

УДК 564.117:551.8.07

**ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКОГО СЕМЕЙСТВА
ANNULICONCHIDAE (BIVALVIA: PECTINIDA) И ЕЕ СВЯЗЬ С
ПАЛЕОКЛИМАТОМ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИМИ ПЕРЕСТРОЙКАМИ**

Л. Е. Шилехин^{1, 2, *}, А. С. Бяков³

¹ *Геологический институт РАН, Москва*

² *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва*

³ *Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило*

ДВО РАН, Магадан

**e-mail: levia4an@mail.ru*

Поступила в редакцию 1.12.2024 г.

После доработки 20.02.2025 г.

Принята к публикации 26.02. 2025 г.

Проведен анализ палеобиогеографического распространения двустворчатых моллюсков позднепалеозойского семейства Annuliconchidae. Составлен перечень всех местонахождений аннуликонхид с реконструкциями их палеоширот. Скорректирован стратиграфический интервал существования семейства (башкирский век среднего карбона–кепитенский век средней перми). Показано, что представители семейства имели низкоширотное распространение на территории Лавразии и микроконтинентах, расположенных в Палеотетисе и Панталассе. В Северном полушарии аннуликонхиды не фиксируются севернее 32° палеошироты, а в южном ограничены 14° южной палеошироты. Изменение ареала распространения семейства демонстрирует связь с климатическими и палеогеографическими событиями позднего палеозоя. Во время похолоданий, маркированных увеличением площади покровных оледенений в Южном полушарии, ареал распространения аннуликонхид смещался на север, во время потеплений – на юг. Сужение ареала в средней перми было вызвано закрытием Уральского пролива и исчезновением связанного с Палеотетисом нормально-морского бассейна на территории Восточно-Европейской платформы.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, Annuliconcha, Lineaspina, распространение, оледенения, карбон, пермь, изменение палеоклимата

ВВЕДЕНИЕ

В позднем палеозое Земля претерпела значительные палеогеографические и климатические изменения, которые повлияли и на биоту. Среди различных групп бентоса процветали фораминиферы и брахиоподы, многие из которых являются характерными представителями тех или иных биохорий и широко используются при

палеобиогеографическом районировании (Устрицкий, 1970; Грунт, 1995; Leven, 1997; Shen, Shi, 2000; Davydov, Arefifard, 2007 и др.). Двустворчатые моллюски в это время еще не были доминирующим компонентом морского бентоса, однако постепенно сменяли в этой роли брахиопод. В последние два десятилетия двустворки все чаще используются при палеобиогеографических и палеоклиматических реконструкциях для позднего палеозоя (Isozaki, Aljinović, 2009; Clapham, 2010; Biakov, 2015; Бяков, 2020; Chen et al., 2018; Davydov et al., 2024). Среди них можно выделить родовые или даже семейственные таксоны, являющиеся индикаторными для биохорий, в том числе и высокого (провинциального, областного и надобластного) ранга (Бяков, 2008; Biakov, 2015). В частности, для характеристики Восточнобореальной области в качестве индикаторного определено подсемейство *Kolyminae*. Как было установлено ранее (Biakov, 2015), тепловодные бассейны Тетической надобласти характеризуются многими группами, отсутствующими в бореальных и гондванских бассейнах: посидонидами, энтолидами, изогномонидами, остреидами, аннуликонхидами, в том числе и довольно экзотическими (алатоконхидами). Установление таких таксонов-индикаторов очень важно для проведения палеобиогеографического районирования и палеоклиматических реконструкций.

В этом отношении интерес представляют двустворчатые моллюски семейства *Annuliconchidae*, населявшие приэкваториальные морские бассейны. Представители семейства по образу жизни были биссусно прикрепляющимися эпифаунными сестонофагами.

В 1938 г. Н.Д. Ньюэлл выделил моновидовой род *Annuliconcha* Newell, 1938 с типовым видом *A. interlineata* (Meek, Worthen, 1860). В состав рода были включены мелкие (размером до 20 мм), слегка неравностворчатые округлые пектинида с длинным замочным краем, почти равными ушками и со скульптурой в виде комаргинально расположенных крупных массивных концентрических ребер, между которыми развита тонкая преимущественно концентрическая ребристость. Ранее аннуликонхи, как и большинство позднепалеозойских пектинид до работы Ньюэлла (Newell, 1938), включались в род *Aviculopecten* (s. lato) M'Coy, 1851.

Проведенная Ньюэллом и Д.В. Бойдом ревизия пектиноидных двустворок позволила им в 1995 г. выделить монородовое семейство *Annuliconchidae* (Newell, Boyd, 1995). В том же году М.М. Астафьева описала новое подсемейство *Annuliconchinae* (Астафьева, 1995). Однако, согласно правилам Международного кодекса зоологической номенклатуры, номинативное подсемейство должно иметь того же автора и год, что и семейство (Международный..., 2004). Поскольку и подсемейство, и семейство были опубликованы в одном и том же 1995 г., приоритетом будет обладать работа, опубликованная раньше.

Монография Ньюэлла и Бойда опубликована 13 декабря 1995 г., а статья Астафьевой – во втором номере “Палеонтологического журнала” за 1995 г. без указания числа и месяца. В случае, когда известен год публикации, но неизвестны число и месяц, считается, что работа вышла в последний день года, то есть 31 декабря (Международный..., 2004, ст. 21.3.2.). Из этого следует, что приоритет имеет монография Ньюэлла и Бойда.

В той же работе Ньюэлла и Бойда был описан вид *A. dentata* Newell et Boyd, 1995, для которого характерны наличие шипов на комаргинальных концентрических ребрах левой створки. Д.Б. Уотерхаус (Waterhouse, 2008) сделал данный вид типовым для нового рода *Lineaspina* Waterhouse, 2008 в составе семейства *Annuliconchidae*.

Таким образом, на данный момент в состав семейства входит два рода – *Annuliconha* и *Lineaspina* (рис. 1). Последний отличается от первого более толстыми комаргинальными концентрическими ребрами и наличием шипов на этих ребрах.

Аннуликонхиды имеют необычную и характерную только для них морфологию: маленькие размеры двояковыпуклой раковины с очень узким биссусным вырезом и преобладание хорошо выраженной концентрической скульптуры разных порядков. Подтверждением этому может служить то обстоятельство, что с момента выделения рода *Annuliconha*, а потом и семейства *Annuliconchidae*, в научной литературе не возникало разногласий об объеме семейства и трудностей с определением их семейственной и родовой принадлежности. Это делает их легко определяемыми в полевых условиях даже специалистами по другим группам фауны, что повышает перспективу использования аннуликонхид в качестве таксона-индикатора для палеобиогеографических построений.

Ранее отмечалось, что аннуликонхиды являются одним из индикаторных таксонов для Тетической палеобиогеографической надобласти (Biakov, 2015) и, следовательно, маркером тепловодных условий. Однако работ по изучению палеогеографического распространения семейства с реконструкцией их палеоширотного распространения проведено не было. Более того, также нет единого мнения и о стратиграфическом интервале распространения семейства. Ньюэлл (Newell, 1938) указал интервал распространения аннуликонх с нижнего карбона по пермь. Позже Ньюэлл с соавтором (Newell, Boyd, 1995) уточнил интервал распространения аннуликонхид – с верхнего карбона по среднюю пермь. Астафьева (1995) считала, что семейство появилось в середине раннего карбона и существовало до конца перми.

Одной из главных целей данной работы является оценка влияния климатического фактора на распространение аннуликонхид. В настоящее время нет единства мнений относительно климатической истории позднего палеозоя. Бóльшая часть данных по климату позднего палеозоя получена на основании изучения разрезов Австралии (Dickins,

1996; Fielding et al., 2008, 2023; Frank et al., 2015 и др.). Ледниковые эпизоды, установленные по материалам из гондванских разрезов, часто не удается надежно проследить в высокоширотных районах Северного полушария, хотя такие попытки и делаются (Davydov et al., 2015, 2022; Isbell et al., 2016). Сравнительные данные по разным регионам и методам показывают, что ледниковые и межледниковые интервалы в карбоне и перми нередко оказываются асинхронными (Реймерс и др., 2013).

МЕТОДИКА

Нами был составлен перечень всех местонахождений, из которых известны находки аннуликонхид (табл. 1), и уточнен возраст находок и их палеошироты. Возраст некоторых местонахождений в России и сопредельных странах корректировался согласно современным представлениям об их стратиграфии (Мычко, Алексеев, 2017 и др.). Палеошироты определялись с помощью сайта paleolatitude.org, который при реконструкциях опирается на палеомагнитные данные, и литературных источников (Федоренко, Милетенко, 2002; Wang et al., 2013; Chen et al., 2018). По полученным данным было реконструировано положение местонахождений на палеогеографических картах (рис. 2–5).

