

ПРОБЛЕМЫ ЗАРОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

**Допланетная стадия развития
Солнечной системы**



**Реконструкция химических и геологических
условий на ранней Земле**



**Теоретические и экспериментальные
исследования
предбиологических химических систем**



**События и факторы
эволюции биосферы**

Под редакцией
академика Э. М. Галимова

Совет Подпрограммы 1
Программы № 28 Президиума РАН
«Проблемы происхождения жизни
и становления биосферы»



Проблемы зарождения и эволюции биосферы: Допланетная стадия развития Солнечной системы. Реконструкция химических и геологических условий на ранней Земле. Теоретические и экспериментальные исследования предбиологических химических систем. События и факторы эволюции биосферы / Под ред. Э. М. Галимова.
М.: КРАСАНД, 2013. — 640 с.

Настоящая книга является продолжением коллективной монографии «Проблемы зарождения и эволюции биосферы», опубликованной в издательстве URSS в 2008 г. Представленные в ней работы являются продолжением исследований, проводившихся ранее по одноименной программе Президиума РАН. Сборник объединяет результаты исследований ученых, работающих в разных областях, использующих разные подходы, но связанных общим интересом к проблеме происхождения и эволюции жизни.

Опыт исследования одной из фундаментальных проблем естествознания — проблемы происхождения жизни — объединенными усилиями специалистов в области геохимии, физики, химии, биологии и математики, является уникальным. Полученные результаты и высказанные идеи будут интересны широкому кругу научных работников разного профиля и студентов.

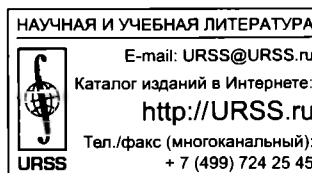
Издательство «КРАСАНД». 117335, Москва, Нахимовский пр-т, 56.
Формат 60×84/8. Печ. л. 80. Зак. № 1908

Отпечатано в ООО «Чебоксарская типография №1». 428019, г. Чебоксары, пр-т. И. Яковлева, 15.

ISBN 978-5-396-00499-3

© Российская академия наук, 2012
© КРАСАНД, 2012

11624 ID 168976



НОВЫЕ ПОДХОДЫ К РАСШИФРОВКЕ РАЗВИТИЯ ПАЛЕОЭКОСИСТЕМ ФАНЕРОЗОЯ БОРЕАЛЬНОГО ПОЯСА

Ю. Б. Гладенков, В. А. Захаров, В. Г. Ганелин, А. Ю. Гладенков,
А. В. Дронов, О. А. Корчагин, М. А. Рогов

Геологический институт РАН.
gladenkov@ginras.ru

Стратиграфические исследования последних лет позволили подойти не только к детальному расчленению древних толщ отдельных палеоэкосистем, но и к расшифровке биотических и абиотических событий прошлого. Предметом специального внимания в данном случае служили данные по морским экосистемам фанерозоя бореальных областей.

Введение

В последнее время уделяется особое внимание детальному изучению отдельных палеоэкосистем, на основе чего только и можно делать достоверные выводы об особенностях эволюции палеобиосферного поля в целом. Проведенные в последние годы исследования по палеоэкосистемной тематике дали возможность получить новые данные, позволяющие взглянуть на разные аспекты эволюции морских экосистем с современных позиций. Важным представляется то, что приводимые ниже материалы являются не только самыми «свежими» по этим направлениям, но и основанными на оригинальных данных. Хотя они поднимают разные вопросы и освещают их с различной детальностью, они указывают на многообразие проблем, встающих при изучении особенностей развития экосистем прошлого. Кроме того, в них отражается стремление уйти от прямолинейных построений прошлых лет, когда часто использовались модные или устоявшиеся модели, не всегда опирающиеся на конкретные материалы.

В основе приводимых ниже материалов лежат детальные стратиграфические данные, собранные в разных областях и в различном возрастном диапазоне. Именно они позволяют судить об абиотических и биотических событиях прошлого и реконструировать палеогеографические обстановки. Их расшифровка часто заставляет искать новые подходы к объяснению геологических феноменов, проявившихся в фанерозойских экосистемах Мирового океана, которые могли отличаться по типу строения, степени открытости, влиянию на них тектонических и вулканических процессов и проч.

Ниже мы коснемся только некоторых особенностей морских экосистем прошлого. Одни из них выявлены в системах *палеозойской* биоферы (в качестве примера приведены данные по ордовику Прибалтики и Сибири, а также верхнему палеозою Северо-Востока Азии), другие — в *мезозое* (юра бореальных районов и мел Европы) и *кайнозое* (палеоген и неоген Северной Пацифики). В частности, обращено внимание на проявления эвстатических колебаний и климатических флуктуаций в разных бассейнах, специфику формирования осадков при участии бактериальных сообществ, причины миграций планктонных и бентосных комплексов и т. п. Авторство отдельных разделов отражено ниже. При этом, каждый автор был вправе сделать упор на «свои» наиболее актуальные вопросы и выбрать наиболее удобный стиль изложения.

