

О СОСТОЯНИИ ИЗУЧЕННОСТИ КОНОДОНТОВОЙ ФАУНЫ НА ТЕРРИТОРИИ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 В.П. Моров¹, С.В. Гришин²

¹Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти (Россия)
²Геологический институт РАН, Москва (Россия)

Поступила 18.12.2024

Аннотация. Статья представляет обзор ископаемой фауны конодонтов с территории Самарской области в аспекте биоразнообразия региона.

Ключевые слова: палеоихтиофауна, биоразнообразие, конодонты, Conodonta, палеозой, Самарская область

Введение

Конодонты – ископаемые микроостатки животных организмов, в течение более чем столетия после открытия их российским палеонтологом Х.И. Пандером (Pander, 1856) относимые к проблематикам. Лишь в 1983 г., после обнаружения отпечатков тел живых существ – конодонтоносителей (рис. 1), удалось установить систематическое положение представителей в животном мире. В настоящее время большинство исследователей признаёт принадлежность группы к типу хордовых в ранге класса Conodonta, считая их сестринской группой Бесчелюстных (Agnatha) – например, (Miyashita et al., 2019), в составе двух крупных таксонов, систематический ранг и внутренняя систематика которых дискуссионны: Параконодонты (Paraconodonta, средний кембрий – средний девон) и Эуконодонты (Eucodonta, поздний кембрий – поздний триас) и (Дубинина, 1998). В отношении собственно остатков установилась практика именовать их, во избежание путаницы, конодонтовыми элементами (Мироненко, 2018). Традиционная систематика конодонтов ведётся по формальным таксонам: названия даются для отдельных элементов, хотя эти элементы составляют только часть конодонтового аппарата (Михайлова, Бондаренко, 1997). В то же время, развивается систематика мультиэлементной таксономии, подразумевающей конодонтовый аппарат в целом. «И тот и другой подход имеют свои преимущества свои недостатки, поэтому в настоящее

время они оба используются» (Журавлёв, 2003). В практических целях формальная систематика конодонтов более удобна, поэтому паратаксия группы продолжает сохраняться.



Рис. 1. Отр. Ozarkodinida: реконструкция [N. Tamura] раннекарбонového представителя Clydagnathus cavusformis (Hendricks ..., 2020).

Fig. 1. Ord. Ozarkodinida: reconstruction [N. Tamura] of an Early Carboniferous representative of Clydagnathus cavusformis.

Альтернативная «хордовой» точка зрения сближает конодонтоносителей с ныне живущими Щетинкочелюстными (Chaetognatha), однако для последних по результатам молекулярных исследований установлена их принадлежность к первичноротым, что делает невозможной связь хетогнат с хордовыми (Ястребов, 2019). В то же время для морфологически подобных конодонтам образований – протоконодонтов, появляю-

Моров Владимир Павлович, мл. науч. сотр.,
moroff@mail.ru; Гришин Сергей Викторович, инженер,
grishn69@mail.ru

щихся несколько ранее, с самого начала кембрия – напротив, установлена прямая связь с хетогнами (Szaniawski, 2002).

Несмотря на столь долгую историю неопределённости с таксономической принадлежностью, в целом конодонты не просто детально изучены, а являются одной из важнейших ортостратиграфических групп, причём во всём интервале существования. Международная стратиграфическая шкала среднего палеозоя (силур – нижний карбон включительно) основана на зонах стандартной конодонтовой последовательности. Этот уникальный статус группы связан с рядом причин.

По первым двум причинам, «ортовицы должны широко расселяться и быстро эволюционировать. В этом отношении конодонты [точнее, их платформенные элементы] вполне удовлетворяют отмеченным требованиям. <...> Количество конодонтов в отдельных случаях может достигать десятка тысяч экземпляров на килограмм растворённой породы. И в любом случае, фациальный спектр и частота встречаемости конодонтов значительно превышают эти показатели для всех других групп ископаемых» (Черных, 2011). Конодонты встречаются во всех типах морских отложений. Далее, эти остатки имеют фосфатный состав и, как следствие, прекрасно сохраняются в отложениях, но легко препарируются. Имеет значение и удобная размерность (0,1-2 мм, редко более) конодонтовых элементов, что крайне важно в случае кернового материала из буровых скважин. В качестве «бонуса» – существует зависимость окраски конодонтов от увеличения палеотемператур катагенеза, что важно для установления потенциала нефтегазоносности участков недр.

Конодонтовый аппарат состоит из зубовидных элементов. Эволюционное развитие элементов шло в направлении от простых (роговидной формы, с конической полостью) в сторону увеличения разнообразия и дифференциации. Типичный 15-элементный набор, сохранявшийся у большинства представителей в течение большей части времени существования группы, представлен расположенными спереди рамиформными – одним непарным (центральным) и четырьмя парами стержневидных (= пилообразных) элементов S и одной парой киркообразных элементов M – и расположенными сзади пектиниформными: двумя парами элементов P (рис. 2-3).

