

УДК 564.1:551.736(571.56+571.65)

## ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ПЕРМСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

© 2011 г. А. С. Бяков

Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт ДВО РАН, Магадан  
e-mail: [abiakov@mail.ru](mailto:abiakov@mail.ru)

Поступила в редакцию 10.11.2010 г.  
Принята к печати 24.12.2010 г.

В развитии пермских двустворчатых моллюсков Северо-Востока Азии могут быть выделены пять крупных этапов: ассельско-среднеартинский, позднеартинско-кунгурский, роудско-вордский, кептенско-ранневучапинский и поздневучапинско-чансинский. Рубежи этапов приурочены к крупным биотическим событиям и в большинстве случаев отмечены резким изменением видового разнообразия двустворок. На протяжении пермского периода происходит постепенное вытеснение двустворчатыми моллюсками брахиопод, чему способствовали неоднократные резкие изменения окружающей среды.

### ВВЕДЕНИЕ

Ранее другими исследователями (Муромцева, Гуськов, 1984; Астафьева, Астафьева-Урбайтис, 1988; Астафьева, 1998) предпринимались попытки рассмотрения этапности развития пермских двустворчатых моллюсков Северо-Востока Азии, но они были основаны на неполных палеонтологических материалах, нередко неверной стратиграфической корреляции разрезов и ошибочной интерпретации геологического возраста. Так, например, М.М. Астафьева (1998) в истории пермских двустворок Бореальной области устанавливает три этапа: ассельско-артинский, кунгуро-уфимский и казанский. Если с выделением первого этапа в целом можно согласиться, то обоснование следующих двух выглядит неубедительно. Прежде всего, не ясно, куда же исчезли морские аналоги татарского отдела (тогда выделявшегося еще в ранге яруса), а ведь с этим временем были связаны крайне важные события исторического развития двустворок Северо-Восточной Азии (см. ниже, а также Бяков, 2008).

В ряде работ автор (Бяков, 1995, 2002; Биakov, 2006 и др.) также рассматривал этапность и историю развития двустворчатых моллюсков Северо-Востока Азии. Основные итоги этих исследований и приведены в настоящей статье.

История развития пермских двустворок так же, как и других групп организмов, тесно связана с эволюцией эколого-палеогеографических обстановок в системе бассейнов Северо-Востока Азии (Ганелин, 1973) и различными геологическими событиями, особенно ярко проявившимися, начиная с конца раннепермской эпохи. Реконструкция этой истории в совокупности с анализом динамики видового разнообразия двустворчатых моллюсков на протяжении пермского периода, проведенная

автором, позволяет выделить в их развитии пять больших этапов (рис. 1). Рубежи этапов приурочены к крупным биотическим событиям и в большинстве случаев отмечены резким изменением видового разнообразия двустворок.

### АССЕЛЬСКО-СРЕДНЕАРТИНСКИЙ (МУНУГУДЖАКСКО- РАННЕДЖИГДАЛИНСКИЙ) ЭТАП

Начало этого этапа и, соответственно, граница карбона и перми, фиксируется существенным увеличением таксономического разнообразия двустворчатых моллюсков, среди которых появляются 27 новых видов и 5 новых родов: *Vorkutella*, *Astartila*, *Undulomya*, *Dyasmya* и *Myophossa*; вымирающих родов нет. В дальнейшем в течение первого этапа появляются еще шесть родов двустворок: *Stutchburia*, *Omolonopecten*, *Fasciculiconcha*, *Verchojanogramyssia*, *Undulomya* и *Pleurikodonta*. В то же время, на протяжении этапа вымирает ряд каменноугольных и раннепермских родов: *Pleurophorella*, *Parania*, *Sanguinolites*, *Dyasmya*, *Pteronites*, *Merismopteria*, *Myophossa*, *Omolonopecten*, *Verchojanogramyssia*, *Cosmomya*, *Undulomya*, *Pleurikodonta*, *Astartila*, *Vorkutella*. Общее количество видов в течение этапа колеблется от 43 до 26, уменьшаясь к его концу.

