

УДК 56.016.3:551.736

DOI: 10.24930/2500-302X-2025-25-3-438-450

## Первые данные об изотопном составе углерода конодонтовых элементов из средней перми (казанский ярус) в разрезе Чимбулат (Вятские дислокации, Волго-Уральская антеклиз)

А. В. Журавлев

Институт геологии им. академика Н.П. Юшкина ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 167982, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 54, e-mail: micropalaeontology@gmail.com

Поступила в редакцию 02.07.2024 г., принята к печати 23.08.2024 г.

**Объект исследования.** Изотопный состав углерода конодонтовых элементов среднепермского возраста из разреза немдинской свиты в карьере Чимбулат. **Цель.** Палеоэкологическая интерпретация данных по изотопному составу углерода конодонтовых элементов из раннеказанских отложений Волго-Вятского района. **Материалы и методы.** Изотопный состав углерода изучен в 11 конодонтовых элементах родов *Stepanovites*, *Sweetina* и *Kamagnathus* из 9 образцов. Образцы характеризуют региональную конодонтовую зону *Kamagnathus khalimbadzhae*. **Результаты.** Средний изотопный состав углерода конодонтовых элементов в изученных образцах составляет  $-27.3\text{‰}$ , что ниже среднего значения для девонско-каменноугольного интервала палеотропической области ( $-26.7\text{‰}$ ) и сходно с изотопным составом конодонтов из биогермных и прибиогермных фаций среднего карбона Пай-Хоя. Судя по относительно легкому изотопному составу углерода по сравнению с другими конодонтами, среднепермская группа *Stepanovites–Sweetina*, вероятно, занимала трофическую позицию первичных консументов. По соотношению изотопного состава конодонтов и вмещающих карбонатов реконструируется низкая до умеренной первичная биопродуктивность пелагиали раннеказанского бассейна в Волго-Вятском районе. С учетом полученных данных отмечен отрицательный тренд в изменении изотопного состава углерода конодонтовых элементов в позднедевонско-среднепермском интервале. Этот тренд совпадает со снижением содержания углекислоты в атмосфере.  $\delta^{13}\text{C}$  конодонтов могло быть связано с содержанием углекислоты в атмосфере через интенсивность фракционирования изотопов углерода фитопланктоном. **Выводы.** Реконструирована относительно невысокая первичная биопродуктивность пелагиали раннеказанского морского бассейна в Волго-Вятском районе. Конодонты группы *Stepanovites–Sweetina* в трофической сети пелагиали казанского бассейна занимали позицию первичных консументов, питавшихся фитопланктоном с изотопно-легким углеродом. Легкий изотопный состав углерода может быть связан с относительно медленным ростом фитопланктона и, опосредованно, с низким содержанием углекислоты в атмосфере в раннеказанское время. Предполагаемая зависимость  $\delta^{13}\text{C}$  конодонтов отряда *Prioniodinida* от содержания углекислоты в атмосфере может использоваться для приближенной оценки вариаций содержания углекислого газа для отдельных стратиграфических интервалов.

**Ключевые слова:** изотопный состав углерода, конодонты, средняя пермь, казанский ярус, Волго-Уральская антеклиз

### Источник финансирования

Исследования проводились в рамках государственного задания по теме № 122040600008-5

## First data on the carbon isotope composition of conodont elements from the Middle Permian (Kazanian Stage) of the Tchimbulat section (Vyatka Dislocations, Volga-Ural Antecline)

Andrey V. Zhuravlev

N.P. Yushkin Institute of Geology, FRC Komi SC UB RAS, 54 Pervomaiskaya st., Syktyvkar 167982, Russia, e-mail: micropalaeontology@gmail.com

Received 02.07.2024, accepted 23.08.2024

**Для цитирования:** Журавлев А.В. (2025) Первые данные об изотопном составе углерода конодонтовых элементов из средней перми (казанский ярус) в разрезе Чимбулат (Вятские дислокации, Волго-Уральская антеклиз). *Литосфера*, 25(3), 438–450. <https://doi.org/10.24930/2500-302X-2025-25-3-438-450>. EDN: DQTPYJ

**For citation:** Zhuravlev A.V. (2025) First data on the carbon isotope composition of conodont elements from the Middle Permian (Kazanian Stage) of the Tchimbulat section (Vyatka Dislocations, Volga-Ural Antecline). *Lithosphere (Russia)*, 25(3), 438–450. (In Russ.) <https://doi.org/10.24930/2500-302X-2025-25-3-438-450>. EDN: DQTPYJ

**Research subject.** Carbon isotope composition of conodont elements of Middle Permian age from the section of the Nemda Formation in the Chimbulat quarry. **Aim.** Paleocological interpretation of data on the carbon isotope composition of conodont elements from Early Kazanian deposits of the Volga-Vyatska region. **Materials and Methods.** Carbon isotope composition was studied in 11 conodont elements of the *Stepanovites*, *Sweetina*, and *Kamagnathus* genera from 9 samples. The samples characterize the Kamagnathus khalimbadzhae regional conodont zone. **Results.** The average carbon isotopic composition of conodont elements in the studied samples was  $-27.3\%$ , which is lower than the average value for the Devonian-Carboniferous interval of the palaeotropical realm ( $-26.7\%$ ) and similar to the isotopic composition of conodonts from biohermal and near-biohermal facies of the Middle Carboniferous of Pai-Khoi. Judging by the relatively light carbon isotopic composition, the Middle Permian *Stepanovites*–*Sweetina* group probably occupied the trophic position of primary consumers. The relation of the isotopic composition of conodonts and host carbonates allow us to reconstruct the low to moderate pelagic primary bioproductivity of the Early Kazanian basin in the Volga-Vyatka region. According to the obtained data, a negative trend in the change of carbon isotope composition of conodont elements in the Late Devonian-Middle Permian interval was noted. This trend coincides with the decrease in carbon dioxide content in the atmosphere. The  $\delta^{13}\text{C}$  of conodonts could be related to the atmospheric carbon dioxide content through the intensity of carbon isotope fractionation by phytoplankton. **Conclusions.** The relatively low pelagic primary bioproductivity of the Early Kazanian marine basin in the Volga-Vyatka region was reconstructed. Conodonts of the *Stepanovites*–*Sweetina* group in the pelagic trophic network of the Kazanian basin occupied the position of primary consumers feeding on phytoplankton with a light carbon isotope composition. This light carbon isotope composition may have been caused by a relatively low phytoplankton growth rate and, indirectly, with a low atmospheric carbon dioxide content in the Early Kazanian time. The assumed dependence of  $\delta^{13}\text{C}$  of Prioniodinida conodonts on the atmospheric carbon dioxide content can be used for approximate estimation of carbon dioxide content variations for some stratigraphic intervals.

**Keywords:** carbon isotope composition, conodonts, Middle Permian, Kazanian Stage, Volga-Ural Antecline

#### Funding information

The research was conducted within the framework of the state assignment on topic No. 122040600008-5

#### Acknowledgements

The author expresses gratitude to I.V. Smoleva (The common use center “Geoscience”, Syktyvkar) for conducting isotope analyses and to the reviewers for their constructive comments that allowed the author to improve its work.

## ВВЕДЕНИЕ

Конодонты представляют собой группу морских нектонных организмов, полностью вымершую в начале юрского периода (Briggs et al., 1983; Du et al., 2023). В ископаемом состоянии от конодонтов, как правило, остаются минерализованные структуры ротового аппарата – конодонтовые элементы. В составе этих элементов по структурно-текстурным характеристикам выделяется ряд тканей, состоящих из фторгидроксилапатита и коллагеноподобного белка. Содержание органической компоненты во всех тканях не превышает 3% (Zhuravlev, 2023).

Минеральная и органическая составляющие вещества конодонтовых элементов часто используются в качестве геохимического архива состава древней морской воды (Luz et al., 1984; Kürschner et al., 1992; Joachimski, Buggisch, 2002) и показателей экологических особенностей конодонтов (Over, Grossman, 1992; Nicholas et al., 2004; Balter et al., 2019; Terrill et al., 2022; Zhuravlev, 2023; и др.).

