

Мезозойська ера (251 – 65,5 млн.р.т.)

Мезозойська ера складається з трьох періодів: Тріасового (251 – 199 млн.р.т.), Юрського (199 - 145 млн.р.т.) і Крейдяного (145 – 65,5 млн.р.т.). Наприкінці Тріасу почався розкол Пангеї і до кінця Мезозою Пангея розпалась на сучасні континенти.

Тема: Палеоекологія Тріасового періода (251 – 199 млн.р.т.)

У 1834 р. Фредерік Август фон Альберті виявив три різні формації на півдні Німеччини, які він об'єднав в Тріас. Таким чином, період отримав свою назву Тріас через те, що в геологічному літописі цей інтервал представлений трьома типами порід, які морфологічно чітко відрізняються.

Стратиграфія Тріаса (за Palaeos.com):

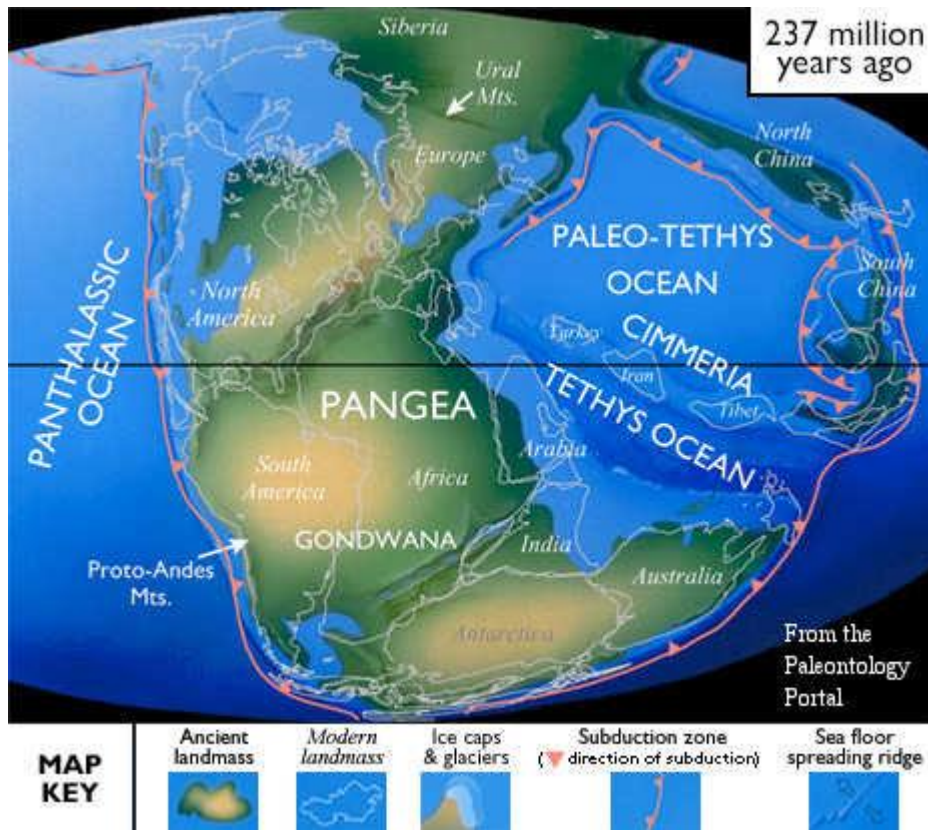
Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Юрський	Рання Юра	Хетангій (Hettangian)	199,6 – 196,5 млн.р.т.
Тріасовий	Пізній Тріас	Раєтій (Rhaetian)	203,6 – 199,6 млн.р.т.
		Норій (Norian)	216,5 – 203,6 млн.р.т.
		Карній (Carnian)	228,0 – 216,5 млн.р.т.
	Середній Тріас	Ладиній (Ladinian)	237,0 – 228,0 млн.р.т.
		Анісій (Anisian)	245,0 – 237,0 млн.р.т.
	Ранній Тріас (Scythian)	Оленекій (Olenekian)	249,7 – 245,0 млн.р.т.
Індій (Induan)		251,0 – 249,7 млн.р.т.	
Пермський	Лопінгій (Lopingian)	Чангсінгій (Changhsingian)	253,8 – 251,0 млн.р.т.

Розташування континентів в Тріасі

У Тріасовому періоді почався Кіммерійський цикл гороутворення.

В Тріасі усі континенти входили до складу суперматерика Пангеї. А оскільки суперматерика провокують саморуйнування – то наприкінці Тріасу через виверження базальтових магм почався розкол Пангеї в зоні стикування Лавразії і Гондвани.

Крім того, в середньому Тріасі між Африкою і Євразією з'явився розкол і рукав моря Тетіс зайшов до півдня Росії, Німеччини, Франції. Південна Азія була у вигляді островів, як і південь Євразії. Вона формувала Кіммерійський хребет (Cimmerian ridge), який відокремив на півночі старий Тетіс від Нового Тетіса (який лежав між Кіммерійським хребтом і Гондваною). Два Китайських кратона сформували східний бар'єр Старого Тетіса і межували з Кіммерійським хребтом на півдні. Через старий Тетіс під прямим кутом до Кіммерійського хребта - з'явився розкол, який відокремив Африку від Гондвани. Південна Америка і Африка відокремились від Гондвани разом. Індія і Австралія залишались приєднаними до Антарктиди на сході Гондвани. З'явився розкол між Африкою та Лаврентією. Лаврентія і Євразія розташовувались на півночі. Між Євразією та Сибіром/Казахстаном - з'явилося мілководне море, яке іноді досягало старого Тетіса (за Palaeos.com).



Розташування континентів в середньому Тріасі, приблизно 237 млн.р.т. (за Palaeos.com).

Клімат в Тріасі (за Palaeos.com)

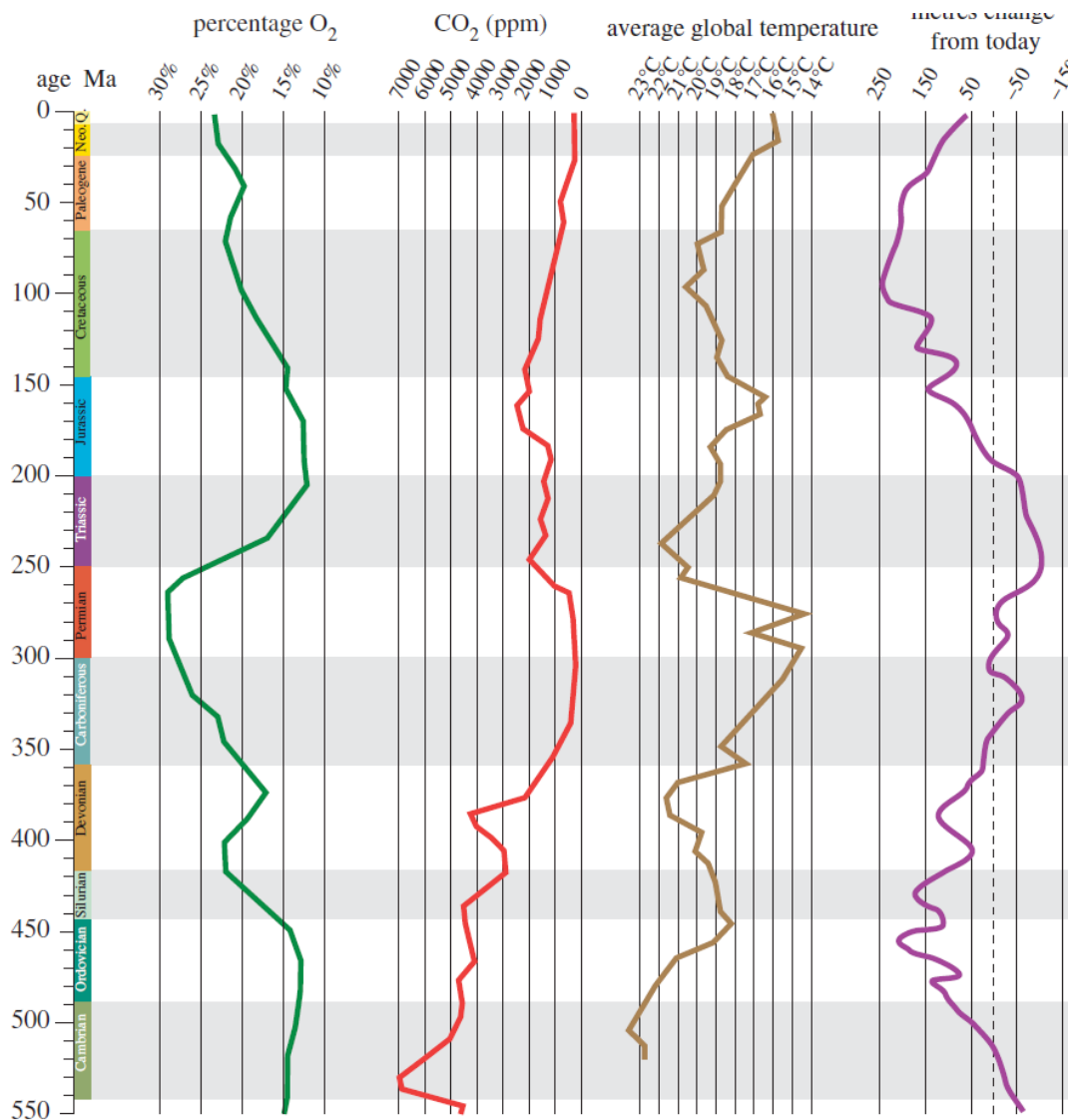
Клімат в Тріасовому періоді був дуже спекотним і сухим. Навіть у приполярних районах температури не опускались нижче $+12^{\circ}\text{C}$ $+15^{\circ}\text{C}$ і за полярним колом Пангеї II мешкали земноводні та рептилії. В ранньому Тріасі рівень моря був найнижчим в Фанерозої (епоха максимальної збірки суперматерика Пангеї). Низький рівень моря і велика протяжність суперматерика Пангеї II сприяли поширенню в центрі Пангеї II пустель і напівпустель.

Перша половина Тріаса була сухою і різко сезонною, з різкими річними стрибками температури на просторах Пангеї. Температурним екстримам також сприяв низький рівень моря. Великі площі Пангеї були пустелями. З іншого боку слід зазначити, що аридність багатьох прибережних регіонів була сезонною. При цьому в сезон мусонних дощів умови життя поліпшувались (за Palaeos.com).

Рівень кисню в атмосфері різко впав (з 25% наприкінці Пермського періоду до 12% наприкінці Тріасового періоду). Можливі причини: а) витрати кисню на окислення вивержених магматичних порід; б) витрати кисню на окислення органіки після пізньо-Пермського масового вимирання видів; в) зміна хімічного складу вивержених магм.

Рівень вуглекислого газу в атмосфері зріс з 300 ppm до 1500-2000 ppm, що забезпечило посилення парникового ефекту і сприяло зростанню температур навколишнього середовища, спровокованого зміною характеру процесів в надрах Землі (зростанням напружень стискання гірських порід, посиленням вулканізму).

NB*: Температурний максимум раннього Тріасу співпав з піком кліматичного макроциклу, пов'язаного з черговим проходженням Сонячної системи через диск Галактики, і з піком мегациклу, пов'язаного з формуванням суперконтиненту. Відсутність подвійного температурного ефекту може бути результатом прогресивного зниження рівня парникових газів (і, зокрема, CO_2) в атмосфері Землі протягом її геологічної історії.



Зміни концентрації кисню (%), вуглекислого газу (ppm), середніх глобальних температур ($^{\circ}\text{C}$) і рівня моря (м) в Фанерозої (за Benton, 2010).

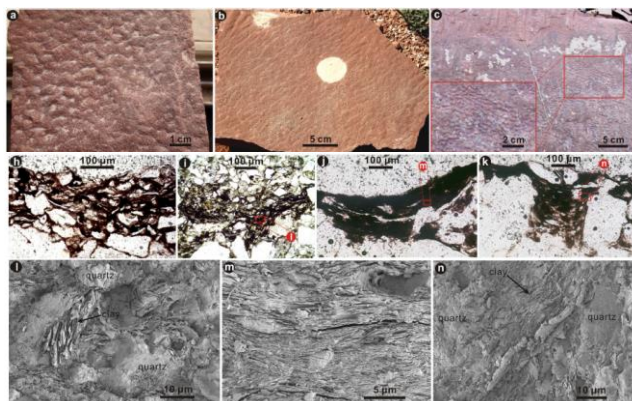
Біота в Тріасовому періоді

Тривалість відновлення екосистем після термінальної Пермської катастрофи.

Екосистемам Тріасу після Пермської катастрофи знадобилось близько 30 млн. років для відновлення видового різноманіття, характерного для Пермських екосистем. Причинами такого тривалого відновлення біоти були і ступінь порушеності екосистем пізньо-Пермською кризою, і несприятливі умови ранньо-Тріасового періоду для розвитку життя (високі температури, нестача кисню, посушливість клімату і т.н.). Складні умови навколишнього середовища не сприяли збільшенню чисельності організмів. Відомо, що найважливішим механізмом, який запускає диверсифікацію видів, є не абіотичний стрес, а стрес перенаселення екосистем. Незаселеність територій і акваторій Тріасових екосистем, мабуть, була найважливішою причиною пролонгованого відновлення видового різноманіття на Землі.

Мікробні мати в ранньому Тріасі. У морських і наземних відкладеннях раннього Тріасу на території сучасного північного Китаю були виявлені численні т.зв. «зморшкуваті структури». Chu D. з колегами (2015) досліджували дані утворення за допомогою мікроскопії високої розподільчої здатності і встановили, що зморшкуваті структури раннього Тріаса представляють собою скам'янілі залишки мікробних матів. Автори роботи підкреслюють, що

після Пермо-Тріасового кордону зустрічається дуже мало фосилізованих залишків живих організмів і практично всі вони приурочені до мікробних матів. Це свідчить про те, що після термінальної Пермської катастрофи досить тривалий час мікробні мати були оазисами життя на Землі (за Chu et al., 2015).



Фотографії та мікрофотографії т.зв. «зморшкуватих структур». Де: а - з - 1 бар = 1 - 5 см; h - k - 1 бар = 100 мкм; l - n 1 бар = 5 - 10 мкм. Зображення l - n були отримані за допомогою скануючого електронного мікроскопа (за Chu et al., 2015).

Ранньо-Тріасова екваторіально-тропічна катастрофа (вимирання Смітіана, Smithian - Spathian extinction). В ранньому Тріасі, приблизно 249 млн.р.т., всього через 3 млн. років після Пермської катастрофи, в екваторіальній і тропічних зонах відбулось масове вимирання морських і наземних видів живих організмів через дуже високі температури навколишнього середовища (температура води в тропічних морях досягала +40⁰С). Крупнорозмірні і мобільні види живих організмів мігрували із зон з аномально високими температурами, а сидячі тварини і рослини - вимерли. Рослини і тварини знову заселили тропіки і екваторіальні райони Пангеї II приблизно 247 млн.р.т. (за Sun et al., 2012).

Причиною негативної екскурсії ізотопів вуглецю на границі епох Смітіана-Спатіана була різка трансгресія моря, а не заключна фаза Сибірського вулканізму. Седименти раннього Тріаса демонструють значну негативну ізотопну екскурсію вуглецю в епоху Смітіана і потім - різке збільшення значень даного показника на границі епох Смітіана-Спатіана, приблизно 250,8 млн.р.т. При цьому палеонтологічні дані свідчать про значний колапс наземних і морських екосистем в пізньому Смітіані. Ізотопні варіації в епоху Смітіана - Спатіана пов'язують з пертурбаціями екзогенного резервуара вуглецю (зокрема, з викидами на завершальній фазі Сибірського вулканізму).

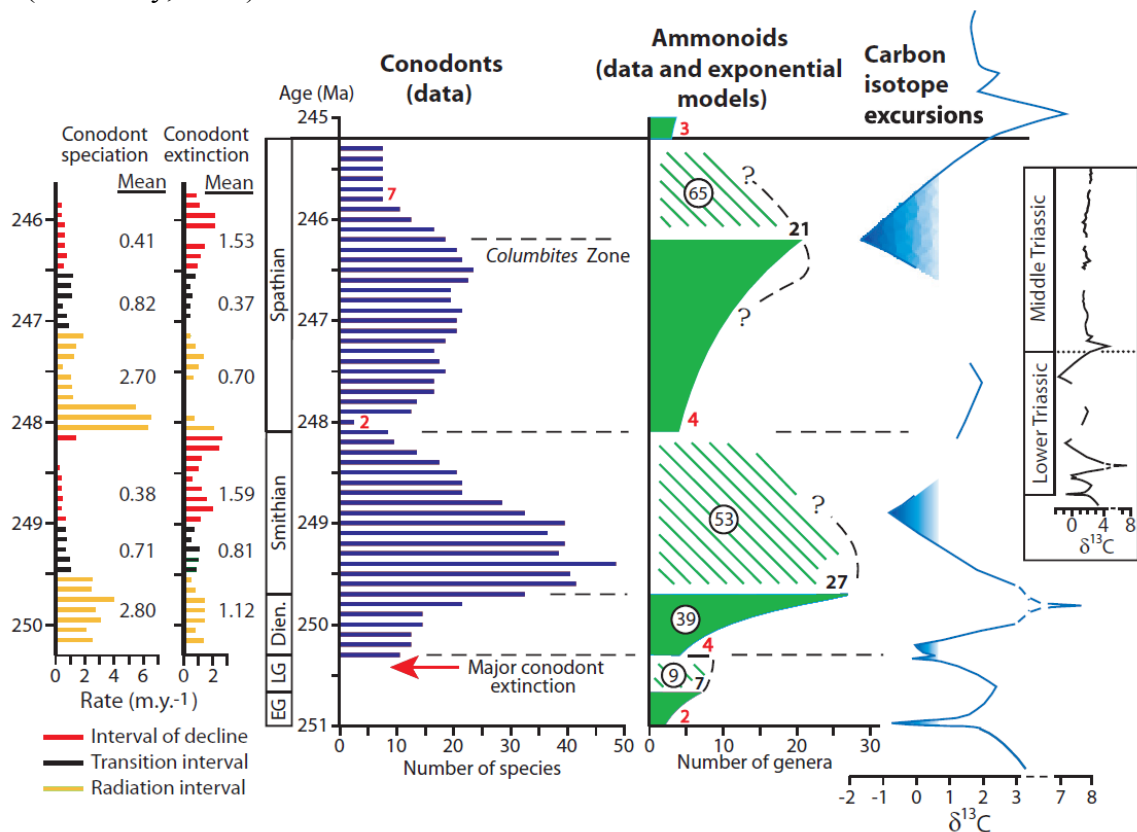
Thomazo С. з колегами (2016) провели вимірювання накопичення ізотопів вуглецю для можливого підтвердження зв'язку пертурбацій ізотопів вуглецю з екзогенним вуглецевим циклом. Отримані авторами роботи значення показника ізотопного фракціонування вуглецю $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ - підтвердили наявні дані по негативній екскурсії даного показника в епоху Смітіана. Однак, значення даного показника не змінилися на границі епох Смітіана-Спатіана. А варіації в показнику ізотопного фракціонування сірки $\delta^{34}\text{S}$ в осадових породах свідчать про інтенсивну ремобілізацію седиментів в дану епоху. Thomazo С. з колегами (2016) прийшли до висновку, що зміни значень показника ізотопного фракціонування вуглецю протягом середньої - пізньої стадії епохи Смітіана в мілководних морських седиментах не є результатом еволюції екзогенного вуглецевого циклу, а скоріше пов'язані з фізико-хімічними умовами на кордоні «морські седименти – вода» в ході раннього діагенеза. Автори дослідження вважають, що швидка трансгресія моря, яка асоціюється зі зростанням стабільності поверхневих седиментів, була основною рушійною силою, відповідальною за виявлений геохімічний сигнал.

*Діагенез - сукупність процесів перетворення пухких осадів на осадові гірські породи. Відбувається в верхніх шарах земної кори і полягає в рекристалізації осадів, утворенні мінералів, конкрецій, гідратації або дегідратації (зневодненні), цементации осадів і т.п. Розрізняють два етапи діагенетичного мінералоутворення: окисний і відновний (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Таким чином, повсюдна негативна екскурсія ізотопів вуглецю, виявлена перед кордоном епох Смітіана-Спатіана, була пов'язана з ранніми діагенетичними реакціями (тобто з реакціями перетворення осадів в осадові породи). Досить ймовірним є те, що причиною потепління кліматичних умов в епоху Смітіана була остання серія Сибірського вулканізму, однак, негативна ізотопна екскурсія вуглецю в дану епоху - не була пов'язана з вулканічними викидами (за Thomazo et al., 2016).

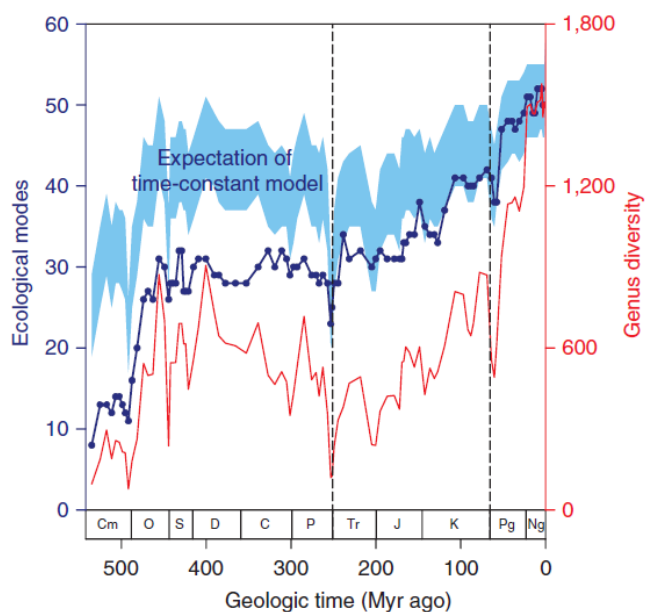
Три хвилі масових вимирань біоти в ранньому Тріасі. Аналіз ізотопів вуглецю ^{13}C показав три хвилі вимирання живих організмів в ранньому Тріасі. Як правило, за першою хвилею вимирання через невеликий проміжок часу йде друга хвиля вимирань, викликана порушенням трофічних зв'язків в екосистемах.

Дослідження, проведені Stanley S.M. (2009) на амоноідеях і конодонтах, показали, що в ранньому Тріасі було кілька хвиль масових вимирань біоти. Відомо, що амоноідеї і конодonti мають дуже високу швидкість появи і вимирання груп і є організмами, особливо чутливими до глобальних екологічних криз. У ранньому Тріасі ці групи показали три хвилі вимирань, які відповідають негативним екскурсіям ізотопів вуглецю у відкладеннях даного періоду. При цьому, завдяки надзвичайній здатності до швидкого відновлення - і конодonti, і амоноідеї показали значну диверсифікацію груп між хвилями масових вимирань в ранньому Тріасі (за Stanley, 2009).



Хвилі вимирань і диверсифікації, виявлені в ранньому Тріасі серед конодонтів і амоноідей. З права на ліво: $\delta^{13}\text{C}$ - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 (зверніть увагу на кілька хвиль негативних екскурсій ізотопів вуглецю в ранньому Тріасі); Ammonoids - кількість родів амоноідей; Conodonts - кількість видів конодонтів; Conodont extinction - вимирання конодонтів; Conodont speciation - поява нових видів конодонтів (за Stanley, 2009).

Масові вимирання біоти сприяють підвищенню функціонального розмаїття морських фаун. Кноре М.Л. з колегами (2015) досліджували екологічні особливості 18621 родів морських тварин для оцінки часу появи функціональних відмінностей в порівнянні з таксономічною диверсифікацією груп починаючи з Кембрію і закінчуючи сучасністю. Отримані результати свідчать про те, що функціональна різноманітність підвищувалася значно повільніше, ніж можна було б очікувати виходячи зі швидкості росту таксономічного різноманіття груп. На противагу існуючим припущенням про швидку екологічну диференціацію після ранньої появи групи, проведені дослідження показали, що, наприклад, Кембрійські роди морських організмів, не зважаючи на Кембрійський вибух біорізноманіття, займали відносно малу кількість екологічних ніш. Функціональне розмаїття виросло в Ордовику, а також під час відновлення екосистем після термінального Пермського і пізньо-Крейдяного вимирання біоти. Отримані дані свідчать про критичну роль масових вимирань біоти в збільшенні функціонального розмаїття фаун (за Кноре et al., 2015).



Зміни кількості екологічних типів життя морських тварин за останні 541 млн. років. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - екологічні типи життя (синя лінія з зафарбованими колами) і родово різноманіття морських тварин (червона лінія). Блакитною широкою смугою вказана очікувана кількість екологічних моделей життя виходячи з таксономічного родового різноманіття. Пунктирні горизонтальні лінії відокремлюють епохи масових вимирань біоти: термінальне Пермське вимирання і термінальне Крейдяне вимирання біоти (за Кноре et al., 2015).

Аквальні екосистеми Тріасу

Рифи. Наприкінці Пермі більшість рифових систем була спустошена без можливості відновлення – голе каміння без риб навколо. Замість них розвинулись грибоподібні строматоліти. Все океанічне життя було вбито аноксією. У Мезозої рифи відновились (за Palaeos.com).

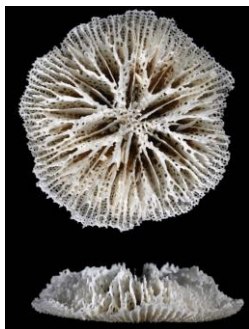
Геологічний час:	Склад рифів:
Четвертинний період	Кишковопорожнинні коралові поліпи
Крейда	Молюски рудисти
Юра	Кишковопорожнинні коралові поліпи
Тріас	Кишковопорожнинні коралові поліпи та тубіфіти
Пермь	Губки, тубіфіти, скелетні водорості, мшанки, кальцифіковані губки (calcisponges), коралові поліпи

Губки. Губки *Demosponges* і *Calcisponges* відновились після пізньо-Пермського вимирання і домінували в рифовій фауні в пізньому Тріасі. Однак, вони були поступово

заміщені склерактинієвими коралами (scleractinian corals). Всі типи губок-рифобудівників зникли в кінці Крейди і ніколи не відновились (за Palaeos.com).

Поява фосилій склерактинієвих (мадрепорових) коралів в середньому Тріасі.

Склерактинієві корали (*Scleractinian corals*) несподівано з'являються серед фосилій, що датуються 240 млн.р.т., при цьому розмах морфологічних варіацій у цієї групи вже в середньому Тріасі є порівняним з таким для сучасних склерактиній, що свідчить про набагато більш раннє походження цієї групи. Дослідження, проведені Stolarski J. з колегами (2011), показали, що склерактинієві корали з'явилися ще в Палеозої і що сучасні склерактинієві корали пов'язані з Ордовицькими склерактинієморфами, яких раніше відносили до повністю вимерлої групи. Автори роботи припустили, що склерактинієві корали з'явилися в Палеозої від м'якотілих предкових форм. Сучасні мілководні мадрепорові корали залежать від симбіонтів і з'являлись багато разів від попередників, які не мали симбіонтів (за Stolarski et al., 2011).

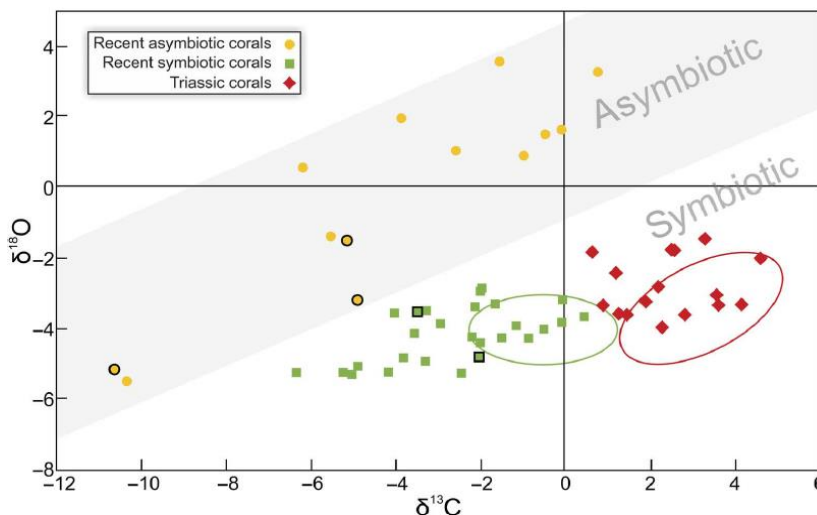


Склерактинієвий (мадрепоровий) корал (за Stolarski et al., 2011).

Вважають, що ранні склерактинієві корали були не здатні до фотосимбіозу. Аналіз показника фракціонування ізотопів вуглецю дозволяє припустити, що симбіоз коралів з фотосинтезуючими організмами міг з'явитися ще в Силурі. Тріасові склерактинієві корали були вже здатні до формування ендосимбіозу з фотосинтезуючими організмами. Однак за ізотопними даними важко судити, які організми були симбіонтами в ті геологічні епохи. Сучасний симбіоз склерактинієвих коралів з фотосинтезуючими найпростішими динофлагелятами роду *Symbiodinium* з'явився не раніше кордону Крейда-Палеоген (цитовано за Zapalski M.K., 2013).

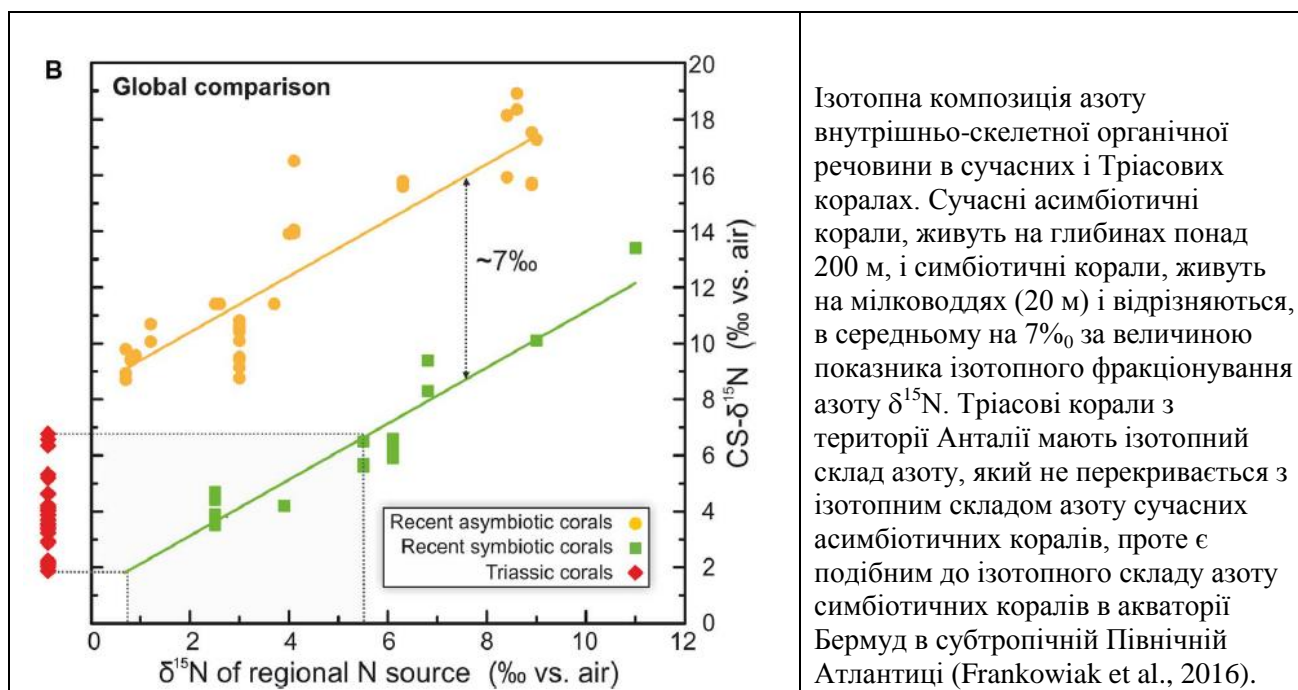
Причина екологічного успіху склерактинієвих коралів в Тріасі - симбіоз з фотосинтезуючими морськими організмами.

Приблизно 240 млн.р.т. почалася швидка експансія і диверсифікація склерактинієвих коралів в прибережних морських водах. Відомо, що екологічний успіх сучасних склерактинієвих коралів пов'язаний з їх симбіозом з фотосинтезуючими найпростішими - динофлагелятами. Frankowiak K. з колегами (2016) був проведений аналіз мікроструктури, а також ізотопних співвідношень вуглецю ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) і кисню ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) в скелетах викопних коралів, та азоту ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) органічної речовини в середині фосилій пізньо-Тріасових коралів (212 млн.р.т., Анталія, Туреччина).



Вуглецева і киснева ізотопна композиція сучасних і Тріасових коралів. Ізотопна композиція сучасних асимбіотичних коралів (жовті точки) на графіку обмежена сірою областю, яка не перекривається з

ізотопною композицією симбіотичних коралів (зелені квадрати, дослідження Swart, 1983), а також ізотопна композиція Тріасових коралів (червоні ромби, дослідження Frankowiak et al., 2016). Симбіотичні і асимбіотичні корали з однієї території проживання (Бразилія) мають чорне кільце по контуру символу. Еліпсами виділені раніше проведені оцінки ізотопної композиції Тріасових (червоний еліпс) і сучасних (зелений еліпс) коралів, які мають фотосимбіонтів (за Stanley & Swart, 1995).



Ізотопна композиція азоту внутрішньо-скелетної органічної речовини в сучасних і Тріасових коралах. Сучасні асимбіотичні корали, живуть на глибинах понад 200 м, і симбіотичні корали, живуть на мілководдях (20 м) і відрізняються, в середньому на 7‰ за величиною показника ізотопного фракціонування азоту $\delta^{15}\text{N}$. Тріасові корали з території Анталії мають ізотопний склад азоту, який не перекривається з ізотопним складом азоту сучасних асимбіотичних коралів, проте є подібним до ізотопного складу азоту симбіотичних коралів в акваторії Бермуд в субтропічній Північній Атлантиці (Frankowiak et al., 2016).

Таким чином, дослідження, проведені Frankowiak К. з колегами (2016), показали, що Тріасові коралові поліпи вступали в фотосимбіоз з морськими організмами (за Frankowiak et al., 2016).

Брахіоподи. Брахіоподи дуже постраждали наприкінці Пермі. У пізньому Тріасі брахіоподи воскресли на карбонатних рифових шельфах. Однак, вони так і не змогли відновитись до колишнього різноманіття і були екологічно заміщені двостулковими молюсками. У чому полягає екологічна перевага двостулкових молюсків в порівнянні з брахіоподами? В наслідок підняття рівня моря в Юрі і ранній Крейді рифи виявились нижче рівня надходження сонячного світла, що призвело до колапсу шельфових екосистем. І це дозволило двостулковим молюскам пробити собі дорогу, оскільки вони виявились краще адаптованими до м'якого і не стабільного піску і бруду морського дна в новій фотичній зоні, на відміну від брахіопод. Найбільш яскраво це проявиться в наступні геологічні періоди (в Крейді) з еволюцією молюсків-рудистів, які виявились здатними створювати власні рифи на дуже м'якому субстраті.

Таким чином, брахіоподи, що вижили в Мезозої, стали групою, яка зайняла глибоководні екологічні ніші далеко від фотичної зони, оскільки мілководні екологічні ніші були заселені двостулковими молюсками, які змогли, на відміну від брахіопод, зайняти м'яку підстелюючу поверхню.

У деяких брахіопод з'явились отруйні тканини. Найбільш крупні брахіоподи, такі, як *Terebratella* і деякі види *Tichosina* – могли вільно переміщатись по субстрату. Мезозойські брахіоподи, подібно іншим безхребетним, демонструють значну диференціацію між тропічними типами (Тетіс) і субтропічними і помірними типами (бореальні) в пізньому Тріасі і Юрі. Ці відмінності, як і для інших безхребетних, зникають у Крейді, оскільки зростання рівня моря і одноманітності кліматичних зон гомогенізували більшу частину морської фауни (за Palaeos.com).

Молюски

В Тріасі з'явилися нові групи молюсків (равлики, устриці) (за Palaeos.com).

Швидке відновлення головоногих молюсків амоноїдей в ранньому Тріасі після Пермської катастрофи. Амоноїдей - були серед груп морських організмів, які найбільш постраждали в ході термінального Пермського вимирання біоти. Дослідження, проведені Brayard A. з колегами (2009), показали, що вже протягом перших 2 млн. років після кризи - амоноїдей досягли різноманітності, яка перевищувала рівень їх різноманітності до масового вимирання наприкінці Пермського періоду. Цікаво відзначити, що для багатьох інших груп морських організмів (таких, як двостулкові молюски та червононогі молюски) - показана затримка у відновленні фаун після термінальної Пермської кризи (за Brayard et al., 2009)

Зміна фаун амоноїдей наприкінці раннього Тріасу пов'язана з різкими змінами клімату. Наприкінці раннього Тріаса на границі епох Смітіана-Спатіана в океанах відбулась зміна фаун амоноїдей (вимирання з наступною за ним радіацією нових груп). При цьому в ряді робіт у відкладеннях кінця раннього Тріаса були виявлені порушення у вуглецевому циклі. Дослідження, проведені Galfetti T. з колегами (2007), показали збіг у часі різкого зростання показників ізотопної композиції вуглецю і повсюдної зміни фаун амоноїдей на границі епох Смітіана-Спатіана. Причиною зміни фаун амоноїдей автори дослідження називають значні зміни клімату. Зокрема, якщо наприкінці епохи Смітіана клімат був теплим і рівномірним по всій Землі (про це свідчать приповерхневі температури води в океанах в напрямку від полюсів до екватора), то в епоху Спатіана - градієнт приповерхневих температур відповідає значним широтним відмінностям в кліматичних умовах. При цьому аналіз седиментів показав перехід від вологого жаркого клімату в Смітіані до посушливого клімату в Спатіані (за Galfetti et al., 2007).

Багаторазова поява в ході еволюції хижих брюхоногих молюсків-свердлильників. Раковини пізньо-Тріасових двостулкових молюсків, знайдені у відкладеннях північної Італії Fürsich F.T. і Jablonski D. (1984), містять просвердлені ходи, зовні подібні до тих, що роблять сучасні хижі червононогі молюски родини *Naticidae*. До цієї знахідки - найбільш ранні просвердлені в раковинах ходи виявляли тільки у відкладеннях Крейдяного періоду. Автори дослідження дійшли висновку, що здатність хижих червононогих молюсків просвердлювати ходи в раковинах була ними втрачена незабаром після її придбання в пізньому Тріасі і потім з'явилася незалежно вже в Крейдяному періоді через 120 млн. років (за Fürsich & Jablonski, 1984).

