

Кундельчук Оксана Петрівна

кандидат біологічних наук, доцент кафедри екології та географії Херсонського державного університету. Викладає наступні дисципліни: "Основи загальної екології та неоекологія", "Палеоекологія", "Теорія еволюції". Сфера наукових інтересів: екологія, палеоекологія, молекулярні основи екологічних адаптацій сучасних організмів, закономірності еволюційних процесів в історії розвитку життя на Землі.

Давидов Олексій Віталійович

кандидат географічних наук, доцент, завідувач кафедри екології та географії Херсонського державного університету. Викладає наступні дисципліни: "Геоморфологія", "Фізична географія материків та океанів", "Загальне землезнавство", "Палеогеографія". Сфера наукових інтересів: геоморфологія морських берегів, палеогеографія, палеоекологія.

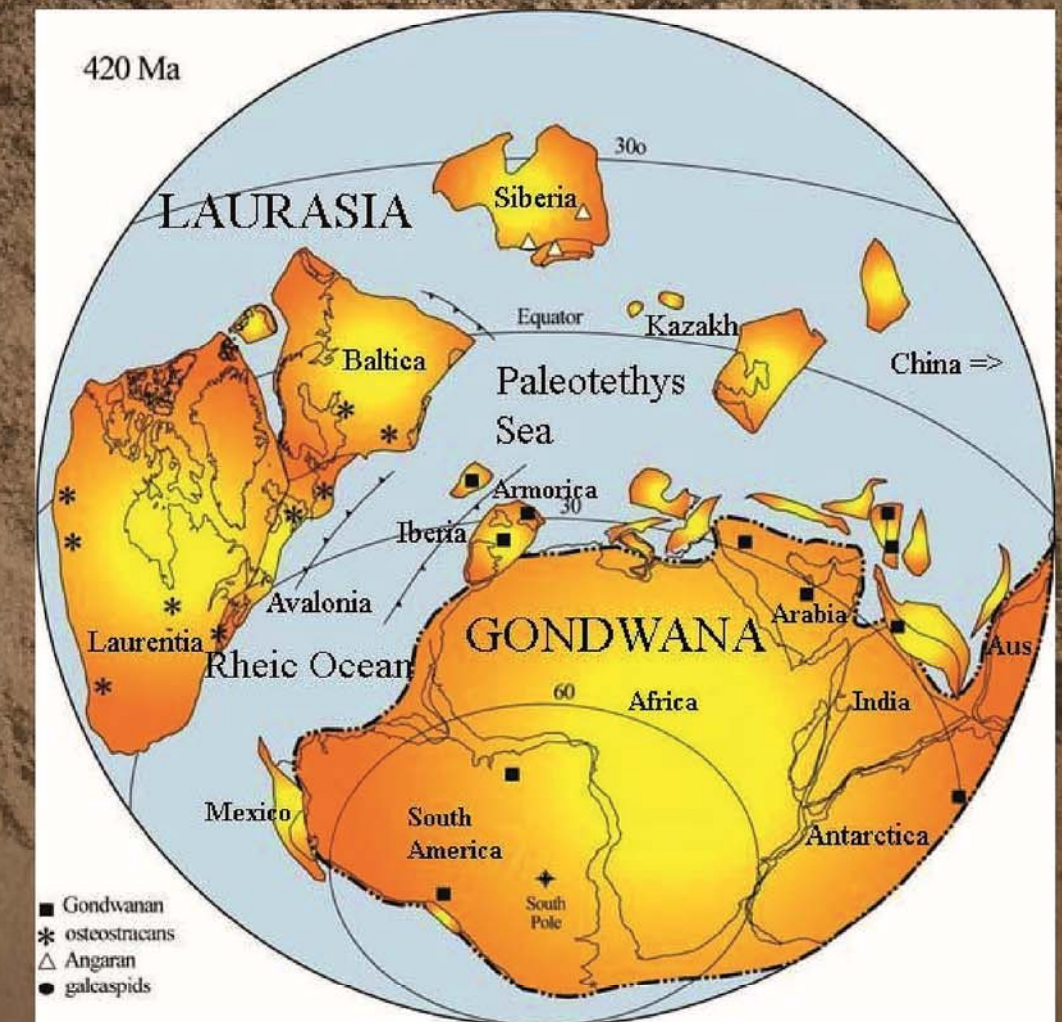
Кундельчук О.П., Давидов О.В.

ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ

Кундельчук О.П., Давидов О.В.

ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ

КОНСПЕКТИ ЛЕКЦІЙ



Навчальний посібник
для студентів спеціальностей
106. Географія, 103. Науки про Землю

ISBN 978-617-7273-89-8



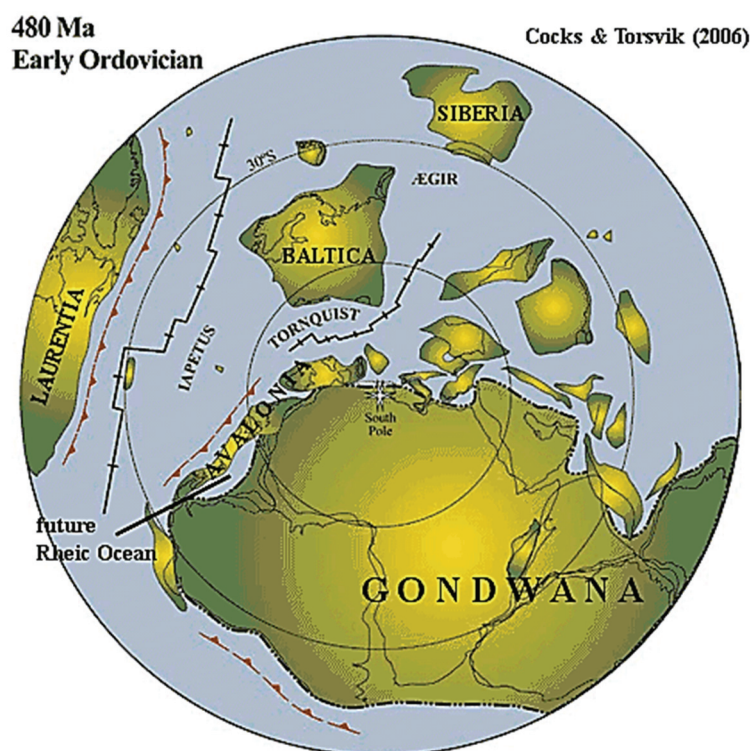
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ФАКУЛЬТЕТ БІОЛОГІЇ, ГЕОГРАФІЇ І ЕКОЛОГІЇ
КАФЕДРА ЕКОЛОГІЇ ТА ГЕОГРАФІЇ

Кундельчук О.П., Давидов О.В.

ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ

КОНСПЕКТИ ЛЕКЦІЙ

Навчальний посібник для студентів спеціальностей
106. Географія, 103. Науки про Землю



ББК 28.01
УДК 65.07
К 91

Кундельчук О. П., Давидов О. В.

К 91 Палеоекологія: конспекти лекцій: Навчальний посібник для студентів спеціальностей 106. Географія, 103. Науки про Землю [Текст] / О.П. Кундельчук, О.В. Давидов. – Херсон: ПП Вишемирський В.С., 2017. – 434 с.

ISBN 978-617-7273-89-8

Навчальний посібник містить конспекти лекцій з курсу палеоекології для студентів спеціальностей 106. Географія, 103. Науки про Землю, які включають тексти лекцій, картографічні матеріали, графіки, схеми та малюнки необхідні для засвоєння питань, передбачених програмою дисципліни. Навчальний посібник рекомендований студентам і викладачам географічних спеціальностей вищих навчальних закладів.

Рецензенти:

Морозов О.В., д.с.-г.н., професор кафедри землеустрою, геодезії та кадастру, факультету господарства, будівництва та землеустрою Херсонського державного аграрного університету;

Бойко П.М., к.б.н., доцент, декан факультету рибного господарства та природокористування Херсонського державного аграрного університету.

Рекомендовано до друку на засіданні кафедри екології та географії Херсонського державного університету (протокол № 8 від 01.03.2017 р.).

Рекомендовано до друку на засіданні методичної ради факультету біології, географії і екології Херсонського державного університету (протокол № 4 від 05.03.2017 р.).

Рекомендовано до друку на засіданні науково-методичної ради Херсонського державного університету (протокол № 4 від 19.04.2017 р.).

Рекомендовано до друку на засіданні Вченої ради Херсонського державного університету (протокол № 12 від 24.04.2017 р.).

ББК 28.01
УДК 65.07

ISBN 978-617-7273-89-8

© О. П. Кундельчук, О. В. Давидов, 2017
© ПП Вишемирський В.С., 2017

ЗМІСТ

Програма дисципліни	4
Лекція 1. Вступ до палеоекології. Методи палеоекологічних досліджень. Палеоекологія Катархейського еона (4,6 – 4,0 млрд.р.т.)	10
Лекція 2. Палеоекологія Архейського еона (4,0 – 2,5 млрд.р.т.).....	36
Лекції 3-4. Палеоекологія Протерозойського еона (2,5 млрд.р.т. – 542 млн.р.т.)	55
Лекція 5. Палеоекологія Кембрійського періоду (542 – 488 млн.р.т.).....	84
Лекція 6. Палеоекологія Ордовицького періоду (488 – 443 млн.р.т.).....	104
Лекція 7. Палеоекологія Силурійського періоду (443 - 416 млн.р.т.).....	133
Лекція 8. Палеоекологія Девонського періоду (416 – 359 млн.р.т.)	153
Лекція 9. Палеоекологія Карбонового періоду (359 - 299 млн.р.т.).....	188
Лекція 10. Палеоекологія Пермського періоду (299 – 251 млн.р.т.).....	211
Лекція 11. Палеоекологія Тріасового періоду (251 – 199 млн.р.т.).....	245
Лекція 12. Палеоекологія Юрського періоду (199 – 145 млн.р.т.).....	276
Лекція 13. Палеоекологія Крейдяного періоду (145 – 65,5 млн.р.т.).....	305
Лекція 14. Палеоекологія Палеогенового періоду (65,5 – 23,03 млн.р.т.).....	335
Лекція 15. Палеоекологія Неогенового періоду (23,03 – 2,588 млн.р.т.)	375
Лекція 16. Палеоекологія Антропогенового періоду (2,588 млн.р.т – сьогодні).....	410

ПРОГРАМА ДИСЦИПЛІНИ «ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ»

Вступ. Методи досліджень. Об'єкт, предмет та мета дисципліни. Методи палеоекологічних досліджень. Метод аналізу фосилій. Використання радіоактивних ізотопів для встановлення часу існування давніх організмів. Використання стабільних ізотопів в палеоекологічних дослідженнях. Поняття «фракціонування ізотопів хімічних елементів». Використання методу ізотопного фракціонування: для оцінки палеотемператур навколишнього середовища; для оцінки рівня кисню і вуглекислого газу в навколишньому середовищі; для встановлення біогенного або абіогенного походження осадових порід; для встановлення типу фотосинтезу у сучасних та викопних рослин; для вивчення міграційних шляхів сучасних і викопних організмів.

Палеоекологія Катархейського еону (4,6 – 4,0 млрд.р.т.). Формування Сонячної системи і планети Земля. Поява у землі супутника – Місяця. Причини відсутності в геологічному літопису Землі осадових порід старше 4,0 млрд.р. Поняття «галактичний рік». Особливості мінералів-цирконів. Встановлення умов на Землі в Катархейському еоні на підставі аналізу стабільних ізотопів в мінералах-цирконах.

Палеоекологія Архейського еону (4,0 – 2,5 млрд.р.т.). Формування ядер континентів (кратонів) в Архейському еоні. Утворення перших суперконтинентів. Механізми утворення та руйнування суперконтинентів. Методи, які дозволяють реконструювати взаємне розташування стародавніх континентів. Епохи діастрофізма в Архейському еоні. Астрономічні, геологічні і кліматичні катастрофи середнього Архею. Початок накопичення кисню в навколишньому середовищі. Джерела надходження кисню до атмосфери Землі. Кліматичні умови в Архейському еоні. Причини надвисоких температур навколишнього середовища в Археї. Поняття про парниковий ефект. Поява життя на Землі. Строматоліти. Причини екологічного успіху строматолітів. Архейська генна революція. Киснева катастрофа.

Палеоекологія Протерозойського еону (2,5 млрд.р.т. – 542 млн.р.т.). Розташування континентів в Протерозойському еоні. Клімат в Протерозойському еоні. Кліматичні мегацикли. Кліматичні макроцикли. Кліматичні мікроцикли. Нециклічні фактори, які впливають на кліматичні умови на Землі. Тривалість доби в Протерозойському еоні. Методи встановлення тривалості доби в геологічному минулому Землі. Поява багатоклітинних організмів в Протерозої. Екологічні переваги багатоклітинного організму. Поява еукаріотичних організмів згідно метода фосилій і метода молекулярного годинника: причини розбіжності в датуваннях. Відносини хижак-жертва в Кріогенових екосистемах. Кріогенове масове вимирання біоти. Едіакарські фауни. Особливості Едіакарських фаун порівняно з сучасними фаунами. Бойканурське вимирання біоти наприкінці Протерозою.

Палеоекологія Фанерозойського еону (542 млн.р.т. – сьогодні). **Палеоекологія Палеозойської ери (542 – 251 млн.р.т.).** Стратиграфічний поділ Палеозойської ери: Кембрійський, Ордовицький, Силурійський, Девонський, Кам'яновугільний та Пермський періоди.

Палеоекологія Кембрійського періоду (542 – 488 млн.р.т.). Розташування континентів в Кембрійському періоді. Поворот осі обертання Землі на 90 градусів. Поняття про встановлення дійсної вісі обертання Землі. Реверсії магнітосфери в Кембрійському періоді. Клімат в Кембрійському періоді. Причини надвисоких температур навколишнього середовища. Причини зростання рівня моря в Кембрійському періоді. Кембрійська скелетна революція. Кембрійські організми-рифобудівники: червоні водорості та губки-археодіати. Кембрійський вибух біорізноманіття. Палеодемекологія: синхронні ліньки членистоногих Кембрія. Коменсалізм у Кембрійських брахіопод. Особливості еволюційних процесів в Кембрійському періоді. Масові вимирання біоти в Кембрійському періоді.

Палеоекологія Ордовицького періоду (488 – 443 млн.р.т.). Розташування континентів в Ордовицькому періоді. Кліматичні умови в Ордовицькому періоді. Кореляція між інтенсивністю наземного вулканізму і кліматичними умовами на Землі. Ордовицька революція біорізноманіття. Геоекотонний ефект в палеоекосистемах. Конкуренція як фактор макроеволюції на прикладі брахіопод і двостулкових молюсків. Ендемічність Ордовицьких

фаун. Хемоавтотрофія у морських тварин в Ордовіку. Ордовік – період панування організмів-фільтраторів за типом харчування. Поняття «живі фосилії» (на прикладі мечохвостів). Повернення нових груп голкошкірих від сидячого до рухливого способу життя. Вихід рослин на сушу в Ордовицькому періоді. Роль симбіотичних ендомікоризних грибів у виході рослин на сушу. Пізньо-Ордовицьке масове вимирання біоти. Утворення родовищ нафти наприкінці Ордовіка – початку Силура. Домінування губок в морських екосистемах після пізньо-Ордовицького масового вимирання біоти.

Палеоекологія Силурійського періоду (443 - 416 млн.р.т.). Розташування континентів в Силурійському періоді. Клімат в Силурійському періоді. Причини посух. Відновлення екосистем раннього Силура після пізньо-Ордовицького масового вимирання біоти. Симбіоз строматопорідних губок і коралів-ругоз. Придбання фотосимбіонтів коралами-табулятами в Силурі. Турбота про потомство у Силурійських рачків-остракод і у членистоногих аквілоніфер. Поява щелепи у черепноголових хордових тварин. Екологічні переваги щелепноротих тварин. «Мімікрія» та «мімезія» в Силурійських екосистемах. Перехід наземних вищих рослин в макророзмірний клас. Поява листя за першим механізмом. Екологічні причини появи листя у рослин. Гігантські гриби - прототаксити. Причини виходу грибів – прототакситів в крупнорозмірний клас. Причини масових вимирань біоти в середньому-пізньому Силурі.

Палеоекологія Девонського періоду (416 – 359 млн.р.т.). Розташування континентів в Девонському періоді. Клімат і зміни рівня моря в Девонському періоді. Ендемізм фаун раннього Девону. Причини Девонської морської та наземної революції біорізноманіття. Брахіоподи і правило Коупа. Поява в Девоні нової групи головоногих молюсків – амоноїдей. Екологічні переваги закрученої раковини у молюсків. Тиск хижаків в Девонських морях. Регенерація рук у викопних морських лілій як свідчення атак хижаків. Екологічні причини занепаду трилобітів в Девоні. Гігантизація хижих ракоскорпіонів в Девонському періоді. Поява ракоскорпіонів – фільтраторів за типом харчування: екологічні причини і наслідки поширення означеної групи в морських екосистемах. Взаємовідносини конкуренції в Девонських екосистемах на прикладі хижих риб – хижих ракоскорпіонів, безщелепних рибоподібних і ракоскорпіонів-фільтраторів за типом харчування. Екологічні причини гігантизму риб і ракоскорпіонів в Девонському періоді. Поява живородіння у панцирних риб: екологічні переваги і недоліки переходу до живородіння для існування видів. Наявність легень – базова ознака щелепноротих хребетних тварин. Поява у хребетних тварин чотирилапих кінцівок. Паралельна тетраподизація кистеперих риб в Девонському періоді. Поява перших земноводних. Поява у наземних рослин нової життєвої форми – дерево і формування листя за другим механізмом – як адаптації до нестачі світла у наземних рослин. Екологічні причини появи насінневих рослин. Формування мікоризи наземними рослинами. Екологічні причини появи в Девонському періоді літаючих комах. Подія Кейкек – Отомарі. Тагханійська біологічна криза. Келвассерська подія. Хангенбергзька подія. Біоінвазії – як фактор еволюції екосистем. Ріст мікробних матів під час Девонських екологічних криз.

Палеоекологія Кам'яновугільного періоду (359 - 299 млн.р.т.). Розташування континентів в Кам'яновугільному періоді. Кліматичні умови в Карбоні. Кореляція між хімічним складом атмосферного повітря і змінами температури навколишнього середовища. Екологічні причини редукції розмірів тіла хребетних тварин в ранньому Карбоні. Причини появи т.зв. «дірки Ромера» у фосиліях земноводних і комах в ранньому Карбоні. Карбон – геологічний період розквіту земноводних. Причини подальшого еволюційного неуспіху земноводних. Поява перших рептилій. Екологічні переваги рептилій порівняно з земноводними. Розділення перших рептилій на лінії тероморф і завроморф. Екологічні причини і умови появи рослинноїдності у хижих тетрапод в пізньому Карбоні. Гігантизм Карбонових комах. Екологічні причини появи в Карбоні комах з повним перетворенням – конкуренція личинок і дорослих особин за ресурси. Наземні рослини в Карбоні: вологі екваторіальні кам'яновугільні ліси-болота та листопадні ліси помірної зони. Особливості харчування деревовидих плаунів за умови низького рівня вуглекислого газу в атмосфері Карбонового періоду. Екологічні умови формування кам'яного вугілля і деградація деревини

грибами. Екологічні причини поширення насінних рослин в Карбоні. Екосистемні кризи в Кам'яновугільному періоді.

Палеоекологія Пермського періоду (299 – 251 млн.р.т.). Розташування континентів в Пермському періоді. Фактори, які призвели до початку відокремлення Кіммерії від Гондвани. Зміни розташування Південного полюсу в Пермському періоді. Хімічний склад атмосфери в Пермському періоді. Причини початку атмосферних гіпоксій в пізній Пермь. Кліматичні умови в ранній, середній і пізній Пермь. Причини Камурського похолодання. Причини надвисоких температур в пізній Пермь. Наземна рослинність в Пермському періоді. Сукцесійна заміна вологолюбних біомів на посухостійкі. Поява стратегії галоутворення у комах як адаптація до посушливих умов існування. Причини надзвичайної екологічної стійкості груп жуків до вимирань. Сукцесійні зміни груп тероморфних рептилій протягом Пермського періоду, пов'язані зі змінами кліматичних умов на території Пангеї. Поява теплокровності у тероморфної лінії рептилій в Пермському періоді. Відмінності між Палеозойсько-Мезозойською та сучасними трофічними пірамідами як причина нестабільності давніх екосистем. Поширення рослиноїдних тетрапод в ранній-середній Пермь. Фактори, необхідні для переходу хижих тварин до харчування рослинами. Функції дермальних кісток у великих рептилій Карбонового і Пермського періодів. Зміна характеру розташування кінцівок відносно тулуба у парейазаврів групи буностегосів як адаптація до пересування по пустелі. Перша поява біпедальних тетрапод. Екологічні переваги біпедальної локомоції у тварин. Екологічні фактори, які сприяли появі здатності до польоту у рептилій в Пермь. Екологічні причини появи вторинно-водних рептилій в Пермському періоді. Причини домінування в Пермських екосистемах тероморфних, а не завроморфних рептилій. Поява лінії еунотозаврів – предкової групи для черепах. Екологічні причини ендемізму наземних фаун тетрапод в пізній Пермь. Причини і наслідки Олсоновського масового вимирання біоти наприкінці ранньої Пермь. Гваделупське масове вимирання біоти в наприкінці середньої Пермь. Причини екосистемної кризи в пізній Пермь. Причини і наслідки термінального Пермського масового вимирання біоти.

Палеоекологія Мезозойської ери (251 – 65,5 млн.р.т.). Стратиграфічний поділ Мезозойської ери: Тріасовий, Юрський, Крейдяний періоди.

Палеоекологія Тріасового періоду (251 – 199 млн.р.т.). Розташування континентів в Тріасовому періоді. Початок розколу Пангеї. Причини жари і посух в Тріасі. Ранньо-Тріасова екваторіальна катастрофа Сміта-Спатіана. Тривалість відновлення екосистем після термінального Пермського вимирання біоти. Причини екологічного успіху склерактинієвих коралових поліпів в Тріасовому періоді. Причини поступового екологічного заміщення брахіопод двостулковими молюсками. Поява екологічної групи хижих молюсків-свердлильників. Тиск хижаків в Тріасі: поява важко-озброєних та рухливих форм морських лілій. Початок домінування в морських екосистемах Тріасу кісткових риб. Поява в Тріасі рослиноїдності серед кісткових риб. Поява вторинно-водних рептилій: завроптеригій, плезіозаврів, іхтіозаврів, плакодонтів і справжніх черепах. Екологічні причини появи перших морських рослиноїдних рептилій в Тріасовому періоді. Поява живородіння у наземних і морських рептилій. Поява в Тріасі у павуків здатності плести ловчі мережі. Екологічні переваги комах-генералістів порівняно з комахами-спеціалістами в епохи криз. Поява біпедалізму у архозаврів як екологічної адаптації до існування на відкритих просторах Пангеї. Вторинний квадрупедалізм у рослиноїдних динозаврів як адаптація до зміни типу харчування. Екологічні стратегії виживання популяції в умовах кризи в екосистемах на прикладі лістрозаврів. Екологічні причини зміни флор і фаун на межі Карніанської і Норіанської епох Тріасу. Причини і екологічні наслідки термінального Тріасового вимирання біоти.

Палеоекологія Юрського періоду (199 – 145 млн.р.т.). Розкол суперматерика Пангеї. Початок формування океанів сучасного типу. Хімічний склад атмосфери в Юрському періоді. Причини глобальної аноксії в океанах в ранній Юрі. Клімат в Юрському періоді. Причини зміни Тріасових посух на вологі умови в Юрі. Відсутність кореляції між змінами температури навколишнього середовища і вмістом парникових газів в атмосфері в Юрському періоді. Причини Тоарського вимирання біоти в ранній Юрі. Розвиток водоростей-празиофітів на

межі Триас-Юра. Екологічні причини і наслідки розповсюдження червоних водоростей в Юрському періоді. Поява динофлагелят, кокколітофорид і діатомових водоростей в наслідок симбіозу морських найпростіших з червоними водоростями. Причини наддалеких міграцій деяких груп сучасних черепах. Наземна рослинність в Юрському періоді. Екологічні наслідки появи внутрішньоклітинних симбіотичних бактерій в клітинах тарганів і попелиць. Напрямок зміни розмірів тіла тероморфних та завроморфних рептилій в Юрському періоді. Квадропедалізм рослиноїдних динозаврів. «Острівний ефект» на прикладі карликових завроподних динозаврів. Екологічні причини появи і втрати ознаки «довга шия» на прикладі різних груп завроподних динозаврів і стегозаврів. Поява пухового і контурного пір'я у динозаврів: екологічні причини і наслідки. Ектопаразити наземних хребетних Юрського періоду. Екологічні причини появи дзьоба у птахів на прикладі Юрських птахів лімузаврів. Екологічна різноманітність ранніх ссавців ряду докодонти. Поява живородіння у ссавців як екологічна адаптація до низьких температур навколишнього середовища. Термінальна Юрська зміна фаун: екологічні причини і наслідки.

Палеоекологія Крейдяного періоду (145 – 65,5 млн.р.т.). Розташування континентів в Крейдяному періоді. Клімат в Крейдяному періоді. Зміни рівня моря. Причини посух на континентах і гіпоксії в океанах. Причини Валангської кризи в ранній Крейді. Формування покладів крейди в Крейдяному періоді. Панування молюсків-рудистів. Конкурентне витіснення рудистами коралових поліпів. Поява мозозаврів. Конкуренція мозозаврів з іхтіозаврами. Причини вимирання іхтіозаврів. Конвергенція морфологічних ознак у тварин, які займають однакові екологічні ніші. Поява в Крейді у деяких груп риб здатності до електролокації і біолюмінесценції як екологічна адаптація до певних умов проживання. Початок панування квіткових рослин і причини їх еволюційного успіху. Поява в Крейді у деяких груп наземних рослин симбіозу з азотфіксуючими бактеріями та ектомікоризи. Поява нових екологічних груп квіткових рослин в Крейдяному періоді: пожежостійкі квіткові, вторинноводні квіткові, паразитичні квіткові, тощо. Хижі гриби в Крейдяному періоді. Явище мімікрії серед Крейдяних комах. Поява групи комах-листиків. Основні тенденції в фаунах динозаврів в Крейдяному періоді. Конкуренція між птахами і птеродактилями в Крейдяному періоді. Диверсифікація ссавців в Крейдяному періоді. Причини екологічного успіху ссавців в кризові епохи. Термінальне Крейдяне вимирання біоти.

Кайнозойська ера (65,5 млн.р.т. – сьогодні). Стратиграфічний поділ Кайнозойської ери: Палеогеновий, Неогеновий, Антропогеновий періоди.

Палеоекологія Палеогенового періоду (65,5 – 23,03 млн.р.т.). Розташування континентів в Палеогеновому періоді. Зміни клімату в Палеогеновому періоді. Палеоцен-Еоценовий термальний максимум (ПЕТМ). Причини похолодання в Олігоцені. Сукцесійні зміни рослинності в наземних екосистемах в Палеогені пов'язані з посиленням посух на континентах. Виживання після Крейдяного масового вимирання дрібнорозмірних груп тварин. «Ліліпутний ефект» масових вимирань біоти. Диверсифікація птахів і ссавців в Палеоцені. Зміна фаун в епоху ПЕТМ. Екологічні причини появи і розповсюдження в Палеоцені нелітаючих груп птахів. Асинхронність зміни фаун ссавців в Північній Америці і Європі в Еоцені-Олігоцені. Поява хоботних ссавців. Екологічні передумови появи хоботних. Поява непарнокопитних ссавців як адаптація тварин до відкритих трав'янистих біомів. Поява парнокопитних ссавців. Поява Жуйних ссавців. Ріст різноманітності парнокопитних і занепад непарнокопитних ссавців в пізньому Олігоцені. Поява Китоподібних та Ластоногих. Формування адаптацій до вторинноводного способу життя. Екологічні передумови появи ехолокації у різних груп ссавців. Зміна фаун копитних в пізньому Олігоцені через різке потепління (т.зв. мікробунодонтна подія, «The Microbunodon Event»).

Палеоекологія Неогенового періоду (23,03 – 2,588 млн.р.т.). Розташування континентів в Неогеновому періоді. Екологічні наслідки закриття основних океанічних шляхів в Неогені. Загальна характеристика клімату в Неогеновому періоді. Аридифікація Африки. Мессінська сольова криза в Середземному морі. Спустелювання Патагонії. Загальна характеристика біоти Неогенового періоду. Формування Голоарктичного флористичного царства в Крейді – Неогені. Формування Кейпського (The Cape region) флористичного регіону

в Південній Африці. Сучасні голонасінні рослини - еволюційно молода група, яка сформувалася в Палеогені-Неогені. Екологічні передумови появи псевдозубих птахів. Закон незворотності еволюційних змін Долло. Причини екологічного успіху сумчастих ссавців в Австралії в Палеогені-Неогені. Екологічне підґрунтя острівного ефекту. Екологічне правило Бергмана. Екологічне правило Коупа. Поява біпедалізму в умовах лісових екосистем у тушканчиків. Поява верблюдів і їх адаптація до умов пустелі. Формування екологічних адаптацій у жирафових ссавців. Екологічні причини інтенсивної диверсифікації жуйних в Неогеновому періоді. Масові викидання морських ссавців на узбережжя через цвітіння токсичних водоростей в Міоцені. Екологічні передумови антропогенезу в Неогеновому періоді.

Палеоекологія Антропогенового періоду (Четвертинний період) (2,588 млн.р.т – до сьогоднішніх днів). Клімат в Антропогеновому періоді. Чергування гляціалів-інтергляціалів в Плейстоцені. Мегапосухи в тропічній Африці. Катастрофічні причини Плейстоценового вимирання мегафауни. Екологічні та еволюційні причини Плейстоценового вимирання мегафауни. Наслідки Плейстоценового вимирання мегафауни для екосистем Землі. Антропогенез в Антропогеновому періоді. Розселення давніх людей за межі Африки. Неолітична революція.

Список рекомендованих джерел:

Основні навчальні посібники:

1. Барсков И.С, Янин Б.Т. Методика и техника палеонтологических исследований. Ч. 1. Методика полевых палеонтолого-стратиграфических исследований. М., 1997.
2. Веймарн А.Б., Найдин Д.П., Копаевич Л.Ф. и др. Методы анализа глобальных катастрофических событий при детальных стратиграфических исследованиях. Методические рекомендации. М., 1998.
3. Веклич М.Ф. Проблемы палеоклиматологии. – К., Наук. Думка, 1987. – 190 с.
4. Веклич М.Ф. Основы палеоландшафтоведения. – К., Наук. Думка, 1990. – 191 с.
5. Верзилин Н.Н. Методы палеогеографических исследований. – Л.: Недра, 1979. – 247 с.
6. Вронский В.А., Войткевич Г.Ф. Основы палеогеографии. Ростов н/Д.; М., 1997.
7. Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М., 1957.
8. Дашкевич З.В. Палеогеография. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. – 151 с.
9. Климаты Северной Евразии в кайнозое. – Москва, ГЕОС, 2001. – 328 с.
10. Короновский Н.В., Хаин В.Е., Ясаманов Н.А. Историческая геология: Учебник. - М.: изд-во Академия, 2006.
11. Куница Н.А. Природа Украины в плейстоцене.– Черновцы: Рута, 2007. – 239 с.
12. Мельничук І.В. Палеоландшафти України в антропогені. – К.: ВГЛ “Обрії”, 2004. – 208 с.
13. Методы реконструкции в палеогеографии. Фрунзе, 1989.
14. Мотузка А.Н. Основы палеогеографии (курс лекцій). Минск. 2003.
15. Общая палеоэкология: Учебное пособие / Под ред. Г.Н. Киселёва, А.В. Попова. – СПб.: Изд-во С-Петербург. ун-та. – 2000. – 132 с.
16. Рухин Л.Б. Основы общей палеогеографии. – Л.: Гостоптехиздат, 1962. – 628 с.
17. Синицин В.М. Введение в палеоклиматологию. Л., 1962.
18. Степанов Д.Л., Буракова А. Т., Иванов А. О. и др. Палеоэкология: Учебное пособие. Л., 1990.
19. Степанов Д.Л., Киселев Г. Н. Учебно-методические таблицы и иллюстрации к курсу "палеоэкология". Лч , 1990.
20. Шопф Т. Палеоокеанография. М., 1982.
21. Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. - М.: Мысль, 1984.
22. Ясаманов Н.А. Древние климаты Земли. - Л.: Гидрометеиздат, 1985
23. Ясаманов Н.А. Популярная палеогеография. - М.: Мысль, 1985

Додаткові літературні джерела:

1. Атлас палеогеографічних карт Української і Молдавської РСР (з елементами літофацій). Масштаб 1:2 500 000 / За ред. акад. АН УРСР В.Г. Бондарчука. – К.: Вид-во АН УРСР, 1960. – 78+2+XVI с.
2. Биотические события на основных рубежах фанерозоя / Под ред. В.В.Меннера . М., 1989.
3. Болиховская, Н.С. Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии – М.: Изд-во Московского ун-та, 1995. – 268 с.
4. Бондаренко О.Б, Михайлова И.А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных / Под ред.

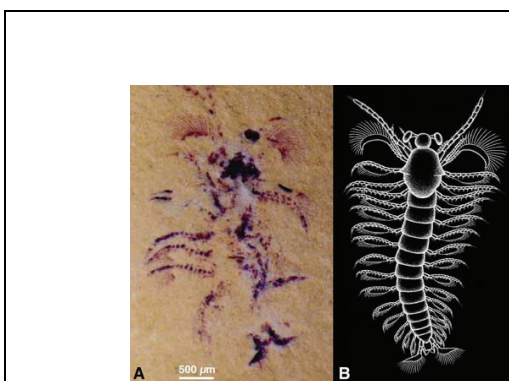
- В.Н. Шиманского: 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Недра, 1984. – 536 с.
5. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М., 1979.
 6. Веклич М.Ф. Палеоэтапность и стратотипы почвенных формаций верхнего кайнозоя. – Киев: Наук. думка, 1982. – 208 с.
 7. Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене / А.А.Величко. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
 8. Вялое А.С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, 1966.
 9. Гангнус А.А. Технопарк Юрского периода. Загадки эволюции. - М.: Вече, 2006.
 10. Геккер Р.Ф., Осипова А.Н. Инструкция для авторов палеоэкологических работ. М., 1970.
 11. Горьшина Т.К. Экология растений. М., 1979.
 12. Гричук В.П. История растительности Русской равнины в плейстоцене. –М.:Наука, 1989. – 188с.
 13. Давиташвили Л.Ш. К вопросу о классификации ценозов организмов и органических остатков // Общие вопросы эволюционной палеобиологии: В 2 т. Т. 1. Тбилиси, 1964.
 14. Демкин В.А. Палеопочвоведение и археология. – Пушкино, 1997. – 213 с.
 15. Динамика ландшафтов Северной Евразии за последние 130000 лет. – М.:, ГЕОС, 2003. – 285 с.
 16. Друщиц В.В. О некоторых проблемах актуопалеонтологии // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1979. Т. 54. Вып. 2.
 17. Зубаков В.А. Глобальные климатические события плейстоцена. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1986. – 287 с.
 18. Имбри Дж., Имбри К.П. Тайны ледниковых эпох. М.: Прогресс, 1988. – 263 с.
 19. Калашников Н.В. Принципы палеоэколого-биономических исследований // Серия препринтов "Научные доклады". Вып. 223. Сыктывкар, 1989.
 20. Колесников Ч.М. Палеобиохимические и микроструктурные исследования в палеолимнологии (теоретические и методологические аспекты). Л., 1974.
 21. Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972.
 22. Кременецкий К.В. Древнейшие скотоводы и земледельцы юга Русской равнины.–М.: Наука, 1991. – 193с.
 23. Криштофович А.Н. Палеоботаника. М., 1957.
 24. Крумбель Г., Вальтер Х. Ископаемые. Сбор, препарирование, определение, использование. М., 1980.
 25. Ламберт Д. Доисторический человек. Кембриджский путеводитель. – Ленинград, 1991.
 26. Лапо А.В. Следы былых биосфер. М., 1987.
 27. Максимова С.В. Очерки по прикладной палеоэкологии. М., 1984.
 28. Матвійшина Ж.М., Герасименко Н.П., Передерій В.І., Івченко А.С., Брагін А.М. Просторово-часова кореляція палеогеографічних умов четвертинного періоду на території України. –К., Наук. Думка, 2010. – 198 с.
 29. Маруашвили Л. И. Палеогеографический словарь. М., 1985.
 30. Мейен С.В. О некоторых методах восстановления экологии древних растений // Вопросы палеогеографического районирования в свете данных палеонтологии. Труды IX сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1967.
 31. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М., 1987.
 32. Михайлова И.А., Бондаренко О.Б., Обручева О.П. Общая палеонтология. – М: Изд-во МГУ, 1989. – 384 с.
 33. Осипова А.И. Из истории отечественной палеоэкологии // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 185.
 34. Попов А.В. О закономерностях эволюции как системы. Фрунзе, 1973.
 35. Природа и древний человек. Под ред. Г.И. Лазукова. – М., 1991. – 257 с.
 36. Рослый И.М. Палеогеография антропогена. Общая часть. – Киев: Вища школа, 1982. – 172 с.
 37. Рослый И.М. Палеогеография Украины в антропогене. – К., Вища школа, 1988. – 205 с.
 38. Сиренко Н.А., Турло С.И. Развитие почв и растительности Украины в плиоцене и плейстоцене. – К.: Наук. думка, 1986. – 186 с.
 39. Условия древнего осадконакопления и их распознавание / Под ред. Дж.Ригби, У.Хемблина. – М.: Мир, 1974. – 327 с.
 40. Экостратиграфия и экологические системы геологического прошлого // Труды XXII сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1980.
 41. Янин Б.Т. Терминологический словарь по палеонтологии. М., 1990.

ЛЕКЦІЯ 1

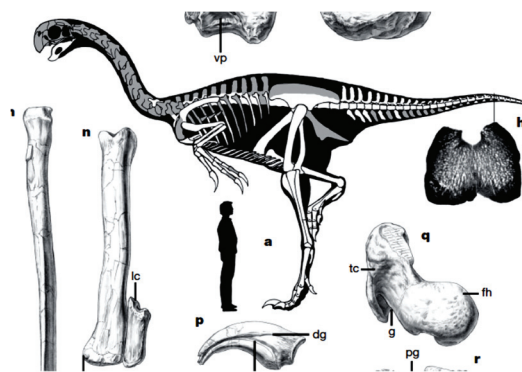
ТЕМА: ВСТУП ДО ПАЛЕОЕКОЛОГІЇ. МЕТОДИ ПАЛЕОЕКОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ.

Наука екологія вивчає взаємодію сучасних організмів поміж собою та з навколишнім середовищем. Палеоекологія – вивчає взаємодію організмів, які існували в минулі геологічні епохи, поміж собою та з навколишнім середовищем геологічного минулого. Оскільки неможливим є безпосереднє дослідження кліматичних умов, рівня кисню та вуглекислого газу, організмів, які існували в далекому геологічному минулому Землі і т.н. – палеоекологи змушені використовувати опосередковані методи для встановлення екологічних умов і екологічних взаємодій організмів в палеоекосистемах.

1. Метод аналізу фосилій. Фахівці з палеоекології та палеонтології аналізують викопні рештки давніх організмів – т.з. фосилії. Фосилізація – це процес скам'яніння рештків тварин і рослин в наслідок життєдіяльності ґрунтових мікроорганізмів (т.т. процес заміщення органічних речовин клітин, тканини та міжклітинної речовини неорганічними речовинами). На підставі аналізу фосилій фахівці реконструюють зовнішній вигляд викопних організмів.



Еркайя (*Ercaia*) - організм-фільтратор. Ранній Кембрій. А - фосилізований відбиток; В - реконструкція зовнішнього вигляду.



Фосилізовані рештки і реконструкція на їх підставі зовнішнього вигляду динозавра *Gigantoraptor erlianensis* із відкладень пізньої Крейди, Китай (за Xu et al., 2007).

2. Використання радіоактивних ізотопів для встановлення часу існування давніх організмів. Ізотопи - це атоми одного і того ж хімічного елемента, які відрізняються за масою через різну кількість нейтронів в ядрі. Наприклад, водень і кисень мають наступні ізотопи: ^1H , ^2H , ^3H , ^{16}O , ^{17}O , ^{18}O . Ізотопи хімічного елемента можуть бути стабільними і нестабільними (радіоактивними). Нестабільні ізотопи поступово розпадаються, з утворенням інших хімічних елементів. Виявлення ізотопів хімічних елементів. Виявлення ізотопів хімічних елементів проводять за допомогою ізотопної мас-спектрометрії. Для цього зразок випаровують при високій температурі, для того, щоб утворилися невеликі молекули (CO_2 , H_2O , NO та ін.) або окремі атоми, які надалі іонізують і розділяють в магнітному полі за зарядом та масою.

В момент формування мінералів до складу їх кристалічної решітки входять конкретні хімічні елементи, серед яких є і стабільні, і радіоактивні ізотопи. Важливо підкреслити, що первинну структуру мінералу формують саме радіоактивні ізотопи, а не продукти їх розпаду. З моменту утворення мінералу в ньому починають накопичуватися продукти розпаду ізотопів. Процес розпаду відбувається зі строго постійною швидкістю. Ніякі зовнішні чинники не можуть ні прискорити, ні уповільнити цей процес. При розпаді материнських ізотопів утворюються дочірні ізотопи. Так, уран-238 розпадається до свинцю-206 і т.н. Під час проведення дослідження у зразку визначають кількість вихідних ізотопів та кількість продуктів їх розпаду і потім за формулою обчислюють час формування мінералу.

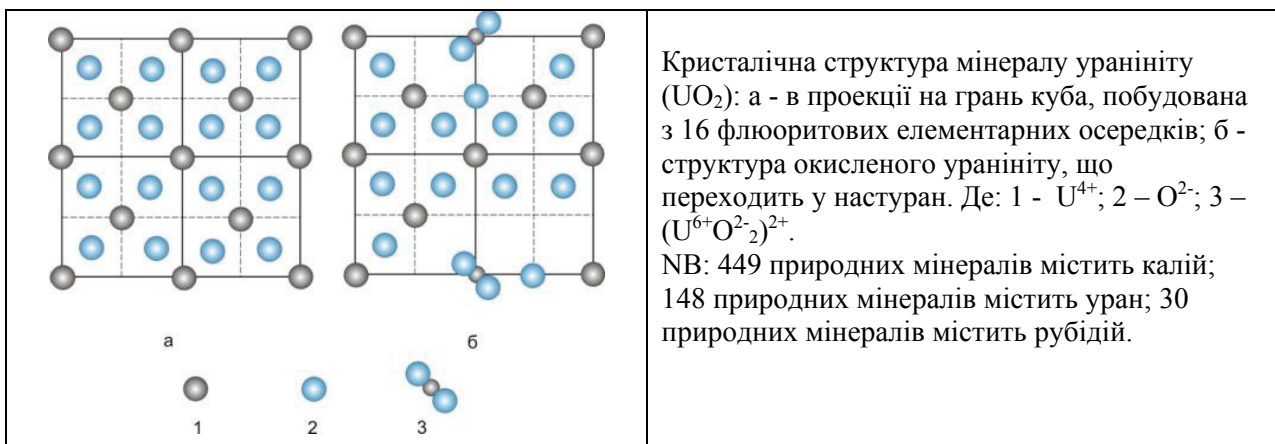
Залежно від того, на підставі ізотопів якого радіоактивного хімічного елемента і відповідного йому продукту розпаду проводиться визначення віку, в ізотопній геохронології розрізняють наступні методи: уран-свинцевий, калій-аргоновий, рубідій-стронцієвий, радіовуглецевий та ін.:

а) уран-свинцевий метод: $\text{уран-239}^* \rightarrow \text{свинець-206} + \text{гелій-4}$. Для урану-238* період напіврозпаду становить 4,510 млрд. років.

б) калій-аргоновий метод: $\text{калій-40}^* \rightarrow \text{аргон-40}^* + \text{гамма-випромінювання}$. Період напіврозпаду калію-40* складає 1,254 млрд. років. Перевага калій-аргонового методу полягає в тому, що калій входить до складу більше ніж 100 мінералів, включаючи такі поширені мінерали, як калієві шпати, плагіоклази, слюди та ін. У великій кількості калій присутній в мінералі глауконіті, що дає можливість визначати вік багатьох осадових порід.

в) рубідій-стронцієвий метод: $\text{рубідій-87}^* \rightarrow \text{стронцій-87}^* + \text{бета-випромінювання}$. Період напіврозпаду рубідію-87* - 50 млрд. років.

г) радіовуглецевий метод: $\text{вуглець-14}^* \rightarrow \text{азот-14} + \text{електрон} + \text{електронне антинейтрино}$. Період напіврозпаду вуглецю-14* - 5,5 тис. років. Радіоактивний вуглець-14* утворюється в атмосфері в результаті взаємодії атомів азоту-14 з нейтронами первинного космічного випромінювання: $\text{азот-14} + \text{нейтрон} \rightarrow \text{вуглець-14}^* + \text{протон}$. Цей вуглець-14* входить до складу вуглекислого газу і поглинається рослинами в процесі фотосинтезу. Надалі по харчових ланцюгах радіовуглець-14* потрапляє в клітини і тканини травоядних і хижих тварин. Після відмирання рослин і смерті тварин розпад вуглецю-14* продовжується, тобто відбувається зменшення його вмісту, тоді як нові кількості радіовуглецю не надходять. Знаючи час напіврозпаду і вимірявши кількість збереженого в органічних рештках радіовуглецю, можливо визначити вік породи або час загибелі організму. Цей метод застосовується для встановлення віку молодих порід або геохімічних процесів давністю до 60 000 років. За розробку методу радіовуглецевого датування (метод був винайдений в 1949 г.) професор Willard Libby в 1960 р. був нагороджений Нобелівською премією в галузі хімії.



3. Використання стабільних ізотопів в палеоекологічних дослідженнях.

Поняття «фракціонування ізотопів хімічних елементів». Різні ізотопи одного і того ж хімічного елемента з різною швидкістю вступають в хімічні реакції, переходять з одного агрегатного стану в інший і т.н. Тому, в природних компонентах ізотопи одного і того ж хімічного елемента знаходяться в різних співвідношеннях. Наприклад, в теплих кліматичних умовах з поверхні океану випаровується більше важких ізотопів води, ніж в холодних умовах. Надалі, вода, що випарилась, переноситься вітром і в Антарктиді сублімується з утворенням льоду (тобто переходить з газоподібного агрегатного стану в кристалічний). Ізотопний аналіз крижаного керна зі свердловин в Антарктиді дозволяє встановити температурні умови, які мали місце на Землі в період формування даного льоду: чим вищий вміст важких ізотопів водню і кисню в складі льоду - тим теплішими були умови на Землі в момент формування цього льоду. На підставі результатів ізотопної мас-спектрометрії обчислюють показник співвідношення ізотопів (R) для кожного хімічного елемента.

Наприклад, для кисню: $R_{\text{зразка}} = \frac{^{18}\text{O}}{^{16}\text{O}}$,

де: ^{18}O та ^{16}O – кількість важких і легких ізоотопів кисню в пробі льоду, відповідно.

Оскільки на Землі кількість важких ізоотопів кисню ^{18}O та інших хімічних елементів – є дуже низькою, то отримана величина $R_{\text{зразка}}$ виявляється дуже маленькою і з такою величиною незручно працювати. Тому, для зручності в роботі, був введений показник ізоотопного фракціонування. Величину показника ізоотопного фракціонування хімічних елементів (δ) обчислюють за наступною формулою (на прикладі кисню):

$$\delta^{18}\text{O} = \left(\frac{R_{\text{зразка}}}{R_{\text{стандарту}}} - 1 \right) \cdot 1000 \text{ ‰}$$

В якості стандартів береться будь-який зразок, оскільки для дослідників важливою є не абсолютна кількість важких і легких ізоотопів в пробі, а тільки те, як змінюється їх співвідношення в певних умовах. При цьому в методиці дослідження вказується, який зразок був обраний в якості стандарту. Наприклад, для кисню часто використовують Віденський стандарт середньої океанічної води (Vienna Standard Mean Ocean Water - VSMOW) або будь-які інші стандарти. Стандарти для багатьох типів ізоотопів наведені в спеціальних довідкових таблицях.

Типи фракціонування ізоотопів хімічних елементів. Характер розподілу ізоотопів хімічного елемента між природними компонентами, як правило, залежить від двох чинників: а) від маси атома; б) від характеристик ядра атома: від розміру і форми ядра хімічного елемента, від ядерного спіна (власного обертового моменту елементарних частинок, що формують ядро) і від ряду інших параметрів ядра.

Мас-залежне фракціонування ізоотопів хімічних елементів - це накопичення того чи іншого ізоотопу в природних компонентах, яке залежить тільки від маси ізоотопу хімічного елемента.

Наприклад: у теплих кліматичних умовах - відбувається переважне накопичення важких ізоотопів водню і кисню в складі льоду, а в холодних кліматичних умовах - навпаки, відбувається накопичення легких ізоотопів водню і кисню в складі льоду (тобто характер накопичення ізоотопів водню і кисню в складі льоду залежить тільки від маси ізоотопів водню і кисню, а не від характеристик їх ядра).

Наприклад: в експериментальну колбу, що містить розчин сульфатів, поміщають сульфатредукуючі бактерії. Ці бактерії в результаті процесів життєдіяльності переводять розчинні сульфати в нерозчинні сульфіди, які потім осідають на дні колби. Якщо в колбу помістити сульфати, які містять і легкі ізоотопи сірки ^{32}S , і важкі ізоотопи сірки ^{34}S , то наприкінці експерименту дослідник на дні колби в осаді виявить переважно легкі ізоотопи сірки ^{32}S , тоді як важкі ізоотопи сірки ^{34}S залишаться в розчині у складі сульфатів. Причиною такого фракціонування ізоотопів сірки є те, що всі живі організми в процесі життєдіяльності надають перевагу легким ізоотопам хімічних елементів. Даний приклад ілюструє мас-залежне фракціонування хімічних елементів живими організмами.

Мас-незалежне фракціонування ізоотопів хімічних елементів - це розподіл ізоотопів хімічних елементів між природними компонентами, який залежить тільки від характеристик ядра хімічного елемента і не залежить від його маси.

Наприклад: якщо в експериментальну колбу з сульфатредукуючими бактеріями додати розчин сульфатів, який містить легкі ізоотопи сірки ^{32}S і важкі ізоотопи сірки ^{33}S , то, виходячи з результатів попереднього експерименту, можна було б очікувати накопичення в осаді знову легкого ізоотопу сірки ^{32}S . Однак, проведені дослідження показали, що в осаді накопичується більш важкий ізоотоп сірки ^{33}S . Чому спостерігається подібна картина? Як було сказано вище, розподіл ізоотопів хімічних елементів між природними компонентами залежить не тільки від

їх маси, а й від характеристик їх ядра. Дослідження ядерних фізиків показали, що ізотопи сірки ^{33}S мають особливі властивості ядра - це т.зв. магічні ізотопи, тобто ізотопи, у яких повністю заповнені орбіталі протонів в ядрі атома. Крім магічних, в природі є і двічі магічні ізотопи хімічних елементів - це ізотопи, які мають повністю заповнені орбіталі протонів і нейтронів в ядрі. Магічні і двічі магічні ізотопи хімічних елементів є дуже стійкими і тому, як правило, живі організми надають перевагу таким ізотопам і включають в процеси своєї життєдіяльності ізотопи хімічних елементів з подібними властивостями ядра. Це - приклад мас-незалежного фракціонування хімічних елементів.

Наприклад, розподіл ізоотопів урану-234, урану-236 і урану-238 відбувається мас-залежним шляхом, а уран-235 - бере участь у мас-незалежному розподілі ізоотопів. Наприклад, розподіл ізоотопів хрому-50, хрому-53 і хрому-54 відбувається мас-залежним шляхом, тоді як розподіл ізоотопу хрому-52 - мас-незалежним шляхом і т.н.

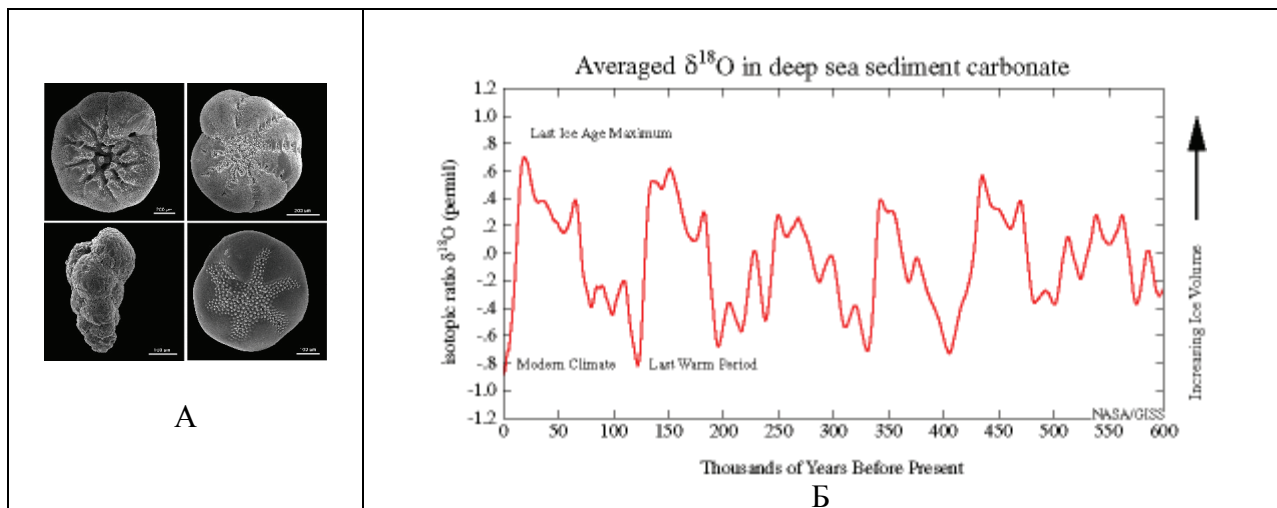
Використання методу ізоотопного фракціонування в палеоекологічних дослідженнях.

Метод ізоотопного фракціонування хімічних елементів використовується:

1) Для оцінки палеотемператур навколишнього середовища (як правило, за накопиченням важких ізоотопів кисню і водню в осадових гірських породах, у крижаному керні, в тканинах організмів і т.п.).

Наприклад, в теплих кліматичних умовах, у порівнянні з більш холодними умовами, з водоймища випаровується більше води, що містить важкі ізотопи кисню і водню. Це призводить до того, що в самій водоймі залишається більше води, яка містить легкі ізотопи кисню і водню. Тому, в теплих кліматичних умовах і в складі осадових порід, що утворюються в даній водоймі, і в складі тканин організмів, що мешкають в даній водоймі, будуть присутні переважно легкі ізотопи водню і кисню; а в холодних умовах навпаки - і в осадових породах, і в тканинах організмів будуть переважати важкі ізотопи водню і кисню.

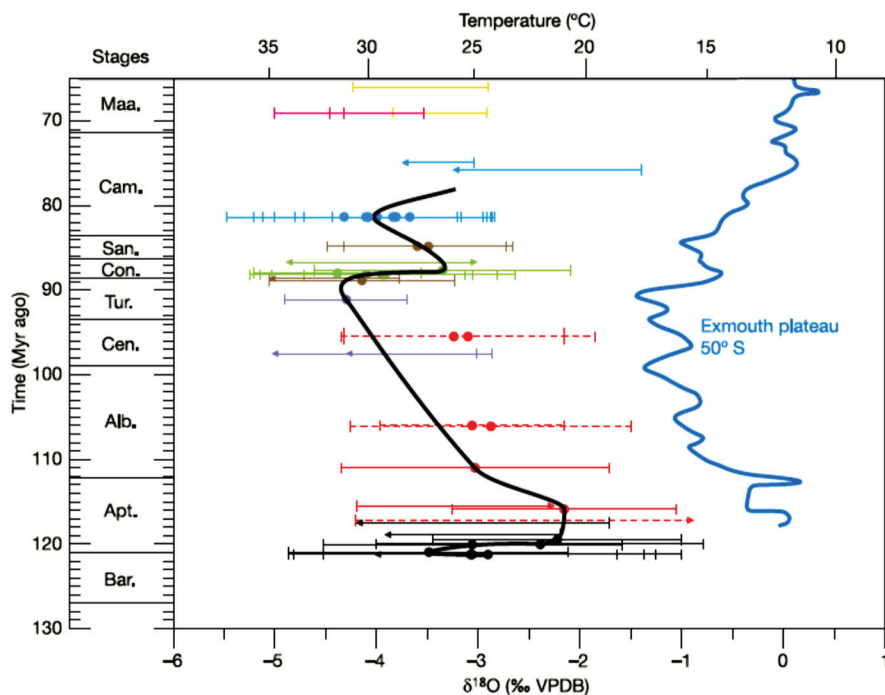
*NB! Відповідно, для континентальних осадових порід – ситуація буде діаметрально протилежною: в теплих кліматичних умовах на континентах будуть випадати дощі з ізоотопно більш важкої води і, відповідно, в осадових породах і в тканинах наземних організмів будуть накопичуватись переважним чином важкі ізотопи кисню і водню.



А - Раковини найпростіших форамініфер (за <https://classconnection.s3.amazonaws.com/>...). Б - Значення показника ізоотопного фракціонування кисню $\delta^{18}\text{O}$ (в промілях, ‰) в раковинах викопних форамініфер за останні 600 тис. років. Накопичення важкого ізоотопу кисню в раковинах форамініфер відповідає періодам похолодання кліматичних умов на Землі за останні 600 тис. років (за <http://file2.answcdn.com/answ-cld/image/upload/>...).

В ході підготовчих експериментальних робіт дослідник на підставі аналізу сучасних осадових порід океанічного (або континентального) типу будує калібрувальну криву, на яку наносить показники ізоотопного фракціонування певного хімічного елемента в сучасних

осадових породах і температури навколишнього середовища, за яких формувались означені породи. Отримані надалі значення показника ізотопного фракціонування для фосилій або давніх порід порівнюють з даними калібрувального графіка і таким чином знаходять, якою була температура навколишнього середовища в далекому минулому під час утворення даних фосилій або осадових порід. Так, аналіз показника ізотопного фракціонування кисню в мінералі цирконі, віком 4,4 млрд. р., дозволив встановити, що температура навколишнього середовища в Гадейському еоні була такою ж, як і сьогодні. Аналіз показника ізотопного фракціонування кисню в раковинах викопних найпростіших форамініфер дозволив досить точно визначити температуру води в давніх океанах в різні періоди геологічної історії Землі.



Калібрувальна крива відповідності значень показника $\delta^{18}\text{O}$ в раковинках викопних молюсків-рудистів значенням середніх температур води на поверхні океану. По осі ОХ (нижня шкала) – значення показника $\delta^{18}\text{O}$ в раковинках викопних молюсків-рудистів; по осі ОХ (верхня шкала) – середні значення температури води на поверхні океану, $^{\circ}\text{C}$; по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т. На графіках наведені значення показника $\delta^{18}\text{O}$ / палеотемператур для різних палеоширот: чорна крива відповідає 25°N північної широти; сіра крива – 50°S південної широти (за Steuber et al., 2005).

2) Для оцінки рівня кисню в навколишньому середовищі використовують показник ізотопного фракціонування хімічних елементів, які беруть участь в окисно-відновних реакціях. Це ізомери заліза, марганцю, міді, сірки, молібдену і т.н.

Наприклад, у воді океанів присутні два стабільні ізомери молібдену - молібден-98 і молібден-95. Якщо вода містить кисень, тоді океанічні бактерії в ході окислювально-відновних реакцій переводять водорозчинний молібден в водонерозчинну форму, яка потім осідає на дно водойми. При цьому ізомери молібдену підлягають мас-залежному фракціонуванню (оскільки бактерії в свої біохімічні реакції включають переважно легкі ізомери молібдену-95, а не важкі ізомери молібдену-98). Тому, якщо в океанічній воді присутній кисень, тоді в донних відкладеннях накопичується легкий ізомер молібдену-95. За умови відсутності кисню в океані - в осад поступово, в ході абіогенних хімічних реакцій, переходять обидва ізомери молібдену і, в результаті, осад за ізоотопним складом стає більш важким. Таким чином, зниження значень показника ізотопного фракціонування молібдену $\delta^{98}\text{Mo}$ (тобто накопичення легкого ізоотопу молібдену-95) у відкладеннях певного геологічного віку свідчить про окиснення вод океану.

3) Для встановлення біогенного або абіогенного походження осадових порід. Живі організми включають до своїх біохімічних циклів переважно легкі ізомери вуглецю-12, а не

важкі ізотопи вуглецю-13. Таким чином, накопичення в осадових породах легких ізотопів вуглецю свідчить про їх біогенне походження (тобто, зниження значень показника $\delta^{13}\text{C}$ в породах свідчить про їх біологічне походження). У періоди масових вимирань живих організмів значення показника $\delta^{13}\text{C}$ в осадових породах різко знижуються через загибель організмів і вивільнення з їх тканин великої кількості легкого біогенного вуглецю.

4) Для встановлення типу фотосинтезу у сучасних та викопних рослин. У Неогеновому періоді після різкого похолодання і встановлення посушливого клімату серед квіткових рослин з'явилися рослини з C_4 -типом фотосинтезу. Ці рослини навчилися економно використовувати воду і вуглекислий газ за рахунок зміни характеру біохімічних циклів зв'язування вуглекислого газу. Режим економії вуглекислого газу призвів до того, що в тканинах рослин з C_4 -типом фотосинтезу відбувається більш значне накопичення важкого ізотопу вуглецю-13 в порівнянні з рослинами з C_3 -типом фотосинтезу (показник ізотопного фракціонування для рослин з C_4 -типом фотосинтезу становить $\delta^{13}\text{C} = -8\text{‰} - 16\text{‰}$, тоді як для рослин з C_3 -типом фотосинтезу всього $-24\text{‰} - 34\text{‰}$). Показник ізотопного фракціонування вуглецю дозволяє відстежувати тип харчування та харчові ланцюги сучасних або давніх тварин.

5) Для вивчення міграційних шляхів сучасних і викопних організмів. Розподіл ізотопів хімічних елементів в організмі тварини залежить від розподілу цих ізотопів у воді і в їжі, яку вживає тварина. Досить зіставити в пір'ї або в шерсті тварини показники фракціонування для будь-яких двох типів ізотопів (наприклад, для ізотопу водню $\delta^2\text{H}$ і ізотопу стронцію $\delta^{87}\text{Sr}$), щоб встановити місце знаходження тварини в різні періоди часу. Це дозволяє відстежити шляхи міграції тварин – як сучасних, так і викопних.

Контрольні питання:

1. Метод аналізу фосилій.
2. Використання радіоактивних ізотопів для встановлення часу існування давніх організмів.
3. Використання стабільних ізотопів в палеоекологічних дослідженнях. Поняття «фракціонування ізотопів хімічних елементів».
4. Використання методу ізотопного фракціонування:
 - а) для оцінки палеотемператур навколишнього середовища;
 - б) для оцінки рівня кисню в навколишньому середовищі.
 - в) для встановлення біогенного або абіогенного походження осадових порід;
 - г) для встановлення типу фотосинтезу у сучасних та викопних рослин;
 - д) для вивчення міграційних шляхів сучасних і викопних організмів.

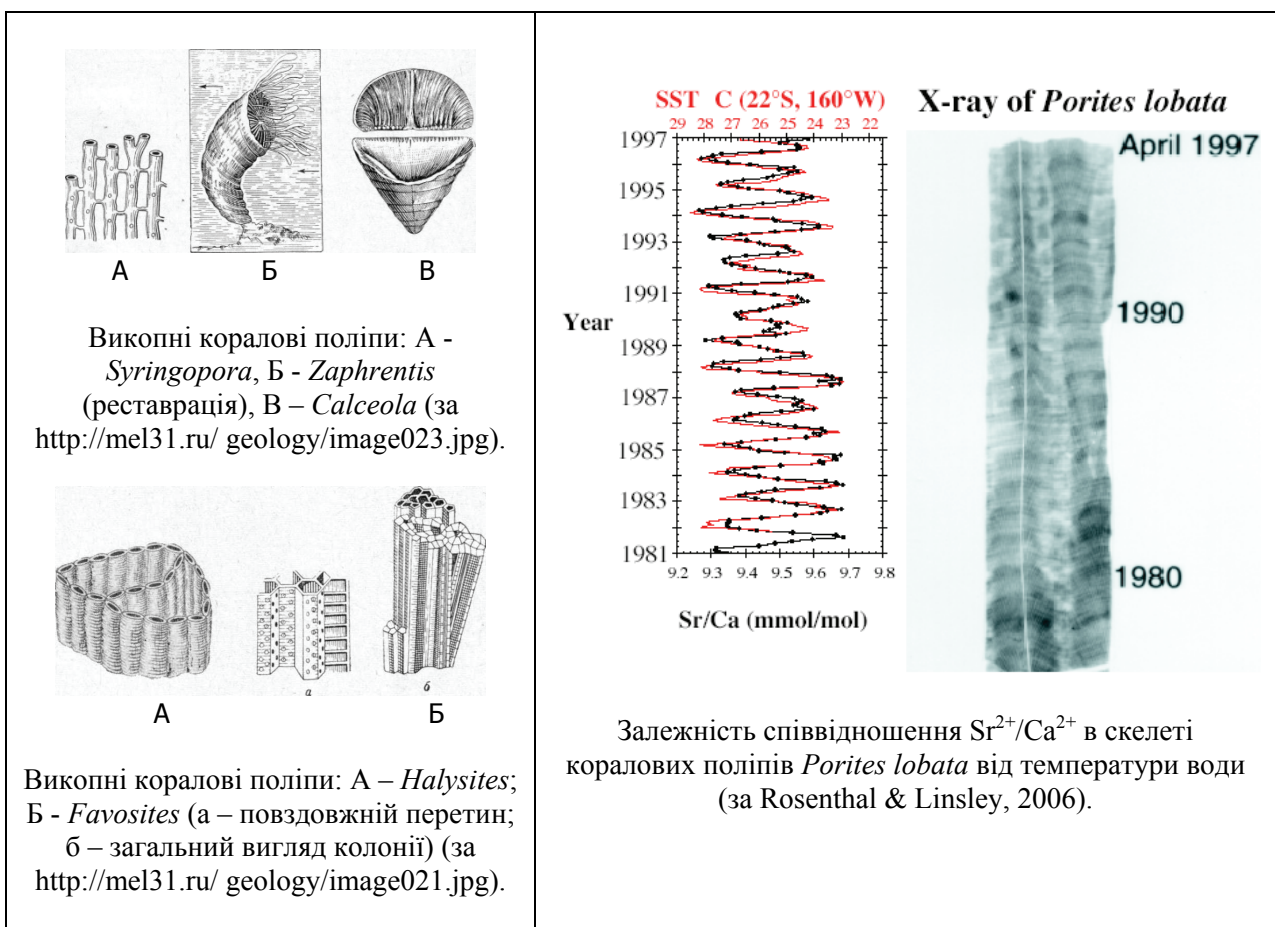
Література:

- Hoppe K.L., Koch P.L. Reconstructing the migration patterns of late Pleistocene mammals from northern Florida, USA // *Quaternary Research*. – 2007. – Vol. 68. – P. 347-352.
- Metcalf J.Z., Longstaffe F.J., Ballenger J.A.M., Haynes C. Vance Jr. Isotopic paleoecology of Clovis mammoths from Arizona // *PNAS*. – 2011. – Vol. 108, No. 44. – P. 17916-17920.
- 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.
- Sellic M.J., Kyser T.K., Wunder M.B., Chipley D., Norris D.R. Geographic variation of strontium and hydrogen isotopes in avian tissue: implication for tracking migration and dispersal // *PLOS ONE*. – 2009. – Vol. 4. e4735.
- Steuber T., Rauch M., Masse J.-P., Graaf J., Malkoc M. Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes // *Nature*. – 2005. – Vol. 437. – P. 1341-1344.

Тема: Методи встановлення палеотемператур за допомогою інших типів палеотермометрів

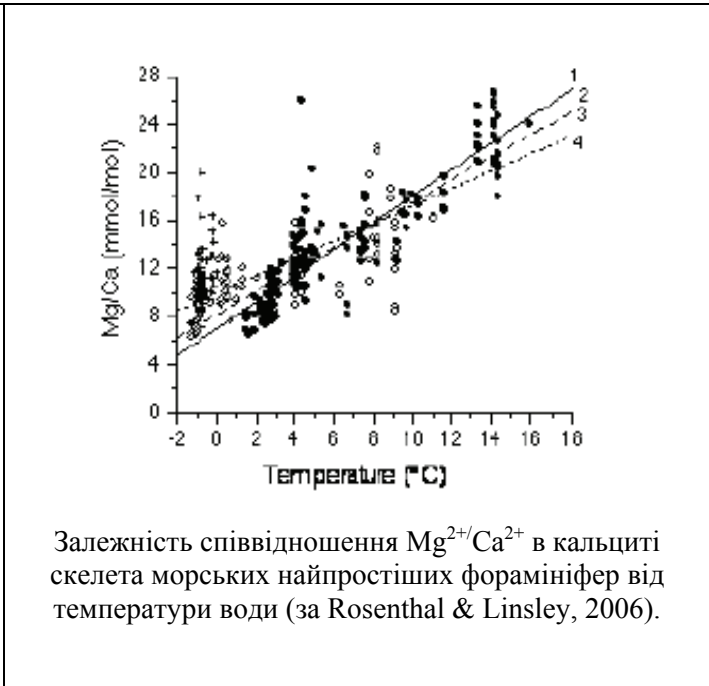
Палеотермометр, заснований на співвідношенні кальцію і стронцію в зовнішньому скелеті коралових поліпів. У коралових поліпів зовнішній скелет утворений арагонітом - мінералом, що складається з карбонату кальцію CaCO_3 , упакованого особливим чином. В цьому мінералі іони кальцію Ca^{2+} можуть замінюватися на іони стронцію Sr^{2+} . Оскільки в ході цієї реакції тепло виділяється, то чим тепліше умови навколишнього середовища, тим менше співвідношення $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в скелеті коралових поліпів.

На підставі відповідності співвідношення $\text{Sr}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в скелеті сучасних коралових поліпів температурі навколишнього середовища - дослідники будують калібрувальні криві, які дозволяють за величиною виявленого співвідношення у викопних коралових поліпів робити висновки про температуру навколишнього середовища в далекому минулому Землі.



Палеотермометр, заснований на оцінці співвідношення магнію і кальцію в скелеті морських найпростіших форамініфер. У морських найпростіших форамініфер зовнішній скелет складається з кальциту CaCO_3 , в якому іони кальцію Ca^{2+} можуть частково замінюватися на іони магнію Mg^{2+} . Оскільки ця реакція вимагає витрат енергії, то чим тепліше умови навколишнього середовища, тим вище співвідношення $\text{Mg}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в раковинах форамініфер.

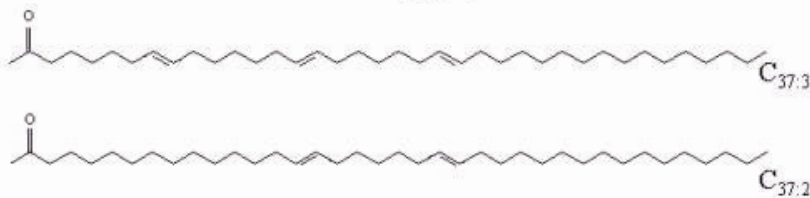
На підставі відповідності співвідношення $\text{Mg}^{2+}/\text{Ca}^{2+}$ в раковинах сучасних форамініфер температурі навколишнього середовища - дослідники будують калібрувальні криві, які дозволяють за величиною виявленого співвідношення у викопних форамініфер робити висновки про температуру навколишнього середовища в далекому минулому Землі.



Палеотермометр, заснований на встановленні кількості подвійних зв'язків в хвостах мембранних ліпідів.

При низьких температурах - знижується пластичність клітинних мембран і порушуються всі внутрішньоклітинні процеси. Для підвищення пластичності мембран - клітини змінюють будову хвостів ліпідних молекул в своїх мембранах: в хвостах ліпідних молекул створюються додаткові подвійні зв'язки, які перешкоджають обертанню вуглеводневих хвостів; при цьому хвости не переплутуються і мембрана стає більш пластичною навіть за умов низьких температур навколишнього середовища.

Склад вуглеводнів хвостових молекул ліпідів в мембранах викопних водоростей роду *Coccolithus* дозволяє визначити температуру навколишнього середовища в стародавні епохи. Довжина вуглеводневої частини хвоста алкенонів становить 37 СН-груп. Чим холодніше умови навколишнього середовища - тим більше подвійних зв'язків у хвості молекули.

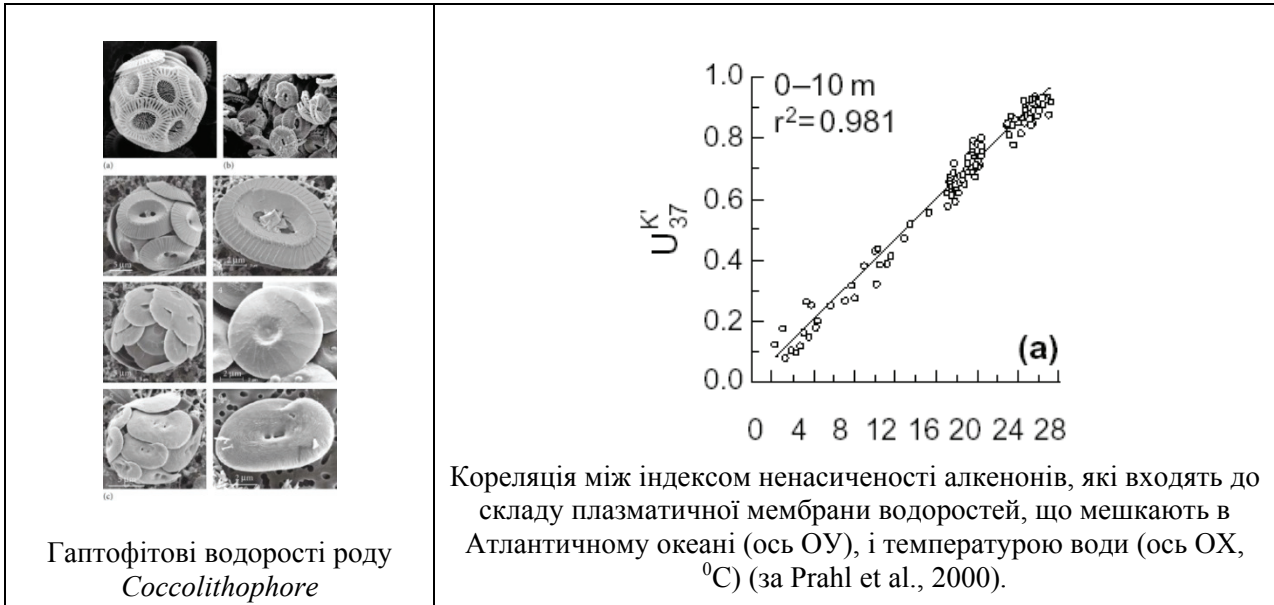


Довжина вуглеводневої частини хвоста алкенонів, які продукують водорості роду *Coccolithophore*, становить 37 СН-груп. Чим холодніше умови життя водорості, тим більше подвійних зв'язків у хвості алкенона.

Алкеноновий індекс (U37) обчислюють за такою формулою:
$$U_{37} = \frac{C_{37:2}}{C_{37:2} + C_{37:3}}$$

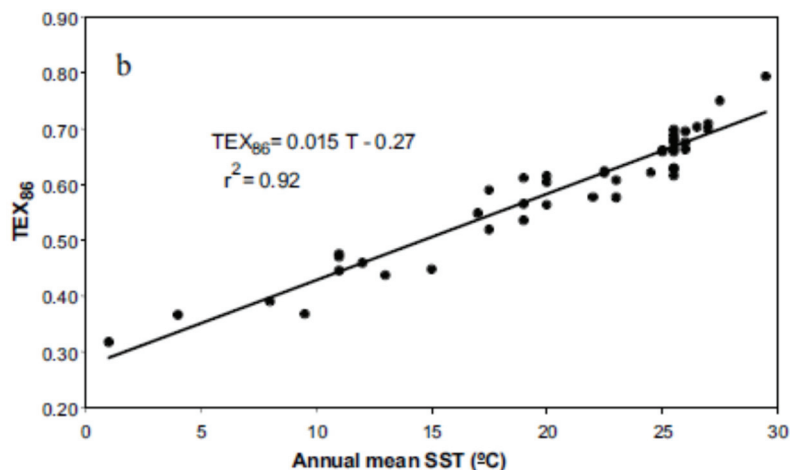
де: C37:2 - кількість молекул алкенона з двома подвійними зв'язками; C37:3 - кількість молекул алкенона з трьома подвійними зв'язками в хвості. Чим більше алкенонів з трьома подвійними зв'язками в хвостовій частині молекули - тим менше значення індексу U37 і тим нижче були температури, за яких жили дані водорості.

На підставі отриманих даних по відповідності алкенонового коефіцієнта в мембранах сучасних коколітових водоростей температурі навколишнього середовища дослідники будують калібрувальні криві, які дозволяють за величиною встановленого коефіцієнта у викопних коколітових водоростей робити висновки про температуру навколишнього середовища в далекому минулому Землі.

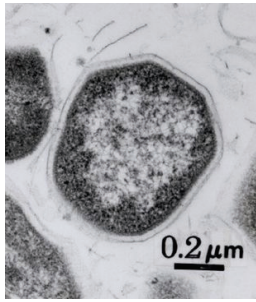


Використання показника TEX₈₆ для встановлення значень палеотемператур. До складу мембранних ліпідів архей з групи кренархей входять молекули GDGTs (glycerol dialkyl glycerol tetraethers, GDGTs), що мають у своєму складі циклопентанові кільця. При зміні температури навколишнього середовища - змінюється і кількість цих кілець, що забезпечує нормальне функціонування клітин при різних температурах навколишнього середовища.

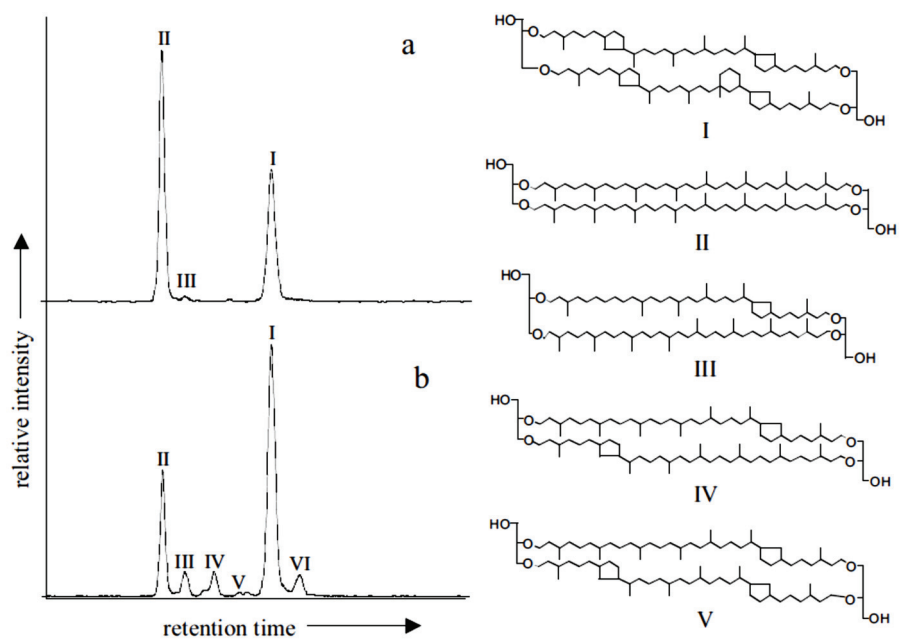
Зі зразка осадових порід певного геологічного віку екстрагують органічні речовини, піддають їх хроматографічному поділу на окремі компоненти і встановлюють хімічну структуру кожного з виділених компонентів за допомогою мас-спектрометрії. На підставі отриманих даних обчислюють показник TEX₈₆, який відображає кількість пентанових кілець в структурі ліпідів досліджуваного зразка. Побудова калібрувальної кривої показала, що чим вище показник TEX₈₆ - тим при більш високих температурах навколишнього середовища жили організми. На підставі експериментальних даних були виведені рівняння, які дозволяють на підставі показника TEX₈₆ обчислювати значення температур навколишнього середовища в геологічному минулому Землі (за Schouten et al., 2002): $TEX_{86} = 0,015 \cdot T + 0,28$ Де: T – середня річна температура поверхні океану, °С.