Предполагается, что изотопный состав углерода конодонтовых элементов ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{con}}$ ) отражает изотопный состав рациона конодонтов и не зависит от изотопного состава растворенного бикарбоната морской воды (Zhuravlev, 2023). Вариации изотопного состава углерода конодонтовых элементов, ве-

роятно, контролировались изменениями изотопного состава углерода фитопланктона как основной пищи конодонтов, на которую, в свою очередь, влияли глобальные и локальные изменения в пелагической экосистеме. Повышение значений  $\delta^{13}\text{C}_{\text{con}}$  может быть связано с усложнением пищевых цепей, снижением фракционирования изотопов углерода фитопланктоном за счет его быстрого роста (Журавлев, 2022; Zhuravlev, 2023). Снижение  $\delta^{13}\text{C}_{\text{con}}$  может быть обусловлено укорочением пищевых цепей, увеличением фракционирования изотопов углерода фитопланктоном при его медленном росте (Журавлев, 2022; Zhuravlev, 2023). Влияние на изотопный состав углерода конодонтовых элементов оказывали также вариации содержания углекислоты в атмосфере (через скорость роста фитопланктона и интенсивность фракционирования изотопов), особенности пищевых предпочтений и индивидуального развития конодонтов (Zhuravlev, 2023).

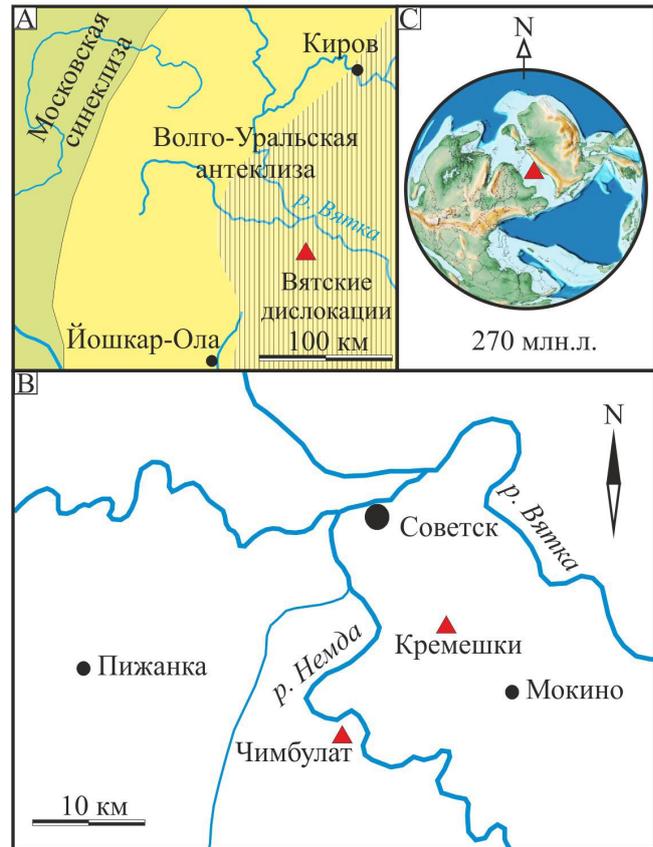
Цель работы заключается в палеоэкологической интерпретации данных по изотопному составу углерода конодонтовых элементов из раннеказанских отложений Волго-Вятского района.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основной материал происходит из разреза в карьере Чимбулат (Кировская область, N57.415° E48.939°) (рис. 1). Этот разрез расположен в западной части Волго-Уральской антеклизы в пределах Вятских дислокаций, где на дневную поверхность выходят среднепермские отложения. Карьер вскрывает карбонаты немдинской свиты казанского возраста. Дополнительные данные по немдинской свите были получены в расположенном поблизости карьере Кремешки (N57.472° E49.078°) (см. рис. 1) (Zhuravlev et al., 2006; Котляр и др., 2007). Палеогеографически рассматриваемый район отвечает центральной части Приуральяского палеобассейна (см. рис. 1).

Разрезы были изучены в 2005 г. автором совместно с С.Б. Шишловым, Г.В. Котляр и О.Л. Косовой. Вскрытый на момент изучения интервал охватывает часть нижнеказанского подъяруса (камышлинские слои) и, вероятно, самые низы верхнеказанского подъяруса (барабашинские слои) (Журавлев, 2005; Zhuravlev et al., 2006; Котляр и др., 2004, 2007). Разрез в карьере Чимбулат представлен следующей последовательностью пачек (Журавлев, 2005; Котляр и др., 2007) (рис. 2).

1. Песчаник глинистый мелкозернистый, полимиктовый, желтовато-серый, прослоями до темно-серого, субгоризонтально-слоистый, в верхней части известковистый, темно-серый, волнисто-слоистый, с линзовидными намывами растительного шлама, редкими раковинами двустворчатых моллюсков и субгоризонтальными ихнофоссилиями. Видимая мощность 0.7 м.



**Рис. 1.** Схема расположения изученных разрезов.

А – положение на схеме тектонического районирования, В – расположение разрезов, С – палеогеографическое положение района. Палеогеографическая схема для средней перми (максимум раннеказанской трансгрессии) – (Scotese, 2016).

**Fig. 1.** Location scheme of the studied sections.

А – position on the tectonic scheme, В – location of the sections, С – Palaeogeographic position of the area. Palaeogeographic scheme for the Middle Permian – (Scotese, 2016).

2. Известняки тонкодетритовые (рудстоуны и пакстоуны) с гнездами крупного органогенного детрита и раковин брахиопод хорошей сохранности, темно-серые до серых, местами коричневатые, в нижней части массивные, в верхней – волнисто-слоистые, прослоями косослойчатые. Присутствуют целые раковины и створки брахиопод, микробально-водорослевые корки, остатки конуляриид. В верхней части отмечены ветвистые колонии мшанок в близком к прижизненному положению. Мощность 2.8 м.

3. Известняки тонкодетритовые (пакстоуны и вакстоуны) с линзовидным распределением среднего детрита и органических остатков (конулярииды, криноидеи, мшанки, брахиоподы, двустворча-

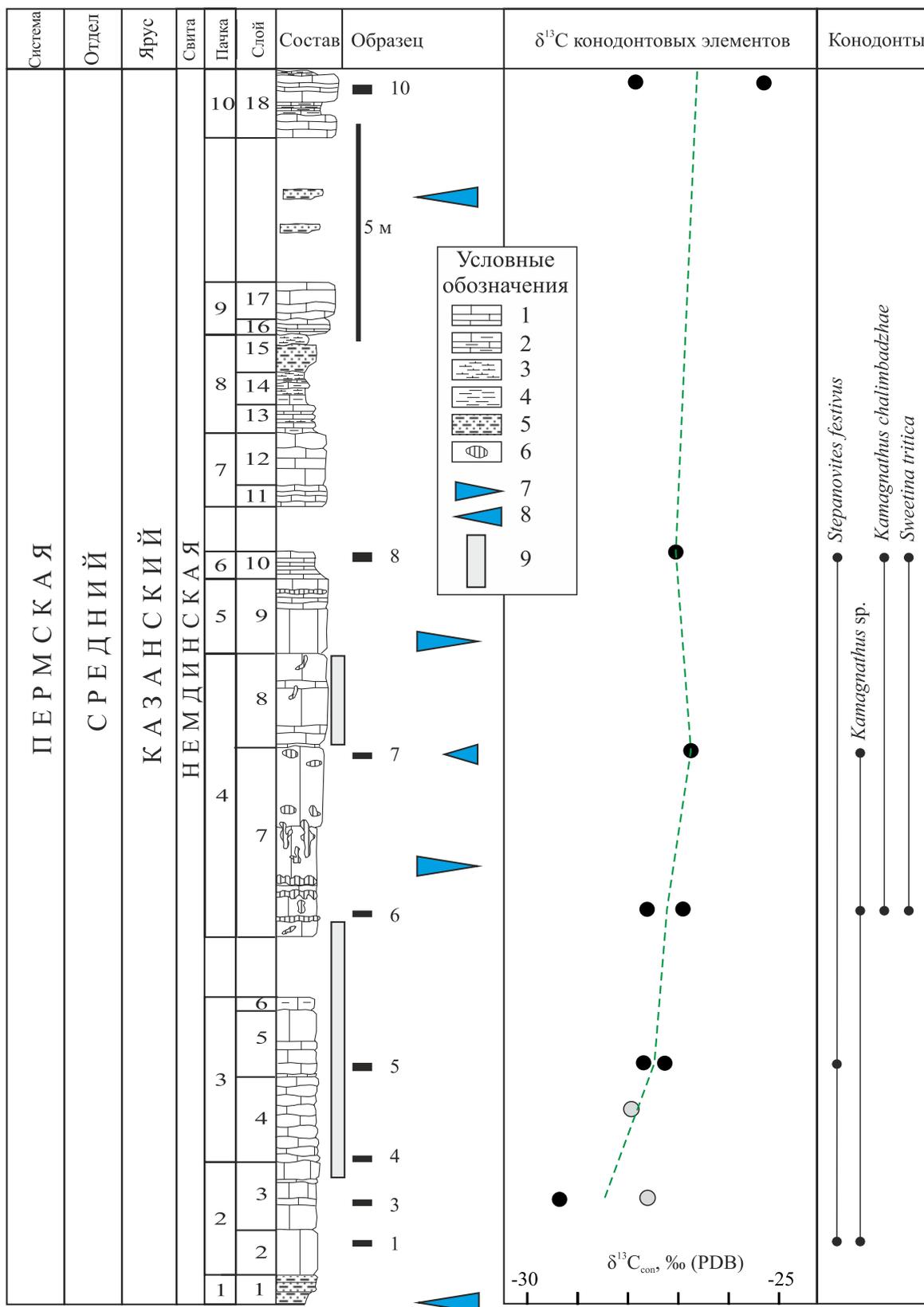


Рис. 2. Разрез немдинской свиты в карьере Чимбулат (Журавлев, 2005; Котляр и др., 2007, с дополнениями).

