

ПАЛЕОБИОХОРИИ* ЮРСКИХ БОРЕАЛЬНЫХ БАССЕЙНОВ

В. А. Захаров, С. В. Меледина*, Б. Н. Шурыгин*

Геологический институт РАН, 109017, Москва, Пыжевский пер., 7, Россия

** Институт геологии нефти и газа СО РАН, 630090, Новосибирск, просп. Коптюга, 3, Россия*

При палеобиогеографическом районировании обычно применяется биохорологический, или собственно биогеографический метод, который сводится к проведению картирования ареалов отдельных таксонов (семейств, родов, видов) и последующего их анализа. Единой номенклатуры биохорий до сих пор нет из-за отсутствия согласованных правил для палеобиогеографического районирования. Вопрос о соотношении ранга биохорий и ранга их таксонов-индикаторов не решен окончательно. Широко применяется правило, по которому ранг выделяемых биохорий зависит от ранга таксономических отличий. Областному рангу отвечает в построениях российских авторов семейственный и подсемейственный ранги эндемичных таксонов; критерием выделения подобластей служат различия главным образом родового уровня. В пределах областей могут выделяться территориально разобщенные сообщества, специфичность которых определяется видовыми (подродовыми, родовыми) различиями, — провинциями. При решении вопроса о ранге биохорий необходим анализ истории развития всей биоты в течение длительного времени. Авторы придерживаются следующего иерархического ряда: главные биогеографические категории — надобласть („Superrealm“), область („Realm“), провинция („Province“), а промежуточные — подобласть („Subrealm“), подпровинция („Subprovince“); термин регион („region“) оставить для неформального использования.

Наивысшей биогеографической единицей принята надобласть. Только синтез ареалогических данных по нектонным, бентосным, планктонным группам позволяет выявить общие биогеографические закономерности и, следовательно, делает более объективным установление палеобиогеографических подразделений, в первую очередь надобластей и областей. При установлении биохории необходимо опираться на определенный хоротип. Им может быть та часть биохории, в которой наиболее выразительно проявляется ее таксономическая самобытность. Указание времени существования хоротипа (хронотип), также должно быть обеспечено. Обязательным является правило приоритетного названия.

Выделение биохории следует сопровождать приведением определенных сведений. Кроме назначения хоротипа должно быть указание на первого автора (авторов) названия, предложившего биохорию; первоначальное время, для которого она была установлена, и ее территория; палеонтологическая характеристика; дополнения, которые были внесены во все эти показатели в последующих работах. В статью приведены примерные описания некоторых хоротипов.

Палеобиогеография, иерархия зоохорий, принципы районирования, мезозой, Арктика.

PALEOBIOCHORES OF JURASSIC BOREAL BASINS

V. A. Zakharov, S. V. Meledina, and B. N. Shurygin

Paleobiogeographic regionalization is usually based on a biochorological, or biogeographical, method, which is reduced to mapping of ranges of separate taxa (families, genera, and species) followed by their analysis. No unified nomenclature of biochores is available, because there are no approved rules for paleobiogeographic regionalization. The problem of relationship between the rank of biochore and the rank of its indicator taxon has not been solved yet. A common rule is that the rank of the recognized biochore depends on the rank of taxonomic distinctions. The realm rank corresponds to the family and superfamily ranks of endemic taxa in Russian systematics; the criterion for recognizing subrealms is mainly distinctions of generic level. Realms may be subdivided into provinces, spatially separated communities, whose specific character is determined by species (subgeneric, generic) distinctions. To solve the problem of the rank of biochore, it is necessary to analyze the history of the entire biota for long time. It seems reasonable to submit the following hierarchical series of the main biogeographical categories: superrealm, realm, and province, with intermediate categories: subrealm and subprovince; the term region is recommended to be reserved for informal use.

The largest biogeographical unit is superrealm. Only synthesis of areal data on nektonic, benthic, and planktonic groups permits recognition of general biogeographic regularities and, therefore, makes the paleobiogeographic division more objective. First of all, this is true for superrealms and realms. Recognition of a biochore should rely first of all on a certain chorotype. Chorotype can be the part of a biochore where its taxonomic originality is highlighted. The time of existence of the chorotype (chronotype) must also be provided. The rule of priority name is required.

Recognition of biochore is to be accompanied by certain information. The chorotype designation should be supplemented by the name of the first author (authors) who proposed the biochore, the initial time for which it was established, and its territory; paleontological description; additions introduced to these parameters in subsequent publications. The present paper reports examples of description of some chorotypes.

Paleobiogeography, hierarchy of zoochore, principles of regionalization, Mesozoic, Arctic

* Международной рабочей группой „Friends of Paleobiogeography“ вместо термина „(палео)биохория“ принят термин „(палео)биохорема“, предложенный М. Манценидо (M. Mancenido).

В настоящее время не существует общепринятой иерархии и номенклатуры палеобиохорий юрских бореальных бассейнов. Палеобиогеографическое районирование обычно независимо осуществляют специалисты по разным группам морских организмов. При этом ранг биохорий трактуется субъективно, а их границы не всегда совпадают с ранее предложенными другими специалистами. Нередко при проведении границ палеобиохории исследователи сталкиваются с проблемой инвариантности. Вопрос решается субъективно из-за отсутствия четко описанных границ между смежными биохориями и строгих правил их наименования. Иногда близким по таксономическим характеристикам и местоположению биохориям присваиваются разные ранги и даются разные названия.

Как справедливо отмечает Г. Вестерманн [1], палеобиогеографическая терминология в последнее время сильно разрослась из-за отсутствия согласованных положений или хотя бы руководства для палеобиогеографического районирования. В этой связи он предложил провести международное обсуждение общих подходов для упорядочения иерархии биохорий и выработки правил их выделения и наименования. Авторы статьи также включились в эту работу (см. список литературы), поскольку проблемы палеобиогеографии всегда были в сфере наших интересов (рис. 1).

ПРИНЦИПЫ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

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 глубоководной (эффект глубины) зональностью.

Следуя представлениям биологов, все разнообразие пространственного распространения организмов изучает наука хорология, которая может быть разделена на экологическую и географическую [2]. Это разделение достаточно условное и зависит, по существу, от масштаба карт-схем, на которые наложены результаты исследований. Экологическая хорология имеет дело с крупномасштабными картами (крупнее 1:1000 000), географическая — с картами мелкого масштаба. Палеонтологи проповедуют близкий подход в направлениях исследований неоднородностей распределения организмов. При этом выделяются два генеральных пути: биохорологический (собственно биогеографический) и экосистемный [3]. В основе первого лежит анализ распространения таксона — ареалологическое и флористико-фаунистическое направления, в основе второго — анализ закономерностей размещения биогеоценозов, т. е. ландшафтно-географическое (биофациальное) и климато-географическое направления.

