

УДК 564.1:551.736(571.56+571.65)

НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМЕ ПЕРМСКИХ ИНОЦЕРАМОПОДОБНЫХ ДВУСТВОРОК ВОСТОКА БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ

© 2008 г. А. С. Бяков

Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт ДВО РАН, Магадан
e-mail: stratigr@neisri.ru

Поступила в редакцию 26.03.2007 г.
Принята к печати 27.06.2007 г.

Изложены новые представления о системе и филогенетических связях пермских иноцерамоподобных двустворчатых моллюсков восточной части Бореальной зоны, реконструированные на основе анализа исторического развития группы. Все они рассматриваются в составе семейства Kolymidae Kusnezov, разделенного на два подсемейства – Kolymiinae и Atomodesmatinae. В подсемействе Kolymiinae описаны два новых рода: Praekolymia с типовым видом *P. archboldi* sp. nov. и видом *P. urabajtisae* sp. nov. и Таймугоkolymia с типовым видом *T. ustritskyi* sp. nov. В подсемействе Atomodesmatinae описаны два новых рода – Costatoaphanaia и Okhotodesma. Показано, что развитие группы шло в целом автономно; в то же время, имели место отдельные инвазии (род Atomodesma и, возможно, Trabculatia) из внебореальных регионов.

ВВЕДЕНИЕ

Иноцерамоподобные двустворчатые моллюски являются одним из наиболее характерных элементов пермской биоты внетропических областей Земли. Эти двустворки широко распространены в пермских отложениях Австралии (Dickins, 1956 и др.), Новой Зеландии (Magwick, 1935; Waterhouse, 1963 и др.), Северо-Востока России (Муромцева, Гуськов, 1984; Астафьева, 1993; Бяков, 1991, 1992, 2000 и др.), где нередко они играют породообразующую роль и используются для расчленения и корреляции отложений. Остатки иноцерамоподобных двустворок встречаются также в Южной Африке (Reed, 1936), Соляном Кряже (Waagen, 1881; Reed, 1944), Непале (Waterhouse, 1978), Карокоруме, Северной и Южной Монголии, Северном Китае (Grabau, 1931), Тибете (Fang, Gou, 1996), Индонезии (Wanner, 1922), Новой Каледонии (Campbell, 1984), Аргентине (Gonzalez, 1983 и др.), Бразилии (Rocha-Sampos, 1970), Канаде, Аляске и Неваде (Kaufmann, Runnegar, 1975), Гренландии (Newell, 1955), Шпицбергене (Karczewski, 1982), Российской Арктике (Таймыр, Новая Земля, п-ов Канин, Печорский бассейн), Забайкалье и Приморье (Люткевич, Лобанова, 1960; Муромцева, Гуськов, 1984; Бяков, 2002).

Несмотря на то, что систематика, родственные связи, историческое развитие пермских иноцерамоподобных двустворок рассматривалась большим числом исследователей (Dickins, 1963; Waterhouse, 1963, 1976, 1979; Кузнецов, 1971, 1973; Kaufmann, Runnegar, 1975; Муромцева, Гуськов, 1984; Бяков, 1992; Астафьева, 1993), до сих пор остается много неясного в этих вопросах.

Изучение обширных материалов по пермским иноцерамоподобным двустворчатым моллюскам восточной части Бореальной зоны, основу которых составляют собственные коллекции, происходящие из детально изученных разрезов различных районов Верхоянья, Приохотья, Колымо-Омолонского региона, Забайкалья, позволяет автору настоящей статьи изложить свою точку зрения на эволюцию и систематику этой своеобразной группы. Особенно важно то, что почти весь изученный материал имеет надежные стратиграфические привязки, собран в результате послышного изучения опорных разрезов основных пермских седиментационных бассейнов Северо-Востока Азии. Во многих случаях ископаемые виды представлены большим количеством экземпляров из одного местонахождения и имеют автохтонное захоронение. В качестве сравнительного материала изучены также коллекции других исследователей, происходящие из различных районов Печорского бассейна, п-ова Канин, Таймыра, Новой Земли, Верхоянья, Приохотья и Северной Монголии.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты 05-05-64407, 05-05-65234, 06-05-96123-Восток и ДВО РАН, проект 06-III-A-08-350, 08-05-00100.

ОБЩИЕ ПОДХОДЫ К СИСТЕМАТИКЕ ИНОЦЕРАМОПОДОБНЫХ ДВУСТВОРОК

Морфологические признаки, используемые для выделения большинства таксонов видового и родового рангов пермских иноцерамоподобных двустворок, не отличаются большим разнообразием

и достаточно консервативны, поэтому во многих случаях существует определенная условность разграничения отдельных таксонов.

В качестве родовых признаков большинство специалистов рассматривает следующие: степень равносторчатости раковины, характер наружной скульптуры, наличие переднего ушка. Некоторыми авторами в качестве родовых признаков выделялись также строение умбональной септы и утолщенность переднего края раковины (Waterhouse, 1979), общая форма раковины и толщина ее стенок (Астафьева, 1993). Но формальное использование этих признаков без учета исторического развития группы может привести к искусственности выделяемых таксонов.

Говоря о пермских иноцерамоподобных двустворках, на наш взгляд, нельзя обойти вниманием исследование последних двух десятилетий В.П. Похиалайна, Т.Д. Зоной, И.В. Полуботко по систематике юрских и меловых иноцерамовых двустворок. Особенно следует отметить работы Похиалайна (1985а, б), где рассмотрены общие подходы к систематике иноцерамид и показано, что для них не существует универсальных таксономических признаков родового и более высокого рангов. Похиалайн понимает родовые таксоны меловых иноцерамов как возникновение инноваций на пути магистрального развития просто устроенной “стандартной модели”, в ряде случаев придавая этим инновациям даже семейственный ранг (например, семейство *Coloniceramidae* с типовым родом *Coloniceramus*, имеющее трехслойное строение остракума и специальную трапецидальную площадку в примакушечной части раковины). Большое значение он отводит способу заложения связочной полоски, различая по этому признаку юрских ретроцерамов и меловых иноцерамид и выделяя их в разные семейства. У юрских ретроцерамид, как было установлено впервые В.С. Глазуновым (1965), связочная полоска закладывается прямо на пластинчатом слое раковины, благодаря чему она сохраняется на ядрах раковин, а у меловых иноцерамид – на призматическом.

У известных автору пермских иноцерамоподобных двустворок связка также формировалась на пластинчатом слое раковины, благодаря чему ее следы довольно часто сохраняются на ядрах в виде тонкой продольной штриховки. Таким образом, по этому признаку пермские иноцерамоподобные двустворки гораздо ближе стоят к юрским ретроцерамидам, чем к меловым иноцерамидам, к которым их относят некоторые авторы (Kaufmann, Runnegar, 1975; Waterhouse, 1979; Pagani, 2004). Учитывая же совершенно различное строение связки у громадного большинства пермских форм, в отличие от такового юрских ретроцерамов, первые следует рассматривать в каче-

стве самостоятельного таксона семейственного ранга – семейства *Kolymidae*.

Группы родов, объединенные общностью происхождения и имеющие общие морфологические признаки устройства раковины высокого ранга (например, в той или иной степени выраженное переднее ушко и связанное с ним строение мускульной системы), рассматриваются нами в качестве подсемейств. Семейства же выделяются нами, как было отмечено выше, на основании способа образования и строения связочной системы – важнейшего признака раковины у двустворчатых моллюсков.