Перед изложением тематического материала еще раз напомним, что в его основе лежат исследования, связанные с совершенствованием стратиграфического каркаса и региональных стратиграфических схем. В результате проведенных работ последних лет достигнута существенная детализация расчленения древних отложений по всей стратиграфической колонке фанерозоя. Исследования по этой тематике проводились как в палеозое (по верхнему кембрию Урала и Казахстана, ордовику Сибири, карбону Северо-Востока), так и в мезозое и кайнозое (по триасу Северной Сибири и Китая, юрской и меловой системам арктических и бореальных областей, меловой системе Тетиса, палеогену и неогену Северной Пацифики). Установленные в результате отдаленной корреляции интервалы одновременных событий позволили провести сравнительный анализ динамики формирования разных морских экосистем — от шельфовых до глубоководных, охарактеризованных разнообразными группами организмов: бентосных (двустворчатых моллюсков, гастропод, брахиопод, фораминифер); семипелагических моллюсков (аммонитов и белемитов); планктонных (полухордовых — конодонтов и одноклеточных — радиолярий и диатомовых). Во многих случаях от ярусного расчленения удалось перейти не только к зональному, но и инфразональному: биогоризонтам по аммонитам в верхней юре, прослеженным от Поволжья до севера Восточной Сибири, зонам и слоям с макро- и микрофауной, выделенным в кайнозое Японско-Сахалинской и Камчатско-Калифорнийской областей. Именно детальная корреляция осадочных толщ позволила восстановить кратковременные события в экосистемах (с длительностью от 2,0 до 0,1 млн лет) на существенно более корректной, чем раньше, основе.

Ниже дается характеристика отдельным экосистемам в рамках палеозойской, мезозойской и кайнозойской биосфер.

1. Палеозойская биосфера

1.1. Великая ордовикская биодиверсификация и абиотические события (А. В. Дронов)

В эволюции палеозойской биосферы ордовикский период играет особую роль. Это время «Великой ордовикской биодиверсификации», когда поя-

вились практически все типы современных животных, а к концу ордовикского периода приурочено одно из пяти крупнейших массовых вымираний в истории Земли. Эти важнейшие события в эволюции морских экосистем фанерозоя и те абиотические факторы, которые сопровождали их возникновение, являются предметом усиленного изучения на протяжении последних 15 лет. На их всестороннее исследование был направлен ряд Международных проектов IGCP.

Ордовикские отложения широко распространены на территории России. Особенно это касается эпиконтинентальных морей Русской и Сибирской платформ. В последние годы там были проведены комплексные исследования по особенностям изменения биоты и осадконакопления. Основное внимание было уделено выявлению следов эвстатических колебаний уровня моря, климатических изменений и изменений интенсивности вулканизма, которые, как считается, были в числе ведущих абиотических факторов, оказавших влияние на эволюцию биоты (Дронов, 2009; Harper, 2011).

По распространению региональных несогласий и характеру распределения фаций в опорных разрезах ордовика Сибирской платформы были выявлены крупные осадочные циклиты (осадочные секвенции), отвечающие относительным колебаниям уровня моря продолжительностью 1–9 млн лет (Дронов *et al.*, 2009; Kanygin *et al.*, 2010). Эти секвенции достаточно хорошо коррелируются с осадочными секвенциями других регионов, хотя при сопоставлении кривых относительных колебаний уровня моря, построенных для ордовика Сибирской и Русской платформ, выявились определенные противоречия. Из проведенного анализа следует важный вывод о том, что предпринимающиеся сейчас попытки построения глобальных кривых эвстатических колебаний уровня моря не всегда корректны. Глобальные эвстатические колебания уровня Мирового океана безусловно существуют, особенно гляциоэвстатические, но они накладываются на региональные эпейрогенические движения, которые могут их усиливать или затушевывать (рис. 1). Проведенный сравнительный анализ характера изменения осадконакопления в ордовике на Русской и Сибирской платформах продемонстрировал существенную их разнонаправленность. На Русской платформе песчаники («Нубийские фации»), по выработке А. Зейлахера) сменяются в разрезе холод-

