

Тема: Палеоекологія Пермського періода (299 – 251 млн.р.т.)

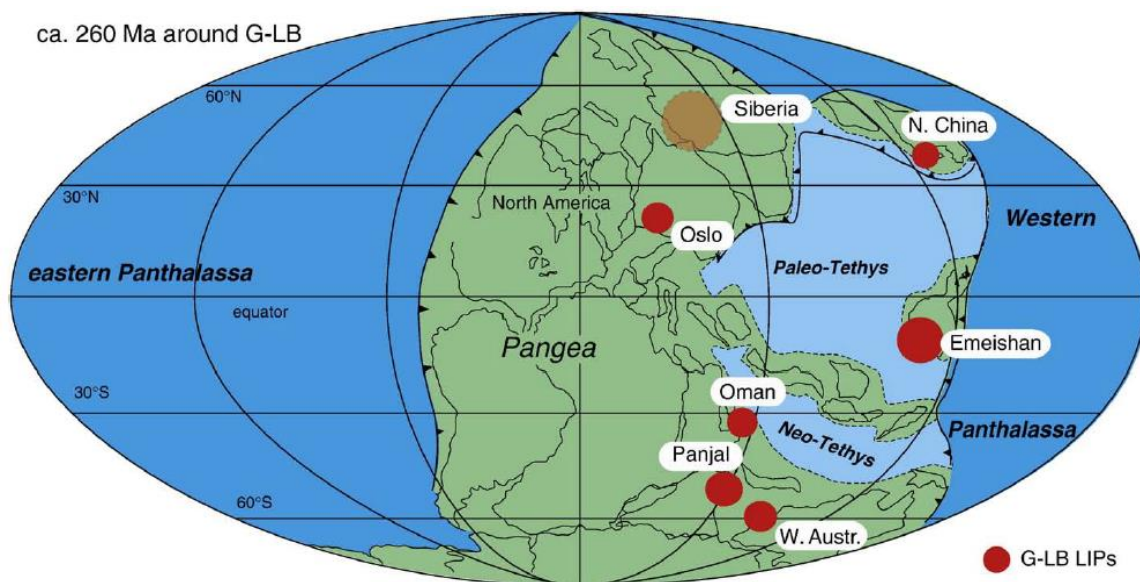
Стратиграфія Пермського періода (за <http://www.palaeos.com>):

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Тріасовий	Ранній Тріас	Індій (Induan)	251 – 249,7 млн.р.т.
Пермський	Пізня Пермь, Лопінгій (Lopingian)	Чангсінгій (Changhsingian)	253,8 – 251 млн.р.т.
		Вучіапінгій (Wuchiapingian)	260,4 – 253,8 млн.р.т.
	Середня Пермь, Гваделупій (Guadalupian)	Капітаній (Capitanian)	265,8 - 260,4 млн.р.т.
		Вордій (Wordian)	268,0 – 265,8 млн.р.т.
		Родій (Roadian)	270,6 – 268,0 млн.р.т.
	Рання Пермь, Цисуралій (Cisuralian)	Кунгурій (Kungurian)	275,6 – 270,6 млн.р.т.
		Артинський ярус (Artinskian)	284,4 – 275,6 млн.р.т.
Самарій (Sakmarian)		294,6 - 284,4 млн.р.т.	
Аселій (Asselian)		299,0 - 294,6 млн.р.т.	
Кам'яновугільний	Пенсильваній (Pennsylvanian)	Гжелій (Gzhelian)	303,9 – 299,0 млн.р.т.

Розташування континентів. Протягом Пермського періода тривали процеси Герцинської складчастості, які почались ще в середині Девонського періода.

На початку Пермського періода до Пангеї приєдналися платформи Казахстану, Північного та Південного Китаю. В результаті - сформувався суперматерик Пангея II, який був витягнутий у меридіональному напрямку. При цьому на частині материка у високих широтах в ранній Пермі зберігалось покривне зледеніння, сформоване ще в кінці Карбона.

NB! Приєднання платформи Казахстану призвело до підняття Уральських гір.



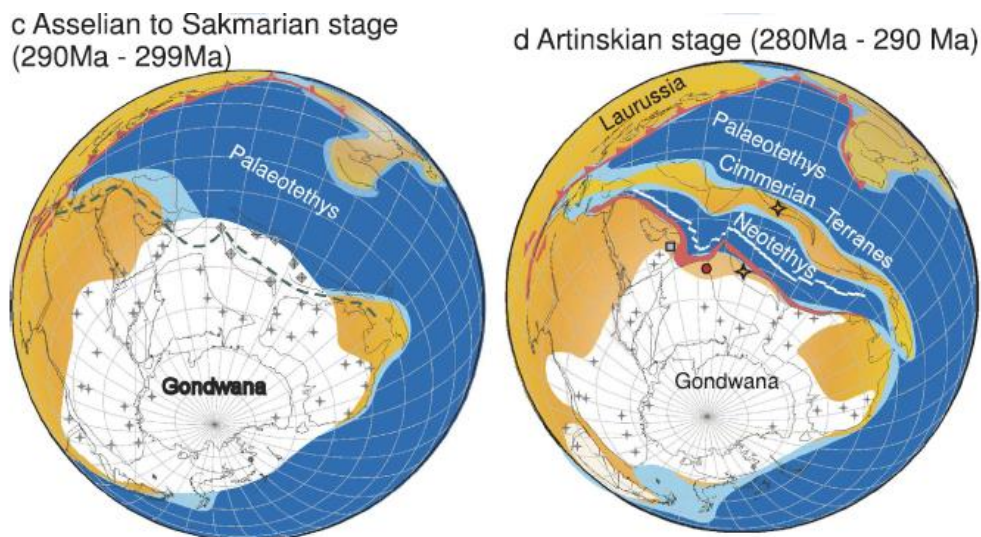
Розташування континентів наприкінці середньої Пермі, 260 млн.р.т. (за <http://www.palaeos.com>).

Обриси Пангеї відокремили внутрішнє море (океан) Палеотетис, яке було дуже солоним через екваторіальне розташування і недостатній водообмін зі Світовим океаном Панталасса. Біотичний склад Палеотетису через гіперсолоність води був дуже збіднений.

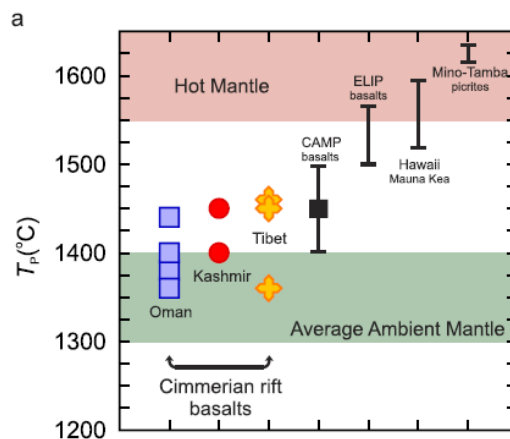
Наприкінці ранньої Пермі від північної частини Гондвани відокремилась Кіммерія, до складу якої входили території сучасних Турції, Ірану, Афганістану, Тибету, Індокитаю,

Малайзії і Таїланду. Це призвело до початку розкриття Неотетису. І тільки в Юрському періоді, приблизно 150 млн.р.т., Кіммерія з'єдналась з Лавразією. До кінця Пермського періоду Герцинський цикл гороутворення завершився.

Початок відділення Кіммерії від Гондвани був запущений тиском льодовиків, а не глибинним мантіїним плюмом. Рифтова система, яка відокремила Кіммерію від Гондвани, в літературі описується як така, що була запущена мантіїним плюмом. Однак, дослідження, проведені Yeh M.W. і Shellnutt J.G. (2016), свідчать про те, що орієнтація даної рифтової зони не відповідає передіснуючим рифтовим зонам, однак - збігається з лінією наземної гляціації. Оцінка температури базальтів, пов'язаних з Кіммерійським рифтом, становить $1410 \pm 50 \text{ }^\circ\text{C}$ - що відповідає середнім мантіїним умовам, а не умовам активного плюму. Крім того, авторами роботи було встановлено, що розподіл гляціальних депозитів показує достовірний просторовий і часовий збіг між гляціальним краєм і зоною рифтингу. На підставі отриманих даних Yeh M.W. і Shellnutt J.G. (2016) був зроблений висновок про те, що локалізація і час Кіммерійського рифтингу є результатом багаторазових циклів гляціації-дегляціації на території Гондвани в пізньому Палеозої (за Yeh & Shellnutt, 2016).

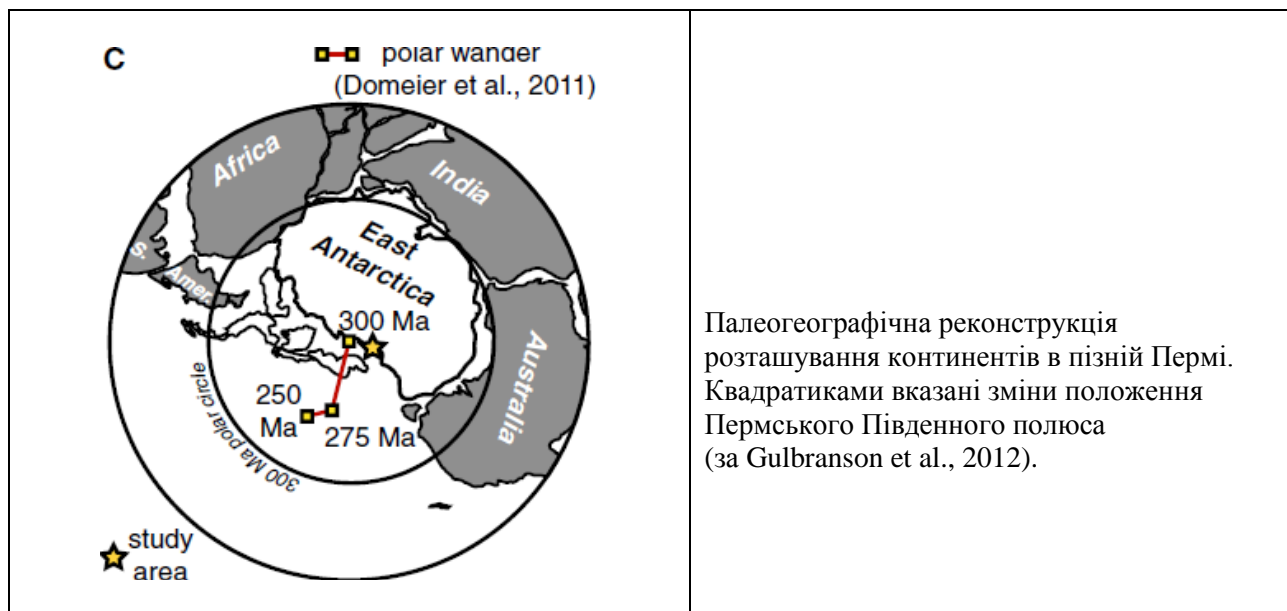


Початок розколу Пангеї датується ранньою Перм'ю: в Артинському ярусі відбулося від'єднання Кіммерії від Гондвани і з'явився зародок океану Неотетис. Можливим фактором, що запустив дані події рифтогенезу, автори роботи вважають чергування циклів гляціації-дегляціації і тиск кромки льодовика на земну кору в зоні початку розколу, а не виверження глибинного мантіїного плюму (за Yeh & Shellnutt, 2016).



Потенційна температура мантії ранньо-Пермських Кіммерійських рифтових базальтів в порівнянні з температурою рифтових базальтів Центральної Атлантичної магматичної Провінції (Central Atlantic Magmatic Province, CAMP), а також базальтів Емейшенської Великої Виверженної Провінції (Emeishan Large Igneous Province, ELIP) (за Yeh & Shellnutt, 2016).

Зміни розташування полюсів Землі. Наприкінці Карбону – початку Пермського періоду, приблизно 300 млн.р.т., Південний полюс Землі розташовувався на території сучасної Антарктиди. Але, вже наприкінці ранньої Пермі, приблизно 275 млн.р.т. – він значно змінив своє розташування в напрямку океана Панталасса. Протягом наступних 25 млн. років Пермського періоду зміщення вісі обертання Землі було не значним (реконструкції розташування Південного полюсу наведені за Domeier et al., 2011; Isbell et al., 2012).



Хімічний склад атмосфери. У Пермському періоді вміст кисню в навколишньому середовищі був дуже високим (до 30%). Але, наприкінці періоду вміст кисню почав знижуватись і, досить різко. Це зниження тривало весь наступний Тріасовий період до значень 12%. Вміст вуглекислого газу в навколишньому середовищі протягом Пермського періоду був низьким - приблизно 300 ppm, але наприкінці Пермі концентрація CO₂ різко зросла до значень 2000 ppm.

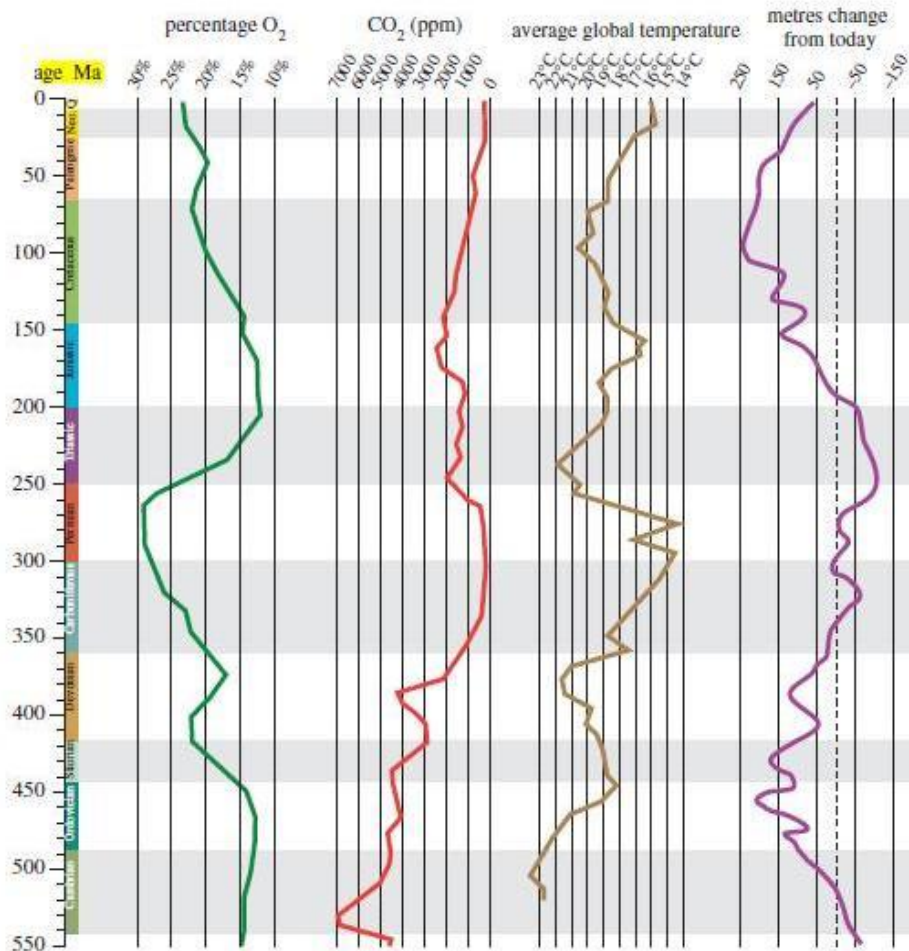
Майже дзеркальна симетричність кривих рівня кисню і вуглекислого газу в навколишньому середовищі протягом Пермського періоду свідчить про те, що найбільш ймовірною причиною зміни рівнів O₂ і CO₂ – була зміна хімічного складу магм, які вивергались на поверхню Землі. Відомо, що при наземній дегазації магм глибинних мантийних плюмів утворюється досить значна кількість кисню, крім того – глибинні магми зазвичай насичені металами, які поглинають з навколишнього середовища вуглекислий газ, що сприяє зменшенню його концентрації. Тренд збільшення концентрації кисню і зменшення концентрації вуглекислого газу в атмосфері розпочався ще в пізньому Девоні. Ймовірно, що майже повне формування суперматерика Пангеї наприкінці Девону - початку Карбону сприяло перегріву глибинних шарів мантиї Землі і могло спровокувати виверження глибинних магм.

Чому пізньо-Пермська епоха вулканізму (Емейшенський траповий вулканізм 260 млн.р.т. і Сибірський траповий вулканізм 250 млн.р.т.) запустила тривалий цикл гіпоксії в екосистемах Землі – питання, що гостро дискутується. Ні виверження магм через вугільні пласти, ні підйом з глибин океанів великих кількостей метану не спроможні пояснити значну тривалість епохи гострої нестачі кисню в навколишньому середовищі, яка розпочалась в пізній Пермі і завершилась лише наприкінці Юрського періоду. Найбільш вірогідним поясненням зміни тренду в хімічному складі повітря – є переключення в пізній Пермі механізму виверження глибинних магм на механізм виверження приповерхневих магм (не зважаючи на максимальну зборку суперматерика Пангеї), що за часом збіглося з початком нового магнітного геохрону нестабільної полярності магнітного поля Землі.

Клімат. Залежно від географічного положення на території Пангеї II різко виділялись кліматичні зони: екваторіальна, тропічна, субтропічна, помірна.

Різке потепління наприкінці ранньої Пермі. Наприкінці ранньої Пермі температура навколишнього середовища різко підвищилась з $+14,5^{\circ}\text{C}$ до $+17,5^{\circ}\text{C}$, що запустило танення покривних льодовиків на півдні Пангеї II (до середини Пермського періоду вони повністю зникли). Не зважаючи на танення льодовиків, рівень моря знизився з позначки +20 м до -35 м порівняно з сучасним рівнем моря, що спровокувало посухи. NB: За часом стрибок температур, падіння рівня моря і посухи співпали з Олсоновським вимиранням видів.

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



Графіки зміни в Фанерозої концентрації кисню, вуглекислого газу, середніх температур навколишнього середовища та рівня моря. Де: по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОХ – концентрація кисню, % (percentage O₂); концентрація вуглекислого газу, CO₂ (ppm); середні глобальні температури, °C (average global temperature); рівень моря, порівняно з сучасними відмітками, м (metres change from today) (графіки наведено за Benton, 2010).

Камурське похолодання (Kamuga Cooling). Середня Пермь. В середній Пермі температури почали різко знижуватись. Почалось т.зв. Камурське похолодання, яке призвело до формування покривного зледеніння на території Сибіру і Антарктиди і спричинило масове вимирання біоти наприкінці середньої Пермі (т.з. пізньо-Гваделупське вимирання).

Що спричинило таке значне похолодання? У ранній Пермі завершилась колізія платформ Казахстану, Північного Китаю і Південного Китаю з Пангеєю, завершили своє підняття Уральські гори, почалось відділення Кеммерії від Гондвани. Цілком можливо, що в результаті цих тектонічних процесів - знизилась напруга стиснення в земній корі, що і сприяло зниженню температури навколишнього середовища.

З іншого боку, Камурське похолодання пов'язують з нестабільністю магнітного поля Землі в цю епоху, яка призвела до проникнення космічного випромінювання в атмосферу і, через іонізацію азоту атмосфери, спровокувала утворення щільних хмар. Ці хмари перешкоджали проникненню сонячних променів на Землю, що призвело до значного зниження температур навколишнього середовища.

Зростання температур і посилення посух в пізній Пермї. В пізній Пермї почали рости температури навколишнього середовища (з $+14^{\circ}\text{C}$ до $+21^{\circ}\text{C}$). При цьому в екваторіальній області скачок температур склав $+5^{\circ}\text{C}$ $+7^{\circ}\text{C}$, тоді як в приполярних районах $+10^{\circ}\text{C}$ $+20^{\circ}\text{C}$. Вважають, що це зростання температур було пов'язане з посиленням напружень стискання в Земній корі і підвищенням рівня Сонячної активності (почався черговий температурний макроцикл, пов'язаний з проходженням Сонячної системи через диск Галактики). Через спеку і зниження рівня моря в пізній Пермї були найсильніші посухи (екстрааридні умови). Крім того, почав падати рівень кисню (від 29% до 13% в наступному Тріасовому періоді). Можлива причина зниження концентрації кисню в атмосфері - зміна хімічного складу вивержених магм.

В середній Пермї рівень моря піднявся до позначки 0 м (сучасний рівень моря), але в пізній Пермї почав різко падати і досяг відмітки -100 м порівняно з сучасним рівнем моря, що призвело до росту посушливості клімату. Високі температури, посухи і нестача кисню в навколишньому середовищі спровокували протягом всієї пізньої Пермї тривалу екосистемну кризу.

*NB! В Пермському періоді скачки температур були пов'язані зі зміною параметрів орбіти Землі, з особливостями розташування Сонячної системи по відношенню до диску Галактики і активністю ендегенних процесів в надрах Землі, а не з парниковим ефектом: оскільки спочатку відбувалось зростання температур і лише потім - зростання концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі.

Морська біота в Пермському періоді

Риби. В Пермському періоді в морях панували хрящові і кісткові риби. Серед хрящових риб останнім часом все більше уваги привертають Палеозойські риби-хімери, близькі родичі акул. А саме - гелікопріони. Гелікопріони з'явились в ранній Пермї, пережили термінальне Пермське вимирання біоти. Однак потім - повністю вимерли в ранньому Тріасі. Досить довго велись суперечки серед патеонтологів про те, як насправді розташовувались зубні структури цих незвичайних риб. І тільки нещодавно вдалось точно реконструювати зовнішній вигляд гелікопріонів в результаті проведення рентгенівської томографії фосилізованих залишків Пермського гелікопріона (за Tapanila et al., 2013). Проте, не зважаючи на точну реконструкцію розташування зубів гелікопріонів – так і лишилось загадкою, як за допомогою такого зубного апарату харчувались ці риби.



Скам'яніла щелепа з зубами, яка належала гелікопріону - хрящовій рибі з групи химер (Девон - Тріас)
(за <http://fish.kiev.ua/pages/proi/proi10.htm>).



Реконструкція будови нижньої щелепи гелікопріону на підставі результатів рентгенівської томографії фосилій
(за Tapanila et al., 2013).

Дуже цікавими з еволюційної точки зору є лістракантуси (*Listracanthus*) - вимерла група акул, які жили в пізньому Карбоні - ранньому Тріасі. Лістракантуси мали дуже довгу (до 4 дюймів), пір'єподібну луску (з основною остю від якої відходили бічні відростки). Чи є ця пір'єподібна луска гомологічною пір'ям динозаврів і птахів? Чи це аналогічне утворення?



Лістракантус (*Listracanthus*) - вимерла група акул, які мали дуже довгу пір'єподібну луску. Гомологія чи аналогія з пір'ям птахів? Пізній Карбон – ранній Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Listracanthus>).

Наземна рослинність

Ліси-болота. Рання Пермь. В ранній Пермі в екваторіальній зоні і у вологих тропіках все ще панували ліси-болота. Однак, вони повністю зникли в ході Олсоновського вимирання видів живих організмів. Причина - зміна клімату (початок посух).

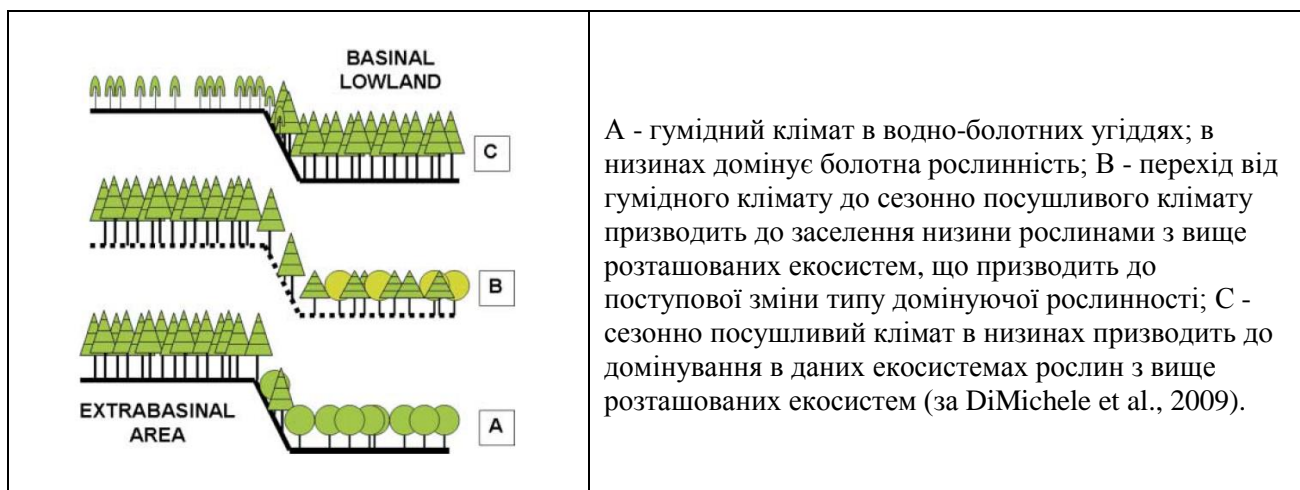
Wang J. з колегами (2012) на території внутрішньої Монголії в відкладеннях ранньої Пермі, що датуються приблизно 298 млн.р.т., виявили давній ліс площею близько 1000 м², похований під шаром попелу. У цьому лісі деревовиді папороті формували нижній ярус, а хвойні кордаїти (*Cordaites*) і деревовиді плауни сигілярії (*Sigillaria*) займали верхній ярус лісу. Загадкова вимерла група рослин *Noeggerathiales*, які розмножувались спорами, була представлена невисокими деревами трьох видів. При цьому виявлена дослідниками торфоутворююча лісова екосистема таксономічно відрізнялась від екосистем, що сформувались на уламкових породах на цій же території в той же самий час (за Wang et al., 2012).



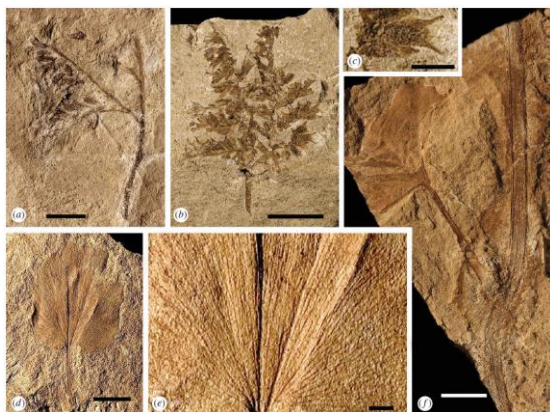
Реконструкція торфо-утворюючої лісової болотної екосистеми, похованої під шаром попелу у відкладеннях ранньої Пермі на території внутрішньої Монголії. Верхній ярус лісу представлений деревовидими плаунами сигіляріями (*Sigillaria*), нижній ярус - деревовидими папоротями *Marattialean*, для яких характерна бура коренева мантія, що звисала з нижньої частини стебла і мертві листя, опущені до низу. Інший компонент нижнього ярусу даного лісу - дерева *Noeggerathiales*, а також *Tingia*, *Pterophyllum* і *Taeniopteris*. Трав'янистий шар був незначний і представлений

Sphenophyllum, який відноситься до вимерлої групи сфенопсід (sphenopsids), і *N. feminaeformis*, який відноситься до родини вимерлих зігоптеридієвих папоротей (*Zygopteridaceae*). В даному лісі шар торфу весь час був покритий шаром води в кілька сантиметрів, яка захищала його від окислення (за Wang et al., 2012).

Зміна флор на межі Карбон-Пермь пов'язана з посиленням посушливості клімату. DiMichele W.A. з колегами (2009) досліджували флори екваторіальної частини Пангеї на межі між середнім і пізнім Пенсильванієм Кам'яновугільного періоду і на кордоні Карбон - Пермь. Це були епохи, які характеризувались потеплінням і зростанням посушливості клімату в даному регіоні. Проведені дослідження показали, що в першому часовому інтервалі (тобто на межі середнього і пізнього Пенсильванія) сталася драматична внутрішньо-біомна реорганізація в домінуванні і різноманітності водно-болотних екосистем вічнозелених рослин, що мешкали в умовах гумідного клімату. Ця реорганізація являла собою зміни порогового типу - зміна одного стабільного стану екосистеми на інший стабільний стан екосистеми. У другому часовому інтервалі, який досліджувався (тобто на межі Карбон - Пермь) - змінився характер між-біомного домінування в західній і центральній Пангеї від гумідних водно-болотних угідь і сезонно-посушливих умов до напів-аридної вегетації. Зміни між цими типами вегетації відбулися на території екваторіальної частини Євразії в пізньому Пенсильванії. Вже в ранній Пермі більш посушливий тип вегетації на даній території став домінуючим (за DiMichele et al., 2009).



