

УДК 56.016.3:574.55

DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-6-829-841

Предварительные результаты изучения изотопного состава углерода конодонтовых элементов на рубеже девонского и каменноугольного периодов (разрезы р. Каменка, Печорская карбонатная платформа)

А. В. Журавлев, И. В. Смолева

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

Поступила в редакцию 18.03.2020 г., принята к печати 12.05.2020 г.

Объект исследований. На основе изучения изотопного состава углерода органического вещества конодонтовых элементов предпринята попытка реконструировать изменения трофической структуры мелководных пелагических экосистем на рубеже девонского и каменноугольного периодов. **Материалы и методы.** Работа основана на результатах изучения двух разрезов пограничного девонско-каменноугольного интервала, расположенных в южной части Печора-Кожвинского поднятия (Печорская плита). Пограничный интервал представлен мелководными глинисто-карбонатными отложениями. Уровень границы девонской и каменноугольной систем установлен по первым находкам конодонтов *Siphonodella sulcata*, *S. semichatovae*, *Patrognathus crassus* и исчезновению *Pseudopolygnathus graulichii*. В разрезах изучен изотопный состав углерода в карбонатах и органическом веществе конодонтовых элементов двух доминирующих видов (*Polygnathus parapetus* и *P. communis communis*). **Результаты.** Распределение стабильных изотопов углерода в органическом веществе конодонтовых элементов в совокупности с данными по изотопному составу карбонатов позволило предположить изменения в пищевой базе доминирующих таксонов при переходе от позднего фамена к раннему турне. Преобладание питания фито- и зоопланктоном, содержащим органический углерод с легким изотопным составом, предполагается для позднефаменских представителей *Polygnathus parapetus* и *P. communis communis*. Для раннетурнейских представителей этих видов прогнозируется переход к питанию фито- и зоопланктоном с более тяжелым изотопным составом органического углерода. **Выводы.** Вариации в изотопном составе углерода органического вещества конодонтовых элементов на рубеже девона и карбона в мелководных фациях могут соответствовать переходу от эвтрофной к олиготрофной экосистеме и/или глобальным изменениям углеродного цикла, связанным с изменением климата. Имеющиеся данные, в силу своей ограниченности двумя разрезами, не позволяют однозначно интерпретировать масштаб (локальный, региональный, или глобальный) и корреляционный потенциал следов этих изменений.

Ключевые слова: конодонты, трофические связи, девонская система, каменноугольная система, стабильные изотопы углерода

Preliminary results of studying the carbon isotope composition of conodont elements at the border of Devonian and Carboniferous periods (Kamenka river sections, Pechora carbonate platform)

Andrei V. Zhuravlev, Irina V. Smoleva

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

Received 18.03.2020, accepted 12.05.2020

Research subject. Changes in the trophic structure of shallow-water pelagic ecosystems at the Devonian/Carboniferous border were investigated by studying the carbon isotope composition of conodont organic matter. **Materials and methods.** Two Devonian-Carboniferous shallow-water clayey-carbonate sections located in the southern part of the Pechora-Kozhva Uplift (Pechora Plate) were analysed. The Devonian-Carboniferous boundary was detected by the first occurrences of *Siphonodella sulcata*, *S. semichatovae* and *Patrognathus crassus*, as well as by the last occurrence of *Pseudopolygnathus graulichii*. The carbon isotope composition was investigated both in whole-rock carbonate samples and the conodont organic

Для цитирования: Журавлев А.В., Смолева И.В. (2020) Предварительные результаты изучения изотопного состава углерода конодонтовых элементов на рубеже девонского и каменноугольного периодов (разрезы р. Каменка, Печорская карбонатная платформа). *Литосфера*, 20(6), 829–841. DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-6-829-841

For citation: Zhuravlev A.V., Smoleva I.V. (2020) Preliminary results of studying the carbon isotope composition of conodont elements at the border of Devonian and Carboniferous periods (Kamenka river sections, Pechora carbonate platform). *Litosfera*, 20(6), 829–841. DOI: 10.24930/1681-9004-2020-20-6-829-841

matter of two dominant species (*Polygnathus parapetus* and *P. communis communis*). *Results*. The distribution of stable carbon isotopes in the organic matter of conodont elements accompanied by the data on carbonate isotope composition allowed us to suggest changes in the food composition of the dominant taxa during the Late Famennian-Early Tournaisian transition. It was assumed that the latest Famennian representatives of *Polygnathus parapetus* and *P. communis communis* consumed largely phyto- and zooplankton, which is characterized by a light isotopic composition of organic carbon. The nutrition based on phyto- and zooplankton with a heavier isotopic composition of organic carbon was suggested for the early Tournaisian representatives of these species. *Conclusions*. The discovered variations in the carbon isotope composition of conodont organic matter in shallow-water facies may correspond to the change from the eutrophic pelagic ecosystem to the oligotrophic ecosystem, and/or global perturbation of the carbon cycle due to climatic changes. Since the available data is limited to two geological sections, it is impossible to unambiguously interpret the scale (local, regional, global) of these variations and their correlation potential.

Keywords: conodonts, trophic relationships, Devonian, Carboniferous, stable carbon isotopes

Acknowledgements

The authors are grateful to the reviewer for their constructive comments on the manuscript.

ВВЕДЕНИЕ

К рубежу девонского и каменноугольного периодов приурочен один из самых масштабных в фанерозое экологических кризисов, который привел к массовому вымиранию многих групп морских организмов (Walliser, 1996; Kaiser et al., 2011; Becker et al., 2016). Относительно хорошо изучена динамика таксономического разнообразия различных групп организмов в течение Хангенбергского кризиса (Симаков, 1986; Zhuravlev, Tolmacheva, 1995; Walliser, 1996; Hallam, Wignall, 1997; Соболев, 2011; Плотицын, 2016; и др.). Реконструкции других параметров древних экосистем, особенно пелагических, уделяется гораздо меньше внимания. Практически отсутствуют работы, рассматривающие связи организмов между собой, которые, собственно, и создают экосистемы. При этом предполагается, что Хангенбергский кризис отразился в большей мере именно на пелагических организмах: полностью вымерли плакодермы и хитинозои, исчезли многие аммоноидеи и наутилоидеи (Hallam, Wignall, 1997). Одной из важных групп на низких трофических уровнях пелагических экосистем позднего девона и раннего карбона, вероятно, были конодонты (Zhuravlev, Smoleva, 2018; Zhuravlev et al., 2020). Обилие их остатков позволяет реконструировать место конодонтов в экологической структуре пелагических сообществ.

Топическая структура мелководных сообществ толщи воды с большой долей условности реконструируется распределением соответствующих органических остатков по фациальному профилю. Для обитавших над мелководным шельфом (карбонатной платформой) и в прибрежной зоне (в том числе в лагунах и заливах) нектонно-планктонных организмов, в частности конодонтов, представляется наиболее адекватной латерально дифференцированная (циркум-береговая) модель (Sandberg, 1976; Schumacher, 1976; Sandberg, Gutschick, 1984). В этих “ландшафтах” небольшие глубины и интен-

сивное вертикальное перемешивание вод, как правило, не создают устойчивой абиотической основы для батиметрической дифференциации планктонных и нектонных биотопов.

Трофические связи в пелагических экосистемах остаются слабо изученными. Большая часть реконструкций проведена для позвоночных и головоногих моллюсков (например, Williams, 1990; Brett, Walker, 2002). Для реконструкции трофической позиции конодонтов используются фрагментарные данные по копролитам и содержанию желудочно-кишечного тракта в фоссилиях уникальной сохранности (Nicoll, 1977; Williams, 1990; Choo et al., 2009; Zatoń, Rakociński, 2014; Zatoń et al., 2017). Также трофическая позиция конодонтов предполагается по косвенным признакам, исходя из морфофункционального анализа и аналогий с современными организмами (Purnell, 1995; Zhuravlev, 1995, 1998; Brett, Walker, 2002; Журавлев, 2007; Iannicelli, 2018). Кроме того, информацию о положении конодонтов в трофической сети можно получить, основываясь на особенностях химического состава биоапатита и изотопного состава органического углерода (Nicholas et al., 2004; Zhuravlev, Smoleva, 2018; Zhuravlev, Sobolev, 2019; Zhuravlev et al., 2020).

Цель данной работы состоит в оценке трофических связей некоторых конодонтов и их динамики в мелководных пелагических экосистемах в течение терминального фамена–раннего турне (конодонтовые зоны praesulcata–sulcata) на основе данных из разрезов пограничных отложений девона и карбона на р. Каменка (юг Печора-Кожвинского мегавала, Печорская плита). Изменения в трофической структуре могут отражать как локальные, так и глобальные перестройки экосистем.