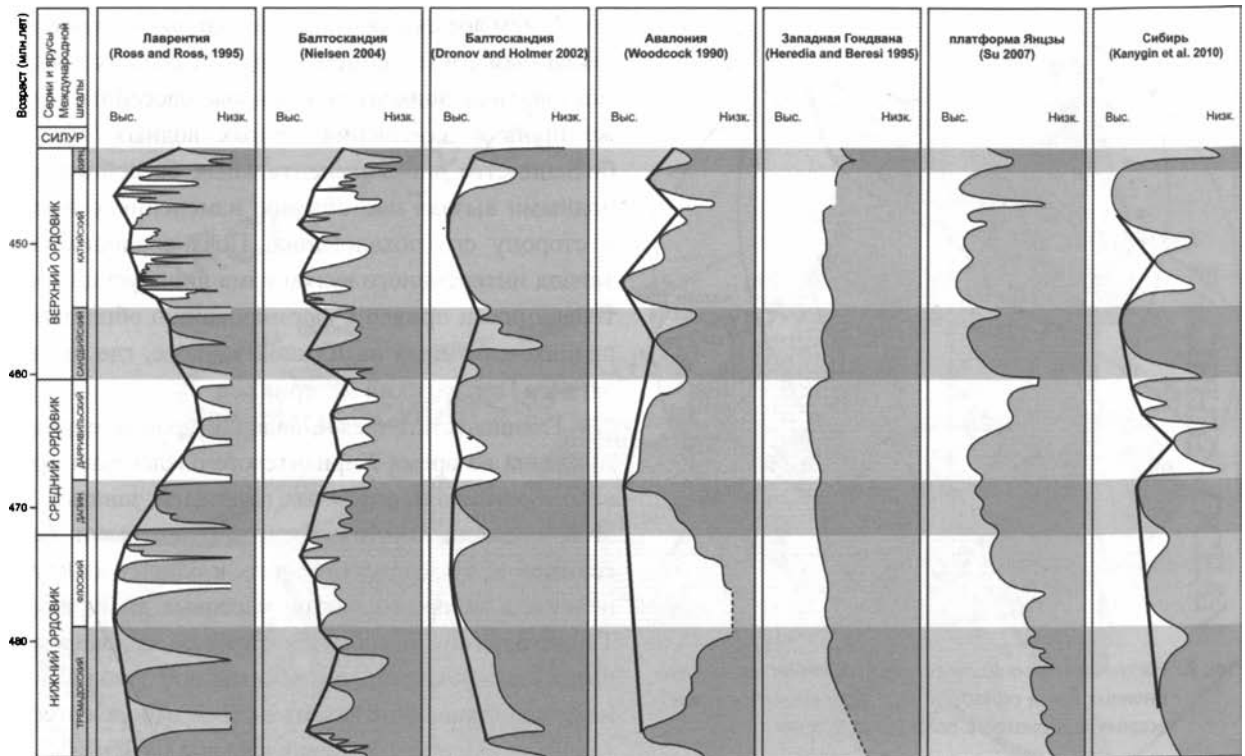


Рис. 1. Кривые эвстатических колебаний уровня моря в ордовике, реконструированные для различных палеоконтинентов

новодными карбонатами, а далее тепловодными карбонатами (Bergström et al., 2009). Это является отражением быстрой миграции Балтийского палеоконтинента из приполярных широт Южного полушария в приэкваториальные (Dronov, Rozhnov, 2007). В это же время Сибирский палеоконтинент находился в приэкваториальной зоне, как и Северо-Американская платформа (Ettensohn, 2010).

Распространение «Нубийских фаций» на Сибирской платформе (Байкитские песчаники) сопровождается появлением характерных для ордовика Гондваны ихнофоссилий. Об этом свидетельствует уникальная находка в Байкитских песчаниках следов гигантских трилобитов *Rusophycus*, отмечавшихся ранее только на палеоматериках Гондванской группы (Kushlina, Dronov, 2011). Выявление широкого распространения холодноводных карбонатов в верхнем ордовике Сибирской платформы является одним из наиболее значимых открытий последних лет. Оно позволяет совсем под иным углом зрения взглянуть на закономерности развития биоты в течение ордовикского периода. Дело в том, что на тот момент, когда Дж. Сепкоски в середине 1980-х годов сформулировал свои идеи о динамике таксономического разнообразия биоты в течение фанерозоя и выявил резкое возрастание

этого разнообразия в течение ордовика («Событие Великой ордовикской биодиверсификации»), а также его резкое сокращение на границе ордовика и силура в результате одного из величайших массовых вымираний в истории Земли, изучение обстановок седиментации и, соответственно, условий обитания соответствующей биоты находилось еще в зачаточном состоянии.

Конечно, эти явления коррелировать пока можно только условно. Но нельзя забывать, что в позднем ордовике (время максимального таксономического разнообразия в нижнем палеозое) практически во всех крупнейших осадочных бассейнах всех континентов, за одним исключением (Балтика), отлагались холодноводные карбонаты (рис. 2). Тем самым, пик таксономического разнообразия совпадает с пиком распространения холодноводных карбонатов на планете. Это заставляет предполагать, что физической (абиотической) основой события Великой ордовикской биодиверсификации, является событие быстрой экспансии холодноводных обстановок осадконакопления в эпиконтинентальные моря, ранее занятые тепловодными карбонатами и эвапоритами. Резкое увеличение скорости видообразования, возможно, связано с резким расширением



Рис. 2. Расположение основных палеоконтинентов, субдукционных зон и областей распространения холодноводных карбонатов в позднем ордовике

ареалов обитания, доступных для холодноводной биоты.

Еще одной гипотезой является оценка влияния вулканизма на изменение климата в силуре. Материалы последних лет свидетельствуют о том, что Таконская и Енисейская вулканические дуги того времени, возможно, составляли единую систему, располагаясь на активной континентальной окраине двух континентов (Сибирского и Северо-Американского) (рис. 2). Беспрецедентная по масштабу активность Таконской вулканической дуги в позднем ордовике, свидетельством которой являются многочисленные прослои пепла, обнаруженные в соответствующих отложениях Северной Америки и Европы, давно уже рассматривается в качестве свидетельства влияния вулканических извержений на произошедшие в это время глобальные климатические изменения. Считается, что именно возрастание интенсивности вулканических извержений в конце ордовика могло привести к глобальному похолоданию, завершившемуся Хирнантским оледенением (Herrmann et al., 2010; Keller, Lehnert, 2010, Дронов, 2011).

Из вышеприведенных предположений следует, что резкое увеличение таксономического разнообразия биоты в среднем и позднем ордовике, получившее название «Великой ордовикской биодиверсификации», было, возможно, вызвано резким рас-

ширением ареалов обитания холодноводной биоты, связанным с внедрением холодных водных масс в мелководные эпиконтинентальные бассейны. Этот же процесс замещения теплых водных масс в большинстве эпиконтинентальных бассейнов холодными вызвал постепенное изменение климата в сторону его похолодания. Позднеордовикский эпизод интенсивного вулканизма лишь усилил эту тенденцию и привел к формированию обширного ледникового щита на Южном полюсе, где располагался Гондванский материк.

