

Тема: Палеоекологія Крейдяного періода (145 – 65,5 млн.р.т.)

Стратиграфія Крейдяного періода (за Palaeos.com):

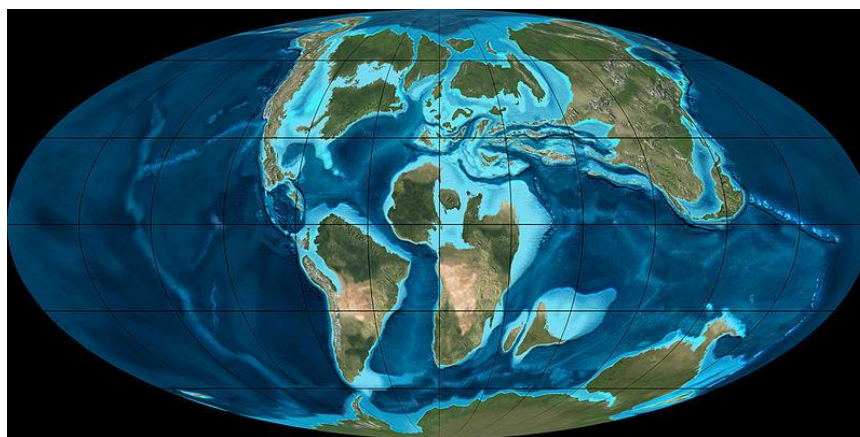
| Період: | Епоха: | Ярус: | Тривалість: |
|------------------------|-----------------------|---------------------------|------------------------|
| Палеогеновий | Палеоцен | Даній (Danian) | 65,5 – 61,7 млн.р.т. |
| Крейдяний | Пізня Крейда | Маастрихт (Maastrichtian) | 70,6 – 65,5 млн.р.т. |
| | | Кампаній (Campanian) | 83,5 – 70,6 млн.р.т. |
| | Верхня Крейда | Сантоній (Santonian) | 85,8 – 83,5 млн.р.т. |
| | | Коніаций (Coniacian) | 89,3 – 85,8 млн.р.т. |
| | | Туроній (Turonian) | 93,5 – 89,3 млн.р.т. |
| | | Ценоман (Cenomanian) | 99,6 – 93,5 млн.р.т. |
| | Рання Крейда | Альб (Albian) | 112,0 – 99,6 млн.р.т. |
| | | Апт (Aptian) | 125,0 – 112 млн.р.т. |
| | | Баремій (Barremian) | 130,0 - 125 млн.р.т. |
| | | Хаутерівій (Hauterivian) | 136,4 – 130 млн.р.т. |
| Валангій (Valanginian) | | 140,2 – 136,4 млн.р.т. | |
| | Беріасій (Berriasian) | 145,5 – 140,2 млн.р.т. | |
| Юрський | Пізня Юра | Тітоній (Tithonian) | 150,8 - 145,5 млн.р.т. |

Розташування континентів

На початку Крейдяного періода Євразія від'єдналась від Північної Америки. При цьому почала формуватись північна частина Атлантичного океану. Крім того, з'явився зародок Північного Льодовитого океану. NB! Океанічні хребти Північного Льодовитого океану є продовженням серединно-океанічного Атлантичного хребта.

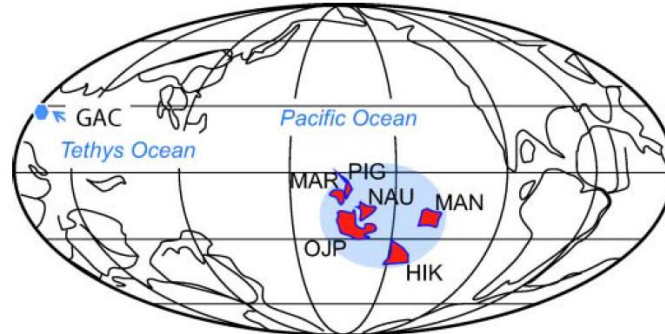
В кінці Крейди почався Альпійський цикл гороутворення. При цьому посилення тектонічних рухів земної кори прискорило розкриття Атлантичного, Індійського і Північного Льодовитого океанів. Наприкінці Крейди шельф Африки з'єднався з шельфом Євразії. При цьому почалося підняття Альп. Крім того, в Крейдяному періоді почався підйом Кримських гір, продовжилось підняття Анд Південної Америки і Кордильєр Північної Америки.

NB! Цікаво відзначити, що в Крейдяному періоді з'явилися морські черепахи і риби-вугри. Вважають, що надалекі міграції деяких сучасних черепах і вугрів пов'язані з поступовим розкриттям океанів. Наприклад, морські шкірясті черепахи від берегів Африки (західне узбережжя Габону) пливають 7500 км до берегів південної Америки для розмноження.



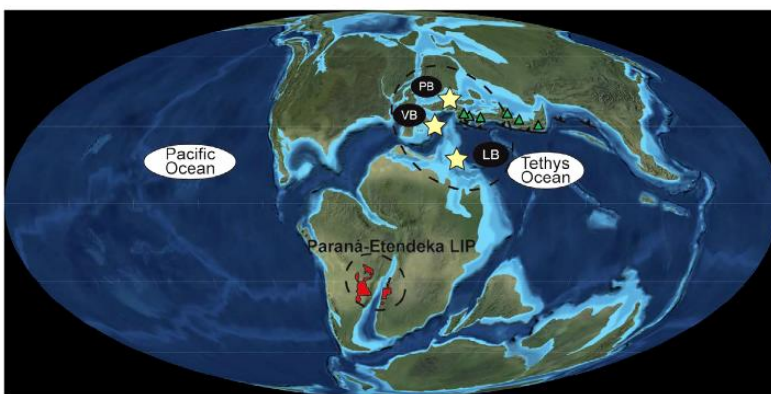
Розташування континентів 90 млн.р.т. (середня Крейда).
(за <http://all-minerals.ru/wp-content/uploads/2012/01/LateCretaceousGlobal.jpg>).

Ранньо-Крейдяний інтенсивний вулканізм в Тихому океані. В ранній Крейді мало місце надпотужне виверження вулканічних лав в Тихому океані (Greater Ontong Java Event). Виверження було настільки потужним, що його продукти могли б покрити 1% поверхні Землі. Припускають, що дане виверження було спровоковане позаземним зіткненням з космічним тілом. Проте, Tejada M.L. з колегами (2012) показали, що характер накопичення елементів платинової групи у відкладеннях Палео-Тетіса, який межує з Тихим океаном, не підтверджує позаземну імпактну гіпотезу ранньо-Крейдяного інтенсивного вулканізму (за Tejada et al., 2012).



Палеогеографічна реконструкція розташування океанів і континентів у Крейдяному періоді, приблизно 118,7 млн.р.т. Ділянка інтенсивного виверження вулканічних лав в Тихому океані (Greater Ontong Java Event) вказана блакитним еліпсом. Де: OJP, Ontong Java Plateau - плато Онтонг Ява; MAN, Manihiki Plateau - плато Маніхікі; HIK, Hikurangi Plateau - плато Хікуруангі; PIG, Pigafetta basins - басейни Пігафетта (за Tejada et al., 2012).

Валангська криза ранньої Крейді пов'язана з масованим виверженням базальтових магм в траповій провінції Парана-Етендека в ході подальшого розколу Пангеї. Валангська епоха ранньої Крейді включала епізод суттєвих змін умов навколишнього середовища, який чітко простежується за позитивною екскурсією ізотопів вуглецю-13 ($\delta^{13}\text{C}$). Ця глобальна ізотопна екскурсія свідчить про важливі пертурбації в вуглецевому циклі, які імовірно пов'язані з вулканічною активністю і формуванням великої виверженої вулканічної трапової провінції Парана-Етендека (на території сучасної Південної Америки і Африки) в ході розколу Пангеї. Однак, існуючі на сьогоднішній день моделі палеодатування не дозволяють точно стверджувати про пускову роль даного трапового вулканізму в змінах умов навколишнього середовища в Валангії.



★ Studied sections ▲ Subduction Zones ■ Deep Ocean ■ LIP
▲ Calc-alkaline volcanism ■ Land ■ Shallow Ocean

Палеогеографічна карта ранньої Крейді, на якій вказано місце розташування виверженої магматичної трапової провінції Парана-Етендека (територія сучасної Південної Америки і Африки) (за Charbonnier et al., 2017).

Валангська позитивна ізотопна екскурсія вуглецю в ранній Крейді, відома як Вейсертська подія або епізод (the "Weissert event or episode"), сталася на кордоні між раннім і пізнім Валангієм і збіглася за часом з фазою потепління і підвищення вологості клімату, а також зі значними змінами в еволюції морського планктону і з підтопленням тропічних і субтропічних морських мілководних карбонатних екосистем. Імовірною причиною змін умов навколишнього середовища в Валангії - став інтенсивний базальтовий вулканізм в районі трапової провінції Парана-Етендека.



Характерні для трапової провінції уступи, сформовані потоками базальтів в районі магматичної провінції Парана, Бразилія. Останні вулканічні виливи в траповій провінції Парана-Етендека відбулися 138 - 128 млн.р.т. Початковий обсяг виверженого матеріалу $2,3 \times 10^6$ км³, площа території, знищеної лавовими потоками, $1,5 \times 10^6$ км² (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

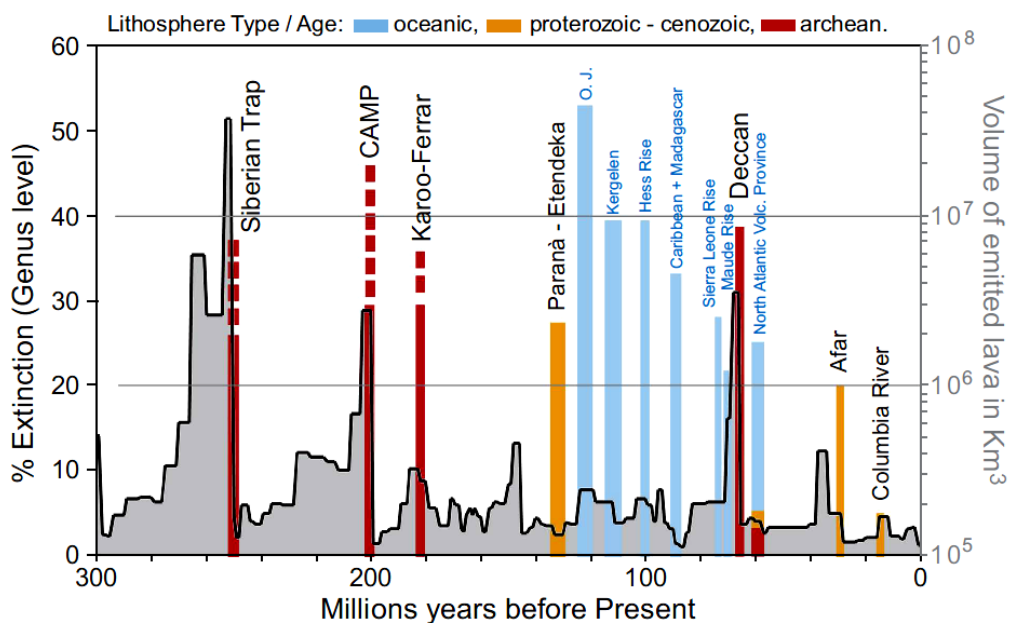
Charbonnier G. з колегами (2017) в седиментах Польщі та Швейцарії, що датуються Валангієм, в часовому інтервалі, який дещо передував початку позитивної ізотопної екскурсії вуглецю-13, виявили значне накопичення ртуті. Дослідники вважають, що виявлена в седиментах ртутна аномалія є результатом дегазації вивержених вулканічних мас, в ході якої до атмосфери потрапила значна кількість ртуті. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що магматичне виверження, яке сформувало трапову провінцію Парана-Етендека, запустило пертурбації умов навколишнього середовища в Валангії (Charbonnier et al., 2017).

Найпотужніші виверження в магматичній траповій провінції Парана-Етендека (рання Крейда, 133 млн.р.т.) не призвели до масових вимирань біоти на Землі. Події трапового континентального базальтового магматизму пов'язують з масовими вимираннями біоти. Однак, найпотужніші виверження наземних базальтових магм в ході вулканізму на території магматичної провінції Парана-Етендека - не призвели до масових вимирань біоти, не дивлячись на те, що кількість вивержених магм ($2,3$ млн.км³) перевищувала таку, наприклад, для Центральної Атлантичної магматичної провінції ($2,0$ млн.км³), виверження в якій пов'язують з термінальним Тріасовим масовим вимиранням біоти або для Деканських трапів ($1,5$ млн.км³), формування яких пов'язують з термінальним Крейдяним вимиранням біоти. Таку ж невідповідність інтенсивності вулканічних вивержень і ступеня їх впливу на екосистеми можна простежити на прикладі Емейшенських трапів: в ході формування даної трапової системи в пізній Пермі обсяг виверженого магматичного матеріалу склав всього близько 1 млн.км³, тоді як ця подія за часом збіглася з одним з наймасовіших вимирань біоти (див. рис). Більш того, однією з найпотужніших в Фанерозої подій наземного трапового вулканізму стали виверження, що датуються $32,5$ млн.р.т. на території південного заходу США (Колорадо, Невада, Юта, Нью Мексико) - т.зв. середньо-Третинний ігнімбритовий спалах. В ході цих подій на територію США було вивержено близько $5,5$ млн.км³ магм, що перевищує обсяг базальтового магматизму при формуванні Сибірських трапів (4 млн.км³), які спровокували термінальне Пермське вимирання біоти. Однак, Палеогенові вулканічні події $32,5$ млн.р.т. не пов'язують з масовими вимирання біоти в дану епоху.

Таким чином, аналіз наявних даних поставив під сумнів правомірність висновків про причинно-наслідкові відносини між подіями континентального трапового магматизму і масовими вимираннями біоти на Землі.

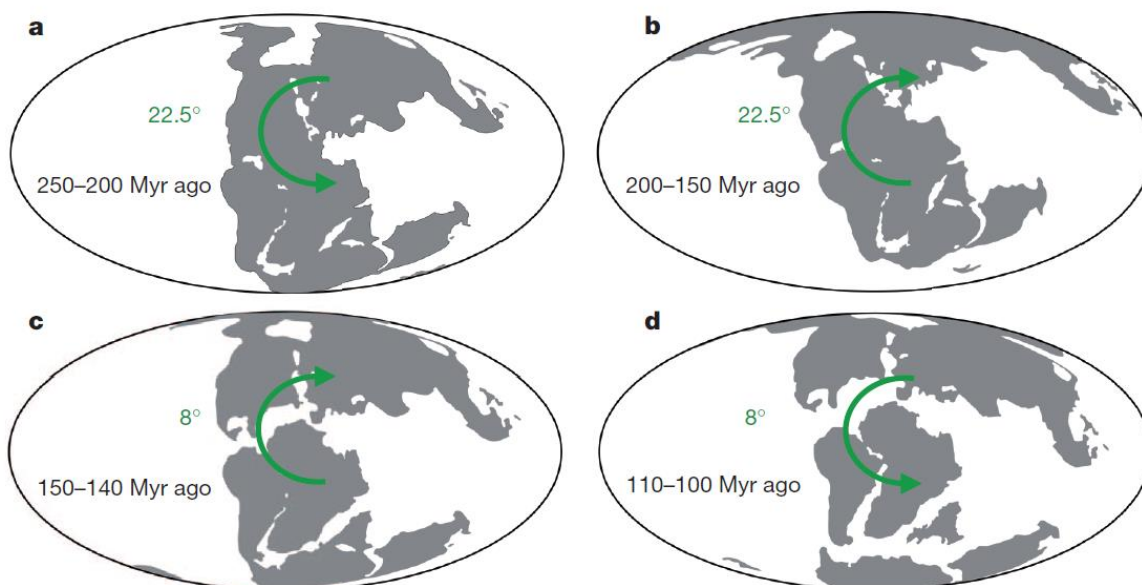
Але, нещодавні дослідження показали, що значну роль в несприятливій дії континентальних вивержених магм на біоту має те, через яку за віком літосферу відбувається виверження мантійного плюму: лише виверження через давню архейську літосферу супроводжуються виділенням надзвичайно токсичних речовин, які і призводять до масового вимирання біоти. Таким чином, надпотужні континентальні виверження в магматичній провінції Парана-Етендека не спричинили масового вимирання біоти, оскільки мантійний

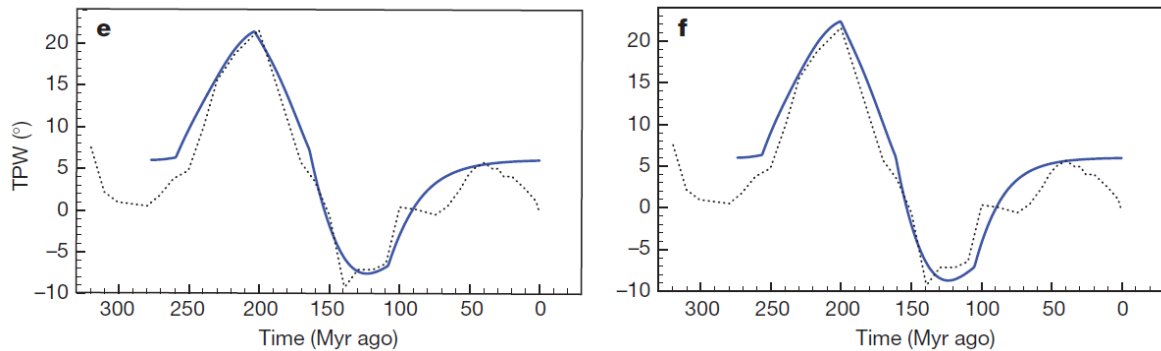
плюм вивергався через більш молодшу літосферу, розплавлення якої не дає настільки токсичні речовини, як розплавлення древньої архейської літосфери.



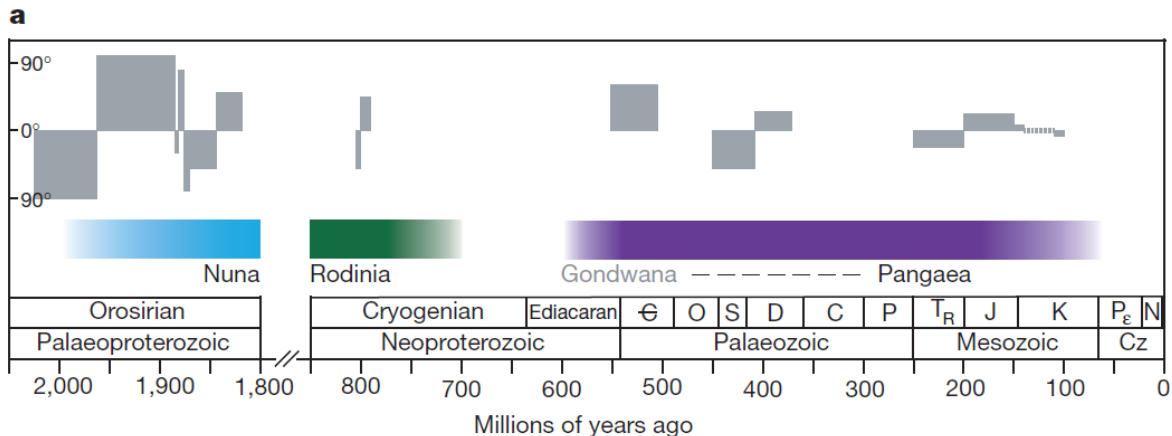
Кореляція між інтенсивністю масового вимирання біоти (ліва шкала на схемі) і типом літосфери (кольорова шкала на схемі), через яку відбувається рух мантийного плюму. Проведені дослідження показали, що масовість вимирання біоти залежить не від обсягу вивержених магматичних мас (права шкала на схемі), а від того, через який тип літосфери відбувається підйом розплавленого мантийного плюму (за Guex et al., 2016).

Швидка зміна положення осі обертання Землі (т.з. встановлення істинної полярності, True Polar Wander) наприкінці ранньої Крейди. Великі за амплітудою (десятки градусів) і відносно швидкі за часом (10 - 100 млн. років) зміни положення осі обертання Землі називаються встановленням істинної полярної осі обертання Землі (т.зв. True Polar Wander). Такі зміни розташування осі обертання Землі, як правило, пов'язують з формуванням суперматериків і зміною розподілу маси континентів на поверхні Землі. Наприкінці ранньої Крейди відбулась швидка зміна положення осі обертання Землі на 8 градусів проти годинникової стрілки (за Creveling et al., 2012).





Зміни положення істинної полярної осі обертання Землі в Мезозойську еру, встановлені за палеомагнітними даними (за Creveling et al., 2012).



Формування суперконтинентів, їх розкол і встановлення істинної полярної осі обертання Землі (т.зв. True Polar Wander). Де: Nuna - Нуна, Rodinia - Родинія, Gondwana - Гондвана, Pangaea - Пангея; по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - градуси зміни положення істинної полярної осі обертання Землі. Події зміни положення істинної полярної осі обертання Землі вказані сірими прямокутниками: якщо прямокутник розташований вище нульового градуса - то поворот осі обертання відбувся за годинниковою стрілкою, а якщо нижче нуля - то поворот осі обертання стався проти годинникової стрілки (за Creveling et al., 2012).

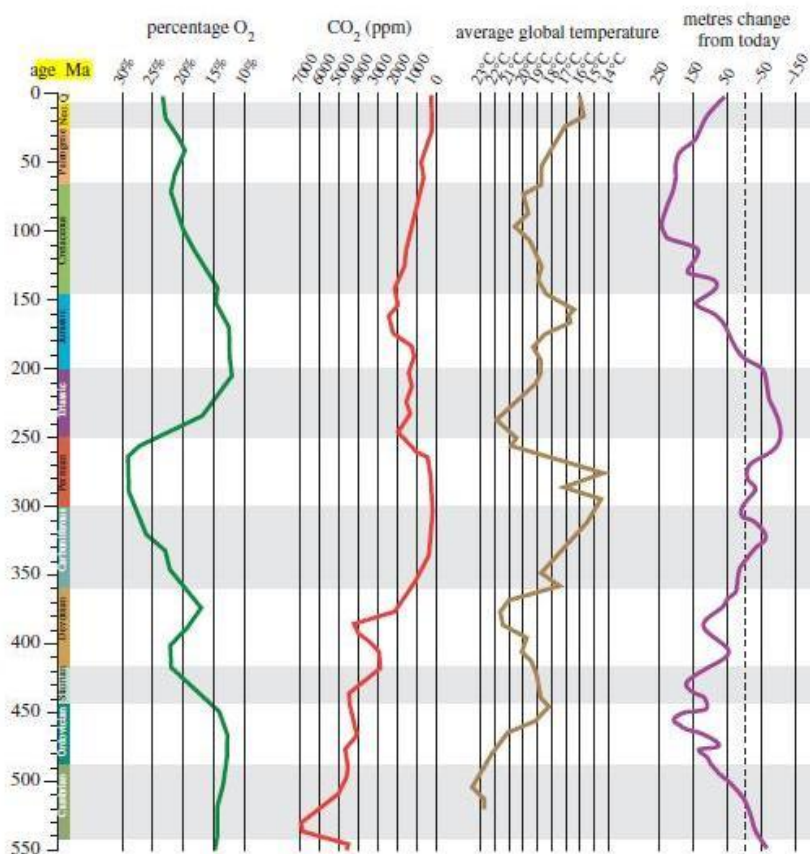
Швидкий рух Індійської плити на північ. Пізня Крейда. Розпад суперматерика Гондвани на Африку, Антарктиду, Австралію та Індію приблизно 140 млн.р.т. і відповідне розкриття Індійського океану було спровоковано виверженням мантійного плюму. Реконструкція розташування літосферних плит на підставі аналізу палеомагнітних даних, проведена Kumar P. з колегами (2007), свідчить про те, що Індійська плита в пізній Крейді після розколу Гондвани рухалась з дуже великою швидкістю (18 - 20 см в рік) і сповільнилася свій рух до 5 см в рік після колізії з Азією приблизно 50 млн.р.т. Австралійська і Африканська плити перемістились на значно меншу відстань і рухались зі значно меншою швидкістю (2 - 4 см на рік). Антарктида залишалась відносно стаціонарною. Дуже висока мобільність Індії робить її унікальною серед інших фрагментів Гондвани. Автори дослідження припустили, що після розколу Гондвани мантійним плюмом на швидкість руху плит вплинула ступінь поширення коренів літосферних плит в астеносферу. Kumar P. з колегами (2007) оцінили товщину літосферних плит різних фрагментів Гондвани в районі Індійського океану і встановили, що найтонша літосфера - у Індії: літосферні коріння Південної Африки, Австралії і Антарктиди досягають 180 - 300 км в глибину, тоді як Індійська літосфера поширюється тільки на глибину 100 км (за Kumar et al., 2007).

Відділення Мадагаскару від Гондвани. Формування ендемічних флор і фаун. Пізня Крейда. Noonan B.P. і Chippindale P.T. (2006) встановили, що еволюційна історія Мадагаскарських хребетних (змій, черепах, ящірок) формувалась в умовах ізоляції острова Мадагаскар від Гондвани приблизно 80 млн.р.т. в результаті розколу суперматерика Пангеї (за Noonan & Chippindale, 2006).

Кліматичні умови і рівень моря в Крейдяному періоді

Загальна характеристика кліматичних умов в Крейді. На початку Крейди - було сухо і холодно. В приполярних районах температура знижувалась до $+5^{\circ}\text{C}$ $+7^{\circ}\text{C}$, іноді йшов сніг. Однак, покривне зледеніння не формувалось. У середині Крейди - сильно потепліло. Спостерігався так званий Крейдяний термальний максимум. Час зростання температур співпав зі значним зниженням концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі. Таким чином, парниковий ефект не може бути відповідальним за середньо-Крейдяне значне підвищення температури. Вважають, що потепління було пов'язано з ростом напруг стиснення в гірських породах. *NB! Термальний максимум Крейди співпадає з піком кліматичного макроцикла, пов'язаного з черговим проходженням Сонячної системи через диск Галактики. Потім почався Альпійський цикл гороутворення, що призвело до підняття гірських систем, до зниження напруг стискання в земній корі і до поступового зниження температури навколишнього середовища. На межі Крейди-Палеогену через падіння астероїда розпочалась астероїдна зима – короткочасне різке зниження температури навколишнього середовища через запылення атмосфери.

3670 M. J. Benton *Review. Origins of modern biodiversity on land*



Зміни концентрації кисню і вуглекислого газу в навколишньому середовищі, середні глобальні температури і рівень води в океані порівняно з сучасним за останні 540 млн. років (за Benton, 2010).

В Крейді через високий рівень моря (від +50 м на початку Крейди до +250 м в пізній Крейді) значні площі Північної Америки, Південної Америки, Африки, Європи і Азії були вкриті мілководними морями з архіпелагами островів. При цьому на континентах в Крейдяному періоді клімат був дуже посушливим (про це свідчить характер осадових порід на континентах) – незважаючи на розкол Пангеї і дуже високий рівень моря.

Причиною Крейдяних посух була відсутність атмосферного переносу вологих повітряних мас внаслідок однакових температур по всій Землі. Крім того, атмосферну

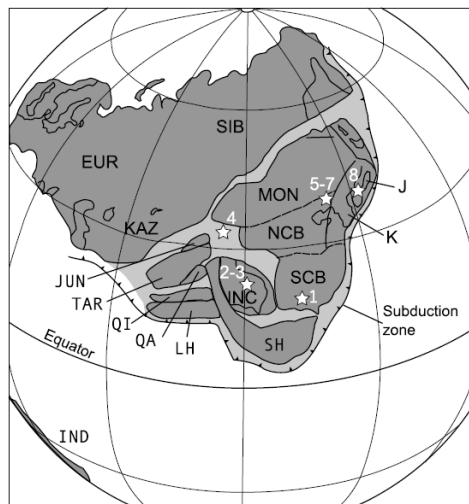
циркуляцію порушували гірські хребти, що сягли значних висот протягом Крейди (Анди, Кордильєри та ін).

В цей же час реєструються періодичні гіпоксії в океані. Причиною океанічних гіпоксій була відсутність циркуляції водних мас через однакові температури води по всій Землі і відсутність вітрових і градієнтних течій в океані.

Існування континентальних покривних льодовиків в середніх широтах (ізотопні дані) в ранній Крейді. Згідно з рядом досліджень, в ранній Крейді невеликі крижані шапки були присутні на поверхні Землі в неполярних регіонах. Yang W.B. з колегами (2013) у відкладеннях ранньої Крейди (Аптська епоха) на території північного сходу Китаю виявили дуже низькі значення показника ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$): від -18,12 ‰ до -13,19 ‰, що може свідчити про формування покривних льодовиків на даній території в ранній Крейді (за Yang et al., 2013).

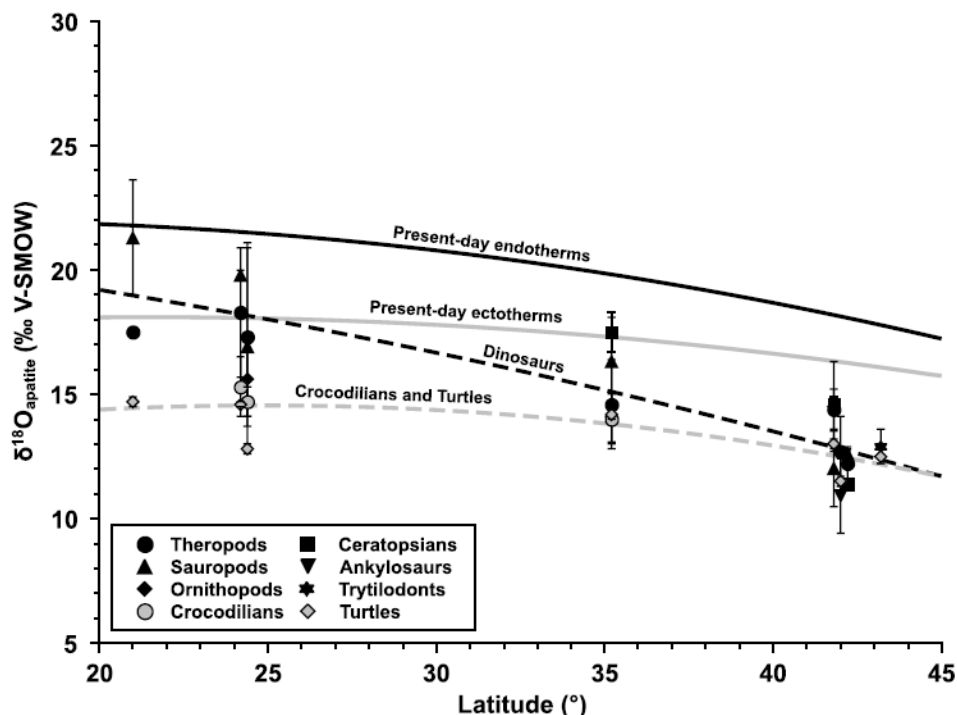


Холодні умови в ранній Крейді, встановлені на підставі аналізу ізотопів кисню в фосиліях динозаврів. Amiot R. з колегами (2011) проаналізували ізотопну композицію апатитів із залишків різних рептилій, знайдених на території Китаю, Таїланду і Японії. Аналіз значень показника ізотопного фракціонування кисню в фосиліях свідчить про низькі температури навколишнього середовища в ранній Крейді (Баремій - ранній Альб) на даних територіях: використаний метод палеотермометра показав, що середні температури повітря становили $+10 \pm 4^\circ\text{C}$ на 42° градусі північної широти ($\sim 42^\circ\text{N}$), що відповідає сучасним холодним помірним кліматичним умовам (за Amiot et al., 2011).



Палеогеографічна реконструкція карти східної Азії в ранній Крейді. Де: 1 - Китай, АПТ; 2 - Таїланд, Баремій; 3 - Таїланд, АПТ; 4 - Китай, АПТ - Альб; 5 - Китай, Баремій - ранній АПТ; 6,7 - Китай, АПТ

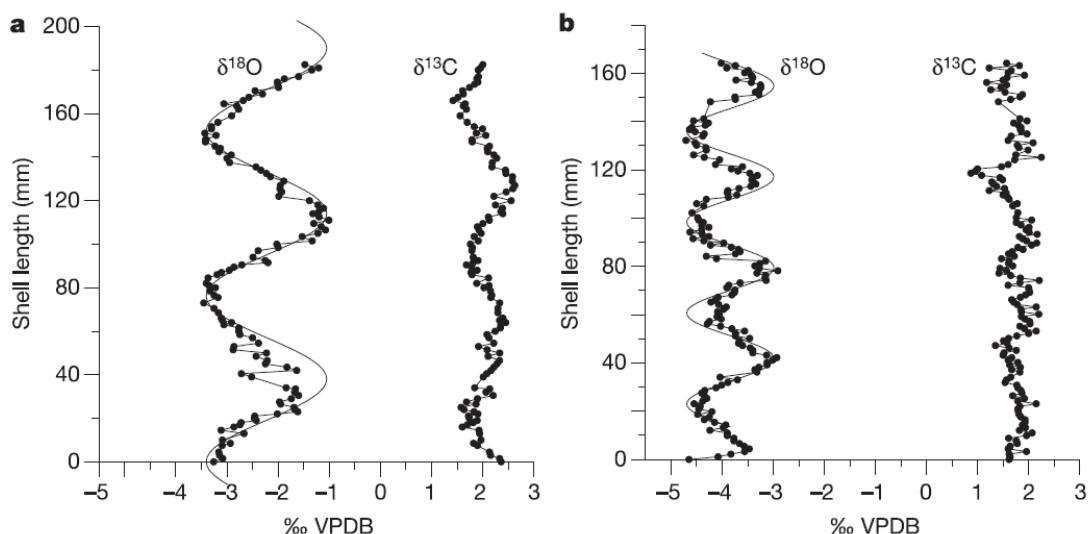
- Альб; EUR - Європа; INC - Індокитай; IND - Індія; J - Японія; JUN - Джунгар; К - Корея; KAZ - Казахстан; LH - Ласса; MON - Монголія; NCB - Північний Китай; QI - Квантанг; SCB - Південний Китай; SH - Шан Тай; SIB - Сибір; TAR - Тарим (за Amiot et al., 2011).



Широтні варіації в значеннях показника ізотопного фракціонування кисню в тканинах динозаврів, крокодилів і черепах в порівнянні з очікуваною широтною варіацією в значеннях показника $\delta^{18}\text{O}$ у сучасних ендотермних і ектотермних організмів (за Amiot et al., 2011).

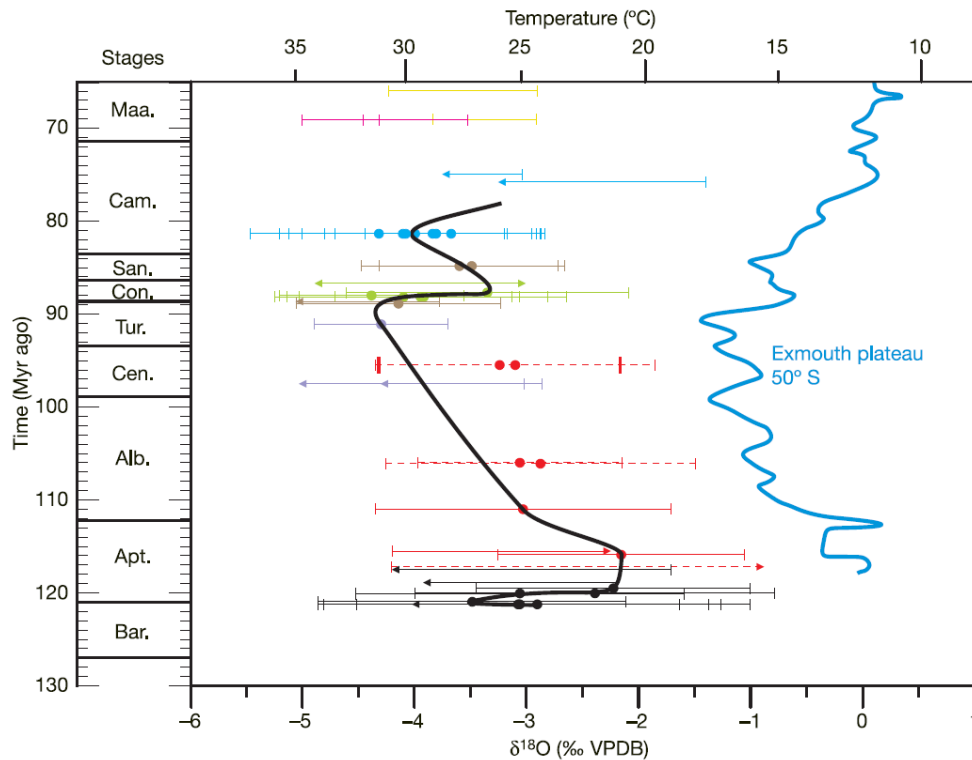
Сезонність клімату в низьких широтах в ранній Крейді, вочевидь, супроводжувалась наявністю покривного зледеніння в приполярних районах.

Загальновизнаним вважається той факт, що Крейдяний період був періодом з теплим кліматом. Однак, для ранньої Крейди відомі епізоди з похолоданням клімату. Аналіз показника ізотопного фракціонування кисню в раковинках планктонних форамініфер не дозволяє реконструювати сезонні флуктуації температур в океанах. Тому, Steuber T. з колегами (2005) досліджували варіації показника ізотопного фракціонування кисню в межах раковинок двостулкових молюсків рудистів (*Hippuritoidea*), що дозволило їм реконструювати сезонні зміни приповерхневих температур води в океані між 8 і 31 градусами північної палеошироти.



Розподіл значень показника ізотопного фракціонування кисню вздовж раковинки молюсків-рудистів. Де: а - ранній Апт (рання Крейда), холодна епоха, дані для 25,5 градуса північної палеошироти,

максимум сезонних варіацій в показнику $\delta^{18}\text{O}$; b - пізній Кампаній (пізня Крейда), тепла епоха, дані для 25,9 градуса північної палеошироти, мінімум сезонних варіацій в показнику $\delta^{18}\text{O}$ (за Steuber et al., 2005).

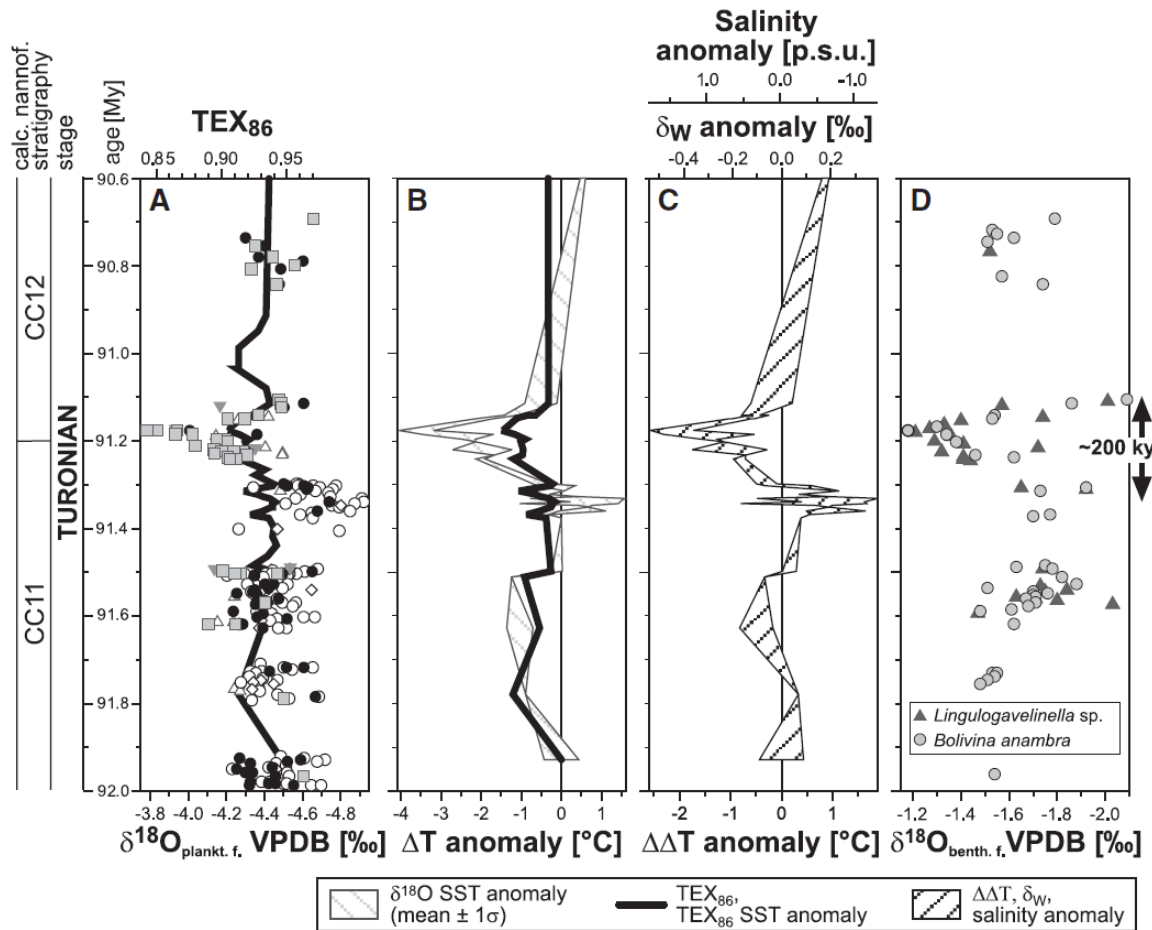


Кореляція між значеннями показника ізотопного фракціонування кисню $\delta^{18}\text{O}$ і приповерхневими температурами в Крейдяному періоді. Де: Bar - Баремій, Apt - Апт, Alb - Альб, Cen - Ценоман, Tur - Туроній, Con - Коніацій, San - Сантоній, Cam - Кампаній, Maa - Маастрихт (за Steuber et al., 2005).

Автори роботи показали максимуми температур (+35 +37 градусів Цельсія) і відносно низьку сезонну варіабельність температур (менше 12 градусів Цельсія) між 20 і 30 градусами північної палеошироти в теплі епохи Крейдяного періоду. Однак, під час холодних епізодів - сезонні зміни приповерхневої температури води варіювали в межах 18 градусів Цельсія в районі 25 градуса північної палеошироти, що можна порівняти з сезонними варіаціями температури сьогодні. Оскільки сьогодні в приполярних районах існує покривне зледеніння, автори роботи дійшли висновку, що виявлені ними значні сезонні варіації температури корелюють з наявністю покривного зледеніння в приполярних регіонах в холодні епохи Крейдяного періоду (за Steuber et al., 2005).

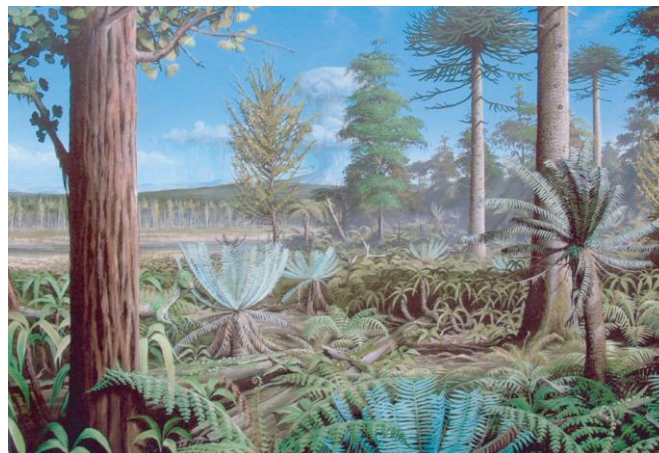
В суперпарникову епоху Верхньої Крейди мали місце точкові події гляціації.

Туроній (93,5 - 89,3 млн.р.т.) був однією з найбільш теплих епох Фанерозою: приповерхнева температура води в тропічних морях досягала +35 градусів за Цельсієм. Однак, високо-амплітудні зміни рівня моря і позитивні екскурсії показника ізотопного фракціонування кисню в морських вапняках свідчать про точкові події гляціації в цю епоху екстремальної спеки. Bornemann A. з колегами (2008) проаналізували зміни показника ізотопного фракціонування кисню в тропіках Атлантики і виявили синхронні зміни в даному показнику для приповерхневих і глибинних океанічних вод у відкладеннях, що датуються приблизно 91,2 млн.р.т., що свідчить про приблизно 200 000 річний період гляціації з льодовиковим покриттям, яке дорівнювало, як мінімум, половині поверхні сучасної Антарктичної крижаної шапки. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що навіть суперпарникові кліматичні умови не є бар'єром для формування великих льодовиків, що суперечить загально визнаній думці про відсутність на полюсах льодовиків в минулі епохи глобального потепління клімату (за Bornemann et al., 2008).



A - значення показника ізотопного фракціонування кисню в раковинах планктонних форамініфер ($\delta^{18}\text{O}$) і показника TEX_{86} ; B - температурні аномалії, розраховані на підставі значень $\delta^{18}\text{O}$ і TEX_{86} ; C - кореляція між аномаліями солоності води і аномаліями температури; D - значення показника ізотопного фракціонування кисню в раковинках бентосних форамініфер ($\delta^{18}\text{O}$) (за Bornemann et al., 2008).

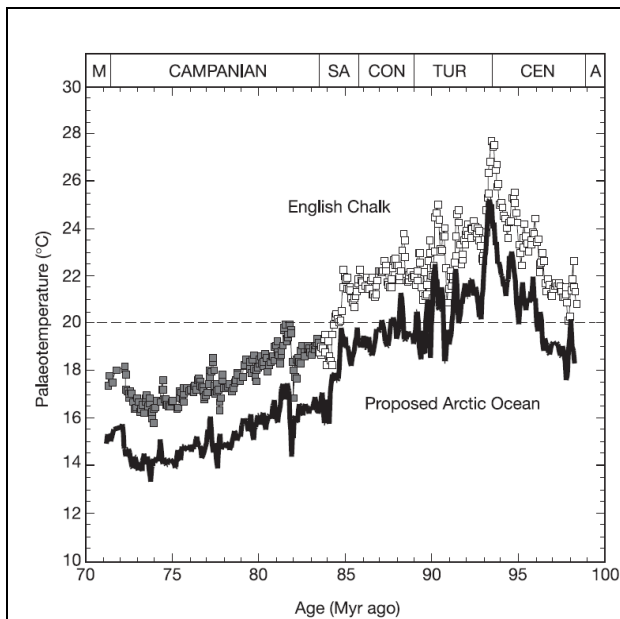
Субтропічний клімат в Антарктиді в верхній Крейді. Francis J.E. з колегами (2008) на підставі дослідження фосилій дійшли висновку, що в кінці верхньої Крейди, приблизно 85 млн.р.т., на території Антарктиди клімат був субтропічним (за Francis et al., 2008).



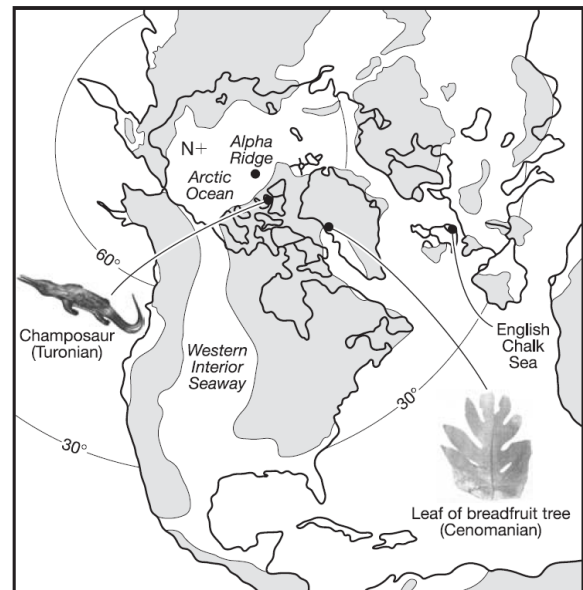
Реконструкція зовнішнього вигляду лісу на території Олександрівського острова (Alexander Island), найбільшого острова Антарктиди, в Крейдяному періоді (за Francis et al., 2008).

Високі температури в Арктичному океані в верхній Крейді і похолодання в пізній Крейді. Jenkyns H.C. з колегами (2004) встановили значення палеотемператур на території

Арктики в верхній - пізній Крейді. Автори дослідження показали, що середня приповерхнева температура води в Арктичному океані в пізній Крейді 70 млн.р.т. становила приблизно +15 градусів Цельсія. Екстраполюючи дані на більш ранні епохи Крейди, автори припустили, що в верхній Крейді, приблизно 90 млн.р.т., температура поверхні Арктичного океану сягала +25 градусів Цельсія (за Jenkyns et al., 2004).



Крива палеотемператур (суцільна чорна лінія на графіку) в Арктичному океані в верхній - пізній Крейді (за Jenkyns et al., 2004).

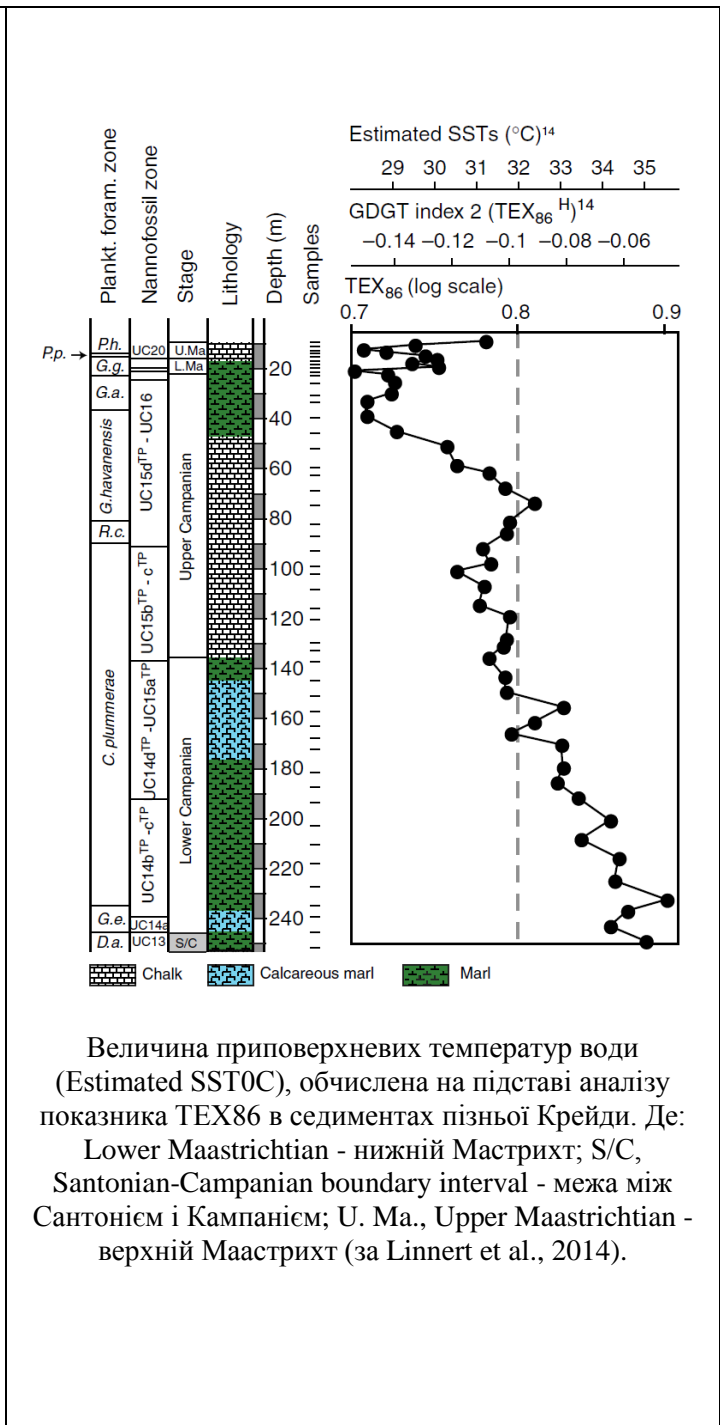
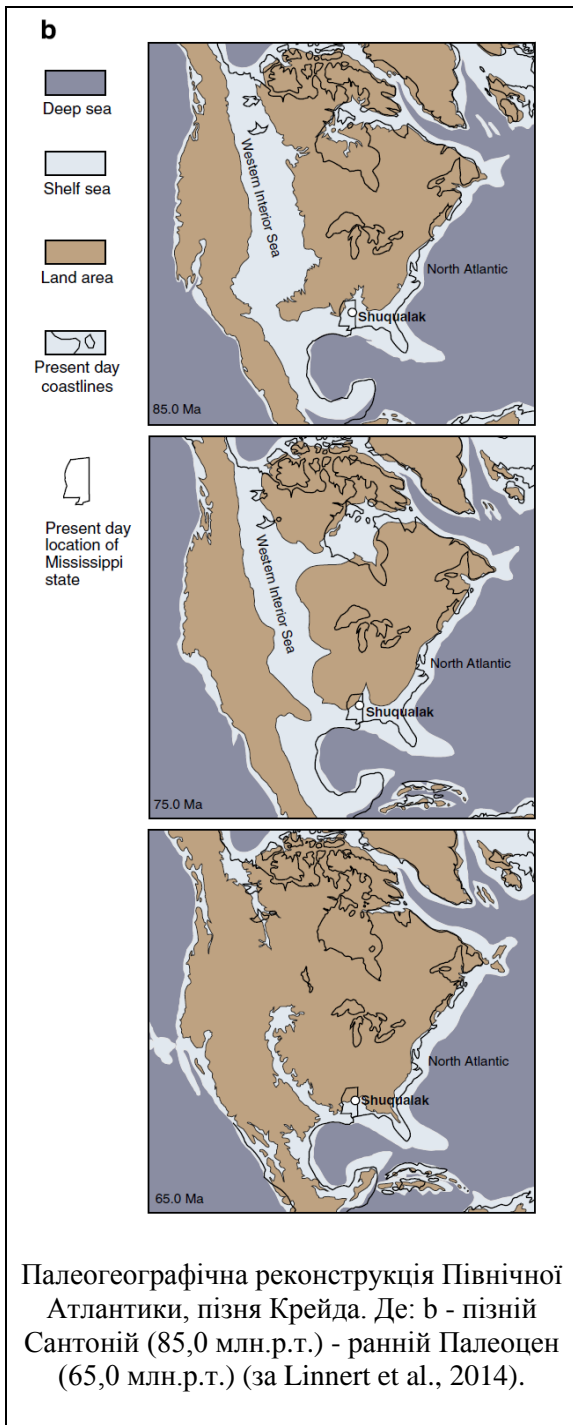


Реконструкція розташування Арктичного океану в пізній Крейді. Арктичний океан був пов'язаний з іншими океанами Землі епіконтинентальними морями, наприклад, такими, як Західний внутрішній морський шлях на території Північної Америки (Western Interior Seaway) і північний Європейський шельф. На карті вказані місця знаходження фосилій шампозавра (champosaur) і листя широколистяних дерев (Leaf of breadfruit tree) (за Jenkyns et al., 2004).