Таблица 1. Местонахождения представителей сем. Annuliconchidae

Регион	Род	Возраст	Палеоширота, °	Литературный источник
Донбасс	Annuliconcha	C2b	7 с.ш.	Федотов, 1932
Восточный склон Урала, р. Шартымка	Annuliconcha	C2b	22 с.ш.	Янишевский, 1900; Муромцева, 1974
Огайо	Annuliconcha	C2m	8 ю.ш.	Hoare et al., 1979
Оклахома	Annuliconcha	C2m	7 ю.ш.	Newell, 1938
Канзас	Annuliconcha	C2m	3 ю.ш.	Newell, 1938; Hoare, 1961
Донбасс	Annuliconcha	C2m	6 с.ш.	Федотов, 1932
Южная Фергана, г. Кызыл-Кия	Annuliconcha	C2m	22 с.ш.	Кушнар, 1963
Центральный Казахстан, Саякская синклиналь	Annuliconcha	C2m	27 с.ш.	Муромцева, 1974

Карагандинская область	Annuliconcha	C2m	32 с.ш.	Муромцева, 1974
Миссури	Annuliconcha	C3k	4 ю.ш.	Newell, 1938
Оклахома	Annuliconcha	C3k	4 ю.ш.	Newell, 1938
Техас	Annuliconcha	C3k	3 ю.ш.	Newell, 1938
Канзас	Annuliconcha	C3k	2 ю.ш.	Newell, 1938
Иллинойс	Annuliconcha	C3k	2 ю.ш.	Meek, Worthen, 1860, 1866;
Донбасс	Annuliconcha	C3k	9 с.ш.	Федотов, 1932
Пай-Хой, м. Чайка	Annuliconcha	C3k	28 с.ш.	Муромцева, 1974
Южные Альпы, г. Караванке	Lineaspina	C3g	14 ю.ш.	Астафьева-Урбайтис, Рамовш, 1978
Небраска	Annuliconcha	C3g	4 с.ш.	Newell, 1938
Московская область, Русавкино	Lineaspina	C3g	17 с.ш.	Данная работа
Самарская Лука	Lineaspina	C3g	20 с.ш.	Штукенберг, 1905
Западный Техас	Annuliconcha Lineaspina	P1a-s	2 с.ш.	Newell, Boyd, 1995
Приуралье, Стерлитамакские шиханы	Annuliconcha Lineaspina	P1a-s	24 с.ш.	Лихарев, 1927
Приуралье, р. Ай	Annuliconcha	P1a	26 с.ш.	Лихарев, 1927; Нельзина, 1958
Западный Урал, р. Усьва	Lineaspina	P1a	27 с.ш.	Муромцева, Гуськов, 1984
Западный Урал, р. Чусовая	Annuliconcha	P1a-s	29 с.ш.	Нельзина, 1958
Гряда Чернышева, р. Большая Сыня	Annuliconcha	P1a	31 с.ш.	Муромцева, Гуськов, 1984
Печорский бассейн, р. Кожим	Annuliconcha	P1a-s	31 с.ш.	Муромцева, Гуськов, 1984
Западный Техас	Annuliconcha Lineaspina	P1k	5 с.ш.	Newell, Boyd, 1995
Сицилия	Lineaspina	P2w	5 ю.ш.	Gemmellaro, 1896

Западный Техас	Annuliconcha Lineaspina	P _{2r-w}	6 с.ш.	Newell, Boyd, 1995
Япония, горы Китаками	Lineaspina	P _{2w}	7 с.ш.	Murata, 1964
Южный Тунис	Lineaspina	P _{2c}	2 ю.ш.	Boyd, Newell, 1979

Примечание. C_{2b} – башкирский ярус, C_{2m} – московский ярус, C_{3k} – касимовский ярус, C_{3g} – гжельский ярус, P_{1a} – ассельский ярус, P_{1a-s} – ассельский и сакмарский ярусы, P_{1k} – кунгурский ярус, P_{2w} – вордский ярус, P_{2r-w} – роудский и вордский ярусы, P_{2c} – кепитенский ярус.

В составленном перечне отсутствуют сведения о находках аннуликонхид из верхнепермских отложений Северо-Западного Кавказа (Масленников, 1952) и Южного Китая (Yang, Gao, 2000), а также из нижнепермских отложений США (Ciriacks, 1963) и из среднепермских отложений Японии (Nakazawa, Newell, 1968), так как при составлении таблицы учитывались только те местонахождения, для которых приведены изображения найденных образцов. Находка в среднем карбоне Приколымья, определенная В.А. Муромцевой как *Annuliconcha* sp. (Муромцева, 1974, табл. XV, рис. 30), имеет плохую сохранность и скульптуру, не характерную для аннуликонх, и, по нашему мнению, ее родовая принадлежность не может быть уверенно диагностирована.

Для характеристики климатических условий нами была выбрана шкала ледниковых эпизодов Восточной Австралии (Fielding et al., 2023), которая широко применяется при палеоклиматических реконструкциях.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средний карбон

Средний карбон был относительно холодным временем, так как на него приходятся три гляциоэпизода: C₂ и C₃ в башкирском веке и C₄ в московском веке (Чумаков, 2015; Fielding et al., 2023).

Древнейшие аннуликонхиды известны из отложений башкирского яруса Донбасса на 7° с.ш. (здесь и далее в системе палеокоординат) и Восточного Урала на 22° с.ш. В московском ярусе представители семейства зафиксированы в приэкваториальных широтах Северной Америки и с 22° по 32° с.ш. Казахстана и Южной Ферганы (рис. 2).

Поздний карбон

Большая часть позднего карбона считается относительно теплым временем (Чумаков, 2015; Fielding et al., 2023). В это время зафиксирована самая южная находка представителя сем. Annuliconchidae в горах Караванке в Словении на 14° ю.ш. (рис. 3). В позднем карбоне представители семейства известны из приэкваториальных широт Северной Америки и Донбасса и из более высокоширотных местонахождений Восточно-Европейской платформы (Московская область) на 17° с.ш. и Самарской Луки на 20° с.ш. Самая северная находка происходит из отложений касимовского яруса в районе Пай-Хоя на 28° с.ш.

Ранняя пермь

Существуют разные мнения относительно того, когда был максимум позднепалеозойского оледенения. Большинство исследователей полагают, что он имел место в раннепермский гляциопериод, который начался в начале перми и закончился в начале кунгурского века (Fielding et al., 2023). В этот период ледники Южного полушария достигли максимальных масштабов, доходя до 30° ю.ш. В это время ареал распространения аннуликонхид значительно сместился на север и занял самое северное положение за все время существования семейства. В Южном полушарии находки представителей семейства и вовсе отсутствуют (рис. 4). Самый южный раннепермский представитель семейства известен из Техаса на 2° с.ш. Аннуликонхиды в ассельско-сакмарское время были многочисленны в Уральском проливе. Здесь же выявлены их самые северные местонахождения, расположенные около 30° с.ш. в Печорском бассейне и южной части гряды Чернышева. В последнем местонахождении также зафиксированы биполярный род двустворчатых моллюсков *Myonia* Dana, 1847 и бореальный род *Vorkutopecten* Guskov, 1984 (Муромцева, Гуськов, 1984). Вероятно, в районе 30°–35° с.ш. в ассельско-сакмарское время на севере Уральского пролива располагался биогеографический экотон между Тетической и Бореальной надобластями, что объясняет совместное присутствие холодно- и теплолюбивых таксонов. В артинском и кунгурском веках находки аннуликонхид единичны и известны только из Северной Америки, что отчасти связано с исчезновением представителей семейства из Уральского бассейна, а отчасти с недостаточной изученностью морских отложений этого времени в мире.

Средняя пермь

Начало средней перми, по Р. Филдингу и др. (Fielding et al., 2023), было довольно холодным временем (гондванский эпизод похолодания P3). Широтный диапазон распространения аннуликонхид значительно сузился, ограничиваясь Палеотетисом (рис. 5):

2°–5° ю.ш. на юге (Сицилия и Тунис) и 6°–7° с.ш. на севере (Западный Техас и Япония). Исчезновение аннуликонхид из Уральского бассейна было вызвано закрытием Уральского пролива во второй половине ранней перми, что привело к исчезновению нормально-морского бассейна на этой территории, связанного с Палеотетисом (Пучков, 2010).