Гляциостатическое падение уровня мирового океана во время Хирнантского оледенения привело к осушению огромных площадей, занятых до этого мелководными эпиконтинентальными бассейнами и, как следствие этого, к одному из крупнейших в истории планеты массовых вымираний. Таким образом, и событие «Великой ордовикской биодиверсификации», и терминальное ордовикское массовое вымирание имеют в своей основе естественные процессы изменения климата на Земле.

1.2. Особенности позднепалеозойских экосистем морских бассейнов Северо-Востока Азии (В. Г. Ганелин)

На протяжении всего позднепалеозойского этапа на Северо-Востоке Азии существовал крупный морской бассейн общей площадью свыше 2 500 000 км². Совместно с Таймыром эта территория составляет биогеографически и седиментологически целостную систему бассейнов — Таймыро-Колымскую палеогеографическую область, куда относятся также Забайкалье и Северная Монголия. В пределах Северной Евразии с середины ранней перми Таймыро-Колымская, Восточно-Европейская и Западно-Европейская палеобиогеографические области являются составляющими обширной системы пермских бассейнов (Биармийская надобласть), которые обрамляют современную Арктику.

Основные черты палеогеографии, био- и седиментогенеза позднепалеозойских бассейнов Северо-Востока Азии обусловлены деструкцией континентального шельфа, широко проявившейся еще в середине раннего карбона и определившей общий палеогеографический рисунок позднепалеозойской системы бассейнов.

По особенностям седиментогенеза и характера биоты в пределах Северо-Востока Азии выделя-

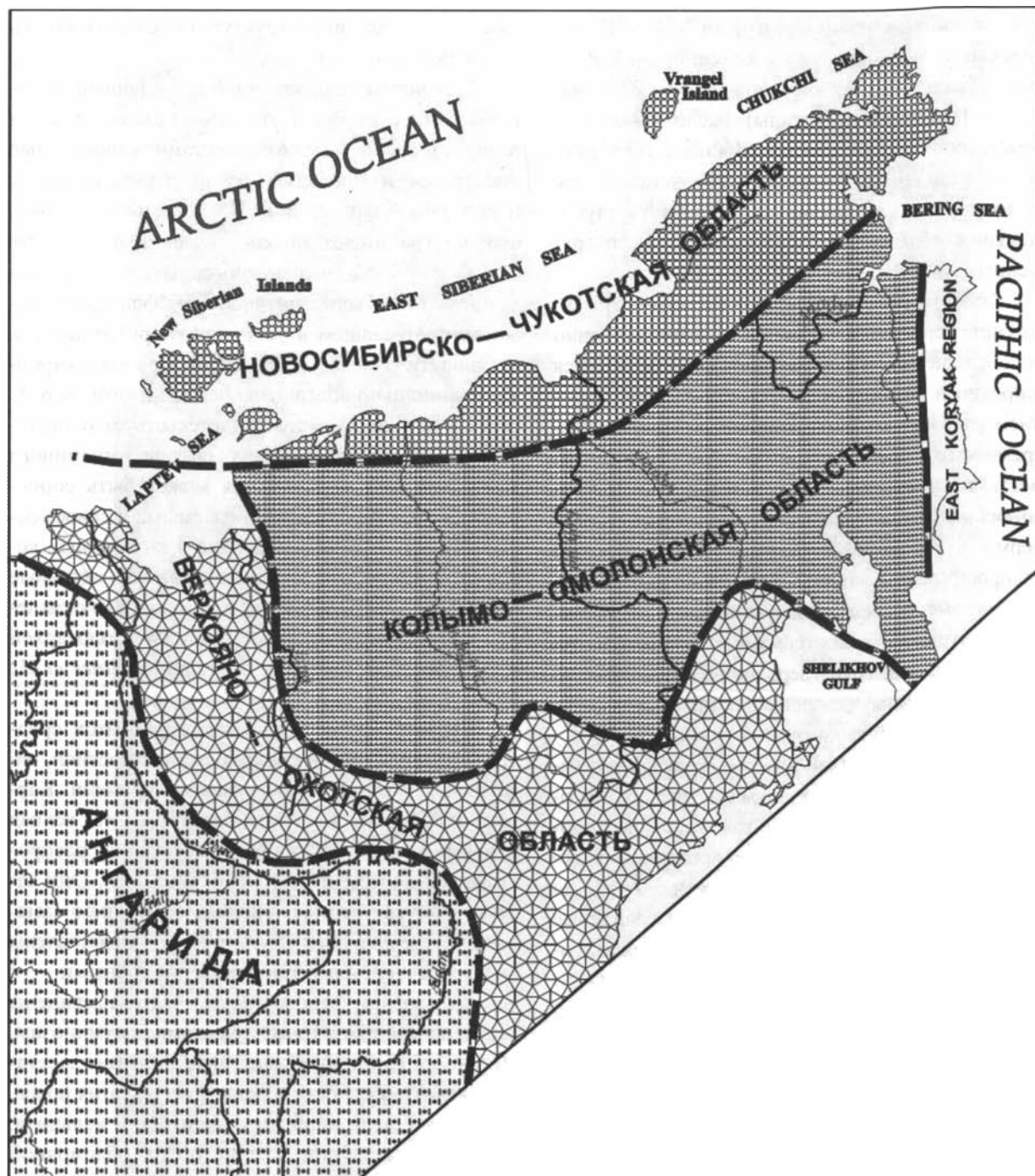


Рис. 3. Схема палеогеографического районирования позднего палеозоя Северо-Востока Азии

ются три палеогеографические области: Верхояно-Охотская, Колымо-Омолонская, Новосибирско-Чукотская (рис. 3). При значительной общности позднепалеозойской биоты имеются определенные различия в характере седиментогенеза этих геохорий, а на отдельных стратиграфических интервалах выявляются и существенные различия в составе бентоса, особенно это касается Новосибирско-Чукотского региона. Особняком в преде-

лах рассматриваемой территории стоит Восточно-Корякская область, характеризующаяся тетическим сообществом фузулинид. Она изучена очень слабо и здесь не рассматривается.

