

На правах рукописи



СИЛАНТЪЕВ Владимир Владимирович

**ПЕРМСКИЕ НЕМОРСКИЕ ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ
ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ:
СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ, ЗОНАЛЬНАЯ СТРАТИГРАФИЯ**

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

Казань – 2016

Работа выполнена в Федеральном государственном автономном учреждении высшего образования «Казанский (Приволжский) федеральный университет» (КФУ) Министерства образования и науки Российской Федерации.

Научный консультант: **Алексеев Александр Сергеевич**, д.г.-м.н., профессор, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Официальные оппоненты: **Гутак Ярослав Михайлович**, д.г.-м.н., профессор, Сибирский государственный индустриальный университет, Институт горного дела и геосистем, директор

Захаров Юрий Дмитриевич, д.г.-м.н., Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Дальневосточный геологический институт Дальневосточного отделения РАН, главный научный сотрудник

Мизенс Гунар Андреевич, д.г.-м.н., Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого Уральского отделения РАН, старший научный сотрудник

Ведущая организация: ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского» (ФГУП «ВСЕГЕИ»)

Защита состоится 27 апреля 2017 г. в 14-30 на заседании Диссертационного совета Д 212.081.09 при Казанском федеральном университете по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 4/5, Институт геологии и нефтегазовых технологий КФУ, ауд. 211.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского КФУ (г. Казань, Кремлевская, д. 35). Сведения о защите, электронные версии диссертации и автореферата доступны на официальных сайтах ВАК при Министерстве образования и науки РФ (www.vak.ed.gov.ru) и КФУ (<http://kpfu.ru/>).

Автореферат разослан 25 января 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Галеев Ахмет Асхатович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Восточно-Европейская платформа (ВЕП) – стратотипический регион пермской системы, единственной из двенадцати геологических систем фанерозоя, установленной на территории России. Значительная часть перми представлена здесь континентальными отложениями. Международная стратиграфическая шкала (МСШ) пермской системы основана на стратотипах глобальных ярусных границ, принятых в морских разрезах и определяемых первым появлением конодонтов, а также дополнительными палеомагнитными, изотопными, радиометрическими маркерами. Континентальная пермь распространена на шире морской и включает крупные месторождения каменной соли, угля, нетрадиционных углеводородов. Прямое использование МСШ для ее расчленения и корреляции затруднено, и возраст многих месторождений до сих пор остается дискуссионным. Поэтому разработка для континентальной перми стратиграфической основы, сопоставимой по детальности с МСШ, является актуальной задачей. Стратиграфическая шкала континентальной перми может быть разработана путем интеграции зональных шкал по разным группам ископаемых, в том числе по неморским двустворчатым моллюскам (НДМ). От обоснованности этих шкал зависит корректность биостратонов и эффективность использования физико-химических маркеров.

Степень разработанности темы исследования. Разрезы ВЕП, благодаря своей высокой изученности, являются подходящей основой для разработки стратиграфической шкалы континентальной перми, несмотря на дискуссии о полноте охватываемого временного интервала. В пределах ВЕП остатки НДМ широко встречаются в уфимском, казанском, уржумском, северодвинском и вятском ярусах. Часто они присутствуют вместе с остракодами, рыбами и тетраподами, т. е. с группами, по которым И.И. Молостовской, Д.А. Кухтиновым, М.Г. и А.В. Минихами, В.К. Голубевым в последние годы разработаны зональные шкалы. Несмотря на хорошую изученность, для перми ВЕП было предложено лишь несколько региональных (В.П. Амалицкий, А.К. Гусев, Г.П. Канев) и местных (В.В. Силантьев) зональных шкал по НДМ. Чаще авторы ограничивались выделением комплексов видов, характерных для тех или иных стратонов.

Причина недостаточного использования НДМ в стратиграфии континентальной перми заключается в том, что к концу XX столетия сформировались три научные школы исследователей НДМ позднего палеозоя: *западноевропейская* (А.Е. Trueman, R.M.C. Eagar и др.), *восточноевропейская* (А.К. Гусев, Г.В. Кулева и др.) и *сибирская* (Л.А. Рагозин, О.А. Бетехтина и др.). Различия в методических подходах этих научных школ привели к несопоставимости их результатов по систематике группы. В итоге за НДМ закрепилось представление либо как о плохо идентифицируемой, либо как об эндемичной фауне, и интерес к ней снизился.

Одним из путей преодоления проблем является использование при изучении НДМ всех доступных систематических признаков и методических подходов.

Цель работы: ревизия систематики НДМ, уточнение стратиграфических интервалов и палеогеографических ареалов распространения таксонов, разработка зональной шкалы пермских отложений ВЕП и их межрегиональная корреляция.

Для достижения цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Провести комплексное биостратиграфическое изучение разрезов.
2. Обосновать систематические признаки и провести ревизию НДМ.
3. Изучить морфологию замков раковин у таксонов разного возраста, их морфологические и экологические особенности и на этой основе обосновать филогенетические связи НДМ.
4. Проанализировать последовательность появления НДМ в разрезах ВЕП, установить их стратиграфическое и палеогеографическое распространение; разработать зональную шкалу.
5. Провести анализ таксономического разнообразия фауны НДМ, оценить структуру их сообществ с точки зрения палеобиогеографии, выявить основные события миграции НДМ, рассмотреть этапность развития фауны на территории ВЕП.
6. Установить возможность использования полученных данных для межрегиональной корреляции континентальных отложений перми по НДМ.

Научная новизна:

1. Предложена новая комплексная методика использования внешних, внутренних и микроструктурных признаков раковин в систематике пермских НДМ.
2. Проведена ревизия систематического состава пермских НДМ ВЕП, уточнены диагнозы и объемы таксонов в ранге от вида до надсемейства. Установлены новые таксоны (1 подотряд, 1 семейство, 1 подсемейство, 1 род и 4 вида), их диагнозы опубликованы в открытой печати.
3. Детально изучена морфология замочного аппарата *Palaeomutela* s.l. и ее изменение у таксонов разного возраста, обоснована новая схема филогении рода.
4. Предложена новая зональная шкала континентальной перми ВЕП, включающая две параллельные последовательности, базирующиеся на распространении двух ветвей рода *Palaeomutela* s.l. От имеющихся зональных шкал по НДМ предложенная шкала отличается более высокой детальностью, учетом филогении зональных видов, наличием стратотипов зон.
5. Выделено 7 биостратиграфических подразделений в ранге слоев с фауной.
6. Установлены события миграции НДМ, выделены этапы и стадии развития фауны, рубежи между которыми фиксируются изменениями абиотических факторов, оказывающими влияние на биотические процессы.
7. Проведена корреляция континентальной перми ВЕП с разрезами Ангарской, Гондванской, Катазиатской палеозоогеографических областей. Выделены три наиболее значимые для корреляции группы НДМ, различающиеся своим корреляционным потенциалом.

Теоретическая значимость работы. Предложенная методика комплексного учета внешних, внутренних и микроструктурных признаков раковин может быть применена для ревизии позднепалеозойских НДМ других регионов. Результаты изучения морфологии замка *Palaeomutela* s.l., позволившие обосновать филогению таксонов, показывают целесообразность подобных исследований псевдотаксондонных семейств Senderzoniellidae и Prilukiellidae, распространенных в Ангариде. Показана возможность использования событий обмена фаунами НДМ для палеогеографических реконструкций и межрегиональной корреляции.

Практическая значимость работы. Ревизованные диагнозы надсемейств, семейств, подсемейств, родов и подродов пермских НДМ ВЕП переданы в редакцию новой версии справочника “Treatise on Invertebrate Paleontology: Bivalvia” – Treatise Online. Разработанная зональная представлена в комиссию МСК России по пермской системе и может быть использована при совершенствовании региональных и местных стратиграфических схем. Определения коллекций и биостратиграфические заключения нашли применение при крупномасштабном государственном геологическом картировании. Ряд выводов диссертации использован при чтении курсов «Палеонтология», «Зональная стратиграфия» в Казанском федеральном университете. Результаты работы послужили основанием для внесения ряда разрезов пермской системы ВЕП (Монастырский овраг, Елабуга, Сентяк и др.) в Резерв особо охраняемых природных территорий Республики Татарстан (Постановление Кабинета Министров Республики Татарстан № 730 от 17.07.2000).

Методы исследования. Внешние признаки раковин зафиксированы у более чем 2500 экземпляров НДМ с помощью цифровой фотографии. Морфология замочного края раковин (более 1000 экз.) изучалась по крупномасштабным фотографиям (включая СЭМ-микроскопию и томографию) и изготовленным на их основе прорисовкам замков, подчеркивающим форму и расположение зубных пластин. Замки сомкнутых раковин изучались в Лаборатории рентгеновской компьютерной томографии КФУ на томографе Phoenix V|tome|X S 240. Минералогический состав раковинного вещества определялся в Лаборатории фазового анализа кафедры минералогии и петрографии КФУ на дифрактометрах XRD-7000S и D2 PHASER. Изучение микроструктур (более 300 экз.) проводилось в Междисциплинарном центре аналитической микроскопии КФУ и в Кабинете приборной аналитики Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН на сканирующих микроскопах Carl Zeiss EVO GM и EVO 50. Полученные изображения сравнивались с эталонными микроструктурами двустворчатых моллюсков.

В работе использованы стандартные обозначения морфологических элементов раковин НДМ. Статистическая обработка биометрических параметров проводилась с использованием Microsoft Office Excel. Рассчитывались средние значения (M) и стандартные отклонения (σ). Сравнительный анализ проводился

с использованием критерия Стьюдента для выборок с нормальным распределением. Различия считались значимыми при значении $p < 0,05$ [Уразаева и др., 2015].

Положения, выносимые на защиту:

Положение 1. Ревизия систематики и таксономического разнообразия пермских НДМ ВЕП, базирующаяся на использовании внешних, внутренних и микроструктурных признаков раковин, существенно уточнила их состав, который насчитывает 150 видов, принадлежащих 12 родам и 6 семействам. Установлены новые таксоны: подотряд Anthracosiidina (совместно с Дж. Картером), семейство Anadontellidae, подсемейство Concinellinae, род *Redikorella*, 4 вида. На основе полученных данных предложена новая система НДМ позднего палеозоя.

Положение 2. В филогенетическом развитии рода *Palaeomutela* s.l., обоснованном детальным анализом изменений замочного аппарата раковин разновозрастных таксонов, учитывающим их микроструктурные и экологические особенности, выделены две параллельно развивавшиеся эволюционные линии, отвечающие под родам: группа *P. (Palaeomutela) umbonata* (толстостенная раковина, развитый замок) и группа *P. (Palaeonodonta) castor* (тонкостенная раковина, редуцированный замок).

Положение 3. Новая зональная шкала пермских континентальных отложений ВЕП по НДМ, разработанная на основе филогенетической схемы развития рода *Palaeomutela*, уточнения таксономического объема и стратиграфического распространения его видов, включает две параллельные зональные последовательности, базирующиеся на эволюционных трендах двух филогенетических ветвей рода. Зональная последовательность группы *P. (Palaeomutela) umbonata* включает 11 филозон; зональная последовательность группы *P. (Palaeonodonta) castor* включает 8 филозон. В пермских отложениях ВЕП выделено 7 слоев с фауной НДМ, которые представляют собой реперные и корреляционные уровни.

Положение 4. В эволюции сообществ пермских НДМ ВЕП распознаются два этапа: уфимско-раннесеверодвинский и позднесеверодвинско-вятский. Рубеж между ними характеризуется резким увеличением разнообразия фауны, появлением новых эндемичных родов, инвазией родов-мигрантов из Ангарской палеозоогеографической области и, как следствие, изменением соотношения различных экологических групп НДМ. Этапы подразделяются на стадии, биоразнообразие которых напрямую зависело от эволюции автохтонного космополитного рода *Palaeomutela* s.l., появления автохтонных родов-эндемиков, миграций и обмена фаунами НДМ между областями.

Положение 5. События миграции и обмена фаунами НДМ прослеживаются за пределами ВЕП и могут использоваться для корреляции отложений Евразийской, Ангарской, Катазиатской и Гондванской палеозоогеографических областей. Наиболее значимыми для корреляции являются представители семейства *Palaeomutelidae*, позволяющие сопоставлять разрезы всех четырех областей,

а также представители родов *Anadontella*, *Prilukiella* и *Concinella*, позволяющие сопоставлять разрезы Еврамерии, Ангариды и Гондваны.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов подтверждается большим объемом фактического материала и апробацией полученных данных производственными и научными геологическими организациями, в докладах на научных конференциях и публикациях.

Фактический материал. Изучение пермских отложений ВЕП, сопровождающееся описанием разрезов, послойными сборами НДМ и сопутствующих окаменелостей, проводилось с 1989 г. по 2015 г. Изучены разрезы Западного Прикамья, Среднего Приуралья, Нижнего Прикамья, Среднего Поволжья, бассейнов рр. Вятки и Белой. Всего обработано свыше 3600 проб горных пород с НДМ из более чем 150 разрезов, в том числе из керна 40 опорных скважин. Одновременно проводилось изучение коллекций пермских НДМ, поступавших автору в результате геолого-съёмочных и тематических работ ОАО «Волгагеология», ГУП «Геокарта», ПАО «Татнефть», ЗАО «Миреко», ФГУП «ЦНИИгеолнеруд», Палеонтологического института Российской Академии наук и других организаций.

В целом обработанная коллекция пермских НДМ насчитывает более 20 тыс. экземпляров из 900 местонахождений (обнажений и скважин) ВЕП, из них более 15 тыс. экземпляров из 350 местонахождений хранятся в Геологическом музее Казанского федерального университета (ГМ КФУ) под № 36.

В период с 1992 г. по 2015 г. были изучены коллекции пермских НДМ ВЕП и Приуралья Э.И. Эйхвальда и В.П. Амалицкого (Санкт-Петербургский университет), А.В. Нечаева и А.К. Гусева (КФУ), Е.М. Люткевича, О.В. Лобановой, В.В. Погоревича (ЦНИГР музей), М.А. Плотникова и Г.П. Канева (Институт Геологии Коми НЦ, г. Сыктывкар).

