

УДК 56.016:551.73

DOI: 10.24930/1681-9004-2019-19-1-81-91

## Динамика таксономического разнообразия конодонтов в позднем девоне–раннем карбоне (фаменский–серпуховский века)

© 2019 г. А. В. Журавлев

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, 167000, Сыктывкар, ул. Первомайская, 54,  
e-mail: micropalaeontology@gmail.com

Поступила в редакцию 17.11.2017 г., принята к печати 13.03.2018 г.

**Объект исследований.** Целью настоящей работы является анализ динамики видового разнообразия конодонтов в фаменско-серпуховское время. **Материалы и методы.** На основе обобщения литературных данных и материалов автора создана база данных, включающая информацию о стратиграфическом распространении (с точностью до зоны) 389 видов и подвидов фаменско-серпуховских конодонтов. Информация о распространении видов заносилась в базу данных (<https://1drv.ms/x/s!AvPFMTPLPc7T4nFU81CaO5UJ6nlw>), по которой для каждого стратиграфического подразделения вычислялись следующие параметры: таксономическое разнообразие, количество появившихся видов, количество вымерших видов и коэффициент обновления фауны. **Результаты.** Выделено четыре цикла, разделенных минимумами разнообразия: два фаменских, турнейский и визейско-серпуховский. Абсолютный максимум разнообразия для рассматриваемого временного интервала отмечается в фазе marginifera (81 вид в ранней marginifera и 80 видов в поздней marginifera), а в позднефаменско-серпуховское время происходило снижение видового разнообразия. **Выводы.** За исключением двух массовых вымираний (фран-фаменского и девонско-каменноугольного), глобальные геологические события оказывали слабое влияние на разнообразие конодонтов. Переход от парникового к ледниковому климату в начале раннего карбона и связанное с ним изменение морских экосистем, вероятно, явились причинами последовательного снижения разнообразия в позднетурнейско-серпуховское время.

**Ключевые слова:** конодонты, разнообразие, поздний девон, ранний карбон, глобальные события

## Dynamics of the conodont diversity in the Late Devonian–Early Carboniferous (Famennian–Serpukhovian)

Andrey V. Zhuravlev

N.P. Yushkin Institute of Geology Komi SC UB RAS, 54 Pervomaiskaya st., Syktyvkar 167000, Russia,  
e-mail: micropalaeontology@gmail.com

Received 17.11.2017, accepted 13.03.2018

**Subject.** The article is aimed to evaluate of the conodont diversity dynamics at the species level in the Famennian – Serpukhovian interval. **Materials and methods.** The database compiled from the published and original data contains information on the stratigraphic ranges of 389 Famennian–Serpukhovian conodont species (<https://1drv.ms/x/s!AvPFMTPLPc7T4nFU81CaO5UJ6nlw>). Conodont zones compose the geochronological basis of the database. The conodont diversity, origination, extinction, and diversification were calculated. Dynamics of these parameters in the Late Devonian–Early Carboniferous was analyzed. **Results.** The Famennian–Serpukhovian conodonts demonstrate four cycles in the diversity: the early Famennian (triangularis-early postera zones), the late Famennian (late postera-praesulcata zones), the Tournaisian (sulcata-anchoralis zones), and the Visean–Serpukhovian (texanus-bollandensis zones). The cycles are separated by the low-diversity episodes. The highest diversity (80 species) is detected in the early and late marginifera zones (Famennian). **Conclusions.** The successive decreasing in diversity comprises interval from the late Famennian through Serpukhovian. The global events gave little influence on the conodont diversity except for the Frasnian/Famennian (about 70% conodont species became extinct) and Devonian/Carboniferous extinction events. Conodont diversity demonstrates weak dependence from the global sea level fluctuations. The transition from the green-house to ice-house climate at the beginning of the Carboniferous and successive changes in the marine ecosystems are considered as main probable cause of the decline in conodont diversity in the late Tournaisian–Serpukhovian.

**Keywords:** conodonts, diversity, Late Devonian, Early Carboniferous, global events

**Для цитирования:** Журавлев А.В. (2019) Динамика таксономического разнообразия конодонтов в позднем девоне–раннем карбоне (фаменский–серпуховский века). *Литосфера*, 19(1), 81–91. DOI: 10.24930/1681-9004-2019-19-1-81-91

**For citation:** Zhuravlev A.V. (2019) Dynamics of the conodont diversity in the Late Devonian–Early Carboniferous (Famennian–Serpukhovian). *Litosfera*, 19(1), 81–91. DOI: 10.24930/1681-9004-2019-19-1-81-91

## ВВЕДЕНИЕ

Таксономическое разнообразие конодонтов в позднем палеозое рассматривалось рядом исследователей [Халымбаджа, 1981, 2001; Clark, 1972, 1983; Ziegler, Lane, 1987, Sweet, 1988; Аристов, 1994; и др.]. В девонско-пермском интервале В.Г. Халымбаджой [1981] по динамике таксономического разнообразия были выделены этапы: девонско-раннекаменноугольный с адаптивной радиацией в позднем девоне и вымиранием в конце раннего карбона, среднекаменноугольно-пермский и позднепермско-триасовый. В позднем девоне выделялись франкий и фаменский этапы по преобладанию *Ancyrodella*, *Palmatolepis* и *Bispathodus* соответственно. Значительный рост таксономического разнообразия конодонтов этот исследователь связывал с талассократическими периодами в развитии Земли.

На родовом уровне изменения разнообразия конодонтов в фанерозое рассматривались в работах Д. Кларка и В. Свита [Clark, 1972, 1983; Sweet, 1988]. Минимальным хронологическим подразделением для анализа у этих авторов являлась система или эпоха. Ими был отмечен максимум родового разнообразия в позднем девоне–раннем карбоне.

В. Циглер и Р. Лэйн [1987] установили семь эволюционных циклов в развитии конодонтов в девонско-среднекаменноугольном интервале. Каждый цикл состоит из последовательных эпизодов низкого и высокого видового разнообразия и заканчивается событием вымирания. В частности, на фаменско-серпуховский интервал приходится три цикла: фаменский, турнейский и визейско-серпуховский.

С большей детальностью изменение таксономического разнообразия конодонтов было проанализировано В.А. Аристовым [1994]. Анализ проводился на видовом уровне (использовались виды в мультиэлементной классификации) с точностью до века или части века. Кроме собственно разнообразия, использовались еще три параметра: количество появившихся видов, количество вымерших видов и соотношение количества появившихся и вымерших [Аристов, 1994]. Отмечено общее повышение видового разнообразия в девоне с абсолютным максимумом (270 видов) в позднем фамене. В целом для фамена насчитывается до 417 видов с максимумом разнообразия в приэкваториальной области и его снижением в приполярных областях [Аристов, Лубнина, 2005]. С раннего карбона до поздней перми зафиксировано постепенное снижение разнообразия. В силу принятой хронологической детальности В.А. Аристовым было рассмотрено влияние на разнообразие конодонтов только крупных событий вымирания: франско-фаменского, девонско-каменноугольного и среднекаменноугольного [Аристов, 1994].