Номера слоев – (Журавлев, 2005). 1 – известняки детритовые; 2 – известняки глинистые; 3 – глины и аргиллиты известковые; 4 – глины и аргиллиты; 5 – песчаники глинистые; 6 – кремнистые стяжения; 7 – уровни максимума трансгрессии;

8 – уровни максимума регрессии; 9 – интервалы развития органогенных построек. На графике изотопного состава углерода конодонтовых элементов серыми кружками обозначены данные из образцов из разреза Кремешки.

**Fig. 2.** Section of the Nemda Formation in the Tchimbulat quarry (Zhuravlev, 2005; Kotlyar et al., 2007, with additions).

Bed numbers – (Zhuravlev, 2005). 1 – detrital limestones; 2 – clayey limestones; 3 – calcareous clays and argillites; 4 – clays and argillites; 5 – clayey sandstones; 6 – siliceous concretions; 7 – transgression maximum levels; 8 – regression maximum levels; 9 – intervals of organogenic buildups development. On the graph of carbon isotope composition of conodont elements, grey circles indicate data from samples from the Kremeshki section.

тые моллюски, гастроподы), серо-коричневые, линзовидно-косослойчатые, в верхней части неотчетливо волнисто-слоистые. Видимая мощность 4.3 м.

Не обнажено около 1.5 м по мощности.

4. Известняки тонкодетритовые (пакстоуны) в нижней части пачки, крупнодетритовые (пакстоуны и грейнстоуны) в средней части, тонкодетритовые (вакстоуны) в верхней части, светло-серые, местами коричневатые, неотчетливо волнисто-слоистые. В детрите присутствуют членики криноидей и редкие остатки конуляриид. Для пачки характерно окремнение. Видимая мощность 6.7 м.

5. Известняки мелкодетритовые (флаутстоуны и пакстоуны), в верхней части с линзовидным распределением детрита, серо-коричневый, косослойчатый, местами линзовидно-слоистый. В верхней части пачки отмечается линзовидное окремнение. Мощность 1.8 м.

6. Известняк тонкодетритово-пелитоморфный (вакстоун), глинистый, светло-серый, волнисто-слоистый, с рассеянными остатками микроконхид, мшанок, двустворчатых моллюсков, беззамковых брахиопод и конуляриид. Видимая мощность пачки 0.7 м.

Не обнажено около 1.2 м по мощности.

7. Известняк тонкодетритовый (пакстоун, прослоями вакстоун) с остатками микроконхид, криноидей и брахиопод, в верхней части глинистый, светло-серый, розоватый, линзовидно-слоистый. Отмечены линзы с многочисленными члениками криноидей. Видимая мощность 1.8 м.

8. В нижней части пачки известняк глинистый (мадстоун) с прослоями известковистого аргиллита серо-коричневого. В верхней части пачки песчаник полимиктовый тонкозернистый сильно известковый (местами до песчанистого известняка) коричневатого-серый. Текстура волнисто-слоистая. Отмечены остатки микроконхид и остракод. В 0.8 м от подошвы – тонкий прослой (2–3 см) углистого аргиллита черного цвета с растительным шламом и детритом. Мощность пачки 2.1 м.

9. Известняк детритовый (пакстоун) песчанистый с остатками микроконхид, известковых водорослей, криноидей, брахиопод и мшанок, серо-коричневый, косослойчатый, местами волнисто-слоистый. Присутствует растительный шлам. Видимая мощность 1.2 м.

Не обнажено около 3 м по мощности. Развалы песчаников с карбонатным цементом.

10. Чередование известняка тонкодетритового (вакстоун) светло-серого, волнисто-слоистого, местами с многочисленными раковинами брахиопод и двустворчатых моллюсков на поверхностях напластования, и известняка глинистого (мадстоун) светло-серого, волнисто-слоистого с редким органогенным детритом (остатки фораминифер, беззамковых брахиопод, спикулы и редкий растительный шлам). Видимая мощность пачки 1.6 м.

Наблюдаемые в карьере водорослево-мшанково-брахиоподовые биогермы и брахиоподовые банки замещают по латерали пачку 3 и верхнюю часть пачки 4 (Котляр и др., 2007). В целом указанной осадочной последовательности отвечают мелководно-морские, частично пририфовые, условия. Этот же интервал разреза вскрыт в карьере Кремешки, где более развиты биогермные фации (Котляр и др., 2007). Предполагается, что во время трансгрессий происходил рост органогенных построек, а во время регрессий – усиление терригенного стока с Палеоурала. Для рассматриваемого стратиграфического интервала были реконструированы изменения уровня моря, которые, вероятно, имели эвстатическую природу (Котляр и др., 2007). Пачке 1, средней части пачки 4 и пачкам 8–10 отвечают максимумы регрессии, а нижней части пачки 4 и пачке 5 – максимумы трансгрессии. Выделенные трансгрессивно-регрессивные последовательности позволили приблизительно сопоставить эту часть разреза с камышлинскими и барабашинскими слоями типовой местности казанского яруса (Котляр и др., 2007).

Комплексы конодонтов в разрезах Чимбулат и Кремешки включают три вида, принадлежащие трем родам группы *Stepanovites*–*Sweetina*. Содержание конодонтов в породе составляет от 1 до 20 элементов на 1 кг породы. Эти комплексы можно считать относительно богатыми, если сравнивать с другими конодонтовыми ассоциациями средней перми Восточно-Европейской платформы (Бореальной надобласти (Viakov, 2015)). Изображения характерных форм из комплексов конодонтов разреза Чимбулат представлены на рис. 3, а также опубликованы ранее (Журавлев, 2005; Zhuravlev et al., 2006). Коллекция конодонтов хранится в коллек-

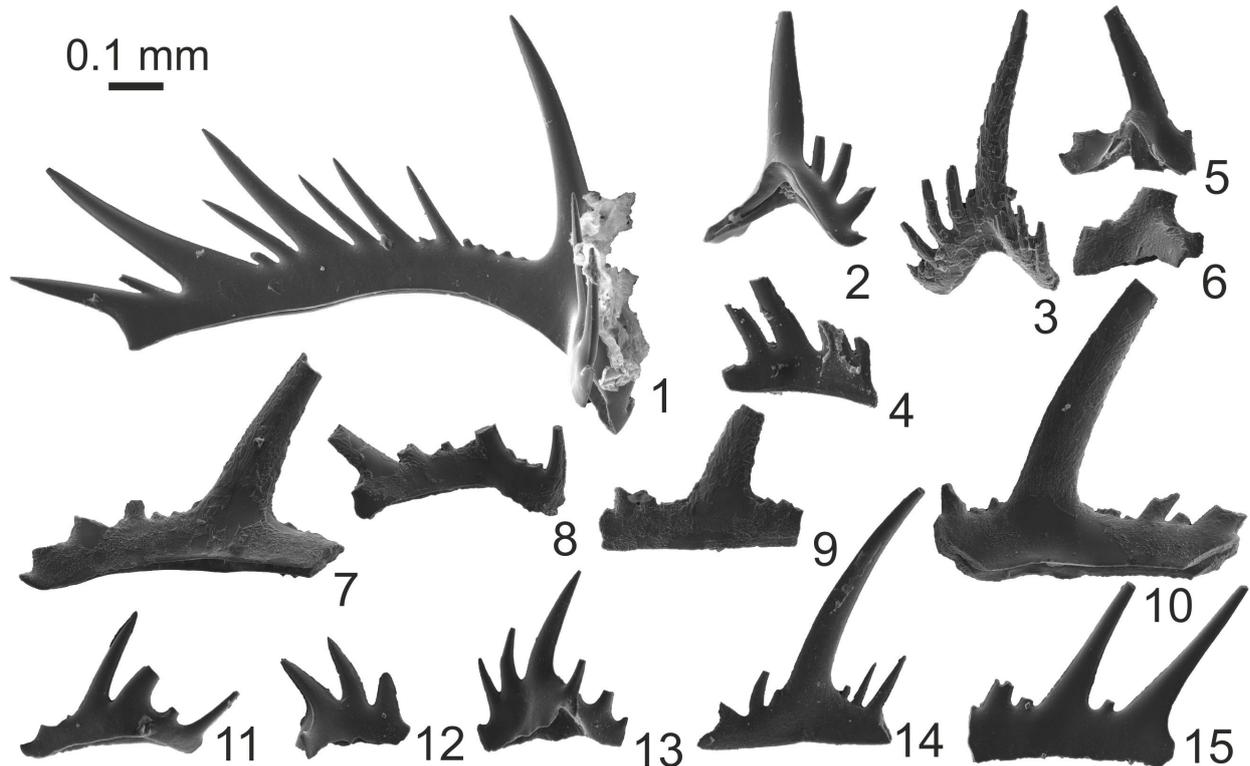


Рис. 3. Конодонтовые элементы из немдинской свиты в разрезе Чимбулат.