Панування голонасінних рослин в середині Пермі. Розповсюдження лісів з голонасінних дерев. Середня Пермь. У середній Пермі замість вимерлих лісів-боліт в екваторіальній зоні почали поширюватися ліси з голонасінних рослин.



Скам'янілості ранньо-Пермських голонасінних рослин родини *Nystroemiaceae*. Для представників цієї родини показано незвичайне поєднання примітивних і продвинутих ознак голонасінних рослин (за Wang & Pfefferkorn, 2010).

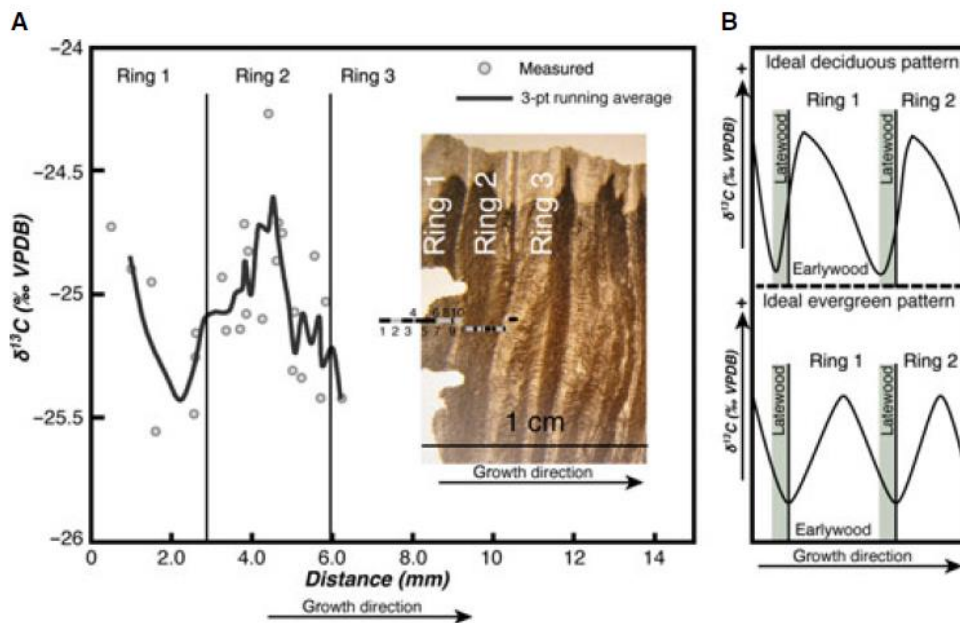
Відомо, що голонасінні рослини більш пристосовані до посушливих умов навколишнього середовища, ніж спорові рослини, оскільки насінневі оболонки захищають зародок від висихання. В середній Пермі навіть у тропічній області відзначено панування голонасінних рослин (птерідоспермових, хвойних та ін.) через посушливість клімату.

В середній Пермі в екосистемах з'явилося дуже багато нових груп голонасінних рослин. Таким чином, середня Пермі стала епохою початку найпотужнішої диверсифікації голонасінних рослин і цей процес тривав до середини Тріасового періоду. Поступово починається заміна існуючих рослинних екосистем на екосистеми нового типу (ця зміна завершилась в середині Тріасового періоду). Слід зазначити, що при цьому відбувалось поступове вимирання одних груп рослин і поява інших груп рослин.

Листопадні ліси в Антарктиді за Південним полярним колом. Пізня Пермі.

Відомо, що у вічнозелених і листопадних дерев - різний характер зміни показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в межах річних кілець наростання. У вічнозелених рослин - співвідношення ізотопів вуглецю показує симетричні варіації в межах річних кілець наростання, тоді як у листопадних рослин - встановлено асиметричні трьох-фазні варіації даного показника в межах річних кілець наростання.

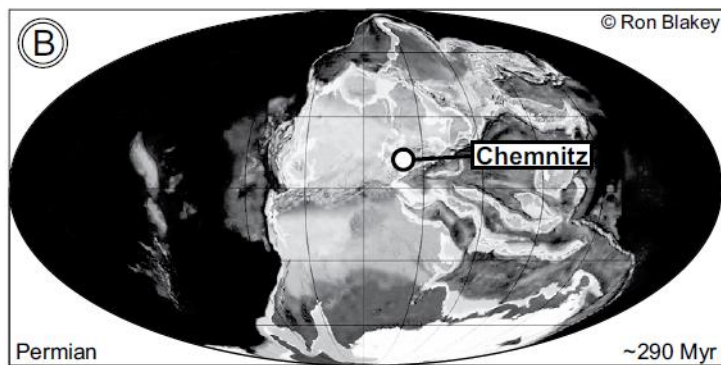
У пізній Пермі за полярним колом в Антарктиді росли ліси. Gulbranson E.L. з колегами (2012), запропонували використовувати динаміку показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в межах річних кілець наростання для розмежування листопадних і вічнозелених викопних рослин. Зокрема, отримані ними результати, свідчать про те, що ліси в Антарктиді в пізній Пермі були листопадними (за Gulbranson et al., 2012).



A - Динаміка показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в межах річних кілець наростання в фосилізованих рештках пізньо-Пермських дерев, які росли на території Антарктиди за Південним полярним колом. B - Зразок динаміки показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в межах річних кілець наростання ідеалізованих листопадних (Ideal deciduous pattern) і вічнозелених дерев (Ideal evergreen pattern) (за Gulbranson et al., 2012).

За річними кільцями скам'янілого ранньо-Пермського лісу був прочитаний найдавніший літопис сонячної активності (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432919/Po_godichnym_koltsam_okamenevshego_lesa_prochitana_drevneyshaya_letopis_sol_nechnoy_aktivnosti). Аналіз деревини ранньо-Пермського викопного лісу, знайденого в німецькому місті Хемніц, виявив вражаючу сталість в характері сонячної активності. З'ясувалося, що 290 млн.р.т., як і зараз, на Сонце спостерігалися 11-річні цикли, пов'язані з

динамікою його магнітного поля. Завдяки впливу на клімат Землі ці цикли відбилися на товщині річних кілець дерев тієї далекої епохи.

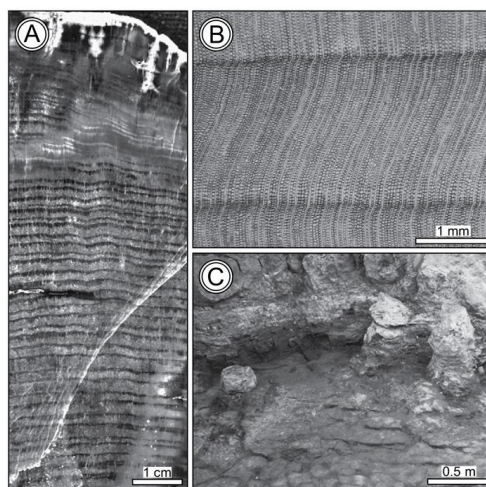


Палеогеографічне розташування Хемніца в палеотропічному поясі, 15°N, Пангея, 290 млн.р.т. (за Luthardt & Rößler, 2017).

Знайдений ліс являє собою унікальний приклад Палеозойської екосистеми, застиглої в часі: він був похований пірокластичним потоком при виверженні вулкана, яке сталося приблизно 290 млн.р.т. Ліс, що зростав на місці сучасного Хемніца, складався з деревовидних папоротей *Psaroniaceae*, деревовидних хвощів каламітів, насінних папоротей *Medullosales* і хвойних кордаїтів (*Cordaitales*). Для тодішнього клімату було характерне чергування вологих і посушливих сезонів, що призводило до виникнення річних кілець в деревині - саме по варіаціям в їх товщині дослідники і змогли реконструювати сонячні цикли того часу.



Стовбур 15-метрового каламіта, знайдений в Хемніці. Фото з сайту palaeocast.com.

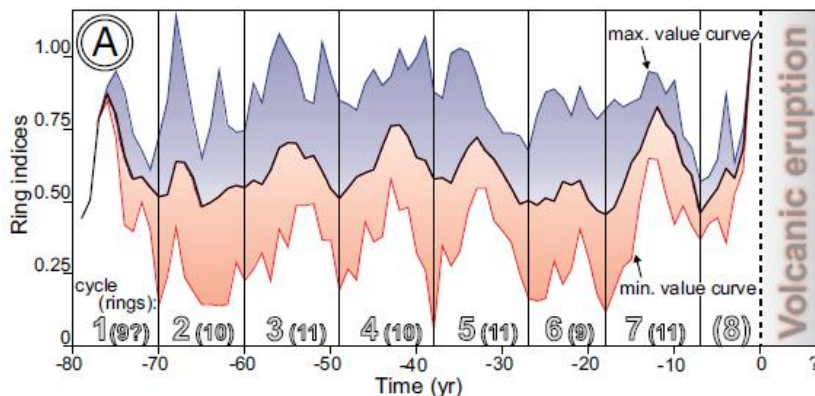


Річні кільця в деревині голонасінної рослини *Agathoxylon*, що входила до складу Пермського лісу в Хемніці. А - загальний вигляд. В - збільшена ділянка, на якій видно окремі судини. С - пеньки, що залишилися від дерев, похованих пірокластичним потоком (за Luthardt & Rößler, 2017).

Luthardt L. і Rößler R. (2017) вивчили поперечні зрізи 43 найбільш збережених стовбурів, що відносяться до всіх вище перерахованих груп деревних рослин. У сукупності було проаналізовано 1917 річних кілець (дерева найстарішого з вивчених дерев в момент його загибелі налічувала 77 кілець). Оскільки багато дерев були поховані живцем, прямо в вертикальному положенні, вони були сучасниками, що дозволило співвіднести їх річні

кільця один з одним. В результаті була створена єдина Дендрохронологічна шкала, що охоплює останні 79 років існування лісу.

Цикли потовщення і стоншування річних кілець збіглися один з одним в 30 вивчених стовбурах. За 79 років, що передували виверженню вулкана, в деревині Пермського лісу виникло шість таких циклічних послідовностей, що тривали 9-11 років. Середня тривалість циклу становила 10,62 роки, що дуже добре відповідає 11-річному циклу Сонця (в наші дні його середня тривалість дорівнює 11,12 років, але за час систематичних спостережень вона варіювала від 9 до 13,7 років).



Варіювання індексу приросту річних кілець протягом останніх 79 років існування Пермського лісу на місці сучасного Хемніца (чорна лінія показує середній індекс приросту, синя лінія (max. Value curve) відповідає максимальним значенням індексу приросту серед розглянутих зразків, червона - мінімальним); добре помітні 11-річні цикли (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432919/; за Luthardt & Rößler, 2017).

Відомо, що космічні промені іонізують атмосферу, що призводить до посиленого утворення хмар. Впливаючи на інтенсивність цього процесу, 11-річні сонячні цикли тим самим можуть регулювати кількість опадів і, отже, уповільнювати або збільшувати швидкість росту деревини. Саме цей механізм, вважають автори статті, і перетворив Пермські дерева в реєстратори сонячної активності. NB! Крім того, піки Сонячної активності відповідають більш теплим кліматичним умовам, що також може впливати на товщину річних кілець наростання дерев.

*NB! 11-річні цикли сонячної активності (цикли Швабе) реєструються починаючи з XVII століття, коли були винайдені телескопи, які дозволяють розглядати плями на Сонці. На початку циклу плям на Сонці дуже мало, потім їх кількість зростає і потім знову йде на спад. Плями - темні ділянки на поверхні Сонця зі зниженою температурою - утворюються в тих місцях, де його магнітне поле пригнічує активність фотосфери. Раз в 11 років північний і південний полюси магнітного поля Сонця міняються місцями - за однією з версій, процес цієї реверсії і стоїть за циклічними коливаннями числа сонячних плям. Відомо, що амплітуда 11-річних сонячних циклів може сильно варіювати. Наприклад, в 1645-1715 роках спостерігався так званий мінімум Маундера (виявлений при вивченні архівів спостереження Сонця). У цей час навіть в піковий період 11-річного циклу плям на Сонці виникало на кілька порядків менше, ніж в попередні і подальші століття. Нещодавно російські вчені вирахували, що такі спади трапляються раз в 350-400 років, і ми зараз якраз наближаємося до одного з них. Закономірності поведінки Сонця в більш довгостроковій перспективі відомі куди гірше, тому існування 11-річних сонячних циклів в далекому минулому представляється аж ніяк не настільки очевидним, як це може здатися на перший погляд (цитовано за [http://elementy.ru/novosti_nauki/432919/Po_godichnym_koltsam_okamenevshego_lesa_prochitana_drevneyshaya_letopis_solnechnoy_aktivnosti](http://elementy.ru/novosti_nauki/432919/Po_godichnym_koltsam_okamenevshego_lesa_prochitana_drevneyshaya_letopis_solnechnoy_aktivnosti;); за Luthardt & Rößler, 2017).

Комахи

Поява галових пошкоджень листя в ранній Пермі як адаптація комах до посушливих умов. У фосиліях ранньо-Пермського періоду Skachat S.R. і Lavandeira C.C. (2015) виявили гало-подібні структури, які в сучасних умовах формуються в тканинах листа під час розвитку личинок паразитичних комах. Припускають, що найпершими гало-утворювачами були *Protosyllidiidae* (Hemiptera) і *Lophioneuridae* (Thripida). Велика частина ранньої Пермі - була посушливою епохою. Сучасні гало-подібні структури найбільш часто

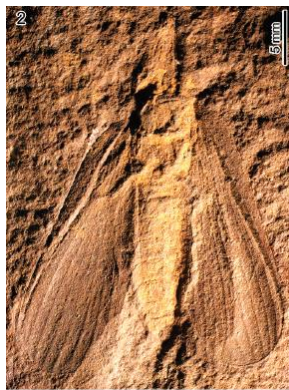
зустрічаються в посушливих екстра-тропічних умовах проживання, таких як пустелі. Аналіз фосилій пошкодженого комахами листя, фосилій самих комах і палеокліматичних даних дозволив авторам роботи пояснити екологічну експансію листового гало-утворення в ранній Пермі і подальшого поширення даного типу репродуктивної поведінки комах в пізній Пермі (за Schachat & Labandeira, 2015).

Давні комахи запилювали голонасінні рослини. З середини Пермі - виявлене панування жуків, сітчатокрилих комах, рептилій тероморфної групи та ін. організмів. Аналіз будови ротового апарату давніх комах показав, що вони запилювали давні голонасінні рослини. Така співдружність виникла ще в Девонському періоді, тобто практично відразу, після появи комах і голонасінних рослин. Більш того, деякі дані свідчать про те, що вже давні Ордовицькі мохи виділяли летючі речовини для залучення безхребетних і забезпечення розповсюдження їх спор.



Давні комахи гомоптери (*Homoptera*). Рід *Archescytina* sp. (*Archescytinidae*). Рання Пермь.

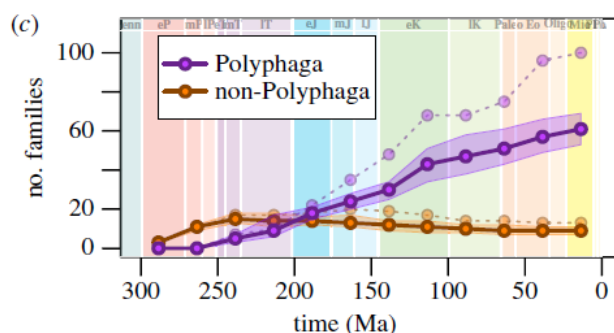
Поява жуків в ранній Пермі і їх незвичайна еволюційна стійкість до вимирання (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/519-thebeetles>). Згідно з методом молекулярного годинника - Жуки (ряд *Coleoptera*) з'явилися в ранній Пермі, близько 299 млн.р.т, тоді як згідно методу фосилій - скам'янілі залишки перших жуків датуються верхнім Карбоном (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). *NB! Як правило, якщо метод молекулярного годинника дає більш пізні датування появи тієї чи іншої групи в порівнянні з методом фосилій - це свідчить про існування кількох подібних еволюційних груп, серед яких не всі залишили нащадків, що дожили до сьогоденних днів.



Скам'янілості першого з відомих жуків - *Adiphebia lacoana*, що датуються 318 млн.р.т. (пізній Карбон) (Bethoux, 2009).

Сьогодні ряд Жуки (*Coleoptera*), який об'єднує близько 300 тисяч видів, вважається найчисленнішим і найбільш успішним серед комах. Smith D.M. і Marcot J.D. (2015) показали, що такий явний еволюційний успіх жуків пояснюється не стільки швидкістю видоутворення, скільки надзвичайною екологічною стійкістю колеоптер. Дослідникам вдалося з'ясувати, що починаючи з появи жуків в Пермському періоді, ця група послідовно характеризується найнижчими темпами вимирання на рівні родин. У інших тварин, для яких проводилися такі розрахунки - молюсків, коралів і хребетних тварин - швидкість вимирання окремих родин була набагато вищою. Якщо ж говорити про найбільший підряд жуків - *Polyphaga*, то в

ньому повністю вимерлі родини взагалі не відомі. Smith D.M. і Marcot J.D. (2015) вважають, що майже повна відсутність вимирання крупних груп серед жуків, швидше за все, пов'язана зі значною гнучкістю їх дієти, яка включає водорості, рослини та інших тварин.

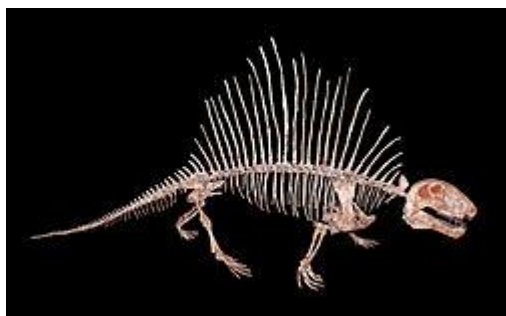


Зміна кількості родин жуків поліфагів і жуків - не поліфагів за останні 284 млн. років. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - кількість родин жуків - поліфагів (*Polyphaga*) і жуків - не поліфагів (*non-Polyphaga*). Пунктирною лінією вказані нестандартизовані дані (за Smith & Marcot, 2015).

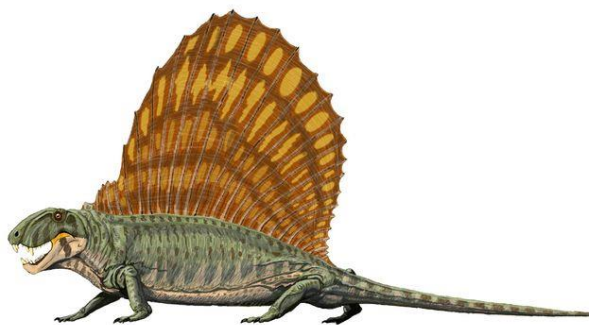
Є ще ряд факторів, які забезпечують жукам надзвичайну гнучкість і здатність адаптуватися до умов, що змінюються. Зокрема, розвиток жуків відбувається з метаморфозом, який дає їм велику екологічну пластичність: м'якотілі личинки можуть істотно відрізнитися від крилатих, покритих екзоскелетом дорослих особин. А це означає, що личинки і імаго здатні експлуатувати найрізноманітніші типи місцезростань. До того ж дорослі форми є дуже мобільними. Як показали дослідження льодовиково-міжльодовикових циклів, жуки швидко реагують на будь-які кліматичні коливання (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/519-thebeetles>; Smith & Marcot, 2015).

Наземні хребетні тварини

Поява ранніх терапсид серед рептилій тероморфної лінії. Рання Пермь. В ранній Пермі серед хребетних на суші домінували рептилії тероморфної групи. У вологих екваторіальних лісах це були пелікозаври – хижі та рослинної дії рептилії з «вітрилом» на спині. Вважають, що це «вітрило» пелікозаври використовували для терморегуляції тіла. Одна з груп дрібно розмірних пелікозаврів, які не мали «вітрила», мешкала в центрі сухих континентів і в ранній Пермі дала початок новій групі рептилій – терапсидам.



Скелет диметродона (*Dimetrodon incisivum*). Хижий пелікозавр, тероморфна група рептилій. Довжина тіла 3 м. Рання Пермь (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Dimetrodon>).



Dimetrodon grandis. Реконструкція. <http://schools-wikipedia.org/images/1307/130762.jpg.htm>

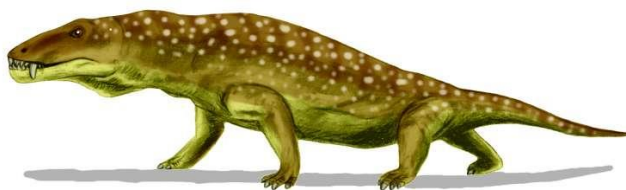
Найбільш примітивними серед терапсид вважають тетрацератопсів. У ранній Пермі тетрацератопси жили на рівнинах далеко від водойм і були дрібними хижаками (довжина черепа 10 см), у яких було відсутнє «вітрило» на спині (на відміну від пелікозаврів вологих

екваторіальних лісів, що досягали 3 м в довжину і мали на спині велике «вітрило»). Серед анатомічних особливостей терапсид найбільш яскраві - це диференціація зубів і поява вторинного кісткового піднебіння.

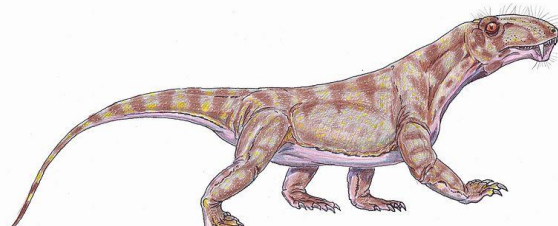


Тетрацератопс (*Tetraceratops insignis*) - примітивний невеликий хижий терапсид (довжина черепа 10 см). Терапсиди - це нащадки дрібно розмірних пелікозаврів, які не мали «вітрила» на спині і мешкали в центральних частинах посушливих континентів (<https://en.wikipedia.org/wiki/Tetraceratops>).

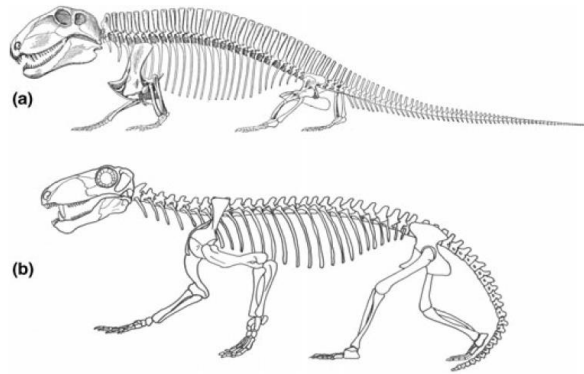
Початок панування ранніх терапсид. Наприкінці ранньої Пермі, приблизно 270 млн.р.т. через спеку і посухи вимерло 65% наземних хребетних тварин (т.з. Олсоновське масове вимирання біоти). Замість вимерлих під час Олсоновської події хребетних тварин - екологічні ніші, що звільнились, зайняли ті організми, які були на 2-х і 3-х ролях в ранній Пермі. Так, в екваторіальній зоні почали панувати ранні терапсиди, більш адаптовані до посушливих умов, ніж пелікозаври. При цьому досить швидко ранні терапсиди вийшли в крупно-розмірний клас.



Антеозавр (*Anteosaurus*) - гігантський хижий диноцефал (довжина тіла 5-6 м). Ранній терапсид. Тероморфна лінія еволюції. Середня Пермь (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Anteosaurus>).

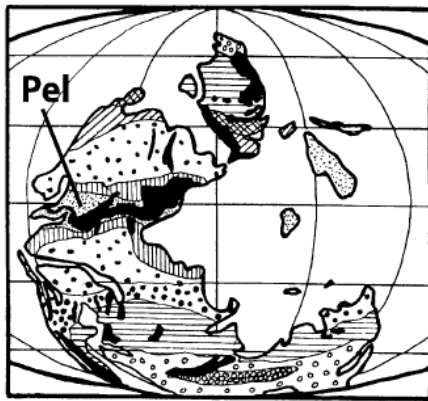
 <p>Біармозух (<i>Biarmosuchus</i>) - хижа рептилія з групи тероморф. Довжина тіла 1,5-2 м. Примітивний терапсид. Середня Пермь (за https://ru.wikipedia.org/wiki/Биармозух).</p>	 <p>Прістерогнатуси (<i>Pristerognathus</i>) - хижі рептилії з групи тероморф. Примітивні терапсиди. Середня Пермь. (https://en.wikipedia.org/wiki/Pristerognathus)</p>
--	---

Заміщення пелікозаврів на ранніх терапсид в середній Пермі відбулось в результаті посилення аридності умов. Дослідження, проведені Kemp T.S. (2006), показали, що заміщення синапсидних пелікозаврів на терапсид в середній Пермі відбулось внаслідок посилення сезонних посух і поширення екосистем, подібних саванам (за Kemp, 2006).



Реконструкція будови скелета: а – сфенакодона (*Sphenacodon*); б – гіпотетичного предкового терапсида (за Kemp, 2006).

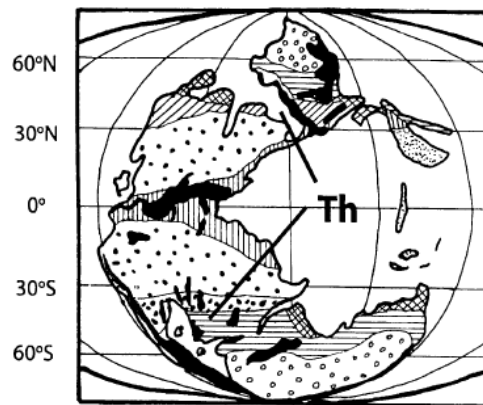
Pel - Main occurrences of pelycosaurs



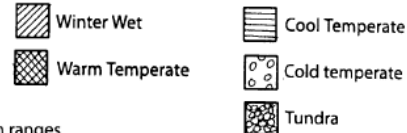
(a) Lower Permian



Th - Main occurrences of therapsids



(b) Middle Permian

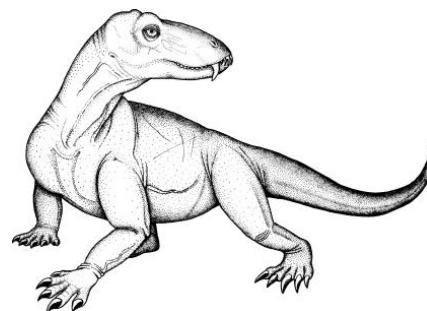


Палеокліматична реконструкція умов проживання на Землі в нижній та в середній Пермі і поширення пелікозаврів і терапсид. Де: Lower Permian - нижня Пермь; Middle Permian - середня Пермь; Pel - Main occurrences of pelycosaurs - поширення пелікозаврів; Th - Main occurrences of therapsids - поширення терапсид (за Kemp, 2006).

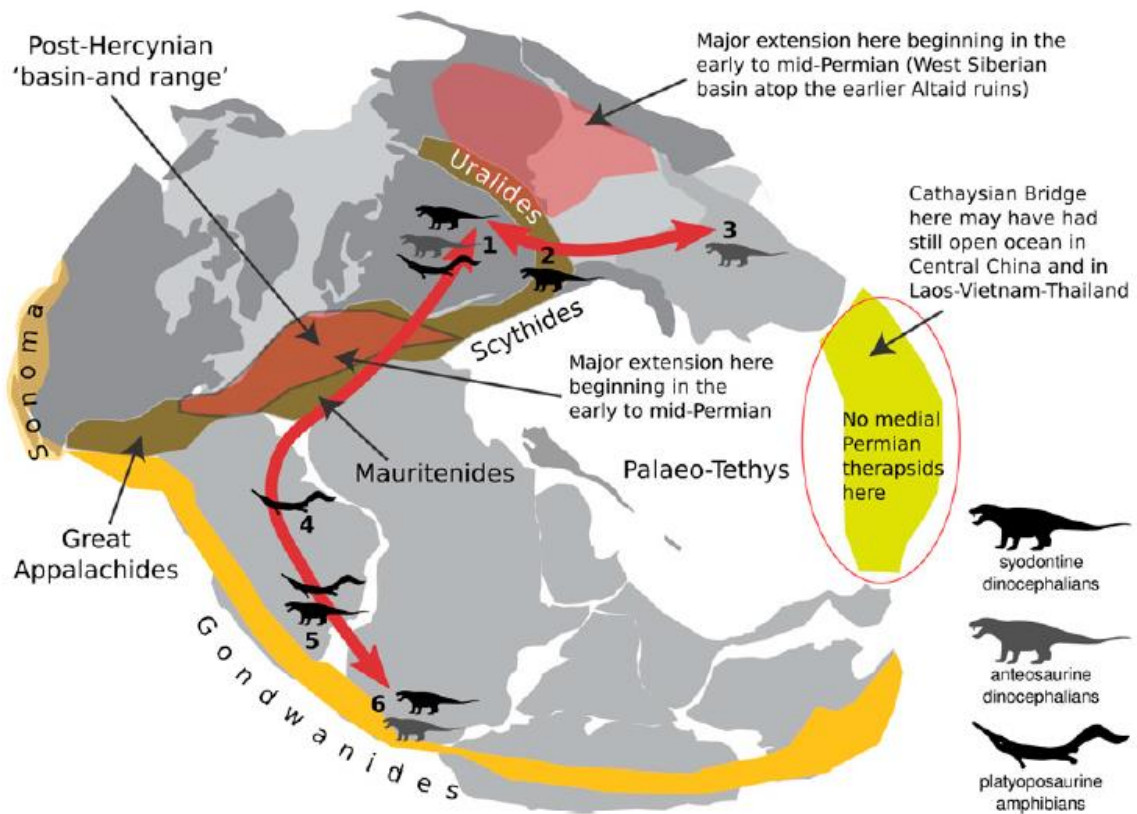
D



Будова черепа раннього терапсида *Pamparhoneus biccai* (антеозавридний диноцефал). Гваделупій, середня Пермь, Бразилія, Південна Америка. 1 бар = 5 см. (за Cisneros et al., 2012).