Цель данной работы состоит в анализе динамики разнообразия конодонтов на видовом уровне в фаменско-серпуховском временном интервале с максимальной детальностью.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Анализ таксономического разнообразия на видовом уровне проводился на основе обобщения литературных данных по всему миру и материалов автора по разрезам севера Урала, Пай-Хоя и Восточно-Европейской платформы. В качестве стратиграфической основы использована зональная схема по конодонтам [Higgins, 1975; Sandberg et al., 1978; Ziegler, Sandberg, 1984, 1990; Lane, Sandberg, Ziegler, 1980; Журавлев, 2007; Korn, Kaufmann, 2009] с незначительными модификациями (рис. 1), а минимальной таксономической единицей выбран мультиэлементный вид (подвид). Основу данных о стратиграфическом распространении видов составила информация из крупных обобщающих работ, например [Sandberg et al., 1978; Lane, Sandberg, Ziegler, 1980; Ziegler, Sandberg, 1984; Барсков и др., 1987, 1991; Spaletta et al., 2017], дополненная данными из многочисленных (около 400) публикаций по отдельным разрезам и неопубликованными (или частично опубликованными) материалами автора [Журавлев, 2003]. Информация о распространении видов заносилась в специализированную базу данных (<https://1drv.ms/x/s!AvPFMTPLPc7T4nFU81Ca05UJ6nlw>), по которой для каждого стратиграфического подразделения (зоны или подзоны) вычислялись следующие параметры: таксономическое разнообразие (количество видов, известных из данного подразделения), количество появившихся видов (виды, присутствующие в данном подразделении, но отсутствующие в нижележащем), количество вымерших видов (виды, присутствующие в нижележащем подразделении, но отсутствующие в данном) и коэффициент обновления фауны (выраженное в процентах отношение количества появившихся и вымерших видов к общему разнообразию). На основе базы данных строились графики, отражающие динамику указанных параметров во времени (рис. 2, 3). Статистические расчеты проводились с использованием программы PAST v. 3.16 [Hammer et al., 2001].

При любом анализе таксономического разнообразия возникает вопрос о полноте и объективности исходных данных. С одной стороны, в идеале, база данных должна содержать все описанные к настоящему времени таксоны из рассматриваемого стратиграфического интервала. С другой стороны, далеко не все формы, которые описываются в качестве новых видов, таковыми являются. Некоторые из них впоследствии признаются синонимами ранее описанных таксонов, а некоторые представляют собой аберрантные формы или

ОСШ			Зона	Подзона	Глобальные события
Каменноугольная	Нижний	Серпуховский	Bollandensis		<div>■</div> Mid-Visaean
			Cruciformis		
			Ziegleri		
		Визейский	Nodosa		
			Bilineatus		
			Texanus		
		Турнейский	Anchoralis		
			Typicus		
			Isosticha		
			Quadruplicata		
			Sandbergi		
			Duplicata	Верхняя	
				Нижняя	
			Sulcata	Верхняя	
				Нижняя	
Девонская	Верхний	Фаменский	Praesulacata	Верхняя	<div>■</div> Hangenberg
				Средняя	
				Нижняя	
			Expansa	Верхняя	<div>■</div> Dasberg
				Средняя	
				Нижняя	
			Postera	Верхняя	<div>■</div> Annulata
				Нижняя	
			Trachytera	Верхняя	<div>■</div> Enkeberg
				Нижняя	
			Marginifera	Верхняя	<div>■</div> Condroz
				Средняя	
			Rhomboidea	Верхняя	<div>■</div> Nehden
				Нижняя	
			Crepida	Верхняя	
				Средняя	
				Нижняя	
			Triangularis	Верхняя	
				Средняя	
				Нижняя	

■ 1      2      3      4

**Рис. 1.** Принятая в работе зональная схема и стратиграфическое положение следов глобальных геологических событий.

1 – стратиграфическое положение следов события, 2 – регрессия, 3 – трансгрессия и развитие бескислородных условий, 4 – трансгрессия.

**Fig. 1.** Zonal chart used and stratigraphic position of the traces of the Global events.

1 – stratigraphic position of the event traces, 2 – regression, 3 – transgression accompanied with anoxia, 4 – transgression.

посмертно деформированные экземпляры. Кроме того, при отсутствии четко определенных и об-

щепринятых критериев выделения видов у конодонтов дробность таксономического расчленения

