

Тема: Палеоекологія Юрського періода (199 – 145 млн.р.т.)

Період був названий на честь Юрських гір в Швейцарських і Французьких Альпах, оскільки саме в цих горах вперше були виявлені відкладення даного періоду.

Стратиграфія Юрського періода (за Palaeos.com):

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Крейдяний	Рання Крейда	Берріасій (Berriasian)	146 - 140,7 млн.р.т.
Юрський	Пізня Юра (Мальм, Malm)	Тітоній (Tithonian)	151 - 146 млн.р.т.
		Кіммерій (Kimmeridgian)	156 - 151 млн.р.т.
		Оксфордій (Oxfordian)	161 - 156 млн.р.т.
	Середня Юра (Доггер, Dogger)	Калловій (Callovian)	165 - 161 млн.р.т.
		Батоній (Bathonian)	168 - 165 млн.р.т.
		Баджосій (Bajocian)	172 - 168 млн.р.т.
		Ааленій (Aalenian)	176 - 172 млн.р.т.
	Рання Юра (Ліас, Lias)	Тоарсій (Toarcian)	183 - 176 млн.р.т.
		Плієнсбахій (Pliensbachian)	190 - 183 млн.р.т.
Сінемурій (Sinemurian)		197 - 190 млн.р.т.	
Хетангій (Hettangian)		200 - 197 млн.р.т.	
Тріасовий	Пізній Тріас	Раєтій (Rhaetian)	204 - 200 млн.р.т.

Розташування континентів в Юрському періоді

Для Юрського періоду характерні сильні виверження вулканів, що супроводжувались виливом великої кількості магм, і значні тектонічні рухи земної кори. В Юрі тривав Кіммерійський цикл гороутворення. Ще наприкінці Тріасового періоду після масового виверження базальтових магм в центрі Пангеї II - почався розкол суперматерика на Гондвану і Лавразію.

*NB! Суперматерик Пангея II сформувався наприкінці Карбона, 299 млн.р.т., а вже до кінця Тріаса, 199 млн.р.т. спровокував саморуйнування через перегрів мантії під суперматериковою термальною шапочкою.

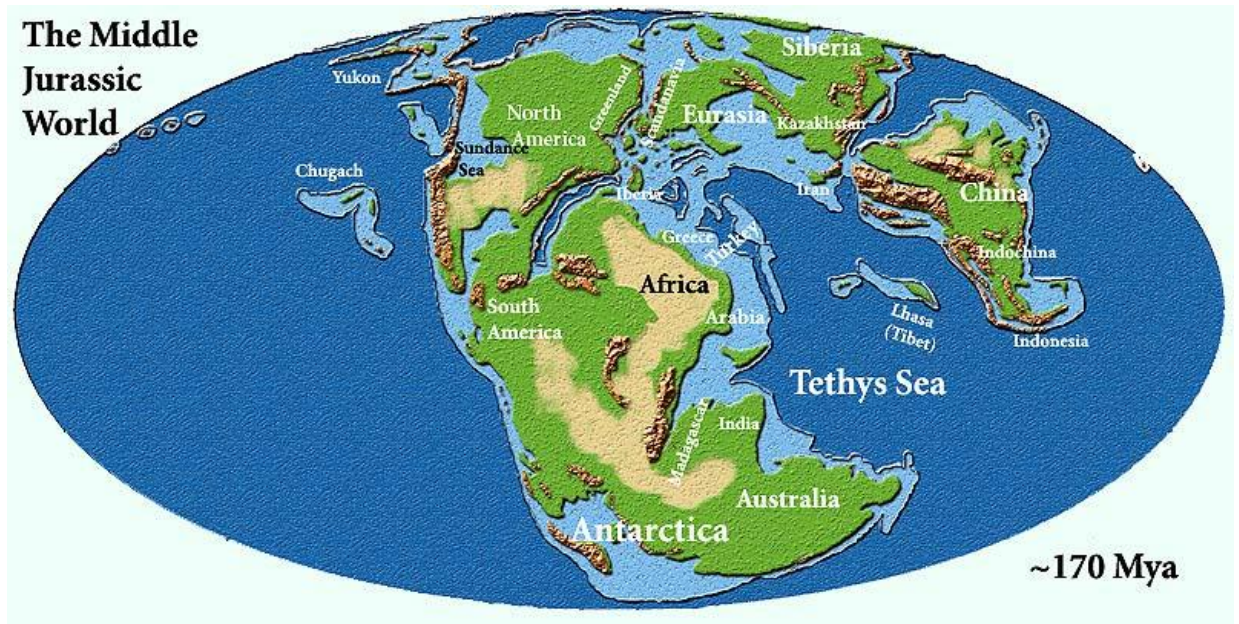
В результаті, вже в ранній Юрі відбувається зародження центральної частини Атлантичного океану. А в пізній Юрі - починається розпад і Гондвани. При цьому Південна Америка і Африка поступово відділяються від інших платформ (Мадагаскару, Індостану, Австралії та Антарктиди). Від'єднання Індійської платформи призводить до зародження Індійського океану, який тривалий час залишався замкнутим на півдні, через те, що Антарктида зберігала зв'язок з Південною Америкою та Африкою з одного боку і з Австралією та Індією - з іншого боку.

*Rabinowitz P.D. з колегами (1983) показали, що в середині Юри з півночі почалось відділення Мадагаскару від Африки (одночасно з початком розколу Гондвани), яке завершилось на початку Крейди (за Rabinowitz et al., 1983).

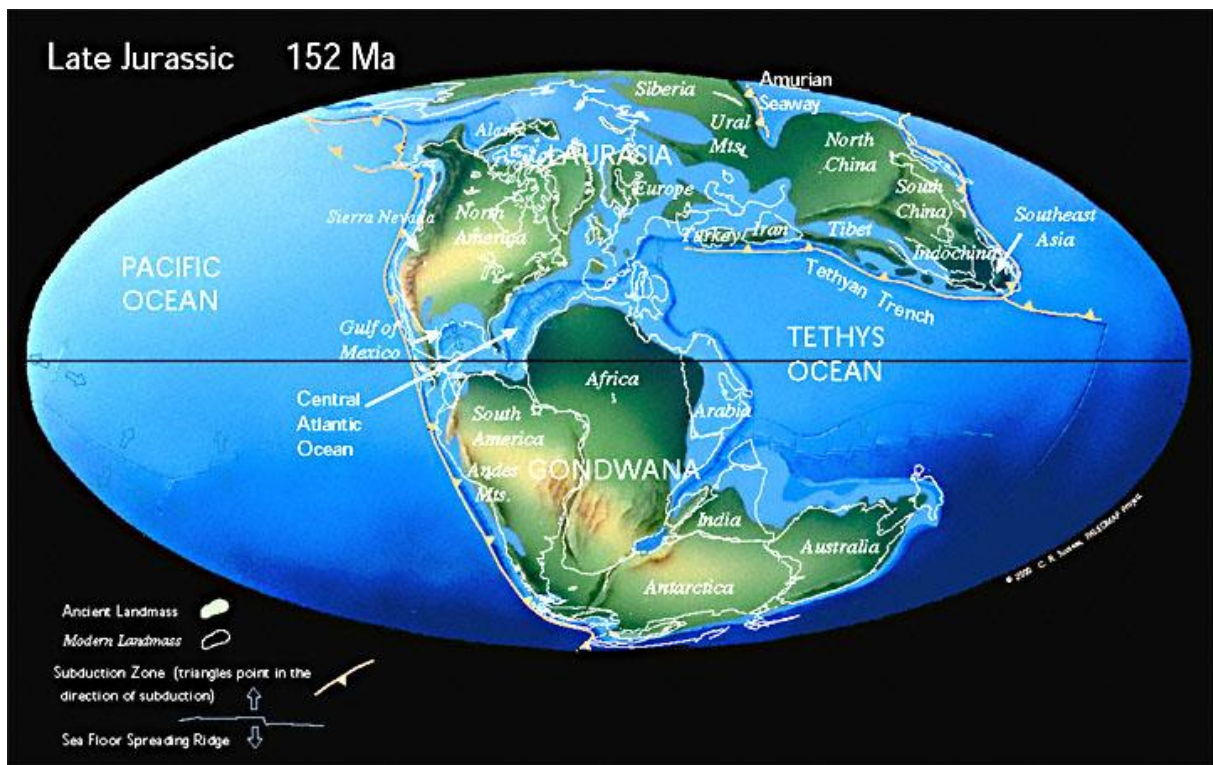
Крім того, наприкінці Юрського періоду почався інтенсивний базальтовий вулканізм на півдні Бразилії в результаті підйому чергового мантійного плюма. Наступні тектонічні рухи призвели до розколу між Південною Америкою та Африкою і до зародження південної частини Атлантичного океану. Слід зазначити, що проведені дослідження показали одночасне розростання і кори Тихого океану.

Сучасні серединно-океанічні гірські хребти виникли в Юрі. І саме в зоні серединно-океанічних хребтів почалось розростання ложа молодих і старих океанів. Наприкінці середньої Юри, приблизно 165 млн.р.т., починається глобальна океанізація Землі (т.т. замість давніх океанів - поступово з'являються глибоководні океани сучасного типу).

В Юрському періоді Кіммерія почала приєднуватися до Лавразії, що запустило Кіммерійську орогенію. Блок Гренландія + Північна Америка почав відокремлюватись від Європи і Африки і тиснути на літосферну плиту Тихого океану. Це запустило підйом Північно-Американських Кордильєр. Західна частина Південної Америки також почала наповзати на океанічну платформу, що запустило підйом Південно-Американських Анд (за Palaeos.com).



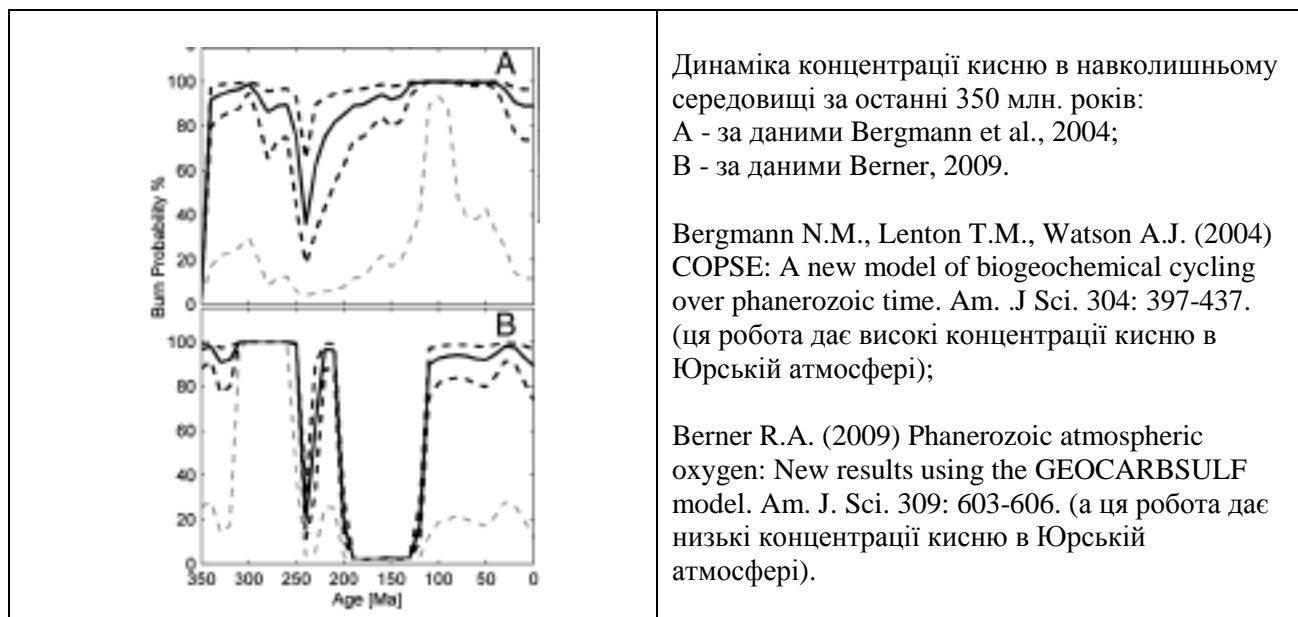
Розташування континентів в середній Юрі, 170 млн.р.т. (за Palaeos.com).



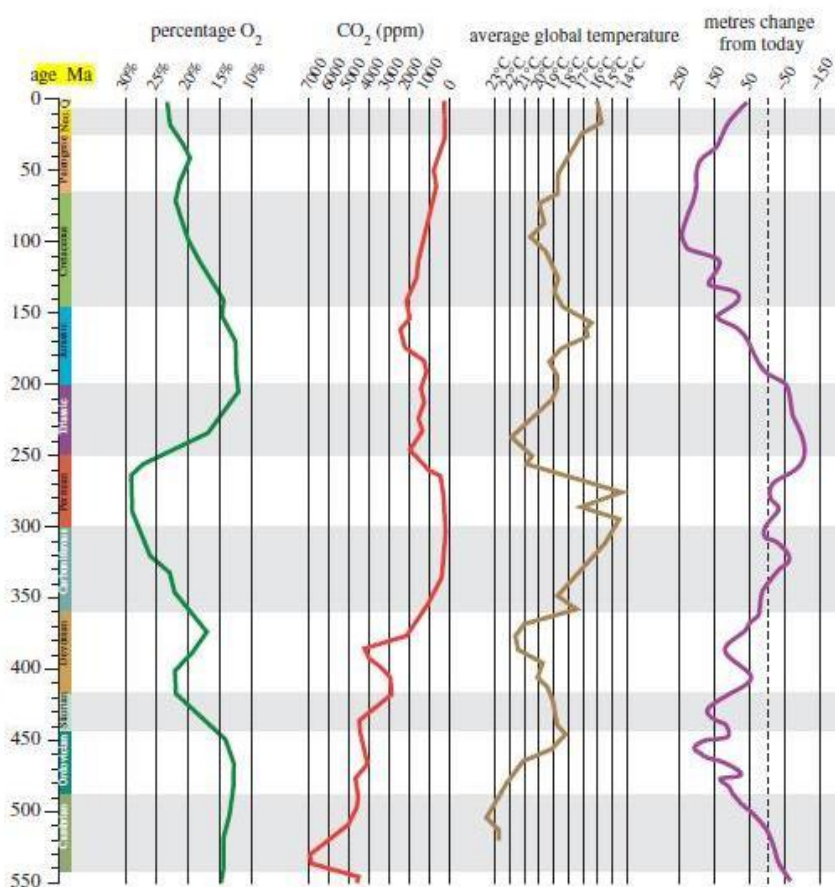
Розташування континентів в пізній Юрі, 152 млн.р.т. (за <http://www.scotese.com/late1.htm>).

Хімічний склад атмосфери в Юрському періоді

За даними одних джерел (Berner, 2009; Benton, 2010) - в Юрі рівень кисню залишався ще низьким. За даними інших джерел (Bergmann et al., 2004) - інтенсивний вулканізм і зміна хімічного складу газів, що виділялись в процесі дегазації магм, вже в Юрі призвели до зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі до 26%, що склало 130% від сучасного рівня.



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



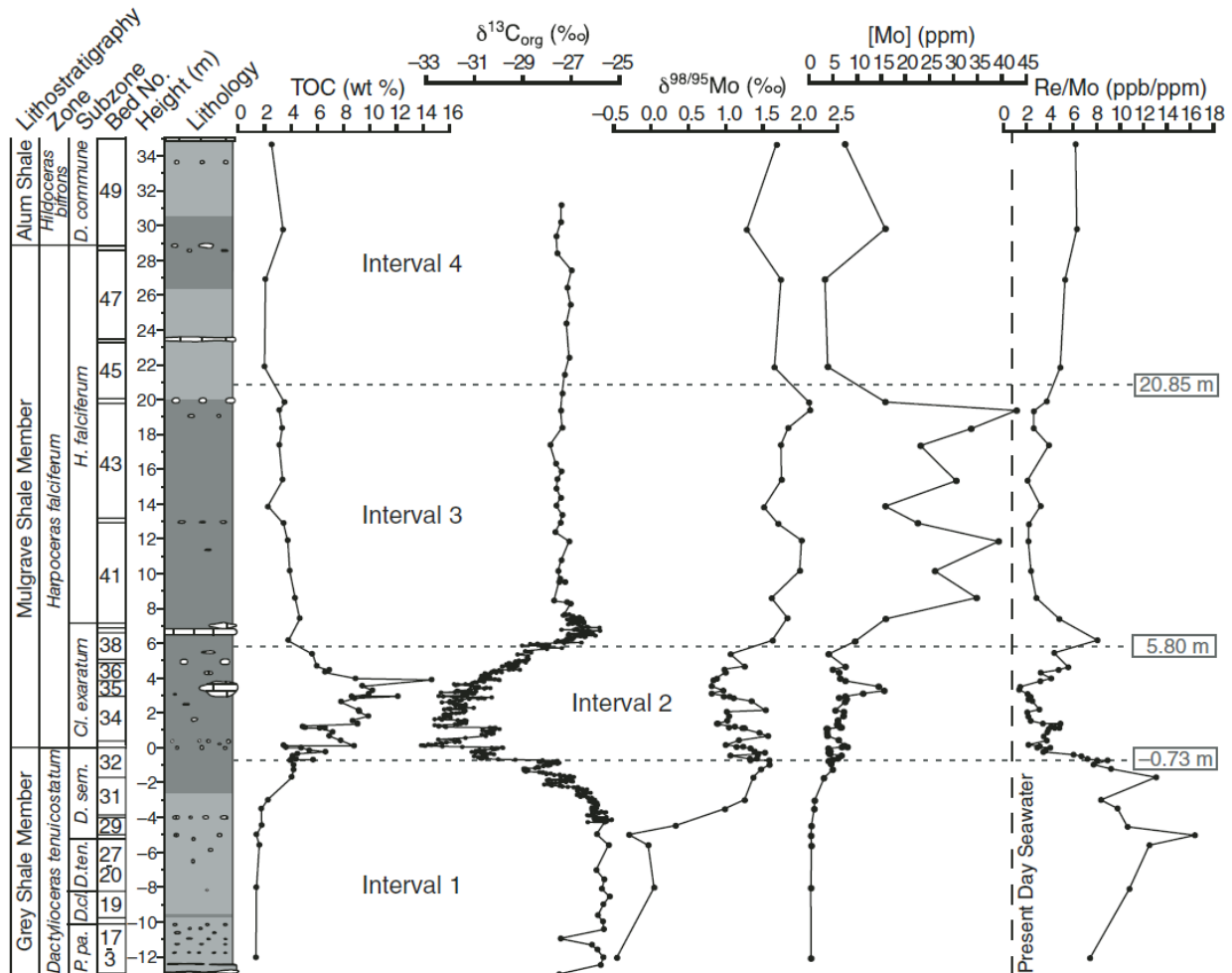
Графіки зміни концентрації кисню, вуглекислого газу, середніх температур навколишнього середовища та рівня моря (порівняно з сучасним рівнем) в Фанерозої (за Benton, 2010).

Хто з дослідників прав? Слід підкреслити, що Юрська киснева проблема - один з рідкісних випадків такої радикальної невідповідності даних різних науково-дослідних шкіл.

Проте, оцінка палеопожезності Юрських територій, поява дійсної теплокровності у деяких груп динозаврів, поява активного махового польоту у опір'єних динозаврів, птерозаврів і птахів – все це опосередковано свідчить на користь високого рівня кисню в навколишньому середовищі в Юрському періоді.

В ході інтенсивного вулканізму також зросла концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі (з 1000 ppm до 2500 ppm). Однак, незважаючи на зростання концентрації вуглекислого газу, в середині Юрського періоду середні глобальні температури знизилися досить сильно. Таким чином, значне похолодання в середині – кінці Юрського періоду не було пов'язане зі зменшенням парникового ефекту.

Глобальна аноксія в океанах в ранній Юрі. Відносно короткі періоди різких змін умов навколишнього середовища на протязі Юрського і Крейдяного періодів за часом збігаються з повсюдним накопиченням морських депозитів, збагачених органічними речовинами. Ці епохи отримали назву Океанічні Аноксичні Події (Oceanic Anoxic Events, OAEs).



Динаміка показників ізотопного фракціонування молібдену $\delta^{98/95}Mo$ і вуглецю $\delta^{13}C$, а також загального рівня накопичення вуглецю (ТОС, %) в донних відкладеннях ранньо-Юрського періоду (Тоарський ярус) (від більш давнього інтервалу 1 до інтервалу 4). Зростання значень показника ізотопного фракціонування молібдену $\delta^{98/95}Mo$ в інтервалі 1 свідчить про початок епохи нестачі кисню в океанічній воді; високі значення показника $\delta^{98/95}Mo$ в інтервалах 2-4 Тоарсія свідчать про аноксичні умови в океанах в дану епоху ранньої Юри (за Pearce et al., 2008). NB! В інтервалі 2, який слідував за інтервалом 1, виявлено значне накопичення органічних речовин в донних відкладеннях

(зростання значень показника ТОС - Total Organic Carbon, %), що свідчить про масове вимирання біоти, вірогідно, спровокованого аноксичними подіями в океанах. Падіння значень $\delta^{13}\text{C}$ в донних відкладеннях в цей період пов'язують з появою великої кількості метану. Вихід метану з дна океану може бути основною причиною розвитку аноксії в морських водах у відповідну епоху.

Ці інтервали включають несподіване глобальне потепління на $+5^{\circ}\text{C}$ $+10^{\circ}\text{C}$, високу швидкість вивітрювання континентальної кори, зростання швидкості вимирання груп живих організмів і крупно-масштабні пертурбації вуглецевого циклу. Основні Океанічні Аноксичні Події за часом також збігаються з формуванням великих вулканічних провінцій. Однак, не зважаючи на значну кількість інформації - рівень поширеності океанічної аноксії і причини аноксії у відповідні епохи залишаються недослідженими. Pearce C.R. з колегами (2008) показали, як зміни в значеннях показника ізотопного фракціонування молібдену (проксі для рівня аноксії в морській воді) протягом Тоарської ранньо-Юрської Океанічної Аноксичної Події дозволили чітко встановити час початку і ступінь поширення умов дефіциту кисню в океанічній воді (за Pearce et al., 2008).

Рівень моря

Найнижчий рівень моря в історії Землі був зареєстрований на початку Тріасового періоду (-150 м порівняно з сучасним рівнем). Однак, поступово, рівень моря почав рости і до початку Юри вже становив -50 м порівняно з сучасним рівнем. Протягом Юри рівень моря продовжував підвищуватись і до кінця періоду вже досяг позначки +150 м. Слід зазначити, що зростання рівня моря (трансгресія моря) реєструвалось синхронно по всій Землі. Синхронність процесу свідчить про те, що підвищення рівня моря відбувалось в результаті зміни кількості води в Світовому океані.

Наприкінці Юри посилення трансгресії моря призвело до практично повного підтоплення Західної Європи. Велика частина центральної Північної Америки також була затоплена морем, яке простягнулось до центральної Юти (Utah). Це «Море танцюючого Сонця» (Sundance Sea) було з трьох боків оточене континентальними землями і існувало на території Північної Америки в середній - пізній Юрі (за Palaeos.com).

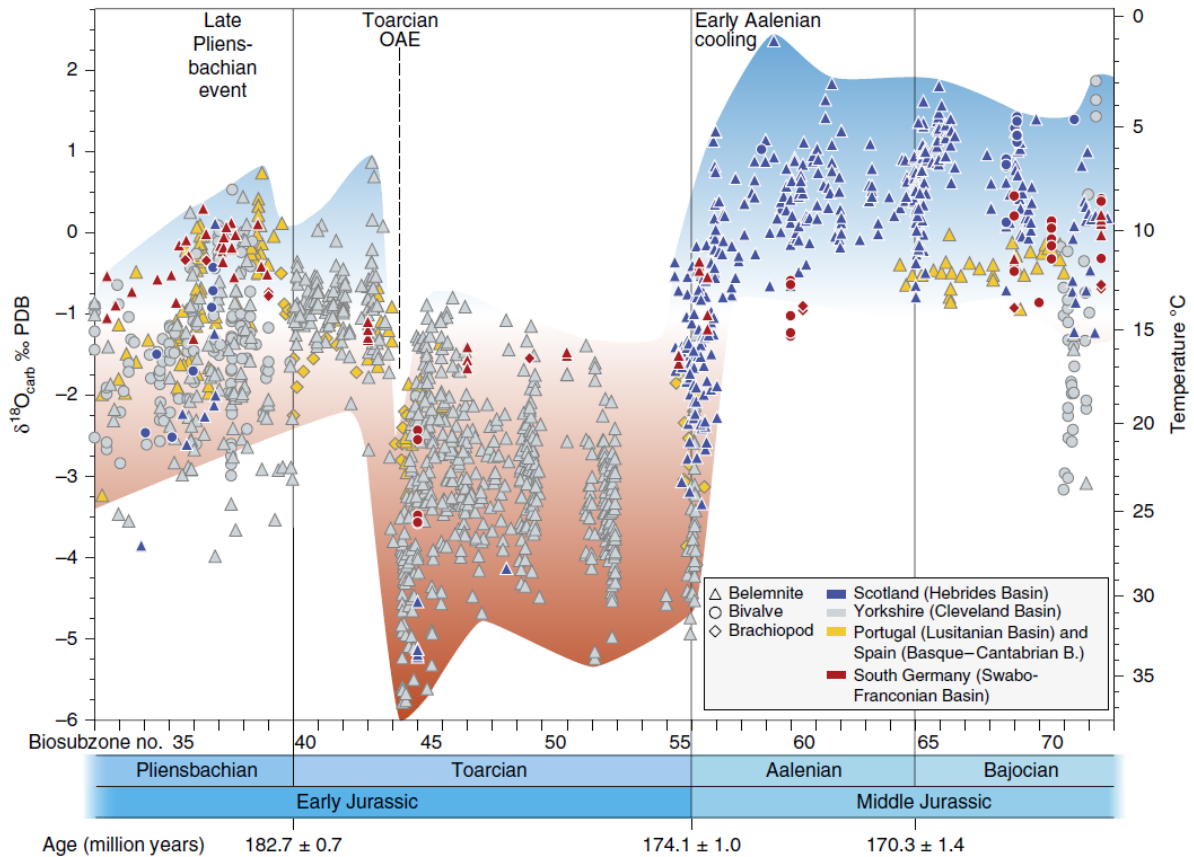
Крім загального підвищення рівня моря, в Юрі почався розкол Пангеї II, що сприяло появі великої кількості прибережних зон. Все це в результаті призвело в Юрі до заміни на більшій частині територій Пангеї II сухого континентального клімату, характерного для Тріаса, на більш вологий клімат.

Клімат

Температури навколишнього середовища. На початку Юрського періоду було тепло. Надалі – температури навколишнього середовища почали знижуватись. Початок розколу Пангеї II та розкриття сучасних океанів сприяли зниженню напруг стиснення в земній корі, що, як наслідок, призвело до зниження температур на Землі. Проте, зниження температур було дуже різким.

Різне похолодання на початку середньої Юри пов'язане з порушенням теплопереносу океанічними водами через Лавразійський морський шлях.

Korte C. з колегами (2015) провели детальний аналіз ізотопів кисню в інтервалі переходу між теплим і холодним кліматом в Юрському періоді. Отримані авторами роботи дані свідчать про різке зниження температури приповерхневих вод в середніх широтах майже на 10 градусів Цельсія на початку середньої Юри (приблизно 174 млн.р.т., на межі Тоарсія - Ааленія) в районі Лавразійського морського шляху (Laurasian Seaway) - морського проходу, який пов'язував екваторіальний океан Тетис з Бореальним морем (the Boreal Sea).



Розподіл ізоотопів кисню в седиментах Плієнбахія - Баджосія. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - значення показника ізоотопного фракціонування кисню-18. Штрихуванням

червоним кольором вказані епохи теплого клімату, синім кольором - епохи холодного клімату. Форма символу на карті вказує джерело фосилізованого матеріалу: Δ - белемніти; $^{\circ}$ - двостулкові молюски; \blacklozenge - брахіоподи. Крім того, кольором вказане місце знаходження фосилій (за Korte et al., 2015).

За часом це похолодання збіглося з крупно-масштабним регіональним підйомом літосфери в районі Північного моря. Автори дослідження припустили, що транспортування океанічної теплої води на північ гальмувалось підняттям літосфери, що і запустило повсюдне зниження температури навколишнього середовища. Цей екстремальний кліматичний перехід являє собою діаметрально протилежний приклад у порівнянні з іншими кліматичними переходами Мезозойської ери, пов'язаними зі зміною вмісту парникових газів в атмосфері (за Korte et al., 2015).

Причини відсутності покривного зледеніння за полярним колом в пізній Юрі.

Цікаво відзначити, що навіть наприкінці Юри, при середньорічній глобальній температурі $+16^{\circ}\text{C}$ на материках не формувалось покривне зледеніння (тобто тиліти даного геологічного віку відсутні). При тому, що наприкінці Ордовіка, при середньорічній температурі $+18^{\circ}\text{C}$, на поверхні Африканської платформи було покривне зледеніння і наприкінці Девона, при середньорічній температурі $+17^{\circ}\text{C}$, на поверхні Південно-Американської платформи також формувалось покривне зледеніння і т.н.

Палеогеографічні дані свідчать про те, що в середині-кінці Юрського періоду частини деяких континентів перебували за полярним колом: аналіз фосилізованих рештків Юрських голонасінних лісів свідчить про те, що дерева росли в умовах освітленості півроку день - півроку ніч, при цьому на даних територіях мешкали динозаври. Відомо, що для формування покривного зледеніння необхідні три умови: наявність континентів за полярним колом, низькі температури навколишнього середовища, висока вологість повітря (для забезпечення ефективної сублімації води у вигляді снігу і льоду на поверхні континентів).

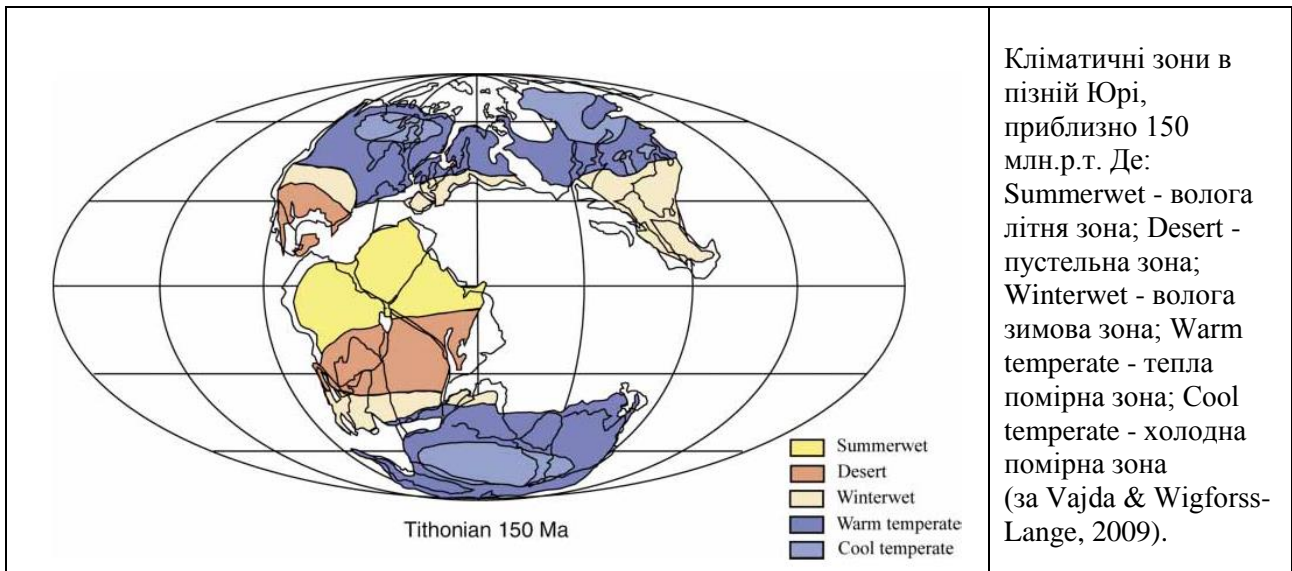
Континенти за полярним колом - були. Низькі температури - також були (про це опосередковано свідчать міграції деяких динозаврів на зиму в теплі регіони, або впадіння у зимову сплячку інших груп динозаврів і т.н.). Згідно Хаїна В.Е. з колегами (1997), кінець Юри характеризувався посушливістю клімату (висновок зроблено на підставі аналізу типу осадових порід, які формувались). Можливо, саме недостатня кількість опадів і не дозволяла накопичитись сталому крижаному покриву на поверхні континентів.