С закрытием Уральского пролива в частности и со сборкой Пангеи в целом связывают крупные климатические изменения, которые привели к окончанию гляциоэпизодов P1 и P2 позднепалеозойского оледенения и переходу к климату мезозойского типа (Shi, Waterhouse, 2010). Это событие оказало значительное влияние на пути миграции фауны, что было показано на примере фузулинид (Чувашов, 1998; Davydov, 2018) и аммоноидей (Leonova, 2013; Леонова, Вдовиченко, 2023). Большинство тектонических моделей развития Урала и прилегающих территорий в палеозойско-мезозойское время предполагают существование Уральского пролива до начала кунгурского века. Согласно этим моделям, окончание морской седиментации и накопление мощных эвапоритов в Прикаспии и вдоль Урала в кунгурском веке означают полное закрытие Уральского пролива (Ziegler, 1989; Snyder et al., 1994; Nikishin et al., 1996; Пучков, 2010).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Семейство Annuliconchidae появилось в башкирском веке среднего карбона (Янишевский, 1900; Федотов, 1932; Муромцева, 1974). Последние достоверные находки аннуликонхид известны из кепитенского века средней перми (Boyd, Newell, 1979). Также есть сведения о находках аннуликонхид из верхнепермских отложений Северо-Западного Кавказа (Масленников, 1952) и Южного Китая (Yang, Gao, 2000), однако изображения в этих работах не приводятся. В средней перми ареал распространения аннуликонхид значительно сократился и был ограничен приэкваториальными широтами. В конце средней перми произошло позднегваделупское вымирание, которое привело к исчезновению многих групп фауны из низкоширотных сообществ (Chen et al., 2021). Значительно сократилось разнообразие ругоз, аммоноидей, радиолярий. Полностью вымерли многие таксоны высокого ранга: крупные фузулиниды, гигантские двустворчатые моллюски сем. Alatoconchidae. Причиной позднегваделупского вымирания, видимо, было разрушение фотосимбиотических систем во время временного понижения температуры морской воды в сочетании с эвтрофикацией, которая нанесла ущерб тропической фауне, особенно приспособленной к олиготрофным условиям (Isozaki, Aljinović, 2009). Возможно, данное событие привело и к исчезновению или снижению численности и разнообразия аннуликонхид.

В настоящее время достоверно зафиксировано 32 местонахождения аннуликонхид. Немногим менее 40% из них относятся к Восточно-Европейской провинции Западнобореальной области, которая до артинского века входила в состав Тетической надобласти (Віаков, 2015). Столько же местонахождений относится к Мидконтинентальной провинции Тетической надобласти (Северная Америка, за исключением Юкона и Канадского Арктического архипелага). Около 10% местонахождений зафиксировано в Средиземноморской провинции (Палеотетис) и на территории Средней Азии.

Род *Lineaspirina*, распространенный с позднего карбона по среднюю пермь, известен из всех перечисленных выше областей, кроме Средней Азии. В Средиземноморской провинции (Япония, о. Сицилия, Южный Тунис, Южные Альпы) зафиксирован только род *Lineaspirina*, в то время как род *Annuliconcha*, распространенный со среднего карбона по среднюю пермь, из Палеотетиса неизвестен.

В пермском периоде тепловодными могут считаться те бассейны, которые располагались между экватором и 30° северной и южной широты (Чумаков, Жарков, 2003). Практически все обсуждаемые местонахождения находятся в этих пределах (рис. 6). Только два местонахождения располагались немного севернее, возможно в области биогеографического экотона.

В Северном полушарии аннуликонхиды занимали более высокие широты, чем в Южном (рис. 6). Наиболее вероятная причина этого – материковые оледенения, центром которых в позднем палеозое была Гондвана (Чумаков, 2015), тогда как в Северном полушарии следы ассельско-вордских оледенений неизвестны (Чумаков, Жарков, 2002). Подобный характер оледенений обеспечивал асимметричность климатической зональности (Shi, Waterhouse, 2010).

Ареал распространения сем. *Annuliconchidae* демонстрирует связь с климатическими и палеогеографическими событиями позднего палеозоя (рис. 7). Во время похолоданий ареал смещался на север, во время потеплений – на юг. Данная зависимость лучше выражена в Южном полушарии, то есть заметнее прослеживается по южной границе ареала. Северная граница ареала со среднего карбона и до закрытия Уральского пролива во второй половине ранней перми была в районе 30° с.ш. и значительно не изменялась. Это подтверждает высказанное ранее мнение, что гондванское оледенение почти не оказывало влияния на морскую биоту среднего карбона–ранней перми (в частности, на двустворчатых моллюсков) Северного полушария (Бяков, 2020).

В относительно холодном среднем карбоне аннуликонхиды имели широкое распространение: от 8° ю.ш. до 32° с.ш. При потеплении в позднем карбоне ареал распространения семейства сместился на юг, и южная граница ареала достигла рекордного

для себя 14° ю.ш. В первой половине ранней перми, во время максимума позднепалеозойского оледенения, ареал аннуликонхид снова резко сместился на север при полном их исчезновении из Южного полушария. В Северном же полушарии северная граница распространения аннуликонхид почти не изменилась. В артинском и кунгурском веках произошло потепление, однако в отложениях этого возраста находки аннуликонхид единичны. Это связано с закрытием Уральского пролива и затрудняет анализ распространения семейства в данное время. В относительно холодной средней перми (особенно в роуде) ареал распространения аннуликонхид снова резко сужается из-за смещения северной границы на 7° с.ш. (табл. 1). Сужение ареала в данное время, вероятно, связано не с изменением климата, а с палеогеографическим событием – закрытием Уральского пролива. Данные о распространении аннуликонхид указывают на то, что это событие произошло в артинском или кунгурском веке.

ВЫВОДЫ

В данной работе были обобщены все известные до настоящего времени сведения по находкам небольших позднепалеозойских пектинид семейства *Annuliconchidae*, что позволило определить стратиграфический интервал существования семейства и реконструировать палеошироты местонахождений. На основе анализа полученных данных были сделаны следующие выводы.

1. Аннуликонхиды появились в башкирском веке среднего карбона и существовали до кепитенского века средней перми включительно.
2. Палеогеографическое распространение семейства было низкоширотным, однако в Северном полушарии они занимали более высокие широты, чем в Южном. Это связано с асимметричностью климатической зональности в позднем палеозое.
3. Род *Lineaspina* известен из всех провинций Тетической надобласти, кроме Среднеазиатской. Род *Annuliconcha* установлен из всех провинций, характерных для аннуликонхид, кроме Средиземноморской (Япония, о. Сицилия, Южный Тунис, Южные Альпы).
4. Ареал распространения семейства реагировал на крупные климатические изменения, происходившие в позднем палеозое: во время похолоданий ареал смещался на север, во время потеплений – на юг. В Южном полушарии эта зависимость прослеживается лучше.
5. Закрытие Уральского пролива во второй половине ранней перми привело к сужению ареала аннуликонхид – к резкому смещению на юг его северной границы.

6. Аннуликонхиды могут быть использованы в качестве индикаторного таксона для Тетической палеобиогеографической надобласти и, следовательно, маркера тепловодных условий.

Благодарности. Авторы выражают благодарность О.А. Орловой и А.С. Алексееву (МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь на ранней стадии написания работы. Мы признательны С.Е. Вдовиченко и Г.Ю. Пономаревой за помощь в фотосъемке образцов. Также авторы благодарны рецензентам В.В. Силантьеву (Казанский федеральный университет), В.А. Захарову (Геологический институт РАН) и А.В. Мазаеву (Палеонтологический институт РАН) за рекомендации и замечания, которые помогли улучшить статью.

Источник финансирования. Исследование выполнено в рамках госзаданий ГИН РАН и СВКНИИ ДВО РАН.

Конфликт интересов. Авторы данной статьи заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М.* К ревизии Aviculopectinidae и Deltopectinidae (Bivalvia) // Палеонтол. журн. 1995. № 2. С. 30–40.
- Астафьева-Урбайтис К.А., Рамовиш А.* Верхнекаменноугольные (гжельские) двустворки из Яворницкого роута (Караванки, Словения) // Geologija. 1978. V. 21. P. 5–34.
- Бяков А.С.* Новые представления о системе пермских иноцерамоподобных двустворок востока Бореальной зоны // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 12–23.
- Бяков А.С.* Морские двустворчатые моллюски как индикаторы климатических изменений в перми Северо-Востока Азии // Ученые записки Казанского ун-та. Сер. Естественные науки. 2020. Т. 162. Кн. 2. С. 205–217. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2020.2.205-217>.
- Грунт Т.А.* Биогеография пермских морских бассейнов // Палеонтол. журн. 1995. № 4. С. 10–24.
- Кушнарь Л.В.* Некоторые авикулопектиниды из каменноугольных отложений Южной Ферганы // Вестник Ленинградского ун-та. 1963. № 18. С. 36–46.
- Леонова Т.Б., Вдовиченко С.Е.* Раннепермские аммоноидеи Стерлитамакских шиханов // Геологический вестник. 2023. № 2. С. 26–42. <http://dx.doi.org/10.31084/2619-0087/2023-2-2>
- Лихарев Б.К.* Верхнекаменноугольные пелециподы Урала и Тимана // Тр. Геол. комитета. Нов. сер. 1927. Вып. 164. 140 с.
- Масленников Д.Ф.* Новые данные по стратиграфии и фауне пермских отложений Северного Кавказа // Палеонтология и стратиграфия. Л.: ВСЕГЕИ, 1952. С. 54–77.

- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 223 с.
- Муромцева В.А. Двустворчатые моллюски карбона Казахстана и Сибири. Л.: Недра, 1974. 150 с.
- Муромцева В.А., Гуськов В.А. Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.
- Мычко Э.В., Алексеев А.С. Местонахождения среднекаменноугольно-пермских трилобитов в России и сопредельных странах // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. 2017. Т. 92. № 3. С. 40–83.
- Нельзина Р.Е. Рестипаса из нижней перми Приуралья // Вестник ЛГУ. Сер. геол. и географ. 1958. № 12. Вып. 2. С. 57–71.
- Пучков В.Н. Геология Урала и Приуралья (актуальные вопросы стратиграфии, тектоники, геодинамики и металлогении). Уфа: ДизайнПолиграфСервис, 2010. 280 с.
- Реймерс А.Н., Алексеев А.С., Ермакова Ю.В. Позднекаменноугольно-раннепермские климатические колебания и биотические события // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. 2013. Т. 88. № 1. С. 41–48.
- Устрицкий В.И. Зоогеография позднепалеозойских морей Сибири и Арктики // Ученые записки НИИГА. Сер. палеонтол. и биостратигр. 1970. Вып. 29. С. 58–77.
- Федоренко О.А., Милетенко Н.В. Атлас литолого-палеогеографических, структурных, палинспастических и геоэкологических карт Центральной Евразии // Научно-исследовательский институт природных ресурсов ЮГГЕО. Алматы, 2002. 132 с.
- Федотов Д.М. Каменноугольные пластинчатожаберные моллюски Донецкого бассейна. М.–Л.: Госгеолиздат, 1932. 96 с.
- Чувашов Б.И. Динамика развития Предуральского краевого прогиба // Геотектоника. 1998. № 3. С. 22–37.
- Чумаков Н.М. Оледенения Земли. История, стратиграфическое значение, роль в биосфере. Отв. ред. Семихатов М.А. М.: ГЕОС, 2015. 160 с.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А. Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Статья 1. Климат ранней перми // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 6. С. 62–81.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А. Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Статья 2. Климат поздней перми и раннего триаса: общие выводы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2003. Т. 11. № 4. С. 55–70.
- Штукенберг А.А. Фауна верхнекаменноугольной толщи Самарской Луки // Тр. Геолкома. Нов. сер. СПб., 1905. Вып. 23. 144 с.

- Янишевский М.Э.* Фауна каменноугольного известняка, выступающего по р. Шартымке на восточном склоне Урала // Тр. Общества естествоиспытателей при Имп. Казанском ун-те. 1900. Т. 34. Вып. 5. С. 1–399.
- Biakov A.S.* Biogeography of the Permian marine Boreal basins based on bivalves // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. P. 1184–1192. <https://doi.org/10.1134/S0031030115110040>
- Boyd D.W., Newell N.D.* Permian pelecypods from Tunisia // *Am. Mus. Novitates.* 1979. № 2686. P. 1–22.
- Chen F., Xue W., Yan J., Wignall P.B., Meng Q., Luo J., Feng Q.* Alatoconchids: giant Permian bivalves from South China // *Earth-Sci. Rev.* 2018. V. 179. P. 147–167.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.01.012>
- Chen F., Xue W., Yan J., Meng Q.* The implications of the giant bivalve family Alatoconchidae for the End-Guadalupian (Middle Permian) extinction event // *Geol. J.* 2021. V. 56. P. 6073–6087.
- Ciriacks K.W.* Permian and Eotriassic bivalves of the Middle Rockies // *Bull. Am. Mus. Nat. History.* 1963. V. 125. Art. 1. 99 p.
- Clapham M.E.* Faunal evidence for a cool boundary current and decoupled regional climate cooling in the Permian of western Laurentia // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2010. V. 298. P. 348–359. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.10.019>
- Davydov V.I.* Precaspian Isthmus emergence triggered the Early Sakmarian glaciation: evidence from the Lower Permian of the Urals, Russia // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2018. V. 511. P. 403–418. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.09.007>
- Davydov V.I., Arefifard S.* Permian fusulinid fauna of Peri-Gondwanan affinity from the Kalmard region, East-Central Iran and its significance for tectonics and paleogeography // *Palaeontologia Electronica.* 2007. № 10. V. 2. P. 1–40.
- Davydov V.I., Biakov A.S., Isbell J.L., Crowley J., Schmitz M.D., Vedernikov I.* Middle Permian U–Pb zircon ages of the “glacial” deposits of the Atkan Formation, Ayan-Yuryakh anticlinorium, Magadan province, NE Russia: their significance for global climatic interpretations // *Gondwana Res.* 2015. V. 38. P. 74–86. <http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2015.10.014>.
- Davydov V.I., Budnikov I.V., Kutygin R.V., Nurgalieva N.G., Biakov A.S., Karasev E.V., Kilyasov A.N., Makoshin V.I.* Possible bipolar global expression of the P3 and P4 glacial events of eastern Australia in the Northern Hemisphere: marine diamictites and glendonites from the middle to upper Permian in southern Verkhoyanie, Siberia // *Geology.* 2022. V. 50. № 8. P. 874–879. <https://doi.org/10.1130/G50165.1>
- Davydov V.I., Karasev E.V., Popova E.V., Poletaev V.I.* Method of estimating sea-surface paleotemperatures through biotic proxies: a case study in upper Paleozoic paleoclimatic,

paleogeographic and paleotectonic reconstructions of Siberia // *Ecology and Evolution*. 2024. V. 147. e70265. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.70265>

Dickins J.M. Problems of late Palaeozoic glaciation in Australia and subsequent climate in the Permian // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1996. V. 125. P. 185–197.

Fielding C.R., Frank T.D., Birgenheier L.P., Rygel M.C., Jones A.T., Roberts J. Stratigraphic imprint of the Late Palaeozoic Ice Age in eastern Australia: a record of alternating glacial and non-glacial climate regime // *J. Geol. Soc. London*. 2008. V. 165. P. 129–140. <http://dx.doi.org/10.1144/0016-76492007-036>

Fielding C.R., Frank T.D., Birgenheier L.P. A revised, late Palaeozoic glacial time–space framework for eastern Australia, and comparisons with other regions and events // *Earth Sci. Rev.* 2023. V. 236. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.104263>

Frank T.D., Shultis A.I., Fielding C.R. Acme and demise of the late Palaeozoic ice age: a view from the southeastern margin of Gondwana // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2015. V. 418. P. 176–192. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.11.016>

Gemmellaro G.G. La fauna de calcaire con Fusulina della Valle del Fiume Sosio nella provincia de Palermo, Pelecypoda // *Gior. sci. nat. ecan. Palermo*. 1896. V. 21. P. 9–63, pls. 20–24.

Hoare R.D. Desmoinesian Brachiopoda and Mollusca from South west Missouri // *Univ. of Missouri Press and Missouri Geol. Surv.* 1961. V. 36. 201 p.

Hoare R.D., Sturgeon M.T., Kindt E.A. Pennsylvanian marine Bivalvia and Rostroconchia of Ohio // *Ohio Geol. Surv. Bull.* 1979. V. 67. 77 p.

Isbell J.L., Biakov A.S., Vedernikov I.L., Davydov V.I., Gulbranson E.L., Fedorchuk N.D. Permian diamictites in northeastern Asia: their significance concerning the bipolarity of the late Paleozoic ice age // *Earth-Sci. Rev.* 2016. V. 154. P. 279–300. <http://dx.doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.01.007>

Isozaki Y., Aljinović D. End-Guadalupian extinction of the Permian gigantic bivalve Alatoconchidae: end of gigantism in tropical seas by cooling // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2009. V. 284. P. 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.08.022>

Leonova T.B. Biogeographic evolution of Permian ammonoids // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. P. 1011–1015.

Leven E.Ja. Permian stratigraphy and fusulinids of Afghanistan with their paleogeographic and paleotectonic implication // *Geol. Soc. Am.* 1997. Spec. Pap. 316. 138 p.

