognathus*, 6) *Palmatolepis*, т. е. предложено полигнатидную биофацию разделить по преобладанию представителей с определенным типом скульптуры.

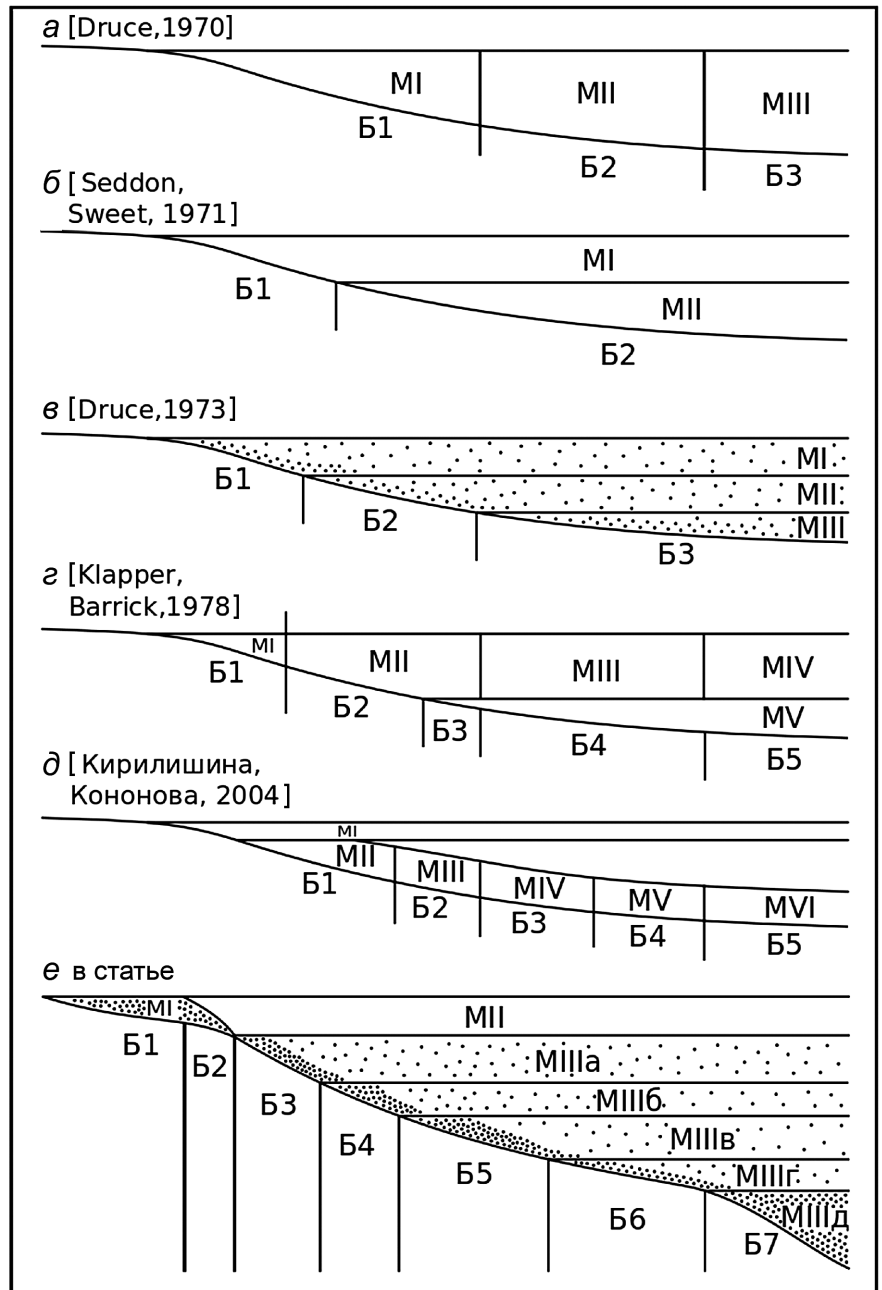
По мере исследований в разных районах и на разных стратиграфических уровнях проявлялась сходная тенденция к все более дробному разделению на биофации, по-видимому, это точнее отражает палеоэкологические обстановки.

Конодонтовые биофации известны не только для девона, но и для всего времени существования конодонтов [Druce, 1973]. Это позволяет предполагать существование определенных экологических типов конодонтовых животных, приспособленных к различным палеообстановкам. Чтобы объяснить разницу в распространении конодонтов предлагались различные модели.

Модели формирования конодонтовых биофаций. Для удобства сравнения мы представили модели формирования биофаций, предложенные разными исследователями, в едином формате (рис. 2). Первая модель была предложена Э. Дрюсом [Druce, 1970] (рис. 2, а). В этой модели изменение обстановок обитания конодонтов (МI–МIII) происходило по латерали, что отражалось в последовательном формировании биофаций (Б1–Б3) от прибрежно-мелководной до более удаленной от берега. Подразумевалось, что конодонты вели nektonно-бентосный образ жизни, а главным критерием, определяющим их распространение, была удаленность от берега. Удаленность от берега — важный фактор, но эта модель не объясняет присутствия некоторых таксонов практически во всех биофациях.

Почти одновременно с Э. Дрюсом американские исследователи Дж. Седдон и В. Свит [Seddon, Sweet, 1971] предложили стратификационную экологическую модель по аналогии с распределением в толще воды современных хетогнат, обитающих на разной

Рис. 2. Модели формирования конодонтовых биофаций по данным разных авторов, представленные в едином графическом формате. МI–МVI — области местообитания конодонтовых животных, точками показана предполагаемая плотность населения конодонтов в толще воды; Б1–Б7 — конодонтовые биофации, подробное объяснение см. в тексте



глубине (рис. 2, б). Модель Дж. Седдона и В. Свита подразумевает, что все конодонты вели nektonный образ жизни и свободно распространялись в морях на разных уровнях (MI, MII). В мелководных осадках захоранивались только приповерхностные формы (биофа́ция Б1), в более глубоководных — суммировался весь комплекс животных, обитавших на разных уровнях в толще воды (биофа́ция Б2). Действительно, представители некоторых родов встречаются как в мелководных, так и в глубоководных осадочных отложениях. Но эта модель не объясняет явное численное превосходство одних таксонов над другими в конкретных биофа́циях.