Оба подхода и, по существу, все указанные направления палеобиогеографических исследований в той или иной мере осуществлялись на площадях распространения юрских отложений бореального типа. Настоящая работа касается только лишь одного из конечных результатов этих исследований — биогеографического районирования морских акваторий. Районирование фиксирует определенные географические неоднородности в распространении вымерших организмов на больших площадях в течение конкретных промежутков геологического времени. Типологической единицей классификации в палеобиогеографии служит палеобиохория. Палеобиохория — это территория, оконтуренная по ареалам распространения характерных лишь для нее исторически сложившихся таксонов. Палеобиогеографическое районирование поверхности планеты означает разделение ее на соподчиненные палеобиохории на основе сходства и различий в таксономическом составе населения отдельных территорий (на суше) или акваторий (в водных бассейнах). 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 палеобиохории. Совокупность ареалов таксонов видового и, отчасти, родового ранга ограничивает первичную единицу палеобиогеографической классификации. Низшие палеобиогеографические единицы объединяются в более высокие. Таким образом, в основе палеобиогеографического районирования лежит ареалографический метод. Чем выше ранг таксона, тем больше времени необходимо для его формирования. Так что ранг таксона и ранг биохории тесно связаны, хотя и не аутентичны. В этом заключается принцип историзма в обосновании палеобиохорий разного ранга.

МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ БИОХОРИЙ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИХ РАНГА В БОРЕАЛЬНЫХ БАССЕЙНАХ ЮРСКОГО ПЕРИОДА

Для картографирования палеобиохорий чаще всего использовались ареалы родов. Ареалы видов привлекались реже, поскольку при их идентификации степень субъективизма более высока. Ареал рода (вида) включает все местонахождения таксона, вне зависимости от количества найденных экземпляров. В последние годы широко применяются статистические методы группировки биохорий,

Век		Биогеографическая дифференциация циркуарктических бассейнов							
Волжский	Поздний	Бореально-Атлантическая область				Арктическая область			
		Североморская провинция	Восточно-Европейская провинция			Северо-Сибирская провинция	Чукотско-Канадская провинция	Бореально-Тихоокеанская провинция	
	Средний	Бореально-Атлантическая обл. Западно-Европейская провинция		Восточно-Европейская провинция	Гренландско-Уральская провинция	Северо-Сибирская провинция	Чукотско-Канадская провинция	Бореально-Тихоокеанская провинция	
	Ранний	Бореально-Атлантическая обл. Западно-Европейская провинция		Восточно-Европейская провинция	Северо-Сибирская провинция		Чукотско-Канадская провинция	?	
Кимериджский	Поздний	Бореально-Атлантическая область				Арктическая область			
		Западно-Европейская провинция	Польская пров.	Вост. Европ. пров.	Гренландско-Уральская провинция	Северо-Сибирская провинция	Чукотско-Канадская провинция	Бореально-Тихоокеанская провинция	
	Ранний	Бореально-Атлантическая обл. Западно-Европейская провинция		Восточно-Европейская провинция	Гренландско-Уральская провинция	Северо-Сибирская провинция	Чукотско-Канадская провинция	Бореально-Тихоокеанская провинция	
Оксфордский	Поздний	Бореально-Атлантическая область				Арктическая область			Бореально-Тихоокеанская область
	Средний	Западно-Европейская провинция	Польская пров.	Вост. Европ. пров.	Гренландско-Уральская провинция	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.		
	Ранний	Бореально-Атлантическая обл. Западно-Европейская провинция		Вост. Европ. пров.	?	Арктическая область Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Бореально-Тихоокеанская область	
Келловейский		Бореально-Атлантическая обл. Западно-Европейская провинция		Восточно-Европейская провинция	Гренландская провинция	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Бореально-Тихоокеанская область	
Батский	Поздний	Бореально-Атлантическая область				Арктическая область			Бореально-Тихоокеанская область
	Сред.-ранний					Гренландская провинция	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	
Байосский		Бореально-Атлантическая область				Арктическая область			Бореально-Тихоокеанская область
Ааленский	Сибирская провинция					Дальневосточная провинция			
Тоарский	Поздний	Бореально-Атлантическая область				Арктическая область			
	Ранний	Бореально-Атлантическая область				Арктическая область			
Плинсбахский	Поздний	Бореально-Атлантическая область				Арктическая область			Бореально-Тихоокеанская обл.
	Ранний	?							
Синемюрский		Бореальная область				Надобласти			
Геттангский	Панбореальная					Тетис-Панталасса			

Рис. 1. Палеобиогеографическое районирование юрских бореальных морей (по аммонитам).

учитывающие присутствие — отсутствие таксонов (обычно родового ранга) в сравниваемых регионах [4, 5 и др.].

Палеобиогеографическое районирование бореальных юрских бассейнов осуществлялось по сценарию, описанному В. П. Макридиным и С. В. Мейном [3, с. 13]. Путем наложения схем ареалов отдельных таксонов определялись таксоны с одинаковыми ареалами (коареалы) и таким образом фиксировались площади распространения конкретных таксономических комплексов (ареал-типы). Ареал-типы, основанные на таксонах низших рангов, определяли палеобиогеографические единицы низших рангов, а основанные на таксонах более высоких рангов — палеобиохории более высокого ранга. Палеобиогеографическое районирование проводилось по разным группам беспозвоночных для разных отрезков геологического времени: век, подвек, фаза. Масштаб времени зависел от эволюционной лабильности организмов. Районирование по фазам, если позволял материал, осуществлялось только по аммонитам, отличавшимся от других беспозвоночных более высокими темпами морфогенеза [6, 7]. Консервативные по морфофилогенезам группы: белемниты, двустворки, брахиоподы и фораминиферы, а также аммониты в силу каких-либо ограничений — допускали районирование лишь по векам и реже подвекам [5, 8—16]. Комбинированное районирование, проведенное с учетом всех групп беспозвоночных, осуществлялось для отдельных веков [17]. Как показала практика, палеобиохории самого высокого ранга (надобласть, область) устанавливаются как по биоте в целом, так и по каждой группе беспозвоночных в отдельности, в то время как деление на биохории более низкого (провинциального) ранга нередко разнится. При определении ранга биохории учитывался ранг таксонов-эндемиков, отсутствие в составе биоты крупных групп органического мира, характерных для соседних биохорий, размеры (площадь) ареалов таксонов, определяющих самобытность биохории. Принималась во внимание сплошность ареала характерного таксона, устойчивость его в течение значительных (для области в течение эпохи и более) интервалов геологического времени и положение центра разнообразия (наибольшего количества видов, принадлежащих одному роду или родов — одному семейству) на территории хоротипа.

Вопрос о соотношении ранга биохорий и ранга таксонов — их индикаторов не решен окончательно до сих пор. Долгое время среди биогеографов было широко распространено мнение, согласно которому ранг биохорий прямо связан с рангом таксона — ее индикатора [18]. Так, рангу биогеографической области отвечает семейственный и подсемейственный ранги эндемичных таксонов; критерием выделения подобластей служат различия главным образом родового уровня. В пределах единиц областного ранга могут выделяться территориально разобщенные ассоциации таксонов видového ранга (подродового, родового), характеризующие провинции. Такое представление разделяли многие палеонтологи.

