УДК 56.016.3:551.733

Пелагические конодонты ордовика, их образ жизни и трофические взаимоотношения

Т.Ю. Толмачева

Всероссийский научно-исследовательский геологический институт, Санкт-Петербург
E-mail: tatiana_tolmacheva@vsegei.ru

Многочисленные естественные группировки конодонтовых элементов из кремнистых отложений бурубайтальской свиты нижнего ордовика Центрального Казахстана указывают на возможные трофические связи конодонтов. Конодонты находились в пищевых отношениях с мелкими пелагическими членистоногими и ювенильными особями своей же группы фауны. Стратегией хищничества конодонтов было потребление одной особи за один раз. Другой неизвестный нам хищник, производящий более крупные фекальные пеллеты, потреблял до 10 и более особей конодонтов одновременно. Пеллеты этого хищника свидетельствуют, что конодонты обитали в группах особей одного поколения, что свойственно многим современным рыбам.

Ключевые слова: конодонты, пеллеты, ордовик, трофические связи, Казахстан.

Несмотря на 150 летнюю историю изучения конодонтов, мы до сих пор очень мало знаем об образе жизни и трофических связях этих организмов. Интерпретация их экологических взаимоотношений сильно усложняется острой нехваткой соответствующей информации. Палеонтологические данные, такие как состав морских сообществ или динамика популяций либо представлены с некоторой неточностью (а ошибки в связи с усреднением материала во времени и тафономическими потерями, как правило, велики), либо мы имеем параметры, которые невозможно сравнивать с параметрами, изученными в современных морских экосистемах. Находки, прямо свидетельствующие о трофических связях конодонтов с определенными организмами, встречаются исключительно редко (Williams, 1992), а актуалистические подходы часто не работают в связи с неопределенностью данных о филогенетических взаимоотношениях и анатомии конодонтов и несколько отличными параметрами биоты в палеозое по сравнению с современностью.

В результате, практически все наши предположения о питании конодонтов, характере их жизни и взаимоотношении с окружающими организмами строятся на морфофункциональном анализе как самих конодонтовых элементов (Purnell, von Bitter, 1992; Purnell, 1995), так и отпечатков их мягкого тела, находки которых единичны (Briggs et al., 1983; Gabbott et al., 1995). Приуроченность видов к определенным биотопам, как правило, оценивается через их распределение по фациям. Несмотря на некоторые разногласия, большинство исследователей сходятся во мнении, что конодонты вели относительно активно плавающий образ жизни как пелагические, неритовые либо нектобентосные организмы и были хищниками (Aldridge, Purnell, 1996), либо детритофагами (Nicoll, 1995).

И это практически все, что нам известно об образе жизни конодонтов на настоящий момент. Перспективы дальнейших реконструкций экологических взаимоотношений этой группы фауны во многом связаны с находками конодонтовых элементов в желудках ископаемых хищников и в фекальных пеллетах, а также накоплением статистического материала по структуре и составу конодонтовых популяций. За весь период изучения конодонтов накопилось относительно много конодонтовых элементов, сгруппированных в кластеры, при этом многие из них, несомненно, представляют собой фекальные пеллеты (Leslie, 1997). Эти находки, с одной стороны, прямо указывают на место конодонтов в пищевых цепях палеозойских морей, а с другой — являются основой для выявления поведенческих особенностей как организмов, которые питались конодонтами, так и самих конодонтов. Пример такой реконструкции может дать анализ многочисленных кластеров конодонтов, найденных в кремнистых отложениях бурубайтальской свиты нижнего и среднего ордовика Центрального Казахстана.