1 – *Stepanovites* sp., S<sub>0</sub> элемент, экз. 739/1, обр. Chm-1; 2 – *Kamagnathus*?, М элемент, экз. 739/2, обр. Chm-1; 3 – *Stepanovites festivus* (Bender et Stoppel, 1965), М элемент, экз. 739/3, обр. Chm-5; 4 – *Stepanovites festivus* (Bender et Stoppel, 1965), Р элемент, экз. 739/4, обр. Chm-5; 5 – *Sweetina tritica* Wardlaw et Collinson, 1986, Р элемент, экз. 739/5, обр. Chm-6; 6 – *Sweetina tritica* Wardlaw et Collinson, 1986, Р элемент, экз. 739/6, обр. Chm-6; 7 – *Kamagnathus* sp., S<sub>2</sub> элемент, экз. 739/7, обр. Chm-6; 8 – группа *Stepanovites–Sweetina*, S<sub>1</sub> элемент, экз. 739/8, обр. Chm-6; 9 – группа *Stepanovites–Sweetina*, S<sub>2</sub> элемент, экз. 739/9, обр. Chm-6; 10 – *Kamagnathus* sp., S<sub>2</sub> элемент, экз. 739/10, обр. Chm-7; 11 – *Stepanovites festivus* (Bender et Stoppel, 1965), Р элемент, экз. 739/11, обр. Chm-8; 12 – *Kamagnathus khalimbadzhae* Chernykh, 2001, Р элемент, экз. 739/12, обр. Chm-8; 13 – *Sweetina tritica* Wardlaw et Collinson, 1986, Р элемент, экз. 739/13, обр. Chm-8; 14 – *Sweetina tritica* Wardlaw et Collinson, 1986, S<sub>2</sub> элемент, экз. 739/14, обр. Chm-8; 15 – группа *Stepanovites–Sweetina*, S<sub>2</sub> элемент, экз. 739/15, обр. Chm-8.

Fig. 3. Conodont elements from the Nemda Formation, the Tchimbulat section.

1 – *Stepanovites* sp., S<sub>0</sub> element, spec. 739/1, sample Chm-1; 2 – *Kamagnathus*?, M element, spec. 739/2, sample Chm-1; 3 – *Stepanovites festivus* (Bender et Stoppel, 1965), M element, spec. 739/3, sample Chm-5; 4 – *Stepanovites festivus* (Bender et Stoppel, 1965), P element, spec. 739/4, sample Chm-5; 5 – *Sweetina tritica* Wardlaw et Collinson, 1986, P element, spec. 739/5, sample Chm-6; 6 – *Sweetina tritica* Wardlaw et Collinson, 1986, P element, spec. 739/6, sample Chm-6; 7 – *Kamagnathus* sp., S<sub>2</sub> element, spec. 739/7, sample Chm-6; 8 – *Stepanovites–Sweetina* group, S<sub>1</sub> element, spec. 739/8, sample Chm-6; 9 – *Stepanovites–Sweetina* group, S<sub>2</sub> element, spec. 739/9, sample Chm-6; 10 – *Kamagnathus* sp., S<sub>2</sub> element, spec. 739/10, sample Chm-7; 11 – *Stepanovites festivus* (Bender et Stoppel, 1965), P element, spec. 739/11, sample Chm-8; 12 – *Kamagnathus khalimbadzhae* Chernykh, 2001, P element, spec. 739/12, sample Chm-8; 13 – *Sweetina tritica* Wardlaw et Collinson, 1986, P element, spec. 739/13, sample Chm-8; 14 – *Sweetina tritica* Wardlaw et Collinson, 1986, S<sub>2</sub> element, spec. 739/14, sample Chm-8; 15 – *Stepanovites–Sweetina* group, S<sub>2</sub> element, spec. 739/15, sample Chm-8.

ции № 739 в Геологическом музее ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар). Таксономически конодонты представлены родами *Stepanovites*, *Kamagnathus* и *Sweetina*. Представители этих родов обладают аппаратами, состоящими только из рамиформных элементов с разреженной зубчатостью (Черных, Силантьев, 2004), и образуют группу *Stepanovites–Sweetina* отряда Prioniodinida Sweet, 1988 (см. рис. 3). Надежная таксономическая идентифи-

кация на видовом уровне внутри группы осуществляется по Р элементам. Предполагается приуроченность представителей этой группы конодонтов к мелководно-морским условиям, в том числе к пририфовым зонам (Журавлев, 2005).

По конодонтам отложения сопоставлены с региональной зоной *Kamagnathus khalimbadzhae* нижней части казанского яруса (Черных, Силантьев, 2004). По совместному нахождению *Kamagnathus*

**Таблица 1.** Изотопный состав углерода конодонтовых элементов в разрезах Чимбулат и Кремешки**Table 1.** Carbon isotope composition of conodont elements in the Tchimbulat and Kremeshki sections

Разрез	Пачка	Образец	Таксон	$\delta^{13}\text{C}_{\text{кон}}$ , ‰, PDB
Чимбулат	2	Chm-3/04	<i>Stepanovites</i> sp.	-29.4
Кремешки	2	Krm-1/04	Группа <i>Stepanovites</i> – <i>Sweetina</i>	-27.6
Кремешки	3	Krm-3/04	То же	-27.9
Чимбулат	3	Chm-5/04	–“–	-27.7
Чимбулат	3	Chm-5/04	–“–	-27.3
Чимбулат	4	Chm-6/04	–“–	-27.6
Чимбулат	4	Chm-6/04	–“–	-27.9
Чимбулат	4	Chm-7/04	–“–	-26.8
Чимбулат	6	Chm-8/04	<i>Kamagnathus</i> sp.	-27.1
Чимбулат	10	Chm-10/04	Группа <i>Stepanovites</i> – <i>Sweetina</i>	-27.8
Чимбулат	10	Chm-10/04	То же	-25.3

*khalimbadzhae* и *Sweetina tritica* (см. рис. 2) изученный интервал был сопоставлен с подзоной В зоны *Jinogondolella nankingensis* роудского яруса МСШ (Zhuravlev et al., 2006).

Данные по изотопному составу углерода и кислорода карбонатов из разреза в карьере Чимбулат были опубликованы в 2009 г. (Кулешов, Седаева, 2009). Напрямую сопоставить разрезы в карьере разных лет не представляется возможным, так как вскрытый интервал сильно изменялся, а в работе В.Н. Кулешова и К.М. Седаевой (2009) не приведено детальное описание разреза. По этой причине в настоящем исследовании используется средний изотопный состав углерода и кислорода карбонатов для нижнеказанского подъяруса в разрезе Чимбулат (Кулешов, Седаева, 2009). Для  $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$  среднее значение составляет около 4‰ PDB, а для  $\delta^{18}\text{O}_{\text{carb}}$  – около 24.5‰ SMOW.