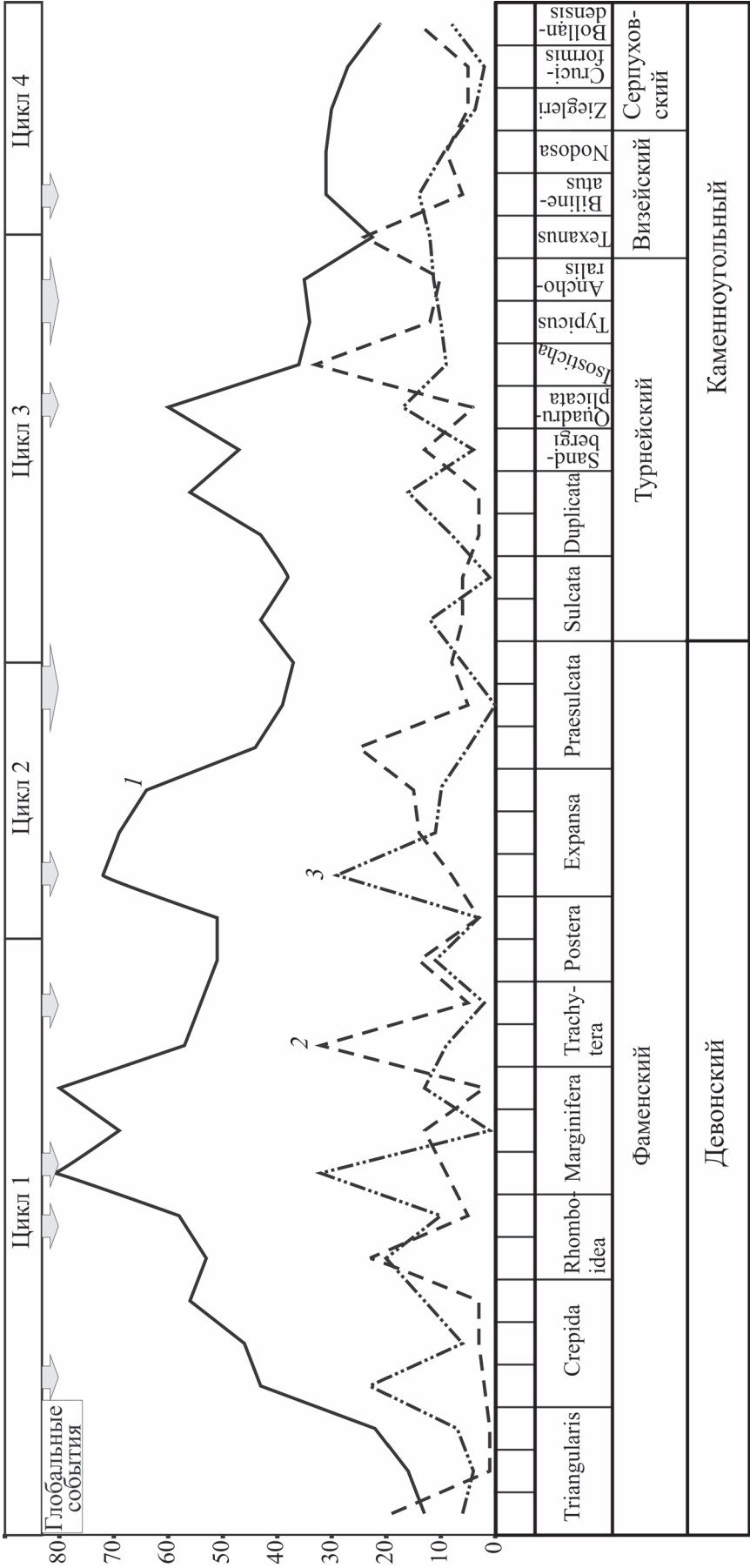


Рис. 2. Динамика видового разнообразия конodontов.

1 – разнообразие, 2 – исчезновение, 3 – появление.

Fig. 2. Conodont diversity dynamics at the species level.

1 – diversity, 2 – disappearance, 3 – appearance.

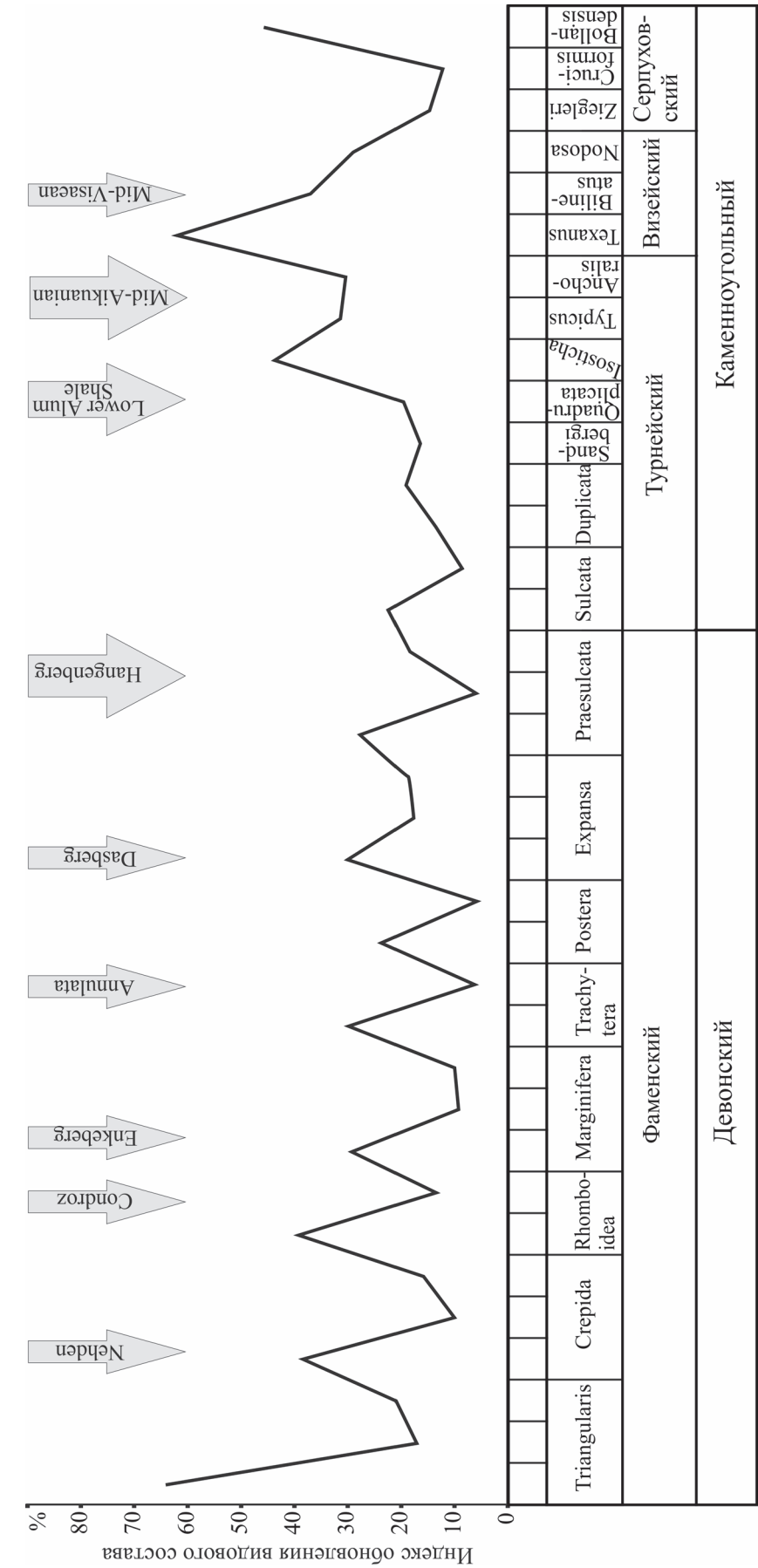


Рис. 3. Соотношение обновления видового состава конодонтов и глобальных геологических событий.

График отображает изменения “Индекса обновления видового состава на границе зон” = 100%\*(количество появившихся + количество исчезнувших)/(разнообразие в нижележащей зоне + разнообразие в вышележащей зоне). Уровни глобальных геологических событий отмечены стрелками с названиями событий.

Fig. 3. Correspondence of diversification of the conodonts and Global geological events.

Curve demonstrates dynamics of the “Diversification at the zonal boundaries” = 100%\*(appeared + disappeared)/(diversity in lower zone+ diversity in upper zone). The levels of Global geological events are marked with arrows with the events’ name.



различных групп (родов или групп видов) может сильно различаться. Например, межвидовые различия в пределах хорошо изученных родов *Palmatolepis*, *Polygnathus*, *Pseudopolygnathus*, *Siphonodella* и *Gnathodus* очевидно меньше, чем у менее изученных представителей родов *Kladognathus*, *Idiopriodius*, *Ligonodina* и *Hindeodus*. По этой причине большее разнообразие первой группы по отношению ко второй, скорее, характеризует степень изученности, чем уровень морфологической дифференциации.