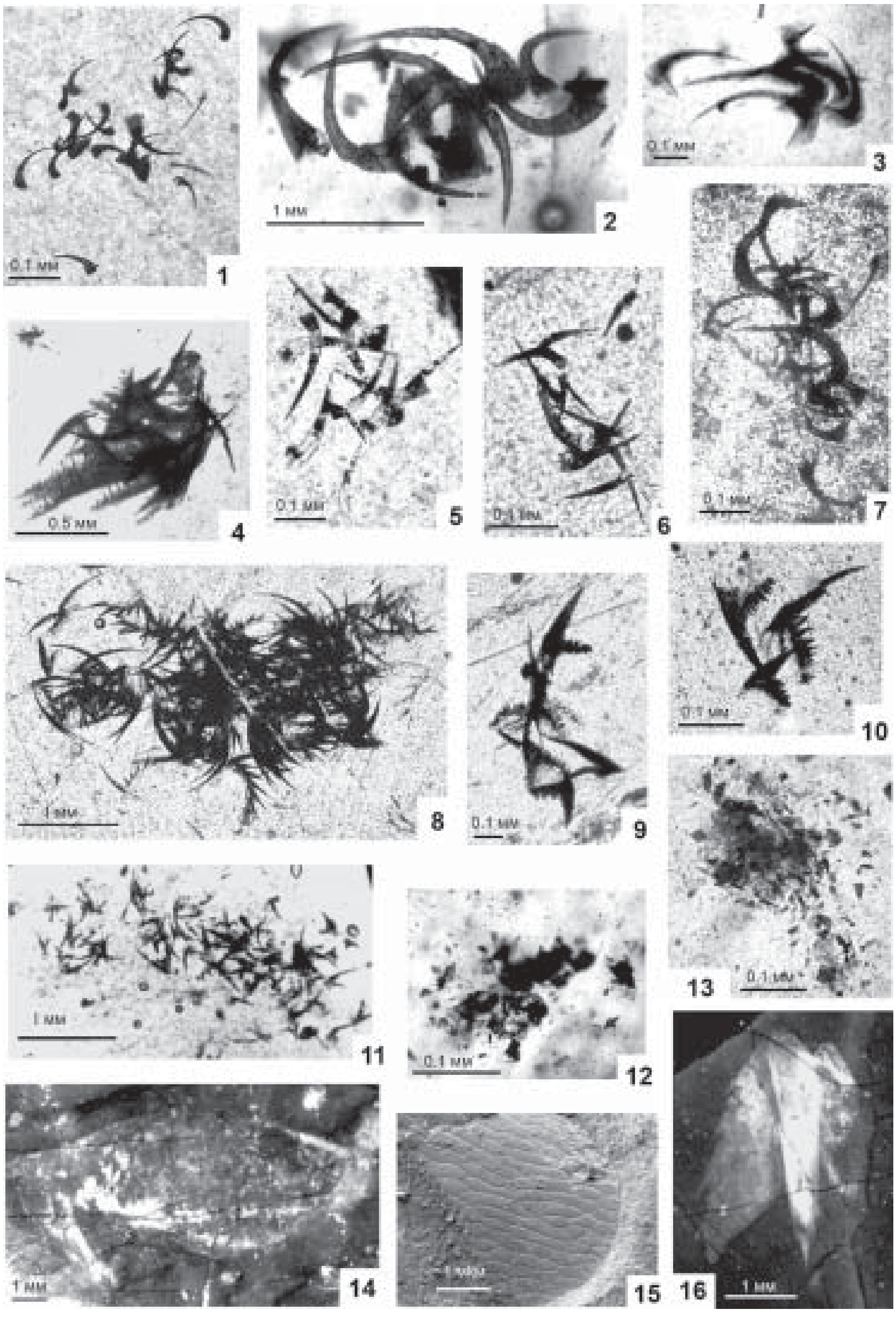
То, что в кремнистых отложениях ордовика Казахстана нередко встречаются естественные группировки конодонтовых элементов, известно уже более 20 лет (Барсков, Новиков, 1984). За время работы в Казахстане автором была собрана большая коллекция этих палеонтологических объектов, которые встречаются практически во всех кремнистых отложениях Казахстана ордовикского возраста. Тем не менее, группировки конодонтовых элементов до сих пор остаются практически не изученными, главным образом, из-за трудоемкости и технической сложности их выделения из породы для дальнейшего изучения. Кроме того, большинство естественных группировок состоит из ювенильных и/или частично растворенных элементов, что сильно затрудняет определение их таксономической принадлежности. В данной работе рассматривается только материал из нижнеордовикских отложений бурубайтальской свиты юго-западного Казахстана, который представлен более чем 400 группировками, выделенными из нескольких кремнистых слоев. Этот материал позволяет провести статистический анализ входящих в состав группировок конодонтовых элементов и оценить возможные трофические связи конодонтов с другими представителями конкретного пелагического сообщества раннего ордовика.

