

---

---

Научная статья

УДК 551.736; 551.83

DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-10

## РАННЕПЕРМСКИЕ МШАНКИ ИЗ РИФОВЫХ МАССИВОВ ЗАПАДНОГО СКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА

**З. А. Толоконникова**

*Кубанский государственный университет, г. Краснодар, zzalatoi@yandex.ru,  
https://orcid.org/0000-0001-6806-4375*

Рассмотрена краткая история изучения раннепермских мшанок Южного Предуралья. В результате обработки новых сборов и ревизии музейных коллекций уточнен таксономический состав мшанок из нижнепермских отложений стерлитамакских шиханов Торатау, Куштау, Юрактау и карьера Шахтау. Всего выявлено 78 видов 23 родов, большинство из которых относятся к отряду Fenestrata. Сетчатые колонии фенестратных мшанок разнообразной формы: пластинчатые, веерообразные, перистые, лировидные, спиральные. Они образованы прутьями с двумя или большим числом рядов автозооциев, соединенными перекладинами или анастомозами. В раннепермских рифах мшанки выполняли роль второстепенных каркасостроителей. Их колонии служили для уплотнения рифогенных тел, осаждения карбонатного вещества и аккумуляции осадка. Мшанковые ассоциации шиханов уникальны, поскольку здесь впервые установлены новые таксоны: 19 видов из 13 родов и род *Trataucladia* Morozova, 1992. В систематическом составе раннепермских мшанок Южного Предуралья присутствуют родовые таксоны, общие для мшанковых фаун тетических и бореальных областей.

*Ключевые слова:* мшанки, Шахтау, Торатау, Куштау, Юрактау, систематика, риф, пермь

*Благодарности:* Работа выполнена в рамках проекта РНФ 22-27-00030. Автор признателен директору «Сырьевая компания» А. В. Шкурко (г. Стерлитамак) за предоставленную возможность работы на карьере Шахтау, директору Музея камня им. И. А. Скуина М. В. Коротковой (г. Стерлитамак) за доступ к музейным коллекциям. За содействие в изучении типового материала в фондах Палеонтологического института РАН автор благодарен И. О. Ренге и О. Б. Вейс (г. Москва).

Original article

## EARLY PERMIAN BRYOZOANS FROM REEF MASSIFS OF THE WESTERN SLOPE OF THE SOUTHERN URALS

**Z. A. Tolokonnikova**

*Kuban State University, Krasnodar, Russia, zzalatoi@yandex.ru, ORCID 0000-0001-6806-4375*

A summary history of the study of the Early Permian bryozoans of the Southern Cis-Urals is considered. The taxonomic composition of bryozoans from the Lower Permian deposits of the Sterlitamak shikhans (Toratau, Kushtau, Yuraktau and the Shakhtau quarry) has been clarified in result of the processing of new collections and the revision of museum collections. It is represented 78 species 23 genera, most of which belong to the order Fenestrata. Reticulate colonies of fenestrate bryozoans are of various shapes: laminate, fan-shaped, pinnate, lyre-shaped, spiral. They are formed by branches with two or more rows of autozoecia joined by dissepiments or anastomoses. Bryozoans performed the role of accessory frame-builders in the Early Permian reefs. Their colonies served for consolidation of reef

---

*Для цитирования:* Толоконникова З. А. Раннепермские мшанки из рифовых массивов западного склона Южного Урала // Геологический вестник. 2023. № 2. С. 132–143. DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-10

**For citation:** Tolokonnikova Z. A. Early Permian bryozoans from reef massifs of the western slope of the Southern Urals. *Geologicheskii vestnik*. 2023. No. 2. P. 132–143. DOI: 10.31084/2619-0087/2023-2-10

---

© З. А. Толоконникова, 2023

bodies, precipitation of carbonate matter, and accumulation of sediment. The bryozoan associations of shikhans are unique. The first time new taxa have been established here: 19 species from 13 genera and the genus *Trataucladia* Morozova, 1992. In the systematic composition of the Early Permian bryozoans of the Southern Cis-Urals, there are genera common to bryozoan fauna of the Tethyan and boreal regions.

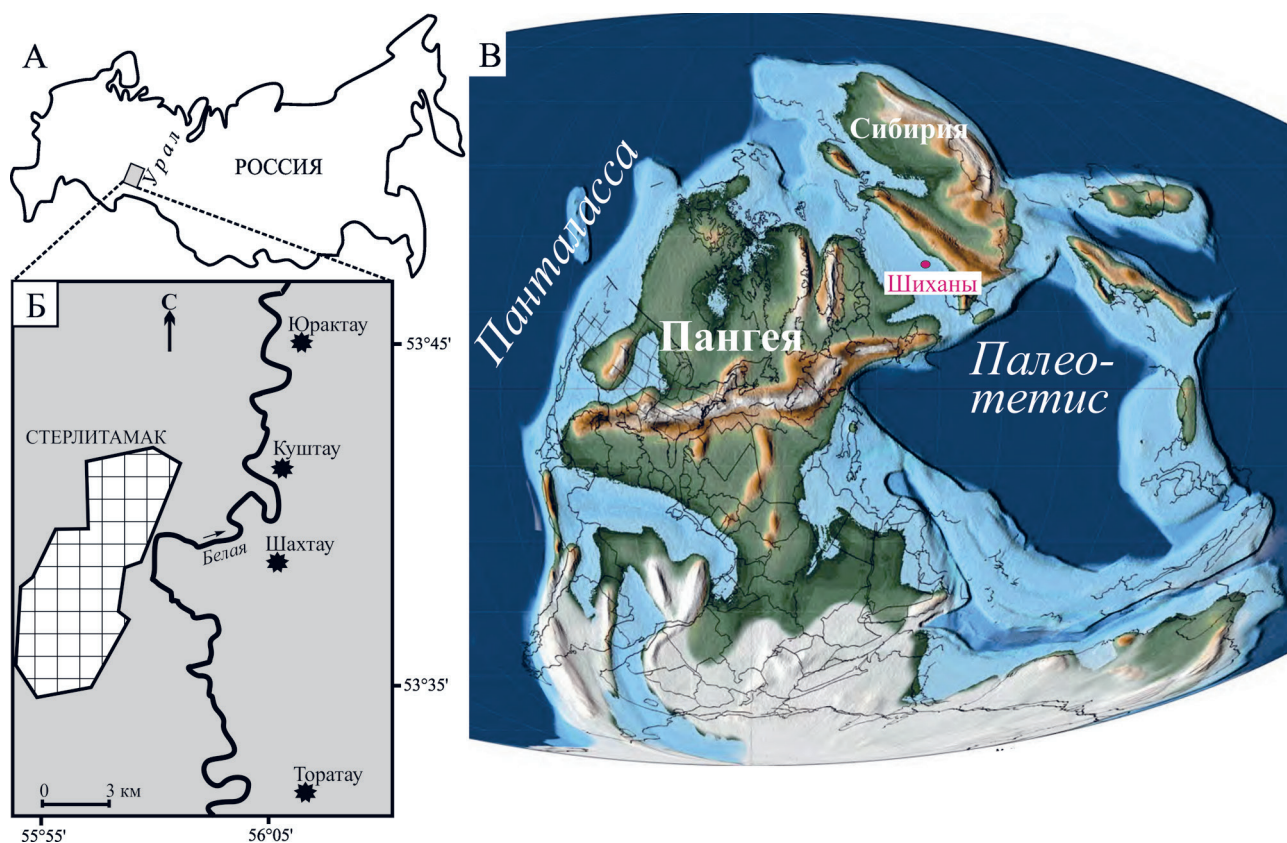
**Keywords:** bryozoans, Shakhtau, Toratau, Kushtau, Yuraktau, system, reef, Permian

**Acknowledgements:** The work was carried with support of the Russian Science Foundation, project 22-27-00030. The author is grateful to the director A. V. Shkurko of “Stock Company” (Sterlitamak) for the opportunity to work at the Shakhtau quarry, and to the director M. V. Korotkova of the Museum of Stone by named after I. A. Skuina (Sterlitamak) for admittance to museum collections. Renga I. O. and O. B. Weiss (Moscow) are thanked for assistance in study of type material from Paleontological institute (Russian Academy of Sciences).

