

**Природа – это равновесие...**  
*Альбер Камю*

**Administration of the City of Krasnoufimsk**

**Krasnoufimsk Regional Museum**

**S.V. Naugolnykh**

**Palaeontology  
of the City of  
Krasnoufimsk**

**Moscow  
Media-Grand**

**2016**

**Свердловская область  
Муниципальное образование  
городской округ Красноуфимск**



**Красноуфимский краеведческий музей**

**С.В. Наугольных**

# **Палеонтология Красноуфимска**

**Москва  
Медиа-Гранд**

**2016**

УДК 56:551.736.1

ББК 26.33:28.1

**С.В. Наугольных. Палеонтология Красноуфимска. Москва: Медиа-Гранд. 2016. 72 с. Илл.**

Книга рассказывает о природном наследии г. Красноуфимска и Красноуфимского района. Научно установленные и достоверные факты помогают прочесть страницы каменной летописи Земли. На заре XX века здесь, в предгорьях Урала, были сделаны первые важные шаги в изучении пермского периода. Красноуфимск и его окрестности всегда были и остаются «золотым дном» для исследователей–палеонтологов.

Подробно рассмотрены разрезы Соболевский карьер, Красноуфимские Ключики, Атамановская гора, Рахмангулово, Александровское, Зюрзя. Для каждого разреза приведены сведения о его географическом и стратиграфическом положении, а также о таксономическом составе встречающихся в нем представителей ископаемой фауны и флоры. Высказаны представления автора об условиях существования организмов в пределах изученной территории в раннепермскую эпоху. Книга включает большое число оригинальных иллюстраций. Текст сопровождается библиографическим списком.

Книга рассчитана как на профессиональных геологов и палеонтологов, так и на широкую аудиторию, интересующуюся краеведением и историей жизни на Земле.

*Ответственный редактор: Л.А. Лаврова,  
директор Красноуфимского краеведческого музея  
Заместитель ответственного редактора: В.И. Давыдова,  
старший научный сотрудник Красноуфимского краеведческого музея.*

*Рисунки и фотографии автора  
(кроме особо отмеченных)*

**S.V. Naugolnykh. Palaeontology of the City of Krasnoufimsk. Moscow: Media-Grand. 2016. 72 p. Ill.**

The book deals with the most important palaeontological monuments of the City of Krasnoufimsk and its nearest vicinity. The sections Sobolevsky quarry, Krasnoufimskie Kluchiki, Ataman Mountain, Rakhmangulovo, Aleksandrovskoe, Zjurzya River are discussed in detail. General information including geographical and stratigraphical position of the localities, as well as taxonomical composition of their fauna and flora are given. Author's considerations on the environmental conditions of Early Permian epoch in the studied area are proposed. The book includes many original illustrations and the bibliographical list.

The book is adapted both for professional geologists and palaeontologists and broad public who are interested in regional geology, palaeontology, and history of life on the Earth.

**ISBN 978-5-9904241-4-2**

© С.В. Наугольных, 2016

## Оглавление

1. Введение.....	8
2. Исторический очерк.....	8
3. Важные геологические разрезы Красноуфимска и его окрестностей.....	11
3.1. Соболевский карьер.....	16
<b>Первое палеонтологическое эссе: <i>Helicoprion</i></b> .....	18
3.2. Красноуфимские Ключики.....	24
3.3. Атамановская Гора.....	36
3.4. Рахмангулово.....	44
<b>Второе палеонтологическое эссе: <i>Psygtophyllum</i></b> .....	49
3.5. Александровское.....	53
<b>Третье палеонтологическое эссе: <i>Ufadendron</i></b> .....	62
3.6. Река Зюря и Гониатитовый овраг.....	64
4. Заключение.....	66
5. Список литературы.....	67

## Contents

1. Introduction.....	8
2. Historical overview.....	8
3. Important geological sections of the City of Krasnoufimsk and its adjacent area.....	11
3.1. Sobolevsky quarry.....	16
<b>First paleontological essay: <i>Helicoprion</i></b> .....	18
3.2. Krasnoufimskie Kluchiki.....	24
3.3. Ataman Mountain.....	36
3.4. Rakhmangulovo.....	44
<b>Second paleontological essay: <i>Psymphyllum</i></b> .....	49
3.5. Aleksandrovscoe.....	53
<b>Third paleontological essay: <i>Ufadendron</i></b> .....	62
3.6. Zjurzja River and Goniatit Ravine.....	64
4. Conclusions.....	66
5. Bibliography.....	67



**Таблица 1.** Плитчатые мергели дивьинской свиты, обнажающиеся в верхней части Соболевского карьера, г. Красноуфимск (саргинский горизонт, артинский ярус). Для масштаба использован геологический молоток.

## **1. Введение**

Книга, которую держит в руках читатель, посвящена палеонтологии Красноуфимска, уральского города, раскинувшегося по холмистым берегам реки Уфы в ее среднем течении, в Уральских предгорьях.

Сведения о палеонтологии Красноуфимска и его окрестностей рассеяны по многочисленным научным статьям и краеведческим заметкам, и найти их даже в век интернета и цифровых технологий неподготовленному читателю будет трудно. Мне хочется надеяться, что в этой книге удалось собрать воедино много важных и интересных сведений о палеонтологии Красноуфимска, что облегчит дальнейшую работу всем интересующимся далеким прошлым Красноуфимского края. При определении органических остатков автор старался придерживаться тех названий, которые широко вошли в палеонтологическую практику, обладают приоритетом и используются большинством исследователей.

Автор выражает свою искреннюю признательность друзьям и коллегам из Красноуфимска Л.А. Лавровой, В.И. Давыдовой, Л.А. Алексейчик, П.Н. Мочалину, О.В. Абросимовой, А.Д. Жержевскому и многим другим, помощь и доброе отношение которых очень помогли при организации и проведении полевых работ в Красноуфимске и Красноуфимском районе. Большую поддержку в организации полевых исследований оказали коллеги и любители палеонтологии из г. Перми: И.И. Терещенко, А.А. Фофанов, А.В. Наугольных.

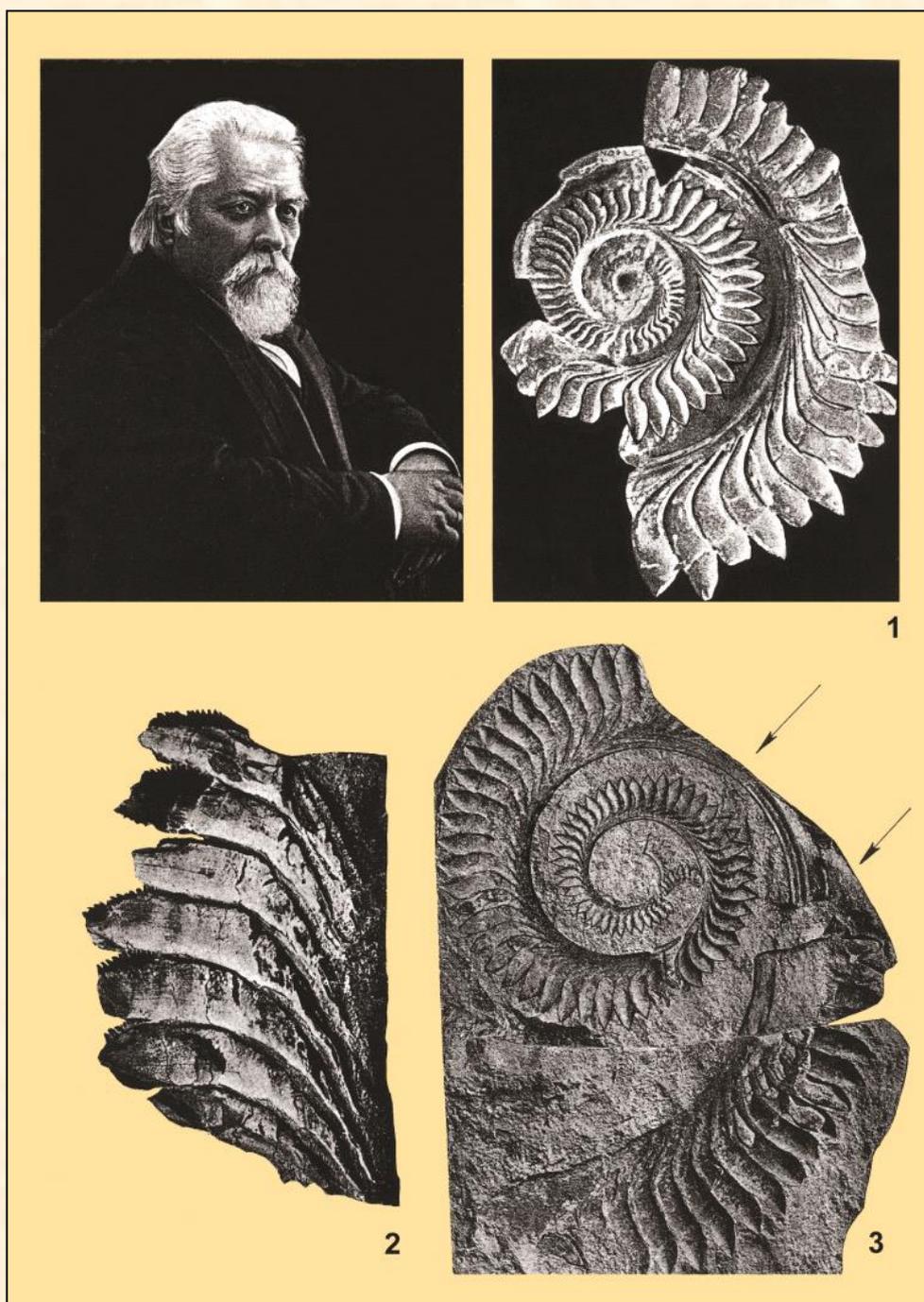
Изображенные в книге окаменелости хранятся в Геологическом институте РАН (г. Москва), Красноуфимском краеведческом музее (г. Красноуфимск, Свердловская область), Государственном Дарвиновском музее (г. Москва), Геологическом музее Горного института (г. Екатеринбург), Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (г. Москва), Геологическом музее имени А.А. Штуkenберга Казанского федерального университета (г. Казань), Государственном биологическом музее им. К.А. Тимирязева (г. Москва), Музее Пермского периода (г. Пермь).

## **2. Исторический очерк**

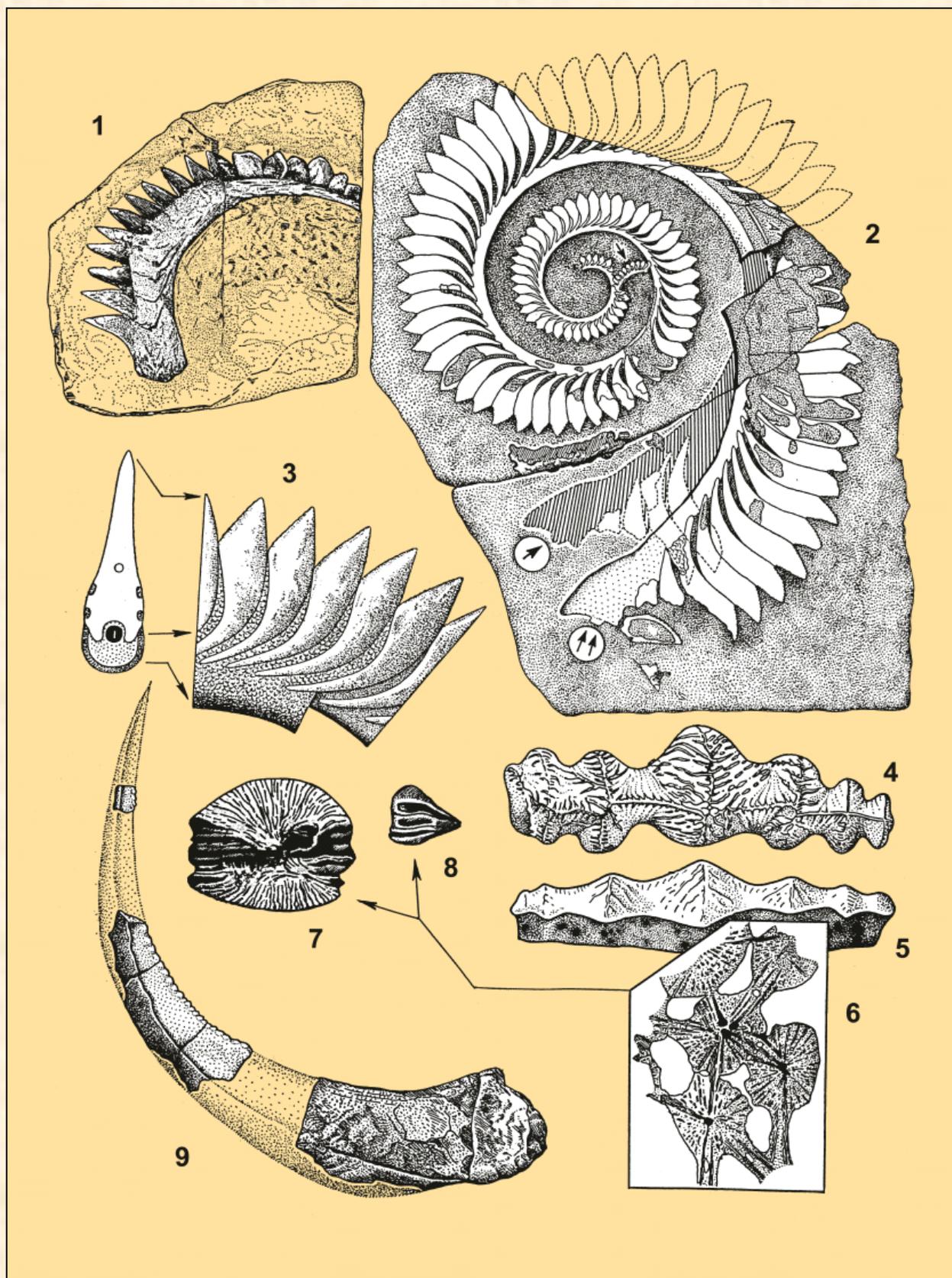
Красноуфимску посвящено много палеонтологических и стратиграфических работ, но среди них выделяется блестящее монографическое исследование, опубликованное Г.Н. Фредериксом (1915), талантливым и оригинальным геологом и палеонтологом, судьба которого, к большому сожалению для российской науки, сложилась трагически (Talent et al., 1995). Работа Фредерикса была основана на обширных коллекционных сборах, сделанных им совместно с г-ном Рязанцевым и академическим палеонтологом-препаратором г-ном Кнырко в 1910 г., а также на коллекции окаменелостей, переданной Фредериксу в 1909 г. П.И. Кротовым, профессором Казанского университета, где в те годы учился Фредерикс. В 1913-м году Фредерикс был избран практикантом Геологического комитета в Санкт-Петербурге (тогда Петрограде), где его работу над красноуфимской коллекцией курировали ведущие палеонтологи и стратиграфы Геолкома Ф.Н. Чернышев и академик А.П. Карпинский.

Именно перу Карпинского принадлежит серия классических работ, посвященных геликоприонам, зубные спирали которых были найдены в Красноуфимске и его окрестностях А.Г. Бессоновым, инспектором народных училищ Красноуфимского уезда. Удивительно, но вскоре после открытия и описания

геликоприона Бессонова, остатки геликоприонид были обнаружены совсем рядом с Москвой, в карьере у д. Русавкино (Таблица II, фиг. 2), хорошо известном всем московским любителям геологии, палеонтологии и минералогии.



**Таблица II.** Слева сверху: академик А.П. Карпинский, описавший геликоприона Бессонова, *Helicoprion bessonowi* Karpinsky (1, 3) и кампилоприона Иванова, *Campyloprion ivanovi* Karpinsky (2). Стрелками на фиг. 3 отмечены повреждения зубной спирали геликоприона, синхронные времени захоронения спирали в осадке. Подробные объяснения см. в тексте. Местонахождения: г. Красноуфимск, Дивья гора; артинский ярус, саргинский горизонт, дивьянская свита (1, 3); Московская обл., с. Русавкино; верхний карбон, гжельский ярус (2). Вне масштаба.



**Рис. 1.** Ископаемые остатки геликоприонид из верхнепалеозойских отложений. Подробные объяснения см. на следующей странице.

**Ископаемые остатки геликоприона *Helicoprion bessonowi* Karpinsky и его возможных родственников.**

1 – *Edestus lecontei* Dean; Невада, США (по: Dean, 1897).

2 – *Helicoprion bessonowi*; сломавшаяся до захоронения зубная спираль геликоприона, указывающая на относительно свободное расположение оборотов спирали при жизни животного. Одной стрелкой отмечено предполагаемое прижизненное положение отломившейся части оборота спирали, двумя стрелками – реальное расположение этой части оборота в породе.

3 – *Helicoprion bessonowi*; реконструкция поперечного сечения и бокового вида части спирали с зубным рядом и «шагреным покровом».

4, 5 – зуб *Campodus* sp., предполагаемый боковой дробящий зуб геликоприона.

6 – остеологический препарат, показывающий расположение дентиновых трубочек и каналов в т.н. «шагренях».

7, 8 – строение «шагреней».

9 – ихтиодорулит "*Parahelicoprion*" (2–4, 6–9 – по: Карпинский, 1945; с изм.).

Вне масштаба.

---

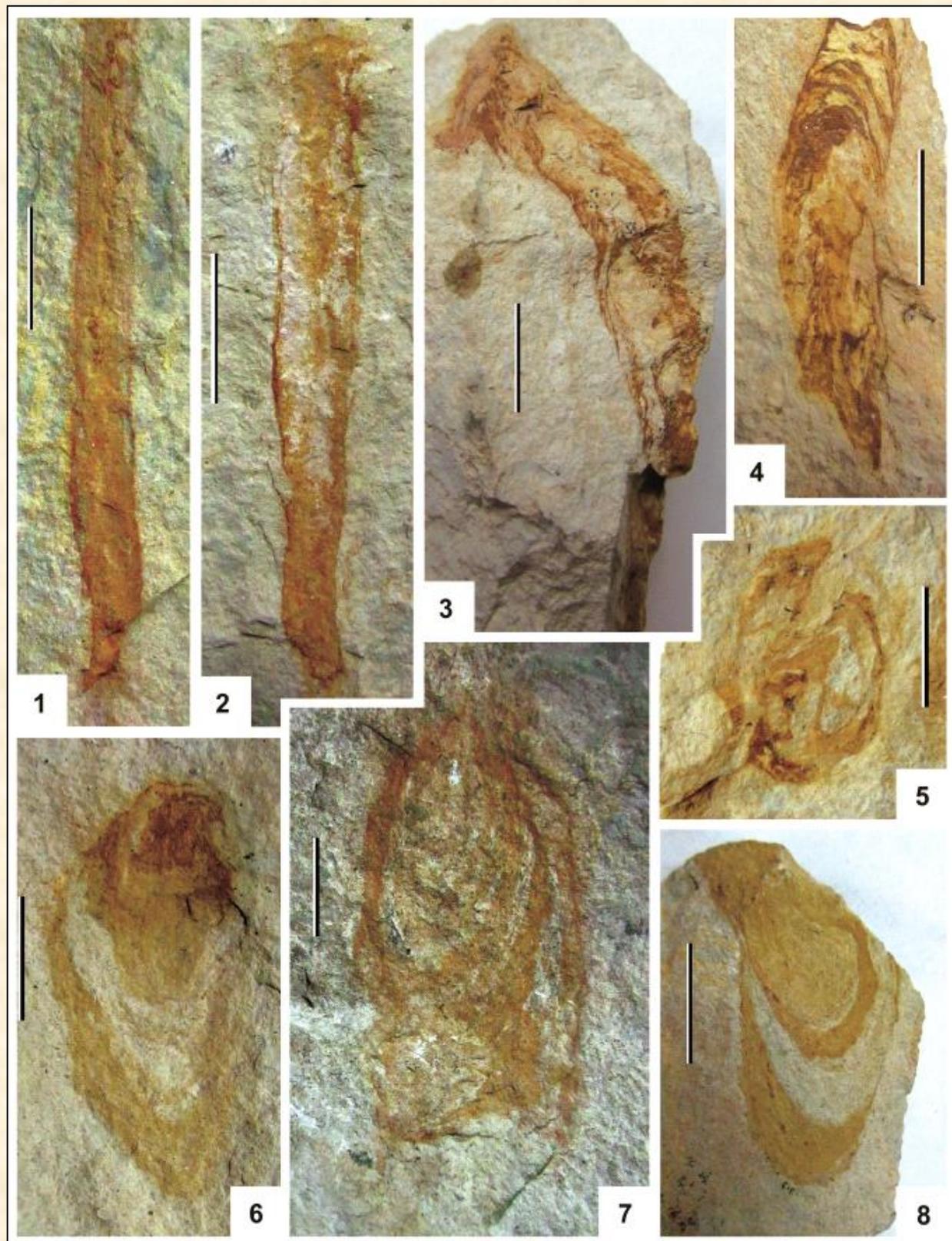
К изучению палеонтологических коллекций, собранных в Красноуфимске и его ближайших окрестностях, так или иначе обращались многие палеонтологи-палеозойщики. Кроме этого, из этих же разрезов собирались материалы для экспозиций столичных и региональных публичных музеев. Так, в тридцатые годы в Красноуфимск приезжал Г.Т.Мауэр, известный пермский палеонтолог-краевед (Долгих, 2009, 2013).

В последние годы изучением палеонтологии и стратиграфии г. Красноуфимска и его окрестностей занимается большая группа краеведов и палеонтологов, представляющих как столичные музеи и институты, так и региональные краеведческие музеи Урала, одним из которых является Красноуфимский краеведческий музей. Первые результаты работы этой группы единомышленников уже опубликованы (Геолого-палеонтологические памятники Красноуфимска..., 2013).

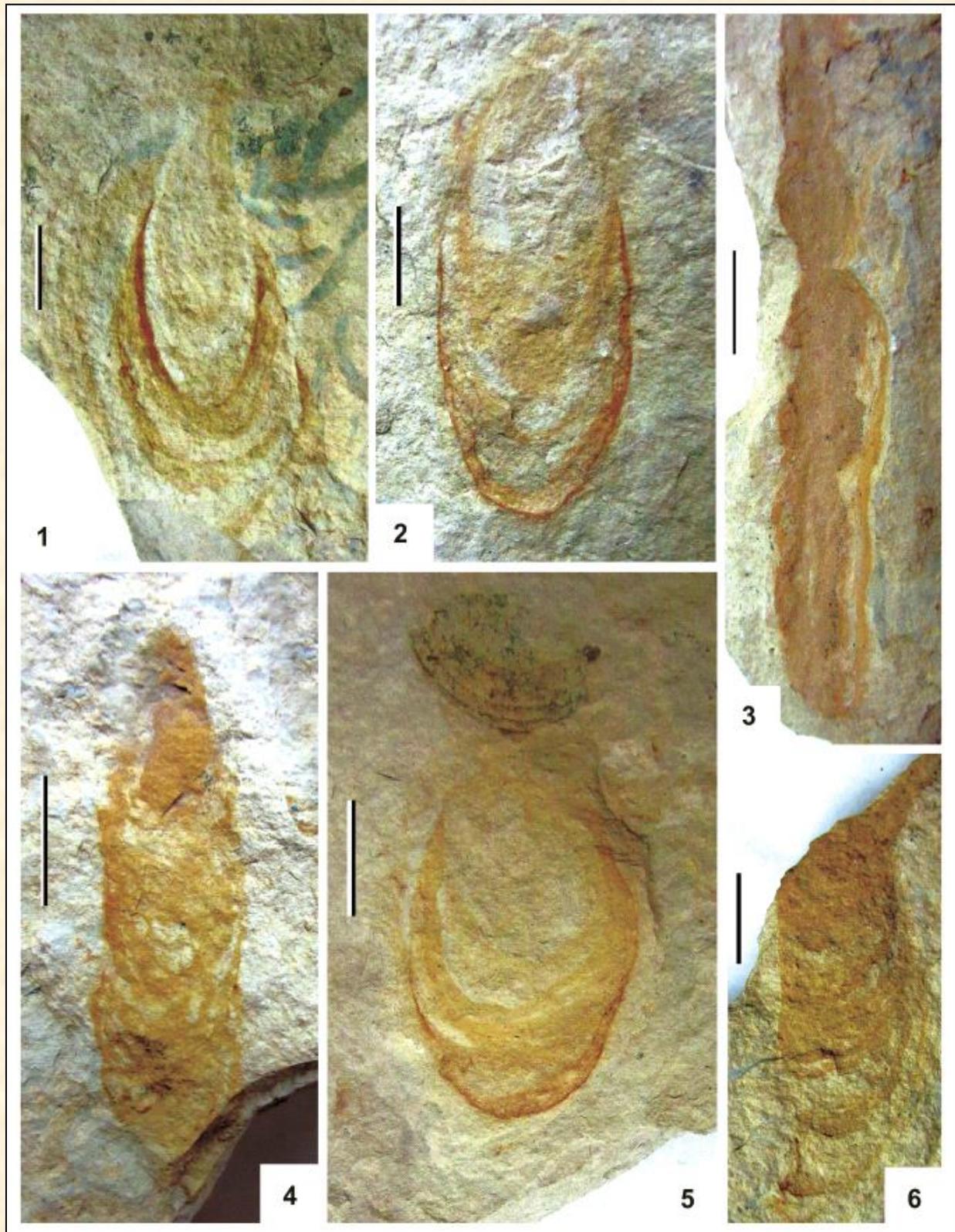
### **3. Важные геологические разрезы Красноуфимска и его окрестностей**

В реестр геологических памятников природы России (Карпунин и др., 1998), к сожалению, вошел только один объект, расположенный в Красноуфимском районе: озеро-провал Черное. Из находящихся в районах, соседних с Красноуфимским, следует назвать официально признанные геологические памятники Большие Карзи и Верхний Бардым (Артинский район), где располагаются гипостратотипы кунгурского яруса;

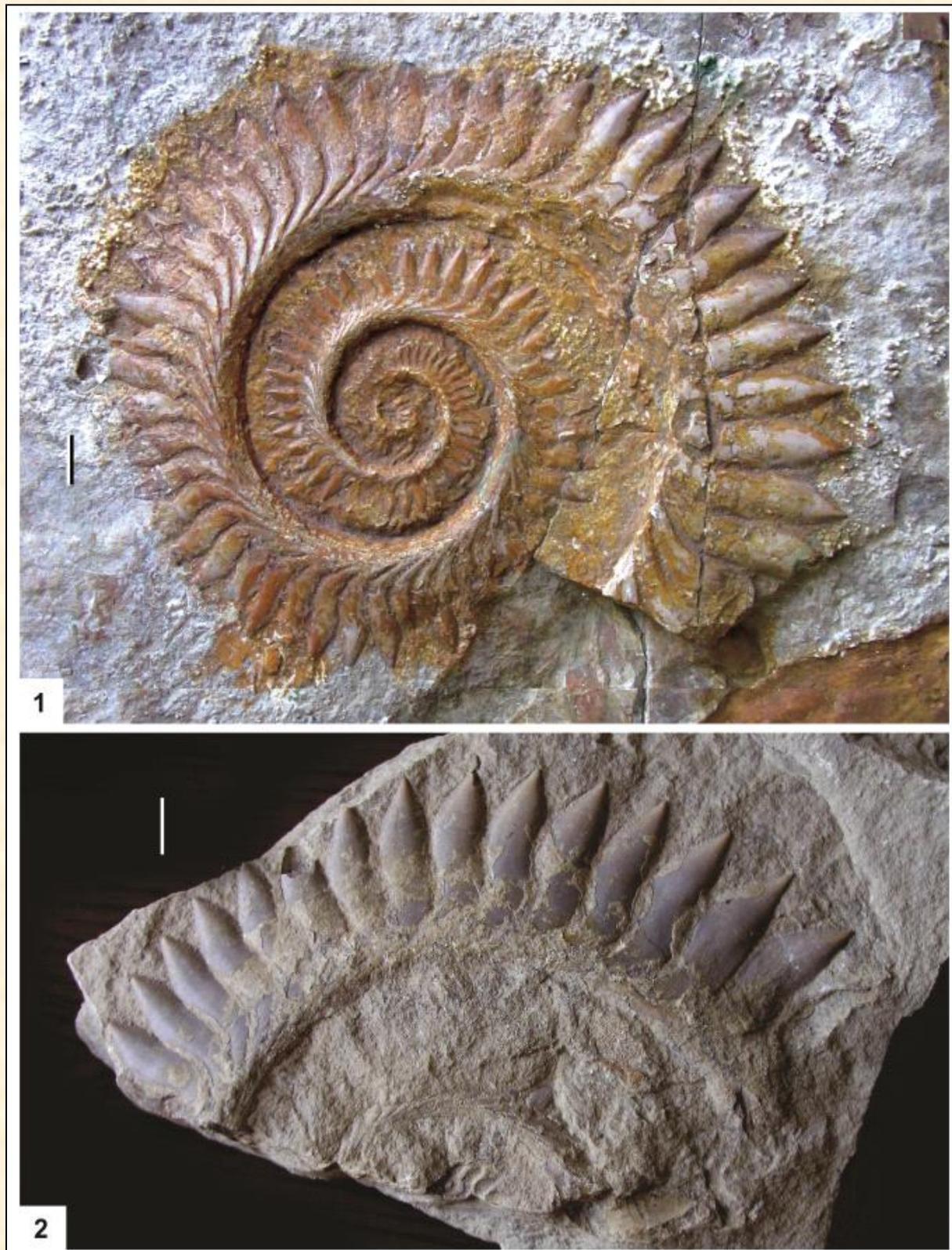
В настоящей работе в число палеонтологических памятников Красноуфимска и Красноуфимского района включены следующие естественные разрезы и искусственные обнажения: Соболевский карьер, Красноуфимские Ключики, Атамановская Гора, Рахмангулово, Александровское, река Зюрзя и Гониатитовый овраг, Холодный Лог. Оформление официального статуса перечисленных выше разрезов, имеющих большое геолого-палеонтологическое значение, – дело будущего.



