

**ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ, ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ
И ПАЛЕОГЕОДИНАМИКА**

Палеобиогеография является весьма эффективным инструментом палеогеографических и палеогеодинамических реконструкций. Приводятся правила классификации, номенклатуры и описания биогеографических единиц (биохорем), предложенные Международной общественной ассоциацией «Друзья палеобиогеографии». Обсуждаются принципы и методы исследований в палеобиогеографии. Показано, что палеобиогеографическое районирование морских акваторий основывается главным образом на анализе ареалов таксонов. Ранг биохорем определяется преимущественно рангом эндемичного таксона и геоисторически. Описывается реконструкция профиля дна палеобассейна с помощью анализа катен бентосных сообществ. Горизонтальные перемещения плит и террейнов в Палео-Пацифике контролируются последовательностью биогеографических ассоциаций таксонов морских беспозвоночных в разрезах на сиалических массивах. Время формирования морских проливов на месте будущих зон рифтинга и спрединга устанавливается по времени территориального разобщения ареалов таксонов. Устойчивость в геологическом времени зон смешанных бореальных и тетических фаун в пределах конкретных широт свидетельствует об отсутствии перемещений плиты в пространстве. Делается вывод о том, что палеобиогеографический метод не менее эффективен для оценки горизонтальных перемещений плит и террейнов, чем палеомагнитный, геохимический и структурный.

V.A. Zakharov

**PALEOBIOGEOGRAPHY, PALEOGEOGRAPHY
AND PALEOGEODYNAMICS**

Paleobiogeography is rather effective tool of paleogeographical and paleogeodynamics reconstructions. Rules of classification, the nomenclature and the description of biogeographical units (biochoremas), suggested by the International public association «Friends of paleobiogeography» are resulted. Principles and methods of researches in paleobiogeography are discussed. It is shown, that paleobiogeographical division into districts of sea water areas is based, mainly, on the analysis of taxon areals. The rank biochoremas is determined mainly by a rank endemic taxon and geohistorical approach. Reconstruction of a bottom paleobasin's profile with the help of the catena analysis of benthonic communities is described. Horizontal movings of plates and terranes in the Northern Paleo-Pacific are supervised by sequence of biogeographical taxon associations of the sea invertebrates in sections. Time of formation of sea passages for a place of the future rifting and spreading zones is established on time of territorial dissociation of taxon areals. Stability in geological time of zones mixed boreal and tethyan fauna within the limits of latitudes testifies to absence of movings of a plate in space. It is judged that the paleobiogeographical method is not less effective for an estimation of horizontal movings plates and terranes, than paleomagnetic, geochemical and structural.

Зоогеография «указывает нам, причем способом, который недоступен другим наукам, какие черты земной поверхности наиболее древние и наиболее устойчивые, а какие – новейшие».

Wallace, 1876 по: [Паттерсон, 1988]

ВВЕДЕНИЕ

Палеобиогеография – мощный инструмент познания лика земной поверхности в геологическом прошлом. То, что лик нашей планеты менялся во времени, представляется очевидным. Новое поколение специалистов по наукам о Земле иногда связывает этот вывод только с успехами теории тектоники плит. Не отрицая эмоционального воздействия геодинамических моделей, в особенности, реализованных на мультимедийной основе, следует все же признать, что глобальные палеогеографические реконструкции появились задолго до плейттектонических (см., например: [Termier H., Termier G., 1952, 1960]).

Значительный вклад в палеогеографические реконструкции на разных этапах истории Земли внесла и палеобиогеография – наука о закономерностях распространения организмов в геологическом прошлом. Не случайно уже на ранних стадиях становления биогеографии как науки геологический аспект оказался в центре внимания ее основателей: причины и закономерности биогеографической дифференциации морских и наземных организмов они объясняли исторически сложившимися условиями среды (Дж. Дана, 1853 г. и Э.Форбс, 1854 г. по: [Кафанов, Кудряшов, 2000]), [Дарвин, 1991], (Уоллес, 1876 г. по: [Паттерсон, 1988]). Современные биологи придерживаются этого аспекта, определяя биогеографию как науку о географических закономерностях размещения любых проявлений жизни и живого на поверхности Земли в геологических масштабах времени [Гурьянова, 1957; Кафанов, Кудряшов, 2000]. Флоры и фауны разных участков континентов и морей различаются (факт) и эти различия сложились исторически (объяснение). Если это так, то закономерности размещения организмов, установленные для разных геологических эпох, могут быть объяснены с позиций современного их толкования.

В палеобиогеографии, как и во многих других науках о Земле, задачи решаются с привлечением принципа актуализма, в соответствии с которым законы, управлявшие природой в геологическом прошлом, были теми же, что и ныне. Например, пойкилотермные животные холодных и теплых вод в современных морях и океанах закономерно расселяются благодаря контролю температурой, которая формирует различную термопатию видов беспозвоночных. По К.Н. Несису [1982, с. 116], термопатия современного вида может быть определена «...по теплоустойчивости клеток [Жирмунский, 1964], половых продуктов, видовым температурным константам размножения и ранних стадий развития, термопреферендуму взрослых особей... Эти характеристики не совпадают, но все они интегрируются в ареале. Поэтому термопа-

тию можно вывести из особенностей ареала вида». Таким образом, животные, обитавшие при сходных условиях, будут иметь близкие ареалы. Этот постулат крайне важен для поддержки сложившейся среди палеонтологов практики районирования палеоакваторий по ареалам таксонов. Основанное на ареалологическом методе районирование по фауне и флоре позволило в конечном итоге установить существование климатической зональности на Земле. Таким образом, вполне естественно, что палеобиогеография заимствует у биогеографии многие методы исследований. Однако следует иметь в виду, что и среди неонтологов так же, как среди палеонтологов, нет единства в принципах и методах исследования.

БИОГЕОГРАФИЯ И ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ

Итак, палеобиогеография наиболее тесно связана с биогеографией. Тем не менее, палеобиогеография настолько же самостоятельна, насколько самостоятельна палеонтология по отношению к биологии. Хотя у палеобиогеографии, как отрасли знаний, имеются свои собственные цели и задачи, в их реализации она опирается на те же биологические законы, что и биогеография. Понятно, что ископаемый материал имеет свои особенности и методы его изучения. Как и в биогеографии, предметом исследований в палеобиогеографии является ареал, фауна, флора и биота в целом. Современные биологи предлагают не разделять, и тем более не противопоставлять, палеобиогеографию биогеографии. Они апеллируют к тому факту, что особенности распространения организмов на поверхности Земли – на суше и в море – сложились исторически.

В геологическом прошлом, как и ныне, живые организмы неравномерно распределялись в пространстве. Причиной тому были разные условия обитания. Различия определялись не только наличием моря и суши (по крайней мере, с силура), но и климатической (по крайней мере, с позднего девона), вдольбереговой (эффект берега), высотной (эффект рельефа) и глубокowodной (эффект глубины) зональностями.

По А.И. Кафанову и В.А. Кудряшову [2000, с. 16], «...любые биогеографические факты, события и закономерности можно рассматривать как в экологическом (современном), так и эволюционном (геологическом) масштабах времени». Исходя из представления о многоаспектности биогеографии, эти авторы предлагают рассматривать ее геологический аспект наряду с географическим и биологическим [Кафанов, Кудряшов, 2000, там же]. Это предложение кажется логичным лишь для времени, в течение которого легко прослеживается история таксонов, фаун и флор. Как правило, это время ограничивается поздним кайнозоем. По мере углубления в геологическую историю возможность прямого использования биогеографических методов в палеобиогеографии все более ограничивается. Палеонтолог в отличие от неонтолога прежде, чем приступить к биогеографическим построениям, должен реконструировать биоту геологического прошлого и среду ее обитания. На этом пути палеобиогеография многое заимствует у различных отраслей знания, в поддержке которых биогеография не нуждается [Макри-



Рис. 1. Биохоремы на рубеже юры и мела в Северном полушарии (за основу взят рис. 2 из: [Захаров, Рогов, 2003] с добавлениями)

Демонстрируется соподчинение трех категорий основных палеобиохорем: надобласти, области и провинции (З-Е – Западно-Европейская, В-Е – Восточно-Европейская провинции)

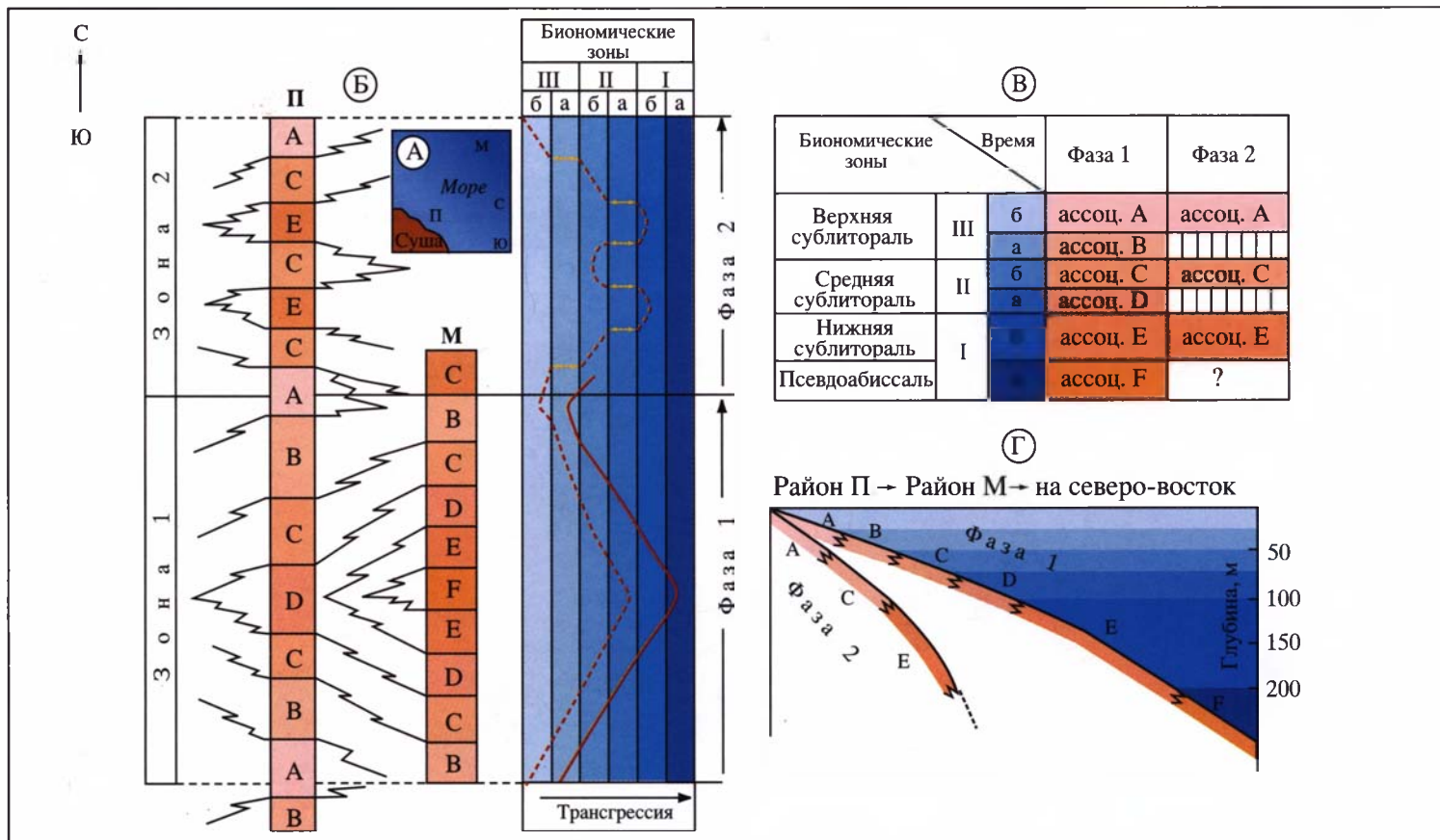


Рис. 2. Схема реконструкции рельефа дна палеобассейна при анализе катены бентоса (по: [Захаров, Шурыгин, 1985])

А – палеогеографическое положение исследуемых разрезов – прибрежного (П) и мористого (М); Б – рекуррентная смена автохтонных танатоценозов в трансгрессивно-регрессивных циклах двух синхронных разнофациальных разрезов и реконструкция последовательной (во времени) смены биономических зон; В – распределение ассоциаций двустворок по биономическим зонам (катена) в изученном районе палеобассейна (см. фрагмент А): А–F – сообщества двустворок, основные ассоциации которых реконструированы по соответствующим ориктоценозам в разрезах; Г – схематический батиметрический профиль исследуемого участка палеобассейна в разных фазах.