### Введение

Цепь гор-одиночек, создающих современный рельеф на правом берегу р. Белой в окрестностях г. Стерлитамака (западный склон Южного Урала), представляет собой часть крупной рифовой системы (рис. 1 А, Б). Линия рифов существовала в интервале 298.9–283.5 млн. лет (ранняя пермь, ассельский-артинский века приуральской эпохи)

на дне Палеоуральского океана в переходной зоне от мелководного морского бассейна восточной окраины Восточно-Европейской платформы к более глубоководному бассейну Предуралья Краевого прогиба [Королюк, 1985; Раузер-Черноусова, Королюк 1991; Чувашов и др., 1996; Кулагина и др., 2015]. Согласно палеогеографическим реконструкциям и данным по бентосным, nektonным и планктонным группам [например, Кулагина



**Рис. 1. Схема расположения раннепермских рифовых массивов**

Условные обозначения: А, Б — на современной карте России; В — на палеогеографической карте для сакмарского века, 289.5 млн. лет [с упрощениями по Scotese, 2014].

**Fig. 1. Sketch with location of early Permian reef massive**

Legend: А, Б — on the modern map of Russian Federation, В — on the palaeogeographical map for Sakmarian, 289.5 million years [modified after Scotese, 2014].

и др., 2015; Леонова, 2019; Исакова и др., 2020] рифовая система протягивалась субмеридионально, соединяя бореальные бассейны Панталассы и тепловодные акватории Палеотетиса, и строилась преимущественно водорослями, палеоаплизинами и мшанками (см. рис. 1 В). На Приполярном, Северном, частично на Среднем Урале рифовые массивы погребены под осадочным чехлом. На западном склоне Южного Урала они точечно выходят на поверхность в виде сохранившихся шиханов Торатау, Куштау, Юрактау и эксплуатируемого в промышленном масштабе карьера (бывшего шихана) Шахтау. Данный факт обуславливает не проходящий интерес специалистов разных областей к их изучению уже более века. В связи с созданием системы объектов геологического наследия на территории республики Башкирия РФ, доминированием мшанок в фаунистических комплексах стерлитамакских шиханов начата актуализация представлений о раннепермских мшанках западного Приуралья. Настоящая статья представляет синтез литературных и новых данных.

### Материал и методы

Фактической основой исследования стали оригинальные образцы, собранные во время полевых работ на шиханах Торатау, Куштау, Юрактау и карьере Шахтау в апреле — мае 2022 года. С целью сравнения нового материала с типовым были изучены отдельные голотипы и экземпляры видов мшанок, описанные М. И. Шульгой-Нестеренко [Шульга-Нестеренко, 1941, 1952], и хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН, г. Москва (коллекции № 613, 645, 694). Дополнительно анализировались опубликованные данные по раннепермским мшанкам Урала и Русской платформы [Никифорова, 1938 а, 1939; Тризна, 1939; Тризна, Клауцан, 1961; Горюнова, 1985; Королюк, 1985; Морозова, 1992, 2001]. Изучение фрагментов колоний мшанок проводилось с помощью светового микроскопа по ориентированным шлифам. Сканирование нескольких фрагментов колоний мшанок из авторских сборов было выполнено С. Н. Иваниным на сканирующем электронном микроскопе JSM-7500F в НОЦ «Диагностика структуры и свойств наноматериалов» Кубанского государственного университета. Единичные колонии исследованы в Ресурсном центре Санкт-Петербургского государственного университета «Рентгенодифракционные методы исследования».

### Систематический состав мшанок из рифовых массивов западного склона Южного Урала

Первые работы по мшанкам Башкирского Предуралья опубликованы Е. Н. Новиковой [1937] и А. И. Никифоровой [Никифорова, 1938 б] в 30-е годы прошлого столетия. В них было предложено расчленение нефтеносных отложений верхнего карбона-нижней перми на мшанковые толщи или горизонты (аскопоровый, промежуточный/фенестелловый, гексагонелловый), но систематические описания таксонов отсутствовали. В последующих публикациях А. И. Никифоровой описаны трепостоматные, цистопоратные и криптостоматные мшанки, включая четыре вида с горы Шахтау [Никифорова, 1938 б, 1939]. Тризной В. Б. были представлены данные по 54 видам сетчатых мшанок из семейств Fenestellidae и Acantoclauidae [Тризна, 1939]. В дальнейшем выделенные биостратиграфические подразделения не использовались, мшанковые комплексы сопоставлялись с фораминиферовыми зонами, более детально разработанными на тот момент времени [Шульга-Нестеренко, 1941]. Значительное число видов мшанок было описано М. И. Шульгой-Нестеренко [1941, 1952]. Всеми исследователями подчеркивалось сходство мшанковых комплексов Башкирского Предуралья с ассоциациями Приполярного, Северного и Среднего Урала. Во второй половине XX века состав раннепермских мшанковых ассоциаций западного склона Южного Урала обогатился единичными новыми таксонами [Тризна, Клауцан, 1961; Горюнова, 1985; Морозова, 1992].

В настоящее время систематическое разнообразие ассельско-артинских мшанок с шиханов представлено 78 видами 23 родов, относящимися к 12 семействам четырех отрядов (табл.). Больше всего видов обнаружено на Торатау (48 таксонов). В серых массивных, органогенных известняках Шахтау найдено 24 вида, Юрактау — 18 и Куштау всего семь видов. Примечательно, что, несмотря на территориальную близость шиханов, только 14 видов мшанок являются общими между ними, причем исключительно из родов *Flexifenestella*, *Rectifenestella*, *Shulgapora*, *Archimedes*, *Fenestella*, *Spinofenestella*, *Minilya* и *Cavernella* (отряд Fenestrata). Представители отряда Fenestrata занимают доминирующее положение в таксономическом составе на всех уровнях (видовом, родовом, семейственном). Среди фенестрат чаще всего встречаются мшанки из семейства Fenestellidae, отличающиеся билатеральной симметрией анастомозирующих

или соединенных перекладинами прутьев с двумя рядами чередующихся автозооциев.