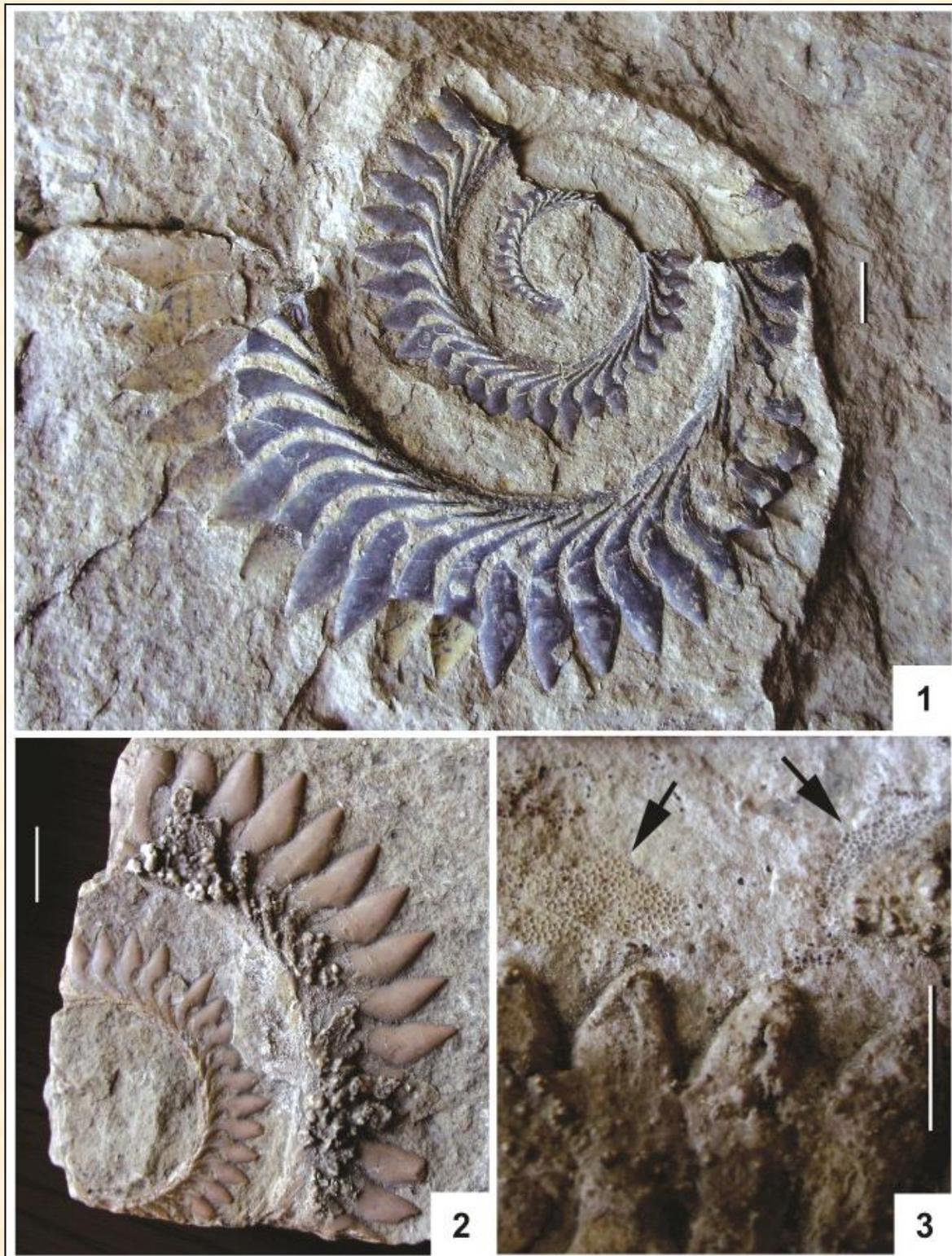
**Таблица III.** Следы ползания таинственного морского бентосного беспозвоночного *Aidomonstrum monstrosum* Naugolnykh (in manuscr.). Местонахождение Соболя; артинский ярус, саргинский горизонт, дивьинская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица IV.** Следы ползания таинственного морского бентосного беспозвоночного *Aidomonstrum monstrosum* Naugolnykh (in manuscr.). Местонахождение Соболя; артинский ярус, саргинский горизонт, дивьинская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица V.** *Helicoprion bessonowi* Karpinsky. **1** – оригинал к работе Г.Н. Фредерикса (1915; Табл. VIII, фиг. 1); **2** – образец из коллекции Красноуфимского краеведческого музея, экз. № 1665. Местонахождения: Дивья гора (**1**); 2,5 км к западу от Красноуфимской электростанции (**2**). Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица VI.** *Helicoprion bessonowi* Karpinsky. 1-3 – фондовая коллекция Красноуфимского краеведческого музея; 1 – экз. № 6116; 2 – экз. № 228; 3 – экз. № 6114. На фиг. 3 стрелками отмечены «шагрени». Местонахождения: Чигвинцево (1); Холодный лог (2); окрестности Красноуфимска, точное местонахождение неизвестно (3). Длина масштабной линейки – 1 см.

### 3.1. Соболевский карьер

Соболевский карьер известен, в основном, благодаря находкам зубных спиралей геликоприонов, акулловых (s. l.) рыб из группы эвгенеодонтид, которым посвящена весьма обширная литература. Однако не меньшее, а, пожалуй, даже существенно большее значение этот разрез имеет как самое представительное из имеющихся на текущий момент обнажений пород, относящихся к дивьинской свите саргинского горизонта артинского яруса (см. Табл. I).

**Географическое положение.** Свердловская область, г. Красноуфимск, микрорайон Соболя, карьер на западной стороне от коллективного сада Солнечный.

**Стратиграфическое положение.** Отложения, обнажающиеся в Соболевском карьере, относятся к дивьинской свите, иногда также именуемой «свитой геликоприоновых мергелей», которая принадлежит саргинскому горизонту артинского яруса нижнего отдела пермской системы. В карьере наблюдается пачка дивьинских мергелей не менее 25 м мощности. Пачка неоднородна. Мергели в нижней части разреза сероватого оттенка; образуют крупно-плитчатую отдельность. Мергели в средней части разреза более массивные, толстослоистые, иногда синеватого оттенка. Мергели верхней части разреза средне- и тонкоплитчатые, желтовато-бежевые, образуют плитки с ровной поверхностью, напоминающей своей текстурой бумагу «ватман».

**Тафономические особенности; формы сохранности ископаемых остатков.** Осадки дивьинской свиты сформировались в относительно глубоководных условиях, на глубине от нескольких десятков до первых сотен метров. Это наложило отпечаток как на состав, так и на сохранность ископаемых остатков, которые присутствуют в дивьинских отложениях. Ископаемые остатки, за исключением ходов бентосных беспозвоночных, встречаются в дивьинской свите относительно спорадически и, как правило, не образуют массовых скоплений (Таблицы III–VIII, IX, 23, 3; X–XVII). Однако при этом они отличаются хорошей сохранностью. Раковины аммоноидей обычно сохраняются полностью, с умбиликальными оборотами и жилой камерой, но бывают сплюснены. Аллохтонные растительные остатки, также встречающиеся в дивьинской свите (Таблицы XV, 1–7; XVI, 1–5; XVII, 1–4), сохраняются в виде ожелезненных фитолейм и отпечатков, также уплощенных вследствие постдиагенетической деформации.

**Таксономический состав.** Безусловно доминирующей группой ископаемых остатков в Соболевском карьере являются следы ползания бентосных беспозвоночных, встречающиеся практически во всех частях разреза. Чаще всего встречаются причудливо изгибающиеся следы аннелид двух морфологических типов: более толстые (Таблица XI, 6, слева) и тонкие (Таблица XI, 6, справа). Эти следы могут быть отнесены к формальному роду *Helminthoides* (Микулаш, Дронов, 2006), указывающему на довольно глубоководные условия накопления осадков. Второй по частоте встречаемости группой ископаемых остатков в Соболевском карьере являются раковины аммоноидей родов *Uraloceras* и *Paragastrioceras*. Обычно они относительно небольшие (до 5–7 см в диаметре), но иногда встречаются очень крупные экземпляры с раковинами до 30 см в диаметре, а в исключительных случаях даже более крупные. Реже встречаются раковины прямых наутилоидей (*Orthoceratites siphonocentralis* Krotov, “*Orthoceras*” *lateralaeformis* Frederiks), а также спиральные раковины наутилоидей вида *Metacoceras artiense* Kruglov. Изредка встречаются мелкие раковины брахиопод отряда продуктид (*Yakovlevia artiensis* Tschernyschew) и теребратулид (*Dielasma moelleri* Tschernyschew). В исключительных случаях встречаются остатки позвоночных – эласмобранхий *Helicoprion bessonowi* Karpinsky, *Cladodus* sp., *Chomatodus* sp., крупные плавниковые шипы (Таблица XI, 8).



**Таблица VII.** *Helicoprion bessonowi* Karpinsky. **1** – оригинал к работе Г.Н. Фредерикса (1915, Табл. VIII, фиг. 1); **2** – образец из коллекции Красноуфимского краеведческого музея, экз. № 228; **3** – 6114. Местонахождения: Дивья гора (**1**); Холодный лог (**2**) окрестности Красноуфимска, точное местонахождение неизвестно (**3**). Длина масштабной линейки – 1 см.

## Первое палеонтологическое эссе: *Helicoprion*

Набрав в любой поисковой системе в интернете слово «геликоприон», вы обнаружите целую россыпь предположений о строении и функциональном назначении зубной спирали этой удивительной палеозойской рыбы. Среди специалистов-палеонтологов по-прежнему нет единодушия в отношении функционального назначения симфизной зубной спирали и способа питания геликоприона. Высказывалось мнение (Lebedev, 2009), что геликоприон мог разрезать зубной спиралью, в буквальном смысле слова, как дисковой пилой, раковины головоногих моллюсков, которые в изобилии встречаются в Соболевском карьере и других обнажениях дивьинской свиты.

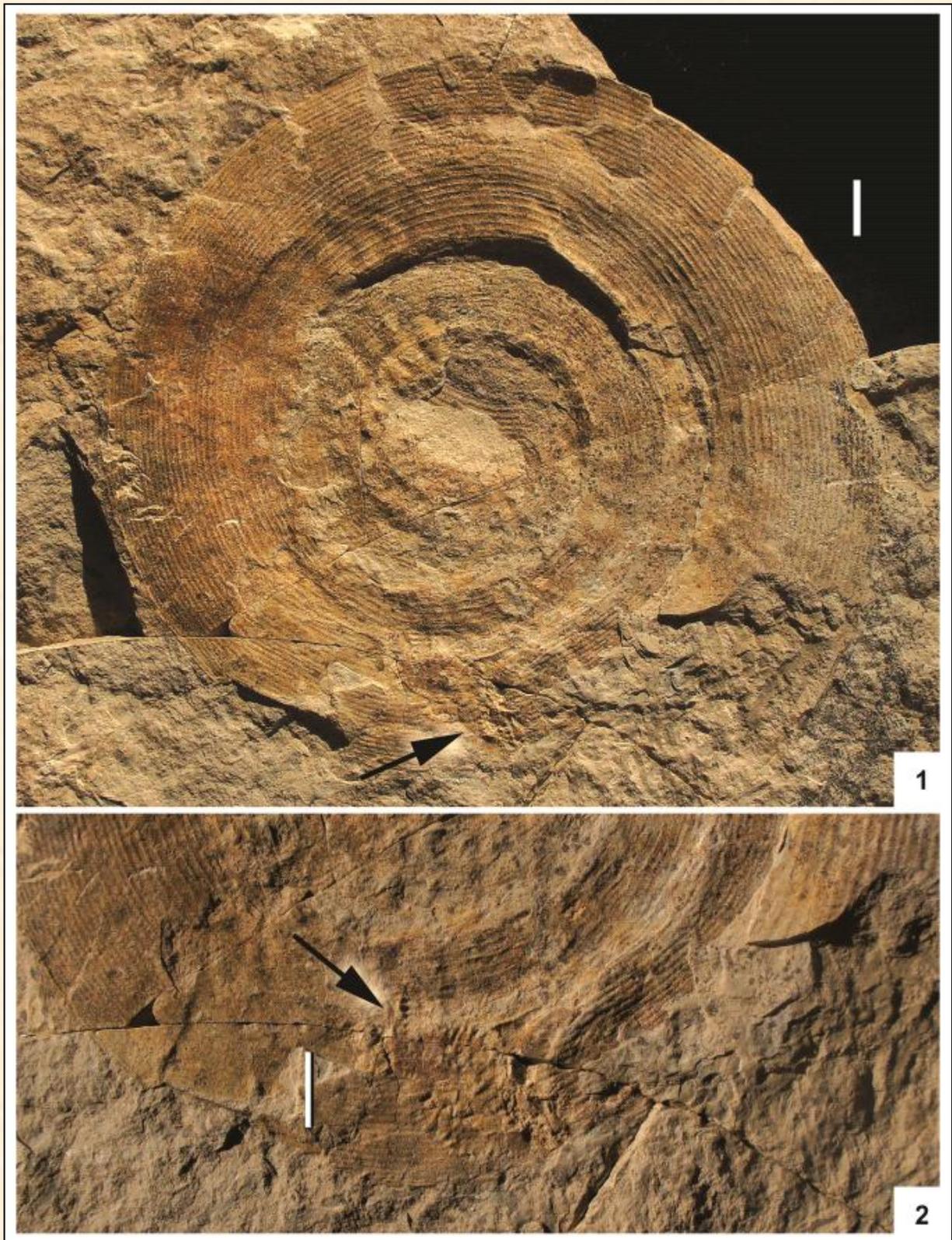
Во время полевых работ 2012 г. в Соболевском карьере автором была найдена крупная раковина гониатита, определенного как *Uraloceras* sp., имеющая большое сходство с видом *Uraloceras suessii* Karpinsky, характерным для верхнеартинских (саргинских) отложений этого региона. После внимательного осмотра раковины на ее внешнем обороте был обнаружен залеченный шрам (Таблица VIII, 1–2), оставленный после нападения на моллюска какого-то хищника. Шрам прямой и при этом состоящий из трех последовательных «сегментов», каждый из которых, очевидно, соответствовал одному зубу хищника. Сегменты осложнены мелкими и короткими боковыми бороздами, скорее всего, соответствующими пильчатой нарезке, располагавшейся на краях зубов хищника.

Такой прямой шрам не мог быть оставлен челюстями обычной акулы или какой-нибудь другой хищной рыбы, поскольку при таком размере зубов их следы располагались бы не в ряд, а по дуге, отражая строение челюсти хищника. Однако при разрезании или раскусывании раковины с помощью симфизной зубной спирали, шрам был бы прямым. Именно это мы и наблюдаем на данном образце. Форма поперечного сечения сегментов зубов спирали геликоприона среднего размера, несущих по краям пильчатую нарезку, вполне соответствует сегментам шрама.

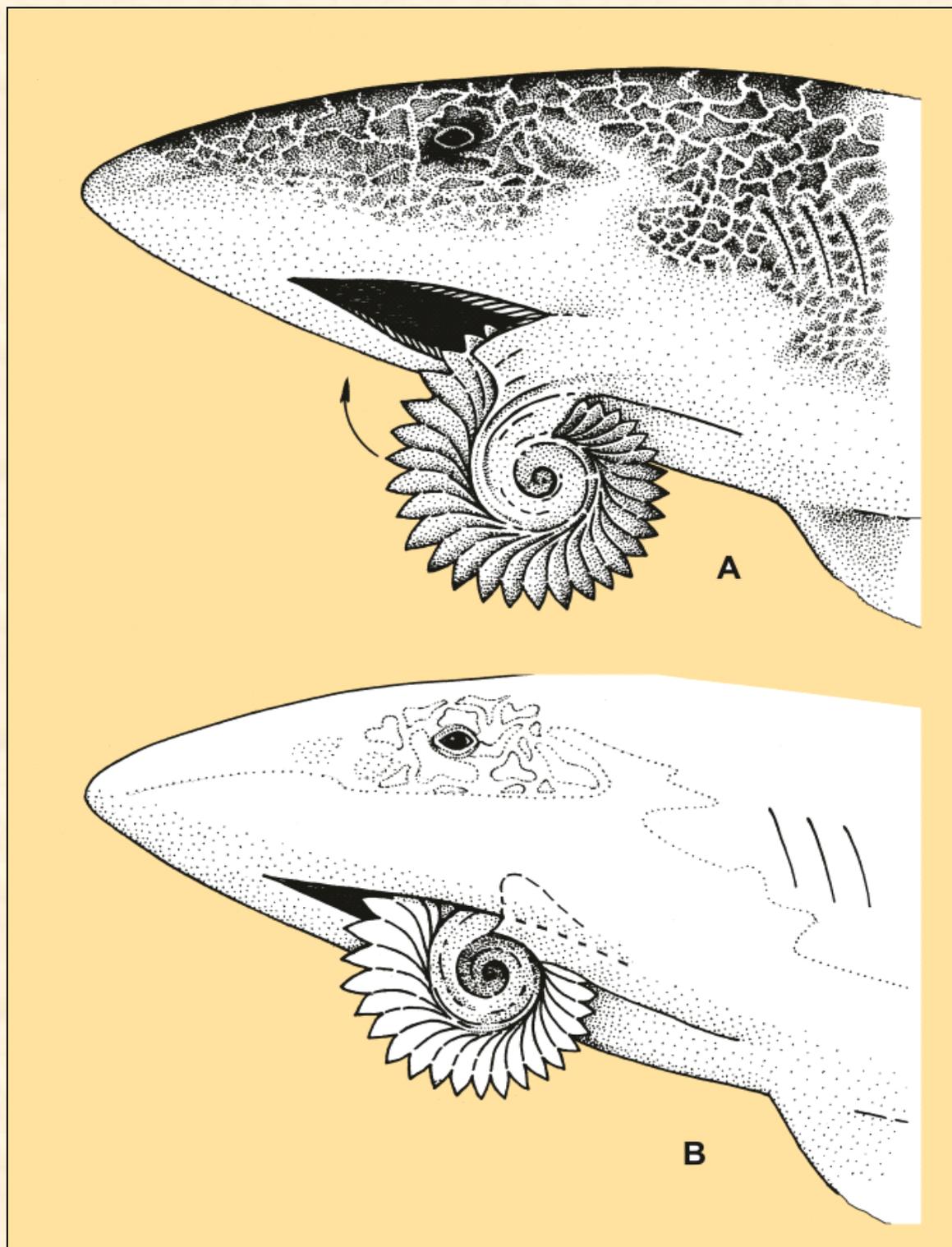
Из тех хищных позвоночных, о присутствии которых в дивьинской (саргинской) палеоэкосистеме мы знаем со всей определенностью, на роль хищника, оставившего этот шрам, подходит только геликоприон. Тот факт, что рана гониатита затянулась, а сама раковина была залечена, указывает на то, что моллюску удалось вырваться из пасти хищника. Находка раковины уралоцера со следами укуса геликоприона подтверждает существование трофических связей между геликоприонами, находившимися на вершине пищевой пирамиды дивьинской (саргинской) экосистемы, и головоногими моллюсками (аммоноидеями и, возможно, наутилоидеями, на раковинах которых иногда встречаются похожие шрамы), обитавшими в этом же морском бассейне (см. рис. 7).

Можно считать доказанным, что геликоприоны охотились на крупных аммоноидей. Но, учитывая большой размер тела самих геликоприонов, логично предположить, что вряд ли эти хищники ограничивались в трофическом отношении только цефалоподами.

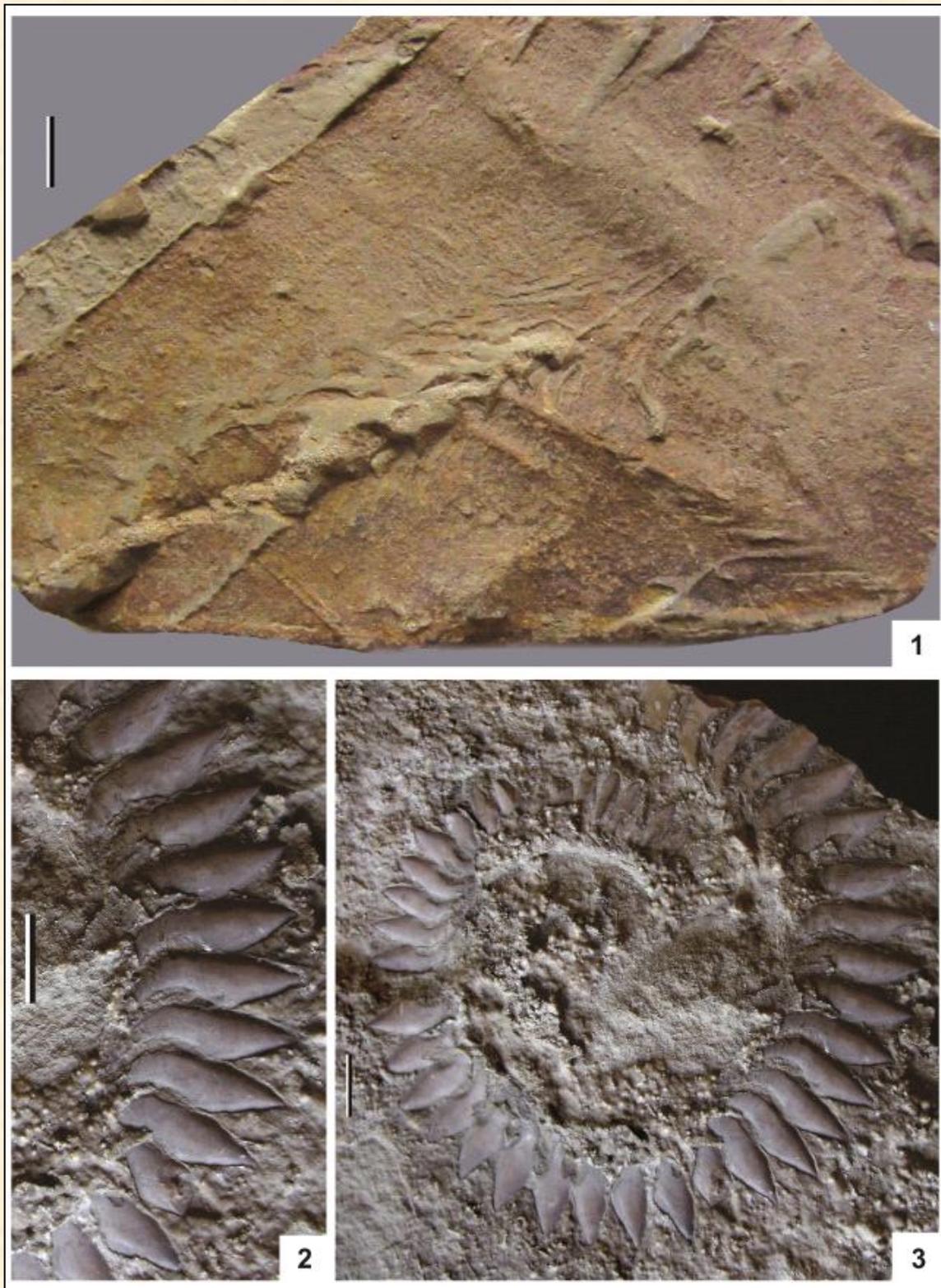
Автором в 2014 г. у села Поташка, расположенного в Артинском районе Свердловской области, в отложениях габдрашитовской свиты (саргинский горизонт, артинский ярус) на поверхности напластования алевrolита были обнаружены два следа одинакового строения, но располагающиеся под углом друг к другу (Табл. IX, 1). Возможно, оба следа были оставлены зубной спиралью геликоприона, выступавшей из нижней челюсти (рис. 2–4). В 2015 г. в тех же отложениях, но южнее с. Поташка, в карьере, расположенном в 1 км к югу от с. Березовка, был найден еще один след такого же типа. Находки зубных спиралей в этом регионе отмечались в литературе (Наливкин, 1949; Чувашов, 2001). Судя по этим следам, можно предположить, что геликоприоны могли разрывать мягкий илистый субстрат в поисках пищи (рис. 3, 4). Подобное предположение о питании геликоприонов мягкотелыми бентосными организмами уже высказывалось ранее Б.И. Чувашовым (2001, с. 19).



**Таблица VIII.** *Uraloceras* с залеченным шрамом от укуса геликоприона.  
Местонахождение Соболя; артинский ярус, саргинский горизонт, дивьинская свита.  
Длина масштабной линейки – 1 см.



**Рис 2.** *Helicoprion besonowi* Karpinsky. Условная схема работы зубной спирали: **A** – рот открыт; **B** – рот закрыт, челюсти смыкаются. Вне масштаба. Сейчас можно считать неопровержимо доказанным, что зубная спираль геликоприона располагалась в нижней челюсти (Taranila et al., 2013), однако, по моему мнению, спираль, вопреки мнению L.Taranila с соавторами, должна была выступать наружу (подробнее см. текст).



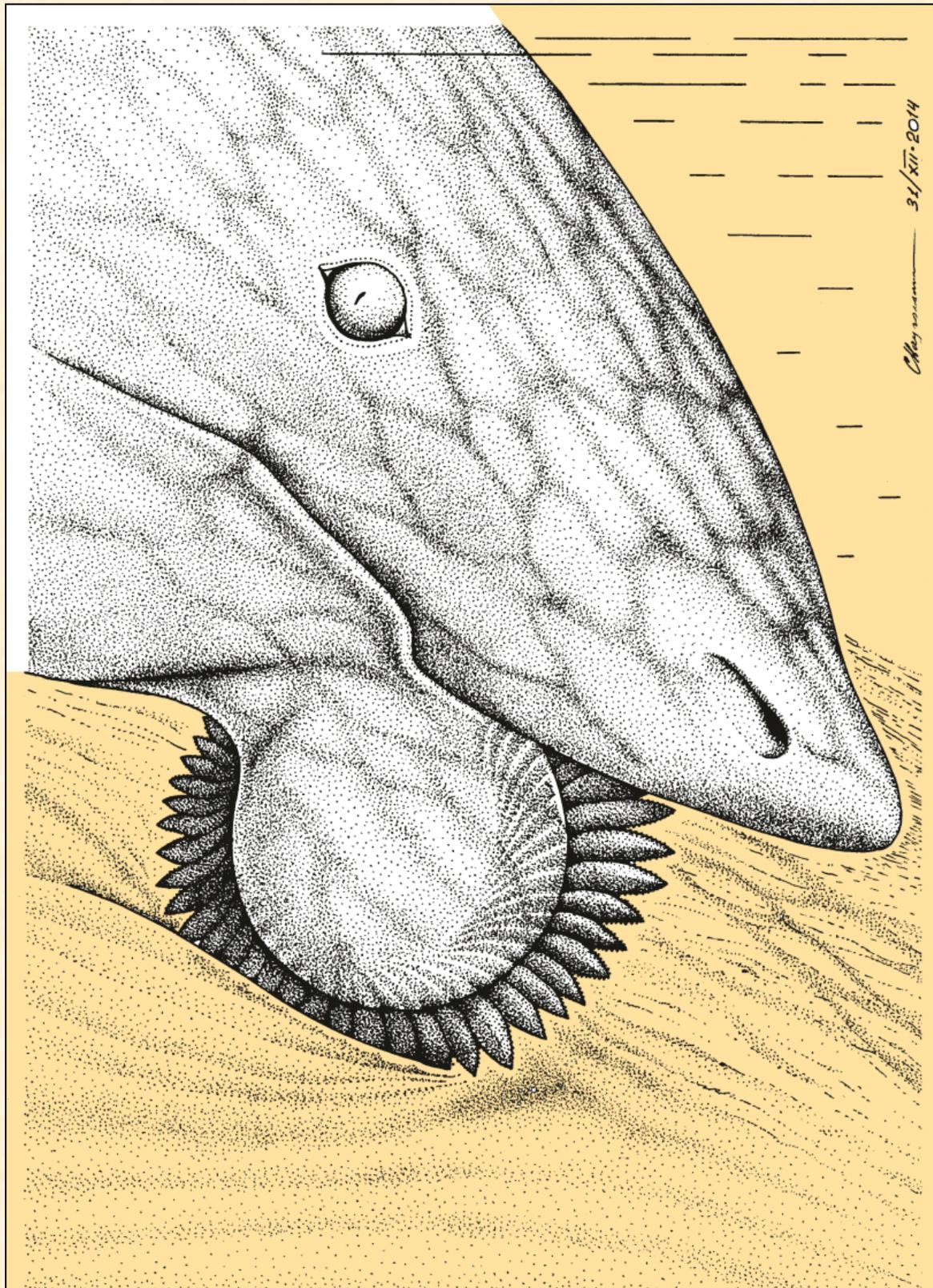
**Таблица IX.** *Helicoprion bessonowi* Karpinsky.