Однак, наявність лісів з голонасінних дерев за полярним колом опосередковано свідчить про те, що коефіцієнт зволоження даних територій був не меншим одиниці, що цілком достатньо для формування стійкого снігового, а потім і крижаного покриву. Крім того, дуже високий рівень моря ($+200$ м порівняно з сучасним рівнем) і дуже довга прибережна зона через розкол Пангеї II - повинні були дати достатньо високий рівень зволоження повітряних мас.

Таким чином, залишається тільки третя причина - покривне зледеніння за полярним колом не формувалось на материках в Юрському періоді через те, що температури за полярним колом залишалися хоч і низькими, але позитивними. Як таке могло бути? Можливою причиною є характер орієнтації серединно-океанічних хребтів, який дозволяв вільну циркуляцію теплих екваторіальних океанічних водних мас у високих широтах.

Кліматичні зони. В цілому, на території Пангеї II, яка розколювалась, виділяють наступні кліматичні зони: екваторіальна, тропічна, субтропічна і помірні зони.

Згідно іншої класифікації (див. рис), виділяють: вологу літню зону, пустельну зону, вологу зимову зону, теплу помірну зону і холодну помірну зону (за Vajda & Wigforss-Lange, 2009).



Кліматичні зони в пізній Юрі, приблизно 150 млн.р.т. Де: Summerwet - волога літня зона; Desert - пустельна зона; Winterwet - волога зимова зона; Warm temperate - тепла помірна зона; Cool temperate - холодна помірна зона (за Vajda & Wigforss-Lange, 2009).

Біота в Юрському періоді

Тоарське (Toarcian Mass Extinction) масове вимирання біоти в ранній Юрі (183 – 181,2 млн.р.т.). В ранній Юрі, приблизно 183 - 181,2 млн.р.т. відбулось Тоарське масове вимирання біоти. Для даного часового інтервалу були виявлені: втрати видового різноманіття морських і наземних видів, зміни в гідрологічному циклі, зростання температури навколишнього середовища, формування чорних сланців, що свідчить про аноксичні умови в океані. В ході даного вимирання сильно постраждали наземні екосистеми. Зокрема, було виявлено зміну флор родин хвойних рослин в обох півкулях - Північній і Південній. В океанах це вимирання торкнулось форамініфер, двостулкових моллюсків, брахіопод і амонітів. У ранньому Тоарсії було встановлено різке зростання температури навколишнього середовища. При цьому причини такого різкого підвищення температури - не відомі. Припускають, що потепління було спровоковано вивільненням великої кількості парникових газів в ході Кару-Ферарського вулканізму (Karoo-Ferrar eruptions). Вважають, що Тоарське масове вимирання біоти пов'язано саме з масованим викидом вуглекислого газу (цитовано за Santasalo, 2013).

Точні причини масового вимирання біоти на кордоні пізній Плінсбахій - ранній Тоарсій - не відомі. Ruban D.A. (2004) в якості найбільш вірогідної причини вимирань водних фаун називає аноксичні умови навколишнього середовища. Тоді як інші дослідники (Jorai et al., 2011) в якості основної причини вимирань в океанах вказують зростання температури навколишнього середовища, а не рівень оксигенації придонних вод.

*NB! Ряд палеонтологів використовують термін Тоарська зміна флор і фаун, а не Тоарське масове вимирання біоти. Так, Zakharov V.A. з колегами (2006) говорять про зміну морських фаун на кордоні Плінсбахій-Тоарсій в північному Сибіру і підкреслюють, що дана зміна фаун швидше за все пов'язана з початковою міграцією видів на південь під час похолодання клімату, і потім - з поверненням груп організмів назад після потепління умов довкілля.

Найбільші магматичні вивержені провінції і масові вимирання біоти. Періоди активного вулканізму в так званих магматичних провінціях приводили до появи величезних океанічних і континентальних базальтових плато в минулому. Ці активні періоди включали сотні великих вивержень, в ході яких на поверхню Землі надходили мільйони кубічних кілометрів лави. Траповий магматизм - це особливий тип континентального магматизму, для якого характерний величезний обсяг вилування базальтів за геологічно короткий час (перші мільйони років) на великих територіях. Для океанічної кори аналогом трапів є океанічні плато.

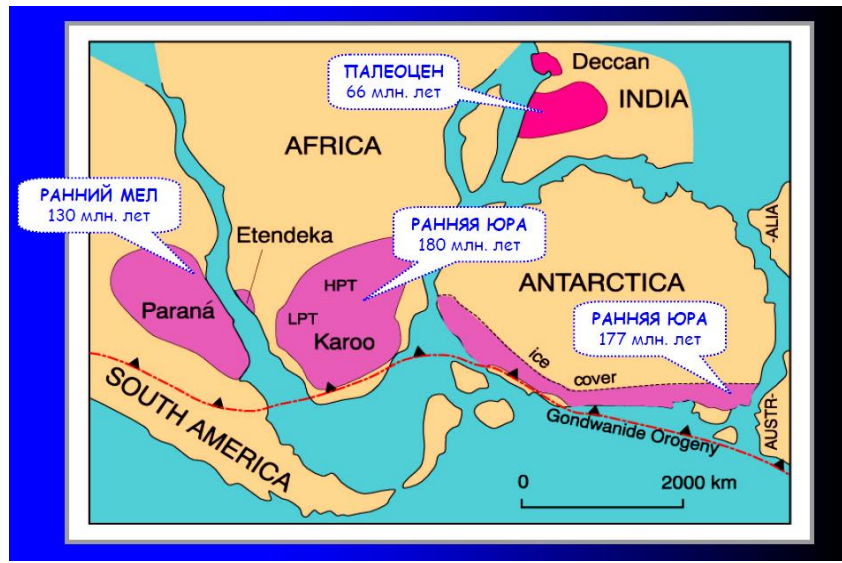
Часто, масові вимирання біоти на Землі пов'язують з інтенсивним наземним вулканізмом, який супроводжується формуванням наземних трапових провінцій. При цьому вулканізм, що приводить до формування океанічних плато, як правило, не пов'язують з епохами масових вимирань біоти, не дивлячись на значно більші обсяги вивержених магм порівняно з континентальним вулканізмом. Можлива причина небезпеки для біоти саме наземних вулканічних вивержень пов'язана з хімічним складом магм, які під час підйому через давню континентальну кору збагачуються токсичними компонентами, зокрема, сіркою. (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Найбільші магматичні вивержені провінції (цитовано за https://ru.wikipedia.org/wiki/)		
Магматична вивержена провінція:	Час формування, млн.р.т.	Обсяг виверженого матеріалу, млн.км³:
Емейшенські трапи (південний захід Китаю)	256,5 млн.р.т.	1 млн.км ³
Сибірські трапи (Сибір, Росія)	249,4 млн.р.т.	4 млн.км ³
Центрально-Атлантична магматична провінція (Лавразія)	200 млн.р.т.	2 млн.км ³
Кару-Феррар (Південна Африка, Антарктида)	183 млн.р.т.	2,5 млн.км ³
Трапова провінція Парана-Етендека (Бразилія, Ангола, Намібія)	133 млн.р.т.	2,3 млн.км ³
Підводне плато Онтонг-Ява (південний захід Тихого океану)	121 млн.р.т.	59 – 77 млн.км ³
Кергеленське плато (південь Індійського океану)	112 млн.р.т.	17 млн.км ³
Карибська магматична провінція (Карибсько-Колумбійське океанічне плато)	88 млн.р.т.	4 млн.км ³
Деканські трапи (Індія)	65,5 млн.р.т.	1,5 млн.км ³
Північно-Атлантична магматична провінція (північ Атлантичного океану)	55,5 млн.р.т.	6,6 млн.км ³
Середньо-Третинний ігнібритовий спалах (південний захід США: Колорадо, Невада, Юта та Нью-Мексико)	32,5 млн.р.т.	5,5 млн.км ³
Афро-Аравійський вулканізм (Ефіопія, Йемен, Афар)	28,5 млн.р.т.	0,35 млн.км ³
Базальтова група річки Колумбія (США: Орегон, Вашингтон, Айдахо, Невада, Каліфорнія)	16 млн.р.т.	0,18 км ³

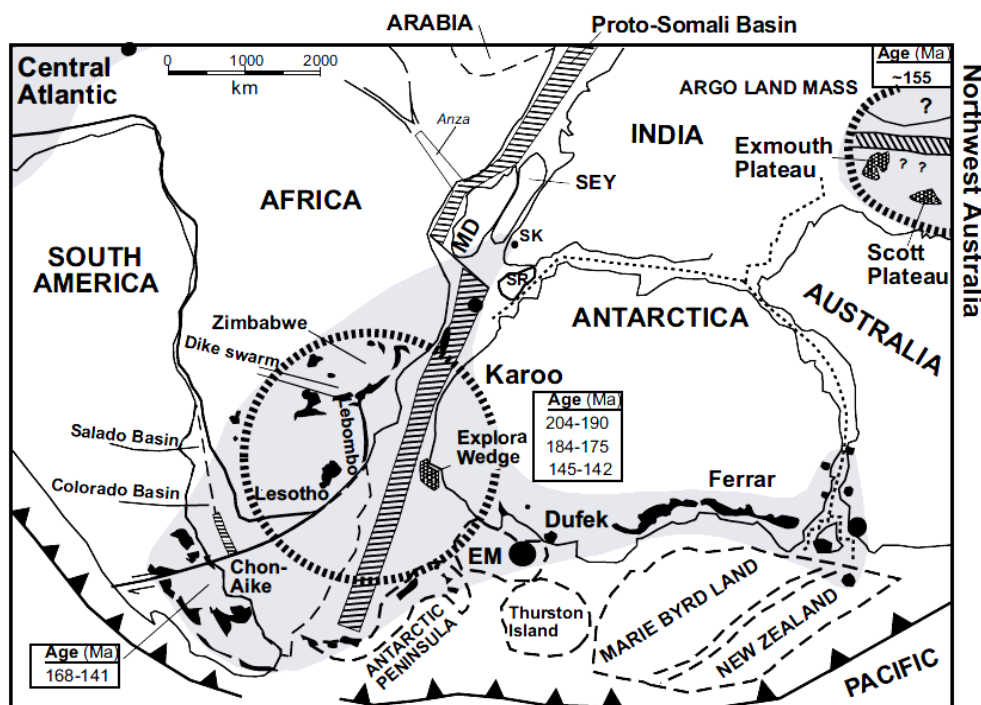
Трапова магматична провінція Кару-Феррар (Південна Африка, Антарктида).

Рання Юра, межа між Тоарсієм і Плінсбахієм. Кару і Феррар (Karoo and Ferrar) - це магматична провінція, сформована базальтовими магмами, які вивергалися на території Південної Африки та Антарктиди в ході розколу суперматерика Пангеї в ранній Юрі, приблизно 183 млн.р.т. Цим же часовим інтервалом датується ранньо-Тоарська аноксична подія і масове вимирання біоти на кордоні Плінсбахій-Тоарсій. Застиглі магми покрили

площу понад 3×10^6 км², обсяг вивержених магм становив 2,5 млн.км³ (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Karoo-Ferrar>).



Головні плато-базальтові провінції Гондвани до розколу і поділу суперматерика Пангеї (за <http://www.planetology.ru/lectures/ariskin/17.pdf>).



Кару-Феррарська магматична провінція. Південь Гондвани. Юрський період. Вулканічна активність в провінції Кару почалася приблизно 204 ± 5 млн.р.т., однак, основні виверження датуються інтервалом 184 - 175 млн.р.т. Протягом Юрського періоду територія Кару піднялася на 1,5 км, а також відбулося від'єднання Східної Гондвани (Індія, Антарктида і Австралія) від Західної Гондвани (Африка і Південна Америка) уздовж протоокеанічного рифту - т.зв. the Weddel Sea-Somali basin. Цей процес став результатом магматичної плюмової активності в районі Кару (за Segev, 2002).

Докази зв'язку вивержень в Кару-Феррарській магматичній провінції з океанічною аноксичною подією в ранній Юрі, а також з вимиранням біоти на кордоні Плінсбахій-Тоарсій. Як правило, формування великих магматичних вивержених провінцій за часом збігається з аноксією в океанах, що дозволяло встановити причинно-наслідковий

зв'язок між цими подіями. Однак, цей зв'язок ніколи не був аргументовано підтверджений. Percival L.M.E. з колегами (2016) використовували метод виявлення слідів ртуті в осадових породах для встановлення безпосереднього зв'язку між виверженнями в Кару-Феррарській магматичній провінції і Тоарською океанічною аноксичною подією. Відомо, що ртуть входить до складу вулканічних газів і розноситься по всій земній кулі перед тим, як осісти і стати частиною осадових порід. Percival L.M.E. з колегами (2016) було виявлено два піки накопичення ртуті в седиментах, які відповідали геогоризонту масового вимирання біоти на кордоні Плінсбахій - Тоарсій, а також геогоризонту Тоарської океанічної аноксичної події, що дозволило авторам роботи досить аргументовано зробити висновок про багаторазові події інтенсивного вулканізму в ранній Юрі і про зв'язок між інтенсивним вулканізмом в магматичній провінції Кару-Феррар, масовим вимиранням біоти і океанічною аноксичною подією (за Percival et al., 2016).

*NB! Крім вмісту ртуті, Percival L.M.E. з колегами (2016) були також вивчені зміни ізотопного складу осмію ($^{187}\text{Os}/^{188}\text{Os}$) і коливання ізотопного складу вуглецю в осадових породах ранньої Юри. На кордоні Плінсбахія і Тоарсія, а також в геогоризонті Тоарської аноксичної події дослідниками було зафіксовано збільшення співвідношення ізотопів осмію з $\sim 0,40$ до $\sim 0,53$. При цьому в обох випадках зміни ізотопного складу осмію корелювали з негативними екскурсіями ізотопів вуглецю і збільшенням концентрації ртуті, що підтверджує зв'язок наземного вулканізму, змін інтенсивності вивітрювання континентальної кори і кліматичних змін в означену геологічну епоху (цитовано за <http://jurassic.ucoz.ru/forum/8-2421-1>).

Можливі причини негативної ізотопної екскурсії вуглецю в ході Тоарської аноксичної події. Під час Тоарської аноксичної події, приблизно 183 млн.р.т., було зареєстровано короточасну негативну екскурсію ізотопів вуглецю в океанічних та континентальних седиментах, яка може бути інтерпретована як зростання концентрації вуглекислого газу в атмосфері або внаслідок окислення метану, що виділився в ході катастрофи з придонних морських клатратів, або внаслідок проходження вивержених магм через породи, збагачені органікою. McElwain J.C. з колегами (2005) протестували обидві гіпотези можливих причин негативної екскурсії ізотопів вуглецю і встановили, що виходячи зі значень продигового індексу в фосилізованому листі рослин даної епохи - рівень вуглекислого газу в момент негативної ізотопної екскурсії вуглецю різко виріс від значень 350 ± 100 ppmv до величини 1200 ± 400 ppmv. При цьому характер зростання концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі не підтвердив його зв'язок з катастрофічним надходженням в навколишнє середовище ізотопно-полегшеного метану з океанічних клатратів. Отримані McElwain J.C. з колегами (2005) дані краще узгоджуються з гіпотезою проходження магмових потоків через поклади вугілля Гондвани в зоні Кару-Феррарської магматичної провінції, що призвело до викиду в атмосферу ізотопно-полегшеного термогенного метану (за McElwain et al., 2005).

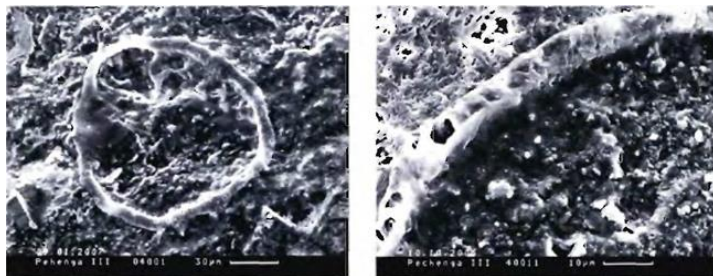
Аквальні екосистеми

Празиофіти. На межі Триас - Юра умови в океані були різко гіпоксичними і аноксичними. За таких умов не могли розвиватись звичайні водорості. Цей період в геологічному літописі Землі відзначений бурхливим розвитком особливої групи зелених водоростей - прازیофітів і акритархів. Празиофіти - це збірна екологічна група, що складається з різних видів зелених водоростей, і яка виходить на перші ролі в епохи криз, т.зв. "Disaster species" або "Crisis species", оскільки водорості-празиофіти добре себе почувають в аноксичних і гіпоксичних умовах.

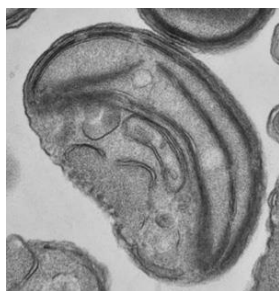
Тільки через 10 млн. років, коли рівень кисню в Юрському океані дещо підвищився - змогли розмножитись кокколитофори, динофлагелати, діатомеї - найважливіші представники фітопланктону Мезозойських та Кайнозойських океанів. Чому тільки водорості-празиофіти комфортно почувають себе за умови нестачі кисню у воді? Адже

морські водорості - це фотосинтезуючі організми, здатні забезпечити себе киснем, який утворюється в ході процесу фотосинтезу? Справа в тому, що фотосинтез відбувається тільки вдень, на світлі. Вночі водорості тільки дихають, т.т. тільки споживають кисень. Мабуть, лише для групи водоростей-празинофітів кисню, синтезованого вдень, вистачає і для дихання в нічних умовах. Крім того, інші групи водоростей часто потребують декілька підвищеного вмісту кисню в навколишньому середовищі внаслідок синтезу ними мінералізованого скелета, будівництво якого є енерговитратним процесом, що вимагає високої концентрації кисню в навколишньому середовищі.

*NB! Аналогічний спалах розмноження зелених водоростей-празинофітів і акритархів був виявлений на межі Пермь - Триас, коли в океанах також була глобальна аноксія.



Празинофітові водорості - одні з найдавніших мешканців океанів. На електронній мікрофотографії прازیнофіти *Pechengia* з Протерозойських фосфоритів віком 2,0 млрд. років.



Сучасна зелена водорість з групи прازیнофітів. Празинофіти - клас *Prasinophyceae*, відділ Зелені водорості - це дрібні клітини (відносяться до пікопланктона) з 1-8 джгутиками, покриті захисними лусочками, іноді викликають цвітіння води в опріснених ділянках прибережжя - наприклад, після зливого скидання вод річками. Їх роль у загальній екології моря мало вивчена, оскільки визначати і досліджувати їх за допомогою світлового мікроскопа майже неможливо. Нещодавні дослідження показали, що при нестачі біогенних мінеральних речовин у воді водорості-празинофіти переходять до гетеротрофного типу харчування - вони починають поїдати морських бактерій (за http://wiki.ru/upload/pics3/ostreococcus_300.jpg).

Розквіт червоних водоростей. Поступово, концентрація кисню в океані почала зростати, що дозволило почати відновлення іншим групам водоростей.

На початку Юрського періоду через зростання рівня води в океані і початку розколу суперматерика Пангеї II - підвищилась вологість клімату. Клімат став різко мусонним, тобто з сильними сезонними зливами. Такі дощі приводили до змиву в океани з поверхні землі значних кількостей біогенних хімічних елементів, що в підсумку викликало евтрофікацію Юрських морів і океанів. Оскільки концентрація кисню в навколишньому середовищі на початку Юрського періоду була ще досить низькою - це приводило до випадання в осад з води іонів заліза, тоді як вміст інших мікроелементів (кадмію, кобальту, марганцю та ін.) у воді залишався достатньо високим.

*NB! Аналіз таблиць розчинності показав, що в присутності сульфід-іонів (наприклад, сірководню та ін.) іони 2х- і 3х-валентного заліза випадують в осад. Тоді як у присутності сульфат-іонів - іони заліза залишаються в розчині.

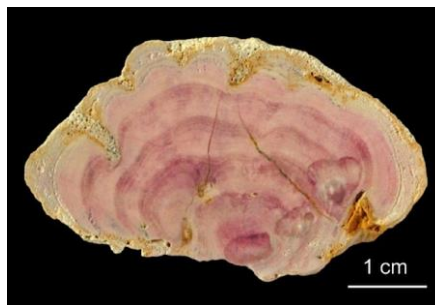
Для нормального розвитку зелених водоростей - у воді повинна бути присутньою достатня кількість іонів заліза і міді. У воді, збідненій залізом, зелені водорості розвиватись не спроможні. Проте, таке середовище є сприятливим для розвитку червоних водоростей. Таким чином, завдяки високій концентрації в морській воді біогенних елементів, а також таких мікроелементів, як кобальт, марганець, кадмій - на початку Юрського періоду відбувається бурхливий розквіт червоних водоростей.

Проте вже в середині Юрського періоду панівне становище серед фітопланктону почали займати зелені водорості. Чому? В середині Юри відбулось виверження потужного мантийного пльому і підвищилась концентрація кисню в навколишньому середовищі. Це сприяло збереженню іонів заліза в розчиненому вигляді і забезпечило розквіт зелених водоростей, чутливих до концентрації заліза в морській воді.

До яких наслідків для екосистем Юрського періоду призвело бурхливе розмноження планктону?

1) В ранній Юрі відбулось масове глобальне вимирання брахіопод і двостулкових моллюсків. Причиною цього вимирання вважають токсичне червоне цвітіння морської води і виверження підводних вулканів.

2) В Юрському періоді з'явилися гігантські кісткові риби - лідзихтіси (довжина тіла до 25 - 30 м) - які за типом харчування були фільтраторами. Лідзихтіси в ротовій порожнині мали цідильний апарат (систему звисаючих з верхньої щелепи пластин), який дозволяв їм відфільтровувати планктон. Тільки завдяки бурхливому розвитку планктону в Юрських морях стала можливою поява таких гігантів-фільтраторів. Наприкінці Юрського періоду - знизилась температура навколишнього середовища і почались посухи. Все це призвело до зниження концентрації біогенних хімічних елементів в морській воді, до занепаду океанічного планктону і до вимирання лідзихтісів.



Скам'яніла червона водорість *Solenopora jurassica*. Юрський період. Батська епоха, 168-165 млн.р.т. (за <http://gigamir.net/static/images/9/91247-6.jpg>).

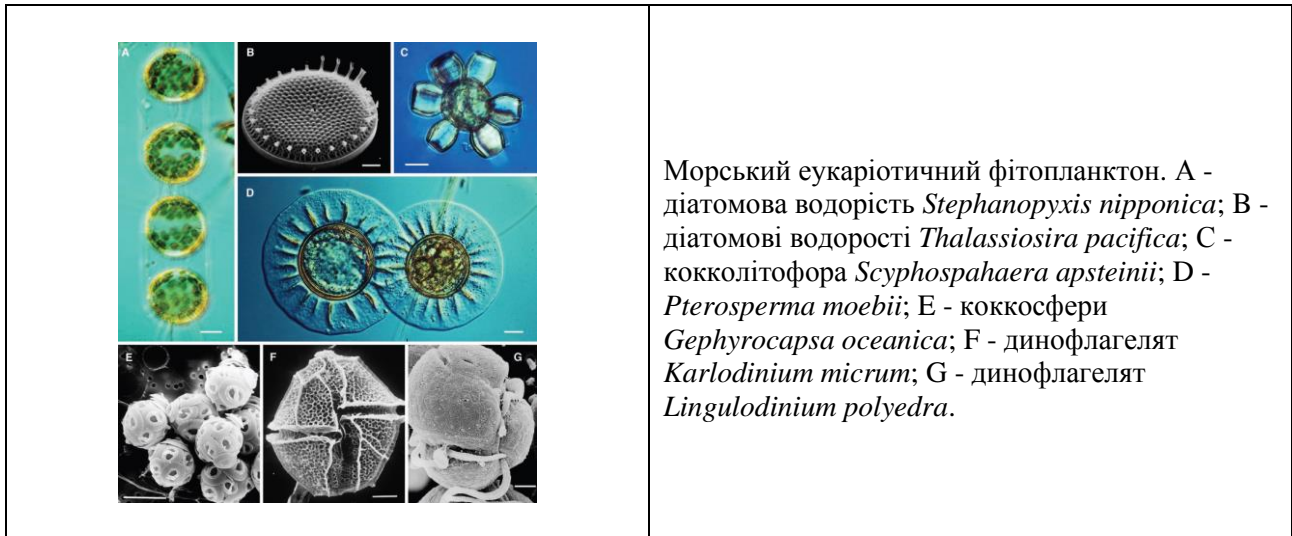
Формування червоними водоростями вторинного ендосимбіозу. Червоні водорості не тільки викликали червоне цвітіння океанів, а й вбудовувались в якості внутрішньоклітинних ендосимбіонтів в інші морські організми.

Відомо, що хлоропласти зелених водоростей передали велику частину своєї ДНК в ядро свого господаря і дуже від нього залежать. Тоді як хлоропласти червоних водоростей зберегли більшу частину своєї ДНК і таким чином, є відносно незалежними від свого господаря і тому вони значно легше, ніж хлоропласти зелених водоростей, вступають у вторинний ендосимбіоз з новими господарями і починають виконувати всередині його клітин важливі біосинтетичні функції.

Палеонтологічні дослідження показали, що в ранній Юрі хлоропласти червоних водоростей дуже часто формували вторинний симбіоз з іншими організмами, і зокрема – з найпростішими.

Три найважливіші групи фітопланктону - динофлагеляти, кокколитофори і діатомові водорості - мають в якості фотосинтезуючого симбіонту хлоропласти червоних водоростей.

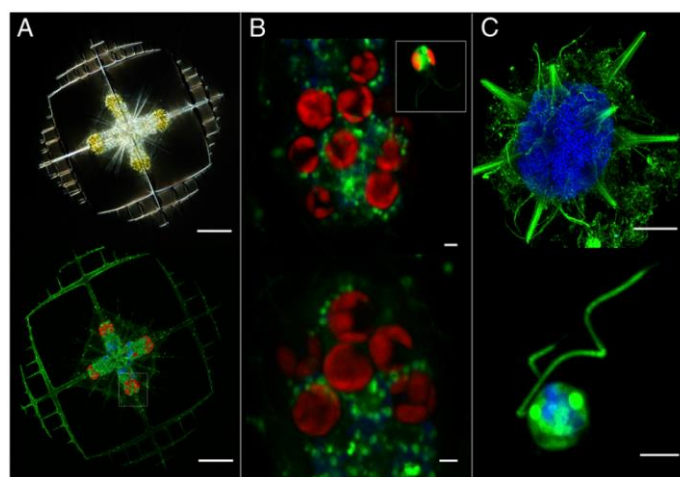
Діатомові водорості з'явилися на межі Пермь - Триас, динофлагеляти і кокколитофори - з'явилися наприкінці Триасового періоду. Однак, розквіт цих організмів припадає на ранню Юру, т.т. на час панування і самих червоних водоростей внаслідок формування сприятливої геохімічної обстановки.



NB! Первинний симбіоз був сформований пурпуровими бактеріями з першими еукаріотичними клітинами, що дало початок червоним водоростям. Вторинний ендосимбіоз – це симбіоз червоних водоростей з морськими найпростішими.

Дуже важливою є екологічна та еволюційна роль ендосимбіозу, оскільки ключові події формування ендосимбіозу припадають на кризові стресові умови навколишнього середовища. Зокрема, формування вторинного ендосимбіозу найпростіших діатомей, кокколитофорид і динофлагелят з червоними водоростями збіглося з кризовими умовами навколишнього середовища відповідних періодів. Вочевидь, стратегія ендосимбіозу спрямована на виживання організму в несприятливих умовах і, цілком можливо, що в комфортних для організмів умовах ендосимбіоз не формується.

Поява вторинного ендосимбіозу між золотистою мікроводорістю *Phaeocystis* та найпростішим *Acantharia* з групи радіолярій. Середня Юра. Decelles J. з колегами (2012) описали симбіотичну асоціацію між мікроорганізмами *Acantharia* і мікроводоростями *Phaeocystis*.



А - Дорослий організм *Acantharia*, який містить клітини золотистої ендосимбіотичної мікроводорості *Phaeocystis*: верхня фотографія - виконана з використанням світлового мікроскопа; нижня фотографія - виконана з використанням флуоресцентного мікроскопа (червону флуоресценцію дають

хлоропласти симбіотичної мікроводорості), 1 бар = 50 мкм; В - вільноживуча мікроводорість *Phaeocystis* (верхня фотографія) і мікроводорість *Phaeocystis* в клітині господаря (нижня фотографія): всередині клітин організму-господаря у мікроводорості збільшуються розміри хлоропластів. 1 бар = 50 мкм; С - тисячі блакитних ядер всередині клітини організму-господаря *Acantharia* (верхня фотографія); на нижній фотографії показано відсутність ендосимбіотичних водоростей всередині клітини-господаря, що свідчить про те, що придбання симбіонтів організмом-господарем відбувається кожен раз *de novo* на певному етапі його життєвого циклу; 1 бар = 50 мкм (за Decelle et al., 2012).

Метод молекулярного годинника показав, що даний фотосимбіоз виник в Юрському періоді, приблизно 175 млн.р.т. - в епоху з яскраво вираженою оліготрофією океанічних вод. На відміну від відомих на сьогоднішній день симбіотичних асоціацій - в даній групі обидва партнери спроможні вести активний самостійний вільний спосіб життя, не залежно від партнера. Відкриття асоціації між *Acantharia-Phaeocystis* суперечить поширеній точці зору щодо того, що симбіонти - це високоспеціалізовані організми, які екологічно пасивні за межами організму-господаря (за Decelle et al., 2012).

В Юрі, згідно методу молекулярного годинника, з'явилися кронові групи бурих водоростей (*Phaeophyceae*), хоча стовбурові групи відокремились від предкової лінії значно раніше - ще в пізній Пермї. Silberfeld T. з колегами (2010) на підставі аналізу 10 мітохондріальних, пластидних і ядерних локусів 72 таксонів встановили, що кронові групи бурих водоростей з'явилися в Юрському періоді в інтервалі 200 - 150 млн.р.т., а диверсифікація цих груп почалася в нижній Крейді (за Silberfeld et al., 2010). Дослідження, проведені Kawai H. з колегами (2015) показали, що стовбурові таксони бурих водоростей відділилися від предкової групи ще в Пермському періоді, приблизно 260 млн.р.т. При цьому вчені відзначають подальший еволюційний успіх бурих водоростей в Крейдяному періоді в регіонах з помірним і прохолодним кліматом і підкреслюють, що події диверсифікації групи в основному корелювали з кліматичними змінами в екосистемах.

