

УДК 551.8.07:551.736+574.9

## О ГЛОБАЛЬНОЙ БИОГЕОГРАФИИ ПЕРМСКИХ МОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

*А. С. Бяков*

*Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н. А. Шило ДВО РАН,  
Северо-Восточный государственный университет, г. Магадан  
E-mail: stratigr@neisri.ru*

Рассмотрены основные черты глобальной биогеографии пермских морских двустворчатых моллюсков. Отчетливо выделяются три биохории высокого (надобластного) ранга – Бореальная, Тетическая и Гондванская (Нотальная). В Тетической надобласти широко проявлен эндемизм на семейственном уровне. Характерны многие группы двустворок, отсутствующие в бассейнах умеренных широт – посидонииды, энтолиииды, аннуликонхиды, изогномиииды, остреиды, алатоконхиды и др. В Бореальной надобласти, разделенной на Восточнобореальную и Западнореальную области, установлено лишь одно эндемичное семейство *Colymniidae*. Представители этого семейства доминируют в восточной части надобласти, позволяя обособлять Восточнобореальную область. Здесь также велика доля родов, имеющих биполярное распространение. Западнореальная область выделяется прежде всего широким развитием птериаций, миалинид, митилид, псевдомонотисов, цирторостр, нечаевий. Для Гондванской надобласти специфичны семейства *Euridesmidae* и *Permosagamidae*, имеется несколько эндемичных подсемейств пектиноидных. Так же, как и в Бореальной надобласти, широко проявлен феномен биполярности.

**Ключевые слова:** палеобиогеография, двустворчатые моллюски, пермь.

### ВВЕДЕНИЕ

Поздний палеозой и, в частности, пермский период – время, когда дифференциация морских фаун проявилась очень ярко. В определенной степени это объясняется похолоданием климата (особенно в ранней перми), но, вероятно, в большей степени – геократическим характером пермского отрезка геологической истории Земли, выразившемся в образовании многочисленных биогеографических барьеров на фоне формирования суперматерика Пангея-2.

В пермском периоде впервые в геологической истории Земли отчетливо проявилось биполярное (антитропическое) распространение таксонов практически во всех группах биоты. Двустворчатые моллюски также очень отчетливо иллюстрируют этот феномен.

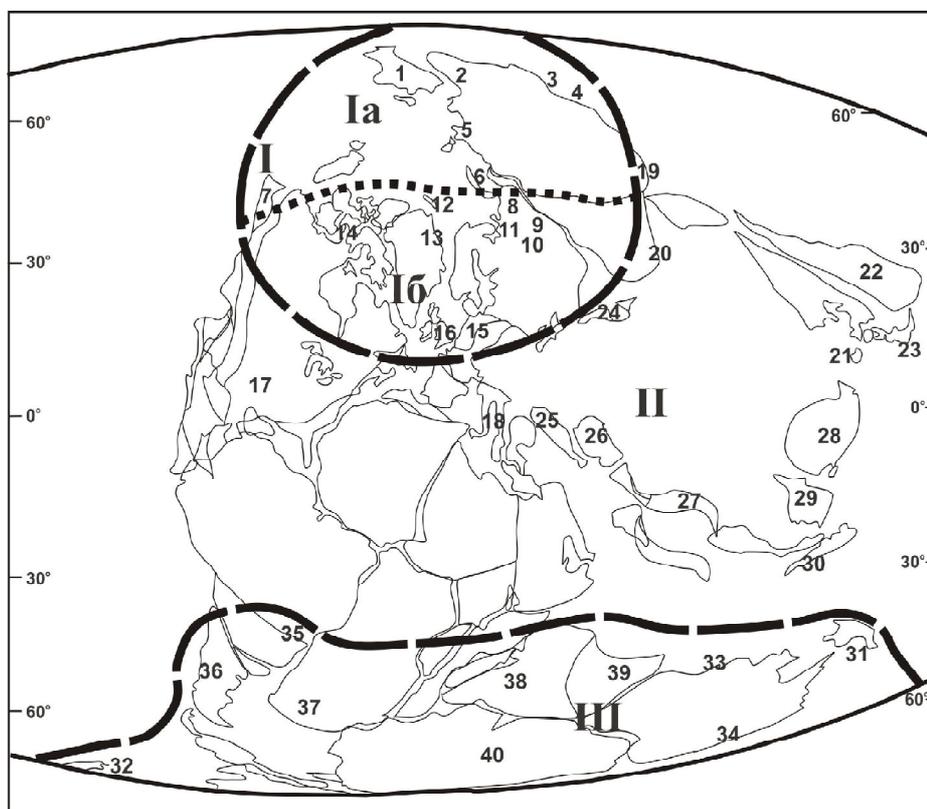
Все исследователи признают существование в перми трех крупных биохорий высокого ранга: Бореальной, Тетической и Гондванской (Нотальной), которые мы рассматриваем в ранге надобластей (см. рисунок). В свою очередь, в их пределах разные специалисты по разным группам фауны выделяют различные провинции (Устрицкий, 1986; Ганелин, Котляр, 1984; Грунт, 1995). Также отметим, что ряд регионов на протяжении пермского периода принад-

