

Трофическая структура и особенности палеоценозов в средне-верхнекаменноугольных скелетных холмах на р. Щугер (Северный Урал)

Н. А. Матвеева¹, Р. М. Иванова²

¹Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, 167982, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 54,
e-mails: nakaneva@geo.komisc.ru; natka110733@rambler.ru

²Институт геологии и геохимии УрО РАН, 620110, г. Екатеринбург, ул. Акад. Вонсовского, 15,
e-mails: ivanovarm@igg.uran.ru; geoivanur@mail.ru

Поступила в редакцию 29.04.2021 г., принята к печати 29.06.2021 г.

Объект исследования. Органогенные постройки типа скелетных холмов московско-касимовского возраста из разреза Верхние ворота на р. Щугер (Северный Урал). *Материалы и методы.* Проведен литолого-палеоэкологический анализ биогермных известняков в шлифах (60 шт.) и пришлифовках (10 шт.), отобранных в естественных выходах обн. 39 на р. Щугер мощностью 89 м. *Результаты.* Анализ трофических структур показал, что средне-верхнекаменноугольные скелетные холмы в течении трех стадий развития имели трехуровневую пищевую цепь. Поставщиками ОБ были цианобактерии, кальцимикробы и зеленые водоросли. Дальнейшими их потребителями были мшанки, брахиоподы, фузулиниды, мелкие фораминиферы и бактерии. Всеядные и хищники отсутствуют. Выяснено, что на стадии стабилизации в большинстве распространены гетеротрофы, а на стадии колонизации – автотрофы. В отличие от московского холма палеоценозы касимовского скелетного холма имеют более обширный состав и каждую стадию представляют два типа палеоценозов. *Выводы.* Установлено, что основными внешними факторами, которые контролировали развитие биоценоза, являлись гидродинамический режим и колебание уровня моря. Важным внутренним фактором было развитие биоиндуцированного цемента на скелетах организмов, что способствовало формированию твердых каркасов построек. Другим внутренним фактором выступало широкое распространение зеленых анхикодиевых водорослей, вызвавшее снижение биоразнообразия других групп организмов. Полученные данные позволяют говорить о том, что на данной территории в средне-позднекаменноугольное время существовал мелководный морской бассейн с хорошей аэрацией и низкой активностью гидродинамического режима. Уменьшение площади бассейна в позднем карбоне отразилось не только на сокращении таксонов водорослей, но и на биоразнообразии экосистемы.

Ключевые слова: скелетный холм, трофическая структура, палеоценоз, водоросли, средний и верхний карбон, р. Щугер, Северный Урал

Trophic structures and the specifics of paleocoenosis of the Middle-Upper Carboniferous skeletal mounds on the Shchuger River (Northern Urals)

Natalya A. Matveeva, Rimma M. Ivanova

N.P. Yushkin Institute of Geology Komi Scientific Center UB RAS, 54 Pervomaiskaya st., Syktyvkar 167982, Russia,
e-mails: nakaneva@geo.komisc.ru; natka110733@rambler.ru

A.N. Zavaritsky Institute of Geology and Geochemistry UB RAS, 15 Akad. Vonsovsky st., Ekaterinburg 620110, Russia,
e-mails: ivanovarm@igg.uran.ru; geoivanur@mail.ru

Received 29.04.2021, accepted 29.06.2021

Research subject. Organogenic structures such as the Moscowian-Kasimovian skeletal mounds from the Verkhnie vorota section on the Shchuger River (Northern Urals). *Materials and methods.* The lithological-paleoecological analysis of biohermal limestones and the determination of their fauna in thin sections (60 samples) and polished slabs (10 samples) taken in outcrops 39 on the Shchuger River, 89 m thick. *Results.* It is revealed that the Middle-Upper Carboniferous skeletal mounds were characterized by a three-level food chain at three stages of their development. Cyanobacteria, calcimicrobes and green algae were the suppliers of organic matter. Their further consumers were bryozoans, brachiopods, fusulinids,

Для цитирования: Матвеева Н.А., Иванова Р.М. (2021) Трофическая структура и особенности палеоценозов в средне-верхнекаменноугольных скелетных холмах на р. Щугер (Северный Урал). *Литосфера*, 21(5), 609-624. <https://doi.org/10.24930/1681-9004-2021-21-5-609-624>

For citation: Matveeva N.A., Ivanova R.M. (2021) Trophic structures and the specifics of paleocoenosis of the Middle-Upper Carboniferous skeletal mounds on the Shchuger River (Northern Urals). *Lithosphere (Russia)*, 21(5), 609-624. (In Russ.) <https://doi.org/10.24930/1681-9004-2021-21-5-609-624>

small foraminifera and bacteria. Omnivores and predators were absent. It is found that, heterotrophs were the most common organisms at the stabilization stage, while autotrophs were typical of the colonization stage. The paleocenoses of the Kasimovian skeletal mound had a more extensive composition. Here, each developmental stage was represented by two types of paleocenosis, compared to the Moscovian mound. *Conclusions.* It is found that the main external abiotic factors that controlled the development of the biocenosis in the sites under study were the hydrodynamic regime and sea level fluctuations. An important internal factor was the development of bio-induced cement on the skeletons of organisms, which contributed to the formation of solid frameworks of buildings. Another internal factor was the widespread occurrence of Anchicodiaceae algae, which caused a decrease in the biodiversity of other groups of organisms. The data obtained allowed us to conclude that a shallow sea basin with a good aeration and low hydrodynamic regime existed in this area in the Middle-Late Carboniferous. A decrease in the basin area in the Late Carboniferous was manifested by a reduction in not only algal taxa, but also the biodiversity of the entire ecosystem.

Keywords: *skeletal mounds, trophic structures, paleobiocenosis, algae, Carboniferous, Shchuger River, Northern Urals*

Acknowledgements

The authors express their gratitude to Dr. A.I. Antoshkina and Ph. D. E.S. Ponomarenko for their recommendations concerning this research, as well as to the reviewer for their constructive comments that helped us improve the article.

ВВЕДЕНИЕ

Средне-верхнекаменноугольные отложения широко распространены на западном склоне Урала. Одним из наиболее полных разрезов является разрез Верхние ворота, располагающийся в среднем течении р. Щугер. Впервые выходы органогенных известняков карбона на р. Щугер отметил Э. Гофман в 1847 г. (Добролюбова, Сошкина, 1935). Затем они изучались Т.А. Добролюбовой и Е.Д. Сошкиной (1935), И.С. Муравьевым (1968, 1972), В.А. Чермных (1976), Б.И. Чувашовым с коллегами (1999) и А.И. Антошкиной (2003). В их работах приведены данные по палеонтологии, стратиграфии, литологии, рассматриваются возраст отложений и условия их формирования.

Позднее в результате полевого исследования в 2008 г. получены новые данные по строению и условиям образования этих отложений (Сандула, Канева, 2009; Канева, 2010). Литолого-палеоэкологическое изучение позволило установить интервалы развития скелетных холмов. По определению N.P. James, P.A. Burque (1992), скелетные холмы – это спокойноводные постройки с характерной выраженной вертикальной зональностью, ограниченной базисом действия волн и отсутствием боковой зональности, сформированные в основном мягкотелыми сессильными организмами с ограниченными формами роста (водорослями, мшанками, кораллами и др.). Также определено положение границы между московским и касимовским ярусами (Матвеева и др., 2019). Установлен новый комплекс альгофлоры (Матвеева, Иванова, 2020). Проведены предварительные изотопно-геохимические исследования (Матвеева, Сандула, 2020). Несмотря на хорошую изученность скелетных холмов, трофические структуры не были изучены, а они имеют важное значение для реконструкции сообществ и их пищевых цепочек.

В данной работе впервые приведен анализ палеобиоценозов средне-верхнекаменноугольных

скелетных холмов, а также установлены поставщики первичной продукции (органического вещества) и дальнейшие их потребители в цепи питания.

ОБЪЕКТ И МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Разрез Верхние ворота на р. Щугер располагается на территории национального парка “Югыд-ва” в 73 км от устья и в 18 км выше устья р. Бол. Паток (рис. 1а). Выходы каменноугольных рифогенных отложений изучены на правом берегу реки (обн. 39, рис. 1б), где руч. Велдор-Кыртаель пересекает обнажение и создает перерыв в разрезе подольского горизонта среднего карбона, равный 8 м (Юдин, 1983). Стратиграфически ниже перерыва выходят светло-серые известняки массивного сложения мощностью 10 м (Юдин, 1983). Отложения общей мощностью 89 м, представленные после перерыва, являются объектом данного изучения (рис. 1в).

Материалом для статьи послужили шлифы (60 шт.) и пришлифовки (10 шт.) средне-верхнекаменноугольных органогенных построек.