***NB! Положення бурих водоростей (клас *Phaeophyceae*) в системі живого світу (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).** За системою живого світу, яка була запропонована Adl S.M. з колегами (2005), бурі водорості (клас *Phaeophyceae*) відносяться до царства *Chromalveolata* відділу *Heterokontophyta* (або гетероконти). Царство *Chromalveolata* – це гілка розвитку еукаріотичних організмів, яка відокремилась на дереві життя внаслідок виняткової ендосимбіотичної події між предковою фотосинтезуючою червоною водорістю і фаготрофним еукаріотом. З подальшою еволюцією деякі лінії живих організмів в царстві *Chromalveolata* втратили пластиди, тоді як інші – вдруге їх придбали.

До відділу Гетероконтів входять як організми, здатні до фотосинтезу (наприклад, діатомеї), так і ті, які втратили пластиди і харчуються гетеротрофно (зокрема, це різні групи грибоподібних організмів). Всіх їх об'єднує наявність в монадних клітинах двох морфологічно різних джгутиків. Джгутик, спрямований вперед, - перистий, покритий двома рядами специфічних тричленних волосків - ретронім (мастігонем). Спрямований назад джгутик має гладку поверхню. Також загальною ознакою для всіх гетероконтів є наявність трубчастих гребенів в мітохондріях. Крім класу *Phaeophyceae*, до групи водоростей-гетероконтів відносяться такі класи водоростей: *Chrysophyceae* (золотисті), *Eustigmatophyceae* (евстігматофіцієві), *Dictyochophyceae* (силікофлагеляти), *Bacillariophyceae* (діатомеї), *Raphidophyceae* (хлоромонади), *Xanthophyceae* (жовто-зелені) і деякі інші. Аналіз ДНК показав, що бурі водорості є найбільш спорідненими з групою жовто-зелених водоростей (клас *Xanthophyceae*).

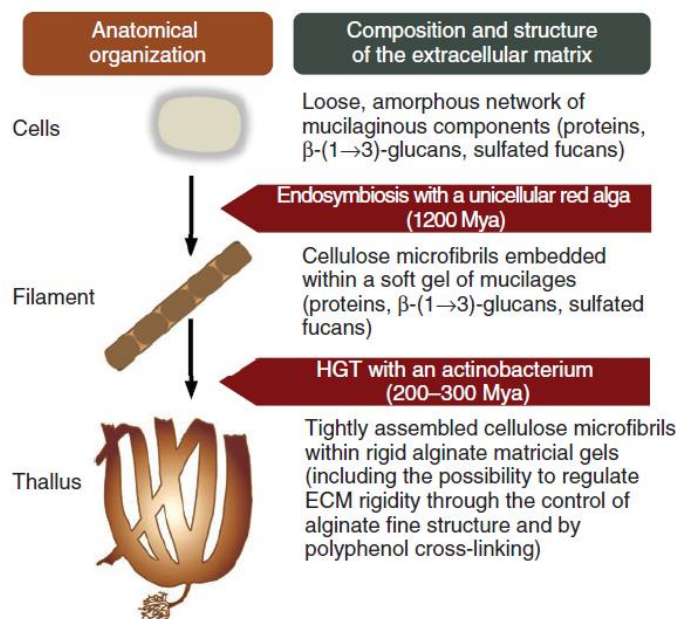
З точки зору еволюції, бурі водорості є унікальною групою живих організмів, оскільки вони належать до тієї невеликої кількості ліній розвитку еукаріотів, яким, незалежно від інших, вдалося розвинути справжній багатоклітинний план будови тіла. Зокрема, в межах класу представлені нитчастий, різнонитчастий і справжній тканинний типи структур тіла водоростей. У високоорганізованих представників бурих водоростей талом

утворений чотирма типами тканин: корою, меристодермою, проміжною тканиною і сердечником (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

*NB! На підставі результатів, отриманих з використанням методу молекулярного годинника і методу аналізу фосилій, було встановлено, що царство Хромістів (тобто групи організмів, які в якості вторинного ендосимбіонта придбали червону водорість) з'явилося 1,26 млрд.р.т. (за Yoon et al., 2002). Гетероконти відділилися від інших груп Хромістів приблизно 800 млн.р.т. (за Hobdey et al., 2016), а представники Гетероконтів - бурі водорості відділилися від діатомових приблизно 300 - 200 млн.р.т.

Здатність бурих водоростей формувати складні багатоклітинні структури пов'язана з горизонтальним перенесенням генів від актинобактерій. Наземні рослини і макроводорості конвергентно придбали багатоклітинність і полісахаридні стінки, які оточують їх клітини. Ці дві морфологічні інновації тісно взаємопов'язані між собою, оскільки формування екстраклітинного матриксу дозволило перейти від клітинної автономії до клітинної кооперації і стало однією з основ функціонування багатоклітинного організму (за Porper et al., 2011).

Бурі водорості є багатоклітинними фотосинтезуючими морськими організмами еволюційно віддаленими від наземних рослин. До складу клітинної стінки бурих водоростей входять карбогідрати однакові з рослинами (целюлоза), тваринами (фукозо-вмісні сульфатовані полісахариди) і бактеріями (альгінати). Дослідження, проведені Deniaud-Bouet E. з колегами (2014), дозволили їм припустити, що здатність формувати складні багатоклітинні структури з'явилася у бурих водоростей після масованого горизонтального перенесення генів від актинобактерій, яке відбулося після відділення бурих водоростей від предкової лінії приблизно 300 - 200 млн.р.т. (за Deniaud-Bouet E. et al., 2014).



Сценарій еволюції анатомічної організації представників царства Хромісти (і, зокрема - класу бурі водорості) в зв'язку з еволюцією організації їх позаклітинного матриксу. Де: HGT - горизонтальне перенесення генів; ECM, Extracellular Matrix - позаклітинний матрикс; FCSPs, Fucose-Containing Sulfated Polysaccharides – фукозо-вмісні сульфатовані полісахариди (за Deniaud-Bouet E. et al., 2014).

У бурих водоростей молекулярні механізми формування целюлози і фукозо-вмісних сульфатованих полісахаридів є досить давніми. Однак, метаболічна машина для біосинтезу альгінатів і флоротанинів - була придбана бурими водоростями значно пізніше в ході горизонтального перенесення генів від актинобактерій (за Michel et al., 2010). Це масоване горизонтальне перенесення генів відбулося відносно нещодавно за геологічними мірками -

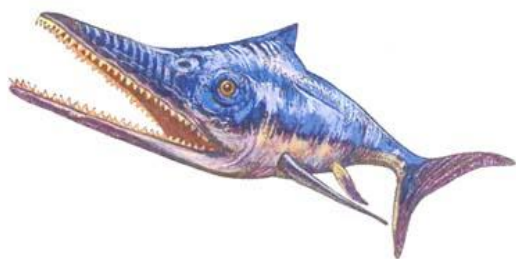
приблизно 300 - 200 млн.р.т., після поділу ліній бурих водоростей і діатомових (NB! У геномі діатомових актинобактеріальні гени не були виявлені). Deniaud-Bouet E. з колегами (2014), ґрунтуючись на сучасному рівні знань про молекулярну організацію клітинних стінок у бурих водоростей і на розумінні структурно-функціональних взаємовідносин між різними компонентами екстраклітинного матриксу, припустили, що складна анатомічна організація сучасних бурих водоростей зумовлена саме придбанням відповідних компонентів екстраклітинного матриксу.

Екстраклітинний матрикс у останнього спільного предка еукаріотичних організмів складався з пухкої аморфної мережі слизеподібних (мукозних) компонентів, до складу яких входили β -(1,3)-глікани і сульфатовані фукани, які не могли забезпечити формування складних багатоклітинних структур. У Гетероконтів ендосимбіоз з одноклітинною червоною водорістю забезпечив появу здатності синтезувати целюлозу, що призвело до формування більш щільного екстраклітинного матриксу, що складається з целюлозних мікрофібрил, занурених в м'який слизеподібний гель з протейнів і фукозо-вмісних сульфатованих полісахаридів. Поява целюлози дозволила Гетероконтам придбати більш складну філаментну структуру тіла (яка сьогодні зустрічається у ооміцетів). Приблизно 300 - 200 млн.р.т. перенесення генів від актинобактерій призвело до появи у древніх бурих водоростей альгінатів і поліфенолів, що дозволило бурим водоростям сформувати потужний екстраклітинний матрикс, що складається з більш щільно асоційованих целюлозних мікрофібрил в складі альгінатного геля, міцність якого була підвищена за рахунок оксидативних поперечних зшивок.

Deniaud-Bouet E. з колегами (2014) впевнені, що придбання здатності регулювати ригідність екстраклітинного матриксу за рахунок контролю тонкої структури альгінатів і за рахунок формування поліфенольних зшивок - забезпечило появу у бурих водоростей здатності будувати більш складний багатоклітинний організм, включаючи напів-ригідні форми з необхідним рівнем пластичності для підтримки фізичної цілісності внутрішнього простору, зокрема, для забезпечення стійкості до хвиль в прибережній зоні.

Морські хребетні тварини

У Юрських морях панували: риби (серед них були і гіганти, наприклад, лідзихтіси - при середній довжині тіла 10 м, деякі екземпляри досягали в довжину 22 - 25 м); іхтіозаври (деякі екземпляри досягали в довжину 30 м); плезіозаври (морські рептилії з маленькою головою і довгою шиєю); пліозаври - морські ящери, що з'явилися від плезіозаврів, і мали коротку шию і велику голову (можливо, нова форма тіла пов'язана з переходом від харчування дрібною рибою до харчування більш крупною морською живністю).



Темнодонтозавр - гігантський іхтіозавр (з довжиною тіла до 30 м) (за <http://critters.pixel-shack.com/WebImages/crittersgallery/Temnodontosaurus.jpg>).



Ліоплевродон - морська рептилія з групи пліозаврів. Досягали в довжину 10 - 15 м. Мали коротку шию і велику голову (за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/c9/Liopleurodon_BW.jpg).

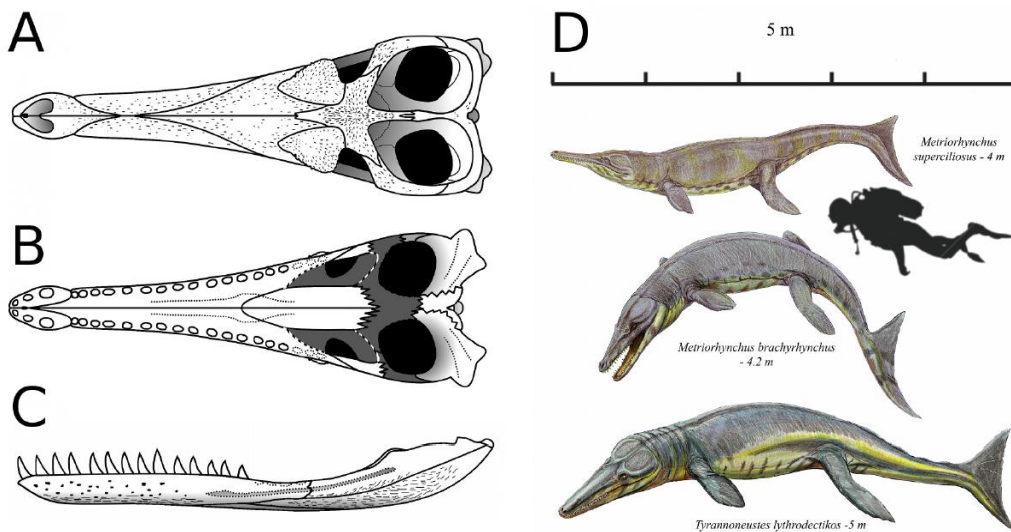
В Юрському періоді вперше з'явилися морські крокодили - їх лапи перетворилися на справжні ласті, а хвіст - на хвостовий плавець.

*Ще в Тріасовому періоді з'явилися протозухії - біпедальні предки крокодилів, які жили на суші. В Юрському періоді частина протозухій вдруге повернулася до життя у воді, що призвело до формування мезозухій - вже квадрупедальних морських предків крокодилів. В наступному Крейдяному періоді мезозухії дадуть початок еузухіям - власне предкам всіх сучасних крокодилів. У зв'язку з вищевикладеним цікаво відзначити, що в принципі, перехід від квадрупедалізму до біпедалізму і назад, очевидно не є достатньо складним конструкторським рішенням і, цілком імовірно, контролюється групою регуляторних генів.



Морський крокодил. Юра. Замість хвоста – хвостовий плавець, а замість кінцівок наземного типу – ласти (за <http://www.ammonit.ru/new/212.htm>).

Морські крокодиломорфи. Середня Юра.

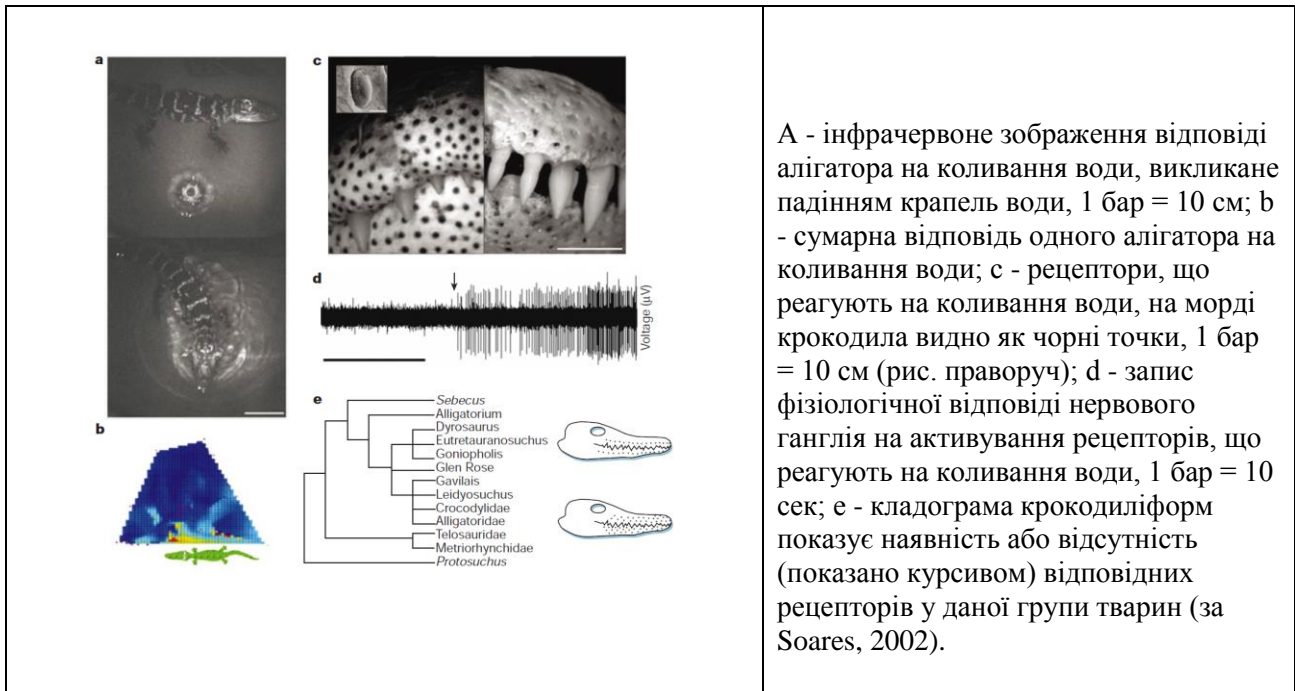


A - C - Будова щелеп морського крокодиломорфа *Tyrannoneustes lythrodectikos* з групи метріорінхид (metriorhynchid). D - середньо-Юрські метріорінхіди Європи. Метріорінхидні крокодиломорфи перейшли повністю до вторинно-водного способу життя; при цьому вони втратили кінцівки наземного типу і придбали лопатевиді кінцівки і хвостовий плавець (за Foffa & Young, 2014).

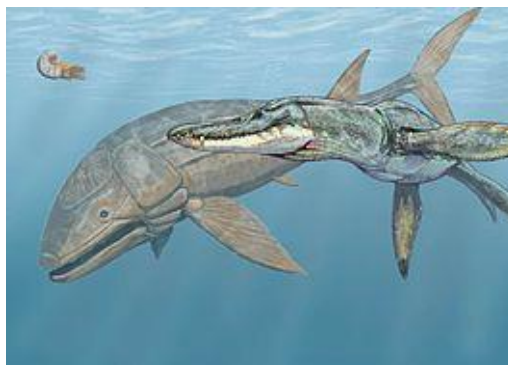
Поява у давніх крокодилів на морді сенсорів коливання води. Пізня Юра.

Крокодили полюють ночами, занурившись частково в воду і чекаючи свою жертву, яка, заходячи у водойму, викликає хвилювання води. Дослідження, проведені Soares D. (2002), показали, що у крокодилів на морді є спеціалізований сенсорний орган, який може реєструвати найменші коливання води і який пов'язаний з нервовою системою крокодилів. Наявність таких же рецепторів було виявлено і при аналізі фосилій Юрських крокодилів, що

свідчить про те, що напівводні хижаки придбали даний сенсорний орган не один мільйон років тому, не пізніше Юрського періоду (за Soares, 2002).



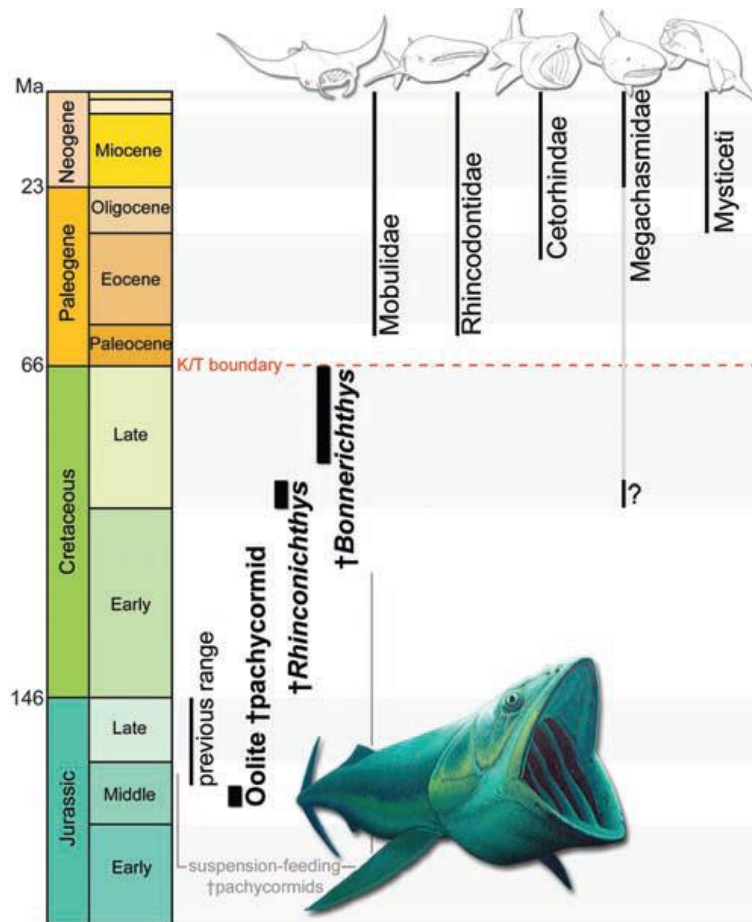
Гігантські риби лідзихтиси були фільтраторами за типом харчування. Детальне вивчення анатомії фосилізованих залишків гігантських кісткових риб лідзихтисів - виявило, що вони були не хижаками, а морськими фільтраторами, як сучасні вусаті кити, деякі акули (наприклад, китові акули) і деякі скати (наприклад, скати роду мобоули). На верхній щелепі лідзихтис мав цідильний апарат, подібний китовому вусу, і завдяки цьому апарату відціджував з морської води планктон. У середньо-Юрських морях з'явилося багато планктону, що і дозволило закріпитись ознаці фільтрувальний тип харчування у даної групи риб і це ж сприяло досягненню ними гігантських розмірів (це були найбільші з відомих в історії Землі кісткових риб).



Гігантська риба лідзихтис і морська рептилія ліоплевродон (за <https://ru.wikipedia.org/wiki>).

Тривалий час вважалось, що лідзихтиси – унікальні для Юрського періоду риби, які існували всього лише 20 млн. років (165 – 145 млн.р.т.). Проте, палеонтологічні знахідки Friedman M. з колегами (2010) показали, що протягом Юри і Крейди в океанах Мезозою мешкала ціла родина гігантських кісткових риб – фільтраторів планктону - пахікорміди (pachycormid) (NB! Лідзихтиси відносяться до цієї родини кісткових риб). Ці риби були поширені в Юрських і Крейдяних морях протягом більш ніж 100 млн. років. Сучасні групи гігантських морських хребетних тварин-фільтраторів - з'явилися тільки після вимирання

пахікормідних кісткових риб-фільтраторів на кордоні Крейда-Палеоген, в результаті звільнення екологічних ніш (за Friedman et al., 2010).



Стратиграфічний розподіл гігантських пахікормідних риб-фільтраторів у відкладеннях Юри і Крейди, а також поява сучасних морських хребтних тварин - фільтраторів за типом харчування (китів і хрящових риб) (за Friedman et al., 2010).

*NB! Зверніть увагу! Всі організми, які мають такий тип харчування (тобто харчування за допомогою цідильного апарату), з часом набувають гігантських розмірів: найбільші акули - це акули-фільтратори, найбільші морські ссавці - це кити-фільтратори. Які причини гігантизму організмів-фільтраторів? По-перше, при достатній кількості планктону, енергетично вигідніше фільтрувати воду, чим активно полювати за рибою. По-друге, великі розміри тіла спроможні забезпечити захист від хижаків, оскільки фільтратори, з часом, втрачають зуби. І по-третє, великі розміри тіла забезпечують інерційну теплокровність, що дозволяє більш ефективно працювати ферментам кишкових симбіонтів, які переробляють з'їдений організмом фіто- і зоопланктон.

Сучасні групи фільтраторів морського планктону з'явилися 66 - 23 млн.р.т. в Палеогені Кайнозойської ери і включають: вусатих китів і чотири незалежні лінії хрящових риб (акул і скатів). В Мезозойській ері (з середини Юри до кінця Крейдяного періоду) в морях хребтні-фільтратори були представлені кістковими рибами. Оскільки цідильний апарат виникав багаторазово в різних лініях хребтних тварин (хрящові риби, кісткові риби, ссавці), чи означає це наявність давньої генетичної програми, яка включається при певних умовах існування організмів? Включення цієї програми дає поряд з формуванням зубів також і розвиток на верхній щелепі і цідильного апарату. Ознака, корисна в умовах насиченості водою планктоном, закріплюється у нащадків. А програма розвитку зубів, з часом, вимикається (оскільки відсутність зубів у фільтраторів не порушує нормальну життєдіяльність організму, то втрата ознаки не є шкідливою і закріплюється у нащадків).

NB! Аналіз фосилій показав, що у перших фільтраторів одночасно з наявністю цідильного апарату - були присутні і зуби.

Тривалий час аналіз фосилій і сучасних форм не виявляв організмів-фільтраторів серед рептилій. Дослідники вважали, що, ймовірно, в умовах конкуренції з фільтраторами з інших класів хребетних - розвивати таку стратегію харчування рептиліям було не вигідно. Але, нещодавно (2013 р.) були знайдені фосилії гігантської Крейдяної черепахи *Osepechelon bouyai* – фільтратора за типом харчування. Крім того, серед сучасних птахів, що є нащадками завроморфної лінії рептилій, цідильні апарати є у фламінго і у багатьох гусеподібних: у цих птахів на краях дзьоба розташовуються часті поперечні рогові пластинки, в яких затримуються дрібні об'єкти при проціджуванні води.

Цілком можливо, що у всіх предків хребетних були обидві програми: і програма формування зубів, і програма формування цідильного апарату, причому задовго до Силурійської появи щелеп. Зуби конодонтів відомі з Кембрію. Цілком можливо, що були б відомі і цідильні апарати, але вони погано зберігаються в геологічному літописі. Нещодавні дослідження (2012 р.) показали, що безщелепні рибоподібні хребетні тварини – гетеростраки - були морськими фільтраторами. Таким чином, очевидно, дійсно, цідильні апарати такі ж давні, як і самі хребетні тварини (а може і давніші), і ця програма має бути присутня в геномах усіх хребетних (проте, розгортання її - заблоковано, а розблокування генетичної програми і відновлення стародавнього фенотипу відбувається лише у деяких організмів і тільки в певних умовах). NB! Організми-фільтратори відомі і серед безхребетних тварин. Зокрема – аналог (чи може навіть гомолог?) цідильного апарату мали деякі групи ракоскорпіонів.

*NB! Припущення про наявність древньої програми формування цідильних апаратів у хребетних тварин може бути підтвержене або спростоване лише результатами молекулярно-біологічного аналізу, який дозволяє виявити конвергентні генетичні програми, які забезпечують формування подібних морфологічних ознак на абсолютно різній генетичній основі.

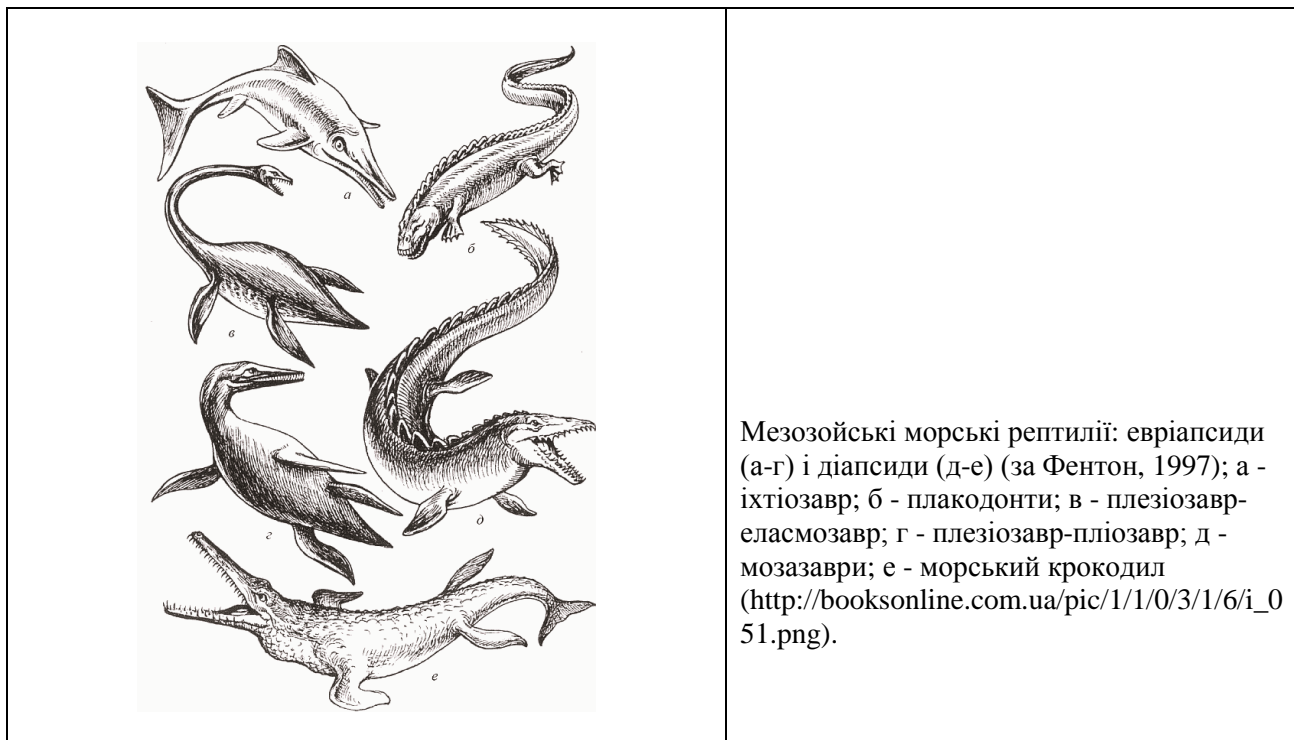
*NB! Відомо, що базові морфологічні програми часто включаються одним геном – регулятором вищого порядку у різних груп організмів. При цьому базова морфогенетична програма накладається на програми, які сформувались вже після відокремлення відповідних груп організмів від загального предка, що, у підсумку, дає морфологічні структури, які відрізняються у відповідних груп організмів.

Кесонна хвороба (декомпресійний синдром) у морських рептилій. В Юрському періоді велика кількість морських рептилій, які полювали на рибу і один на одного, призвела до того, що на фосилізованих рештках давніх морських рептилій фахівці виявляють сліди кесонної хвороби (т.зв. декомпресійного синдрому) - тобто, сліди некротичного пошкодження тканин біля кісток і самих кісток, пов'язаних із швидкою декомпресією морської тварини під час її виринання.

NB! Відомо, що при швидкому спливанні - азот, розчинений у крові, починає дуже швидко виходити з крові і закупорює дрібні кровоносні судини, що призводить до відмирання прилеглих тканин через кисневе голодування. І якщо на фосиліях Тріасових морських ящерів таких слідів прижиттєвого некрозу кісткової тканини немає, то на фосилізованих рештках кісток середньо-Юрських і Крейдяних морських ящерів - таких слідів вже дуже багато. Це свідчить про перевантаженість Юрських морських екосистем хижаками і жертвами, про більшу маневреність і тих, і інших, про великі глибини занурення і т.н.

*NB: Сліди кесонної хвороби виявляють на фосиліях середньо-Юрських - пізньо-Крейдяних мезозаврів, завроптерігій, іхтіозаврів і черепах. Rothschild В.М. з колегами (2012) проаналізували скам'янілості Тріасових іхтіозаврів і порівняли їх з пост-Тріасовими зразками. Сліди кесонної хвороби були виявлені на фосиліях 15% середньо-Юрських - Крейдяних іхтіозаврів, але - повністю були відсутні на фосиліях більш ранніх іхтіозаврів. Причиною різкого спливання тварин може бути загроза нападу хижака. Мабуть, в середній Юрі поява великих морських хижаків стала причиною

більш різкого спливання тварин і пошкодження їх судин кесонною хворобою (за Rothschild et al., 2012).



Поява прісноводних черепах. В Юрському періоді в річках і озерах з'явилися прісноводні черепахи. Після розкриття молодих океанів Атлантичного і Індійського - саме ці групи дають початок морським черепахам, які до нашого часу набудуть дивовижну здатність до наддалеких міграцій. Наприклад, сучасні шкірясті морські черепахи виводять потомство на узбережжі західно-африканської держави Габон, а потім мігрують на 7566 км через весь Атлантичний океан до узбережжі Південної Америки до Бразилії. І тільки тепер стають зрозумілими причини таких далеких міграцій - предки цих черепах жили в глибоководних озерах (типу сучасного озера Байкал), і цілком можливо, що ці озера стали зародком дна Атлантичного океану; поступове розростання ложа Атлантичного океану і призвело до того, що зони нересту і годівлі морських черепах виявилися так істотно рознесені в просторі. Мабуть, така ж причина змушує вугрів нереститись в Саргасовому морі біля берегів Америки, а потім плисти тисячі кілометрів в річки Європи. Маленькі черепашки головастої морської черепахи-карети (*Caretta caretta*), що народилися на узбережжі Флориди (Північна Америка), спочатку плывуть на схід до Північноатлантичного субтропічного колообігу, а потрапивши в цю течію, потім протягом декількох років мігрують навколо Атлантики, поступово наближуючись назад, до берегів Північної Америки.

