

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Жебелев О.В. Соляной промысел // Геологические памятники Пермского края: энцикл. / ГИ УрО РАН. – Пермь, 2009. – С. 530-537.
2. Хайрулина Е.А., Митракова Н.В., Новоселова Л.В., Порошина Н.В. Трансформация почвенно-растительного покрова в результате влияния изливающихся древних рассолоподъемных скважин на территории Пермского края // Географический вестник. – 2021. – № 4 (59). – С. 113-129. – DOI: 10.17072/2079-7877-2021-4-113-129.
3. Память почв: почва как память биосферно-геосферно-антропогенных взаимодействий / отв. ред. В.О. Таргульян, С.В. Горячкин. – М.: Изд-во ЛКИ, 2008. – 687 с.: ил.
4. Александровск Пермский край: Историко-географич. справ.: сайт. – текст электронный. – URL: <https://aleksandrovsc.wordpress.com/>. (Дата обращения: 30.08.2023).
5. Кудряшов А.И. Верхнекамское месторождение солей / ГИ УрО РАН. – Пермь, 2001. – 429 с.: ил.
6. Полевой определитель почв России / РАСХН. – М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. – 182 с.: ил.
7. ГОСТ 17.4.3.01-83. Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. – Введ. 01.07.84 – М.: Изд-во стандартов, 2004. – 4 с.
8. ГОСТ 17.4.4.02-84. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. – Введ. 01.01.86 – М.: Изд-во стандартов, 2008. – 8 с.
9. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / Овеснов С.А., Ефимик Е.Г., Козьминых Т.В. [и др.]. – Пермь: Кн. мир, 2007. – 742 с.: ил.
10. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / [Н.И. Базилевич, А.А. Титлянова, В.В. Смирнов и др.]. – М.: Мысль, 1978. – 183 с.: ил.
11. Гришина Л.А., Самойлова Е.М. Учет биомассы и химический анализ растений: [учеб. пособие]. – М.: МГУ, 1971. – 99 с.
12. Карпачевский Л.О., Воронин А.Д., Дмитриев Е.А., Строганова М.Н., Шоба С.А. Почвенно-биогеоценотические исследования в лесных биогеоценозах. – М.: МГУ, 1980. – 160 с.

УДК 551.736:56

DOI:10.7242/echo.2023.4.3

## ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ПАЛЕОИХНОЛОГИЯ НИЖНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ РАЙОНА Г. КРАСНОУФИМСК (СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛ.)

С.В. Наугольных<sup>1</sup>, Д.В. Наумкин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Геологический институт РАН, г. Москва

<sup>2</sup>Горный институт УрО РАН, г. Пермь

**Аннотация:** В статье рассмотрены различные аспекты палеоэкологии и палеоихнологии по материалам из отложений артинского яруса (саргинский горизонт, дивьинская свита), обнажающихся в окрестностях г. Красноуфимска (Свердловская область). Установлены два новых ихнотаксона: *Spiralovermetus socialis* Naugolnykh Ichnogen. et Ichnosp. nov., *Aidomonstrum monstrosum* Naugolnykh, Ichnogen. et Ichnosp. nov.

**Ключевые слова:** пермская система, артинский ярус, саргинский горизонт, дивьинская свита, музей карста и спелеологии, палеоэкология, палеоихнология, новые ихнотаксоны.

### Введение

Настоящая работа посвящена истории изучения нижнепермских (преимущественно, артинских) отложений г. Красноуфимска и Красноуфимского района Свердловской области, номенклатуре принимаемых стратиграфических подразделений, стратиграфическому расчленению и корреляции этих отложений, а также тафономическим и палеоэкологическим наблюдениям и выводам авторов.

Именно на основе изучения разрезов, расположенных в черте г. Красноуфимска и его ближайших окрестностях, была создана шкала артинского яруса и, отчасти, кунгурского яруса, а также разрабатывалась и уточнялась стратиграфия нижнего отдела пермской системы в целом, отрабатывались новые методические приемы в составлении геологических карт и корреляционных схем пермской системы (см. подробнее: [1-2]). Однако детальных данных о строении геологических разрезов отложений артинского яруса этого района было опубликовано очень мало. Об этом, например, весьма красноречиво пишет Б.И. Чувашов [3, с. 243]: «...В литературе по стратиграфии пермской системы мы не имеем подробных описаний разрезов г. Красноуфимска».

Часть представленных в статье материалов ранее была опубликована одним из авторов в сокращенном виде и без русского эквивалента [4].

### Исторический обзор

Стратиграфии и палеонтологии пермских отложений, обнажающихся в пределах г. Красноуфимска и в его ближайших окрестностях, посвящен целый ряд публикаций. К концу девятнадцатого века в целом сложились общие представления о последовательности отложений пермского возраста в Приуралье и, в частности, в бассейне р. Уфы (полную историографию см. в [5]). Так, например, профессор Казанского университета А.А. Штукенберг для бассейнов рек Чусовой и Уфы (138 лист геологической карты России) предлагал следующую стратиграфическую последовательность: артинский ярус – песчаники, конгломераты и глинистые сланцы с многочисленными растительными остатками и остатками морских беспозвоночных (преимущественно, аммоноидей); кунгурский ярус, толща (а) – ноздреватый известняк, фациально переходящий в песчанистый известняк, с фауной фузулид и криноидей (по современной номенклатуре соответствует шуртанской свите саранинского горизонта); толща (b) – известковый плитняк с фораминиферами (по современной номенклатуре соответствует филипповской свите и ее аналогам в составе филипповского горизонта); толща (c) – мергелистый известняк, переслаивающийся с доломитами [6].

Среди детальных работ по стратиграфии и палеонтологии Красноуфимска в первую очередь следует назвать удивительную по полноте и качеству проработки материала монографию Г.Н. Фредерикса [7], выдающегося геолога и палеонтолога, судьба которого сложилась трагически [8; 9]. В монографии Г.Н. Фредерикса были как охарактеризованы формы, описанные ранее другими исследователями, так и описаны и изображены новые таксоны, важные для палеонтологии Красноуфимска: гастроподы *Pleurotomaria* (?) cf. *marconiana* Geinitz, *P.* cf. *grayvillensis* New. et Pratt., *Bulimorpha inornata* Meck. et Worthen, *Macrochilina halliana* Geinitz, *Straparollus minimus* Stukenberg, двустворки *Lima krotovi* Stukenber, *Avicula* sp., *Pterinopecten serdobovae* Frederix, *P. licharevi* Frederix, *P. pseudoradiatus* Frederix, *P. krotovi* Frederix, *Aviculopecten uralicus* Frederix, *Streblapteria* (?) *krasnoufimskensis* Frederix, *S.* (?) *hindiana* Frederix, *Parallelodon* spp., *Edmondia tchernyschewiana* Frederix, *E. gibbosa* Geinitz, *Schizodus rotundus* Brown, мшанки *Fenestella veneris* Fischer, *F. eichwaldi* Stukenberg, *F. plebeja* M'Coy, *F. bifurcata* Fischer, *Phyllopora porosa* Eichwald, *Ph.* (?) *macropora* Eichwald, *Fenestipora foraminosa* Eichwald, *Polypora goldfussi* Eichwald, *P. cyclopora* Eichwald, *P. dendroides* M'Coy, *P. orbicibrata* Keyserling, *P. ornata* Waag. et Pichl., *P. kutorgae* Stukenberg, *Phyllopora porosa* Eichwald, брахиоподы *Camarophoria verneuiliana* Grünwaldt, *Streptorhynchus hallianus* Derby, *Pugnax utah* (Marcou), *Dielasma mülleri* Tschernyschew, *D. itajtubense* Derby, *Rhynchopora variabilis* Stukenberg, *Chonetes dalmanoides* Nikitin, аммоноидеи (гониатиты) *Paragastrioceras jossae* (Verneuil) var. *elipsoidalis* Frederix, “*Gastrioceras*” *karpinskii* Frederix, трилобиты *Griffitides grünwaldti* Möller и многие другие (в списке, приведенном выше, даны исторические названия таксонов, без учета изменившейся номенклатуры).

В известном труде М.Д. Залесского «Пермская флора Уральских пределов Ангариды» [10] был изображен целый ряд ископаемых растений пермского возраста из окрестностей Красноуфимска: *Psygtophyllum cuneifolium* (Kutorga) Schimper (местонахождение Криулино; Залесский, 1927, табл. XXXIII, фиг. 8; этот экземпляр, по нашему мнению, следует отнести к другому виду: *P. intermedium* Naugolnykh; [11]), *P. expansum* (Brongniart) Schimper (местонахождение Криулино; Залесский, 1927, табл. XXXIV, фиг. 1, 2, 5; с. Куторы, р. Уфа, Красноуфимский район; Залесский, 1927, табл. XXXV, фиг. 3), *Pecopteris* sp. (р. Зюрзя, мельница Голубцовых; по современной номенклатуре – местонахождение Александровское, см. Залесский, 1927, табл. XXXIV, фиг. 6), *Dicranophyllum lusitanicum* Lima f. *kriulinensis* Zalessky (местонахождение Криулино; Залесский, 1927, табл. XXXIV, фиг. 7); все эти растительные остатки происходят из кунгурских отложений.

М.В. Круглов [12] и С.С. Осипов [13] показали, что артинские и кунгурские карбонатные отложения Уфимского плато в восточном направлении фациально замещаются терригенными отложениями.

В эти же годы вышла серия блестящих статей А.П. Карпинского, посвященных геликоприонам *Helicoprion bessonowi* Karpinsky (библиографию работ по этой теме см. в [14; 15]), зубные спирали которых были найдены А.Г. Бессоновым, инспектором народных училищ Красноуфимского уезда в Красноуфимске и его окрестностях. Подробный историографический анализ вклада А.П. Карпинского в изучение стратиграфии и палеонтологии пермских отложений Приуралья дан в монографии С.И. Романовского [16].

В.Д. Наливкин [1-2] дал подробный анализ стратиграфии, тектоники, фаций пермских отложений Уфимского плато и предложил реконструкцию последовательности геологических событий при его формировании. К восточной части Уфимского плато примыкает Красноуфимский район. В этих работах дано биостратиграфическое обоснование возраста саргинских рифов: «Возраст саргинских рифов определяется залеганием их на иргинских известняках, охарактеризованных формой *Parafusulina lutugini* (Schellw.) и встречающимися в самих рифах *Parafusulina solidissima* Raus. и *Pseudofusulina makarovi* Raus. [1, с. 156]. Подробное рассмотрение соотношения иргинского, саргинского, саранинского и филипповского горизонтов, а также шуртанской и камайской свит, приведено ниже.