Обобщенная модель формирования конодонтовых биофа́ций была позднее разработана Э. Дрюсом [Druce, 1973]. Она дополнила стратификационную модель Дж. Седдона и В. Свита (рис. 2, в), где рас-

пределение конодонтов зависело только от глубины бассейна, положением о том, что наибольшее число экземпляров и видов конодонтов было приурочено к придонной области на соответствующих значениях глубины (MI–MIII), что объяснило численное превосходство одних таксонов над другими в биофа́циях (Б1–Б3). Действительно, наибольшее количество пищевых ресурсов в фотической зоне водоемов сосредоточено у дна либо связано со сносом питательных веществ с берега. Кроме того, столь разнообразные с трофической точки зрения конодонты должны были вести разный образ жизни, как придонный, так и пелагический [Москаленко, 1974; Аристов, 1994].

Тем самым удалось объединить оба критерия формирования биофа́ций — относительную глубину палеобассейна и удаленность от берега. Именно эти

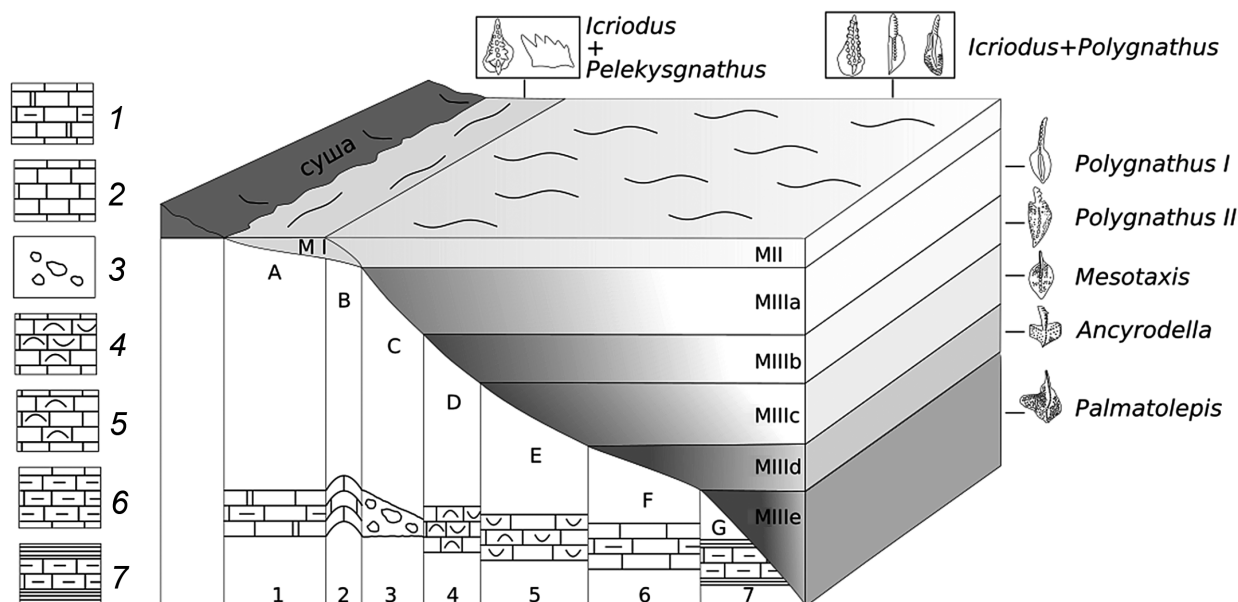


Рис. 3. Модель формирования конодонтовых биофаций, горизонтальный масштаб существенно превышает вертикальный: МI–МIII — области местообитания конодонтовых животных, насыщенность заливки показана плотность населения конодонтов в толще воды; А–G — конодонтовые биофации: А — *Icriodus*–*Pelekysgnathus*; В — смешанная *Icriodus*–*Pelekysgnathus* с добавлением эпипелагических форм *Icriodus* и *Polygnathus*; С — *Polygnathus* I; D — *Polygnathus* II; E — *Mesotaxis*; F — *Ancyrodella* и *Ancyrognathus*; G — *Palmatolepis*

Литологические фаши: 1 — тонкозернистые известняки (мадстоуны), редко слабоглинистые, вторично доломитизированные; 2 — строматолиты (баундстоуны); 3 — обломочные интракластовые известняки (интракластовые грейн-рудстоуны); 4 — биокластовые известняки аренистые (грейнстоуны); 5 — биокластовые известняки с микритовым матриксом (пак-, вакстоуны); 6 — глинистые тонкозернистые известняки (мадстоуны); 7 — известково-глинистые отложения

параметры характеризуют палеообстановку. Другие факторы, которые могли влиять на распределение конодонтов (пищевые цепи, соленость и др.), зависят прежде всего от этих двух параметров. Однако модель [Druce, 1973] подразумевает обитание видов-космополитов на мелководье. Но на практике в мелководных осадочных отложениях обычно встречаются виды-эндемики, что традиционно затрудняет корреляцию мелководных отложений со стандартной зональной шкалой [Ovnatanova, Kononova, 1999; Ovnatanova, Kononova, 2001].