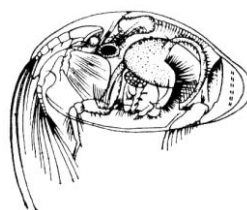
Партеногенез у ракушкових рачків-остракод. Серед ракушкових рачків-остракод групи дарвінулоїд (darwinuloid ostracods) в Юрському періоді, після пізньо-Тріасового масового вимирання видів, залишилися тільки види, що розмножуються за допомогою партеногенезу. Рачки-остракоди відомі з Силурійського періоду. Після Пермської катастрофи у багатьох груп дарвінулоїдних рачків-остракод зникло статтєве розмноження: ці рачки почали розмножуватись партеногенетичним шляхом, т.т. розмноження у них відбувається без запліднення, при цьому яйцеклітина зазнає цикл поліплоїдизації і дає початок новому організму без запліднення. Після термінальної Тріасової катастрофи – у всіх дарвінулоїдних рачків-остракод повністю зникло статтєве розмноження (за Martens et al., 2003).

*NB! Партеногенез - це одна з стратегій виживання видів після різкого скорочення розмірів популяції. Зазвичай, перехід від статтєвого розмноження до партеногенезу відбувається в стресових

умовах настачі партнерів для спаровування і за часом ці переходи у дарвінулоїдних рачків-остракод відповідають Пермському і Тріасовому масовим вимиранням біоти.



Викопні раковинки рачків-остракод
(<https://ru.wikipedia.org/wiki/Ракушковые>).



Рак-остракода, який знаходиться всередині своєї мушлі (схема). В Юрському періоді залишилися тільки види, що розмножуються безстатевим шляхом (партеногенетично) (<http://aquashrimps.ru/images/218283770.jpg>).

*NB! Остракоди - це приклад т.зв. «стародавнього асексуального скандалу», коли при безстатевому розмноженні види існують дуже довго, тоді як відповідно до теорії, довготривале існування можливе тільки для видів, які розмножуються статевим шляхом. У різних груп тварин (крім ссавців) в стресових умовах навколишнього середовища (зокрема, при нестачі партнерів для спаровування) відбувається заміна статевого розмноження на безстатеве (партеногенез). У ссавців - програма порятунку виду від вимирання через перехід до партеногенезу – заблокована: в яйцеклітині відключається ряд важливих генів і без наявності ДНК від другого батька - зародок не може розвиватись, т.зв. батьківський імпринтинг генів.

Наземні екосистеми в Юрському періоді

Наземна рослинність в Юрському періоді. Завдяки збільшенню вологості клімату на місці Тріасових пустель з'явилися дощові ліси з голонасінних дерев (бенетитів, цикадових, гінкго, араукарієвих та ін). Нещодавно в Аргентині були знайдені викопні рештки середньо-Юрського лісу з араукарій, похованого під вулканічним попелом, з діаметром стовбурів 3,5 м і висотою прижиттєвих форм до 100 м. На малюнку показані скам'янілі шишки з цього лісу. Сьогодні зберіглось кілька видів араукарій.



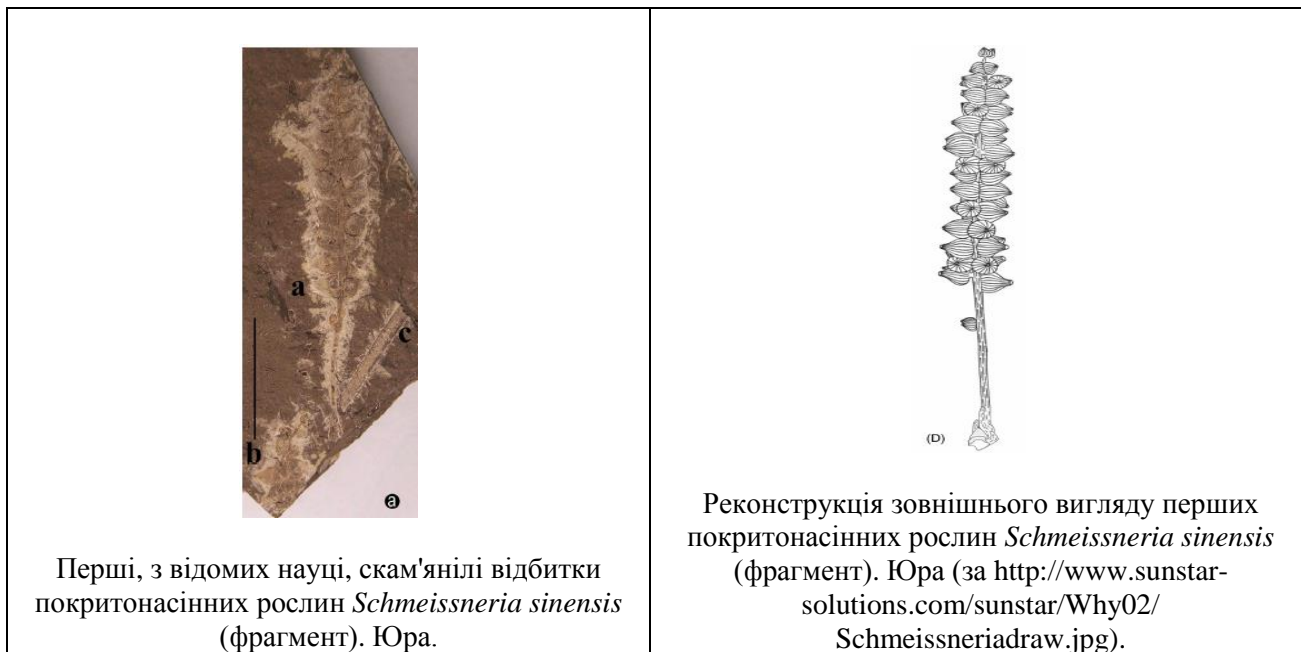
В Аргентині знайдений середньо-Юрський ліс з араукарій, похований під вулканічним попелом, з діаметром стовбурів 3,5 м і висотою прижиттєвих форм до 100 м. На рисунку - скам'янілі шишки з цього лісу (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Араукария>).



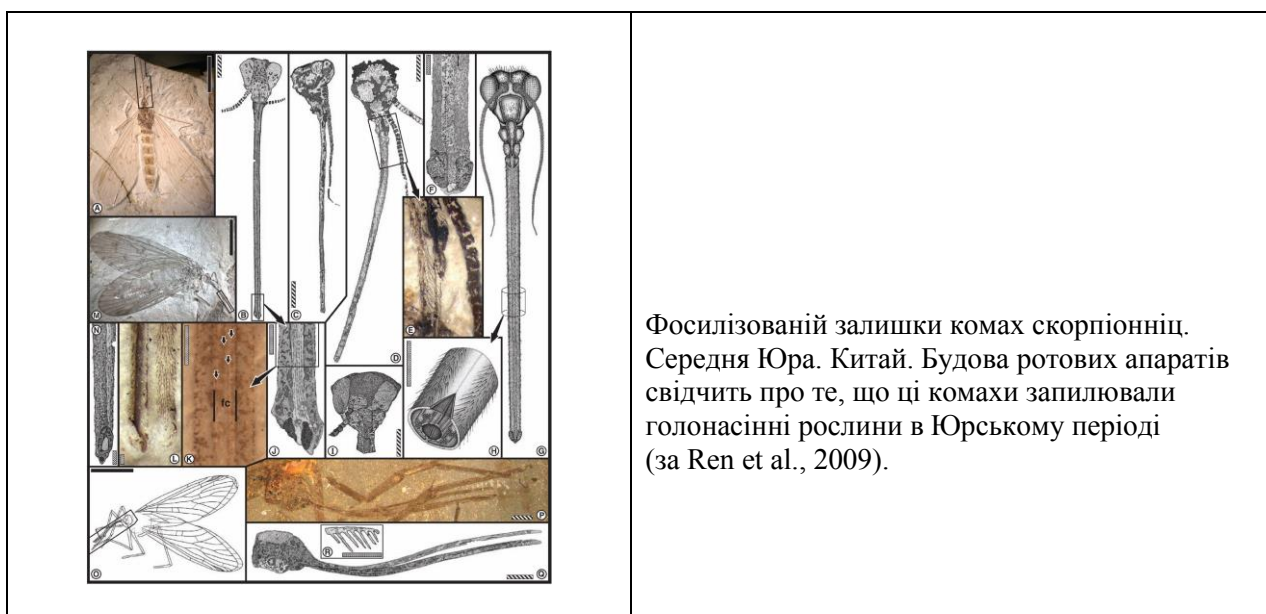
Araucaria columnaris - сучасний вид араукарій, вічнозелених хвойних дерев, що панували на Землі в Мезозойську еру (за http://dic.academic.ru/pictures/wiki/files/65/Araucaria_columnaris1.jpg).

У відкладеннях Юрського періоду знайдені перші відомі науці скам'янілі відбитки давніх покритонасінних рослин, тоді як згідно з методом молекулярного годинника, покритонасінні рослини з'явилися на Землі ще наприкінці Тріасового періоду.

Переваги покритонасінних рослин: а) подвійне запліднення (тобто відбувається злиття одного спермія з яйцеклітиною з утворенням зиготи і злиття другого спермія з клітиною-супутницею, що забезпечує формування ендосперму багатого поживними речовинами); б) насіння захищене додатковими плодовими оболонками. Слід підкреслити, що в Юрі знайдені скам'янілості тільки деревних форм покритонасінних рослин, тобто покритонасінні рослини з'явилися від деревних форм голонасінних рослин. А перехід від деревних життєвих форм до трав'янистих є досить не простим.



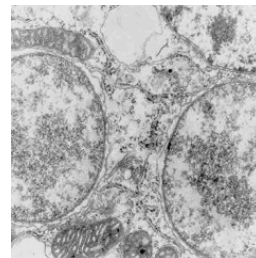
Юрські комахи запилювали голонасінні рослини. Цікаво відзначити, що будова ротового апарату Юрських комах свідчить про те, що вони харчувались нектаром з фруктіфікацій голонасінних рослин і, таким чином, могли переносити пилок з рослини на рослину. Зокрема, Ren D. з колегами (2009) провели аналіз будови ротового апарату трьох вимерлих родин Євразійських комах - скорпійонніц і показали, що ці комахи запилювали наземні голонасінні рослини вже в середині Юрського періоду. Ці родини скорпійонніц вимерли в ранній Крейді - в епоху зміни панування голонасінних рослин на панування квіткових рослин (за Ren et al., 2009).



Поява афідових (попелиці). Середня Юра. Афідові (*Aphidoidea*) – попелиці – з'явилися в середній Юрі, приблизно 150 млн.р.т. Для попелиці характерний ендосимбіоз з внутрішньоклітинними бактеріями бухнерами (*Buchnera* sp.). Вважається, що бухнери є первинними ендосимбіонтами попелиці. І цей зв'язок є облігатним для обох партнерів. ДНК-аналіз бактерій-бухнер з чотирьох родин попелиці показав конгруентність еволюції господарів і їх ендосимбіонтів, що свідчить про появу бактеріального ендосимбіонта у загального предка попелиці в інтервалі 100 - 250 млн.р.т. (за Martinez-Torres et al., 2001).



Сучасна горохова попелиця *Acyrtosiphon pisum*. Майже всі види попелиці мають 60 - 80 великих клітин - бактеріоцитів, всередині яких розташовані бактерії, що мають круглу форму і відносяться до роду *Buchnera* (за https://en.wikipedia.org/wiki/Acyrtosiphon_pisum).



На мікрофотографії фрагмента клітини сучасної попелиці (*Acyrtosiphon pisum*) чітко видно дві круглі внутрішньоклітинні бактерії-бухнери (*Buchnera aphidicola*) (за <http://sp.uconn.edu/~mcbstaff/graf/BuAp/Baphidsym.htm>).

*NB! Попелиця живиться соком рослин, в якому відношення незамінних амінокислот до замінних амінокислот становить 1:4 - 1:20. Попелиця може синтезувати для себе замінні амінокислоти, тоді як істотні, незамінні амінокислоти - вона повинна отримувати з їжею: гістидин, ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, фенілаланін, треонін, триптофан і валін. Крім того, попелиця також не може синтезувати аргінін - через втрату генів, які беруть участь в його біосинтезі. Ендосимбіотичні бактерії бухнери *Buchnera* здатні перетворювати замінні амінокислоти в незамінні, забезпечуючи тим самим нормальну життєдіяльність попелиці при харчуванні рослинними соками, які не містять життєво важливих амінокислот (за https://en.wikipedia.org/wiki/Acyrtosiphon_pisum).

Поява у тарганів внутрішньоклітинних симбіотичних бактерій – блаتابактерій.

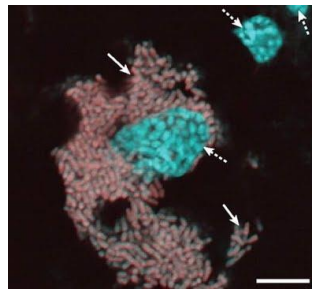
Пізня Юра. Бактерії роду блаتابактеріум (*Blattabacterium*) є внутрішньоклітинними симбіонтами, які мешкають в спеціалізованих клітинах тарганових і термітів *Mastotermes darwiniensis*. Ці бактерії стали облігатними симбіонтами і передаються від батьків до дітей в яйцях. Такий симбіоз супроводжується еквівалентним філогенезом господаря і симбіонта. Дослідження, проведені Lo N. з колегами (2003), показали, що близькі взаємини між ендосимбіонтами термітів і тарганів роду *Cryptocercus*, які харчуються деревиною, свідчать про те, що терміти походять від суб-соціальних тарганів, які жили на деревах. Аналіз сіквенсів більшості видів блаتابактерій показав їх дивергенцію від загального предка не пізніше ранньої Крейди. Таким чином, отримані авторами роботи дані свідчать про те, що базова група сучасних тарганів, які мають внутрішньоклітинних ендосимбіотичних бактерій, радіувала в пізній Юрі - ранній Крейді. При цьому автори підкреслюють, що згідно фосилій - таргани з'явилися ще в Карбоні, але ендосимбіоз з блаتابактеріями сформувався не раніше пізньої Юри (за Lo et al., 2003).

*NB! Комахи, які харчуються рослинами, стикаються з проблемою азотного харчування, оскільки рослинні тканини не можуть бути джерелом незамінних амінокислот, необхідних для функціонування організму тварини. У дослідженні, проведеному Sabree Z.L. з колегами (2009), було показано, що ендосимбіотичні бактерії *Blattabacterium*, які мешкають в клітинах жирових тілець тарганів, розщеплюють урінову кислоту, що виділяється тарганами як продукт метаболізму, і перетворюють продукти розщеплення урінової кислоти в глутамат (за допомогою уреазі і глутамат дегідрогенази). В цілому, проведені Sabree Z.L. з колегами (2009) дослідження, показали, що

Blattabacterium синтезують для тарганів всі типи незамінних амінокислот, різні вітаміни і цілий ряд інших важливих речовин, використовуючи продукти метаболізму тарганів. Саме завдяки цьому симбіозу таргани здатні займати практично будь-які екологічні ніші, що дозволило їм поширитися по всій Земній кулі (за Sabree et al., 2009).

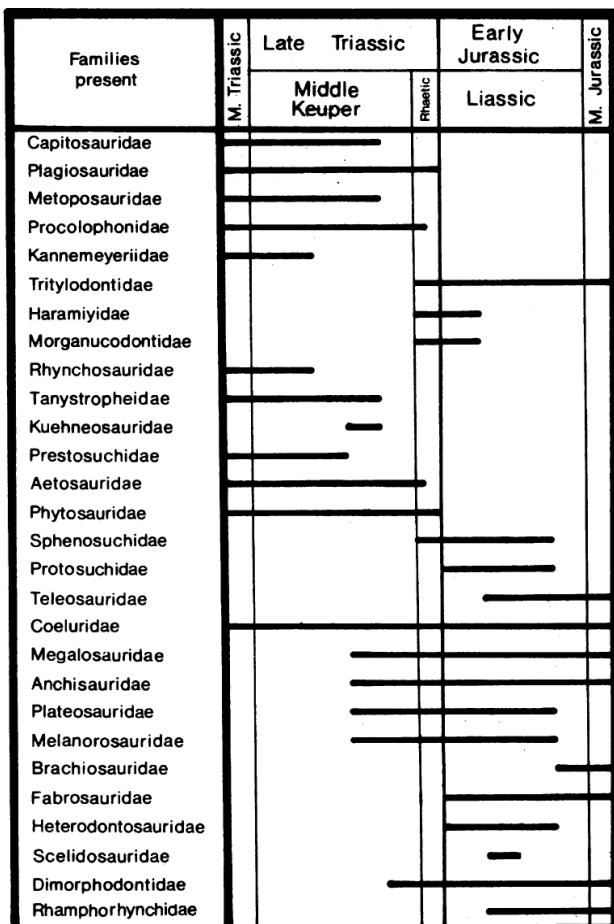


Сучасний тарган (*Periplaneta americana*) (<http://www.biolib.cz/cz/image/id148659/>).



Усередині клітини сучасного таргана видно численні паличкоподібні блаттабактерії (*Blattabacterium*) (за http://curiosidadesdela microbiologia.blogspot.ru/2009_12_01_archive.html).

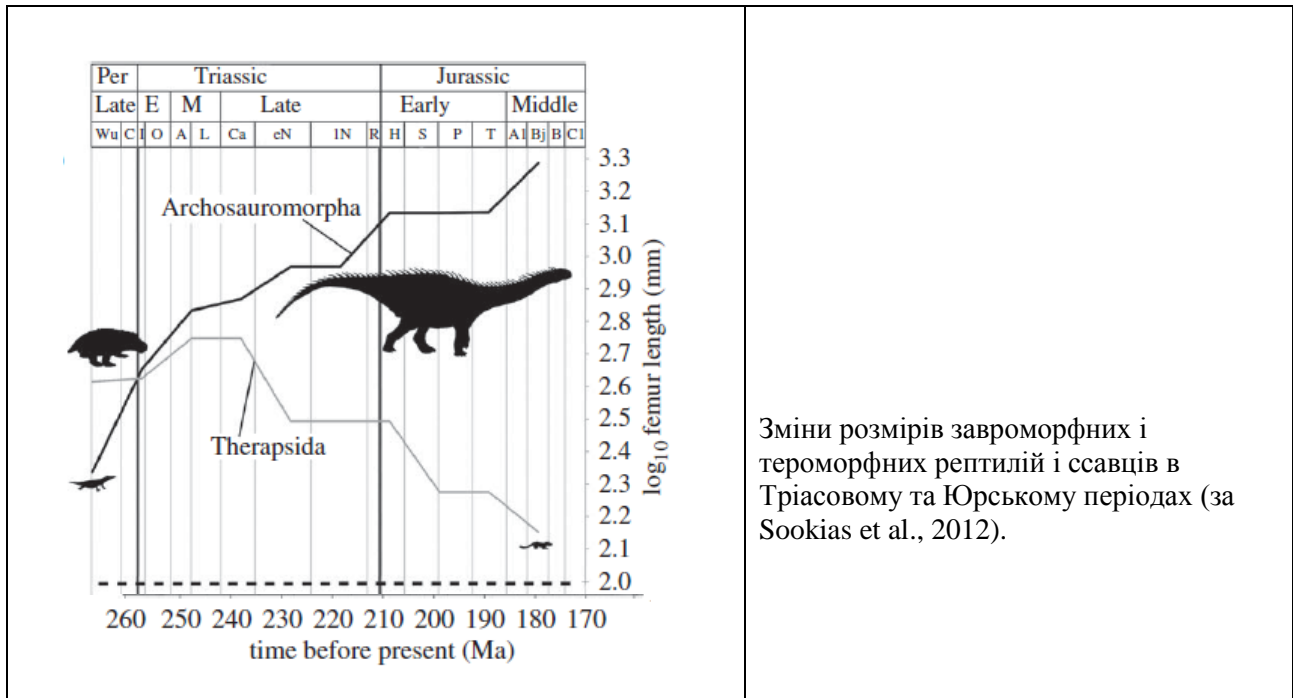
Вимирання тетрапод на межі Триас-Юра – це артефакт. Дослідження, проведені Olson P.E. і Galton P.M. (1977), показали, що виявлене раніше вимирання тетрапод на кордоні Триас-Юра є артефактом (за Olsen & Galton, 1977). Подальший детальний аналіз дозволив Olson P.E. з колегами (1987) встановити, що події пізньо-Триасового вимирання тетрапод відбулись до епохи 200 млн.р.т. – т.т. на межі Карніанської і Норіанської епох Триасу.



Розповсюдження родин тетрапод на межі Триас-Юра, США (за Olsen & Galton, 1977).

Зміни розмірів тіла завроморфних і тероморфних рептилій і ссавців в Тріасі і Юрі. Починаючи з середини Тріаса розміри тероморфних рептилій і ссавців почали зменшуватись, а розміри завроморфних рептилій – збільшуватись (за Sookias et al., 2012). Причини: конкуренція за екологічні ніші і тиск в системі хижак – жертва. А менша конкурентоспроможність теплокровних тероморфних рептилій і ссавців була пов'язана з низьким рівнем кисню в навколишньому середовищі, який необхідний для підтримання інтенсивного метаболізму теплокровних тварин.

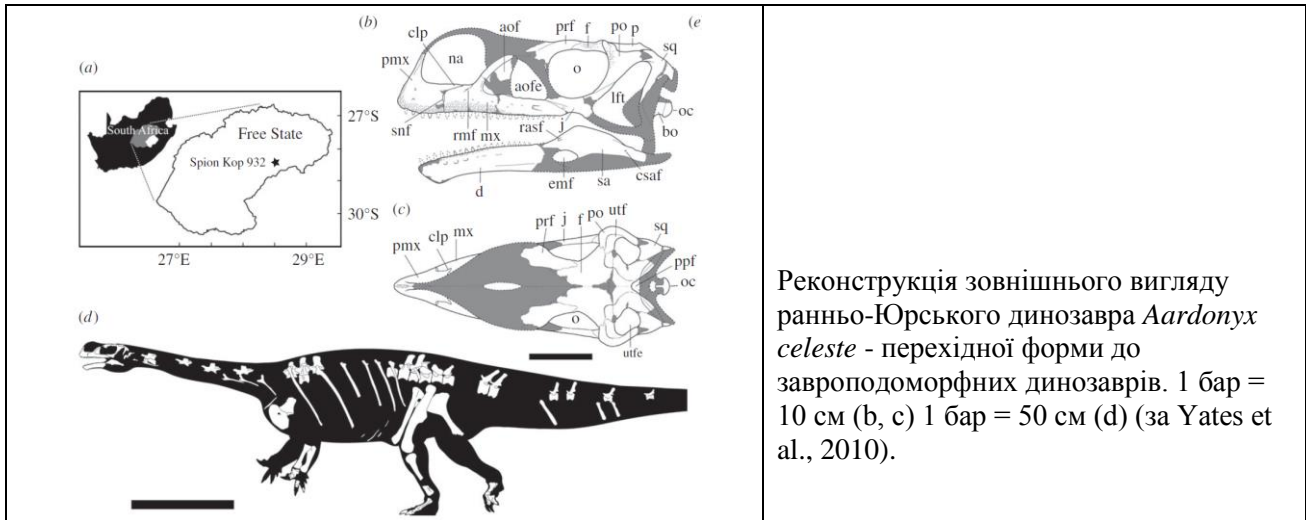
*NB! В Юрському періоді, коли почалося зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі, основні екологічні ніші крупно-розмірних тварин вже були зайняті завроморфними рептиліями і лише після термінального Крейдяного вимирання гігантських рептилій – ссавці змогли вийти в крупно-розмірний клас.



Зміни розмірів завроморфних і тероморфних рептилій і ссавців в Тріасовому та Юрському періодах (за Sookias et al., 2012).

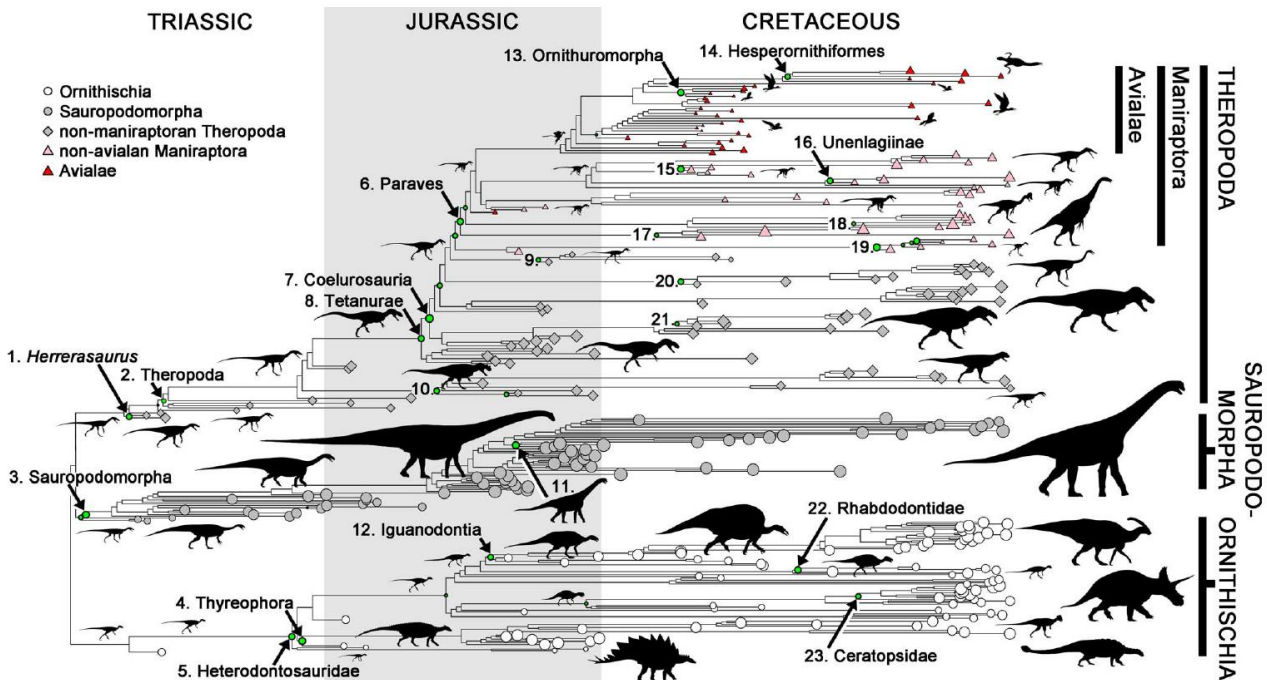
Диверсифікація динозаврів. Середня Юра. Перші ранньо-Тріасові динозаври були хижими (тип харчування викопної тварини встановлюють за будовою її зубів). Однак, вже до кінця Тріасу на континентах з'явилась достатня кількість рослинності, що, поряд із загостренням конкуренції за харчові ресурси, призвело до появи рослиноїдних динозаврів. Які, в свою чергу повернулись до квадропедалізму (оскільки чотирилапе ходіння дозволяє збільшити об'єм наповнення шлунку, що при харчуванні рослинною їжею є важливою адаптацією).

Перехідна форма між біпедальними та квадрупедальними завроподними динозаврами. У ранньо-Юрських відкладеннях південної Африки Yates A.M. з колегами (2010) описали скам'янілості *Aardonyx celestae* - перехідної форми до завроподоморфних динозаврів. Цей динозавр належить до групи, сестринської для облігатних квадрупедальних завроподоморфних динозаврів - меланозаврів і завропод (*Melanorosaurus* + *Sauropoda*). Аналіз кінцівок показав, що це були ще біпедальні тварини, які, однак, практикували квадрупедальний тип локомоції, про що свідчать особливості їх анатомічної будови (за Yates et al., 2010).



Реконструкція зовнішнього вигляду ранньо-Юрського динозавра *Aardonyx celeste* - перехідної форми до завроподоморфних динозаврів. 1 бар = 10 см (b, c) 1 бар = 50 см (d) (за Yates et al., 2010).

Філогенія динозаврів.

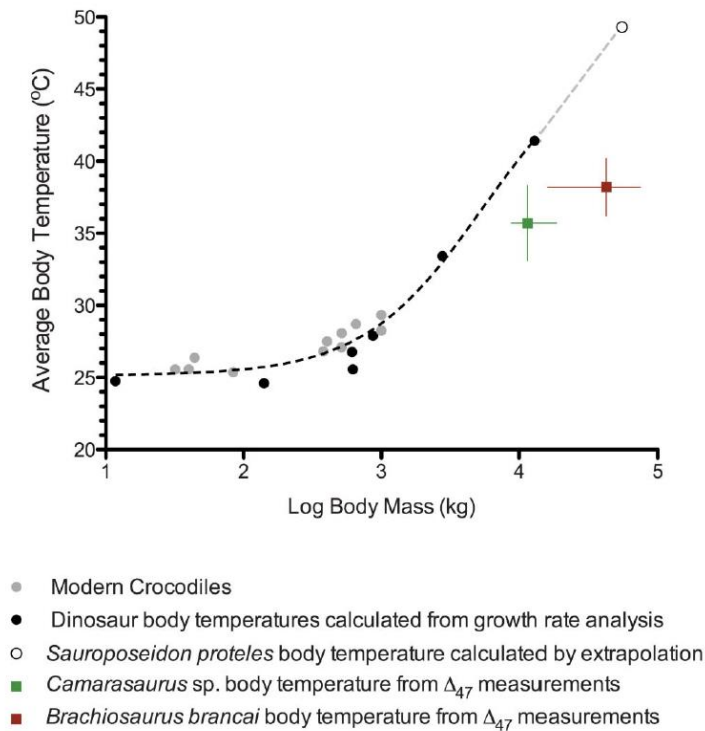


Філогенія динозаврів (за Benson et al., 2014).

Збільшення розмірів динозаврів. В Юрському періоді почали збільшуватись розміри динозаврів. Вважають, що на цей процес вплинуло кілька факторів, найбільш важливим серед яких було посилення конкуренції в екосистемах. Ресурсною основою збільшення розмірів динозаврів стала достатня кількість харчових ресурсів.

Встановлення температури тіла завроподних динозаврів за ізотопним складом фосилій їх зубів. Аналіз співвідношення стабільних ізотопів в кістках динозаврів свідчить про те, що багато з них були теплокровними (температура їх тіла становила $+36^{\circ}\text{C}$ $+38^{\circ}\text{C}$). При цьому ряд дослідників вважає, що теплокровність динозаврів була інерційною (тобто за рахунок великої маси тіла вони просто вночі не охолоджувались). *NB! Ізотопний метод не дозволяє виявити причини теплокровності динозаврів (тобто встановити, це справжня або інерційна теплокровність).

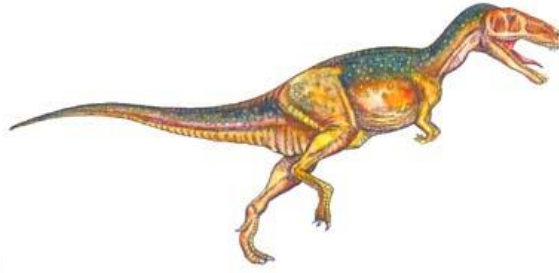
*NB! Eagle R.A.Y. з колегами (2011) використовуючи методи ізотопної термометрії встановили температуру тіла викопних Юрських завроподних динозаврів на підставі аналізу накопичення ізотопів кисню-18 і вуглецю-13 в їх зубах. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що температура тіла завроподних динозаврів становила $+36^{\circ}\text{C}$ $+38^{\circ}\text{C}$, що відповідає температурі тіла більшості сучасних ссавців. Виявлена температура тіла завроподних динозаврів на 4°C 7°C нижче, ніж можна було б очікувати виходячи з маси тіла цих тварин, що свідчить про наявність у завроподних динозаврів механізмів, які запобігали надмірному росту температури тіла, пов'язаному з гігантськими розмірами даних тварин (за Eagle et al. , 2011).