Meek F.B., Worthen A.H. Descriptions of new Carboniferous fossils from Illinois and other western states // *Philadelphia Acad. Nat. Sci. Proc.* 1860. P. 447–472.

Meek F.B., Worthen A.H. Descriptions of invertebrates from the Carboniferous System // *Illinois Geol. Surv.* 1866. V. 2. P. 143–411.

- Murata M.* Some Middle Permian Aviculopectinidae from the Kitakami Massif, northeast Japan // Transactions and Proceedings of the Paleontological Society of Japan, N.S. 1964. V. 54. P. 215–233.
- Nakazawa K., Newell N.D.* Permian bivalves of Japan // Memoirs of the Faculty of Kyoto University, Ser. of Geol. & Mineral. 1968. V. 35. № 1. 108 p.
- Newell N.D.* Late Paleozoic pelecypods: Pectinacea // State Geol. Surv. Kansas. 1938. V. 10. 123 p.
- Newell N.D., Boyd D.W.* Pectinoid bivalves of the Permian–Triassic crisis // Bull. Am. Mus. Natur. Hist. 1995. V. 227. 95 p.
- Nikishin A.M., Ziegler P.A., Stephenson R.A., Cloetingh S.A.P.L., Furne A.V., Fokin P.A., Ershov A.V., Bolotov S.N., Korotaev M.V., Alekseev A.S., Gorbachev V.I., Shipilov E.V., Lankreijer A., Bembinova E.Y., Shalimov I.V.* Late Precambrian to Triassic history of the East European Craton; dynamics of sedimentary basin evolution // Tectonophysics. 1996. V. 268. P. 23–63. <https://doi.org/10.1016/S0040-1951%2896%2900228-4>
- Scotese C.R.* Atlas of Middle & Late Permian and Triassic Paleogeographic Maps // The Late Paleozoic, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston, IL. 2014a. V. 3. Maps 43–48. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.2609.9209>
- Scotese C.R.* Atlas of Permo-Carboniferous Paleogeographic Maps (Mollweide Projection) // The Late Paleozoic, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston, IL. 2014b. V. 4. Maps 53–64. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.1837.8244>
- Shen S., Shi G.R.* Wuchiapingian (Early Lopingian, Permian) global brachiopod palaeobiogeography: a quantitative approach // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2000. V. 162. P. 299–318.
- Shi G.R., Waterhouse J.B.* Late Palaeozoic global changes affecting high-latitude environments and biotas: an introduction // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2010. V. 298. P. 1–16. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.07.021>
- Snyder W.S., Spinosa C., Davydov V.I., Belasky P.* Petroleum geology of the southern Pre-Uralian Foredeep with reference to the northeastern Pre-Caspian Basin // Int. Geol. Rev. 1994. V. 36. P. 452–472. <http://dx.doi.org/10.1080/00206819409465471>
- Wang C., Zhao G., Li N., Zong P.* Coevolution of brachiopod paleobiogeography and tectonopaleogeography during the late Paleozoic in Central Asia // Science China Earth Sciences. 2013. V. 56. P. 2094–2106. <http://dx.doi.org/10.1007/s11430-013-4670-x>
- Waterhouse J.B.* Aspects of the evolutionary record for fossils of the Bivalve Subclass Pteriomorphia Beurlen // Earthwise. 2008. V. 8. 220 p.

Yang F.Q., Gao Y.Q. Late Permian deep-water strata and bivalves of South Guizhou // J. Graduate School, China University of Geosciences. 2000. V. 14. P. 327–332 (in Chinese with English Abstract).

Ziegler P.A. Evolution of Laurussia: a study in late Palaeozoic plate tectonics. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1989. 102 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-0469-9>

Рецензенты В.А. Захаров, А.В. Мазаев, В.В. Силантьев

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ

Рис. 1. Представители сем. Annuliconchidae.

а, б – Annuliconcha Newell, 1938: а – экз. ПГНИУ, № 70, коллекция Р.Е. Нельзиной, левая створка *A. interlineata* (Meek, Worthen, 1860), Западный Урал, р. Чусовая, нижняя пермь, ассельский ярус; б – рисунок левой створки голотипа *A. interlineata* (Newell, 1938, pl. 13, fig. 8); в, г – Lineaspina Waterhouse, 2008: в – экз. ПИН РАН, № 5945/3-1, силиконовый слепок левой створки *L. dentata* (Newell, Boyd, 1995), Московская область, Русавкино, верхний карбон, гжельский ярус, добрятинский горизонт, кошеровская свита; г – рисунок левой створки голотипа *L. dentata* (Newell, Boyd, 1995, fig. 43.6).

Рис. 2. Палеогеографическое распространение представителей сем. Annuliconchidae в среднем карбоне (палеогеографическая реконструкция для московского века по Scotese, 2014b).

1 – Донбасс; 2 – восточный склон Урала, р. Шартымка; 3 – Огайо; 4 – Оклахома; 5 – Канзас; 6 – Донбасс; 7 – Южная Фергана; 8 – Центральный Казахстан, Саякская синклиналь; 9 – Карагандинская область.

Рис. 3. Палеогеографическое распространение представителей сем. Annuliconchidae в позднем карбоне (палеогеографическая реконструкция для гжельского века по Scotese, 2014b).

1 – Миссури; 2 – Оклахома; 3 – Техас; 4 – Канзас; 5 – Иллинойс; 6 – Донбасс; 7 – Пай-Хой, м. Чайка; 8 – Южные Альпы, г. Караванке; 9 – Небраска; 10 – Московская область; 11 – Самарская Лука.

Рис. 4. Палеогеографическое распространение представителей сем. Annuliconchidae в ранней перми (палеогеографическая реконструкция для ассельского века по Scotese, 2014b).

1 – Техас; 2 – Стерлитамакские шиханы; 3 – р. Ай; 4 – р. Усьва; 5 – р. Чусовая; 6 – гряда Чернышева, р. Большая Сыня; 7 – Печорский бассейн, р. Кожим; 8 – Техас.

Рис. 5. Палеогеографическое распространение представителей сем. Annuliconchidae в средней перми (палеогеографическая реконструкция для роудского и вордского веков по Scotese, 2014a, с изменениями).

1 – Сицилия; 2 – Техас; 3 – Япония, горы Китаками; 4 – Тунис.

Рис. 6. Частота встречаемости местонахождений представителей сем. Annuliconchidae по палеоширотам (шаг 5°).

Рис. 7. Зависимость палеоширотного распространения представителей сем. Annuliconchidae от оледенений.

Оранжевая линия – южная граница ареала, синяя линия – северная граница ареала, голубая кривая – изменение ледникового покрова в Южном полушарии во времени.

Paleobiogeography of the Late Paleozoic Family Annuliconchidae (Bivalvia: Pectinida) and Its Relation to Paleoclimate and Paleogeographic Changes

L. E. Shilekhin^{a, b, #}, A. S. Biakov^c

^a*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

^c*Shilo North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

[#]*e-mail: levia4an@mail.ru*

The paleobiogeographic distribution of the fam. Annuliconchidae of bivalves in the late Paleozoic is analyzed. A list of all Annuliconchid localities with reconstructions of their paleolatitudes has been compiled. The stratigraphic interval of the family's existence has been adjusted (Bashkirian Age of the Middle Carboniferous–Capitanian Age of the Middle Permian). It is shown that the family representatives had a low-latitude distribution in Laurasia and microcontinents located in the Paleotethys and Pantalassa. In the northern hemisphere, annuliconchids are not recorded north of the 32° paleolatitude, and in the southern hemisphere they are limited to 14° of the paleolatitudes. The change in the distribution range of the family demonstrates a connection with the climatic and paleogeographic events of the late Paleozoic. During the cold time, marked by an increase in the area of cover glaciations in the southern hemisphere, the range of distribution of annuliconchids shifted to the north, during the warming – to the south. The narrowing of the range in the Middle Permian was caused by the closure of the Ural Strait and the disappearance of the normal marine basin associated with Paleothesis on the territory of the East European Platform.