Учитывая сказанное выше, в качестве рода среди иноцерамоподобных двустворок, по нашему мнению, следует понимать достаточно целостные (в смысле происхождения, территории и времени существования) группы видов (или отдельные виды), объединенные совокупностью достаточно четких характерных признаков. В каждом конкретном случае таковыми могут выступать разные признаки, поэтому нам представляется, что единственно рациональным путем для объективного выделения родовых таксонов и построения системы пермских иноцерамоподобных двустворок является реконструкция исторического развития группы на основе анализа их распространения во времени и в пространстве. Еще раз подчеркнем, что в основе почти всех построений лежат детально изученные разрезы пермских отложений Верхоянского, Охотского и Колымо-Омолонского регионов, где вместе с двустворками встречаются и другие стратиграфически важные группы фауны – брахиоподы и аммоноидеи.

ИНОЦЕРАМОПОДОБНЫЕ ДВУСТВОРКИ ГОНДВАНСКОЙ ЗОНЫ

Рассматривая историческое развитие иноцерамоподобных двустворок восточной части Бореальной зоны, нельзя обойти вниманием гондванских (нотальных) представителей этой группы, поскольку они появились раньше бореальных и, очевидно, являются их предками.

Наиболее древние иноцерамоподобные двустворки известны, по-видимому, с запада Аргентины (провинция Чубут), где в зоне *Rugatus primigenius* – *Mourlonia* sp. II, относящейся, по А. Пагани и Н. Сабаттини (Pagani, Sabatini, 2002), к основанию пермской системы, установлены довольно разнообразные формы, отнесенные Пагани (Pagani, 2004) к интомодесмам, атомодесмам и колымиям, которые, по-видимому, более правильно рассматривать в качестве различных представителей рода *Arhapaia*, но этот вопрос требует специальных исследований. Описанные отсюда же К. Гонсалесом ?*Atomodesma* sp. A и B (Gonzalez, 1983) очень похожи на формы, встреченные нами в нижней

Рис. 1. Предполагаемая схема филогенеза родов иноцерамоподобных двустворчатых моллюсков восточной части Бореальной зоны. Продолжительность веков по Wardlaw et al., 2004 и Henderson, 2005. Стрелками показаны предполагаемые инвазии из других регионов. Сокращения: в. ч. – верхняя часть, Ушапин. – ушапинский, Чанс. – чансинский, Уфим. – уфимский, Уржум. – уржумский, Вятс. – вятский, МСШ – международная стратиграфическая шкала пермской системы, ВСШ – восточно-европейская стратиграфическая шкала, СШСВР – стратиграфическая шкала Северо-Востока России, Коарг. – коаргычанский, Русско-омол. – русско-омолонский, Бочар. – бочарский, М. aag. – *A. lima* – *Megousia aagardi* – *Aphanaia lima*, М. kuliki – *A. andr.* – *Megousia kuliki* – *Aphanaia andrianovi*, Kolym. – *Bochar.* – *Kolymaella* – *Bocharella*, М. rus. – *A. dilat.* – *Mongolusia russiensis* – *Aphanaia dilatata*, O. snjat. – *K. inoc.* – *Omolonia snjatkovi* – *Kolymia inoceramiformis*, T. boreal. – *K. plic.* – *Terrakea borealis* – *Kolymia plicata*, T. kork. – *K. plic.* – *Terrakea korkodonensis* – *Kolymia plicata*, М. bajk. – *K. mult.* – *Magadania bajkurica* – *Kolymia multiformis*, С. obr. – *M. bella* – *Cancrinelloides obrutshchevi* – *Maitaia bella*, С. curv. – *M. bella* – *Cancrinelloides curvatus* – *Maitaia bella*, М. tenkensis – *Maitaia tenkensis*, S. par. – *I. cost.* – *Stapanoviella paracurvata* – *Intomodesma costatum*.

части зоны *lima* (кунгурский век) на р. Мунугуджак (Омолонский массив) и предварительно определенные как *Aphanaia* sp. То же касается и *Atomodesma* (*Aphanaia*) *orbirugata* (Harrington), описанной Пагани из формации Бонете (провинция Буэнос-Айрес на востоке Аргентины), которая относится к ассельскому-сакмарскому векам (Pagani, 2000). Возможно уже на этом уровне произошла диверсификация иноцерамоподобных двустворок, имеющих признаки афанай и преколымий.

В Восточной Австралии (Сиднейский бассейн Нового Южного Уэльса, формация Алландейл, относящаяся к асселю (Waterhouse, 1979) или, по более поздним данным (Archbold, Dickins, 1996), к первой половине сакмарского века) Б. Уотерхаузом (Waterhouse, 1979) описана интересная форма под названием ?*Aphanaia* sp. А. По своим характерным особенностям она весьма напоминает представителей нового, описываемого здесь нами, рода *Praekolymia*; отличия заключаются, по-видимому, лишь в гораздо более крупном отпечатке заднего мускула у австралийской формы.

В Западной Австралии первые иноцерамоподобные двустворки, представленные "*Atomodesma*" *mytiloides* Beyrich и "*A.*" cf. *timorense* (Wanner) – равностворчатыми формами с отчетливой, иногда хорошо выраженной концентрической скульптурой, известны из верхнесакмарских отложений (пачка Нура-Нура бассейна Каннинг и формация Каллитарра бассейна Карнарвон) (Dickins, 1963).

В Южной Африке К. Ридом (Reed, 1936) описана своеобразная довольно грубобристая "*Aphanaia*" *haibensis* Reed из верхней части формации Двайка, относящейся к ассельскому-сакмарскому ярусам.

В Новой Зеландии, по-видимому, наиболее древние (но неопределимые) иноцерамоподобные двустворки известны из террейна Кэплз, где они ассоциируют с недавно обнаруженными позднеартинско-кунгурскими конодонтами (Campbell et al., 1995).

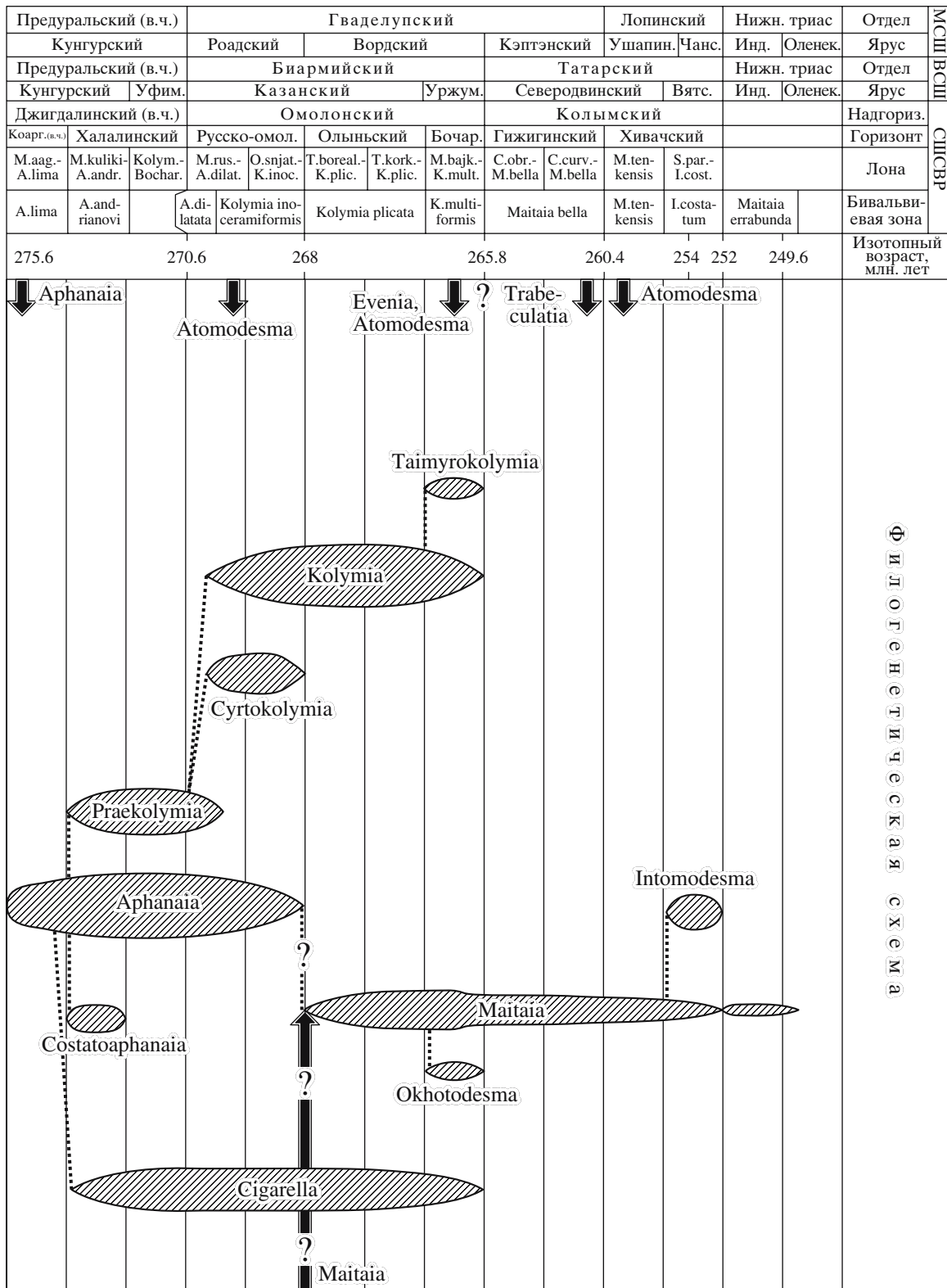
Если в общем виде попытаться реконструировать эволюцию пермских иноцерамоподобных двустворок Гондванской зоны, можно прийти к следующим выводам. Наиболее древними являются афанайи, появившиеся в самом начале пер-