### Палеоэкология раннепермских мшанок

Фенестратные мшанки, местами являясь пороодообразующими организмами на Юрактау, Куштау, Торатау и Шахтау (рис. 2), отличаются сетчатыми колониями высотой от 1 до 15 см. Каждая колония образована многочисленными особями двух типов — автозооидами и гетерозооидами. Автозооиды в колониях раннепермских мшанок обладали грушевидной, укороченно-трубчатой или коробочковидной формой камеры с выраженным вестибюлем. Форма срединного сечения камеры заложена в основу систематики отряда *Fenestrata* [Морозова, 2001]. На фронтальной стороне колонии автозооиды открывались апертурами (рис. 3), из которых с помощью мускулов выдвигались щупальца для улавливания пищевых частиц (диатомей, зеленых водорослей, цианобактерий, акристархов). Автозооиды располагались в два

или более рядов на свободных, анастомозирующих или соединенных перекладинами прутьях. Потоки воды омывали фронтальную поверхность колонии с расположенными на ней апертурами автозооидов, и проходили через петли или свободные промежутки между прутьями на её дорсальную сторону, где апертуры отсутствовали. В подчиненном количестве в колониях раннепермских мшанок представлены гетерозооиды, такие как цикло-, микро-, пара-, кавернозооиды. Обычно они расположены между автозооидами в разном количестве или приурочены к перекладинам. Гетерозооиды отличались от автозооидов формой и размерами. Помимо зооидов в колониях пермских мшанок развивались разнообразные микроструктуры (кили, стили, бугорки, шипы), необходимые для укрепления колонии, отпугивания хищников, формирования направленного тока воды, снижения ее давления на колонию и усиления эффективности питания.

Мшанкам из отрядов *Trepotomata*, *Cryptostomata* свойственны ветвистые колонии

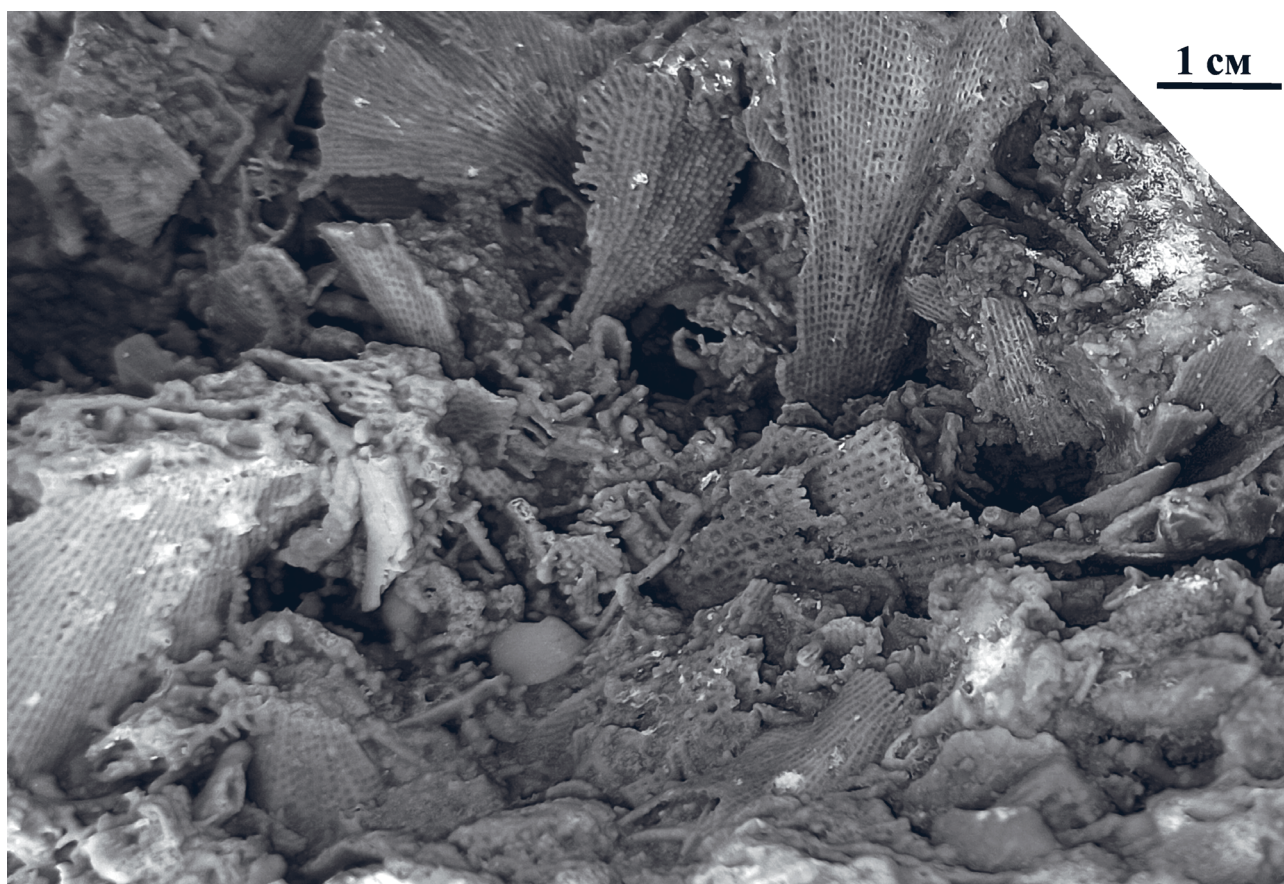


Рис. 2. Мшанковый известняк (образец № МКС-П/0514, музей камня И.А. Скуина)

Fig. 2. Bryozoan limestone (sample МКС-П/0514, Museum of stone of I. A. Skuin)

Таблица Общий систематический состав мшанок рифового массива западного склона Южного Урала  
Table Total taxonomical composition of bryozoans from reef massive of the western slope of the Southern Urals