Пектиниформный элемент типа Pa (= платформенный) состоит из двух основных частей: горизонтальной – платформы и вертикальной – листа. На наружной стороне листовидная часть платформенного элемента приподнята в виде

осевого гребня, выступая на переднем конце за пределы платформы. У второго типа – Pb (= листовидный) основу составляет листовидная часть различной формы, а платформа только намечена.

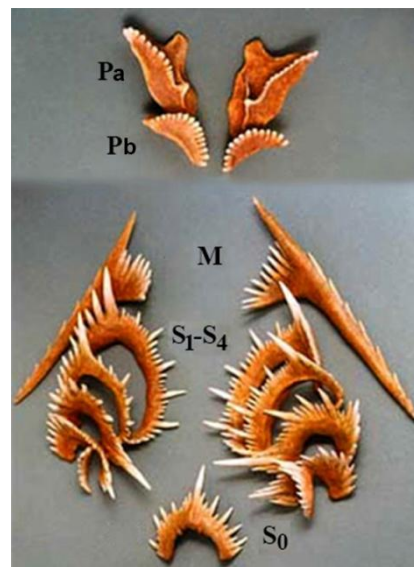


Рис. 2. Полный набор элементов конодонтового аппарата отр. Ozarkodinida на примере *Manticolepis subrecta*, модель [M. Szubert] (Conodonta: Prioniodontida ..., 2024; с изм.).

Fig. 2. Complete set of elements of the conodont apparatus of ord. Ozarkodinida on the example of *Manticolepis subrecta*, model [M. Szubert].

Изо всех разновидностей элементов лишь «одна, называемая платформенным, пектиниформным, или Pa элементом, отличается от прочих не только по морфологии, но и по значительно большей скорости изменения во времени. Прочие элементы характеризуются поразительной консервативностью и, практически, не принимаются в расчёт при стратиграфических построениях» (Черных, 2011).

История изучения

На территории Самарской области, несмотря на исключительно высокую важность группы в стратиграфическом плане, при значительной мощности палеозойских толщ, она изучена лишь на единственном интервале. «В 1970-е и начале 1980-х годов, несмотря на большой объём опробования, были сделаны лишь редкие находки, которые не позволили расчлнить разрез на зоны» (Алексеев и др., 2015). В печати наиболее ранняя информация по обнаружению конодонтов появляется в 1984 г. и относится к пограничным отложениям каменноугольной и пермской систем на разрезе Яблонево-Овраг в Жигулях, предлагавшемся в то время в качестве гипостратотипа гжелского яруса и лимитотипа карбона и перми (Муравьев и др., 1984).

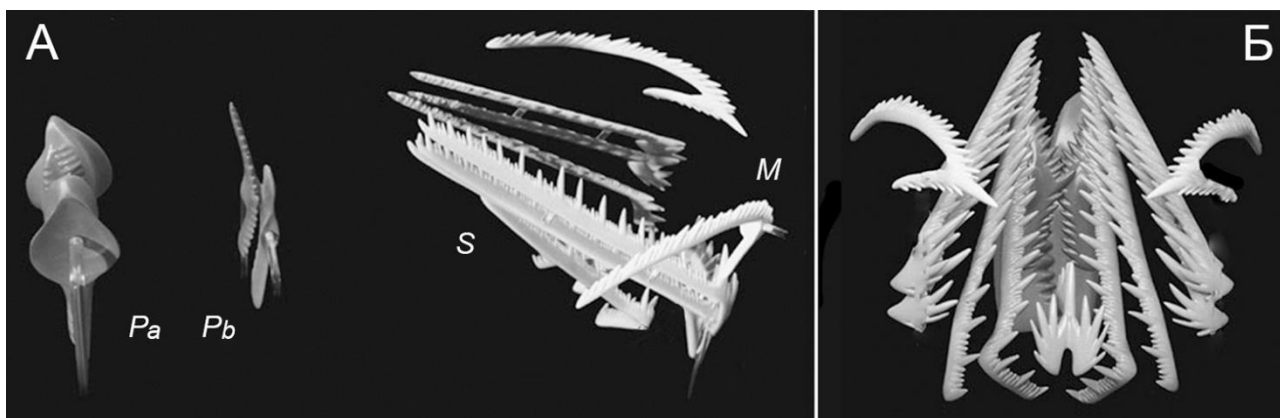


Рис. 3. Конодонтовый аппарат *Idiognathodus* (отр. Ozarkodinida), пространственная модель. А – вид сбоку, Б – вид спереди (Purnell, Donoghue, 1997).

Fig. 3. Conodont apparatus of *Idiognathodus* (Ozarkodinida), spatial model. A – lateral view, B – front view.

В монографии «Атлас фауны верхнего карбона и нижней перми Самарской Луки» (Алексеев и др., 1986) дана характеристика распространения обнаруженных видов конодонтов в привязке к конкретным слоям нескольких фораминиферовых зон на основных разрезах верхнего карбона – нижней перми Самарской области. Приводится описание 8 (в т.ч. одного в открытой номенклатуре) наиболее значимых видов, преимущественно из рода *Streptognathodus*.