ми (ассель – сакмар), от которых в начале роада произошли атомодесмы, давшие в течение роада – кэптэна ряд последовательно существовавших видов. В начале роада, или чуть позже от афанай произошли майтайи, получившие наибольшее распространение в кэптэне и просуществовавшие, в частности, в Новой Зеландии до конца перми (Waterhouse, 1976, 1987; Krull et al., 2000). В конце кэптэна – начале ушапина от майтай обособился род *Trabeculatia* (Waterhouse, 1979). Род *Mytilidesmatella*, установленный Уотерхаузом (Waterhouse, 1979), рассматривается нами в качестве синонима рода *Maitaia* (Бяков, 1992).

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ИНОЦЕРАМОПОДОБНЫХ ДВУСТВОРОК ВОСТОКА БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ КАК ОСНОВАНИЕ НАДВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКИ ГРУППЫ

В бореальных бассейнах иноцерамоподобные двустворки появляются, по-видимому, одновременно как на западе ("*Atomodesma*" *guskovi* Astafieva из бельковской свиты Печорского бассейна), так и на востоке, в системе Верхояно-Колымских бассейнов. Этот уровень по современным представлениям (Ganelin, Biakov, 2006) датируется саранинским временем (начало кунгура). Указания на находки остатков иноцерамоподобных двустворок в более древних отложениях (Астафьева, 1993; Курушин и др., 1996) не достоверны и нуждаются в тщательной проверке.

В разрезах Северо-Востока Азии первые иноцерамоподобные двустворки появляются в зоне *lima* (рис. 1), вероятно, практически одновременно и в Верхоянском, и в Колымо-Омолонских бассейнах. Первые иноцерамоподобные двустворки представлены как почти гладкими вздутыми формами с тонким призматическим слоем (*Aphanaia lima* (Lutkevich et Lobanova), *A. kutygini* Biakov), так и более толстосторачевыми *Aphanaia* sp. nov., имеющими тенденцию к дифференциации верхней части переднего края раковины (вероятный предок нового рода *Praekolymia*). Чуть позже (в конце времени *lima*) происходит дальнейшая диверсификация группы – появляются крупные сигареллы (*Cigarella borlichii* Astafieva), а



в начале времени andrianovi – преколымии. Praekolymia существовали достаточно недолго – на рубеже ранней и средней перми, и вымерли в начале роада.

Таким образом, очевидно, что в бассейны Северо-Восточной Азии иноцерамоподобные двустворки проникли гораздо позже, чем они появились в бассейнах Гондванской зоны.

Разделение иноцерамоподобных двустворок на две крупные группы, отличающиеся у одной из них тенденцией к развитию переднего ушка, как было отмечено выше, наметилось еще в самом начале времени *lima*. К первой группе принадлежит новый род *Praekolymia*, род *Kolymia licharewi* и род *Cyrtokolymia Astafieva*, выделявшийся ранее (Астафьева, 1993) как подрод, а также новый род *Taimyrokolymia*. Вторая группа включает представителей родов *Atomodesma*, *Aphanaia*, *Maitaia*, *Intomodesma*, *Evenia*, *Trabeculatia*, *Cigarella* и два новых рода – *Costatoaphanaia* и *Okhotodesma*. Эти две крупные группы, отражающие две линии (тенденции) эволюционного развития, очевидно, следует рассматривать в качестве надродовых таксонов подсемейственного ранга – соответственно, подсемейства *Kolymiinae* и подсемейства *Atomodesmatinae*.

Здесь следует отметить, что нельзя принять точку зрения М.М. Астафьевой (1993), которая считает, что колымии представляют собой независимую ветвь, берущую начало от циртодонтид, что якобы подтверждается разным строением лигамента колымиин и атомодесматин. Между тем, как было показано нами ранее (Бяков, 1992), лигамент тех и других аналогичен, он представляет собой стержень, расположенный на вытянутой вогнутой связочной площадке, имеющей тонкую продольную штриховку. Кроме того, как свидетельствует ископаемый материал, становление колымиин неразрывно связано с эволюцией атомодесматин.

Развитие первой группы (*Kolymiinae*) шло по пути дифференциации переднего края раковины в хорошо обособленное ушко, что сопровождалось исчезновением умбональной септы и изменением строения мускульной системы. У колымиин передний мускул, по-видимому, полностью редуцируется. Претерпевает изменение и строение остальной мускульной системы: более многочисленными и развитыми становятся педально-биссусные и мантийные мускулы, в связи с чем система паллиальной линии становится более четкой; след от нее и отпечаток заднего мускула хорошо сохраняются на ядрах. У преколымий переднее ушко практически не развито, однако строение мускульной системы напоминает таковое у колымий и циртоколымий. Астафьева (1993) связывает появление переднего ушка с переходом к полужарывающему образу жизни в связи с расширением экотопов группы. Интересно отметить, что среди представителей колымиин отсутствуют формы с грубой концентрической скульптурой, что, очевидно, связано с их семиинфаунным образом жизни. Впервые хорошо обособленное переднее ушко возникло в самом начале оломонского времени (роад) у представителей родов

Kolymia и *Cyrtokolymia*. При этом, по-видимому, оба этих рода появились одновременно. Представители первого рода, включающего порядка 25 видов, являлись доминантами системы Верхояно-Кольмо-Омолонских бассейнов на протяжении всего оломонского времени (роад – ворд). Циртоколымии населяли только Верхоянский и Охотский бассейны, где представлены всего одним видом, существовавшим в начале и, возможно, середине оломонского времени.

В середине – конце оломонского времени в акваториях западного сектора Верхоянского бассейна и Восточного Таймыра обособился еще один род колымиид – *Taimyrokolymia*, возникновение которого связано с общим уплощением раковины и образованием слабообособленного крыловидного переднего ушка. По-видимому, эта тенденция была унаследована от некоторых ранне-среднеомолонских форм, близких к *K. nebulae* Куликов и *K. churavtsovi* Биakov. Таймырколымии существовали недолго – в бочарское время (конец ворда). На рубеже оломонского и колымского времени (рубеж ворда и кэптэна) представители подсемейства *Kolymiinae* полностью вымерли.