Верхояно-Охотская область представляла собой пассивную окраину материка Ангарида, где накапливались мощные толщи исключительно терригенных осадков, образованных проградирующими конусами выноса крупных рек. Отмечаются два

района наиболее мощной разгрузки — Яно-Инди-гирский и Аян-Юряхский. Новосибирско-Чукотская область отвечает окраинным бассейнам материка Гипербореи (Арктиды). Располагающаяся между ними Колымо-Омолонская область, наиболее удаленная от источников сноса, сочетает в себе мелководные фации срединных поднятий и глубоководные образования обрамляющих их погруженных зон.

Особенностью позднепалеозойского седиментогенеза территории, является преимущественно черносланцевый его характер. Он определяется широким и сплошным по разрезу распространением здесь углеродистых, глинистых, углеродисто-кремнистых, пеплово-кремнистых отложений, местами марганцевоносных, повсеместно сульфидоносных. В интервале среднего карбона — ранней перми в Колымо-Омолонском регионе широко распространен щелочной базитовый магматизм. Отмеченные особенности увязывались с низкотемпературными гидротермами, обусловившими формирование высокоуглеродистых, существенно кремнистых, сульфидоносных осадков, формировавшихся в бассейне эвксинного типа.

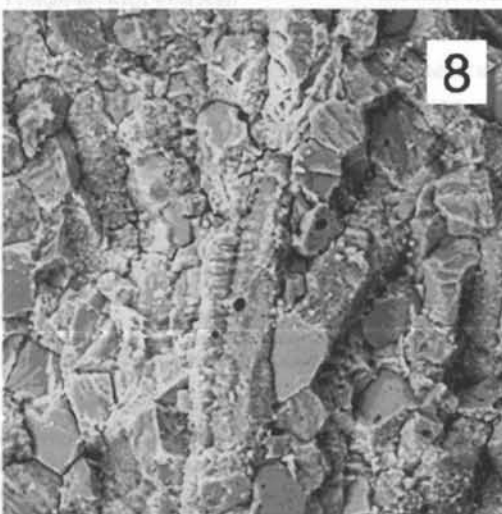
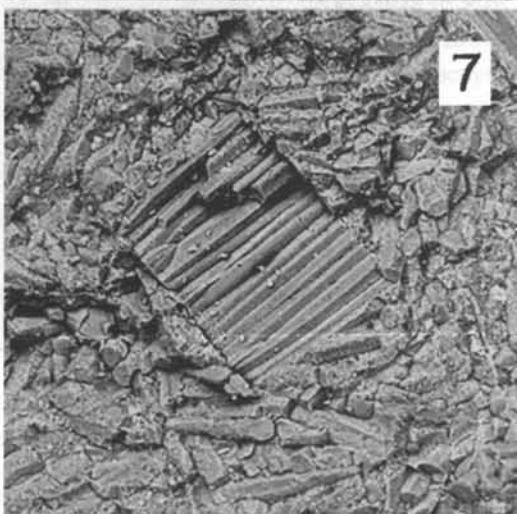
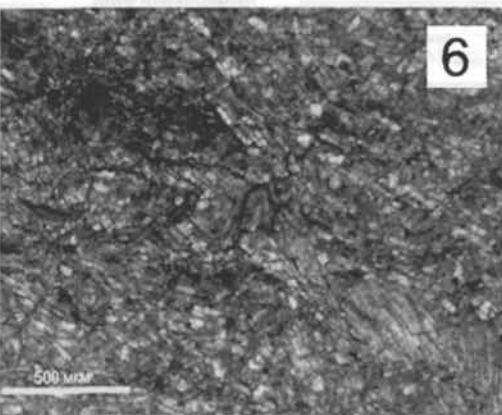
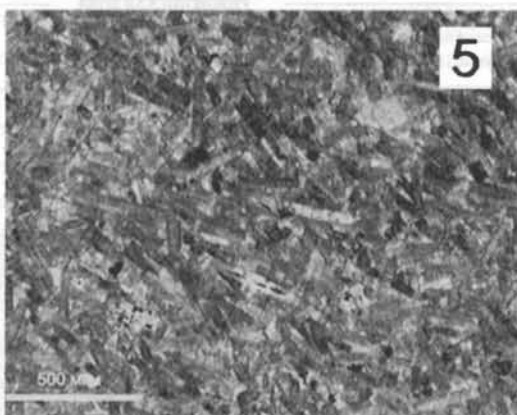
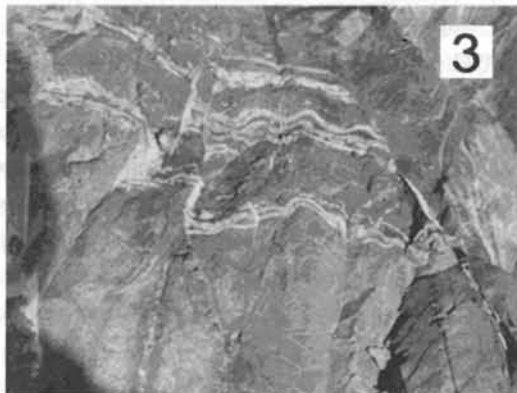
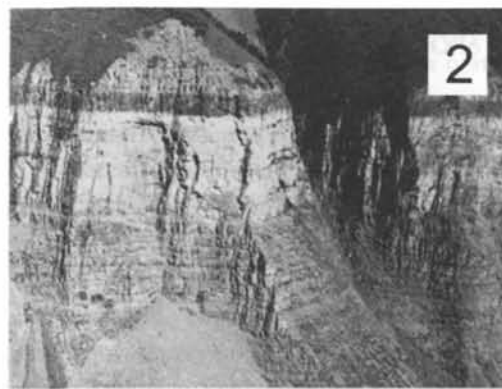
В этой связи особый интерес представляет ассоциация с этими отложениями аутигенных карбонатов. Последние слагают как отдельные биогермы и биостромы внутри черносланцевых серий, так и толщи известняков значительной, до 400 м, мощности, замещающие черносланцевые серии по простиранию и широко распространенные в Колымо-Омолонском и Новосибирско-Чукотском регионах. В пределах мелководных фаций срединных поднятий (Омолонский массив, Приколывье) к этим карбонатам приурочено наибольшее разнообразие раковинного бентоса, что позволяет рассматривать эти карбонатные экосистемы в качестве центров расселения соответствующих сообществ. Изучение изотопии этих пород, их макро-