**1** – следы, предположительно оставленные выступающей из челюсти симфизной спиралью геликоприона (коллекция автора); **2, 3** – зубная спираль из коллекции Красноуфимского краеведческого музея, экз. № 6113 (исторический номер 200; **2** – деталь; **3** – общий вид). Местонахождения: Поташка-2 (**1**); окрестности Красноуфимска, точное местонахождение неизвестно (**2, 3**). Длина масштабной линейки – 1 см.



**Рис. 3.** *Helicoprion bessonowi* Karpinsky.

Предполагаемое положение зубной спирали относительно челюстей при движении рыбы над дном (при использовании спирали для разрыхления субстрата и выкапывания зарывающихся беспозвоночных). Именно таким образом, по предположению автора, был оставлен след, показанный на Табл. IX, 1.



**Рис. 4.** *Helicoprion bessonowi* Karpinsky

Предполагаемое положение зубной спирали при движении рыбы над дном (при использовании спирали для разрыхления субстрата и выкапывания зарывающихся беспозвоночных). Реконструкция на основе Табл. IX, 1 и рис. 3.

## 3.2. Красноуфимские Ключики

Карьер «Красноуфимские Ключики» в настоящее время является, пожалуй, самым известным геолого-палеонтологическим объектом Красноуфимского района. Именно в этом карьере можно найти ископаемые остатки исключительно хорошей сохранности, принадлежащие как беспозвоночным, так и позвоночным (палеонискам, акулам) артинского возраста. Кроме этого, здесь встречаются и растительные остатки, относящиеся к различным группам высших растений.

**Географическое положение.** Свердловская область, Красноуфимский район, карьер в 1 км к юго-востоку от с. Ключики.

**Стратиграфическое положение.** Отложения, обнажающиеся в карьере Красноуфимские Ключики, как и мергели Соболевского карьера, относятся к дивьинской свите («свите геликоприоновых мергелей»), саргинскому горизонту артинского яруса нижнего отдела пермской системы.

**Тафономические особенности; формы сохранности.** В карьере Красноуфимские Ключики, как и в Соболевском карьере, ископаемые остатки распределяются неравномерно. В верхней части разреза, сложенной желтовато-бежевыми плитчатыми мергелями, разбитыми трещинами с медово-желтым кальцитом, окаменелости встречаются исключительно редко. В средней части разреза, представленной синевато-серым плитчатым мергелем, ископаемых остатков гораздо больше. Именно отсюда происходят все наиболее интересные и важные в научном отношении палеонтологические находки (целые панцири трилобитов, конулярии, остатки рыб, крупные раковины наутилоидей и аммоноидей хорошей сохранности, клювы головоногих). Нижняя часть разреза изучена очень слабо, поскольку она вскрывается только при глубоких шурфовочных работах при разработке карьера. Раковины и панцири морских беспозвоночных в Красноуфимских Ключиках сохраняются практически полностью. Спорадически встречающиеся растительные остатки (побеги, листья, семена, в исключительных случаях – фруктификации) представлены отпечатками и лимонитизированными фитолеймами.

**Таксономический состав.** Изредка в Красноуфимских Ключиках встречаются остатки мелких одиночных четырехлучевых кораллов рода *Ufimia*. Эти организмы обитали в явно неблагоприятных для себя условиях, скорее всего, на большой глубине на границе фотической зоны. Многие другие бентосные организмы, встречающиеся в этом разрезе (брахиоподы, двустворки) тоже представлены мелкими единичными формами.

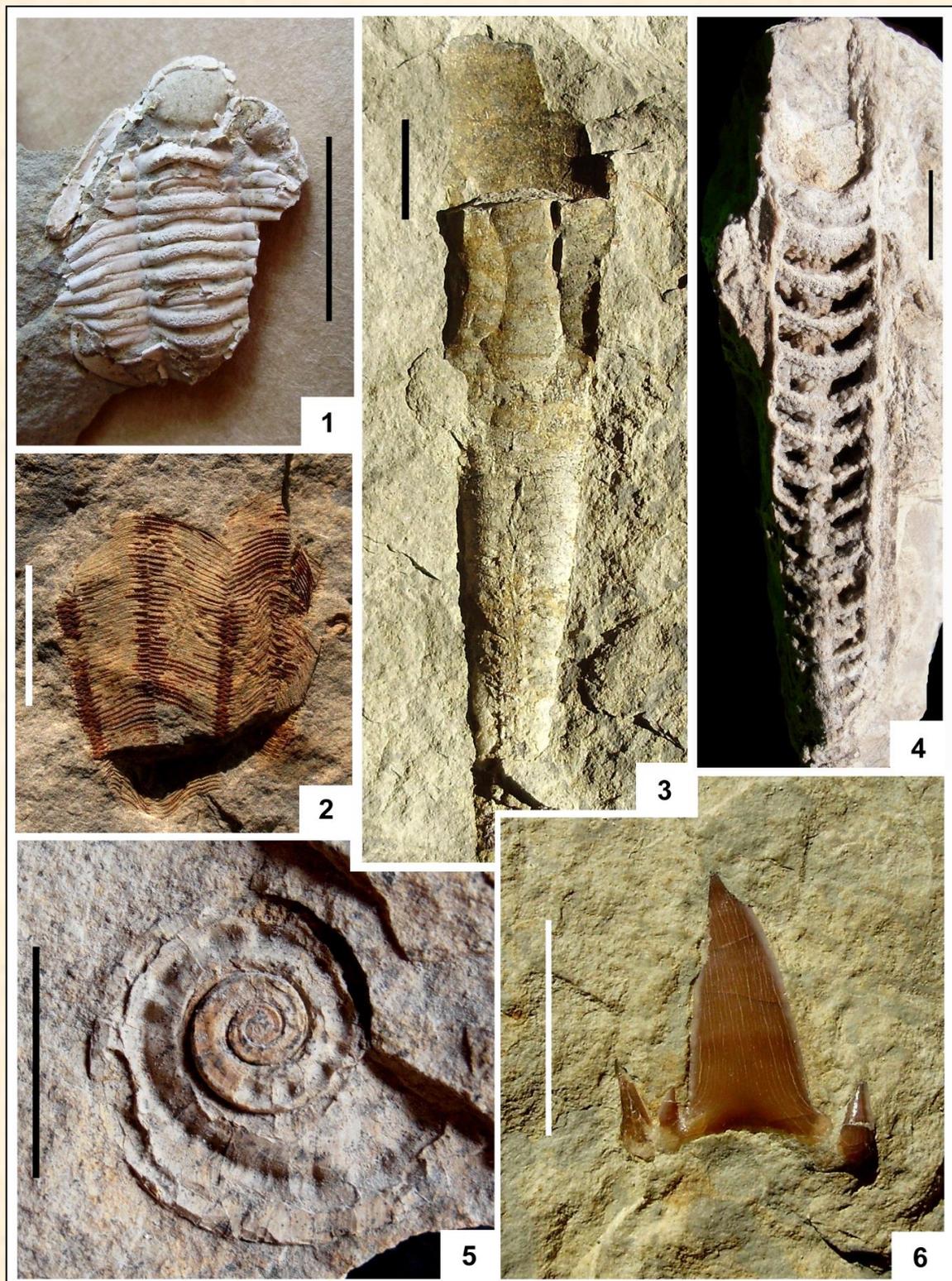
На плоскостях напластования мергелей в Красноуфимских Ключиках часто встречаются длинные прямые раковины субцилиндрической или узко-конической формы, разделенные поперечными перегородками на узкие камеры, и с центральным сифоном (Таблица X, 3). Такие же раковины изредка встречаются и в рифогенных известняках, обнажающихся на возвышенностях в черте Красноуфимска и его ближайших окрестностях, например, в известняках Атамановской горы (Таблица X, 4). По всей видимости, большая часть этих раковин принадлежала одному виду прямораковинных наутилоидей s.l. – *Orthoceratites siphonocentralis* Krotov (Кротов, 1885). Формы с широким устьем, возможно, принадлежали другому виду – “*Orthoceras*” *lateralaeformis* Frederiks (Фредерикс, 1915, Табл. III, фиг. 14a, 14b).

Местонахождение Красноуфимские Ключики знаменито благодаря находкам отдельных фрагментов личинных панцирей и целых панцирей (Таблица X, 1) проэтоидных трилобитов *Ditomopyge artinskense* (Weber), также известных как *Cyphinium artinskense* Weber (Лихарев и др., 1939). Изредка находки этих трилобитов отмечаются и в других разрезах, где обнажаются плитчатые мергели дивьинской свиты (например, в местонахождении Соболя), но там они исключительно редки. Известна находка пигидия

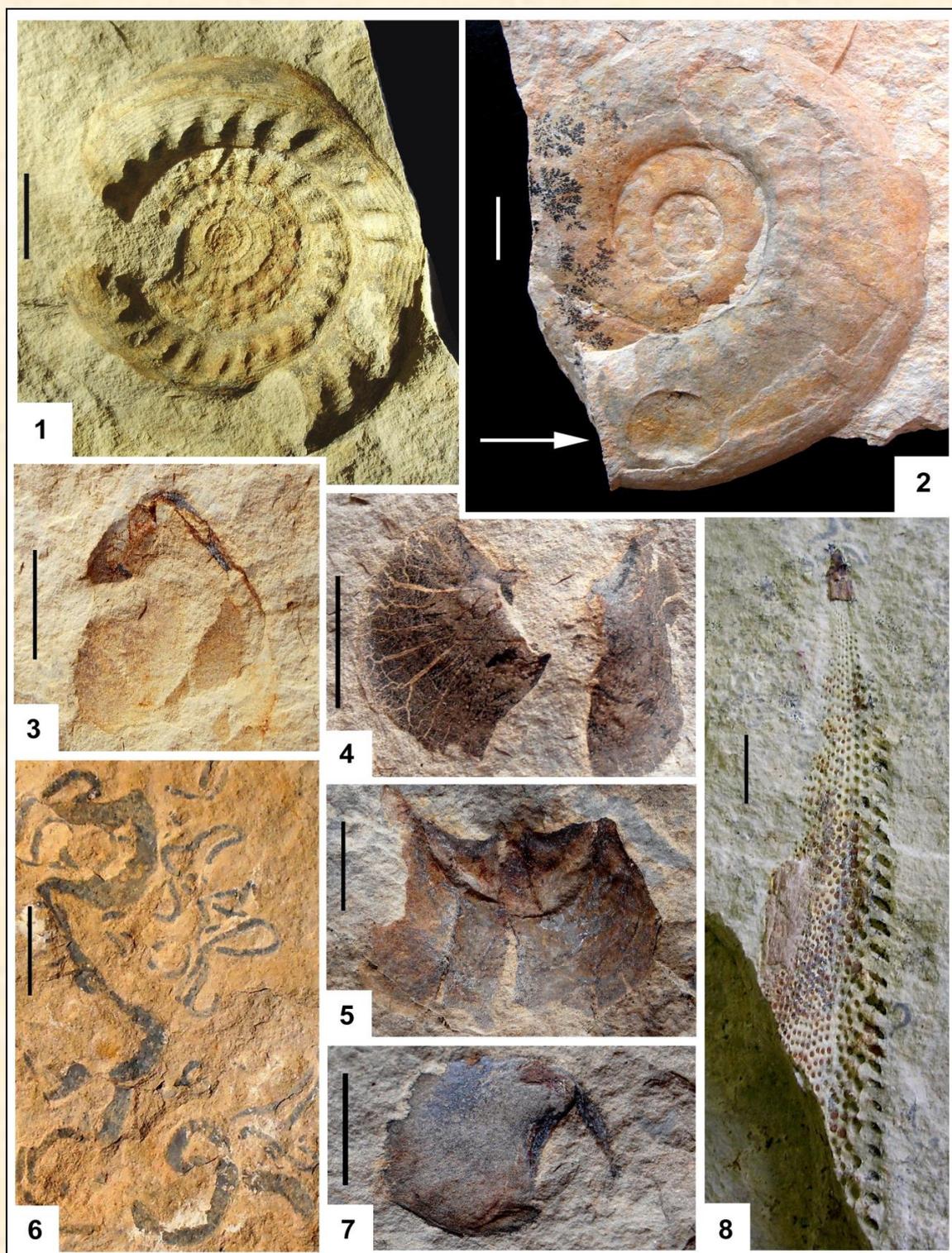
трилобита *Cheiropyge maueri* Weber (в протологе использовано название с опечаткой – “*maureti*”) в районе п. Сараны.

В карьере Красноуфимские Ключики чаще, чем в других местонахождениях органических остатков артинского возраста, встречаются зубы и другие части скелетов рыб. Подробнее о таксономическом разнообразии хрящевых рыб этого и других разрезов пермских отложений Приуралья можно прочитать в работе А.О. Иванова (2007), где также рассматриваются важные номенклатурные вопросы. Помимо хрящевых рыб в Красноуфимских Ключиках можно найти остатки палеонисцид, в частности – чешую *Platysomus*.

Общий таксономический состав ископаемых организмов, остатки которых встречаются в карьере Красноуфимские Ключики: губки *Haphistion orientale* Tschernyschew, *Kazania uralica* Tschernyschew, *Pemmatites artiensis* Tschernyschew, *Scheia tuberosa* Tschernyschew; кишечнополостные: одиночные ругозы (четырёхлучевые кораллы) *Ufimia* sp.; конулярии *Paraconularia* sp.; брахиоподы: *Yakovlevia artiensis* Tschernyschew, *Dielasma moelleri* Tschernyschew и др.; двустворчатые моллюски *Edmondia tschernyschewiana* Frederiks, *E. cf. gibbosa* Geinnitz, *Edmondia* sp., *Aviculopecten* sp., *Pterinopecten* sp.; брюхоногие моллюски (гастроподы): *Euomphalus* sp., *Worthenia* sp.; головоногие моллюски (цефалоподы): наутилоидеи *Orthoceratites siphonocentralis* Krotov, “*Orthoceras*” *lateralaeformis* Frederiks, *Metacoceras artiense* Kruglov; аммоноидеи *Paragastrioceras jossae* (Verneuil), *P. plicatum* Ruzhencev *Uraloceras* spp., *Metalegoceras* sp., *Medlicottia orbignyana* (Verneuil); и др.; членистоногие: трилобиты *Ditomopyge artinskense* (Weber); позвоночные: хрящевые рыбы *Helicoprion bessonowi* Karpinsky, *Cladodus* sp.; палеонисциды *Platysomus* sp.; талломы водорослей (скорее всего, Phaeophyta); высшие растения: плауновидные *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh, хвощевидные *Paracalamites* sp., папоротники *Thamnopteris* sp., пельтаспермовые *Peltaspermum* sp., *Permocallipteris* sp.; войновские *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neuburg) S.Meyen, изолированные семена *Ovalocarpus* Naugolnykh (in manuscr.).



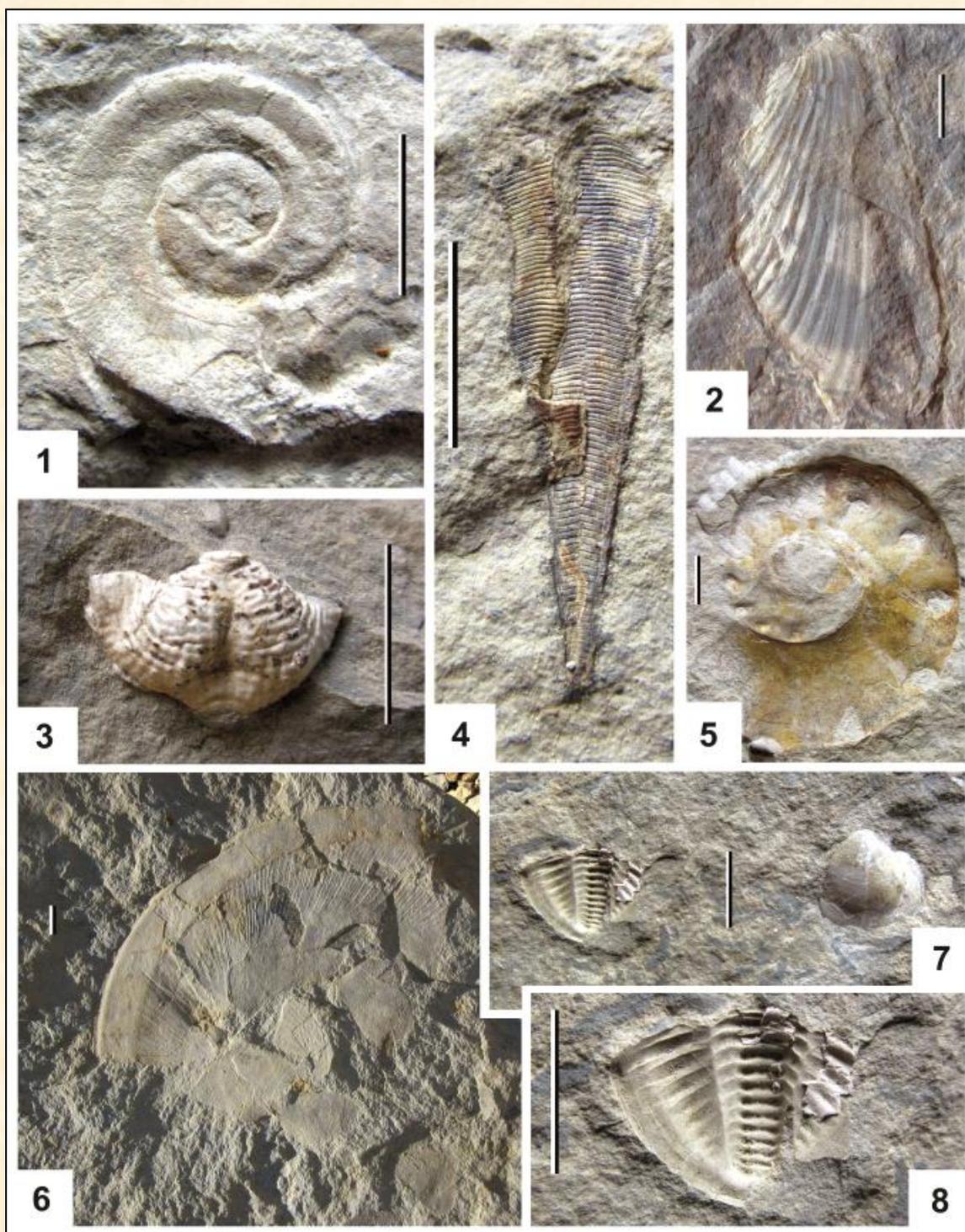
**Таблица X.** Органические остатки из плитчатых мергелей дивьинской свиты (1–3, 5, 6) и саргинской свиты (4). 1 – трилобит *Ditomopyge artinskense* (Weber); 2 – конулярия *Paraconularia* sp.; 3, 4 – прямая наутилоида *Orthoceratites siphonocentralis* Krotov; 5 – гастропода *Euomphalus* sp.; 6 – зуб акулы *Cladodus* sp. Местонахождения: Красноуфимские Ключики (1–3, 6); Атамановская гора (4); Рябиновый Лог (5). Длина масштабной линейки – 1 см.



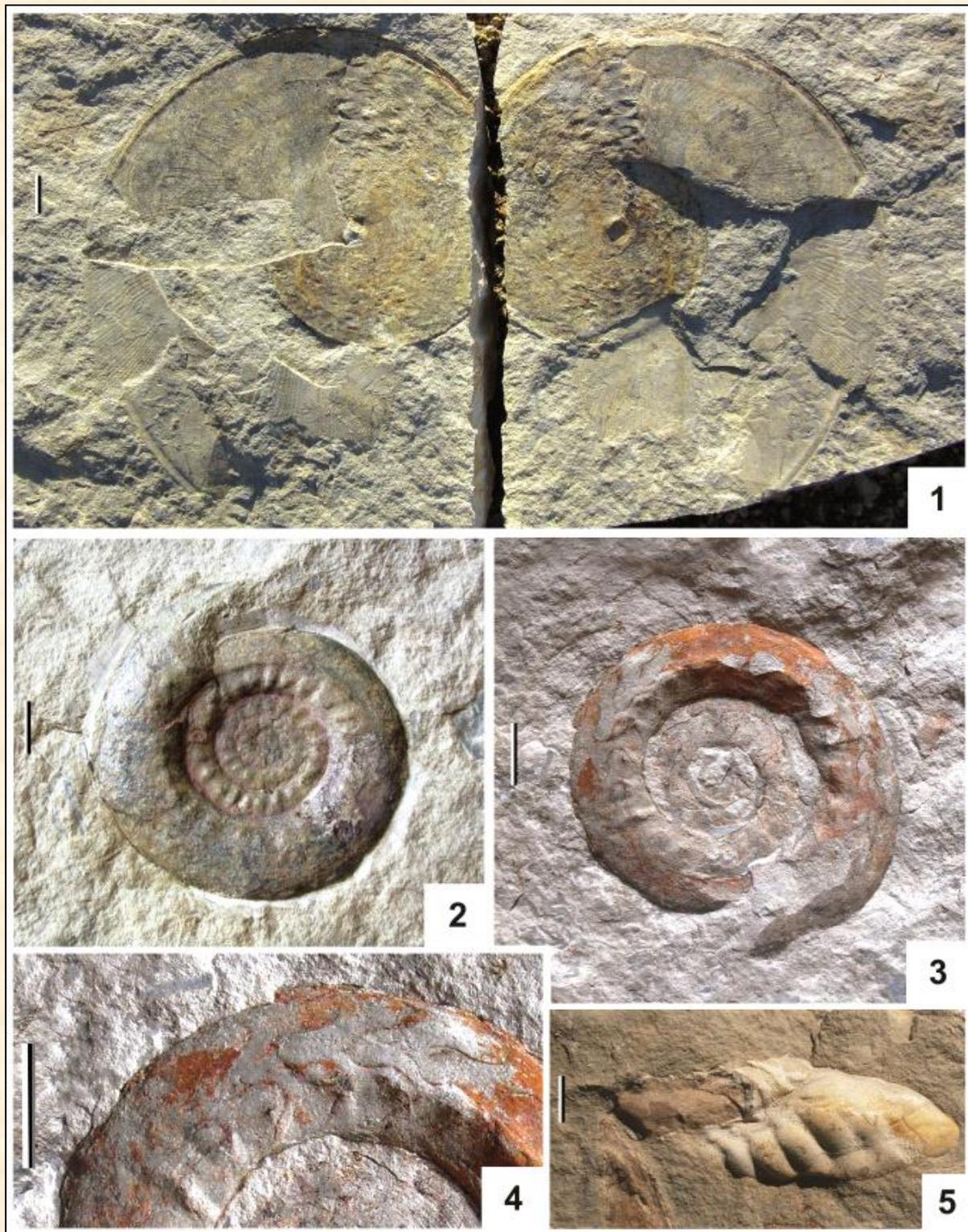
**Таблица XI.** Органические остатки из плитчатых мергелей дивьинской свиты.

**1** – *Paragastrioceras jossae* (Verneuil); **2** – *Uraloceras* sp., стрелкой отмечен аптих, сохранившийся внутри жилой камеры; **3-5, 7** – челюсти аммоноидей *Uraloceras* sp.; **6** – следы ползания илоедов (предположительно, аннелид) двух морфологических типов; **8** – ихтиодорулит хрящевой рыбы.

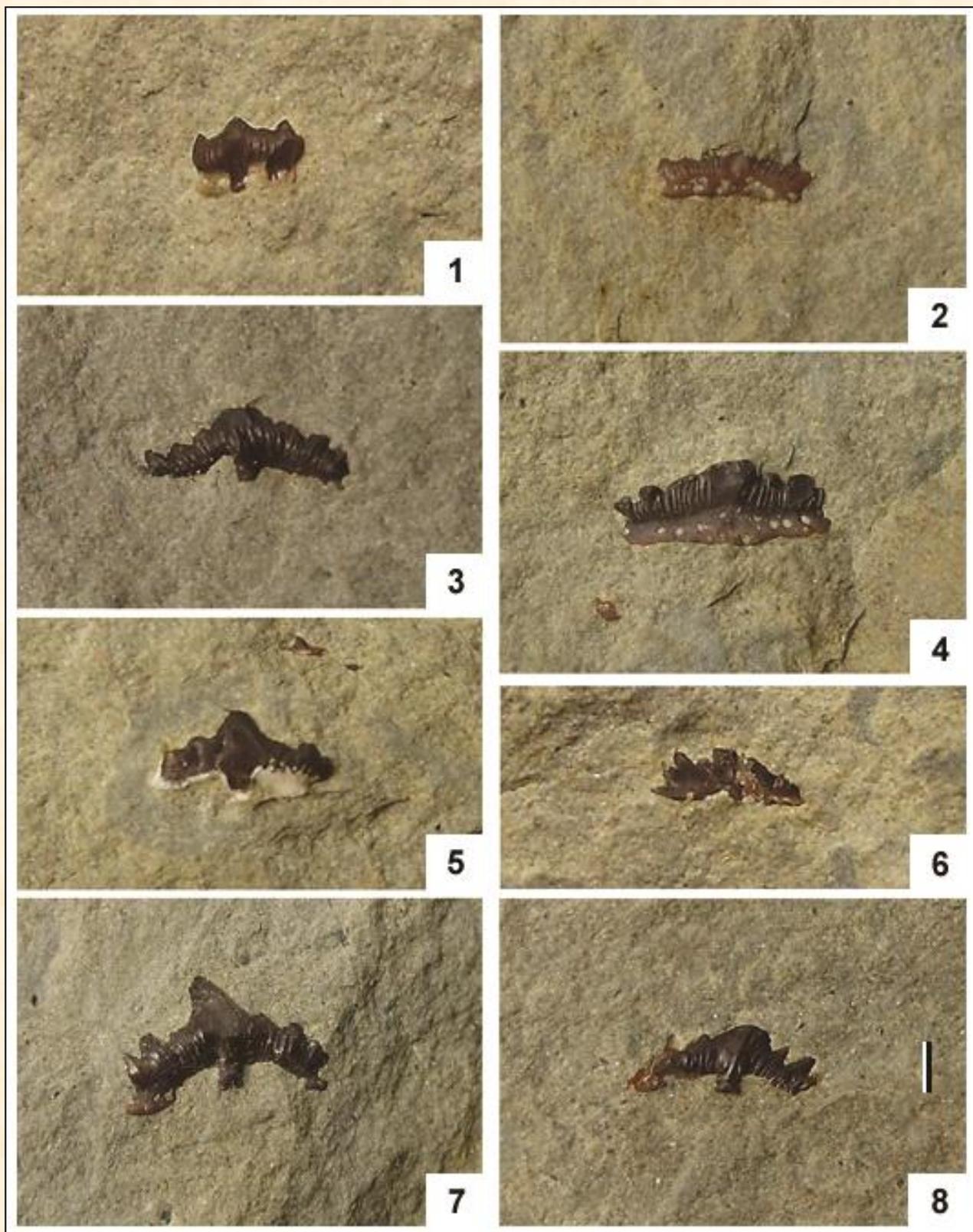
Местонахождения: Красноуфимские Ключики (**1-5, 7**); Соболя (**6, 8**). Длина масштабной линейки – 1 см.