Кореляція між показником TEX₈₆ (вісь ОУ), обчисленим на підставі результатів аналізу донних відкладень, і значеннями середніх температур поверхні океану (вісь ОХ). Де: Annual mean SST (°C) - середньорічна температура поверхні океану. Рівняння залежності, отримане експериментальним шляхом, має наступний вигляд: $TEX_{86} = 0,015 \cdot T + 0,28$, де: T - середня річна температура поверхні океану, °С (за Schouten et al., 2002).



Кренархей (*Crenarchaeota*) - представник археобактерій. До складу мембранних ліпідів кренархей входять молекули GDGTs, які мають у своєму складі циклопентанові кільця. При зміні температури навколишнього середовища змінюється кількість цих кілець, що забезпечує нормальне функціонування клітин при різних температурах навколишнього середовища.



Результати хроматографії і наступної мас-спектрометрії дозволили встановити хімічну структуру компонентів донних відкладень: а - в Антарктиці; б - в Арабському морі. На графіках: по осі ОУ - відносна кількість ліпідів даної хімічної структури; по осі ОХ - час виходу індивідуальної хімічної речовини з хроматографічної колонки. GDGT IV - п'ять різних варіантів хімічної структури ліпідів мембран кренархей. Де: relative intensity - відносна інтенсивність сигналу; retention time - час утримання хімічної речовини в хроматографічній колонці (за Schouten et al., 2002).

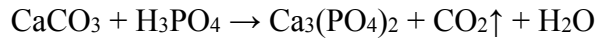
Встановлення значень палеотемператур за ізотопним складом кісток викопних тварин. В кістках сучасних теплокровних і холоднокровних тварин, що мешкають на різних широтах, встановили за допомогою ізотопної мас-спектрометрії вміст важких і легких ізотопів кисню (^{18}O , ^{16}O) і на підставі отриманих даних вираховували значення показника ізотопного фракціонування кисню в кістках теплокровних і холоднокровних тварин ($\delta^{18}\text{O}_{\text{apatite-endoterms}}$ і $\delta^{18}\text{O}_{\text{apatite-ectoterms}}$, відповідно). Потім на цих же широтах проаналізували ізотопний склад дощової води і вираховували показник ізотопного фракціонування для дощової води ($\delta^{18}\text{O}_{\text{meteoric water}}$). Оскільки середні температури навколишнього середовища на різних широтах в сучасних умовах досить точно встановлені, це дозволило на підставі отриманих експериментальних даних вивести рівняння, які дозволяють за показником $\delta^{18}\text{O}_{\text{apatite}}$ в кістках викопних тварин обчислювати значення середніх температур навколишнього середовища в геологічному минулому Землі:

$$T = 113,3 - 4,38 \cdot (\delta^{18}\text{O}_{\text{apatite-ectoterms}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{meteoric water}})$$

$$\text{Де: } \delta^{18}\text{O}_{\text{meteoric water}} = 1,11 \cdot \delta^{18}\text{O}_{\text{apatite-endoterms}} - 26,44$$

Використання методу палеотермометра для оцінки температури тіла тварин, які мешкали на Землі в давні геологічні епохи. У травні 2010 р. американські вчені повідомили про розробку ними методу оцінки температури тіла викопних тварин. Сутність відкритого методу полягає в наступному. Кісткові тканини в основному складаються з біоапатита $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ і частково - з кальциту CaCO_3 . Якщо до кісткових викопних решток додати

концентровану фосфорну кислоту, то з молекулами кальциту відбудеться наступна хімічна реакція:



Вуглекислий газ, який виділяється під час даної хімічної реакції, аналізують за допомогою приладу ізотопного мас-спектрометра, який дозволяє встановити кількість важких і легких ізотопів вуглецю і кисню, які входять до складу вуглекислого газу.

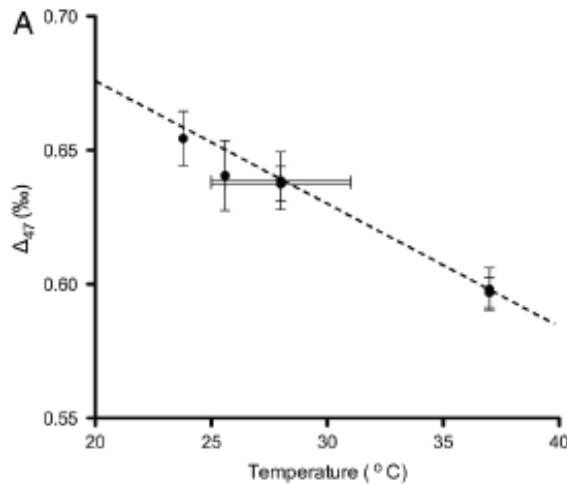
Відомо, що більшу частину молекул складають стабільні легкі ізотопи кисню і вуглецю: ^{16}O і ^{12}C . Однак, в природних умовах утворюється і невелика кількість стабільних важких ізотопів цих хімічних елементів: ^{18}O , ^{13}C та ін. Якщо кісткова тканина формується при високих температурах тіла, то легкі і важкі ізотопи хаотично з'єднуються один з одним з утворенням кальциту. Наприклад, $^{18}\text{O}=^{12}\text{C}=^{16}\text{O}$, $^{16}\text{O}=^{13}\text{C}=^{16}\text{O}$ та ін. А якщо кістка формується при низьких температурах тіла, тоді важкі ізотопи переважно з'єднуються один з одним. Наприклад, $^{18}\text{O}=^{13}\text{C}=^{16}\text{O}$ (молекулярна маса важкого вуглекислого газу $M_{\text{CO}_2} = 47$).

На підставі даних, отриманих в результаті проведення ізотопної мас-спектрометрії зразків, обчислюють коефіцієнт R^{47}_{MEASURED} , як відношення кількості важких молекул вуглекислого газу до легких молекул вуглекислого газу. Потім, знаходять показник $\Delta 47$ - як відношення між виміряною величиною R^{47}_{MEASURED} і очікуваною величиною $R^{47}_{\text{STOCHASTIC}}$ (тобто величиною, яка могла б бути при випадковому з'єднанні один з одним важких і легких ізотопів):

$$\Delta 47 = (R^{47}_{\text{MEASURED}} / R^{47}_{\text{STOCHASTIC}} - 1) \cdot 1000 \text{ } ^\circ\text{‰}$$

Таким чином, чим нижче температура тіла тварини, тим важче ізотопний склад вуглекислого газу, що виділяється з її кісток. Аналіз співвідношення важких і легких ізотопів кисню і вуглекислого газу в кістках сучасних холонокровних і теплокровних тварин дозволив побудувати калібрувальні криві, які дозволяють встановити відповідність між рівнем накопичення важких ізотопів і температурою тіла тварини. Цю калібрувальну криву будували, використовуючи термометрію живих організмів як критерій коректності отриманих викладок.

Зокрема, дослідження, проведені американськими вченими, дозволили за викопними рештками динозаврів встановити їх температуру тіла.



Калібрувальна крива залежності між показником $\Delta 47$ та температурою тіла сучасних організмів (за Eagle et al., 2010).

Література:

Amiot R., Wang X., Zhou Z., Wang X. et al. Oxygen isotopes of East Asian dinosaurs reveal exceptionally cold early Cretaceous climates // PNAS. - Vol. 108, No. 13. - P. 5179 - 5183.

Eagle R.A., Schauble E.A., Tripathi A.K., Tutken T., Hulbert R.C., Eiler J.M. Body temperatures of modern and extinct vertebrates from ^{13}C - ^{18}O bond abundances in bioapatite // PNAS. - 2010. - Vol. 107. No. 23. - P. 10377-10382.

Felis T., Merkel U., Asami R., et al., Pronounced interannual variability in tropical South Pacific temperatures during Heinrich Stadial 1 // Nature Commun. - 2012. 3:965/DOI: 10.1038/ncomms1973/www.naturecommunications.

Jenkyns H.C., Forster A., Schouten S., Sinninghe Damste J.S. High temperatures in the late Cretaceous Arctic ocean // Nature. – 2004. – Vol. 432. - P. 888- 892.

Prahl F., Herbert T.D., Brassel S., Ohkouchi N., Pagani M., Rosell-Mele A., Repeta D., Sikes E. Status of alkenone paleothermometer calibration: report from working group 3. // Geochem. Geophys. Geosyst. - 2000. – Vol. 1. 2000GC000058.

Rosenthal Y., Linsley B. Mg/Ca and Sr/Ca paleothermometry from *Calcareous marine* fossils. A chapter submitted to the Encyclopedia of Quaternary Sciences, Elsevier Ltd., - 2006.

Schouten S., Hopmans E.C., Schefub E., Sinninghe Damste J.S. Distributional variations in marine crenarchaeotal membrane lipids a new tool for reconstructing ancient sea water temperatures? // Earth Planet. Sci. Lett. – 2002. – Vol. 204. – P. 265-274.

Steuber T., Rauch M., Masse J.-P., Graaf J., Malkoc M. Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes // Nature. – 2005. – Vol. 437. – P. 1341-1344.

Тема: Палеобарометрія вмісту вуглекислого газу в навколишньому середовищі

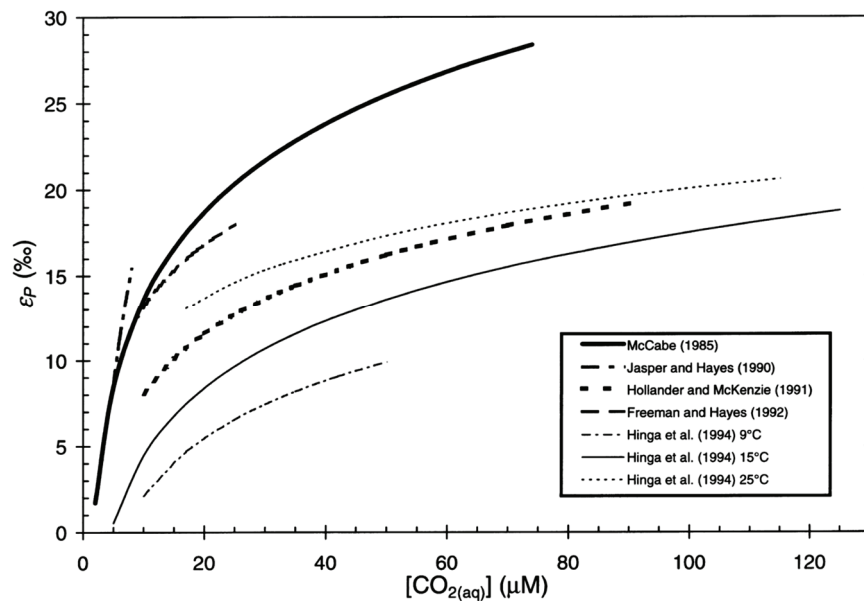
Встановлення концентрації вуглекислого газу в палеоатмосфері за допомогою обчислення показника ізотопного фракціонування вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) для палеофітопланктону (за статтею Royer et al., 2001). Після поглинання вуглекислого газу рослинами – він за рахунок дифузії потрапляє до зон фотосинтезу. Швидкість дифузії важкого вуглекислого газу ($^{13}\text{CO}_2$) є меншою, ніж легкого вуглекислого газу ($^{12}\text{CO}_2$). Крім того, ферментні системи клітин взаємодіють переважно з ізотопно легким вуглекислим газом. Таким чином, після надходження CO_2 в клітини – відбувається мас-залежне фракціонування ізотопів вуглецю. При цьому проведені дослідження показали, що 25-29‰ фракціонування вуглекислого газу пов'язане з більш повільним рухом важких молекул CO_2 від внутрішньоклітинного простору до місця фіксації і 10 ‰ фракціонування пов'язане з вибіркоким зв'язуванням легкого ізотопу вуглецю-12 ферментними системами клітин.

За умов високої концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі і, як наслідок, високого парціального тиску CO_2 в рослинах, – слід очікувати більш швидку дифузію важких молекул вуглекислого газу до сайтів їх зв'язування з клітинними ферментами і, таким чином, збільшення значень показника фракціонування ізотопів вуглецю. Однак, у судинних рослин, надходження CO_2 в лист регулюється продихами. При зростанні концентрації CO_2 в навколишньому середовищі або при зниженні швидкості фотосинтезу - рослина зменшує просвіт продихів, що обмежує надходження CO_2 в рослину, і навпаки. Це, в свою чергу, призводить до того, що співвідношення r_i/r_a (r_i – парціальний тиск CO_2 всередині листя рослини; r_a – парціальний тиск CO_2 в атмосфері), як правило, у судинних рослин завжди залишається приблизно рівним 0,7, як мінімум для не стресованих рослин. Таким чином, у наземних судинних рослин через регуляторну роль продихового апарату відсутня залежність показника фракціонування вуглецю від концентрації CO_2 в навколишньому середовищі.

Фітопланктон, на відміну від судинних рослин, не має продихів і, відповідно, має значно менше можливостей контролювати співвідношення r_i/r_a . Таким чином, для фітопланктону можна очікувати більш істотну кореляцію між концентрацією CO_2 у воді і інтегральним показником фракціонування ізотопів вуглецю ϵ_p . McCabe B. (1985) експериментально на популяції водоростей з декількох озер Нової Зеландії встановив існування кореляції між концентрацією CO_2 у воді і значеннями показника ϵ_p (фракціонування ізотопів вуглецю) в фітопланктоні. Експериментальні дослідження були проведені також і іншими вченими: Rau et al., 1989, 1991b - на фітопланктоні Південної Атлантики; Hollander & McKenzie, 1991 - на фітопланктоні озера Грейф, Швейцарія; Freeman & Hayes, 1992 - на скомпільованих даних по фітопланктону кількох океанів; Hinga et al., 1994 - на експериментально вирощеному при трьох різних температурах фітопланктоні з діатомових водоростей *Skeletonema costatum*. Jasper J.P. та Hayes J.M. (1990) для обчислення показника ϵ_p

- досліджували седименти пізнього Антропогену, а значення концентрації CO₂ розраховували на підставі аналізу крижаного керна зі станції Схід, Антарктида.

Результати всіх п'яти досліджень представлені на графіку (за Royer et al., 2001).



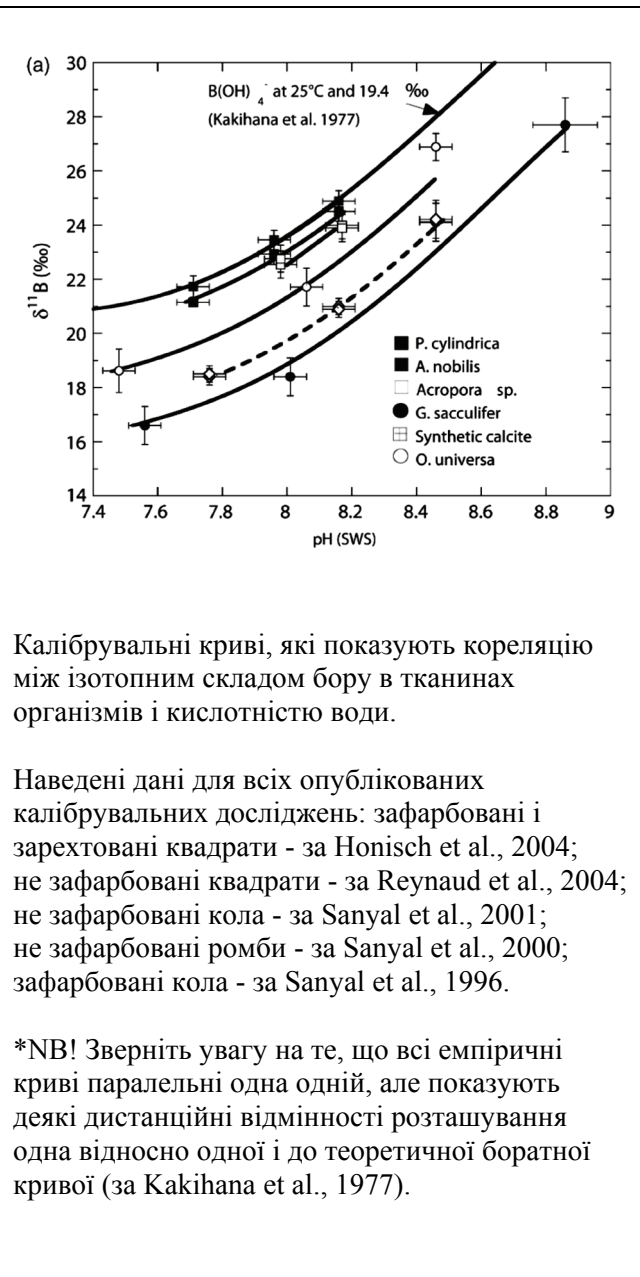
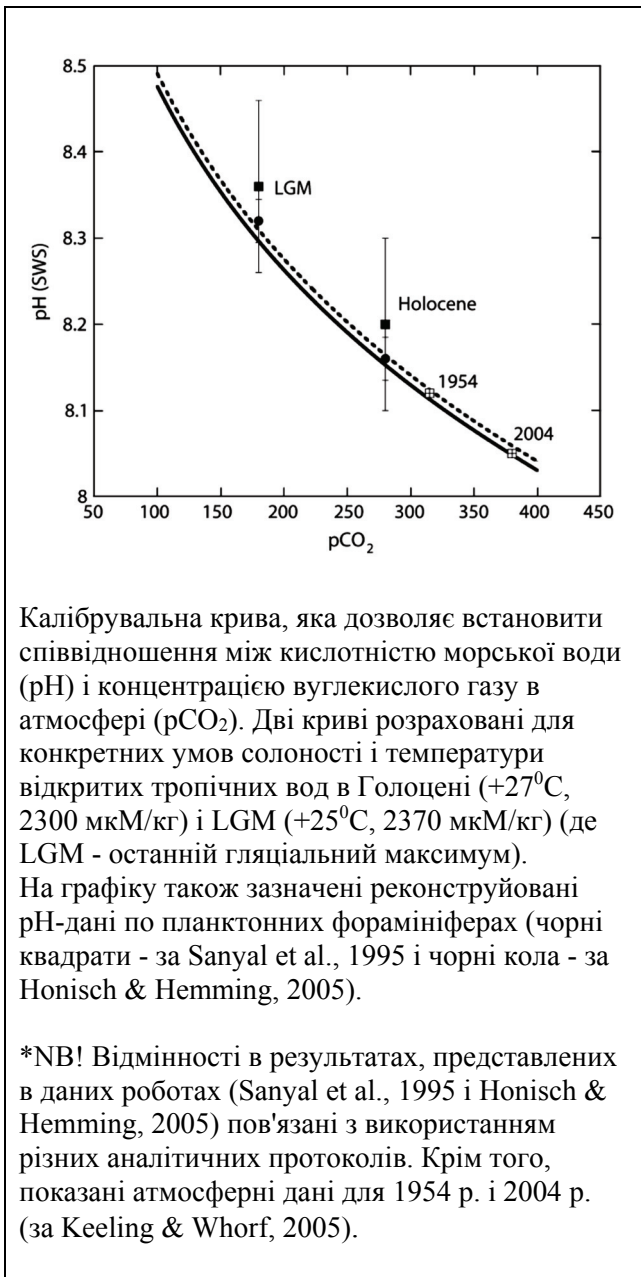
Калібрувальні криві, які дозволяють встановити співвідношення між концентрацією вуглекислого газу у воді і величиною ϵ_p - інтегральним показником, що враховує ізотопне фракціонування вуглецю, пов'язане і з особливостями дифузії важких і легких ізотопів вуглецю в навколишньому середовищі, і з особливостями хімічної фіксації вуглецю в процесі фотосинтезу для сучасного і викопного фітопланктону. Зверніть увагу на відмінності калібрувальних кривих, побудованих при різних температурах навколишнього середовища. Де: $[CO_2(aq)]$ - концентрація вуглекислого газу у воді; ϵ_p - інтегральний показник ізотопного фракціонування вуглецю, ‰ (за Royer et al., 2001).

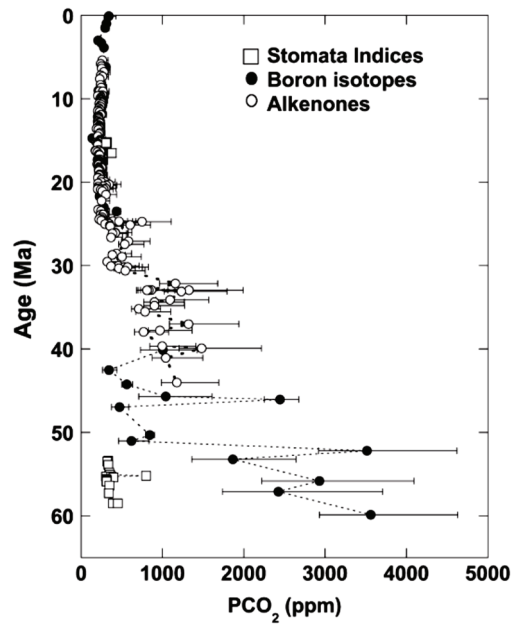
*NB! У наступних роботах при побудові калібрувальної кривої був врахований також показник μ - інтенсивності росту фітопланктону. У сучасних морях швидкість росту фітопланктону чітко корелює з концентрацією фосфат-аніонів (PO_4^{3-}) в морській воді (Bidigare et al., 1997, 1999a). Таким чином, встановлення концентрації фосфат-аніонів у викопних рештках дозволяє опосередковано виявити швидкість росту фітопланктону в минулі геологічні епохи (за Pagani et al., 1999 a,b).

Як видно з малюнка, серед побудованих калібрувальних кривих мають місце суттєві відмінності, що призводить до принципових відмінностей в кінцевих результатах досліджень. Так, Міоценові значення показника ϵ_p склали 15,8 ‰ (Freeman & Hayes, 1992). Однак, перерахунок на концентрацію CO₂ у воді, а потім і на значення парціального тиску CO₂ в навколишньому середовищі, дав результати, які достовірно відрізняються один від одного: за калібрувальною кривою McCabe B. (1985) - концентрація CO₂ в навколишньому середовищі в Міоцені становила 400 ppmv, тоді як за калібрувальною шкалою Hollander D.J. та McKenzie J.A. (1991) - майже 1400 ppmv. Аналіз Крейдяних відкладень дав значення $\epsilon_p = 21,2$ ‰ (Freeman & Hayes, 1992). Однак, перерахунок за калібрувальною шкалою McCabe B. (1985) дав концентрацію CO₂ в атмосфері Крейдяного періоду - 1000 ppmv, а за шкалою Hollander & McKenzie (1991) - 4900 ppm.

*NB! Розбіжності в калібрувальних кривих, побудованих різними науковими групами, вочевидь, пов'язані з різними температурними умовами існування викопних організмів, оскільки проведені дослідження показали залежність фракціонування ізотопів вуглецю від температури навколишнього середовища. У зв'язку з цим, в сучасних палеодослідженнях фахівці використовують показник ізотопного фракціонування кисню $\delta^{18}O$, що дозволяє реконструювати палеотемператури для вирішення даної проблеми (Freeman & Hayes, 1992; Pagani et al., 1999a,b).

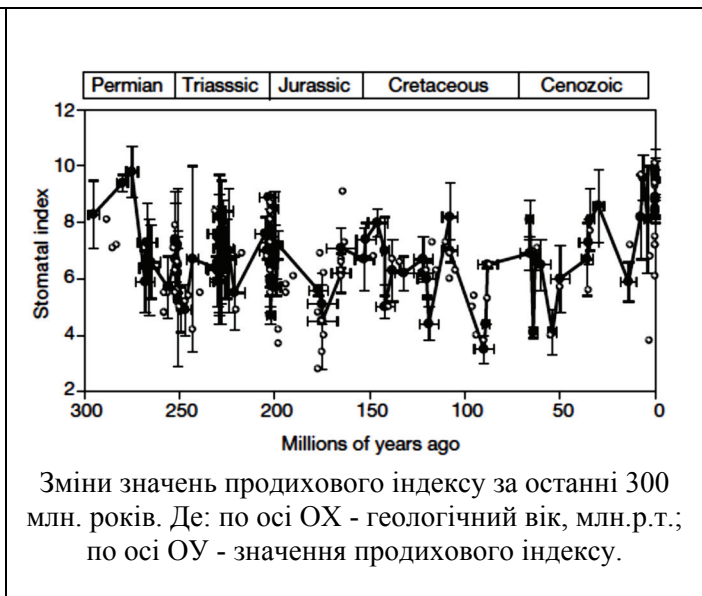
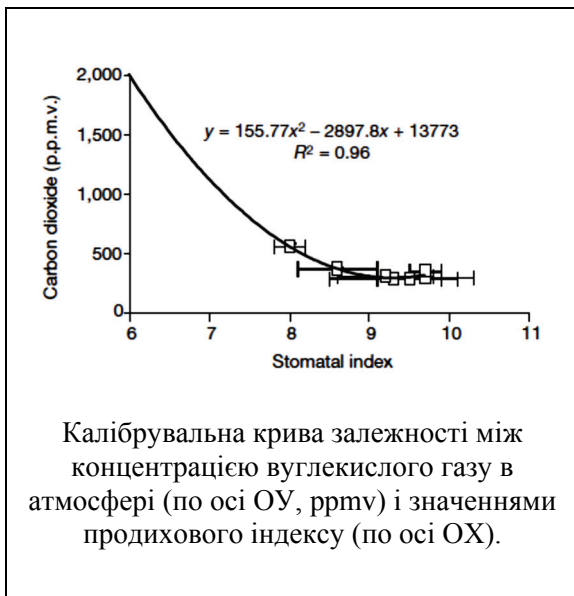
Палеобарометр для визначення концентрації вуглекислого газу в палеоатмосфері, оснований на аналізі показника ізотопного фракціонування бору, $\delta^{11}\text{B}$. Відомо, що існує кореляція між парціальним тиском вуглекислого газу в атмосфері і кислотністю морської води (рН). А величина кислотності морської води впливає на співвідношення в океанічній воді двох водорозчинних форм бору - $\text{B}(\text{OH})_3$ і $\text{B}(\text{OH})_4^-$. Ці дві сполуки, у свою чергу, розрізняються за співвідношенням в них легких і важких ізотопів бору - ^{10}B і ^{11}B . Накопичення у морській воді тієї чи іншої сполуки бору – призводить до переважного накопичення в тканинах організмів важких або легких ізотопів бору. Таким чином, на підставі ізотопного складу бору в фосиліях викопних морських організмів – визначають кислотність океанічної води в певну геологічну епоху, а за кислотністю води – встановлюють рівень вуглекислого газу в палеоатмосфері.





Значення парціального тиску вуглекислого газу в палеоатмосфері ($p\text{CO}_2$), отримані за допомогою трьох різних методів палеобарометрії: з використанням ізотопів бору (Pearson & Palmer, 2000), алкенонів (Pagani et al., 1999, 2005) та продихового індексу (Royer et al., 2001) (ілюстрація за Hemming & Honisch, 2007).

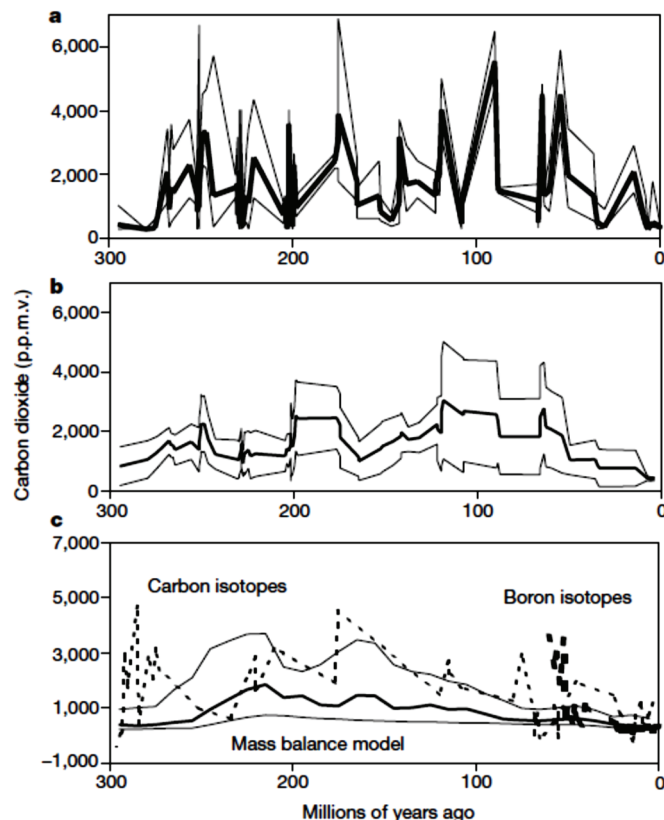
Використання продихового індексу та індексу щільності продихів в опосередкованому встановленні концентрації CO_2 в палеоатмосфері Землі (за статтею Retallack, 2001). Сучасні дослідження показали, що за останні 200 років зростання концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі спровокувало у рослин відповідну реакцію - відбулося зменшення кількості продихів на одиницю поверхні листової пластинки (Kurscher et al., 1996). Існування зворотного співвідношення між концентрацією атмосферного вуглекислого газу та щільністю продихів на листовій пластинці - добре відомий факт. Цей феномен сьогодні використовується в якості палеобарометра для опосередкованої оцінки рівня атмосферного CO_2 під час росту давніх рослин.



Однак, проведені дослідження показали, що щільність розташування продихів на листовій пластинці сучасних рослин залежить також і від відмінностей у рівні інсоляції, і від рівня водного стресу, а не тільки від концентрації вуглекислого газу в навколишньому

середовищі. Ефект інсоляції та водного дефіциту нівелюється при використанні в дослідженні продихового індексу (відсоток продохів по відношенню до сумарної кількості продихових і епідермальних клітин) на відміну від використання показника щільності продохів (тобто кількості продохів на одиницю площі листа) (Kurscher et al., 1996). Іншим лімітуючим фактором використання даного методу є той факт, що скам'яніле листя (фосилії) краще зберігається за умови проживання давньої рослини у вологих умовах (понижся, підтоплені та заболочені території, тощо) (Meuен, 1987). Найбільш серйозною перешкодою у використанні продихового індексу в якості CO₂ палеобарометра - є те, що різні види, які ростуть на одній і тій же території - мають різні значення продихового індексу. У зв'язку з цим використання даної методики є прийнятним тільки при порівнянні даних для конкретних груп рослин (Kurscher et al., 1996).

На підставі аналізу гербарного матеріалу та експериментальних досліджень, проведених в теплицях, було побудовано калібрувальну криву, яка дозволяє за величиною продихового індексу викопних рослин опосередковано встановлювати значення концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі в геологічному минулому Землі. Результати таких досліджень, проведених G.J. Retallack (2001), наведені на малюнках (а-с). На цих малюнках також показані порівняльні результати роботи за трьома різними методами встановлення концентрації вуглекислого газу в палеоатмосфері. Дані, отримані автором при використанні продихового індексу добре узгоджуються з результатами, отриманими за допомогою інших методів оцінки вмісту вуглекислого газу в навколишньому середовищі. Зокрема, з даними: а) по ізотопах бору в фосиліях морських найпростіших форамініфер (Pearson & Palmer, 2000; Lemarchand et al., 2000); б) з результатами седиментарної масової балансової моделі (Bernier, 1997).



Концентрація вуглекислого газу в палеоатмосфері за останні 300 млн. років, обчислена на підставі значень продихового індексу (а, б), може бути порівняна з концентрацією CO₂, встановленою для цього ж геологічного проміжку часу за допомогою інших методів (с). Де: по осі ОХ - геологічний вік, млн.р.т.; по осі ОУ - концентрація вуглекислого газу, ppmv; а - невіривняні дані по продихових індексах фосилізованих рослин; б - вирівняні дані по продихових індексах фосилізованих рослин; с - раніше опубліковані дані по концентрації вуглекислого газу в палеоатмосфері за останні 300 млн. років, отримані на підставі седиментарної масової балансової моделі (суцільна жирна лінія на графіку с) (Bernier, 1997), на підставі ізотопної композиції бору в раковинках викопних морських найпростіших

форамініфер (жирна пунктирна лінія на графіку с) (Pearson & Palmer, 2000) і ізотопної композиції вуглецю в карбонатах палеогрунтів (тонка пунктирна лінія на графіку с) (Ekart et al., 1999) (цитовано за Retallack, 2001).

G.J. Retallack (2001) підкреслює, що має місце істотна розбіжність між оцінкою рівня атмосферного CO₂ при використанні продихового індекса і оцінками, що базуються на ізотопній композиції вуглецю в карбонатах палеогрунтів (рис. с), які виявили мінімально низькі концентрації CO₂ приблизно 250 млн.р.т. (ранній Триас), 190 млн.р.т. (рання Юра), 117 млн.р.т. (рання Крейда) і 55 млн.р.т. (пізній Палеоцен) (Ekart et al., 1999). Слід відзначити, що це були часові інтервали катастрофічного вивільнення ізотопно-легкого метану з товщ вічної мерзлоти і з морських метанових газових резервуарів (Jahren et al., 2001). Потрапивши в атмосферу, метан окислюється протягом 2-7 років до вуглекислого газу, що залишає незвичайний легкий ізотопний сигнал вуглецю, тривалий час ізольованого від глобальної поверхневої системи (Khalil, 2000). Надходженням до атмосфери ізотопно легкого метану пояснюється той факт, що ізотопний палеобарометр палеогрунтів (Ekart et al., 1999) і ізотопні дослідження композиції вуглецю глибинних океанічних відкладень (Pagani et al., 1999) не дозволяють виявити високу концентрацію CO₂ в періоди теплого палеоклімату в середині Міоцену (що доведено за Міоценовими результатами, отриманими G.J. Retallack, 2001, а також за результатами аналізу форамініфер (McGowan & Li, 1997), рослин (Utescher et al., 2000) і ізотопного складу кисню в морських раковинах (Veizer et al., 2000).

Отже, порівняльний аналіз даних, отриманих за допомогою різних методів, дозволив G.J. Retallack (2001) зробити висновки про те, що карбоновий ізотопний палеобарометр не дозволяє виявити високу концентрацію CO₂ в періоди теплого палеоклімата, що веде до помилкового висновку про те, що кліматичне потепління і зростаюча концентрація атмосферного CO₂ повинні бути роз'єднані. Якщо врахувати, що карбоновий ізотопний CO₂ палеобарометр дає невірні свідчення при епізодичних викидах метану в навколишнє середовище, то доводиться визнати роль CO₂, метану та водних парів як парникових газів, в зростанні температури навколишнього середовища щонайменше за останні 300 млн. років (Veizer et al., 2000).

Література:

Berner R.A. The rise of plants and their effect on weathering and atmospheric CO₂ // Science. – 1997. – Vol. 276. – P. 543 – 546.

Bidigare R.R., Fluegge A., Freeman K.H., et al. Consistent fractionation of ¹³C in nature and in the laboratory: growth-rate effects in some haptophyte algae // Global Biogeochemical Cycles. - 1997. – Vol. 11. – P. 279 -292.

Bidigare R.R., Fluegge A., Freeman K.H., et al. Corection to “Consistent fractionation of ¹³C in nature and in the laboratory: growth-rate effects in some haptophyte algae” by R.R. Bidigare et al. // Global Biogeochemical Cycles. – 1999a. – Vol. 13. – P. 251 - 252.

Ekart D.P., Cerling T.E., Montanez I.P., Tabor N.J. A 400 million year carbon isotope record of pedogenic carbonate: implications for paleoatmospheric carbon dioxide // Am. J. Sci. – 1999. – Vol. 299. – P. 805 – 827.

Freeman K.H., Hayes J.M. Fractionation of carbon isotopes by phytoplankton and estimates of ancient CO₂ levels // Global Biogeochemical Cycles. – 1992. – Vol. 6. – P. 185 – 198.

Hinga K.R., Arthur M.A., Pilson M.E.Q., Whitaker D. Carbon isotope fractionation by marine phytoplankton in culture: the effects of CO₂ concentration, pH, temperature, and species // Global Biogeochemical Cycles. – 1994. – Vol. 8. – P. 91 – 102.

Hollander D.J., McKenzie J.A. CO₂ control on carbon-isotope fractionation during aqueous photosynthesis: a paleo-pCO₂ barometer // Geology. – 1991. – Vol. 19. – P. 929 – 932.

Honisch B., Hemming N.G., Grotoli A.G., Amat A., Hanson G.N., Bijma J. Assessing scleractinian corals as recorders for paleo-pH: Empirical calibration and vital effects // Geochimica et Cosmochimica Acta. – 2004. – Vol. 68. – P. 3675 -3685.

Honisch B., Hemming N.G. Surface ocean pH response to variations in pCO₂ through two full glacial cycles // Earth and Planetary Science Letters. – 2005. – Vol. 236. – P. 305 -314.

Jahren A.H., Arens N.C., Sarmiento G., Guerro J., Amundson R. Terrestrial record of methane hydrate dissociation in the Early Cretaceous // Geology. – 2001. – Vol. 29. – P. 159 – 162.

- Jasper J.P., Hayes J.M. A carbon isotope record of CO₂ levels during the late Quaternary // *Nature*. - 1990. - Vol. 347. - P. 462 - 464.
- Kakihana H., Kotaka M., Satoh S., Nomura M., Okamoto M. Fundamental studies on the ion-exchange of boron isotopes // *Bulletin of the Chemical Society of Japan*. - 1977. - Vol. 50. - P. 158 -163.
- Keeling C.D., Whorf T.P. Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO sampling network, in trends: A compendium of data on global change. C.D.I.A. Center, Oak Ridge National Laboratory, TN: U.S. Department of Energy. - 2005.
- Khalil M.A.K. (ed.) *Atmospheric methane 86* (Springer, Berlin, 2000).
- Kurscher W.M., van der Burgh J., Visscher H., Dilcher D.L. Oak leaves as biosensors of late Neogene and early Pleistocene paleoatmospheric CO₂ concentrations // *Mar. Micropaleont.* - 1996. - Vol. 27. - P. 299 - 312.
- Lemarchand D., Gaillardet J., Lewin E., Allegre C.J. The influence of rivers on marine boron isotopes and implications for reconstructing past ocean pH // *Nature*. - 2000. - Vol. 408. - P. 951 - 954.
- Meyen S.V. *Fundamentals of Palaeobotany* (Chapman & Hall, London, 1987).
- McCabe B. *The Dynamics of ¹³C in Several New Zealand Lakes*. PhD Thesis. University of Waikato, New Zealand. - 1985.
- McGowran B., Li Q.-Y. Miocene climatic oscillation recorded in the Lakes Entrance oil shaft, southern Australia // *Aust. J. Earth Sci.* - 1997. - Vol. 43. - P. 129 -148.
- Pagani M., Arthur M.A., Freeman K.H. Miocene evolution of atmospheric carbon dioxide // *Paleoceanography*. - 1999a. - Vol. 14. - P. 273 - 292.
- Pagani M., Freeman K.H., Arthur M.A. Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C₄ grasses // *Science*. - 1999b. - Vol. 285. - P. 876 - 879.
- Pearson P.N., Palmer M.R. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years // *Nature*. - 2000. - Vol. 406. - P. 695 - 699.
- Rau G.H., Takahashi T., Des Marais D.J. Latitudinal variations in plankton δ¹³C: implications for CO₂ and productivity in past oceans // *Nature*. - 1989. - Vol. 341. - P. 516 - 518.
- Rau G.H., Takahashi T., Des Marais D.J., Sullivan C.W. Particulate organic matter δ¹³C variations across the Drake Passage // *J. Geophys. Res.* - 1991b. - Vol. 96. - P. 15131 - 15135.
- Retallack G.J. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles // *Nature*. - 2001. - Vol. 411. - P. 287 - 290.
- Reynaud S., Hemming N.G., Juillet-Leclerc A., Gattuso J.-P. Effect of pCO₂ and temperature on the boron isotopic composition of a zooxanthellate coral: *Acropora* sp. // *Coral Reefs*. - 2004. - Vol. 23. - P. 539 -546. doi:10.1007/s00338-00004-00399.
- Royer D.L., Berner R.A., Beerling D.J. Phanerozoic atmospheric CO₂ change: evaluating geochemical and paleobiological approaches // *Earth-Science Reviews*. - 2001. - Vol. 54. - P. 349 - 392.
- Royer D.L., Berner R.A., Hickey L.J. Estimating latest Cretaceous and early Tertiary atmospheric pCO₂ from stomatal indices // *Geol. Soc. Am. Abstr.* - 2000. - Vol. 32(7). A 196.
- Royer D.L., Wing S.L., Beerling D.J., Jolley D.W., Koch P.L., Hickey L.J., Berner R.A. Paleobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO₂ during part of the tertiary // *Science*. - 2001. - Vol. 292. - P. 2310 - 2313.
- Sanyal A., Bijma J., Spero H.J., Lea D.W. Empirical relationship between pH and the boron isotopic composition of *G. sacculifer*: Implications for the boron isotope paleo-pH proxy // *Paleoceanography*. - 2001. - Vol. 16. - P. 515 -519.
- Sanyal A., Hemming N.G., Hanson G.N., Broecker W.S. Evidence for a higher pH in the glacial ocean from boron isotopes in foraminifera // *Nature*. - 1995. - Vol. 373. - P. 234 - 236.
- Sanyal A., Hemming N.G., Broecker W.S., Lea D.W., Spero H.J., Hanson G.N. Oceanic pH control on the boron isotopic composition of foraminifera: evidence from culture experiments // *Paleoceanography*. - 1996. - Vol. 11. - P. 513 - 517.
- Sanyal A., Nugent M., Reeder R.J., Bijma J. Seawater pH control on the boron isotopic composition of calcite: Evidence from inorganic calcite precipitation experiments // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. - 2000. - Vol. 64. - P. 1551 - 1555.
- Utescher T., Mossbrugger U., Ashraf A.R. Terrestrial climate evolution in northwest Germany over the last 25 million years // *Palaios*. - 2000. - Vol. 15. - P. 430 - 449.
- Veizer J., Godderis Y., Francois L.M. Evidence for decoupling of atmospheric CO₂ and global climate during the Phanerozoic eon // *Nature*. - 2000. - Vol. 408. - P. 698 - 701.

Тема: Палеоекологія Катархейського еону (4,6 – 4,0 млрд.р.т.)

Приблизно 16-18 млрд.р.т. після Великого вибуху сформувався Всесвіт. З'явилися простір, час, галактики. Було встановлено, що галактики безперервно віддаляються одна від одної. Знаючи швидкість «розбігання» галактик - вчені вираховували час формування Всесвіту. Слід зазначити, що останні дослідження показали, що швидкість віддалення галактик одна від одної зростає, таким чином, обчислені раніше часові інтервали формування Всесвіту повинні бути переглянуті.

Приблизно 4,6 млрд.р.т. сформувалася Сонячна система і наша планета Земля. При цьому більшість дослідників вважають, що утворення Землі відбулося в результаті конденсації космічної газо-пилової хмари.

Гадейський еон (Гаплогей, Гадей, Місячна ера, Катархей) (4,6 - 4,0 млрд.р.т.) - перший еон в історії Землі. Цей еон має кілька назв. Так, Місячним цей еон був названий тому, що приблизно 4,5 млрд.р.т. у Землі з'явився супутник - Місяць. Місяць або був захоплений гравітаційним полем Землі, або був вибитий з тіла Землі астероїдом, який по дотичній врізався в Землю*.

*Згідно з однією із сучасних гіпотез, Протоземля приблизно 4,6 млрд.р.т. своїм гравітаційним полем захопила з сусідньої орбіти планету - Протомісяць. Зближення Протомісяця з Протоземлею до мінімально допустимої відстані (т.зв. межа Роша) призвело до гравітаційного руйнування Протомісяця. При цьому важке ядро Протомісяця і частина легких уламків впали на Землю. А ті легкі уламки, що залишилися, сформували сучасний Місяць.

NB! Межа Роша - це найменша відстань між супутником і центральною планетою, ближче якої масивний супутник починає руйнуватися гравітаційним полем планети (тобто має місце ситуація, коли міцність порід супутника на розрив є меншою, ніж розриваючий ефект припливних сил). Для системи Земля - Місяць межа Роша становить 17 150 км між планетою і її супутником.

Власна швидкість обертання Протоземлі навколо своєї осі до захоплення Протомісяця - становила одне обертання за 14-15 годин. Захоплення Протомісяця призвело до швидкого розкручування Протоземлі до швидкості 1 обертання за 6 годин. Причому, швидкість обертання Землі зростає з 15 год до 6 год всього за 100 років. В результаті впливу гравітаційних припливів і надмірної кількості енергії обертання - виділилась велика кількість енергії. Таким чином, катастрофа, яка сталася з Протомісяцем, розкрутила нашу Землю і розігріла її.

Після руйнування Протомісяця - легкий Місяць почав віддалятися від Землі і його гравітаційне поле почало гальмувати власне обертання Землі. Поступово, швидкість обертання Землі навколо своєї осі сповільнилась до 24 годин.

NB! Тривалість доби на Землі встановлюють за допомогою різних методів. Так, за добовою мікрослоїстістю девонських коралів Дж.Уелліс (1963) встановив, що в середньому Девоні рік складався приблизно з 400 діб, а тривалість доби не перевищувала 22 години. За добовою мікрослоїстістю строматолітів, що жили приблизно 2,2 млрд.р.т., Г. Паннелла (1972) визначив, що в ранньому Протерозої в році було 445 діб, а тривалість самої доби була менше, ніж 20 годин.

Дані по тривалості доби за період до 2,2 млрд.р.т. були встановлені шляхом складних розрахунків за допомогою спеціальних формул. Проте, починаючи з 2,2 млрд.р.т., криві, отримані розрахунковим методом, збігаються з усіма емпіричними даними (Сорохтин, Ушаков, 2002).

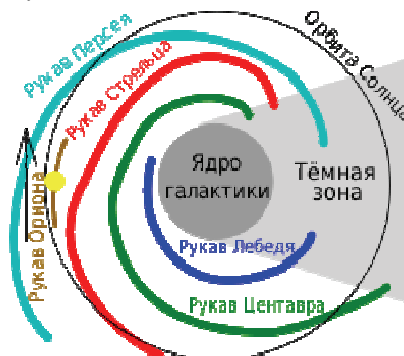
Слово «катарус» - означає «прихований». Еон отримав свою назву «прихований», тому, що в геологічному літопису Землі відсутні осадові породи старше 4,0 млрд.р. за якими можна судити про характер процесів, що відбувались на Землі починаючи з моменту її формування. Причина відсутності осадових порід цього періоду в історії Землі полягає в тому, що приблизно 4 млрд.р.т. сталося розплавлення верхньої мантії Землі і поховання всіх осадових порід у товщі мантії. Що відбулось 4,0 млрд.р.т. - точно не відомо. Серед можливих причин розплавлення верхньої мантії Землі називають такі:

а) радіоактивний розпад елементів в надрах Землі. Однак, розпад радіоактивних елементів, що входили до складу Землі, не спроможний дати таку кількість енергії, яка би викликала розплавлення верхніх шарів мантії;

б) бомбардування метеоритами. Однак, такий екзогенний вплив призводить до розігрівання тільки поверхневих шарів Землі;

в) найбільш імовірно причиною вважають проходження Сонячної системи через один з рукавів нашої Галактики.

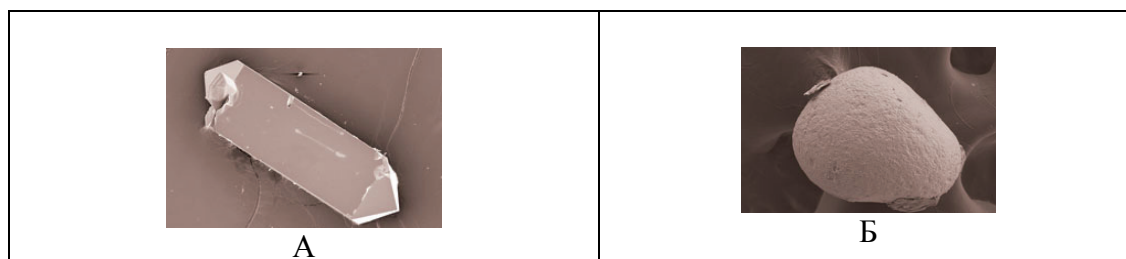
Галактичний рік - це час (280 - 200 млн.р.), за який Сонячна система робить повне обертання навколо центру Галактики.



Рукава нашої галактики Чумацький шлях (https://ru.wikipedia.org/wiki/Млечный_Путь).

Оскільки площини обертання Сонячної системи і диска Галактики - не збігаються, то за галактичний рік Сонячна система двічі перетинає диск Галактики і піддається її потужному гравітаційному, електромагнітному впливу, бомбардуванню астероїдами і т.п. Найбільш катастрофічним є проходження Сонячної системи через рукава Галактики.

Встановлення умов на Землі в Катархейському еоні на підставі ізотопного аналізу мінералів цирконів. Тривалий час вважалося, що в Гадейському еоні Земля була вогненно-розплавленою кулею. Однак, нещодавно були знайдені кристали мінералу циркону - а це один з найміцніших мінералів на Землі - вік якого становив 3,5 млрд.р. Усередині цього кристала були виявлені кристали циркону віком 4,4 млрд.р.т.



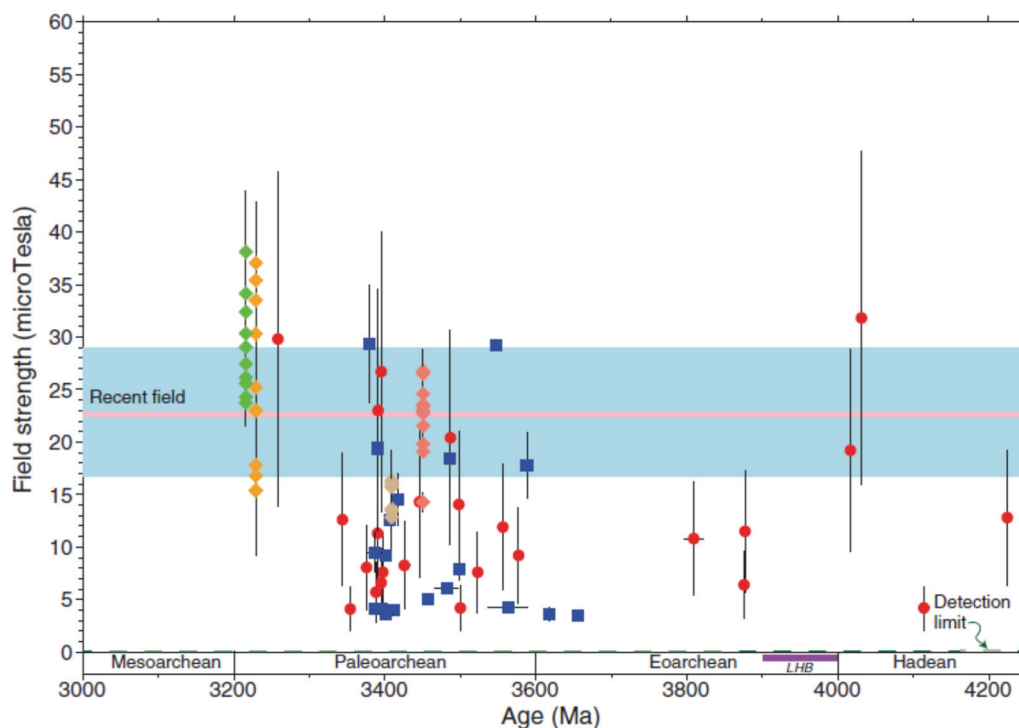
Зовнішня будова кристалів циркону: А - кристали цирконів, знайдені поблизу місць їх походження, зберігають гострі края і гладкі грані; Б - округла форма цирконів з території гірського масиву Джек-Хіллз, Австралія, видима під скануючим електронним мікроскопом, свідчить про те, що вітер і вода перенесли ці кристали на далекі відстані.

Аналіз ізотопного співвідношення кисню $O^{18}:O^{16}$ в знайдених мінералах цирконах показав, що температура на Землі в той час була такою ж, як і зараз, і про те, що на Землі в цей час була рідка вода. Крім того, всередині цирконів були знайдені кристали кварцу того ж часу. Відомо, що кварц формується тільки в умовах континентальної, а не океанічної кори, що свідчить про існування в Гадейському еоні континентів. Таким чином, за наявності помірних температур, рідкої води і континентів - за 600 млн.р. Гадейського еону на Землі цілком могла сформуватися високорозвинена бісфера (нагадаємо, що спалах розвитку багатоклітинних форм життя, що панують і донині, почався в Протерозойському еоні приблизно 600 млн.р.т.). Нещодавно, у складі Гадейських цирконів було знайдено мікроалмази з легким ізотопним складом вуглецю, що свідчить про існування життя на Землі в Гадейському еоні.

Особливості мінералів-цирконів. Мінерал циркон (силікат цирконію, $ZrSiO_4$) - найміцніший мінерал на Землі. Циркон дивовижний своєю багатофункціональністю відносно вилучення з нього геологічної інформації. По-перше, циркони дуже стійкі до агресивних середовищ різного характеру, а по друге - у цирконів дивно «гостинна» кристалічна решітка, яка здатна захоплювати широкий набір елементів-домішок. Ці дві важливих властивості дозволили використовувати циркони для встановлення умов на Землі в Катархейському еоні - оскільки жоден інший мінерал не зберігся з тих часів в геологічному літописі Землі.

Крім того, циркони - це надійні хронометри, оскільки в їх кристалічній решітці присутні домішки радіоактивних ізотопів урану і продукти їх розпаду, що дозволяє дослідникам досить точно встановлювати в яку геологічну епоху формувалися дані циркони.

Інтенсивність магнітного поля Землі в Катархейському еоні. Tarduno J.A. з колегами (2015) досліджували палео-інтенсивність геомагнітного поля Землі в мінералах цирконію, датованих Археєм і Катархеєм. Усередині мінералів цирконів, знайдених в конгломератах Австралійського гірського масиву Джек Хіллс (Jack Hills), були виявлені магнітні мікро-включення мінералу магнетиту (Fe_3O_4). Проведені дослідження показали, що в інтервалі 4,2 - 3,3 млрд.р.т. інтенсивність магнітного поля варіювала від 1,0 до 0,12 разів порівняно з інтенсивністю сучасного магнітного поля в районі екватора.



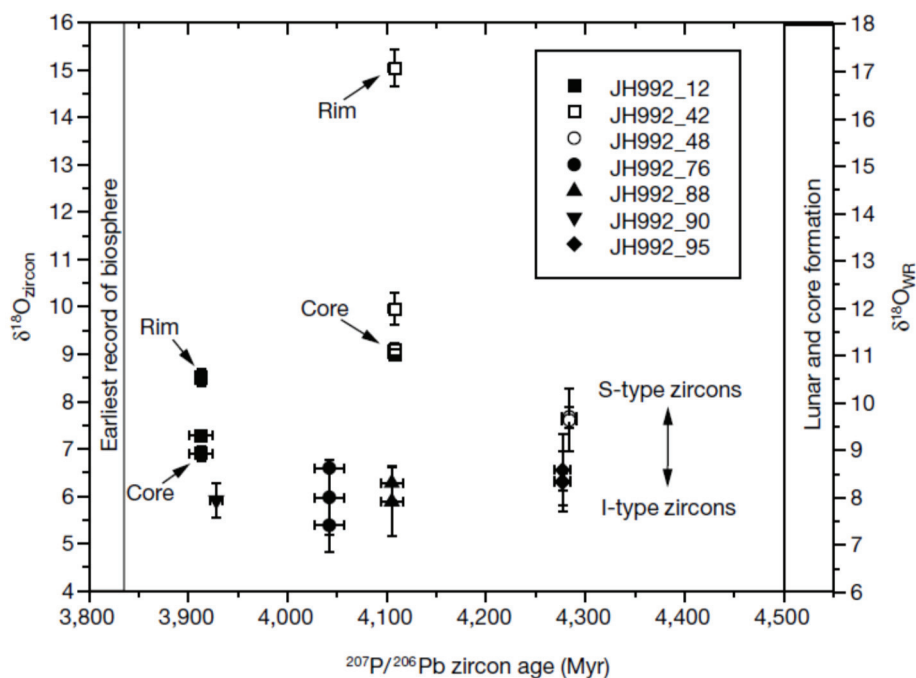
Зміни інтенсивності магнітного поля Землі в інтервалі 4,2 - 3,3 млрд.р.т., встановлені на підставі аналізу магнітних включень мінералу магнетиту в мінерали цирконію (за Tarduno et al., 2015).

Виявлення існування магнітного поля в Катархейському еоні свідчить про можливе існування в цьому еоні феномена тектоніки літосферних плит. Існування наземного геомагнітного поля до епохи Важкого бомбардування астероїдами (the Late Heavy Bombardment) підтверджується також ізотопами наземного азоту і означає, що еволюція ранньої атмосфери і на Землі, і на Марсі регулювалася поведінкою геомагнітного динамо* (за Tarduno et al., 2015).

* За відсутності магнітного поля Землі - атмосферний азот N_2 буде піддаватися іонізації і подальшому видаленню з потоком сонячного вітру за межі Земної атмосфери. Така ж доля чекає й інші компоненти атмосфери - кисень, воду та ін. Вважають, що спочатку, водний бюджет Землі був значно більш великим, ніж сьогодні - вода була втрачена в епохи відсутності магнітного поля Землі. На Марсі - зупинка магнітного геодинамо призвела до колапсу Марсіанської атмосфери.

Існування океанів і континентів в Катархейі. Аналіз мінералів цирконів свідчить про існування континентальної кори до подій інтенсивного метеорного бомбардування Землі в інтервалі 4,550 - 4,030 млрд.р.т. Wilde S.A. з колегами (2001) в породах гірського масиву Джек Хіллз (західна Австралія) виявили циркони, віком 4,4 млрд.р.т. Аналіз цих цирконів показав, що в них можливо виділити зони, які відрізняються за рідкоземельними елементами і за співвідношенням ізотопів кисню (значення показника ізотопного фракціонування кисню $\delta^{18}\text{O}$ змінюються в межах 7,4 - 5,0‰). Високі значення показника $\delta^{18}\text{O}$ і мікро-включення кристалів кварцу SiO_2 свідчать про те, що дані циркони формувалися з гранітного розплаву, для якого характерні значення $\delta^{18}\text{O}$ в інтервалі 8,5 - 9,5‰. Аналіз співвідношення ізотопів кисню свідчить також і про те, що при формуванні даних цирконів був задіяний матеріал переробленої кори, який піддавався низькотемпературній дії рідкої гідросфери. В цілому, отримані дані свідчать про існування континентальної кори і океанів у Катархейському еоні (за Wilde et al., 2001).

До аналогічних висновків дійшли Mojzsis S.J. з колегами (2001), які також проаналізували ізотопи кисню в давніх цирконах, знайдених на території західної Австралії. Проведені авторами роботи дослідження показали, що в цирконах, віком 4,280 - 3,910 млрд.р.т. значення показника ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) змінюються в діапазоні від 5,4‰ до 15,0‰. Отримані результати свідчать про те, що циркони, що утворилися приблизно 4,3 млрд.р.т., кристалізувалися з магми, яка містила значну кількість переробленої континентальної кори, яка формувалася в присутності рідкої води недалеко від поверхні землі. Таким чином, вже 4,3 млрд.р.т. гідросфера взаємодіяла з континентальною корою (за Mojzsis et al., 2001).



Значення показника ізотопного фракціонування кисню-18 ($\delta^{18}\text{O}$) в цирконах, датованих 4,280 - 3,910 млрд.р.т. Високі значення показника $\delta^{18}\text{O}$ пов'язані з інкорпорацією рециклованої континентальної кори, яка взаємодіяла з низько-температурною водою в момент формування цирконів з магми (за Mojzsis et al., 2001).

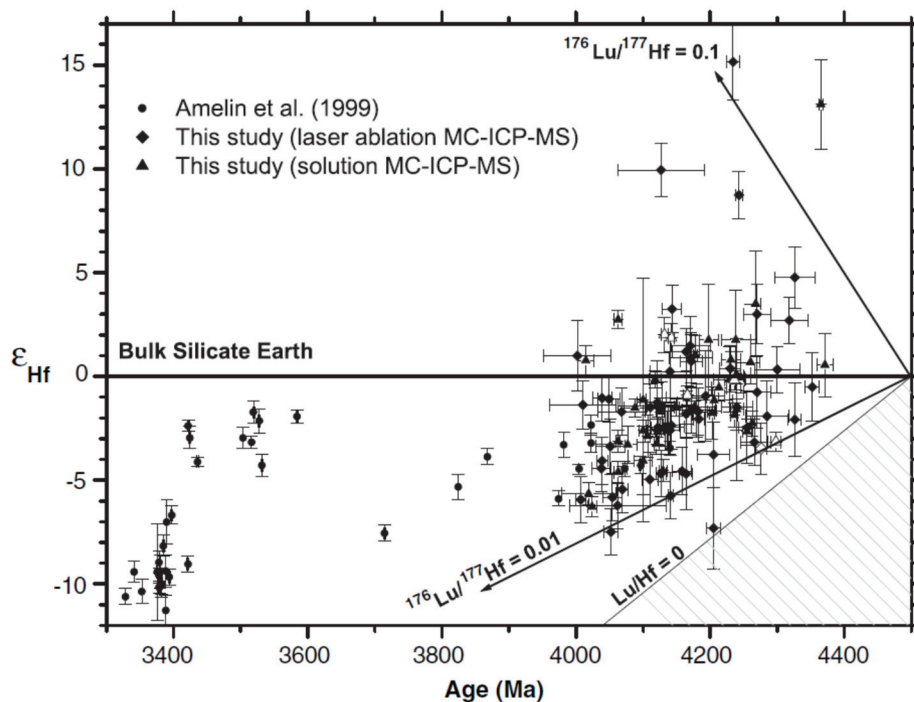
Watson E.V. і Harrison T.M. (2005) використовували палеотермометр, заснований на вмісті титану, для встановлення температури кристалізації цирконів в Катархейському еоні. Отримані дані свідчать про те, що дані циркони формувалися при температурі +700 °C, що відповідає температурі кристалізації сучасних гранітоїдних цирконів. Цей факт свідчить про континентальне формування досліджених цирконів. Таким чином, авторами роботи був

зроблений висновок про те, що не пізніше, ніж 4,35 млрд.р.т., на Землі вже існувала континентальна кора (за Watson & Harrison, 2005).

Згідно з однією з усталених парадигм, континентальна кора почала формуватися не раніше 4,0 млрд.р.т. Для перевірки даної гіпотези, Harrison Т.М. з колегами (2005) провели вимірювання в цирконах (Джек Хіллз, західна Австралія), що датуються 4,37 - 4,01 млрд.р.т., співвідношення ізотопів гафнію $^{176}\text{Hf}/^{177}\text{Hf}$.

Відомо, що ізотопна композиція гафнію змінюється завдяки радіоактивному розпаду ^{176}Lu . Для цирконів характерно дуже низьке співвідношення Lu/Hf і це співвідношення є близьким до вихідного співвідношення $^{176}\text{Hf}/^{177}\text{Hf}$. Аналіз показника ϵ_{Hf} (показник відхилення співвідношення $^{176}\text{Hf}/^{177}\text{Hf}$ від середніх значень по Землі) виявив значні позитивні і негативні відхилення в інтервалі 4,37 - 4,01 млрд.р.т.

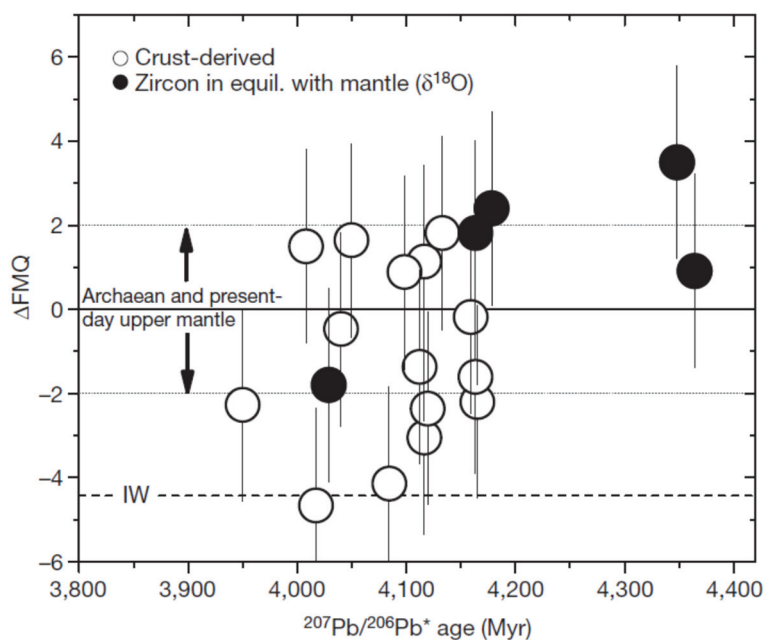
Негативні відхилення пов'язані з формуванням континентальної кори (значення співвідношення Lu/Hf становлять приблизно 0,01) і отримані значення датуються не пізніше 4,5 млрд.р.т. Позитивні відхилення в показнику ϵ_{Hf} пов'язані з повсюдним витонченням верхньої мантії. Отримані авторами дослідження результати показали, що континентальна кора, за обсягом, порівнянна з масштабами сучасної континентальної кори, була сформована в інтервалі 4,5 - 4,4 млрд.р.т. і була потім швидко рециркульована в мантію на початку Архею, приблизно 4,0 млрд.р.т. (за Harrison et al., 2005).



Зміни в часі значень показника ϵ_{Hf} (показник відхилення співвідношення $^{176}\text{Hf}/^{177}\text{Hf}$ від середніх значень по Землі). Де: по осі ОХ - геологічний вік, млрд.р.т.; по осі ОУ - значення показника ϵ_{Hf} (за Harrison et al., 2005).

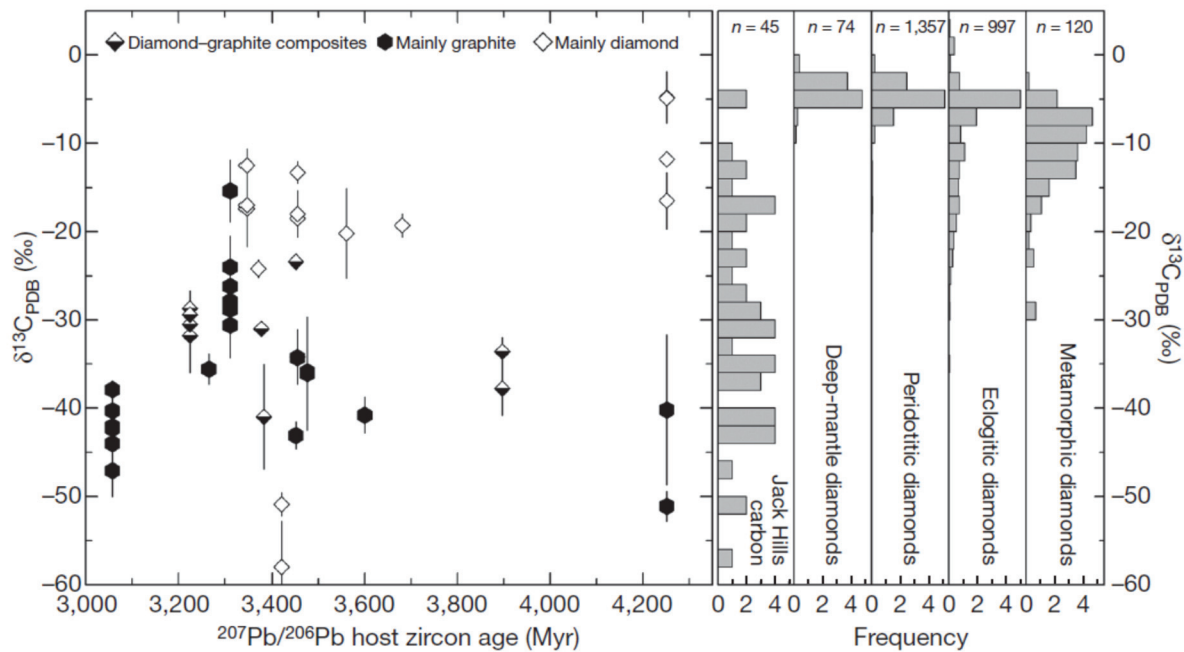
Склад атмосфери в Катархейському еоні. Хімічний склад атмосфери Землі багато в чому визначається хімічним складом газів, які виділяються при застиганні вивержених магм. При цьому, найважливіше значення має вміст кисню, оскільки молекулярна композиція газів, які утворюються з хімічних елементів - водню, вуглецю, азоту, кисню і сірки - в цілому визначається саме присутністю кисню, як окислювача. У відновлювальних умовах (умови: the iron-wüstite buffer) формуються переважно метан (CH_4), молекулярний водень (H_2), сірководень (H_2S) і закис вуглецю (CO), тоді як в окислювальних умовах (умови: fayalite-magnetite-quartz buffer) - домінують вода (H_2O), вуглекислий газ (CO_2), оксид сірки (SO_2) і молекулярний азот (N_2).

Відсутність осадових порід старше 4,0 млрд.р.т. ускладнює встановлення хімічного складу Катархейської атмосфери. Для проведення досліджень доступні тільки мінерали - циркони, що датуються не раніше 4,4 млрд.р.т. Trail D. з колегами (2011), ґрунтуючись на інкорпорації церію в кристали циркону, провели редокс-чутливе калібрування для з'ясування рівня окисного стану Катархейських магм. Проведені авторами роботи дослідження показали, що Катархейські магми перебували в окисленному стані, аналогічному стану сьогоднішніх магм, що вивергаються. Більше того, деякі Катархейські циркони, які датуються 4,350 млрд.р.т. показали рівень окислення вивержених магм, подібний Архейському і сучасному рівням. Отримані дані свідчать про те, що вже в Катархеї атмосфера Землі була окисною, а не відновлювальною (за Trail et al., 2011).



Тиск кисню в розплавах магми верхньої мантії в Катархеї - Археї, встановлений на підставі результатів аналізу рівня інкорпорації церію в кристали циркону. Отримані дані свідчать про більш низький тиск кисню в розплавах магми, в яких формувалися більш молоді циркони. Де: по осі ОУ - тиск кисню в розплавах магми верхньої мантії, ΔFMQ; по осі ОХ - геологічний вік, млрд.р.т. (за Trail et al., 2011).

Виявлення слідів життя в Катархейському еоні. Nemchin A.A. з колегами (2008) провели аналіз ізотопної композиції алмазно-графітових включень у циркони (Джек Хіллз, Західна Австралія), що датуються 4,252 млрд.р.т. Отримані результати виявили розкид значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в інтервалі від - 5‰ до -58‰ (при середніх значеннях - 31‰). Цей розкид даних перевищує типові значення для мантійних порід (в межах - 6‰) і для метаморфічних порід і може бути інтерпретований як результат біогенного походження даних алмазно-графітових включень у складі цирконів (за Nemchin et al., 2008).



Значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 ($\delta^{13}\text{C}$) в алмазно-графітових включеннях в цирконах (гірський масив Джек Хіллз, західна Австралія) (по осі ОУ). Геологічний вік цирконів встановлений за допомогою уран-свинцевого методу (по осі ОХ). Низькі значення показника ізотопного фракціонування вуглецю свідчать про біогенне походження алмазно-графітових включень у цирконах, датованих 4,252 млрд.р.т. (за Nemchin et al., 2008).

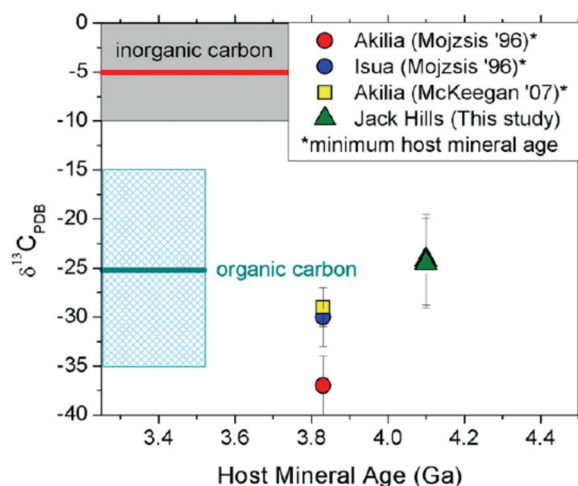
Bell E.A. з колегами (2015) методами рентгенівського аналізу всередині цирконів (Джек Хіллз, західна Австралія), що датуються 4,1 млрд.р.т., виявили присутність включень, які за допомогою Раманівської спектроскопії (або Раман-спектроскопії) були ідентифіковані як включення графіту. Ізотопний аналіз виявлених графітів дозволив показати їх біогенне походження: значення показника ізотопного фракціонування вуглецю у виявлених зразках графіту склали $\delta^{13}\text{C} = -24 \pm 5 \text{ ‰}$, що відповідає значенням даного показника для джерел вуглецю, які мають біогенне походження (за Bell et al., 2015).



Мінерал циркон, в складі якого були виявлені включення вуглецю в формі графіту (зображення, отримане за допомогою рентгенівських променів). Стрілками вказані включення графіту всередині циркону. На врізці - результати спектрального аналізу (Раманівська спектроскопія), які підтверджують, що включення в складі циркону є графітами. 1 бар = 30 мкм (за Bell et al., 2015).

*NB! На врізці малюнку вказано Раманівський спектр для включень графіту в знайденому цирконі (чорна лінія) і для включень епоксидів з інших досліджених цирконів (червона лінія). Розширена D-смуга в зоні 1400 cm^{-1} відповідає графіту, C-H-stretch bands - C-H-стрейч смуги в зоні $2800 - 3100 \text{ cm}^{-1}$ виявлені у епоксидів, але - не у графітів (за Bell et al., 2015). NB! Принцип Раманівської спектроскопії: молекули речовини розсіюють монохроматичне світло, причому спектр розсіяного випромінювання

(число і розташування спектральних ліній) визначається хімічним складом і будовою речовини)
(цитовано за <http://www.gem-center.ru/labnews-raman.htm>).



Значення показника ізотопного фракціонування вуглецю для зразків, що датуються Катархеєм-Археєм. Де: по осі ОХ - вік мінералу, в складі якого були виявлені вуглецеві включення, млрд.р.т.; по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю, $\delta^{13}\text{C}$ (‰); блакитним фоном виділені значення $\delta^{13}\text{C}$, які відповідають біогенному вуглецю; сірим фоном - значення $\delta^{13}\text{C}$, які відповідають неорганічному вуглецю (за Bell et al., 2015).

Контрольні питання:

1. Формування Сонячної системи і планети Земля.
2. Поява у землі супутника – Місяця.
3. Причини відсутності в геологічному літопису Землі осадових порід старше 4,0 млрд.р.
4. Поняття «галактичний рік».
5. Особливості мінералів-цирконів.
6. Встановлення умов на Землі в Катархейському еоні на підставі аналізу стабільних ізотопів в мінералах-цирконах.

Література:

- Сорохтин О.Г., Ушаков С.А. «Развитие Земли» М: Изд. МГУ, 2002. 506 с.
- Bell E.A., Boehnke P., Harrison T.M., Mao W.L. Potentially biogenic carbon preserved in a 4.1 billion-year-old zircon // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. - 2015. – Vol. 112(47). – P. 14518 - 14521. doi: 10.1073/pnas.1517557112.
- Harrison T.M., Blichert-Toft J., Müller W., Albarede F., Holden P., Mojzsis S.J. Heterogeneous Hadean hafnium: evidence of continental crust at 4.4 to 4.5 ga // *Science*. – 2005. – Vol. 310(5756). – P. 1947 - 1950.
- Mojzsis S.J., Harrison T.M., Pidgeon R.T. Oxygen-isotope evidence from ancient zircons for liquid water at the Earth's surface 4,300 Myr ago // *Nature*. – 2001. – Vol. 409(6817). – P. 178 - 181.
- Nemchin A.A., Whitehouse M.J., Menneken M., Geisler T., Pidgeon R.T., Wilde S.A. A light carbon reservoir recorded in zircon-hosted diamond from the Jack Hills // *Nature*. – 2008. – Vol. 454(7200). – P. 92 - 95. doi: 10.1038/nature07102.
- Tarduno J.A., Cottrell R.D., Davis W.J., Nimmo F., Bono R.K. Paleomagnetism. A Hadean to Paleoproterozoic geodynamo recorded by single zircon crystals // *Science*. – 2015. – Vol. 349(6247). – P. 521 - 524. doi: 10.1126/science.aaa9114.
- Trail D., Watson E.B., Tailby N.D. The oxidation state of Hadean magmas and implications for early Earth's atmosphere // *Nature*. – 2011. – Vol. 480(7375). – P. 79 - 82. doi: 10.1038/nature10655.
- Watson E.B., Harrison T.M. Zircon thermometer reveals minimum melting conditions on earliest Earth // *Science*. – 2005. – Vol. 308(5723). – P. 841 - 844.
- Wilde S.A., Valley J.W., Peck W.H., Graham C.M. Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago // *Nature*. – 2001. – Vol. 409(6817). – P. 175 - 178.
- Xu X., Tan Q., Wang J., Zhao X., Tan L. A gigantic bird-like dinosaur from the Late Cretaceous of China // *Nature*. – 2007. – Vol. 447(7146). – P. 844 - 847.

ЛЕКЦІЯ 2

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ АРХЕЙСЬКОГО ЕОНА (4,0 – 2,5 МЛРД.Р.Т.)

Стратиграфія Архейського еону (за <http://ru.wikipedia.org/wiki/Архей>)

Еон:	Ера:
Протерозойський еон (2,5 млрд.р.т. – 542 млн.р.т.)	Палеопротерозой (2,5 – 1,6 млрд.р.т.)
Архейський еон (4,0 – 2,5 млрд.р.т.)	Неоархей (2,8 – 2,5 млрд.р.т.)
	Мезоархей (3,2 – 2,8 млрд.р.т.)
	Палеоархей (3,6 – 3,2 млрд.р.т.)
	Еоархей (4,0 – 3,6 млрд.р.т.)
Катархейський еон (4,6 – 4,0 млрд.р.т.)	

Розташування континентів

Земля – океан на початку Архея. Наприкінці Катархея - початку Архея, приблизно 4,0 млрд.р.т., відбулось розплавлення мантії Землі і поховання всіх осадових порід Катархея. Потім почалося поступове охолодження поверхні Землі. Характер осадових порід на початку Архейського еону свідчить про те, що вони формувалися переважним чином в океані (за типом осадових порід можна відрізнити породи континентального і океанічного походження). Таким чином, процеси конденсації атмосферної вологи і надходження води з глибин Землі сприяли формуванню на поверхні Землі давніх океанів. При цьому в геологічному літописі раннього Архея (до 3,87 млрд.р.т.) майже повністю відсутні осадові породи континентального походження: на сьогодні відомий лише один кратон (ядро континенту) - кратон Суперіор (The Superior Craton) на території сучасної Канади, який датується епохою 4,031 млрд.р.т.

Формування ядер континентів (кратонів). Ядра континентів почали інтенсивно формуватися не пізніше 3,87 млрд.р.т. Вважають, що ядра континентів утворилися завдяки підйому і подальшому застиганню магм глибинних мантійних плюмів: в Археї - завдяки базальтовому магматизму, а починаючи з пізнього Архею - до процесу додається гранітний магматизм.



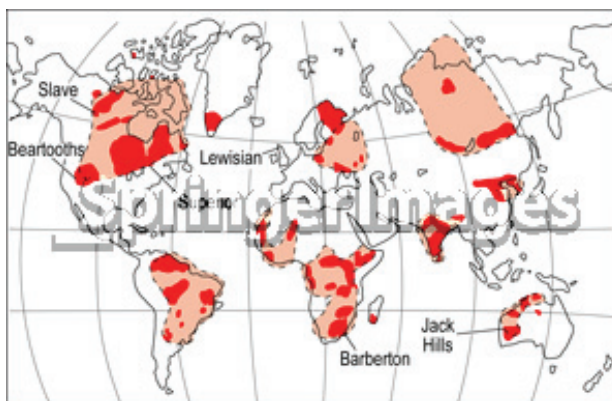
Реконструкція зовнішнього вигляду поверхні Землі в Архейському еоні
(за <http://palaeos.com/archean/index.html>).

Формування ядер континентів (кратонів) тривало до 2,7 млрд.р.т. За цей час піднялося близько 40 кратонів. Приблизно 2,7 млрд.р.т. почалася Кенорська епоха діастрофізма, в результаті якої завершилося формування ядер давніх континентів.