Keywords: Bivalvia, Annuliconcha, Lineaspina, distribution, glaciations, Carboniferous, Permian, paleoclimate change

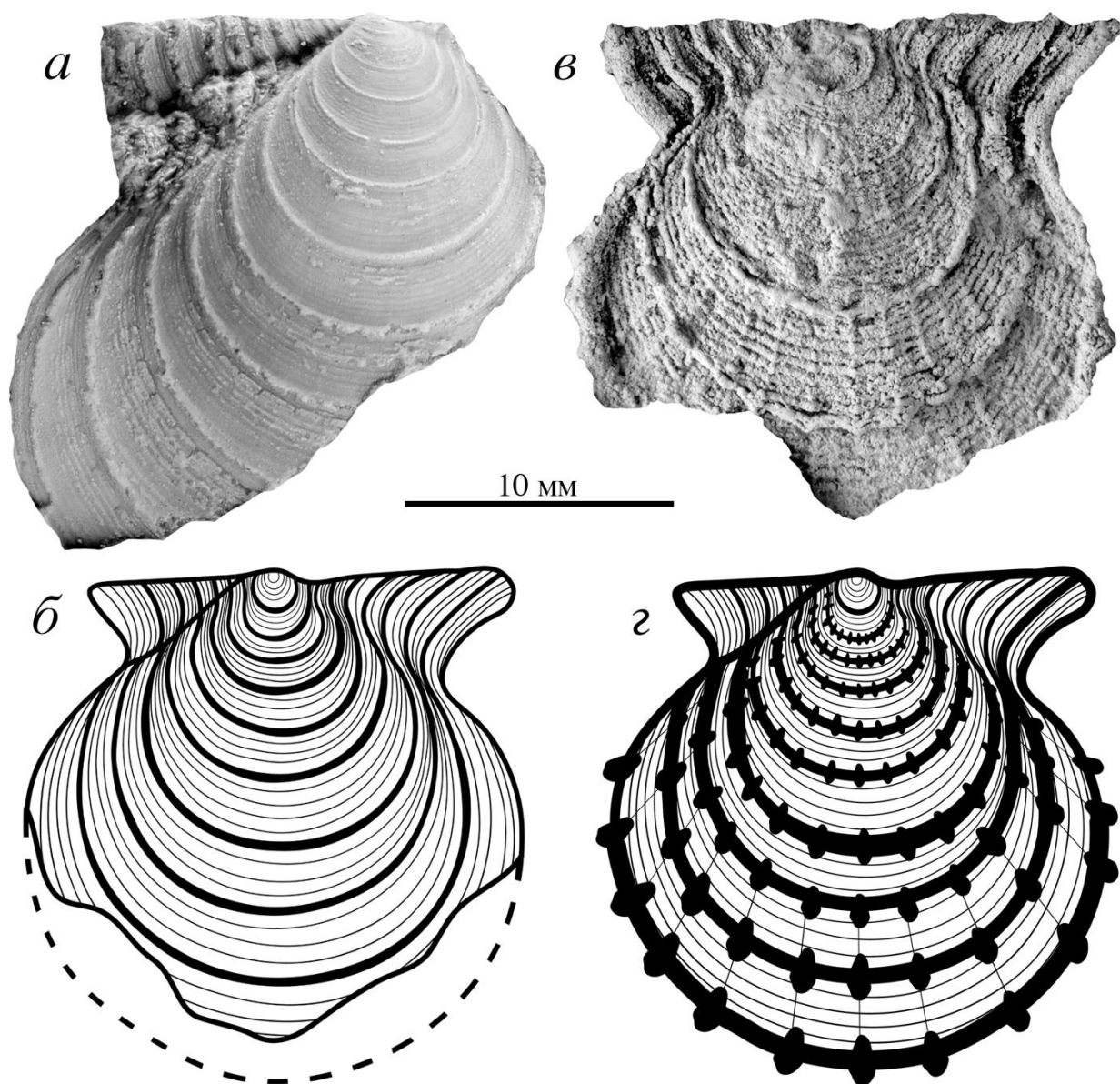