лежал различным биохориям. В частности, это касается Урала, до середины ранней перми входившего в состав Тетической надобласти (Ганелин, Котляр, 1984). То же самое относится и к ряду отдельных провинций (например, Новоземельскую провинцию Бореальной надобласти по двустворчатым моллюскам до начала средней перми мы включаем в состав Западнореальной области, тогда как позднее она уже входит в Восточнобореальную область).

Цель нашего обобщения – рассмотрение в общих чертах пермской глобальной биогеографии морских двустворчатых моллюсков перми. Основное внимание уделено характеристике двустворок Бореальной надобласти, которые и являются главным объектом исследований автора.

### БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ПЕРМСКИХ МОРСКИХ БАССЕЙНОВ МИРА ПО ДВУСТВОРЧАТЫМ МОЛЛЮСКАМ

**Тетическая надобласть** охватывает бассейны Южной Монголии, Приморья, Корякии, Японии, Северной Америки (кроме Юкона и Канадского Арктического архипелага), Средиземноморья, Северного Кавказа, Ирана, Памира, Индокитая, Южного Китая, Малазии и характеризуется исключительным богатством таксономического состава двустворча-



Биогеографическое районирование пермских морских бассейнов мира по двустворчатым моллюскам. Палеогеографическая основа по: Scotese, 2001. **Бореальная надобласть** (I, 1–16): Восточнобореальная область (Ia, 1–7): 1 – Колымо-Омолон-Чукотский регион, 2 – Верхоянье и Приохотье, 3 – Забайкалье, 4 – Центральная и Северная Монголия, 5 – Таймыр, 6 – Новая Земля, 7 – Юкон; Западнобореальная область (Ib, 8–17): 8 – Печорский бассейн, 9 – Приуралье, 10 – Поволжье, 11 – север Русской плиты, включая п-ов Канин, 12 – Шпицберген, 13 – Гренландия, 14 – Канадский Арктический архипелаг, 15 – Прибалтика и Польша, 16 – Англия. **Тетическая надобласть** (II, 17–30): 17 – Северная Америка (бассейн Мидконтинента), 18 – Средиземноморье, 19 – Приморье, 20 – Южная Монголия, 21 – Корякия, 22 – Северо-Восточный Китай, 23 – Япония, 24 – Северный Кавказ, 25 – Памир, 26 – Иран, 27 – Турция, 28 – Южный Китай, 29 – Индокитай, 30 – Малазия; **Гондванская надобласть** (III, 31–40): 31 – Тимор и Новая Каледония; 32 – Новая Зеландия, 33 – Западная Австралия, 34 – Восточная Австралия, 35 – Бразилия (бассейн Парана), 36 – Аргентина, 37 – Южная Африка, 38 – Индостан, 39 – Тибет, 40 – Антарктида

Biogeographical zoning of the world's Permian marine basins by bivalve molluscs. Paleogeographical framework after Scotese 2001. Boreal Superrealm (I, 1–16): East Boreal Realm (Ia, 1–7): 1 – Kolyma-Omolon-Chukotka region, 2 – Verkhoyansk and Priokhotsk, 3 – Transbaikal, 4 – Central and Northern Mongolia, 5 – Taimyr, 6 – Novaya Zemlya, 7 – Yukon; West Boreal Realm (Ib, 8–17): 8 – Pechora basin, 9 – Priuralye, 10 – Povolzhye, 11 – north of the Russian Plate, including the Kanin Peninsula, 12 – Spitzbergen, 13 – Greenland, 14 – Canadian Arctic Archipelago, 15 – Baltic countries and Poland, 16 – England. Tethys Superrealm (II, 17–30): 17 – North America (Midcontinent basin), 18 – Mediterranean, 19 – Primorye, 20 – Southern Mongolia, 21 – Koryakiya, 22 – North-Eastern China, 23 – Japan, 24 – Northern Caucasus, 25 – Pamir, 26 – Iran, 27 – Turkey, 28 – Southern China, 29 – Indochina, 30 – Malaysia; Gondwanan Superrealm (III, 31–40): 31 – Timor and New Caledonia; 32 – New Zealand, 33 – Western Australia, 34 – Eastern Australia, 35 – Brazil (Parana basin), 36 – Argentina, 37 – South Africa, 38 – Hindustan, 39 – Tibet, 40 – Antarctic