Два с лишним десятилетия спустя наблюдается очередной всплеск интереса к конодонтовой тематике региона, выходит серия публикаций (Ермакова и др., 2012а, б; Ермакова, 2013), в которых уточняются вертикальное распространение видов и границы конодонтовых зон на разрезе Яблоневый Овраг, а несколько позже (Алексеев и др., 2015) – в районе с. Ширяево; однако все последние работы характеризуют лишь нижнюю (в районе границы касимовского и гжельского ярусов) часть изученного к 1986 г. интервала.

Вся нижележащая толща – а именно, с эмского яруса нижнего девона до кревкинского горизонта касимовского яруса верхнего карбона – до настоящего времени остаётся совершенно неизученной на конодонты. Такая парадоксальная ситуация сложилась в связи с тем, что в период детального изучения недр важного района нефтедобычи, каковым является вся территория Самарской области, за ортостратиграфические группы принимались брахиоподы (девон), фораминиферы (карбон) и споровые комплексы. Изучение велось именно по ним, детально, специалистами как целого ряда центральных учреждений, так и отраслевыми региональными институтами. Но уже к началу 1980-х гг. по мере полноты изученности недр, вплоть до фундамента, и падения нефтедобычи в условиях снижения остаточных углеводородных запасов интенсив-

ность биостратиграфических исследований керна с территории региона быстро снизилась, вплоть до угасания.

Очевидно, что перспективы практического увязывания прежних стратиграфических схем с конодонтовой шкалой для среднего – низов верхнего палеозоя региона обширны. Так, для интервала средний девон – фран их высоко оценивала Н.В. Оленева (ВНИГНИ), проводившая ревизию коллекции девонских брахиопод в фондах Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина в 2012-2020 гг. При переизучении керна опорной скважины 1 Мелекесская, находящейся на территории Ульяновской области в нескольких десятках километров от северной границы Самарского региона, в сходной тектонической обстановке, в верхнедевонских толщах установлены комплексы зон стандартной конодонтовой шкалы для глубоководных отложений, причём присутствие конодонтов характерно практически для всего разреза (Фортунатова и др., 2018).

Также перспективны на находки конодонтов морские нижнеказанские отложения, аналогичные охарактеризованным конодонтами в Приказанском районе Татарстана (Застрожнова и др., 2021). Упоминание присутствия *Sweetina triticum* Wardlaw et Collinson 1986 на разрезе Камышла в стратотипической местности нижнеказанского подъяруса, без изображений отсюда, имеется в работе (Chalimbadia, Silantiev, 1998).

Встречаемость

Изученный в регионе на конодонты интервал соответствует средней стадии существования на востоке Волго-Уральской антеклизы крупного эпиконтинентального морского бассейна, унаследованного от московского века. Установившаяся к концу этого века стабильная седимента-

ционная обстановка нормального морского бассейна с накоплением известковых, реже доломитовых илов стала подвергаться прогрессирующей деградации, отличающейся цикличностью. Трансгрессивные фазы в общем характеризовались распространением пород с высокой органической составляющей и высоким фаунистическим разнообразием. На максимуме трансгрессии фауна приобретала более глубоководный характер. Однако в сводовых зонах (а изученная на конодонты территория лежит на самой окраине Жигулёвско-Пугачёвского свода) периодически происходили менее обширные, относительно кратковременные тектонические движения противоположного знака, приводившие к формированию подводных возвышений, отмелей, низкой островной суши либо углубленных участков. На это указывают, в том числе, значительные биофациальные различия на коротких расстояниях. Регрессивные же фазы характеризовались значительным обеднением фаунистического состава, массовым развитием водорослей и цианобактерий, а также переходом к преимущественно хемогенному характеру карбонатного осадконакопления (Муравьёв и др., 1983). Ближе к началу перми трансгрессии приобретают кратковременный характер, а нормально-морская обстановка начинает носить характер нестабильных эпизодов. С середины ассельского века (а юго-восточнее исследованной площади уже в гжельском) периодически происходит накопление сульфатных толщ, нередко довольно мощных.

Характер вертикального распространения конодонтовой фауны (рис. 4) в целом согласуется с особенностями верхнекарбонно-ассельского интервала. Наибольшее разнообразие и частота встречаемости конодонтов приходится на касимовский ярус и пограничную часть добрятинского горизонта гжельского яруса (Ермакова и др., 2012а). При этом «относительно богатые и разнообразные комплексы разделены пустыми или очень бедными интервалами ...» (Алексеев и др., 2015). Среди отдельных представителей высокая частота встречаемости в соответствующих интервалах наблюдается для *Idiognathodus toretzianus* – зонального вида-индекса касимовского яруса, а также для *I. magnificus*. В наиболее обильных комплексах наряду с мелководными (согласно литофациальным обстановкам) формами появляются, хотя и редкие, представители глубоководного рода *Gondolella*, что свидетельствует об эвстатическом максимуме уровня моря (Ермакова и др., 2012а, Алексеев и др., 2015).