Порівняння температури тіла динозаврів, обчисленої на підставі маси тіла тварин (• - Dinosaur body temperatures calculated from growth rate analysis) з температурою тіла камаразаврів і брахіозаврів, встановленої за допомогою ізотопного аналізу (аналіз показника Δ_{47}) (за Eagle et al., 2011).

*NB! Слід зазначити, що перехід до справжньої теплокровності не вимагає складних перебудов організму - досить появи точкової мутації в гені *Tbx5*. Ця мутація на певній стадії ембріогенезу зупиняє роботу гена *Tbx5* в правій частині несформованого шлуночка серця ембріона, що призводить до розвитку перегородки між правим і лівим шлуночками, і як наслідок - до повного поділу венозної та артеріальної крові, доставці до клітин організму крові, збагаченої киснем і до енергетичної забезпеченості високого рівня метаболізму, характерного для теплокровних тварин (Koshiha-Takeuchi et al., 2009).

Дослідники вважають, що деякі групи динозаврів в середній-пізній Юрі придбали справжню теплокровність. Оскільки в середній Юрі (приблизно 170 млн.р.т.) середні глобальні температури знизились досить сильно – то поява справжньої теплокровності мала сприяти географічному поширенню динозаврів. З іншого боку, розрахунки показують, що якби усі динозаври були істинно теплокровними, то вони досить швидко знищили б усе їстівне на Землі - завдяки їх кількості і розмірам тіла. Але, для підтримки метаболізму холоднокровного організму потрібно в 10 разів менше їжі, ніж для підтримки метаболізму теплокровної тварини такого ж розміру, тому, харчових ресурсів на Землі було достатньо для того, щоб рептилії так розмножились і досягли таких значних розмірів.



Торвозавр - хижий динозавр. Довжина тіла 10 м, висота 2 м. Вага 5 тонн. Юра. (за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/1c/Torvosaurus_tanner_DBi.jpg).

Симбіотична гіпотеза причини переходу рослиноїдних динозаврів в крупно-розмірний клас. М'який Юрський клімат дав пишну рослинність і зростання чисельності рослиноїдних динозаврів. Конкуренція за територію і ресурси сприяла подальшій диверсифікації рослиноїдних динозаврів і їх розселенню на нові території. Як говорилося вище, нова рослинна дієта зажадала більшого розміру шлунково-кишкового тракту для перетравлювання такої грубої їжі. Цим аргументом користується багато палеоекологів для обґрунтування переходу трав'яїдних динозаврів в крупно-розмірний клас. Однак, необхідно подивитись на проблему з іншого боку - серед трав'яїдних динозаврів немає дрібнорозмірних форм, тоді як серед ссавців - досить багато дрібних звірків успішно сидять на рослинній дієті. Чому? Рослинну клітковину можуть розщепити тільки симбіотичні бактерії, що мешкають в кишковикі тварин. Для нормальної життєдіяльності та роботи цих бактерій необхідна постійна і досить висока температура тіла. Якби динозаври мали істину теплокровність - тоді трав'яїдні форми зустрічалися б і серед дрібних динозаврів. Однак, цього не відбувається. Таким чином, саме великогабаритність дала динозаврам інерційну теплокровність і дозволила їм перейти на рослинну дієту. І, мабуть, саме цей фактор сприяв збільшенню розмірів тіла трав'яїдних динозаврів. А наслідком збільшення розмірів тіла - стало закріплення мутації, що дозволила біпедальним гігантським динозаврам знову повернутися до квадрупедальзму (тобто до чотирилапого ходіння).

Острівний ефект. Цікаво звернути увагу на наступний факт - континентальні форми організмів за розмірами тіла, як правило, більші, ніж острівні форми цих же груп організмів. Можливо, що гігантизм континентальних форм пов'язаний з ефектом гетерозису (тобто при спаровуванні особин, що живуть на великих територіях, цей ефект спостерігається при зустрічі алелей із взаємно скомпенсованими негативними мутаціями). А карликовість острівних форм динозаврів Мезозою, мамонтів, бегемотів і людей Кайнозою - цілком може бути результатом близькоспоріднених схрещувань, пов'язаних з проживанням популяцій на невеликих територіях. Згідно інших даних – карликовість острівних форм пов'язана з недостатньою кількістю ресурсів для розвитку крупнорозмірних тварин.

Цікаво відзначити, що дрібнорозмірним континентальним формам - відповідають досить великі острівні форми тварин. Таким чином, очевидно, саме тиск в системі хижак-жертва і сприяє великій амплітуді розмірних форм тварин на континентах порівняно з острівними екосистемами.

Карликові острівні завроподні динозаври. Пізня Юра. Sander P.M. з колегами у відкладеннях пізньої Юри на території Німеччини виявили скам'янілості 11 особин карликових завроподних динозаврів (з розмірами тіла, що не перевищували 1,7 - 6,2 м), які мешкали на великих островах. Аналіз показав, що острівні карликові форми з'явилися від континентальних великорозмірних форм завропод (за Sander et al., 2006).

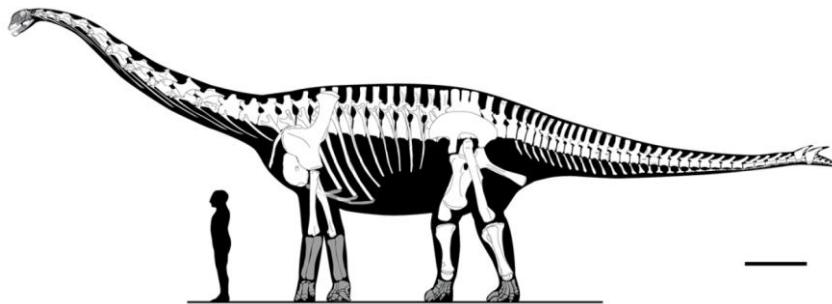
Інший приклад впливу тиску в системі хижак-жертва на зміну розмірних параметрів організмів у популяції жертви: розміри летючих комах різко збільшились в Кам'яновугільному періоді через високу концентрації кисню в навколишньому середовищі; однак, згодом зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі в Юрі-Крейді

супроводжувалось подрібненням летючих комах, а не зростанням їх розмірів. Причиною такої тенденції стало заселення повітряного простору летючими хижаками - птахами і птеродактилями.

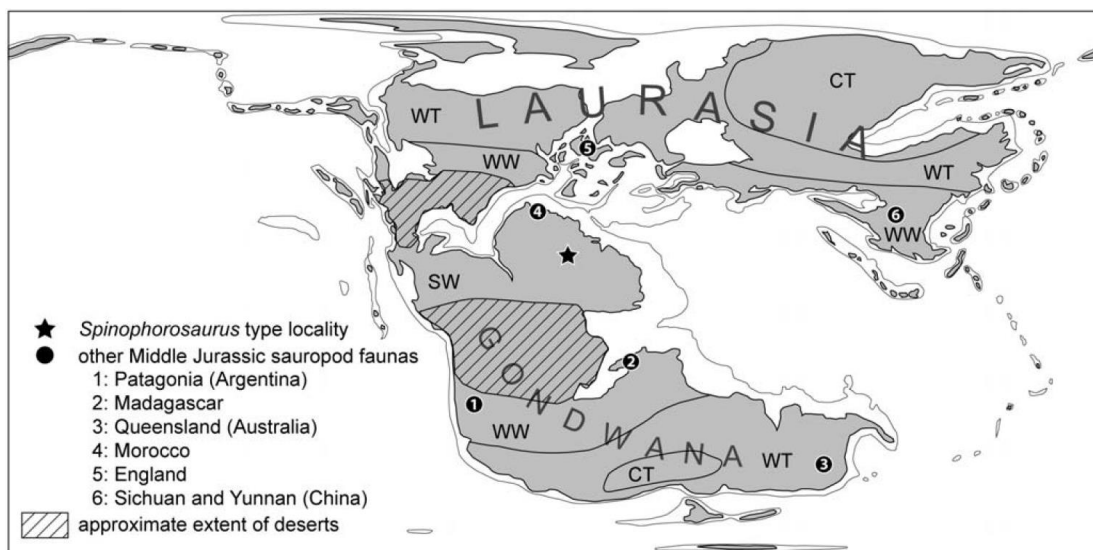
Розповсюдження завроподних динозаврів. Середня Юра. Середньо-Юрські східно-азіатські зауроподи сильно відрізнялись від середньо-Юрських Південно-Американських і Індійських зауропод. Можлива причина - географічний бар'єр між Лавразією і Південною Гондваною - гігантська центральна пустеля Гондвани (за Remes et al., 2009).



Скелет спінофорозавра (*Spinosaurus nigerensis*), виявлений на території Республіки Нігер (за Remes et al., 2009).



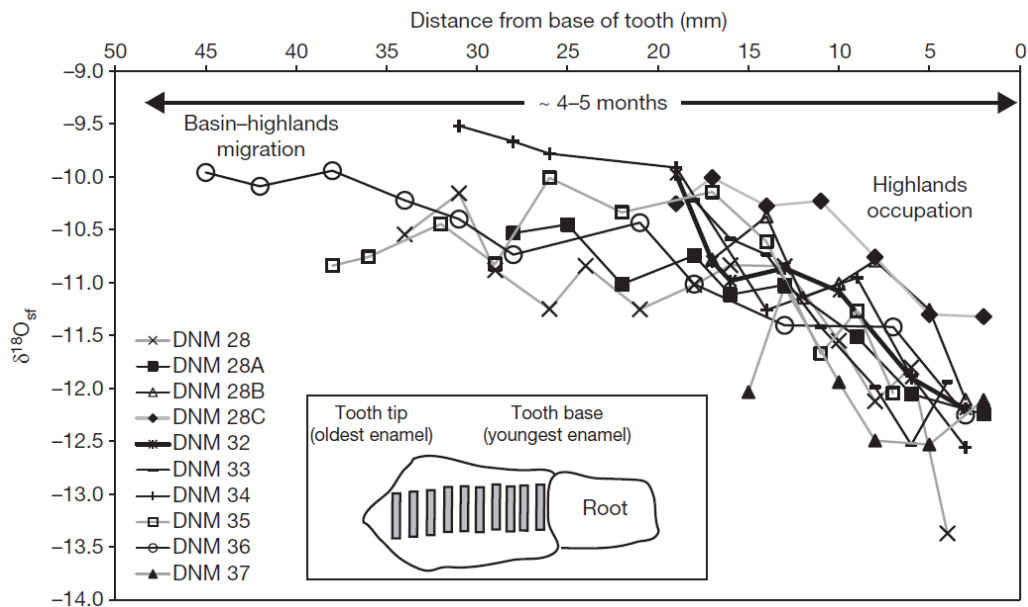
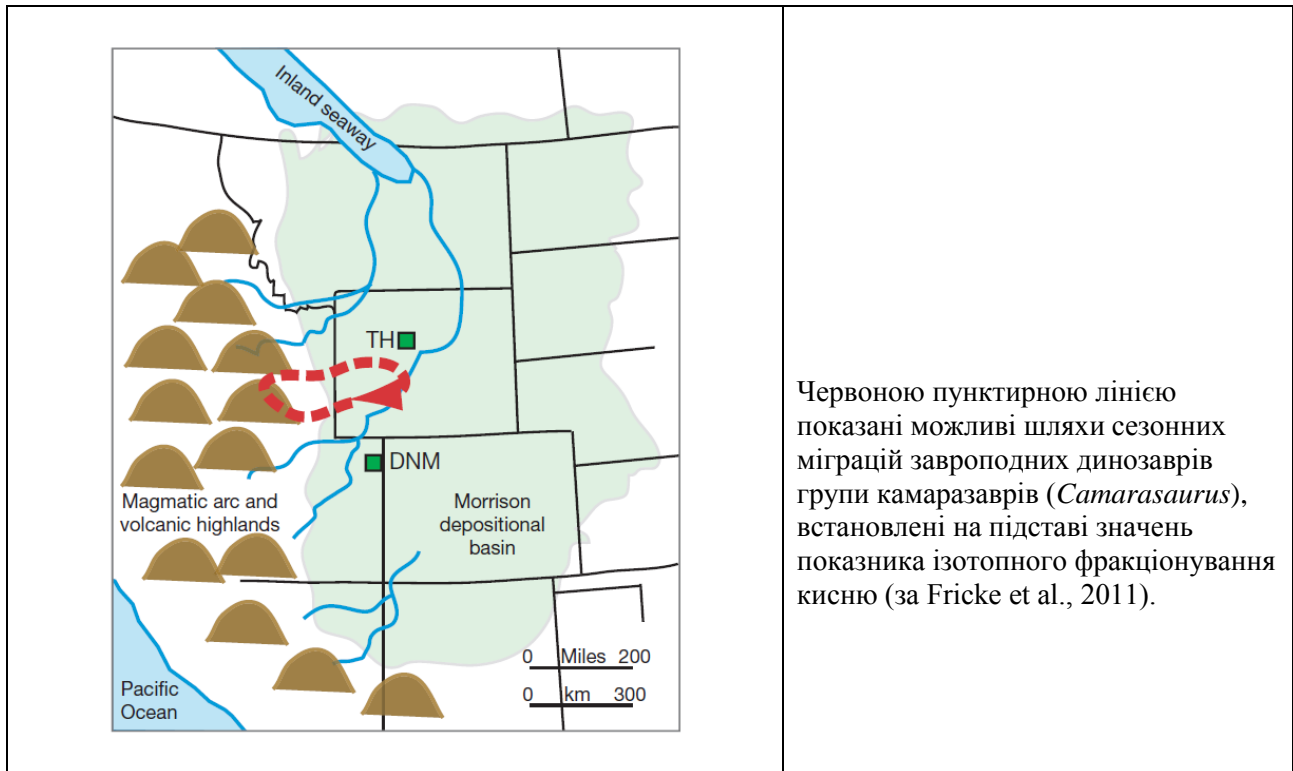
Реконструкція зовнішнього вигляду спінофорозавра (*Spinosaurus nigerensis*) 1 бар = 1 м (за Remes et al., 2009).



Поширення середньо-Юрських завроподних динозаврів і палеокліматичні зони. Де: СТ - холодний помірний клімат; WT - вологий помірний клімат; SW - літньо-вологий клімат; WW - зимово-вологий

клімат. Фауни Лавразії і південної Гондвани розділені центральною пустелею Гондвани (за Remes et al., 2009).

Сезонні міграції завроподних динозаврів. Пізня Юра. У пізній Юрі на територіях Північної Америки, які характеризувались сезонними засухами, мешкали завроподні динозаври. Fricke Н.С. з колегами (2011) порівняли значення показника ізотопного фракціонування кисню в емалі зубів завроподних динозаврів з групи камаразаврів (*Camarasaurus*), в ґрунтах, озерах і т.н. і показали, що популяції цих тварин здійснювали сезонні міграції на сотні кілометрів з низин, для яких були характерними сезонні засухи, до верхів'їв (за Fricke et al., 2011).

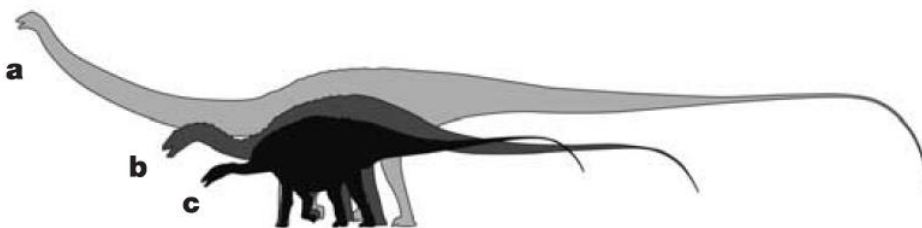


Зміни значень показника ізотопного фракціонування кисню-18 в емалі зубів завроподних динозаврів групи камаразаврів (*Camarasaurus*) свідчать про їх 4-5 місячні міграції під час сезону посух (за Fricke et al., 2011).



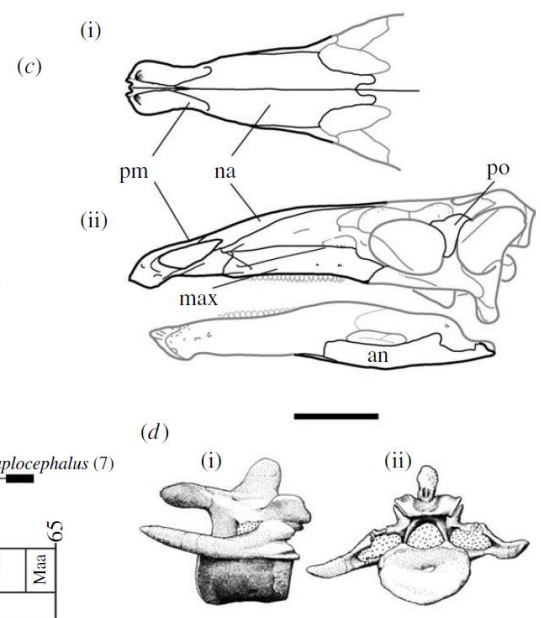
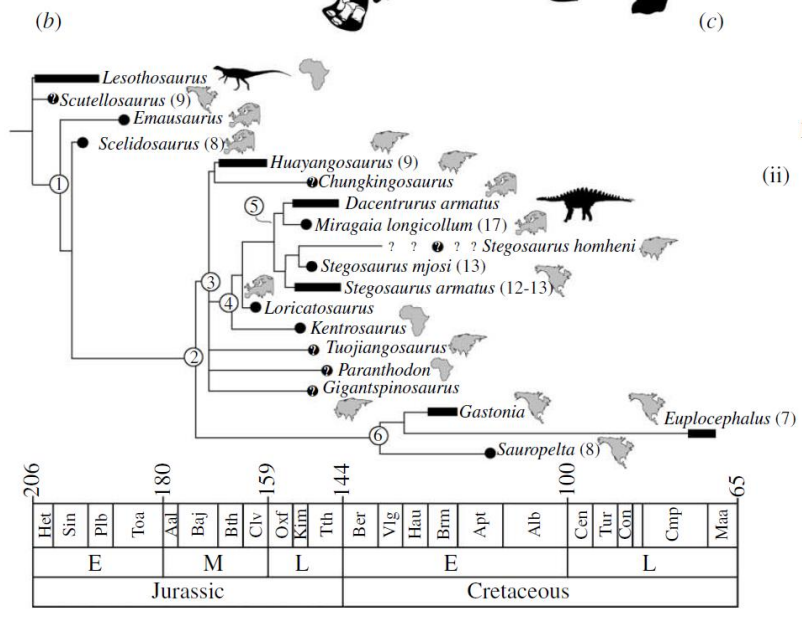
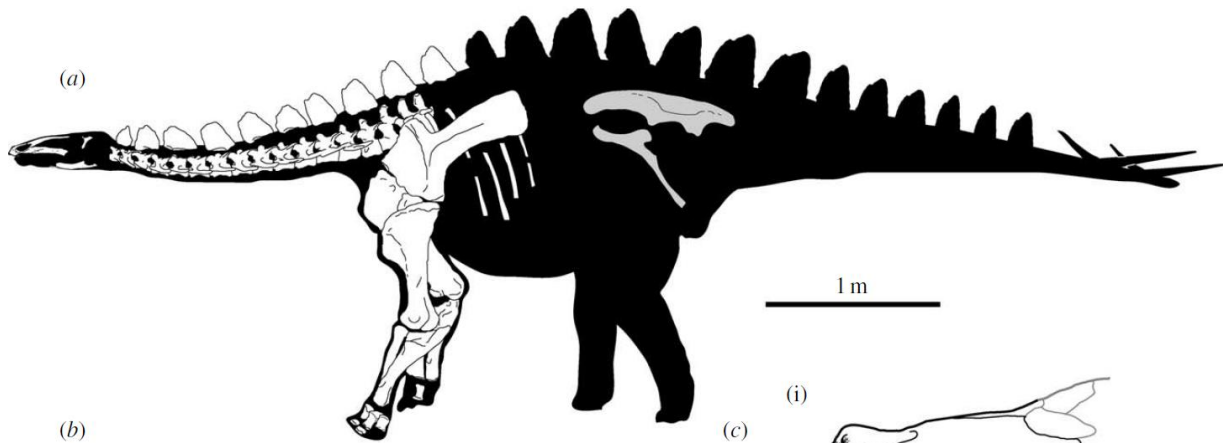
Гніздо з яйцями завроподоморфного динозавра *Massospondylus* - одне з найбільш ранніх свідчень складної репродуктивної поведінки динозаврів. 1 бар = 5 см (за Reisz et al., 2012).

Незвичайні завроподні динозаври з короткою шиєю. Пізня Юра. Rauhut O.W. з колегами (2005) у відкладеннях пізньої Юри на території Патагонії виявили скам'янілості незвичайного завроподного динозавра (дикреозавра *Brachytrachelopan mesai*) - з короткою шиєю (яка була на 40% коротше, ніж у інших завропод). Довга шия - це одна з найважливіших ознак завропод, пов'язана з особливостями їх харчування (обгризання верхніх гілок дерев). Анатомічною основою їх довгої шиї є збільшення (до 19) кількості шийних хребців. Знахідка завропода дикреозавра з короткою шиєю свідчить про інший характер екологічних умов проживання і харчування даної групи динозаврів. Виявлення цього таксона свідчить про швидку радіацію нової морфологічної групи завроморфних динозаврів - дикреозаврів в пізній Юрі в Південній півкулі після відділення Гондвани від північних континентів наприкінці середньої Юри (за Rauhut et al., 2005).



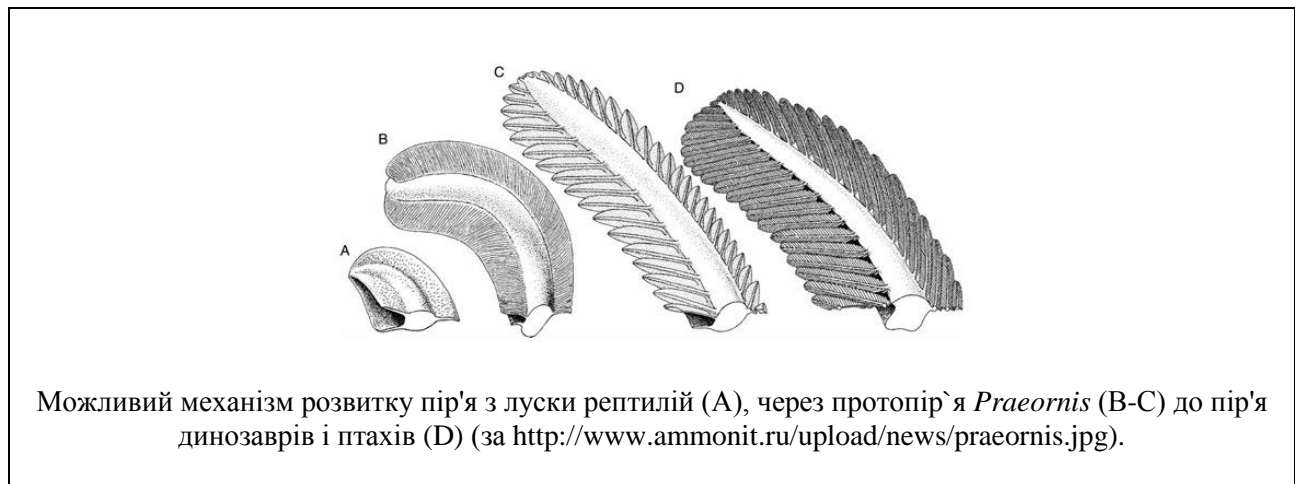
Реконструкція зовнішнього вигляду трьох ліній диплодокових завропод. Де: a - диплодок *Diplodocus carnegii*, верхня Юра, США; b - дикреозавр *Dicraeosaurus hansemanni*, верхня Юра, Танзанія; c - дикреозавр *Brachytrachelopan mesai*, верхня Юра, Аргентина (за Rauhut et al., 2005).

Конвергенція ознаки «довга шия» у деяких груп стегозаврів з завроподними динозаврами. Пізня Юра. Стегозаври - це квадрупедальні динозаври з короткою шиєю і з системою пластин на спині. Це були травоядні тварини, які обгризали нижні гілки рослин. Mateus O. з колегами (2009) на території Португалії в відкладеннях пізньої Юри описали стегозавра з незвичайно довгою шиєю. Причиною збільшення розмірів шиї даного динозавра стало збільшення кількості шийних хребців до 17. Таке подовження шиї, як правило, реєструється у завроподних динозаврів. Це приклад конвергенції в анатомічній будові тварин, пов'язаної, вочевидь, з переходом деяких стегозаврів до обгризання верхніх гілок дерев (за Mateus et al., 2009).

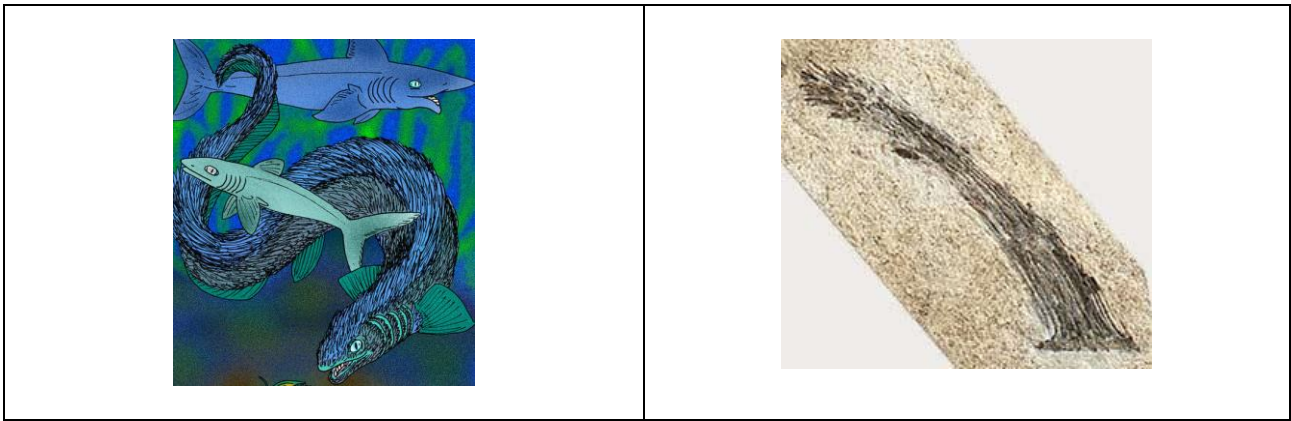


А - реконструкція зовнішнього вигляду стегозавра *Miragaia longicollum* з надзвичайно довгою шиєю, пізня Юра, Португалія; Б - філогенія і хроностратиграфія стегозаврів (за Mateus et al., 2009).

Поява пухового пір'я у динозаврів. Приблизно 161 млн.р.т. у динозаврів з'явилося перше пір'я - як вирости вертикальних шкірних лусок на спині деяких рептилій.



У зв'язку з вищевикладеним цікаво згадати: а) Карбонових лістракантусів - вимерлу групу акул, у яких на спині була дуже довга (до 10 см) пір'єподібна луска, яка складалась з основної ості від якої відходили бічні відростки; б) а також пір'єподібні вирости на тілі Тріасового архозавра лонгісквами.

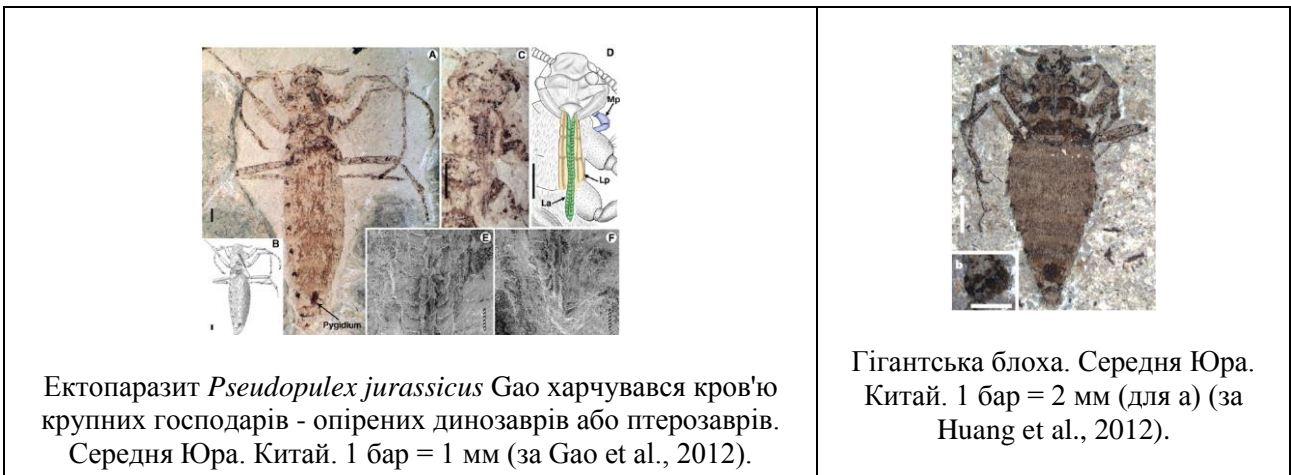


Лістракантус (*Lustracanthus*) - вимерла група акул. Мали на спині дуже довгу (до 10 см), пір'єподібну луску (з основної остю від якої відходили бічні відростки). Карбон - Триас. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Lustracanthus>; http://people.sju.edu/~egrogan/BearGulch/fossils_fish/Lustracanthus_scale.jpg). NB! Вважають, що акули-лістракантуси використовували пір'єподібні вирости свого тіла для маскуванню і нападу на здобич із засідки.

Перше пір'я у динозаврів було тонким пуховим, а не контурним, і служило не для польоту, а для теплоізоляції (в Юрі вночі було холодно і дрібні динозаври, а також малюки великих динозаврів мерзли, оскільки не мали великої маси тіла і, відповідно, не володіли інерційною теплокровністю). Так, в Юрі жив дідусь 13 метрового тиранозавра Рекса - це був невеликий динозавр, заввишки всього 3 метри, який мав пухове пір'я на тілі. Його нащадок - 13 метровий тиранозавр Рекс втратив це пір'я, хоча, цілком можливо, що малюки тиранозавра Рекса мали пухові пір'я і в Крейдяному періоді.

Цікаво згадати, що температура навколишнього середовища в Юрі почала знижуватись приблизно 170 млн.р.т, а до моменту 161 млн.р.т. - практично досягла свого Юрського мінімуму. Таким чином, ознака - розвиток пухового зігріваючого пір'я - закріпилась природним відбором практично відразу ж після похолодання клімату в Юрському періоді.

Ектопаразити наземних хребетних Юрського періода. В породах віком приблизно 165 млн.р.т. знайдено відбитки перших блохоподібних тварин розміром 1,5 - 2 см.



Ектопаразит *Pseudopulex jurassicus* Gao харчувався кров'ю крупних господарів - опірених динозаврів або птерозаврів. Середня Юра. Китай. 1 бар = 1 мм (за Gao et al., 2012).

Гігантська блоха. Середня Юра. Китай. 1 бар = 2 мм (для а) (за Huang et al., 2012).

Ці «блохи» були схожі на сучасних бліх, але були в чотири рази більшими за них, не мали стрибальних ніг, а їх хоботок для висмоктування крові був дуже довгим. Вони паразитували на рептиліях, покритих пір'ям і хутром, і на стародавніх ссавцях. Палеонтологи вважають, що схожість стародавніх і сучасних паразитичних комах - конвергентна і знайдені в Юрських відкладеннях паразитичні комахи тільки зовні схожі на сучасних бліх.