В качестве сравнительного материала изучены палеозойские НДМ Еврамерии, Ангариды и Гондваны из коллекций Б.И. Чернышева (Донбасс), И.И. Горского (Урал), Д.М. Федотова (Кузбасс), Е.М. Люткевича (Таймыр) и В.В. Погоревича (Печорский бассейн) (ЦНИГР музей), Г.П. Канева (Печорский бассейн) (ИГ КНЦ, г. Сыктывкар), Л.Л. Халфина и О.А. Бетехтиной (Кузбасс и Тунгусский бассейн) (Сибирское отделение РАН, г. Новосибирск), П.А. Токаревой и Ю.С. Папина (Кузбасс) (ТГФ, г. Новокузнецк), В.П. Амалицкого, Л.Р. Кокса и Дж. Бонда (Южная Африка, Музей естественной истории, Лондон), Р.М. Эгера (Европа, Северная Америка, университет Манчестера) и др. Изучены коллекции пермских НДМ, переданные С.Б. Шишловым (Таймыр), И.В. Будниковым, Ю.С. Надлером, Л.Г. Перегоедовым (Сибирская платформа и Кузбасс), Л.А. Изосовым (Приморье), В.Р. Лозовским и Э. Йохельсоном (Северный Китай), С. Чандрой (Индия).

В работе использованы результаты палеомагнитных и геохимических и литологических исследований, полученные Ю.П. Балабановым, Б.В. Буровым, И.Я. Жарковым, Э.А. Королевым, В.П. Морозовым, Ф.А. Муравьевым, Д.К. Нургалеевым, Р.Х. Сунгатуллиным, Р.Р. Хасановым (КФУ). Анализы по изотопии

горных пород и раковин НДМ выполнены Н.Г. Нургалиевой (КФУ), О.С. Ветошкиной (ИГ КНЦ), М.П. Арефьевым и Б.Г. Покровским (ГИН РАН).

Апробация работы. Основные положения работы докладывались на региональных, общероссийских и международных совещаниях, симпозиумах и конгрессах, в числе которых XIII и XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian (Krakow, 1995; Kazan, 2015), международные симпозиумы и конференции «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии» (Москва, 1995, 2002, 2010), «Верхнепермские стратотипы Поволжья» (Казань, 1998), «Эволюция жизни на Земле» (Томск, 2001, 2005, 2010), «Татарский ярус Европейской России...» (Москва, 2002), всероссийские конференции «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы» (Казань, 2004), «Верхний палеозой России» (Казань, 2007, 2009; Санкт-Петербург, 2012), «Современная российская палеонтология: классические и новейшие методы» (Москва, 2004, 2011); сессии Палеонтологического общества при РАН (Санкт-Петербург, 2005–2014), годовые собрания секции палеонтологии МОИП (ПАЛЕОСТРАТ, 2009–2016) и др. Разделы диссертации докладывались на ежегодных научных конференциях Казанского университета (1998–2015).

Многие материалы были получены благодаря исследованиям, проводившимся при участии или под руководством автора по проектам РФФИ (13-05-00592, 13-05-00642, 14-04-01128, 15-55-10007, 16-04-01062), по программам Министерства образования и науки Российской Федерации и Министерства экологии и природных ресурсов Республики Татарстан.

Личный вклад автора. Автором лично проведены сборы и ревизия коллекций НДМ, описание таксонов, выводы по их систематике и филогении. Расчленение и сопоставление разрезов, положенных в основу зональной шкалы, отражают точку зрения автора.

Публикации. По теме диссертации опубликовано более 115 научных работ, в том числе статей в журналах перечня ВАК и изданиях, входящих в международные базы данных и системы цитирования, – 24, монографий – 5, прочих – 88.

Благодарности. Искреннюю благодарность автор выражает коллегам, помощь которых позволила освоить методы микроструктурных, томографических и изотопных исследований: О.С. Ветошкиной, А.А. Галееву, Е.А. Жегалло, А.В. Лопатину, Н.Г. Нургалиевой, С.В. Попову, Дж.Г. Картеру. Помощь и поддержку исследованиям автора оказывали руководители Казанского университета Д.К. Нургалиев, А.С. Борисов, М.Х. Салахов, Б.Н. Соломонов, которым автор крайне признателен. Автор благодарит всех соавторов по совместным исследованиям пермских отложений: М.П. Арефьева, Ю.П. Балабанова, И.В. Будникова, В.В. Буланова, А.С. Бякова, В.К. Голубева, В.С. Губареву, Э.А. Королева, О.Л. Коссовую, Г.В. Котляр, С.В. Куркову, В.П. Морозова, Ф.А. Муравьева, Л.Г. Перегоедова, А.Г. Сенникова, Р.Х. Сунгатуллина, Т.В. Харитоновна, Р.Р. Хасанова, а также всех своих коллег, передавших для изучения коллекции НДМ. Ис-

кренную признательность автор выражает В.В. Аркадьеву, А.Р. Соколову, И.А. Стародубцевой за помощь в изучении музейных коллекций. Автор благодарен за помощь коллегам по кафедре: А.Г. Ахтамяновой, Р.Р. Галеевой, С.О. Зориной, Л.И. Линкиной, Г.М. Сунгатуллиной, М.Н. Уразаевой.

Особую благодарность автор выражает своему научному консультанту А.С. Алексееву, чья постоянная помощь позволила этой работе состояться.

Структура, объем и содержание работы. Диссертация объемом 489 страниц состоит из введения, 7 глав и заключения; включает 47 рисунков, 8 таблиц, 77 фототаблиц и список литературы из 462 наименований.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во Введении рассматривается выбор темы диссертации и ее актуальность, цель и задачи работы, степень научной разработанности проблемы. Излагается методологическая и фактическая основа работы, аргументируется ее научная новизна, формулируются основные положения, выносимые на защиту. Обосновывается теоретическая и практическая значимость исследования, даются сведения об апробации его результатов и о структуре работы.

Глава 1. История изучения пермских неморских двустворчатых моллюсков европейской части России и Сибири

Наибольшее значение в изучении пермских НДМ ВЕП и Приуралья имеют работы В.П. Амалицкого, А.В. Нечаева (конец XIX в.), М.А. Плотникова, В.В. Погоревича, А.К. Гусева (вторая половина XX в.), основанные на традиционных систематических признаках (лигамент и замок раковин). Диссертация во многом базируется на переосмыслении коллекционного материала и данных предшественников, чем обусловлена преемственность полученных результатов [Силантьев, 2014, 2015, 2016].

В перми ВЕП часто встречаются представители ангарской (сибирской) фауны НДМ, что обуславливает необходимость сравнения европейской и сибирской фаун. Подробные обзоры литературных сведений о НДМ Сибири содержатся в трудах Д.М. Федотова, Дж. Вейра (J. Weir), Л.Л. Халфина, Л.А. Рагозина, О.А. Бетехтиной, И.В. Лебедева, Ю.С. Папина. Работы по сибирским НДМ основаны главным образом на внешних признаках раковин. Это связывалось изучавшими их исследователями с плохой сохранностью раковин в угленосных фациях.

В начале 1970-х гг. были предложены два новых методических подхода к изучению сибирских НДМ. Новая классификационная система О.А. Бетехтиной базировалась на таких признаках, как форма начальной раковины, тип сочленения верхнего и заднего краев, степень неравномерности роста раковины. Работы О.А. Бетехтиной уточнили морфологические особенности фауны, подробно охарактеризовали ее местные региональные стратоны. В это же время Ю.С. Папин предложил «...“геометризацию” диагностических признаков и новую биометрическую схему описания раковин». Его заслугой является пионерское применение математических и компьютерных методов обработки внешних параметров НДМ.

Оба этих подхода базировались преимущественно на внешних признаках раковин. Результирующие их системы НДМ существенно отличались как друг от друга, так и от системы, принятой исследователями НДМ европейской части России.

В заключении главы сделан вывод, что до работ автора диссертации уже были получены общие представления о таксономическом составе НДМ ВЕП и их стратиграфической приуроченности. Между тем применяемые методы и подходы к изучению НДМ во многом зависели от степени сохранности материала, что напрямую влияло на результаты изучения систематики. Таким образом, систематика НДМ нуждалась в ревизии на основе современных представлений.

Глава 2. Методы исследования и систематические признаки

В главе обосновано систематическое значение признаков НДМ и методика их использования. Показаны возможности оптической и электронной микроскопии, рентгеновской томографии для изучения замка, микроструктуры и микро скульптуры раковин. Рассмотрено использование биометрических методов для определения таксономического состава НДМ.

В работе предложена комплексная методика использования внешних, внутренних и микроструктурных признаков раковин [Силантьев, Перегоедов, 2005]. Так, при хорошей сохранности НДМ систематика строится на традиционных признаках: замок, лигамент, микроструктура раковины. В случае, когда внутреннее строение и микроструктура не доступны для наблюдения, внешние признаки дополняются морфологией начальной раковины, характером сочленения линий роста с верхним краем, анализом аллометрии роста раковин и др.

Замочный аппарат и лигамент раковины являются главными систематическими признаками для разграничения семейств и родов пермских НДМ, относящихся к инфраклассу *Heteroconchia* в составе надсемейств *Palaeomuteloidea*, *Opokielloidea* и *Prilukielloidea*. В систематике надсемейства *Prokopievskioidea* (инфракласс *Pteriomorpha*), характеризующегося беззубым замком, первостепенное значение имеют детали строения лигамента раковин. Использование строения замка раковин в систематике сопровождалось учетом его изменчивости.

Микроструктура и микро скульптура раковин. В перми Северного Приуралья выявлены многочисленные местонахождения первично арагонитовых раковин семейств *Prokopievskiidae*, *Anadontellidae*, *Palaeomutelidae*, *Prilukiellidae* и *Senderzoniellidae*. Результаты их изучения уточнили микроструктуру раковин и обосновали эффективность использования этого признака на уровне родов и семейств [Silantiev, 1998; Силантьев, Картер, 2011; Silantiev, Carter, 2015].

Надсемейства характеризуются преобладанием определенной микроструктуры, например, *Prokopievskioidea* – перламутровой, *Palaeomuteloidea* – перекрещенно-пластинчатой, *Opokielloidea* – гомогенной, *Prilukielloidea* – сферолитовой.

Раковины родов одного семейства имеют одинаковый или близкий набор структур внутреннего, среднего и внешнего слоев раковин. Микроструктурные отличия родов одного семейства заключаются в деталях структуры отдельных слоев.

В пределах рода микроструктура раковин постоянна, но толщина отдельных слоев может влиять на степень развития замка. Например, *Palaeomutela* (*Palaeomutela*) обладает толстостенной раковиной с развитым замком, а *P.* (*Palaeodontia*) – тонкостенной раковиной с редуцированным замком; при этом структуры слоев раковин у этих подродов одинаковы [Silantiev, Carter, 2015].

Микроскульптура раковин может использоваться в качестве признака на уровне подсемейства. Например, в семействе Prokopievskiidae три подсемейства (*Prokopievskiinae*, *Kinerkaellinae*, *Concinellinae*) обладают тонкой радиальной микроскульптурой, четвертое подсемейство (*Abiellinae*) лишено этого признака.

Внешние признаки раковин условно разделены на традиционные и дополнительные. Традиционные признаки, такие как форма, размеры раковины, положение макушки, скульптура и т. п. широко известны. Дополнительные признаки включают тип начальной раковины, характер сочленения линий роста с верхним краем, неравномерность роста раковин. Статистический анализ внешних признаков использовался для разграничения видов [Silantiev, 1994; Силантьев, 1995а, б и др.] и определения равномерности роста раковины [Уразаева и др., 2015].

В работе принят следующий ранг систематических признаков: признаками надсемейства являются строение замочного края и лигамента, основной тип микроструктуры; семейства – строение аддукторов, микроструктурные и микроскульптурные признаки; рода – детали строения лигамента, замка, детали структур отдельных слоев раковины; вида – внешние признаки раковин.

Глава 3. Систематика пермских неморских двустворчатых моллюсков Восточно-Европейской платформы

В главе приведен обзор изучения систематики класса *Bivalvia* в целом, а также положение в ней НДМ позднего палеозоя. Дается анализ изменения взглядов на систематику позднепалеозойских НДМ исследователями западноевропейской, восточноевропейской и сибирской научных школ.

К концу XX – началу XXI столетия сформировались три основные системы НДМ позднего палеозоя: система западноевропейской школы (А.Е. Trueman, J. Weir), система восточноевропейской школы (А.К. Гусев) и система сибирской школы (О.А. Бетехтина). Многочисленные работы О.А. Бетехтиной способствовали тому, что большинство установленных ею таксонов и систематических построений вошли в общие системы класса *Bivalvia*, предложенные О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатовым, Л.А. Невесской и ее соавторами.

Различия в методических подходах привели к несопоставимости систематических и таксономических результатов представителей разных научных школ при изучении одних и тех же фаунистических комплексов.

Публикации автора, вышедшие с 1994 г. по 2016 г., пытаются объединить различные методические подходы. Они основаны на популяционной концепции Дж. Дэвиса и А. Трумэна, принимают в качестве главных систематических признаков лигамент, замок и микроструктуру раковин [Силантьев, 2014 и др.], ис-

пользуют графическую визуализацию изменчивости популяций [Силантьев, 1995 и др.]. Изучение НДМ, у которых не сохранилось вещество и внутреннее строение раковин, проводится с использованием системы классификационных признаков О.А. Бетехтиной [Silantiev et al., 2015].

Результаты ревизии пермских НДМ включают обновленные диагнозы 1 подотряда, 5 надсемейств, 8 семейств, 11 родов, 2 подродов, их синонимику; для родов и подродов приведен видовой состав. Ниже кратко охарактеризовано основные особенности важнейших таксонов.

1. Надсемейство *Prokorievskioidea*. Лигамент опистодетный или слегка амфидетный, дупливинкулярный; микроструктура призматическая или гомогенная (внешний слой раковины), перламутровая (средний слой), перламутровая и неправильная перекрещенно-пластинчатая (внутренний слой).

2. Семейство *Naiaditidae*. Микроструктура призматическая (внешний слой раковины), перламутровая (средний и внутренний слой); микроскульптура концентрическая; наличие дупливинкулярного лигаamenta позволило включить в состав семейства роды *Sakmariella* и *Verneuiliunio* [Уразаева и др., 2015; Urazaeva et al., 2015]; доказано отсутствие в перми ВЕП каменноугольных родов *Anthraconaia* и *Anthraconauta* [Silantiev, 1998; Силантьев, Картер, 2010].

3. Семейство *Prokorievskiidae*. Микроструктура: внешний слой кальцитовый призматический, средний и внутренний арагонитовые слои перламутровые [Зверева и др., 2010]; обосновано выделение в составе семейства четырех подсемейств – *Prokorievskiinae*, *Kinerkaellinae*, *Abiellinae*, *Concinellinae* [Силантьев, Картер, 2011].

4. Семейство *Anadontellidae*. Раковины субтреугольные; внешний слой с неправильной призматической или волокнисто-призматической структурой; средний и внутренний арагонитовые слои перламутровые, микроскульптура концентрическая.