Важное значение для региона имеют находки ряда представителей конодонтов на стратиграфическом уровне, соответствующем (Горева,

Алексеев, 2010) мелеховскому горизонту (фораминиферовая зона *Daixina bosbytauensis* – *Globifusulina robusta* и конодонтовая зона *Streptognathodus wabaunsensis*), поскольку они характеризуют проблемный для региона пограничный интервал, перенесённый из пермской системы в каменноугольную и в настоящее время рассматриваемый в составе гжельского яруса. Таким образом, на территории региона пока лишь единственный представитель – в работе (Алексеев и др., 1986) приведённый как *Streptognathodus aff. alekseevi* Barskov et al., 1981 – обнаружен в нижнепермских отложениях.

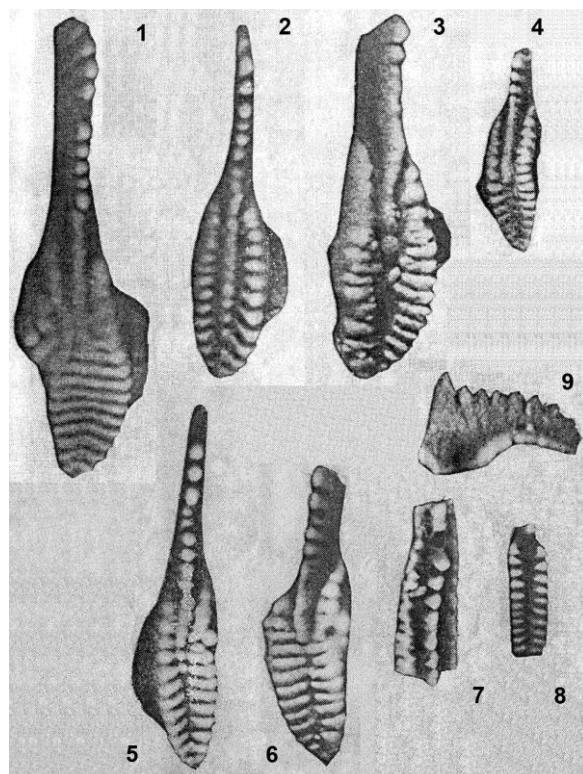


Рис. 4. Конодонты верхнего карбона. 1 – *Idiognathodus lobulatus*, 2 – *Streptognathodus elegantulus* (C₃k), 3 – “*S. alekseevi*”, 4 – *S. simplex*, 5 – *S. elongatus*, 6 – *S. simulator*, 7 – *Gondolella* sp. (C₃g), 8 – *Adetognathus* sp., 9 – листовидный элемент *Spatognathodus minutus* (C₃k).

Кар. Яблоневого Оврага, г.о. Жигулёвск (1-5, 7-9); кар. 41-й километр (6) (по: Алексеев и др., 1986)¹.

Fig. 4. Conodonts of the Upper Carboniferous. 1 – *Idiognathodus lobulatus*, 2 – *Streptognathodus elegantulus* (C₃k), 3 – “*S. alekseevi*”, 4 – *S. simplex*, 5 – *S. elongatus*, 6 – *S. simulator*, 7 – *Gondolella* sp. (C₃g), 8 – *Adetognathus* sp., 9 – leaf-shaped conodont *Spatognathodus minutus* (C₃k). Yablonevyy Ovrage quarry, U. d. Zhigulyovsk (1-5, 7-9); 41th kilometre quarry, U. d. Samara (6).

¹ Масштаб на фото в источнике не приведён, относительные размеры соблюдены.

Конспект конодонтовой фауны

Предлагаемая работа продолжает конспект ископаемой биоты для территории Самарской области (в современных административных границах региона) по доступным литературным источникам (Моров, 2020, и сл.). Вертикальное распространение приведено к горизонту (табл. 1) и учтено только в границах региона. Зонирование интервала привязано к работе (Горева, Алексеев, 2010).

Таблица 1

Схема стратиграфии охарактеризованного конодонтами интервала на территории Самарской области

Scheme of stratigraphy of the conodont characterized interval in the Samara region

система (отдел)	ярус	горизонт
пермская (средний)	казанский P ₂ kz	немдинский P ₂ nm
пермская (нижний)
	ассельский P ₁ a	шиханский P ₁ sh
		холодноложский P ₁ hl
каменноугольная (верхний)	гжельский C ₃ g	мелеховский C ₃ ml
		ногинский C ₃ ng
		павловопосадский C ₃ pp
		добрятинский C ₃ db
	касимовский C ₃ k	дорогомиловский C ₃ k
		хамовнический* C ₃ k
		кревьякинский* C ₃ k

Примечание. * Доступен только по керну скважин.

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

Благодарности: Ф.Ф. Шаймарданову (Самарское палеонтологическое общество) – за ценные замечания.