Реконструкція зовнішнього вигляду раннього терапсида - антеозавридного диноцефала *Pamparhoneus biccai*. (за Cisneros et al., 2012).



Поширення антеозавридних диноцефалів (однієї з груп ранніх терапсид) і платіопозавридних темноспондилів (амфібії) по території Пангеї в середній Пермі. Червоною стрілкою вказано можливі маршрути розселення даних груп тварин. Де: 1 - Російська платформа; 2 - південне перед-Уралля; 3 - Китай; 4 - Бразилія; 5 - Бразилія; 6 - Південна Африка (за Cisneros et al., 2012).

Поява і розповсюдження продвинутих терапсид. Пізня Пермь. В середній Пермі з'явилися продвинуті терапсиди. Наприкінці середньої Пермі, приблизно 260 млн.р.т., внаслідок Камурського похолодання відбулось т.з. пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти. В ході якого в пізній Пермі замість вимерлих ранніх терапсид - екологічні ніші, що звільнились, зайняли продвинуті терапсиди (теплокровні і з шерстним покривом), тобто ті, які пережили Камурське похолодання. На початку пізньої Пермі вони були ще дрібно-розмірними тваринами (ліліпутний ефект масових вимирань). Але, до кінця пізньої Пермі - стали гігантами, з довжиною тіла до 3-х метрів. Наприклад, деякі рослиноїдні дицинодonti мали довжину тіла 2,5 м., хижі горгонопси (*Gorgonopsia*) – досягали в довжину 3,5 м. і т.н.



Дицинодонт (*Dicynodont*) - рослиноїдна рептилія, представник продвинутих терапсид аномодонтної групи тероморфної лінії. Середня Пермь - пізній Триас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Dicynodont>).

Горгонопси (*Gorgonopsia*). Середня – пізня Пермь. Хижі горгонопси - представники продвинутих терапсид тероморфної лінії еволюції. Розміри тіла від 1 м до 4 м. Вторинне піднебіння відсутнє. Відмінною особливістю є «шаблезубий» тип зубної системи, з практично повним зникненням закликочивих зубів. Група екологічно була аналогом

шаблезубих кішок. Спеціалісти вважають, що серед горгонопсів спостерігалась значна екологічна різноманітність. Зокрема, частина видів могла бути напівводними хижаками, можливо, навіть мисливцями за водною здобиччю. У деяких горгонопсів відомі відбитки м'яких тканин на верхівці черепа, що трактуються як електрорецептори. Серед сучасних примітивних ссавців електрорецептори є у качкодзьоба. Таким чином, такі горгонопси могли полювати у воді. Горгонопси населяли екосистеми середньої-пізньої Пермі. Наприкінці Пермського періоду – горгонопси вимерли (за <https://ru.wikipedia.org/wiki>).



Скелет горгонопса в музеї (<http://www.uludagsozluk.com/r/gorgonopsia-246914/>).



Реконструкція зовнішнього вигляду горгонопса. (<http://www.uludagsozluk.com/r/gorgonopsia>).

Відмінності між Палеозойською-Мезозойською і сучасною трофічними пірамідами є однією з причин меншої стабільності палеоекосистем. На відміну від сучасних спільнот ссавців - наземні Палеозойські і Мезозойські фауни хребетних характеризувалися дуже різноманітною фауною хижаків: тобто, фауна хижаків була такою ж різноманітною, як і фауна рослинних тварин. Це призводило до досить вузької кормової бази для хижих тварин. Дослідники припустили, що взаємини в системі хижак-жертва могли сприяти нестабільності палеоекосистем і приводити до вимирання популяцій.

Codron J. з колегами (2016) розробили модель взаємовідносин в системі хижак-жертва, ґрунтуючись на різноманітності, чисельності та розмірах тіла викопних хребетних тварин, які мешкали в Пермо-Тріасових екосистемах. Проведені дослідження показали, що, незважаючи на відносно високе співвідношення між хижими і рослинними видами тварин, - чисельність рослинних тварин була достатньою для забезпечення кормовими ресурсами хижих тварин. Однак, за допомогою даної моделі був передбачений високий рівень смертності серед популяцій рослинних тварин напередодні пізньо-гваделупського, термінального пермського і середньо-тріасового (коли архозаври витіснили терапсид і стали домінуючою наземною фауною) вимирань біоти. Отримані результати свідчать про те, що високий рівень смертності рослинних тварин, мабуть, зіграв важливу роль в зниженні біорізноманіття, а зниження біорізноманіття сприяло підвищеній чутливості палеоекосистем до пертурбацій умов навколишнього середовища і спровокувало масові вимирання біоти в зазначені епохи (за Codron et al., 2016).

Поширення в пізній Пермі теплокровних терапсид. Проблема появи теплокровності - є однією з найбільш інтригуючих в палеоекології і палеонтології. Хоча, фізіологічні процеси, як правило, не залишають значних фосилізованих слідів, однак, палеонтологи ідентифікували структури, асоційовані прямо або опосередковано з ендотермічним метаболізмом, і які зберігаються у вигляді фосилій. Наприклад, будова носових раковин і фіброламельярних кісток. Носові раковини є складною хрящовою структурою, яка виступає зі стіни носової порожнини. Носові раковини зустрічаються у більшості сучасних амніот і мають значну складність у птахів і особливо - у ссавців. За допомогою порівняльної фізіології багато років тому було встановлено, що респіраторні носові раковини є адаптацією, що захищає організм від зневоднення у тварин з високим

метаболічним рівнем, оскільки ці раковини зменшують вміст води в повітрі, що видихається за рахунок механізму конденсації (оскільки в носовій камері температура нижча, ніж температура решти частин тіла). За винятком спеціалізованих ендотерм, таких, як морські ссавці, носові камери є ключовою ознакою ендотемічного метаболізму, сліди якого зберігаються в геологічному літописі у вигляді фосилій.

У своїй роботі Nespolo R.F. з колегами (2011) підкреслюють, що знайдені численні пізньо-Пермські і Тріасові скам'янілості, які свідчать (на підставі будови носової камери) про появу ендотермії у наземних хребетних тварин - синапсид 250 - 200 млн.р.т. (за Nespolo et al., 2011).

*NB! Перехід до істинної теплокровності забезпечує мутація в гені *Tbx5*, який контролює формування серця в ембріогенезі. Зниження активності цього гена на певному етапі ембріогенезу - призводить до формування перегородки між правим і лівим шлуночками серця. Це дозволяє розділити артеріальну та венозну кров. При цьому до клітин організму доходить кров, насичена киснем, що підвищує інтенсивність обміну речовин і температуру тіла тварини.

Поширення рослинної дієти тетрапод (амфібій і рептилій). Рання – середня Пермь.

Перші рослинні тетраподи з'явилися в пізньому Карбоні, приблизно 300 млн.р.т., відразу в декількох лініях - серед амфібій і серед тероморфних та завроморфних рептилій. Причиною переходу на рослинну дієту стала доступність рослинної їжі і нестача тваринної їжі через перенаселення екосистем хижаками.

Sues H.D. і Reisz R.R. (1998) досліджували фактори, необхідні для переходу на рослинну дієту. Це: 1) структурна модифікація зубів, щелепного апарату і травного тракту; 2) придбання мікробних ендосимбіонтів, які продукують ферменти, необхідні для розщеплення рослинної клітковини. NB! Філогенетичний аналіз тетрапод показав, що придбання ендосимбіонтів, що забезпечують травлення у рослинних тетрапод, відбувалось незалежно у багатьох ліній даних тварин протягом пізнього Палеозою (за Sues & Reisz, 1998).

Крім означених вище двох факторів – важливою умовою переходу на рослинну дієту стало також придбання теплокровності (істинної чи інерційної), оскільки при низьких температурах тіла симбіотичні бактерії не функціонують. Інерційна теплокровність досягається великими розмірами тіла тварини: крупний організм повільніше остигає вночі, що забезпечує метаболічні процеси достатньою кількістю теплової енергії. Тоді як справжня теплокровність пов'язана з розділенням артеріальної і венозної крові, внаслідок формування перегородки між правим і лівим шлуночками серця. Вважають, що справжня теплокровність з'явилась вже наприкінці середньої Пермі.

*NB! Серед сучасних амфібій і рептилій - тільки деякі наземні черепахи є рослинними. Всі інші рептилії і амфібії - хижаки.

Перетворення дрібних хижаків в рослинних гігантів (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/340-eocasea>). На території Канзасу (США) приблизно 300 млн.р.т. мешкали маленькі комахоїдні рептилії *Eocasea martini*. Дослідження, проведені Reisz R.R. і Fröbisch J. (2014), показали, що це - перші примітивні казеїди (*Caseidae*), які в пізньому Карбоні досягали не більше 16 см в довжину і були схожі на звичайних ящірок. У Пермському періоді, через 30 млн. років, казеїди перетворилися на монстрів - гігантів вагою більше тонни і розміром з носорога, які харчувалися рослинною їжею.

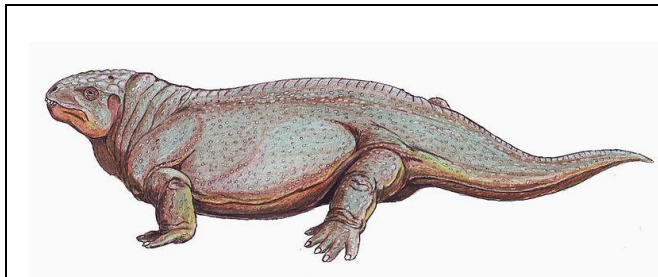
Автори дослідження підкреслюють, що всі інші представники казеїд - вже були рослинними і тільки найдавніша казеїда - *Eocasea martini* - ще була комахоїдною твариною, про що свідчить будова її зубів. Приблизно в цю ж епоху і в інших лініях наземних хребетних відбувався перехід від харчування тваринною їжею до харчування рослинами.



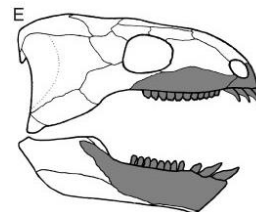
Eocasea martini всередині сліду найбільшого з відомих казеїд *Cotylorhynchus*, який жив на 30 млн. років пізніше (синапсидна лінія еволюції) (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/340-eocasea>).

Поява рослинної їжі наземних хребетних тварин стала справжньою революцією в історії наземного життя, оскільки сухопутні хребетні тварини отримали прямий доступ до величезних харчових ресурсів, що надаються наземними рослинами. У свою чергу - ці трав'яні стали одним з основних харчових ресурсів для великих наземних хижаків. Reisz R.R. і Fröbisch J. (2014) підкреслюють, що одна з найбільших загадок полягає в тому, чому рослинність у наземних хребетних не з'явилася раніше і чому ця подія відбулася незалежно відразу в декількох лініях хребетних (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/340-eocasea>; за Reisz & Fröbisch, 2014).

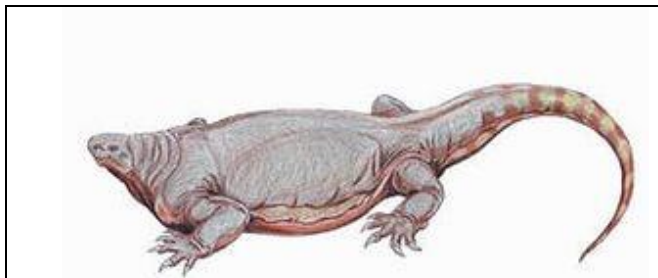
Поява зубної оклюзії у наземних тетрапод. Зубна оклюзія – процес, в результаті якого зуби верхньої щелепи стикаються з зубами нижньої щелепи - з'явилася вперше у амніот і їх близьких родичів на межі Кам'яновугільного і Пермського періодів приблизно 300 млн.р.т. Ця еволюційна інновація дозволила радикально поліпшити переробку їжі в ротовій порожнині ранніх тетрапод і, як правило, асоціюється з переходом тварин на рослинну дієту.



Діадектес (*Diadectes sideropelicus*) – перша рослиноїдна амфібія (встановлено за будовою зубів). Довжина тіла - 3 м. Рання Пермь.



Аналіз розташування зубів в щелепах діадектеса виявив: 1) наявність щічних зубів для перетирання рослинної їжі; б) наявність зубної оклюзії - тобто формування верхніх зубів точно над нижніми зубами.

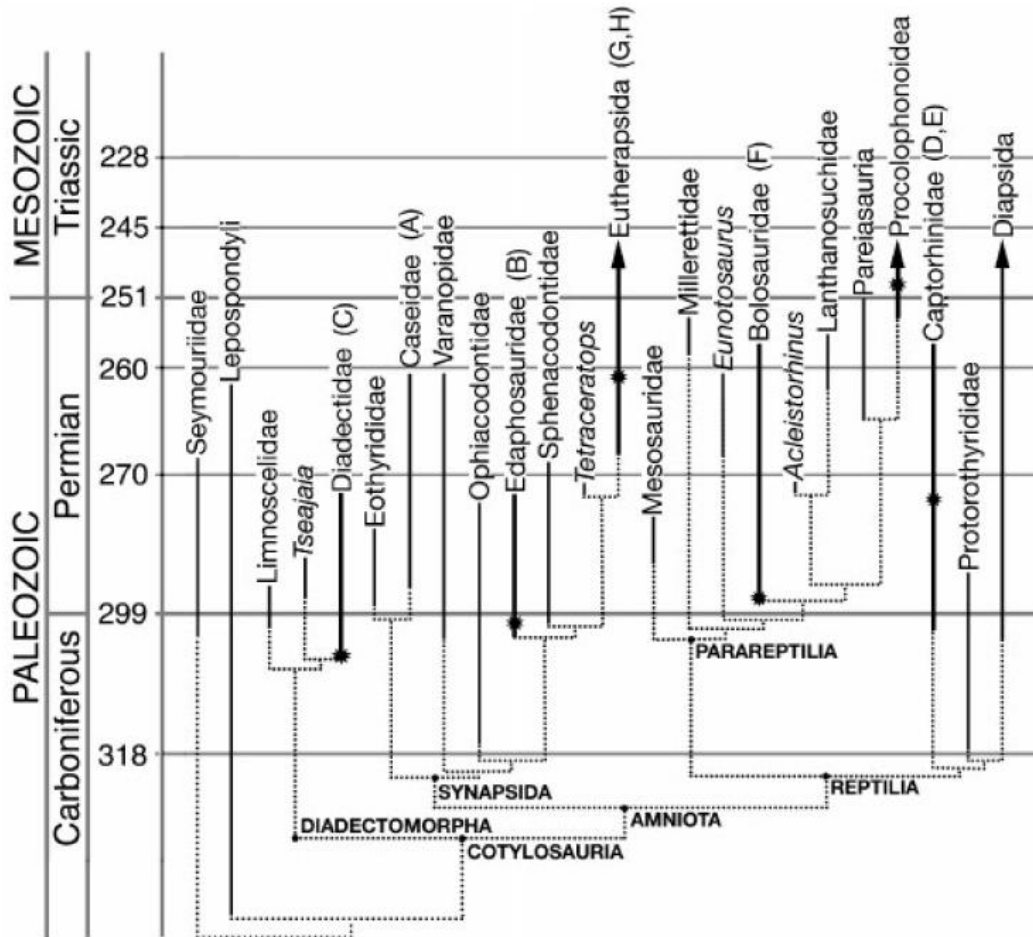


Котилорінх (*Cotylorhynchus hancocki*) – представник рослиноїдних рептилій групи казеїд (*Caseidae*). До 3-4 м в довжину. 2 тонни. Тероморфна лінія еволюції. Кінець ранньої Пермі - середня Пермь. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Cotylorhynchus>).



На нижній щелепі рептилії *Captorhinus aguti* видно множинні ряди зубів в щічній області, призначені для перетирання рослинної їжі (за Reisz, 2006).

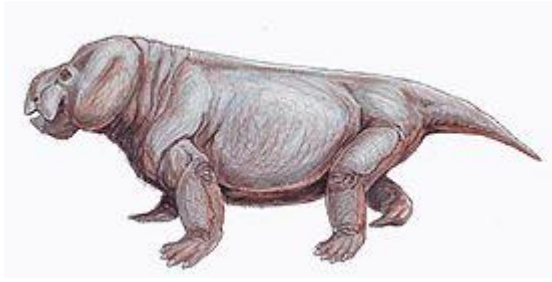
Reisz R.R. (2006) проаналізував появу зубної оклюзії у Палеозойських тетрапод і встановив, що дана інновація формувалась незалежно в декількох лініях амніот і представлена широким набором варіантів в будові зубів і морфології щелеп. Більш того, зубна оклюзія також сформувалась у амфібій діадектоморф - сестринського таксона для амніот. Що ще раз підкреслює багаторазову незалежну появу даної ознаки у наземних тетрапод (за Reisz, 2006).



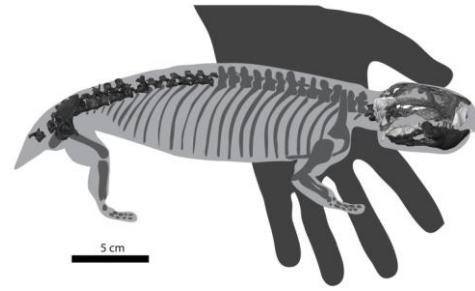
Напівжирні вертикальні лінії вказують групи, у яких сформувалась зубна оклюзія, а зірочкою зазначено час появи зубної оклюзії у кожній з груп (за Reisz, 2006).

Аномодонти – найбільш поширена група продвинутих терапсид в Пермському періоді. Аномодонти - це група продвинутих терапсид (рептилій, схожих на ссавців), яка існувала в середній Пермі – Тріасі. Аномодонти були найбільш поширеною групою тетрапод в Пермському періоді. Дуже різноманітна група, що включає в основному рослиноїдних тварин від 20 см до 3,5 метрів і більше в довжину. Одна з трьох головних груп терапсид поряд з горгодонтами і теріодонтами, можливо походить незалежно прямо від пелікозаврів.

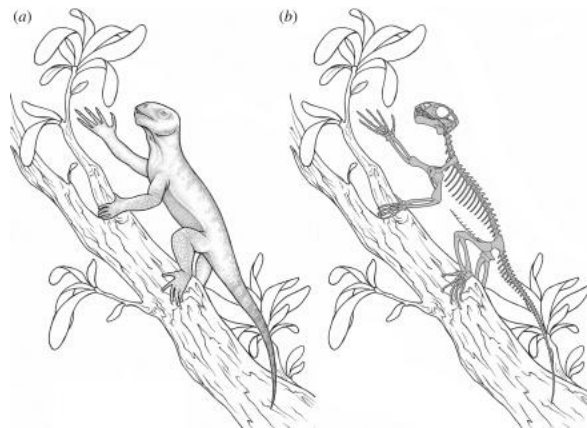
Аномодонти представлені трьома основними групами: а) венюковії (*Venyukovioidea*) - дрібні аномодонти з середньої Пермі Східної Європи, череп 10 - 12 см, передні зуби долотоподібні, задні широкі, рослиноїдні або всеїдні сухопутні тварини; б) дромазаври (*Dromasauria*) - дрібні (до 30 см) аномодонти схожі на ящірок, мешкали в середній Пермі Південній Африці, можливо, не споріднені іншим аномодонтам, як і венюковії, були рослиноїдними або скоріше всеїдними; в) дицинодонти (*Dicynodontia*) - найрізноманітніша група аномодонтів, жили з середньої Пермі до пізнього Тріаса, розміри тіла коливаються від 20 см до 4,5 метрів, характеризуються частковою або повною редуцією зубів (часто є верхні ікла), верхня щелепа була покрита роговим чохлам (за <https://uk.wikipedia.org/wiki/>).



Аномодонт шталекерія (за <https://ru.wikipedia.org/wiki>).

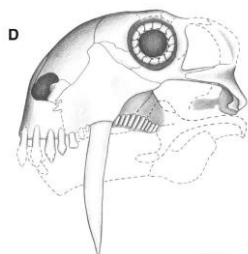


Дицинодонт *Niassodon mfumukasi*, знайдений у відкладеннях пізньої Пермі, Мозамбік, східна Африка. 1 бар = 5 см (за Castanhinha et al., 2013).



Реконструкція (а) зовнішнього вигляду та (б) будови скелета базового аномодонта *Suminia getmanovi*. Пізня Пермь. 260 млн.р.т. (за Fröbisch & Reisz, 2009).

Cisneros J.C. з колегами (2011) описали скам'янілості базового аномодонта *Tiarajudens eccentricus* з Пермських відкладень Південної Америки (Бразилія), що датуються 260 млн.р.т. - це новий таксон, у якого виявлено розширені піднебінні зуби і довгі шаблеподібні ікла. Функції шаблеподібних ікл - не відомі. Можливо, вони використовувались для самозахисту від атак хижаків і у внутрішньовидових з'ясуваннях взаємин. Складні піднебінні зуби використовувались для обробки їжі з високим вмістом клітковини і є одним з ранніх прикладів зубної оклюзії у терапсид (за Cisneros et al., 2011).



Реконструкція будови черепа і розташування зубів у середньо-Пермського аномодонта *Tiarajudens eccentricus* (за Cisneros et al., 2011).



Піднебінні зуби *Tiarajudens eccentricus*, вид збоку. 1 бар = 50 мм (за Cisneros et al., 2011).



Сприйняття звуків риючими аномодонтами *Kawingasaurus*. Пізня Пермь.

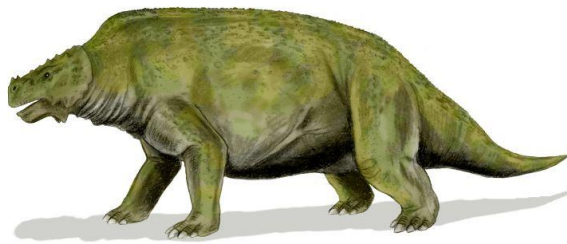
Дослідження внутрішньої анатомії черепа аномодонта *Kawingasaurus* з відкладень верхньої Пермі (Танзанія) за допомогою нейтронної томографії, проведені Laab M. (2015), виявили незвичайну будову внутрішнього і середнього вуха даних тварин. Така анатомія внутрішнього і середнього вуха раніше була виявлена у риючих тварин, що дозволяє їм чути через провідну систему кісток і використовувати сейсмічні сигнали (вібрації) для комунікації. Будова вуха знайдених аномодонтів свідчить про полегшений прийом сейсмічних сигналів (вібрацій) і про проблематичність сприйняття даними тваринами звукових сигналів, які передаються через коливання повітря (за Laab M., 2015).

Парейазаври (*Pareiasauridae*) – це родина примітивних рослиноїдних плазунів (яка відноситься до парарептилій) великих розмірів (від 1,5 до 4 метрів), з коротким товстим тулубом і хвостом. У шкірі спини і голови цих ящерів формувалися схожі на опуклі бляшки окостеніння, які надавали шкірній поверхні нерівний або горбистий характер. Короткі і дуже масивні кінцівки робили парейазаврів дуже неповороткими істотами. Це були прибережні тварини, які багато часу проводили у воді подібно бегемотам. Час розквіту парейазаврів - кінець Пермського періоду. Родина парейазаврів складалася з великої кількості родів, серед яких були – скутозаври, буностегоси та ін. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Дермальні кістки крупних рептилій. Травоїдні рептилії скутозаври. Пізня Пермь. Рослинноїдні примітивні рептилії скутозаври (група парарептилій) досягали великих розмірів - довжина їх тіла перевищувала 3 м, а маса - 600 кг. Скутозаври мали панцир у вигляді шийного щита і окремих тулубових остеодерм, іноді дослідники вказують на наявність щита над тазовою областю (звідси назва - «щитоящер» від лат. Scutum - «щит»). Є конічні остеодерми у вушній області. Череп широкий, з потужними розростаннями в щічній області і на нижній щелепі. На остеодермах виявлені відбитки проток шкірних залоз, що свідчить про наявність м'якої шкіри з залозами. Рогові чохла могли бути лише на носових і щічних виростах черепа. Зуби листоподібні, грубо зазубрені, подібні із зубами рослиноїдних ящірок - але, на відміну від ящірок, при змиканні щелеп контакту зубів немає. Нижньощелепні зуби розташовувалися в середину від верхньощелепних. В цілому, зубна система може відображати харчування водоростями (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

*NB! Остеодерми або вторинні шкірні окостеніння – це окостеніння, що розташовуються в мезодермальном шарі шкіри у деяких хребетних тварин. Остеодерми, як правило, мають невеликий розмір і пластиновидну форму. Шкірні окостеніння розвивались в процесі еволюції неодноразово і незалежно у різних груп тетрапод і не є гомологами кісткової луски риб (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Таким чином, тіло скутозавра було захищене не лише неповним зовнішнім кістковим панцирем, але й кістковими пластинами, зануреними в шкіру. Слід зазначити, що такі підшкірні кісткові пластини знайдені у багатьох рептилій Кам'яновугільного і Пермського періодів. Ці пластини були тісно обплетені кровоносними судинами і дослідники вважають, що їх основна роль була - депонування надлишку вуглекислоти. Відомо, що в Карбоні і Пермі в навколишньому середовищі був надлишок кисню, що автоматично призводило до зниження інтенсивності вентиляції легенів для уникнення гіпероксигенації, а це в свою чергу сприяло затримці вуглекислого газу в організмі і закисленню внутрішньоорганізмного середовища. Саме для уникнення гіперацидозу, пов'язаного з гіперкапнією, і служили підшкірні кістки Палеозойських рептилій. NB! Цікаво, підшкірні кістки амфібій і рептилій - є гомологічними чи аналогічними структурами?



Скутозавр (*Scutosaurus karpinskii*). Реконструкція зовнішнього вигляду. Пізня Пермь (за <https://ru.wikipedia.org/>).



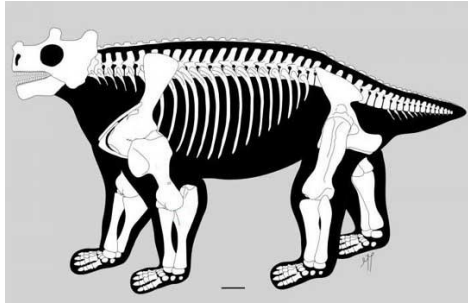
Череп скутозавра карпинського (*Scutosaurus karpinskii*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Scutosaurus>).

Адаптація розташування кінцівок у парейазаврів буностегосів до тривалих переходів по пустелях (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/617-bunostegos>).

Відомо, що у рептилій тіло як би підвішено між ногами і тому нерідко волочиться по ґрунту. При цьому лапи тварин розміщуються з боків від тулуба, і під час ходьби описують криві, немов човнові весла. Такий спосіб локомоції хоча і дозволяє пересуватися по суші, але є досить трудомістким і енерговитратним, в порівнянні з ссавцями і деякими динозаврами, у яких лапи підведені під тулуб і розпрямлені. При такому розташуванні лап щодо тулуба - траєкторія кроку виявляється коротшою і вага тіла передається на ноги більш ефективно, без залучення зайвої мускулатури. Тривалий час вважали, що такий тип будови тіла вперше з'явився у динозаврів і ссавців. Однак, знахідки фосилій Пермських рептилій змушують сьогодні переглянути цю точку зору.

Turner M.L. з колегами (2015) на території Африки в відкладеннях віком 260 млн.р.т. описали фосилізовані залишки буностегосів (*Bunostegos akokanensis*) - великих рослиноїдних ящерів з родини парейазаврів, завбільшки з невеликого бегемота, з величезною горбистою головою і кістяним панциром на спині. Судячи по гірських породах, в яких були знайдені скам'янілості буностегосів, мешкали ці тварини в посушливих, пустельних ландшафтах Пангеї, що вкрай нехарактерно для звичайних парейазаврів - любителів соковитої рослинності і неглибоких водойм. Однак, найважливішим відкриттям дослідників стало встановлення будови кінцівок цих тварин: їх лапи були прямими, а не зігнутими, як у більшості рептилій, і знаходилися точно під тілом.