Поява контурного пір'я у динозаврів. Скам'янілості динозаврів, що вже мали контурне пір'я, датуються 155 млн.р.т. Так, приблизно 155 млн.р.т. з'явилися анхіорніси - перші опірені чотирикрили динозаври, зовні схожі на чотирикрилих птахів (оскільки в них було контурне пір'я і на передніх, і на задніх кінцівках).

Деяко пізніше, приблизно 150 млн.р.т., в Юрі з'явилися археоптерикси - це були двокрили опірені динозаври, нащадки хижих двоногих ящерів - дромеозаврів. Зовні - археоптерикси були схожі на звичайних двокрилих птахів. Однак - це зовсім інша еволюційна гілка. Вони мали кігті на крилах, зуби на щелепах і т.н.

В Юрі по повітрю літали такі групи організмів:

А) опірені динозаври, зовні схожі на птахів: чотирикрили динозаври (анхіорніси) і двокрили динозаври (археоптерикси);

Б) птерозаври - летючі ящери, крила яких були сформовані за рахунок шкірних складок, які розростались від тіла; при цьому перетинчасте крило підтримувалось різко збільшеним 4-м пальцем. Наприклад, рамфоринхи - у них був довгий хвіст з характерною лопаттю на кінці, він використовувався як кермо; розмах крил рамфоринхів варіював від 45 см до 2,5 м, дрібні рамфоринхи харчувались комахами, великі - рибою. Цікаво, що пташенята рамфоринхів могли літати і самостійно харчуватись відразу після вилуплення з яйця, батькам не потрібно було їх вигодовувати. Від довгохвостих птерозаврів з часом з'явилися короткохвості птеродактилі, які літали за рахунок ширяючого (плануючого) польоту.

В) справжні птахи. У ранніх птахів на задніх лапах теж було контурне пір'я, але - воно поступово редукувалось, тобто останній загальний предок всіх *Paraves* був чотирикрилим і предки птахів спочатку вчилися літати на чотирьох крилах.

*NB! В Тріасі одна з груп біпедальних архозаврів дала початок предкам птахів - Протоавісам. Наприкінці Юри, приблизно 150 млн.р.т. з'явилися справжні птахи. А їх диверсифікація почалась тільки наприкінці Крейдяного періоду.



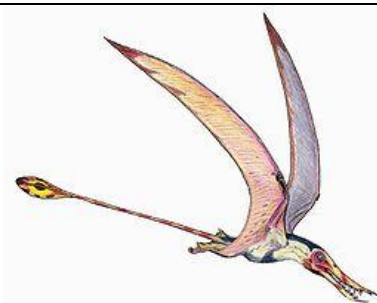
Анхіорніс - чотирикрилий динозавр Юрського періоду родини троодонтів (за <http://wonderwork.ucoz.com/11-200AGE/12AGE/SmallDino/2.jpg>).



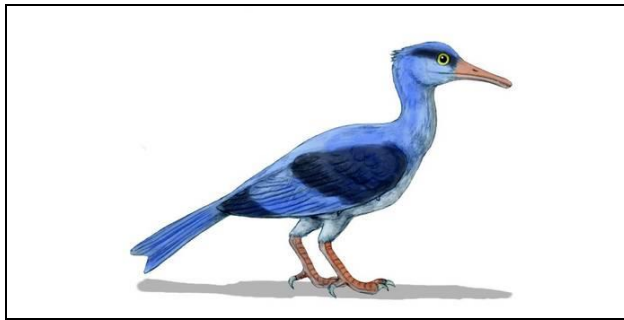
Археоптерикс – опірений двокрилий динозавр (за http://diver-sant.ru/uploads/posts/2012-01/1327506071_ira-12.-2501-nauka.jpg).



Сордес («волохата нечисть») – птерозавр з групи рамфоринхів. Юра. Мали зуби і волосяний покрив на тілі (за http://images.dinosaurpictures.org/sordes1_cedd.jpg).

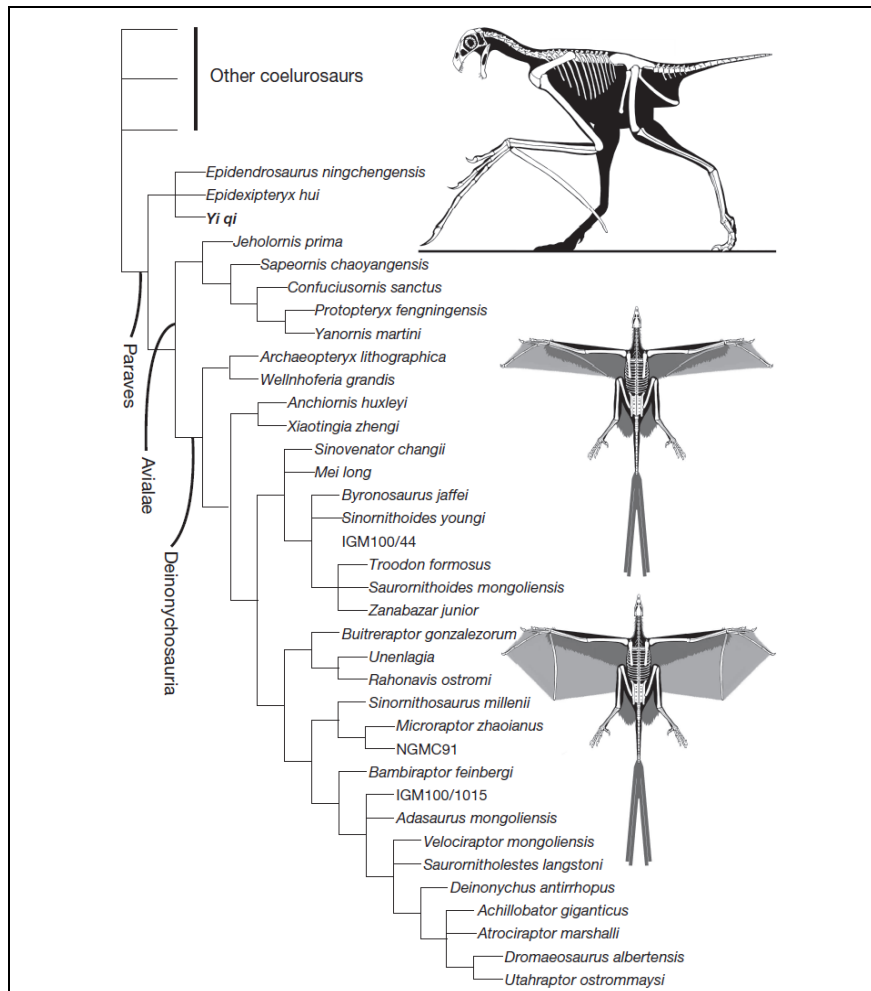


Рамфоринх – представник Юрських птерозаврів (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Рамфоринхи>).



Лонгіптерикс - представник стародавніх птахів. Зовні був схожий на сучасного зимородка. Усі перші птахи мали зуби. Беззубі птахи з'явилися тільки в Крейдяному періоді (за <http://ru.extinct-animals.wikia.com/wiki/Лонгиптерикс>).

Середньо-Юрський летючий теропод. Ху Х. з колегами (2015) у відкладеннях Китаю описали середньо-Юрського теропода Йі кі (Yi qi), який філогенетично відноситься до крилатих теропод і мав жорстке філаментне пір'я незвичайного типу на передніх і задніх кінцівках. Найдивовижніше, що Йі кі мав довгий кістковий виріст, що відходив від кожного зап'ястя, при цьому між цими кістковими виростами і пальцями передніх кінцівок збереглися ділянки перетинчастої тканини. Мабуть, Йі кі мав мембранні аеродинамічні поверхні, які повністю відрізняються від архетипових опірених крил птахів і їх найближчих родичів. Незвичайність будови передніх кінцівок динозавра Йі кі свідчить про численні еволюційні експерименти, які мали місце в епоху появи птахів (за Xu et al., 2015).



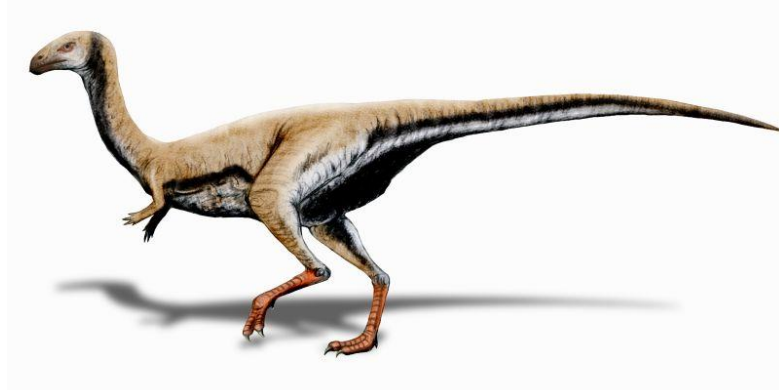
Спрощене філогенетичне дерево целурозаврів, на якому вказано положення динозавра Йі кі, і також реконструкція будови скелета і літального апарату динозаврів Йі кі (за Xu et al., 2015).

Знайдені викопні цератозаврові динозаври - лімузаври - можуть бути перехідною формою між динозаврами і птахами. У 2009 році Ху Х. з колегами у відкладеннях Китаю, що датуються 161-156 млн.р.т., були виявлені скам'янілості лімузаврів (*Limusaurus inextricabilis*). Це - один з найдавніших з відомих на сьогоднішній день цератозаврів. Вважають, що лімузаври можуть бути перехідною формою між динозаврами і птахами.

Знайдений новий динозавр *Limusaurus inextricabilis* мав короткі передні і довгі задні кінцівки, довгу шию і загальну довжину тіла близько 1,7 метрів.

Новий ящір був імовірно рослинноїдним, на це вказувала дзьобовидна без зубів будова передньої частини його морди (пристосування для розгризання насіння і горіхів) і виявлені в шлунку камені-гастроліти. NB! Подальше дослідження, проведене Wang S. з колегами (2017), показало, що лімузаври мали зуби в дитячому віці, а дорослі особини зуби втрачали, набуваючи при цьому дзьоб.

У лімузаврів було виявлено зменшення великого пальця на передніх лапах. Відомо, що лімузаври - це представники тероподної групи динозаврів, еволюційних предків птахів, і що тероподи мають трипалі кінцівки. Тому, редукція першого пальця передніх кінцівок лімузаврів змусила дослідників провести перенумерацію всіх пальців. В результаті вивчення передніх кінцівок лімузаврів було показано, що пальці теропод, які досі вважалися першим, другим і третім (I-II-III), в дійсності є другим, третім і четвертим (II-III-IV), як і у сучасних птахів (NB! кігті сучасних птахів еквівалентні вказівному, середньому і безіменному пальцям рук людини) (цитовано за Xu et al., 2009; https://ru.wikipedia.org/wiki/Limusaurus_inextricabilis; <https://scientificrussia.ru/news/pochemu-u-ptits-net-zubov>).

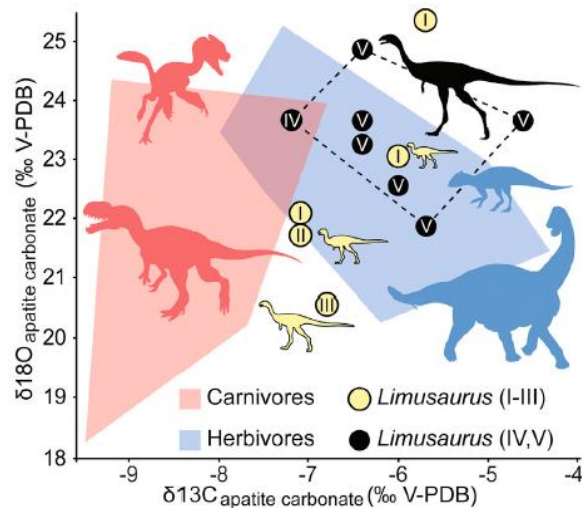
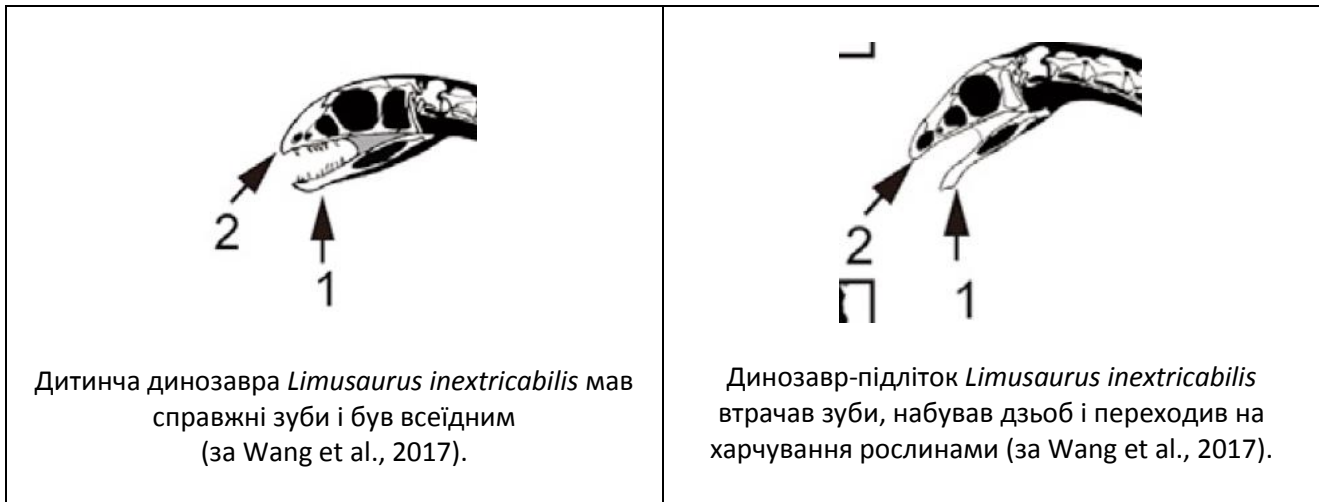


Лімузавр (*Limusaurus inextricabilis*) (за https://ru.wikipedia.org/wiki/Limusaurus_inextricabilis). Під лімузаври (*Limusaurus*), інфраряд Цератозаври (*Ceratosauria*), підряд Тероподи (*Theropoda*), ряд Ящеротазові динозаври (*Saurischia*).

Дитинчата Юрських цератозаврових динозаврів - лімузаврів - мали зуби, тоді як дорослі особини замість зубів набували дзьоб. Wang S. з колегами (2017) проаналізували 19 зразків Юрських цератозаврових динозаврів - лімузаврів (*Limusaurus inextricabilis*), прижиттєвий вік яких відповідав шести онтогенетичним стадіям розвитку даних динозаврів (виявлених на підставі розмірів тіла і даних гістології). Серед 78 онтогенетичних відмінностей між життєвими стадіями лімузаврів - найбільш вразила дослідників наявність зубів у дитинчат лімузаврів і потім заміна зубів на дзьоб у дорослих особин даного виду динозаврів. Проведені дослідження показали, що втрата зубів в онтогенезі лімузаврів була градуальним (поступовим) процесом. Виявлені в онтогенезі у лімузаврів радикальні морфологічні зміни ротового апарату, свідчать про зміну типу харчування від всеїдності у дитинчат до переважно рослинноїдного типу харчування у дорослих особин лімузаврів. Дані висновки також підтверджуються наявністю гастролітів в шлунку дорослих особин і ізотопним складом апатитів кісток викопних лімузаврів.

*NB! Лімузаври належать до групи цератозаврів (*Ceratosauria*). При цьому слід зазначити, що інші представники цератозаврів - були хижаками. Таким чином, в ході онтогенезу лімузаври навчилися отримувати енергію з нових джерел - тобто, з віком вони ставали рослиноїдними (за <http://paleonews.ru/index.php/component/content/article/858-limusaurus>). Які причини могли спровокувати таку радикальну зміну типу харчування в онтогенезі? У комах з повним перетворенням - відмінність у типі харчування між личинкою і дорослою особиною - дозволяє різним онтогенетичним стадіям комахи розійтися по різних екологічних нішах і знімає конкуренцію за ресурси. Цілком можливо, що і у лімузаврів зміна

типу харчування в онтогенезі була викликана необхідністю зняття конкуренції між різними віковими групами лімузаврів за харчові ресурси.



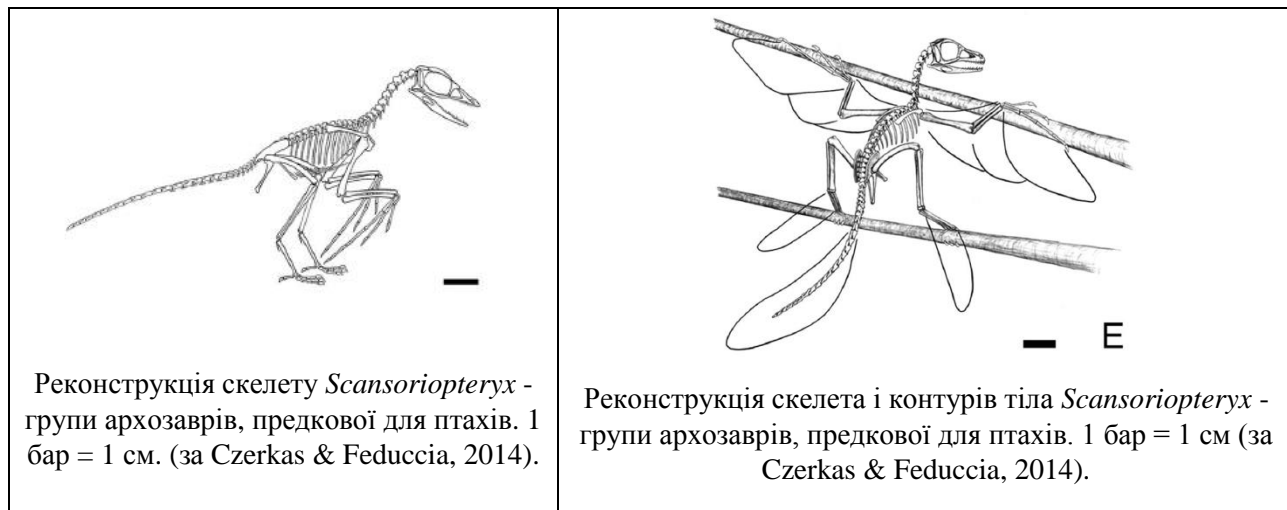
Ізотопна композиція вуглецю і кисню в апатитах кісток різних груп хижих та рослиноїдних динозаврів, а також – в апатитах кісток лімузаврів (*Limusaurus inextricabilis*). Де: по осі ОХ - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю в апатитах кісток, $\delta^{13}\text{C}$; по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування кисню в апатитах кісток, $\delta^{18}\text{O}$; червоним кольором виділено ізотопний склад апатитів в кістках хижих (Carnivores), а синім - в кістках рослиноїдних динозаврів (Herbivores); нумерація усередині кіл на схемі позначає вікові стадії динозаврів *Limusaurus inextricabilis*; пунктирною лінією обмежені ізотопні дані для динозаврів-підлітків *Limusaurus inextricabilis*, які вже втратили зуби і мали гастроліти в шлунку (за Wang et al., 2017).

*NB! Серед сучасних груп тварин тільки у качкодзьобів виявлена втрата зубів в ході онтогенезу: качкодзьоб в міру росту організму втрачає зуби, перетворюючись в беззубу тварину з дзьобом (у молодих качкодзьобів є 8 зубів, які швидко стираються, замінюючись на ороговілі пластини) (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/component/content/article/858-limusaurus>)

В цілому, отримані Wang S. з колегами (2017) результати мають велике значення для розуміння еволюції дзьоба - найважливішої структури ротового апарату деяких клад теропод (*Theropoda*), включаючи сучасних птахів. Мабуть, саме зміни в типі харчування стали основною причиною придбання дзьоба даними групами організмів (за Wang et al., 2017).

Предковий архозавр для групи птахів (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/383-scansoriopteryx>). У ранньо-Юрських відкладеннях Китайської провінції Ляонінь були знайдені залишки єдиної статевонезрілої особи скансоріоптерика.

Scansoriopteryx були крихтними (розміром з горобця) пернатими ящерами, які добре вміли лазити по деревах, плануючи з них за допомогою невеликих крил.



До останнього часу скансоріоптериксів відносили до целурозаврів - групи теропод, від яких, на думку більшості вчених, і з'явилися сучасні птахи. Однак дослідження, проведене Czerkas S.A. і Feduccia A. (2015), змусило переглянути цей підхід. Вчені використовували тривимірну мікроскопію і фотографування при низьких кутах освітлення, щоб прояснити структури, нечітко розглянуті раніше. Отримані дані свідчать про те, що скансоріоптерикси, які знаходяться у самих коренів родоводу птахів, були нащадками ранніх архозаврів, що освоїли лазіння по деревах задовго до появи динозаврів. Відповідно, і птахи - не є нащадками динозаврів, а в кращому випадку їх двоюрідними племінниками. Таким чином, результати, отримані Czerkas S.A. і Feduccia A. (2015), свідчать про те, що птахи походять від особливої групи архозаврів, яка відокремилася від древніх ящерів в далекому минулому, а не від динозаврової лінії, як вважалося раніше (цитовано за [http:// paleonews.ru/index. php/new/383-scansoriopteryx](http://paleonews.ru/index.php/new/383-scansoriopteryx)).

Модулярна еволюція довгохвостих птерозаврів. Середня Юра. Lü J. з колегами (2010) в середньо-Юрських відкладеннях Китаю виявили залишки нового птерозавра *Darwinopterus modularis*, які дозволяють простежити перехід від базових довгохвостих птерозаврів до продвинутих короткохвостих птеродактилів.

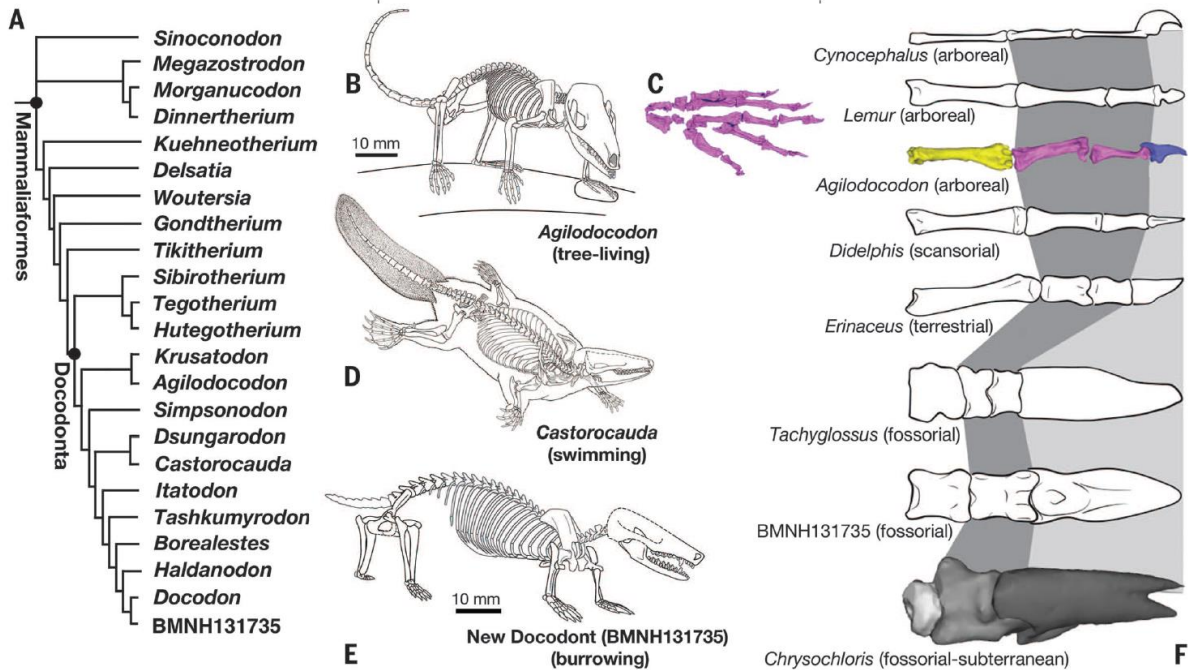


У знайденого дарвіноптеруса виявлено модулярне комбінування ознак, характерних для птерозаврів і птеродактилів. Автори роботи дійшли висновку, що основою природного

відбору є відбір дискретних незалежних і стійких структурних модулів організму (за Lü et al., 2010).

Ссавці

Екологічна різноманітність ранніх докодонтних маммаліаформ (docodontan mammaliaform). Середня Юра. Аналіз фосилій різних груп докодонтних маммаліаформ показав їх пристосування до лазіння по деревах, до плавання, до риття нір (тобто, була виявлена велика екологічна різноманітність маммаліаформ) (за Meng et al., 2015).



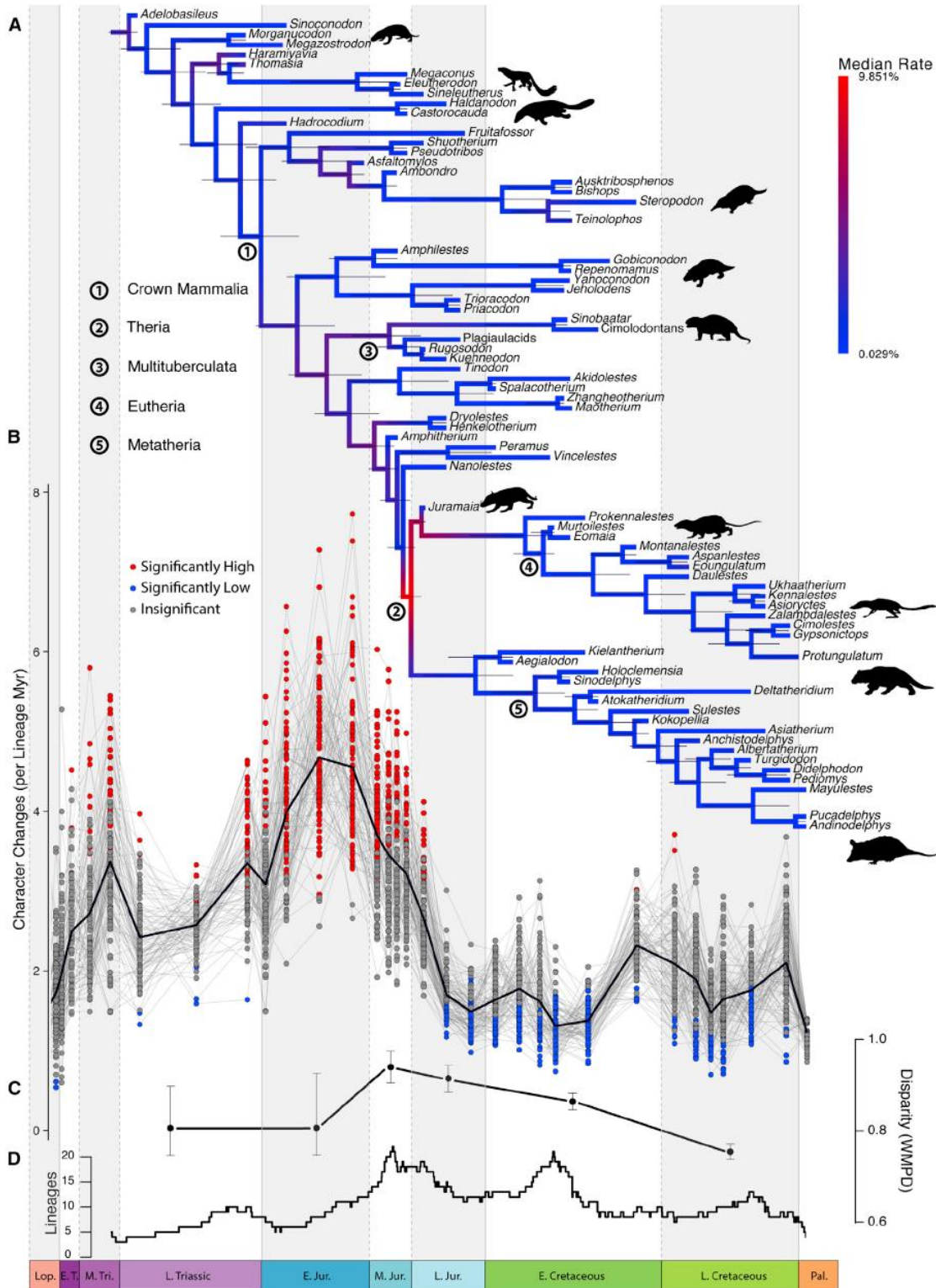
Морфологічна диверсифікація докодонтних маммаліаформ. Де: А - філогенетичне дерево докодонтів; В - агілодокодон (*Agilodocodon*), маммаліаформ, що жив на деревах; С - будова кінцівки агілодокодона; D - касторокауда (*Castorocauda*), плаваючий маммаліаформ; Е - риучий маммаліаформ; F - пропорції фаланг пальців деревних агілодокодонів в порівнянні з пропорціями фаланг пальців *Cynocephalus* (деревні рукокрилі тварини), *Lemur* (деревні примати), *Didelphis* (лазячі тварини), *Erinaceus* (наземні тварини), *Tachyglossus* (однопрохідні, наземно-риючі тварини) і *Chrysochloris* (підземно-риючі тварини) (за Meng et al., 2015).



Реконструкція по викопних залишках зовнішнього вигляду *Castorocauda lutrasimilis* - тварини, схожої на бобра. Істота, знайдена у Внутрішній Монголії китайськими вченими, виглядає так, ніби її зібрали з декількох частин: є в її зовнішності щось від качкодзьоба, видри і бобра. Юра. 164 млн.р.т.
(за <http://www.hizone.info/data/2006/02/24/images/02.jpg>).

Вибух фенотипічних інновацій і таксономічного різноманіття ссавців у середній Юрі - за амплітудою був порівняний з Кембрійським вибухом диверсифікації білатерально-симетричних тварин (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/587-theriancambr>). Нові знахідки фосилій свідчать про дивовижну екоморфологічну різноманітність ссавців, яка сформувалася в середній-пізній Юрі. Close R.A. з колегами (2015), використовуючи велику базу даних, встановили, що швидкість морфологічної

еволюції ссавців значно зросла до настання пізньої Юри і була максимальною в інтервалі рання - середня Юра. Виявлений вибух фенотипічних інновацій за часом збігся зі зростанням видової різноманітності. Потім швидкість появи нових ознак різко знизилася і залишалася досить низькою до кінця Мезозою. При цьому слід зазначити, що в Крейдяному періоді був другий пік видового різноманіття, який, однак, не супроводжувався зростанням морфологічного розмаїття груп ссавців. Таким чином, Тріасові базові стовбурові групи ссавців пройшли глобальну диверсифікацію кронних груп в ранній-середній Юрі.



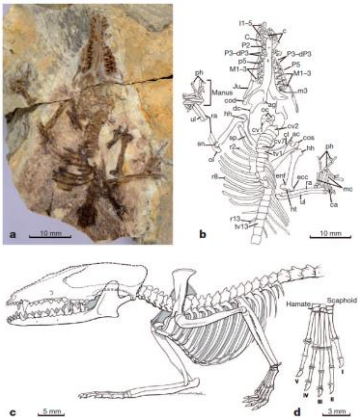

Диверсифікація ссавців в Мезозої. Максимальна швидкість появи нових таксонів і морфологічних інновацій у ссавців відзначена в Юрському періоді (за Close et al., 2015).