микро- и ультрамикроструктур позволило выявить их микробиальную природу.

Карбонаты среднего карбона — первой половины ранней перми пользуются незначительным распространением, слагая местами маломощные биостромы и биогермы среди черносланцевых пород (рис. 4, фиг. 4). Б. В. Покровский установил, что породы имеют низкие значения $\delta^{18}\text{O}$ — от 12,5‰ до 15,9‰, что можно связать с предположением о необычно интенсивном флюидном режиме, протекавшем в условиях гидротермальной активности (*Ганелин и др., 2010*). При этом карбонаты аномально обогащены легким изотопом $\delta^{13}\text{C}$ от -9,4 до -26,4 ‰, что свидетельствует о значительном присутствии в их составе биогенного карбоната (рис. 5). Ситуация может быть сопоставлена с процессами, наблюдаемыми в современных осадках Черного моря, где в анаэробных условиях в микробных матах наблюдаются активные процессы сульфатредукции и анаэробного окисления метана, генерируемые деятельностью архей и сульфатредуцирующих бактерий (*Reitner et al., 2005; Леин, Иванов, 2005*).

Широкое распространение карбонатов средней — поздней перми связано с трансгрессией, начавшейся в конце раннепермского времени. Карбонатные корки, биогермы, биостромы, так же как и нормально пластующиеся известняки, распространены повсеместно (рис. 4, фиг. 1–3). Они залегают внутри черносланцевых серий либо замещают последние латерально (рис. 6). Представлены они тонкослоистыми породами, зловонными — с резким запахом сероводорода, часто насыщены тонкодисперсным пиритом, местами битуминозны. Мощность слагаемых ими толщ достигает местами 400 м. Особенности микроструктуры этих пород, сложенных мельчайшими призмочками кальцита, породили ошибочное мнение об их обломочной природе (рис. 4, фиг. 5–6). Считалось, что породы

Рис. 4. Карбонатные породы верхнего палеозоя Северо-Восточной Азии. Фиг. 1-5: 1 — расчлененная кровля биогермов тактайюряхской свиты, верхняя пермь, Сугойская зона, р. Колыма; 2 — известняки омолонской свиты, верхняя пермь, Омолонский массив, руч. Водопадный; 3 — карбонатные корки в кремнисто-глинистых породах рогачевской свиты, верхняя пермь, Омулевское поднятие, р. Таскан (фото И. Л. Ведерникова); 4 — пеплово-карбонатный биогерм ольчинской свиты (C_2), Гижигинская зона, р. Парень; 5 — известняк омолонской свиты, верхняя пермь, зона 13 — *Terrakea korkodonensis*, обр. 1-8/вг-66; шлиф в проходящем свете; × 50, масштабная линейка — 5000 мкм; Омолонский массив, руч. Водопадный; 6 — известняк фолькской свиты, верхняя пермь, лона *Kolymaella ogonerensis*; × 50, обр. № 146/вг-99; Омолонский массив, р. Мунугуджак; 7, 8 — карбонаты в сканирующем микроскопе: 7 — известняк омолонской свиты, общий вид, × 750; скопление карбонатных призмочек, слагающих породу. Обр. № 1-8/вг-66, верхняя пермь, зона 13 — *Terrakea korkodonensis*, Омолонский массив, руч. Водопадный; 8 — тот же образец, × 3000, хорошо выраженная морщинистость поверхности призмочек



SEM MAG: 300 x
HV: 30.0 kV
VAC: HVac
DET: BSE Detector
DATE: 02/09/07
Device: MV2300
200 um
Vega ©Tescan
Digital Microscopy Imaging