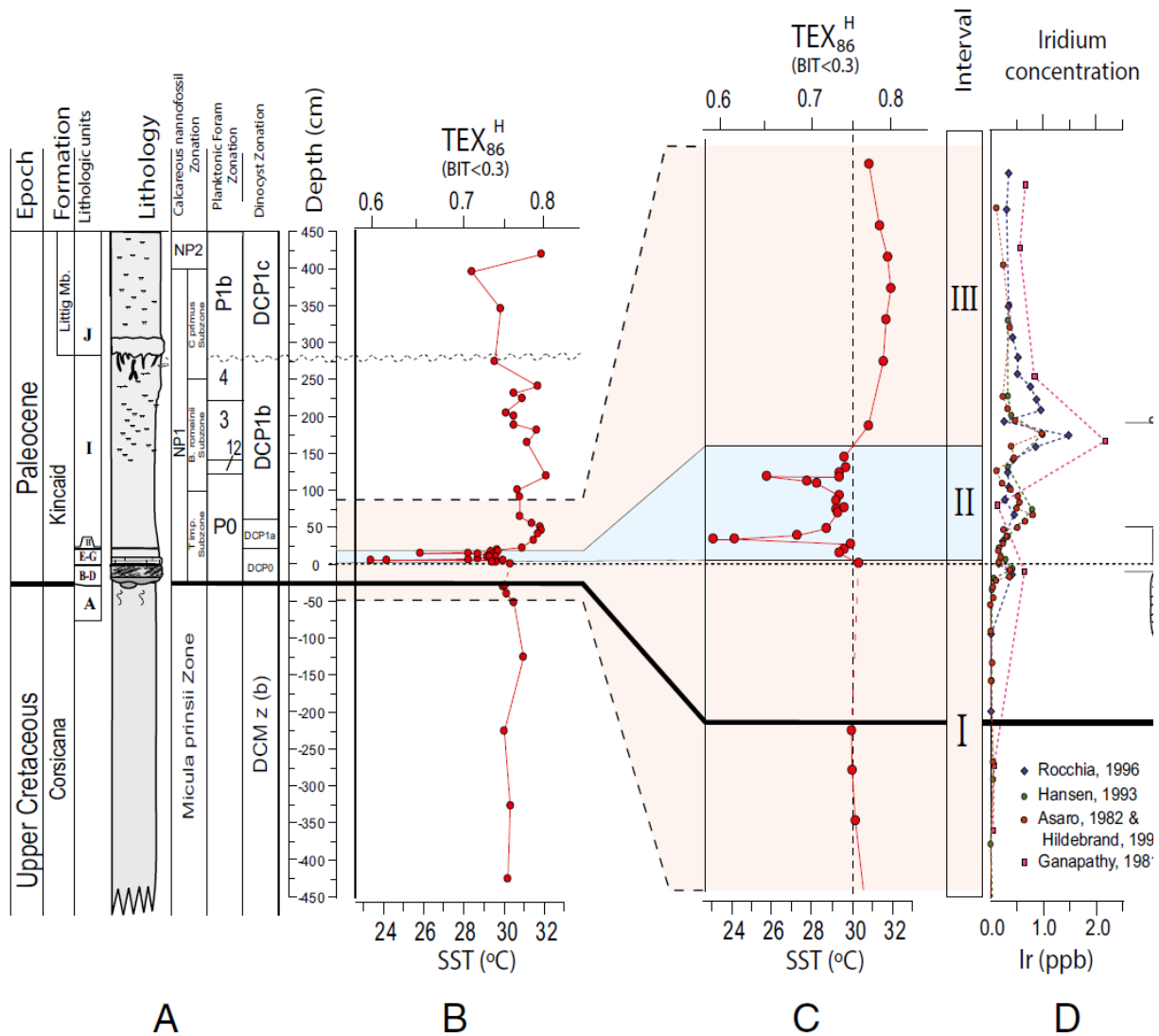
Глобальне похолодання. Пізня Крейда. В пізній Крейді стався перехід від дуже теплих кліматичних умов до досить холодних умов. Однак, значні континентальні покривні льодовики при цьому не сформувались. Linnert C. з колегами (2014), використовуючи метод TEX86 палеотермометра при аналізі седиментів на західному шельфі Північної Атлантики, отримали дані про поверхневу температуру океанів в Кампанії - Маастрихті, 83 - 66 млн.р.т. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що в Північній Атлантиці на 35° північної широти було відносно тепло в ранньому Кампанії, з максимумами приповерхневих температур до +35°C. Однак, потім почалось значне похолодання, в ході якого в Маастрихті температури знизились на сім градусів - до +28°C. Даний тренд зниження температури було виявлено також у високих широтах і для глибинних вод, що свідчить про глобальний характер похолодання в пізній Крейді.

Автори роботи вважають, що причиною зниження температури навколишнього середовища стало зниження рівня вуглекислого газу в атмосфері (за Linnert et al., 2014).

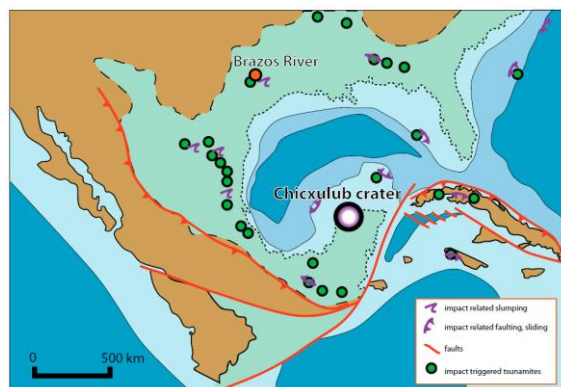
*NB! Температури знизились в пізньому Кампанії – т.т. значно раніше, ніж відбулось закриття водного шляху т.з. Західного внутрішнього моря (Western Interior Sea), яке простягнулось меридіонально через усю Північну Америку і забезпечувало водообмін між холодними Арктичними і теплими приекваторіальними водами до границі Кампанії – Маастрихт, приблизно 71 млн.р.т. (див. рис.). Таким чином, закриття Західного внутрішнього моря не могло бути причиною різкого похолодання в пізньому Кампанії.



Швидке короткочасне похолодання після падіння астероїда Чиксулуб: астероїдна зима. Межа Крейда-Палеоген. Вважають, що масове вимирання біоти на кордоні Крейда-Палеоген приблизно 66 млн.р.т. пов'язане з падінням астероїда Чиксулуб на території сучасного Мехіко. Хоча, точний механізм, який спровокував масове вимирання біоти, залишається невстановленим, багато сценаріїв розвитку подій постулюють короткочасне глобальне похолодання, т.зв. пост-імпактну зиму. Vellekoop J. з колегами (2014) на підставі даних TEX₈₆ палеотермометрії седиментів в районі Техасу (США) встановили сильне зниження температури приповерхневих вод протягом перших місяців - декад після імпактної події. Автори роботи вважають, що виявлене ними зниження температури пов'язано з запиленням атмосфери після імпакту: пил і аерозолі заблокували проходження сонячних променів до поверхні Землі, що призвело до зниження температури і спровокувало масове вимирання біоти внаслідок припинення фотосинтезу в океанах і на континентах (за Vellekoop et al., 2014).



Значення приповерхневих температур, отримані на підставі аналізу показника TEX_{86}^H в седиментах Техасу (США) на кордоні Крейда-Палеоцен. Де: А - літостратиграфія; В - реконструкція значень палеотемператур на підставі даних TEX_{86}^H палеотермометра; С - збільшений фрагмент малюнка У на кордоні Крейда-Палеоцен; D - дані по іридієвій аномалії (за різними літературними джерелами) (за Vellekoop et al., 2014).



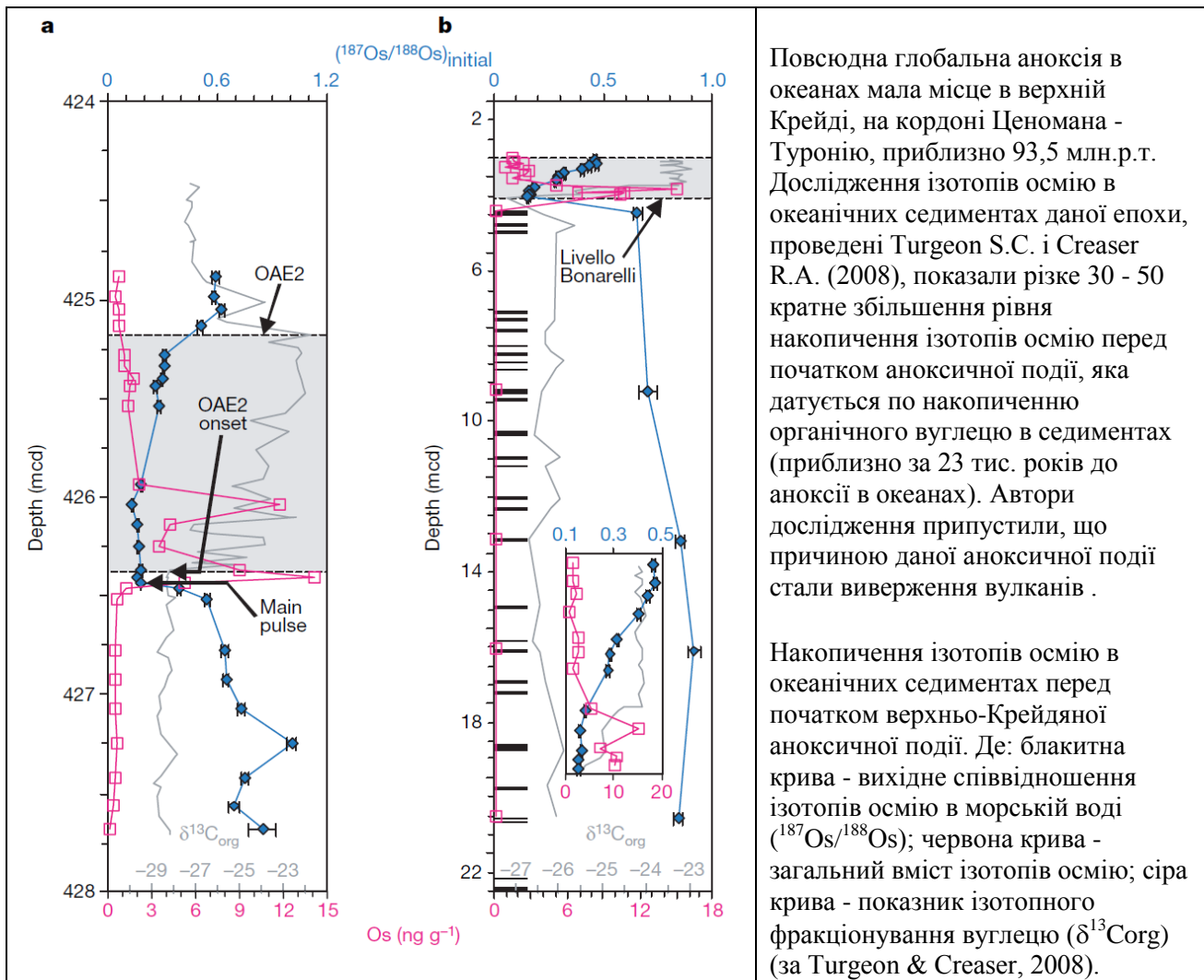
Палеогеографічна реконструкція місця падіння астероїда Чиксулуб на території сучасного Мехіко (за Vellekoop et al., 2014).

Склад атмосферного повітря

У Крейдяному періоді була досить висока концентрація кисню в навколишньому середовищі, яка досягала 23% і вище. Крейдяним періодом датується магматичний плюм –

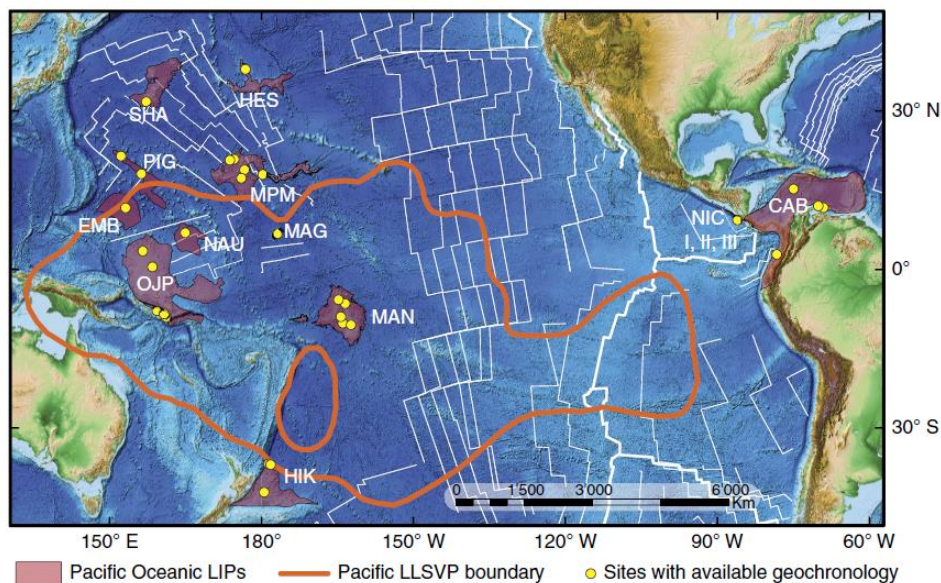
дегазація якого, поряд з фотосинтезом численного фітопланктону, забезпечили гіпернакопичення кисню в навколишньому середовищі.

Океанічні аноксичні події в Крейді. Одночасно з високим рівнем кисню в атмосфері (до 23%) – в океанах протягом Крейди були зареєстровані численні епізоди аноксії (т.зв. Oceanic Anoxic Events, OAEs). Зокрема, в Крейді, виділяють аноксичні події в океанах: 1) в пізньому Валангії, 133 млн.р.т.; 2) в пізньому Хаутерівії, 130 млн.р.т.; 3) в ранньому Апті (OAE1a), 120 млн.р.т.; 4) в ранньому Альбі (OAE1b), 111-112 млн.р.т.; 5) на межі Ценоману і Туронію (OAE2), 93 млн.р.т. З чим був пов'язаний розвиток аноксії в океанах в Крейдяному періоді? Відомо, що в океани кисень надходить з атмосферного повітря. Тому, однією з важливих причин нестачі кисню у воді вважають відсутність перемішування океанічних вод в наслідок однакових температур на планеті і відповідної відсутності руху водних і повітряних мас (аноксія 111-112 млн.р.т., Erbacher et al., 2001). Крім того, океанічні аноксичні події пов'язують з підняттям метану з глибин океанів (аноксія 111 – 112 млн.р.т., Zhang et al., 2016), з інтенсивним вулканізмом (аноксія 93 млн.р.т., Turgeon & Creaser, 2008) і т.н.

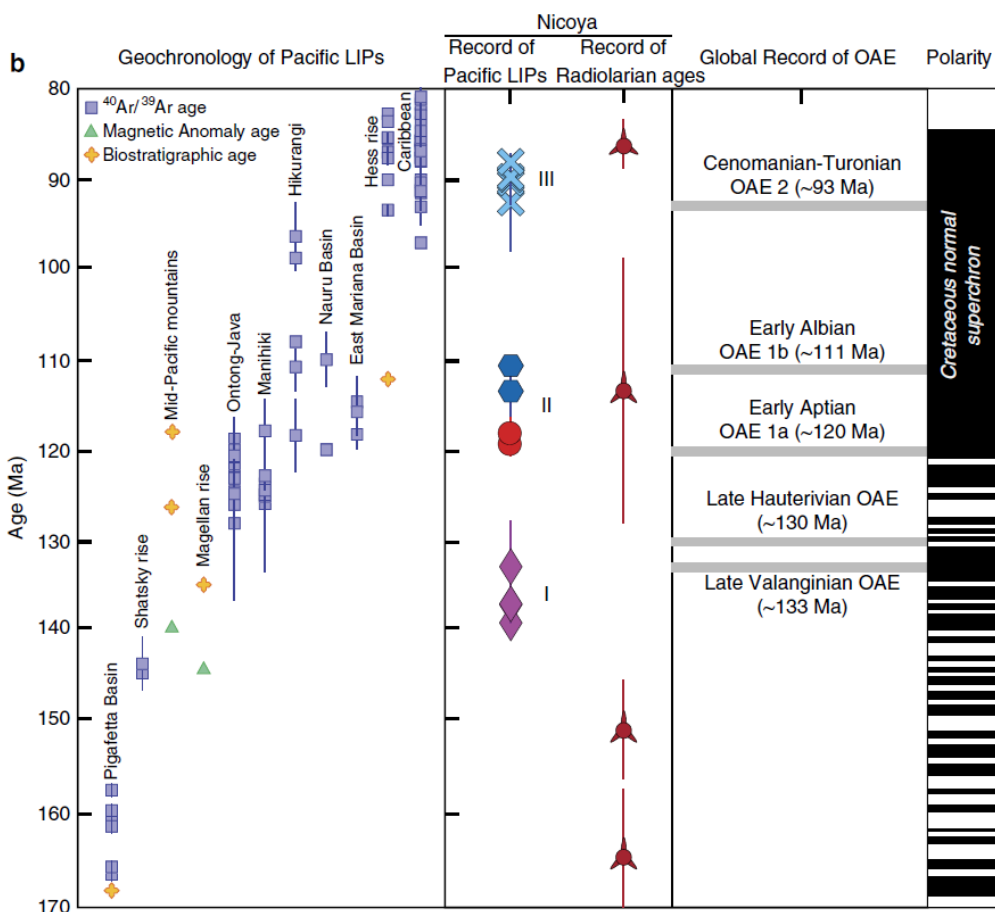


Причина періодичних аноксії в океанах і масових вимирань морської біоти - підводний вулканізм. Madrigal P. з колегами (2016) були проаналізовані дані щодо часу формування великих магматичних провінцій в Тихому океані протягом середньої Юри - Верхньої Крейди. Проведені дослідження показали, що найпотужніші виверження магм на дні океанів відбувалися з циклічністю приблизно 10 - 20 млн. років. Сліди цих вивержень збереглися до сьогоднішніх днів у вигляді океанічних плато та океанічних трапових провінцій з вивержених базальтових магм. Ці імпульси масованих підводних вивержень призводили до епізодів аноксії і масового вимирання біоти в океанах. Таким чином,

утворення великих магматичних провінцій відіграло важливу роль в еволюції планети Земля (за Madrigal et al., 2016).



Розташування великих магматичних провінцій в Тихому океані. Де: Pacific Oceanic LIPs - великі магматичні провінції в Тихому океані (зафарбовані бордовим кольором) - відповідають фрагментам океанічних плато і застиглим базальтовим магмам у вигляді підводних трапів; білими лініями вказані магнітні аномалії на дні океану. Де: CAB, Caribbean; EMB, East Mariana Basin; HES, Hess Rise; HIK, Hikurangi; MAG, Magellan Rise; MAN, Manihiki; MPM, Mid-Pacific Mountains; NAU, Nauru Basin; NIC I, Nicoya I; NIC II, Nicoya II; OJP, Ontong-Java; PIG, Pigafetta Basin; SHA, Shatsky Rise (за Madrigal et al., 2016).



Геохронологічна кореляція між формуванням Тихоокеанічних великих магматичних провінцій (Geochronology of Pacific LIPs), глобальними аноксичними подіями в океані (Global Record of OAE) і реверсіями геомагнітного поля Землі. Символами вказано час формування океанічних трапів в Коста-

Ріці (т.зв. подушкові базальти Нікоя, the Nisoya pillow basalts), малиновими ромбами - вказані виверження, що датуються приблизно 140 млн.р.т.; червоними колами - 120 млн.р.т., блакитними шестикутниками - 110 млн.р.т. і блакитними хрестиками - 90 млн.р.т. (за Madrigal et al., 2016).

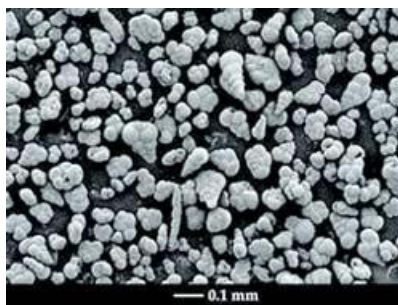
Біота в Крейдяному періоді

Середньо-Крейдяна наземна революція біорізноманіття (125 – 80 млн.р.т.).

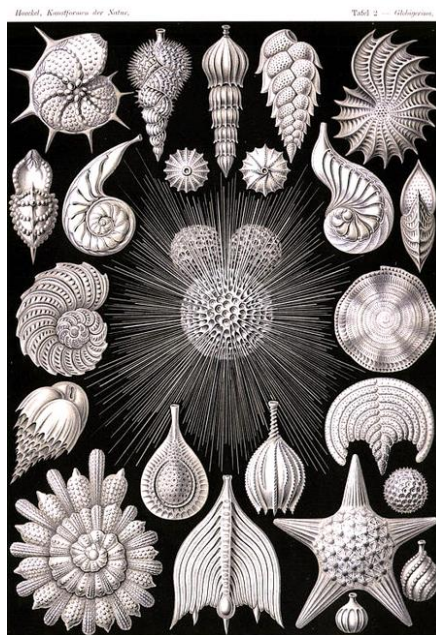
Відомо, що в середній Крейді в інтервалі 125 - 80 млн.р.т. мала місце наземна революція біорізноманіття, в ході якої відбулася швидка експансія квіткових рослин, рослиноїдних і соціальних комах, лускатих (squamates), птахів і ссавців. Lloyd G.T. з колегами (2008) провели дослідження показників диверсифікації динозаврів в даному часовому інтервалі і прийшли до висновку, що лінії динозаврів даний еволюційний спалах не торкнувся (за Lloyd et al., 2008).

Форамініфери. Формування покладів крейди. З середини Крейди через потепління, високу концентрацію вуглекислого газу в навколишньому середовищі і велику кількість мілководних морів - почався розквіт морських найпростіших форамініфер, які будують свої раковинки з карбонату кальцію. Товщі крейди в Крейдяному періоді сформували саме раковинки відмерлих форамініфер. Крейда, яка утворилась в Крейдяному періоді, під мікроскопом має дрібнодисперсну структуру і складається з раковинок форамініфер.

NB! З середини Крейдяного періоду розподіл багатьох видів форамініфер в морських басейнах стає біполярним: в Північній півкулі раковинки спіральних форм закручені за годинниковою стрілкою, а в Південній півкулі - проти годинникової стрілки (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Відкладення крейди з горизонтів Крейдяного періоду - під мікроскопом видно раковини найпростіших форамініфер і радіолярій (за <http://www.nkj.ru/upload/iblock/694afd07058cee5819bb61b5de998d1b.jpg>).



Раковини форамініфер сформували основні поклади крейди в Крейдяному періоді (за <http://fullbiology.ucoz.ru/photo/24-0-273-3>).

Молюски. Різноманітність молюсків в Крейдяному періоді впала, порівняно з Юрою, майже в 10 разів. Причини такого падіння - періодичні гіпоксії в океані, які призводили до загибелі молюсків. Слід підкреслити, що через періодичні гіпоксії в першу чергу страждали не бентосні (придонні організми), а планктонні (плаваючі в товщі води), оскільки бентосні

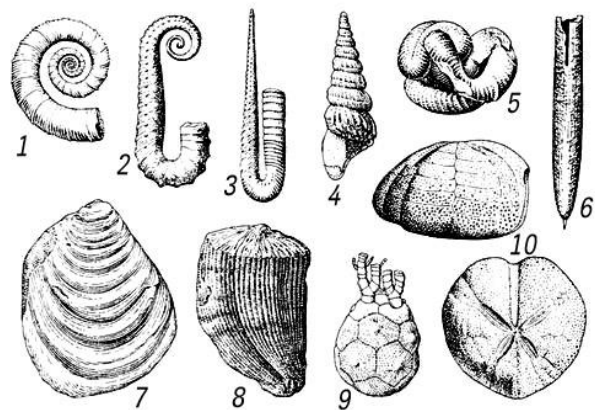
види увесь час мешкають в умовах нестачі кисню, тоді як організми, які плавають у товщі води страждають від гіпоксії, як правило, в результаті апвелінгів, тобто підйому глибинних вод до поверхні через вітрові згони води.

Єдиною групою молюсків, що переживала розквіт в Крейдяному періоді, була група рудистів - незвичайних двостулкових молюсків, у яких одна з раковин перетворилась на глечик, а друга - на кришечку. У Крейдяному періоді рудисти досягали величезних розмірів - до 1-1,5 м. Рудисти з'явилися наприкінці Юрського періоду, а спочатку Крейди - вже сильно розмножились і витіснили коралові поліпи з їх екологічних ніш проживання. Рудисти, як і коралові поліпи, формували симбіоз з водоростями, і, в принципі, не мали ніяких особливих екологічних переваг порівняно з кораловими поліпами. Крім однієї - вони дуже швидко росли. У ранній Крейді кілька разів різко підвищувався рівень моря. При цьому коралові поліпи і рудисти виявлялись нижче фотичної зони - і гинули. А нові мілководні ділянки моря швидше займали молюски-рудисти, оскільки вони росли швидше, ніж коралові поліпи. Таким чином, рудисти витіснили коралові поліпи зі звичних місць їх проживання вже в ранній Крейді (принаймі, по одну сторону Пангеї, що розколювалась). У середній Крейді через високі температури загинула велика кількість коралових поліпів з Американського боку суперматерика Пангеї, що призвело до повного захоплення прибережних зон рудистами. Таким чином, основними рифобудівниками Крейдяного періоду були молюски-рудисти.

Рудисти дуже швидко росли. Їх раковини досягали гігантських для двостулкових молюсків розмірів - 1-1,5 м. Але, що найцікавіше: рудисти - екологічно успішна на початку Крейди група - наприкінці Крейди поступово прийшли в занепад і повністю вимерли. Чому? Виснаження життєвої енергії групи (тобто, передчасне старіння і вимирання екологічно успішної групи)?



Рудисти - Крейдяні рифобудівники.
Рудистовий риф, знайдений у відкладеннях в Західній пустелі поблизу Гізи, Єгипет (рудисти з роду Дюранія) (за <http://www.old.evolbiol.ru/diving/rudist.jpg>).



Викопні організми, характерні для Крейдяної системи.

Головоногі молюски - амоніти (1-5): 1 - криоцератіт (*Crioceratites*), 2 - анцилоцерас (*Ancyloceras*), 3 - гамуліна (*Hamulina*), 4 - туріліт (*Turrilites*), 5 - ніпоніт (*Nipponites*); 6 - белемніт (*Belemnitella*). Двостулкові молюски: 7 - іноцерам (*Inoceramus*), 8 - рудист (*Hippurites*). Голкошкірі: 9 - морська лілія (*Marsupites*), 10 - морський їжак (*Micraster*) (за http://bse.sci-lib.com/a_pictures/18/10/279930951.jpg).

Амоніти: занепад і вимирання. Протягом Крейдяного періоду поступово прийшли в занепад і до кінця Крейди повністю вимерли головоногі молюски з закрученою раковиною - амоніти. При цьому ще в Тріасі почали з'являтися т.зв. гетероморфні амоніти - з видозміненою раковиною (частково або повністю розкрученою, U-подібною, круглою, з шипами і т.п.). Однак, в Крейдяному періоді кількість гетероморфних амонітів різко зросла і

до кінця Крейди склала 2/3 від загальної кількості амонітів (при загальному абсолютному зменшенні кількості амонітів в морських екосистемах).

Vaculites - це група амонітів з практично прямою раковиною. Дуже численні в верхній Крейді. Повністю вимерли на кордоні Крейда-Палеоген. Реконструкція ротового щічного апарату даної групи амонітів, проведена Kruta I. з колегами (2011) за допомогою X-променевої рентгенівської томографії свідчить про те, що ці тварини харчувались планктоном. І причина їх вимирання на кордоні Крейда-Палеоген - зникнення планктону, тоді як споріднені з ними головоногі молюски наутилуси, які харчувались з інших джерел, пережили цю катастрофу (за Kruta et al., 2011).

Припускають, що зміна форми раковини стала адаптивною реакцією амонітів на посилення тиску хижаків (різко зросла кількість викопних раковин амонітів зі слідами укусів хижаків). Оскільки гетероморфні раковини знижують маневреність амонітів і не дозволяють їм активно полювати за своєю здобиччю – то вважають, що такі амоніти перейшли на новий тип харчування (аналогічний типу харчування деяких сучасних мешканців моря): на 1 - 1,5 м у воді розправляється мережа зі слизу до якої прилипають форамініфери та інші їстівні дрібнорозмірні мешканці моря. Потім молюск затягує мережу в рот і її з'їдає.

З іншого боку, сценарій міг розвиватись по-іншому: на початку у частині амонітів змінився тип харчування (через конкуренцію з одного боку і появу величезної кількості планктону з іншого боку). А оскільки при плаванні з мережами – швидко упливати від хижака не вигідно - то у амонітів змінилась форма раковини - як захист від хижаків. Можливий також варіант, що при переході до нового типу харчування - амоніти освоїли товщу води (а не придонні шари). А оскільки в товщі води хижаків було менше, то гетероморфні маломаневрені форми, які з'явилися, не відсіялись природним відбором.

NB! Аналогічні зміни в кількості і морфології особин продемонстрували Палеозойські трилобіти в Силурі-Девоні: на тлі різкого зменшення біорізноманіття та абсолютної кількості особин - з'явилась величезна кількість морфологічно аномальних груп - з шипами, гачками і т.п.

Згідно з іншою гіпотезою - деформація раковин амонітів була викликана спробою адаптації до несприятливих геохімічних умов в океані.

*За http://sivatherium.narod.ru/library/Nesis/ammo_01.htm: «... Амоніти з'явилися на Землі 400 млн.р.т. Предками амонітів були головоногі молюски з прямою раковиною - бактрітиди. Історія амонітів почалась з того, що прямі раковини перетворились в спіраль, і цю форму вони зберегли впродовж всього свого існування. Тільки в пізньому Тріасі, це приблизно 180 міль.р.т., спіралі стали розгортатися і набувати найрізноманітніших форм. Їх називають гетероморфами. Особливо багато їх з'явилось наприкінці Крейдяного періоду. Років десять тому в Антарктиді знайшли напіврозгорнутий крючковидий амоніт довжиною 2,5 м. Протягом свого існування амоніти пережили кілька кризових моментів. Наприкінці Девонського періоду майже всі вони вимерли. Тільки один рід зумів уціліти; він і дав початок новому спалаху еволюції амонітів. Наприкінці Пермського періоду (приблизно 225 млн.р.т.) вся біосфера Землі зазнала велике потрясіння, і майже 75% всіх видів тварин, що населяли воду і землю, вимерли. Ця загальна криза торкнулась і амонітів. Під час кризи наприкінці Тріасового періоду (180 млн.р.т.) амоніти знову могли вимерти. Але їм вдалося подолати всі ці кризи. Амоніти закінчили своє існування приблизно 65-70 млн.р.т. Існували вони добру третину мільярда років, з початку Девону до кінця Крейди (395 - 65 млн.р.т.). За цей час змінилось сім порядків, понад 1700 родів. Чотири рази за свою історію амоніти майже повністю вимирали, але потім знову розцвітали, поки не настав Маастрихт.

До самого кінця Крейди амоніти були представлені трьома рядами. Однак протягом майже половини Крейдяного періоду їх різноманітність поступово зменшувалась. Якщо 95 млн.р.т. існувало 22 родини амонітів, то через 7 млн. років їх кількість зменшилась до 16, до початку Маастрихта залишилось вже 11, а до його кінця всі вони вимерли. Число родів також прогресивно скорочувалось. Так що амоніти загинули тільки після тривалого занепаду. Ймовірно, причина їх вимирання полягала в тому, що до кінця Крейди почалась бурхлива еволюція костистих риб. Будучи малорухливими, амоніти ніяк не могли протистояти швидко плаваючим риbam, хоча й намагались: протягом Крейди збільшувалась частка амонітів з добре обтічними раковинами. Але навряд чи розквіт риб міг стати безпосередньою причиною загибелі цих молюсків. По-перше, амонітами харчувались численні хижі

плазуни, у тому числі такі, як гігантські мозазаври, іхтіозаври, плезіозаври, морські крокодили. Але, інші головоногі молюски, наутилоїдеї, були ще повільнішими і незграбнішими, ніж амоніти, проте не тільки не вимерли наприкінці Крейди, а навіть відбувся їх розквіт в Палеогені, одночасно з костистими рибами.

Мабуть, найцікавіша особливість еволюції амонітів в Крейдяному періоді - велика кількість так званих гетероморфних амонітів. Гетероморфи мали незвичайну форму раковини (саме слово «гетероморфи» означає - «мають різноманітну форму»). Їх раковини виглядають так дивно і химерно, що один час їх вважали якимись генетичними мутантами. Серед величезної і дивної різноманітності гетероморф є раковини у вигляді конуса, як у равликів, у вигляді гачка, клубка, черв'яка, навіть прямої голки. Палеонтологам гетероморфи майже не були відомі раніше Крейдяного періоду. На самому початку Крейди вони становили менше 10% видів амонітів, в самому кінці - вже більше двох третин. Абсолютно незрозуміло, який біологічний сенс розгортання спіралі раковини - адже обтічність при цьому погіршувалась настільки, що про активне плавання мови не могло йти. Особливо незрозуміло існування форм з U-подібним (гачковидим) вигином житлової камери, а таку раковину мала більшість гетероморф (13 з 23 відомих їх типів). Як вони могли харчуватись? Центр плавучості, що містився в завитку, був набагато вищим центру ваги, що знаходився в житловій камері. Іншими словами, ці амоніти були стійкіше ваньки-встаньки. Вони ніяк не могли лягти на бік і дістати ротом до дна, щоб збирати донних тварин, а піднявшись до поверхні води, не могли злизувати що-небудь з поверхневої плівки. Вони могли лише висіти в товщі води, повільно рухаючись вгору і вниз, але не по горизонталі. Будь-яким, навіть самим малорухливим рачкам або рибкам з легкістю вдавалося від них утекти. Те ж саме відноситься до амонітів з раковиною, що нагадує черв'яка або викривлену макаронину, - вони були здатні лише нерухомо лежати на дні або висіти в товщі води.

На питання, як і чим харчувались гетероморфні амоніти, палеонтологи досі не дали відповіді. Те, що буде сказано нижче, лише гіпотеза. Але вона, дає розумне пояснення цієї загадки, а заодно і тому, чому гетероморфи стали настільки численними саме в другій половині Крейди і чому вимерли в Маастрихті. Гіпотеза полягає ось у чому: гетероморфні амоніти харчувались вапняним планктоном, ловлячи його слизом. Харчування за допомогою слизу давно відомо у донних черевонігих молюсків. Воно характерно для декількох груп, але особливо - для верметид (*Vermetidae*). Це тропічні і субтропічні молюски, які живуть в основному на коралових рифах. Їх раковина - розгорнута або скручена в клубок трубка - міцно прицементована до дна; молюск займає тільки найближчу до гирла частину раковини. Приблизно таку ж, але не прикріплену до дна раковину мали деякі гетероморфні амоніти.

У верметид особлива залоза виробляє велику кількість слизу, з якої молюск робить своєрідну мережу - переплетіння липких і еластичних тяжів - і накидає її на поверхню корала перед собою. На слиз налипає безліч дрібних планктонних організмів, залишків відмерлих тварин і рослин, мікроскопічних водоростей. Прочекавши якийсь час, молюск втягує мережу з усім налиплим на неї «брудом» в рот, а потім робить нову мережу і, витягнувшись з раковини наскільки можливо, розкладає її перед собою на коралі. Ось так і живуть верметици. І, судячи з того, як багато їх майже на кожному кораловому рифі, - процвітають.

Аналогічний спосіб харчування був нещодавно виявлений і у деяких планктонних крилоногих молюсків, а саме у глеби (*Gleba*) і короли (*Corolla*). Відкрив цей спосіб харчування американський гідробіолог Рональд Гілмер. Він спостерігав цих молюсків, опускаючись з аквалангом у відкритому океані в районі Багамських островів. Глеби та короли - дуже крихкі і ніжні створіння. У них овальне тіло з тонкою необвапнілою раковинкою, що лежить під шкірою, і два великих м'язистих «крила» (вирости ноги). Про спосіб життя цих створінь раніше майже нічого не було відомо, навіть їх будова була погано вивчена, тому що, потрапивши в мережу, вони відразу перетворювались на безформний клубок. Тільки підводні спостереження та утримання в акваріумі молюсків, акуратно спійманих аквалангістом, дозволили скласти уявлення про їх спосіб життя.

Р. Гілмер спостерігав, як глеба споруджує у воді висячу горизонтальну або вертикальну слизову мережу діаметром близько 2 м при розмірі самого молюска близько 5 см. Глеба нерухомо висить під мережею, розкинувши «крила» і витягнувши ротовий хоботок, який і з'єднує його з мережею. Молюск і мережа повільно занурюються зі швидкістю менше 0,5 см/с. Мережа складається з комірок шириною зазвичай 1 - 6 мкм. Опускаючись, мережа ловить невеликий планктон. Її видобуток - це бактерії, жгутикові, діатомові, коколитофорици, радіолярії, форамініфери, а також відмерлі органічні частки. Зі слизовими тяжами їжа надходить до хоботка, склеюється в «ковбаску» і прямує в рот. Приблизно так само харчується і корола.

У воді глиби і короли майже непомітні, настільки вони прозорі. Людину відчувають за метр за коливаннях води. При небезпеці миттєво відкидають мережу, змахують «крилами» і спливають зі швидкістю 40 - 45 см/с. Заспокоївшись, будують нову мережу.

Здається, саме такий спосіб харчування використовували і гетероморфні амоніти, вони прямо-таки ідеально пристосовані для живлення за допомогою слизових мереж або поплавців. Сучасні головоногі молюски мають безліч слизових залоз і можуть виробляти масу слизу, за обсягом іноді набагато більше самої тварини. Правда, гетероморфні амоніти не могли при небезпеці відкидати мережу і рятуватись втечею, як глеба і корола, але ж і верметуси - лише втягуються в раковину і закриваються кришечкою. Втягуватись в раковину амоніти прекрасно вміли; ймовірно, і кришечка у багатьох з них була (аналог головного капюшона наутилуса), раковина ж у гетероморф міцна, часто з довгими гострими шипами і, найголовніше, такої форми, що хижаків важко, а то і зовсім неможливо її проковтнути.

Звичайним, не гетероморфним амонітам такий спосіб не був необхідний: вони могли харчуватись, плаваючи у самого дна і підбираючи різних дрібних донних мешканців. Але цікаво, що одним з основних компонентів їх їжі були форамініфери. Та й з'явилися пізньо-Крейдні гетероморфи, що жили в товщі води, від ранньо-Крейдних донних амонітів. З чим могла бути пов'язана така різка зміна способу добування їжі? Насамперед, ймовірно, з тим, що в пізній Крейді вапняні планктонні організми стали чисельними і широко розповсюдженими - повинні ж були знайтися споживачі настільки багатого харчового ресурсу. А по-друге, з тим, що дуже було багато ворогів у амонітів - більшість костистих риб, скати, краби та інші хижаки пізньої Крейди - були донними і придонними. Товщу води риби в основному завоювали в Палеогені. А до того в товщі води жити було не так небезпечно, як у дна.

Зникнення переважної більшості вапняних планктонних організмів було головною подією «великого Мезозойського вимирання». А їх загибель стала смертним вироком гетероморфним амонітам, які складали більше двох третин усіх амонітів наприкінці Крейди. Інші могли зникнути або тому, що форамініфери становили їх головну їжу, або тому, що вапняним планктоном харчувались їх личинки.

Белемніти вимерли в цей же час, але, мабуть, з іншої причини. Дуже може бути, що в їх загибелі винні глобальна регресія і висихання мілководь: белемніти жили на малих глибинах, тому що їх тендітна внутрішня раковина не витримувала великого тиску. А для наутилоїдей ні планктон, ні тиск не мали значення: вони жили у дна, могли опускатись на глибину принаймні до 600 м, харчувались великими донними тваринами і рибою, а також падалью. Яйця в них були великі, з них виходила донна молодь, зовні схожа на дорослих, так що ніжних планктонних личинок теж не було. Міцна раковина наутилоїдей багатьом хижакам виявилась не по зубах. Тому вони залишилися.

Отже, вважають, що загальною причиною вимирання амонітів була конкуренція з костистими рибами, а конкретним приводом - раптове вимирання вапняного планктону - форамініфер і коколітофорид. Але що було причиною раптового зникнення вапняного планктону? Точної відповіді на це поки немає, але сама раптовість і глобальність цього явища - вагоме свідчення на користь позаземної причини: падіння гігантського космічного тіла, яке призвело до потужного запилення атмосфери і поглинання пилом сонячного світла, а також, можливо, до потрапляння в океан мільйонів тонн отруйних ціанідів та важких металів (миш'яку, осмію і ірідію)...» (цитовано за http://sivatherium.narod.ru/library/Nesis/ammo_01.htm).

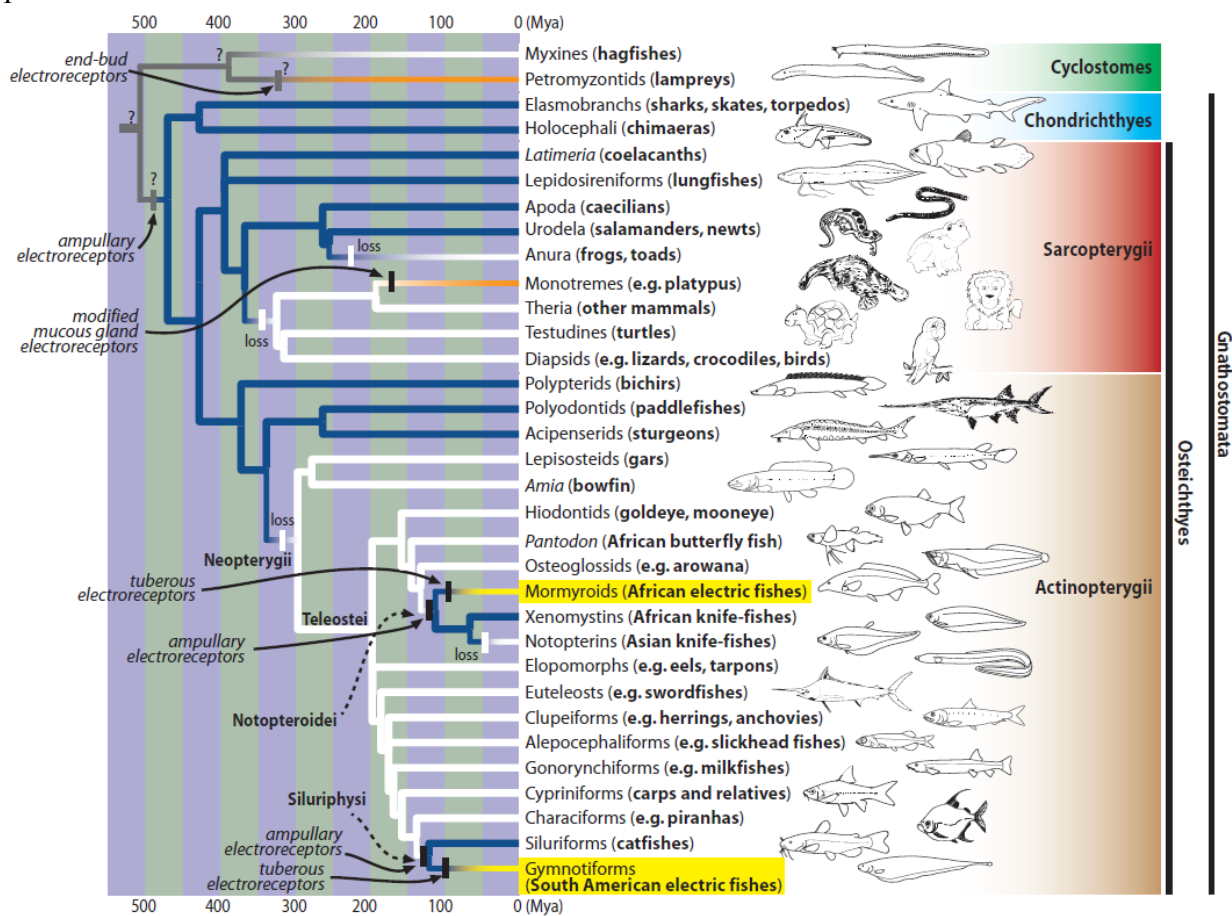


Раковина гетероморфного амоніта
(за http://www.museum-21.ru/files/1114/Audolicerias_sp/IMG_6462.JPG).



Гігантський амоніт *Pachydiscus* зі звичайною спіралью закрученою раковиною з верхньо-Крейдних відкладень Західної Європи
(за http://media.log-in.ru/images/articles/article_735/05.jpg).

Поява активної електролокації і електрокомунікації у Південно Американських і Африканських риб *Gymnotiformes* і *Mormyroidea*, відповідно. Одним з найбільш яскравих прикладів появи конвергентних ознак у тварин - є незалежна поява активної електролокації і електрокомунікації у Південно Американських і Африканських електричних риб *Gymnotiformes* і *Mormyroidea*, відповідно. Ці дві групи риб незалежно одна від одної придбали подібні комплексні системи для обстеження об'єктів навколишнього середовища і спілкування з сородичами за допомогою генерування і подальшої рецепції слабких електричних сигналів. Lavoie S. з колегами (2012) досліджували час появи даних груп риб з використанням методу молекулярного годинника і калібрування отриманих даних за допомогою методу аналізу фосилій. Отримані результати свідчать про те, що групи риб *Mormyroidea* і *Gymnotiformes* з'явилися практично одночасно і незалежно одна від одної в Крейдяному періоді: кроніві групи Південно-Американських електричних риб *Gymnotiformes* - 143,5 - 100,2 млн.р.т., а кроніві групи Африканських електричних риб *Mormyroids* - 124,9 - 93,7 млн.р.т. При цьому здатність до електрорецепції в обох групах виникла на 16 - 26 млн. років раніше, ніж з клітин-попередників скелетних м'язів утворилися міогенні електричні органи.

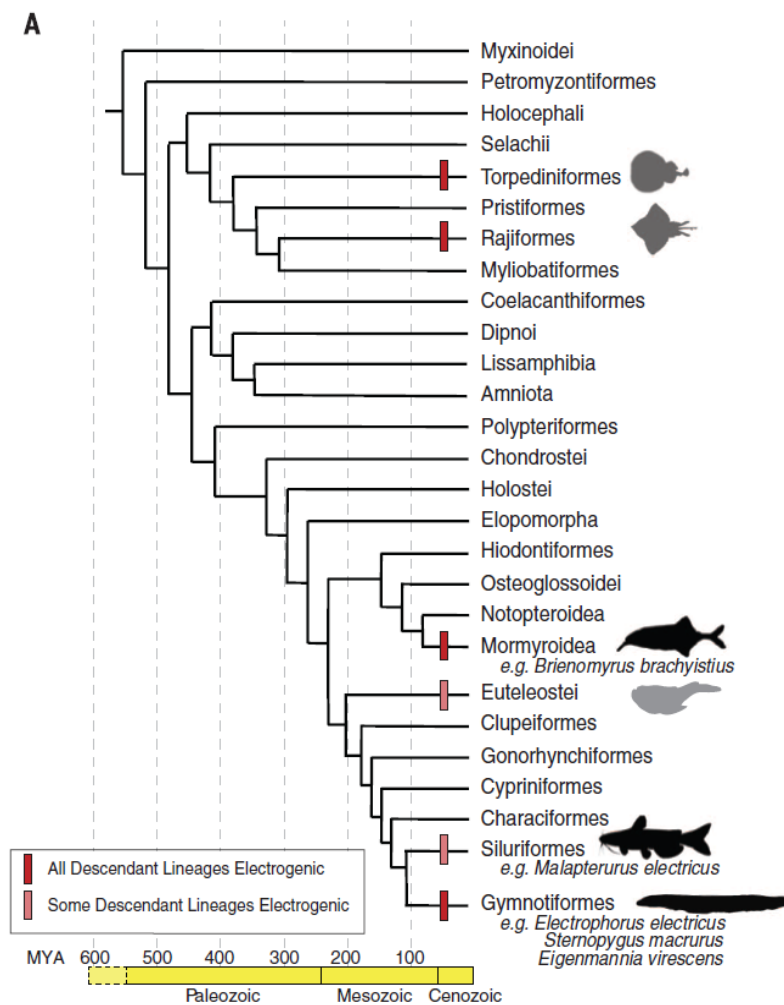


Філогенетичний розподіл здатності до електрорецепції серед Черепноголових. Пофарбовані гілки філогенетичного дерева представляють лінії, які мають електрорецепцію: або за рахунок модифікації мукоїдних залоз (помаранчеві гілки); або мають ампулярні сенсорні органи (сині гілки); або мають два типи сенсорних органів - трубчасті сенсорні органи і ампулярні сенсорні органи (у риб-телеостів, зазначено жовтим кольором). Білі гілки відповідають групам, у яких електрорецепція відсутня внаслідок вторинної втрати даної ознаки. Чорним вертикальним прямокутником вказані події придбання іншого типу електрорецепції в порівнянні з вихідною групою. Здатність до електрорецепції у класу, предкової для Черепноголових, не встановлена. Кінцеві почкові електрорецептори міног і ампулярні електрорецептори базових Щелепноротих - анатомічно є дуже різними, що свідчить про їх незалежне походження. На схемі не вказані випадки не типових подій появи електрорецепції, наприклад - у сліпих сомів. Нещодавно був відкритий новий сенсорний орган і електрорецептори, асоційовані з безволосковими криптами на морді гвінейського дельфіна, які

чутливі до слабких електричних полів. Мабуть, водні ссавці незалежно придбали здатність до електрорецепції (за Lavoue et al., 2012).