В настоящей работе использованы главным образом родовые и видовые названия таксонов, принятые авторами приведённых выше публикаций по региону (Алексеев и др., 1986, 2015; Ермакова и др., 2012а).

Надродовые таксоны привязаны к базе данных GBIF (GBIF, 2024).

Характер рассмотрения таксонов соответствует таковому в указанных статьях. Представители, не определённые до вида, даются только в том случае, если для данного стратиграфического интервала ни в одном из источников не приводятся ближе определённые.

Список представителей дан в табл. 2 по родам и видам в алфавитном порядке. Устаревшие наименования видов даны отдельным списком; в нём приведены лишь те синонимы, которые использованы в литературе конкретно для описываемой территории. Исправлены встречающиеся в источниках орфографические ошибки и опечатки.

Условные обозначения к табл. 2:

species ~: распространение вида на территории, захватывающей полностью или частично Самарскую область, без точной привязки к региону;

Genus, species: таксоны, имеющие важное стратиграфическое значение для региона;

species !: массовый вид.

Нумерация литературных источников в табл. 2:

1 – Муравьев и др., 1984; 2 – Алексеев и др., 1986; 3 – Ермакова и др., 2012а; 4 – Алексеев и др., 2015; 5 – Застрожнова и др., 2021; 6 – Орлова и др., 2022; 7 – Chalimbadia, Silantiev, 1998.

Класс Конодонты (Conodonts)
Class Conodonts

ВАЛИДНЫЕ ВИДЫ	Отряд	Семейство	Невалидные синонимы	Вертикальное распространение		Литературный источник
				горизонт	зона	
1	2	3	4	5	6	7
<i>Adetognathus</i> sp.	Ozarkodinida	Cavusgnathidae		dr-ng		2, 3, 4
<i>Gondolella sublanceolata</i> Gunnell, 1933	Ozarkodinida	Gondolellidae		db	I. simulator	3
<i>Gondolella</i> sp.				hm-dr	I. toretzianus	4, 5, 6
<i>Gondolella</i> sp.				ml	St. wabaunsensis	2
<i>Hindeodus</i> sp.	Ozarkodinida	Anchignathodontidae		hm-dr		4
<i>Hindeodus</i> sp.				db-ng		3, 4
<i>Idiognathodus auritus</i> (Chernykh, 2005)	Ozarkodinida	Idiognathodontidae		db	I. simulator	3
<i>Idiognathodus bachmuicus</i> Kozitzkaya, 1978				db	I. simulator	3
<i>Idiognathodus kalitvensis</i> (Kozitskaya, 1978)				db	I. simulator	3
<i>Idiognathodus lobulatus</i> Kozitzkaya, 1978				dr-db		2
<i>Idiognathodus luganicus</i> (Kozitzkaya, 1978)				db	I. simulator	3
<i>Idiognathodus magnificus</i> ! Stauffer et Plummer, 1932				hm-dr	I. toretzianus	4, 5, 6
<i>Idiognathodus mestsherenis</i> Goreva et Alekseev, 2006				dr	St. firmus	3
<i>Idiognathodus pictus</i> (Chernykh, 2005)				dr-db	I. simulator	3
<i>Idiognathodus praenunius</i> (Chernykh, 2005)				dr	St. firmus	3
<i>Idiognathodus simulator</i> (Ellison, 1941)				db(-ml)	I. simulator	3
<i>Idiognathodus sinistrum</i> (Chernykh, 2005)				db	I. simulator	3
<i>Idiognathodus toretzianus</i> ! Kozitzkaya, 1978				dr-db(?ml)	I. toretzianus	3, 4, 5
<i>Idiopriioniodus</i> sp.	Prioniodinida	?Hibbardellidae		dr	I. toretzianus	4, 5
<i>Spathognathodus minutus</i> (Ellison, 1941)	Ozarkodinida	Spathognathodontidae	<i>Hindeodus</i>	dr	I. toretzianus	2
<i>Streptognathodus elegantulus</i> Stauffer et Plummer, 1932				dr-ml		1, 2
<i>Streptognathodus elongatus</i> Gunnel, 1933				ng-ml		1, 2, 5
<i>Streptognathodus excelsus</i> Stauffer et Plummer, 1932				hm-dr	I. toretzianus	3, 4
<i>Streptognathodus firmus</i> Kozitzkaya, 1978				dr-db	St. firmus	3, 4
<i>Streptognathodus gracilis</i> Stauffer et Plummer, 1932				db-ng	St. virgileus	3
<i>Streptognathodus isakovae</i> Goreva et Alekseev, 2006				dr	I. toretzianus	4, 5, 6
<i>Streptognathodus neverovensis</i> Goreva et Alekseev, 2006				db	I. simulator	3
<i>Streptognathodus pawhuskaensis</i> Harris et Hollingsworth, 1933				dr-ng		3, 4
<i>Streptognathodus ruzhencevi</i> Kozur, 1976				db-ng		3