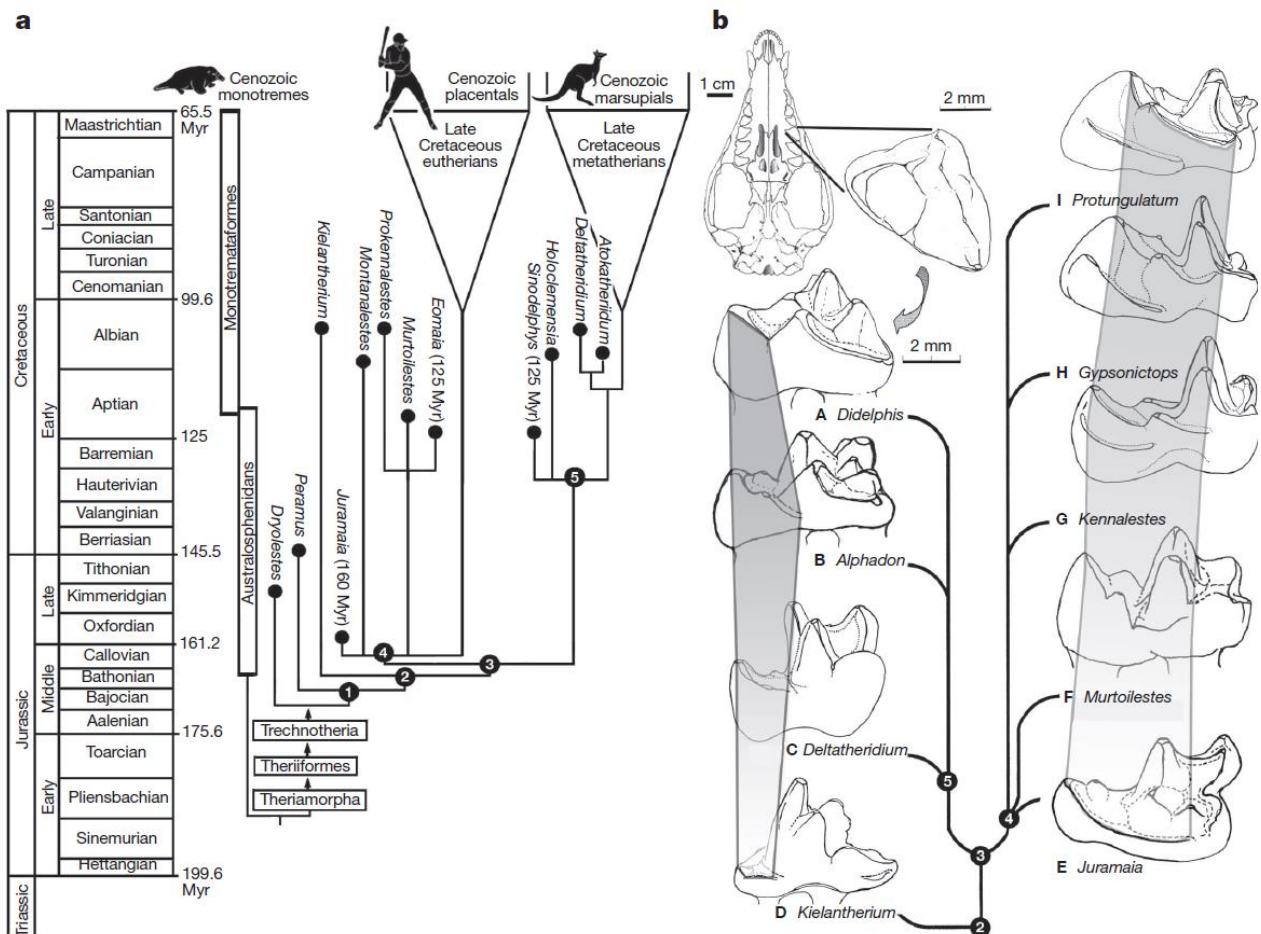
Саме в середині Юрського періоду у ссавців з'явилися характерні плани будови тіла і типи зубів, які потім залишалися впізнаваними протягом десятків мільйонів років. При цьому на початку і середині Юрського періоду частота появи нових ознак приблизно у вісім разів перевищувала такі для кінця Юри і всього Крейдяного періоду. Особливо наочно ця тенденція проявилася у терієв (групи, що об'єднує майбутніх сумчастих і плацентарних), які до кінця Юри розвивалися в 13 разів швидше, ніж після завершення даного періоду. Close R.A. з колегами (2015) підкреслюють, що вони не знають, якою була причина, яка спровокувала цей еволюційний вибух. З одного боку, він міг статися через зміну умов навколишнього середовища, з іншого боку - цілком можливо, що ссавці накопичили "критичну масу" ключових інновацій, які дозволили їм освоювати різні екологічні ніші і пристосовуватися до самих різних умов середовища. Після того, як висока екологічна різноманітність була досягнута, темпи появи інновацій значно сповільнилися.

Встановлена дослідниками в Юрі динаміка появи морфологічних інновацій у тварин - характерна і для інших епох, пов'язаних з адаптивною радіацією, наприклад, для знаменитого Кембрійського вибуху. У Юрі було виявлено велику кількість дивовижних органів, які раптово з'являлися і потім зникали, закріплювалися в ході еволюційного процесу тільки найуспішніші варіанти. Таким чином, Close R.A. з колегами (2015) виявили в історії ссавців їх власний Кембрійський вибух, час немислимих еволюційних експериментів і появи життєвих форм, яких потім ще довго будуть дотримуватися ссавці (за Close et al., 2015).

Поява живородіння у ссавців. В Юрському періоді стародавні однопрохідні (яйцекладучі) ссавці дали початок сумчастим і плацентарним ссавцям. Спочатку ці дані були отримані за методом молекулярного годинника. Тривалий час скам'янілості плацентарних ссавців датувалися тільки наступним Крейдяним періодом. І ось нещодавно в середньо-Юрських відкладеннях (160 млн.р.т.) Китаю Luo Z.X. з колегами (2011) були знайдені фосилізовані залишки найдавнішого з відомих нині плацентарних ссавців - залишки юрамаї (*Juramaia sinensis*). Таким чином, вже в Юрському періоді у ссавців з'явилося живородіння (за Luo et al., 2011).

Живородіння забезпечує більше виживання потомства і, як наслідок, дає переваги живородній групі тварин в певних умовах навколишнього середовища. Дослідження, проведені на сучасних рептиліях, а також палеогеографічний і палеонтологічний аналізи фосилій викопних рептилій, показали, що у рептилій живородіння з'являється при заселенні організмами холодних територій (високо в горах або далеко від екватору). Можливо, що ці ж причини викликали появу живородіння і у ссавців.

 <p>Скам'янілості і реконструкція будови скелета середньо-Юрського плацентарного ссавця юрамаї (<i>Juramaia sinensis</i>) (за Luo et al., 2011).</p>	 <p>Юрамаїя (<i>Juramaia sinensis</i>) - предок плацентарних ссавців. Юра. 160 млн.р.т. В Юрі відбувся поділ ссавців на однопрохідних, сумчастих і плацентарних (і за молекулярним годинником, і, завдяки юрамаї, за фосиліями) (за http://arxgeo.info/wp-content/uploads/2011/08/earliest-placental-mammal.jpg).</p>
---	---



A - Філогенетичне дерево базових еутерієв і метатерієв; B - будова зубів ранніх еутерієв в порівнянні з метатеріями. Де: 1 - *Cladotheria*, 2 - *Boreosphenida*, 3 - продвинуті *Theria*, 4 - *Eutheria* (включаючи *Placentalia*), і 5 - *Metatheria* (включаючи *Marsupialia*) (за Luo et al., 2011).

***Живородіння у хребетних тварин** з'явилося не пізніше Девонського періоду. Нещодавно у відкладеннях верхнього Девона були знайдені фосилізовані рештки стародавньої панцирної риби, з якою пуповиною була пов'язана маленька рибка. Які причини появи живородіння у риб? З одного боку, живородіння захищає потомство від поїдання хижаками. Наприкінці Девона взаємовідносини в системі хижак-жертва сильно загострилися, що могло спровокувати появу живородіння в панцирних риб.

З іншого боку, наприкінці Девонського періоду - сильно похолодало, а внутрішньоутробний розвиток зародка забезпечує його часткове зігрівання, навіть у холоднокровних організмів. Серед сучасних рептилій, групи які перейшли до проживання високо в горах або у високі широти - придбали живородіння, яке захищає потомство від низьких температур навколишнього середовища.

NB! Екологічні та палеоекологічні дослідження рептилій показали, що ознака живородіння з'являється, як правило, у тварин, що мешкають в екваторіальних широтах. Тобто по суті, там, де у рептилій немає необхідності зігрівати своє потомство. Однак, в цих кліматичних умовах дана ознака не закріплюється (тобто, серед екваторіальних мешканців – рептилій з живородінням практично немає). Але, якщо такі рептилії мігрують високо в гори або в більш холодні широти - ознака живородіння виявляється корисною і закріплюється в популяції. Мабуть, в екваторіальних районах ознака живородіння виявляється не вигідною, оскільки вимагає високих ресурсних витрат материнського організму, тоді як в умовах низьких температур - живородіння, не дивлячись на його ресурсомісткість, виявляється вигідною адаптацією і закріплюється в популяції природним відбором.

Які були причини переходу до живородіння у стародавніх Юрських савців? Вірогідно, живородіння стало відповідною реакцією на середньо-Юрське зниження температури навколишнього середовища. NB! Оскільки перехід до живородіння тільки в групі рептилій відбувався не менше 100 разів - цілком можливо, що і серед лій стародавніх савців живородіння з'являлось неодноразово.

NB! Живородіння відомо і серед деяких земноводних, які мешкають в дуже посушливих регіонах. Так, деякі жаби, що живуть у пустелях і напівпустелях, впадають в сезонну сплячку і при

цьому всередині їх організму повільно розвиваються дитинчата. Після початку сезону дощів - розвиток дитинчат прискорюється і завершується появою на світ повністю сформованих організмів.

***Поява живородіння у багатоклітинних тварин.** Живородіння виявлено в усіх групах багатоклітинних тварин: у черв'яків, у членистоногих (ракоподібних, хеліцерових, комах), у мохуваток, у кишковопорожнинних (корали, медузи), у губок (личинко-живородіння), у молюсків (двостулкових, черевоногих), у голкошкірих, у хребетних тварин (риби, земноводні, рептилії, ссавці). Проведений статистичний аналіз показав, що у багатоклітинних тварин в різних групах не менше 150 разів з'являлось живородіння у відповідь на зміну умов навколишнього середовища. Основною причиною переходу до живородіння вважаються низькі температури навколишнього середовища. Цікаво відзначити, що і у хребетних, і у безхребетних тварин відомі зворотні переходи - від живородіння до відкладання яєць.

Оскільки живородіння у різних груп багатоклітинних тварин базується на різних анатомічних пристосуваннях - то це говорить про конвергентну появу ознаки живородіння у не близькоспоріднених груп в холодних кліматичних умовах. При цьому у багатьох груп незалежно формується плацента - орган, який забезпечує живлення і газообмін плода від материнського організму. Плацента виявлена у черв'яків, у членистоногих, у мохуваток, у риб, у рептилій, у ссавців. При цьому - будова плаценти ссавців і мохуваток - принципово різна, а будова плаценти ссавців і оніхофор (*Onychophora*) - є дуже схожою.

Для живородіння - необхідним є дотримання ряду умов: а) організм матері не повинен відторгати зародок (тобто, необхідно блокувати імунну систему); б) тканини матері повинні перебудуватися і забезпечити харчування зародка (тобто необхідно розростання і утворення синцитію материнськими клітинами). Всі ці функції можуть виконувати одомашені віруси. У ссавців для формування плаценти необхідна робота генів Peg10, Peg11, Mart1-9, SyncytinA, SyncytinB. Всі ці гени є ретротранспозонами, т.т. вірусами, колись одомашеними клітинами, і які втратили свою патогенність.

Гени Peg10-11 і Mart1-9 відносяться до суперродини Ty3/Gypsy ретротранспозонів. Проведені дослідження показали, що ретротранспозони суперродини Ty3/Gypsy є у всіх багатоклітинних тварин. І вони підселилися в їх ДНК не пізніше 600 млн.р.т. (тобто до розходження ліній первинно- і вторинноротих тварин). *NB! Цікаво відзначити, що на хробаках ценорхабди елегантної *C. elegance*, було показано, що ретротранспозони суперродини Ty3/Gypsy активуються при низьких стресових для даного виду тварин температурах навколишнього середовища.

Чому ж у ссавців живородіння з'явилося тільки в Юрському періоді, приблизно 160 млн.р.т? Виявляється, у предків ссавців, ретротранспозони родини Sushi суперродини Ty3/Gypsy - перетворились в псевдогени через поломки промотора. У Юрі у цих генів з'явився новий промотор - і у ссавців знову з'явилося живородіння.

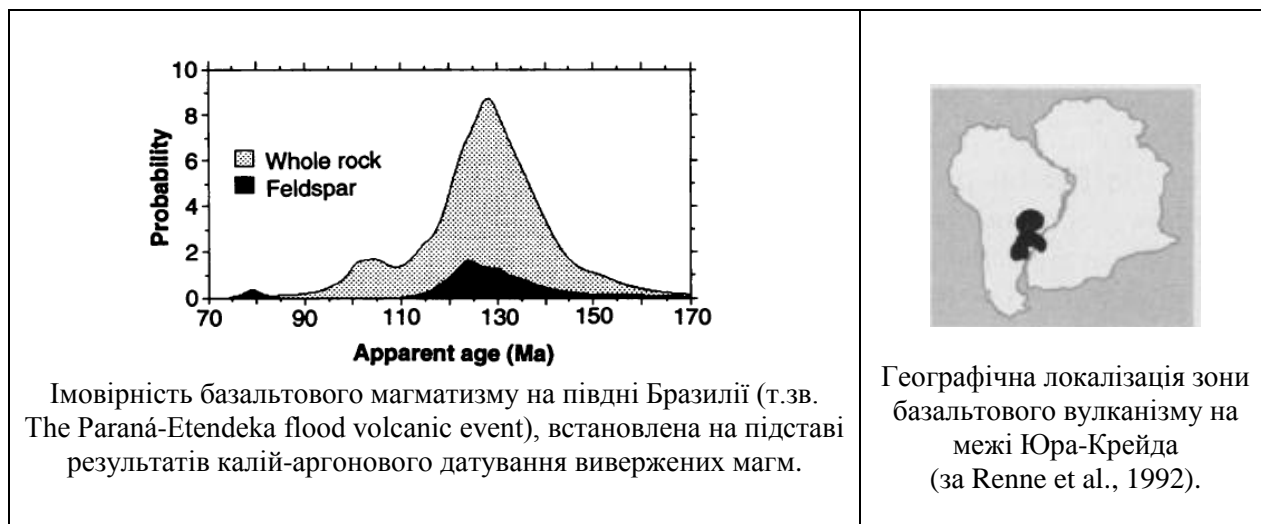
Таким чином, цілком можливо, що анатомічно і гістологічно різні структури, які забезпечують живородіння у ссавців - ґрунтуються на роботі дуже древніх, одомашених понад 600 млн.р.т. ретровірусів групи Ty3/Gypsy. При цьому на роботу цих древніх ретротранспозонів накладаються генетичні програми тих груп тварин, у яких в холодних умовах з'являється живородіння. А це, в свою чергу, призводить до того, що морфологія структур, які забезпечують живородіння, - виявляється різною.

Відокремлення терій від прототерій і поява у терієвих ссавців імпринтинга гена M6P/IGF2R. Середня Юра. Механізм імпринтинга гена M6P/IGF2R з'явився у ссавців в середині Юри, не пізніше 150 млн.р.т., після відділення лінії терій від прототерій (імпринтинг відключає батьківський алель, що призводить до функціонування тільки материнського алеля даного гена). Цей ген кодує мультифункціональний білок, який бере участь в транспорті лізосомних ферментів, в органогенезі зародка, в припиненні розвитку пухлин і в формуванні імунітету. Сьогодні імпринтинг цього гена чітко показаний у опосумів (сумчасті ссавці) і гризунів (плацентарні ссавці). Killian J.K. з колегами (2001) показали імпринтинг даного гена у парнокопитних ссавців, у гризунів і у сумчастих ссавців. Однак, не виявили імпринтинг даного гена у рукокрилих і у приматів (в т.ч. у лемурів і у людей). Отримані результати свідчать про специфічну втрату ознаки імпринтинга даного гена у деяких ліній ссавців. У лінії приматів імпринтинг даного гена зник в Крейдяному

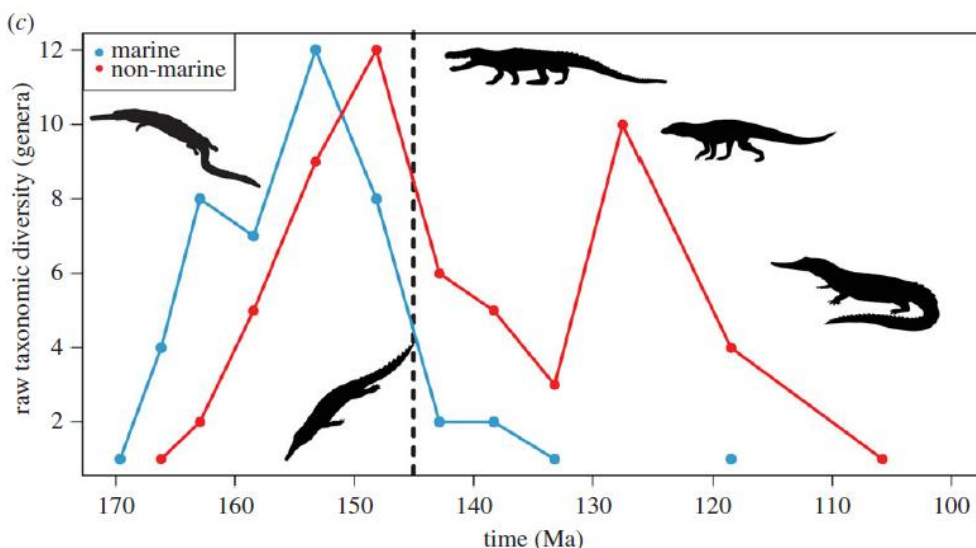
періоді, приблизно 75 млн.р.т., що не супроводжувалось зниженням життєздатності потомства (за Killian et al., 2001).

Термінальна Юра: зміна фаун чи масове вимирання біоти?

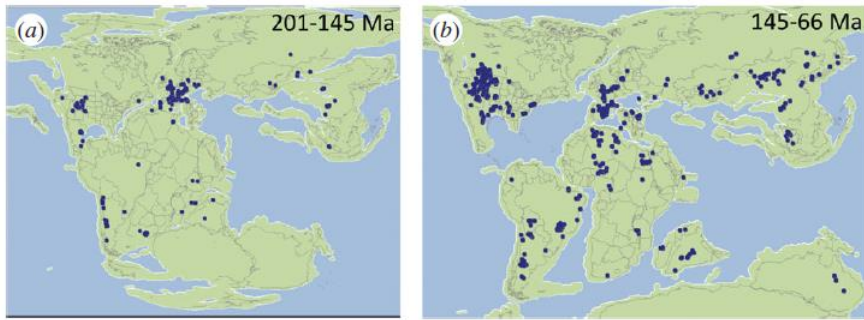
Згідно даних одних дослідників - наприкінці Юрського періоду відбулась лише зміна фаун: замість одних груп - почали панувати інші групи. Проте, згідно інших даних, на межі Юри і Крейди мало місце масове вимирання біоти. Ряд дослідників вважають, що вимирання фауни на межі Юра-Крейда було пов'язане з інтенсивним траповим вулканізмом в магматичній провінції Парана-Етендека. Але, радіоізотопне датування вивержених порід, показало, що масований базальтовий магматизм на півдні Бразилії (т.зв. The Paraná-Etendeka flood volcanic event), мав місце в ранній Крейді, вже після межі Юра-Крейда. І, таким чином, не міг стати причиною термінального Юрського вимирання біоти (за Renne et al., 1992).



Вимирання крокодилових на межі Юра – Крейда. Tennant J.P. з колегами (2016) виявили зниження рівня різноманітності морських і не морських груп крокодилових на кордоні Юра-Крейда і гальмування процесів появи нових груп в ранній Крейді.



с - Таксономічна різноманітність Юрських і Крейдяних морських (блакитна крива) і не морських (червона крива) крокодилових; де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - таксономічне різноманіття крокодилових (за Tennant et al., 2016).

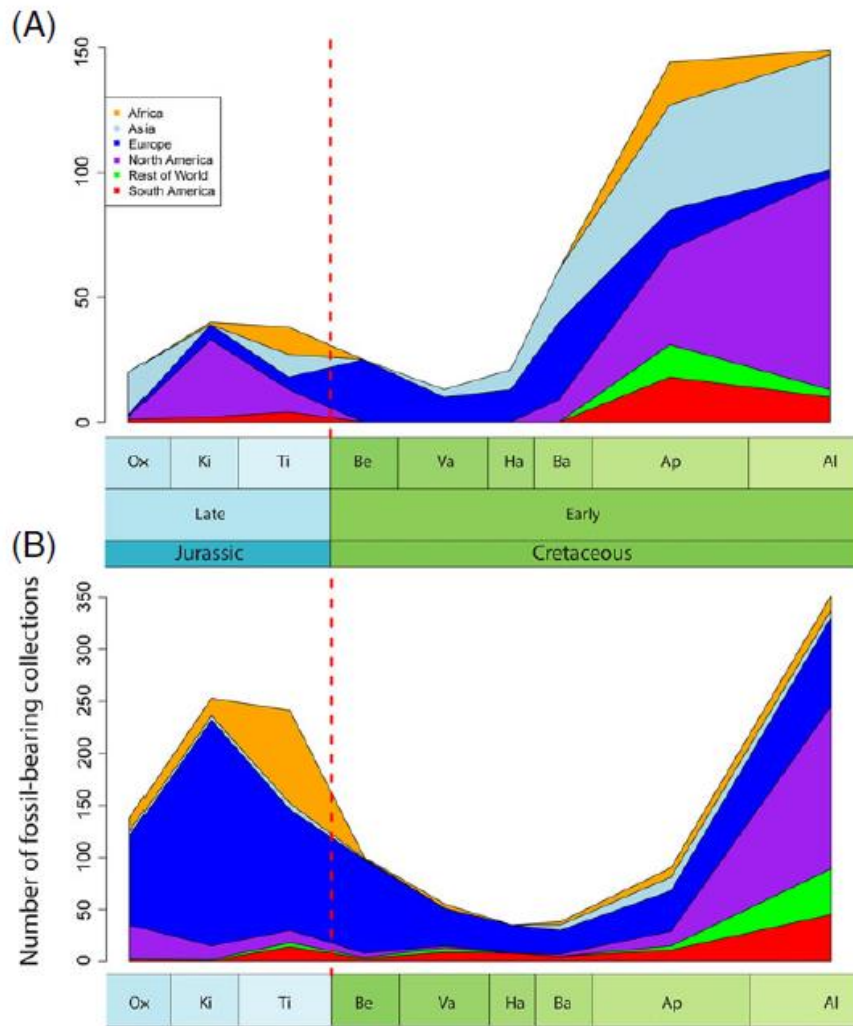


а, б - Реконструкція на палеокарті зустрічальності Юрських (201 - 145 млн.р.т.) і Крейдяних (145 - 66 млн.р.т.) крокодилових (за Tennant et al., 2016).

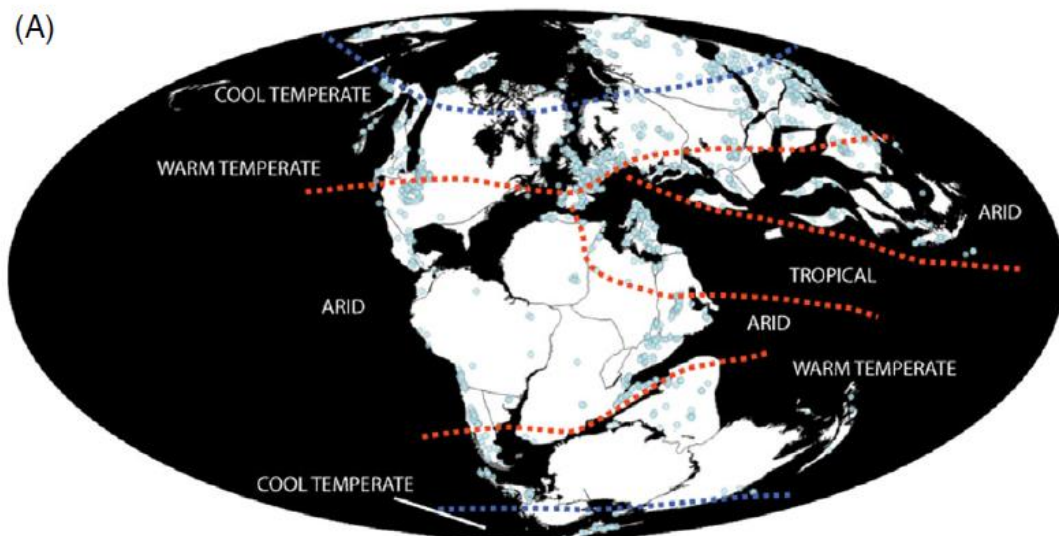
Автори дослідження вважають, що виявлені на кордоні Юра-Крейда зміни рівня моря і епізодичні порушення вуглецевого і сірчаного циклів є основною причиною вимирання крокодилових в дану епоху (за Tennant et al., 2016).

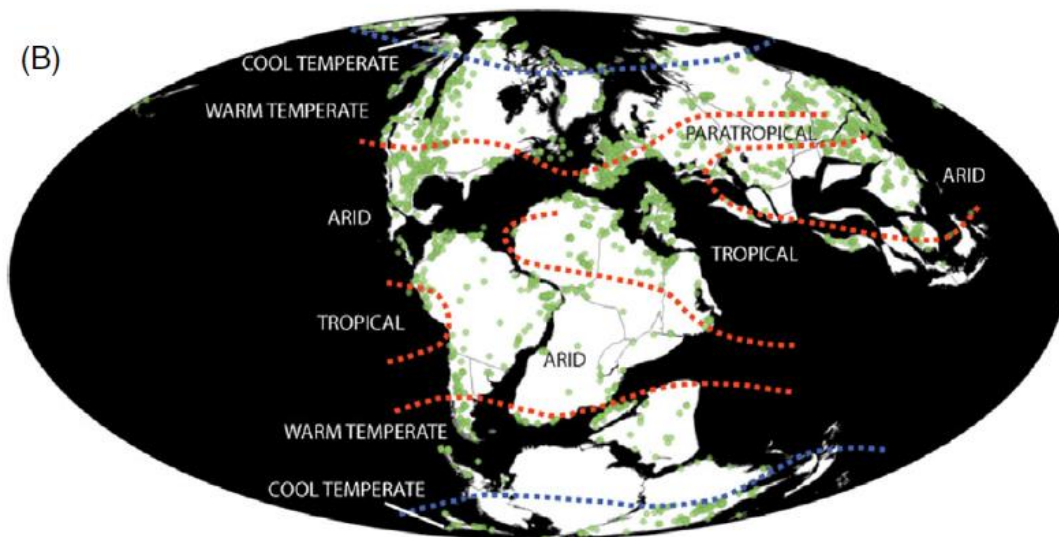
Зміна фаун і екологічних умов на межі Юра-Крейда. Часовий інтервал пізня Юра - рання Крейда - це епохи радикальних змін умов навколишнього середовища і руйнування наземних і морських екосистем. Історично, кордон між Юрою і Крейдою класифікували як епоху одного з восьми масових вимирань біоти. Однак, подальші дослідження виявили більш складний характер біотичних і абіотичних подій на кордоні Юра-Крейда. Tennant J.P. з колегами (2016) встановили, що в даному часовому інтервалі мали місце короточасні катастрофічні події, масштабні тектонічні процеси і пертурбації умов навколишнього середовища, які призвели до драматичних змін наземних і морських фаун, що супроводжувалось глобальним зниженням біологічного різноманіття на Землі (яке тільки частково може бути пояснено поганим збереженням зразків).

В наземних екосистемах найбільше постраждали великі спеціалізовані організми, такі, наприклад, як зауріхієві динозаври (sauropod dinosaurs). Середньо-розмірні тетанурові тероподи (tetanuran theropods) прийшли в занепад і були заміщені більш крупно-розмірними групами, а базові еузавроподи були заміщені неозавроподними фаунами. Розквіт групи, предкової для птахів (paravian theropods), було посилено конкуренцією з птерозаврами, що в підсумку, призвело до вибухової радіації птахів. Дрібні, екологічно більш різноманітні наземні не-архозаврові групи, такі як лісамфібії (lissamphibians) і маммаліаформи (mammaliaforms) - виявилися практично не чутливими до цього вимирання. Більш того, задокументовано появу великої кількості сучасних груп даних тварин саме на кордоні Юра-Крейда. В морських екосистемах вимирання торкнулось низько-широтної мілководної шельфової фауни, що пов'язано зі значним евстатичним зниженням рівня моря наприкінці Юри. Більш рухливі і екологічно пластичні морські групи, такі як іхтіозаври, пережили кордон Юра-Крейда практично без втрат. Висока швидкість вимирань і зміни фаун серед інших морських макро-хижаків, включаючи плезіозаврів, супроводжувалась появою більшості ліній сучасних акул. Групи, які займали і морські, і наземні екосистеми, включаючи крокодилових, пройшли через селективне вимирання мілководних прибережних груп, тоді як черепахи - диверсифікували. Проведені дослідження виявили різну селективність вимирань на кордоні Юра-Крейда в наземних і в морських екосистемах. Автори роботи ідентифікували серії абіотичних факторів, які могли спровокувати дану селективність вимирань. Серед них: множинне падіння астероїдів, кілька епізодів базальтового магматизму, драматичні зміни клімату, порушення океанічної циркуляції і ін. В цілому, проведене дослідження показало, що хоча межа Юра-Крейда не входить до групи подій масового вимирання біоти, проте є важливим перехідним періодом в історії розвитку життя на Землі (за Tennant et al., 2016).



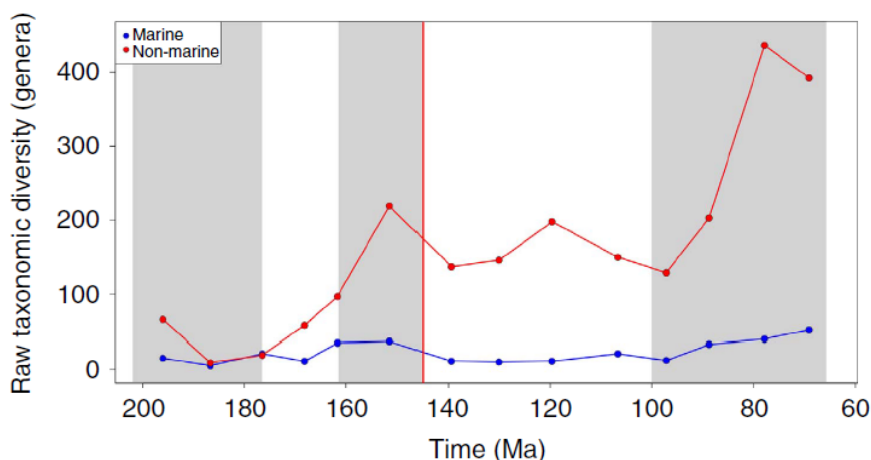
Пізньо-Юрські і ранньо-Крейдяні колекції фосилій хребетних тварин з урахуванням континентів проживання древніх організмів: червоним кольором - вказані скам'янілості Південної Америки, жовтим - Африки, блакитним - Азії, синім - Європи, фіолетовим - північної Америки, зеленим - інших частин світу. Де: А - колекції наземних хребетних тварин; В - колекції морських хребетних тварин; по осі ОУ - кількість колекцій фосилій; по осі ОХ - геологічний час (за Tennant et al., 2016b).