Развитие второй группы иноцерамоподобных восточной части Бореальной зоны было более консервативно и шло по нескольким направлениям: появление резкой концентрической скульптуры у разных представителей подсемейства на разных стратиграфических уровнях, появление резко неравностворчатых форм, сигарообразных раковин с клювовидной макушкой и дальнейшим развитием форм, обладавших равностворчатой или почти равностворчатой раковиной.

Уже в конце времени *lima* появились вытянутые формы, рассматриваемые нами, вслед за Астафьевой (1993), в качестве самостоятельного рода *Cigarella* (*C. borlichi* Астафьева). В дальнейшем сигареллы существовали на протяжении всего роад-вордского интервала, дав ряд последовательно развивавшихся видов (*C. licharewi* (Муromzeva), *C. kusnezovi* Биakov, *C. muromtsevae* Астафьева и, возможно, *C. vargae* (Биakov)) и исчезнув на рубеже ворда – кэптэна.

В начале времени *andrianovi*, по-видимому, от первых примитивных афанай произошли грубо-ребристые формы, объединенные нами в новый род *Costatoaphanaia*, включающий четыре вида (*C. ganelini* (Биakov), *C. aenigma* (Астафьева) и *C. porowi* (Муromzeva et Kusnezov)). Они представляли собой тупиковую ветвь развития и полностью вымерли в конце кунгура.

В начале русско-омолонского времени (роад) существовали своеобразные гигантские резко неравностворчатые *Aphanaia stepanovi* (Муromzeva). В конце роада все афанайи вымирают.

Примерно в это же время среди атомодесмитов появились и равностворчатые формы, рассматриваемые нами как первые бореальные *Maitaia* (s. s.). Вообще следует отметить, что самостоятельность рода *Maitaia* Magwick достаточно проблематична, несмотря на то, что он выделяется во многом благодаря своей равностворчатости. Однако в некоторых случаях диагностировать родовую принадлежность только по принципу равностворчатости бывает крайне сложно и возникают затруднения в разграничении майтай и афанай.

Представители рода *Maitaia* в дальнейшем существовали на протяжении всей пермской истории, а некоторые майтайи (*M. egrabunda* (Porow)) пережили даже пермо-триасовый кризис, но исчезли уже в начале оленека.

В конце оломонского времени (конец ворда) произошла новая вспышка формообразования – появилась своеобразная группа груборебристых равностворчатых форм, выделенная нами в самостоятельный род *Okhotodesma*, включавший два вида, и вскоре вымерший.

Кэптэнский век и большая часть ушапина были кризисным периодом в развитии группы, когда существовали лишь отдельные представители рода *Maitaia*.

Последняя крупная вспышка формообразования произошла в конце ушапина и связана с появлением и бурным развитием рода *Intomodesma* (Бяков, 1991), представители которого быстро расселились на огромных пространствах Северо-Восточной Азии, достигнув даже Новой Земли и, возможно, Северной Америки (Kaufmann, Runnegar, 1975). Однако в конце перми все они вымерли.

Род *Varvaria* Astafieva (Астафьева-Урбайтис, Астафьева, 1985), по-нашему мнению, не валиден, поскольку, как показало изучение этого образца в музее, “связочные ямки”, описанные впервые В.А. Муромцевой (1979), являются всего лишь выщелоченными пустотами на верхнем крае раковины, не имеющими никакого отношения к ее связочному устройству.

Представители рода *Atomodesma*, включающего преимущественно формы с выраженными радиальными депрессиями и тонким призматическим слоем, очевидно, являются иммигрантами Бореального пояса. По особенностям морфологических характеристик раковины эти формы “не вписываются” в предложенный сценарий эволюционного развития иноцерамоподобных двустворок востока Бореального пояса. Их находки встречены на трех стратиграфических уровнях – роадском (зона *inoceramiformis* Северного Верхоянья (Северный Хараулах) – *A. exaratum*), вордском (зона *multiformis* Северного Верхоянья (устье р. Лена) – *A. ex gr. exaratum*) и раннеуша-

пинском (нижняя часть шадровской свиты Новой Земли – *A. bisulcatum* и верхняя часть дулгалахского горизонта Северного Верхоянья (устье р. Лена, Северный Хараулах, Северный и Южный Орулган) – *A. variabile*). Мы предполагаем, что появление этих видов в бореальных бассейнах связано с обширными общепланетарными трансгрессиями, индикаторами которых могут служить находки аммоноидей. В частности, род *Daubichites* обнаружен на позднеороадском уровне как в Западной Австралии (Glenister, Furnish, 1961), так и в Северном и Западном Верхоянье (Андрианов, 1985; Kutygin, 2006). С появлением *A. variabile* может ассоциироваться единственная находка циклолобид рода *Paratemexoceras* (Попов, 1970) в Южном Верхоянье.

Род *Evenia*, установленный В.В. Кузнецовым (1973), по некоторым особенностям морфологии примыкает к представителям рода *Atomodesma* (небольшая тонкая раковина с криволинейной комиссурой), но не имеет радиальных складок, поэтому рассматривается нами в качестве самостоятельного таксона родового ранга. Происхождение эвений пока не вполне ясно и связывается нами с возможной миграцией его представителей (*Evenia lenaense* (Voronez)) из западной части Бореальной зоны, где он известен на полуострове Канин (Муромцева, Гуськов, 1984), а также, по видимому, в “посидониевых” сланцах Восточной Гренландии (Newell, 1955).

Пока не до конца ясным является также присутствие в бореальных разрезах представителей рода *Trabeculatia* Waterhouse. В верхах зоны *Maitaia bella* нами установлены формы, весьма близкие *T. trabeculum* (Waterhouse), описанным Уотерхаузом из верхней части формации Трамвэй Новой Зеландии (Waterhouse, 1963). Являются ли они одним и тем же видом или представляют результат параллельного развития – вопрос будущего изучения. Что касается форм, отнесенных к этому роду Астафьевой (1993), то часть из них (“*T.*” *gibberosa* Astafieva и “*T.*” *quadrata* (Lutkevich et Lobanova)), по-нашему мнению, должна быть отнесена к другим родам (соответственно, *Intomodesma* и *Maitaia*), а другие (“*T.*” *gracilis* Astafieva) вообще трудно диагностируемы из-за плохой сохранности материала.

СИСТЕМА БОРЕАЛЬНЫХ ИНОЦЕРАМОПОДОБНЫХ ДВУСТВОРОК И ОПИСАНИЕ НОВЫХ ТАКСОНОВ

В описаниях новых видов приняты сокращения: В – высота раковины, Вп – выпуклость створки, ГД – длина раковины по главной диагонали, Д – длина раковины, ДУ – длина переднего ушка, ДЗК – длина передней части раковины,

МУ – макушечный угол, УС – угол скоса створки. Изученный материал хранится в музее Северо-Восточного комплексного научно-исследовательского института ДВО РАН (СВКНИИ), г. Магадан, в коллекциях № 02-06.99 и 02-06.100.

Исходя из вышеизложенного современная система пермских иноцератоидных двустворчатых моллюсков восточной части Бореальной зоны представляется в следующем виде.

СЕМЕЙСТВО KOLYMIIDAE KUSNEZOV, 1973

ПОДСЕМЕЙСТВО KOLYMIINAE KUSNEZOV, 1973

Kolymiidae (pars): Кузнецов, 1973, с. 23; Астафьева, 1993, с. 111.