В то же время не раз подчеркивалось, что ранг биохорий и ранг таксонов нельзя увязывать напрямую, поскольку биохория — это нечто большее, чем просто границы ареалов таксонов. Границы распространения семейств, родов, видов находятся в сложной зависимости от совокупности многих факторов: климатических, палеогеографических, эдафических. Для обоснования биохории особенно важно установить длительно существовавшие автохтонно развивавшиеся таксоны и филумы. Развитием всей биоты, а не только отдельных крупных таксонов, в течение длительного времени должны быть обоснованы прежде всего биохории высокого ранга.

При комплексном (фаунистическом) обосновании ранга биохории все группы фауны (нектонные, бентосные, планктонные) имеют одинаковый вес. Всякий раз предпочтение следует отдавать эндемичному таксону самого высокого ранга любой группы. Однако окончательное решение принимается с учетом данных по ареал-типам других фаунистических групп. Синтез всех ареалологических данных позволяет выявить общие закономерности географического размещения и исторического развития разных групп фауны и способствует более объективному выделению палеобиохорий прежде всего областного ранга. Таким образом, при палеогеографическом районировании акваторий таксономический (фаунистический) и временной (геоисторический) критерии выступают рука об руку (см. рис. 1, 2).

ИЕРАРХИЯ И НОМЕНКЛАТУРА ПАЛЕОБИОХОРИЙ

Исторически сложилось так, что бореальная биохория в юрском периоде была выделена М. Неймайром еще в конце XIX века [19]. Долгое время она существовала в ранге провинции, хотя уже В. И. Бодылевский считал целесообразным повысить ее ранг до бореальной климатической области [20]. Впервые В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева обнародовали это предложение [16]. Затем В. Н. Сакс с соавторами повысили ранг бореальной биохории для Северного полушария до палеобиогеографического пояса, который выделялся со средней юры и до раннего мела [17]. Палеобиогеографический пояс как биохория высшего ранга долгое время употреблялся для районирования юрских и меловых морей Северного полушария преимущественно российскими авторами [9, 11, 21, 22 и др.]. Термин „пояс“ в современной физической географии употребляется для обозначения физико-географической природной зональности на Земле, ориентированной по географической широте

Век	Биогеографическая дифференциация циркумарктических бассейнов					
Валанжинский	Бореально-Атлантическая область		Арктическая область			Бореально-Тихоокеанская область (Западные территории США, Дальний Восток России)
	Западно-Европейская провинция	Восточно-Европейская провинция	Уральско-Гренландско-Печорская провинция	Северо-Сибирская провинция	Чукотско-Западно-Канадская провинция	
Берриасский	Бореально-Атлантическая область	Североморская провинция	Арктическая область			Тетис
	Западно-Европейская провинция		Северо-Сибирская провинция	Чукотско-Арктическо-Канадская провинция		

Рис. 2. Палеобиогеографическое районирование неокомских бореальных морей (по аммонитам), по [31] с изменениями.

Усл. обозн. см. на рис. 1.

(широтные пояса) или по высоте местности (высотные пояса). В характеристику поясов наряду с показателями климата (температура, влажность), циркуляцией воздушных масс и океанических течений, геоморфологических характеристик и биохимических процессов входит и состав растительности и животного мира. Однако состав организмов не является определяющим при выделении поясов. Определение „палеобиогеографический пояс“ можно использовать, по мнению В. П. Макридина и С. В. Мейена [3], при климатобиогеографическом районировании, когда при выделении природных комплексов привлекаются сведения как по ископаемой фауне и флоре, так и по осадочным формациям. Понятно, что при районировании акваторий по отдельным группам организмов климатобиогеографическое подразделение обосновать невозможно. Учитывая это, некоторые палеонтологи возвратились при районировании к понятию „область“ как палеобиогеографической категории высшего ранга [14].

Для упорядочения классификационных единиц в палеобиогеографии авторы статьи, по согласованию с Г. Вестерманном [1], пришли к выводу о сохранении следующей иерархии основных палеобиохорий: надобласть („Supergrealm“), область („Realm“), провинция („Province“); категории подобласть („Subrealm“) и подпровинция („Subprovince“) рассматривать в качестве вспомогательных; регион („region“) — сохранить как термин свободного пользования.

Таким образом, в качестве высшей единицы биогеографической классификации принимается надобласть. Палеобиохория высшего ранга обычно выделяется для периодов времени максимальной дифференциации биоты на земном шаре. Термин „Бореальный палеобиогеографический пояс“, предложенный ранее в качестве надобластной категории для бореальных акваторий юрского периода [17], авторы, по согласованию с Г. Вестерманном [1, 23], переименовывают в „Панбореальную палеобиогеографическую надобласть“ (Panboreal paleobiogeographical superrealm), а термин „Тетический палеобиогеографический пояс“ соответственно в палеобиогеографическую надобласть Тетис-Панталассы (Tethys-Pantalass paleobiogeographical Superrealm). Основным критерием установления в Северном полушарии циркумполярной высокоширотной Панбореальной надобласти является отсутствие крупных групп органического мира, известных в палеобиогеографической надобласти Тетис-Панталассы, и резкое таксономическое обеднение общих групп морских беспозвоночных по сравнению с надобластью Тетис-Панталассы, присутствие эндемичных семейств, подсемейств, родов и подродов и преобладание видов-эндемиков в акваториях, расположенных ныне севернее 45—50° с.ш. По мнению Г. Вестерманна, Панбореальная надобласть обособляется лишь в конце юры [23, рис. 1]. Однако уже в плинсбахе биота арктических морей резко отличается от биоты тетических не только крайней бедностью таксономического разнообразия аммоноидей и двустворок, но и отсутствием ряда таксонов ранга отряда, семейства, подсемейства (белемнитиды из головоногих, грифиды, аркаеи, хиппоподиды из двустворчатых и др.). Таким образом, нами Панбореальная надобласть выделяется с позднего плинсбаха до валанжина включительно. При этом различия комплексов аммоноидей Бореально-Атлантической и Арктической зоохорий оцениваются лишь как областные (см. рис. 1). Однако сравнительный анализ всего комплекса фауны (белемниты, двустворки и др.) вынуждает и Бореально-Атлантические бассейны в позднем плинсбахе рассматривать как экотонную область в составе надобласти Тетис-Панталассы (ранее Тетический пояс по [9]).

ПРАВИЛА ОПИСАНИЯ ПАЛЕОБИОХОРИЙ

Установление каждой биохории должно опираться на конкретные хоротипы. Здесь напрашивается аналогия с биостратиграфией: как и в случае описания нового биостратона, описание новой биохории необходимо сопровождать указанием и описанием хоротипа (типовой площади). Им должна быть та часть биохории, в которой наиболее выразительно проявляется ее таксономическая самобытность. Хоротип составляет таксономическое ядро биохории, отличное от такового соседних биохорий. Очевидно, что хоротип не может располагаться на границах биохорий, где всегда существует фаунистический экотон. Для определения биохории провинциального ранга хоротип выбирается по одному из расположенных в ее пределах району. Хоротипом палеозоохории областного ранга должна быть одна из ее провинций.