Самостоятельная прибрежная область обитания конодонтов (M1), отраженная в биофаши B1, была предложена в модели Г. Клаппера и Дж.Б. Баррика [Klapper, Barrick, 1978] (рис. 2, з). В остальном же в этой модели при удалении от берега по латерали сменяются приповерхностные экологические группировки конодонтов (MII–MIV), а придонные (MV) остаются постоянными, что проявляется в биофаши B2–B5. Однако бентосная среда более контрастна и разнообразна, она способствует созданию множества экологических ниш, пелагическая же более однородна, условия в ней зависят прежде всего от глубины, что связано с проникновением света, а зависимость от удаленности от берега проявляется нерезко и постепенно, при этом чем дальше от берега, тем меньше пищевых ресурсов.

В модели Е.М. Кирилишиной и Л.И. Кононовой [2004], предложенной для центральных районов ВЕП, также присутствует приповерхностная область обитания (M1) и учтена смена придонных

комплексов (MII–MVI). Эти местообитания отражены в биофаши (B1–B5) (рис. 2, д). Но большой объем водоема между приповерхностными и придонными слоями не обсуждается. Также не принято во внимание, что на крайнем мелководье не могли обитать приповерхностные формы, которые могли бы распространяться по всей остальной акватории.

Результаты исследований и их обсуждение.
Предлагаемая модель и ее интерпретация. Основные положения предлагаемой модели были представлены на всероссийских и международных научных конференциях [Назарова и др., 2018; Назарова и др., 2019а, б; Kirilishina et al., 2019]. Модель разработана для франского яруса верхнего девона Воронежской антеклизы, но можно предполагать, что она будет пригодна и для других регионов, а принцип ее построения может быть использован для любого возрастного интервала (рис. 2, е). За основу взята комплексная модель Э. Дрюса [Druce, 1973]. Конодонты стратифицированы по глубине (MIIa–d), при этом максимум особей обитает в придонных частях бассейна. Учтены прибрежные эндемичные (M1) и приповерхностные (MII) группировки, а также то, что конодонты вряд ли опускались глубже фотической зоны. Такое распределение отражено в семи биофаши (B1–B7).

Согласно предлагаемой модели существовали три основные области обитания конодонтов (рис. 3):

M1 — прибрежная крайне мелководная область заливно-лагунного мелководья с преобладанием представителей рода *Icriodus*, преимущественно

эндемичных видов и с некоторым количеством *Pelekysgnathus*;

МII – приповерхностная эпипелагическая область, представленная видами-космополитами. Часть этих видов относится к роду *Icriodus*. Икриодиды обычно рассматриваются как придонные нектонно-бентосные и даже бентосные формы [Müller, 1962; Sandberg, Dreesen, 1984]. Среди приповерхностных форм они оказывались, по-видимому, вместе с макропланктонными водорослями типа современных саргассовых водорослей и распространялись течениями. Другая часть видов относится к роду *Polygnathus* (*Polygnathus alatus* Huddle, 1934; *P. alvenus* Ovnatanova et Kononova 1996 и другие виды) (таблица). В таблице показано распределение характерных видов группы рода *Polygnathus* по биофациям во франских отложениях Воронежской антеклизы. Виды разнесены по местообитаниям, показана их встречаемость для раннефранского (тиманское, саргаевское и семилукское время) и позднефранского (петинское (речицкое), воронежское, евлановское, ливенское время) интервалов. Разделение франского яруса принято по [Ovnatanova, Kononova, 2001]. Кроме того, отдельно указаны виды полигнатид, встречающиеся на протяжении всего франского времени;

МIII – преимущественно придонная область, содержащая ряд уровней (а, b, с, d, e), различных по глубине обитания с преобладанием определенных родов — *Polygnathus*, *Ancyrodella*, *Mesotaxis*, *Palmatolepis*. Точную глубину обитания разных группировок

указать невозможно, можно лишь оперировать относительными понятиями глубже–мельче. Области наибольшего скопления таких животных находились у дна, но эти группировки могли распространяться на соответствующих уровнях толщи воды по всему бассейну самостоятельно или течениями.

Рассмотрим конодонтовые аппараты представителей перечисленных родов. У *Icriodus* и *Pelekysgnathus* конодонтовый аппарат состоял из многочисленных конических элементов (захватывающих добычу) и одной пары платформенных, имевших режущую, жующую или даже перетирающую функцию [Назарова, 2005]. По нашему мнению, такие аппараты предназначались для питания многоклеточной водной растительностью и бентосными мягкотелыми организмами.

Остальные конодонты со стратифицированных глубинных уровней (роды *Polygnathus*, *Ancyrodella*, *Ancyrognathus*, *Palmatolepis*) имели многочленный конодонтовый аппарат, включающий разнообразные стержневидные элементы. Этими элементами они, как граблями, собирали планктон в толще воды [Барсков, Назарова, 2012]. Остальные элементы аппарата использовались для измельчения пищи. Такие конодонты обитали в толще воды и питались планктоном.

В осадочных породах, характеризующихся определенными фациями (рис. 3, фации 1–7), эта модель отражена присутствием семи конодонтовых биофаций (на рис. 2, e обозначенных Б1–Б7, на рис. 3 — биофации А–G).