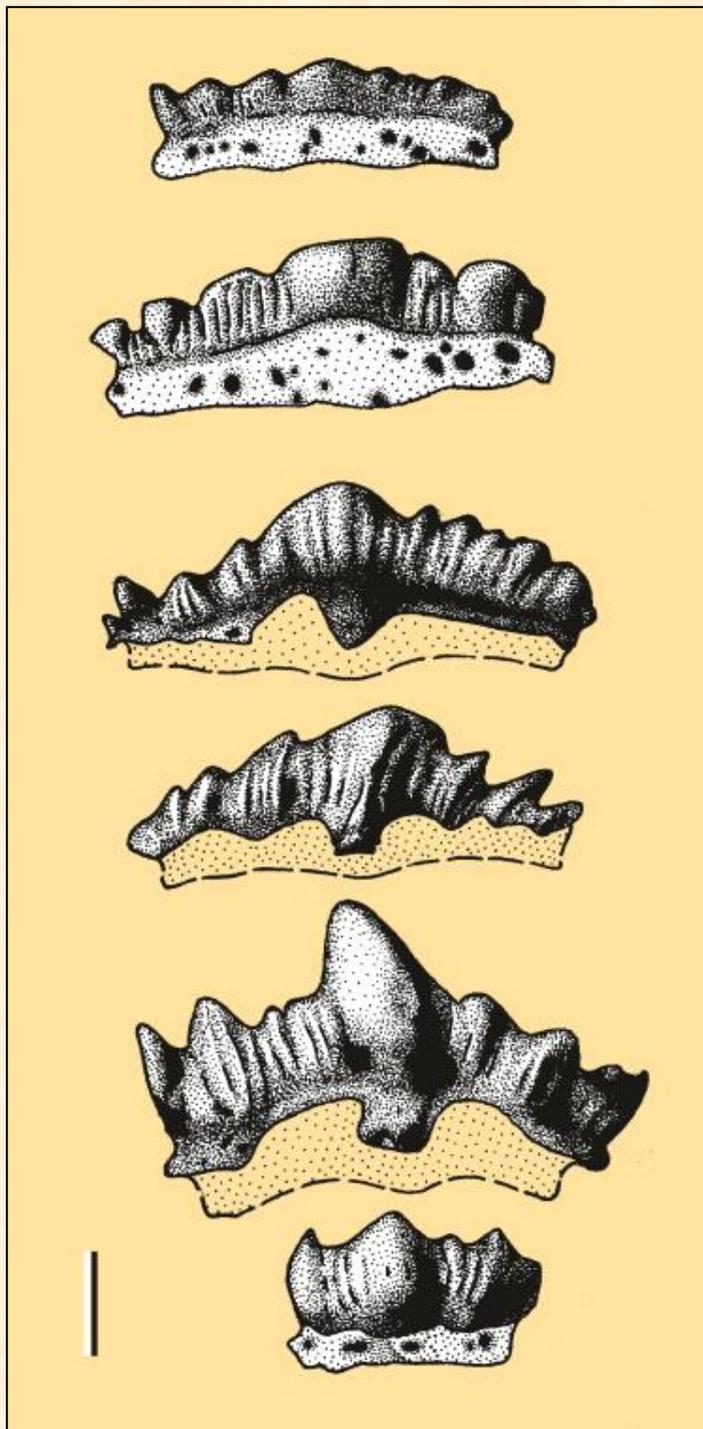
**Таблица XII.** Органические остатки из плитчатых мергелей дивинской свиты. 1 – раковина гастроподы *Euomphalus* sp.; 2 – фрагмент раковины двустворчатого моллюска *Edmondia* sp.; 3 – брюшная створка брахиоподы из отряда продуктид *Yakovlevia artiensis* Tschernyschew; 4 – конулярия *Paraconularia* sp.; 5 – спиральный наутилоид *Metacoceras artiense* Kruglov; 6 – фрагмент жилой камеры аммоноидеи *Medlicottia orbignyana* (Verneuil); 7 – слева – пигидий трилобита *Ditomopyge artinskense* (Weber) и раковина брахиоподы из отряда атиридид (справа); 8 – пигидий трилобита *Ditomopyge artinskense* (Weber). Местонахождения: Красноуфимские Ключики (1–4, 6–8); Соболя (5). Длина масштабной линейки – 1 см.



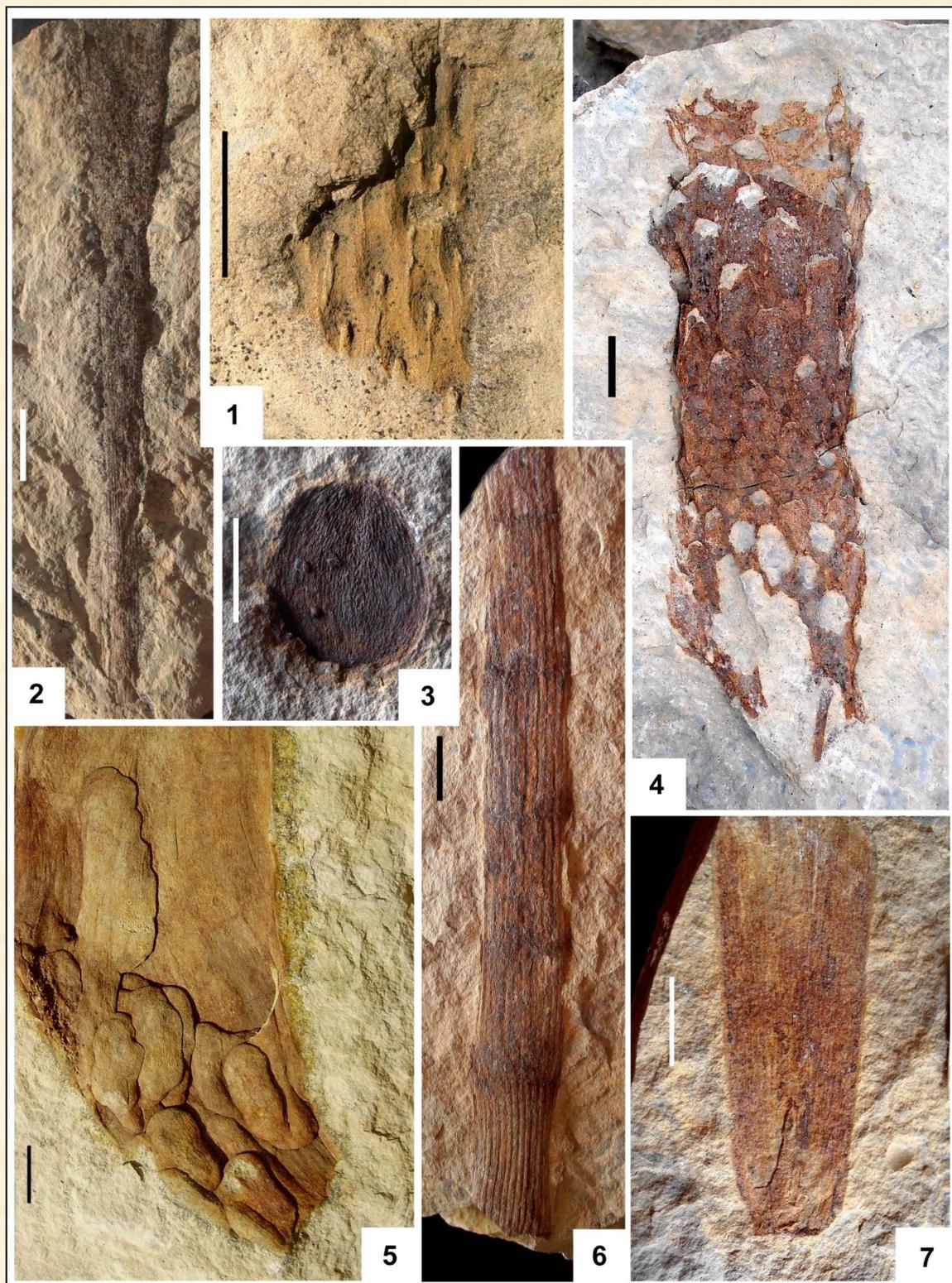
**Таблица XIII.** Органические остатки из плитчатых мергелей дивинской свиты. **1** – аммоноидея *Medlicottia orbignyana* (Verneuil); **2–4** – аммоноидея *Paragastrioceras plicatum* Ruzhencev; **5** – зуб хрящевой рыбы (эласмобранхии) из отряда Petalodontiformes. Местонахождения: Красноуфимские Ключики (**1**); Соболя (**2–4**); карьер за микрорайоном «Селекционная станция» (**5**). Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XIV.** Органические остатки из плитчатых мергелей дивьинской свиты. Зубы хрящевой рыбы (эласмобранхии), относящиеся к новым виду и роду. Местонахождение: Красноуфимские Ключики. Длина масштабной линейки – 1 мм.

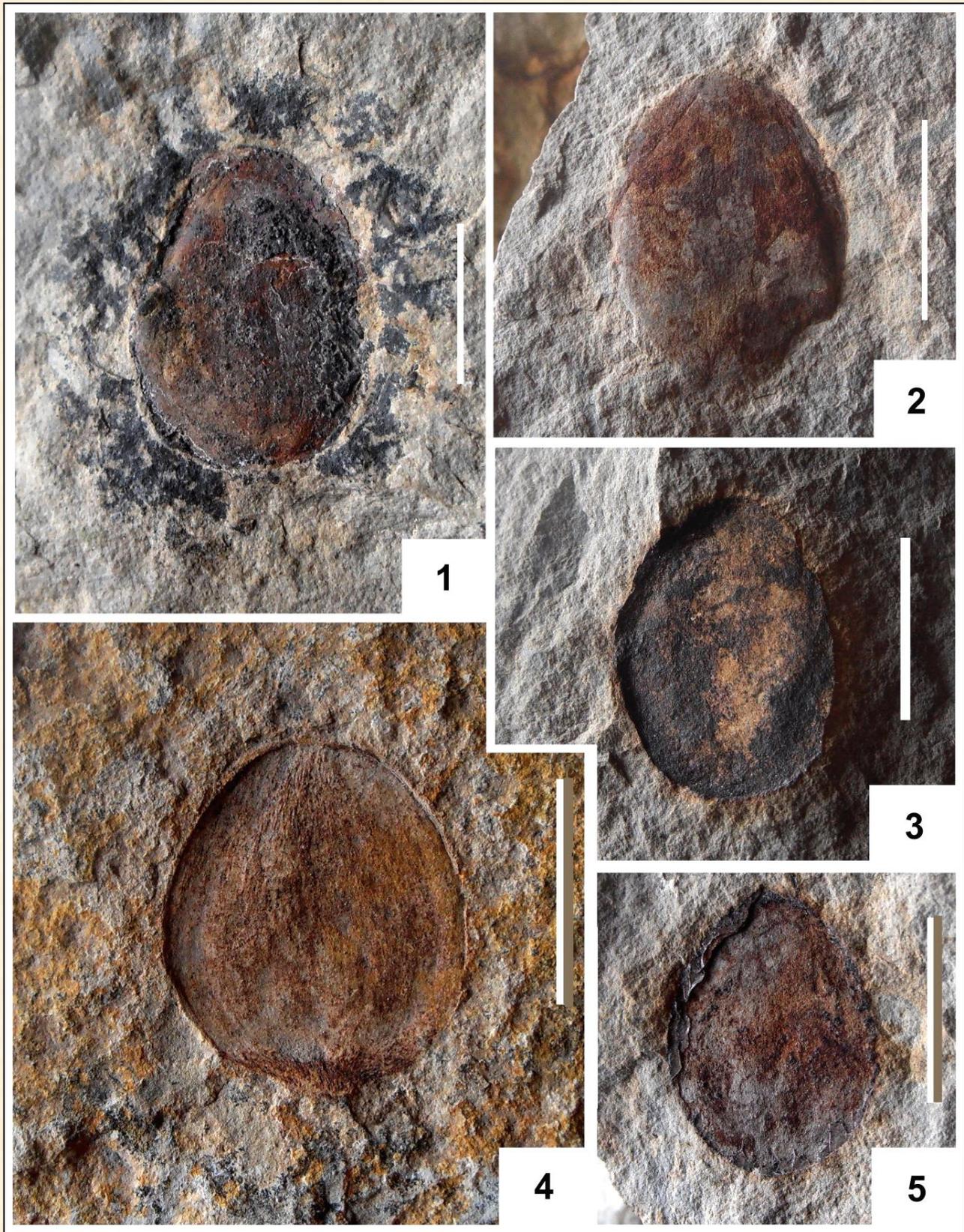


**Рис. 5.** Органические остатки из плитчатых мергелей дивьинской свиты. Зубы хрящевой рыбы (эласмобранхии), относящиеся к новым роду и виду. Сходные зубы характерны для некоторых современных и ископаемых гетеродонтных акул (Hennemann, 2001). Местонахождение: Красноуфимские Ключики. Длина масштабной линейки – 1 мм.

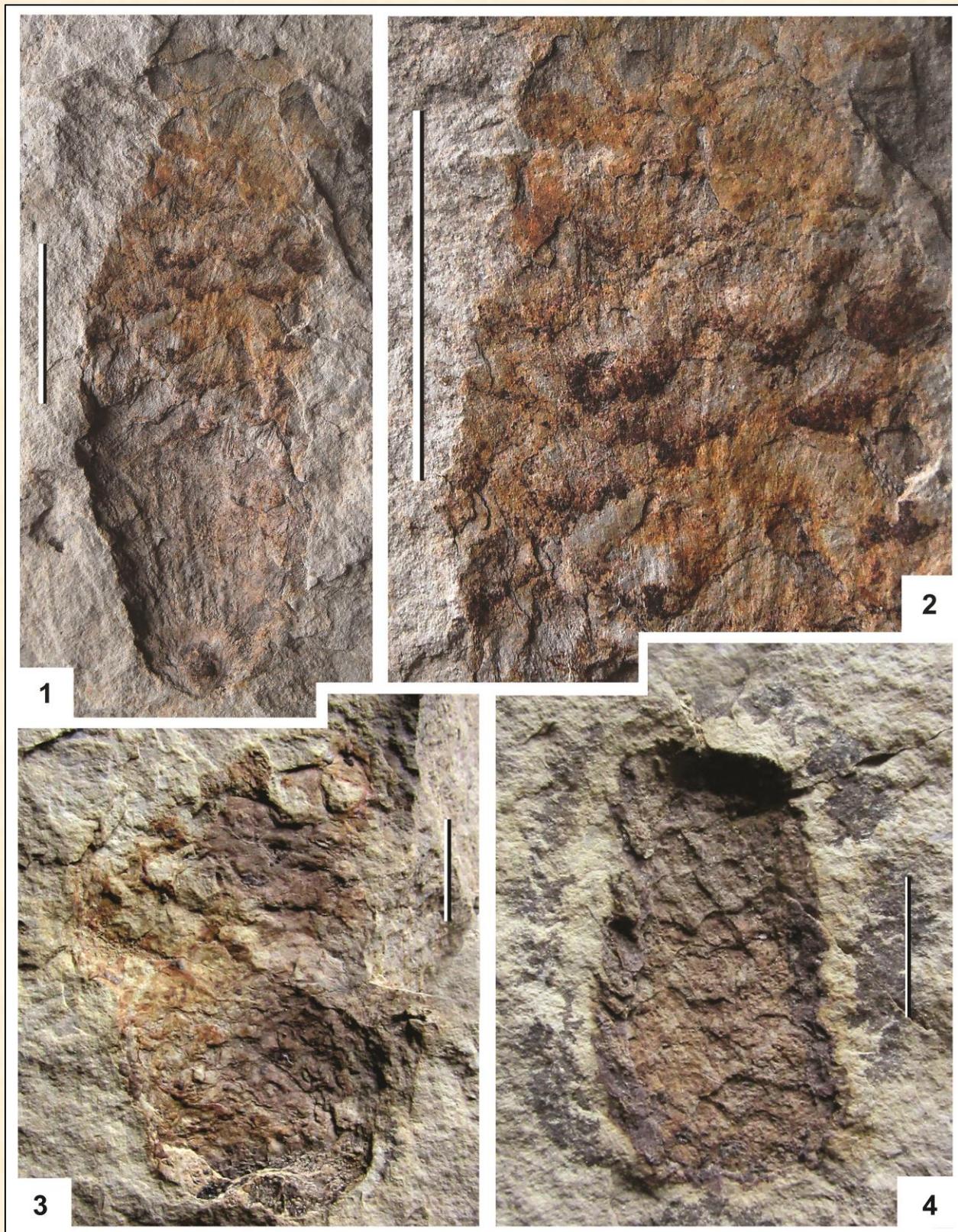


**Таблица XV.** Растительные остатки из плитчатых мергелей дивьинской свиты.

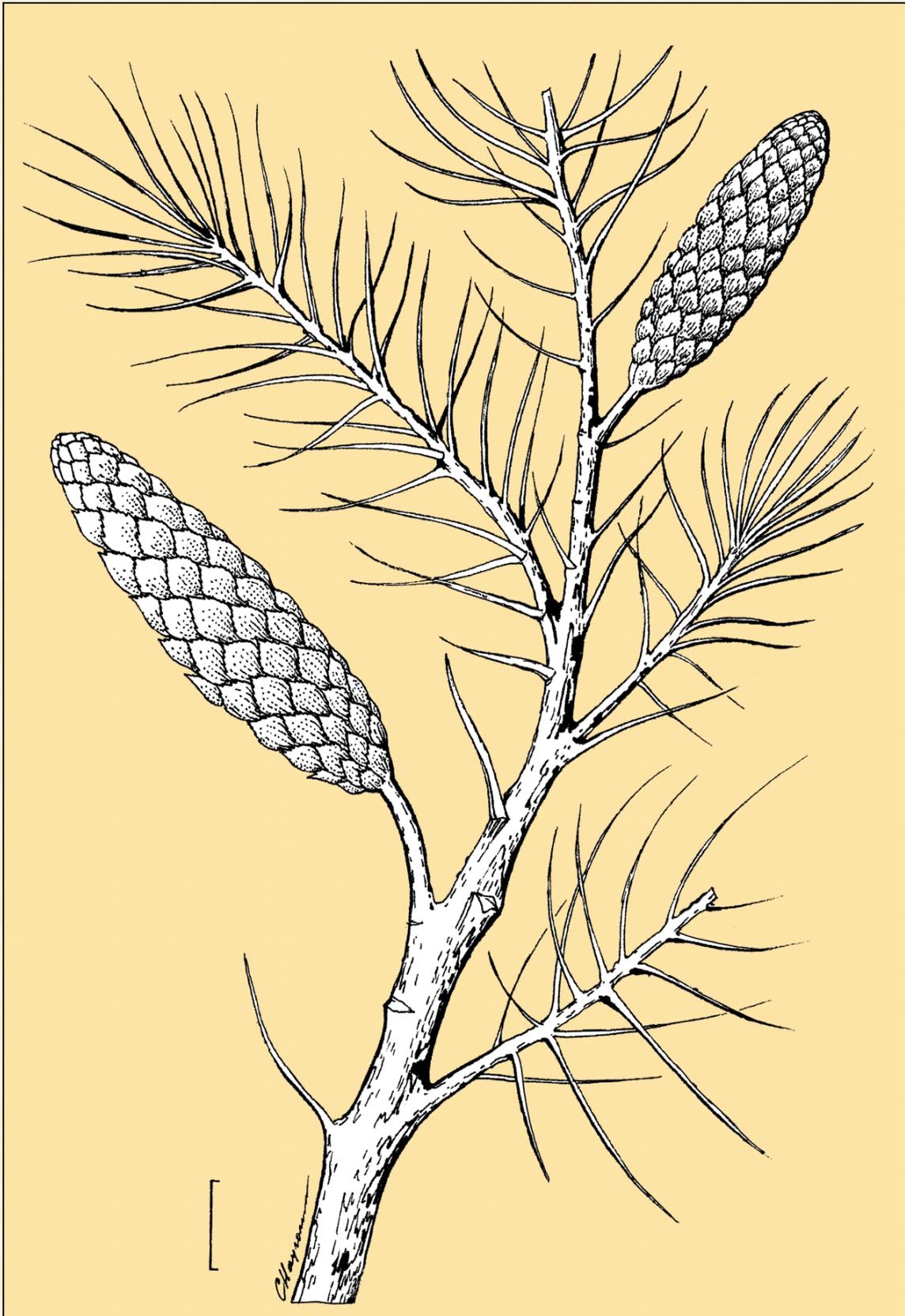
**1** – *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh, фрагмент коры плауновидного; **2** – лист *Rufloria* sp. (sp. nov.); **3** – *Ovalocarpus* sp. (in manuscr.); **4** – *Thamnopteris* sp., предполагаемый побег осмундового папоротника; **5** – древесина со следами питания организма-древоточца; **6** – побег хвощевидного *Paracalamites* sp.; **7** – основание листа *Rufloria* cf. *derzavinii* (Neuburg) S.Meyen. Местонахождения: Красноуфимские Ключики (**1, 4, 6**); Соболя (**2, 3, 7**); карьер у поворота на Черкасово (**5**). Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XVI.** Растительные остатки из плитчатых мергелей дивинской свиты. Семена *Ovalocarpus* Naugolnykh (in manuscr.). Местонахождение: Красноуфимские Ключики. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XVII.** Органические остатки из плитчатых мергелей дивьинской свиты. *Uralostrobus voltzioides* Naugolnykh, мужские стробилы, принадлежавшие вольцевому хвойному. Местонахождения: Соболя (1, 2); Красноуфимские Ключики (3, 4). Длина масштабной линейки – 1 см.



**Рис. 6.** *Uralostrobus voltzioides* Naugolnykh; реконструкция побега вольциевого хвойного. Длина масштабной линейки – 1 см.

### 3.3. Атамановская Гора

В не меньшей степени, чем мергелями дивьинской свиты, Красноуфимск знаменит и ископаемыми пермскими рифами, выступающими в виде гор, окружающих Красноуфимск. Первые упоминания о рифах Красноуфимска встречаются в геологической литературе девятнадцатого века.

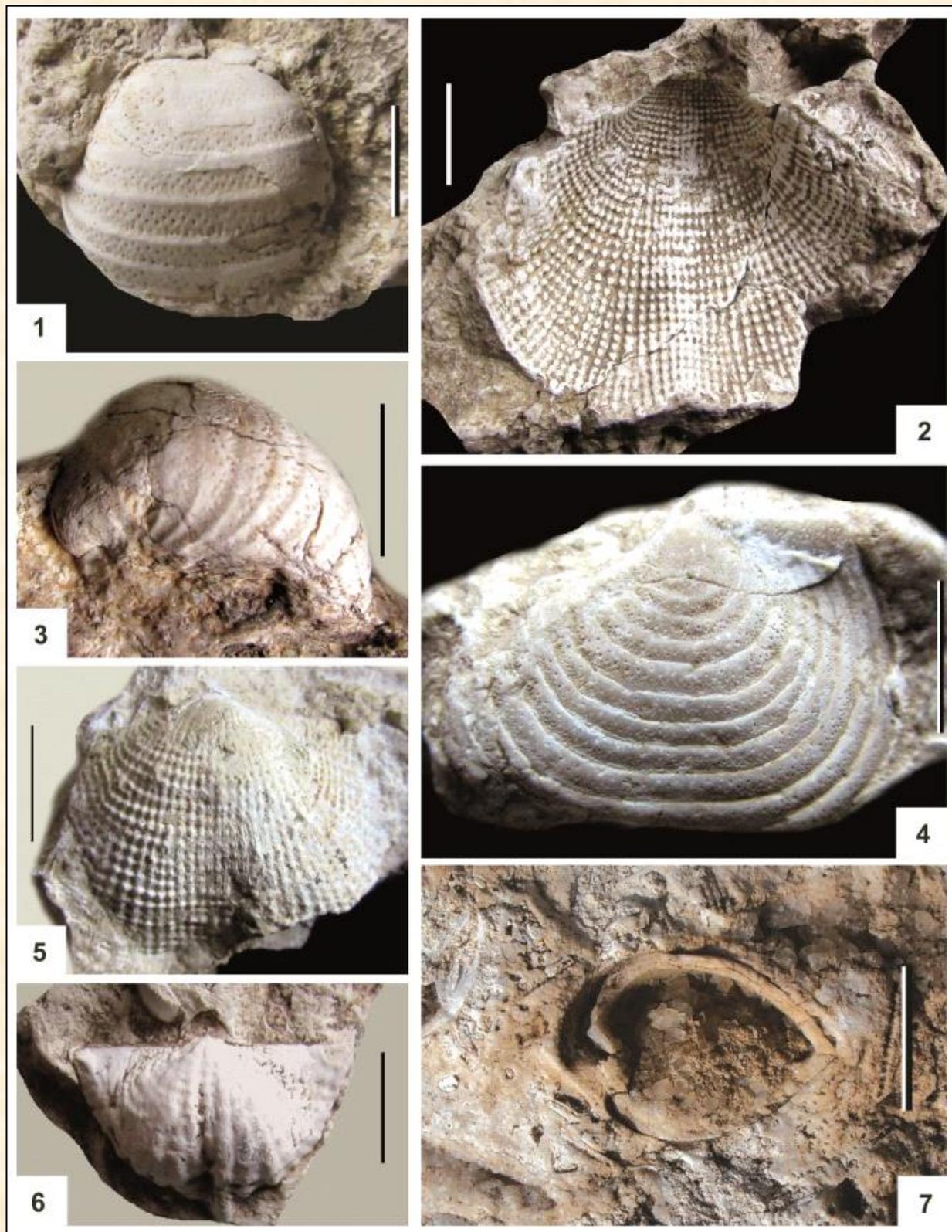
Красноуфимские рифы, как и современные коралловые рифы южных морей, поражают таксономическим разнообразием своих обитателей, среди которых и простейшие, и губки, и кораллы, и мшанки, и брахиоподы, и моллюски, и даже позвоночные. Практически все горы в окрестностях Красноуфимска (Караульная, Долгие, Титечные, Березовая и другие) представляют собой ископаемые рифы, образовавшиеся в прибрежной части теплого пермского моря в артинский век раннепермской эпохи. Но самые представительные обнажения рифогенных известняков с богатейшей морской фауной располагаются на склонах Атамановской горы.

**Географическое положение.** Свердловская область, г. Красноуфимск, северная окраина, гора между Холодным логом и Долгими горами.

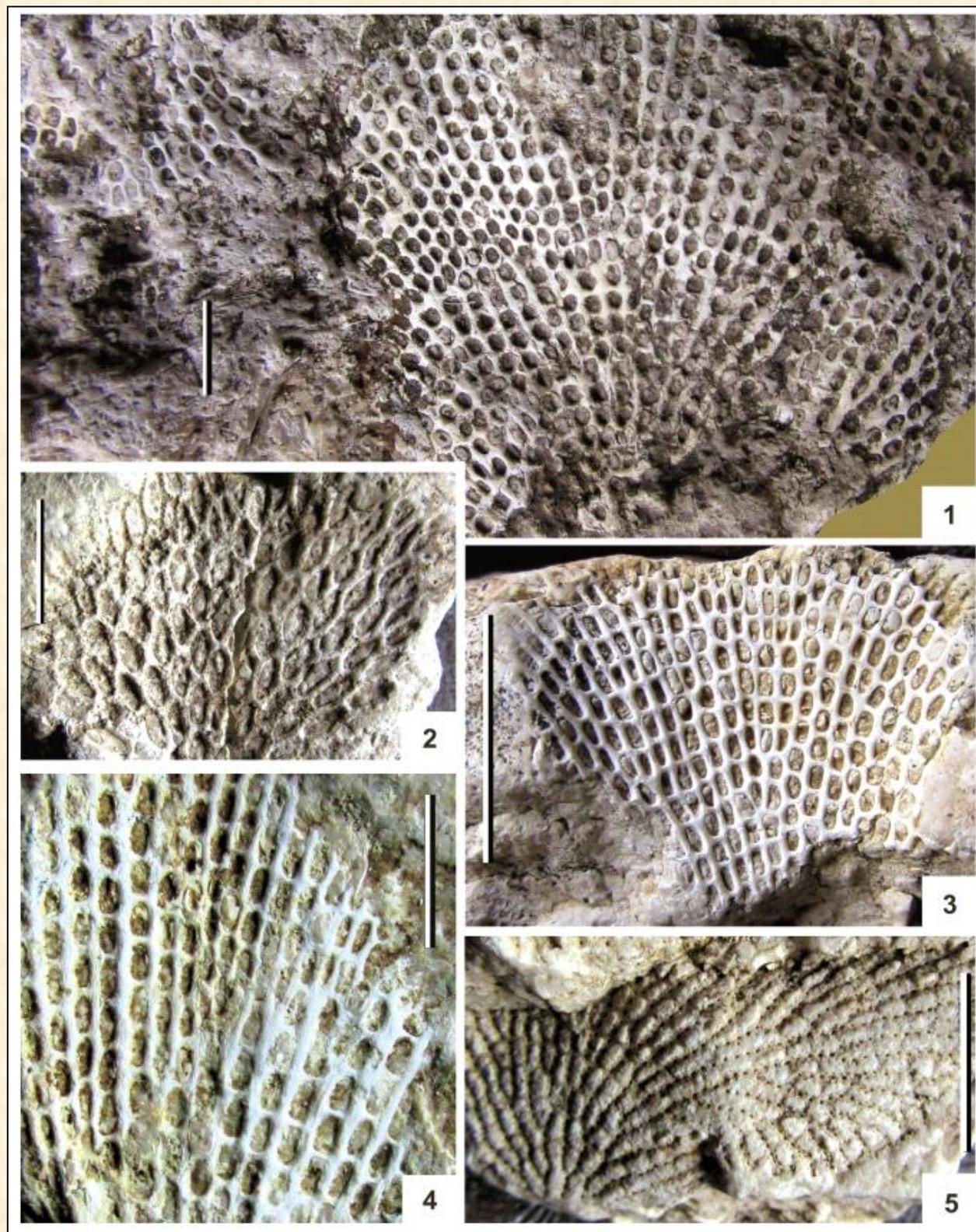
**Стратиграфическое положение.** Массивные и толстослоистые рифогенные известняки, обнажающиеся в юго-восточном борту Атамановской горы, относятся к саргинской свите саргинского горизонта верхнеартинского подъяруса артинского яруса.