п/п	Виды	Торатау	Куштау	Юрактау	Шахтау
	Отряд Fenestrata Elias and Condra, 1957				
	Семейство Chainodictyonidae Nickles et Bassler, 1900				
1.	<i>Chainodictyon angustum</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
	Семейство Fenestellidae King, 1849				
2.	<i>Neopolypora tenuata</i> (Schulga-Nesterenko, 1952)	+			
3.	<i>Lyrocladia pseudopulchra</i> Schulga-Nesterenko, 1952			+	
4.	<i>Lyrocladia tratauensis</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
5.	<i>Lyrocladia permica</i> Schulga-Nesterenko, 1930	+			
6.	<i>Lyrocladia pulchra</i> Schulga-Nesterenko, 1938	+			
7.	<i>Lyrocladia pulchra schaktauensis</i> Schulga-Nesterenko, 1941				+
8.	<i>Spinofenestella sublonga</i> (Schulga-Nesterenko, 1952)	+			
9.	<i>Spinofenestella quadratoporaformis</i> (Schulga-Nesterenko, 1941)	+			
10.	<i>Spinofenestella microfenestrata</i> (Schulga-Nesterenko, 1939)	+			
11.	<i>Spinofenestella tschernovi</i> (Schulga-Nesterenko, 1936)	+			
12.	<i>Spinofenestella basleoensis</i> (Bassler, 1929)	+			+
13.	<i>Spinofenestella speciosa</i> (Schulga-Nesterenko, 1936)	+			
14.	<i>Spinofenestella bifida</i> (Eichwald, 1860)	+			+
15.	<i>Spinofenestella cyclotriangulata</i> (Schulga-Nesterenko, 1941)	+		+	
16.	<i>Spinofenestella multiporataeformis</i> (Schulga-Nesterenko, 1939)			+	
17.	<i>Spinofenestella subquadratopora</i> (Schulga-Nesterenko, 1952)	+			
18.	<i>Fenestella variabilis</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
19.	<i>Fenestella shamovi</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
20.	<i>Fenestella magnicellata</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
21.	<i>Fenestella lata</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+			
22.	<i>Fenestella supravischerensis</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
23.	<i>Fenestella heterocellata</i> Schulga-Nesterenko, 1941			+	
24.	<i>Fenestella pentagonalis</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+			
25.	<i>Fenestella vischerensis</i> Nikiforova, 1938	+			
26.	<i>Fenestella bashkirica</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+			+
27.	<i>Fenestella juraktauensis</i> Schulga-Nesterenko, 1941			+	
28.	<i>Fenestella kungurensaeformis</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+			
29.	<i>Fenestella tenius</i> Schulga-Nesterenko, 1941			+	
30.	<i>Fenestella lunariostellata</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+			
31.	<i>Fenestella solida</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+			
32.	<i>Fenestella polaris</i> Schulga-Nesterenko, 1936			+	+
33.	<i>Fenestella specifica</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+			
34.	<i>Fenestella licharewi</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+		+	
35.	<i>Minilya conradi compactilis</i> (Condra, 1902)	+		+	+
36.	<i>Minilya magnispinata</i> (Schulga-Nesterenko, 1941)			+	
37.	<i>Cavernella caviferaeformis</i> (Schulga-Nesterenko, 1941)			+	
38.	<i>Cavernella cavifera</i> (Schulga-Nesterenko, 1939)	+		+	+
39.	<i>Cavernella nitida</i> (Trizna, 1939)	+			
40.	<i>Cavernella rotundicellata</i> (Schulga-Nesterenko, 1952)	+	+		
41.	<i>Fabifenestella subpermiana</i> (Schulga-Nesterenko, 1952)	+			
42.	<i>Fabifenestella pseudovirgosa</i> (Nikiforova, 1938)				+

п/п	Виды	Торатау	Куштау	Юрактау	Шахтау
43.	<i>Archimedes? variifenestratus</i> Schulga-Nesterenko, 1952		+		
44.	<i>Archimedes keyserlingi</i> Stuckenberg, 1875	+			
45.	<i>Archimedes curtus</i> Schulga-Nesterenko, 1941	+			
46.	<i>Archimedes stuckenbergi</i> Nikiforova, 1938			+	+
47.	<i>Archimedes perpetrabilis</i> Trizna, 1939				+
48.	<i>Flexifenestella foraminosa</i> (Eichwald, 1860)			+	+
49.	<i>Flexifenestella grandis</i> (Schulga-Nesterenko, 1936)	+		+	+
50.	<i>Flexifenestella eichwaldi</i> (Stuckenberg, 1895)	+			
51.	<i>Flexifenestella magnopora</i> (Schulga-Nesterenko, 1941)			+	
52.	<i>Flexifenestella subgrandissima</i> (Schulga-Nesterenko, 1952)	+			
53.	<i>Rectifenestella microporata</i> (Schulga-Nesterenko, 1939)	+			
54.	<i>Rectifenestella pseudoveneris</i> Novikova in litteris (Schulga-Nesterenko, 1941)		+		
55.	<i>Rectifenestella ornata</i> (Schulga-Nesterenko, 1939)	+			+
56.	<i>Rectifenestella lunaris</i> (Schulga-Nesterenko, 1941)				+
Семейство Phylloporinidae Ulrich, 1890					
57.	<i>Bashkirella nikiforovae</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
Семейство Acanthocladiidae Zittel, 1880					
58.	<i>Mackinneyella ornamentata</i> (Schulga-Nesterenko, 1941)	+			
59.	<i>Mackinneyella supraornamentata</i> Novikova in litteris (Schulga-Nesterenko, 1952)		+		
60.	<i>Penniretepora uralica</i> (Nikiforova, 1938)				+
61.	<i>Penniretepora molesta</i> (Trizna, 1939)				+
Семейство Admiratellidae Morozova, 1992					
62.	<i>Trataucladia noinskyi</i> (Schulga-Nesterenko, 1941)			+	
63.	<i>Trataucladia compacta</i> Morozova, 1992	+			
Семейство Septoporidae Morozova, 1962					
64.	<i>Shulgapora pseudokolvae</i> (Schulga-Nesterenko, 1952)	+	+		
65.	<i>Shulgapora soshkinae</i> (Schulga-Nesterenko, 1952)		+	+	
Семейство Polyporidae Vine, 1884					
66.	<i>Polypora subrariicellata</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
67.	<i>Polypora tuberculifera</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
68.	<i>Polypora punctata</i> Schulga-Nesterenko, 1952	+			
69.	<i>Polypora nadinae</i> Schulga-Nesterenko, 1952		+		
70.	<i>Polypora sulaensis</i> Nikiforova, 1938				+
71.	<i>Polypora torosa</i> Trizna, 1939				+
Отряд Cryptostomata Vine, 1884					
Семейство Rhabdomesidae Vine 1884					
72.	<i>Primorella opulenta</i> Gorjunova 1985	+			
73.	<i>Ascopora sterlitamakensis</i> Nikiforova, 1938				+
74.	<i>Ascopora mixta</i> Nikiforova, 1939				+
Семейство Nematotrypidae Spjeldnaes 1984					
75.	<i>Clausotrypa monticola</i> (Eichwald, 1860)				+
Семейство Timanodictyidae Morozova, 1966					
76.	<i>Timanodictya dichotoma</i> (Stuckenberg, 1895)				+
Отряд Trepostomata Ulrich, 1882					
Семейство Stenoporidae Waagen and Wentzel 1886					
77.	<i>Rhombotrypella composita</i> Nikiforova, 1939				+
Отряд Cystoporata Astrova, 1964					
Семейство Cystodictyonidae Ulrich 1884					
78.	<i>Fistulipora amplia</i> Nikiforova, 1939				+

разного диаметра (от 2 до 10 мм). Чаще всего это колонии представителей родов *Rhombotrypella* или *Ascopora*. Фрагменты колоний довольно крупные (до 4 см по длинной оси), практически не окатанные. Единичны находки инкрустирующие

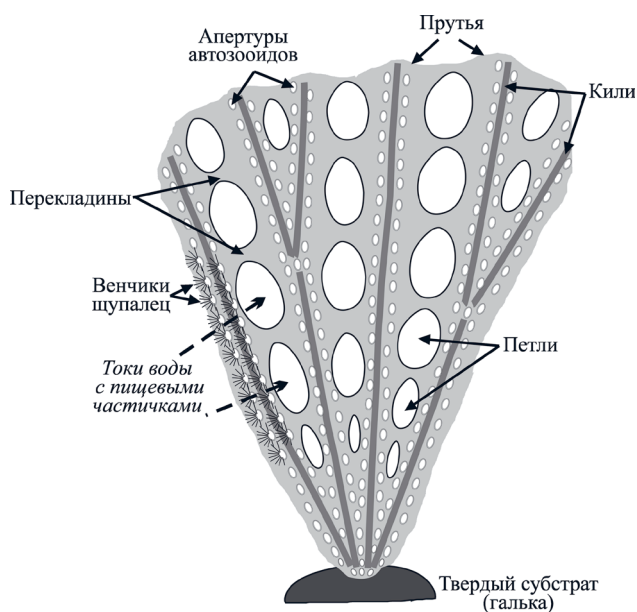


Рис. 3. Схема сетчатой веерообразной колонии фенестратной мшанки (фронтальная сторона)