Як вважають вчені, саме незвичайна для рептилій будова кінцівок дозволяла буностегосам виживати в пустелях Пангеї - там, де не зміг би існувати жоден їх родич: оскільки завдяки такому розташуванню кінцівок вони могли здійснювати далекі переходи в пошуках їжі і води. При цьому Turner M.L. з колегами (2015) підкреслюють, що в цю ж епоху в багатьох лініях рептилій було виявлено в тій чи іншій мірі зміну положення кінцівок тварин відносно тулуба (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/617-bunostegos>; Turner et al., 2015).



Реконструкція будови скелета парейазавра буностегоса (за <http://paleonews.ru/index.php/new/617-bunostegos>).



Реконструкція зовнішнього вигляду парейазавра *Bunostegos akokanensis* (за <http://paleonews.ru/index.php/new/617-bunostegos>).

Ранньо-Пермська біпедальна рептилія. Berman D.S. з колегами (2000) описали скелет біпедальної рептилії - болозавра *Eudibamus cursoris* (представник парарептилій) з ранньо-Пермських відкладень Німеччини (290 млн.р.т.) (за Berman et al., 2000).



Реконструкція зовнішнього вигляду ранньо-Пермської біпедальної парарептилії з групи болозаврів - *Eudibamus cursoris*. Німеччина, 290 млн.р.т. 1 бар = 1 см (за Berman et al., 2000).

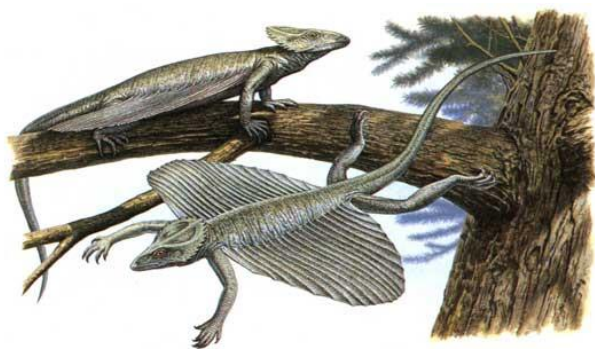
Поява літаючих рептилій родини Вейгельтізаврів (*Weigeltisauridae*). В Пермському періоді вперше з'явилися літаючі рептилії родини Вейгельтізаврів (завроморфна лінія рептилій). Вони жили на деревах і могли перелітати з дерева на дерево, плануючи на шкірних мембранах, натягнутих на шиповидих відростках (вирости лусок), як на крилах.



Целурозаврав джекелі (*Coelurosauravus jaekeli*) – представник родини Вейгельтізаврів, завроморфна лінія рептилій. Пізня Пермь - ранній Триас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Coelurosauravus>).

У наступному Триасовому періоді з'являться інші групи літаючих рептилій - наприклад, ікарозаври (*Icarosaurus*) і кухнеозаври (*Kuehneosaurus*). Однак, їх ширяючий політ буде заснований (як і у деяких сучасних летючих ящірок групи драконів) - на «крилах», що були утворені з сильно витягнутих ребер, покритих шкірою (цитовано за McGuire & Dudley, 2011).

Bulanov V.V. і Sennikov A.G. (2014) охарактеризували фосилізовані залишки Пермської рептилії Глаурунга (*Glaurung schneideri*), яка є представником родини Вейгельтізаврів (*Weigeltisauridae*).



Представники родини Вейгельтізаврів (цитовано за матеріалами сайту <http://paleonews.ru/index.php/new/703-glaurung>

Вейгельтізаври – це дивовижна родина тварин, спроможних до плануючого польоту, з дуже своєрідною будовою "крил". Шкірні складки, розташовані по краях тулуба між передніми і задніми кінцівками, розтягувалися у вейгельтізаврів немов парасолька - на спеціальних кісточках, що не мають відношення ні до ребер, ні до пальців (NB! Вважають, що це були кісткові вирости лусок). Подібним пристроєм несучих аеродинамічних площин не може похвалитися більше жодна група живих істот. Розмах крил у них становив близько 35-40 см, а довжина тіла - до 70 см. При цьому зовнішній вигляд у вейгельтізаврів був досить екзотичним - ззаду тягнувся довгий хвіст, а голову покривали шипи, які істотно первантажували череп. Цікаво відзначити, що в ході адаптації до польоту кістки вейгельтізаврид виявилися сильно пневматизованими – вони були пронизані великими порожнинами - як і кістки сучасних птахів. Це - максимально полегшило вагу тіла. Однак при цьому кісткову "корону" на голові вейгельтізаври все ж зберегли. Крім того, скам'янілості вейгельтізаврів мають безліч ознак, що свідчать про пристосованість цих тварин до лазіння по деревах. Саме це було первісною адаптацією: спочатку вейгельтізаври перейшли до життя на деревах і тільки потім полетіли. Як приклад можна привести їх кігті - у лазаючих тварин вони сильно вигнуті і зазвичай стиснуті з боків, з потужними горбками для кріплення сухожилів. Судячи з будови скелета, *Weigeltisauridae* були пристосовані до лазіння і плануючого польоту, як і сучасний *Draco volans*. Отже, швидше за все вони практично постійно жили в кронах дерев, а якщо і опинялися на землі, то могли лише доповзти до найближчого дерева, і були в цей час досить вразливими. Літали вейгельтізаври непогано - при необхідності вони могли скидати швидкість перед приземленням, могли керувати в польоті своїм довгим хвостом, тобто їх політ був в прямому сенсі слова керованим. Необхідно відзначити цікавий екологічний момент - сучасні плануючі форми завжди пов'язані з високостовбуровими лісовими масивами, досить розрідженими в верхньому ярусі. Для того, щоб нормально планував *Draco volans*, а тим більше вейгельтізавр довжиною в 70 см, необхідні дерева 40-60 метрів заввишки, і досить простора відстань між ними. А це означає, що в кінці Пермського періоду, коли *Weigeltisauridae* поширилися по всьому світу, подібні ліси повинні були б існувати всюди. Напевно, в ті часи їх складали переважно хвойні дерева. Однак, більшість палеоекологічних реконструкцій відповідних епох - зображують ландшафт як пустелю з рідкими чагарниками двох-триметрової висоти. Але, з таких рослин ці тварини просто не спроможні полетіти.

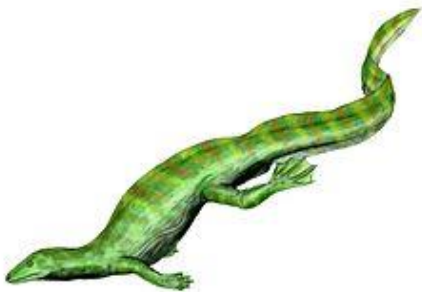
Судячи з будови зубів, дієта вейгельтізаврів включала в себе м'якотілих безхребетних - гусениць або інших личинок комах. Ймовірно, вони також в польоті могли зловити якусь комаху. Власне, одна з відповідей, яка напрошується на запитання, чому рептилії взагалі почали літати - це полювання в повітрі. І ще один дуже цікавий палеоекологічний момент – вочевидь, першим поштовхом до розвитку цієї групи було не освоєння польоту, а освоєння крон дерев. На той час на території Німеччини вже склалася досить багата ентомофауна,

тобто співтовариство комах, яке могло прогнати навіть таких великих хижаків, як вейгельтізавриди. Перебравшись на дерева, вейгельтізавриди врятувались від хижаків, яких на землі було вже занадто багато. Поступившись в конкурентній боротьбі наземним діапсидам, вейгельтізаври пішли в крони дерев і знайшли там багату кормову базу, надбудувавши специфічну екосистему спільноти крон дерев. А то, що вони почали потім літати і ловити їжу під час польоту - це вже вторинне придбання (цитовано за матеріалами сайту <http://paleonews.ru/index.php/new/703-glaurung>; за Bulanov & Sennikov, 2014).

Поява морських рептилій. Клаудіозаври. Ховазаври. Пізня Пермь. У пізній Пермі деякі рептилії перейшли до життя у воді. Причини появи морських рептилій: а) пошук їжі; б) порятунок від наземних хижаків. Одними з найперших морських рептилій вважаються клаудіозаври (*Claudiosaurus*), ховазаври (*Hovasaurus*) та ін., які усі вимерли під час термінальної Пермської катастрофи.



Фосилізовані рештки і реконструкція зовнішнього вигляду клаудіозавра (*Claudiosaurus germani*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Claudiosaurus>).



Реконструкція зовнішнього вигляду ховазавра (*Hovasaurus boulei*). Довжина тіла 50 см (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hovasaurus>)



Фосилізовані рештки ховазавра з гастролітами в середині ховазавра (для перетирання їжі) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hovasaurus>).

Панування в Пермському періоді тероморфної лінії рептилій. У Пермському періоді панували рептилії тероморфної лінії (тобто ті, які наприкінці Пермського періоду дали початок першим ссавцям). Вони становили 75% видового складу всіх рептилій. Решта 25% були представлені рептиліями завроморфної групи.



Лікозухус (*Lycosuchus*) - хижа рептилія з групи тероморф (реконструкція). Пізня Пермь - Триас (265 - 245 млн.р.т.).



Charassognathus gracilis

Ранній цинодонт - харасогнатус (*Charassognathus gracilis*) - рептилія з групи тероморф. Пізня Пермь. 260 млн.р.т. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Charassognathus>)



Регізавр (*Regisaurus jacobii*) – дрібна хижа рептилія з групи тероморф. Пізня Пермь - ранній Триас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Regisaurus>).

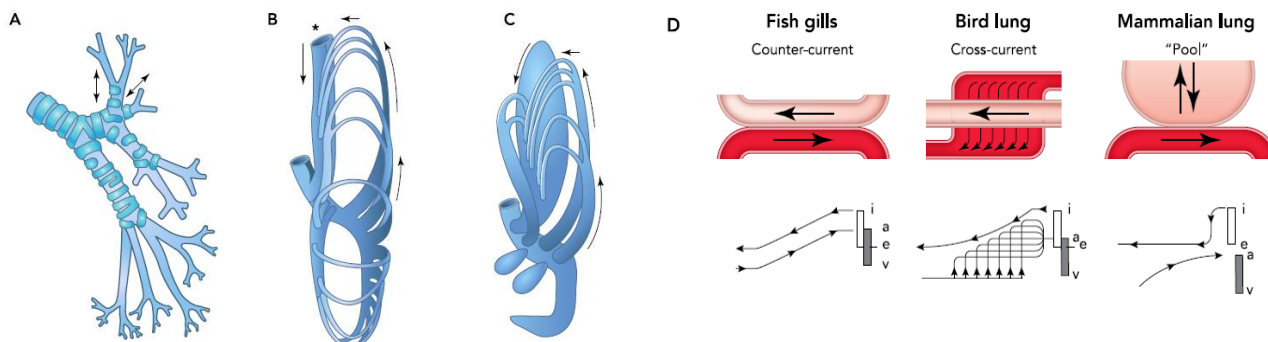
Принципові відмінності в організації дихальної системи тероморф і завроморф.

Респіраторні системи птахів і ссавців мають принципові відмінності: респіраторна система птахів заснована на односпрямованому потоці повітря через систему дихальних структур, тоді як дихальна система ссавців - базуються на циркулярній системі, в якій потоки повітря під час вдиху і видиху двічі проходять одні й ті ж дихальні структури. Однак, нещодавно було показано, що крокодили і ящірки - також мають односпрямований потік повітря в своїй респіраторній системі. Таким чином, односпрямований потік повітря є базовою рисою всіх завроморфних рептилій. Традиційно вважалося, що така структура дихальної системи у птахів забезпечує їм більш високу швидкість газообміну. Однак, Farmer C.G. (2015) вважає, що, по-видимому, вихідною функцією такої структури дихальної системи було зниження втрати вологи і тепла організмом в процесі дихання.

Відмінності в структурі дихальної системи між тероморфами і завроморфами з'явилися після розходження цих двох груп в Карбоні, але - не пізніше Пермського періоду. Причина відмінностей в структурі дихальної системи - адаптація до різних умов існування у даних груп тварин. *NB! Зокрема, еволюція завроморфної лінії була спрямована на адаптацію до нестачі вологи. При цьому відомо, що території з недостатнім зволоженням характеризуються більш різкими добовими і сезонними коливаннями температури. Таким чином, односпрямований потік повітря в респіраторній системі забезпечував як економію води, так і збереження тепла організмом.

Farmer C.G. (2015) підкреслює, що висока концентрація кисню в атмосфері в Кам'яновугільному періоді і в більшій частині Пермського періоду не сприяла селекції, спрямованої на зменшення товщини газообмінного бар'єру і сприяла появі гомогенного бронхо-альвеолярного дизайну, тоді як редукція рівня кисню в наступні епохи - спрямувала селекцію в сторону формування гетерогенних легень з екстремально тонким бар'єром газообміну. Ці відмінності в дизайні легень можуть пояснити загадку екоморфологічної диференціації мезозойських ссавців: всі вони були малорозмірними тваринами, які не посідали екологічні ніші, що вимагають значних аеробних можливостей організму. Бронхо-

альвеолярні легені і гіпоксія Мезозою обмежили поширення ссавців в екологічні ніші великорозмірних тварин, як і в інші ніші, що вимагають значних аеробних можливостей організму, зокрема - в екологічну нішу, що вимагає активного польоту. Більш того, гіпоксія, мабуть, стала тим селективним фактором, який сприяв появі у тероморфної лінії рептилій парасагітального розташування кінцівок щодо тіла, діафрагми і зменшених розмірів еритроцитів - інновацій, які сприяли посиленню вентиляції організму і більш високій швидкості дифузії газів в легенях (за Farmer, 2015).



Схеми, що відображають анатомічну будову дихальної системи, напрямки потоків повітря і особливості газообміну у різних груп хребетних тварин. Де: А - легені ссавця; В - легені птаха; С - легені алігатора (на рис. А - С - стрілками вказані напрямки потоків повітря); D - механізми газообміну і парціальний тиск кисню у повітрі, яке вдихається (i) і видихається (e), де a,v - парціальний тиск кисню в артеріальній і венозній крові, відповідно; Fish gills - зябра риби, Bird lung - легені птаха, Mammalian lung - легені ссавця (за Farmer, 2015).

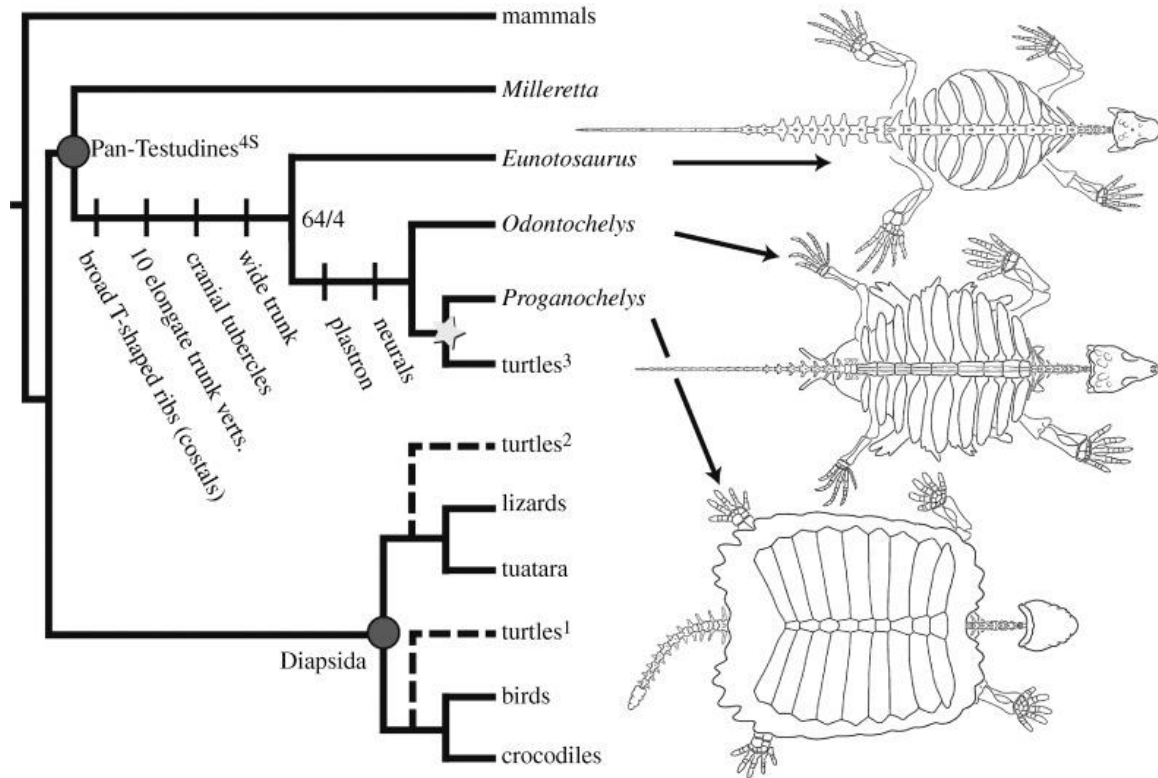
Отруйність предків ссавців (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/600-ichibengops>). Аналіз викопної фауни Африки (пізня Пермь) дозволив Huttenlocker A.K. з колегами (2015) виявити раннього предка ссавців, оснащеного отруйними зубами - *Ichibengops munyamadziensis*. Хоча ця адаптація і не отримала згодом значного поширення, але непогано допомагала дрібним хижакам Пермського періоду. Порівнявши особливості будови скелета і черепа ічібенгопса (територія проживання - Африка) з іншими терапсидами, американські палеонтологи встановили, що він є сестринським таксоном для описаних у відкладеннях Пермського періоду Росії (Урал) хтонозаврів (*Chthonosaurus*). Ця ситуація пояснюється наявністю сухопутних маршрутів, які пов'язували різні частини Пангеї принаймні до пізньо-пермського часу.



Реконструкція зовнішнього вигляду отруйного ссавця *Chthonosaurus velocidens*. Пізня Пермь. Росія (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/600-ichibengops>).

Отруйність досить рідко зустрічається у сучасних ссавців, відзначають Huttenlocker A.K. з колегами (2015). Здатність виробляти отруту є у качкодзьоба, ехидни і деяких землерийок. Також отруйним був, по всій видимості, ще один тероцефал - *Euchambersia*, але в цілому навіть серед викопних предків ссавців отруйність зустрічалася вкрай рідко. Чому це так, пояснити складно - адже отруйні зуби помітно підвищують ефективність як полювання, так і захисту від ворогів (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/600-ichibengops>; Huttenlocker et al., 2015).

Еунотозаври. Походження черепах. Середня Пермь. На сьогоднішній день існує кілька точок зору, щодо походження черепах: 1) від предкової лінії, спільної з ящірками і туатарами; 2) від предкової лінії, спільної з птахами і крокодилами; 3) від предкової лінії, загальної для перших двох груп, тобто від базових діапсид. Lyson T.R. з колегами (2010) проаналізували бази даних, які розглядають походження черепах і дійшли висновку, що базові черепахи *Proganochelys quenstedti* не належать до лінії діапсид, а мають предка, який належав лінії *Pan-Testudines* і їх найбільш близькими родичами є середньо-Пермські еунотозаври (за Lyson et al., 2010).



Філогенетичне дерево, що показує походження черепах на підставі молекулярних даних і аналізу фосилій. Отримані дані свідчать про те, що черепахи не відносяться до групи діапсид. При цьому аналіз показав, що Пермські парарептилії еунотозаври (*Eunosaurus*) мали риси, спільні з черепахами. Зірочкою зазначено формування у групі повного панцира (за Lyson et al., 2010).



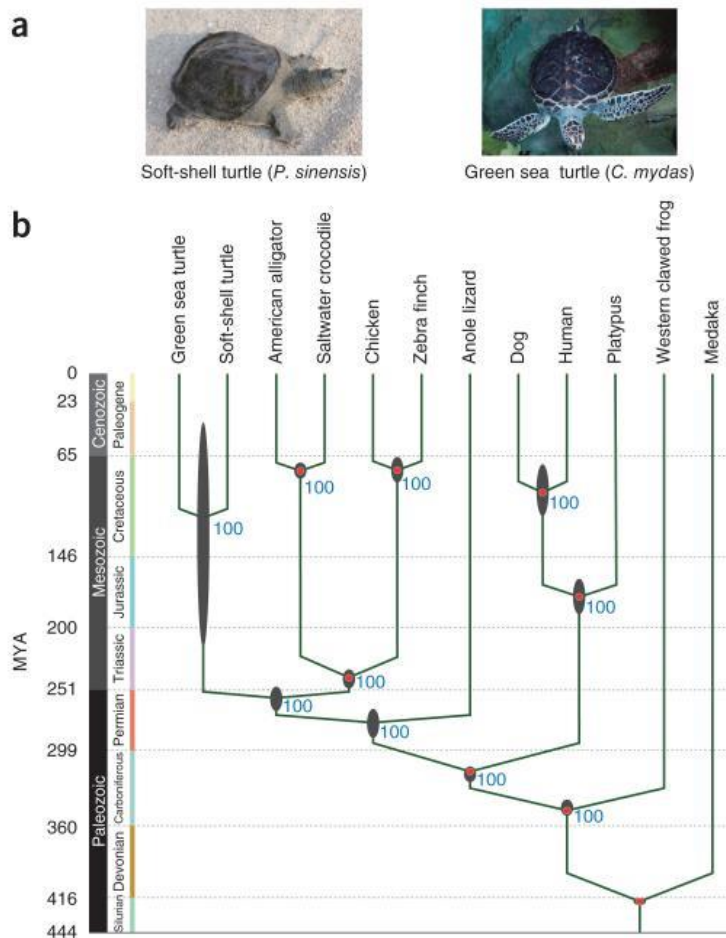
Фосилії еунотозавра (*Eunosaurus africanus*). Середня Пермь (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Eunosaurus>).



Реконструкція зовнішнього вигляду еунотозавра (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Eunosaurus>).

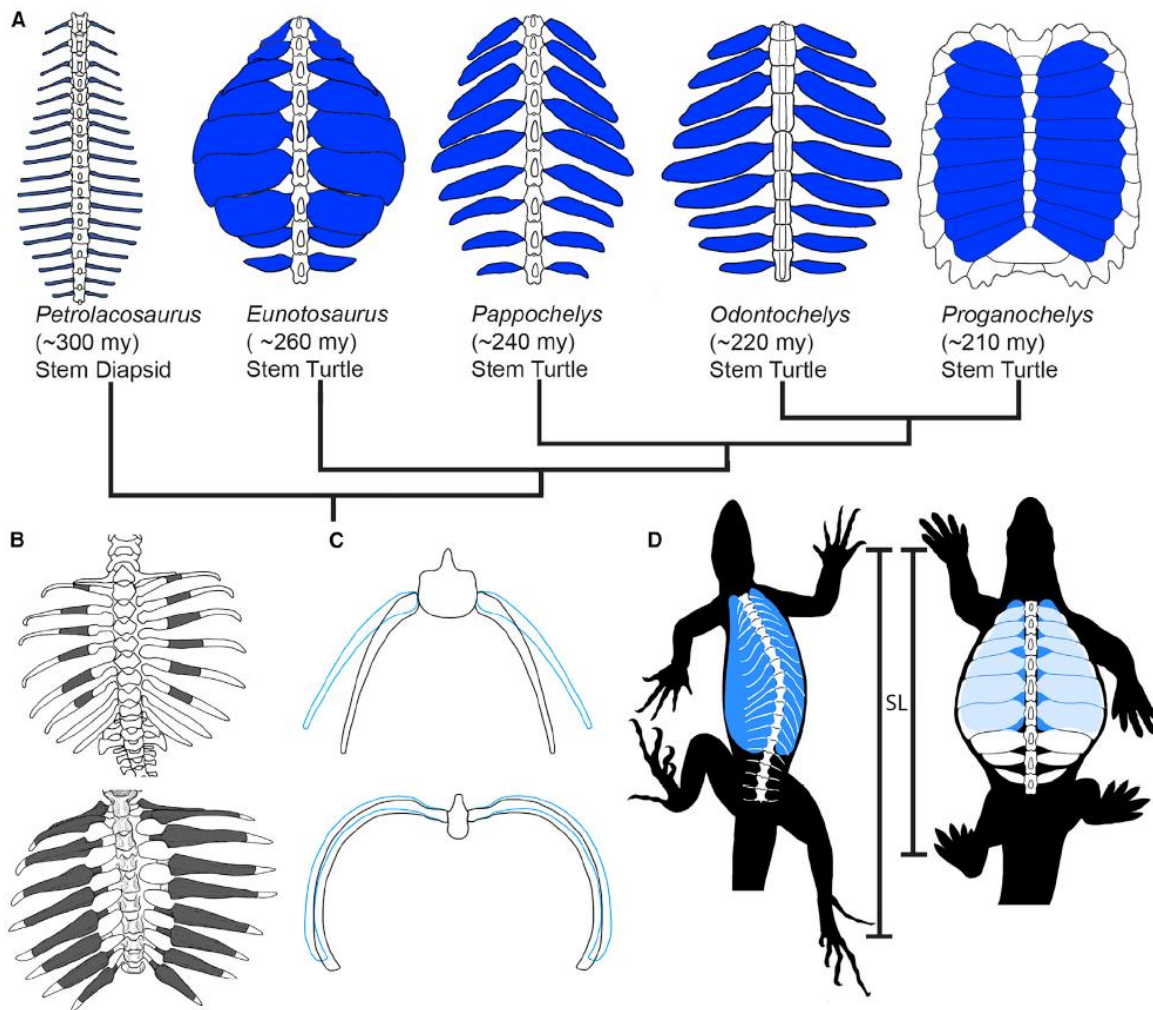
Відокремлення базової лінії черепах від лінії крокодилів-птахів в пізній Пермі. Аналіз геномів двох видів черепах *Pelodiscus sinensis* і *Chelonia mydas*, проведений Wang Z. з

колегами (2013), дозволив зробити висновок про те, що в пізній Пермі - Триасі в інтервалі 267,9 - 248,3 млн.р.т. відбулось відокремлення базових черепах від лінії крокодилів-птахів. Аналіз експресії ембріональних генів у черепах і курчат показав значну консервативність розвитку хребетних. На пізніх стадіях ембріогенезу черепах в ростовій зоні спинної частини панцира дослідники виявили посилення експресії гена *Wnt5a*. Автори роботи вважають, що саме модифікації у *Wnt*-сигнальному шляху забезпечили особливості морфогенезу черепах (за Wang et al., 2013).



Філогенія черепах і час відокремлення від базової лінії, встановлений за допомогою методу молекулярного годинника. А - черепахи *Pelodiscus sinensis* і *Chelonia mydas*, геноми яких були секвеновані; б - час розходження 12 видів хребетних, обчислений на підставі аналізу 1113 кодуючих генів (за Wang et al., 2013).

Перші елементи панцира черепах з'явилися як комплекс адаптацій до ріючого способу життя. Панцир служить сучасним черепахам для захисту тіла. Дані ембріогенезу та аналіз фосилій свідчать про те, що першим кроком на шляху формування панцира черепах стало розширення ребер - приблизно за 50 млн. років до появи повного панцира. Само по собі розширення ребер - створює слабкий захист для тварини, при цьому призводить до значних локомоторних і респіраторних витрат організму: розширені ребра інгібують вентиляцію легень і збільшують ригідність грудної клітини, що знижує швидкість руху тварини внаслідок укорочення кроку. Аналіз фосилій найдавнішої базової для всіх черепах лінії - *Eunotosaurus africanus* (260 млн.р.т., Південна Африка), свідчить про те, що початок розширення ребер був адаптивною відповіддю на ріючий спосіб життя тварин. Подібно до сучасних ріючих тварин - розширені ребра еунотозаврів (*Eunotosaurus*) забезпечували стабільну основу для роботи передніх ріючих кінцівок. Крім того, ряд інших особливостей будови тіла також свідчить на користь ріючого способу життя древніх еунотозаврів (за Lyson et al., 2016).