Для того чтобы по возможности снизить влияние указанных субъективных факторов на результаты анализа, в базу данных вносились преимущественно “устоявшиеся”, единообразно понимаемые, таксоны. В анализ не включались редкие формы, известные из одного района, таксоны, имеющие неотчетливую морфологическую характеристику (и, по этой причине, часто не диагностируемые), а также виды, для которых отсутствует надежное определение интервала распространения. За счет такого подхода в анализ было включено меньше видов, чем в аналогичном исследовании В.А. Аристов [Аристов, 1994; Аристов, Лубнина, 2005]. Таким образом, исходная база данных не претендует на полноту, однако, в силу значительного количества включенных в нее таксонов (около 400 видов и подвидов), допускает анализ общих тенденций изменения разнообразия конодонтов в рассматриваемом интервале. Подробно вопрос полноты данных для анализа разнообразия конодонтов рассмотрен в работах В.А. Аристов [Аристов, 1994; Аристов, Лубнина, 2005].

Для тестирования зависимости получаемой картины динамики разнообразия от полноты исходной базы данных был проведен следующий эксперимент. Была рассчитана “длительность существования” (в фазах) видов, внесенных в базу данных. В среднем она составила 4 четыре фазы (медиана – 3 фазы). Если использовать для анализа только виды с длительностью существования 3 и 4 фазы (116 видов из 389), то динамика разнообразия принципиально не изменяется. Коэффициент корреляции разнообразия по полной базе данных и разнообразия по указанной выборке составил 0.777. Таким образом, относительные изменения разнообразия демонстрируют невысокую зависимость от полноты исходных данных.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные позволяют провести анализ динамики разнообразия конодонтов в фаменско-серпуховское время. Наибольший вклад в видовое разнообразие в данном интервале вносят представители родов *Polygnathus*, *Palmatolepis*, *Gnathodus* и *Pseudopolygnathus*.

## Динамика видового разнообразия конодонтов

На графике, отражающем таксономическое разнообразие, отчетливо выделяется четыре цикла (см. рис. 2). Каждый цикл начинается ростом разнообразия, которое достигает максимума в средней части цикла, а заканчивается значительным снижением числа видов. Границы циклов проведены по минимумам видового разнообразия.

Цикл 1 охватывает раннюю часть фаменского века (фазы *triangularis* – поздняя *postera*) с двойным максимумом в фазе *marginifera* (см. рис. 2, кривая 1). Разнообразие конодонтов в течение этого цикла достигло максимума для рассматриваемого временного интервала (81 вид в ранней *marginifera* и 80 видов в поздней *marginifera*), а в последующие циклы было существенно ниже. Основу комплексов конодонтов на максимуме разнообразия составляют представители родов *Polygnathus* и *Palmatolepis* (более 50% общего числа видов).

Цикл 2 с меньшей амплитудой отвечает интервалу от фазы *expansa* до средней *praesulcata* (см. рис. 2, кривая 1). Максимум разнообразия в этом цикле приходится на фазу ранняя *expansa*. Наибольшее число видов на максимуме разнообразия принадлежит родам *Polygnathus*, *Palmatolepis*, *Pseudopolygnathus* и *Branmehla*.

Цикл 3, турнейский, охватывает интервал от фазы *sulcata* до фазы *texanus* с двойным максимумом в поздней *duplicata* и *quadruplicata* (см. 2, кривая 1). Основу комплексов конодонтов на максимуме разнообразия составляют представители родов *Polygnathus* и *Siphonodella* (более 60% общего числа видов). Сокращение разнообразия во второй половине цикла происходило неравномерно, наибольшее сокращение числа видов произошло на границе фаз *quadruplicata* и *isosticha* за счет вымирания большинства представителей рода *Siphonodella*.

Цикл 4 соответствует визейско-серпуховскому интервалу от фазы *texanus* до фазы *bollandensis*. Максимум разнообразия в этом цикле неотчетливый и приходится на пограничный визейско-серпуховский интервал (фаза *nodosa*). В это время более 50% видового разнообразия приходится на два рода – *Gnathodus* и *Lochriea*.

Рассмотренные циклы образуют более крупный цикл с резким повышением видового разнообразия в раннем и среднем фамене и с последующим его постепенным снижением на протяжении второй половины фамена–серпухова. Эта тенденция проявляется и при сравнении максимумов разнообразия отдельных циклов. Наибольшее количество видов отмечается в максимуме ранне- и среднефаменского цикла, в последующих циклах максимумы характеризуются постепенно снижающимися значениями. Так, максимуму визейско-

серпуховского цикла отвечает разнообразие всего в 31 вид, что ниже даже минимумов, разделяющих фаменские и турнейские циклы (см. рис. 2, кривая 1).

Таким образом, на протяжении позднефаменско-серпуховского времени наблюдается последовательное снижение видового разнообразия конодонтов, особенно ускорившееся после фазы *quadruplicata* турнейского века.

На фоне циклического изменения разнообразия выделяются события вымирания и появления. Под первыми понимаются изменения таксономического состава, при которых исчезло более 30% видов, а под вторыми – когда число появившихся видов превышает 30% от общего разнообразия (см. рис. 2, кривые 2 и 3). В некоторых случаях события вымирания совпадают с границами циклов, а события появления предшествуют максимумам разнообразия.

Наиболее значительное событие вымирания приурочено к границе франского и фаменского веков. На рубеже франа и фамена вымерло более 70% видов конодонтов.

Следующее существенное вымирание отмечается на уровне границы фаз *marginifera* и *trachytera* фаменского века. На этом уровне исчезло 40% видов, преимущественно представителей рода *Polygnathus* и группы *Palmatolepis glabra*. Сравнимое с ним по масштабу вымирание отмечается близко к рубежу девонского и каменноугольного периодов, в фазе ранняя *praesulcata*.

В турнейском веке наиболее значимые вымирания конодонтов приурочены к фазе *isosticha* и к концу турнейского века (граница фаз *anchoralis* и *texasus*). На уровне перехода от фазы *quadruplicata* к фазе *isosticha* вымерло 55% видов конодонтов, а на границе фаз *isosticha* и *typicus* – около 30%. Это вымирание затронуло в основном представителей родов *Siphonodella* и *Polygnathus*. Еще более существенное сокращение разнообразия конодонтов отмечается в конце турнейского века, когда исчезло почти 70% видов (см. также [Talent et al., 1993]). В частности, в это время вымерли последние представители родов *Polygnathus* и *Pseudopolygnathus*.

Последнее в раннем карбоне вымирание конодонтов отмечается на границе раннего и позднего серпухова (граница фаз *cruciformis* и *bollandensis*). В это время исчезает более 50% видов конодонтов, преимущественно представителей родов *Lochriea* и *Gnathodus*. Возможно, что это снижение разнообразия кажущееся и отчасти обусловлено недостаточной изученностью серпуховских конодонтов.