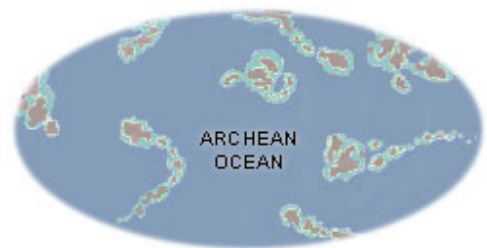
Об'єднання кратонів в стійкі блоки. Формування перших мікроконтинентів і континентів. В Археї - на початку Протерозою багато ядер давніх континентів (кратонів) об'єднувались в блоки. Частина цих блоків виявилася досить стійкою і проіснувала значний проміжок часу. Наприклад, 3,87-3,6 млрд.р.т. два кратони: південно-африканський кратон Каапвааль (Kaapvaal) і західно-австралійський кратон Пілбара (Pilbara) об'єдналися, утворивши перший континент - Ваальбару. Цей континент проіснував майже до епохи 2,8 млрд.р.т., після чого – розколовся. *NB! Згідно сучасної класифікації – Ваальбара об'єднувала більшість тогочасних континентальних структур Землі і, таким чином, вважається не просто першим континентом – але й і першим суперконтинентом (незважаючи на свої розміри).

Інші кратони, які сьогодні входять до складу Індії, Мадагаскару та Австралії, приблизно, 3,0 млрд.р.т. сформували суперконтинент – Ур (Ur), який 2,8 млрд.р.т. увійшов до складу суперматерика Моногея (Кенорленд). Таким чином, в Архейському еоні існувало три суперматерик: Ваальбара - 3,6 млрд.р.т. (час максимальної зборки суперконтиненту), Ур - 3,0 млрд.р.т. та Моногея - 2,5 млрд.р.т.

*NB! Стійкі блоки між давніми кратонами утворюють континентальні платформи - щити і плити. В щиті на поверхню виходять породи фундаменту, а в плиті - породи фундаменту покриті осадовим чохлам. Сучасний Балтійський щит складається з 5 блоків, Український щит - з 5 блоків, Канадський щит з 6 блоків, Африканська платформа - з 5 блоків, Антарктична платформа - з 2 блоків і т.н.



Породи Архейського віку на карті сучасних континентів (за <http://hcrcapital.com/archean-map>).



Реконструкція розташування континентів і океанів в Архейському еоні (за <http://www.corzakininteractive.com>).

***Архейський коматитовий вулканізм контролював еволюцію ранніх континентів.**

Mole D.R. з колегами (2014) показали, що в Археї формування континентів контролювалося коматитами - найгарячішими лавами на Землі. Автори роботи, використовуючи аналіз ізотопів Lu-Hf і методи уран-свинцевої (U-Pb) геохронології провели чотиривимірне картування кратона Ілгарн (the Yilgarn Craton), західна Австралія, і виявили прогресивне формування Архейських мікроконтинентів. Отримані результати показали, що на ранній Землі відносно маленькі блоки кори, аналогічні сучасним мікроплитам, прогресивно з'єднувались один з одним, формуючи більш великі континентальні маси і перші кратони. Цей процес кратонізації забезпечувався найгарячішими і найбільш об'ємними коматитовими виверженнями по краях континентальних блоків, що формувались. Таким чином, на динамічну еволюцію ранніх континентів безпосередньо вплинуло приєднання глибинного мантійного матеріалу до Архейської континентальної кори (за Mole et al., 2014).

Початок руху кратонів і літосферних плит. Тектоніка літосферних плит у своєму сучасному вигляді сформувалася не раніше Мезозойської ери (оскільки відсутня океанічна кора більш старшого віку). Припущення про можливу наявність циркуляції нової і старої земної кори в більш давні геологічні епохи – вчені будують, виходячи з фактів, які опосередковано підтверджують існування процесів тектонічних рухів континентальних плит внаслідок утворення нової кори в одних ділянках і занурення старої кори в глиб мантиї в інших ділянках Земної кори.

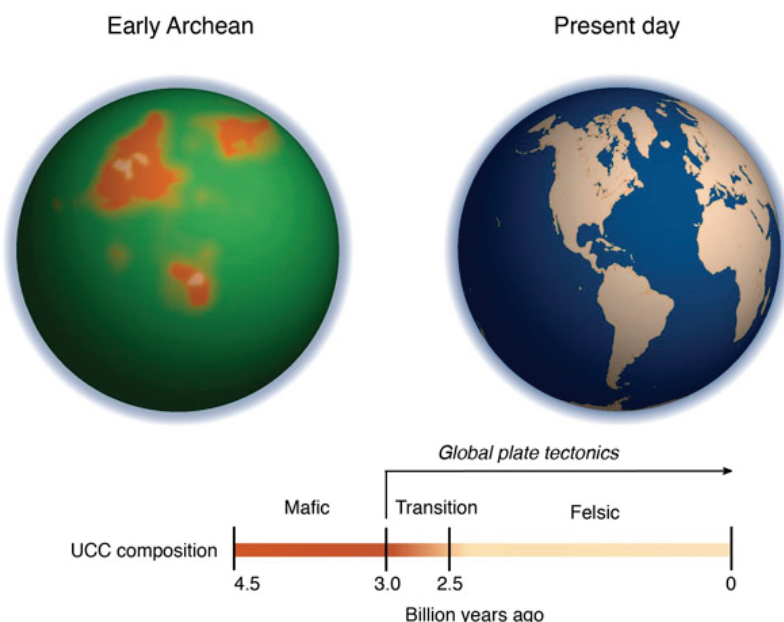
Серед таких фактів, які опосередковано свідчать про існування руху кратонів і літосферних плит вже в Архейському еоні, виділяють наступні:

а) наявність диференціації речовини мантиї за щільністю: про це свідчить присутність в геологічному літописі легкої гранітної силікатно-алюмінієвої кори не пізніше 3,0 млрд.р.т.; а також - існування магнітного поля Землі не пізніше 3,2 млрд.р.т.;

б) зміни взаємного розташування кратонів і континентальних плит: показаний початок формування суперконтиненту Моногея (Кенорленд) не пізніше 2,8 млрд.р.т, а також розкол суперматерика Ваальбара – не пізніше 2,8 млрд.р.т.

***Архей. Початок гранітного магматизму на континентах.** Tang M. з колегами (2016) на підставі аналізу хімічного складу земної кори в різні геологічні епохи встановили, що до пізнього Архею - земна кора була складена важкими хімічними елементами (магнієм - залізом). І лише з 3,0 млрд.р.т. в Археї починає поступово формуватися легка силікатно-алюмінієва гранітна кора. Оскільки для гранітного магматизму необхідною умовою є наявність великої кількості похованої води, автори роботи дійшли висновку, що саме завдяки започаткованим приблизно 3,0 млрд.р.т. процесам тектоніки плит і відповідному зануренню старої кори і великих мас води - став можливим гранітний магматизм (за Tang et al., 2016).

*NB! Tang M. з колегами (2016) вперше запропонували використовувати співвідношення Ni/Co і Sr/Zn для встановлення вмісту магнію в давніх вивержених породах, оскільки безпосередньо кількість магнію в таких породах встановити не можливо внаслідок того, що під час процесів вивітрювання цей хімічний елемент вимивається з осадових порід.



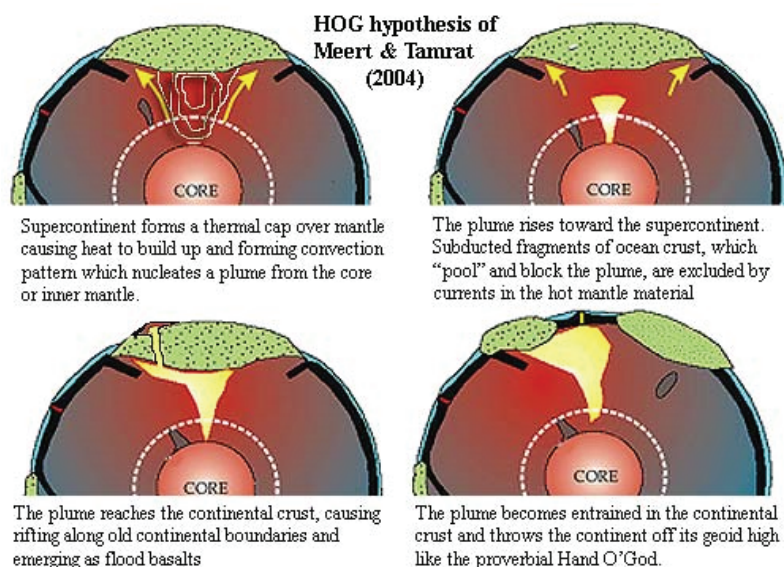
Загальний вигляд Землі в ранньому Археї (Early Archean) і сьогодні (Present day). Руді плями - протоконтиненти, складені породами, багатими магнієм і залізом (mafic - «мафічні» породи). Їх розташування і форма - умовні, малюнок відбиває лише загальну ідею про те, що площа і товщина континентів були невеликі. Зелений колір океану символізує високу концентрацію двовалентного заліза (Fe^{2+}), розчиненого в морській воді. Позначення: UCC composition - склад верхньої континентальної кори, Global plate tectonics - глобальна тектоніка плит, Transition - перехід, Felsic - «фельзичні», багаті кремнієм і алюмінієм гірські породи (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432680/).

***Рання диференціація земної кори.** Проте, результати, отримані іншими дослідниками (Moynier et al., 2010), свідчать про досить ранню диференціацію земної кори. Так, аналіз ізотопів неодиму (^{142}Nd) показав, що не пізніше, ніж через 30-75 млн. років після формування Сонячної системи, почалася глобальна силікатна диференціація в надрах Землі. Крім того, аналіз системи гафній-вольфрам (^{182}Hf - ^{182}W), яка є потужним доповненням до результатів аналізу ізотопів неодиму, також свідчить про ранню силікатну диференціацію мантії Землі, оскільки і формування кори, і диференціація силікатів - обидва процеси фракціонують гафній від вольфраму (за Moynier et al., 2010).

***В Археї 3,2 млрд.р.т. у Землі вже було магнітне поле.** Tarduno J.A. з колегами (2007) всередині кристалів силікатів, що датуються 3,2 млрд.р.т. виявили включення магнетиту. При цьому високочутлива магнітометрія показала, що в Археї напруженість магнітного поля Землі становила 50% від сьогоденного рівня, що є достатнім для захисту Землі від шкідливого впливу сонячного вітру (за Tarduno et al., 2007).

Утворення та руйнування суперматериків. Проведені геологічні дослідження показали, що літосферні плити Землі безперервно переміщуються в результаті підйому розплавів магми і формування нової земної кори в одних ділянках Землі і занурення старої кори в глиб мантії в інших ділянках Землі. В сучасних умовах – нова кора наростає в зоні серединно-океанічних хребтів, а стара кора занурюється в мантію в зоні вогняного тихоокеанічного кільця. В результаті руху літосферних плит з часом утворюються суперматерики. Сформовані суперматерики провокують саморуйнування.

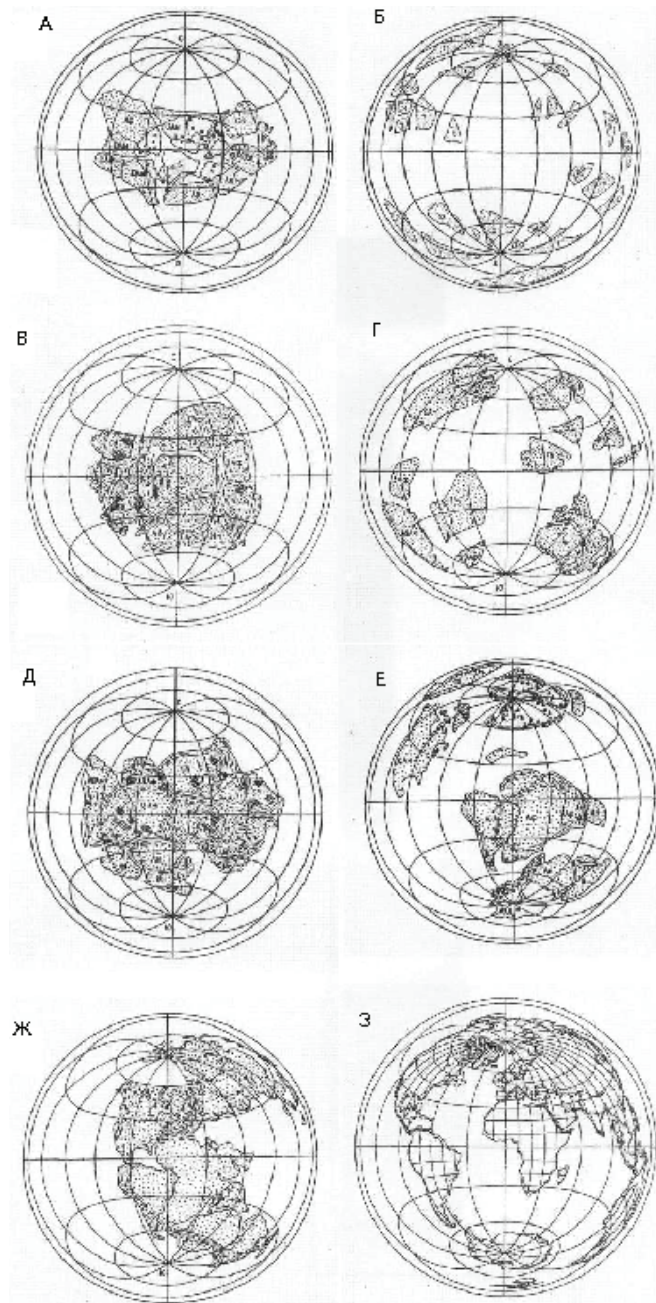
З одного боку, суперматерик створює локальну гравітаційну аномалію (викривлення гравітаційного поля Землі) через скупчення усіх континентів в одній області простору. З іншого боку, суперматерик є термальною шапочкою, що утримує теплову енергію, яка виходить з надр Землі. Ця термальна шапочка провокує формування потужного потоку розплавленої магми з надр Землі, який вивергається саме в зоні розташування суперконтиненту, розриваючи його по швах стикування континентальних плит. Вихід магматичного плюму і розпад суперконтиненту починається приблизно через 200 млн. років після формування суперматерика. В цілому, квазіциклічність формування/розпаду суперматериків в геологічній історії Землі становить 500 - 800 млн. років.



Схема, яка відображає індукцію суперконтинентами процесів саморуйнування (за Meert & Tamrat, 2004).

Як геологи і палеонтологи реконструюють розташування континентів в далекі геологічні епохи? Методи, що дозволяють реконструювати взаємне розташування стародавніх континентів: 1) за допомогою радіоізотопного методу встановлюють вік порід; 2) за типом осадових порід визначають, де вони сформувалися: на дні океанів або на континентах; 3) на

підставі отриманих даних будують обриси стародавніх континентів; 4) за допомогою палеомагнітного методу встановлюють орієнтацію силових ліній стародавнього магнітного поля і наносять їх на карту стародавніх континентів. Сітка з цих ліній дозволяє встановити розташування континентів на поверхні Землі; NB! Під час застигання розплавів магми кристали магнетиту Fe_3O_4 орієнтуються уздовж силових ліній магнітного поля Землі. Це дозволяє в давніх породах за допомогою надчутливих магнітометрів виявляти залишкову намагніченість гірських порід; 5) аналіз фосилій рослин і тварин дозволяє виявити стародавні кліматичні зони (екваторіальну, тропічну, помірну, полярну).



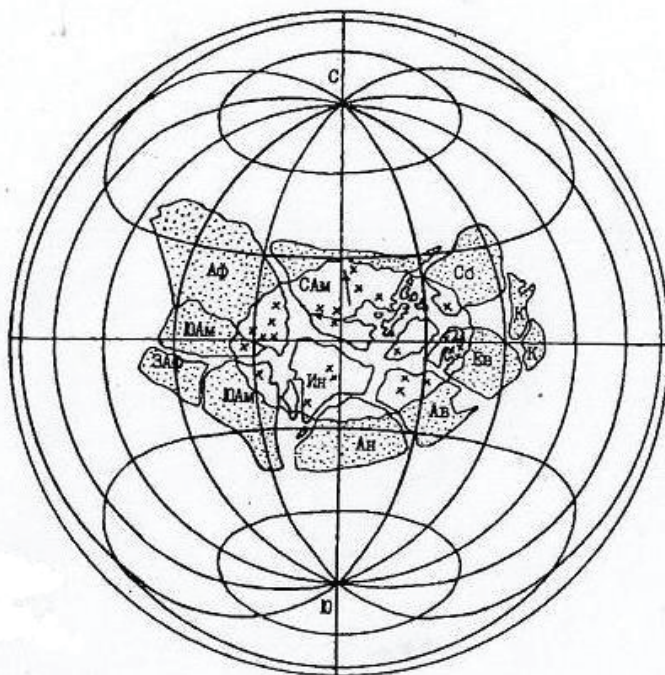
Палеореко́нструкції розташування континентів і океанів в проекції Ламберта: А - Моногея, 2,6 - 2,4 млрд.р.т.; Б - розпад Моногеї, 2,1 млрд.р.т.; В - Мегагея Штілле, 1,8 млрд.р.т.; Г - розпад Мегагеї, 1,6 млрд.р.т.; Д - Мезогея, 1,0 млрд.р.т.; Е - розкол Мезогеї на Лавразію і Гондвану, 750 млн.р.т.; Ж - Пангея Вегенера, 200 млн.р.т.; З - сучасне розташування континентів і океанів (цитовано за Сорохтин, Ушаков, 2002).

Формування суперматерика Моногеї (Кенорленда) наприкінці Архея. Приблизно 2,7 - 2,5 млрд.р.т. сформувався суперконтинент Моногея (або Кенорленд). Моногея складалася з кратонів, які надалі увійшли до складу Лаврентії (Північна Америка і Гренландія), Балтики

(Скандинавія і Балтика), західної Австралії та Калахарі (південна Африка). Палеомагнітні дані свідчать про те, що Моногея розташовувалася в низьких приекваторіальних широтах. Згодом, розпад Моногеї співпав з Гуронським зледенінням.

Не дивлячись на екваторіальне розташування Моногеї - майже вся Моногея була вкрита льодовиками. Чому? По-перше, наприкінці Архея, через виверження основних та ультраосновних магм відбулось поглинання вуглекислого газу, що значно зменшило парниковий ефект. Однак, характер розташування зони тилітів свідчить про те, що вирішальним чинником утворення покривного зледеніння на поверхні Моногеї стало високе гіпсометричне стояння значної частини цього суперконтиненту внаслідок підняття надзвичайно високих гірських систем в ході колізії окремих кратонів під час утворення Моногеї. Сьогодні в жарких країнах високо в горах також знаходяться льодовики.

*NB! Факти існування давніх покривних зледенінь встановлюють на підставі виявлення тилітів – стародавніх морен, т.т. уламкових порід, які утворилися під час руху давніх льодовиків.



Моногея (Кенорленд). Реконструкція суперматерика Моногеї, кінець Архея - початок Протерозою, 2,7 - 2,5 млрд.р.т. Ав - Австралія; Сам і ЮАм - Північна і Південна Америка; Ан - Антарктида; ЗАФ - Західна Африка; Аф - Африка; Єв - Європа; Ін - Індія; К - Північний і Південний Китай; Сб - Сибір. X - зона в центрі Моногеї, в межах якої виявлені тиліти. Тиліти – це стародавні морени, т.т. уламкові породи, які утворилися під час руху давніх льодовиків (цитовано за Сорохтин, Ушаков, 2002).

Пізнє важке бомбардування астероїдами (the Late Heavy Bombardment). Тривалий час вважали, що пізнє важке бомбардування поверхні Землі і Місяця астероїдами (the Late Heavy Bombardment) завершилося в ранньому Археї приблизно 3,8 - 3,7 млрд.р.т. Однак, дослідження, проведені Bottke W.F. з колегами (2012), показали, що важке астероїдне бомбардування тривало значно довше - до раннього Протерозою (про це свідчать астроблеми діаметром понад 300 км відповідного віку): в інтервалі 3,47 - 3,23 млрд.р.т. сформувалося не менше семи великих астроблем, в інтервалі 2,63 - 2,49 млрд.р.т. - чотири астроблеми, в інтервалі 2,1 - 1,7 млрд.р.т. - одна астроблема гігантського розміру (за Bottke et al., 2012).

Епохи діастрофізма в Архейському еоні. В Архейському еоні було три епохи діастрофізма: 1) Білозерська 3,5 млрд.р.т. (або Саамська, 3,75 - 3,5 млрд.р.т.) епоха діастрофізма; 2) Кольська епоха діастрофізма, 3,0 млрд.р.т.; 3) Беломорська (або Кеноранська) епоха діастрофізма, 2,8 - 2,6 млрд.р.т.

Періодичність епох складчастості становить 150 - 200 млн. років. Під час Білозерської та Кольської тектоно-магматичних епох діастрофізма - відбувались процеси гранітизації. Наприкінці Архея в Беломорську (Кеноранську) епоху діастрофізма - завершилось формування ядер континентів.

Астрономічні, геологічні і кліматичні катастрофи середнього Архею. В середньому Археї: а) відбувалося інтенсивне бомбардування Землі астероїдами; б) мали місце щонайменше дві епохи діастрофізма - епохи катастрофічних вулканогенних процесів. Ці катастрофи були настільки значними, що континентальні породи в цей часовий проміжок (3,0 - 2,85 млрд.р.т.) повністю метаморфізовані. При цьому на континентах йшло посилене гранітоутворення: усі Архейські континенти 3,0-2,85 млрд.р.т. були залиті інтрузивними приповерхневими низькотемпературними магмами, при кристалізації яких формувалися граніти; в) змінилися геохімічні умови на Землі; г) приблизно 3,5 - 3,0 млрд.р.т. були дуже високі температури, які потім, 2,9 млрд.р.т. різко знизилися (до формування покривного зледеніння на континентах).

Тривалість доби в Археї. Аналіз кілець наростання строматолітів показав, що тривалість доби в Археї вже становила 9 годин, а не 6 годин як в Гадейському еоні. Як вже зазначалося вище, уповільнення обертання Землі було викликано гальмуючим гравітаційним впливом Місяця.

Хімічний склад атмосфери

Висока концентрація парникових газів в Архейській атмосфері. Аналіз газів, включених в породи Архейського віку, свідчить про присутність в атмосфері значної кількості метану, карбоніл сульфід, сірководню, вуглекислого газу, парів води і майже повну відсутність вільного кисню. Означені гази спроможні утримувати в межах атмосфери теплове випромінювання від Землі і, таким чином, створювати парникових ефект в приземному шарі атмосфери. Крім того, карбоніл сульфід поглинає жорстке ультрафіолетове випромінювання і, за умови відсутності вільного кисню в атмосфері, спроможний створювати захисний екран, аналогічний сучасному озоновому екрану,

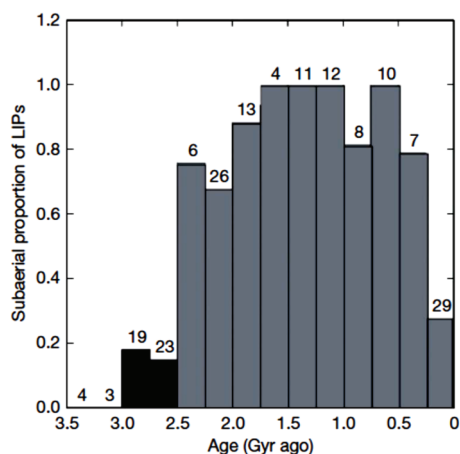
Початок накопичення кисню в навколишньому середовищі. На сьогоднішній день відомі три основних джерела надходження кисню до навколишнього середовища: а) дегазація вивержених магм; б) фотосинтез у живих організмів; в) фотоліз води в стратосфері під впливом жорсткого ультрафіолетового випромінювання.

Основним джерелом кисню в атмосфері вважається оксигенний фотосинтез. Перші організми, здатні в ході процесу фотосинтезу виділяти кисень в навколишнє середовище (ціанобактерії), з'явилися в біосфері Землі не пізніше 2,9 млрд.р.т. Спочатку, таких організмів було мало. Але, потім кількість аутоτροφів, що мають оксигенний фотосинтез, почала зростати.

Крім того, зростання оксигенації атмосфери Землі приблизно 2,5 млрд.р.т. було пов'язане з переходом від переважно підводного вулканізму в Археї до переважно надводного континентального вулканізму на кордоні Архей-Протерозой, оскільки в ході підводного вулканізму значна кількість кисню поглинається, що не сприяє його накопиченню в навколишньому середовищі. NB! Дегазація вивержених підводних магм – відбувається при низьких температурах і високому тиску води, тоді як дегазація наземних магм – при високій температурі і низькому тиску. Відмінності в тиску і температурі дегазації магм призводять до виділення різних газоподібних продуктів під час підводного і наземного вулканізму. Більшість дослідників вважають, що розкладання цих газоподібних продуктів дегазації наземних магм живими організмами сприяло накопиченню кисню в атмосфері Землі. *NB! Цікаво відзначити, що про пряме надходження кисню в наслідок дегазації вивержених магм – дослідники говорять дуже обережно. Тривалий час кисень, виявлений в результаті аналізу продуктів

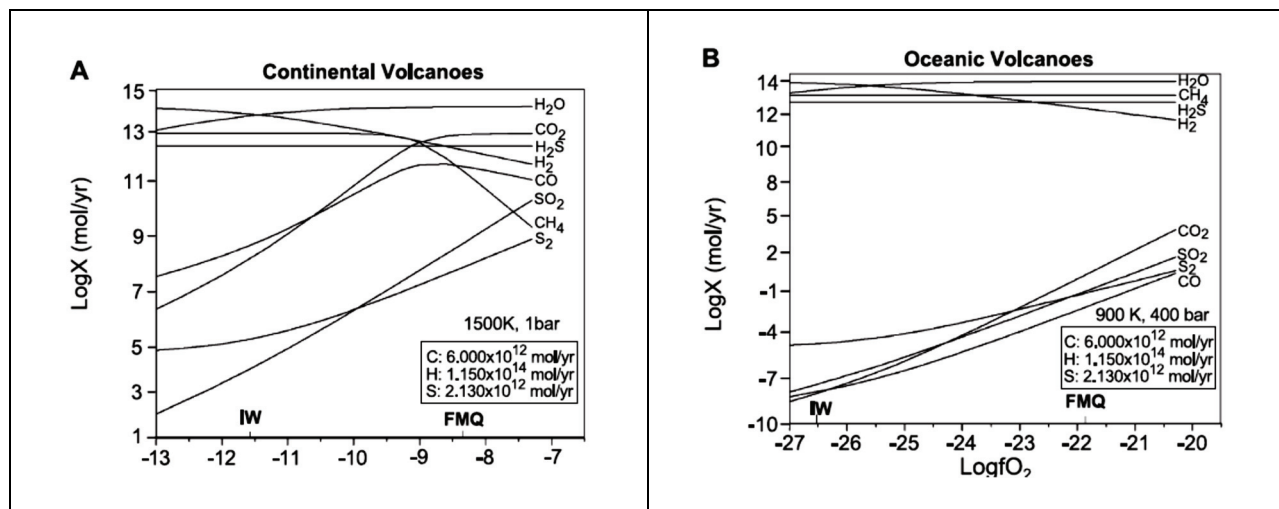
дегазації магм, вважався випадковою домішкою атмосферного повітря, а не одним з компонентів, що надходить до атмосфери під час застигання та дегазації магм. З цієї точки зору дуже цікавою є робота В.І. Бгатова (1985), який ґрунтовно доводить факти безпосереднього постачання магмами кисню до атмосферного повітря. Приблизно 2,48 - 2,45 млрд.р.т. стався підйом магматичного плюму, дегазація якого, мабуть, і стала основним джерелом кисню в пізньо-Архейській атмосфері.

***Ріст оксигенації атмосфери на межі Архею-Протерозою пов'язаний з початком домінування наземного вулканізму.** Kump L.R. і Barley M.E. (2007) припустили, що зростання оксигенації атмосфери Землі приблизно 2,5 млрд.р.т. було пов'язане з переходом від переважно підводного вулканізму в Археї до переважно надводного континентального вулканізму на кордоні Архею-Протерозою, оскільки в ході підводного вулканізму значна кількість кисню поглинається, що не сприяє його накопиченню в навколишньому середовищі (за Kump & Barley, 2007).



Зростання частки наземного вулканізму на кордоні Архею - Протерозою (2,5 млрд.р.т.). Де: по осі ОХ - геологічний вік, млрд.р.т., по осі ОУ частка наземних вулканів (за Kump & Barley, 2007).

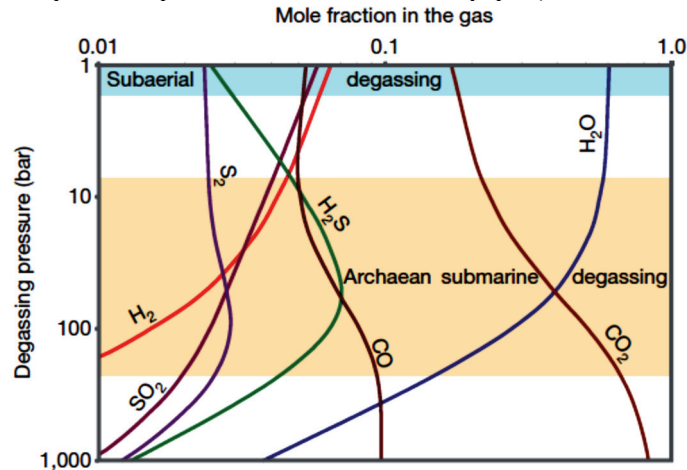
Дослідження, проведені Li Z.-H.O. і Lee C.-T.A. (2004), свідчать про те, що магми, які вивергаються наземно - при дегазації дають більш окислені компоненти (з домінуючою фракцією H₂O, CO₂ і SO₂), оскільки дегазація відбувається при більш високих температурах і більш низькому тиску порівняно з дегазацією підводних магм (за Li & Lee, 2004).



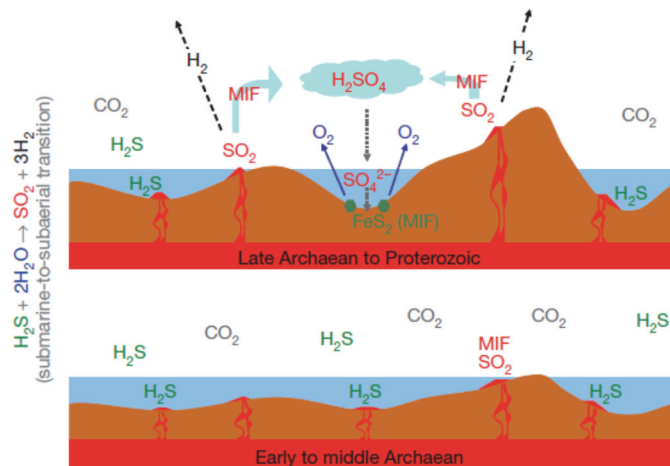
Домінуючий склад газів при дегазації континентальних магм (А) і при дегазації підводних магм (В) (за Li & Lee, 2004).

***Причина оксигенації атмосфери в пізньому Археї – зміна тиску дегазації магм.** Gaillard F.

з колегами (2011) припустили, що в Археї зниження тиску дегазації магм призвело до зміни окисленого стану сірки у вулканічних газах і запустило оксигенацію атмосфери. Автори роботи, використовуючи термодинамічні розрахунки рівноважного стану газ-розплав в вивержених магмах, показали, що більша частина підводних архейських вулканів продукувала гази із співвідношенням оксиду сірки до сірководню менше одиниці ($\text{SO}_2/\text{H}_2\text{S} < 1$) і з низьким вмістом сірки. Підняття континентів в наслідок зниження рівня моря і зростання континентальної кори в пізньому Археї призвело до поширення наземного вулканізму і, як наслідок - до зниження тиску дегазації магм – що сприяло зміні хімічного складу газів, які виділялись: при дегазації почав домінувати оксид сірки SO_2 і стало більше виділятися сірки. Подальше розчинення сірки в морській воді та запуск процесів редукції сульфатів сульфатредуючими бактеріями сприяло оксигенації атмосфери (за Gaillard et al., 2011).



Розрахована композиція вулканічних газів при різних тисках дегазації магми. Інверсія домінуючого типу дегазації $\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{SO}_2$ відбувається при тиску 10 бар. Дегазація продуктів підводного вулканізму призводить до виділення газів, збіднених оксидами сірки ($\text{SO}_2/\text{H}_2\text{S} < 0,4$) з домінуванням фракції оксиду вуглецю (CO_2). Дегазація наземних магм дає домінуючу фракцію води (H_2O), а не вуглекислого газу, і концентрацію оксиду сірки, яка, щонайменше, втричі перевищує концентрацію сірководню (за Gaillard et al., 2011).

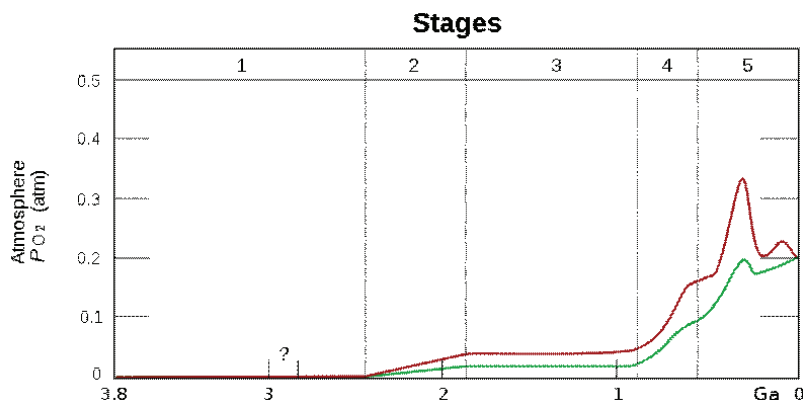


Схематична ілюстрація взаємовідносин між тиском дегазації вивержених магм і редокс-станом навколишнього середовища. У пізньому Археї 2,7 - 2,5 млрд.р.т. домінування наземного вулканізму сприяло накопиченню в навколишньому середовищі оксидів сірки, які після поглинання океанічними водами, запустили потужний конвеєр редукції оксидів сірки та виділення вільного кисню (за Gaillard et al., 2011).

Крім появи наземного вулканізму, найважливішим внеском у зміну хімічного складу атмосферного повітря стала зміна складу самих вивержених магм. У мантії Землі під дією гравітаційних сил відбувається диференціація речовини мантії за масою: важкі речовини

опускаються до центру (метали), а легкі (силікати) залишаються в приповерхневих шарах мантії. У ранньому і середньому Археї вивергалися кислі магми з приповерхневих гарячих шарів мантії. У пізньому Археї температура верхніх шарів мантії знизилася і магми почали вивергатися з більш глибинних шарів. За хімічним складом це були вже не кислі, а лужні магми. Саме завдяки дегазації цих магм до атмосфери почав надходити кисень.

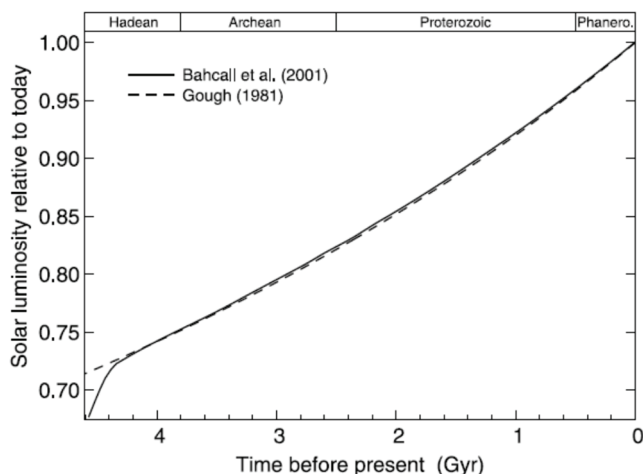
Крім того, вивержені ультраосновні магми почали поглинати надлишок вуглекислого газу, що призвело до формування потужного серпентинового шару в океанічних відкладеннях даної геологічної епохи і до різкого зниження концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі. У свою чергу, зменшення кількості парникових газів в атмосфері, призвело до різкого зниження температури навколишнього середовища. А якщо врахувати, що в той час Сонце мало тільки 30% світності порівняно з сучасним рівнем, то зрозумілим стають причини настання льодовикової епохи на початку Протерозою.



Вміст кисню в атмосфері Землі. По осі ОХ - вік Землі, млрд. років; по осі ОУ - тиск кисню, атмосфери (<http://apxco.info/gipotezy/kislород-prisutstvoval-v-atmosfere-zadolgo-do-kislородnoj-katastrofy.html>).

Клімат в Архейському еоні

Аналіз співвідношення ізоотопів кисню $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ в осадових породах, які формувалися в Архейському еоні, показав, що кліматичні умови на Землі були дуже теплими (чим вище температура навколишнього середовища, тим менше важких ізоотопів кисню включається до складу океанічних осадових порід, які формуються). Найвищі в геологічній історії Землі температури навколишнього середовища були саме в Архейському еоні. Проте, Архейське Сонце було ще дуже слабким (його світність була на 30% нижче рівня світності сучасного Сонця, Сонце було ще червоною не дуже гарячою зіркою).



Зміни світності Сонця за останні 4,6 млрд. років. Де: по осі ОХ - геологічний час, млрд.р.т.; по осі ОУ - світність Сонця в порівнянні з сьогоденним рівнем.

Чим були викликані досить високі температури навколишнього середовища? Аналіз хімічного складу газів, включених в Архейські осадові породи, показав, що атмосфера в Археї містила велику кількість вуглекислого газу, метану та карбоніл сульфід, які забезпечили створення на Землі потужного парникового ефекту. *Парниковий ефект - це підвищення температури приземного шару атмосфери через те, що атмосферні гази (пари води, вуглекислий газ, метан і т.н.) не випускають теплове випромінювання Землі за межі атмосфери.

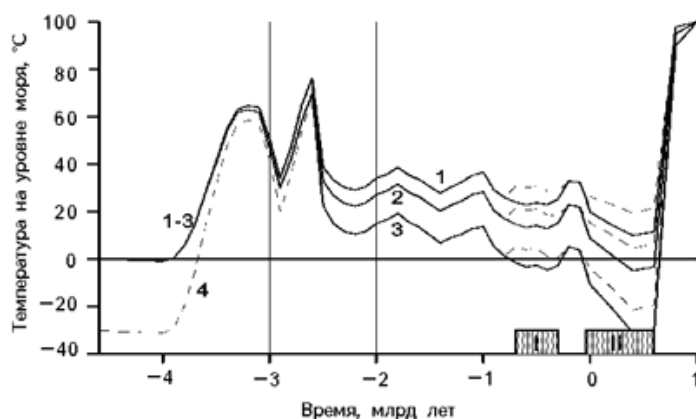
*NB! В Архейській атмосфері був присутній газ карбоніл сульфід ($O=C=S$). Факт присутності цієї речовини в атмосфері Землі був встановлений на підставі того, що тільки ця речовина абсорбує 200 нм область ультрафіолетового спектра, що призводить до зміни характеру ізотопного фракціонування сірки-33 (у всіх Архейських сульфатних депозитах зареєстрована негативна екскурсія даного показника). Слід зазначити, що карбоніл сульфід також абсорбує інфрачервоне теплове випромінювання в діапазоні 8-13 мкм і, в цілому, є навіть більш ефективним парниковим газом, ніж вуглекислий газ, що дозволяє пояснити парадокс слабого Архейського Сонця. Більш того, карбоніл сульфід, подібно озону, абсорбує летальне для живих організмів ультрафіолетове випромінювання. Таким чином, в Археї був не озоновий захисний екран від жорсткого ультрафіолету, а карбоніл сульфідний.

Наприкінці Архея зниження рівня карбоніл сульфід у атмосфері збіглося з гляціацією континентів: на території сучасної південної Африки (Понгола, ПАР) було виявлено сліди гляціацій віком 2,9 млрд.р.т. Крім того, втрата карбоніл сульфідного захисного екрана призвела до УФ-С кризи в наземних і мілководних екосистемах (оскільки атмосфера була практично безкисневою і озоновий екран був відсутній) (за Ueno et al., 2009).

NB! Таким чином, можливо, що Архейська генна революція зобов'язана своїм існуванням наступним стресовим факторам навколишнього середовища: а) зміни хімічного складу води; б) зміни температури; в) зникнення атмосферного карбоніл-сульфідного захисного екрана від жорсткого УФ-С випромінювання; в) інтенсивне астероїдне бомбардування Землі.

Приблизно 3,3 млрд.р.т. температура води в Архейських морях підвищилася до $+55^{\circ}C$ і потім 3,2 млрд.р.т. - до $+64^{\circ}C$. Вважають, що причиною розігріву планети стало падіння на Землю чотирьох великих астероїдів в інтервалі 3,5 - 3,3 млрд.р.т. (астероїди - це космічні тіла, діаметр яких більше 30 м; метеорити - це космічні тіла, діаметр яких менше 30 м). Сліди падіння астероїдів на Землю зберігаються у вигляді округлих вм'ятин - астроблем, час формування яких в геологічному літописі Землі датується за допомогою методів ізотопної геохронології.

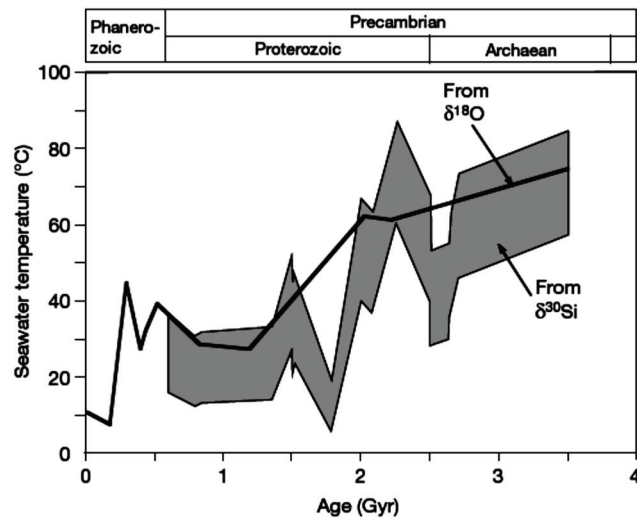
Приблизно цим же періодом датується посилення тектонічних процесів на Землі: 3,5 млрд.р.т. – почалася Білозерська епоха діастрофізма; 3,0 млрд.р.т. - Кольська епоха діастрофізма (епохи діастрофізма - це епохи, в які відбувалися глобальні тектонічні катастрофи).



Еволюція температури Світового океану: на екваторі (1); в океанах (3), середня (2); на полюсах Землі (4), пунктиром праворуч над кривими 1-3 вказані температури в моменти міжльодовикових стадіалів. I і II - ери зледеніння полярних океанічних басейнів (цитовано за Сорохтин, 2012).

Суперечливість даних по температурах навколишнього середовища в Палеоархеї.

Аналіз показника фракціонування ізотопів кисню ($\delta^{18}\text{O}$) і кремнію ($\delta^{30}\text{Si}$) в силікатних породах показав, що в ранньому Палеоархеї, приблизно 3,5 млрд.р.т., температура води в океанах досягала $+55^{\circ}\text{C}$ $+85^{\circ}\text{C}$ (за Knauth & Lowe, 2003; Robert & Chaussidon, 2006).



Температури океанічної води за останні 3,5 млрд. років, встановлені на підставі аналізу показників ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) і кремнію ($\delta^{30}\text{Si}$) в силікатах відповідного віку. Де: по осі ОХ – геологічний вік, млрд.р.т.; по осі ОУ - значення палеотемператур океанічної води, $^{\circ}\text{C}$ (за Robert & Chaussidon, 2006).

Однак, відсутність точних даних про значення показника $\delta^{18}\text{O}$ для древніх океанів, викликала численні дискусії, щодо коректності отриманих результатів. Hren M.T. з колегами (2009) для вирішення цієї проблеми, використовували в своєму дослідженні комплексний аналіз показників ізотопного фракціонування і кисню, і водню в силікатних породах відповідного віку. Отримані авторами роботи дані на силікатних породах Південної Африки, свідчать про те, що приблизно 3,42 млрд.р.т. температура води в океанах не перевищувала $+40^{\circ}\text{C}$ (за Hren et al., 2009).

Температура води в древніх океанах також може бути опосередковано оцінена на підставі величини показника ізотопного фракціонування кисню в фосфатах. Blake R.E. з колегами (2010) досліджували ізотопну композицію фосфатів у відкладеннях Південної Африки, що датуються 3,5 - 3,2 млрд.р.т. Обчислені на підставі цього показника температури води в древньому океані, варіювали в інтервалі $+26^{\circ}\text{C}$ $+35^{\circ}\text{C}$ (за Blake et al., 2010).

de Wit M.J. і Furnes H. (2016) описали Архейські гідротермальні системи, які функціонували субаерально 3,47 - 3,43 млрд.р.т. в умовах досить низьких температур навколишнього середовища на території сучасної Південної Африки на 20 - 40 градусах палеоширот, визначених за палеомагнітними даними. Крім того, дослідники виявили мілководні гляціальні діаміктити (glacial diamictites), які є ознакою наявності гляціацій на рівні моря. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що температури в Палеоархеї, приблизно 3,5 млрд.р.т., були аналогічними сучасним температурам, що суперечить усталеним догмам про гіперпарникові умови раннього Архею (зокрема, оціночним рівням поверхневих палеотемператур в діапазоні від $+26^{\circ}\text{C}$ до $+85^{\circ}\text{C}$ градусів Цельсія) (за de Wit & Furnes, 2016). Крім того, низька швидкість вивітрювання Палеоархейських порід також говорить на користь температур, які є порівняними з сьогоdnішніми температурами на Землі, а не про надвисокі значення даного параметра в Палеоархеї (за Kasting & Ono, 2006).

Приблизно 2,9 млрд.р.т. температури різко знизилися. При цьому на існуючих тоді континентах сформувалось покривне зледеніння - так зване Понгольське зледеніння (англ. Pongola glaciation - за назвою міста в ЮАР). Ця гляціація не захопила низькі екваторіальні широти - тобто не була глобальною, такою, що дає «Snowball Earth», як це було в Протерозої.

Льодовики не просунулись глибше 48⁰ широти. Однією з можливих причин похолодання клімату стало зниження концентрації парникових газів в атмосфері Землі в наслідок їх поглинання виверженими глибинними магмами.

Яким чином геологи спроможні встановити факт формування покривних зледенінь в далекому геологічному минулому Землі? Континентальні льодовики і під час свого формування, і в процесі танення переміщуються по підстелюючій поверхні. А оскільки льодовики, як правило, мають дуже велику масу - то під час свого руху вони виорюють підстелюючу поверхню і переносять за собою уламковий матеріал, який утворився (т.зв. морени). Стародавні морени називаються тиліти. Саме за наявності тилітів в породах певного віку фахівці і встановлюють факт існування покривного зледеніння на континентах в далекому геологічному минулому Землі.



Тиліт. Верхній Палеозой (за <http://vsevednik.ru/nauka/geology/>).



Тиліт. Характер штрихування свідчить про його підльодовикову переробку на контактні дніща льодовика та його ложа (за <http://ice.tsu.ru/index.php?catid>).

*Тиліти - сліди руху давніх льодовиків (стародавні морени). Тиліти - це сильно подряпаний і обкатаний уламковий матеріал, який знаходять в геологічних відкладеннях певного віку, і який є результатом виорювання підстелюючої поверхні давніми льодовиками.

Біота в Археї

Поява життя на Землі. Аналіз осадових порід Архейського еона свідчить про те, що практично відразу в Археї на Землі з'явилося життя, оскільки неможливо знайти осадові породи, які б не містили сліди життєдіяльності організмів: відомо, що осадові породи біогенного походження збагачені важкими ізотопами вуглецю ¹³C і важкими ізотопами інших хімічних елементів, що є критерієм їх біогенного походження, оскільки живі організми включають переважно легкі ізотопи хімічних елементів.

Вважають, що спори протобактерій були занесені на Землю ще у складі газопилової хмари, яка сформувала Сонячну систему і, зокрема, саму Землю. В метеоритах, більш давніх ніж Сонячна система, знаходять свідчення життєдіяльності організмів. Таким чином, життя - старше нашої Сонячної системи.

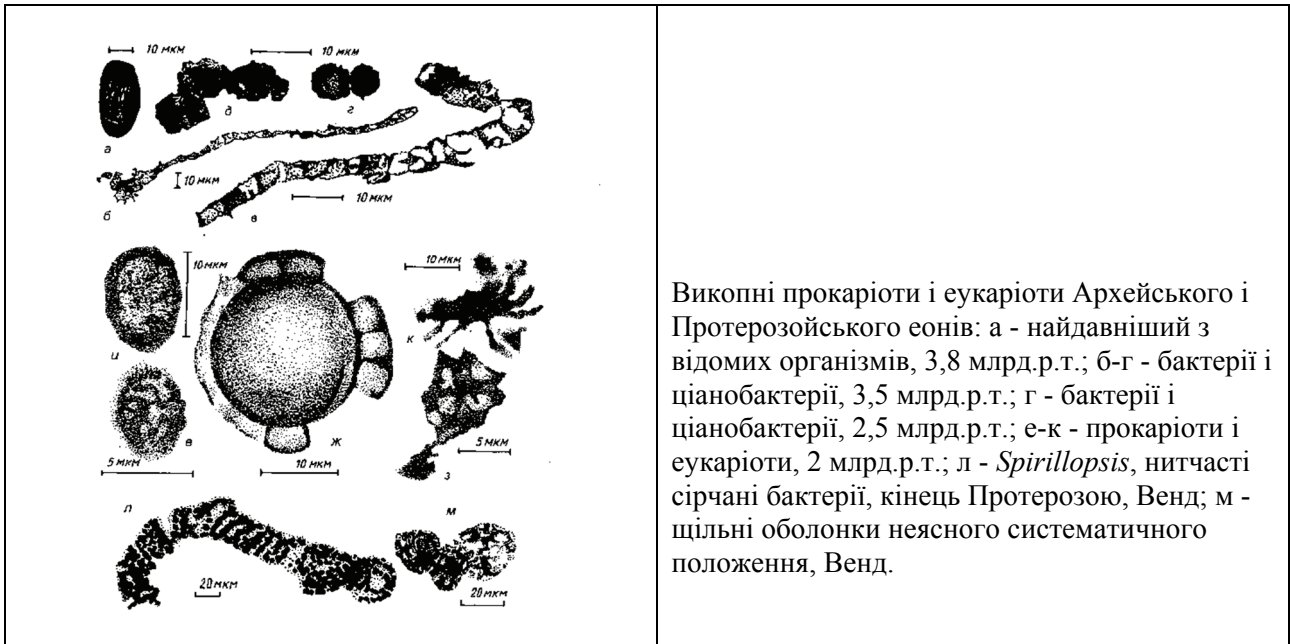
Дослідження, проведені молекулярними біологами показали, що всі організми, які нині мешкають на Землі, походять від спільного предка т.зв. LUCA (Last Universal Common Ancestor - Останнього Універсального Загального Предка), оскільки всі сучасні організми мають однаковий код РНК (що складається з чотирьох нуклеотидів А, У, Г, Ц), однаковий код ДНК (що складається з чотирьох нуклеотидів А, Т, Г, Ц) і однаковий білковий код (що складається з 20 амінокислот). Спільність генетичного коду всіх земних організмів дозволяє бактеріальним ферментам зчитувати гени людини.

Слід підкреслити, що до сьогоднішнього дня на Землі дожили тільки предки LUCA. Судячи з незвичайних класів генів, знайдених у вірусів - на давній Землі мешкали і інші організми, які не збереглися до наших днів: у складі генетичного апарату сучасних вірусів

знайдено п'ять класів генів, серед яких тільки два класи генів відповідають генам сьогоденних організмів. Решта - три класи генів, мабуть, належали організмам, вимерлим на ранніх стадіях еволюції життя на Землі.

Незважаючи на те, що сліди життєдіяльності організмів виявлені в породах віком 4,0 млрд.р. (ізотопний зсув вуглецю в біогенних графітах раннього Архея), достовірні скам'янілості протобактерій знайдені тільки в осадових породах, датованих 3,8 млрд.р.т. Ця розбіжність датувань пов'язана з поганою збереженістю безскелетних форм життя в геологічному літописі Землі.

*NB! Метод молекулярного годинника показав, що бактерії відділилися від архей приблизно 4 млрд.р.т. або в інтервалі 4,0 - 3,0 млрд.р.т.



Викопні прокаріоти і еукаріоти Архейського і Протерозойського еонів: а - найдавніший з відомих організмів, 3,8 млрд.р.т.; б-г - бактерії і ціанобактерії, 3,5 млрд.р.т.; г - бактерії і ціанобактерії, 2,5 млрд.р.т.; е-к - прокаріоти і еукаріоти, 2 млрд.р.т.; л - *Spirillopsis*, нитчасті сірчані бактерії, кінець Протерозою, Венд; м - щільні оболонки неясного систематичного положення, Венд.

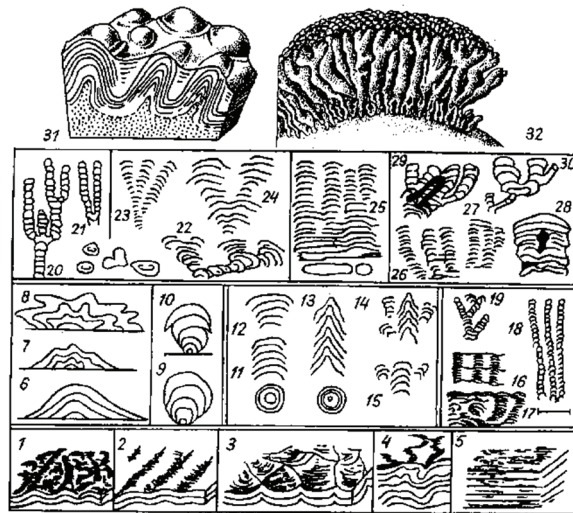
Строматоліти. У геологічних породах віком 3,7 млрд.р.т. були знайдені скам'янілості перших строматолітів (Nutman et al., 2016). Строматоліти - це гетероколонії мікроорганізмів, що мешкають в мілководних морях і які складаються з різних екологічних груп бактерій: верхній шар формують фотосинтезуючі бактерії - первинні продуценти; глибше - розташовані хижі бактерії, що поїдають бактерій продуцентів; самі нижчі шари колонії формують бактерії-редуценти, які поїдають відмерлі рештки бактерій. Таким чином, строматоліт - це добре збалансована мікроекосистема, яка складається з організмів продуцентів, консументів і редуцентів. Саме ця властивість дозволила колоніям строматолітів дожити до сьогоднішніх днів.



Строматоліт Мезоархейського періода (3,2-2,8 млрд.р.т.) (<https://ru.wiki2.org/wikipedia/commons/thumb>).

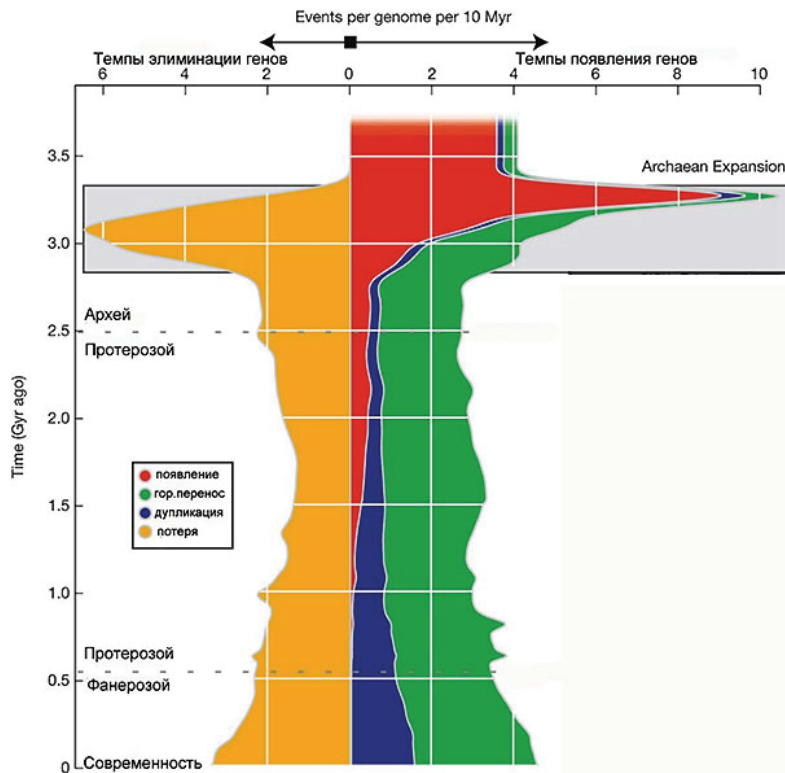


Геолог на дні Протерозойського моря серед скам'янілих строматолітів (<http://elementy.ru/news/431488>).



Строматоліти, від Архейських до сучасних форм: 1-30 - морфологічні типи Докембрійських строматолітів (цитовано за Semikhatov & Raaben, 2000); 1-5 - пластові; 6-8 куполоподібні; 9-10 - желвакові; 11-15 - стовпчасті нерозгалужені; 16-19 - мікростроматіти (довжина масштабної лінійки 1 см); 20-30 - стовпчасті розгалужені; 31-32 - реконструкція строматолітових будівель.

Архейська генна революція. Дуже високі температури навколишнього середовища в середині Архея, потім - різке зниження температури, зміна хімічного складу океанічної води, зникнення захисного карбоніл-сульфідного екрану у верхніх шарах атмосфери, який поглинав жорстке ультрафіолетове випромінювання Сонця, інтенсивне астероїдне бомбардування - всі ці стресові фактори спровокували загибель одних живих організмів і запуск програми гіпермутагенеза в інших організмів. За даними молекулярної біології, період 3,3 - 2,85 млрд.р.т. в історії розвитку життя на Землі - це час т.зв. «генної революції», в ході якої сталася максимально масова втрата одних генів і поява нових генів у живих організмів. Завдяки генній революції - стародавні організми змогли пристосуватися до нових умов навколишнього середовища.



Динаміка темпів оновлення генних родин (за David & Alm, 2011).

Наслідки «генної революції»:

1) у бактерій і архей з'явилося багато нових генів, що кодують ферментні системи, які містять залізо, а не цинк (хоча цинкові ферментні системи відносяться до найдавніших). Відомо, що металопротеїни складають 30% всіх протеїнів. При цьому потреба організмів у металах є наступною: $Mg/Ca < Mn < Fe < Co < Ni < Cu = Zn$ (серія Ірвінга-Вільямса). Таким чином, цинк відноситься до групи найбільш важливих для організмів хімічних елементів. Проте, на Землі організми завжди відчували цинковий голод. Так, анокисичний Архейський океан був багатий залізом, марганцем, кобальтом, але при цьому в океанічній воді було мало міді, цинку, молібдену. Аналіз, проведений David L.A. та Alm E.J. (2011), показав, що в інтервалі часу 3,5 - 2,5 млрд.р.т. на 21% зросла кількість генів, які використовували залізо в якості каталізатора біохімічних процесів, тоді як кількість генів, що використовують цинк, практично не змінилась. Ймовірно, ще в ході Архейської генної революції прокариоти спробували вирішити проблему цинкового голоду за рахунок «винаходу» залізних ферментних систем.

NB! Інтенсивні виверження вулканів провокують викиди сірководню і викликають сульфідизацію океану (т.т., океан стає не тільки анокисичним, але й еуксинічним), а це ще більше збіднює океанічну воду цинком, оскільки сульфіди цинку погано розчиняються у воді. При цьому важливо підкреслити, що сульфіди цинку менше розчинні у воді, ніж сульфіди заліза, що також стало однією з причин переходу організмів в Мезоархеї до переважного використання заліза порівняно з цинком в каталітичних центрах ферментів.

*NB! Перехід в пізньому Протерозої приблизно 0,8 - 0,5 млрд.р.т. до окисичного океану сприяв зростанню концентрації міді, цинку і молібдену в океанічній воді і одночасно призвів до зниження концентрації заліза, марганцю, кобальту. Всі ці зміни в доступності хімічних елементів викликали зміни в особливостях використання цих металів живими організмами. Часовий інтервал 0,8 - 0,5 млрд.р.т. - це час появи сучасних груп еукаріотичних організмів, встановлений за методом молекулярного годинника. І дійсно! Сучасні еукаріоти люблять цинк! У еукаріот внутрішньоклітинні структури, які зв'язують мідь і цинк, з'явилися пізніше. Більш пізнє включення цинк-зв'язуючих протеїнів є фундаментальною властивістю еукаріот. Доступність цинку - це фактор, який лімітує еволюцію еукаріот сучасних груп.

2) Приблизно 3,0 млрд.р.т. у деяких протоціанобактерій замість сірководневого неокисичного фотосинтезу - з'явився залізний неокисичний фотосинтез, що запустило процеси формування залізородних смужчатих формацій.



Смужчаті залізородні формації, які утворились більше ніж 2 млрд.р.т. при окисненні сполук заліза (за <http://himkniga.com/news/1118>). Нещодавні дослідження свідчать про те, що для утворення таких відкладень заліза не обов'язкова присутність кисню в атмосфері – окислення заліза здійснюють бактерії: за допомогою своїх ферментів вони забирають електрони від атомів заліза.

* Ізотопна композиція графітів віком 3,8 млрд.р.т., Гренландія, свідчить про існування в цей час неокисичного фотосинтезу в якому донором електронів був водень, а не вода, як при окисичному фотосинтезі. Філаментні мати віком 3,4 млрд.р.т., Південна Африка, також здійснювали такий водневий неокисичний фотосинтез. Іншим раннім джерелом електронів для неокисичного фотосинтезу був сірководень. Так, строматоліти віком 3,5 млрд.р.т., Австралія, здійснювали сірководневий неокисичний фотосинтез. NB! Слід підкреслити, що при окисичному фотосинтезі йде

дуже жорстке фракціонування ізотопів вуглецю з переважним використанням вуглецю-12, що дозволяє розрізнити ці два типи фотосинтезу.

Редокс-потенціал водню і сірководню - невисокий, всього близько $-0,4$ - $-0,3$ V. Тоді як сполуки заліза $\text{Fe}(\text{OH})^+$ мають більш високий потенціал: $+0,1$ - $+0,2$ V. Таким чином, клітинам енергетично вигідно в якості відновника використовувати залізо, а не водень або сірководень. З іншого боку, рівень водню і сірководню знижувався і це лімітувало фотосинтез. Таким чином, організми опинилися перед проблемою «дешевого» і «доступного» джерела електронів. Таким джерелом електронів стало залізо.

Поява неокисненого залізного фотосинтезу. Приблизно 3,0 млрд.р.т. протоціанобактерії навчилися використовувати залізо в якості відновника (тобто в якості джерела електронів) для залізного неокисненого фотосинтезу. Завдяки цьому типу фотосинтезу почали формуватися смужчаті залізородні формації (подібні тим, які формуються в ході окисненого фотосинтезу).

*NB! До останнього часу свідченням початку окиснення поверхні Землі вважалася поява смужчатих залізородних формацій, сформованих окисленням залізом. Однак, нещодавні дослідження показали, що точно такі ж залізні смужчаті формації утворюються при неокисненому фотосинтезі, який здійснюють протоціанобактерії, що використовують в якості відновника (джерела електронів) двовалентне залізо. Вважають, що смужчаті залізородні формації почали формуватися після накопичення заліза в океанічній воді в Археї і мутації, які дозволили мікроорганізмам використовувати залізо в якості донора електронів, закріпилися в середовищі, багатому залізом. Згодом, при насиченні навколишнього середовища киснем - почали формуватися і абіогенні залізородні смужчаті формації (джеспеліти).

*NB! Деякі сучасні пурпурні бактерії і зелені сірчані бактерії досі здійснюють неокиснений фотосинтез (залізний, сульфідний та ін.).

3) Приблизно 2,9 млрд.р.т. у деяких ціанобактерій з'явився окиснений фотосинтез (тобто в процесі фотосинтезу в навколишнє середовище почав виділятися кисень). Такий тип фотосинтезу зміг з'явитися в океанах після накопичення у воді доступних для живих організмів форм марганцю, оскільки фермент, що забезпечує біогенний фотоліз води, містить чотири іони марганцю в каталітичному центрі кофактора даного ферменту. NB! Залугування води робить сполуки марганцю водорозчинними, а магми наприкінці Архею стали основними і навіть ультраосновними.

*NB! До появи окисненого фотосинтезу - марганець Mn (II) відігравав важливу роль донора електронів в неокисненому фотосинтезі. Fischer W.W. з колегами (2015) проаналізували геологічні та геохімічні свідчення з Архейських і Палеопротерозойських відкладень і показали, що окислювальна гілка марганцевого циклу з'явилася до зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі. Отримані авторами дані свідчать про те, що фотосистема II, яка розщеплює воду, з'явилася на основі давнього реакційного центру, здатного здійснювати фотосинтез і окиснення марганцю Mn (II) (за Fischer et al., 2015).

*Причини і наслідки появи окисненого фотосинтезу. Строматоліти Австралії та Південної Африки, що датуються 2,8 млрд.р.т., вже мали ціанобактерій з хлорофілом А, які здійснювали окиснений фотосинтез. Але, забрати електрони у кисню води дуже складно. Для цього необхідні спеціальні ферментні системи, які і з'явилися під час Архейської генної революції приблизно 2,9 - 2,8 млрд.р.т. Що змусило Архейських прото-ціанобактерій перейти до використання води в якості донора електронів? Випадкова мутація, яка дозволила ферментам вилучати електрони з води, чи спрямований природний мутагенез на отримання електронів з майже невичерпного джерела – води, порівняно з іншими вичерпними джерелами? Але, оскільки при цьому виділявся вільний отруйний газ – кисень, то одночасно повинні були з'явитися механізми захисту від кисню. В аноксичних умовах кінця Архею 2,9 - 2,8 млрд.р.т. такі організми швидше за все не отримали особливої переваги (цілком можливо, що біогенний фотоліз води - досить енерговитратний процес). Але, після початку окиснення атмосфери внаслідок зміни хімічного складу магм, що вивергались, саме організми, здатні до окисненого фотосинтезу виявилися у виграві, оскільки мали захисні механізми від токсичного кисню.

4) Аналіз фосилій виявив, що під час Архейської генної революції з'явилися перші еукаріоти – ядерні організми. *NB! Згідно метода молекулярного годинника – еукаріоти сучасного типу з'явилися не раніше 1,2 млрд.р.т. Таким чином, процеси еукаріотизації прокариот багаторазово відбувалися в історії розвитку життя на Землі.

Киснева катастрофа. Накопичення кисню в навколишньому середовищі призвело 2,5 млрд.р.т. до т.з. кисневої катастрофи, т.т. до зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі вище точки Пастера (тобто вище, ніж 1% від сучасного рівня). В результаті кисневої катастрофи вимерло багато анаеробних організмів (оскільки для анаеробів - кисень це сильна отрута-окислювач), а також з'явилися аеробні організми, які змогли використовувати кисень для обміну речовин.

***Точка Пастера.** Відповідно до гіпотези "кисневого контролю" Беркнера і Маршалла, вміст кисню в земній атмосфері майже до початку Фанерозою (540 млн.р.т.) був нижче точки Пастера (мається на увазі 1% від його сучасної кількості) і не допускав існування більш високоорганізованих форм життя, ніж водорості. Оскільки пізніше було встановлено, що точка Пастера в дійсності була пройдена набагато раніше (більш ніж за мільярд років до часу появи перших багатоклітинних організмів), причинний зв'язок між цими явищами був відкинтий, і про гіпотезу "кисневого контролю" забули. Як з'ясувалося пізніше, даремно. Справа в тому, що один відсотковий рівень вмісту кисню (мається на увазі 1% від його сучасної кількості) це той критичний мінімум, нижче якого аеробний метаболізм принципово неможливий; однак для життєдіяльності макроскопічних тварин кисню необхідно істотно більше (за <http://medbiol.ru/medbiol/lifehist/0007ca05.htm>).

Контрольні питання:

1. Формування ядер континентів (кратонів) в Архейському еоні.
2. Утворення перших суперконтинентів. Механізми утворення та руйнування суперконтинентів.
3. Методи, які дозволяють реконструювати взаємне розташування стародавніх континентів.
4. Епохи діастрофізма в Архейському еоні. Астрономічні, геологічні і кліматичні катастрофи середнього Архею.
5. Початок накопичення кисню в навколишньому середовищі. Джерела надходження кисню до атмосфери Землі.
6. Кліматичні умови в Архейському еоні. Причини надвисоких температур навколишнього середовища в Археї. Поняття про парниковий ефект.
7. Поява життя на Землі.
8. Строматоліти. Причини екологічного успіху строматолітів.
9. Архейська генна революція.
10. Киснева катастрофа.

Література:

- Бгатов В.И. История кислорода земной атмосферы. М.: Недра. 1985, 46 с.
- Егоров Д. Г. К вопросу о генезисе железорудной формации Кольского полуострова // Руды и металлы. – 1999. № 4. - С. 64 - 74.
- Сорохтин О.Г. Эволюция климатов Земли. 2012. http://zhizn-zemli.ru/news/ehvoljucija-klimatov_zemli/2012-12-22-2706
- Сорохтин О.Г., Ушаков С.А. Развитие земли. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 506 с.
- Хаин В.Е., Короновский Н.В., Ясаманов Н.А. Историческая геология. – М.: Изд-во МГУ, 1997. – 448 с.
- Blake R.E., Chang S.J., Lepland A. Phosphate oxygen isotopic evidence for a temperate and biologically active Archean ocean // Nature. – 2010. – Vol. 464. – P. 1029 – 1032.
- Bottke W.F., Vokrouhlický D., Minton D., Nesvorný D., Morbidelli A., Brassier R., Simonson B., Levison H.F. An Archaean heavy bombardment from a destabilized extension of the asteroid belt // Nature. – 2012. – Vol. 485(7396). – P. 78 - 81. doi: 10.1038/nature10967.
- David L.A., Alm E.J. Rapid evolutionary innovation during an Archaean genetic expansion // Nature. – 2011. – Vol. 469(7328). – P. 93 - 96. doi: 10.1038/nature09649.
- de Wit M.J., Furnes H. 3.5-Ga hydrothermal fields and diamictites in the Barberton Greenstone Belt-Paleoarchean crust in cold environments // Sci. Adv. – 2016. – Vol. 2(2):e1500368. doi: 10.1126/sciadv.1500368.
- Fischer W.W., Hemp J., Johnson J.E. Manganese and the evolution of photosynthesis // Orig. Life Evol. Biosph. – 2015. – Vol. 45(3). – P. 351 - 357. doi: 10.1007/s11084-015-9442-5.

- Gaillard F., Scaillet B., Arndt N.T. Atmospheric oxygenation caused by a change in volcanic degassing pressure // *Nature*. – 2011. – Vol. 478(7368). – P. 229 - 232. doi: 10.1038/nature10460.
- Hren M.T., Tice M.M., Chamberlain C.P. Oxygen and hydrogen isotope evidence for a temperate climate 3,42 billion years ago // *Nature*. – 2009. – Vol. 462. – P. 205 – 208.
- Kasting J.F., Ono S. Palaeoclimates: the first two billion years // *Phil. Trans. R. Soc. B.* - 2006. – Vol. 361. – P. 917 – 929. doi:10.1098/rstb.2006.1839.
- Knauth L.P., Lowe D.R. High Archean climatic temperature inferred from oxygen isotope geochemistry of cherts in the 3,5 Ga Swaziland Supergroup, South Africa // *Geol. Soc. Am. Bull.* – 2003. – Vol. 115. – P. 566 – 580.
- Kump L.R., Barley M.E. Increased subaerial volcanism and the rise of atmospheric oxygen 2.5 billion years ago // *Nature*. – 2007. – Vol. 448(7157). – P. 1033 - 1036.
- Li Z.-X.A., Lee C.-T.A. The constancy of upper mantle fO₂ through time inferred from V/Sc ratios in basalts // *Earth Planet. Sci. Lett.* – 2004. – Vol. 228. – P. 483 – 493.
- Meert J.G., Tamrat E. A mechanism for explaining rapid continental motion in the Late Neoproterozoic / Eds. P.G. Eriksson, W. Altermann, D.R. Nelson, W.U. Mueller, O. Cantuneanu. *The Precambrian Earth: tempos and events, developments in Precambrian geology 12*, Elsevier, Amsterdam, 2004, p. 255 - 267.
- Mole D.R., Fiorentini M.L., Thebaud N., Cassidy K.F., McCuaig T.C., et al. Archean komatiite volcanism controlled by the evolution of early continents // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2014. – Vol. 111(28). – P. 10083 - 10088. doi: 10.1073/pnas.1400273111.
- Moynier F., Yin Q.Z., Irisawa K., Boyet M., Jacobsen B., Rosing M.T. Coupled ¹⁸²W-¹⁴²Nd constraint for early Earth differentiation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2010. – Vol. 107(24). – P. 10810 - 10814. doi: 10.1073/pnas.0913605107.
- Robert F., Chaussidon M. A palaeotemperature curve for the Precambrian oceans based on silicon isotopes in cherts // *Nature*. – 2006. – Vol. 443. – P. 969 – 972.
- Tarduno J.A., Cottrell R.D., Watkeys M.K., Bauch D. Geomagnetic field strength 3.2 billion years ago recorded by single silicate crystals // *Nature*. – 2007. – Vol. 446(7136). – P. 657 - 660.
- Tang M., Chen K., Rudnick R.L. Archean upper crust transition from mafic to felsic marks the onset of plate tectonics // *Science*. – 2016. – Vol. 351(6271). – P. 372 - 375. doi: 10.1126/science.aad5513.

ЛЕКЦІЇ 3-4

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ ПРОТЕРОЗОЙСЬКОГО ЕОНУ (2,5 МЛРД.Р.Т. – 542 МЛН.Р.Т.)

Протерозойський еон - це кріоеон, тобто часовий інтервал в геологічній історії Землі протягом якого на поверхні формувались покривні зледеніння.

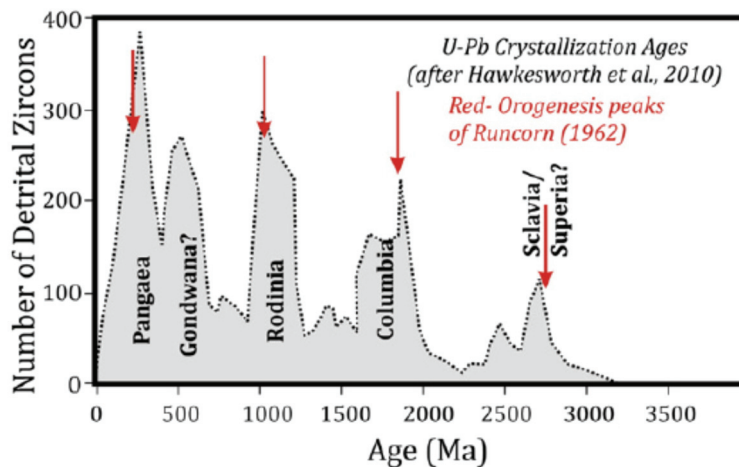
Хроностратиграфія Протерозою

(за https://en.wikipedia.org/wiki/Timeline_of_natural_history)

Еон:	Ера:	Період:
Фанерозойський еон (542 млн.р.т. – сьогодні)	Палеозойська ера (542 – 251 млн.р.т.)	Кембрій (Cambrian) (542 – 485 млн.р.т.)
Протерозойський еон (2,5 млрд.р.т. - 542 млн.р.т.)	Неопротерозой (1,0 млрд.р.т. – 542 млн.р.т.)	Едіакарій (Ediacaran) (635 – 542 млн.р.т.)
		Кріогеній (Cryogenian) (850 – 635 млн.р.т.)
		Тоній (Tonian) (1,0 млрд.р.т. – 850 млн.р.т.)
	Мезопротерозой (1,6 – 1,0 млрд.р.т.)	Стеній (Stenian) (1,2 – 1,0 млрд.р.т.)
		Ектазій (Ectasian) (1,4 – 1,2 млрд.р.т.)
		Калімії (Calymmian) (1,6 – 1,4 млрд.р.т.)
	Палеопротерозой (2,5 – 1,6 млрд.р.т.)	Статерій (Statherian) (1,8 – 1,6 млрд.р.т.)
		Орозірій (Orosirian) (2,05 – 1,8 млрд.р.т.)
		Ріасій (Rhyacian) (2,3 – 2,05 млрд.р.т.)
	Сідерій (Siderian) (2,5 – 2,3 млрд.р.т.)	
Архейський еон (4,0 - 2,5 млрд.р.т.)	Неоархейська ера (2,8 - 2,5 млрд.р.т.)	-

Розташування континентів в Протерозої

В Протерозойському еоні існували три суперматерики: Моногея (або Кенорленд) (2,6 - 2,4 млрд.р.т.), Колумбія (або Мегагея Штілле, або Хандсонленд) (2,0 - 1,8 млрд.р.т.) і Родинія (або Мезогея) (1,1 млрд.р.т. - 900 млн.р.т.).

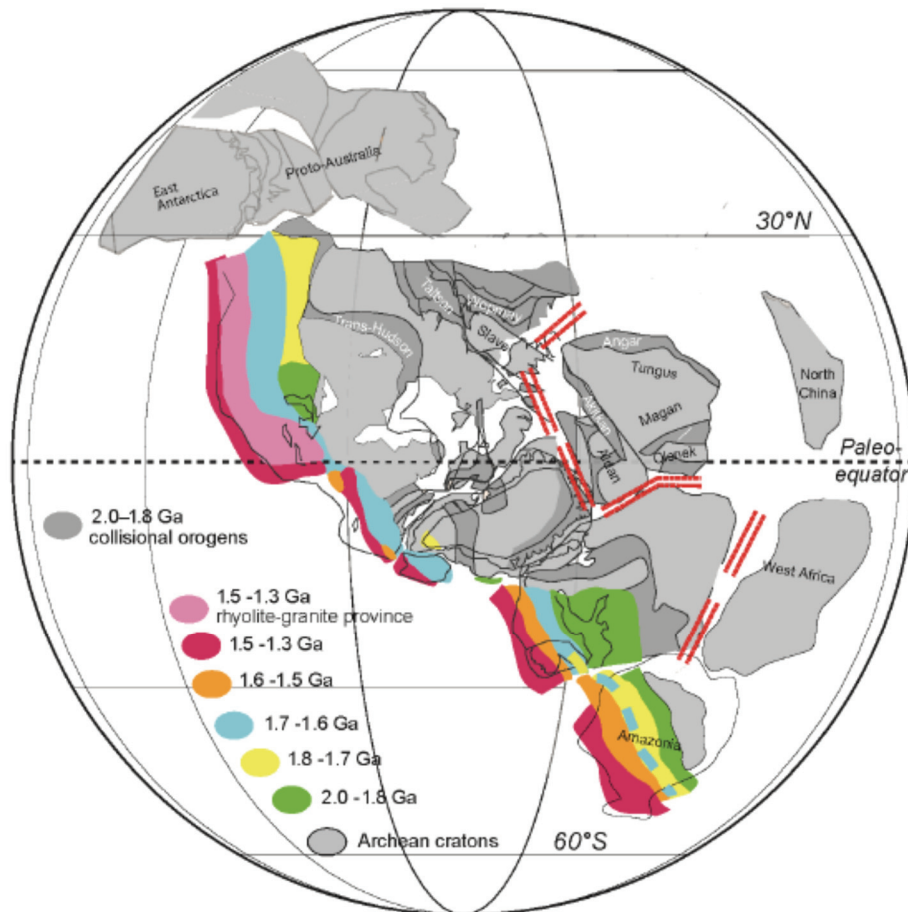


Епохи збірки суперматериків за останні 2,6 млрд. років (Моногея, Колумбія, Родинія, Пангея) (за Meert, 2012).

Зазвичай, епохи утворення суперматериків супроводжуються інтенсивним вулканізмом і гороутворенням. Так, формування суперматерика Моногеї призвело до підняття високих гірських систем (т.зв. Неоархейська орогенія зеленокам'яних поясів). Епохи розколювання суперматериків – також характеризуються інтенсивним вулканізмом і тектонічними рухами земної кори. Зокрема, 2,44 млрд.р.т. на Землі почалась Альгонська епоха діастрофізма, а 2,23 млрд.р.т. почалась ранньо-Карельська епоха діастрофізма, які супроводжували події розколювання суперматерика Моногеї.

*NB! Відомо, що в геологічній історії Землі відбувається чергування відносно спокійних геологічних епох і епох посиленого вулканізму і інтенсивних тектонічних рухів земної кори. Такі революційні епохи підвищеної тектоно-магматичної активності протягом Докембрійських ер розвитку Землі отримали назву епох діастрофізму. Однією з особливостей епох діастрофізму є те, що вивержені породи піддаються інтенсивному метаморфізму (від середнього до найвищого ступеня метаморфізму – гранулітового).

В період 2,0-1,8 млрд.р.т. на Землі відбувалось формування суперматерика Меггеї, яке супроводжувалось інтенсивним гороутворенням в ході т.зв. Транс-Хадсонської орогенії. Ця епоха відноситься до пізньо-карельської епохи діастрофізму (2,0-1,9 до 1,7 млрд.р.т.).