Д.Л. Степанов [17], обсуждая вклад Г.Н. Фредерикса в разработку стратиграфии пермских отложений Приуралья, справедливо отметил, что «ряд названий установленных им стратиграфических единиц, как иргинские, саргинские, дивьинские, сарсинские слои и др., сохранились в литературе по Уфимскому плато» [17, с. 11], одновременно указав на то, что некоторые из положений Фредерикса оказались ошибочными. Тем не менее, именно на схеме Фредерикса были основаны позднее предложенные схемы расчленения артинских отложений Урала. Так, например, в схеме Д.М. Раузер-Черноусовой [18] для отложений артинского яруса использованы иргинский и саргинский горизонты, предложенные Фредериксом.

Обобщенная характеристика мергелей дивьинской свиты и саргинской свиты (саргинских рифов) дана в крупной стратиграфической сводке «Пермская система» [19, с. 221] и в более полной форме приведена в соответствующем томе Стратиграфического словаря СССР [20].

Весьма содержательный профиль, показывающий соотношение глинистых и карбонатных осадков в разрезах у г. Красноуфимск и распределение в них различных групп ископаемых организмов, опубликован Б.И. Чувашовым [21, с. 100, рис. 30]. На профиле прекрасно видно, что на некоторых участках глинистые отложения межрифового заполнения, соответствующие дивьинской свите, фациально замещаются органогенными

рифовыми отложениями, а на других участках согласно перекрывают их, что указывает на некоторую гетерохронность образования рифовых тел. Такие же латеральные переходы мергелей дивьинской свиты и органогенных известняков саргинской свиты показаны и в других работах Б.И. Чувашова [22, рис. 7, 8].

Б.И. Чувашов с соавторами [3] приводит следующую биостратиграфическую характеристику артинских отложений, непосредственно обнажающихся в ближайших окрестностях г. Красноуфимска. Иргинский горизонт: (обнажения у дома отдыха «Сарана): конодонты *Neostreptognathodus pequopensis* Behnken, *Neogondolella bisselli* (Clark et Behnken); фузулиниды *Pseudofusulina concessa* Viss., *P. paraconcessa* Raus., *P. uralensis* (Raus.), *P. juresanensis* Raus. и др.; саргинский горизонт, дивьинская свита (разрез Рябиновый лог, без послонной привязки, известняковые прослои; послонное описание этого разреза позднее было опубликовано одним из авторов [23]: фузулиниды *Pseudofusulina solida* (Schellw.), *P. uralensis* (Raus.), *Parafusulina solidissima* Raus., *P. tschussovensis* Raus., (мергели и глинистые известняки): аммоноидеи *Artinskia* sp., *Medlicottia orbygnyana* (Vern.), *Paragastrioceras karpinskii* (Fred.), *P. ellipsoidae* (Fred.), *Uraloceras* sp., конодонты *Sweetognathus whitei* (Rhodes), *Neostreptognathodus* aff. *exculptus* Igo, *N. pequopensis* Behnken, *Neogondolella bisselli* (Clark et Behnken).

Данные о микрофациях дивьинской и саргинской свит в контексте развития раннепермских карбонатных органогенных построек Приуралья опубликованы О.Л. Коссовой с соавторами [24].

### Материал

В основу работы были положены личные сборы и наблюдения авторов, ведущиеся в Красноуфимском районе практически с 1984 г. по настоящее время с небольшими перерывами. Кроме этого, были использованы ископаемые остатки, хранящиеся в Красноуфимском краеведческом музее (г. Красноуфимск, Свердловская область) и музее Горного института (г. Екатеринбург, Свердловская область).

Помимо упомянутых выше коллекционных материалов, довольно обширные сборы морской фауны артинского возраста из окрестностей г. Красноуфимска имеются в составе палеонтологической коллекции ведомственного Музея карста и спелеологии Горного института УрО РАН. Они начали поступать в музей с 2014 г., после того, как в г. Красноуфимске стали проходить регулярные палеонтологические коллоквиумы с полевыми выездами для сбора материалов [25; 26]. В рамках настоящей статьи кратко охарактеризована морская составляющая наших сборов из разрезов и местонахождений этого района (палеоботанические материалы, основанные на коллекции ископаемых остатков наземных растений, описаны в отдельной публикации: см. [27]). Коллекторы: Д.В. Наумкин, Н.В. Лаврова, О.И. Осетрова (ГИ УрО РАН); О.В. Абросимова, А.Д. Жержевский (г. Красноуфимск); К.А. Добрянских (г. Пермь). Образцы происходят из местонахождений Красноуфимские Ключики, Соболя, Пудлинговский карьер, Желтый камень, Артя-Шингири, а также непосредственно с территории г. Красноуфимска (Свердловская об.). Хронологические рамки сборов ограничены последним десятилетием – 2014-23 гг.

Всего в настоящее время на музейный учет Музея карста и спелеологии Горного института УрО РАН поставлены 53 единицы хранения палеонтологических образцов из района Красноуфимска, в подавляющем большинстве – морских беспозвоночных (за единственным исключением – зуб акулы *Hybodus* sp.) артинского века красноуфимского Приуралья. В таксономическом отношении они представлены (по убыванию) головоногими моллюсками (17 единиц хранения), брахиоподами (15 единиц хранения), губками, двустворчатыми моллюсками, трилобитами, иглокожими (морские лилии), мшанками, кишечнополостными (конулярии) и фораминиферами (фузулиниды). Пред-

ставители головоногих относятся к родам *Uraloceras*, *Paragastrioceras*, *Artinskia*, наутилоидеям *Metacoceras* и *Dolorthoceras*. Брахиоподы – в основном представители отрядов Productida, Spiriferida и Terebratulida. Поздние трилобиты представлены одним видом *Ditomopyge artinskiense* (Weber).

Многие экспонаты артинской коллекции отличаются крупными размерами и повышенной аттрактивностью [28]. Несмотря на очень ограниченные экспозиционные возможности музея, подборка таких образцов, выставленных сегодня в его постоянной экспозиции, насчитывает 22 экземпляра. Половина из них демонстрируется в тематической витрине «Пермь в Кунгуре», посвященной исключительно палеонтологии пермской системы, подготовленной с целью популяризации палеонтологического природного наследия Уральского региона [29].

### **Некоторые свиты нижней перми Урала. Данные по стратотипам и протологам**

**Камайская свита.** В первоначальном смысле при выделении/установлении камайской свиты ее автор В.Д. Наливкин обособил ее в качестве части иргинской свиты Г.Н. Фредерикса:

«Впервые под названием «иргинского горизонта» Г.Н. Фредериксом [...] были выделены слоистые, окремненные известняки, обнаженные в основании склонов р. Иргины, возле Н.-Иргинского завода, и вдоль бичевника р. Уфы ниже дер. Чигвинцево. Но, как показали исследования последних лет, к иргинской свите, как понимают ее большинство исследователей, относятся лишь обнажения по р. Уфе. Возле Н.-Иргинского завода выходят более молодые отложения – камайская свита окремненных известняков. Учитывая, что термин «иргинский горизонт» прочно вошел в литературу и то, что к нему Г.Н. Фредерикс относил также обнажения по р. Уфе, я оставляю его, уточняя лишь районы распространения и **выделяя из него камайскую свиту** саранинского горизонта (п-ж курсив здесь и далее дан авторами настоящей статьи) [1, с. 25].

Таким образом, нарушена логика стратиграфических исследований, поскольку исторический стратотип иргинского горизонта (свиты) находится именно в бассейне р. Иргины у Нижне-Иргинского завода (ныне с. Нижнеиргинское).

В формальном первоописании камайской свиты В.Д. Наливкин приводит следующие сведения:

«Камайская свита окремненных известняков. Названа мною по имени дер. Камаи, расположенной на левом берегу р. Сылвы, между Кунгуром и с. Усть-Кишерть. Здесь находятся одни из лучших обнажений и видно ее залегание под сылвенскими водорослевыми рифами. Здесь же были сделаны большие сборы мшанок и брахиопод. Эта свита соответствует и нижней части мижуевской свиты Б.В. Милорадовича и В.И. Носаль, а также **иргинским известнякам**, которые многие исследователи выделяли по р. Сылве, между с. Усть-Кишерть и с. Филипповским. **К ней же относится иргинский горизонт**, выделенный Г.Н. Фредериксом [...] возле Н.-Иргинского завода и по р. Саране» И, далее: «Камайская свита совершенно постепенно сменяет вверх по разрезу иргинскую. Граница между ними проводится по исчезновению фузулинид. Кроме этого, первая характеризуется своим особым комплексом мшанок и брахиопод (каким именно, не указано – С.Н.). **К востоку камайская свита фациально переходит в дивью** [1, с. 35].

На то, что камайские известняки должны относиться к саргинскому горизонту, косвенно указывает и сам Наливкин:

«**Саргинские рифы** [...] располагаются на иргинских известняках и фациально переходят в дивьи мергели или на западе в глинистые иргинские известняки и **окремненные камайские известняки**» [1, с. 32].

В.П. Горский (цит. по: [20]) приводит следующую характеристику камайской свиты: «Стратотип – устье Камайского лога, между ж.-д. ст. Чикали и Кишертъ, лев. берег р. Сылва. Известняки слоистые окремненные с тонкими пропластками мергеля. М. (мощность – С.Н.) 30-80 м. Содержит *Batostomella tschikaliensis* Trizna, *B. ermakensis* Trizna, *Rhombotripella kamajensis* Trizna, *Polypora mariae* Ravik., *P. sargaensis* Trizna, *Fenestella neoforaminosa* Trizna, *Chaoiella gruenewaldti* Krot., *Costiferina orientalis* Frcks, *Waagenoconcha irginae* Stuck., *Linoproductus cora* d'Orb., *Paucispinifera septentrionalis* Tschern., *Spiriferella salteri* Tschern. Залегают согласно на иргинской св., перекрывается согласно сылвенскими рифами или шуртанской св. Относится к верхам артинского яр.» (цит. по: [20, с. 170]).

Из этого текста прямо следует, что камайская свита должна относиться к саргинскому горизонту, поскольку согласно залегают на иргинских отложениях.