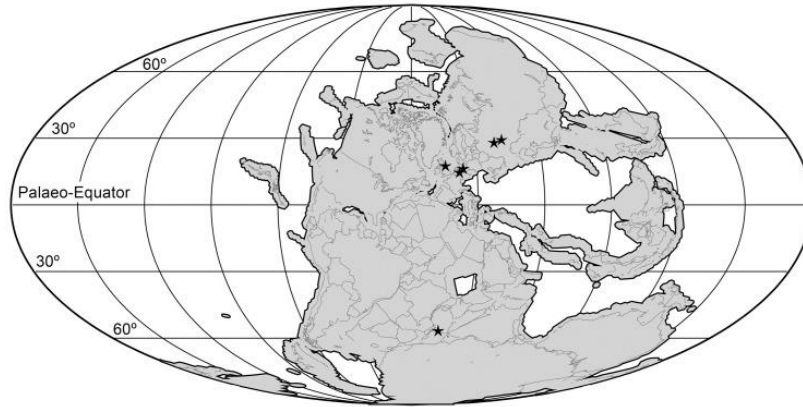


Еволюція панцира черепах і пов'язаних з ним респіраторних і локомоторних обмежень: поява розширених спинних ребер (на рис. А - вказані блакитним кольором) спричинила виникнення значних респіраторних і локомоторних витрат організму. Де: А - еволюційна історія формування розширених спинних ребер і панцира, заснована на фосиліях; В - розвиток панцира у сучасної Кайманової черепахи (*Chelydra serpentina*) свідчить про те, що окостеніння (вказано темно-сірим кольором) і розширення ребер починається на ранніх стадіях розвитку організму; С - порівняння амплітуди руху дорзальних (блакитна лінія) і вентральних (чорна лінія) частин ребер свідчить про те, що розширення ребер, виявлене у ранніх базових ліній черепах - еунотозавра (внизу) (*Eunotosaurus*), папохеліса (*Pappochelys*) і одонтохеліса (*Odontochelys*), дає менш ефективну вентиляцію легень в порівнянні з предковою групою рептилій внаслідок механічного конфлікту, створюваного розширеними ребрами, які перекриваються; D - згинання тіла у древньої предкової лінії рептилій допомагало переміщенню тварин в просторі (на малюнку зліва наведений базовий амніот - лепідозавр); розширення ребер у базових черепах (праворуч наведено будову еунотозавра) - збільшує ригідність тіла, що знижує здатність до згинання тіла і вкорочує ширину кроку тварини і уповільнює її переміщення (на схемі вказано буквами SL - stride length; на схемі D - блакитним кольором вказані легені (за Lyson et al., 2016).

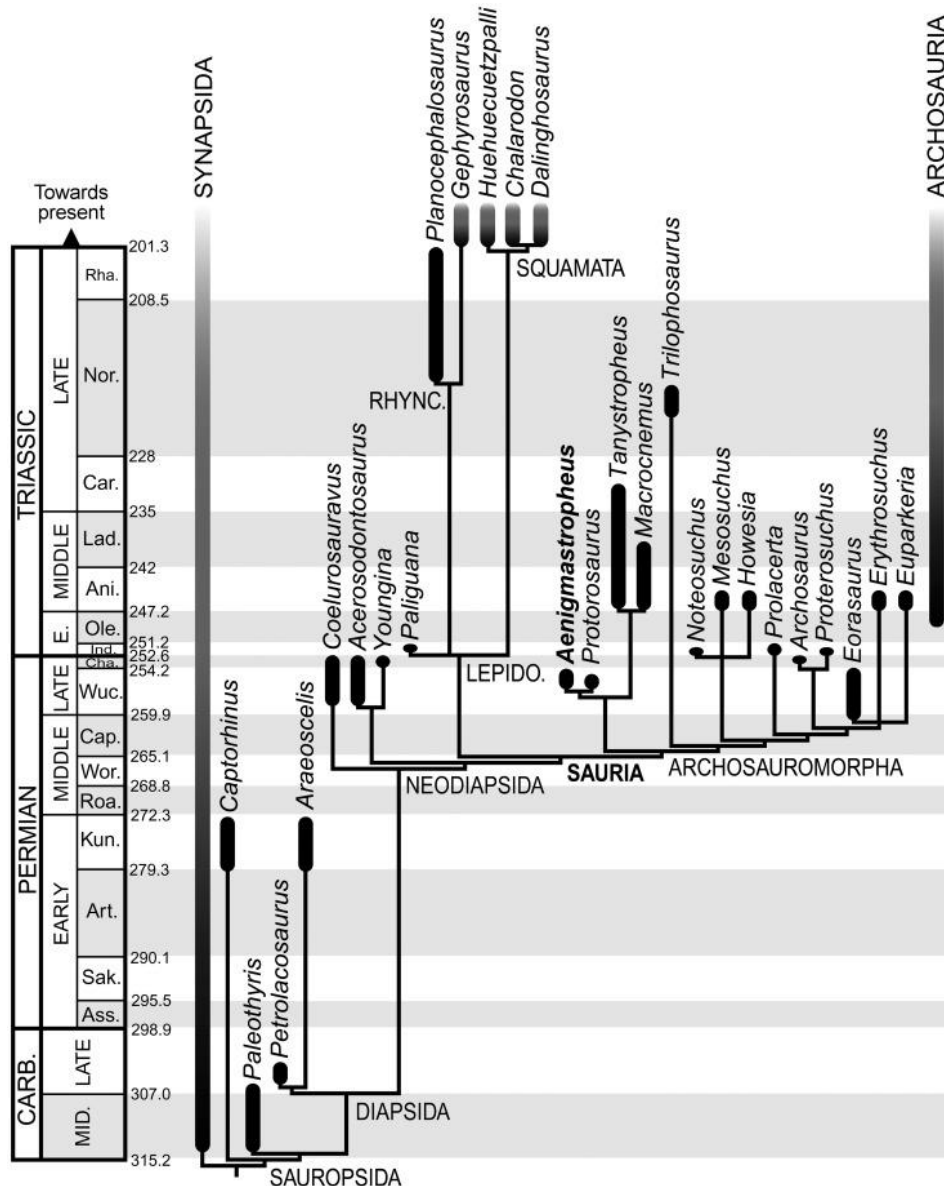
Відокремлення лінії лепідозавроморф від архозавроморф. Пізня Пермь. Ezcurra M.D. з колегами (2014) досліджували фосилії Пермських рептилій і показали, що відсутні дані про появу в Пермському періоді лепідозавроморф (базової групи для сучасних ящірок і змій). Крім того, вчені встановили, що серед Пермських фосилій - найбільш вірогідними є скам'янілості пізньо-Пермського архозавроморфа *Protorosaurus speneri* у відкладеннях західної Європи. Проблематичні пізньо-Пермські скам'янілості з Танзанії - були ідентифіковані як залишки базового архозавроморфа *Aenigmastropheus parringtoni*.

Автори роботи на підставі аналізу фосилій показали, що час розходження ліній крокодилів і ящірок - не пізніше 254,7 млн.р.т. Виявлення базальних архозавроморф в

північній (30°N) і південній (55°S) частинах Пангеї свідчить про більш широке, ніж передбачалось раніше, палеогеографічне поширення даної групи в пізній Пермі (за Ezcurra et al., 2014).



Палеогеографічне поширення архозавроморф на території Пангеї протягом середньої - пізньої Пермі (за Ezcurra et al., 2014).

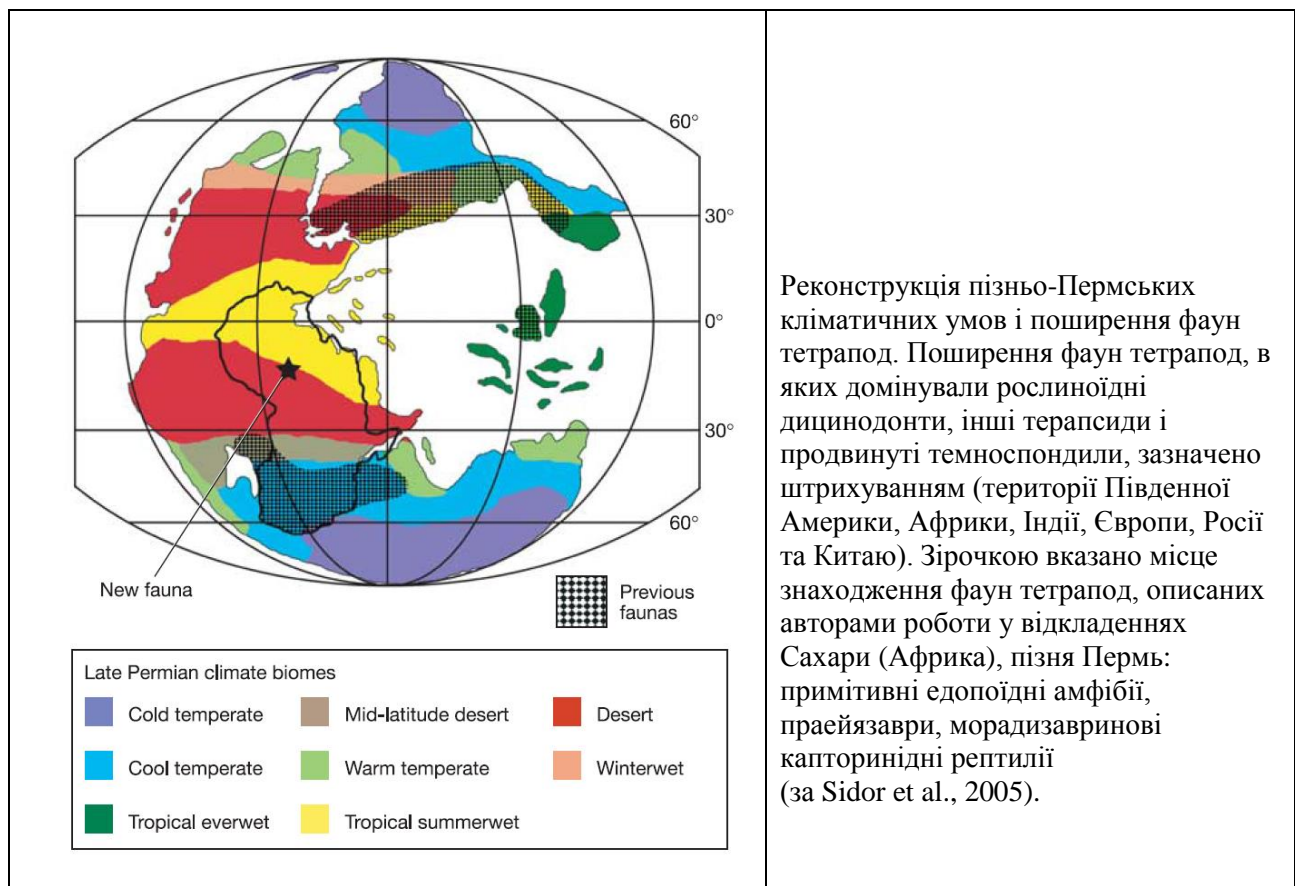


Кладограма, що показує філогенетичні взаємовідносини завропсид (за Ezcurra et al., 2014).



Пізня Пермь. Танзанія. На передньому плані - реконструкція зовнішнього вигляду *Aenigmastropheus parringtoni* – представника ранніх архозавроморфних рептилій (завроморфна лінія еволюції). Трохи далі - чотири дицинодonti *Endothiodon* рятуються втечею від горгонопса (обидві групи відносяться до тероморфної лінії рептилій) (за Ezcurra et al., 2014).

Ендемізм пізньо-Пермських фаун наземних тетрапод. Дослідження, проведені Sidor С.А. з колегами (2005), виявили пов'язаний з кліматичними умовами ендемізм фаун наземних тетрапод в пізній Пермі. Зокрема, дослідники показали існування на території Сахари, Африка, в зоні пустель груп тетрапод, відмінних від тих, що були поширені на інших територіях Пангеї: примітивні едопоїдні амфібії, праейзаври, морадизавринові капторинідні рептилії. Авторами роботи знайдені реліктові групи темноспондилів і показана рідкісна зустрічальність на даних територіях терапсид - що ще яскравіше підкреслює ендемізм виявленої ними фауни (за Sidor et al., 2005).



Реконструкція пізньо-Пермських кліматичних умов і поширення фаун тетрапод. Поширення фаун тетрапод, в яких домінували рослинні дицинодonti, інші терапсиди і продвинуті темноспондили, зазначено штрихуванням (території Південної Америки, Африки, Індії, Європи, Росії та Китаю). Зірочкою вказано місце знаходження фаун тетрапод, описаних авторами роботи у відкладеннях Сахари (Африка), пізня Пермь: примітивні едопоїдні амфібії, праейзаври, морадизавринові капторинідні рептилії (за Sidor et al., 2005).

Масові вимирання біоти в Пермському періоді

Хронологія масових вимирань та екосистемних криз в Пермському періоді:

- 1) Олсоновське масове вимирання біоти, кінець ранньої Пермі, 270 млн.р.т.;
- 2) пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти, кінець середньої Пермі, 260 млн.р.т.;
- 3) пізньо-Пермська екосистемна криза, пізня Пермь, 259 - 250 млн.р.т.
- 4) термінальне Пермське масове вимирання біоти, 250 млн.р.т.

Олсоновське масове вимирання біоти

Посухи призвели до масового вимирання біоти в ранній Пермі. Наприкінці ранньої Пермі, приблизно 270 млн.р.т. відбулось масове вимирання біоти (т.зв. Олсоновське вимирання): через різкий підйом температур і зниження рівня моря почались сильні посухи, що призвело до загибелі лісів-боліт і 65% всіх хребетних тварин. Олсоновське вимирання біоти пережили посухостійкі організми. Крім того, в екосистемах почали домінувати дрібно розмірні тварини (т.зв. «ліліпутний ефект масових вимирань біоти»).

Ліліпутний ефект масових вимирань біоти. Проведені дослідження показали, що після масових вимирань біоти, як правило, виживають дрібно розмірні групи тварин. Цей феномен отримав назву «ліліпутний ефект масових вимирань біоти». Причини ліліпутного ефекту: а) великій тварини важче сховатись в умовах природної катастрофи; б) популяції великих тварин, як правило, нечисленні (оскільки на одній і тій же території може прогодуватись тільки десяток великих і сотні і тисячі дрібних тварин) і при стресовому зниженні чисельності популяції - починаються близькоспоріднені схрещування, що призводить до накопичення ушкоджень в молекулах ДНК, до припинення розмноження організмів і до вимирання крупнорозмірного виду тварин; в) у дрібно розмірних тварин – короткий репродуктивний цикл порівняно з крупнорозмірними тваринами, що дозволяє їм більш швидко розмножуватись; г) дрібно розмірні тварини потребують меншої кількості життєвих ресурсів порівняно з крупнорозмірними тваринами.

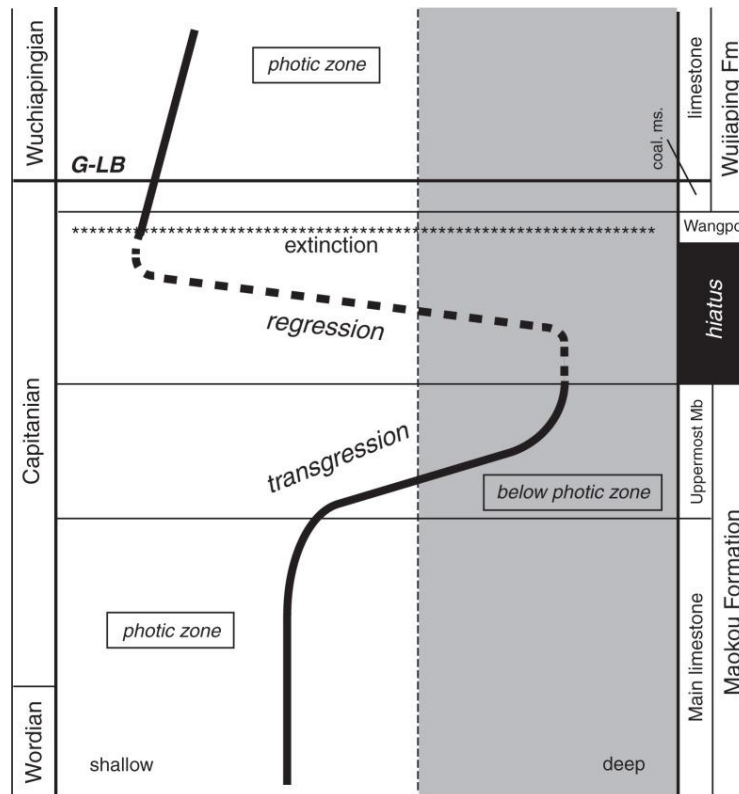
Пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти

Камурське похолодання призвело до масового вимирання біоти. Наприкінці середньої Пермі, приблизно 260 млн.р.т., через низькі температури навколишнього середовища відбулось масове вимирання біоти, в ході якого найбільше постраждали теплолюбні організми (вимерли коралові рифи і інші тропічні організми) і після якого в екосистемах почали домінувати холодостійкі організми (наприклад, серед терапсид вижила група, яка придбала шерсть і справжню теплокровність; ці тварини дали початок продвинутим терапсидам).

Причини різкого зниження температур пов'язують: а) з виверженням Емейшенських базальтових магм на території Південного Китаю і з початком т.з. «вулканічної» зими; б) з нестабільністю геомагнітного поля Землі і зниженням температур через утворення хмар з іонізованого азоту внаслідок проникнення до атмосфери Землі космічного випромінення; в) з астероїдним бомбардуванням Землі і т.н.

Емейшенське виверження базальтових магм. Наприкінці середньої Пермі відбулось Емейшенське виверження базальтових магм (західне узбережжя Південного Китаю) в ході масивного плюмового магматизму. Внаслідок застигання вивержених магм сформувалась Емейшенська вулканічна провінція. За часом це виверження збігається з Гваделупським масовим вимиранням біоти (за Wignall et al., 2009).

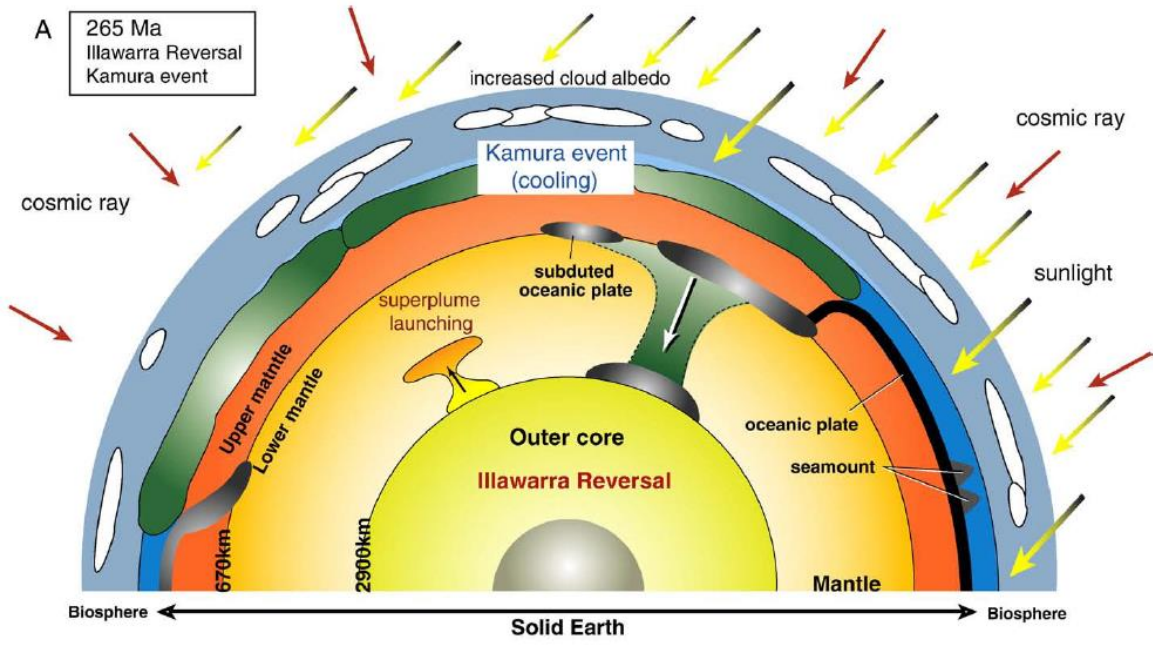
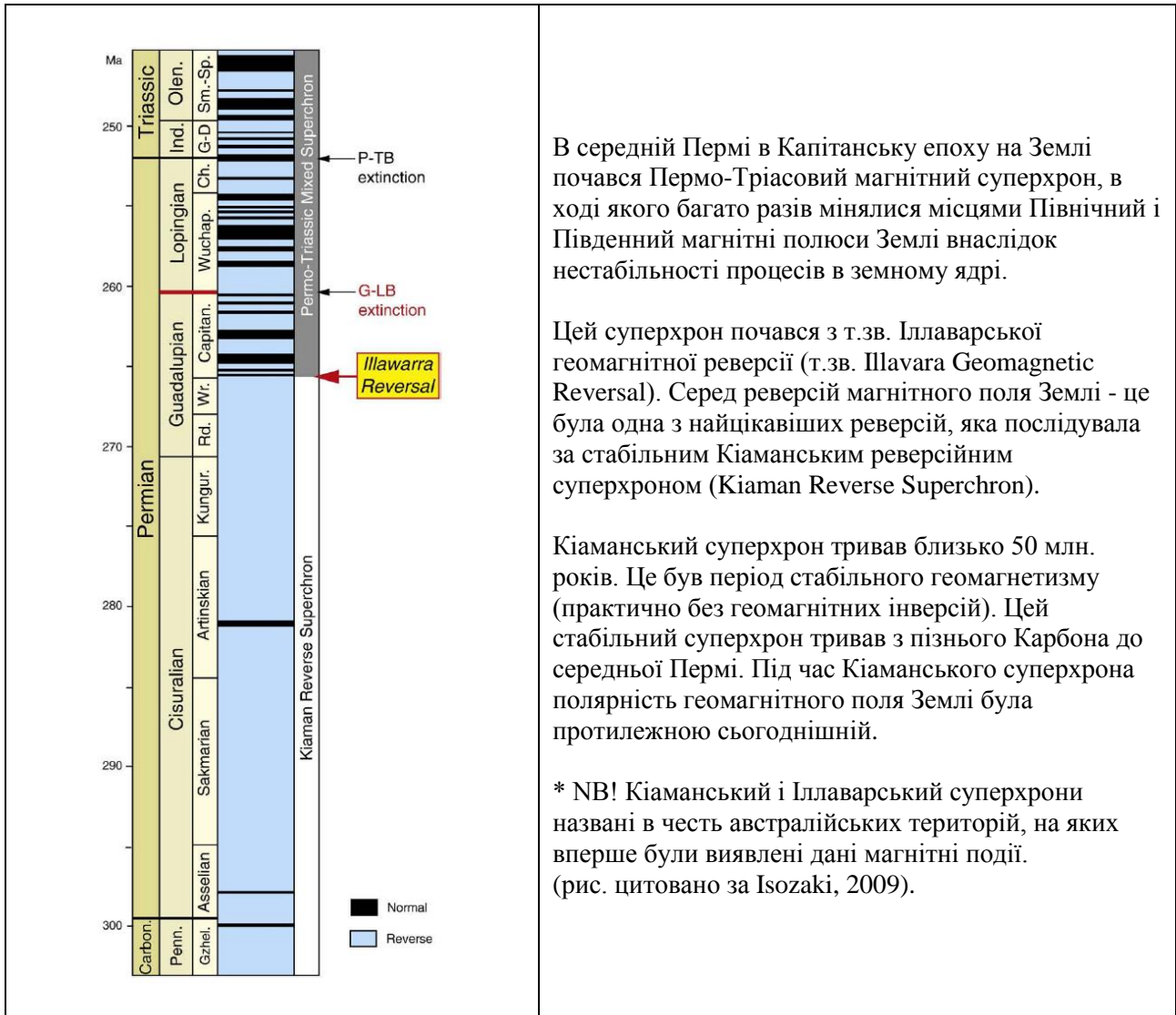
Пізньо-Гваделупське вимирання біоти і різке коливання рівня моря. Isozaki Y. з колегами (2008), аналізуючи відкладення Капітанської епохи пізнього Гваделупія на території Південного Китаю, виявили з боку океану Тетіс різкі коливання рівня моря: спочатку - рівень моря різко підвищився (трансгресія), при цьому бентосні організми виявились нижче фотичної зони; потім - рівень моря різко знизився (регресія). При цьому в геогоризонті віком 260 ± 4 млн.р.т. було виявлено вулканічний попіл. Цим же часовим інтервалом датується геогоризонт масового вимирання біоти (за Isozaki et al., 2008).



Зміни рівня моря в Капітанську епоху пізнього Гваделупія в Південному Китаї з боку океану Тетіс. На початку рівень моря різко піднявся (епоха трансгресії моря), а потім - різко знизився (епоха регресії моря). Різкому зниженню рівня моря відповідає зона масового вимирання біоти і зона відкладень вулканічного попелу. Капітаній характеризується глобальною регресією рівня моря, при цьому зареєстрований найнижчий в Фанерозої рівень моря (за Isozaki et al., 2008).

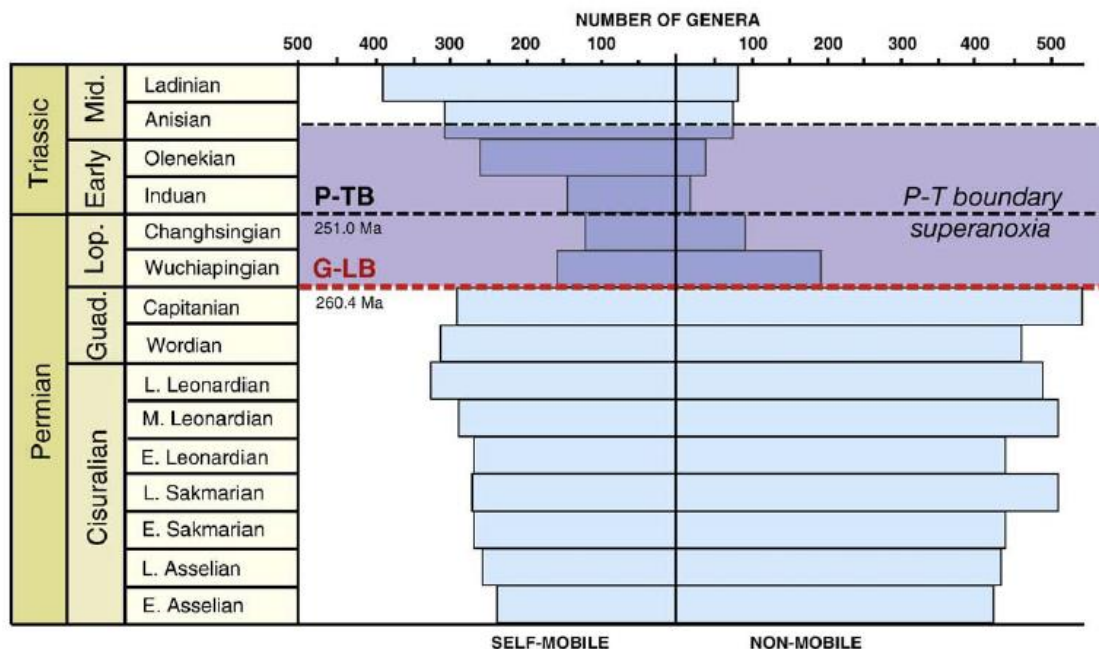
Іллаварський геомагнітний реверсійний цикл і пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти. Середня Пермь. В середній Пермі в Капітанську епоху на Землі почався Пермо-Тріасовий магнітний суперхрон, в ході якого багато разів мінялися місцями Північний і Південний магнітні полюси Землі внаслідок нестабільності процесів в земному ядрі. Цей суперхрон почався з т.зв. Іллаварської геомагнітної реверсії (т.зв. Ilavara Geomagnetic Reversal).

Isozaki Y. (2009) звернув увагу на той факт, що інтенсивний плюмовий вулканізм і пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти відбулись приблизно через 5 млн. років після Іллаварської реверсії магнітних полюсів і початку циклу нестабільності магнітних полюсів Землі. Isozaki Y. (2009) припустив, що початок формування суперплюму дестабілізував зовнішнє розплавлене металеве ядро Землі, що запустило суперхрон нестабільного магнітного поля Землі. Нестабільність геомагнітного динамо Землі спровокувала ослаблення магнітного поля Землі, і, як наслідок, - відбулося проникнення космічного випромінювання в атмосферу. Це випромінювання іонізувало атмосферний азот, що сприяло його агрегації в хмари, які значно підвищили альбедо атмосфери, що і призвело до охолодження Землі (оскільки сонячні промені не проникали на Землю). В результаті - почалось т.зв. похолодання Камури (Kamura cooling event) (Isozaki et al., 2007). При цьому, за розрахунком Isozaki Y. (2009), суперплюму знадобилось близько 5 млн. років для підйому до поверхні Землі.



Початок підйому суперплюма з зовнішнього розплавленого металевого ядра Землі призвів до дестабілізації магнітного геодинамо і до частій інверсії магнітних полюсів у середній - пізній Пермі - Тріасі. Вважають, що під час інверсії полюсів - атмосфера інтенсивно піддавалася космічному випромінюванню, що призвело до формування щільних азотних хмар, які не пропускали видиме сонячне світло на Землю, що спровокувало похолодання клімату (цитовано за <http://www.palaeos.com> з роботи Isozaki, 2009).