Литологическая и палеонтологическая характеристика Бурубайтальской свиты

Бурубайтальская свита распространена на значительной территории юго-западного Прибалхашья и северной Бетпакдалы и представлена литологически однородной толщей красных и серых кремней, кремнистых алевролитов и аргиллитов. Возраст свиты определятся по конодонтам в широком диапазоне от верхнего кембрия (зона *Eoconodontus notchpeakensis)* до среднего ордовика (зона *Paroistodus horridus*). В разрезах преобладают прозрачные и полупрозрачные разности кремнистых пород с незначительной примесью терригенного материала. Согласно последним представлениям отложения свиты были сформированы в океаническом, относительно глубоководном бассейне на значительном удалении от возможных источников терригенного сноса (Tolmacheva et al., 2004).

Палеонтологические остатки в бурубайтальской свите в целом немногочисленны и не разнообразны. Более того, комплекс фауны, характеризующей свиту, типичен для черносланцевых и кремнисто-терригенных отложений нижнего палеозоя (например, Ethington, 1981). Таксономическое разнообразие сообществ, сохраняющихся в этих фациях, как правило, всегда относительно невелико, что частично связано как с бедностью пелагической биоты в ордовикское время, так и с ее плохой сохранностью из-за относительно высоко расположенного уровня карбонатной компенсации в ордовике и химически активных донных вод.

ТАБЛИЦА 1


0.1 мм
1
1 мм
2
0.1 мм
3
0.5 мм
4
0.1 мм
5
0.1 мм
6
0.1 мм
7
1 мм
8
0.1 мм
9
0.1 мм
10
1 мм
11
0.1 мм
12
13
0.1 мм
1 мм
14
1 мм
15
16
1 мм

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ 1

Коллекция хранится в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее им. Чернышева (ЦНИГРмузей).

Фиг. 1. *Paroistodus* cf. *P. parallelus* (Pander): Естественная группировка состоящая из 24 ювенильных и очень маленьких элементов. Это одна из пеллет в коллекции, состоящая, возможно, из остатков более чем одного индивидуума. Зона *Paroistodus proteus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 25/12829.
Фиг. 2. *Drepanodus arcuatus* Pander: Естественная группировка состоящая из 8 больших элементов. Зона *Oepikodus evae*, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 21/12829.
Фиг. 3. *Paroistodus proteus* (Lindstrom): Естественная группировка состоящая из 7 ювенильных элементов. Зона *Paroistodus proteus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 80/12829.
Фиг. 4. *Oepikodus communis* (Ethington and Clark): Естественная группировка состоящая из 15 сильно сближенных элементов. Зона *Oepikodus evae*, нижний ордовик, кушекинская свита. Экз. № 81/12829.
Фиг. 5. *Decoriconus* sp. indet.: Естественная группировка состоящая из 13 ювенильных элементов. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 82/12829.
Фиг. 6. *Decoriconus* sp. indet.: Естественная группировка состоящая из 15 ювенильных элементов. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 83/12829.
Фиг. 7. *Cordylodus* sp. indet.: Естественная группировка из 15 элементов, находящихся на очень ранней стадии онтогенеза. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 84/12829.
Фиг. 8. *Paracordylodus gracilis* Lindstrom: Естественная группировка из более чем 100 элементов. Зона *Paroistodus proteus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 85/12829.
Фиг. 9, 10. *Prioniodus oepiki* (McTavish): Естественная группировка из 9 элементов. Зона *Oepikodus evae*, нижний ордовик, бурубайтальская свита. 9. Экз. № 69/12829. 10. Экз. № 70/12829.
Фиг. 11. *Oepikodus* cf. *O. evae* (Lindstrom): Естественная группировка примерно из сотни ювенильных и сильно поврежденных элементов. Зона *Oepikodus evae*, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 86/12829.
Фиг. 12, 13. Пеллеты состоящие из мельчайших фрагментов створок пелагических членистоногих. Зона *Paroistodus proteus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. 12. Экз. № 87/12829. 13. Экз. №. 88/12829.
Фиг. 14. *Caryocaris* sp. indet.: Практически полный экземпляр без хвостовой части. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 89/12829.
Фиг. 15. *Caryocaris* sp. indet.: Небольшой фрагмент створки с характерной микроструктурой поверхности. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 90/12829.
Фиг. 16. *Caryocaris* sp. indet.: Хвостовая часть. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 91/12829.