Характерные виды конодонтов группы рода *Polygnathus*, распределенные по местообитаниям и формирующие выделенные биофации франских отложений Воронежской антеклизы

Биофация	Нижнефранский подъярус	Верхнефранский подъярус
Приповерхностные эпипелагические виды-космополиты из местообитания МII, присутствующие в биофациях В, С, D, E, F, G	<i>P. alatus</i> Huddle, 1934; <i>P. denisbriceae</i> Bultynck in Brice et al., 1979; <i>P. pennatus</i> Hinde, 1879; <i>P. pollocki</i> Druce, 1976; <i>P. pseudoxylus</i> Kononova, Alekseev, Barskov et Reimers 1996; <i>P. timanicus</i> Ovnatanova 1969; <i>P. xylus</i> Stauffer, 1940	<i>P. alvenus</i> Ovnatanova et Kononova 1996; <i>P. brevis</i> Miller et Youngquist 1947; <i>P. evidens</i> Klapper et Lane, 1985; <i>P. krestovnikovi</i> Ovnatanova 1969; <i>P. politus</i> Ovnatanova 1969; <i>P. unicornis</i> Müller et Müller, 1957
	<i>P. aequalis</i> Klapper et Lane, 1985; <i>P. aspelundi</i> Savage et Funai, 1980; <i>Ctenopolygnathus angustidiscus</i> (Youngquist, 1945); <i>P. decorosus</i> Stauffer, 1938, <i>P. dubius</i> Hinde, 1879, <i>P. foliatus</i> Bryant, 1921, <i>P. lodinensis</i> Polsler, 1969; <i>P. seraphimae</i> Ovnatanova et Kononova 1996; <i>P. uchtensis</i> Ovnatanova et Kuzmin, 1991; <i>P. webbi</i> Stauffer, 1938; <i>P. zinaiidae</i> Kononova, Alekseev, Barskov et Reimers, 1996	
С (формируется из придонных обитателей местообитания МIIIа — гладких и слабоскульптированных представителей)	<i>P. ljashenkoi</i> Kuzmin 1995; <i>P. mosquensis</i> Litvinova in Ovnatanova et Kononova, 1996; <i>P. olgae</i> Ovnatanova et Kuzmin, 1991; <i>P. vjalovi</i> Zvereva, 1986	<i>P. krutoensis</i> Kirilishina et Kononova, 2010; <i>P. macilentus</i> Kuzmin, 1993; <i>P. makhlinae</i> Kirilishina et Kononova, 2010; <i>P. maximovae</i> Ovnatanova et Kononova, 1996; <i>P. menneri</i> Kirilishina et Kononova, 2010; <i>P. obruchevae</i> Kirilishina et Kononova, 2010; <i>P. siratchoicus</i> Ovnatanova et Kuzmin in Menner et al., 1992; <i>P. subincompletus</i> Ovnatanova et Kononova, 1996
	<i>P. breviamiformis</i> Ovnatanova, 1976; <i>P. praepolitus</i> Kononova et Alekseev, Barskov et Reimers, 1996	
D (формируется из придонных обитателей местообитания МIIIб — скульптированных представителей)	<i>P. efimovae</i> Kononova, Alekseev, Barskov et Reimers, 1996; <i>P. ilmenensis</i> Zhuravlev, 2003; <i>P. lingu-latus</i> Ovnatanova, 1976, <i>P. posterus</i> Kuzmin, 1995; <i>P. reimersi</i> Kuzmin, 2001; <i>P. rudkinensis</i> Ovnatanova, Kononova, 1996; <i>P. strictus</i> Kuzmin et Yurtchenkova, 1989	<i>P. colliculosus</i> Aristov, 1985; <i>P. costulatus</i> Aristov, 1985; <i>P. ettremae</i> Pickett, 1972; <i>P. churkini</i> Klapper et Lane, 1985; <i>P. imparilis</i> Klapper et Lane, 1985; <i>P. komi</i> Kuzmin et Ovnatanova, 1989; <i>P. planarius</i> Klapper et Lane, 1985; <i>P. reitlingerae</i> Ovnatanova et Kononova, 2008; <i>P. sublatus</i> Ulrich et Bassler, 1925; <i>P. torosus</i> Ovnatanova et Kononova, 1996
	<i>P. azygomorphus</i> Aristov, 1985	

По мере удаленности от берега:

биофация А формировалась из обитателей прибрежной крайне мелководной области (МІ). В ней преобладали представители рода *Icriodus*, преимущественно эндемичные (например, для раннефранского времени — *Icriodus vitabilis* Nazarova, 1997; *I. xenium* Nazarova, 1997), их содержание в комплексах может составлять до 100%, также могут присутствовать редкие *Pelekysgnathus* (10–30%);

биофация В складывается из населения двух местообитаний (МІ и МІІ): помимо крайне мелководных эндемиков из МІ (представители рода *Icriodus* и редкие *Pelekysgnathus*), она содержит представителей приповерхностных эпипелагических видов-космополитов из МІІ, преимущественно родов *Icriodus* (до 60%) (*I. symmetricus* Branson et Mehl, 1934 (фран); *I. expansus* Branson et Mehl, 1938 (ранний фран); *I. alternatus* Branson et Mehl, 1934 (поздний фран) и др.) и *Polygnathus* (их присутствие в комплексах незначительно — до 10–20%). Конодонты-космополиты из приповерхностного местообитания (МІІ) встречаются также во всех биофациях, описанных ниже. Это *Polygnathus alatus* Huddle, 1934; *P. alveus* Ovnatanova et Kononova, 1996 и др. (таблица). Многие виды рода *Polygnathus* (*P. alatus* Huddle, 1934; *P. alveus* Ovnatanova et Kononova, 1996; *P. brevis* Miller et Youngquist, 1947; *P. krestovnikovi* Ovnatanova, 1969; *P. politus* Ovnatanova, 1969 и др.), присутствие которых было сначала установлено в мелководных франских отложениях центральных районов Восточно-Европейской платформы [Оватанова, Кононова, 1999], позднее обнаружены во франских отложениях Рейнских Сланцевых гор в стратотипических разрезах конодонтовых зон верхнего девона [Ziegler et al., 2000];

биофация С содержит максимум экземпляров гладких и слабоскульптурированных представителей рода *Polygnathus* — 40–100% от общего числа присутствующих форм (например, *P. ljashenkoi* Kuzmin, 1995; *P. macilentus* Kuzmin, 1993 и др.) (таблица), поскольку над местом ее формирования была расположена основная зона их обитания (МІІа). Помимо них в биофагии С присутствуют и приповерхностные космополитные формы местообитания МІІ;

биофация D включает преимущественно скульптурированных представителей рода *Polygnathus*, их количество составляет 40–100% от общего числа присутствующих форм (*P. efimovae* Kononova et al., 1996; *P. colliculosus* Aristov, 1985 и др.) (таблица) из зоны местообитания МІІб. В некотором количестве в этой биофагии могут присутствовать конодонты с менее глубоких уровней — гладкие полигнатусы и приповерхностные формы;

биофация E определяется максимальным присутствием представителей рода *Mesotaxis*, составляющих в комплексе 20–60% от общего числа присутствующих форм, но есть также и полигнатусы с меньшей глубины и приповерхностные формы.