5. Надсемейство *Palaeomuteloidea* и семейство *Palaeomutelidae*. Лигамент внешний опистодетный; замок псевдотаксодонтный, редуцирующийся до полного исчезновения зубов; раковина сложена арагонитом; внешний слой призматический; средний и внутренний слои перекрещенно-пластинчатые [Силантьев, Уразаева, 2013; Silantiev, Carter, 2015].

5а. Род *Palaeomutela* s.l. Арагонитовые раковины состоят из трех основных слоев, характеризующихся комаргинальной, радиальной и сложной перекрещенно-пластинчатой микроструктурой.

5б. Подрод *P.* (*Palaeomutela*). Псевдотаксодонтный замок хорошо развит и подразделяется на переднюю и заднюю ветви и умбональную область [Силантьев, 2014].

5в. Подрод *P.* (*Palaeonodonta*). Опистодетный лигамент, редуцированный псевдотаксодонтный замок и перекрещенно-пластинчатая микроструктура позволили отнести типовой вид рода *Unio castor* (Eichwald, 1860) и ряд сходных с ним видов к роду *Palaeomutela* s.l. Эти признаки положены в основу выделения подрода.

5г. Род *Oligodontella*. Замок псевдотаксодонтный с гипертрофированной задней ветвью, несущей массивные зубы; зубы передней ветви срастаются в латеральный зуб.

6. Семейство *Opokiellidae*, род *Opokiella*. Раковины субпрямоугольные; лигамент наружный, опистодетный; замок с кардинальным зубом под макушкой и с 5–7 пластинчатыми или бугорковидными зубами впереди и позади макушки; внешний слой простой призматической структуры с наклонными призмами; средний – переключенно-пластинчатый; внутренний – гомогенный [Silantiev, Carter, 2010].

7. Семейство *Prilukiellidae*. Раковины арагонитовые; лигамент опистодетный субмаргинальный; замок псевдотаксодонтный; наружный слой раковины сферолитовый призматический, средний и внутренний слои матовые или перламутровые.

8. Семейство *Senderzoniellidae*. Раковины округлые, субтреугольные вытянутые, прямоугольные; внешний слой с наклонной призматической структурой, средний и внутренний слои пластинчатые, матовые или перламутровые; микроскульптура концентрическая.

Итогом ревизии стала новая система НДМ позднего палеозоя. Группировка НДМ на уровне от рода до надсемейства проведена на основании общности систематических признаков [Силантьев, Картер, 2011]. Для родов указаны индексы интервалов распространения; жирным шрифтом выделены роды, установленные в перми ВЕП. Видовой состав и синонимика приведены в тексте диссертации.

Класс *Bivalvia* Linnaeus, 1758

Инфракласс *Pteriomorpha* Beurlen, 1944

Отряд *Myalinida* H. Paul, 1939

Надсемейство *Prokopievskioidea* H. Vokes, 1967 emend

Семейство *Naiaditidae* Scarlato et Starobogotov, 1979

<i>Naiadites</i> Dawson, 1860:43 (C ₁₋₃)	<i>Gondwanaiadites</i> Silant. et Chandra, 2015 (P ₂)
<i>Abakaniella</i> Betekhtina, 1966 (C ₁₋₂)	<i>Palaeomoncetia</i> Betekhtina, 1986 (C ₃)
<i>Anthraconaia</i> Trueman et Weir, 1946 (C ₂ –P ₁)	<i>Quasianthraconauta</i> Betekhtina, 1988 (C ₁ –P ₁)
<i>Anthraconauta</i> Pruvost, 1930 (C ₂ –P ₁)	<i>Sakmariella</i> Kuloeva, 1967 (P ₃)
<i>Curvirimula</i> Weir, 1960 (C ₁₋₂)	<i>Verneuilunio</i> Starobogotov, 1987 (P ₃)

Семейство *Prokopievskiidae* H. Vokes, 1967

Подсемейство *Prokopievskiinae* H. Vokes, 1967

<i>Prokopievskia</i> Khalfin, 1950 (P ₁)	<i>Junjagiana</i> Jatsuk, 1979 (P ₁)
<i>Amnigeniella</i> Betekhtina, 1966 (C ₃)	<i>Raniganjelia</i> Silant. et Chandra, 2015 (P ₂₋₃)
<i>Brussiella</i> Betekhtina, 1966 (P ₁₋₂)	<i>Sinomya</i> Pogorevitsch, 1977 (P ₁)
<i>Dictys</i> Khalfin, 1950 (P ₁)	<i>Zvonarevia</i> Tokareva in Betekhtina et Tokareva, 1988 (P ₁)
<i>Gangamyia</i> Silantiev et Chandra, 2015 (P ₂₋₃)	
<i>Kemeroviella</i> Betekhtina, 1974 (P ₁)	

Подсемейство *Kinerkaellinae* Scarlato et Starobogotov, 1979

<i>Kinerkaella</i> Khalfin, 1950 (C ₃ –P ₁)	? <i>Limnedmondia</i> Scarl. et Starobog., 1979 (P ₁)
<i>Adzvaella</i> Kanev, 1983 (P ₂₋₃)	<i>Mrassiella</i> Ragozin, 1935 (C ₃ –P ₁)
? <i>Aliena</i> Betekhtina, 1998 (P ₁)	<i>Mrassiellina</i> Betekhtina, 1974 (C ₃ –P ₁)
<i>Augea</i> Khalfin, 1950 (P ₁)	<i>Neomrassiella</i> Kolesnikov, 1980 (T ₁ –J)
<i>Bunguria</i> Tokareva, 1988 (P ₁)	<i>Orthonaiadites</i> Khalfin, 1950 (C ₃)
<i>Intaella</i> Kanev, 1989:52 (P ₁)	<i>Ussoviella</i> Betekhtina, 1988 (P ₁)

Подсемейство *Abiellinae* Starobogotov, 1970

Abiella Ragozin, 1933 (C₃)

Подсемейство *Concinellinae* Silantiev, 2011 in Carter *et al.*, 2011

Concinella Pogorevitsch in Betekhtina, 1966 (P₂₋₃)

Семейство Anadontellidae Silantiev, 2011 in Carter et al., 2011

Anadontella Betekhtina, 1987 (P₁₋₃) *Pseudomodiolus* Betekhtina, 1979 (P₁)
Gondwanadontella Sil. et Chandra, 2015 (P₂₋₃) *Synjaella* Kanev, 1993 (P₂)

Инфракласс Heteroconchia Hertwig, 1895**Отряд Actinodontida Deschaseaux, 1952****Надсемейство Palaeomuteloidea Lahusen, 1897****Семейство Palaeomutelidae Lahusen, 1897**

Palaeomutela Amalitzky, 1892a emend. Silantiev, 2014 (P₁₋₃)

Palaeomutela (Palaeomutela) Amalitzky, 1892a emend. Silantiev, 2014 (P₁₋₃)

Palaeomutela (Palaeoanodonta) Amalitzky, 1895b emend. Silantiev, 2015 (P₂₋₃)

Oligodontella Gusev, 1963 (P₃)

Надсемейство Amnigenioidea Khalfin, 1948**Семейство Amnigeniidae Khalfin, 1948**

Amnigenia Hall, 1885 (D₂₋₃)

Paramnigenia Khalfin, 1948 (D₁)

Archanodon Howse, 1878 (D₃–C₁)

Taimyria Lutkevich, 1951 (P₁)

Asthenodonta Whiteaves, 1893 (C₂)

Отряд Carditida Dall, 1889**? Семейство Aenigmoconchidae Betekhtina, 1968:37**

Aenigmoconcha Benediktova, 1950

Yavorskiella Khalfin, 1950 (P₁)

Отряд Cardiida Férussac, 1822**Подотряд Anthracosiidina Silantiev et Carter, 2010****Надсемейство Anthracosioidea Amalitzky, 1892a****Семейство Anthracosiidae Amalitzky, 1892a**

Anthracosia King, 1856 (C₃–P₁)

Paracarbonicola Eagar, 1977 (C₁)

Anthracosphaerium Truem. et Weir, 1946 (C₃)

? *Angarodon* Ragozin, 1935 (C₃)

Carbonicola McCoy, 1855 (C₃)

Надсемейство Opokielloidea Kanev, 1983**Семейство Opokiellidae Kanev, 1983**

Opokiella Plotnikov, 1949 (P₃)

? *Kidodia* Cox, 1936 (P₃)

Надсемейство Prilukielloidea Starobogatov, 1970**Семейство Prilukiellidae Starobogatov, 1970**

Prilukiella Plotnikov, 1945 (P₂)

Семейство Senderzoniellidae Betekhtina et Tokareva, 1988

Senderzoniella Betekhtina, 1988 in Betekhtina
 et Tokareva, 1988 (P₂)

Khosedaeella Kanev, 1983 (P₁)

Redikorella Silantiev, 1994 (P₁)

Материал, изложенный в главах 1, 2 и 3, позволил сформулировать **первое защищаемое положение**: «Ревизия систематики и таксономического разнообразия пермских НДМ ВЕП, базирующаяся на использовании внешних, внутренних и микроструктурных признаков раковин, существенно уточнила их состав, который насчитывает 150 видов, принадлежащих 12 родам и 6 семействам. Установлены новые таксоны: подотряд Anthracosiidina (совместно с Дж. Картером), семейство Anadontellidae, подсемейство Concinellinae, род Redikorella, 4 вида. На основе полученных данных предложена новая система НДМ позднего палеозоя».

Глава 4. Филогенетическая схема развития рода *Palaeomutela* Amalitzky, 1892

В главе рассмотрена новая схема строения замка у раковин рода *Palaeomutela* s.l., его изменчивость, изменения в строении замочного аппарата у разновозрастных видов; обоснованы эволюционные линии развития замка, вероятные филогенетические связи видов, схема филогенетического развития рода.

Эволюционные линии развития замка у рода Palaeomutela s.l. Представители рода встречаются в уфимском, казанском, уржумском, северодвинском и вятском ярусах ВЕП, характеризуются высоким разнообразием и широким географическим распространением. Указанные особенности отвечают требованиям Стратиграфического кодекса России (2006) к разработке зональных шкал.

Эволюционные линии развития *Palaeomutela* s.l. и входящих в него подродов обоснованы анализом морфологии таксонов с учетом интервалов их распространения в разрезе [Силантьев, 2014; Silantiev, Carter, 2015]. Критериями эволюционной близости видов были приняты: тренд изменения морфологии замочного аппарата (рисунок 1); сходство микроструктуры и внешних признаков.

В составе *Palaeomutela* s.l. выделены две группы видов, различающиеся строением замка и тенденциями его развития. Группа *P. (Palaeomutela) umbonata* состоит из видов, обладающих раковиной с хорошо развитым замком. Группу *P. (Palaeoanodonta) castor* образуют виды с редуцированным замком. Группы характеризуются закономерным изменением замка во времени и рассматриваются в качестве двух линий развития рода *Palaeomutela* s.l. (рисунок 1, 2) [Силантьев, 2014].

Группа *P. (Palaeomutela) umbonata* включает виды подрода *P. (Palaeomutela)* с развитым замком и многочисленными (20–50) зубами. С начала уфимского до первой половины северодвинского века включительно в замках увеличивается количество зубов, происходит дифференциация замка на переднюю, заднюю ветви и умбональную область. Максимальная дифференциация с псевдокардинальными зубами в умбональной области и псевдолатеральными зубами в задней ветви наблюдается у поздне северодвинских видов. Со второй половины северодвинского века до конца перми уменьшается количество зубов в замке и возрастает толщина лигамента. Толстостенная раковина и хорошо развитый замок свидетельствуют о том, что представители группы обитали в подвижных водах на алевритовых и песчаных грунтах, что подтверждается нахождением видов данной группы в алевролитах разной степени песчаности.

Группу *P. (Palaeoanodonta) castor* образуют виды с тонкостенной раковиной и редуцированным замком. Группа сборная. Часть видов по строению замочного аппарата отнесена к подроду *P. (Palaeomutela)*, а другая часть – к подроду *P. (Palaeoanodonta)* [Силантьев, 2014; Silantiev, Carter, 2015]. Более древние виды группы характеризуются узкой замочной площадкой с невысокой дифференциацией; зубы мелкие, пластинчатые или бугорковидные; их количество изменчиво,

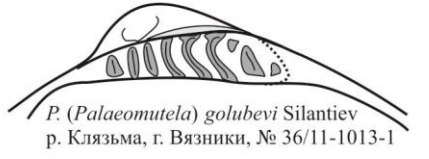
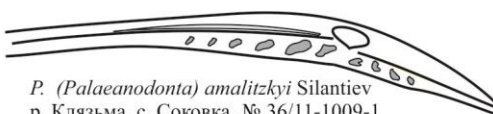
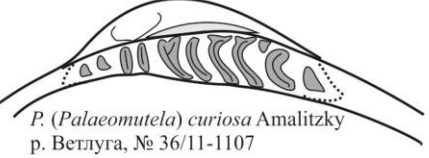
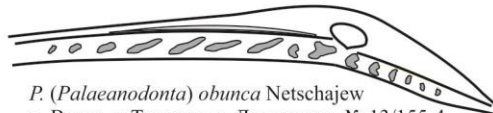
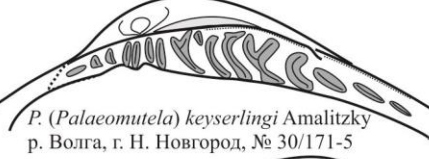
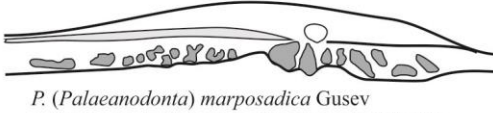
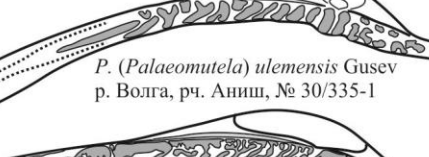