В нижнеордовикской части свиты встречаются редкие бентосные организмы, такие как губки, лингулиды и прикрепленные птеробранхи (Rhabdopleurida), и гораздо более многочисленные обитатели пелагиали — радиолярии, граптолиты, конодонты и мелкие пелагические членистоногие. Кроме того, повсеместно встречаются разнообразные бактерии и органостенные шары акритарховой размерности, среди которых наиболее распространены празинофиты рода *Tasmanites*. Радиолярии являются породообразующими организмами, и, соответственно, их обычно практически растворенные остатки исключительно многочисленны в породе. Значительно реже встречаются спикулы губок. Поскольку порода в значительной мере является биогенной, мощность отложений бурубайтальской свиты определяется балансом между продуктивностью радиолярий, связанной с продуктивностью всей пелагической экосистемы, и процессами растворения кремнезема в водном столбе и донных водах.

Конодонты встречаются по всему стратиграфическому интервалу свиты, но их количество в породе варьирует от нескольких элементов на квадратный метр поверхности кремней до нескольких тысяч. Таксономическое разнообразие конодонтовых комплексов в среднем не превышает 10–12 видов, при этом большинство видов является видами широкого географического распространения.

Небольшие (до 1–1,5 см) пелагические членистоногие рода *Caryocaris* исключительно многочисленны и встречаются по всему разрезу свиты. Они являются постоянными спутниками конодонтов в радиоляритах, однако большинство их сохранилось в виде мелких фрагментов, рассеянных в полупрозрачной породе. Их полные карапаксы и хвостовые части сохраняются исключительно редко и только в черных и темно-серых разностях кремней (табл. I, 14, 16). Плохая сохранность кариокаридид в кремнях делает их практически нераспознаваемыми, и именно поэтому их присутствие в отложениях свиты было зафиксировано только недавно. Видовая принадлежность кариокаридид бурубайтальской свиты до сих пор не определена. Как граптолиты, так и бентосные формы птеробранхов встречаются редко и только в черных разностях кремней с сохранившимся органическим веществом.

Фекальные пеллеты, закономерности их строения и состава

Естественные группировки конодонтовых элементов встречаются преимущественно в нижнеордовикской части свиты, а их максимальная концентрация приходится на верхнюю половину зоны *Paroistodus proteus*. Из наиболее богатых конодонтами слоев желто-серого кремня на этом стратиграфическом уровне было выделено более 400 группировок конодонтовых элементов. Для сравнения были использованы коллекции группировок раннеордовикских конодонтов из других разрезов бурубайтальской свиты. Каждая группировка состоит исключительно из конодонтовых элементов одного вида, при этом в группировках очень редко наблюдаются прижизненные или приближенные к ним структуры аппаратов; во многих, наиболее сохранившихся группировках элементы сильно сближены (табл. I, 4). Многие группировки имеют овальную или круглую форму (табл. I, 2, 7). Все эти факты свидетельствуют о том, что группировки с конодонтами скорее всего являются фекальными пеллетами. Отсутствие органического вещества фекальных остатков не удивительно; в целом в кремнях на этом стратиграфическом уровне не сохраняется органическое вещество. Более того, часто не сохраняется и первичный фосфатный состав конодонтовых элементов, во многих случаях конодонты состоят из кремнезема или представлены пустотами.

В кремнях встречаются как пеллеты, так и отдельные конодонтовые элементы. Однако их количество не пропорционально друг другу. На некоторых уровнях, исключительно богатых конодонтами, группировки конодонтов редки, тогда как на уровнях, относительно бедных разобщенными элементами, до половины встреченных конодонтов связаны в группировки. Некоторые виды, одинаково многочисленные в разобщенном виде, встречаются в группировках намного чаще, чем другие. Так, например, группировки с элементами *Drepanodus arcuatus* Pander и *Paracordylodus gracilis* Lindstrom широко распространены, в отличие от группировок с *Decoriconus* sp. indet. Последний вид образует одну группировку на несколько тысяч элементов, и только многочисленность этого вида в одном из изученных комплексов позволила выделить несколько десятков его естественных группировок (табл. I, 5, 6).