**Тафономические особенности; формы сохранности.** Ископаемый риф Атамановской горы, так же как и другие рифы окрестностей Красноуфимска, а также у с. Нижнеиргинского (скала «Бык») очень напоминают современные барьерные и платформенные рифы, располагающиеся в тропических морях. Однако в отличие от современных коралловых рифов, нижнепермские рифы Красноуфимска и его окрестностей были созданы преимущественно другими организмами – мшанками и известьвыделяющими красными и зелеными водорослями. Необходимо отметить, что органические остатки в известняках Атамановской горы распределены неравномерно. Раковины брахиопод нередко образуют скопления или «банки», возможно, соответствующие местам прижизненного поселения этих организмов. Сходные скопления образуют некоторые бентосные организмы в современных рифах (Шеппард, 1987)

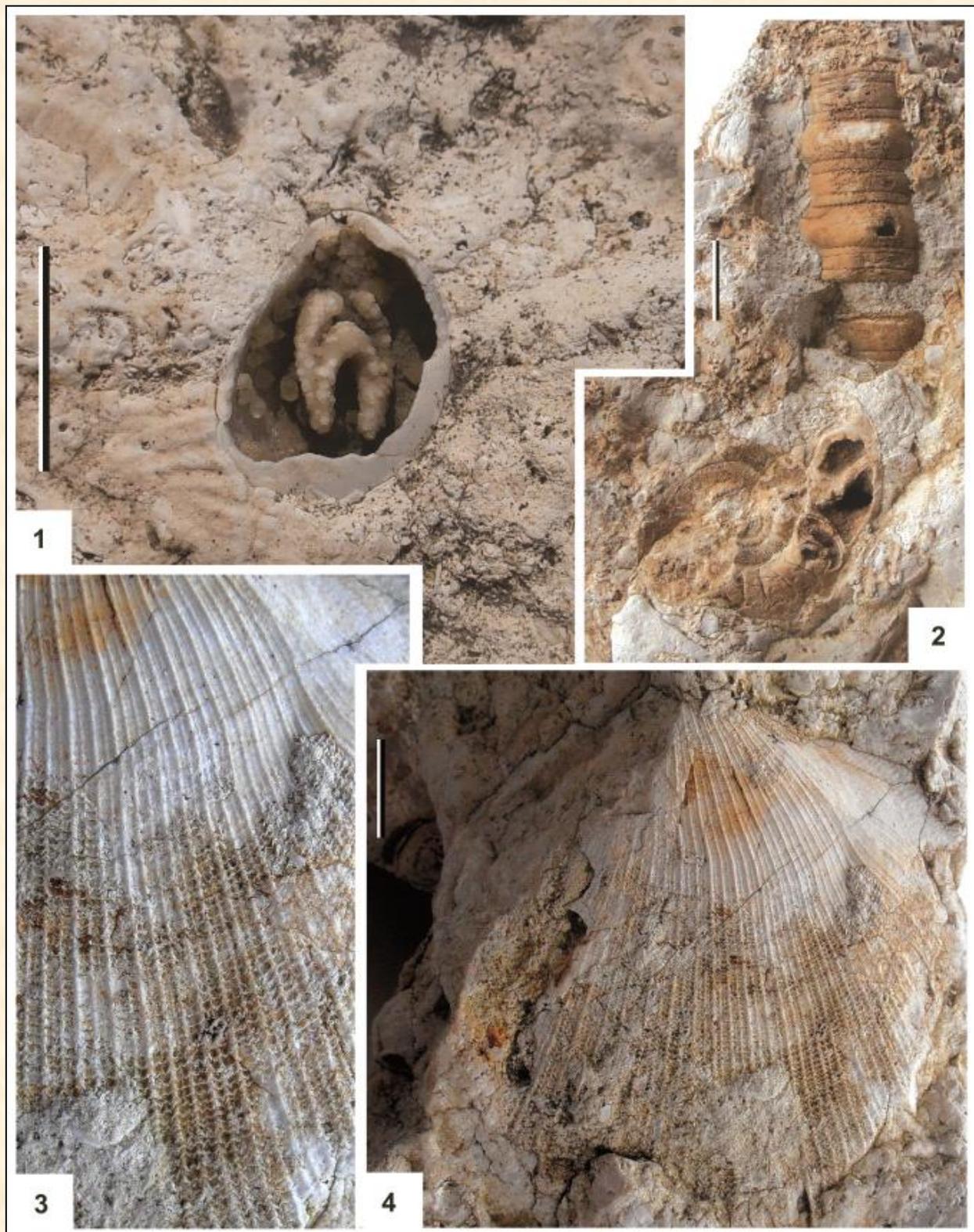
**Таксономический состав.** Кишечнополостные: одиночные ругозы (четырёхлучевые кораллы) *Ufimia* sp.; брахиоподы *Echinoconchus fasciatus* (Kutorga), *Dictyoclostus uralicus* (Tschernyschew), *Megousia kuliki* Frederiks *Yakovlevia artiensis* Tschernyschew, *Dielasma moelleri* Tschernyschew, *Rhynchopora variabilis* Stuckenberg и др.; мшанки *Phyllopora porosa* Eichwald, *Ph. macropora* Eichwald, *Polypora cyclopora* Eichwald, *P. goldfussi* Eichwald, *Fenestella eichwaldi* Stuckenberg, *F. cf. bifurcata* Fischer, *F. cf. veneris* Fischer; двустворчатые моллюски (пелициподы): *Aviculopecten uralicus* Frederiks, *Parallelodon simensis* Tschernyschew, и др.; брюхоногие моллюски (гастроподы): *Euomphalus* sp., *Worthenia* sp.; головоногие моллюски (цефалоподы): наутилоидеи *Orthoceratites siphonocentralis* Krotov, *Metacoceras* sp., аммоноидеи *Artinskia artiensis* (Gruenew.), *Eothinites* sp.; членистоногие: трилобиты *Griffitides gruenewaldi* Moeller; иглокожие: многочисленные и разнообразные криноидеи (в основном, известны из расположенного относительно недалеко от Атамановской горы Пещерного лога: подробнее см.: Яковлев, Иванов, 1956); позвоночные: хрящевые рыбы (брадиодонты); растения: обызвествленные талломы красных водорослей (Rodophyta) подсемейства кораллиновых (*Corallinoideae*): *Lysvaella* sp., *Kungurella* sp., *Solenopora* sp.



**Таблица XVIII.** Брахиоподы из рифовых известняков саргинской свиты.  
*1, 3, 4* – *Echinoconchus fasciatus* (Kutorga); *2, 5* – *Dictyoclostus uralicus* (Tschernyschew);  
*6* – *Megousia kuliki* Frederiks; *7* – *Dielasma moelleri* Tschernyschew.  
Местонахождение: Атамановская гора. Длина масштабной линейки – 1 см.



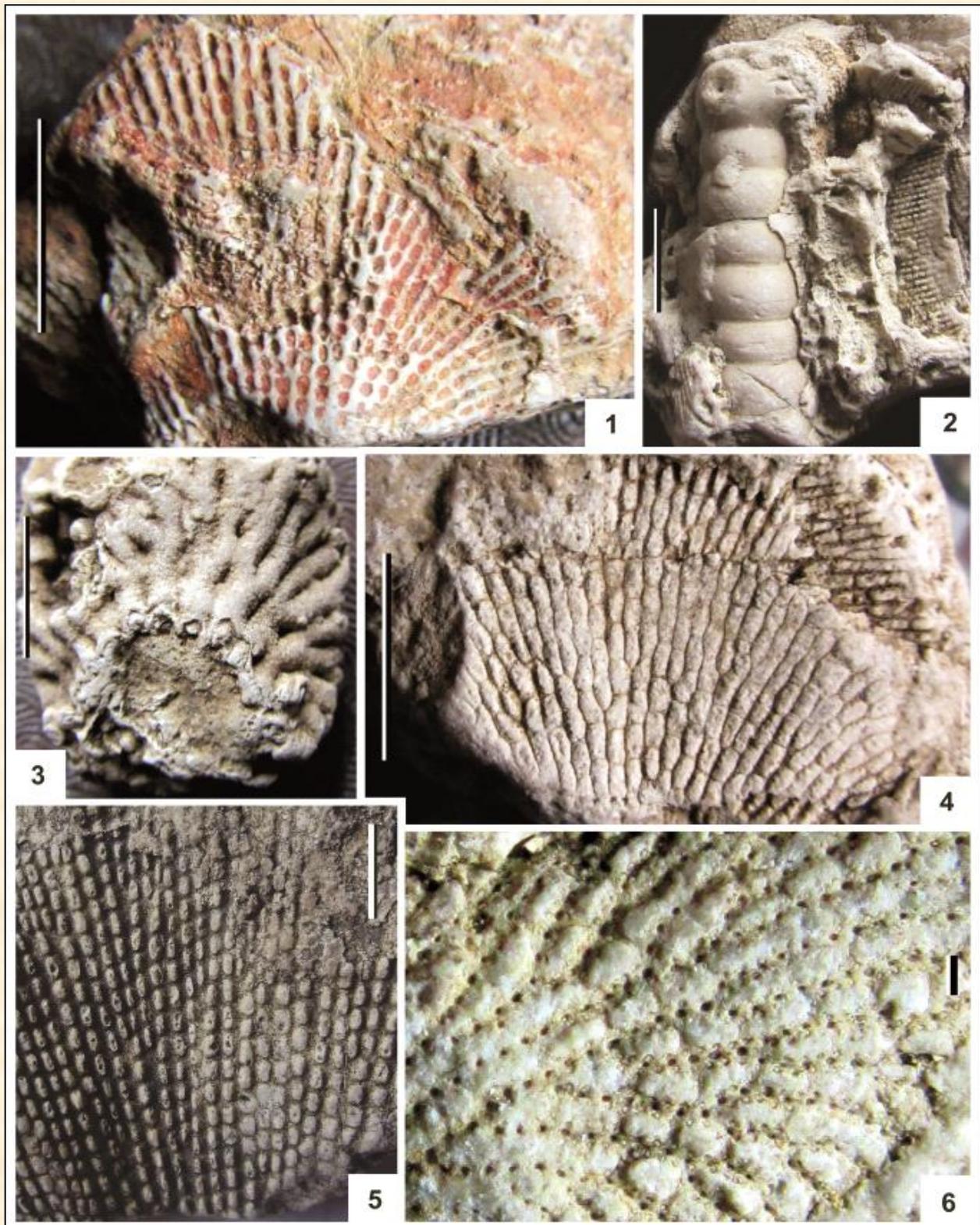
**Таблица XIX.** Криптостоматные мшанки из рифовых известняков саргинской свиты. 1 – *Polypora cyclopora* Eichwald; 2 – *Phyllopora macropora* Eichwald; 3, 4 – *Polypora ornata* Waag. et Pichl.; 5 – *Polypora* sp. Местонахождение: Атамановская гора. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XX.** Ископаемые беспозвоночные из рифовых известняков саргинской свиты.  
1 – *Dielasma moelleri* Tschernyschew с частично сохранившимся лофофоратом;  
2 – фрагмент стебля криноидеи (справа вверху), раковина аммоноидеи (слева внизу);  
3, 4 – *Aviculorecten uralicus* Frederiks. Местонахождение: Атамановская гора. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XXI.** Ископаемые беспозвоночные из рифовых известняков саргинской свиты. 1 – фрагмент стебля криноидеи; 2 – раковина аммоноидеи, хорошо видны частично сохранившиеся перегородки. Местонахождение: Атамановская гора. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XXII.** Ископаемые беспозвоночные из рифовых известняков саргинской свиты. 1, 3–6 – *Polypora* spp.; 2 – фрагмент стебля криноидеи, справа – отпечаток мшанки *Fenestella* sp. Местонахождение: Атамановская гора. Длина масштабной линейки – 1 см (1–5); 1 мм (6).

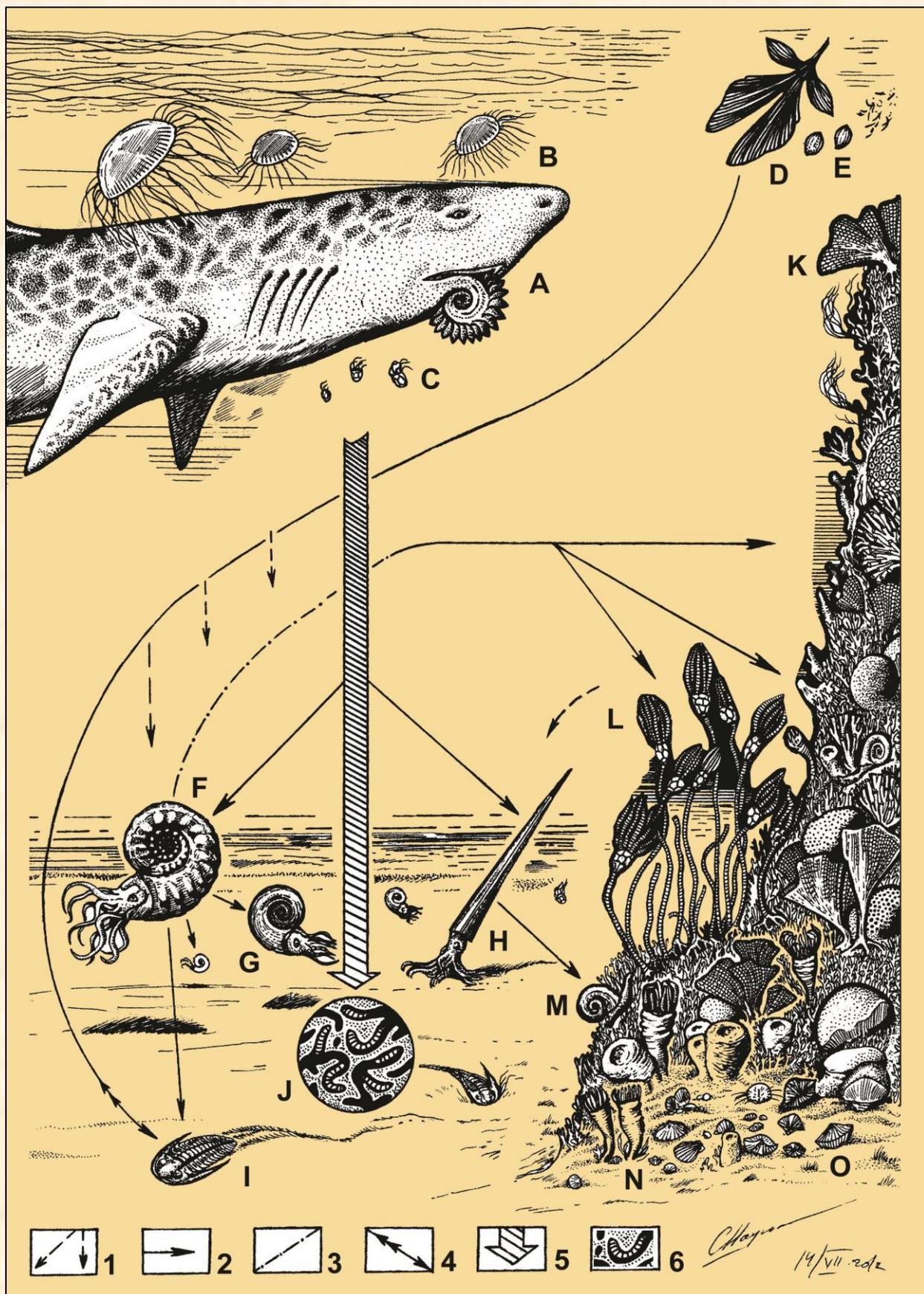


Рис. 7. Схема функционирования саргинской экосистемы. Подробное объяснение см. на следующей странице.

**Рис. 7.** Схема функционирования саргинской экосистемы.

А – геликоприон *Helicoprion bessonowi* Karpinsky, вершина пищевой пирамиды;

В – сцифоидная медуза;

С – свободноплавающая бесстебельчатая криноидея;

Д – лист гинкгофита (прегинкгофита) *Psygmaophyllum expansum* (Brongniart) Schimper;

Е – изолированные семена *Ovalocarpus* spp.;

Ф – аммоноидея *Paragastrioceras* sp.;

Г – аммоноидея *Uraloceras* sp.;

Н – прямая наутилоидея *Orthoceratites siphonocentralis* Krotov;

И – проэтоидный трилобит *Ditomopyge artinskense* (Weber);

Ж – аннелиды;

К – сетчатые криптостоматные мшанки *Polypora* spp.;

Л – криноидеи *Nereocrinus jemeljantzevi* Yakovlev (здесь же обитали другие криноидеи: *Kallimorphocrinus uralensis* (Yakovlev), *K. multibrachiatus* (Yakovlev), *Halysiocrinus* (?) *tuberculatus* Yakovlev, *Bolbocrinus eudoxiae* Yakovlev, *Monobrachiocrinus oviformis* Yakovlev, *Acariaiocrinus caryophylloides* (Yakovlev), *Hemistreptacron abrachiatum* Yakovlev, *Delocrinus serratomarginatus* (Yakovlev), *Trimerocrinus platypleura* Yakovlev, *Strongylocrinus uralicus* Yakovlev, *Sundacrinus septentrionalis* Yakovlev, *Hemiindocrinus fredericki* Yakovlev, *Indocrinus* (?) *piszowi* Yakovlev, *Graphiocrinus treuteri* (Yakovlev), *Ammonocrinus* (?) *nordicus* Yakovlev, *Calyocrinus rossicus* Yakovlev, *Calyocrinus* sp., *Asuturaecrinus dorofeievi* Yakovlev, *Stomiocrinus permianensis* (Yakovlev), *Hypermorphocrinus magnospinosus* Arendt и др.; подробнее см.: Яковлев, Иванов, 1956; Арндт, 1968);

М – гастропода;

Н – одиночные четырехлучевые кораллы *Ufimia* sp.;

О – брахиоподы.

Условные обозначения:

1 – частичная дезинтеграция органического вещества; 2 – трофические ориентиры;

3 – перемещение nektonных организмов в толще воды; 4 – детритофагия; 5 – возможная связь между факультативным консументом второго порядка и наиболее многочисленными источниками биомассы (аннелидами); 6 – биотурбация осадка аннелидами.

---

### 3.4. Рахмангулово

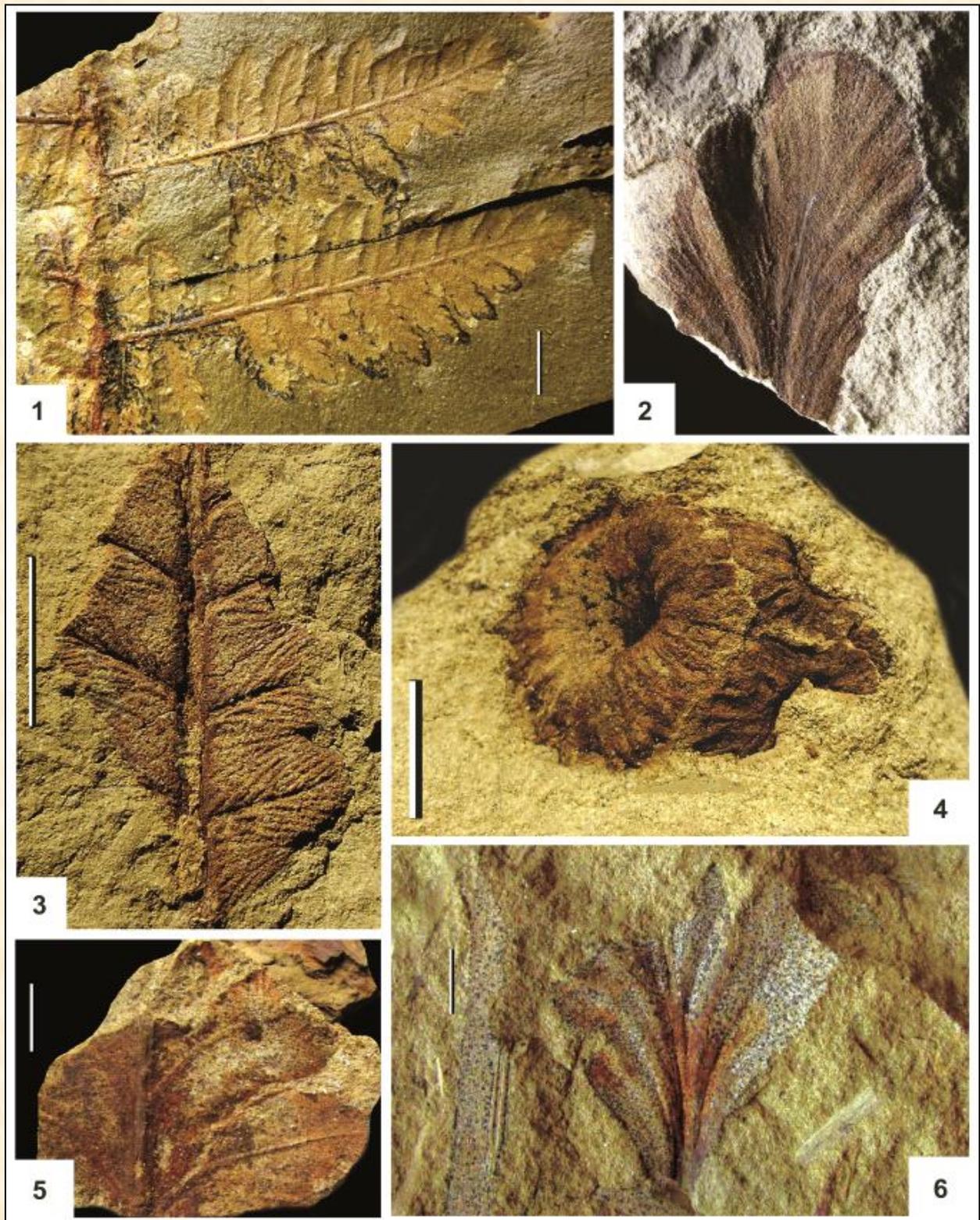
Разрез Рахмангулово упоминается в палеонтологических работах начиная с первых десятилетий двадцатого века. Сейчас в окрестностях села Рахмангулово находятся два представительных обнажения терригенных пород кунгурского яруса, в которых можно встретить разнообразные растительные остатки очень хорошей, а иногда и исключительной сохранности. Первый из них (Рахмангулово-1) находится к северо-западу от села, по левому берегу реки Уфы. Второе – за противоположной стороной села, к юго-востоку (Рахмангулово-2). Рахмангулово-2 представляет собой карьер, в котором добывали песчаник для укрепления дамбы в селе Рахмангулово.

**Географическое положение.** Свердловская область, Красноуфимский район, с. Рахмангулово.

**Стратиграфическое положение.** Точное стратиграфическое положение местонахождений Рахмангулово-1 и Рахмангулово-2 нельзя считать окончательно установленным. По мнению автора, обнажающиеся здесь песчано-глинистые отложения относятся к сабанаковской свите филипповского горизонта кунгурского яруса. Они залегают с падением на запад, упираясь к западу в разлом, идущий в меридиональном направлении по линии Александровское-Криулино-Сарана. В восточном направлении в районе села Бардым отложения сабанаковской свиты сменяются нижележащими карбонатными отложениями крыловской свиты, сразу же под которыми залегают отложения песчано-глинистых пород габдрашитовской свиты, обнажающиеся в районе п. Арти и далее к югу. К габдрашитовской свите относятся и жерновые песчаники горы Кашкабаш Артинского городского округа, где находится стратотип артинского яруса.

**Тафономические особенности; формы сохранности.** В наиболее представительном разрезе Рахмангулово-2 в самой нижней части обнажаются песчаники с отчетливыми волноприбойными знаками. Эти песчаники перекрываются толщей переслаивания тонкоплитчатых алевролитов и аргиллитов с многочисленными растительными остатками. Растительные остатки в этой части разреза представлены углефицированными фитолеймами и ожелезненными (лимонитизированными) субкрустациями и отпечатками. Толща переслаивания имеет мощность около полутора метров. Выше залегают средне- и толстослоистые песчаники желтовато-серого или зеленовато-серого цвета. В песчаниках часто встречаются крупные (до 30 см по наибольшему измерению, а иногда и больше) конкреции, состоящие из очень твердого мелкозернистого песчаника. Как в конкрециях, так и в содержащих их слоях встречаются крупномерные растительные остатки, из которых чаще других можно найти листья гинкгофита s.l. (прегинкгофита) *Psugmophyllum*. Растительные остатки в верхней части разреза (в пачке песчаников с конкрециями) сохраняются преимущественно в форме лимонитизированных фитолейм и отпечатков характерного малиново-бурого или ярко-оранжевого оттенка.

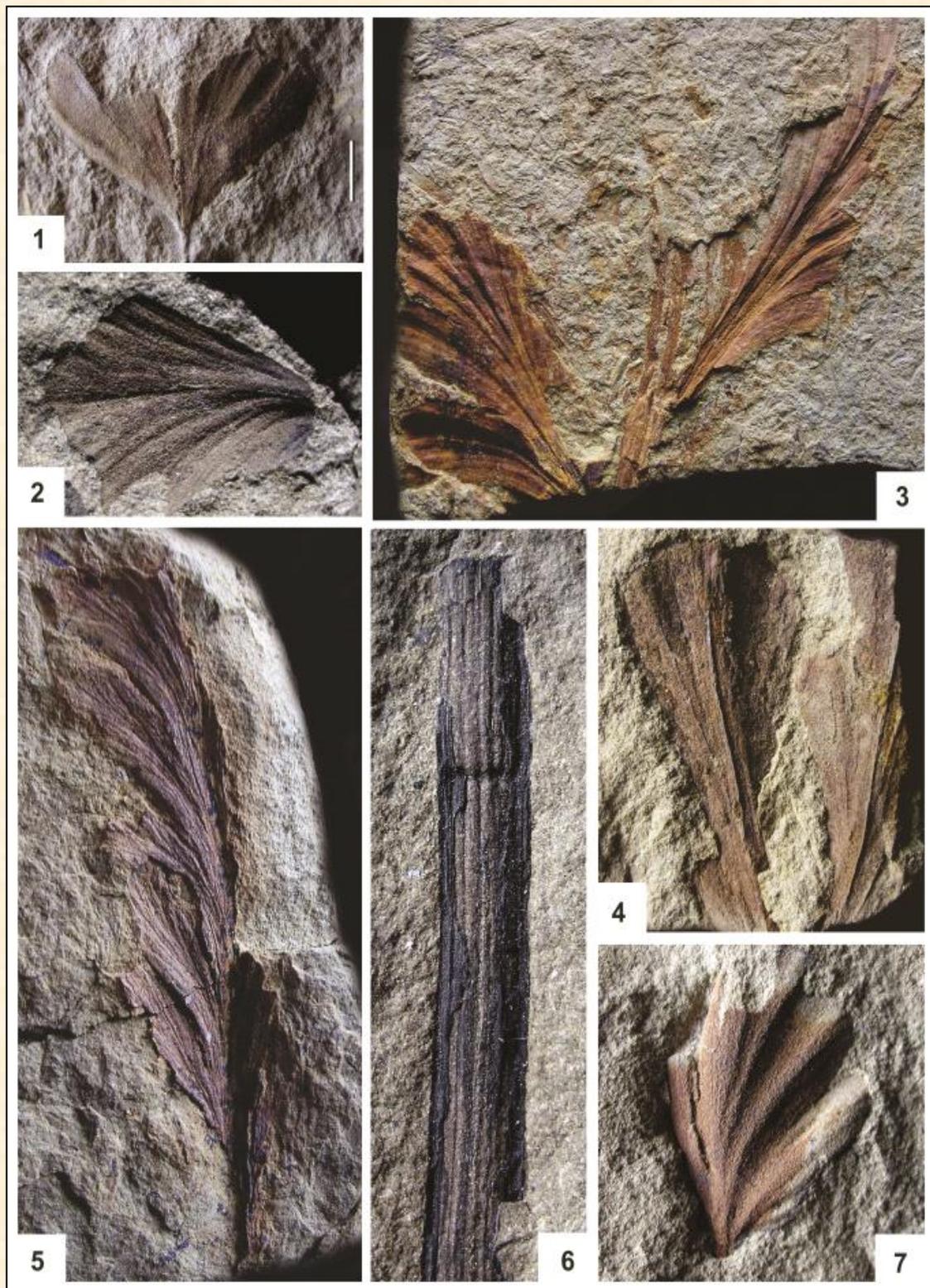
**Таксономический состав.** Плауновидные *Sadovnikovia belemnoides* Naugolnykh; хвощевидные *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalessky, *Paracalamites* aff. *frigidus* Neuburg; папоротники *Convexocarpus distichus* (Naugolnykh) Naugolnykh, *Pecopteris uralicus* Zalessky, *P. anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky; пельтаспермовые s.s. *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh, *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh, *P. artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh; ангаропельтовые *Permoxylocarpus trojanus* Naugolnykh, *Praephylladoderma leptoderma* Naugolnykh; гинкгофиты s.l. *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *P. cuneifolium* (Kutorga) Schimper, *Kerpia macroloba* Naugolnykh; хвойные *Tylodendron* cf. *speciosum* Weiss, войновскиевые *Nephropsis* sp., *Rufioria derzhavinii* (Neuburg) S.Meyen; изолированные семена неопределенного систематического положения *Cordaicarpus* sp., *Carpolithes* sp. и др.



**Таблица XXIII.** Растительные остатки из местонахождения Рахмангулово-2.  
1 – лист папоротника *Pecopteris anthriscifolia* (Goeppert) Zalessky; 2, 6 – прегинкгофит *Psymtophyllum expansum* (Brongniart) Schimper; 3, 5 – *Permocallipteris retensoria* (Zalessky) Naugolnykh; 4 – *Peltaspermum petaloides* Naugolnykh. Местонахождение: Рахмангулово-2. Длина масштабной линейки – 1 см.