**Шуртанская свита.** Первоначальная характеристика шуртанской свиты, приведенная в протологе, содержит следующие сведения:

«Шуртанская свита глинистых известняков. Эта свита названа мною по имени р. Шуртан, где она впервые была выделена. [...] Лучшими обнажениями шуртанской свиты, как выяснилось после недавних работ В.П. Пнева, являются каменоломни, расположенные на западной и южной окраинах с. Н. Иргины (ныне – с. Нижнеиргинское). Кроме того, она обнажена на левом берегу р. Шуртан в 3 км ниже с. В. Шуртан, в ряде мелких обнажений по рр. Шуртан, Иргине, а также по р. Сылве, между сылвенскими рифами. [...] Шуртанская свита залегают с постепенным переходом на камайской и фациально замещает сылвенские рифы. Кверху она без перерыва сменяется филипповской свитой. В западной части Уфимского плато, где шуртанская свита становится в основном известняковой, отчетливое выделение ее возможно только вблизи сылвенских рифов. Вдали же от них, особенно где сильно развито окремнение, **отделить ее от камайских известняков трудно, и граница между ними становится условной** [1, с. 37].

Возникает естественный вопрос, а как же тогда распознается шуртанская свита со стратотипом на р. Шуртан в районе сылвенских рифов?

Б.К. Лихарев и В.П. Горский (цит. по: [20]) приводят следующую характеристику шуртанской свиты:

«Лучшие обнажения по рекам Сылва, Иргина (у сев. Нижнеиргинск), Шуртан. Известняки глинистые, местами окремненные, в верх. части нередко фукоидные. М. (мощность – С.Н.) 5-20 м. Содержит *Chaoiella gruenewaldti* Krot., *Waagenoconcha irginae* Stuck., *Spiriferella saranae* Vern., *Paraparchites sylvaensis* Guss., *P. delicatus* Kotsch., *Healdia distributa* Guss., *Miscrocoeloenella consueta* Kotsch., *Bairdia cumulata* Guss. Залегают согласно на камайской св., перекрывается согласно филипповской св. Фациально замещает сылвенские рифы. Относится к саранинскому гор. артинского яр., или, по другим данным, – кунгурского яр.» (в: [20, с. 442]).

Приведенных выше примеров достаточно, чтобы понять, что ситуация с типизацией основных стратиграфических подразделений верхней части нижнего отдела пермской системы в ранге свит и горизонтов в пределах Среднего Приуралья далека от совершенства. В этих обстоятельствах единственной возможностью добиться максимально корректной стратиграфической привязки палеонтологических образцов является посылное описание изученных разрезов с точным указанием уровня отбора образцов [30]. Именно этой исследовательской тактике и придерживаются авторы настоящей статьи.

### Палеоэкологические наблюдения

Во всех представительных разрезах в пределах Красноуфимска и его окрестностей (рис. 1, 2), в которых обнажаются плитчатые мергели дивьинской свиты, можно услов-

но выделить три пачки: нижнюю пачку темно-бежевых мергелей (LP), с максимальной наблюдаемой мощностью 6 м (разрез Соболя); среднюю пачку серых и синеваато-серых мергелей (MP) мощностью от 1 м (разрез Красноуфимские Ключики) до 2 м (разрез Соболя) и верхнюю пачку светло-бежевых и кремовых мергелей (UP), мощность которой равна или превышает 4 м (см. рис. 1, фиг. 3).

Наличие синеваато-серой пачки плитчатых мергелей (пачки MP) с максимальным разнообразием органических остатков во всех наиболее полных и представительных из изученных разрезов (Красноуфимские Ключики, За Селекцией, Соболя) указывает на эпизод эвтрофикации морской лагуны, в которой происходило осадконакопление.

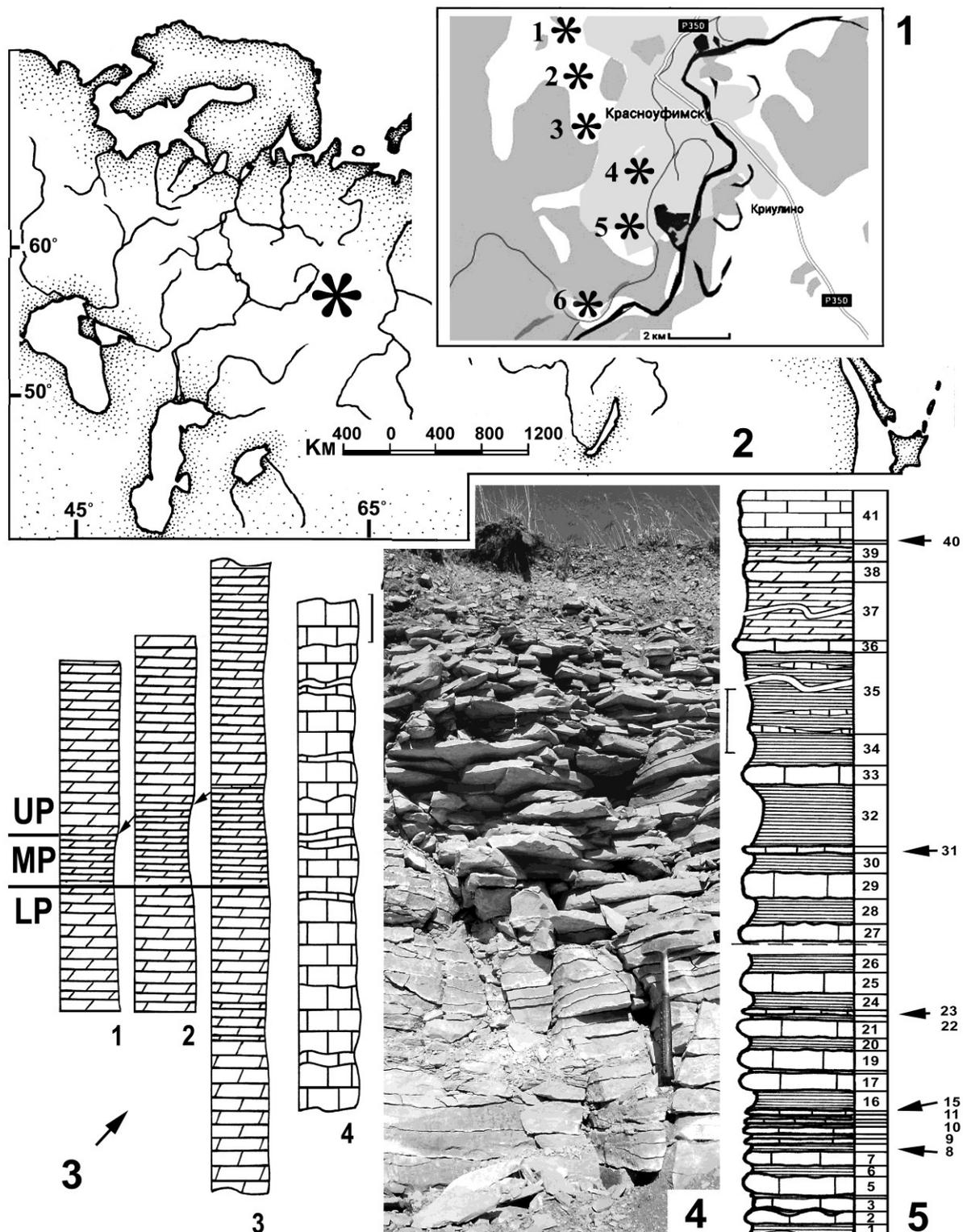
Кратко причинно-следственные связи этого эпизода можно обозначить следующим образом: (1) тектоническое поднятие; (2) интенсификация сноса (в слое появляются гальки); (3) усиление сноса с суши биогенов и макромерных растительных остатков; (4) эвтрофикация лагуны; (5) полное развитие биоценоза, развитие максимальной длины трофических цепей (аннелиды – прикрепленный и подвижный макробентос – нектон, аммоноидеи – крупные рыбы; подробнее см. ниже). Далее происходит стабилизация сноса, приводящая к олиготрофикации лагуны, сокращению биоразнообразия и редукции пищевых цепей.

На разрезе Соболя, также известном как карьер Солнечный (см. выше), одним из авторов (– С.Н.) в 2012 г. был произведен площадной подсчет органических остатков с применением техники для вскрытия учетных площадок и с разбивкой их на квадраты в соответствии с топопланом (рис. 2, фиг. 4, 5).

При расчистке использовался бульдозер, предоставленный МУП Горкомхоза г. Красноуфимска (механик-водитель Крашенинников В.В.). Расчистка производилась на двух уступах карьера: 2-м и 3-м снизу. На втором уступе была расчищена площадь 5000 кв. м, на третьем уступе – 4375 кв. м.

Вся площадь сделанных расчисток была разделена на учетные квадраты со сторонами 25 м (каждый площадью 625 кв. м). В пределах каждого квадрата при подсчете учитывались все макромерные органические остатки. Мелкие фрагментарные акцессории при подсчетах не учитывались. Определение органических остатков производилось преимущественно до рода. Всего было подсчитано 95 органических остатков. На втором снизу уступе (учетная площадка А) подсчитано 78 органических остатков. Литологически, отложения, обнаженные в ходе зачистки второго уступа, представлены синеваато-серыми плитчатыми, реже массивными мергелями пачки MP (см. выше). Из ископаемых остатков на втором уступе доминируют целые раковины гониатитов рода *Uraloceras* – 44 экз. Кроме многочисленных уралоцерасов, найдены единичные экземпляры спиральных раковин наутилоидей *Metacoceras* (2 экз.), раковины аммоноидей *Paragastrioceras* (8 экз.), раковины ортоцератоидей *Dolorthoceras siphonocentralis* (Krotov) (3 экз.), фрагменты побегов ископаемых голосеменных растений (17 экз.) и изолированные семена *Ovalocarpus* (4 экз.). При анализе распределения органических остатков по площади учетной площадки намечается отчетливая тенденция к уменьшению количественного участия остатков *Uraloceras* в восточном направлении с одновременным увеличением доли макромерных растительных остатков голосеменных, представленных фрагментами побегов и семенами, в этом же направлении.

На третьем снизу уступе (учетная площадка В) было подсчитано 17 органических остатков. Литологически вмещающие отложения представлены желтовато-белыми и светло-кремовыми плитчатыми мергелями пачки UP (см. выше). Как и на первой учетной площадке, на площадке В безусловными доминантами являются раковины *Uraloceras* (9 экз.). За ними по доле количественного участия идут остатки побегов голосеменных (6 экз.). Также встречены единичные раковины *Dolorthoceras siphonocentralis* (Krotov) (1 целый экз.) и семязачаток *Ovalocarpus* (1 экз.). Как и на втором уступе (учетной площадке А), здесь намечается отчетливый тренд в увеличении количества растительных остатков в восточном направлении, а раковин *Uraloceras* – в западном направлении.