*NB! Сучасні хижі молюски-свердлильники родини *Naticidae* мають т.зв. свердлильну залозу. Під час полювання хижий молюск за допомогою своєї ноги викопує з мулу молюска-жертву, потім обволікає його своєю ногою і зі свердлильної залози випускає кислоту, яка розм'якшує раковину молюска-жертви. Потім за допомогою радули хижак робить отвір в розм'якшеній раковині і поїдає молюска, що живе в цій раковині. Представники родини *Naticidae* з'явилися в пізньому Тріасі і існують по сьогоднішній день (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Naticidae>).

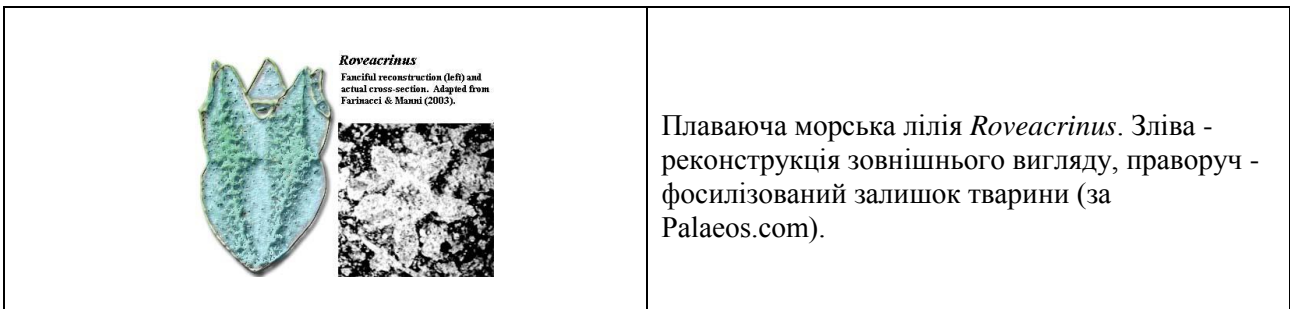


Сучасний молюск-свердлильник з родини Натицид - *Naticarius orientalis* (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Naticidae>).

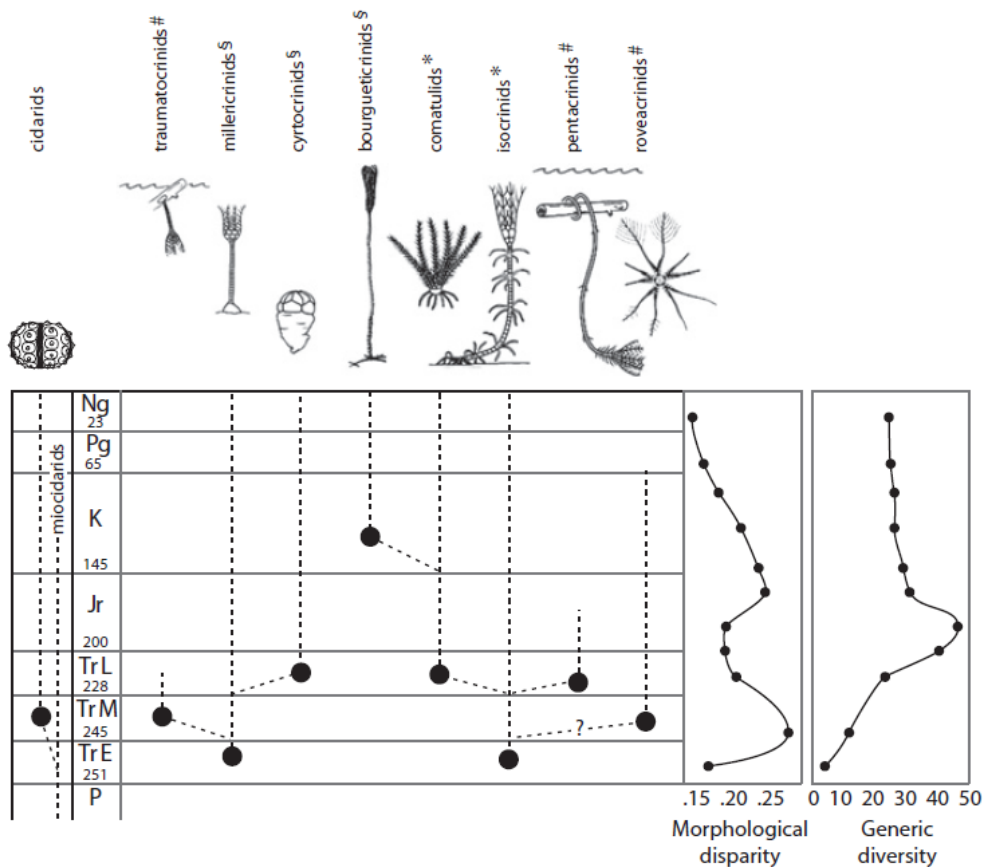


Круглий отвір, який просвердлив хижий молюск родини *Naticid* в раковині *Stewartia* (Міоцен) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Naticidae>).

Голкошкірі. Тиск хижаків в середньому Тріасі. Під час пізньо-Пермського вимирання морські міхури вимерли, а морські лілії (scinoids) сильно постраждали. Ті морські лілії, що вижили, в Мезозой були важко озброєні кістковими пластинами, які захищали їх від поїдання. Крім того, деякі з них перестали вести сидячий спосіб життя і стали рухливими внаслідок тиску хижаків.



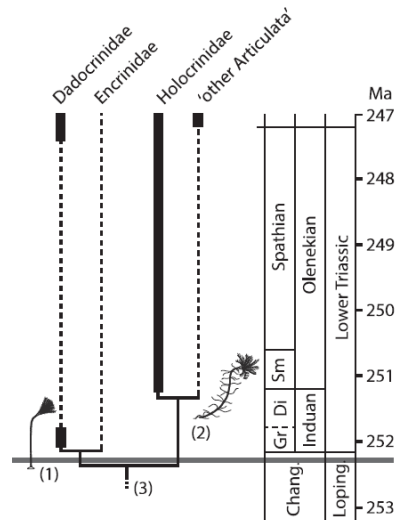
Так, сучасні дослідження показали, що морські їжаки харчуються морськими ліліями, залишаючи на поверхні їх скелетних елементів сліди укусів. Аналогічні сліди укусів були знайдені Baumiller T.K. з колегами (2010) на поверхні фосилізованих морських лілій, починаючи з Тріасового періоду. Baumiller T.K. з колегами (2010) вважають, що поява і подальший еволюційний успіх рухливих морських лілій пов'язані з тиском бентосних хижих морських їжаків. При цьому автори роботи підкреслюють, що у випадку морських лілій Мезозойська морська революція, яку запустив тиск хижаків, почалася раніше, ніж в інших групах морських мешканців (за Baumiller et al., 2010). *NB! Слід зазначити, що Палеозойські морські лілії були виключно сидячими організмами.



Історія диверсифікації морських лілій - кріноїдей. Де: cidaris - морські їжаки, які харчувались морськими ліліями; * - форми морських лілій, здатні до бентосної локомоції; # - нектонні, планктонні і псевдопланктонні групи морських лілій; § - сидячі в дорослому стані форми морських лілій. Зверніть увагу на те, що пік морфологічного розмаїття морських лілій (Morphological disparity)

припадає на середній Тріас, а пік родової різноманітності морських лілій (Generic diversity) - на Юру (за Baumiller et al., 2010).

Поява морських лілій підкласу *Articulata* на кордоні Пермь - Тріас. Морські лілії (тип Голкошкірі) пережили сильну кризу на кордоні Пермь - Тріас. Всі пост-Палеозойські морські лілії (в т.ч. і сучасні групи) - відносяться до підкласу *Articulata*. Результати морфологічних і молекулярних досліджень свідчать про монофілетичність даної групи морських лілій. Оґі Т. і Twitchett R.J. (2015) описали новий рід у відкладеннях раннього Тріаса - це перші з відомих на сьогоднішній день фосилій пост-Палеозойських морських лілій. Ця знахідка фундаментально змінила уявлення вчених про ранню еволюцію морських лілій підкласу *Articulata*. Зокрема, було показано, що диверсифікація морських лілій даного підкласу відбулася або напередодні термінальної Пермської катастрофи, або - відразу після неї.



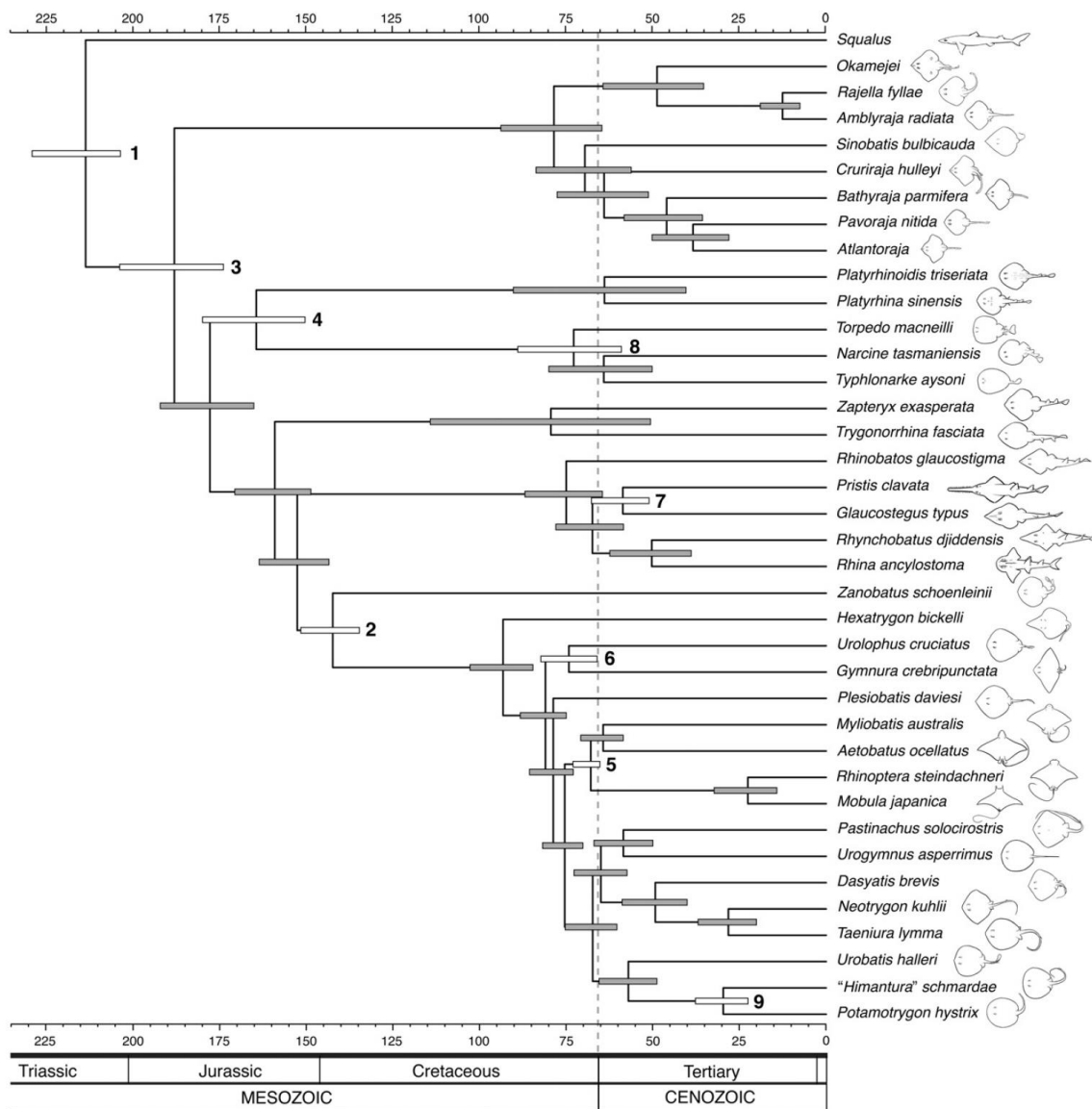
Ранньо-Тріасова еволюційна історія морських лілій підкласу *Articulata*. Де: чорними жирними прямокутниками вказані наявні фосилізовані залишки (за Оґі & Twitchett, 2015)

Цікаво відзначити, що для сучасних груп морських лілій показана здатність до аутономії - тобто здатність відкидати частини тіла. Аутономія у більшості сучасних тварин - це захисна реакція на напад хижака. Однак, у випадку з морськими ліліями - дослідники вважають, що аутономія служила морським ліліям для переміщення на інший субстрат (в умовах гіпоксії або голоду). Аналіз фосилізованих залишків свідчить про те, що Палеозойські морські лілії ще не володіли здатністю до аутономії. Ця здатність з'явилася у морських лілій групи *Holocrinus* не пізніше епохи Спатіана (ранній Тріас) (за Оґі & Twitchett, 2015).

***Аутономія** – це відкидання самими тваринами, при подразненні, якогось органу. Так, наприклад, ящірка, притиснута за хвіст, відламує його посеред хребця і тікає, восьминіг різким скороченням м'язів відриває своє щупальце, схоплене ворогом, раки - клішні, комахи і павуки - ноги, за які вони схоплені, голчасті миші - шкіру. Голотурії разом з мулом викидають назовні через задній прохід кишечник або кюв'єрові органи, викликаючи тим самим помутніння води, а останні, крім того, обволікають хижака, тим самим заважаючи його рухам. В основному, аутономія служить тварині для захисту від нападу: втрачаючи окремий орган, тварина рятує життя. Втрачені органи у тварин потім відновлюються (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Поява скатів в пізньому Тріасі. В пізньому Тріасі з'явилась нова група хрящових акуліподібних риб - скати. Для скатів характерна сплюснена форма тіла, яка надає екологічні переваги при придонному способі життя, для деяких груп – показана наявність електричних органів для полегшення проживання в каламутній воді і т.н. Електричні скати відокремились від предкової групи скатів в Юрському періоді, приблизно 164,2 млн.р.т., а диверсифікація сучасних електричних скатів вибухоподібно відбувалась наприкінці Крейди (72,8 млн.р.т.) – на початку Палеогену. Цікаво відзначити, що інтенсивна диверсифікація скатів почалась в

наступні періоди – на межі Крейди і Палеогену, т.т. майже через 150 млн. років після появи скатів (Aschliman et al., 2012).



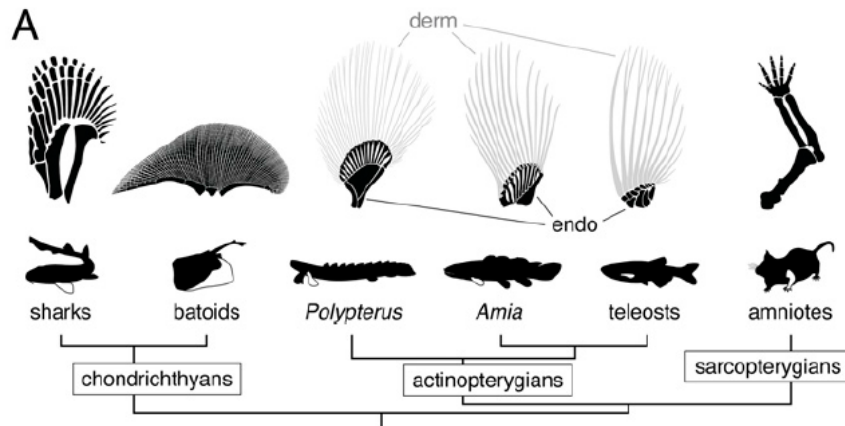
Філогенетичне дерево скатів, побудоване на підставі аналізу мітохондріального геному, ядерних генів і фосилій різних представників скатів. Скати з'явилися в пізньому Тріасі, а максимальна швидкість диверсифікації групи показана в пізній Крейді (за Aschliman et al., 2012).

*NB! Ashliman N.C. з колегами (2012) побудували філогенетичне дерево скатів, використовуючи мітохондріальний геном, ядерні гени і скам'янілості даного таксона. Проведені дослідження показали, що план будови тіла скатів з'являвся багаторазово конвергентно в різних лініях даних риб. Більшість сучасних ліній скатів з'явилась досить швидко в пізньому Тріасі - на початку Юри, але радіація кожної з груп відбулась лише на кордоні Крейди – Палеогену. При цьому слід відзначити, що скати дуже сильно постраждали в ході термінального Крейдяного вимирання біоти (за Aschliman et al., 2012).

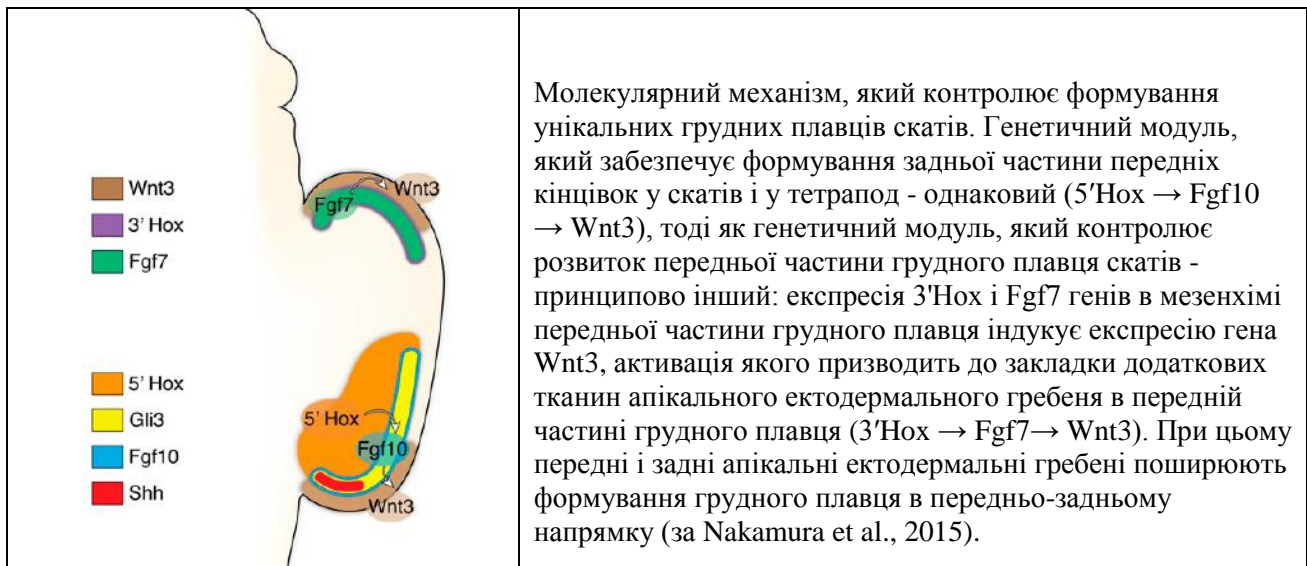
Молекулярні механізми, задіяні у формуванні незвичайної форми тіла у скатів. Для скатів характерним є сильно сплюснене в дорзо-вентральному напрямку тіло і великі грудні плавці, що зрослися з головою. Така морфологія тіла є адаптацією до придонного способу життя. Зокрема, придбання великих грудних плавців, зрослених з головою, дозволило скатам змінити механізм плавання і забезпечило активне пересування цих риб при сильно сплюсненій формі тіла. Відомо, що в ембріогенезі розвиток кінцівок хребтних тварин починається після формування т.зв. апікального

ектодермального гребеня (apical ectodermal ridge, AER). Молекулярні дослідження, проведені Nakamura T. з колегами (2015), показали, що на відміну від інших хребетних тварин, формування передньої і задньої частин грудних плавців у скатів ініціюється різними генетичними механізмами: розвиток задньої частини грудного плавця контролюють канонічні гени розвитку відростків тіла, які запускають формування апікального ектодермального гребеня (AER), тоді як розвиток передньої частини грудного плавця - промотується альтернативним генетичним модулем в передньому регіоні тіла скатів, активація якого також призводить до ініціації утворення AER-подібних структур (за Nakamura et al., 2015).

*NB! Канонічна програма ініціації апікального ектодермального гребеня включає наступний каскад активності генів: 5'Hox → Fgf10 → Wnt3 → формування апікального ектодермального гребеня. Тоді як альтернативна програма ініціації апікального ектодермального гребеня запускається активністю генів: 3'Hox → Fgf7 → Wnt3 → формування апікального ектодермального гребеня



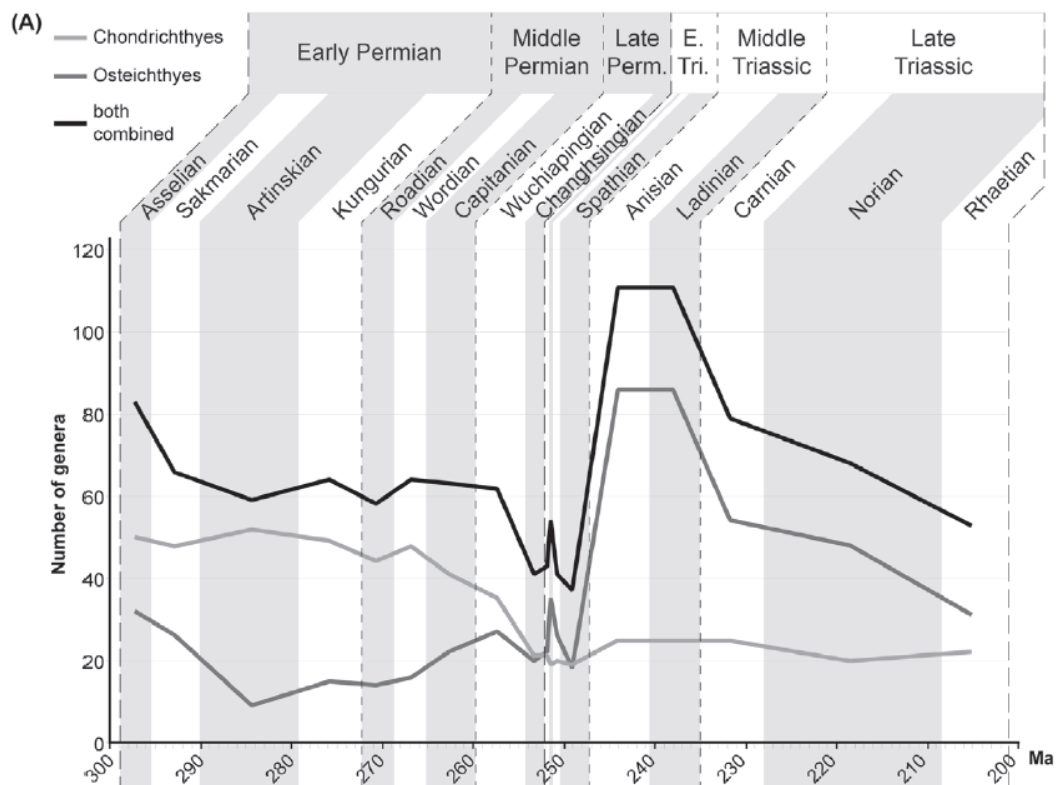
Морфологічна різноманітність грудних плавців і передніх кінцівок у хребетних тварин. У скатів грудний плавець сильно розширений в напрямку передньо-задньої осі тіла в порівнянні з іншими хребетними тваринами. На схемі: сірим кольором - позначені дермальні кістки (derm); чорним кольором - позначені ендохондральні кістки (endo) (відповідно до різних механізмів їх формування в ході онтогенезу) (за Nakamura et al., 2015).



*NB! У багатьох видів скатів луска відсутня, що може бути адаптацією до нестачі кисню в придонних екосистемах (оскільки експериментально для інших груп безлускових риб було показано можливість поглинання кисню через поверхню шкіри).

Рибна фауна на початку Тріасу була досить однотипною, що свідчить про виживання після Пермської кризи лише невеликої групи риб. Але надалі, в ранньому-середньому Тріасі, завдяки вибуховій диверсифікації кісткових риб – різноманіття риб почало зростати.

Після Девонського вимирання - моря захопили хрящові риби, а після Пермського вимирання - моря захопили кісткові риби. Дослідження, проведені Romano С. з колегами (2016), виявили зростання біорізноманіття хрящових риб в ранній і середній Пермі і потім - масове вимирання даної групи в ході пізньо-Гваделупської кризи. Біорізноманіття кісткових риб в Пермському періоді, як і в Карбоні, було низьким - оскільки після Девонського вимирання біоти морські екосистеми були захоплені хрящовими рибами. Однак, в ранньому і середньому Тріасі завдяки спалаху процесів диверсифікації - кількість груп кісткових риб значно зросла. При цьому дослідники звертають увагу на той факт, що спалах диверсифікації кісткових риб почалася тільки після вимирання хрящових риб і звільнення ними екологічних ніш.



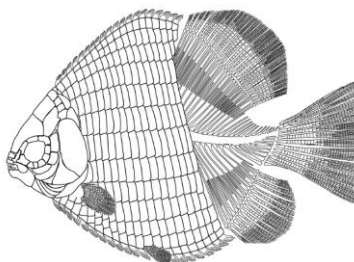
Динаміка біорізноманіття Пермських і Тріасових хрящових (*Chondrichthyes*) і кісткових (*Osteichthyes*) риб. Де: по осі ОУ - родове різноманіття риб різних груп; по осі ОХ - геологічний вік, млн.р.т. (за Romano et al., 2016).

Під час Тріасової революції біорізноманіття кісткових риб - з'явилося багато нових таксонів з еволюційними інноваціями в харчовому і локомоторних апаратах, у деяких груп кісткових риб - вперше з'явилося живонародження. У ранньому Тріасі події диверсифікації були зареєстровані як для саркоптеригій, так і для актиноптеригій. Однак, середньо- і пізньо-Тріасове зростання таксономічного багатства кісткових риб в основному відноситься до актиноптеригій (групи субголостеї і неоптеригії).

Таким чином, в інтервалі Пермь - Тріас композиція фаун риб змінилася драматично: типові співтовариства хрящових риб Карбона і Пермі прийшли в занепад в ході пізньо-Гваделупської кризи і потім - в ході термінального Пермського вимирання. У співтоваристві риб почали домінувати кісткові риби - і ця ситуація збереглася і до сьогоднішніх днів. Виявлена авторами дослідження зміна іхтіофауни є наслідком серії подій вимирань протягом Пермського і Тріасового періодів, які були пов'язані з різкими змінами умов навколишнього середовища (за Romano et al., 2016).

Поява в Тріасі рослинноїності серед променеперих риб. Променепері риби (*Actinopterygii*) з'явилися ще в Силурі. Але, згідно методу фосилій, тільки в Тріасі деякі

актиноптеригії перейшли від хижацтва до рослинної дієти. Так, Gibson S.Z. на підставі будови зубів фосилізованих залишків Тріасових променеперих риб *Hemicalypterus weiri* - був зроблений висновок про те, що рослинноїдність у променеперих риб з'явилася не пізніше Тріаса.



Реконструкція будови Тріасової променеперої риби *Hemicalypterus weiri* - першої з відомих на сьогоднішній день рослинної риби класу променеперих (Актиноптеригії) (за Gibson, 2016).

*NB! Рослинноїдність у риб, як і у наземних хребетних, пов'язана зі збільшенням довжини травного тракту, з перебудовою зубного апарату: харчування водною рослинністю супроводжується появою зубів певного типу. Крім того, відомо, що для перетравлення водоростей - сучасні риби використовують симбіотичних бактерій, що мешкають в їх травному тракті (Choat et al., 2002; Martinez-Diaz & Perez-Espana, 1999).

***Переважно рослинна дієта у риб корелює з теплими умовами навколишнього середовища.** Проведені Behrens M.D. і Lafferty K.D. (2012) дослідження виявили переважно рослинну дієту у риб в теплих водах в порівнянні з їх родичами в більш холодних водах проживання. Цілком можливо, що такі харчові переваги пов'язані з температурою функціонування кишкової мікробіоти, яка забезпечує розщеплення водоростей. При цьому цікаво відзначити, що згідно фосилій у кісткових риб перехід на рослинну дієту відбувся не раніше Тріасового періода, в умовах сильного потепління клімату. NB! А наявні на сьогоднішній день Палеозойські скам'янілості поки не підтверджують можливу рослинноїдність Палеозойських риб.

***NB! Ключовий момент переходу на рослинну дієту у риб (як і в інших хребетних тварин) - здатність перетравлювати такий тип їжі.** Ключовим моментом переходу на харчування водоростями - є здатність риб розщеплювати такий тип їжі. Наприклад, в Палеогені Кайнозойської ери з'явилися рибки-ластівки (вид *Stegastes nigricans*, родина *Pomacentridae*, підряд *Labroides*), які вирощують для себе червоні водорості *Polysiphonia*. Рибки-ластівки не тільки охороняють свої «водоростеві садочки» від інших риб, але і прополюють їх від водоростей-бур'янів - якщо цього не робити, то рифовий «город» швидко заростає водоростями, які не спроможні перетравлювати рибки-ластівки. Цікаво відзначити, що без турботи рибок-ластівок - червоні водорості *Polysiphonia* виявляються неконкурентоспроможними по відношенню до інших груп водоростей і витісняються ними (Nata et al., 2010). Приклад з рибками-ластівками ще раз підтверджує той факт, що для рослиноїдних риб ключовим моментом є здатність перетравлювати з'їдені ними водорості.

***Молекулярні механізми переходу хижих риб на рослинну дієту.** Аналіз генома і транскриптома показав, що перехід корошових риб від хижацтва до рослинноїдності супроводжувався змінами в роботі генома. Зокрема, було виявлено багато подій зміни характеру альтернативного сплайсингу РНК-транскриптів, події злиття хромосом, обміну ділянками між X і Y хромосомами (кросинговер), встановлена транскрипційна активація мевалонатного шляху (the mevalonate pathway) і біосинтезу стероїдів в печінці в ході адаптації корошових риб до переходу на рослинну дієту, були також встановлені зміни в роботі циркадіанного біологічного годинника (в порівнянні з хижими близькородинними групами риб) і т.н. (за He et al., 2015; Wang et al., 2015).

*NB! Кісткові риби (*Osteichthyes*) діляться на два класи: актиноптеригії (Променепері або *Actinopterygii*) і саркоптеригії (Лопастепері риби або *Sarcopterygii*). Саркоптеригії дали початок наземним групам хребетних тварин. Актиноптеригії - сьогодні домінуюча група риб в морях. Згідно фосилій - перші трав'яїдні групи серед лучеперих (актиноптеригієвих) риб з'явилися тільки в Тріасі, після вибухової диверсифікації групи, яка послідувала за масовим вимиранням груп хрящових риб в пізній Пермь. Отже, якщо безхребетні тварини досить рано перейшли на рослинну дієту (серед наземних членистоногих обгризання наземних рослин

виявлено на Девонських фосиліях, а харчування водоростями цілком могло з'явитися і раніше), то серед наземних хребетних - перехід на рослинну дієту зареєстрований тільки на кордоні Пермь-Тріас, а серед риб - в Тріасі. Чому хребетні тварини (як наземні, так і водні) не перейшли раніше на рослинну дієту? Вважають, що до цього часу ресурсів вистачало для забезпечення даної групи тваринною їжею.

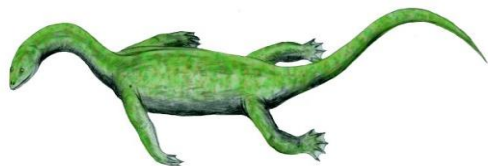
Морські рептилії Тріасу. Перші вторинно-водні рептилії з'явилися ще в пізній Пермі. Але ці групи вимерли під час пізньо-Пермської кризи. Проте, в Тріасі зареєстровано появу численних нових груп морських рептилій.

*NB! Адаптація до водного способу життя - це загальний феномен серед рептилій, завдяки низькій швидкості їх метаболізму, толерантності до аноксії і низькій температурі тіла і завдяки їх здатності використовувати ферментативний метаболізм для роботи мускулатури. Більш того, адаптація до вторинно-водного способу життя не поставила перед рептиліями вимоги значних структурних або фізіологічних змін, що видно по сучасним морським ігуанам. У морських ігуан водна локомоція вимагає тільки ¼ метаболічної активності в порівнянні з наземною локомоцією (за Palaeos.com).

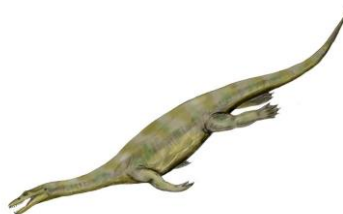
Які причини переходу рептилій до життя у воді? Це - і нестача їжі на суші через спустелювання Пангеї II після пізньо-Пермської екологічної кризи. Це і конкуренція з сородичами на суші. Це - і порятунок від хижих наземних рептилій.

Морські рептилії групи завроптерігій. На початку Тріаса з'явилися завроптерігії - надряд водних і напівводних рептилій. Завроптерігії були однією з найбільш успішних груп морських рептилій в Мезозої, але наприкінці Мезозою ця група повністю вимерла.

У перших водних завроптерігій кінцівки ще зберігали наземний вигляд. Однак, згодом у ряду завроптерігій з'явилися ласти замість передніх кінцівок, а потім - і замість задніх кінцівок як адаптація до водного способу життя.



Кейхонозавр (*Keichousaurus*) - примітивний ранній завроптерігій. Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Keichousaurus>).



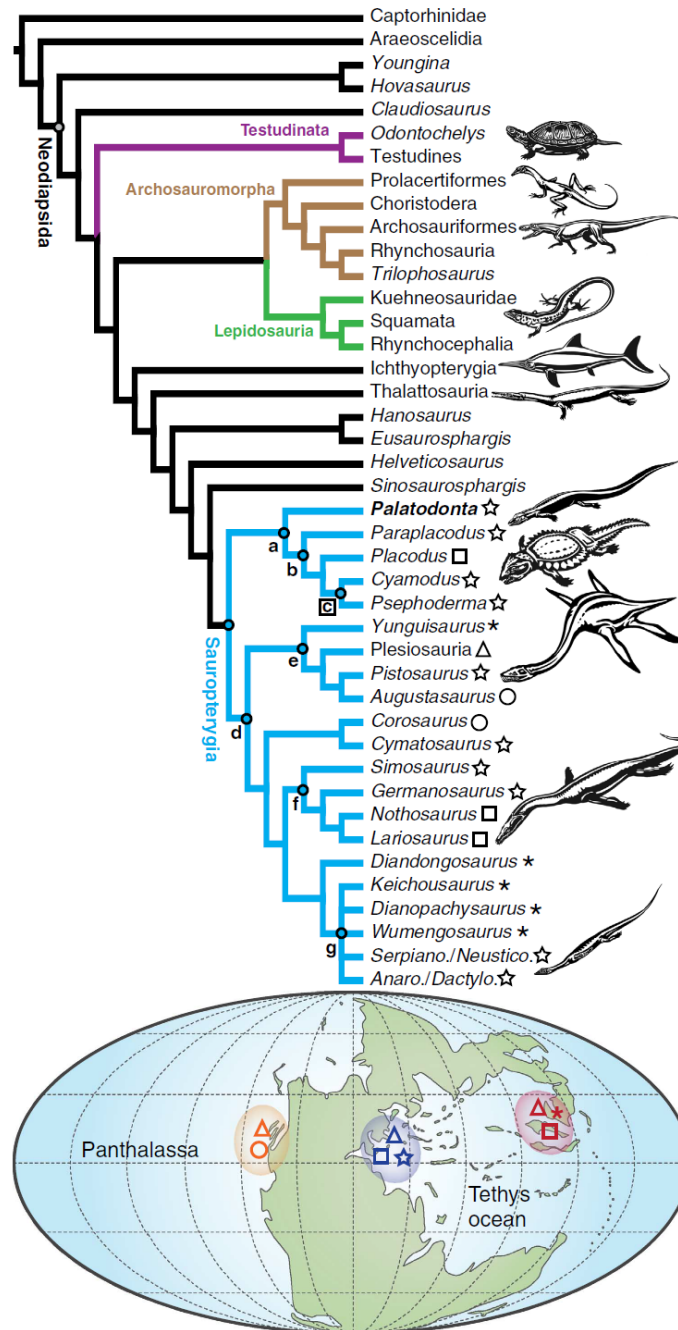
Нотозавр (*Nothosaurus*) - морський ящір з надряду завроптерігій. Довжина тіла 3 м. Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Nothosaurus>).



Ларіозавр (*Lariosaurus*) - морський ящір з надряду завроптерігій. Передні кінцівки перетворилися в ласти. Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Lariosaurus>).



Більш пізні завроптерігії (*Sauropterygia*) - у яких і задні, і передні кінцівки видозмінені в ласти (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Sauropterygia>).



Філогенетичне дерево, що показує родинні взаємини завроптеригій і їх географічний розподіл. Де: a - *Placodontiformes*; b - *Placodontia*; c - *Cyamodontoidea*; d - *Eosauropterygia*; e - *Pistosauroides*; f - *Nothosauroides*; g - *Pachypleurosauria*. Середній Триас (за Neenan et al., 2013).

Сучасні дослідження молекулярних біологів свідчать про те, що перехід від кінцівок наземного типу до ластоподібних і плавцеподібних кінцівок водного типу контролюється активністю декількох регуляторних генів. Зниження активності цих генів і призводить до заміни кінцівок наземного типу на кінцівки водного типу. Оскільки такі переходи в ході еволюції вимагають близько 10 млн. років (причому, як в лініях вторинно-водних рептилій, так і в лініях вторинно-водних ссавців), то вочевидь, частота виникнення мутацій, що забезпечують зміну типу кінцівок, є досить високою (оскільки інтервал у 10 млн. років в геологічному літописі Землі вважається маленьким).

Морські рептилії групи плезіозаврів. Одна з гілок завроптеригій в першій половині Триаса дала початок ряду плезіозаврів, характерними рисами яких були довга шия і маленька голова. Довга шия є адаптацією, що забезпечує краще виживання видів. У чому полягала корисність довгої шиї для плезіозаврів? Плезіозаври були рибоядними тваринами. Вважають,

що така форма тіла забезпечувала більш ефективно полювання у засаді. У наступному, Юрському періоді, плезіозаври дали початок новій гілці вторинноводних рептилій - підряду пліозаврів, для яких вже були характерними коротка шия і велика голова. Означені зміни в будові тіла пліозаврів пов'язують зі зміною стратегії полювання у даної групи морських рептилій.



Плезіозавр таністрофей (*Tanystropheus*) - рибоїдна рептилія. Довжина тіла сягала 6 м, довжина шії – 3 м. Середній Тріас (245 - 228 млн.р.т.) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Tanystropheus>).