Во второй половине франского века род *Mesotaxis* вымер, по всей вероятности, его экологическую нишу заняли скульптурированные представители рода *Polygnathus* с широкой платформой (*P. colliculosus* Aristov, 1985; *P. costulatus* Aristov, 1985; *P. komi* Kuzmin et Ovnatanova, 1989; *P. torosus* Ovnatanova et Kononova, 1996 и др.);

биофация F показывает преобладание родов *Ancyrodella* и *Ancyrognathus*, их содержание в комплексе составляет до 25%. Как и в предыдущей биофагии, здесь могут присутствовать конодонты с более высоких уровней — полигнатусы, мезотаксисы и икриодусы-космополиты;

биофация G отвечает распространению представителей относительно глубоководного рода *Palmatolepis*, содержание которых составляет 15–100%. Но в небольшом количестве здесь могут скапливаться конодонты со всех стратификационных уровней.

Заметим, что границы между биофагиями нерезкие, всегда имеются переходные зоны. В районах, где эти зоны протяженные, можно выделить дополнительные смешанные биофагии, как это сделано в предыдущих публикациях, например в [Кирилишина, Кононова, 2004]. Представители более мелководных уровней (кроме биофагии А) в небольшом количестве могут быть встречены в более глубоководных отложениях. Но глубоководные таксоны могут проникать туда, где ранее было мелководье, только в результате трансгрессий и своим появлением маркируют изменение типа биофагии. На изученном материале (биофагии E, F, G) процентная составляющая родов, определяющих относительно глубоководную биофагию, невелика, так как эти типы биофагий на Воронежской антеклизе проявляются только во время трансгрессий.

Подчеркнем, что биофагии выделяются по преобладанию, а не по присутствию определенных таксонов, причем важно их процентное соотношение: чем больше видов из мелководного местообитания, тем ближе биофагия к берегу и наоборот. Остатки конодонтов из приповерхностной эпипелагической области обитания могут встречаться и в мелководных, и в относительно глубоководных отложениях, но большинство таксонов биофагии происходит из придонных местообитаний и именно от них будет зависеть ее тип.

В предлагаемой нами модели не выделены рифовая и зарифовая биофагии, отмеченные в моделях других исследователей [Druce, 1969; Халымбаджа, 1981], изучавших разрезы на границах тектонических структур. Область нашего исследования находится на платформе, где не было крупных рифовых тел. Так, род *Belodella*, который часто ассоциируется с рифовыми биофагиями [Druce, 1969; Халымбаджа, 1981], на Воронежской антеклизе встречается в незначительном количестве. Кроме того, другие представители неплатформенных элементов (*Mehlina*, *Ligonodina* и др.) в разрезах франских отложений Воронежской антеклизы обычно встречаются еди-

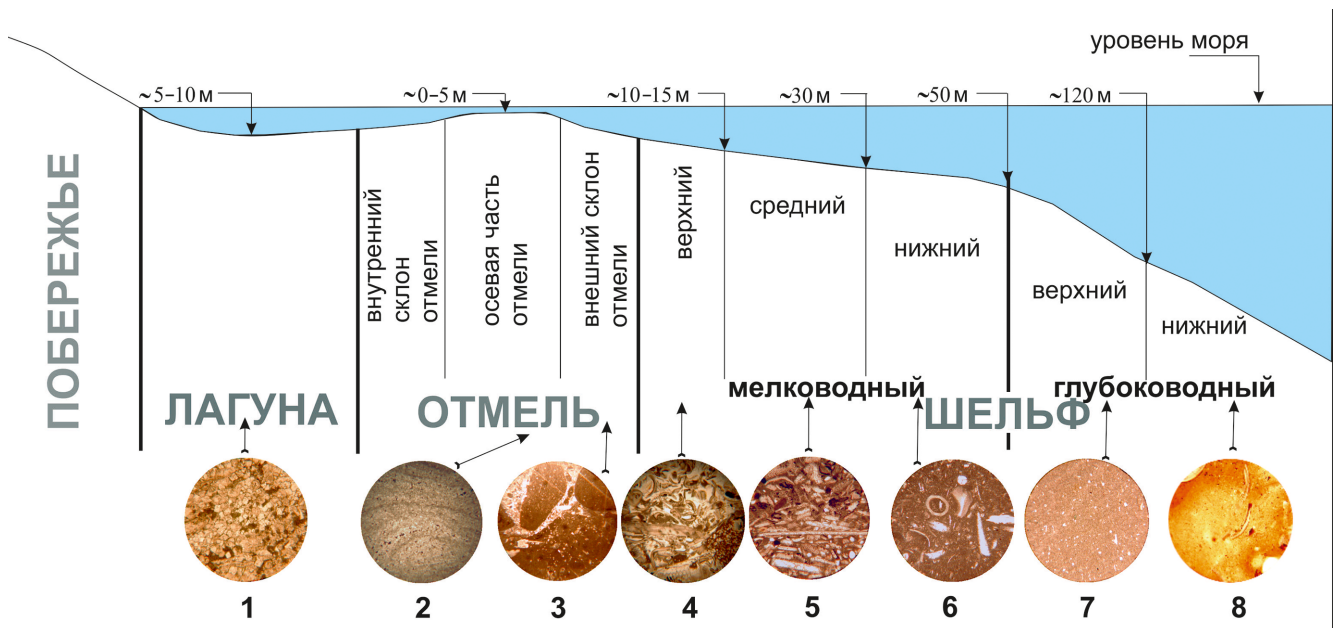


Рис. 4. Распределение выделенных микрофаций на батиметрическом профиле стандартной модели карбонатной платформы, модель — по [Чехович, 2010].