Вертикальная штриховка – выпадение ассоциации (биономической зоны) из катены (на профиле дна); ломаные линии – фациальные переходы; А–F – автохтонные танатоценозы (и ассоциации) мелководья (III): б – приближенного к берегу, а – удаленного от берега, умеренных глубин (II: б, а – см. III), нижнесублиторальных (Iб) и псевдоабиссальных (Iа)

На графике «трансгрессия» показаны смещения биономических зон: пунктирная линия – для прибрежного разреза (А–П), сплошная линия – для мористого разреза (А–М)

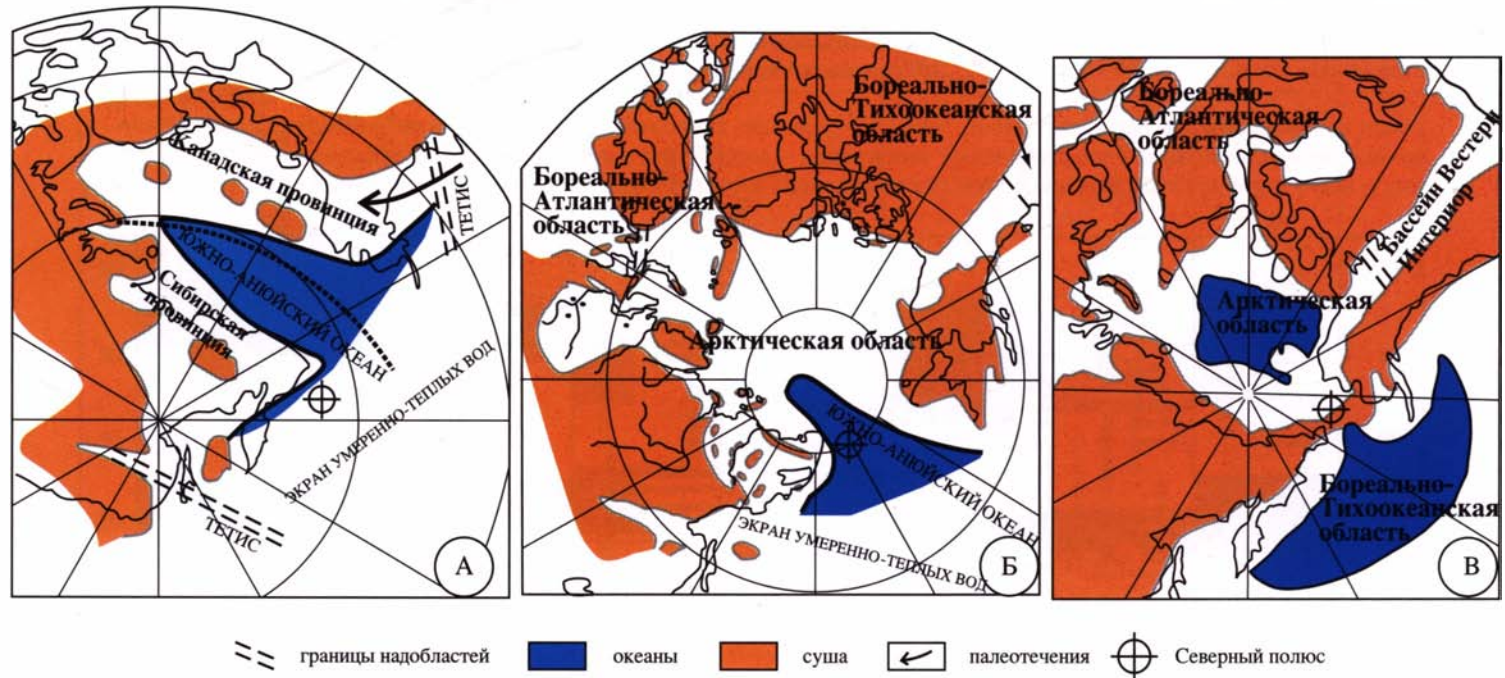


Рис. 3. Реконструкция Южно-Анжуйского океана в триасе (А), средней юре (Б) и Амеразийского бассейна в позднем мелу (В) (по данным палеобиогеографии [Захаров и др., 2002 а, б])

Граница между Канадской и Сибирской биогеографическими провинциями в триасе проходила по океанической впадине, которая затрудняла обмен фаунами. Фауна среднеюрской Арктической биогеографической области значительно менее дифференцирована, что свидетельствует об отсутствии существенных преград (океанической впадины) на путях циркумарктической миграции. Систематический состав моллюсков позднемеловой Арктической биогеографической области весьма гомогенный, что объясняется свободным обменом между канадскими и сибирскими акваториями

А

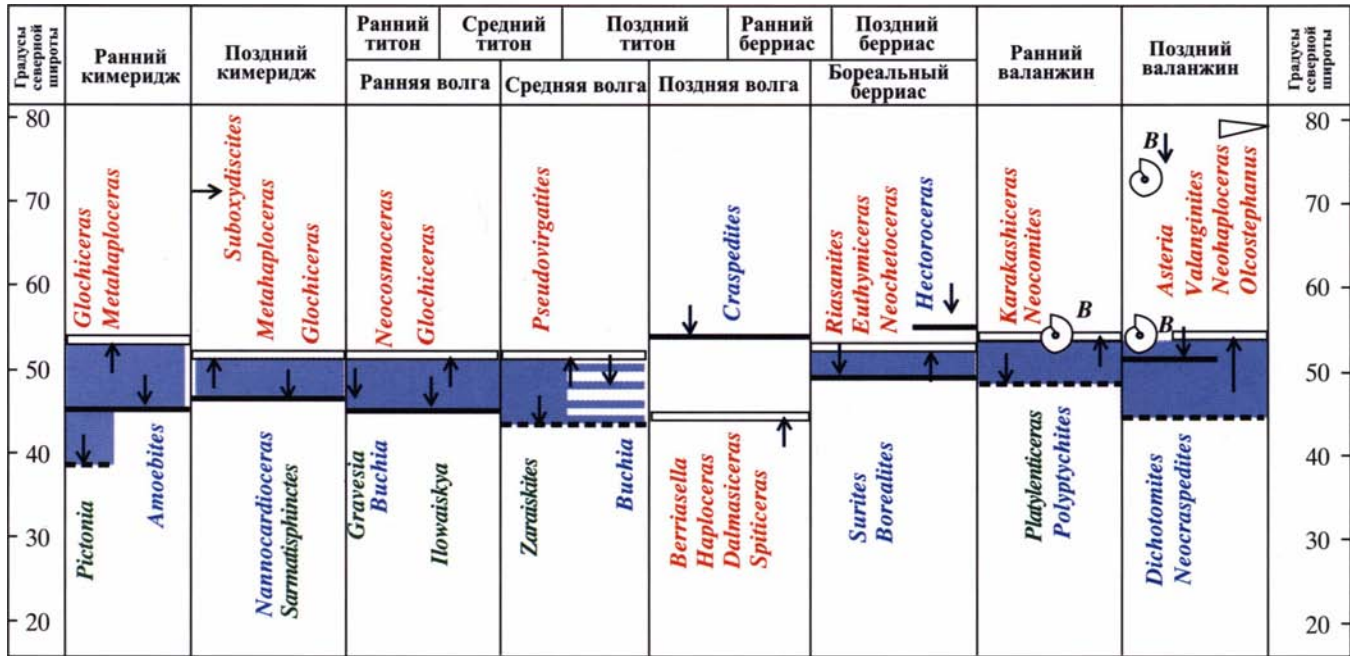
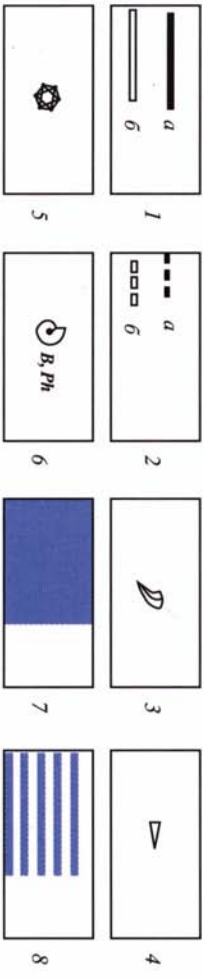
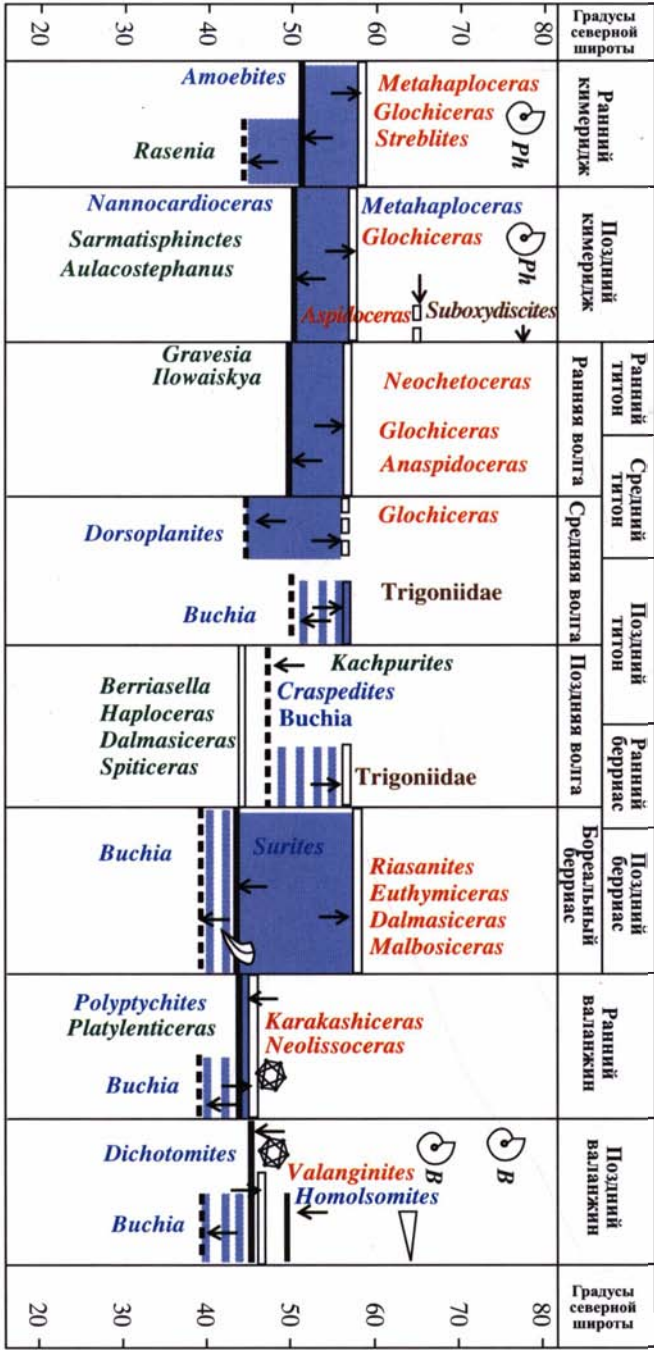


Рис. 4. Местоположение бореально-тетического экотона и границы между надобластями Бореальной и Тетис-Панталасса в Бореально-Атлантической области в кимеридже – валанжине. Поскольку зона экотона в течение более 20 млн лет сохраняет положение в пределах интервала широт 45–55° с.ш., предполагается, что европейская плита не перемещалась в указанное время к северу.

А – Западно-Европейская провинция; Б – Восточно-Европейская провинция; 1, 2 – границы распространения бореальных (а) и тетических (б) экспансий (1) и проникновения (2); 3–6 – находки вместе с бореальными аммонитами: 3 – рудистов, 4 – тетических белемнитов (*Hibolites*), 5 – колониальных кораллов, 6 – океанических аммонитов высоких широт (*Ph* – *Phyllocerata*; *B* – *Bochianites* – *Ammonitida*, *Perisphinctina*); 7 – экотон по аммонитам; 8 – экотон по двустворчатым моллюскам

Палеобиогеографическая приуроченность аммонитов и двустворчатых моллюсков обозначена цветом, например, аммониты: тетические – красным, бореальные (потомки тетических) – коричневым, низкобореальные – зеленым, высокобореальные (арктические) – синим. Двустворчки: бореальные – *Buchia*, тетические – *Trigoniidae* (из: [Захаров, Рогов, 2003])