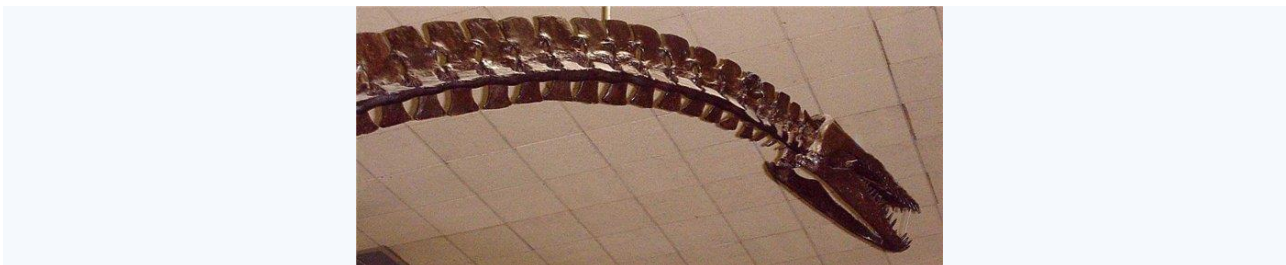
*NB! Головоногі молюски з внутрішньою раковиною – белемніти - часто зазнавали нападів морських рептилій і акул. Після невдалих сутичок белемніти вислизали, але залишалися інвалідами на все життя. Таких тварин-інвалідів часто знаходять у розкопках: в середньому один на 25 нормальних (взагалі белемнітів знаходять безліч). Цікаво відзначити, що у верхньо-Крейдяних белемнітів сліди травм дуже рідкісні і зазвичай просто зарослі подряпини. Таким чином, в Крейді белемніти стали більш вивертливими.

Ростри з травмами дають дуже важливу інформацію. Навіть можна дізнатись тактику нападу морських ящерів і акул. Вони наздоганяли або нападали, підкрадаючись знизу, вибирали конкретну жертву або атакували цілу зграю, щоб випадково вхопити делікатес.

Будова тулуба плезіозаврів була розрахована на скрадливі рухи. Плезіозаври мали гастроліти (шлункові камені) - для кращого травлення і баласту. Плезіозавр підкрадався до зграї белемнітів або риб і накидався на неї, різко смикаючи головою убік (в будь-яку сторону). Якщо атакувати прямо, то щелепи могли б виштовхнути рибу з водою. Тонкі високі зуби, круглі або овальні в поперечнику з ледь помітними численними вертикальними борознами були призначені для надійного захоплення здобичі. Довгі зуби буквально стирчали із закритої пащі в сторони.

В ході еволюції полювання за швидкою здобиччю призвело до подовження шії плезіозаврів (еласмозаврів, стіксозаврів, таласомедонів, термінотаторів та ін.). Наприклад, будова шії таласомедона свідчить про полювання за дуже стрімкими рибами (*Apsopelix* та ін.). Раніше плезіозаврів зображували плаваючими з високо піднятими шиями над водою (наприклад у вигляді «S»-літери). Це невірно. Шия не могла триматись в такому положенні через слабку мускулатуру для підняття з води і майже не згиналась вгору через верхні пласкі широкі відростки на шийних хребцях.

Кількість шийних хребців різних плезіозаврів варіює від 28 до 76. Вони - чемпіони за чисельністю шийних хребців (у завропод від 10 до 19). (за <http://devonian.ucoz.ru/forum/38-47-1>).



Шийні хребці стіксозавра (за <http://devonian.ucoz.ru/forum/38-47-1>).

Поява перших морських рослиноїдних рептилій. Chun L. з колегами (2016) реконструювали будову щелеп морського ящера атоподентатуса (*Atopodentatus unicus*), який

жив в середньому Тріасі, приблизно 242 млн.р.т. Щелепи цих тварин були спрямовані убік і надавали їм схожість з акулою-молотом. Однак, на відміну від неї, *Atopodentatus* були першими в історії морських рептилій рослиноїдними тваринами.



Фосилізовані залишки голови морської рептилії *Atopodentatus unicus*. Будова ротового апарату цієї тварини свідчить про її харчування водоростями. 1 бар = 1 см (за Chun et al., 2016).

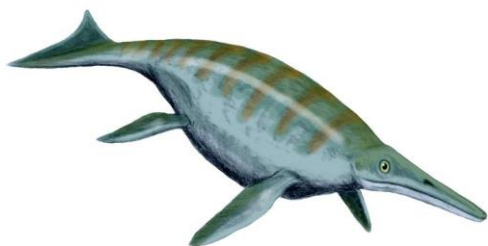


Реконструкція зовнішнього вигляду атоподентатуса (*Atopodentatus unicus*). Середній Тріас (за <http://paleonews.ru/index.php/new/735-atopodentatusnew>).

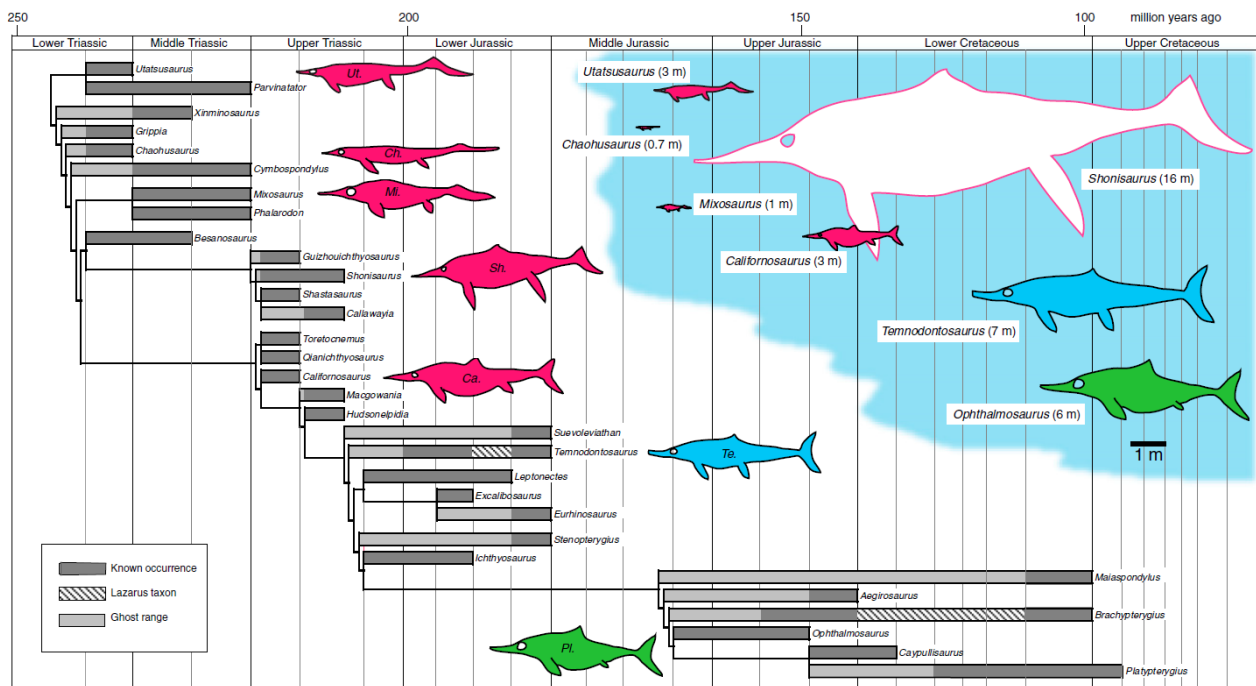
Будова зубного апарату морської рептилії *Atopodentatus unicus* свідчить про харчування даної тварини водоростями. Ці рептилії мали молото-подібну форму черепа. При цьому довгі прямі передні краї верхньої і нижньої щелеп несли батареї зубів, які використовувалися тваринам для відділення водоростей від субстрату; а зуби, розташовані в глибині ротової порожнини, формували гольчатую сітку для фільтрування водоростей: тварина, закривши рот, видавлювала воду назад, використовуючи тонкі зуби в якості фільтра, приблизно як кити відціджують їжу за допомогою китового вуса. Це - перший випадок переходу вторинноводних рептилій на такий тип харчування.

Атоподентатуси виростили майже до триметрової довжини, жили в мілководних морях разом з рибами та іншими морськими рептиліями і були першим в історії морських рептилій рослиноїдними тваринами. Дослідники відзначають, що на відміну від молотоголових акул, очі яких розташовуються на кінцях бічних розширень голови, очі *Atopodentatus* розташовувались як і у інших рептилій - на морді, а не на бічних відростках щелепи. Вважають, що атоподентатуси були родичами плезіозаврів (<http://paleonews.ru/index.php/new/735-atopodentatusnewза>; Chun et al., 2016).

Морські рептилії групи іхтіозаврів. В ранньому Тріасі також з'явилися іхтіозаври. Ці морські рептилії мали плавці замість кінцівок наземного типу і характеризувались живородінням. Родовідне коріння іхтіозаврів на сьогоднішній день точно не відоме. Іхтіозаври (*Ichthyosauria*) - вимерлий ряд великих (до 24 метрів в довжину, в середньому 2-4 метри) морських рептилій, що мали форму, конвергентну рибам і дельфінам. Предки іхтіозаврів, ймовірно, спустились в море по руслу однієї з доісторичних річок, де останки практично не зберігаються, - всі відомі науці види вже жили в морській воді і не вибирались на сушу.



Шонізавр (*Shonisaurus*) - представник іхтіозаврів. Пізній Тріас (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Філогенетичне дерево іхтіозаврів. Іхтіозаври з'явилися в Триасі і вимерли в середині Крейди, переживши за весь час свого існування кілька хвиль вимирання. На кордоні між Триасом і Юрою іхтіозаври пройшли т.зв. «пляшкове горлечко еволюції» (за Thorne et al., 2011).

Знайдена перехідна форма між напівводними і повністю водними іхтіозаврами.

Залишки одного з найперших в історії іхтіозаврів - карторінхуса (*Cartorhynchus lenticarpus*) - виявили Motani R. з колегами (2015) в нижньо-Триасових відкладеннях провінції Аньхой, що датуються 248 млн.р.т. Скелет знайденої рептилії поєднував в собі адаптації як до водного, так і до наземного способів життя.



Фосилізовані залишки скелета базового іхтіозавріформа *Cartorhynchus lenticarpus* (за Motani et al., 2015).



Cartorhynchus lenticarpus. Реконструкція: Stefano Broccoli (за <http://paleonews.ru/index.php/new/452-cartorhynchus>).

Карторінхус був дуже маленьким для іхтіозавра - довжина його тіла становила всього 40 см, при цьому знайдений скелет належав вже дорослій особині. Від звичних всім іхтіозаврів *Cartorhynchus lenticarpus* помітно відрізнявся деталями своєї будови. Морда ящера ще не набула клювовидої подовженості, властивої справжнім іхтіозаврів, і залишалася широкою та короткою, як у більшості сухопутних рептилій і амфібій. Тіло також було коротким і щільним, а великі ласти, що нагадують кінцівки морських котиків, кріпилися до корпусу рухливими зап'ястками. Ребра тварини були більш потужними і товстими, ніж у інших іхтіозаврів. Виходячи з цих морфологічних даних, карторінхус не був швидким плавцем, оскільки великі і гнучкі ласти менш ефективні при плаванні, ніж вузькі і тверді.

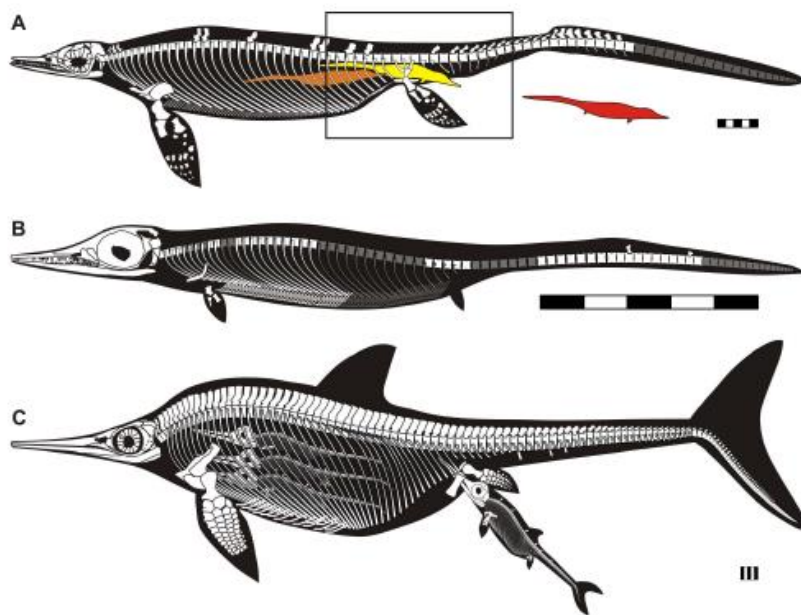
Крім того, іхтіозаври активно використовували для пересувань хвіст, у *Cartorhynchus lenticarpus* хвіст не зберігся.

На думку палеонтологів, широкі рухливі ласти дозволяли карторінхусу пересуватися по суші приблизно так само, як переміщаються сучасні ластоногі. Швидше за все, древній базовий іхтіозавр мешкав в прибережній зоні, пірнаючи за морськими донними безхребетними, такими як конодonti і черв'яки (при цьому коротка звужена морда дозволяла створювати в ротовій порожнині низький тиск і всмоктувати їжу), а відпочивати і рятуватися від морських хижаків вибирався на берег. При цьому для полювання на швидких плавців, таких як риби і кальмари, що служили традиційним раціоном класичним іхтіозаврам, його коротка широка паща була абсолютно не призначена.

Відкриття *Cartorhynchus lenticarpus* заповнює важливий пробіл в геологічній історії іхтіозаврів. До останнього часу були добре відомі лише повністю адаптовані до життя у воді рептилії, а перехідні форми від їх сухопутних предків не були знайдені. Через це не було зрозуміло, від яких груп з'явилися іхтіозаври. Оскільки карторінхус зберіг у своїй будові риси наземних рептилій-діапсид, тепер це питання можна вважати закритим (за <http://paleonews.ru/index.php/new/452-cartorhynchus>; за Motani et al., 2015).

Живородіння у морських рептилій. Слід підкреслити, що для вторинноводних рептилій, які придбали ласти або плавці замість кінцівок наземного типу, показано живородіння. Необхідність ознаки живородіння для таких тварин була пов'язана з тим, що відкладання яєць на суші при наявності плавців або ласт - стає складним і небезпечним. А відкладання яєць в мул водойм - призводить до їх загибелі через гіпоксію.

Традиційно, живородіння у Мезозойських морських рептилій вважається адаптацією до водного способу життя. Motani R. з колегами (2014) описали скам'янілості хаохузаврів (*Chaohusaurus*) - ранньо-Тріасових базових іхтіоптеригій. Ці скам'янілості - суперечать усталеній точці зору на походження живородіння у морських рептилій. Хаохузаври є найбільш древніми з відомих на сьогоднішній день Мезозойських морських рептилій (248 млн.р.т., ранній Тріас). У знайденого хаохузавра положення ембріона всередині материнського організму відповідає положенню ембріонів наземних живородячих хребетних - тобто ембріон спрямований головою до родового отвору.



А, В - у базового іхтіоптеригія хаохузавра (*Chaohusaurus*) ембріон повернутий головою до родового отвору материнського організму, як у всіх наземних живородячих амніот; С - у продвинутого іхтіоптеригія - стеноптеригія (*Stenopterygius*) - ембріон повернутий хвостом до родового отвору материнського організму, як у всіх вторинно-водних живородячих амніот (за Motani et al., 2014).

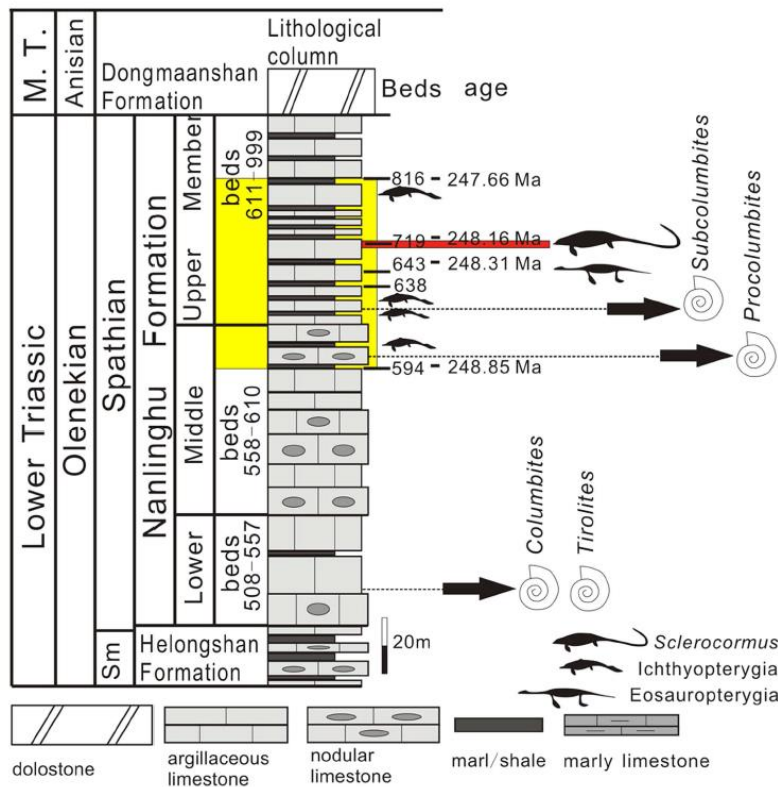


Базовий іхтіоптерігій хаохузавр (*Chaohusaurus*) з ембріоном усередині. Зверніть увагу на те, що голова ембріона повернена до родового отвору материнського організму, як у наземних живородячих хребетних тварин (за Motani et al., 2014).

Таким чином, отримані дані свідчать про те, що живородіння з'явилося ще у сухопутних предків морських Мезозойських рептилій, що суперечить загальноновизнаній гіпотезі появи живородіння у рептилій, які повернулись до водного способу життя. Положення ембріона хвостом до родового отвору материнського організму характерно для продвинутих іхтіоптерігій і є ознакою, яка конвергентно з'явилась в аналогічних умовах у китових і у морських корів і є адаптацією до живонародження малюка тварин в водних умовах проживання.

Авторами роботи на підставі аналізу відомих даних був зроблений висновок про те, що на сьогоднішній день відсутні безперечні приклади появи живородіння у вторинно-водних хребетних тварин вже після їх повернення у водне середовище проживання: усі облігатні морські амніоти походять тільки від наземних предкових організмів у яких вже було живородіння. Живородячі наземні рептилії з'явилися значно раніше, ніж прийнято вважати на сьогоднішній день - автори роботи вважають, що це сталось на пізній фазі відновлення екосистем після пізньо-Пермського масового вимирання біоти (за Motani et al., 2014).

Зміна фаун морських ящерів на кордоні між раннім і середнім Тріасом. У морях раннього Тріаса домінували базові іхтіозавроморфи, які вже мали ласти замість кінцівок наземного типу.

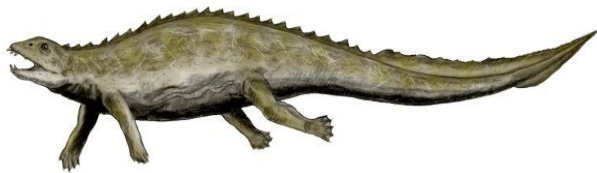


Поширення завроптерігій (*Eosauropterygia*) і базових іхтіозавроморф (*Ichthyopterygia*) (в тому числі *Sclerocormus parviceps*) в геогоризонтах нижнього Тріаса (за Jiang et al., 2016).

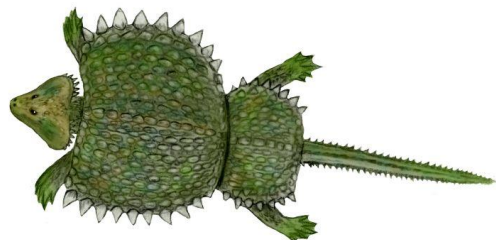
Крім того, у них були довгі в формі парасольок хребці, які свідчать про те, що базові іхтіозавроморфи плавали за рахунок вугреподібних згинань тіла. Jiang D.Y. колегами (2016) описали *Sclerocormus parviceps* - базового іхтіозавроморфа незвичайної будови з відкладень раннього Тріаса. Для даного виду була характерною дуже маленька голова, коротка морда і довгий хвіст. Проведені дослідження показали, що ранні іхтіозавроморфи швидко вимерли на кордоні між раннім і середнім Тріасом через пертурбації рівня кисню в навколишньому середовищі, зміни рівня моря і інтенсивний вулканізм. Екологічна катастрофа на кордоні між раннім і середнім Тріасом призвела до зміни фаун морських ящерів: домінуючі до цього базові іхтіозавроморфи були заміщені фаунами завроптерігій. *NB! Наприкінці середнього Тріаса групи базових іхтіозавроморф, що вижили, дали початок справжнім іхтіозаврам (за Jiang et al., 2016).

Морські рептилії групи плакодонтів. В ранньому Тріасі з'явилися плакодони - ряд рептилій з надряду завроптерігій, які були лише частково водними мешканцями і велику частину часу проводили на суші. Вони були покриті захисними пластинами і харчувались молюсками. Слід підкреслити, що подібність у будові захисного панцира у плакодонтів і черепах є конвергентною, тобто ці лінії рептилій не є прямими близькими родичами і захисні структури у них з'явилися незалежно одна від одної.

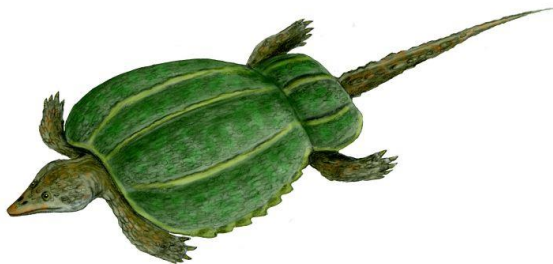
Neenan J.M. з колегами (2013) описали скам'янілості нового представника базових плакодонтів у відкладеннях середнього Тріаса, знайдених на території Нідерландів, що дозволило авторам роботи дійти висновку, що плакодони, які є базовою групою завроптерігій, з'явилися в західному Тетісі (Європа). При цьому будова зубів знайдених тварин свідчить про строгу дуорофагію даної групи (тобто розгризання твердих раковин і т.п.) (за Neenan et al., 2013). *NB! Плакодони вимерли 200 млн.р.т. під час пізньо-Тріасового масового вимирання біоти.



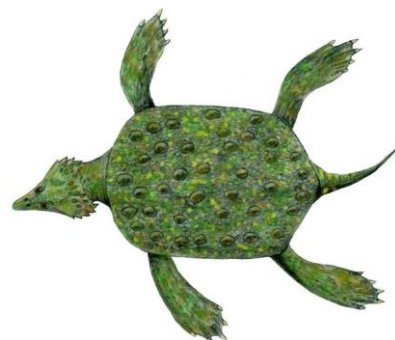
Плакодус (*Placodus*) - морський ящір із ряду плакодонти (надряд завроптерігій). Довжина тіла 1-3 м. Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Placodus>).



Циамодус (*Cyamodus*) - морський ящір із ряду плакодонти (надряд завроптерігій). Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Cyamodus>).



Псефодерма (*Psephoderma*) - морський ящір з ряду плакодонти (надряд завроптерігій). Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Psephoderma>).



Плакохеліс (*Placochelys*) - морський ящір з ряду плакодонти (надряд завроптерігій). Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Placochelys>).

Формування кісткового панцира у морських рептилій. На території Китаю в відкладеннях раннього Тріаса Chen X.H. з колегами (2014) були знайдені скам'янілості морської рептилії *Parahupehsuchus longus*. У цієї тварини був кістковий панцир навколо всього тіла (довжиною 50 см і завтовшки 6,5 см), подібний панциру черепах. Однак, детальний аналіз показав, що анатомічно, будова панцира у знайденої тварини і у черепах – була різною. Автори дослідження прийшли до висновку, що кістковий панцир багаторазово конвергентно з'являвся у різних ліній морських рептилій (за Chen et al., 2014).



Фосилізовані залишки ранньо-Тріасової морської рептилії *Parahupehsuchus longus*, знайдені на території Китаю. Ця тварина навколо всього тіла мала кістковий панцир, схожий на панцир черепахи, але не гомологічний їйому. 1 бар = 10 см (за Chen et al., 2014).

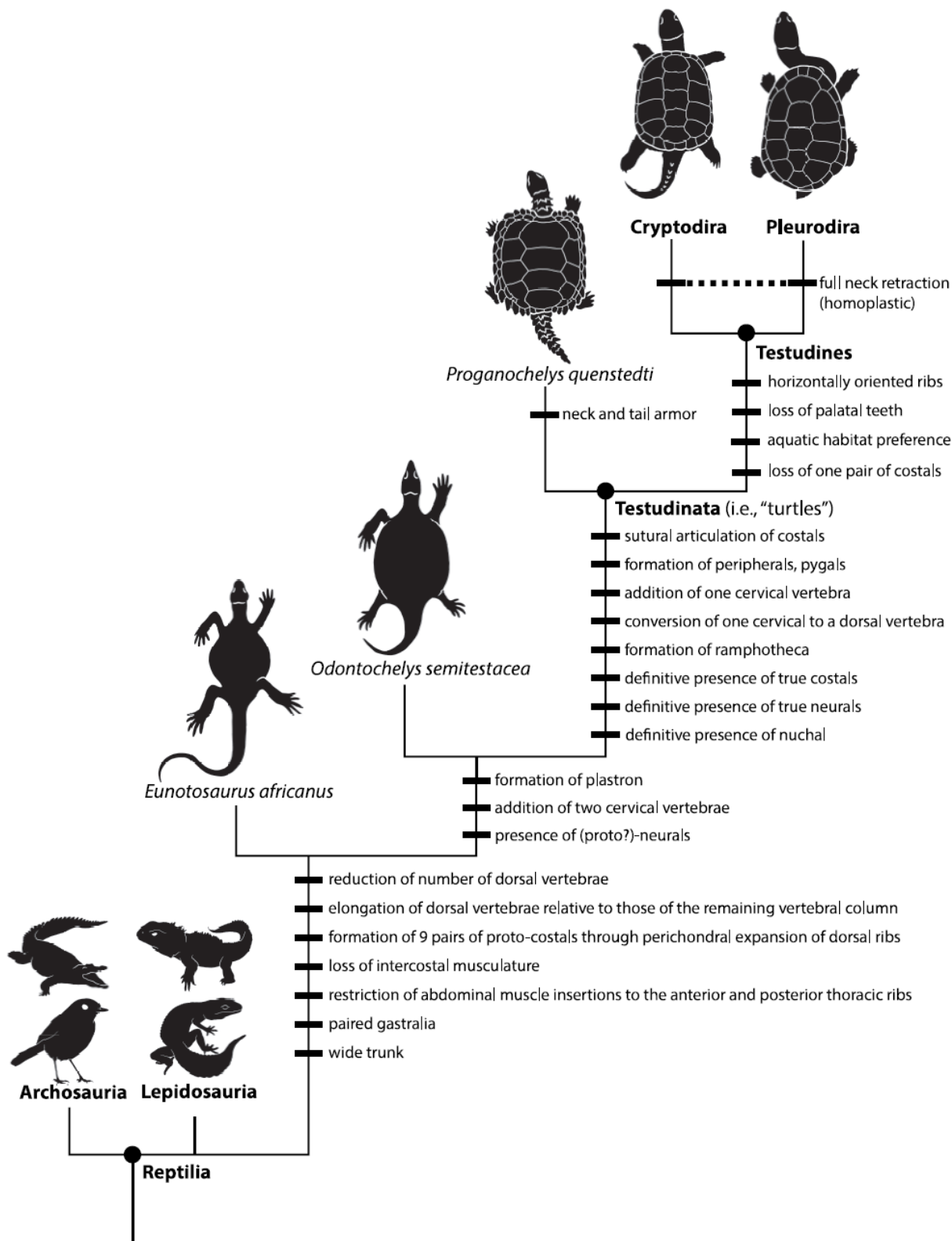
Черепахи. В пізньому Тріасі з'явилися перші справжні черепахи, у яких повністю зросли шкірні кісткові пластини з ребрами і хребцями. У пізньому Тріасі у черепах були захисні пластини на шиї, лапах, хвості. Проте, в ранній Юрі у черепах вже відсутні захисні смуги на цих частинах тіла і з'являється стратегія втягування їх під панцир. Вважають, що перші черепахи вели наземний спосіб життя і лише пізніше (в Юрському періоді) перейшли до життя у воді. Однак згідно з іншими даними, перші черепахи були вже водними мешканцями. Цікаво, що черепахи, незважаючи на перехід до водного способу життя, не набули механізм живородіння.

Scheyer T.M. і Sender P.M. (2007) провели гістологічний аналіз будови кісток панцира пізньо-Тріасових базових черепах *Proterochersis robusta* і *Proganochelys quenstedti* і показали, що ці черепахи вели не напівводний спосіб життя, як їх сучасні родичі, а були повністю наземними тваринами (за Scheyer & Sander, 2007).

Питання про походження черепах досі залишається відкритим. Умовно їх предками вважаються Пермські котилозаври. Але є думка, що черепахи походять від особливої групи парарептилій - нащадків дискозаврисків (амфібії).

Проблема появи базової лінії черепах. Молекулярний аналіз свідчить на користь спорідненості черепах і архозаврів, тоді як морфологічні дослідження - не підтверджують цієї точки зору.

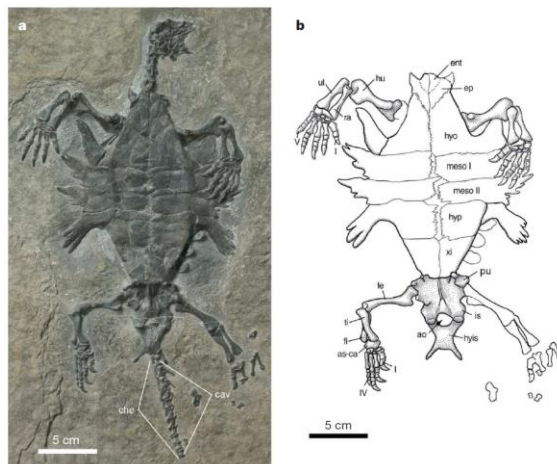
Нещодавно отримала друге життя гіпотеза появи черепах від середньо-Пермських еунотозаврів (*Eunotosaurus africanus*), яка базується на численних характеристиках, які раніше вважалися притаманними тільки черепаховій лінії рептилій. Останні дані свідчать про те, що ці характеристики формувалися протягом десятків мільйонів років незалежно від появи панцира черепах. І хоча еунотозаври не пояснюють положення черепах в лінії амніот - вони успішно розширюють час появи базових ліній черепах в Пермський період і допомагають вирішити деякі питання, пов'язані з походженням черепах, зокрема, - питання некомпозитного походження панцира, повільної появи панцира і наземного походження черепах (за Joyce, 2015).



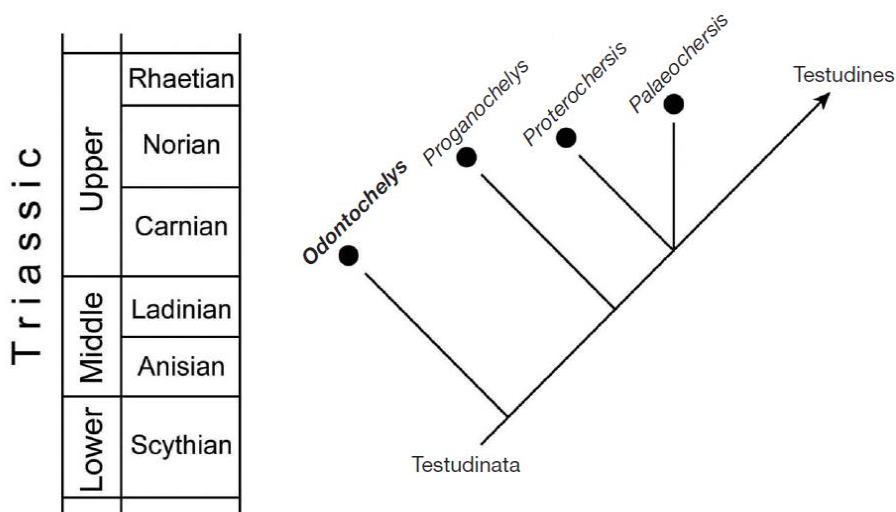
Спрощена кладограма, яка підсумовує ієрархічний розподіл характеристик і таксонів, які пов'язують з появою еволюційної лінії черепах (за Joyce, 2015).

Одонтохеліс – перша відома науці черепаха. Лі С. з колегами (2008) у відкладеннях південно-східного Китаю описали скам'янілості першої відомої науці черепахи *Odontochelys semitestacea*, що датуються приблизно 220 млн.р.т. (пізній Триас). Будовою панцира *Odontochelys* різко відрізнявся від сучасних черепах. Він не мав спинного щита (карапакса). Його скелет демонструє тільки деяку ступінь видозміни хребта і ребер в бік утворення карапакса. У *Odontochelys* був дзьоб, як у сучасних черепах, але при цьому в роті були

присутні нехарактерні для сучасних черепах зуби. Останки цієї тварини були знайдені в характерних морських відкладеннях, що привело вчених до висновку про морський спосіб життя *Odontochelys*. Залишається неясним питання про те, чому у даної черепахи відсутній карапакс - або панцир цього виду перебував у стадії формування, або карапакс вдруге атрофувався через пристосування до морського способу життя заради поліпшення маневреності і збільшення швидкості плавання (за Li et al., 2008).



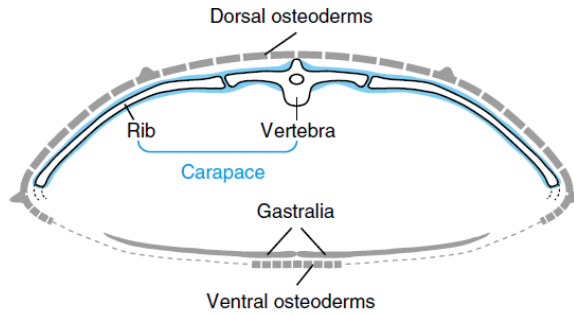
Пізньо-Тріасова черепаха *Odontochelys semitestacea* з відкладень південного сходу Китаю: а - фосилізований скелет, вид з черевної сторони; б - реконструкція скелета, вигляд із спинної сторони. 1 бар = 5 см (за Li et al., 2008).



Кладограма, що відображає появу давніх черепах від базової лінії *Testudines* та філогенетичні взаємовідносини між давніми Тріасовими черепахами (за Li et al., 2008).

Таким чином, знайдений зразок свідчить про те, що, ймовірно пластрон (черевна частина панцира черепах) з'явився у черепах раніше карапакса (спинна частина панцира черепах). Отримані результати узгоджуються з даними раннього ембріонального розвитку сучасних черепах і підтверджують той факт, що панцир черепах сформувався в результаті розширення ребер і окостеніння нейральних пластинок, а не в результаті злиття шкірних кісткових пластин (за Li et al., 2008).

NB*: Морфологічний і ембріональний аналізи, проведені Hirasawa T. з колегами (2013), показали, що значна частина карапакса є похідною ендоскелетних ребер і розвивається незалежно від остеодермальних елементів (шкірні кісткові пластини) (за Hirasawa et al., 2013).

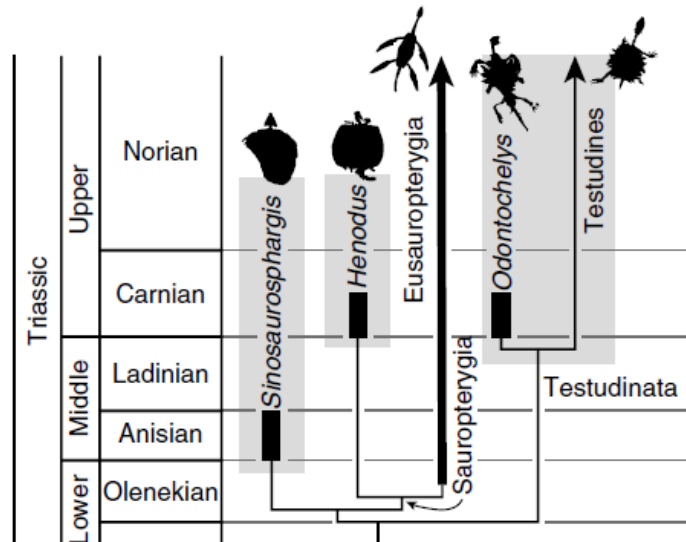


Схема, що відображає будову панцира черепах (за Hirasawa et al., 2013).

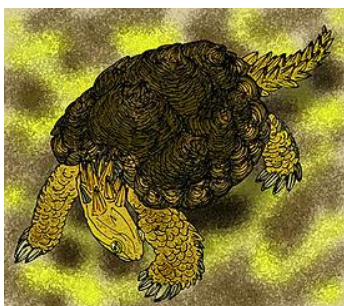


Морська рептилія *Sinosaurosphargis yunguiensis*. Де: a - вид зі спини; b - вид з черевної сторони тіла. 1 бар = 10 см. Середній Триас (за Hirasawa et al., 2013).

Друга за давністю черепаха *Proganochelys quenstedti* (210 млн.р.т., Триасовий період) вже мала повністю сформований панцир, але в роті у неї теж були присутні зуби.

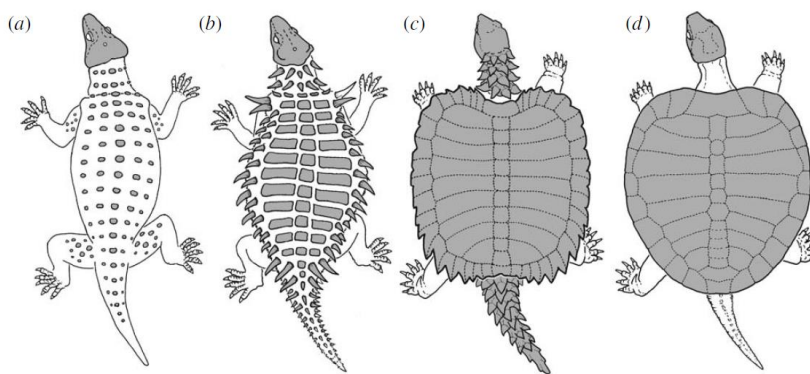


Філогенетичне дерево черепахових (за Hirasawa et al., 2013).



Проганохеліс або триасохеліс (*Proganochelys quenstedti*) - друга за давністю з відомих науці викопних черепах (більш давньою є поки тільки *Odontochelys semitestacea*). Представник повністю вимерлого підряду *Proganochelydia* (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Proganochelys>).