Отримані абсолютні датування походження даних груп риб або кілька передують, або практично відразу слідує за остаточним поділом Африки і Південної Америки в ході розколу Пангеї (110 - 100 млн.р.т.). При цьому отримані дані свідчать про те, що останній загальний предок *Mormyroidea* і *Gymnotiformes* не був електрогенною рибою, відносився до групи базових телеостів і жив приблизно на 85 млн. років раніше появи цих двох ліній електричних риб (за Lavoue et al., 2012).

Електричні органи не менше шести разів з'являлися в процесі еволюції у різних груп риб. Дослідження, проведені Gallant J.R. з колегами (2014) показали, що електричні органи незалежно з'являлися не менше шести разів у різних екологічних груп риб: від мешканців дощових лісів Амазонії до океанічного глибоководдя.



Положення на філогенетичному дереві основних груп електричних риб (вказано вертикальними рожевими прямокутниками). Де: чорними силуетами вказані риби, досліджені в даній роботі (за Gallant et al., 2014).

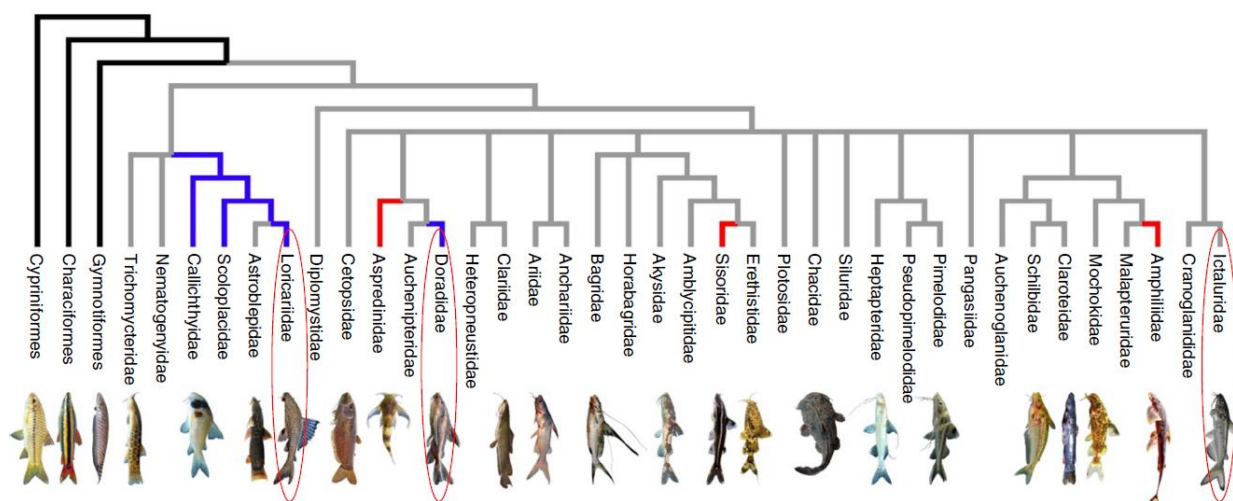
При цьому було встановлено, що у всіх випадках - електричні органи риб ведуть своє походження від звичайних м'язів. Дослідників здивував той факт, що в таких складних структурах, як електричні органи, в ході незалежного формування в шести різних групах риб - еволюційним перебудовам піддавалися однакові транскрипційні фактори і однакові гени індивідуального розвитку, незважаючи на морфологічні відмінності в будові їх електричних органів і на відсутність близькоспоріднених зв'язків між відповідними групами риб. Таким чином, все різноманіття електричних органів, які різні риби використовують для спілкування, захисту, полювання і орієнтації в просторі, виникло з м'язів завдяки

незалежному придбання ключових інновацій в одних і тих же генах і клітинних сигнальних шляхах (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/375-electrophorus>; за Gallant et al., 2014).

Поява ряду Сомоподібних (*Siluriformes*). Ряд Сомоподібні з'явився в пізній Крейді, приблизно 100 млн.р.т., а в ранньому Палеогені - був зареєстрований спалах диверсифікації у даної групи риб (за Hardman, 2005). У більшості Сомоподібних на тілі відсутня луска. Ряд сучасних досліджень свідчить про те, що у деяких видів гола шкіра може використовуватися сомами для респірації (тобто соми дихають через шкіру) (за Bruton, 1996). Таким чином, відсутність луски на тілі могло бути адаптацією у предка Сомоподібних до умов придонної гіпоксії. У той же час в ході дивергентної еволюції ряду Сомоподібних спостерігалися неодноразові події вторинного придбання кісткових пластинок, які замість луски виконували захисну функцію.



Канальний сом не має луски (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Филогенетичні взаємовідносини родин костистих риб. Сірим кольором виділена клада, що відповідає ряду Сомоподібних (загальний предок даної клади втратив луску), синім кольором - вказані гілки родин, всі представники яких мають вдруге придбані шкірні пластинки, червоним - гілки родин, деякі представники яких вдруге придбали кісткові пластинки. Обведені представники родин сомів, що стали об'єктами дослідження в роботі Liu Z. з колегами (2016) (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432853/Sekvenirovanie_genoma_kanalnogo_soma_pozvolilo_nayti_geny_neobkhodimye_dlya_formirovaniya_cheshui; за Liu et al., 2016).

Молекулярні механізми формування луски. Liu Z. з колегами (2016) порівняли гени каналного сома з генами інших видів, які мають або не мають луски. В результаті з'ясувалося, що формування луски у костистих риб вимагає участі деяких генів родини SCPP, раніше відомих своєю участю в процесах мінералізації тканин кісток і зубів у хребетних.

Загальним предковим геном родини SCPP є ген SPARC, який, очевидно, був присутній вже в геномі останнього загального предка багатоклітинних тварин. Його гомолог виявляється в геномах як Вторинноротих, так і Первинноротих тварин, і навіть у Стрикаючих. Білки, які кодуються цим геном і його ранніми копіями, секретуються клітинами в позаклітинний простір, де виконують роль шаперонів, які підтримують

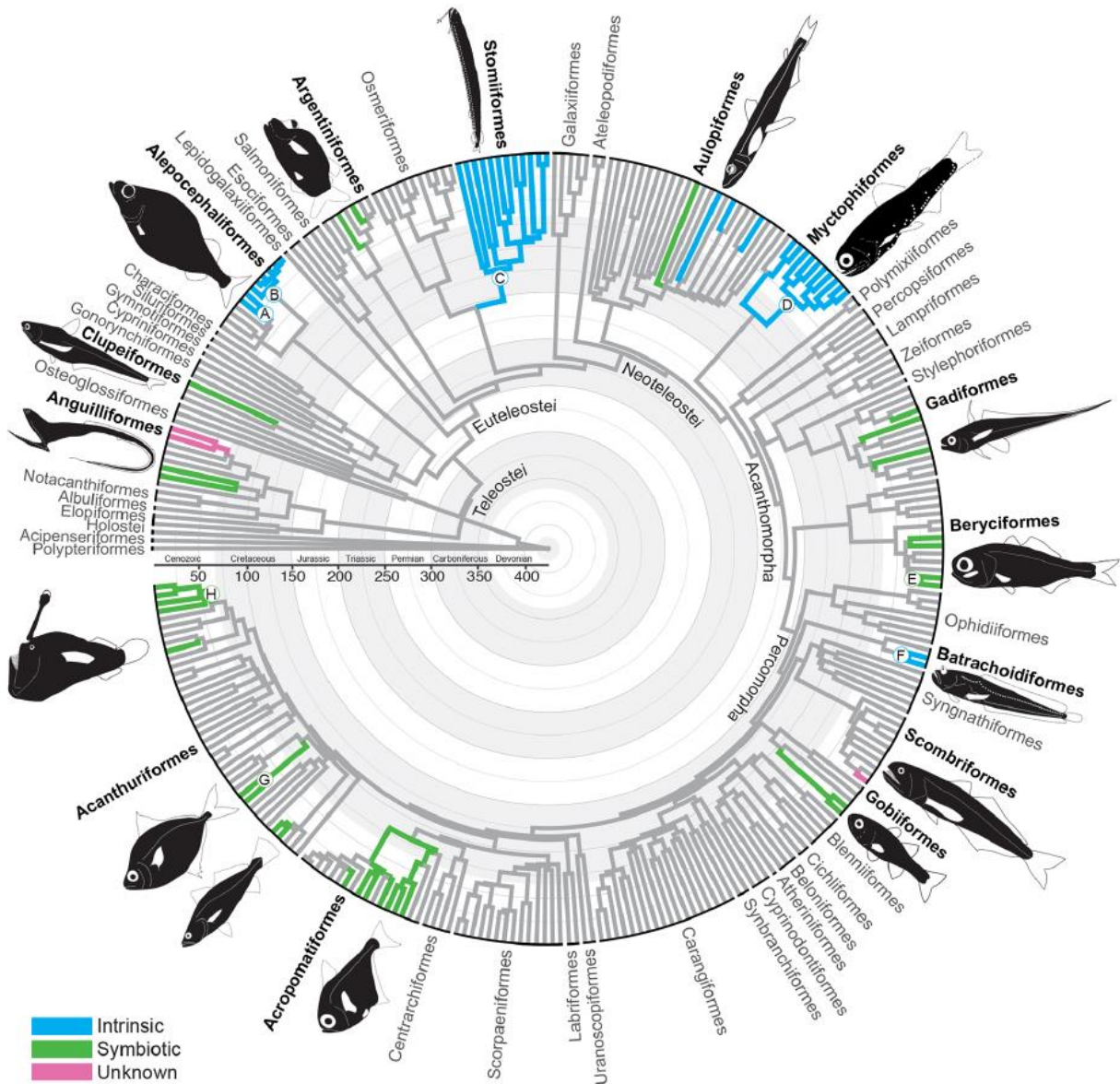
правильну конформацію молекул колагену. Подальші дуплікації, що відбувалися в ході еволюції хребетних, привели до появи досить великої родини білків SCPP, члени якої об'єднані двома загальними властивостями: всі вони, по-перше, здатні ефективно пов'язувати і утримувати кальцій і, по-друге, секретуються в позаклітинне середовище. Це визначає їх головну професію - забезпечення мінералізації тканин. У геномі людини 23 гена даної родини, а рекордну їх кількість - 35 – було виявлено в геномі панцирної щуки.

Відомо досить багато груп риб, у яких відсутня луска. Є дані, що при відсутності луски поліпшується газообмін з навколишнім середовищем і такі риби деякий час спроможні дихати киснем повітря (за Magellan et al., 2014). Тобто, відсутність луски - це адаптивна мутація, а не патологія. При цьому у деяких груп безлускових риб відмічено вторинну появу кісткових захисних структур. Однак, виявилось, що це не луска - а окостеніння шкірних покривів. Таким чином, морфологічна конвергенція появи захисних шкірних утворень не підтверджується анатомічною подібністю структур, що формуються. Цікаво відзначити, що у сомів знайдені два гена SCPP1 і SCPP5, не функціональність яких (неробочий стан промоторів генів) корелює з відсутністю луски у цих риб (за Liu et al., 2016). При цьому у риб з повторною появою захисних покривів - ці гени знаходяться в робочому стані. Мабуть, ці два гени відповідають за окостеніння покривних тканин - без різниці, луска це або дермальні кістки. І, таким чином, відсутність луски має запускатися якимось іншим геном-регулятором. А нефункціональний стан генів SCPP1 і SCPP5 у безлускових сомів - мабуть, є результатом тривалого відключення програми формування захисних шкірних покривів у відповідних ліній сомів (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432853/Sekvenirovanie_genoma_kanalnogo_soma_pozvolilo_nayti_geny_neobkhodimye_dlya_formirovaniya_cheshui; за Liu et al., 2016).

Дуже швидка диверсифікація риб-телеостів. Пізня Крейда. Риби-телеости або Костисті риби (*Teleostei*) - одна з найбільш успішних груп хребетних тварин з точки зору різноманітності видів. Їх надзвичайно швидка радіація і спеціалізація в океанах протягом пізньої Крейди - Еоцену - є безпрецедентною в історії хребетних тварин, оскільки зайняла тільки одну третину часу, що знадобилась птахам і ссавцям для досягнення такого ж рівня різноманітності! Успіх морських риб-телеостів тим більше є значним, якщо врахувати тривалу прісноводну історію предкової групи риб-телеостів, оскільки перехід в осмотично більш активне морське середовище вимагає додаткових адаптацій у прісноводних організмів. Однією з передумов успіху телеостів стали повногеномні дуплікації. Крім того, велике значення мали наступні дуплікації окремих груп генів та їх модифікації (за Finn & Kristoffersen, 2007).

У багатьох груп кісткових і хрящових риб здатність до біолюмінесценції з'явилася в Крейдяному періоді. Деякі групи прибережних і глибоководних риб здатні до біолюмінесценції - тобто здатні випромінювати видиме світло в результаті протікання в їх клітинах особливих біохімічних реакцій. Біолюмінесценція використовується цими рибами для маскування (як під час полювання, так і для самозахисту від хижаків), для залучення жертви, для спілкування між родичами, для вибору шлюбного партнера і т.н.

Кісткові риби, здатні до біолюмінесценції. Девіс М.П. з колегами (2016) було показано, що біолюмінесценція багаторазово з'являлася в різних лініях лучеперих риб. Зокрема, авторами роботи було встановлено 27 незалежних еволюційних подій появи біолюмінесценції серед морських риб. При цьому дослідники показали, що деякі сучасні групи риб, здатні до біолюмінесценції, - вперше з'явилися в Крейдяному періоді. Серед них - *Stomiiformes*, *Mycrophiformes*, *Aulopiformes* (групи риб, здатні до самосвітіння за рахунок синтезу власних люциферинів і люцифераз), а також - *Anguilliformes*, *Clupeiformes*, *Aulopiformes*, *Gadiformes*, *Gobiiformes*, *Acropomatiformes*, *Acanturiformes* (групи риб, здатні до самосвітіння завдяки симбіозу з біолюмінесцентними бактеріями) (за Davis et al., 2016).



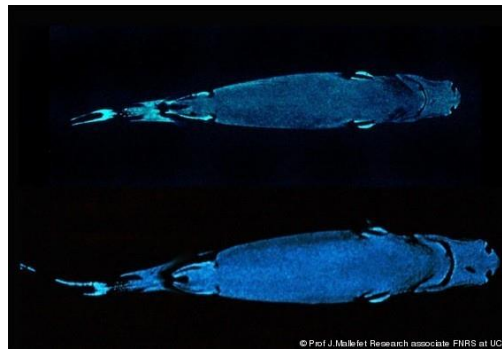
Еволюція білюмінесценції серед класу лучеперих риб. Час розходження окремих груп лучеперих риб встановлено на підставі аналізу 11 генних фрагментів. Пофарбовані гілки еволюційного дерева вказують на наявність білюмінесценції в групі риб, а колір гілок - відображає механізм білюмінесценції в даній групі риб (блакитні гілки - білюмінесценція за рахунок синтезу власних люциферинів і люцифераз; зелені гілки - білюмінесценція за рахунок симбіозу з білюмінесцентними бактеріями, рожеві гілки - механізм білюмінесценції у даної групи риб точно не встановлений) (за Davis et al., 2016).

Поява в Нижній Крейді білюмінесценції у акул ряду Катраноподібні або Колючі акули (*Squaliformes*). Деякі сучасні акули ряду Катраноподібні мають органи білюмінесценції. Це - представники родин Етмоптерові акули (*Etmopteridae*) і Далатієві акули (*Dalatiidae*), а також представники роду *Zameus* родини Полярні акули (*Somniosidae*).

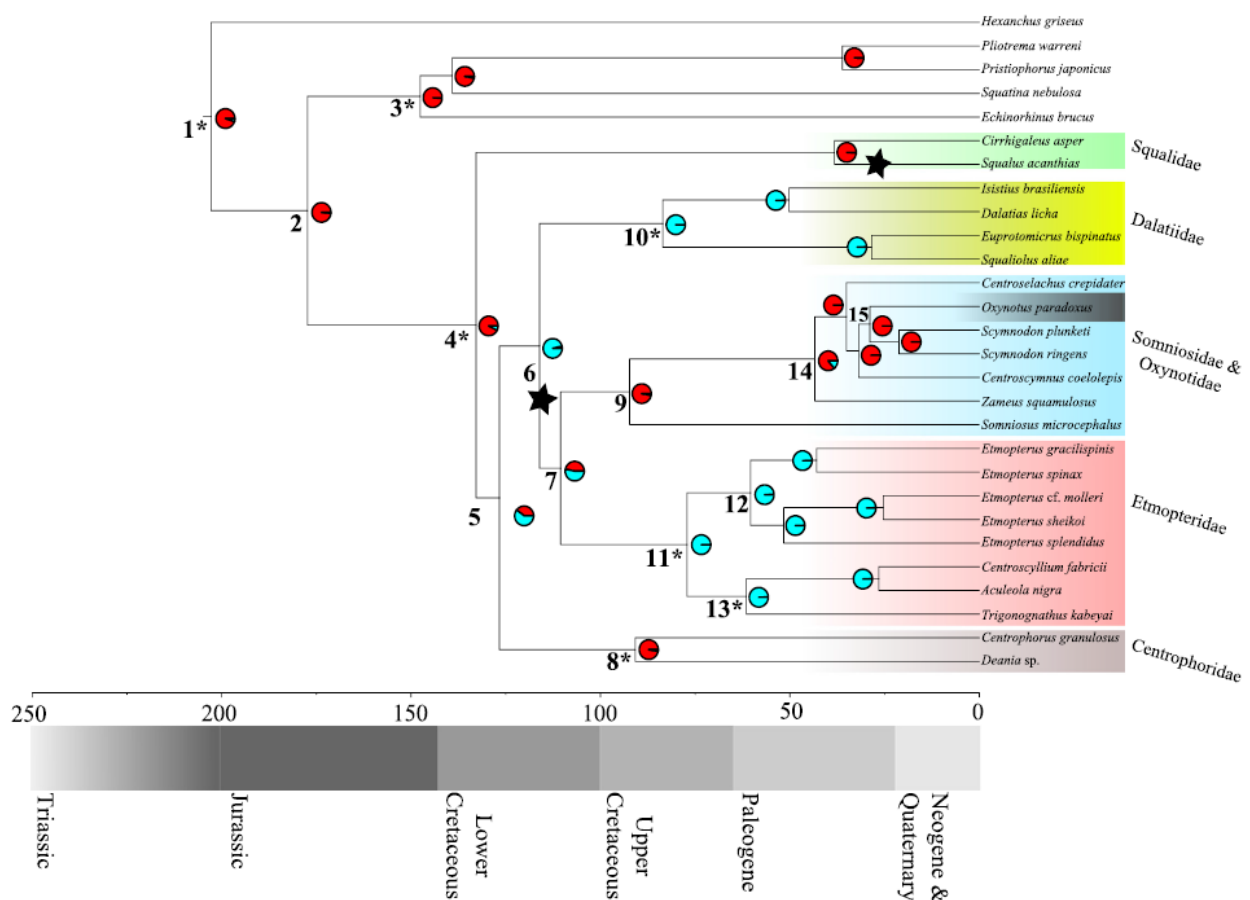
Проведені Straube N. з колегами (2015) дослідження, показали, що радіація акул ряду Катраноподібні (*Squaliformes*) почалася в Нижній Крейді, тривала до Верхньої Крейди - початку Палеоцену і супроводжувалася прискореною диверсифікацією родин Етмоптерові акули (*Etmopteridae*), Далатієві акули (*Dalatiidae*), *Oxynotidae* і Полярні акули (*Somniosidae*).

При цьому авторами роботи було встановлено, що поява білюмінесценції дещо передувала диверсифікації цих родин. Зокрема, Straube N. з колегами (2015) показали, що загальний предок для цих родин вже мав органи білюмінесценції (фотофори) і використовував їх для посилення маскуванню акули під час полювання: контр-ілюмінація робить акулу практично непомітною на тлі більш світлого неба. Грунтуючись на філогенетичному дереві, Straube N. з колегами (2015) припустили, що здатність до

біоломінесценції серед акул з'явилася тільки один раз. А освоєння нових глибоководних ніш проживання сприяло диверсифікації акул, які придбали здатність до біоломінесценції (за Straube et al., 2015).



Дві сучасні карликові нічні акули (Dwarf Lantern Shark) (*Etmopterus perryi*). Ці акули здатні до біоломінесценції (за <https://yandex.ua/images/>).



Хронограма появи і диверсифікації різних груп акул ряду Катраноподібні або Колучі акули (*Squaliformes*). Чорної зірочкою вказані події прискореної диверсифікації для родин Катранові акули (*Squalidae*), Етмоптерові акули (*Etmopteridae*), Охунотидеї та Полярні акули (*Somniosidae*). Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; пофарбовані кола в вузлах філогенетичного дерева вказують наявність (блакитний колір) або відсутність (червоне забарвлення) у предкової групи здатності до біоломінесценції; родини Етмоптерові акули (*Etmopteridae*) і Далатієві акули (*Dalatiidae*) вказані як здатні до біоломінесценції, також як і представники роду *Zameus* родини Полярні акули (*Somniosidae*); * - астеріском вказані точки калібрування молекулярних даних за допомогою фосилій. (за Straube et al., 2015).

Поява біоломінесценції у карликових акул. Межа Крейда-Палеоген. Claes J.M. з колегами (2012) вивчали пелагічних карликових акул (акул-пігмеїв) *Squaliolus aliae* з родини *Dalatiidae*, у яких на черевній стороні тіла присутні тисячі дрібних фотофорів, світіння яких

маскує акулу (стратегія камуфляжу). Автори роботи встановили, що ізольовані фотофори карликової акули продукують світло у відповідь на обробку мелатоніном, проте - не відповідають на обробку класичними нейротрансмітерами. Проведені дослідження показали, що здатність до біоломінесценції вперше з'явилась у *Dalatiidae* після їх адаптації до пелагічного способу життя (в товщі води) на кордоні Крейда-Палеоген, і була потім модифікована *Etmopteridae*, коли вони почали колонізувати глибоководні ніші існування (за Claes et al., 2012).

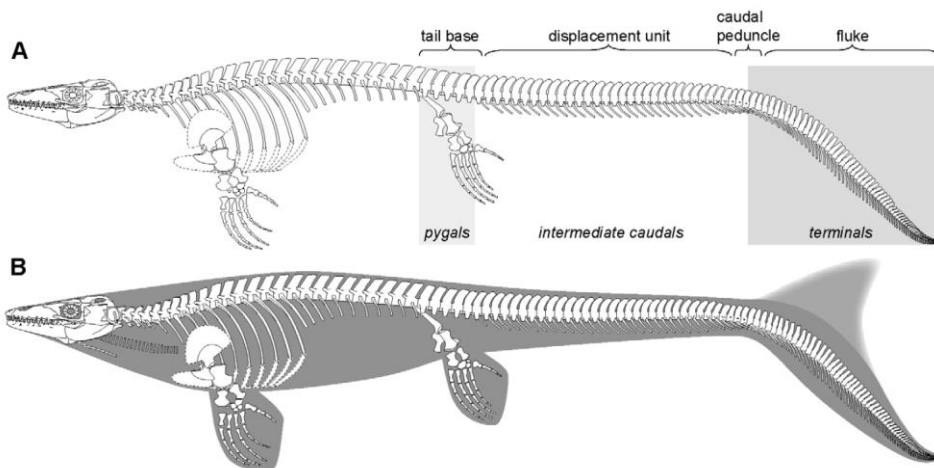
Мозозаври. В Крейдяному періоді з'явилися мозозаври - великі хижі живородні морські ящірки, з довжиною тіла до 18 м.

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|  <p>Тілозаври - найбільші з мозозаврів. Довжина тіла до 17 м. (за https://ru.wikipedia.org/wiki/).</p> |  <p>Череп мозозавра. Для одного викопного тілозавра точно відомо, що він з'їв безпосередньо перед смертю: акул, кілька кісткових риб, птицю гесперніса (типу пінгвіна) і маленького мозозавра іншого виду (за http://istoria-mira.ru/wp-content/uploads/2011/10/mosasaurus.jpg).</p> |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

З'явилися вони в пізній Крейді від наземних ящірок, які повернулись до життя у воді. Протягом 10 млн. років мозозаври придбали рибоподібну форму тіла, кінцівки у вигляді плавців і хвостовий плавець.

*NB! Зверніть увагу – у мозозаврів сформувалась специфічна морфологія тіла конвергентно з іхтіозаврами і метріорінхідними крокодиліформами.

Група мозозаврів радіувала протягом пізньої Крейди (98 – 65 млн.р.т.). При цьому мозозаври конкурентно витіснили іхтіозаврів, оскільки були більш маневреними і поїдали їх дитинчат. Крім того, на кістках викопних мозозаврів фахівці знаходять багато слідів від укусів і переломів, отриманих в бійках із собі подібними.



Реконструкція будови скелету (A) і зовнішнього вигляду (B) мозозавра з роду платекарпусів (*Platycarpus*) (за Lindgren et al., 2010).

Вимирання іхтіозаврів. Іхтіозаври, не зважаючи на прекрасну адаптацію до перебування в морському середовищі, вимерли за 30 млн. років до термінального Крейдяного вимирання біоти. Fischer V. з колегами (2016) показали, що вже в ранній Крейді у іхтіозаврів знизилась видова і морфологічна різноманітність. Перед вимиранням для іхтіозаврів було показано зниження швидкості появи нових груп і зниження швидкості фенотипичної еволюції. При цьому зростання швидкості вимирання іхтіозаврів корелювало з ростом флуктуацій умов навколишнього середовища. Автори дослідження встановили, що іхтіозаври сильно постраждали в ході ранньо-Ценоманського вимирання, яке редукувало їх екологічну різноманітність і сприяло їх остаточному вимиранню наприкінці Ценомана. В цілому, Fischer V. з колегами (2016) прийшли до висновку, що саме глобальні зміни умов навколишнього середовища в Ценомані і призвели до значної реорганізації морських екосистем і до вимирання іхтіозаврів (за Fischer et al., 2016).

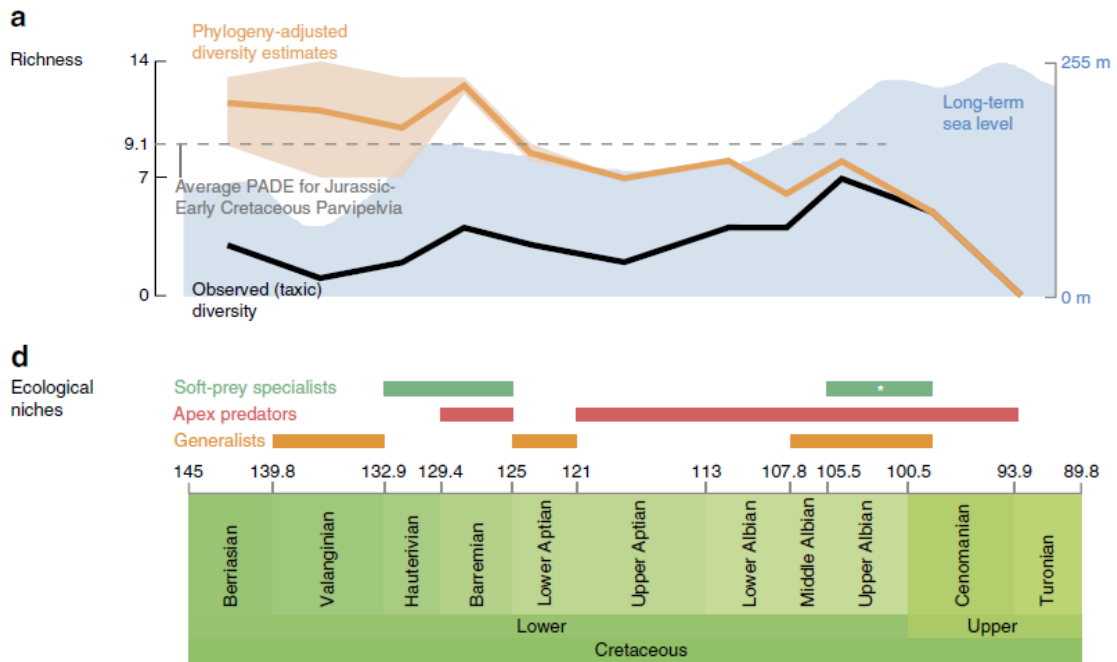
Вимирання іхтіозаврів було пов'язано з уповільненням процесів їх еволюції.

Іхтіозаври з'явилися від наземних рептилій близько 248 млн.р.т. і повністю зникли 90 млн.р.т., тобто за 30 млн. років до термінального Крейдяного вимирання біоти. Чому вимерли іхтіозаври - до сих пір одна з загадок палеонтології. Згідно з однією з гіпотез - причиною вимирання стала конкуренція з хижими морськими ящірками мозозаврами за ресурси. Згідно з іншою гіпотезою - іхтіозаври були конкурентно витіснені рибами-телеостами, які мали більш легку луску і були більш маневреними.

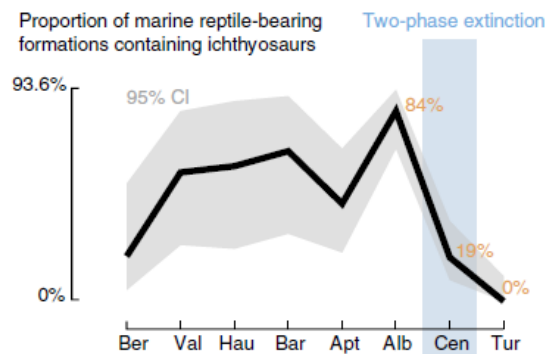


Іхтіозаври *Pervushovisaurus bannovkensis* над рифом, сформованим молюсками-рудистами (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/705-ichthyodie>).

Тривалий час вважали, що іхтіозаври почали згасати задовго до свого остаточного вимирання, і протягом всього Крейдяного періоду були представлені лише одним родом, тобто характеризувалися вкрай низьким біорізноманіттям. Однак, дослідження, проведене Fischer V. з колегами (2016), дозволило виявити досить високу таксономічну і екологічну різноманітність іхтіозаврів в ранній Крейді з подальшим зниженням цього розмаїття. Іхтіозаври Верхньої Крейді характеризувалися уповільненням швидкості появи нових груп і низькою швидкістю фенотипичної еволюції. При цьому виявлене зростання швидкості вимирання груп корелювало з нестабільністю умов навколишнього середовища. Автори дослідження показали, що в ранньому Ценомані відбулось суттєве вимирання серед іхтіозаврів, в результаті якого значно знизилася їх екологічна різноманітність, що і сприяло їх остаточному вимиранню наприкінці Ценоману. Таким чином, глобальні зміни умов навколишнього середовища в Ценомані призвели до перебудови морських екосистем і до вимирання іхтіозаврів внаслідок зниження екологічної пластичності даної групи рептилій.



A - Таксономічна різноманітність іхтіозаврів в Крейдяному періоді; d - різноманітність екологічних ніш, які займали іхтіозаври в Крейдяному періоді, де: зеленими прямокутниками вказані групи іхтіозаврів-спеціалістів, що харчувалися м'якотілими жертвами; червоними прямокутниками - вказані іхтіозаври верхівкові хижаки в екосистемі; помаранчевими прямокутниками - вказані іхтіозаври - генералісти за типом харчування (за Fischer et al., 2016).

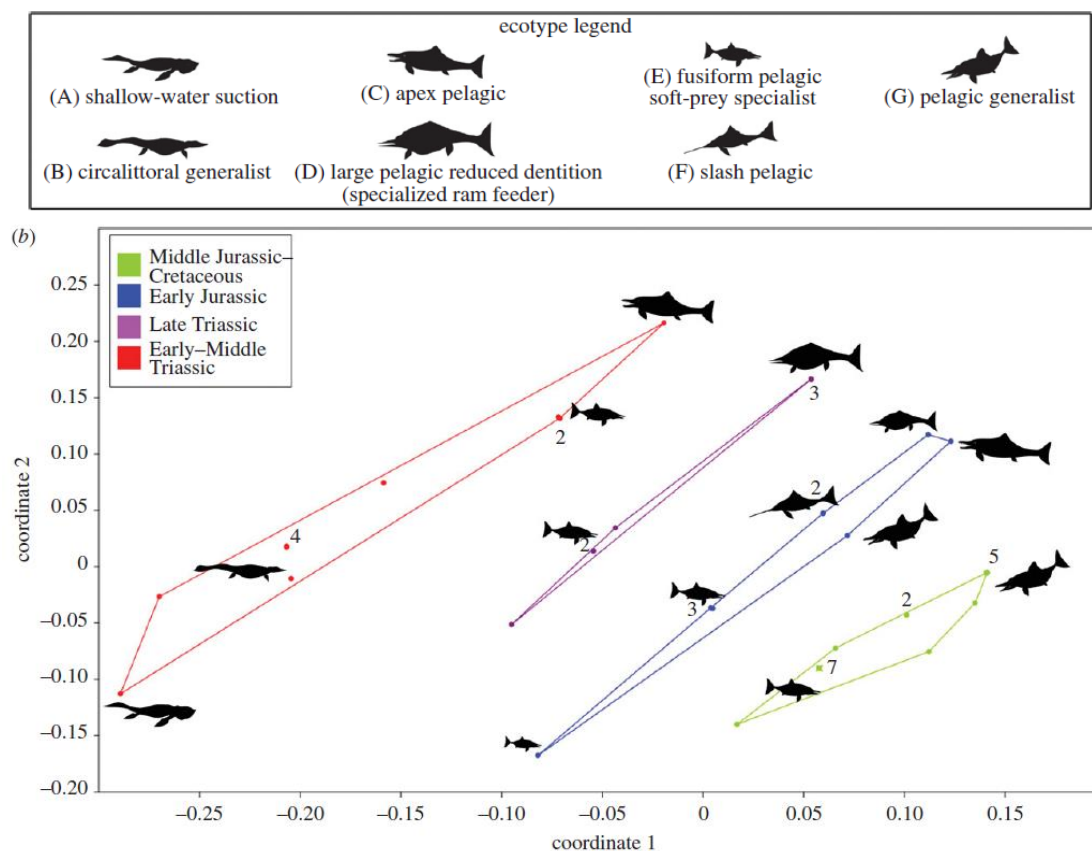


Відсоток морських екосистем, що включали фауну іхтіозаврів. Зверніть увагу на двох-фазний характер вимирання фауни іхтіозаврів в Ценомані Крейдяного періоду (за Fischer et al., 2016).

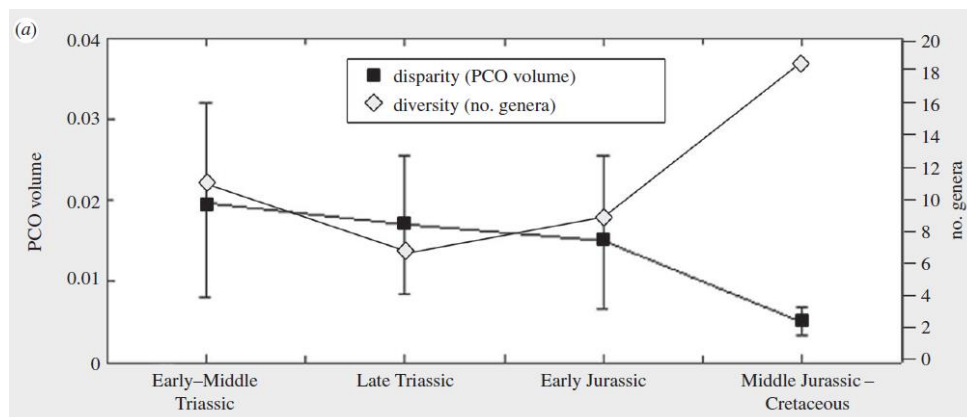
Fischer V. з колегами (2016) вважають, що найважливішою причиною, що викликала вимирання іхтіозаврів, стала уповільнена, "застійна" еволюція цих морських рептилій в умовах нестабільності навколишнього середовища: глобальне потепління, яке почалось в середині Крейдяного періоду, спровокувало збіднення киснем океанічних вод, що призвело до т.зв. «аноксидних катастроф». В результаті «аноксидних катастроф» стався ряд потужних екосистемних перебудов. Це вплинуло на розподіл харчових ресурсів іхтіозаврів, змінило шляхи їх міграцій і т.н. До всіх цих змін іхтіозаври просто не встигли адаптуватися - незважаючи на те, що їх вимирання відбулося в два етапи, з геологічної точки зору воно було швидким. Таким чином, приблизно 94 млн.р.т. іхтіозаври назавжди зникли з геологічного літопису Землі (за Fischer et al., 2016; цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/705-ichtyodie>).

Причина Крейдяного вимирання іхтіозаврів - високий рівень спеціалізації групи і стиснення її екопростору в умовах нестабільності навколишнього середовища. Dick D.G. і Maxwell E.E. (2015) використовували метод моделювання екопростору для

встановлення змін в екологічних нішах іхтіозаврів в ході їх Мезозойської еволюції. Отримані дослідниками дані свідчать про те, що не дивлячись на досить високе таксономічне різноманіття іхтіозаврів в Крейдяному періоді, починаючи із середньої Юри - відбувалося стискання екологічного простору цих морських рептилій (за Dick & Maxwell, 2015).



Екопростір, який займали іхтіозаври в Мезозої. NB! Авторами дослідження були виділені сім екотипів іхтіозаврів протягом їх еволюції (за Dick & Maxwell, 2015).



Екологічне (■) і філогенетичне (◇) різноманіття іхтіозаврів в Мезозої (за Dick & Maxwell, 2015).

У більшості попередніх досліджень екологічна ніша давньої тварини визначалася на основі єдиної ознаки, як правило - форми зубів. У роботі Dick D.G. і Maxwell E.E. (2015) аналіз був проведений за значно більшою кількістю даних. Зокрема, нарівні з розміром і формою зубів Dick D.G. і Maxwell E.E. (2015) враховували розмір і пропорції тіла, а також стратегію полювання. Адже якщо одні іхтіозаври наздоганяли свою здобич по всьому океану, то інші підстерігали жертву в засідці, і всі ці тонкощі мають досить велике значення для визначення екологічного потенціалу конкретного виду.

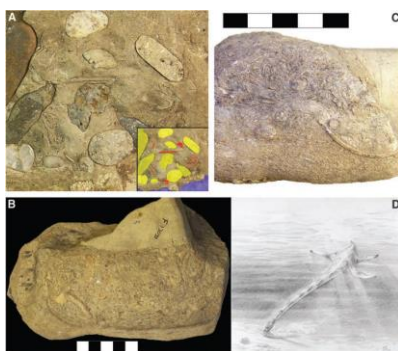
Вивчивши 45 родів іхтіозаврів, вчені звели їх в сім основних екотипів, що дозволили по-новому поглянути на геологічну історію іхтіозаврів. Один з таких екотипів виявився

представлений єдиним родом Карторінхус (*Cartorhynchus*). Карторінхуси жили на мілководді і годувалися, буквально всмоктуючи в себе м'яких донних безхребетних. Інший екотип об'єднував більшість ранньо- та середньо-Тріасових форм. Це були відносно дрібні, до двох метрів у довжину, іхтіозаври, які мали короткі тупі зуби, пристосовані для поїдання здобичі, оснащеної твердим панциром - молюсків і коралів. Їх тіла не були подовженими, так що ці іхтіозаври рідко вибиралися в відкрите море і не стикалися з необхідністю пропливати великі відстані. Ще два роди - *Eurhinosaurus* і *Excalibosaurus* - зобов'язані своїм унікальним екотипом витягнутим щелепам, які за формою нагадували рибу-меч. Їх тіла були досить довгими для довгого і швидкого плавання, тому вони, схоже, наздоганяли своїх жертв під час швидкісних запливів у відкритому морі.

Хоча всі сім екотипов, виділених Dick D.G. і Maxwell E.E. (2015), ніколи не існували одночасно, був в історії іхтіозаврів період, коли в океанах плавали представники відразу п'яти з них. У ранньо-Юрську епоху ці морські рептилії пережили справжній бум різноманітності і досягли вершин свого історичного розвитку. З тих пір почався поступовий процес згасання ряду *Ichthyosauria*. Спеціалізовані форми, такі як *Eurhinosaurus* і *Excalibosaurus*, і верхівкові хижаки типу *Temnodontosaurus* вимерли, а в живих залишилися представники лише двох екотипів, також пов'язаних з відкритими морськими басейнами. Перший з них об'єднував великих тварин з потужними зубами, які впевнено справлялися з кістковими рибами і панцирами амонітів. Другий становили дельфіноподібні іхтіозаври з маленькими зубами, що спеціалізувалися на м'якотілих кальмарах. Після того, як в розпорядженні іхтіозаврів залишилися лише дві ці ніші, вони досить швидко зникли з лиця Землі. Одночасно з ними вимерли спінозаври, плезіозаври і близько третини морських безхребетних.

Чому іхтіозаври втратили більшість своїх екологічних ніш - точно не відомо. Вважають, що іхтіозаври були витіснені з цих ніш більш успішними конкуруючими групами (наприклад, плезіозаврами). В наслідок втрати більшості екологічних ніш - іхтіозаври були представлені вузькими спеціалізованими групами. А пертурбації умов навколишнього середовища, які почалися в ранній Крейді, призвели до нестабільності тих екологічних ніш іхтіозаврів, що залишилися, це і спровокувало вимирання даної групи морських ящерів. Дослідники припускають, що основною причиною вимирання іхтіозаврів в Крейдяному періоді стала нездатність цих морських рептилій повернутися до різноманітних варіантів способу життя і типу статури, характерних для групи на ранніх стадіях її еволюції (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/590-ichtioextinct>; за Dick & Maxwell, 2015).

Плезіозаври харчувались придонною їжею і використовували гастроліти для перетирання їжі в шлунку. Еласмозаврові плезіозаври - були важливою частиною спільноти морських рептилій Крейди. Це були хижаки, які харчувалися дрібною рибою і головоногими молюсками. McHenry C.R. з колегами (2005) описали вміст травного тракту двох еласмозаврів з відкладень Апта і Альба, виявлених на території Австралії.



A - фосилізований вміст шлунка еласмозавра, рання Крейда, Австралія; вставки - інтерпретація вмісту шлунка: жовтим кольором вказані гастроліти, червоним кольором - раковини молюсків, блакитним кольором - частина ребра еласмозавра, довжина діагоналі перетину малюнка 49,8 мм; B - розкришена раковина молюска, 1 бар = 5 см; C - інтактна раковина молюска, яку видно в нижньому

правому куті зображення, 1 бар = 5 см; Д - реконструкція добування придонної їжі еласмозавром (за McHenry et al., 2005).

Вчені виявили, що у вмісті травного тракту цих тварин домінували бентосні безхребетні: двостулкові молюски, черевоногі молюски та ракоподібні. Крім того, обидва еласмозаври мали в шлунку велику кількість гастролітів (шлункових каменів). Дана знахідка вперше дозволила пояснити присутність гастролітів в шлунку еласмозаврів: вважають, що камені використовувались тваринами для перетирання грубих раковин проковтнутих молюсків і панцирів ракоподібних (за McHenry et al., 2005).

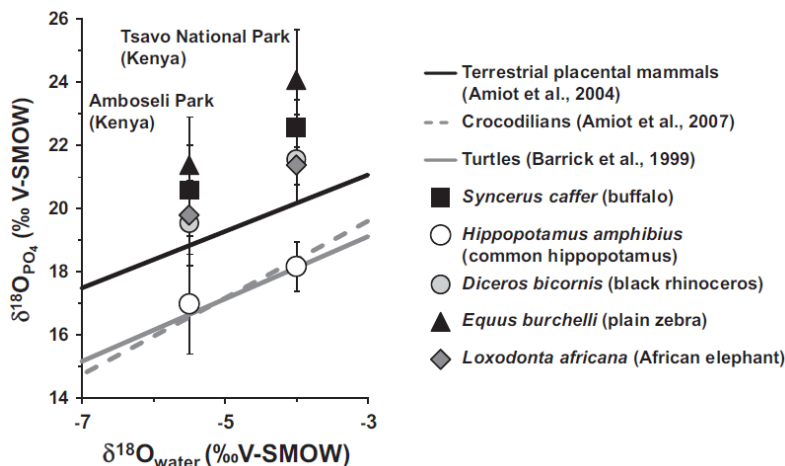
Живородячий плезіозавр. Пізня Крейда. O'Keefe F.R. і Chiappe L.M. (2011) описали скам'янілості живородячого морського ящера - плезіозавра *Polycotylus latipinnis* (пізня Крейда). У цих ящерів народжувалось тільки одне крупне дитинча.



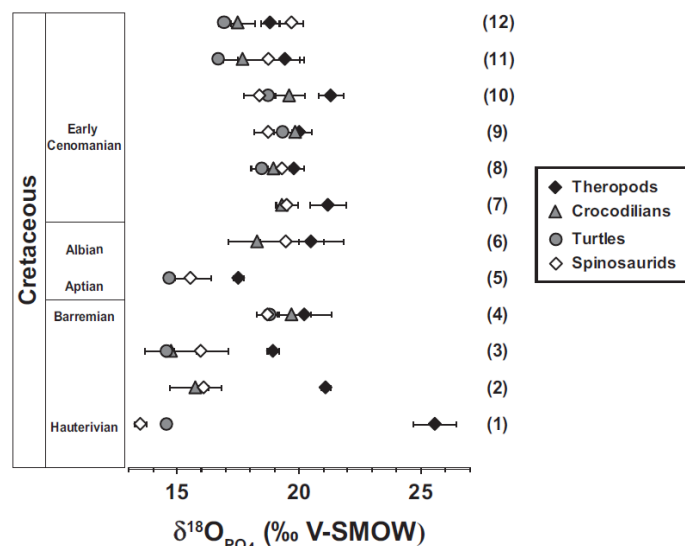
Знахідка крокодилів, морфологічно подібних до ссавців. Кінець ранньої Крейди. O'Connor P.M. з колегами (2010) у відкладеннях південного заходу Танзанії описали новий вид Крейдяних нотозухієвих крокодиліформ. Ці невеликі тварини за будовою черепа і щелеп значно відрізнялись від типових крокодиліформ: у них був виявлений короткий і широкий череп і гетеродонтія зубів. Будова зубів свідчить про формування у цих тварин зубної оклюзії (тобто мав місце контакт коронок зубів верхньої і нижньої щелеп). У відомих на сьогоднішній день крокодиліформ така будова зубів не була знайдена. Проте, такий тип зубної оклюзії був виявлений у ссавців, які харчуються рослинною їжею. Автори дослідження припустили, що виявлена ними на території південного заходу Танзанії група нотозухієвих крокодиліформ зайняла екологічну нішу невеликих рослиноїдних ссавців і конвергентно придбала морфологічну схожість з цими тваринами (за O'Connor et al., 2010).

Хижі динозаври спінозаври (*Spinosaurus*, 112 – 97 млн.р.т.) вели напівводний спосіб життя. Спінозаври - це великі тероподні динозаври, у яких виявлено крокодило-подібне подовження щелеп і конічну будову зубів. На підставі будови щелеп і зубів, а також - аналізу вмісту шлунка, був зроблений висновок про те, що спінозаври харчувались рибою. Однак, наявні анатомічні дані не дозволяли зробити висновок про те, який спосіб життя вели ці тварини.

Amiot R. з колегами (2010) порівняли ізотопну композицію кисню в кісткових рештках викопних спінозаврів з ізотопною композицією сучасних їм наземних тероподних динозаврів, напівводних крокодилів і черепах. Отримані дані дозволили авторам дослідження зробити висновок про те, що спінозаври вели напівводний спосіб життя, тобто вони проводили більшу частину свого добового часу в воді, подібно до сучасних крокодилів або гіпопотамів. Таким чином, поділ екологічних ніш між великими наземними (кархародонтозаври, тіранозаври) і напівводними (спінозаври) хижими динозаврами, дозволив їм співіснувати без конкуренції за харчові ресурси (за Amiot et al., 2010).



Аналіз ізотопної композиції апатитів кісток тварин в порівнянні з ізотопним складом питної води двох парків Кенії показав відмінності в ізотопному складі кисню між напівводними гіпопотамами і наземними рослиноїдними ссавцями (буйволом, зеброю і слоном). Де: по осі ОХ - значення показника ізотопного фракціонування кисню у питній воді, $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$; по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування кисню в апатитах кісток тварин, $\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$. Символами вказані дані для: буйвола (*Syncerus caffer*), гіпопотама (*Hippopotamus amphibius*), чорного носорога (*Diceros bicornis*), зебри звичайної (*Equus burchelli*), африканського слона (*African elephant*). Суцільна чорна пряма - дані для наземних плацентарних ссавців; суцільна сіра пряма - дані для черепах; пунктирна сіра пряма - дані для крокодилів (за Amiot et al., 2010).



Середні значення показника ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}_{\text{PO}_4}$) в апатитах кісток спінозаврів, теропод, прісноводних черепах і крокодилів різного геологічного віку, починаючи з Хаутерівія-Барремія до раннього Ценоману (за Amiot et al., 2010).



Скелет спінозавра. Крейда. 112 – 97 млн.р.т.
(<https://en.wikipedia.org/wiki/Spinosaurus...>)



Реконструкція зовнішнього вигляду спінозавра
(за <http://i.imgur.com/YQEpIsC.jpg>).

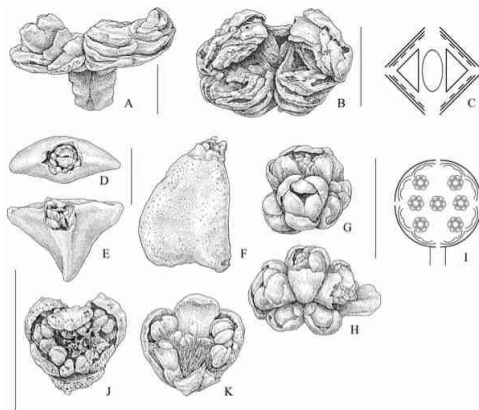
Гігантські черепахи – фільтратори за типом харчування - мешкали на території сучасного Марокко. Пізня Крейда. Bardet N. з колегами (2013) на території сучасного Марокко у відкладеннях пізньої Крейди (Маастрихт, 67 млн.р.т.) описали новий вид гігантських морських черепах *Ocepechelone bouyai* з довжиною черепа 70 см. При цьому будова черепа свідчить про те, що ці гігантські черепахи були фільтраторами за типом харчування. Цікаво відзначити, що даних про рептилій-фільтраторів практично немає і тривалий час навіть вважали, що представники даної лінії амніот втратили здатність до переходу на такий тип харчування (за Bardet et al., 2013).



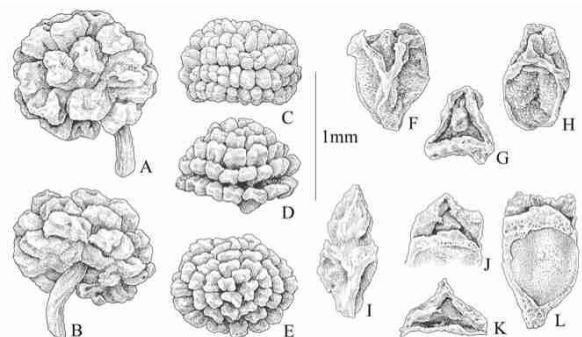
Реконструкція зовнішнього вигляду голови гігантської морської черепахи - фільтратора за типом харчування - *Ocepechelone bouyai*, знайденої у відкладеннях пізньої Крейди на території сучасного Марокко (за Bardet et al., 2013).