В



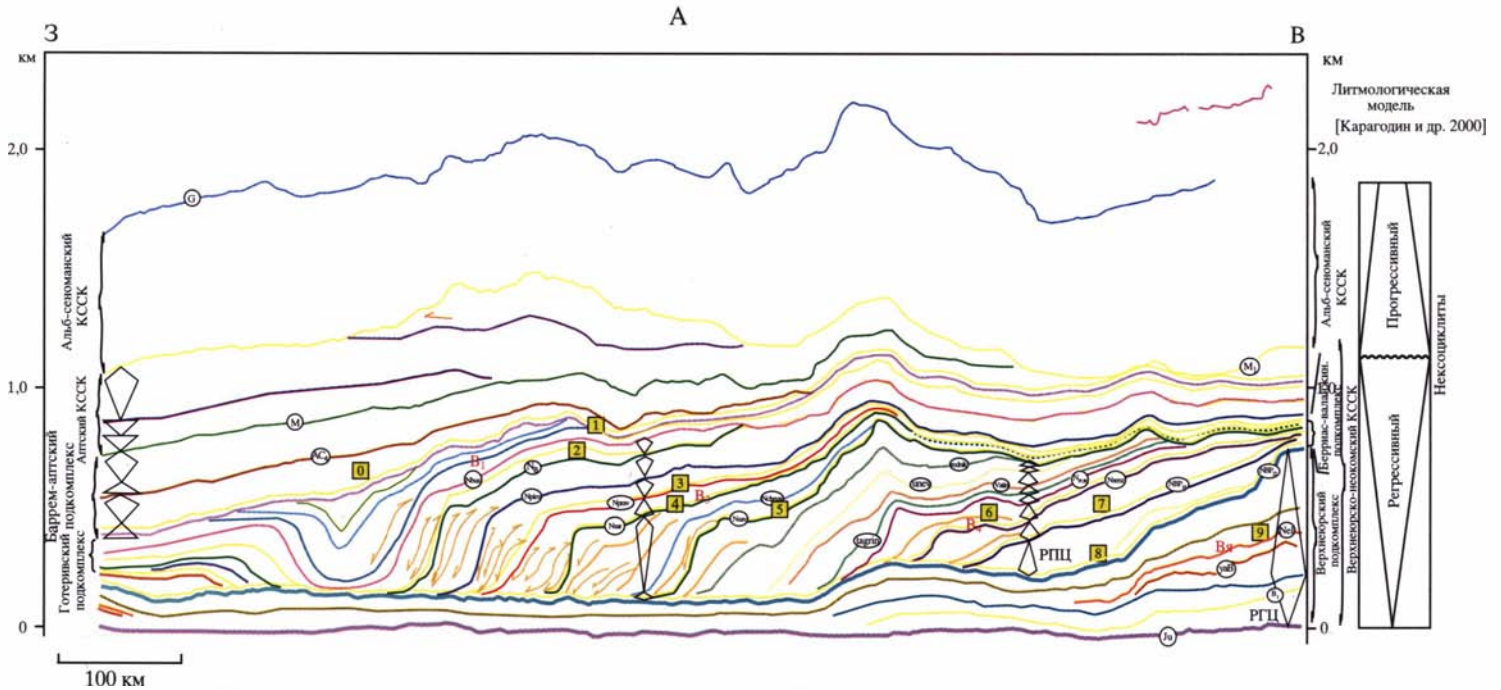
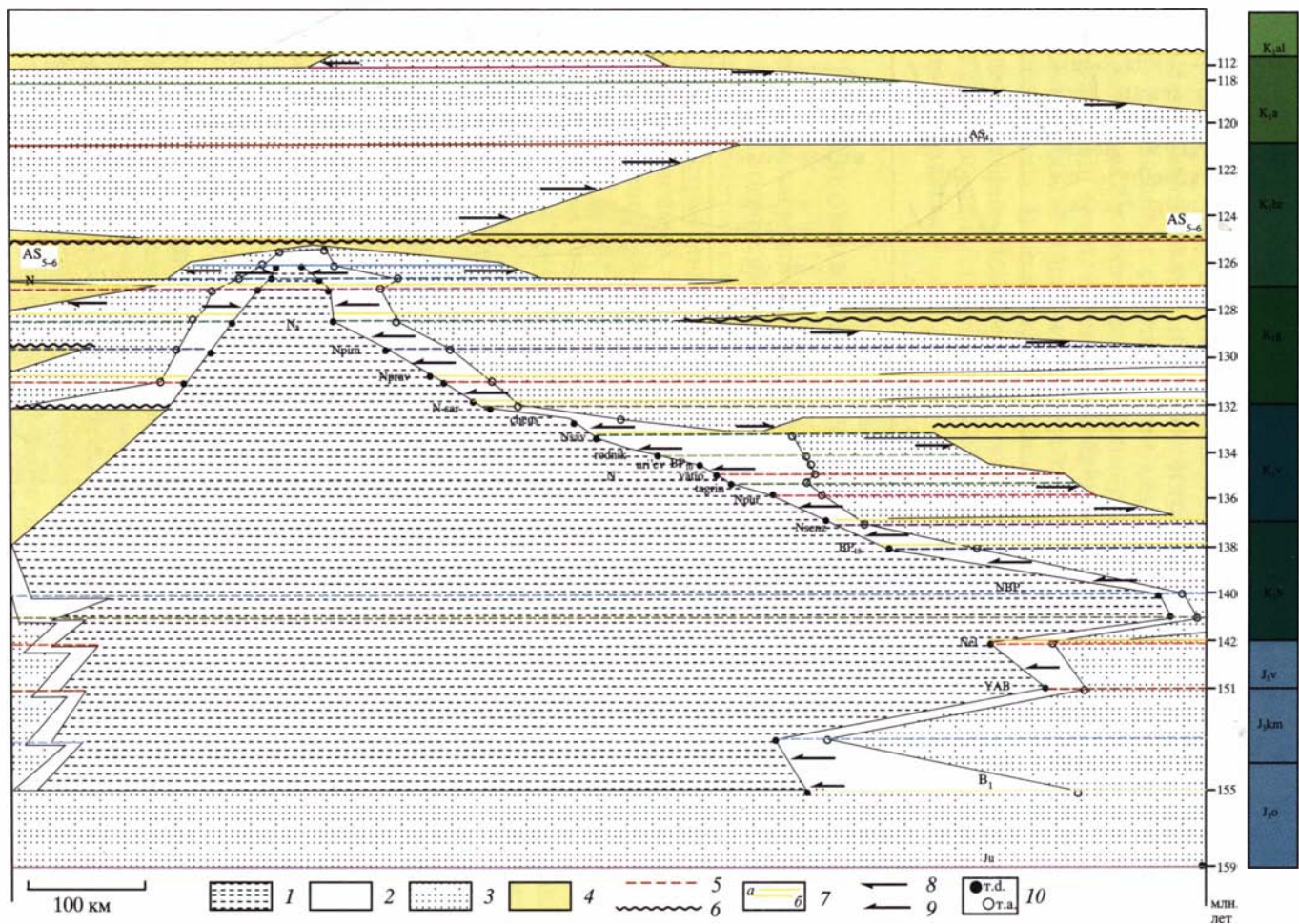


Рис. 3. Хроностратиграфическая схема верхнеюрско-нижнемеловых отложений Западно-Сибирского осадочного мегабассейна
 А – выровненный сейсмический разрез; Б – хроностратиграфическая схема
 1 – отложения открытого моря (конденсированная часть разреза) (глины); 2 – клиноформная часть разреза; 3 – отложения относительно мелководья и прибрежной равнины; 4 – суша (осадки отсутствуют); 5 – сейсмический горизонт (линия максимального затопления) и его индекс; 6 – поверхность размыва; 7 – границы «вейлита»: а – первого типа, б – второго типа; 8 – кровельное прилегание; 9 – подошвенное налегание; 10 – характерные точки клиноформ

Б



К статье М.П. Антипова, Е.Е. Бобыловой, И.Е. Варшавской

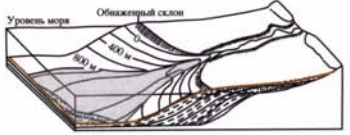

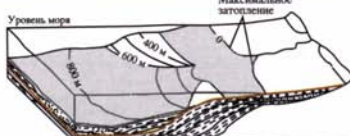

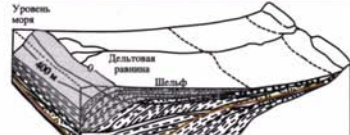

		Область преимущественного осадконакопления		Тракты осадочных систем (systems tract)	Модели осадконакопления	Направленность и характер изменения уровня моря		
		море	суша					
Эрозионная граница I типа $V_{\text{тект}} < V_{\text{эвт}}$	Равнина бассейна			L S T	Регрессивная		относительное падение	
	Подножие склона							
	Подножие склона	Склон	Шельф	H S T	Высокого уровня моря		подъем	
	Равнина бассейна	Подножие склона	Склон					
Эрозионная граница II типа $V_{\text{тект}} > V_{\text{эвт}}$	Край шельфа			L S T	Регрессивная		относительное падение	

Рис. 1. Диаграмма основных моделей осадконакопления на разных этапах формирования «вейлита» [Осадочные бассейны..., 2004]

дин, Мейен, 1988]. Поэтому некоторые палеонтологи склонны рассматривать, хотя и с оговорками, палеобиогеографию как «...вполне самостоятельную дисциплину с собственными задачами» [Мейен, 1976]. Действительно, морская биогеография, например, не ставит задач реконструкции береговой линии моря, течений, определения солености вод, реконструкции климатической зональности или горизонтальных перемещений блоков земной коры. В то же время, при районировании морских акваторий палеобиогеография заимствует, по существу, все доступные принципы и методы биогеографии. Стало быть содержательные части обоих направлений очень близки.

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Подходы и направления исследований. Биологи обычно говорят не о принципах, а о подходах и направлениях исследований [Кафанов, Кудряшов, 2000]. В соответствии с их представлениями, все разнообразие пространственного распространения организмов изучает наука хорология, которая может быть разделена на экологическую и географическую. Это разделение достаточно условно и зависит, по существу, от масштаба карт-схем, на которых отражены результаты исследований. Экологическая хорология «работает» с крупномасштабными картами (крупнее м-ба 1 : 1 000 000), географическая хорология – с мелкомасштабными. Палеонтологи исповедуют близкий подход в направлениях исследования закономерностей расселения организмов. Они выделяют два основных пути: биохорологический (собственно биогеографический) и экосистемный [Макридин, Мейен, 1988].

I. Биохорологический подход (биогеографический s.str.) – анализ закономерностей распространения таксона (ареалологическое и флористико-фаунистическое направления).

II. Палеоэкосистемный подход – анализ закономерностей размещения биогеоценозов (ландшафтно-географическое или биофациальное и климато-биогеографическое направления).

Настоящая статья посвящена главным образом морской палеобиогеографии и, прежде всего, биохорологическому подходу при анализе палеонтологического материала. Ареалологическое и флористико-фаунистическое направления фиксируют определенные географические неоднородности в распространении вымерших организмов на больших площадях в течение конкретных промежутков геологического времени. Важное место в этом анализе занимает палеобиогеографическое районирование, которое сводится к выделению на всей поверхности земного шара биогеографических единиц разного ранга.

Единица биогеографического районирования – биохорема. Основная типологическая единица биогеографической классификации была названа биохорией (bioshore). По свидетельству А.Л. Тахтаджяна [1966], термин фитохория ввел в обращение английский ботаник У.Б. Таррилл [Tutill, 1958]. В дискуссии на совещании «Палеобиогеография и палеоэкология 2001» в

Италии в замке Аркуато (Castell' Arquato) Вернер Пиллер (Werner E. Piller), университет Граца (Graz), Австрия, отметил, что термин «биохория» использовался в экологии и фитогеографии [Dansereau, 1957] задолго до того, как он вошел в палеобиогеографию, и в ином смысле¹. Однако распространение среди палеонтологов термин палеобиохория как биогеографическая единица любого ранга получил после публикации В.П. Макридина [1973]. В Палеонтологическом словаре [1965, с. 47] термин «биохор» определен как «высшее подразделение биоциклов, объединяющее биотопы, расположенные в одной климатической области», а биоцикл – как высшее подразделение биосферы, соответствующее ее подразделению на морские воды, пресные воды и сушу (там же).

Участник совещания (подробно о нем будет сказано ниже) в замке Аркуато М. Манценидо (университет Ла Плата, Аргентина) предложил заменить термин «биохория» другим – «биохорема», имеющим те же этимологические корни, что и «биохория» [Manceñido, 2002]. Название «биохорема»² для обозначения биогеографической единицы любого ранга было принято большинством в результате заочного голосования [Сесса, Westermann, 2003]. Биохорема – это биогеографическая единица (или единица районирования) любого ранга в иерархической системе категорий районирования, имеющая собственное название. Например, Арктическая область или Северо-Сибирская провинция. По А.И. Кафанову и В.А. Кудряшову [2000, с. 15], биогеографическая категория – совокупность всех биогеографических единиц, имеющих один и тот же ранг в иерархической системе биогеографического районирования. Динамические единицы изменяются во времени, пространстве и ранге.

Районирование. Палеобиогеографическое районирование поверхности планеты означает разделение ее на соподчиненные палеобиохоремы на основе сходства и различий в таксономическом составе населения отдельных территорий (на суше) или акваторий (в водных бассейнах).

Таким образом, конкретная палеобиохорема – это территория, оконеченная по ареалам распространения характерных лишь для нее исторически сложившихся таксонов. Операционной единицей районирования выступает ареал таксона, границы которого определяются на заданный временной интервал. Картирование ареалов таксонов разного ранга (семейств, родов, видов) и последующий геоисторический анализ позволяют обосновать ранг палеобиохоремы. Совокупность ареалов таксонов видового и, отчасти, родового ранга ограничивает первичную единицу палеобиогеографической классификации. Низшие палеобиогеографические единицы объединяются в более высокие. Таким образом, в основе палео-

¹ Возможно, что английский ботаник У. Таррилл [Tutill, 1958, с. 137] предложил термин независимо от Дансеро. В своей лекции на заседании Линнеевского общества он отметил, что не существует термина для биогеографических или флористических единиц подобного таксону для таксономических единиц любого ранга. Такое слово *chorion* (pl. *choria*) здесь предлагается по совету господина Н. Сэндвиса (N.Y. Sandwith). В ботанике его следует использовать как «фитохория», а в зоологии как «зоохория».

² *Chorema* (греч., средний род) означает место, пространство, комнату, землю или округ.

биогеографического районирования лежит ареалографический метод. Чем выше ранг таксона, тем больше времени необходимо для его формирования. Так что ранг таксона и ранг биохоремы тесно связаны, хотя и не аутентичны.

В этом заключается принцип историзма в обосновании палеобиохорем разного ранга [Захаров и др., 2003].