Учитывая этапность исследований, за хоротип может быть принята та часть биохории, которая на данное время лучше охарактеризована таксономически или просто лучше изучена. Для биохорий областного ранга, границы которых изменяются в геологическом времени, могут быть, вероятно, назначены разные хоротипы для разных временных интервалов. При описании хоротипа следует указать время его существования (хронотип или типовой возраст).

В целях стабилизации номенклатуры необходимо придерживаться определенных правил наименования палеобиохорий. Им целесообразно присваивать географические названия, или названия, отображающие географическую позицию биохории. Например: Панбореальная надобласть, Арктическая область, Северо-Сибирская провинция. Нежелательно именовать палеобиохории по таксонам отдельных групп организмов. Например, провинция *Polyptichites michalskii*.

При наименовании палеобиохорий необходимо соблюдать правило приоритета. За точку отсчета Г. Вестерманн [1, 23] предложил принять год публикации работы В. Улига [24].

Поскольку биохория в течение геологического времени может изменять свои границы и свой ранг (в зависимости от степени таксономического сходства — различия с соседними биохориями) важно договориться о том, в каких случаях следует изменять их наименования. Переименование биохорий может быть обусловлено значительными изменениями размеров биохории или резким изменением таксономического состава хоротипа. При этом Г. Вестерманн [1] указал следующие причины, которые могут вызвать замену названия биохорий: 1) экстремальное расширение или, напротив, сокращение биохории; 2) исключительные геологические события глобального масштаба, такие как радикальные изменения расположения океанов и материков в результате активной плитной тектоники; 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 биохорий и их границ и, как следствие этого, их переименование. Однако в тех случаях, когда изменение хоротипа влечет за собой изменение ранга биохории, название биохории правомерно сохранить, если ее границы остались прежними или близкими к прежним. Недопустимо сохранение одинакового названия одновременно существовавших биохорий разного ранга. Например, в келловее и оксфорде в составе Панбореальной надобласти (ранее Бореального пояса) были выделены три палеобиогеографические области: Бореально-Атлантическая, Арктическая и Бореально-Тихоокеанская (см. рис. 3,а).

В кимеридже в связи с усилением обмена фаунами (проникновение с запада в Арктическую область семейства *Perisphinctidae*, выравнивание видового и родового состава аммонитов) границы между первыми двумя областями сместились к северо-востоку. Это послужило основанием для выделения в кимеридже в составе Арктической палеобиогеографической области Бореально-Тихоокеанской провинции на месте существовавшей в келловее и оксфорде Бореально-Тихоокеанской области [17]. Изменение ранга палеобиохории (в данном случае понижение областного уровня до провинциального) не явилось поводом для изменения названия биохории. Одинаковое название для биохорий разного ранга (гомонимия) в палеобиогеографии допустимы, 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 биохории 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 биохорий по каждой из них следует приводить строго определенные сведения: указание хоротипа, синонимы, имя автора (авторов), впервые предложившего название биохории, геологическое время, для которого была установлена биохория, ее территорию; палеонтологическую характеристику (биохоротип); дополнения, которые были внесены во все эти характеристики в последующих публикациях.

Ниже приводится примерное описание некоторых биохорий бореальных морских акваторий юрского периода.

ОПИСАНИЯ АРКТИЧЕСКИХ ПАЛЕОБИОХОРИЙ

Арктическая палеобиогеографическая область

Хоротип (типовая площадь). Северо-Сибирская провинция.

Номенклатура. Название „Арктическая область“ предложено В. Н. Саксом и Т. И. Нальняевой [16], где на с. 183 читаем: „...вслед за Н. И. Шульгиной [25] в волжское время выделяется самостоятельная арктическая зоогеографическая область“. Однако в упомянутой работе Н. И. Шульгиной, где обсуждается ранг биохорий на протяжении юры, отсутствует определение „арктическая“. Поэтому авторами названия области следует считать В. Н. Сакса и Т. И. Нальняеву.

Регион. 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 (см. рис. 3, а—г).

Хронотип (типовой возраст). Келловей.

Время существования. От позднего плинсбаха до готерива. Первоначально Арктическая область была установлена для волжского века—готерива.

Состав. Арктическая область объединяла в различные отрезки времени от 2 до 4 провинций: Гренландскую, Северо-Сибирскую, Северо-Тихоокеанскую, а с оксфорда — Чукотско-Канадскую и Бореально-Тихоокеанскую. Первоначально в составе Арктической области на протяжении волжского—готеривского веков обособлялась только Бореально-Тихоокеанская провинция.

Фаунистическая характеристика. С позднего тоара до раннего байоса — существование единственного рода аммонитов *Pseudolioceras* (за исключением редких представителей *Phylloceratidae*), представленного в аалене и раннем байосе местным подродом *Pseudolioceras* (*Tugurites*) и (в большинстве своем) эндемичными видами. Во второй половине раннего байоса распространены (преимущественно в восточном секторе) роды-иммигранты: *Bradfordia*, *Stephanoceras*, *Chondroceras*, *Arkelloceras*. С позднего байоса до кимериджа отмечено господство *Cardioceratidae*: *Arctoccephalitinae* (поздний байос—бат), *Cadoceratinae* (ранний келловей), *Quenstedtoceratinae* (?средний—поздний келловей), *Cardioceratinae* (оксфорд—кимеридж). В западном и восточном секторах области с позднего байоса наряду с *Cardioceratidae* распространены *Kosmoceratidae*: *Kerpleritinae* (поздний бат—ранний келловей), *Kosmoceratinae* (средний—поздний келловей). С позднего оксфорда встречаются также *Perisphinctidae* (подсемейство *Pictoniinae*) и *Aulacostephaninae*. С начала волжского века господство перешло к *Pseudovirgatitinae*, а с его середины — к *Dorsoplanitinae*. В поздневолжское время и в раннем мелу (берриасе, валанжине, раннем готериве) — доминирование *Craspeditidae*: *Craspeditinae* (с конца средневолжского времени до готерива), *Garniericeratinae* (с поздневолжского времени до раннего валанжина), *Tolliinae* (с конца берриаса до раннего готерива). Для поздневолжского времени характерны *Virgatosphinctinae*, последние *Dorsoplanitinae* (род *Chetaites*) и *Berriasellidae*, встречающиеся также и в берриасе. Только Арктической области свойственны *Praetollia*, *Bojarkia*, *Shulginites*. В валанжине широко распространены *Polyptychitidae* (роды *Polyptychites*, *Dichotomites* и *Euryptychites*), из *Craspeditidae* — *Neocraspedites*. К арктическим эндемикам относятся *Virgatosphinctes*, *Thorsteinssonoceras*, *Astieriptychites* и *Neopolyptychites*. В готериве распространены только роды *Homolsomites* и *Speetonicerias*.