Мунугуджакско-раннеджигдалинский этап характеризуется значительным числом каменноугольных элементов, что специфично и для других групп биоты (Ганелин, 1984). Сообщества двустворок этого времени так же, как и другой фауны, весьма своеобразны и относятся к так называемому верхоянскому типу, характеризующемуся, по В.Г. Ганелину (1973), существенным эндемизмом и сложившемуся еще в среднем карбоне. Двустворча-



тые моллюски имеют подчиненную по сравнению с брахиоподами роль. В то же время следует отметить, что степень эндемизма сообществ двустворок Северо-Восточной Азии была, очевидно, не столь велика, как у брахиопод. Общий облик бивальвиевой биоты имеет много сходства с одновозрастными сообществами Западной (Dickins, 1963) и Восточной (Runnegar, 1969) Австралии, Новой Зеландии (Waterhouse, 1969), и характеризуются преобладанием представителей родов *Schizodus*, *Solemya*, *Oriocrasatella*, *Pyramus*, *Myophossa*, *Cosmomya*, *Wilkingia*, *Palaeocosmomya*, *Vacunella*, *Astartella*, *Cypricardinia*. В то же время, здесь отсутствует такой характернейший гондванский род, как *Eurydesma*. Еще одна примечательная черта сообществ двустворок этого времени – широкое развитие представителей родов, обитавших в мелководных обстановках (шизодусы, астареллы, стреллоптерии, вакунеллы, пирамусы, ориокрассателлы, солемии и некоторые другие).

Первый этап довольно отчетливо может быть подразделен на три подэтапа – ассельский (время *elongatus–mira*), сакмарско-раннеартинский (время *permiana–borealica*) и среднеартинский (время *gigantea*), каждому из которых присущи свои доминанты сообществ двустворок. Начало каждого подэтапа отмечено появлением значительного количества новых родов и видов и обычно сопровождается ростом таксономического разнообразия (см. рис. 1).

Для ассельского подэтапа свойственна отчетливая связь с каменноугольными сообществами (известно 17 средне-позднекаменноугольных видов), которая значительно ослабевает к концу этапа в результате исчезновения многих древних элементов. На протяжении этапа вымирают семь родов двустворок, в том числе – четыре рода, известных еще с карбона (*Pleurophorella*, *Parania*, *Dyasmya*, *Sanguinolites*).

Сакмарско-раннеартинский подэтап характеризуется существенным обновлением сообщества двустворок благодаря появлению новых родов среди авикулопектинид, птеринеид и граммизиид, постепенным исчезновением к концу этапа древних пектиноидных, расцветом пирамусов. В начале подэтапа появляются 16 новых видов и 4 рода – *Omolonopecten*, *Merismopteria*, *Verchojanogramyssia* и *Fasciculiconcha*, чуть позже – *Acanthopecten*. Первые три вымирают к концу подэтапа так же, как и большинство ассельско-раннеартинских видов.

Среднеартинский подэтап отмечен усилением роли гондванских (штучбурии, плеврикодонты) и теплолюбивых (птеронитесы, миалины) форм. К концу этапа вымирает ряд доминантов мунугуджакских сообществ: *Stutchburia ex gr. costata* (Morris), *Myophossa subarbitrata* (Dickins), *Praeundulomya urbajtisiae* Muromzeva.

### ПОЗДНЕАРТИНСКО-КУНГУРСКИЙ (ДЖИГДАЛИНСКИЙ) ЭТАП

Этап соответствует джигдалинскому надгоризонту (без зоны *gigantea*). Начало этапа характеризуется существенной экосистемной перестройкой, начавшейся, по-видимому, еще в конце предыдущего этапа. На смену сообществам верхоянского типа приходит фауна печоро-колымского типа, характерной чертой которой является значительная общность с урало-печорской биотой за счет взаимного обмена фауной (Ганелин, 1973). Наиболее важное событие этого этапа – появление и бурное развитие группы иноцерамоподобных форм, представители которой буквально сразу же становятся пороодообразующими организмами, формируя слои известняков-ракушечников.

До сих пор остаются неясными причины такого резкого увеличения биопродуктивности сообществ колымиид. Ганелин (1997) выдвинул идею о хемотрофном источнике их питания. В то же время можно предполагать симбиотрофность колымиид, например, с зооксантеллами, увеличивающую карбонатобразование, по В.Г. Кузнецову (1983) в 20–30 раз, или с другими микроорганизмами, в частности, водорослями и бактериями. Примеры такой симбиотрофности для перми известны из бассейнов Тетиса для ряда групп брахиопод (*Lyttoniidae* и *Richthofeniidae*) и некоторых фузулинид (Cowen, 1970; Tappan, 1982).