Реконструкція розташування континентів 2,0-1,8 млрд.р.т. Суперматерик Меггея (Колумбія, Хадсонленд, Меггея Штілле) (за Condie, 2013).

Крім того, в даний часовий інтервал Земля піддалася двом найбільшим астероїдним ударам: приблизно 2,023 млрд.р.т. на поверхні Землі з'явилась астроблема (слід на Землі від падіння астероїда), розташована в 120 км від Іоханесбурга (ПАР, Африка) з діаметром кратера близько 300 км; а віком 1,85 млрд.р.т. - датується астроблема в Садбері (Канада), з діаметром кратера близько 248 км.

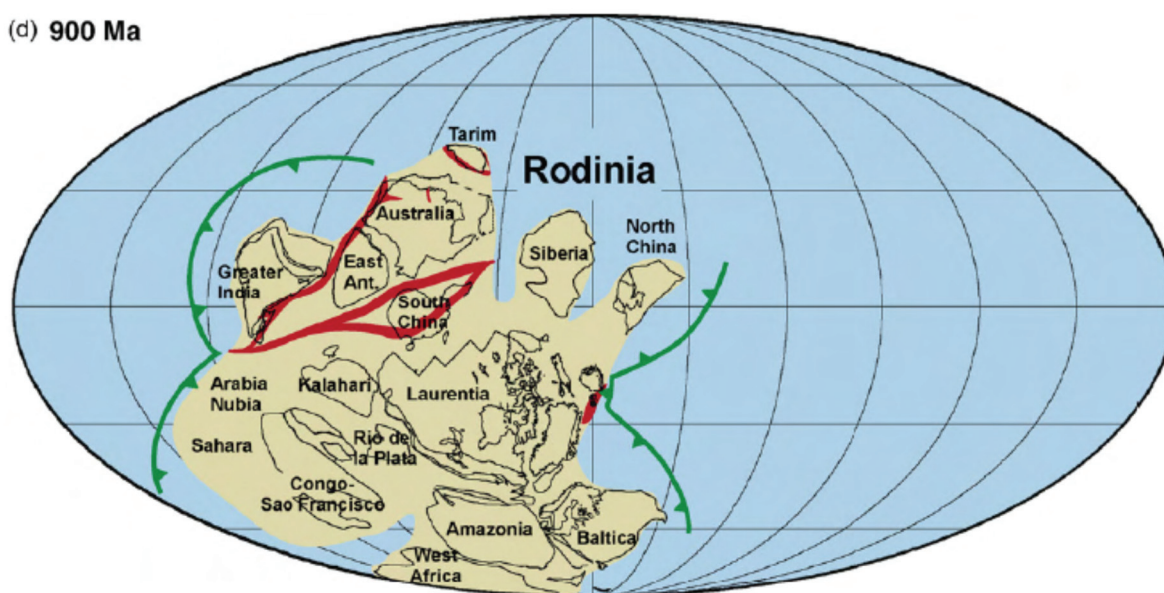
Починаючи з 1,8 млрд.р.т. почалось розколювання суперматерика Мегареї.

В інтервалі 1,4 – 1,3 мала місце Готська епоха діастрофізму. 1,3-1,2 млрд.р.т. почались потужні гороутворюючі процеси, які тривали близько 200 млн. років (т.зв. Гренвільська орґенія, Grenville Orogeny). Поява нової кори і занурення старої кори в надра Землі супроводжувались рухом континентів, що в інтервалі 1,1-1,0 млрд.р.т. призвело до формування суперконтиненту Родинії і до підняття високих гірських систем в ході колізії окремих континентальних блоків. Цей геологічний проміжок часу відноситься до Гренвільської епохи діастрофізму ($1,0 \pm 0,05$ млрд.р.т.).

*NB! В ході ранньо-Докембрійських епох складчастості, метаморфізму і гранітизації була сформована основна частина континентальної кори сучасних материків. Починаючи з Готської епохи діастрофізму виявлялися лише як епохи тектоно-метаморфічної (тектоно-термальної) переробки континентальної кори, створеної в ранньому Докембрії. Вже в пізньому Протерозої формування нової континентальної кори не відбувалося (за <http://www.mining-enc.ru/d/dokembrijskie-epoxi-skladchatosti>).

***Збірка суперматерика Родинії супроводжувалась інтенсивним магматизмом на території Калахарі і Лаврентії.** Hanson R.U. з колегами (2004) показали інтенсивний магматизм в інтервалі 1,112 - 1,106 млрд.р.т. на площах, що покривали більше 2 млн.км.кв. в межах кратона Калахарі на півдні Африки і в Північній Америці. Ці події магматизму відбувались під час збірки суперматерика Родинія (за Hanson et al., 2004).

(d) 900 Ma



Суперматерик Родинія (або Мезогей) існував 1,1 млрд.р.т. - 900 млн.р.т. Приблизно 900 млн.р.т. почалось його розколювання (за Li et al., 2008).

Приблизно 900 млн.р.т. Родинія почала розпадатись через індукцію суперконтинентами саморозпаду. Геологічний проміжок часу в інтервалі 0,78 – 0,76 млрд.р.т. відноситься до Центрально-Азіатської епохи діастрофізму. Слід відзначити, що розколювання Родинії не було повним.

Після невдалої спроби розколювання суперматерика Родинії – наприкінці Протерозою в Едіакарському періоді приблизно 600 млн.р.т. на Південному полюсі сформувався суперматерик Гондвана, до складу якого увійшло 50% усіх континентів. Збірка цього суперматерика також супроводжувалась підняттям високих гірських систем (т.зв. пан-Африканська або Пан-Гондванська орґенія). Цей геологічний проміжок часу відноситься до Байкальської (пан-Африканської) епохи діастрофізму (0,68-0,62 до 0,48 млрд.р.т.)

(k) 550 Ma



Реконструкція зовнішнього вигляду континентів наприкінці Протерозою, 550 млн.р.т. (за Li et al., 2008).

Клімат в Протерозої

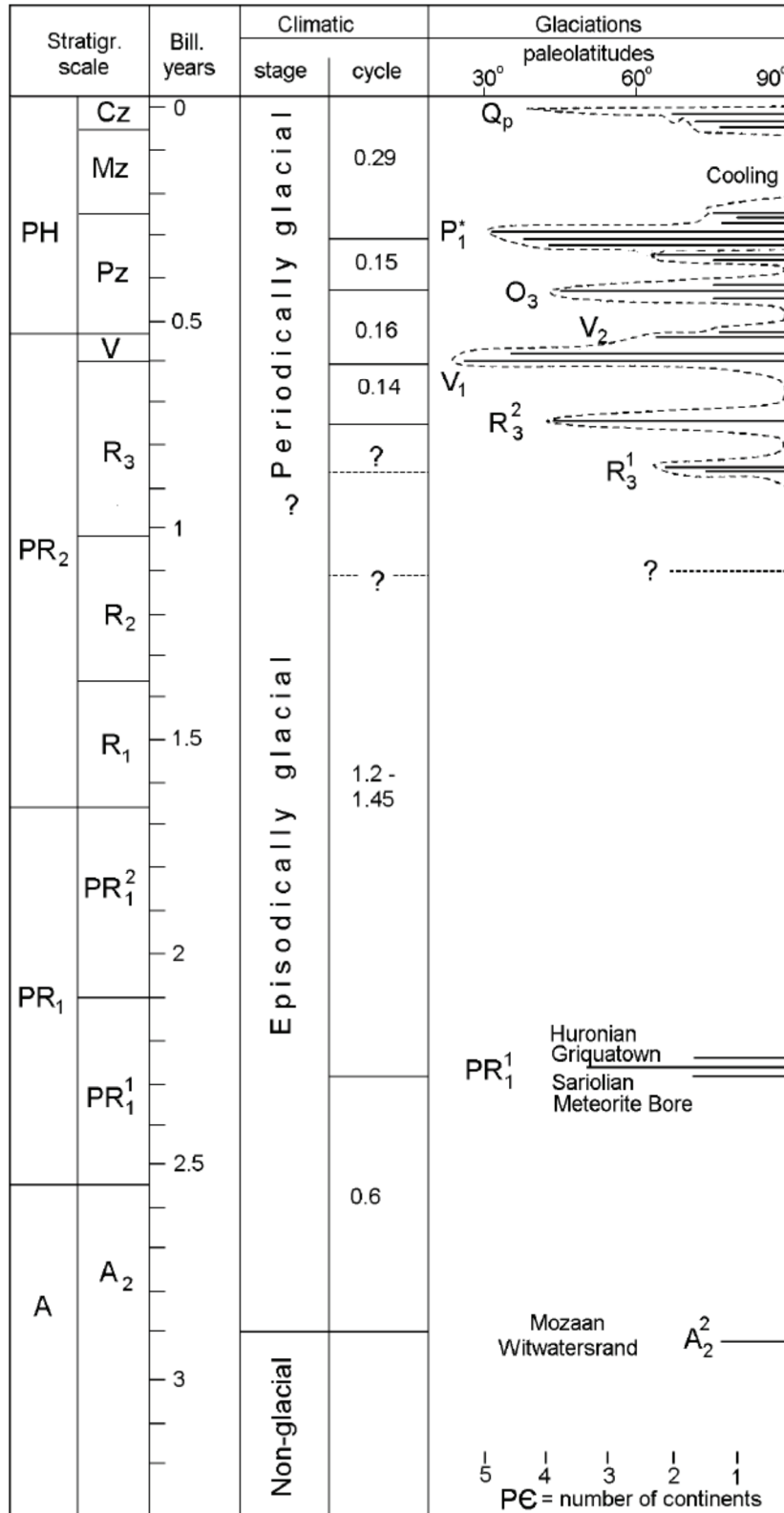
Приблизно 2,4 млрд.р.т. почалось одне з найдовших зледенінь на Землі - Гуронське, яке тривало близько 300 млн. років (починаючи з 2,4 млрд.р.т. і до 2,1 млрд.р.т.). Зледеніння континентів в давні епохи виявляють за давніми моренами, які називаються «тилїти». Тилїти - це уламковий матеріал гірських порід, який переносився давніми льодовиками під час їх руху по підстелюючій поверхні.

Однією з найважливіших причин формування Гуронського покривного зледеніння стало зниження концентрації вуглекислого газу в атмосфері, що призвело до зменшення парникового ефекту. При слабкому Протерозойському Сонці це сприяло швидкому зниженню температури навколишнього середовища і формуванню покривного зледеніння.

При цьому зменшення концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі відбулось внаслідок поглинання його виверженими вулканічними породами. Чому раніше інтенсивний вулканізм не призводив до подібного ефекту? Приблизно 2,4 млрд.р.т. почалось розколювання суперматерика Моногеї глибинними мантійними плюмами. Наприкінці Архею вже відбулась диференціація мантіїної речовини за масою. Тому, глибинні магми мали у своєму складі багато металів, які поглинули з навколишнього середовища вуглекислий газ, що спровокувало похолодання клімату.

Вважають, що другою причиною формування Гуронського покривного зледеніння на поверхні Моногеї, стала значна зміна кута нахилу земної осі до площини екліптики (з $23,5^{\circ}$ до 56° і більше). Це призвело до того, що, незважаючи на екваторіальне розташування Моногеї, на суперматерику сформувався льодовиковий щит.

*NB: Зміна сезонів на Землі визначається наявністю нахилу земної осі до площини обертання Землі навколо Сонця. Чим більше кут нахилу відрізняється від 90° - тим більш різко виражена сезонність кліматичних умов і тим ближче до екватора розташовується кліматична снігова лінія. Сьогодні кут нахилу земної осі до площини екліптики становить $23,5^{\circ}$. При цьому кліматична снігова лінія в екваторіальній зоні (на широті 0° - 10°) знаходиться на висоті 4675 м в Північній півкулі і 4720 м в Південній півкулі. Обчисліть, на якій висоті повинна була розташовуватися кліматична снігова лінія 2,4 млрд.р.т., якщо кут нахилу земної осі до площини екліптики тоді становив приблизно 56° , а світність Сонця була на 18% нижче сучасного рівня. На підставі отриманих результатів зробіть висновок про середні висоти над рівнем моря в центрі суперматерика Моногея, якщо у відкладеннях віком 2,4 млрд.р.т. виявлені тилїти - сліди руйнування підстелюючих порід давніми льодовиками.



За останні 3,0 млрд. років на Землі відзначена тенденція похолодання клімату: починаючи з відсутності льодовикових епох в ранньому-середньому Археї, через епізодичні гляціації пізнього Архею - середнього Рифею до частих періодичних гляціацій пізнього Рифею - сьогоднішні дні. Причини: зміна хімічного складу атмосфери, охолодження Землі (втрата внутрішнього тепла), високе альbedo континентів та ін. (за Chumakov, 2002).

Проте, аналіз палеомагнітних даних, отриманих на евапоритах, дозволив Evans D.A. (2006) зробити висновок про те, що в Протерозойському еоні Земля мала невеликий нахил вісі обертання до площини екліптики. Evans D.A. підкреслює, що навіть короткочасне значне збільшення кута нахилу вісі обертання Землі до площини екліптики – є не можливим через

стабілізуючий вплив гравітаційного поля Місяця. Автор дослідження робить висновок про помилковість гіпотези великого кута нахилу вісі обертання Землі до площини екліптики в епохи значних зледенінь на Землі (за Evans, 2006). Найбільш вірогідною причиною утворення покривного зледеніння на поверхні приекваторіально розташованого суперматерика Моногеї було високе гіпсометричне положення поверхні суперконтиненту, пов'язане з колізією окремих літосферних плит і підняттям високих гірських систем під час формування суперматерика.

Приблизно 2,1 млрд.р.т. Гуронське зледеніння закінчилось. Серед можливих причин завершення льодовикової епохи: підвищення концентрації парникових газів в атмосфері Землі внаслідок посилення вулканічних процесів під час формування суперматерика Мегагеї.

Після завершення збірки Мегагеї і наступної індукції саморозпаду суперконтиненту – середні температури на Землі знизились, але покривне зледеніння в Мезопротерозої не сформувалось. Подальша збірка суперматерика Родинії сприяла підвищенню температури. Проте, наступний глибинний мантійний плюм, який намагався зруйнувати суперматерик Родинію, спровокував значне зниження температури навколишнього середовища через поглинання виверженими лужними магмами значної кількості вуглекислого газу і зменшення парникового ефекту. Це зниження температури призвело до формування на поверхні Землі покривного зледеніння. Почалась пізньо-Протерозойська серія гляціацій в Кріогеновому періоді.

*NB! Дослідження, проведені Donnadieu Y. з колегами (2004), свідчать про те, що замерзання Землі («Земля сніжок») в пізньому Протерозої збіглося з розбиранням суперматерика Родинії, в ході якого відбулося поглинання вуглекислого газу з атмосфери (до концентрації 1320 ppm), що знизило парниковий ефект і при слабкій світності Сонця (на 6% слабкіше сьогоденної) спровокувало поширення льодовиків до екваторіальних широт (за Donnadieu et al., 2004).

В геологічній історії Землі льодовики багаторазово покривали значні поверхні континентів, а потім - відступали. Чому на Землі відбуваються такі значні зміни кліматичних умов?

Кліматичні цикли

Кліматичні мегацикли (500 - 800 млн. років) – пов'язані з циклами збирання-розбирання суперматериків.

Аналіз температурних кривих за останні 4 млрд. років показав, що максимумами температур відповідали епохам існування суперматериків:

0 - суперматерик Ваальбара (був занадто малий, щоб спровокувати зростання температур на Землі під час свого формування), 3,8 - 3,6 млрд.р.т.

1 - суперматерик Ур (до його складу входили Ваальбара + деякі інші ядра континентів, можливо - Індійські), 3,1 - 2,9 млрд.р.т.;

2 - суперматерик Моногея (Кенорленд), 2,6 - 2,4 млрд.р.т.;

3 - суперматерик Мегагея Штілле (Колумбія, Нуна, Хандсонленд), 1,8 - 1,6 млрд.р.т.

4 - суперматерик Мезогея (Родинія), 1,1 - 0,9 млрд.р.т.;

5 - суперматерик Панегея, 0,3 - 0,1 млрд.р.т.

Причини зростання температур навколишнього середовища в періоди існування суперконтинентів:

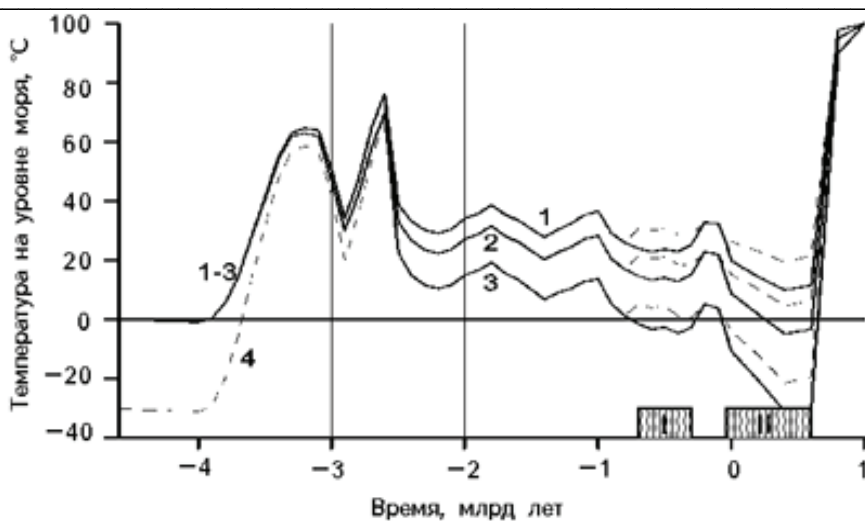
а) збірка суперматерика супроводжується інтенсивним вулканізмом, при якому виділяються парникові гази, що підвищують температуру приземного шару атмосфери;

б) збірка суперматерика призводить до зростання напружень стискання в Земній корі, що підвищує температуру (NB! Сучасні супутники, оснащені інфрачервоними датчиками, реєструють зростання температур гірських порід в місцях зростання напружень стискання на

+6⁰C+8⁰C градусів, що дозволяє передбачати місця можливих розривів гірських порід, які призводять до землетрусів).

Приблизно через 200 млн. років свого існування, суперматерик індукує саморуйнування. При цьому розбирання суперматерика запускається виверженням глибинного магматичного суперплюму. Цей суперплюм не лише розколює суперматерик, але й змінює хімічний склад повітря і води і знижує парниковий ефект. Крім того, розбирання суперматерика зменшує напруження стискання в земній корі, що також призводить до зниження температури в навколишньому середовищі.

*Глибинні магми, внаслідок гравітаційної диференціації речовини мантії, збагачені металами, які після виверження поглинають вуглекислий газ з навколишнього середовища, що зменшує парникові властивості атмосфери.



Еволюція температури Світового океану: на екваторі (1); в океанах (3), середня (2); на полюсах Землі (4), пунктиром праворуч над кривими 1-3 показані температури в моменти міжльодовикових стадіалів. I і II - ери зледеніння полярних океанічних басейнів. Температурні криві на даному графіку були отримані на підставі аналізу ізотопного складу порід відповідного віку. Результати дослідження показали існування п'яти температурних максимумів за останні 4 млрд. років. Ці максимуми, в геологічному плані, відповідають періодам максимальної збірки п'яти суперконтинентів Землі (за Сорохтин, 2012).

Кліматичні макроцикли (110 - 140 млн. років) – пов'язані з циклічним проходженням Сонячної системи через диск Галактики.

Аналіз температурних кривих, отриманих на підставі ізотопних даних, свідчить про існування більш коротких температурних циклів з максимумами, які повторюються квазіциклічно з інтервалом приблизно 110 - 140 млн. років.

Відомо, що Сонячна система робить повне обертання навколо центру нашої Галактики за 200 - 280 млн. років (за останніми даними - тривалість Галактичного року може варіювати набагато більше - від 170 млн. років до 280 млн. років внаслідок зміни параметрів орбіти Сонячної системи). За цей час Сонячна система не менше двох разів перетинає диск Галактики (а за останніми даними через сильні вертикальні осциляції орбіти Сонячної системи - вона може додатково потрапляти в поле впливу диска Галактики з інтервалом в 30 - 35 млн. років).

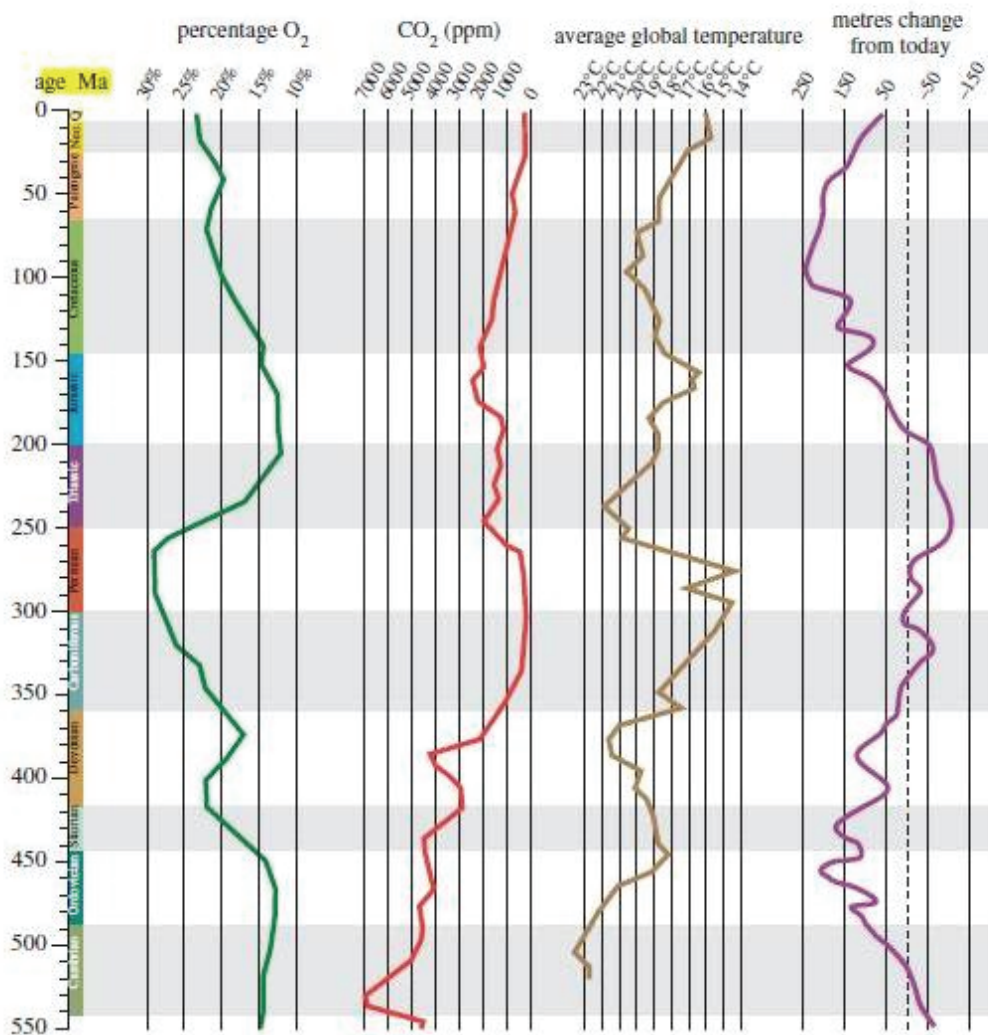
*Сьогодні Сонячна система знаходиться в північній Галактичній півкулі (над диском Галактики) і рухається за годинниковою стрілкою. Останнє проходження через диск Галактики відбулось близько 66 - 67 млн.р.т. Шлях між зонами входу в диск Галактики становить близько 110 - 140 млн. років. Таким чином, на даний момент Сонячна система пройшла приблизно половину шляху між зонами входу в диск Галактики.

Потужний гравітаційний, електромагнітний та астероїдний вплив диска Галактики викликає:

- зростання вулканізму і, як наслідок, викидів парникових газів;
- зростання напружень стискання в гірських породах;
- зростання активності ядерних процесів на Сонці через підвантаження Сонячного ядерного реактора речовиною Галактики. Всі ці три фактори викликають зростання температур на Землі.

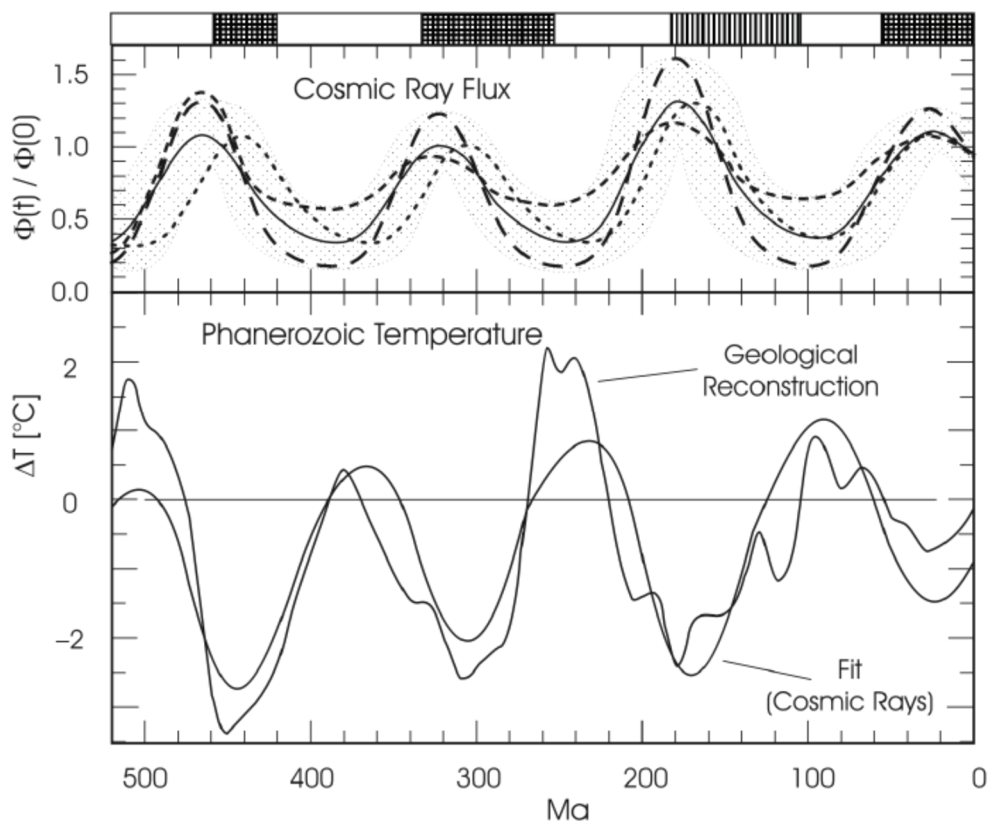
*NB! Тривалість проходження Сонячної системи через диск Галактики становить близько 5 млн. років. Вважають, що розігрівання Землі відбувається вже після виходу Сонячної системи з площини диска Галактики (тобто після очищення атмосфери від галактичного та вулканічного пилу, який не пропускає на Землю Сонячні промені – оскільки основним джерелом росту приповерхневих температур є сонячне випромінювання).

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



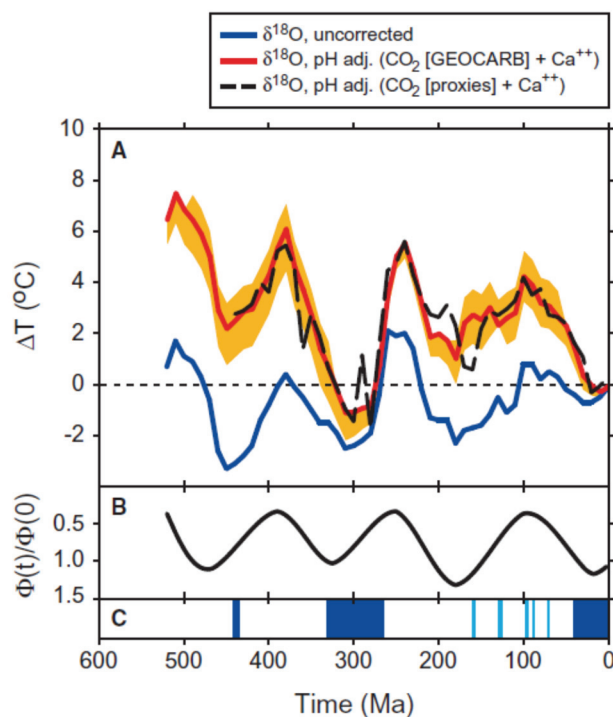
За останні 550 млн. років було чотири температурні максимуми з інтервалом 110 - 140 млн. років. Вважають, що причиною таких квазі-макроциклів є проходження Сонячної системи через диск Галактики (графіки наведено за Benton, 2010).

*NB! Електро-магнітне поле активного Сонця ефективно екранує Землю від Галактичного випромінювання. Тому, реконструкція кривих інтенсивності космічного випромінювання за останні 510 млн. років дозволяє виявляти періоди мінімальної інтенсивності космічного випромінювання, які корелюють з періодами високої активності Сонця і, як наслідок, з високими температурами на Землі.



Верхній графік - варіації в інтенсивності космічного випромінювання в геологічному минулому Землі $\Phi(t)$ порівняно з сучасним рівнем космічного випромінювання, $\Phi(0)$ (отриманих з різниці в даних накопичення короткоживучих ізотопів берилію-10 і продуктів його розпаду і довгоживучих ізотопів калію-40 та продуктів його розпаду в залізо-нікелевих метеоритах). Нижній графік - варіації температури води в тропіках в Фанерозої: крива «Геологічна реконструкція» ("Geological Reconstruction") - ґрунтується на аналізі показника ізотопного фракціонування кисню-18, а крива "Fit" - ґрунтується на результатах аналізу інтенсивності космічного випромінювання (отриманих за різницею в даних накопичення короткоживучих ізотопів берилію-10 і продуктів його розпаду і довгоживучих ізотопів калію-40 і продуктів його розпаду в залізо-нікелевих метеоритах). На верхній панелі: штрихуванням в клітинку - вказані періоди похолодань, які супроводжувалися утворенням покривного зледеніння в приполярних районах; штрихуванням в смужку - періоди похолодань без зледеніння на полюсах (адаптовано за Shaviv & Veizer, 2003; цитовано за Veizer, 2005).

Зміни активності Сонця за тривалі проміжки часу досліджують за допомогою ізотопів калію, оскільки радіоактивний калій-40 має досить великий період напіврозпаду $T_{1/2} = 1,254$ млрд.р. Дослідження, проведені Voshage H. і Hintenberger H. (1960), свідчать про те, що залізо-нікелеві метеорити збагачені ізотопами калію-40* і калію-41 порівняно із земними породами, тобто, в метеоритах майже весь калій 40* і половина калію-41 - мають космогенне походження. У своїй роботі Shaviv N.J. (2003) проаналізував співвідношення радіоактивних і стабільних ізотопів калію ($^{41}\text{K}/^{40*}\text{K}$) в 80 залізо-нікелевих метеоритах і показав, що мають місце 143 ± 10 млн.р. цикли активності Сонця: в епохи високої активності Сонця - його потужне електромагнітне поле екранує Землю від Галактичного випромінювання, що призводить до збіднення поверхонь відколу метеоритів космогенними стабільними ізотопами калію-41 і космогенними радіоактивними ізотопами калію-40*.



Верхній графік - значення палеотемператур, реконструйовані на підставі значень показника ізотопного фракціонування кисню-18, з використанням різних методик (з урахуванням і без урахування показника кислотності середовища pH); нижній графік - варіації в інтенсивності космічного випромінювання в геологічному минулому Землі $\Phi(t)$ порівняно з сучасним рівнем космічного випромінювання, $\Phi(0)$, реконструйовані Shaviv, 2002 (цитовано за Royer et al., 2004).

*NB! Зверніть увагу на те, що шкала інтенсивності космічного випромінювання – перевернута: відомо, що максимуми космічного випромінювання відповідають мінімумам сонячної активності, оскільки слабке Сонце не може достатньо ефективно екранувати Землю від космічних променів. Зіставлення кривих температур і кривих інтенсивності космічного випромінювання свідчить про те, що в періоди максимуму космічного випромінювання і мінімуму активності Сонця - на Землі були мінімуми температур.

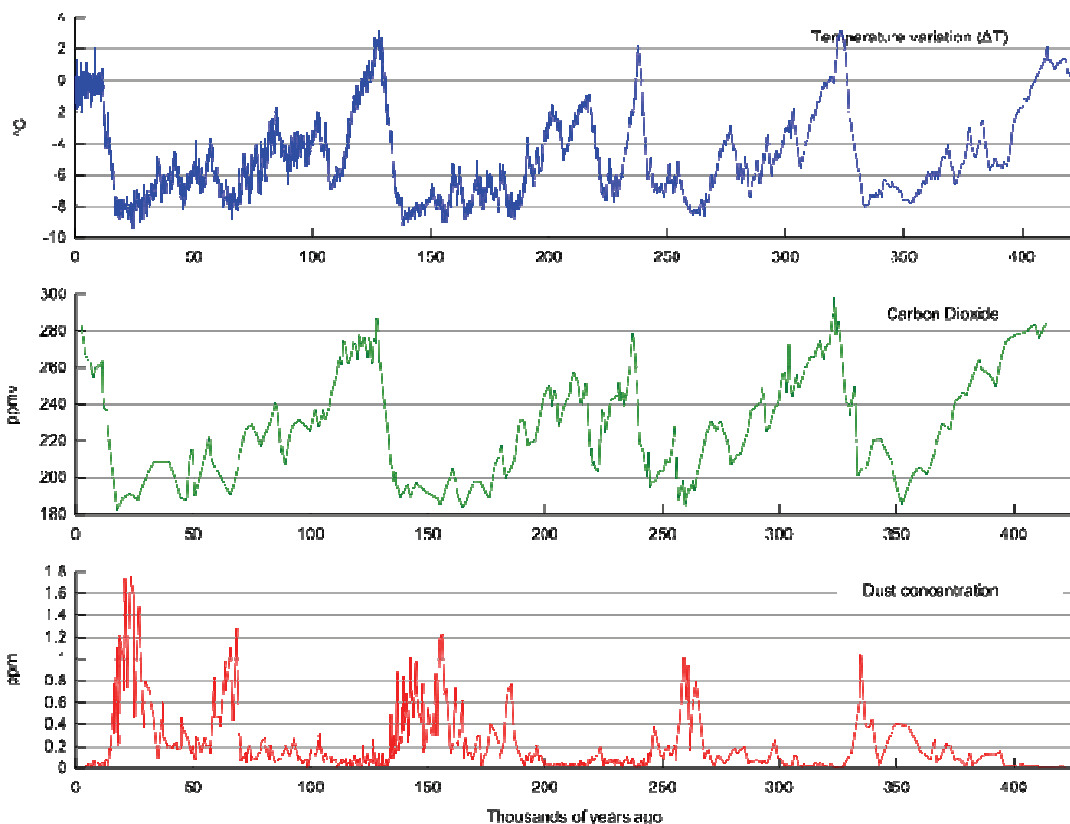
*Слід зазначити, що в періоди низької Сонячної активності температури на Землі знижуються не тільки через зниження власної активності Сонця, а й внаслідок іонізації тропосфери космічним випромінюванням, під впливом якого утворюються хмари, які не пропускають на Землю Сонячне випромінювання (іонізація аерозолів необхідна для конденсації крапель, що входять до складу хмар).

Кліматичні мікроцикли (100 тис. років) – пов'язані: а) з циклами активності Сонця, які складають приблизно 100 тис. років; б) з циклічними змінами параметрів орбіти Землі (цикли Міланковича).

Аналіз температурних кривих виявив існування кліматичних мікроциклів, з повторюваністю приблизно близько 100 тис. років (10 - 30 тис. років теплі епохи, 70 - 90 тис. років холодні епохи).

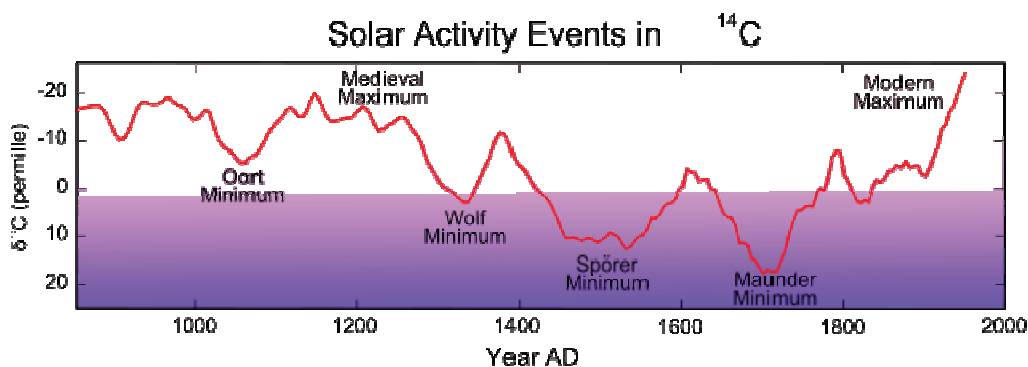
За останніми даними, однією з основних причин встановлення близько 100-тисячорічних кліматичних циклів - є цикли активності Сонця. Активність Сонця сьогодні виявляють за кількістю плям на Сонці. Зростання числа сонячних плям супроводжується посиленням магнітного впливу Сонця на Землю. Як можна встановити рівень активності Сонця в геологічному минулому Землі? Аналіз накопичення в осадових породах радіоактивних ізотопів берилію-10 і вуглецю-14 показав існування 100 тис. річних ритмів активності Сонця. Радіоактивні ізотопи берилію-10 і вуглецю-14 утворюються в стратосфері під дією первинного космічного випромінювання. З атмосфери радіоактивні ізотопи берилію-

^{10}C і вуглецю-14 потрапляють у воду і в ґрунти. Період напіврозпаду радіоактивного вуглецю-14 - становить близько 5 тис. років. А період напіврозпаду радіонуклідів берилію-14 - 2,6 млн. років. Тому, за допомогою аналізу ізотопів берилію-10 можливі оціночні судження про геологічні епохи, що охоплюють приблизно 10 млн. останніх років



Аналіз температурних кривих дозволив виявити кліматичні мікроцикли, з повторюваністю близько 100 тис. років (10 - 30 тис. років теплі епохи, 70 - 90 тис. років - холодні епохи) (за Petit et al., 1999, <http://gruzdoff.ru/wiki/>).

У періоди активного Сонця - магнітне поле Сонця екранує Землю від космічного випромінювання, тому в роки активного Сонця в осадових породах (і у викопних організмах) накопичується менша кількість радіоактивних ізотопів берилію-10 і вуглецю-14 порівняно з періодами низької активності Сонця. Саме такий аналіз дозволив виявити близько 100 тис. річні цикли активності Сонця. Порівняння активності Сонця і температурних кривих дозволило зробити висновок про те, що періоди низької активності Сонця корелюють зі зниженням температури навколишнього середовища.




Кореляція між рівнем активності Сонця і накопиченням радіоактивного ізотопу вуглецю-14 за останні 2000 років. По осі ОХ – геологічний час, роки; по осі ОУ – значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-14. На кривій накопичення радіоізотопів вуглецю-14 вказані рівні активності Сонця: 1040 – 1080 pp мінімум Оорта (нехолодний період); 1100 - 1250 pp середньовічний максимум

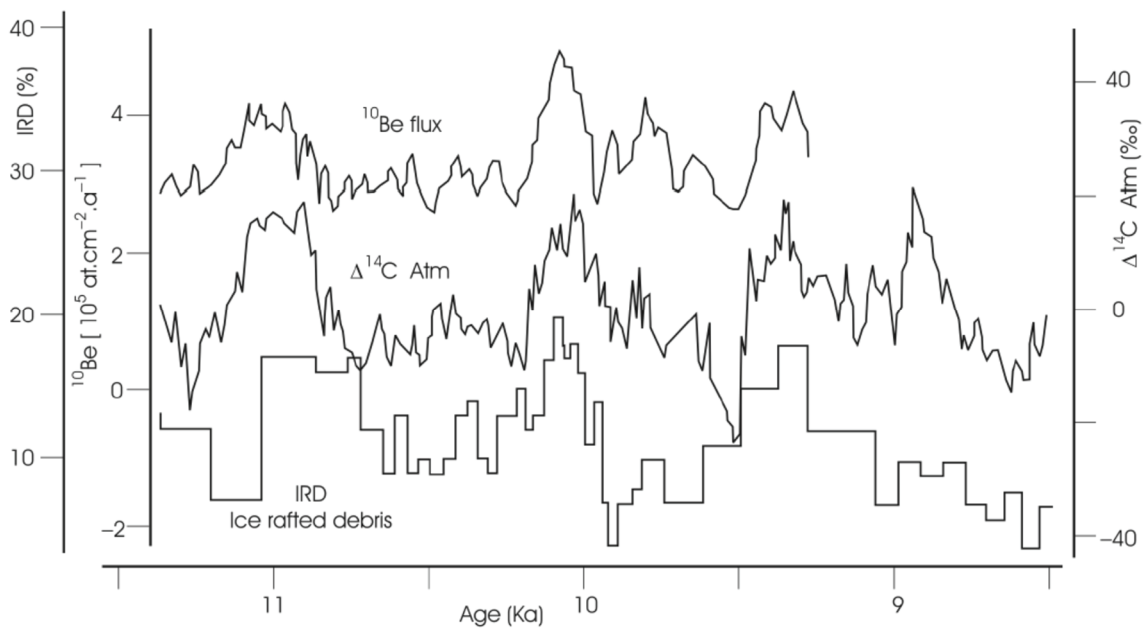
(теплий період); 1280 -1350 pp мінімум Вольфа; 1460 -1550 pp мінімум Спорера (холодний клімат); 1645 – 1715 мінімум Маундера (холодний клімат); 1790 -1820 pp мінімум Дальтона; 1900 – сьогодні – сучасний максимум (теплий клімат) (за https://en.wikipedia.org/wiki/Solar_cycle).

1350 - 1850 – малий льодовиковий період (охоплює три глибоких мінімуми сонячної активності – мінімум Вольфа, Спорера і Маундера).

*NB! Мінімуми активності Сонця відповідають високому рівню накопичення радіоізоотопів вуглецю-14, оскільки в епохи малоактивного Сонця значна кількість Галактичного космічного випромінювання не екранується потужним магнітним полем Сонця і досягає стратосфери Землі.

*Сьогодні використовують ряд методів, які дозволяють, опосередковано, встановити рівень активності Сонця в минулі геологічні епохи. Серед таких методів - аналіз вмісту радіоактивного ізоотопу вуглецю-14 в річних кільцях наростання у викопних дерев. Проведені дослідження показали, що в періоди активного Сонця накопичення радіоізоотопів вуглецю-14 в кільцях наростання дерев знижується через екранування Землі від космічного випромінювання магнітним полем Сонця.

	<p>У періоди активного Сонця накопичення радіоізоотопів вуглецю-14 в кільцях наростання дерев - знижується через екранування Землі від космічного випромінювання магнітним полем Сонця.</p>
---	---



По осі ОХ - геологічний час, тис. років; по осі ОУ - поширення льодовиків, Ice Rafted Debris, IRD,%; вміст радіоактивних ізоотопів берилію-10 в седиментах певного віку; вміст радіоактивного вуглецю-14 в кільцях наростання викопних дерев. Піки накопичення радіоактивних ізоотопів берилію-10 і вуглецю-14 збігаються з максимумами поширення льодовиків. Таким чином, геологічний час, для якого характерно інтенсивне накопичення космогенних радіонуклідів, характеризується високим рівнем космічного випромінювання і, відповідно, низькою активністю Сонця, оскільки слабке Сонце не може своїм магнітним полем екранувати Землю від космічного випромінювання. А слабке Сонце призводить до розростання на Землі льодовикового покриву (адаптовано за Kromer et al., 2001; цитовано за Veizer, 2005).

Крім того, було встановлено, що на формування кліматичних мікроциклів впливають циклічні зміни параметрів орбіти Землі (були встановлені М. Міланковичем):

а) віддаленість орбіти Землі від Сонця - змінюється з циклом близько 93-100 тис. років від кругової до еліптичної завдяки гравітаційному впливу планет Сонячної системи (т.зв. ексцентриситет);

б) нахил осі власного обертання Землі до площини обертання Землі навколо Сонця - змінюється з циклом близько 41 тис. років (т.зв. нутація).

NB! Якби кут нахилу становив весь час 90^0 - то на Землі була би відсутня зміна пір року.

в) положення земної осі внаслідок її власного обертання - змінюється з циклом близько 26 тис. років (т.зв. прецесія).

NB! Ці три чинники (а-в) визначають кліматичні цикли Міланковича.

Нециклічні фактори, які впливають на кліматичні умови на Землі:

1) Зростання світності Сонця: кожні 1 млрд. років світність Сонця зростає на 6%. *Але, якби тільки цей фактор впливав на клімат Землі - то на кривій температур за останні 4 млрд. років ми б реєстрували стійке зростання температур. Однак аналіз температурних кривих свідчить про те, що за останні 4 млрд. років відбувається навпаки, стійке нелінійне зниження температури навколишнього середовища. Чому? Базовою причиною зниження температур на Землі - є зменшення парникового ефекту (див. нижче пункт 2).

2) Принципова зміна в геологічній історії Землі хімічного складу атмосфери в результаті зміни хімічного складу вивержених магм. Причиною зміни хімічного складу вивержених магм є завершення до кінця Архея диференціації речовини мантії за масою і поступове охолодження верхніх шарів мантії. Це призвело до того, що починаючи з кінця Архея відбувається виверження більш глибинних лужних, а не приповерхневих кислих магм, що поступово в геологічній історії Землі призводить до зниження концентрації парникових газів в атмосфері як внаслідок зменшення їх надходження до атмосфери під час дегазації магм, так і через поглинання їх металами вивержених глибинних магм.

3) Зміни характеру океанічних течій, які забезпечують теплоперенос між екваторіальними і приполярними районами Землі (течії залежать від орієнтації серединно-океанічних хребтів, від взаємного розташування континентів, тощо).

Наприклад, підняття серединно-океанічних хребтів навколо Антарктиди приблизно 33,5 млн.р.т., призвело до відокремлення Антарктиди від Південної Америки та Австралії, і зупинило теплоперенос між теплими екваторіальними водами і холодними приполярними водами навколо Антарктиди. В наслідок цього, на поверхні Антарктиди сформувалось покривне зледеніння.

4) Висота стояння континентів, висота гірських систем. Наприклад, наприкінці Архея 2,6 млрд.р.т. на екваторі сформувався суперматерик Моногея, який 2,4 млрд.р.т. покритий льодовиками. Причиною приекваторіального зледеніння Моногеї вважається високе гіпсометричне стояння суперконтиненту, пов'язане з підйомом високих 12-14 км гірських систем в ході колізії мікроконтинентів під час формування суперматерика.

5) Орієнтація гірських хребтів по відношенню до панівних вітрів (контроль теплопереносу теплих і холодних повітряних мас і т.н.).

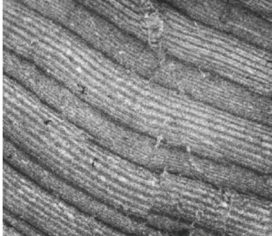
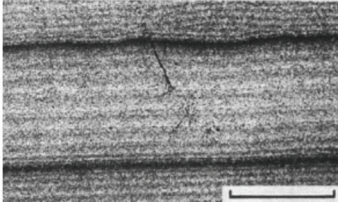
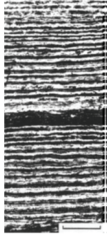
Встановлення тривалості доби в геологічному минулому Землі

На сьогоднішній день відсутні астрономічні та геологічні дані про зміну швидкості руху Землі навколо Сонця і про зміну довжини орбіти цього руху протягом геологічної історії існування Землі. Мають місце тільки варіації в межах відомих сьогодні коливань між майже круговою і еліптичною орбітами, які пов'язані з гравітаційним впливом інших планет Сонячної системи. Таким чином, вважається, що тривалість астрономічного року (тобто часу, за який планета Земля робить повне обертання навколо Сонця) - ця тривалість в геологічній і астрономічній історії Землі - не змінювалась.

Проте тривалість доби – змінювалась. Починаючи з Архея відбувається уповільнення обертання Землі навколо своєї осі через гальмівну дію гравітаційного поля Місяця.

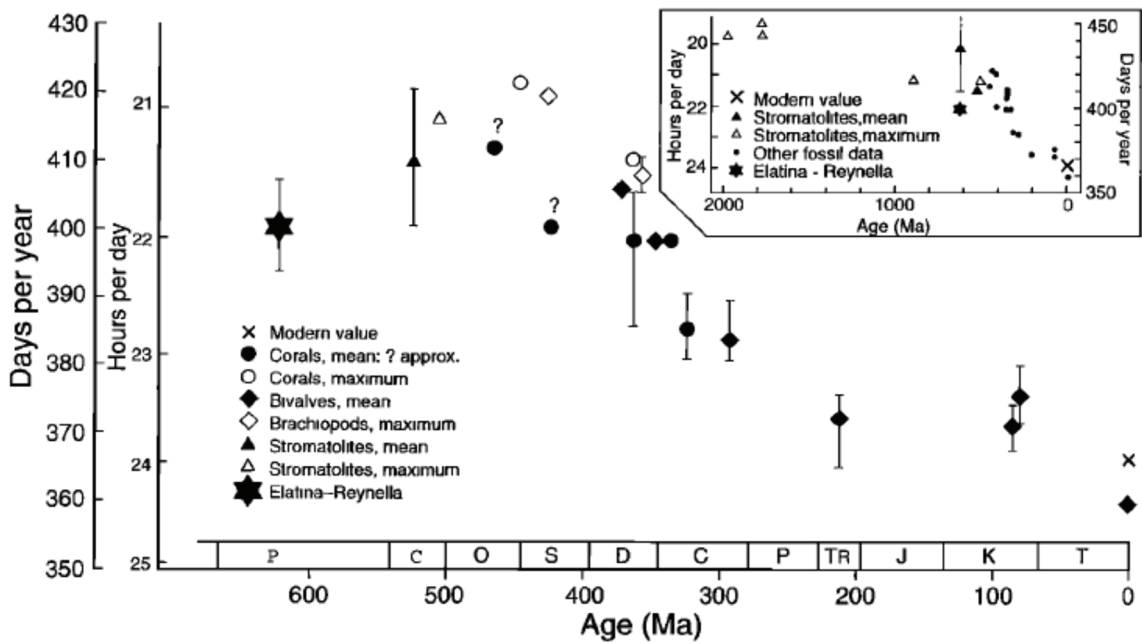
Тривалість земної доби в геологічному минулому Землі встановлюють опосередковано, на підставі:

А) оцінки інтенсивності накопичення осадових порід (пісковиків, алевролітів, аргелітів та ін.) – оскільки у формуванні осадових порід приймають участь мікроорганізми, для яких характерними є добові та сезонні ритми активності, внаслідок чого мають місце добові цикли інтенсивності утворення осадових порід, що проявляється у вигляді їх мікросхаруватості, інтенсивність якої варіює в залежності від сезону року. Зокрема, такий аналіз дозволив встановити, що 620 млн.р.т. астрономічний рік тривав 13,1 місяців (або 40067 діб) і при цьому довжина доби становила 21,96 годин. В якості об'єкту дослідження можливо також використовувати відкладення осадових шарів смужчатих залізородних формацій. Ці біогенні осадові породи відомі з Архея. Вони формуються в результаті життєдіяльності бактерій, які здійснюють неокисигенний фотосинтез, використовуючи як джерело електронів - іони заліза. В результаті життєдіяльності цих бактерій окислене залізо утворює осадові породи. Аналіз формування шарів смужчатих залізородних формацій в Західній Австралії виявив, що 2,45 млрд.р.т. астрономічний рік складався з 14,56 місяців.

 <p>Смуги в осадових породах, піщаник (sandstone), Неопротерозой, Південна Австралія. 1 бар = 1см (за Williams, 2000).</p>	 <p>Смуги в осадових породах, піщаник (sandstone), Неопротерозой, Південна Австралія. 1 бар = 1см (за Williams, 2000).</p>	 <p>Циклічність формування шарів смужчатих залізородних формацій. Палеопротерозой, 2,45 млрд.р.т., західна Австралія. 1 бар = 5 мм (за Williams, 2000).</p>
---	---	--

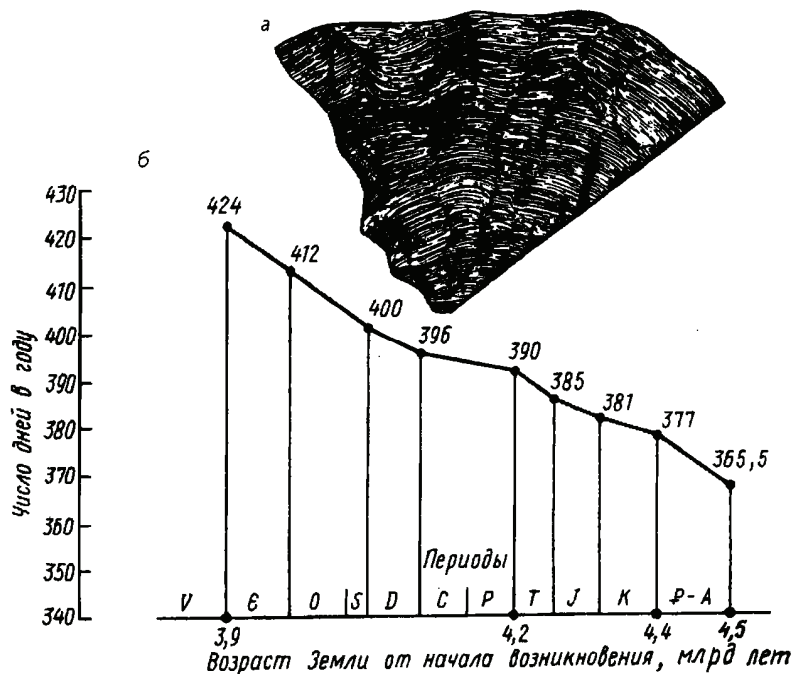
Б) на підставі аналізу кількості добових кілець наростання в раковинах викопних двостулкових молюсків, брахіопод, в скелетних утвореннях коралових поліпів, водоростей, строматолітів, дерев і т.н. При цьому різкі смуги наростання відокремлюють один рік від іншого, а мікросмуги приросту - відділяють одну добу від іншої. Методика вперше була розроблена Wells (1963) на підставі аналізу кілець наростання мінералізованого екзоскелету у сучасних і фосилізованих коралових поліпів. Так, автор методики показав, що в Девоні, приблизно 380 млн.р.т. в році було, в середньому, 400 добових мікросмуг приросту екзоскелету девонських коралів. В інших дослідженнях і на інших об'єктах було показано, що тривалість доби 2 млрд.р.т. становила 21 годину і т.н.





Зміна кількості днів в астрономічному році в геологічній історії Землі, встановлена на підставі аналізу кілець наростання в скелетах викопних коралів, двостулкових молюсків, брахіопод і строматолітів. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т., по осі ОУ - кількість днів у році і кількість годин у добі (за Williams, 2000).

Тривалість доби в Протерозої. На початку Протерозойського еону тривалість доби становила близько 9 годин. Наприкінці Протерозою тривалість доби на Землі зросла до 20-21 години. Ці дані були отримані на підставі аналізу добових і річних кілець наростання строматолітів (ранній Протерозой) і коралових поліпів (пізній Протерозой).

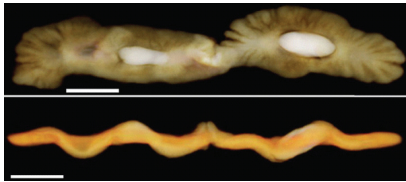


Графік зміни числа днів на рік за останні 600 млн. років. Де: А - колоніальний корал з лініями приросту на епітеці, Закавказзя, Джульфа, пізня Пермь; Б - графік зміни числа днів на рік, складений по лініях приросту епітеки викопних коралів (Wells, 1963; Ніколов, 1986).

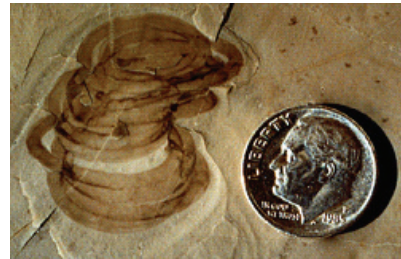
Біота в Протерозої

Поширення марганцевих оксигених бактерій. В осадових породах, починаючи з 2,2 млрд.р.т., масово з'являються депозити окисленого марганцю у вигляді MnO_2 , в яких марганець є нерозчинним (тоді як неокислений Mn^{+2} дуже добре розчинний у морській воді). Появу таких депозитів фахівці пов'язують з масовим розвитком оксигених бактерій, які використовують іони марганцю в роботі ферментних систем, що забезпечують фотоліз води з виділенням вільного кисню. Відомо, що оксигенний фотосинтез вперше з'явився на Землі у бактерій не пізніше 2,9 млрд.р.т. Проте, згідно появи масових депозитів оксиду марганцю, масовий розвиток таких організмів почався не раніше 2,2 млрд.р.т. Вважають, що абіогенна оксигенація навколишнього середовища, пов'язана з домінуванням наземного вулканізму і зміною хімічного складу вивержених магм, стала тим фактором, який забезпечив розмноження оксигених організмів як таких, що є стійкими до токсичної дії вільного кисню.

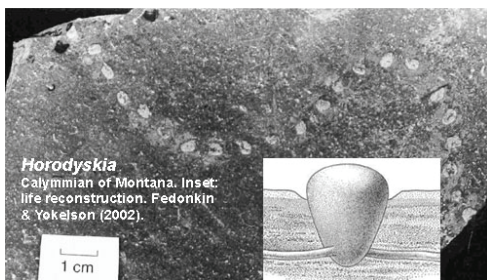
Поява багатоклітинних організмів. Постгуронське потепління і зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі сприяли розквіту біоти і появі нових складно організованих форм життя. Зокрема, після Гуронського зледеніння в геологічному літописі з'явилися багатоклітинні еукаріоти, схожі на черв'яків, водорості, гриби.



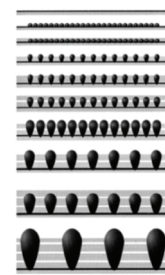
Викопна багатоклітинна тварина, схожа на плоских хробаків, еукаріот, Габонська біота, 2,1 млрд.р.т. Зображення отримані за допомогою рентгенівської томографії. Вгорі - вид зверху, внизу - поздовжній зріз. Білі плями - піритові включення. Довжина масштабної лінійки 1 см. Фото зі статті в Nature (El Albani et al., 2010).



Гріпанія (*Grypania*), схожий на водорість викопний багатоклітинний еукаріотичний організм, 1,85 млрд.р.т., Канада, (за Han & Runnegar, 1992)..



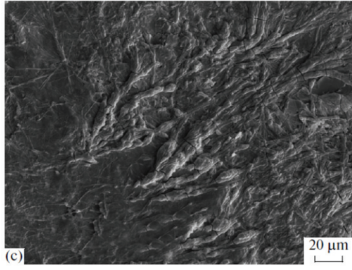
Городискія.



Реконструкція росту городискії (за Fedonkin, 2003).

Городискія - багатоклітинна тканьова тварина (1,5 млрд.р.т.). Те, що це не колонія одноклітинних організмів, а справжня багатоклітинна тварина, доведено порівнянням пропорцій тіла - ростові процеси в колонії окремих організмів і у багатоклітинного організму відбуваються по-різному (за Fedonkin & Yochelson, 2002).

Тривалий час вважалось, що до завершення Гуронського зледеніння – багатоклітинні живі організми на Землі були відсутні. Проте, нещодавно, Rozanov A.Y. і Astafieva M.M. (2013) у відкладеннях нижнього Протерозою виявили скам'янілі відбитки однієї з найдавніших з відомих на сьогоднішній день багатоклітинних водоростей *Gazavardinia antiqua*, що датуються приблизно 2,45 млрд.р.т. (за Rozanov & Astafieva, 2013).



Фосилізований відбиток однієї з найдавніших, відомих на сьогоднішній день багатоклітинних водоростей *Gazavazhinia antiqua*. Нижній Протерозой. 2,45 млрд.р.т. 1 бар = 20 мкм (за Rozanov & Astafieva, 2013).

Таким чином, перша поява багатоклітинних організмів відбулась не пізніше початку Протерозойського еону і ймовірно була пов'язана з ростом концентрації кисню в навколишньому середовищі, який викликав мантийний суперплюм, що розколов Моногею.

Відомо, що:

а) багатоклітинні організми багаторазово і незалежно з'являлись в різних лініях одноклітинних організмів. Зокрема, багатоклітинність з'явилась незалежно щонайменше у шести з нині існуючих еукаріотичних груп: у червоних водоростей, у зелених водоростей, у 2-3 груп хромістів (*Chromists*), у плісняв (*slime molds*), у грибів і у багатоклітинних тварин (*Metazoans*);

б) лімітуючим фактором появи багатоклітинних організмів є певний рівень кисню в навколишньому середовищі, який забезпечує пасивну дифузію кисню до клітин, розташованих в глибині багатоклітинного організму. Вочевидь після розколу суперматерика Моногеї глибинним мантийним суперплюмом рівень кисню у навколишньому середовищі виявився достатньо високим для енергетичного забезпечення розвитку багатоклітинних форм життя.

Переваги багатоклітинних організмів: а) великий розмір організму захищає його від поїдання хижаками; б) різні клітини організму спроможні виконувати різні функції, а це підвищує якість роботи всього організму. Яким є механізм формування багатоклітинних організмів з одноклітинних еукаріот? Багатоклітинний еукаріот утворюється в результаті нерозходження дочірніх клітин після поділу материнської клітини.

Чи можливе формування багатоклітинного організму на базі клітини прокаріотів? Так, можливе. Принципових обмежень, які б не дозволяли формування багатоклітинності у прокаріотів, - не має. І дійсно, серед прокаріотів також можливо знайти багатоклітинні організми. Однак, на базі клітини прокаріотів багатоклітинність не отримала такого значного поширення, як у еукаріот. Вважають, що для функціонування багатоклітинних організмів необхідна досить стабільна ДНК, стабільність якої неможливо забезпечити на базі доядерних прокаріотичних клітин.

NB! Сьогодні багатоклітинність виявлена тільки у деяких прокаріотів: а) у деяких нитчастих ціанобактерій виявлено три диференційованих типи клітин; б) у деяких магнетобактерій виявлені багатоклітинні форми, у яких ізолювання окремої клітини від багатоклітинної структури призводить до її загибелі та ряд інших прикладів.

Поява лишайників. Дослідники встановили, що практично відразу після виходу давніх грибів на сушу (тобто не пізніше, ніж 1,3 млрд.р.т.), багато з них відразу ж вступили в симбіоз з водоростями з утворенням лишайників.

*NB! Сьогодні відомі як наземні, так і водні форми лишайників. Зокрема, - близько 700 видів морських лишайників і 200 видів річкових і озерних лишайників, що дуже мало, порівняно з видовим різноманіттям наземних форм лишайників. Теоретично можливо припустити, що історично першими сформувались водні лишайники, які потім і вийшли на сушу. Однак сучасні дослідження свідчать про те, що водорості формують симбіоз з грибами тільки в умовах нестачі води. Ряд дослідників вважають,

що водні форми лишайників сформувались від наземних лишайників, тобто є вторинними утвореннями. Слід, однак, відзначити, що у водних лишайників в якості симбіонту часто живе не водорість, а ціанобактерія. Крім того, було показано, що водні лишайники являють собою досить примітивні форми симбіозу, оскільки у них симбіоз гриба і гістя може бути не обов'язковим (тобто і гриб, і гість спроможні жити як два самостійних види). А цей факт також свідчить про досить нещодавнє формування симбіотичних стосунків між грибом і його гістем у водних лишайників.

Поява еукаріотичних організмів згідно метода фосилій і метода молекулярного годинника: причини розбіжності в датуваннях. Згідно метода фосилій – еукаріотичні організми з'явилися ще під час Архейської генної революції, не пізніше 2,85 млрд.р.т., тоді як згідно метода молекулярного годинника, ця подія відбулась не раніше 1,8 млрд.р.т. Який з цих методів дає помилку в оцінці часу появи еукаріот?

Сутність методу молекулярного годинника. Чим більше часу відділяє два види живих організмів від тієї епохи, коли жив їх загальний предок, тим більше розрізняються ДНК цих видів, і, відповідно, тим більше відрізняються їх білки.

Наприклад, у нас є три організми, які відносяться до трьох різних видів: вид 1, вид 2 і вид 3. Нам необхідно дізнатись, які з цих трьох видів є більш близькими родичами (тобто в кого з них нещодавно був спільний предок). Ми виділяємо з клітин цих організмів білок А і потім за допомогою приладу секвенатору амінокислот - встановлюємо, з яких амінокислот складається білок А у кожного з цих видів і в якій послідовності вони розташовані.

Дослідження показали, що у всіх трьох видів білок А складається з 350 амінокислот, однак, у видів 2 і 3 цей білок відрізняється по 10 амінокислотам і, відповідно, генетична відстань між цими видами становить: $(10 : 350) \cdot 100\% = 2,86\%$. А у видів 1 і 2 цей білок відрізняється по 50 амінокислотам і, відповідно, генетична відстань між цими видами становить: $(50 : 350) \cdot 100\% = 14,3\%$.

Чим більша генетична відстань між організмами, тим раніше ці організми розійшлися в ході еволюції. Генетикам відома середня швидкість накопичення точкових мутацій в ДНК. Знаючи цю величину, досить легко обчислити час, необхідний для появи певної кількості відмінностей в амінокислотах, які входять до складу білків, що дозволяє встановлювати час розходження ліній живих організмів у ході розвитку життя на Землі.

Порівняння палеонтологічних даних і даних, отриманих за методом молекулярного годинника:

Одноклітинні еукаріоти з'явилися на Землі:	
А) згідно фосилій:	Б) згідно молекулярного годинника:
- після Архейської генної революції, приблизно 2,85 млрд.р.т.	- приблизно, 1,2 - 1,0 млрд.р.т.
Багатоклітинні еукаріоти (тварини) з'явилися на Землі:	
А) згідно фосилій	Б) згідно молекулярного годинника:
- після Гуронського зледеніння, приблизно 2,1 млрд.р.т.	- приблизно, 800 млн.р.т., в міжльодовиков'я Криогенового періоду

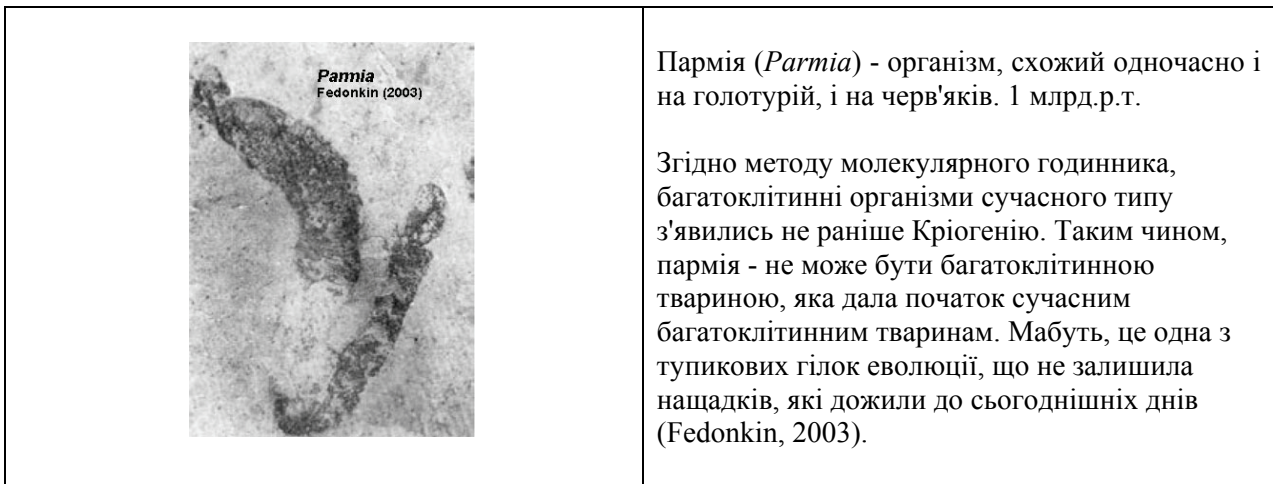
У чому полягає причина відмінностей в даних, отриманих при аналізі фосилій і методом молекулярного годинника? В роботі за методом молекулярного годинника можливо оцінити відмінності в генах тільки між сучасними групами організмів. Мабуть, LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor) - останній загальний предок сучасних еукаріот дійсно з'явився не раніше 1,2 – 1,0 млрд.р.т., а багатоклітинні еукаріоти (тварини) - не раніше ніж 800 млн.р.т. Однак, дослідник повинен пам'ятати, що в історії розвитку життя на Землі і еукаріотність, і багатоклітинність з'являлись багаторазово. Таким чином, вочевидь, до сьогодні дожили тільки представники однієї з давніх еукаріотичних і багатоклітинних ліній, тобто ті лінії, які з'явилися 1,2 – 1,0 млрд.р.т. і 800 млн.р.т., відповідно.

Поява еукаріот, які дали початок сучасним групам еукаріотичних організмів.

Процес еукаріотизації, як і процес появи багатоклітинності, неодноразово і незалежними шляхами відбувався в різних лініях бактерій і архей. За даними різних дослідницьких груп, еукаріоти сучасного типу появились в межах 1,9 – 1,0 млрд.р.т.



Пізно-Мезопротерозойські і Неопротерозойські скам'янілості, що інтерпретуються як залишки еукаріотичних організмів. Де: А - 800 - 750 млн.р.т., Шпіцберген; С - схожі на кладофору мікрофосилії (*Cladophora*-like microfossil); Е - червона водорість бангіоморфа (*Bangiomorpha*), 1,2 - 1,1 млрд.р.т., Арктична Канада; F-H - 800 млн.р.т., Канада. 1 бар = 60 мкм (А, С); 1 бар = 120 мкм (В); 1 бар = 10 мкм (F); 1 бар = 14 мкм (G, H) (за Knoll, 2014).



Пармія (*Parmia*) - організм, схожий одночасно і на голотурій, і на черв'яків. 1 млрд.р.т.

Згідно методу молекулярного годинника, багатоклітинні організми сучасного типу з'явилися не раніше Криогенію. Таким чином, пармія - не може бути багатоклітинною твариною, яка дала початок сучасним багатоклітинним тваринам. Мабуть, це одна з тупикових гілок еволюції, що не залишила нащадків, які дожили до сьогоднішніх днів (Fedonkin, 2003).

Зокрема, молекулярні дослідження, проведені Verney C. і Pawlowski J. (2006), показали, що сучасні групи еукаріот з'явилися приблизно 1,1 млрд.р.т. При цьому автори роботи підкреслюють, що більш ранні скам'янілості не можуть бути інтерпретовані як скам'янілості еукаріот, предкових для сучасних груп, і, відповідно, не можуть використовуватися для калібрування даних молекулярної біології (за Verney & Pawlowski, 2006).

***NB! Відмінності в результатах визначення часу появи еукаріот сучасного типу пов'язані з особливостями методик, які використовують дослідники.** Eme L. з колегами (2014) зробили огляд даних по встановленню часу життя останнього загального предка еукаріотичних організмів і представили результати молекулярного аналізу 159 білків 85 таксонів, використовуючи для калібрування молекулярних даних фосилізовані рештки давніх організмів (the Last Eukaryotic Common Ancestor, LECA). Проведені дослідження показали, що встановлений раніше різними вченими час дивергенції більшості груп еукаріотичних організмів залежить від використаної ними методики. Однак, не дивлячись на великий розкид даних за часом появи еукаріот (1,898 - 1,007 млрд.р.т.), проведений авторами роботи аналіз свідчить про те, що після появи еукаріот - основні групи диверсифікували досить швидко: в межах 300 млн. років після появи LECA (за Eme et al., 2014 року).

Згідно з даними молекулярного годинника, приблизно 1,2 млрд.р.т. з'явилися еукаріоти з мітохондріальним ендосимбіонтом, які дали початок усім нині існуючим еукаріотам.

Досить швидко - в інтервалі 1,2 - 1,1 млрд.р.т. - у еукаріот з'явився і хлоропластний ендосимбіонт. Причому, у різних ліній еукаріот такими ендосимбіонтами стали різні бактерії. Так, в результаті ендосимбіозу з ціанобактеріями - з'явилися червоні водорості; в результаті ендосимбіозу з зеленими бактеріями - з'явилися зелені водорості, а згодом - і всі вищі рослини; в результаті вторинного (або подвійного) ендосимбіозу з золотистими бактеріями з'явилися бурі водорості, золотисті водорості і кріптомонади.

NB! Вторинний або подвійний ендосимбіоз полягає в тому, що спочатку хижий еукаріот вступив в симбіоз з золотистими бактеріями, а потім сам став симбіонтом іншого хижого організму.

Кріогеновий період або Кріогеній (850 – 635 млн.р.т.)

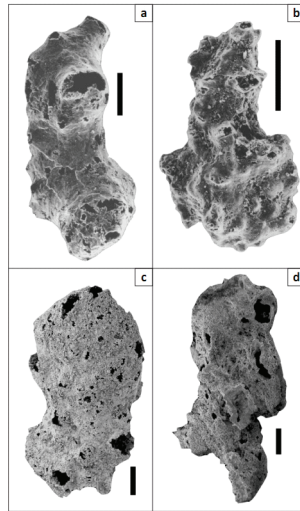
Причини Кріогенових зледенінь. Кріогеній (850 - 635 млн.р.т.) - це один з періодів Протерозойського еону, протягом якого неодноразово відбувались зледеніння Землі. Серед них як мінімум два зледеніння носили глобальний характер: Стьортсько-Варангське (720 -660 млн.р.т.) і Маріноанське (650 – 635 млн.р.т.). Під час цих зледенінь практично вся Земля замерзала, перетворюючись на т.зв. «Землю - сніжок» (“Snowball Earth”). На сьогоднішній день найбільш вірогідною причиною настання льодовикових епох в Кріогеновому періоді вважають зменшення парникового ефекту внаслідок поглинання парникових газів виверженими глибинними магмами мантійного плюму, який спровокував розкол суперматерика Мезогеї.

В епохи зледенінь льодовиковий покрив практично сягав екватора і Земля була схожа на «сніжок». Серед гіпотез, які пояснюють причини такого масштабного зледеніння, тривалий час домінувала теорія великого кута нахилу вісі обертання Землі до площини екліптики в Кріогенії. Проте, аналіз палеомагнітних даних і математичні реконструкції спростували цю гіпотезу.

У Кріогенії 850 млн.р.т. почалось стійке зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі і до початку Кембрійського періоду Палеозойського еону цей рівень досяг 12% (при сучасному рівні 21%), що сприяло розквіту багатоклітинних форм життя на Землі.

Кріогенові макрофауни і мікрофауни. Під час міжльодовиковій, як правило, відбувається спалах біорізноманіття. Так, в епоху міжльодовиковій, у відкладеннях віком 850 - 740 млн.р.т. була виявлена Хайнанська біота - черв'якоподібні багатоклітинні тварини: сіносабелітиди (*Sinosabellidites*), 850-800 млн.р.т.; протоареніколи (*Protoarenicola*), парареніколи (*Pararenicola*), 740 млн.р.т., і інші організми, не схожі на сучасні групи. Це була макрофауна - багатоклітинні тварини, видимі не озброєним оком. Хайнанська біота виявилась тупіковою гілкою еволюції, оскільки ці організми не змогли залишити нащадків, які дожили до наших днів.

Однак, в Намібії були знайдені мікроскопічні скам'янілості справжніх губок (мікрофауни), що датуються 760 млн.р.т. На сьогоднішній день - це найстародавніші достовірні скам'янілості багатоклітинних тварин, споріднених сучасним групам. Цікаво відзначити, що після кількох льодовикових епох Кріогенію, в Едіакарських відкладеннях віком 550 млн.р.т. серед Намської біоти були виявлені ті ж групи губок.



Чотири представники давніх губок *Otavia antiqua*. Криогеній. Протерозойський еон. 760 млн.р.т. Намібія. Знімки з електронного мікроскопа. Всі масштабні лінійки - 100 мкм (за Brain et al., 2012).

Відносини хижак-жертва в Криогенових екосистемах. У відкладеннях Криогенового періоду Протерозойського еону, що датуються 780 - 740 млн.р.т., Porter S.M. з колегами були виявлені мікрофосилії еукаріот з круглими або напів-місячними отворами, імовірно зробленими хижаками, що нападали на дані організми (Porter et al., 2003; Porter, 2016).



Мікрофосилії раковинних амеб з напівкруглими отворами, які ймовірно є слідами атак хижих найпростіших. Криогеній. 1 бар = 50 мкм (Porter et al., 2003; цитовано за Brocks et al., 2016).

Криогенове масове вимирання біоти. 650 млн.р.т. відбулося масове вимирання видів живих організмів. Вимерло більше 70% видів флори і фауни. Це було Велике вимирання. Одне з найважливіших т.з. «пляшкових горлечок» в еволюції життя на Землі. У ході цього вимирання найбільше постраждали строматоліти і акритархи. Сам факт масовості вимирань був встановлений на підставі різкої негативної екскурсії показника ізотопного фракціонування вуглецю-13. Вважають, що основною причиною даної екологічної кризи в історії розвитку життя на Землі - стала серія льодовикових епох.

Едіакарський період (635 - 542 млн.р.т.)

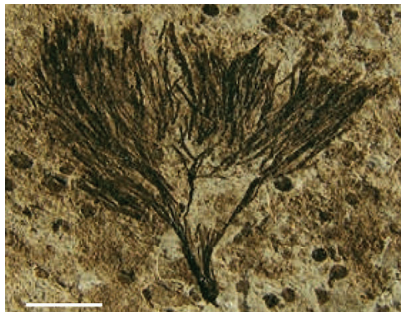
Едіакарські фауни. Едіакарський період - це останній період Протерозойського еону. В Едіакарії клімат став більш теплим і м'яким. В геологічному літописі з'являються численні Едіакарські фауни (т.зв. Вендобіонти): ембріони Доушаньто, 600 - 580 млн.р.т.; біота Лантянь, 600 млн.р.т.; Авалонська біота, 575 - 565 млн.р.т.; Біломорська біота, 555 - 550 млн.р.т.; Намська біота, 548 - 543 млн.р.т. Всі ці макрофауни – вимерли до початку Кембрію.

Авалонська біота була представлена медузоїдами і папоротеподібними тваринами. Наприклад, чарнія. Ця група була схожа одночасно і на гриби, і на багатоклітинних тварин. Вважають, що багато з цих тварин заривались в донні мули і вели нерухомий спосіб життя.

Біломорська біота була представлена:

- а) білатеральними тваринами, такими як дискінсонії (*Discinsonia*), кімберели (*Kimberella*), спригіні (*Spriggina*) та ін;
- б) концентричними формами, такі як кулінгії (*Kullingia*), оватоскутуми (*Ovatoscutum*) та ін.;
- в) трирадіально-симетричними організмами дискоїдної форми, такими як трибрахідіуми (*Tribrachidium*), птерідініуми (*Pteridinium*) та ін.;
- г) пентарадіально-симетричними організмами дискоїдної форми, такими як аркарії (*Arkarua*) та ін.

Проте, багато білатерально-симетричних та трирадіально-симетричних тварин Едіакарію при більш уважному розгляді виявились організмами з особливим типом симетрії - з симетрією ковзного відбиття, яка, як правило, проявляється як зразок фундаментального спірального росту організмів. Наприклад, було встановлено, що трибрахідіум - мав три руки на різному вертикальному рівні: тобто, це була тварина зі спіральним ростом організму. Птерідініум - мав дві довгі руки і один короткий сегмент і також виявився представником спірального типу симетрії тіла, хоча спочатку його відносили до білатерій, а потім – до трирадіально-симетричних форм. Спригіну відносили до групи білатерально-симетричних тварин. Проте більш детальний аналіз показав, що ця істота мала симетрію ковзного відбиття.



Doushantuophyton cometa - один з видів водоростей, виявлених у шарах формації Ланьтянь; дихотомічно розгалужений відносно великий талом демонструє складність організмів, які вже існували 632 млн.р.т. 1 бар = 5 мм (за Yuan et al., 2011).



Цикломедуза (фосилія).
Радіально-симетричний тип будови тіла. Едіакарський період. Протерозой. Авалонська біота. (<https://commons.wikimedia.org/>)

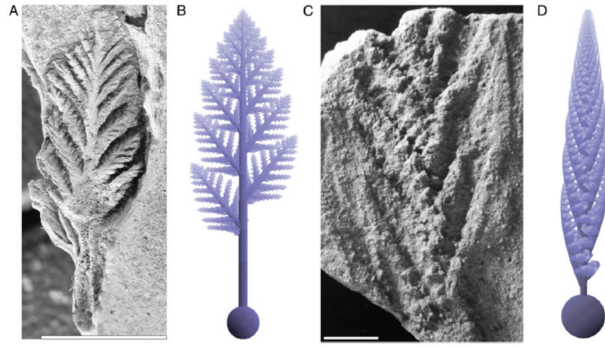


Чарнія (реконструкція).
Авалонська біота. (<https://www.pinterest.com/>).