МАТЕРИАЛ

Опорный разрез на р. Каменка (юг Печора-Кожвинского мегавала, обн. 121, N 65°04'27.4"

Е 56°42'50.9"), в котором вскрываются поздне-фаменско-среднетурнейские отложения, охватывает фациальный диапазон от полуизолированных лагун до открытого мелководного шельфа (Вевель и др., 2012; Zhuravlev, Sobolev, 2019) (рис. 1, 2). Из данного разреза в пограничном девонско-каменноугольном интервале (около 3 м по мощности) было отобрано 54 образца, из которых извлечено более 700 конодонтовых элементов хорошей сохранности (из них более 460 диагностируемых Ра элементов). Конодонтовые элементы в большинстве случаев не несут следов существенной коррозии и перекристаллизации и характеризуются низким индексом окраски (ИОК = 1, что отвечает прогреву не выше 50–60°C). Из микритовой и тонкодетритовой составляющей карбонатов отобрано 35 микрообразцов на определение изотопного состава углерода и кислорода.

Кроме данных из опорного разреза в исследование были вовлечены материалы изучения еще одного разреза на р. Каменка, расположенного в 5 км южнее опорного (обн. 111А, N 65°01'40.3" E 56°42'09.3") (Герасимова и др., 2019) (см. рис. 1, 3). В пограничном девонско-каменноугольном интервале из него отобрано 9 образцов на конодонты и 9 микрообразцов карбонатов на определение изотопного состава углерода и кислорода. Коллекция конодонтов из этого разреза представлена 110 элементами, из которых 60 – диагностируемые Ра-элементы.

Судя по данным о распределении в разрезах органических остатков, наиболее значимой в количественном отношении частью пелагических экосистем были конодонты и, возможно, однокамерные фораминиферы (*Bisphaera*). Остатки других нектонных и планктонных групп, включая водные позвоночные, крайне редки.

МЕТОДЫ

Для разрезов на р. Каменка ранее был проведен фациальный анализ (Вевель и др., 2012), и в данной работе используются его результаты. Были распознаны отложения трех фациальных поясов: слабо изолированной лагуны, подводных валов и открытого мелководья (см. рис. 2, 3). В карбонатных породах изучался изотопный состав углерода (преимущественно в микритовой и тонкодетритовой компонентах породы) как показатель изотопного состава морской воды (опосредованно связан, в частности, с первичной биопродуктивностью). На основе данных по конодонтам для образцов с количеством Ра-элементов более 10 выделялись доминанты на видовом уровне. Для наиболее распространенных таксонов конодонтов проводилось изучение изотопного состава углерода в органическом веществе конодонтовых элементов как показателя трофического уровня и состава пищи (Nicholas

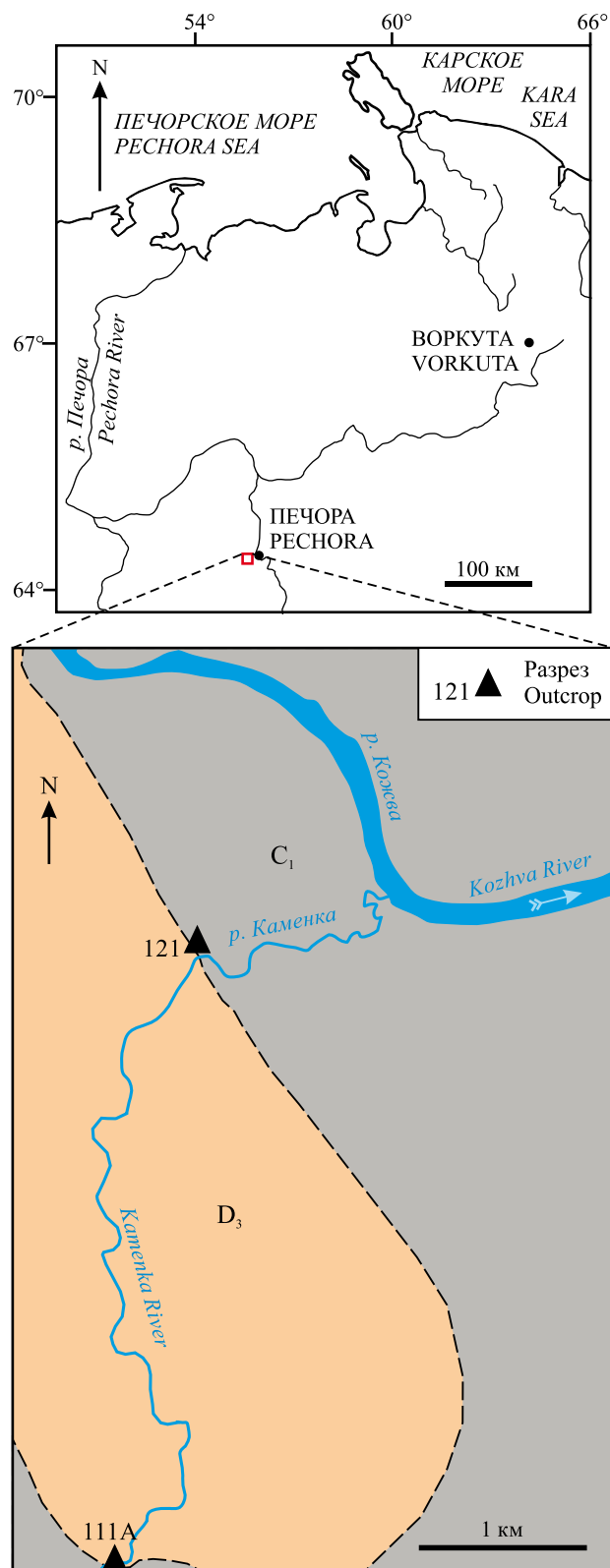


Рис. 1. Схема расположения разрезов пограничных девонско-каменноугольных отложений на р. Каменка.

Fig. 1. Locality map of the D-C boundary sections (Kamenka River area).

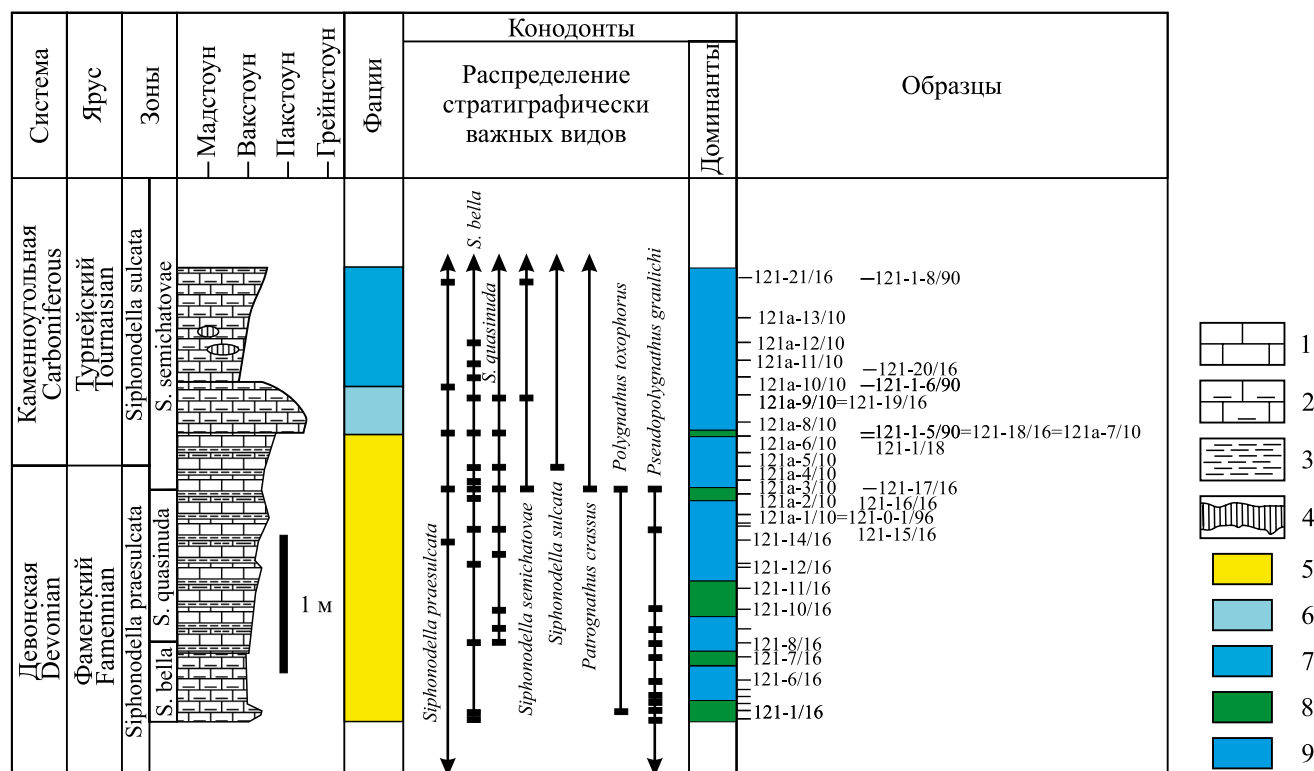


Рис. 2. Разрез пограничных отложений девона и карбона на р. Каменка (обн. 121). Литологический состав и фациальная интерпретация, по (Вевель и др., 2012).

1–4 – породы: 1 – известняки, 2 – известняки глинистые, 3 – глины, 4 – вторичные кремни; 5–7 – фации: 5 – лагуны, 6 – отмели, 7 – открытое мелководье; 8, 9 – доминанты: 8 – *P. communis*, 9 – *P. parapetus*.