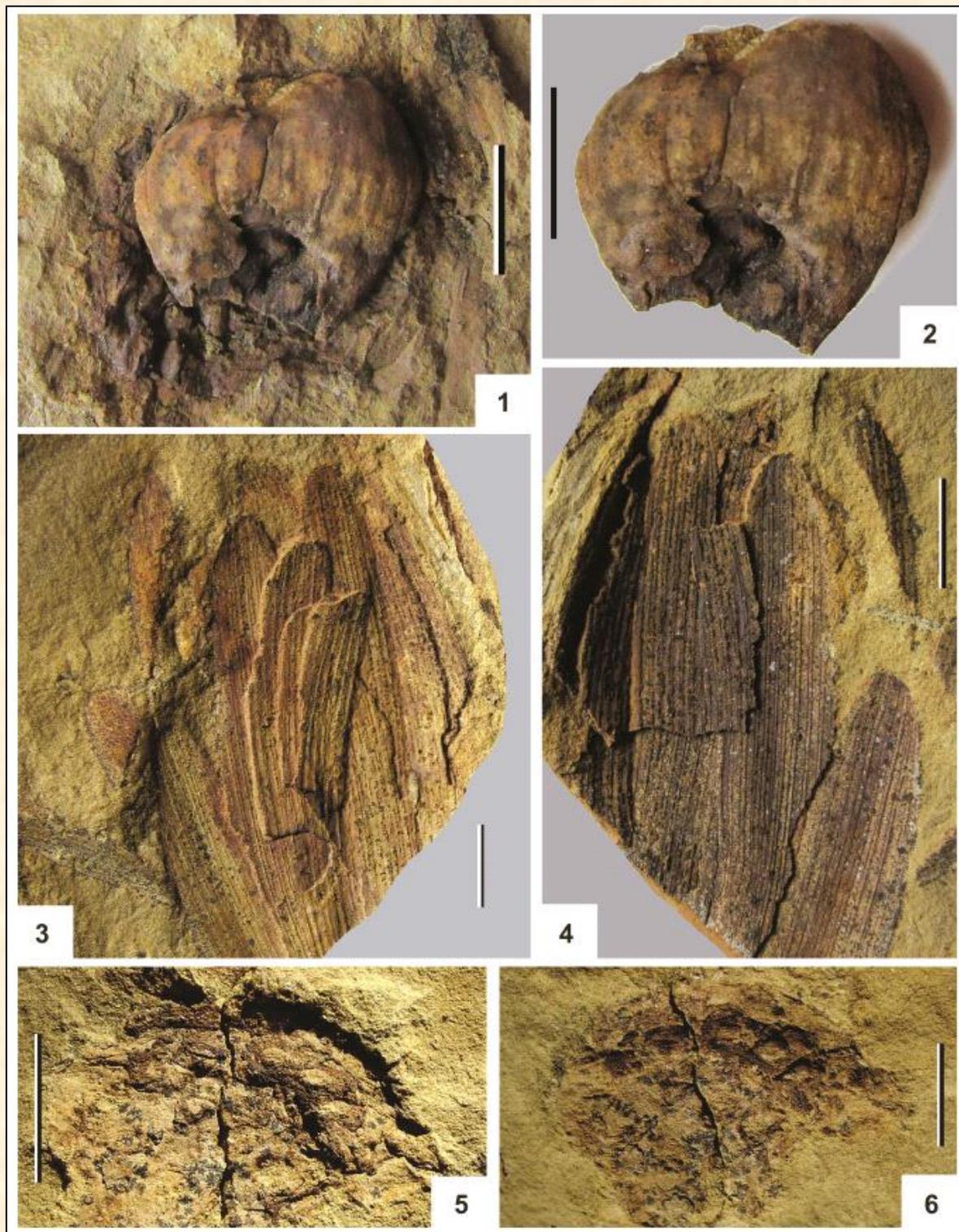
**Рис. 8.** Реконструкция общего облика пельтаспермового птеридосперма с листьями *Permocallipteris* Naugolnykh. Ранняя пермь Приуралья. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XXIV.** Растительные остатки из местонахождения Рахмангулово-2.

1 – лист гинкгофита *Kerria macroloba* Naugolnykh; 2, 3, 4, 7 – листья прегинкгофитов *Psugmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper; 5 – лист пельтаспермового птеридосперма *Permocallipteris artipinnata* (Zalessky) Naugolnykh; побег хвощевидного *Paracalamites* sp. Местонахождение: Рахмангулово-2.

Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XXV.** Ангаропельтовые птеридоспермы из местонахождения Рахмангулово-2. 1, 2 – семенная капсула *Pertoxylocarpus* sp. (1 – на аутентичном матриксе; видны внешние покровы капсулы; 2 – вне матрикса); 3, 4 – листья *Praephylladoderma leptoderma* Naugolnykh; 5, 6 – фрагмент семенной капсулы ангаропельтового с разным освещением; хорошо видны овальные семенные рубцы, располагающиеся по краю. Местонахождение: Рахмангулово-2. Длина масштабной линейки – 1 см.

## Второе палеонтологическое эссе: *Psugmophyllum*

В пермских отложениях Приуралья часто встречаются листья, внешне сходные с листьями современного *Ginkgo biloba* L., но обычно отличающиеся от них гораздо более крупными размерами. Большая часть этих листьев относится к роду *Psugmophyllum* Schimper, однако некоторые из них обособлены в самостоятельные роды *Bardia* Zalesky и *Kerpia* Naugolnykh. Помимо размеров есть и другие отличия этих родов от листьев гинкго. Эти различия заключаются в деталях жилкования (у родов *Psugmophyllum*, *Bardia* и *Kerpia* встречаются реликты перистого жилкования). Кроме этого, у родов *Psugmophyllum* и *Bardia*, в отличие от *Ginkgo*, в основание черешка входят не две, а несколько жилок (Наугольных, 1995).

Происхождение порядка гинкговых (Ginkgoales) было и остается в центре внимания многих палеоботаников. Несмотря на целый ряд интересных находок, сделанных в последние годы (Fischer et al., 2010; Цимбал, 2014), проблему происхождения этой группы растений по-прежнему трудно считать окончательно решенной.

По существующим представлениям, порядок Ginkgoales появился в пермском периоде. Пермские гинкговые относятся к нескольким родам, принадлежность которых порядку Ginkgoales либо можно считать доказанной (*Karkenia* Archangelsky, *Kerpia* Naugolnykh), либо высоковероятной (*Trichopitys* Saporta emend. Florin, *Ginkgophyllum* Saporta, *Rhipidopsis* Schmalhausen, *Flabellosemen* Tsybal, *Psugmophyllum* Schimper, *Bardia* Zalesky, *Psugmophyllodendron* Naugolnykh). В качестве возможных филогенетических предков гинкговых рассматривались голосеменные с уплощенными фолиарными семеносными органами (*Biarmopteris* Zalesky, *Alternopsis* Naugolnykh, *Cheirocladus* Naugolnykh; подробнее см.: Naugolnykh, 2007). Гипотеза происхождения порядка Ginkgoales от голосеменных с уплощенными семеносными органами (т.е. от прегинкгофитов) нашла подтверждение на материале из пермских отложений Альп, где были найдены фолиарные семеносные органы, сходные с листьями *Sphenobaiera* Florin (Fischer et al., 2010).

Таксономическая система псигмофиллоидов из пермских отложений Приуралья и примыкающих к нему регионов Русской платформы, сложившаяся к настоящему времени, основана на таких признаках, как характер рассечения листовой пластинки, степень развития черешка, степень развития базальных лопастей, характер жилкования. Кратко резюмируя ситуацию de facto, можно сказать, что к роду *Psugmophyllum* относятся листья с достаточно короткими черешками, длина которых не превышает длину листовой пластинки, а также с хорошо обособленными базальными лопастями; к роду *Bardia* – листья с длинными хорошо развитыми черешками и отчетливыми базальными лопастями; к роду *Kerpia* – листья без базальных лопастей.

Этот типологический (иными словами, монотипический, - подробнее см.: Невеская, 1988) формализованный подход в подавляющем большинстве случаев позволяет распределить имеющиеся гинкгоподобные листья или листья псигмофиллоидной морфологии из пермских отложений Приуралья по указанным выше родам. Однако при анализе достаточно большой выборки встречаются листья, которые занимают промежуточное положение между этими родами, что, естественно, создает трудности при принятии окончательного классификационного решения. С моей точки зрения, в таких сложных случаях следует отдавать предпочтение роду *Psugmophyllum*, как обладающему приоритетом и часто имеющему довольно широкую трактовку (обзор истории вопроса и библиографию см. в: Бураго, 1982).

Листья псигмофиллоидов описывались неоднократно и во всех подробностях (Brongniart, 1845; Эйхвальд, 1854, 1861; Schmalhausen, 1887; Zalessky, 1937, 1939; Бураго, 1982; Наугольных, 1998, 2007; Naugolnykh, 2007, 2013a, etc), и нет необходимости вновь приводить их морфологическую характеристику.

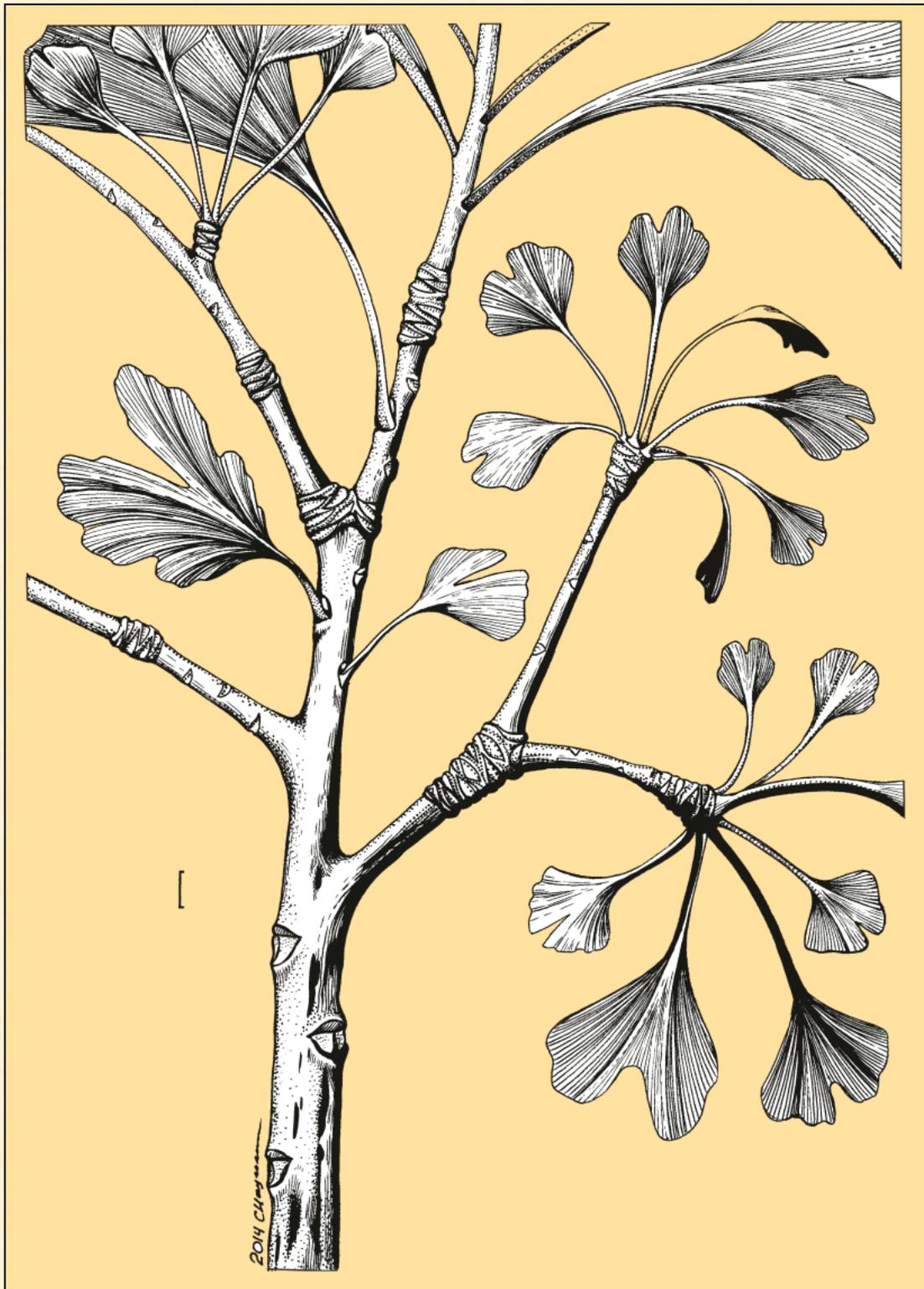
Побеги псигмофиллоидов долгое время оставались неизвестными. Автор (Naugolnykh, 2007) описал ауксибласты, очевидно, принадлежавшие виду *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper. Поскольку прижизненная связь этих побегов и листьев только предполагалась, сами побеги-ауксибласты были описаны под собственными родовым и видовым названиями *Psymphyllodendron uralensis* Naugolnykh. Сходные побеги, но меньшего размера и с сохранившимися в прикреплении черешками листьев, были изображены и описаны в другой работе автора (Наугольных, 1998, с. 111, рис. 66).

Есть основания полагать, что эволюция видов псигмофиллоидов на протяжении второй половины раннепермской эпохи и в начале среднепермской эпохи имела «сетчатый» характер, т.е. симпатрическое видообразование сменялось гомогенизацией, а затем политипический вид вновь расщеплялся на новые варианты или модификации, обособление которых могло привести к образованию новых видов. О сетчатом характере эволюции растений писали многие эволюционисты, а сам термин «сетчатая эволюция» вошел в учебники (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Процесс сетчатой эволюции можно пояснить на примере мысленного эксперимента. Представим себе некую территорию, заселенную исходным видом растения, образующим единую популяцию со свободным обменом генетическим материалом. Учитывая возможный широкий разнос пыльцы ветром, размер такой территории может быть довольно большим, сотни и даже тысячи квадратных километров. Территория эта, разумеется, не может быть идеально плоской, на ней есть возвышенности, холмы, низины и т.п. Далее представим себе, что эта территория подверглась частичному затоплению, что в минувшие геологические эпохи происходило многократно во время трансгрессий. Предположим при этом, что вершины возвышенностей при этом остались незатопленными, а популяции растений, произрастающих на них, оказались на несколько тысячелетий или десятков тысячелетий изолированными друг от друга. Можно предположить, что в соответствии с законами аллопатрической микроэволюции эти популяции с течением времени разойдутся настолько, что дадут начало нескольким новым видам, примерно так же, как это случилось с дарвиновскими вьюнками на Галапагосских островах. А затем представим, что произошла регрессия и вся эта территория вновь стала сушей. За счет неизбежной межвидовой гибридизации произойдет гомогенизация, и недавно образовавшиеся виды вновь образуют единую популяцию. Учитывая наличие в природе межродовой гибридизации, очевидно, что подобные эффекты могут происходить и на родовом уровне. В этом контексте уместно привести цитату из работы А.В. Яблокова и А.Г. Юсуфова (1989): «...Многие виды ирисов, табаков, полыни, костров, мятликов и других растений имеют, несомненно, гибридное происхождение (путем аллополиплоидии – гибридизации с последующим удвоением числа хромосом). Это означает, что на микроэволюционном уровне полифилия возможна. Возможность возникновения нового рода посредством гибридизации, т.е. полифилетически, доказана экспериментально. [...] Сейчас известен ряд межродовых гибридных форм. Среди них рябинокизильник (*Sorbocotaneaster*), распространенный на юге Якутии, ячмень-клинэлимусовый гибрид (*Hordeum* x *Clinelymus*), распространенный на Памире, гибрид алычи и абрикоса в Молдавии» (Яблоков, Юсуфов, 1989, с. 295).



**Рис. 9.** *Psygtophyllum expansum* (Brongniart) Schimper; реконструкция части побега по образцам из местонахождений Александровское, Рахмангулово-1 и Рахмангулово-2. Ранняя пермь, кунгурский век. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Рис. 10.** *Psytrophillum expansum* (Brongniart) Schimper; реконструкция побега с брахибластами. Ранняя пермь, кунгурский век. Длина масштабной линейки – 1 см.

### 3.5. Александровское

**Географическое положение.** Свердловская область, Красноуфимский район, крутой северный борт дорожной выемки по левому берегу р. Зюрзи рядом с плотиной. Разрез представляет собой частично срезанную дорожными работами цокольную террасу р. Зюрзи.

**Стратиграфическое положение. Геологические особенности.** Разрез сложен песчано-глинистыми отложениями характерного серовато-желтого, а иногда оранжевого оттенка, относящимися к кошелевской свите иренского горизонта кунгурского яруса. В пределах разреза наблюдаются четырнадцать слоев песчаника разной мощности. Некоторые из них выклиниваются по простиранию, а некоторые – расщепляются, за счет появления внутри них алевролитовых или аргиллитовых прослоев. Песчаники полимиктовые, от серовато-желтых и серовато-оранжевых до зеленовато-серых, среднезернистые, нередко – с элементами косой слоистости. По меньшей мере, на двух уровнях в разрезе наблюдаются элементы градационной слоистости с плавным переходом от крупнозернистых песчаников внизу, к алевролитам и аргиллитам, сменяющим песчаники вверх по разрезу. Интересной особенностью этого разреза является присутствие резких линзообразных раздувов песчаников, иногда с подвернутыми латеральными окончаниями (*Таблица XXVII, 1*).

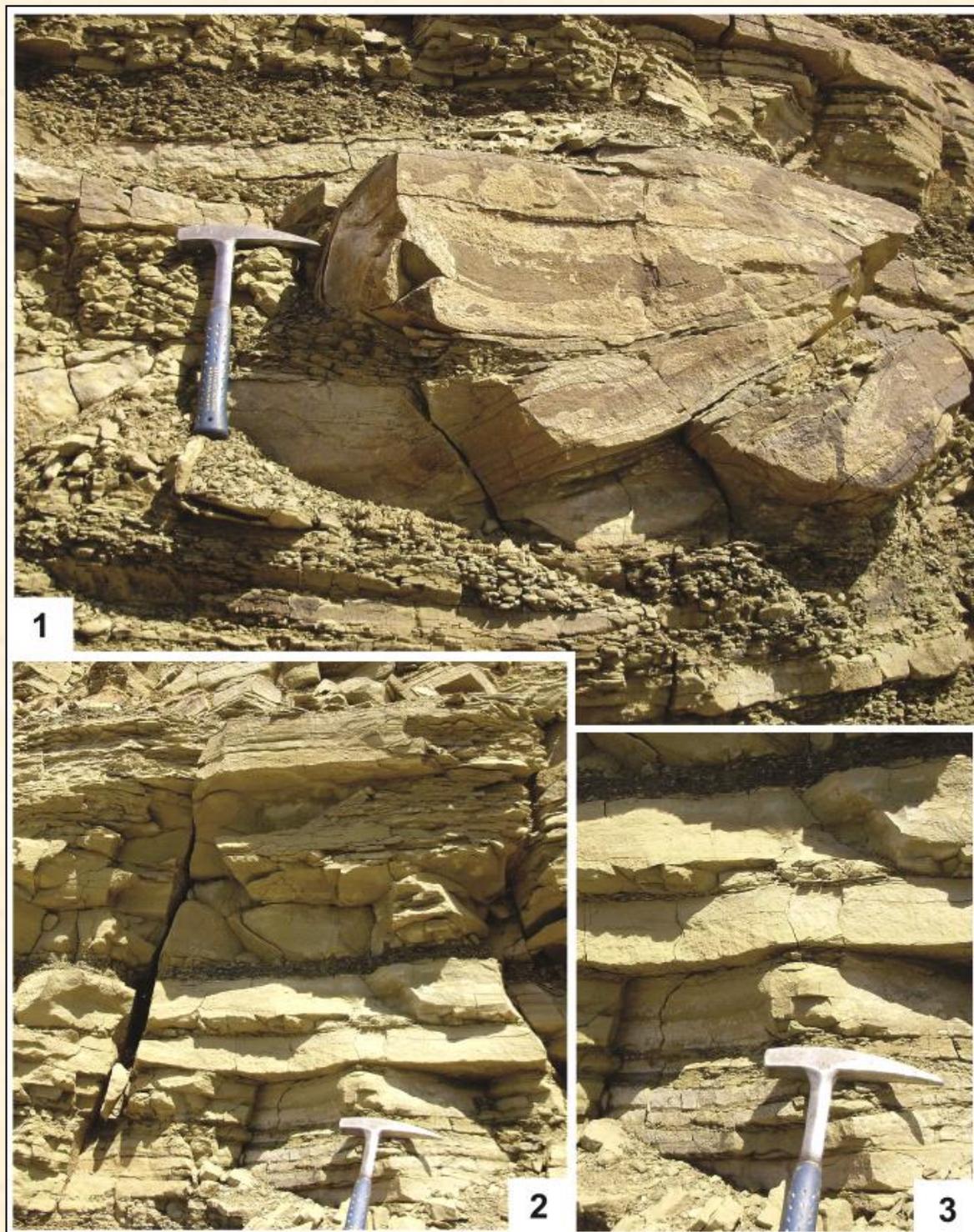
Песчано-глинистые отложения разреза Александровское сформировались в условиях циклического поступления обломочного материала в пределы верхней части склона морского бассейна, причем количество поступавшего песчанистого материала увеличивалось в соответствии с эпизодами или фазами положительных тектонических движений (воздымания) Палеоурала. Кластический материал являлся продуктом разрушения Уральского горного сооружения.

**Тафономические особенности; формы сохранности.** Формы сохранности ископаемых растений Александровского разреза в целом напоминают сохранность растительных остатков из разрезов Рахмангулово-1 и Рахмангулово-2. Но в отличие от отложений, обнажающихся в Рахмангулово, алевролиты и песчаники Александровского разреза в целом гораздо более тонкозернистые. Это накладывает свой отпечаток на специфику сохранности растительных остатков. В Александровском разрезе сохраняются более тонкие морфологические элементы растений, крупные фрагменты ваий папоротников, облиственные побеги гинкгофитов, включая брахибласты с листьями, сохранившимися в прикреплении, и т. д. Хорошая сохранность растительных остатков в Александровском разрезе ставят его в один ряд с другими важными палеонтологическими памятниками Приуралья.

Растения, входящие в состав Александровского флористического комплекса, принадлежали разным исходным палеофитоценозам. Членистостебельные, очевидно, были околводными растениями и образовывали гигро- и гидрофильные сообщества, возможно, моно- или олигодоминантные. Пельтаспермовые и псигмофиллоиды были мезофильными растениями и произрастали на дренируемых промывных склонах. Вальхивые хвойные принадлежали ксерофильному сообществу и росли на относительно большом расстоянии от бассейна, формируя наиболее удаленное от водоема звено палеокатены. Войновские, скорее всего, были экологически более толерантными и могли произрастать в широком спектре экологических условий. В местонахождении Александровское все эти растения встречаются вместе, что указывает на их перенос к месту захоронения из разных исходных палеофитоценозов.



**Таблица XXVI.** Александровское. Общий вид разреза. Кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.



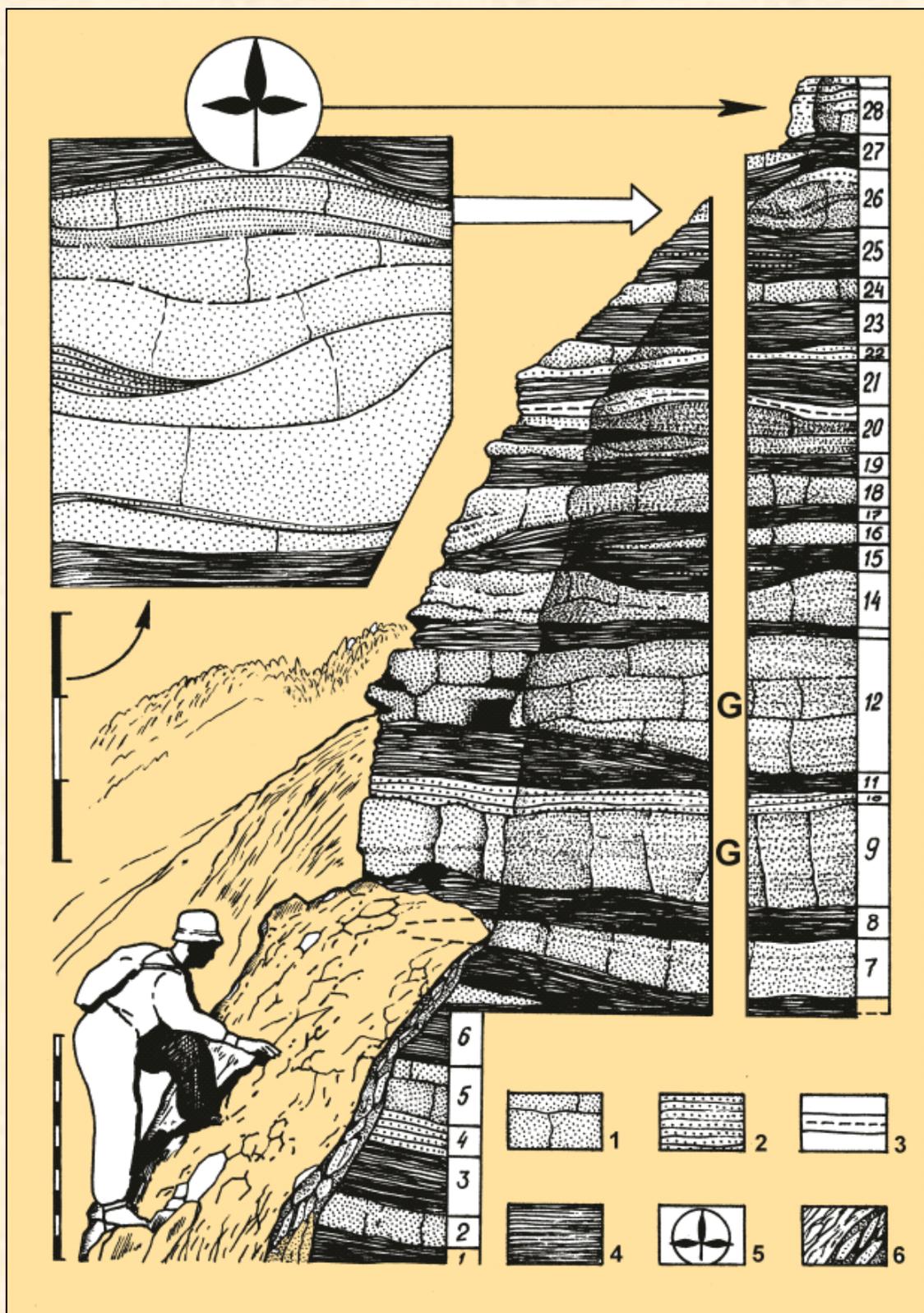
**Таблица XXVII.** Литологические особенности флороносных отложений разреза Александровское.

**1** – линзовидный «раздув» песчаника; **2** – общий характер напластования;

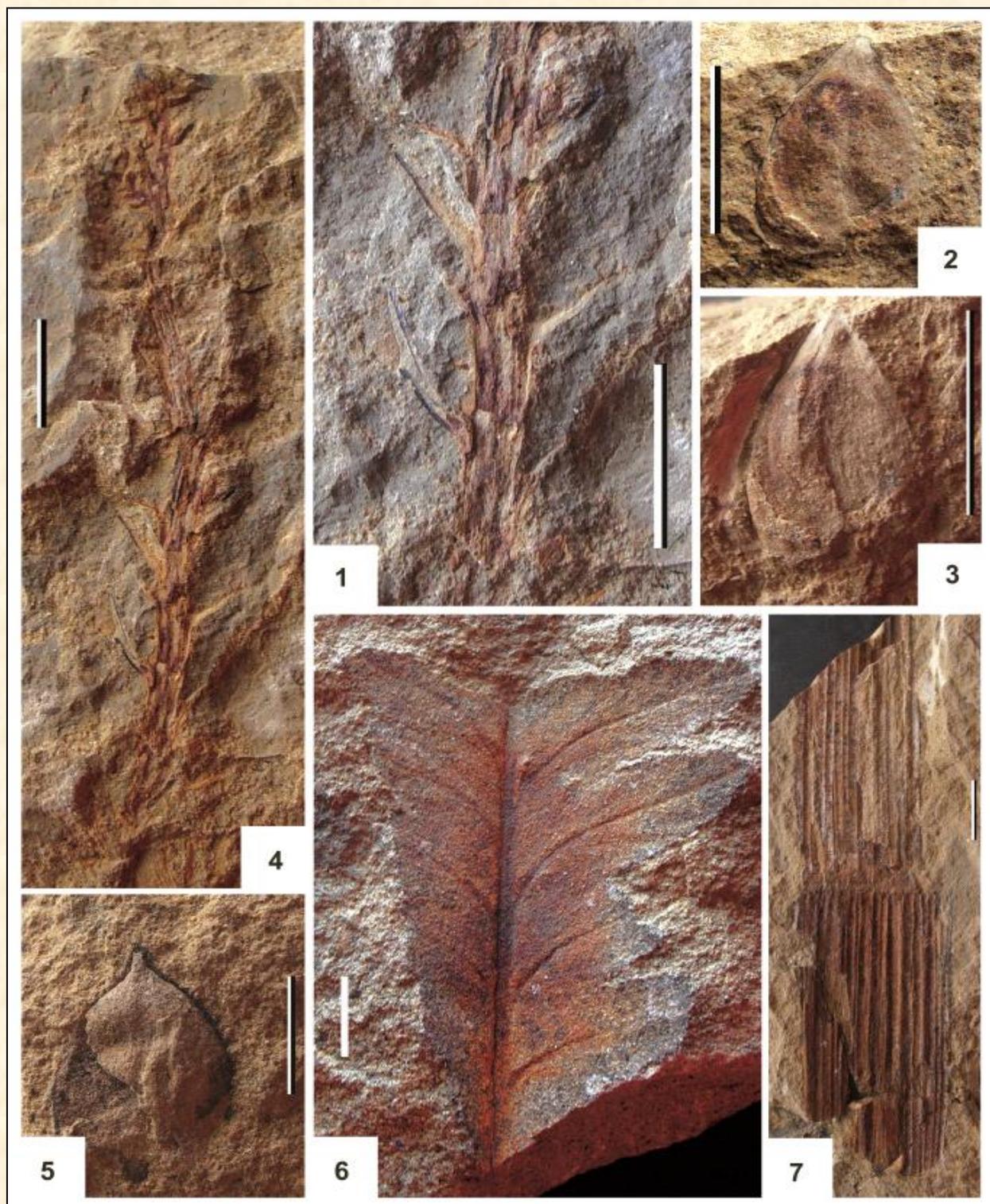
**3** – маломощный углистый прослой (в верхней части фото). Кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Для масштаба использован геологический молоток.