1	2	3	4	5	6	7
<i>Streptognathodus simplex</i> Gunnel, 1933			<i>Idiognathodus</i>	ng-ml		1
<i>Streptognathodus virgolicus</i> Ritter, 1995			<i>St. aff. alekseevi</i>	pp-ng	<i>St. virgolicus</i>	3
<i>Streptognathodus vitali</i> Chernykh, 2002				dr-db	<i>I. toretzianus</i>	3, 4, 5, 6
<i>Streptognathodus</i> sp. (?)				P _{1a1}		
<i>Sweetina triticum</i> Wardlaw et Collinson, 1986	Ozarkodinida	Ellisoniidae (?)		P _{2kz1}	**	7
НЕВАЛИДНЫЕ ВИДЫ						
<i>Adetognathus zhigulensis</i> ?, ?			Валидный синоним			
<i>Hindeodus minutus</i> (Ellison, 1941)	Ozarkodinida	Cavusgnathidae	<i>A. sp.</i>	db	<i>St. vitali</i>	3
<i>Idiognathodus excelsus</i> (Stauffer et Plummer, 1932)	Ozarkodinida	Anchignathodontidae	<i>Spathognathodus</i>	dr	<i>I. toretzianus</i>	3, 4, 5, 6
<i>Streptognathodus alekseevi</i> Barskov et al., 1981	Ozarkodinida	Idiognathodontidae	<i>Streptognathodus</i>	hm-dr		5, 6
<i>Streptognathodus</i> aff. <i>alekseevi</i> Barskov et al., 1981			<i>St. rawhuskaensis</i>	ng		1, 2
(<i>Streptognathodus bellus</i> Chernykh et Ritter, 1997*)			<i>St. sp. (?)</i>	P _{1a1}		2
(<i>Streptognathodus cristellaris</i> Chernykh et Reshetkova, 1987*)			(см. примеч.)	ml	<i>St. wabaunsensis</i>	5
<i>Streptognathodus simulator</i> Ellison, 1941			(см. примеч.)	P _{1a1}		5
			<i>Idiognathodus</i>	ml	<i>St. wabaunsensis</i>	1, 2

Примечания. * Вид валиден, но на территории Самарской области не встречен. ** Байтуганская свита P_{2bt}.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Список русскоязычной литературы

- Алексеев А.С., Реймерс А.Н., Ермакова Ю.В., Исакова Т.Н., Гатовский Ю.А.** Расчленение верхнего карбона восточной части Самарской Луки (Ширяево) по конодонтам // Совр. микропалеонтология. Сб. тр. XVI Всерос. микропалеонтологич. совещ. // Калининград: АО ИО РАН, 2015. С. 39-43.
- Алексеев А.С., Барсков И.С., Халымбаджа В.Г., Гаптулкадыров М.М., Исакова Т.Н.** Отряд *Conodontophorida* / в кн.: Атлас фауны верхнего карбона и нижней перми Самарской Луки / науч. ред. и сост. И.С. Муравьев, А.Д. Григорьева. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. С. 128-135.
- Горева Н.В., Алексеев А.С.** Конодонтовые зоны верхнего карбона России и их глобальная корреляция // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2010. Т. 18, № 6. С. 35-48.
- Дубинина С.В.** Развитие конодентов в позднем кембрии и раннем ордовике // Стратигр. Геол. корреляция. 1998. Т. 6, № 6. С. 35-43.
- Ермакова Ю.В.** Морфологическая изменчивость Ра-элементов позднекаменноугольных конодентов группы *Idiognathodus simulator* // Палеострат-2013. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и Московского отд. Палеонтологич. об-ва при РАН. Москва, 28–30 января 2013 г. Прогр. и тез. докл. / Алексеев А.С. (ред.). М.: ПИН РАН, 2013. С. 29-30.
- Ермакова Ю.В., Реймерс А.Н., Алексеев А.С.** Зональное расчленение пограничных отложений касимовского и гжельского ярусов (верхний карбон) карьера Яблоневого оврага (Самарская Лука) по конодонтам // Палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия. Мат-лы III Всерос. совещ. «Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия», 24-28 сентября 2012 г., Санкт-Петербург // СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2012а. С. 89-91.
- Ермакова Ю.В., Реймерс А.Н., Алексеев А.С.** Конодонты пограничного интервала касимовского и гжельского ярусов в разрезе Яблоневого оврага (Самарская Лука) // Палеострат-2012, годичное собр. секции палеонтологии МОИП и Московского отд. Палеонтологич. об-ва при РАН. Москва, 30 января – 1 февраля 2012 г. Прогр. и тез. докл. // М.: 2012б. С. 28-29.
- Журавлёв А.В.** Конодонты верхнего девона – нижнего карбона северо-востока Европейской России // СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2003. 85 с.
- Застрожнова О.И., Орлова Т.Б., Застрожнов А.С. и др.** Государственная геологическая карта Российской Федерации масштаба 1:1 000 000. Третье поколение. Серия Центрально-Европейская. Лист N-39 – Казань–Самара. Объяснительная записка / Минприроды России, Роснедра, ВСЕГЕИ. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2021. 467 с.
- Мироненко А.[А.]** Конодонт, или конодонтоноситель // Элементы. Картинка дня: 14.05.2018. URL: elementy.ru/kartinka_dnya/599/Konodont_ili_konodontonositel (дата обращения: 01.11.2024).
- Михайлова И.А., Бондаренко О. Б.** Палеонтология. Ч. 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1997. 446 с.
- Моров В.П.** Состав фауны ископаемых фораминифер Самарской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2020. Т. 29, № 3. С. 7-76.
- Муравьев И.С., Григорьева А.Д., Гизатулин З.З. и др.** Разрез Яблоневого оврага (Самарская Лука) как гипостратотип гжельского яруса и возможный стратотип границы карбона и перми // Верхний карбон СССР / Межведомственный стратиграфический комитет. Тр., т. 13. М.: Наука, 1984. С. 26-42.
- Муравьев И.С., Ермошкин Н.В., Шуликов Е.С.** Верхнекаменноугольные и нижнепермские отложения Самарской Луки. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1983. 127 с.
- Орлова Т.Б., Бортников М.П., Морозова О.А. и др.** Государственная геологическая карта Российской Федерации масштаба 1 : 200 000. Издание второе. Серия Средневожская. Лист N-39-XXI (Новосемейкино). Объяснительная записка [Электронный ресурс] – 1 опт. диск (DVD-ROM) (1,45 Гб). М.: Моск. фил. ФГБУ «ВСЕГЕИ», 2022. 160 с.
- Фортулатова Н.К., Зайцева Е.Л., Кононова Л.И. и др.** Литолого-фациальная и биостратиграфическая характеристика верхнедевонских отложений опорной скважины 1 Мелекесская (Мелекесская впадина, Волго-Уральская область) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2018. Т. 93, № 5-6. С. 3-49.
- Черных В.В.** Конодонты и ортостратиграфия // Литосфера. 2011, № 2. С. 3-12.
- Ястребов С.[А.]** Морские стрелки оказались родственниками коловраток // Элементы. Новости науки. Систематика, эволюция. 2019. URL: elementy.ru/novosti_nauki/433439/Morskie_strelki_okazalis_rodstvennikami_kolovratok (дата обращения: 01.11.2024).