Fig. 2. Log of the D/C boundary beds in the Kamenka River section (outcrop 121). Lithology and facies interpretation, from (Vevel' et al., 2012).

1–4 – rocks: 1 – limestones, 2 – clayey limestones, 3 – clays, 4 – secondary cherts; 5–7 – facies: 5 – lagoons, 6 – shoals, 7 – open marine; 8, 9 – dominants: 8 – *P. communis*, 9 – *P. parapetus*.

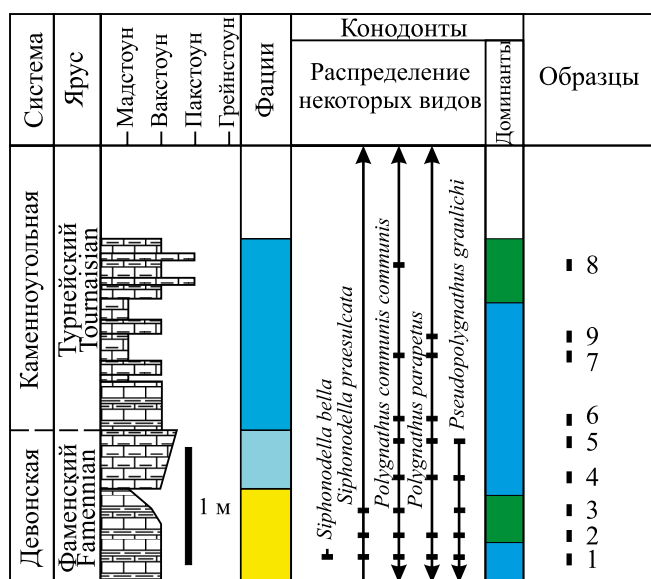


Рис. 3. Разрез пограничных отложений девона и карбона на р. Каменка (обн. 111A).

Условные обозначения – см. рис. 2.

Fig. 3. Log of the D-C boundary beds in the Kamenka River section (outcrop 111A).

For legend – see Fig. 2.

et al., 2004; Zhuravlev, Smoleva, 2018; Zhuravlev et al., 2020). Методика изотопных исследований была подробно описана ранее (Zhuravlev, Smoleva, 2018; Ерофеевский, Журавлев, 2019; Zhuravlev et al., 2020). Исследования проводились в ЦКП “Гео-наука”, г. Сыктывкар.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Верхнефаменско-нижнетурнейский интервал разреза на р. Каменка хорошо охарактеризован конодонтами, что позволяет распознать стратиграфи-

ческие аналоги зон *praesulcata* (в неполном объеме, нижняя часть зоны не обнажена) и *sulcata*, представленные местными конодонтовыми зонами *Siphonodella bella*, *Siphonodella quasimoda* и *Siphonodella semichatovae* (Zhuravlev, 2017). Граница девонской и каменноугольной систем маркируется первыми находками *Siphonodella sulcata* (Huddle), *Patrognathus crassus* Kononova et Migdisova и *Siphonodella semichatovae* Kononova et Lipnjagov, а также исчезновением *Pseudopolygnathus graulichii* Bouckaert et Groessens (см. рис. 2, 3). Она надежно зафиксирована в опорном разрезе (обн. 121) (см. рис. 2), а ее положение в обн. 111А предполагается по уровню исчезновения *Pseudopolygnathus graulichii* (см. рис. 3). Стратиграфический интервал, отвечающий заключительной фазе Хангенбергского кризиса, соответствует местным конодонтовым зонам *Siphonodella bella* и *Siphonodella quasimoda* (примерно отвечают средней и верхней подзонам зоны *praesulcata*) (Zhuravlev, 2017).

В пограничном девонско-каменноугольном интервале установлено преобладание в ориктоценозах двух видов конодонтов – *Polygnathus communis* Branson et Mehl и *Polygnathus parapetus* Druce. При этом для отмельных и открытоморских фаций отмечается доминирование *Polygnathus parapetus*, а для лагунных фаций – чередование доминирования *Polygnathus communis communis* и *Polygnathus parapetus* (см. рис. 2). Для *Polygnathus communis communis* предполагается обитание в приповерхностном слое воды (Sandberg, Gutschick, 1984). Остатки этого вида известны как из крайне мелководных, так и из фоновых глубоководных отложений. *Polygnathus parapetus*, вероятно, был приурочен к придонным мелководным условиям, так как субавтохтонные элементы этого вида найдены только в отложениях карбонатных платформ и мелководных эпиконтинентальных бассейнов (Махлина и др., 1993; Журавлев, 2003; Вевель и др., 2012).

Изотопный состав углерода органического вещества конодонтовых элементов изучался в рассматриваемом стратиграфическом интервале для следующих таксонов: *Polygnathus communis* (12 экз.), *Polygnathus parapetus* (31 экз.), *Ligonodina* spp. (8 экз.), *Hindeodus crassidentatus* (Branson et Mehl) (4 экз.) и *Siphonodella bella* Kononova et Migdisova (3 экз.). При этом достаточно многочисленные определения изотопного состава сделаны только для двух доминирующих видов – *Polygnathus communis communis* и *Polygnathus parapetus*. Результаты приведены в табл. 1.

Самое низкое среднее значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ демонстрирует *P. communis communis* (–27.9‰). Несколько выше значения у *Hindeodus crassidentatus* и *P. parapetus* (–26.8 и –26.4‰ соответственно). Самые высокие значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ отмечены у представителей *Ligonodina* и *Siphonodella bella* (–24.2 и –22.5‰ соответственно). Изотопный со-

став углерода органического вещества конодонтовых элементов *P. communis communis* и *P. parapetus* показывает закономерные изменения по разрезу (рис. 4, 5): в зоне *praesulcata* отмечается некоторое облегчение изотопного состава на фоне его высокой изменчивости, а на границе девона и карбона, в нижней части зоны *sulcata*, происходит некоторое утяжеление изотопного состава органического углерода на 2–3‰ с последующим снижением (см. также: Zhuravlev, Smoleva, 2018).

Изменения в изотопном составе карбонатного углерода незначительны (табл. 2). В зоне *praesulcata* отмечается малоамплитудный положительный сдвиг с амплитудой около 0.5‰, вероятно отвечающий поздней фазе НІСЕ (по: Qie et al., 2016) (см. рис. 4, 5). Он примерно совпадает с отрицательным сдвигом в изотопном составе углерода органического вещества конодонтовых элементов. В нижней части зоны *sulcata* установлен еще один малоамплитудный положительный экскурс в изотопном составе карбонатного углерода, вероятно отвечающий экскурсу P1 (по Qie et al., 2016) (см. рис. 4, 5). С ним совпадает утяжеление изотопного состава углерода органического вещества конодонтовых элементов (см. рис. 4). В целом соотношение изотопного состава карбонатного и органического углерода для всех проанализированных образцов демонстрирует отсутствие значимой корреляции этих величин (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Положительные сдвиги в изотопном соотношении карбонатного углерода в зоне *praesulcata* верхнего фамена и в нижней части зоны *sulcata* нижнего турне фиксируются в различных бассейнах в качестве изотопных событий НІСЕ и P1 (Qie et al., 2016). Их возникновение связывают с глобальными изменениями в углеродном цикле, в частности с глобальным повышением первичной биопродуктивности и увеличением объемов захоронения органического вещества. Следы этих изменений в осадочных последовательностях являются надежными изотопно-стратиграфическими реперами. Их соотношение с биостратиграфическими данными в изученных разрезах, совпадающее с таковым в других регионах, повышает достоверность используемого в данной работе стратиграфического расчленения. Низкие амплитуды наблюдаемых в изученных разрезах отклонений изотопного состава карбонатного углерода характерны для мелководных бассейнов. Изотопные сдвиги сходной амплитуды в пограничном девонско-каменноугольном интервале отмечены, например, во многих мелководных последовательностях по всему миру (Buggisch et al., 2008).