Fig. 3. Sketch of reticulate fan-shaped colony of fenestrate bryozoans (frontal side)

щих мшанок рода *Fistulipora* (отряд Cystoporata), мшанки являются широко распространенными организмами от литорали до абиссали морских акваторий, известны они и в пресноводных бассейнах. Однако их наибольшая биомасса тяготеет к шельфовой зоне в интервале глубин от 25 до 200 метров [Phylum Bryozoa, 2020]. На расселение, рост и развитие мшанок влияет множество факторов [McKinney, Jackson, 1989; Hageman et al., 1997, 1998; Amini et al., 2004]. Среди наиболее лимитирующих локальных абиотических факторов можно выделить гидродинамику, характер грунта, глубину, соленость и температуру [McKinney, Jackson, 1989; Suárez Andrés, Wyse Jackson, 2015; Phylum Bryozoa, 2020]. Находки фрагментов колоний раннепермских мшанок на Торатау, Куштау и Юрактау приурочены к светло-серым известнякам (биогермным, детритовым, доломитизированным, массивным), характерных согласно существующей классификации [Королук, 1985] фациям биогермов, рифового гребня, зоны накопления детритовых осадков. Если рассматривать латеральное распространение мшанок в карбонатных массивах, то большая их часть тяготеет к шельфовой лагуне и органогенным постройкам (рис. 4).

Согласно работам отечественных и зарубежных бризоологов [Горюнова, 1997; Cuffey, 1977; Ernst, Königshof, 2008], мшанки в рифах могут выступать принципиальными или аксессуарными

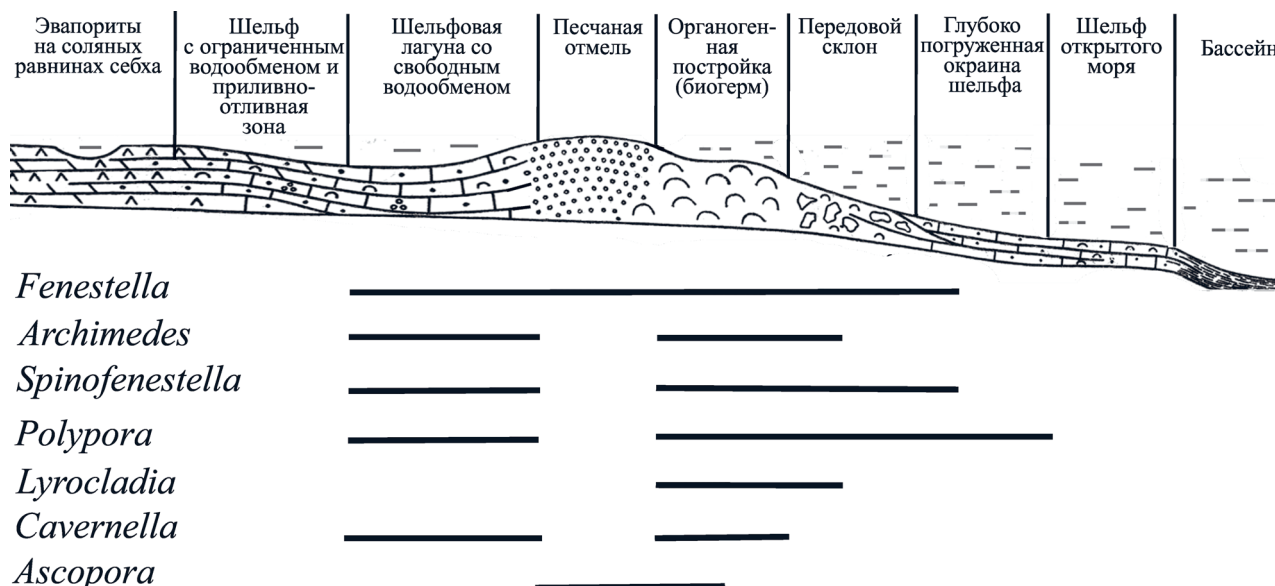


Рис. 4. Схема распространения колоний отдельных мшанок в раннепермском рифовом массиве [на идеализированном профиле карбонатных массивов по Уилсон, 1980, с. 366]

Fig. 4. Sketch of distribution of colonies of some bryozoans in early Permian reef massive [on ideal profile for carbonate massive by Wilson, 1980, p. 366]

строителями, участвовать в формировании осадка. Они важны на начальных стадиях развития рифов, подготавливая субстрат для поселения других организмов, выполняя своего рода «седиментационную стабилизацию». Мшанки чаще образуют биогермы или патч-риффы [Cuffey, 2006]. В дальнейшем мшанки укрепляют биогермные или рифовые тела, заполняя свободные участки внутри них. Локальные условия окружающей среды внутри рифов способствуют высокому таксономическому разнообразию, что хорошо прослеживается на стерлитамакских шиханах.

В каменноугольно-пермских рифах планеты основными строителями были водоросли, предуральские рифы — не исключение. В органогенных известняках шиханов также обнаружены обильные палеоаплизины, разнообразные брахиоподы, головоногие моллюски, фораминиферы, криноидеи, реже кораллы. Подобный состав биоты свидетельствует о мелководном, хорошо прогретом и освещенном бассейне с мезотрофными условиями.

Преобладание на шиханах мшанок с вертикальными колониями указывает на твердый субстрат, умеренную скорость осадконакопления. Подобные формы колоний могли существовать в разных гидродинамических условиях (от умеренных до интенсивных) [Suárez Andrés, Wyse Jackson, 2015]. Фрагменты колоний крупные, нередко целые колонии, что свидетельствует об отсутствии переноса или очень кратковременной транспортировке, практически захоронении *in situ*. Скелет колоний палеозойских мшанок низкомагнезиальный, что определяет их устойчивость к разложению и диагенетическим изменениям. Крупные колонии фенестрат обеспечивали аккумуляцию карбонатов в рифогенных постройках. Преимущества сетчатых колоний по сравнению с ветвистыми или инкрустирующими заключается в (а) улучшении питания за счет облова большей площади в результате нахождения на относительно высоком гипсометрическом уровне (по сравнению с инкрустирующими или ветвистыми колониями), (б) снижении конкуренции за субстрат [McKinney, Jackson, 1989]. Деятельность венчика щупалец полипидов создала локальные течения, которые ускоряли выпадение осадка вокруг колонии, тем самым препятствуя ее засыпанию [McKinney et al., 1987].

Анализ мшанковой фауны из шиханов показал высокое разнообразие форм сетчатых колоний. Все они прямостоящие, но различаются характером ориентировки прутьев в пространстве. Пластинчатые колонии наиболее многочислен-

ны. Они начинали свой рост от одной точки, расширяясь вверх и в стороны за счет радиально расходящихся прутьев, соединенных прямыми или косыми перекладинами (например, мшанки родов *Rectifenestella* и *Fenestella*). Веерообразные колонии характеризовались более раскидистыми формами, по сравнению с пластинчатыми. Они присущи мшанкам из родов *Polypora*, *Cavernella*, *Shulgapora*. Перистые колонии формировались в результате роста на основном пруте боковых свободных прутьев меньшего диаметра (род *Penniretepora*) или нерегулярно соединенных боковых (род *Trataucladia*). Реже встречаются бокаловидные (род *Minilya*), лирообразные колонии (род *Lyrocladia*). Вероятно, для придания прочности колонии и захвата большей площади облова мшанки рода *Archimedes* строили спиральные конструкции. Они представляли собой колонии, винтообразно закрученные вокруг центрально расположенного известкового стержня.