Наземні рослини

В Крейдяному періоді по всій суші поширились квіткові покритонасінні рослини. Наприкінці Крейди вже були дуби, буки, верби, берези, платани, лаври, магнолії.



Викопні квіти *Protofagaceae* з пізньої Крейди. Сьогодні нащадки цієї групи квіткових включають такі відомі рослини, як бук, каштан, дуб (за Friis et al., 2006).



Викопні квіти *Hedyosmum* - однієї з найбільш ранніх ліній квіткових рослин. Рання Крейда (за Friis et al., 2006).

Квіткові рослини конкурентно потіснили голонасінні рослини. Причини еволюційного успіху квіткових полягають у тому, що в Крейдяному періоді були посухи, а у квіткових рослин:

- 1) насіння захищене додатковими плодовими оболонками;
- 2) в насінні більше поживних речовин завдяки подвійному заплідненню (а поживні речовини - це не тільки джерело їжі, але і джерело води);
- 3) серед квіткових рослин було багато трав'янистих життєвих форм (голонасінні - в основному це дерева). У трав життєвий цикл короткий, тобто вони за один вегетаційний

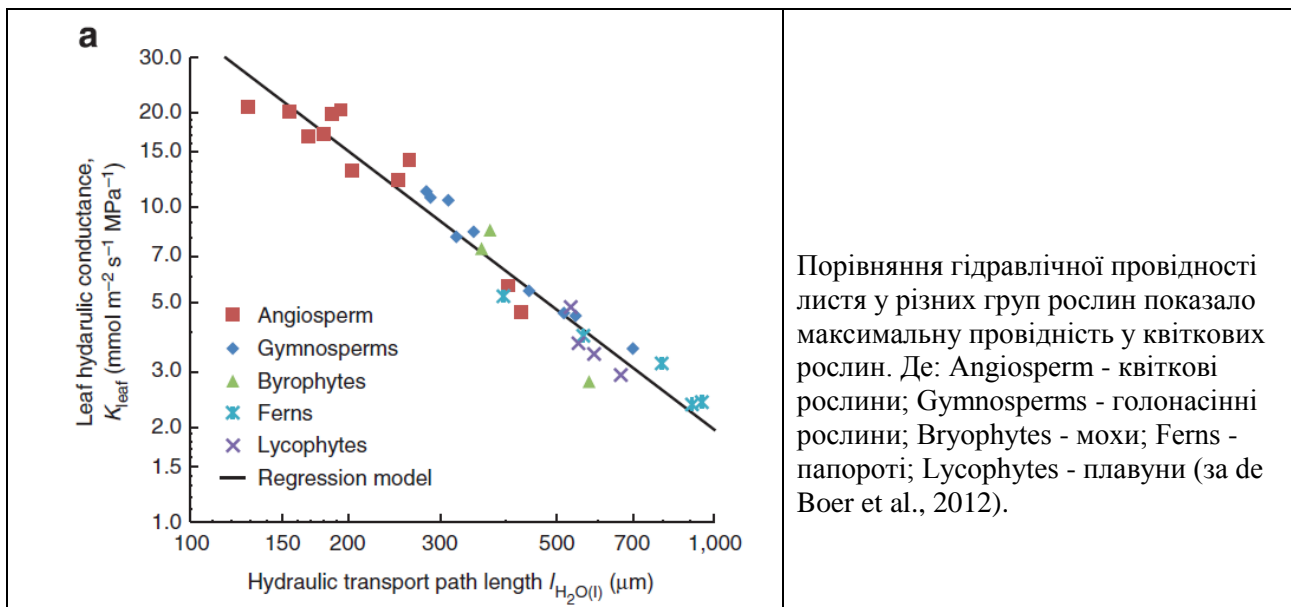
сезон можуть залишити потомство, а несприятливий період пережити у вигляді насіння); це дозволило квітковим освоювати порушені території, а для голонасінних там вже просто не було місця;

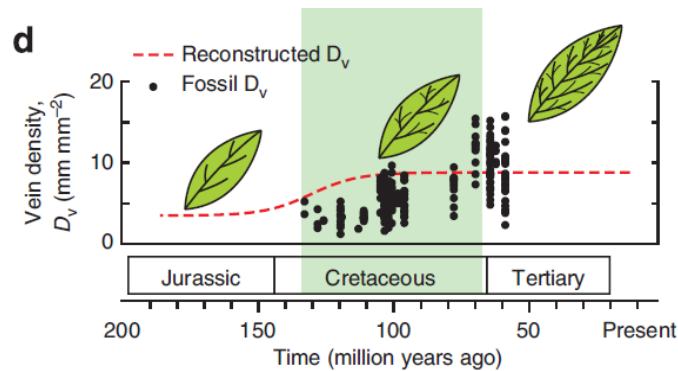
NB! Квіткові рослини конкурентно витіснили голонасінні рослини (за таким же принципом, як рудісти витіснили коралових поліпів). На територіях, порушених пожежами, підтопленням, виїданням, витоптуванням і т.п. - швидше відновлювались квіткові рослини, оскільки у них був коротший життєвий цикл і вони швидше росли;

4) у квіткових рослин на кілька порядків (тобто в 100 разів!) зросла кількість судин на одиницю поверхні тіла, що поліпшило їх постачання водою і сприяло більш продуктивному фотосинтезу.

Однак, велика кількість судинних елементів дає велику жорсткість квітковим рослинам (порівняно з папоротями - квіткові трави дуже жорсткі). Завоювання суші квітковими рослинами призвело до вимирання багатьох трав'янистих тварин, які не вміли пережовувати їжу. Наприклад, до вимирання стегозаврів, оскільки маленькі зуби стегозавра не були пристосовані для зіткнення один з одним при жуванні, а щелепи могли рухатися тільки в одному напрямку.

Крейдяна революція квіткових рослин пов'язана зі змінами в щільності жилкування листя. Рання Крейда. de Boer H.J. з колегами (2012) показали, що швидка еволюція квіткових рослин почалась в ранній Крейді після скорочення в листях довжини транспортного шляху для води і збільшення кількості жилок на одиницю поверхні листа. Подолання критичного порога для щільності жилкування дозволило квітковим рослинам формувати більш дрібні продири в більш значних кількостях, що в свою чергу сприяло економному витрачання квітковими рослинами вуглекислого газу в умовах дефіциту CO₂ в навколишньому середовищі в Крейдяному періоді (при однаковому рівні втрати води з рослинами, що мають менш щільне жилкування листя). Ці пристосування стали основою еволюційного успіху квіткових рослин в Крейді і дозволили їм витіснити голонасінні рослини з провідних екологічних ніш (зокрема, з верхнього ярусу екосистем) (за de Boer et al., 2012).

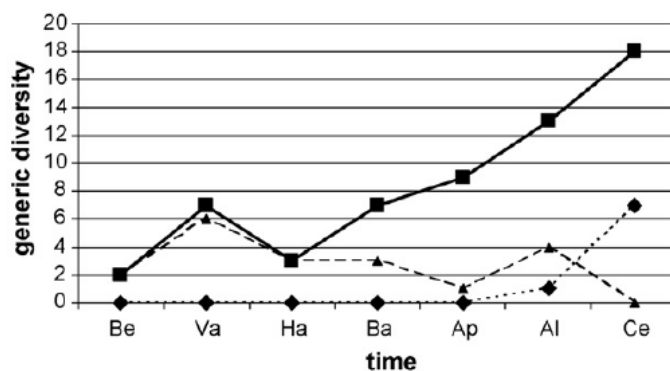




Зміна щільності жилкування листків квіткових рослин в різні геологічні епохи. У ранній Крейді відбулось критичне збільшення показника щільності жилкування листків, що сприяло подальшому еволюційному успіху квіткових рослин. Де: Vein density - щільність жилкування листків; Jurassic - Юрський період; Cretaceous - Крейдяний період; Tertiary - Четвертинний період; по осі ОУ - щільність жилкування листків; по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. (за de Boer et al., 2012).

Перші квіткові рослини не були деревами? До сих пір важливе питання про те, якою була життєва форма ранніх квіткових рослин (деревна, чагарникова або трав'яниста) - залишається відкритим. Для відповіді на це питання Philippe M. з колегами (2008) створили базу даних по фосилізованим залишкам ранньо- та середньо-Крейдяних деревних рослин (Беріасій - Ценоман) Європи, яка налічує 170 об'єктів і побудована на підставі аналізу літературних джерел і дослідження більш ніж 600 зразків недавно знайдених фосилій деревних рослин. Згідно з отриманими результатами, деревні квіткові рослини в Європі з'явилися лише наприкінці ранньої Крейди (в Альбі), тоді як більша частина ранньої еволюції квіткових рослин відбувалася значно раніше - протягом ранньої Крейди. При цьому глобальне поширення і домінування квіткових рослин в Ценомані (початок верхньої Крейди) збігається з різким зростанням різноманітності гетероксилемної деревини. Автори дослідження прийшли до висновку, що невеликі розміри і слабке одеревіння певний час обмежували екологічну радіацію квіткових рослин (за Philippe et al., 2008).

NB! Гетероксилемна деревина (heteroxylous wood) містить усі типи ксилемних елементів: трахеї, трахеїди, ксилемну паренхиму і т.н.



Фосилізовані залишки деревних рослин в відкладеннях Беріасія - Ценомана Крейдяного періоду в Європі. Суцільною чорною лінією і чорними квадратами зазначене загальне родове різноманіття деревних рослин; пунктирною лінією і трикутниками - кількість нових видів голонасінних рослин, не представлених раніше в геологічному літописі; точками з зафарбованими ромбами - кількість нових родів деревних квіткових рослин (за Philippe et al., 2008).

Philippe M. з колегами (2008) було встановлено, що в складі деревини ранньо-Крейдяних квіткових рослин були відсутні товстостінні фібрили. Судинні елементи були представлені тонкостінними клітинами і при цьому пористість судин була дифузною. Рослини з деревиною такого типу, очевидно, були дуже чутливі до емболії (тобто, до

закупорки судинних елементів), були недостатньо жорсткими, однак, мабуть, швидко росли. Це дозволило припустити, що перші деревні квіткові рослини мешкали на алювіальних рівнинах, де вони колонізували порушені території і були, мабуть, геліофітами - тобто світлолюбними рослинами. Після придбання квітковими рослинами більш жорсткої деревини - вони змогли колонізувати інші екосистеми. Незважаючи на досить ранню появу квіткових рослин в геологічному літописі Землі, невеликі розміри і деревина, чутлива до емболії, загальмували на певний час поширення квіткових рослин. Середина ранньої Крейди характеризувалась глобально посушливими умовами, що не дозволяло рослинам, чутливим до емболії, розселятись на посушливі території. Таким чином, не дивлячись на появу у квіткових рослин ключових інновацій в репродуктивних структурах, тільки після формування ефективної деревини в Альбі, наприкінці ранньої Крейди квіткові рослини змогли конкурувати з голонасінними деревами і поступово досягти свого домінування в лісових екосистемах (за Philippe et al., 2008).

Розселення квіткових рослин по поверхні континентів в Крейдяному періоді.

Coiffard С. з колегами (2012) проаналізували мікрофосилії квіткових рослин у відкладеннях Баремія (130 млн.р.т.) - Кампанія (84 млн.р.т.) на території сучасної Європи і показали, що поширення квіткових по суші на нові місця проживання в Крейдяному періоді відбувалось в три фази: 1) в Баремії (рання Крейда) (130 - 125 млн.р.т.) квіткові поширювались через заселення вологих низинних територій з прісноводними озерами; 2) в Апті-Альбі (125 - 100 млн.р.т.) - квіткові рослини поширювались через низинні заплавні території (частини річкової долини, які затоплюються під час повені або під час паводків); 3) в Ценомані - Кампанії (100 - 84 млн.р.т.) - квіткові рослини розселялись через природні дамби і болота (за Coiffard et al., 2012).

Інвазія квіткових рослин на територію Західної Європи. Рання Крейда.

Проведений Coiffard С. з колегами (2007) аналіз показав, що: а) в Баремії матонієві папороті (*matoniaceous ferns*) формували савано-подібні екосистеми, при цьому квіткові рослини займали прісноводні аквальні ділянки; б) в пізньо-Аптську гумідну фазу поширились хвойні рослини, тоді як матонієві папороті прийшли в занепад; в) починаючи з Альба - теплі і посушливі умови індукували відновлення матонієвих папоротей, при цьому квіткові рослини вперше зайняли періодично підтоплювані території. Таким чином, в ранній Крейді протягом Баремія - Альба квіткові рослини поступово розширювали екологічні ніши свого проживання: будучи в Баремії тільки аквальними мешканцями - в Ценомані вони вже освоїли всі середовища існування. Таким чином, на початку пізньої Крейди квіткові рослини вже освоїли всі середовища існування і витіснили раніше домінуваншу флору голонасінних рослин (за Coiffard et al., 2007).

*NB! Матонієві папороті (*Matoniaceae*) Крейдяного періоду відрізнялися від своїх сучасних родичів. Так, матонієва папороть *Weichselia reticulata* мала стовбур завтовшки до 15 см і виявляла численні ознаки ксерофітної рослини (в т.ч. занурені продихи, товсту кутикулу і т.н.). Автори дослідження припускають, що Крейдяні папороті групи Матонієвих мешкали в заплавах річок або в інших екосистемах, які піддавалися частим затопленням, пожежам і т.п. і при цьому здійснювали рудеральну життєву стратегію (за Coiffard et al., 2007).

*NB! Заплава - це частина річкової долини, затоплювана під час повені або під час паводків.

Квіткові рослини розселились у високі широти тільки в пізній Крейді.

Дослідження, проведені Axelrod D.I. (1959), показали, що в ранній Крейді (Неокомій) квіткові рослини почали вторгнення на рівнинні території в низьких широтах. Вони досягли високих північних і середніх південних широт наприкінці ранньої Крейди (Альб) і тільки на початку пізньої Крейди замінили реліктові Юрські рослинні угруповання в високих широтах. Факт міграції квіткових рослин у напрямку до полюсів знаходиться у відповідності з теорією, згідно з якою філія квіткових рослин з'явилась в до-Крейдяний час і мала центр

свого походження в тропічних широтах в інтервалі 45 градусів північної і 45 градусів південної широти (за Axelrod, 1959).

Диверсифікація і експансія квіткових рослин пов'язані з ростом рівня вологості клімату. Пізня Крейда. Причиною диверсифікації і експансії квіткових рослин в Крейдяному періоді стали глобальні зміни клімату. Chabougeau A.C. з колегами (2014) показали, що зменшення пустельного пояса в інтервалі між Тріасом і Крейдою і підвищення гумідності клімату було пов'язано з розпадом Пангеї. Зростання зволоження клімату стало основним фактором, який сприяв диверсифікації квіткових рослин. Автори роботи на підставі аналізу палеокліматичних і палеогеографічних карт прийшли до висновку, що причиною експансії і диверсифікації квіткових рослин стало підвищення вологості клімату (за Chabougeau et al., 2014). А подальше придбання ефективної деревини дозволило квітковим рослинам наприкінці ранньої Крейди конкурентно витіснити голонасінні дерева з більш посушливих екологічних ніш (за Philips et al., 2008).

Поява серед квіткових групи дводольних рослин. Рання Крейда. Більшість квіткових рослин на Землі сьогодні представлені дводольними рослинами. Sun G. з колегами (2011) виявили присутність фосилій дводольних рослин *Leefructus mirus* Sun у відкладеннях ранньої Крейди (125,8 - 122,6 млн.р.т.) на території Китаю. Більш ранні скам'янілості дводольних рослин датуються 127 - 125 млн.р.т. за даними пилку. Таким чином, автори роботи дійшли висновку, що виявлені ними скам'янілості належать базовим дводольним рослинам (за Sun et al., 2011).



Скам'янілий відбиток першої відомої на сьогоднішній день дводольної рослини *Leefructus mirus* Sun. Рання Крейда. Китай (за Sun et al., 2011).

Поява у дводольних рослин азотфіксуючих клубенькових симбіотичних актинобактерій. Рання Крейда. Актиноміцети роду *Frankia* (азотфіксуючі філаментні бактерії) індукують формування азотфіксуючих бульбочок у актинорізних дводольних рослин. Clawson M.L. з колегами (2004) на підставі проведеного молекулярного аналізу встановили, що всі три основні клади *Frankia* з'явилися рано, під час появи дводольних рослин в Крейдяному періоді, і що сучасний симбіоз є результатом встановлення симбіозу у предкової лінії дводольних рослин до моменту диверсифікації сучасних актинорізних дводольних рослин (за Clawson et al., 2004).

Поява ектомікоризного симбіозу між базидіоміцетними грибами і коренями рослин. Пізня Крейда. Базидіоміцетні гриби групи *Sclerodermatineae* почали формувати ектомікоризний симбіоз з рослинами в пізній Крейді, але більша частина родів диверсифікувала тільки в середині Кайнозойської ери. Стародавні ареали поширення *Sclerodermatineae* грибів - Азія і Північна Америка. Перші рослини-господарі - квіткові розоцвітні (за Wilson et al., 2012).

Диверсифікація сучасних груп пальм в середній Крейді. Couvreur T.L. з колегами (2011) показали, що диверсифікація сучасних ліній пальм почалась в середній Крейді, приблизно 100 млн.р.т. в біомах древніх тропічних дощових лісів в північних широтах

земної кулі. Автори роботи показали, що диверсифікація пальм сучасних груп продовжувалась до Неогенового періоду без видимих змін в швидкості диверсифікації навіть на кордоні Крейда-Палеоген. В цілому, автори роботи прийшли до висновку, що дощові тропічні ліси були дуже динамічними протягом своєї історії, не дивлячись на сформовану думку про консервативність біомів даного типу (за Couvreur et al., 2011).



У сучасному тропічному дощовому лісі в Амазонії, Бразилія, домінують пальми (за Couvreur et al., 2011).

Диверсифікація магнолієвих. Пізня Крейда. Магнолієві - це одна з найбільших клад квіткових рослин (понад 10 000 видів). Massoni J. з колегами (2013) використовуючи метод молекулярного датування і метод фосилій, вивчили історію диверсифікації магнолієвих. Проведені дослідження показали, що базові магнолієві (*Magnoliidae*) з'явилися приблизно 178,78 - 126,82 млн.р.т. При цьому чотири основних порядки магнолієвих відокремились, відповідно: *Canellales* (143,18 - 125,90 млн.р.т.), *Piperales* (158,11 - 88,15 млн.р.т.), *Laurales* (165,62 - 112,05 млн.р.т.) і *Magnoliales* (164,09 - 114,75 млн.р.т.). Проведене дослідження показало, що магнолієві диверсифікували на сучасні родини наприкінці Крейдяного періоду. Крім того, автори роботи виявили різну швидкість диверсифікації магнолієвих різних груп (тобто наявність збільшення і зниження швидкості диверсифікації груп) (за Massoni et al., 2015).

Поява квіткових рослин, адаптованих до пожеж. Пізня Крейда. Один з піків екосистемних пожеж припадає на епоху 125 - 60 млн.р.т. - епохи поширення по Землі квіткових рослин. Таким чином, пожежі могли відігравати важливу роль в еволюції квіткових рослин. Однак, загальновизнаною є точка зору, згідно з якою адаптовані до пожеж спільноти рослин з'явилися не раніше 15 млн.р.т. після осушення клімату.



Сучасна рослина родини *Proteaceae* у вогні. Австралія. Палаючий кущ в центрі фотографії - це банксія (*Banksia hookeriana*), 1,8 м кущ у якого насіння зберігаються в конічних структурах, які

вивільняють насіння тільки після пожежі. Ця властивість з'явилась у представників даної родини в пізній Крейді (за Lamont & He, 2012).

Lamont В.В. і He Т. (2012) провели молекулярно-філогенетичний аналіз однієї з родин квіткових рослин *Proteaceae*, що мешкали на території Гондвани починаючи з епохи приблизно 113 млн.р.т. і встановили, що предки багатьох склерофітних родів даної родини, такі як *Protea*, *Conospermum*, *Leucadendron*, *Petrophile*, *Adenanthos* і *Leucospermum* (всі - предствники підроддини *Proteoideae*) розселились на пожежонебезпечних територіях починаючи з епохи 88 млн.р.т.

Міграція з непожежних дощових лісів на пожежонебезпечні території супроводжувалась еволюцією високо-спеціалізованих клад з особливими рисами зберігання насіння і вивільнення зародка з захисних оболонки тільки після високо-температурних пожежних умов. Такі адаптації до екосистемних пожеж з'явилися приблизно 71 млн.р.т. Слід відзначити, що лінія рослин, у якої насіння поширюють мурашки - з'явилась значно пізніше, приблизно 45 млн.р.т. (за Lamont & He, 2012).

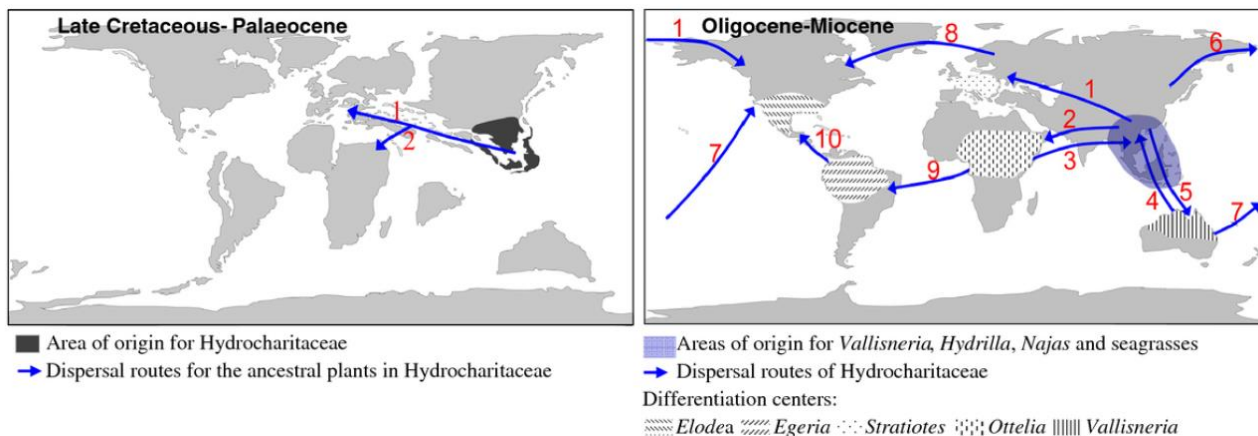
Поява морських трав. Морські трави - це поліфілетична група однодольних квіткових рослин, які адаптувалися до повністю підводного способу життя. «...Водні квіткові рослини порівнянні з китами: вони повернулися в воду, зберігши деякі риси наземних рослин...» (за Lambers et al., 1998). В ході еволюції з'явилося не менше трьох ліній морських квіткових трав. Група морських трав складається з 60 видів і більшість з них схожі на наземні трави родини *Poaceae*. Морські трави належать до порядку Частухоцвітні (*Alismatales*), який включає 11 родин прісноводних видів і 4 родини повністю морські. Морські родини включають: *Posidoniaceae*, *Zosteraceae*, *Hydrocharitaceae*, *Cymodoceaceae* і з'явилися ці родини в Крейдяному періоді (за Wissler et al, 2011). Молекулярний аналіз показав, що наземні трави ставали аквальними не менше трьох разів і що усі сучасні морські трави походять від загального прісноводного предка наземного походження (за механізмом паралельної еволюції).

З якими проблемами зіткнулися наземні рослини, після переходу до життя у воді? По-перше, це брак світла і зміна довжини хвилі світла. Таким чином, внаслідок свого наземного походження, морські квіткові трави є дуже чутливими до нестачі світла (Orth et al., 2006; Dennison et al., 1993). Крім того, коріння морських трав знаходяться в анаеробних умовах, оскільки морські седименти бідні на кисень. Тому, при недостатньому транспорті кисню від пагонів до коріння - морські трави переходять до ферментативного анаеробного метаболізму. У воді також існує проблема отримання достатньої кількості вуглекислого газу для харчування рослини. В наслідок цього - морські трави перейшли на засвоєння вугільної кислоти замість вуглекислого газу. У водних умовах у квіткових рослин виникає проблема і з розмноженням. Тому, морські трави перейшли до гідрофільного запилення. Крім того, морські трави також зіткнулися з проблемою високої солоності води (за Wissler L. et al, 2011).



Сучасна морська трава *Zostera marina* L. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Zostera>).

Поява водних квіткових рослин групи *Hydrocharitaceae*. Пізня Крейда. Chen L.I. з колегами (2012) використовуючи метод фосилій і аналіз ДНК досліджували водні квіткові рослини родини Водокрасові (*Hydrocharitaceae*) порядку Частухоцвітні (*Alismatales*). Ця родина складається з 18 родів і 120 видів дуже різноманітних прісноводних і морських квіткових рослин групи однодольні. Ця родина має космополітне поширення по Землі. Проведені дослідження показали, що останній загальний предок родини *Hydrocharitaceae* мешкав в Азії в пізній Крейді - Палеоцені (72,6 - 54,7 млн.р.т.) (за Chen et al., 2012).



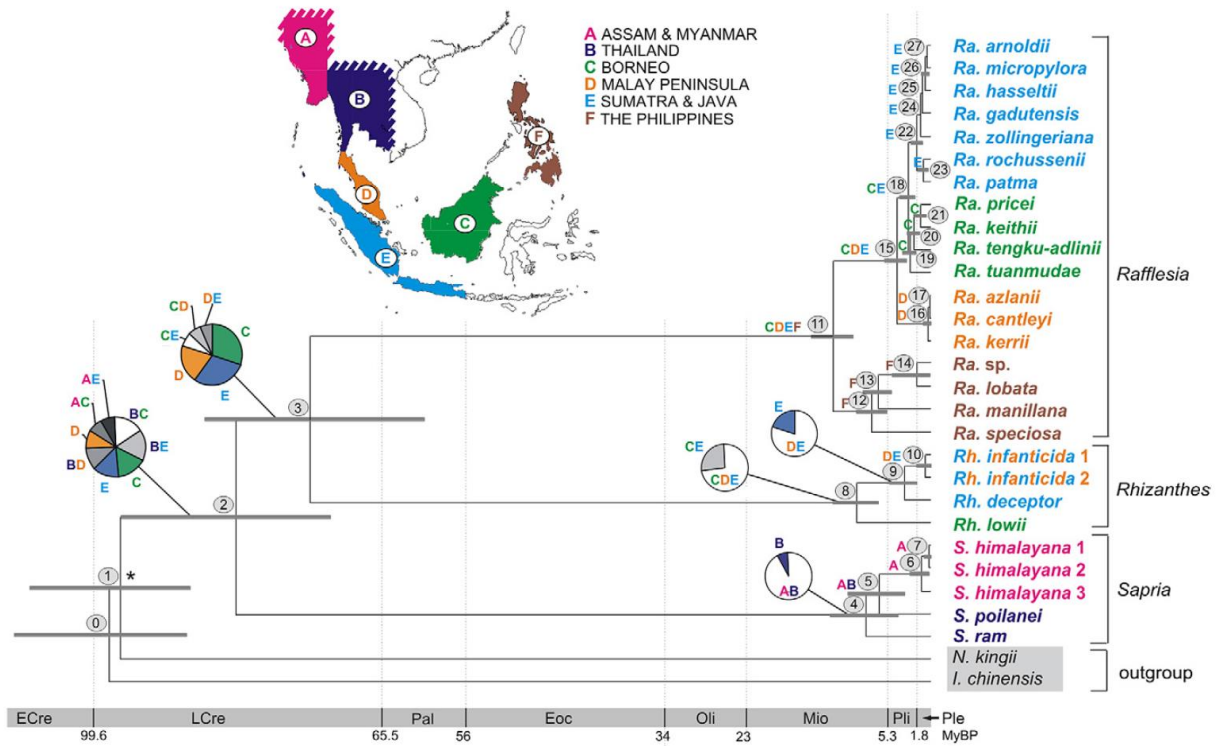
Азіатський центр появи водних квіткових рослин родини *Hydrocharitaceae* в пізній Крейді-Палеоцені і розселення представників даної родини по всій земній кулі (за Chen et al., 2012).

Поява паразитичних квіткових рослин. Верхня Крейда. Naumann J. з колегами (2013), використовуючи молекулярні методи, проаналізували філогенетичне дерево паразитичних рослин. Зокрема, аналіз ядерних генів однієї з найбільш незвичайних паразитичних рослин - *Hydnora visseri* (*Hydnoraceae*) показав, що група з'явилась приблизно 91 млн.р.т. Проведений авторами роботи аналіз літературних даних для інших паразитичних квіткових рослин (*Balanophoraceae*, *Cynomoriaceae* і *Apodanthaceae*) - показав їх незалежну появу також в Крейдяному періоді (за Naumann et al., 2013).



Квітка сучасної паразитичної квіткової рослини *Hydnora visseri* (*Hydnoraceae*) (за Naumann et al., 2013).

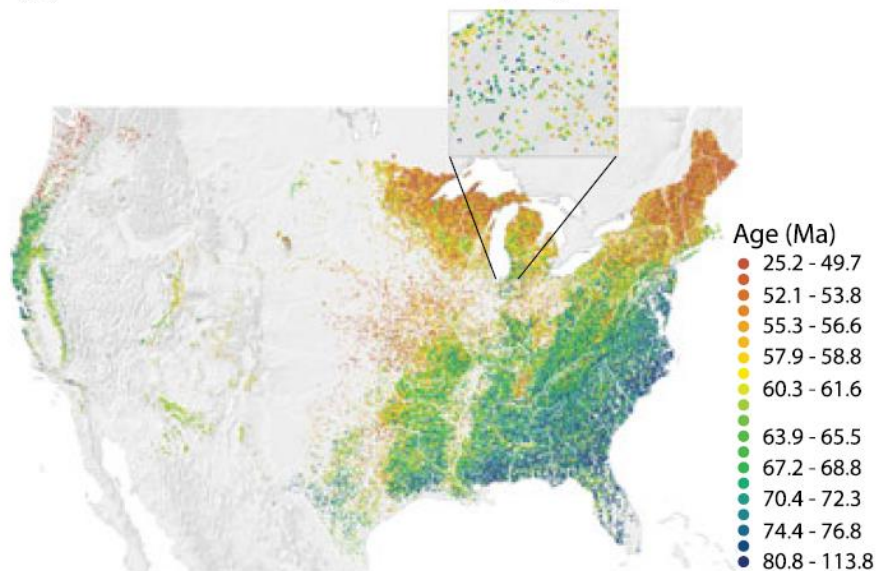
Поява паразитичних квіткових рослин групи раффлезієвих. Пізня Крейда. Молекулярно філогенетичний аналіз групи паразитичних квіткових рослин - раффлезієві (*Rafflesiaceae*), проведений Bendiksby M. з колегами (2010), свідчить про те, що група з'явилась в пізній Крейді, проте потужна хвиля диверсифікації її представників була запущена тільки в Кайнозойську еру (за Bendiksby et al., 2010).



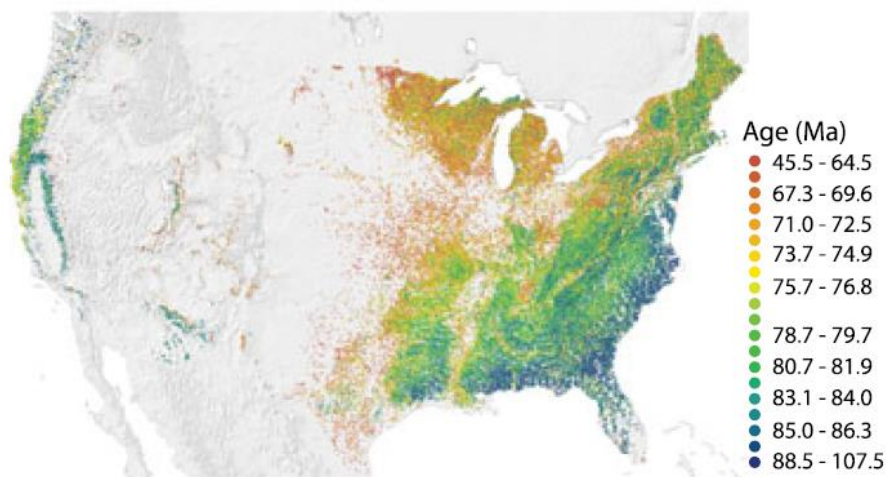
Філогенетична реконструкція часу появи і диверсифікації паразитичних квіткових рослин - раффлезієвих. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. (за Vendiksby et al., 2010).

Квіткові рослини мають обмежену здатність адаптації до низьких температур навколишнього середовища. Пізня Крейда. Аналіз фосилій дозволив дослідникам припустити причини градієнта різноманіття лісових співтовариств в холодній частині Північної півкулі, виходячи з обмеженої здатності клад квіткових рослин адаптуватись до похолодання, яке почалось в Кайнозойську еру.

(a) Molecular-based mean family age



(b) Fossil-based mean family age

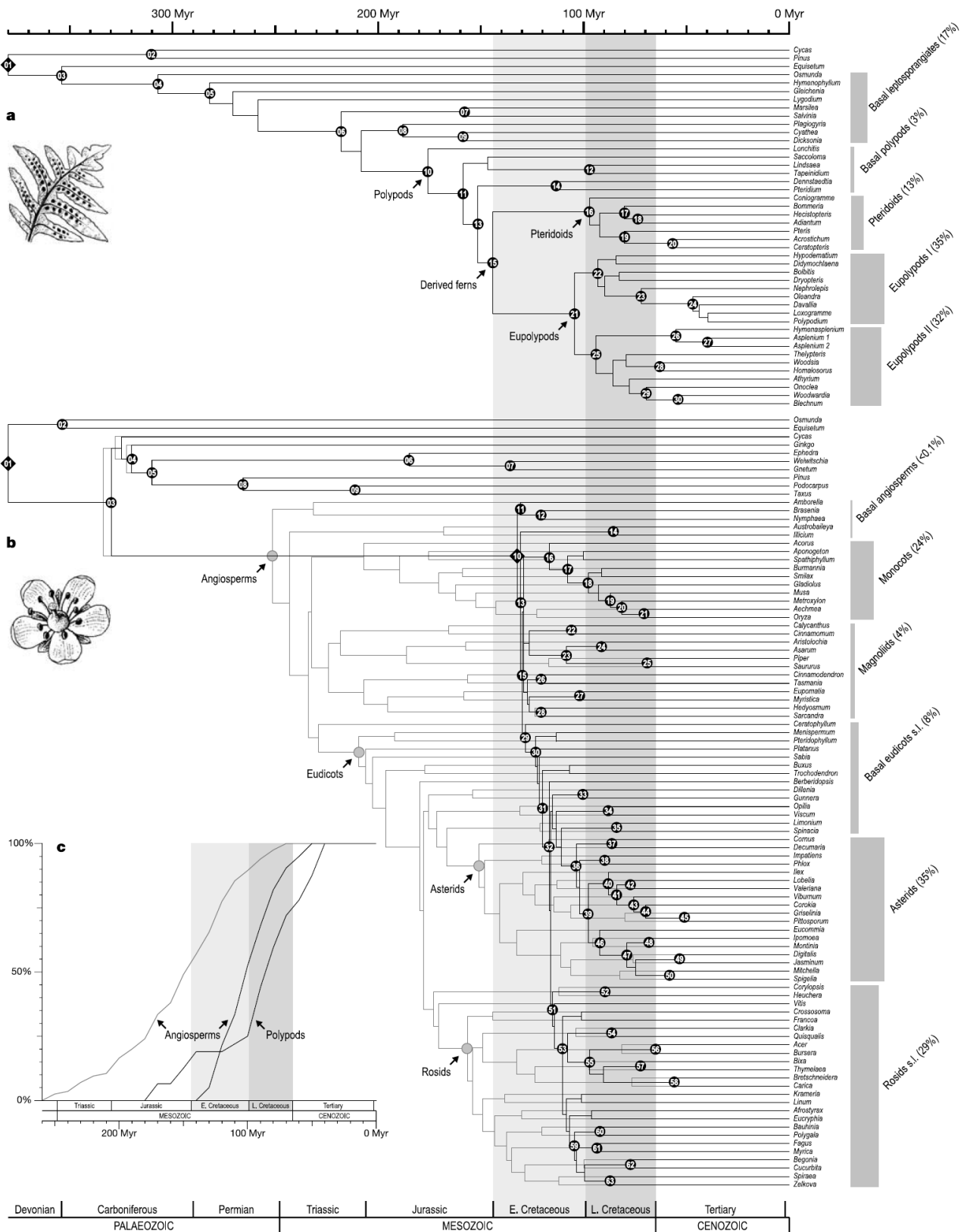


Географічний розподіл деревних квіткових рослин на території Північної Америки в залежності від віку родин. Де: а - оцінки, засновані на молекулярних даних; б - оцінки, засновані на результатах аналізу фосилій (за Hawkins et al., 2014).

Hawkins В.А. з колегами (2014) протестували філогенетичну структуру лісових угруповань Північної Америки і показали, що: 1) південні лісові угруповання складаються з видів квіткових рослин, які відносяться до більш давніх родин порівняно з більш північно розташованими спільнотами; 2) толерантність до низьких температур корелює з віком родин, і т.н. (за Hawkins et al., 2014).

Диференціація рослин родини жовтцеві. Жовтцеві (*Ranunculaceae*) - велика родина дводольних квіткових рослин, основна життєва форма яких - трави (тільки деякі види представлені напівчагарниками і кучерявими чагарниками). *NB! Еволюція жовтцевих йшла у напрямку переходу до трав'янистих життєвих форм. Дослідження, проведене Wang W. з колегами (2016), показало, що диференціація жовтцевих почалась в лісових екосистемах приблизно 108 - 90 млн.р.т. Швидкість диверсифікації групи різко зросла в Кампанії головним чином в результаті дивергенції нелісових ліній. Отримані авторами дані свідчать про те, що жовтцеві, які мешкають в лісах, з'явилися практично одночасно з лісами з квіткових рослин в середній Крейді, тоді як позалісові жовтцеві - з'явилися пізніше, наприкінці Крейдяної наземної революції біорізноманіття. Автори дослідження звертають увагу на той факт, що трав'яниста флора квіткових рослин практично не постраждала під час Крейдяно - Палеогенового масового вимирання біоти (за Wang et al., 2016).

Диверсифікація папоротей в тіні квіткових рослин. Верхня Крейда. Незважаючи на те, що папороті - це одна з найбільш давніх груп рослин, сучасні папороті диверсифікували не так давно. Schneider Н. з колегами (2004), використовуючи молекулярні методи і спираючись на дані по фосиліях, встановили, що поліподні папороті (polypod ferns) (а це понад 80% сучасних видів папоротей) диверсифікували в Крейдяному періоді після диверсифікації квіткових рослин і початку їх домінування в наземних екосистемах. Автори назвали свою роботу так: «Папороті диверсифікували в тіні квіткових рослин» (за Schneider et al., 2004).

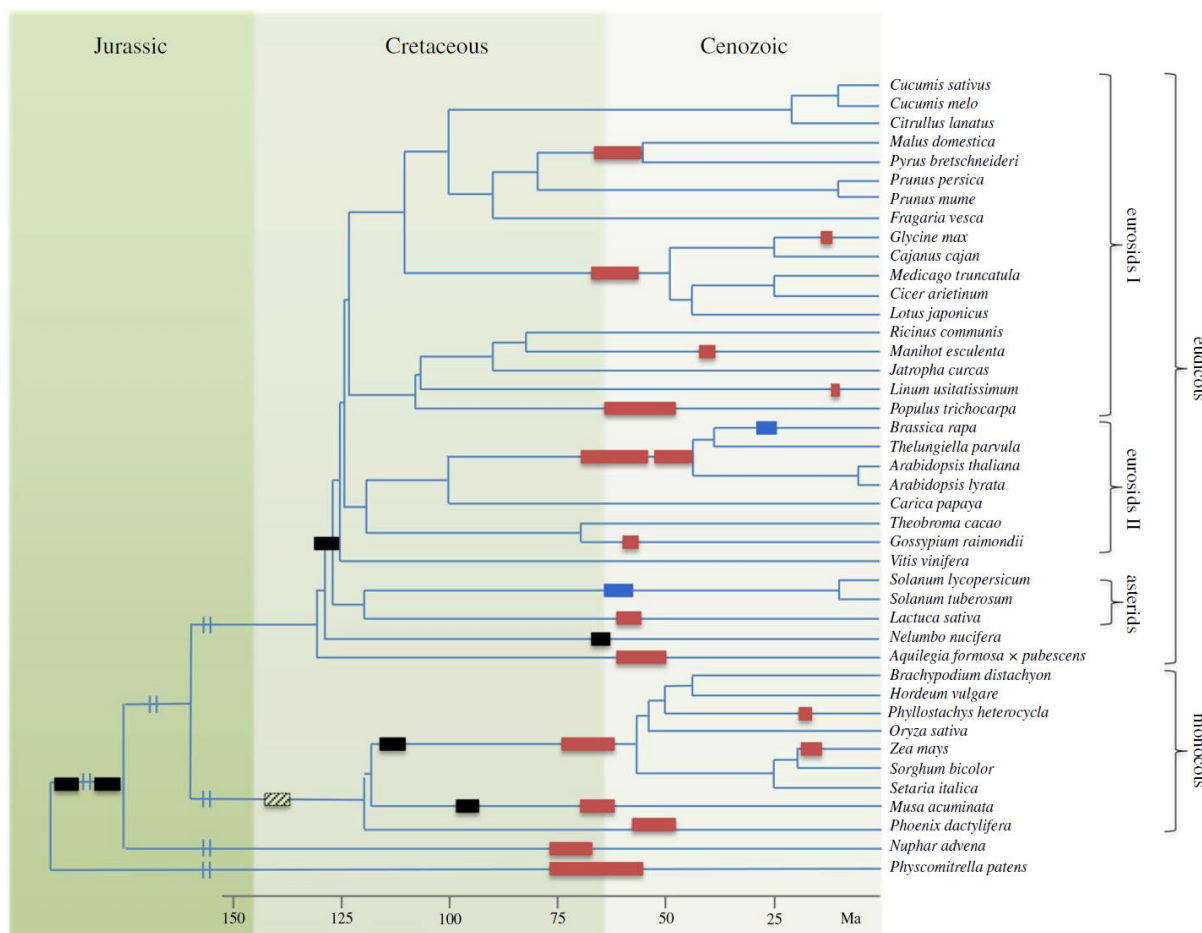


Філогенетична хронограма папоротей (a) і квіткових рослин (i) (за Schneider et al., 2004).

Екологічне домінування квіткових рослин пов'язане з адаптаціями, які з'явилися в результаті двох повногеномних дуплікацій у предкової лінії. Квіткові рослини пройшли дві повногеномні дуплікації на ранніх етапах своєї еволюції. Ці дуплікації зіграли критичну роль у формуванні багатьох регуляторних генів і генів, які відповідають за розвиток організму, в геномі сучасних квіткових рослин. Таким чином, давні події

поліплоїдизації зіграли найважливішу роль в появі і диверсифікації квіткових рослин (за De Bodt et al., 2005).

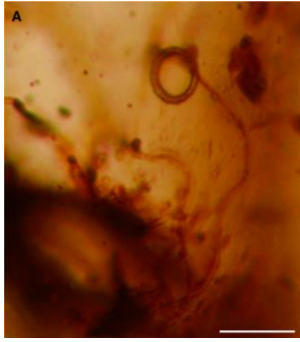
Термінальна Крейдяна поліплоїдизація у рослин. Дослідження, проведені Vanneste K. з колегами (2014), показали, що на межі Крейда-Палеоген, приблизно 66 млн.р.т., відбулась повногеномна дуплікація у багатьох груп рослин. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що в історії розвитку рослин повногеномні дуплікації часто збігались з епохами значних криз умов навколишнього середовища (за Vanneste et al., 2014).



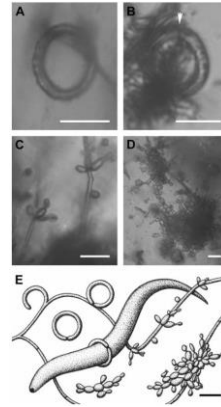
Хвиля повногеномних дуплікацій у рослин відзначена прямокутниками на межі Крейда-Палеоген, приблизно 66 млн.р.т. Де: червоні прямокутники відповідають подіям тетраплоїдизації, блакитні прямокутники - відповідають подіям гексаплоїдизації у рослин; чорні прямокутники - відповідають епохам поліплоїдизації у рослин згідно з літературними джерелами; заштрихований прямокутник - відповідає передбачуваним подіям поліплоїдизації у базових однодольних рослин (за Vanneste et al., 2014).

Гриби

Хижі гриби. Кінець ранньої Крейди. В умовах, дефіцитних з азотного живлення, хижі гриби переходять до полювання на нематод і на інші мікроорганізми. Сьогодні такі гриби часто зустрічаються в наземних екосистемах, однак, вони погано зберігаються в геологічному літописі у вигляді фосилій. Тому, велика частина висновків за стародавніми хижими грибам робиться на підставі молекулярного аналізу, який, на жаль, може охопити тільки ті групи організмів, які дожили до сьогоднішніх днів. Schmidt A.R. з колегами (2007, 2008) в смолі пізнього Альба (кінець ранньої Крейди, приблизно 100 млн.р.т.) описали скам'янілості хижого аскоміцетного гриба *Palaeoanellus dimorphus*, у якого виявили одноклітинне ловче кільце.



Крейдяний хижий гриб *Palaeoanellus dimorphus* gen. et sp. nov. Видно, що міцелій закінчується одноклітинним ловчим кільцем (за Schmidt et al., 2008).

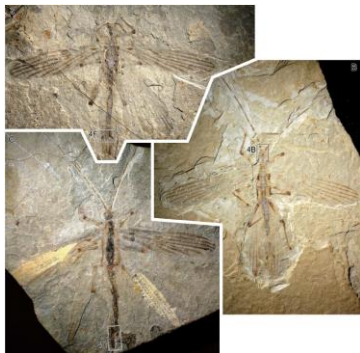


А - Д - фосилії хижого гриба в смолі. Крейда. 1 бар = 10 мкм. Е - реконструкція зовнішнього вигляду Крейдяного хижого гриба (за Schmidt et al., 2007).

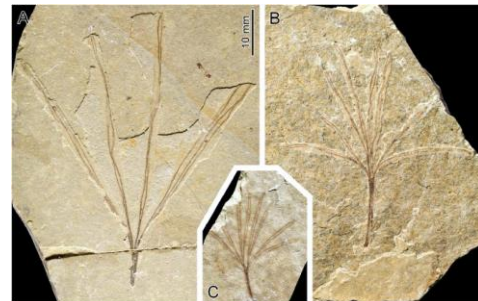
Ці гриби використовували ловчі кільця з гіфів для полювання на маленьких нематод. Морфологічний аналіз показав, що знайдені Крейдяні хижі гриби не відповідають відомим на сьогоднішній день групам хижих грибів (т.т., цей хижий гриб відноситься до групи, яка не дожила до наших днів) і, що, мабуть, стратегія хижацтва багаторазово і незалежно з'являлась в різних лініях грибів в ході еволюції життя на Землі (за Schmidt et al., 2007, 2008).

Комахи

Комахи-листочки ряду Примарові (або Паличники). Мімікрія. Мімікрія (наслідування, маскування) - це імітація організмом зовнішнього вигляду іншого неспорідненого організму або неживих об'єктів. Перші фосилії комах ряду Примарові або Паличники (*Phasmatodea*) знайдені в Юрських відкладеннях Великобританії, Німеччини і Казахстану. Для цих комах характерною є мімікрія під гілочки дерев. В Крейді – Палеогені з'явилась нова родина Паличників – Філлиди (*Phylliidae*), які придбали морфологічну подібність до листиків рослин. Мімікрія комах під листочки рослин захищає комах від нападу хижаків. Ця захисна стратегія з'явилася не пізніше ранньої Крейди: у відкладеннях внутрішньої Монголії, що датуються 126 ± 4 млн.р.т. Wang M. з колегами (2014) описали скам'янілості *Cretophasmomima melanogramma* - виду комах, базового для комах-листочків родини Філлиди (*Phylliidae*) ряду Примарові (*Phasmatodea*), який продемонстрував мімікрію під листочок голонасінної рослини *Membranifolia admirabilis* (за Wang et al., 2014).



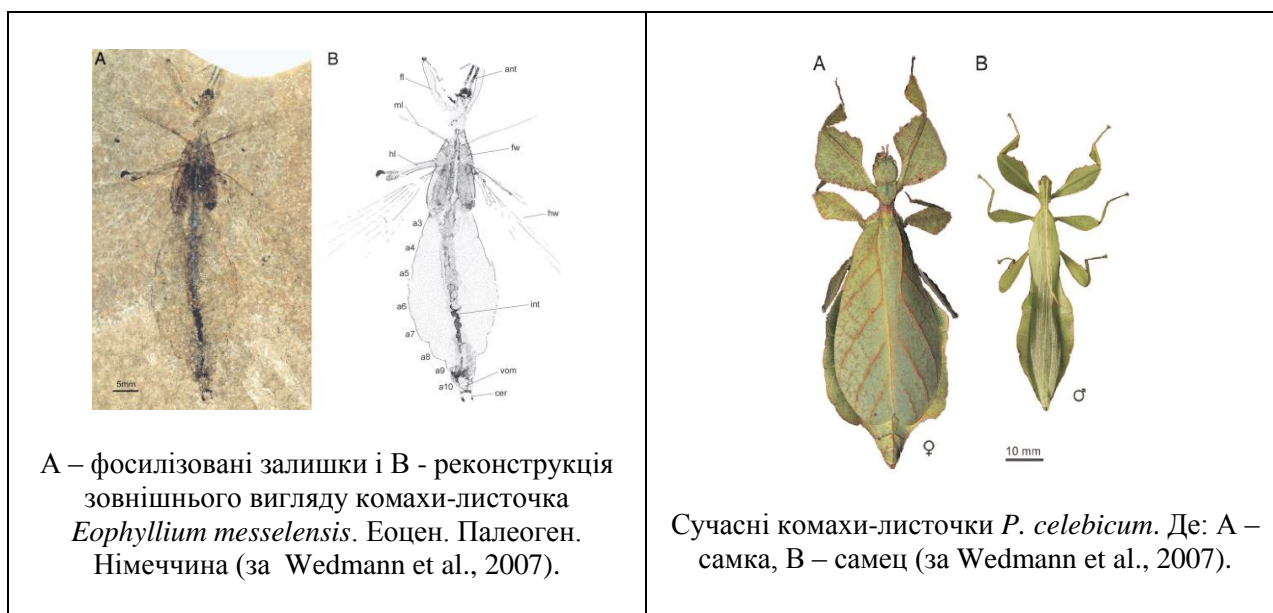
Фосилії *Cretophasmomima melanogramma* – вида комах, базового для комах-листочків. Рання Крейда (за Wang et al., 2014).



Фосилії листя Крейдяної голонасінної рослини *Membranifolia admirabilis*. Рання Крейда. Внутрішня Монголія (за Wang et al., 2014).

Продвинуті комахи-листочки були виявлені лише в наступному Палеогеновому періоді. Так, Wedmann S. з колегами (2007) в депозитах Еоцена (Палеогеновий період),

Німеччина, описали скам'янілості комах *Eophyllium messelensis*, які відносяться до родини Філлиди (*Phylliidae*) ряду Примарові (*Phasmatodea*), і для яких виявлена морфологічна і поведінкова мімікрія під листочки рослин (за Wedmann et al., 2007).



А – фосилізовані залишки і В - реконструкція зовнішнього вигляду комахи-листочка *Eophyllium messelensis*. Еоцен. Палеоген. Німеччина (за Wedmann et al., 2007).

Сучасні комахи-листочки *P. celebicum*. Де: А – самка, В – самец (за Wedmann et al., 2007).