Пізно-Гваделупське вимирання біоти співпадає з початком аноксії в екосистемах. Події Емейшенського вулканізму тривали досить довго, в інтервалі 260 - 254 млн.р.т., і саме під час цього вулканічного циклу розпочались аноксії в екосистемах пізньої Пермі. Проведені дослідження свідчать про те, що початок зниження біорізноманіття в пізній Пермі збігається з границею Гваделупій - Лопінгій, тобто, з початком супераноксії в навколишньому середовищі і з початком пролонгованої пізньо-Пермської екосистемної кризи. На думку Isozaki Y. (2009), причиною цієї кризи став підйом мантійного суперплюма до поверхні Землі (цитовано за Isozaki, 2009).



Зниження родової різноманітності біоти в результаті пізньо-Гваделупського (G-LB, 260,4 млн.р.т.) і термінального Пермського (P-TB, 251,0 млн.р.т.) вимирання біоти (цитовано за Isozaki 2009).

NB! Зверніть увагу! Емейшенське виверження було глибинним (про це свідчить винос на поверхню Землі рідкоземельних металів) і повинно було призвести до зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі. Однак, цього не сталося. Чому? З одного боку, цілком можливо, що виверження були підводні - а при підводній дегазації магми вільний кисень не утворюється. Згідно з іншими даними, характер дегазації магм залежить від того, через які породи відбувається підйом мантійного плюму до поверхні Землі.

NB! Цікаво відзначити, що в кінці середньої Пермі дослідниками зареєстровані зміни в хімічному складі океанічних вод. Зокрема, було показано мінімальне співвідношення стронцію до кальцію, Sr^{2+}/Ca^{2+} .

Пізно-Гваделупське масове вимирання біоти 260 млн.р.т. торкнулось як морських, так і наземних екосистем. Середньо-Пермське Гваделупське вимирання біоти на початку було виявлено серед морських організмів і за часом відповідало масованим Емейшенським вулканічним виверженням на території Китаю. Day M.O. з колегами (2015) досліджували даний часовий інтервал для наземних екосистем і виявили значне вимирання серед наземних тетрапод на території південної Африки в пізньому Капітанії. Проведений авторами роботи аналіз фосилій і геохронологічний аналіз показали 74-80% втрату родового різноманіття серед даних груп приблизно $260,259 \pm 0,081$ млн.р.т. Отримані результати свідчать про те, що наприкінці Гваделупія масове вимирання біоти торкнулось не тільки морських мешканців, а й наземних тварин, і що існує пряма часова кореляція між Емейшенським вулканізмом, термінальним Гваделупським вимиранням морської біоти і вимиранням диноцефалових терапсид на суші (за Day et al., 2015).

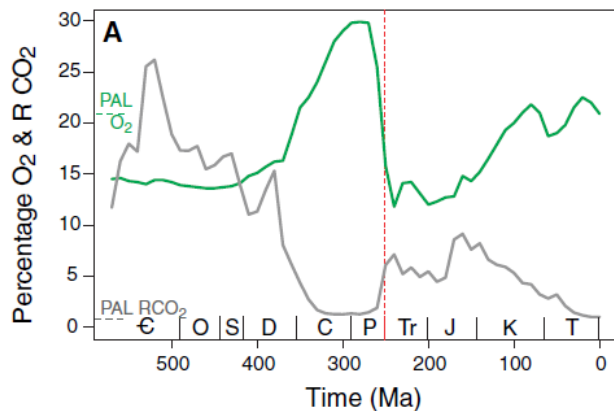
age (Ma)	global stage	Lithostratigraphy		Tetrapod assemblage zone	Rhineschiake	Parareptilia	Basal synapsids	Biarmosuchia	Dinocephalia	Basal amniotes	Dicynodontia	Georgiina	Therocephalia	Marine realm
		Group	Formation	Member										
258	Wuchi.		Hoedemaker Member	<i>Tropidostoma</i>										
259	GLB*	Ereishan LP	Teekloof Formation	Poortjie Member	<i>Pristerognathus</i>	<i>Paracerasaurus</i>	<i>Prorhinodonta</i>	<i>Prorhinodonta</i>	<i>Prorhinodonta</i>	<i>Prorhinodonta</i>	<i>Prorhinodonta</i>	<i>Prorhinodonta</i>	<i>Prorhinodonta</i>	<i>Prorhinodonta</i>
260														
260.259 ± 0.081 (K1202-B1)		Beaufort	Karelskraal Member	<i>Tapinocephalus</i>										possible range of mid-Permian marine extinctions
261	Capitanian													
262														

Стратиграфічне поширення наземних тетрапод на кордоні між середньою і пізньою Перм'ю на території південної Африки. Горизонтальною пунктирною лінією вказано часовий інтервал пізньо-Гваделупського вимирання біоти. Дані по вимиранню морської біоти взяті з літературних джерел, цитованих у роботі (за Day et al., 2015).

Екосистемна криза в пізній Пермї (259 – 250 млн.р.т.).

Через спеку, посуху, нестачу кисню в навколишньому середовищі - в екосистемах пізньої Пермї почалась тривала (9-8 млн. років) екосистемна криза. В ході цієї кризи почалась зміна фаун. Наприклад, в морях в Палеозої панували брахіоподи, але в пізній Пермї їх витіснили двостулкові молюски як організми, більш стійкі до нестачі кисню. З'явилися нові групи хребетних тварин, що мали більш досконалу дихальну систему: так, у продвинутих терапод з'явилась діафрагма, яка зробила процес дихання більш ефективним і т.н.

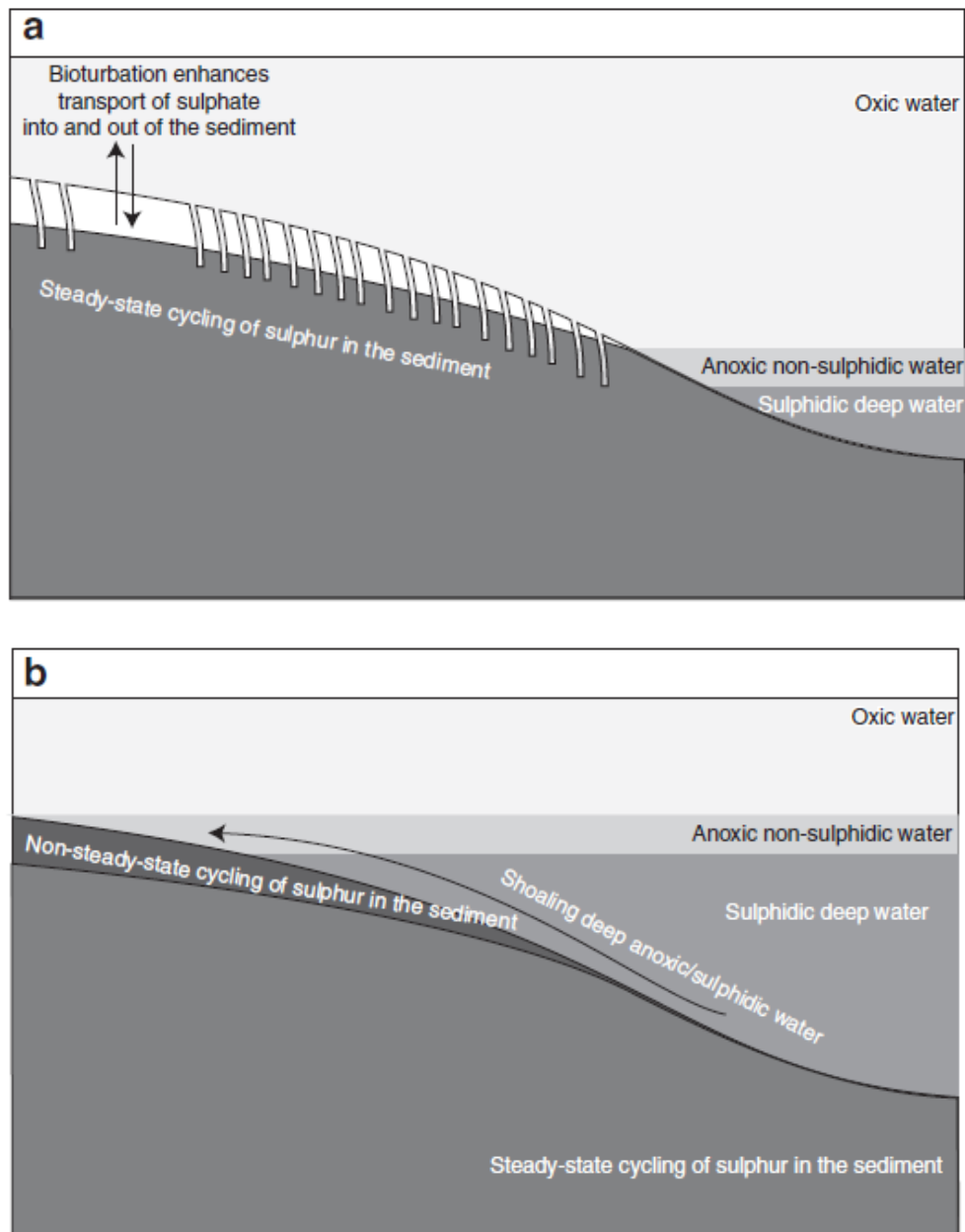
Пізньо-Пермська криза була викликана гіпоксією і потеплінням клімату. Huey R.V. та Ward P.D. (2005) досліджували наземних хребетних пізньої Пермї і показали, що криза в наземних екосистемах почалась задовго до термінальної Пермської катастрофи і була спровокована гіпоксією і потеплінням клімату. Така зміна умов навколишнього середовища спровокувала стиснення допустимих висотних екологічних ніш проживання до територій, що знаходяться на рівні моря. Дослідження, проведені авторами роботи, показали, що висотне обмеження ніш проживання сприяло редукції різноманітності ніш проживання, призвело до фрагментації і ізолювання популяцій і стало однією з причин вимирання наземних хребетних в пізній Пермї (за Huey & Ward, 2005).



Зміна концентрації кисню і вуглекислого газу в навколишньому середовищі за останні 540 млн. років. Де: по осі OY - рівень кисню, O₂ (зелена крива) і рівень вуглекислого газу в навколишньому середовищі, CO₂ (сіра крива) в порівнянні з сучасним вмістом даних газів в атмосфері (горизонтальні пунктирні лінії на графіку PAL O₂, PAL CO₂); по осі OX - геологічний час, млн.р.т. Глобальна

гіпоксія почалась в пізній Пермі. Термінальне Пермське вимирання біоти вказано вертикальною червоною пунктирною лінією. NB! Мінімальний рівень кисню в Тріасі відповідає сучасній концентрації кисню на висоті 5 км (цитовано за Huey & Ward, 2005).

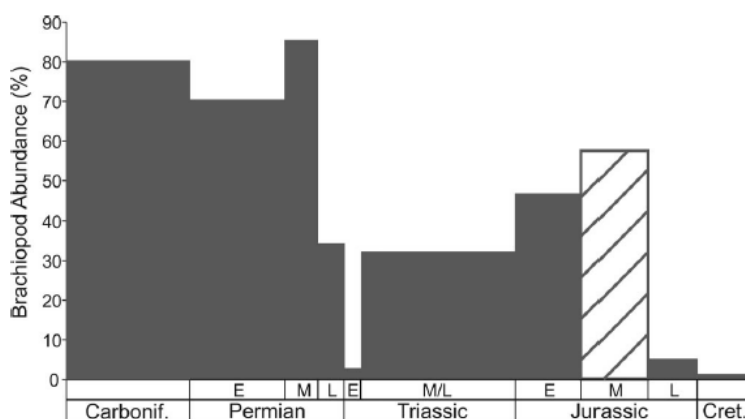
Протягом пролонгованої кризи в пізній Пермі в океанах відбувалась втрата біорізноманіття через аноксії. Глобальний аналіз фосилій свідчить про те, що значна втрата біорізноманіття в океанах відбулась до фінальної Пермської катастрофи, яка вбила 90% морських видів. Shen Y. з колегами (2011) на підставі аналізу розподілу ізотопів сірки (^{32}S , ^{33}S , ^{34}S і ^{36}S) у відкладеннях даної епохи прийшли до висновку, що причиною втрати біорізноманіття стала аноксичність океанічної води. Зокрема, дослідники виявили негативну екскурсію ізотопів сірки-34 ($\delta^{34}\text{S}$) одночасно з негативною екскурсією ізотопів сірки-33 ($\Delta^{33}\text{S}$), що свідчить про нестачу сульфатів, а отже і кисню, не тільки в глибинних, а й в приповерхневих шарах океану в результаті більш поверхневого розташування безкисневих глибинних вод (за Shen Y. et al., 2011).



А - Цикл сірки в звичайних умовах, при яких відбувається аерація прибережних седиментів в результаті процесу біотурбації. При цьому сульфати транспортуються в глиб седиментів. Б - Цикл сірки в умовах приповерхневого розташування глибинних аноксичних вод. При цьому процес

біотурбації зупиняється, сульфати перестають надходити в глиб седиментів. У підсумку, формуються пірити з негативними значеннями ізотопів сірки-33 і сірки-34 (за Shen Y. et al., 2011).

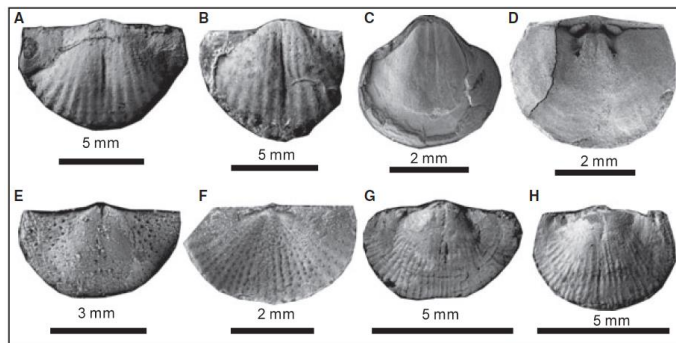
Пізньо-Пермська криза брахіопод пов'язана з нестачею кисню в океані. Clapham M.E. і Bottier D.J. (2007) проаналізували зміни чисельності брахіопод і молюсків в палеоспільнотах середньої і пізньої Пермі і встановили, що в пізній Пермі, задовго до термінальної Пермської катастрофи, відбулись зміни в характері домінування морських мешканців: якщо в спільнотах середньої Пермі (як і в цілому, в Палеозої) домінували брахіоподи, то в пізній Пермі домінувати почали двостулкові молюски. Причини - аноксичні умови в глибинах океанів. Молюски виявились більш толерантними до нестачі кисню в порівнянні з брахіоподами. Термінальна Пермська катастрофа майже повністю знищила брахіопод. В середньому-пізньому Тріасі їх чисельність частково відновилась, але брахіоподи так і не змогли повернути собі домінуючі позиції в морських екосистемах (за Clapham & Bottier, 2007).



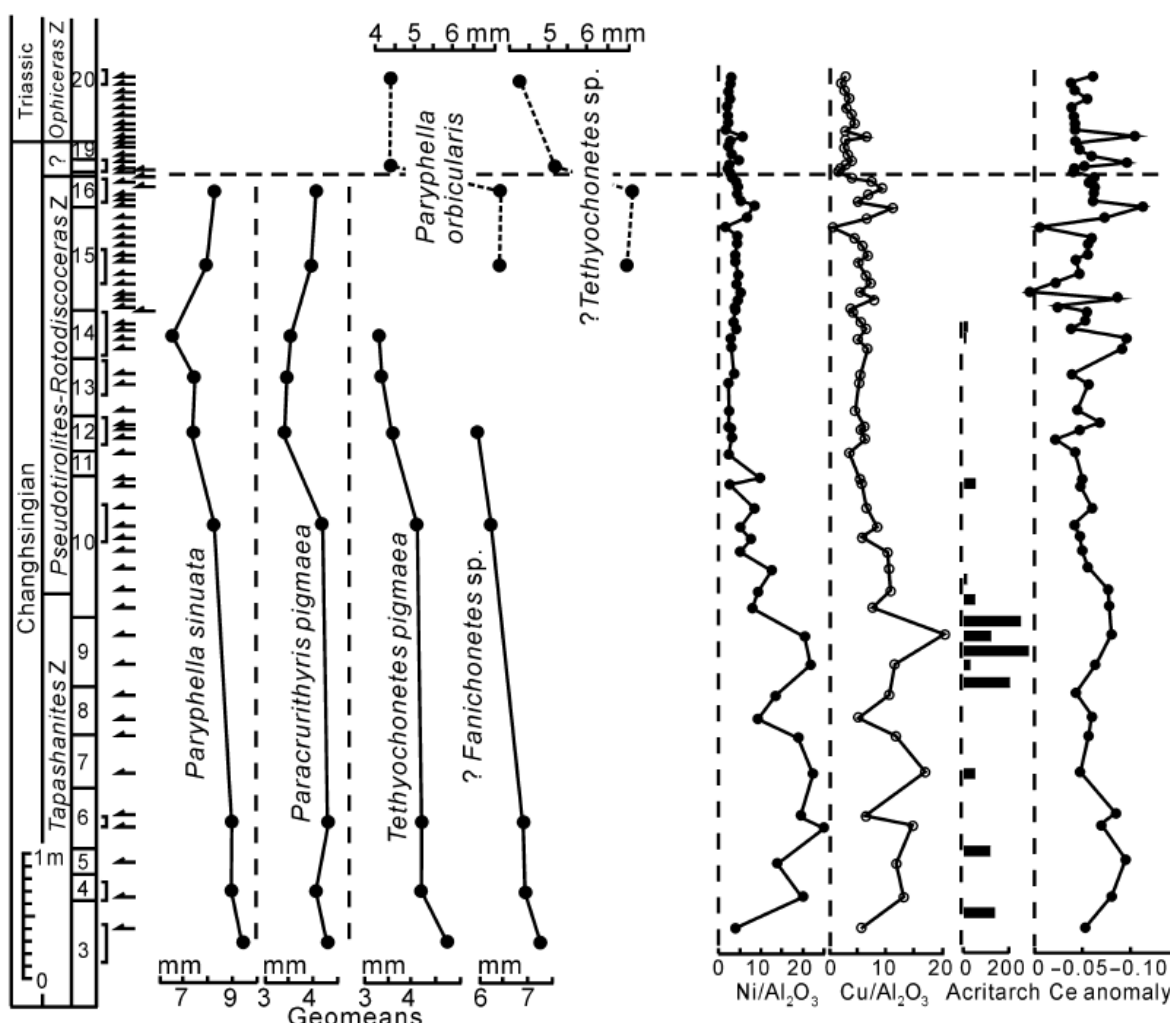
Зміни відносної чисельності брахіопод протягом Кам'яновугільного - Крейдяного періодів. Автори роботи припускають, що середньо-Юрська чисельність брахіопод - завищена (дані виділені штрихуванням) (за Clapham & Bottier, 2007).

* NB! Двостулкові молюски мають зябра і активну систему кровообігу, а брахіоподи – не мають. Це означає, що двостулкові молюски, в цілому, більш ефективно регулюють свої хімічні взаємовідносини з навколишнім середовищем. <http://sci-dig.ru/paleontology/prichina-evolyutsionnogo-porazheniya-brahiopod/>.

Пізньо-Пермська криза брахіопод пов'язана зі зниженням первинної продуктивності океану, а не з гіпоксією. He W.H. з колегами (2010) досліджували морфологічну відповідь пізньо-Пермських брахіопод на зміни умов навколишнього середовища. Отримані авторами роботи дані показали, що розміри тіла брахіопод значно зменшувались до і під час масового термінального Пермського вимирання біоти. Потім за короткий проміжок часу у таксонів брахіопод, резистентних до вимирання, розміри тіла збільшились в більш пізню епоху масових вимирань. І потім драматично знизилась знову на межі Пермь-Тріас. Дані по відносній поширеності мікроелементів свідчать про те, що події редуції розмірів тіла брахіопод, які відбулися до, під час і після масового вимирання біоти були запущені колапсом первинної продуктивності океану, тоді як зниження рівня кисню в навколишньому середовищі мало менше значення. Епізод зростання розмірів тіла у двох видів брахіопод, резистентних до вимирання, не пов'язаний зі змінами умов навколишнього середовища і, мабуть, є результатом редуції міжвидової конкуренції за ресурси після зникнення конкурентів в ході масових вимирань (за He et al., 2010).



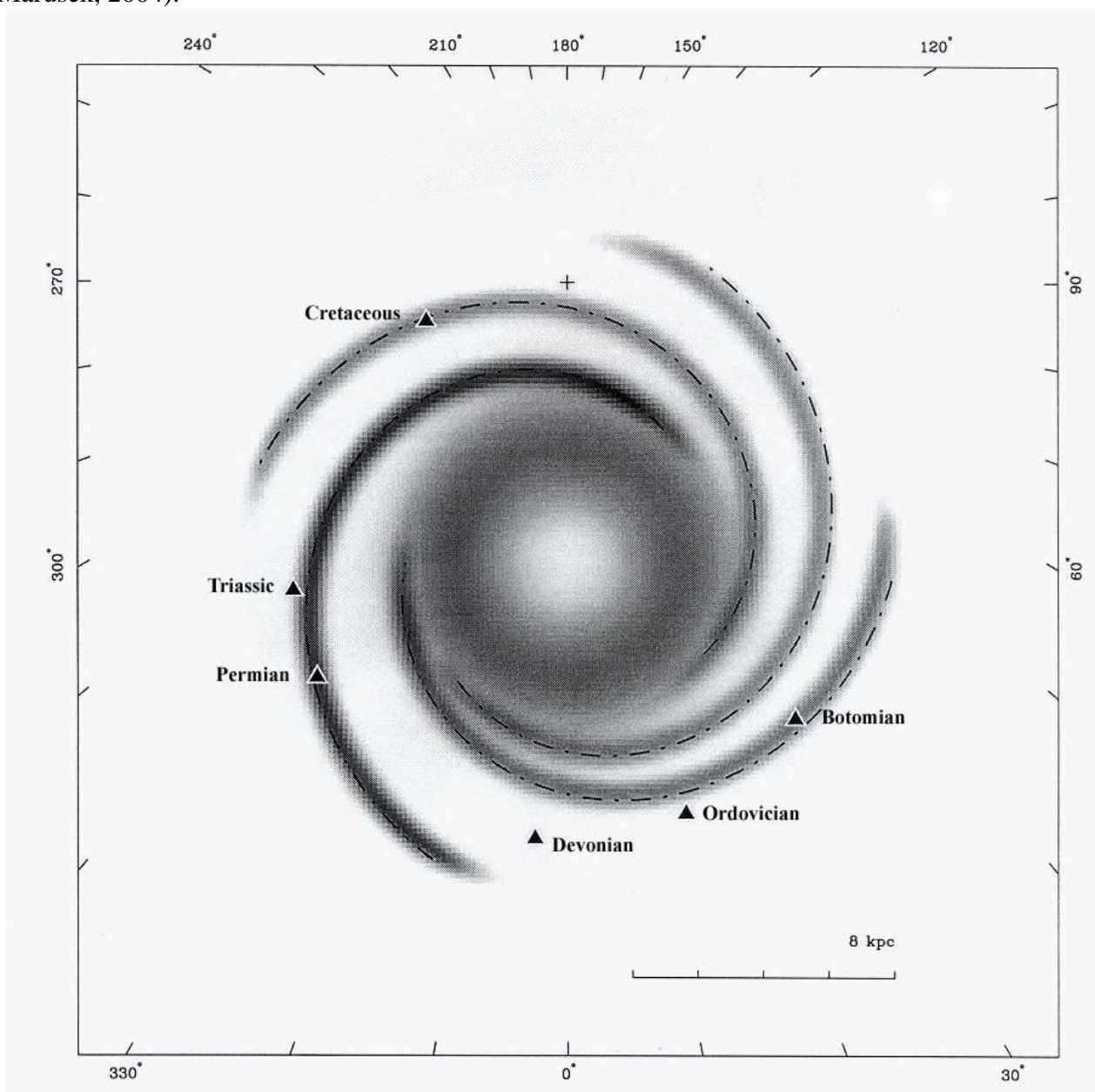
Фотографії найбільш поширених видів брахіопод, які кількісно досліджувались в даній роботі: А,В - *Paryphella sinuata*; (А) спинна стулка; (В) черевна стулка; С,Д - *Paracrurithyris pigmaea*; (С) внутрішня сторона черевної стулки; (Д) внутрішня сторона спинної стулки; Е,Ф - *Tethyochonetes pigmaea*; (Е) внутрішня сторона черевної стулки; (Ф) внутрішня сторона спинної стулки; Г,Н - *Fanichonetes* sp.; (Г) черевна стулка; (Н) черевна стулка (за He et al., 2010).



Зміни розмірів тіла, поширення акрітарх (це - цисти водоростей, які перебувають у спокої), геохімічні індикатори рівня кисню в геологічному минулому Землі (Ce-аномалії) і палеопродуктивність (поширеність мікроелементів Ni і Cu) (за He et al., 2010).

NB*! В даній роботі для оцінки змін в рівні первинної продуктивності в океанах автори використовували співвідношення Ni/Al_2O_3 та Cu/Al_2O_3 ; крім того - оскільки водорості є найважливішими первинними продуцентами в океанах - оцінювали відносну кількість акрітарх – кількість цист водоростей, які перебувають у стані спокою (за He et al., 2010).

Причина пізньо-Пермської пролонгованої екосистемної кризи – система позаземних імпаکتів. Дослідження, проведені Marusek J.A. (2004), свідчать про те, що останні 5-8 млн. років Пермського періоду супроводжувались серією масованих імпактних ударів, досить інтенсивних, щоб порушити стабільність земної кори і викликати розрив кори в протилежній частині Земної кулі, що в свою чергу призвело до масованого виливу базальтових магм в Південному Китаї (Емейшенська трапова провінція) і в Сибіру (Сибірська трапова провінція). Дегазація вивержених магм призвела до закислення навколишнього середовища і спровокувала кілька хвиль масових вимирань біоти (за Marusek, 2004).



Причиною масованих імпаکتів протягом геологічної історії Землі може бути проходження Сонячної системи через диск Галактики. Знаком «+» відзначено сучасне положення Сонячної системи щодо Галактичного диска. Трикутниками вказані події найбільш масових вимирань біоти на Землі (цитовано за Marusek, 2004).

Термінальне Пермське вимирання біоти

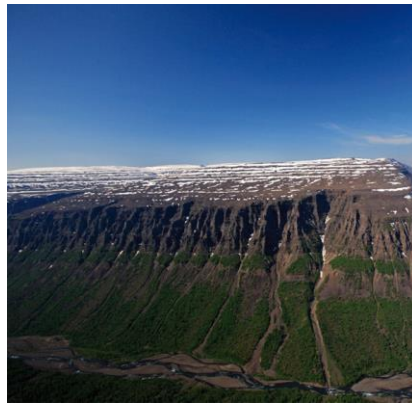
Наприкінці Пермського періоду відбулось масове вимирання видів (наймасштабніше з усіх, які знала Земля). Зникло 96% видів морських організмів і 70% видів наземних організмів. Ця катастрофа стала другим відомим масовим вимиранням комах, в результаті

якого вимерло 83% видів комах (*NB! Перше вимирання комах було зареєстроване під час т.зв. Хангенберзької події наприкінці Девонського періода).