Общий список литературы / Reference List

Alekseev A.S., Reimers A.N., Ermakova Y.V., Isakova T.N., Gatovsky Y.A. Biostratigraphy of the Upper Carboniferous on conodonts in the Eastern Samarskaya Luka (Shiryaev) // Modern micropalaeontology. Proc. XVI All-Rus. Micropaleontol. meeting // Kaliningrad: AD IO RAS, 2015. pp. 39-43. (In Russian).

Alekseev A.S., Barskov I.S., Khalymbadja V.G., Gaptulkadyrov M.M., Isakova T.N. Order Conodontophorida / in book: Atlas of the fauna of the Samara Luka / ed. and comp. by I.S. Muravyev, A.D. Grigorieva. Kazan: Kazan. un-t P.H., 1986. pp. 128-135. (In Russian).

Goreva N.V., Alekseev A.S. Conodont zones of the Upper Carboniferous of Russia and their global correlation // Stratigraphy. Geol. correlation. 2010. Vol. 18, No. 6. pp. 35-48. (In Russian).

Dubinina S.V. Evolution of Conodonts during the Late Cambrian and Early Ordovician // Stratigraphy and Geol. correlation. 1998. Vol. 6, No. 6. pp. 35-43. (In Russian).

Ermakova Yu.V. Morphological variability of Palelements of Late Carboniferous conodonts of the *Idiognathodus simulator* group // Paleostрат-2013. Annual meeting (sci. conf.) of the Paleontological group of the Moscow Soc. of Naturalists and the Moscow branch of the Paleontol. soc. RAS (Moscow, 28-30 Jan. 2013). Pro-

gram and Abstr. / Alekseev A.S. (ed.). Moscow: PIN RAS, 2013. pp. 29-30. (In Russian).

Ermakova Yu.V., Reimers A.N., Alekseev A.S. Conodont zonation of Kasimovian and Gzhelian striata (Upper Carboniferous) on the Yablonevy Ovrage quarry (Samarskaya Luka) // Paleozoic of Russia: regional stratigraphy, palaeontology, geo- and bioevents. Proc. III All-Rus. meeting "Upper Paleozoic of Russia: regional stratigraphy, paleontology, geo- and bioevents", 24-28 Sept. 2012, St. Petersburg // St. Petersburg: P.H. of VSEGEI, 2012a. pp. 89-91. (In Russian).

Ermakova Yu.V., Reimers A.N., Alekseev A.S. // Conodonts of the boundary interval of the Kasimovian and Gzhelian stages on the section Yablonevy Ovrage section (Samara Luka) // Paleostrat-2012. Annual meeting (sci. conf.) of the Paleontological group of the Moscow Soc. of Naturalists and the Moscow branch of the Paleontol. soc. RAS (Moscow, 30 Jan. – 1 Feb. 2012). Program and Abstr. Moscow: PIN RAS, 2012b. pp. 28-29. (In Russian).