тых моллюсков (Girty, 1910; Chronic, 1952; Chen, 1962; Ciriacks, 1963; Nakazava, Newell, 1968; Newell, Boyd, 1970, 1995; Yancey, Boyd, 1983; и др.). Здесь широко проявлен эндемизм на семейственном уровне. Характерны многие группы двустворок, отсутствующие в бассейнах умеренных широт, – посидонииды, энтолииды, аннуликонхиды, изогномонииды, остреиды, алатоконхиды и др. Много параллелонтид, бакевеллид, миалинид, птеринеид, раличных групп пектинодных, птеринопектинид, шизодусов и некоторых близких к ним родов.

Интересно, что пермские сообщества двустворок Северной Америки (бассейн Мидконтинента) во

многих близки западнобореальным, отличаясь лишь большим фаунистическим разнообразием (особенно среди пектиналий) и присутствием некоторых специфических индикаторных тетических родов (*Goniophora*, *Cassianella*, *Costatoria*, *Gryphellina*) (Newell, 1940; Chronic, 1952; Ciriacks, 1963). В то же время и в тех и в других сообществах много миалин, бакевеллий, птеринеид, пермофорусов.

Заметим, что, как правило, двустворки являются второстепенным элементом бентосных тетических сообществ, явно уступая, особенно в количественном отношении, брахиоподам и некоторым другим группам (Невеская, 1998).

**Бореальная надобласть.** Бореальные сообщества двустворок отличаются, прежде всего, относительно невысоким таксономическим разнообразием, ранг которого не превышает семейственного или даже подсемейственного (Newell, 1955; Logan, 1967; Муромцева, Гуськов, 1984; Бяков, 2010; и др.). Из бореальных эндемичных подсемейств двустворок можно назвать только *Kolymiiinae*, доминирующее во многих бассейнах востока Бореальной надобласти. Полностью отсутствуют здесь многие пектиноидные формы (посидонииды, энтолииды, аннуликонхиды и др.), алатоконхиды, изогномониды, а также уже отмеченные индикаторные тетические роды. Весьма ограниченное распространение имеют птеринопектинида, кардитиды и люциниды. Нередко в сообществах значительную роль играют нукулиды; велика доля родов, имеющих биполярное распространение, особенно *Merismopteria*, *Undopecten*, *Myophossa*, *Cosmomya*, *Praeundulomya*, *Vacunella*, *Myonia*, *Megadesmus*, *Pyramus*, *Stutchburia*.

Важнейшей группой пермских двустворчатых моллюсков Бореальной надобласти являются иноцерамоподобные двустворки-колымииды, используемые для биогеографического районирования морских бассейнов (Бяков, 2010). Особенно они характерны для восточной (высокоширотной) ее части, позволяя обособлять **Восточнобореальную (Высокобореальную) область**, включающую морские бассейны Северо-Восточной Азии (кроме Корьякии) – Верхоянье и Колымо-Омолоно-Чукотский регион, Таймыр, Новую Землю, Забайкалье, Центральную и Северную Монголию.

Одним из наиболее специфичных таксонов Восточнобореальной области является областной эндемик – род *Kolymia*, а также другие эндемичные роды иноцерамоподобных двустворок: *Intomodesma*, *Cigarella*, *Costatoaphanaia*, *Praekolymia*, *Taimyrokolymia* и *Okhotodesma*, ряд представителей других родов двустворок – *Parenia*, *Kolymopecten*, *Omolonopecten*, *Verhojanoqrammysia*.