Joyce W.G. з колегами (2009) описали тонкостінні скам'янілості *Chinlechelys tenertesta* (верхній Тріас, Нью Мехіко) - одного з найбільш примітивних представників базової лінії черепах. Імовірно - ці тварини були наземними мешканцями. Ця предкова форма черепах мала кісткові пластини на шиї і лапах. Крім того, дослідники виявили примітивні вертикально-орієнтовані спинні ребра, мало асоційовані з іншими кістковими елементами. Автори роботи дійшли висновку, що панцир черепах сформувався в результаті злиття дермальних кісток з ендоскелетними ребрами і хребцями у предкової лінії черепах (в ряді попередніх робіт було показано, що панцир є результатом видозміни тільки ендоскелетних елементів, без участі дермальних кісток) (за Joyce et al., 2009).



Походження панцира черепах від гіпотетичної предкової групи (a, b); c - пізньо-Тріасова черепаха *Proganochelys quenstedri*; d - ранньо-Юрська черепаха *Kaentachelys aprix*, у якій вже відсутні захисні дермальні кісткові пластини на шиї, лапах і хвості. Сірим кольором виділені дермальні кістки (за Joyce et al., 2009).

Наземні екосистеми Тріасу

Після термінальної Пермської загибелі голонасінних лісів через кислотні дощі - в ранньому Тріасі панували плавуні і папороті. І тільки в середині Тріасу по всій Землі відновились ліси з голонасінних дерев. В цілому, до середини Тріаса відновилось і різноманіття тварин. Таким чином, екосистемам знадобилось приблизно 30 млн. років для відновлення після пізньо-Пермської кризи.



Реконструкція зовнішнього вигляду араукаріоксилона (*Araucarioxylon arizonicum*) (за http://cooldinofacts.wikia.com/wiki/Araucarioxylon_arizonicum).

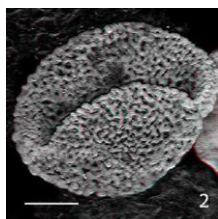


Цикадові дерева *Bjuvia simplex*, схожі на пальми. Тріас. (за http://whitchurchmeadow.org.uk/wp-content/uploads/2009/11/triassic_dinosaurs.gif).

Затримка відновлення екваторіальних хвойних лісів після термінального Пермського вимирання. Дослідження, проведені Look C.V. з колегами (1999), показали, що в ході пізньо-Пермської екологічної кризи 250 млн.р.т. вимирання хвойних лісів призвело до деградації наземних екосистем в Європі. За цим вимиранням слідував 4 - 5 млн. річний період домінування плаунової флори. Відновлення хвойних лісів почалось не раніше переходу між раннім і середнім Тріасом. Автори роботи виявили затримку відновлення екваторіальних хвойних лісів на підставі аналізу викопного пилка. Дослідники також показали, що подальше поступове суцесійне заміщення плаунів хвойними рослинами потребувало не менше 500 тисяч років (за Looy et al., 1999).

Серія біотичних криз в наземних екосистемах раннього Тріасу. В цілому, ранньо-Тріасова флора була збіднена і страждала від пролонгованого відновного періоду після Пермо-Тріасового вимирання. Hochuli P.A. з колегами (2016) представили палінологічні дані по східній Гренландії, в яких задокументовані події відновлення флори в ранньому Тріасі і подальшої фундаментальної зміни флор, яка мала місце через 500 тисяч років після термінальної Пермо-Тріасової кризи. Ця подія була відзначена змінами в складі домінуючих рослинних елементів, в ході яких відбулася зміна голонасінних асоціацій пилку в Грісбахії (Griesbachian) на спорові асоціації плаунів в Денерії (Dienetian). Ця зміна домінуючих флор збіглася за часом з екстремальним негативним зсувом значень показника ізотопного фракціонування вуглецю $\delta(13)C_{org}$, що свідчить про сильну кризу в навколишньому середовищі в дану епоху. Вважають, що ця криза була запущена вулканічними викидами в зоні Сибірських трапів, що супроводжувалося кліматичними змінами: від прохолодних і посушливих в Грісбахії до жарких і вологих в Денерії. Оцінка швидкості седиментації свідчить про те, що зміни в умовах навколишнього середовища відбувалися протягом 1000 років. Подібні зміни синхронно були задокументовані на території сучасного Пакистану і Австралії, що свідчить про глобальний характер виявленої кризи. Отримані Hochuli P.A. з колегами (2016) дані вперше свідчать про те, що через 500 тис. років після термінального Пермського вимирання мало місце значне порушення в наземних екосистемах, які відновлювались. За цією кризою приблизно через 1 млн. років почалась наступна ранньо-Тріасова криза. Таким чином, ранній Тріас був епохою послідовної серії екосистемних криз (за Hochuli et al., 2016).

Поява квіткових рослин. Середній Тріас. Молекулярний аналіз, проведений Smith S.A. з колегами (2010), показав, що квіткові рослини з'явилися в середньому Тріасі. Однак, відомі на сьогоднішній день макрофосилії квіткових рослин, датуються більш пізнім геологічним періодом - Юрою (за Smith et al., 2010). Проте, нещодавно Hochuli P.A. і Feist-Burkhardt S. (2013) на півночі Швейцарії у відкладеннях середнього Тріаса було знайдено пилки, який анатомічно відповідає пилку квіткових рослин (за Hochuli & Feist-Burkhardt, 2013).



Пилки квіткової рослини з відкладень середнього Тріаса (північна Швейцарія). 1 бар = 10 мкм. Конфокальна лазерна скануюча мікроскопія (за Hochuli & Feist-Burkhardt, 2013).

Таким чином, за даними молекулярного годинника в середньому Тріасі з'явилися перші покритонасінні рослини. Це датування підтверджується мікрофосиліями пилку, але – поки що не підтверджується макрофосиліями квіткових рослин.

Молекулярна основа формування квітки.

Формування квітки у покритонасінних рослин регулюється генами SQUA, DEF/GLO, AG і AGL6/SEP1, які є генами білків - транскрипційних факторів. Ці білки утворюють мультимерний білковий комплекс - т.зв. «флоральний квартет», який розпізнає свої ділянки посадки на ДНК рослини. Цікаво відзначити, що у ненасінних рослин всі чотири класи флоральних генів - відсутні. У сучасних голонасінних рослин - виявлені DEF/GLO, AG і AGL6-подібні гени, тоді як гени SQUA і SEP1 - ідентифіковані не були. Однак, філогенетичні реконструкції показали, що у загального предка голонасінних і квіткових рослин - обидва ці гени були, але у лінії, що веде до сучасних голонасінних рослин, ці два гени були втрачені. Проведені експерименти показали, що і у квіткових, і у голонасінних рослин - AG і DEF/GLO-подібні гени грають консервативну роль у формуванні репродуктивних органів і в їх специфікації (тобто, у визначенні типу статевих органів, які формуються у рослини - чоловічих або жіночих).

Melzer R. з колегами (2010) було встановлено, що хоча у квіткових рослин SEP1-подібні білки відіграють важливу роль у формуванні флорального квартету, отримані дані свідчать про те, що DEF/GLO і AG-подібні білки голонасінних рослин - здатні формувати флоральні квартет-комплекси без участі SEP1-подібних білків. Це дозволило зробити висновок про те, що в ході еволюції поява флоральних квартет-комплексів передувала появі квітки, як органу розмноження покритонасінних рослин. При цьому слід зазначити, що AGL6 білки голонасінних рослин також здатні брати участь у формуванні флорального квартету.

Проведені дослідження показали, що у голонасінних рослин система специфікації жіночих і чоловічих статевих органів є більш пластичною, ніж у покритонасінних рослин. Наприклад, у голонасінних рослин флоральний тетрамерний білковий комплекс із DEF/GLO, AG і AGL6-подібних білків - визначає ідентичність чоловічих статевих органів. При цьому комплекс, що складається тільки з DEF/GLO і AG-подібних білків - теж є достатнім, для встановлення чоловічого шляху розвитку органу розмноження. Аналогічно, AG-подібні білки можуть формувати гомотетрамери, забезпечуючи специфікацію формування жіночого статевих органу. Але, гетеротетрамери, що складаються з AG і AGL6-подібних білків - також контролюють розвиток жіночого репродуктивного органу. Надмірність функцій регуляторних білків призводить до того, що у голонасінних рослин програми формування чоловічих і жіночих статевих органів є слабо чутливими до гетеротопічних та гетерохронічних змін в експресії ключових регуляторів розвитку. Наприклад, неправильна експресія одного AG гена або одного AG і одного DEF/GLO генів - приведуть все одно до нормального формування відповідних репродуктивних органів.

У квіткових рослин - програми формування репродуктивних органів є менш пластичними, ніж у голонасінних рослин: їм необхідна експресія всіх чотирьох флоральних генів для запуску програми розвитку репродуктивного органу (квітки). Melzer R. з колегами (2010) припустили, що в ході еволюції у покритонасінних рослин DEF/GLO-подібні і AG-подібні білки втратили здатність самостійно формувати мультимерні флоральні комплекси. В результаті, формування мультимерного флорального комплексу у покритонасінних рослин стало жорстко залежати від AGL6/SEP1/SQUA-подібних білків. Цілком можливо, що саме AGL6/SEP1/SQUA-подібні білки стали ключовою основою формування квітки, як органу розмноження у покритонасінних рослин.

Таким чином, було встановлено, що базова лінія, яка веде до кронавої групи покритонасінних рослин, відокремилася від древніх голонасінних приблизно 300 млн.р.т., отримавши від предкової групи значну кількість регуляторних генів. Зокрема, предкова для квіткових рослин група голонасінних - мала всі регуляторні гени для подальшого формування квітки у покритонасінних рослин. Деякі з цих регуляторних білків були здатні утворювати т.зв. флоральні квартети, контролюючи експресію генів в процесі формування репродуктивних органів. Після відділення від древніх голонасінних рослин, регуляторні гени зазнали значних змін - як в сиквенсі, так і в характері експресії і, як наслідок, в особливостях їх функціонування. Зокрема, вважають, що молекулярною основою появи квітки у покритонасінних рослин стали саме зміни в експресії DEF/GLO або AGL6/SEP1/SQUA-подібних генів в репродуктивних структурах.

Походження квітки: популярний синопсис Маркова О. до статті Соколова, Тимонина, 2007 (цитовано за http://elementy.ru/genbio/synopsis/95/Morfologicheskie_i_molekulyarno_geneticheskie_dannye_o_proiskhozhdenii_tsvetka_na_puti_k_sintezu).

Сучасні генетичні дані підтверджують ідею російського палеоботаніка С.В. Мейена про те, що квіткові рослини походять від голонасінних в результаті сальтаційної (стрибокподібної) зміни

жіночих органів розмноження: у розвитку цих органів у покритонасінних рослин почала використовуватися «чоловіча» генетична програма.

Поява квітки була ключовою подією в походженні покритонасінних рослин. У квітці, на відміну від фруктифікацій голонасінних рослин, плодолистки згорнуті і утворюють, по-перше, рильце, яке вловлює пилок, по-друге - замкнену порожнину (зав'язь), в якій розвиваються насінезачатки. Слід зазначити, що у деяких голонасінних рослин є схожі утворення - замкнені капсули з насінезачатками. Однак, вихідний листочок, що несе насінезачатки (мегаспорофіли, у квіткових йому відповідає плодолистик) згорнутий у голонасінних рослин нижньою (абаксіальною) стороною всередину, а у квіткових рослин - навпаки, верхньою (адаксіальною) стороною всередину. Відповідно, і насінезачатки сидять на різних сторонах листочка. *NB! Це - ще один приклад конвергенції ознак: рослинам знадобився додатковий захист насіння - і голонасінні, і покритонасінні рослини придбали такий захист, але, за рахунок різних молекулярних механізмів.

Відомо, що розвиток фруктифікацій у рослин управляється невеликою кількістю генів-регуляторів, мутації в яких можуть призводити до стрибкоподібних змін плану будови. Аналогічна ситуація спостерігається і у тварин, план будови яких в основному визначається невеликим набором генів-регуляторів (зокрема, т.зв. Нох-генами). На початку ХХ століття була популярною теорія походження квіткових від бенетитів - вимерлої групи голонасінних рослин, у яких були двостатеві фруктифікації (стробіли) - на відміну від інших голонасінних, що мають одностатеві фруктифікації. Зі стробілів бенетитів, які дійсно нагадують квіти, ботаніки і намагалися вивести типові для покритонасінних рослин двостатеві квітки. Але тут виникла проблема: у бенетитів не виявилось ніяких структур, з яких можна було б вивести плодолистки. У них взагалі немає мегаспорофілів, а насінезачатки сидять прямо на осі стробіла. Проблема здавалася нерозв'язною.

У 80-х роках ХХ століття відомий російський палеоботанік С.В. Мейен висунув гіпотезу, яка дозволяє зняти це протиріччя. Він припустив, що в одній з груп древніх голонасінних рослин, близьких за будовою до бенетитів, сальтаційним шляхом сталася перебудова програми розвитку фруктифікацій. В результаті ключові елементи програми розвитку чоловічих елементів стробіли (мікроспорофілів, у квіткових це тичинки) стали реалізовуватися при розвитку жіночих елементів. Це призвело до появи химерних утворень - мікроспорофілів, які несли насінезачатки замість пиляків. Саме з таких «мутантних» мікроспорофілів і утворилися плодолистки. У бенетитових мікроспорофіли несуть пильовики якраз на своїй верхній стороні, на відміну від інших голонасінних. Тому така мутація відразу призвела до появи «правильних» прототипів для формування плодолистків, з насінезачатками на потрібній стороні.

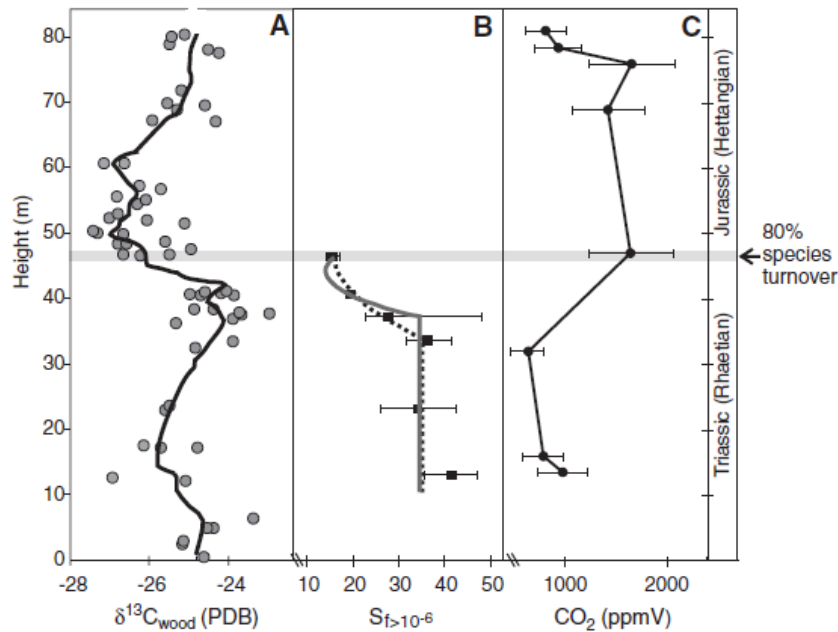
Виявилось, що у всіх квіткових рослин головним регулятором розвитку квітки є ген LFY. У голонасінних рослин є аналогічний ген (Leaf family), який експресується (працює) на ранніх стадіях розвитку чоловічих фруктифікацій. Крім того, у голонасінних рослин є ще один подібний ген (Needle family), відсутній у квіткових, який бере участь у формуванні жіночих фруктифікацій. У більшості голонасінних рослин фруктифікації є роздільностатевими. При появі квіткових рослин - «жіночий ген» був втрачений, а «чоловічий» став керувати розвитком усієї квітки, з її чоловічими і жіночими частинами.

На цій підставі Фроляк і Паркер (Frolich, Parker, 2000) висунули «переважно чоловічу теорію» походження квітки. Вони припустили, що в результаті втрати гена з родини Needle у предків квіткових рослин жіночі фруктифікації перестали формуватися, а насінезачатки стали розвиватися на верхній стороні плоских мікроспорофілів.

Еволюційні реконструкції, засновані на морфології, підтверджували спорідненість покритонасінних і бенетитових (а також споріднених бенетитам гнетових, які дожили до наших днів). Однак реконструкції, засновані на молекулярних даних, показали, що всі голонасінні рослини, які дожили до сьогодення, представляють собою монофілетичну групу (тобто групу, яка походить від одного загального предка і включає всіх без винятку нащадків цього предка). Це означає, що останній загальний предок всіх сучасних голонасінних, в тому числі гнетових (а отже і бенетитів теж) не є предком покритонасінних рослин. Таким чином, предкову групу для квіткових рослин потрібно шукати серед інших вимерлих голонасінних, більш древніх, точніше таких, які відокремились раніше, ніж бенетитові (цитовано за http://elementy.ru/genbio/synopsis/95/Morfologicheskie_i_molekulyarno_geneticheskie_dannye_o_proiskhozhdenii_tsvetka_na_puti_k_sintezu).

Втрата біорізноманіття наземних рослин в пізньому Тріасі на території східної Гренландії. McElwain J.C. з колегами (2009) досліджували зміни біорізноманіття наземних рослин на території східної Гренландії в пізньому Тріасі. Отримані авторами роботи

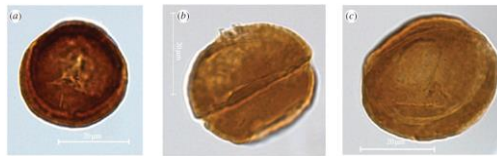
результати свідчать про те, що в пізньому Триасі відбулось не просто зниження кількості таксонів, а сталася втрата домінуючих таксонів, що дозволило авторам роботи відкинути гіпотезу поступового зниження біорізноманіття наземних рослин в даному регіоні.



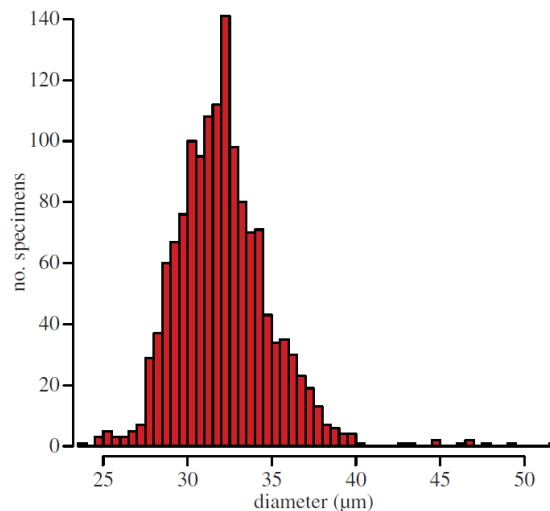
A - Зміни ізотопної композиції вуглецю-13 в деревині викопних рослин, $\delta^{13}\text{C}_{\text{wood}}$; B - зміни в розмаїтті рослин, $Sf > 10^{-6}$; C - зміни в концентрації атмосферного вуглекислого газу, CO_2 , ppmV, отримані на підставі аналізу продихового індексу. Пізній Триас, територія східної Гренландії (за McElwain et al., 2009).

Втрата домінуючих таксонів рослин за часом збіглась з ростом концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі і з потеплінням клімату. При цьому проведені дослідження показали, що кризові події почали розвиватись раптово, але не на самому рубежі між Триасом і Юрою, а в приблизно за 500 тис. років до цього. Вважають, що, вочевидь, була ще якась катастрофічна подія (можливо, падіння астероїда), яка сприяла розвитку кризи в пізньо-Триасових екосистемах. Таким чином, в пізньому Триасі відбулась значна і різка зміна екології та різноманітності наземних рослин, яка, однак, не супроводжувалась подіями масового вимирання рослин (за McElwain et al., 2009).

Поліплоїдизація хвойних рослин на межі Триаса - Юри. Відомо, що поліплоїдизація є ключовим механізмом видоутворення у рослин, який веде до появи нових еволюційних груп. Зокрема, в ряді робіт показано, що більшість видів серед квіткових рослин мають поліплоїдних предків, однак, для хвойних рослин така інформація відсутня. Kürschner W.M. з колегами (2013) досліджували варіабельність морфології пилкових тетрад і розміри пилкових зерен хвойної рослини *Classopollis*, знайдених в седиментах на кордоні Триаса і Юри і які датуються приблизно 200 млн.р.т. Слід зазначити, що *Classopollis* - була однією з домінуючих і найбільш різноманітних груп хвойних рослин в Мезозойську еру. Автори роботи показали наявність аберантних тетрад, тріад і діад для пилку рослин групи *Classopollis*, а також значні варіації в розмірах пилку, які свідчать про присутність нередукованого диплоїдного ($2n$) пилку, що є одним з основних механізмів формування поліплоїдних рослин в сучасних умовах. Автори дослідження вважають, що саме поліплоїдне видоутворення може пояснити велику різноманітність ростових форм і адаптацію цих хвойних рослин до різних умов навколишнього середовища і їх резистентність до екстремальних ростових умов. І саме поліплоїдія забезпечила зниження ризику вимирання даної групи хвойних рослин протягом пізньо-Триасової біотичної кризи (за Kürschner et al., 2013).



Світлова мікроскопія пізньо-Тріасових пилоквих зерен хвойної рослини *Classopollis meyerianus*. Де: a, b - дисперсія пилку нормального розміру; 3 – гігантський пилко (за Kürschner et al., 2013).



Гістограма, що показує розподіл пилку хвойної рослини *Classopollis* за розмірами пилоквих зерен. Збільшення розмірів пилоквих зерен свідчить про події поліплоїдизації (за Kürschner et al., 2013).

Поява в середньому Тріасі нелишайникових грибів, що мешкають на поверхні гірських порід. В аридних умовах на поверхні гірських порід живуть нелишайникові повільно-зростаючі меланізовані гриби групи аскоміцетів. Ці гриби мають адаптації, що дозволяють їм переносити високі дози ультрафіолету і екстремальні температури. Ці гриби належать до двох окремих ліній: перша, що складається з сестринських клад *Dothideomycetes* і *Arthoniomycetes* (*Dothideomyceta*), і друга, що складається з класу *Chaetothyriales* (*Eurotiomycetes*). Молекулярні дослідження і аналіз фосилій, проведені Gueidan C. з колегами (2011), показали, що гриби, що живуть на поверхні гірських порід з групи *Dothideomyceta* - з'явилися в пізньому Девоні, тоді як гриби, які живуть на поверхні гірських порід з групи *Chaetothyriales* - з'явилися в середньому Тріасі в епоху експансії аридних територій. Автори роботи відзначають, що період, який передував диверсифікації грибів, які мешкають на гірських породах з групи *Dothideomyceta* (тобто Силур-Девон) - теж характеризувався великими аридними просторами на суші, однак, температури навколишнього середовища були значно нижчими, ніж в Тріасі (за Gueidan et al., 2011).

Поява в середньому Тріасі у павуків здатності плести ловчі мережі. Згідно з результатами аналізу ДНК (тобто, за методом молекулярного годинника) - в середньому Тріасі від одного загального предка з'явилися павуки, що плетуть павутинні мережі. *NB! Шовк з'явився у спільного предка павуків і ураранейд ще в Девоні. Скам'янілості павуків, які плетуть мережі - датуються Юрським періодом, а перша викопна павутина - Крейдяного періоду. Сьогодні, з 42 000 видів сучасних павуків - 30% плетуть мережі. І всі ці види - є результатом диверсифікації групи, яка з'явилася в середині Тріаса.

*Dimitrov D. з колегами (2012) з метою вивчення еволюції здатності павуків плести ловчі мережі, провели філогенетичний аналіз, використовуючи шість генетичних маркерів в повній вибірці таксонів. Проведений авторами роботи аналіз ДНК показав монофілетичне походження павуків, здатних плести ловчі мережі. Ця група павуків з'явилася в середньому Тріасі і пройшла швидко диверсифікацію в пізньому Тріасі - ранній Юрі. Вже в другій половині Юри існувала більшість сучасних родин павуків, які плетуть ловчі мережі (за Dimitrov et al., 2012).

Комахи. Переваги комах-генералістів в епоху криз. Дослідження, проведені Labandeira С.С. з колегами (2016), показали, що на кордоні Пермь - Триас популяції комах-генералістів не сильно постраждали, тоді як комахи-спеціалісти - змушені були адаптуватися до нових харчових стратегій (за Labandeira et al., 2016).

*NB! Спеціалісти - це види, які здатні використовувати тільки порівняно обмежений набір ресурсів середовища (наприклад, харчуватися тільки рослиною одного виду). Генералісти - види, які можуть використовувати набагато ширший набір ресурсів. Як правило, чисельність особин видів-генералістів вище, ніж у спеціалістів, і вони зустрічаються в більшій кількості місць існування, ніж останні (за http://old.websib.ru/noos/it/bank_it/quest.php?id=199).

Поява двокрилих комах. В Триасовому періоді з'явилися двокрилі комахи (комари, мухи та ін.). В Триасі відбулось зменшення розмірів комах. Відомо, що на розміри тіла комах впливає кількість кисню в навколишньому середовищі. Для перевірки гіпотези впливу гіпоксії на розміри тіла комах, Klok С.І. і Harrison J.F. (2009) протягом декількох генерацій вирощували мушок дрозофіл (*Drosophila melanogaster*) в умовах гіпоксії, нормоксії і гіпероксії.



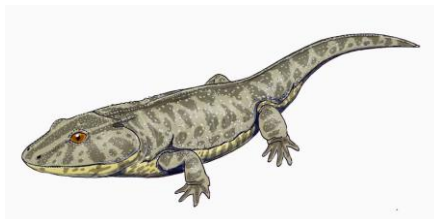
Отримані авторами дані свідчать про те, що в умовах надлишкової кількості кисню в навколишньому середовищі - розміри тіла комах збільшуються (протягом 11 генерацій розміри тіла мушок дрозофіл збільшились на 15% за умов експерименту з парціальним тиском кисню в 21 кПа і 40 кПа). Тоді як при парціальному тиску кисню в 10 кПа - розміри тіла мушок-дрозофіл сильно зменшились. Починаючи з 12 генерації - мушок повернули в умови нормоксії. В цілому, проведене дослідження показало, що Триасова гіпоксія могла спровокувати редукцію розмірів тіла комах в дану епоху (за Klok & Harrison, 2009).

Зміни ростової стратегії і способу життя сприяли виживанню амфібій - стереоспонділів роду *Lydekkerina* в посушливих умовах раннього Триаса. Дрібно розмірні стереоспонділи *Lydekkerina huxleyi* були домінуючою фауною амфібій на півдні Африки в нижньому Триасі. Порівняльні анатомічні дослідження показали відносну дрібно розмірність даного роду Триасових амфібій в порівнянні зі стереоспонділами, які жили в пізній Пермь. Canoville A. і Chinsamy A. (2015) проаналізували мікроструктуру кісток викопних стереоспонділів. Проведене дослідження дозволило встановити, що амфібії даної групи швидко росли на ранніх етапах онтогенезу. Це забезпечувало стереоспонділам більш раннє статеве дозрівання особин, в порівнянні з іншими групами амфібій. Таким чином, подрібнення представників даного роду амфібій автори роботи пов'язують з укороченим періодом розвитку особин як адаптаційною стратегією для успішного розмноження

популяції в несприятливих умовах середовища. Крім того, мікроанатомічний аналіз довгих кісток показав, що стереоспонділи *Lydekkerina* вели переважно наземний спосіб життя і за необхідності могли зариватися в землю.

***NB!** Стереоспонділи інших груп - були напівводними тваринами, і тільки представники роду *Lydekkerina* вели наземний спосіб життя.

Таким чином, зміни ростової стратегії і способу життя сприяли виживанню амфібій - стереоспонділів роду *Lydekkerina* в несприятливих посушливих умовах раннього Тріаса. Canoville A. і Chinsamy A. (2015) підкреслюють, що дана група амфібій конвергентно придбала подібні ознаки адаптацій до посушливих умов раннього Тріаса одночасно з іншими наземними хребетними - терапсидами, парарептиліями і архозавроморфами (за Canoville & Chinsamy, 2015).



Lydekkerina huxleyi – амфібія групи стереоспонділів, ранній Тріас
(за <https://en.wikipedia.org/wiki/Lydekkerina>).

***NB!** Цікаво відзначити, що одночасно роди амфібій стереоспонділів, які вели напівводний спосіб життя, в Тріасі досягли гігантських розмірів і домінували в напів-аквальних екосистемах Тріаса (за Fortuny et al., 2016).

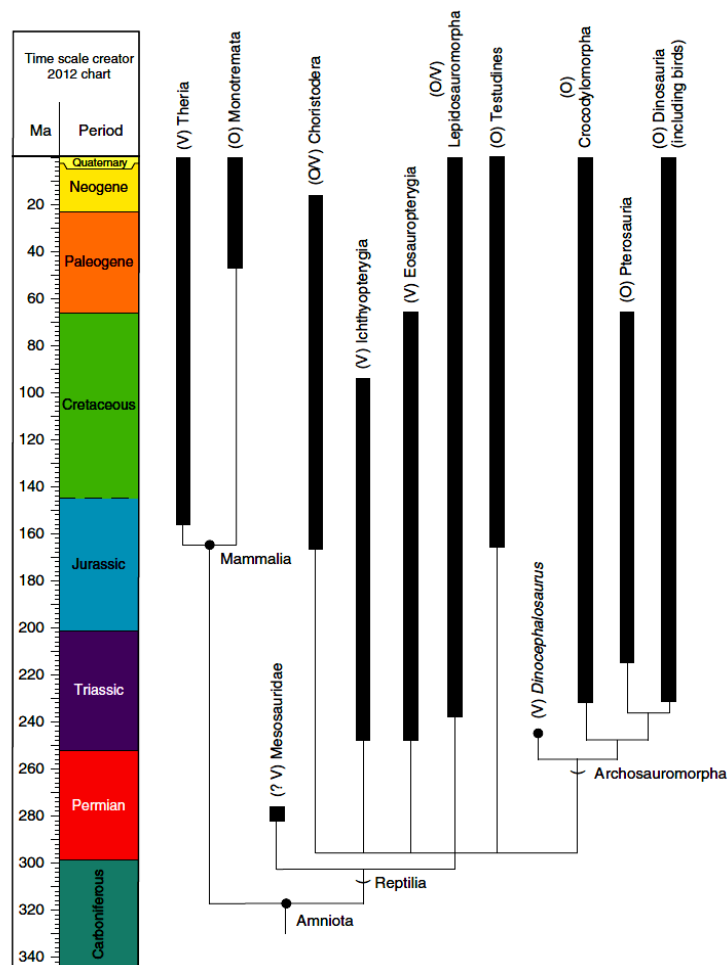
Поява жаб. В ранньому Тріасі з'явилися перші жаби, але їх розквіт відбувся тільки в наступному Юрському періоді.

Зміна фаун архозавроморф на фауни архозаврів в середньому Тріасі. Архозавроморфи (*Archosauromorpha*) з'явилися в середній-пізній Пермі і радіювали в Тріасі, давши початок кроновим архозаврам (*Archosauria*) - високо успішній кладі наземних рептилій в подальші 250 млн. років. Foth C. з колегами (2016) проаналізували Пермсько-Юрські лінії неархозаврових архозавроморф. Проведені дослідження показали раніше не виявлену високу морфологічну різноманітність неархозаврових архозавроморф, особливо протягом середнього Тріасу. Однак, ця різноманітність несподівано і різко знизилася в Карніанську епоху пізнього Тріаса. Тоді як морфологічна різноманітність архозаврів зросла в інтервалі між середнім і пізнім Тріасом, потім знизилася в епоху термінального Тріасового вимирання і надалі відновилося в ранній Юрі. Отримані результати свідчать про високу різноманітність неархозаврових архозавроморф в наземних екосистемах до початку радіації архозаврів (включаючи динозаврів). Аналіз морфологічного розмаїття свідчить про градуальне заміщення в Ладинії - Карнії стовбурових (базових) архозавроморф на кронові групи архозаврів, включаючи короткий інтервал часткового перекривання морфопростіру в Ладинії (за Foth et al., 2016).

Базові архозаври вели напівводний спосіб життя. Li C. з колегами (2016) досліджували скам'янілості середньо-Тріасової (241 - 235 млн.р.т.) рептилії *Litorosuchus somnii* у відкладеннях Китаю і встановили, що знайдені літорозухії відносяться до базових архозаврів. При цьому проведений дослідниками морфологічний аналіз вперше показав, що базові архозаври (принаймні – деякі з них) вели напівводний спосіб життя (за Li et al., 2016).

Живородіння у Тріасових рептилій стовбурової групи архозавроморф. Liu J. з колегами (2017) на території південно-західного Китаю у відкладеннях середнього Тріаса, що датуються приблизно 245 млн.р.т., були описані скам'янілості морської рептилії діноцефалозавра (*Dinocephalosaurus*). Аналіз показав, що діноцефалозаври відносилися до

стовбурової лінії архозавроморф. Цінність знахідки полягає в тому, що знайдений дослідниками екземпляр виявився вагітною самкою. До цього, у викопних і сучасних (птахи, крокодили) кранових архозавроморф було виявлено тільки відкладання яєць, але - не живородіння. Що, в свою чергу, породжувало багато спекуляцій навколо можливих причин відсутності живородіння в групі архозавроморф. Морфологічний аналіз показав, що діноцефалозаври були повністю водною групою тварин. Таким чином, придбання ними живородіння - добре узгоджується з відомими на сьогоднішній день репродуктивними стратегіями вторинно-водних амніот: оскільки відкладання яєць в донні мули завершується їх загибеллю від гіпоксії, а вихід на сушу для відкладання яєць повністю водними групами тварин є проблематичним - то поява живородіння забезпечує залишення потомства в умовах даної екологічної ніші (за Liu et al., 2017).

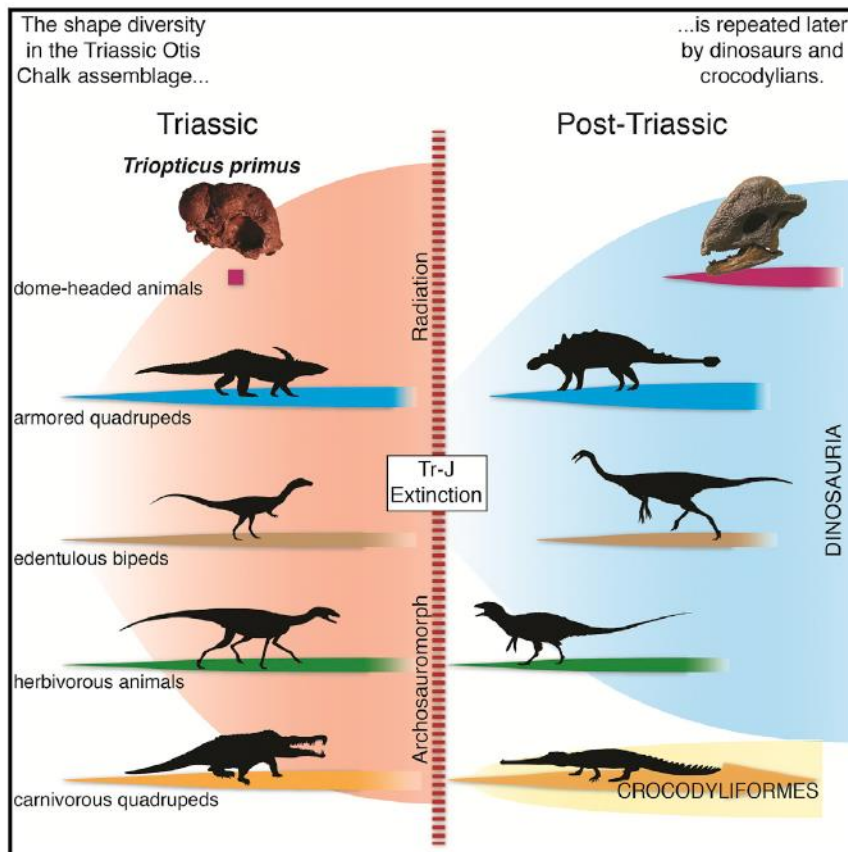


Еволюція репродуктивних моделей в основних групах амніот. Де: O (Oviparous) - група, яка розмножується, відкладаючи яйця; V (Viviparous) - живородні амніоти (за Liu et al. 2017).

Отруйність пізньо-Тріасових архозавроморф. Деякі Тріасові архозавроморфи полювали на свою здобич, використовуючи отруту. Цей факт було встановлено на підставі аналізу будови зубів цих тварин. Зокрема, аналіз фосилізованих рештків архозавроморф родини *Uatchitodon* дозволив простежити еволюцію структури каналу для доставки отрути в тіло жертви: від незамкненого каналу в зубах у *Uatchitodon kroehleri* до замкненого каналу для стікання отрути в зубах у *Uatchitodon schneideri* (за Mitchell et al., 2010).



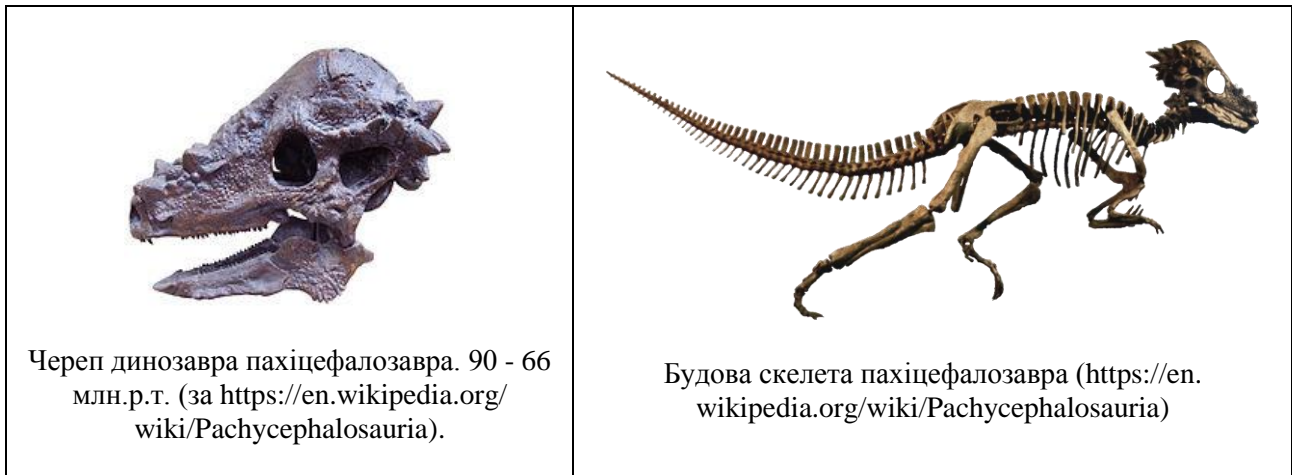
Конвергенція будови тіла між базовими архозаврами і продвинутими динозаврами. Stocker M.R. з колегами (2016) вивчали морфологію Тріасових базових архозавроморф і виявили їх конвергентну подібність з пост-Тріасовими продвинутими динозаврами.