Типовой род – *Kolymia* Licharew, 1941.

Диагноз. Раковина от мелкой до крупной, равностворчатая или слабо неравностворчатая, почти гладкая или с умеренно развитой скульптурой в виде относительно равномерных концентрических морщин. Лигамент примитивный дупликулярный, расположен на вогнутой лигamentной площадке. Переднее ушко развито в различной степени, обычно хорошо обособлено. Умбональная септа не установлена. Отпечаток заднего мускула седловидный, умеренной величины так же, как и мантийная линия, хорошо выражен. Передний мускул, по-видимому, редуцирован. Призматический слой развит в различной степени.

Состав. *Kolymia* Licharew, 1941; *Cyrtokolymia* Astafieva, 1988; *Praekolymia* gen. nov.; *Taimyrokolymia* gen. nov.

Сравнение. От подсемейства *Atomodesmatinae* Waterhouse, 1976 отличается отсутствием умбональной септы, как правило, присутствием развитого в различной степени переднего ушка и несколько иным характером строения мускульной системы: отсутствием переднего мускула, обычно несколько иной конфигурацией и меньшими размерами отпечатков заднего и мантийных мускулов. Педально-биссусные и мантийные мускулы более многочисленные и развитые, система паллиальной линии более четкая; след от нее и отпечаток заднего мускула хорошо сохраняются на ядрах.

Замечания. Приведенный диагноз отличается от такового предыдущих авторов. В частности, Астафьева считает, что для колымиид характерна плоская, а не вогнутая связочная площадка; имеется отпечаток переднего мускула, расположенного на переднем ушке, а по моему мнению, он редуцирован. В изученных мною коллекциях (как в собственной, так и других авторов) нет ни одного образца представителей колымиин, на которых можно было бы наблюдать отпечаток передне-

го мускула, который, по Астафьевой (1993), должен располагаться на переднем ушке. Очевидно, он редуцируется в процессе развития последнего.

Род *Praekolymia* Biakov, gen. nov.

Название рода от прае *лат.* – появившийся до рода *Kolymia*.

Типовой вид – *Praekolymia archboldi* sp. nov.

Диагноз. Раковина небольшая или умеренной длины, равностворчатая или слабо неравностворчатая, почти гладкая или с умеренно развитой концентрической скульптурой. Призматический слой относительно тонкий, до 0.8 мм. Развитое переднее ушко отсутствует, но намечается отчетливая тенденция к его образованию. Отпечаток заднего мускула и мантийная линия такие же, как и у рода *Kolymia*.

Видовой состав. Типовой вид и *P. urbajtsae* sp. nov. Вероятно, к этому же роду относится также *Praekolymia ? alitis* (Astafieva) из нижней перми (тумаринский горизонт) Южного Верхоянья и Охотского массива (Астафьева, 1993).

Сравнение. От номинативного рода отличается практически неразвитым передним ушком.

Praekolymia archboldi Biakov, sp. nov.

Название вида в память известного австралийского палеонтолога и стратиграфа Нейла Арчболда.

Голотип – СВКНИИ, № 1/02-06.100, ядро правой створки с частично сохранившейся раковиной; Западное Верхоянье, верхнее течение р. Дулгалах; нижняя часть верхнетумаринской подсвиты; нижняя пермь, кунгурский ярус, тумаринский горизонт; обн. 2, пачка 15, сборы И.В. Будникова и Р.В. Кутыгина, 2001 г.

Описание (рис. 2, б–г). Раковина небольшая, до 40 мм по ГД, овально-ромбоидальная, умеренно вытянутая в высоту (Д : В до 1.1), умеренно скошенная (УС = 45–50°). Замочный край прямой, длинный, более половины длины раковины (ДЗК : Д = 0.61). Передний край почти прямой, длинный, по крутой дуге переходит в выпуклый нижний край, очерченный примерно такой же дугой и, в свою очередь, по такой же дуге соединяющийся со слабовыпуклым, относительно коротким, задним краем. Последний под тупым углом около 130° соединяется с замочным краем, образуя небольшое заднее крыло. Выпуклость створок умеренная (Вп : В = 0.31), точка наибольшей выпуклости расположена в верхней трети створки на равном расстоянии от переднего и заднего краев. У голотипа нижнезадний край раковины