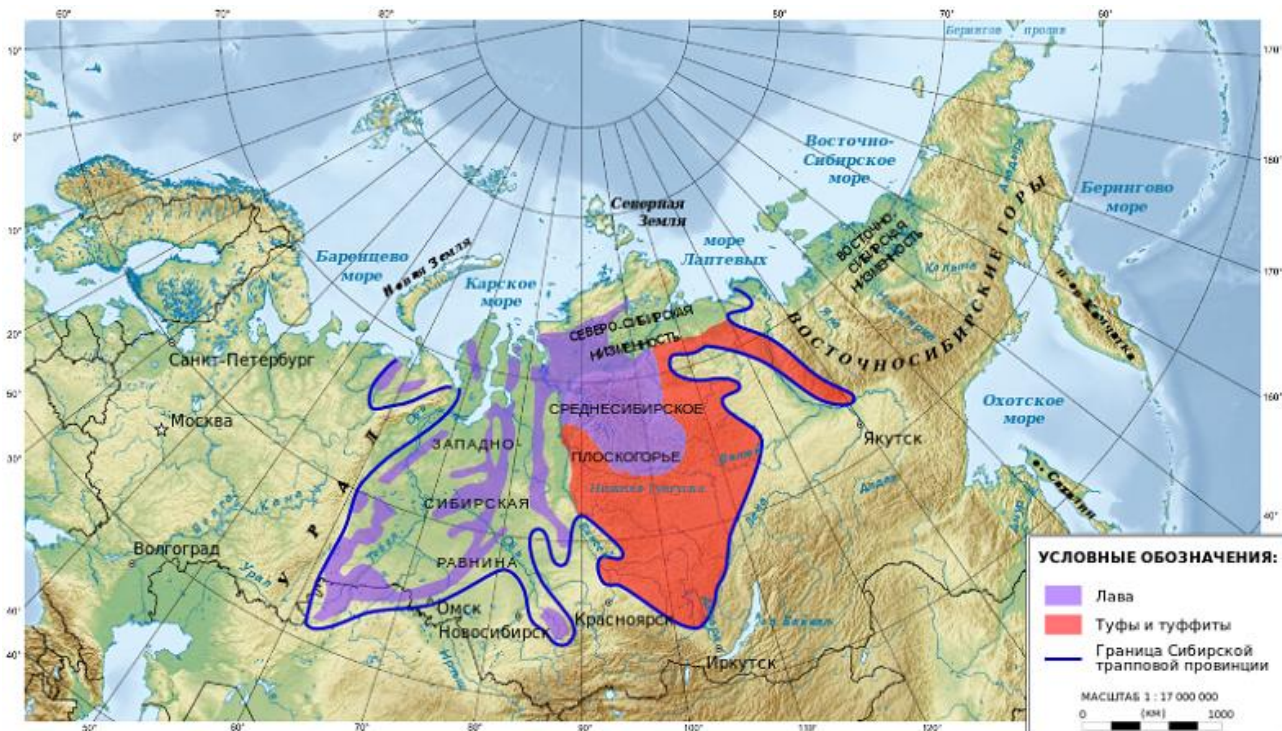
З лиця Землі повністю зникли ліси з голонасінних дерев. Серед морських мешканців - найбільше постраждали ті, які мали сильно мінералізовані скелети і не мали резервів мінеральних речовин. Виявлені множинні мутації у рослин (трав'янистих спорових і голонасінних), що жили в період кризи, тобто приблизно 251 млн.р.т.

Катастрофічні причини термінального Пермського вимирання видів:

а) масоване виверження магм в Сибіру, яке призвело до формування Сибірських трапів - терас із застиглої лави, висота терас - 4 км, площа терас - 4 млн. км². Виверження магм супроводжувались підвищенням рівня радіації. Крім того, при дегазації базальтових магм виділилась велика кількість оксиду сірки. Ці оксиди з'єднались з крапельками води в атмосфері, що призвело до випадання по всій Землі кислотних дощів і до загибелі лісів, а також багатьох наземних і водних мешканців (переважно тих, які мали зовнішній мінералізований скелет).



Сибірські трапи (за <http://www.rusrep.ru/article/print/10013579/>).

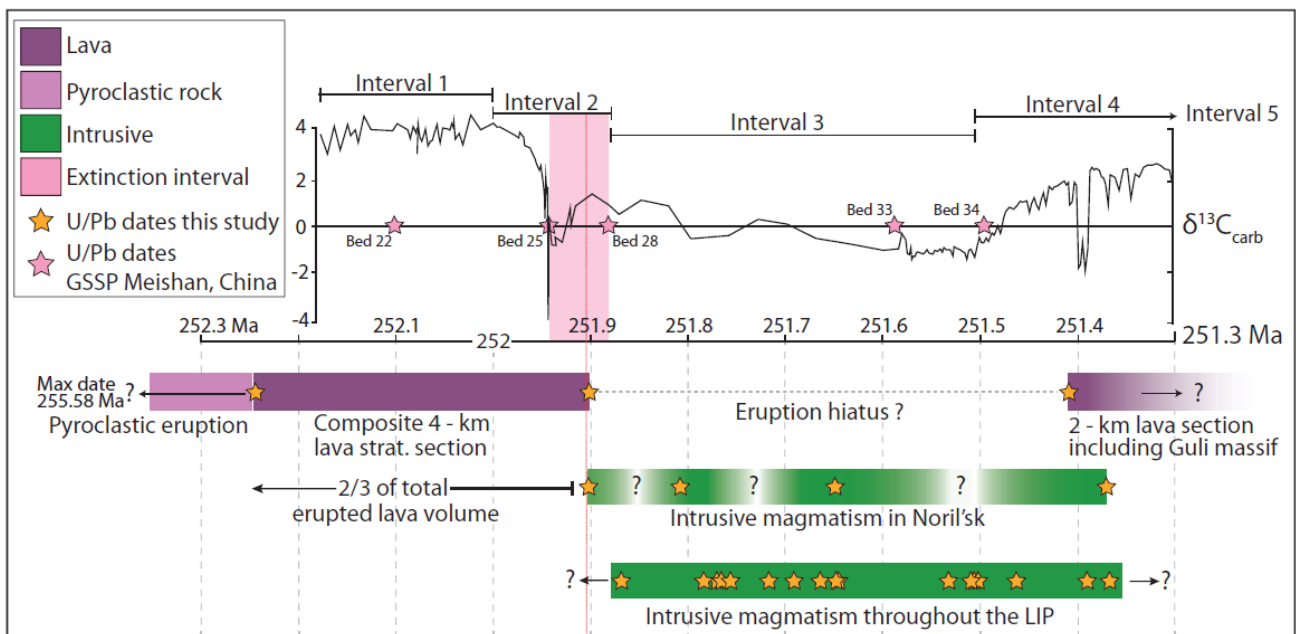


Карта, що показує розташування Сибірської траппової провінції (виділено суцільною лінією) (за <http://vulkania.ru/interesnye-fakty/massovoe-vyimiranje-v-permskiy-period-vyizvali-sibirskie-trappyi.html>).

Крім того, вулканічні оксиди сірки легко досягали стратосфери і руйнували озоновий екран, що призвело до надмірного опромінення організмів УФ-В променями і стало однією з

причин накопичення мутацій (виявлених у фосилізованих матеріалах кінця Пермського періоду). Другою причиною мутагенності навколишнього середовища в пізній Пермї - було іонізуюче випромінювання вивержених магм. Так, наприкінці Пермї у відкладеннях замість одиночних спор - масово виявляють тетради спор лікопсид (спорових плауновидих рослин), які не розійшлись одна від одної під час формування. Причини - надлишкове УФ-В опромінення наземних флор через руйнування стратосферного озонного екрану вулканічними газами, які вивергались в ході Сибірського трапового вулканізму.

Уточнене уран-свинцеве датування часу виверження магм в зоні Сибірської магматичної провінції підтвердило його ключову роль в подіях термінального масового вимирання біоти і пояснило причини гальмування відновлення біоти протягом раннього Тріасу. Отримані Burgess S.D. і Bowring S.A. (2015) уточнені дані по уран-свинцевому датуванню магм, вивержених в кінці Пермського періоду в зоні Сибірської магматичної провінції, свідчать про те, що: 1) дві-третьої загального обсягу Сибірських магм було вивержено протягом 300 тис. років до і під час пізньо-Пермського масового вимирання біоти; 2) виверження магм тривало ще не менше 500 тис. років після завершення епохи термінального Пермського вимирання біоти; 3) початок масивного надходження інтрузивних (не вивержених на поверхню) магм в верхню кору збігся з масовим вимиранням біоти і тривав ще не менше 500 тис. років в ранньому Тріасі. В цілому, отримані дослідниками результати підтвердили роль Сибірського трапового магматизму в запуску подій масового вимирання біоти в кінці Пермського періоду і дозволили пояснити причини супресії відновлення біоти після масового вимирання протягом раннього Тріаса (за Burgess & Bowring, 2015).



Уточнені дані по уран-свинцевому датуванню вивержених і інтрузивних магм в зоні Сибірської трапової провінції в пізній Пермї - ранньому Тріасі. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю, $\delta^{13}\text{C}$; Lava - вивержені вулканічні магми; Pyroclastic rock - вивержені вулканічні пірокластичні породи; Intrusive - інтрузивні (невивержені) породи; Extinction interval - інтервал масового вимирання біоти в кінці Пермського періоду; U/Pb dates this study - уран-свинцеве датування, отримане в даному дослідженні; Pyroclastic eruption - вивержені пірокластичні матеріали; Composite 4 - km lava strat. section - композитний 4-км лавовий стратиграфічний розріз; 2/3 of total erupted lava volume - 2/3 від загального обсягу вивержених магм; Intrusive magmatism throughout the LIP - інтрузивний магматизм в зоні Сибірської магматичної провінції (за Burgess & Bowring, 2015).

***NB! Інтрузивний магматизм** - процес надходження магм в вищерозташовані товщі кори і її кристалізація в земній корі не досягаючи поверхні на різних глибинах. Для цього процесу характерно

повільне зниження температури і тиску, кристалізація в замкненому просторі (за <http://biofile.ru/geo/23254.html>).

***NB! Пірокластичні породи або пірокласти** - уламкові гірські породи, що утворилися в результаті накопичення викинутого під час виверження вулканів уламкового матеріалу (вулканічні брекчії, туфи і ін.), а також відкладень розпечених хмар і гарячих лавин при вулканічних виверженнях. До пірокластичних порід відносяться також відкладення, що утворюються при затвердінні грязьових потоків, які супроводжують вулканічні виверження (за <http://www.mining-enc.ru/p/piroklasticheskie-porody>).

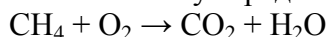
б) зіткнення Землі з великим астероїдом. В Антарктиді в районі Землі Уїлкса на космічних знімках під льодовиковим щитом виявлена астроблема діаметром 500 км. Вважають, що після удару цього астероїда - в Сибіру, з іншого боку Пангеї II, лопнула кора і відбулось виверження базальтових магм, які і сформували Сибірські трапи.



Крім того, Basar з колегами (2003) виявили численні фрагменти метеоритів-хондритів в термінальних Пермських зразках на території Антарктиди. Схожі фрагменти були знайдені в пізньо-Пермських відкладеннях півдня Китаю. Отримані результати свідчать про глобальну імпактну подію на межі Пермь-Тріас (за Vasu et al., 2003).

в) вихід метану з дна океанів через підвищення температури океанічної води (встановлений на підставі значної негативної екскурсії показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в геогоризонтах термінальної Пермі). При цьому причиною роста придонних температур може бути як пізньо-Пермське різке потепління клімату, так і зміна характеру океанічних течій, внаслідок якої до придонних шарів океану потрапили теплі приповерхневі води.

***NB:** В результаті життєдіяльності океанічних бактерій в глибинах океанів в анаеробних умовах утворюється біогенний метан, який має полегшений ізотопний склад. Цей метан у великих кількостях у вигляді клатратів знаходиться на дні океанів, оскільки значний тиск океанічної води перешкоджає його виходу на поверхню. При підвищенні температури – метан виходить з дна океану на поверхню Землі. Окислення цього метану киснем супроводжується зростанням концентрації вуглекислого газу і відповідним зниженням концентрації кисню в навколишньому середовищі.

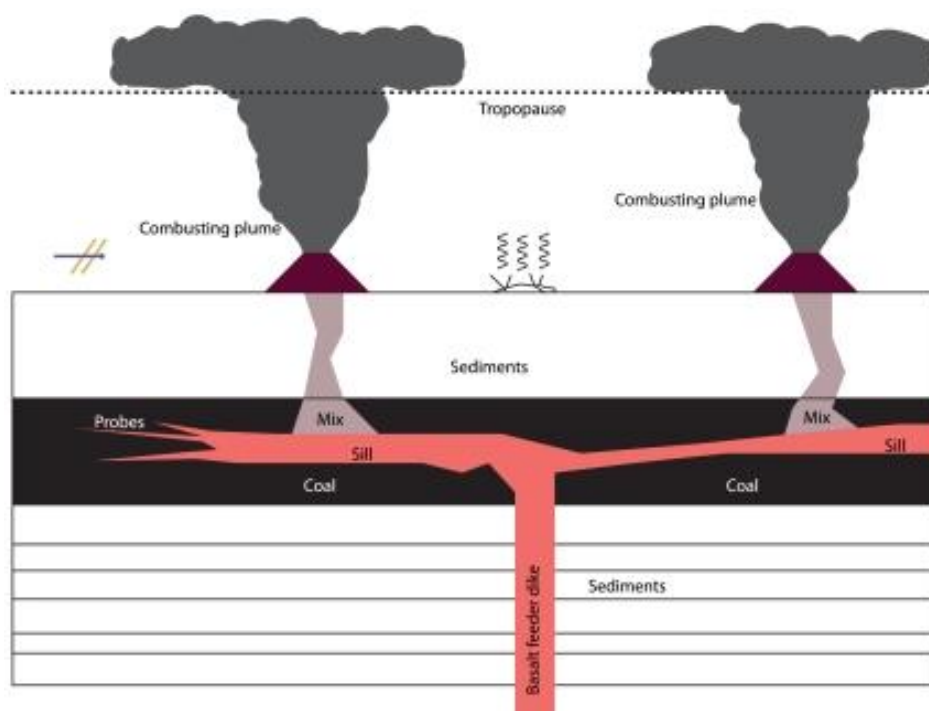


Витрати кисню на окислення метану призводять до розвитку гіпоксії в океані і до загибелі організмів. Слід відзначити, що пік Пермського вимирання видів припадає на період 40000 - 50000 років після виходу метану (т.т. після появи ізотопної вуглецевої аномалії у відповідних геогоризонтах).

*NB! Згідно даних інших дослідників – джерелом надходження значної кількості ізотопно полегшеного метану до навколишнього середовища наприкінці Пермського періоду стало виверження глибинних магм крізь пласти кам'яного вугілля.

Термінальна Пермська катастрофа: вимиранню передувала негативна екскурсія ізотопів вуглецю-13. Точне уран-свинцеве датування геогоризонтів на території Південного Китаю, проведене Shen S.Z. з колегами (2011), показало, що пік вимирань відповідає епосі, яка передувала $252,28 \pm 0,08$ млн.р.т. При цьому вимирання почалось після зниження протягом 90000 тисяч років значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 у відповідному геогоризонті. Інтервал вимирань становив близько 200000 років і був синхронним для наземної і морської біоти. При цьому виявлення обвуглених фосилій свідчить про повсюдність наземних пожеж в епоху вимирання біоти. Автори роботи припускають, що причиною катастрофічного вимирання стало вивільнення величезних кількостей метану до навколишнього середовища (за Shen et al., 2011).

Термінальна Пермська катастрофа: виверження Сибірських базальтових магм йшло через вугільні шари, що призвело до викидів метану. Термінальна Пермська катастрофа супроводжувалась значною негативною екскурсією ізотопів вуглецю-13, що свідчить про вивільнення у навколишнє середовище величезних кількостей органічного вуглецю. Ogden D.E. і Sleep N.H. (2012) в своїй роботі показали, що виверження базальтових магм через вугільні пласти могло спровокувати вивільнення в навколишнє середовище великих кількостей метану, що призвело до глобальної негативної екскурсії показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 (за Ogden & Sleep, 2012).

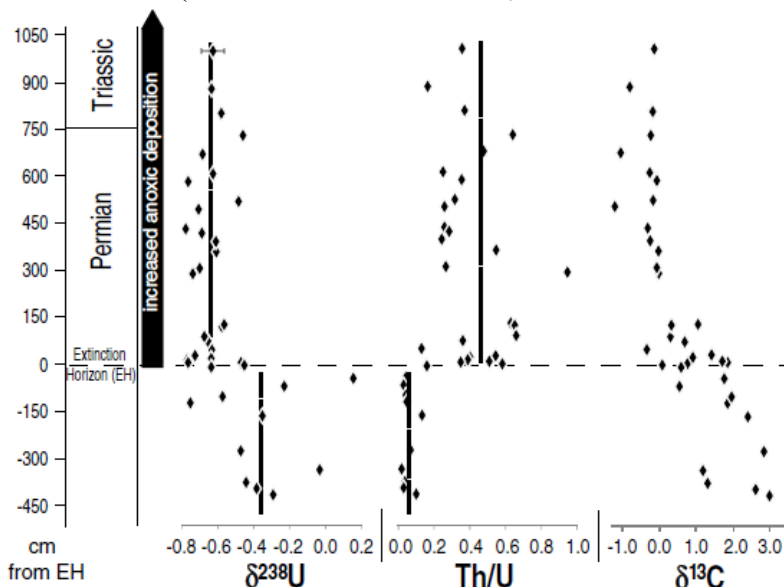


Схема, яка відображає виверження базальтових магм через вугільні пласти, яке могло спровокувати вивільнення в навколишнє середовище величезних кількостей метану і призвести до негативної екскурсії показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 у відкладеннях кінця Пермського періоду (за Ogden & Sleep, 2012).

Термінальне Пермське закислення океану. Clarkson M.O. з колегами (2015), використовуючи дані по величині фракціонування ізотопів бору-11 і вуглецю-13 в морських карбонатах, реконструювали значення рН морської води в пізній Пермї - ранньому Тріасі. Проведені дослідження показали, що: а) у пізній Пермї океанічні води були лужними і мали високу буферну ємність; б) перша фаза термінального Пермського вимирання збіглася з

повільною ін'єкцією вуглекислого газу в атмосферу; при цьому значення кислотності (рН) океанічної води залишились незмінними; в) під час другого імпульсу вимирань відбувся швидкий і масовий викид вуглекислого газу до атмосфери, що призвело до різкої ацидифікації океанічної води і запустило вимирання сильно-кальцифікованої морської біоти (за Clarkson et al., 2015).

Аноксія передувала термінальному Пермському масовому вимиранню біоти, але не була тривалою. Brenneka G.A. з колегами (2011) проаналізували зміни показника ізотопного фракціонування урану-238 ($^{238}\text{U}/^{235}\text{U}$, т.т. $\delta^{238}\text{U}$) і зміни співвідношення Th/U в карбонатах геогоризонта, що відповідає термінальному Пермському вимиранню біоти на території південного Китаю. Проведені дослідження виявили в геогоризонті масового вимирання: а) зниження значень показника ізотопного фракціонування урану з -0,37 ‰ до -0,65 ‰, що свідчить про експансію океанічної аноксії, а також б) показали зростання значень відношення Th/U, що свідчить про зниження концентрації урану в океанічній воді. Використовуючи масову балансову модель, автори роботи встановили, що виявлений ізотопний зсув є результатом шестиразового збільшення переходу урану в аноксичні фракції, що означає відповідне зростання аноксичності океану. Аноксія в океані збіглась за часом або дещо передувала масовому вимиранню біоти і тривала близько 40 000 - 50 000 років під час епохи вимирань. Результати, отримані авторами роботи, не збігаються з гіпотезами, що раніше висувались, про тривалий період аноксії всього океану перед термінальним Пермським вимиранням біоти (за Brenneka et al., 2011).



Зниження значень показника ізотопного фракціонування урану-238 ($\delta^{238}\text{U}$) в епоху термінального Пермського вимирання біоти (Extinction Horizon, EH) свідчить про аноксичність океану; зростання співвідношення Th/U свідчить про масовий перехід урану в аноксичні океанічні фракції; зниження значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 ($\delta^{13}\text{C}$) свідчить про масоване надходження до навколишнього середовища органічного вуглецю з полегшеними ізотопним складом (за Brenneka et al., 2011).

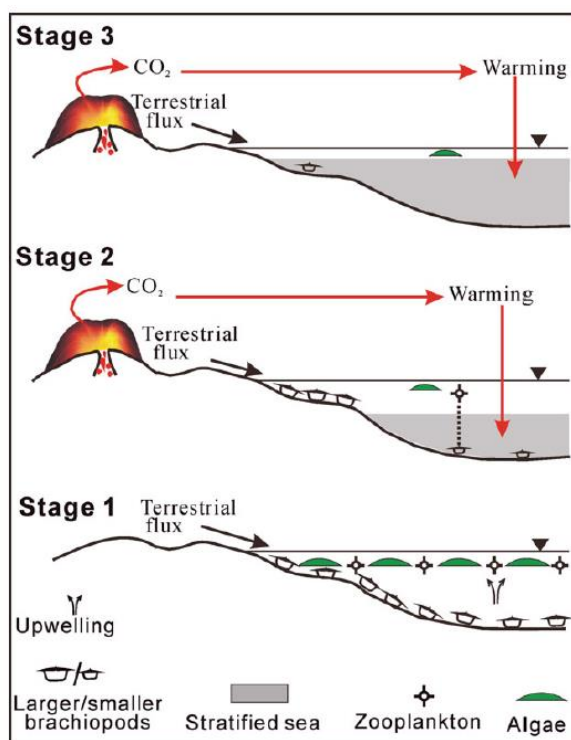
Пермо-Тріасова морська криза: аноксія в глибинах океану + висока температура води. Дослідження, проведені Song H. з колегами (2014), показали, що причиною масового вимирання морських мешканців стали дуже високі температури прибережних вод і аноксія глибинних вод. Наприклад, корали, великі форамініфери, радіоларії - не витримали високі температури, тоді як остракоди - толерантні до високих температур - вижили (але, при цьому - не опускались в аноксичні глибини). Вижили групи молюсків, толерантні одночасно до високих температур і до гіпоксії (за Song et al., 2014).

Стагнація океану і пізньо-Пермська аноксія. Аналіз океанічних седиментів свідчить про те, що пізньо-Пермське масове вимирання біоти супроводжувалось аноксією

придонних вод океану. Численні експериментальні моделі свідчать про те, що маленький температурний градієнт між екваторіальними і приполярними океанічними водами призводив до ослаблення океанічної циркуляції і сприяв повсюдній аноксії в пізньо-Пермських океанах. Згідно з дослідженнями, проведеними Osen A.K. з колегами (2012), причиною аноксичності пізньо-Пермського океану може бути розташування серединно-океанічних хребтів, які порушили циркуляцію океанічних вод: тектонічні реконструкції свідчать про те, що в пізній Пермї Пангея була оточена активною морською зоною субдукції, розташування якої порушувало глобальну циркуляцію вод океану Панталасса (за Osen et al., 2012).

Термінальне Пермське вимирання супроводжувалось високою концентрацією сірководню в океанах. Аналіз ізотопів сірки і вуглецю в океанічних відкладеннях західної Австралії, проведений Grice K. з колегами (2005), показав, що термінальне Пермське вимирання супроводжувалось високою концентрацією сірководню в океанічній воді (еуксініей) навіть у фотичній зоні, що може бути найважливішою причиною, яка запустила події масового вимирання біоти в дану епоху. Аналіз біомаркерів свідчить про домінування в дану епоху неоксигенного фотосинтезу, який забезпечували зелені сірчані бактерії *Chlorobiaceae* (за Grice et al., 2005).

Колапс морських екосистем наприкінці Пермського періоду розпочався з дна. He W.H. з колегами (2015) був проведений аналіз біорізноманіття та розмірів тіла Пермських і Тріасових брахіопод. Проведені дослідження показали, що глибоководні брахіоподи зникли раніше, ніж брахіоподи - мешканці мілководь.



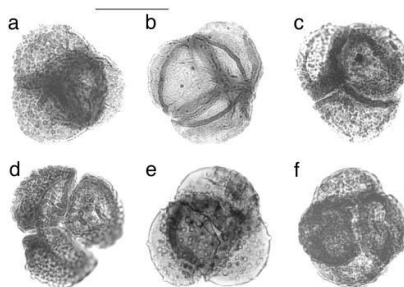
Схема, що відображає три гіпотетичні стадії пізньо-пермського процесу вимирання морської біоти. Де: стадія 1 - умови середовища перед епохою вимирань (апвелінги запускаються різницею температур між глибоководною і мілководною частинами океану; стадія 2 - стратифікований океан з формуванням глибоководного хемокліну (на схемі - це верхня межа сірого фону); в цій зоні океан аноксичний і збіднений поживними речовинами внаслідок уповільнення росту водоростей і зоопланктону; причина формування хемокліну - наземний вулканізм; стадія 3 - формування повсюдно аноксичного океану внаслідок присутності сірководню у воді і швидкого підйому хемокліну до поверхні океану (за He et al., 2015).

Це свідчить про те, що несприятливі умови середовища спочатку торкнулися глибоководних місць проживання, і лише пізніше поширилися на прибережні води. Такі зміни умов проживання пояснюються масованими вулканічними виверженнями, в результаті яких спочатку відбувається стратифікація океану і формується хемоклін в глибинних водах, що призводить до зникнення глибоководного морського бентосу. Потім хемоклін швидко мігрує вгору і поширюється на мілководдя, викликаючи масове вимирання мілководного морського бентосу (за He et al., 2015).

Мутагенність навколишнього середовища під час термінального Пермського вимирання біоти. В ході термінальної Пермської екологічної катастрофи в наземних екосистемах сталась вибіркова втрата переважно деревної рослинності. По всій Землі виживання трав'янистих плаунів (lycopsids) зіграло піонерну роль у відновленні порожніх просторів Пангеї, які втратили ліси. Visscher Н. з колегами (2004) встановили, що мікроспори цих плаунів представляли собою нерозділені тетради, що свідчить про нездатність даних рослин завершити нормальний процес формування спор.

*NB! Вочевидь, розмноження цих плаунів відбувалось вегетативним шляхом.

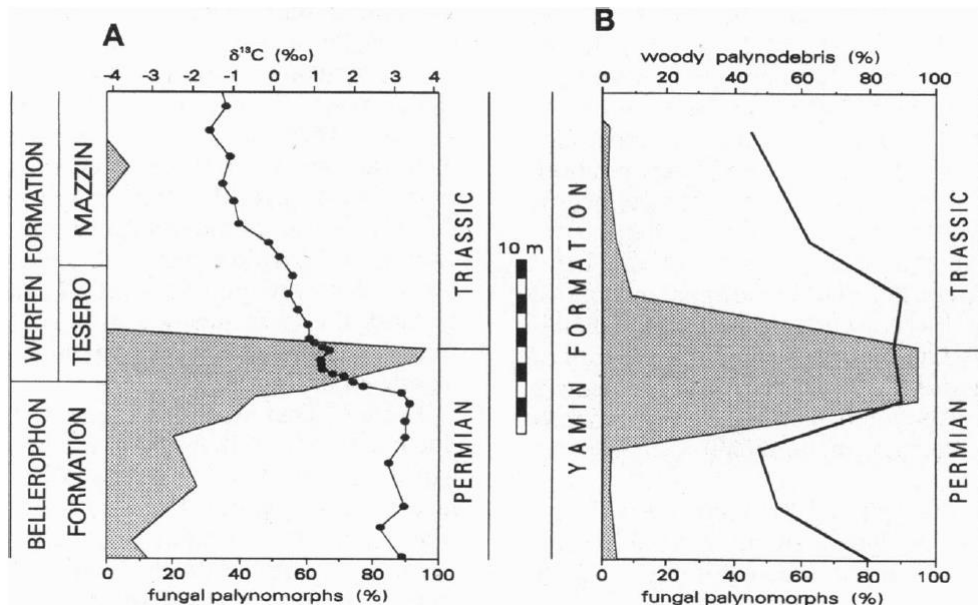
Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що під час глобальної Пермської екологічної катастрофи екосистеми знаходились в умовах хронічного мутагенезу. Наприкінці Пермського періоду в ході Сибірського трапового вулканізму масована емісія до атмосфери органо-галогенів призвела до руйнування озонового екрану в стратосфері, що викликало хронічне опромінення наземних екосистем жорстким ультрафіолетом. А пролонгована дія ультрафіолетового випромінювання стала однією з причин повсюдного зростання рівня мутацій у наземних рослин (за Visscher et al., 2004).



Тетради мікроспор пізньо-Пермських гетероспорових плаунів, східна Гренландія. Де: a, c, e, f - мікроспори *Lundbladispora*; b - мікроспори *Densoisporites*; d - мікроспори *Uvaesporites*. 1 бар = 50 мкм (за Visscher et al., 2004).

Рівень пізньо-Пермської радіоактивності середовища спроможний викликати мутації у живих організмів. Дослідження, проведені Leonard A. з колегами (1985), показали, що експозиція самок мишей на радіоактивних Пермських відкладеннях (10 мрад/рік) різко знизила фертильність піддослідних тварин. У більш ранніх дослідженнях було встановлено, що такий же рівень природної радіоактивності індукує появу точкових мутацій у рослин і появу хромосомних аберацій в соматичних клітинах ссавців (за Leonard et al., 1985).

Термінальна Палеозойська дестабілізація наземних екосистем: гіперактивність грибів. Пізньо-Пермські депозити повсюдно характеризуються безпрецедентним поширенням залишків грибів.



Відносна кількість залишків грибів (fungal polymorphs,%) в наземних відкладеннях пізньої Пермі - раннього Тріаса. Де: А - південні Альпи; кореляція накопичення залишків грибів і негативної екскурсії ізотопів вуглецю-13 на кордоні Пермь-Тріас; В - південь Ізраїлю; кореляція між накопиченням залишків грибів і кількістю деревних залишків в наземних відкладеннях на кордоні Пермь - Тріас (woody organic debris estimates,%) (за Visscher et al., 1996).



Екстремальне домінування залишків грибів у відкладеннях кінця Пермі (за Visscher et al., 1996).