В тектоническом отношении разрез приурочен к *Большесынинской впадине* Предуральского краевого прогиба (см. рис. 1а). В районе Верхних ворот Велдор-Кыртинский клипп был установлен как аллохтонная синклиналь (Юдин, 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Состав палеоценоза

Изучение литологического состава органогенных построек показало, что в строении участвуют пять групп известняков: биоцементолиты, биокластовые, микробные, пелитоморфные и обломочные (рис. 2) (Сандула, Канева, 2009). Основываясь на результатах литолого-палеоэкологического изучения, в интервале развития скелетных холмов в составе пород можно выделить следующие компо-

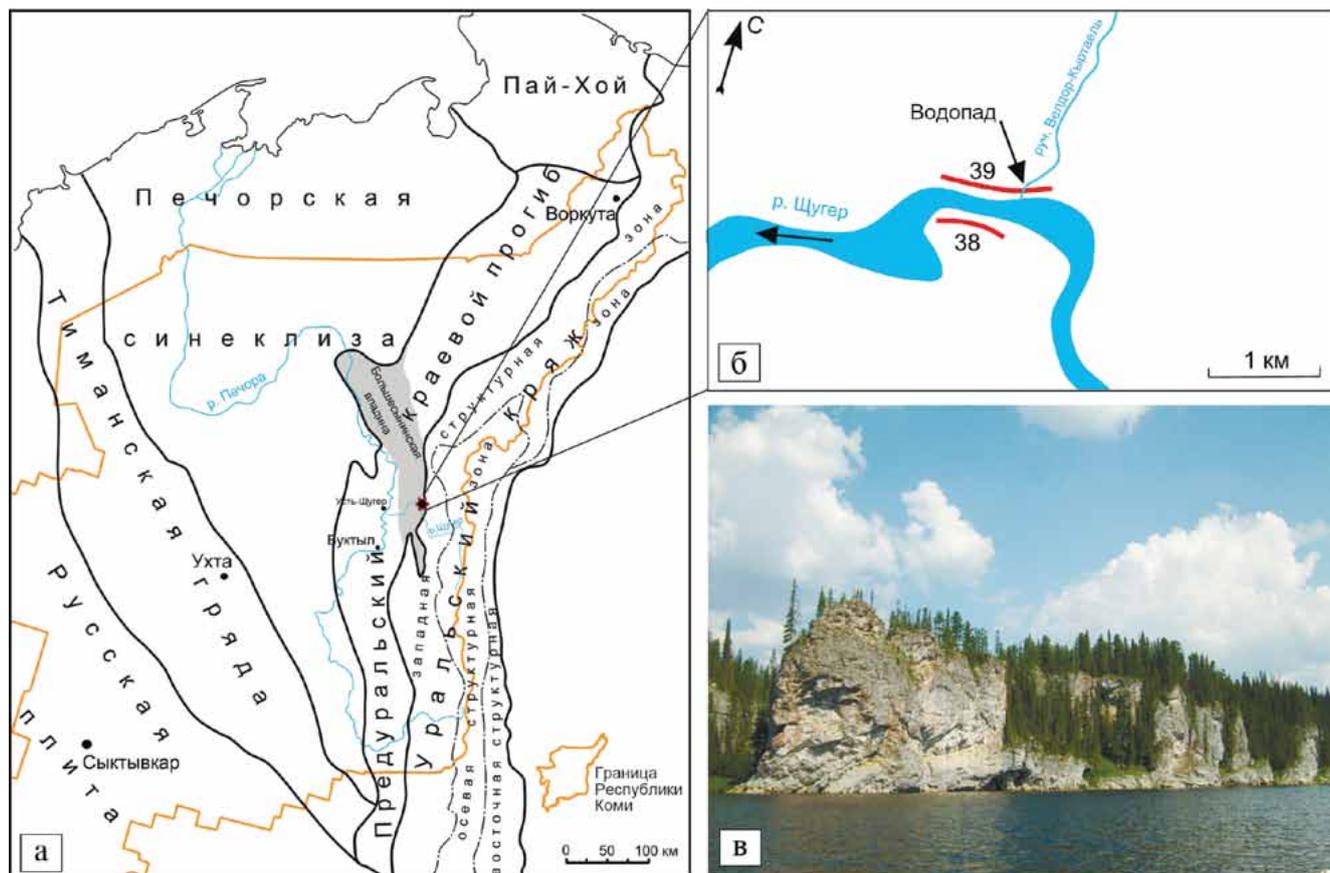


Рис. 1. Местонахождение разреза Верхние ворота на р. Щугер.

а – схема тектонического районирования Тимано-Североуральского региона (Юдин, 1994, с упрощениями); б – место расположения исследуемого разреза (Геологическое наследие..., 2008); в – вид на верхнюю часть обн. 39, расположенную выше устья руч. Велдор-Кыртаель.

Fig. 1. Location of the Verkhnie Vorota section on the Shchuger River.

а – a scheme of tectonic zoning of the Timan-Northern Ural region (Yudin, 1994, with simplifications); б – a location of the staded section (Geological heritage..., 2008); в – a view of the upper part of the 39 outcrop, located above the mouth of the Veldor-Kyrtael' Brook.

ненты трофической структуры: водоросли, цианобактерии, кальцимикробы, мшанки, фузулины, мелкие фораминиферы, брахиоподы, криноидеи и бактерии. Их распределение по постройкам показано на рис. 3.

Известно, что организмы по способу питания делятся на авто- и гетеротрофы. Автотрофы преобразуют неорганическое вещество в органическое с помощью солнечной (фотосинтез) или химической (хемосинтез) энергии, являясь, таким образом, производителями первичной продукции – продуцентами экосистемы. Гетеротрофы для своего питания используют готовое органическое вещество, создаваемое автотрофами, а также продукты их жизнедеятельности. В зависимости от источника питания они делятся на консументов (фаготрофы) и редуцентов (сапротрофы). Последние разлагают органическое вещество до неорганическо-

го. Тем самым они возвращают в среду углекислый газ, воду и минеральные соединения и формируют субстрат для деятельности продуцентов (Одум, 1986, т. 1).

В изученных средне-верхнекаменноугольных скелетных холмах водоросли, цианобактерии, кальцимикробы были главными производителями первичной продукции (продуцентами) биоценоза.

Среди **водорослей** преобладают остатки анхикодиевых: *Ivanovia tenuissima* Khvorova, *Eugonophyllum konishi* Kulik и *Anchicodium gracile* Johnson (табл. I, фиг. 3) (Матвеева, Иванова, 2020, см. рис. 2). Они являлись пороодообразующими на интервалах развития биоцементолитов верхнемосковского яруса (слои 6–7) и нижней части касимовского яруса (слои 14–22). Единичными экземплярами представлены зеленые дазикладовые *Gyroporella* sp. (см. табл. I, фиг. 3), *Clavaporella* sp.

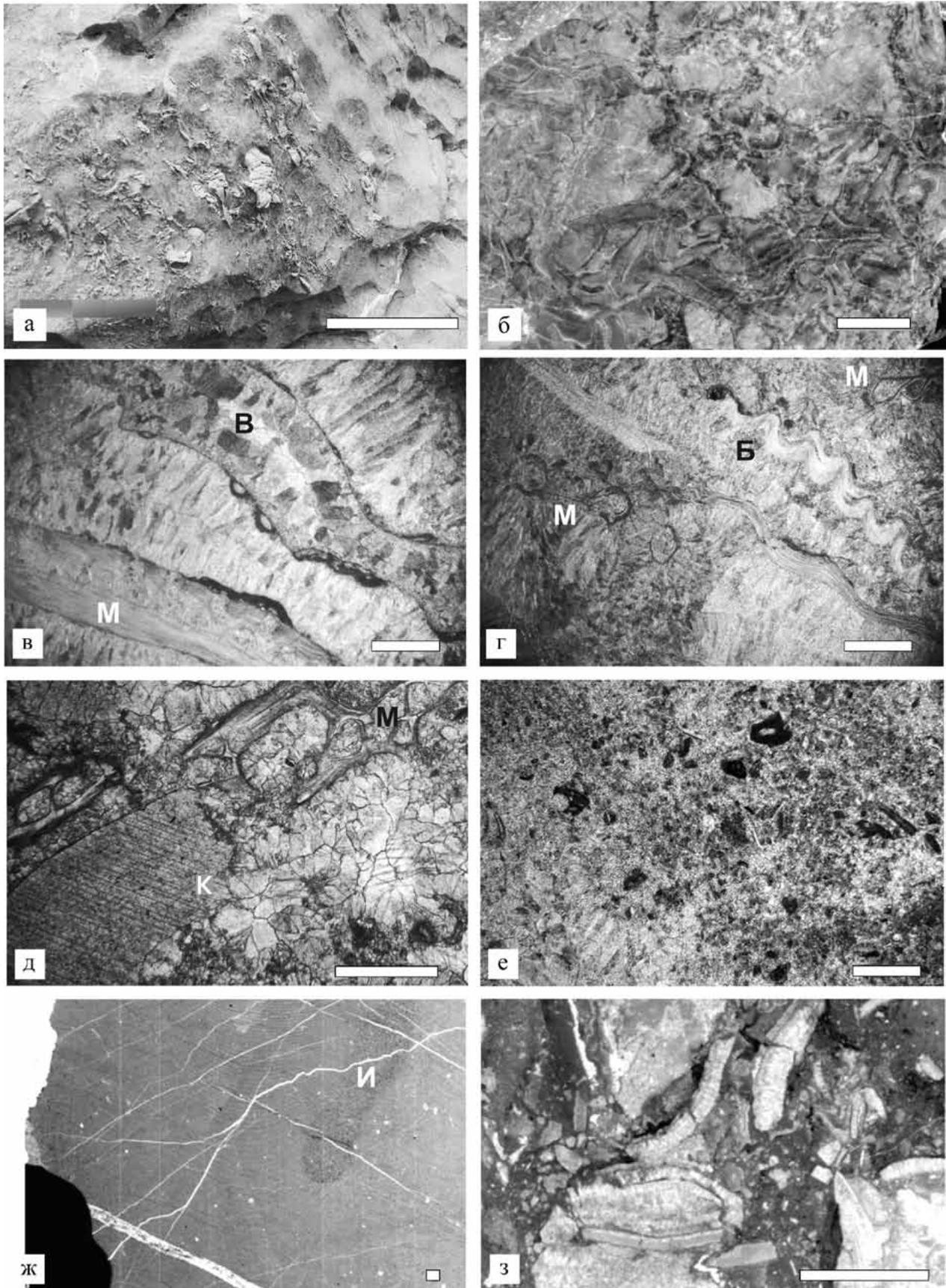


Рис. 2. Типы пород средне-верхнекаменноугольных отложений в разрезе Верхние ворота на р. Щугер.