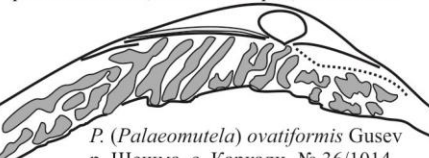
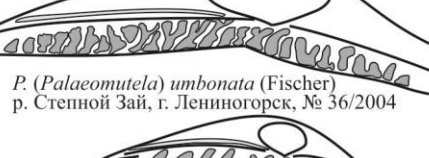
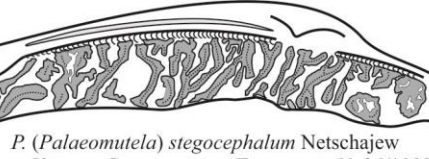
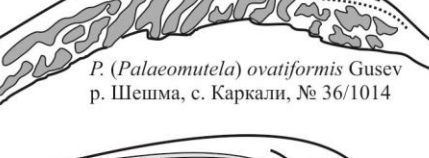
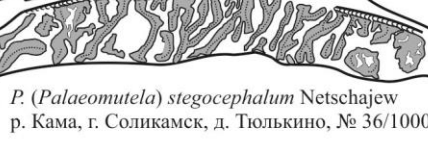
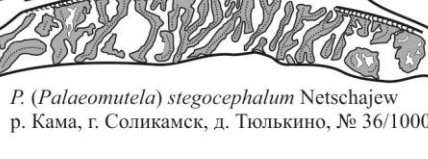
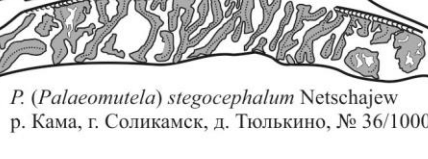
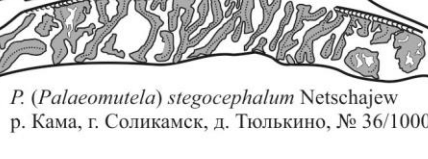
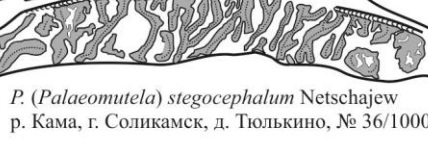
Отдел	Ярус (возраст, млн. лет)	Группа <i>P. (Palaeomutela) umbonata</i> (толстые раковины с хорошо выраженным замком)	Группа <i>P. (Palaeonodonta) castor</i> (тонкие раковины с упрощенным замком)
Татарский	251.902	 <i>P. (Palaeomutela) golubevi</i> Silantiev р. Клязьма, г. Вязники, № 36/11-1013-1	 <i>P. (Palaeonodonta) amalitzkyi</i> Silantiev р. Клязьма, с. Соковка, № 36/11-1009-1
	Вятский	 <i>P. (Palaeomutela) curiosa</i> Amalitzky р. Ветлуга, № 36/11-1107	 <i>P. (Palaeonodonta) obunca</i> Netschajew р. Волга, г. Тетюши, с. Долиновка, № 13/155-4
	259.1	 <i>P. (Palaeomutela) keyserlingi</i> Amalitzky р. Волга, г. Н. Новгород, № 30/171-5	 <i>P. (Palaeonodonta) marposadica</i> Gusev р. Ветлуга, рч. Люнда, д. Чихтино, № 30/3002
	Северодвинский	 <i>P. (Palaeomutela) ulemensis</i> Gusev р. Волга, рч. Аниш, № 30/335-1	 <i>P. (Palaeonodonta) doratioformis</i> Gusev р. Волга, с. Печищи, овраг Черемушка, № 30/1146
	265,1	 <i>P. (Palaeomutela) wohrmani</i> Netschajew р. Волга, г. Марининский Посад, № 13/126-1	 <i>P. (Palaeonodonta) olgae</i> Gusev р. Кама, г. Нижнекамск, с. Сентяк, № 36/2016
	268,8	 <i>P. (Palaeomutela) krotowi</i> Netschajew р. Волга, с. Печищи, № 30/1056	 <i>P. (Palaeomutela) ovatiformis</i> Gusev р. Шешма, с. Каркали, № 36/1014
	Казанский	 <i>P. (Palaeomutela) umbonata</i> (Fischer) р. Степной Зай, г. Лениногорск, № 36/2004	 <i>P. (Palaeomutela) stegocephalum</i> Netschajew р. Кама, г. Соликамск, д. Тюлькино, № 36/1000
	272,3	 <i>P. (Palaeomutela) ovatiformis</i> Gusev р. Шешма, с. Каркали, № 36/1014	 <i>P. (Palaeomutela) larae</i> Silantiev р. Кама, г. Соликамск, д. Тюлькино, № 36/999
	Уфимский	 <i>P. (Palaeomutela) larae</i> Silantiev р. Кама, г. Соликамск, д. Тюлькино, № 36/999	 <i>P. (Palaeomutela) larae</i> Silantiev р. Кама, г. Соликамск, д. Тюлькино, № 36/999
	Кунгурский	 <i>P. (Palaeomutela) larae</i> Silantiev р. Кама, г. Соликамск, д. Тюлькино, № 36/999	 <i>P. (Palaeomutela) larae</i> Silantiev р. Кама, г. Соликамск, д. Тюлькино, № 36/999

Рисунок 1 – Изменение морфологии замочного аппарата в двух группах рода *Palaeomutela* s.l. в конце ранней – поздней перми [Силантьев, 2014 с изменениями]. Увеличено

уменьшаясь до полного исчезновения. Начиная с казанского века, дистальные зубы задней ветви замка приобретают горизонтальное положение и сходство с латеральными зубами. Тонкая раковина и слабый замок говорят о том, что виды группы предпочитали застойные воды и глинистые грунты, что подтверждается их преимущественным нахождением в тонкослоистых глинах и мергелях.

Полученные результаты позволили сформулировать **второе защищаемое положение**: «В филогенетическом развитии рода *Palaeomutela* s.l., обоснованном детальным анализом изменений замочного аппарата раковин разновозрастных таксонов, учитывающим их микроструктурные и экологические особенности, выделены две параллельно развивавшиеся эволюционные линии, отвечающие под родам: группа *P. (Palaeomutela) umbonata* (толстостенная раковина, развитый замок) и группа *P. (Palaeonodonta) castor* (тонкостенная раковина, редуцированный замок)».

Глава 5. Зональная шкала пермских отложений Восточно-Европейской платформы по неморским двустворчатым моллюскам

В главе рассмотрены две параллельные зональные последовательности, основанные на эволюции двух филогенетических ветвей рода *Palaeomutela*. Приведены виды-индексы, стратотипы зон, зональные комплексы, географическое распространение зон. Дано обоснование 7 подразделений в ранге *слоев с фауной*.

В работе использована Общая стратиграфическая шкала России (2006), решения Межведомственного стратиграфического комитета 1990, 2001, 2006, 2008, 2010 гг. Районирование континентальной перми ВЕП дано по А.К. Гусеву и в целом отвечает районированию перми Русской платформы, принятой в Региональной стратиграфической схеме 1990 г.

Печорский бассейн отвечает Тимано-Печорскому региону, относящемуся к Ангарской палеозоогеографической области. Четыре других бассейна, располагающиеся в восточной части ВЕП, относятся к Еврамерийской области.

Построение шкалы велось методом «синтеза тейльзон», предложенном В.В. Черных. Нижние границы зон проведены по появлению зональных видов.

Описание и палеонтологическая характеристика разрезов, принятых типовыми для построения зональной шкалы по НДМ, приведены в ряде публикаций [Силантьев, 1996а, б; 2001; 2014; Силантьев, Есин, 1993; Силантьев и др., 1998; Геологические памятники..., 2007; Type and reference sections..., 2015 и др.].

Предлагаемая зональная шкала включает две параллельные последовательности [Силантьев, 2014]. Последовательность, основанная на развитии группы *P. (Palaeomutela) umbonata*, включает 11 филозон: *stegocephalum*, *ovatiformis*, *umbonata*, *quadriangularis*, *krotowi*, *wohrmani*, *numerosa*, *ulemensis*, *keyserlingi*, *curiosa*, *golubevi*. Последовательность, основанная на видах группы *P. (Palaeonodonta) castor*, включает 8 филозон: *larae*, *castor*, *olgae*, *doratioformis*, *marposadica*, *fischeri*, *obunca*, *amalitzyki*. Шкала сопоставлена со шкалами по остракодам, рыбам и тетраподам (рисунок 3).

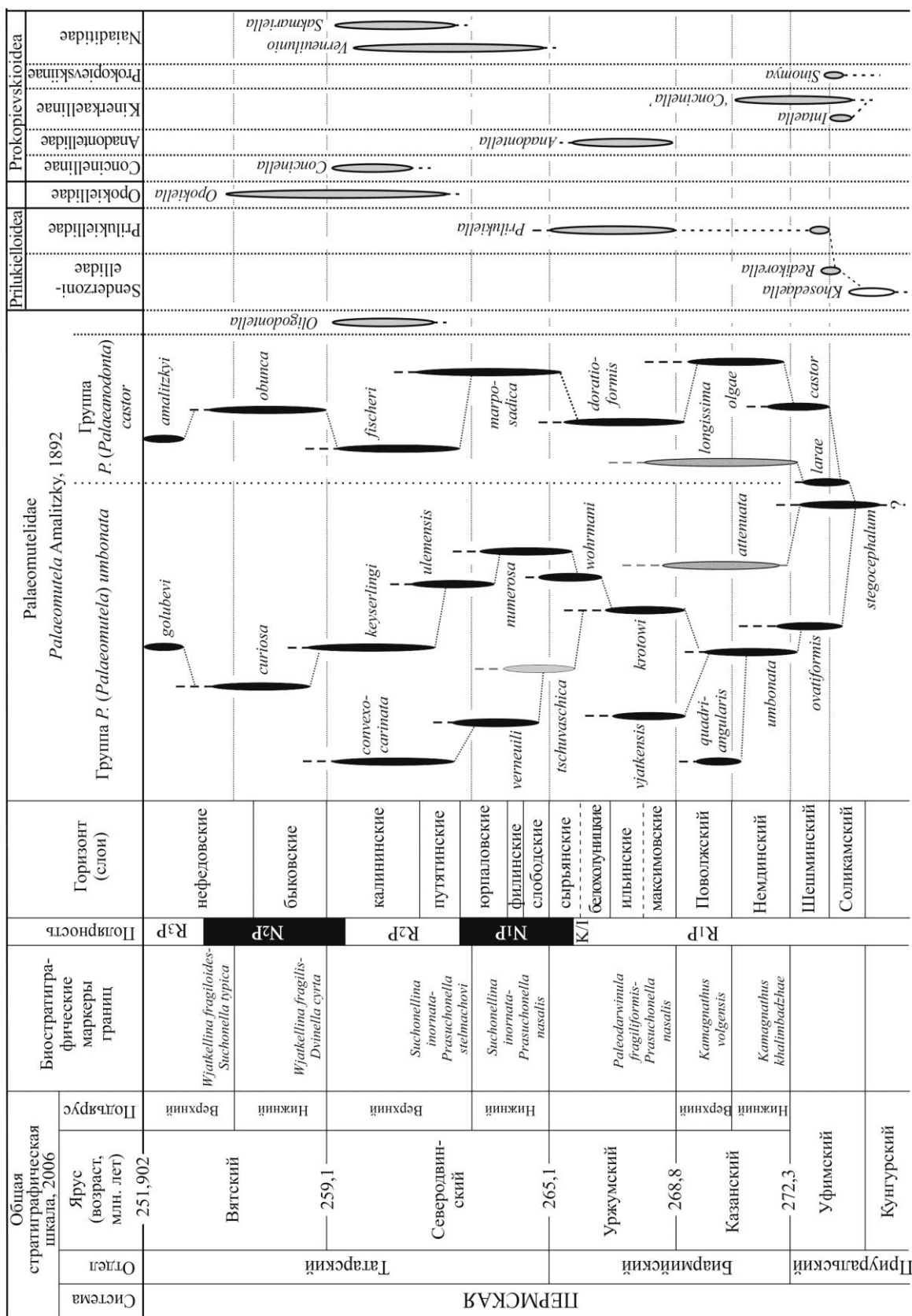


Рисунок 2 – Схема филогенетического развития видов рода *Palaeomutela* s.l. на территории Восточно-Европейской платформы. В составе *Palaeomutela* s.l. серым цветом показаны таксоны, стратиграфическая приуроченность которых требует уточнения. В правой части рисунка показаны интервалы распространения сопутствующих родов НДМ [Силантьев, 2014 с дополнениями]

Зональная последовательность группы *P. (Palaeomutela) umbonata*

Зона *P. (Palaeomutela) stegocephalum*. *Стратотип* в разрезе скв. 51, р. Кама, д. Тюлькино, Соликамская впадина; нижнесоликамская и верхнесоликамская подсвиты [Силантьев, 1996а]; нижняя граница проводится по появлению на гл. 272,0 м вида *P. (P.) stegocephalum* Netsch., верхняя – по появлению на гл. 205,7 м вида *P. (P.) ovatiformis* Gus. Зональный комплекс: *P. (P.) stegocephalum* Netsch., *P. (P.) cf. attenuata* Gus., ‘*Concinella*’ *concinnaeformis* Pogor. Соликамская и Верхнепечорская впадины.

Зона *P. (Palaeomutela) ovatiformis*. *Стратотип* в разрезе Тюлькино (обн. С1), сл. 1–18; р. Кама, Соликамская впадина; верхнесоликамская подсвита [Силантьев, 1996а]. Зональный комплекс: *P. (P.) ovatiformis* Gus., *P. (P.) stegocephalum* Netsch., *P. (P.) attenuata* Gus., *P. (P.) larvae* Sil., *P. (Palaeonodonta) castor* (Eichw.), *Redikorella kanevi* Sil. и др. Предуральский прогиб и Волго-Уральский бассейн.

Зона *P. (Palaeomutela) umbonata*. *Стратотип* в разрезе Елабуга, сл. 6–9; р. Кама у г. Елабуга; шешминский горизонт, уфимский ярус – немдинский горизонт, нижеказанский подъярус. Зональный комплекс: *P. (P.) umbonata* (Fisch.), *P. (P.) pseudoumbonata* Gus., *P. (P.) attenuata* Gus., *P. (Palaeonodonta) olgae* Gus. и др. Волго-Уральский и Прикаспийский бассейны.

Зона *P. (Palaeomutela) quadriangularis*. *Стратотип* зоны – разрез Сентяк, сл. 33–59; р. Кама у г. Нижнекамска; нижеказанский подъярус (верхняя часть) – верхнеказанский подъярус. Зональный комплекс: *P. (P.) quadriangularis* Netsch., *P. (P.) umbonata* Gus., *P. (Palaeonodonta) olgae* Gus., *P. (P.) longissima* (Netsch.) и др. Волго-Уральский и Прикаспийский бассейны.

Зона *P. (Palaeomutela) krotowi*. *Стратотип* в разрезе Черемушка, сл. 19–65; р. Волга у с. Печищи; верхнеказанский подъярус (терминальные слои) – уржумский ярус (сулицкая свита и нижняя часть ишеевской свиты). Зональный комплекс: *P. (P.) krotowi* Netsch., *P. (Palaeonodonta) doratioformis* Gus., *Anadontella volgensis* (Gus.), *Prilukiella lata* (Netsch.) и др. Волго-Уральский, Прикаспийский, Окско-Верхневолжский и Двинско-Мезенский бассейны.