Устойчивость биохорем во времени. Биохоремы высокого (областного) ранга выделяются по многим группам организмов, в то время как биохоремы провинциального ранга – по отдельным группам и часто не совпадают в контурах. Поэтому пространственные границы и биогеографических областей по отдельным группам организмов не совпадают. Возможно, что «виной» этому является менее совершенная таксономия на видовом, а не на родовом уровне, поскольку биохоремы областного ранга устанавливаются на сравнении родовых ассоциаций. Помимо этого, таксоны родового ранга исторически более долговечны. Именно поэтому биогеографические области и надобласти довольно устойчивы в геологическом времени.

Биохоремы и центры происхождения. При выделении многих биохорем учитывается наличие в их фаунистических ассоциациях таксонов-эндемиков. В таких случаях биохорема пространственно автоматически связывается с центрами происхождения. При обособлении некоторых биохорем высокого ранга эндемики не играют определяющей роли. Отсутствие таксонов высокого ранга в пределах биохоремы также является основанием для выделения биогеографической единицы высокого ранга. Например, современная Арктическая биогеографическая область (подобласть) не имеет эндемичных таксонов высокого ранга. Таксономическая бедность ассоциаций объясняется эмиграцией таксонов, смещением их ареалов в области с жизненно благоприятными факторами среды. В соответствии с представлениями Дарвина–Уоллеса, ограниченные в пространстве ареалы таксонов-реликтов являются результатом сокращения некогда обширных ареалов вследствие гибели промежуточных популяций. Викариантная (или мобилистская) теория объясняет разорванные ареалы горизонтальным перемещением плит.

Методы. Выбор методов не так уж велик. Несмотря на недостатки каждого из методов, в современной литературе встречаются все приемы: от сравнения списочного состава таксонов, как это делал еще Уоллес, до кладистического анализа, позволяющего построить соподчиненную ступень множества сравниваемых биохорем. Методом ареалографии оконтуриваются ареалы таксонов для ограничения палеобиохорем в пространстве, таксономический метод предполагает оценивать ранг палеобиохоремы рангом эндемичного таксона, исторический – предполагает определять продолжительность существования палеобиохоремы по продолжительности времени характерных фаун (флор) или протяжением филолиний характерных таксонов в геологическом времени [Захаров и др., 2003]. Оценка степени сходства–различия сравниваемых биохорем осуществляется разными методами, как качественными (присутствие–отсутствие таксона), так и количественными (вычислением коэффициентов сходства–различия). При определении

меры сходства–различия двух соседних биохорем одинакового ранга (обычно, провинциального) часто обсуждается вес статистических коэффициентов сходства–различия (Жаккара, Лонга, Престона, Симпсона), коэффициента провинциальности Дж. Джонсона [Захаров, Шурыгин, 1978]. Отсутствие в какой-либо биохореме таксонов крупного ранга также привлекается для обоснования ее высокого ранга. Используется кладистический подход. Районирование обычно проводится по разным группам организмов, отличающихся толерантностью к факторам среды, разными темпами эволюции, величиной географических ареалов, сохранностью в ископаемой летописи, частотой встречаемости, поэтому вряд ли можно прийти к одинаковым результатам при районировании одних и тех же территорий в пределах единого временного интервала. Вместе с тем как будто справедливо правило: чем выше ранг палеобиохоремы, тем ближе результаты палеобиогеографического районирования по разным группам организмов.

КАТЕГОРИИ БИОХОРЕМ И ИХ НОМЕНКЛАТУРА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

Состояние дел в палеобиогеографии в конце прошлого века вызывало обоснованную тревогу. Девальвации подверглась не только номенклатура предлагаемых палеобиогеографических единиц, в какой-то степени это коснулось классификации, терминов и даже понятийной базы. Для решения возникших проблем в этой отрасли знаний Г. Вестерманн в 1995 г. сформировал международную рабочую группу «Друзья палеобиогеографии». После опроса мнений членов группы (в 1997 г.) им были рассмотрены проблемы классификации и номенклатура биогеографических единиц (= биохорий) [Westermann, 2000a]. Для достижения консенсуса по принципам классификации и номенклатуры биогеографических единиц или биохорий Г. Вестерманн вынес на обсуждение палеобиогеографов четыре основные рекомендации [Сесса, Westermann, 2003].

1. Определение биохории: биохорию следует определять путем общего эндемизма биоты (не отдельных таксонов) в пределах географической территории вокруг типовой площади. Границы биохории определяются пределом существования избранного таксона.

2. Категории биогеографических единиц: «область» («*Realm*»), «подобласть» («*Subrealm*», необязательный термин), «провинция» («*Province*»), «подпровинция» («*Subprovince*», необязательный термин). Термин «*регион* – *Region*» следует использовать как формальный (свободного пользования). Русские авторы используют дополнительно различные термины, называемые «царство» («*Kingdom*»), «надобласть» («*Superrealm*») или «пояс» («*Belt*») как высшие единицы классификации [Сакс и др., 1971]. В настоящее время принят термин «надобласть» [Захаров и др., 2003].

3. Биохории, как динамические единицы, изменяются в пространстве (размер территории) и ранге во времени; некоторые могут исчезать при массовых вымираниях и крупных геотектонических или эвстатических событи-

ях. Перемещение границ между бореальными и тетическими областями в юре являются примером таких изменений в биохориях.

4. Номенклатура биохорий: названия должны быть географическими или геологическими, но не таксономическими. Правила приоритета, синонимии и гомонимии должны быть применимы к названиям биохорий, хотя и не так строго, как принято в таксономии.

Эти предложения Вестерманна обсуждались на совещании международного объединения «Друзья палеобиогеографии» в рамках симпозиума «Палеобиогеография и палеоэкология – 2001» в Италии (Castell' Arquato). Хотя многие из поднятых проблем участниками были одобрены, для получения поддержки отсутствующих провели дополнительное голосование, результаты которого были суммированы Ф. Чеккой (сменившем на посту лидера Г. Вестерманна) и Г. Вестерманном [Сецца, Westermann, 2003].

Подавляющее большинство опрошенных согласилось со следующими положениями.

1. Термины «биогеографическая единица» и «биохорема» являются взаимозаменяемыми. Биогеографические единицы/биохоремы рассматриваются как динамические, изменяющиеся во времени в размере и ранге (range & rank). Они основаны на общем эндемизме биоты.

2. Принята следующая ранжировка категорий: «надобласть» («Supergrealm»), «область» («Realm»), «подобласть» («Subrealm») или «регион» («Region»), «провинция» («Province») и «подпровинция» («Subprovince»). Первоначально Г. Вестерманн не рекомендовал термин «регион» в качестве категории, однако на совещании в Castell' Arquato было предложено, а в результате голосования принято использовать этот термин в классификации, в частности, для наземных биохорем как эквивалент подобласти. Ранжировка биохорем проведена в соответствии со степенью эндемизма, продолжительностью существования и размера занятой территории.

3. Термины «типовая площадь» (или «типовой регион») и «типовой возраст» заменяют, соответственно, термины «хоротип» и «хронотип», первоначально предложенные Г. Вестерманном [Westermann, 2000a] и поддержанные нами [Захаров и др., 2003]. Термин «хоротип» ранее был преокупирован, а «хронотип» заменен по аналогии с предшествующим.

4. В номенклатуре биогеографических единиц/биохорем необходимо руководствоваться следующими положениями: название биохоремы должно быть основано на географических или геологических именах, а не на названии таксонов. Правило синонимии и гомонимии касаются биохорем всех рангов. Оно действует с 1911 г. – времени публикации работы Улига [Uhlig, 1911] по юрской и меловой морской палеобиогеографии. Продолжительное неправильное употребление названий может служить основанием для признания их невалидными. Чтобы обеспечить стабильность номенклатуры, названия могут быть изменены только при значительном расширении или размера, или состава биоты, или перемещении литосферных плит.

Вот основные результаты работы международного объединения «Друзья палеобиогеографии» – 2001.

Палеобиогеографические термины

<i>Рекомендованные</i>	<i>Отвергнутые</i>
«Биохорема» («biochorema»)	«Биохория» («biochore»)
«Типовая площадь» («type area»)	«Хоротип» («chorotype»)
«Типовой возраст» («type age»)	«Хронотип» («chronotype»)
«Характерная ассоциация таксонов» («typical taxon's association»)	«Биохоротип» («biochorotype») – не предлагался на обсуждение

Палеобиогеографические категории

<i>Принятые</i>	<i>Отвергнутые</i>
–	«Пояс» («belt») – устаревшая
«Надобласть» («superealm»)	–
«Область» («realm»)	–
«Подобласть» («subrealm»)	–
«Регион» («region») («подобласть для наземных биохорем»)	–
«Провинция» («province»)	–
«Подпровинция» («subprovince»)	«Округ» («district») – отвергнутая

Целью коллективных усилий по упорядочению и уточнению понятий и терминов палеобиогеографии является, по мнению Г. Вестермана, достижение консенсуса и выработки универсальных правил для подготовки Международного палеобиогеографического кодекса [Westermann, 2000b].

ПРАВИЛА ВЫДЕЛЕНИЯ И ОПИСАНИЯ ПАЛЕОБИОХОРЕМ

Руководствуясь принятыми на симпозиуме «Палеобиогеография и палеоэкология 2001» в Италии (Castell' Arquato) рекомендациями по вопросам ранжировки палеобиогеографических единиц (палеобиохорем), их номенклатуры и понятийной базы, группа авторов предложила следующий порядок описания палеобиохорем [Захаров и др., 2003].

Установление каждой биохоремы должно опираться на конкретные типовые территории. Подобно описанию нового биостратона, описание новой биохоремы необходимо сопровождать указанием и описанием типовой территории. В качестве типовой территории должна быть выбрана та часть биохоремы, в пределах которой наиболее выразительно проявляется ее таксономическая самобытность. Таксономическое ядро биохоремы – типовой комплекс должен четко отличаться от такового соседних биохорем. Очевидно, что типовая территория не может располагаться на границах биохорем, где всегда существует биогеографический экотон. Для определения биохоремы провинциального ранга типовая территория выбирается по одной из расположенных в ее пределах подпровинций³.

Типовой территорией палеобиохоремы областного ранга должна быть одна из ее провинций. Учитывая этапность исследований, за типовую терри-

³ В качестве соподчиненной единицы провинциального ранга нами предлагался «округ», но этот термин не получил поддержки участников совещания.

торию может быть принята та часть биохоремы, которая на данное время лучше охарактеризована таксономически, или просто лучше изучена. Для биохорем областного ранга, границы которых изменяются в геологическом времени, могут быть, вероятно, назначены разные типовые территории для разных временных интервалов.

При описании типовой территории следует указать время его существования – типовое время.

Как сказано выше, в целях стабилизации номенклатуры необходимо придерживаться определенных правил наименования палеобиохорем. Палеобиохоремам целесообразно присваивать географические названия, или названия, отображающие географическую позицию биохоремы. Например: Панбореальная надобласть, Арктическая область, Северо-Сибирская провинция (рис. 1, см. цветную вклейку). Нежелательно именовать палеобиохоремы по таксонам отдельных групп организмов, например, провинция *Polyptichites michalskii*, или присваивать «смешанную» номенклатуру, например, «Boreal» *Polyptichites Province* и *Mediterranean Leptoceras Province* [Wiedmann, 1988]. При наименовании палеобиохорем необходимо соблюдать правило приоритета. За точку отсчета рекомендовано принять год публикации работы В. Улига [Uhlig, 1911].

Поскольку биохорема в течение геологического времени может изменять свои границы и ранг в зависимости от степени таксономического сходства–различия с соседними биохоремами, то важно договориться о том, в каких случаях следует изменять их наименования. Переименование биохорем может быть обусловлено значительными изменениями размеров биохории (более 50%) или резким изменением таксономического состава типового комплекса (биохоротипа). Г. Вестерманн [Westermann, 2000a] указал следующие причины, которые могут вызвать замену названия биохорем: 1) экстремальное расширение или, напротив, сокращение биохоремы; 2) исключительные геологические события глобального масштаба, такие, как радикальные изменения расположения океанов и материков в результате активной плитной тектоники, и 3) события массовых вымираний, что может быть напрямую связано с предыдущей причиной. Перечисленные причины, приводящие к резким изменениям таксономического состава биоты и ее перераспределения в акваториях, порождают часто непреодолимые трудности идентификации прежних биохорем и их границ и, как следствие этого, их переименование. Однако в тех случаях, когда изменение типового комплекса влечет за собой изменение ранга биохоремы, название биохоремы правомерно сохранить, если ее границы остались прежними или близкими к прежним.

Одинаковое название для биохорем разного ранга – гомонимия – в палеобиогеографии допустимо, как и в биостратиграфии, где разноранговые биостратоны – зоны и подзоны – обозначаются нередко одним и тем же видом-индексом. В тех случаях, когда одни и те же биохоремы были названы по-разному на основании данных по разным группам ископаемой фауны, более поздние по времени названия должны быть упразднены и сведены в синонимы согласно правилу приоритета.

Таким образом, при описании вновь выделенных палеобиохорем по каждой из них следует приводить строго определенные сведения: указание типовой площади; синонимии; имя автора (авторов), впервые предложившего название палеобиохоремы; геологическое время, для которого была установлена палеобиохорема (типовое время); ее территорию; палеонтологическую характеристику (типовой комплекс); дополнения, которые были внесены во все эти показатели в последующих публикациях.

В качестве примера можно привести описание Арктической палеобиогеографической области в морских акваториях юрского периода и неокома [Захаров и др., 2003].

Название. Арктическая палеобиогеографическая область.

Типовая площадь. Северо-Сибирская провинция.