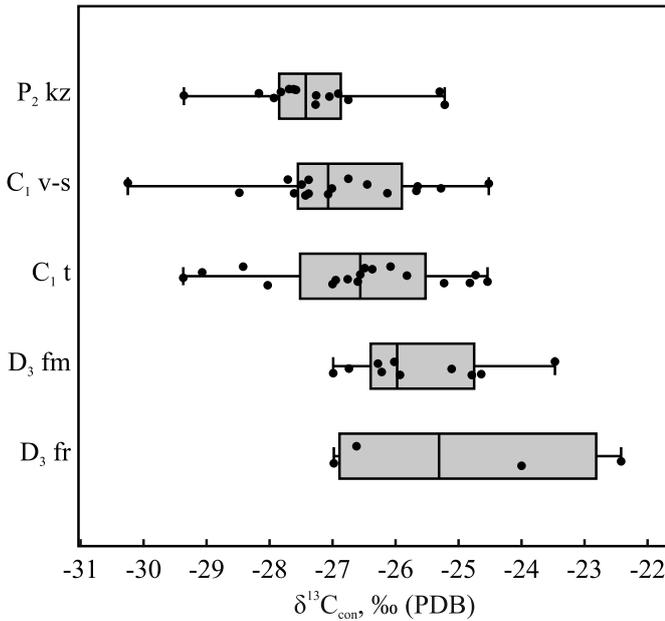
Изотопный состав углерода конодонтовых элементов был изучен в семи образцах (девять конодонтовых элементов) из разреза в карьере Чимбулат и в двух образцах (два конодонтовых элемента) из разреза в карьере Кремешки (см. рис. 2, табл. 1). Образцы из разреза в карьере Кремешки характеризуют стратиграфический интервал, сопоставляемый со второй и низами третьей пачки разреза в карьере Чимбулат. Для анализа использовались S и M элементы конодонтов группы *Stepanovites*–*Sweetina*, в строении которых преобладает ламеллярная ткань. Особенности пробоподготовки, анализа и интерпретации изотопного состава углерода в конодонтовых элементах были подробно охарактеризованы ранее (Zhuravlev, 2020, 2023). Изотопный состав углерода конодонтовых элементов определялся на масс-спектрометре DELTA V Ad-

vantage, оснащенном интерфейсом непрерывного потока Thermo Electron (ConFlo III) и анализатором элементов (Flash EA 1112) (ЦКП “Геонаука”, г. Сыктывкар). Анализировался углекислый газ, образующийся при высокотемпературном (около 900°C) сгорании конодонтовых элементов в кислороде. При этой температуре в углекислый газ переходит углерод как из органического вещества, так и из гидроксипатита. Значения  $\delta^{13}\text{C}$  даны в промилле относительно стандарта PDB. При калибровке использован международный стандарт USGS-40 (L-глутаминовая кислота). Изотопный состав конодонтовых элементов и вмещающих карбонатов применялся для моделирования эффективной скорости роста фитопланктона с помощью программы C-model (свидетельство госрегистрации №2023681846 от 19 октября 2023 г.) (Журавлев, 2022).

Отсутствие следов микробальной и термальной (индекс окраски конодонтов 1, что отвечает температуре катагенеза менее 60°C) деградации органического вещества, высокая физико-химическая устойчивость ламеллярной ткани и отсутствие в ней открытой пористости позволяют предположить сохранение в ней близкого к первичному изотопного состава углерода.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Среднее значение  $\delta^{13}\text{C}$  конодонтовых элементов в изученных разрезах немдинской свиты составляет -27.3‰ (PDB), что ниже среднего значения для девонско-каменноугольного интервала палеотропической области (-26.7‰) и сходно с изотопным составом конодонтов *Neognathodus* sp. и



**Рис. 4.** Сравнение изотопного состава углерода у представителей отряда Prioniodinida из разных стратиграфических интервалов.

Данные взяты из табл. 1, а также из работы (Zhuravlev, 2023, с дополнениями). Квартили 25–75% обозначены прямоугольниками, вертикальная линия внутри прямоугольника отвечает медиане. Минимальные и максимальные значения показаны с помощью линий с засечками. Точки соответствуют измеренным значениям.

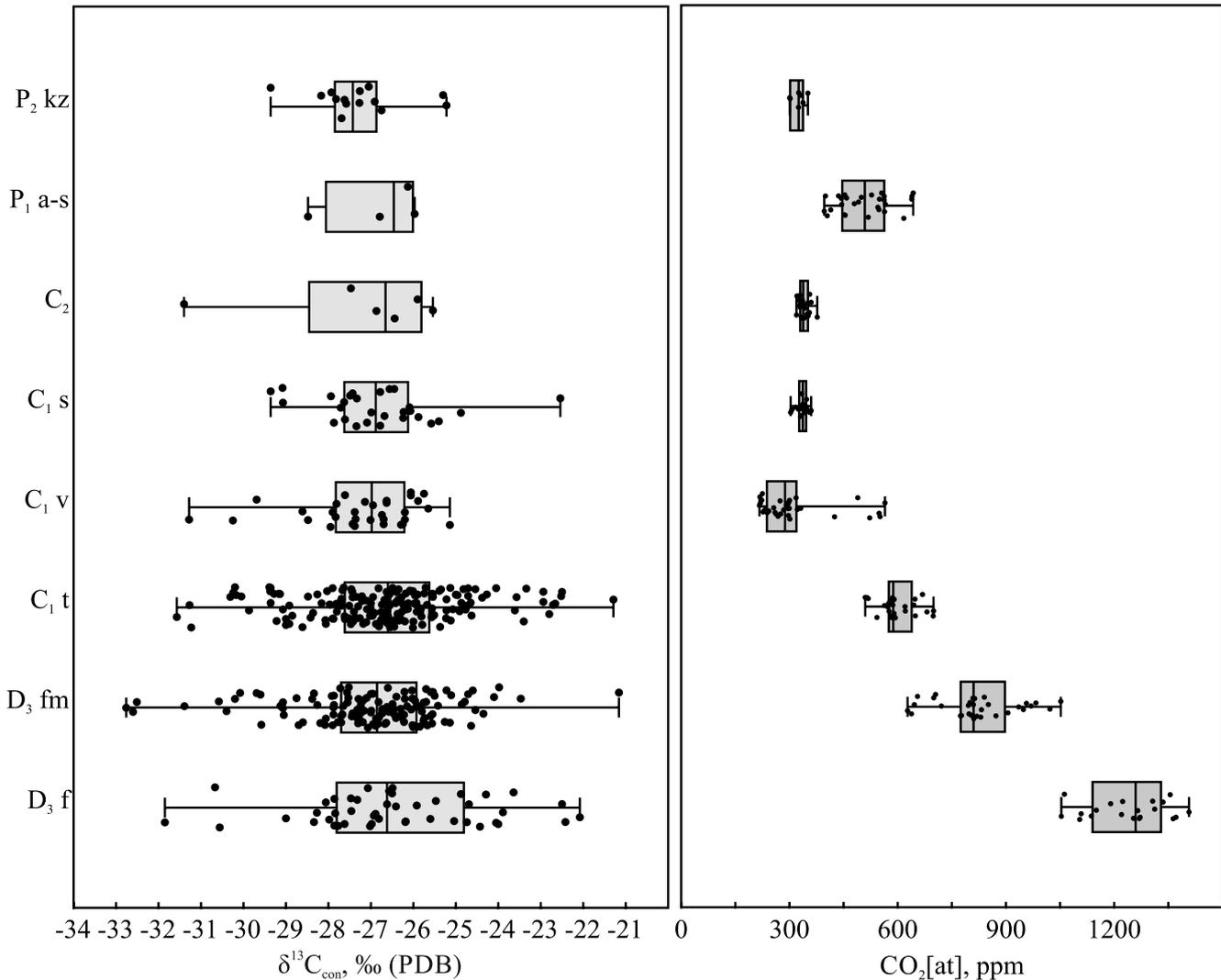
**Fig. 4.** Comparison of the carbon isotope composition of representatives of Prioniodinida from different stratigraphic intervals.

Data are taken from Table 1 and (Zhuravlev, 2023, with additions). Quartiles 25–75% are indicated by rectangles, the vertical line inside the rectangle corresponds to the median. Minimum and maximum values are shown with notched lines. The dots correspond to the measured values.