***Осмотрофія і фрактальний план будови тіла Едікарських рангеоморфних організмів.**

Cuthill H.J.F. і Morris C.S. (2014) встановили фрактальний план будови тіла у Едікарських організмів групи рангеоморф (rangeomorph). Така форма максимально збільшує площу поверхні тіла, що відповідає дифузному типу харчування даних організмів (осмотрофія) (за Cuthill & Morris, 2014).

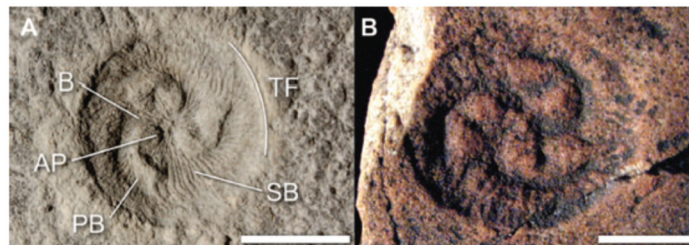
NB! Фрактальний план будови тіла – це такий план будови, при якому кожна частина організму є маленькою копією всього організму.



Скам'янілості і реконструкція будови тіла Едіакарських рангеоморфних організмів. Де: А-В - *Avalofractus abaculus*; С-Д - *Charnia masoni*. 1 бар = 1 см. (за Cuthill & Morris, 2014).



***Тип харчування трибрахідіума.** Rahman I.A. з колегами (2015) провели аналіз фосилій Едіакарської тварини трибрахідіума (*Tribrachidium heraldicum*) і на підставі комп'ютерної реконструкції потоків рідини в організмі даної тварини встановили, що морфологія тіла трибрахідіума забезпечувала пасивний потік рідини у напрямку до верхньої частини тіла тварини і генерувала низькошвидкісні завихрення води навколо апікального поглиблення. Автори роботи дійшли висновку, що такий характер потоку рідин відповідає не осмотрофії, а типу харчування за допомогою пасивної фільтрації (за Rahman et al., 2015).

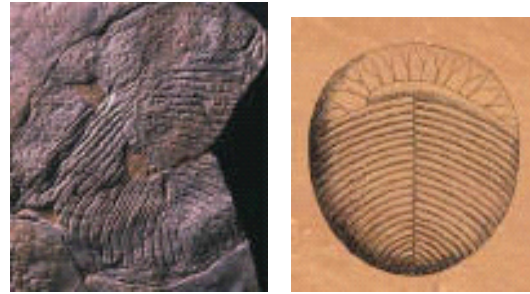


Морфологія тіла Едіакарської тварини трибрахідіума (*Tribrachidium heraldicum*). А - скам'янілості трибрахідіума, що мешкав на території Росії, Біломорська біота; В - скам'янілості трибрахідіума з Південної Австралії. 1 бар = 10 мм (за Rahman et al., 2015).





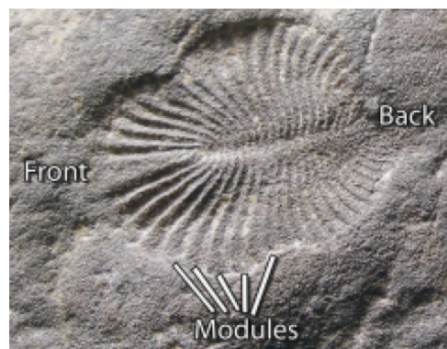
Фотографія скам'янілості і реконструкція.
Археаспіс (пізній Венд; Архангельська обл.,
Зимові гори). Біломорська біота.
(за <http://www.worldofnature.ru/>).



Ергія (пізній Венд; Архангельська обл., Зимові
гори). Біломорська біота. Фотографія
скам'янілості і реконструкція
(за <http://www.evolbiol.ru/vend.htm>).

***Дискінсонія (Dickinsonia) - представник базових Пластинчастих тварин.**

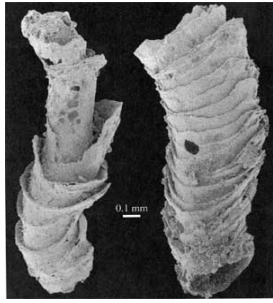
Дискінсонія - добре відомий представник Едіакарської фауни Біломорської біоти. Однак, її філогенетичне положення залишається не ясним. Sperling E.A. і Vinther J. (2010) припустили, що дискінсонія належить до типу Пластинчасті (*Placozoa, Metazoa*). Нещодавні молекулярні філогенетичні дослідження показали, що на еволюційному дереві багатоклітинних тварин пластинчасті розташовані вище губок, але нижче *Eumetazoa*. Відмінності в морфології між дискінсонією і сучасними пластинчастими тваринами автори роботи пов'язують з тим, що дискінсонія відноситься до базової групи пластинчастих. Подібність між дискінсонією і сучасними пластинчастими - в типі харчування: дискінсонія рухалась вздовж придонного мікробного мату і перетравлювала мат, використовуючи всю свою підшову. Сьогодні так харчуються тільки представники пластинчастих тварин (за Sperling & Vinther, 2010).



Фосилія дискінсонії. Біломорська біота. Довжина тіла 2,5 см (за [Sperling & Vinther, 2010](#)).

Намська біота - з'явилась наприкінці Едіакарію (548 млн.р.т.) і була представлена дрібнораковинною фауною, у якій зовнішній скелет був сформований карбонатами або фосфатами кальцію. Це були мешканці тропічних морів: клаудина (*Cloudina*), камбротубулюс (*Cambrotubulus*), намакалатус (*Namacalatus*) та ін. Вважають, що ця група, яка мала кальцифікований скелет, і є предковою для багатоклітинних тварин сучасного типу. Зокрема, Намські тварини схожі на Кембрійських археоціат. Цікаво підкреслити, що Намська біота не має жодних спільних рис з Біломорською біотою (тобто, серед «Намців» немає ні рухливих, ні білатеральних, ні сегментованих тварин). Це – один з найперших прикладів провінційності фаун на Землі!

*NB! Хіао S. з колегами (Хіао et al., 2005) знайшли нещодавно біоту, яка мала характеристики усіх трьох описаних вище біот.



Клаудина (*Cloudina*) – представник дрібнораковинної фауни. Намська біота. (за <http://palaeos.com/proterozoic/>).



Cambrotubulus Kouchinsky & Bengtson (2001)

Камбротубулус – багатоклітинна тварина з групи дрібнораковинної фауни. Намська біота. (за Kouchinsky & Bengtson, 2002).

Особливості Едіакарських фаун порівняно з сучасними фаунами. Едіакарські фауни були представлені досить великими (на ті часи!) багатоклітинними тваринами (довжина тіла яких складала від декількох сантиметрів до 1,5 метрів), зовні чимось схожих на медуз, на черв'яків, на моллюсків і на тварин-листки. Але, ця зовнішня схожість є оманливою:

а) у багатьох Едіакарських тварин була виявлена незвичайна симетрія тіла, т.зв. симетрія ковзного відбиття, при якій правий і лівий сегменти тіла дещо зміщені відносно один одного, а не розташовуються симетрично один одному, як у сучасних двосторонньо-симетричних тварин;

б) будова тіла багатьох Едіакарських тварин була схожа на стьобану ковдру;

в) у багатьох Едіакарських тварин був відсутній рот і травна система, а все тіло було пронизане системою розгалужених трубочок; таким чином, харчування цих організмів, мабуть, було осмотрофним (тобто за рахунок всмоктування поживних речовин з навколишнього середовища всією поверхнею тіла) або за рахунок внутрішньо-організменних автотрофних симбіонтів (такий тип харчування зустрічається сьогодні у деяких тварин);

г) в онтогенезі рост частин тіла багатьох Едіакарських тварин був рівномірним (як під збільшувальним склом), на відміну від онтогенезу сучасних тварин, у яких пропорції тіла в ході онтогенезу змінюються.

Багатоклітинні тварини, представники Намської біоти (Намібія), формували крупні рифові будівлі в Едіакарі. Wood R. і Curtis A. (2015) на території сучасної Намібії описали екологічно складну велику рифову систему, сягавшую 20 м у висоту і ширину, що датується Едіакарським періодом (приблизно 548 млн.р.т.). Цю рифову систему сформували найбільш ранні, з відомих науці, багатоклітинні тварини, що мали скелет, клаудина (*Cloudina riemkeae*) і намакалатус (*Namacalathus*). Клаудина формувала щільні агрегати з мікробними матами і тромболітами заввишки від 30 до 100 мм, які успішно колонізували поверхні вже існуючих давніх мікробних рифових будівель, створюючи ламінарні або стовпчасті структури рифів. Намакалатуси були виявлені або спільно з клаудиною, або у вигляді моноспецифічних поселень, що формували індивідуальні рифові системи.

Таким чином, авторами роботи була виявлена одна з перших сукцесій в океанах: поступове заміщення мікробних матів гетероколоніями клаудини + мікробні мати, потім до системи приєднувались намакалатуси, які, в результаті, витіснили клаудину, формуючи моноспецифічні рифові будівлі. Намські пізньо-Едіакарські рифові будівлі цікаві своїми великими розмірами, які значно перевищували розміри ранньо-Кембрійських рифових будівель, що послідували за ними в ході сукцесії і були сформовані спільнотами археоціат і мікробних матів (за Wood & Curtis, 2015).

Причина пізнього розповсюдження багатоклітинних тварин – низька концентрація кисню в навколишньому середовищі. Згідно фосилій, перші багатоклітинні тварини з'явилися на Землі не пізніше, ніж 2,1 млрд.р.т. Проте, масова поява багатоклітинних тварин датується не раніше Едіакарського періоду (632 – 542 млн.р.т.). Planavsky N.J. з колегами (2014) на підставі даних по розподілу ізотопів хрому в седиментах Китаю, Австралії та Північної Америки встановили рівень оксигенації навколишнього середовища за останні 3,0 млрд. років. Отримані дані свідчать про низький рівень кисню в навколишньому середовищі в середньому Протерозої (1,8 - 0,8 млрд.р.т.) - не більше 0,1% від сучасного рівня. Автори дослідження вважають, що така низька концентрація кисню в навколишньому середовищі є причиною пізньої появи і диверсифікації багатоклітинних тварин (за Planavsky et al., 2014).

Бойканурське вимирання біоти. 542 млн.р.т. почалось Бойканурське зледеніння в ході якого відбулось вимирання Вендобіонтів (Едіакарської фауни).

NB! Критерієм масових Докембрійських вимирань видів є різкі негативні скачки ізотопного складу вуглецю у відкладеннях відповідного віку (оскільки в результаті масових вимирань відкладення збагачуються легким біогенним ізотопом вуглецю-12).

***Вимиранню Едіакарських фаун передувало їх занепад.** Darroch S.A. з колегами (2015) на підставі аналізу палеоекологічних і геохімічних даних Едіакарських горизонтів Намібії вперше показали, що масовому вимиранню Едіакарських фаун передувало їх занепад: наприкінці Едіакарію мало місце зниження родового різноманіття організмів порівняно з більш ранніми епохами. При цьому геохімічний аналіз не виявив ні подій зниження рівня кисню в навколишньому середовищі, ні гіперзасолення середовищ існування. Автори роботи дійшли висновку, що не екологічна катастрофа стала основною причиною вимирання біоти наприкінці Едіакарського періоду, а мало місце заміщення давніх фаун еволюційно більш продвинутими фаунами (за Darroch et al., 2015).

Бойканурське вимирання призвело до зникнення Протерозойських макрофаун, але не мікрофаун. Якщо і Хайнаньська макрофауна, і Едіакарська макрофауна - виявились тупиковими гілками еволюції, то які організми дали початок усім нині існуючим багатоклітинним тваринам? Метод молекулярного годинника показав, що всі відомі сьогодні типи тварин з'явилися в Кріогеновому періоді Протерозойського еону. Хоча, в геологічному літописі майже до 20-го сторіччя слідів цих організмів у вигляді фосилій (скам'янілих рештків) знайти не могли. Чарльз Дарвін писав, що: «... в Кембрійському періоді Палеозойської ери, з нізвідки, як чортик з коробочки, раптом з'явилися всі відомі види живих організмів...». І тільки в 20-му сторіччі, результати скануючої електронної мікроскопії геологічних горизонтів Протерозойського еону дозволили встановити, що всі сучасні типи тварин (крім мохуваток) дійсно з'явилися ще в Кріогеновому періоді Протерозойського еону. Однак ці тварини були настільки маленького розміру, що це не дозволило геологам і палеонтологам виявити їх присутність в геологічних відкладеннях відповідного віку до винаходу сучасних технологій скануючої електронної мікроскопії. Слід відзначити, що фахівцям довелося порівнювати не цілі відбитки давніх тварин, а лише невеликі тверді фрагменти їх щетинок, оскільки у Докембрійських організмів ще не було мінералізованих скелетів, що не дозволило добре зберегтися в геологічних пластах м'яким частинам тіл стародавніх мікроскопічних організмів.

Таким чином, в Протерозойському еоні: 1) два рази збиралися і розбиралися суперматерик; 2) було два періоди глобальних зледенінь; 3) до кінця ери сформувалися всі сучасні типи багатоклітинних тварин (крім мохуваток), проте, вони були представлені тільки самими дрібними розмірними класами (мікрофауни); 4) в Протерозойському еоні у великий розмірний клас (макрофауни) вийшли представники Габонської біоти (2,1 млрд.р.т.),

Каліміанської біоти (1,0 млрд.р.т.), Хайнаньської біоти (850-740 млн.р.т.) і Едіакарської біоти (635-542 млн.р.т.), які, проте, виявились тупиковими гілками еволюції і не залишили нащадків.

NB! Дуже цікавий феномен! В історії розвитку життя на Землі неодноразово реєструвались випадки, коли після виходу будь-якої з груп живих організмів у великий розмірний клас - через деякий час ця група вимирає. Гігантські динозаври в Крейдяному періоді Мезозойської ери, гігантські ссавці (мегафауна) в Плейстоцені Кайнозойської ери і т.н. Проте, можливо - це просто збіг. Та й виявити вимирання гігантів легше, ніж мікроскопічних організмів.

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Протерозойському еоні.
2. Клімат в Протерозойському еоні.
3. Кліматичні мегацикли.
4. Кліматичні макроцикли.
5. Кліматичні мікроцикли.
6. Нециклічні фактори, які впливають на кліматичні умови на Землі.
7. Тривалість доби в Протерозойському еоні. Методи встановлення тривалості доби в геологічному минулому Землі.
8. Поява багатоклітинних організмів в Протерозої. Екологічні переваги багатоклітинного організму.
9. Поява еукаріотичних організмів згідно метода фосилій і метода молекулярного годинника: причини розбіжності в датуваннях.
10. Відносини хижак-жертва в Криогенових екосистемах.
11. Криогенове масове вимирання біоти.
12. Едіакарські фауни. Особливості Едіакарських фаун порівняно з сучасними фаунами.
13. Бойканурське вимирання біоти наприкінці Протерозою.

Література:

- Алешин В.В., Петров Н.Б. Регресс в эволюции многоклеточных животных // *Природа*. – 2001. № 7.
- Журавлев А.Ю. Тени зарытых предков // *Природа*. – 2009. № 3.
- Земцов В.А. Ротационные структуры в геологической истории Земли // *Геология Карелии от Архея до наших дней*. – 2011. – С. 112 - 120.
- Малаховская Я.Е., Иванцов А.Ю. Вендские жители земли. Архангельск. Изд-во ПИН РАН: 2003, 48 с.
- Наговицин К.Е. Биоразнообразие грибов на границе мезо- и неопротерозоя (лахандинская биота, восточная Сибирь) // *Новости палеонтологии и стратиграфии*. - 2008. Том 49. Вып. 10–11. - С. 147–151.
- Ніколов Т. Довгий шлях життя. – М.: Изд-во Наука. 1986. 354 с.
- Сорохтин О.Г. Эволюция климатов Земли. 2012, http://zhizn-zemli.ru/news/ehvoljucija-klimatov_zemli/2012-12-22-2706.
- Сорохтин О.Г., Ушаков, 2002, <http://www.gemp.ru/article/298.html>.
- 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.
- Berney C., Pawlowski J. A molecular time-scale for eukaryote evolution recalibrated with the continuous microfossil record // *Proc. Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 273(1596). – P. 1867 - 1872.
- Brocks J.J., Jarrett A.J., Sirantoine E., Kenig F., Moczydlowska M., Porter S., Hope J. Early sponges and toxic protists: possible sources of cryostane, an age diagnostic biomarker antedating Sturtian Snowball Earth // *Geobiology*. – 2016. – Vol. 14(2). – P. 129 - 149. doi: 10.1111/gbi.12165.
- Brain C.K.B., Prave A.R., Hoffmann K.-H., Fallick A.E., Botha A., Herd D.A., Sturrock C., Young I., Condon D.J., Allison S.G. The first animals: ca. 760-million-year-old sponge-like fossils from Namibia // *South African Journal of Science*. - 2012. – Vol. 108 (1/2).
- Chumakov N.M. One-way and quasi-periodic climate changes: geologic evidence // *Rus. J. Earth Sci.* – 2002. – Vol. 4, No. 4. - P. 277 – 299.
- Condie K.C. Preservation and recycling of crust during accretionary and collisional phases of Proterozoic orogens: a bumpy road from Nuna to Rodinia // *Geosciences*. – 2013. – Vol. 3. – P. 240 – 261. doi:10.3390/geosciences3020240.

Cuthill H.J.F., Morris C.S. Fractal branching organizations of Ediacaran rangeomorph fronds reveal a lost Proterozoic body plan // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – Vol. 111(36). – P. 13122 - 13126. doi: 10.1073/pnas.1408542111.

Darroch S.A., Sperling E.A., Boag T.H., Racicot R.A., Mason S.J., et al. Biotic replacement and mass extinction of the Ediacara biota // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1814). pii: 20151003. doi: 10.1098/rspb.2015.1003.

Donnadieu Y., Godd ris Y., Ramstein G., N d lec A., Meert J. A 'snowball Earth' climate triggered by continental break-up through changes in runoff // *Nature.* 2004 Mar 18;428(6980):303-6.

El Albani A., Bengtson S., Canfield D.E., Bekker A., Macchiarelli R., Mazurier A., Hammarlund E.U. et al. Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2,1 Gyr ago // *Nature.* – 2010. – Vol. 466 (7302). – P. 100 – 104. doi:10.1038/nature09166.

Eme L., Sharpe S.C., Brown M.W., Roger A.J. On the age of eukaryotes: evaluating evidence from fossils and molecular clocks // *Cold Spring Harb Perspect Biol.* – 2014. – Vol. 6(8). pii: a016139. doi: 10.1101/cshperspect.a016139.

Evans D.A. Proterozoic low orbital obliquity and axial-dipolar geomagnetic field from evaporite palaeolatitudes // *Nature.* – 2006. – Vol. 444(7115). – P. 51 - 55.

Fedonkin M.A. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // *Paleontological Research.* – 2003. - Vol. 7, no. 1. – P. 9 – 41.

Fedonkin M.A., Yochelson E.L. Middle Proterozoic (1.5 Ga) *Horodyskia moniliformis*. In: Yochelson and Fedonkin, the oldest known tissue grade colonial Eukaryote. *Smithsonian Contribution to Paleobiology,* - 2002. No. 94. 29 p.

Han T.M., Runnegar B. Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old negaunee iron-formation, Michigan // *Science.* – 1992. – Vol. 257(5067). – P. 232 - 235.

Hanson R.E., Crowley J.L., Bowring S.A., Ramezani J., Gose W.A., et al. Coeval large-scale magmatism in the Kalahari and Laurentian cratons during Rodinia assembly // *Science.* – 2004. – Vol. 304(5674). – P. 1126 - 1129.

Knoll A.H. Paleobiological perspectives on early eukaryotic evolution // *Cold Spring Harb Perspect Biol.* – 2014. – Vol. 6(1). pii: a016121. doi: 10.1101/cshperspect.a016121.

Kouchinsky A., Bengtson S. The tube wall of Cambrian anabaritids // *Acta Palaeontologica Polonica.* – 2002. – Vol. 47 (3). – P. 431 – 444.

Kromer B., Freidrich M., Spurk M. Nat rliche klimavariationene im Spatglazial und Holozan im Spiegel von Baumringserien // *Nova Acta Leopoldina.* – 2001. – Vol. NF88. – P. 141 -159.

Li Z.X., Bogdanova S.V., Collins A.S., Davidson A., De Waele B., et al. Assembly, configuration, and break-up history of Rodinia: A synthesis // *Precambrian Research.* – 2008. – Vol. 160. – P. 179 – 210.

Meert J.G. What's in a name? The Columbia (Paleopangaea/Nuna) supercontinent // *Gondwana Research.* – 2012. – Vol. 21. – P. 987 – 993.

Meert J.G., Tamrat E. The H.O.G. hypothesis for explaining rapid continental motion in the late Neoproterozoic in P.G. Eriksson, W. Altermann, O. Catuneanu, W.U. Mueller & D.R. Nelson [eds.], *The Precambrian Earth: Tempos and Events.* Elsevier. 2004.

Petit J.R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N.I., Barnola J.-M., et al. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // *Nature.* - 1999. – Vol. 399. – P. 429 – 436. <http://gruzdoff.ru/wiki/>

Planavsky N.J., Reinhard C.T., Wang X., Thomson D., McGoldrick P., et al. Earth history. Low mid-Proterozoic atmospheric oxygen levels and the delayed rise of animals // *Science.* – 2014. – Vol. 346(6209). – P. 635 - 638. doi: 10.1126/science.1258410.

Porter S.M. Tiny vampires in ancient seas: evidence for predation via perforation in fossils from the 780-740 million-year-old Chuar Group, Grand Canyon, USA // *Proc. Biol. Sci.* – 2016. – Vol. 283(1831). pii: 20160221. doi: 10.1098/rspb.2016.0221.

Porter S.M., Meisterfeld R., Knoll A.H. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: a classification guided by modern testate amoebae // *Journal of Paleontology.* – 2003. – Vol. 77. – P. 409 – 429.

Rahman I.A., Darroch S.A., Racicot R.A., Laflamme M. Suspension feeding in the enigmatic Ediacaran organism *Tribrachidium* demonstrates complexity of Neoproterozoic ecosystems // *Sci. Adv.* – 2015. – Vol. 1(10):e1500800. doi: 10.1126/sciadv.1500800.

Rozanov A.Y., Astafieva M.M. A unique find of the earliest multicellular algae in the lower proterozoic (2,45 Ga) of the Kola Peninsula // *Dokl. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 449. – P. 96 - 98. doi: 10.1134/S0012496613020051.

- Royer D.L., Berner R.A., Montañez I.P., Tabor N.J., Beerling D.J. CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate // GSA Today. - 2004. – Vol. 14, no. 3. – P. 4 – 10.
- Shaviv N.J. The spiral structure of the Milky Way, cosmic rays, and ice age epochs on Earth // New Astronomy. – 2003. – Vol. 8. – P. 39 – 77.
- Shaviv N.J., Veizer J. Celestial driver of Phanerozoic climate? // GSA Today. – 2003. – Vol. 13 (7). – P. 4 - 10.
- Sperling E.A., Vinther J. A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes // Evol. Dev. – 2010. – Vol. 12(2). – P. 201 - 209. doi: 10.1111/j.1525-142X.2010.00404.x.
- Veizer J. Celestial climate driver: a perspective from four billion years of the carbon cycle // Geoscience Canada. – 2005. – Vol. 32, No. 1. – P. 13 – 28.
- Voshage H., Hintenberger H. Calculation of cosmic-ray ages in the iron meteorites ‘Carbo’ and ‘Treysa’ // Nature. 1960.
- Williams, G.E. Geological constraints on the Precambrian history of Earth’s rotation and the moon’s orbit // Reviews of Geophysics. – 2000. – Vol. 38 (1). – P. 37 – 59. Bibcode: 2000RvGeo..38...37W, doi:10.1029/1999RG900016.
- Wood R., Curtis A. Extensive metazoan reefs from the Ediacaran Nama Group, Namibia: the rise of benthic suspension feeding // Geobiology. – 2015. – Vol. 13(2). – P. 112 - 122. doi: 10.1111/gbi.12122.
- Yuan X., Chen Z., Xiao S., Zhou C., Hua H.. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryote // Nature. - 2011. - Vol. 470. - P. 390 – 393.

ЛЕКЦІЯ 5

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ ФАНЕРОЗОЮ

Фанерозойський еон (542 млн.р.т. – сьогодні) – еон явного життя – складається з трьох ер: Палеозойської ери (542 – 251 млн.р.т.), Мезозойської ери (251 – 65,5 млн.р.т.) та Кайнозойської ери (65,5 млн.р.т. – сьогодні).

Палеоекологія Палеозойської ери (542 – 251 млн.р.т)

Палеозойська ера - це кріоера, тобто ера протягом якої в різні геологічні проміжки часу на поверхні Землі формувалось покривне зледеніння. Палеозойська ера складається з шести періодів: Кембрійського, Ордовицького, Силурійського, Девонського, Кам'яновугільного і Пермського.

NB: Американські, англійські, французькі, німецькі та російські палеонтологи дають дещо різні абсолютні дати відповідних періодів, тобто дата $\pm 5-7$ млн.р. Це пов'язано з дещо різними методичними підходами у проведенні стратиграфічних досліджень.

Тема: Палеоекологія Кембрійського періода (542 – 488 млн.р.т.)

Кембрійська система вперше виділена в 1835 році англійським дослідником А. Седжвіком і отримала свою назву від римського найменування Уельсу - лат. *Cambria*.

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

Період:	Епоха:	Ярус:	Неформальна назва ярусу:	Тривалість:
Ордовицький	Ранній Ордовик	Тремодок (Tremadoc)	-	488 – 479 млн.р.т.
Кембрійський	Фуронгій (Furongian)	Кембрій 10 (Cambrian X)	Долгелій (Dolgellian)	492 – 488 млн.р.т.
		Кембрій 9 (Cambrian IX)	-	496 – 492 млн.р.т.
		Пабій (Paiban)	Ментрогій (Maentwrogian)	499 – 496 млн.р.т.
	Середній Кембрій ("Middle Cambrian", Cambrian Epoch 3)	Гужангій (Guzhangian)	Меневій (Menevian)	503 – 499 млн.р.т.
		Друмій (Drumian)	Пізній Амган (Late Amgan)	507 - 503 млн.р.т.
		Кембрій 5 (Cambrian V)	Ранній Амган (Early Amgan)	510 – 507 млн.р.т.
	Кембрій 2 (Cambrian Epoch 2)	Кембрій 4 (Cambrian IV)	Батомій (Botomian)	517 – 510 млн.р.т.
		Кембрій 3 (Cambrian III)	Атдабаній (Atdabanian)	521 – 517 млн.р.т.
	Тереньювій (Terreneuvian)	Кембрій 2 (Cambrian II)	Томмотій (Tommotian)	528 - 521 млн.р.т.
		Фортуній (Fortunian)	Маніакій (Manikayan)	542 – 528 млн.р.т.
Едіакарський				630 – 542 млн.р.т.

Розташування континентів в Кембрії

Наприкінці Едіакарського періоду великі маси суші розташовувались на Південному полюсі Землі. Вони сформували суперматерик Гондвану, до складу якого увійшли давні платформи Південної Америки, Африки, Антарктиди, Австралії та Індії. Решта давніх платформ розташовувалась окремо: Балтика (Східна Європа), Сибір, Лаврентія (Північна Америка + Гренландія), Північний Китай, Південний Китай, Казахстан.

*NB! Згодом, Гондвана увійшла до складу суперматерика Пангеї і проіснувала як частина Пангеї до середини Юрського періоду.

(k) 550 Ma



Реконструкція розташування континентів наприкінці Протерозоя, 550 млн.р.т. (за Li et al., 2008).

Однак, вже в ранньому Кембрії Гондвана розташовувалась близько від екватора, а решта платформ були розсіяні по океану, але - теж не далеко від екватора. Як за такий короткий проміжок часу розташування континентів щодо екватора могло змінитись практично на 90 градусів?

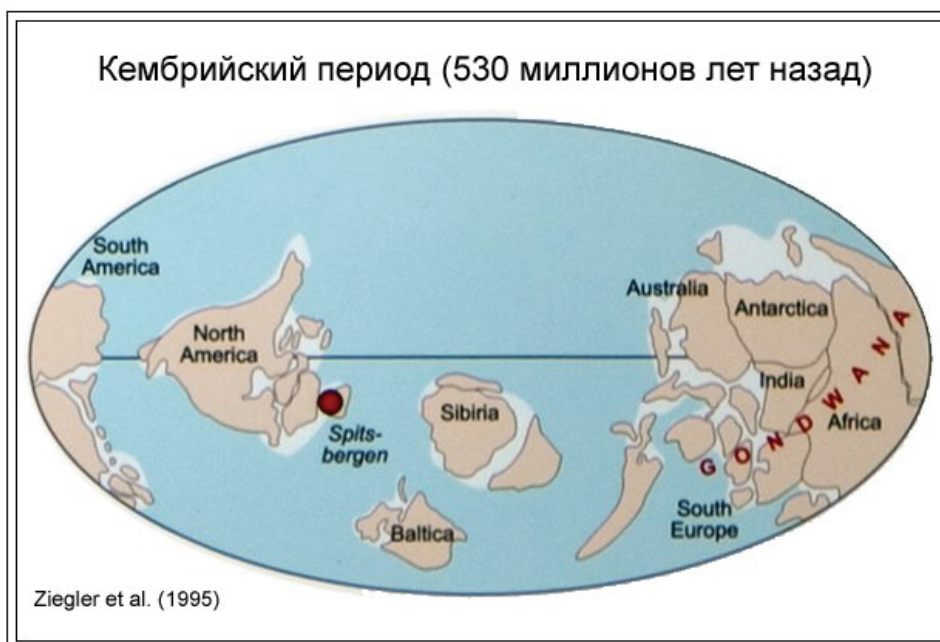
Аналіз палеомагнітних даних Венда-Кембрію дозволив Kirschvink J. з колегами (1997) зробити висновок про те, що протягом 15 мільйонів років в ранньому Кембрії стався поворот осі обертання Землі на 90 градусів. У процесі реконструкції розташування давніх континентів використовуються палеомагнітні дані, і саме згідно цих даних всього за 10 - 15 млн. років на 90 градусів розвернулись всі континенти; але синхронність і швидкість зміни положення усіх континентів Землі свідчать про те, що розвернулись не континенти, а на 90 градусів змістилась вісь обертання Землі, оскільки при скупченні великих мас на полюсі - порушується рівновага в системі, яка обертається, і система прагне повернутись в стан рівноваги. Гравітаційним центром для планет Сонячної системи є Сонце. Згідно принципу «ляльки-невалюшки», при зміщенні центра мас – система прагне повернутися до стану рівноваги. Для системи Сонце – Земля центр мас планети Земля має знаходитись в екваторіальній зоні як такої, що найближче розташована до центра гравітаційного тяжіння в системі (т.т., до Сонця).

Kirschvink J. з колегами (1997) вважають, що ротація осі обертання Землі відбулася в Атдабанії (ранній Кембрій, 521 - 517 млн.р.т.). Хоча за палеорекоконструкціями інших авторів - вже 530 млн.р.т. континенти займали приекваторіальне положення (див. рис.).

*NB! Палеорекоконструкції всіх відомих на сьогоднішній день суперматериків дають їх приекваторіальне розташування, оскільки будь-яке інше положення великих мас на поверхні Землі - порушує рівновагу системи Сонце - Земля. В процесі формування суперматерика, якщо центр мас зміщується від екватора, то відбувається поступове коректування розташування континентів гравітаційними силами і, надалі, - коректування положення осі обертання Землі (приблизно на 1 - 10 градусів за 1 млн. років).

Перерозподіл мас в глибинах Землі або на її поверхні - змінює момент інерції планети і призводить до зміщення положення полюсів обертання Землі. Цей зсув вісі обертання Землі називається True Polar Wander. Механізмами, які забезпечують зсув вісі обертання Землі є адвективні (горизонтальні обертальні) рухи мантіїної речовини і рухи тектонічних плит. Це призводить до зміщення полюса на 1 градус в 1 млн. років або ще швидше і до різких коливань рівня моря в певному

квадраті (з амплітудою до 200 м), тоді як в інших квадратах - рівень моря в цей час практично не змінюється. Зокрема, зміни рівня моря, пов'язані зі встановленням істинного полюса обертання Землі мали місце на початку Кембрію.



Розташування континентів на початку Кембрійського періода (за <http://www.rusif.ru/vremya-istorii/>).

Реверсії магнітосфери в Кембрійському періоді

У ході досліджень, проведених Kouchinsky A. з колегами (2008), були виявлені багаторазові реверсії магнітосфери Землі в середньому Кембрії порівняно з раннім Кембрієм.

*NB! Реверсія магнітосфери Землі – це зміна полярності магнітних полюсів Землі на протилежну (т.т., Північний магнітний полюс стає Південним і навпаки). Така зміна полярності магнітних полюсів Землі відбувається внаслідок суттєвих змін конвективних та адвентивних рухів розплавленого металевого ядра Землі.

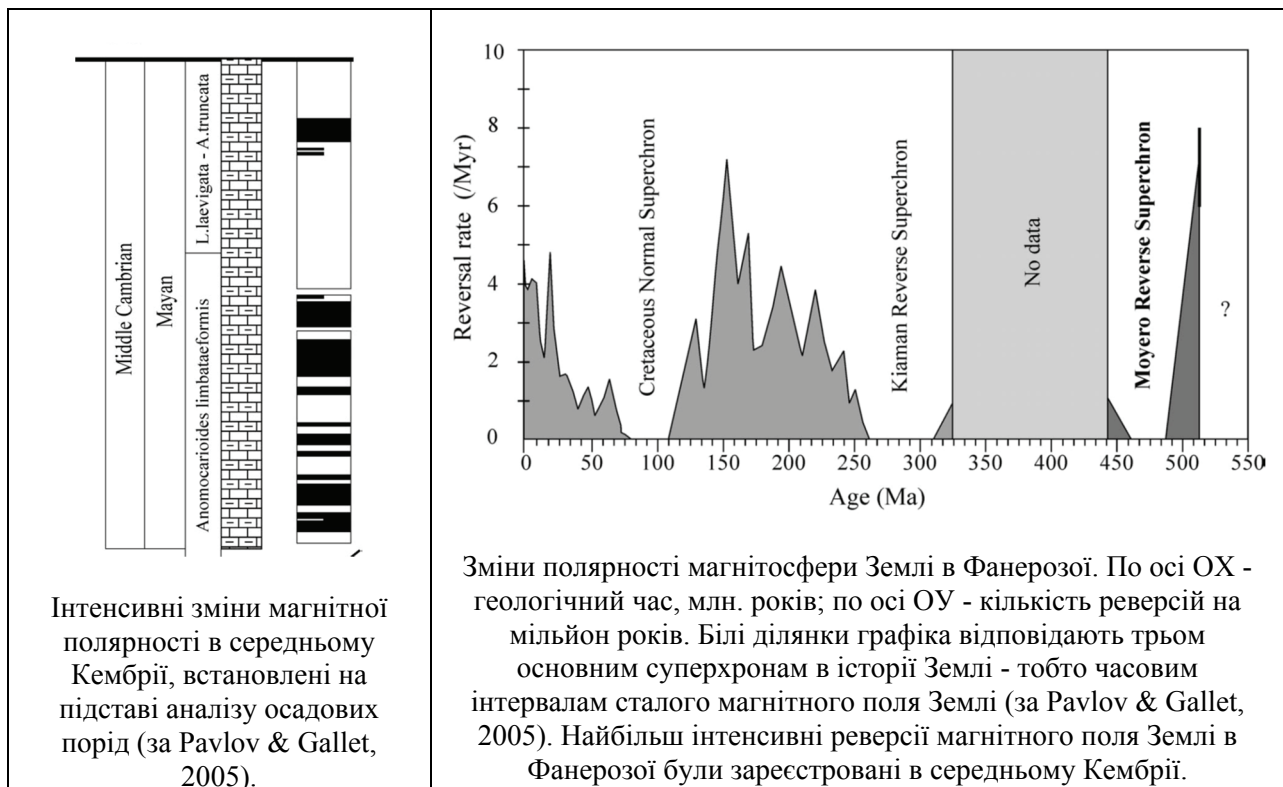
*NB! Відомо, що формування магнітного поля Землі забезпечується рухом розплавленого металічного ядра Землі, викликаного обертанням Землі навколо своєї осі. Під час цього руху утворюються локальні магнітні поля, які формують глобальне магнітне поле Землі. Зміни характеру руху розплавленого металевого ядра Землі викликають пертурбації магнітного поля Землі, які в певних випадках призводять до реверсії глобального магнітного поля Землі.

Так, в середині Кембрію частота реверсій магнітного поля Землі становила 7 - 10 реверсій за 1 мільйон років і, в цілому, в інтервалі 10 млн. років геомагнітне поле Землі змінювало свою полярність близько 100 разів. Тоді як у верхньому Кембрії було всього близько 10 - 11 геомагнітних інверсій (Kouchinsky et al., 2008). Робота Кучинського А. з колегами (2008) опосередковано підтверджує дані Kirschvink J. з колегами (1997), оскільки зміна осі ротації Землі обов'язково повинна була спровокувати пертурбації геомагнітного поля Землі.

* Результати палеомагнітних досліджень свідчать про те, що в середині Кембрію з дуже великою частотою відбувались події реверсії магнітного поля Землі. Тоді як в пізньому Кембрії таких реверсій практично не було, а наступний Ордовіцький період характеризується як суперхрон, тобто

часовий інтервал, протягом якого повністю були відсутні реверсії магнітного поля Землі (Pavlov & Gallet, 2005).

NB! На сьогоднішній день виділено три суперхрони - тобто три часових інтервали, протягом яких не відбувались зміни орієнтації магнітного поля Землі.



Клімат в Кембрійському періоді

Попередній Едіакарський період завершився зниженням тектонічної активності Землі і формуванням Бойканурського зледеніння. Бойканурське зледеніння з одного боку, було дуже сильним (оскільки тиліти пізньоєдіакарського віку знаходять на Сибірській платформі, яка тоді перебувала на екваторі). З іншого боку - Бойканурське зледеніння було дуже коротким. Як це було встановлено? При тривалому стоянні льодовикового покриву - осадові породи збіднюються космогенними елементами іридієвої групи, які потрапляють на Землю у складі космічного пилу. Таке збіднення іридієм (т.зв. «iridian gap») було виявлено у двох гляціалах Кріогенового періоду. Однак, в ході Бойканурського зледеніння - «іридієві дірки» виявлені не були. Таким чином, Бойканурське зледеніння було дуже коротким і дуже різко закінчилось.

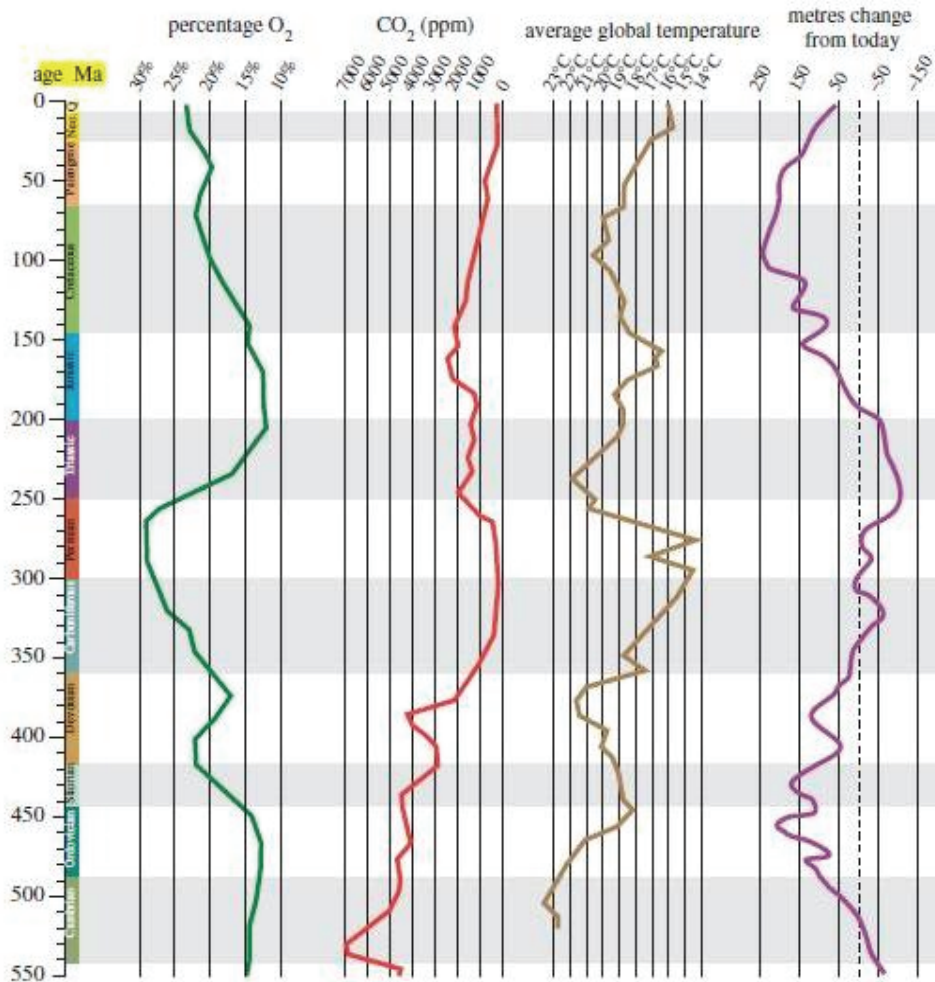
Зазвичай, різкі кліматичні скачки запускаються астрономічними факторами. Вважають, що 542 млн.р.т. Сонячна система завершила черговий прохід через диск Галактики, що запустило зростання вулканізму (рівень вуглекислого газу зріс до 7000 ppm - порівняйте з сучасним рівнем в 300 ppm), посилювались напруження стиснення в гірських породах і підвищилась активність Сонця. В результаті, в Кембрії розтанули Бойканурські льодовики. Таненню льодовиків також сприяла зміна положення осі обертання Землі і, як наслідок, розташування більшої частини континентів за межами Південного полярного кола.

Протягом усього періоду було дуже тепло - на всіх материках кліматичні умови наближались до тропічних. Причиною високих температур навколишнього середовища в Кембрії вважають високу концентрацію парникових газів в атмосфері + напруження стискання в земній корі + приекваторіальне розташування материків.

До середини - кінця Кембрію посилювались гороутворюючі процеси. Після підйому гірських систем температури навколишнього середовища дещо знизилась (оскільки зменшились напруження стискання в земній корі + знизилась концентрація вуглекислого газу в атмосфері через зменшення вулканічного надходження CO₂ і поглинання наявного CO₂ з навколишнього середовища живими організмами і гірськими породами).

*У Кембрії почались процеси Каледонської складчастості. На початку Кембрію мав місце інтенсивний вулканізм, який супроводжувався викидами парникових газів, а в середині - наприкінці Кембрію посилювались гороутворюючі процеси.

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) (графіки наведено за Benton, 2010).

Рівень моря в Кембрійському періоді

Протягом Кембрійського періоду рівень моря піднявся від позначки -50 м, порівняно з сучасним рівнем, до позначки + 100 м, тобто рівень моря зріс на 150 м.

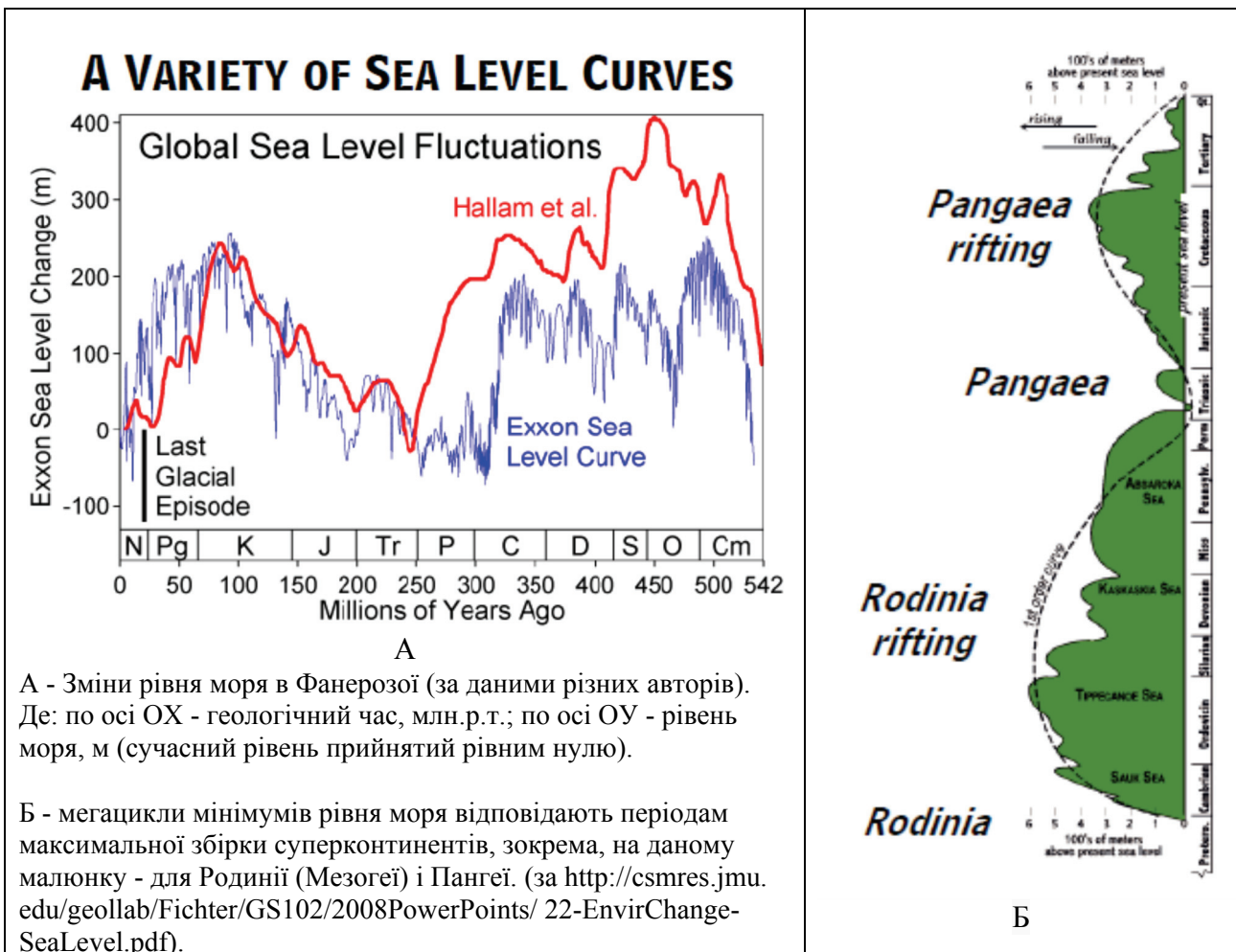
Можливі причини зростання рівня моря: 1) збільшення кількості води в океанах за рахунок дегазації магми і/або танення льодовиків; 2) зменшення обсягу ложа океану за рахунок зростання площ континентів або підйому серединно-океанічних хребтів; 3) опускання континентів.

Згідно з геологічними даними, мінімальні рівні моря реєструються в епохи максимальної збірки суперконтинентів. Початок евстатичного (тобто повсюдного) зростання рівня моря відбувається після виверження глибинного мантийного плюму і розколу суперматерика в ході прискореного спрединга дна океану. З мантийним плюмом на поверхню Землі виносяться великі маси ендегенної води. Крім того, серединно-океанічні хребти, що піднімаються, також сприяють зростанню рівня моря за рахунок зменшення об'єму океанічного ложа.

Епохам швидкого евстатичного зростання рівня моря відповідають також періоди зміни хімічного складу океанічних вод. Зокрема, було показано, що під час прискореного евстатичного зростання рівня моря в океанах спостерігається нестача іонів магнію, що призводить до формування кальцитних відкладень карбонату кальцію, а не арагонітових (характерних для періодів відносно високого рівня магнію в океанічній воді). Зрушення хімічної рівноваги в системі кальцій-магній пояснюється зміною хімічного складу магм, що вивергаються - під час прискореного спредінга дна океану після розколу суперматерика вивергаються глибинні магми, збагачені легкими хімічними елементами, і, зокрема, магнієм (атомна маса магнію 24 одиниці) та збагачені більш важкими хімічними елементами, зокрема, кальцієм (атомна маса кальцію становить 40 одиниць).

*NB! Мінімальні рівні моря відповідають періодам максимальної збірки суперматерика. Саме збіркою суперматериків пояснюються гіперцикли коливань рівня моря на Землі.

Зростання рівня моря в Кембрійському-Ордовицькому періодах є результатом пролонгованого розколу суперматерика Мезогеї (Родинії). У Кембрії показана драматично висока швидкість спредінга дна океану, швидке евстатичне зростання рівня моря і збіднення океанічної води магнієм (Земля увійшла в тривалий період кальцитових морів приблизно 501 млн.р.т.). У подальшому аналогічна евстатична трансгресія моря зі зрушенням хімічної рівноваги в системі кальцій - магній мала місце в Крейдяному періоді після розколу суперматерика Пангеї.



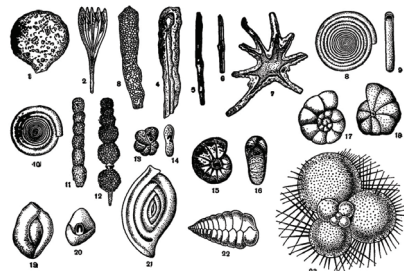
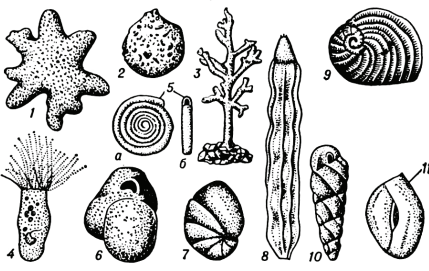
*Цілком можливо, що епохи існування суперматериків характеризуються тектонічним стазисом: через формування суперматерика сильно уповільнений або навіть повністю відсутній процес занурення старої кори в глиб мантиї, а це призводить до практично повної зупинки всього конвеєра - тобто відповідно, і нова кора не формується. При цьому не відбувається вихід глибинних вод і рівень моря падає, оскільки наявна вода уходить в надра Землі.

Надзвичайно сильна евстатична (тобто повсюдна) трансгресія моря призвела до того, що в Кембрії більша частина континентів (окрім Гондвани) була представлена островами і мілководними морями (Лаврентія, Сибір, Казахстан, Китайські платформи).

У ранньому Кембрії рівень моря ріс безперервно. Це призвело до формування величезних площ мілководних морів, сприятливих для розквіту життя: оскільки основою харчових ланцюгів є фотосинтезуючі організми, а фотична зона не поширюється нижче 100 м. Таким чином, зростання рівня моря призвело до зростання продуктивності океану.

Біота в Кембрійському періоді

Кембрійська скелетна революція. Кембрійська скелетна революція - це поява у організмів на початку-середині Кембрію мінералізованого скелета (зовнішнього або внутрішнього) - вапняного, фосфатно-хітинового, кремнієвого і т.н. Електронна скануюча мікроскопія фосилізованих щетинок та інших твердих покривів з Протерозойських відкладень виявила, що в Кембрії відбулось тільки збільшення розмірів організмів, які вже існували в Протерозої, + формування у них мінералізованого скелета, а не поява нових типів організмів. Відомо, що відкладення карбонату кальцію в процесі мінералізації скелета забезпечують ферменти карбонат ангідрози (карбоангідрози). Виявилось, що гени карбоангідроз є навіть у губок. Дослідження, проведені молекулярними біологами показали, що гени, які відповідають за синтез мінералізованого скелета, багатоклітинні еукаріоти отримали ще в Протерозої від одноклітинних еукаріот. Але, оскільки синтез скелета вимагає великих витрат енергії, то до певного підвищення рівня кисню в навколишньому середовищі - мінералізований скелет не формувався. Є знахідки фосилій найпростіших форамініфер і радіолярій з мінеральними скелетами в деяких відкладеннях Протерозою, що відповідають океанічним ділянкам з локальним зростанням концентрації кисню у воді.

 <p>Форамініфери (за http://www.old-animal.ru/images/pic/pic_1_32.jpg).</p>	 <p>Форамініфери (за http://biblioclub.ru/services/fks.php).</p>
<p>Одноклітинні найпростіші - форамініфери. У тих форамініфер, які мешкали на ділянках океану з високою концентрацією кисню у воді (наприклад, в районі проживання фотосинтезуючих колоній строматолітів), вже в Протерозойському еоні з'явився мінералізований скелет.</p>	

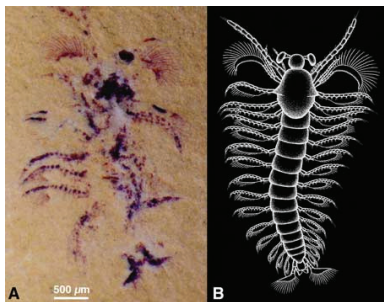
*NB! Дослідження, проведені Germer J. з колегами (2015) на губках, показали, що загальний предок всіх багатоклітинних тварин вже мав регуляторні гени для забезпечення процесу біомінералізації (Germer et al., 2015). Jackson D.J. з колегами (2007) досліджували здатність губок до біомінералізації і показали, що гени карбонат ангідрози, необхідні для біомінералізації, губки отримали

від організму, предкового для всіх багатоклітинних тварин. І що древній ген карбонат ангідрози пройшов багаторазові події дуплікації + наступні модифікації в копіях гена у різних ліній губок і *Eumetazoa* (за Jackson et al., 2007).

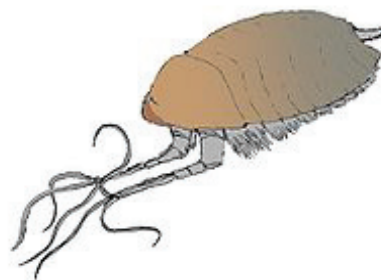
Найважливішим джерелом кисню в навколишньому середовищі є процес дегазації глибинних магм. Розкол суперконтиненту Мезогеї (Родинії) був викликаний глибинним мантийним суперплюмом, дегазація якого призвела до значного зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі в Кріогеновому періоді Протерозойського еону приблизно 800 млн.р.т. До останнього часу вважалося, що до Кембрію більше плюмового магматизму не було. Однак, нещодавні дослідження показали, що наприкінці Едіакарію мала місце друга серія подій плюмового магматизму, яка суттєво збагатила атмосферу Землі киснем.

*NB! Причиною виходу на поверхню другої серії глибинних мантийних плюмів вважається неповна дисоціація суперматерика Мезогеї в ході першої серії плюмів 900 - 800 млн.р.т.: через скупчення в районі Південного полюса великої кількості платформ, які сформували Гондвану, не відбулось повного охолодження мантиї під термальною шапочкою, що і спровокувало другу серію плюмового магматизму. Цікаво відзначити, що Гондвана, яка об'єднала у своєму складі близько 50% континентів Землі, проіснувала майже до середини Юрського періоду і розпалась тільки в ході деструкції останнього суперматерика Землі – Пангеї. Цей факт опосередковано підтверджує гіпотезу I.W.D. Dalziel (1997) про існування наприкінці Едіакарію суперматерика Паннотії або Пан-Гондвани (т.т., суперматерик, розташований на південному полюсі, вочевидь, складався з більшої кількості платформ ніж Гондвана).

Таким чином, в атмосфері Землі концентрація кисню була досить високою, починаючи з Кріогенію. Однак, при цьому води океану залишались аноксичними. Чому? В Протерозої на поверхні Землі ще не було вищих рослин, які здатні за допомогою кореневої системи уповільнювати процеси ерозії. В результаті - усі еродовані компоненти суші змивались в воду океанів і на окислення цих речовин витрачався весь кисень океанічної води. Проте, на початку Кембрію в океанах розмножились організми-фільтратори - молюски, граптоліти та ін., які очистили воду від органічних і неорганічних суспензій, на окислення яких і витрачався весь кисень (палеонтологи у відкладеннях раннього Кембрію виявили величезну кількість фекальних пелетів - відходів життєдіяльності організмів-фільтраторів).



Еркайя (*Ercaia*) - організм-фільтратор. Ранній Кембрій. А - фосилізований відбиток; В - реконструкція зовнішнього вигляду.



Леанхойлія (*Leanchoilia*) – організм-фільтратор. Ранній Кембрій. Реконструкція зовнішнього вигляду (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Leanchoilia>).

Таким чином, наприкінці Едіакарського періоду наземний плюмовий магматизм і розмноження організмів-фільтраторів забезпечили до початку Кембрійського періоду накопичення достатньої кількості кисню в океанічній воді, що зробило енергетично вигідним будівництво мінералізованих скелетів у всіх груп живих організмів - від тварин до водоростей.

Крім того, важливим чинником, який сприяв процесам біомінералізації у живих організмів, стала зміна хімічного складу океанічних вод: палеогеохімічний аналіз свідчить про значне накопичення іонів кальцію в океанах внаслідок зміни хімічного складу вивержених магм і ерозії Пан-Африканських гір Гондвани.

Кембрійські організми-рифобудівники: червоні водорості та губки-археоціати.

Наприкінці Едіакарського періоду Протерозойського еону - на початку Кембрію в мілководних морях (т.зв. «ні море, ні суша») разом з давніми ціано-бактеріальними матами починають поширюватись водорості (формуються т.зв. водоростеві болота). А оскільки в Кембрійському періоді мінералізованими скелетами обзавелись і водорості, то їх залишки дійшли до наших днів у вигляді невеликих вапняних будівель - водоростевих біогермів (NB: є і губкові біогерми і т.п.).

*NB! В Протерозої основними рифобудівниками були строматоліти. В пізньому Едіакарії до них приєднались багатоклітинні тварини з т.зв. дрібнораковинної фауни. В Кембрії основними рифобудівниками стають археоціати (тип Губки) і червоні водорості.



Сучасні строматоліти Західної Австралії - споруди, утворені в ході накопичення карбонатів ціанобактеріальними матами. До Кембрію - строматоліти були основними рифобудівниками (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Cambrian>).



Рис. 275. Отпечаток водоросли-спондильї (*Epiphyton parapusillum*), відбитий в гіпсово-вапняній поріді Кембрійського Аляски.

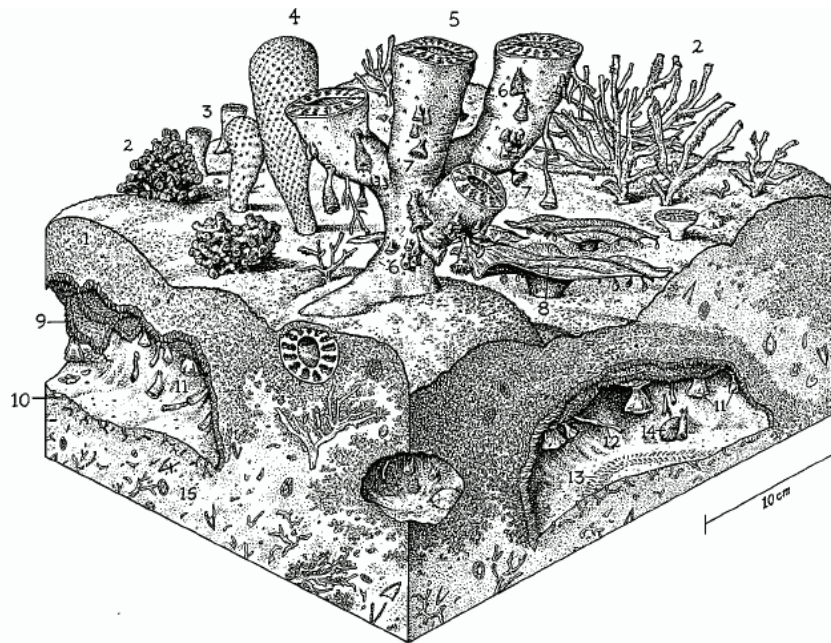
Відбиток червоної водорості *Epiphyton parapusillum* (за <http://dic.academic.ru/dic.nsf/>). Саме такі водорості та давні вимерлі тварини - археоціати - були основними рифобудівниками в Кембрії.

*NB! Біогерми - це мінералізовані споруди, створені на дні водойм живими організмами. Розміри біогермів у висоту змінюються від декількох сантиметрів до сотень метрів, а площі, які займають біогерми, можуть становити кілька кілометрів. Наприклад, сьогодні коралові рифи займають площі, що дорівнюють приблизно 27 млн.км.кв. У Кембрії біогерми будували ціанобактерії, губки, водорості.

Причини початку поширення водоростей в Кембрійському періоді. У середньому Кембрії з'явилися черевоногі молюски, які обгризали ціанобактеріальні мати і водорості. Крім молюсків, бактеріальні мати і водорості обгризали також і деякі голкошкірі та інші тварини Кембрійських морів. А оскільки швидкість росту бактеріальних матів становить всього кілька міліметрів на рік, то дуже швидко водорості (які ростуть значно швидше) витіснили бактеріальні мати.

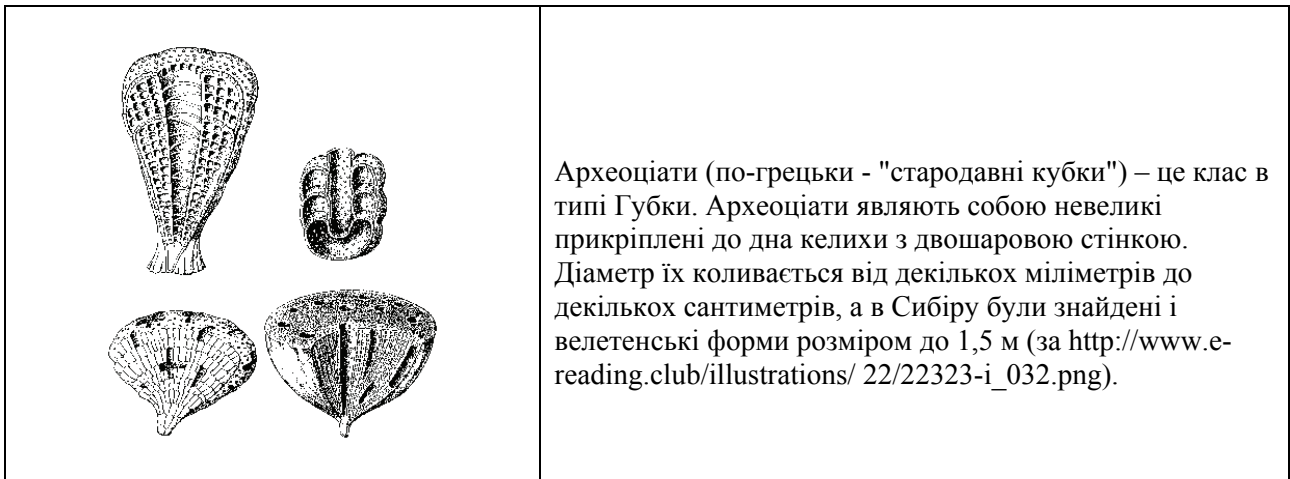
Губки-археоціати. Морські сидячі тварини раннього Кембрію були представлені різноманітними губками. Зокрема, в Кембрії з'явився новий клас Губок – археоціати. Археоціати разом з іншими класами Губок формували вапняні споруди - біогерми.

У Томмотії з'явилися перші рифи, побудовані з губок класу археоціати і з кальцифікованих ціанобактерій. Вже в Томмотії археоціатно-ціанобактеріальні рифи збагатилися новими організмами: радіоціатами, коралами-табулятами, строматопороїдними губками, кальцифікуючими губками та ін.



Реконструкція ранньо-Кембрійського рифового співтовариства. Де: 1 - *Renalcis* (кальцифіковані ціанобактерії); 2 - розгалужені губки класу археоціати; 3 - одиночні кубковиді археоціати; 4 - чанцелоридні губки; 5 - радіоціатні губки; 6 - маленькі поодиночні археоціати; 7 - кріпичні кораломорфи; 8 - *Okulitchicyathus* (археоціат); 9 - ранній фіброзний цемент, що формується між (всередині) крипт; 10 - мікроходи черв'яків; 11 - кріпичні археоціати і кораломорфи; 12 - кріпичні крібриціати (sclericyaths) - проблематичні з'єднані між собою скелетні трубки; 13 - сліди трилобітів; 14 - цементний ботріоїд (botryoid); 15 - седименти зі скелетним дебрисом (за Palaeos.com).

*NB! Археоціати - це організми рифобудівельники розміром від 1-2 см. до 1,5 м. Тривалий час вважалося, що археоціати вимерли в Кембрійському періоді. Однак, нещодавно на дні Тихого океану знайшли живих археоціат. Проте, незабаром після оприлюднення такого сенсаційного повідомлення, фахівці виступили зі спростуванням цієї сенсації – знайдені організми виявились не археоціатами, а класом Губок, які зовні є дуже подібними до викопних Кембрійських археоціат.



Дрібнораковинна фауна раннього Кембрію. У ранньому Кембрії в морях мешкала тільки дрібнораковинна фауна. Розміри раковинок організмів не перевищували 1-3 мм в довжину. Це були губки, молюски, черв'яки, лобоподи та інші групи тварин.



Ранні тварини, які мешкали у трубкоподібних мінералізованих структурах: 1 - *Cloudina*, пізній Неопротерозой, кальцитний скелет; 2 - *Aculeochrea*, анабарітид з арагонітовою трубкою, межа Докембрій - Кембрій; 3 - *Hyolithellus*, житлова трубка з фосфату кальцію, ранній Кембрій; 4 - *Olivoooides*, тканьовий сцифозоїдний поліп; 5 - ембріон *Olivoooides*. Масштаб: 1 бар = 0,1 мм (за Bengtson, 2004).

Кембрійський вибух біорізноманіття. У відкладеннях Кембрію в інтервалі 530 - 513 млн.р.т. вперше з'явилися видимі неозброєним оком (т.т. такі, що мали макроскопічні розміри) фосилії багатоклітинних тварин сучасного типу (окрім мохуваток). Слід відзначити, що у цей час з'явилося і багато неуспішних моделей, які виявились тупиковою гілкою еволюції (в Кембрії було багато експериментальних таксонів незрозумілого походження). Але, величезне здивування викликають якраз успішні групи, які вже існують на Землі більше 500 млн. років.

Кембрійський вибух біорізноманіття - це різка поява в Кембрійському періоді всіх відомих на сьогоднішній день типів тварин (крім мохуваток) макроскопічного розміру. Ч. Дарвін писав, що в Кембрії, як чортик з коробочки, раптом з'явилися всі відомі сьогодні типи організмів (крім мохуваток). Але, нещодавно проведені за допомогою електронного скануючого мікроскопа дослідження Протерозойських фосилій показали, що в Кембрії відбулось тільки збільшення розмірів організмів, які вже існували в Кріогенії Протерозойського еону, а не поява нових типів організмів.

На початку Кембрію предки всіх нині існуючих багатоклітинних тварин вже досягали декількох сантиметрів в довжину. До цього вони мали мікроскопічні розміри, а в середині Кембрію деякі з них досягали вже 1-2 м в довжину. Що є рушійною силою, яка призводить до виходу організмів у великий розмірний клас? Такою рушійною силою є загострення взаємовідносин між організмами (відносини конкуренції, відносини хижака - жертва і т.н.). Вихід у великий розмірний клас дає організму ряд переваг, що і закріплюється природним відбором (крупному хижакові легше впоратись з жертвою, а великій за розмірами тіла жертві - уникнути загибелі від хижака і т.н.). Таким чином, рушійною силою виходу мікроскопічних організмів у великий розмірний клас - є загострення відносин конкуренції, хижацтва та ін. в екосистемах.

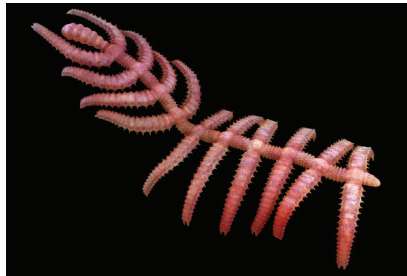
Умови виходу організмів у великий розмірний клас:

- 1) Морфологічні обмеження: в макроскопічний розмірний клас, зазвичай, виходять організми еукаріоти (ядерні організми), які мають багатоклітинну структуру тіла.
- 2) Ресурсні обмеження: вихід організмів у великий розмірний клас лімітується доступністю життєво важливих факторів навколишнього середовища і, зокрема, наявністю поживних речовин і кисню.
- 3) Просторові обмеження: наявність вільних екологічних ніш для крупно-розмірних організмів.

Часовий інтервал, необхідний мікроскопічним організмам для виходу у великий розмірний клас. Після вимирання Едіакарської макрофауни, приблизно 542 млн.р.т., нова макрофауна Кембрійського вибуху з'явилась тільки в середньому Кембрії, в Томмотії - Адабанії, в інтервалі 530-513 млн.р.т., незважаючи на наявність достатньої кількості ресурсів і наявності екологічних ніш для розвитку. Причини затримки в появі Кембрійської макрофауни, мабуть, були викликані двома чинниками: 1) відсутністю перенаселення екосистем і, як наслідок відсутністю конфлікту між організмами; 2) необхідністю проходження мікроскопічними організмами серії поколінь для поступового виходу у великий розмірний клас (організм, розміром з муху, не може відразу перетворитися на організм розміром із слона).

Різноманіття Кембрійської макрофауни. Серед відомих типів морських рухливих тварин з'явилися нові незвичайні групи: а) в типі лобоподи – т.з. «ходячі кактуси», галюцигенії та ін.; б) в типі членистоногі - з'явилися трилобіти, аномалокариси, стенлікариси, ракоскорпіони та ін.; в) в типі молюски - віваксії, хальваксиди (т.зв. «колючі броненосці») та ін.; г) в типі напівхордові - граптоліти та ін.; д) в типі хордові - пікаї, конодonti та ін. А також з'явився цілий ряд організмів, таксономічну приналежність яких за фосиліями встановити дуже складно.

«Ходячий кактус». Кембрійська морська *Diania cactiformis*, що відноситься до лобопод, мала довжину 6 см. У неї був витягнутий тулуб, дуже схожий на тіла інших лобопод і 10 пар ніг, покритих панцирними пластинками.



Реконструкція зовнішнього вигляду «ходячого кактуса» - *Diania cactiformis* (за <http://www.scinexx.de/redaktion/>).

Кожна пластинка була прикрашена безліччю шипів, як у сучасних крабів, завдяки їм тварина і отримала свою видову назву - cactiformis. Мабуть, тверді пластинки і шипи на ногах *Diania cactiformis* з'явилися для захисту від хижаків. В цілому *Diania cactiformis* нагадувала витягнутого в довжину морського павука. Ця тварина, яку прозвали "ходячим кактусом", жила 520 мільйонів років тому. Її ноги представляли собою щось середнє між кінцівками лобопод і членистоногих. Саме виходячи з будови ніг *Diania cactiformis*, був зроблений висновок про те, що дана істота представляла собою свого роду "проміжну ланку" між лобоподами і членистоногими - це була лобопода з ознаками членистоногого. У групі, предкової для членистоногих, ці тверді пластинки зросли, утворивши твердий панцир, спочатку на кінцівках, потім вже на тілі - вважають, що саме так почалась еволюція членистоногих.

Галюцигенії. Серед Кембрійських відкладень знаходять відбитки організмів, систематичне положення яких досить тривалий час не могли точно встановити. Наприклад, галюцигенія, яка виглядає як довгонога гусениця з шипами на спині, що мешкає на морському дні. Згідно з останніми даними галюцигенії відносяться до типу лобоподи.



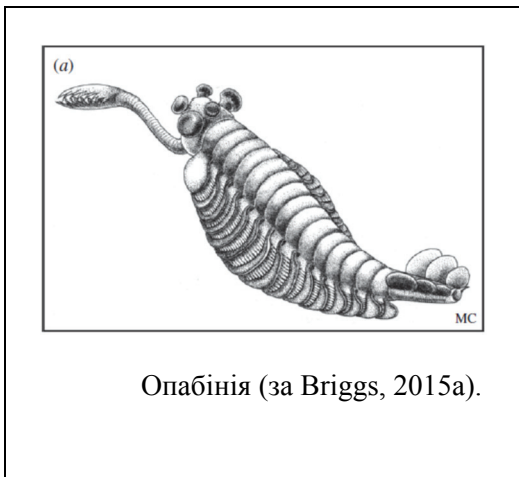
Галюцигенія (*Hallucigenia*) – відбиток в Кембрійських породах та реконструкція зовнішнього вигляду художником (за <https://im3-tub-ua.yandex.net/>).

Опабінії. У Кембрійських відкладеннях вперше з'явилися опабінії. Опабінії – це м'якотілі тварини з вузьким сегментованим тілом, парою ластоподобних кінцівок на кожному сегменті, з ніжками під плавниками (окрім трьох сегментів, які формували хвіст); кожна

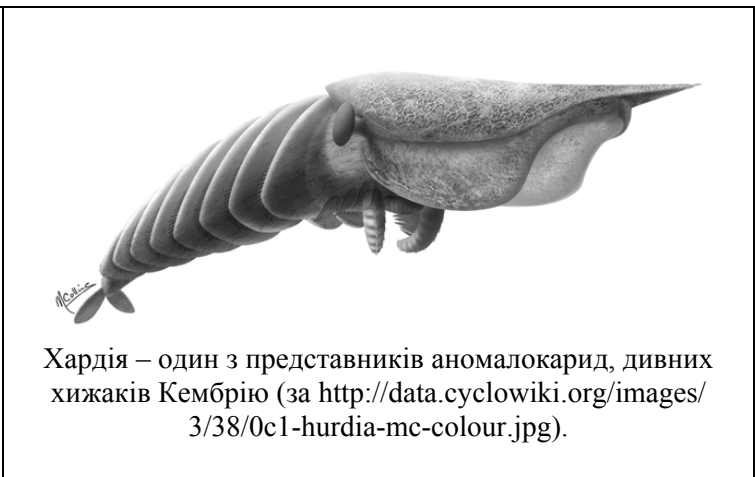
опабінія мала по 5 стебелькових очей, рот під головою і довгий гнучкий хобот, який ріс з-під голови і закінчувався кігтем.

Спочатку опабінію не могли віднести ні до одного з відомих сьогодні типів багатоклітинних тварин. Однак, на сьогоднішній день її положення на філогенетичному дереві визначено як базове для типу членистоногі: лінія опабіній відокремилась від дерева давніх базових членистоногих ще до відгалуження групи аномалокарисів (за Briggs, 2015a).

Аномалокариси. У Кембрії вперше з'явилися аномалокариси - примітивні родичі членистоногих. Аномалокариси мешкали в морях і використовували для плавання гнучкі лопаті, що ростуть з боків. Для свого часу аномалокариси були гігантськими істотами розміром від 60 см до 2 м. Мешкали вони на території Північної Америки, Китаю та Австралії 535-520 млн. років тому. Аномалокариси формували окремий тип, який виявився тупиковою гілкою еволюції, оскільки аномалокариси не залишили нащадків, що дожили до наших днів.

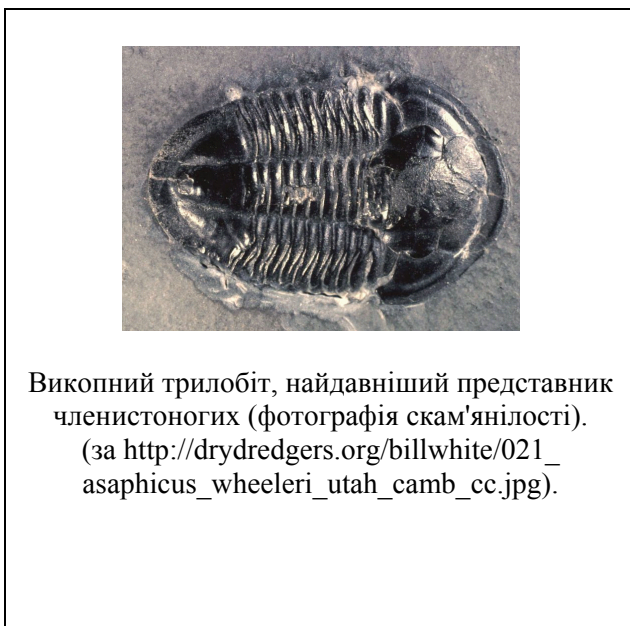


Опабінія (за Briggs, 2015a).

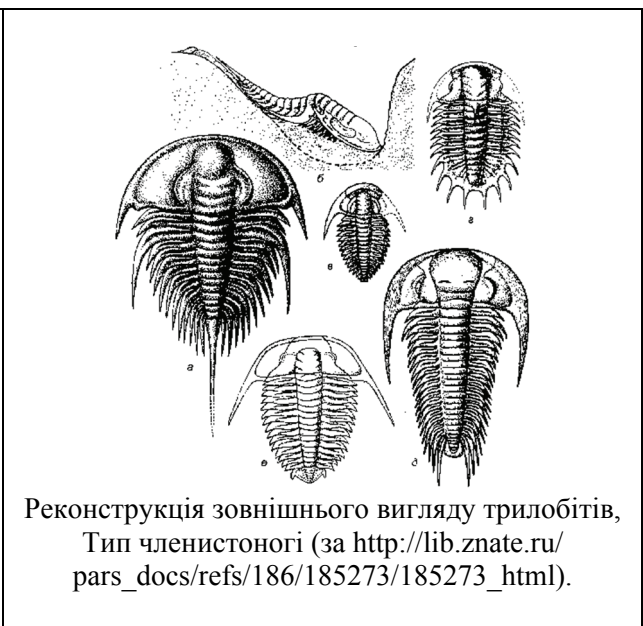


Хардія – один з представників аномалокарисів, дивних хижаків Кембрію (за <http://data.cyclowiki.org/images/3/38/0c1-hurdia-mc-colour.jpg>).

Трилобіти. В Кембрії вперше з'явилися трилобіти - стародавні членистоногі, схожі на мокриць. Слід відзначити, що в екосистемах Кембрію з появою мінералізованих скелетів - зросла озброєність організмів, що призвело до загострення відносин хижак-жертва. Зокрема, знаходять велику кількість екзоскелетів трилобітів з укусами, залишеними, вірогідно, аномалокарисами.



Викопний трилобіт, найдавніший представник членистоногих (фотографія скам'янілості). (за http://drydredgers.org/billwhite/021_asaphicus_wheeleri_utah_camb_cc.jpg).



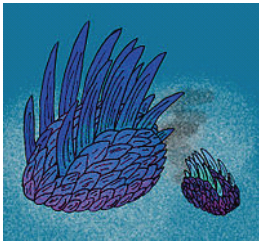
Реконструкція зовнішнього вигляду трилобітів, Тип членистоногі (за http://lib.znate.ru/pars_docs/refs/186/185273/185273_html).

Палеодемекологія: синхронні льонки членистоногих Кембрія. Науг J.Т. з колегами (2013) описали синхронні масові льонки у двох неспоріднених груп членистоногих у

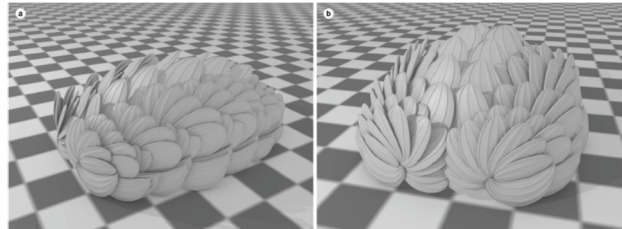
відкладеннях Кембрію. Автори дослідження припустили, що механізм синхронних линьок сформувався на ранніх етапах радіації членистоногих і, що в Кембрії синхронні линьки мали таке ж значення, як і сьогодні (за Haug et al., 2013).

*Серед багатьох сучасних груп членистоногих виявлений феномен синхронної линьки: у креветок, у лобстерів, попелиці, колоніальних павуків і т.н. Такі синхронні линьки запускаються як феромонами (ектізонами), так і зовнішніми сигналами (наприклад, циркамісячні линьки багатьох прибережних крабів приурочені до припливів, оскільки в періоди низької води линька підвищує уразливість крабів, що опинились в зоні відливу). Причиною синхронних линьок в інших групах організмів вважають необхідність самозахисту популяції линяючих особин від канібалізму.