Средние значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ у всех рассматриваемых таксонов конодонтов, варьирующие от –27.9 до –22.5‰, сравнимы с изотопным составом ор-

Таблица 1. Изотопный состав углерода органического вещества конодонтовых элементов в разрезах на р. Каменка**Table 1.** Isotope composition of the organic matter of conodont elements from the Kamenka River sections

Образец	Таксон	Ярус, зона	$\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ ‰, PDB
121-1/16	<i>Polygnathus parapetus</i> *	D ₃ fm, bella (praesulcata)	–25.42
121-2/16	<i>Polygnathus communis communis</i> *	То же	–29.07
121-4/16	<i>Ligonodina</i> sp.	–“–	–23.47
121-4/16	<i>Polygnathus communis communis</i>	–“–	–26
121-4/16	<i>Polygnathus parapetus</i>	–“–	–25.74
121-7/16	<i>Polygnathus communis communis</i>	–“–	–32.6
121-7/16	<i>Polygnathus parapetus</i>	–“–	–25.26
121-9/16	<i>Polygnathus communis communis</i> *	D ₃ fm, quasinuda (praesulcata)	–27.27
121-10/16	То же	То же	–28.75
121-11/16	<i>Polygnathus parapetus</i>	–“–	–30.4
121-14/16	То же*	–“–	–26.41
121-17/16	–“– *	C ₁ t, semichatovae (sulcata)	–23.57
121-17/16	–“– *	То же	–28.06
121-1/96	<i>Polygnathus communis communis</i>	–“–	–27.44
121-1/96	<i>Polygnathus parapetus</i>	–“–	–28.48
121-1/18	<i>Hindeodus crassidentatus</i>	–“–	–24.65
121-1/18	<i>Ligonodina</i> sp.	–“–	–24.82
121-1/18	<i>Polygnathus communis communis</i>	–“–	–24.38
121-1/18	<i>Polygnathus parapetus</i>	–“–	–25.37
121-1/18	<i>Siphonodella bella</i>	–“–	–22.52
121-19/16	<i>Hindeodus crassidentatus</i>	–“–	–29
121-19/16	<i>Polygnathus parapetus</i>	–“–	–22.71
121-1-8/90	То же	–“–	–28.92
121-14/96	–“–	–“–	–30.2
121-1-10/90	<i>Polygnathus communis communis</i>	–“–	–30.24
101-5/19	То же	D ₃ fm	–24.1
111A-2/19	–“–	То же	–27.7
111A-3/19	–“– *	–“–	–27.6
111A-1/19	<i>Polygnathus parapetus</i>	–“–	–27.0
111A-2/19	То же	–“–	–26.2
111A-4/19	–“–	–“–	–26.5
111A-5/19	–“–	–“–	–26.2
111A-6/19	–“–	C ₁ t	–27.9

*Возможно влияние на изотопный состав перекристаллизации вмещающей породы.

*Isotope values are possibly affected by re-crystallization of host rock.

ганического углерода современного зоопланктона (Bohata, Koppelman, 2013). Это позволяет предполагать, что данные конодонты занимали низкие трофические уровни (Zhuravlev, Smoleva, 2018). Скорее всего, они, как и большинство позднедевонско-раннекаменноугольных конодонтов, были первичными консументами (Zhuravlev et al., 2020). Такое предположение подтверждается также данными по изотопному составу кальция в апатите позднедевонских конодонтовых элементов (Balter et al., 2019). Вероятно, основной пищей конодонтов был органический детрит, фито- и зоопланктон (Zhuravlev, Smoleva, 2018; Zhuravlev et al., 2020). По размеру организмов (первые сантиметры) конодонты могут быть отнесены к метазоопланктону или нектону (Лисицын и др., 1983).

Наблюдаемые вариации значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ у *Polygnathus communis communis* и *Polygnathus parapetus*

могли быть обусловлены различными причинами. Изотопный состав органического углерода современных гидробионтов зависит от состава пищи, температуры и особенностей метаболизма. Предполагать существенные внутривидовые вариации уровня метаболизма у конодонтов мало оснований, поскольку для современных организмов эффект этих вариаций в величине $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ не превышает 1–2‰ (DeNiro, Schoeninger, 1983). Сомнительно, что он был в несколько раз выше у конодонтов. Отмеченные в отдельных образцах (например, обр. 121-17/19, см. табл. 1) значительные различия изотопного состава конодонтовых элементов одного вида, скорее всего, обусловлены микрозагрязнением карбонатом, что привело к существенному утяжелению измеряемого изотопного состава. Вероятность прямого температурного контроля значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ у рассматриваемых ко-

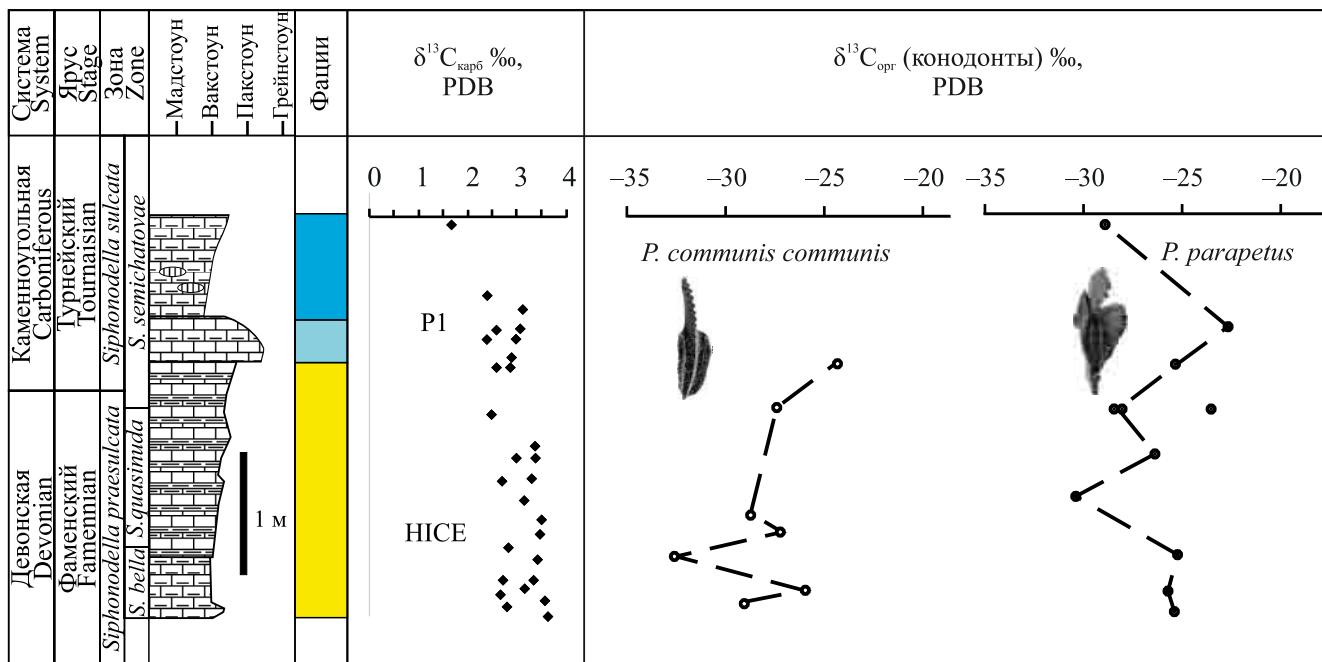


Рис. 4. Вариации изотопного состава углерода в разрезе на р. Каменка (обн. 121).

Условные обозначения – см. рис. 2.

Fig. 4. Variations of the carbon isotope composition in the Kamenka River section (outcrop 121).

For legend – see Fig. 2.

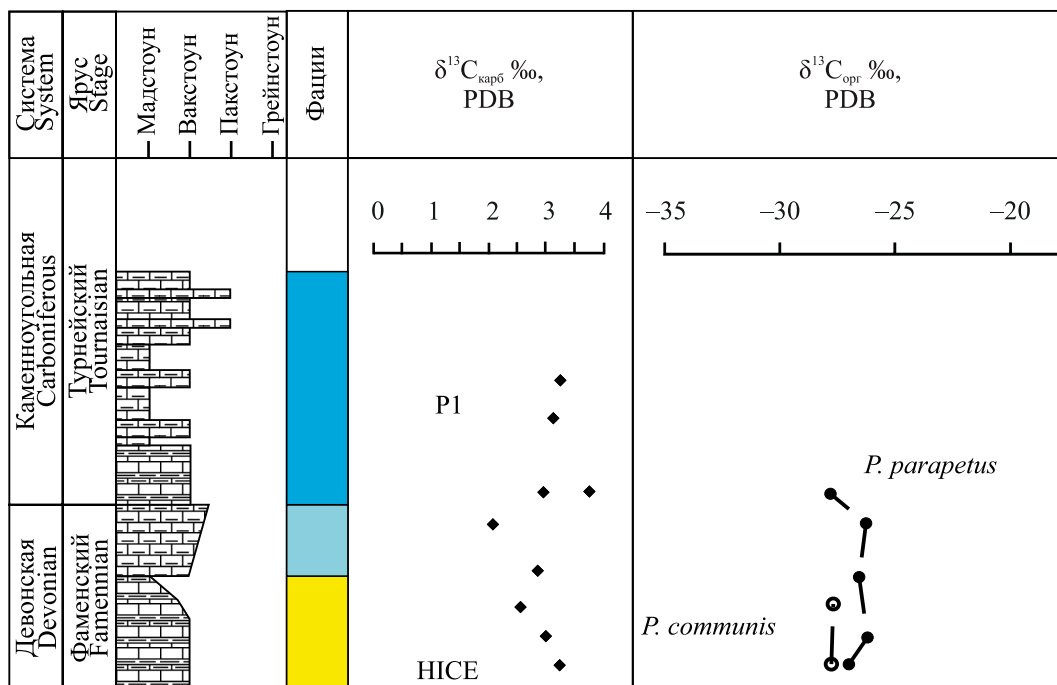


Рис. 5. Распределение значений изотопного состава углерода в разрезе на р. Каменка (обн. 111А).

Условные обозначения – см. рис. 2.