а–г – биоцементолиты: а – характер биоцементолитов в верхнемосковском скелетном холме, вид в обнажении; б – “червячковая” крустификационная структура биоцементолитов касимовского скелетного холма, шлифовка обр. 39/23; в – водорослево(В)-мшанковые(М) биоцементолиты, обр. 8Щ 39/30; г – брахиоподово(Б)-мшанковые(М) биоцементолиты, обр. 8Щ 39/38. д – известняки биокластовые мшанково(М)-криноидные(К), обр. 8Щ 39/1; е – известняки микробные комковато-сгустковые, обр. 8Щ 39/8; ж – известняки пелитоморфные с ходами илоедов (И), обр. 8Щ 39/45; з – известняки биолитокластовые, обр. 8Щ 39/40. Масштаб: а – 5.0 см, б – 1.0 см, в–ж – 0.5 мм, з – 0.5 см.

Fig. 2. Rock types of Middle-Upper Carboniferous deposits in the section Verkhnie Vorota on the Shchuger River.

а–г – biocementstone: а – the nature biocementolites in the Upper Moscowian skeletal mounds, outcrop view; б – “worm” crustification structures of biocementolites of the Kasimov skeletal mounds, polished section sample 39/23; в – algal(B)-bryozoan(M) biocementstone, sample 8Щ 39/30; г – brachiopod(B)-bryozoan(M) biocementstone, sample 8Щ 39/38. д – bioclastic bryozoans(M)-crinoid(K) limestones, sample 8Щ 39/1; е – microbial lumpy-clotted limestones, sample 8Щ 39/8; ж – lime mudstones with silt burrows (И), sample 8Щ 39/45; з – biolithoclastic limestones, sample 8Щ 39/40. Scale: а – 5.0 cm, б – 1.0 cm, в–ж – 0.5 mm, з – 0.5 cm.

(см. табл. I, фиг. 4), *Pseudoepimastopora* cf. *likana* (Kochansky et Herak) (см. табл. I, фиг. 5), *Asphaltinella* cf. *horowitzi* Mamet et Roux (см. табл. I, фиг. 6), *Neoanchicodium* sp. и красные *Ungdarella uralica* Maslov (см. табл. I, фиг. 13), *Komia* sp. (см. табл. I, фиг. 14), *Eflügelia johnsoni* (Flügel) (см. табл. I, фиг. 15).

Цианобактерии представлены многочисленными *Tubiphytes* sp. (см. табл. I, фиг. 2) и единственным кустиком *Bevocastria* sp. (см. табл. I, фиг. 1). Систематическое положение *Tubiphytes* до сих пор остается спорным, но в данной статье авторы придерживаются классификации, указанной в работе (Иванова, 2013), в которой род *Tubiphytes* Maslov, 1956 отнесен к отделу цианобактерий. Они либо встречаются в виде отдельных желвачков, либо покрывают (нарастают) поверхность органических остатков. При обрастании тубифитесами талломов зеленых водорослей наблюдается лучшая сохранность внутренней структуры слоевищ. Также выявлена закономерность: чем больше количество тубифитесовых остатков, тем более интенсивно проявлены процессы крустификации. Они широко развиты в исследуемых породах по разрезу, за исключением маломощных интервалов развития пелитоморфных, криноидных и биолитокластовых известняков.

В результате связывания **кальцимикробами** карбонатного ила из придонных вод могли образовываться комки и сгустки (см. рис. 2е) (Flügel, 2004). Под кальцимикробами понимаются кальцитизированные микробные остатки, которые не сохранили морфологически выраженных четких форм. Они выступают в роли основных структурных элементов в комковато-сгустковых микробных известняках, подстилающих и перекрывающих толщи биоцементолитов.

К гетеротрофам-консументам относятся организмы-фильтраторы: фузулиниды, мелкие фораминиферы, брахиоподы и мшанки.

Фузулиниды являются пороодообразующими компонентами в биокластовых известняках, которые служили основанием для построек, а также в кровле разреза. Анализ распределения фораминифер

по разрезу был опубликован ранее (Матвеева и др., 2019, см. рис. 2) (табл. II, фиг. 10–14).

Мелкие **фораминиферы** родов *Eoliasiodiscus donbassicu* Reitl., *Pseudoglomospira elegans* (Lip.), *Pseudoglomospira* sp., *Ammovertella* cf. *flexuosa* Malakh., *Ammovertella* sp., *Tolypammina* cf. *pseudospiralis* Malakh., *Palaeonubecularia* sp., *Globivalvulina* sp. (см. табл. II, фиг. 1–9) (определения Р.М. Ивановой) встречаются как в биогермных известняках, так и в подстилающих и перекрывающих их отложениях. Являясь прикрепленными фораминиферами, они в основном селились на колониях мшанок, что позволяло им быть устойчивым к придонным течениям и действию волн во время приливов и отливов (Сухов, 2006).

Мшанки в верхнемосковском скелетном холме представлены единичными экземплярами (см. рис. 2в–д). В касимовское время они уже становятся пороодообразующими.

Единичные фрагменты раковин **брахиопод** (см. рис. 2г) встречены только в подстилающих и перекрывающих биогермную часть касимовской постройки толщах.

Криноиды в виде члеников и их фрагментов установлены в известняках из основания построек (см. рис. 2д). Также отмечается их присутствие в биокластовых известняках, слагающих подошву и кровлю разреза, в известняках, перекрывающих синседиментационные трещины в первом скелетном холме, и в заполнителях неглубоких трещин в толще биоцементолитов второго скелетного холма (Канева, 2010).

Бактерии являются анаэробными гетеротрофами-редуцентами, которые получают энергию при разложении ОВ в процессах сульфатредукции (Заварзин, 2002). Они ответственны за аммонификацию, денитрификацию, сульфатредукцию, анаэробную сульфатредукцию и процессы метаногенеза, которые могут приводить к концентрации HCO_3^- и возрастанию щелочности, способствуя осаждению CaCO_3 в форме микрита (Klotze, Krumbein, 2000; Flügel, 2004). Экспериментами в лабораториях было доказано, что сульфатредуцирующие бактерии играют важную роль в осаждении карбоната

1 – филлоидные водоросли, 2 – микробные скопления, 3 – тубифитесы, 4 – криноидеи, 5 – мшанки, 6 – фузулиниды, 7 – брахиоподы, 8 – кораллы, 9 – мелкие фораминиферы, 10 – неопределимый биокластовый материал, 11 – био пленки, 12 – трещины извилистой формы, 13 – трещины линзовидной формы, 14 – литокласты, 15 – изученные скелетные холмы.

Fig. 3. The section of the Middle-Upper Carboniferous deposits Verkhnie Vorota in the 39 outcrop on the Shchuger River and distribution of paleocoenoses in it.

1 – phylloid algae, 2 – microbial accumulations, 3 – tubiphytes, 4 – crinoids, 5 – bryozoans, 6 – fusulinids, 7 – brachiopods, 8 – corals, 9 – small foraminiferas, 10 – indeterminate bioclasts, 11 – fossilized biofilms, 12, 13 – synsedimentation cracks (ravines) with thin horizontal layering of penetrating sinuous (12) and lenticular (13) shapes, 14 – lithoclasts, 15 – skeletal mounds studied.

кальция в форме микрита за счет увеличения щелочности в процессе окисления ОВ и могут служить центрами зародышеобразования для растущего минерала (Chafetz, Buszynski, 1992; Knorre, Krumbein, 2000; Visscher et al., 2000; Dupraz et al., 2009; Lin et al., 2018; и др.). Микроскопически в известняках можно наблюдать следы деятельности бактерий в виде микритовой оболочки вокруг органических остатков, преимущественно пластинок анхикодиевых водорослей. Микроорганизмы, которые могут существовать в виде био пленки (Nikolaev, Plakunov, 2007), поселялись вокруг организмов после их смерти и разрушали отмершие мягкие остатки, превращая их в неорганическое и простейшее органическое вещество. В дальнейшем по нему развивался биоиндуцированный синседиментационный крустификационный цемент (Антошкина, Пономаренко, 2014).

Главным свойством всех экосистем является способность к развитию. Смена экологических сукцессий, или стадий развития, идет от начальных нестабильных состояний к более стабильным. Внешне сукцессия выражается в последовательной смене групп организмов. Создание рифостроителями каркаса, в котором они сохраняются в прижизненном положении, позволяет выявить распределение видов рифостроящих и сопутствующих организмов на разных временных уровнях, или стадиях сукцессии.

Анализ распределения выявленных органических остатков дал возможность выделить разнообразные палеоценотические структуры, соответствующие стадиям экологической сукцессии (ЭС) скелетных холмов (СХ). В каждом скелетном холме определены три стадии экологической сукцессии: стабилизация, колонизация и деструкция (Сандула, Канева, 2009) (см. рис. 3). Первые две стадии являются пионерными и образованы мелкими, одиночными, быстро растущими видами с высокими скоростями заполнения (James, Bourque, 1992). Первая стадия – стабилизации – представляет собой скопление известкового скелетного песка с формированием твердого фундамента будущей постройки. На этой стадии поверхность заселяется животными и/или растениями, способными связывать и закреплять субстрат. На следующей стадии – колонизации – на подготовленном субстрате поселяются рифофильные организмы массив-

ных, ветвящихся или пластинчатых форм. Третья стадия не относится к типовым стадиям экологической сукцессии, но служит характерным элементом верхнепалеозойских органических построек на севере Урала и отражает прекращение развития сообщества (Пономаренко, 2008). Также ранее установлена следующая закономерность: каждой группе пород соответствуют конкретные палеоценозы (Канева, 2010). Так, в составе биоценолитов основными структурными компонентами выступают зеленые филлоидные водоросли в ассоциации с колониями тубифитесов, мшанок и брахиопод. В биокластовых известняках встречаются фрагменты створок брахиопод, обрывки мшанок и членики криноидей, а в микробных известняках можно наблюдать совместное нахождение фузулинид и микробных образований.