Зміна типу мікробіоти у жуків родини *Pyrhacoridae* дозволила їм перейти на харчування новими рослинами. Пізня Крейда. Sudakaran S. з колегами (2015) охарактеризували мікробіоту жуків родини *Pyrhacoridae* і показали, що базова мікробіота була придбана жуками даної родини в Крейді, приблизно 86,5 - 81,2 млн.р.т. В подальшому, придбання нової мікробіоти в пізній Крейді дозволило жукам даної групи освоїти харчування новими рослинами з родини Мальвові, які з'явились 96 - 72 млн.р.т. (за Sudakaran et al., 2015).



Деякі сучасні види жуків родини *Pyrhacoridae* (за Sudakaran et al., 2015).

Поява сучасних груп бджіл в ранній Крейді і їх диверсифікація в середній-пізній Крейді паралельно з розповсюдженням по суші квіткових рослин. Дослідження, проведені Cardinal S. і Danforth V.N. (2013), показали, що сучасні групи бджіл з'явились в ранній Крейді, приблизно 123 млн.р.т, а сплеск диверсифікації бджіл припав на середню-пізню Крейду і збігся за часом з поширенням по суші основних груп квіткових рослин (за Cardinal & Danforth, 2013).

Поява соціальності у бджіл під родини *Xylocorinae*. Верхня Крейда. Rehan S.M. з колегами (2012) показали, що у великої під родини бджіл - *Xylocorinae* - прості форми соціальності присутні у предкової для даної групи лінії і що у даної групи бджіл мали місце не менше чотирьох випадків реверсій до солітарного (одиначного) способу життя. Предкова форма соціальності не включала морфологічно відособлену касту робочих бджіл і максимальний розмір колонії був дуже невеликим. Справжня каста робочих бджіл, які довічно виявляються нездатними до репродукції, з'являлася тільки двічі і лише в одному з випадків сформувалась різна морфологія у королеви і робочих бджіл. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що існують дуже великі бар'єри для еволюції

еусоціальності і що поява еусоціальності, мабуть, вимагає, швидше за все, дуже незвичайних екологічних умов і незвичайної життєвої історії групи, ніж значної кількості часу для селекції даної ознаки (еусоціальність) (за Rehan et al., 2012).

Симбіоз між осами-філантами (т.зв. «бджолиними вовками») і ґрунтовими бактеріями сформувався в кінці Крейдяного періоду і підтримується до сьогоднішніх днів. Самка ос-філанта нападає на бджолу, паралізує її своєю отрутою і забирає в своє підземне гніздо. Потім на паралізовану жертву відкладає свої яйця. Личинки ос-філанта, що вилупилися з яєць, харчуються бджолою, приготовленою для них осою-матір'ю. Для захисту свого «корму» та потомства від патогенних бактерій - оса-філант носить в своїх антенних залозах симбіотичних бактерій роду *Streptomyces*, які продукують суміш з дев'яти різних антибіотиків, що захищає личинок і корм від шкідливих ґрунтових грибків і бактерій. Реконструювавши філогенію декількох видів ос-філантів і їх симбіонтів, Kaltenpoth M. з колегами (2014) виявили, що симбіоз ос-філантів з бактеріями *Streptomyces* виник наприкінці Крейдяного періоду близько 68 млн.р.т. Сьогодні вже близько 170 видів ос живуть в симбіозі з бактеріями, які продукують антибіотики.



C – Фотографії деяких груп ос-філантів (*Philanthini*) або т.зв. «бджолиних вовків» (з ліва на право): самець *Philanthus loefflingi*, самець *Philanthus pulcherrimus*, самка *Philanthus basilaris* біля входу в гніздо, самець *Philanthus coronatus* і самка *Trachypus boharti*; D – флюоресцентна мікрофотографія стрептоміцетних актинобактерій з секрету антенних залоз ос-філантів; ці бактерії виділяють антибіотики, які захищають кормову базу ос-філантів від патогенних бактерій (за Kaltenpoth et al., 2014).

На сьогоднішній день дуже мало відомо про закономірності передачі нащадкам екстраклітинних симбіонтів. А це - значна частина мікроорганізмів, асоційованих з комахами. За рахунок яких механізмів даний тип симбіозу залишається стабільним протягом багатьох років і не відбувається заміна одного симбіотичного мікроорганізму на інший? Kaltenpoth M. з колегами (2014) при дослідженні симбіозу між поодинокими осама і антибіотик-продукуючими бактеріями, було показано, що організм господаря контролює передачу екстраклітинного симбіонта своїм нащадкам. І саме цей контроль забезпечує стабільність даного типу симбіозу вже більше 68 млн. років. Проведений авторами роботи філогенетичний аналіз показав, що три роди ос - бджолиних вовків (*Philanthus*, *Trachypus* і *Philanthinus*) культивують різні класи стрептоміцетних бактерій для захисту своєї кормової бази від патогенних бактерій. Дослідниками було встановлено, що стародавні ґрунтові стрептоміцетні бактерії вступили в симбіоз з осама - бджолиними вовками не менше 68 млн.р.т. При цьому передача бактерій-симбіонтів від батьків до дітей йшла через осередки розплоду і поверхню коконів, що призвело до ко-диверсифікації бактерій-симбіонтів і ос-господарів.

Поверхнева екстраклітинна передача симбіонтів від батьків до потомства створює можливості для обміну симбіонтами між різними лініями бджолиних вовків через хижацтво або повторне використання гнізд. Однак, експериментальне інфікування не-нативними бактеріями дозволило встановити, що не дивлячись на успішну колонізацію антенальних залоз не-нативними бактеріями - їх трансмісія в кокон селективно блокується. Встановлено, що "бджолині вовки" іноді замінюють свої бактерії, але при цьому вони завжди змінюють їх на симбіонта іншого виду "вовків". Незважаючи на те, що вільно живучі родичі

симбіотичних бактерій дуже поширені в середовищі існування цих ос, вони, мабуть, не в змозі стабільно оселятися на "бджолиних вовках" і замінювати собою "рідних" симбіонтів. Недопущення інших - потенційно шкідливих - ліній бактерій дозволяє уникнути зараження личинок. Одночасно оси гарантують, що їх потомство успадкує корисний захисний штам. Таким чином, дослідники виявили, що оси-філанти здатні передавати потомству тільки певні штами бактерій, пов'язані з ними тривалою симбіотичною історією. Однак, якими є молекулярні механізми вибіркової передачі нащадкам бактерій певного штаму - поки не відомо (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/338-wasp>; за Kaltentpoth et al., 2014).

Виникнення мутуалізму ос-браконід з поліДНК-вірусами. Пізня Крейда. Полі-ДНК-віруси - це істотний компонент, який опосередковує взаємини в системі «господар-паразит» між деякими браконідними осами і їх господарями – гусеницями, оскільки ці віруси спроможні пригнічувати імунну систему організму-господаря. Взаємовідносини полі-ДНК-вірусів з осами - це незвичайний приклад мутуалізму між вірусами і еукаріотами. Аналіз ДНК і аналіз фосилій дозволив Whitfield J.B. (2002) встановити, що мутуалізм браконідних ос з полі-ДНК вірусами встановився приблизно $73,7 \pm 10$ млн.р.т., тобто, не пізніше цього часу виникла функціональна асоціація між осами браконідами і полі-ДНК-вірусами (за Whitfield, 2002).

NB! Одомашення браконідних вірусів комахами відбулось в Карбоні, приблизно 310 млн.р.т. (Theze et al., 2011), а одомашення нудівірусів паразитичними осами – приблизно 100 млн.р.т. (Herniou et al., 2013).

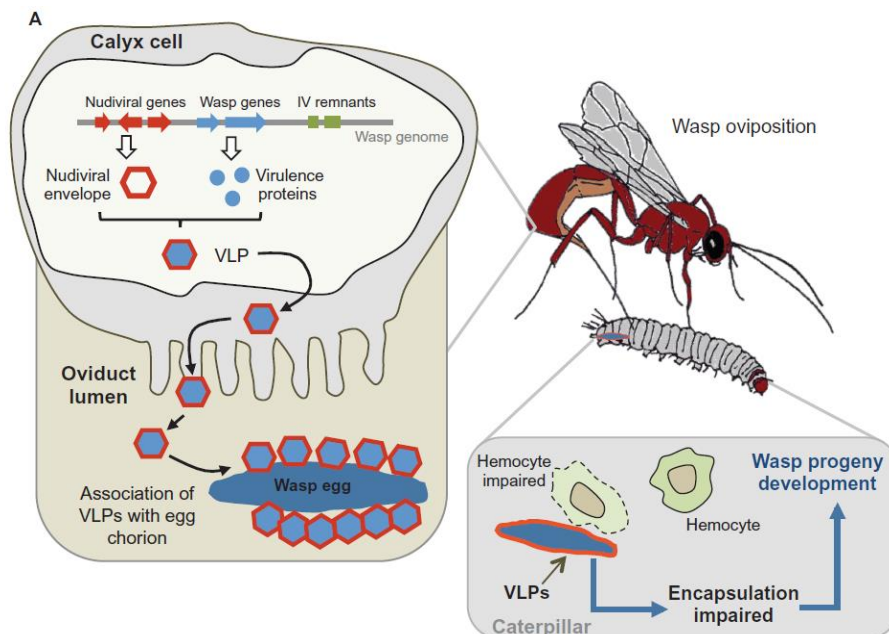


Фосилії браконідної осі *Magadanobracon rasnitsy*. Крейдяний період (за Belokobylskij, 2012).

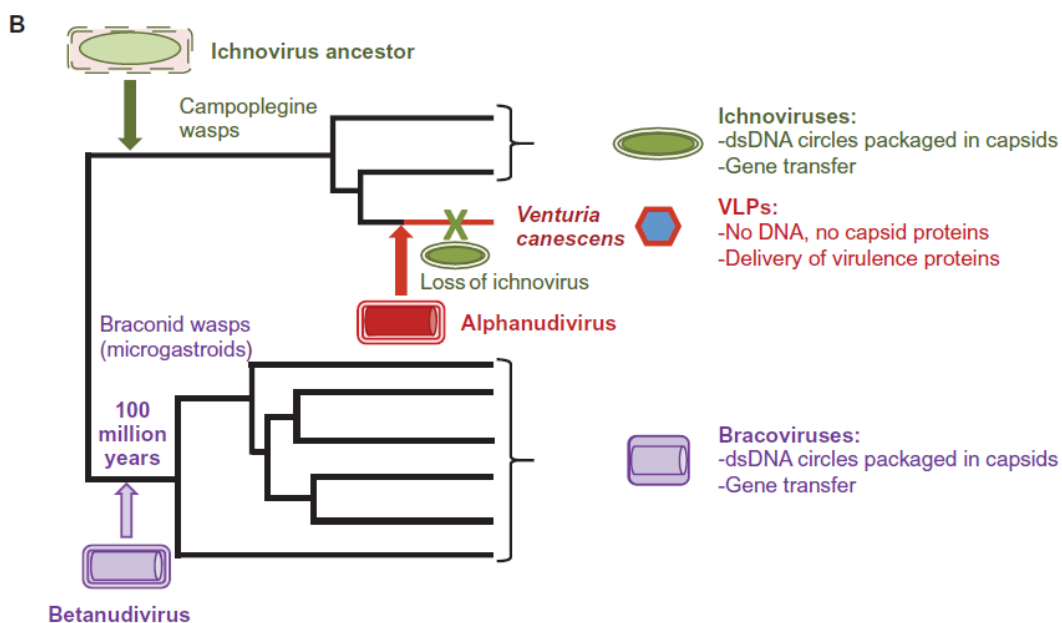


Оси-браконіди озброєні нудівірусом, починаючи з Крейдяного періода (за <http://www.novate.ru/blogs/140416/35937>).

Паразитичні осі-браконіди використовують одомашені ними нудівіруси для захисту від імунної системи господаря. Паразитичні осі-браконіди відносяться до родини паразитичних наїзників, які відкладають свої яйця в тіло гусениць інших комах. Після вилуплення з яєць - личинки браконідних ос вбивають свою жертву. При цьому разом з яйцями в тіло жертви потрапляють частинки одомашених нудівірусів, які блокують імунну систему організму-господаря. Проведені дослідження показали, що одомашення нудівірусів браконідними осами сталося приблизно 100 млн.р.т. в Крейдяному періоді (за Herniou et al., 2013). Pichon A. з колегами (2015) встановили, що різні групи паразитичних ос використовують різні одомашені віруси, і механізм цього використання - різний. Так, у *Venturia canescens* віральні гени продукують ліпосоми, які доставляють вірулентні протеїни в організм-господаря, тоді як браконідні осі використовують вірусні частинки для доставки в організм-господаря генних продуктів. Таким чином, проведені дослідження показали, що одомашення вірусів багаторазово відбувалося в ході еволюції паразитичних ос з подальшою різною еволюційною траєкторією після ендогенізації вірусу, що проявилось в різній стратегії доставки вірулентних молекул в організм господаря (за Pichon et al., 2015).



Вірусні ліпополіпротеїнові частинки (VLPs) складаються з вірулентних протеїнів паразитичної оси, покритих вірусною оболонкою. Ці VLPs-частинки приєднуються до яєць паразитичної оси і потрапляють всередину тіла гусениці-господаря: VLPs-частинки забезпечують захист яєць паразита від імунної відповіді хазяїна: вони перешкоджають формуванню капсули навколо яєць паразита клітинами імунної системи (за Pichon et al., 2015).



Одомашнення вірусів паразитичними осами. В процесі еволюції паразитичних кампоплегінових ос (Campoplegine wasps) в їх геном інтегрувалися два віруси: 1) іхновіруси, при цьому оси продукували іхновіруси; і 2) альфа-нудівіруси, при цьому оси продукують вірусні ліпопротеїнові частинки, які опосередковують доставку вірулентних протеїнів. NB! Нудівіруси витіснили іхновіруси. Предки браконідних ос, залежно від кампоплегінових ос, одомашнили бета-нудівірусів, що дало початок браковірусам, які переносять ДНК в капсиді в клітину господаря (за Pichon et al., 2015).

Поява мурах. Ріння Крейда. Аналіз фосілій і результати молекулярних досліджень дозволили Moreau C.S. і Bell C.D. (2013) встановити, що сучасні групи мурах з'явилися 158 - 139 млн.р.т. (тобто наприкінці Юри - в ранній Крейді). Крім того, було встановлено, що рання диверсифікація мурах відбулась в Крейдяному періоді в Неотропіках (за Moreau & Bell, 2013).

Дослідження фосилій, проведене Perruchot V. з колегами (2008), показало, що мурахи з'явилися в ранній Крейді. Крім того, морфологічний аналіз мурах, фосилізованих в смолі, дозволив авторам роботи стверджувати про досить ранню появу у мурах еусоціальності і поділу на касти (рання - середня Крейда) (за Perrichot et al., 2008).

Молекулярний аналіз, проведений Brady S.G. з колегами (2006), також дає більш пізні дати появи мурах – за їх даними загальний предок сучасних мурах з'явився в інтервалі 135 – 115 млн.р.т. Автори роботи підкреслюють помилковість даних інших дослідників щодо Юрської появи сучасних мурах (Brady et al., 2006).

Перші мурахи - були поодинокими мисливцями. У шматку бурштину Крейдяного періоду Perrichot V. з колегами (2016) виявили нового представника ранніх мурах *Ceratomyrmex ellenbergeri*, який жив на території сучасної Бірми 99 млн.р.т. У цього мурашки на голові зростає довгий ріг, а потужні серповидні щелепи, у інших форм зазвичай вигнуті в горизонтальній площині, у цератоміркеса розташовувалися вертикально, піднімаючись високо над головою. На думку вчених, такий головний апарат являє собою адаптацію для полювання на крупну здобич. При цьому знайдений мураха-носоріг явно був поодиноким мисливцем, на відміну від більшості сучасних мурах.



Ceratomyrmex ellenbergeri (<https://lenta.ru/news/2016/05/31/unicorn/>; за Perrichot et al., 2016).

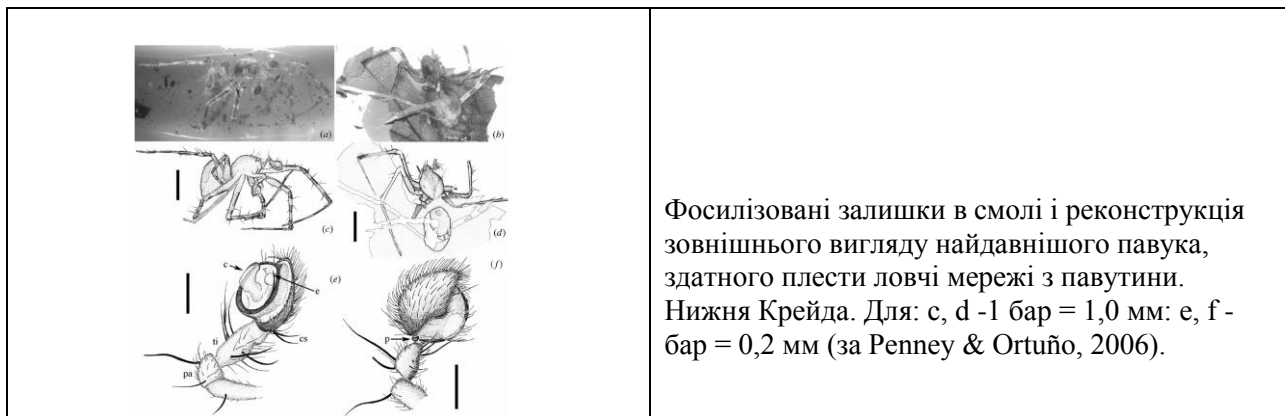
Розроблена в останні роки теорія еволюції мурах передбачає, що принаймні деякі їх ранні представники були поодинокими хижаками, які створювали невеликі колонії, але добували собі їжу самостійно. Однак більшість відомих досі викопних мурах, датованих Крейдяним періодом, вже мали помітні риси спеціалізації і ділилися на робочих і репродуктивних особин, що в дану еволюційну концепцію ніяк не вкладалося. Тепер, з відкриттям одиночного мисливця, ця концепція нарешті отримала підтвердження (цитовано за <https://lenta.ru/news/2016/05/31/unicorn/>; за Perrichot et al., 2016).

«Королівські» феромони з'явилися у соціальних жорсткокрилих (оси, бджоли, мурахи) наприкінці Юри. Феромони королеви блокують розмноження інших самок у соціальних комах. Хімічний аналіз показав ідентичність королівських феромонів у мурах, осі і бджіл і свідчить про появу «королівського феромону» не менше 150 млн.р.т. (наприкінці Юри). На сьогоднішній день не встановлено, чи є подібність в хімічній будові королівського феромону конвергентною у ос, мурах і бджіл, чи «королівський» феромон з'явився ще у загального предка жорсткокрилих комах, проте у солітарних (не еусоціальних) форм - він виконував інші комунікативні функції (за Chapuisat, 2014).

Найбільш давній павук, спроможний плести ловчі мережі. Нижня Крейда. Penney D. і Ortuño V.M. (2006) в смолі, яка датується нижньою Крейдою, були описані скам'янілості павука - найбільш древнього представника родини *Araneidae* - родини, члени якої для полювання плетуть ловчі мережі.

Знайдені скам'янілості є прямим свідченням того, що всі три основні родини павуків, що плетуть ловчі мережі: *Araneidae*, *Tetragnathidae* і *Uloboridae* вже з'явилися в цей час, що підтверджує давність використання павуками ловчих мереж для полювання. З огляду на складні стереотипні рухи, які використовують всі павуки для побудови павутинної мережі, немає сумніву щодо появи такої можливості у загального предка даних трьох родин павуків в Юрському періоді або навіть раніше. Крейдяний розквіт квіткових рослин і, як наслідок,

літаючих комах-запилювачів - сприяли радіації родин павуків, які плетуть павутинні мережі для полювання (за Penney & Ortuño, 2006).



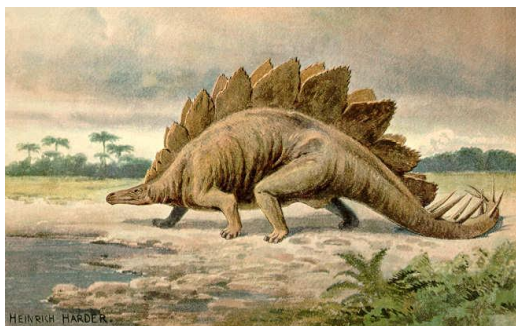
Одноразова поява павуків, які спроможні плести ловчі мережі. Рання Крейда.

Peñalver E. з колегами (2006) досліджували бібліотеки експресії білків павутинних залоз для встановлення еволюції здатності павуків плести ловчі мережі. Проведені дослідження показали, що на відміну від існуючої точки зору на те, що здатність плести ловчі мережі багаторазово з'являлась у павуків, отримані авторами роботи дані щодо розподілу і філогенії павутинних білків свідчать про одноразове давнє походження здатності плести ловчі мережі приблизно 136 млн.р.т. (за Peñalver et al., 2006).

Наземні рептилії

Зміна фаун динозаврів в Крейдяному періоді.

В Крейдяному періоді гіганти брахіозаври і діплодоки - вимерли. Але, з'явилися нові прозауроподні динозаври - титанозаври (відомі в Гондвані). Пластинчасті стегозаври були заміщені важкоозброєними анкілозаврами. Цератопси (рогаті динозаври) з'явилися в Азії-Америці. Найбільш численними і різноманітними Крейдяними рослиноїдними тваринами були неозброєні орнітоподні динозаври, особливо - гіпсілоданти і ігуаноданти - вони були космополіти. Серед тероподних хижаків - радирували птахо-подібні форми, серед яких були гіганти кархародонтозаври (carcharodontosaurs), спінозаври, тиранозаври, середньорозмірні дейноніхіди (deinonychids) і птахоподібні орнітоміозаври (ornithomimosaur), загадкові сегнозаври (segnosaurs). Були птахи. При цьому досить важко було провести грань між птахами і динозаврами (за Palaeos.com).



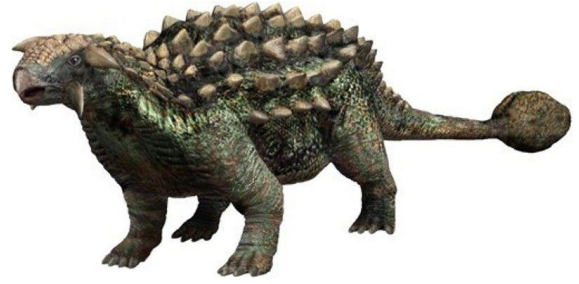
Стегозавр - рослиноїдний динозавр. Довжина тіла до 9 м, вага до 4,5 тонн. Пізня Юра - рання Крейда. Вимерли на початку Крейди. 145 млн.р.т. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Нодозаврід - представник броньованих рослиноїдних динозаврів групи анкілозаврів. Ці тварини - навчилися жувати їжу. Пізня Крейда. 110-100 млн.р.т. (за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/6a/Edmontonia_model.jpg).



Скелети двох полакантін (*Polacanthinae*) – примітивні нодозавріди, представники анкілозаврових динозаврів. Пізня Юра – рання Крейда, 155 – 125 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>).



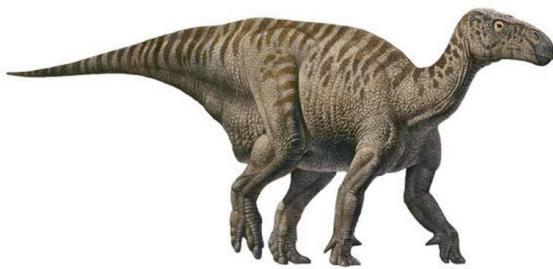
Анкілозавр (*Ankylosaurus*). Пізня Крейда. 68 - 66 млн.р.т. (<http://animalreader.ru/wp-content/uploads/2014/09/ankilozavr1.jpg>).



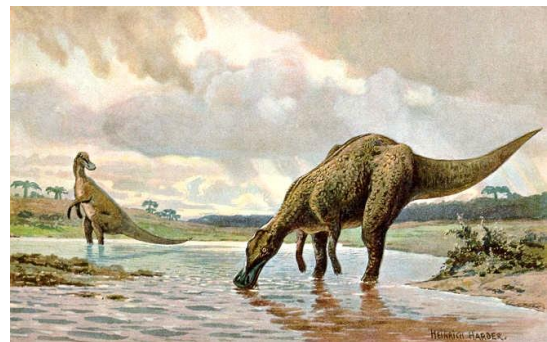
Псітакозавр (*Psittacosaurus*), ранній цератопс. Рання Крейда, 123,2 – 100 млн.р.т. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Psittacosaurus...>).



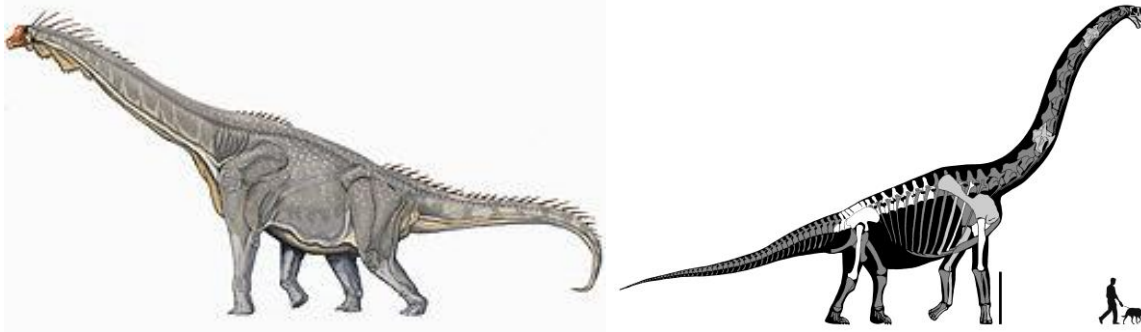
Трицератопс (*Triceratops*). Пізня Крейда. 68 – 66 млн.р.т. (за <http://dinoblog.org/wp-content/uploads/2011/01/triceratops03.jpg>).



Ігуанодон (*Iguanodon*)
(за https://otvet.imgsmail.ru/download/24962479_446fbe158e08fad4b62541251d46d0b4_800.jpg).



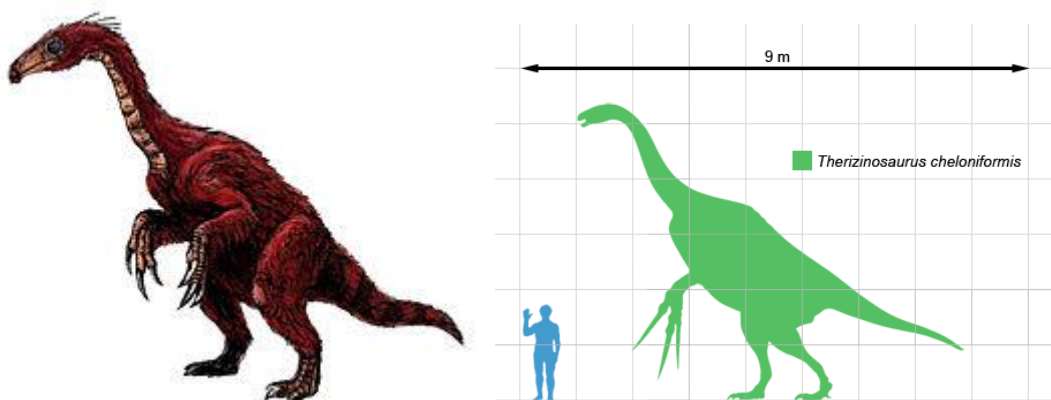
Гадрозаври (траходонти або качкодзьобі динозаври) - птахотазові динозаври групи орнітопод. Мали дзьоб, схожий на качиний, а в глибині рота - ще близько 1500 дрібних жувальних зубів. Досягали 16,6 м в довжину, вага - до 23 тонн. Жили великими стадами. Ті з них, що мешкали в приполярних районах на зиму відкочували в теплі краї. Пізня Крейда. (за <http://dinozavrikus.ru/wp-content/uploads/2010/09/Hadrosaur.jpg>).



Брахіозаври - ящеротазові трав'юїдні динозаври. Мали зуби для перетирання рослинної їжі. Довжина тіла до 44 м, вага до 200 тонн. Пізня Юра – рання Крейда, 157 – 93 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Brachiosaurus>; <http://www.miketaylor.org.uk/dino/brachio/images/figures/Taylor-SVP-Brachiosaurus-fig7...>).



Аргентинозаври (*Argentinosaurus*) - представники титанозаврів. Пізня Крейда. 97 – 94 млн.р.т. (за http://pds9.egloos.com/pds/200806/05/84/e0010684_484743e5a2d79.jpg).



Теризинозавр - динозавр групи ящеротазових. Мали гігантські (до 1 м завдовжки) кігті на передніх кінцівках за допомогою яких вони пригинали до землі високі гілки. Замість зубів у них був великий і тупий пташиний дзьоб. А оскільки жувати вони не вміли, то для перетирання їжі ковтали камені, як сучасні птахи. Пізня Крейда. 70 млн.р.т. (за http://cs540109.vk.me/c540101/v540101760/19694/qL9Xde3_96w.jpg; <http://dinosaurs.afly.ru/ii/te/therizinosaurus-razmer.png>).



Бейшалонг (*Beishanlong*) – представник групи орнітоміозаврів. Рання Крейда. 115 – 100 млн.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Beishanlong#/media/File:Beishanlong_BW.jpg).



Дейноцерус (*Deinocheirus*) – представник групи орнітоміозаврів. Пізня Крейда. 71 – 69 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Deinocheirus#/media/>).

Причини зміни фаун динозаврів. Існує гіпотеза, згідно якої, зміна фаун рослиноїдних динозаврів в Крейді відбулась через зміну флор. Однак, квіткові стали панівною групою на Землі тільки наприкінці Крейди, тоді як зміна фаун травоїдних динозаврів почалась з ранньої Крейди. Наприклад, у середині Пермського періоду – відбулась зміна флор (в екосистемах почали панувати голонасінні рослини) і лише потім відбулась зміна фаун. Але в ситуації з Крейдою – навпаки: фауни змінились раніше, ніж змінився флористичний склад екосистем.

NB! Аналіз фосилізованих копролітів травоїдних динозаврів виявив, що не дивлячись на панування квіткових рослин, динозаври продовжували харчуватись голонасінними рослинами. Проте, згідно інших даних (Prasad et al., 2005) – як мінімум деякі групи динозаврів харчувались квітковими рослинами.

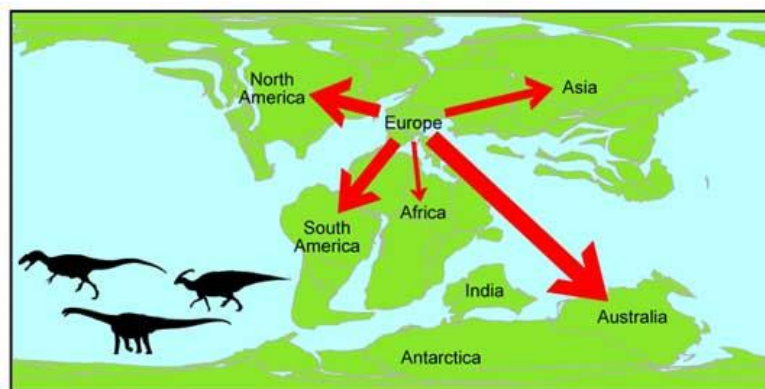
***Динозаври їли квіткові рослини. Пізня Крейда.** Існує гіпотеза, що однією з причин занепаду динозаврів в пізній Крейді стало панування квіткових рослин: дослідники припускали, що динозаври не їли квіткові рослини через токсичність їх алкалоїдів. Однак, дослідження копролітів пізньо-Крейдяних динозаврів, що мешкали на території Індії, проведене Prasad V. з колегами (2005), показало, що ця гіпотеза як мінімум для деяких груп динозаврів не правомірна: в копролітах титанозаврів були знайдені фосилізовані залишки квіткових рослин (за Prasad et al., 2005).

Зміни фаун рослиноїдних динозаврів в Крейдяному періоді не пов'язані з експансією квіткових рослин. Протягом Крейдяного періоду відбувались зміни фаун рослиноїдних динозаврів. Одна з найбільш привабливих гіпотез, які пояснюють такі зміни – гіпотеза впливу зміни в домінуючих флорах на зміни в фаунах в екосистемах. В Крейдяному періоді домінуючою групою стали квіткові рослини.

Butler R.J. з колегами (2009) склали базу даних розподілу Крейдяних динозаврів і квіткових рослин і побудували кореляційні криві між таксономічним розмаїттям і зустрічальністю рослиноїдних динозаврів (*Sauropodomorpha*, *Stegosauria*, *Ankylosauria*, *Ornithopoda*, *Ceratopsia*, *Pachycephalosauria* і рослиноїдних теропод) і основними групами рослин (квіткових, бенетитових, цикадових, цикадофітових, хвойних, папоротей і гілкових). Проведені дослідження показали, що за одним винятком, зразок різноманітності основних груп рослиноїдних динозаврів не корелює позитивно з різноманітністю квіткових рослин, тобто на рівні крупних клад не було виявлено ко-еволюції між рослиноїдними динозаврами і квітковими рослинами. Лише диверсифікація пізньо-Крейдяних пахицефалозаврів (*pachycephalosaurs*) (за винятком проблемного таксона *Stenopelix*) показала позитивну кореляцію з диверсифікацією квіткових рослин. Однак, отриманий результат, може бути артефактом поганого збереження зразків в Туронії - Сантонії. Крім того, стегозаври показали

значну негативну кореляцію з поширенням квіткових рослин і значну позитивну кореляцію з поширенням неквіткових цикадових і бенетитових рослин: в ранній Крейді співпав занепад стегозаврів і цикадофітових рослин (за Butler et al., 2009).

Динозаври рятувалися втечею з Крейдяної Європи. Аналіз бази даних Paleobiology Database, проведений Dunhill A.M. з колегами (2016), дозволив встановити дивовижний факт: протягом ранньої Крейді, в інтервалі 125-100 млн.р.т., міграція динозаврів була спрямована виключно з території сучасної Європи на периферію колишньої Пангеї. При цьому жодна з родин динозаврів не переселилася з цих "віддалених провінцій" в середню частину материка. Пояснити таку дивну картину міграцій динозаврів вчені поки не можуть (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/730-dinomigration>; за Dunhill et al., 2016).



У Крейдяному періоді в інтервалі 125 - 100 млн.р.т. з невідомих причин динозаври мігрували з Європи в інші частини світу (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/730-dinomigration>).

Динозаври-мореладони запасали поживні речовини в горбу на спині. У Крейдяних відкладеннях на північному заході Іспанії дослідниками були знайдені фосилізовані залишки рослинної дінозавра мореладона (*Morelladon beltrani*). Палеонтологи виявили незвичайні кісткові вирости хребців, які стирчали над спиною цього ящера вертикально вгору і досягали в довжину до півметра. Дослідники вважають, що ці вирости хребців формували горб, в якому мореладони запасали поживні речовини: це було місце для зберігання жиру, який використовувався тваринами в періоди нестачі їжі і води (тобто, це був горб - аналогічний горбу сучасних верблюдів).



Динозаври мореладони (*Morelladon beltrani*) запасали поживні речовини в горбу на спині (за <http://paleonews.ru/index.php/new/661-morelladon>).

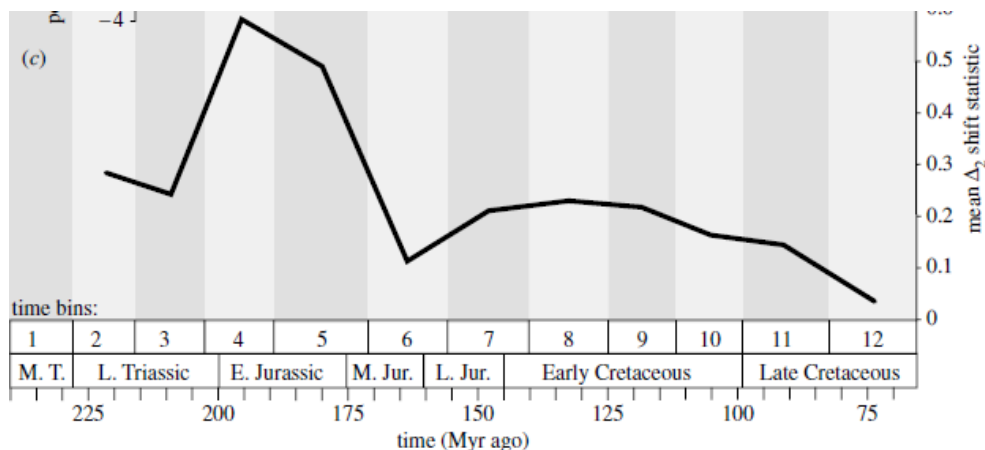
Динозаври мореладони жили 125 млн.р.т. в межах річкової дельти, на якій чергувалися вологі і сухі періоди і з температурами, що змінювались в інтервалі від +4° до +40°. Переважаючими формами рослинності на цих територіях були папороті, а хвойні нагадували сучасні кипариси. Щоб вижити в таких жорстких умовах, європейські динозаври могли здійснювати сезонні міграції подібно до сучасних великих рослиноїдних тварин, що мешкають в подібних екологічних зонах. У такій ситуації запас поживних речовин в горбу

тварини дійсно міг виявитися корисним (за <http://paleonews.ru/index.php/new/661-morelladon>; за Gasulla et al., 2015).

Хижі динозаври. Серед хижих динозаврів - панували тиранозаври (з довжиною тіла до 14 м, вагою до 7 тонн), акрокантозаври (які на випадок голоду або посухи на спині мали товстий жировий валик з запасами поживних речовин) та ін.

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|  <p>Акрокантозавр - динозавр групи ящеротазових, які на випадок голодування або посухи на спині мали товстий жировий валик. Рання Крейда, 116 – 110 млн.р.т. У середині Крейди всі представники акрокантозаврів вимерли (за http://img12.deviantart.net/6178/i/2011/).</p> |  <p>Тиранозавр <i>Tyrannosaurus rex</i>, один з найбільших наземних хижаків і канібалів. Довжина тіла до 14 м, вага до 7 тонн. Теплокровні. У них почався поділ зубів на ікла і корінні зуби. Пізня Крейда (за http://img4.wikia.nocookie.net).</p> |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

Загальні тенденції в групі динозаврів в Крейді. В Крейдяному періоді спостерігався ряд загальних тенденцій в усіх групах динозаврів: а) гігантизація розмірів тіла - через посилення внутрішньовидової і міжвидової конкуренції, а також через загострення відносин у системі хижак - жертва; б) зниження видового різноманіття - швидкість появи нових видів у різних групах динозаврів була значно меншою, ніж швидкість вимирання старих видів у цих же групах динозаврів; в) орнітизація (оптаховування) - тобто поява пташиних ознак у багатьох групах динозаврів.



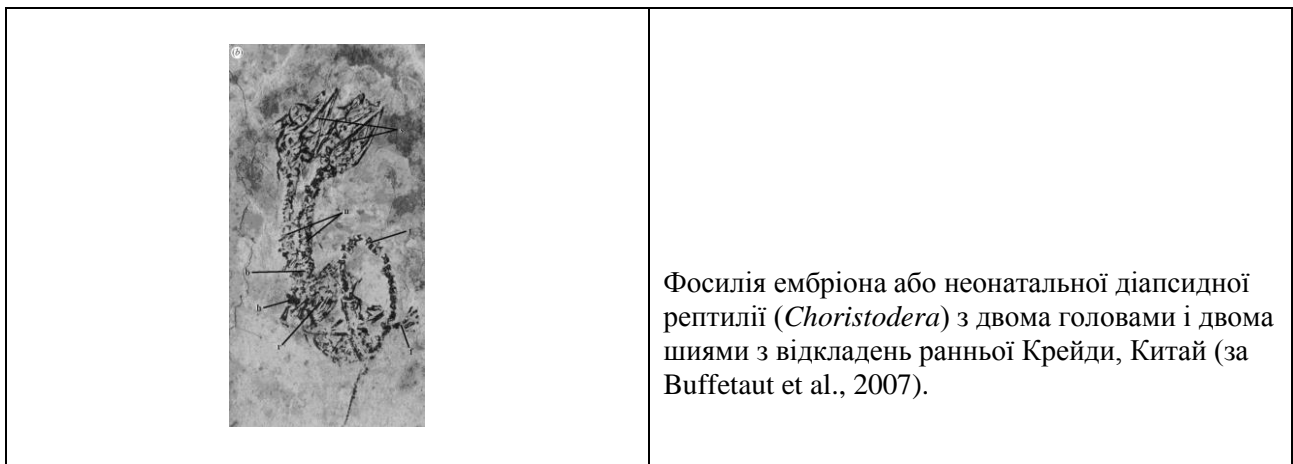
Середня швидкість диверсифікації динозаврів протягом Мезозойської ери. По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - середня швидкість диверсифікації динозаврів. Де: L. Triassic - пізній Триас; E. Jurassic - рання Юра; M. Jur. - Середня Юра; L. Jur. - Пізня Юра; Early Cretaceous - рання Крейда; Late Cretaceous - пізня Крейда (за Lloyd et al., 2008).

*Молекулярно-генетичний аналіз виявив принципові відмінності в мобільних генетичних елементах - ретротранспозонах - між сучасними птахами, рептиліями, ссавцями. Цілковито можливо (за аналогією з маммалізацією Пермських рептилій), що орнітизація (оптаховування) динозаврів пов'язана з підселенням певної групи транспозонів, специфічність вбудовування яких в регуляторні ділянки генів забезпечила появу окремих ознак птахів у нащадків базової групи архозаврів, які

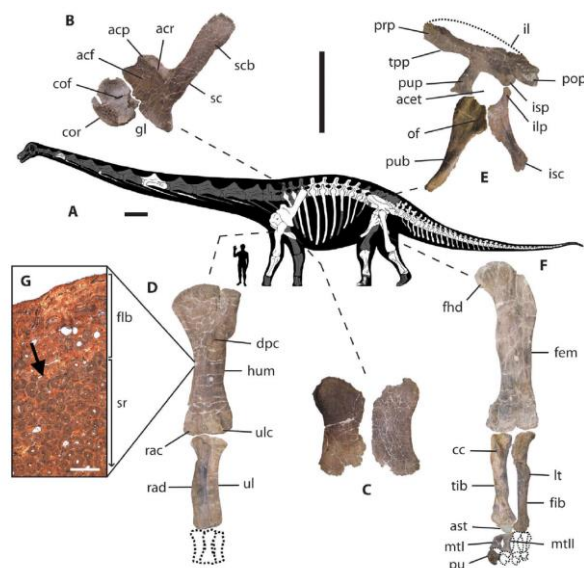
заразились даною групою вірусів. Цілком можливо, що у предкової для усіх справжніх птахів групи - відбулось максимально можливе розмноження цих ретротранспозонів і, як наслідок, це призвело до максимального прояву у них пташиних ознак.

NB! Нагадаємо, що поява рептилій (амніот) від земноводних предків була пов'язана з підселенням ретротранспозону AmnSINE. А відділення тероморфної групи рептилій і її маммалізація - була пов'язана з бурхливим розмноженням наприкінці Пермського періоду ретротранспозону AmnSINE1. У сучасних ящірок і змій - переважають ретротранспозони групи Sauria SINE. У крокодилів - виявлено більше 20 000 копій ретротранспозону CR1 LINE на геном. У всіх рептилій і птахів домінуюча група ретротранспозонів - це CR1 LINE (тобто, ретротранспозон CR1 підселився в геном стародавніх архозаврів до розділення ліній рептилій і птахів).

Двоголова рептилія. Китай. Рання Крейда. Сучасні рептилії через мутації іноді народжуються з двома головами. Buffetaut E. з колегами (2007) у відкладеннях ранньої Крейди на території Китаю вперше описали викопну рептилію з двома головами і двома шиями (за Buffetaut et al., 2007).



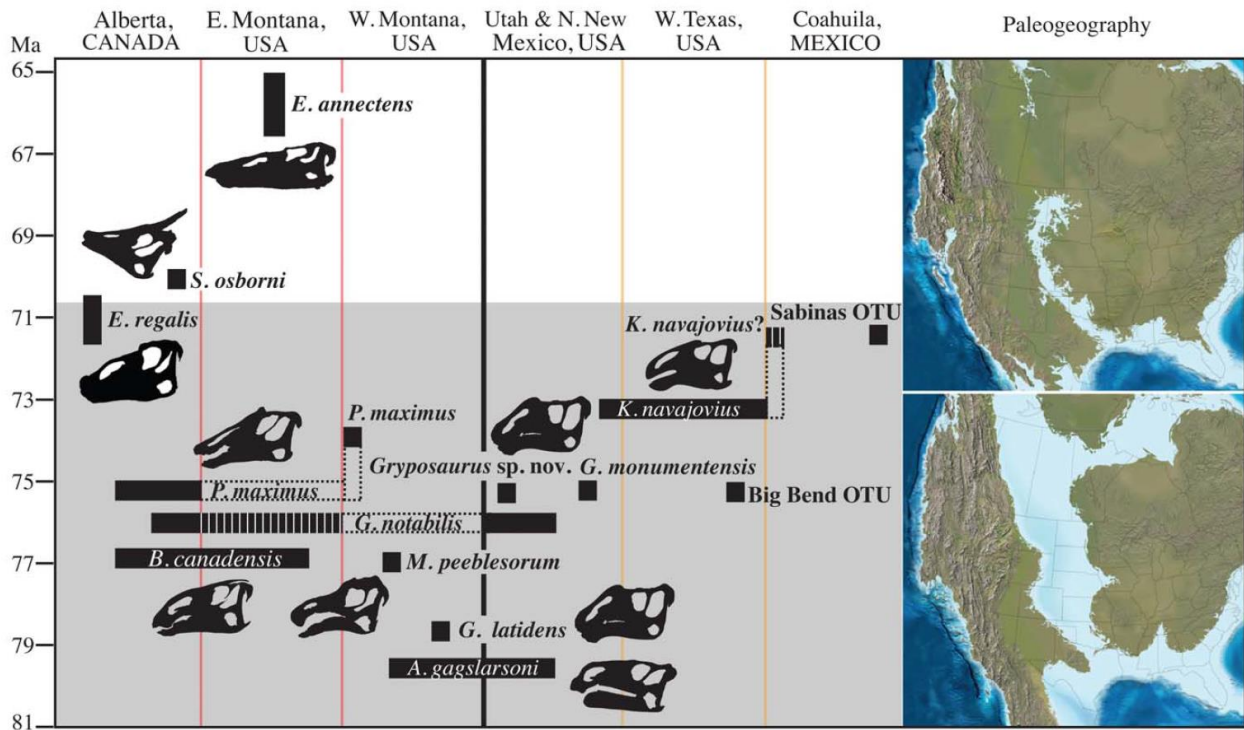
Титанозаври. Верхня Крейда. Титанозаврові завроподні динозаври були найбільш різноманітними і численними гігантськими рослиноїдними динозаврами в останні 30 млн. років Крейдяного періоду на південних континентах. Титанозаври - найбільші наземні тварини, що жили коли-небудь на Землі. Нещодавно, Lacovara K.J. з колегами (2014), описали скам'янілості нового гігантського титанозавра *Dreadnoughtus schrani* у відкладеннях верхньої Крейди на території Аргентини (див. рис. за Lacovara et al., 2014).



Реконструкція зовнішнього вигляду динозавра *Dreadnoughtus schrani*. 1 бар = 1 м. (за Lacovara et al., 2014).



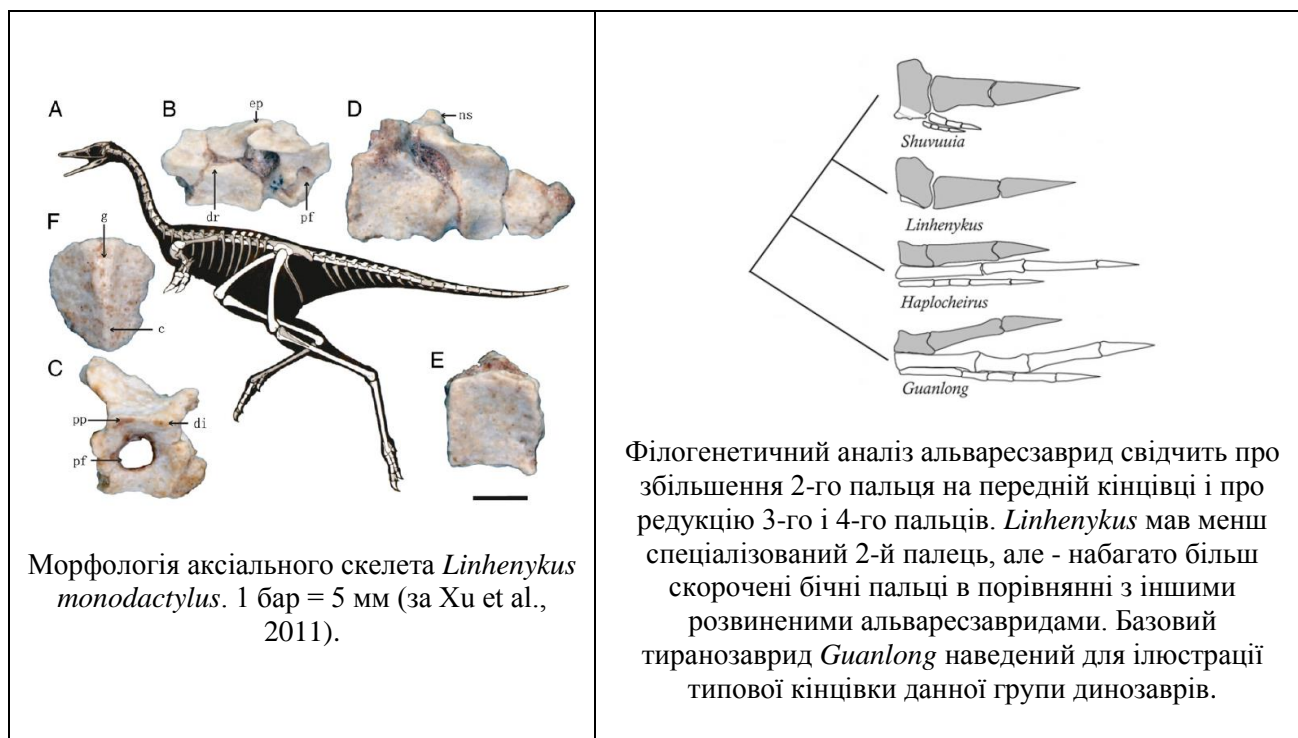
Сплеск біорізноманіття мегарослинноїдних динозаврів на території Північної Америки в Кампанії, пізня Крейда. В Кампанії (пізня Крейда) був пік біорізноманіття динозаврів. Однак, причини цього піку - не встановлені. Gates Т.А. з колегами (2012) показали, що значне зростання біорізноманіття Північно-Американських динозаврів може бути викликаним динамічними епізодами орогенії, які призвели до географічної ізоляції і, як наслідок, до зростання таксономічного різноманіття мегарослинноїдних динозаврів (за Gates et al., 2012).



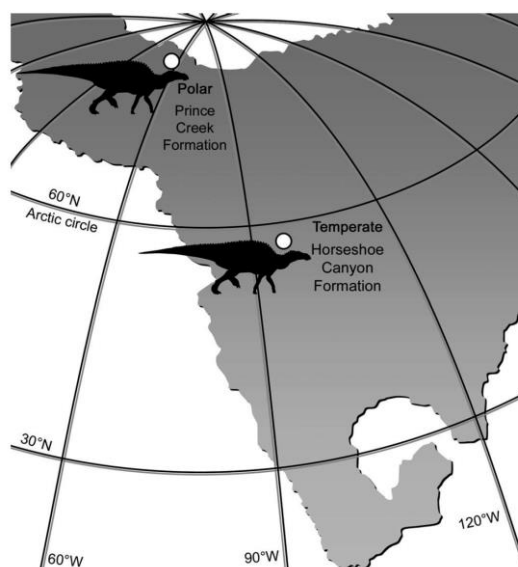
Різноманіття мегарослинноїдних динозаврів на території Північної Америки в Кампанії (сірий фон) і в Маастрихті (білий фон). Палеогеографічна карта території Північної Америки в пізньому Кампанії (75 млн.р.т.) (нижня карта) і в пізньому Маастрихті (65 млн.р.т.) (верхня карта). Географічна ізоляція сприяла спалаху біорізноманіття мегарослинноїдних динозаврів в Кампанії. Гадрозаври: *Acristavus gagslarsoni*, *Brachylophosaurus canadensis*, *Edmontosaurus annectens* і *E. regalis*, *Gryposaurus latidens*, *G. monumentensis*, *G. notabilis*, *Gryposaurus sp.*, *Kritosaurus navajovius*, *Maiasaura peeblesorum*, *Prosaurolophus maximus*, *Sabinas OTU*, *Saurolophus osborni* і UTEP OTU (за Gates et al., 2012).