Поява віваксії - групи, базової для спільного предка молюсків і аннелід. У Кембрійському періоді з'явилися віваксії - тварини з хітиновим панциром, який складався з довгих вертикальних і коротких горизонтальних голок, що перекриваються. Дослідження, проведені Zhang Z. з колегами (2015) дозволили зробити більш точну реконструкцію зовнішнього вигляду віваксії (*Wiwaxia*) і показали, що віваксії належали до групи, базової для спільного предка молюсків і аннелід (за Zhang et al., 2015).



Віваксія (*Wiwaxia*) - реконструкція.
Імовірно - Тип молюски (за <https://im2-tub-ua.yandex.net/>).



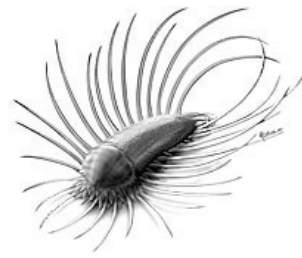
Реконструкція зовнішнього вигляду віваксії (*Wiwaxia papilio*). Де: а - вид збоку; б - вид спереду. Довжина ребра фонові клітки = 1 мм (за Zhang et al., 2015).

Протомолюски ортозанкулюси. У відкладеннях Кембрію виявлені відбитки протомолюсків і серед них - ортозанкулюс (*Orthrozanclus reburrus*), який являє собою цілий броньовик! У нього був міцний панцир, який захищав тіло; крім того, по всьому «периметру» з цієї істоти стирчали значні шипи, по довжині зіставні з розміром самого тіла. Судячи з того, що деякі голки трохи зігнуті, то вони, ймовірно, склалися з хітину, який, будучи досить жорстким, може гнутись. Крім того, там, де контур тіла був «вільний» - між голками були дуже щільно розташовані більш дрібні шипи. Цікаво, що відкриття цієї «бойової системи» не тільки поповнило «скарбничку видів», але й допомогло встановити зв'язок між двома великими систематичними одиницями - групами віваксіїди (*wiwaxiids*) і халькіеріїди (*halkieriids*). Вони схожі один на одного - у перших є панцир, а у других - шипи, але підтвердженень будь-якого зв'язку між цими істотами не було. Досліджуючи *O. reburrus*, вчені помітили, що у нього є риси, які мають обидві групи. Тому даний вид було запропоновано віднести до абсолютно нової групи, яку назвали хальваксіїди (*halwaxiids*). Вважають, що хальваксіїди могли дати початок новому біологічному типу, оскільки тварини з цієї групи займають середнє положення між молюсками і багатоштитковими хробаками (тип Кільчасті хробаки, Аннеліди). Але цього чомусь не сталося. А шкода - ці створення напевно були досить цікавими! У них, згідно реконструкції, не було ні очей, ні кінцівок, і ці істоти ковзали по дну на зразок равликів. Не кажучи вже про панцир і шипи.

*NB! Вважають, що ортозанкулюси є еволюційно близькою групою до загального предка усіх Спіральних первинноротих Білатерій.

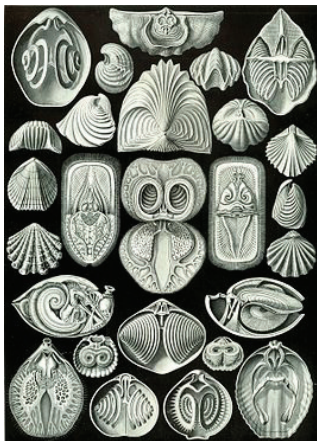


Скам'янілий відбиток тіла ортозанкулуса (*Orthozanclus reburrus*), т.зв. «колючого броньовика». Тип протомолоски (за <http://zele.ru/i/p/070302190742Orthozanclus>).



Реконструкція зовнішнього вигляду «колючого броньовика» художником (за <http://media4.s-nbcnews.com/j/streams/>).

Брахіоподи (Плечоногі). У відкладеннях раннього Кембрію виявлені раковини плечоногих або брахіопод.



Раковини плечоногих, або брахіопод.

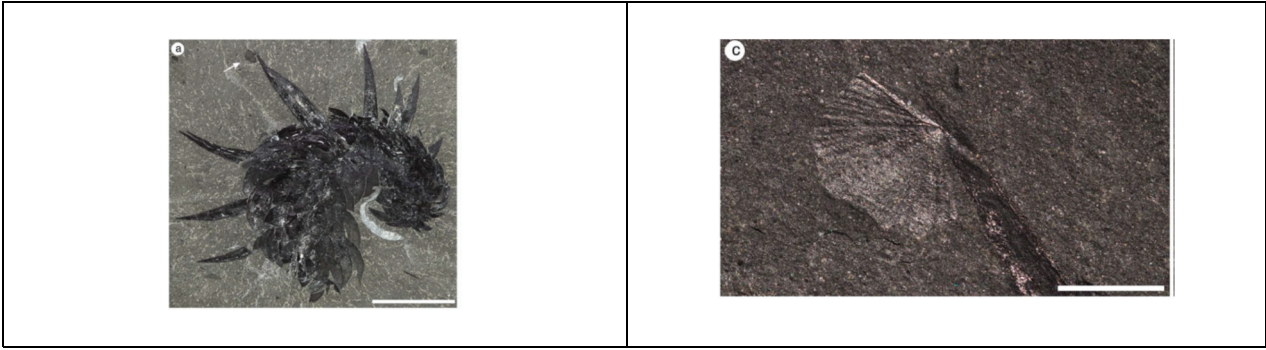
*Плечоногі відомі з раннього Кембрію; найбільшого розквіту досягли в Девоні. На межі раннього і пізнього Палеозою частина рядів вимерла; в Кам'яновугільному і Пермському періодах панували ряди продуктид (*Productida*) і спіріферид (*Spiriferida*). Після Пермсько-Тріасового вимирання збереглися 4 ряди, які дожили до наших днів.

*На відміну від двостулкових моллюсків, брахіоподи мають не праву і ліву, а спинну і черевну ступки. (за <http://www.panteek.com/Haeckel/images/hak97-513.jpg>).

Плечоногі - це невеликі одиночні тварини, які ведуть, зазвичай, сидячий спосіб життя. Зустрічаються на морських мілководдях, часто в холодних водах. Тіло зі спинної та черевної сторін вкрите двостулковою вапняної раковиною, через що плечоногі зовні нагадують двостулкових моллюсків. Довжина раковини від 5 мм до 8 см; у викопних видів досягала 37,5 см. Молекулярний аналіз показав, що найближчими родичами брахіопод є немертини.

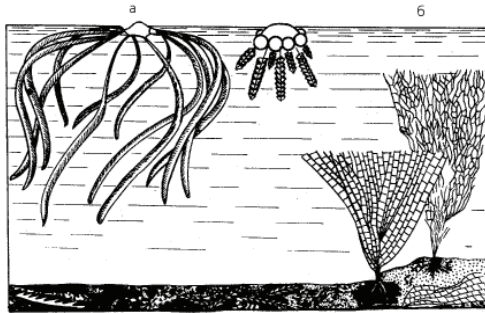
Коменсалізм у Кембрійських брахіопод. Торреґ Т.Р. з колегами (2014) виявили асоціацію між брахіоподами *Nisusia* і віваксією (*Wiwaxia*), представником базової групи моллюсків: маленький брахіопод був зафіксований на склеритах віваксії, при цьому аналіз показав наявність прижиттєвої асоціації цих двох організмів. Автори роботи інтерпретували цю асоціацію як один з найбільш давніх відомих на сьогоднішній день прикладів факультативного ектосимбіозу між сидячим організмом і мобільною бентосною твариною.

Можливо, в цьому симбіозі сидячий організм - брахіопод - отримував більший доступ до харчових ресурсів. Оскільки даний тип взаємин не приносить ні шкоди, ні користі іншому організму - такі відносини були інтерпретовані як коменсалізм. Кембрійські брахіоподи досить часто виступали в ролі епібіонту, зокрема, вони оселялись на поверхні губок. Однак, асоціація з рухливими Кембрійськими тваринами виявлена авторами роботи вперше (за Торреґ et al., 2014).



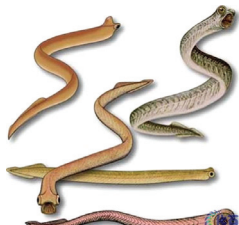

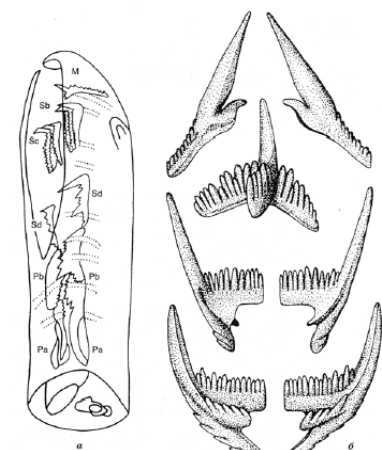
А - Фосилізовані рештки Кембрійського протомолюска віваксії з маленьким брахіоподом *Nisusia*, прикріпленим до одного із склеритів молюска (на рис. брахіопод вказаний білою стрілкою), 1 бар = 15 мм; С - збільшене зображення брахіопода, прикріпленого до склериту віваксії, 1 бар = 2 мм (за Torper et al., 2014).

Напівхордові тварини. Граптоліти. У Кембрії з'явились граптоліти (напівхордові) - плаваючі або прикріплені колонії організмів-фільтраторів; при цьому кожна колонія складалась з величезної кількості маленьких тварин, які прикріплялись до довгих несучих ниток колонії.

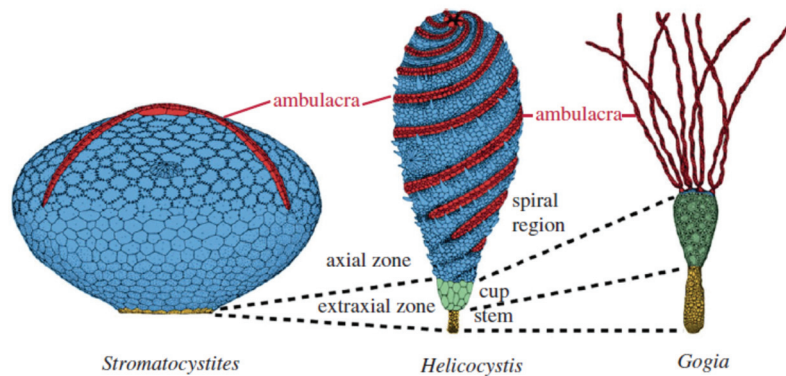


Граптоліти: а – плаваючі колонії, б – сидячі колонії (за <http://rusograd.xromo.com/>).

Хордові тварини. Конодonti. У морях жили й інші безчерепні хордові - конодonti, у яких приблизно 500 млн.р.т. з'явились перші зуби, як похідні ектодерми. У структурі цих зубів знайдені канали для потрапляння отрути в організм жертви. Мабуть, конодonti за допомогою цієї отрути вбивали або знерухомлювали свою жертву.

 <p>Конодonti (за http://1.bp.blogspot.com/-e9rCVK2KrTk/).</p>  <p>Конодонтні елементи (http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/images/1017/conodont-microfossils_88775_1.jpg).</p>	 <p>Конодonti - хордові безчерепні (Кембрій - Триас): А - початковий відділ тіла конодонтів; Б - конодонтні елементи (ороговілі вирости ротової порожнини).</p>
--	---

Голкошкірі. В Едіакарському періоді рухливий двосторонньо-симетричний предок голкошкірих тварин перейшов до сидячого способу життя і поступово придбав радіальну симетрію тіла. Сьогодні серед багатоклітинних тварин - голкошкірі є унікальною групою, яка має пентарадіальний план будови тіла. Smith A.B. і Zamora S. (2013) описали у відкладеннях раннього Кембрію, Марокко, скам'янілості тварини зі спіральною будовою тіла - одного з найбільш примітивних пентарадіально-симетричних голкошкірих, відомих на сьогоднішній день. Ця тварина займає проміжне положення між гелікоплакоїдами (*helicoplacoids*) - дивною групою тварин зі спіральною будовою тіла, і пентарадіально-симетричними голкошкірими. Ці скам'янілості дозволили виявити загальну закономірність, яка лежить в основі планів будови тіла двох основних клад голкошкірих (*pelmatozoans* і *eleutherozoans*) і дозволили показати, що в основі їх дивергенції лежить диференційний ріст (за Smith & Zamora, 2013).



Схема, що показує гомологію частин тіла різних Кембрійських голкошкірих (по Smith & Zamora, 2013).

Наземні відбитки тварин. У наземних відкладеннях віком 488 млн.р.т. виявлені сліди багатоніжок і черв'яків, що свідчить про досить ранній (порівняно з колишніми уявленнями) епізодичний або більш тривалий вихід безхребетних тварин на сушу.

Особливості еволюційних процесів в Кембрійському періоді

У Кембрійських відкладеннях знайдені залишки всіх відомих типів тварин (окрім мохуваток). Однак, Кембрійські види, роди, родини цих типів - дуже відрізняються від відомих нам груп. Тобто, базовий принцип будови їх тіла з'явився ще в Кріогеновому періоді Протерозойського еону, а потім в Кембрії - почались варіації навколо загального плану будови.

*NB! В межах одного базового типу будови тіла - можливі варіації, які не заважають функціонуванню організму і при цьому дозволяють пристосовуватись до конкретних умов середовища.

Сплеск біорізноманіття почався після Бойканурського зледеніння і вимирання вендобіонтів наприкінці Протерозойського еону: низькі стресові температури Бойканурської льодовикової епохи сприяли накопиченню мутацій в геномах організмів, а вимирання вендобіонтів звільнило екологічні ніші для Кембрійських флор і фаун. У середині Кембрію посилення вулканічних і тектонічних процесів призвело до підвищення рівня природної радіоактивності, що також сприяло посиленню мутагенезу в геномах організмів.

* Диверсифікація - це процес появи нових груп організмів (нових царств, типів, класів, родин і т.н.).

В Кембрії дуже швидко з'являлись і дуже швидко зникали види, роди, родини живих організмів. Однією з причин нестабільності груп організмів - була недосконалість механізмів лагодження ДНК, яка не дозволяла групам підтримувати стабільність свого геному.

З іншого боку, в Кембрійському періоді були дуже нестабільні умови навколишнього середовища. Зокрема - постійно сильно зростав рівень моря (при цьому затоплювались наземні території, а мілководні екосистеми виявлялись зануреними глибоко під водою); крім того - в

середині і наприкінці Кембрію були два епізоди різкого евстатичного коливання рівня моря. Змінювались температури навколишнього середовища, рівень вуглекислого газу (а це важливий компонент, який контролює первинну біопродуктивність екосистем), дуже високим був рівень природної радіоактивності внаслідок інтенсивного виверження магм, в ранньому Кембрії багаторазово відбувались реверсії магнітного поля Землі (ймовірно. внаслідок встановлення дійсної вісі обертання Землі) і т.н. Таким чином, вочевидь, другою причиною високої швидкості еволюційних процесів в Кембрійському періоді була значна нестабільність умов навколишнього середовища.

Отже, швидкість фенотипічної та генотипічної еволюції під час Кембрійського вибуху була дуже високою. Наприклад, членистоногі з'явилися в Едіакарському періоді. Аналіз показав, що в Кембрійському періоді для них була характерна максимальна швидкість еволюції - швидкість їх фенотипічної еволюції була в 4 рази більшою, а молекулярної еволюції - в п'ять разів більшою, ніж в будь-які інші періоди Фанерозою (Lee et al., 2013).

***Біорізноманіття в Кембрії.** Na L. і Kiessling W. (2015) досліджували альфа-різноманітність (різноманітність всередині спільнот), бета-різноманітність (відмінності в різноманітності між спільнотами) і гамма-різноманітність (т.т. те, як бета-різноманітність розподіляється між середовищами і географічними регіонами в Кембрійських екосистемах). Проведені дослідження показали, що в Кембрії зміни в гамма-розмаїтті в основному були викликані змінами в бета-розмаїтті. Поєднання траєкторій альфа- і бета-різноманітності в початковій стадії Кембрійської диверсифікації свідчить про низьку конкуренцію і про високий рівень хижацтва в спільнотах. Крива бета-різноманітності мала подібну траєкторію і серед різних середовищ, і між різними регіонами. При цьому неможливість обміну біотою між сусідніми палеоконтинентами, мабуть, була головною рушійною силою диверсифікації. Проведені авторами роботи дослідження показали, що глобальне біорізноманіття під час Кембрійської радіації було запущено скороченням ніш проживання на локальному рівні та вікаріанством на рівні континентів. Останній висновок підтверджує важливість тектоніки плит в процесі Кембрійської радіації біоти, зокрема - розкол Паннотії (Pannotia) (за Na & Kiessling, 2015).

Масові вимирання біоти в Кембрійському періоді

У середньому і в пізньому Кембрії було дві хвилі масових вимирань біоти. У Батомії Кембрійського періоду (середній Кембрій, 517-510 млн.р.т.) повсюдно вимерли рифи з археоціат, вимерла дрібнораковинна фауна. Однією з причин цього вимирання вважається дуже різке коливання рівня моря в середині Кембрію і загибель організмів від аноксії через підйом безкисневих глибинних вод. Батомське вимирання з точки зору відсотка втрати біорізноманіття - було більш різким, ніж пізньо Пермське вимирання!

З точки зору відсотка втрачених видів - в середині Кембрію вимерло 83% родів тварин. Але, в принципі, для Кембрію фоновий рівень вимирання становив 40%, тоді як в Пермі він становив лише 5%. Таким чином, в цілому середньокембрійське вимирання тільки в два рази перевищило фоновий рівень вимирань біоти, тоді як наприкінці Пермського періоду - рівень вимирань біоти перевищив фоновий в 10 разів. Тобто наприкінці Пермського періоду - це дійсно була катастрофа.

Деякі фахівці пов'язують Кембрійські вимирання біоти з епізодами різкого підйому рівня моря, що могло призвести до загибелі мілководних мешканців шельфів від голоду (у випадку, якщо фотосинтезуючі організми опинялись нижче фотичної зони) і від гіпоксії (оскільки глибинні води Кембрійських океанів були бідні киснем). Тоді як інші дослідники, навпаки, пов'язують масові вимирання в Кембрії з епізодами різкого відходу моря з континентів. Зокрема, пізньо-Кембрійське масове вимирання збігається за часом з накопиченням в прибережних водах мікроелементів в токсичних концентраціях через їх змив в океан після різкого відходу моря і з позитивною екскурсією ізотопу вуглецю-13 - маркера суттєвих пертурбацій геохімічного циклу вуглецю.

Узагальнення інформації про біотичні події середнього – пізнього Кембрію

У середньому Кембрії відбулась досить різка зміна фаун - на місце дрібнораковинної фауни кінця Едіакарію - початку Кембрію прийшла макрофауна сучасних типів тварин. Цей

часовий відрізок збігається не тільки з масовим вимиранням дрібнораковинної фауни, а й із загибеллю рифових систем, створених археоціатами. У зв'язку з вище викладеним одні фахівці називають середній Кембрій - епохою масового вимирання біоти, тоді як інші фахівці, виходячи з відсотка вимерлих груп організмів і груп, що з'явилися, кажуть про зміну фаун. У будь-якому разі, середньо-Кембрійська подія була запущена якимось потужним стресовим фактором.

Кінець раннього Кембрію - середній Кембрій:

- 530 - 513 млн.р.т. Кембрійський вибух біорізноманіття;
- 521 - 517 млн.р.т. зміна положення осі обертання Землі на 90 градусів;
- 515 - 510 млн.р.т. різке короткочасне коливання рівня моря;
- 517 - 510 млн.р.т. вимирання рифів з археоціат, вимирання усієї дрібнораковинної фауни;
- 515 - 510 млн.р.т. накопичення важких ізотопів вуглецю-13 в осадових породах, яке, зазвичай, корелює з істотними змінами в умовах навколишнього середовища;
- 515 - 500 млн.р.т. висока частота інверсій магнітного поля Землі (можливо - інерційні коливання магнітосфери внаслідок зміни положення вісі обертання Землі);
- 501 млн.р.т. Земля увійшла в епоху кальцитних морів (цей геохімічний показник корелює зі значним евстатичним зростанням рівня моря в результаті виверження глибинних магм та інтенсивного спрединга дна океану).

Аналіз хронології подій кінця раннього Кембрію - середнього Кембрію свідчить про те, що спочатку з'явилась нова макрофауна, а потім, внаслідок дії стресових умов навколишнього середовища - вимерла попередня фауна. І оскільки в екосистемах Кембрійських морів збереглися великі рухливі організми, тоді як дрібні і прикріплені до дна організми - вимерли, то мабуть критичними факторами, що запустили середньо-Кембрійське вимирання біоти були різкі коливання рівня моря.

Пізній Кембрій:

- 500 - 496 млн.р.т. різке коливання рівня моря; накопичення в океанічній воді токсичних мікроелементів, змитих з континентів відступаючим морем;
- 500 - 496 млн.р.т. накопичення важких ізотопів вуглецю-13 в осадових породах, яке зазвичай, корелює з істотними змінами в умовах навколишнього середовища (т.зв. SPICE Event, The Steptoean Positive Isotopic Carbon Excursion Event);
- 499 - 488 млн.р.т. в Фуронгії було три хвили масових вимирань біоти; вимерло багато трилобітів (невеликих малорухливих детритофагів, мешканців океанічного дна) та інших організмів.

Вважають, що всі хвили біотичних криз пізнього Кембрію також були пов'язані з різкими змінами рівня моря.

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Кембрійському періоді. Поворот осі обертання Землі на 90 градусів.
2. Реверсії магнітосфери в Кембрійському періоді.
3. Клімат в Кембрійському періоді. Причини надвисоких температур навколишнього середовища.
4. Причини зростання рівня моря в Кембрійському періоді.
5. Кембрійська скелетна революція.
6. Кембрійські організми-рифобудівники: червоні водорості та губки-археоціати.
7. Кембрійський вибух біорізноманіття.
8. Палеодемокологія: синхронні ліньки членистоногих Кембрія.
9. Коменсалізм у Кембрійських брахіопод.
10. Особливості еволюційних процесів в Кембрійському періоді.
11. Масові вимирання біоти в Кембрійському періоді.

Література:

- Воронов Д.А. Старая гипотеза «перевернутости» хордовых подтверждается // Природа. - 2001. № 11. <http://gigabaza.ru/doc/25409.html>.
- Иванова-Казас О.М. Вторичный рот и его филогенетическое значение // Биология моря. – 2015. Т. 41, № 2. – С. 81 – 91.
- Малахов В.В. Симметрия и щупальцевый аппарат книдарий // Биология моря. - 2016. Т. 42. № 4. С. 249 – 259.
- Bengtson S. Early skeletal fossils // Paleontological Society Papers. – 2004. – Vol. 10. – P. 67 -77.
- 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.
- Briggs D.E. Extraordinary fossils reveal the nature of Cambrian life: a commentary on Whittington (1975) 'The enigmatic animal *Opabinia regalis*, Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia' // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. – 2015. – Vol. 370(1666). pii: 20140313. doi: 10.1098/rstb.2014.0313.
- Dalziel I.W. Neoproterozoic-Paleozoic geography and tectonics: Review, hypothesis, environmental speculation // Geological Society of America Bulletin. – 1997. – Vol. 109 (1). – P. 16 – 42. doi:10.1130/0016-7606(1997)109.
- Germer J., Mann K., Wörheide G., Jackson D.J. The Skeleton Forming Proteome of an Early Branching Metazoan: A Molecular Survey of the Biomineralization Components Employed by the Coralline Sponge *Vaceletia* Sp. // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(11):e0140100. doi: 10.1371/journal.pone.0140100.
- Haug J.T., Caron J.-B., Haug C. Demecology in the Cambrian: synchronized molting in arthropods from the Burgess Shale // BMC Biology. – 2013. – Vol. 11. – P. 64 - 74.
- Jackson D.J., Macis L., Reitner J., Degnan B.M., Wörheide G. Sponge paleogenomics reveals an ancient role for carbonic anhydrase in skeletogenesis // Science. – 2007. – Vol. 316(5833). – P. 1893 - 1895.
- Kirschvink J., Ripperdan R., Evans D. Evidence of a large-scale reorganization of Early Cambrian continental masses by inertial interchange true polar wander // Science. – 1997. – Vol. 277. – P. 541 – 545. doi: 10.1126/science.277.5325.541.
- Kouchinsky A., Bengtson S., Gallet Y., Korovnikov I., Pavlov V., et al. The SPICE carbon isotope excursion in Siberia: a combined study of the upper Middle Cambrian–lowermost Ordovician Kulyumbe River section, northwestern Siberian Platform // Geol. Mag. – 2008. – Vol. 145 (5). – P. 609 – 622.
- Na L., Kiessling W. Diversity partitioning during the Cambrian radiation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2015. – Vol. 112(15). – P. 4702 - 4706. doi: 10.1073/pnas.1424985112.
- Pavlov V., Gallet Y. A third superchron during the Early Paleozoic // Episodes. – 2005. – Vol. 28, No. 2. – P. 1 – 7.
- www.Palaeos.com.
- Smith A.B., Zamora S. Cambrian spiral-plated echinoderms from Gondwana reveal the earliest pentaradial body plan // Proc. Biol. Sci. – 2013. – Vol. 280(1765):20131197. doi: 10.1098/rspb.2013.1197.
- Topper T.P., Holmer L.E., Caron J.B. Brachiopods hitching a ride: an early case of commensalism in the middle Cambrian Burgess Shale // Sci. Rep. – 2014. – Vol. 4:6704. doi: 10.1038/srep06704.
- Zhang Z., Smith M.R., Shu D. New reconstruction of the *Wiwaxia* scleritome, with data from Chengjiang juveniles // Sci. Rep. – 2015. – Vol. 5:14810. doi: 10.1038/srep14810.

ЛЕКЦІЯ 6

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ ОРДОВИЦЬКОГО ПЕРІОДА (488 – 443 млн.р.т.)

Ордовицький період названий по імені давнього племені ордовиків, що мешкали на території Уельсу, Велика Британія.

Стратиграфія Ордовицького періода (за Palaeos.com).

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Силурійський	Ллендовері (Llandovery)	Руданій (Rhuddanian)	443,7 – 439 млн.р.т.
Ордовицький	Пізній Ордовик	Хірнантій (Hirnantian)	445,6 – 443,7 млн.р.т.
		Катій (Katian)	455,8 – 445,6 млн.р.т.
		Сандбій (Sandbian)	460,9 – 455,8 млн.р.т.
	Середній Ордовик	Даривілій (Darriwilian)	468,1 – 460,9 млн.р.т.
		Дапінгій (Dapingian)	471,8 – 468,1 млн.р.т.
	Ранній Ордовик	Флої (Floian)	478,6 – 471,8 млн.р.т.
Тремадок (Tremadoc)		488 – 478,6 млн.р.т.	
Кембрійський	Фуронгій (499 – 488 млн.р.т.)	Долгелій (Dolgellian)	492 – 488 млн.р.т.

Розташування континентів в Ордовику

Карти розташування континентів в Ордовику, створені різними дослідницькими групами, є досить суперечливими.

*Широту місцевості і взаємне розташування континентів можливо реконструювати за палеомагнітними даними. Проте, довготу встановлюють на підставі аналізу шарів гірських порід, подібних у сусідніх континентів (у статті Dalziel, 2005 р. описана методика таких побудов). Але, якщо континенти були розділені океаном - такий аналіз нічого не дає. Для континентів біля екватора - навіть хороші палеомагнітні дані можуть дати помилку без знання орієнтації магнітного поля Землі у відповідну епоху (тобто без знання, де були розташовані Південний і Північний магнітні полюси) (за Palaeos.com).

В Ордовику існували чотири крупних континенти: Гондвана, Балтика, Сибір, Лаврентія і велика кількість мікроконтинентів, які з'явилися в результаті рифтингу окраїн Гондвани.

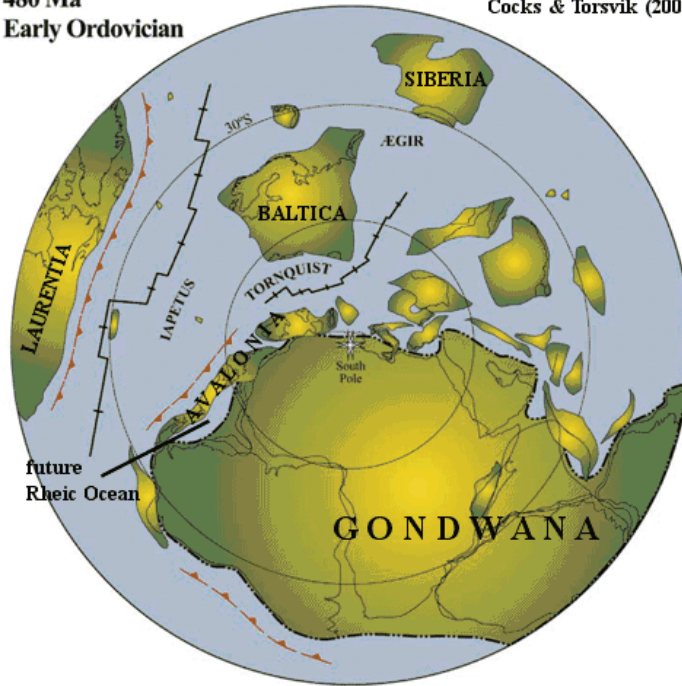
В Ордовику Сибір і Казахстан не контактували ні з якими іншими континентами. Континент Лаврентія (Північна Америка + Гренландія + Шпіцберген + північна частина Британських островів) розташовувався на екваторі.

У середині Ордовика на території Лаврентії почалось підняття північно-американських гір Аппалачів в результаті підповзання (субдукції) океанічної плити стародавнього океану Япетус під континентальну плиту Лаврентії (сучасної Північної Америки). Одночасно уздовж континентального краю зони субдукції піднялися потужні вулкани. *NB! Завершився підйом Аппалачів тільки в Пермському періоді в результаті зіткнення Північно-Американської і Африканської плит в ході формування суперматерика Пангеї II (Geologic, 2010).

Материк Балтика (Східно-Європейська платформа + Скандинавія) протягом більшої частини Протерозою дрейфував в західно - південно-західному напрямку. Але, у середньому Ордовику на півдні Балтика зіткнулась з кам'яною стінкою не далеко від Гондвани. Це зіткнення змінило напрямок руху Балтики на північно - північно-західне і розвернуло Балтику на 55° проти годинникової стрілки. Розвернення та перенаправлення руху сприяли тому, що Балтика почала рухатись на північ на зближення з Лаврентією. В Ордовику Балтику і Лаврентію розділяв широкий океан Япетус, який закрився в пізньому Ордовику внаслідок з'єднання шельфів Лаврентії і Балтики.

480 Ma
Early Ordovician

Cocks & Torsvik (2006)

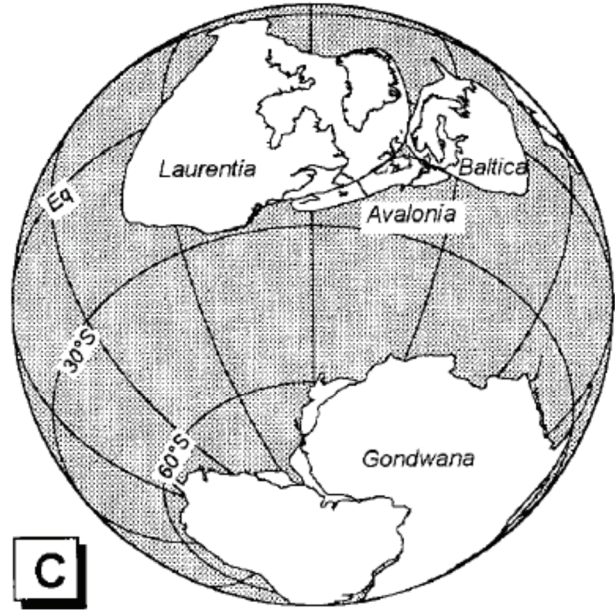
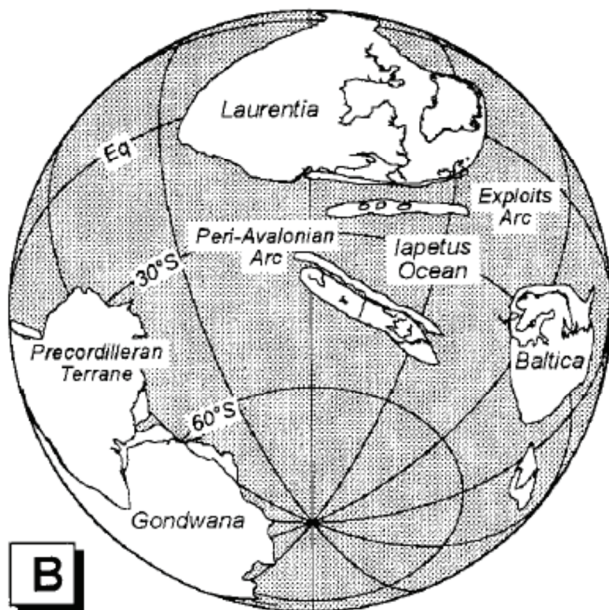


Розташування континентів в ранньому Ордовіку (цитовано за Palaeos.com).

В ранньому Ордовіку Південна Європа, Африка, Індія, Південна Америка, Антарктида і Австралія входили до складу суперконтиненту Гондвана, який рухався вниз до Південного полюсу. В пізньому Ордовіку Гондвана досягла Південного полюсу (територіально він співпав з сучасною Західною Африкою).

В середньому Ордовіку від Гондвани відокремився мікроконтинент Авалонія і почав рухатись на північ. Води між Східною Авалонією і Балтикою формували Торнквійський океан (Tornquist Ocean), тоді як новий басейн між Авалонією і Гондваною - став Рейським океаном.

Middle-Late Ordovician Late Ordovician - Early Silurian



Розташування континентів в середньому Ордовіку – ранньому Силурі (за Mac Niocaill et al., 1997).

Згодом, Авалонія приєдналась до східного узбережжя Лаврентії і до південного узбережжя Балтики, сформувавши т.зв. Марітимську провінцію Канади, Ньюфаундленд,

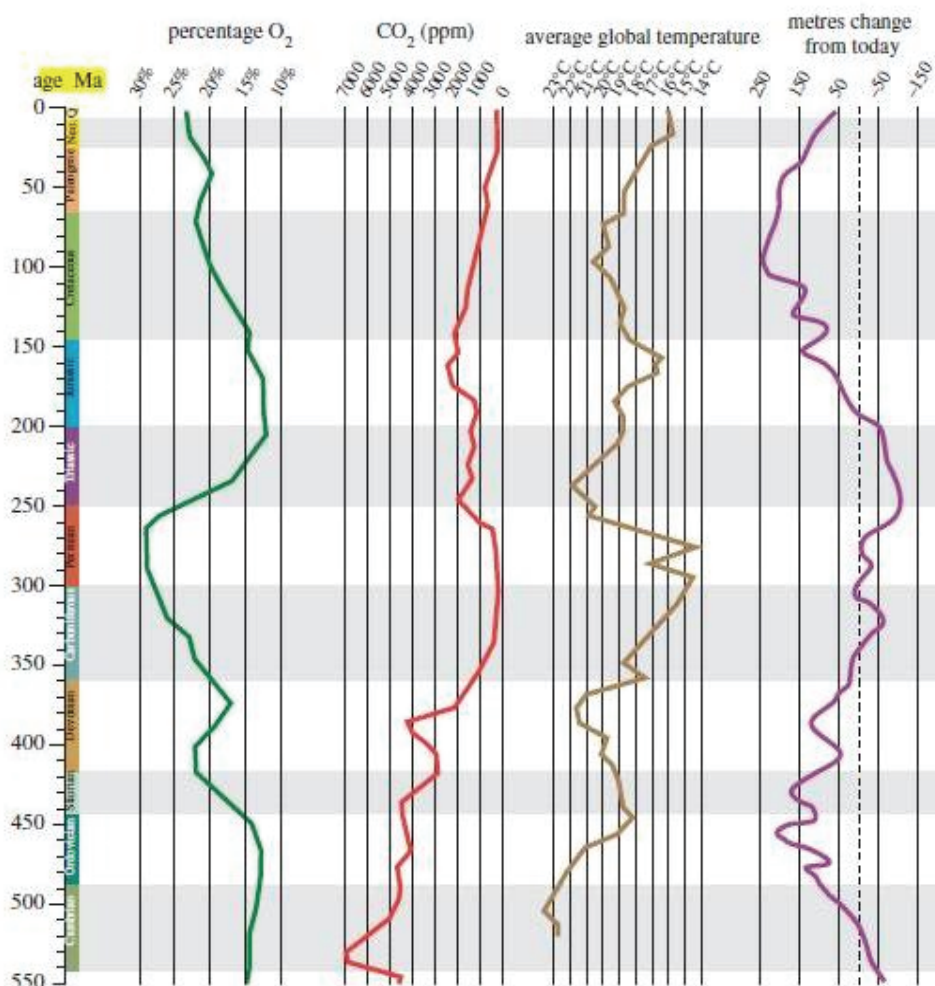
південний схід Ірландії, південь Британії та частину Європи, що оточує сучасну Бельгію. При цьому під час колізії між Західною Авалонією та Лаврентією - повільно закривався океан Япетус.

В пізньому Ордовіку Балтика зіткнулась з Авалонією. З'єднання Авалонії з Балтикою і Лаврентією остаточно закрило океан Япетус і Торнквійський океан (Tornguit Ocean). Це запустило Каледонську орогенію на півночі Англії (за Palaeos.com; <http://bigenc.ru/geology/text/2684119>).

Рівень моря в Ордовіку

В ранньому Ордовіку вулканогенне надходження до атмосфери великої кількості парів води після їх конденсації і осадження у вигляді опадів призвело до подальшого підйому рівня води: трансгресія моря становила +20% порівняно з рівнем води в Світовому океані наприкінці Кембрійського періоду, що сприяло формуванню на суші великої кількості мілководних морів, в яких інтенсивно розвивались живі організми. Зокрема, Африка в Ордовіку мала вигляд мілководних морів і тільки в ранньому Силурі океан пішов із Сахари.

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



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

Але, наприкінці раннього Ордовіка рівень моря різко знизився. Надалі, у середньому – на початку пізнього Ордовіка, рівень моря знову зріс до позначки +200 м порівняно з сучасним рівнем і майже на +150 м порівняно з регресією в ранньому Ордовіку.

Причиною максимально високого в Палеозойській ері стояння океану в Ордовіку був інтенсивний спрединг океанічного дна і надходження ендегенної води в мегациклах евстатичних коливань рівня моря, пов'язаних з циклами збирання-розбирання суперматериків. Зокрема, Ордовицький евстатичний максимум рівня моря був наслідком розколу суперматерика Мезогеї (Родинії). У пізньому Ордовіку посилювались тектонічні рухи земної кори, що призвело до появи розломів і прогинів дна давніх океанів і спровокувало зниження рівня води на 125 м.

*NB: Слід зазначити, що специфіка процесів, які відбуваються в надрах Землі, полягає в тому, що тектоніка плит відстає від вулканізму: тобто, часові інтервали посилення вулканічної активності, зазвичай, передують часовим інтервалам посилення тектонічних рухів.

Іншою причиною зниження рівня моря в пізньому Ордовіку - було накопичення великих мас води в Африканських покривних льодовиках.

Внаслідок падіння рівня води в океанах - обміліло та зникло багато мілководних морів, що стало одним з факторів масового вимирання видів живих організмів наприкінці Ордовицького періоду. Танення льодовиків в самому кінці Ордовіка – призвело до різкого зростання рівня води і викликало другу хвилю масових вимирань біоти.

Клімат в Ордовицькому періоді

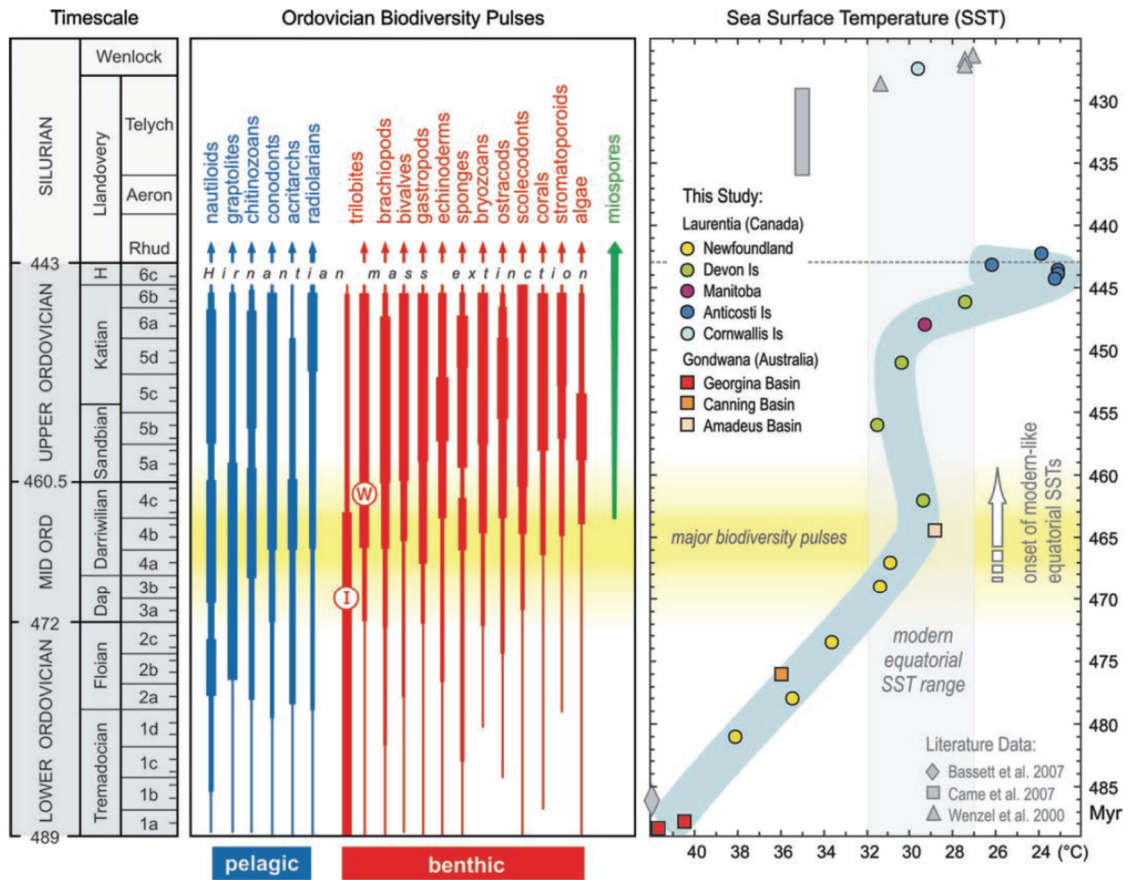
На початку Ордовіка температури навколишнього середовища були дуже високими. Але, поступове ослаблення вулканізму призвело до зниження в ранньому Ордовіку температури від критично-високих значень - до значень, оптимальних для життєдіяльності організмів. Крім того, в пізньому Ордовіку, внаслідок посилення тектонічних рухів земної кори, материк Гондвана почав зміщуватись до Південного полюса. Це також стало однією з причин зниження середніх температур на Землі (зокрема, температури води в океані опустилися, в середньому, з +42⁰С до +30⁰С).

Згідно одних палеокліматичних реконструкцій – середні глобальні температури в Ордовіку градуально знижувалися протягом всього періоду (див. рис. за Benton, 2010). Дані, отримані іншими дослідницькими групами, зокрема, J.A.Trotter з колегами (2008), свідчать про те, що після зниження температур в ранньому Ордовіку, надалі протягом середнього і пізнього Ордовіка - температури підтримувались на досить постійному рівні. Автори дослідження (Trotter et al., 2008) вважають, що саме завдяки зниженню супервисоких температур до оптимальних значень і стала можливою Ордовицька революція біорізноманіття.

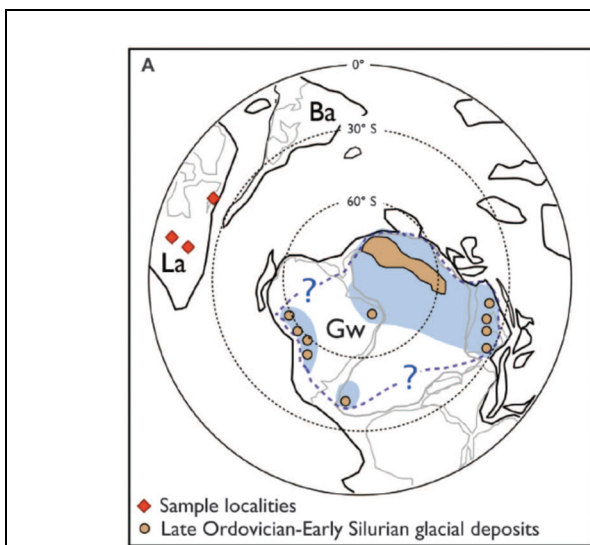
В пізньому Ордовіку на півдні Гондвани почало формуватись покривне зледеніння - одне з найбільших в історії Землі, що, наряду зі зниженням рівня моря, стало однією з причин масового вимирання видів наприкінці Ордовицького періоду. Пізньо-Ордовицьке зледеніння включало кілька льодовикових епох і міжльодовиковій. Вважають, що саме в цей час сформувались нафтові поклади Північної Африки та Аравійського півострова, оскільки за умов масових вимирань біоти + високого тиску та гіпоксії внаслідок формування покривних льодовиків – відмерла органіка не розкладалась повністю, а формувала нафтові поклади.

Хірнантське зледеніння тривало всього кілька сотень тисяч років (Sutcliffe et al., 2000) протягом довгої ранньо-Палеозойської льодовикової ери (Page et al., 2007). Так, аналіз ізотопів кисню показав, що пізньо-Ордовицьке Хірнантське зледеніння тривало 500 тисяч років і за цей час було кілька льодовикових епох (до 5 циклів Міланковича). При цьому на південному полюсі зберігалась постійна льодовикова шапочка, яка розширювалась і стискалась в залежності від умов гляціалів та інтергляціалів. Вважають, що фактором, який запустив

Хірнантську гляціацію, стали зміни в параметрах орбіти Землі (Armstrong et al., 2005; Clark et al., 2009), а глобальною причиною зниження температур в Ордовіку порівняно з Кембрієм стало зниження інтенсивності наземного вулканізму (McKenzie et al., 2016).

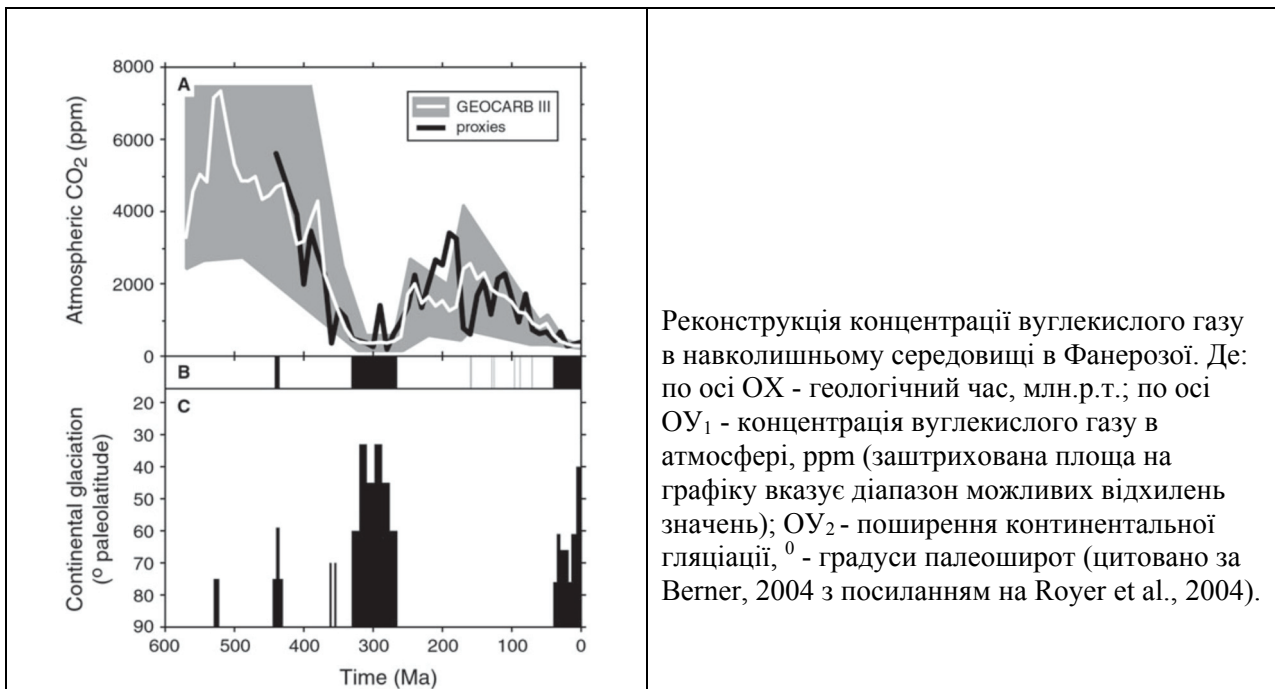


Крива температури поверхні моря в тропічній зоні в Ордовіку - Силурі, отримана на підставі аналізу ізотопів кисню в апатитах викопних конодонтів відповідного геологічного віку. Де: Timescale - шкала геологічного часу, млн. років; Ordovician Biodiversity Pulses - сплеск Ордовіцького біорізноманіття; Sea Surface Temperature (SST) - приповерхнева температура води; Laurentia (Canada) - Лаврентія (Канада); Gondwana (Australia) - Гондвана (Австралія); modern equatorial SST range - сучасний діапазон приповерхневих екваторіальних температур (за Trotter et al., 2008).



Реконструкція розташування континентів наприкінці Ордовіцького періоду (вид з Південного полюса) Де: блакитна штриховка - вказує мінімальне поширення льодовиків; пунктирна лінія - зона максимального поширення льодовиків; GW - Гондвана; Ba - Балтика; La - Лаврентія; Late Ordovician - Early Silurian glacial deposits - гляціальні депозити пізнього Ордовіка - раннього Силура (цитовано за Finnegan et al., 2011).

Слід відзначити, що парадокс пізньо-Ордовицької гляціації полягає в тому, що Хірнантський гляціальний максимум 440 млн.р.т. супроводжувався досить високим рівнем вуглекислого газу в навколишньому середовищі (див. рис. за Berner, 2004). Цей факт ще раз підтверджує важливість впливу різних факторів (хімічних, тектонічних, космічних, океанографічних і т.н.) на встановлення середніх температур на Землі.



На думку Ghienne et al (2005), Хірнантська льодовикова епоха розпочалась внаслідок зниження рівня моря: Африка в цей час мала вигляд мілководних морів, зниження рівня моря і ізолювання від великого океану - порушило теплоперенос і мілководні моря замерзли.

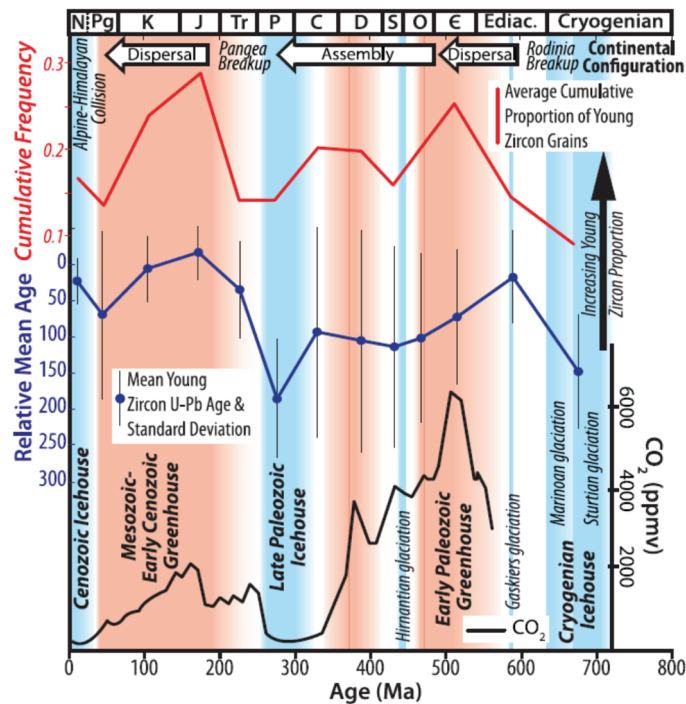
Крім того, вважають, що в утворенні покривного зледеніння важливу роль зіграло формування срединно-океанічних хребтів навколо півдня Гондвани, які порушили циркуляцію теплих та холодних океанічних вод. Різке зниження температур і падіння рівня моря в свою чергу спровокували першу хвилю пізньо-Ордовицького вимирання біоти.

На межі Ордовик-Силур посилювався вулканізм, що призвело до зростання концентрації вуглекислого газу, підйому температури навколишнього середовища і танення Африканських льодовиків. Проте, на сьогодні, вважають, що дуже різке потепління було спровоковане зміною положення вісі обертання Землі внаслідок перевантаження Південного полюсу значними континентальними масами Гондвани + покривними льодовиками, що утворились на її поверхні. Протягом наступного періоду - Силуру – поступово Гондвана опинилась в низьких теплих широтах внаслідок зміни положення вісі обертання Землі майже на 75 градусів. Вихід Гондвани за межі Південного полярного кола викликав танення Африканських льодовиків.

Потепління, що розпочалось, і зростання рівня моря спровокували другу хвилю масового вимирання біоти наприкінці Ордовика.

Встановлена кореляція між інтенсивністю наземного вулканізму і кліматичними умовами на Землі. В ході континентального вулканізму вивергаються магми при кристалізації яких утворюються молоді циркони. Виявлення присутності молодих цирконів в осадових породах певного віку є критерієм наявності наземного вулканізму в дану епоху.

Дослідження, проведені McKenzie N.R. з колегами (2016) з використанням даного методичного підходу, дозволили встановити, що саме в епохи інтенсивного наземного вулканізму клімат на Землі був теплим, тоді як епохи мінімального наземного вулканізму супроводжувалися льодовиковими періодами в Кріогенії, в пізньому Ордовику, в пізньому Палеозої і в Кайнозойському еру (за McKenzie et al., 2016).



Кореляція між теплими епохами і періодами інтенсивного накопичення молодих цирконів в породах. Де: по осі ОХ - геологічний вік, млн.р.т.; по осі ОУ - червона крива - накопичення молодих вулканогенних цирконів в осадових породах відповідного віку; чорна крива - концентрація вуглекислого газу в атмосфері, ppmv; блакитними вертикальними смугами виділені льодовикові епохи; червоними вертикальними смугами виділені епохи теплого клімату на Землі (за McKenzie et al., 2016).

Біота в Ордовицькому періоді

Відновлення біоти після термінального Кембрійського вимирання. Наприкінці Кембрію відбулося масове вимирання біоти через різкі коливання рівня моря: головним чином вимерли сидячі, малорухливі і дрібнорозмірні організми. В ранньому Ордовіку почалося поступове відновлення Кембрійських фаун. А оскільки температури навколишнього середовища стали більш комфортними (вже не було Кембрійської жары), то відновлення біоти йшло швидко, що призвело в середині Ордовіка до перенаселення екосистем.

Відомо, що перенаселення екосистем – це найбільший стрес для живих організмів. Цей стрес, одночасно з дією інших факторів, запустив в середньому Ордовіку процеси диверсифікації в екосистемах. Диверсифікація – це поява нових груп організмів (нових видів, родів, родин, рядів, класів, типів і т.н.). Яка користь від диверсифікації при перенаселенні екосистем? В ході диверсифікації з'являються нові групи організмів, які спроможні заселяти нові екологічні ніші, що, в свою чергу, знімає тиск в системі взаємовідносин між організмами.

Таким чином, в середньому Ордовіку розпочалася Ордовицька революція біорізноманіття, в ході якої швидкість появи нових груп організмів зросла в 3 - 100 разів і була максимальною за всю історію Фанерозою.

Ордовицька революція біорізноманіття

Приблизно 470 млн.р.т. в середині Ордовіка почався небувалий сплеск видоутворення, в ході якого кількість різних морських видів збільшилась в 3-100 разів.

*NB! Диверсифікація - це процес збільшення таксономічної різноманітності організмів. Диверсифікація починається, як правило, при дестабілізації спільноти організмів або місця їх існування.

Причини, що викликали посилене видоутворення у живих організмів в середині Ордовика:

а) перенаселення екосистем (NB: перенаселення - це один з найбільш потужних стресових факторів, що запускають процеси перебудови ДНК в геномах живих організмів і сприяють появі нових видів);

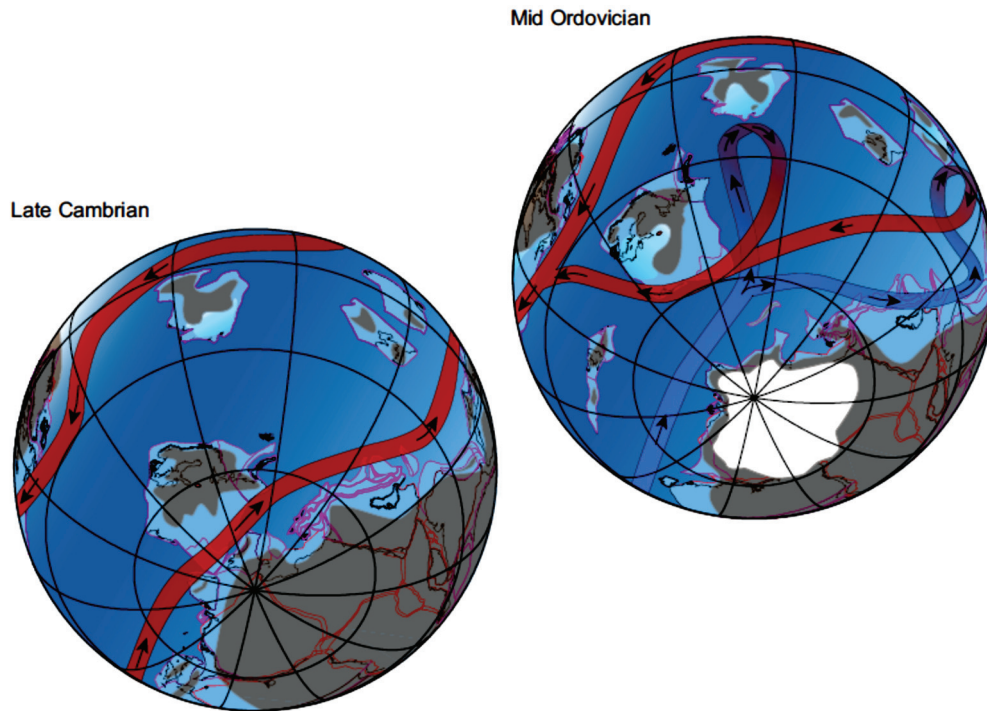
*Висока концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі і оптимальні температури (відсутність Кембрійської спеки) сприяли масовому розмноженню фотосинтезуючих організмів, зокрема, водоростей, і, як наслідок, - посиленому розмноженню в екосистемах Ордовика організмів, які формують інші ланки трофічного ланцюга: тобто травоїдних і хижих тварин. Таким чином, до середини Ордовика, екосистеми виявились перенаселеними живими організмами.

б) зростання в навколишньому середовищі концентрації радіоактивних ізотопів хрому і осмію, характерних для метеоритів-хондритів (приблизно 500 млн.р.т. в Сонячну систему потрапили уламки великого астероїда, частина з яких випала на Землю, що підвищило загальний рівень радіоактивності в екосистемах Ордовика; сьогодні великі осколки цього астероїда утворюють астероїдну родину Флори);

в) зменшення рівня моря на межі ранній-середній Ордовик, що призвело до географічної ізоляції організмів у мілководних морях і сприяло видоутворенню в цих локальних водоймах.

***У відкладеннях раннього Ордовика, віком приблизно 480 млн. років, знаходять велику кількість метеоритів і космічного пилу.** Наприкінці Дапінгія - в астероїдному поясі зруйнувалось велике хондритне тіло, що призвело до падіння метеоритів-хондритів на Землю. Вважають, що метеоритний шторм спровокував Ордовицьку наземну революцію біорізноманіття. Дослідження, проведені Schmitz В. з колегами (1997), показали, що кількість метеоритів в ранньо-Ордовицьких відкладеннях на один - два порядки (тобто в 10 - 100 разів) перевищує сучасний рівень. А аналіз ізотопів осмію і іридію виявив в 10 разів більше надходження на поверхню Землі космічного пилу в ранньому Ордовику порівняно з сучасними значеннями. Розпад ренію-187 до осмію-187 дає різну ізотопну композицію осмію, що дозволяє відрізнити детритні та водні джерела осмію від космічного та мантійного джерел. Так, в детриті співвідношення ізотопів $^{187}\text{Os}/^{186}\text{Os}$ приблизно складає 10,5, тоді як в метеоритах-хондритах (як Ордовицьких, так і сучасних) - 1,05. Автори роботи (Schmitz et al., 1997) вважають, що значне накопичення космічного матеріалу у відкладеннях раннього Ордовику пов'язано з руйнуванням L-хондритного космічного тіла, яке відбулось приблизно 500 млн.р.т. (Bogard et al., 1995).

***Середньо-Ордовицький сплеск диверсифікації був ініційований різким похолоданням і запуском конвеєра глибинних океанічних течій.** Велика Ордовицька Подія Біорізноманіття (The Great Ordovician Bio Diversification Event, GOBE) - це найбільш швидке в Фанерозойській історії Землі збільшення біорізноманіття морських груп живих організмів. Що запустило цей сплеск диверсифікації? Одним з імовірних чинників є кліматичні зміни, в ході яких парникові умови змінились льодовиковою епохою. Тривалий час вважалось, що зледеніння Гондвани почалось в пізньому Ордовику. Проте, Rasmussen С.М. з колегами (2016) в своїй роботі вперше показали, що в середньому Ордовику мало місце несподіване різке похолодання з настанням льодовикової епохи, яку можна порівняти за магнітудою з Четвертинними гляціациями. Автори дослідження показали, що ініціація цієї льодовикової епохи за часом збіглась з епохою сплеску диверсифікації морської біоти в середньому Ордовику. Автори дослідження припустили, що льодовикові умови збільшили градієнти широтних і глибинних температур в океанах і запустили конвеєр океанічних течій (Early Palaeozoic Great Ocean Conveyor Belt).



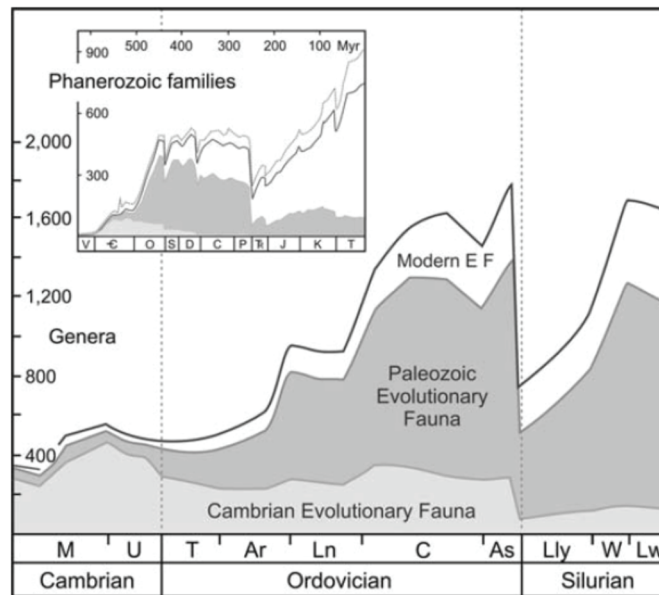
Гіпотетичний океанічний конвеєр течій в пізньому Кембрії і в середньому Ордовіку. У пізньо-Кембрійських парникових умовах широтний температурний градієнт був слабким, що не дозволяло забезпечити циркуляцію глибинних океанічних вод і призводило до еуксинії в придонних шарах океанів (тобто до нестачі кисню + надлишку сірководню). Різке похолодання в середині Ордовіка створило значний широтний і глибинний градієнт температур, що запустило конвеєр глибинних океанічних течій (за Rasmussen et al., 2016).

Цей конвеєр забезпечив формування зон апвеллінга і таким чином, створив новий екопростір для первинних продуцентів органіки в океанах, що стало продуктивною основою Ордовіцької морської революції біорізноманіття. Автори дослідження припустили, що зареєстроване в дану епоху зростання значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 ($\delta^{13}\text{C}$), відоме як Середньо-Дарревільська ізотопна екскурсія вуглецю (the Middle Darriwilian Isotopic Carbon Excursion, MDICE), відображає глобальну відповідь екосистем на зростання біопродуктивності (за Rasmussen et al., 2016). Однак, згідно з іншими даними - зростання даного показника швидше за все може відображати поліпшення оксигенації глибин океану внаслідок запуску океанічного конвеєра течій.

Прискорена біодиверсифікація розпочалась в середині Ордовіка; однак, пік диверсифікації припадає на пізній Ордовік. В результаті Ордовіцької біологічної революції відбулась заміна Кембрійської еволюційної фауни значно складнішими Палеозойською та Сучасною еволюційними фаунами. Ордовіцька революція біорізноманіття несподівано була зупинена катастрофічним Хірнантським вимиранням біоти наприкінці Ордовіка через швидке зростання льодовикового покриву на Південному полюсі (Brenchley et al., 1994).

Морські еволюційні фауни Фанерозою. Sepkoski J. (1981, 1984) запропонував виділити три морські еволюційні фауни - Кембрійську, Палеозойську і Сучасну. Кожна успішна фауна характеризується повільною швидкістю появи, але більш високою різноманітністю порівняно з попередньою фауною. При цьому класи в межах кожної фауни мають подібну швидкість появи і зникнення. Палеозойські фауни з'явилися ще на початку Кембрію. Однак, впродовж Кембрію панували Кембрійські еволюційні фауни. М'якотіла фауна Кембрію зникла з геологічного літопису наприкінці середнього Кембрію. Після цього почала домінувати Палеозойська еволюційна фауна. Однією з причин зникнення Кембрійських фаун – було масове вимирання організмів. Хоча, за іншими даними, основна

причина полягає в поганому збереженні м'яких тканин в геологічному літописі, а не в повному зникненні цих груп організмів.



Зміни біорізноманіття морської фауни в геологічному часі з середини Кембрію до Силура (окрім Прідолі) на рівні родів (з модифікаціями за Sepkoski, 1996). Де: по осі ОХ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ1 (великий графік) – кількість родів (genera) морських організмів; по осі ОУ2 (вставка) – кількість родин (families) морських організмів; Кембрій (Cambrian): М - середній, U - верхній; Ордовик (Ordovician): Т - Тремадок, Аг - Ареніг, Ln - Лланвірн, С - Карадок, As - Ашгілл; Силур (Silurian): Lly - Ллендовері, W – Венлок; Lw - Людлоу. Вставка в малюнок - Фанерозойське таксономічне різноманіття морської фауни на рівні родин (з модифікаціями за Sepkoski, 1996).

Р. Van Roy з колегами (2010) у відкладеннях раннього Ордовіка знайшли скам'янілості різноманітної м'якотілої фауни на території сучасного Марокко (Африка). Ці скам'янілості виявилися морфологічно подібними м'якотілій фауні Кембрію.

Палеонтологічні знахідки Р. Van Roy з колегами (2010), показали, що середньо-Кембрійські еволюційні фауни відігравали важливу роль в різноманітті і в екологічній структурі глибинних морських співтовариств і після середини Кембрію. А дослідження інших вчених виявили, що багато представників Кембрійської еволюційної фауни дожили щонайменше до Девона (Kuhl et al., 2008, 2009; Friend et al., 2002).

Таким чином, Кембрійські еволюційні фауни, виявились не такими короткоіснуючими, як вважалося раніше.



Мареломорфне членистоноге, що належить до роду *Furca* - один з представників м'якотілої Кембрійської фауни, виявлений у відкладеннях Ордовіку (за Van Roy et al., 2010).

Геоекотонний ефект. Дослідження, проведені Р. Bretsky і S.Klofak (1985), показали, що в пізньому Ордовіку найбільше видове розмаїття морських раковинних безхребетних було характерно для прибережних зон, від яких багато донних морських безхребетних розселялись потім в глиб моря на шельф. Таким чином, нові види з'являлись в прикордонних прибережних (т.зв. геоекотонних) зонах, а потім поступово розповсюджувались по морській платформі в напрямку від берега в глиб океану.

Освоєння глибин та нових акваторій фаунами Ордовіка. До середнього Ордовіка - тварини жили в прибережних зонах на мілководді на дні. Але вже в середньому Ордовіку, внаслідок конкуренції за ресурси, тварини почали освоювати морські простори і цьому розселенню сприяло розмноження планктону. Крім того, наприкінці Кембрію у багатьох тварин з'явилися плаваючі багаті жовтком яйця, які дозволяли ембріонам розселятись дуже широко (оскільки вони могли довго плавати, харчуючись жовтком своїх яєць до того моменту як осядуть на дно і почнуть формувати дорослу особину) (за Palaeos.com).

Конкуренція як фактор макроеволюції на прикладі брахіопод і двостулкових молюсків. Морські двостулкові молюски та брахіоподи мають ніші, що перекриваються, і, таким чином ці групи організмів можуть конкурувати за харчові ресурси і екопростір. Крім того, встановлено, що в процесі еволюційної історії розвитку цих двох груп організмів різноманітність брахіопод знижується, а різноманітність двостулкових молюсків збільшується. Liow L.H. з колегами (2015) досліджували динаміку появи і вимирання груп морських двостулкових молюсків і брахіопод, починаючи з Ордовіка і до сьогоднішніх днів. Автори роботи, використовуючи стохастичні диференціальні рівняння, встановили статистичну значимість кореляції між динамікою диверсифікації брахіопод і двостулкових молюсків і п'ятьма факторами навколишнього середовища геологічного минулого. Отримані дані свідчать про те, що жоден з досліджених факторів навколишнього середовища не був причиною диверсифікації даних груп організмів. Однак, збільшення швидкості вимирання двостулкових молюсків - сприяло зростанню швидкості диверсифікації брахіопод. Цей факт свідчить про те, що двостулкові молюски пригнічують еволюцію брахіопод (за Liow et al., 2015).

Особливості диверсифікації біоти в Ордовіку (за Palaeos.com). Ранньо-Ордовіцька радіація біоти включала і стару Кембрійську фауну, і нові групи, які з'явилися наприкінці Кембрію і в ранньому Ордовіку. В середньому Ордовіку (у Дапінгії) відбулось: а) заміщення Кембрійської фауни середньо-Палеозойською біотою; і б) подальша радіація цих таксонів в спеціалізовані форми, здатні заселити дно шельфу, а також сформувати відкриті пелагічні спільноти - тобто, почалось формування екосистем, в яких до цього не було тваринного компонента. Зокрема, диверсифікували пелагічні радіолярії, у яких при цьому з'явилися раковини, а також диверсифікували пелагічні граптоліти. В цілому, важливим в радіації біоти в Дапінгії (середній Ордовік, 472-468 млн.р.т.) є не ступінь радіації і не новизна груп, що радіують, а селективність груп, які диверсифікували.

*Пелагічні організми - рослини та тварини, які мешкають у товщі води (від поверхні до дна), тобто у межах пелагічної зони. Пелагічні організми поділяються на такі групи: а) організми, які пасивно плавають на поверхні, або у під поверхневому шарі (плейстон, нейстон); б) організми, які пасивно плавають у товщі води (планктон); в) організми, які активно плавають у товщі води (нектон) (за Вікіпедією, https://uk.wikipedia.org/wiki/Пелагічні_організми).

Ендемічність Ордовіцьких фаун (за Palaeos.com). В Ордовіку були дві основні географічні провінції: а) північна екваторіально-тропічна; б) південна, холодно-водна в Гондвані. Континенти були подібні островам через високий рівень моря. В ранньому-середньому Ордовіку океан Япетус був широко розкритий, що було бар'єром для міграції

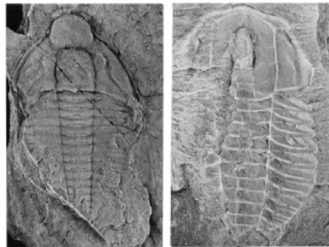
біоти морського шельфу: тобто в цих двох провінціях були різні трилобіти, різні брахіоподи і т.н.

Фауни раннього Ордовіка характеризувались ендемічністю: між локальними фаунами були різкі відмінності. Причини: просторова ізоляція континентів. Так, Авалонія і Балтика були розташовані на південь і схід від Лаврентії і не контактували з іншими континентами. Сибір була на північному сході. Між ними був широкий океан Япетус. Далі на схід були розташовані мікроконтиненти, які в далекому майбутньому сформують Азію. Ще східніше - Австралія і Китай формували хвіст східної Гондвани. Інша частина Гондвани лежала на південь і являла собою величезний континент на південному полюсі. Гондвана стала бар'єром для обміну морськими фаунами.

У пізньому Ордовіку була відзначена тенденція до міграції організмів між провінціями і до космополітизму. Причини: а) зміни характеру циркуляції океанічних вод, що змінило просторовий розподіл планктонних личинок; б) зближення континентальних мас - все це зробило можливим міграцію організмів.

Так, у Катії (пізній Ордовік, 456-446 млн.р.т.) відбулось зіткнення Авалонії, Балтики та Лаврентії. Закриття північного океану Япетус в Катії вплинуло на океанічні течії вздовж берега і призвело до зникнення ендемічності морської фауни навколо трьох континентів. При цьому, Сибір і Перуніка (Perunica) перебували досить близько до Балтики для того, щоб відбувався обмін біотой.

Хемоавтотрофія у морських тварин. Оленіди - це пізньо-Кембрійські (505 млн.р.т.) - Ордовицькі (445 млн.р.т.) трилобіти, толерантні до придонних умов з низьким вмістом кисню і з високою концентрацією сірки. Оленіди населяли давні океани протягом приблизно 60 млн. років і потім вимерли наприкінці Ордовіка. Причиною стійкості оленід до таких умов - були ендосимбіотичні хемоавтотрофні сірчані бактерії, що жили всередині їх клітин і використовували сірку в складі сірководню як джерело енергії для життєдіяльності (Fortey, 2000).



Трилобіти *Parabolinella bolbifrons* з групи оленід - хемоавтотрофні морські тварини, у клітинах яких жили ендосимбіотичні сірчані бактерії. На фотографіях фосилій видно дегенерацію ротового отвору на черевній стороні трилобітів - оленід. Ранній Ордовік, Болівія (за Fortey, 2000).

Наявністю хемоавтотрофних ендосимбіонтів пояснюються деякі особливості морфології оленід. Зокрема, широкі груди і велика кількість грудних сегментів, тонка кутикула, дегенерація ротового отвору на черевній стороні тіла трилобіта. Аналогічні симбіотичні бактерії були знайдені і у деяких сучасних морських тварин: членистоногих, вестіменіфер, анелід, двостулкових молюсків (Fisher, 1990). Вважають, що симбіоз тварин з фотосинтезуючими бактеріями з'явився в Едіакарії (McMenamin, 1998). Багато оленідоморфних фосилій знайдено в Кембрійських відкладеннях.

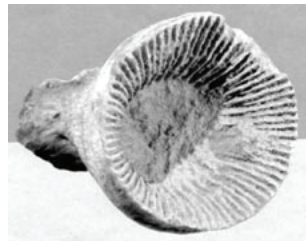
Автор роботи (Fortey, 2000) дійшов висновку, що симбіоз з хемоавтотрофними бактеріями, був досить поширеним серед давніх членистоногих. Про деталі культивування сірчанних бактерій оленідами можливо тільки спекулювати. Наприклад, якщо провести аналогію з сучасними морськими хемоавтотрофними тваринами, то можливо припустити, що сірчані бактерії мешкали у довгих зябрових філаментах оленід. Слід зазначити, що не тільки оленіди були хемоавтотрофними трилобітами. Серед інших груп трилобітів виявлені аналогічні конвергентні оленідоморфні ознаки (Fortey & Owens, 1990). Наприклад, у трилобітів Силурійського роду *Aulacopleura* (Hughes & Chapman, 1995).

Ордовик – період панування організмів-фільтраторів (за Palaeos.com). В Ордовику різко зросла кількість організмів – фільтраторів за типом харчування. Кембрійські організми були в основному детритофагами, що плазували і рилися в донних відкладеннях. У Кембрії було мало плаваючих хижаків. Були й фільтратори, але їх було обмаль. В Ордовику різко зросла кількість мікропланктону, що призвело до зростання кількості і різноманітності організмів-фільтраторів. Так, вперше з'явилися корали (і ругози, і табуляти), двостулкові молюски, планктонні граптоліти, тощо.

З'явилися мохуватки у великих кількостях (вони теж - фільтратори). Це були основні колоніальні тварини того часу. Дальніми кузенами мохуваток є брахіоподи. Вони також були успішними в Ордовику. Після скромного початку в Кембрії - брахіоподи значно збільшили своє різноманіття і чисельність - з'явилося 14 нових супер-родів цих тварин (вони теж - фільтратори). Серед молюсків - з'явилися двостулкові молюски (фільтратори за типом харчування).

Відновлення рифових екосистем в середньому Ордовику. Коралові поліпи. В морях після Кембрійського вимирання організмів-рифобудівників, протягом майже 50 млн. років, що передували середньому Ордовику, рифи були повністю відсутні. Середній Ордовик був часом повернення рифового біома (за Stanley, 1998). Рифові екосистеми, які відновилися, як і все середньо-Ордовицьке життя, були сумішшю старих рифових форм і форм, що вперше з'явилися. Ці рифи - були новою варіацією бактеріальних строматолітів посиленних губками і кальцифікованими червоними водоростями. До цієї спільноти додалися морські лілії (які вперше з'явилися в середньому Кембрії), а також корали-табуляти і мохуватки - які з'явилися в ранньому Ордовику. Слід відзначити, якщо в Кембрії в екологічній ніші будівельників рифів домінували губки, то вже в Ордовику губок значно потіснили коралові поліпи.

В Ордовику в класі Коралові поліпи з'явився новий ряд – чотирипроменеві корали-ругози. У середньому Ордовику саме ругозові корали і масивні строматопороїдні губки сформували зразок будови рифів на наступні 100 - 200 млн. років (за Palaeos.com).



Чотирипроменеві корали - ругози. Ордовик. Тип Кнідарії. Клас Коралові поліпи. Ряд ругози.
(http://scfh.ru/lecture/pokhvalnoe-slovo-katastrofam-2906201510/?sphrase_id=3470335)

*У середині Кембрію вимерли рифи, побудовані губками. Тільки в середині Ордовику знову з'явилися рифи, але вони вже були побудовані кораловими поліпами, а не губками. Чому? Можливо, коралові поліпи в умовах Ордовика виявились більш конкурентоспроможними? Швидше росли, як більш складно влаштовані організми? А в Кембрії їм було дуже жарко?

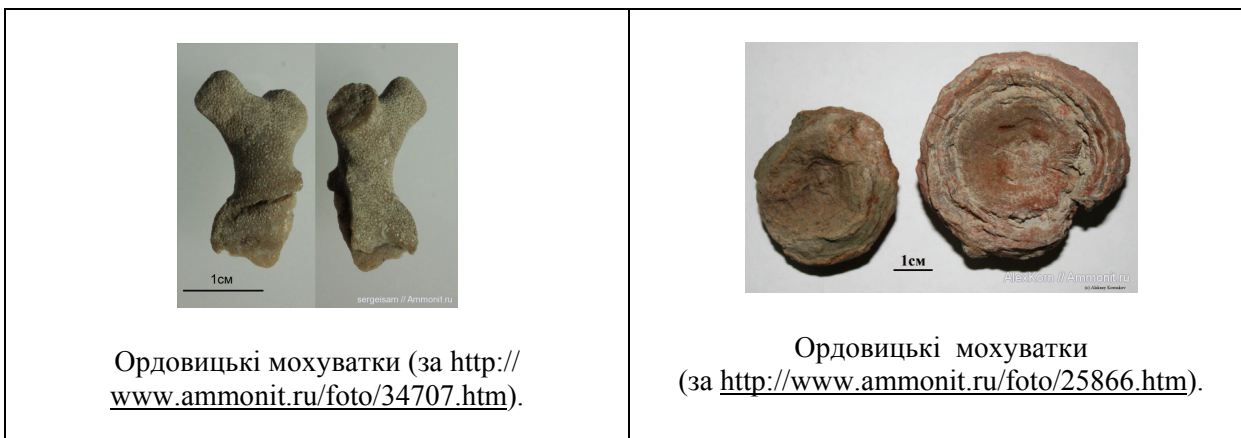
*NB! Згідно з методом молекулярного годинника, ще наприкінці Едіакарського періоду предкова лінія коралів розділилась на два підкласи: восьмипроменеві корали (*Octocorallia*, їх поліпи мають по 8 щупалець навколо ротового отвору і внутрішній скелет) і шестипроменеві корали (*Hexacorallia*, їх поліпи мають по шість щупалець навколо ротового отвору і зовнішній скелет).