Трофическая структура

Каждое сообщество организмов в экосистеме приобретает трофическую структуру, которая отражает пищевые взаимоотношения между организмами и их окружающей средой (Соопер, 1988). Рассмотрим строение трофической структуры по стадиям развития построек (см. рис. 3, 4).

Стадию стабилизации характеризуют микробно-фузулинидовые ассоциации, которые служили основанием для первого скелетного холма (мячковский горизонт московского яруса) среднего карбона. На этой стадии первый уровень *продуцентов* занимали тубифитесы и кальцимикробы. Производимое автотрофами ОВ потребляли *консументы-фильтраторы* второго трофического уровня. К ним отнесены многочисленные фузулиниды и редкие криноидеи. На третьем уровне редуцентами могли быть бактерии, которые посмертно образовывали био пленки вокруг скелетов, что создавало субстрат для твердых биологически индуцированных крустификационных корок. Такой специфический тип цемента широко развит в скелетных холмах на западном склоне Северного Урала (Пономаренко, 2015). По мнению Е.С. Пономаренко, био пленки играли роль редуцентов, поскольку быстрая цементация по био пленкам происходила после смерти организмов. Трофическая система на этой стадии характеризуется преимущественно гетеротрофами.

Таблица I
Table I

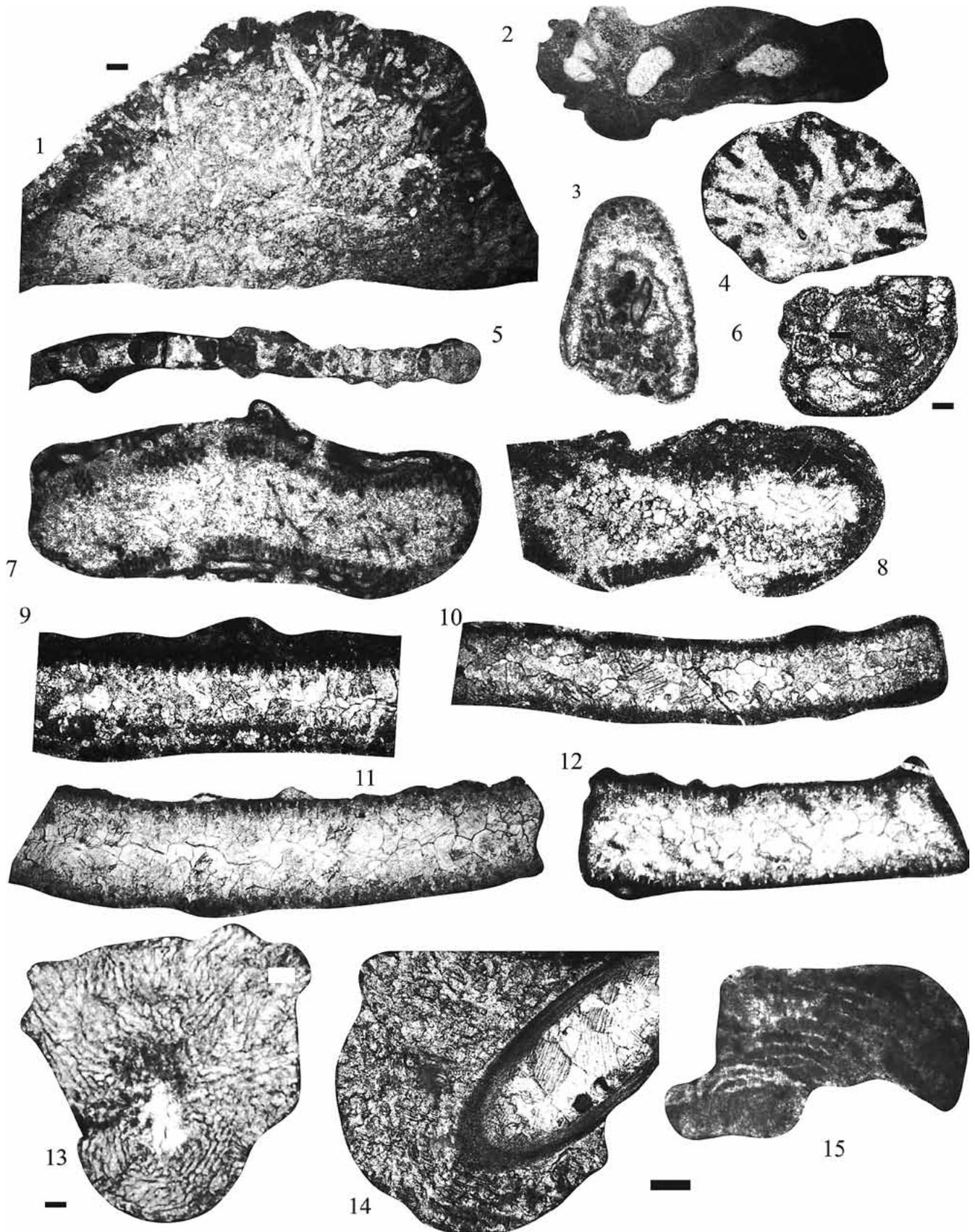


Таблица II
Table II

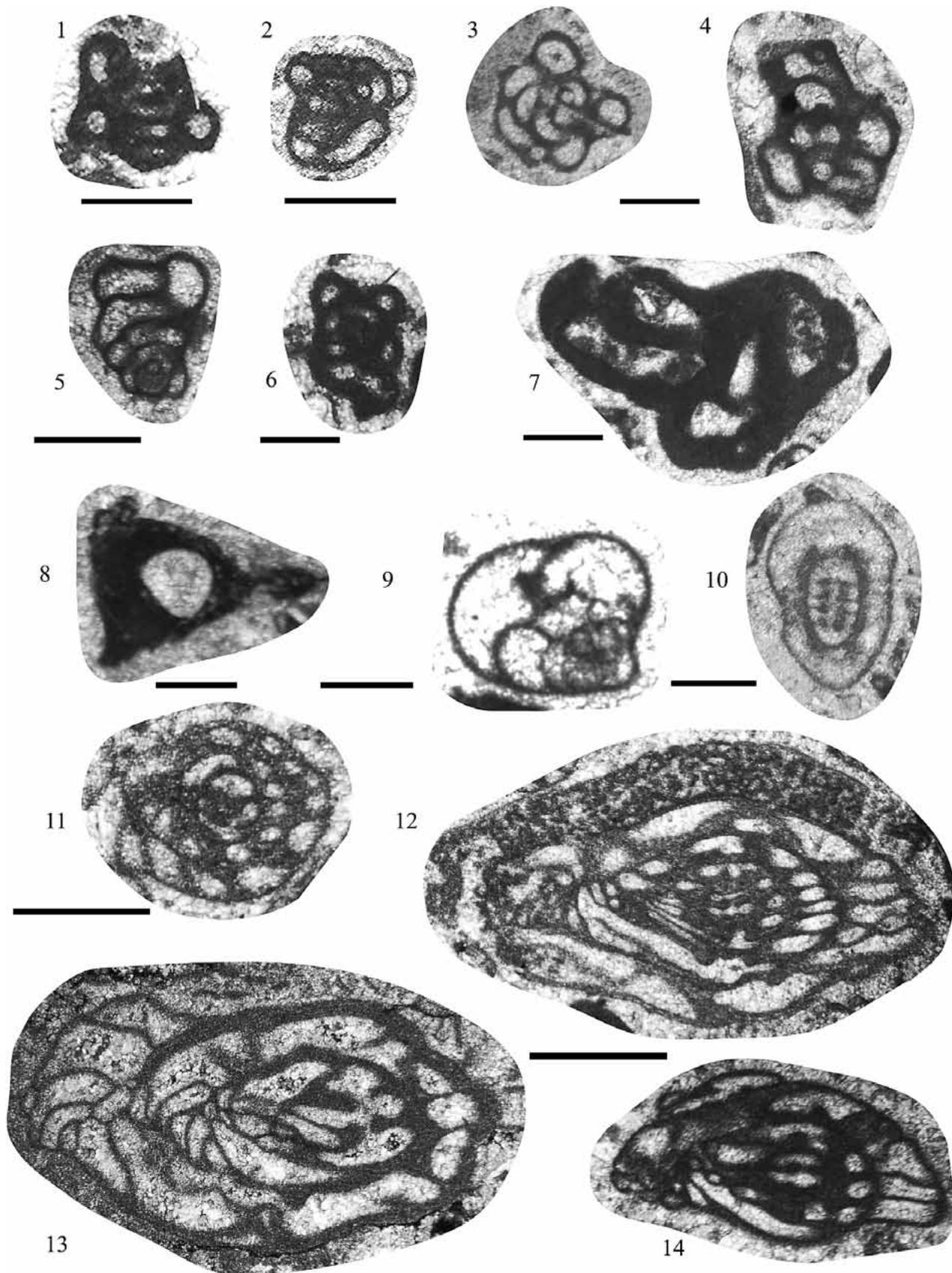


Таблица I. Водоросли и цианобактерии в средне-верхнекаменноугольных скелетных холмах на р. Щугер.

Масштабная линейка для фиг. 1–5, 7–13 равна 0.15 мм, для фиг. 6, 14, 15 – 0.08 мм.

Фиг. 1. *Bevocastria* sp., обр. 8Щ 39/23.