Таким образом, наиболее существенное относительное снижение видового разнообразия конодонтов наблюдается в средней части турнейского века и средней части серпуховского века. При этом максимальное абсолютное снижение видового разнообразия (на более чем 30 видов) от-

мечается на границе фаз *marginifera* и *trachytera* в фамене и на границе *quadruplicata* и *isosticha* в турне (см. рис. 2, кривая 2).

Самый значительный на рассматриваемом временном отрезке рост видового разнообразия следует за франско-фаменским вымиранием и приурочен к раннему фамену. В это время наблюдается серия событий появления с повышением разнообразия на 30–50%. Наиболее существенное относительное возрастание количества видов приурочено к франско-фаменскому рубежу и началу фазы *serpida*, когда появляются многочисленные полигнатиды и палматолеписы. Столь же значительные относительные изменения видового состава конодонтов фиксируются на рубеже турнейского и визейского веков и на границе раннего и позднего серпухова. В абсолютных значениях (количество появившихся видов) самое большое увеличение разнообразия (появление более 25 видов) отмечается в начале фаз *marginifera* и *expansa* (см. рис. 2, кривая 3).

Для границ фаз можно провести оценку степени обновления видового состава конодонтов по “индексу обновления фауны”, который отражает выраженное в процентах соотношение суммы числа видов появившихся в данной фазе и вымерших при переходе от предыдущей фазы к сумме видового разнообразия в данной и предыдущей фазах (общему разнообразию) (см. рис. 3). В отличие от соотношения числа появившихся видов к числу вымерших [Аристов, 1994; Халымбаджа, 2001] данный индекс позволяет оценить масштабы изменения относительно общего разнообразия: теоретически он достигает 100% при полном обновлении фауны (полное вымирание и появление “заново”). В среднем для рассматриваемого интервала этот индекс составляет 24% (доверительный интервал от 19 до 28%), а превышения среднего значения маркируют уровни значительного обновления видового состава конодонтов. К таким уровням (с обновлением более 29%) относятся рубеж франского и фаменского веков, начало фаз *serpida*, *rhomboidea*, *marginifera*, *trachytera*, *expansa* фаменского века, а также интервал фаз от *isosticha* до *nodosa* и рубеж раннего и позднего серпухова (граница фаз *cruciformis* и *bollandensis*) в раннем карбоне. Таким образом, наибольшее обновление конодонтовой фауны происходило в начале и конце фаменского века, а также в конце турнейского–начале визейского и в середине серпуховского века. Примечательно, что собственно граница девонского и каменноугольного периодов не маркируется существенным обновлением разнообразия конодонтов при рассмотрении на уровне зон, поскольку вымирание и последующее восстановление разнообразия охватывали значительный временной интервал – от фазы ранняя *praesulcata* до фазы ранняя *duplicata*.

### Соотношение вариаций видового разнообразия конодонтов с геологическими событиями и глобальными изменениями окружающей палеосреды

Рассмотрение причин изменений видового разнообразия конодонтов представляет собой сложную задачу, поскольку наши знания об экологии этой полностью вымершей группы организмов весьма скудны. По имеющимся данным о морфологии мягкого тела конодонтов, особенностям строения их ротового аппарата и распределению их остатков на фаціальном профиле, большая часть конодонтов были нектонно-планктонными и нектонно-бентосными организмами в различной степени (как правило, слабо) связанными с донными ландшафтами [Sandberg, 1976; Weddige, Ziegler, 1987]. Наиболее близкими экологическими аналогами конодонтов представляются современные хетогнаты. На основе этой аналогии можно предположить, что основными абиотическими факторами, влиявшими на разнообразие конодонтов, были площадь эпиконтинентальных бассейнов (основное местообитание), уровень первичной биопродуктивности и распределение содержания кислорода в толще воды. Прямо или косвенно указанные факторы контролировались относительными колебаниями уровня моря (в том числе эвстатическими), типом климата и глобальной океанической циркуляции, а также конфигурацией палеобассейнов [Walliser, 1995; Sandberg et al., 2002; Haq, Schutter, 2008; Kaiser et al., 2011; Barash, 2016; и др.].

В рассматриваемом временном интервале известен ряд глобальных геологических событий различного ранга [Becker et al., 1993; Walliser, 1995; McGhee, 1996; Zhuravlev, 2003; Hartenfels, 2011]: Nehden (трансгрессия в ранней-средней *серида* с развитием бескислородных условий на шельфах), Condroz (регрессия, приуроченная к фазе поздняя *rhomboidea*), Enkenberg (трансгрессивно-регрессивная последовательность с развитием бескислородных условий на шельфах в фазу ранняя *marginifera*), Annulata (трансгрессия и связанное с ней развитие бескислородных условий на шельфе в позднюю *trachytera*), Dasberg (трансгрессия и связанное с ней развитие бескислородных условий на шельфе в ранней *expansa*), Hangenberg (трансгрессия, сопровождавшаяся аноксией на шельфах в средней *praesulcata*, которая сменилась существенной регрессией в поздней *praesulcata*), Lower Alum Shale (регрессивно-трансгрессивная последовательность в фазе *quadruplicata*),

Mid-Aikuanian (изменение типа океанической циркуляции в фазы *isosticha* и *typicus*), Mid-Visean (трансгрессия в фазе *bilineatus*). Большая часть событий имеет эвстатическую природу и со многими из них связано развитие бескислородных условий на шельфах [Becker, 1993; Walliser, 1995; Zhurav-

lev, 1998; Sandberg et al., 2002; Racki, 2005; Kaiser et al., 2009, 2011, 2015; Kumpan et al., 2015]. Ранее указывалось совпадение регионального (для севера Палеоуральского бассейна) роста видового разнообразия со среднетурнейским (Lower Alum Shale) и средневисейским (Mid-Visean) трансгрессивными событиями [Zhuravlev, 1998, 2003]. На глобальном уровне также отмечаются некоторые совпадения геологических событий и изменений таксономического разнообразия конодонтов [Аристов, 1994].

Значительное обновление видового состава конодонтов на границе франского и фаменского веков совпадает с событием массового вымирания [Walliser, 1995]. Следующее существенное обновление в начале фазы *rhomboidea* близко по времени к событию Condroz, а изменение видового состава в начале фазы *expansa* – к событию Dasberg. Снижение разнообразия конодонтов в фазу *praesulcata* совпадает с событием массового вымирания Hangenberg, а вымирание многих видов в интервале фаз *isosticha*-*typicus* приурочено к событию Mid-Aikuanian. Однако рассматривать геологические события как причину этих изменений только на основе их хронологического совпадения представляется некорректным.