Зона *P. (Palaeomutela) wohrmani*. *Стратотип* в разрезе Черемушка, сл. 66–137; р. Волга у с. Печищи; ишеевская свита, уржумский ярус. Зональный комплекс: *P. (P.) wohrmani* Netsch., *P. (P.) krotowi* Netsch., *P. (P.) extensiva* Gus., *P. (Palaeonodonta) doratioformis* Gus., *Anadontella uslonensis* (Gus.), *A. volgensis* (Gus.), *Prilukiella subovata* (Jones), *Pr. nitida* Gus. и др. Волго-Уральский, Окско-Верхневолжский и Двинско-Мезенский бассейны.

Зона *P. (Palaeomutela) numerosa*. *Стратотип* в разрезе Черемушка, сл. 138–147; р. Волга у с. Печищи, ишеевская свита (верхняя часть), уржумский ярус. Зональный комплекс: *P. (P.) numerosa* Gus., *P. (P.) verneuili* Amal., *P. (P.) solenoides* Amal., *P. (Palaeonodonta) marposadica* Gus. и др. Волго-Уральский, Окско-Верхневолжский и Двинско-Мезенский бассейны.

Зона *P. (Palaeomutela) ulemensis*. *Стратотип* в разрезе Картлуево, сл. 108–135; р. Аниш, Чувашия; северодвинский ярус, нижний подъярус (верх-

няя часть) – верхний подъярус (нижняя часть). Зональный комплекс: *P. (P.) ulemensis* Gus., *P. (P.) verneuili* Amal., *P. (Palaeonodonta) marposadica* Gus. и др. Волго-Уральский, Окско-Верхневолжский и Двинско-Мезенский бассейны.

Зона P. (Palaeomutela) keyserlingi. *Стратотип* в разрезе Ярильский Овраг, сл. 188–197; р. Ока у г. Нижний Новгород; северодвинский ярус, верхний подъярус – вятский ярус, нижний подъярус (нижняя часть). Зональный комплекс: *P. (P.) keyserlingi* Amal., *P. (P.) ovalis* Amal., *P. (Palaeonodonta) fischeri* (Amal.), *Oligodontella zitteli* (Amal.), *Sakmariella novoculchumica* (Kuloeva), *Opokiella tschernyschewi* Plotn. и др. Волго-Уральский, Окско-Верхневолжский и Двинско-Мезенский бассейны.

Зона P. (Palaeomutela) curiosa. *Стратотип* – разрез Ярильский Овраг, сл. 198–204; р. Ока у г. Нижний Новгород; вятский ярус, нижний и верхний подъярусы. Зональный комплекс: *P. (P.) curiosa* Amal., *P. (P.) inostranzevi* Amal., *P. (P.) plana* Amal., *P. (Palaeonodonta) obunca* Netsch., *P. (P.) okensis* (Amal.), *Opokiella ignatjevi* Gus., *O. pakhtusovi* Gus. Волго-Уральский, Окско-Верхневолжский и Двинско-Мезенский бассейны.

Зона P. (Palaeomutela) golubevi. *Стратотип* в разрезе Жуков овраг, обн. 1027А, сл. 1–23; р. Клязьма у г. Гороховец; вятский ярус (терминальные слои). Зональный комплекс: *P. (P.) golubevi* Sil., *P. (P.) aff. keyserlingi* (Amal.), *P. (Palaeonodonta) amalitzkyi* Sil., *P. (Palaeonodonta) concavocarinata* (Netsch.). Волго-Уральский, Окско-Верхневолжский и Двинско-Мезенский бассейны.

Зональная последовательность группы *P. (Palaeonodonta) castor*

Зона P. (Palaeomutela) laerae. *Стратотип* в разрезе Тюлькино, обн. С1, сл. 1–18; р. Кама, Соликамская впадина; уфимский ярус, соликамский горизонт, верхнесоликамская подсвита [Силантьев, 1996а]. Зональный комплекс: *P. (P.) laerae* Sil., *P. (P.) stegocephalum* Netsch., *P. (P.) opima* (Kan.), *P. (P.) markini* Bet., *Redikorella kanevi* Sil., *R. starobogatovi* (Kan.), *R. alta* (Pog.), *R. explanata* (Kan.), ‘*Concinella*’ (?) *concinnaeformis* Pog., ‘*C*’. (?) *declivae* (Kan.), ‘*C*’. (?) *komiensis* (Kan.), *Intaella trapezoidalis* (Krot.) и др. Соликамская и Верхнепечорская впадины Предуральского прогиба, восточная часть ВЕП до широты устья р. Вятки.

Зона P. (Palaeonodonta) castor. *Стратотип* в разрезе Камышенка, сл. 17–21; р. Белая у д. Камышенки; уфимский ярус, шешминский горизонт [Силантьев, 1996б]. Зональный комплекс: *P. (P.) castor* (Eichw.), *P. (Palaeomutela) stegocephalum* Netsch., *Prilukiella* sp. и др. Верхнепечорская, Соликамская, Бельская впадины Предуральского краевого прогиба, Волго-Уральский бассейн.

Зона P. (Palaeonodonta) olgae. *Стратотип* в разрезе Сентяк, сл. 11–59; р. Кама у г. Нижнекамска; казанский ярус, нижний и верхний подъярусы. Зональный комплекс: *P. (P.) olgae* Gus., *P. (P.) longissima* (Netsch.), *P. (P.) rhomboidea* (Netsch.), *P. (P.) kamae* Gus., *P. (Palaeomutela) umbonata* (Fisch.), *P. (P.) quadriangularis* Netsch. и др. Волго-Уральский и Прикаспийский бассейны.

Зона P. (Palaeanodonta) doratioformis. *Stratomin* в разрезе Сентяк, сл. 60–68; р. Кама у г. Нижнекамска; казанский ярус, верхний подъярус – уржумский ярус (нижняя часть). Зональный комплекс: *P. (P.) doratioformis* Gus., *P. (P.) cf. rhomboidea* Netsch., *P. (P.) cf. castor* (Eichw.), *P. (Palaeomutela) vjatkensis* Gus., *P. (P.) wohrmani* Netsch., *P. (P.) krotowi* Netsch., *Anadontella volgensis* (Gus.), *A. uslonensis* (Gus.), *Prilukiella subovata* (Jones), *Pr. nitida* (Gus.), *Pr. mirabilis* (Gus.) и др. Волго-Уральский и Прикаспийский бассейны.

Зона P. (Palaeanodonta) marposadica. *Stratomin* в разрезе Монастырский овраг, сл. 226–290; уржумский ярус (верхняя часть) – северодвинский ярус, нижний подъярус. Зональный комплекс: *P. (P.) marposadica* Gus., *P. (P.) trapezoidalis* Netsch., *P. (Palaeomutela) numerosa* Gus., *P. (P.) subparallela* Amal., *P. (P.) tschivaschica* (Gusev), *P. (P.) verneuili* Amal., *Verneuiliunio verneuili* (Amal.) и др. Волго-Уральский, Окско-Верхневолжский и Прикаспийский бассейны.

Зона P. (Palaeanodonta) fischeri. *Stratomin* в разрезе Ярильский овраг, сл. 132–197; р. Ока, г. Нижний Новгород; верхнесеверодвинский подъярус – нижневятский подъярус. Зональный комплекс: *P. (P.) fischeri* (Amal.), *P. (P.) subcastor* (Amal.), *P. (Palaeomutela) keyserlingi* Amal., *Oligodontella zitteli* (Amal.), *Sakmariella novoculchumica* (Kul.), *Opokiella tschernyschewi* Plotn., *Concinella concinna* (Jones) и др. Волго-Уральский, Окско-Верхневолжский и Двинско-Мезенский бассейны.

Зона P. (Palaeanodonta) obunca. *Stratomin* в разрезе Окулово; обн. 12, сл. 46–53; р. Ока; вятский ярус, нижний подъярус – вятский ярус, верхний подъярус. Зональный комплекс: *P. (P.) obunca* Netsch., *P. (P.) okensis* (Amal.), *P. (P.) dubia* (Amal.), *P. (Palaeomutela) curiosa* Amal., *P. (P.) ovalis* Amal., *P. (P.) plana* Amal., *P. (P.) oleniana* Gus., *Opokiella ignatjevi* Gus., *Op. pakhtusovae* Gus. и др. Окско-Верхневолжский и Волго-Уральский бассейны.

Зона P. (Palaeanodonta) amalitzkyi. *Stratomin* – разрез Жуков овраг, обн. 1027А, сл. 1–23; р. Клязьма у г. Гороховец; вятский ярус (терминальные слои). Зональный комплекс: *P. (P.) amalitzkyi* Sil., *P. (P.) aff. obunca* (Netsch.), *P. (P.) concavocarinata* (Netsch.), *P. (Palaeomutela) golubevi* Sil., *P. (P.) aff. keyserlingi* (Amal.). Окско-Верхневолжский и Волго-Уральский бассейны.

В пермских неморских бассейнах ВЕП наряду с палеомутелами существовали другие группы НДМ. Анализ их стратиграфического распространения позволяет выделить слои с фауной [Силантьев, 2016].

Слои с *Sinomya longissima* – *Sinomya gemina* установлены в Соликамской впадине в верхней подсвете соликамской свиты (зоны *larae* и *ovatiformis*). Слои с *Redikorella alta* – *Redikorella kanevi* установлены там же в верхней (терминальной) части соликамской свиты (зоны *ovatiformis* и *castor*). Слои с ‘*Concinella*’ *komiensis* установлены в бассейне р. Белая и Нижнем Прикамье в интервале зон *ovatiformis-umbonata* и *castor-olgae*. Слои с *Anadontella-Prilukiella* установлены в пределах

Общая стратиграфическая шкала, 2006			Биостратиграфические маркеры границ	Горизонт (слои)	Остракоды	Рыбы	Тетраподы		Двустворки	
Отдел	Ярус (возраст, млн. лет)	Полярность					Группа <i>P. umbonata</i>	Группа		
ПЕРМСКАЯ	Татарский	251,902	<i>Wjatellina fragiloides-Suchonella typica</i>	нефедовские	<i>Wjatellina fragiloides-Suchonella typica</i>	<i>Gnathorhiza otschewi-Mutovinina sennikovi</i>	<i>Archosaurus rossicus</i>	<i>golubevi</i>	<i>amaltzkyi</i>	Группа <i>P. castor</i>
	259,1	калийские	<i>Suchonellina inornata-Prasuchonella stelmachovi</i>	<i>Toyemia tverdochlebovi - Mutovinina stella</i>	<i>Proelginia permiana</i>	<i>Chroniosaurus levis</i>	<i>Chroniosaurus dongusensis</i>	<i>keyserlingi</i>	<i>fischeri</i>	
										Северодвинский
	265,1	юрпаловские	<i>Suchonellina inornata-Prasuchonella nasalis</i>	Флиньские	<i>Palaeodarwinula fragiliformis-Prasuchonella nasalis</i>	<i>Ulemosaurus svijagensis</i>	<i>numerosa</i>	<i>wohmani</i>	<i>doratioformis</i>	
										Уржумский
	268,8	сырьянские	<i>Palaeodarwinula fragiliformis-Prasuchonella nasalis</i>	беложунские	<i>Palaeodarwinula fragiliformis-Prasuchonella nasalis</i>	<i>Parabradyosaurus silantjevi</i>	<i>umbonata</i>	<i>castor</i>		
									Казанский	K1
	272,3	максимовские	<i>Palaeodarwinula fragiliformis-Prasuchonella nasalis</i>	максимовские	<i>Palaeodarwinula fragiliformis-Prasuchonella nasalis</i>	<i>Kargalichthys pritokensis</i>	<i>umbonata</i>	<i>castor</i>		
									Уфимский	R1P
Кунгурский	Немдинский	<i>Palaeodarwinula fragiliformis-Prasuchonella nasalis</i>	Немдинский	<i>Palaeodarwinula paralleloformis</i>	<i>Koinichthys ivachenkoi</i>	<i>umbonata</i>	<i>castor</i>			
								272,3	Шешминский	<i>Palaeodarwinula paralleloformis</i>
Уфимский	Соликамский	<i>Palaeodarwinula onica-Falunella prolata</i>	Соликамский	<i>Palaeodarwinula onica-Falunella prolata</i>	<i>Platysomus solikamskiensis - Ufalepis magnificus</i>	<i>umbonata</i>	<i>castor</i>			
								Кунгурский	Соликамский	<i>Palaeodarwinula onica-Falunella prolata</i>

Рисунок 3 – Предлагаемая зональная шкала пермских отложений Восточно-Европейской платформы по неморским двустворчатым моллюскам [Силантьев, 2014] и ее сопоставление со шкалами (Ture and referense sections..., 2015) по остракодам, рыбам и тетраподам

Волго-Уральского бассейна в отложениях уржумского яруса (зоны *krotowi-wohrmani* и *doratioformis*). Слои с *Verneuilunio-Oligodontella* установлены в Окско-Верхневолжском бассейне в северодвинском ярусе (зоны *numerosa-ulemensis-keyserlingi* и *marposadica-fischeri*). Слои с *Opokiella-Sakmariella-Concinella* установлены в Двинско-Мезенском бассейне в верхней части северодвинского яруса (зоны *keyserlingi* и *fischeri*). Слои с *Palaeomutela (P-ta) concavocarinata* установлены в Окско-Верхневолжском бассейне в самых верхах вятского яруса.

Изложенные в пятой главе материалы позволяют сформулировать **третье защищаемое положение**: «Новая зональная шкала пермских континентальных отложений ВЕП по НДМ, разработанная на основе филогенетической схемы развития рода *Palaeomutela*, уточнения таксономического объема и стратиграфического распространения его видов, включает две параллельные зональные последовательности, базирующиеся на эволюционных трендах двух филогенетических ветвей рода. Зональная последовательность группы *P. (Palaeomutela) umbonata* включает 11 филозон; зональная последовательность группы *P. (Palaeonodonta) castor* включает 8 филозон. В пермских отложениях ВЕП выделено 7 слоев с фауной НДМ, которые представляют собой реперные и корреляционные уровни».

Глава 6. Этапы развития неморских двустворчатых моллюсков Восточно-Европейской платформы в пермском периоде

В основу выделения *этапов* и входящих в них *стадий* положен анализ таксономического разнообразия палеобиогеографической и филетической структуры сообществ [Силантьев, 2015].

В пермском периоде существовали две основные фауны НДМ: *ангарская* и *восточноевропейская*. Биполярное распространение *восточноевропейской* фауны известно со времен работ В.П. Амалицкого, доказавшего сходство пермских НДМ Европы и Африки. Изучение пермских НДМ Индии [Silantiev et al., 2015] позволяет говорить об аналогичном биполярном распространении *ангарской* фауны. Распространение НДМ хорошо согласуется с климатической зональностью. *Ангарская* фауна была распространена в северном и южном умеренных поясах, *восточноевропейская* – в северном и южном семиаридных поясах. В отдельные эпизоды представители фаун мигрировали в смежные климатические пояса.