SEM MAG: 750 x
HV: 30.0 kV
VAC: HVac
DET: BSE Detector
DATE: 05/18/06
Device: MV2300
100 um
Vega ©Tescan
Digital Microscopy Imaging

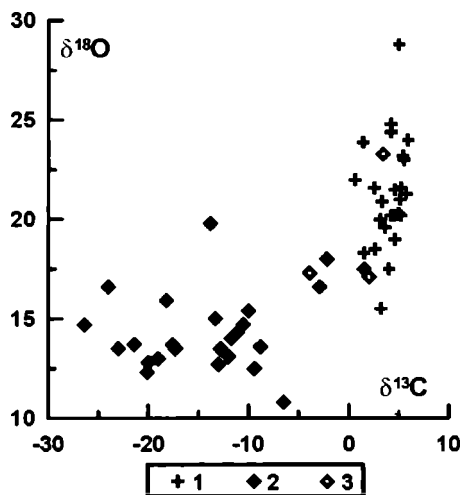


Рис. 5. Соотношение изотопного состава углерода (‰ PDB) и кислорода (‰ SMOW) в верхнепалеозойских карбонатах Колымо-Омолонского бассейна. 1 — нижняя-верхняя пермь; 2, 3 — верхний карбон-нижняя пермь (2 — валовые пробы, 3 — раковины брахиопод); по Б. В. Покровскому (Ганалин и др., 2010)

состоят из дезинтегрированных призм раковинного слоя иноцерамоподобных моллюсков — «колымские известняки». Детальные исследования соответствующих структур с несомненностью показали аутигенность этих пород. Карбонаты обнаруживают хорошо сохранившуюся минерализованную микробиальную структуру (рис. 4, фиг. 7–8; рис. 7). При значительном увеличении в сканирующем микроскопе порода предстает как агрегат микроколоний, представленных призматическими и кубковидными формами. Колонии длиной до 300 мкм и шириной до 30 мкм плотно пригнаны друг к другу при полном отсутствии какого-либо матрикса. Они имеют морщинистую и ноздреватую поверхность, которая облекает минерализованные клетки кокоидной, палочковидной или яйцеобразной формы размером до 2 мкм. Характерна насыщенность тонкодисперсным пиритом, часто фромбоидальным. По поверхности колоний разбросаны поры (газовые вакуоли?) от долей микрона до 3 мкм,