*Streptognathodus* sp. из биогермных и прибиогермных отложений среднего карбона Пай-Хоя (московский ярус, риф Чайка) (Zhuravlev et al., 2023). Кроме этого, раннеказанские представители группы *Stepanovites–Sweetina* демонстрируют существенно более легкий изотопный состав углерода по сравнению с позднедевонско-раннекаменноугольными представителями отряда Prioniodinida со сходным строением аппарата (рамыфирмные элементы в М, S и Р позициях) (рис. 4). Так, для франских *Ligonodina* и *Hibbardella* среднее значение  $\delta^{13}C_{con}$  составляет  $-25.0\text{‰}$ ; фаменских *Ligonodina*  $-25.6$ ; раннекаменноугольных *Ligonodina*  $-26.4$ ; раннекаменноугольных *Kladognathus* и *Idioprioniodus*  $-27.0\text{‰}$  (использованы данные из Zhuravlev, 2023, с дополнениями) (см. рис. 4). При этом приониодиниды в целом характеризуются несколько облегченным изотопным составом углерода по сравнению

со многими другими конодонтами (см., например: Zhuravlev, 2020; Журавлев, 2023). Отрицательный тренд  $\delta^{13}C$  приониодинид в среднем-позднем палеозое (см. рис. 4) может быть связан со снижением содержания углекислоты в атмосфере в этом временном интервале. По данным (Foster et al., 2017), это снижение от позднего девона до средней перми составило около 1000 ppm: от 1240 ppm во франском веке до 325 ppm (близкое к современному) в казанском веке (рис. 5). Величина  $\delta^{13}C$  у коноднтов могла быть связана с содержанием углекислоты в атмосфере через интенсивность фракционирования изотопов углерода фитопланктоном (Журавлев, 2022). Следует отметить, что менее отчетливый отрицательный тренд  $\delta^{13}C$  в среднем-позднем палеозое фиксируется для всех коноднтов, вне зависимости от их таксономической принадлежности (см. рис. 5). В целом содержание углекислоты в атмосфере, вероятно, было одним из ведущих экологических факторов, опосредованно влиявшим на  $\delta^{13}C_{con}$  (Zhuravlev, 2023). Установлена статистически значимая ( $R^2 = 0.58$  для всех коноднтов и  $R^2 = 0.84$  для приониодинид) корреляция средних значений этих двух параметров для среднего-позднего палеозоя (табл. 2, рис. 6). Зависимость среднего значения  $\delta^{13}C_{con}$  приониодинид от содержания углекислоты в атмосфере, выраженная эмпирической формулой  $CO_2[at] = 140.24(\delta^{13}C_{con})^2 + 7724(\delta^{13}C_{con}) + 106672$  (ppm), может использоваться для приближенной оценки вариаций содержания углекислого газа для отдельных стратиграфических интервалов. Формула получена методом наименьших квадратов по данным из табл. 2 и корректно работает для диапазона значений  $\delta^{13}C_{con}$  от  $-27.5$  до  $-24.0\text{‰}$ .

Судя по относительно легкому изотопному составу углерода и значительным вариациям значения  $\delta^{13}C_{con}$ , группа *Stepanovites–Sweetina*, вероятно, занимала позицию первичных консументов в трофической сети пелагиали казанского бассейна. Основной пищей этих коноднтов, скорее всего, служил фитопланктон с изотопно-легким углеродом. Изотопно-легкий состав углерода фитопланктона и планктонофагов характерен и для современных обитателей рифовых и пририфовых зон (Roche et al., 2022). Легкий изотопный состав углерода фитопланктона мог быть обусловлен небольшими размерами клеток и/или их замедленным ростом при недостаточном питании (Popp et al., 1999). Используя модель связи изотопного состава углерода гидробионтов и их диеты (Caut et al., 2009), можно оценить средний изотопный состав углерода фитопланктона, которым питались раннеказанские коноднты. При среднем изотопном составе углерода коноднтов около  $-27\text{‰}$  он должен был составлять не более  $-28\text{‰}$ . Реконструированные значения изотопного состава углерода фитопланктона в среднем несколько легче изотопного состава углерода



**Рис. 5.** Динамика изотопного состава углерода конодонтов (Zhuravlev, 2023; Zhuravlev et al., 2023, с дополнениями) и содержания углекислоты в атмосфере (Foster et al., 2017) в позднедевонско-среднепермском интервале.

Квартили 25–75% обозначены прямоугольниками, вертикальная линия внутри прямоугольника отвечает медиане. Минимальные и максимальные значения показаны с помощью линий с засечками.

**Fig. 5.** Dynamics of the carbon isotope composition of conodonts (Zhuravlev, 2023; Zhuravlev et al., 2023, with additions) and atmospheric carbon dioxide content (Foster et al., 2017) in the Late Devonian-Middle Permian interval.

Quartiles 25–75% are indicated by rectangles, with the vertical line inside the rectangle corresponding to the median. Minimum and maximum values are shown with notched lines.

органического вещества из морских отложений рудского (казанского) возраста Южного Китая (Wei et al., 2020).

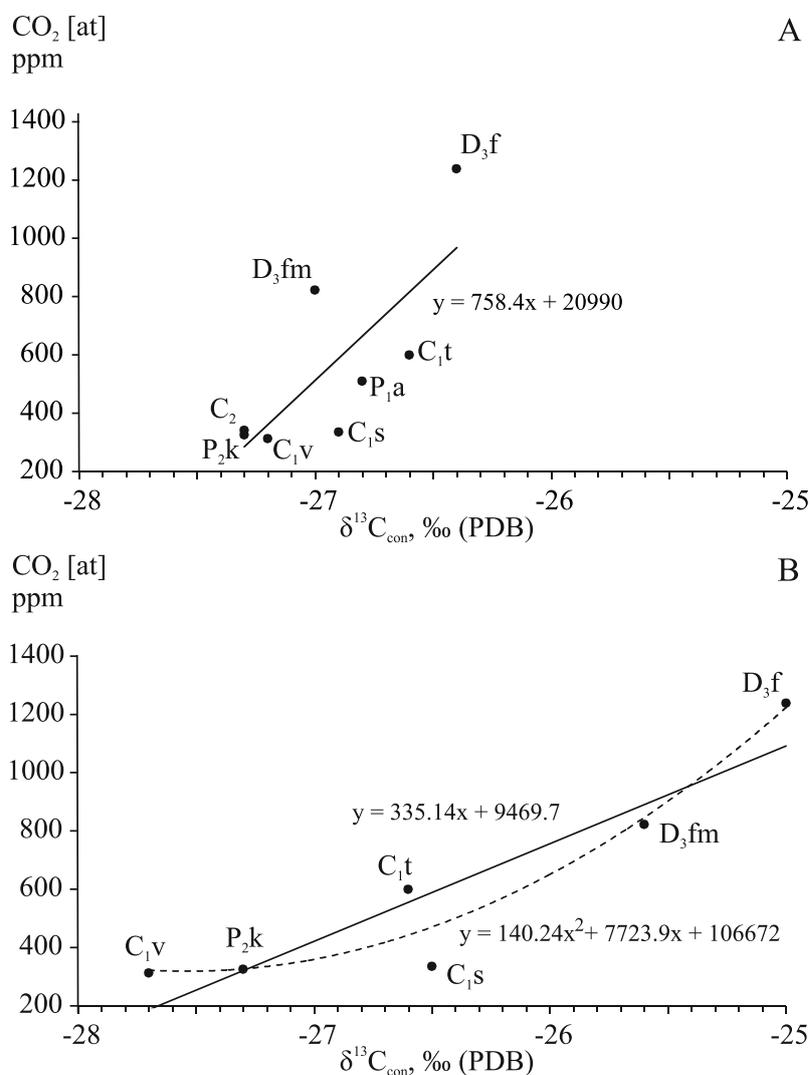
Отмечается слабый тренд утяжеления изотопного состава углерода конодонтовых элементов в разрезе Чимбулат (см. рис. 2). По результатам моделирования (Журавлев, 2022), этот тренд может быть связан с некоторым увеличением (от низкой до средней) первичной биопродуктивности в раннеказанское время за счет повышения эффективной скорости роста фитопланктона. В целом для

раннеказанского времени в рассматриваемом районе реконструируется невысокая первичная продуктивность пелагической экосистемы, близкая к таковой для пририфовых пелагических экосистем московского века Пай-Хоя (Zhuravlev et al., 2023). Для более южной части бассейна востока Восточно-Европейской платформы для этого временного интервала ранее реконструировалась высокая первичная биопродуктивность (Nurgalieva et al., 2016). Снижение биопродуктивности в северном направлении может быть

**Таблица 2.** Средние значения содержания CO<sub>2</sub> в атмосфере (Foster et al., 2017) и изотопного состава углерода конодонтов

**Table 2.** Mean values of atmospheric CO<sub>2</sub> content (Foster et al., 2017) and carbon isotopic composition of conodonts

Возрастной интервал	Среднее содержание CO <sub>2</sub> в атмосфере, г/т	Среднее значение $\delta^{13}C_{con}$ , ‰, PDB	Среднее значение $\delta^{13}C_{con}$ отряда Prioniodinida, ‰, PDB
Франский век (D <sub>3</sub> f)	1238	-26.4	-25.0
Фаменский век (D <sub>3</sub> fm)	822	-27.0	-25.6
Турнейский век (C <sub>1</sub> t)	599	-26.6	-26.6
Визейский век (C <sub>1</sub> v)	312	-27.2	-27.7
Серпуховский век (C <sub>1</sub> s)	335	-26.9	-26.5
Среднекаменноугольная эпоха (C <sub>2</sub> )	341	-27.3	Нет данных
Ассельский век (P <sub>1</sub> a)	509	-26.8	Нет данных
Казанский век (P <sub>2</sub> k)	325	-27.3	-27.3



**Рис. 6.** Соотношение средних величин изотопного состава углерода конодонтовых элементов и содержания

углекислого газа в атмосфере (Foster et al., 2017) для франского, фаменского, турнейского, визейского, серпуховского ярусов, среднего карбона, ассельского яруса и казанского яруса.