Номенклатура. Название «Арктическая область» предложено В.Н. Саксом и Т.И. Нальняевой [1966].

Территория. Циркумполярные акватории, включая острова Арктического бассейна, север Сибири, Западную Сибирь (в поздней юре Приполярный Урал включен в Бореально-Атлантическую область) и полярные территории Северной Америки.

Типовой возраст. Келловей.

Время существования. От позднего плинсбаха до готерива.

Состав. Арктическая область объединяла в различные отрезки времени от двух до четырех провинций: Гренландскую, Северо-Сибирскую, Северо-Тихоокеанскую, а с оксфорда – Чукотско-Канадскую и Бореально-Тихоокеанскую.

Фаунистическая характеристика. Характерные аммониты, белемниты, двустворчатые моллюски, гастроподы, брахиоподы, фораминиферы.

Дополнения, внесенные в последующих работах. Претерпели изменения представления: 1) о времени существования Арктической палеобиогеографической области; 2) об обосновании ее выделения – не только по белемнитам, но и по многим группам фоссилий и 3) о подразделении ее на провинции.

ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ

Исторически сложилось так, что одной из первых задач, которые палеогеография решала в геологии, было определение положения границы моря и суши на палеогеографических картах-схемах. Определяющая роль в этом деле принадлежала палеобиогеографии, поскольку находки остатков морских организмов фиксировали площади распространения морских осадков. Однако уже к середине прошлого века круг проблем в палеогеографии значительно расширился [Вахрамеев, 1955]. Практика геолого-съёмочных и поисковых работ на разнообразные полезные ископаемые требовала не только построения геологических карт, но и карт прогнозов. Обоснование прогноза сопровождалось реконструкцией физико-географической среды прошлых эпох: рельефа местности на суше и батиметрического профиля морей и океанов, а также климатических факторов: температуры и влажно-

сти на суше; температуры, солености, придонной гидродинамики и течений в море; характера наземной и морской растительности. Позднее для выяснения условий формирования осадочных полезных ископаемых и, в особенности, каустобиолитов осуществлялась реконструкция палеоландшафтов и экосистем суши и моря [Сакс, 1972]. Решение такого рода задач требует конечно междисциплинарного подхода. Однако определяющая роль в реконструкции палеоландшафтов и палеоэкосистем суши и моря принадлежит литологии (седиментологии), геохимии и таким разделам палеозоологии и палеоботаники, как палеобиогеография и палеоэкология. Опознавание относительно мелководных морских осадков шельфов и эпиконтинентальных морей основано, наряду с особенностями их состава и текстур, на обилии остатков таксономически разнообразных беспозвоночных.

Палеобатиметрические реконструкции эпиконтинентальных морей связаны с анализом фаций. Существует два пути построения палеобатиметрического профиля. Один из них основан на сравнительном анализе последовательных фаций в сводном разрезе конкретного региона (согласно правилу Головкинского–Вальтера, подстилающие и перекрывающие слои формировались по соседству на склоне бассейна седиментации). Другой путь связан с выделением последовательности фациальных зон от палеоберега в сторону моря. Этот путь предполагает детальную корреляцию серии разнофациальных разрезов на всей площади бассейна седиментации.

Впрочем, реализация обоих подходов требует высокоточной хроностратиграфической основы. Построение палеобатиметрического профиля основано на распределении по площади ранее реконструированных фаций. Вес каждого отдельного признака фации при построении палеобатиметрического профиля различен. Среди признаков биотической природы наиболее эффективен катенный анализ (рис. 2, см. цветную вклейку). Палеокатена понимается как последовательность донных сообществ на склоне седиментационного бассейна, реконструированных на основе изучения рекуррентных ориктоценозов в естественных выходах или по керну скважин [Захаров, Шурыгин, 1985; Захаров и др., 2000].

Один из важных вопросов, который решается путем анализа катены, – это определение степени уклона дна. Замечено, что в областях со спокойным тектоническим режимом, устойчивой береговой линией и пологим дном формируются более многочленные катены в отличие от участков с изменчивым тектоническим режимом, изрезанной береговой линией и крутыми склонами дна. Кроме того, на пологом шельфе экотонные зоны между смежными сообществами шире, чем на крутом. На очень крутых склонах сообщества сменяют друг друга практически без экотона. В соответствии с этими представлениями можно считать, что каждому палеобассейну были свойственны катены с определенным набором звеньев (сообществ разных биономических зон), число которых, как и характер экотонов, в условиях нормально падающего профиля равновесия дна контролировалось его уклоном. Каждое сообщество занимало свое место в катене и граничило со строго определенным сообществом. На этой основе можно сформулировать представление о полной катене, т.е. о такой последовательности, в которой

будет представлено все разнообразие донных сообществ, известных для определенного профиля дна конкретного бассейна. Выпадение любого бентосного сообщества (или нескольких) из «нормального ряда» обычно связано с изменением профиля дна (см. рис. 2).

Анализ катены и ее эволюции, выполненный в соответствии с изложенными представлениями, позволяет изобразить профиль дна палеобассейна от предполагаемого берега в направлении к его центральным частям. Каждый бассейн имел свою катену, поэтому работа по изложенной методике начинается с реставрации полной катены для определенного интервала времени существования бассейна. Катена, однако, не дает ответа на вопрос об абсолютной глубине палеобассейна. Для этих целей одновременно с катеной в анализ вовлекаются другие палеоэкосистемные признаки [Захаров, 2004]. Например, актуалистический подход позволяет говорить о некоторых «запретных» глубинах, связанных с недостатком света (ограниченным распространением на глубину световых волн разной длины). По этой причине современные герматипные кораллы, живущие в симбиозе с микроводорослями, не опускаются ниже 40 м. Макроводоросли (ламинарии) достигают глубин максимум 80 м, известковые водоросли (литотамниум) – 120 м. Наиболее глубоководные океанические осадки выделяются по отсутствию карбонатных составляющих. Это связано с тем, что с глубиной возрастают концентрация углекислоты и давление, что приводит к растворению известковой раковины планктонных фораминифер (и карбоната вообще) на глубинах, превышающих в разных широтах 3500–5500 м (лизоклин).

В глубоководных впадинах внутренних морей иногда возникают халистатические зоны. Дефицит кислорода в придонном слое приводит к резкому сокращению таксономического разнообразия, а иногда и к полному отсутствию донных макроорганизмов. По текстурным и тафономическим признакам слоев можно определить глубину палеобассейна в конкретном месте, исходя из максимальной длины штормовой волны, которая в современных морях проникает на половину своей длины. Однако следует помнить, что максимальные скорости ветра в геологическом прошлом не были постоянными, а следовательно, и длины волн краевых и эпиконтинентальных бассейнов отличались в периоды теплой и холодной палеобиосфер. Исследование стабильных изотопов кислорода и углерода в биогенных карбонатах также позволяет судить о палеоглубинах, поскольку в эпохи наличия психросферы глубина коррелятивно связана с температурой воды⁴.

Как будет показано ниже, анализ динамики ареалов морских беспозвоночных в геологическом времени является иногда решающим аргументом при реконструкциях проливов между палеобассейнами. Многократно обращалось внимание на то, что отсутствие сплошного покрова осадков далеко не всегда свидетельствует об изоляции соседних палеобассейнов седиментации [Сакс, 1972]. Прибрежные осадки, как правило, размываются в процес-

⁴ В этом разделе мы сознательно не касаемся методов реконструкции палеоклиматов. Представление о необозримой литературе по этой проблеме можно получить из недавно вышедшей книги: «Климат в эпохи крупных биосферных перестроек» [2004].

се последующих трансгрессивно-регрессивных событий. Поэтому «разорванные» ареалы животных и растений нередко остаются единственными свидетелями связей палеобассейнов. Эти ситуации рассматриваются в разделе, посвященном палеогеодинамике, лишь потому, что они часто привлекаются для фиксации начальных фаз рифтинга и времени его становления.

ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И ПАЛЕОГЕОДИНАМИКА

С начала 60-х годов прошлого столетия – времени возрождения идеи «дрейфа континентов» – взгляды палеонтологов на тектонику плит разделились. Сторонники новой глобальной тектоники, каждый на основе «своей» группы организмов, доказывали состоятельность той или иной палинспастической реконструкции, противники горизонтального перемещения плит приводили аргументы в защиту «фиксистского» положения материков (обзор см.: [Мейерхофф А., Мейерхофф Г., 1974]). За последние 40 лет со времени пионерных публикаций степень обоснованности принципиальных положений концепции тектоники плит безусловно значительно возросла (см. сб.: [Новая глобальная тектоника 1974]). Тем не менее, среди палеонтологов единодушия по-прежнему нет. Означает ли это, что данные палеобиогеографии не могут дать однозначного ответа на вопросы горизонтально перемещения сиалических блоков земной коры в геологическом прошлом?

Положительный ответ на этот вопрос, возможно, удивит читателя. Вот мнение С.В. Мейена [1976, с. 22], высказанное более четверти века назад: «В подтверждение и для опровержения мобилизма часто ссылаются на схемы палеобиогеографии. Но последние будут иметь существенно разный смысл в зависимости от того, как относится к мобилизму палеонтолог. Допущение или отрицание перемещения литосферных плит меняет относительный вес отдельных признаков, заставляет по-разному интерпретировать биогеографические границы и т.д.». Однако все ли так безнадежно в интерпретации географического распространения организмов в геологическом прошлом?

Отнюдь! Методы палеобиогеографии не более и не менее точны, чем физические (палеомагнитные), геологические (структурные), петрологические, геохимические и пр. Если бы это было по-другому, то палинспастические реконструкции разных авторов не различались бы столь существенно. В самом деле, более или менее однозначно реконструируется геологическая история Атлантического и Индийского океанов. История же Северного Ледовитого океана и мезозойского океана Тетис непрерывно уточняется. Географическое положение мелких плит иногда пересматривается кардинально. Так что данные палеобиогеографии имеют не меньший вес при оценке горизонтальных перемещений плит, чем другие методы, привлекаемые для определения их местоположения, а также географических полюсов Земли. Более того, методы палеобиогеографии в течение последних 40 лет непрерывно совершенствовались и улучшалось качество информации. Прежде всего значительно возросла изученность ранее слабо исследованных территорий; например, таких как Азия, Африка и Южная Америка. Одновременно сильно детализировались стратиграфические схемы и, стало быть, уточ-

нялась датировка событий разной природы в истории Земли. Суждения палеонтологов в отношении горизонтальных перемещений отдельных плит и блоков земной коры во многом основывается на нескольких постулатах, базирующихся на принципах актуализма.

Климатический критерий. Так, в настоящее время климат контролирует распространение организмов на Земле. Конкретные таксоны как среди растений, так и среди животных ограничены в своем расселении определенными территориями и акваториями. Контролируемая климатом зональность в распространении организмов фиксируется палеоботаниками и палеозоологами по крайней мере на протяжении последних 300 млн лет. Отсюда первый постулат палеонтологов: последствия горизонтальных перемещений блоков земной коры в широтном направлении должны быть отражены в стратиграфическом разрезе в виде последовательности комплексов окаменелостей разных климатических зон. В самом деле, при перемещении с юга на север или в обратном направлении плиты или блоки земной коры обязательно пересекают границы климатических зон, а стало быть, биогеографических областей и провинций, каждая из которых была населена специфической флорой и фауной. Поскольку процесс дрейфа довольно медленный, от одного до нескольких сантиметров в год (по: [Диц, Холден, 1974]), за время пересечения любого биогеографического выдела на плитах и террейнах формируется специфическая биота, окаменелые остатки которой погребаются осадками и сохраняются в слоях. Таким образом, в разрезах записывается геодинамическая история конкретной плиты или сиалического блока. Очевидно следует оговориться, что палеобиогеографический метод, как и любой другой, имеет естественные ограничения и разрешающие возможности. Так, с его помощью невозможно установить местоположение микроплит в системе координат, можно лишь судить о нахождении микроплиты в конкретной биогеографической области и в пределах определенной климатической зоны в заданное геологическое время [Захаров и др., 1996, с. 6]. Так что факт перемещения и коллизии террейнов, принадлежащих единой палеобиогеографической провинции, этим методом доказать или опровергнуть невозможно [Соколов, 1992, с. 103]. Иное дело, когда речь идет о дальних перемещениях террейнов, пересекавших широтные климатические пояса.

Пример касается мезозойских террейнов Северо-Восточной Азии. По данным структурной геологии, петрохимии и редким палеомагнитным данным предполагалось, что ряд сиалических блоков Северо-Восточной Азии, в частности Охотский и Омолонский, располагались около 200 млн лет назад в палеотропической части Пацифики на 10–15° с.ш. [Зоненшайн, Кузьмин, 1992] или на средних широтах, но на океанических просторах Северной Пацифики.

Исследование последовательности комплексов моллюсков в разрезах указанных и других сиалических блоков (Аньюйского, Новосибирского, Алазейского) в стратиграфическом интервале от верхнего триаса до нижнего мела показали, что в составе фауны резко преобладают (в триасе) или доминируют (в средней и верхней юре) бореальные моллюски (аммониты и дву-

створчатые), а субтетические резко уступают по численности в триасе, а в юрском периоде и раннем мелу либо редки, либо отсутствуют [Захаров и др., 1996].