Пермские континентальные бассейны ВЕП являлись территорией процветания *восточноевропейской* фауны. Основу фауны составляли виды рода космополита *Palaeomutela* (рисунок 4). Центр происхождения *Palaeomutela* располагался в Приуралье. Центром разнообразия *Palaeomutela* можно считать всю территорию ВЕП. В северодвинском веке разнообразие фауны достигло своего максимума за счет появления эндемиков – *Verneuilunio*, *Opokiella*, *Oligodontella*, *Sakmariella*. В отдельные стадии разнообразие фауны увеличивалось за счет миграции ангарской фауны – *Sinomya*, *Intaella*, *Anadontella* и др.

Выделено два крупных этапа (рисунок 4): *уфимско-раннесеверодвинский* (I) и *позднесеверодвинско-вятский* (II). Первый этап отражает возникновение и увеличение разнообразия фауны, второй – максимальное разнообразие фауны и ее постепенное вымирание на границе перми и триаса [Силантьев, 2015].

Уфимско-раннесеверодвинский этап (I) характеризуется появлением НДМ во впадинах Предуралья и ее быстрым расселением в бассейны ВЕП. В бассейнах сосуществовали автохтонные ассоциации *Palaeomutela* и ассоциации ангарских видов-мигрантов. Этап включает два обмена фаунами между Еврамерией и Ангаридой (уфимско-раннеказанский и уржумский) и два интервала (позднеказанский и раннесеверодвинский), характеризующихся отсутствием видов-мигрантов. Этап подразделен на четыре стадии: *уфимско-раннеказанскую* (Ia), *позднеказанскую* (Iб), *уржумскую* (Iв) и *раннесеверодвинскую* (Iг).

Уфимско-раннеказанская стадия (Ia). Для стадии характерно почти равное соотношение местных видов *Palaeomutela* s.l. (52 %) и ангарских видов-мигрантов (48 %). Появление в Соликамской впадине неоэндемика *Palaeomutela* (*Palaeomutela*) сопровождалось миграцией в этот бассейн мелких ангарских '*Concinella*'. Вслед за этим в Соликамскую впадину, а затем на территорию ВЕП, мигрировали еще три ангарских рода – *Intaella*, *Sinomya* и *Redikorella*. Количество ангарских видов достигло максимума. Затем началось расселение НДМ из Предуральского прогиба в бассейны ВЕП. Одновременно *Palaeomutela* мигрировали в Ангарскую область. Миграция ангарской фауны НДМ в бассейны ВЕП могла быть связана с глобальным кунгурским похолоданием. На изотопной кривой углерода (рисунок 4) это похолодание отражено отрицательным экскурсом $\delta^{13}C$.

Позднеказанская стадия (Iб). Для нее характерно дальнейшее снижение разнообразия НДМ при доминировании *Palaeomutela* s.l. (100 %; 9 видов, 1 род, 2 подрода). Уменьшение разнообразия местных видов и отсутствие таксонов-мигрантов может быть связано с глобальным потеплением. В разрезе это потепление отражено гипсоносными доломитами казанского яруса, а на изотопной кривой углерода потепление выражено положительным экскурсом.

Уржумская стадия (Iв). Стадия характеризуется массовой миграцией в бассейны ВЕП ангарских родов *Anadontella* и *Prilukiella*. В начале стадии наблюдается небольшое разнообразие НДМ, в котором *Palaeomutela* s.l. составляет 67 %, а ангарские виды – 33 %. В конце стадии разнообразие возрастает в два раза, количество видов-мигрантов увеличивается до 44 %. Миграция ангарских НДМ в бассейны ВЕП могла быть связана с похолоданием, вызванным оледенением Южного полушария, начавшимся в кунгуре и продолжавшимся в роудском и вордском веках.

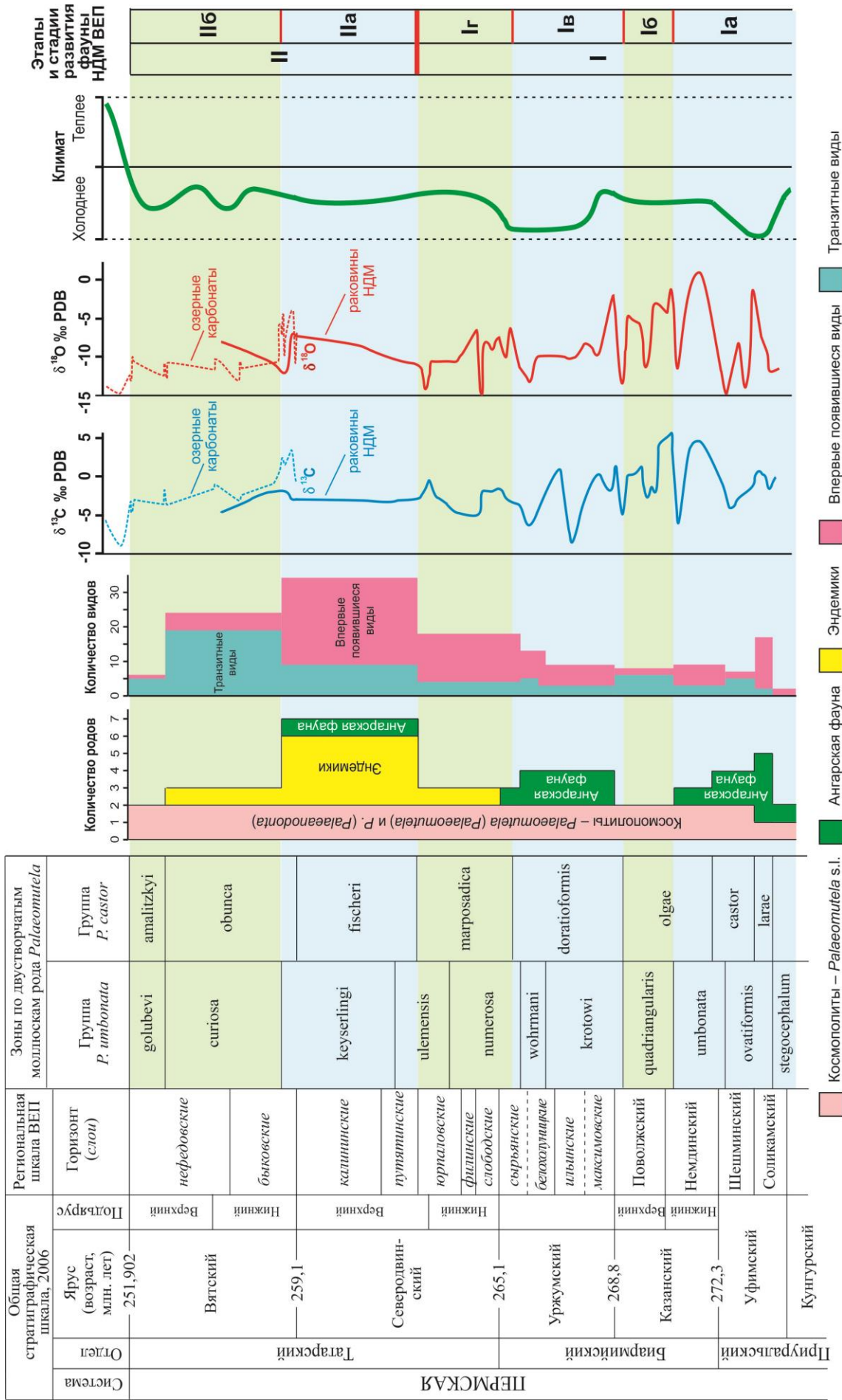


Рисунок 4 – Динамика разнообразия неморских двустворчатых моллюсков (НДМ) в пермских отложениях ВЕП и этапность развития фауны [Силантзев, 2015]. Стабильные изотопы: сплошные линии – по раковинам НДМ [Nurgalieva et al., 2015], пунктирные линии – по озерным карбонатным породам [Ageiev et al., 2015]; глобальные климатические тренды [Henderson et al., 2012]

Раннесеверодвинская стадия (Iг). Для нее характерно исчезновение видов-мигрантов и появление криптогенного эндемика *Verneuilunio*. Стадия характеризуется доминированием подрода *P. (Palaeomutela)* (82 %; 14 видов), существенно обновившим свой состав (9 новых видов). Исчезновение ангарской фауны может быть связано с очередным потеплением климата.

Позднесеверодвинско-вятский этап (II) характеризуется максимальным разнообразием фауны НДМ на ранней стадии (7 родов, более 30 видов), постепенным уменьшением разнообразия на поздней стадии (3 рода, 25 видов) и полным исчезновением НДМ на рубеже перми и триаса. Начало этапа маркируется появлением 4 новых родов и более 20 новых видов. Представители *Palaeomutela* s.l. составляют 78 % от количества всех видов этапа, виды родов-эндемиков – 20 %, ангарские иммигранты – 2 %. Этап подразделяется на две стадии: позднесеверодвинскую (II1) и вятскую (II2).

Позднесеверодвинская стадия (IIа) (зоны *fischeri* – *curiosa*). Стадия характеризуется коренной перестройкой структуры сообществ НДМ. К уже существующему эндемичному роду *Verneuilunio* добавляется еще три рода-эндемика: *Oligodontella*, *Saktariella* и *Opokiella*, которые стали преобладать в сообществах (67 %). Перестройка сообществ НДМ может быть связана с усилением роли континентальных водотоков.

Вятская стадия (IIб) (зоны *curiosa* и *golubevi*) характеризуется уменьшением разнообразия НДМ вплоть до их исчезновения на границе перми и триаса. Количество родов сокращается в три раза, уменьшается видообразование. В сообществе НДМ на видовом уровне доминирует *Palaeomutela* s.l. (91 %); виды рода-эндемика *Opokiella* составляют 9 %. Впервые в составе *Palaeomutela* s.l. виды *P. (Palaeonodonta)* начинают преобладать (55 %) над видами *P. (Palaeomutela)* (45 %). На этой стадии отмечается широкое распространение *Palaeomutela* s.l. в Евразийской, Ангарской, Гондванской и Катазиатской областях. Разнонаправленное поведение изотопного состава углерода и кислорода указывает на усиление влияния континентальных водотоков и относительное похолодание [Nurgalieva et al., 2015].

Изложенные в шестой главе данные позволяют сформулировать **четвертое защищаемое положение**: «В эволюции сообществ пермских НДМ ВЕП распознаются два этапа: уфимско-раннесеверодвинский и позднесеверодвинско-вятский. Рубеж между ними характеризуется резким увеличением разнообразия фауны, появлением новых эндемичных родов, инвазией родов-мигрантов из Ангарской палеозоогеографической области и, как следствие, изменением соотношения различных экологических групп НДМ. Этапы подразделяются на стадии, биоразнообразие которых напрямую зависело от эволюции автохтонного космополитного рода *Palaeomutela* s.l., появления автохтонных родов-эндемиков, миграций и обмена фаунами НДМ».

Глава 7. Корреляция пермских континентальных отложений по неморским двустворчатым моллюскам

В первом разделе главы приведен обзор данных по распространению НДМ в пермских отложениях Земного шара, и в первую очередь в разрезах юго-восточной Азии и континентов Южного полушария. Во втором разделе рассмотрена корреляция пермских континентальных отложений Евразийской, Ангарской, Катазиатской и Гондванской палеозоогеографических областей по НДМ.

Первые представители рода *Palaeomutela* s.l. появились в начале уфимского века (зона *stegocephalum*) в Соликамской впадине Предуралья. В короткий срок (зона *ovatiformis*) они заселили неморские бассейны Предуралья и восточной окраины ВЕП. Одновременно некоторые виды *Palaeomutela* s.l. смогли мигрировать в угленосные бассейны Ангарской области (Кузбасс, Северный Китай). Впоследствии в уржумском веке представители *Palaeomutela* s.l. проникли в бассейны Гондваны.

Во второй половине северодвинского века сообщество *Palaeomutela* s.l. существенно обновилось и стало включать две морфологически различные группы видов: группу *P. (P-la) keyserlingi* (шевроновидный замок) и *P. (P-ta) fischeri* (беззубый замок). В вятский век представители этих групп широко расселились по земному шару. Ниже кратко описаны основные корреляционные уровни [Силантьев, 2016].

Интервал зон *stegocephalum* и *ovatiformis* почти целиком отвечает *уфимскому ярусу*. Верхняя половина интервала (зона *ovatiformis*) соответствует зонам *larae* и *castor* (группа *P. castor*) и включает (снизу вверх) слои с *Sinomya longissima* – *Sinomya gemina* и слои с *Redikorella alta* – *Redikorella kanevi*. По наличию вида-индекса *P. (P-la) stegocephalum*, а также родов *Redikorella*, *Intaella* и ‘*Concinella*’ интервал сопоставляется с зоной *Palaeomutela markini* (уфимский ярус) Кузбасса и с зонами *Khosedaela alta* – *Kh. permica* и *Palaeomutela starobogatovi* (уфимский ярус) Печорского бассейна (рисунок 5).

Слои с *Sinomya longissima* – *Sinomya gemina* распознаются в Кузнецком, Горловском бассейнах (усятская свита) и в Тунгусском бассейне (бургуклинский горизонт); с долей условности выделяются на Таймыре (соколинский горизонт). Слои с *Redikorella alta* – *Redikorella kanevi* распознаются в Кузнецком (старокузнецкая свита) и Тунгусском (бургуклинский горизонт, верхняя часть) бассейнах.

Полученные данные в целом подтверждают прежние представления о соответствии соликамского горизонта ВЕП и митинского горизонта Кузбасса [Силантьев, 1995 и др.].

Интервал зоны *umbonata* по своему объему почти целиком отвечает *нижнеказанскому подъярусу* и слоям с фауной ‘*Concinella*’ *komiensis*. В пределах интервала располагается граница между зонами *castor* и *olgae* (группа *P. castor*). По сходным морфотипам *P. (Palaeomutela)*, в частности по наличию *P. (P.) carbonicolaeformis* Vet., интервал может быть сопоставлен с зоной *Anadontella iljinskiensis* (казанково-маркинский горизонт) Кузнецкого бассейна, с одноименной

зоной Тунгусского бассейна (верхнепелятकिनский горизонт) и с интервалом, отвечающим зонам *Concinella rajchoica* и *Seyedina inventa* – *S. savitschevi* (сейдинская свита) Печорского бассейна. Слои с ‘*Concinella*’ *komiensis* распознаются в Печорском бассейне (сейдинская свита), в Кузнецком и Горловском бассейнах (казанково-маркинская свита) и в Тунгусском бассейне (верхнепелятकिनский горизонт).