В дальнейшем на протяжении всей пермской истории иноцерамоподобные двустворки играли главенствующую роль в сообществах бентоса. Доминантами второго этапа являются, прежде всего, различные представители иноцерамоподобных двустворок – *Aphanaia*, *Cigarella*, *Costatoaphanaia*, *Praekolymia*, а также *Phestia*, *Parallelodon*, *Solemya*, *Kolymopecten*, *Undopecten*, *Streblopteria*, *Palaeolima*, *Cypricardinia*, *Pyramus*, *Myonia*, *Praeundulomya*, *Astartella*, *Schizodus*.

В течение рассматриваемого этапа впервые в позднем палеозое (и, вероятно, впервые в геологической истории региона) на Северо-Востоке Азии

**Рис. 1.** Динамика видового разнообразия, основные биотические события и этапы развития двустворчатых моллюсков перми Северо-Востока Азии. 1 – Зональные интервалы массовых вымираний; 2 – зональные интервалы значительно увеличения биоразнообразия; 3–5 – динамика видового разнообразия двустворчатых моллюсков: 3 – количество вымерших видов, 4 – количество появившихся видов; 5 – общее количество видов; 6 – события увеличения биоразнообразия и появления инноваций. Продолжительность веков по International Permian Time Scale, 2010. МСШ – Международная стратиграфическая шкала пермской системы, ОСШ – Общая (Восточно-Европейская) стратиграфическая шкала.

формируются глубоководные сообщества, обитавшие в пределах континентального склона и его подножия (Бяков, 2006). Основу этих сообществ образуют нукулиды, а с роудского века (начало оломонского времени) к ним присоединяются иноцерамоподобные двустворки и гастроподы-страпаролусы. Таксономическое разнообразие двустворок в середине кунгура (время *andrianovi*) достигло абсолютного максимума в перми — 72 вида 40 родов. Это биотическое событие прослеживается и по ряду других групп фауны практически повсеместно (Левен и др., 1996; Чувашов, 1997; Леонова, 1999; Shen, Shi, 2002). Интересно, что именно с рассматриваемого времени наблюдается значительный рост родового разнообразия морских двустворчатых моллюсков, прослеженный для всего мира (Дмитриев, Невеская, 2006).

В Верхояно-Охотских бассейнах, по данным А.Г. Клеца (2005), с начала рассматриваемого этапа двустворки начинают преобладать над брахиоподами. В относительно мелководных фациях системы колымо-оломонских бассейнов, по авторским оценкам, доля двустворок и брахиопод становится примерно одинаковой.

Конец второго этапа (время *korkodonica*) ознаменовался крупным событием вымирания, когда исчезло около 78% видов и 50% родов двустворчатых моллюсков. Новых родов двустворок здесь не появилось, известны лишь реликтовые раннепермские формы. Рассматриваемое событие может быть зафиксировано по значительному уменьшению таксономического разнообразия во всех группах фауны в бассейнах различных климатических зон (Zhou et al., 1996; Котляр и др., 2004), а также в континентальных фациях на Восточно-Европейской платформе (Наугольных, 1992).

#### РОУДСКО-ВОРДСКИЙ (ОМОЛОНСКИЙ) ЭТАП

В это время формируется так называемый оломонский тип бентосных сообществ (Ганелин, 1973), характерной чертой которого является доминирование среди двустворок (да и всей биоты) представителей семейства *Kolymiiidae*. Начало этапа знаменует крупный рубеж в развитии биоты и фиксируется значительным ростом таксономического разнообразия двустворок, появляются 32 новых вида и 8 родов. В течение рассматриваемого этапа в относительно мелководных бассейнах Колымо-Оломонского региона колымииды были представлены несколькими родами — *Kolymia*, *Praekolymia*, *Aphanaiia*, *Cigarella*, *Maitaia* и являлись порообразующими организмами, формируя слои известняково-ракушечников. В верхояно-охотских бассейнах в начале этапа интенсивно развивались также представители эндемичного рода *Cyrtokolymia*, а в конце этапа — *Okhotodesma* и *Evenia*, а также более редкие *Taimyrokolymia*. Кроме колымиид, доминантами

оломонских сообществ являются *Phestia*, *Kolymopecten*, *Streblopteria*, а в конце этапа — “*Heteropecten*”, *Myonia* и *Pachymyonia*.