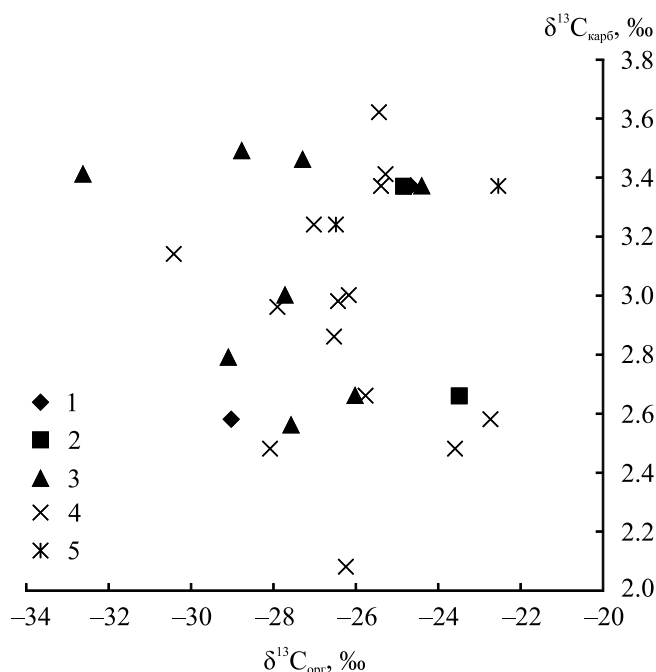
Fig. 5. Distribution of the carbon isotope composition in the Kamenka River section (outcrop 111A).

For legend – see Fig. 2.

Таблица 2. Изотопный состав углерода и кислорода в карбонатах в разрезах на р. Каменка**Table 2.** Isotope composition of the bulk carbonates from the Kamenka River sections

Образец	$\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ ‰, PDB	$\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$ ‰, SMOW
121-1/16	3.62	26.69
121-2/16	2.79	26.37
121-3/16	3.56	26.67
121-4/16	2.66	26.09
121-5/16	3.15	26.24
121-6/16	3.33	26.52
121-7/16	3.41	26.46
121-8/16	2.82	26.02
121-9/16	3.46	25.94
121-10/16	3.49	23.40
121-11/16	3.14	26.79
121-12/16	2.69	26.15
121-13a/16	3.29	26.64
121-14a/16	2.98	26.66
121-14b/16	3.37	27.10
121-15/16	3.36	26.96
121-17/16	2.48	27.14
121-18/16	2.86	26.79
121-19/16	2.58	26.26
121-19b/16	3.06	26.56
121-20/16	3.11	26.67
121-21/16	1.67	26.51
111A-1/19	3.24	26.81
111A-2/19	3.00	26.50
111A-3/19	2.56	27.47
111A-4/19	2.86	25.72
111A-5/19	2.08	26.82
111A-6/19	2.96	26.58
111A-6/19	3.84	24.63
111A-7/19	3.13	26.83
111A-9/19	3.25	25.81

нодонтов также незначительна, поскольку по результатам Ca/Mg термометрии по брахиоподам из разреза на р. Каменка температуры в позднем фамене-турне варьировали незначительно и составляли +23–+25°C (Вевель и др., 2012). Температурный контроль не подтверждается и отсутствием значимой корреляции $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ и $\delta^{18}\text{O}_{\text{карб}}$ (коэффициент корреляции Пирсона –0.08). Наиболее вероятным представляется предположение, что вариации в значениях $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ рассматриваемых видов конодонтов были преимущественно обусловлены изменениями изотопного состава углерода пищевой базы (Nicholas et al., 2004; Zhuravlev, Smoleva, 2018; Zhuravlev et al., 2020). В этом случае понижение $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ может отвечать увеличению в пище доли фито- и зоопланктона с легким изотопным составом органического углерода (от –35 до –20‰) (Peters et al., 2005). Повышение значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ можно интерпретировать как повышение в пище доли органического детрита морского происхождения и зоопланктона. Вариации изотопного состава орга-

**Рис. 6.** Соотношение $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ конодонтовых элементов и $\delta^{13}\text{C}_{\text{карб}}$ вмещающих известняков.

1 – *Hindeodus crassidentatus*, 2 – *Ligonodina* spp., 3 – *Polygnathus communis communis*, 4 – *Polygnathus parapetus*, 5 – *Siphonodella bella*.

Fig. 6. Bivariate plot for $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ of conodont organic matter and $\delta^{13}\text{C}_{\text{карб}}$ of host carbonates.

1 – *Hindeodus crassidentatus*, 2 – *Ligonodina* spp., 3 – *Polygnathus communis communis*, 4 – *Polygnathus parapetus*, 5 – *Siphonodella bella*.

нического углерода конодонтов могли быть связаны и с другими изменениями в структуре и изотопном составе кормовых объектов, в том числе с вариациями климата и содержания углекислого газа в атмосфере (Jasper, Hayes, 1990; Fontugne, Calvert, 1992; Meyers, Horie, 1993). Изменения $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ конодонтов отмечаются как по разрезу (во времени), так и по латерали на одном стратиграфическом уровне. Максимальные латеральные изменения $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ отмечены у *Polygnathus parapetus* в зоне *quasimoda* (*praesulcata*), где на уровне образцов 121-11/16 и 111A-2 разница оставляет около 4‰. На остальных уровнях она не превышает 2‰, что укладывается в диапазон возможной индивидуальной изменчивости (DeNiro, Schoeninger, 1983).

В современных морских бассейнах преобладание детритной части питания над фитопланктонной у консументов низкого уровня характерно для олиготрофных условий, а в эвтрофных условиях соотношение органического детрита и фитопланктона близко к единице (Лисицын и др., 1983, с. 207–208). Исходя из этого, повышенные значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ конодонтов, скорее всего, отвечают олиготрофным

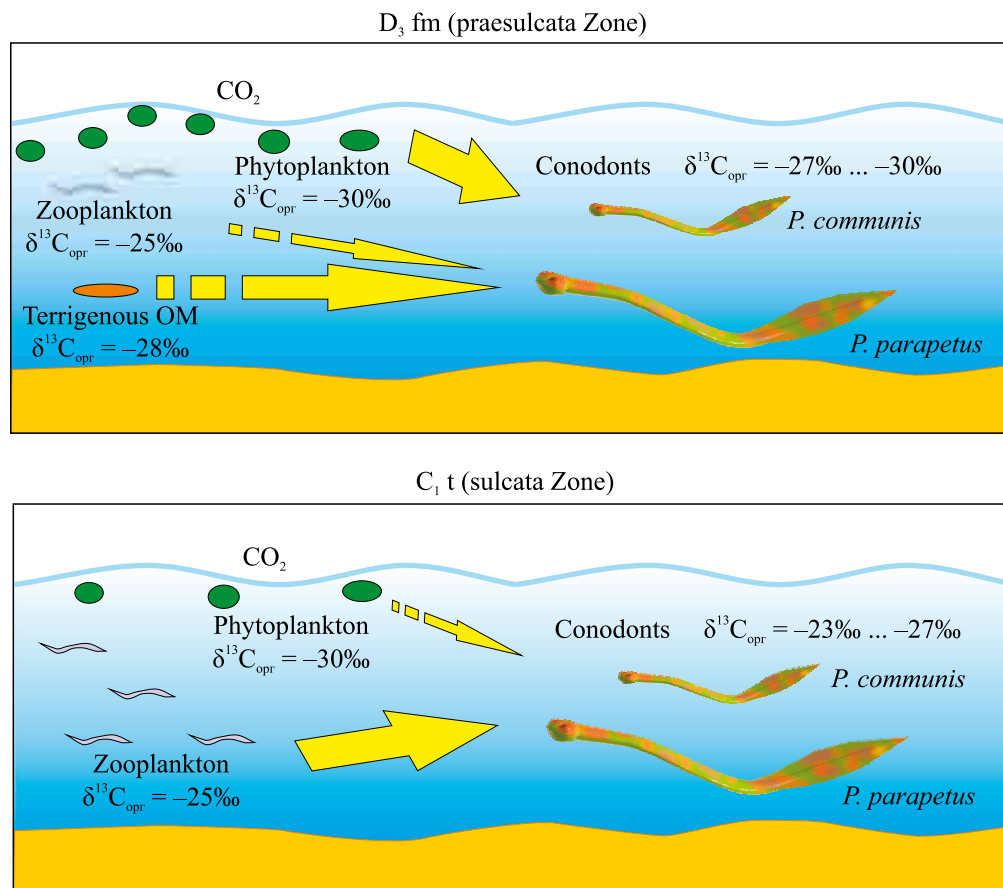


Рис. 7. Модель формирования изотопного состава углерода в органическом веществе конодонтовых элементов в позднем фамене и раннем турне на материале из разрезов на р. Каменка.

Fig. 7. Model of forming of the carbon isotope composition of the organic matter of conodont elements in the Late Famennian and Early Tournaisian based on data from the Kamenka River sections.