Таке поширення грибів може свідчити про надмірне накопичення мертвої деревної маси і про дестабілізацію і подальший колапс наземних екосистем. А причиною смерті лісів вважають зміну хімічного складу атмосфери внаслідок масованого виверження базальтових магм в Сибіру (за Visscher et al., 1996).

Причина катастрофічності термінального Пермського вимирання біоти – хронічна дестабілізація екосистем протягом пізньої Пермі. Відомо, що ніякі астрономічні, тектонічні чи геохімічні катастрофи не спроможні повністю зруйнувати і знищити стабільні благополучні екосистеми. Зазвичай, найбільш масовані втрати біоти спостерігаються в епохи, в яких природним катастрофам передують тривалі екосистемні кризи, які послаблюють екосистеми. Термінальне Пермське вимирання біоти – стало найбільш катастрофічним в Фанерозої і можливою причиною глобального біотичного колапсу може бути пролонгована дестабілізація природних екосистем, яка передувала цій події.

Наприкінці Пермського періоду не було подій масового вимирання комах (цитовано за <https://lenta.ru/articles/2015/06/23/nogreatdying>). Дослідження, проведені російськими вченими на чолі з доктором Расніциним О.П., показали, що впродовж всієї середньої та верхньої Пермі загальна кількість родин комах знижувалась дуже повільно, не демонструючи різкого вимирання. У нижньому Тріасі комах дійсно практично не було, але -

в середньому і верхньому Тріасі дуже значна частина представників Палеозойських родин комах знову з'явилася в екосистемах.

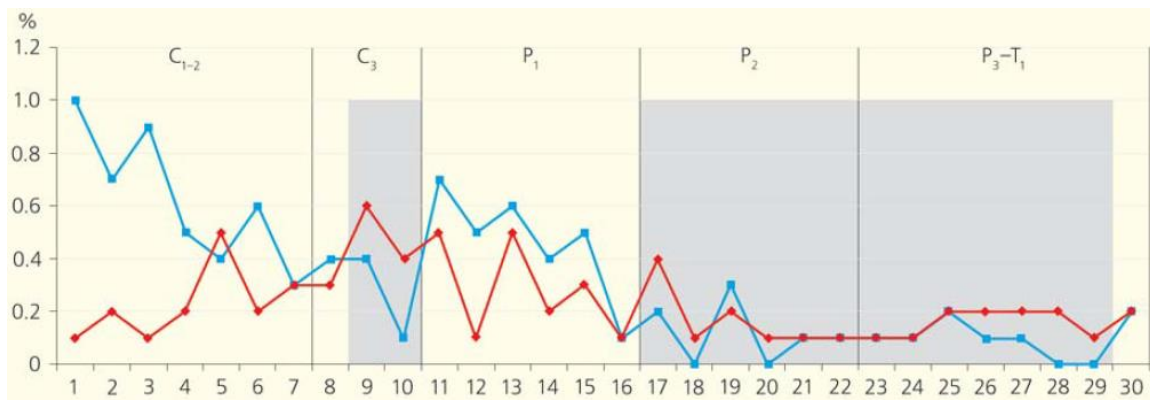


Комаха Пермського періода

*NB! Традиційно, пізньо-Пермське вимирання пов'язують з Сибірським траповим вулканізмом. Однак, дослідження показали, що Сибірські лавові виливи не були одномоментними, а з міжтрапових осадових шарів відомо безліч різноманітних комах і рослин. Таким чином, ці лавові поля не знищили повністю, щонайменше, флору і ентомофауни.

Проведені російськими вченими дослідження показали, що інтенсивність зникнення комах у середній-верхній Пермь, в розпал Великого вимирання, застигла на одному рівні. Але при цьому - різко знизилася швидкість появи нових родин комах. Таким чином, зменшення різноманітності комах відбувалося не за рахунок зростання вимирань, а за рахунок зниження швидкості виникнення нових родин, і саме цей параметр визначав всю динаміку різноманітності у комах в даний період.

Таким чином, інтенсивність вимирань, яка, як вважалось, залежала головним чином від зовнішніх чинників - вулканізму, падіння астероїдів і т.п. - на великих інтервалах часу виявилася величиною постійною, а змінювалась лише динаміка появи нових груп організмів, яка значною мірою визначається внутрішніми властивостями організмів і процесами, що йдуть в біосфері. Але це - зовсім інша ідеологія поведінки екосистем в кризових умовах. Отже, дослідження Пермських і Тріасових комах показало, що ні про яке різке, спровоковане глобальною катастрофою вимирання в їх відношенні говорити не доводиться. Довготривале і поступове зниження різноманітності Пермських комах більше нагадує останні мільйони років Крейдяного періоду, коли число відомих родів динозаврів поступово і невблаганно знижувалось з сотень на початку Крейди до 10-30 в кінці Крейди.



Інтенсивність появи і вимирання родин комах протягом Карбону – Пермь. Де: червона крива - інтенсивність вимирання родин комах (частка останніх появ групи в геологічному літописі); синя крива - інтенсивність появи нових родин комах (перша поява групи в геологічному літописі); геологічний час: C_{1-2} - кінець раннього і середній Карбон; C_3 - пізній Карбон; P_1 - рання Пермь; P_2 - середня Пермь; P_3-T_1 - пізня Пермь і ранній Тріас; 1 – 30 – місцезнаходження і комплекси викопних комах. Отримані дані свідчать про те, що інтенсивність вимирання родин комах в пізній Пермь і на кордоні Пермь -Тріас - була величиною постійною, тоді як швидкість появи нових родин - знизилася під час Пермо-Тріасового вимирання (Аристов, Расницын, 2015; цитовано за http://elementy.ru/nauchno-populyarnaya_biblioteka/433065/Nasekomye_v_paleozoe_etapy_bolshogo_puti).

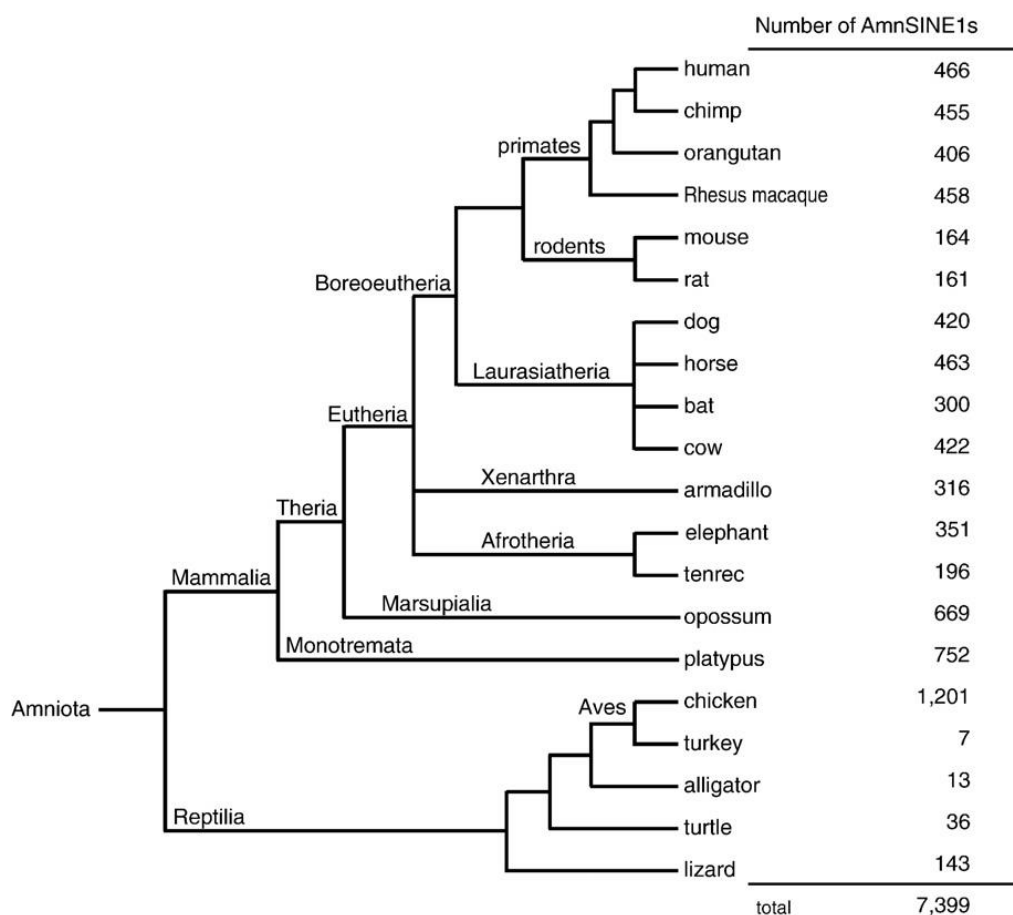
Вважають, що причиною поступового збідніння розмаїття комах був т.зв. еволюційний стазис: стан, коли нові родини перестають з'являтися, а старі продовжують

жити, як і раніше, і вимирати з тією ж швидкістю. О.П. Расніциним була запропонована концепція адаптивного компромісу, згідно якої, якщо всі процеси в організмі узгоджені і гармонійні, то змінити в ньому щось одне, не торкнувшись за корелятивним правилам і інших параметрів організму, дуже важко. При цьому корелятивні зміни, що з'являються, практично завжди є не адаптивними і таким чином – шкідливими для організму. Виникнення таких шкідливих змін в будові або в параметрах функціонування організмів в стресових умовах навколишнього середовища – може призвести до загибелі організмів. Тому в кризові епохи спостерігається ситуація еволюційного стазису.

Таким чином, результати, отримані російськими вченими, свідчать про те, що наприкінці Пермського періоду масового вимирання серед комах не було: динаміка їх різноманітності визначалася динамікою виникнення нових груп, а не динамікою вимирання. Оскільки підхід, використаний російськими палеонтомологами, на інших групах тварин не застосовувався, то автори роботи не можуть стверджувати, що ситуація з комахами є специфічною. Але, розвиток різноманітності комах починаючи з Карбону і понині дуже схожий на те, як змінювалася сумарна різноманітність інших тварин в цей період. Тому зовсім не виключено, що ці тенденції можуть виявитися загальними, і що Пермо-Тріасове вимирання в цілому було обумовлено біологічними, а зовсім не геологічними чинниками (цитовано за <https://lenta.ru/articles/2015/06/23/nogreatdying>).

Термінальне Пермське вимирання біоти і поява перших ссавців. AmnSINE1.

Сьогодні молекулярні механізми морфологічної еволюції стають все більш зрозумілими. Одним з джерел біорізноманіття є консервативні некодуючі елементи, які, мабуть, залучені в генерування нових мереж експресії генів. Nishihara H. з колегами (2006) в геномі людини були відкриті консервативні некодуючі елементи - похідні ретротранспозону AmnSINE1.



Кількість AmnSINE1 елементів, виявлена у різних груп амніот (за Hirakawa et al., 2009).

Автори дослідження припустили, що AmnSINE1 набули свої функції у загального предка ссавців і залучені в генерування специфічної для ссавців морфології. При цьому відомо, що перші предки ссавців з'явилися приблизно 250 млн.р.т. У геномі ссавців виявлено більш ніж 100 консервативних некодуючих елементів - похідних AmnSINE1. Припускають, що вибух екзаптації (тобто використання ретротранспозонів для потреб організму хазяїна) даного ретротранспозону був запущений в ході Пермо-Триасового масового вимирання біоти приблизно 250 млн.р.т.

В своїй роботі Okada N. з колегами (2010) прийшли до висновку, що консервативні некодуючі елементи - похідні AmnSINE1 - зіграли істотну роль в генеруванні специфічних рис ссавців, таких як: плацента, діафрагма, вторинне піднебіння, молочні залози, слухові кісточки і неокортекс. Автори роботи описали можливу роль AmnSINE1-елементів в процесі розвитку у ссавців таламуса і кортекса (кори головного мозку) в якості регуляторів експресії генів. Саме завдяки екзаптації AmnSINE1-елементів сформувався мозок ссавців, відмінний від мозку інших наземних хребетних (цитовано за Okada et al., 2010).

Дослідження, проведені Hirakawa M. з колегами (2009), показали, що кількість AmnSINE1 елементів в ДНК амніот коливається від 160 до 1200 копій. Автори дослідження вважають, що ретротранспозони даної групи потрапили в ДНК загального предка всіх амніот не менше 300 млн.р.т., ще до відділення лінії, що дала початок ссавцям, від лінії рептилій. Після підселення в ДНК нового господаря, даний ретротранспозон пройшов багаторазові цикли ампліфікації і, завдяки мутаціям, які в ньому відбулись, він почав використовуватись спільним предком всіх амніот. Філогенетичний аналіз показав, що після відділення предків ссавців від рептилій - поява кожного нового AmnSINE1-локусу була унікальною (за Hirakawa et al., 2009).

Література:

- Аристов Д., Расницын А. Насекомые в палеозое // Природа. – 2015. № 5.
- Basu A.R., Petaev M.I., Poreda R.J., Jacobsen S.B., Becker L. Chondritic meteorite fragments associated with the Permian-Triassic boundary in Antarctica // Science. – 2003. – Vol. 302(5649). – P. 1388 - 1392.
- 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.
- Berman D.S., Reisz R.R., Scott D., Henrici A.C., Sumida S.S., Martens T. Early Permian bipedal reptile // Science. – 2000. – Vol. 290(5493). – P. 969 - 972.
- Bethoux O. The earliest beetle identified // J. Paleontology. – 2009. – Vol. 83(6). – P. 931 – 937.
- Brennecke G.A., Herrmann A.D., Algeo T.J., Anbar A.D. Rapid expansion of oceanic anoxia immediately before the end-Permian mass extinction // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2011. – Vol. 108(43). – P. 17631 - 17634. doi: 10.1073/pnas.1106039108.
- Bulanov V.V., Sennikov A.G. *Glaurung schneideri* gen. et sp. nov., a New Weigeltisaurid (*Reptilia*) from the Kupferschiefer (Upper Permian) of Germany // Paleontological J. – 2014. – Vol. 49(12). – P. 1353 - 1364. DOI: 10.1134/S0031030115120035.
- Burgess S.D., Bowring S.A. High-precision geochronology confirms voluminous magmatism before, during, and after Earth's most severe extinction // Sci. Adv. – 2015. – Vol. 1(7):e1500470. doi: 10.1126/sciadv.1500470.
- Castanhinha R., Araújo R., Júnior L.C., Angielczyk K.D., Martins G.G., Martins R.M.S., Chaouiyia C., Beckmann F., Wilde F. Bringing Dicynodonts Back to Life: Paleobiology and Anatomy of a New Emydopoid Genus from the Upper Permian of Mozambique // PLoS One. – 2013. – Vol. 8(12): e80974. doi: 10.1371/journal.pone.0080974
- Cisneros J.C., Abdala F., Atayman-Güven S., Rubidge B.S., Şengör A.M.C., Schultz C.L. Carnivorous dinocephalian from the Middle Permian of Brazil and tetrapod dispersal in Pangaea // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109(5). – P. 1584 – 1588. doi: 10.1073/pnas.1115975109.
- Cisneros J.C., Abdala F., Jashashvili T., de Oliveira Bueno A., Dentzien-Dias P. *Tiarajudens eccentricus* and *Anomocephalus africanus*, two bizarre anomodonts (Synapsida, Therapsida) with dental occlusion from the Permian of Gondwana // R. Soc. Open Sci. – 2015. – Vol. 2(7):150090. doi: 10.1098/rsos.150090.

- Cisneros J.C., Abdala F., Rubidge B.S., Dentzien-Dias P.C., Bueno Ade O. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil // *Science*. – 2011. – Vol. 331(6024). – P. 1603 - 1605. doi: 10.1126/science.1200305.
- Clapham M.E., Bottjer D.J. Prolonged Permian–Triassic ecological crisis recorded by molluscan dominance in Late Permian offshore assemblages // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2007. – Vol. 104(32). – P. 12971 – 12975. doi: 10.1073/pnas.0705280104.
- Clarkson M.O., Kasemann S.A., Wood R.A., Lenton T.M., Daines S.J., Richoz S., Ohnemüller F., Meixner A., Poulton S.W., Tipper E.T. Ocean acidification and the Permo-Triassic mass extinction // *Science*. – 2015. – Vol. 348(6231). – P. 229 - 232. doi: 10.1126/science.aaa0193.
- Codron J., Botha-Brink J., Codron D., Huttenlocker A.K., Angielczyk K.D. Predator-prey interactions amongst Permo-Triassic terrestrial vertebrates as a deterministic factor influencing faunal collapse and turnover // *J. Evol. Biol.* – 2016. doi: 10.1111/jeb.12983.
- Day M.O., Ramezani J., Bowring S.A., Sadler P.M., Erwin D.H., Abdala F., Rubidge B.S. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1811). pii: 20150834. doi: 10.1098/rspb.2015.0834.
- DiMichele W.A., Montañez I.P., Poulsen C.J., Tabor N.J. Climate and vegetational regime shifts in the late Paleozoic ice age earth // *Geobiology*. – 2009. – Vol. 7(2). – P. 200 - 226. doi: 10.1111/j.1472-4669.2009.00192.x.
- Domeier M., Van Der Voo R., Tohver E., Tomezzoli R.N., Vizán H., Kirshner J. New Late Permian paleomagnetic data from Argentina: refinement of the apparent polar wander paths of Gondwana // *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*. – 2011. – Vol. 12. – P. 1 – 21.
- Ezcurra M.D., Scheyer T.M., Butler R.J. The origin and early evolution of Sauria: reassessing the Permian Saurian fossil record and the timing of the crocodile-lizard divergence // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(2): e89165. doi: 10.1371/journal.pone.0089165.
- Farmer C.G. The Evolution of unidirectional pulmonary airflow // *Physiology (Bethesda)*. – 2015. – Vol. 30(4). – P. 260 - 272. doi: 10.1152/physiol.00056.2014.
- Fröbisch J., Reisz R.R. The Late Permian herbivore *Suminia* and the early evolution of arboreality in terrestrial vertebrate ecosystems // *Proc. Biol. Sci.* – 2009. – Vol. 276(1673). – P. 3611 – 3618. doi: 10.1098/rspb.2009.0911.
- Grice K., Cao C., Love G.D., Böttcher M.E., Twitchett R.J., et al. Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event // *Science*. – 2005. – Vol. 307(5710). – P. 706 - 709.
- Gulbranson E.L., Isbell J.L., Taylor E.L., Ryberg P.E., Taylor T.N., Flaig P.P. Permian polar forests: deciduousness and environmental variation // *Geobiology*. – 2012. – Vol. 10(6). – P. 479 - 495. doi: 10.1111/j.1472-4669.2012.00338.x.
- He W.H., Shi G.R., Twitchett R.J., Zhang Y., Zhang K.X. et al. Late Permian marine ecosystem collapse began in deeper waters: evidence from brachiopod diversity and body size changes // *Geobiology*. – 2015. – Vol. 13(2). – P. 123 - 138. doi: 10.1111/gbi.12119.
- He W.H., Twitchett R.J., Zhang Y., Shi G.R., Feng Q.L., Yu J.X., Wu S.B., Peng X.F. Controls on body size during the Late Permian mass extinction event // *Geobiology*. – 2010. – Vol. 8(5). – P. 391 - 402. doi: 10.1111/j.1472-4669.2010.00248.x.
- Hirakawa M., Nishihara H., Kanehisa M., Okada N. Characterization and evolutionary landscape of AmnSINE1 in *Amniota* genomes // *Gene*. – 2009. – Vol. 441(1-2). – P. 100 - 110. doi: 10.1016/j.gene.2008.12.009.
- <http://sci-dig.ru/paleontology/prichina-evolyutsionnogo-porazheniya-brahiopod/>.
- Huey R.B., Ward P.D. Hypoxia, global warming, and terrestrial late Permian extinctions // *Science*. – 2005. – Vol. 308(5720). – P. 398 - 401.
- Huttenlocker A.K., Christian A., Sidor C.A., Angielczyk K.D. A new eutheriocephalian (*Therapsida*, *Therocephalia*) from the upper Permian Madumabisa Mudstone Formation (Luangwa Basin) of Zambia // *J. Vertebrate Paleontology*. – 2015. – Vol. 35, No 5. – P. e969400 DOI: 10.1080/02724634.2015.969400
- Isbell J.L., Henry L.C., Gulbranson E.L., Limarino C.O., Fraiser M.L., Koch Z.J., Ciccioli P.L., Dineen A.A. Evaluation of glacial paradoxes during the late Paleozoic ice age using the concept of the equilibrium line altitude (ELA) as a control on glaciation // *Gondwana Research*. – 2012. – Vol. 22. – P. 1 – 19.
- Isozaki Y. Illawarra Reversal: The fingerprint of a superplume that triggered Pangean breakup and the end-Guadalupian (Permian) mass extinction // *Gondwana Research*. – 2009. – Vol. 15. – P. 421 – 432.
- Isozaki Y., Yao J., Ji Z., Saitoh M., Kobayashi N., Sakai H. Rapid sea-level change in the Late Guadalupian (Permian) on the Tethyan side of South China: litho- and biostratigraphy of the Chaotian

- section in Sichuan // Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci. - 2008. - Vol. 84(8). - P. 344 - 353. doi: 10.2183/pjab/84.344.
- Kemp T.S. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis // J. Evol. Biol. - 2006. - Vol. 19(4). - P. 1231 - 1247.
- Laaß M. Bone-conduction hearing and seismic sensitivity of the Late Permian anodont Kawingasaurus fossilis // J. Morphol. - 2015. - Vol. 276(2). - P. 121 - 143. doi: 10.1002/jmor.20325.
- Leonard A., Delpoux M., Meyer R., Decat G., Leonard E.D. Effect of an enhanced natural radioactivity on mammal fertility // Sci. Total Environ. - 1985. - Vol. 45. - P. 535 - 542.
- Luthardt L., Rößler R. Fossil forest reveals sunspot activity in the early Permian // Geology. - 2017. - P. 279 - 282.
- Lyson T.R., Bever G.S., Bhullar B.-A.S., Joyce W.G., Gauthier J.A. Transitional fossils and the origin of turtles // Biol. Lett. - 2010. - Vol. 6(6). - P. 830 - 833. doi: 10.1098/rsbl.2010.0371.
- Lyson T.R., Rubidge B.S., Scheyer T.M., de Queiroz K., Schachner E.R. et al. Fossorial Origin of the Turtle Shell // Curr. Biol. - 2016. - Vol. 26(14). - P. 1887 - 1894. doi: 10.1016/j.cub.2016.05.020.
- Marusek J.A. The great Permian extinction debate // Lunar & Planetary Science. - 2004. 1010.pdf.
- McGuire J.A., Dudley R. The biology of gliding in flying lizards (genus *Draco*) and their fossil and extant analogs // Integr. Comp. Biol. - 2011. - Vol. 51(6). - P. 983 - 990. doi: 10.1093/icb/icr090.
- Nespolo R.F., Bacigalupe L.D., Figueroa C.C., Koteja P., Opazo J.C. Using new tools to solve an old problem: the evolution of endothermy in vertebrates // Trends Ecol. Evol. - 2011. - Vol. 26(8). - P. 414 - 423. doi: 10.1016/j.tree.2011.04.004.
- Nishihara H., Smit A.F., Okada N. Functional noncoding sequences derived from SINEs in the mammalian genome // Genome Res. - 2006. - Vol. 16. - P. 864 - 874.
- Ogden D.E., Sleep N.H. Explosive eruption of coal and basalt and the end-Permian mass extinction // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2012. - Vol. 109(1). - P. 59 - 62. doi: 10.1073/pnas.1118675109.
- Okada N., Sasaki T., Shimogori T., Nishihara H. Emergence of mammals by emergency: exaptation // Genes Cells. - 2010. - Vol. 15(8). - P. 801 - 812. doi: 10.1111/j.1365-2443.2010.01429.x.
- Osen A.K., Winguth A.M.E., Winguth C., Scotese C.R. Sensitivity of Late Permian climate to bathymetric features and implications for the mass extinction // Global and Planetary Change. - 2012.
- Reisz R.R. Origin of dental occlusion in tetrapods: signal for terrestrial vertebrate evolution? // J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol. - 2006. - Vol. 306(3). - P. 261 - 277.
- Reisz R.R., Fröbisch J. The oldest caseid synapsid from the Late Pennsylvanian of Kansas, and the evolution of herbivory in terrestrial vertebrates // PLoS One. - 2014. - Vol. 9(4):e94518. doi: 10.1371/journal.pone.0094518.
- Schachat S.R., Labandeira C.C. Evolution of a complex behavior: the origin and initial diversification of foliar galling by Permian insects // Naturwissenschaften. - 2015. - Vol. 102(3-4):14. doi: 10.1007/s00114-015-1266-7.
- Shen S.Z., Crowley J.L., Wang Y., Bowring S.A., Erwin D.H., et al. Calibrating the end-Permian mass extinction // Science. - 2011. - Vol. 334(6061). - P. 1367 - 1372. doi: 10.1126/science.1213454.
- Shen Y., Farquhar J., Zhang H., Masterson A., Zhang T., Wing B.A. Multiple S-isotopic evidence for episodic shoaling of anoxic water during Late Permian mass extinction // Nat. Commun. - 2011. - Vol. 2: 210. doi: 10.1038/ncomms1217.
- Sidor C.A., O'Keefe F.R., Damiani R., Steyer J.S., Smith R.M.H., Larsson H.C.E., Sereno P.C., Ide O., Maga A. Permian tetrapods from the Sahara show climate-controlled endemism in Pangaea // Nature. - 2005. - Vol. 434. www.nature.com/nature.
- Smith D.M., Marcot J.D. The fossil record and macroevolutionary history of the beetles // Proc. Biol. Sci. - 2015. - Vol. 282(1805). pii: 20150060. doi: 10.1098/rspb.2015.0060.
- Song H., Wignall P.B., Chu D., Tong J., Sun Y., Song H., He W., Tian L. Anoxia/high temperature double whammy during the Permian-Triassic marine crisis and its aftermath // Sci. Rep. - 2014. - Vol. 4: 4132. doi: 10.1038/srep04132
- Sues H.D., Reisz R.R. Origins and early evolution of herbivory in tetrapods // Trends Ecol. Evol. - 1998. - Vol. 13(4). - P. 141 - 145.
- Tapanila L., Pruitt J., Pradel A., Wilga C.D., Ramsay J.B., Schlader R., Didier D.A. Jaws for a spiral-tooth whorl: CT images reveal novel adaptation and phylogeny in fossil *Helicoprion* // Biology Letters. - 2013. - Vol. 9: 20130057. http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0057.
- Turner M.L., Tsuji L.A., Ide O., Sidor C.A. The vertebrate fauna of the upper Permian of Niger - IX. The appendicular skeleton of *Bunostegos akokanensis* (*Parareptilia: Pareiasauria*) // J. Vertebrate Paleontology. - 2015. e994746. doi:10.1080/02724634.2014.994746.

Visscher H., Brinkhuis H., Dilcher D.L., Elsik W.C., Eshet Y., Looy C.V., Rampino M.R., Traverse A. The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1996. – Vol. 93(5). – P. 2155 - 2158.

Visscher H., Looy C.V., Collinson M.E., Brinkhuis H., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A., Kürschner W.M., Sephton M.A. Environmental mutagenesis during the end-Permian ecological crisis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2004. – Vol. 101(35). – P. 12952 – 12956. doi: 10.1073/pnas.0404472101.

Wang J., Pfefferkorn H.W. *Nystroemiaceae*, a new family of Permian gymnosperms from China with an unusual combination of features // Proc. Biol. Sci. – 2010. – Vol. 277(1679). – P. 301 – 309. doi: 10.1098/rspb.2009.0913

Wang J., Pfefferkorn H.W., Zhang Y., Feng Z. Permian vegetational Pompeii from Inner Mongolia and its implications for landscape paleoecology and paleobiogeography of Cathaysia // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109(13). – P. 4927 – 4932. doi: 10.1073/pnas.1115076109.

Wang Z., Pascual-Anaya J., Zadissa A., Li W., Niimura Y., et al. The draft genomes of soft-shell turtle and green sea turtle yield insights into the development and evolution of the turtle-specific body plan // Nat. Genet. – 2013. – Vol. 45(6). – P. 701 – 706. doi: 10.1038/ng.2615.

Wignall P.B., Sun Y., Bond D.P., Izon G., Newton R.J., Védrine S., Widdowson M., Ali J.R., Lai X., Jiang H., Cope H., Bottrell S.H. Volcanism, mass extinction, and carbon isotope fluctuations in the Middle Permian of China // Science. – 2009. – Vol. 324(5931). – P. 1179 - 1182. doi: 10.1126/science.1171956.

Yeh M.W., Shellnutt J.G. The initial break-up of Pangæa elicited by Late Palæozoic deglaciation // Sci. Rep. - 2016. – Vol. 6:31442. doi: 10.1038/srep31442.