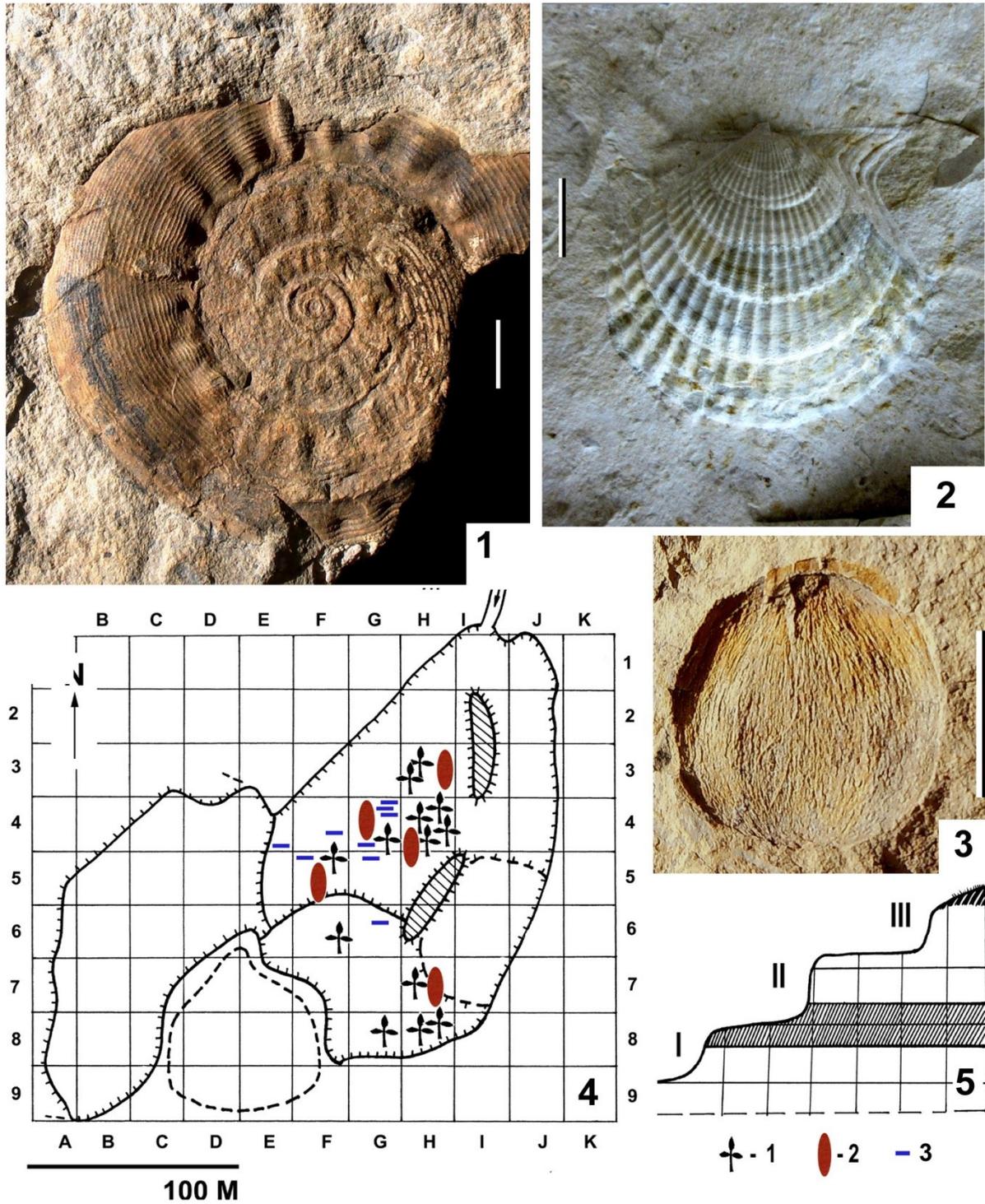


**Рис. 1.** Географическое и стратиграфическое расположение изученных разрезов.

1 – расположение разрезов в г. Красноуфимске и в его ближайших окрестностях:

1 – (1) Красноуфимские Ключики; (2) За Селекцией; (3) Верхнее Никитино; (4) Дивья гора; (5) Соболя;

(6) Рябиновый Лог; 2 – район исследований; 3 – стратиграфические колонки основных изученных разрезов: (1) Красноуфимские Ключики; (2) За Селекцией; (3) Соболя; (4) – верхняя часть разреза Соболя; 5 – послойное расчленение разреза Рябиновый Лог. Длина масштабной линейки для фиг. 3 и 5 – 1 м; на фиг. 1 и 2 масштаб дан на фигурах; на фиг. 4 для масштаба показан геологический молоток



**Рис. 2.** Некоторые представители дивинской палеобиоты и планиграфическое распределение некоторых ископаемых остатков на среднем и верхнем уступах карьера Соболя.

1 – *Paragastrioceras* sp. (местонахождение – карьер Соболя); 2 – пектиноидный двустворчатый моллюск (местонахождение – Пудлинговский карьер); 3 – *Ovalocarpus ovoides* Naugolnykh (местонахождение – Красноуфимские Ключики); 4, 5 – учетная площадка в карьере Соболя и планиграфическое некоторых распределение ископаемых остатков (подробные объяснения см. в тексте).

Условные обозначения для фиг. 4: 1 – крупномерные растительные остатки; 2 – семена *Ovalocarpus ovoides* Naugolnykh; 3 – фрагменты древесины. Длина масштабной линейки для фиг. 1-3 – 1 см

Захоронение органических остатков как в пределах учетной площадки А, так и на учетной площадке В, происходило на дне относительно глубокой лагуны (с глубинами до 50-70 м), очевидно, на границе или ниже границы фотической зоны, что препятствовало развитию бентосных организмов, и в особенности тех, которые образуют устойчивые симбиотические связи с фотосинтезирующими организмами (прежде всего, симбиотическими водорослями). Основную биомассу и, далее, мортмассу формировали илоеды (см. раздел «Трофические связи компонентов дивьинской палеоэкосистемы»).

## Основные экологические группировки

### (1) Зарывающийся подвижный бентос

Безусловно, основной объем биомассы в фации межрифового бассейна в Красноуфимском саргинском (дивьинском) биоме продуцировали относительно небольшие, но очень многочисленные червеобразные организмы, оставившие следы своей жизнедеятельности практически во всей толще плитчатых мергелей (мергелей дивьинской свиты саргинского горизонта) Красноуфимска и его окрестностей. К сожалению, точная таксономическая принадлежность этих организмов остается неопределенной. Исходя из типологической экстраполяции со следами жизнедеятельности близкой морфологии, известными из отложений близкого возраста и генезиса, можно предположить, что организмы, оставившие эти следы, могли принадлежать морским кольчатым червям – аннелидам. В описательной части настоящей работы один из морфотипов этих следов описан в качестве новых ихнорода и ихновида *Spiralovermetus socialis Naugolnykh, Ichnogen. nov. et ichnosp. nov.*

Большое количество следов ползания аннелид, которые буквально переполняют дивьинские плитчатые мергели (рис. 3, фиг. 1-5), со всей определенностью показывает, что биомасса животных, оставивших эти следы, была очень значительной. Разумеется, такой богатый и относительно легкодоступный пищевой ресурс не мог быть невостребованным в дивьинском палеобиоценозе. По мнению авторов, именно аннелиды, доминировавшие в составе зарывающегося подвижного бентоса красноуфимской палеоэкосистемы, были трофической базой существования крупных хрящевых рыб из группы эвгенеодонтид – геликоприонов (рис. 5, 6, фиг. 3, 4) и, возможно, других их ближайших родственников.

Как и некоторые современные хрящевые рыбы, обладающие рострумами (например, рыба-пила *Pristis pectinatus* Latham), геликоприоны могли «выпахивать» своей симфизной зубной спиралью из грунта аннелид и других мелких беспозвоночных, а затем поглощать их, втягивая в ротовую полость. Эта гипотеза была высказана Б.И. Чувашовым [22, с. 19] и позднее подтверждена находками предполагаемых следов от симфизных спиралей, оставленных на плотном дне и найденных в верхнеартинских отложениях у с. Поташка Артинского района Свердловской области [31, с. 21, табл. IX, фиг. 1]; см. здесь рис. 6, фиг. 2, 5, где встречаются и симфизные спирали геликоприонов [1]. Бентосные организмы, в отличие от аннелид, обладавшие раковинами, сначала попадали на боковые дробящие зубы геликоприонов, где раковины раздавливались или раскалывались. Однако зубная спираль могла использоваться и как режущий инструмент при смыкании нижней и верхней челюстей [15]. Об этом красноречиво свидетельствуют находки раковин аммоноидей с залеченными прямыми шрамами от укусов [25, рис. 2, А, В; 31, табл. VIII, фиг. 1, 2]; см. здесь рис. 6, фиг. 1. Подробнее трофические предпочтения геликоприонов обсуждаются ниже, в части, посвященной nektonу.

Помимо аннелид, в состав подвижного зарывающегося бентоса дивьинской палеоэкосистемы входили немногочисленные и преимущественно мелкие пелециподы и другие бентосные моллюски.

## (2) Поверхностный подвижный бентос

На поверхности дна дивьинского (саргинского) межрифового бассейна обитало относительно немного беспозвоночных, особенно если сравнивать их таксономическое разнообразие с исключительно высоким разнообразием подвижного и прикрепленного бентоса, обитавшего на саргинских рифах.

Из дивьинских беспозвоночных, обитавших непосредственно на поверхности дна саргинского бассейна, следует назвать археогастропод рода *Worthenia* и проэтоидных трилобитов *Ditomopyge artinskiense* (Weber). Очевидно, мягкие илы, покрывавшие дно саргинского бассейна, и граница фотической зоны, препятствовали развитию здесь богатой фауны беспозвоночных, адаптированных к обитанию непосредственно на поверхности морского дна. По этой же причине в дивьинских мергелях практически отсутствуют остатки прикрепляющихся морских беспозвоночных (например, криноидей, мшанок, колониальных кораллов), которые в изобилии начинают встречаться только в переходной к рифовым постройкам зоне (см. описание разреза Рябиновый лог в работе одного из авторов [23]). Исключения составляют известковые и кремневые губки сферической или овоидной формы cf. *Kazania* sp. и др., встречающиеся в отложениях дивьинской свиты хоть и не очень часто, но регулярно, но по-настоящему обильные в нижележащих отложениях иргинского горизонта.