Еволюція динозаврів з одним пальцем. Верхня Крейда. Редукція кількості пальців - це яскравий еволюційний феномен, який чітко простежується у тероподних динозаврів з функціональною двох-палою передньою кінцівкою у тиранозавриді, з кінцівкою, адаптованою до польоту у птахів і з трьох-палою кінцівкою з домінуванням 2-го пальця у альваресзавриді. Збільшення розмірів 2-го пальця у альваресзавриді інтерпретується як адаптація до риття поверхні землі. У продвинутих альваресзавриді класу *Parvicursorinae* - бічні пальці настільки зменшені в розмірах, що практично непомітні. Ху Х. з колегами (2011) описали нового альваресзаврида *Linhenykus monodactylus* у відкладеннях верхньої Крейди на

території внутрішньої Монголії. У цього альваресзаврида виявлена сильна редукція бічних пальців передньої кінцівки - на сьогоднішній день це єдиний відомий приклад функціонально одно-палого динозавра з не-пташиної лінії. У більш примітивних представників даної групи - зберігається трьох-пальцева будова передньої кінцівки з більш розвиненим 2-м пальцем (за Xu et al., 2011).



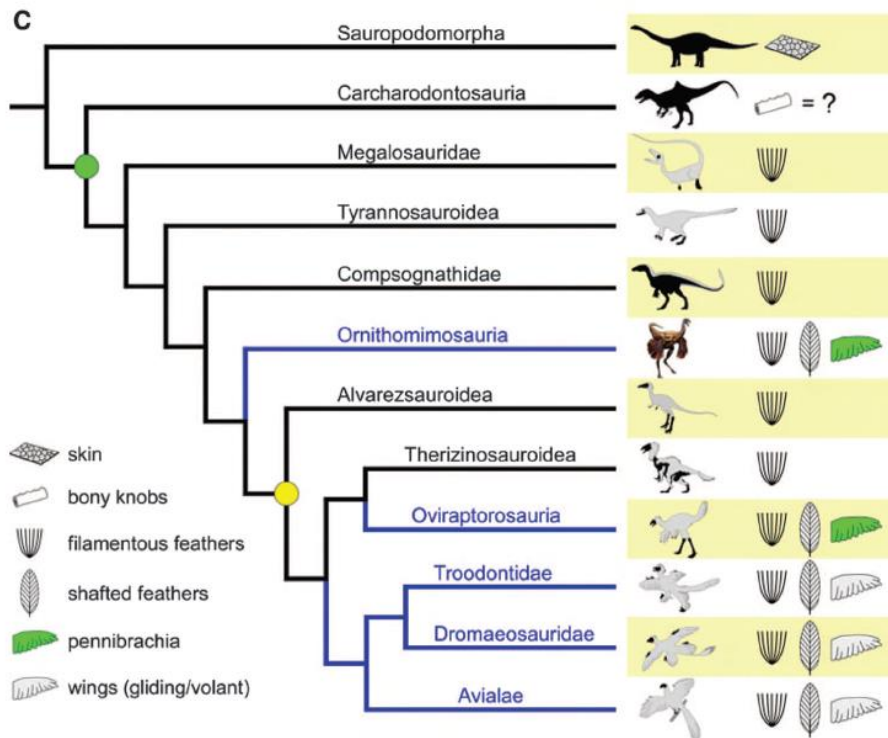
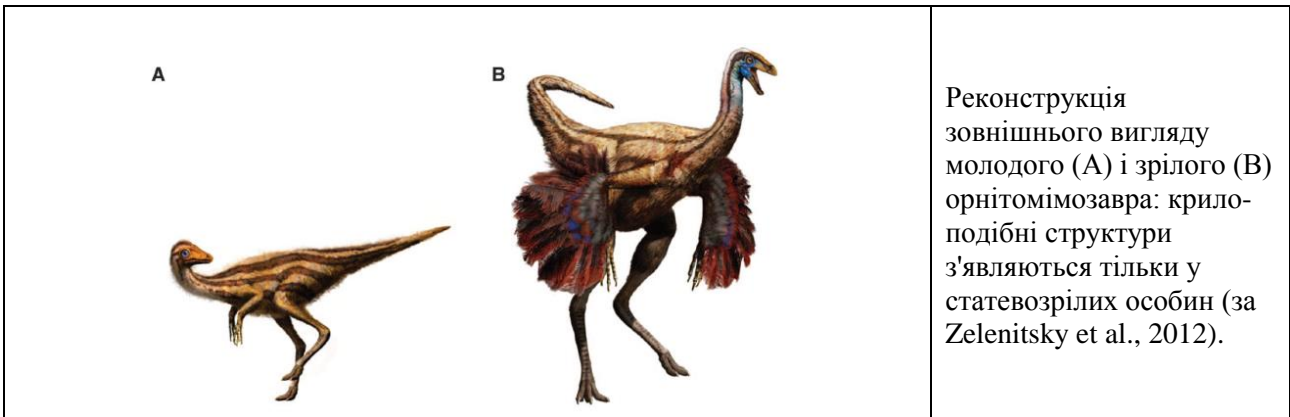
Приполярні гадрозаврові динозаври групи едмонтозаврів (*Edmontosaurus*) постійно мешкали за полярним колом. Пізня Крейда. Chinsamy A. з колегами (2012) був проведений гістологічний аналіз кісток гадрозаврових динозаврів групи едмонтозаврів, що мешкали в Північній півкулі (Арктика) на Землі приблизно 70 млн.р.т. Проведені дослідження показали, що полярні едмонтозаври переживали довгу полярну ніч за полярним колом. Тоді як мікроструктура кісток едмонтозаврів з помірної зони свідчить про сезонні зміни умов проживання даної групи гадрозаврів. Таким чином, отримані результати свідчать про те, що полярна популяція гадрозаврів не була мігруючою: полярні гадрозаври постійно жили за полярним колом на території сучасної Арктики в пізній Крейді (за Chinsamy et al., 2012).



Полярні і помірні широти проживання едмонтозаврових динозаврів. 70 млн.р.т. (за Chinsamy et al., 2012).

Опірений орнітоміозавр. Верхня Крейда. Zelenitsky D.K. з колегами (2012)

описали опірених орнітоміозаврів з відкладень верхньої Крейди на території сучасної Канади. До цього дослідження - для цієї групи неманірапторних теропод фосилізоване пір'я не було описане. У орнітоміозаврів автори роботи виявили присутність філаментного пір'я, яке покривало тіло тварин протягом усього життя і крило-подібні структури на передніх кінцівках дорослих особин. Поява крило-подібних структур тільки у більш дорослих особин свідчить про те, що крила з'явилися в зв'язку з репродуктивною поведінкою цих тварин. Аналіз даних зразків показав, що серед не-манірапторних теропод примітивні базові крила з'явилися значно раніше, ніж вважалося до цих пір (за Zelenitsky et al., 2012).

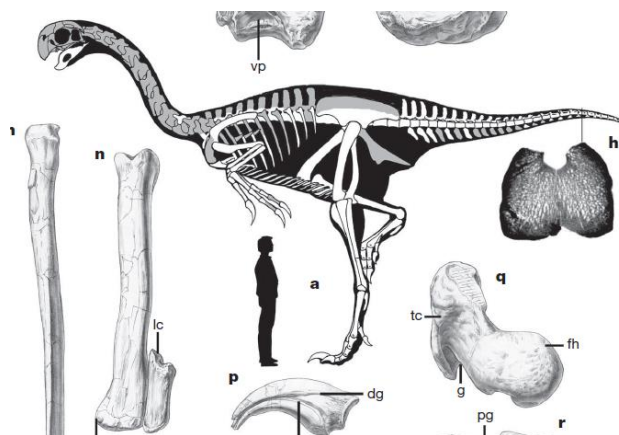


Філогенетичне поширення основних типів пір'я і крил/пенібрахій (pennibrachia) у теропод. Де: skin - шкіра; bony knobs - кісткові відростки; filamentous feathers - філаментне (ниткоподібне) пір'я; shafted feathers - деревковиде пір'я; pennibrachia - пенібрахії; wings - крила. У філаментного (ниткоподібного) пір'я немає жорсткого валика, у деревковидого пір'я - є жорсткий валик. Філогенетичний аналіз показав, що серед теропод крилоподібні структури вперше з'явилися у орнітоміозаврів (за Zelenitsky et al., 2012).

Птахоподібний гігантський динозавр. Китай. Пізня Крейда. Еволюція

целурозаврових теропод пташиної лінії йшла в напрямку зменшення розмірів тіла, тоді як еволюційні лінії інших груп целурозаврів - показують тенденцію до гігантизації. Xu X. з колегами (2007) описали у відкладеннях пізньої Крейди на території Китаю нового

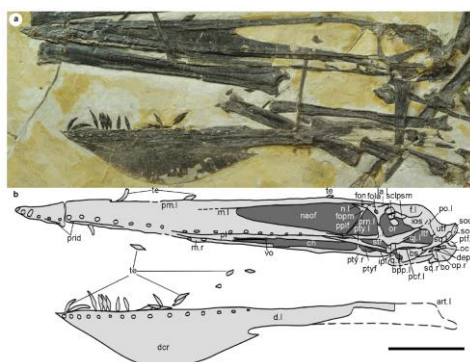
гігантського динозавра пташиної лінії *Gigantoraptor erlianensis*. Філогенетичний аналіз показав, що відкрита вченими нова група відноситься до овіраптозаврів - невеликих опіrenих теропод, маса тіла яких рідко перевищувала 40 кг (за Xu et al., 2007).



Реконструкція зовнішнього вигляду гігантського динозавра пташиної лінії *Gigantoraptor erlianensis* із відкладень пізньої Крейди на території Китаю (за Xu et al., 2007).

Птерозавр полював за рибою, використовуючи горловий мішок. Рання Крейда.

Wang X. з колегами (2014) у відкладеннях ранньої Крейди на території північного сходу Китаю знайшли скам'янілості птерозавра *Ikrandraco avatar*, який під час полювання за рибою, використовував горловий мішок (за Wang et al., 2014).



Скам'янілості голови птерозавра *Ikrandraco avatar*, який під час полювання за рибою використовував горловий мішок. Рання Крейда. Китай. 1 бар = 50 мм (за Wang et al., 2014).

Гігантські птерозаври пізньої Крейди. У небі пізньої Крейди літали гігантські птерозаври - *Arambourgiania philadelphiae*, *Hatzegopteryx thambema*, *Quetzalcoatlus northropi* і інші, - розмах крил яких досягав 10 м.

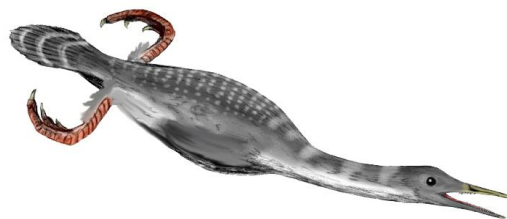


Порівняльні розміри гігантського птерозавра *Arambourgiania* і людини (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Arambourgiania>).

Птеродактилі і птахи. У Крейдяному періоді по повітрю літали численні птеродактилі. Деякі птахи стали беззубими і саме ця група беззубих птахів пережила пізньо-Крейдяне вимирання видів і дала початок усім нині існуючим птахам. Протягом Крейдяного періоду птахи поступово витіснили птеродактилів з їх екологічних ніш прибережних ловців риби, оскільки у птахів був маховий політ і вони вміли плавати, тоді як у птеродактилів був тільки плануючий політ і при зіткненні з водою - вони тонули.

До кінця Крейди з'явився новий підряд птерозаврів - птеранодони. Це була спроба уникнути конкуренції з птахами. Птеранодони втратили зуби і придбали гігантський розмах крил (при розмірі тіла з гусака, розмах крил у них становив 20 метрів). Це дозволило птеранодонам дуже далеко залітати в море (до 600 миль), як це роблять сучасні птахи - буревісники. Вихід птеранодонів далеко за межі берегової лінії забезпечив їм уникання конкуренції з птахами. Птеранодони відлітали далеко в море, завантажували рибою ротий мішок - зоб (як це роблять сучасні пелікани) і повертались на берег. У той час як Крейдяні птахи - гесперорніс і іхтіорніс - далі, ніж на 100 м не віддалялися від берегової зони.

NB! Усього відомо три підряди птерозаврів: рамфоринхи, птеродактилі, птеранодони.

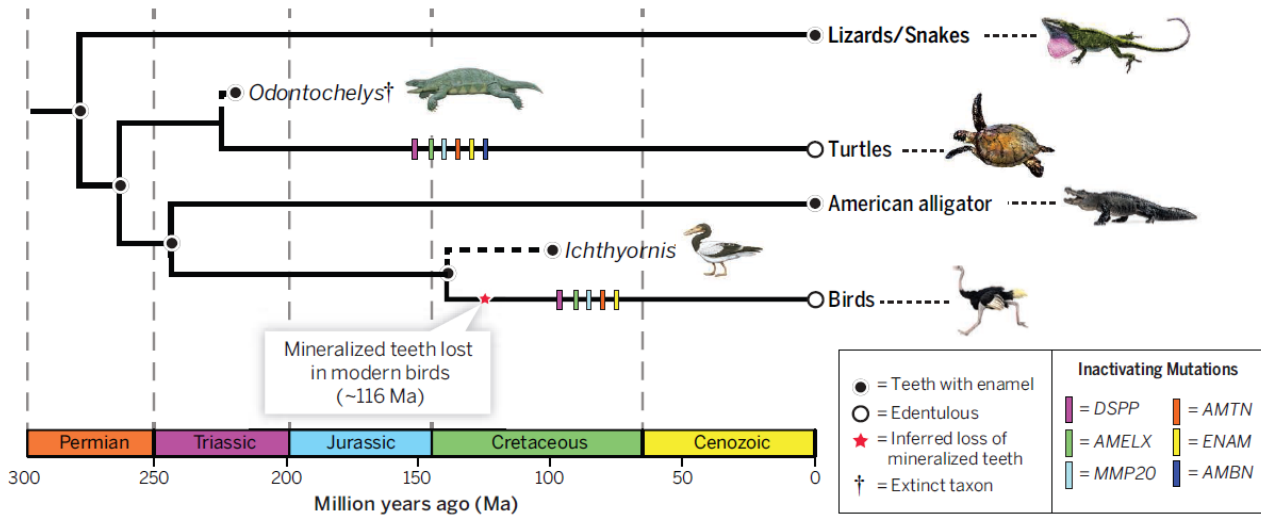


Хесперорніс (*Hesperornis*) - водоплавний хижий птах, який пірнав у воду за здобиччю. Крейда. В Керейді з'явилися качки, полулапчаті гуси, гагари, сивки. Птахи змогли зайняти всі екологічні ніші птеродактилів тільки після їх пізньо-Крейдяного вимирання (<https://en.wikipedia.org/wiki/Hesperornis>).

Різні екологічні ніші домінування птахів і птерозаврів. Рання Крейда. Аналіз фосилій, проведений Wang X. з колегами (2005), показав, що на північному сході Китаю в ранній Крейді птахи домінували у внутрішніх районах континентів, тоді як птерозаври - в прибережних зонах (за Wang et al., 2005).

Птахи втратили мінералізовані зуби приблизно 116 млн.р.т. Ознака - відсутність зубів - багаторазово конвергентно з'являлась у різних таксонів хребетних тварин: у птахів,

черепях і у деяких ліній ссавців. Сучасні птахи замість зубів використовують роговий дзьоб. Meredith R.W. з колегами (2014) провели геномний аналіз майже всіх сучасних ліній птахів і виявили мутації, які відповідають за відсутність зубів у даної групи тварин. При цьому було встановлено, що інактивуючі мутації торкнулись як генів, що відповідають за біосинтез емалі, так і генів - задіяних у формуванні дентину. Проведені дослідження показали, що мутація втрати зубної емалі сталася у загального предка всіх сучасних птахів приблизно 116 млн.р.т. (за Meredith et al., 2014; цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/475-teethbirds>).



На схемі вказано час втрати мінералізованих зубів в лінії сучасних птахів (приблизно - 116 млн.р.т.), а також - вертикальними кольоровими прямокутниками вказані гени, мутації в яких корелюють з втратою мінералізованих зубів у птахів і у черепах. Зафарбовані кола вказують групи, у яких присутні зуби з емаллю; не зафарбовані кола - вказують на групи, що втратили зубну емаль і зуби (за Meredith et al., 2014).

*NB! Meredith R.W. з колегами (2014) провели дослідження генів 48 різних видів сучасних птахів, що відносяться практично до всіх відомих рядів. Вчених цікавили "сплячі" гени, що відповідають за формування зубів. Відомо, що у хребетних цей процес контролюють безліч різних генів, але лише шість з них мають найбільш важливе значення для правильного формування дентину (DSPP) і емалі (AMTN, AMBN, ENAM, AMELX, MMP20).

Як з'ясували Meredith R.W. з колегами (2014), у всіх вивчених видів птахів все шість найважливіших генів, необхідних для формування дентину і емалі - заблоковані. Це дозволило дослідникам зробити висновок про те, що відключення молекулярного механізму, що відповідає за формування зубів, відбулося у загального предка всіх сучасних груп птахів. Крім того, з використанням методу молекулярного годинника, було показано, що загальний предок всіх птахів почав втрачати зубну емаль близько 116 млн.р.т. Причому цей процес розвивався не одночасно по всій довжині щелеп, а починався з кінця морди. На першому етапі зникнення зубів і формування міцного рогового дзьоба охоплювало лише передні частини обох щелеп. Потім, едентулізм (відсутність зубів) поширився далі, що в підсумку призвело до появи у птахів сучасного дзьоба.

Паралельно дослідники проаналізували ДНК трьох сучасних ссавців, зуби яких позбавлені емалі - лінивця, мурав'єда і броненосця, і трьох різних видів черепах. Отримані дані свідчать про те, що геноми всіх беззубих хребетних, які розглянули вчені, характеризуються різними інактивуючими мутаціями в генах DSPP, AMBN, AMELX, AMTN, ENAM і MMP20, що роблять їх нефункціональними. Однак ген, контролюючий дентин, DSPP все ж працює у лінивця, мурав'єда і броненосця. Крім того, всі ці шість генів цілком працездатні у американського алігатора - найближчого родича сучасних птахів, і у тих таксонів ссавців, чії зуби покриті емаллю (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/475-teethbirds>).

Поява змій. Рання Крейда. Hsiang A.Y. з колегами (2015) на підставі даних геноміки і аналізу фосилій показали, що базова група змій з'явилась в ранній Крейді, 125,8 млн.р.т., тоді як продвинута група змій - з'явилась на 20 млн. років пізніше, в Альбі (за Hsiang et al., 2015). Хоча, згідно з рядом інших досліджень - змії з'явилися ще в Юрі.

У Крейдяному періоді наземні ящірки дали початок зміям. Істоти без кінцівок вже зустрічались серед Карбонових земноводних - аїстопод. Неформування кінцівок пов'язано з відключенням роботи або з втратою (полумкою) генів з групи *Nox*, які відповідають за морфогенез кінцівок, з відключенням роботи гену *Shh* і т.п. Серед сучасних змій іноді зустрічається зворотня мутація появи редукованих кінцівок. Згідно фосилій – ознака «відсутність кінцівок» (спочатку часткова - втрата тільки передніх кінцівок, а потім і повна) з'явилась у наземних ящірок, які риють нори. Деякі частково безногі ящірки повторно перейшли до життя у морі і вже тут відбулось важливе еволюційне придбання - у предків змій змінився характер з'єднання верхньої щелепи з черепом, що забезпечило їй максимальну рухливість і здатність змій заковтувати дуже велику здобич. Саме після цієї інновації почалась бурхлива диверсифікація змій і відбулась остаточна втрата у них задніх кінцівок.

*NB! Згідно думки інших дослідників – мутація збільшення кількості сегментів тіла призвела до ускладнення руху тварин за допомогою чотирьох кінцівок, що в свою чергу сприяло втраті кінцівок (оскільки безногість – це ознака, корисна для організму з таким довгим тілом). Перехід до вторинно-водного способу життя – також полегшує тваринам з надзвичайно довгим тілом переміщення у просторі.



Фосилізовані рештки морської ящірки адріозавра (*Adriosaurus microbrachis*) - перехідної форми між ящірками і зміями. Крейда. 95 млн.р.т. Передні кінцівки втрачені, проте задні кінцівки розвинені нормально (http://media.eurekalert.org/multimedia_prod/pub/web/3558_web.jpg).

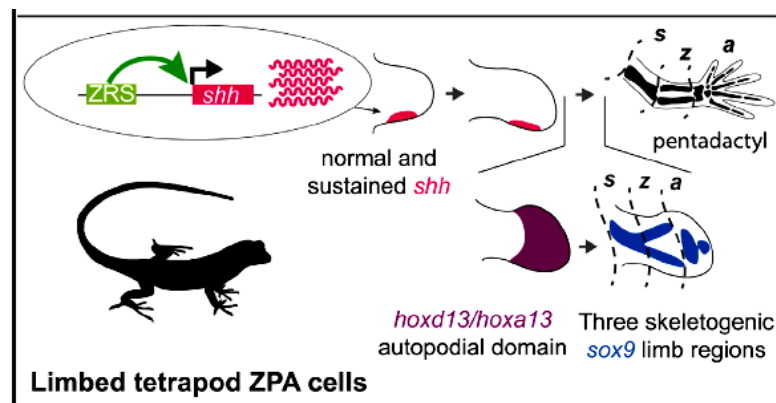
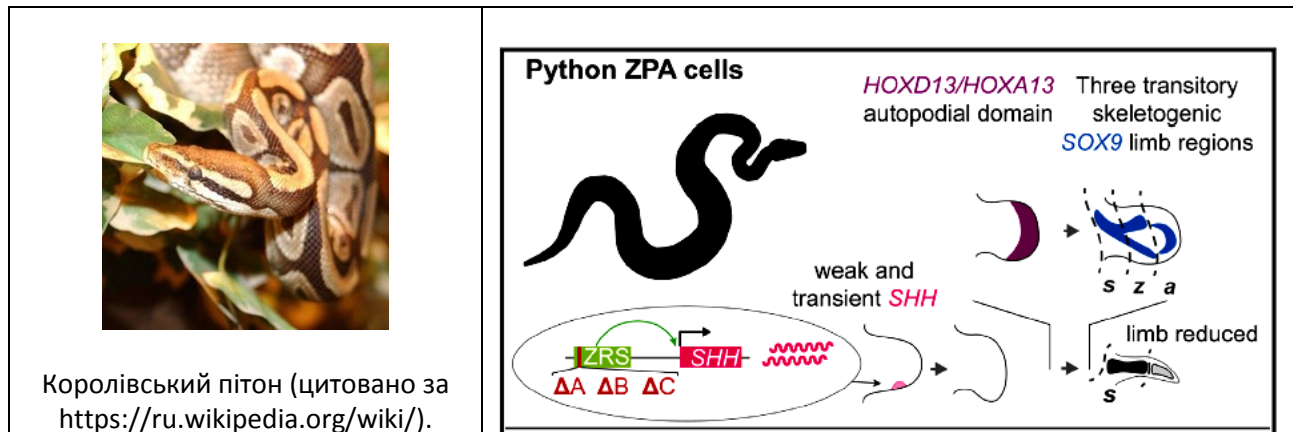


Фосилізовані залишки еуподофіса (*Eupodophis descouensi*) - викопної морської змії з сильно редукованими задніми кінцівками. Крейда. 95 млн.р.т. При довжині змії 50 см, довжина кінцівок була всього 2 см (за <http://www.ammonit.ru/upload/news/937sm.jpg>).

Знайдено генетичне пояснення відсутності кінцівок у змії (цитовано за <https://scientificrussia.ru/news/najdeno-geneticheskoe-obvasnenie-beznogosti-zmej>). Cohn M. і Leal F. (2016) встановили, що втрата ніг у змії сталася в результаті трьох мутацій в генетичному перемикачі - енхансері, який бере участь в розвитку кінцівок. Це відкриття вчені зробили, вивчаючи генетичну активність у ембріона пітона і порівнюючи послідовності ДНК змії і ящірок. Кобри і гадюки зовсім позбавлені кінцівок, а пітони і боа мають рудименти цих органів. При цьому відомо, що в ході еволюції пітони і боа відділилися від лінії, що веде до продвинутих змії, до повної втрати задніх кінцівок зміями.

Три мутації спрацьовують у ембріона пітона кумулятивно, пошкоджуючи регіон зв'язування білків з ДНК в енхансері гена *Sonic hedgehog (Shh)*. Ця ділянка - місце зв'язування транскрипційного фактора. Даний енхансер активує роботу гена *Sonic hedgehog* під час формування кінцівки. А мутації в цьому енхансері призводять до того, що у пітона ген *Sonic hedgehog* працює дуже слабо. Проведені дослідження показали, що решта

генетичного матеріалу для розвитку кінцівок залишається недоторканою вже мільйони років і все ще знаходиться в геномі пітона і боа. Вчені з'ясували, що ембріон пітона утворює зачатки ніг і включає всю генетичну програму для створення кінцівок, але схема ламається після того, як ген *Sonic hedgehog* вимикається.



Ембріональні зачатки задніх кінцівок пітона не мають двох критичних сигнальних регіонів: зони поляризаційної активності (ZPA) і апікального ектодермального гребеня (AER). Зона ZPA контролює рост і передньо-задню полярність при формуванні кінцівок хребетних за рахунок секреції білка *Sonic hedgehog* (*Shh*) (за Leal & Cohn, 2016).

Енхансер гена *Sonic hedgehog* у пітонів деградував, але енхансери інших генів залишаються нормальними, включаючи ті, що активують ген *Hoxd13*, який впливає на розвиток рук і ступнів. Вчені відшукали у ембріона пітона клітинні джерела всього скелета ніг, аж до пальців. Однак, на той час, коли молоді пітони вилуплюються з яєць, все, що залишається - це крихітний рудимент стегнової кістки. Отримані авторами дослідження результати свідчать, що розвиток кінцівки пітона йде набагато далі, ніж було відомо до недавніх пір: у ембріона розвиваються ноги, але клітини не закінчують процес розвитку скелета. У кобри і гадюки розпад енхансера гена *Sonic hedgehog* стався набагато сильніше, чим у пітона. У підсумку - кобри і гадюки абсолютно позбавлені кінцівок.

Ця робота допомагає зрозуміти, що саме трапилося зі зміями в процесі втрати кінцівок. Cohn M. і Leal F. (2016) вважають, що виявлені ними мутації з'явилися в ДНК змій приблизно 100 млн.р.т., під час пізньої Крейди, що і призвело до втрати кінцівок даною групою рептилій (цитовано за [https:// scientificrussia.ru/news/najdeno-geneticheskoe-obyasnenie-beznogosti-zmej](https://scientificrussia.ru/news/najdeno-geneticheskoe-obyasnenie-beznogosti-zmej)).

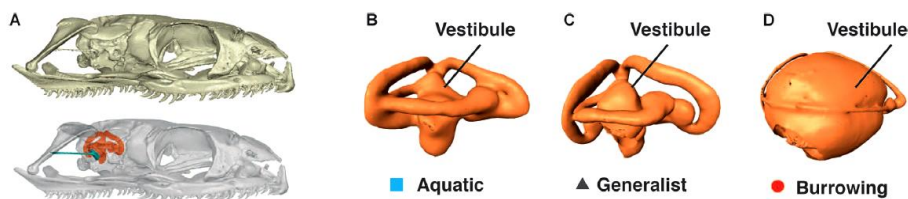
***NB! Енхансер** - невелика ділянка ДНК, яка після зв'язування з нею факторів транскрипції стимулює транскрипцію з основних промоторів гена або групи генів. Енхансери не обов'язково знаходяться в безпосередній близькості від генів, активність яких вони регулюють, і навіть не обов'язково розташовуються з ними на одній хромосомі.. Молекулярний механізм дії енхансера

полягає в тому, що він завдяки зібраному на ньому білковому комплексу залучає РНК-полімерази II і кофактор транскрипції в область промотора (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Змії відмовилися від кінцівок, щоб пристосуватися до риучого способу життя (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432634/Zmei_otkazalis_ot_konechnostey_chtoby_prisposobitsya_k_ryushchemu_obrazu_zhizni). Походження змії - не до кінця вирішене питання. Одні вчені вважають, що змії втратили кінцівки, щоб вести риучий спосіб життя, а інші - що змії пристосовувалися до життя у водному середовищі. Причина розбіжності в поглядах фахівців - погане збереження залишків викопних змії.

Yi H. і Norell M.A. (2015) встановили, що при поганому збереженні кістяків - екологічну нішу проживання викопної тварини можна встановити на підставі аналізу будови її внутрішнього вуха. Виявилося, що у змії, що живуть в ґрунті, є яскраво виражені особливості структури внутрішнього вуха, які відрізняють їх від водних змії і змії, що ведуть наземний спосіб життя. У риучих змії було виявлено особливо велике переддвер'я - частина внутрішнього вуха, куди відкриваються орган слуху (равлик) і орган рівноваги, що складається з півколових каналців. При цьому переддвер'я внутрішнього вуха ґрунтових змії було майже сферичним і займало весь обсяг, який обмежували напівкružні каналці. Цікаво, що у змії, які зазвичай ведуть наземний спосіб життя, але можуть закопуватися в землю, якщо їх потурбувати, переддвер'я теж було розширеним, але все ж не таким великим, як у постійних мешканців ґрунтів. Вчені припустили, що велике переддвер'я внутрішнього вуха допомагає зміям налаштуватися на сприйняття низькочастотних коливань ґрунту.

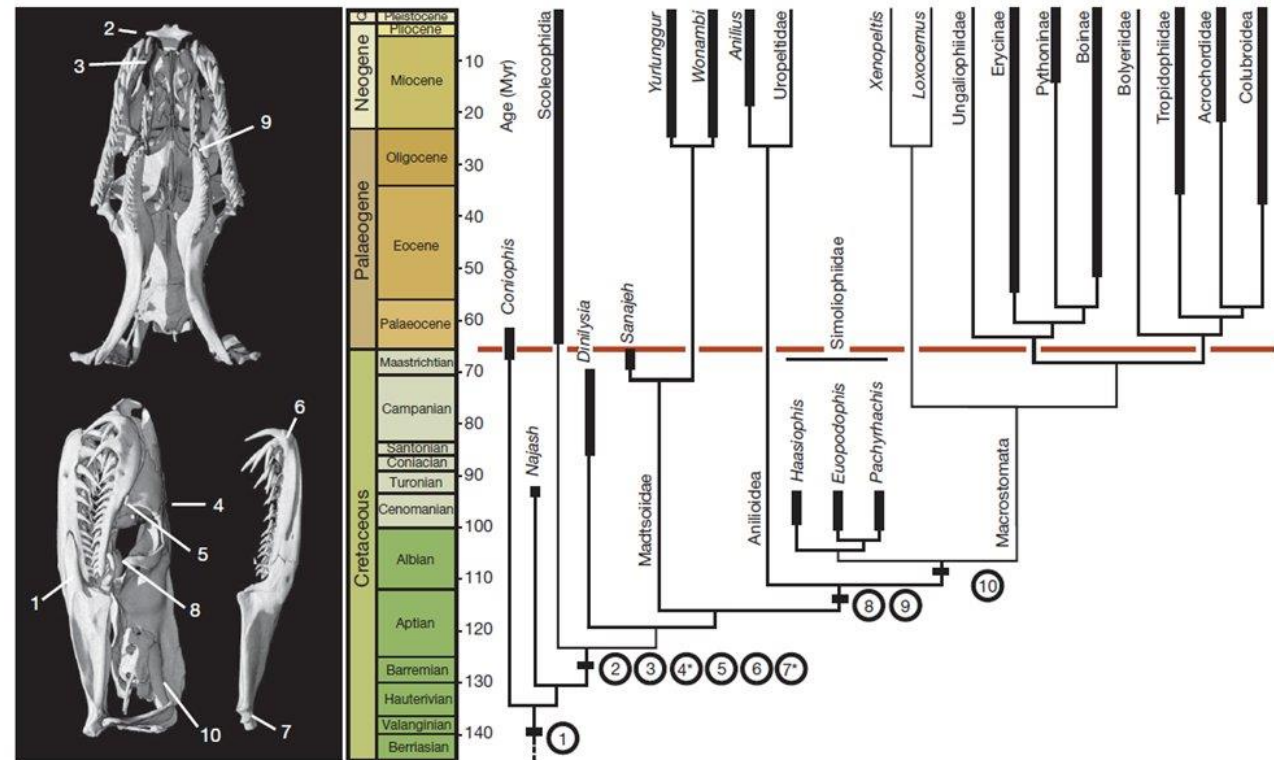
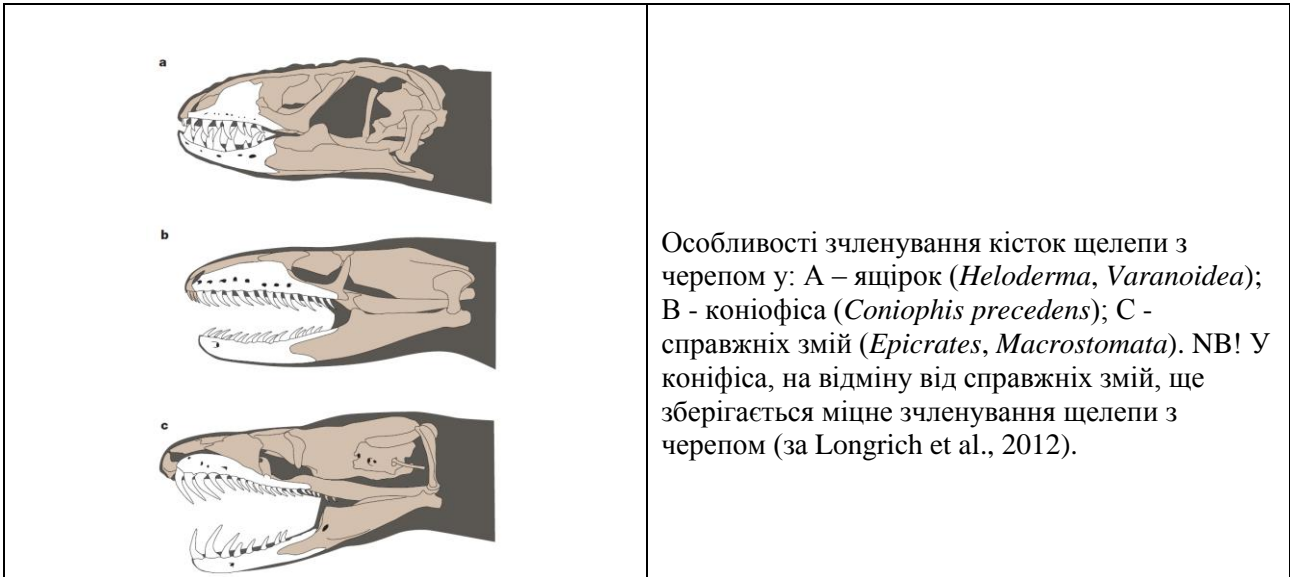
Враховуючи ці результати, Yi H. і Norell M.A. (2015) вирішили визначити по кістках внутрішнього вуха середовище проживання змії *Dinilysia patagonica*, що жила в верхньо-Крейдяному періоді, близько 90 млн.р.т. До сих пір немає єдиної думки з приводу її точного місця в класифікації - проте ясно, що *Dinilysia patagonica* перебувала десь біля основи філогенетичного дерева сучасних змії. Повного скелета не збереглося, але кістки внутрішнього вуха були знайдені в доброму стані, так що дослідники змогли їх відсканувати і порівняти зі структурами внутрішнього вуха змії відомих середовищ існування. Виявилося, що внутрішнє вухо *Dinilysia patagonica* входить в ту ж групу, що і органи риучих змії. Таким чином, Yi H. і Norell M.A. (2015) продемонстрували, що внутрішнє вухо змії, що жила 90 млн.р.т., схоже на внутрішнє вухо сучасних змії, що ведуть риучий спосіб життя, а не наземний або водний (за http://elementy.ru/novosti_nauki/432634/).



Ліворуч - розташування кісток внутрішнього вуха в черепі змії (показано помаранчевим). Праворуч - зразки структур внутрішнього вуха у змії, які ведуть переважно (зліва направо) водний, наземний і риучий спосіб життя; Vestibule - переддвер'я (за Yi & Norell, 2015).

Коніофіси – це перехідна форма між ящірками і зміями. Пізня Крейда. Longrich N.R. з колегами (2012) описали в деталях скам'янілості однієї з найперших відомих на сьогоднішній день змії – Крейдяного коніофіса (*Coniophis precedens*). Проведені авторами роботи дослідження показали, що коніофіси - відносяться до найпримітивніших змії і їх морфологія і екологія є критично важливими для розуміння еволюції змії. Коніофіси мешкали на суші, на територіях, які затоплюються паводками і повеннями, що свідчить на користь наземного, а не водного походження перших змії. Крім того, деякі анатомічні особливості коніофісів дозволяють зробити висновок про те, що змії походять від ящірок, які мешкали в норах. Череп коніофісів за будовою займає проміжне положення між ящірками і зміями. Зокрема, їх верхня щелепа ще міцно з'єднана з черепом. Таким чином, коніофіси - це перехідна форма, яка поєднує будову тіла змії і будову черепа ящірок. Придбання вільної рухливості верхньої щелепи відносно черепа дозволило в подальшому зміям поширитись

повсюдно в ранній Крейді. Автори дослідження вважають, що вільно прикріплена щелепа є ключовою інновацією, яка сприяла диверсифікації змій (за Longrich et al., 2012).



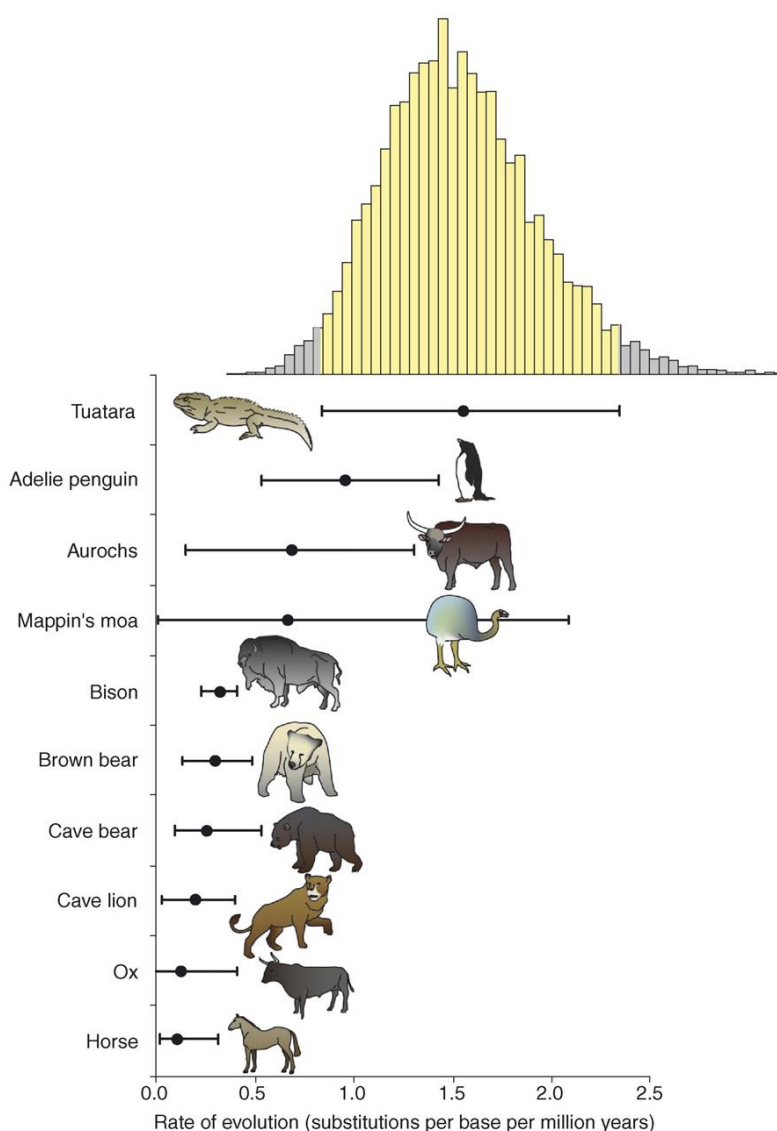
Філогенетичне дерево зміїних. Деякі наземні риучі нори ящірки втратили частково або повністю кінцівки (ця лінія дала коніофісів). Потім, деякі частково безногі ящірки повторно повернулися у воду і придбали ознаку рухливості верхньої щелепи (ця лінія дала справжніх змій). Поява рухливої верхньої щелепи у предків змій відбулась після відділення коніофісів від базової гілки зміїних (за Longrich et al., 2012).

Крейдяні туатари – не є «живими фосиліями». Ключоголові рептилії (ряд *Rhynchocephalia*) з'явилися ще в Тріасовому періоді. До сьогоднішніх днів з цієї групи дожили лише туатари (сфенодони, гатерії, василіски). Туатари, що мешкають в Новій Зеландії, практично не змінили свою морфологію з Крейдяного періоду до сьогоднішніх днів. Це дозволило вченим припустити, що туатари (василіски) - мають дуже маленьку швидкість молекулярної еволюції і є, по суті, живими фосиліями. Однак, молекулярний аналіз, проведений Нау J.M. з колегами (2008), показав напроцуд високу швидкість

молекулярних змін в ДНК туатар. Проведені авторами роботи дослідження свідчать про те, що необхідно розрізнити швидкість нейтральної молекулярної еволюції і швидкість фенотипічної еволюції (за Hay et al., 2008).

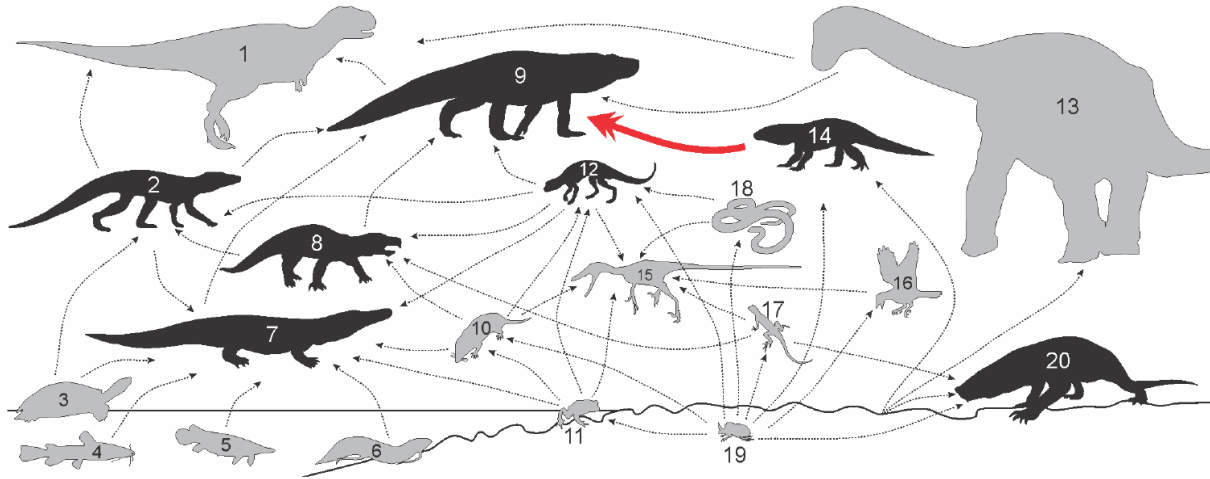


Сучасна туатара (гатерія, сфенодон) зовні не відрізняється від своїх Крейдяних родичів (за <https://pt.wikipedia.org/wiki/Sphenodontida>).



Швидкість молекулярної еволюції у різних груп організмів. Де: по осі ОХ - вказана швидкість молекулярної еволюції (кількість заміни азотистих основ за мільйон років) (за Hay et al., 2008).

Крокодиломорфи. Міжвидове хижацтво. Пізня Крейда. Бразилія. Аналіз фосилій, проведений Godoy P.L. з колегами (2014), показав, що між крокодиломорфами мало місце міжвидове хижацтво (за Godoy et al., 2014).



Реконструкція трофічних ланцюгів в пізній Крейді на території південного сходу Бразилії. На схемі крокодилomorфи позначені чорним кольором, некрокодилomorфи - вказані сірим кольором. Червона стрілка вказує виявлене в даному дослідженні міжвидове хижацтво серед крокодилomorф. Пунктирними лініями вказані трофічні взаємодії. Де: 1 - великі тероподи (*Abelisauridae*, *Charcarodontosauridae*, *Megaraptora*); 2 - *Peirosaurids* (*Montealtosuchus arrudacamposi*, *Pepesuchus deiseae*); 3 - черепахи (*Bauruemys elegans*, *Roxochelys wanderleyi*); 4-6 - риби (*Teleostei*, *Lepisosteidae*, *Dipnoi*); 7 - *Trematochampsids* (*Barreirosuchus franciscoi*); 8 - “*Notosuchians*” (*Labidiosuchus amicum*, *Mariliasuchus amarali*, *M. robustus*, *Morrinhosuchus luziae*); 9 - *Baurusuchids* (*Baurusuchus albertoi*, *B. pachecoi*, *B. salgadoensis*, *Campinasuchus dinizi*, *Gondwanasuchus scabrosus*, *Pissarrachampsia sera*, *Stratiotosuchus maxhetchi*); 10 - ссавці; 11 - *Anurans*; 12 - *Adamantinasuchus navae*; 13 – завроподи *Sauropods* (*Adamantisaurus mezzalirai*, *Aeolosaurus maximus*, *Gondwatitan faustoi*, *Maxakalisaurus topai*, *Nemegtosauridae*); 14 - інші сфагезаври (*sphagesaurids*) (*Caipirasuchus paulistanus*, *Caryonosuchus pricei*, *Sphagesaurus huenei*, *S. montealtensis*); 15 - *Unenlagiines*; 16 - птахи (*Enantiornithes*); 17 - ящірки (*Brasiliguana prudentis*); 18 - змії (*Anilioidea*); 19 - комахи (*Coleoptera*); 20 - *Armadillosuchus arrudai* (за Godoy et al., 2014).

Ссавці

Звіроящери Крейдяного періоду конкурували з ссавцями за ресурси. Тривалий час вважали, що терапсиди (тероморфна лінія рептилій) вимерли в Юрі, задовго до початку Крейдяного періоду. Однак, нещодавно, у відкладеннях ранньої Крейди Hiroshige M. з колегами (2016) виявили фосилізовані залишки монтіріктуса (*Montirictus kuwajimaensis*) - тероморфної рептилії групи терапсид.



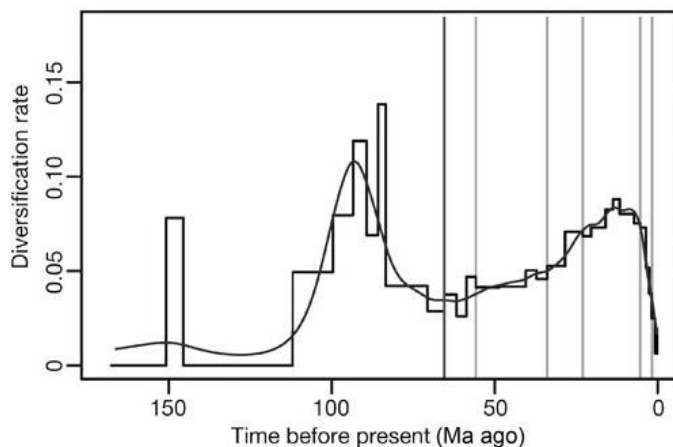
Монтіріктус (*Montirictus kuwajimaensis*) – рослинноїдний звіроящер (тероморфи, група терапсид) Крейдяного періоду, 120 – 110 млн.р.т., Японія (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/731-montirictus>).

Монтіріктуси мали багато ознак ссавців, але з таксономічної точки зору все ще залишалися рептиліями, оскільки до складу їх щелеп входили кістки, які у ссавців утворюють вухо. Нова знахідка змушує вчених переглянути систему конкурентних взаємин між терапсидами і ссавцями, оскільки раніше вважалося, що рослиноїдні ссавці зайняли екологічну нішу рослиноїдних терапсид. Отримані дослідниками дані свідчать про те, що протягом багатьох десятків мільйонів років ранні ссавці і представники їх безпосередньої

предкової групи - терапсиди - мирно співіснували, ділячи харчові ресурси і разом рятуючись від динозаврів, які домінували в тодішніх екосистемах (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/731-montirictus>; за Hiroshige et al., 2016).

Потужна диверсифікація ссавців. У середині Крейди почалась найпотужніша в історії ссавців диверсифікація груп. Однак, слід зазначити, що не дивлячись на диверсифікацію, майже до Палеогенового періоду ссавці не змогли зайняти найважливіші екологічні ніші, оскільки вони вже були зайняті динозаврами, морськими ящерами і т.п. У Крейдяному періоді плацентарні ссавці розділились на копитних, комахоїдних, хижих і приматів. Крейдяні ссавці вели нічний спосіб життя, ховались в нірках, робили запаси їжі, впадали в сплячку за несприятливих умов навколишнього середовища. Саме ці особливості наприкінці Крейди допомогли ссавцям пережити астероїдну зиму.

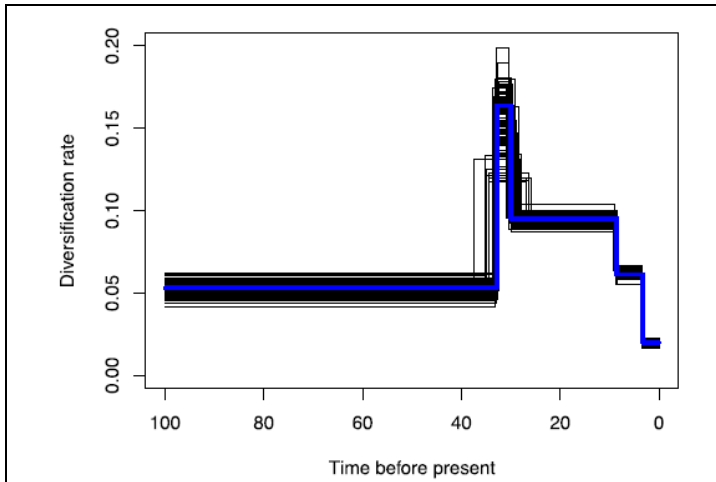
| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|  <p>Пургаторіус - ссавець, перший примат. Пізня Крейда. 66 - 63 млн.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Purgatorius).</p> |  <p>Триконодонт – представник ссавців, довжина тіла до 0,5 м, вага до 6 кг. Харчувався дитинчатами динозаврів. Крейда (за https://ru.wikipedia.org/wiki/).</p> |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|



Швидкість диверсифікації ссавців. По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - швидкість диверсифікації ссавців (за Bininda-Emonds et al., 2007).

Після межі Крейда-Палеоген не було спалаху диверсифікації ссавців. Тривалий час існувала точка зору, що після Крейдяно-Палеогенової катастрофи 65 млн.р.т. відразу почалась потужна диверсифікація ссавців. Однак, Stadler T. (2011) було показано, що до епохи 33 млн.р.т. швидкість диверсифікації ссавців не змінювалась.

Лише в інтервалі 33 - 30 млн.р.т. відзначений пік диверсифікації ссавців. В подальшому, швидкість диверсифікації ссавців залишалась досить високою до епохи 8,55 млн.р.т. і потім значно знизилась в інтервалі 8,55 - 3,35 млн.р.т. Проведені дослідження показали, що пік диверсифікації ссавців в інтервалі 33 - 30 млн.р.т. в основному був забезпечений появою нових груп серед гризунів, сумчастих і китових (за Stadler, 2011).