Микрофации: 1 — доломит с реликтивными участками известкового мадстоуна; 2 — строматолитовый баундстоун; 3 — интракластовый несортированный грейн-рудстоун (внутренняя структура интракластов — мад-вакстоун); 4 — полибиокластовый (преимущественно брахиоподо-остракодовый) грейнстоун; 5 — полибиокластовый (преимущественно брахиоподовый) пакстоун; 6 — вакстоун; 7 — глинистый мадстоун; 8 — известковая глина (здесь микрофации 7 и 8 соответствуют литологической фации 7 на рис. 3)

нично, обычно в виде обломков, поэтому в наших расчетах такие элементы не учитывались.

Действительно, в условиях мелководного бассейна, находившегося на изучаемой территории, седиментация характеризуется крайне низкой скоростью и дискретностью (прерывистостью), что создает условия для долгой экспозиции и частых перемывов осадка. В результате этого рамиформные элементы обычно обламываются и крайне редко сохраняются полностью. Согласно литологическим данным, углы наклона морского дна в пределах изучаемой территории в девонское время были небольшими (что характерно для эпиконтинентальных бассейнов), активные течения не были развиты, поэтому конодонтовые элементы не могли переноситься далеко.

Для более точной картины при подсчете процентного соотношения таксонов, видимо, следует исключать из расчетов космополитные виды местообитания МП. Кроме того, при этих подсчетах были исключены неплатформенные (рамиформные и др.) элементы, экземпляры плохой сохранности, определенные как *Gen. et sp. indet.*, *P. sp. indet.* и образцы, содержащие только один экземпляр из числа рассматриваемых родов и видов.

Литолого-седиментационное обоснование предлагаемой модели. Заметим, что современный уровень исследований требует комплексного подхода к изучению геологических разрезов. Ранее для ряда изученных стратиграфических последовательностей нами было сопоставлено развитие конодон-

товых биофаций и микрофаций карбонатных пород верхнедевонских отложений [Кирилишина, Карпова, 2004; Кирилишина и др., 2010; Kirilishina et al., 2011a, b; Кирилишина и др., 2012].

На изучаемой территории осадочные отложения литологически представлены чередованием карбонатных и глинисто-карбонатных толщ различных структурных типов с редкими и маломощными прослоями обломочных пород. По результатам исследования выделены разные фациальные зоны бассейна (зоны заливно-лагунного мелководья, отмелей, мелководного и относительно глубоководного шельфа) с характерными для них микрофациями карбонатных пород. Кроме того, выполнена оценка относительных значений палеоглубины бассейна и их вариаций во времени по литологическим данным [Кирилишина и др., 2012]. В качестве основы использована схема соотношения батиметрических зон карбонатного шельфа и фациальных поясов [Чехович, 2010]. На этот профиль нанесены выделенные ранее микрофации (рис. 4).

С учетом распределения карбонатных микрофаций и конодонтовых биофаций по изученным разрезам построены кривые изменения относительной глубины палеобассейна в его конкретных участках [Кирилишина и др., 2012]. Сопоставление оценки относительной глубины рассматриваемого участка бассейна на основе полученных палеонтологических и литологических данных показало, что основные трансгрессивно-регрессивные пики совпадают и соответствуют пикам на кривых колебания уровня

моря для всей Восточно-Европейской платформы [Родионова и др., 1995] и для девона Евроамерики [Johnson et al., 1985]. Таким образом, полученные результаты взаимодополняются.

Заметим, что подобные исследования проводились по материалам разновозрастных отложений в других регионах, биофациальные модели были детализированы, показана также взаимосвязь литологических и биофациальных данных [Sobstel et al., 2006; Соболева и др., 2018].

Заключение. Рассмотрение принципов построения палеоэкологических моделей обитания конодонтов позволило предложить схему, в которой учтены положительные элементы моделей предыдущих исследователей, а также суммированы данные о комплексах конодонтов и литологических особенностях вмещающих толщ, полученные при изучении франских мелководных разрезов Воронежской антеклизы.

В соответствии с разработанной моделью существовали три основные области обитания: МI — прибрежная крайне мелководная с преобладанием видов-эндемиков; МII — приповерхностная эпипелагическая, населенная видами-космополитами; МIII — преимущественно придонная, содержащая ряд разноглубинных уровней. В осадочных породах Воронежской антеклизы эта модель отражается в

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов В.А. Девонские конодонты Центрального девонского поля (Русская платформа). М.: Наука, 1988. 120 с. (Тр. ГИН; вып. 432).

Аристов В.А. Конодонты девона — нижнего карбона Евразии. М.: Наука, 1994. 192 с.

Аристов В.А., Белый В.Ф. Первые находки франских конодонтов на Рудном Алтае // Изв. вузов. Геология и разведка. 1976. № 7. С. 171–175.

Барсков И.С. Конодонты в современной геологии // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Общая геология. 1985. Т. 19. С. 93–221.

Барсков И.С., Назарова В.М. О жизненных формах конодонтов // Современная микропалеонтология // Тр. XV Всеросс. микропалеонтол. совещ. (12–16 сентября 2012 г., Геленджик). М., 2012. С. 198–202.