Данные приведены в табл. 2. А – для конодонтов вообще. В – для конодонтов отряда Prioniodinida.

**Fig. 6.** Relationship between mean values of carbon isotopic composition of conodont elements and atmospheric carbon dioxide content (Foster et al., 2017) for the Frasnian, Famennian, Tournaisian, Visean, and Serpukhovian stages, Middle Carboniferous, Asselian and Kazanian stages.

The data are summarised in Table 2. A – for conodonts in general. B – for conodonts of the order Prioniodinida.

связано с развитием биогермов. Первичные продуценты органогенных построек, вероятно, успешно конкурировали с фитопланктоном за минеральное питание и мешали развитию эвтрофных условий в толще воды. Также быстрому росту фитопланктона могло препятствовать невысокое содержание углекислоты в атмосфере в раннеказанское время (King et al., 2015). Вероятно, что по трофической структуре раннеказанские прибиогермные пелагические экосистемы были сходны с современными (Roche et al., 2022), где место конодонтов занимают мелкие рыбы-планктонофаги. Существенные вариации изотопного состава углерода конодонтов (около 2‰), отмечаемые в нижней и верхней частях разреза, могут отражать как индивидуальные особенности, так и нестабильное состояние экосистемы во время регрессий (Zhuravlev, 2023).

Положительный тренд в изотопном составе углерода конодонтов также сопоставим с незначительным (примерно на 1‰) утяжелением изотопного состава углерода органического вещества и карбонатов в нижней части роудского яруса Южного Китая (Wei et al., 2020), что косвенно подтверждает корреляцию нижнеказанского подъяруса с нижней частью роудского яруса МСШ.

## ВЫВОДЫ

Реконструирована относительно невысокая первичная биопродуктивность пелагиали раннеказанского морского бассейна в Волго-Вятском районе. Получены данные о вероятном положении конодонтов группы *Stepanovites*–*Sweetina* в трофической сети пелагиали казанского бассейна. Скорее всего, они занимали позицию первичных консументов, питавшихся фитопланктоном с изотопно-легким углеродом. Легкий изотопный состав углерода может быть связан с относительно медленным ростом фитопланктона и опосредованно – с низким содержанием углекислоты в атмосфере в раннеказанское время. Предполагаемая зависимость  $\delta^{13}\text{C}$  конодонтов отряда Prioniodinida от содержания углекислоты в атмосфере может использоваться для приближенной оценки вариаций содержания углекислого газа для отдельных стратиграфических интервалов.

## Благодарности

Автор выражает признательность И.В. Смолевой (ЦКП “Геонаука”, г. Сыктывкар) за проведение изотопных анализов и рецензентам за конструктивные замечания, позволившие улучшить работу.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Журавлев А.В. (2005) Конодонтовые ассоциации немдинской свиты (казанский ярус, Волго-Вятский район). *Регион. геология и металлогения*, (23), 69-73.
- Журавлев А.В. (2022) Численное моделирование первичной биопродуктивности пелагических экосистем палеозоя. *Вестн. геонаук*, (8), 37-42. <https://doi.org/10.19110/geov.2022.8.4>
- Журавлев А.В. (2023) Изотопный состав углерода раннефаменских конодонтов и карбонатов ижемской свиты (Южный Тиман). *Нефтегазовая геология. Теория и практика*, **18**(3). [https://doi.org/10.17353/2070-5379/35\\_2023](https://doi.org/10.17353/2070-5379/35_2023)
- Котляр Г.В., Коссовая О.Л., Журавлев А.В. (2004) Межрегиональная корреляция основных событийных рубежей пермской системы. *Тихоокеан. геол.*, **23**(4), 25-42.
- Котляр Г.В., Шишлов С.Б., Журавлев А.В., Коссовая О.Л. (2007) Разрезы казанского яруса бассейна р. Немды (Волго-Вятский район). Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография. Матлы Всерос. конф. Казань: КГУ, 162-170.
- Кулешов В.Н., Седаева К.М. (2009) Геохимия изотопов ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ) и условия образования верхнеказанских карбонатных отложений Волго-Вятского междуречья. *Литология и полез. ископаемые*, (5), 508-526.
- Черных В.В., Силантьев В.В. (2004) Конодонты казанского яруса среднего Поволжья и проблема обоснования верхней границы западноуральского отдела перми. *Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы Общей стратиграфической шкалы*. Доклады всероссийского совещания. Казань: КГУ, 83-86.
- 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. Perspectives. Lett.*, **10**, 36-39. <https://doi.org/10.7185/geochemlet.1912>
- Biakov A.S. (2015) Biogeography of the Permian Marine Boreal Basins Based on Bivalves. *Paleontol. J.*, **49**(11), 1184-1192.

- Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R. (1983) The conodont animal. *Lethaia*, **16**, 1-14.
- Caut S., Angulo E., Courchamp F. (2009) Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J. Applied Ecology*, **46**(2), 443-453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>
- Du Y., Onoue T., Tomimatsu Y., Wu Q., Rigo M. (2023) Lower Jurassic conodonts from the Inuyama area of Japan: Implications for conodont extinction. *Front. Ecol. Evol.*, **11**, 1135789. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1135789>
- Foster G., Royer D., Lunt D. (2017) Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications*, **8**, 14845. <https://doi.org/10.1038/ncomms14845>
- Joachimski M.M., Buggisch W. (2002) Conodont apatite  $\delta^{18}\text{O}$  signatures indicate climate cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology*, **30**(8), 711-714.
- King A.L., Jenkins B.D., Wallace J.R., Liu Y., Wikfors G.H., Milke L.M., Meseck S.L. (2015) Effects of  $\text{CO}_2$  on growth rate, C:N:P, and fatty acid composition of seven marine phytoplankton species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **537**, 59-69. <https://doi.org/10.3354/meps11458>
- Kürschner W., Becker R.T., Buhl D., Veizer J. (1992) Strontium isotopes in conodonts: Devonian–Carboniferous transition, the northern Rhenish Slate Mountains, Germany. *Ann. Soc. géol. Belg.*, **115**(2), 595-621.
- Luz B., Kolodny Y., Kovach J. (1984) Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, III. Conodonts. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **69**(2), 255-262. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(84\)90185-7](https://doi.org/10.1016/0012-821X(84)90185-7)
- 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*, 17th–20th December 2004, University of Lille, Abstracts, 126-127.
- Nurgalieva N.G., Silantiev V.V., Fakhrutdinov E.I., Gareev B.I., Batalin G.A. (2016) The lower Kazanian rocks as shallow marine facies (South-Eastern Tatarstan) on geochemistry data. *ARPN J. Eng. Appl. Sci.*, **11**(23), 13462-13471.
- Over D.J., Grossman E.L. (1992) Carbon isotope analysis of conodont organic material – procedure and preliminary results. *Geol. Soc. Amer., Abstracts with Programs*, (24), A214.
- Popp B.N., Hanson K.L., Dore J.E., Bidigare R.R., Laws E.A., Wakeham S.G. (1999) Controls on the Carbon Isotopic Composition of Phytoplankton. *Reconstructing Ocean History* (Ed. by F. Abrantes, A.C. Mix). Boston, MA: Springer, 381-398. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4197-4\\_21](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4197-4_21)
- Roche R.C., Heenan A., Taylor B.M., Schwarz J.N., Fox M.D., Southworth L.K., Williams G.J., Turner J.R. (2022) Linking variation in planktonic primary production to coral reef fish growth and condition. *Royal Soc. Open Sci.*, **9**(8), 201012. <https://doi.org/10.1098/rsos.201012>
- Scotese C.R. (2016) PALEOMAP PaleoAtlas for GPlates and the PaleoDataPlotter program. *Geol. Soc. Amer., Abstracts with Programs*, **48**(5), 24-11. <https://doi.org/10.1130/abs/2016NC-275387>
- Terrill D.F., Jarochowska E., Henderson C.M., Shirley B., Bremer O. (2022) Sr/Ca and Ba/Ca ratios support trophic partitioning within a Silurian conodont community from Gotland, Sweden. *Paleobiology*, **48**(4), 601-621. <https://doi.org/10.1017/pab.2022.9>
- Wei H., Geng Z., Zhang X. (2020) Guadalupian (Middle Permian)  $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$  changes in the Lower Yangtze, South China. *Acta Geochim.*, **39**, 988-1001. <https://doi.org/10.1007/s11631-020-00417-3>
- Zhuravlev A.V. (2020) Trophic position of some Late Devonian–Carboniferous (Mississippian) conodonts revealed on carbon organic matter isotope signatures: A case study of the East European basin. *Geodiversitas*, **42**(24), 443-453. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas-2020v42a24>
- Zhuravlev A.V. (2023) Carbon isotope study of conodont elements: Applications and limitations. *Marine Micropaleontology*, **178**, 102200. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2022.102200>
- Zhuravlev A.V., Kotlyar G.V., Shishlov S.B. (2006) Paleobiogeographical and biostratigraphical analysis of the Kazanian (Middle Permian) conodonts of the east Russian Platform – preliminary results. *Permophiles*. (48), 15-20.
- Zhuravlev A.V., Erofeevsky A.V., Gruzdev D.A., Plotitsyn A.N. (2023) Carbon and oxygen isotopic composition of the lower part of the Tchaika Reef (Moscovian, NW Pai-Khoi). *Kazan Golovkinsky Meeting*, **47**. <http://doi.org/10.13140/RG.2.2.20618.03529>