Интервал зоны *quadriangularis*, отвечающий *верхнеказанскому подъярису*, в других бассейнах уверенно не прослеживается.

Интервал зон *krotowi* и *wohrmani* отвечает *уржумскому ярусу* и терминальным слоям казанского яруса. Ему соответствует зона *doratioformis* (группа *P. castor*) и слои с фауной *Anadontella-Prilukiella*.

По присутствию вида *P. (P-la) krotowi* интервал сопоставляется с зоной *Palaeomutela visenda* – *P. terasa* (тальбейская свита) Печорского бассейна. По близким морфотипам *Palaeomutela* s.l. (*P. pseudolongissima* Khalf. и *P. (P-la) doratioformis* Gus.) интервал может быть сопоставлен с зоной *Anadontella supraphillipsii* – *Terciella certa* (ленинский горизонт) Кузбасса.

Слои с *Anadontella-Prilukiella* распознаются в Печорском бассейне (тальбейская свита, нижняя часть), в Кузнецком бассейне (ленинская свита, нижняя часть), в Тунгусском бассейне (дегалинский горизонт), в Джунгарском бассейне Северного Китая (формация Пиндицуань (нижняя часть); район Далонгкоу, формации Люцаогоу, Хоньяньчи, Цуаньзицзи). С долей условности, связанной с отсутствием *Prilukiella*, слои выделяются на Таймыре (цветочнинский горизонт) и в бассейнах Индии [Silantiev et al., 2015].

Интервал зон *numerosa*, *ulemensis* и *keyserlingi* почти целиком отвечает *северодвинскому ярусу*, захватывая терминальные слои *уржумского* и базальные слои *вятского* ярусов. Интервалу почти в полном объеме соответствуют зоны *magrosadica* и *fischeri* и слои с фауной *Verneuiliunio-Oligodontella*. К верхней части интервала приурочены слои с *Opokiella-Sakmariella-Concinella*.

По присутствию близких видов *P. (Palaeomutela)* и *P. (Palaeonodonta)* данный интервал распознается в Печорском бассейне (тальбейская свита, верхняя часть), в Кузбассе (ленинская свита, верхняя часть), в Тунгусском бассейне (дегалинский горизонт), в разрезах Таймыра (цветочнинский горизонт). Близкий набор морфотипов зафиксирован в кептенских отложениях Северного Китая, а также на территории Внутренней Монголии.

В Гондване интервал распознается в кептенских отложениях Танзании, в Главном бассейне Кару, на Фолклендских островах и в Южной Америке.

Слои с *Verneuiliunio-Oligodontella* по присутствию *Oligodontella* распознаются в кептенских отложениях Джунгарского бассейна Северного Китая и Внутренней Монголии.

Слои с *Opokiella-Sakmariella-Concinella* по присутствию *Concinella* распознаются в Печорском бассейне (тальбейская свита, верхняя часть), в Кузбассе (ленинская свита, верхняя часть), в Тунгусском бассейне (дегалинский горизонт),

Международная шкала (Henderson et al. 2012; Shen et al. 2013)		Общая шкала России (Стратиграфический кодекс..., 2006)			Зоны по двустворкам рода <i>Palaeomutela</i> (Силантьев, 2014)		Слои с фауной двустворок	Этапы развития НДМ ВЕП	Ангарская палеозоогеографическая область		
Отдел	Ярус (возраст, млн. лет)	Отдел	Ярус	Подъярус	группа <i>P. umbonata</i>	группа <i>P. castor</i>			Печорский бассейн (свиты) (Канев 1985; Силантьев, 1995)	Кузнецкий бассейн (свиты) (Бетехтина, Тока- рева, 1988 и др.)	Тунгусский бассейн (горизонты, свиты) (Бетехтина, Тока- рева, 1988 и др.)
Триас											
Лопинский	— 251.902 —	Вятский	Верхний	golubevi	amalitzkyi	<i>Palaeanodonta concavocarinata</i>	II б		Мальцевская <i>Palaeanodonta</i>	Хаканчанская <i>Palaeanodonta</i>	
	Чансинский			curiosa	obunca				Тайлуганская «карлики»	Гагарье- островский «карлики»	
Вучапинский	— 254.14 —	Татарский	Нижний					Грамотеинская			
Гваделупский	— 259.1 —			Северодвинский	Верхний	keyserlingi	fischeri	Verneuiliunio-Oligodontella Opokiella- Sakmariella- Concinella	II а	Concinella concinna	Concinella concinna
	Кептенский	ulemensis				I г	Тальбейская				Ленинская
		— 265,1 —	Нижний		numerosa		marposadica		<i>Palaeomutela (Palaeanodonta) pseudolongissima</i>		
	Вордский	— 268,8 —			Уржумский	wohrmani			I в	Anadontella- Prilukiella	Anadontella- Prilukiella
— 268,8 —	Биярмийский	Верхний	krotowi	doratioformis		Anadontella- Prilukiella	Palaeomutela krotowi	P. doratioformis			
Роудский			— 272,3 —	Казанский	Нижний	quadriangularis	olgae	'Concinella' komiensis	I б	Ускальская	Верхне- пеляткинский
Приуральский	Кунгурский	Уфимский	umbonata			castor	Redikorella			'Concinella' komiensis	Сейдинская
			Кунгурский	ovatiformis	larae	Sinomya	I а	Интинская <i>Redikorella</i>	Митинская <i>P. ovatiformis</i>	Нижне- пеляткинский <i>P. stegocephalum</i>	
		stegocephalum						Лекворкутская <i>Sinomya</i>	Старокузнецкая <i>Redikorella</i>	Усятская <i>Sinomya</i>	Бургуклинский <i>Sinomya</i>

Рисунок 5 – Корреляция пермских континентальных отложений ВЕП с отложениями Ангарской, Катазиатской и Гондванской палеозоогеографических областей по НДМ [Силантьев, 2016]

Ангарская палеозоогеографическая область		Гондванская палеозоогеографическая область					
Таймыр (горизонты, свиты) (Лобанова и др., 1969, Садовников, 2013 и др.)	Сев. Китай, краевой регион (формации) (Sheng, Jin, 1994; Yang et al., 2007; etc)	Индия Raniganj and Jharia Basins (Silantiev et al., 2015, etc)	Танзания, Кения, Малави (Cox, 1932, 1936; Weir, 1938, etc)	Южная Африка, Замбия, Зимбабве (Sharpe, 1852; Jones, 1890a; Amalitsky, 1895, etc)	Антарктида Ohio Range, Horlick Mts (Bradshaw, 1984)	Фолклендские острова (Simoes et al., 2011)	Южная Америка Paraná Basin (Simoes et al., 1998)
Эффузивно-туфовая Palaeanodonta	Guodikeng Fm Palaeanodonta		Ruhembe Beds Palaeanodonta parallela Palaeomutela oblonga Palaeomutela neglecta 'Carbonicola' (? = Opokiella)	Balfour Fm Palaeomutela keyserlingi Palaeanodonta okensis Kidodia	Mount Glossopteris Fm Palaeanodonta fischeri		
Черноярский Concinella concinna	Wutonggou Fm Palaeomutela keyserlingi						
	Palaeomutela + Palaeanodonta Quanzijie Fm Anadontella-Prilukiella	Raniganj Fm	Calcareous Beds Palaeomutela-Kidodia			Brenton Loch Fm Palaeanodonta	Rio do Rasto Fm Palaeomutela
Цветочнинский	Honyanchi Fm Anadontella-Prilukiella	Anadontella		Koonap Fm Palaeomutela			
Anadontella	Lucaogou Fm Anadontella-Prilukiella	редкие Palaeomutela ?					
Соколинский Sinomya							

на Таймыре (цветочнинский горизонт). Условно слои выделяются в вучапинских отложениях Танзании, откуда известно несколько видов НДМ (*'Carbonicola' carinata* Сох и др.), внешне близких к *Opokiella*.

Полученные данные в целом подтверждают возможность сопоставления северодвинского яруса ВЕП с разрезами кептена Танзании и Южной Африки.

Интервал зон *curiosa* и *golubevi* (группа *P. umbonata*) отвечает *вятскому* ярусу без его базальных слоев. К терминальной части интервала приурочены слои с *Palaeanodonta concavocarinata*. По присутствию близких видов *P. (Palaeomutela)* и *P. (Palaeanodonta)* интервал выделяется в вучапинских отложениях Китая: в Джунгарском и Турпанском бассейнах, в чансинских отложениях Таримского бассейна и лопинском отделе Циляншанского пояса. В Катазии интервал прослеживается в лопинских отложениях района Юннань (Южный Китай), а в Гондване распознается в лопинских отложениях Африки и Антарктиды.

Терминальная часть интервала (слои с *Palaeanodonta concavocarinata*) распознается в Кузбассе (нижняя часть мальцевской свиты), в Тунгусском бассейне (хаканчанская свита), в разрезах Таймыра (эффузивно-туфовая свита, чернорапский горизонт).

Анализ распространения НДМ в перми ВЕП и других регионов Земли позволил выделить три наиболее значимые для корреляции фаунистические группы.

Группа *Palaeomutelidae* имеет наибольшее значение для корреляции.

Нижний корреляционный уровень – кунгурско-роудский (казанский) интервал – по набору сходных морфотипов прослеживается в Еврамерии и Ангариде. *Средний корреляционный уровень* – позднекептенский (позднесеверодвинский) интервал – прослеживается в Еврамерии, Ангариде и Гондване. Характерно присутствие *Oligodontella* и *Palaeomutela* с «шевронообразным» замком, свойственным зоне *keyserlingi*. *Верхний корреляционный уровень* – лопинский (вятский) интервал – прослеживается в Еврамерии, Ангариде, Катазии и Гондване. Для него характерно совместное присутствие *P. (Palaeomutela)* и видов *P. (Palaeanodonta)* с редуцированным замочным аппаратом.

Группа *Anadontella-Prilukiella* применима для сопоставления разрезов Еврамерии, Ангарида и Гондваны в интервале *вордского (уржумского) яруса*.

Группа *Concinella* может использоваться для сопоставления *позднекептенского (позднесеверодвинского) интервала* Еврамерийской и Ангарской (Печорский, Кузнецкий, Тунгусский бассейны и Таймыр) областей.

Данные, изложенные в шестой и седьмой главах работы, позволяют сформулировать **пятое защищаемое положение**: «События миграции и обмена фаунами НДМ прослеживаются за пределами ВЕП и могут использоваться для корреляции отложений Еврамерийской, Ангарской, Катазиатской и Гондванской палеозоогеографических областей. Наиболее значимыми для корреляции являются представи-

тели семейства Palaeomutelidae, позволяющие сопоставлять разрезы всех четырех областей, а также представители родов Anadontella, Prilukiella и Concinella, позволяющие сопоставлять разрезы Еврамерии, Ангариды и Гондваны».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено детальное изучение НДМ из многочисленных разрезов пермских отложений ВЕП. Получены следующие результаты.

1. Выявлен систематический состав НДМ, общее биоразнообразие которых составило 150 видов, принадлежащих 12 родам, 6 семействам и 3 отрядам. Установлены новые таксоны (1 подотряд, 1 семейство, 1 подсемейство, 1 род и 4 вида), описания которых опубликованы в открытой печати.

2. На основе филогении видов *Palaeomutela s.l.* разработана новая зональная шкала пермских континентальных отложений ВЕП, включающая две параллельные зональные последовательности, базирующиеся на стратиграфическом распространении двух морфологических ветвей рода. Последовательность, основанная на развитии группы *P. umbonata* (толстостенная раковина, развитый замок; обитатели подвижных вод и алевроито-песчаных грунтов), включает 11 филозон: *stegocephalum*, *ovatifomis*, *umbonata*, *quadriangularis*, *krotowi*, *wohrmani*, *numerosa*, *ulemensis*, *keyserlingi*, *curiosa*, *golubevi*. Последовательность, основанная на развитии видов группы *P. castor* (тонкостенная раковина, редуцированный замок; обитатели спокойных вод и алевро-глинистых грунтов), включает 8 филозон: *larae*, *castor*, *olgae*, *doratioformis*, *marposadica*, *fischeri*, *obunca*, *amalitzkyi*. Для каждой из зон установлен стратотипический разрез. По отношению к имеющимся зональным шкалам предложенная шкала обладает элементами преемственности, но отличается более высокой детальностью, учетом филогении зональных видов, наличием стратотипов. Зональная шкала по НДМ сопоставлена со шкалами по остракодам, рыбам и тетраподам.

3. В пермских отложениях ВЕП выделено семь вспомогательных биостратиграфических подразделений в ранге *слоев с фауной*: слои с *Sinomya longissima* – *Sinomya gemina*, слои с *Redikorella alta* – *Redikorella kanevi*, слои с ‘*Concinella komiensis*, слои с *Anadontella-Prilukiella*, слои с *Verneuiliunio-Oligodontella*, слои с *Opokiella-Sakmariella-Concinella*, слои с *Palaeomutela (P-ta) concavocarinata*. Эти биостратоны не образуют непрерывной последовательности, но представляют реперные уровни, которые можно использовать для сопоставления континентальных отложений перми Еврамерийской, Ангарской, Катазиатской и Гондванской областей.

4. В развитии фауны НДМ, распространенной в пермских континентальных бассейнах ВЕП, выделено два этапа и шесть стадий, рубежи между которыми фиксируются изменениями биотических и абиотических факторов, т. е. имеют событийную природу. Граница между этапами, *уфимско-раннесеверодвинским*

и *позднесеверодвинско-вятским*, маркируется коренной перестройкой структуры сообществ НДМ и резким увеличением их разнообразия, вызванным появлением 3 новых родов-неоэндемиков и более 20 новых видов. Причиной этого может быть усиление роли континентальных водотоков, изменивших соленость бассейнов с солоноватоводной на пресноводную. На первом этапе развития увеличение разнообразия НДМ связано с *уфимско-раннеказанской* и *уржумской* стадиями, на втором этапе – с *позднесеверодвинской* стадией. К этим стадиям приурочены обмены фаунами между палеозоогеографическими областями, совпадающие с похолоданиями климата.

5. Установленные по НДМ зональные подразделения и слои с фауной с разной степенью достоверности прослеживаются в пределах Еврамерийской, Ангарской, Катазиатской и Гондванской палеозоогеографических областей. Корреляция пермских континентальных разрезов ВЕП по фауне НДМ с разрезами пермской системы, развитой на территории России, в целом подтверждает прежние представления о соответствии отложений Еврамерийской и Ангарской палеозоогеографических областей на уровне горизонтов. Сопоставление разрезов на зональном уровне позволило уточнить положение горизонтов в пределах отделов, ярусов и подъярусов.