условиям, а пониженные – эвтрофным. Такая интерпретация подтверждается наблюдаемой динамикой $\delta^{13}\text{C}_{\text{карб}}$, которая, в частности, связана с первичной биопродуктивностью (как глобальной, так и локальной). Позднефаменский мелководный бассейн, вероятно, характеризовался эвтрофными условиями, что привело к увеличению доли фитопланктона и, возможно, терригенного органического вещества в пище конодонтов. Последующий переход к раннетурнейским олиготрофным условиям обусловил установление баланса между фито- и зоопланктоном в пищевой базе конодонтов (рис. 7). Эвтрофикация позднефаменских экосистем толщи воды также косвенно подтверждается увеличением содержания в породе раковин однокамерных фораминифер *Bisphaera* в верхнем фамене (Zhuravlev et al., 1998). Для этого рода предполагается планктонный образ жизни, и продуктивность его представителей, с большой вероятностью, была связана с продуктивностью фитопланктона.

Оценка корреляционных связей $\delta^{13}\text{C}_{\text{карб}}$ и $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ для *Polygnathus communis communis* и *Polygnathus*

parapetus показала невысокую степень взаимозависимости этих величин. При этом для обитавших в приповерхностном слое воды *Polygnathus communis communis* корреляция более значима ($R^2 = 0.320$), чем для придонных *Polygnathus parapetus* ($R^2 = 0.047$). Из этого можно предположить, что пищевая база обитателей приповерхностной зоны была более зависима от продуктивности фитопланктона. Низкие значения коэффициента корреляции дают возможность предполагать, что вариации в изотопном составе органического вещества конодонтов были обусловлены не только локальными изменениями первичной биопродуктивности. Возможно, свой вклад вносили флуктуации в трофической структуре пелагических сообществ, например вариации в продуктивности и биохимии различных групп микропланктона, которые отражались на составе пищевой базы конодонтов. Частично эти вариации могли контролироваться содержанием CO_2 в атмосфере и изменениями климата. Повышение содержания углекислого газа и переход от ледникового к парниковому климату вызывают общее облег-

чение изотопного состава углерода у водных продуцентов (Jasper, Hayes, 1990; Fontugne, Calvert, 1992). Это изменение в более сглаженной форме должно проявляться и в изотопном составе углерода у консументов низких трофических уровней, к которым, как предполагается, относились конодонты.

Изменения $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ органического вещества конодонтов в пограничном девонско-каменноугольном интервале, наблюдаемые в изученных разрезах, в общих чертах сходны с динамикой изотопного состава органического углерода (по рассеянному органическому веществу), установленной в разнофациальных разрезах Западной Европы (Kaiser et al., 2006; Buggisch et al., 2008). Изотопный состав рассеянного органического вещества (РОВ) демонстрирует положительный экскурс в интервале, отвечающем средней и верхней подзонам зоны praesulcata и нижней части зоны sulcata, который сменяется значительным облегчением в зоне sulcata (Kaiser et al., 2006; Buggisch et al., 2008). Близкая динамика отмечена и для изотопного состава органического вещества наземных растений (Strauss, Peters-Kottig, 2003). Минимальные значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ РОВ достигаются в зоне duplicata (Buggisch et al., 2008). Прямые сопоставления изотопного состава углерода конодонтовых элементов и РОВ вмещающей породы для изученных разрезов провести не удалось из-за крайне низкого содержания РОВ (менее 0.1%), что в целом характерно для мелководных карбонатных отложений. При этом следует отметить, что РОВ крайне неоднородно по своему составу, в него входят в различных соотношениях как остатки морского планктона и нектона, так и аллохтонный органический материал, принесенный с континента. По этой причине изотопный состав РОВ очень ограниченно используется в изотопной стратиграфии (Li et al., 2018).

На имеющемся материале (двух близко расположенных разрезах) невозможно достоверно оценить масштаб фиксируемых изменений. Предполагается, что следы этих изменений, совпадающие с верхней частью Хангенбергского событийного интервала, могут быть распространены как минимум регионально. В этом случае отвечающий им отрицательный сдвиг в изотопном соотношении углерода в органическом веществе конодонтовых элементов представляется перспективным стратиграфическим репером. Перспективность этого репера возрастет благодаря тому, что данный изотопный сдвиг проявлен как минимум у двух различных таксонов (*Polygnathus parapetus*, *P. communis communis*), причем представители *P. communis communis* характеризуются широким стратиграфическим и фациальным диапазоном, а их остатки присутствуют в отложениях различных фациальных поясов. Географический и фациальный диапазон проявления изотопных экскурсов углерода в органическом веществе конодонтов требует дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для позднефаменских конодонтов *Polygnathus communis communis* и *Polygnathus parapetus* предполагается преобладание питания фитопланктоном с облегченным изотопным составом органического углерода. В раннетурнейских мелководных сообществах для этих таксонов реконструируется переход к пище с более тяжелым средним изотопным составом органического углерода. Это может соответствовать переходу от эвтрофной экосистемы к олиготрофной и/или глобальным изменениям углеродного цикла, связанным с изменением климата. Имеющиеся данные, в силу своей ограниченности двумя разрезами, не позволяют однозначно интерпретировать масштаб (локальный, региональный, или глобальный) и корреляционный потенциал следов реконструированной перестройки экосистемы толщи воды на рубеже девона и карбона.

Благодарности

Авторы выражают благодарность рецензенту за конструктивные замечания по рукописи, способствовавшие ее улучшению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вевель Я.А., Журавлев А.В., Попов В.В. (2012) Пограничные отложения девонской и каменноугольной систем в разрезе на р. Каменка (Печоро-Кожвинский мегавал, Тимано-Печорская провинция). *Нефтегазовая геология. Теория и практика*, 7(1). http://www.ngtp.ru/rub/2/6_2012.pdf
- Герасимова А.И., Ерофеевский А.В., Журавлев А.В. (2019) Разрез турнейского яруса на юго-западном крыле Ыджидской антиклинали (юг Печора-Кожвинского мегавала). *Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента*. Мат-лы 28-й науч. конф. Института геологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 25-28.
- Ерофеевский А.В., Журавлев А.В. (2019) Перспективы использования изотопно-стратиграфического метода ($\delta^{13}\text{C}$ карб) для корреляции верхнедевонско-каменноугольного интервала востока Тимано-Печорской провинции. *Нефтегазовая геология. Теория и практика*, 14(1). http://www.ngtp.ru/rub/2019/9_2019.html DOI: https://doi.org/10.17353/2070-5379/9_2019
- Журавлев А.В. (2003) Конодонты верхнего девона–нижнего карбона северо-востока Европейской России. СПб.: изд-во ВСЕГЕИ, 85 с.
- Журавлев А.В. (2007) Морфофункциональный анализ позднепалеозойских конодонтовых элементов и аппаратов. *Палеонтол. журн.*, 5, 75-83.
- Лисицын А.П., Демина Л.Л., Гордеев В.В., Шумилин Е.В., Виноградов М.Е., Морозов Н.П., Богданов Ю.А., Гурвич Е.Г., Тихомиров В.Н., Лукашин В.Н. (1983) Биогеохимия океана. М.: Наука, 368 с.
- Махлина М.Х., Вдовенко М.В., Алексеев А.С., Бывшева Т.В., Донакова Л.М., Жулитова В.Е., Кононова Л.И., Умнова Н.И., Шик Е.М. (1993) Нижний кар-