У всех сетчатых мшанок колонии также различаются количеством автозооэциев на прутьях, что определяет в свою очередь толщину последних. Для мшанок из семейства Fenestellidae типичны тонкие, построенные прутьями с двумя рядами автозооэциев (например, рода *Fabifenestella*, *Spinofenestella*, *Flexifenestella*). Три и более ряда автозооэциев свойственны фенестратным мшанкам других семейств (рода *Mackinneyella*, *Polypora*, *Shulgapora*). Формирование массивных сеток, вероятно, происходило на участках дна с относительно спокойной гидродинамической ситуацией. Увеличение количества рядов автозооэциев было направлено на усиление питания.

### Уникальность мшанковых раннепермских ассоциаций

Раннепермские мшанковые ассоциации из стерлитамакских шиханов характеризуются двумя особенностями.

Во-первых, интересен факт находок новых таксонов. Из ассельских отложений Торатау впервые описаны мшанки видов *Chainodyctyon angustum* Schulga-Nesterenko, 1952, *Fabifenestella subpermiana* (Schulga-Nesterenko, 1952), *Cavernella rotundicellata* (Schulga-Nesterenko, 1952), *Spinofenestella quadratoporaeformis* (Schulga-Nesterenko, 1941), *S. sublonga* (Schulga-Nesterenko, 1952), *Lyrocladia tratauensis* Schulga-Nesterenko, 1952, *Neopolypora tenuata* (Schulga-Nesterenko, 1952) [Шульга-Нестеренко, 1952]. Мшанка *Neopolypora tenuata*



(Schulga-Nesterenko, 1952) выделена типовым видом для рода *Neopolypora* Morozova et Lisitsyn, 1996 [Морозова, Лисицын, 1996]. В тастубских отложениях (сакмарский ярус) Торатау впервые установлены виды *Bashkirella nikiforovae* Schulga-Nesterenko, 1952, *Fenestella magnicellata* Schulga-Nesterenko, 1952, *F. variabilis* Schulga-Nesterenko, 1952, *Polypora subbrariicellata* Schulga-Nesterenko, 1952. Мшанки видов *Fenestella supravischerensis* Schulga-Nesterenko, 1952, *F. lata* Schulga-Nesterenko, 1941, *Polypora punctata* Schulga-Nesterenko, 1952 изначально описаны из стерлитамакских отложений (сакмарский ярус) того же шихана [Шульга-Нестеренко, 1952]. В этих же отложениях впервые выделен род *Trataucladia* Morozova, 1992 по находке типового вида *Trataucladia compacta* Morozova, 1992 [Морозова, 1992]. Распространение этого рода ограничено только Торатау и Юрактау, на последнем указанном шихане описана мшанка вида *T. noinskyi* (Schulga-Nesterenko, 1941), Мшанка вида *Flexifenestella subgrandissima* (Schulga-Nesterenko, 1952) впервые обнаружена в артинских отложениях Торатау.

На Юрактау из известняков ассельского возраста впервые описана мшанка вида *Minilya magnispinata* (Schulga-Nesterenko, 1941), стерлитамакского (сакмарский век) — *Shulgapora soshkinae* (Schulga-Nesterenko, 1952) [Шульга-Нестеренко, 1941, 1952]. Один вид *Polypora nadinae* Schulga-Nesterenko, 1952 установлен в стерлитамакских отложениях Куштау. Всего на трех шиханах найдено 19 новых видов из 13 родов и один новый род. Все они относятся к отряду Fenestrata.

Второй особенностью комплекса мшанковых рифовых массивов Торатау, Куштау, Шахтау и Юрактау является смешанный состав сообщества, включающий как виды северных акваторий, так и южных. Этот факт подтверждает существование связей раннепермской мшанковой биоты Палеоуральского бассейна с мшанковыми биотами Тетической и Арктической областей [Sørensen et al., 2007; Reid, James, 2010]. Поскольку Шахтау практически исчез с лица Земли, то необходимо сохранение оставшихся одиночных гор как уникальных объектов геологического наследия.

### Выводы

В результате изучения раннепермской мшанковой биоты из рифов западного склона Южного Урала уточнен систематический состав, включающий около 80 видов. Большая часть мшанок представляет отряд Fenestrata.

Среди мшанок Башкирского Предуралья присутствуют таксоны, широко распространенные в ассельско-артинских отложениях Уральских гор и Русской платформы.

Установлено высокое многообразие сетчатых колоний фенестратных мшанок: пластинчатые, спиральные, лировидные, веерообразные, перистые и др.

Предназначение мшанок в ископаемых рифовых комплексах и биогермах заключалось в построении и уплотнении органогенных построек.

Разнообразие и богатство мшанок стерлитамакских шиханов, как и других групп организмов, обуславливает необходимость сохранения этих уникальных объектов геологического наследия.

### Список литературы

- Горюнова Р. В. Морфология, система и филогения мшанок (отряд Rhabdomesida). М.: Наука, 1985. 152 с. (Труды ПИН, Т. 208).
- Горюнова Р. В. Мшанки // Рифогенные постройки в палеозое России. М.: Наука, 1997. С. 97–108.
- Исакова Т. Н., Кулагина Е. И., Филимонова Т. В. Раннепермская фораминиферная биота рифового массива Шахтау и ее связи с биотами Тетической и Арктической областей // Геологический вестник. 2020. № 1. С. 3–12. DOI: 10.31084/2619-0087/2020-1-1
- Королюк И. К. Методы и результаты изучения пермского рифогенного массива Шахтау. М.: Наука, 1985. 111 с.
- Кулагина Е. И., Скуин И. А., Коссовая О. Л. Пермский риф Шахтау. Уфа: Белая Река, 2015. 72 с.
- Леонова Т. Б. Новые данные о биогеографии пермского семейства аммоноидей Perrinitidae // Палеонтологический журнал. 2019. № 5. С. 33–38. DOI: 10.1134/S0031031X19050076
- Морозова И. П. Admiratellidae — новое семейство мшанок отряда Fenestellida // Палеонтологический журнал. 1992. № 2. С. 3–8.
- Морозова И. П. Мшанки отряда Fenestellida (морфология, система, историческое развитие). М.: ГЕОС, 2001. 177 с. (Труды ПИН РАН, Т. 277).
- Морозова И. П., Лисицын В. Д. Ревизия рода *Polypora* // Палеонтологический журнал. 1996. № 4. С. 38–47.
- Никифорова А. И. Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938 а. 290 с. (Палеонтология СССР. Т. IV. Ч. 5. Вып. 1).
- Никифорова А. И. Стратиграфическое распределение мшанок в нефтеносных рифовых известняках Ишимбаевского района // Материалы к познанию Ишимбаевского месторождения нефти. Л.-М.: ГОНТИ, 1938 б. С. 76–89 (Труды Нефт. геол.-развед. ин-та. Вып. 101).
- Никифорова А. И. Новые виды верхнепалеозойских мшанок предгорной полосы Башкирии // Материалы по стратиграфии и нефтеносности Южного Урала. Л.-М.:

ГОНТИ, Ред. горно-топл. и геол.-развед. лит., 1939. С. 70–102 (Труды Нефт. геол.-развед. ин-та. Серия А. Вып. 115).