В восточнобореальных бассейнах велика доля родов, имеющих биполярное распространение, особенно *Aphanaia*, *Maitaia*, *Atomodesma*, *Glyptoleda*, *Merismopteria*, *Undopecten*, *Myophossa*, *Cosmomya*, *Praeundulomya*, *Vacunella*, *Cunavella*, *Myonia*, *Pachymyonia*, *Megadesmus*, *Pyramus*, *Stutchburia*. Многие из них используются для более детального биогеографического районирования в пределах Восточнобореальной области. Присутствие эндемичных таксонов двустворок родового и видового рангов (так называемых индикаторных) для разных временных интервалов позволяет четко обособлять в пределах Восточнобореальной области ряд провинций (Бяков, 2013).

**Западнобореальная (Низкобореальная) область** включает в себя бассейны Англии, Прибалтики, Польши, север Русской плиты (в том числе п-ов Канин), Печорский бассейн, Урал и Приуралье, Поволжье, Шпицберген, Гренландию и Канадский Арктический архипелаг.

Эта область выделяется, прежде всего, широким развитием птериаций (*Bakewellia*, *Pseudobakewellia* и *Cyrtodontarca*), миалинид (*Myalina*, *Pseudomyalina*, *Promyalina*, *Liebea*), митилид, псевдомонотисов, цирторостр, нечаевий. Последние особенно характерны для Западнобореальной области и могут рассматриваться в качестве индикаторных. Однако, по видимому, имели место отдельные инвазии этого рода и в бассейны Восточной Австралии (Бяков, 2011). Кое-где в западнобореальных бассейнах (Гренландия, Шпицберген, Печорский бассейн, п-ов Канин) отмечаются также редкие иноцерамоподобные формы (*Evenia*, *Maitaia*, *Costatoaphanaia*, *Aphanaia*).

В Западнобореальной области количество биполярных таксонов среди двустворок гораздо меньше, чем в Восточнобореальной. Кроме редких представителей родов *Aphanaia*, *Undopecten*, *Praeundulomya*, *Myonia* и *Cunavella*, известных из Печорского бассейна, здесь встречены *Pseudomonotis*, *Megadesmus* и *Oriocrassatella* (Поволжье), *Pseudomyalina* и *Merismopteria* (Приуралье), а также *Pyramus* и *Myophossa* (север Русской платформы); здесь же отмечены *Praeundulomya*, *Myonia* и *Megadesmus*.

В пределах Западнобореальной области на основании доминирования тех или иных групп двустворок и присутствия эндемичных таксонов, преимущественно видового ранга, можно обособить ряд провинций (Бяков, 2013).

В отличие от бассейнов Тетиса, в некоторых бореальных бассейнах (в частности, цехштейновом бассейне Западной Европы и северо-восточноазиатских) двустворки являются одной из главных групп бентоса, так как представлены в большом количестве и иногда даже играют порообразующую роль.

В то же время изучение двустворчатых моллюсков восточной части Бореальной надобласти показало их значительное таксономическое разнообразие, в ряде случаев не уступающее таковому или даже превосходящее его в некоторых бассейнах надобласти Тетис, что позволяет рассматривать эту группу в качестве одного из самых важных компонентов пермской морской биоты (Бяков, 2010).

**Гондванская (Нотальная) надобласть** включает в себя морские бассейны Южной Америки (Аргентина и Бразилия), Южной Африки, Индостана, Тибета, Океании (Тимор и Новая Каледония), Антарктиды, Западной и Восточной Австралии и Новой Зеландии. Сообщества двустворчатых моллюсков, так же как и в Бореальной надобласти, характеризуются относительно невысоким таксономическим разнообразием (Dickins, 1956; Waterhouse, 1964, 2001; Rocha-Campos, 1970; Runnegar, 1970, 1972; Gonzalez, 1974; и др.). Очень примечательно присутствие в ранней перми эндемичного семейства *Euridesmidae*, а в средней – *Permoceraminae*. Имеется несколько эндемичных подсемейств пектиноидных, недавно установленных Б. Уотерхаузом (Waterhouse, 2001, 2008). Характерно также распространение группы иноцерамоподобных двустворчатых

моллюсков подсемейства *Atomodesmatinae*, широко развито явление биполярности (на уровне родов и даже отдельных видов). В бассейне Парана (Бразильская провинция) присутствуют специфические солонатоводные двустворки, включающие несколько эндемичных родов и эндемичное подсемейство *Pinzonellinae* (Runnegar, Newell, 1971).