- бон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы. М.: Наука, 221 с.
- Плотицын А.Н. (2016) Корреляционные уровни в верхнем фане и турне Севера Урала и гряды Чернышева. *Вестн. ИГ Коми НЦ УрО РАН*, 7, 46-53. DOI: 10.19110/2221-1381-2016-7-46-53
- Симаков К.В. (1986) Проблема определения хроностратиграфических границ: на примере границы девона и карбона. Магадан: АН СССР, Дальневосточный науч. центр, Северо-Восточный комплексный науч.-иссл. ин-т, 393 с.
- Соболев Д.Б. (2011) Эволюция и биоразнообразие раннекаменноугольных остракод на событийных уровнях. *Биогеология, эволюция организмов и биоразнообразие в геологической истории Тимано-Североуральского региона, моделирование палеоэкосистем, палеонтологические и стратиграфические геокорреляции*. Сыктывкар: Геопринт, 102-108.
- Balter V., Martin J.E., Tacail T., Suan G., Renaud S., Girard C. (2019) Calcium stable isotopes place Devonian conodonts as first level consumers. *Geochim. Persp. Lett.*, (10), 36-39.
- Becker R.T., Kaiser S.I., Aretz M. (2016) Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian–Carboniferous Boundary. *Geol. Soc.*, **423**, 355-386.
- Bohata K., Koppelman R. (2013) Chaetognatha of the Namibian Upwelling Region: Taxonomy, Distribution and Trophic Position. *PLoS ONE*, **8**(1), e53839. doi:10.1371/journal.pone.0053839
- Brett C.E., Walker S.E. (2002) Predators and predation in Paleozoic marine environments. *Paleontol. Soc. Pap.*, **8**, 93-118.
- Buggisch W., Joachimski M.M., Sevastopulo G., Morrow J.R. (2008) Mississippian $\delta^{13}\text{C}$ carb and conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ records – their relation to the Late Palaeozoic Glaciation. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **268**, 273-292.
- Choo B., Long J.A., Trinajstić K. (2009) A new genus and species of basal actinopterygian fish from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia. *Acta Zool.*, **90**, 194-210. DOI: 10.1111/j.1463-6395.2008.00370.x
- DeNiro M.J., Schoeninger M.J. (1983) Stable carbon and nitrogen isotope ratios of bone collagen: variations within individuals, between sexes, and within populations raised on monotonous diets. *J. Archaeol. Sci.*, **10**(3), 199-203.
- Fontugne M.R., Calvert S.E. (1992) Late Pleistocene variability of the carbon isotopic composition of organic matter in the eastern Mediterranean: Monitor of changes in carbon sources and atmospheric CO_2 concentrations. *Paleoceanography*, **7**, 1-20.
- Hallam A., Wignall P.B. (1997) Mass Extinctions and Their Aftermath. Oxford University Press, 328 p.
- Iannicelli M. (2018) Explaining the crude and simple mechanics of parasitic feeding by conodonts. *J. Oceanogr. Marine Res.*, **6**(177). DOI: 10.4172/2572-3103.S1-01
- Jasper J.P., Hayes J.M. (1990) A carbon isotope record of CO_2 levels during the late Quaternary. *Nature*, **347**, 462-464.
- Kaiser S.I., Steuber T., Becker R.T., Joachimski M.M. (2006) Geochemical evidence for major environmental change at the Devonian–Carboniferous boundary in the Carnic Alps and the Rhenish Massif. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **240**, 146-160.
- 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. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **310**, 340-364.
- Li B.-Y., Zhang D.-W., Pang X.-Q., Gao P., Zhu D.-Y., Guo K.-Z., Zheng T.-Y. (2018) Paired $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ records of the Ordovician on the Yangtze platform, South China. *Austral. J. Earth Sci.*, **65**(6), 809-822. DOI: 10.1080/08120099.2018.1487468
- Meyers P.A., Horie S. (1993) An organic carbon isotopic record of glacial-postglacial change in atmospheric P CO_2 in the sediments of Lake Biwa, Japan. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **105**, 171-178.
- Nicholas C., Murray J., Goodhue R., Ditchfield P. (2004) Nitrogen and carbon isotopes in conodonts: Evidence of trophic levels and nutrient flux in Palaeozoic oceans. *The Palaeontological Association 48th Annual Meeting, University of Lille, ABSTRACTS*, 126-127.
- Nicoll R.S. (1977) Conodont apparatuses in an Upper Devonian palaeoniscoid fish from the Canning Basin, Western Australia. *BMR J. Aust. Geol. Geophys.*, **2**, 217-228.
- Peters K.E., Walters C.C., Moldowan J.M. (2005) The biomarker guide. Second edition. II. Biomarkers and isotopes in petroleum systems and Earth history. Cambridge University Press, 1155 p.
- Purnell M.A. (1995) Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature*, **374**, 798-800.
- Qie W., Wang X.-D., Zhang X., Ji W., Grossman E.L., Huang X., Liu J., Luo G. (2016) Latest Devonian to earliest Carboniferous conodont and carbon isotope stratigraphy of a shallow-water sequence in South China. *Geol. J.*, **51**, 915-935.
- Sandberg C.A. (1976) Conodont biofacies of Late Devonian Polygnathus styriacus Zone in western United States. *Geol. Assoc. Canada Spec. Pap.*, **15**, 171-186.
- Sandberg C.A., Gutschick R.C. (1984) Distribution, microfauna and source-rock potential of Mississippian Delle Phosphatic Member of Woodman Formation and equivalents, Utah and adjacent States. (Eds J. Woodward, F.F. Meissner, J.L. Clayton). *Hydrocarbon source rocks of the Greater Rocky Mountain region. Rocky Mountain Association of Geologists*, 135-178.
- Schumacher D. (1976) Conodont biofacies and paleoenvironments in Middle Devonian–Upper Devonian boundary beds, central Missouri. *Geol. Assoc. Canada Spec. Pap.*, **15**, 159-169.
- Strauss H., Peters-Kottig W. (2003) The Paleozoic to Mesozoic carbon cycle revisited: the carbon isotopic composition of terrestrial organic matter. *Geochim. Geophys. Geosyst.*, **4**(10), 1083. <https://doi.org/10.1029/2003GC000555>
- Walliser O.H. (1996) Global events in the Devonian and Carboniferous. *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. Berlin: Springer, 225-250.
- Williams M.E. (1990) Feeding behavior in Cleveland Shale fishes. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Amsterdam: Elsevier, 273-287.
- Zatoń M., Broda K., Qvarnström M., Niedźwiedzki G., Ahlberg P.E. (2017) The first direct evidence of a Late Devonian coelacanth fish feeding on conodont animals. *Sci. Nat.*, **104**, 26. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1455-7>

- Zatoń M., Rakociński M. (2014) Coprolite evidence for carnivorous predation in a Late Devonian pelagic environment of southern Laurussia. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **394**, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.11.019>
- Zhuravlev A.V. (1995) Ontogeny and trophic types of some Tournaisian Polygnathacea (Conodonts). *Courier Forsch.-Institut Senckenberg*, **182**, 307-312.
- Zhuravlev A.V. (1998) Three-dimension functional reconstruction of Polygnathidae conodont apparatus. *Ichthyolith Iss. Spec. Publ.*, **4**, 58-59.
- Zhuravlev A.V. (2017) Shallow-water siphonodellids and definition of the Devonian-Carboniferous boundary. *Newslett. Carbonifer. Stratigr.*, **33**, 21-26.
- Zhuravlev A.V., Kossovaya O.L., Sobolev D.B., Vevel Y.A. (1998) Early Tournasian (Early Carboniferous) Shallow water Communities (Eastern part of the Timan-Pechora Province). *Ichthyolith Iss. Spec. Publ.*, **4**, 60-62.
- Zhuravlev A.V., Plotitsyn A.N., Gruzdev D.A. (2020) Carbon Isotope Ratios in the Apatite-Protein Composites of Conodont Elements – Palaeobiological Proxy. *Lecture Notes in Earth System Sciences. Processes and Phenomena on the Boundary between Biogenic and Abiogenic Nature*. Ch. 40, 749-764. DOI: 10.1007/978-3-030-21614-6_40
- Zhuravlev A.V., Smoleva I.V. (2018) Carbon isotope values in conodont elements from the latest Devonian-Early Carboniferous carbonate platform facies (Timan-Pechora Basin). *Eston. J. Earth Sci.*, **67**(4), 238-246. DOI 10.3176/earth.2018.17.
- Zhuravlev A.V., Sobolev D.B. (2019) Devonian-Carboniferous boundary in the East of Pechora Plate (Kamenka River and Vangyr River sections). *Vestn. IG Komi SC UB RAS*, (10), 16-22.
- Zhuravlev A.V., Tolmacheva T.J. (1995) Ecological recovery of conodont communities after Cambrian/Ordovician and Devonian/Carboniferous events. *Courier Forsch.-Institut Senckenberg*, **182**, 313-324.
- 90, 194-210. DOI: 10.1111/j.1463-6395.2008.00370.x
- DeNiro M.J., Schoeninger M.J. (1983) Stable carbon and nitrogen isotope ratios of bone collagen: variations within individuals, between sexes, and within populations raised on monotonous diets. *J. Archaeol. Sci.*, **10**(3), 199-203.
- Erofeevskii A.V., Zhuravlev A.V. (2019) Perspectives of application of isotope-stratigraphy ($\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$) for correlation of the Upper Devonian–Carboniferous interval of the east of Timan-Pechora province. *Neftegazovaya Geologiya. Teoriya i Praktika*, **14**(1). (In Russian) http://www.ngtp.ru/rub/2019/9_2019.html DOI: https://doi.org/10.17353/2070-5379/9_2019
- Fontugne M.R., Calvert S.E. (1992) Late Pleistocene variability of the carbon isotopic composition of organic matter in the eastern Mediterranean: Monitor of changes in carbon sources and atmospheric CO_2 concentrations. *Paleoceanography*, **7**, 1-20.
- Gerasimova A.I., Erofeevskii A.V., Zhuravlev A.V. (2019) Tournaisian section in the south-western limb of Ydzhyd Anticline (south of Pechora-Kozhva megaswell). *Struktura, veshchestvo, istoriya litosfery Timano-Severoural'skogo segmenta*. Materialy 28-i nauchnoi konferentsii Instituta Geologii Komi NTs UrO RAN [Structure, matter, history of the lithosphere of the Timan-Severouralsk segment. Materials of the 28th Scientific Conference of the Institute of Geology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences]. Syktyvkar, 25-28. (In Russian)
- Hallam A., Wignall P.B. (1997) Mass Extinctions and Their Aftermath. Oxford University Press, 328 p.
- Iannicelli M. (2018) Explaining the crude and simple mechanics of parasitic feeding by conodonts. *J. Oceanogr. Marine Res.*, **6**(177). DOI: 10.4172/2572-3103.S1-01
- Jasper J.P., Hayes J.M. (1990) A carbon isotope record of CO_2 levels during the late Quaternary. *Nature*, **347**, 462-464.
- 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., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **310**, 340-364.
- Kaiser S.I., Steuber T., Becker R.T., Joachimski M.M. (2006) Geochemical evidence for major environmental change at the Devonian-Carboniferous boundary in the Carnic Alps and the Rhenish Massif. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **240**, 146-160.
- Li B.-Y., Zhang D.-W., Pang X.-Q., Gao P., Zhu D.-Y., Guo K.-Z., Zheng T.-Y. (2018) Paired $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ records of the Ordovician on the Yangtze platform, South China. *Austral. J. Earth Sci.*, **65**(6), 809-822. DOI: 10.1080/08120099.2018.1487468
- Lisitsyn A.P., Demina L.L., Gordeev V.V., Shumilin E.V., Vinogradov M.E., Morozov N.P., Bogdanov Y.A., Gurchich E.G., Tikhomirov V.N., Lukashin V.N. (1983) *Biogekhimiya okeana* [Ocean biogeochemistry]. Moscow, Nauka Publ., 368 p. (In Russian)
- Makhlina M.Kh., Vdovenko M.V., Alekseev A.S., Byvsheva T.V., Donakova L.M., Zhulitova E.V., Kononova L.I., Umnova N.I., Shik E.M. (1993) *Nizhnii karbon Moskovskoi sineklizy i Voronezhskoi anteklizy* [Lower Carboniferous of Moscow Syncline and Voronezh Antecline]. Moscow, Nauka Publ., 221 p. (In Russian)
- Meyers P.A., Horie S. (1993) An organic carbon isotopic record of glacial-postglacial change in atmospheric P CO_2 in the sediments of Lake Biwa, Japan. *Palaeogeogr.*