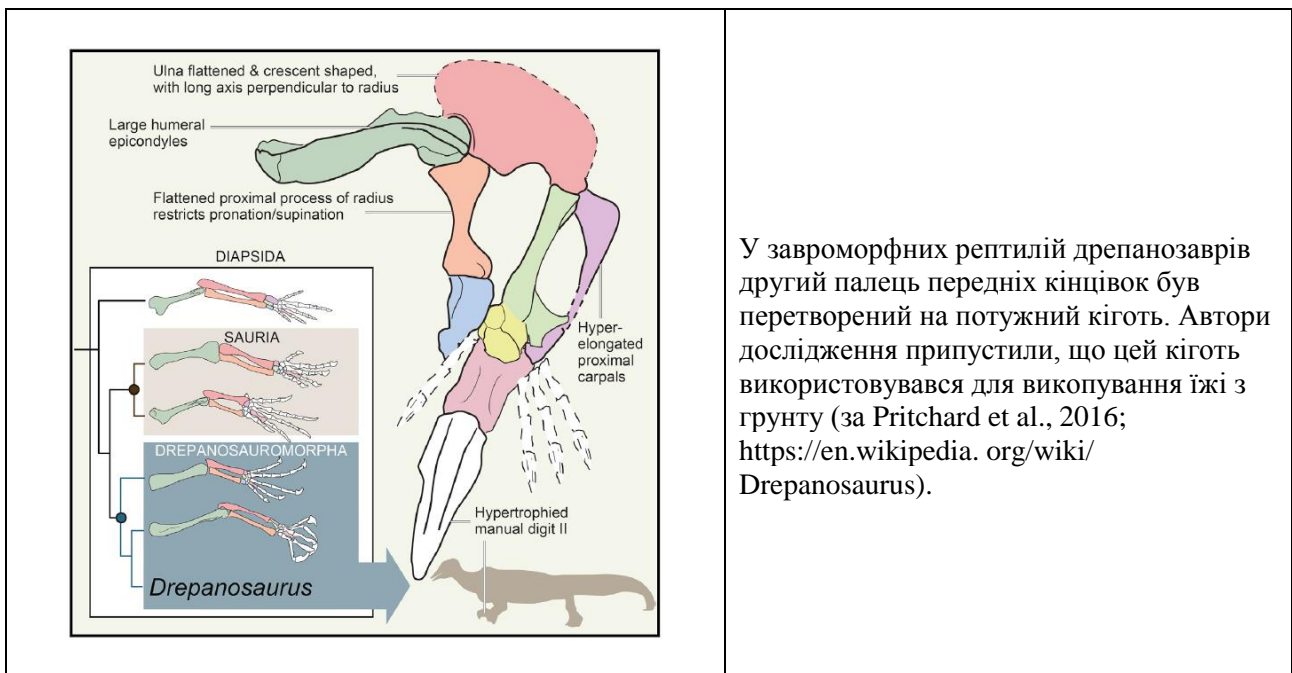
Багато морфологічних типів, які раніше вважалися характерними виключно для продвинутих пост-Тріасових динозаврів, з'явилися конвергентно ще у Тріасових базових архозавроморф (за Stocker et al., 2016).

Зокрема, одна з груп базових Тріасових архозаврів продемонструвала значну конвергентну подібність з пахіцефалозавровими динозаврами, які жили на 100 млн. років пізніше (за Stocker et al., 2016). *NB! Пахіцефалозаври - це рід рослиноїдних динозаврів, що

досягали в довжину 4,5 м і жили в верхній Крейді. Анатомічною особливістю пахіцефалозаврів був куполоподібний дах черепа товщиною в кілька сантиметрів. Часто, такий кістковий купол був оточений шипами.



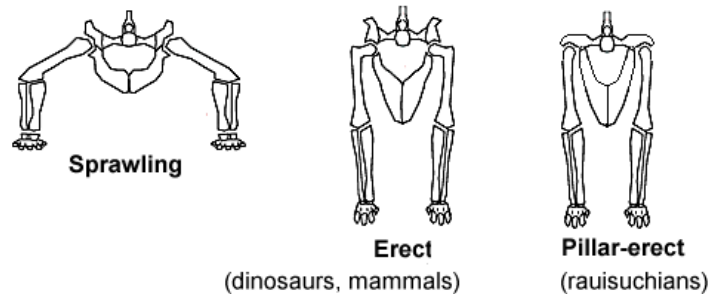
Морфологічна адаптація передніх кінцівок дрепанозаврів до нової екологічної ніші. Pritchard A.C. з колегами (2016) досліджували будову передніх кінцівок дрепанозаврів - невеликих (до 1 м) пізньо-Тріасових діапсидних рептилій (завроморфна лінія еволюції). У дрепанозаврів другий палець передньої кінцівки був перетворений на потужний кіготь.



Сьогодні таку будову передніх кінцівок мають деякі риучі ссавці. Автори роботи припустили, що дрепанозаври використовували свій кіготь для викопування з ґрунту комах і були в Тріасових екосистемах екологічним еквівалентом сучасних мурахоїдів. Однак, слід зазначити, що інші дослідники вважають, що всі дрепанозаври мешкали на деревах, а потужний кіготь використовували для відокремлення кори від дерев і витягування комах з тріщин в стовбурах (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Drepanosaurus>; за Pritchard et al., 2016).

Зміни розташування кінцівок відносно тулуба у тероморф і завроморф. Ще в Пермському періоді у тероморф і деяких завроморф з групи архозаврів завдяки мутаціям змінилось розташування задніх кінцівок відносно тулуба: з латерального на сагітальне положення (тобто з бічного відносно тулуба положення на положення кінцівок під тулубом

(див. рис.). І тільки в Тріасі у тероморф з'явилися мутації, що забезпечили сагітальне положення і передніх кінцівок відносно тулуба. NB! У тварин будова пояса передніх і задніх кінцівок розрізняється і переведення передніх кінцівок в сагітальне становище вимагає наявності більш складних структурних перебудов. Тому, такі структурні перебудови виникають рідше. Слід відмітити, що подальший перехід архозаврів до біпедальності звільнив пояс верхніх кінцівок для виконання інших функцій.



Будова тазового пояса і положення задніх кінцівок, справа наліво: у примітивних рептилій, динозаврів, ссавців, равизухій.

NB! Згідно з останніми дослідженнями – вже в Пермському періоді деякі групи рептилій придбали сагітальне положення обох пар кінцівок (зокрема, пустельні парейазаври).

Перехід архозавроморф від квадрупедальності до біпедальності. В ранньому Тріасі деякі архозаври (одна з груп стародавніх рептилій еволюційної лінії завроморф) перейшли до двоногого ходіння (біпедальності). Причина? На відкритих пустельних і напівпустельних просторах Пангеї II важливим був огляд місцевості. Поява структурної мутації, що забезпечила біпедальність, виявилася корисною для виживання архозаврів і закріпилася в їх популяціях.

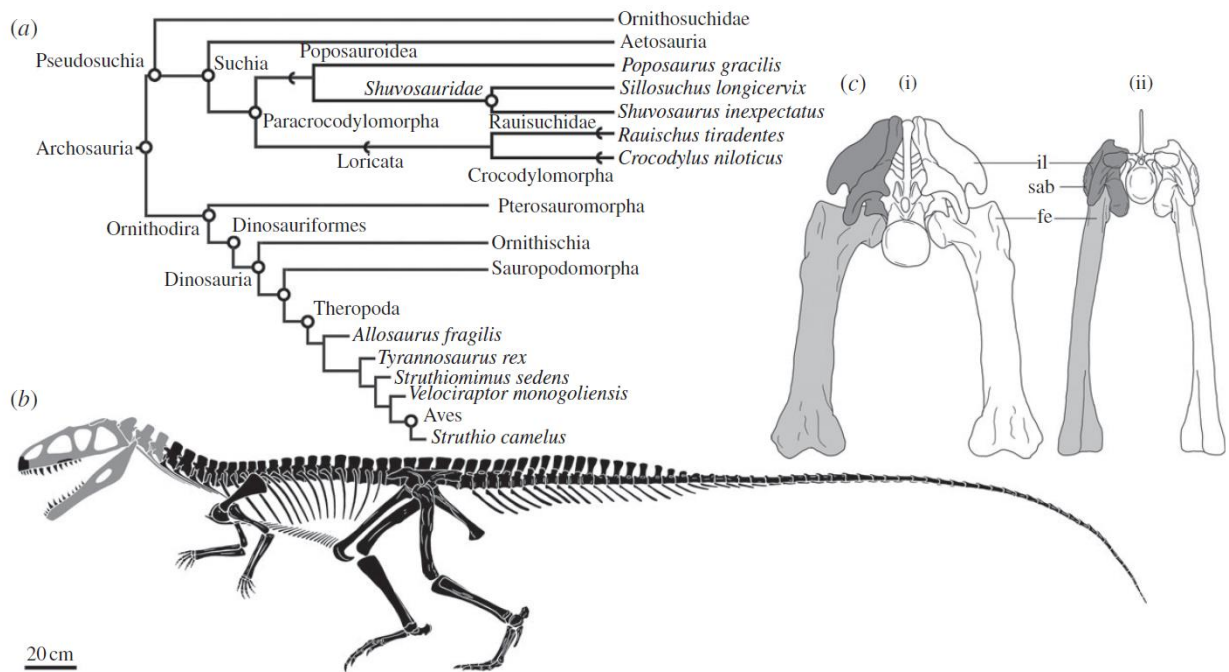


В ранньому Тріасі архозавроморфи дали початок предкам: а) динозаврів (текодонтам); б) птерозаврів; в) птахів (протоавісам); г) крокодилів (Тріасові прозозухії – це біпедальні предки крокодилів). Так, вже у відкладеннях пізнього Тріаса знаходять скам'янілості динозаврів, птерозаврів і крокодиломорф. Згідно одних досліджень, початок цих ліній дали вже біпедальні архозаври. Тоді як згідно робіт інших вчених – біпедальність у означених груп з'явився конвергентно, вже після відокремлення від загального предка.

*NB! Чотирилапі травоядні динозаври з'явилися значно пізніше – вони придбали квадрупедальність вразі, внаслідок переходу на рослинну дієту і придбання гігантських розмірів тіла, необхідних для перетравлення такої їжі.

Конвергентна поява біпедальності у різних ліній архозаврів в пізньому Тріасі.

Дослідження, проведені Bates К.Т. і Schachner Е.Р. (2012), показали, що біпедальні архозаврові лінії крокодилів і непташині лінії теропод сформували біпедальне ходіння конвергентно, незалежно одна від одної (за Bates & Schachner, 2012).



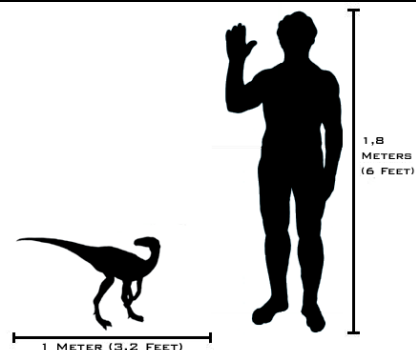
а - Спрощене філогенетичне дерево архозаврів; б - реконструкція будови скелета *Poposaurus gracilis*; з - схематичне зображення будови тазу біпедальних рептилій (i) - *Tyrannosaurus rex*, (ii) - *Poposaurus* (за Bates & Schachner, 2012).



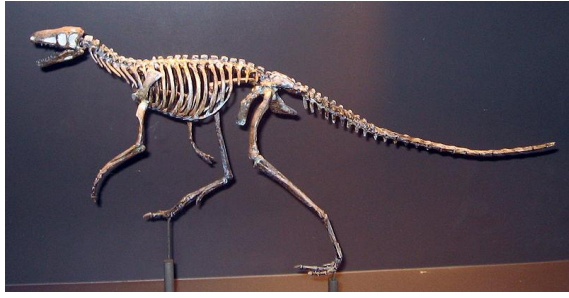
Терестрізух (*Terrestriisuchus*) - представник ранніх крокодилів, група архозаври. Будова кінцівок свідчить про біпедальну локомоцію. Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Terrestriisuchus>).



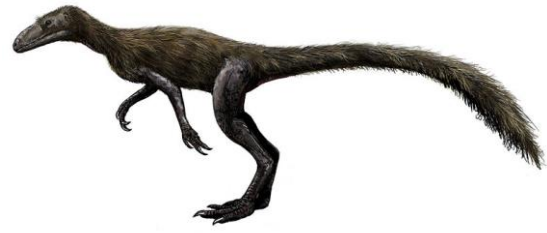
Целофіз (*Coelophysis*) - один з найперших динозаврів, що з'явилися в середньому Тріасі (за <http://ru.rfwiki.org/wiki/Целофіз>).



Один з перших динозаврів - еоратор (*Eoraptor*) – у порівнянні з людиною. Тріас. 231,4 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Eoraptor>).

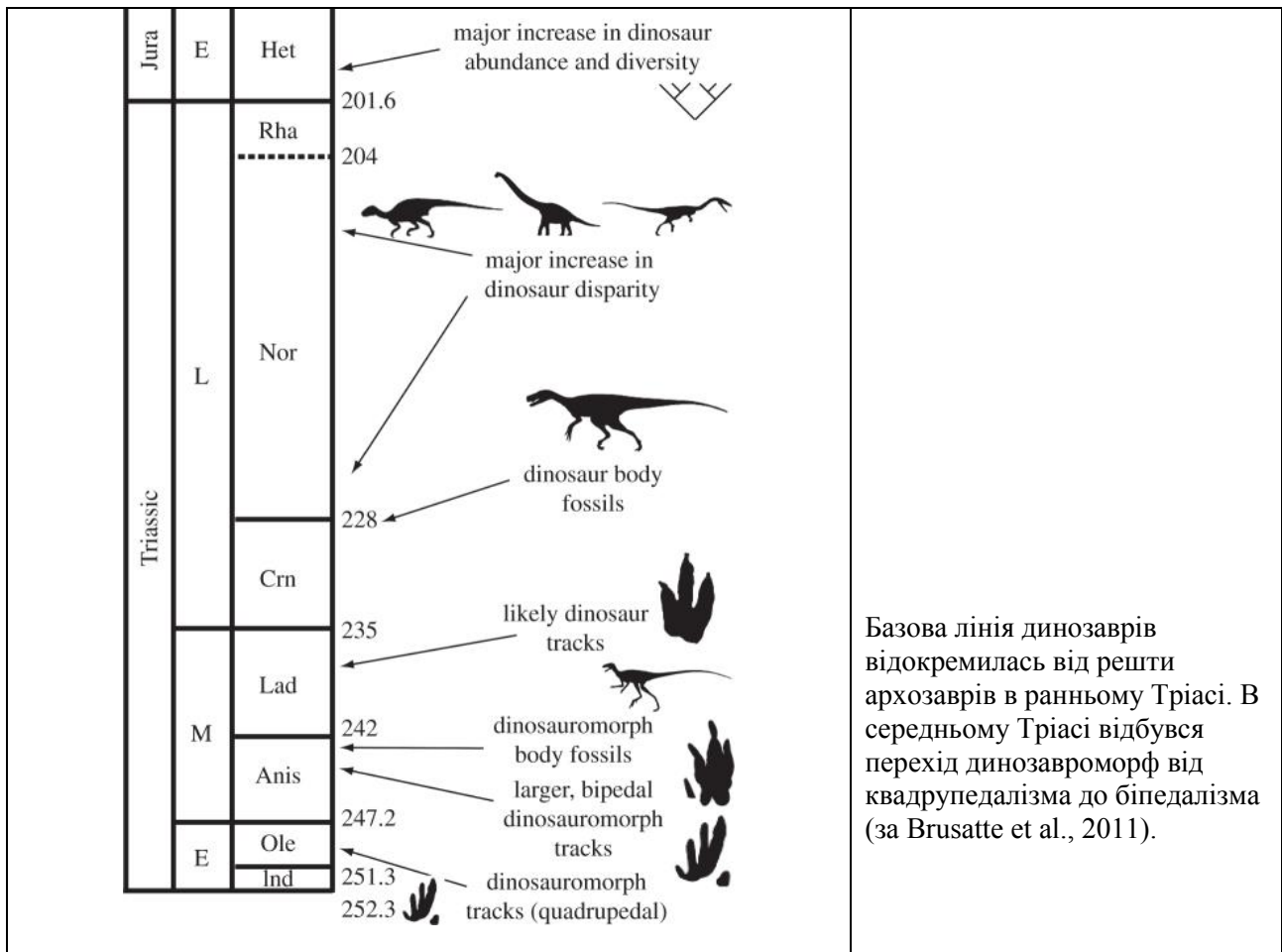


Маразухус (*Marasuchus lilloensis*) – динозавроподібний орнітодир (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Marasuchus>).

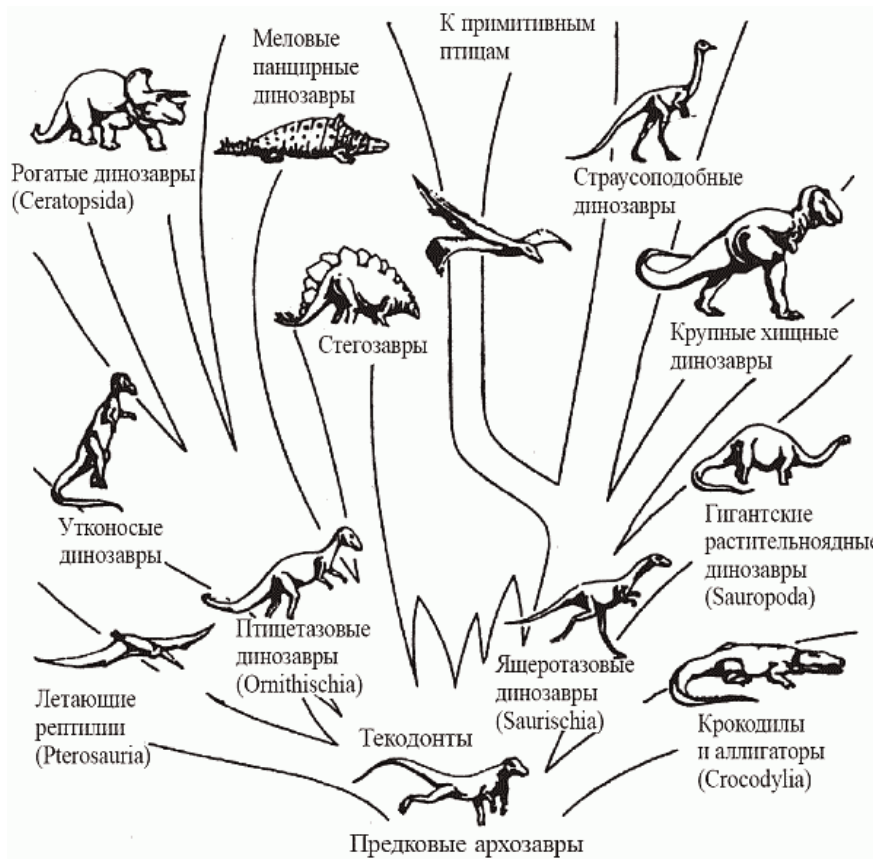


Реконструкція зовнішнього вигляду маразухуса (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Marasuchus>).

Поява базових динозаврів. Згідно фосилій, базова лінія динозаврів (*Dinosauromorpha*) з'явилась в пізньому Анісії (244 - 242 млн.р.т.). Brusatte S.L. з колегами (2011), аналізуючи відбитки лап, дійшли висновку, що базова лінія динозаврів з'явилась на 5-9 млн. років раніше, приблизно 251 - 249 млн.р.т. і, що найважливіше, до Пермо-Тріасового масового вимирання біоти 251 млн.р.т. При цьому автори роботи підкреслюють, що відбитки лап перших динозавроморф належали квадрупедальним тваринам. Біпедальність у динозавроморф з'явилась в ранньому Анісії, приблизно 246 млн.р.т. Розвиток лінії динозаврів був запущений під час відновного періоду після Пермо-Тріасового вимирання біоти (за Brusatte et al., 2011).

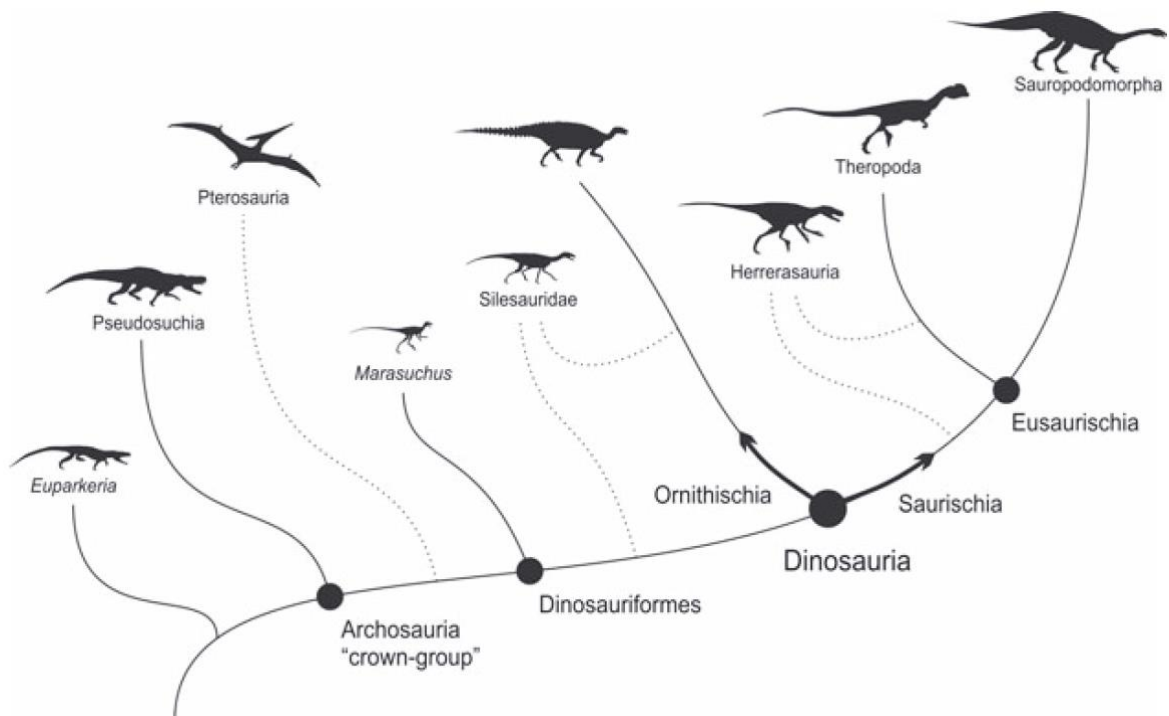


Базова лінія динозаврів відокремилась від решти архозаврів в ранньому Тріасі. В середньому Тріасі відбувся перехід динозавроморф від квадрупедалізму до біпедалізму (за Brusatte et al., 2011).



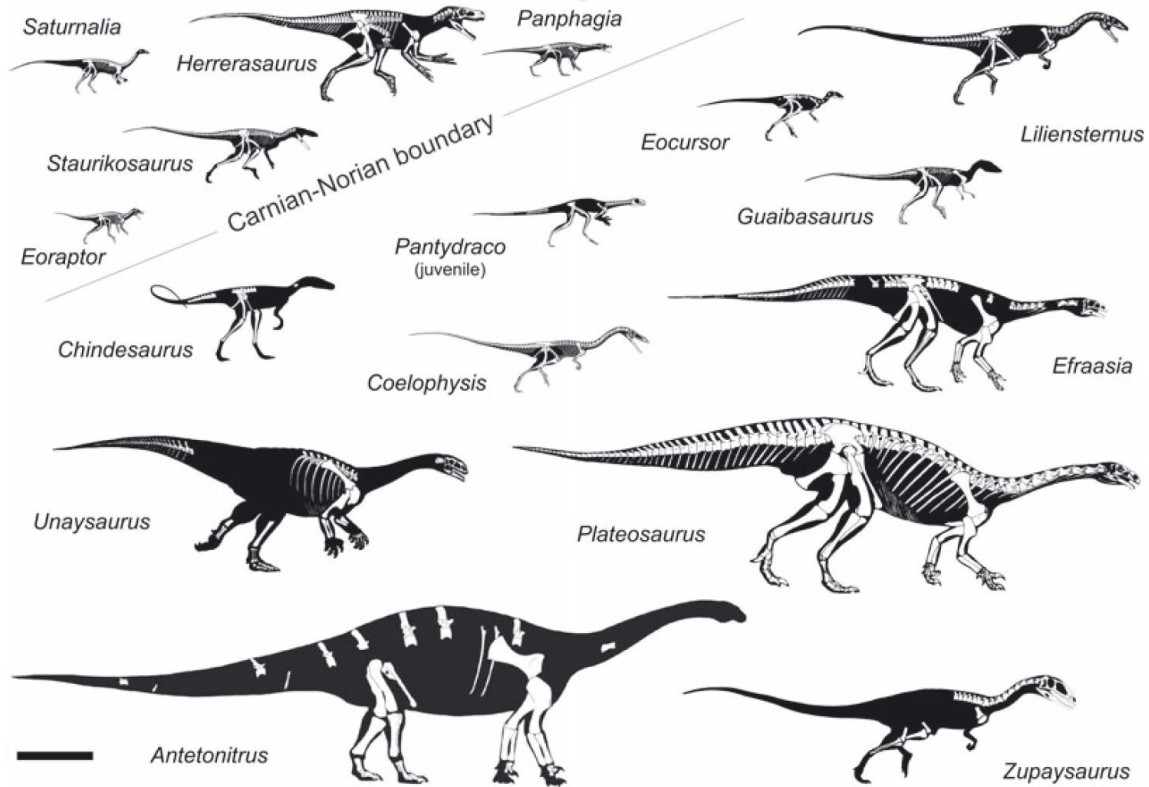
В середині Тріаса архозаври - одна з груп завроморфних рептилій - дали початок динозаврам, птахам, летючим ящерам і крокодилам (за Еськов, 2008).

Еволюція динозаврів в пізньому Тріасі. Найдавніші відомі на сьогоднішній день скам'янілості динозаврів знайдені у відкладеннях південного заходу Пангеї і датуються пізнім Тріасом, приблизно 230 млн.р.т.



Філогенетичне дерево, що відображає положення динозаврів і їх основних груп серед лінії архозаврів. Відповідно до такої схеми - динозаври є монофілетичною групою (за Langer et al., 2010).

Найбільш відомі серед них: *Herrerasaurus ischigualastensis*, *Pisanosaurus mertii*, *Eoraptor lunensis* і *Panphagia protos* з формації Ischigualasto (Аргентина), і *Staurikosaurus pricei* і *Saturnalia tupiniquim* з формації Santa Maria (Бразилія). У відкладеннях середнього Тріаса знайдені тільки відбитки лап, але не достовірні скам'янілості динозаврів.



Реконструкція скелетів Карніанських і Норіанських динозаврів відображає різноманітність пізньо-Тріасових динозаврів. 1 бар = 1 м (за Langer et al., 2010).

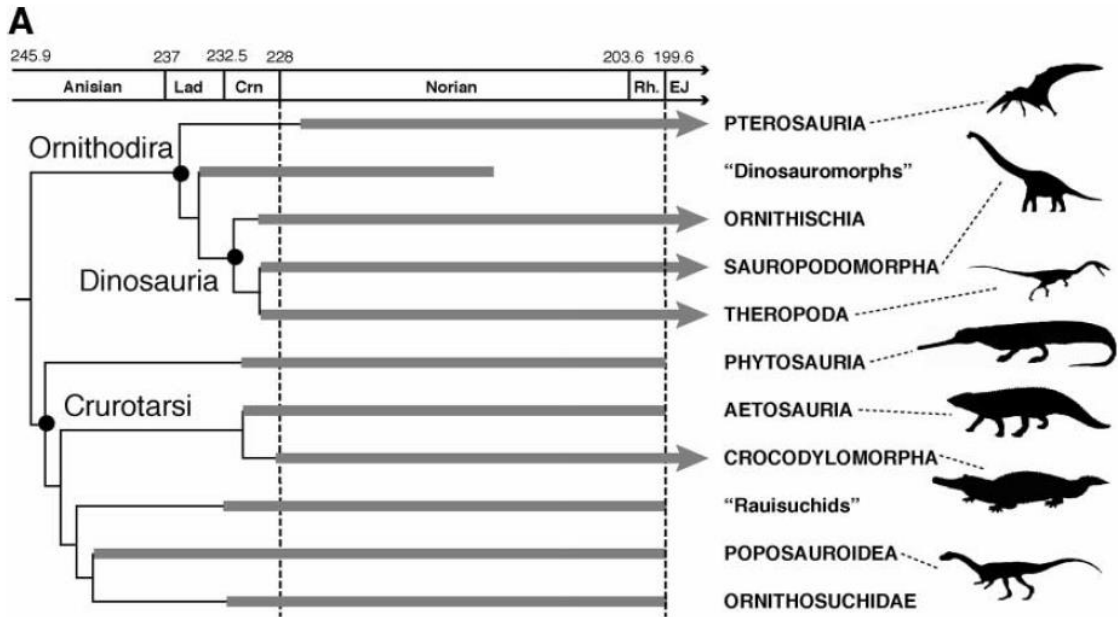


Реконструкція скелета примітивного орнітіхієвого динозавра *Eocursor parvus*. Пізній Тріас. Південна Африка. 1 бар = 100 мм (за Butler et al., 2007).

Не конкуренція стала первинним чинником розквіту динозаврів в пізньому Тріасі. Загально визнаним вважається, що поява і диверсифікація динозаврів в пізньому Тріасі в інтервалі 230 - 200 млн.р.т. є класичним прикладом еволюційної радіації з передбачуваною конкурентною заміною однієї групи на іншу.

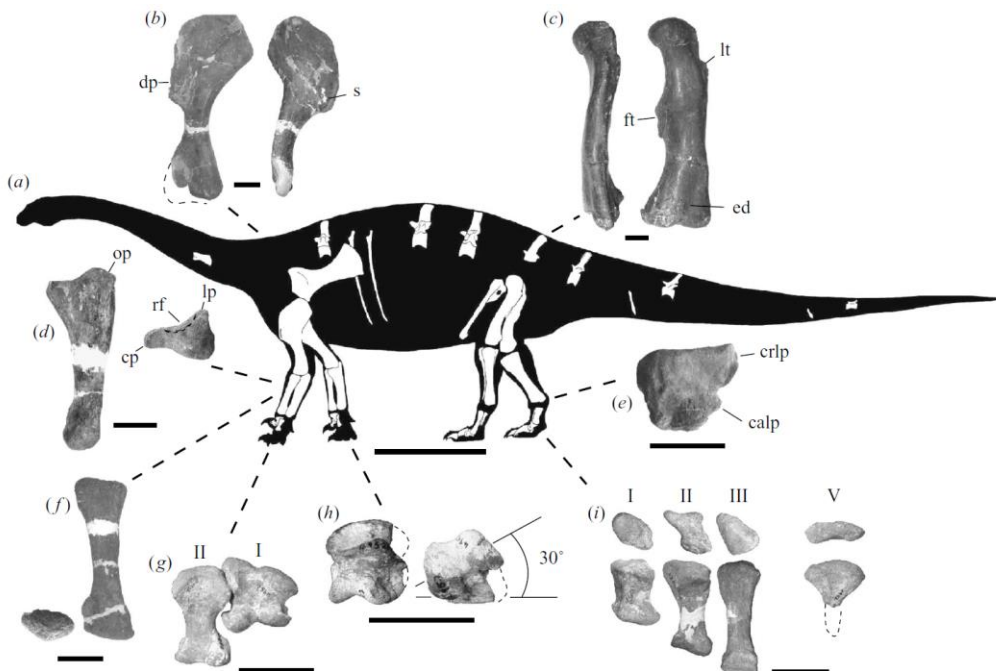
Brusatte S.L. з колегами (2008) провели порівняння швидкості еволюційного розвитку і морфологічного розмаїття базових динозаврів і їх головних конкурентів - круротарзанових архозаврів (crurotarsan archosaurs) і показали, що динозаври мали більш низьку морфологічну різноманітність і маленьку швидкість еволюційних змін, порівняно з круротарзанами. В ході проведених досліджень було показано, що в цілому, радіація Тріасових архозаврів характеризувалась зниженням швидкості еволюційних змін і зростанням морфологічного розмаїття, що свідчить про роз'єднання еволюції ознак (character evolution) від

різноманітності планів будови тіла. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що не конкуренція стала первинним чинником розквіту динозаврів (за Brusatte et al., 2008).



Філогенетичні взаємовідносини між Триасовими архозаврами (за Brusatte et al., 2008).

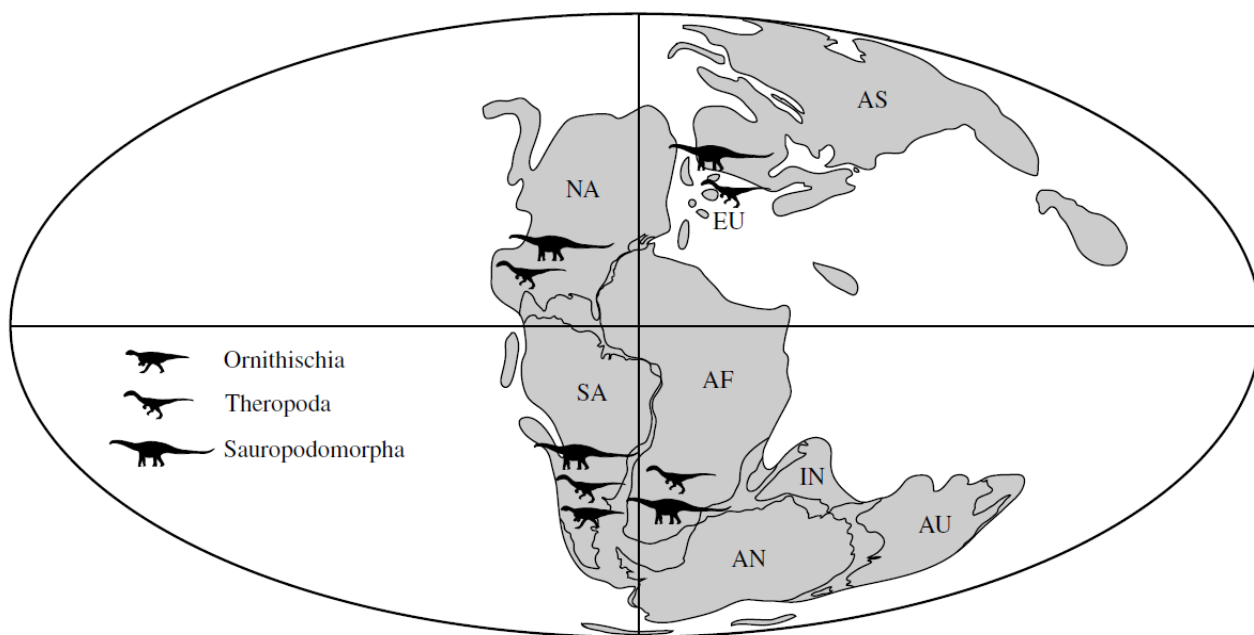
Поява квадрупедальних завроподних динозаврів в пізньому Триасі (Норій). Yates A.M. і Kitching J.W. (2003) в пізньо-Триасових (Норій) відкладеннях Південної Африки виявили найбільш ранні з відомих на сьогоднішній день скам'янілості базового завроподного динозавра - антетонітріса (*Antetonitrus ingenipes*).



Реконструкція скелета найбільш раннього з відомих на сьогоднішній день базових завроподних динозаврів - антетонітріса (*Antetonitrus ingenipes*) (за Yates & Kitching, 2003).

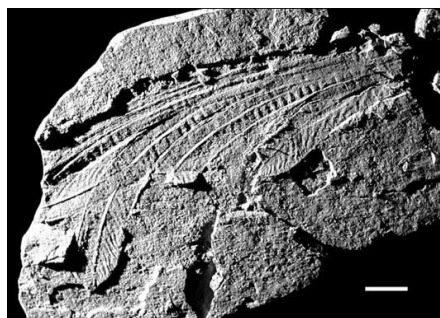
Аналіз скелета антетонітріса виявив адаптації даного динозавра до квадрупедальної локомоції. Перехід до квадрупедалізму дозволив данній кладі динозаврів досягти дуже великих розмірів тіла (за Yates & Kitching, 2003).

Палеогеографія динозаврів в пізньому Тріасі

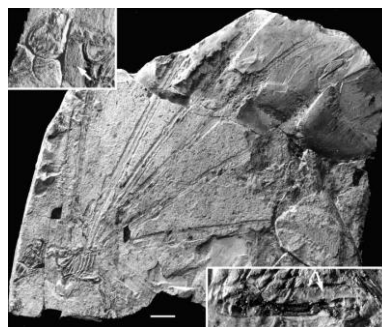


Поширення по земній кулі основних клад динозаврів в пізньому Тріасі. Де: *Ornithischia* - орнітіхії; *Theropoda* - тероподи; *Sauropodomorpha* - завроподоморфи; AF - Африка; AN - Антарктика; AS - Азія; AU - Австралія; IN - Індія; NA - Північна Америка; SA - Південна Америка (за Parker et al., 2005).

Поява пір'я у архозаврів пізнього Тріаса. В пізньому Тріасі (Норій, 220 млн.р.т.) в центральній Азії жив незвичайний архозавр - лонгісквама (*Longisquama insignis*).



Пір'єподібні вирости на тілі архозавра лонгісквами (*Longisquama insignis*).
1 бар = 5 мм (за Jones et al., 2000).



Фосилізовані залишки пізньо-Тріасового архозавра лонгісквами (*Longisquama insignis*). 1 бар = 1 см (за Jones et al., 2000).

Уздовж спинного аксиса у лонгісквами розташовувалась серія парних інтегументних виростів, багато в чому схожих на пташине пір'я (особливо схожість було виявлено в анатомії базального регіону цих виростів). Jones T.D. з колегами (2000) інтерпретували інтегументні вирости тіла у лонгісквами як пір'я і вважають ці вирости гомологами пір'я птахів (за Jones et al., 2000).

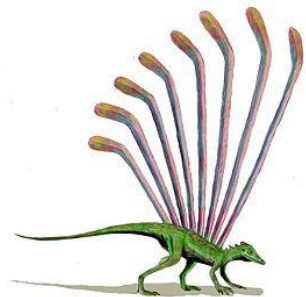
*Лонгісквама (лат. *Longisquama insignis*, від лат. *longi* + *squama* «довгочешуйник» і *insignis* «прикрашений») - викопна рання рептилія з довгими спинним чешуєподібними придатками, яка мешкала в пізньому Тріасі на території Середньої Азії. Спинні придатки довгі, довжиною 10 - 12 см, розширені на кінці, з віялом і порожнистим осьовим стрижнем,

базальна частина якого звужена і закруглена. Розташування і призначення довгих лускатих спинних придатків залишається спірним. На реконструкціях луски зазвичай розташовуються на спині. Однак не відомо в якому положенні - в горизонтальному або вертикальному, в один або два ряди вони розташовувались у тварини. Невідомо також чи були вони рухливими (за матеріалами Вікіпедії).