Белемниты в Арктической области довольно широко распространены от тоара до готерива. В тоаре это — *Passaloteuthinae* и *Nannobelinae* (из семейства *Passaloteuthidae*). Со среднего тоара широко представлены *Hastitidae* с двумя подсемействами и разнообразными видами, в том числе из эндемичных родов *Orthobelus*, *Parahastites* и подрода *Brachybelus*. Характерно появление с середины тоара эндемичных подсемейств *Pseudodicoelitinae* и *Megateuthinae* со своеобразными родами и видами. В позднем аалене исчезли *Nannobelinae*, широко распространились *Hastites*, *Pseudodicoelites*, появился род-эндемик *Sachsibelus*. В раннем байосе распространен единственный род *Paramegateuthis*. С позднего байоса до готерива широко представлены *Cylindroteuthidae* (преимущественно роды *Cylindroteuthis* и *Pachyteuthis* и их подроды). Подроды *Cylindroteuthis* (*Arctoteuthis*), *Lagonibelus* s. str., *L. (Holcobeloides)*, *Pachyteuthis* s. str., *P. (Simobelus)* широко распространены, начиная с келловей—оксфорда. *Acroteuthis* массово развиты в волжское время и неокоме. Начиная с берриаса, распространены новые виды из *Cylindroteuthis* (*Arctoteuthis*), *Pachyteuthis*, *Acroteuthis* (представленного подродами *Acroteuthis* s. str., *Microbelus* и *Boreioteuthis*), а с позднего берриаса и в валанжине преобладают *Cylindroteuthis* (*Arctoteuthis*), *Acroteuthis* s. str., *A. (Boreioteuthis)*; все роды со значительным процентом эндемичных видов.

Двустворчатые моллюски характеризуются широким развитием *Mclearniinae* (с позднего плинсбаха по готерив), *Tancrediidae*, *Nuculidae*, *Nuculanidae*, *Mallettiidae*, *Arcticidae*, представленные немногочисленными родами и часто эндемичными видами. Во второй половине ранней юры широко распространены *Pseudomytiloides*, в плинсбахе — *Harpax*, *Myophoria*. В средней юре господствуют *Retroceratidae* и эндемичный род *Arctotis* (вторично появляется в конце поздней юры и неокоме), а начиная с келловей—оксфорда господство переходит к *Buchiidae*. Представители *Limidae*, *Mytilidae*,

Bakewellidae, распространенные в Арктической области в конце ранней юры, в поздней юре и неокоме, представлены немногочисленными родами. С плинсбаха по готерив распространены Oxytomidae (*Oxytoma*, *Meleagrinnella*) и иногда представлены эндемиками родового ранга (*Boreioxytoma* — волжский век). Часто встречаются Entoliidae, представленные широко распространенным родом *Entolium* (с плинсбаха по готерив) и раннеюрскими эндемичными видами рода *Kolymonectes*. В конце ранней юры и начиная с поздней юры в экотонных секторах области распространены один-два рода Trigoniiidae.

Брахиоподы уже в плинсбахе в своем составе имеют эндемичные роды (*Orlovirhynchia*, *Viligothyris*) и даже семейство (Peregrinelloidea). Общие с европейскими палеобассейнами роды (*Rudirhynchia*, *Rinirhynchia* и др.) имеют в Арктике эндемичные виды. В тоаре брахиоподы встречаются спорадически: два вида рода *Tetrarhynchia*, специфический род *Omolonothyris*, появляется эндемичное семейство Boreiothyridae (род *Boreiothyris*), просуществовавшее в Арктике до валанжина. Обновился состав брахиопод в кимеридже (появление *Pinaxiothyris*) и в волжском веке: распространены *Taimyrothyris*, *Uralella* (гигантские раковины), *Pinaxiothyris*, реже *Lenothyris*, *Uralorhynchia*, *Fusirhynchia*, *Ptilorhynchia*. На протяжении берриаса и валанжина состав брахиопод мало меняется, в готериве отмечено резкое сокращение разнообразия моллюсков и брахиопод.

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

Арктическая область в волжском веке—неокоме была обоснована по аммонитам В. Н. Саксом, М. С. Месежниковым, Н. И. Шульгиной [26]. По двустворчатым моллюскам установлена В. А. Захаровым [27] — для всей поздней юры (от келловей) до раннего мела включительно. Правомерность выделения Арктической области подтверждена общей таксономической обедненностью биоты по сравнению с нижнебореальной и спецификой многих групп беспозвоночных — аммонитов, белемнитов, двустворчатых моллюсков, брахиопод, фораминифер в келловее, оксфорде, кимеридже, волжском веке и раннем мелу [17, 28—30]. Арктическая область располагалась на месте Арктической палеогеографической провинции, которая была выделена авторами цитируемой работы с позднего плинсбаха вплоть до конца средней юры. Ранг этой биохории Н. И. Шульгина [31] трактовала как подобластной.

По аммонитам Арктическая биогеографическая область установлена сначала с байоса [11], а позднее — с аалена [12, 14, 21].

По двустворчатым моллюскам и другим группам беспозвоночных Арктическая биогеографическая область стала опознаваться уже с позднего плинсбаха [9, 22, 30, 32].

Наиболее изученной в составе Арктической области была и остается Северо-Сибирская провинция, которая предлагается нами в качестве хоротипа Арктической области.

Северо-Сибирская провинция Арктической палеобиогеографической области

Хоротип (типовая площадь). Хатангский район.

Номенклатура. Северо-Сибирская провинция была выделена Н. И. Шульгиной [25].

Регион. Часть Арктической области, располагавшаяся между 60—70-й параллелями (бассейны рек Хатанга, Анабар, Пясины и Енисей, устье р. Лена; п-ов Таймыр, о-ва Новая Земля, Северная Земля, Земля Франца-Иосифа) (см. рис. 3, а—г).