Оцінка змін швидкості диверсифікації ссавців за останні 100 млн. років. Де: Diversification rate - швидкість диверсифікації; Time before present - геологічний час, млн.р.т (за Stadler, 2011).

Яйцекладучі ссавці: ранньо-Крейдяний час розходження сучасних ліній качкодзьобів і єхидн не підтвердився. Раніше проведені дослідження свідчать про те, що лінії качкодзьобів і єхидн (яйцекладучих ссавців), розійшлися наприкінці ранньої Крейди, приблизно 112,5 млн.р.т. Однак, мультигенний аналіз з використанням методу релаксованого молекулярного годинника (a relaxed molecular clock), проведений Phillips M.J. з колегами (2009), свідчить про нещодавнє розділення цих двох ліній яйцекладучих ссавців: приблизно 48 - 19 млн.р.т. Цьому розходженню передують знахідки фосилій тварин, схожих з качкодзьобом. Крім того, автори роботи вважають, що єхидни мали предкову лінію, яка харчувалась у воді і яка, згодом, освоїла наземний спосіб життя. Яйцекладучі ссавці Австралії пережили біоінвазію сумчастих ссавців, оскільки займали водні екологічні ніші і, таким чином, уникли конкуренції з сумчастими за екологічний простір, оскільки сумчасті, через особливості свого розмноження, на аквальні екологічні ніші не претендували (за Phillips et al. 2009).

Поява качкодзьобих ссавців. Rowe T. з колегами (2008) в ранньо Крейдяних відкладеннях Австралії описали базового качкодзьоба тейнолофоса (*Teinolophos*). Дана знахідка свідчить про те, що качкодзьоби відокремилися від загальної лінії яйцекладучих однопрохідних ссавців не пізніше 121 - 112,5 млн.р.т. При цьому морфологічний аналіз фосилій показав, що базові качкодзьоби вже мали здатність до електрорецепції, яка допомагала їм добувати їжу в каламутній воді (за Rowe et al., 2008).



Сучасний качкодзьоб (за <https://yandex.ua/images/search>).

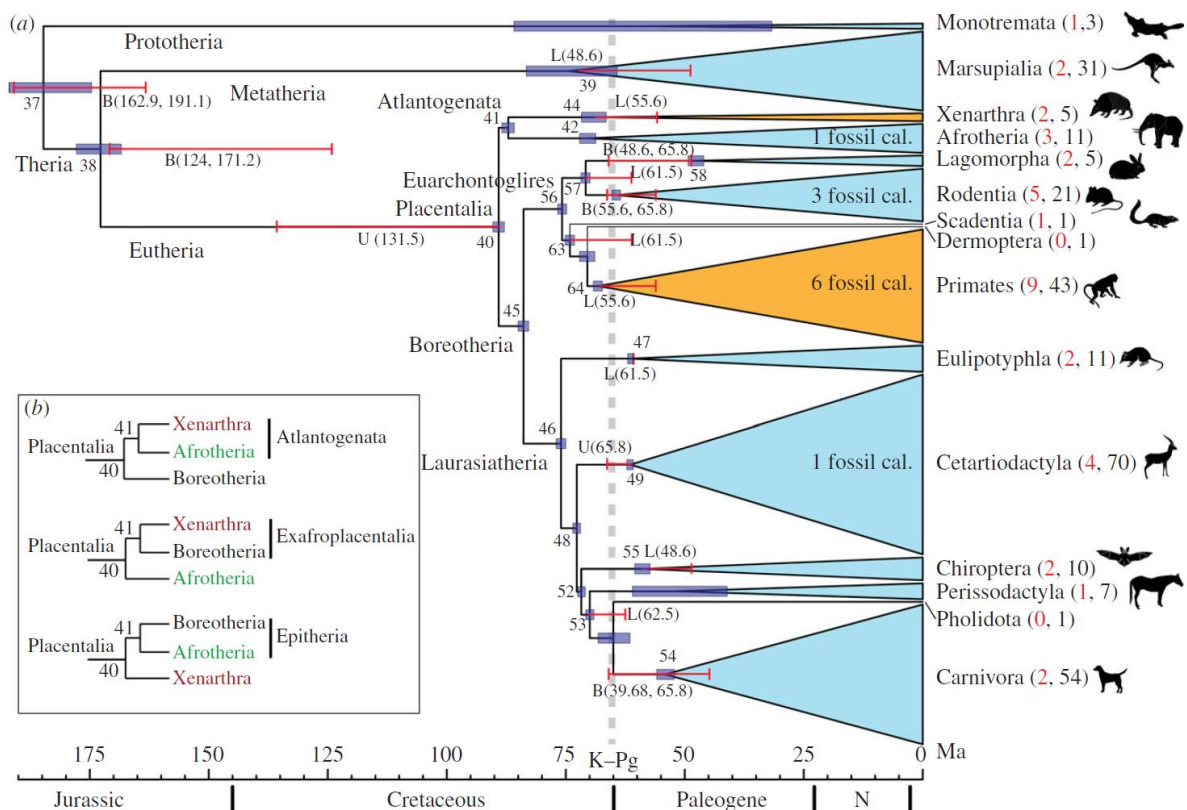
***NB! Електрорецепція у качкодзьобів.** Дзьоб у качкодзьоба м'який, вкритий еластичною шкірою і натягнутий на кісткові дуги, утворені зверху предщелепною кісткою (у більшості ссавців це дрібна кісточка, на якій знаходяться різці), а знизу - нижньою щелепою. Дзьоб являє собою орган електрорецепції: він вловлює електричні сигнали, що утворюються при скороченні м'язів водних тварин. Качкодзьоб мешкає в каламутній воді і використовує свій електрорецепторний дзьоб для полювання на дрібних водних тварин: рачків, черв'яків і личинок (за <https://nplus1.ru/material/2016/11/30/duckbilled>).

Розходження в датуваннях появи сучасних груп сумчастих і плацентарних ссавців. Різні варіації використання методу молекулярного годинника показують досить різний час появи і диверсифікації сучасних плацентарних ссавців: від пізньо-Юрської - ранньо-Крейдяної до верхньої Крейдяної (93,8 млн.р.т.) і навіть термінальної Крейдяної (66 млн.р.т.). При цьому цікаво відзначити, що на сьогоднішній день відомі середньо-Юрські

скам'янілості плацентарного ссавця юрамаї. Якщо пізньо-Юрське датування за методом молекулярного годинника не підтвердиться, то це означає, що плацентарність багаторазово з'являлась у ссавців, але до наших днів дожила лише одна з ліній (за Beck & Lee, 2014). І в цьому випадку Юрські скам'янілості юрамаї - це залишки тієї лінії плацентарних, яка виявилась тупіковою гілкою в ході еволюції і не залишила нащадків.

Аналіз фосилій свідчить про швидку радіацію сучасних груп плацентарних ссавців після термінального Крейдяно-Палеогенового вимирання 65 млн.р.т. Однак, методи молекулярної біології дають більш ранні датування появи і диверсифікації сучасних плацентарних ссавців. dos Reis M. з колегами (2012) проаналізували 36 ядерних геномів і 274 мітохондріальних генома для калібрування даних, отриманих в ході дослідження фосилій. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що сумчасті відділились від еутерієв приблизно 168 - 178 млн.р.т., а продвинуті сумчасті - з'явилися приблизно 84 - 64 млн.р.т. Слід відзначити, що аналіз результатів сиквенсу мітохондріальних геномів п'яти видів сумчастих, проведений Nilsson M.A. з колегами (2003), показав, що сучасні сумчасті ссавці з'явилися вже після межі Крейда-Палеоген, приблизно 64 - 62 млн.р.т. (за Nilsson et al., 2003).

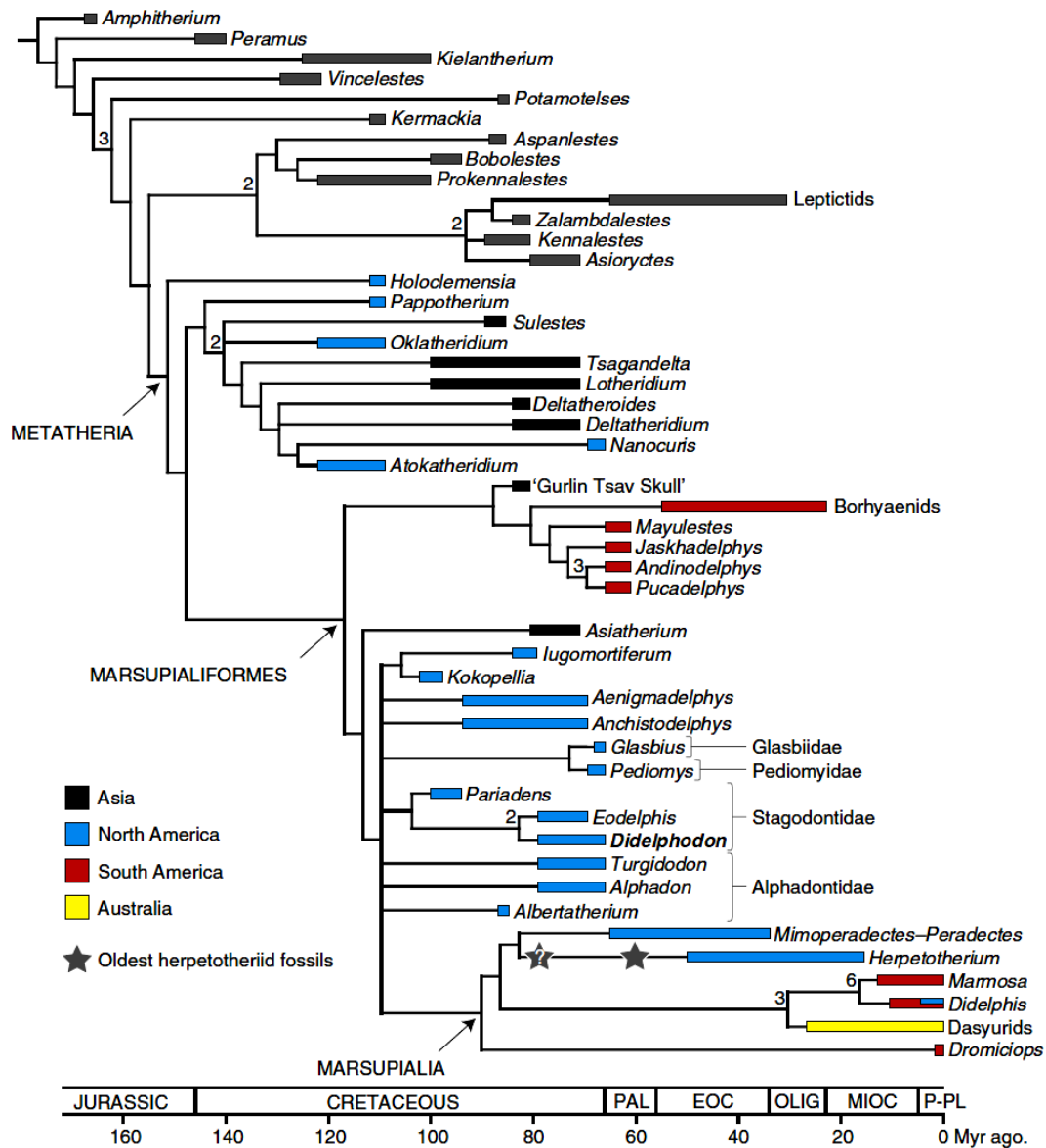
Дослідження dos Reis M. з колегами (2012) також показали, що базові плацентарні - відокремились приблизно 90 - 88 млн.р.т., а сучасні групи плацентарних, крім приматів і неповнозубих (*Xenarthra*) - з'явилися в інтервалі 65 - 45 млн.р.т., після термінального Крейдяно-Палеогенового вимирання біоти (за dos Reis M. et al., 2012). *NB! Douzery E.J. з колегами (2003) на підставі результатів молекулярного аналізу показали, що сучасні групи плацентарних ссавців з'явилися дещо раніше - приблизно 78 млн.р.т. в пізній Крейді і потім диверсифікували в Кайнозої (за Douzery et al., 2003).



Час відділення і диверсифікації основних груп ссавців. Де: а - червоні горизонтальні бари вказують дані, отримані на підставі аналізу фосилій. В дужках вказано кількість проаналізованих видів (червоним кольором - ядерні геноми, чорним кольором - мітохондріальні геноми). Помаранчевим кольором показані групи, які диверсифікували до термінальної Крейдяно-Палеогенової катастрофи (за dos Reis M. et al., 2012).

Пізньо-Крейдяна диверсифікація метатерієв (*Metatheria*) - стовбурової клади для сучасних сумчастих і їх найближчих родичів. Сьогодні сумчасті ссавці - знаходяться в тіні плацентарних ссавців, які затьмарили їх своєю різноманітністю і географічним поширенням.

Однак, до Крейдяно-Палеогенового вимирання, метатерії (metatherians) (стовбурова клада для сучасних сумчастих і їх найближчих родичів) - були поширені в Північній півкулі і перевершували еутерієв (eutherians) (стволову кладу сучасних плацентарних ссавців і їх найближчих родичів) в таксономічному і морфологічному різноманітті. Чому відбулася зміна домінуючих клад ссавців на кордоні Крейда-Палеоген - невідомо. Wilson G.P. з колегами (2016) були описані нові скам'янілості сумчастих і був зроблений висновок про те, що сумчасті або їхні найближчі родичі з'явилися на території Північної Америки в ході подій пізньо-Крейдяної диверсифікації метатерієв і потім розселилися в Південну Америку (за Wilson et al., 2016).

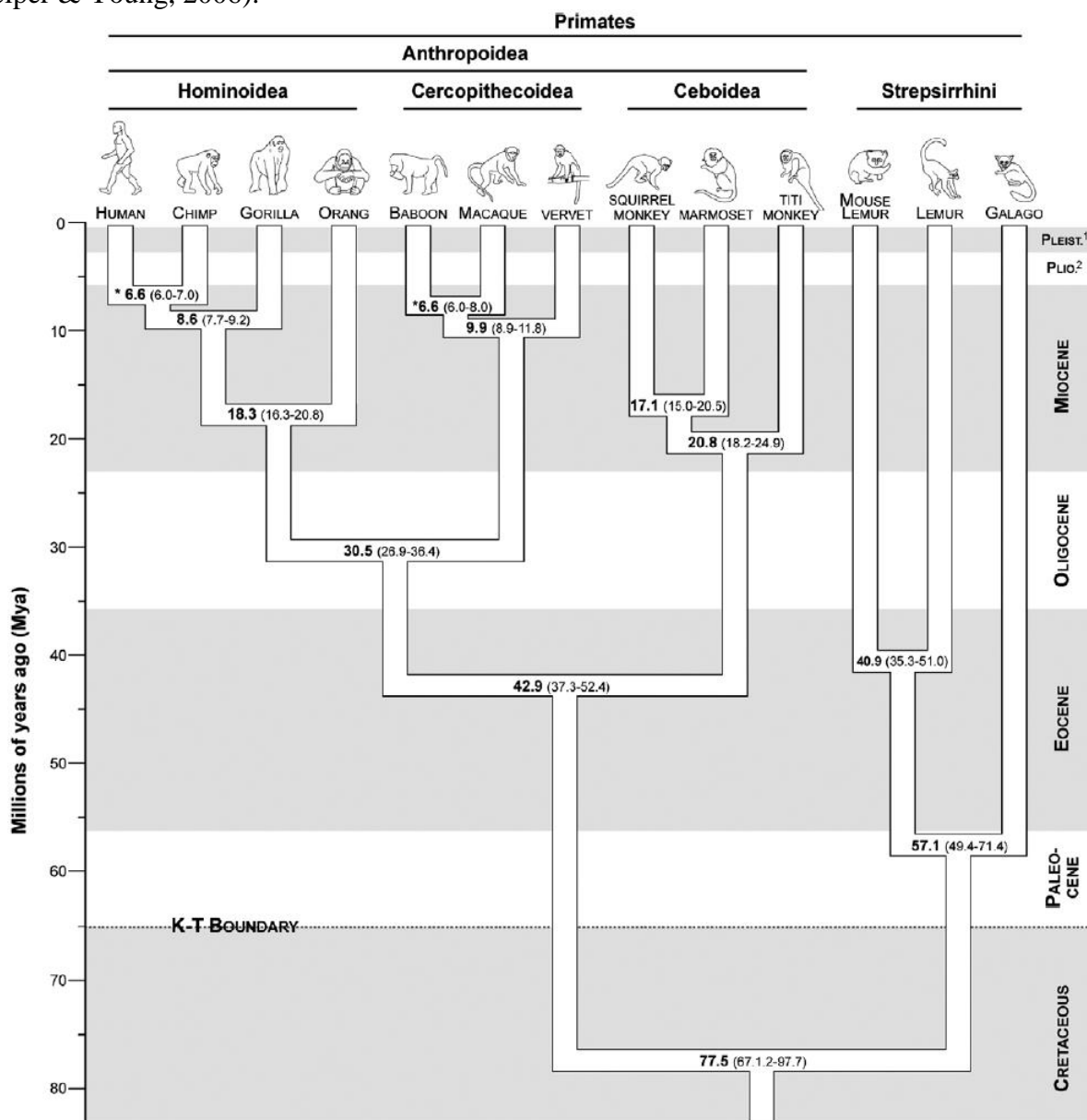


Філогенетичне дерево метатерієв (metatherians) - стовбурової клади для сучасних сумчастих ссавців і їх найближчих родичів. Тонкими чорними лініями вказані філогенетичні взаємини, а кольоровими барями - часові рамки існування відповідних таксонів. При цьому колір барних стовпчиків відображає географічний розподіл таксонів метатерієв: чорні - Азія, блакитні - Північна Америка, червоні - Південна Америка і жовті - Австралія. Сірими зірочками вказані найбільш древні скам'янілості, що імовірно належали герпетотеріям (*Herpetotherium*). Де: PAL, Paleocene - Палеоцен; EOC, Eocene - Еоцен; OLIG, Oligocene - Олігоцен; MIOC, Miocene - Міоцен; P-PL, Pliocene-Pleistocene - Пліоцен-Плейстоцен (за Wilson et al., 2016).

Копитні ссавці з Індії. Пізня Крейда. Аналіз седиментів свідчить про дрейф Індії на північ протягом пізньої Крейди - раннього Еоцену. Prasad G.V. з колегами (2007) в

Деканських вулканічних відкладеннях (Індія) пізньої Крейди (Маастрихт) описали архаїчну копитну тварину *Kharmarungulatum vanvaleni*. Дана знахідка має велике значення для розуміння походження і диверсифікації ранніх копитних і дозволяє розглядати три можливі сценарії розвитку подій: 1) архаїчні копитні могли бути космополітними тваринами, поширеними по всіх континентах; 2) архаїчне копитне, знайдене в Індії, може бути іммігрантом із західної Азії; 3) архаїчні копитні могли вперше з'явитись на території Індії (за Prasad et al., 2007).

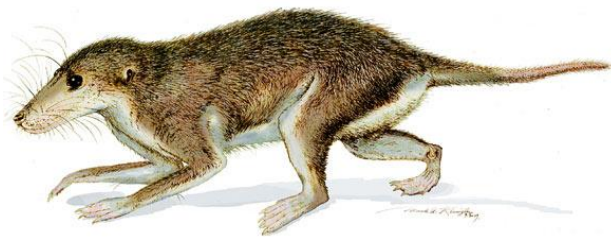
Поява приматів. Пізня Крейда. Stepper M.E. і Young N.M. (2006), використовуючи метод молекулярного годинника, встановили, що останній загальний предок всіх сучасних приматів жив в пізній Крейді, приблизно 77 млн.р.т., а в Еоцені відбувся поділ між лініями широконосих (platyrrhine) і вузьконосих (catarrhine) приматів (43 млн.р.т.). В Олігоцені розійшлись лінії людиноподібних мавп (*Apes*) і мавп Старого Світу (31 млн.р.т.), а в ранньому Міоцені - розійшлись лінії азійських і африканських великих мавп (18 млн.р.т.) (за Steiper & Young, 2006).



Філогенетичне древо приматів, побудоване з використанням методу молекулярного годинника (за Steiper & Young, 2006).

Середнє вухо наземних хребетних сформувалось з кісток щелепного апарату. Нещодавно знайшли скам'янілості ранньо-Крейдяного ссавця - маотерія. У нього слухові кісточки середнього вуха, у складі стремечка, молоточка і ковадла, ще не втратили прямого

зв'язку з нижньою щелепою. Ця знахідка підтвердила гіпотезу, що елементи середнього вуха наземних хребетних сформувались з кісток щелепного апарату (за Ji et al., 2009).



Маотерій (*Maotherium asiaticus*). 123 млн.р.т. Рання Крейда. Китай. (ілюстрація Марка Клінглера).

NB! У амфібій, рептилій і птахів - всього одна слухова кісточка (стремечко), а у ссавців їх цілих три. І вони сформувались з кісток нижньої щелепи. Зверніть увагу - ссавці, витіснені в підлеглі екологічні ніші, розвинули дуже гострий слух, необхідний для тварин, які ведуть нічний спосіб життя.

Rich T.H. з колегами (2005) проаналізували скам'янілості середнього вуха яйцекладучих і живородячих ссавців і прийшли до висновку, про те, що кісточка середнього вуха сформувались незалежно у яйцекладучих і у живородячих ссавців (сумчастих і плацентарних) (Rich et al., 2005).

Колючий ссавець Крейдяного періоду. На території стародавньої Іспанії у відкладеннях ранньої Крейди, що датуються 125 млн.р.т., в межах стародавнього водно-болотного ландшафту, Martin T. з колегами (2015) були знайдені фосилізовані залишки ссавця спінолестеса (*Spinolestes xenarthrosus*) - маленького звірка, що нагадував їжака. Спінолестіс був покритий шерстю, голками і шкірними щитками. *Spinolestes xenarthrosus* належав до групи триконодонтів (*Triconodonta*) - вимерлого ряду ранніх ссавців. Він досягав приблизно 24 см в довжину і важив близько 50-70 грамів.



Spinolestes xenarthrosus (за <http://paleonews.ru/index.php/new/628-spinolestes>).

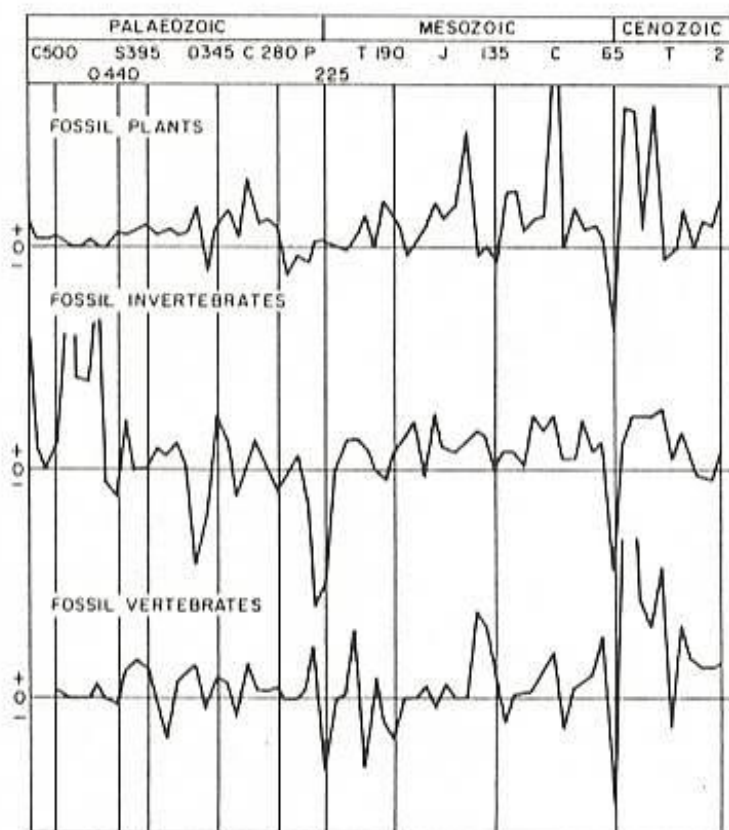
Структура тканин спінолестеса дуже добре збереглася до наших днів завдяки досить рідкісному явищу фосфатного скам'яніння. Завдяки цьому, вченим вдалося виявити у спінолестеса об'єднані фолікули (compound follicles), безліч волосків яких проходили через одну пору і зливалися в тонкі шипи, подібні до голок сучасних їжаків і африканських колючих мишей. У спінолестіса також були виявлені шкірні щитки - пластинчасті структури, в більш розвиненому і продвинутому вигляді присутні сьогодні у броненосців.

Особливості будови зубів і скелета вказують на те, що спінолестеси вели наземний спосіб життя і харчувалися комахами. Крім того, в скелеті спінолестеса палеонтологи виявили додаткові зчленування між хребцями, які зміцнювали його хребет. Подібними пристосуваннями можуть похвалитися і деякі сучасні ссавці, наприклад, броненосці, яким виняткова міцність хребта дозволяє розгрібати стовпи впавши дерев і відмерле пальмове листя, щоб дістатися до своєї їжі - комах. Martin T. з колегами (2015) припускають, що разом з будовою зубів це може дати ключ до розуміння способу життя спінолестесів (за <http://paleonews.ru/index.php/new/628-spinolestes>; Martin et al., 2015).

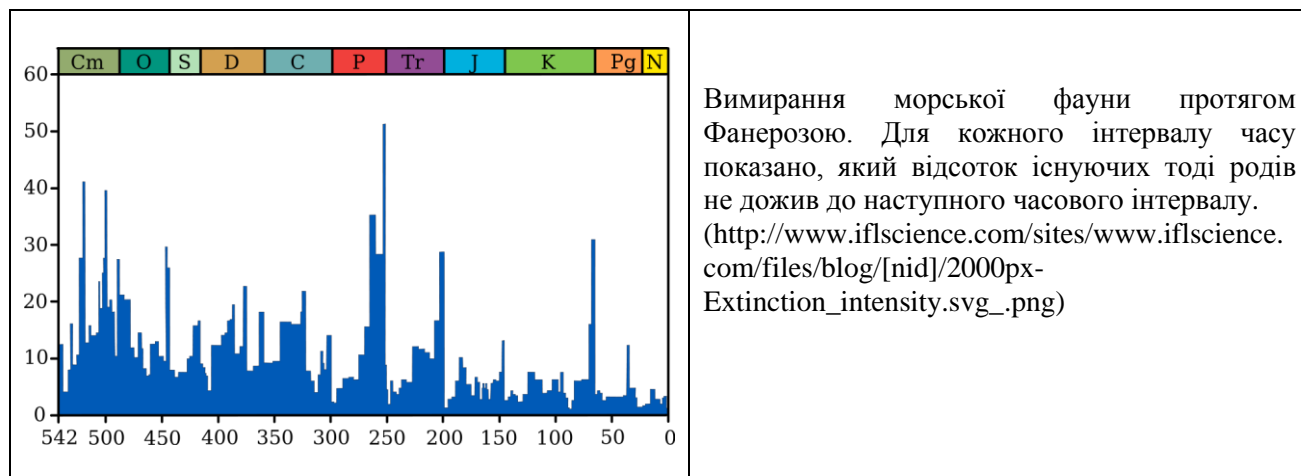
Пізньо-Крейдяне масове вимирання біоти

До кінця Крейдяного періоду вимерло багато груп рослин і тварин: вимерло багато голонасінних рослин (їх поступово потіснили квіткові рослини); вимерли майже всі динозаври, птерозаври, водні рептилії, молюски амоніти і майже всі белемніти, брахіоподи, зубасті птахи та ін. Всього вимерло 16% родин морських тварин (47% всіх родів) і 18% родин сухопутних тварин. А в групах, що вціліли, вимерло до 50% видів.

Рівень катастрофічності пізньо-Крейдяного масового вимирання видів - це одне з найбільш гостро дискутуємих питань палеонтології та палеоекології. Одні дослідники доказово відстоюють катастрофічну концепцію дуже швидкого вимирання великої кількості груп живих організмів. Інші дослідники, не менш аргументовано, доводять, що Крейдяне вимирання видів було розтягнуто в часі на мільйони років і є поступовою відповіддю екосистем на стресові умови навколишнього середовища.



Динаміка вимирання рослин, безхребетних і хребетних тварин наприкінці Крейдяного періоду свідчить про досить одночасне зникнення цих груп організмів, що, в цілому, підтверджує концепцію катастрофічної ініціації пізньо-Крейдяного масового вимирання видів.



Причини масового Крейдяного вимирання видів:

1) Катастрофічні причини:

а) наприкінці Крейдяного періоду відбулось падіння на землю серії астероїдів, найбільшим з яких був астероїд Чиксулуб, що впав на півострові Юкатан, Мексика. Діаметр астроблеми, яка залишилась на поверхні Землі після його падіння, становить 180 км. Крім астроблем, доказом падіння астероїдів є іридієві аномалії виявлені в пізньо-Крейдяних породах (тобто надмірний вміст в породах іридію, платини і золота - не характерний для земних порід).

б) наприкінці Крейдяного періоду на території Індії сталось найсильніше виверження базальтових магм, після застигання яких, сформувалась т.зв. Деканська трапова провінція (тераси із застиглої магми);

в) багаторазові короткочасні епізоди аноксії в океані - пов'язані з порушенням циркуляції води через зміну кліматичних умов.

2) Еволюційні причини:

а) конкурентне витіснення одних організмів іншими (квіткові рослини потіснили голонасінні рослини; мозозаври витіснили іхтіозаврів; птахи витіснили птеродактилів і т.н.);

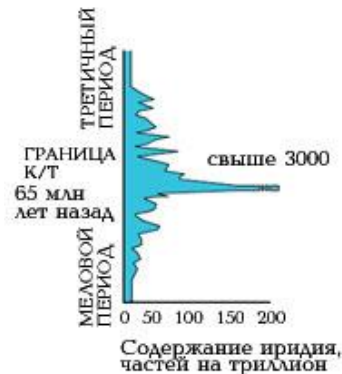
б) зниження швидкості видоутворення (кількість видів, що з'являлись, стала менше кількості зникаючих видів (наприклад, в Крейдяному періоді така тенденція була характерна для динозаврів);

в) природне старіння видів (яке прискорюється в стресових умовах навколишнього середовища).

NB! Під час Крейдяної кризи ссавці та беззубі птахи були на піку свого розвитку. А такі групи навіть за умов значної екологічної кризи - важко знищити.



Ударний кратер Чиксулуб діаметром 180 км, півострів Юкатан, Мексика (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



"Пік" іридію в зразках з Губбіо відповідає віку гірських порід 65 млн. років (за <http://www.nkj.ru/upload/iblock/69e378462eedb9017f057ea4e70292bd.jpg>).

***Що сталось наприкінці Мезозою? (цитовано за http://sivatherium.narod.ru/library/Nesis/ammo_01.htm):** Співробітник МДУ А.С. Алексеев підрахував, що наприкінці Маастрихта (це шостий, передостанній ярус верхнього відділу Крейдяної системи, 74,5 - 65,0 млн.р.т.) вимерло 17% родин і 45% родів живих організмів. Темп вимирання (частка зникнення родин і родів за мільйон років) виявився в Маастрихті в 5-8 разів вищим, ніж в «спокійні» періоди Крейди і Палеогену. Відразу ж після Маастрихта, в Данському ярусі, або Данії (65,0 – 63,6 млн.р.т.), різко зростає швидкість появи нових родин і родів, а в наступному за Даниєю - Монсі (63,6 - 60,6 млн. р.т.) - вона ще збільшується. Але процес оновлення далеко не відразу зміг компенсувати вимирання: тільки в ранньому Еоцені (57,8 - 52,0 млн.р.т.) число родин і родів організмів перевищило рівень, характерний для Маастрихту. Іншими словами, вплив катастрофи, що відбулася, був помітним ще 15 - 20 млн. років.

Частка вимерлих родин і родів значно розрізнялась в різних порядках і класах. і в різних екологічних групах. Повністю зникли амоніти і белемніти з класу головоногих молюсків, птерозаври

і динозаври з класу плазунів. Дуже багато вимерло планктонних форамініфер, вапняного рослинного планктону, морських двостулкових моллюсків, морських їжаків, акул, крокодилів - від 20 % до 75% родин в кожній групі і, як правило, більше половини родів. Навпаки, у групах кремнеджгутикових водоростей, восьмипроменевих коралів, ракушкових і вусоногих ракоподібних, наутилоїдей - не постраждала жодна родина. Дивно низьким темпом вимирання характеризувались прісноводні черевоногі моллюски: жодної родини і лише 5% родів.

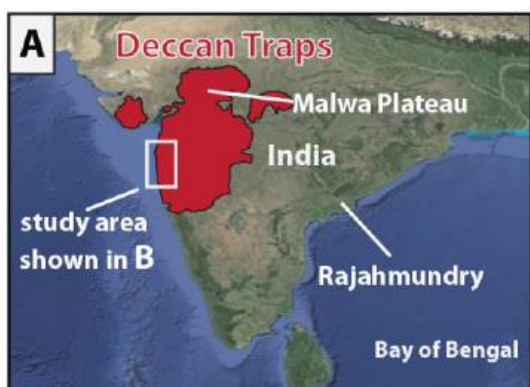
З екологічних груп найбільші втрати (на рівні родів) були характерні для фітопланктону. Далі слідує зоопланктон, морський бентос, активно плаваючі морські тварини (головonoгі, риби, плазуни), а найменше постраждали прісноводні і наземні тварини (цитовано за http://sivatherium.narod.ru/library/Nesis/ammo_01.htm)

Ослаблення екосистем в пізній Крейді сприяло термінальному Крейдяному вимиранню біоти. Пізня Крейда. Mitchell J.S. з колегами (2012) використовуючи модель трофічних мереж дослідили десять наземних екосистем Кампанія і сім наземних екосистем Маастрихта на території Північної Америки. Проведені дослідження показали, що на території Північної Америки зміни в трофічній структурі між Кампанієм і Маастрихтом призвели до того, що Маастрихтські спільноти пережили хвилю вторинних вимирань, пов'язану з вимиранням первинних продуцентів і, як наслідок, мали більш низький поріг колапсу (руйнування) в порівнянні з екосистемами Кампанія. Особливо слід відзначити той факт, що саме зміни в різноманітті динозаврів мали найбільший негативний вплив на стійкість Маастрихтських екосистем до пертурбацій в навколишньому середовищі. Таким чином, автори роботи прийшли до висновку, що реструктурування екосистем - їх послабило, а це сприяло масовому термінальному Крейдяному вимиранню біоти, спровокованому падінням астероїда (за Mitchell et al., 2012).



Реконструкція голови гадрозавра *Edmontosaurus regalis*. Пізня Крейда. Канада (за Belle et al., 2014).

Виверження базальтових магм в Індії (Деканські трапи). Пізня Крейда. Schone V. з колегами (2015) за допомогою уран-свинцевого методу провели уточнення часу формування Деканських трапів на території Індії.



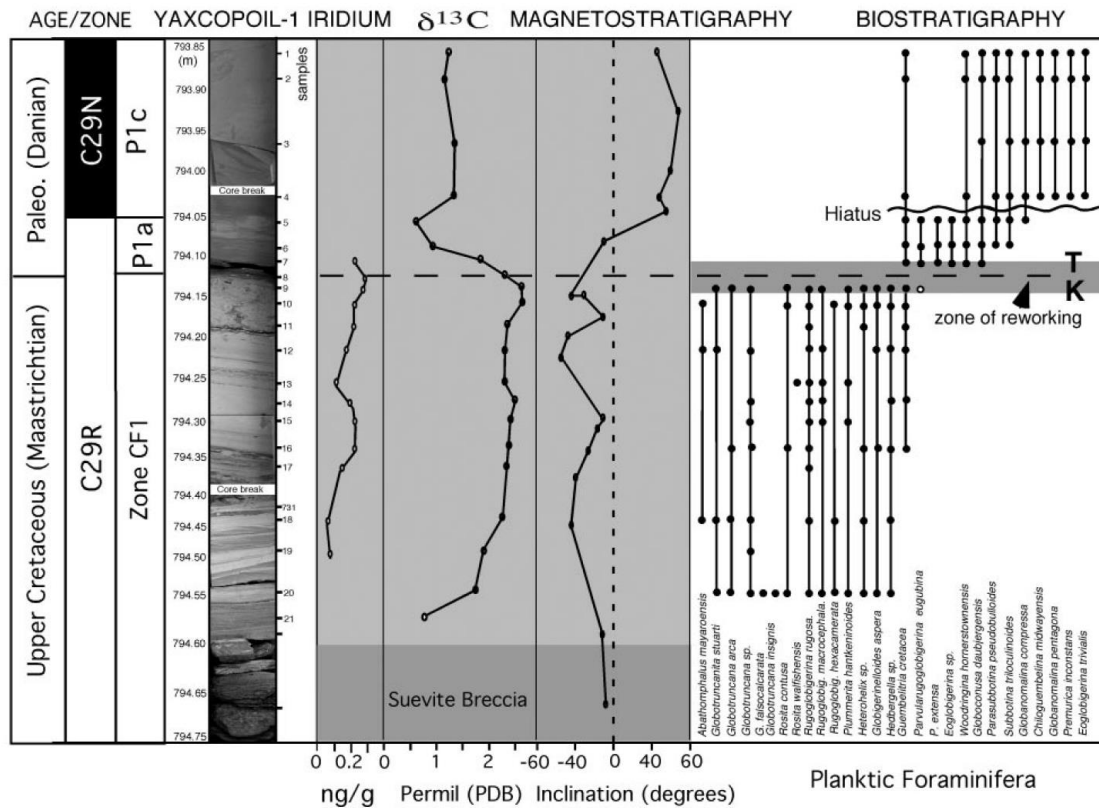
Географічне розташування надземної частини Деканських трапів на території Індії виділено червоним кольором (за Schoene et al., 2015).



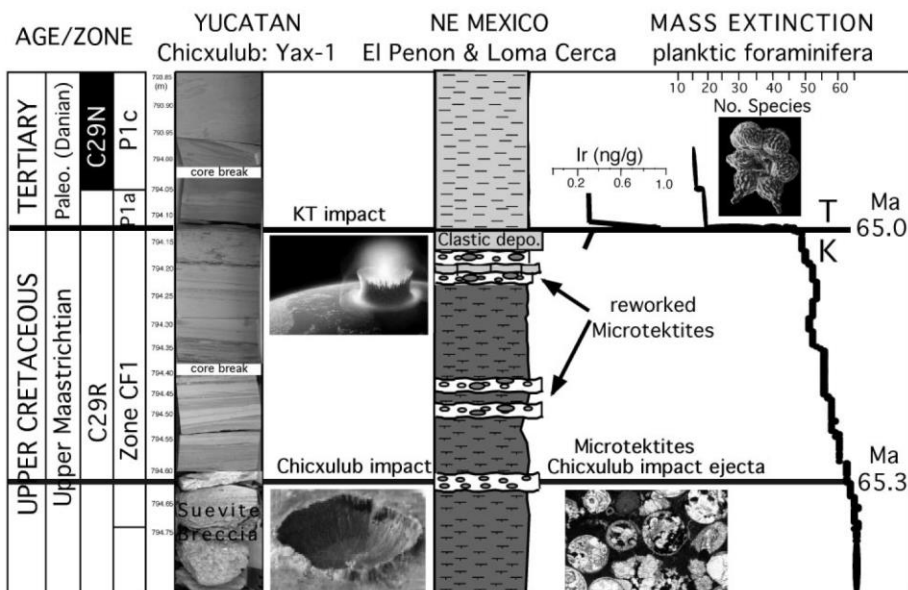
Деканські трапи. Індія. Вивержені на кордоні Крейда-Палеоген базальтові лави застигли у вигляді шарів (за Archibald et al., 2010).

Проведене дослідження показало, що основна фаза вивержень відбулась за 250 000 років до межі Крейда-Палеоген, при цьому в інтервалі 750 000 років відбулося виверження понад 1,1 млн. кубічних кілометрів базальтових магм. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що Деканське виверження сприяло зміні умов навколишнього середовища наприкінці Крейди і могло привести до масового вимирання наземної і морської біоти на кордоні Крейда-Палеоген (за Schoene et al., 2015).

Причиною термінального Крейдяного вимирання біоти було падіння іншого астероїда, а не астероїда Чиксулуб.



Пізньо-Маастрихтські седименти перекривають імпульсні відкладення, викликані падінням астероїда Чиксулуб, що свідчить про те, що даний астероїд не міг бути причиною термінального Крейдяного вимирання біоти (за Keller et al., 2004).



Ймовірно, що масове вимирання біоти на кордоні Крейда-Палеоген було спровоковано падінням іншого астероїдного тіла (т.зв. мульти-імпульсний сценарій розвитку подій в пізньому Маастрихті).

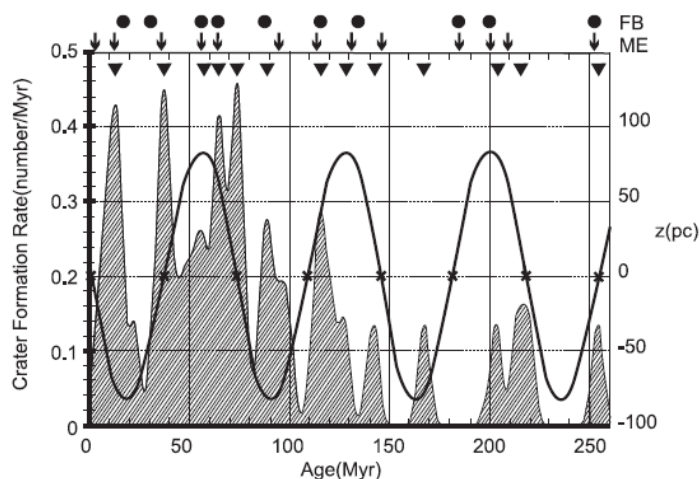
Можливе місце падіння термінального Крейдяного астероїда - кратер Шиви в Індії (за Keller et al., 2004).

Вплив темної матерії на масові вимирання біоти на Землі. Rampino M.R. (2015) досліджував квазіцикли масових вимирань біоти на Землі і їх кореляцію з формуванням імпактних структур, вулканічно-тектонічною активністю в надрах Землі і рухом Сонячної системи навколо центру нашої Галактики. Проведені дослідження показали, що масові вимирання біоти повторюються з циклами 30 - 26 млн. років; аналогічні цикли в 31 ± 5 млн. років встановлені для формування наземних імпактних кратерів. Вважають, що ці цикли пов'язані з вертикальними осциляціями Сонячної системи в процесі обертання Сонячної системи навколо диска нашої Галактики, які відбуваються приблизно раз в 42 - 30 млн. років між подіями перетину Сонячною системою диска Галактики.

В Сонячній системі розташована кометна Хмара Оорта. При проходженні Сонячної системи недалеко від диска Галактики - це хмара піддається не тільки збурюючим гравітаційним силам диска Галактики, а також - гравітаційному впливу т.зв. темної матерії, яка формує диско-подібну структуру в межах диска нашої Галактики, що призводить до зміни траєкторії руху комет і астероїдів Хмари Оорта, до інтенсивного кометного бомбардування поверхні Землі і, як наслідок, до масових вимирань біоти.

***NB! Темна матерія** в астрономії і космології, а також в теоретичній фізиці - це гіпотетична форма матерії, що не випускає електромагнітне випромінювання і безпосередньо не взаємодіє з ним. Ця властивість даної форми речовини унеможливує її пряме спостереження. Висновок про існування темної матерії був зроблений на підставі численних непрямих ознак поведінки астрофізичних об'єктів і по створюваних ними гравітаційним ефектам. З'ясування природи темної матерії допоможе вирішити проблему прихованої маси, яка, зокрема, полягає в аномально високій швидкості обертання зовнішніх областей галактик (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Крім того, проходження Землі через особливо щільні згустки темної матерії, що складаються з слабо-взаємодіючих масивних частинок (вімпів) в площині Галактики, також може привести до нагрівання ядра планети шляхом захоплення і подальшого знищення частинок темної матерії. Це нове джерело періодичного нагріву в надрах Землі може пояснити приблизно 30 млн. річну періодичність наземної геологічної активності, яка також може бути залучена в ініціацію масових вимирань на Землі. Отримані Rampino M.R. (2015) результати свідчать про те, що цикли геологічної і біологічної еволюції на Землі можуть частково контролюватися ритмами динаміки галактичних процесів (за Rampino, 2015).



Порівняння віку імпактних кратерів, часу масових вимирань біоти і базальтового магматизму в зв'язку з подіями перетину Сонячною системою диска Галактики. Де: по осі OX - геологічний вік, млн.р.т.; по осі OY (ліва шкала) - кількість ударних кратерів за млн. років (заштрихована область графіка) (ліва шкала); епохи максимальної швидкості накопичення кратерів позначені темними перевернутими трикутниками; епохи масових вимирань (MO) - вказані стрілками; час континентального базальтового магматизму (FB) - зазначено зафарбованими колами; по осі OY (права шкала) - висота Сонця над і під диском Галактики (Z, в парсеках): NB! половина цього циклу

становить приблизно 35 млн. років; розрахунковий час перетину Сонячною системою диска Галактики вказано хрестиками (за Rampino, 2015).

Таблиця 1. Кореляція між масовими вимирання біоти, континентальним базальтовим магматизмом і зіткненнями з космічними тілами (вік зазначений в млн. років) (цитовано за Rampino, 2015).

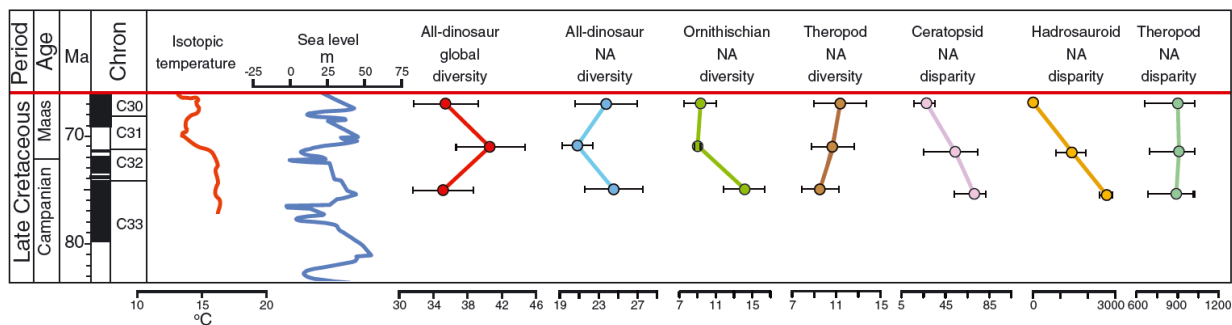
| | Mass extinction | | Flood basalt | | Impact pulses |
|-------------------------------|-----------------|--|-------------------|----------|---------------|
| Pliocene | 2.6 | | No flood basalt | | NA |
| Middle Miocene | 11.6 | | Columbia River | 16 ± 0.5 | 12 ± 1 |
| Late Eocene | 37.8 ± 0.1 | | Ethiopian | 30 ± 1 | 38 ± 2 |
| Late Paleocene ^a | 56 ± 0.2 | | North Atlantic | 56 ± 1 | 57 ± 1 |
| K-Pg boundary | 66 ± 0.3 | | Deccan | 66 ± 0.5 | 65 ± 1 |
| | | | | | 73 ± 1 |
| Cenoman,-Turon. | 94 ± 0.8 | | Madagascar | 88 ± 2 | 89 ± 2 |
| Aptian-Albian | 113 ± 1 | | Rajmahal | 116 ± 2 | 115 ± 2 |
| Hauteriv-Barrem. ^b | 131 ± 0.5 | | S. Geral/Etendeka | 133 ± 1 | 128 ± 2 |
| End Jurassic | 145 ± 2 | | No flood basalt | | 143 ± 2 |
| | | | | | 167 ± 2 |
| Pliensbach-Toarc. | 183 ± 1.5 | | Karoo | 183 ± 1 | |
| End-Triassic | 201 ± 1 | | Camp | 201 ± 1 | 202 ± 2 |
| Norian-Rhaetian | 210 ± 2 | | No flood basalt | | 215 ± 3 |
| End-Permian | 252 ± 0.7 | | Siberian | 251 ± 1 | 254 ± 2 |

Notes. ^aNot a true mass extinction, but a sudden global climatic warming.

^bPossible mass extinction.

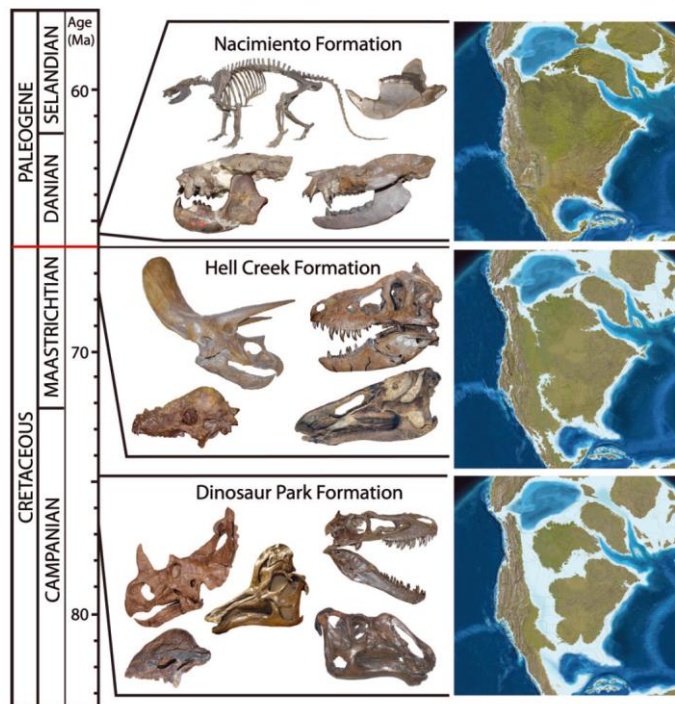
Причиною термінального Крейдяного вимирання морської біоти не є колапс первинної біопродуктивності в океанах. Кінець Крейди. Alegret L. з колегами (2012) проаналізували виживання фітопланктон-залежних бентосних форамініфер під час термінальної Крейдяної кризи і показали, що причиною масового вимирання морської біоти наприкінці Крейди не є колапс біопродуктивності в океанах. Автори дослідження припустили, що причиною морської катастрофи може бути закислення океанічної води, оскільки в першу чергу постраждали кальцифіковані організми: кальцифікований планктон і амоніти (за Alegret et al., 2012).

Реструктурування пізньо-Крейдяних фаун динозаврів сприяло чутливості динозаврів до позаземного імпаکتю. Пізня Крейда. Не-пташина лінія динозаврів вимерла приблизно 66 млн.р.т., що за часом збіглось з падінням великого астероїда на поверхню Землі, інтенсивними вулканічними виверженнями, змінами рівня моря і температури навколишнього середовища. Brusatte S.L. з колегами (2015) провели аналіз зміни різноманітності динозаврів в пізній Крейді. Автори роботи не знайшли підтвердження даними про тривалу глобальну кризу в лінії динозаврів майже до їх зникнення наприкінці Крейди.



Зміни глобальної температури, рівня моря і різноманітності динозаврів в пізній Крейді (Кампаній - Маастрихт, 83,6 - 66 млн.р.т.). Зверніть увагу на відсутність прогресивного зниження глобальної різноманітності динозаврів. Однак, на території Північної Америки мало місце зниження

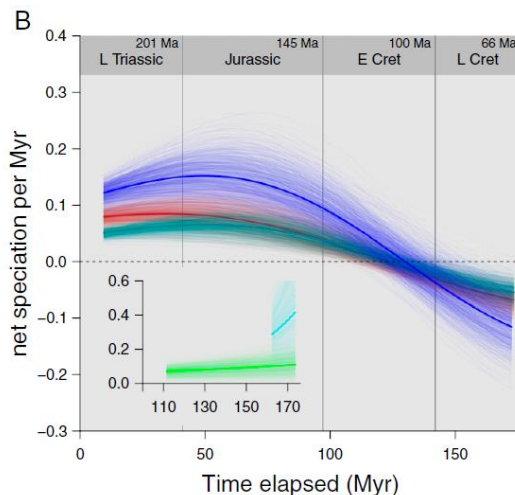
різноманітності орнітіхієвих динозаврів і зниження різноманітності цератопсидних і гадрозавроїдних динозаврів (за Brusatte et al., 2015).