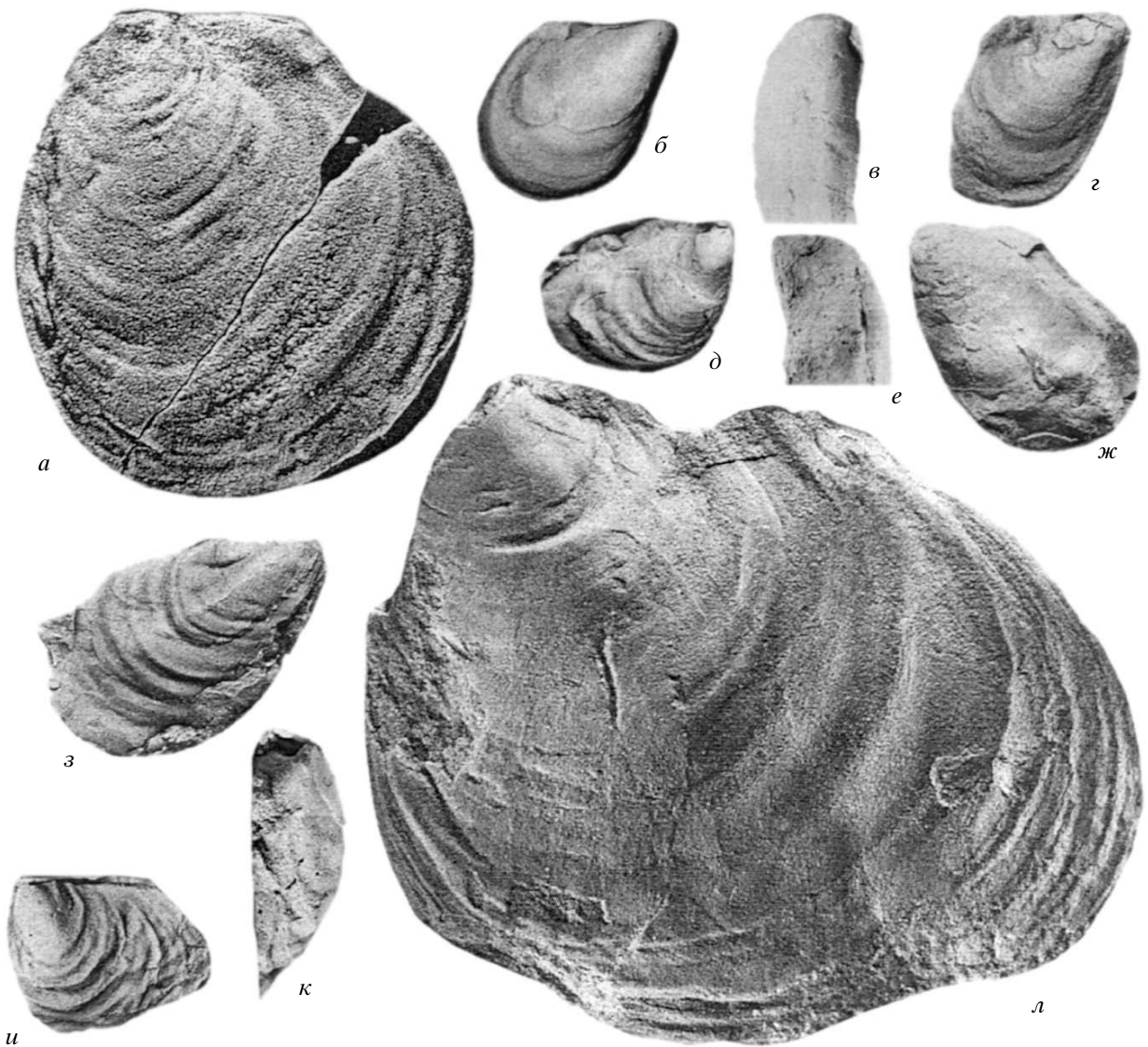


Рис. 2. Новые виды колымиид востока Бореальной зоны (все изображения, кроме специально отмеченных, даны в натуральную величину): *a, л* – *Taimurokolymia ustritskiyi* sp. nov.: *a* – ЦНИГРмузей, № 264/7443, ядро левой створки, Западное Верхоянье, р. Барайы, средняя пермь, вордский ярус, верхнеделенжинская подсвета; *л* – голотип ЦНИГРмузей, № 262/7443, ядро левой створки, Восточный Таймыр, мыс Цветкова, средняя пермь, вордский ярус, цветочнинский горизонт; *б-з* – *Praekolymia archboldi* sp. nov.: *б, в* – голотип СВКНИИ, № 1/02-06.100, ядро правой створки, Западное Верхоянье, верхнее течение р. Дулгалах, нижняя пермь, кунгурский ярус, нижняя часть верхнетумаринской подсветы, обн. 2; пачка 15, 331 м разреза; *б* – вид со стороны правой створки, *в* – вид спереди (×2.2); *з* – экз. СВКНИИ, № 2/02-06.100, ядро правой створки, географическая привязка и возраст те же, 329 м разреза; *д-к* – *Praekolymia urbajtisiae* sp. nov.: *д* – экз. СВКНИИ, № 102/02-06.98, ядро правой створки, Омолонский массив, правобережье верхнего течения р. Малая Ауланжа, средняя пермь, роудский ярус, нижняя часть авландинской свиты; *е, ж* – голотип СВКНИИ, № 101/02-06.98, левая створка с частично сохранившейся раковиной, Омолонский массив, руч. Правый Водопадный, бассейн р. Хивач, нижняя пермь, кунгурский ярус, верхняя часть джигдалинского надгоризонта, бивальвиевая зона *Aphanaia andrianovi*, средняя часть джигдалинской свиты; обн. 1, слой 4; *е* – вид спереди (×1.6), *ж* – вид со стороны левой створки; *з* – экз. СВКНИИ, № 103/02-06.98, ядро раковины, местонахождение и возраст те же, что у рис. 2, *д; и, к* – экз. СВКНИИ, № 104/02-06.98, ядро левой створки, Омолонский массив, правобережье р. Малая Ауланжа на водоразделе руч. Угольный-Лабазный, нижняя пермь, уфимский ярус, верхи джигдалинского надгоризонта; *и* – вид со стороны левой створки, *к* – вид спереди (×1.8).

довольно круто обрывается вниз, из-за чего раковина имеет здесь некоторое вздутие. Макушки умеренной величины, довольно широкие, нависающие над замочным краем, повернутые вперед, слабо приостренные.

Скульптура наружной поверхности представлена очень сглаженными равномерными concentрическими морщинами, на ядрах почти невыраженными. Призматический слой тонкий, до 0.5 мм в толщину.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	ГД	ДЗК	УС	МУ	Д : В	Вп : В	ДЗК : Д
1/02-6.100 (голотип)	27.9	25.4	8	32.2	17	45°	45°	1.1	0.31	0.61
2/02-6.100	~28	29.1	7*	~36	17	50°	45°	0.97	0.24*	0.61

* – с некоторой деформацией.

Сравнение. От близкого *P. urbajtisae* sp. nov. из халалинского – русско-омолонского горизонтов Омолонского массива и тумаринского горизонта Западного Верхоянья отличается овально-ромбоидальной, несколько более выпуклой раковиной с более сглаженной скульптурой.

Распространение. Нижняя пермь, кунгурский ярус, тумаринский горизонт, бивальвиевая зона *Arhanaia andrianovi* Западного Верхоянья.

Материал. Два ядра правых створок с частично сохранившейся раковиной из двух местонахождений хорошей и удовлетворительной сохранности.

Praekolymia urbajtisae Biakov, sp. nov.

Название вида в память о К.А. Астафьевой-Урбайтис, специалисте по двустворчатым моллюскам верхнего палеозоя.

Голотип – СВКНИИ, № 101/02-06.98, ядро левой створки с участками сохранившейся раковины; Омолонский массив, руч. Правый Водопадный, бассейн р. Хивач; нижняя пермь, кунгурский ярус, верхняя часть джигдалинского надгоризонта, бивальвиевая зона *Arhanaia andrianovi*, средняя часть джигдалинской свиты; обн. 1, слой 4, сборы автора, 1983 г.

Описание (рис. 2, д–к). Раковина небольшая, до 50 мм по ГД, треугольно-овальная, не-

сколько более развитая в длину (Д : В = 1.1–1.3), слабоскошенная (УС = 60–65°). Замочный край прямой, обычно чуть более половины длины раковины (ДЗК : Д = 0.5–0.58). Передний край почти прямой, длинный, по крутой дуге соединяется с выпуклым, у некоторых экземпляров несколько оттянутым в нижнезаднем направлении, нижним краем, очерченным крутой дугой. Последний также по дуге соединяется со слабывыпуклым, умеренно длинным, задним краем, который под тупым углом около 140° соединяется с замочным краем, образуя небольшое заднее крыло. Выпуклость створок умеренная (Вп : В до 0.26), точка наибольшей выпуклости расположена в верхней трети створки и несколько сдвинута к переднему краю. Макушки умеренной величины, довольно широкие, почти ненависающие над замочным краем, повернутые вперед, слабо приостренные.

Скульптура наружной поверхности представлена концентрическими морщинами, обычно более или менее правильными и регулярными, сохраняющимися на ядрах. Призматический слой тонкий, до 0.8 мм в толщину.

Изменчивость. Проявляется в вариациях скульптуры – от довольно правильной до местами бифуркирующей.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	ГД	ДЗК	УС	МУ	Д : В	Вп : В	ДЗК : Д
101/02-06.98 (голотип)	38.8	34	8.5	42.5	19.8	45°	65°	1.14	0.25	0.51
102/02-06.98	30	27	7	~32	–	45°	65°	1.1	0.26	–
103/02-06.98	38	33	7.5*	~46	19	45°	60°	1.15	0.23	0.5
104/02-06.98	34.4	~26	7*	>34	20	50°	65°	1.3	0.27*	0.58

* – с некоторой деформацией.

Сравнение с *Praekolymia archboldi*, sp. nov. приведено при описании последнего.

Распространение. Нижняя – средняя пермь, кунгурский – роадский (казанский) ярусы, бивальвиевые зоны *Arhanaia andrianovi* – *Arhanaia*

dilatata Западного Верхоянья, Омолонского массива и его обрамления.

Материал. Около 10 ядер обеих створок с частично сохранившейся раковиной из нескольких местонахождений.

Род *Taimyrokolymia Biakov, gen. nov.*

Название рода от полуострова Таймыр и рода *Kolymia*.

Типовой вид – *Taimyrokolymia ustritskyi* sp. nov.

Диагноз. Раковина крупная, сильноуплощенная, по-видимому, равностворчатая, с умеренно развитой концентрической скульптурой. Переднее ушко маленькое, крыловидное, слабо обособлено от тела раковины. Призматический слой слабо развит.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От других родов подсемейства отличается сильно уплощенной раковиной с крыловидным, слабообособленным передним ушком.

Taimyrokolymia ustritskyi Biakov, sp. nov.

Kolymia pterineaeformis: Люткевич, Лобанова, 1960, с. 145 (pars), табл. XXIX, фиг. 3, табл. XXX, фиг. 1.