Начиная с оломонского времени, двустворчатые моллюски постепенно вытесняют брахиопод с исторической сцены. Таксономическое разнообразие двустворок в течение этапа было неравномерным — от 43 видов 26 родов в начале этапа (третье в течение перми событие увеличения биоразнообразия), снизившись в его середине (время *plicata*) до 29 видов и вновь увеличившись до 53 видов 29 родов в его конце (четвертое в течение перми событие увеличения биоразнообразия). По сравнению с предыдущим этапом наблюдается определенное упрощение структуры сообществ двустворок (особенно в середине этапа), в которых зачастую доминируют 2–3 вида.

С точки зрения этапности развития пермских двустворок, рассматриваемый этап представляется единым, но состоящим из двух подэтапов, примерно отвечающих роудскому и вордскому ярусам среднего отдела пермской системы международной шкалы.

Доминантами роудского подэтапа были прежде всего колымииды, представленные двумя вновь появившимися родами (*Kolymia* и *Cyrtokolymia*) и продолжавшими существовать *Praekolymia*, *Aphanaiia* и *Cigarella*. Примечательно также появление *Septimyalina*, *Vnigripecten*, *Biarmopecten*, *Cyrtorostra* и *Pachymyonia*, многие из которых явились вселенцами из тетических и западнобореальных бассейнов вследствие крупной раннероудской трансгрессии. В конце этапа вымирают последние афанайи, преколымии и циртоколымии, а также септимииалины, псевдомонотисы, биармопектены и шизодусы.

Первая половина вордского этапа отмечена появлением среди колымиид рода *Maitaia*, одного из доминантов средне-позднепермских сообществ. Характерен расцвет иноцерамоподобных форм, составляющих две трети от общего видового состава комплексов раннего ворда. Роль представителей других таксонов в значительной степени подавлена. Вторая половина вордского подэтапа характеризуется значительным увеличением биоразнообразия двустворок. Здесь появляются три новых рода колымиид — *Okhotodesma*, *Taimyrokolymia* и *Evenia* (последние, вероятно — за счет вселения из западнобореальных бассейнов), значительно увеличивается разнообразие пектинид, вакунеллид, мегадезматид.

#### КЕПТЕНСКО-РАННЕВУЧАПИНСКИЙ (ГИЖИГИНСКО-РАННЕХИВАЧСКИЙ) ЭТАП

Начало этапа отмечено крупным биотическим кризисом, вероятно, отвечающим первой фазе великого пермо-триасового вымирания. На этом рубеже вымерло 85% видов двустворчатых моллюс-

ков, в том числе и доминанты предыдущего этапа – род *Kolumia* s.s., а также ряд других родов колымиид – *Taimyrokolumia*, *Cigarella*, *Evenia* и *Okhotodesma*. Всего здесь вымирают 11 родов (73%) и 45 видов (85%) двустворок, среди которых представители таких древних типично палеозойских таксонов, как *Solemya*, *Parallelodon*, *Oriocrassatella*, *Vacunella*.

Рассматриваемое событие затронуло все группы фауны и проявилось далеко за пределами Северо-Восточной Азии, особенно в Бореальной надобласти (Schafer, Fois-Ericson, 1986; Erwin, 1995; Zhou et al., 1996; Голубев, 1999; Леонова, 1999; Молоствовский и др., 2002). С этим рубежом связаны и крупные абиотические события, как глобальные [смена полярности магнитного поля, негативный экскурс изотопа  $\delta^{13}\text{C}$  (Zakharov et al., 2005; Retallack et al., 2006)], так и проявившиеся в региональном масштабе [изменение характера седиментогенеза (Котляр, 2001; Бяков, 2008)].

Бивальвиевые сообщества этого времени так же, как и другой фауны, имеют дискретный характер распространения. На огромных пространствах Северо-Восточной Азии, за исключением восточной части Омолонского бассейна, двустворки практически отсутствуют в этом интервале разреза. Спорадически встречаются лишь представители иноцерамоподобных (род *Maitaia*), нукулиды и мионии, а в относительно мелководных обстановках Омолонского бассейна – *Merismopteria*, *Streblopteria*, *Pachymyonia* и *Cypricardinia* (в начале этапа) и *Myonia*. Для батиальных сообществ Верхояно-Охотского региона характерны *Phestia* и *Glyptoleda*. В течение всего этапа таксономическое разнообразие двустворок было очень низким, составляя от 14 (время *tenkensis* – минимум для всей перми) до 23 видов.