6. Впервые пермские континентальные разрезы ВЕП сопоставлены по фауне НДМ с разрезами Таримского бассейна (уфимский и вятский ярусы), Северного Китая и угленосных бассейнов Индии (уржумский и северодвинский ярусы), Фолклендских островов и Южной Америки (северодвинский ярус), с разрезами Джунгарского и Турпанского бассейнов Краевого региона Китая, с разрезами Циляншанского складчатого пояса Северного Китая, с разрезами Южного Китая, Кении, Танзании, Малави, Замбии, Зимбабве, Антарктиды (вятский ярус).

7. Наибольшее значение для межрегиональной корреляции имеет семейство *Palaeomutelidae*, космополитные роды и виды которого дают возможность сопоставлять *кунгурско-роудский (казанский)*, *позднекептенский (позднесеверодвинский)* и *лопинский (вятский)* интервалы континентальных отложений пермской системы Еврамерийской, Ангарской, Катазиатской и Гондванской областей.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из перечня ВАК и изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования:

1. *Силантьев, В. В.* Опорный разрез татарского яруса в Монастырском овраге (Приказанское Поволжье) / В. В. Силантьев, Д. Н. Есин // Вестн. Моск. ун-та. – Сер. 4. Геол. – 1993. – № 4. – С. 38–48.
2. *Silantiev, V. V. Redikorella*, a new non-marine bivalve from the Ufimian (Upper Permian) of West Russia / V. V. Silantiev // N. Jb. Geol. Palaontol. Monatsch. – 1994. – № 11. – P. 692–702.
3. *Силантьев, В. В.* Палеомутелы (неморские двустворки) соликамского горизонта Соликамской впадины / В. В. Силантьев // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 1995. – Т. 70. – Вып. 5. – С. 73–82.

4. *Chalimbadja, V. G.* Conodonts from the Upper Permian type strata of European Russia / V. G. Chalimbadja, V. V. Silantiev // Proc. Roy. Soc. Victoria. – 1997. – Vol. 110. – № 1/2. – P. 137–145.
5. *Utting, J.* Palynological assemblages from Ufimian and Kazanian Stratotype areas in Russia, and comparison with Canadian Arctic / J. Utting, N. K. Esaulova, V. V. Silantiev, O. V. Makarova // Canadian Journal of Earth Sciences. – 1997. – Vol. 34. – P. 1–16.
6. *Халымбаджа, В. Г.* Конодонты казанского яруса Татарстана / В. Г. Халымбаджа, В. В. Силантьев // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 1999. – Т. 74. – Вып. 2. – С. 60–61.
7. *Силантьев, В. В.* Неморские двустворчатые моллюски из пермских отложений Юго-Западного Притиманья (бассейн р. Вымь) / В. В. Силантьев, С. В. Куркова // Уч. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2009. – Т. 151. – Кн. 3. – С. 205–215.
8. *Силантьев, В. В.* Современное состояние систематики класса *Bivalvia* (двустворчатые моллюски) / В. В. Силантьев // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 2010. – Т. 85. – Вып. 3. – С. 16–28.
9. *Силантьев, В. В.* Об изменениях в систематике неморских двустворчатых моллюсков позднего палеозоя в новом издании “Treatise on Invertebrate Paleontology” / В. В. Силантьев, Дж. Картер // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 2011. – Т. 86. – Вып. 1. – С. 14–17.
10. *Зорина, С. О.* Вещественный состав и условия образования пограничных отложений нижнего и верхнего подъярусов казанского яруса в стратотипическом разрезе Приказанского района / С. О. Зорина, Е. С. Руселик, В. В. Силантьев и др. // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 2011. – № 1. – С. 11–18.
11. *Нурғалиева, Н. Г.* Изотопные углеродные и кислородные индикаторы эталонного разреза уржумского и татарского ярусов / Н. Г. Нурғалиева, В. В. Силантьев, О. С. Ветошкина, М. Н. Уразаева // Уч. зап. Казанск. ун-та. Сер. естеств. наук. – 2012. – Т. 154. – Кн. 1. – С. 189–196.
12. *Силантьев, В. В.* Микроструктура раковин пермских неморских двустворчатых моллюсков *Palaeomutela Amalitzky*: уточнение диагноза рода / В. В. Силантьев, М. Н. Уразаева // Палеонтол. журн. – 2013. – № 2. – С. 14–20.
13. *Уразаева, М. Н.* Неморские двустворчатые моллюски из нижнепермских отложений острова Русский (Южное Приморье) / М. Н. Уразаева, В. В. Силантьев, Л. А. Изосов, Е. П. Терехов // Уч. зап. Казанск. ун-та. Сер. естеств. наук. – 2013. – Т. 2. – С. 190–208.
14. *Gotz, A. E.* Palynology of the Kazanian stratotype section (Permian, Russia): palaeoenvironmental and palaeoclimatic implications / A. E. Gotz, V. V. Silantiev // Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. – 2014. – 95 (2). – P. 149–158.
15. *Силантьев, В. В.* Зональная шкала пермских отложений Восточно-Европейской платформы по неморским двустворчатым моллюскам / В. В. Силантьев // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2014. – Т. 22. – № 1. – С. 1–28.
16. *Силантьев, В. В.* Этапы развития пермской фауны неморских двустворчатых моллюсков Восточно-Европейской платформы / В. В. Силантьев // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 2015. – Т. 90. – Вып. 6. – С. 48–57.
17. *Silantiev, V. V.* The Permian Nonmarine Bivalve *Palaeonodonta Amalitzky*, 1895: Position in the Modern *Bivalvia* System / V. V. Silantiev, J. Carter // Paleontological Journal. – 2015. – Vol. 49. – № 10. – P. 1125–1141.
18. *Silantiev, V. V.* Systematics of Nonmarine Bivalve Mollusks from the Indian Gondwana Coal Measures (Damuda Group, Permian, India) / V. V. Silantiev, S. Chandra, M. N. Urazaeva // Paleontological Journal. – 2015. – Vol. 49. – № 12. – P. 1235–1274.
19. *Urazaeva, M. N.* Revision of Late Permian Nonmarine Bivalves of the Genus *Verneuilunio* Starobogatov, 1987 and Its Type Species *Naiadites verneuli Amalitzky*, 1892 / M. N. Urazaeva, V. V. Silantiev, R. R. Usmanova // Paleontological Journal. – 2015. – Vol. 49. – Iss. 11. – P. 1174–1183.
20. *Nurgaliev, N. G.* Some new data on isotope stratigraphy of the Permian rocks at the east of the Russian platform / N. G. Nurgaliev, V. V. Silantiev, O. S. Vetoshkina et al. // ARPN Journal of Engineering and Applied Sciences. – 2015. – Vol. 10. – № 10. – P. 4436–4442.
21. *Уразаева, М. Н.* Ревизия позднепермского рода неморских двустворчатых моллюсков *Verneuilunio* Starobogatov, 1987 / М. Н. Уразаева, В. В. Силантьев, Р. Р. Усманова // Уч. зап. Казанск. ун-та. Сер. естеств. наук. – 2015. – Т. 157. – Кн. 1. – С. 59–74.

22. *Mouraviev, F. A.* Red Paleosols in the Key Sections of the Middle and Upper Permian of the Kazan Volga Region and Their Paleoclimatic Significance / F. A. Mouraviev, M. P. Arefiev, V. V. Silantiev et al. // *Paleontological Journal*. – 2015. – Vol. 49. – № 10. – P. 1150–1159.

23. *Фахрутдинов, Э. И.* Литолого-фациальные особенности нижнеказанских отложений по данным ЭПР опорного разреза / Э. И. Фахрутдинов, Н. Г. Нургалиева, Н. М. Хасанова, В. В. Силантьев // *Уч. зап. Казанск. ун-та. Сер. естеств. наук*. – 2015. – Т. 157. – Кн. 3. – С. 87–101.

24. *Силантьев, В. В.* Пермские неморские двустворчатые моллюски Восточно-Европейской платформы: стратиграфическое распространение и корреляция / В. В. Силантьев // *Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол.* – 2016. – Т. 91. – Вып. 1. – С. 50–66.

Монографии

25. *Силантьев, В. В.* Международный симпозиум «Верхнепермские стратотипы Поволжья». Путеводитель геологической экскурсии / В. В. Силантьев, И. Я. Жарков, Р. Х. Сунгатуллин, Р. Р. Хасанов. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1998. – 69 с.

26. Геологические памятники природы Республики Татарстан / науч. ред. В. В. Силантьев. – Казань: Акварель-Арт, 2007. – 296 с.

27. *Силантьев, В. В.* Неморские двустворчатые моллюски Угленосной Серии Индийской Гондваны / В. В. Силантьев, С. К. Чандра. – Lambert Academic Publishing, Saarbrucken, 2011. – 85 с.

28. Геологические памятники природы Республики Татарстан / науч. ред. В. В. Силантьев. – 2-е изд. – Казань: Изд-во «Деловая полиграфия», 2013. – 298 с.

29. Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama river regions. A field Guidebook of XVIII International Congress on Carboniferous and Permian / D. K. Nurgaliev, V. V. Silantiev, S. V. Nikolaeva (Eds.). – Kazan: Kazan University Press, 2015. – 208 p.

Прочие публикации

30. *Силантьев, В. В.* Соликамский горизонт Пермского Приуралья / В. В. Силантьев // *Стратотипы и опорные разрезы Поволжья и Прикамья*. – Казань: Экоцентр, 1996а. – С. 13–55.

31. *Силантьев, В. В.* Соликамский и шешминский горизонты в опорных разрезах по р. Белой (Башкирия) / В. В. Силантьев // *Стратотипы и опорные разрезы Поволжья и Прикамья*. – Казань: Экоцентр, 1996б. – С. 56–61.

32. *Силантьев, В. В.* Уфимский ярус. Соликамский горизонт. Стратиграфия пограничных отложений нижней и верхней перми стратотипической области / В. В. Силантьев // *Биота Востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми*. – М.: ГЕОС, 1998. – С. 37–54.

33. *Силантьев, В. В.* Палеонтологическая характеристика казанских отложений. Морские двустворчатые моллюски / В. В. Силантьев // *Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Приказанского района (Материалы к Международному симпозиуму «Верхнепермские стратотипы Поволжья»)*. – М.: ГЕОС, 1998. – С. 25–29.

34. *Silantiev, V. V.* Solikamskian Horizon of the Permian in the Fore-Urals / V. V. Silantiev // *Stratotypes and Reference Sections of the Upper Permian in the Regions of Volga and Kama Rivers*. – М.: GEOS, 1998. – P. 11–31.

35. *Silantiev, V. V.* Solikamskian and Sheshmian Horizons in the Reference Sections along the Belaya River (Bashkortostan) / V. V. Silantiev // *Stratotypes and Reference Sections of the Upper Permian in the Regions of Volga and Kama Rivers*. – М.: GEOS, 1998. – P. 31–34.

36. *Silantiev, V. V.* New data on the Upper Permian bivalve *Palaeomutela* in European Russia / V. V. Silantiev // *Bivalves: An Eon of Evolution*. – Calgary: Univ. of Calgary Press, 1998. – P. 437–442.

37. *Силантьев, В. В.* Двустворчатые моллюски / В. В. Силантьев // *Стратотипический разрез татарского яруса на р. Вятке*. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 83–96.

38. *Силантьев, В. В.* Принципы единой систематики неморских двустворчатых моллюсков позднего палеозоя / В. В. Силантьев, Л. Г. Перегоедов // *Материалы III Междунар. симп. «Эволюция жизни на Земле»*. – Томск, 2005. – С. 18–19.

39. *Силантьев, В. В.* Микроструктурные исследования раковин пермских неморских двустворчатых моллюсков и их значение для систематики / В. В. Силантьев, С. В. Куркова // *Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография*. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2007. – С. 299–300.

40. *Силантьев, В. В.* Пермские неморские двустворчатые моллюски Европейской России и их биостратиграфическое значение / В. В. Силантьев // *Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ*. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2009. – С. 212–214.

41. *Silantiev, V. V.* A Permian Non-Marine Cardiida Genus *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895 from European Russia: systematic position and revised diagnosis / V. V. Silantiev, J. G. Carter // Permian and Triassic Paleontology and Stratigraphy of North Eurasia. – Moscow: PIN RAS, 2010. – P. 107–110.
42. *Силантьев, В. В.* Неморские двустворчатые моллюски семейства *Amnigeniidae* Khalfin, 1948: объем и латеральное распространение / В. В. Силантьев // Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеогеографии. – СПб., 2013. – С. 113–115.
43. *Силантьев, В. В.* Неморские двустворчатые моллюски из разреза формации Wutonggou Северо-Западного Китая / В. В. Силантьев, R. Eagar // Татарский ярус Европейской России: проблемы стратиграфии и корреляции с морской тетической шкалой. – М.: ПИН РАН, 2002. – С. 41.
44. *Silantiev, V. V.* Permian non-marine bivalve genus *Palaeomutela* Amalitzky, 1891 and its evolutionary lineages based on the hinge structure / V. V. Silantiev // CPC-2014 Field Meeting on carboniferous and Permian nonmarine-marine correlation. – Freiberg, 2014. – P. 60.
45. *Silantiev, V.V.* Depositional model of the East European Platform during Kazanian (Roadian) times / V. V. Silantiev, V. K. Golubev, A. E. Gotz // Proceeding of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting. – Kazan, 2014. – P. 80–82.
46. *Silantiev, V. V.* Multidisciplinary stratigraphic research of the Middle and Upper Permian of East European Platform / V. V. Silantiev, M. P. Arefiev, Y. P. Balabanov et al. // Proceeding of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting. – Kazan, 2014. – P. 83–84.
47. *Silantiev, V. V.* Permian non-marine bivalve zonation of the East European Platform and its correlative capacity / V. V. Silantiev // XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian. August 2015, Kazan, Russia. Abstract Volume. – Kazan: Kazan University Press, 2015. – P. 177.
48. *Silantiev, V. V.* The Permian non-marine bivalve genus *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895 and its position in the modern system of Bivalvia / V. V. Silantiev, J. G. Carter. // XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian. – Kazan: Kazan University Press, 2015. – P. 178.

Подписано в печать 12.01.2017.

Бумага офсетная. Печать цифровая.

Формат 60x84 1/16. Гарнитура «Times New Roman». Усл. печ. л. 2,10.

Уч.-изд. л. 2,12. Тираж 160 экз. Заказ 43/1.

Отпечатано с готового оригинал-макета
в типографии Издательства Казанского университета

420008, г. Казань, ул. Профессора Нужи́на, 1/37

тел. (843) 233-73-59, 233-73-28