Фиг. 2. *Tubiphytes* sp., обр. 8Щ 39/6.

Фиг. 3. *Gyroporella* sp., обр. 8Щ 39/44.

Фиг. 4. *Clavaporella* sp., обр. 8Щ 39/23.

Фиг. 5. *Pseudoepimastopora* cf. *likana* (Kochansky et Herak), обр. 8Щ 39/34.

Фиг. 6. *Asphaltinella* cf. *horowitzi* Mamet et Roux, обр. 8Щ 39/6.

Фиг. 7, 8. *Eugonophyllum konishi* Kulik: 7 – обр. 8Щ 39/23, 8 – обр. 8Щ 39/6.

Фиг. 9, 10. *Anchicodium gracile* Johnson: 9 – обр. 8Щ 39/34, 10 – обр. 8Щ 39/29.

Фиг. 11, 12. *Ivanovia tenuissima* Khvorova: 11 – обр. 8Щ 39/26, 12 – обр. 8Щ 39/32.

Фиг. 13. *Ungdarella uralica* Maslov, обр. 8Щ 39/2.

Фиг. 14. *Komia* sp., обр. 8Щ 39/3.

Фиг. 15. *Eftügelia johnsoni* (Flügel), обр. 8Щ 39/23.

Table I. Algae and cyanobacteria in the middle-upper Carboniferous skeletal hills on the Shchuger River.

Scale line for Fig. 5–7, 7–13 – 0.15 mm, for Fig. 6, 14, 15 – 0.08 mm.

Таблица II. Фузулиниды и фораминиферы в средне-верхнекаменноугольных скелетных холмах на р. Щугер.

Масштабная линейка для фиг. 1–7, 9, 10 равна 0.25 мм, для фиг. 8, 11–14 – 0.5 мм.

Фиг. 1. *Pseudoglomospira elegans* (Lip.), обр. 8Щ 39/44.

Фиг. 2, 3. *Pseudoglomospira* sp., обр. 8Щ 39/19.

Фиг. 4, 5. *Ammovertella* sp., обр. 8Щ 39/19.

Фиг. 6. *Ammovertella* cf. *flexuosa* Malakh., обр. 8Щ 39/44.

Фиг. 7. *Tolypammina* cf. *pseudospiralis* Malakh., обр. 8Щ 39/19.

Фиг. 8. *Palaeonubecularia* sp., обр. 8Щ 39/7.

Фиг. 9. *Globivalvulina* sp., обр. 8Щ 39/44.

Фиг. 10. *Parastaffella* sp., обр. 8Щ 39/19.

Фиг. 11. *Eoschubertella polymorpha* (Saf.), обр. 8Щ 39/44.

Фиг. 12. *Pulchrella* ex gr. *Pulchra* (Raus. et Bel.), обр. 8Щ 39/44.

Фиг. 13. *Kanmeria* sp., обр. 8Щ 39/5.

Фиг. 14. *Fusulinella* ex gr. *schwagerinoides* Deprat., обр. 8Щ 39/7.

Table II. Fusulinids and foraminifera in the Middle-Upper Carboniferous skeletal mounds on the Shchuger River.

Scale line for Fig. 1–7, 9, 10 – 0.25 mm, for Fig. 8, 11–14 – 0.5 mm.

На **стадии колонизации** биотоп был заселен микробно-водорослевыми сообществами, характеризующимися преобладанием автотрофных организмов. Здесь развивается трехуровневая трофическая структура. Первый уровень *продуцентов* состоит из двух подуровней. Первый занимали тубифитесы и кальцимикробы, второй – зеленые водоросли *Eugonophyllum*. На втором уровне располагались *консументы* – мшанки и фузулиниды. Третий уровень *редуцентов* принадлежал бактериям. Стадия отличается от предыдущей незначительным уменьшением количества цианобактерий, кальцимикробов и появлением зеленых водорослей. Среди консументов-фильтраторов снижается количество фузулинид и появляются мшанки.

На **стадии деструкции** в результате вывода постройки в зону волнового воздействия происходит угасание ее развития. Она фиксируется появлением фрагментов организмов, крустифицированных раннедиагенетическим биологически индуцированным цементом. В составе танатоценоза встречаются *продуценты* первого подуровня – тубифитесы, кальцимикробы – и второго подуровня – неопределимые зеленые водоросли с незначительным развитием *консументов* второго уровня – фузулинид,

мелких фораминифер и мшанок. *Редуценты* третьего уровня представлены бактериями. На этой стадии трофическая структура постройки пополнилась консументами-фильтраторами – мелкими фораминиферами, увеличилось содержание кальцимикробов.

Рост следующей постройки начинается в касимовское время позднего карбона. На **стадии стабилизации** в формировании основания второго скелетного холма принимали участие микробно-фузулинидовые и мшанково-водорослево-микробные сообщества. Трофическая структура здесь трехуровневая. *Продуцентами* первого подуровня были тубифитесы и кальцимикробы, второго – зеленые водоросли, среди которых из-за их перекристаллизации удалось определить только единичные *Ivanovia* и *Eugonophyllum*. *Консументы* представлены фузулинидами, криноидеями, редкими брахиоподами и мшанками (второй уровень). *Редуцентами* третьего уровня по-прежнему были бактерии. Трофическая структура на этой стадии характеризуется преимущественно развитием гетеротрофных организмов.

На **стадии колонизации** водоросли вновь начинают преобладать. В нижней и верхней частях постройки отмечаются уже микробно-водорослевые

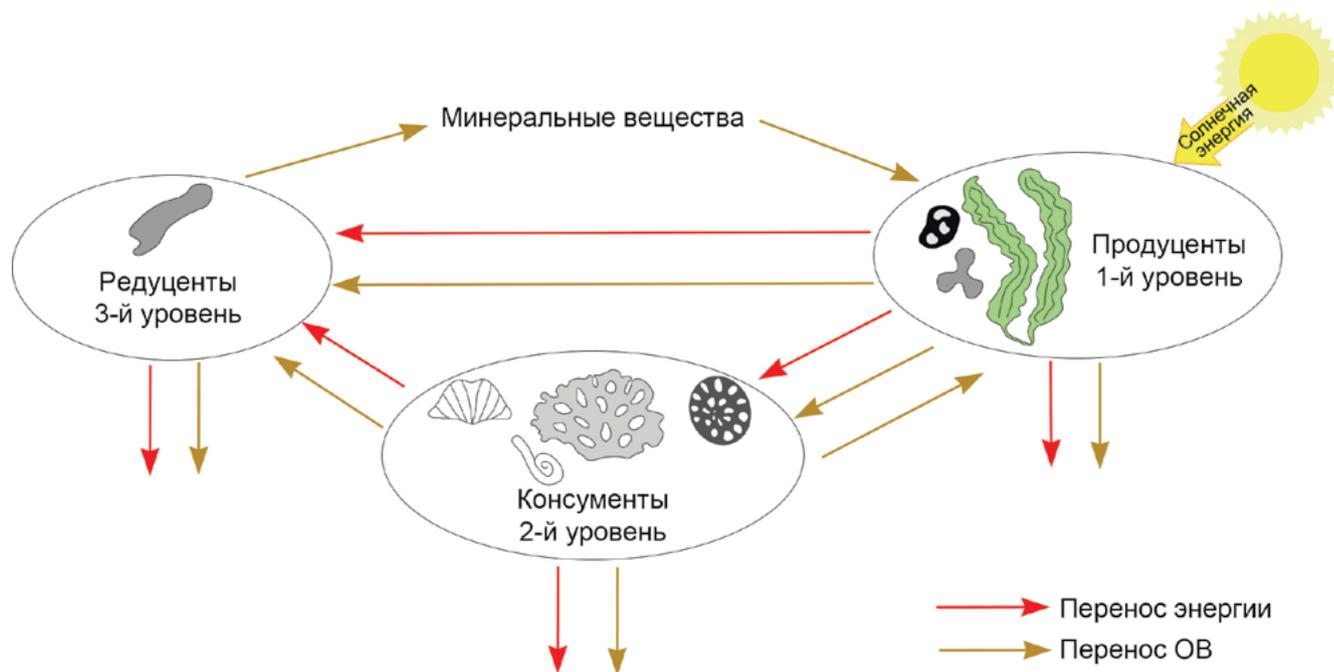


Рис. 4. Модель трофической структуры в средне-верхнекаменноугольных скелетных холмах, характерная для каждой стадии экологической сукцессии, из разреза Верхние ворота на р. Щугер.

Условные обозначения – см. рис. 3.

Fig. 4. A model of the trophic structure in the Middle-Upper Carboniferous skeletal mounds, characteristic of each stage of ecological succession, from the Verkhnie Vorota section on the Shchuger River.

Legend – see Fig. 2.

ассоциации, а в ее центральной части – мшанково-микробно-водорослевые. На этой стадии первый подуровень *продуцентов* занимали *Tubiphytes* и кальцимикробы, второй подуровень – зеленые филоидные водоросли *Ivanovia*, *Eugonophyllum*, *Anchicodium*. *Консументы* второго уровня имеют незначительное распространение и представлены фузулинидами, мелкими фораминиферами и мшанками. Бактерии являлись *редуцентами* третьего уровня. Трофическая система характеризуется преимуществом развитием автотрофных организмов и отличается от предыдущей появлением в составе биоценоза мелких фораминифер, исчезновением брахиопод, резким сокращением количества фузулинид и увеличением количества зеленых водорослей и мшанок.