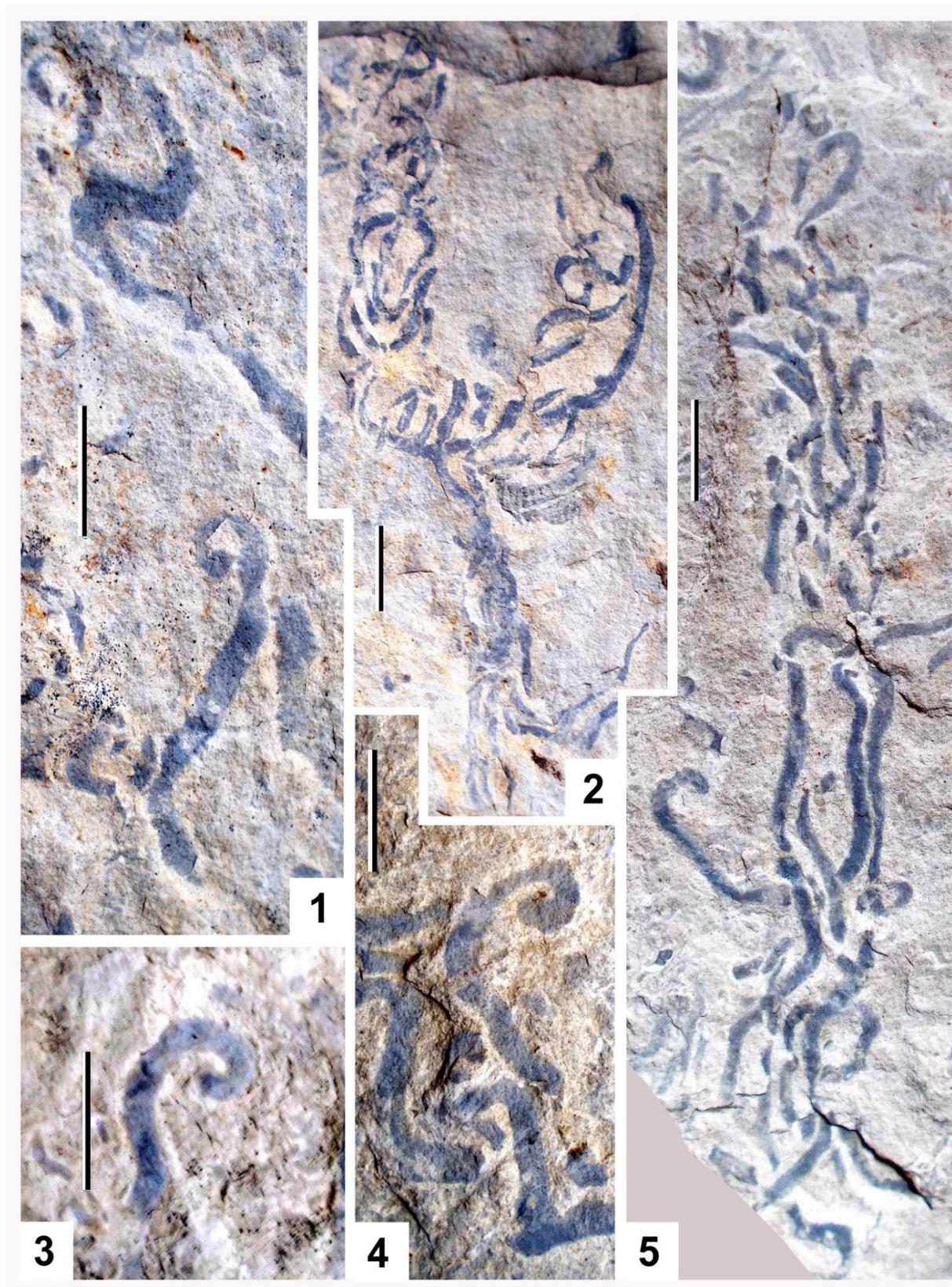
## (3) Нектон

Нектонные организмы были очень многочисленными и довольно разнообразными в дивьинской палеоэкосистеме, хотя их биомасса существенно уступала биомассе аннелид. В отношении таксономического разнообразия, среди дивьинского нектона первое место занимали представители цефалопод, а среди цефалопод – различные аммоноидеи (гониятиты). Чаще других встречаются представители рода *Uraloceras*, реже – *Paragastrioceras*, изредка – *Medlicottia*. Из спиральных наутилоидей встречается род *Metacoseras*. Помимо форм со спиральной раковиной, в дивьинской палеоэкосистеме присутствовали представители так называемых «прямых наутилоидей» (отряды *Orthoceratoidea* и *Pseudothoceratoidea*). Большая часть из них относится к виду *Dolorthoceras siphonocentralis* (Krotov). Ископаемые остатки цефалопод в дивьинских мергелях представлены всеми возрастными стадиями, от миниатюрных ювенильных экземпляров до очень крупных раковин геронтических экземпляров, достигающих нескольких десятков сантиметров в диаметре. Однако средний размер раковин аммоноидей из отложений дивьинской свиты варьирует в пределах 5-7 см. Помимо раковин, встречаются остатки челюстных аппаратов (клювов) аммоноидей (см. [31, с. 27, табл. XI, фиг. 3–5, 7; 32]).

Кроме разнообразных и многочисленных цефалопод, в состав нектона дивьинской палеоэкосистемы входили хрящевые и костные рыбы.

Из костных рыб в дивьинской экосистеме присутствовали палеонисциды, но их ископаемые остатки из красноуфимских местонахождений пока ограничены небольшими фрагментами чешуйного покрова и плавниками, поэтому установить точную видовую и родовую принадлежность большинства из них пока не представляется возможным. В разрезе Красноуфимские Ключики автором обнаружен фрагмент чешуйного покрова *Platysomus* sp. (определение А.О. Иванова, Санкт-Петербургский государственный университет). Средний размер дивьинских палеонисцид, по имеющимся на текущий момент данным, не превышал 40-50 см. В более молодых (кунгурских) отложениях Красноуфимского района (разрез Гониятитовый овраг, расположенный в долине р. Зюрзя, недалеко от д. Подгорной) одним из авторов (– С.Н.) был найден чешуйный покров представителя палеонисцид *Elonichthys* sp. (определение А.С. Бакаева, Палеонтологический институт РАН).

Существенно чаще, чем остатки палеонисцид, в дивьинских мергелях встречаются остатки (в основном, зубы) акул и других хрящевых рыб, включая геликоприона. Новый род хрящевых рыб *Artiodus* Ivanov et Duffin описан по материалам из разреза Красноуфимские Ключики [33].

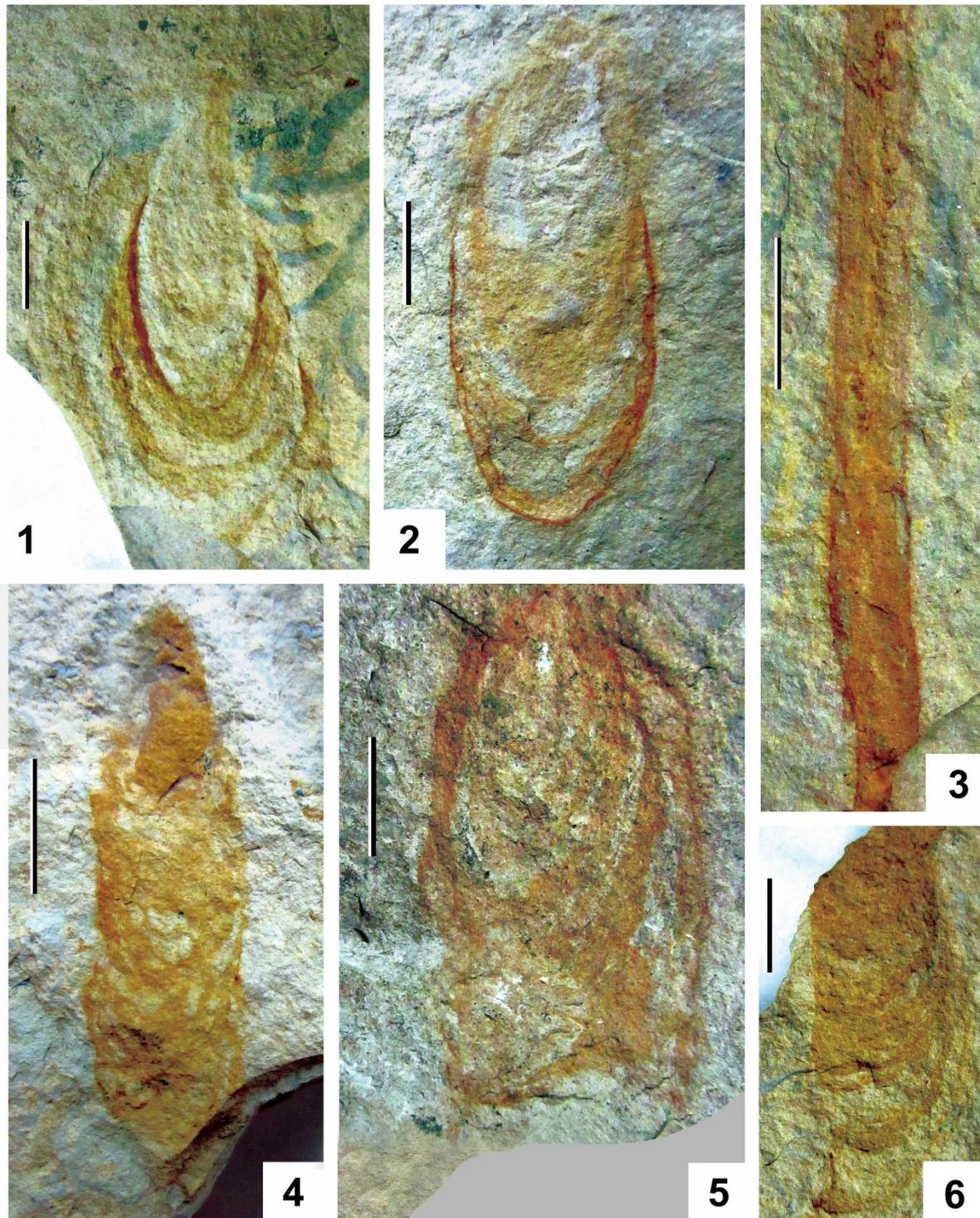


**Рис. 3.** *Spiralovermetus socialis* Naugolnykh, Ichnogen. et Ichnosp. nov.

1 – SV-2; 2 – SV-3; 3 – SV-4; 4 – голотип SV-1; 5 – SV-5.