Следует отметить, что с начала рассматриваемого этапа двустворчатые моллюски начинают заметно преобладать над брахиоподами и в мелководных сообществах, что особенно характерно для верхояно-охотской системы бассейнов, где брахиоподы нередко почти полностью отсутствуют в сообществах бентоса. Вероятно, это было связано с резким сокращением мелководных биотопов в начале кемптенского века.

На время *tenkensis* (начало вучапинского века) приходится очередное крупное вымирание, являющееся, по-видимому, второй фазой великого пермо-триасового вымирания и фиксируемое во многих разрезах мира (Ingavat-Helmcke, Helmcke, 1986; Shi et al., 1999; Котляр и др., 2004; Racki, Wignall, 2005 и др.).

#### ПОЗДНЕВУЧАПИНСКО-ЧАНСИНСКИЙ (ПОЗДНЕХИВАЧСКИЙ) ЭТАП

Этот этап отвечает завершающей стадии развития пермских двустворчатых моллюсков Северо-

Востока Азии. Начало этапа было связано с некоторым обмелением системы бассейнов Северо-Восточной Азии, благодаря чему наметился рост биотического разнообразия практически во всех группах фауны, в том числе и двустворчатых моллюсков. В середине этапа таксономическое разнообразие двустворок приблизилось к предкризисному (вордскому) уровню (36 видов 22 родов). Вполне вероятно, что этому биотическому событию резкого увеличения таксономического разнообразия во всех группах фауны соответствует вятский этап развития фауны на Восточно-Европейской платформе, также характеризующийся существенным ростом таксономического разнообразия биоты (Молоствовский и др., 2002).

Позднехивачские сообщества двустворок характеризуются преобладанием, особенно в песчано-глинистых и глубоководных фациях, представителей рода *Intomodesma*, насчитывающего восемь видов. Многочисленны и *Maitaia*, представленные пятью видами. В относительно глубоководных терригенных фациях часто встречаются также *Phestia* и реже – *Cunavella*, *Australomya*, *Pachymyonia*. Для мелководных обстановок характерны многочисленные пектиноидные формы – *Vnigripecten*, *Streblopteria*, *Guizhoupecten*, *Cyrtorostra*, *Fasciculiconcha*, а также *Nuculopsis*, *Myonia*, *Praeundulomya*, *Wilkingia*, *Conocardium*.

Заключительная фаза пермской истории (время *postevenicum*), отвечающая самому концу позднехивачского века, связана с быстрой элиминацией всех пермских сообществ. В это время существовали лишь отдельные представители двустворчатых моллюсков родов *Intomodesma*, *Cunavella*, *Australomya* и единичные тетические иммигранты *Claraioidea*. Очевидно, рассматриваемое событие отвечает глобальному событию вымирания конца пермского периода, которому посвящено огромное количество публикаций (Erwin, 1994; Hallam, Wignall, 1997 и др.).

В течение поздневучапинско-чансинского этапа двустворки в значительной степени вытесняют брахиопод и в мелководных биоценозах Омолонского бассейна. Интересно отметить, что сходные тенденции были недавно установлены М. Клэфэмом и Д. Боттьером для удаленных от берега шельфовых обстановок в Тетисе (Clapham, Bottjer, 2007), когда в течение лопинского этапа резко возросла роль двустворок в сообществах бентоса (до 65.4% от общей доли видов). Некоторые исследователи (Зезина, 1986) связывают замещение брахиопод двустворчатыми моллюсками в шельфовых биоценозах с появлением и последующим доминированием в мезокайнозойе фитопланктонных организмов, обладавших утолщенными стенками клеток, которыми не могли питаться замковые брахиоподы. По нашему мнению, немаловажную роль сыграло и то, что двустворки оказались более “пластичной” в экологи-

ческом отношении группой, чем брахиоподы. Они первыми освоили глубоководные биотопы и более успешно сумели противостоять неоднократным стрессовым воздействиям, знаменовавшим заключительную часть пермской истории.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, установлено, что в развитии сообществ двустворок Северо-Востока Азии можно выделить пять крупных этапов, границы между которыми фиксируются в большинстве случаев резким изменением таксономического разнообразия и имеют событийный характер. Граница между мунгуджаско-раннедзигдалинским и дзигдалинским этапом не сопровождается резким изменением численности видов двустворок и характеризуется изменением структуры сообществ за счет вселения и быстрого расцвета иноцерамоподобных форм, т.е. также событийна по природе.