Підклас Шестипроменеві корали включає 12 рядів, серед яких: *Zoantharia*, *Actiniaria*, *Antipatharia*, *Scleractinia*, *Corallimorpharia*, *Rugosa* (чотирипроменеві корали), *Tabulata* та ін. Безперечні скам'янілості табулят і ругоз датуються кінцем Кембрію - початком Ордовика. Ці групи Шестипроменевих коралів з'явилися наприкінці Кембрію (488 млн.р.т.) і проіснували до Пермської катастрофи 251,4 млн.р.т. Після вимирання табулят і ругоз, їх змінили

Шестипроменеві корали ряду *Scleractinia*, безперечні скам'янілості яких датуються приблизно починаючи з періоду 245 млн.р.т. і існує ця група по сьогоднішній день (проте, згідно методу молекулярного годинника ряд *Scleractinia* мав появиться не пізніше Ордовіка; цілком можливо, що поки просто не знайдені скам'янілості більш раннього віку). Достовірні скам'янілості чорних коралів (ряд *Antipatharia*) датуються раннім Ордовіком (470 млн.р.т.) (Baliński et al., 2012). З'явившись в Ордовіку, ця група коралів збереглась і по сьогоднішній день.

*NB! Ізотопний аналіз, проведений Zapalski M. (2013), показав, що симбіоз коралів табулят з водоростями з'явився не раніше середини Силурійського періоду (430 млн.р.т.).

Мохуватки. У Ордовіку з'явився новий тип тварин - Мохуватки.



Мохуватки - це невеликі морські колоніальні організми. Колонія мохуваток схожа на нарости моху на підводних каменях, звідки і пішла назва нового типу. Колонії мохуваток - дуже незвичайні. У них різні особини виконують різні функції: так, одні особини годують всю колонію, інші захищають всю колонію, треті забезпечують розмноження колонії, четверті - очищають колонію і т.н. Таким чином, складна колонія з тисяч маленьких тварин за характером функціонування схожа на один цілісний складний організм.

Сліди тварин-свердловальників на поверхні і всередині колоній мохуваток. Vinn O. з колегами (2014) були описані маленькі отвори (тріпаніти, Trypanites) і великі отвори (оспріонеїди, *Osprioneides kampto*) в колоніях Ордовицьких мохуваток. Форма, діаметр і глибина великих отворів свідчать про те, що вони могли бути зроблені поліхетними хробаками, які виділяли хімічні речовини для руйнування твердої речовини колонії мохуваток. Оскільки в колонії мохуваток відсутні сліди самозахисту і репарації тканин, пошкоджених тваринами-свердловальниками, Vinn O. з колегами (2014) прийшли до висновку, що або тварини-свердловальники проникали в колонію вже після її смерті, або - практично відразу після нападу тварини - колонія вмирала.

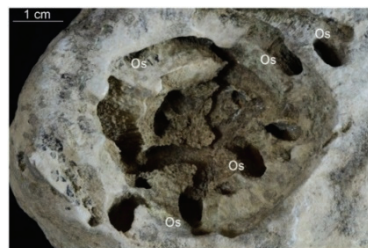
Vinn O. з колегами (2014) користуються терміном «інфаунізація» і вважають, що ходи всередині колоній мохуваток використовувалися тваринами-свердловальниками для самозахисту від хижаків.

*NB! **Інфауна** – це різновид донних (бентосних) організмів, які мешкають безпосередньо всередині донного осаду дна річок, озер, ставків, морів і океанів. Включає багато видів молюсків, голкошкірих, кільчастих і круглих черв'яків, личинок комах, деяких риб, каменеточців (деякі губки, моллюски, морські їжаки) і червиць (моллюск *Teredo*, деякі ракоподібні). Залежно від ґрунту виділяють пелофільну (в мулі), псаммофільну (в піску), літофільну (в каменях), аргілофільну (в глині) інфауни (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Аналогічні великі отвори до цього знаходили в тілі строматопороїдей і табулятних коралів. Слід зазначити, що такі великі ходи не були знайдені просто в твердих субстратах (наприклад, в карбонатних породах відповідного віку), хоча - карбонатні породи створюють значно більшу площу для життя, в порівнянні з колонією мохуваток. Ряд дослідників вважають, що це відбувалося тому, що тіло мохуватки легше «просвердлити», ніж гірську породу.



Отвори, зроблені в колонії мохуваток різними організмами: Os - великі ходи, оспріонеїди (*Osprioneides kampt*); Tr - маленькі отвори, тріпаніти (*Tryanites*). 1 бар = 5 см (за Vinn et al., 2014).

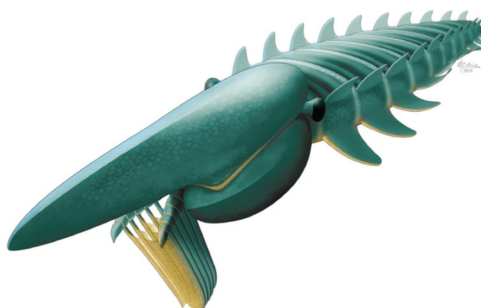


Великі отвори - оспріонеїди (*Osprioneides kampt*, Os), зроблені тваринами-свердлувальниками в колонії мохуваток. Ордовик. 1 бар = 1 см (за Vinn et al., 2014).

Ордовик був епохою значного зростання кількості отворів і ходів в твердих субстратах. Інтенсивність і різноманітність форм біоерозії твердих субстратів в Ордовіку привели до появи терміну Ордовицька Революція Біоерозії (the Ordovician Bioerosion Revolution). Найбільш ймовірними причинами інфаунізації (тобто переходу організмів до життя всередині донного осаду) - вважається зростання тиску хижаків + освоєння нових екологічних ніш безхребетними тваринами (за Vinn et al., 2014).

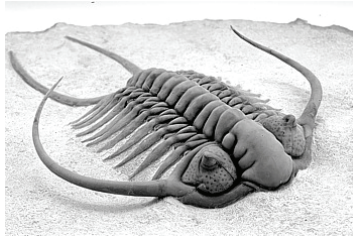
Поява нових груп аномалокарисів – фільтраторів за типом харчування. В Ордовіку з'явилися гігантські аномалокариси – фільтратори за типом харчування.

Аномалокариси відносяться до базової для членистоногих групи. Van Roy P. з колегами (2015) у відкладеннях на території Марокко описали скам'янілості гігантського ранньо-Ордовицького аномалокариса, який досягав у довжину 2 м і був фільтратором за типом харчування. Поява у аномалокарисів такого типу харчування опосередковано свідчить про розвиток планктону в екосистемах в ході подій Великої диверсифікації в Ордовіку (The Great Ordovician Biodiversification Event) (за Van Roy et al., 2015).



Реконструкція зовнішнього вигляду аномалокариса - фільтратора за типом харчування (за Van Roy et al., 2015).

Трилобіти. Ордовицькі трилобіти здебільшого абсолютно відрізнялись від їх Кембрійських попередників. Багато хто з них придбав химерні шипи (колючки) і потовщення. Одні трилобіти - стали нектонними плавцями і придбали великі очі з тисяч фасеток, а інші трилобіти - навпаки, втратили свої очі.



Ордовицький трилобіт (за http://www.paleoart.com/static/fossils_photo_gallery/russian_ordovician_trilobite_paraceraurus_exsull-2-th.jpg).

Ордовицькі трилобіти (Тип Членистоногі) вели соціальний спосіб життя – серед фосилій виявлені ланцюжки з десятків і навіть сотень трилобітів, які з'єднувались один з одним голова-хвіст, мабуть, для більшої безпеки (оскільки на оптично більший організм не кожен хижак зважиться напасти). Таку стратегію і сьогодні проводять деякі морські безхребетні.

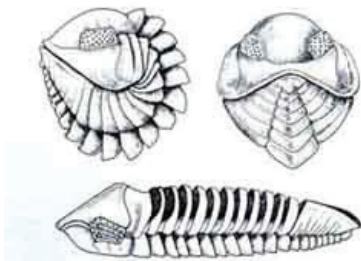
Ордовицькі трилобіти навчились згортатись, захищаючи вразливе черевце від укусів хижаків. Крім того, у деяких Ордовицьких трилобітів з'явилися очі на стеблінках. Це свідчить про те, що ці трилобіти почали зариватися в придонний мул, виставляючи тільки очі на стеблінках, для огляду навколишнього середовища. Така зміна морфології тіла і поведінки трилобітів побічно свідчить про посилення тиску хижаків в Ордовицьких екосистемах. Хто полював на трилобітів? Хижі ракоскорпіони, головоногі молюски наутілузи і ортоцераси, а також інші мешканці Ордовицьких морів і океанів (морські зірки, офіури, мечохвости та ін.).



Ланцюжок з викопних трилобітів
(<http://www.ammonit.ru/upload/news/tril3.jpg>)



Скам'янілі рештки трилобіта, який згорнувся в клубок. Ордовик (за <http://haritonoff.livejournal.com/183221.html>).



Деякі Ордовицькі трилобіти були спроможними згортатись таким чином, щоб їх міцна "броня" повністю прикривала більш вразливу черевну порожнину.



Поява очей на стеблінках у деяких Ордовицьких трилобітів
(<http://www.nkj.ru/upload/iblock/>).

Хеліцерові. Згідно з методом фосилій, в Ордовицькому періоді в типі Членистоногі з'явився підтип Хеліцерові (хеліцери - це особливі, іноді отруйні, гачки на одній з пар кінцівок членистоногої тварини), тоді як за методом молекулярного годинника - предок Хеліцерових

відокремився від Ракоподібних не пізніше 600 млн.р.т. Серед Хеліцерових з'явилися мечохвости, ракоскорпіони та ін. групи організмів.



Мечохвіст - представник хеліцерових. Ордовик.
Існують до сьогоднішніх днів
(за <http://dino.claw.ru/imgsm/1290-4.jpg>).



Один з представників Ордовицьких ракоскорпіонів (за <http://4.bp.blogspot.com/-80aqoxTnbbI/U3RhO>).

Поняття «живі фосилії» (на прикладі мечохвостів). Цікаво відзначити, що скам'янілості мечохвостів віком 445 млн.р.т. практично не відрізняються за морфологією від сучасних мечохвостів. Починаючи з часів Ч.Р. Дарвіна такі організми почали називати «живі скам'янілості». У цю категорію потрапили сучасні латимерії (родичі Девонських кистеперих риб), туатари (василіски, Пермські рептилії), дерева араукарії (Юрський період), риби-химери (Силурійський період) і т.н.

Однак, аналіз ДНК сучасних мечохвостів, які мешкають в різних регіонах Землі, виявив у них досить інтенсивні перебудови ДНК (наприклад, консервативні гени білків гемоціанінів у азійських і американських мечохвостів відрізняються на 43%!). NB! Теж саме показав аналіз ДНК інших організмів - живих фосилій.

Більш того, порівняння ДНК мечохвостів, інших хеліцерових і їх предкової лінії показало, що приблизно 300 млн.р.т. ДНК мечохвостів зазнала повногеномної дуплікації. Але, при цьому морфологічно - мечохвости практично не змінилися, починаючи з періоду 445 млн.р.т. Тобто, наріжний камінь появи великих таксонів: повногеномна дуплікація + зміни в копіях генів - у випадку з класом мечохвостів не дав морфологічних інновацій.

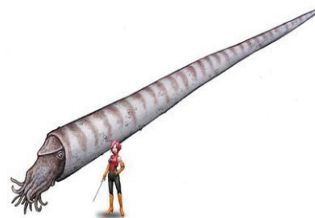
Таким чином, методи молекулярної генетики дозволили ввести термін «кріптична різноманітність» - тобто різноманітність прихована, не явна, не морфологічна, а різноманітність на рівні біохімічних циклів, поведінкових реакцій і т.н.

В цілому, молекулярні дослідження показали, що в ДНК т.зв. «живих фосилій» постійно і з досить великою швидкістю відбуваються перебудови. Однак, не дивлячись на досить серйозні перебудови в ДНК - морфологічно ці організми практично не змінюються. Мабуть, зміни в їх ДНК торкаються фізіологічних, біохімічних, поведінкових процесів, але - не морфології тіла.

Молюски. В Ордовику серед молюсків з'явилися двостулкові молюски - фільтратори за типом харчування. В класі Головоногі молюски, ще у Фурунгії (пізній Кембрії) з'явився підклас Наутилоїдеї. Наутилоїдні головоногі молюски були дуже успішною групою. Ще в Фурунгії - наутилоїдеї були маленькими і рідкісними. Але, досить швидко вони дали багато різних ліній: щонайменше 10 різних рядів наутилоїдів розквітло в цей час, всі вони (крім одного) з'явилися вперше в ранньому або середньому Ордовику. Це дивовижне розмаїття включало прямораковинні організми, організми з закрученою раковиною, організми з вільно згорнутою раковиною і з щільно-згорнутою раковиною і навіть одну групу (*Ascocerids*), яка втратила частину раковини, щоб стати більш легкою та більш плавучою. Ці хижі молюски замінили Кембрійських аномалокарисів, які в Кембрії були доміантною життєвою формою і верхівковими хижаками в океані. Найбільші з наутилоїдів - ендодеріди - мали раковини до 10 м в довжину і були самими гігантськими тваринами того часу.



Головоногий молюск з групи Наутилоїдей.
Фосилія. Ордовик.
(за <http://shop.museum-21.ru/files/>).



Cameroceras

Прямораквинні головоногі молюски наутилоїдей – камероцераси. Довжина раковини 9-12 м (за <http://facweb.furman.edu/>).

Поява головоногих молюсків - мешканців пелагіалі відкритого океану в ході Ордовицької Революції Біорізноманіття. Kröger В. з колегами (2009), використовуючи методи функціональної морфології і тафономії, реконструювали перехід головоногих молюсків від початково виключно нерітчних прибережних місць проживання в пелагічну зону відкритого океану (за Kröger et al., 2009).

***Нерітчна зона** - екологічна зона пелагіалі Світового океану, що примикає до суші і знаходиться над областю материкового шельфу. Нижня межа нерітчної зони обмежена глибинами близько 100 - 400 м. Протиставляється пелагіалі відкритого океану, яка починається відразу ж за бровкою шельфу над батіаллю - материковим (континентальним) схилом (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

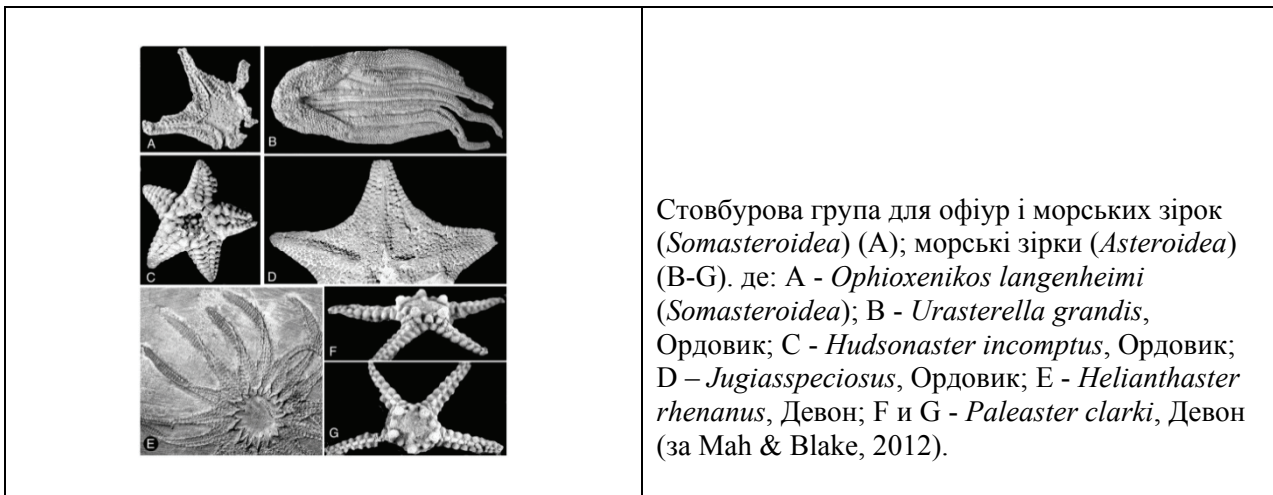
Проведені Kröger В. з колегами (2009) дослідження показали, що вже в відкладеннях середнього Тремадока починається зростання концентрації фосилій головоногих молюсків ортоцерід (orthocerids) і літуїтід (lituitids) в глибинних субтідальних седиментах. Це свідчить про початок заселення головоногими молюсками пелагічної зони відкритого океану в ранньому Ордовику і подальшу диверсифікацію цієї екологічної групи в Дарревілії. При цьому слід зазначити, що в інтервалі пізній Кембрії - середній Ордовик експлуатація пелагічних екологічних ніш почалася синхронно в кількох незалежних кладах безхребетних тварин. Поява і диверсифікація головоногих молюсків - мешканців відкритого океану в ранньому - середньому Ордовику свідчить про встановлення до цього часу пелагічного харчового ланцюга, достатнього для формування різноманітної фауни великих хижаків. При цьому автори роботи відзначають, що ранні пелагічні головоногі молюски були повільно плаваючими вертикальними мігрантами в товщі води.

Голкошкірі. Розквіт морських лілій. В Ордовику численні ранні голкошкірі - вимерли, а інші збільшили свою різноманітність. Морські лілії були рідкісними в Кембрії, а в Ордовику вони сильно диверсифікували подібно брахіоподам. Ці сидячі приєднані до дна безхребетні - стали важливою групою організмів-фільтраторів протягом усього Палеозою. Морські лілії - це донні тварини. Існують з Кембрія-Ордовика по теперішній час. Тіло складається з стебла, чашечки і брахіолей - рук. Стебла й руки утворені з члеників різної форми, з'єднаних м'язами. Фільтратори за типом харчування.

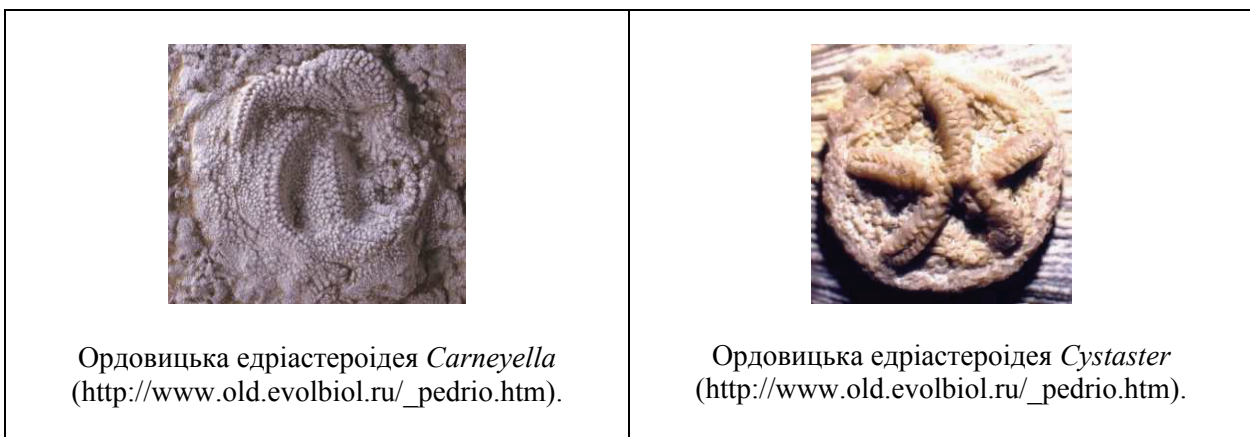


Морські лілії (лат. *Crinoidea*). Тип голкошкірі. Ордовик. (за <https://upload.wikimedia.org/>).

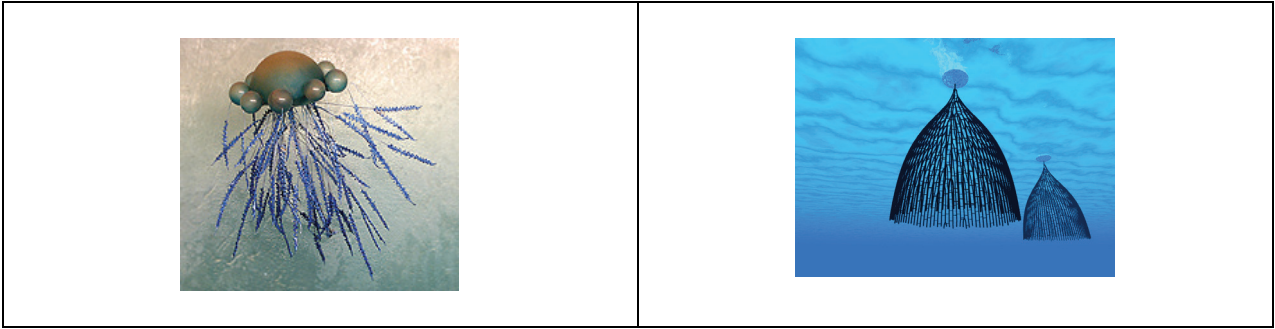
Поява в Ордовіку нових класів Голкошкірих. Перехід окремих груп від сидячого до рухливого способу життя. Відомо, що Голкошкірі походять від рухливого білатерально-симетричного предка, який ще в Едіакарському періоді Протерозойського еону перейшов до сидячого способу життя і поступово придбав радіальну симетрію тіла. В Ордовіку в типі Голкошкірі з'явилися нові класи: морські міхури, морські їжаки, офіури, морські зірки. При цьому деякі з цих груп – повернулися від сидячого до рухливого способу життя (морські їжаки, офіури, морські зірки). Але, що цікаво – повернувшись до рухливого способу життя, ці групи виявилися не спроможними повернути собі втрачену білатеральну симетрію тіла (т.т., вони залишилися радіально-симетричними тваринами). Це – один з прикладів прояву закону незворотності еволюційних змін Долло.



Нещодавно були знайдені фосилії едріастероїдей - ранньо-палеозойських голкошкірих (Кембрій - Карбон), що віддалено нагадують морських зірок, які лежать "на спині". Це були нерухомі тварини, які приростали до субстрату. Можливо, саме едріастероїдей були предками рухливих голкошкірих - морських зірок і офіур, які дожили до сьогодні (http://www.old.evolbiol.ru/_pedrio.htm).



Граптоліти. Ордовик був часом найвищого розквіту граптолітів - колоніальних напівхордових тварини. Ордовицькі граптоліти походять від бентосних приєднаних до дна Фурунгських форм (пізній Кембрій). В Ордовіку вони диверсифікували у велику кількість різних планктонних типів, включаючи однігільлясті і дворядні колонії, двогільлясті, чотиригільлясті і навіть спіральні форми. Початок Ордовіка - це рівень першої появи планктонних (плаваючих) граптолітів. Кінець Ордовіка - це горизонт вимирання граптолітів (крім одного роду). *NB! Плаваючі колонії мають міхур, наповнений повітрям, який і забезпечує плавучість колонії граптолітів.



Різна будова плавучих колоній граптолітів. Плавучість колонії забезпечував міхур з повітрям (за https://yandex.ua/images/search?img_url).

Поява хребетних (черепноголових) тварин. На межі між Кембрієм та Ордовиком в типі Хордові з'явився підтип Черепноголові (Хребетні). Це були ще безщелепні рибоподібні тварини. Слід відзначити, що час появи черепноголових - гостро дискутується серед палеонтологів: згідно одних даних - череп і хребет сформувались ще в Кембрійському періоді, а згідно з інших даних - не раніше Ордовика.



Астраспіси (*Astraspis*) - вимерла група Ордовицьких хордових тварин, які вже мали хребет і череп (за http://topnauka.ru/wp-content/uploads/2014/10/wp-id-astraspis_i_1.jpg).

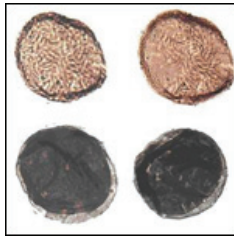
Наземні фауни членистоногих Ордовика. Колонізація суші різними лініями членистоногих відбувалась в Кембрії - Ордовику (510-471 млн.р.т.). При цьому слід зазначити, що протягом геологічної історії різні лінії членистоногих і нематод незалежно і багаторазово переходили від життя у воді до життя на суші.

Наземні флори Ордовика

Приблизно 465 млн.р.т. на суші з'явилися перші мохоподібні рослини. Згідно однієї точки зору, перші наземні рослини походять від харових водоростей; тоді як, згідно другої точки зору - родоначальниками наземних рослин є зелені кон'югуючі водорості. Перші наземні мохоподібні рослини за зовнішнім виглядом нагадували сучасні печінкові мохи. Факт появи на суші рослин був встановлений на підставі виявлення в наземних відкладеннях Ордовицького періоду т.зв. крітоспор, які дозволяють рослинам розмножуватись в повітряному середовищі.

На суші перші наземні рослини зіткнулись з цілою низкою стресових факторів: нестача вологи, надлишкове ультрафіолетове випромінювання, надлишковий гравітаційний вплив в механічно менш щільному повітряному середовищі і т.н. Адаптація до нових екологічних умов проживання включала повногеномну дуплікацію генів у перших наземних рослинних організмів: якщо у водоростей, які дали початок першим мохам, було 3814 родин генів, то у мохів кількість генних родин зросла до 6820.

Приблизно 450 млн.р.т. на Землі з'явилися перші вищі судинні рослини. Доказом цього служить факт знаходження у відкладеннях Ордовицького періоду т.зв. трилетних спор, характерних тільки для судинних рослин.



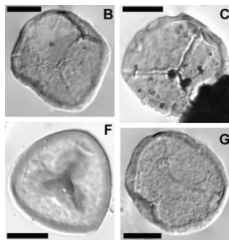
Скам'янілі кріптоспори перших наземних рослин, схожих на сучасні печінкові мохи. 472 млн.р.т., Аргентина (за Rubinstein et al., 2010).



Сучасний печінковий мох - маршанція. Викопні рештки найдавніших форм печінкових мохів практично ідентичні маршанції (<http://photosflowery.ru/photo/4c/>).

Формування провідної судинної системи зажадало появи у наземних рослин ще 516 родин генів. Слід підкреслити, що поява судинних пучків забезпечила повноцінне водопостачання наземних рослин і стала однією з передумов еволюційного успіху судинних рослин на Землі. У відкладеннях Ордовицького періоду серед наземних вищих рослин виявлені скам'янілості риніофітів і плаунів.

*Досить тривалий час вважали, що вищі наземні судинні рослини з'явилися не раніше Силурійського періоду. Однак, Р.Steemans з колегами (2009) в пізньо-Ордовицьких відкладеннях Гондвани виявили сім видів трилетніх спор, характерних для наземних судинних рослин. Згодом, судинні рослини з території Гондвани розселились і на інші континенти.



Трилетні спори примітивних судинних рослин. Саудівська Аравія. 450 млн.р.т. (за Steemans et al., 2009).



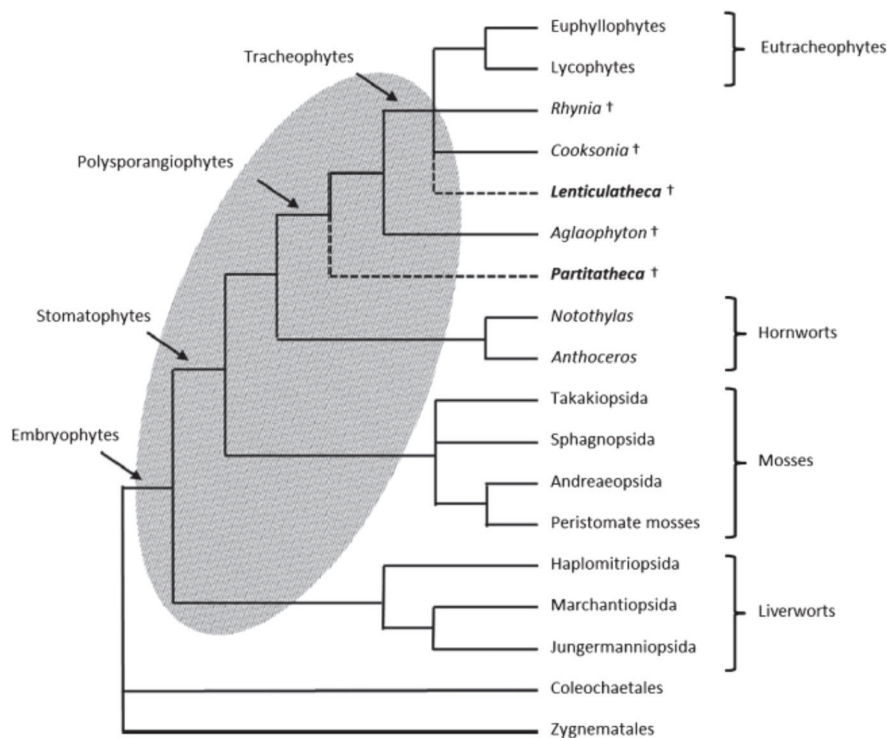
Перша наземна судинна рослина з вертикальним стеблом – ринія (*Rhynia*) (за <http://bio.1september.ru/2000/46/3.gif>).

Другою важливою причиною еволюційного успіху судинних рослин, порівняно з мохами, стала заміна панування гаплоїдної життєвої форми, характерної для мохоподібних, на панування диплоїдної життєвої форми. За 465 млн.р. існування - мохи сильно не змінилися. Основною причиною такого генетичного консерватизму вважається домінування гаплоїдної форми (n) в життєвому циклі мохів порівняно з диплоїдною життєвою формою ($2n$). Відомо, що мутації дуже рідко бувають корисними і поява мутацій у гаплоїдів часто призводить до їх загибелі і до втрати мутантного алеля. Тоді як поява мутації у диплоїдного організму дозволяє досить довго маскувати в популяції дану мутацію за рахунок другого немутантного алеля гена і зберігати мутаційний вантаж в популяції. У змінившихся умовах навколишнього середовища мутантний алель може виявитись корисним і дати початок новій фенотипічній ознаці.

Кріптоспори наземних рослин, знайдені С.Rubinstein з колегами (2010) в Ордовицьких відкладеннях віком 473-471 млн.р.т. на сході Гондвани (територія сучасної Аргентини), на сьогоднішній день є найбільш ранньою з відомих знахідок кріптоспор. Ця знахідка ще раз підтвердила, що перші наземні рослини з'явилися на території Гондвани. Різноманіття знайдених дослідниками кріптоспор свідчить про те, що наземні рослини з'явилися в ранньому

Ордовику або навіть в Кембрійському періоді. Автори роботи звертають увагу на той факт, що має місце значна подібність ансамблів кріптоспор в часовому інтервалі ранній Ордовик - ранній Силур, що свідчить про дуже повільну ранню еволюцію наземних рослин в перші 35 - 45 млн. років їх диверсифікації.

Аналіз кріптоспор, проведений D.Edwards з колегами (2014), виявив в Ордовику значне різноманіття невеликих (усього кілька міліметрів!) наземних рослин. Автори назвали ці рослини кріптофіти, оскільки практично не збереглися скам'янілості даних рослин.

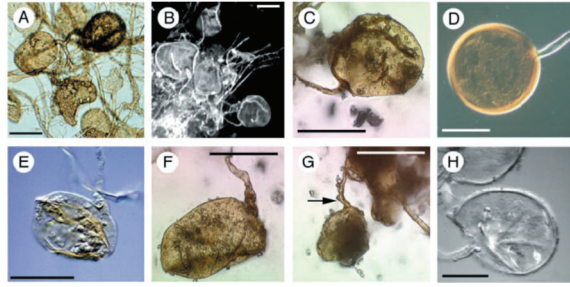


Філогенетичне дерево наземних рослин. Овал, заштрихований на схемі, це групи рослин кріптофітів. Саме кріптофіти дали початок усім наземним рослинам: і мохоподібним, і вищим судинним рослинам (за Edwards et al., 2014).

Саме кріптофіти дали початок всьому різноманіттю і мохів, і судинних рослин. Однак, при цьому багато з наземних рослин групи кріптофітів виявились тупиковою гілкою еволюції, не залишивши сучасних нащадків. Аналіз географічного розподілу пилку кріптофітів підтвердив, що перші наземні рослини з'явилися на території Гондвани. І потім, досить швидко, розселились по всіх континентах Землі, оскільки кріптоспори згодом були знайдені на всіх континентах.

Слід зазначити, що практично відразу ж з появою наземних рослин - на поверхні і всередині їх ризоїдів з'являються мікоризні симбіотичні гриби, які допомагають рослинам отримувати воду і мінеральні речовини з ґрунтів. Зокрема, в фосиліях віком 450 млн.р. вже присутня арбускулярна внутрішньоклітинна мікориза, для формування якої необхідно функціонування ряду генів, зокрема, гена SYMRK. Ці гени дозволяють рослині ідентифікувати гриб-симбіонт і впустити його всередину своїх клітин.

NB! Симбіоз арбускулярних грибів з рослинами сформувався ще у водоростей, задовго до виходу рослин на сушу. Вважають, що саме завдяки цьому симбіозу давні водорості змогли колонізувати континенти і дати початок наземним рослинам, оскільки саме гриби-ендосимбіоти допомагають рослинам отримувати з великої території воду і необхідні їм мінеральні поживні речовини.

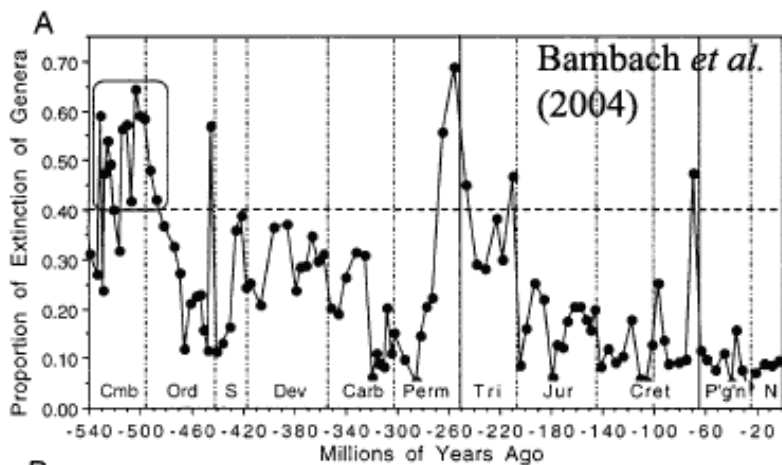


Фосилізовані гіфи і спори арбускулярних грибів роду *Glomus*, які формували ендомікоризу з ризоїдами перших наземних рослин. Ордовик (за http://archive.bio.ed.ac.uk/jdeacon/FungalBiology/Fig2_6a.jpg).

Гігантизм організмів в приполярних районах. Палеонтологічні дані свідчать про те, що організми, які жили в приполярних районах Землі наприкінці Ордовицького періоду, відрізнялись дуже великими розмірами. Так, черв'яки, що залишили норки в осадових породах Ордовика, досягали в довжину 1 м і мали діаметр тіла не менше 20 см; трилобіти досягали в довжину 1 м (при тому, що трилобіти в теплих морях не виростили крупніше, ніж до 20 см; діаметр раковин круглораковинних морських молюсків становив 2-3 м, а довжина раковин прямораковинних молюсків - ортоцерасів - перевищувала 9-12 м. Припускають, що причиною гігантизму приполярних мешканців - стало зростання концентрації кисню в холодній воді.

*NB! З іншого боку, широко відоме екологічне правило Бергмана, згідно якого, у тварин одного виду або групи близьких видів розміри тіла більші у холодних частинах і менші – у теплих частинах ареалу проживання (т.т., розміри тіла збільшуються з географічною широтою і з висотою в горах). Поясненням цього правила є той факт, що у тварин загальна теплопродукція залежить від об'єму тіла, а швидкість тепловіддачі – від площі її поверхні. При збільшенні розмірів організмів – об'єм тіла зростає швидше, ніж поверхня. Тому види, які мешкають у холодних регіонах мають, як правило, великі розміри, тоді як близько споріднені їм види мешканці теплих країн – зазвичай менші за розмірами. Зазвичай, правило Бергмана використовують для пояснення еко-географічних особливостей змін розмірів тіла ендотермних (теплокровних організмів). Проте, існує багато прикладів, які підтверджують правомірність застосування цього правила і для пояснення розмірів холоднокровних тварин (за https://en.wikipedia.org/wiki/Bergmann%27s_rule).

Швидкість еволюційних процесів в Ордовику. Флоїя (ранній Ордовик, 479-472 млн.р.т.) - ідентифікують як статистичний прорив в еволюції багатоклітинних тварин.



По осі ОХ - частка вимерлих родів морських організмів; по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т. (цитовано за Palaeos.com).

До Флоїя - зміна родів тварин була екстраординарно високою (тобто роди дуже швидко змінювали один одний). І, в цілому, еволюційне дерево багатоклітинних тварин виглядало

дуже не стабільним - з великими таксонами, які часто подлягали випадковим спалахам розквіту і занепаду. Протягом Флоія і потім в середньому Ордовіку - швидкість вимирання груп знизилась і залишалась досить низькою (за винятком Фанерозойських масових вимирань біоти).

Таким чином, наприкінці раннього Ордовіка швидкість вимирання родів, родин, видів порівняно з Кембрієм – знижується. Можливі причини: а) з'явилися більш досконалі механізми лагодження ДНК; б) знизилась температури навколишнього середовища (і ніколи більше в наступні 470 млн. років температури не будуть сягати таких високих значень, як в Кембрії). Отже, мікро- та мезотаксонна «плинність» Кембрію – сповільнилась.

Пізньо-Ордовіцьке масове вимирання біоти. В ході пізньо-Ордовіцького вимирання біоти зник 61% родів морських мешканців по всій земній кулі (Brenchley et al., 2001).

Масове вимирання живих організмів наприкінці Ордовіцького періоду співпало з максимальним зледенінням суперматерика Гондвани. Таким чином, однією з основних причин пізньо-Ордовіцької екологічної кризи було різке зниження температури навколишнього середовища. Дослідження, проведені T. Vandenbroucke з колегами (Vandenbroucke et al., 2010), свідчать про те, що основною причиною Ордовіцького вимирання біоти стало стискання екопростору у відповідь на гляціацію півдня Гондвани. Зокрема, автори показали, що 440 млн.р.т., порівняно з 460 млн.р.т., полярний фронт змістився до екватора з 55⁰-70⁰S до 40⁰S.

Finnegan S. з колегами (2012) проаналізували середньо-Ордовіцькі – ранньо-Силурійські скам'янілості давніх організмів Лаврентії (сучасна Північна Америка) і встановили, що найважливішою причиною вимирання родів живих організмів стала втрата звичних місць проживання через гляціо-евстатичне зниження рівня моря та охолодження тропічних океанів на межі між Катіанською і Хірантською епохами. Крім того, автори показали, що найбільше постраждали види, які жили виключно в тропіках, тобто найважливішим чинником виживання груп організмів стала їх температурна толерантність. Важливо підкреслити, що швидкість вимирання була максимальною в районі тропічного палеоконтинента Лаврентія.

Друга хвиля масового вимирання біоти була запущена наприкінці Ордовіка в результаті різкого потепління клімату, різкого танення льодовиків, підйому рівня моря та регіональної аноксії в морському середовищі (Brenchley et al., 2003).

Цікаво відзначити, що незважаючи на значні пертурбації в навколишньому середовищі в пізньому Ордовіку - існує думка, що пізньо-Ордовіцькі хвилі вимирання біоти не призвели до глибокої екологічної кризи, тобто в даному геологічному проміжку історії Землі екологічні порушення були досить незначними (Brenchley et al., 2001).

Причини двох хвиль Ордовіцького масового вимирання видів живих організмів:

1) катастрофічні причини першої хвилі вимирання біоти:

- різке зниження температури навколишнього середовища (до формування покривного зледеніння);
- зниження рівня моря через ізолювання значної кількості води в льодовиках;
- уход моря в розриви і складки дна Світового океану, які сформувались в результаті тектонічних рухів земної кори, що викликало загибель мілководних організмів;
- гіпоксія в глибинних ділянках океанів і морів через поганий газообмін між поверхневими і глибинними ділянками океану і загибель глибоководних організмів;

2) катастрофічні причини другої хвилі вимирання біоти:

- різке підвищення температури навколишнього середовища;
- різке зростання рівня моря через танення льодовиків, що викликало загибель організмів, які опинились глибше фотичної зони;
- загибель організмів через підйом глибинних аноксичних вод;

3) еволюційні причини масових вимирань біоти:

- старіння і вимирання видів через накопичення поломок в молекулах ДНК, викликаних дією стресових факторів навколишнього середовища (перепадами температур, високим рівнем іонізуючого випромінювання, конкуренцією видів і т.н.).

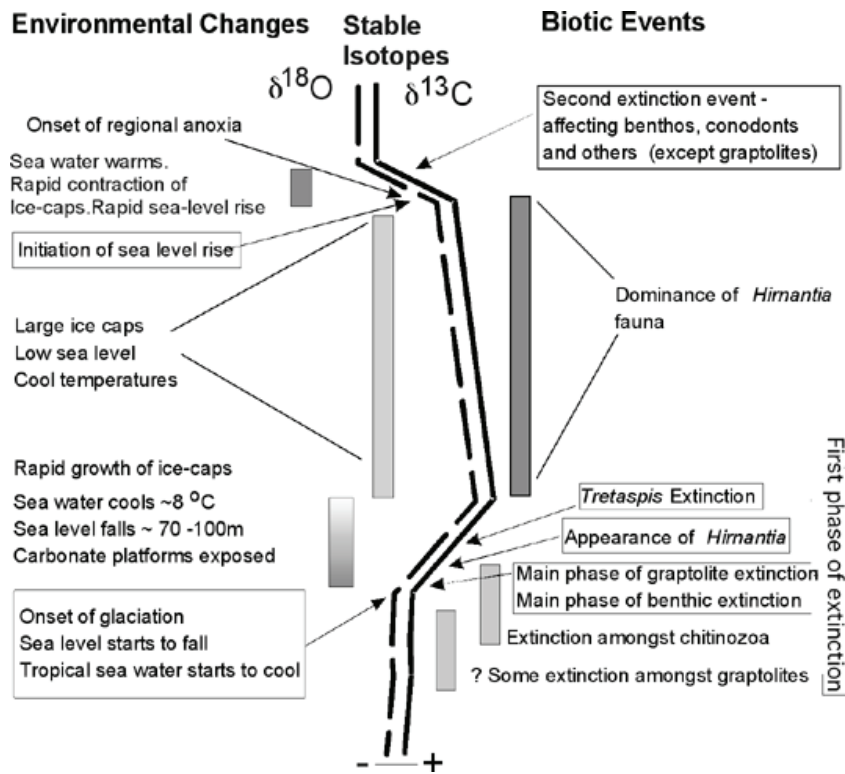


Схема показує дві хвилі пізньо-Ордовицького вимирання біоти. Перша хвиля вимирань на межі Катіанської і Хірмантської епох була викликана швидким розростанням покривних льодовиків, різким зниженням температури води на 8°C , падінням рівня моря на 70 - 100 м і, як наслідок, втратою звичних місць проживання організмів. Друга хвиля вимирань наприкінці Ордовіка - була запущена різким потеплінням клімату, підвищенням температури води, таненням льодовиків, зростанням рівня моря та регіональною аноксією (за Brenchley et al., 2003).

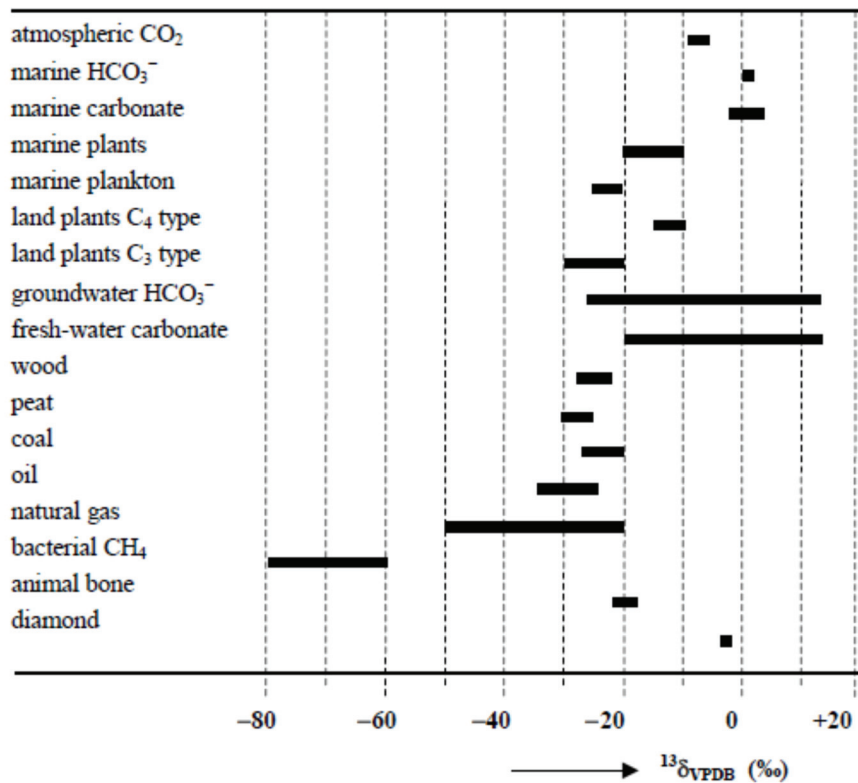
*NB: Нещодавно проведені палеонтологічні дослідження показали, що наприкінці Ордовицького періоду швидкість появи нових видів не знизилась, проте - зросла швидкість вимирання існуючих видів, що в цілому, призвело до негативного зсуву кривої видового різноманіття. В ході пізньо-Ордовицького масового вимирання видів зникло більше 60% видів морських безхребетних тварин. Це вимирання стало другим за масовістю загибелі організмів в історії розвитку життя на Землі (найбільшим, за катастрофічними наслідками для біосфери - стало Пермське вимирання видів).

Утворення родовищ нафти наприкінці Ордовіка – початку Силура. Наприкінці Ордовіка сформувались основні родовища нафти в Північній Африці і на Аравійському півострові. Які фактори навколишнього середовища сприяли появі покладів нафти? Кінець Ордовицького періоду супроводжувався одним з наймасовіших на Землі вимирань видів живих організмів (вимерло близько 60% груп живих організмів), що стало джерелом відмерлої органіки для формування нафти. Крім того, для утворення нафти необхідні ще дві важливі умови: відсутність доступу кисню до відмерлої органіки і високий тиск.

Повсюдно вимерло близько 60% груп живих організмів. Чому поклади нафти наприкінці Ордовіка сформувались тільки в деяких районах? Наприкінці Ордовіка Африка входила до складу Гондвани, причому до тієї її частини, яка наприкінці Ордовіка змістилась до Південного полюса і досить швидко (за геологічними мірками) покрилася льодовиковим покривом. З одного боку, льодовик своєю масою створює великий тиск і перешкоджає доступу кисню до геогоризонтів, які розташовані під ним, що в цілому створює всі передумови для

формування нафтових родовищ. З іншого боку, льодовик своєю масою створює значний тиск, що сприяє складкоутворенню гірських порід. Погребіння відмерлої органіки в таких складках перешкоджає доступу кисню до органічних рештків і створює значний тиск, що також забезпечує оптимальні умови для нафтоутворення.

*NB! Крім біогенної, є також і абіогенна концепція формування нафти в результаті протікання ендегенних процесів в надрах Землі. Привабливість абіогенної теорії формування нафти полягає в тому, що по суті - це обіцяє практично невичерпний ресурс надходження такої цінної сировини. Однак, ізотопний аналіз нафти показав, що співвідношення важких і легких ізотопів вуглецю в нафті відповідає такому для наземних рослин і морського планктону (див. рис.), і є нехарактерним для абіогенних синтезів (оскільки в ході біогенних процесів відбувається переважне накопичення легких ізотопів хімічних елементів).

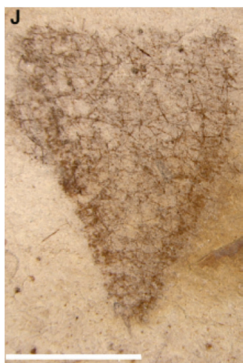


Значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 ($\delta^{13}\text{C}$) в різних природних біогенних і абіогенних джерелах. Де: atmospheric CO₂ - атмосферний вуглекислий газ; marine HCO₃⁻ - гідрокарбонат-аніони морської води; marine carbonate - карбонати морських відкладень; marine plants - морські рослини; marine plankton - морський планктон; land plants C₄ type - наземні рослини з C₄ типом фотосинтезу; land plants C₃ type - наземні рослини з C₃ типом фотосинтезу; groundwater HCO₃⁻ - гідрокарбонат-аніон підземних вод; fresh-water carbonate - карбонати в прісноводних відкладеннях; wood - деревина; peat - торф; coal - кам'яне вугілля; oil - нафта; natural gas - природний газ; bacterial CH₄ - метан, що утворюється в результаті життєдіяльності бактерій; animal bone - кістки тварин; diamond - алмази.

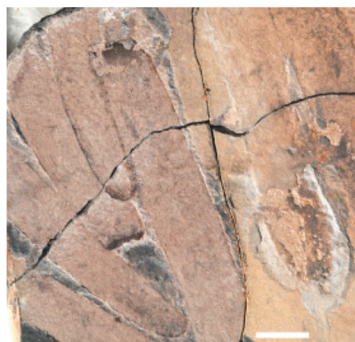
Домінування губок в морських екосистемах Південного Китаю після пізньо-Ордовіцького масового вимирання біоти. У відкладеннях Південного Китаю, які безпосередньо слідують за геогоризонтом Хірнантського вимирання біоти і датуються приблизно 445 млн.р.т., Votting J.P. з колегами (2017) виявили морську екосистему, населену процвітаючою спільнотою губок. Ця екосистема складалася з 75 видів губок великих розмірів і складної будови.

NB! Як правило, екосистемні кризи успішно переживають дрібнорозмірні організми (т.зв. ліліпутний ефект масових вимирань біоти). Що ж сталося з губками? Автори роботи припустили, що в ході пізньо-Ордовіцького масового вимирання біоти в морську воду потрапили значні кількості органічних речовин, які стали джерелом харчування для губок. При цьому самі губки в ході глобальної екосистемної кризи практично не постраждали.

Аналогічне домінування губок в пост-катастрофічних придонних екосистемах було зареєстровано і іншими дослідниками, зокрема - після Фраснійсько-Фаменського (пізній Девон) і пізньо-Тріасового масових вимирань біоти. Botting J.P. з колегами (2017) вважають, що саме завдяки виживанню губок - після завершення епохи пізньо-Ордовицького вимирання швидко відновилися придонні екосистеми, оскільки зберігся придонний субстрат (що дозволило запуснути як мінімум, не первинну - а вже вторинну сукцесію в порушених місцепроживання донних організмів). Автори роботи підкреслюють, що однією з причин тривалого відновлення морських придонних екосистем після термінального Пермського вимирання стало те, що в ході цього вимирання сильно постраждали губки (за Botting et al., 2017).



Скам'янілості губки з пост-катастрофічної екосистеми Південного Китаю. 445 млн.р.т. (за Botting et al., 2017).



Пост-катастрофічне співтовариство губок. 445 млн.р.т. Південний Китай (за Botting et al., 2017).

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Ордовицькому періоді.
2. Кліматичні умови в Ордовицькому періоді.
3. Кореляція між інтенсивністю наземного вулканізму і кліматичними умовами на Землі.
4. Ордовицька революція біорізноманіття.
5. Геоекотонний ефект в палеоекосистемах.
6. Конкуренція як фактор макроеволюції на прикладі брахіопод і двостулкових молюсків.
7. Ендемічність Ордовицьких фаун.
8. Хемоавтотрофія у морських тварин в Ордовику.
9. Ордовик – період панування організмів-фільтраторів за типом харчування.
10. Поняття «живі фосилії» (на прикладі мечохвостів).
11. Повернення нових груп голкошкірих від сидячого до рухливого способу життя.
12. Вихід рослин на сушу в Ордовицькому періоді. Роль симбіотичних ендомікоризних грибів у виході рослин на сушу.
13. Пізньо-Ордовицьке масове вимирання біоти.
14. Утворення родовищ нафти наприкінці Ордовика – початку Силура.
15. Домінування губок в морських екосистемах після пізньо-Ордовицького масового вимирання біоти.

Література:

- Armstrong H.A., Turner B.R., Makhlof I.M., Weedon G.P., Williams M. et al. Origin, sequence stratigraphy and depositional environment of an upper Ordovician (Hirnantian), peri-glacial black shale, Jordan // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* – 2005. – Vol. 220. – P. 273 – 289.
- Baliński A., Sun Y., Dzik J. 470-Million-year-old black corals from China // *Naturwissenschaften.* – 2012. – Vol. 99. – P. 645–653.
- 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.
- Berner R.A. *The Phanerozoic carbon cycle: CO₂ and O₂.* Oxford University Press. 2004. - 159 pp.

- Bogard D.D., Garrison D.H., Norman E.R., Scott E.R.D., Keil K. 39Ar-40Ar age and petrology of Chico: Large scale impact melting on the *L* chondrite parent body // *Geochim. Cosmochim.* – 1995. – Vol. 59. – P. 1383.
- Botting J.P., Muir L.A., Zhang Y., Ma X., Ma J., Wang L., Zhang J., Song Y., Fan X. Flourishing Sponge-Based Ecosystems after the End-Ordovician Mass Extinction // *Current Biology.* – 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.061>.
- Brenchley, P.J., Marshall, J.D., Robertson, D.B.R. Carden, G.A.F., Long, D.G.F., Meidla, T., Hints, L., Anderson, T.F. Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived late Ordovician glaciation in a greenhouse period // *Geology.* -1994. – Vol. 22. – P. 295-298.
- Brenchley P.J., Marshall J.D., Underwood C.J. Do all mass extinction represent an ecological crisis? Evidence from the late Ordovician // *Geol. J.* – 2001. – Vol. 36. – P. 329 – 340.
- Brenchley P.J., Carden G.A., Hints L., Kaljo D., Marshall J.D., Martma T., Meidla T., Nölvak J. High-resolution isotope stratigraphy of Late Ordovician sequences: constraints on the timing of bio-events and environmental changes associated with mass extinction and glaciations // *Geological Society of America Bulletin.* – 2003. – Vol. 115. – P. 89-104.
- Bretsky P.W., Klofak S.M. Margin to craton expansion of late Ordovician benthic marine invertebrates // *Science.* - 1985. – Vol. 227. - P. 1469 – 1471.
- Clark P.U., Dyke A.S., Shakun J.D., Carlson A.E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J.X., Hostetler, S.W. et al. The last glacial maximum // *Science.* - 2009. – Vol. 325. – P. 710 -714.
- Edwards D., Morris J.L., Richardson J.B., Kenrick P. Cryptospores and cryptophytes reveal hidden diversity in early land floras // *New Phytologist.* - 2014. – P. 1 – 29. doi: 10.1111/nph.12645
- Finnegan S., Bergmann K., Eiler J.M., Jones D.S., Fike D.A., Eisenman I., Hughes N.C., Tripathi A.K., Fischer W.W. The magnitude and duration of late Ordovician – early Silurian glaciations // *Science.* – 2011. – Vol. 331. – P. 903 – 906.
- Finnegan S., Heim N.A., Peters S.E., Fischer W.W. Climate change and the selective signature of the late Ordovician mass extinction // *PNAS.* – 2012. – Vol. 109. – P. 6829 – 6834.
- Fisher C.R. Chemoautotrophic and methanotrophic symbiosis in marine invertebrates // *Rev. Aquatic Sci.* - 1990. - Vol. 2. - P. 399 - 436.
- Fortey R. Olenid trilobites: The oldest known chemoautotrophic symbionts? // *PNAS.* – 2000. – Vol. 97. – P. 6574 – 6578.
- Fortey R.A., Owens R.M. Trilobites. Chapter 5 in McNamara, K.J. (ed.) in *Evolutionary Trends*, pp. 121 - 142. Belhaven Press, London, 1990.
- Friend D., Zhuravlev A.Yu., Solov'ev I.A. Middle Cambrian *Eldonia* from the Siberian Platform // *Paleontol. J.* – 2002. – Vol. 36. – P. 20–24.
- "Geologic Provinces of the United States: Appalachian Highlands Province". USGS. Retrieved 2010-07-19.
- Gorzela P., Zamora S. Understanding form and function of the stem in early flattened echinoderms (pleurocystitids) using a microstructural approach // *Peer J.* – 2016. – Vol. 4:e1820. doi: 10.7717/peerj.1820.
- Hughes N.C., Chapman R.E. Growth and variation in the Silurian proetide trilobite *Aulacopleura konincki* and its implications for trilobite palaeobiology // *Lethaia.* – 1995. – Vol. 28. – P. 333 – 353.
- Kröger B., Servais T., Zhang Y. The origin and initial rise of pelagic cephalopods in the Ordovician // *PLoS One.* – 2009. – Vol. 4(9):e7262. doi: 10.1371/journal.pone.0007262.
- Kuhl G., Bergstrom J., Rust J. Morphology, palaeobiology and phylogenetic position of *Vachonisia rogeri* (Arthropoda) from the Devonian Hunsrück Slate (Germany) // *Palaeontogr. Abt. A.* – 2008. – Vol. 286. – P. 123 – 157.
- Kuhl G., Briggs D.E.G., Rust J. A great appendage arthropod with a radial mouth from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany // *Science.* – 2009. – Vol. 323. – P. 771 – 773.
- Liow L.H., Reitan T., Harnik P.G. Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night // *Ecol Lett.* – 2015. – Vol. 18(10). – P. 1030 - 1039. doi: 10.1111/ele.12485.
- Mac Niocail C., Van der Pluijm B.A., Van der Voo R. Ordovician paleogeography and the evolution of the Iapetus ocean // *Geology.* – 1997. – Vol. 25, no. 2. – P. 159 – 162.
- Mah C.L., Blake D.B. Global diversity and phylogeny of the *Asteroidea* (Echinodermata) // *PLoS One.* – 2012. – Vol. 7(4):e35644. doi: 10.1371/journal.pone.0035644.
- McKenzie N.R., Horton B.K., Loomis S.E., Stockli D.F., Planavsky N.J., Lee C.T. Continental arc volcanism as the principal driver of icehouse-greenhouse variability // *Science.* – 2016. Vol. 352(6284). – P. 444 - 447. doi: 10.1126/science.aad5787.
- McMenamin M.A.S. *The Garden of Ediacara* (Columbia Univ. Press, New York), 1998.

Page A.A., Zalasiewicz J.A., Williams M., Popov L.E. Were transgressive black shales a negative feedback modulating glacioeustasy in the early Paleozoic icehouse? Deep time perspectives on climate change: marrying the signal from computer models and biological proxies, eds. M. Williams, A.M. Haywood, J.F. Gregory, and D.N. Schmidt (Micropalaeontological Society special publications, Geological Society of London, London), 2007, pp. 123 – 156.

Rasmussen C.M., Ullmann C.V., Jakobsen K.G., Lindskog A., Hansen J. et al. Onset of main Phanerozoic marine radiation sparked by emerging MidOrdovician icehouse // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:18884. doi: 10.1038/srep18884.

Royer D.L., Berner R.A., Montanez I.P., Tabor N.J., Beerling D.J. CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate // *GSA Today.* – 2004. – Vol. 14. – P. 4 – 10.

Rubinstein C.V., Gerrienne P., de la Puente G.S., Astini R.A., Steemans P. Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana) // *New Phytologist.* – 2010. – Vol. 188. – P. 365–369.

Schmitz B., Peucker-Ehrenbrink B., Lindstrom M., Tassinari M. Accretion rates of meteorites and cosmic dust in the early Ordovician // *Science.* – 1997. – Vol. 278. – P. 88 – 90.

Sepkoski J.J.Jr. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record // *Paleobiology.* – 1981. – Vol. 7. – P. 36 – 53.

Sepkoski J.J.Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity, III: Post-Paleozoic families and mass extinctions // *Paleobiology.* – 1984. – Vol. 10. – P. 246 – 267.

Sepkoski J.J. In *Ordovician Odyssey: short papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*, J.D. Cooper, M.L. Droser, S.C. Finney, Eds. (The Pacific Section Society for Sedimentary Geology, Fullerton, 1995), pp. 393 – 396.

Sepkoski J.J. In *Global Events and event stratigraphy in the Phanerozoic: results of International Interdisciplinary Cooperation in the IGGP Project 216 “Global Biological Events in Earth History”*, O.H. Walliser, Ed. (Springer-Verlag, Berlin, 1996), pp. 35 – 51.

Steemans P., Hérissé A.L., Melvin J., Miller M.A., Paris F., Verniers J., Wellman C.H. Origin and Radiation of the Earliest Vascular Land Plants // *Science.* – 2009. – Vol. 324. – P. 353.

Sutcliffe O.E., Dowdeswell J.A., Whittington R.J., Theron J.N., Craig J. Calibrating the late Ordovician glaciations and mass extinction by the eccentricity cycles of Earth's orbit // *Geology.* – 2000. – Vol. 28. – P. 967 – 970.

Trotter J.A., Williams I.S., Barnes C.R., Lecuyer C., Nicoll R.S. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from conodont thermometry // *Science.* – 2008. – Vol. 321. – P. 550 – 554.

Vandenbroucke T.R.A., Armstrong H.A., Williams M., Paris F., Zalasiewicz J.A., Sabbe K., Nolvak J., Challands T., Verniers J., Servais T. Polar front shift and atmospheric CO₂ during the glacial maximum of the early Paleozoic icehouse // *PNAS.* – 2010. – Vol. 107. – P. 14983 – 14986.

Van Roy P., Daley A.C., Briggs D.E. Anomalocaridid trunk limb homology revealed by a giant filter-feeder with paired flaps // *Nature.* – 2015. – Vol. 522(7554). – P. 77 - 80. doi: 10.1038/nature14256.

Van Roy P., Patrick J. Orr P.J., Botting J.P., Muir L.A., Vinther J., Lefebvre B., el Hariri K., Briggs D.E.G. Ordovician faunas of Burgess Shale type // *Nature.* – 2010. – Vol. 465. – P. 215 – 218.

Vinn O., Wilson M.A., Motus M.A. The earliest giant *Osprioneides* borings from the Sandbian (late ordovician) of Estonia // *PLoS One.* - 2014. – Vol. 9(6):e99455. doi: 10.1371/journal.pone.0099455.

Zamora S., Rahman I.A., Smith A.B. Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution // *PLoS One.* – 2012. – Vol. 7(6):e38296. doi: 10.1371/journal.pone.0038296.

Zapalski M.K. Evidence of photosymbiosis in Palaeozoic tabulate corals // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 281(1775):20132663. doi: 10.1098/rspb.2013.2663.

ЛЕКЦІЯ 7

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ СИЛУРІЙСЬКОГО ПЕРІОДА (443 - 416 МЛН.Р.Т.)

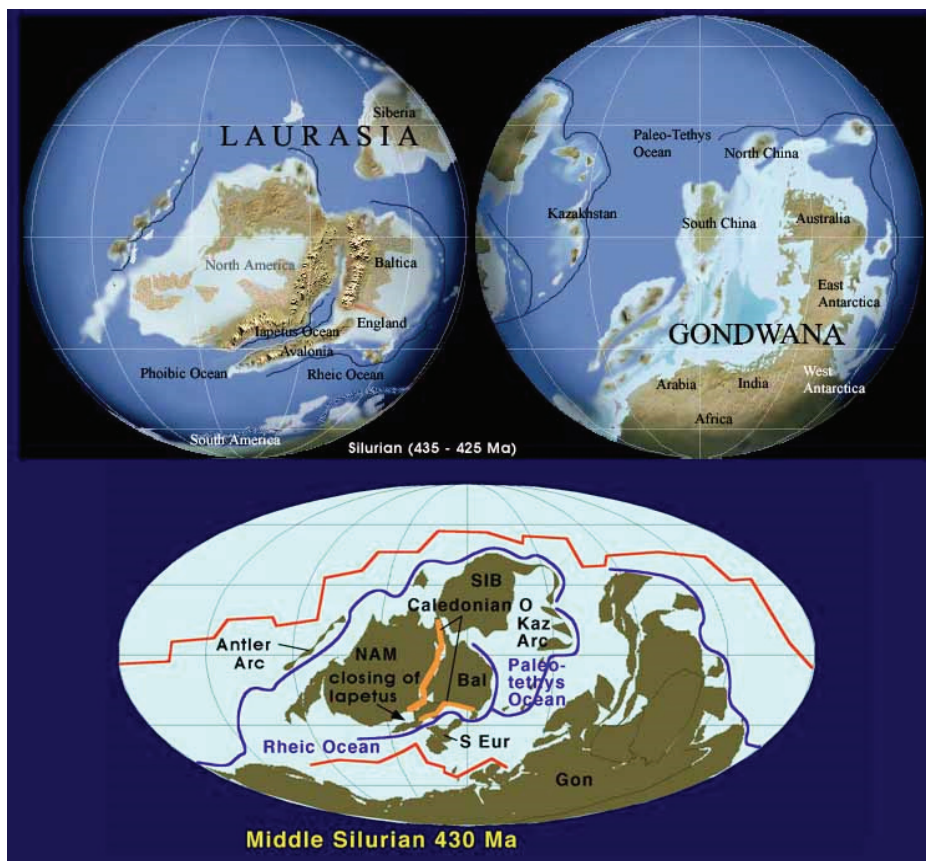
Назва Силурійського періоду походить від назви стародавнього кельтського племені силурів, які мешкали на границі між Уельсом та Англією.

Стратиграфія Силурійського періоду (за Palaeos.com).

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Девонський	Ранній Девон	Локховій (Lochkovian)	416,0 - 408,5 млн.р.т.
Силурійський	Підолі (Pridoli)	-	418,7 - 416,0 млн.р.т.
	Людлоу (Ludlow)	Людфордій (Ludfordian)	421,3 - 418,7 млн.р.т.
		Горстій (Gorstian)	422,9 - 421,3 млн.р.т.
	Венлок (Wenlock)	Гомерій (Homerian)	426,2 - 422,9 млн.р.т.
		Шейнвудій (Sheinwoodian)	428,2 - 426,2 млн.р.т.
	Ллендовері (Llandovergy)	Теліхій (Telychian)	436,0 - 428,2 млн.р.т.
Аероній (Aeronian)		439,0 - 436,0 млн.р.т.	
Руданій (Rhuddanian)		443,7 - 439 млн.р.т.	
Ордовицький	Пізній Ордовик	Хірнантій (Hirnantian)	445,6 - 443,7 млн.р.т.

Розташування континентів

В Силурійському періоді продовжився Каледонський цикл гороутворення (цикл почався в середньому Кембрії і тривав до середини Девона). В Силурі завершилось зближення континентів Лаврентії, Балтики і Авалонії (південно-західна частина Великобританії + східне узбережжя Північної Америки), що призвело до формування наприкінці Силуру суперконтинента Лаврусії (або Єврамерики). При цьому в ході колізії континентів відбувся підйом гірських систем, серед яких – гірські системи Північних Аппалачів (Лаврентія). Від Гондвани на північ починається відділення півострова, що складається з плит Австралії та Антарктиди.



Розташування континентів в Силурійському періоді (за Palaeos.com).

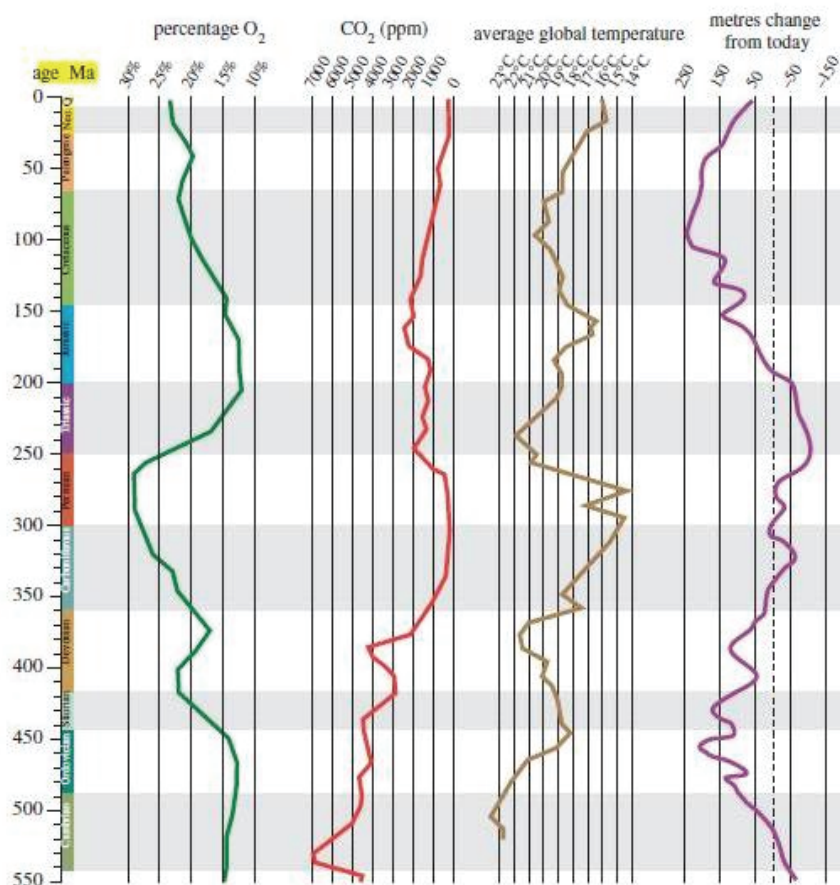
Клімат в Силурійському періоді. Рівень моря. Склад атмосферних газів.

В Силурійському періоді клімат стає більш теплим. При цьому широтні варіації клімату були подібні сьгоднішнім. На континентах відзначена кліматична зональність. У високих широтах (понад 65°) - були гляціації. Аридні регіони розташовувались в межах 40° від Силурійського екватора.

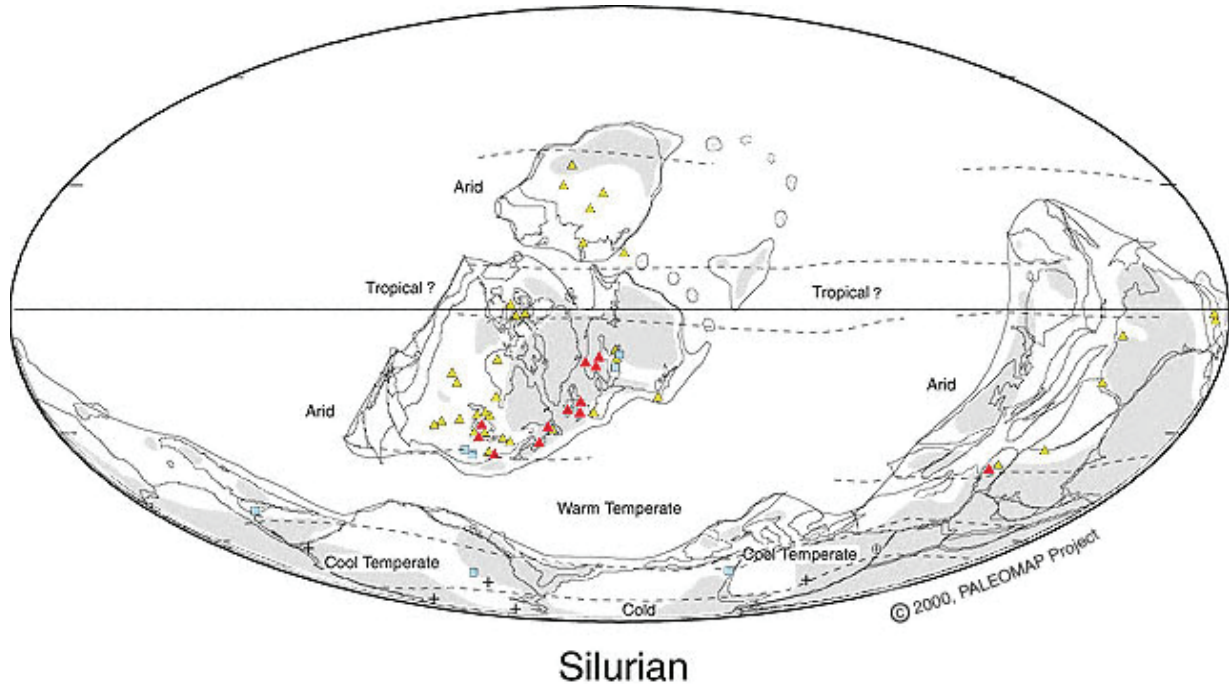
Теплі мілководні моря покривали більшу частину екваторіальних континентальних мас. Завершується танення льодовиків Ордовіка, що до середини Силура призводить до підвищення рівня океану. Однак, до кінця Силуру, через прогини океанічного дна - рівень води знову починає знижуватись (до середини Девонського періоду). Зниження рівня океану призводить до посушливості клімату.

Протягом Силура рівень кисню в навколишньому середовищі стійко зростав з 15% на початку періоду до 23% наприкінці періоду. А концентрація вуглекислого газу – синхронно зменшувалась. Така динаміка вмісту кисню і вуглекислого газу в атмосферному повітрі зазвичай спостерігається внаслідок виверження глибинних мантийних плюмів, при дегазації магм яких в навколишнє середовище потрапляє значна кількість кисню, а вивержені метали поглинають CO₂ з атмосфери. Вважають, що в Силурійському періоді мантийні плюми стали причиною початку відокремлення Антарктиди і Австралії від Гондвани і спричинили зміни хімічного складу атмосферного повітря.

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



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



Silurian

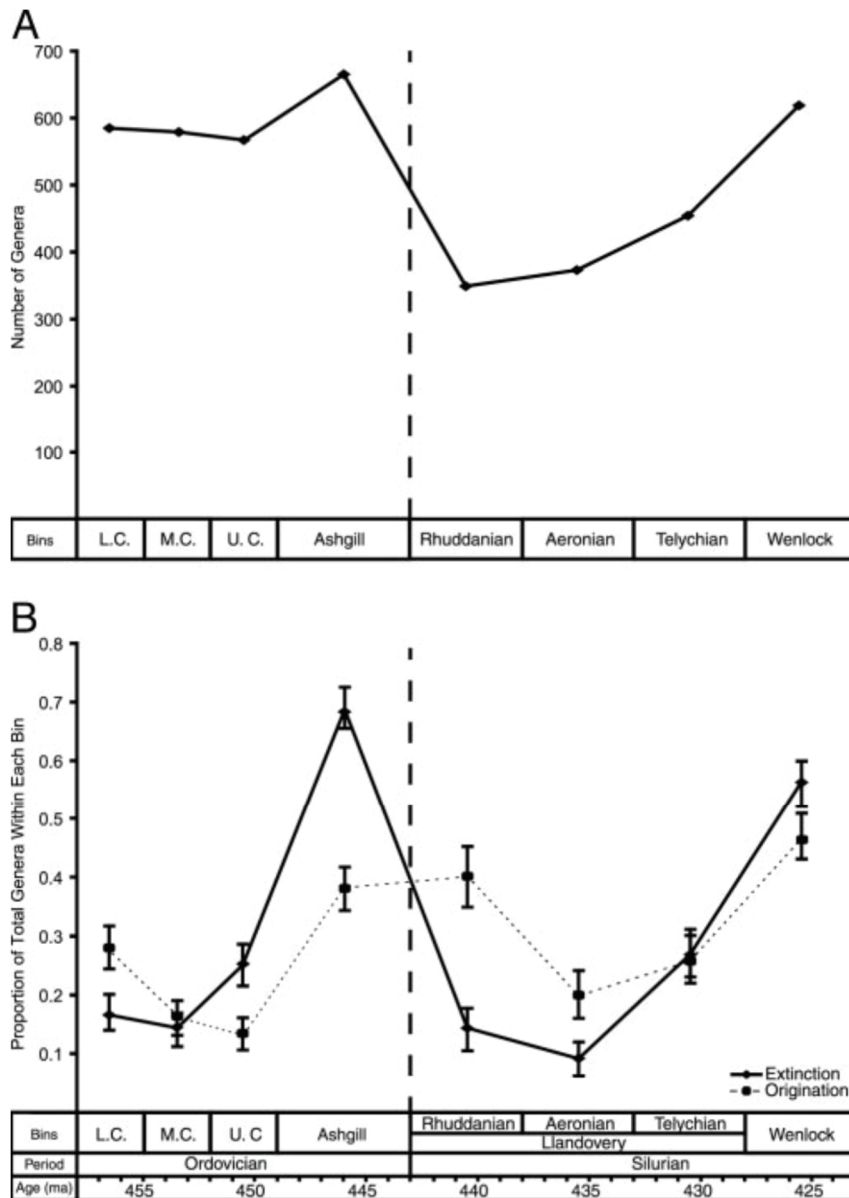
Розташування кліматичних зон в Силурійському періоді, приблизно 420 млн.р.т. Де: Arid – зони з аридним кліматом; Tropical – зони з тропічним кліматом; Warm Temperate – зони з теплим помірним кліматом; Cool Temperate – зони з прохолодним помірним кліматом; Cold – зони з холодним кліматом (за <http://archive.is/nzE1#selection-37.0-37.191>).

Біота Силура

Відновлення екосистем раннього Силура після пізньо-Ордовицького масового вимирання організмів. Наприкінці Ордовіка швидкість вимирання родів організмів була вищою (майже в два рази) за швидкість появи нових родів (див. рис). В результаті це призвело до різкого зниження кількості родів організмів наприкінці Ордовицького періоду.

А. Krug і М. Patzkowsky (2004) вивчали відновлення екосистем в ранньому Силурі після масового вимирання організмів наприкінці Ордовіка на території давнього континенту Лаврентія. Авторами було встановлено, що відновлення біорізноманіття морських бентосних організмів Лаврентії до рівня, що передувало пізньо-Ордовицькому вимиранню, відбулось протягом 5 млн. років, що на 15 млн. років швидше, ніж в цілому при оцінці швидкості відновлення глобальних екосистем. Автори вважають, що швидке відновлення екосистем Лаврентії пов'язане з імміграцією організмів з інших регіонів (наприклад, з Балтики). Крім того, слід зазначити, що на початку Силура Лаврентія займала приекваторіальне положення, а теплі кліматичні умови, зазвичай, сприяють більш швидкому відновленню екосистем.

Таким чином, після масового пізньо-Ордовицького вимирання видів - екосистемам знадобилось близько 5 млн.р. для відновлення біоти в екваторіальних районах земної кулі і близько 15 - 20 млн.р. - в помірних і приполярних широтах. Відомо, що чим нижче температури навколишнього середовища - тим повільніше відновлюється і кількість, і видове різноманіття живих організмів в екосистемах. Це пов'язано і зі швидкістю росту і розмноження організмів, і з особливостями природного відбору: в стресових кліматичних умовах природний відбір спрямований на адаптацію до несприятливих умов і зберігає тільки організми жорстко пристосовані до даних умов, тоді як в оптимальних кліматичних умовах відбір зберігає всі життєздатні варіанти організмів, що дає різноманіття форм життя в екваторіальних районах. Згодом через конкуренцію частина видів розселяється в зони, віддалені від екваторіального оптимуму життєвих факторів, поповнюючи видове різноманіття помірних і приполярних широт.

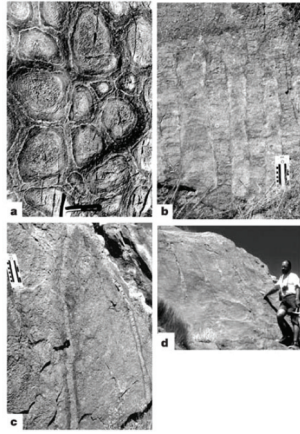


A - Глобальне біорізноманіття (за Sepkoski, 2002). B - Глобальне співвідношення вимерлих родів морських організмів і родів, які з'явилися. Де: Extinction - вимирання родів морських організмів; Origination - поява родів морських організмів; LC, Lower Caradoc - нижній Карадок; MC, Middle Caradoc - середній Карадок; UC, Upper Caradoc - верхній Карадок; Ashgill - Ашгіл; Rhuddanian - Руданій; Aeronian - Аероній; Telychian - Теліхій; Wenlock - Венлок; Llandovery - Ллендовері. Пунктирною лінією вказана межа між Ордовіком і Силуrom (рис. цитовано за Krug & Patzkowsky, 2004).

Пізній Ордовік – ранній Силур: ріст чисельності та розмірів бактеріальних матів.

Мікробні спори: строматоліти, тромболіти і дендроліти - формуються в процесі життєдіяльності мікробних матів. У Фанерозої кількість мікробних будівель різко зменшилась через розквіт багатоклітинних еукаріотичних форм життя.