Рис. 1

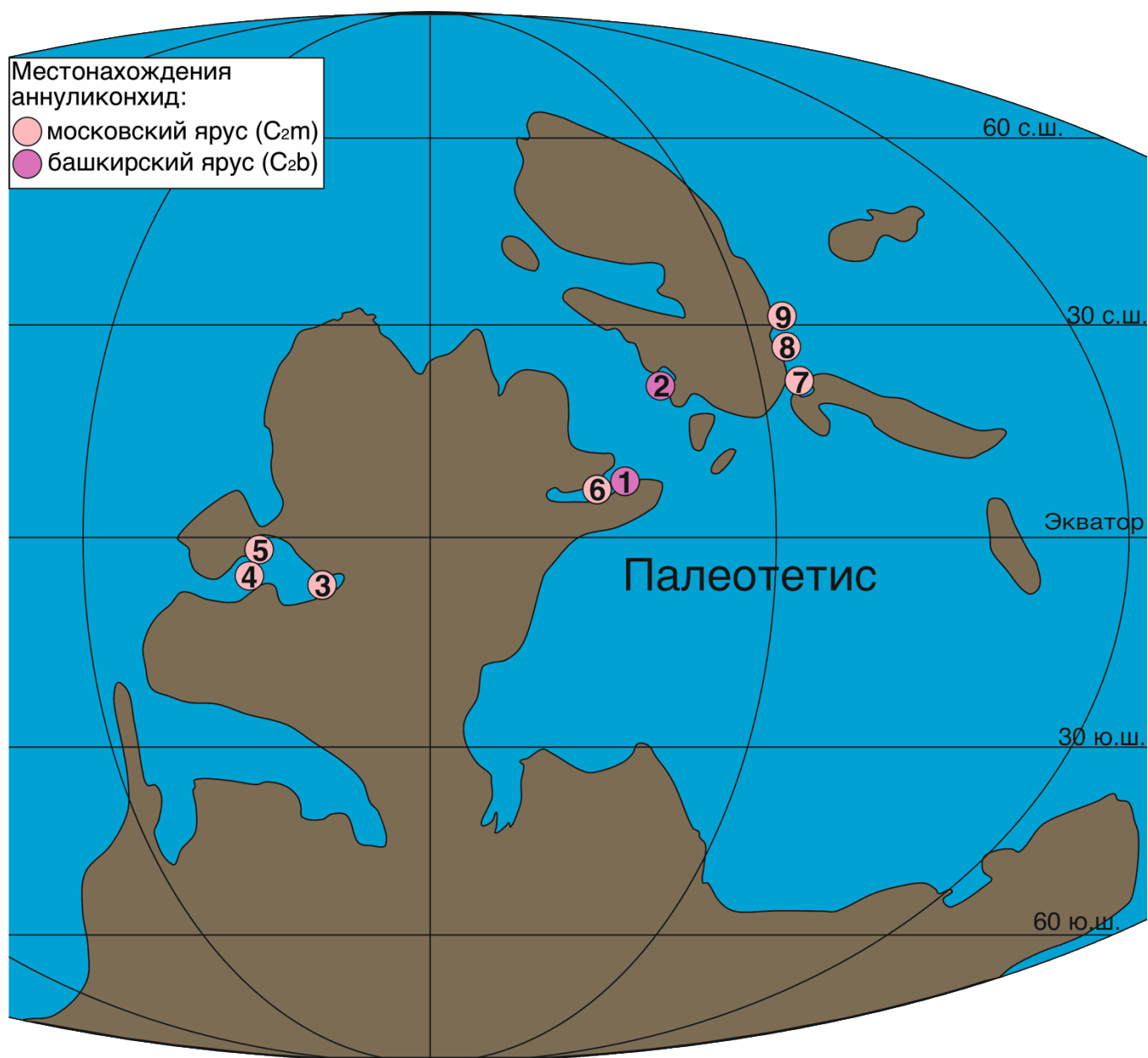


Рис. 2

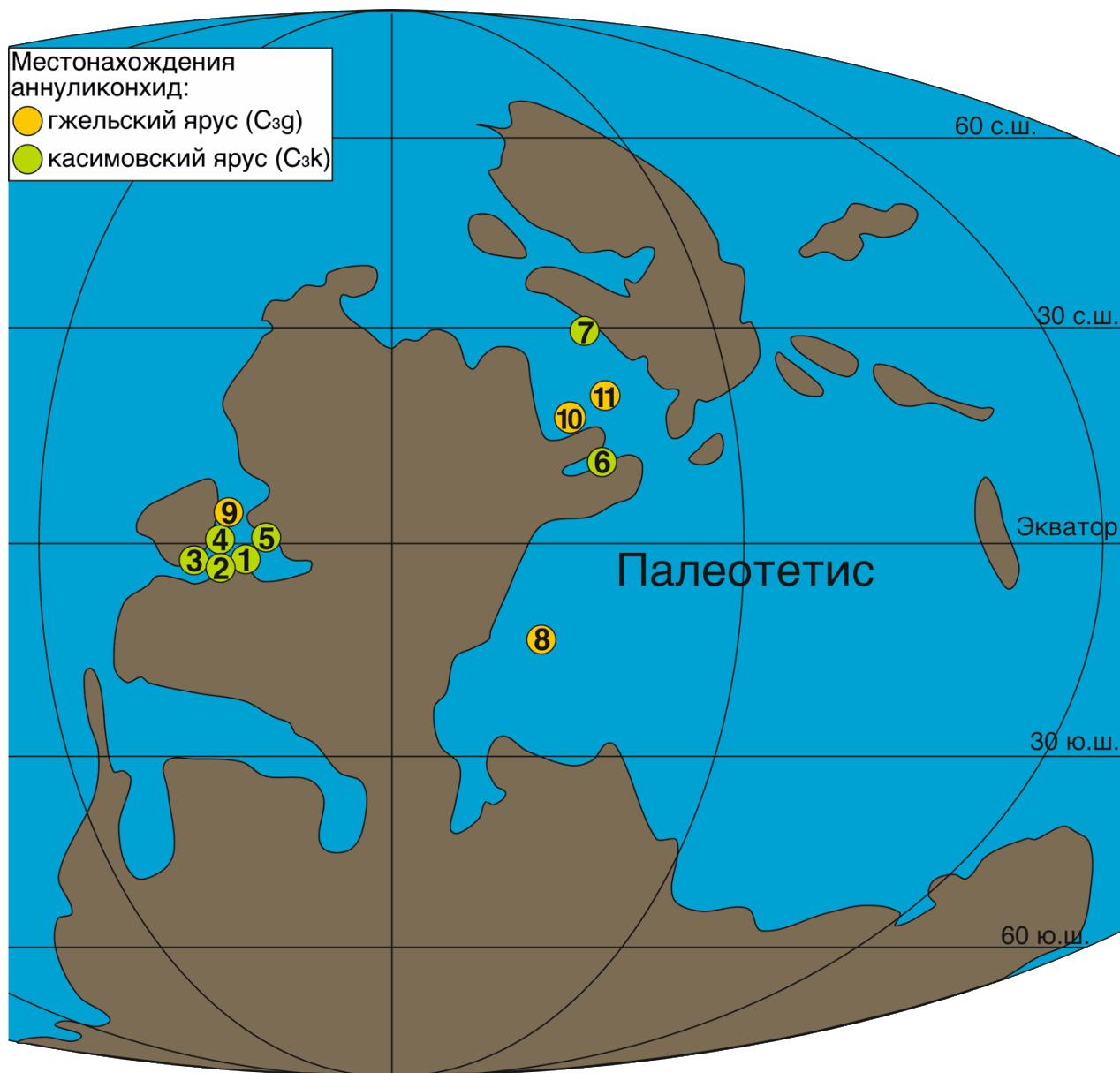


Рис. 3

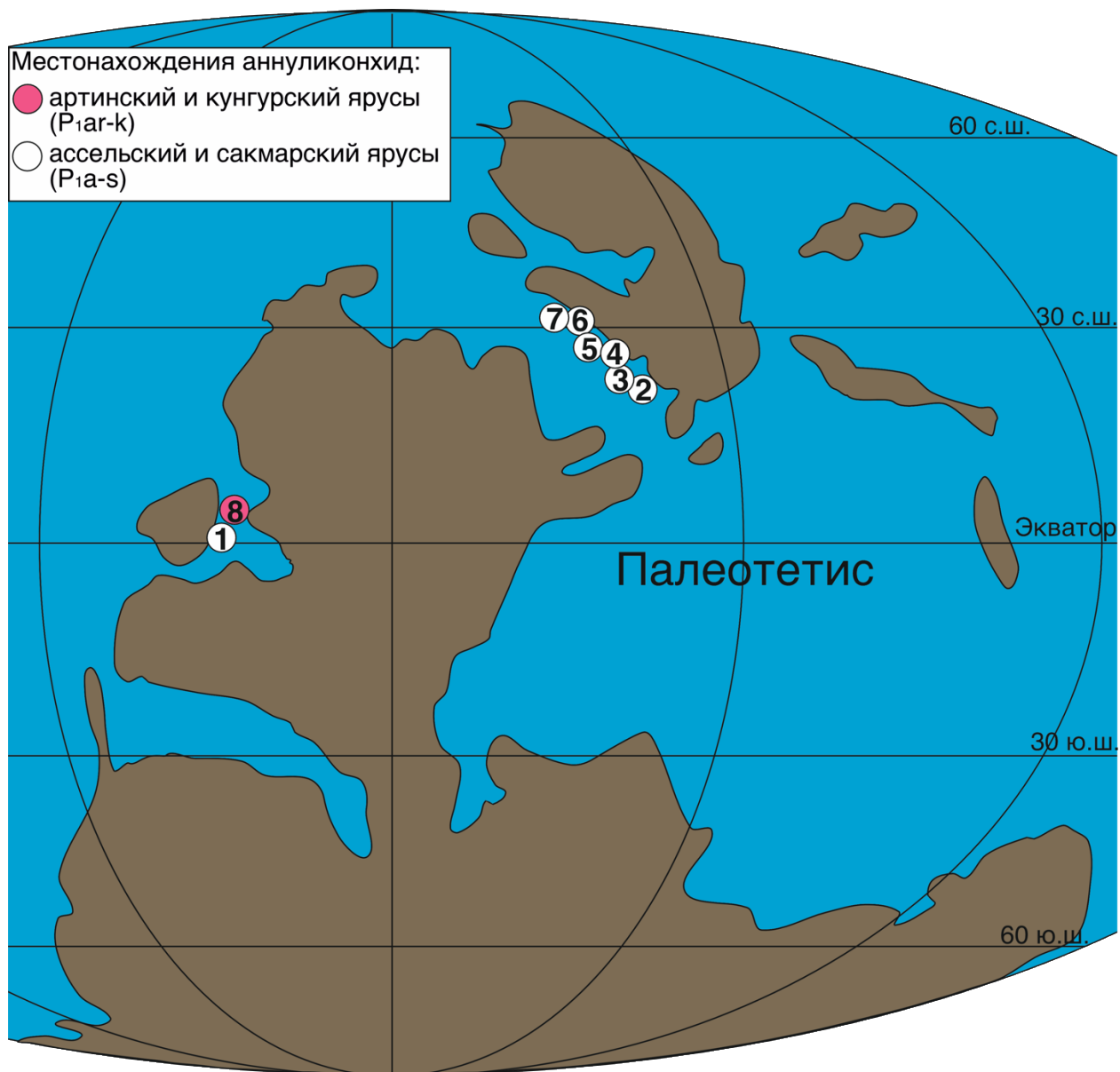