На протяжении пермского периода происходит постепенное вытеснение двустворчатыми моллюсками брахиопод, чему способствовали неоднократные резкие изменения окружающей среды. Впервые в геологической истории Северо-Восточной Азии возникают глубоководные сообщества бентоса, в которых двустворки резко доминируют. Начиная с конца средней перми (кептен) двустворки преобладают над брахиоподами и в мелководных сообществах, что является спецификой североазиатских бассейнов по сравнению с тетическими и гондванскими.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты 08-05-00100; 09-05-98518-р\_восток; 11-05-00053 и 11-05-0950.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М.* История развития пермских морских *Valvula* Бореальной области // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 27–34.
- Астафьева М.М., Астафьева-Урбайтис К.А.* Этапность в развитии пермских двустворчатых моллюсков Бореальной области // Пермская система: Вопросы стратиграфии и развития органического мира. Казань: Казан. гос. ун-т, 1988. С. 3–11.
- Бяков А.С.* Основные этапы развития пермских иноцерамоподобных двустворок Северо-Востока Азии и детальная корреляция пермских отложений Бореальной области // Проблемы эволюции пермской морской биоты. Тез. докл. междунар. симпоз. М.: ПИН РАН, 1995. С. 11–13.
- Бяков А.С.* Этапность развития и экосистемные перестройки сообществ пермских двустворок Северо-Востока Азии // Проблемы биохронологии в палеонтологии и геологии. Тез. докл. 48 сес. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2002. С. 12–13.
- Бяков А.С.* Глубоководный бентос древних морей: свидетельства из перми Северо-Востока Азии // Современная палеонтология: классическая и нетрадиционная. Тез. докл. 52 сес. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2006. С. 32–34.
- Бяков А.С.* Пермские двустворчатые моллюски Северо-Востока Азии: зональная стратиграфия, событийная корреляция, палеобиогеография. Автореф. дисс. ... докт. г.-м. наук. СПб.: ВСЕГЕИ, 2008. 42 с.
- Ганелин В.Г.* Биостратиграфия и брахиоподы верхнепалеозойских отложений Колымо-Омолонского массива. Автореф. дис. ... к.г.-м.н. М.: ГИН АН СССР, 1973. 31 с.
- Ганелин В.Г.* Таймыро-Колымская подобласть // Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984. С. 111–142.
- Ганелин В.Г.* Бореальная бентосная биота в структуре Мирового океана // Стратигр. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 3. С. 29–42.
- Голубев В.К.* Биостратиграфия верхней перми Европейской России по наземным позвоночным и проблемы межрегиональных корреляций пермских отложений // Докл. Междунар. симпоз. “Верхнепермские стратотипы Поволжья”. М.: ГЕОС, 1999. С. 228–240.
- Дмитриев В.Ю., Невеская Л.А.* Таксономическая диверсификация нормально-морских двустворчатых моллюсков в фанерозое // Палеонтол. журн. 2006. № 3. С. 22–29.
- Зезина О.Н.* Моллюски и брахиоподы в биологическом фильтре современных и древних морей // Биодифференциация осадочного вещества в морях и океанах. Ростов-на-Дону: Ростовский гос. ун-т, 1986. С. 156–162.
- Клец А.Г.* Верхний палеозой окраинных морей Ангариды. Новосибирск: Гео, 2005. 240 с.
- Котляр Г.В.* Среднетатарское событие // Использование событийно-стратиграфических уровней для межрегиональной корреляции фанерозоя России. СПб.: ВСЕГЕИ, 2000. С. 53–55.
- Котляр Г.В., Коссовая О.Л., Журавлев А.В.* Межрегиональная корреляция основных событийных рубежей пермской системы // Тихоокеанск. геол. 2004. Т. 23. № 4. С. 25–42.
- Кузнецов В.Г.* Некоторые черты эволюции рифообразования в истории Земли // Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах. М.: Наука, 1983. С. 162–173.
- Левен Э.Я., Богословская М.Ф., Ганелин В.Г. и др.* Перестройка морской биоты в середине раннепермской эпохи // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 1. С. 61–70.
- Леонова Т.Б.* Об этапности развития и биогеографии пермских аммоноидей // Стратигр. Геол. корреляция. 1999. Т. 7. № 6. С. 53–65.
- Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних А.В., Миних М.Г.* К реконструкции общей стратиграфической шкалы верхнего отдела пермской системы // Изв. ВУЗов. Геол. и разведка. 2002. № 1. С. 8–20.
- Муромцева В.А., Гуськов В.А.* Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.
- Наугольных С.В.* Экологическая катастрофа в пермском периоде? // Природа. 1992. № 4. С. 64–66.