**Таксономический состав.** Общий таксономический состав флористического комплекса местонахождения Александровское хорошо согласуется с видовым составом кунгурских флор Среднего и Южного Приуралья в целом. В местонахождении часто встречаются побеги членистостебельных, иногда образующие скопления, листья войновские и псигофиллоидов.

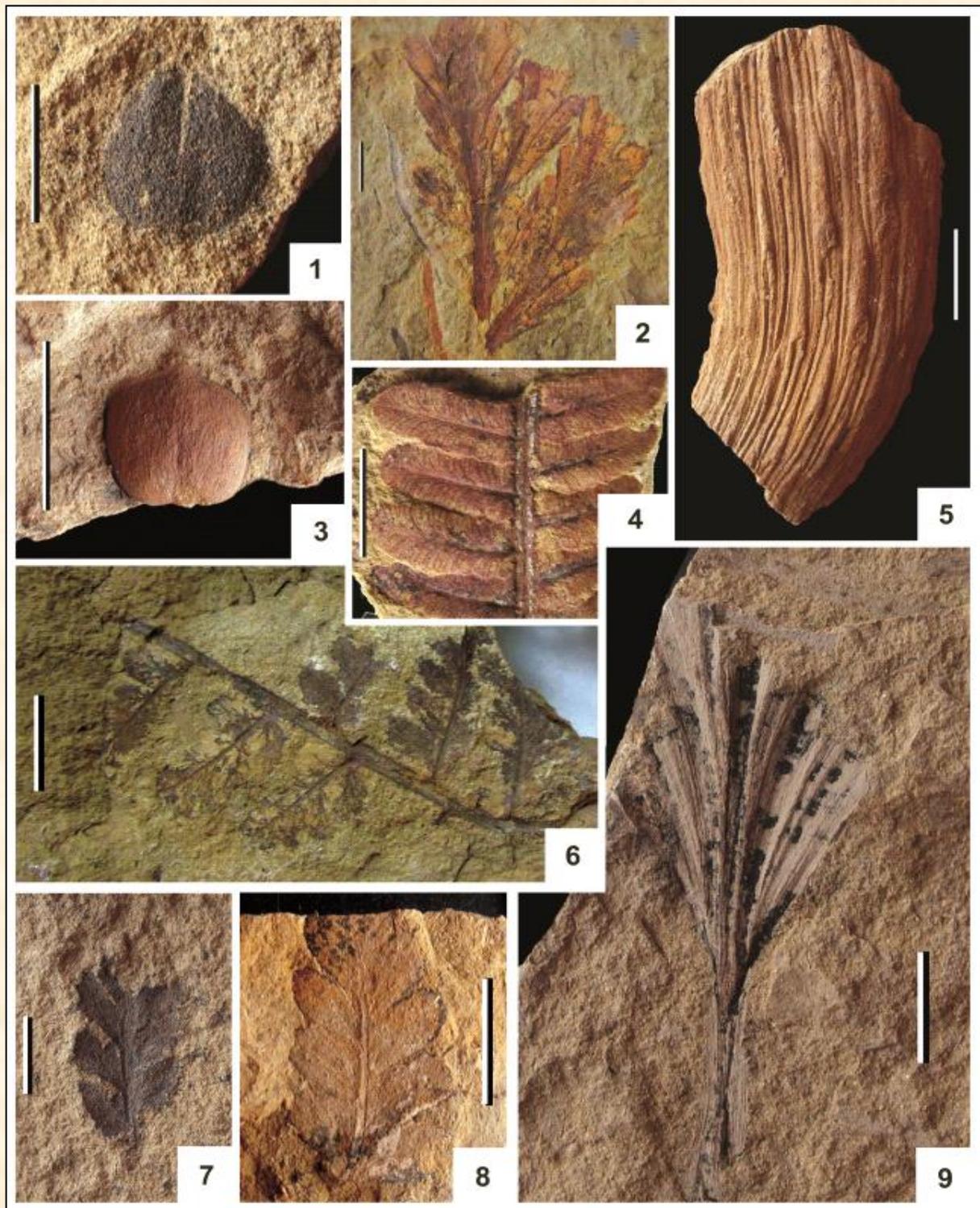
В настоящее время в местонахождении Александровское найдены остатки плауновидных *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh (об этом растении подробнее будет сказано ниже); побеги хвощевидных *Paracalamites decoratus* (Eichwald) Zalesky, *P. frigidus* Neuburg, *P. aff. striatus* (Schmalhausen) Zalesky; *Phyllothea* sp., *Paracalamitina ignatievii* Naugolnykh; папоротники *Pecoperis uralica* Zalesky, *P. anthriscifolia* (Goeppert) Zalesky, *P. cf. suksunensis* Zalesky; пельтаспермовые *Permocallipteris retensoria* (Zalesky) Naugolnykh, *Permocallipteris artipinnata* (Zalesky) Naugolnykh, *Peltaspermum* sp. (sp. nov., in manuscr.), *Permothea* (?) sp.; прегинкгофиты *Psygmapyllum expansum* (Brongniart) Schimper, *Ps. intermedium* Naugolnykh, *Psygmaphyllum* sp.; войновские *Rufloia* spp.; хвойные *Tylodendron speciosum* Weiss, *Walchia* sp.; изолированные семена *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, *Cordaicarpus* sp., *Laevigatospermum compressum* Naugolnykh, *Laevigatospermum* sp., *Sylvella alata* Zalesky, *Samaropsis* spp., *Cardiocarpus* sp., *Carpolithes* sp.



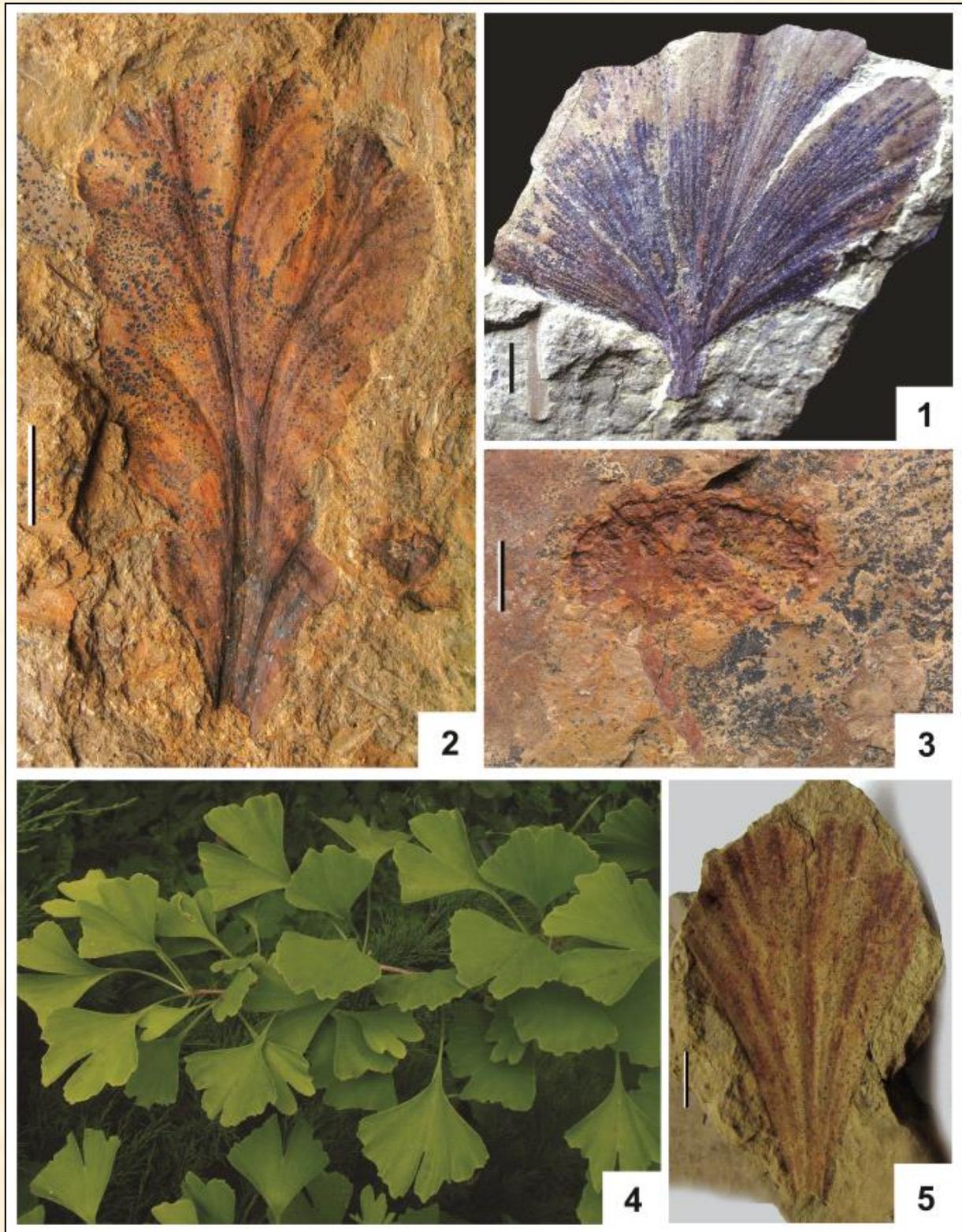
**Рис. 11.** Александровское. Общий вид разреза и его литологические особенности. Кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Условные обозначения: 1 – песчаник; 2 – алевролит; 3 – маломощный угольный прослой; 4 – аргиллит; 5 – уровень сбора растительных остатков; 6 – осыпь. Цена деления масштабной линейки – 10 см.



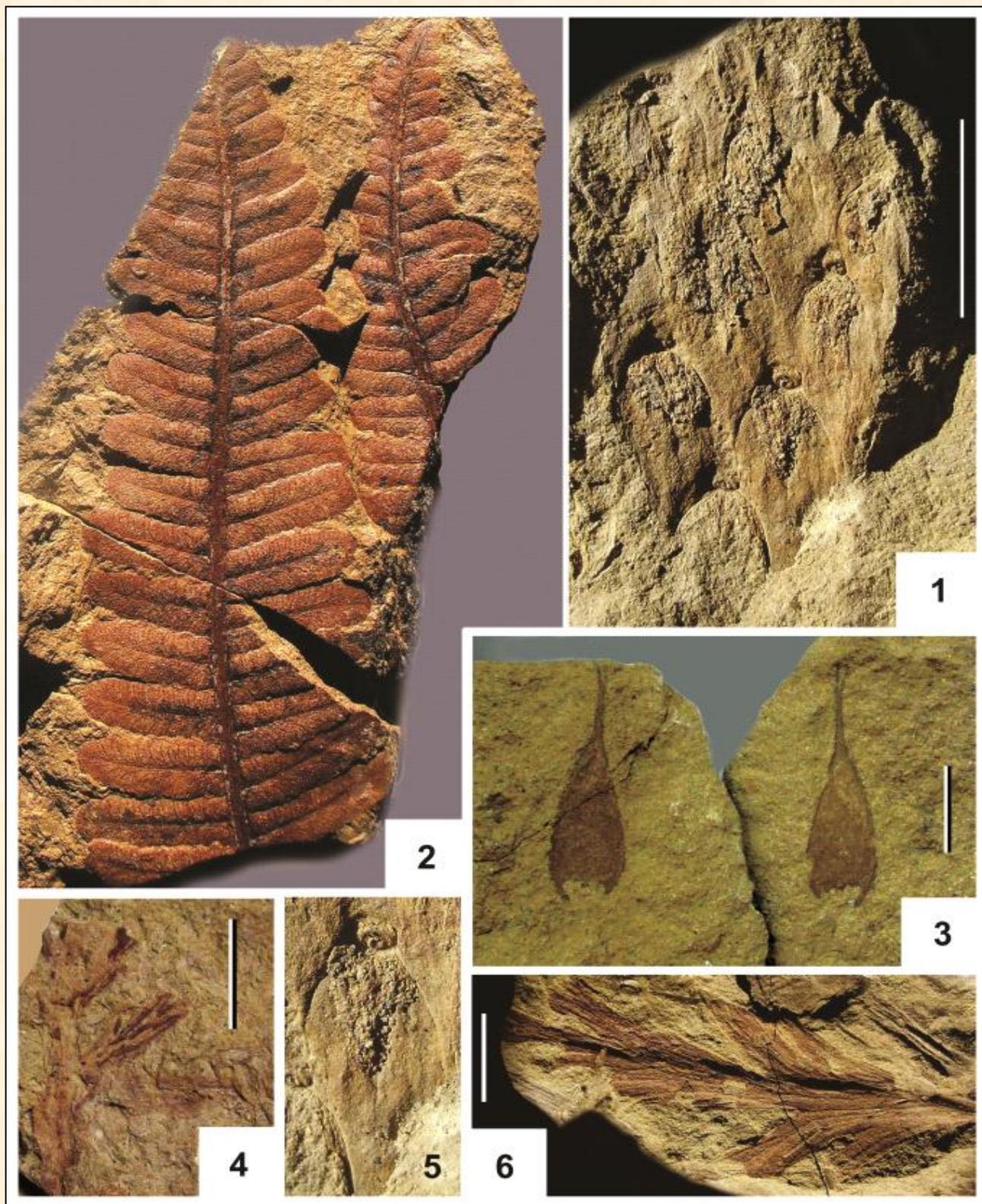
**Таблица XXVIII.** Растительные остатки из местонахождения Александровское.  
**1, 4** – *Walchia* sp.; **2, 3** – *Cordaicarpus uralicus* Dombrovskaya, семя сфотографировано с разным освещением; **5** – *Cardiocarpus* sp.; **6** – *Permocallipteris retensoria* (Zalesky) Naugolnykh; **7** – *Paracalamites* sp. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XXIX.** Растительные остатки из местонахождения Александровское.  
1, 3 – *Laevigatospermum compressum* Naugolnykh, изолированные семена;  
2 – *Permocallipteris artpinnata* (Zalessky) Naugolnykh; 4 – *Pecopteris* cf. *miltonii* Artis;  
5 – *Tylodendron* sp.; 6 – *Pecopteris* cf. *suksunensis* Zalessky; 7-8 – *Pecopteris anthriscifolia*  
(Goepfert) Zalessky; 9 – *Psymphyllum expansum* (Brongniart) Schimper.  
Длина масштабной линейки – 1 см.



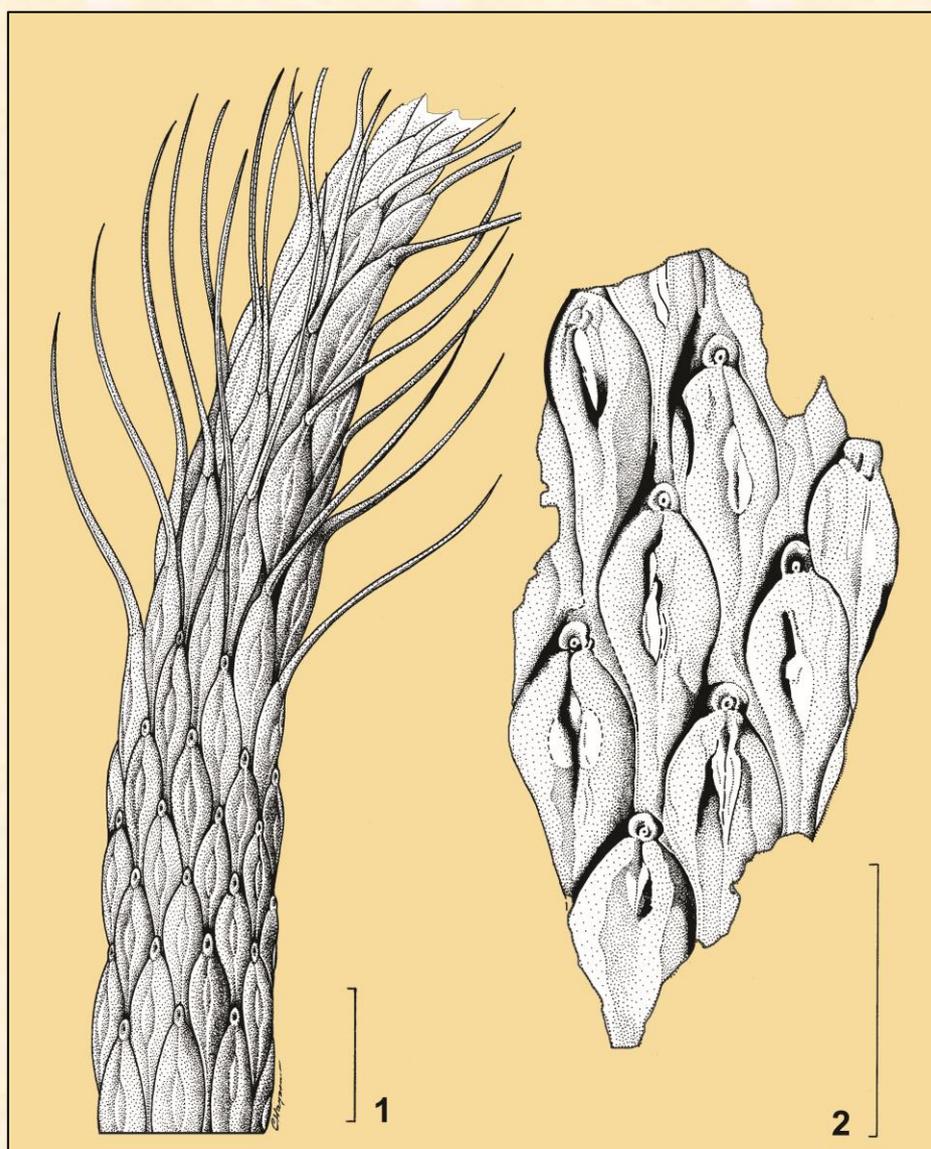
**Таблица XXX.** Растительные остатки из местонахождения Александровское (1 – 3, 5) и современный *Ginkgo biloba* L. (4). 1, 2, 5 – *Psygmophyllum expansum* (Brongniart) Schimper, различные модификации листьев; 3 – *Karkeniania permiana* Naugolnykh, семенной орган гинкгофита. Длина масштабной линейки – 1 см.



**Таблица XXXI.** Растительные остатки из местонахождения Александровское.  
**1, 5** – *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh, **1** – общий вид фрагмента коры, **5** – отдельная листовая подушка; **2** – *Pecopteris* cf. *miltonii* Artis; **3** – *Sylvella alata* Zalesky, с оборванной крылаткой; **4** – *Walchia* sp.; **6** – *Psymphyllum intermedium* Naugolnykh.  
Длина масштабной линейки – 1 см.

### Третье палеонтологическое эссе: *Ufadendron*

Помимо растений, часто встречающихся в приуральских разрезах нижнепермских отложений, в коллекции из Александровского имеется единственный, но хорошо сохранившийся экземпляр коры с восемью практически полностью сохранившимися листовыми подушками (Таблица XXXI, 1, 5; рис. 12, 2). Листовые подушки веретеновидных очертаний, продольно вытянутые, с длинными, слегка изогнутыми шлейфами. На отпечатке наблюдается негативный рельеф, обратный прижизненному рельефу коры. Позднее в местонахождении Красноуфимские Ключики был обнаружен еще один отпечаток коры плауновидного, относящегося к этому же виду (Таблица XV, 1). Определение таксономической принадлежности этих остатков вызвало некоторые трудности, поскольку растения такой морфологии ранее в пермских отложениях Приуралья не встречались.



**Рис. 12.** Реконструкция побега и фрагмент коры термофильного плауновидного *Ufadendron ufaensis* Naugolnykh. **1** – реконструкция; **2** – фрагмент коры (голотип). Местонахождение Александровское; кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита. Длина масштабной линейки – 1 см.

Листовые подушки уфадендрона веретенovidные, продольно вытянутых очертаний. Длина листовых подушек составляет 10-12 мм при ширине 3,5-4 мм. Максимальная ширина листовой подушки расположена в ее верхней трети. В верхней части листовой подушки находится листовой рубец, образованный кольцевидным валиком, окружающим точечный рубчик выхода проводящих тканей. Диаметр листового рубца в среднем равен 1 мм, диаметр рубчика проводящих тканей – 0,2 мм. Кольцевидный валик, окружающий листовой рубец, развит слегка асимметрично. Его нижняя часть, примыкающая к листовой подушке, немного редуцирована, что придает валику полулунные очертания, с концами полумесяца, загнутыми книзу. Ниже листового рубца вдоль средней части листовой подушки на протяжении 1-1,5 мм присутствует тонкий срединный киль. В центральной части листовой подушки находится удлиненно-овальное, веретенovidное образование, при жизни растения образованное крупноячеистой рыхлой тканью. Это образование, скорее всего, соответствует области развития подлистовой аэренхимы («подлистовому пузырю» или *infrafoliar bladder*), присутствие которого характерно для большинства раннекаменноугольных центральноангарских лепидофитов (Meyen, 1976). Длина зоны развития подлистовой аэренхимы у описываемого растения варьировала от 2 до 4 мм; ее ширина не превышала 1 мм. На двух листовых подушках слева и справа от подлиствого пузыря наблюдаются две узких, симметрично расположенных зоны, выделяющихся в рельефе листовой подушки в виде слабого понижения в форме продольных складок. Эти зоны должны соответствовать секреторно-выделительным органам, гомологичным парихнам экваториальных лепидодендроновых (лепидокарповых) плауновидных. Эти секреторные органы могли быть функционально связаны с подлистовой аэренхимой.

К сожалению, мы пока не располагаем данными о строении репродуктивных органов уфадендрона, однако можно предположить, какими были его листья (филлоиды), исходя из строения листовых рубцов. Филлоиды этого растения обладали единственной средней жилкой, были длинными и узкими, и отпадали от несущего их побега по отделительному слою. Судя по толщине ограничительного валика, окружающего листовой рубец, по меньшей мере, основания филлоидов были мясистыми, что косвенно может указывать на природу самого растения, возможно, приспособленного к произрастанию в относительно сухом климате. Семиаридный климат, в котором произрастали уфадендроны, мог быть причиной появления таких «сухлюбивых» адаптаций, которые известны и у других растений из пермских отложений этого региона (подробнее, см.: Наугольных, 2004, с. 205).

По наличию подлистовой аэренхимы уфадендрон очень сходен с большой группой раннекаменноугольных центральноангарских плауновидных, относящихся к родам *Tomiodendron* Radczenko emend. S.Meyen, *Angarodendron* Zalesky emend. S.Meyen, *Angarophloios* S.Meyen, *Lophiodendron* Zalesky emend. S.Meyen.

Для плауновидных наиболее близкого уфадендрону рода *Tomiodendron*, как и для уфадендрона, характерны (1) продольно вытянутые веретенovidные листовые подушки с листовым рубцом, находящимся в самой верхней части листовой подушки, (2) расположенный под листовым рубцом короткий осевой киль и (3) хорошо развитый удлиненный подлистовой пузырь, сложенный аэренхимой. Большинство других плауновидных, близких уфадендрону, происходят из нижнекаменноугольных отложений центральных районов Ангариды. Но как и по каким климато-ландшафтным или эволюционным причинам термофильные плауновидные центрально-ангарского типа появились во внешних пределах Субангарской области и просуществовали здесь вплоть до середины пермского периода?

Резкое изменение таксономического состава каменноугольных флор на рубеже раннего и среднего карбона в пределах Ангариды связывалось с эпизодом похолодания («острогский эпизод»: Мейен, 1987), вследствие которого в этом регионе теплый климат

раннекаменноугольной эпохи сменился на отчетливо сезонный климат среднего и позднего карбона, что дало эволюционные преимущества развитию различных групп голосеменных, прежде всего, войновскиевых (класс *Vojnovskyopsida*; подробнее о нем см.: Наугольных, 2010). На юго-западных окраинах Ангариды, к которым примыкали и районы Среднего и Южного Приуралья, климат сохранил свою мягкость, что позволило плауновидным центрально-ангарского типа выжить именно здесь. Практически на всю вторую половину каменноугольного и в начале пермского периода плауновидные этого типа в Ангариде выпадают из геологической летописи.

Ангарские и гондванские плауновидные с подлистным пузырьком, скорее всего, произошли от общего предка, произраставшего в девонском периоде в тропической или экваториальной зоне. В раннем карбоне плауновидные с подлистным пузырьком мигрировали как на юг, в область развития гондванской растительности, так и на север, в пределы Центральной Ангариды, где они были доминирующими растениями до начала среднекаменноугольной эпохи.

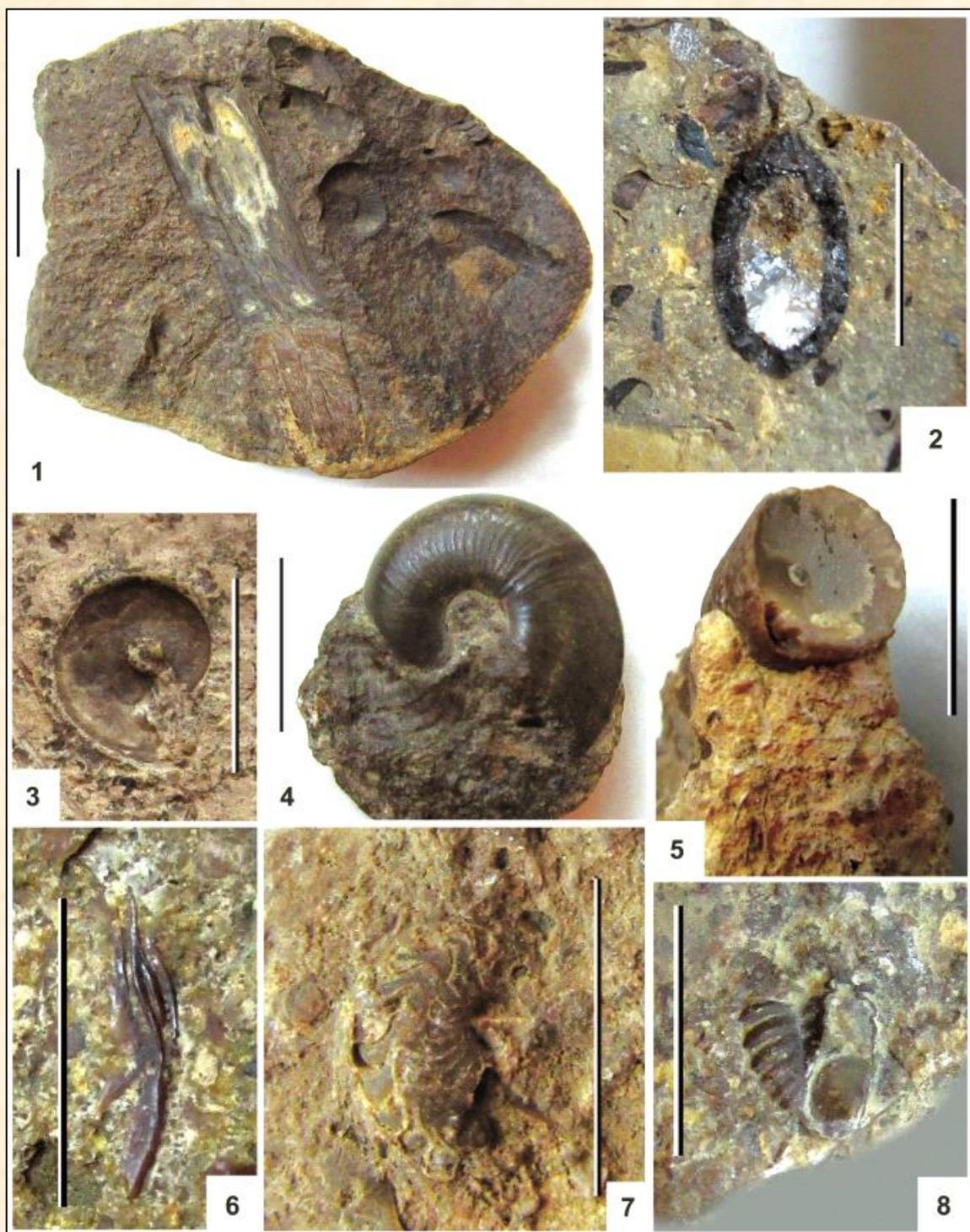
### 3.6. Река Зюрзя и Гониатитовый овраг

**Географическое положение.** Свердловская область, Красноуфимский район, с.Александровское, р. Зюрзя в 2 км выше впадения в Александровский пруд, к северо-западу от д. Подгорной. Гониатитовый овраг – правый приток (ручей) р. Зюрзи в 1,5 км по дороге от д. Подгорной к с. Чатлык.