Интересно отметить, что пермские бивальвиевые фауны Аргентины обнаруживают сходство с бореальными только на родовом уровне при практически полном отсутствии близких видов (Biakov, 2009).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволяют уверенно выделять для пермских морских бассейнов мира три биохории высокого (надобластного) ранга – Бореальную, Тетическую и Гондванскую (Нотальную). Каждая из этих надобластей характеризуется свойственным ей составом сообществ двустворок и проявлением эндемизма на семейственном или подсемейственном уровне. Особенно это присуще Тетической надобласти, где широко проявлен эндемизм на уровне семейств. Однако в тетических сообществах двустворчатые моллюски играют второстепенную роль. Особенностью восточной части Бореальной надобласти является доминирующее значение двустворок в сообществах бентоса. Для Бореальной и Нотальной надобластей характерно широкое распространение биполярных таксонов, впервые столь ярко проявившееся в геологической истории Земли в пермском периоде.

В пределах Бореальной надобласти выделены Восточнобореальная и Западнобореальная области. Для первой свойственно широкое развитие группы иноцеромоподобных двустворок и присутствие эндемичного подсемейства *Kolumiinae*; для второй – широкое развитие птериаций, миалинид, митилид, псевдомонотисов, цирторостр, нечаевий. Присутствие эндемичных таксонов двустворок родового и видового рангов (так называемых индикаторных) в разных временных интервалах упомянутых областей позволяет обособить в них ряд провинций (Бяков, 2013).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты 11-05-00053, 11-05-00950, 13-05-00520.

### ЛИТЕРАТУРА

Бяков А. С. Биполярные и эндемичные таксоны двустворчатых моллюсков и биогеография пермских морских бореальных бассейнов // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии : материалы 59 сес. Палеонтол. о-ва при РАН (1–5 апр. 2013 г., С.-Петербург). – СПб., 2013. – С. 29–30.

Бяков А. С. Зональная стратиграфия, событийная корреляция, палеобиогеография перми Северо-Востока Азии (по двустворчатым моллюскам). – Магадан : СВКНИИ ДВО РАН, 2010. – 262 с.

Бяков А. С. Распространение биполярных двустворчатых моллюсков перми в Бореальной надобласти //

Эволюция органического мира в палеозое и мезозое : сб. научных работ. – СПб : Маматов, 2011. – С. 23–24.

Ганелин В. Г., Котляр Г. В. Районирование и общая характеристика пермской системы на территории СССР. Восточно-Европейская подобласть // Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. – Л. : Недра, 1984. – С. 16–20.

Грунт Т. А. Биогеография пермских морских бассейнов // Палеонтол. журн. – 1995. – № 4. – С. 10–24.

Муромцева В. А., Гуськов В. А. Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. – Л. : Недра, 1984. – 208 с.

Невеская Л. А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. – М. : Наука, 1998. – 503 с.

Устрицкий В. И. О принципах выделения и номенклатуре крупнейших палеозоогеографических подразделений Земли // Палеонтол. журн. – 1986. – № 3. – С. 3–10.

Biakov A. S. Similarities and differences of the lowermost Permian bivalve faunas of Patagonia and Northeast Asia // An approach to the Carboniferous-Early Permian Stratigraphy, Paleontology, Paleogeography and Paleoclimatology of the Calingasta-Uspallata subbasin (western Argentina) and Tepuel-Genoa basin (Patagonia). Field guidebook and abstracts. – Trelew : Museo Paleontologico «Egidio Feruglio», 2009. – P. 65.

Chen C.-C. Lamellibranchiata from the Upper Permian of Ziyun, Guizhou (Kueichow) // Acta Palaeontologica Sinica. – 1962. – Vol. 10, No. 2. – P. 191–203.

Chronic H. Molluscan fauna from the Permian Kaibab formation Walnut Canyon, Arizona // Bull. Geol. Soc. Amer. – 1952. – Vol. 63, No. 2. – P. 95–165.

Ciriacks K. W. Permian and Eotriassic bivalves of the Middle Rockies // Bull. Amer. Mus. Nat. History. – 1963. – Vol. 125. – Art. 1. – 99 p.

Dickins J. M. Permian pelecypods from the Carnarvon Basin, Western Australia // Bull. Bur. Miner. Resour. Geol. and Geoph. Australia. – 1956. – No. 29. – 42 p.

Girthy G. H. Fauna of the Phosphate beds of the Park City formation in Idaho, Wyoming and Utah // U. S. Geol. Surv. – 1910. – Bull. 436. – 82 p.

Gonzalez C. R. Bivalvos del Permico inferior de Chubut, Argentina // Acta geol. Lilloana. – 1974. – Vol. 12, No. 13. – P. 233–271.