Если группировки с конодонтами были сразу замечены при просмотре образцов породы, то группировки, состоящие из мельчайших фрагментов створок членистоногих (табл. I, 12, 13), не привлекали внимания до последнего времени. Детальное изучение материала показало, что группировки с измельченными членистоногими намного многочисленней, чем группировки конодонтов и, по всей вероятности, тоже являются фекальными пеллетами. Размеры этих группировок в большинстве случаев идентичны размерам группировок, содержащих мелкие ювенильные конодонтовые элементы. То, что мелкие фрагменты, встречающиеся в фекальных пеллетах, принадлежат членистоногим, было установлено средствами электронной микроскопии, позволяющей увидеть на поверхности фрагментов структуру, характерную для створок кариокаридид (табл. I, 15) (Vannier et al., 2003). Кроме того, в пеллетах нередко сохраняются мельчайшие шипы, характерные для терминальной части карапаксов.

Обобщая данные о составе и строении фекальных пеллет, можно отметить, что пеллеты, состоящие из размельченных членистоногих, гораздо более распространены, чем группировки с конодонтовыми элементами. Размеры таких пеллет практически никогда не превышают 0,3–0,4 мм.

Фекальные пеллеты с конодонтами всегда состоят из элементов одного вида и одного размера, то есть находящихся на одной онтогенетической стадии. Более 90% пеллет содержат остатки молодых организмов (табл. I, 1). Размер пеллет от 0,2 до 0,5 мм.

Подавляющее большинство фекальных пеллет содержит от 3 до 15 и даже 19 (в случае конических форм) элементов, то есть остатки одной конодонтовой особи. Пеллеты, содержащие остатки более молодых индивидуумов, как правило, включают большее число элементов. В такого типа пеллетах нередко содержится полный конодонтовый аппарат (табл. I, 1, 7). Пеллеты, сложенные остатками крупных взрослых организмов, часто содержат только несколько элементов (табл. I, 10). Это, возможно, связано с более продолжительным периодом переработки жертвы и постепенным удалением остатков пищи из организма. Тем не менее, не исключено, что более крупные пеллеты распадались в толще воды легче, чем маленькие и компактные (Saito et al., 2005).

Несколько крупных (до 5 мм) фекальных пеллет содержит большое количество (до 100 и более) конодонтовых элементов, при этом находящиеся в коллекции крупные пеллеты все представлены разными видами. Несмотря на принципиально большие размеры, каждая их них, как и небольшие пеллеты, содержит элементы одного возраста и одного вида (табл. I, 8, 11).

Трофические связи в пелагическом сообществе ордовика

Уже из самого присутствия в породе фекальных пеллет с остатками конодонтов и членистоногих следует, что потери в популяциях этих организмов были как от естественной смертности, так от хищничества. Особи конодонтов и членистоногих поедались некими животными, в частности такими, которые могли производить фекальные пеллеты. Размеры пеллет с членистоногими совпадают с размером пеллет, состоящих из ювенильных конодонтовых элементов, что может свидетельствовать об их поедании одним и тем же хищником.

Наличие двух разных типов пеллет (мелких и крупных, с разным количеством элементов) позволяет предположить, что конодонтами питались, по крайней мере, два разных хищника, имевших разную поведенческую стратегию. Один хищник потреблял одну или очень редко две жертвы за один раз, тогда как другой более крупный хищник поедал одновременно до десятка индивидуумов. Средняя стратегия не зафиксирована; ни одна из имеющихся в распоряжении автора группировок не состоит из остатков трех или четырех особей, а несколько группировок, содержащих двух индивидуумов, состоят из элементов, находящихся на очень ранних онтогенетических стадиях (табл. I, 1) (Tolmacheva, Purnell, 2002). К сожалению, никакое прямое изучение состава пеллет не отвечает на вопрос, кто же собственно питался конодонтами и пелагическими членистоногими.