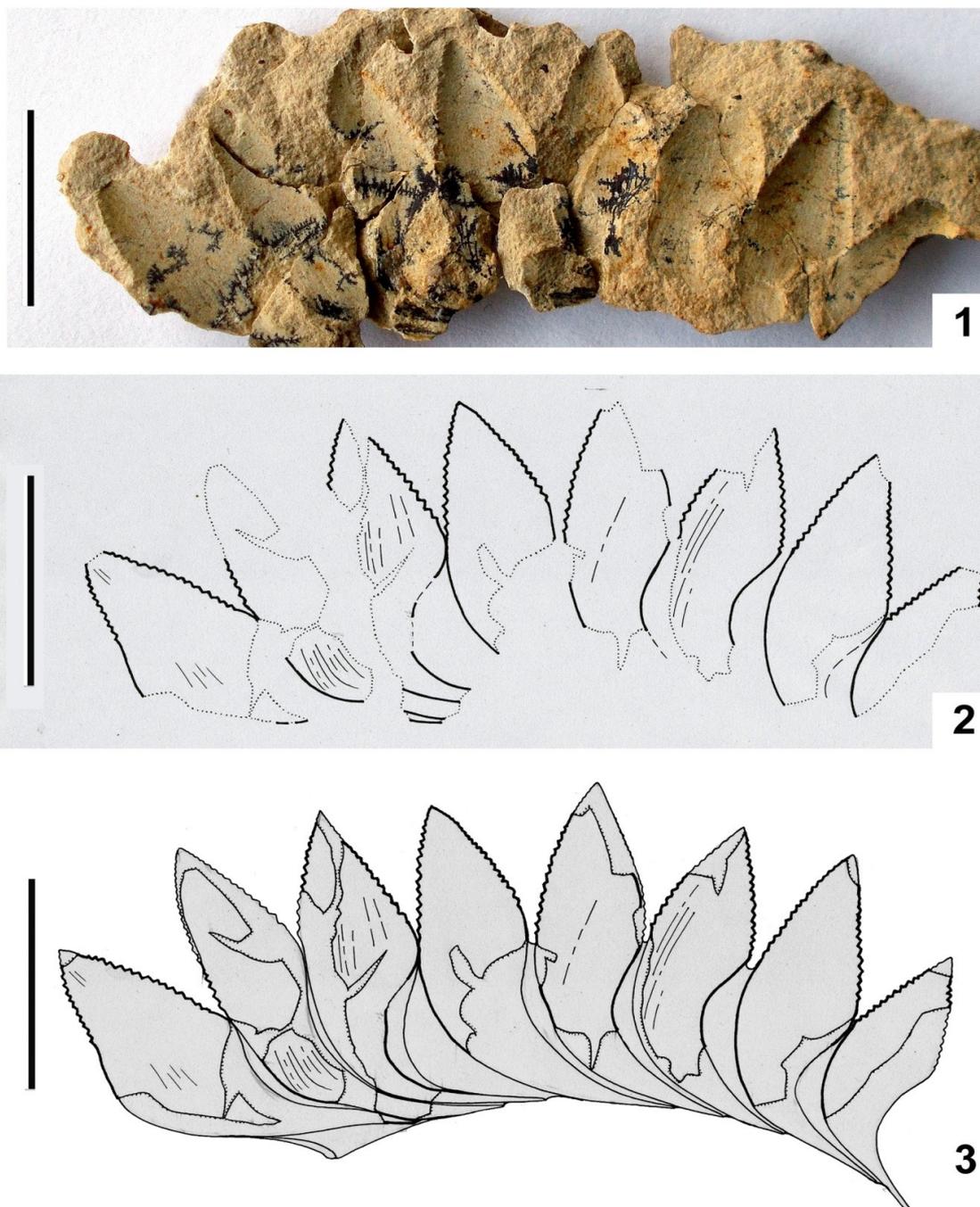
Местонахождения: 1, 2, 4, 5 – карьер Соболя, верхний уступ; 3 – восточный борт Рябиновского лога.

Длина масштабной линейки – 1 см



**Рис. 4.** *Aidomonstrum monstrosum* Naugolnykh, Ichnogen et Ichnosp. nov.  
1 – голотип № AD-1; 2 – AD-2; 3 – AD-3; 4 – AD-4; 5 – AD-5; 6 – AD-6.  
Местонахождение: Соболя, верхний уступ. Длина масштабной линейки – 1 см

Экологическую нишу активного и агрессивного хищника занимали акулы вида *Stenacanthus artinensis* Kozlov, а также *Cladodus* sp., ориентированные в плане трофических предпочтений на питание головоногими моллюсками. Палеонисциды, вследствие своей немногочисленности, не могли составить ктенакантам адекватной кормовой базы. В состав дивьинского нектона также входили эвгенеодонтиды *Helicoprion*, венчавшие пищевую пирамиду (рис. 6, фиг. 3, 4).



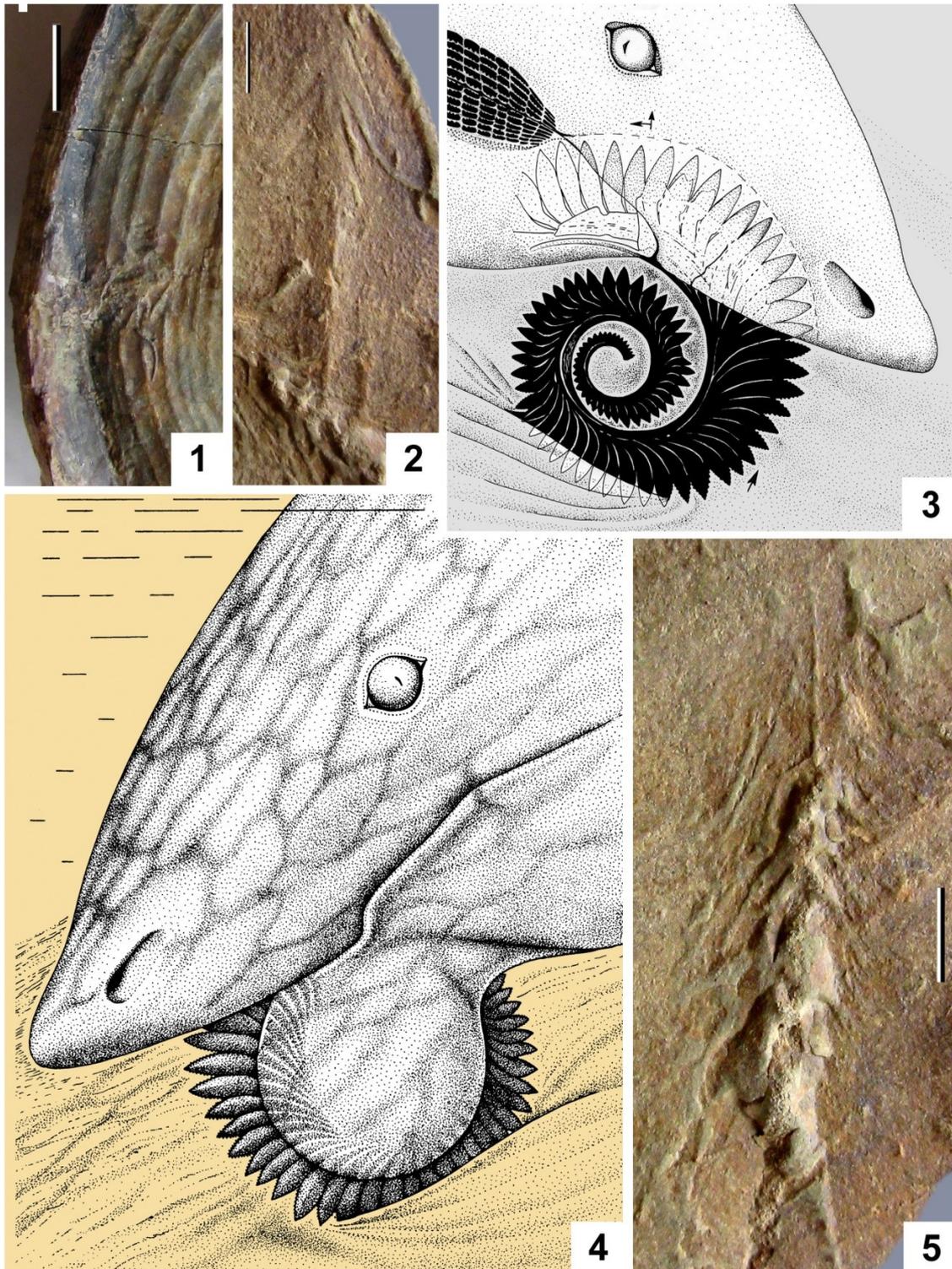
**Рис. 5.** *Helicoprion besonowi* Karpinsky:

1 – отпечаток фрагмента зубной спирали; 2 – прорисовка этого же экземпляра; 3 – интерпретационный рисунок с реконструкцией морфологии этого же экземпляра.  
 Местонахождение: карьер Соболя. Длина масштабной линейки – 1 см