Новикова Е. Н. Стратиграфическое распределение мшанок в нефтеносных известняках Ишимбаева // За Башкирскую нефть. 1937. № 6. С. 28–36.

Раузер-Черноусова Д. М., Корольюк И. К. Стерлитамакские шиханы — раннепермские рифы // Международный конгресс «Пермская система Земного шара». Путеводитель геологических экскурсий. Часть 2. Южноуральская экскурсия. Свердловск, 1991. С. 47–71.

Тризна В. Б. Новые виды мшанок семейств Fenestellidae, Acanthocladiidae предгорной полосы Башкирии // Материалы по стратиграфии и нефтеносности Южного Урала. Л.-М.: ГОНТИ, 1939. С. 102–144. (Труды Нефт. геол.-развед. ин-та. Серия А. Вып. 115).

Тризна В. Б., Клауцан Р. А. Мшанки артинского яруса Уфимского плато и их роль в стратиграфии этого яруса в Приуралье // Микрофауна СССР. Сб. 13. М.: Госнаучтехиздат, 1961. С. 331–453 (Труды ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 179).

Уилсон Дж. Л. Карбонатные фации в геологической истории. М.: Недра, 1980. 463 с.

Чувашов Б. И., Пуст Ж.-Н., Буассо Т., Веннан Е., Черных В. В. К истории формирования стерлитамакских шиханов (раннепермские рифовые массивы южного Предуралья) // Ежегодник-1995. Информационный сборник науч. трудов. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. С. 25–34.

Шульга-Нестеренко М. И. Нижнепермские мшанки Урала. М.-Л.: Издат-во АН СССР, 1941. 276 с. (Палеонтология СССР. Т. V. Часть 5. Вып. 1).

Шульга-Нестеренко М. И. Новые нижнепермские мшанки Приуралья. М.: Издат-во АН СССР, 1952. 102 с. (Труды ПИН РАН, Т. 37).

Amini Z. Z., Adabi M. H., Burrett C. F., Quilty P. G. Bryozoan distribution and growth from associations as a tool in environmental interpretation, Tasmania, Australia // Sedimentary Geology. 2004. V. 167. P. 1–15.

Cuffey R. J. Bryozoan contributions to reefs and bioherms through time // Studies in Geology. 1977. V. 4. P. 181–194.

Cuffey R. J. Bryozoan-built reef mounds — The overview from integrating recent studies with previous Investigation // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 2006. V. 257. P. 35–48.

Ernst A., Königshof P. The role of bryozoans in fossil reefs — an example from the Middle Devonian of the Western Sahara // Facies. 2008. V. 54. P. 613–620. DOI 10.1007/s10347-008-0149-1

Hageman S. J., James N. P., Bone Y. Cool water carbonate production from epizoic bryozoans on ephemeral substrates // Palaios. 1997. V. 15. P. 33–48.

Hageman S. J., Bock P. E., Bone Y., McGowan B. Bryozoan growth habits: classification and analysis // Journal of Paleontology. 1998. V. 72. P. 418–436.

Phylum Bryozoa. Handbook of zoology / T. Schwaha (Ed.). 2020. De Gruyter, Berlin. 444 p.

McKinney F. K., McKinney M. J., Listokin M. R. A. Erect bryozoans and more than baffling: enhanced sedimentation rate by a living unilaminate branched bryozoans and possible

implications for fenestrate bryozoans mudmounds // Palaios. 1987. V. 2. P. 41–47. DOI: 10.2307/3514571

McKinney F. K., Jackson J. B. C. Bryozoan evolution. Boston: Unwin Human, 1989. 238 p.

Reid C. M., James N. P. Permian higher latitude bryozoan biogeography // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2010. V. 298. P. 31–41. DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.04.013

Scotese C. R. Atlas of Permo-Carboniferous Paleogeographic Maps (Mollweide Projection), Maps 53–64, V. 4. The Late Paleozoic, PALEOMAP Atlas for ArcGIS. 2014. PALEOMAP Project, Evanston, IL.

Suárez Andrés J. L., Wyse Jackson P. N. Feeding currents: a limiting factor for disparity of Palaeozoic fenestrate bryozoans // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2015. V. 433. P. 219–232. DOI: 10.1016/j.palaeo.2015.05.015

Sørensen A. M., Håkansson E., Stemmerik L. Faunal migration into the Late Permian Zechstein Basin — Evidence from bryozoan palaeobiogeography // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. V. 251. P. 198–209. DOI: 10.1016/j.palaeo.2007.03.045

## References

Gorjunova R. V. (1985). Morphologiya, sistema i filogeniya mshanok (otryad Rhabdomesida) [Morphology, system and phylogeny of bryozoans (order Rhabdomesida)]. Nauka Publ., Moscow. 152 p. (Trudy PIN RAN, V. 208). (In Russian).

Gorjunova R. V. (1997). Mshanki [Bryozoans], in: Rifogennue postrojki v paleozoe Rossii. Nauka Publ., Moscow, 97–108. (In Russian).

Isakova T. N., Kulagina E. I., Filimonova T. V. (2020). Rannepermskaya foraminiferovaya biota massiva Shakhtau i ee svyazi s biotami Teticheskoy i Arcticheskoy oblastej [Early Permian foraminiferal biota of reefal massif Shakhtau and its relationship to same biota of the Paleotethyan and Arctic regions]. Geologicheskii vestnik, (1), 3–12. DOI: 10.31084/2619–0087/2020-1-1 (in Russian).

Korolyuk I. K. (1985). Metody i rezul'taty izucheniya permskogo rifogennogo massiva Shakhtau [Methods and results of the studying of the Permian reefal massif Shakhtau]. Nauka Publ., Moscow, 111 p. (In Russian).

Kulagina E. I., Skuin I. A., Kossovaya O. L. (2015). Permskii rif Shakhtau [Permian reef Shakhtau]. Belaya Reka Publ., Ufa, 72 p. (In Russian).

Leonova T. B. (2019). Novue dannue o biogeographii permskogo semejstva ammonoidej Perrinitidae [New Data on the Biogeography of the Permian Ammonoid Family Perrinitidae]. Paleontologicheskii zhurnal, (5), 33–38. DOI: 10.1134/S0031031X19050076 (in Russian).

Morozova I. P. (1992). Admiratellidae — novoe semejstvo mshanok otryada Fenestellida [Admiratellidae — new family of bryozoans from order Fenestellida]. Paleontologicheskii zhurnal, (2), 3–8. (In Russian).