Анализ закономерностей географического размещения морских моллюсков с юга на север вдоль восточного обрамления Сибирского кратона по векам (от карнийского в триасе до готеривского в раннем мелу) показал, что в течение всего этого времени (90–100 млн лет) на территории к северу от современной 55-й параллели обитали относительно холоднолюбивые (бореальные) группы моллюсков, южнее 45-й параллели – преимущественно тепловоднолюбивые (тетические моллюски), а между 45- и 55-й параллелями – смешанные (бореально-тетические ассоциации моллюсков). Эта бореально-тетическая полоса является бореально-тетическим биогеографическим экотонном. Если бы названные выше сиалические блоки (в том числе Охотия и Омолония) перемещались в течение десятков миллионов лет в составе плиты Кула с юга на север, как предполагали, то они пересекали бы палеобиогеографические области Восточного Тетиса, бореально-тетический экотон и завершали бы свой путь в пределах Бореально-Тихоокеанской области в соответствии с описанным в работе Л.П. Зоненшайна и М.И. Кузьмина сценарием.

В таком случае в осадках поздне триасового возраста сохранились бы тетические моллюски, в породах ранне- и среднеюрского возраста – смешанные бореально-тетические комплексы, а в позднеюрских и раннемеловых – преимущественно бореальные. На самом деле в пределах всего стратиграфического интервала этого не наблюдается. В разрезе от триаса до мела встречаются остатки преимущественно бореальных моллюсков и более редких космополитов. Комплекс тетических аммонитов обнаружен только в разрезе средней юры (келловей) Корякского террейна. На основе изложенного был сделан вывод о том, что Охотский и Омолонский блоки-террейны никогда не находились южнее 55-й параллели [Zakharov, 1989; Захаров и др., 1996]. Этот вывод согласуется с построениями, основанными на геологических и палеомагнитных данных [Соколов, 1992; Парфенов, 1995; Nokleberg et al., 2001; Didenko et al., 2002].

Исследования биогеографических экотоннов – территорий на границе смежных биохором и населенных смешанной фауной или флорой – помогают в решении спорных вопросов палеогеографии и палеогеодинамики. Совершенно очевидно, что ширина экотона во многом зависит от характера смены факторов среды, влияющих на размеры ареалов таксонов с той и другой стороны: чем резче «скачки» количественных характеристик факторов, тем уже экотон. В случае отсутствия экотона причину следует искать в изолирующих механизмах. Для наземных растений и животных в качестве непреодолимых барьеров чаще всего называют высокие горы или пустыни, для морских организмов – широкие глубоководные бассейны, либо системы течений.

Так, существование протяженного глубоководного бассейна («палеоокеана») предполагается в триасовом периоде в Арктике на том основании, что на протяжении всего триаса состав моллюсков канадской и сибирской час-

тей бассейна значительно различался [Дагис и др., 1979]. На территории Арктики не обнаружено следов экотона между Канадской и Сибирской палеобиогеографическими провинциями. В качестве изолирующей преграды канадских и сибирских ассоциаций моллюсков предполагается бассейн океанического типа, рассекавший Арктику со стороны Северной Пацифики и достигавший Свальбарда (рис. 3, см. цветную вклейку [Захаров и др., 2002 а, б]). Это согласуется с палинспастическими реконструкциями [Зоненшайн, Кузьмин, 1992; Парфенов, 1995]. Однако уже в ранней юре «палеоокеан» сильно сократился в размерах. На территории Арктики в это время выделяется единая биогеографическая область. Ареалы подавляющего большинства таксонов распространяются как на сибирские, так и канадские территории. Сходная ситуация сохранилась и в раннем мелу. В позднемеловое время в циркумполярном арктическом бассейне состав моллюсков был весьма гомогенный, что объясняется свободным обменом между канадскими и сибирскими акваториями. Палеобиогеографические данные не противоречат существующим палинспастическим реконструкциям на 100–65 млн лет (см. рис. 3).

Исследования динамики экотонных во времени могут, по-видимому, свидетельствовать либо в пользу, либо против горизонтального перемещения плит. Идея проста: в тех случаях, когда экотон фиксируется на всей или большей части плиты и сохраняют географическое положение (в современных или палеооординатах) на протяжении значительных отрезков геологического времени (миллионы и десятки миллионов лет), можно предполагать, что плита не перемещается в пространстве. Примером могут служить результаты исследования бореально-тетического экотона на границе двух супербиохорем – Тетис-Панталасса и Панбореальной надобластей – на европейской части Евразийской плиты. По результатам биогеографического анализа моллюсков экотон был установлен в интервале кимеридж–валанжин на территории Западной и Восточной Европы [Захаров, Рогов, 2003]. Все это время (около 25 млн лет) экотон находился в интервале 45–55° с.ш. (современные координаты). Хотя указанный временной интервал слишком «короткий» для оценок фиксированного положения плиты в период переходного между юрой и мелом времени, этот факт следует иметь в виду в последующих геодинамических интерпретациях (рис. 4, см. цветную вклейку), тем более что в печати появились сомнения в дрейфе к северу Африканской плиты, которая по расчетам тектонистов «толкала» Европейскую часть к северу на протяжении позднего мезозоя и кайнозоя. Как полагает геолог К. Бурке (Burke) из Университета Хьюстона (США), Африка практически сохраняла свое положение на протяжении последних 200 млн лет, а последние 30 млн лет находилась в современных координатах, поскольку была фиксирована горячей точкой – плюмом [Кегг, 2001].

Динамика ареалов. Второй постулат палеонтологов базируется на представлениях о первичной сплошности ареала таксона. В соответствии с монофилетической концепцией, каждый таксон имеет конкретный центр происхождения, из которого он постепенно распространяется на всю благоприятную для обитания территорию. Если впоследствии окажется, что ареал таксона

разорван, то это могло быть следствием перемещения части территории его обитания в результате горизонтальных подвижек или изоляции одной части ареала от другой путем образования преград: водных для наземных организмов и сухопутных для водных организмов. Именно этот постулат послужил А. Вегенеру доказательством раскола Гондваны в триасе: ареалы вымерших рептилий «*Listrosaurus*» и древних растений *Glossopteris* оказались разорванными Атлантическим океаном.

Во второй половине прошлого столетия были получены значительно более полные свидетельства общности флор разных континентов, составлявших суперматерик Гондвана в конце палеозоя. Это позволило С.В. Мейену [1969, с. 11] сказать: «Практически все Южное полушарие (кроме небольшого участка Юго-Восточной Азии) и Индия, т.е. около 250 млн км² занято гондванской флорой, единство которой настолько велико, что сомневаться в прежнем единстве гондванских материков не приходится».

Однако другой крупный специалист по флорам В.А. Красилов [1974, с. 18], обсуждая проблему амфиконтинентального (географически расчлененного) распространения организмов, приходит к противоположному выводу: «Практически все растения и очень многие животные способны преодолевать водные преграды. Многие семена (в том числе голосеменных) сохраняют всхожесть после длительного пребывания в морской воде, долго плавают или переносятся в порах пемзы, прикрепленные к более транспортабельным объектам и т.д.».

У противников дрейфа континентов весьма популярны гипотезы о расселении организмов путем периодически возникавших «мостов» или «дорожек» островов. Следует также учитывать постоянно пополняющиеся сведения об ареалах организмов, что принуждает изменять сложившееся мнение. Так, до начала 70-х годов прошлого века считалось, что ареалы двух семейств хвойных: араукариевых и подокарповых ограничены Южным полушарием, где они обитали с позднего палеозоя до наших дней. В Северном полушарии независимо развивались другие группы хвойных: таксодиевые и др. Эти данные считались ярким доказательством дрейфа, однако вскоре араукариевые и подокарповые были найдены в юре и мелу Северного полушария, что свидетельствовало о возможности их расселения по северному миграционному тракту [Красилов, 1971]. Большинство видов пресноводных раннемеловых остракод Бразилии и Габона имеют разорванный ареал, но и этому факту имеются альтернативные объяснения (Kroemmelbein, 1966, цит. по: [Мейерхофф А., Мейерхофф Г., 1974]).

Ареалы некоторых архаически устроенных фаун и флор (палеоэндемики) также привлекаются для обсуждения дрейфа. Так, современная фауна Австралии и Южной Америки имеет мезозойские черты, фауна о-ва Мадагаскар – палеогеновые, а Африки – плиоценовые. Эти факты дали основание для предположения об отделении Австралии и Новой Гвинеи от Гондваны в позднеюрско-раннемеловое время, Южной Америки – в позднем мелу, Мадагаскара – в палеогене [Fooden, 1972].

Разрастание ареалов морских организмов сторонники дрейфа связывают с открытием путей миграции вследствие рифтогенеза и последующего

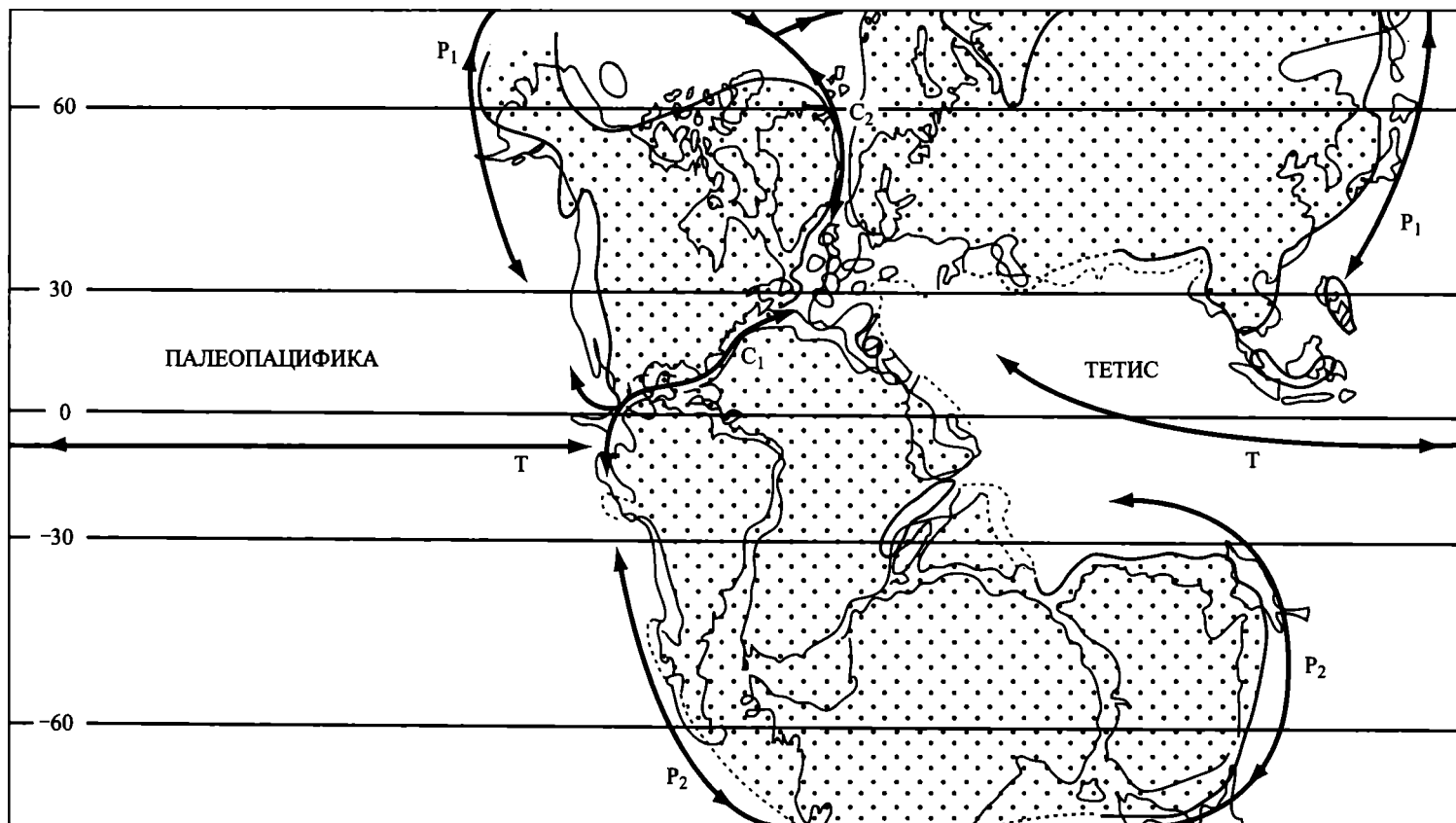


Рис. 5. Глобальная палеогеографическая реконструкция для раннеюрского времени (плинсбах) с указанием возможных путей миграции морских организмов

C₁ – «испанский коридор», C₂ – «коридор Викинг», P₁ и P₂ – пути вокруг окраин Пангеи, T – трансстихоокеанский путь (из: [Aberhan, 2001]). Предпочтение отдается миграциям через испанский коридор, поскольку из пяти таксонов пектинад, общих между Западным Тетисом и Восточной Палеопацификой, ареалы четырех не выходят за пределы 45-й параллели в обоих полушариях

спрединга континентальных плит. Наиболее ярким примером является заключение об открытии в юре морского пути между Лавразией и Гондваной, так называемого «испанского коридора». Свидетельством связи в средней юре между Пацификой и Западным Тетисом послужили находки байосских и батских аммонитов по обе стороны современной Атлантики [Westermann, 1977; Westermann, Riccardi, 1985]. Ареалы ряда родов аммонитов в байосе были ограничены северотихоокеанским побережьем, а позднее они заселили моря Западной Европы (Франция, Испания) через проход между Лавразией и Гондваной. Этот мелководный морской проход, по мнению Г. Вестерманна, открылся в средней юре. Однако более поздние исследования С. Дамборенеа и М. Манценидо [Damborenea, Mançeñido, 1979] показали, что проход Пацифика–Тетис существовал уже в ранней юре. Это заключение было основано на постепенном расширении ареала двустворчатого моллюска рода *Weyla* s.str. Центром формирования рода в начале юры (в геттанге) явилось североамериканское побережье Пацифики. В синемюре ареал рода охватил южноамериканское побережье. В плинсбахе род был обнаружен в Западном Тетисе, на территории Франции, Испании и Марокко. На основании этих данных было высказано предположение об открытии мелководного морского прохода между Пацификой и Западным Тетисом в ранней юре (плинсбахе). Позднее вывод был подтвержден находками плинсбахских аммонитов *Dayiceras* как на западе Северной Америки, так и на Иберийском полуострове Европы [Smith, 1983].