Zhuravlev A.V. Conodonts of the Upper Devonian – Lower Carboniferous of the North-East of European Russia // St. Petersburg: P.H. of VSEGI, 2003. 85 p. (In Russian).

Zastrozhnova O.I., Orlova T.B., Zastrozhnov A.S. et al. State geological map of the Russian Federation at a scale of 1:1,000,000. Third Generation. Central European Series. Sheet N-39 – Kazan–Samara. Explanatory note / Ministry of Natural Resources of Russia, Rosnedra, VSEGEI. S.-Peterburg: PH of VSEGEI. 2021. 467 p. (In Russian).

Mironenko A.[A.] Conodont, or conodont bearer // Elements. Picture of the day: 14.05.2018. URL: elementy.ru/kartinka_dnya/599/Konodont_ili_konodontonositel (accessed: 01.11.2024). (In Russian).

Mikhailova I.A., Bondarenko O.B. Palaeontology Part 1. Moscow: MSU, 1997. 446 p. (In Russian).

Morov V.P. Taxonomic composition of fossil foraminifera of Samara region // Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology. 2020. Vol. 29, No. 3. P. 7-76. (In Russian).

Muravyov I.S., Grigorieva A.D., Gizatulin Z.Z. et al. The Yablonevy Ovrage section (Samara Luka) as a hypostratotype of the Gzhelian Stage and a possible stratotype of the Carboniferous–Permian boundary // Upper Carboniferous of the USSR / Interdepartmental Stratigraphic Committee. Proc., Vol. 13. Moscow: Nauka, 1984. pp. 26-42. (In Russian).

Muravyov I.S., Ermoshkin N.V., Shulikov E.S. Upper Carboniferous and Lower Permian sediments of Samarskaya Luka. Kazan: Univ. P.H., 1983. 127 p. (In Russian).

Orlova T.B., Bortnikov M.P., Morozova O.A. et al. State geological map of the Russian Federation at a scale of 1 : 200 000. Second edition. Series Srednevolzhskaya. Sheet N-39-XXI (Novosemeikino). Explanatory note [Electronic resource] – 1 optical disc (DVD-ROM) (1,45 GB). Moscow: Branch of FSBI "VSEGEI", 2022. 160 p. (In Russian).

Fortunatova N.K., Zaitseva E.L., Kononova L.I. et al. Lithological-facies and biostratigraphic characteristics of the Upper Devonian sediments of the reference well 1 Melekesskaya (Melekesskaya depression, Volga-Ural region) // Bull. MOIP. Dep. Geol. 2018. Vol. 93, No. 5-6. pp. 3-49. (In Russian).

Chernykh V.V. Conodonts and orthostratigraphy // Lithosphere. 2011, No. 2. pp. 3-12. (In Russian).

Yastrebov S.[A.] Arrow worms turned out to be relatives of rotifers // Elements. Science News. Systematics, evolution. 2019. URL: elementy.ru/novosti_nauki/433439/Morskije_strelki_okazalis_rodstvennikami_kolovratok (accessed: 01.11.2024). (In Russian).

Chalimbadia V.G., Silantiev V.V. Conodonts from the Upper Permian type strata of European Russia Proc. R. Soc. of Victoria. 1998. Vol. 110, No. 1-2. pp. 137-145.

Conodonta: Prioniodontida // Palaeos: life through deep time. URL: palaeos.com/vertebrates/conodonta/prioniodontida.html (accessed: 01.11.2024).

GBIF: Global Biodiversity Information Facility. URL: www.gbif.org (accessed: 01.11.2024).

Hendricks J.R. Jawless Vertebrates // Digital atlas of ancient life. 2020. URL: www.digitalatlasofancientlife.org/learn/chordata/jawless-vertebrates/ (accessed: 01.11.2024).

Miyashita T., Coates M.I., Farrar R. et al. Hagfish from the Cretaceous Tethys Sea and a reconciliation of the morphological–molecular conflict in early vertebrate phylogeny // PNAS : journal. 2019. Vol. 116, Iss. 6. pp. 2146-2151.

Pander C.H. Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements. St. Peterburg: Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1856. 115 s.

Purnell M.A., Donoghue Ph.C.J. Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1997. Vol. 352. pp.1545-1564.

Szaniawski H. New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths // Acta Palaeontologica Polonica. 2002. Vol. 47, No. 3. pp. 405-419.

ON THE STATE OF STUDY OF CONODONT FAUNA IN THE SAMARA REGION

© 2024 V.P. Morov¹, S.V. Grishin²

¹Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Tolyatti (Russia)

²Geological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow (Russia)

Annotation. The article presents a review of the fossil fauna of conodonts from the territory of Samara Region in the aspect of biodiversity of the region.

Keywords: palaeoichthyofauna, biodiversity, conodonts, Conodonta, Paleozoic, Samara region