Актуалистический подход к реконструкциям фаунистических сообществ пелагиали ордовика, при некоторой неопределенности, позволяет предложить ответ на этот вопрос. В нашем случае возможное решение могут подсказать трофические взаимоотношения хетогнат, которые являются наиболее близким экологическим аналогом конодонтов. При этом основным допущением для всех дальнейших рассуждений является сама возможность того, что конодонты были хищниками, как хетогнаты. Этот спорный вопрос в данной работе не обсуждается, а автор придерживается точки зрения, что, по крайней мере, большинство пелагических конодонтов, с аппаратами, состоящими из конических элементов, были хищниками.

Хетогнаты являются морскими пелагическими хищниками, которые способны активно передвигаться в толще воды. Их основная пища — это мелкие членистоногие — копеподы, в свою очередь потребляющие преимущественно фито- и зоопланктон (рис. 1). Хетогнаты являются источником питания для многих групп макрофагов, среди которых цефалоподы, рыбы, кишечнополостные и многие другие. Форма и размеры хетогнат сходны с конодонтами, и они вполне справедливо считаются их современными экологическими аналогами. Более того, филогенетическое родство протоконодонтов и хетогнат (Szaniawski, 1982, 2002). Содержимое желудков ряда видов этих организмов показало, что большинство наполненных желудков хетогнат содержит остатки одной единственной жертвы, тогда как остатки двух и более жертв были найдены только в нескольких процентах изученных желудков (Duro, Saiz, 2000; Saito, Kiorboe, 2001). В желудках подавляющего большинства хетогнат были найдены копеподы и только в 5% случаев были обнаружены ювенильные хетогнаты. Размеры жертв по отношению к размерам хищников в большинстве случаев соотносились как 1:5, то есть жертва составляла 20% от длины тела.

Эти закономерности хорошо согласуются с данными по фекальным пеллетам, найденным в бурубайтальской свите. Как и пищеварительные тракты хетогнат, подавляющее большинство пеллет содержит остатки пелагических членистоногих, и намного реже остатки одного, как правило, мелкого ювенильного индивидуума той же фаунистической группы, к которой принадлежит хищник, то есть, прослеживается сходство стратегии питания между одним из хищников ордовикского пелагического сообщества и современными хетогнатами. Возможность того, что маленькие пеллеты принадлежат древним хетогнатам, несомненно, обитавшим в пелагиали ордовикских морей, не исключена, но маловероятна. Группировки конодонтовых элементов находятся примерно в одинаковом количестве как в кембрийских, так и нижнеордовикских кремнях, тогда как в отложениях кембрия и нижнего тремадока протоконодонтов *Phakelodus tenuis* (Muller), относимых к хетогнатам, встречается множество, а к среднему тремадоку их количество резко уменьшается. В вышележащих отложениях находки протоконодонтов единичны. Наиболее вероятными хищниками, потреблявшими пелагических членистоногих, могли быть настоящие конодонты, которые, помимо общего сходства с хетогнатами по форме и размерам тела, могли иметь и сходный тип питания, то есть, современная трофическая