Logan A. Permian bivalvia of Northern England // Palaeontographical Society. – 1967. – Vol. 121, No. 518. – 72 p.

Nakazawa K., Newell N. D. Permian Bivalves of Japan // Memoirs of the Faculty of Kyoto University, Series of Geol. & Mineral. – 1968. – Vol. 35, No. 1. – 108 p.

Newell N. D. Invertebrate Fauna of the Late Permian Whitehorse Sandstone // Bull. of the Geological Society of America. – 1940. – Vol. 51. – P. 261–336.

Newell N. D., Boyd D. W. Oyster-like Permian bivalvia // Bull. of the Amer. Mus. of Nat. History. – 1970. – Vol. 143. – Art. 4. – P. 219–281.

Newell N. D., Boyd D. W. Pectinoid bivalves of the Permian – Triassic crisis // Bull. of the Amer. Mus. of Nat. History. – 1995. – No. 227. – 95 p.

Newell N. D. Permian pelecypods of East Greenland. Meddelelser om Gronland undgivne af kommissionen for videnskabelige undersogelser i Gronland. – 1955. – Bd. 110. – No. 4. – 48 p.

Rocha-Campos A. C. Moluscos permianos da Formacao Rio Bonito (Subdrupo Guata) sc. // Boletim. Dep. Nac. Prod. Min. Div. Geol. Min. – 1970. – No. 251. – 89 p.

*Runnegar B., Newell N. D.* Caspian-like relict molluscan fauna in the South American Permian // *Bull. Amer. Mus. Nat. History.* – 1971. – Vol. 146. – Art. 1. – 66 p.

*Runnegar B.* *Euridesma* and *Glendella* gen. nov. (Bivalvia) in the Permian of Eastern Australia // *Bull. Bur. Miner. Resourc. Geol. Geophys. Australia.* – 1970. – No. 116. – P. 83–118.

*Runnegar B.* Late Palaeozoic bivalvia from South America; provincial affinities and age // *Ann. Acad. Brasil Scienc.* – 1972. – No. 44, suppl. – P. 295–312.

*Scotese C. R.* Atlas of Earth History, PALEOMAP Project / Department of Geology. – Arlington, Texas : Univ. of Texas at Arlington, 2001. – 52 p.

*Waterhouse J. B.* Aspects of the evolutionary record for fossils of the Bivalve Subclass Pteriomorpha Beurlen // *Earthwise.* – 2008. – Vol. 8. – 220 p.

*Waterhouse J. B.* Late Paleozoic Brachiopoda and Mollusca from Wairaki Downs, New Zealand // *Earthwise.* – 2001. – Vol. 3. – 195 p.

*Waterhouse J. B.* Permian stratigraphy and faunas of New Zealand // *Bull. Geol. Surv. of New Zealand.* – 1964. – Vol. 72. – 101 p.

*Yancey T. E., Boyd D. W.* Revision on the Alatoconchidae: a remarkable family of Permian bivalves // *Palaeontology.* – 1983. – Vol. 26, No. 3. – P. 497–520.

*Поступила в редакцию 29.08.2013 г.*

## ON GLOBAL BIOGEOGRAPHY OF PERMIAN MARINE BIVALVES

*A. S. Biakov*

The main features of the global biogeography of Permian marine bivalves are considered. Three high-rank (Superrealm) biochores, Boreal, Tethys, and Gondwanan (Notal), are clearly distinguished. In the Tethys Superrealm, the endemism on the family level is widely manifested. Characteristic are many groups of bivalves not found in moderate latitude basins: posidoniids, entholiids, annuliconchids, isognomoniids, ostreids, alatoconchids, etc. In the Boreal Superrealm divided in the East and the West Boreal Realms, only one endemic family, Kolymiinae, has been found. Its representatives dominate in the eastern part of the Superrealm, which permits to separate the East Boreal Realm. Here the share of bipolarity genera is also big. The West Boreal Realm is primarily distinguished by the wide development of pteriaceas, myalinids, mitilids, *Pseudomonotis*, *Cyrtorostra*, *Netschajewia*. For the Gondwanan Superrealm, specific are Euridesmidae and Permoceramidae; there are several endemic subfamilies of pectinoids. The bipolarity phenomenon is as widely manifested as in the Boreal Superrealm.

**Key words:** paleobiogeography, bivalves, Permian.