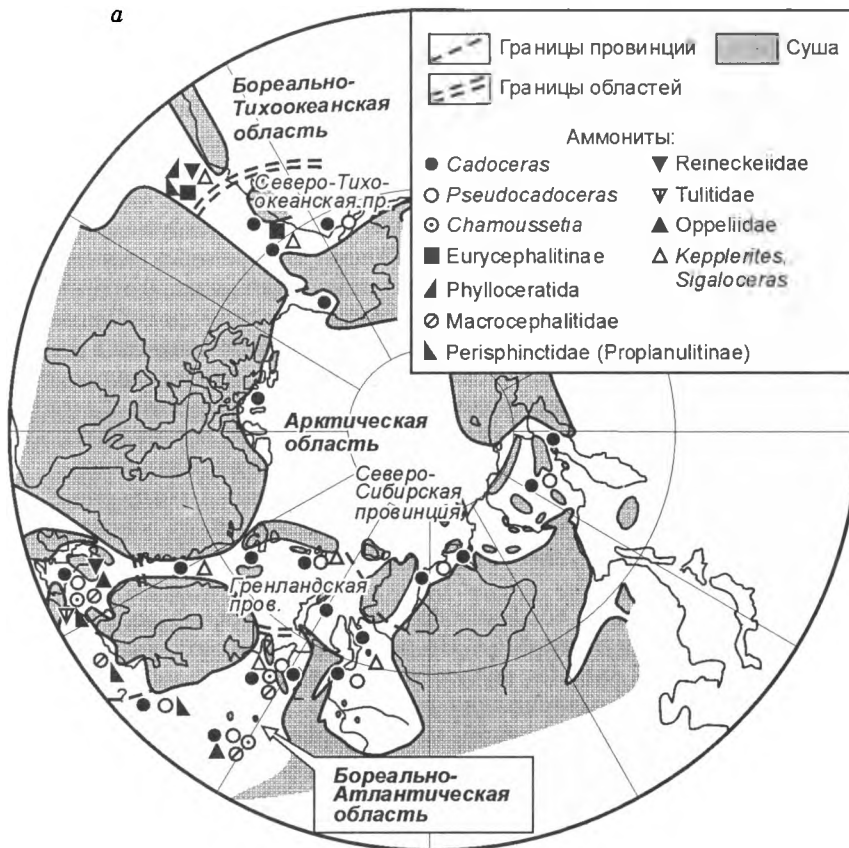
Хронотип (типовой возраст). Келловей.

Время существования. Северо-Сибирская провинция прослежена на протяжении бата—поздней юры и раннего мела (вплоть до раннего готерива). Первоначально была выделена для келловей—готерива.

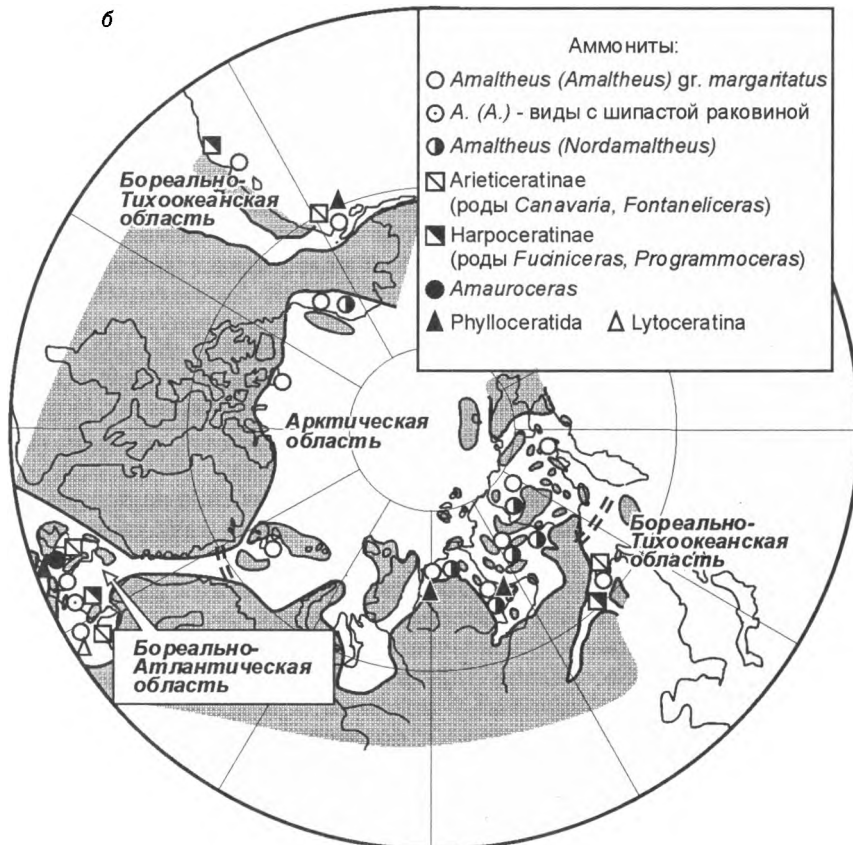
Фаунистическая характеристика (биохоротип). Среди аммонитов с бата до кимериджа установлено господство Cardiocerataidae: в бата Arctoccephalitidae (роды *Arctoccephalites*, *Arcticoceras*, *Costacadoceras*); с конца бата Cadoceratinae и Quenstedoceratinae (*Cadoceras*, *Pseudocadoceras*, *Rondiceras*, *Stenocadoceras*, *Longaeviceras*, *Eboraceras*, *Quenstedtoceras* (*Soaniceras*)); в раннем—среднем оксфорде — роды *Vertumniceras*, *Golithiceras*, *Cardioceras* (с под родами *Scarburgiceras*, *Cardioceras*, *Plasmatoceras*, *Scoticardioceras*, *Subvertebriceras*); с позднего оксфорда — род *Amoeboceras* (под роды *Amoeboceras*, *Paramoeboceras*, *Prionodoceras*), а в кимеридже — *Amoebites*. С позднего оксфорда наряду с кардиоцератидами встречаются *Pectinatites* (Perisphinctidae), а с кимериджа — *Pictonia* (Pictoniinae), *Prorasenia*, *Rasenia*, *Zonovia*, *Aulacostephanus* (Aulacostephaninae); в начале волжского века — подсемейство Pseudovirgatitinae, с его середины — Dorsoplanitinae. Характерны крупные *Dorsoplanites*, а также *Taimyrosphinctes*, *Laugaites*, *Epivirgatites*.

Поздневолжские аммониты весьма своеобразны. Отмечено сосуществование Craspeditidae (роды *Craspedites*, *Subcraspedites*, *Schulginites*), Virgatosphinctinae (роды *Virgatosphinctes*, *Aulacosphinctes*)