Рис. 4

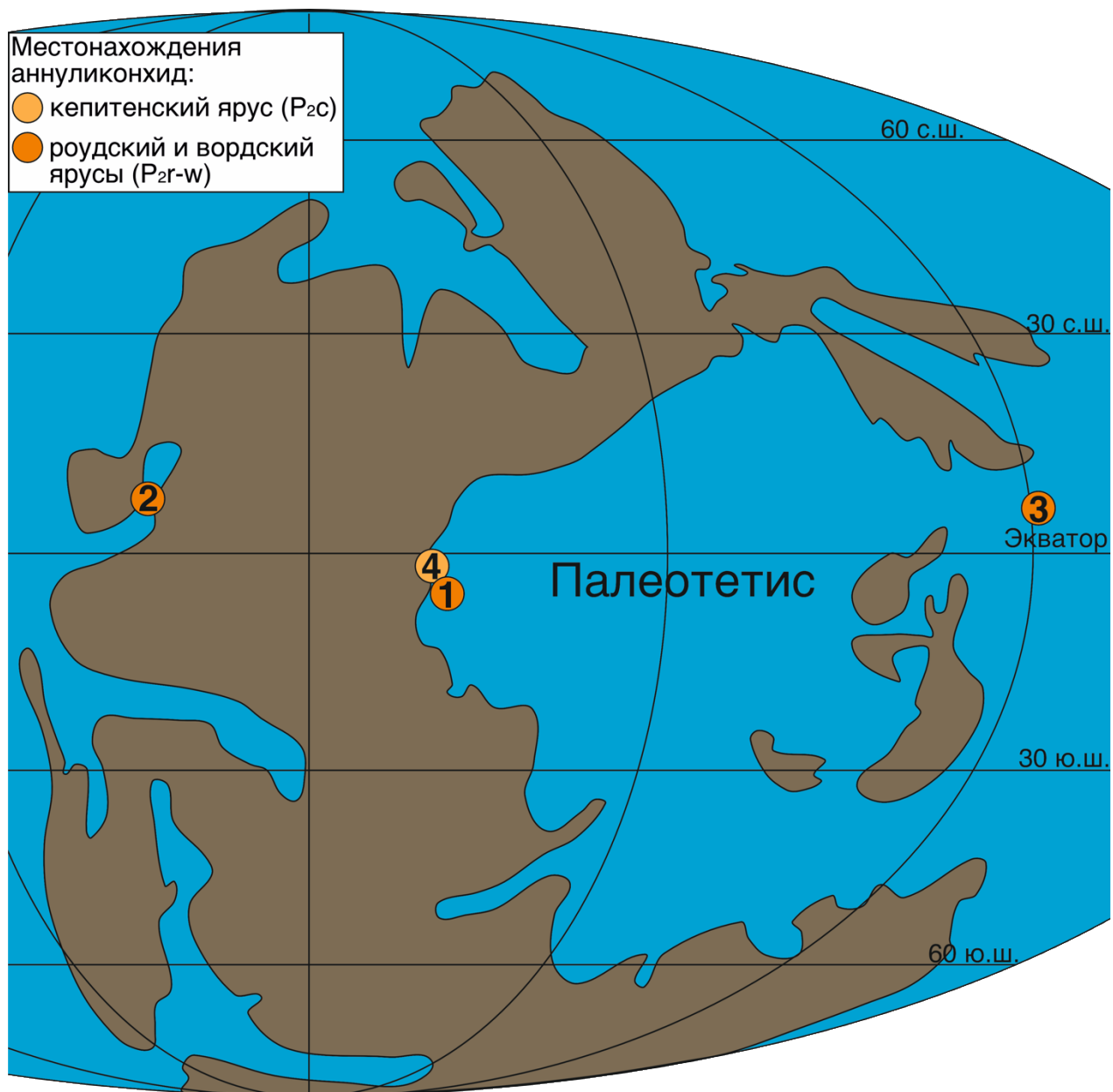


Рис. 5

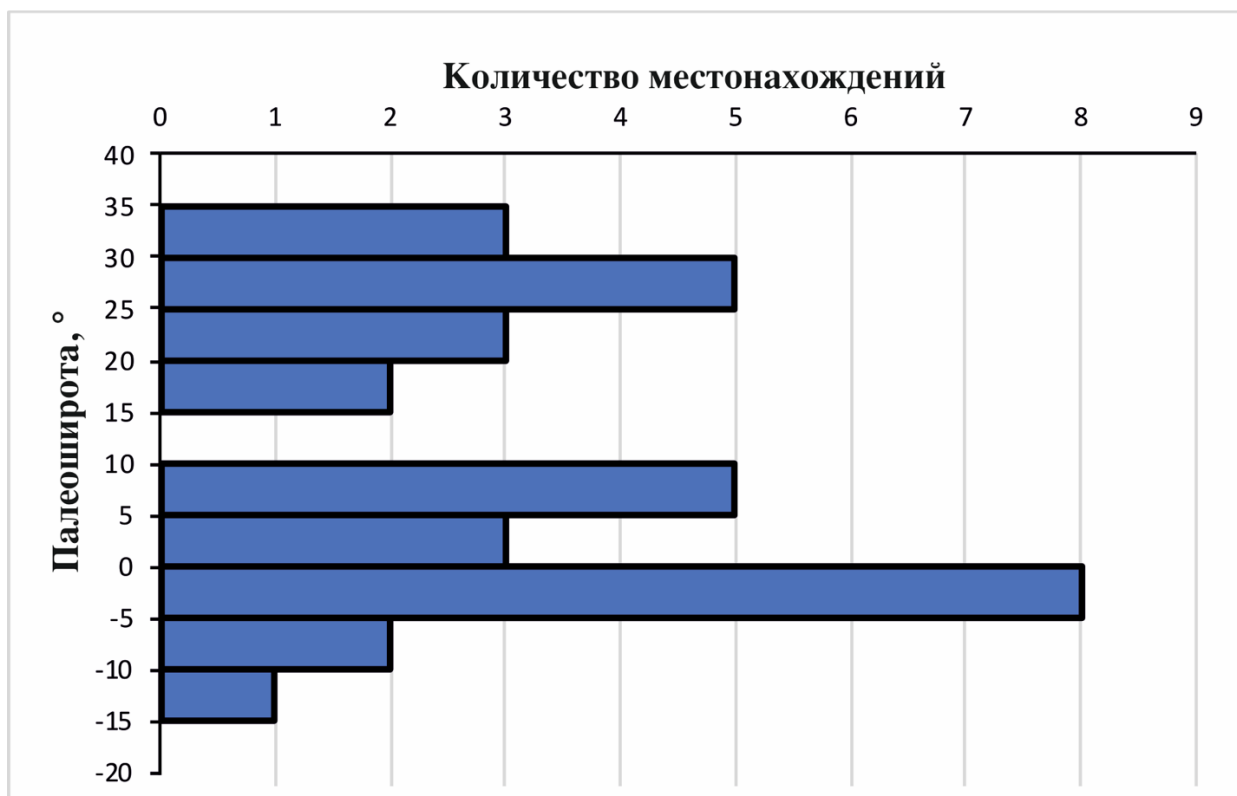


Рис. 6

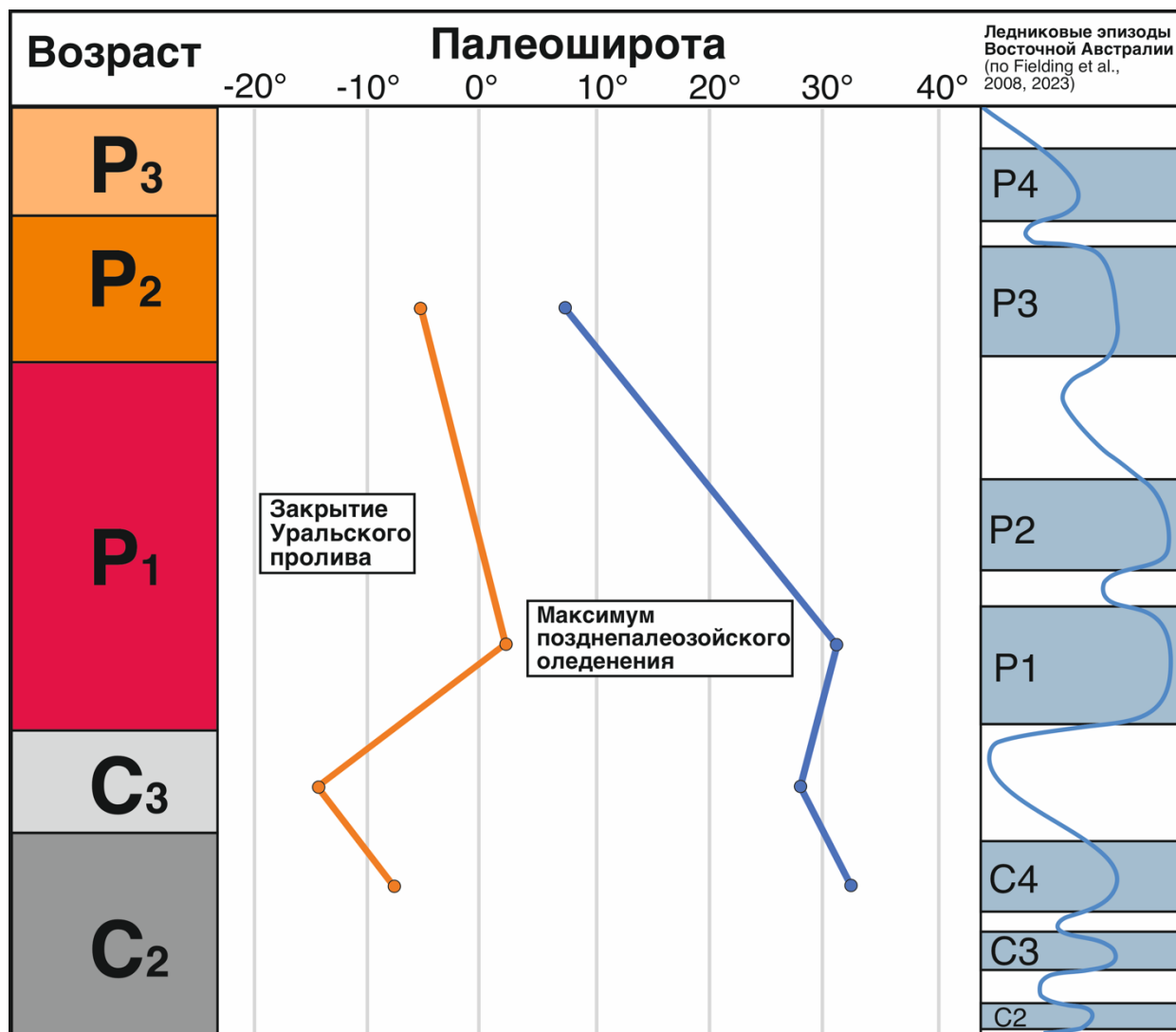


Рис. 7