REFERENCES

Balter V., Martin J.E., Tacail T., Suan G., Renaud S., Girard C. (2019) Calcium stable isotopes place Devonian conodonts as first level consumers. *Geochem. Persp. Lett.*, **10**, 36-39.

Becker R.T., Kaiser S.I., Aretz M. (2016) Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian-Carboniferous Boundary. *Geol. Soc.*, **423**, 355-386.

Bohata K., Koppelman R. (2013) Chaetognaths of the Namibian Upwelling Region: Taxonomy, Distribution and Trophic Position. *PLoS ONE*, **8**(1), e53839. doi:10.1371/journal.pone.0053839

Brett C.E., Walker S.E. (2002) Predators and predation in Paleozoic marine environments. *Paleontol. Soc. Pap.*, **8**, 93-118.

Buggisch W., Joachimski M.M., Sevastopulo G., Morrow J.R. (2008) Mississippian $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ and conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ records – their relation to the Late Palaeozoic Glaciation. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **268**, 273-292.

Choo B., Long J.A., Trinajstić K. (2009) A new genus and species of basal actinopterygian fish from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia. *Acta Zool.*

- Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **105**, 171-178.
- Nicholas C., Murray J., Goodhue R., Ditchfield P. (2004) Nitrogen and carbon isotopes in conodonts: Evidence of trophic levels and nutrient flux in Palaeozoic oceans. *The Palaeontological Association 48th Annual Meeting, University of Lille, ABSTRACTS*, 126-127.
- Nicoll R.S. (1977) Conodont apparatuses in an Upper Devonian palaeoniscoid fish from the Canning Basin, Western Australia. *BMR J. Aust. Geol. Geophys.*, **2**, 217-228.
- Peters K.E., Walters C.C., Moldowan J.M. (2005) The biomarker guide. Second edition. II. Biomarkers and isotopes in petroleum systems and Earth history. Cambridge University Press, 1155 p.
- Plotitsyn A.N. (2016) Correlation levels in the Upper Famennian and Tournaisian of North of Urals and Tchernyshev Ridge. *Vestn. IG Komi NTs UrO RAN*, **7**, 46-53. DOI: 10.19110/2221-1381-2016-7-46-53 (In Russian)
- Purnell M.A. (1995) Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature*, **374**, 798-800.
- Qie W., Wang X.-D., Zhang X., Ji W., Grossman E.L., Huang X., Liu J., Luo G. (2016) Latest Devonian to earliest Carboniferous conodont and carbon isotope stratigraphy of a shallow-water sequence in South China. *Geol. J.*, **51**, 915-935.
- Sandberg C.A. (1976) Conodont biofacies of Late Devonian Polygnathus styriacus Zone in western United States. *Geol. Assoc. Canada Spec. Pap.*, **15**, 171-186.
- Sandberg C.A., Gutschick R.C. (1984) Distribution, microfauna and source-rock potential of Mississippian Delle Phosphatic Member of Woodman Formation and equivalents, Utah and adjacent States. (Eds J. Woodward, F.F. Meissner, J.L. Clayton). *Hydrocarbon source rocks of the Greater Rocky Mountain region. Rocky Mountain Association of Geologists*, 135-178.
- Schumacher D. (1976) Conodont biofacies and paleoenvironments in Middle Devonian-Upper Devonian boundary beds, central Missouri. *Geol. Assoc. Canada Spec. Pap.*, **15**, 159-169.
- Simakov K.V. (1986) *Problema opredeleniya khronostratigraficheskikh granits: na primere granitsy devona i karbona* [Problem of determination of chronostratigraphic boundaries: Devonian and Carboniferous boundary as example]. Magadan, AN SSSR, Far Eastern scientific center, North-Eastern complex scientific research institute, 393 p. (In Russian)
- Sobolev D.B. (2011) Evolution and biodiversity of the Early Carboniferous ostracodes at the event borders. *Biogeologiya, evolutsiya organizmov i bioraznoobrazie v geologicheskoi istorii Timano-Severouralskogo regiona, modelirovanie ekosistem, paleontologicheskie i stratigraficheskie geokorrelyatsii* [Biogeology, evolution of organisms and biovariety in geological history of Timan-North-Uralian region, ecosystem modeling, paleontological and stratigraphical geocorrelations]. Syktyvkar, Geoprint Publ., 102-108. (In Russian)
- Strauss H., Peters-Kottig W. (2003) The Paleozoic to Mesozoic carbon cycle revisited: the carbon isotopic composition of terrestrial organic matter. *Geochim. Geophys. Geosyst.*, **4**(10), 1083. <https://doi.org/10.1029/2003GC000555>
- Walliser O.H. (1996) Global events in the Devonian and Carboniferous. *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. Berlin: Springer, 225-250.
- Williams M.E. (1990) Feeding behavior in Cleveland Shale fishes. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Amsterdam: Elsevier, 273-287.
- Zatoń M., Broda K., Qvarnström M., Niedźwiedzki G., Ahlberg P.E. (2017) The first direct evidence of a Late Devonian coelacanth fish feeding on conodont animals. *Sci. Nat.*, **104**, 26. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1455-7>
- Zatoń M., Rakociński M. (2014) Coprolite evidence for carnivorous predation in a Late Devonian pelagic environment of southern Laurussia. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **394**, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.11.019>
- Zhuravlev A.V. (1995) Ontogeny and trophic types of some Tournaisian Polygnathacea (Conodonta). *Courier Forsch.-Institut Senckenberg*, **182**, 307-312.
- Zhuravlev A.V. (1998) Three-dimension functional reconstruction of Polygnathidae conodont apparatus. *Ichthyolith Iss. Spec. Publ.*, **4**, 58-59.
- Zhuravlev A.V. (2003) *Konodonty verkhnego devona–nizhnego karbona severo-vostoka Evropeiskoi Rossii* [Conodonts of the Upper Devonian–Lower Carboniferous of north-east of the European Russia]. St.Petersburg, VSEGEI Publ., 85 p. (In Russian)
- Zhuravlev A.V. (2007) Morpho-functional analysis of late Paleozoic conodont elements and apparatuses. *Paleontol. Zh.*, **5**, 75-83. (In Russian)
- Zhuravlev A.V. (2017) Shallow-water siphonodellids and definition of the Devonian-Carboniferous boundary. *Newslett. Carbonifer. Stratigr.*, **33**, 21-26.
- Zhuravlev A.V., Kossovaya O.L., Sobolev D.B., Vevel Y.A. (1998) Early Tournasian (Early Carboniferous) Shallow water Communities (Eastern part of the Timan-Pechora Province). *Ichthyolith Iss. Spec. Publ.*, **4**, 60-62.
- Zhuravlev A.V., Plotitsyn A.N., Gruzdev D.A. (2020) Carbon Isotope Ratios in the Apatite-Protein Composites of Conodont Elements – Palaeobiological Proxy. *Lecture Notes in Earth System Sciences. Processes and Phenomena on the Boundary between Biogenic and Abiogenic Nature*. Ch. 40, 749-764. DOI: 10.1007/978-3-030-21614-6_40
- Zhuravlev A.V., Smoleva I.V. (2018) Carbon isotope values in conodont elements from the latest Devonian-Early Carboniferous carbonate platform facies (Timan-Pechora Basin). *Eston. J. Earth Sci.*, **67**(4), 238-246. DOI 10.3176/earth.2018.17
- Zhuravlev A.V., Sobolev D.B. (2019) Devonian-Carboniferous boundary in the East of Pechora Plate (Kamenka River and Vangyr River sections). *Vestn. IG Komi SC UB RAS*, **10**, 16-22.
- Zhuravlev A.V., Tolmacheva T.J. (1995) Ecological recovery of conodont communities after Cambrian/Ordovician and Devonian/Carboniferous events. *Courier Forsch.-Institut Senckenberg*, **182**, 313-324.