Эвстатические трансгрессии, с которыми были связаны экспансии вод с низким содержанием кислорода на шельф, демонстрируют практическое отсутствие устойчивого влияния на динамику видового разнообразия конодонтов. На уровнях, отвечающих этим событиям, в некоторых случаях отмечается некоторое увеличение разнообразия (события Nehden, Enkenberg, Dasberg, Lower Alum Shale), а в некоторых – его снижение (события Annulata, Hangenberg). При этом масштабы изменений, как правило, не носят катастрофического (событийного) характера (см. рис. 3). Исключение составляет событие массового вымирания Hangenberg, обусловленность которого только эвстатикой вызывает сомнения [Kaiser et al., 2011; Barash, 2016]. В целом трансгрессии и связанное с ними увеличение площади эпиконтинентальных бассейнов приводили к некоторому росту разнообразия конодонтов, вероятно, за счет расширения “жизненного пространства” для нектонно-планктонных форм.

Гораздо больший интерес представляет событие Mid-Aikuanian. По данным изотопных анализов углерода, кислорода и азота предполагается, что это событие было связано с изменением глобальной океанической циркуляции при переходе от парникового климата к ледниковому с интенсивным расширением покровного оледенения в Гондване [Saltzman et al., 2004; Yao et al., 2015]. Такие изменения не могли не затронуть все морские экосистемы, включая и экосистему толщи воды, к которой, по всей видимости, принадлежало большинство конодонтов. Данное событие датируется фазой *isosticha* и *typicus* [Saltzman et al., 2004], и к это-



му времени приурочено существенное снижение разнообразия конодонтов (см. рис. 2, кривая 1), в частности вымирание представителей рода *Siphonodella*. Вполне вероятно, что в данном случае не просто имеет место совпадение во времени геологического события и события вымирания, но и присутствуют причинно-следственные связи.

Сравнимое по масштабам изменение морских экосистем предполагается в середине серпуховского века, когда произошло второе в раннем карбоне расширение Гондванского покровного оледенения и сопутствующее ему падение уровня мирового океана [Yao et al., 2015]. К этому времени также приурочено значительное обновление таксономического состава конодонтов и снижение их видового разнообразия (см. рис. 2, 3).

Общий тренд снижения видового разнообразия конодонтов начиная с фазы поздняя ехпанса, вероятно, обусловлен сменой типа климата (переход от парникового к ледниковому) в конце фаменского–начале турнейского века и связанными с этим изменениями океанической циркуляции, перестройкой пелагических и неритовых экосистем, а также последовательным снижением площади эпиконтинентальных морей [Ronov, 1994; Yao et al., 2015]. При этом предположение о том, что эвстатический фактор имел решающее значение, не подтверждается даже на статистическом уровне – корреляция изменений уровня мирового океана [Haq, Schutter, 2008] и видового разнообразия конодонтов крайне слабая (коэффициент корреляции 0.418).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ динамики видового разнообразия конодонтов в фаменско–раннекаменноугольное время показал наличие четырех крупных циклов и общего тренда с последовательным снижением разнообразия в позднефаменско–раннекаменноугольное время. Известные в этом временном промежутке глобальные геологические события в различной степени сказались на разнообразии конодонтов. Крупные события вымирания (франско–фаменское, девонско–каменноугольное) привели к существенному обновлению видового состава конодонтов. Менее значительные события в позднем девоне, которые связываются с трансгрессиями и развитием бескислородных условий на шельфах, оказали незначительное влияние на разнообразие. Переход от парникового к ледниковому климату в начале раннего карбона, вероятно, явился причиной последовательного снижения видового разнообразия конодонтов в позднеурнейско–серпуховское время.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов В.А. (1994) Конодонты девона – нижнего карбона Евразии: сообщества, зональное расчленение, корреляция разнофациальных отложений. М.: Наука, 192 с.
- Аристов В.А., Лубнина Н.В. (2005) Ареалы и видовое разнообразие конодонтов в девоне. Отношение к гипотезе дрейфа континентов *Биосфера-экосистема-биота в прошлом Земли: палеобиогеографические аспекты. К 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера*. М.: Наука, 91–112.
- Барсков И.С., Алексеев А.С., Кононова Л.И., Мигдисова А.В. (1987) Определитель конодонтов верхнего девона и карбона. М.: Изд-во МГУ, 144 с.
- Барсков И.С., Воронцова Т.Н., Кононова Л.И., Кузьмин А.В. (1991) Определитель конодонтов девона и нижнего карбона. М.: Изд-во МГУ, 184 с.
- Журавлев А.В. (2003) Конодонты верхнего девона–нижнего карбона северо-востока Европейской России. СПб: Изд-во ВСЕГЕИ, 85 с.
- Журавлев А.В. (2007) Анализ биостратиграфических подразделений верхнего девона–перми по конодонтам [Электронный ресурс], 2. Режим доступа: <http://www.ngtp.ru/rub/2/025.pdf>
- Халымбаджа В.Г. (1981) Конодонты верхнего девона востока Русской платформы, Южного Тимана, Полярного Урала и их стратиграфическое значение. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 216 с.
- Халымбаджа В.Г. (2001) Этапы развития конодонтов в позднем девоне. *Бюл. МОИП. Отд. геол.*, **76**(5), 33–37.
- Barash M.S. (2016) Causes of the Great Mass Extinction of Marine Organisms in the Late Devonian. *Oceanology*, **56**(6), 863–875.
- Becker R.T. (1993) Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to Lowermost Carboniferous global ammonoid diversity. *House M.R. (Ed.) The Ammonoidea, Environment, Ecology, and Evolutionary Change: Syst. Ass., Spec.*, **47**, 115–164.
- Clark D.L. (1972) Early Permian crisis and its bearing on Permo-Triassic conodont taxonomy. *Geol. Palaeontol.*, **SB 1**, 147–158.
- Clark D.L. (1983) Extinction of conodonts. *J. Paleontol.*, **57**(4), 652–661.
- Haq B.U., Schutter S.R. (2008) A chronology of Paleozoic sea-level changes. *Science*, **3**(322), 64–68.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**(1), 9.
- Hartenfels S. (2011) Die globalen Annulata-Event und die Dasberg-Krise (Famennium, Oberdevon) in Europa und Nord-Afrika – hochauflösende Conodonten-Stratigraphie, Karbonat-Mikrofazies, Paläoökologie und Paläodiversität. *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **105**, 17–383.
- Higgins A.C. (1975) Conodont zonation of the late Viséan–early Westphalian strata of the south and central Pennines of northern England. *Bull. Geol. Surv. GB*, **53**, 1–127.
- Kaiser S.I., Aretz M., Becker R.T. (2015) The global Hangenberg Crisis (Devonian–Carboniferous transition): review of a first-order mass extinction. (Becker R.T., Königshof P., Brett C.E. eds) *Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events. Geol. Soc., London, Spec. Publ.*, **423**, 387–437.
- Kaiser S.I., Becker R.T., Spaletta C., Steuber T. (2009) High-resolution conodont stratigraphy, biofacies, and ex-