Стадии деструкции соответствуют известняки с биокластовым материалом, крустифицированным синседиментационным цементом. *Продуцентами* первого уровня все также были тубифитесы и кальцимикробы (первый подуровень) и водоросли семейства *Dasycladaceae* (второй подуровень), *консументами* второго уровня – брахиоподы, мшанкии мелкие фораминиферы, а *редуцентами* третьего уровня – бактерии. В отличие от стадии колонизации здесь вновь появляются брахиоподы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В ходе анализа распределения палеоценозов по двум скелетным холмам выявлены следующие отличия. В касимовском скелетном холме каждую стадию представляют два вида палеоценозов в отличие от московского, где каждая стадия характеризуется только одним сообществом. Несмотря на то что микробно-фузулинидовые и микробно-водорослевые палеоценозы на стадии стабилизации и колонизации присутствуют в обеих постройках, касимовская постройка имеет немного другой состав консументов. На стадии стабилизации в касимовское время среди консументов возникают брахиоподы, а на стадии колонизации – мелкие фораминиферы. На стадии деструкции брахиоподы приобретают даже пороодообразующее значение. Заметную роль на стадии колонизации и деструкции начинают играть и мшанки.

Пищевые цепи в рассмотренных скелетных холмах близки по составу компонентов. Первый уровень занимали продуценты тубифитесы, кальцимикробы, зеленые филоидные водоросли. Второго уровня консументов-фильтраторов – мшанки, брахиоподы, фузулиниды и криноидеи. Редуцентами на третьем уровне являлись бактерии. Характер-

но отсутствие всеядных и хищников. В то же время стадии развития построек различаются как по составу организмов, так и по преобладающему способу питания. Так, на стадии стабилизации наиболее распространены гетеротрофы, на стадии колонизации – автотрофы.

Факторы, повлиявшие на развитие экосистемы

Все сообщества контролируются окружающей их средой (аллогенные процессы), но внутри сообществ также существуют сильные взаимодействия, которые приводят к внутреннему контролю (аутогенные процессы) (Одум, 1986, т. 2). Пионерные стадии сукцессии имеют более сильный аллогенный контроль, чем более поздние рифовые (Соорет, 1988). Рассмотрим эти процессы и условия.

Физико-химические (аллогенные). Известно, что современные коралловые водоросли являются теплолюбивыми и чувствительны к сильному движению воды (Маслов, 1973). Глубины, на которых они произрастают, зависят от прозрачности воды и обычно не превышают 50 м. Поэтому на обилие в разрезе Верхние ворота зеленых анхикоралловых водорослей могло благоприятно повлиять мелкое море с хорошей освещенностью дна и слабым движением воды. Такие неблагоприятные абиотические факторы для существования коралловых сообществ, как повышение активности гидродинамики, колебания уровня моря, приводили к разрушению построек (Канева, 2010). Эти условия также подтверждаются изотопно-геохимическими данными. Высокая биопродуктивность скелетных холмов зафиксирована в повышенных значениях $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ 4.2–5.4‰ (PDB) (Матвеева, Сандула, 2020). Легкий изотоп ^{12}C поглощается фитопланктоном (т. е. выводится из системы в органическое вещество организмов), и, как следствие, увеличивается содержание тяжелого ^{13}C в растворенном неорганическом углероде и, соответственно, фиксируется в карбонатах (Botz et al., 1988). Также причина утяжеления изотопного состава углерода, возможно, связана с образованием карбонатов в прибрежной зоне в условиях аридного и семиаридного климата (Perry, Magaritz, 1990), что может приводить к эвапоритизации и повышению солености вод в бассейне. Мелководные условия образования биогермных известняков, вероятно, отразились на низком содержании бария в большинстве проб (14.5 г/т) (Матвеева, Сандула, 2020). В двух пробах пелитоморфных известняков (на границе ярусов, а также из синседиментационной трещины, заполненной пелитоморфным материалом в толще биоцементолитов) выявлена повышенная концентрация бария в пределах 48–69 г/т, что может характеризовать их как более глубоководные карбонаты.

Биотические (аутогенные). Наиболее важным внутренним фактором, без которого не сформиро-

вался бы каркас построек, было развитие укрепляющих биопленок на sessильных организмах. Это обеспечивало благоприятную среду для образования и цементирования на них твердых кристификационных корок. Такая посмертная биологически индуцированная инкрустация скелетов способствовала образованию высокорельефных твердых каркасов (Антошкина, Пономаренко, 2014). Возможно, эта кристификационная цементация создала эффект “закрытой системы” и стала причиной повышенного содержания Sr в образцах – 640–910 г/т (Матвеева, Сандула, 2020).

Широкое распространение филлоидных водорослей сказалось на низком таксономическом разнообразии метазойных организмов. Ранее такая зависимость была отмечена в верхнекаменноугольно-нижнепермских скелетных холмах не только Урала (Пономаренко, 2010), но и других регионов мира. По одним данным (Уилсон, 1980; Toomey, 1980), водоросли занимали все жилое пространство морского дна и тем самым “заглушали” другие формы жизни. Другие исследователи (Samankassou, West, 2003; Zhang et al., 2007) связывали это с тем, что филлоидные могли выделять ядовитые вещества, которые ограничивали развитие других организмов в этой области (Hau, 1997; Paul, 1997). Согласно выводам (Maillet et al., 2020), в позднем пенсильвании, вероятно, биологическая конкуренция с сообществами известковых водорослей была основным фактором, сдерживающим развитие кораллов на мелководье. Более глубоководные условия, где конкуренция кораллов с филлоидными водорослями снижается, скорее всего, способствовали развитию коралловых сообществ, образующих, например, большой риф Бяньпин на юге Китая. Другой причиной низкого биоразнообразия метазойных организмов, возможно, является аноксия придонных вод вследствие разложения редуцентами органического вещества большого количества водорослей, существовавших в спокойноводных обстановках, и обильное потребление кислорода при дыхании в ночное время (Пономаренко, Иванова, 2013).

В результате сравнения изученных построек с аналогичными одновозрастными было установлено, что скелетные холмы в разрезе Верхние ворота отличаются обедненным таксономическим составом альгофлоры, представленной только зелеными анхикоралловыми водорослями. Тогда как в верхнекаменноугольно-пермских органических постройках на Северном (реки Илыч, Унья) (Пономаренко, 2015; Пономаренко, Иванова, 2020) и Приполярном (р. Косью) (Салдин, Ремизова, 2020) Урале, помимо зеленых водорослей семейств Beresellaceae, Dasycladaceae, Wetheredellaceae, Cyclocrinaceae, Anchicodiaceae, широко представлены красные – Ungdarellaceae и Stacheinaceae, а также развиты гидроиды *Palaeoaplysina*.

Объединяют сравниваемые разрезы признаки обмеления на границе среднего и верхнего карбона. В отложениях московского яруса, на границе с касимовским, в разрезах по рекам Илыч, Унья, Косью встречаются остатки *Microcodium* (Пономаренко, Иванова, 2020; Салдин, Ремизова, 2020), которые, являясь индикаторами субаэральной экспозиции и возможного зарождения почвообразующих процессов (Антошкина, 2014), указывают на крайнее обмеление морского водоема, вплоть до вывода отложений в субаэральную зону в это время. Признаками обмеления в разрезе Верхние ворота могут служить полости и трещины в водорослево-биокластовых известняках, заполненные пелитоморфным материалом (Матвеева и др., 2019). Следы субаэральных экспозиций в породах верхнемосковского подъяруса наблюдаются на достаточно обширных площадях, что может позволить использовать их как дополнительный признак для корреляции разрезов (Пономаренко, Иванова, 2020). Причиной обмеления может быть значительное уменьшение площади акваторий в результате усиления активности тектонических движений и общего поднятия суши. Этим также объясняется сокращение численности и разнообразия таксонов водорослей в отложениях верхнего карбона (Иванова, 2013).

ВЫВОДЫ

1. Палеоэкологический анализ распространения организмов показал, что средне-верхнекаменноугольные скелетные холмы имели трехуровневую трофическую структуру. Поставщиками ОВ были цианобактерии, кальцимикробы и зеленые водоросли. Дальнейшими их потребителями выступали мшанки, брахиоподы, фузулины, мелкие фораминиферы и бактерии. Выяснено, что на стадии стабилизации преимущественно распространены гетеротрофы, а на стадии колонизации – автотрофы. Палеоценозы касимовского скелетного холма имеют более обширный состав и каждую стадию представляют два типа палеоценозов в отличие от московского холма.

2. Установлено, что контролирующими факторами в развитии и взаимодействии организмов в биоценозе были внешние условия окружающей среды и внутренние взаимоотношения. К внешним отнесены гидродинамический фактор и колебание уровня моря. Внутренний контроль характеризуется следующими факторами. Первый – развитие биопленок на скелетах организмов, по которым происходила раннедиагенетическая посмертная кристаллизация, способствующая формированию гидроустойчивых каркасов построек. Вторым фактором служило широкое распространение зеленых анхикодиевых водорослей, которое отрицательно сказалось на биоразнообразии других групп организмов.

3. В средне-позднекаменноугольное время органические постройки на изученной территории формировались в мелководном морском бассейне с хорошей освещенностью дна в периоды с низкоактивным гидродинамическим режимом. Основанием для изученных склоновых построек служили микробно-биокластовые осадки стадии стабилизации. Позднее благоприятные условия (менее глубокое море со спокойной гидродинамикой) наступали для стадии колонизации. При дальнейшем повышении уровня моря и некотором усилении гидродинамики происходит завершение развития постройки на стадии деструкции с образованием обломочных известняков. Следует отметить, что после этой стадии наблюдается формирование новой постройки со стадии колонизации, но и она не успевает развиваться, так как смена абиотических условий приводит к полному прекращению роста. Уменьшение площади бассейна в позднем карбоне отразилось не только на сокращении таксонов водорослей, но и на низком биоразнообразии экосистемы. Полученные результаты исследований по палеоценозам скелетных холмов и условиям их формирования подтверждают также изотопно-геохимические данные.