Венгерцев В.С. Литологический анализ франских отложений юга Калужской области (скв. УГ-1) // Биостратиграфия верхнего палеозоя Русской платформы и складчатых областей Урала и Тянь-Шаня. М.: ВНИГНИ, 1995. С. 180–188.

Изох Н.Г., Елкин Е.А., Бахарев Н.К. Раннефранские конодонты Рудного Алтая (Западная Сибирь) // Новости палеонтологии и стратиграфии. 2004. Вып. 6–7. (Приложение к журн. Геология и геофизика). Т. 45. С. 89–101.

Карпова Е.В. Седименто- и литогенез отложений девона Воронежской антеклизы: Автореф. канд. дисс. М., 2004. 24 с.

Кирилишина Е.М. Конодонты верхнефранских и нижнефаменских отложений Воронежской антеклизы: Автореф. канд. дисс. М., 2006. 24 с.

Кирилишина Е.М., Карпова Е.В. Литологическая и конодонтовая характеристика пограничных отложений франы и фамена Новохоперского района (Воронежская обл.) // Эволюция тектонических процессов в истории

наличия семи конодонтовых биофаций с преобладанием определенных родов: биофагия А — *Icriodus*, биофагия В — *Icriodus* и *Polygnathus*; биофагия С — гладкие и слабоскульптурованные *Polygnathus*; биофагия D — скульптурованные *Polygnathus*; биофагия E — *Mesotaxis*; биофагия F — *Ancyrodella*; биофагия G — *Palmatolepis*. В небольшом количестве в каждой биофации могут присутствовать конодонты, обитавшие на меньшей глубине.

Благодарности. Авторы глубоко признательны Г.М. Седаевой за консультации и моральную поддержку, Н.В. Горевой, Е.Л. Зайцевой, Н.Г. Изох, А.Н. Плотницыну, за конструктивную критику и замечания.

Финансирование. Работа выполнена в рамках тем госзаданий № АААА-А16-116042010088-5 «Эволюция геодинамических обстановок и глобальные природные процессы» Музея землеведения МГУ имени М.В. Ломоносова, № АААА-А16-116033010097-5 «Палеонтологическая и стратиграфическая характеристика фанерозойских и позднепротерозойских отложений России и сопредельных территорий», № АААА-А16-116033010120-0 «Динамика процессов осадочного породообразования (современного и в геологическом прошлом) в различных структурно-геологических условиях и их эволюция» геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Земли: Мат-лы молодежной школы-конференции XXXVI Тектонического совещания. М., 2004. С. 282–287.

Кирилишина Е.М., Карпова Е.В., Кононова Л.И. Биофации конодонтов и микрофации карбонатных пород на рубеже франского и фаменского веков (поздний девон) на территории Воронежской антеклизы (Восточно-Европейская платформа, Россия) // Эволюция жизни на Земле: Мат-лы 4 Междунар. симп., 10–12 ноября 2010 г. / Отв. ред. В.М. Подобина. Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. С. 90–93.

Кирилишина Е.М., Карпова Е.В., Кононова Л.И. Конодонтовые биофации, карбонатные микрофации и палеобатиметрический анализ верхнефранских и нижнефаменских отложений Воронежской антеклизы // Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия: Мат-лы 3-го Всеросс. совещ. СПб.: ВСЕГЕИ, 2012. С. 110–113.

Кирилишина Е.М., Кононова Л.И. Конодонтовые биофации во франском бассейне юго-запада Московской синеклизы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. 2004. № 2. С. 32–40.

Москаленко Т.А. К палеоэкологической характеристике организмов-конодонтоносителей // Тр. ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. 1974. Вып. 84. С. 108–116.

Назарова В.М. Икриодусы (конодонты) эйфельских и франских отложений центральных районов Русской платформы // Биостратиграфия среднего-верхнего палеозоя Русской платформы и складчатых областей Урала и Тянь-Шаня. М.: ВНИГНИ, 1995. С. 136–144.

Назарова В.М. Функции конодонтовых элементов в аппаратах девонских икриодонтид // Палеобиология и детальная стратиграфия фанерозоя: К 100-летию со дня рождения акад. В.В. Меннера. М.: РАЕН, 2005. С. 33–39.

Назарова В.М., Кирилишина Е.М., Кононова Л.И. Конодонты мелководных палеобстановок (верхний девон

Воронежской антеклизы) // Проблемы палеоэкологии и исторической геологии: Тез. докл. Всеросс. науч. конф., посвященной памяти профессора В.Г. Очева (Москва — Саратов. 29–30 мая, 11–13 июня 2018). М.; Саратов: ПИН РАН имени А.А. Борисяка — СГТУ имени Ю.А. Гагарина. М.: ООО «Кузница рекламы», 2018. С. 48–50.

Назарова В.М., Кирилишина Е.М., Кононова Л.И. и др. Конодонты как инструмент фациального анализа // Экзолит-2019. Фациальный анализ в литологии: теория и практика. М.: МАКС Пресс, 2019а. С. 103–105.

Назарова В.М., Кирилишина Е.М., Кононова Л.И. и др. Модель формирования конодонтовых биофаций (верхний девон Воронежской антеклизы) // Сб. тезисов Междунар. стратиграфической конф. Головкинского, 2019 «Осадочные планетарные системы позднего палеозоя: стратиграфия, геохронология, углеводородные ресурсы» (24–28 сентября 2019 г.). Казань, 2019б. С. 182–183.

Назарова В.М., Кононова Л.И. Стратиграфия мосоловского горизонта (эйфель, средний девон) Воронежской антеклизы по конодонтам // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2016. Т. 24, № 3. С. 1–26.

Назарова В.М., Кононова Л.И., Кулашова Т.А. и др. Биостратиграфическая характеристика опорного разреза франского яруса (верхний девон) центральной части Воронежской антеклизы (скв. 16 Щигры, с. Нижнекрасное, Курская область) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2019в. Т. 27, № 2. С. 80–106.