- tinctions around the Hangenberg Event in pelagic successions from Austria, Italy, and France. *Palaeontogr. Amer.*, **63**, 99-143.
- Kaiser S.I., Becker R.T., Steuber T., Aboussalam Z.S. (2011) Climate-controlled mass extinctions, facies, and sea-level changes around the Devonian-Carboniferous boundary in the eastern Anti-Atlas (SE Morocco). *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **310**, 340-364.
- Korn D., Kaufmann B. (2009) A high-resolution relative time scale for the Viséan Stage (Carboniferous) of the Kulm Basin (Rhenish Mountains, Germany). *Geol. J.*, **44**, 306-321.
- Kumpan T., Bábek O., Kalvoda J., Matys Grygar T., Frýda J., Becker R.T., Hartenfels S. (2015) Petrophysical and geochemical signature of the Hangenberg Events: an integrated stratigraphy of the Devonian-Carboniferous boundary interval in the Northern Rhenish Massif (Avalonia, Germany). *Bull. Geosci.*, **90**(3), 667-694.
- Lane H.R., Sandberg C.A., Ziegler W. (1980) Taxonomy and phylogeny of some Lower Carboniferous conodonts and preliminary standard post-Siphonodella zonation. *Geol. Palaeontol.*, **14**, 117-164.
- McGhee G.R. (1996) The Late Devonian mass extinctions. N.Y.: Columbia University Press, 303 p.
- Racki G. (2005) Toward understanding Late Devonian global events: few answers, many questions. *Over D.J., Morrow J.R., Wignall P.B. (eds.) Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach*. 5-36.
- Ronov A.B. (1994) Phanerozoic transgressions and regressions on the continents: a quantitative approach based on areas flooded by the sea and areas of marine and continental deposition. *Amer. J. Sci.*, **294**, 777-801.
- Saltzman M.R., Groessens E., Zhuravlev A.V. (2004) Carbon cycle models based on extreme changes in  $\delta^{13}\text{C}$ : an example from the lower Mississippian. *Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecol.*, **213**, 359-377.
- Sandberg C.A. (1976) Conodont biofacies of Late Devonian Polygnathus styriacus Zone in western United States. *Geol. Assoc. Can. Spec. Pap.*, **15**, 171-186.
- Sandberg C.A., Ziegler W., Leuteritz K., Brill S.M. (1978) Phylogeny, speciation, and zonation of Siphonodella (Conodonta, Upper Devonian and Lower Carboniferous). *Newslett. Stratigr.*, **7**(2), 102-120.
- Sandberg C.A., Morrow J.R., Ziegler W. (2002) Late Devonian sea-level changes, catastrophic events, and mass extinctions. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **356**, 473-487.
- Spalettta C., Perri M.C., Over D.J., Corradini C. (2017) Famennian (Upper Devonian) conodont zonation: revised global standard. *Bull. Geosci.*, **92**(1), 31-57.
- Sweet W.C. (1988) The Conodonta. Morphology, Taxonomy. Paleogeology and Evolutionary History of a Long-Extinct Animal Phylum. Oxford: Clarendon Press, 212 p.
- Talent J.A., Mawson R., Andrew A.S., Hamilton P.J., Whitford D.J. (1993) Middle Palaeozoic extinction events: Faunal and isotopic data. *Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecol.*, **104**, 139-152.
- Walliser O. H. (ed.) (1995) Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer, 333 p.
- Weddige K., Ziegler W. (1987) Lithic and faunistic ratios of conodont sample data as facies indicators. *Conodont investigative techniques and applications*. British Micropalaeontological Society Series, London, 333-340.
- Yao L., Qie W., Luo G., Liu J., Algeoc T.J., Bai X., Yang B., Wang X. (2015) The TICE event: Perturbation of carbon-nitrogen cycles during the mid-Tournaisian (Early Carboniferous) greenhouse-icehouse transition. *Chem. Geol.*, **401**, 1-14.
- Zhuravlev A.V. (1998) The Mid-Tournaisian Event in the Northern Urals and conodont dynamics. *Proc. Geol. Assoc.*, **109**, 161-168.
- Zhuravlev A.V. (2003) Conodont response to the middle Viséan (Early Carboniferous) ecological event – preliminary data. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, **245**, 255-259.
- Ziegler W., Lane H.R. (1987) Cycles in conodont evolution from Devonian to mid-Carboniferous. *R.J. Aldridge (ed). Palaeobiol. Conodonts*, 147-163.
- Ziegler W., Sandberg C.A. (1984) *Palmatolepis*-based revision of upper part of standard Late Devonian conodont zonation. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **196**, 179-194.
- Ziegler W., Sandberg C.A. (1990) The Late Devonian standard conodont zonation. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, **121**, 1-115.

## REFERENCES

- Aristov V.A. (1994) *Konodonty devona – nizhnego karbona Evrazii: soobshchestva, zonal'noe raschlenenie, korelyatsiya raznofacial'nykh otlozhenii* [Conodonts of the Devonian – Carboniferous of Eurasia: associations, zonation, interfacial correlation]. Moscow, Nauka Publ., 192 p. (In Russian)
- Aristov V.A., Lubnina N.V. (2005) Areal and species diversity of conodonts in the Devonian. Relation to the hypothesis of continental drift. *Biosfera-ekosistema-biota v proshlom Zemli: paleobiogeograficheskie aspekty. K 100-letiyu akademika V.V. Mennera* [Biosphere-ecosystem-biota in the past of the Earth: paleobiogeographical aspects. To the 100th anniversary of the birth of Academician V.V. Menner]. Moscow, Nauka Publ., 91-112. (In Russian)
- Barash M.S. (2016) Causes of the Great Mass Extinction of Marine Organisms in the Late Devonian. *Oceanology*, **56**(6), 863-875.
- Barskov I.S., Alekseev A.S., Kononova L.I., Migdisova A.V. (1987) *Opredelitel' konodontov verkhnego devona i karbona* [Treatise on conodonts of the Upper Devonian and Carboniferous]. Moscow, Moscow Stat. Univ. Publ., 144 p. (In Russian)
- Barskov I.S., Vorontsova T.N., Kononova L.I., Kuz'min A.V. (1991) *Opredelitel' konodontov devona i nizhnego karbona* [Treatise on conodonts of the Devonian and Lower Carboniferous]. Moscow, Moscow Stat. Univ. Publ., 184 p. (In Russian)
- Becker R.T. (1993) Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to Lowermost Carboniferous global ammonoid diversity. *House M.R. (Ed.) The Ammonoidea, Environment, Ecology, and Evolutionary Change: Syst. Ass., Spec.*, **47**, 115-164.
- Clark D.L. (1972) Early Permian crisis and its bearing on Permo-Triassic conodont taxonomy. *Geol. Palaeontol.*, **SB 1**, 147-158.
- Clark D.L. (1983) Extinction of conodonts. *J. Paleontol.*, **57**(4), 652-661.
- Haq B.U., Schutter S.R. (2008) A chronology of Paleozoic sea-level changes. *Science*, **3**(322), 64-68.

- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**(1), 9.
- Hartenfels S. (2011) Die globalen Annulata-Event und die Dasberg-Krise (Famennium, Oberdevon) in Europa und Nord-Afrika – hochauflösende Conodonten-Stratigraphie, Karbonat-Mikrofazies, Paläoökologie und Paläodiversität. *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **105**, 17-383.
- Higgins A.C. (1975) Conodont zonation of the late Visean–early Westphalian strata of the south and central Pennines of northern England. *Bull. Geol. Surv. GB*, **53**, 1-127.
- Kaiser S.I., Aretz M., Becker R.T. (2015) The global Hangenberg Crisis (Devonian–Carboniferous transition): review of a first-order mass extinction. (Becker R.T., Königshof P., Brett C.E. eds.) *Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events*. *Geol. Soc., London, Spec. Publ.*, **423**, 387-437.
- Kaiser S.I., Becker R.T., Spaletta C., Steuber T. (2009) High-resolution conodont stratigraphy, biofacies, and extinctions around the Hangenberg Event in pelagic successions from Austria, Italy, and France. *Palaeontogr. Amer.*, **63**, 99-143.
- Kaiser S.I., Becker R.T., Steuber T., Aboussalam Z.S. (2011) Climate-controlled mass extinctions, facies, and sea-level changes around the Devonian–Carboniferous boundary in the eastern Anti-Atlas (SE Morocco). 340-364.
- Khalymbadzha V.G. (1981) *Konodony verkhnego devona vostoka Russkoi platformy, Yuzhnogo Timana, Polyarnogo Urala i ikh stratigraficheskoe znachenie* [Conodonts of the Upper Devonian of the east of Russian Platform, South Timan, Polar Urals, and they stratigraphical significance] Kazan', Kazan University Publ., 216 p. (In Russian)
- Khalymbadzha V.G. (2001) Stages of the conodont development in the Late Devonian. *Bull. MOIP. Otd. Geol.*, **76**(5), 33-37. (In Russian)
- Korn D., Kaufmann B. (2009) A high-resolution relative time scale for the Viséan Stage (Carboniferous) of the Kulm Basin (Rhenish Mountains, Germany). *Geol. J.*, **44**, 306-321.
- Kumpan T., Bábek O., Kalvoda J., Matys Grygar T., Frýda J., Becker R.T., Hartenfels S. (2015) Petrophysical and geochemical signature of the Hangenberg Events: an integrated stratigraphy of the Devonian–Carboniferous boundary interval in the Northern Rhenish Massif (Avalonia, Germany). *Bull. Geosci.*, **90**(3), 667-694.
- Lane H.R., Sandberg C.A., Ziegler W. (1980) Taxonomy and phylogeny of some Lower Carboniferous conodonts and preliminary standard post-*Siphonodella* zonation. *Geol. Palaeontol.*, **14**, 117-164.
- McGhee G.R. (1996) The Late Devonian mass extinctions. N.Y.: Columbia University Press, 303 p.
- Racki G. (2005) Toward understanding Late Devonian global events: few answers, many questions. Over D.J., Morrow J.R., Wignall P.B. (eds.) *Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach*. 5-36.
- Ronov A.B. (1994) Phanerozoic transgressions and regressions on the continents: a quantitative approach based on areas flooded by the sea and areas of marine and continental deposition. *Amer. J. Sci.*, **294**, 777-801.
- Saltzman M.R., Groessens E., Zhuravlev A.V. (2004) Carbon cycle models based on extreme changes in  $\delta^{13}\text{C}$ : an example from the lower Mississippian. *Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecol.*, **213**, 359-377.
- Sandberg C.A. (1976) Conodont biofacies of Late Devonian Polygnathus styriacus Zone in western United States. *Geol. Assoc. Can. Spec. Pap.*, **15**, 171-186.
- Sandberg C.A., Ziegler W., Leuteritz K., Brill S.M. (1978) Phylogeny, speciation, and zonation of Siphonodella (Conodonta, Upper Devonian and Lower Carboniferous). *Newslett. Stratigr.*, **7**(2), 102-120.
- Sandberg C.A., Morrow J.R., Ziegler W. (2002) Late Devonian sea-level changes, catastrophic events, and mass extinctions. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **356**, 473-487.
- Spaletta C., Perri M.C., Over D.J., Corradini C. (2017) Famennian (Upper Devonian) conodont zonation: revised global standard. *Bull. Geosci.*, **92**(1), 31-57.
- Sweet W.C. (1988) The Conodonta. Morphology, Taxonomy. Paleocology and Evolutionary History of a Long-Extinct Animal Phylum. Oxford: Clarendon Press, 212 p.
- Talent J.A., Mawson R., Andrew A.S., Hamilton P.J., Whitford D.J. (1993) Middle Palaeozoic extinction events: Faunal and isotopic data. *Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecol.*, **104**, 139-152.
- Walliser O. H. (ed.) (1995) Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer, 333 p.
- Weddige K., Ziegler W. (1987) Lithic and faunistic ratios of conodont sample data as facies indicators. *Conodont investigative techniques and applications*. British Micropalaeontological Society Series, London, 333-340.
- Yao L., Qie W., Luo G., Liu J., Algeoc T.J., Bai X., Yang B., Wang X. (2015) The TICE event: Perturbation of carbon–nitrogen cycles during the mid-Tournaisian (Early Carboniferous) greenhouse–icehouse transition. *Chem. Geol.*, **401**, 1-14.
- Zhuravlev A.V. (1998) The Mid-Tournaisian Event in the Northern Urals and conodont dynamics. *Proc. Geol. Assoc.*, **109**, 161-168.
- Zhuravlev A.V. (2003) *Konodony verkhnego devona – nizhnego karbona severo-vostoka Evropeiskoi Rossii* [Conodonts of the Upper Devonian–Lower Carboniferous of the North-East of the European Russia]. St.Petersburg, VSEGEI Publ., 85 p. (In Russian)
- Zhuravlev A.V. (2003) Conodont response to the middle-Visean (Early Carboniferous) ecological event – preliminary data. *Courier Forsch.-Inst.Senckenberg*, **245**, 255-259.
- Zhuravlev A.V. (2007) Analysis of conodont biostratigraphic subdivisions of the Upper Devonian - Permian. *Neftegazovaya Geologiya. Teoriya i Praktika*, 2. <http://www.ngtp.ru/rub/2/025.pdf> (In Russian)
- Ziegler W., Lane H.R. (1987) Cycles in conodont evolution from Devonian to mid-Carboniferous. R.J. Aldridge (ed). *Palaeobiol. Conodonts*, 147-163.
- Ziegler W., Sandberg C.A. (1984) *Palmatolepis*-based revision of upper part of standard Late Devonian conodont zonation. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **196**, 179-194.
- Ziegler W., Sandberg C.A. (1990) The Late Devonian standard conodont zonation. *Courier Forsch.-Inst.Senckenberg*, **121**, 1-115.