а



б



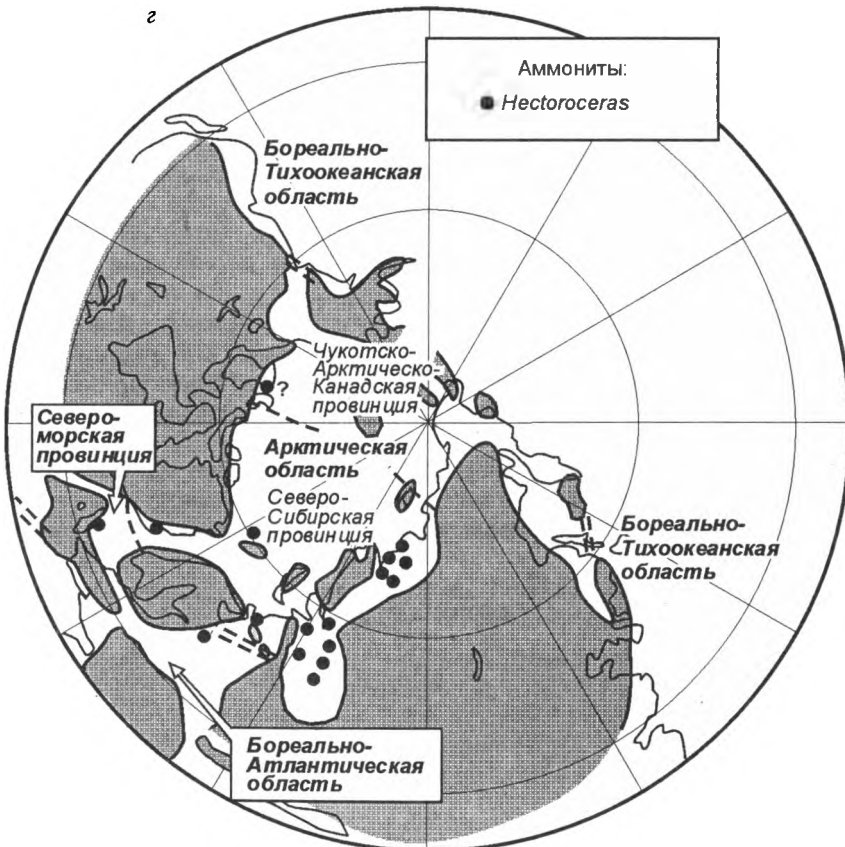
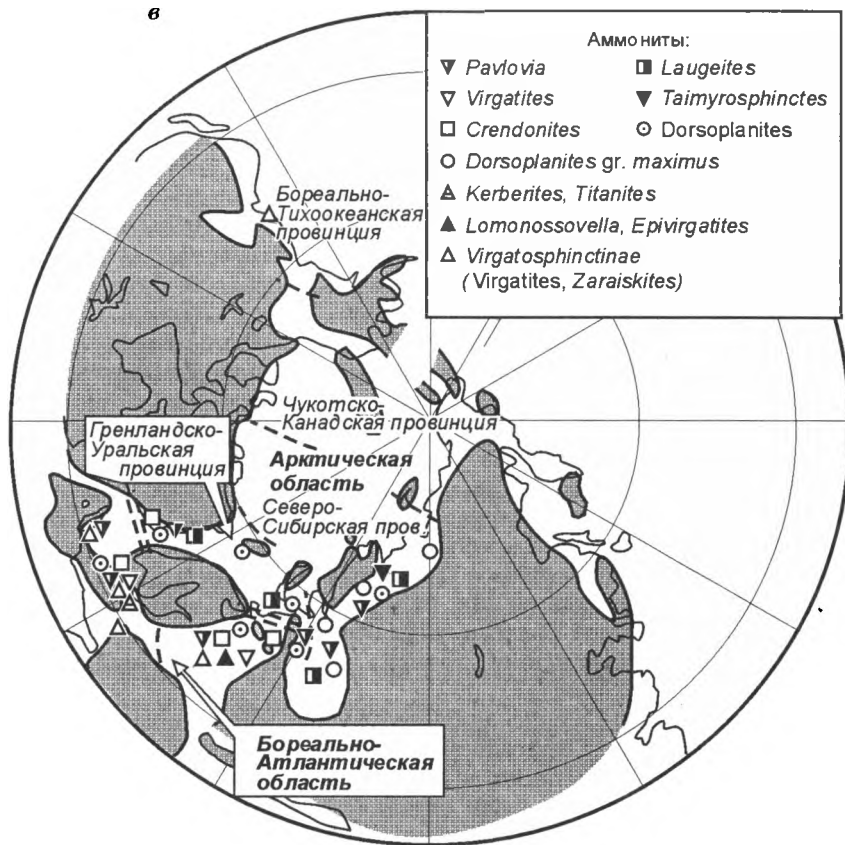


Рис. 3. Палеобиогеография арктического бассейна (по аммонитам).

а — в келловее, б — в позднем плинсбахе (фазы stokesi-margaritatus), в — в средневожское время, г — в берриасе и распространение аммонитов рода *Hectroceras*.

и Dorsoplanitinae (эндемичный род *Chetaites*), а также присутствие Berriasellidae (роды *Berriasella*, *Lemencia*). Видовой эндемизм достигает в отдельных группах от 50 до 100 %.

В бореальном берриасе из Craspeditidae широко распространены бореальные роды *Subcraspedites*, *Surites*, *Tollia* и сугубо арктические *Praetollia*, *Bojarkia*, *Schulginites*. Практически отсутствовали Perisphinctidae и Berriasellidae. В валанжине видовой эндемизм представителей родов *Polyptychites*, *Temnoptychites*, *Euryptychites*, *Virgatoptychites*, *Astieriptychites* и др. составляет от 20 до 100 %. Общее родовое и видовое разнообразие — наивысшее в Арктической области (13 родов и около 70 видов).

Среди белемнитов распространены Cyliindroteuthidae (роды *Cyliindroteuthis*, *Pachyuteuthis*), эндемичные роды и подроды — *Lagonibelus* (*Holcobeloides*), *Acroteuthis* (*Microbelus*), *Cyliindroteuthis* (*Arctoteuthis*), *C.* (*Cyliindroteuthis*), высокий видовой эндемизм: В бате и келловее характерен перешедший из байоса эндемичный род *Paramegateuthis*.

Среди двустворчатых господствуют Retroceramidae (род *Retroceramus* — аален—бат) и представители эндемичного рода *Arctotis*, а с позднего бата — Buchiidae: эндемичный род *Praebuchia* (бат—оксфорд) и *Buchia* (кимеридж—готерив). Характерны также Mclearniinae, Arcticidae, Tancrediidae, Nuculanidae, Mallettiidae, Oxytomidae, *Isognomon* (бат—валанжин), эндемичный подрод *Boreioxytoma* (волжский век).

Брахиоподы. Начиная с бата известны редкие представители родов *Ptilorhynchia*, *Hollorhynchia*, *Rugithyris*; в келловее—оксфорде и кимеридже — эндемичный род *Boreiothyris*; а также (редко) *Ptilorhynchia*, *Pinaxiothyris*; со средневожского времени — многочисленные эндемичные роды и виды — *Taimyrothyris*, *Uralella*, *Pinaxiothyris* и более редки *Lenothyris*, *Uralorhynchia*, *Fusirhynchia*.

Дополнения, внесенные в последующих работах. Северо-Сибирская провинция в составе Арктической палеобиогеографической области была обоснована по аммонитам с бата [12, 14]. По сравнению с первоначальной существенно уточнена характеристика моллюсков, определяющих специфичность провинции [5, 9, 22, 28—31, 33].