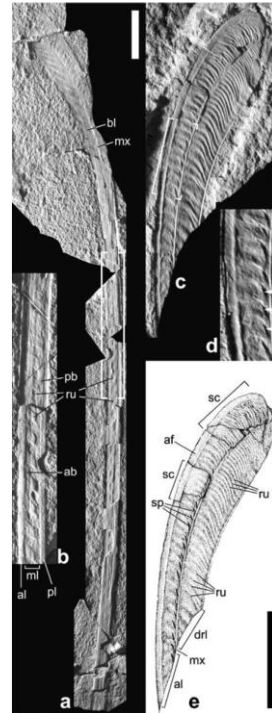
Voigt S. з колегами (2009) показали, що шкірні вирости у маленьких діапсид *Longisquama* складались з розгалуженої внутрішньої рамки, оточеної пластичною зовнішньою мембраною. Ці вирости шкіри в процесі свого формування проходили дві стадії, як і при розвитку пір'я. Однак автори роботи не змогли точно розмежувати - чи є виявлені відростки пір'ям або видозміненою лускою (за Voigt et al., 2009).



Фосилізовані рештки лонгісквами.



Реконструкція зовнішнього вигляду лонгісквами (*Longisquama insignis*) (за матеріалами Вікіпедії).



Пер'єподібні утворення в шкірі Триасової діапсиди. 1 бар = 2 см (за Voigt et al., 2009).

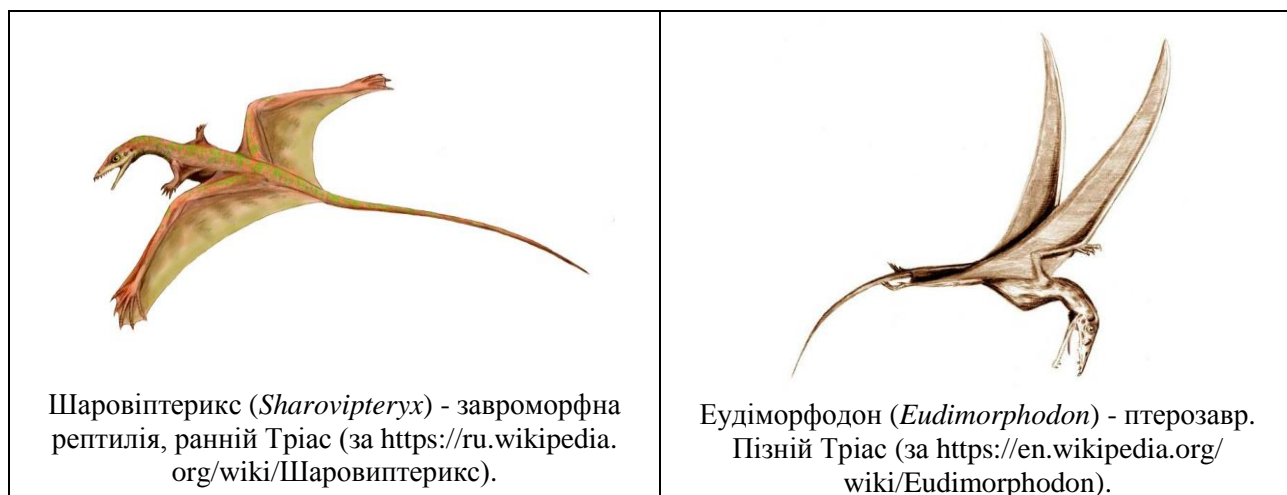
Поява пневматичних кісток у пташиної лінії архозаврів. Пізній Триас.

Пневматичні (тобто, заповнені повітрям) посткраніальні кістки сьогодні характерні тільки для птахів. Такі кістки вперше з'явилися в пізньому Триасі приблизно 210 млн.р.т. незалежно у різних груп пташиної лінії архозаврів (у орнітодір), які включають тероподних динозаврів (представники яких дали початок сучасним птахам), птерозаврів і завроподоморфних динозаврів. Пневматизація скелета полегшує вагу у великих і у літаючих таксонів, що забезпечує організму економію енергетичних ресурсів під час переміщення в просторі.

Venson R.V. з колегами (2012) представили дані по кількості пневматизованих скелетів у 131 непташиній лінії теропод і у археоптерикса. Отримані авторами дані свідчать про те, що пневматизація кісток з'явилась на ранніх етапах еволюції теропод. Надалі посилення скелетної пневматичності відбувалось незалежно не менш ніж у 12 лініях, що свідчить про багаторазове паралельне придбання пташиних рис серед теропод пташиної лінії. Проведені авторами роботи дослідження показали, що еволюційно зростання рівня скелетної пневматичності значно виражене в лініях з великими розмірами тіла, що свідчить про те, що рання еволюція пневматичності пов'язана з гравітаційними обмеженнями при досягненні тваринами великих розмірів тіла. Однак, пороговий розмір тіла при екстенсивній пневматизації нижче у тероподних ліній близькоспоріднених птахам (маніраптори). Таким

чином, ослаблення взаємозв'язку між розмірами тіла і пневматизацією кісток передувало появі птахів і не може бути пояснено як адаптація до польоту. Автори роботи припустили, що модулювання щільності скелета у дрібних манірапторів сприяло збереженню енергії і було однією зі складових мульти-системної відповіді на зростаючі метаболічні витрати (за Benson et al., 2012).

Особливості структури літального апарату в лінії птерозаврів. Основою польоту птерозаврів була шкіра, натягнута між тулубом тварини та її кінцівками. Екологічним аналогом Мезозойських птерозаврів були Пермські рептилії родини Вейгельтізаврів, але будова їх літального апарату принципово відрізнялась від літального апарату птерозаврів: вейгельтізаври літали на шкіряних поверхнях, натягнутих на шиповидні відростки луски.



Поява лепідозаврів (групи, яка включає ящірок, змій, туатарових). На території Німеччини у відкладеннях середнього Тріаса, що датуються 240 - 238 млн.р.т., Jones M.E. з колегами (2013) були знайдені найдавніші з відомих на сьогоднішній день скам'янілості лепідозаврів (групи, що включає ящірок, змій, туатарових). Автори дослідження на підставі аналізу фосилій і послідовностей ДНК 76 сучасних таксонів дійшли висновку, що загальний предок лепідозаврів жив приблизно 249,5 - 238 млн.р.т. (Jones et al., 2013).

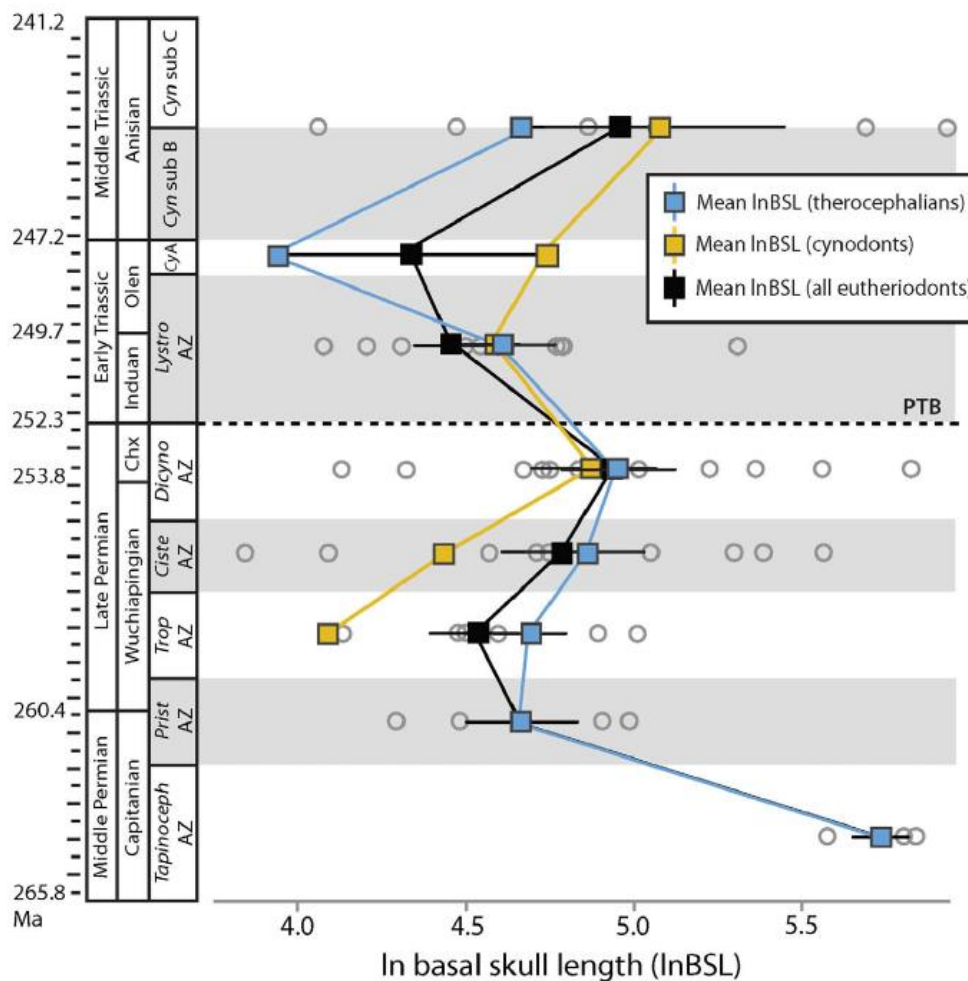
Особливості гемоглобіну сфенодонів. Сучасні сфенодони (*Sphenodon punctatus*) - це єдині представники клювоголовок рептилій (ряд *Rhynchocephalia*), які дожили до наших днів. В Тріасовому періоді - це була одна з найбільш поширених і успішних груп рептилій до епохи радіації динозаврової фауни. Дослідження, проведені Wells R.M. з колегами (1983), показали, що у сучасних сфенодонів (*Sphenodon punctatus*) гемоглобін має дуже високу афінність зв'язування з киснем. Ця та ряд інших особливостей зв'язування кисню з гемоглобіном свідчать про низьку потребу сфенодонів в кисні (за Wells et al., 1983). Вважають, що даний рівень потреби в кисні пов'язаний у сфенодонів з низькою концентрацією кисню в навколишньому середовищі в Тріасовому періоді, в якому вони домінували до епохи радіації динозаврів.



Гатерія (*Sphenodon punctatus*) - сучасний представник сфенодонових (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Гаттерия>).

Терапсиди (предки ссавців). Пермо-Тріасове вимирання тривало не менше декількох сотень тисяч років і призвело до втрати 98-99% всіх видів тварин. Ті, хто вижили, розселились по порожньому світу і дали початок новим групам організмів. Наприклад, майже всі терапсиди (предки ссавців) вимерли наприкінці Пермі. Залишилось тільки кілька груп цинодонтів і дицинодонтів. Вони розмножилися і розселилися по всьому світу. Їх батьківщина - Південна Африка. Коли вони розселялися по світу - вони змінювалися: після початку розселення в різних напрямках - з'явилися різні групи (за Palaeos.com).

Ліліпутний ефект масових вимирань в лініях терапсид. Huttenlocker A.K. (2014), використовуючи музейні колекції, досліджував т.зв. «ліліпутний ефект» масових вимирань на кордоні Пермського і Тріасового періодів в лініях тероцефалів і цинодонтів (терапсиди, тероморфна лінія еволюції).



Зміна розмірів черепа у тероцефалів (блакитна крива), цинодонтів (жовта крива) і у всіх досліджених еутеріодонтів (чорна крива). Де: по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОХ - довжина черепа викопних еутеріодонтів, InBSL; eutheriodonts - еутеріодонти, theropcephalian - тероцефали, cynodont - цинодонти (за Huttenlocker, 2014).

Отримані дослідником дані свідчать про значну редукцію розмірів тіла досліджених груп тварин відразу після термінального Пермського вимирання (252,3 млн.р.т.), що відповідає концепції «ліліпутного ефекту». Однак, ця суцесія відображає процеси, які описуються броунівськими явищами і конструктивною селективністю. Отримані автором результати підтверджують дві недавні позиції, що стосуються еволюції розмірів тіла і масових вимирань організмів: 1) активна спрямована еволюція розмірів тіла - рідкісна подія в макроеволюційному масштабі; 2) короткочасна в геологічному масштабі редукція розмірів

тіла може відбуватися в результаті екологічного усунення великорозмірних видів без швидкої появи нових дрібно-розмірних клад або за рахунок змін довгострокових еволюційних моделей (за Huttenlocker, 2014).

Стратегії, які забезпечили виживання терапсид лістрозаврів в ході Пермо-Тріасового вимирання біоти. Проведені Votha-Brink J. з колегами (2016) дослідження мікроструктури кісток і розмірів тіла тварин до і після екосистемних криз дозволили зробити висновки про те, що скорочення тривалості життя окремих особин і прискорене відтворення нових поколінь дозволяють тваринам успішно долати епохи непередбачуваного впливу на екосистеми різноманітних несприятливих чинників. Яскравим прикладом стали лістрозаври - терапсиди, які подолали рубіж Пермі і Тріаса в той час, як 70% сухопутних тварин цього зробити не змогли.



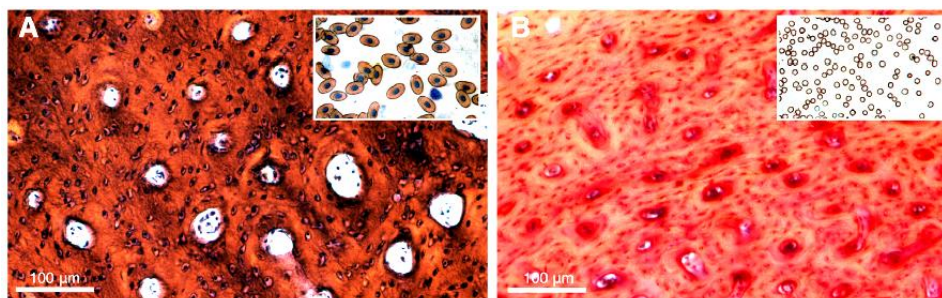
Реконструкція зовнішнього вигляду лістрозавра (за <http://paleonews.ru/index.php/new/719-lystrosaurus>).

В ході Пермо-Тріасового вимирання лістрозаври сильно зменшились у розмірах і втратили в довголітті. Так, якщо Пермські *Lystrosaurus* виростили величиною в пару метрів і важили сотні кілограмів, нагадуючи габаритами сучасних карликових бегемотів, то в Тріасі вони стали розмірами з велику собаку. При цьому дрібні Мезозойські лістрозаври почали досягати статевої зрілості набагато швидше, ніж їх крупнорозмірні Палеозойські предки. Екологічні розрахунки показують, що завдяки переходу до більш раннього розмноження лістрозаври підвищили свої шанси на виживання в непередбачуваних умовах відразу на 40%. Що, ймовірно, і допомогло їм в кінцевому підсумку залишитися в живих. До Пермо-Тріасового вимирання тривалість життя лістрозаврів, судячи з будови їх кісток, становила близько 13 - 14 років. Однак майже всі зразки *Lystrosaurus*, які палеонтологи знаходять після термінального Пермського вимирання, належать двох-трирічним особинам. Це означає, що лістрозаврам довелося навчитися розмножуватися у відносно молодому віці. Крім того, лістрозаври виявилися дуже плодовитими (за <http://paleonews.ru/index.php/new/719-lystrosaurus>; за Votha-Brink et al., 2016).

У Тріасових цинодонтів, задовго до появи кронових ссавців, були виявлені адаптації судин і еритроцитів до підвищеної потреби організму в кисні. Розміри червоних кров'яних клітин (еритроцитів) у хребетних тварин, що відносяться до різних клад, значно відрізняються. При цьому, менші розміри еритроцитів корелюють з меншими розмірами капілярів, які пронизують усі тканини організму. Маленькі еритроцити, такі як у ссавців і птахів, за рахунок їх проникнення у вузькі капіляри забезпечують більш коротку дистанцію для дифузії кисню і, таким чином, відносно більш швидку кінетику обміну киснем між кров'ю і тканинами. В ході еволюції зменшення розмірів еритроцитів корелювало зі зменшенням розмірів капілярів і було пов'язане з необхідністю поліпшення газообміну між кров'ю і тканинами організму. Дана адаптація з'явилася незалежно в лініях ссавців і птахів і сприяла посиленню метаболізму в тканинах.

Huttenlocker A.K. і Farmer C.G. (2017) досліджували взаємовідносини між розмірами еритроцитів і гістометрією кісток і потім використовували мікроструктурні особливості фосилізованого матеріалу для виявлення еволюції розмірів судин і, таким чином, розмірів

еритроцитів, у вимерлих тетрапод. Авторами роботи було знайдено, що деякі фосилізовані елементи мікроструктури кісток, включаючи розміри судин і лакунарного (клітинного) простору, дозволяють отримати інформацію про розміри еритроцитів у тетрапод. Huttenlocker A.K. і Farmer C.G. (2017) було показано, що Тріасові цинодонті мали вузькі і щільно упаковані васкулярні (судинні) канали, ідентичні тим, що були виявлені у деяких ссавців і які були адаптовані до більш дрібних еритроцитів, типових зазвичай для справжніх ссавців. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що поява судинних каналів з маленьким діаметром, адаптованих до руху дрібних еритроцитів, передувала появі кронових ссавців, як мінімум, на 70 млн. років (за Huttenlocker & Farmer, 2017).



Відмінності в розмірах еритроцитів і в діаметрах каналів для судин в стегнових кістках сучасних тетрапод. Де: А - амфібія *Lithobates catesbeianus*, В - ссавець *Oryctolagus cuniculus*. 1 бар = 100 мкм (за Huttenlocker & Farmer, 2017).

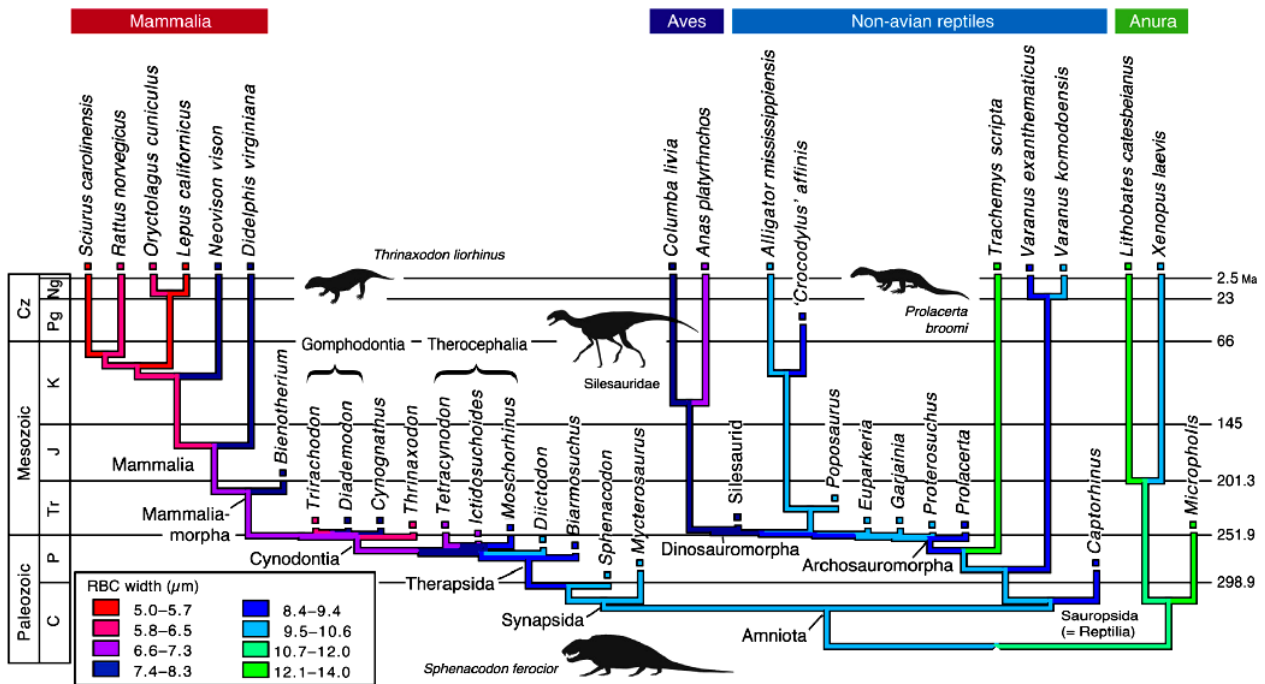
Подібний гістологічний феномен (зменшення діаметра капілярів кісток) був виявлений і для Тріасових архозавроморф: структура кісток ранніх архозавроморф більш схожа на структуру кістки ссавців і динозаврів, ніж на структуру кістки крокодилів. Це говорить про інтенсивний ріст і активний метаболізм у даних груп тварин.

Цілком можливо, що зменшення розмірів еритроцитів у цинодонтів було пов'язано з викиданням ядра на певних стадіях формування їх еритроцитів. Ця гіпотеза узгоджується з тим, що видалення ядра є первинною причиною зменшення розмірів еритроцитів у сучасних груп ссавців. При цьому слід зазначити, що у архозаврів, які дали початок лінії птахів, причиною зменшення розмірів еритроцитів стало зменшення розмірів генома і, як наслідок, зменшення обсягу, який займає ядро в клітині.

Отримані авторами дослідження дані свідчать про те, що діаметр судин і розміри еритроцитів відображають ліміт аеробних можливостей організму. Так, діаметр капілярів є невеликим у організмів, що мають великі фізичні навантаження і, відповідно, високу потребу в оксигенації тканин, а також у організмів, що живуть в умовах нестачі кисню - зокрема, на великих висотах або під землею. Наприклад, у сучасних ссавців, які ведуть підземний спосіб життя, таких як сліпокрот (blind mole-rats), виявлені більш дрібні еритроцити і маленькі діаметри капілярів в порівнянні зі спорідненими групами, які ведуть наземний спосіб життя. Виявлення дрібних еритроцитів і маленьких діаметрів капілярів у Тріасових цинодонтів опосередковано свідчить про високу активність і/або про риючий спосіб життя даної групи тварин.

У архозаврів еритроцити були більшими, ніж у цинодонтів (імовірно, через збереження ядра в клітині). Однак, не дивлячись на це, архозаври, мабуть, могли отримувати значну кількість кисню за рахунок більш тонкого бар'єру між кров'ю і газами атмосфери (на відміну від цинодонтів) внаслідок особливої структури дихальної системи, як це має місце у сучасних птахів.

Автори дослідження вважають, що більш дрібні розміри еритроцитів сприяли успіху цинодонтів і архозавроморф в умовах гіпоксії в епоху відновлення біот в ранньому Тріасі після Пермо-Тріасової катастрофи.



Оптимізація розмірів еритроцитів в ході філогенезу тетрапод. Циноданти і деякі інші терапсиди, що відносились до ліній, відмінних від маммаліаформ, мали дрібно розмірні еритроцити, подібні еритроцитам ссавців, вже на кордоні Пермь – Триас. У лінії архозавроморф також відбулось зменшення розмірів еритроцитів в пізній Пермі. Де: по осі ОХ - групи тетрапод; по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т., С, Carboniferous - Карбон; Cz, Cenozoic - Кайнозой; J, Jurassic - Юра; K, Cretaceous - Крейда; Ng, Neogene - Неоген; P, Permian - Пермь; Pg, Paleogene - Палеоген; Tr, Triassic – Триас; RBC width (μm) – діаметр еритроцитів, мкм (за Huttenlocker & Farmer, 2017).

Перші ссавці. Триасом датуються і перші скам'янілості ссавців (яйцекладучих). За методом молекулярного годинника - справжні ссавці з повним набором ознак, характерних для ссавців, з'явилися наприкінці Пермського періоду під час масового Пермського вимирання видів.



Реконструкція зовнішнього вигляду аделобазілеоса (*Adelobasileus*) – одного з перших Триасових ссавців (за <http://www.karencarr.com/>).



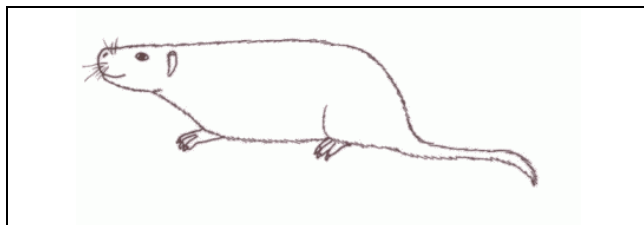
Реконструкція зовнішнього вигляду мегазострадона (*Megazostrodon*) - одного з перших Триасових ссавців (<https://coldfire107.files.wordpress.com/2009/07/adelo1.jpg>).

*NB! Зробимо невеликий екскурс назад, в Кам'яновугільний період. Поява плазунів (амніот) була пов'язана з формуванням захисних яєчних оболонок навколо яйця. Ці великі еволюційні зміни пов'язують з підселенням в ДНК стародавніх земноводних ретровіруса, який перетворився, після його одомашнення, в ретротранспозон AmnSINE. Потім, відбулась мутація в даному транспозоні (AmnSINE1), завдяки якій копії цього транспозона почали вбудовуватися в інші регуляторні ділянки хазяйської ДНК. Що призвело до появи тероморфної лінії еволюції плазунів (чутливі волоски-

вібриси, шкірні залози, годування дитинчат молоком, і т.н.). Але, у різних груп тероморф ці ознаки проявлялися окремо. Весь комплекс ознак з'явився у цинодонтів наприкінці Пермського періоду в результаті гіперрозмноження в геномі (більше 1000 копій на геном!) мутантного ретротранспозону AmnSINE1.

У відкладеннях східної Гренландії пізнього Триаса Jenkins F.A.Jr. з колегами (1997) виявили скам'янілості ссавців - хараміїд (*Haramiyidae*). Скам'янілості цих тварин відомі вже не менше 150 років. Однак, через не повноту скелетів, важко було встановити таксономічну приналежність даних тварин. Проаналізувавши будову зубів хараміїд, Jenkins F.A.Jr. з колегами (1997) показали, що це дійсно ссавці, але - з незвичайним для ссавців Мезозойської ери типом оклюзії зубів. У хараміїд виявлена оклюзія типу «прокол-дроблення», тоді як у інших Мезозойських ссавців - виявлені «шліфувальні» і «ріжучі» типи оклюзії. Хараміїди - це перші відомі на сьогоднішній день достовірні скам'янілості ссавців (за Jenkins et al., 1997).

***Хараміїди** були схожі на сучасних польовок і харчувались рослинною їжею - оскільки їх зуби мали широку щічну поверхню для дроблення жорсткої рослинної їжі (за матеріалами Вікіпедії: Palmer, 1999).



Ссавець пізнього Триаса з групи хараміїд (Європа) (за <http://palaeos.com/mesozoic/triassic/rhaetian2.html>).

Диверсифікація ссавців почалася не в Триасі, а в Юрі, оскільки хараміїди виявилися не прямими родичами сучасних груп ссавців, а лише однією зі споріднених з ними еволюційних гілок Ранньо-Мезозойські хараміїди довгий час були відомі палеонтологам практично тільки по скам'янілих зубах. Тому, встановити точно їх систематичне положення - було дуже складно. Вирішити загадку родинних взаємин ссавців і хараміїд вдалося завдяки знайденій в Гренландії майже повній нижній щелепі і фрагментам посткраніального скелету *Haramiyavia clemmenseni*.

Проведене Luo Z.X. з колегами (2015) комп'ютерне рентгенівське сканування фосилізованих залишків і тривимірна реконструкція отриманих зображень, дозволили встановити точну будову зубів, середнього вуха і пов'язаної з ним зазубної виїмки у хараміявії. Отримані дослідниками дані показали, що хараміявії не є прямою гілкою, яка веде до сучасних ссавців, і дозволили перемістити хараміїд на більш давні позиції еволюційного древа ссавців, ніж це вважалося раніше: виявилось, що представники ряду *Haramiyida* є несправжніми ссавцями, а окремою предковою гілкою (двоюрідними дідусями сучасних груп).



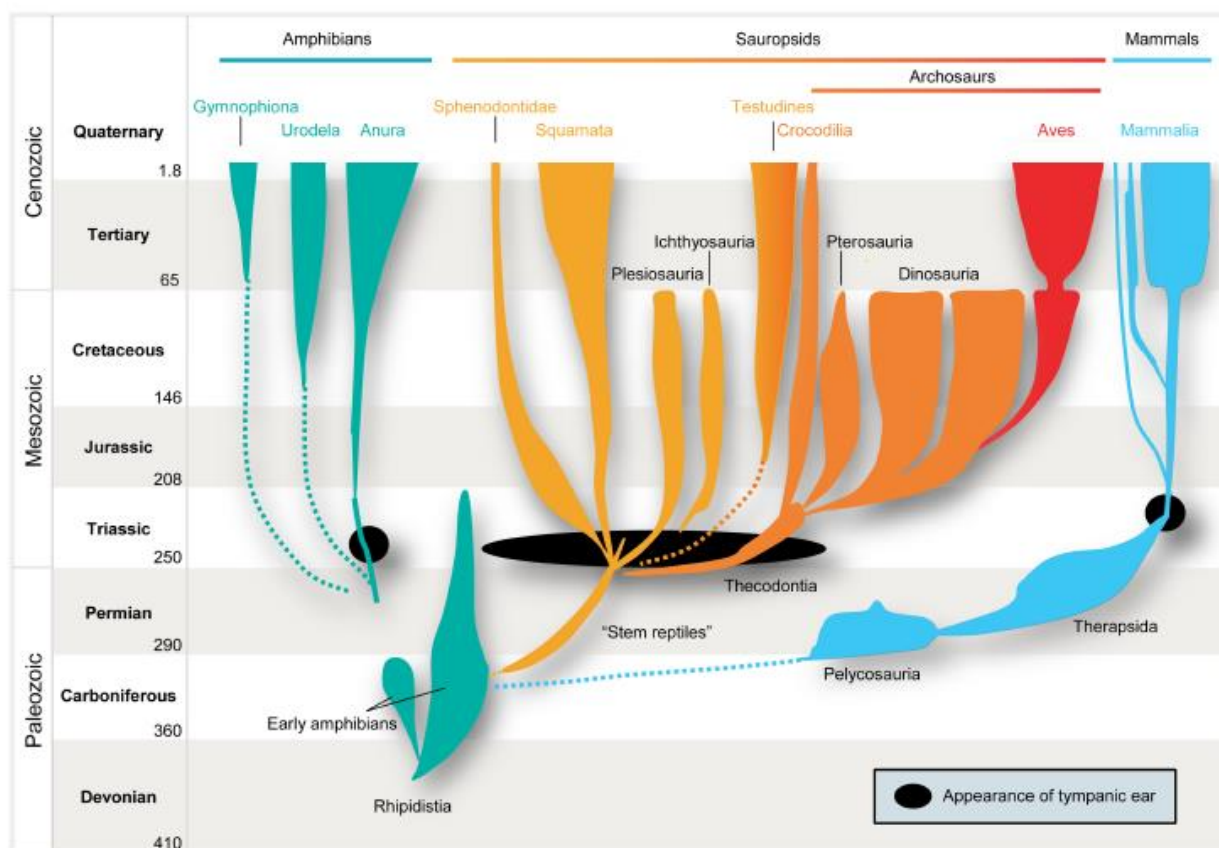
Haramiyavia. Реконструкція: April Neander (за <http://paleonews.ru/index.php/new/644-haramiyavia>).

Характер будови зубів і жувальних рухів хараміявії свідчить про рослинну дієту цих тварин. Тоді як інші ранні протоссавці харчувались не рослинністю, а комахами або черв'яками. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що попередники ссавців диверсифікували вже в Триасі, розділившись на кілька екологічних груп. Тоді як активна

диверсифікація справжніх ссавців почалася не в Триасі, як вважалося довгий час, а тільки в Юрі (за <http://paleonews.ru/index.php/new/644-haramiyavia>; Luo et al., 2015).

Поява в пізньому Триасі у хребетних здатності чути наземні звукові сигнали.

Дослідження, проведені Grothe В. і Pecka М. (2014), свідчать про те, що в ході еволюції наземних хребетних тварин здатність сприймати звукові сигнали з повітря сформувалась паралельно і незалежно у різних ліній хребетних в Триасовому періоді в інтервалі 230 - 210 млн.р.т. Зокрема, показано різне еволюційне походження тимпанічного вуха (вуха з барабанною перетинкою) і здатності до бінаурального сприйняття звукових сигналів у ранніх ссавців і у архозаврів (за Grothe & Pecka, 2014).



Паралельна еволюція будови вуха у хребетних тварин. Тимпанічне середнє вуха (тобто, вуха, що має барабанну перетинку), здатне отримувати звукові сигнали з повітря, з'явилося незалежно у предків ссавців (блакитна лінія), сучасних жаб (зелена лінія), у рептилій (жовта лінія) і у птахів (архозаврів - помаранчева - червона лінії) в Триасовому періоді приблизно 230 - 210 млн.р.т. Час появи тимпанічного вуха вказано чорними овалами і колами. Зверніть увагу на відсутність загального предка з тимпанічним вухом для даних груп організмів (за Grothe & Pecka, 2014).

Провінційність пізньо-Триасових фаун. Незважаючи на те, що в пізньому Триасі всі континенти сформували суперматерик Пангею - наземні тетраподні асоціації були провінційними. Whiteside J.H. з колегами (2011) встановили, що на сході Північної Америки домінування траверсодонтних цинодонтів (traversodont cynodonts) було обмежено умовами вологості в межах 6 градусів вологості екваторіальної лінії. Більш аридні регіони в інтервалі 5 - 20 градусів північної широти були представлені фауністичними спільнотами з домінуванням проколофонід. За відсутності механічних географічних бар'єрів саме відмінності в кліматі стали причиною провінційності наземних фаун в пізньому Триасі (за Whiteside et al., 2011).

Зміна флор і фаун в пізньому Триасі на межі Карніанської і Норіанської епох пізнього Триасу (216 млн.р.т.). На межі Карніанської та Норіанської епох пізнього Триаса (216 млн.р.т.) на зміну одній групі наземних рослин (гігантські неокаламіти, *Neocalamites*,

мешканці вологих прибережних територій) прийшла інша група (сучасні типи хвойних - посухостійкі рослини).



Фосилізований відбиток неокаламита (*Neocalamites*) - деревовидого хвоща, мешканця вологих територій (узбережжя річок тощо). Висота стовбура до 20 м. (за <http://www.fossilmuseum.net/plantfossils/neocalamites/neocalamites.htm>).

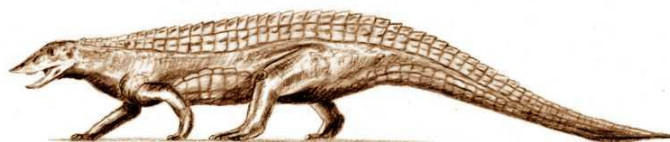
На межі Карніанської та Норіанської епох пізнього Тріаса (приблизно 216 млн.р.т.) вимерли гігантські трав'яні рептилії: трілофозаври (*Trilophosaurus*) з групи архозаврів; гіперодапедони з групи рінхозаврів (*Hyperodapedon*); стагонолепіси (*Stagonolepis*) з групи аетозаврів (теж - архозаври).



Трілофозавр (*Trilophosaurus*) – велика трав'яна рептилія з групи архозаврів. Довжина тіла 2,5 м. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Trilophosauridae>).



Гіперодапедони (*Hyperodapedon*) з групи рінхозаврів. Великі трав'яні рептилії. Вимерли в пізньому Тріасі через зникнення рослин, якими вони харчувались (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Hyperodapedon>).



Стагонолепіс (*Stagonolepis*) з групи аетозаврів. Трав'яна рептилія. Архозаври. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Stagonolepis>).

На зміну їм прийшли нові успішні трав'яні рептилії з групи динозаврів. Наприклад, платезаври (*Plateosaurus*) (довжина тіла 8-10 м, вага 2 тонни). Вважають, що причиною еволюційного успіху трав'яних динозаврів порівняно з іншими трав'яними рептиліями стала здатність перетирати жорстку їжу в шлунку за допомогою проглочених каменів (як це роблять сучасні птахи), а не пережовувати її в ротовій порожнині.



Платеозаври (*Plateosaurus*) - великі травоядні динозаври пізнього Тріаса. Довжина тіла 8-10 м, вага 2 тонни (за <http://mirgeo.net/index.php?option=com>).

Крім того, на межі Карніанської та Норіанської епох пізнього Тріаса на зміну одним групам морських коралів, губок, амонітів - прийшли інші групи; на зміну одним групам морських ящерів (шонізаври - гігантські іхтіозаври) прийшли інші групи (нові види іхтіозаврів, плезіозаври). Причиною зміни фаун безхребетних тварин вважаються температурні і кисневі пертурбації в морях пізнього Тріаса (максимумами температур, мінімумами кисню і т.н.). А причини зміни фаун морських ящерів криються в руйнуванні трофічних ланцюгів.

Цікаво відзначити, що хвиля вимирань торкнулась в першу чергу великорозмірних видів - як наземних, так і морських. Крім того, на межі Карніанської і Норіанської епох пізнього Тріаса заміна одних груп живих організмів на інші супроводжувалась значною диверсифікацією нових груп.