Morozova I. P. (2001). Mshanki otryada Fenestellida (morphologij, sistema, istoricheskoe razvitiye) [Bryozoans of

- order Fenestellida (morphology, system, historical evolution]. GEOS Publ., Moscow, 177 p. (Trudy PIN RAN. V. 277). (In Russian).
- Morozova I. P., Lisitsin V. D. (1996). Reviziya roda Polypora [Revision of genus Polypora]. *Paleontologicheskii zhurnal*, (4), 38–47. (In Russian).
- Nikiforova A. I. (1938 a). Tipy kamennougol'nykh mshanok evropeiskoj chasti SSSR [Type of Carboniferous bryozoans from Europe part of USSR]. AN SSSR Publ., Moscow-Leningrad, 290 p. (Paleontologia SSSR. Issue IV. No. 5. Part 1). (In Russian).
- Nikiforova A. I. (1938 b). Stratigraphicheskoe raspredelenie mshanok v nephtenosnykh rephovykh izvestnyakakh Ishimbajskogo rajona [Stratigraphical distribution of bryozoans in oil-bearing reef limestones of Ishimbaj region]. *Materialy k poznaniu Ishimbaj mestorozhdeniya nefi. Trudy NGRI. No. 101. P. 76–89.* (In Russian).
- Nikiforova A. I. (1939). Novye vidy verkhnepaleozojskikh mshanok predgornoj polosy Bashkirii [New species of Upper Palaeozoic bryozoans from foothill strip of Bashkiria]. *Materialy po stratigraphii i nephtenosnosti Yuzhnogo Urala. GONTI Publ., Leningrad-Moscow, 70–102.* (Trudy NGRI. Seriya A. No. 115). (In Russian).
- Novikova E. N. (1937). Stratigraphicheskoe raspredelenie mshanok v nephtenosnykh izvestnyakakh Ishimbaeva [Stratigraphical distribution of bryozoans in oil-bearing limestones of Ishimbaevo]. *Za Bahskirskuyu nepht'*, (6), 28–36. (In Russian).
- Rauser-Chernousova D. M., Korolyuk I. K. (1991). Sterlitamaskie shikhany — rannepermские рифы. Mezhdunarodnyi congress “Permская система земного шара” [Sterlitamak shikhans — Early Permian reefs. International Congress “The Permian System of the Globe”]. *Putevoditel' geologicheskikh ekskursii. Chast' II: Yuzhnoural'skaya ekskursiya. Sverdlovsk. P. 47–71.* (In Russian).
- Trizna V. B. (1939). Novue vidu mshanok semejstv Fenestellidae, Acanthocladiidae predgornoj polosy Bashkirii [New species of bryozoans from families Fenestellidae, Acanthocladiidae of foothill strip of Bashkiria]. *Materialy po stratigraphii i nephtenosnosti Yuzhnogo Urala. GONTI Publ., Leningrad-Moscow, 102–144.* (Trudy NGRI. Seriya A. No. 115). (In Russian).
- Trizna V. B., Klautsan R. A. (1961). Mshanki artinskogo yarusa Uphimskogo plato i ikh rol' v strtaigraphii etogo yarusa v Priural'e [Bryozoans of Artinskian stage from Ufa plateau and their means in stratigraphy of that stage in Cis-Urals], in: *Название сборника. Издательство, Город, 331–453.* (Trudy VNIGRI. Issue 13. No. 179). (In Russian).
- Wilson J. L. (1980). Karbonatnue phatsii v geologicheskoi istorii [Carbonate facies in geologic history]. *Nedra Publ., Moscow, 463 p.* (In Russian).
- Chuvashov B. I., Pust Zh.-N., Buasso T., Venan E., Chernykh V. V. (1996). K istorii phormirovaniya sterlitamaskikh shikhanov (rannepermские рифовые массивы Yuzhnogo Predural'ya) [About history of forming of Sterlitamak shikhans (Early Permian reef massifs of South Cis-Urals)]. *Ezhegodnik-1995. Informatsionnyj sbornik nauchnykh trudov. UO RAN Publ., Ekaterinburg, 25–34.* (In Russian).
- Shulga-Nesterenko M. I. (1941). Nizhnepermские mshanki Urala [Lower Permian bryozoans from Urals]. AN SSSR Publ., Moscow-Leningrad, 276 p. (Paleontologia SSSR. Issue V. Part 5. No. 1). (In Russian).
- Shulga-Nesterenko M. I. (1952). Novue nizhnepermские mshanki Priural'ya [New Lower Permian bryozoans from Cis-Urals]. AN SSSR Publ., Moscow, 102 p. (Trudy PIN RAN. No. 37). (In Russian).
- Amini Z. Z., Adabi M. H., Burrett C. F., Quilty P. G. (2004). Bryozoan distribution and growth from associations as a tool in environmental interpretation, Tasmania, Australia. *Sedimentary Geology*, (167), 1–15.
- Cuffey R. J. (1977). Bryozoan contributions to reefs and bioherms through time. *Studies in Geology*, (4), 181–194.
- Cuffey R. J. (2006). Bryozoan-built reef mounds — The overview from integrating recent studies with previous Investigation. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, (257), 35–48.
- Ernst A., Königshof P. (2008). The role of bryozoans in fossil reefs — an example from the Middle Devonian of the Western Sahara. *Facies*, (54), 613–620. DOI: 10.1007/s10347-008-0149-1
- Hageman S. J., James N. P., Bone Y. (1997). Cool water carbonate production from epizoic bryozoans on ephemeral substrates. *Palaios*, (15), 33–48.
- Hageman S. J., Bock P. E., Bone Y., McGowran B. (1998). Bryozoan growth habits: classification and analysis. *Journal of Paleontology*, (72), 418–436.
- Phylum Bryozoa. *Hardbook of zoology* (2020). T. Schwaha (Ed.). De Gruyter, Berlin. 444 p.
- McKinney F. K., McKinney M. J., Listokin M. R. A. (1987). Erect bryozoans and more than baffling: enhanced sedimentation rate by a living unilaminar branched bryozoans and possible implications for fenestrate bryozoans mudmounds. *Palaios*, (2), 41–47. DOI: 10.2307/3514571
- McKinney F. K., Jackson J. B. C. (1989). Bryozoan evolution. *Unwin Human Publ., Boston, 238 p.*
- Reid C. M., James N. P. (2010). Permian higher latitude bryozoan biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, (298), 31–41. DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.04.013
- Scotese C. R. (2014). Atlas of Permo-Carboniferous Paleogeographic Maps (Mollweide Projection), Maps 53–64, Volumes 4, The Late Paleozoic. *PALEOMAP Atlas for ArcGIS. PALEOMAP Project, Evanston, IL.*
- Suárez Andrés J. L., Wyse Jackson P. N. (2015). Feeding currents: a limiting factor for disparity of Palaeozoic fenestrate bryozoans. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, (433), 219–232. DOI: 10.1016/j.palaeo.2015.05.015
- Sørensen A. M., Håkansson E., Stemmerik L. (2007). Faunal migration into the Late Permian Zechstein Basin — Evidence from bryozoan palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, (251), 198–209. DOI: 10.1016/j.palaeo.2007.03.045

*Сведения об авторе:*

**Толоконникова Зоя Алексеевна**, канд. геол.-мин. наук, Кубанский государственный университет (КубГУ), г. Краснодар, zzalatoi@yandex.ru

*About the author:*

**Tolokonnikova Zoya Alekseevna**, Kuban State University, Krasnodar, Russia. zzalatoi@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 03.05.2023; одобрена после рецензирования 16.05.2023; принята к публикации 14.07.2023.

The article was submitted 03.05.2023; approved after reviewing 16.05.2023; accepted for publication 14.07.2023.