## 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. Perspectives. Lett.*, **10**, 36-39. <https://doi.org/10.7185/geochemlet.1912>
- Biakov A.S. (2015) Biogeography of the Permian Marine Boreal Basins Based on Bivalves. *Paleontol. J.*, **49**(11), 1184-1192.
- Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R. (1983) The conodont animal. *Lethaia*, **16**, 1-14.
- Caut S., Angulo E., Courchamp F. (2009) Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J. Applied Ecology*, **46**(2), 443-453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>
- Chernykh V.V., Silantiev V.V. (2004) Conodonts of the Kazanian Stage of the Middle Volga region and the problem of substantiation of the upper boundary of the Zapadnouralian Series of the Permian. *Structure and status of the East European stratigraphic scale of the Permian system, improvement of the stage division of the upper section of the Permian system of the General stratigraphic scale. Reports of the All-Russian conference. Kazan', KGU*, 83-86. (In Russ.)
- Du Y., Onoue T., Tomimatsu Y., Wu Q., Rigo M. (2023) Lower Jurassic conodonts from the Inuyama area of Japan: Implications for conodont extinction. *Front. Ecol. Evol.*, **11**, 1135789. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1135789>
- Foster G., Royer D., Lunt D. (2017) Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications*, **8**, 14845. <https://doi.org/10.1038/ncomms14845>
- Joachimski M.M., Buggisch W. (2002) Conodont apatite  $\delta^{18}\text{O}$  signatures indicate climate cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology*, **30**(8), 711-714.

- King A.L., Jenkins B.D., Wallace J.R., Liu Y., Wikfors G.H., Milke L.M., Meseck S.L. (2015) Effects of CO<sub>2</sub> on growth rate, C:N:P, and fatty acid composition of seven marine phytoplankton species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **537**, 59-69. <https://doi.org/10.3354/meps11458>
- Kotlyar G.V., Kossovaya O.L., Zhuravlev A.V. (2004) Inter-regional correlation of the main event boundaries in the Permian system. *Tikhookean. Geolog.*, **23**(4), 25-42. (In Russ.)
- Kotlyar G.V., Shishlov S.B., Zhuravlev A.V., Kossovaya O.L. (2007). Sections of the Kazanian Stage in the Nemda River basin (Volga-Vyatka region). Upper Paleozoic of Russia: Stratigraphy and paleogeography. Proc. of the All-Russian Conf. Kazan', KGU, 162-170. (In Russ.)
- Kuleshov V.N., Sedaeva K.M. (2009) Geochemistry of isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$ ) and depositional environment of the upper Kazanian carbonate sediments in the Volga-Vyatka interfluve. *Lithol. Miner. Resour.*, (44), 465-481 (translated from *Litologiya i Polez. Iskopaemye*, (5), 508-526). <https://doi.org/10.1134/S0024490209050058>
- Kürschner W., Becker R.T., Buhl D., Veizer J. (1992) Strontium isotopes in conodonts: Devonian–Carboniferous transition, the northern Rhenish Slate Mountains, Germany. *Ann. Soc. géol. Belg.*, **115**(2), 595-621.
- Luz B., Kolodny Y., Kovach J. (1984) Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, III. Conodonts. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **69**(2), 255-262. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(84\)90185-7](https://doi.org/10.1016/0012-821X(84)90185-7)
- 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*, 17th–20th December 2004, University of Lille, Abstracts, 126-127.
- Nurgalieva N.G., Silantiev V.V., Fakhrutdinov E.I., Gareev B.I., Batalin G.A. (2016) The lower Kazanian rocks as shallow marine facies (South-Eastern Tatarstan) on geochemistry data. *ARPJ. Eng. Appl. Sci.*, **11**(23), 13462-13471.
- Over D.J., Grossman E.L. (1992) Carbon isotope analysis of conodont organic material – procedure and preliminary results. *Geol. Soc. Amer., Abstracts with Programs*, (24), A214.
- Popp B.N., Hanson K.L., Dore J.E., Bidigare R.R., Laws E.A., Wakeham S.G. (1999) Controls on the Carbon Isotopic Composition of Phytoplankton. *Reconstructing Ocean History* (Ed. by F. Abrantes, A.C. Mix). Boston, MA, Springer, 381-398. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4197-4\\_21](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4197-4_21)
- Roche R.C., Heenan A., Taylor B.M., Schwarz J.N., Fox M.D., Southworth L.K., Williams G.J., Turner J.R. (2022) Linking variation in planktonic primary production to coral reef fish growth and condition. *Royal Soc. Open Sci.*, **9**(8), 201012. <https://doi.org/10.1098/rsos.201012>
- Scotese C.R. (2016) PALEOMAP PaleoAtlas for GPlates and the PaleoDataPlotter program. *Geol. Soc. Amer., Abstracts with Programs*, **48**(5), 24-11. <https://doi.org/10.1130/abs/2016NC-275387>
- Terrill D.F., Jarochowska E., Henderson C.M., Shirley B., Bremer O. (2022) Sr/Ca and Ba/Ca ratios support trophic partitioning within a Silurian conodont community from Gotland, Sweden. *Paleobiology*, **48**(4), 601-621. <https://doi.org/10.1017/pab.2022.9>
- Wei H., Geng Z., Zhang X. (2020) Guadalupian (Middle Permian)  $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$  changes in the Lower Yangtze, South China. *Acta Geochim.*, **39**, 988-1001. <https://doi.org/10.1007/s11631-020-00417-3>
- Zhuravlev A.V. (2005) Conodont associations of the Nemda Formation (Kazanian Stage, Volga-Vyatka region). *Region. Geologiya i Metallogeniya*, (23), 69-73. (In Russ.)
- Zhuravlev A.V. (2020) Trophic position of some Late Devonian–Carboniferous (Mississippian) conodonts revealed on carbon organic matter isotope signatures: A case study of the East European basin. *Geodiversitas*, **42**(24), 443-453. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas-2020v42a24>
- Zhuravlev A.V. (2022) Numerical modelling of primary bioproductivity of the Palaeozoic pelagic ecosystems. *Vestn. geonauk*, (8), 37-42. <https://doi.org/10.19110/geov.2022.8.4> (In Russ.)
- Zhuravlev A.V. (2023) Carbon isotope study of conodont elements: Applications and limitations. *Marine Micropaleontology*, **178**, 102200. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2022.102200>
- Zhuravlev A.V. (2023) Carbon isotopic composition of the Early Famennian conodonts and host carbonates of the Izma Formation (South Timan). *Neftegazovaya Geologiya. Teoriya i Praktika*, **18**(3), [https://doi.org/10.17353/2070-5379/35\\_2023](https://doi.org/10.17353/2070-5379/35_2023) (In Russ.)
- Zhuravlev A.V., Kotlyar G.V., Shishlov S.B. (2006) Paleobiogeographical and biostratigraphical analysis of the Kazanian (Middle Permian) conodonts of the east Russian Platform – preliminary results. *Permophiles*. (48), 15-20.
- Zhuravlev A.V., Erofeevsky A.V., Gruzdev D.A., Plotitsyn A.N. (2023) Carbon and oxygen isotopic composition of the lower part of the Tchaika Reef (Moscovian, NW Pai-Khoi). *Kazan Golovkinsky Meeting*, **47**. <http://doi.org/10.13140/RG.2.2.20618.03529>