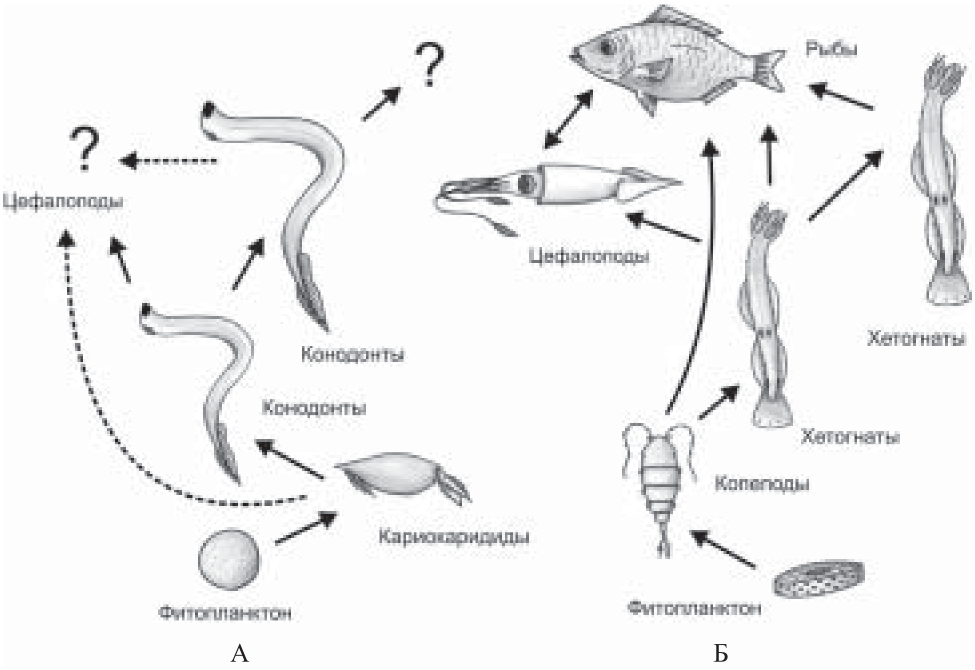


Рис. 1. Сравнение сходных звеньев трофических цепей в пелагических сообществах ордовика и современных океанов. А. Трофическая взаимосвязь конодонтов и членистоногих в пелагиали ордовикского периода. Пунктиром показаны возможные трофические пары. Б. Упрощённая трофическая цепочка современной пелагической экосистемы, показывающая пищевые связи хетогнат (Duro, Saiz, 2000; Saito, Kiorboe, 2001).

пара хетогнаты — копеподы в ордовикских пелагических экосистемах могла иметь своего близкого аналога — трофическую пару конодонты-кариокаридиды (рис. 1).

Примечательно, что соотношение размеров тела хетогнат и копепод примерно соответствует соотношению размеров конодонтов и кариокаридид, если, конечно, принять, что размеры конодонтов в ордовике были такими же, как и у их потомков, найденных в отложениях карбона (Briggs et al., 1983). Но все эти заключения касаются только маленьких пеллет, чьи размеры не превышают 0,5 мм и которые состоят из остатков одного организма.

Также возможно, что крупные конодонты поедали не только ювенильных особей, но и взрослых индивидуумов более мелких видов. Однако в пеллетах встречаются не только взрослые небольшие элементы *Decoriconus* sp. indet., но и наиболее крупные элементы в комплексах таких видов, как *Paracordylodus gracilis* Lindström и *Drepanodus arcuatus* Pander. Все рассуждения о том, какой вид конодонтов мог потреблять другой вид этой же фаунистической группы, упирается в вопрос, какой конодонт был крупнее, а решение последнего вопроса требует допущения, что размеры элементов прямо пропорциональны размерам животного — носителя конодонтовых элементов, что абсолютно не очевидно.

Крупные фекальные пеллеты, состоящие из остатков множества индивидуумов характерны для более крупного хищника, способного потреблять несколько жертв за один раз. Такая стратегия питания предполагает возможность активного передвижения в толще воды и относительно крупные размеры. Остатки организмов, обладавших такими параметрами, отсутствуют в кремнях бурубайтальской свиты, но их существование в пелагических сообществах Казахстана несомненно. Наиболее вероятно, что таким хищниками являются цефалоподы.

Крупные пеллеты указывают на еще одну интересную особенность образа жизни конодонтов. Очень трудно предполагать, что хищник, продуцирующий эти пеллеты, проявлял такую высокую степень селективности при выборе свободноплавающих жертв, предпочитая конодонтов одного вида и одного возраста. Скорее всего, для конодонтов был не характерен разобщенный образ жизни индивидуумов, а они обитали в когортах особей одного поколения, как и многие современные мелкие рыбы.

Заключение

Изучение состава фекальных пеллет показало, что уже в раннем ордовике, сообщества пелагиали в которые помимо микроорганизмов, входили конодонты и членистоногие, характеризовались сложными трофическими взаимоотношениями. Значительную долю сообщества составляли виды конодонтов, находящихся в пищевых отношениях с мелкими пелагическими членистоногими. Вполне возможно, что спектр питания конодонтов был шире, и эти же виды, как и другие, могли поедать ювенильных особей этой же группы фауны. При этом стратегией хищничества конодонтов было потребление одной особи членистоногого или ювенильного конодонта за один раз. Помимо этого, в пелагическое сообщество входили более крупные, неизвестные нам хищники с абсолютно противоположной стратегией хищничества, способные потреблять до 10 и более особей конодонтов одновременно и производившие более крупные фекальные пеллеты. Такими возможными хищниками, от которых не осталось остатков в кремнях бурубайтальской свиты, могли быть цефалоподы. Находки крупных пеллет исключительно важны, так как они являются свидетельством того, что по крайне мере для нескольких видов конодонтов было характерно обитание в группах особей одного поколения, что свойственно и многим современным рыбам.