Замечание. Название „Северо-Сибирская биогеографическая провинция“ было впервые применено Н. И. Шульгиной [25]: Северо-Сибирские моря в лейасе, келловее и оксфорде рассматривались ею в ранге биогеографической провинции в составе Бореальной области. Территория Северо-Сибирской провинции в раннем лейасе была ограничена районами Верхоянья, а для среднего и позднего лейаса (поздний плинсбах — тоар) она была расширена вплоть до Усть-Енисейского района. Отмечалось резкое расширение этой провинции на запад для келловее и оксфорда (сюда включались территории от Земли Франца-Иосифа, Печорской впадины и Западной Сибири до крайнего северо-востока Азии).

В последующих коллективных работах [17, 28] название „Северо-Сибирская провинция“ было сохранено за территорией Средней Сибири для келловее, поздней юры и неокома и провинция выделялась как часть Арктической палеобиогеографической области.

Северо-Сибирская провинция занимала субцентрально-удаленное положение в Арктической палеобиогеографической области, почти одинаково удаленное от ее границ с Бореально-Атлантической и Бореально-Тихоокеанской областями. Она длительно (от бата до готерива) существовала в пределах Арктической области и на протяжении всего этого времени характеризовалась наиболее типичной для области фауной, обедненной по сравнению со смежными провинциями, но имеющей большой процент эндемичных видов, много эндемичных родов и некоторые эндемичные семейства. Биота Северо-Сибирской палеобиогеографической провинции находилась под минимальным влиянием со стороны смежных областей как западных, так и восточных акваторий. По всем указанным особенностям Северо-Сибирская палеобиогеографическая провинция предлагается в качестве хоротипа для Арктической палеобиогеографической области.

Авторы признательны Г. Вестерманну за ряд ценных советов по улучшению статьи.

Работа выполнена и подготовлена к печати при поддержке РФФИ (проект № 00-05-65196) и гранта Минобразования России по фундаментальным исследованиям в области естественных и точных наук № E02-9.0-20.

ЛИТЕРАТУРА

1. Westermann G. E. G. Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order // *Palaeogeog. Palaeoclimat. Palaeobiogeog.*, 2000, v. 158, p. 1—13.
2. Кафанов А. И., Кудряшов В. А. Морская биогеография. М., Наука, 2000, 176 с.
3. Макридин В. П., Мейен С. В. Палеобиогеографические исследования // Современная палеонтология. Т. 2. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М., Недра, 1988, с. 5—31.
4. Андреев В. Л. Системы-классификации в биогеографии и систематике (детерминистские методы) // Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток, 1979, с. 3—59.
5. Захаров В. А., Шурыгин Б. Н. Биогеография, фации и стратиграфия средней юры Советской Арктики (по двустворчатым моллюскам). Новосибирск, Наука, 1978, 206 с.

6. Дагис А. А. Палеобиогеографическое районирование позднего плинсбаха и тоара по аммонитам // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск, Наука, 1974, с. 22—33.
7. Месежников М. С., Захаров В. А. Палеозоогеография севера Евразии в волжском веке // Там же, с. 87—100.
8. Дагис А. С. Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири. М., Наука, 1968, 167 с.
9. Захаров В. А., Шурыгин Б. Н. Географическая дифференциация морских двустворчатых моллюсков в юре и раннем мелу Арктической зоогеографической области // Мезозой Советской Арктики. Новосибирск, Наука, 1983, с. 72—94.
10. Иванова Е. Ф. Фораминиферы волжского века бореальных бассейнов. Новосибирск, Наука, 1973, 140 с.
11. Меледина С. В. Аммониты и зональная стратиграфия байоса—бата Сибири. Новосибирск, Наука, 1973, 151 с.
12. Меледина С. В. Биогеография бореального пояса в средней юре по аммонитам // Палеобиогеография и биостратиграфия юры и мела Сибири. М., Наука, 1983, с. 138—164
13. Меледина С. В. Особенности дифференциации бореальных аммонитов в келловее // Мезозой Советской Арктики. Новосибирск, Наука, 1983, с. 38—61.
14. Меледина С. В. Бореальная средняя юра России (аммониты и зональная стратиграфия байоса, бата и келловей). Новосибирск, Наука, 1994, 184 с.
15. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды *Cylindroteuthis* и *Lagonibelus*. М., Наука, 1964, 166 с.
16. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды *Pachyteuthis* и *Acroteuthis*. М., Наука, 1966, 216 с.
17. 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.
18. Гурьянова Е. Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принцип районирования Мирового океана // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. М., Госгеолтехиздат, 1957, с. 15—24.
19. Neumayr M. Uber klimatische Zonen wahrend der Jura- und Kreide // Zeit. Denkschr. Konigl. Akad. Wiss. Wien., 1883, Bd. 47, S. 277—310.
20. Бодылевский В. И. Бореальная провинция юрского периода // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. М., Госгеолтехиздат, 1957, с. 91—96.
21. Месежников М. С., Меледина С. В., Нальняева Т. И., Шульгина Н. И. Зоогеография юры и мела бореального пояса по головоногим моллюскам // Мезозой Советской Арктики. Новосибирск, Наука, 1983, с. 28—37.
22. Шурыгин Б. Н., Никитенко Б. Л., Девятков В. П. и др. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Юрская система. Новосибирск, Изд-во СО РАН, филиал „Гео“, 2000, 480 с.
23. Westermann G. E. G. Marine faunal realms of the Mesozoic: review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature // Palaeogeog. Palaeoclimat. Palaeobiogeog., 2000, v. 163, p. 49—65.
24. Uhlig V. Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide // Mitt. Geolog. Gesellsch. Wien, 1911, Bd. IV, Heft 3, S. 229—448.
25. Шульгина Н. И. О принципах выделения биогеографических категорий на примере юрских и неокомских морей Северной Сибири // Геология и геофизика, 1966, № 2, с. 15—24.
26. Сакс В. Н., Месежников М. С., Шульгина Н. И. Волжский ярус и положение границы юрской и меловой систем в арктической зоогеографической области // Мезозойские морские фауны Севера и Дальнего Востока СССР и их стратиграфическое значение. М., Наука, 1968, с. 72—79.
27. Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования. Сем. Astartidae. М., Наука, 1970, 144 с.
28. Сакс В. Н., Шульгина Н. И., Басов В. А. и др. Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск, Наука, 1972, 371 с.
29. Захаров В. А., Шурыгин Б. Н., Курушин Н. И. и др. Мезозойский океан в Арктике: палеонтологические свидетельства // Геология и геофизика, 2002, т. 43, № 2, с. 155—181.
30. Захаров В. А., Ильина В. И., Меледина С. В. и др. Юрская система // Фанерозой Сибири. Кн. 2: Мезозой и кайнозой. Новосибирск, Наука, 1984, с. 16—54.
31. Шульгина Н. И. Бореальные бассейны на рубеже юры и мела. Л., Недра, 1985, 163 с.
32. Палеогеография севера СССР в юрском периоде. Новосибирск, Наука, 1983, 190 с.
33. Захаров В. А., Богомолов Ю. И., Ильина В. И. и др. Бореальный зональный стандарт и биостратиграфия мезозоя Сибири // Геология и геофизика, 1997, т. 38, № 5, с. 99—128.