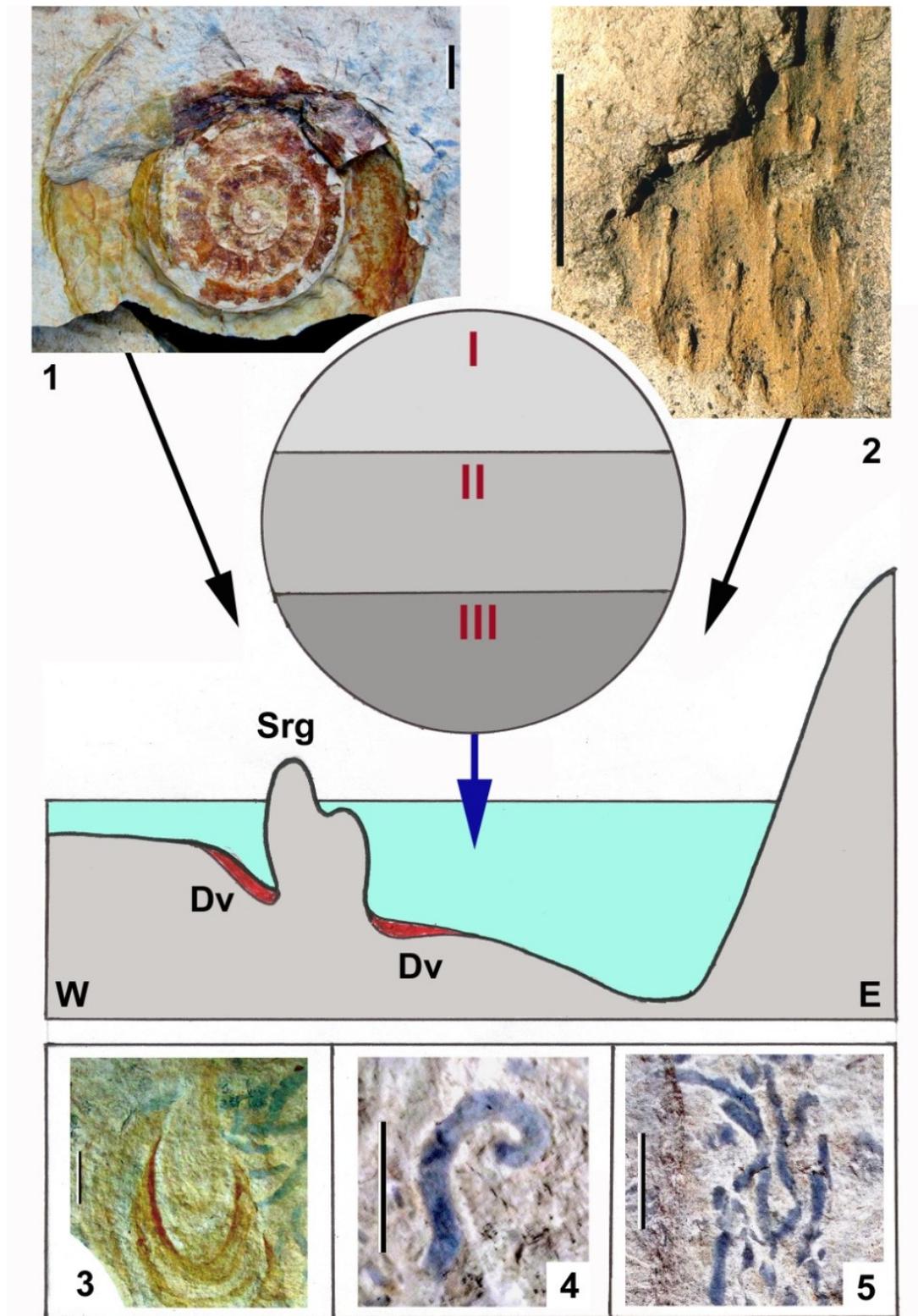
### **Трофические связи компонентов дивьинской палеоэкосистемы**

На вершине трофической пирамиды дивьинской палеоэкосистемы находился крупный нектонный хищник из группы эвгенеодонтид – *Helicoprion besonowi* Karpinsky, представленный в саргинских ориктоценозах симфизными зубными спиралями (с которыми, собственно, номенклатурно связано название *Helicoprion besonowi*), боковыми дробящими зубами *Campodus* (по мнению авторов, дробящие зубы геликоприонид несколько различались по форме и, естественно, размерам у молодых и взрослых экземпляров). Высока вероятность того, что именно геликоприонидам принадлежали крупные прямые или серповидно изогнутые ихтиодорулиты, встречающиеся в этих же отложениях [14; 31, табл. XI,

фиг. 8]. Род *Parahelicoprion* Karpinsky авторы рассматривают в качестве младшего синонима рода *Helicoprion*, установленного на фрагментах гигантской симфизной спирали исключительно крупного геронтического экземпляра геликоприона.



**Рис. 6.** *Helicoprion bessonowi* Karpinsky: возможные трофические предпочтения. 1 – шрам, оставленный симфизной зубной спиралью на раковине *Uraloceras* sp.; 2, 5 – следы, оставленные на субстрате симфизной зубной спиралью геликоприона; 3, 4 – предполагаемая реконструкция способа образования следов, оставленных на субстрате в местонахождении Поташка. Местонахождение: карьер Соболя (1), Поташка (2, 5). Длина масштабно линейки для 1, 2, 5 – 1 см



**Рис. 7.** Палеоэкологическая интерпретация полученных данных. 1 – гониатит *Paragastrioceras* sp., представитель консументов второго порядка; 2 – фрагмент коры плауновидного *Ufadendron ufaense* Naugolnykh, пример поступления органики с суши в дивинскую (саргинскую) палеоэкосистему (местонахождение Красноуфимские Ключики); I–III – распределение организмов по биономическим зонам: I – консументы высшего порядка, нектон крупного размера; II – консументы 2-го порядка; III – редуценты и продуценты; W – запад, E – восток, Srg – органогенные постройки саргинской свиты, Dv – отложения дивинской свиты; 3 – *Aidomonstrum monstrosum* Naugolnykh, Ichnogen et Ichnosp. nov.; 4, 5 – *Spiralovermetus socialis* Naugolnykh, Ichnogen. et Ichnosp. nov.

Таким образом, основные «структурные этажи» трофической пирамиды дивьинской палеоэкосистемы выглядели следующим образом: продуцентами были водоросли – крупные макрофиты, верхние части талломов которых находились в фотической зоне. Остатки таких макрофитов относительно редко, но регулярно встречаются в мергелях дивьинской свиты [4, Plate II, fig. 9]. Кроме этого, в фотическом слое, безусловно, обитали мелкие планктонные водоросли, также входившие в число продуцентов дивьинской экосистемы. Приток органических веществ, необходимых для существования донных организмов-деструкторов, также обеспечивался поступлением растительного детрита с суши и «мертвым дождем» из толщи воды. Основными организмами-деструкторами были многочисленные аннелиды *Spiralovermetus*, образывавшие количественное ядро зарывающегося бентоса дивьинской палеоэкосистемы (рис. 7).

Консументами первого порядка дивьинской палеоэкосистемы были многочисленные и разнообразные аммоноидеи (*Uraloceras*, *Paragastrioceras*, *Medlicottia*) и менее распространенные наутилоидеи (*Metacoceras*, *Dolorthoceras*). Роль консументов второго порядка выполняли акулы *Ctenacanthus artinensis* и *Cladodus* sp. Вершину трофической пирамиды занимал консумент третьего порядка – *Helicoprion bessonowi*, одновременно выполнявший функции консументов предыдущих порядков, поскольку в трофическую базу геликоприона входили и аммоноидеи.

Экологическое благополучие и процветание дивьинской палеоэкосистемы полностью базировалось на аннелидах, создававших базовую кормовую основу для консументов и, таким образом, находившихся в основании трофической пирамиды. Как только исчезли условия, необходимые для жизни дивьинских аннелид, палеоэкосистема саргинской морской лагуны закончила свое существование, что ознаменовалось вымиранием подавляющего большинства ее компонентов.

Экологически саргинская палеоэкосистема Среднего и Южного Приуралья имела много общего с экосистемой более молодой (среднепермской) формации Фосфория (*Phosphoria*), отложения которой широко распространены в пределах штатов Айдахо, Монтана, Вайоминг и близлежащих территорий США, примыкающих к Скалистым горам [34; 35]. Здесь, также как и в окрестностях Красноуфимска, рифы соседствуют с фациями межрифового заполнения, в которых встречаются симфизные спирали геликоприонов *Helicoprion ferrieri* Hay [36; 37]. Есть все основания полагать, что трофические взаимосвязи в экосистеме формации Фосфория были близки трофической структуре дивьинской палеоэкосистемы.

### Описание ихнотаксонов

#### *Spiralovermetus* Naugolnykh Ichnogen. nov.

Название рода от «spiral, спиральный» – по форме терминальных частей ходов, и «vermetus» (lat.) – похожий на червя, по спиральной форме, напоминающей форму тела аннелид и некоторых гастропод.

Diagnosis. Narrow belt-shaped traces, sometimes with preserved annelid soft bodies inside traces, with smooth surface, curved or undulated. Terminal portions of traces often spiral or helically curved.

Сравнение. Новый ихнород отличается от наиболее близких родов *Gordia* Emmons 1844 [38], и *Helminthopsis* Heer, 1877 [39; 40] сочетанием извилистой формы основной части следа и крючковидно-изогнутого или спирального окончания следа.

Распространение. Нижняя пермь, артинский ярус; Приуралье.

***Spiralovermetus socialis*** Naugolnykh, Ichnosp. nov.

Рис. 3, фиг. 1–5.

Название вида от «socialis» (lat.) – образующий массовые скопления.

Голотип: SV-1, изображен на рис. 3, фиг. 4; карьер Соболя, верхний уступ; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт, дивьинская свита.

Diagnosis. Same as for the genus.

Описание. Тонкие и относительно длинные, лентиколярные в поперечном сечении следы, как правило, от слабо изогнутых до ундулирующих, сильно изгибающихся. Терминальные части следов часто крючковидно изгибаются иди даже могут быть свернуты в спираль. Средняя ширина следа равна 1–1,5 мм. Длина следов варьирует от 9 до 150 мм. Встречаются следы, размеры которых несколько уклоняются от средних значений. Нередко следы группируются в лентовидные полосы (рис. 3, фиг. 5), которые могут быть прямыми, слабо изогнутыми или могут дихотомировать (рис. 3, фиг. 2). Длина полос достигает 12 см или даже более, ширина – 1–1,4 см. Иногда внутри следа сохраняются остатки мягкого тела червеобразного организма, замещенные вторичными минералами.

Материал. Сто пятьдесят экземпляров хорошей сохранности из местонахождения Соболя; один экземпляр хорошей сохранности из восточного борта Рябиновского лога.

***Aidomonstrum*** Naugolnykh, Ichnogen. nov.

Название рода от «Aid» (lat. greek) – правитель мифологической страны потустороннего мира; «monstrum» (lat.) – чудовище, монстр; т.е., «Монстр Аида».

Diagnosis. Traces of feeding left by volumetary eating organism, which deposited sediment enriched by organic particles. Traces fusiform to oviform, sometimes subcylindric, with well-pronounced concentric inner layers of crescent/semilunar shape.

Сравнение. Новый род отличается от наиболее близкого рода *Diplocraterion* Torell, 1870 [41; 42], своей каплевидной, субцилиндрической или овоидной формой, отсутствием боковых каналов и общей объемной, а не уплощенной формой.

Распространение. Нижняя пермь, артинский ярус; Приуралье.

***Aidomonstrum monstrosum*** Naugolnykh, Ichnosp. nov.

Рис. 4, фиг. 1–6.

Название виде от «monstrosum» (lat.) – чудовищный.