Автор искренне благодарен О.И. Никитиной (ГИН, Алмата) и А.В. Рязанцеву (ГИН, Москва) за помощь и поддержку во время полевых работ в Казахстане.

Литература

Барсков И.С., Новиков И.В. 1984. Естественный аппарат конодонтов *Paracordylodus gracilis* Lindström из кремнистых отложений нижнего ордовика Центрального Казахстана // 27-й Международный Геологический Конгресс / Богданов Н.А. (ред.) С. 45.

Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Smith M.P. 1986. The affinities of conodonts – new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland // Lethaia. Vol. 19. P. 279–291.

Aldridge R.J., Purnell M.A. 1996. The conodont controversies // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 11. No. 11. P. 463–468.

Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R.J. 1983. The conodont animal // Lethaia. Vol. 16. P. 1–14.

Duro A., Saiz E. 2000. Distribution and trophic ecology of chaetognaths in the western Mediterranean in relation to an inshore–offshore gradient // J. Plank. Res. Vol. 22. P. 339–361.

Ethington R.L. 1981. Conodonts and other microfossils and age of the *Caryocaris shale,* central Nevada // J. Paleontol. Vol. 55. No. 6. P. 780–787.

Gabbott S.E, Aldridge R.J., Theron J.N. 1995. A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa // Nature. Vol. 374. P. 800–803.

Leslie S.A. 1997. Apparatus architecture of *Belodina* (Conodonta): Interpretations based on fused clusters of *Belodina compressa* (Branson and Mehl, 1933) from the Middle Ordovician (Turinian) Plattin Limestone of Missouri and Iowa // J. Paleontol. Vol. 71. P. 921–926.

Nicoll R.S. 1995. Conodont element morphology, apparatus reconstructions and element function: A new interpretation of conodont biology and taxonomic implications // Courier Forsch. Sencken. Vol. 182. P. 247–262.

Purnell M.A. 1995. Microwear in conodont elements and macrophagy in the first vertebrates // Nature. Vol. 374. P. 798–800.

Purnell M.A., von Bitter P.H. 1992. Blade-shaped conodont elements functioned as cutting teeth // Nature. Vol. 359. P. 629–630.

Saito H., Kiorboe T. 2001. Feeding rates in the chaetognath *Sagitta elegans*: effects of prey size, prey swimming behavior and small-scale turbulence // J. Plankton Res. Vol. 23. P. 1385–1398.

Saito H., Takahashi K., Tusda A. 2005. Larger faecal pellets are more vulnerable: size-dependent detection of sinking particles by *Oithona similis* // Abstract. Aquatic Sciences Meeting Internat. Meeting Santiago de Compostela, Spain. P. 34.

Szaniawski H. 1982. Chaetognath gasping spines recognized among Cambrian protoconodonts // J. Paleontol. Vol. 56. No. 3. P. 806–810.

Szaniawski H. 2002. New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths // Acta Palaeontol. Pol. Vol. 47. No. 3. P. 405–419.

Tolmacheva T., Purnell M. 2002. Apparatus composition, growth, and survivorship of the Lower Ordovician conodont *Paracordylodus gracilis* Lindstrom, 1955 // Palaeontol. Vol. 45. No. 2. P. 209–228.

Tolmacheva T., Popov L., Gogin I., Holmer L. 2004. Conodont biostratigraphy and faunal assemblages in radiolarian ribbon-banded cherts of the Burubaital Formation, West Balkhash Region, Kazakhstan // Geol. Mag. Vol. 141. No. 6. P. 699–715.

Vannier J., Racheboeuf P.R., Brussa E.D., Williams M., Rushton A.W.A., Servais T., Siveter D.J. 2003. Cosmopolitan arthropod zooplankton in the Ordovician seas // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. Vol. 195. P. 173–191.

Williams M.E. 1992. Jaws: the early years; feeding behavior in Cleveland Shale sharks // Explorer. Vol. 32. No. 2. P. 4–8.