**Стратиграфическое положение.** Нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита. В районе с. Чатлык располагаются карстовые воронки, связанные с появлением на этом стратиграфическом уровне слоев гипса, синхронных гипсам иренского горизонта района г. Кунгура (Пермский край). Иренский возраст плитчатых доломитов с фауной аммоноидей, обнажающихся в бортах р. Зюрзи и в Гониатитовом овраге, также доказывает, что эти доломиты прямо коррелируются с желтовато-серыми песчано-глинистыми отложениями близлежащего Александровского разреза, относящимися к кошелевской свите иренского горизонта кунгурского яруса. В оврагах у д. Подгорной наблюдается непосредственная корреляция песчано-глинистых отложений кошелевской свиты и доломитов, содержащих остатки аммоноидей.

**Тафономические особенности; формы сохранности; таксономический состав.** В 3.5 км к северо-западу от западного окончания разреза Александровское в бортах оврага, расположенного на северной окраине д. Подгорной, встречаются аммоноидеи *Uraloceras alekense* Bogoslovskaya и *U. tchuvashovi* Bogoslovskaya; последний вид также известен из местонахождений по р. Барде в окрестностях с. Матвеево Пермского края (Богословская, 1976, 1986). Аммоноидеи приурочены к карбонатным конкрециям, встречающимся в темно-серых аргиллитах, залегающих под серовато-желтыми и серовато-оранжевыми песчаниками и аргиллитами, которые уверенно коррелируются с нижней частью песчано-глинистых отложений, обнажающихся в разрезе Александровское. Еще одно местонахождение кунгурских аммоноидей и других беспозвоночных расположено в 5.2 км к северо-западу от центра д. Подгорной в направлении к д. Чатлык, в бортах ручья, часто именуемого геологами и краеведами “Гониатитовым оврагом”. Здесь остатки гониатитов вида *Uraloceras sofronizkyi* Bogoslovskaya (Богословская, 1976, 1986; Богословская, Школин, 1998) приурочены к прослоям плитчатых доломитов, обогащенных фрагментами и целыми раковинами цефалопод. Помимо аммоноидей, здесь встречаются многочисленные прямые цефалоподы (ортоцератоидеи) вида *Orthoceratites siphonocentralis* Krotov, обычного для

нижнепермских отложений Приуралья (Кротов, 1885). Кроме этого, здесь же автором был найден пигидий проэтоидного трилобита и чешуя палеонисцид.



**Таблица XXXII.** Ископаемые остатки из окрестностей д. Подгорной; р. Зюрья, Гонимитовый овраг. **1** – общий вид конкреции, из которой была извлечена раковина аммоноидеи, изображенная на этой фототаблице на фиг. **4**; **2** – минерализованный семязчаток; **3, 4, 7** – *Uraloceras. sofronizkyi* Bogoslovskaya; **5** – *Orthoceratites siphonocentralis* Krotov; **6** – чешуя палеонискида; **8** – пигидий проэтоидного трилобита. Местонахождения: р. Зюрья, д. Подгорная. Длина масштабной линейки – 1 см.

## **4. Заключение**

Как же следует строить дальнейшее изучение и описание палеонтологических объектов Красноуфимска и Красноуфимского района?

Во-первых, каждый из геологических разрезов должен быть изучен со всей возможной детальностью. Прежде всего, должно быть выполнено послойное описание стратиграфической последовательности слоев, обнажающихся в пределах того или иного разреза с указанием их вещественного состава, отличительных особенностей и состава ископаемых фауны и флоры, в них встречающихся. Объединить такие описания в одной книге очень сложно, поэтому правильнее, на мой взгляд, идти от частного к общему, отталкиваясь от описания конкретных разрезов, каждому из которых должна быть посвящена отдельная подробная и серьезная статья.

Во-вторых, несмотря на то, что многие представители ископаемых организмов, остатки которых встречаются в Красноуфимске и его окрестностях, уже описаны и заняли прочное место в палеонтологической систематике и таксономии, остается еще немало групп, которые пока обойдены вниманием исследователей. Очень большими перспективами на предмет монографической обработки обладают мелкие фораминиферы, конодонты, конулярии. В серьезной ревизии нуждаются мшанки красноуфимских рифов. Много нового может дать изучение рыб дивьинской свиты, а также дальнейшее исследование высших растений разрезов Александровское и Рахмангулово.

И, наконец, в третьих, было бы правильно увязать изучение палеонтологически значимых разрезов Красноуфимска с параллельным исследованием близких по возрасту, но отличающихся и литологически, и палеонтологически, разрезов южной части Пермского Приуралья, Артинского городского округа Свердловской области и северных районов Башкирии. Результатом такого масштабного проекта могла бы стать комплексная палеоэкологическая реконструкция существования биоты в этом регионе во второй половине раннепермской эпохи.

## 5. Список литературы

### *Использованная и рекомендуемая литература, посвященная палеонтологии Приуралья и близким вопросам.*

- Абросимова О.В.** Изучение пермских морских отложений Красноуфимского района Свердловской области // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории Земли (в музейном контексте). Москва: Геос. 2012. С. 59-62.
- Арендт Ю.А.** Пиразокриниды из Красноуфимска // Палеонтологический журнал. 1968. № 4. С. 99-101.
- Биота востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми.** Ред.: Т.А. Грунт, Н.К. Есаулова, Г.П. Канев. Москва: Геос. 1998. 356 с.
- Богословская М.Ф.** Кунгурские аммоноидеи Среднего Предуралья // Палеонтологический журнал. 1976. № 4. С. 43-50.
- Богословская М.Ф.** Аммоноидеи // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Ленинград: Недра. 1986. С. 14-15.
- Богословская М.Ф., Школин А.А.** Аммоноидеи // Биота востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми. Москва: Геос. 1998. С. 147-155.
- Бураго В.И.** К морфологии листа рода *Psugtophyllum* // Палеонтологический журнал. 1982. № 2. С. 128-136.
- Василенко Д.В., Наугольных С.В.** Эндодитные яйцекладки насекомых в перми европейской части России // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. СПб: Маматов. 2011. С. 58-59.
- Владимирович В.П.** Типовая кунгурская флора Среднего Урала. Рукоп. депонир. в ВИНТИ 29.12.85. № 377-В86. Ленинград. 1985. 56 с.
- Владимирович В.П.** Высшие растения. Telomorphyta // Атлас характерных комплексов пермской фауны и флоры Урала и Русской платформы. Ленинград: Недра, 1986. С. 32-38. (Труды ВСЕГЕИ, Нов. сер. Том 331).
- Геолого-палеонтологические памятники Красноуфимска: актуальные проблемы охраны и изучения.** Сборник научных работ (отв. ред.: С.В. Наугольных). Красноуфимск: Красноуфимский краеведческий музей. 2013. 59 с.
- Долгих Л.А.** Краевед Г.Т.Мауэр. Кунгурские страницы биографии // Грибушинские чтения - 2009. Музей в пространстве и времени. Кунгур: Кунгурский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник. 2009. С. 183-187.
- Долгих Л.А.** Из истории сборов палеонтологической коллекции Г.Т. Мауэра // Геолого-палеонтологические памятники Красноуфимска: актуальные проблемы охраны и изучения. Красноуфимск: Красноуфимский краеведческий музей. 2013. С. 32-39.
- Долгих Л.А., Наугольных С.В.** Ископаемые пермские растения из коллекции Г.Т. Мауэра в Кунгурском историко-архитектурном и художественном музее-заповеднике // Верхний палеозой России. Биостратиграфия и фациальный анализ. Материал Второй Всероссийской конференции, посвященной 175-летию со дня рождения Николая Алексеевича Головкинского. Казань: Казанский государственный университет. 2009. С. 182-183.
- Залесский М.Д.** Палеозойская флора Ангарской серии. Атлас. Труды Геолкома. 1918. Нов. Сер. Вып. 174. 76 с.
- Залесский М.Д.** Пермская флора Уральских пределов Ангариды. Тр. Геолкома. Нов. сер. 1927. Вып. 176. 52 с. 46 табл.
- Залесский М.Д., Чиркова Е.Ф.** О выделении бардинского яруса в "артинских" отложениях Урала // Доклады АН СССР. 1940. Том 26. № 6. С. 595-598.
- Иванов А.О.** Раннепермские хрящевые рыбы Урала // Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография. Материалы всероссийской конференции, посвященной памяти профессора В.Г. Халымбаджи. Казань: Казанский государственный университет. 2007. С. 122-123.
- Карпинский А.П.** Собрание сочинений. Том I. Москва-Ленинград: Издательство академии наук СССР. 1945. 521 с.
- Карпунин А.М., Мамонов С.В., Мироненко О.А., Соколов А.Р.** Геологические памятники природы России. Санкт Петербург: Лориен. 1998. 200 с.
- Кротов П.И.** Артинский ярус. Геолого-палеонтологическая монография артинского песчаника. Труды Общества Естествоиспытателей при Императорском Казанском университете. 1885. Том 13. Вып. 5. 314 с.

- Куторга С.С.** Естественная история Земной коры. Санкт-Петербург: Императорская Академия наук. 1858. 467 с.
- Лихарев Б., Люткевич Е., Мартынов А., Рябинин А., Сошкина Е., Спижарский Т., Хабаков А., Чернов А., Чернышев Б., Шульга-Нестеренко М., Яковлев Н.** Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том VI. Пермская система. Ленинград–Москва: Ред. горно-топливной и геолого-разведочной литературы. 1939. 270 с.
- Мейен С.В.** Материалы к познанию морфологии вегетативного побега ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1962. № 2. С. 133-144.
- Мейен С.В.** Об анатомии и номенклатуре листьев ангарских кордаитов // Палеонтол. журн. 1963. № 3. С. 96-107.
- Мейен С.В.** Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение) // Москва: Наука. 1966. 184 с. (Труды Геол. ин-та АН СССР. Вып. 150).
- Мейен С.В.** Морфология вегетативного побега ангарских каменноугольных лепидофитов // Палеонтол. журн. 1974. № 3. С. 97-110.
- Мейен С.В.** Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биол. 1982а. Т. 43. № 3. С. 303-323.
- Мейен С.В.** Фруктификации верхнепалеозойских кордаитантовых Ангариды // Палеонтол. журн. 1982б. № 2. С. 109-120.
- Мейен С.В.** Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голосеменных // Бюлл. МОИП. Отд. Биологии. 1983. Том 88. № 1. С. 3-14.
- Мейен С.В.** Пермские хвойные Западной Ангариды. Деп. в ВИНТИ 21.03.86. М.: Геологический институт РАН. 1986. 140 с.
- Мейен С.В.** Основы палеоботаники. Москва: Недра. 1987. 403 с.
- Мейен С.В.** Каменноугольные и пермские лепидофиты Ангариды // Теоретические проблемы палеоботаники. Москва: Наука. 1990а. С. 76-124.
- Мейен С.В.** *Bardospermum* – новый род хвойных из кунгура Приуралья и некоторые вопросы эволюции ранних хвойных // Палеонтол. журн. 1990б. № 2. С. 3-12.
- Мейен С.В.** Голосеменные ангарской флоры // Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. Москва: Наука. 1992. С. 120-147.
- Микулаш Р., Дронов А.** Палеоихнология. Введение в изучение ископаемых следов жизнедеятельности. Прага: Геологический институт Академии наук Чешской республики. 2006. 122 с.
- Мурчисон Р.И., Вернейль Э., Кейзерлинг Э.** Геологическое описание Европейской России и хребта Уральского. Санкт-Петербург: Типография И. Глазунова и Ко. 1849. Часть I. 1141 с. Часть II. 649 с.
- Наливкин В.Д.** Стратиграфия и тектоника Уфимского плато и Юрезано-Сылвенской депрессии. Ленинград – Москва: Государственное научно-техническое издательство нефтяной и горно-топливной литературы, Ленинградское отделение. 1949. 206 с.
- Наливкин Д.В.** (гл. ред.). Геологическая карта СССР. Масштаб 1:2500000. Ленинград: ВСЕГЕИ. 1980.
- Наугольных С.В.** Морфология и систематика некоторых каллиптерид (*Peltaspermaceae*) кунгура Приуралья // Вестник Московского университета им. М.В. Ломоносова. Серия 4. Геология. 1991. № 4. С. 40-48.
- Наугольных С.В.** Каллиптериды перми Приуралья: некоторые аспекты морфологии и систематики. Рукоп. деп. в ВИНТИ, № 2953-В92. Москва: ГИН. 1992. 47 с.
- Наугольных С.В.** Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья и ее корреляция с флорами Центральной Ангариды. // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Том 1. № 5. С. 53-62.
- Наугольных С.В.** Новый лепидофит из кунгура Среднего Приуралья // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 131-136.
- Наугольных С.В.** Новый род гинкгоподобных листьев из кунгура Приуралья // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 106-116.
- Наугольных С.В.** Флора кунгурского яруса Среднего Приуралья. Москва: Геос. 1998. 201 с. (Труды Геологического института РАН. Вып. 509).
- Наугольных С.В.** Морфология и систематическое положение представителей порядка *Vojnovskyales* // Палеонтол. журн. 2001. № 5. 95-105.
- Наугольных С.В.** Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И.Вернадского. 2002. № 8. 48 с.
- Наугольных С.В.** Морфологические особенности и таксономический статус вида *Sphenophyllum biarmicum* Zalesky, 1937 (нижняя пермь Приуралья) // Палеонтол. журн. 2003. № 2. С. 99-108.
- Наугольных С.В.** О некоторых аберрациях современных хвощей (*Equisetum* L.) и происхождении семейства *Equisetaceae* // Палеонтол. журн. 2004а. № 3. С. 98-104.

- Наугольных С.В.** Палеофитогеография пермского периода // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Москва: Наука. 2004б. С. 194-220. (Труды Геологического института РАН, вып. 550).
- Наугольных С.В.** Ископаемые растения из верхней перми Пермского Приуралья (коллекция Г.Т.Мауэра) в Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2005а. № 13. 44 с.
- Наугольных С.В.** Пермский каламит *Calamites gigas* Brongniart, 1828: морфологическая концепция, палеоэкология и значение для палеофитогеографии и палеоклиматологии // Палеонтол. журн. 2005б. № 3. С. 94-103.
- Наугольных С.В.** Пермские флоры Урала. Москва: Геос. 2007. 322 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 524).
- Наугольных С.В.** Новые голосеменные *Sylvocarpus armatus* gen. et sp. nov. из нижней перми Урала // Палеонтологический журнал. 2008б. № 4. С. 94-100.
- Наугольных С.В.** Новые семена голосеменных из нижней перми Урала // Палеонтологический журнал. 2008в. № 5. С. 88-95.
- Наугольных С.В.** Голосеменные класса Vojnovskyopsida: новый взгляд на старые проблемы // Палеонтология и стратиграфия пермской системы в музейных экспозициях и частных коллекциях. Сборник научных работ. Пермь: Полиграф Сити. 2010. С. 10-18.
- Наугольных С.В.** Новые мужские репродуктивные органы голосеменных *Permotheca colovratia* sp. nov. из пермских отложений Урала // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 91-102.
- Наугольных С.В.** Ископаемая флора местонахождения Александровское (нижняя пермь, кунгурский ярус; Красноуфимский район Свердловской области): таксономический состав, тафономия и новый представитель плауновидных // Палеонтологический журнал. 2014. № 2. С. 105-112.
- Наугольных С.В., Долгих Л.А.** Генрих Тимофеевич Мауэр. Жизнь, посвященная палеонтологии // Палеомир. 2010. № 1(8). С. 70-77.
- Невская Л.А.** Политипическая концепция вида в палеонтологии // Современная палеонтология. Том 1. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. Москва: Недра. 1988. 525–538.
- Ожгибесов В.П., Терещенко И.И., Наугольных С.В.** Пермский период: органический мир на закате палеозоя. Пермь: Арт-Дизайн. 2009. 107 с.
- Радченко Г.П.** Руководящие формы верхнепалеозойской флоры Саяно-Алтайской области // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. Том 2. Москва: Гос. научно-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр. 1955. С. 42-154.
- Радченко Г.П.** О раннепермской флоре района г. Охотска // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. 1961. № 15. С. 214-226.
- Радченко Г.П.** Род *Tomiodendron* Radczenko gen. nov. // Новые семейства и роды. Материалы по палеонтологии. Москва: Госгеолтехиздат. 1956. С. 197. (Труды ВСЕГЕИ, Нов. сер., вып. 12. Палеонтология).
- Радченко Г.П.** Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции // Сборник памяти А.Н. Криштофовича. Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР. 1957. С. 33-54.
- Радченко Г.П.** Этапы развития позднепалеозойских флор на территории Тунгусской фитогеографической области // Труды XX Международного Геологического Конгресса, Мексика. 1958. С. 243-258.
- Сенкевич М.А.** Девонские лигульные лепидофиты // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 112-119.
- Тахтаджян А.Л.** Высшие растения. Том 1: От псилофитовых до хвойных. Москва, Ленинград: Изд. АН СССР. 1956. 488 с.
- Тахтаджян А.Л.** Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Ленинград: Наука. 1986. С. 135-142.
- Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала.** Свердловск. 1980. Часть 1. 153 с. Часть 2. 134 с.
- Фаддеева И.З.** Палиностратиграфия пермских отложений // Практическая палиностратиграфия. Ленинград: Недра. 1990. С.59-80.
- Фредерикс Г.Н.** Фауна верхнепалеозойской толщи окрестностей города Красноуфимска Пермской губернии // Труды Геологического комитета. Новая серия. 1915. Вып. 109. 117 с.
- Фигье Л.** Картины древняго мира, или Земля до потопа. Издание 4-ое. Москва: Готье. 1866. 301 с.
- Цимбал В.А.** Новый род семенных органов гингофитов из пермских отложений Татарстана // Палеонтология в музейной практике. Москва: Медиа-Гранд. 2014. С. 60–65.
- Чувашов Б.И.** Пермские акулы семейства Helicorpiionidae – стратиграфическое и географическое распространение, экология, новый представитель // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Выпуск 6. Екатеринбург. 2001. С. 12 – 27.
- Чувашов Б.И., Дюпина Г.В.** Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала. Москва: Наука. 1973. 208 с.

- Шеннард Ч.** Жизнь кораллового рифа. Ленинград: Гидрометеиздат. 1987. 184 с.
- Шмальгаузен И.Ф.** Описание остатков растений артинских и пермских отложений. Труды Геол. ком-та. 1887. Том II. № 4. СПб. 42 с. 7 табл.
- Эйхвальд Э.И.** Палеонтология России: Древний период. 1: Флора граувакковой, горноизвестковистой и медистосланцевой формаций России. Санкт-Петербург. 1854. 245 с.
- Эйхвальд Э.И.** Атлас к "Палеонтологии России (Древний период)". 1861.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.** Эволюционное учение (дарвинизм). Москва: Высшая школа. 1989. 335 с.
- Яковлев Н.Н., Иванов А.П.** Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР. Москва: Государственное научно-техническое издательство литературы по геологии и охране недр. 1956. 142 с. (Труды Геологического института (ВСЕГЕИ), новая серия, том 11).
- Brongniart A.** Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Paris: G.Dufour et E. d'Ocagne. 1828. 488 p.
- Brongniart A.** Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Paris: G.Dufour et E. d'Ocagne. 1837.
- Brongniart A.** Végétaux // Murchison R.I., Verneuil E., Keyserling A. Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. Paléontologie. London, Paris: John Murray. 1845. Tome 2. Pt. 3. P. 5-13.
- Clement-Westerhof J.A.** Morphology and phylogeny of Paleozoic conifers // Origin and evolution of Gymnosperms (ed. Ch.B. Beck) // New York: Columbia University Press. 1988. P. 298-337.
- Dean B.** On a new species of *Edestus*: *E. lecontei*, from Nevada // Transactions of the New York Academy of Sciences. 1897. Vol. XVI. 61 p.
- Fischer T., Meller B., Kustatscher E., Butzmann R.** Permian ginkgophyte fossils from the Dolomites resemble extant *O-ha-tsuki* aberrant leaf-like fructifications of *Ginkgo biloba* L. // BMC Evolutionary Biology. 2010. Vol. 10 (337). P.1 –17. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/3372010>.
- Gutierrez P.R., Cesari S.N., Limarino C.O.** *Bumbudendron versiforme*, a new lycophyte species from the Late Paleozoic of Argentina // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. Vol. 46. P. 377-386.
- Hennemann R.M.** Haie und Rochen. Weltweit. Hamburg: Jahr Verlag. 2001. 304 S.
- Kutorga S.S.** Beitrag zur Kenntniss der organischen Ueberreste des Kupfersandsteins am westlichen Abhange des Urals // Verhandl. d.k. miner. Gesellsch. Spb. 1838. S. 24-34.
- Kutorga S.S.** Beitrag zur Palaeontologie Russlands // Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg. 1842. S. 1-33.
- Kutorga S.S.** Zweiter Beitrage zur Palaontologie Russlands // Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg. 1844. S. 62-104.
- Lemoigne Y., Brown J.T.** Sur une flore a Glossopteropsida et Lycopsida de Namibie (Sud-Ouest Africain) // Geobios. 1980. Vol. 13 (4). P. 541-553.
- Mapes G., Rothwell G.W.** Diversity among Hamilton conifers // Regional geology and paleontology of Upper Paleozoic Hamilton quarry area in southeastern Kansas. Guidebook 6. Kansas Geological Survey, Lawrence, KS, USA. 1988. P. 225-244.
- McLoughlin S., Drinnan A.N.** Anatomically preserved Permian *Noeggerathiopsis* leaves from east Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 92. P. 207-227.
- Meyen S.V.** Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland // Palaeontographica. Abt. B. Band 157. 1976. P. 112-157.
- Meyen S.V.** Gymnosperms of the Angara flora // Origin and evolution of gymnosperms (ed. Ch.B.Beck) // New York: Columbia University Press. 1988. P. 338-381.
- Meyen S.V.** Permian conifers of Western Angaraland // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 96. P. 351-447.
- Millay M.A.** A review of permineralized Euramerican Carboniferous tree ferns // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. Vol. 95. P. 191-209.
- Murchison R.I., Verneuil E., Kauserling A.** Géologie de l'Europe et des montagnes de l'Oural. Paléontologie. London, Paris: John Murray. 1845. Tome. 2. Pt. 3.
- Naugolnykh S.V.** Peltaspermeaceous Pteridosperms from the Lower Permian of the Middle Fore-Urals // Occasional publication of Earth Sciences and Resources Institute. University of South Caroline, Columbia, USA. 1992. № 8B. P. 69-73.
- Naugolnykh S.V.** A new peltaspermeaceous pteridosperm from the Upper Permian of the Russian platform // The Palaeobotanist. 2001. Vol. 50. P. 189-205.
- Naugolnykh S.V.** A new species of *Todites* Seward with in situ spores from the Upper Permian of Pechora Cis-Urals (Russia) // Acta Palaeontologica Polonica. 2002a. Vol. 47. № 3. P. 469-478.
- Naugolnykh S.V.** *Paracalamitina striata* - a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland // Journ. of Paleontology. 2002b. Vol. 76 (2). P. 377-385.
- Naugolnykh S.V.** Foliar seed-bearing organs of Paleozoic ginkgophytes and the Early evolution of the Ginkgoales // Paleontological journal. 2007. Vol. 41. No. 8. P. 109-153.

- Naugolnykh S.V.** The Great Break in history of the plant world // Mineral Observer. Mineralogical Almanac. 2008. Vol. 13c. P. 36-50.
- Naugolnykh S.V.** A new species of *Karkenia* (Ginkgoales) from the Lower Permian of the Urals (Russia) and the associated leaves probably belonging to the same parent plant // Evolution of the organic world in the Paleozoic and Mesozoic: in collections and expositions of natural-history museums. Saint-Petersburg. 2011. P. 25-38.
- Naugolnykh S.V.** *Vetlugospermum* and Vetlugospermaceae: a new genus and family of peltasperms from the Lower Triassic of Moscow syncline (Russia) // Geobios. 2012. Vol. 45. P. 451-462.
- Naugolnykh S.V.** Lower Permian (Kungurian) flora of the Mazuevka locality (Perm region, Urals, Russia): taxonomic composition, taphonomy, and paleoecology // The Carboniferous-Permian Transition. New Mexico Museum of Natural History and Science. 2013a. Bulletin 60. P. 274-285.
- Naugolnykh S.V.** Permian ferns of Western Angaraland // Paleontological journal. 2013b. Vol. 47. No. 12. P. 1379-1462.
- Naugolnykh S.V., Kerp H.** Aspects of Permian Palaeobotany and Palynology. XV. On the oldest known peltasperms with radially symmetrical ovuliferous discs from the Kungurian (uppermost Lower Permian) of the Fore-Urals (Russia) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. Vol. 91. P. 35-62.
- Naugolnykh S.V., Oskolski A.A.** An advanced peltasperm *Permoxylocarpus trojanus* Naugolnykh from the Lower Permian of the Urals (Russia): an ancient case of entomophily in gymnosperms? // Wulfenia. 2010. Vol. 17. P. 29-43.
- Naugolnykh S.V., Zaviatova N.E.** *Densoisporites polaznaensis* sp. nov.: with comments on its relation to *Viatcheslavia vorcutensis* Zalesky // Palaeobotanist. 2004. Vol. 53. P. 21-33.
- Rayner R.J.** *Azaniadendron*, a new genus of lycopod from South Africa // Rev. Palaeobot. Palynol. 1986. Vol. 47. P. 129-143.
- Retallack G.J.** The life and times of a Triassic lycopod // Alcheringa. 1975. Vol. 1. P. 3-29.
- Rössler R.** Der Versteinerte Wald von Chemnitz. Chemnitz: Museum für Naturkunde. 2001. 252 S.
- Rothwell G., Mapes G.** *Bathelia furcata* gen. et sp. nov., with a review of Paleozoic coniferophytes and a discussion of coniferophyte systematics // International Journal of Plant Sciences. 2001. Vol. 162. № 3. P. 637-667.
- Rothwell G.W., Mapes G., Mapes R.H.** Anatomically preserved voynovskyaean seed plants in Upper Pennsylvanian (Stephanian) marine shales of North America // Journal of Paleontology. 1996. Vol. 70. № 6. P. 1067-1079.
- Schmalhausen J.** Die Pflanzenreste der artinskien und permischen Ablagerungen im Osten des Europäischen Russlands. Mem. du Comité géologique. 1887. Vol. II. № 4. SPb. 42 S. 7 Tf.
- Stur M.D.** Zur Morphologie und Systematik der Culm- und Carbonfarne // Stitzb. d. naturw. Kl. 1884. Bd. LXXXVIII. Abt. 1. S. 633-846.
- Talent J.A., Archbold N.W., Machlin V.Z.** Georgiy Nikolaevich Frederiks (1889-1938): paleontologist, stratigrapher, tectonicist – biography and bibliography // Earth Sciences History. 1995. Vol. 14. № 2. P. 137-171.
- Tapanila L., Pruitt J., Pradel A., Wilga C.D., Ramsay J.B., Schlader R., Didier D.A.** Jaws for a spiral-tooth whorl: CT images reveal novel adaptation and phylogeny in fossil *Helicoprion* // Biology letters. Iss. 9: 20130057. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0057>.
- Thomas B.A., Spicer R.A.** *Meyenodendron borealis* gen. et sp. nov., a new lepidodendrid of Angaran affinity from northern Alaska // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.). 1986. Vol. 40 (5). P. 293-297.
- Zalesky M.D.** Sur la distinction de l'étage Bardien dans le Permien de l'Oural et sur sa flore fossile // Problems of Paleontology. 1937. Vol. 2-3. P. 37-101.
- Zalesky M.D.** Végétaux Permians du Bardien de l'Oural // Problems of Paleontology. 1939. Vol. V. P. 329-374.

---

Сергей Владимирович Наугольных  
**Палеонтология Красноуфимска**  
Москва: Медиа-Гранд  
<Mediagrand@bk.ru>:  
Ответственный редактор Л.А. Лаврова  
Подписано в печать: 25.04.2016  
Тираж: 300 экз.