Причини змін наземних і морських флор і фаун на межі Карніанської і Норіанської епох пізнього Тріасу:

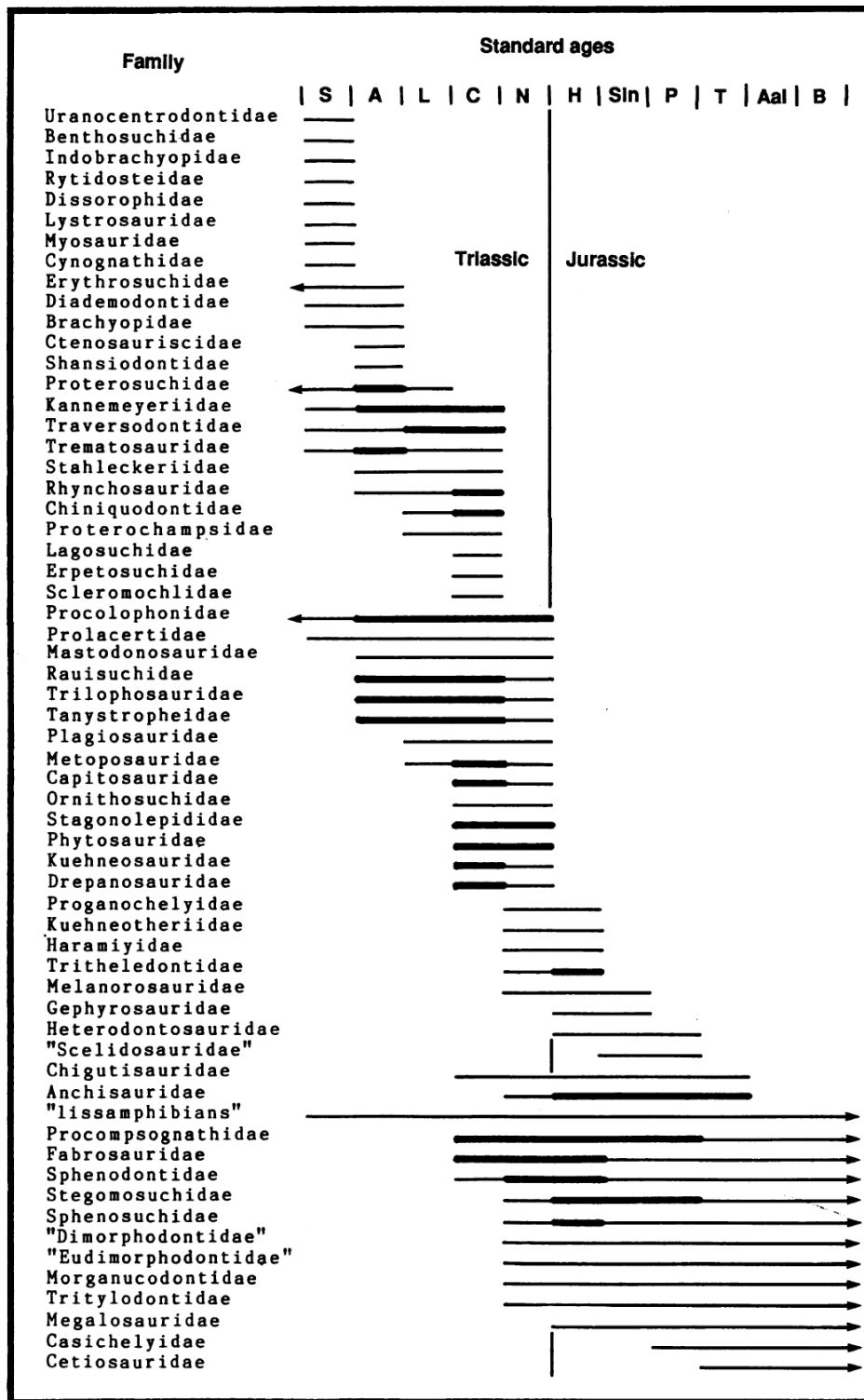
- а) через посухи на зміну вологолюбним рослинам прийшли посухостійкі рослини;
- б) посухостійкі рослини більш жорсткі, ніж вологолюбні рослини; тому, через зміну типу рослинності – відбулась зміна фаун рослиноїдних тварин;
- в) через падіння рівня кисню в атмосфері нижче порогових значень (нижче 15%) - завроморфи витіснили тероморф з домінуючих позицій в екосистемах.

NB! Причини: тероморфи і ссавці є теплокровними тваринами, яким для обміну речовин необхідна висока концентрація кисню в навколишньому середовищі. В Пермському періоді в екосистемах 75% амніот складали тероморфи і тільки 25% - завроморфи. В пізньому Тріасі ситуація змінилась на діаметрально протилежну: 75% становили завроморфи і лише 25% - тероморфні тварини і перші ссавці. Даний феномен отримав назву «Мезозойський зигзаг еволюції».

г) сильно підвищилась солоність морської води і різко знизилась концентрація кисню, розчиненого у воді. Це призвело до зміни морських флор і фаун.

NB*! Згідно висновків одних дослідників – в пізньому Тріасі на межі Карніанської і Норіанської епох відбулось масове вимирання біоти. Тоді як згідно інших даних – це була подія зміни флор і фаун, а не масове вимирання.

Вимирання фаун тетрапод в пізньому Тріасі. Olsen P.E. з колегами (1987) описали фауну тетрапод, що датується приблизно 200 млн.р.т. (кінець Тріаса - рання Юра).

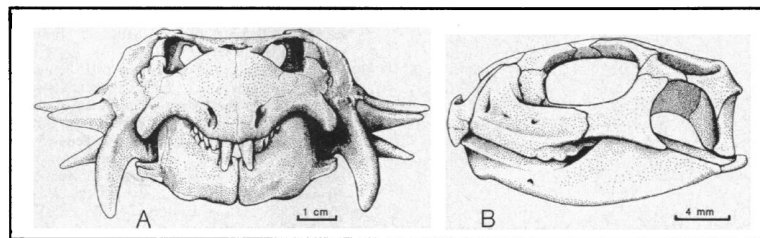


Розподіл в часі родин Тріасових і ранньо-Юрських наземних рептилій і амфібій. Де: S - Сцитій (Scythian); A - Анісій (Anisian); L - Ладиній (Ladinian); C - Карній (Carnian); N - Норій (Norian); H - Хітангій (Hettangian); Sin - Сінемурій (Sinemurian); P - Плінсбахій (Pliensbachian); T - Тоарсій (Toarcian); Aal - Ааленій (Aalenian); B - Баджосій (Bajocian) (за Olsen et al., 1987).

Всі описані авторами родини повсюдно характерні для пізнього Тріаса і Юри: трителедонти (tritheledont), рептилії, схожі на ссавців (mammal-like reptiles), прозауроподи (prosauropod), тероподи (theropod), орнітіхієві динозаври (ornithischian dinosaurs), протозухові і сфенозухові крокодилomorфи (protosuchian and sphenosuchian crocodylomorphs), сфенодонти (sphenodontids), гібодонти (hybodont), семіоноти (semionotid), палеонісціформні риби (palaeonisciform fishes). При цьому слід зазначити, що типово «Тріасові» форми - були відсутні в даній асоціації тетрапод. На підставі отриманих результатів, автори дослідження

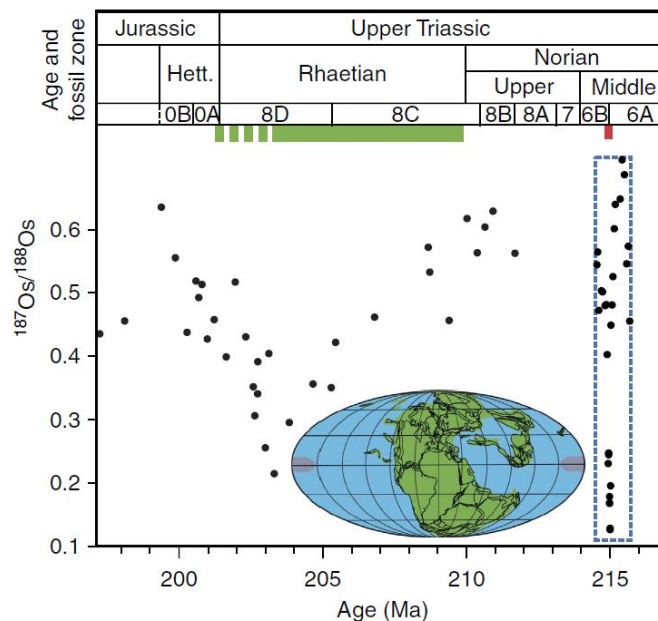
дійшли висновку про те, що події пізньо-Триасового вимирання відбулись до епохи 200 млн.р.т. – на межі Карніанської і Норіанської епох. А оскільки час цього масового вимирання тетрапод збігається з утворенням Манікоганської імпактної структури в Квебеку - дослідники пов'язали масове вимирання саме із зіткненням з даним космічним тілом (за Olsen et al., 1987).

NB! Olsen P.E. з колегами (1987) характеризують події на межі Карніанської і Норіанської епох як масове вимирання тетрапод. Проте, згідно з наведеними авторами роботи даними (див. гістограму), у відповідному часовому інтервалі зникло 10 груп тетрапод і з'явилося 12 нових груп тетрапод. Таким чином, більш коректним є використання терміну «зміна фаун», ніж терміну «масове вимирання фаун».



Рептилії кордону Триас-Юра: А - проколофонідна рептилія *Hypsignathus fenneri*, пізній Триас, Нью-Джерсі. Проколофоніди вимерли на кордоні Триас-Юра; В - сфенодонтід *Sigmala*, пізній Триас - рання Юра (за Olsen et al., 1987).

Позаземні імпакти в пізньому Триасі. Sato H. з колегами (2013) виявили значну негативну екскурсію ізотопів осмію в глибоководних седиментах в районі Японії, що датуються пізнім Триасом. При цьому величина співвідношення ізотопів $^{187}\text{Os}/^{188}\text{Os}$ різко знизилась з 0,477 до 0,126, що свідчить про внесок в формування седиментів даного віку метеоритної позаземної компоненти.

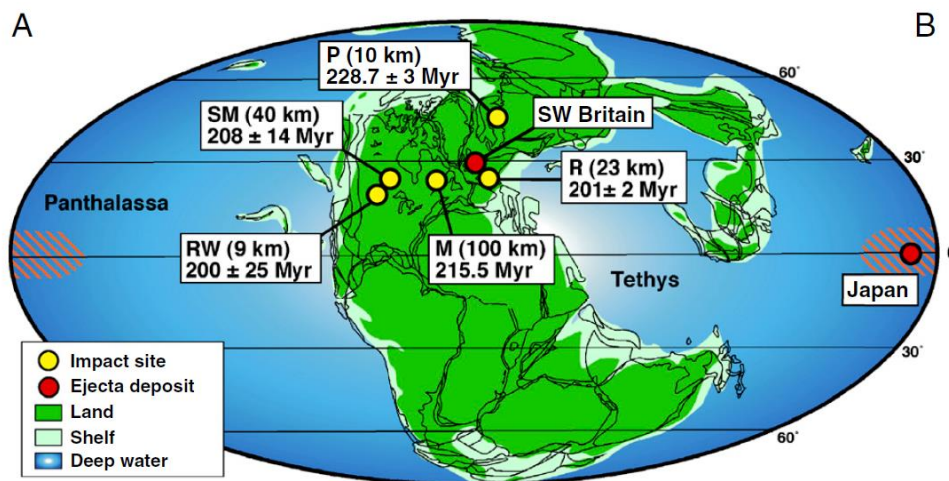


Градуальне зниження співвідношення $^{187}\text{Os}/^{188}\text{Os}$ протягом Раєтія тісно пов'язане з вулканічними подіями в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції, тоді як різке зниження співвідношення $^{187}\text{Os}/^{188}\text{Os}$ в середньому Норії є синхронним з 215 млн.р.т. Манікоганським зіткненням з космічним тілом (Manicouagan impact event) (за Sato et al., 2013).

Величина виявленої негативної екскурсії ізотопів осмію за амплітудою співпадає з величиною, встановленою для кордону Крейда-Палеоген. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що в пізньому Триасі відбулось зіткнення з космічним тілом (падіння на

поверхню Землі тіла розміром 3,3 - 7,8 км), в результаті якого відбулось зниження співвідношення ізотопів осмію $^{187}\text{Os}/^{188}\text{Os}$ в морській воді (за Sato et al., 2013).

Останні 34 млн. років Тріасового періоду характеризуються формуванням декількох великих імпактних структур на поверхні Землі. Частина дослідників пов'язує саме ці імпактні структури з пізньо-Тріасовим масовим вимиранням видів. Виявлені імпактні структури характеризуються платиновими аномаліями (тобто накопиченням елементів платинової групи) з магнетитом, збагаченим нікелем і мікросферулами.

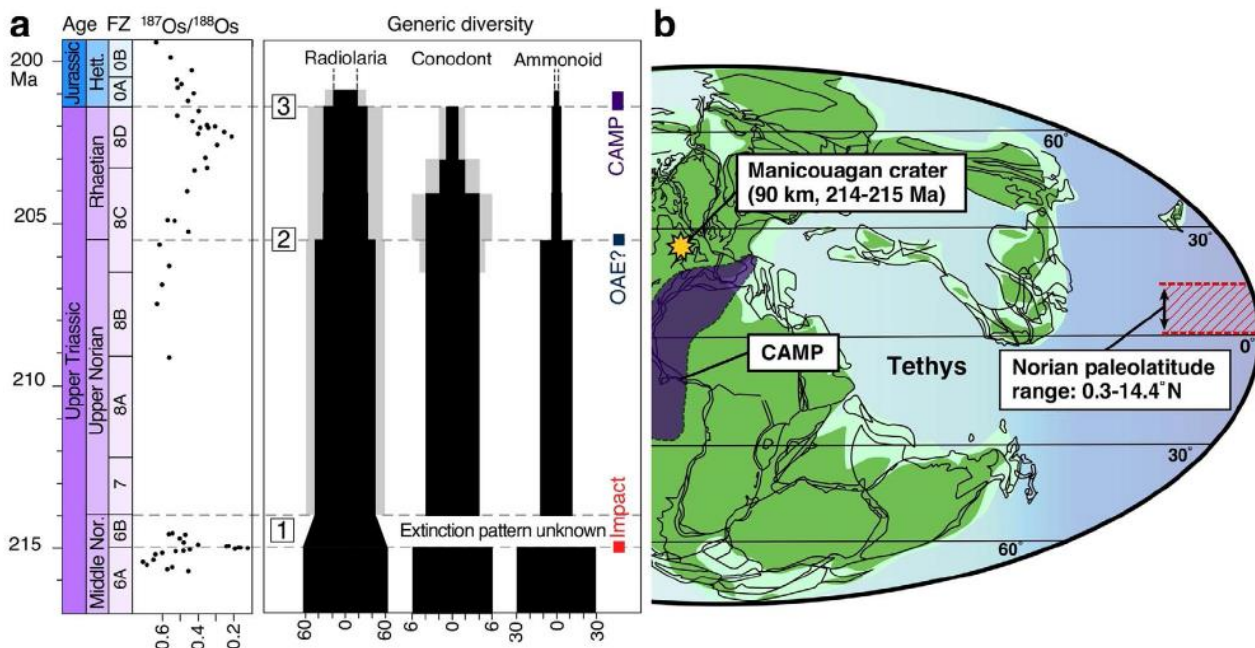


Палеогеографія пізнього Тріаса. На карті вказані імпактні кратери і їх вік (Impact site), а також - депозити, які свідчать про імпактні події (Ejecta deposits) (за Onoue et al., 2012).

В Канаді була виявлена астроблема з діаметром ударного кратера 100 км (т.зв. Manicouagan impact crater) віком приблизно 215,5 млн.р.т. Onoue T. з колегами (2012) виявили сліди імпаکتів в глибоководних відкладеннях середнього Норія (верхній Тріас) в Японії: аномально велику кількість іридію (41,5 ppb) - елемента платинової групи з магнетитом, збагаченим нікелем, і мікросферули. Сліди даного імпакту корелюють з Манікоганським Імпактним кратером (Manicouagan impact crater) в Канаді, датованим приблизно 215,5 млн.р.т. (Onoue et al., 2012).

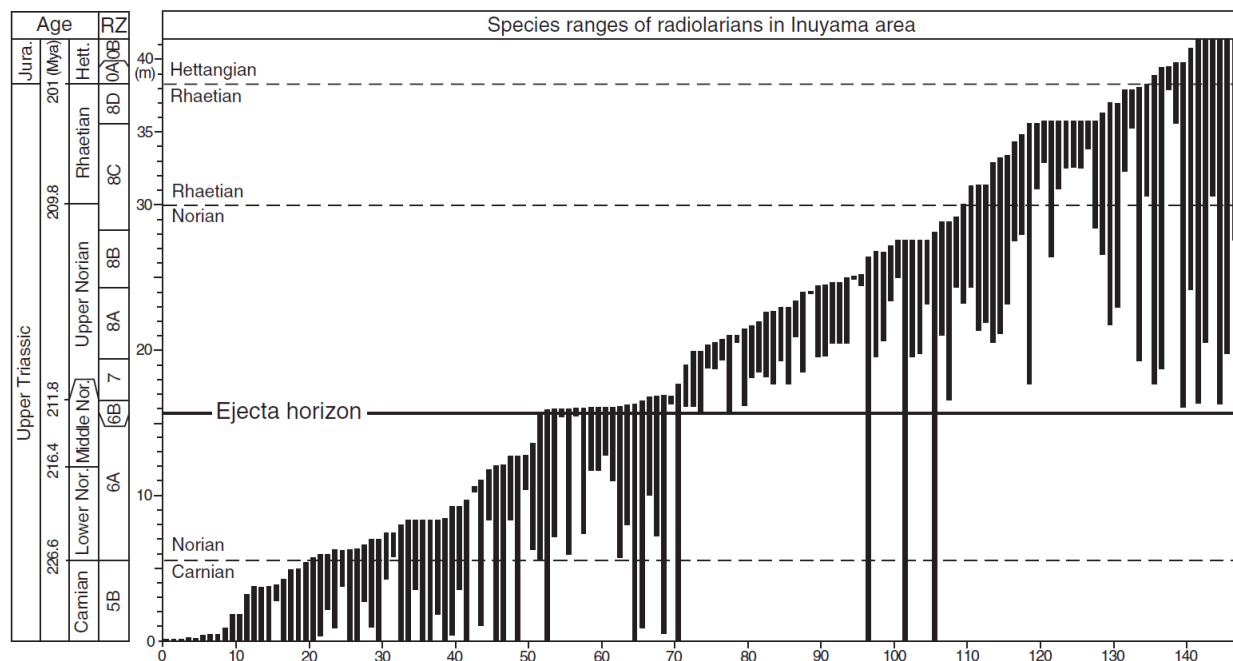
Вимирання пелагічних морських організмів в середньому Норії було викликано дестабілізацією умов навколишнього середовища, спровокованих падінням астероїда.

Три серії масових вимирань пелагічних груп організмів (таких, як радіолярії, конодонти, амоноїдеї) мали місце протягом останніх 15 млн. років Тріасового періоду: в кінці середнього Норія, в кінці пізнього Норія і в кінці Раєтія. Причинами другого, пізньо-Норіанського, і третього, Раєтського, вимирань вважаються епізоди аноксії в океані і мантійний плюмовий вулканізм в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції. Однак причини першої глобальної хвилі масових вимирань морських пелагічних груп в кінці середнього Норія - тривалий час не були точно встановлені. Onoue T. з колегами (2016) показали, що в кінці середнього Норія причиною вимирань радіолярій і конодонтів стало падіння великого астероїда (Манікоганська Імпактна структура). При цьому проведено дослідження дозволило встановити, що до масових вимирань призвело не само падіння астероїда, а спровокована ним дестабілізація умов навколишнього середовища (за Onoue et al., 2016).



Співвідношення ізотопів осмію ($^{187}\text{Os}/^{188}\text{Os}$), родові різноманіття радіолярій (*Radiolaria*), конодонтів (*Conodont*) і амоноїдей (*Ammonoid*) і палеогеографія в пізньому Триасі. Різде зниження значень співвідношення ізотопів осмію в середньому Норії відбулося синхронно з Манікоганським зіткненням з космічним тілом (215 - 214 млн.р.т.). Цифрами вказані три події масових вимирань в пізньому Триасі: 1 - середньо-Норіанське вимирання; 2 - пізньо-Норіанське вимирання; 3 - термінальне Триасове вимирання. Літерами вказано можливі причини таких вимирань: Impact - падіння астероїда; OAE - аноксичні події в океані; CAMP - вулканічні виверження в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції (за Onoue et al., 2016).

В геогоризонті Манікоганської імпаکتної події не виявлене масове вимирання радіолярій. Аналіз фосилій радіолярій, проведений Onoue T. з колегами (2012), не виявив подій масового вимирання біоти в горизонті імпакту.

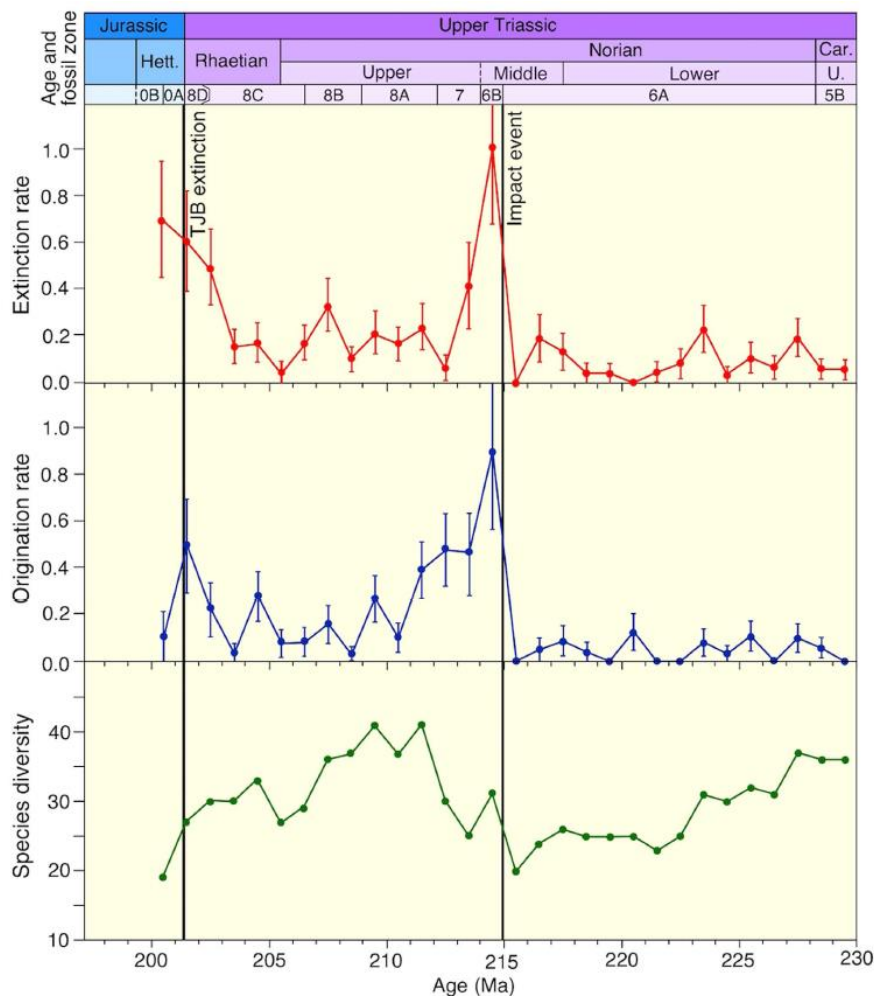


Час появи і зникнення видів радіолярій в пізньому Триасі на території зі слідами імпаکتної події (Інуяма агеа) (іридієвими аномаліями і т.п.). Час формування імпактного горизонту вказано суцільною горизонтальною лінією (Ejecta horizon). Автори роботи вважають, що динаміка зміни видів радіолярій в імпактному інтервалі не має принципових відмінностей від інших часових інтервалів пізнього Триаса (за Onoue et al., 2012).

В цьому часовому інтервалі авторами також не було виявлено зміни фаун інших представників морського планктону. Проте, такі події масового вимирання біоти повідомлялись для морської фауни, наземних тетрапод і наземної флори Північної Америки. Onoue T. з колегами (2012) припустили, що Манікоганське зіткнення з космічним тілом викликало вимирання наземних і морських організмів в районі місця падіння астероїда, але не вплинуло на морські організми інших акваторій.

*Таким чином, імпакти впливають на умови життя на Землі, але, як правило, не спроможні викликати глобальної деградації екосистем (а лише тільки локальну загибель організмів в радіусі дії імпактного удару). Імпакти спроможні стати тригерним механізмом, що запускає вимирання видів в екосистемах розбалансованих, зі зруйнованою структурою трофічних зв'язків, із запущеним процесом прискореного старіння видів і т.п.

Масове вимирання середньо-Норіанських радіолярій сталося не відразу після Манікоганського імпаکتу, а тривало протягом 300 тис. років після імпактної події. Onoue T. з колегами (2012, 2016) не виявили масового вимирання радіолярій в геогоризонті Манікоганського імпаکتу. Однак, показали, що вимирання середньо-Норіанських видів почалося трохи пізніше падіння астероїда.



Швидкості вимирання і появи видів радіолярій в пізньому Триасі в океані Панталасса. Швидкість вимирань в середньому Норії (епоха після позаземного імпаکتу) була вищою, ніж на кордоні Триас-Юра. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ: Extinction rate - швидкість вимирання видів, Origination rate - швидкість появи видів, Species diversity - видове різноманіття (за Onoue et al., 2016).

При цьому в початковій фазі вимирань Опоче Т. з колегами (2016) встановили пост-імпактне зниження первинної біопродуктивності в океані, а також швидке зниження вмісту біогенного кремнезему в аргіліті, що свідчить про різку редуцію кількості кремнезем-продуруючих радіолярій. Відомо, що сучасні радіолярії харчуються фітопланктоном, до складу якого входять динофлагеляти і водорості. Таким чином, зниження первинної біопродуктивності океану могло спровокувати зниження кількості радіолярій. Потім, протягом 300 тис. років після імпаکتу, поступово первинна біопродуктивність океану і вміст біогенного кремнезему в аргіліті відновилися до імпактного рівня. Однак, домінуючими компонентами морської кремнеземної біоти стали не кремнеземні радіолярії, а кремнеземні губки.

Розквіт видів-опортуністів. Таким чином, в середньому Норії відбулося зниження кількості груп радіолярій. При цьому радіолярії, виявлені в цьому часовому інтервалі, відносяться до так званих опортуністичних короткоіснуючих видів, які потім зникли в кінці інтервалу зміни фаун радіолярій. Опоче Т. з колегами (2016) підкреслюють, що саме зниження біомаси радіолярій в середньому Норії сприяло розквіту опортуністичних видів даних найпростіших.

*NB! Опортуністичні популяції (або «г-стратегі») - це популяції з особин, які швидко розмножуються, але є менш конкурентоспроможними порівняно з особинами інших типів популяцій. Такі популяції швидко розселяються, але вони малостійкі (за <http://jbio.ru/vyzhivamoost-i-ekologicheskie-strategii>). Опортуністичні популяції отримують переваги в умовах зниження щільності заселення екосистем в результаті певних катастрофічних подій. Такі популяції, як правило, є слабо конкурентоспроможними і при поступовому заселенні екосистем - завжди виключаються в результаті міжвидової конкуренції, але - продовжують існувати як види завдяки своїй надзвичайно розвиненій здатності до поширення і заселення недавно порушених місць проживання (за http://sivatherium.narod.ru/library/Pianka/gl_05_1.pdf).

Причини вимирання середньо-Норіанських фаун радіолярій. Зниження кількості середньо-Норіанських таксонів радіолярій може бути пов'язано зі змінами рівня кислотності океанічної води, температури, з редуцією рівня поживних речовин у воді і т.н. Опоче Т. з колегами (2016) відзначають, що первинну причину зниження кількості таксонів радіолярій встановити важко. Однак, тривалість розвитку ситуації (приблизно 300 тисяч років після імпаکتу) - виключає можливість того, що виявлене зниження кількості таксонів радіолярій було пов'язано з несподіваним стресом в екосистемах (з тривалою темрявою, з глобальним похолоданням клімату, з кислотними дощами і т.п. «швидкими» наслідками імпактної події). Причиною вимирання і наступної зміни фаун радіолярій стала тривала зміна умов проживання радіолярій (зокрема, зниження біопродуктивності океану), спровокована зіткненням з космічним тілом. Опоче Т. з колегами (2016) підкреслюють, що за останні 540 млн. років тільки для термінального Крейдяного вимирання і вимирання в середньому Норії показаний катастрофічний колапс морських пелагічних екосистем після імпактної події.

Причина зміни середньо-Норіанських фаун радіолярій на пізньо-Норіанські фауни. Дані, отримані Опоче Т. з колегами (2016), свідчать про те, що перша поява пізньо-Норіанських видів радіолярій відповідає геогоризонту зниження кількості таксонів радіолярій. Дослідники вважають, що градуальне вимирання середньо-Норіанських таксонів радіолярій протягом 1 млн. років може бути пояснено екологічним тиском, створюваним пізньо-Норіанськими таксонами радіолярій, які більш швидко росли і виявилися більш ефективними споживачами фітопланктону, ніж середньо-Норіанські таксони (за Опоче et al., 2016).

Термінальне Тріасове вимирання

Термінальне Тріасове вимирання біоти. Наприкінці Тріаса, приблизно 201,4 млн.р.т., відбулось одне з п'яти найбільш масових вимирань видів живих організмів. В ході цього вимирання зникло приблизно 76% усіх видів і біля 20% усіх родин морських і наземних організмів (за <https://www.britannica.com/science/end-Triassic-extinction>).

Серед причин, що викликали термінальне Тріасове масове вимирання видів, виділяють причини катастрофічні і еволюційні:

А) **катастрофічні причини:** наприкінці Тріаса в центрі Пангеї II відбулось потужне виверження базальтових магм, що призвело до масових лісових пожеж і до випадання сірчаноокислих дощів на більш віддалених територіях і акваторіях; причому аналіз термінальних Тріасових відкладень свідчить про те, що на початку по поверхні Пангеї II пройшли високотемпературні лісові пожежі, а потім, на вигорілих і відновлених територіях - більш низькотемпературні степові пожежі.

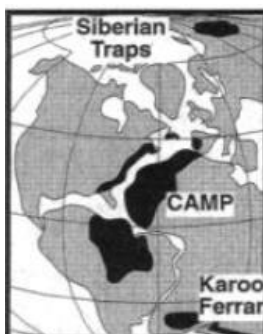
*NB! Слід зазначити, що післяпожежні обвуглені відкладення відрізняються від звичайних. Зокрема, факт стародавніх пожеж встановлюється за присутністю у відкладеннях обвуглених частинок (charcoal) і за наявністю поліциклічних ароматичних гідрокарбонів піролітичного походження.

Б) **катастрофічні причини:** гіпоксія і аноксія в океані;

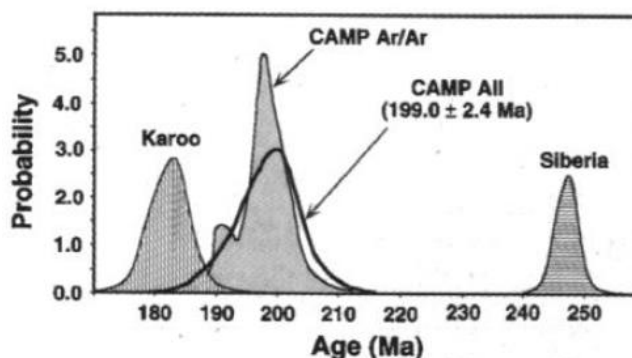
В) **еволюційні причини:** передчасне старіння і вимирання видів через стресові умови навколишнього середовища і, як наслідок, прискорене накопичення поломок в молекулах ДНК статевих і меристематических стовбурових клітин тварин і рослин.

*NB! Слід зазначити, що аналіз рівня деформованості і аномальності спор та пилку в термінальних Тріасових відкладеннях не виявив відхилень від загального рівня.

Виверження в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції наприкінці Тріасу. Дослідження, проведені Marzoli A. з колегами (1999), показали, що магматизм в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції захопив тільки на території Бразилії площу понад 2,5 млн.км². Виверження також торкнулись Африки, Європи і Північної Америки. Загальна площа, на яку поширились вивержені магми, склала 7 млн. км² при цьому виверження тривали кілька мільйонів років, з піком активності - приблизно 200 млн.р.т. Цей найсильніший магматизм за часом збігся з масовим вимиранням біоти на кордоні Тріас-Юра (за Marzoli et al., 1999).



Локалізація Центральної Атлантичної Магматичної Провінції на території Пангеї, 200 млн.р.т. На карті також вказані Сибірська і Південно-Африканська Karoo-Ferrar зони CFBPs (за Marzoli et al., 1999).



Геологічний час виверження базальтових магм: CAMP - в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції; Siberia - в Сибіру; Karoo - в південно-Африканській Karoo-Ferrar зоні (за Marzoli et al., 1999).

***Karoo і Ferrar** – це найважливіші геологічні провінції, що складаються з застиглих базальтових магм, які покривають території Південної Африки і Антарктики, хоча, також захоплюють Південну Америку, Індію, Австралію і Нову Зеландію. Ці провінції сформувались безпосередньо перед розколом Гондвани в нижній Юрі приблизно 183 млн.р.т. Ця подія за часом збігається з ранньою Тоарсіанською аноксичною подією (early Toarcian anoxic event) і Плінсбахським - Тоарсіанським вимиранням (Pliensbachian-Toarcian extinction). Загальний обсяг базальтового потоку перевищив $2,5 \times 10^6 \text{ км}^3$ і поширився на відстань, яка перевищувала 6 000 км (з них тільки в Антарктиці - 4 000 км) (за матеріалами Вікіпедії).

Причина термінальної Тріасової катастрофи – виверження вулканів під час розколу Пангеї. Термінальне Тріасове вимирання біоти сталося приблизно 201,4 млн.р.т. Ця подія супроводжувалась значною негативною екскурсією ізотопів вуглецю-13. Whiteside J.H. з колегами (2010) в своїй роботі показали синхронну зміну ізотопного складу вуглецю як в наземних відкладеннях відповідного віку (в n-алканах віску листя і в деревині), так і в морських седиментах і їх тісну часову кореляцію з виверженнями в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції (зокрема, з виверженнями на території Марокко). При цьому зростання концентрації вуглекислого газу призвело до найсильнішого парникового ефекту, а також до закислення морської води і до проблем кальцифікації у морських організмів. Автори дослідження дійшли висновку, що саме найпотужніші виверження в зоні Центральної Атлантичної Магматичної Провінції є причиною масового вимирання біоти в кінці Тріасу (за Whiteside et al., 2010).



Термінальна Тріасова катастрофа супроводжувалась масованим викидом метану. Ruhl M. з колегами (2011) проаналізували ізотопний склад вуглецю в n-алканах з воску наземних рослин кінця Тріасового періоду і виявили негативну екскурсію ізотопів вуглецю-13, яка за часом збіглась з масовим вимиранням біоти. Отримані дані свідчать про те, що наприкінці Тріасу протягом всього 10 000 - 20 000 років атмосфера була збіднена

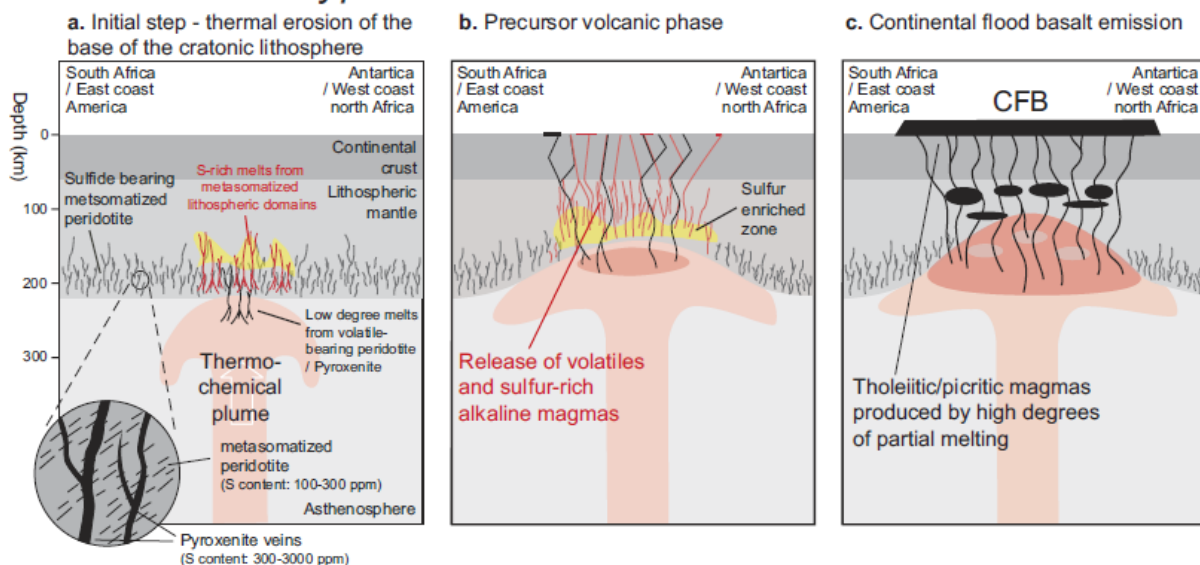
вуглецем-13. Ступінь і швидкість цієї зміни ізотопного складу атмосфери свідчать про те, що в атмосферу було викинуто не менше 12×10^3 гігатонн ізотопно-полегшеного вуглецю в складі метану. Супутня зміна вегетації відображає сильне потепління в дану епоху і посилення гідрологічного циклу. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що термінальне Тріасове вимирання було тісно пов'язане з масованим викидом метану і зі спровокованими цим викидом змінами клімату (за Ruhl et al., 2011).

Межа Тріас-Юра. Лісові пожежі. Присутність поліциклічних ароматичних гідрокарбонів піролітичного походження і алохтонного вугілля в силікатах у відкладеннях на кордоні Тріас-Юра свідчать про значне поширення пожеж в даний час. Petersen H.I. і Lindström S. (2012) досліджували алохтонне вугілля на кордоні Тріас-Юра на території Швеції і Данмарка і показали, що перед Раєтієм - пожежі були високо температурні в кронах дерев, тоді як в Раєтії - Сінемурії - пожежі були частішими, але при цьому домінували низькотемпературні поверхневі пожежі. Таким чином, проведені авторами роботи дослідження показали, що на кордоні Тріас-Юра лісові хвойні екосистеми змінилися на чагарникові і надалі – чагарники змінилися на трав'янисті екосистеми (за Petersen & Lindström, 2012).