Благодарности

Авторы благодарят д-ра геол.-мин. наук А.И. Антошкину и канд. геол.-мин. наук Е.С. Пономаренко за консультации и рекомендации при написании работы, а также рецензента за конструктивные замечания и советы, которые способствовали улучшению статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И. (2003) Рифообразование в палеозое (север Урала и сопредельные области). Екатеринбург: УрО РАН, 304 с.
- Антошкина А.И. (2014) Палеомикрокодии: новый взгляд на их генезис. *Палеонтол. журн.*, (4), 15-31.
- Антошкина А.И., Пономаренко Е.С. (2014) Биоиндуцированная кристаллизация как реакция позднекаменноугольных-раннепермских рифовых экосистем на изменения биосферы. *Геобиологические системы в прошлом*. М.: ПИН РАН, 44-62.
- Геологическое наследие Республики Коми (Россия). (2008) Сост. П.П. Юхтанов. Сыктывкар, 350 с.
- Добролюбова Т.А., Сошкина Е.Д. (1935) Общая геологическая карта Европейской части СССР (Северный Урал). Л. 123. *Тр. Лен. геол.-гидро-геодез. треста*. Вып. 8. Л.; М.: ОНТИ НКТП СССР, 190 с.
- Заварзин Г.А. (2002) Современные бактерии и бактериальные сообщества. Прокариотная клетка как система. *Бактериальная палеонтология*. М.: ПИН РАН, 6-35.
- Иванова Р.М. (2013) Известковые водоросли карбона Урала. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 244 с.
- Канева Н.А. (2010) Палеоэкология и фации органических построек верхнего карбона севера Урала (на примере скелетных холмов р. Щугер). *Вестн. ИГ Коми НЦ УрО РАН*, (7), 2-5.

- Маслов В.П. (1973) Атлас породообразующих организмов. М.: Наука, 267 с.
- Матвеева Н.А., Иванова Р.М. (2020) Состав водорослей в средне-верхнекаменноугольных скелетных холмах на р. Щугер. *Геология рифов. Мат-лы Всерос. литолог. совещ.* Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 89-92.
- Матвеева Н.А., Сандула А.Н. (2020) Изотопно-геохимическая характеристика средне-верхнекаменноугольных отложений на р. Щугер (Северный Урал). *От анализа вещества – к бассейновому анализу. Мат-лы 13-го Урал. литолог. совещ.* Екатеринбург, 154-156.
- Матвеева Н.А., Сандула А.Н., Ремизова С.Т. (2019) Граница среднего и верхнего карбона в разрезе Верхние ворота на р. Щугер (Северный Урал). *Структура, вещество и история литосферы Тимано-Североуральского сегмента. Мат-лы 28-й Всерос. науч. конф.* Сыктывкар: Геопринт, 103-107.
- Муравьев И.С. (1968) Карбон Печорского Приуралья. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 226 с.
- Муравьев И.С. (1972) Стратиграфия и условия формирования Пермских отложений Печорского Приуралья. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 202 с.
- Одум Ю. (1986) Экология. М.: Мир. Т. 1, 328 с. Т. 2, 376 с.
- Пономаренко Е.С. (2008) Стадии развития ассельской органогенной постройки на р. Унья (Северный Урал). *Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента. Мат-лы 17-й науч. конф. ИГ Коми НЦ УрО РАН.* Сыктывкар: Геопринт, 203-208.
- Пономаренко Е.С. (2010) Эволюция экосистем нижнепермских скелетных холмов Северного Урала. *Вестн. ИГ Коми НЦ УрО РАН*, (12), 8-16.
- Пономаренко Е.С. (2015) Верхнекаменноугольные нижнепермские карбонатные отложения западного склона Северного Урала. Сыктывкар: Геопринт, 177 с.
- Пономаренко Е.С., Иванова Р.М. (2013) Влияние анхикодиевых водорослей на специфику палеосообществ в нижнепермских скелетных холмах Северного Урала. *Водоросли в эволюции биосферы. Мат-лы I палеоальгологич. конф.* М.: ПИН РАН, 103-104.
- Пономаренко Е.С., Иванова Р.М. (2020) Касимовский ярус в разрезе Молебен-Из (р. Ильч, Северный Урал). *Литосфера*, 20(3), 341-362. <https://doi.org/10.24930/1681-9004-2020-20-3-341-362>
- Салдин В.А., Ремизова С.Т. (2020) Стратиграфия и геологическое положение верхнепалеозойской органогенной постройки на р. Косью (западный склон Приполярного Урала). *Изв. Коми НЦ УрО РАН*, 1(41), 16-27. <https://doi.org/10.19110/1994-5655-2020-1-16-27>
- Сандула А.Н., Канева Н.А. (2009) Верхнемосковско-касимовские биогермные образования среднего течения р. Щугер. *Литогенез и геохимия осадочных формаций Тимано-Уральского региона.* № 7. Тр. ИГ Коми НЦ УрО РАН. Вып. 124. Сыктывкар, 24-37.
- Сухов Е.Е. (2006) Палеоэкология мелких фораминифер в Печорской провинции. *Вестн. ОГУ*, 2(2), 48-54.
- Уилсон Дж.Л. (1980) Карбонатные фации в геологической истории. М.: Недра, 463 с.
- Черных В.А. (1976) Стратиграфия карбона севера Урала. Л.: Наука, 303 с.
- Чувашов Б.И., Мизенс Г.А., Черных В.В. (1999) Верхний палеозой бассейна р. Щугор (правобережье средней Печоры, западный склон Приполярного Урала). *Мат-лы по стратиграфии и палеонтологии Урала.* Вып. 2. Екатеринбург, 38-80.
- Юдин В.В. (1983) Варисциды Северного Урала. Л.: Наука, 173 с.
- Юдин В.В. (1994) Орогенез Северного Урала и Пай-Хоя. Екатеринбург: Наука, 285 с.
- Botz R., Stoffers P., Faber E., Tietze K. (1988) Isotope geochemistry of carbonate sediments from Lake Kivu (East-Central Africa). *Chem. Geol.*, 69(3-4), 299-308.
- Chafetz H.S., Buczynski C. (1992) Bacterially induced lithification of microbial mats. *Palaios*, 7, 277-293.
- Cooper P. (1988) Paleocology: paleoecosystems, paleocommunities. *Geosci. Can.*, 15(3), 199-208.
- Dupraz C., Reid P.R., Braissant O., Decho A.W., Norman S.R., Visscher P.T. (2009) Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth Sci. Rev.*, 96, 141-162. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2008.10.005>
- Flügel E. (2004) Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application. Berlin, Heidelberg Springer Verlag, 976 p.
- Hay M.E. (1997) Calcified seaweeds on coral reefs: complex defenses, trophic relationships, and value as habitats. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* V. I. Panam City, 713-718.
- James N.P., Bourque P.A. (1992) Reefs and mounds. *Facies Models. Response to Sea Level Change.* (Eds R.G. Walker, N.P. James). Ottawa, Geological Association of Canada, 323-347.
- Knorre H.V., Krumbein W.E. (2000) Bacterial calcification. *Microbial Sediments.* Berlin, Springer-Verlag, 25-31.
- Lin C.Y., Turchyn A.V., Steiner Z., Bots P., Lampron-ti G.I., Tosca N.J. (2018) The role of microbial sulfate reduction in calcium carbonate polymorph selection. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 237, 184-204. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2018.06.019>
- Maillet M., Huang W.T., Li X., Yang Z.Y., Guan C.Q., Zhang Y.L., Gong E.P., Ueno K., Samankassou E. (2020) Late Pennsylvanian carbonate platform facies and coral reef: new insights from southern China (Guizhou Province). *Facies*, 67(3). <https://doi.org/10.1007/s10347-020-00613-w>
- Nikolaev Yu.A., Plakunov V.K. (2007) Biofilm – “City of Microbes” or an Analogue of Multicellular Organisms? *Microbiology*, 76(2), 125-138.
- Paul V.J. (1997) Secondary metabolites and calcium carbonate as defenses of calcareous algae on coral reefs. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* V. I. Panama City, Panama, 707-712.
- Perryt T.M., Magaritz M. (1990) Genesis of evaporate-associated platform dolomites: case study of the Main Dolomite (Zechstein, Upper Permian), Leba elevation, northern Poland. *Sedimentol.*, 37(4), 745-761.
- Samankassou E., West R.R. (2003) Constructional and accumulative modes of fabrics in selected Pennsylvanian algal-dominated buildups in eastern Kansas, Midcontinent, USA. *Permo-Carboniferous platforms and reefs. SEPM/AAPG Spec. Publ.*, 78, 219-237.
- Toomey D.F. (1980) History of a Late Carboniferous phylloid algal bank complex in northeastern New Mexico.

Lethaia, **13**, 249-267.