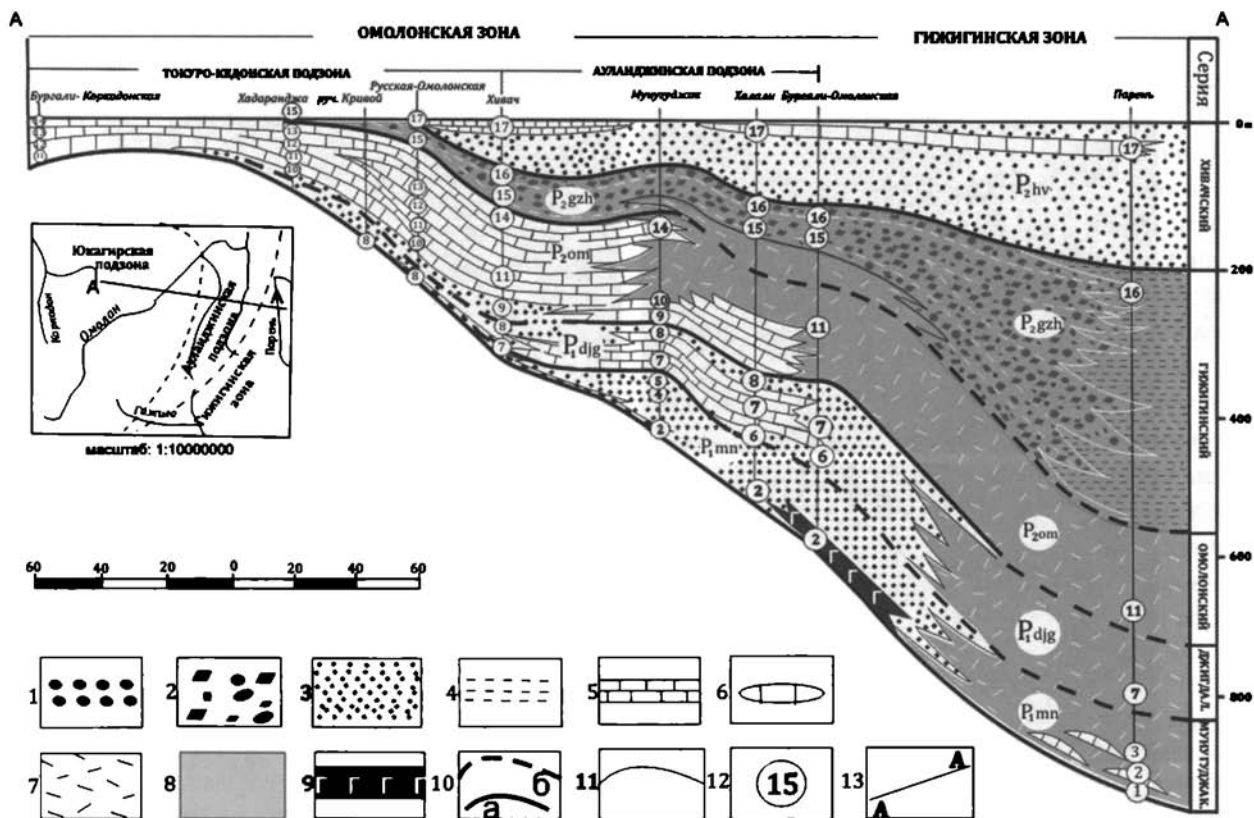


Рис. 6. Фациальный профиль пермских отложений Омолонского массива и Гижигинской зоны. 1 — конгломераты; 2 — микститы; 3 — песчаники, алевролиты; 4 — флиш; 5 — известняки; 6 — линзы известняков; 7 — тонкообломочная кремнистая пирокластика; 8 — черносланцевые комплексы; 9 — базальты; 10 — границы региональных серий: а — совпадающие с литологическими границами, б — внутри литологических комплексов; 11 — границы литологических подразделений; 12 — номера стратиграфических зон; 13 — линии профиля. P₁mn — мунугуджакская серия; P₁djg — джигдалинская серия; P₂om — омолонская серия; P₂gzh — гижигинский регионарус; P₂hv — хивачский регионарус

к ним часто приурочены выделения сульфидов (рис. 4, фиг. 8). Изотопный состав карбонатов, в отличие от раннепермских пород, характеризуется «нормально-морскими» для пермского периода значениями $\delta^{13}\text{C} = 4,1 \pm 1,4\%$ и широкими вариациями $\delta^{18}\text{O} = 15,5\text{--}28,8\%$ (рис. 5). Характер латерального распределения соответствующих толщ позволяет полагать, что карбонаты формировались, по-видимому, на разных уровнях стратифицированного бассейна — в пределах как фотической, так и афотической зон. Можно думать, что их происхождение связано с жизнедеятельностью неких гипотетических прокариот, фиксирующих морской карбонат, строгих анаэробов, но факультативных фото- и хемоавтотрофов. Можно предположить наличие здесь консорциума из фотосинтезирующих анаэробных серных бактерий и архей. Адаптационная стратегия последних, как известно, позволяет им распространиться по всей толще океанских вод.

Не меньший интерес, чем рассмотренные карбонаты черносланцевых серий, представляет собой другой член этих серий — среднекаменноугольные и пермские микститы, принимаемые рядом авторов за ледово-морские образования. Недавно были приведены аргументы в пользу флюидно-эксплозивно-грязевого происхождения этих пород, что существенно дополняет представления о ведущей роли флюидного фактора в формировании особенностей позднепалеозойского био-седиментогенеза (Ганелин, 2011). В последние годы разгрузка глубинных углеводородных потоков — холодных сипов, широко выявляется в пределах современных пассивных окраин. В частности, на атлантическом побережье, залив Кадис, разгрузка углеводородных флюидов, сопровождается интенсивной грязевулканической деятельностью, которая ассоциирует с накоплением аутигенных микробных карбонатов, покрывающих значительные площади дна, а также образующих биогермы, отдельные корки, конкреции (Блинова, 2006).

Черносланцевая «аномальность» позднепалеозойского седиментогенеза Северо-Востока вполне коррелирует со своеобразием его позднепалеозойской бентосной биоты. Последняя, как известно, резко обеднена таксономически и весьма эндемична. Причину этого обычно видят в ее высокоширотном положении и холодноводности. Однако ранее автором было показано, что ареалы

распространения так называемых бореальных, холодноводных фаун не согласуются с этими представлениями. Вместе с тем была выявлена тесная корреляция появления соответствующих сообществ с процессами рифтогенеза и заложением глубоких черносланцевых бассейнов (Ганелин, 1997). Приуроченность наибольшего разнообразия бентоса к толщам бактериальных карбонатов, охарактеризованных выше, дает основания думать, что своеобразие соответствующей биоты имеет не климатическую, а трофическую природу.

В эволюции позднепалеозойской биоты Северо-Востока Азии хорошо различимы три крупных этапа, выраженных последовательной сменой трех бентосных формаций — верхоянской, печоро-колымской, колымо-омолонской (Ганелин, 2010).

Верхоянский тип бентосных ассоциаций (фауна *Verkhojania* — *Jakutoproductus*) распространен от середины башкирского века до середины артинского. Таксономически он наиболее беден и резко эндемичен, приурочен, как правило, к маломощным известняковым телам (биогермы, биостромы), углерод которых аномально легок. До раннеартинского времени ареалы его распространения крайне редки и пространственно ограничены.

Середина артинского времени знаменует собой крупную биотическую перестройку, связанную с позднеартинской трансгрессией. Монотипные биотопы сообществ верхоянского типа сменяются политипными печоро-колымского. Происходит смена доминантов сообществ. В их составе весьма ощутимо присутствие уральских и особенно печорских элементов, обусловленное расширением палеогеографических связей.

Колымо-омолонский тип ассоциаций сменяет предшествующий ему печоро-колымский после биотического кризиса, разделяющего раннюю и среднюю пермь. По таксономическому составу этот тип наиболее разнообразен и тесно связан с бактериальными карбонатами, образующими мощные тела сероводородистых известняков. Он просуществовал на протяжении остальной части перми и полностью исчез вблизи пермо-триасовой границы.

Рассмотренные особенности позднепалеозойского био-седиментогенеза не ограничиваются Северо-Востоком Азии. Аналогичные биотопы фрагментарно присутствуют в обширном Памиро-Гималайском поясе, Внутренней Монголии, Российском Приморье. Но наиболее яркие аналоги представ-