Название вида в честь геолога В.И. Устрицкого, известного исследователя перми Таймыра и других районов Арктики.

Голотип – ЦНИГРмузей, С.-Петербург, № 262/7443, ядро левой створки; Восточный Таймыр; средняя пермь, вордский (уржумский) ярус.

Описание (рис. 2, а, л). Раковина крупная, до 120 мм по ГД, округлых очертаний (Д : В

около 1), слабоскошенная (УС = 60–65°). Замочный край прямой, составляет около половины длины раковины (ДЗК : Д = 0.47–0.54). Передний край умеренно закругленный, постепенно переходит в длинный выпуклый нижний край, очерченный дугой большого радиуса, который постепенно переходит в относительно короткий задний край. Последний в нижней части слабовыпуклый, в верхней, в месте перехода в заднее крыло – слабовогнутый. Соединяясь с замочным краем под тупым углом около 140°, задний край образует небольшое, но отчетливое заднее крыло. Переднее ушко маленькое (ДУ : Д = 0.07), крыловидное, слабо обособлено от тела раковины.

Выпуклость створок незначительная (Вп : В = 0.16), точка наибольшей выпуклости расположена в верхней трети створки и несколько сдвинута к переднему краю. Макушки крупные, широкие, нависающие над замочным краем.

Скульптура наружной поверхности представлена концентрическими морщинами, обычно довольно правильными и регулярными, сохраняющимися на ядрах. Призматический слой не сохранился.

Изменчивость. У голотипа, происходящего с Восточного Таймыра, на нижнем поле раковины намечается небольшая депрессия, отсутствующая у экземпляра из Западного Верхоянья.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Вп	ГД	ДЗК	ДУ	УС	МУ	Д : В	Вп : В	ДЗК : Д	ДУ : Д
262/7443 (голотип)	111	~110	18	>120	~60	~8	50°	–	1.01	0.16	0.54	0.07
264/7443	68	70	11.5	76	~32	~5	60°	65°	0.97	0.16	0.47	0.07

Распространение. Средняя пермь, вордский (уржумский) ярус, бивальвиевая зона *Kolymia multiformis* Восточного Таймыра и Западного Верхоянья.

Материал. Два ядра левых створок удовлетворительной сохранности из двух местонахождений (Восточный Таймыр и Западное Верхоянье).

ПОДСЕМЕЙСТВО ATOMODESMATINAE WATERHOUSE, 1976

Atomodesmatinae (pars): Waterhouse, 1976, с. 248.

Atomodesmatidae: Астафьева, 1993, с. 76.

Типовой род – *Atomodesma* Beyrich, 1864.

Состав. *Atomodesma* Beyrich, 1864; *Aphanaia* Koninck, 1877; *Maitaia* Marwick, 1934; *Intomodesma* Popow, 1957; *Evenia* Kusnezov, 1973; *Trabeculatia* Waterhouse, 1979; *Cigarella* Astafieva, 1988; *Costatoaphanaia* gen. nov.; *Okhotodesma* gen. nov.

Род *Costatoaphanaia Biakov, gen. nov.*

Название рода от *costata lat.* – ребристая и рода *Aphanaia*.

Типовой вид – *Aphanaia ganelini* Biakov, 1992; нижняя пермь, халалинский горизонт (кунгурский ярус); Омолонский массив (Северо-Восток Азии).

Диагноз. Раковина от крупной до небольшой, почти равностворчатая или слабонеровностворчатая, с развитой концентрической скульптурой в виде отчетливых правильных складок-гребней, округленных в поперечном сечении и почти равносторонних. Призматический слой слабо развит.

Видовой состав. Кроме типового вида, *C. ropowi* (Muromzeva et Kusnezov), кунгурский ярус Охотского массива, Западного и Южного Верхоянья, Печорского бассейна и *C. aenigma* (Astafieva), кунгурский ярус Западного Верхоянья.

С р а в н е н и е. От всех других раннепермских атомодесматин отличается хорошо выраженной концентрической скульптурой.

З а м е ч а н и я. Род включает тупиковую ветвь кунгурских отчетливо ребристых афанайеподобных двустворок.

Род *Okhotodesma* Biakov, gen. nov.

Название рода от Охотского массива и *desmos* греч. – связка.

Типовой вид – *Maitaia sinevensis* Biakov, 1992; верхняя пермь, бочарский горизонт (вордский ярус) северо-восточного обрамления Охотского массива и Аян-Юрхского антиклинория (Северо-Восток Азии).

Диагноз. Раковина от крупной до средней, вытянута в длину, почти равностворчатая или слабо неравностворчатая. Развита концентрическая скульптура в виде отчетливых довольно правильных складок-гребней, иногда бифуркирующих и интеркалирующих; в поперечном сечении складки почти равносторонние или с более крутым задним склоном. Призматический слой слабо развит.

Видовой состав. Кроме типового вида, *O. solominae* (Astafieva, 1993), верхняя часть деленжинского горизонта Северного Верхоянья.

С р а в н е н и е. От раннепермского рода *Costatoarhanaia*, с некоторыми представителями которого (*C. ganellini* (Biakov)) обнаруживает наибольшее сходство, отличается более резко выраженными, как правило, более узкими и высокими складками-гребнями, которые в поперечном сечении нередко имеют более крутой задний склон. От рода *Intomodesma* отличается менее рельефной практически равностворчатой раковиной; от большинства представителей рода *Maitaia*, как правило, более рельефной, вытянутой в длину раковиной с завернутым внутрь передним краем.

З а м е ч а н и я. Самостоятельность рассматриваемого рода подтверждается также тем, что он занимает вполне определенное положение в системе пермских иноцерамоподобных двустворок. Его представители распространены в бочарских (вордских) отложениях Охотского и Верхоянского бассейнов, тяготея к прибрежным относительно мелководным обстановкам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреанов В.И.* Пермские и некоторые каменноугольные аммониты Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 181 с.
- Астафьева М.М.* Пермские иноцерамоподобные двустворчатые моллюски России. М.: Наука, 1993. 129 с.
- Астафьева-Урбайтис К.А., Астафьева М.М.* Новый род пермских иноцерамид (*Bivalvia*) // Палеонтол. журн. 1985. № 4. С. 113–116.
- Бяков А.С.* Пермские иноцерамоподобные моллюски рода *Intomodesma* Popow // Палеонтол. журн. 1991. № 4. С. 120–123.
- Бяков А.С.* Новые виды иноцерамоподобных двустворок из перми Северо-Востока СССР // Палеонтол. журн. 1992. № 1. С. 27–37.
- Бяков А.С.* Зональное расчленение перми Северо-Востока Азии по двустворчатым моллюскам // Стратигр. Геол. корреляция. 2000. Т. 8. № 1. С. 35–54.
- Бяков А.С.* Пермские двустворчатые моллюски Забайкалья // Палеонтол. журн. 2002. № 5. С. 20–28.
- Глазунов В.С.* Новые данные о замочном аппарате некоторых позднепермских сфеноцерамид // Тр. ВСЕГЕИ. 1965. Т. 115. № 1. С. 170–186.
- Кузнецов В.В.* Некоторые вопросы систематики пермских иноцерамоподобных миалинид Верхоянья и вопрос о наличии среди них австралийских форм // Сб. аспирантских работ. Казань: КГУ, 1971. С. 137–171.
- Кузнецов В.В.* Новый род пермских иноцерамоподобных двустворок // Новости геологии Якутии. Вып. 3. Якутск: Якутское кн. изд-во, 1973. С. 23–27.
- Курушин Н.И., Соловьева Н.А., Некрасов А.И. и др.* Новые данные по биостратиграфии и литологии пермских отложений Западного Верхоянья // Докл. АН. 1996. Т. 348. № 2. С. 223–227.
- Люткевич Е.М., Лобанова О.В.* Пелециподы перми советского сектора Арктики. Л.: Гостоптехиздат, 1960. 294 с.
- Муромцева В.А.* Представители иноцерамид в верхнепермских отложениях Верхоянья // Верхний палеозой и мезозой островов и побережья арктических морей СССР. Л.: НИИГА, 1979. С. 34–37.
- Муромцева В.А., Гуськов В.А.* Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.
- Похиалайнен В.П.* Колоницерамы в неокоме на севере Пацифики: Препринт. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1985а. 32 с.
- Похиалайнен В.П.* Основания надвидовой систематики меловых иноцерамовых двустворок: Препринт. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1985б. 37 с.
- Попов Ю.Н.* Аммоноидеи // Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья. Л.: Недра, 1970. С. 113–140.
- Archbold N.W., Dickins J.M.* Permian // An Australian Phanerozoic timescale / Eds. Yong G.S., Laurie J.R. Melbourne: Oxford Univ. Press, 1996. P. 127–135.
- Campbell H.J.* New records and taxa of Permian and Triassic fossils from New Caledonia and New Zealand // Alcheringa. 1984. № 8. P. 151–167.
- Campbell H.J., Owen S.R., Landis C.A.* Present status and recent developments of New Zealand Permian biostratigraphy // Permophiles. 1995. № 27. P. 22–23.
- Dickins J.M.* Permian pelecypods from the Carnarvon Basin, Western Australia // Bull. Bur. Miner. Res., Geol. Geophys. Australia. 1956. № 29. 42 p.