Овнатанова Н.С., Кононова Л.И. Мелководные франские комплексы конодонтов центральных районов Русской платформы // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1999. Т. 74, вып. 1. С. 56–67.

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

Соболева М.А., Соболев Д.Б., Матвеева Н.А. Разрез франского яруса на р. Кожым (западный склон Приполярного Урала) — результаты биостратиграфических, био-, литофациальных и изотопно-геохимических исследований // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2018. Т. 13, № 1. С. 1–55.

Халымбаджа В.Г. Конодонты верхнего девона востока Русской платформы, Южного Тимана, Полярного Урала и их стратиграфическое значение. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1981. 201 с.

Чехович П.А. Карбонатные платформы в раннепалеозойских осадочных бассейнах. Седиментационные характеристики и методы изучения // Жизнь Земли. Геология, геодинамика, экология, музеология. 2010. Т. 32. С. 104–132.

Barnes C.R., Fähraeus L.E. Provinces, communities, and proposed nektobenthic habit of Ordovician conodontophorids // *Lethaia*. 1975. Vol. 8, N 2. P. 133–149.

Druce E.C. Devonian and Carboniferous conodonts from the Bonaparte Gulf Basin, Northern Australia and their use in international correlation // *Bull. Commonw. Austral. Dep. Nat. Develop. Bur. Miner. Resour. Geol. and Geophys.* 1969. N 98. P. 1–243.

Druce E.C. Upper Paleozoic conodont distribution // *Abstr. Proc. 4th. Ann. Meet. N. Cent. Sect. Geol. Soc. Amer.* 1970. P. 386.

Druce E.C. Upper Paleozoic and Triassic conodont distribution and the recognition of Biofacies // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 1973. N 141. P. 191–237.

Johnson D.I., Klapper G., Sandberg Ch.A. Devonian eustatic fluctuations in Euramerica // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 1985. Vol. 96, N 5. P. 567–587. Boulder.

Kirilishina E.M., Karpova E.V., Kononova L.I. Conodont biofacies, carbonate microfacies and paleobathymetric analysis in Upper Frasnian and Lower Famennian Strata (Upper Devonian), Voronezh Antecline, Russian Platform // *Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS/ IGCP 596 joint field meeting): Contr. of international conference in memory of Evgeny A. Yolkin.* Novosibirsk: Publishing House of SB RAS, 2011a. P. 74–77.

Kirilishina E.M., Karpova E.V., Kononova L.I. Paleobathymetric analysis on Conodont biofacies and carbonate microfacies in Upper Frasnian and Lower Famennian Strata (Upper Devonian), Voronezh Antecline, Russian Platform // *Proceed. of the Sixth internat. conf. "Environmental Micro-paleontology, Microbiology and Meiobenthology"*, Russia, Moscow: PIN RAS, 2011b. P. 137–140.

Kirilishina E.M., Nazarova V.M., Kononova L.I. et al. Formation model of conodont biofacies (Upper Devonian, Voronezh antecline) // *Proceed. Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2019 Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Geochronology, Petroleum Resources. Proceed. Via Castiglione*, 81, 40124 Bologna (Italy), 2019. P. 136–139.

Klapper G., Barrick J.E. Conodont ecology: pelagic versus benthic // *Lethaia*. 1978. Vol. 11, N 1. P. 15–23.

Lindström M. Conodonts. Amsterdam: Elsevier, 1964. 196 p.

Merrill G.K. Facies relationships in Pennsylvanian conodont faunas // *Texas. J. Sci.* 1962. Vol. 14. 418 p.

Müller K.J. Zur Kenntnis der Conodonten-Fauna der europäischen Devons. I. Gattung *Palmatolepis* // *Abh. Senckenberg naturforsch. Ges.* 1956. Bd. 494. S. 1–70.

Müller K.J. Zur systematischen Einteilung der Conodontophorida // *Paläontologische Zeitschrift*. 1962. Bd. 36, N 1/2. S. 109–117.

Nikishin A.M., Ziegler P.A., Stephenson R.A. et al. Late Precambrian to Triassic history of the East European craton: dynamics of sedimentary basin evolution // *Tectonophysics*. 1996. Vol. 268. P. 23–63.

Ovnatanova N.S., Kononova L.I. Conodonts and Upper Devonian (Frasnian) Biostratigraphy of Central Regions of Russian Platform // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. 2001. Vol. 233. P. 1–115.

Sandberg Ch.A., Dreesen R. Late devonian icriodontid biofacies models and alternate shallow-water conodont zonation // *Geol. Soc. Amer. Spec. pap.* 1984. Vol. 196. P. 143–178.

Seddon G., Sweet W. An ecologic model for conodonts // *J. Paleont.* 1971. Vol. 45, N 5. P. 869–880.

Sobstel M., Makowska-Haftka M., Racki G. Conodont ecology in the Early-Middle Frasnian transition on the South Polish carbonate shelf // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2006. Vol. 51 (4). P. 719–746.

Sweet W.C., Bergstrom S.M. Provincialism exhibited by Ordovician conodont faunas // *Soc. Econ. Paleontol. and Mineral. Spec. Publ.* 1974. N 21. P.189–202.

Tagarieva R.C. Conodont biodiversity of the Frasnian-Famennian boundary interval (Upper Devonian) in the Southern Urals // *Bull. Geosci.* 2013. Vol. 88(2). P. 297–314.

Ziegler W., Ovnatanova N.S., Kononova L.I. Devonian Polygnatids from the Frasnian of the Rheinisches Schiefergebirge, Germany, and Russian Platform // *Senckenberg. Lethaia*. 2000. Vol. 80, N 2. P. 593–645.

Статья поступила в редакцию 20.04.2022, одобрена после рецензирования 08.06.2022, принята к публикации 26.01.2023