Затем С. Дамборенеа [Damborenea, 2000], подсчитав коэффициенты Симпсона, показала, что в течение времени от синемюра к байосу усиливается сходство ассоциаций двустворчатых моллюсков между Западным Тетисом и некоторым кратонными районами Восточной Пацифики. М. Аберхан [Aberhan, 2001] путем сравнения степени общности комплексов морфотипов пектиноидных двустворчатых моллюсков по обе стороны нынешней Атлантики с использованием коэффициента сходства–различия Дайса (Dice), подтвердил выводы предшествующих исследователей о том, что проход между южно- и североамериканскими плитами расширялся во времени от плинсбаха к тоару. П. Смит предложил именовать предполагаемый морской проход между Пацификой и Западным Тетисом «испанским коридором» (рис. 5).

Идея «испанского коридора», несмотря на ее привлекательность, не является бесспорной. Во-первых, на некоторых реконструкциях Пангеи на месте предполагаемого коридора для ранне- и среднеюрского времени показаны неморские осадки [Ziegler et al., 1982]. Во-вторых, расширение ареалов морских организмов в геологическом времени, так называемый прохорез, отмечается и в открытых акваториях. Например, расселение брахиопод вида *Magus pumilus* (Sow.) в течение позднего кампана и маастрихта из морей Западной Европы – в Восточную [Макридин, Кац, 1965] или триасовых брахиопод–спириферинид подсемейства *Penpospiriferininae*, возникшего в конце ладинского века в Сибири, достигшего в раннем карнии Японии и расширившего свой ареал до Южного полушария (Новая Зеландия) [Дагис, 1972, с. 35]. И все же один из аргументов в поддержку перемещения морских беспозвоночных из Западного Тетиса в Восточную Палеоокеанию именно

через «испанский коридор» (и в обратном направлении), а не в обход Гондваны, представляется достаточно убедительным: из пяти таксонов пектиниид, общих между Западным Тетисом и Восточной Палеоопакификой, ареалы четырех не выходят за пределы 45-й параллели в обоих полушариях; стало быть, прохладные воды низких широт являлись для них непреодолимым барьером [Aberhan, 2001].

Примерно в то же время (плинсбах), что и «испанский коридор», появился проход из морей на севере Западной Европы в Арктический бассейн. Мелководный морской путь между Скандинавией и Гренландией существовал задолго до того, как в этом месте в позднем мелу начался спрединг океанического дна с образованием океанических глубин. Реконструкция моря-пролива, названного Г. Вестерманном [Westermann, 1977] «коридором Викинг» по имени рифта на севере Северного моря, базировалась на анализе ареалов моллюсков, таких как аммонит рода *Amaltheus*, который населял в позднем плинсбахе акватории Северной Европы, Арктической Канады и Северо-Восточной Азии (см. рис. 5, [Сакс и др., 1971; Callomon et al., 1972]). Этот род не найден на территории как Южной Европы и Северной Африки, так и на Тихоокеанском побережье Центральной Америки. Стало быть, он не мог попасть в Арктический бассейн через «испанский коридор».

На идеи расширяющихся ареалов базируется гипотеза тихоокеанских террейнов. Обнаружение и интерпретация многочисленных экзотических, перемещенных или аллохтонных террейнов по окраинам Пацифики, аккрецированных в разное время к североамериканскому и азиатскому континентам путем перемещения на океанских плитах, рассматривается как выдающийся прорыв в геотектонике в 70-х годах прошлого столетия [Hallam, 1986]. При обосновании «террейновой» природы многочисленных сиалических блоков в Северо-Американских кордильерах были использованы стратиграфические, тектонические, палеомагнитные и палеобиогеографические данные.

Однако пионерные исследования, позволившие сформулировать террейновую идею «землек» были палеобиогеографическими [Monger, Ross, 1971]. Суть ее заключается в том, что находки тетического облика фауны перми, триаса и юры, сделанные в высоких широтах Северного полушария по обе стороны Северной Пацифики, объясняются перемещением террейнов («землек») из просторов Палеоопакифики с юга на север, или с востока на запад [Hallam, 1986; Tozer et al., 1991]. Разные авторы указывают разные расстояния перемещения. Так, Д. Тейлор с соавторами [Taylor et al., 1984] подсчитали, что минимальное перемещение с юга на север Куеснеллии (*Quesnellia*) составляло 500 км, Стикинии (*Stikinia*) 1800 км, а аляскинской части Врангеллии (*Alaska's Wrangellia*) – 2500 км.

Тем не менее эти подсчеты не всегда согласуются с палеомагнитными данными, согласно некоторым из которых Врангеллия в юре находилась в Южном полушарии [Panusca, Stone, 1981]. Основанное на качественном и количественном анализе биогеографии раннеюрских пектиноидных двустворок изучение геодинамики западноканадских террейнов Врангеллии и Стикинии показало, что оба террейна в начале юры находились в Северном по-

лушарии на востоке Палеопацифики. В течение ранней юры они двигались к северу и к концу ранней юры достигли широты современного штата Альберта. К этому времени перемещение террейнов в широтном направлении составило 1300 км [Aberhan, 1998].

Однако и эти данные расходятся с выводами палеомагнитологов, в соответствии с которыми Врангеллия и Стикиния в синемюре – среднем тоаре находилась почти на тех же широтах, что и ныне [Aberhan, 1999].

Несмотря на то, что объяснение нахождения тетической фауны перми и мезозоя в высоких широтах Северной Америки путем предположения о перемещении террейнов с юга на север Палеопацифики очень популярно, существует и альтернативное мнение. Оно заключается в предположении о перемещении тетической фауны к берегам Центральной Америки с запада на восток. По мнению К. Ньютона [Newton, 1988], в мезозое индо-пацифические виды распространялись по цепочкам островов, существовавших, как и ныне, на западе Центральной Палеопацифики. По мере продвижения с запада на восток разнообразие фауны понижалось и только немногие индо-западнопацифические таксоны достигли островов вблизи побережья Центральной Америки – Панамской биогеографической провинции. Это объяснение является не чем иным, как описанным выше явлением прохореза.

Таким образом, из приведенного обзора следует, что при оценке факта горизонтального перемещения блоков земной коры разные методы – палеомагнитный, палеобиогеографический, структурный, петрологический – могут привести к разным результатам. Памятуя об этом, многие специалисты наук о Земле ратуют за мультидисциплинарный подход. Однако исторически сложилось так, приоритетными являются интерпретации геофизических данных. Иногда столь односторонний подход ведет к ошибкам в палинспастических реконструкциях. В таких случаях тектонисты разбираются исключительно между собой, игнорируя мнения других специалистов. Так, в крупных синтезах по геодинамике Северо-Восточной Азии и Аляски [Nokleberg et al., 2001; Tectonic evolution..., 2002], многие сиалические мезозойские блоки (terrane) рассматриваются как «бореальные». Странно, что нет ни слова критики в адрес авторов иных представлений о дрейфе этих блоков из тропической части Палеопацифики или просторов Северной Палеопацифики [Зоненшайн, Кузьмин, 1992; и др.], так же как и ссылок на то, что по данным палеобиогеографии было показано, что сиалические блоки (террейны) Северо-Восточной Азии большей частью имеют «бореальное» происхождение [Захаров и др., 1996; Zakharov, 1989].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эта статья рассчитана прежде всего на палеонтологов. Автор стремился показать возможности палеобиогеографии в решении некоторых актуальных задач геологии: палеогеографии и палеогеодинамики. Нами постоянно подчеркивалось, что палеобиогеография заимствует у биогеографии принципы исследований и, отчасти, методы. Казалось бы, палеонтологам следует воспользоваться номенклатурой и терминологией биогеографов.

Однако в биогеографии пока нет унифицированной базы номенклатуры, терминологии и понятий. Как признают сами биологи, «...отсутствие общепринятой терминологии и номенклатуры единиц биогеографического районирования (или даже общепринятых подходов к этому вопросу) становится не только недопустимым, но и необъяснимым» [Кафанов, Кусакин, 1982].

Именно это обстоятельство побудило палеонтологов предпринять собственные усилия в выработке унифицированного профессионального палеобиогеографического языка. С этой целью Международная общественная ассоциация «Друзья палеобиогеографии», ныне действующая в рамках Международной подкомиссии по юрской системе, предложила свод правил классификации, номенклатуры и описания биогеографических единиц, или биохорем. В настоящее время эти правила носят рекомендательный характер, хотя необходимость их более жесткого внедрения остро ощущается [Сесса, Westermann, 2003; Захаров и др., 2003]. Отсутствие единого понимания некоторых палеобиогеографических терминов и устоявшейся номенклатуры палеобиохорем не влияет, конечно, на результаты палеобиогеографических исследований, связанных с выяснением закономерностей в расселении организмов на поверхности Земли, и, тем более, на их палеогеографическую и палеогеодинамическую интерпретации. Однако такое положение дел создает определенные неудобства, заставляя исследователя всякий раз объяснять «язык», т.е. значение терминов и легитимность номенклатуры палеобиохорем.

Гораздо большие неудобства причиняет разный подход к выделению палеобиохорем. Правда, при палеобиогеографическом районировании предпочтению, как правило, отдается таксонам, а не палеосообществам в силу трудностей реконструкции последних. Возможно поэтому наиболее крупные биогеографические единицы: области и надобласти, как в морской, так и в континентальной палеобиогеографии, по крайней мере, в мезозое и кайнозое, понимаются одинаково, что позволяет столь же однозначно интерпретировать климатические пояса и зоны [Мейен, 1987]. Основываясь на данных о климатах в мезозое, методами палеобиогеографии можно оценить горизонтальные перемещения микроплит в широтном направлении. Так, было показано, что некоторые сиалические массивы (террейны) Северо-Восточной Азии (в том числе Омолонский и Охотский) никогда не перемещались южнее 55° с.ш. и имеют паравтохтонное («бореальное») происхождение.

Ареалографический метод и основанное на нем палеобиогеографическое районирование позволяют реконструировать барьеры (глубоководные тропы или течения) на путях расселения фаун или, наоборот, намечать проливы, соединявшие акватории, на тех участках, где осадки не сохранились. Так, существование двух провинций – Канадской и Сибирской – в триасовом бассейне Арктики можно объяснить наличием глубоководного желоба (Южно-Аньюйский океан), проходившего в виде залива в Арктику со стороны Палеопацифики. Однако в юрском периоде глубоководный желоб исчез: об отсутствии преград свидетельствует сходство фауны по обе стороны Арктики. По геофизическим данным, континентальный рифтинг между Южно- и Северо-Американской плитами начался в средней юре, однако мелко-

водный морской путь («испанский коридор»), соединявший восточный берег Палеоокеана с Западным Тетисом, существовал в этом месте еще в плинсбахе. Это показал анализ ареалов моллюсков, окаменелые остатки одинаковых таксонов которых (двустворки и аммониты) обнаружены по обе стороны Атлантики. По ареалологическим данным в плинсбахе реконструирован пролив между Скандинавией и Гренландией («коридор Викинг»), который в течение всей юры и мела практически постоянно функционировал как морской путь обмена фаунами Арктической и Бореально-Атлантической биогеографических областей. Согласно данным палеогеодинамики, океанический спрединг начался в этом месте только в конце мела.

В очень большом числе палеобиогеографических публикаций рассмотрены сотни конкретных ситуаций по всему фанерозою, которые интерпретируются в соответствии или противоречии с палинспастическими реконструкциями. Иногда (как, например, с мезозойским террейнами Северо-Восточной Азии: Омолония и Охотия) палеобиогеографический анализ позволяет однозначно оценить факт параавтохтонного происхождения террейнов. В других случаях (террейны Западной Канады: Стикиния и Врангелия) результаты ареалологического анализа морской фауны не столь очевидны. Но ясно лишь одно: палеобиогеографический метод должен привлекаться при любых палинспастических реконструкциях наряду с палеомагнитным, геофизическим, геохимическим и структурным методами. Этот метод позволит специалистам по палеогеодинамике избежать ошибок при реконструкциях горизонтального перемещения плит и террейнов, которые иногда случаются.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 03-05-64297).