- Visscher P.T., Reid R.P., Bebout B.M. (2000) Microscale observations of sulfatereduction: correlation of microbial activity with lithified micritic laminae in modern marine stromatolites. *Geology*, **28**, 919-922.
- Zhang Y.L., Gong E.P., Guan C.Q., Samankassou E., Sun B.L. (2007) Carboniferous phylloid algal reefs in Ziyun County, Guizhou (South China): evidence of algal blooms. *Acta Sedimentol. Sin.*, **25**, 177-182.
- REFERENCES
- Antoshkina A.I. (2003) Reef formation in the Paleozoic (northern Urals and adjacent regions). Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 304 p. (In Russ.)
- Antoshkina A.I. (2014) Palaeomicrocodium: A new View on its Origin. *Palaeontol. J.*, **48**(4), 353-368. (In Russ.)
- Antoshkina A.I., Ponomarenko E.S. (2014) Bioinduced crustification as a reaction of the Late Carboniferous-Early Permian reef ecosystems on biosphere changes. *Geo-biological systems in the past*. Moscow, PIN RAN, 44-62. (In Russ.)
- Botz R., Stoffers P., Faber E., Tietze K. (1988) Isotope geochemistry of carbonate sediments from Lake Kivu (East-Central Africa). *Chem. Geol.*, **69**(3-4), 299-308.
- Chafetz H.S., Buczynski C. (1992). Bacterially induced lithification of microbial mats. *Palaios*, **7**, 277-293.
- Chernykh V.A. (1976) Stratigraphy of Carboniferous of the northern part of the Urals. Leningrad, Nauka Publ., 304 p. (In Russ.)
- Chuvashov B.I., Mizens G.A., Chernykh V.V. (1999) Upper Paleozoic of the basin Shchugor River (right bank of the middle Pechora, western slope of the Subpolar Urals). *Materials on the stratigraphy and paleontology of the Urals*. V. 2. Ekaterinburg, 38-80. (In Russ.)
- Cooper P. (1988) Paleocology: paleoecosystems, paleocommunities. *Geosci. Can.*, **15**(3), 199-208.
- Dobrolubova T.A., Soshkina E.D. (1935) General geological map of the European part of the USSR (Northern Urals). Sheet 123. *Tr. Len. geol.-gidro-geodez. tresta*. V. 8. Leningrad, Moscow, ONTI NKTP SSSR, 190. (In Russ.)
- Dupraz C., Reid P.R., Braissant O., Decho A.W., Norman S.R., Visscher P.T. (2009) Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth Sci. Rev.*, **96**, 141-162. <https://doi.org/10.1016/j.earsci-rev.2008.10.005>
- Flügel E. (2004) Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application. Berlin, Heidelberg Springer Verlag, 976 p.
- Geological heritage of the Komi Republic (Russia). (2008) (Ed. P.P. Yukhtanov). Syktyvkar, 350 p. (In Russ.)
- Hay M.E. (1997) Calcified seaweeds on coral reefs: complex defenses, trophic relationships, and value as habitats. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* V. I. Panamy City, 713-718.
- Ivanova R.M. (2013) Calcareous algae of the Carboniferous of the Urals. Ekaterinburg, RIO UrO RAN Publ., 244 p. (In Russ.)
- James N.P., Bourque P.A. (1992) Reefs and mounds. *Facies Models. Response to Sea Level Change*. (Ed. R.G. Walker, N.P. James). Ottawa, Geological Association of Canada, 323-347.
- Kaneva N.A. (2010) Palaeocology and facies of organic buildups of Upper Carboniferous of north of the Urals (by the example skeletal mounds of the Shchuger River). *Vestn. IG Komi SC UB RAS*, (7), 2-5. (In Russ.)
- Knorre H.V., Krumbein W.E. (2000) Bacterial calcification. *Microbial Sediments*. Berlin, Springer-Verlag, 25-31.
- Lin C.Y., Turchyn A.V., Steiner Z., Bots P., Lampronti G.I., Tosca N.J. (2018) The role of microbial sulfate reduction in calcium carbonate polymorph selection. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **237**, 184-204. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2018.06.019>
- Maillet M., Huang W.T., Li X., Yang Z.Y., Guan C.Q., Zhang Y.L., Gong E.P., Ueno K., Samankassou E. (2020) Late Pennsylvanian carbonate platform facies and coral reef: new insights from southern China (Guizhou Province), *Facies*, **67**(3). <https://doi.org/10.1007/s10347-020-00613-w>
- Maslov V.P. (1973) Atlas of rock-forming organisms. Moscow, Nauka Publ., 267 p. (In Russ.)
- Matveeva N.A., Ivanova R.M. (2020) Composition of algae in the Middle-Upper Carboniferous skeletal mounds on the Shchuger River. *Geology of reefs. Mat-ly Vseros. litolog. soveshch.* Syktyvkar, IG Komi NTs UrO RAN, 89-92. (In Russ.)
- Matveeva N.A., Sandula A.N. (2020) Isotope-geochemical characteristics of Middle-Upper Carboniferous deposits on the Shchuger River (Northern Urals). *From analyzis of matter to analyzis of basins. Mat-ly 13th Ural. litolog. soveshch.* Ekaterinburg, IGG UB RAS, 154-156. (In Russ.)
- Matveeva N.A., Sandula A.N., Remizova S.T. (2019) The boundary of the Middle and Upper Carboniferous in the section "Upper gate" on the Shchuger River (Northern Urals). *Structure, substance and history of the lithosphere of the Timan-Severouralsk segment. Mat-ly 28th Vseros. nauch. konf.* Syktyvkar, Geoprint Publ., 103-107. (In Russ.)
- Murav'ev I.S. (1968) Carboniferous of the Pechora Urals. Kazan, Kazan state univ. Publ., 226 p. (In Russ.)
- Murav'ev I.S. (1972) Stratigraphy and conditions of formation of the Permian deposits of the Pechora Cisurals. Kazan, Kazan state univ. Publ., 202 p. (In Russ.)
- Nikolaev Yu.A., Plakunov V.K. (2007) Biofilm – "City of Microbes" or an Analogue of Multicellular Organisms? *Microbiology*, **76**(2), 125-138.
- Odom Yu. (1986) Ecology. Moscow, Mir Publ. V. 1, 328 p. V. 2, 376 p. (In Russ.)
- Paul V.J. (1997) Secondary metabolites and calcium carbonate as defenses of calcareous algae on coral reefs. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* V. I. Panama City, Panama, 707-712.
- Perryt T.M., Magaritz M. (1990) Genesis of evaporate-associated platform dolomites: case study of the Main Dolomite (Zechstein, Upper Permian), Leba elevation, northern Poland. *Sedimentol.*, **37**(4), 745-761.
- Ponomarenko E.S. (2008) Stages of development of the Aselian organogenic structure on the Unya River (Northern Urals). *Structure, substance and history of the lithosphere of the Timan-Severouralsk segment. Mat-ly 17th nauch. konf. IG Komi NTs UrO RAN*. Syktyvkar, Geoprint Publ., 203-208. (In Russ.)
- Ponomarenko E.S. (2010) Evolution of ecosystems of the Lower Permian skeletal mounds of the Northern Urals. *Vestn. IG Komi NTs UrO RAN*, (12), 8-16. (In Russ.)
- Ponomarenko E.S. (2015) Upper Carboniferous-Lower Permian carbonate deposits on western slope of the

- Northern Urals. Syktyvkar, Geoprint Publ., 177 p. (In Russ.)
- Ponomarenko E.S., Ivanova R.M. (2013) An influence of Anchicodiaceae algae on specificity of palaeocommunities in Lower Permian skeletal mounds of the Northern Urals. *Algae in Biosphere Evolution. Mat-ly I Palaeoalgolog. Conf.* Moscow, PIN RAS, 103-104. (In Russ.)
- Ponomarenko E.S., Ivanova R.M. (2020) Kasimovian stage in the Moleben-Iz section (Ilych River, Northern Urals). *Lithosphere (Russia)*, **20**(3), 341-362. (In Russ.). <https://doi.org/10.24930/1681-9004-2020-20-3-341-362>
- Saldin V.A., Remizova S.T. (2020) Stratigraphy and geological situation of the Upper Paleozoic organogenic structure on the Kos'yu River (western slope of the Subpolar Urals). *Izv. Komi NTs UrO RAN*, **1**(41), 16-27. (In Russ.) <https://doi.org/10.19110/1994-5655-2020-1-16-27>
- Samankassou E., West R.R. (2003) Constructional and accumulative modes of fabrics in selected Pennsylvanian algal-dominated buildups in eastern Kansas, Midcontinent, USA. *Permo-Carboniferous platforms and reefs. SEPM/AAPG Spec. Publ.*, **78**, 219-237.
- Sandula A.N., Kaneva N.A. (2009) Upper Moscovian-Kasimovian bioherm formations in the middle reaches of the Shchuger River. *Litogenesis and geochemistry of sedimentary formations of Timan-Urals region*. Tr. IG Komi NTs UrO RAN. V. 124. Syktyvkar, 24-37. (In Russ.)
- Sukhov E.E. (2006) Paleoeecology of small foraminifera in the Pechora province. *Vestn. OGU*, **2**(2), 48-54. (In Russ.)
- Toomey D.F. (1980) History of a Late Carboniferous phylloid algal bank complex in northeastern New Mexico. *Lethaia*, **13**, 249-267.
- Visscher P.T., Reid R.P., Bebout B.M. (2000) Microscale observations of sulfatereduction: correlation of microbial activity with lithified micritic laminae in modern marine stromatolites. *Geology*, **28**, 919-922.
- Wilson J.L. (1980) Carbonate facies in geological history. Moscow, Nedra Publ., 463 p. (In Russ.)
- Yudin V.V. (1983) Variscides of the Northern Urals. Leningrad, Nauka Publ., 173 p. (In Russ.)
- Yudin V.V. (1994) Orogenesis of north of the Urals and Pay-Khoy. Ekaterinburg, Nauka Publ., 285 p. (In Russ.)
- Zavarzin G.A. (2002) Modern bacteria and bacterial communities. The prokaryotic cell as a system. *Bacterial paleontology*. Moscow, PIN RAN, 6-35. (In Russ.)
- Zhang Y.L., Gong E.P., Guan C.Q., Samankassou E., Sun B.L. (2007) Carboniferous phylloid algal reefs in Ziyun County, Guizhou (South China): evidence of algal blooms. *Acta Sedimentol. Sin.*, **25**, 177-182.