- Чувашиов Б.И. Кунгурский ярус пермской системы (проблемы выделения и корреляции) // Стратигр. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 3. С. 10–28.
- Biakov A.S. Permian bivalve mollusks of Northeast Asia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3–4. P. 235–242.
- Clapham M.E., Bottjer D.J. Permian marine paleoecology and its implications for large-scale decoupling of brachiopod and bivalve abundance and diversity during the Lopingian (Late Permian) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2007. V. 252. P. 21–36.
- Cowen R. Analogies between the Recent bivalve *Tridacna* and the fossil brachiopods *Lyttoniacea* and *Richthofenacea* // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1970. V. 8. № 4. P. 329–344.
- Dickins J.M. Permian pelecypods and gastropods from Western Australia // Bull. Bur. Miner. Res. Geol. Geophys. Australia. 1963. № 63. 203 p.
- Erwin D.H. The Permo-Triassic extinction // Nature. 1994. V. 367. P. 231–236.
- Erwin D.H. Permian global bio-events // Global events and stratigraphy in the Phanerozoic / Ed. Walliser O.H. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer, 1995. P. 251–264.
- Ingavat-Helmcke R., Helmcke D. Permian fusulinacean faunas of Thailand – event controlled evolution // Global bio-events / Ed. Walliser O.H. Berlin, Heidelberg: Springer, 1986. P. 240–248.
- International Permian Time Scale // Permophiles. 2010. Is. № 55. P. 33.
- Hallam A., Wignall P.B. Mass extinctions and their aftermath. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. 320 p.
- Racki G., Wignall P.B. Late Permian double-phased mass extinction and volcanism: an oceanographic perspective // Understanding Late Devonian and Permian-Triassic biotic and climatic events: Towards an integrated approach / Eds. D.J. Over, J.R. Morrow, P.B. Wignall. Elsevier, 2005. P. 263–297.
- Runnegar B. The Permian faunal succession in eastern Australia // Geol. Soc. Australia Spec. Publ. 1969. № 2. P. 73–98.
- Schafer P., Fois-Ericson E. Triassic Bryozoa and the evolutionary crisis of Paleozoic Stenolaemata // Global bio-events / Ed. Walliser O.H. Berlin, Heidelberg: Springer, 1986. P. 251–255.
- Shen S., Shi G.R. Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asian – western Pacific region // Palaeobiology. 2002. V. 28. № 4. P. 449–463.
- Shi G.R., Shen S., Tong J.N. Two discrete, possibly unconnected, Permian marine mass extinctions // Pangaea and the Paleozoic – Mesozoic transition. Proc. of the Intern. Conf. Beijing: China Univ. of Geosciences Press, 1999. P. 148–150.
- Tappan H. Extinction or survival: Selectivity and causes of Phanerozoic crises // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1982. № 190. P. 265–275.
- Waterhouse J.B. The Permian bivalve genera *Myonia*, *Megadesmus*, *Vacunella* and their allies, and their occurrences in New Zealand // New Zealand Geol. Surv. Palaeontol. Bull. 1969. № 41. 141 p.
- Zakharov Y.D., Biakov A.S., Baud A., Kozur H. Significance of Caucasian sections for working out carbon-isotope standard for Upper Permian and Lower Triassic (Induan) and their correlation with the Permian of North-Eastern Russia // J. China Univ. of Geosci. 2005. V. 16. № 2. P. 141–151.
- Zhou Z., Glenister B.F., Furnish W.M., Spinosa C. Multi-episodic extinction and ecological differentiation of Permian ammonoids // Permophiles. 1996. № 29. P. 52–62.

## Developmental Stages of Permian Bivalves of Northeast Asia

A. S. Biakov

In the development of Permian bivalves of northeastern Asia, the following five large stages have been recognized: Asselian–Middle Artinskian, Late Artinskian–Kungurian, Roadian–Wordian, Capitanian–Early Wuchiapingian, and Late Wuchiapingian–Changhsingian. The boundaries between stages correspond to great biotic events and frequently display a sharp change in species diversity of bivalves. During the Permian, brachiopods were gradually replaced by bivalves; this was promoted by repeated sharp changes in the environment.

*Keywords:* Bivalvia, Permian, northeastern Asia.