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В.Л. Системы-классификации в биогеографии и систематике: (Детерминистские методы) // Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток: Наука, 1979. С. 3–59.
- Вахрамеев В.А. Начало работ по палеогеографии в России // Очерки по истории геологических знаний. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 104–123.
- Гурьянова Е.Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принцип районирования Мирового океана // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат, 1957. С. 15–24.
- Дагис А.С. Явления метахореза среди триасовых спириферинид // Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири. М.: Наука, 1972. С. 34–44. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 111).
- Дагис А.С., Архипов Ю.В., Бычков Ю.М. Стратиграфия триасовой системы Северо-Востока Азии. М.: Наука: 1979. 241 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб.: Наука, 1991. 540 с.
- Диц Р., Холден Дж. Распад Пангеи // Новая глобальная тектоника / Под ред. Л.П. Зоненшайна, А.А. Ковалева. М.: Мир, 1974. С. 315–329.
- Жирмунский А.В. Сравнительное исследование теплоустойчивости клеток морских беспозвоночных в связи с их географическим распространением и экологией // Клетка и температура среды. М.; Л.: Наука, 1964. С. 142–150.
- Захаров В.А. Загадки палеобатиметрии и методы реконструкции палеоглубин // Палеострат-2004: Тез. докл. Годич. собр. секция палеонтологии МОИП. М.: Изд-во МГУ, 2004. С. 15–16.

- Захаров В.А., Курушин Н.И., Похиалайнен В.П.* Биогеографические критерии геодинамики террейнов Северо-Восточной Азии в мезозое // Геология и геофизика. 1996. Т. 37, № 11. С. 3–25.
- Захаров В.А., Курушин Н.И., Шурыгин Б.Н.* Палеобатиметрические реконструкции в эпиконтинентальных мезозойских бореальных морях: Междисциплинарный подход // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Тез. докл. Всерос. симпоз., посвящ. 100-летию Р.Ф. Геккера / Под ред. В.А. Захарова, Б.Н. Шурыгина, О.С. Дзюбы. Новосибирск: НИЦ ОИГГИМ СО РАН, 2000. С. 6–7.
- Захаров В.А., Меледина С.В., Шурыгин Б.Н.* Палеобиохория юрских бореальных бассейнов // Геология и геофизика. 2003. Т. 44, № 7. С. 664–675.
- Захаров В.А., Рогов М.А.* Бореально-тетические миграции моллюсков на юрско-меловом рубеже и положение биогеографического экотона в Северном полушарии // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2003. Т. 11, № 2. С. 54–74.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н.* Биогеография, фации и стратиграфия средней юры Советской Арктики (по двустворчатым моллюскам). Новосибирск: Наука, 1978. 206 с. (Тр. ИГиГ СО РАН; Вып. 352).
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н.* Метод реконструкции рельефа дна и глубины морских палеобассейнов на основании анализа катен бентоса // Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск: Наука, 1985. С. 97–107.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н., Курушин Н.И.* и др. Мезозойский океан в Арктике: Палеонтологические свидетельства // Геология и геофизика. 2002а. Т. 43, № 2. С. 155–181.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н., Курушин Н.И.* и др. Палеонтологические и палеоэкологические свидетельства присутствия арктического океана в мезозое // Российская Арктика: Геологическая история, минерагения, геоэкология / Под ред. Д.А. Додина, В.В. Суркова. СПб.: ВНИИОкеангеология, 2002б. С. 80–92.
- Зоненшайн Л.П., Кузьмин М.И.* Палеогеодинамика. М.: Наука, 1992. 192 с.
- Иванова Е.Ф.* Фораминиферы волжского века бореальных бассейнов. Новосибирск: Наука, 1973. 140 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А.* Морская биогеография. М.: Наука, 2000. 176 с.
- Кафанов А.И., Кусакин О.Г.* Предисловие // Морская биогеография: Предмет, методы и принципы районирования / Под ред. О.Г. Кусакина. М.: Наука, 1982. С. 3–4.
- Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. М.: Наука, 2004. (Тр. ГИН РАН; Вып. 550).
- Красилов В.А.* Эволюция и систематика хвойных // Палеонтол. журн. 1971. № 1. С. 7–20.
- Красилов В.А.* Палеонтология и мобилизм // Геотектоника. 1974. № 1. С. 18–28.
- Макридин В.П.* Принципы выделения и номенклатура подразделений палеозоогеографического районирования морских бассейнов // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С. 3–9.
- Макридин В.П., Кац Ю.Н.* Значение обобщающих палеонтологических исследований для стратиграфии палеонтологии // Там же. 1965. № 3. С. 4–15.
- Макридин В.П., Мейен С.В.* Палеобиогеографические исследования // Современная палеонтология. Т. 2: Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. С. 5–31.
- Мейен С.В.* О гипотезе перемещения континентов с точки зрения палеофлористики карбона и перми // Геотектоника. 1969. № 5. С. 3–16.
- Мейен С.В.* Принципы палеобиогеографического районирования // Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976. С. 18–24. (МГК. 25-я сес. Докл. сов. геологов).
- Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Мейерхофф А., Мейерхофф Г.* Новая глобальная тектоника – основные противоречия // Новая глобальная тектоника / Под ред. Л.П. Зоненшайна, А.А. Ковалевой. М.: Мир, 1974. С. 377–455.
- Несис К.Н.* Зоогеография Мирового океана: Сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // Морская биогеография: Предмет, методы и принципы районирования / Под ред. О.Г. Кусакина. М.: Наука, 1982. С. 114–134.
- Новая глобальная тектоника / Под ред. Л.П. Зоненшайна, А.А. Ковалевой. М.: Мир, 1974. 471 с.

- Палеонтологический словарь / Под ред. Г.А. Безносовой, Ф.А. Журавлевой. М.: Наука, 1965. 615 с.
- Парфенов А.М. Террейны и история формирования мезозойских орогенных поясов Восточной Якутии // Тихоокеан. геология. 1995. Т. 14, № 6. С. 32–43.
- Паттерсон К. Задачи и методы биогеографии // Биосфера: Эволюция, пространство, время: Биогеографические очерки / Под ред. Р.У. Симпса и др. М.: Прогресс, 1988. С. 12–35.
- Сакс В.Н. Некоторые общие вопросы палеогеографии и палеобиогеографии мезозойской эры // Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири / Под ред. В.Н. Сакса. М.: Наука, 1972. С. 5–18.
- Сакс В.Н., Басов В.А., Дагис А.А. и др. Палеозоогеография морей бореального пояса в юре и неокоме // Проблемы общей и региональной геологии. Новосибирск: Наука, 1971. С. 179–211.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР: Роды *Pachyteuthis* и *Acroteuthis*. М.: Наука, 1966. 216 с.
- Соколов С.Д. О критике палинспастических реконструкций и аккреционных моделей северо-востока России // Геотектоника. 1992. № 3. С. 102–106.
- Тахтаджан А.Л. Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 9. С. 1217–1230.
- Шульгина Н.И. О принципах выделения биогеографических категорий на примере юрских и неокомских морей Северной Сибири // Геология и геофизика. 1966. № 2. С. 15–24.
- Aberhan M. Paleobiogeographic patterns of pectinoid bivalves and the Early Jurassic tectonic evolution of Western Canadian terranes // *Palaios*. 1998. Vol. 13. P. 129–148.
- Aberhan M. Terrane history of the Canadian Cordillera: Estimating amounts of latitudinal displacement and rotation of Wrangelia and Stikinia // *Geol. Mag.* 1999. Vol. 136, N 5. P. 481–492.
- Aberhan M. Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: Time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2001. Vol. 165. P. 375–394.
- Callomon J.H., Donovan D.T., Triimpy R. An annotated map of the Permian and Mesozoic formations of East Greenland // *Medd. Grønland*. 1972. Bd. 168, N 3. S. 1–35.
- Cecca F., Westermann G.E.G. Towards a guide to palaeobiogeographic classification. 2003 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2003. Vol. 201. P. 179–181.
- Damborenea S.E. Hispanic Corridor: Its evolution and the biogeography of bivalve molluscs // *Advances in Jurassic research: GeoResearch Forum* / Ed. R.L. Hall, P.L. Smith. Utikon; Zürich, 2000. P. 369–380. (Trans. Tech. Publ.; Vol. 6).
- Damborenea S.E., Manceñido M.O. On the palaeogeographical distribution of the pectinid genus *Weyla* (Bivalvia, Lower Jurassic) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1979. Vol. 27. P. 85–102.
- Dansereau P. Biogeography: An ecological and evolutionary approach. 4th ed. Oxford: Blackwell, 1957. 244 p.
- Didenko A.N., Bondarenko G.Ye., Sokolov S.D., Kravchenko-Berezhnoy I.R. Jurassic-Cretaceous history of the Omolon massif, Northeastern Russia: Geologic and paleomagnetic evidence // *Tectonic evolution of the Bering shelf – Chukchi sea – Arctic margin and adjacent landmasses* / Ed. E.L. Miller et al. Boulder (Color.), 2002. P. 255–241. (*Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*; 360).
- Hallam A. Evidence of displaced terranes from Permian to Jurassic faunas around the Pacific margin // *J. Geol. Soc. London*. 1986. Vol. 143. P. 209–216.
- Fooden J. Breakup of Pangea and isolation of relict mammals in Australia, South America and Madagascar // *Science*. 1972. Vol. 175, N 4024. P. 894–898.
- Kerr R.A. From Earth's core to African oil // *Ibid.* 2001. Vol. 294, N 5541. P. 287.
- Manceñido M.O. Paleobiogeography of Mesozoic brachiopod faunas from Andean-Patagonian areas in a global context // *Geobios Mém.* 2002. Spec. N 24. P. 176–192.
- Monger J.W.H., Ross C.A. Distribution of fusulinaceans in the Western Canadian Cordillera // *Canad. J. Earth Sci.*, 1971. Vol. 8. P. 259–278.
- Neumayr M. Über klimatische Zonen während der Jura- und Kreide // *Ztschr. Denkschr. Konigl. Akad. Wiss. Wien*. 1883. T. 47. S. 277–310.
- Newton C.R. Significance of «Tethyan» fossils in the American Cordillera // *Science*. 1988. Vol. 242. P. 385–391.

- Nokleberg W.J., Parfenov L.M., Monger J.W.H. et al.* Phanerozoic tectonic evolution of the Circum-North Pacific // U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 2001. N 1626. P. 1–127.
- Panusca B.C., Stone D.V.* Late Palaeozoic palaeomagnetic data for Wrangellia: Resolution of the polarity ambiguity // *Nature*. 1981. Vol. 293. P. 561–563.
- Smith P.L.* The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayiceroides* and Early Jurassic paleogeography // *Canad. J. Earth Sci.* 1983. Vol. 20. P. 86–91.
- Taylor D.G., Callomon J.H., Hall R. et al.* Jurassic ammonite biogeography of western North America: the tectonic implications // *Jurassic – Cretaceous biochronology and paleogeography of North America* / Ed. G.E.G. Westermann. Toronto: Univ. Press, 1984. P. 121–141. (Geol. Assoc. Canada, Spec. Pap.; Vol. 27).
- Tectonic evolution of the Bering shelf-Chukchi sea-Arctic margin and adjacent landmasses // Ed. E.L. Miller et al. Boulder (Colo.), 2002. 387 p. (Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.; 360).
- Termier H., Termier G.* Histoire géologique de la biosphère. Paris, 1952. 721 p.
- Termier H., Termier G.* Atlas de paléogéographie. Paris: Masson, 1960. 99 p.
- Tozer E.T., Nassichuk W.W., Smith P.L., Tipper H.W.* Fossils and terranes: Evidence for dissecting the Cordillera // *Geos.* 1991. Vol. 20, N 3. P. 20–27.
- Turrill W.B.* The evolution of floras with special reference to those of the Balkan Peninsula // *J. Roy. Soc. London. Bot.* 1958. Vol. 56, N 365; *London. J. Roy. Soc. Zool.* 1958. Vol. 44, N 295. P. 136–152.
- Uhlig V.* Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide // *Mitt. Geol. Ges. Wien.* 1911. Bd. 4, H. 3. S. 229–448.
- Westermann G.E.G.* Comments to Hallam's conclusion regarding the first marine connection between the Eastern Pacific and Western Tethys // *Paleontology and plate tectonics* / Ed. R.M. West. Milwaukee, 1977. P. 35–38. (Milwaukee Publ. Mus. Spec. Publ. Biol. Geol.: Vol. 2).
- Westermann G.E.G.* Biolochose classification and nomenclature in paleobiogeography: An attempt at order // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeobiogeogr.* 2000a. Vol. 158. P. 1–13.
- Westermann G.E.G.* Marine faunal realms of the Mesozoic: Review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature // *Ibid.* 2000b. Vol. 163. P. 49–65.
- Westermann G.E.G., Riccardi A.* Middle Jurassic ammonite evolution in the Andean Province and emigration to Tethys // *Sedimentary and evolutionary cycles* / Ed. U. Bayer, A. Seilacher. Berlin: Springer, 1985. P. 4–34.
- Wiedmann J.* Plate tectonics, sea level changes, climate – and the relationship to ammonite evolution, provincialism, and mode life // *Cephalopods – present and past* / Ed. J. Wiedmann and J. Kullmann. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1988. P. 737–765.
- Zakharov V.A.* Paleogeographic and paleoenvironmental seas of Soviet Arctic and ocean connections of the Arctic and Northern Pacific basins from the paleontological evidences // *Abstr. of 28th Intern. Geol. Congr. Wash. (D.C.)*. 1989. P. 423.
- Ziegler A.M., Scotese C.R., Barrett C.F.* // Tidal friction and the Earth's rotation / Ed. P. Brosche, J. Suendermann. New York: Springer, 1982. P. 240–252.