Голотип: изображен на рис. 4, фиг. 1; карьер Соболя, верхний уступ; нижняя пермь, артинский ярус, саргинский горизонт, дивьинская свита.

Diagnosis. Same as for the genus.

Описание. Следы проедания осадка, имеющие каплевидную (рис. 4, фиг. 1, 2, 5), веретеновидную (рис. 4, фиг. 4) или цилиндрическую форму (рис. 4, фиг. 3, 6). Максимальная наблюдаемая ширина следов обычно не превышает 2 см. Длина следов варьирует от 3 до 10 см. Характерной особенностью следов этого вида является характерная полосчатость полулунных очертаний, образованная неравномерным обогащением осадка органическим веществом, переработанным организмом. Органическое вещество замещено оксидами и гидроксидами железа.

Материал. Тридцать экземпляров хорошей сохранности из местонахождения Соболя.

**Благодарности**

Авторы выражают искреннюю признательность А.О. Иванову (Санкт-Петербургский Государственный университет) и А.С. Бакаеву (Палеонтологический институт РАН, г. Москва) за помощь в определении остатков рыб из пермских отложе-

ний, обнажающихся в районе г. Красноуфимск. Работа выполнена в рамках Госзадания Геологического института РАН. Всем коллегам и друзьям, способствовавшим выходу этой работы в свет, авторы глубоко благодарны.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Наливкин В.Д. Стратиграфия и тектоника Уфимского плато и Юрезано-Сылвенской депрессии. – Л., М.: Гостоптехиздат, 1949. – 207 с.: ил., карт. – (Труды ВНИГРИ, нов. сер., Вып. 46).
2. Наливкин В.Д. Фации и геологическая история Уфимского плато и Юрезано-Сылвенской депрессии. – Л., М.: Гостоптехиздат, 1950. – 127 с.: ил. – (Труды ВНИГРИ, нов. сер., Вып. 47).
3. Чувашов Б.И., Дюпина Г.В., Мизенс Г.А., Черных В.В. Опорные разрезы верхнего карбона и нижней перми западного склона Урала и Приуралья. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – 369 с.: ил.
4. Naugolnykh S.V. Artinskian (Early Permian) Sea Basin and Its Biota (Krasnoufimsk, Cis-Urals) // *Stratigraphy and Geological Correlation*. – 2018. – V. 26, № 7. – P. 722-742.
5. Мазарович А.Н., Фениксова В.В. История исследований пермских отложений Русской платформы и Приуралья. – М.: Изд. МОИП, 1949. – 147 с.
6. Штукенберг А.А. Общая геологическая карта России: Лист 138. Геологические исследования северо-западной части области 138-го листа / Тр. Геол. комитета. – 1890. – Т. 4, № 2. – 115 с.
7. Фредерикс Г.Н. Фауна верхнепалеозойской толщи окрестностей города Красноуфимска Пермской губернии. – Петроград, 1915. — 117 с.: ил. – (Тр. Геологич. комиссии. Нов. сер. Вып. 109).
8. Talent J.A., Archbold N.W., Machlin V.Z. Georgiy Nikolaevich Frederiks (1889–1938): paleontologist, stratigrapher, tectonicist – biography and bibliography // *Earth Sciences History*. – 1995. – V. 14, № 2. – P. 137-171.
9. Пчелов Е.В. Рюриковичи: история династии. – М.: Олма-пресс, 2001. – 477 с.
10. Залесский М.Д. Пермская флора Уральских пределов Ангариды: атлас из 46 табл. Фототипий... – Л.: Геологич. Комитет, 1927. – 52 с. – (Тр. Геологич. Комитета. Новая серия. Вып. 176).
11. Наугольных С.В. Новый вид рода *Psygtophyllum* Schimper из нижней перми Урала // *Палеонтологический журнал*. – 2012. – № 2. – С. 98-107.
12. Круглов М.В. Отложения артинского типа между ст. Кишертъ и Кузино Пермской ж.д. // *Труды геологического института / АН СССР*. – Л., М., 1933. – Т. III. – С. 111-126.
13. Осипов С.С. К стратиграфии верхнепалеозойских отложений Уфимского плато // *Проблемы советской геологии*. – 1933. – № 4, Вып. II. – С. 10-46.
14. Карпинский А.П. Собрание сочинений. Т. I. – М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1945. – 521 с.: ил.
15. Lebedev O.A. A new specimen of *Helicoprion* Karpinsky, 1899 from Kazakhstaniian Cisurals and a new, (Suppl. 1). – P. 171-182.
16. Романовский С.И. Александр Петрович Карпинский, 1847-1936. – Л.: Наука, 1981. – 484 с.: ил.
17. Степанов Д.Л. Верхний палеозой западного склона Урала (опыт биостратиграфического анализа). – Л.; М.: Гостоптехиздат, 1951. – 223 с. – (Труды ВНИГРИ, нов. сер., Вып. 54).
18. Раузер-Черноусова Д.М. Стратиграфия верхнекаменноугольных и артинских отложений Башкирского Приуралья // *Фораминиферы верхнекаменноугольных и артинских отложений Башкирского Приуралья*. – М., Л., 1949. – С. 3-21. – (Тр. Ин-та геологии. наук АН СССР. Вып. 105).
19. Пермская система / отв. ред. Б.К. Лихарев. – М.: Недра, 1966. – 536 с.: ил.
20. Стратиграфический словарь СССР. Карбон, пермь. – Л.: Недра, 1977. – 535 с.
21. Чувашов Б.И., Дюпина Г.В. Верхнепалеозойские терригенные отложения западного склона Среднего Урала. – М.: Наука, 1973. – 208 с.: ил.
22. Чувашов Б.И. Пермские акулы семейства *Helicoprionidae* – стратиграфическое и географическое распространение, экология, новый представитель // *Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала*. – Екатеринбург, 2001. – Вып. 6. – С. 12-27.
23. Наугольных С.В. Экология и палеоэкология – решение задач геомониторинга на примере Красноуфимска (Свердловская область) // *Социально-экологические технологии*. – 2018. – № 1. – С. 38-64.
24. Kossovaya O.L., Vachard D., Izart A. Climatic impact on the reef biota in the Cisuralian and Guadalupian (Permian), East European Platform // *Palaeozoic Climate Cycles: Their Evolutionary and Sedimentological Impact / Geological Society*. – London, 2013. – Special Publications. – V. 376. – DOI: 10.1144/SP376.19.
25. Наугольных С.В. Палеонтологические музейные коллоквиумы – новая форма взаимодействия академической науки и региональных музеев // *Грибушинские чтения – 2013. Кунгурский диалог: тез. докл и сообщений IX Междунар. соц.-культ. форума*. – Кунгур, 2013. – С. 394-395.
26. Кадебская О.И., Казанцева А.С., Красиков А.В., Наумкин Д.В. Экспедиционная и научная деятельность Кунгурской лаборатории-стационара в 2019 году // *Горное эхо: прил. к науч.-техн. изданию ГИ УрО РАН*. – 2019. – С. 36-39.

27. Наумкин Д.В. Ископаемые растения Уральского региона в составе палеонтологической коллекции музея карста и спелеологии Горного института УрО РАН: комплектование, описание, использование // Горное эхо. – 2022. – № 1 (86). – С. 25-39. – DOI: 10.7242/echo.2022.1.4.
28. Наумкин Д.В., Осетрова О.И. Некоторые итоги работы музея карста и спелеологии в 2017-2018 годах // Горное эхо. – 2019. – № 1 (74). – С. 20-26. DOI: 10.7242/echo.2019.1.5.
29. Наумкин Д.В., Осетрова О.И. Пермь в Кунгуре. К популяризации палеонтологического природного наследия музейными средствами // Всероссийские научные чтения памяти Ильменского минералога В.О. Полякова. – 2022. – № 23. – С. 94-99.
30. Naugolnykh S.V., Bicknell R.D.C. Ecology, morphology and ontogeny of *Paleolimulus kunguricus* – a horseshoe crab from the Kungurian (Cisuralian) of the Cis-Urals, Russia // *Lethaia*. – 2022. – V. 55, № 1. – P. 1-13.
31. Наугольных С.В. Палеонтология Красноуфимска. – М.: Медиа-Гранд, 2016. – 72 с.: ил.
32. Mironenko A.A., Naugolnykh S.V. Lower and upper jaws of the Early Permian goniaticid ammonoids // *Lethaia*. – 2022. – V. 55, № 4. – P. 1-9.
33. Ivanov A.O., Duffin C.J., Naugolnykh S.V. A new euselachian shark from the Early Permian of the Middle Urals, Russia // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2017. – V. 62, № 2. – P. 289-298.
34. Sheldon R.P. Physical stratigraphy of the Phosphoria Formation in northwestern Wyoming // *Geological Survey Bulletin*. – 1957. – P. 105-185.
35. Wardlaw B.R. (Ed.). Studies of the Permian Phosphoria Formation and related rocks, Great Basin – Rocky Mountain region // *Geological Survey professional paper*. – 1979. – V. 1163. A–D. – P. 1-22.
36. Hay O.P. A new genus and species of fossil shark related to *Edestus* Leidy // *Science. New. Series*. – 1907. – V. 26. – P. 22-24.
37. Bendix-Almgreen S.E. New investigations on *Helicoprion* from the Phosphoria Formation of south-east Idaho, U.S.A // *Biologiske Skrifter Danske Videnskabernes Selskad*. – 1966. – V. 14. – P. 1-54.
38. Wang Y., Lin J.P., Zhao Y.L., Orr P.J. Palaeoecology of the trace fossil *Gordia* and its interaction with non-mineralizing taxa from the early Middle Cambrian Kaili Biota, Guizhou Province, South China // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2009. – V. 277, №1-2. – P. 141-148.
39. Fillion D., Pickerall R.K. Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Waban groups of eastern Newfoundland, Canada // *Palaeontographica Canadian*. – 1990. – V. 7. – P. 1-41.
40. Buatois L.A., Mángano M.G., Maples C.G., Lanier W.P. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: The Tonganoxie sandstone, Buildes Quarry, eastern Kansas, USA // *Journal of Paleontology*. – 1998. – V. 72. – P. 152-180.
41. Fursich F.T. On *Diplocraterion* Torell 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreiten-bearing, U-shaped trace fossils // *Journal of Paleontology*. – 1974. – V. 48, № 5. – P. 952-962.
42. Cornish F.G. The Trace-Fossil *Diplocraterion*: Evidence of Animal-Sediment Interactions in Cambrian Tidal Deposits // *Palaios*. – 1986. – V. 1, № 5. – P. 478-491.