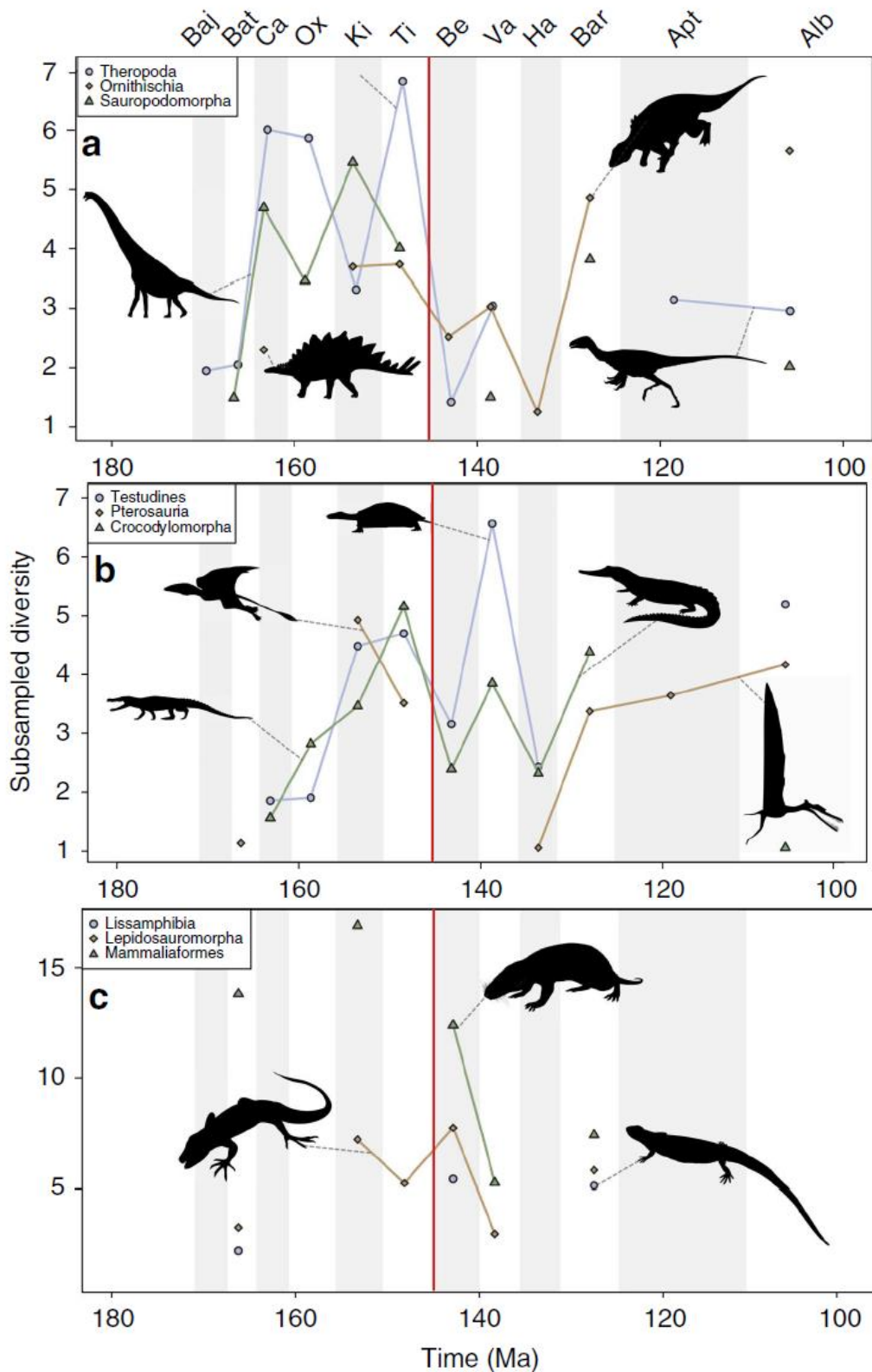


А - пізньо-Юрська (Оксфордій - Тітоній) і В - ранньо-Крейдяна (Берріасій - Альб) глобальна зустрічальність фосилій з урахуванням кліматичних умов регіонів проживання (за Tennant et al., 2016b).

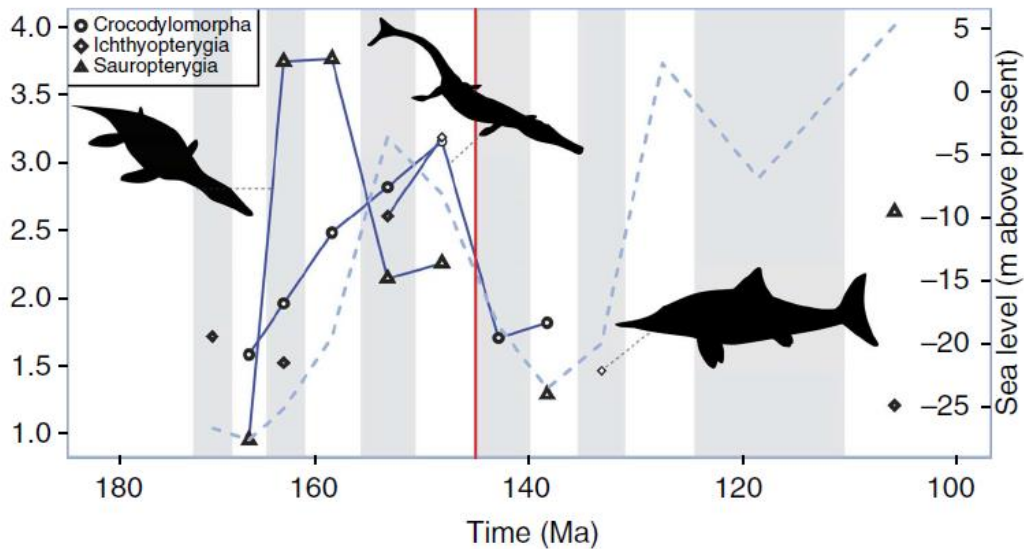
Зміна фаун тетрапод на кордоні пізнь Юра - рання Крейда. В результаті досліджень, проведених Tennant J.P. з колегами (2016a), було показано, що морська і наземна фауни тетрапод піддалися глобальній екологічній і таксономічній реорганізації на кордоні між Юрським і Крейдяним періодами. Не дивлячись на те, що різноманітність таких груп, як птерозаври і завроподи - почала знижуватися до кордону Юра-Крейда, а різноманітність ссавців і орнітіхій - почала знижуватися в ранній Крейді, для більшості клад було задокументовано найбільше зниження різноманітності саме на кордоні Юра-Крейда. Магнітуда зниження біорізноманіття коливалася від 33% для орнітіхій до 75-80% у теропод і птерозаврів. Зниження біорізноманіття супроводжувалося збільшенням швидкості вимирання груп, в деяких випадках - до рівня, характерного для масових вимирань біоти, і значним зниженням швидкості появи нових груп - до ранньої Крейди. Отримані дані свідчать про серію імпульсів вимирань і радіації груп, кульмінаційною точкою яких став сплеск екологічних змін на кордоні Юра-Крейда. Слід зазначити, що перехідний період завершився радіацією деяких важливих клад в ранній Крейді, включаючи птахів, лісамфібій і деяких груп напівводних черепах.



Зміни таксономічного різноманіття тетрапод (на рівні родів) для наземної і морської біоти в інтервалі 200 - 65 млн.р.т. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - таксономічне різноманіття родів морських (синя крива) і наземних (червона крива) тетрапод (за Tennant et al., 2016a).

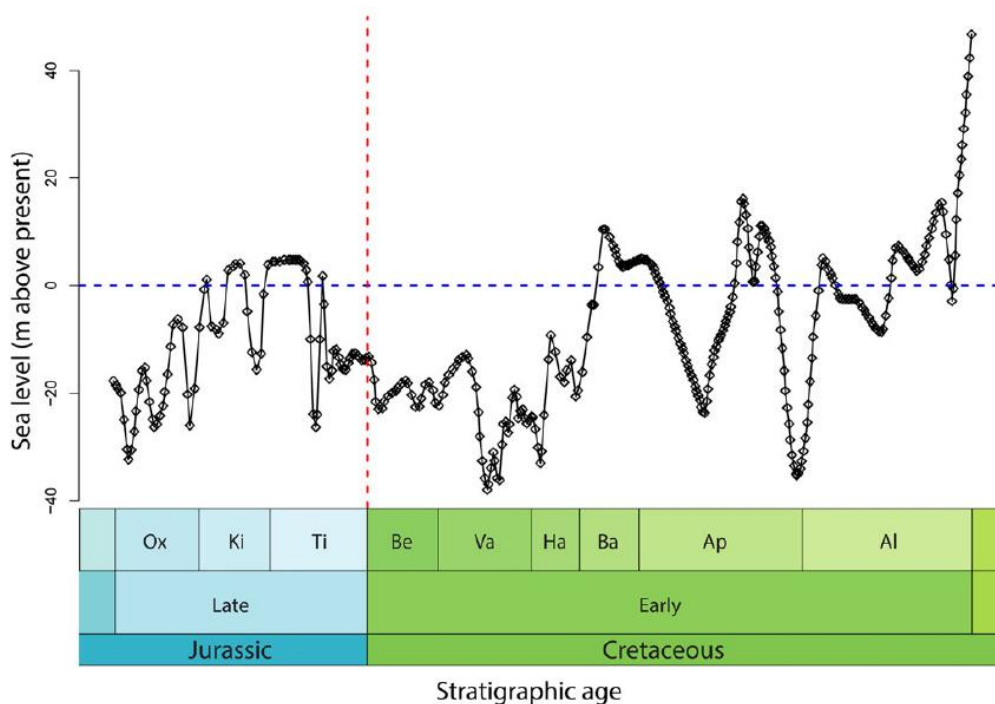


Глобальна різноманітність наземних тетрапод в пізній Юрі - ранній Крейді. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; червоною вертикальною лінією позначений кордон Юра-Крейда; білими і сірими стовпчиками виділені кордони епох; по осі ОУ - різноманітність груп наземних тетрапод: а - основні групи динозаврів (Theropoda - тероподи, Ornithischia - орнітіхії, Sauropodomorpha - зауроподоморфи); б - основні групи черепахових, крокодилячих і птерозаврів (Testudines - черепахові; Pterosauria - птерозаври, Crocodylomorpha - крокодилomorфи); с - основні групи ссавців, лепідозаврів і лісамфібій (Lissamphibia - лісамфібії, Lepidosauromorpha - лепідозавроморфи, Mammaliaformes - маммаліаформи) (за Tennant et al., 2016a).



Глобальна різноманітність морських тетрапод в пізній Юрі - ранній Крейді. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; червоною вертикальною лінією позначений кордон Юра-Крейда; білими і сірими стовпчиками виділені кордони епох; по осі ОУ - різноманітність груп морських тетрапод (ліва шкала): крокодилморфи (Crocodylomorpha), іхтіоптеригії (Ichthyopterygia) і завроптеригії (Sauropterygia); блакитна пунктирна лінія - рівень моря в порівнянні з сучасним, м (права шкала) (за Tennant et al., 2016a).

Tennant J.P. з колегами (2016a) встановили, що принциповою рушійною силою, яка запустила події змін в фаунах тетрапод - стали евстатичні зміни рівня моря, які вплинули на доступність прибережних морських екосистем і сприяли алопатичному видоутворенню на суші.



Зміни рівня моря в пізній Юрі - ранній Крейді. Де: по осі ОХ - геологічний час; по осі ОУ - рівень моря в порівнянні з сучасними оцінками, м (за Tennant et al., 2016b).

При цьому автори роботи підкреслюють необхідність врахування також інших, не менш важливих факторів. Зокрема, межа Юра-Крейда характеризувалась значними змінами в співтоваристві морських мікроорганізмів, що було пов'язано з ростом рівня глобальних засух, які призвели до оліготрофії морських вод. Другою причиною зміни хімічного складу морської води стала глобальна регресія рівня моря на кордоні Юра-Крейда. Крім того, на

кордоні Юра-Крейда мав місце позаземний імпакт (т.зв. Мороквенгський болідний імпакт, the Morokweng bolide impact) на території Південної Африки, а також численні епізоди ранньо-Крейдяного базальтового вулканізму, включаючи появу плато Онтонг-Ява (the Ontong Java Plateau), що стало набагато більш значущою вулканічною подією, ніж вулканізм, пов'язаний з термінальним Крейдяним вимиранням біоти. Вважають, що саме ця вулканічна подія зіграла основну роль в еволюції тетрапод в ранній Крейді.

Таким чином, автори дослідження вважають, що комбінація стресових факторів: евстатичне зниження рівня моря, зміни в спільнотах морських мікроорганізмів, падіння астероїда і потужний вулканізм – вплинули на складність біотичних подій в групі тетрапод в пізній Юрі - ранній Крейді. Комплексна дія стресових факторів призвела в кожній з груп тетрапод до істотного зниження біорізноманіття, до вимирання серед кількох важливих клад і до радіації численних сучасних груп тетрапод (за Tennant et al., 2016a).

***Мороквенгська астроблема** - ударний кратер. Знаходиться в Південній Африці у Північно-Західній провінції (ПАР) неподалік від міста Мороквенг, поряд з ботсванським кордоном. Кільце кратера було стерте за мільйони минулих років і зараз перебуває під піском Калахарі. Утворений астероїдом, що мав від 5 до 10 км у діаметрі. Удар створив кратер розміром близько 70 км у діаметрі. Вік кратера оцінюється в $145,0 \pm 0,8$ млн.р.т., тобто співпадає з границею Юри і Крейди. Виявлений в 1994 р., він не проявляється на поверхні, але був нанесений на карту шляхом магнітних і гравіметричних обстежень. Основні зразки показали, що вони були утворені внаслідок удару *L*-хондритного астероїда (цитовано за <https://uk.wikipedia.org/wiki/>).

Мороквенгський астероїд не міг спровокувати масове вимирання біоти на кордоні Юра-Крейда. Дослідження, проведені Reimold W.U. з колегами (2002), показали, що діаметр Мороквенгської імпактної структури (the Morokweng impact structure) не перевищує 80 км. Відомо, що падіння астероїдів, які залишають імпактні кратери діаметром менше 80 км - не призводять до масових вимирань біоти. Таким чином, біотична криза на кордоні Юра-Крейда не могла бути спровокована падінням цього астероїда (за Reimold et al., 2002).

***Плато Онтонг-Ява** – велике океанічне плато, розташоване в Тихому океані на північ від Соломонових островів. Плато займає площу близько 2 мільйонів км², що можна порівняти з розмірами Аляски, його потужність досягає 30 км. Плато має вулканічне походження і складається переважно з базальтів. Плато, разом з деякими іншими утвореннями, є частиною однієї великої магматичної провінції, базальтові виливи якої сформували плато Онтонг-Ява і стали одними з найбільших вулканічних вивержень на Землі за останні 300 млн. років. Було вивержено до 100 мільйонів км³ магми, яка покрила близько 1% поверхні Землі. Плато Онтонг-Ява сформувалося 120 - 125 млн.р.т., центр мантіяного плюму був названий Луїсвільською гарячою точкою. Час формування плато відповідає початку Крейдяної океанічної аноксичної події (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

*NB! Відомо, що підводний вулканізм, зазвичай не є причиною масових вимирань біоти. Крім того, події формування вулканічного океанічного плато Онтонг-Ява відбувались значно пізніше межі Юра-Крейда, приблизно 122 млн.р.т. Таким чином, скоріш за все, події потужного магматизму в цій вулканічній провінції не були причиною масового вимирання біоти наприкінці Юрського періода.

Література:

Хаин В.Е., Короновский Н.В., Ясаманов Н.А. Историческая геология. – М.: Изд-во МГУ, 1997. – 448 с.

- Adl S.M., Simpson A.G., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R. et al. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // *J. Eukaryot. Microbiol.* – 2005. – Vol. 52(5). – P. 399 - 451.
- Benson R.B., Campione N.E., Carrano M.T., Mannion P.D, Sullivan C., Upchurch P., Evans D.C. Rates of dinosaur body mass evolution indicate 170 million years of sustained ecological innovation on the avian stem lineage // *PLoS Biol.* – 2014. – Vol. 12(5):e1001853. doi: 10.1371/journal.pbio.1001853.
- 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.
- Bergmann N.M., Lenton T.M., Watson A.J. COPSE: A new model of biogeochemical cycling over phanerozoic time // *Am. J. Sci.* – 2004. – Vol. 304. – P.397 - 437.
- Berner R.A. Phanerozoic atmospheric oxygen: New results using the GEOCARBSULF model // *Am. J. Sci.* – 2009. – Vol. 309. – P. 603 - 606.
- Close R.A., Friedman M., Lloyd G.T., Benson R.B. Evidence for a mid-Jurassic adaptive radiation in mammals // *Curr. Biol.* – 2015. – Vol. 25(16). – P. 2137 - 2142. doi: 10.1016/j.cub.2015.06.047.
- Czerkas S.A., Feduccia A. Jurassic archosaur is a non-dinosaurian bird // *J. Ornithol.* – 2014. DOI 10.1007/s10336-014-1098-9.
- Decelle J., Probert I., Bittner L., Desdevises Y., Colin S., de Vargas C., Galí M., Simó R., Not F. An original mode of symbiosis in open ocean plankton // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(44). – P. 18000 - 18005. doi: 10.1073/pnas.1212303109.
- Deniaud-Bouet E., Kervarec N., Michel G., Tonon T., Kloareg B., Cecile Herve C. Chemical and enzymatic fractionation of cell walls from *Fucales*: insights into the structure of the extracellular matrix of brown algae // *Annals of Botany.* – 2014. – Vol. 114. – P. 1203 – 1216, 2014 doi:10.1093/aob/mcu096.
- Eagle R.A., Tütken T., Martin T.S., Tripathi A.K., Fricke H.C., Connelly M., Cifelli R.L., Eiler J.M. Dinosaur body temperatures determined from isotopic (¹³C-¹⁸O) ordering in fossil biominerals // *Science.* – 2011. – Vol. 333(6041). – P. 443 - 445. doi: 10.1126/science.1206196.
- Foffa D., Young M.T. The cranial osteology of *Tyrannoneustes lythrodictikos* (*Crocodylomorpha: Metriorhynchidae*) from the Middle Jurassic of Europe // *Peer J.* – 2014. – Vol. 2;2:e608. doi: 10.7717/peerj.608.
- Fricke H.C., Henececroth J., Hoerner M.E. Lowland-upland migration of sauropod dinosaurs during the Late Jurassic epoch // *Nature.* – 2011. – Vol. 480(7378). – P. 513 - 515. doi: 10.1038/nature10570.
- Friedman M., Shimada K., Martin L.D., Everhart M.J., Liston J., Maltese A., Triebold M. 100-million-year dynasty of giant planktivorous bony fishes in the Mesozoic seas // *Science.* – 2010. – Vol. 327(5968). – P. 990 - 993. doi: 10.1126/science.1184743.
- Gao T.P., Shih C.K., Xu X., Wang S., Ren D. Mid-Mesozoic flea-like ectoparasites of feathered or haired vertebrates // *Curr. Biol.* – 2012. – Vol. 22(8). – P. 732 - 735. doi: 10.1016/j.cub.2012.03.012.
- Hesselbo S.P., Grocke D.R., Jenkyns H.C., Bjerrum C.J., Farrimond P., Morgans Bell H.S., Green O.R. Massive dissociation of gas hydrate during a Jurassic oceanic anoxic event // *Nature.* – 2000. – Vol. 406(6794). – P. 392 - 395.
- Hobdey S.E., Knott B.C., Momeni M.H., Taylor II L.E., Borisova A.S., et al. Biochemical and structural characterizations of two *Dictyostelium* cellobiohydrolases from the Amoebozoa kingdom reveal a high level of conservation between distant phylogenetic trees of life // *Applied and Environmental Microbiology.* - 2016. – Vol. 82, No. 11. – P. 3395 – 3409.
<http://www.palaeos.com>
- Huang D., Engel M.S., Cai C., Wu H., Nel A. Diverse transitional giant fleas from the Mesozoic era of China // *Nature.* – 2012. – Vol. 483(7388). – P. 201 - 204. doi: 10.1038/nature10839.
- Joral F.G., Gomez J.J., Goy A. Mass extinction and recovery of the Early Toarcian (Early Jurassic) brachiopods linked to climate change in Northern and Central Spain // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* – 2011. – Vol. 302, Iss. 3–4. – P. 367 – 380.
- Kawai H., Hanyuda T., Draisma S.G., Wilce R.T., Andersen R.A. Molecular phylogeny of two unusual brown algae, *Phaeostrophion irregulare* and *Platysiphon glacialis*, proposal of the *Stschapoviales* ord. nov. and *Platysiphonaceae* fam. nov., and a re-examination of divergence times for brown algal orders // *J. Phycol.* – 2015. – Vol. 51(5). – P. 918 - 928. doi: 10.1111/jpy.12332.
- Killian J.K., Nolan C.M., Wylie A.A., Li T., Vu T.H., Hoffman A.R., Jirtle R.L. Divergent evolution in M6P/IGF2R imprinting from the Jurassic to the Quaternary // *Hum. Mol. Genet.* – 2001. – Vol. 10(17). – P. 1721 - 1728.
- Korte C., Hesselbo S.P., Ullmann C.V., Dietl G., Ruhl M., Schweigert G., Thibault N. Jurassic climate mode governed by ocean gateway // *Nat. Commun.* – 2015. – Vol. 6:10015. doi: 10.1038/ncomms10015.

- Koshiba-Takeuchi K., Mori A.D., Kaynak B.L., Cebra-Thomas J., Sukonnik T. et al. Reptilian heart development and the molecular basis of cardiac chamber evolution // *Nature*. - 2009. - Vol. 461. - P. 95 - 98.
- Lo N., Bandi C., Watanabe H., Nalepa C., Beninati T. Evidence for coeladogenesis between diverse dictyopteran lineages and their intracellular endosymbionts // *Mol. Biol. Evol.* - 2003. - Vol. 20(6). - P. 907 - 913.
- Lü J., Unwin D.M., Jin X., Liu Y., Ji Q. Evidence for modular evolution in a long-tailed pterosaur with a pterodactyloid skull // *Proc. Biol. Sci.* - 2010. - Vol. 277(1680). - P. 383 - 389. doi: 10.1098/rspb.2009.1603.
- Luo Z.X., Yuan C.X., Meng Q.J., Ji Q. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals // *Nature*. - 2011. - Vol. 476(7361). - P. 442 - 445. doi: 10.1038/nature10291.
- Martens K., Rossetti G., Horne D.J. How ancient are ancient asexuals? // *Proc Biol Sci.* - 2003. - Vol. 270(1516). - P. 723 - 729.
- Martinez-Torres D., Buades C., Latorre A., Moya A. Molecular systematics of aphids and their primary endosymbionts // *Mol. Phylogenet. Evol.* - 2001. - Vol. 20(3). - P. 437 - 449.
- Mateus O., Maidment S.C., Christiansen N.A. A new long-necked 'sauropod-mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs // *Proc. Biol. Sci.* - 2009. - Vol. 276(1663). - P. 1815 - 1821. doi: 10.1098/rspb.2008.1909.
- Meng Q.J., Ji Q., Zhang Y.G., Liu D., Grossnickle D.M., Luo Z.X. Mammalian evolution. An arboreal docodont from the Jurassic and mammaliaform ecological diversification // *Science*. - 2015. - Vol. 347(6223). - P. 764 - 768. doi: 10.1126/science.1260879.
- McElwain J.C., Wade-Murphy J., Hesselbo S.P. Changes in carbon dioxide during an oceanic anoxic event linked to intrusion into Gondwana coals // *Nature*. - 2005. - Vol. 435(7041). - P. 479 - 482.
- Michel G., Tonon T., Scornet D., Cock J.M., Kloareg B. The cell wall polysaccharide metabolism of the brown alga *Ectocarpus siliculosus*. Insights into the evolution of extracellular matrix polysaccharides in Eukaryotes // *New Phytologist*. - 2010. - Vol. 188. - P. 82 - 97.
- Olsen P.E., Galton P.M. Triassic-jurassic tetrapod extinctions: are they real? // *Science*. - 1977. - Vol. 197(4307). - P. 983 - 986.
- 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.
- Pearce C.R., Cohen A.S., Coe A.L., Burton K.W. Molybdenum isotope evidence for global ocean anoxia coupled with perturbations to the carbon cycle during the early Jurassic // *Geology*. - 2008. - Vol. 36, No. 3. - P. 231 - 234.
- Percival L.M.E., Cohen A.S., Davies M.K., Dickson A.J., Hesselbo S.P., Jenkyns H.C., Leng M.J., Mather T.A., Storm M.S., Xu W. Osmium isotope evidence for two pulses of increased continental weathering linked to Early Jurassic volcanism and climate change // *Geology*. - 2016. - Vol. 44, No.9. - P. 759 - 762. doi:10.1130/G37997.1
- Popper Z.A., Michel G., Herve C., et al. Evolution and diversity of plant cell walls: from algae to flowering plants // *Annual Review of Plant Biology*. - 2011. - Vol. 62. - P. 567 - 590.
- Rabinowitz P.D., Coffin M.F., Falvey D. The separation of Madagascar and Africa // *Science*. - 1983. - Vol. 220(4592). - P. 67 - 69.
- Rauhut O.W., Remes K., Fechner R., Cladera G., Puerta P. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia // *Nature*. - 2005. - Vol. 435(7042). - P. 670 - 672.
- Reimold W.U., Armstrong R.A., Koeberl C. A deep drillcore from the Morokweng impact structure, South Africa: petrography, geochemistry, and constraints on the crater size // *Earth and Planetary Science Letters*. - 2002. - Vol. 201. - P. 221 - 232.
- Reisz R.R., Evans D.C., Roberts E.M., Sues H.D., Yates A.M. Oldest known dinosaurian nesting site and reproductive biology of the Early Jurassic sauropodomorph *Massospondylus* // *Proc. Natl. Acad. Sci USA*. - 2012. - Vol. 109(7). - P. 2428 - 2433. doi: 10.1073/pnas.1109385109.
- Remes K., Ortega F., Fierro I., Joger U., Kosma R., et al. A New Basal Sauropod Dinosaur from the Middle Jurassic of Niger and the Early Evolution of Sauropoda // *PLoS One*. - 2009. - Vol. 4(9): e6924. doi: 10.1371/journal.pone.0006924
- Ren D., Labandeira C.C., Santiago-Blay J.A., Rasnitsyn A., Shih C., Bashkuev A., Logan M.A., Hotton C.L., Dilcher D. A probable pollination mode before angiosperms: Eurasian, long-proboscid scorpionflies // *Science*. - 2009. - Vol. 326(5954). - P. 840 - 847. doi: 10.1126/science.1178338.
- Renne P.R., Ernesto M., Pacca I.G., Coe R.S., Glen J.M., Prévot M., Perrin M. The age of parana flood volcanism, rifting of gondwanaland, and the jurassic-cretaceous boundary // *Science*. - 1992. - Vol. 258(5084). - P. 975 - 979.

- Rothschild B.M., Xiaoting Z., Martin L.D. Adaptations for marine habitat and the effect of Triassic and Jurassic predator pressure on development of decompression syndrome in ichthyosaurs // *Naturwissenschaften*. – 2012. – Vol. 99(6). – P. 443 - 448. doi: 10.1007/s00114-012-0918-0.
- Ruban D.A. Diversity dynamics of Early–Middle Jurassic brachiopods of Caucasus, and the Pliensbachian–Toarcian mass extinction // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2004. – Vol. 49 (2). – p. 275 – 282.
- Sabree Z.L., Kambhampati S., Moran N.A. Nitrogen recycling and nutritional provisioning by *Blattabacterium*, the cockroach endosymbiont // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2009. – Vol. 106 (46). – P. 19521 – 19526. doi:10.1073/pnas.0907504106
- Sander P.M., Mateus O., Laven T., Knötschke N. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur // *Nature*. – 2006. – Vol. 441(7094). – P. 739 - 741.
- Santasalo L. The Jurassic extinction events and its relation to CO₂ levels in the atmosphere: a case study on Early Jurassic fossil leaves // *Dissertations in Geology at Lund University*. – 2013. – 26 p.
- Silberfeld T., Leigh J.W., Verbruggen H., Cruaud C., de Revier B., Rousseau F. A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (*Heterokonta*, *Ochrophyta*, *Phaeophyceae*): investigating the evolutionary nature of the “brown algal crown radiation” // *Mol. Phyl. Evol.* – 2010. – Vol. 56. – P. 659 – 674.
- Soares D. Neurology: an ancient sensory organ in crocodylians // *Nature*. – 2002. – Vol. 417(6886). – P. 241 - 242.
- Sookias R.B., Benson R.B.J., Butler R.J. Biology, not environment, drives major patterns in maximum tetrapod body size through time // *Biol Lett*. – 2012. – Vol. 8(4). – P. 674 – 677.
- Tennant J.P., Mannion P.D., Upchurch P. Environmental drivers of crocodyliform extinction across the Jurassic/Cretaceous transition // *Proc. Biol. Sci.* – 2016. – Vol. 283(1826). pii: 20152840. doi: 10.1098/rspb.2015.2840.
- Tennant J.P., Mannion P.D., Upchurch P. Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval // *Nat. Commun.* – 2016a. – Vol. 7:12737. doi: 10.1038/ncomms12737.
- Tennant J.P., Mannion P.D., Upchurch P., Sutton M.D., Price G.D. Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic-Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* – 2016b. doi: 10.1111/brv.12255.
- Vajda V., Wigforss-Lange J. Onshore Jurassic of Scandinavia and related areas // *GFF*. – 2009. – Vol. 131. – P. 5 – 23.
- Wang S., Stiegler J., Amiot R., Wang X., Du G.H., Clark J.M., Xu X. Extreme ontogenetic changes in a Ceratosaurian Theropod // *Curr. Biol.* – 2017. – Vol. 27(1). – P. 144 - 148. doi: 10.1016/j.cub.2016.10.043.
- Xu X., Clark J.M., Mo J., Choiniere J., Forster C.A., et al. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies // *Nature*. – 2009. – Vol. 459. – P. 940 - 944.
- Xu X., Zheng X., Sullivan C., Wang X., Xing L., Wang Y., Zhang X., O'Connor J.K., Zhang F., Pan Y. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings // *Nature*. – 2015. – Vol. 521(7550). – P. 70 - 73. doi: 10.1038/nature14423.
- Yates A.M., Bonnan M.F., Neveling J., Chinsamy A., Blackbeard M.G. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism // *Proc. Biol. Sci.* – 2010. – Vol. 277(1682). – P. 787 - 7894. doi: 10.1098/rspb.2009.1440.
- Yoon H.S., Hackett J., Pinto G., Bhattacharya D. The single, ancient origin of chromist plastids // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2002. – Vol. 99. – P. 15507 – 15512.
- Zakharov V.A., Shurygin B.N., Il'ina V.I., Nikitenko B.L. Pliensbachian–Toarcian biotic turnover in North Siberia and the Arctic region // *Stratigraphy & Geological Correlation*. – 2006. – Vol. 14, No. 4. – P. 399 – 417.