- Dickins J.M.* Permian pelecypods and gastropods from Western Australia // *Bull. Bur. Miner. Res. Geol. Geophys. Australia*. 1963. № 63. 203 p.
- Fang Z.-J., Gou Z.-H.* Permian bivalves from Ngari, Xizang // *Acta Palaeontol. Sin.* 1996. V. 35. № 3. P. 322–330.
- Ganelin V.G., Biakov A.S.* The Permian biostratigraphy of the Kolyma-Omolon region, Northeast Asia // *J. Asian Earth Sci.* 2006. V. 26. № 3–4. P. 225–234.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* The Permian ammonoids of Australia // *J. Paleontol.* 1961. V. 35. № 4. P. 673–736.
- Gonzalez C.R.* Especies de Atomodesminae (Bivalvia) del Paleozoico superior de Patagonia // *Ameghiniana*. 1983. V. 20. № 1–2. P. 154–160.
- Grabau A.W.* The Permian of Mongolia // *Bull. Amer. Museum Natur. History*. 1931. V. 4. 665 p.
- Henderson C.M.* International correlation of the Marine Permian Time Scale // *Permophiles*. 2005. № 46. P. 6–9.
- Karczewski L.* Some gastropods and bivalves from the Treskelodden and Kapp Starostin Formations, Hornsund Region, Spitsbergen // *Palaeontol. Pol.* 1982. № 43. P. 97–105.
- Kaufmann E.G., Runnegar B.* Atomodesma (Bivalvia) and Permian species of the United States // *J. Paleontol.* 1975. V. 49. № 1. P. 23–51.
- Krull E.S., Retallack G.J., Campbell H.J., Lyon G.L.* Chemostratigraphy of the Permian–Triassic boundary in the Maitai Group, New Zealand: evidence for high-latitude methane release // *New Zealand J. Geol. Geophys.* 2000. V. 43. P. 21–32.
- Kutygin R.V.* Permian ammonoid associations of the Verkhoyansk Region, Northeast Russia // *J. Asian Earth Sci.* 2006. V. 26. № 3–4. P. 243–257.
- Marwick J.* Some new genera of the Myalinidae and Pterididae in New Zealand // *Trans. Roy. Soc. N. Z.* 1935. V. 65. P. 295–303.
- Newell N.D.* Permian pelecypods of East Greenland // *Medd. Grønland Komm.* 1955. Bd 110. № 4. 36 p.
- Pagani M.A.* Bivalvos del Permico Inferior de la Formacion Bonete, Sierras Australes (provincia de Buenos Aires, Argentina) // *Ameghiniana*. 2000. V. 37. № 3. P. 301–320.
- Pagani M.A.* Los bivalvos carboniferos y permicos de la Patagonia (Chubut, Argentina). Part II: Familias Malletidae, Polidevciidae, Myalinidae e Inoceramidae // *Ameghiniana*. 2004. V. 41. № 3. P. 271–288.
- Pagani M.A., Sabattini N.* Biozonas de molluscos del Paleozoico superior de la Cuenca Tepuel-Genoa (Chubut, Argentina) // *Ameghiniana*. 2002. V. 39. № 3. P. 351–366.
- Reed F.R.C.* A new Lamellibranchia from the Upper Dwyka Beds of South-West Africa // *Trans. Roy. Soc. S. Africa*. 1936. V. 23. P. 161–163.
- Reed F.R.C.* Brachiopoda and Mollusca from the Productus Limestones of the Salt Range, India // *Geol. Surv. Mem. Palaeontol. Ind. N. Ser.* 1944. 596 p.
- Rocha-Campos A.C.* Upper Paleozoic bivalves and gastropods of Brazil and Argentina, a review // *Abstr. 2nd Gondwana Sympos. Johannesburg*, 1970. 14 p.
- Waagen W.* Salt-Range fossils. Productus Limestone fossils. Pelecypoda // *Mem. Geol. Surv. India. Ser. 13.* 1881. V. 1. Pt. 3. P. 185–328.
- Wanner C.* Die Gastropoden und Lamellibranchiaten der Dyas von Timor // *Paläontol. Timor*. 1922. Bd 11(18). 82 s.
- Wardlaw B.R., Davydov V., Gradstein F.M.* The Permian period // *A geologic time scale*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2004. P. 249–270.
- Waterhouse J.B.* New Zealand species of the Permian bivalve Atomodesma Beyrich // *Palaeontol.* 1963. V. 6. Pt. 4. P. 699–717.
- Waterhouse J.B.* New occurrences of brachiopod and bivalve species from the Arthurton Group of south Otago and Southland, New Zealand, with comments on structure and stratigraphy // *J. Roy. Soc. New Zealand*. 1976. № 6. 227–252.
- Waterhouse J.B.* Permian Brachiopoda and Mollusca from northwest Nepal // *Palaeontogr. A*. 1978. Bd 160. 175 p.
- Waterhouse J.B.* New members of the Atomodesminae (Bivalvia) from the Permian of Australia and New Zealand // *Pap. Dep. Geol. Univ. Queensland*. 1979. V. 9. № 1. 22 p.
- Waterhouse J.B.* Stratigraphy and age of the ammonoid *Durvilleoceras woodmani* from the Greville Supergroup, New Zealand // *Geol. Mag.* 1987. № 124. 527–542.

New Data on the System of the Permian *Inoceramus*-like Bivalves of the Eastern Boreal Zone

A. S. Biakov

New concepts of systematics and phylogeny of the Permian *Inoceramus*-like bivalve mollusks of the eastern part of the Boreal zone are discussed based on analysis of the group's historical development. All taxa studied are referred to the family Kolymiidae Kusnezov, which is divided into two subfamilies, Kolymiinae and Atomodesmatinae. In the subfamily Kolymiinae, two new genera are described: *Praekolymia* with the type species *P. archboldi* sp. nov. and *P. urbajtsae* sp. nov., and *Taimyrokolymia* with the type species *T. ustritskyi* sp. nov. In the subfamily Atomodesmatinae, two new genera, *Costatoaphanaia* and *Okhotodesma*, are described. The development of the group is shown to be generally autochthonous with some invasions (genus *Atomodesma* and, probably, *Trabeculatia*) from extraboreal regions.