Зміни різноманітності фауни наземних хребетних на території Північної Америки в Кампанії, Маастрихті і ранньому Палеогені (60 млн.р.т.) і відповідні їм зміни палеогеографічних умов. Домінування фауни динозаврів в Крейдяному періоді змінилось домінуванням фауни ссавців в ранньому Палеогені (за Brusatte et al., 2015).

Однак, дослідження показали, що реструктурування пізньо-Крейдяних фаун динозаврів на території Північної Америки призвело до зниження різноманітності великих рослиноїдних динозаврів, що сприяло більшій чутливості спільноти динозаврів до каскаду подій вимирання. Несподіване вимирання фауни динозаврів свідчить про ключову роль катастрофічного позаземного імпаکتу в даній події (за Brusatte et al., 2015).

Тривалий занепад динозаврів в пізній Крейді. Sakamoto M. з колегами (2016) виявили зниження швидкості появи нових видів у всіх трьох субкладах динозаврів *Ornithischia*, *Sauropodomorpha* і *Theropoda* за десятки мільйонів років до Крейдяно - Палеогенового масового вимирання біоти. Єдиний виняток склали високо-спеціалізовані рослиноїдні групи гадрозаврових (*Hadrosauriformes*) і цератопсових (*Ceratopsidae*) динозаврів.



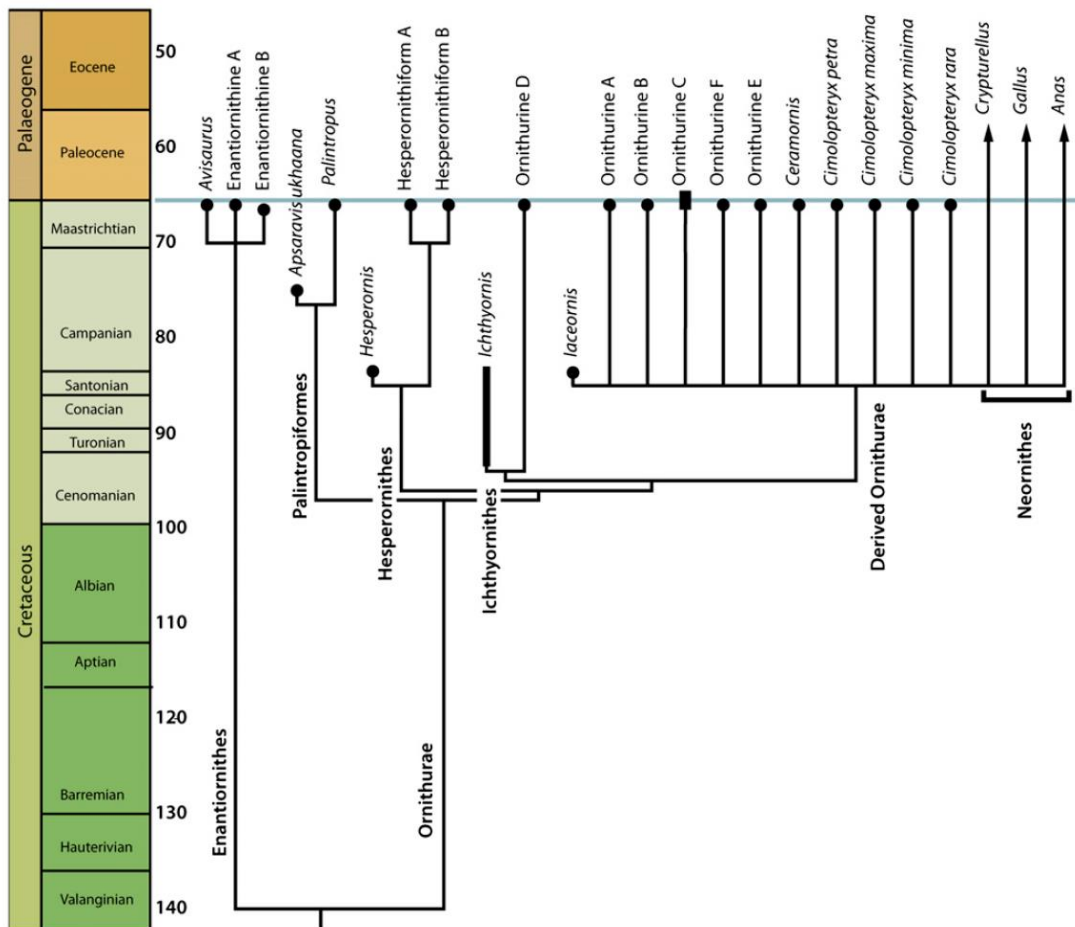
Швидкість появи нових видів динозаврів почала знижуватися в ранній Крейді Мезозойської ери (крім ліній гадрозаврових і цератопсових динозаврів). Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т; по осі ОУ -

швидкість появи нових видів за 1 млн. років; маленький уставний графік - вказує швидкість появи нових видів серед гадрозаврових (зелена лінія) і цератопсових (блакитна лінія) динозаврів Triassic - Триасовий період; Jurassic - Юрський період; Cret (Cretaceous) - Крейдяний період; L - пізній; E - ранній (за Sakamoto et al., 2016).

Таким чином, авторами дослідження було показано, що динозаври прийшли в занепад задовго до їх остаточного вимирання в ході Крейдяно - Палеогенової біотичної кризи. А зниження здатності заміщати вимерлі групи новими лініями призвело до того, що динозаври виявилися нездатними на швидку відповідь і швидке відновлення після термінальної Крейдяної катастрофи (за Sakamoto et al., 2016).

Гіпотеза, згідно якої термінальна Крейдяна катастрофа призвела до вимирання видів з температуро-залежним визначенням статі особин, виявилась не вірною. Існує точка зору, згідно з якою, в результаті кліматичних змін на кордоні Крейда-Палеоген, спровокованих падінням астероїда і вулканізмом, вимерли групи організмів з температуро-залежною детермінацією статі особин (включаючи динозаврів), оскільки температурний стрибок призвів до домінування самців в популяціях і до вимирання видів. Для перевірки цієї гіпотези Silber S. з колегами (2011) виявили у 62 видів Крейдяних тетрапод наявність секс-детермінуючих механізмів: серед них - 46 видів мали генетичну детермінацію статі і 16 мали температуро-залежну детермінацію статі у потомства. Проведені дослідження показали, що з 16 видів з температуро-залежною детермінацією статі - 14 видів вижили в Палеоцені, тоді як 61% видів з генетичною детермінацією статі у потомства - вимерли (за Silber et al., 2011).

Масове вимирання птахів на межі Крейда-Палеоген. Longrich N.R. з колегами (2011) описали різноманітну фауну птахів, що мешкали в пізній Крейді (Маастрихт) на території Північної Америки.

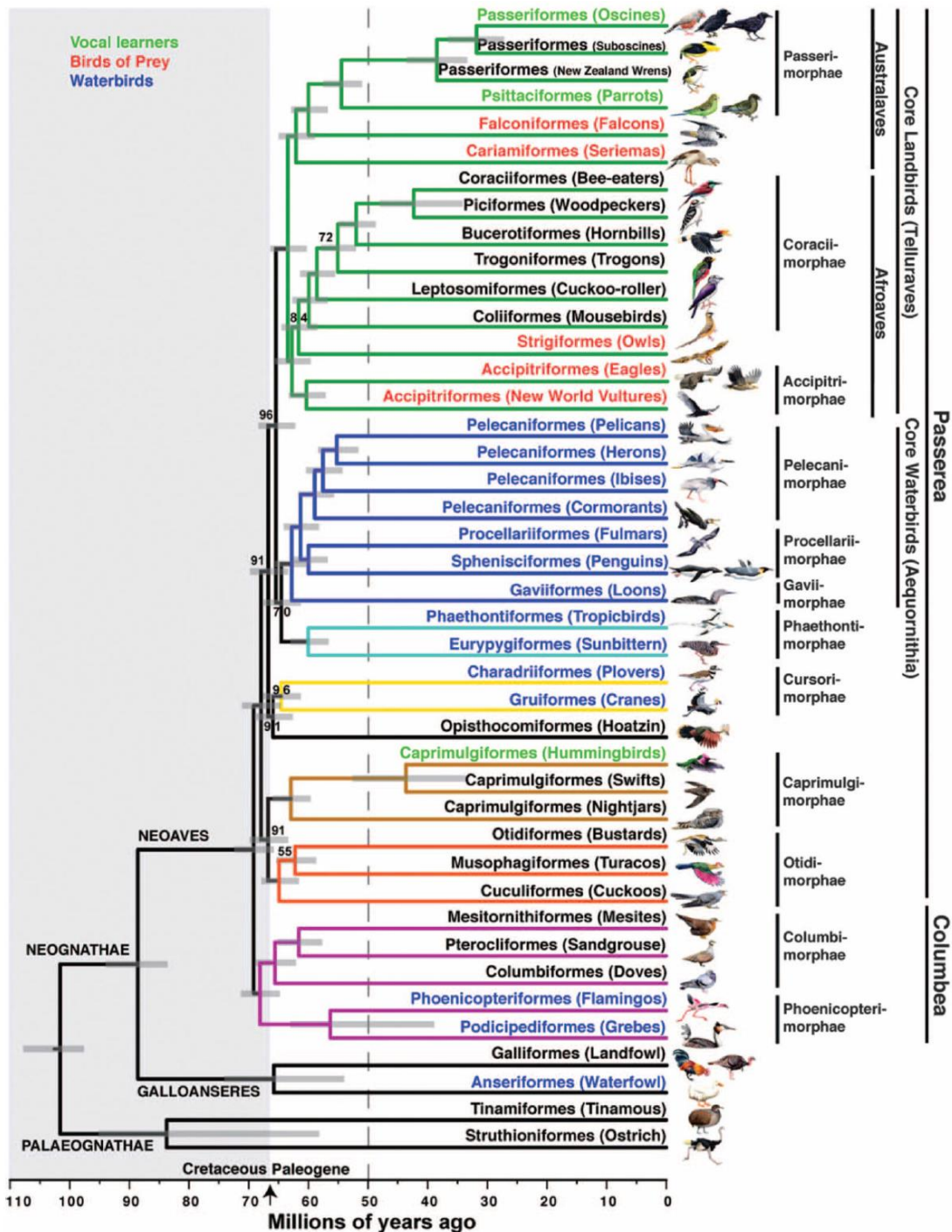


Стратиграфічний розподіл птахів у пізньому Маастрихті (кінець Крейди) (за Longrich et al., 2011).

Проведені дослідження показали різноманітність архаїчних птахів в інтервалі 300 тисяч років до Крейдяно-Палеогенової катастрофи. Було ідентифіковано 17 видів птахів, включаючи 7 видів архаїчних птахів, що входять до груп *Enantiornithes*, *Ichthyornithes*, *Hesperornithes* і *Apsaravis*. Жодна з цих груп птахів не вижила в Палеогені. Отримані авторами роботи дані свідчать про масове вимирання птахів на межі Крейда-Палеоген (за Longrich et al., 2011).

Запуск диверсифікації птахів після вимирання біоти на межі Крейда-Палеоген.

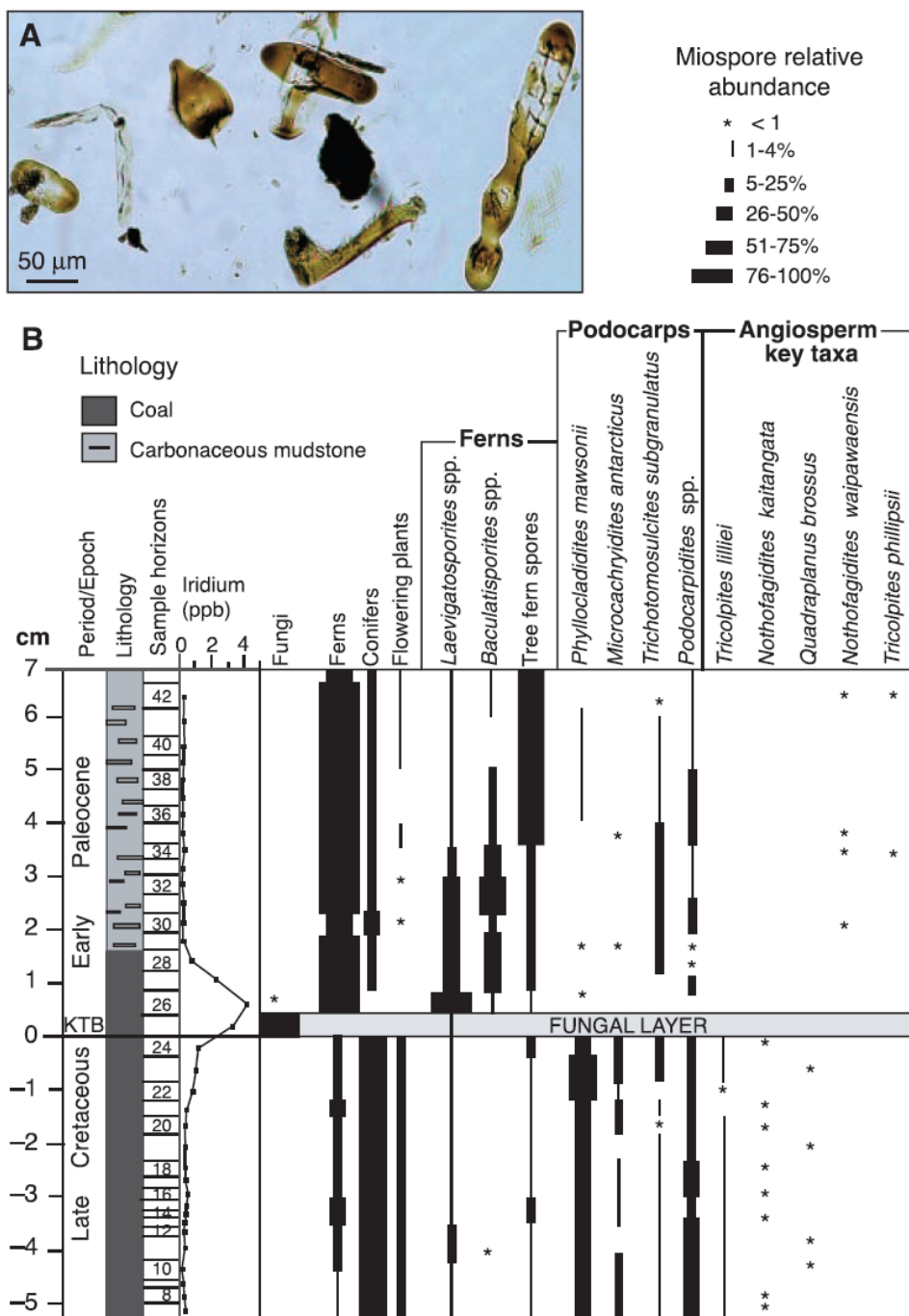
Молекулярний аналіз, проведений Jarvis E.D. з колегами (2014), дозволив побудувати філогенетичне дерево сучасних птахів і показав швидку диверсифікацію птахів після Крейдяно-Палеогенового масового вимирання біоти.



Філогенетичне дерево сучасних птахів, побудоване на підставі молекулярних даних (за Jarvis et al., 2014).

Вживання ссавців під час термінальної Крейдяної катастрофи пов'язано з їх здатністю входити до стану гібернації на багато місяців. Пізня Крейда. Ссавець звичайний тенрек (*Tenrec ecaudatus*) живе в субтропічній зоні Мадагаскару і в несприятливих умовах навколишнього середовища здатний на дев'ять місяців входити в стан сплячки (гібернація). Дослідження сучасних тенреків, що мешкають на Мадагаскарі, дозволило Lovegrove B.G. з колегами (2014) зробити висновок про те, що однією з причин виживання ссавців під час Крейдяно-Палеогенового масового вимирання біоти - стала здатність ссавців на багато місяців входити в стан глибокого сну (за Lovegrove et al., 2014).

Гіперрозмноження грибів. Межа Крейда-Палеоген. Дослідження, проведені Vajda V. і McLoughlin S. (2004), виявили події гіперрозмноження грибів на кордоні Крейда-Палеоген (за Vajda & McLoughlin, 2004).



A - мікрофотографії спор і гіфів грибів з т.зв. «грибного шару»; B - іридієва аномалія і відносне накопичення спор грибів на кордоні Крейда-Палеоген (за Vajda & McLoughlin, 2004).

Патогенні і паразитичні гриби надають перевагу холоднокривним організмам. Межа Крейда-Палеоген. Casadevall A. (2005) припустив, що однією з причин виживання ссавців і птахів на кордоні Крейда-Палеоген стала їх теплокривність: оскільки в геогоризонтах, що відповідають Крейдяно-Палеогеновому кордону, виявлено численні спори грибів, а теплокривні організми є більш стійкими до зараження патогенними і паразитичними грибами порівняно з холоднокривними організмами. Автор роботи вважає, що теплокривність захистила ссавців і птахів від вимирання, спровокованого масовим розмноженням грибів на кордоні Крейда-Палеоген в порівнянні з динозаврами (за Casadevall, 2005).

Швидке відновлення придонних екосистем після імпаکتу. Термінальна Крейда. Дослідження редокс-чутливих хімічних елементів, проведені Sosa-Montes De Oca C. з колегами (2013) показали, що після Крейдяно-Палеогенової імпактної події відновлення оксигенації придонних екосистем до перед-імпактного рівня відбулось досить швидко - в межах близько 100 років (тоді як традиційно вважається, що таке відновлення вимагало не менше 10 000 – 100 000 років). Таким чином, автори роботи дійшли висновку, що і відновлення самих придонних екосистем, мабуть, проходило швидше, ніж раніше вважали (за Sosa-Montes De Oca C. et al., 2013).

Література:

Alegret L., Thomas E., Lohmann K.C. End-Cretaceous marine mass extinction not caused by productivity collapse // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(3). – P. 728 - 732. doi: 10.1073/pnas.1110601109.

Amiot R., Buffetaut E., Lécuyer C., Wang X., Boudad L. et al. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods // *Geology.* – 2010. – Vol. 38, no. 2. – P. 139 – 142; doi: 10.1130/G30402.1.

Amiot R., Wang X., Zhou Z., Wang X., Buffetaut E., et al. Oxygen isotopes of East Asian dinosaurs reveal exceptionally cold Early Cretaceous climates // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011. – Vol. 108(13). – P. 5179 - 5183. doi: 10.1073/pnas.1011369108.

Archibald J.D., Clemens W.A., Padian K., Rowe T., Macleod N., et al. Cretaceous extinctions: multiple causes // *Science.* – 2010. – Vol. 328(5981):973; author reply 975-6. doi: 10.1126/science.328.5981.973-a.

Axelrod D.I. Poleward Migration of Early Angiosperm Flora: Angiosperms only displaced the relict Jurassic-type flora at high latitudes in Late Cretaceous time // *Science.* – 1959. – Vol. 130(3369). – P. 203 - 207.

Balter M. Paleontology. Giant dinosaur was a terror of Cretaceous waterways // *Science.* – 2014. – Vol. 345(6202):1232. doi: 10.1126/science.345.6202.1232.

Barbosa J.A., Kellner A.W., Viana M.S. New dyrosaurid crocodylomorph and evidences for faunal turnover at the K-P transition in Brazil // *Proc. Biol. Sci.* – 2008. – Vol. 275(1641). – P. 1385 - 1391. doi: 10.1098/rspb.2008.0110.

Bardet N., Jalil N.E., de Lapparent de Broin F., Germain D., Lambert O., Amaghazaz M. A giant chelonoid turtle from the late Cretaceous of Morocco with a suction feeding apparatus unique among tetrapods // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8(7):e63586. doi: 10.1371/journal.pone.0063586.

Beck R.M., Lee M.S. Ancient dates or accelerated rates? Morphological clocks and the antiquity of placental mammals // *Proc. Biol. Sci.* – 2014. – Vol. 281(1793). pii: 20141278. doi: 10.1098/rspb.2014.1278.

Bell P.R., Fanti F., Currie P.J., Arbour V.M. A mummified duck-billed dinosaur with a soft-tissue cock's comb // *Curr Biol.* – 2014. – Vol. 24(1):70-5. doi: 10.1016/j.cub.2013.11.008.

Belokobylskij S.A. Cretaceous braconid wasps from the Magadan Province of Russia // *Acta Palaeontologica Polonica.* – 2012. – Vol. 57 (2). - P. 351 - 361 doi: <http://dx.doi.org/10.4202/app.2010.0120>

Bendiksby M., Schumacher T., Gussarova G., Nais J., Mat-Salleh K., et al. Elucidating the evolutionary history of the Southeast Asian, holoparasitic, giant-flowered Rafflesiaceae: pliocene vicariance, morphological convergence and character displacement // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2010. – Vol. 57(2). – P. 620 - 633. doi: 10.1016/j.ympev.2010.08.005.

Benton M.J. The origins of modern biodiversity on land // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2010. – Vol. 365(1558). – P. 3667 - 3679. doi: 10.1098/rstb.2010.0269.

- Bininda-Emonds, O.R.P., Cardillo, M., Jones, K.E., et al. (2007) The delayed rise of present-day mammals // *Nature*. – 2007. – Vol. 446. – P. 507 – 512.
- Bornemann A., Norris R.D., Friedrich O., Beckmann B., Schouten S., et al. Isotopic evidence for glaciation during the Cretaceous supergreenhouse // *Science*. – 2008. – Vol. 319(5860). – P. 189 - 192. doi: 10.1126/science.1148777.
- Brady S.G., Schultz T.R., Fisher B.L., Ward P.S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2006. – Vol. 103(48). – P. 18172 - 18177.
- Brusatte S.L., Butler R.J., Barrett P.M., Carrano M.T., Evans D.C. et al., The extinction of the dinosaurs // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* – 2015. – Vol. 90(2). P. 628 - 642. doi: 10.1111/brv.12128.
- Bruton M.N. Alternative life-history strategies of catfishes // *Aquat. Living Resour.* - 1996. – Vol. 9. – P. 35 – 41. doi:10.1051/alr:1996040.
- Buffetaut E., Li J., Tong H., Zhang H. A two-headed reptile from the Cretaceous of China // *Biol Lett.* – 2007. - Vol. 3(1). – P. 80 - 81.
- Butler R.J., Barrett P.M., Kenrick P., Penn M.G. Diversity patterns amongst herbivorous dinosaurs and plants during the Cretaceous: implications for hypotheses of dinosaur/angiosperm co-evolution // *J. Evolutionary Biology*. – 2009. – Vol. 22. – P. 446 – 459. doi: 10.1111/j.1420-9101.2008.01680.x
- Cardinal S., Danforth B.N. Bees diversified in the age of eudicots // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 280(1755):20122686. doi: 10.1098/rspb.2012.2686.
- Casadevall A. Fungal virulence, vertebrate endothermy, and dinosaur extinction: is there a connection? // *Fungal Genet Biol.* – 2005. – Vol. 42(2). – P. 98 - 106.
- Chaboureau A.C., Sepulchre P., Donnadiou Y., Franc A. Tectonic-driven climate change and the diversification of angiosperms // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2014. – Vol. 111(39). – P. 14066 - 14070. doi: 10.1073/pnas.1324002111.
- Chapuisat M. Evolution. Smells like queen since the Cretaceous // *Science*. – 2014. – Vol. 343(6168). – P. 254 - 255. doi: 10.1126/science.1249285.
- Charbonnier G., Morales C., Duchamp-Alphonse S., Westermann S., Adatte T., Föllmi K.B. Mercury enrichment indicates volcanic triggering of Valanginian environmental change // *Sci. Rep.* – 2017. – Vol. 7:40808. doi: 10.1038/srep40808.
- Chen L.Y., Chen J.M., Gituru R.W., Wang Q.F. Generic phylogeny, historical biogeography and character evolution of the cosmopolitan aquatic plant family *Hydrocharitaceae* // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – Vol. 12:30. doi: 10.1186/1471-2148-12-30.
- Chinsamy A., Thomas D.B., Tumarkin-Deratzian A.R., Fiorillo A.R. Hadrosaurs were perennial polar residents // *Anat Rec (Hoboken)*. – 2012. – Vol. 295(4). – P. 610 - 614. doi: 10.1002/ar.22428.
- Claes J.M., Ho H.C., Mallefet J. Control of luminescence from pygmy shark (*Squaliolus aliae*) photophores // *J. Exp. Biol.* – 2012. – Vol. 215(Pt 10). – P. 1691 - 1699. doi: 10.1242/jeb.066704.
- Claes J.M., Nilsson D.E., Mallefet J., Straube N. The presence of lateral photophores correlates with increased speciation in deep-sea bioluminescent sharks // *Roy. Soc. Open Sci.* – 2015. doi: 10.1098/rsos.150219
- Clawson M.L., Bourret A., Benson D.R. Assessing the phylogeny of Frankia-actinorhizal plant nitrogen-fixing root nodule symbioses with Frankia 16S rRNA and glutamine synthetase gene sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2004. – Vol. 31(1). – P. 131 - 138.
- Coiffard C., Gomez B., Daviero-Gomez V., Dilcher D.L. Rise to dominance of angiosperm pioneers in European Cretaceous environments // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2012. – Vol. 109(51):20955-9. doi: 10.1073/pnas.1218633110.
- Coiffard C., Gomez B., Thevenard F. Early Cretaceous angiosperm invasion of Western Europe and major environmental changes // *Ann. Bot.* – 2007. – Vol. 100(3). – P. 545 - 553.
- Creveling J.R., Mitrovica J.X., Chan N.H., Latychev K., Matsuyama I. Mechanisms for oscillatory true polar wander // *Nature*. – 2012. – Vol. 491(7423). – P. 244 - 248. doi: 10.1038/nature11571.
- Couvreur T.L., Forest F., Baker W.J. Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms // *BMC Biol.* – 2011. – Vol. 9:44. doi: 10.1186/1741-7007-9-44.
- Davis M.P., Sparks J.S., Smith W.L. Repeated and widespread evolution of bioluminescence in marine fishes // *PLoS One*. – 2016. – Vol. 11(6):e0155154. doi: 10.1371/journal.pone.0155154.
- De Bodt S., Maere S., Van de Peer Y. Genome duplication and the origin of angiosperms // *Trends Ecol. Evol.* – 2005. – Vol. 20(11). – P. 591 - 597.
- de Boer H.J., Eppinga M.B., Wassen M.J., Dekker S.C. A critical transition in leaf evolution facilitated the Cretaceous angiosperm revolution // *Nat. Commun.* – 2012. – Vol. 3:1221. doi: 10.1038/ncomms2217.

- Dennison W.C., Orth R.J., Moore K.A., Stevenson J.C., Carter V., Kollar S., Bergstrom P.W., Batiuk R.A. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation // *BioScience*. – 1993. – Vol.43(2). – P. 86 - 95.
- Dick D.G., Maxwell E.E. The evolution and extinction of the ichthyosaurs from the perspective of quantitative ecospace modeling // *Biol. Lett.* – 2015. – Vol. 11(7). pii: 20150339. doi: 10.1098/rsbl.2015.0339.
- dos Reis M., Inoue J., Hasegawa M., Asher R.J., Donoghue P.C., Yang Z. Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny // *Proc. Biol. Sci.* – 2012. – Vol. 279(1742). – P. 3491 - 3500. doi: 10.1098/rspb.2012.0683.
- Douzery E.J., Delsuc F., Stanhope M.J., Huchon D. Local molecular clocks in three nuclear genes: divergence times for rodents and other mammals and incompatibility among fossil calibrations // *J. Mol. Evol.* – 2003. – P. 57 Suppl 1:S201-13.
- Dunhill A.M., Bestwick J., Narey H., Sciberras J. Dinosaur biogeographical structure and Mesozoic continental fragmentation: a network-based approach // *Journal of Biogeography*. 2016. – Vol. 43. – P. 1691- 1704. Doi:10.1111/jbi.12766.
- Erbacher J., Huber B.T., Norris R.D., Markey M. Increased thermohaline stratification as a possible cause for an ocean anoxic event in the Cretaceous period // *Nature*. – 2001. – Vol. 409 (6818) . – P. 325 - 327.
- Fawcett J.A., Maere S., Van de Peer Y. Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous-Tertiary extinction event // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2009. – Vol. 106(14). – P. 5737 - 5742. doi: 10.1073/pnas.0900906106.
- Finn R.N., Kristoffersen B.A. Vertebrate vitellogenin gene duplication in relation to the "3R hypothesis": correlation to the pelagic egg and the oceanic radiation of teleosts // *PLoS One*. – 2007. – Vol. 2(1):e169.
- Fischer V., Bardet N., Benson R.B., Arkhangelsky M.S., Friedman M. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility // *Nat. Commun.* – 2016. – Vol. 7:10825. doi: 10.1038/ncomms10825.
- Francis J.E., Ashworth A., Cantrill D.J., Crame J.A., Howe J., Stephens R., Tosolini A.-M., Thorn V. 100 Million Years of Antarctic Climate Evolution: Evidence from Fossil Plants // Cooper, A. K., P. J. Barrett, H. Stagg, B. Storey, E. Stump, W. Wise, and the 10th ISAES editorial team, eds. (2008). *Antarctica: A Keystone in a Changing World*. Proceedings of the 10th International Symposium on Antarctic Earth Sciences. Washington, DC: The National Academies Press. doi:10.3133/of2007-1047.kp03.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2006. - Vol. 232, Is. 2–4. – P. 251 – 293.
- Gallant J.R., Traeger L.L., Volkening J.D., Moffett H., Chen P.H. et al. Genomic basis for the convergent evolution of electric organs // *Science*. – 2014. – Vol. 344(6191). – P. 1522 - 1525. doi: 10.1126/science.1254432.
- Gasulla J.M., Escaso F., Narvaez I., Ortega F., Sanz J.L. A New Sail-Backed Styracosternan (Dinosauria: Ornithomimidae) from the Early Cretaceous of Morella, Spain // *PLoS One*. - 2015 – Vol. 10(12):e0144167. doi: 10.1371/journal.pone.0144167.
- Gates T.A., Prieto-Márquez A., Zanno L.E. Mountain building triggered late cretaceous North American megaherbivore dinosaur radiation // *PLoS One*. – 2012. – Vol. 7(8):e42135. doi: 10.1371/journal.pone.0042135.
- Godoy P.L., Montefeltro F.C., Norell M.A., Langer M.C. An additional Baurusuchid from the cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among crocodyliformes // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(5):e97138. doi: 10.1371/journal.pone.0097138.
- Guey J., Pilet S., Müntener O., Bartolini A., Spangenberg J., Schoene B., Sell B., Schaltegger U. Thermal erosion of cratonic lithosphere as a potential trigger for mass-extinction // *Sci. Rep.* - 2016. 6:23168. doi: 10.1038/srep23168.
- Hardman M. The phylogenetic relationships among non-diplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome b sequences; the search for the ictalurid sister taxon (*Otophysi: Siluriformes*) // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2005. – Vol. 37(3). – P. 700 - 720.
- Hawkins B.A., Rueda M., Rangel T.F., Field R., Diniz-Filho J.A., Linder P. Community phylogenetics at the biogeographical scale: cold tolerance, niche conservatism and the structure of North American forests // *J. Biogeogr.* – 2014. – Vol. 41(1). – P. 23 - 38.
- Hay J.M., Subramanian S., Millar C.D., Mohandesan E., Lambert D.M. Rapid molecular evolution in a living fossil // *Trends Genet.* – 2008. – Vol. 24(3). – P. 106 - 109. doi: 10.1016/j.tig.2007.12.002.

- Herniou E.A., Huguet E., Thézé J., Bézier A., Periquet G., Drezen J.M. When parasitic wasps hijacked viruses: genomic and functional evolution of polydnviruses // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 368(1626):20130051. doi: 10.1098/rstb.2013.0051.
- Hiroshige M., Kusuhashi N., Corfe I.J. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan // *Journal of Vertebrate Paleontology.* – 2016. e1112289.
- Hsiang A.Y., Field D.J., Webster T.H., Behlke A.D., Davis M.B., Racicot R.A., Gauthier J.A. The origin of snakes: revealing the ecology, behavior, and evolutionary history of early snakes using genomics, phenomics, and the fossil record // *BMC Evol. Biol.* – 2015. – Vol. 15:87. doi: 10.1186/s12862-015-0358-5. <http://www.Palaeos.com>
- Jarvis E.D., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds // *Science.* – 2014. – Vol. 346(6215). – P. 1320 - 1331. doi: 10.1126/science.1253451.
- Jenkyns H.C., Forster A., Schouten S., Sinninghe Damsté J.S. High temperatures in the Late Cretaceous Arctic Ocean // *Nature.* – 2004. – Vol. 432(7019). – P. 888 - 892.
- Ji Q., Luo Z.X., Zhang X., Yuan C.X., Xu L. Evolutionary development of the middle ear in Mesozoic therian mammals // *Science.* – 2009. – Vol. 326(5950). – P. 278 - 281. doi: 10.1126/science.1178501.
- Kaltenpoth M., Roeser-Mueller K., Koehler S., Peterson A., Nechitaylo T.Y., et al. Partner choice and fidelity stabilize coevolution in a Cretaceous-age defensive symbiosis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – Vol. 111(17). – P. 6359 - 6364. doi: 10.1073/pnas.1400457111.
- Keller G., Adatte T., Stinnesbeck W., Rebolledo-Vieyra M., Fucugauchi J.U., Kramar U., Stüben D. Chicxulub impact predates the K-T boundary mass extinction // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2004. – Vol. 101(11). – P. 3753 - 3758.
- Kruta I., Landman N., Rouget I., Cecca F., Tafforeau P. The role of ammonites in the Mesozoic marine food web revealed by jaw preservation // *Science.* – 2011. – Vol. 331(6013). – P. 70 - 72. doi: 10.1126/science.1198793.
- Kumar P., Yuan X., Kumar M.R., Kind R., Li X., Chadha R.K. The rapid drift of the Indian tectonic plate // *Nature.* – 2007. – Vol. 449(7164). – P. 894 - 897.
- Lacovara K.J., Lamanna M.C., Ibiricu L.M., Poole J.C., Schroeter E.R., et al., A gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina // *Sci. Rep.* - 2014. – Vol. 4:6196. doi: 10.1038/srep06196.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. // *Plant Physiological Ecology.* – 1998. Berlin: Springer.
- Lamont B.B., He T. Fire-adapted Gondwanan Angiosperm floras evolved in the Cretaceous // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – Vol. 12:223. doi: 10.1186/1471-2148-12-223.
- Lavoue S., Miya M., Arnegard M.E., Sullivan J.P., Hopkins C.D., Nishida M. Comparable ages for the independent origins of electrogenesis in African and South American weaklyelectric fishes // *PLoS One.* – 2012. V. 7(5):e36287. doi: 10.1371/journal.pone.0036287.
- Leal F., Cohn M.J. Loss and re-emergence of legs in snakes by modular evolution of Sonic hedgehog and HOXD enhancers // *Curr. Biol.* – 2016. – Vol. 26(21). – P. 2966 - 2973. doi: 10.1016/j.cub.2016.09.020.
- Lindgren J., Caldwell M.W., Konishi T., Chiappe L.M. Convergent evolution in aquatic tetrapods: insights from an exceptional fossil mosasaur // *PLoS One.* – 2010. – Vol. 5(8):e11998. doi: 10.1371/journal.pone.0011998.
- Linnert C., Robinson S.A., Lees J.A., Bown P.R., Pérez-Rodríguez I., et al. Evidence for global cooling in the Late Cretaceous // *Nat. Commun.* – 2014. – Vol. 5:4194. doi: 10.1038/ncomms5194.
- Liu Z., Liu S., Yao J., Bao L., Zhang J. et al. The channel catfish genome sequence provides insights into the evolution of scale formation in teleosts // *Nature Communications.* - 2016. Vol. 7. Article number: 11757. DOI: 10.108/ncomms11757.
- Lloyd G.T., Davis K.E., Pisani D., Tarver J.E., Ruta M., Sakamoto M., Hone D.W., Jennings R., Benton M.J. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution // *Proc. Biol. Sci.* – 2008. – Vol. 275(1650). – P. 2483 - 2490. doi: 10.1098/rspb.2008.0715.
- Longrich N.R., Bhullar B.A., Gauthier J.A. A transitional snake from the Late Cretaceous period of North America // *Nature.* – 2012. – Vol. 488(7410). – P. 205 - 208. doi: 10.1038/nature11227.
- Longrich N.R., Tokaryk T., Field D.J. Mass extinction of birds at the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) boundary // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011. – Vol. 108(37). – P. 15253 - 15257. doi: 10.1073/pnas.1110395108.
- Lovegrove B.G., Lobban K.D., Levesque D.L. Mammal survival at the Cretaceous-Palaeogene boundary: metabolic homeostasis in prolonged tropical hibernation in tenrecs // *Proc. Biol. Sci.* – 2014. – Vol. 281(1796):20141304. doi: 10.1098/rspb.2014.1304.

- Madrigal P., Gazel E., Flores K.E., Bizimis M., Jicha B. Record of massive upwellings from the Pacific large low shear velocity province // *Nat Commun.* – 2016. – Vol. 7:13309. doi: 10.1038/ncomms13309.
- Magellan K., Pinchuck S., Swartz E.R. Short and long-term strategies to facilitate aerial exposure in a galaxiid // *J. Fish Biol.* – 2014. – Vol. 84(3). – P. 748 - 758. doi: 10.1111/jfb.12320.
- Martin T., Marugán-Lobón J., Vullo R., Martín-Abad H., Luo Z.X., Buscalioni A.D. A Cretaceous eutriconodont and integument evolution in early mammals // *Nature.* – 2015. – Vol. 526(7573). – P. 380 - 384. doi: 10.1038/nature14905.
- Massoni J., Couvreur T.L.P., Sauquet H. Five major shifts of diversification through the long evolutionary history of *Magnoliidae* (angiosperms) // *BMC Evol. Biol.* – 2015. – Vol. 15: 49. doi: 10.1186/s12862-015-0320-6.
- McHenry C.R., Cook A.G., Wroe S. Bottom-feeding plesiosaurs // *Science.* – 2005. – Vol. 310(5745):75.
- Meredith R.W., Zhang G., Gilbert M.T., Jarvis E.D., Springer M.S. Evidence for a single loss of mineralized teeth in the common avian ancestor // *Science.* – 2014. – Vol. 346(6215):1254390. doi: 10.1126/science.1254390.
- Mitchell J.S., Roopnarine P.D., Angielczyk K.D. Late Cretaceous restructuring of terrestrial communities facilitated the end-Cretaceous mass extinction in North America // *Proc. Natl. Acad. Sci USA.* – 2012. – Vol. 109(46). – P. 18857 - 18861. doi: 10.1073/pnas.1202196109.
- Moreau C.S., Bell C.D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants // *Evolution.* – 2013. – Vol. 67(8). – P. 2240 - 2257. doi: 10.1111/evo.12105.
- Naumann J., Salomo K., Der J.P., Wafula E.K., Bolin J.F., et al. Single-copy nuclear genes place haustorial *Hydnoraceae* within piperales and reveal a cretaceous origin of multiple parasitic angiosperm lineages // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8(11):e79204. doi: 10.1371/journal.pone.0079204.
- Nilsson M.A., Gullberg A., Spotorno A.E., Arnason U., Janke A. Radiation of extant marsupials after the K/T boundary: evidence from complete mitochondrial genomes // *J. Mol. Evol.* – 2003. – Vol. 57. Suppl 1:S3-12.
- Noonan B.P., Chippindale P.T. Vicariant origin of malagasy reptiles supports late cretaceous antarctic land bridge // *Am. Nat.* – 2006. – Vol. 168(6). – P. 730 - 741.
- O'Connor P.M., Sertich J.J., Stevens N.J., Roberts E.M., Gottfried M.D., et al. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana // *Nature.* – 2010. – Vol. 466(7307). – P. 748 - 751. doi: 10.1038/nature09061.
- O'Keefe F.R., Chiappe L.M. Viviparity and K-selected life history in a Mesozoic marine plesiosaur (*Reptilia, Sauropterygia*) // *Science.* – 2011. – Vol. 333(6044). – P. 870 - 873. doi: 10.1126/science.1205689.
- Orth R.J., Carruthers T.J.B., Dennison W.C., Duarte C.M., Fourqurean J.W., Heck Jr.K.L., Hughes A.R.R., Kendrick G.A., Kenworthy W.J., Olyarnik S., Short F.T., Waycott M., Williams S.L. A global crisis for seagrass ecosystems // *Bioscience.* – 2006. – Vol. 56. – P. 987 - 996.
- Peñalver E., Grimaldi D.A., Delclòs X. Early Cretaceous spider web with its prey // *Science.* – 2006. – Vol. 312(5781):1761.
- Penney D., Ortuño V.M. Oldest true orb-weaving spider (*Araneae: Araneidae*) // *Biol. Lett.* – 2006. – Vol.2(3). – P. 447 - 450.
- Perrichot V., Lacau S., Néraudeau D., Nel A. Fossil evidence for the early ant evolution // *Naturwissenschaften.* – 2008. – Vol. 95(2). – P. 85 - 90.
- Perrichot V., Wang B., Engel M.S. Extreme Morphogenesis and Ecological Specialization among Cretaceous Basal Ants // *Curr. Biol.* – 2016. – Vol. 26(11). – P. 1468 - 1472. doi: 10.1016/j.cub.2016.03.075.
- Philippe M., Gomeza B., Girard V., Coiffard C., Daviero-Gomez V., et al. Woody or not woody? Evidence for early angiosperm habit from the Early Cretaceous fossil wood record of Europe // *Palaeoworld.* – 2008. – Vol. 17. – P. 142 - 152.
- Phillips M.J., Bennett T.H., Lee M.S. Molecules, morphology, and ecology indicate a recent, amphibious ancestry for echidnas // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2009. – Vol. 106(40). – P. 17089 - 17094. doi: 10.1073/pnas.0904649106.
- Pichon A., Bézier A., Urbach S., Aury J.M., Jouan V., et al. Recurrent DNA virus domestication leading to different parasite virulence strategies // *Sci. Adv.* – 2015. – Vol. 1(10):e1501150. doi: 10.1126/sciadv.1501150.
- Prasad V., Strömberg C.A., Alimohammadian H., Sahni A. Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers // *Science.* – 2005. – Vol. 310(5751). – P. 1177 - 1180.
- Prasad G.V., Verma O., Sahni A., Parmar V., Khosla A. A Cretaceous hoofed mammal from India // *Science.* – 2007. – Vol. 318(5852):937.

- Rampino M.R. Disc dark matter in the Galaxy and potential cycles of extraterrestrial impacts, mass extinctions and geological events // *Mon. Not. Roy. Astron. Soc.* – 2015. – Vol. 448. – P. 1816 - 1820, doi:10.1093/mnras/stu2708.
- Rehan S.M., Leys R., Schwarz M.P. A mid-cretaceous origin of sociality in xylocopine bees with only two origins of true worker castes indicates severe barriers to eusociality // *PLoS One.* – 2012. – Vol.7(4):e34690. doi: 10.1371/journal.pone.0034690.
- Rich T.H., Hopson J.A., Musser A.M., Flannery T.F., Vickers-Rich P. Independent origins of middle ear bones in monotremes and therians // *Science.* – 2005. – Vol. 307(5711). – P. 910 - 914.
- Rowe T., Rich T.H., Vickers-Rich P., Springer M., Woodburne M.O. The oldest platypus and its bearing on divergence timing of the platypus and echidna clades // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2008. – Vol. 105. – P. 1238 – 1242.
- Sakamoto M., Benton M.J., Venditti C. Dinosaurs in decline tens of millions of years before their final extinction // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2016. – Vol. 113(18). – P. 5036 - 5040. doi: 10.1073/pnas.1521478113.
- Schmidt A.R., Dörfelt H., Perrichot V. *Palaeoanellus dimorphus* gen. et sp. nov. (*Deuteromycotina*): a Cretaceous predatory fungus // *Am. J. Bot.* – 2008. – Vol. 95(10). – P. 1328 - 1334. doi: 10.3732/ajb.0800143.
- Schmidt A.R., Dörfelt H., Perrichot V. Carnivorous fungi from Cretaceous amber // *Science.* – 2007. – Vol. 318(5857):1743.
- Schneider H., Schuettpelz E., Pryer K.M., Cranfill R., Magallón S., Lupia R. Ferns diversified in the shadow of angiosperms // *Nature.* – 2004. – Vol. 428(6982). – P. 553 - 557.
- Schoene B., Samperton K.M., Eddy M.P., Keller G., Adatte T., Bowring S.A., Khadri S.F., Gertsch B. Earth history. U-Pb geochronology of the Deccan Traps and relation to the end-Cretaceous mass extinction // *Science.* – 2015. – Vol. 347(6218). – P. 182 - 184. doi: 10.1126/science.aaa0118.
- Silber S., Geisler J.H., Bolortsetseg M. Unexpected resilience of species with temperature-dependent sex determination at the Cretaceous-Paleogene boundary // *Biol. Lett.* – 2011. – Vol. 7(2). – P. 295 - 298. doi: 10.1098/rsbl.2010.0882.
- Sosa-Montes De Oca C., Martínez-Ruiz F., Rodríguez-Tovar F.J. Bottom-water conditions in a marine basin after the Cretaceous-Paleogene impact event: timing the recovery of oxygen levels and productivity // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8(12):e82242. doi: 10.1371/journal.pone.0082242.
- Stadler T. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011. – Vol. 108(15). – P. 6187 - 6192. doi: 10.1073/pnas.1016876108.
- Steiper M.E., Young N.M. Primate molecular divergence dates // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2006. – Vol. 41(2). – P. 384 - 394.
- Steuber T., Rauch M., Masse J.P., Graaf J., Malkoc M. Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes // *Nature.* – 2005. – Vol. 437(7063). – P. 1341 - 1344.
- Straube N., Li C., Claes J.M., Corrigan S., Naylor G.J.P. Molecular phylogeny of *Squaliformes* and first occurrence of bioluminescence in sharks // *BMC Evol. Biol.* – 2015. – Vol. 15:62. doi: 10.1186/s12862-015-0446-6.
- Sudakaran S., Retz F., Kikuchi Y., Kost C., Kaltenpoth M. Evolutionary transition in symbiotic syndromes enabled diversification of phytophagous insects on an imbalanced diet // *ISME J.* 2015 May 29. doi: 10.1038/ismej.2015.75.
- Sun G., Dilcher D.L., Wang H., Chen Z. A eudicot from the Early Cretaceous of China // *Nature.* – 2011.- Vol. 471(7340). – P. 625 - 628. doi: 10.1038/nature09811.
- Tejada M.L., Ravizza G., Suzuki K., Paquay F.S. An extraterrestrial trigger for the Early Cretaceous massive volcanism? Evidence from the paleo-Tethys Ocean // *Sci. Rep.* – 2012. – Vol.2:268. doi: 10.1038/srep00268.
- Turgeon S.C., Creaser R.A. Cretaceous oceanic anoxic event 2 triggered by a massive magmatic episode // *Nature.* – 2008. – Vol. 454(7202). – P. 323 - 326. doi: 10.1038/nature07076.
- Vajda V., McLoughlin S. Fungal proliferation at the Cretaceous-Tertiary boundary // *Science.* – 2004. – Vol. 303(5663):1489.
- Vanneste K., Maere S., Van de Peer Y. Tangled up in two: a burst of genome duplications at the end of the Cretaceous and the consequences for plant evolution // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* – 2014. – Vol. 369(1648). pii: 20130353. doi: 10.1098/rstb.2013.0353.
- Vellekoop J., Sluijs A., Smit J., Schouten S., Weijers J.W., Sinninghe Damsté J.S., Brinkhuis H. Rapid short-term cooling following the Chicxulub impact at the Cretaceous-Paleogene boundary // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – Vol. 111(21). – P. 7537 - 7541. doi: 10.1073/pnas.1319253111.

- Vidal D., Ortega F., Sanz J.L. Titanosaur osteoderms from the Upper Cretaceous of Lo Hueco (Spain) and their implications on the armor of Laurasian titanosaurs // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(8):e102488. doi: 10.1371/journal.pone.0102488.
- Wang M., Béthoux O., Bradler S., Jacques F.M., Cui Y., Ren D. Under cover at pre-angiosperm times: a cloaked phasmatodean insect from the Early Cretaceous Jehol biota // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(3):e91290. doi: 10.1371/journal.pone.0091290.
- Wang X., Kellner A.W., Zhou Z., Campos D. de A. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China // *Nature*. – 2005. – Vol. 437(7060). – P. 875 - 879.
- Wang X., Rodrigues T., Jiang S., Cheng X., Kellner A.W. An Early Cretaceous pterosaur with an unusual mandibular crest from China and a potential novel feeding strategy // *Sci. Rep.* – 2014. – Vol. 4:6329. doi: 10.1038/srep06329.
- Wang W., Lin L., Xiang X.G., Ortiz Rdel C., Liu Y., et al. The rise of angiosperm-dominated herbaceous floras: Insights from *Ranunculaceae* // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:27259. doi: 10.1038/srep27259.
- Wedmann S., Bradler S., Rust J. The first fossil leaf insect: 47 million years of specialized cryptic morphology and behavior // *PNAS*. – 2007. – Vol. 104, no. 2. – P. 565 – 569.
- Whitfield J.B. Estimating the age of the polydnavirus/braconid wasp symbiosis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2002. – Vol. 99(11). – P. 7508 – 7513. doi: 10.1073/pnas.112067199.
- Wilson A.W., Binder M., Hibbett D.S. Diversity and evolution of ectomycorrhizal host associations in the *Sclerodermatineae* (*Boletales*, *Basidiomycota*) // *New Phytol.* – 2012. – Vol. 194(4). – P. 1079 - 1095. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04109.x.
- Wilson G.P., Ekdale E.G., Hoganson J.W., Calede J.J., Vander Linden A. A large carnivorous mammal from the Late Cretaceous and the North American origin of marsupials // *Nat. Commun.* – 2016. – Vol. 7:13734. doi: 10.1038/ncomms13734.
- Wissler L., Codoñer F.M., Gu J., Reusch T.B.H., Olsen J.L., Procaccini G., Erich Bornberg-Bauer E. Back to the sea twice: identifying candidate plant genes for molecular evolution to marine life // *BMC Evolutionary Biology*. – 2011. – Vol. 11(8). <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/8>
- Xu X., Sullivan C., Pittman M., Choiniere J.N., Hone D. et al. A monodactyl nonavian dinosaur and the complex evolution of the alvarezsauroid hand // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2011. – Vol. 108(6). – P. 2338 - 2342. doi: 10.1073/pnas.1011052108.
- Xu X., Tan Q., Wang J., Zhao X., Tan L. A gigantic bird-like dinosaur from the Late Cretaceous of China // *Nature*. – 2007. – Vol. 447(7146). – P. 844 - 847.
- Yang W.B., Niu H.C., Sun W.D., Shan Q., Zheng Y.F., et al., Isotopic evidence for continental ice sheet in mid-latitude region in the supergreenhouse Early Cretaceous // *Sci. Rep.* - 2013. – Vol. 3:2732. doi: 10.1038/srep02732.
- Yi H., Norell M.A. The burrowing origin of modern snakes // *Sci. Adv.* – 2015. – Vol. 1(10):e1500743. doi: 10.1126/sciadv.1500743.
- Zhang X., Chen K., Hu D., Sha J. Mid-Cretaceous carbon cycle perturbations and Oceanic Anoxic Events recorded in southern Tibet // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:39643. doi: 10.1038/srep39643.
- Zelenitsky D.K., Therrien F., Erickson G.M., DeBuhr C.L., Kobayashi Y., Eberth D.A., Hadfield F. Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins // *Science*. – 2012. – Vol. 338(6106). – P. 510 - 514. doi: 10.1126/science.1225376.