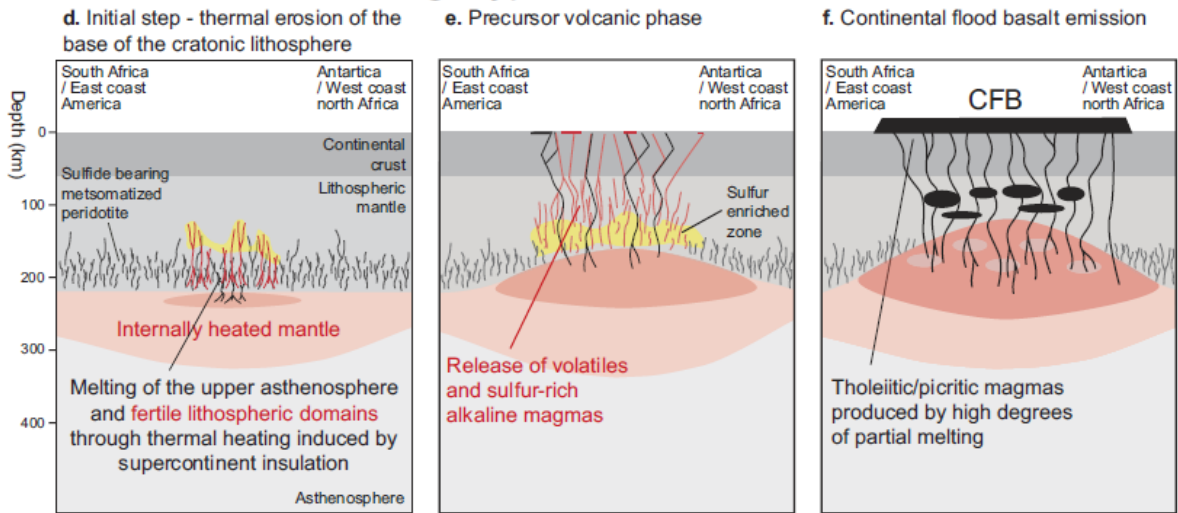
Наземний, але не підводний вулканізм, провокує масові вимирання біоти. Збіг у часі формування великих наземних вулканічних магматичних провінцій і масових вимирань біоти - підіймає питання про причинно-наслідкові взаємозв'язки між цими подіями. Guex J. з колегами (2016) досліджували кордон Тріас-Юра і Плінсбахій-Тоарсій (рання Юра) для того, щоб показати, що обидві біотичні кризи були пов'язані зі швидким переходом від прохолодної до парникової епохи. Автори дослідження пояснили даний перехід як результат зміни складу газів, які виділялися в ході прогресивної термальній ерозії кратонної літосфери внаслідок активності магматичних плюмів або внутрішнього розігрівання літосфери.

Відомо, що в базальній частині кратонної континентальної літосфери знаходиться велика кількість сульфідних мінералів, що пов'язано з особливостями формування кратонів в Археї – Протерозої. Термальна ерозія базальної частини кратонної літосфери призводить до накопичення сірко-вмісних продуктів в магмах, які вивергаються через кратонну літосферу. Тому, в початковій фракції газів, що виділяються, домінує сірка, яка сприяє утворенню особливого типу хмар, що призводить до зниження температури навколишнього середовища, але надалі - домінуючою фракцією в процесі дегазації магм стає вуглекислий газ, який і сприяє парниковому підвищенню температури навколишнього середовища.

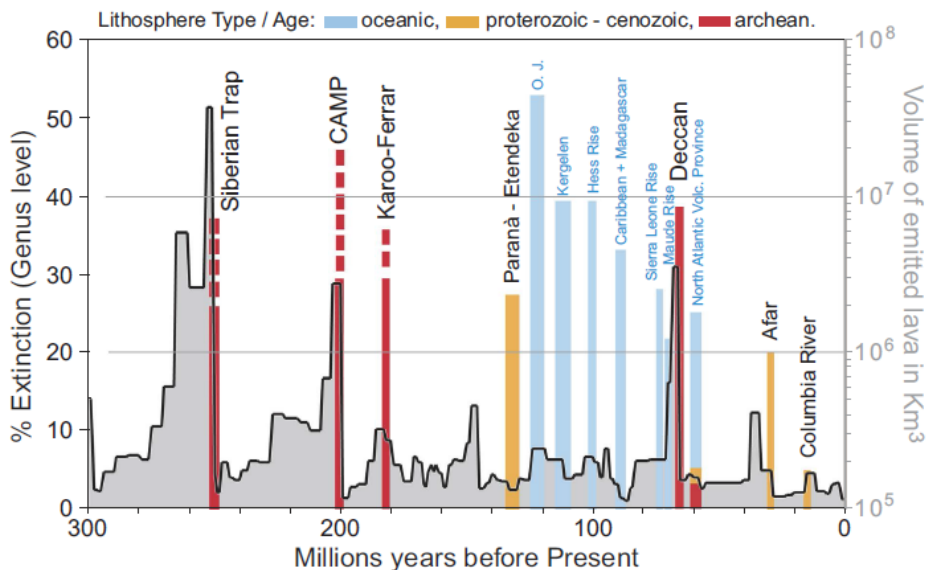
Mantle Plume Hypothesis



Mantle Global Warming Hypothesis



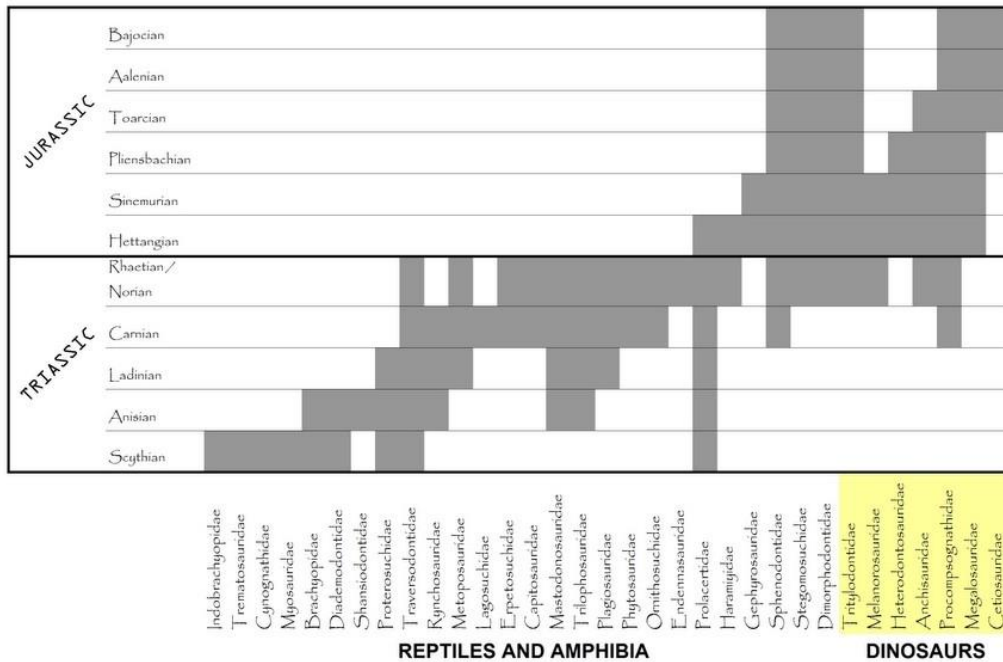
Схеми, що ілюструють розігрів літосферної мантії, викликаний або підйомом високотемпературного магматичного плюму до тонкої кратонної літосфері (рис. а - с), або - спровокований термальною шапочною, яку створює суперконтинент (рис. d - e). Базальна частина літосфери складається з періодотитів. Схеми а і d - показують початкові етапи розплавлення, схеми b і e - відображають попередню стадію магматизму, тоді як схеми з і f - показують кратонну літосферу в момент формування великих потоків вивержених базальтів на поверхні континентів. Де: CFB, Continental Flood Basalt Emission - континентальні магматичні базальтові виверження (за Guex et al., 2016).



Інтенсивність масових вимирань біоти і формування великих континентальних вивержених магматичних провінцій. Де: по осі ОУ - відсоток вимерлих родів живих організмів (% Extinction, Genus level) (ліворуч); обсяг вивержених магм, км³ (Volume of emitted lava in km³) (праворуч); ОХ - геологічний вік, млн.р.т.; червоними стовпчиками вказані події виверження наземних магм через континентальну Архейську літосферу, жовтими стовпчиками - виверження наземних магм через континентальну Протерозойсько-Кайнозойську літосферу; блакитними стовпчиками - виверження магм через океанічну літосферу. Отримані дані свідчать про те, що масові вимирання біоти збігаються з епохами масового наземного виверження магм через Архейську континентальну літосферу (за Guex et al., 2016).

Запропонована Guex J. з колегами (2016) модель дозволяє пояснити, чому виверження магми через океанічну літосферу не пов'язане з кліматичними і біотичними кризами в порівнянні з магматичними виверженнями через кратонну континентальну літосферу (за Guex et al., 2016).

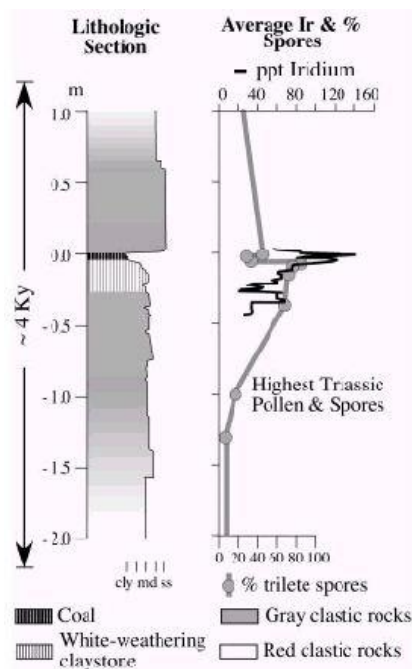
Термінальне Тріасове масове вимирання біоти (за Palaeos.com). Термінальне Тріасове масове вимирання біоти вбило великих круротарзанів Crurotarsi ("tecodonts") і дозволило динозаврам правити світом як одній великій наземній кладі тварин.



Ranges of families tetrapods through the Triassic and Early Jurassic depicted at the stage level.

Масове вимирання родин тетрапод на межі Тріаса і ранньої Юри звільнило екологічні ніші для динозаврів (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

На північному сході Канаді знайдений кратер - Manicouagan Impact Crater. Але, він з'явився значно раніше термінального Тріасового вимирання. Вважають, що межа Тріас - Юра включала множинні імпакти.



Кореляція між зоною іридєвої аномалії і зонами розповсюдження спор і пилку. Де: cly - claystone; md - mudstone; ss - sandstone (за Palaeos.com).

За іридієвим шаром пізнього Тріаса (Раєтій) слідує пил і спори вже типово Юрської флори, а серед тетрапод - це лінія переходу від Тріасових до Юрських тварин. Тріасові архозаври зникли відразу за іридієвим кордоном. І незабаром з'явилися великі тероподи (*Dilophosaurus*). В середньому Норії динозаври досягли середніх розмірів. Але, динозаври змогли стати великими тільки в Юрі, після вимирання інших великих хижаків - фітозаврів і раузухій.

На Землі було кілька близьких імпаکتів наприкінці Тріасу. У морях це вимирання носило тривалий характер - тобто це не була окрема одиночна подія. Над горизонтом вимирання знайдений непошкоджений горизонт, який показує, як моря були збіднені біотой. Потім - сильно біопшкоджені седименти з'являються знову перед кордоном між Раєтєм і ранньою Юрою.

Організми, які вижили після пізньо-Тріасового вимирання були дрібніше вихідних груп. Такий «ліліпутний ефект» також показали організми, які пережили пізньо-Пермське вимирання. Слід відзначити, що від імпаکتів сильніше постраждала Північна півкуля Землі.



Термінальне Тріасове вимирання знищило багатьох тварин, що мешкали і на суші, і в воді. Серед них - редондавенатори (*Redondavenator*) (ліворуч) та фітозаври (за Smith, 2011).

Вплив термінального Тріасового вимирання на морських рептилій. В ході термінального Тріасового масового вимирання видів - іхтіозаври пережили т.зв. «пляшкове горлечко» еволюції. Іхтіозаври займали в Тріасі значне місце в екосистемах. А в Юрі - збереглися лише залишки їх колишньої величі (залишилось не більше 3-4 ліній). І хоча іхтіозаври в Юрі все-таки розмножились - колишньої пишноти і різноманіття вони так і не досягли (тобто досягли тільки 1/10 від колишнього різноманіття видів). Іхтіозаври повністю вимерли 100 млн.р.т., а були - основними хижаками морських екосистем Тріасового, Юрського і частини Крейдяного періодів. Плезіозаври теж пережили пізньо-Тріасове вимирання видів, а в Юрі - дали розквіт видового різноманіття. А от інші морські рептилії Тріаса - еозавроптеригії і плакодонти - повністю вимерли.

Наслідки термінального Тріасового масового вимирання видів. Як і будь-яке масове вимирання, Тріасове звільнило екологічні ніші для нових видів, родин і т.н. Крім того, екосистемна криза супроводжувалась не тільки зникненням старих видів організмів, але й появою нових груп. Так, згідно метода молекулярного годинника, на межі Тріас/Юра, приблизно 200 млн.р.т., з'явилися перші покритонасінні рослини. NB! Нагадаємо, що на межі Пермь/Тріас - з'явилися перші ссавці і т.н.

Слід також зазначити, що виживання організмів після масового вимирання видів - це ще не гарантія їх подальшого екологічного успіху. Ці групи можуть вижити, але без відновлення їх видового різноманіття. Такі групи сьогодні називають живими викопними або живими фосиліями. Так, в Тріасовому періоді були поширені рептилії порядку клювоголові. Однак, до сьогоднішніх днів дожили лише представники одного виду клювоголових рептилій - гатерії (*Sphenodon punctatus*).

*NB! Завдяки т.зв. «живим фосиліям», вчені дізнаються про умови життя організмів в далекому минулому. Так, дослідження показали, що гатерії (сфенодони) характеризуються незвичайними властивостями гемоглобіну - тобто у гемоглобіні сфенодонів немає ефекту кооперативного зв'язування кисню (на відміну від інших наземних хребетних). Цей факт свідчить про низьку потребу сфенодонів в кисні і опосередковано підтверджує низький вміст кисню в Тріасовому періоді. До речі, у змій, що з'явилися в Крейдяному періоді, під час високої концентрації кисню в навколишньому середовищі - такий ефект кооперативного зв'язування кисню гемоглобіном – є.

*NB: Кооперативне зв'язування кисню гемоглобіном і ефект Веріго-Бора - характерні для всіх сучасних рептилій, птахів і ссавців (крім реліктової рептилії сфенодона). Приєднання O₂ до одного з протомерів гемоглобіну в легенях при високому парціальному тиску кисню викликає конформаційні зміни у всій олігомерній структурі гемоглобіну і полегшує приєднання наступних молекул O₂. Це явище носить назву кооперативних змін гемоглобіну або кооперативного зв'язування O₂, завдяки якому гемоглобін максимально зв'яже O₂ в легенях і легко віддає O₂ в периферичних тканинах при більш низьких значеннях парціального тиску кисню (за <http://infopedia.su/12x8e47.html>). У периферичних тканинах з відносно низьким значенням рН і високою концентрацією CO₂ спорідненість гемоглобіну до кисню падає. І навпаки, в легеневих капілярах рівень виділення CO₂ і супутнє йому підвищення рН крові призводить до збільшення спорідненості гемоглобіну до кисню. Цей вплив величини рН і концентрації CO₂ на зв'язування і звільнення O₂ гемоглобіном і називають ефектом Веріго - Бора (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). У реліктової рептилії сфенодона відсутнє кооперативне зв'язування кисню гемоглобіном, гемоглобін відрізняється високою афінністю до кисню, а ефект Веріго-Бора - дуже маленький, що, в цілому, свідчить про низьку потребу організму сфенодонів в кисні (за Wells et al., 1983).

Література:

- Еськов К.Ю. Удивительная палеонтология: История Земли и жизни на ней. - М.: ЭНАС, 2008. – 312 с - ISBN 978-5-93196-711-0.
- Марков А. Происхождение цветковых растений остаётся загадочным (http://elementy.ru/genbio/synopsis/95/Morfologicheskie_i_molekulyarno_geneticheskie_dannye_o_proiskhozhenii_tsvetka_na_puti_k_sintezu).
- Соколов Д.Д., Тимонин А.К. Морфологические и молекулярно-генетические данные о происхождении цветка: на пути к синтезу // Журнал общей биологии. – 2007. Том 68, № 2. С. 83 – 97.
- Aschliman N.C., Nishida M., Miya M., Inoue J.G., Rosana K.M., Naylor G.J. Body plan convergence in the evolution of skates and rays (*Chondrichthyes: Batoidea*) // Mol. Phylogenet. Evol. – 2012. – Vol. 63(1). – P. 28 - 42. doi: 10.1016/j.ympev.2011.12.012.
- Bates K.T., Schachner E.R. Disparity and convergence in bipedal archosaur locomotion // J. R. Soc. Interface. – 2012. – Vol. 9(71). – P. 1339 - 1353. doi: 10.1098/rsif.2011.0687.
- Baumiller T.K., Salamon M.A., Gorzelak P., Mooi R., Messing C.G., Gahn F.J. Post-Paleozoic crinoid radiation in response to benthic predation preceded the Mesozoic marine revolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2010. – Vol. 107(13). – P. 5893 – 5896. doi: 10.1073/pnas.0914199107.
- Behrens M.D., Lafferty K.D. Geographic variation in the diet of opaleye (*Girella nigricans*) with respect to temperature and habitat // PLoS One. – 2012. – Vol. 7(9):e45901. doi: 10.1371/journal.pone.0045901.
- Benson R.B., Butler R.J., Carrano M.T., O'Connor P.M. Air-filled postcranial bones in theropod dinosaurs: physiological implications and the 'reptile'-bird transition // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. – 2012. – Vol. 87(1). – P. 168 - 193. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00190.x.
- 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.
- Botha-Brink J., Codron D., Huttenlocker A.K., Angielczyk K.D., Ruta M. Breeding young as a survival strategy during earth's greatest mass extinction // Sci Rep. – 2016. – Vol. 6:24053. doi: 10.1038/srep24053.
- Brayard A., Escarguel G., Bucher H., Monnet C., Brühwiler T., Goudemand N., Galfetti T., Guex J. Good genes and good luck: ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction // Science. – 2009. – Vol. 325(5944). – P. 1118 - 1121. doi: 10.1126/science.1174638.
- Brusatte S.L., Benton M.J., Ruta M., Lloyd G.T. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs // Science. – 2008. – Vol. 321(5895). - P. 1485 - 1488. doi: 10.1126/science.1161833.

- Brusatte S.L., Niedźwiedzki G., Butler R.J. Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into Early Triassic // *Proc. Biol. Sci.* – 2011. – Vol. 278(1708). – P. 1107–1113. doi: 10.1098/rspb.2010.1746.
- Butler R.J., Smith R.M.H., Norman D.B. A primitive ornithischian dinosaur from the Late Triassic of South Africa, and the early evolution and diversification of Ornithischia // *Proc Biol Sci.* 2007 Aug 22; 274(1621): 2041–2046. doi: 10.1098/rspb.2007.0367.
- Canoville A., Chinsamy A. Bone microstructure of the stereospondyl *Lydekkerina Huxleyi* reveals adaptive strategies to the harsh post Permian-extinction environment // *Anat. Rec. (Hoboken)*. – 2015. – Vol. 298(7). – P. 1237 - 1254. doi: 10.1002/ar.23160.
- Chen X.H., Motani R., Cheng L., Jiang D.Y., Rieppel O. A carapace-like bony 'body tube' in an early triassic marine reptile and the onset of marine tetrapod predation // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(4):e94396. doi: 10.1371/journal.pone.0094396.
- Choat J.H., Clements K.D., Robbins W.D. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs: 1. Dietary analyses // *Marine Biology*. – 2002. – Vol. 140. – P. 613 – 623.
- Chu D., Tong J., Song H., Benton M.J., Bottjer D.J., Song H., Tian L. Early Triassic wrinkle structures on land: stressed environments and oases for life // *Sci. Rep.* – 2015. – Vol. 5:10109. doi: 10.1038/srep10109.
- Chun L., Rieppel O., Long C., Fraser N.C. The earliest herbivorous marine reptile and its remarkable jaw apparatus // *Sci. Adv.* – 2016. – Vol. 2(5):e1501659. doi: 10.1126/sciadv.1501659.
- Dimitrov D., Lopardo L., Giribet G., Arnedo M.A., Alvarez-Padilla F., Hormiga G. Tangled in a sparse spider web: single origin of orb weavers and their spinning work unravelled by denser taxonomic sampling // *Proc. Biol. Sci.* – 2012. – Vol. 279(1732). – P. 1341 - 1350. doi: 10.1098/rspb.2011.2011.
- Ezaki Y., Liu J.B., Adachi N. Lower Triassic stromatolites in Luodian County, Guizhou Province, South China: evidence for the protracted devastation of the marine environments // *Geobiology*. – 2012. – Vol. 10(1). – P. 48 - 59. doi: 10.1111/j.1472-4669.2011.00309.x.
- Fortuny J., Marcé-Nogué J., Steyer J.S., de Esteban-Trivigno S., Mujal E., Gil L. Comparative 3D analyses and palaeoecology of giant early amphibians (*Temnospondyli: Stereospondyli*) // *Sci Rep.* – 2016. – Vol. 6:30387. doi: 10.1038/srep30387.
- Foth C., Ezcurra M.D., Sookias R.B., Brusatte S.L., Butler R.J. Unappreciated diversification of stem archosaurs during the Middle Triassic predated the dominance of dinosaurs // *BMC Evol. Biol.* – 2016. – Vol. 16:188. doi: 10.1186/s12862-016-0761-6.
- Frankowiak K., Wang X.T., Sigman D.M., Gothmann A.M., Kitahara M.V., Mazur M., Meibom A., Stolarski J. Photosymbiosis and the expansion of shallow-water corals // *Sci. Adv.* – 2016. – Vol. 2(11):e1601122.
- Fürsich F.T., Jablonski D. Late triassic naticid drillholes: carnivorous gastropods gain a major adaptation but fail to radiate // *Science*. – 1984. – Vol. 224(4644). – P. 78 - 80.
- Galfetti T., Bucher H., Brayard A., Hochuli P.A., Weissert H., Guodun K., Atudorei V., Guex J. Late Early Triassic climate change: Insights from carbonate carbon isotopes, sedimentary evolution and ammonoid paleobiogeography // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2007. – Vol. 243. – P. 394 – 411.
- Gibson S.Z. Redescription and phylogenetic placement of †*Hemicalypterus weiri* Schaeffer, 1967 (*Actinopterygii, Neopterygii*) from the Triassic Chinle formation, southwestern United States: new insights into morphology, ecological niche, and phylogeny // *PLoS One*. – 2016. – Vol. 11(9):e0163657. doi: 10.1371/journal.pone.0163657.
- Gower D.J., Hancox P.J., Botha-Brink J., Sennikov A.G., Butler R.J. A New Species of *Garjainia* Ochev, 1958 (*Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae*) from the Early Triassic of South Africa // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(11): e111154. doi:10.1371/journal.pone.0111154
- Grothe B., Pecka M. The natural history of sound localization in mammals – a story of neuronal inhibition // *Front. Neural Circuits*. – 2014.- Vol. 8: 116. doi:10.3389/fncir.2014.00116.
- Gueidan C., Ruibal C., de Hoog G.S., Schneider H. Rock-inhabiting fungi originated during periods of dry climate in the late Devonian and middle Triassic // *Fungal Biol.* – 2011. – Vol. 115(10). – P. 987 - 996. doi: 10.1016/j.funbio.2011.04.002.
- Guex J., Pilet S., Müntener O., Bartolini A., Spangenberg J., et al. Thermal erosion of cratonic lithosphere as a potential trigger for mass-extinction // *Sci Rep.* – 2016. – Vol. 6:23168. doi: 10.1038/srep23168.
- Hata H., Watanabe K., Kato M. Geographic variation in the damselfish-red alga cultivation mutualism in the Indo-West Pacific // *BMC Evol. Biol.* – 2010. – Vol. 10:185. doi: 10.1186/1471-2148-10-185.

- He S., Liang X.F., Li L., Sun J., Wen Z.Y., et al. Transcriptome analysis of food habit transition from carnivory to herbivory in a typical vertebrate herbivore, grass carp *Ctenopharyngodon idella* // BMC Genomics. – 2015. – Vol. 16:15. doi: 10.1186/s12864-015-1217-x.
- Hirasawa T., Nagashima H., Kuratani S. The endoskeletal origin of the turtle carapace The endoskeletal origin of the turtle carapace // Nat. Commun. – 2013. – Vol. 4: 2107. doi:10.1038/ncomms3107.
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. Angiosperm-like pollen and Afropollis from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (Northern Switzerland) // Front. Plant. Sci. – 2013. – Vol. 4:344. doi: 10.3389/fpls.2013.00344.
- Hochuli P.A., Sanson-Barrera A., Schneebeli-Hermann E., Bucher H. Severest crisis overlooked-Worst disruption of terrestrial environments postdates the Permian-Triassic mass extinction // Sci. Rep. – 2016. – Vol. 6:28372. doi: 10.1038/srep28372.
<http://palaeos.com/mesozoic/triassic/rhaetian2.html>.
- Huttenlocker A.K. Body size reductions in nonmammalian eutheriodont therapsids (Synapsida) during the end-Permian mass extinction // PLoS One. – 2014. – Vol. 9(2):e87553. doi: 10.1371/journal.pone.0087553.
- Huttenlocker A.K., Farmer C.G. Bone microvasculature tracks red blood cell size diminution in Triassic mammal and dinosaur rorers // Curr. Biol. – 2017. – Vol. 27(1):48-54. doi: 10.1016/j.cub.2016.10.012.
- Jenkins F.A.Jr., Gatesy S.M., Shubin N.H., Amaral W.W. Haramiyids and Triassic mammalian evolution // Nature. – 1997. – Vol. 385(6618). – P. 715 - 718.
- Jiang D.Y., Motani R., Huang J.D., Tintori A., Hu Y.C. et al. A large aberrant stem ichthyosauriform indicating early rise and demise of ichthyosauromorphs in the wake of the end-Permian extinction // Sci. Rep. – 2016. – Vol. 6:26232. doi: 10.1038/srep26232.
- Jones M.E., Anderson C.L., Hipsley C.A., Müller J., Evans S.E., Schoch R.R. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for *Lepidosauria* (lizards, snakes, and tuatara) // BMC Evol. Biol. – 2013. – Vol. 13:208. doi: 10.1186/1471-2148-13-208.
- Jones T.D., Ruben J.A., Martin L.D., Kurochkin E.N., Feduccia A., Maderson P.F., Hillenius W.J., Geist N.R., Alifanov V. Nonavian feathers in a late Triassic archosaur // Science. – 2000. – Vol. 288(5474). – P. 2202 - 2205.
- Joyce W.G. The origin of turtles: a paleontological perspective // J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol. – 2015. – Vol. 324(3). – P. 181 - 193. doi: 10.1002/jez.b.22609.
- Joyce W.G., Lucas S.G., Scheyer T.M., Heckert A.B., Hunt A.P. A thin-shelled reptile from the Late Triassic of North America and the origin of the turtle shell // Proc. Biol. Sci. – 2009. – Vol. 276(1656). – P. 507 - 513. doi: 10.1098/rspb.2008.1196.
- Klok C.J., Harrison J.F. Atmospheric hypoxia limits selection for large body size in insects // PLoS One. – 2009. – Vol. 4(1):e3876. doi: 10.1371/journal.pone.0003876.
- Knope M.L., Heim N.A., Frishkoff L.O., Payne J.L. Limited role of functional differentiation in early diversification of animals // Nat. Commun. – 2015. – Vol. 6:6455. doi: 10.1038/ncomms7455.
- Kürschner W.M., Batenburg S.J., Mander L. Aberrant *Classopollis* pollen reveals evidence for unreduced (2n) pollen in the conifer family *Cheirolepidiaceae* during the Triassic-Jurassic transition // Proc. Biol. Sci. – 2013. – Vol. 280(1768):20131708. doi: 10.1098/rspb.2013.1708.
- Labandeira C.C., Kustatscher E., Wappler T. Floral assemblages and patterns of insect herbivory during the Permian to Triassic of northeastern Italy // PLoS One. – 2016. – Vol. 11(11):e0165205. doi: 10.1371/journal.pone.0165205.
- Langer M.C., Ezcurra M.D., Bittencourt J.S., Novas F.E. The origin and early evolution of dinosaurs // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. – 2010. – Vol. 85(1). – P. 55 - 110. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00094.x.
- Li C., Wu X.C., Rieppel O., Wang L.T., Zhao L.J. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China // Nature. – 2008. – Vol. 456(7221). – P. 497 - 501. doi: 10.1038/nature07533.
- Li C., Wu X.C., Zhao L.J., Nesbitt S.J., Stocker M.R., Wang L.T. A new armored archosauriform (*Diapsida: Archosauromorpha*) from the marine Middle Triassic of China, with implications for the diverse life styles of archosauriforms prior to the diversification of Archosauria // Naturwissenschaften. – 2016. – Vol. 103(11-12):95.
- Liu J., Organ C.L., Benton M.J., Brandley M.C., Aitchison J.C. Live birth in an archosauromorph reptile // Nat. Commun. – 2017. – Vol. 8:14445. doi: 10.1038/ncomms14445.
- Looy C.V., Brugman W.A., Dilcher D.L., Visscher H. The delayed resurgence of equatorial forests after the permian-triassic ecologic crisis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1999. – Vol. 96(24). – P. 13857 - 13862.

- Luo Z.X., Gatesy S.M., Jenkins F.A.Jr., Amaral W.W., Shubin N.H. Mandibular and dental characteristics of Late Triassic mammaliaform Haramiyavia and their ramifications for basal mammal evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2015. – Vol. 112(51):E7101-9. doi: 10.1073/pnas.1519387112.
- Martens K., Rossetti G., Horne D.J. How ancient are ancient asexuals? // Proc Biol Sci. – 2003. – Vol. 270(1516). – P. 723 - 729.
- Martinez-Diaz S.F., Perez-Espana H. Feasible mechanisms for algal digestion in the king angelfish // Journal of Fish Biology. – 1999. – Vol. 55. – P. 692 – 703.
- Marzoli A., Renne P.R., Piccirillo E.M., Ernesto M., Bellieni G., De Min A. Extensive 200-million-year-Old continental flood basalts of the central atlantic magmatic province // Science. – 1999. – Vol. 284(5414). – P. 616 - 618.
- McElwain J.C., Wagner P.J., Hesselbo S.P. Fossil plant relative abundances indicate sudden loss of Late Triassic biodiversity in East Greenland // Science. - 2009. - Vol. 324. - P. 1554. DOI: 10.1126/science.1171706.
- Melzer R., Wang Y.Q., Theissen G. The naked and the dead: the ABCs of gymnosperm reproduction and the origin of the angiosperm flower // Semin Cell Dev Biol. - 2010 – Vol. 21(1). – P. 118 - 128. doi: 10.1016/j.semcdb.2009.11.015.
- Mitchell J.S., Heckert A.B., Sues H.D. Grooves to tubes: evolution of the venom delivery system in a Late Triassic "reptile" // Naturwissenschaften. – 2010. – Vol. 97(12). – P. 1117 - 1121. doi: 10.1007/s00114-010-0729-0.
- Motani R., Jiang D.Y., Chen G.B., Tintori A., Rieppel O., Ji C., Huang J.D. A basal ichthyosauriform with a short snout from the Lower Triassic of China // Nature. – 2015. – Vol. 517(7535). – P. 485 - 488. doi: 10.1038/nature13866.
- Motani R., Jiang D.Y., Tintori A., Rieppel O., Chen G.B. Terrestrial origin of viviparity in Mesozoic marine reptiles indicated by early Triassic embryonic fossils // PLoS One. – 2014. – Vol. 9(2):e88640. doi: 10.1371/journal.pone.0088640. eCollection 2014.
- Nakamura T., Klomp J., Pieretti J., Schneider I., Gehrke A.R., Shubin N.H. Molecular mechanisms underlying the exceptional adaptations of batoid fins // Proc. Natl. Acad. Sci. USA.– 2015. – Vol. 112(52). – P. 15940 - 15945. doi: 10.1073/pnas.1521818112.
- Neenan J.M., Klein N., Scheyer TM. European origin of placodont marine reptiles and the evolution of crushing dentition in *Placodontia* // Nat. Commun. – 2013. – Vol. 4:1621. doi: 10.1038/ncomms2633.
- Oji T., Twitchett R.J. The oldest post-Palaeozoic crinoid and Permian-Triassic origins of the *Articulata* (*Echinodermata*) // Zoolog. Sci. – 2015. – Vol. 32(2). – P. 211 - 215. doi: 10.2108/zs140240.
- Olsen P.E., Shubin N.H., Anders M.H. New early Jurassic tetrapod assemblages constrain Triassic-Jurassic tetrapod extinction event // Science. – 1987. – Vol. 237(4818). – P. 1025 - 1029.
- Onoue T., Sato H., Nakamura T., Noguchi T., Hidaka Y., et al. Deep-sea record of impact apparently unrelated to mass extinction in the Late Triassic // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109(47). – P. 19134 – 19139. doi:10.1073/pnas.1209486109.
- Onoue T., Sato H., Yamashita D., Ikehara M., Yasukawa K., et al. Bolide impact triggered the Late Triassic extinction event in equatorial Panthalassa // Sci Rep. – 2016. – Vol. 6:29609. doi: 10.1038/srep29609.
- Palaeos.com (<http://palaeos.com/mesozoic/>).
- Palmer D. The Marshall Illustrated Encyclopedia of Dinosaurs and Prehistoric Animals. London: Marshall Editions. 1999 p. 199. ISBN 1-84028-152-9.
- Parker W.G., Irmis R.B., Nesbitt S.J., Martz J.W., Browne L.S. The Late Triassic pseudosuchian *Revueltosaurus callenderi* and its implications for the diversity of early ornithischian dinosaurs // Proc. Biol. Sci. – 2005. – Vol. 272(1566). – P. 963 – 969. doi: 10.1098/rspb.2004.3047
- Petersen H.I., Lindström S. Synchronous wildfire activity rise and mire deforestation at the triassic-jurassic boundary // PLoS One. – 2012. – Vol. 7(10):e47236. doi: 10.1371/journal.pone.0047236.
- Pritchard A.C., Turner A.H., Irmis R.B., Nesbitt S.J., Smith N.D. Extreme Modification of the Tetrapod Forelimb in a Triassic Diapsid Reptile // Curr. Biol. – 2016. – Vol. 26(20). – P. 2779 - 2786. doi: 10.1016/j.cub.2016.07.084.
- Romano C., Koot M.B., Kogan I., Brayard A., Minikh A.V. et al. Permian-Triassic Osteichthyes (bony fishes): diversity dynamics and body size evolution // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. – 2016. – Vol. 91(1). – P. 106 - 147. doi: 10.1111/brv.12161.
- Ruhl M., Bonis N.R., Reichart G.J., Sinninghe Damsté J.S., Kürschner W.M. Atmospheric carbon injection linked to end-Triassic mass extinction // Science. – 2011. – Vol. 333(6041). – P. 430 - 434. doi: 10.1126/science.1204255.

- Sato H., Onoue T., Nozaki T., Suzuki K. Osmium isotope evidence for a large Late Triassic impact event // *Nat. Commun.* – 2013. – Vol.4:2455. doi: 10.1038/ncomms3455.
- Scheyer T.M., Sander P.M. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles // *Proc. Biol. Sci.* – 2007. – Vol. 274(1620). – P. 1885 - 1893.
- Smith R. Dark days of the Triassic: lost world // *Nature.* – 2011. – Vol. 479(7373). – P. 287 - 289. doi: 10.1038/479287a.
- Smith S.A., Beaulieu J.M., Donoghue M.J. An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2010. – Vol. 107(13). – P 5897 - 5902. doi: 10.1073/pnas.1001225107.
- Stanley G.D., Swart P.K. Evolution of the coral-zooxanthellae symbiosis during the Triassic: A geochemical approach // *Paleobiology.* 1995. – Vol. 21. – P. 179 – 199.
- Stanley S.M. Evidence from ammonoids and conodonts for multiple Early Triassic mass extinctions // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2009. – Vol. 106(36). – P. 15264 – 15267. doi: 10.1073/pnas.0907992106.
- Stocker M.R., Nesbitt S.J., Criswell K.E., Parker W.G., Witmer L.M., et al. A Dome-Headed Stem Archosaur Exemplifies Convergence among Dinosaurs and Their Distant Relatives // *Curr. Biol.* – 2016. – Vol. 26(19). – P. 2674 - 2680. doi: 10.1016/j.cub.2016.07.066.
- Stolarski J., Kitahara M.V., Miller D.J., Cairns S.D., Mazur M., Meibom A. The ancient evolutionary origins of *Scleractinia* revealed by azooxanthellate corals // *BMC Evol. Biol.* – 2011. – Vol. 11:316. doi: 10.1186/1471-2148-11-316.
- Sun Y., Joachimski M.M., Wignall P.B., Yan C., Chen Y., Jiang H., Wang L., Lai X. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse // *Science.* – 2012. – Vol. 338(6105). – P. 366 - 370. doi: 10.1126/science.1224126.
- Swart P.K. Carbon and oxygen isotope fractionation in scleractinian corals: A review // *Earth-Sci. Rev.* – 1983. – Vol. 19. – P. 51 – 80.
- Thomazo C., Vennin E., Brayard A., Bour I., Mathieu O. A diagenetic control on the Early Triassic Smithian-Spathian carbon isotopic excursions recorded in the marine settings of the Thaynes Group (Utah, USA) // *Geobiology.* – 2016. – Vol. 14(3). – P. 220 - 236. doi: 10.1111/gbi.12174.
- Thorne P.M., Ruta M., Benton M.J. Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011. – Vol. 108(20). – P. 8339 -8344. doi: 10.1073/pnas.1018959108.
- Voigt S., Buchwitz M., Fischer J., Krause D., Georgi R. Feather-like development of Triassic diapsid skin appendages // *Naturwissenschaften.* – 2009. – Vol. 96(1). – P. 81 - 86. doi: 10.1007/s00114-008-0453-1.
- Wang Y., Lu Y., Zhang Y., Ning Z., Li Y. et al. The draft genome of the grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) provides insights into its evolution and vegetarian adaptation // *Nat. Genet.* – 2015. – Vol. 47(6). – P. 625 - 631. doi: 10.1038/ng.3280.
- Wells R.M., Tetens V., Brittain T. Absence of cooperative haemoglobin-oxygen binding in *Sphenodon*, a reptilian relict from the Triassic // *Nature.* – 1983. – Vol. 306(5942). – P. 500 - 502.
- Whiteside J.H., Grogan D.S., Olsen P.E., Kent D.V. Climatically driven biogeographic provinces of Late Triassic tropical Pangea // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011. – Vol. 108(22). – P. 8972 - 8977. doi: 10.1073/pnas.1102473108.
- Whiteside J.H., Olsen P.E., Eglinton T., Brookfield M.E., Sambrotto R.N. Compound-specific carbon isotopes from Earth's largest flood basalt eruptions directly linked to the end-Triassic mass extinction // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2010. – Vol. 107(15). – P. 6721 - 6725. doi: 10.1073/pnas.1001706107.
- Yates A.M., Kitching J.W. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion // *Proc. Biol. Sci.* – 2003. – Vol. 270(1525). – P. 1753 - 1758.
- Zapalski M.K. Evidence of photosymbiosis in Palaeozoic tabulate corals // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 281(1775):20132663. doi: 10.1098/rspb.2013.2663.