Після Ордовицької морської революції біорізноманіття - мікробні мати зустрічаються тільки в стресових несприятливих умовах проживання, тобто там, де не спроможні жити багатоклітинні організми. Таким чином, основною причиною зниження кількості мікробних матів в Фанерозої є їх об'їдання багатоклітинними тваринами (Walter & Neys, 1985). Деяке відновлення чисельності строматолітів відбувається під час масових вимирань. Наприклад, під час Пермського вимирання видів (Schubert & Bottjer, 1995). P. Sheehan і M. Harris (2004) показали розквіт мікробних матів під час Ордовицького вимирання організмів. Причиною пізньо-Ордовицького – ранньо-Силурійського розквіту мікробних матів стала відсутність тварин, які об'їдають ці мати, через події масового вимирання.



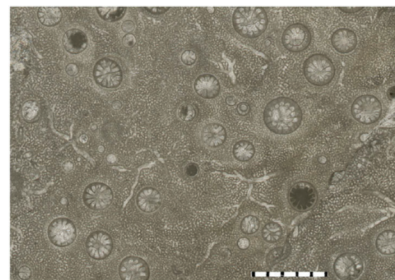
Мікробні споруди раннього Силура: а - строматоліт, вид зверху; b - колонія строматолітів; c, d - тромболіти (за Sheehan & Harris, 2004).

Рифи. У мілководних морях типовими були тропічні рифи. Ці рифи були сформовані коралами-табулятами, коралами-ругозами, строматопороїдними організмами, мохуватками і кальцифікованими водоростями.

Симбіоз строматопороїдних губок та коралів-ругоз. Vinn O. і Motus M.A. (2014) всередині фосилій Силурійських строматопороїдних губок *Ecclimadictyon astrolaxum* виявили ендосимбіотичні корали ругози групи *Palaeophyllum*.



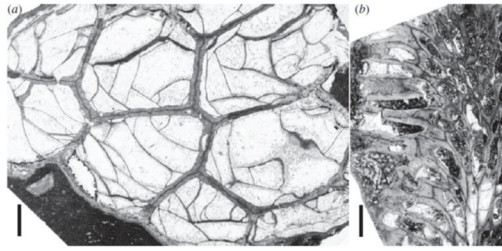
Поздовжній зріз губки



Поперечний зріз губки. Силур. Усередині фосилій строматопороїдних губок *Ecclimadictyon astrolaxum* виявили ендосимбіотичні корали ругози групи *Palaeophyllum*. Поздовжній і поперечний зрізи губки з коралами-симбіонтами всередині. Розмірна шкала - в мм (за Vinn & Motus, 2014).

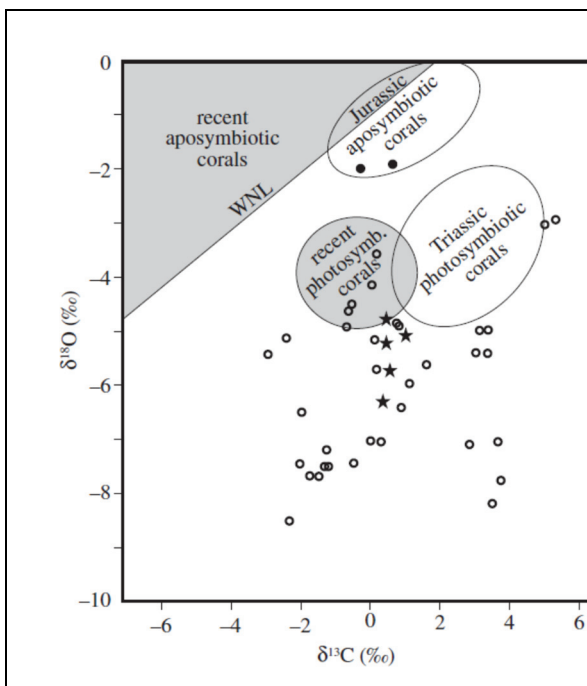
Ругози були вертикально орієнтовані всередині губок, а їх кораліти у багатьох випадках відкривались на поверхні губок. Однак, багато коралів-ругоз були повністю занурені в тіло губки-господаря. Завдяки губці-господарю, ругози отримували можливість підійматись над субстратом вгору, що покращувало їх харчування. Крім того, в гідродинамічно-активних прибережних водах відносна стабільність ростового субстрату також була вигідною для ругоз (за Vinn & Motus, 2014).

Корали-табуляти в Силурі придбали фотосимбіонтів. В середньому Силурі корали-табуляти придбали фотосимбіонтів. Сучасні корали-рифобудівники групи *Scleractinia* з'явилися після Пермо-Тріасової кризи, а симбіоз сучасних коралів з водорістю *Symbiodinium* сформувався в Тріасовому періоді, приблизно 240 млн.р.т. У Палеозої основними будівельниками рифів були вимерлі на сьогоднішній день корали-табуляти.



Корали-табуляти: а – *Michelinia tenuisepta*; б – *Thamnopora ex gr. boloniensis*. 1 бар = 2 мм (за [Zapalski, 2013](#)).

У ряді досліджень було показано, що карбонат кальцію, який секретується сучасними коралами, що мають фотосимбіонтів, - має характерний ізотопний склад вуглецю і кисню. [Zapalski М.К. \(2013\)](#) було проведено ізотопний аналіз вуглецю і кисню в фосиліях коралів-табулят, які мешкали в океанах в Силурі - Пермі і належали до чотирьох підрядів: *Favositida*, *Heliolitida*, *Syringoporida* і *Auloporida*. Проведені дослідження показали, що значення показників ізотопного фракціонування вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) і кисню ($\delta^{18}\text{O}$) в фосиліях Палеозойських коралів-табулят виявились подібними відповідним значенням у сучасних склерактинієвих коралів, які мають фотосимбіонтів. Отримані дані дозволили автору дослідження зробити висновок про те, що корали-табуляти придбали фотосимбіонтів не пізніше середнього Силура, приблизно 430 млн.р.т.



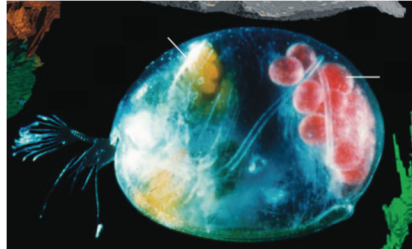
Значення показників ізотопного фракціонування вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) і кисню ($\delta^{18}\text{O}$) в скелетних структурах коралів-табулят і склерактинієвих коралів. Зафарбовані кола позначають Юрські глибоководні корали, які не мали фотосимбіонтів (апосимбіотичні *Yavorskia paszkowski*) на території Польщі, зірочками позначені передбачувані фотосинтезуючі корали-табуляти з прибережних вод на території Польщі. Відкритими колами вказані всі інші корали-табуляти, які досліджувались. Значення показників ізотопного фракціонування вуглецю і кисню для сучасних фотосинтезуючих і нефотосинтезуючих коралів - заштриховані (цитовано за [Zapalski, 2013](#)).

Брахіоподи. В Силурі з'явилися брахіоподи групи *Protochonetes*. Це була примітивна група, яка згодом дала початок продуктідам (*Productida*), які стануть найважливішою групою в пізньому Палеозої. Продуктіди відрізняються тим, що у них з раковин стирчать шипи-голки, які дозволяють їм підійматись над піском і мулом. Це стало найважливішою екологічною адаптацією, оскільки знижувало можливість забруднення тварини мулом і таким чином дало продуктідам перевагу перед іншими групами брахіопод (за [Palaeos.com](#)).

Морські лілії. В Силурійському періоді морські лілії становили 10% фауни морів і налічували 35 родів і 56 видів. Скам'янілості багатьох морських лілій показали сліди прижиттєвих деформацій. Фахівці пояснили ці деформації присутністю галоутворюючих організмів. Але, оскільки ці організми не проникали в капсулу тіла, то їх підселення пояснили симбіозом. 15% видів морських лілій мали таких підселенців – симбіонтів. Причому аналіз

скам'янілостей свідчить про високий рівень специфічності господарів для конкретних симбіонтів (Widdison, 1999, цитовано за Palaeos.com).

Турбота про потомство у давніх остракод. Скам'янілості рачків – остракод (підтип ракоподібні, тип членистоногі), що живуть в двостулкових раковинках, відомі з Ордовіка. D. Siveter з колегами (2007) досліджували добре збережені (навіть з м'якими тканинами) скам'янілості Силурійської остракоди з надродина *Myodocopids*, що датуються 425 млн.р.т. Автори виявили всередині виводкової камери самки остракоди - яйця і молодняк, що дозволило їм зробити висновок про турботу про потомство у даної групи остракод.



Самка сучасного рачка - остракоди з яйцями (надродина *Myodocopid*) (за Siveter et al., 2007).

Сьогодні на Землі мешкає близько 20 тисяч видів остракод, що утворюють дві надродина - *Podocopa* і *Myodocopa*. Для сучасних *Myodocopa* характерно статеве розмноження, тоді як для *Podocopa* - партеногенез. Більшість сучасних остракод відкладають свої яйця прямо у воду. Однак, деякі групи серед *Myodocopa* - піклуються про свої яйця, а деякі групи *Podocopa* - дбають не тільки про свої яйця, але й про молодняк, майже до трьох ювенільних стадій. Дослідження, проведене D. Siveter з колегами (2007), дозволяє стверджувати, що турбота про потомство з'явилась на найраніших еволюційних етапах розвитку рачків - остракод.

Незвичайна форма турботи про потомство у одній з груп силурійських членистоногих. Briggs D.E. колегами (2016) у відкладеннях Силура, що датуються 430 млн.р.т., виявили скам'янілості стародавнього членистоногого аквілоніфера (*Aquilonifer spinosus*). Це була невелика членистонога тварина завдовжки близько одного сантиметра. Аквілоніфер мав закрити зверху щитом безоку голову з розгалуженими антенами і сегментоване тіло, кожен членик якого закривав власний щиток з гострими шипами по краях. Дослідники припустили, що *Aquilonifer spinosus* є архаїчним представником підтипу жвалоносних (*Mandibulata*). Однак, цей висновок не є остаточним, оскільки сьогодні не існує тварин, з якими можна було б пов'язати цю істоту. Мабуть, аквалоніфер належав до груп, які розвивалися і диверсифікували до того, як з'явилися сучасні клади тварин.



Древня членистонога тварина аквілоніфер (*Aquilonifer spinosus*) всюди носила з собою спеціальні сумки, в яких сиділи її дитинчата (за Briggs et al., 2016).

Найцікавішим виявилось те, що аквалоніфер всюди носив з собою спеціальні сумки, в яких сиділи його дитинчата. Вчені виявили десять капсул з якоїсь міцної органічної речовини,

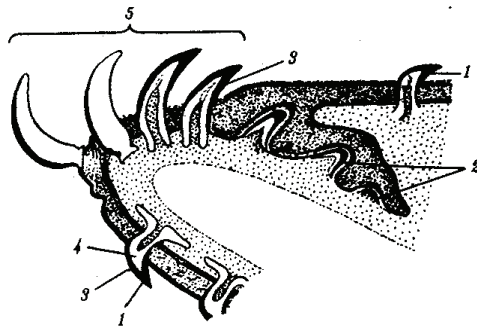
прикріплених до сегментів тулуба аквілоніфера довгими тяжами. У середині капсул виявився десяток дитинчат на різних стадіях розвитку. Сучасні тварини використовують різні стратегії захисту своїх яєць та ембріонів від хижаків, прикріплюючи їх до кінцівок, ховаючи під панциром, або поміщаючи в спеціальну капсулу, поки вони не стануть достатньо дорослими, щоб жити самостійно, але приклад турботи про потомство у аквалоніфера - унікальний. Оскільки така форма турботи про потомство не зустрічається у сучасних тварин, це привело дослідників до висновку про можливу неефективність даної стратегії боротьби за виживання (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/718-aquilonifer>; Briggs et al., 2016).

Поява щелепи у черепноголових хордових тварин. У Силурійському періоді у черепноголових хордових з'являється щелепа як похідне від зябрових дуг (тобто, щелепи всіх хребетних - це видозмінені передні зяброві дуги).

*NB! Вважають, що однією з ключових молекулярних подій, які забезпечили перетворення зябрових дуг на щелепи, стало відключення певних Нох генів у відповідній частині ембріона (за Sohn, 2002). Крім зміни характеру експресії Нох-генів, для формування щелепи у перших щелепноротих їм необхідно було придбати: а) двоноздrevу морфологію передньої частини голови (замість одноноздrevої у безщелепних тварин); б) спино-брюшний градієнт роботи Dlx-генів; в) локалізовану експресію Varx1-гена. Таким чином, формування щелепи замість перших пар зябрових дуг - це не просто результат зміни програми розвитку щелепних дуг, а нова програма розвитку, заснована на новій генній регуляторній мережі, яка є частиною глобальної генної мережі, що забезпечує формування голови тварини в ембріогенезі (за Kuratani, 2012).



Зуби у хордових тварин. Цікаво відзначити, що в ході еволюції життя на Землі зуби у тварин з'явилися раніше, ніж щелепи. Зуби, як утворення, похідні від ектодерми, були виявлені у конодонтів в Кембрійському періоді, тоді як перші щелепи з'явилися у риб лише на початку Силурійського періоду. І луска, і зуби - це похідні ектодерми. Особливо наочним є перехід плакоїдної зубчастої луски в зуби у акул (див. малюнок). Зуби і луска акули мають подібну зовнішню і внутрішню будову, а також здатність до постійної зміни. Ці структури мають однакове походження, оскільки з'явилися в результаті мутації у давніх риб як новоутворення в шкірних покривах. Слід підкреслити, що в ході еволюції плакоїдна луска перетворилась: в зуби у хребетних тварин; в плоску луску у кісткових риб; в лусочки у змій і ящірок; в пір'я у птахів; у волосся, кігті, роги і копита у ссавців.



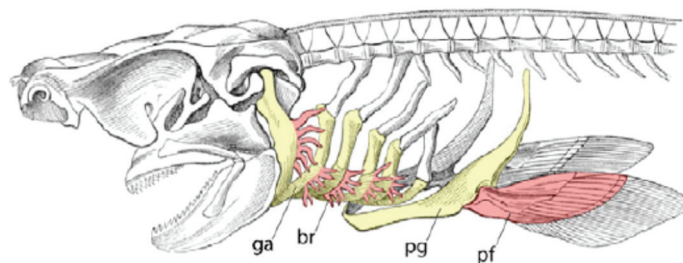
Формування зубів, як похідних ектодерми, у акул. Перехід від плакоїдної луски до зубів по краю ротового отвору акули: 1 - плакоїдна луска, 2 - закладка нових зубів, 3 - емаль, 4 - дентин, 5 - зуби (за <http://refdb.ru/images/965/1929624/4c7e72c8.png>).

Поява у Щелепноротих парних кінцівок. Крім появи щелепи – у Щелепноротих черепноголових (хребетних) тварин з'являються парні кінцівки (передні і задні). NB! У Безщелепних рибоподібних тварин таких кінцівок не було. Генетична програма формування парних кінцівок з боків сегментів тіла - досить давня. Вона є і у безхребетних, починаючи з параподій багатощетинкових черв'яків, і у хребетних, починаючи з риб. Цілком можливо, що ця програма то включається, то вимикається, в залежності від умов навколишнього середовища.

Парні плавці (і, як наслідок, парні кінцівки тетрапод) утворилися внаслідок трансформації зябрових дуг. Хрящові риби мають парні відростки тіла, які відходять латерально від їх зябрових дуг і називаються зяброві промені. Це дозволило в 1878 р. німецькому анатому Карлу Гегенбауру припустити, що парні плавці (і, як наслідок, кінцівки тетрапод) утворилися внаслідок трансформації зябрових дуг.

Відомо, що у тетрапод (чотирипалих хребетних тварин) закладка кінцівок контролюється геном *Shh*, який встановлює передньо-задню вісь майбутніх кінцівок і забезпечує поділ клітин-попередниць ендоскелетних елементів кінцівок.

Gillis J.A. і Hall B.K. (2016) на підставі результатів молекулярно-біологічних досліджень показали, що в ембріогенезі у маленького ската секреція білка *Shh* встановлює передньо-задню вісь полярності зябрових дуг і забезпечує поділ ендоскелетних клітин попередниць зябрових променів. Ці результати свідчать про наявність у хребетних тварин паралелей в механізмах встановлення осі зябрових променів і парних кінцівок і дає розуміння молекулярної основи зябрової гіпотези К. Гегенбаура, заснованої на анатомічних дослідженнях (за Gillis & Hall, 2016).

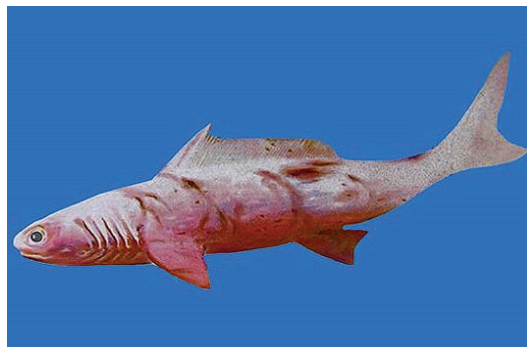


Гіпотеза гомологічності зябрових дуг і парних кінцівок. На схемі представлений скелет голови акули, який ілюструє гомологію зябрових дуг і скелета грудних плавців у хрящових риб. Зяброві дуги (ga) і плечовий пояс (pg) дані жовтим кольором; зяброві промені (br) та грудні плавці (pf) дані червоним кольором (за Gillis & Hall, 2016).

В цілому, проведені дослідження свідчать про те, що формування зябрових дуг і парних плавців у риб (і, відповідно, кінцівок у тетрапод) контролюється одним і тим же молекулярною механізмом.

Поява у Щелепноротих внутрішнього скелету. Іншою особливістю Щелепноротих порівняно з Безщелепними рибоподібними тваринами стала поява не лише зовнішнього, але й і внутрішнього хрящового та кісткового скелету. Тривалий час вважалося, що окостеніння внутрішнього хрящового скелету є подальшим еволюційним придбанням, порівняно з хрящовим внутрішнім скелетом. І, таким чином, на еволюційному дереві Хрящові риби розташовувалися більш базально порівняно з Кістковими рибами. Проте, молекулярно-біологічні дослідження і нещодавні палеонтологічні знахідки свідчать про те, що древня група Хрящових риб мала внутрішній кістковий скелет, який було втрачено нащадками в ході еволюції означеної групи.

***Стародавні акули мали внутрішній кістковий скелет, який був згодом втрачений їх нащадками.** У Девонських відкладеннях в регіоні Кімберлі, західна Австралія, Long J.A. з колегами (2015) знайшли скам'янілий скелет акули гогозелахуса (*Gogoselachus lynnbeazleyae*), яка жила в теплому тропічному морі 380 млн.р.т.



Реконструкція зовнішнього вигляду Девонської акули гогозелахуса (*Gogoselachus lynnbeazleyae*). Довжина тіла 75 см (за <http://paleonews.ru/index.php/new/561-gogoselachus>).

Акул прийнято вважати примітивними рибами на тій підставі, що їх скелет складається з хряща, а кістки у них ніколи не утворюються. Однак, мікроскопічний аналіз фосилізованих залишків акули гогозелахуса з використанням технології мікротомографії показав, що ранні акули мали справжній кістковий скелет, і лише згодом його втратили. При сильному збільшенні в структурі хряща гогозелахуса фахівці побачили справжні остеоцити - клітини, з яких складаються кістки. Таким чином, у гогозелахуса була справжня кісткова конструкція, яка зв'язувала воедино крихітні хрящики.

Вважають, що гогозелахус відноситься до акул, які походять від предкової групи, яка мала справжній кістковий скелет. Зверніть увагу - сучасні акули повністю втратили кістки: їх скелет складається тільки з хрящової тканини (за винятком кісткових елементів в структурі зубів). Дослідники вважають, що стародавні акули відмовилися від кісткового скелета, що полегшило конструкцію тіла і зробило акул однією з найбільш успішних груп хижаків (за <http://paleonews.ru/index.php/new/561-gogoselachus>; Long et al., 2015).

Таким чином, в Силурі з'явилися риби - черепноголові щелепнороті хордові. У відкладеннях Силурійського періоду можливо знайти скам'янілі рештки практично всіх груп риб: панцирних, колючкозубих, хрящових і кісткових риб.

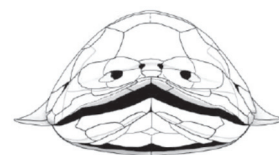
Панцирні риби (*Placodermi*) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki>). Панцирні риби (Плакодерми) - це парафілетична група, яка складається з декількох ліній або сестринських таксонів усіх нині існуючих і вимерлих груп щелепноротих тварин. Перші відомі скам'янілості плакодерм датуються раннім Силуром, Ллендовері (Burrow & Turner, 1998). Плакодерми жили в Силурійських і в Девонських морях. Характерною ознакою плакодерм була захищеність голови і тулуба кістковими дермальними пластинками. У панцирних риб вперше у

щелепноротих хребетних тварин з'явилося живородіння (що встановлено за фосиліями, датованими 380 млн.р.т.). Плакодерми були різноманітними і численними в Девонському періоді. Однак, наприкінці Девона приблизно 360 млн.р.т. під час т.зв. Хангенберзької події - панцирні риби практично всі вимерли (це було т.зв. «пляшкове горлечко» в еволюції щелепноротих хребетних тварин) (за Sallan & Coates, 2010).

Панцирні риби ентелогнатуси – були базовою групою для хрящових і кісткових риб. Панцирні риби були одними з перших хребетних, у яких сформувалися щелепи. При цьому будова щелеп у більшості викопних плакодерм сильно відрізняється від будови щелеп у сучасних риб. Проте, нещодавно, були знайдені фосилії ентелогнатуса – панцирної риби, будова щелеп якої є подібною до будови щелеп кісткових риб і тетрапод (за Zhu et al., 2013). Таким чином, вважають, що панцирні риби ентелогнатуси – були базовою групою для хрящових і кісткових риб.

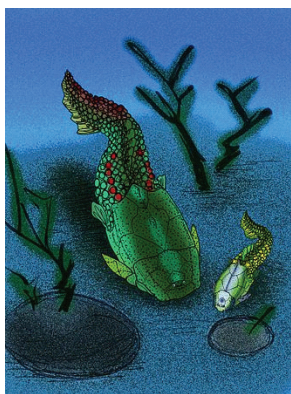


Реконструкція зовнішнього вигляду *Entelognathus primordialis* - Силурійської щелепноротої тварини, базової для групи хрящових і кісткових риб (за Zhu et al., 2013).



Перша, з відомих на сьогоднішній день, фосилія «обличчя» у щелепноротих тварин (за Zhu et al., 2013).

Антиархи (*Antiarchi*) - одна з дуже цікавих груп панцирних риб, що мешкали в Силурі - Девоні. У антиарх грудні плавці набули вигляду членистих кінцівок, які, як вважають, допомагали їм зариватися в ґрунт. У примітивних форм, таких як *Yunnanolepis*, кінцівки були товсті і короткі, в той час як у розвинених форм, таких як *Bothriolepis*, кінцівки були довгими і мали ліктювий суглоб (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Antiarchi>).



Реконструкція зовнішнього вигляду *Yunnanolepis* (за <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/6/64/Yunnanolepis.jpg/330px-Yunnanolepis.jpg>).



Фосилія *Bothriolepis panderi*. Девон. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Антиархи>).



Фосилія *Bothriolepis canadensis* (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Antiarchi>).

«Мімікрія» та «мімезія» в Силурійських екосистемах. Поява щелеп у риб - додала в трофічну піраміду Силурійських екосистем нових хижаків. Це призвело до різкого зниження кількості та видового різноманіття трилобітів - основної здобичі риб. Більше того, ті види трилобітів, які жили в Силурійських морях, придбали «страхітливий» вигляд - тобто, у них з'явилися шипи, вирости, колючки для відлякування хижаків. «Мімікрія» - це придбання організмами зовнішньої схожості з отруйними організмами, а «мімезія» - це придбання організмами схожості з навколишнім середовищем. «Жахливі» трилобіти, мабуть, були схожі або на отруйних морських хеліцерових, або на зарості колючих водоростей, що дозволило їм вижити при сильному тиску різноманітних хижаків.



Силурійський трилобіт.



Силурійський трилобіт.
(за <http://www.krasfun.ru/2014/03/trilobity/>).

Випадки появи в Силурі чотирилапих кінцівок у деяких риб. У відкладеннях Силурійського періоду знаходять скам'янілості, що свідчать про перші випадки появи чотирилапих кінцівок у давніх риб. Відомо, що при відключенні або втраті генів *and1* і *and2* у риб не розвиваються плавцеві промені, а при зміні інтенсивності роботи двох інших регуляторних генів - м'ясиста кінцівка може набувати вигляду багатопалої кінцівки (і - навпаки). Таким чином, генетичне підґрунтя для формування кінцівок наземного типу існувало вже в Силурійському періоді. Однак, водні хребетні тварини з чотирилапими кінцівками отримали екологічну перевагу порівняно з хребетними тваринами, що мають плавцевий тип кінцівок, тільки в наступному Девонському періоді, коли змінились умови в акваторіях їх проживання.

Наземна біота Силурійського періода

Багатоніжки. У відкладеннях Силура знайдені фосилії справжніх наземних багатоніжок. Предками багатоніжок є морські членистоногі тварини унірамії, які з'явилися ще в Кембрії.



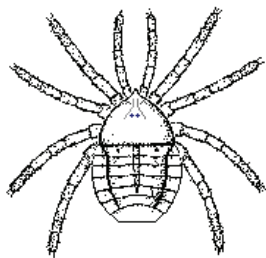
Фосилія самої ранньої з відомих морських унірамії - камброподуса (*Cambropodus*).
Середній Кембрій
(за <http://www.ucmp.berkeley.edu/arthropoda/uniramia/uniramiafr.html>).



Фосилізований відбиток однієї з найдавніших багатоніжок на Землі - *Pneumodesmus newmani*, 428 млн.р.т, пізній Силур (за http://news.bbc.co.uk/2/hi/uk_news/scotland/3427499.stm).

Незалежний вихід на сушу різних ліній багатоніжок. Аналіз фосилій і молекулярно-біологічні дослідження, проведені Lozano-Fernandez J. колегами (2016), показали, що надклас багатоніжок сформувався ще в Кембрійському періоді, не пізніше 528 млн.р.т., як надклас морських тварин. Але, подальша диверсифікація групи відбувалася дещо пізніше: клас губоногі багатоніжки з'явився в Ордовіку (457 млн.р.т.), а клас двопарноногі багатоніжки – в Силурі (439 млн.р.т.). При цьому освоєння суші йшло незалежно в різних лініях багатоніжок, про що опосередковано свідчить незалежна поява трахеальної системи у губоногих і двопарноногих багатоніжок (за Lozano-Fernandez et al., 2016).

Наземні скорпіони і трігонотарбіди. Крім багатоніжок, в Силурійському періоді по суші бігали наземні скорпіони і трігонотарбіди (близькі родичі павуків, у яких, однак, ще не було павутинних залоз).



Трігонотарбіда *Palaeotarbus jerami* (пізній Силур - рання Пермь). 417 млн.р.т. (за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9e/Palaeotarbus_jerami.png).

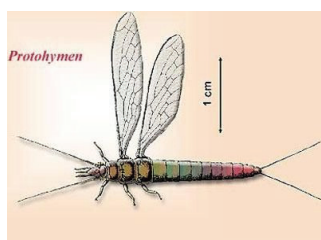


Наземний скорпіон *Proscorpio osborni*, пізній Силур (за Dunlop, 2010).

Поява комах на кордоні між Ордовіком та Силуром. Згідно класичної систематики, підтип Трахейнодихаючі складається з двох надкласів: багатоніжки (*Myriapoda*) і шестиногі (*Hexapoda*). Надклас багатоніжки за одними даними - з'явився в пізньому Силурі, приблизно 430 млн.р.т., а за іншими даними – в ранньому Кембрії. Оскільки морфологічно, комахи схожі на багатоніжок, то досить тривалий час вважалось, що в Силурі давні наземні багатоніжки дали початок першим комахам, оскільки на одній з личинкових стадій багатоніжки мають шестиногу форму. Однак, аналіз ДНК, проведений М. Gaunt і М. Miles (2002), показав, що комахи стоять ближче до ракоподібних, ніж до багатоніжок, а морфологічна схожість з багатоніжками є конвергентною.

М. Gaunt і М. Miles (2002) встановили, що комахи походять від спільного предка з *Anostraca* (вогняні креветки) на кордоні між Ордовіком і Силуром, приблизно 434,2-421,1 млн.р.т. Автори пов'язують розселення по суші предків водних членистоногих з поширенням судинних рослин. Однак, достовірні скам'янілості комах датуються тільки раннім Девоном, що беззастережно свідчить про відділення груп комах від загального предка не пізніше верхнього Силура (Grimaldi, 2010).

Відсутність Силурійських фосилій комах дослідники пов'язують з поганою збереженістю їх тканин в геологічному літопису.



Реконструкція на підставі фосилій зовнішнього вигляду ранньо-Девонського комахи *Rhyniognatha hirsti*, 410 млн.р.т.

В іншому, в Силурі великі таксони тварин залишилися ті ж, а дрібні таксони (родина, ряди, роди, види) - сильно змінились.

Наземні рослини. На суші по всіх континентах поширились судинні рослини (коксонія, зостерофілум, ринія, астероксілон та ін.). Це були невисокі організми (всього 15 - 30 см), оскільки ще не було деревних опорних елементів, що не дозволяло рослинам займати верхній ярус в наземних екосистемах. У цих рослин були відсутні справжні корені, а функції коренів виконували ризоїди - невеликі одноклітинні вирости підземних частин стебла, які забезпечували всмоктування води і мінеральних речовин із ґрунту.



Слід підкреслити, що вже ризоїди формували симбіоз з ґрунтовими грибами - ендомікоризу. Саме завдяки цьому симбіозу наземні рослини могли отримувати достатню кількість вологи і мінеральних поживних речовин з дуже великої площі (яку охоплювали гіфи мікоризоутворюючих грибів) і саме завдяки симбіозу з грибами рослини змогли поширитись по всій суші.

У Силурійському періоді у наземних рослин вперше з'явилося листя (до цього - були тільки гілочки), як лусковидні вирости на пагонах. З часом, в ці вирости проникли судини провідної системи. Сьогодні таке листя характерне для плаунів і псилотовидних.

Більшість фосилій Силурійських рослин представлені голими нерозгалуженими або ізотомічно розгалуженими пагонами від декількох міліметрів до декількох сантиметрів у довжину, деякі з них закінчуються одиночними спорангіями. Всі Силурійські наземні рослини Лаврусії представлені такими примітивними риніофіто-подібними формами. На інших континентах і островах (у Китаї, Австралії, на островах Арктичної Канади) в Силурійських відкладеннях були знайдені більш складно організовані плауноподібні рослини морфотипу зостерофілума. Так, М. Kotyk з колегами (2002) на островах Арктичної Канади описали морфологічно досить складно організований комплекс рослинних макрофосилій пізнього Силура (див. рис).

З шести описаних авторами (Kotyk et al., 2002) родів зостерофілума - чотири мали спорангії, зібрані в компактні кінцеві кластери (див. рис). Raymond A. (1987) припустив, що кластерування спорангіїв може бути адаптацією до посушливих або до посушливих + прохолодних умов проживання. Слід зазначити, що сучасні палеокліматичні моделі підтверджують посушливість клімату в пізньому Силурі (Scotese, 2001).



Фосилія судинної рослини зостерофілума (*Zosterophyllum*). На фотографії представлений термінальний кластер спорангієв. 1 Бар = 1 см. Пізній Силур. Арктична Канада (за Kotyk et al., 2002).

Формування листя у наземних рослин. Аналіз фосилій свідчить про те, що у перших судинних рослин не було листя - були тільки розгалужені стебла зі спорангіями. На сьогоднішній день відомі два механізми формування листя у судинних рослин - механізм, характерний для сучасних плаунів (*Lycophytes*) і механізм, характерний для сучасних папоротей, голонасінних і покритонасінних рослин (Boyse & Knoll, 2002). Оскільки морфологічно, поява листя у плаунів і у інших судинних рослин - відбувається по-різному, то логічно було припустити й існування різних механізмів, що запускають ці програми формування листя. Однак, морфометричний аналіз більш ніж 600 фосилій показав, що в процесах формування листя всіх груп судинних рослин задіяний загальний онтогенетичний механізм розвитку (Boyse & Knoll, 2002).

Крім того, в молекулярно-біологічних дослідженнях, проведених Wikstrom N. з колегами (2001), було показано, що формування мегафілоїдів у покритонасінних рослин контролюється взаємодією генів KNOX-ARP, а в подальшому в роботі, виконаній С. Harrison з колегами (2005) на плавунах, була виявлена задіяність цих же генів у реалізацію програми формування листя – мікрофілоїдів. Таким чином, завдяки дослідженням різних груп вчених було показано, що і при формуванні мікрофілоїдів, і при формуванні макрофілоїдів - включається загальний механізм розвитку листя. На підставі отриманих результатів С. Harrison з колегами (2005) був зроблений висновок про те, що мобілізація цього механізму відбувається не залежно та паралельно в різних групах судинних рослин.

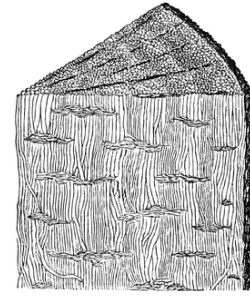
Прототаксиди. Верхній ярус наземних екосистем займали гігантські гриби - прототаксиди. Діаметр їх «стовбурів» становив 1,4 м, а висота - 9 м. Ці гігантські гриби вимерли в наступному Девонському періоді, не витримавши конкуренції з деревами, що появились в Девоні. Чому вирішили, що залишки гігантських стовбурів належать грибам, а не деревам? По-перше, гістологічна будова прототаксидів відрізняється від будови тканин рослин і є подібною до будови грибів. По-друге, ізотопний склад вуглецю свідчить про гетеротрофний тип харчування цих організмів.

*NB! Сьогодні по співвідношенню важких і легких ізотопів вуглецю в тканинах як живих, так і викопних організмів, можливо встановити тип харчування організму. Рослини - це аутотрофи, первинні фіксатори вуглецю з навколишнього середовища. Первинні продуценти завжди мають полегшений ізотопний склад вуглецю внаслідок функціонування механізму дискримінації між легкими і важкими ізотопами вуглецю вуглекислого газу. Тоді як всі наступні ланки трофічної піраміди (гетеротрофи - консументи і редуценти) мають більш важкий ізотопний склад вуглецю – оскільки клітини організмів-гетеротрофів не спроможні виводити важкі ізотопи зі свого складу. Гриби - це гетеротрофні організми, ізотопний вуглецевий склад яких завжди є достовірно більш високим, ніж у фотосинтезуючих організмів.

Ізотопний аналіз показав, що прототаксиди росли на болотах і харчувались за рахунок відмерлої органіки. Крім того, вірогідним вважають також, що у верхньому шарі прототаксидів мешкали фотосинтезуючі водорості, які синтезували для прототаксидів сахара і для забезпечення світлом яких прототаксиди росли вгору.



Прототаксита (*Prototaxites*) - шести-дев'ятиметрові конусоподібні споруди Силурійського і Девонського періодів, що нагадують скам'янілі хвойні дерева, насправді є гігантськими грибами (за http://future-science.ru/wp-content/uploads/2013-04-15/griby-kotorym-milliard-let_1.jpg).



Фрагмент викопного прототаксита (*Prototaxites*).
(за <https://ru.wikipedia.org/wiki>).

Масові вимирання біоти в Силурійському періоді

У середині і в кінці Силура - було три хвилі масових вимирань біоти, в ході яких найбільше постраждали придонні організми: трилобіти, конодонти, сидячі колонії граптолітів та ін.: Айревікське вимирання (Ireviken Event, $428,2 \pm 2,3$ млн.р.т.); Малдське вимирання (Mulde Event); Лауське вимирання (Lau Event, 420 млн.р.т.).

Катастрофічні причини вимирання організмів в Силурі:

1) квазіперіодична аноксія (відсутність кисню) океану через порушення циркуляції океанічної води. Ця квазіперіодичність збігається з кліматичними циклами Міланковича. Який існує зв'язок між циркуляцією води в океані і кліматичними чинниками? Циркуляцію океанічної води забезпечують: а) система океанічних течій (вітрових і термогалінних); б) вітрові згони і нагони води; в) термогалінна конвекція води в океані. Таким чином, перемішування води в океані, і, як наслідок, доставка кисню до глибинних шарів, забезпечується перепадами температури води і вітрами. При певному поєднанні кліматичних показників - таке перемішування води сповільнюється (якщо різниця температур між сусідніми територіями або акваторіями не перевищує 5°C – це призводить до зупинки циркуляції повітряних мас, і, як наслідок, до зупинки циркуляції водних мас).

2) уход моря в складки дна океану і, як наслідок, посилення посушливості клімату. Наприкінці Силуру пересохло багато мілководних басейнів. Якщо в ізольованому басейні виявлялись хижаки, то вони виїдали все і вимирали. Так, у Хмельницькій області України знаходять цілі шари (т.зв. евриптерусові шари) вимерлих від пересихання водойм ракоскорпіонів (евриптерид) і жодного трилобіта поруч, оскільки ракоскорпіони їх усіх з'їли. Крім того, були виявлені рештки ракоскорпіонів, які намагались переповзати з пересихаючих водойм до сусідніх акваторій.

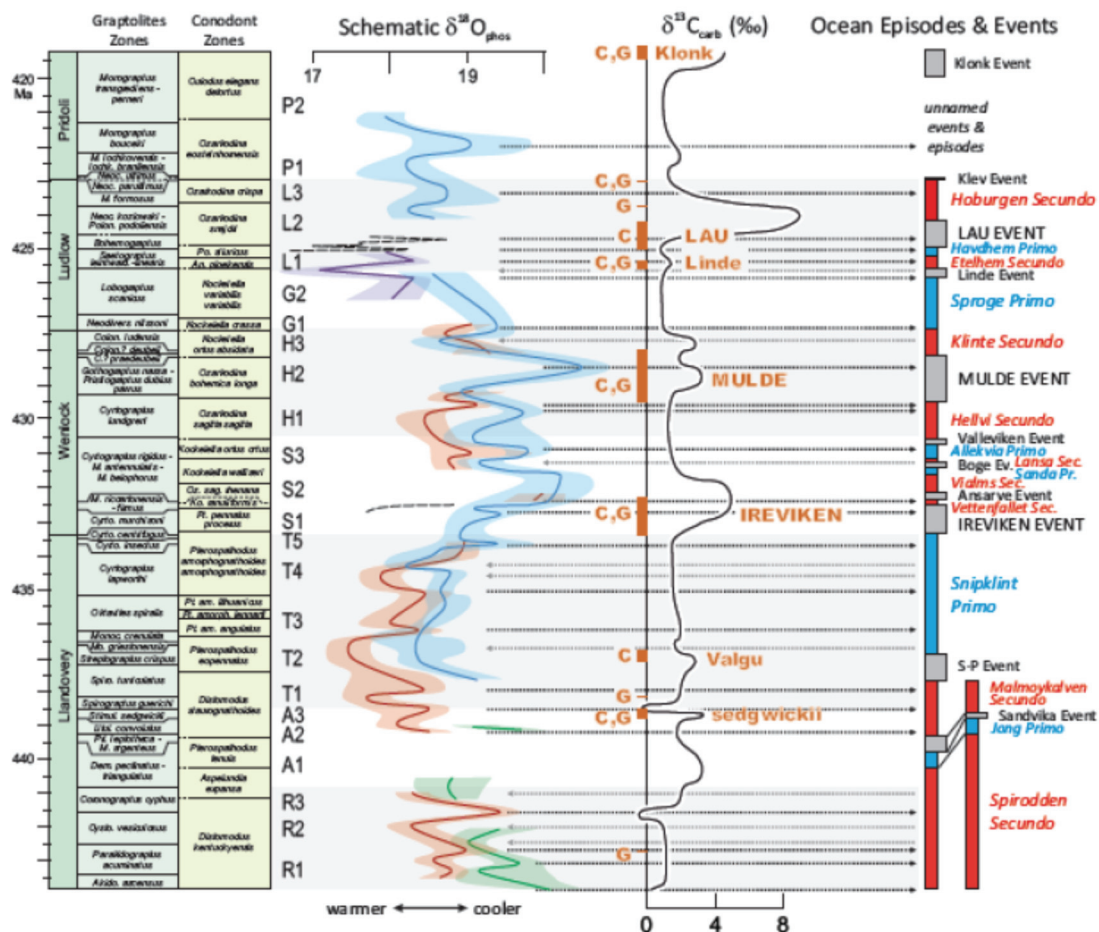
NB! *Посухи наприкінці Силуру. Якими були причини суворої посушливості клімату наприкінці Силурійського періоду? Відомо, що наприкінці Силуру значна частина води пішла в складки дна океану. Це призвело до обміління і пересихання внутрішніх водойм і до загибелі багатьох прибережних мілководних мешканців. Крім того, відомо, що внаслідок обертання Землі навколо своєї осі, континенти, які знаходяться на 30° та 70° паралелях обох півкуль, - страждають від посух через те, що в межах даних областей розташовуються зони високого атмосферного тиску. Зсув континентів в дані широти призводить до розвитку посушливих умов. Кліматологами виділяється ще один фактор, який сприяє розвитку посух: при досить рівномірних температурах на Землі (або однаково низьких, або однаково високих) - зменшується контраст атмосферного тиску між холодними і теплими зонами, що призводить

до ослаблення швидкості руху повітряних мас і до припинення перенесення вологих океанічних повітряних потоків на континенти.

До еволюційних причин масового вимирання видів - відноситься передчасне старіння і вимирання видів через накопичення поломків в молекулах ДНК внаслідок дії стресових факторів навколишнього середовища. До таких стресових факторів належать зміни температури, зволоженості навколишнього середовища, зміни концентрації кисню, високий рівень природної радіоактивності (характерний для вивержених Ордовицьких і Силурійських порід), високий рівень конкуренції в екосистемах і т.н.

Айревікське масове вимирання біоти. Айревікська подія була одним з найбільш інтенсивних епізодів вимирання біоти в середньому Палеозої. Це вимирання справило значний глобальний вплив на велику кількість клад живих організмів, серед яких - найбільш постраждали конодони, граптоліти і хітинозої. Spiridonov A. з колегами (2015) досліджували селективність вимирання і виживання конодонтів в залежності від умов їх проживання в ході Айревікської події. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що серед параметрів, які підвищували шанси конодонтів на виживання - була глибина їх проживання: чим глибше мешкала група конодонтів, тим вище був шанс вимирання в ході Айревікської події. Якби причиною Айревікського вимирання морської біоти були б події океанічної регресії, як передбачалося раніше, то в цьому випадку повинні були б швидше постраждати мілководні групи (за Spiridonov et al., 2015).

Кореляція між кліматичними флуктуаціями і трьома подіями масових вимирань в Силурі. Trotter J.A. з колегами (2015) отримали дані по клімату в Силурійському періоді, використовуючи значення показника ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) в фосиліях конодонтів, які мешкали на чотирьох палеоконтинентах.



Кореляція між значеннями показників ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) і вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) і між Силурійськими біотичними подіями (Айревікська, Малдська та Лауська події) (за Trotter et al., 2015).

Отримані дані свідчать про те, що після пізньо-Ордовіцької - ранньо-Силурійської гляціації мали місце кліматичні цикли невеликої амплітуди, які в цілому відображають поступове потепління клімату в Силурійському періоді до середини епохи Ллендовері. Потім, в пізньому Ллендовері відбулось поступове похолодання клімату. У пізньому Ллендовері - ранньому Венлоці і потім в пізньому Венлоці мали місце два етапи похолодання клімату, подібної тривалості і амплітуди.

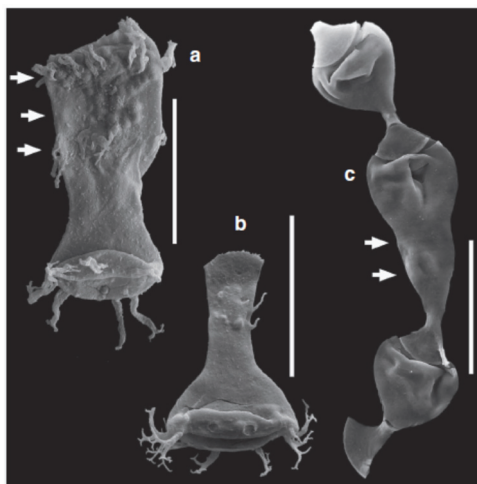
Венлокська екскурсія показника ізотопного фракціонування кисню збігається за часом з Айревікською та Малдською біотичними подіями і позитивною екскурсією показника ізотопного фракціонування вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$). Швидкі, значні, але - короточасні зміни показника ізотопного фракціонування кисню свідчать про нестабільність клімату в середньому Людлоу - до і під час Лауської біотичної події. Відмінності в даних по континентах відображають їх різне географічне положення, а також - динаміку океанічних течій, що запускаються гляціалами і інтергляціалами. У Силурі багато позитивних максимумів показника $\delta^{18}\text{O}$ корелюють з низьким рівнем моря і зі зміною фауни граптолітів. Чітка кореляція між швидкими значними позитивними екскурсіями показників ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) і вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) і між Силурійськими біотичними подіями (Айревікська, Малдська та Лауська події) - свідчать про те, що глобальні кліматичні зміни відігравали важливу роль в появі даних біотичних феноменів (за Trotter et al., 2015).

Одна з причин масових вимирань біоти в Силурі - мутагенна дія важких металів.

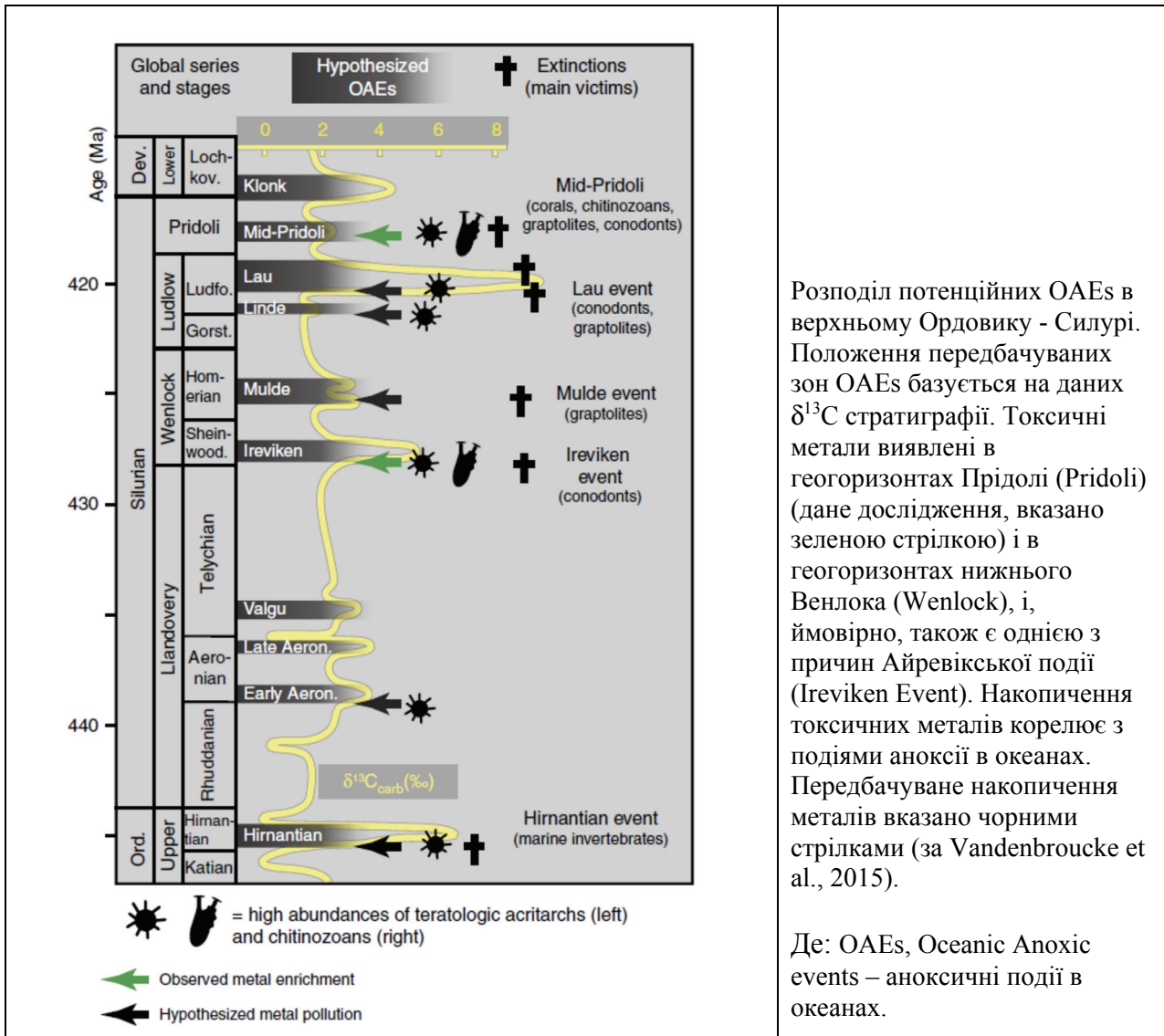
У геогоризонтах пізньо-Ордовіцького і Силурійського масових вимирань біоти виявлені скам'янілості мутантних форм планктону, що дозволяє висунути альтернативні загальноновизнаним причини, що запустили дані вимирання біоти. Vandenbroucke T.R. з колегами (2015) в своєму дослідженні показали, що поява аберантних форм морських організмів в геогоризонтах Прідолі (Силур) збігається з драматичним накопиченням металів (Fe, Mo, Pb, Mn і As) в фосиліях і в супутніх їм осадових породах.

Відомо, що метали викликають тератогенну відповідь у сучасних організмів і появу таких морфологічних аномалій сьогодні пов'язують з забрудненням Світового океану металами. Автори роботи припустили, що причиною виявлених на фосиліях морфологічних аномалій є високі концентрації металів у морській воді в геологічному минулому Землі.

Виявлені у фосиліях і в осадових породах метали є редокс-чутливими, що підтверджує модель аноксії в давніх океанах. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що поширення аноксії і накопичення редокс-чутливих токсичних металів сприяло запуску подій масового вимирання біоти в епоху Прідолі (Силур), і - можливо в інші епохи масових вимирань наприкінці Ордовіка - в Силурі (за Vandenbroucke et al., 2015).



Хітинозої (*Chitinozoans*) нормальної (b) і аберантної (a, c) морфології. Де: a) тератологічний зразок *Ancyrochitina*; b - морфологічно нормальний зразок *Ancyrochitina*; з - ланцюг з трьох зразків *Margachitina* з аномальним зразком між двома нормальними. 1 бар = 100 мкм. Стрілками вказані аномалії морфології організмів (за Vandenbroucke et al., 2015).



Розподіл потенційних ОАЕ в верхньому Ордовику - Силурі. Положення передбачуваних зон ОАЕ базується на даних $\delta^{13}C$ стратиграфії. Токсичні метали виявлені в геогоризонтах Прідолі (Pridoli) (дане дослідження, вказано зеленою стрілкою) і в геогоризонтах нижнього Венлока (Wenlock), і, ймовірно, також є однією з причин Айревікської події (Ireviken Event). Накопичення токсичних металів корелює з подіями аноксії в океанах. Передбачуване накопичення металів вказано чорними стрілками (за Vandembroucke et al., 2015).

Де: ОАЕ, Oceanic Anoxic events – аноксичні події в океанах.

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Силурійському періоді.
2. Клімат в Силурійському періоді. Причини посух.
3. Відновлення екосистем раннього Силура після пізньо-Ордовицького масового вимирання біоти.
4. Симбіоз строматопоріодних губок і коралів-ругоз.
5. Придбання фотосимбіонтів коралами-табулятами в Силурі.
6. Турбота про потомство у Силурійських рачків-остракод і у членистоногих аквілоніфер.
7. Поява щелепи у черепноголових хордових тварин. Екологічні переваги щелепноротих тварин.
8. «Мімікрія» та «мімезія» в Силурійських екосистемах.
9. Перехід наземних вищих рослин в макророзмірний клас. Поява листя за першим механізмом. Екологічні причини появи листя у рослин.
10. Гігантські гриби - прототаксити. Причини виходу грибів –прототкаситів в крупно розмірний клас.
11. Причини масових вимирань біоти в середньому-пізньому Силурі.

Література:

- Briggs D.E., Siveter D.J., Siveter D.J., Sutton M.D., Legg D. Tiny individuals attached to a new Silurian arthropod suggest a unique mode of brood care // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2016. – Vol. 113(16). – P. 4410 - 4415. doi: 10.1073/pnas.1600489113.
- Boyce C.K., Knoll A.H. Evolution of developmental potential and the multiple independent origin of leaves in Paleozoic vascular plants // Paleobiology. – 2002. – Vol. 28. – P. 70 – 100.
- Burrow C., Turner S. A review of placoderm scales, and their significance in placoderm phylogeny // J. Vertebrate Paleontology. – 1998. – Vol.19 (2). – P. 204 – 219. doi:10.1080/02724634.1999.10011135.
- Cohn M.J. Evolutionary biology: lamprey Hox genes and the origin of jaws // Nature. – 2002. – Vol. 416(6879). – P. 386 - 387.

- Dunlop J.A. Geological history and phylogeny of *Chelicerata* // *Arthropod Structure & Development*. – 2010. – Vol. 39. – P. 124–142.
- Gaunt M.W., Miles M.A. An insect molecular clock dates the origin of the insects and accords with palaeontological and biogeographic landmarks // *Mol. Biol. Evol.* – 2002. – Vol. 19. – P. 748 – 761.
- Gillis J.A., Hall B.K. A shared role for sonic hedgehog signalling in patterning chondrichthyan gill arch appendages and tetrapod limbs // *Development*. – 2016. – Vol. 143. – P. 1313 - 1317; doi: 10.1242/dev.133884
- Grimaldi D.A. 400 million years on six legs: On the origin and early evolution of *Hexapoda* // *Arthropod Structure & Development*. – 2010. – Vol. 39. –P. 191–203.
- Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Scotland R.W., Langdale J.A. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution // *Nature*. – 2005. – Vol. 434. – P. 509 – 514.
- Kotyk M.E., Basinger J.F, Gensel P.G., de Freitas T.A. Morphologically complex plant macrofossils from the late Silurian of Arctic Canada // *American Journal of Botany*. – 2002. – Vol. 89(6). – P. 1004 – 1013.
- Krug A.Z., Patzkowsky M.E. Rapid recovery from the Late Ordovician mass extinction // *PNAS*. – Vol. 101. – P. 17605 – 17610.
- Kuratani S. Developmental studies of the lamprey and hierarchical evolutionary steps towards the acquisition of the jaw // *J. Anat.* – 2005. – Vol. 207(5). – P. 489 - 499.
- Long J.A., Burrow C.J., Ginter M., Maisey J.G., Trinajstić K.M. et al. First shark from the Late Devonian (Frasnian) Gogo Formation, Western Australia sheds new light on the development of tessellated calcified cartilage // *PLoS One*. – 2015. – Vol. 10(5):e0126066. doi: 10.1371/journal.pone.0126066.
- Lozano-Fernandez J., Carton R., Tanner A.R., Puttick M.N., Blaxter M., et al. A molecular palaeobiological exploration of arthropod terrestrialization // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2016. – Vol. 371(1699). pii: 20150133. doi: 10.1098/rstb.2015.0133.
- Raymond A. Paleogeographic distribution of Early Devonian plant traits // *Palaios*. – 1987. – Vol. 2. – P. 113 - 132.
- Sallan L., Coates M. End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2010. – Vol. 107 (22). – P. 10131 – 10125. doi:10.1073/pnas.0914000107. PMC 2890420. PMID 20479258.
- Schubert J.K., Bottjer D.J. Aftermath of the Permian–Triassic mass extinction event: paleoecology of Lower Triassic carbonates in the western USA // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* – 1995. – Vol. 116. – P. 1 – 39.
- Scotese C.R. Paleomap project 08/12/01. <http://www.scotese.com>. 2001.
- Sheehan P.M., Harris M.T. Microbialite resurgence after the Late Ordovician extinction // *Nature*. – 2004. – Vol. 430. – P. 75 – 78.
- Siveter D.J., Siveter D.J., Sutton M.D., Briggs D.E.G. Brood care in a Silurian ostracod // *Proc. R. Soc. B*. – 2007 – Vol. 274. – P. 465 – 469.
- Spiridonov A., Brazauskas A., Radzevičius S. The role of temporal abundance structure and habitat preferences in the survival of conodonts during the mid-early Silurian Ireviken mass extinction event // *PLoS One*. – 2015. – Vol. 10(4):e0124146. doi: 10.1371/journal.pone.0124146.
- Trotter J.A., Williams I.S., Barnes C.R., Meannik P., Simpson A. New conodont $\delta^{18}\text{O}$ records of Silurian climate change: Implications for environmental and biological events // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* – 2015. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.11.011.
- Vandenbroucke T.R., Emsbo P., Munnecke A., Nuns N., Duponchel L., et al. Metal-induced malformations in early Palaeozoic plankton are harbingers of mass extinction // *Nat Commun*. – 2015. – Vol. 6:7966. doi: 10.1038/ncomms8966.
- Vinn O., Mõtus M.A. Endobiotic rugosan symbionts in stromatoporoids from the Sheinwoodian (Silurian) of Baltica // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(2):e90197. doi: 10.1371/journal.pone.0090197.
- Walter M.R., Heys G.R. Links between the rise of Metazoa and the decline of stromatolites // *Precamb. Res.* – 1985. – Vol. 29. – P. 149 – 174.
- Wikstrom N., Savolainen V., Chase M.W. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree // *Proc. R. Soc. Lond. B*. – 2001. – Vol. 268. – P. 2211 – 2220.
- Zapalski M.K. Evidence of photosymbiosis in Palaeozoic tabulate corals // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 281(1775):20132663. doi: 10.1098/rspb.2013.2663.
- Zhu M., Yu X., Ahlberg P.E., Choo B., Lu J., Qiao T., Qu Q., Zhao W., Jia L., Blom H., Zhu Y. A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones // *Nature*. – 2013. – Vol. 502(7470). – P. 188 - 193. doi: 10.1038/nature12617.

ЛЕКЦІЯ 8

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ ДЕВОНСЬКОГО ПЕРІОДА (416 – 359 МЛН.Р.Т.)

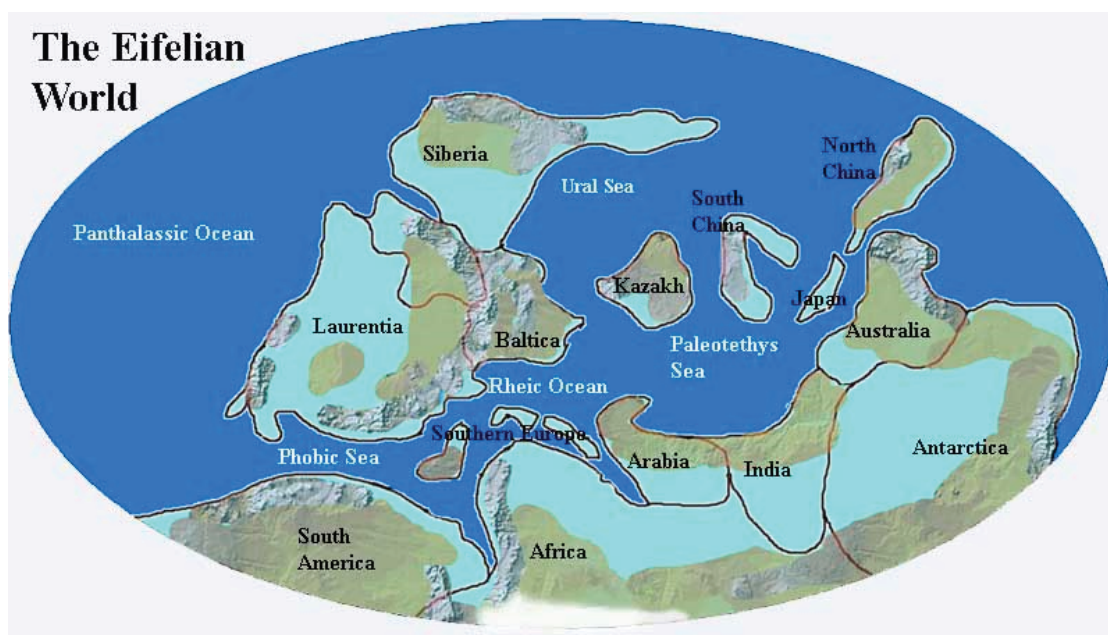
Стратиграфія Девонського періода (за <http://palaeos.com/>):

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Кам'яновугільний	Міссісіпій (Mississipian)	Тоурнасій (Tournasian)	359 – 345 млн.р.т.
Девонський	Пізній Девон	Фаменій (Famennian)	375 - 359 млн.р.т.
		Фрасній (Frasnian)	385 – 375 млн.р.т.
	Середній Девон	Живетій (Givetian)	392 – 385 млн.р.т.
		Ейфелій (Eifelian)	398 – 392 млн.р.т.
	Ранній Девон	Емсій (Emsian)	407 – 398 млн.р.т.
		Празій (Pragian)	411 – 407 млн.р.т.
Силурійський	Прідолі (Pridoli)	Локховій (Lochkovian)	416 – 411 млн.р.т.
			440 – 416 млн.р.т.

Розташування континентів в Девонському періоді (за <http://palaeos.com/>)

В Девонському періоді Гондвана розташовувалась в Південній півкулі і повільно рухалась на північ. Південний Китай був приєднаний до Австралії. Північний Китай був ізольований від Південного Китаю. Мікроконтиненти Іберія (Іспанія) і Арморика (Франція) відокремились від Гондвани і формували короткий міст від Північної Африки до південної Балтики, відокремлюючи Рейський океан (Rheic) від Палеотетису. Греція, Італія, Туреччина все ще були частиною Гондвани і перебували біля Арабії. *NB! Рухи континентів наприкінці Силура - початку Девона були проявом загального правила запізнення тектонічних рухів земної кори порівняно з часом початку інтенсивних вулканічних процесів.

Середина Девона характеризувалась інтенсивним вулканізмом, в результаті якого з виверженою магмою в навколишнє середовище надійшла велика кількість радіоактивних елементів. *NB! Девонський будівельний камінь - один з найбільш радіоактивних: рівень його радіоактивності в 200 разів перевищує рівень радіоактивності сучасних порід.



Розташування континентів в середньому Девоні (Ейфелій, 398 - 392 млн.р.т.) (за <http://palaeos.com/>).

В Девонському періоді платформи Сибіру, Казахстану і Лаврусії почали зближуватись і змішуватись на північ. Гондвана розгорнулась за годинниковою стрілкою і теж почала рухатись на північ. В результаті: а) в середньому Девоні з'єдналися шельфи Сибіру і Лаврусії,

що призвело до підйому високих гірських систем; б) в пізньому Девоні з'єдналися шельфи Гондвани і Лаврусії, що також призвело до підйому високих гір.

В наслідок цих рухів у пізньому Девоні майбутній суперматерик Пангея вже почав набувати певних обрисів. При цьому Лаврентія відчувала тиск з трьох сторін. В ході посилення тиску на Лаврентію по периферії континенту піднялися гігантські гори.



Підйом гірських систем в пізньому Девоні (за <http://palaeos.com/>).

Одночасно зі сходженням континентів відбувалось поступове закриття морського сполучення між Рейським (Rheic Ocean) океаном і океаном Палеотетіс (Paleo-Tethys).

*NB! Наприкінці Девона почався Герценський цикл гороутворення, який тривав до кінця Пермського періоду.

Клімат в Девонському періоді

Загальний температурний тренд в Девоні. В Силурі було тепло. В Девонському періоді температури почали підніматися ще вище через посилення вулканізму. Ріст концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі та збільшення напружень стискання в земній корі сприяли поступовому підвищенню температури навколишнього середовища. Девонський температурний максимум - це один з чотирьох температурних піків в Фанерозої, які утворюють кліматичні макроцикли, пов'язані, ймовірно, з черговим проходженням Сонячної системи через диск Галактики.

В пізньому Девоні знизилась інтенсивність вулканізму, а в результаті тектонічних рухів земної кори піднялися високі гірські системи, що зменшило напруження стискання в Земній корі, – обидва ці фактори сприяли зниженню температури навколишнього середовища.

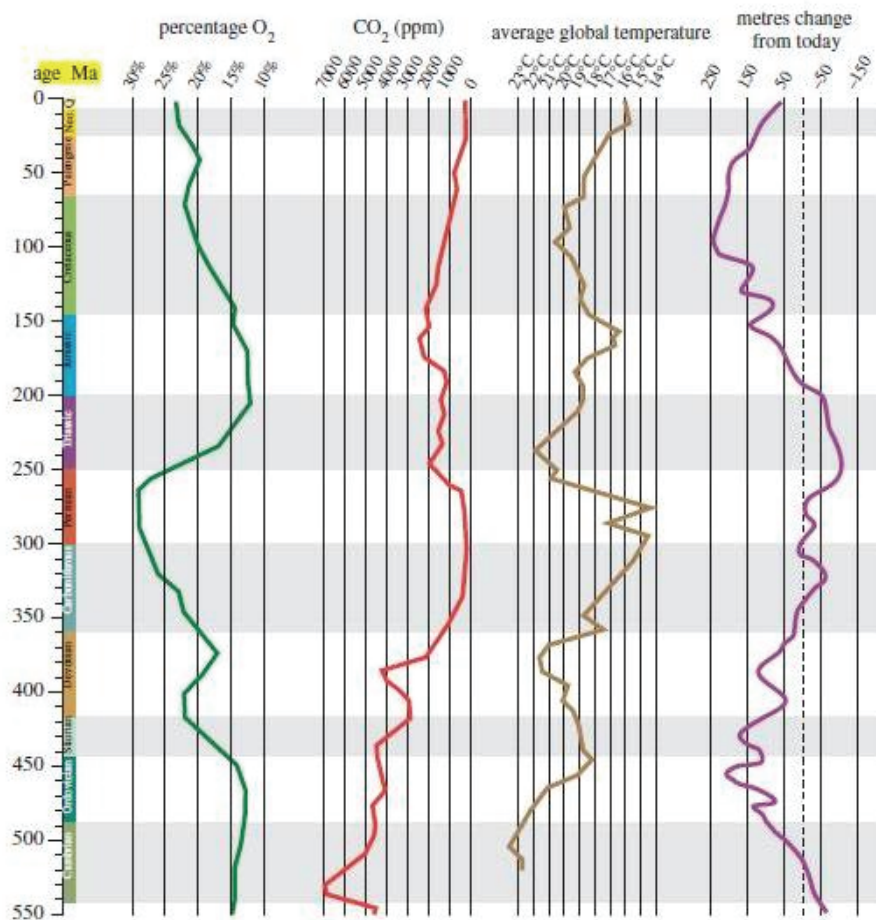
Однак, зниження температури було більш різким, ніж за умови лише послаблення інтенсивності вулканізму і зменшення напруг стискання в земній корі. Причиною різкого падіння температури, вочевидь, було те, що: а) з'єднання шельфів Гондвани і Лаврусії порушило глибинний теплоперенос між теплим океаном Палеотетіс і холодним південним Рейським океаном; б) крім того, палеомагнітні дані свідчать про те, що в пізньому Девоні, імовірно, в наслідок удару астероїда, вісь обертання Землі змістилась на 30 градусів. При цьому частина Гондвани виявилась розташованою за південним полярним колом. Температури знизилися настільки, що на півдні Гондвани (в районі Південної Америки) сформувалось покривне зледеніння.

Зональність клімату в Девонському періоді. Історично, Девон прийнято вважати теплим періодом з катастрофічним падінням температури в пізньому Девоні, що призвело до Фраснійсько-Фаменського масового вимирання організмів. Причиною таких висновків є те, що більшість досліджень Девона було проведено на суперматеріку Лаврусія, який займав в Девоні приекваторіальне положення. Насправді, клімат раннього Девона був строго

зональним, з вузьким екваторіально-тропічним поясом, з широкими субтропічними аридними зонами, що тягнулись до 35⁰ широти, і помірними зонами, які поширювались до полюсів.

У пізньому Девоні південна холодна помірна зона розширилась (виявлені сліди гляціацій в далекій західній частині Гондвани) (територія Південної Америки). Одночасно в іншій півкулі - субтропічна зона розширилась до 60⁰ північної широти, що призвело до відступу північної помірної зони. Таким чином, хоча частина півдня стала холоднішою - частина півночі стала більш теплою (правда, ця частина в ті часи мала незначну кількість континентів) (за Palaeos.com). Палеомагнітні данні свідчать про те, що в пізньому Девоні відбулася зміна розташування вісі обертання Землі на 30 градусів, імовірно через зіткнення Землі з астероїдом. Це зіткнення спроможне пояснити характер зміщення кліматичних зон в пізньому Девоні.

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



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

Клімат і циркуляція повітряних мас. В Девоні Гондвана почала рухатись на північ.

При цьому територія Південної Америки у складі Гондвани і опинилась поза зоною південної полярної повітряної циркуляції і увійшла в зону, де вітри дули зі сходу на захід (тобто замість теплового вологого повітря Рейського океану - Південна Америка почала отримувати холодне сухе повітря, яке стало таким внаслідок тривалої міграції повітряних мас через всю Гондвану). У підсумку, в Південній Америці почалась гляціація.

Внаслідок зближення континентів - між Гондваною і Балтикою піднялись гори, що обмежило проникнення в Лаврентію вологих вітрів з Палеотетису. Між Лаврентією і Балтикою

- також піднялись гори. Все це призвело до того, що у внутрішній географії континенту Лаврентія домінували пустелі (клімат був більш спекотним і посушливим, ніж сьогодні на цих континентах). Дощі, які не випадали в Лаврентії і в Південній Америці, - випадали навколо гір, що оточили Лаврентію. Потoki прісної води потрапляли в океан, що призвело до локального цвітіння води внаслідок змиву континентальних біогенних хімічних елементів в воду (за <http://palaeos.com/>).

В середньому Девоні (Ейфелій) більша частина континентів була посушливою. Але, кліматична стратифікація дозволила сформуватись вузькому екваторіальному тропічному поясу. Саме тут наземні рослини вперше поширились вглиб континентів. Найбільш ранні кам'яновугільні ліси датуються саме цією епохою і знайдені вони уздовж півночі Лаврентії, Балтики, півдня Казахстану і півдня Китаю (за <http://palaeos.com/>).

Хімічний склад атмосферного повітря

Концентрація вуглекислого газу. Концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі поступово збільшувалася і в середині Девона досягла 4000 ppm (при сучасному рівні в 300 - 350 ppm). В пізньому Девоні рівень CO₂ почав знижуватись. Algeo T.J. з колегами (2001) вважають, що причиною зменшення концентрації CO₂ стало посилене поховання органіки (зокрема, з утворенням покладів вугілля) і посилене вивітрювання силікатів; а зниження концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі, в свою чергу, призвело до похолодання. Згідно іншої точки зору, рівень CO₂ знизився через зменшення його надходження до навколишнього середовища в ході дегазації вивержених магм. NB! Зверніть увагу на дзеркальність кривих рівня CO₂ і O₂ в атмосферному повітрі: вважається, що під час дегазації глибинних магм до навколишнього середовища переважним чином надходить O₂, а не CO₂; при цьому наявний CO₂ поглинається металами вивержених магм.

Рівень кисню в атмосфері. За даними Berner R.A. (2006) в ранньому Девоні рівень кисню був 22% - 25%, але потім впав і наприкінці Фраснійської епохи становив всього 13%. Однак, до кінця Фаменського століття концентрація кисню почала поступово зростати. Отже, епохи середнього - пізнього Девону характеризувались низьким вмістом кисню в атмосфері (за <http://palaeos.com/>). Дані, отримані Dahl T.W. з колегами (2010), також підтверджують високу концентрацію кисню на межі раннього - середнього Девону: дослідники проаналізували ізотопну композицію молібдену в осадових породах за останні 1800 млн.р. і виявили два епізоди посиленої глобальної оксигенації океану: в Неопротерозої, приблизно 560 - 550 млн.р.т., і в Девонському періоді, приблизно 400 млн.р.т. (за Dahl et al., 2010).

Аноксії в океанах в середньому-пізньому Девоні (за <http://palaeos.com/>). В геологічному літописі середнього-пізнього Девона в морях відзначена серія аноксичних горизонтів, яка почалась в Живетську епоху. Ця серія свідчить про багаторазовість аноксичних подій в морях відповідних епох. Остання з цих подій відома як Хангенберзька подія, яка відбулась наприкінці Фаменського століття. Algeo T.J. з колегами (2001) вважають, що причиною серії морських аноксій в цей час стало поширення рослин на поверхні Землі: рослини своїм корінням прискорювали вивітрювання континентальної кори, а посилений стік поживних речовин в морську акваторію промотував евтрофікацію ізольованих епіконтинентальних морів і стимулював цвітіння води (водоростеве цвітіння).

Саме аноксія, спровокована брудною водою з континентів, призвела до загибелі коралових рифів в середині - кінці Фраснійської епохи, під час тзв. Келвассерської події. Не тільки моря, але й річки, і озера були аноксичними через евтрофікацію. Слід відзначити, що в цей же час був безпрецедентно низький рівень кисню в атмосфері. А оскільки кисень потрапляє в воду тільки з атмосфери і при цьому погано розчиняється у воді - то концентрація кисню у воді була значно нижчою, ніж в атмосфері. Слід відзначити, що у двоцихрибних риб дихання повітрям з'явилося саме в середньому Девоні.

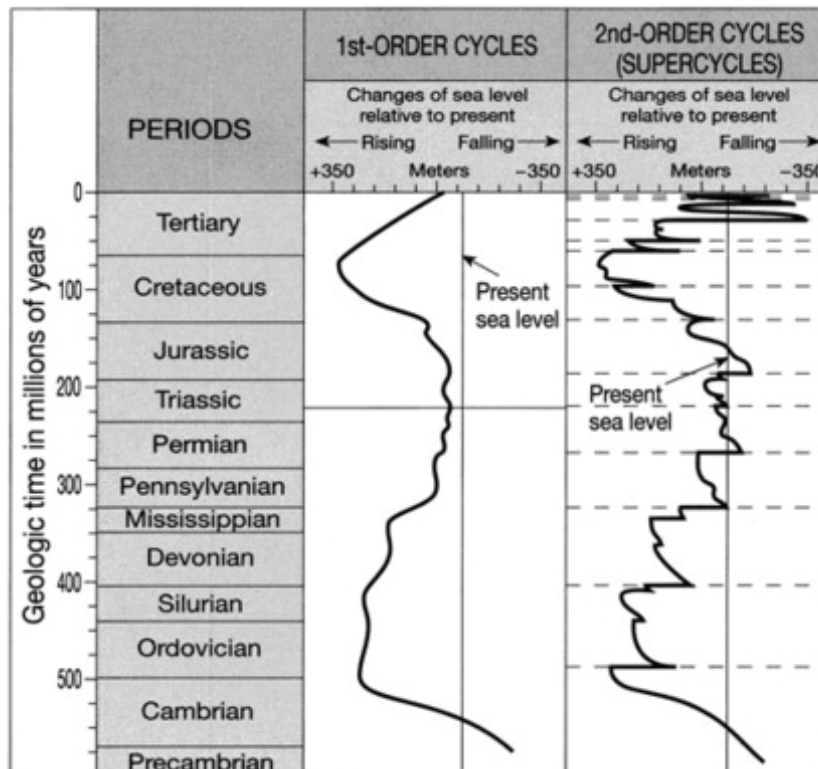
*NB! Згідно результатів інших досліджень – причиною океанічних аноксій були виверження підводних магм.

Рівень моря

Рівень моря (за Palaeos.com). В цілому, в ранньому Девоні рівень моря був низьким, що призводило до відокремлення мілководних басейнів і сприяло видоутворенню у живих організмів. В Ейфелії середнього Девону рівень моря був дуже низьким. Палеотетіс став мілким, що створювало широкий міграційний шлях, по якому морська і прісноводна біота сходу Гондвани могла розповсюджуватись на захід Гондвани. Таким чином, в Ейфелії почав порушуватись ендемізм ранньо-Девонських фаун.

В наприкінці середнього – в пізньому Девоні рівень моря різко підвищився, що спричинило біоінвазії чужорідних видів до сусідніх акваторій і призвело до зниження видової різноманітності аквальних екосистем. Крім того, рівень моря підіймався настільки різко, що коралові рифи виявлялись при цьому глибше фотичної зони, що стало однією з причин загибелі коралових рифів в пізньому Девоні на межі Фраснійської і Фаменської епох. Загибель коралових рифів співпала з Фраснійсько - Фаменським вимиранням біоти (або з т.зв. Келвассерською подією). *NB! Рифофі будівлі - це асоціація між організмами-рифобудівниками - водоростями, строматопороїдами і кораловими поліпами. Ця асоціація сформувалась ще в Ордовіку і проіснувала до кінця Девона, тобто майже 130 млн. років без будь-яких проблем і раптом - несподівано зникла в пізньому Девоні.

Наприкінці Девону, в пізньому Фаменії, рівень моря різко знизився. Це викликало осушення мілководних морів, спровокувало посухи на континентах і стало однією з причин (разом з океанічною аноксією) пізньо-Девонського т.зв. Хангенберзького масового вимирання біоти. Однією з причин падіння рівня моря був початок гляціації території Гондвани.

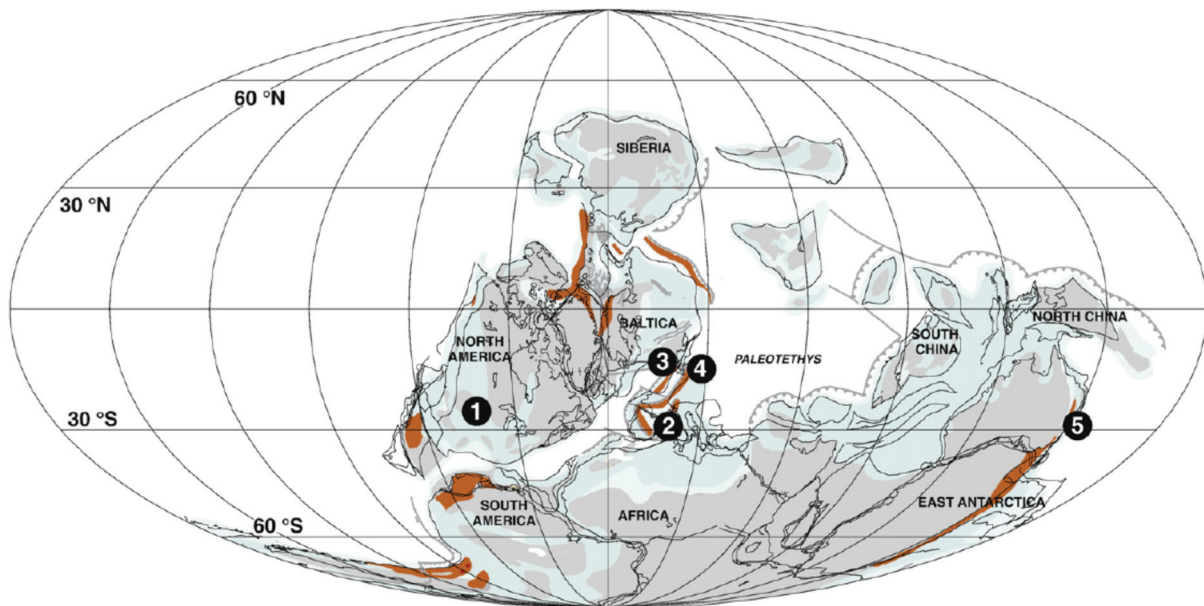


Зміни рівня моря в Девонському періоді (за http://geophysics.eas.gatech.edu/classes/Geophysics/misc/pics/SeaLevel_TM_c1-20_sm.jpg).

Океанічна циркуляція (за Palaeos.com). Більшу частину Девона Південна Америка була вкрита мілководними морями. Широкий зв'язок між екваторіальним Палеотетісом і холодним південним Рейським океаном пом'якшував клімат на узбережжі Гондвани. У

пізньому Девоні це сполучення все ще зберігалось, але - воно вже було обмеженим (вважають, що глибоководна циркуляція вже була відсутня через з'єднання шельфів Лаврусії і Гондвани). Ці зміни в характері океанічної циркуляції призвели до того, що Рейський океан став холоднішим і більш термально ізольованим. Теплі води Палеотетису омивали тільки північне узбережжя Гондвани, а різке падіння рівня моря наприкінці Девону - осушило центральні мілководні моря.

Протиріччя в оцінці Девонського клімату за результатами різних дослідницьких груп. Joachimski M.M. з колегами (2009) для реконструкції палеотемпературної історії Девонського періоду проаналізували ізотопну композицію кисню в апатитах 639 зразків конодонтів, знайдених на території Європи, Північної Америки та Австралії.

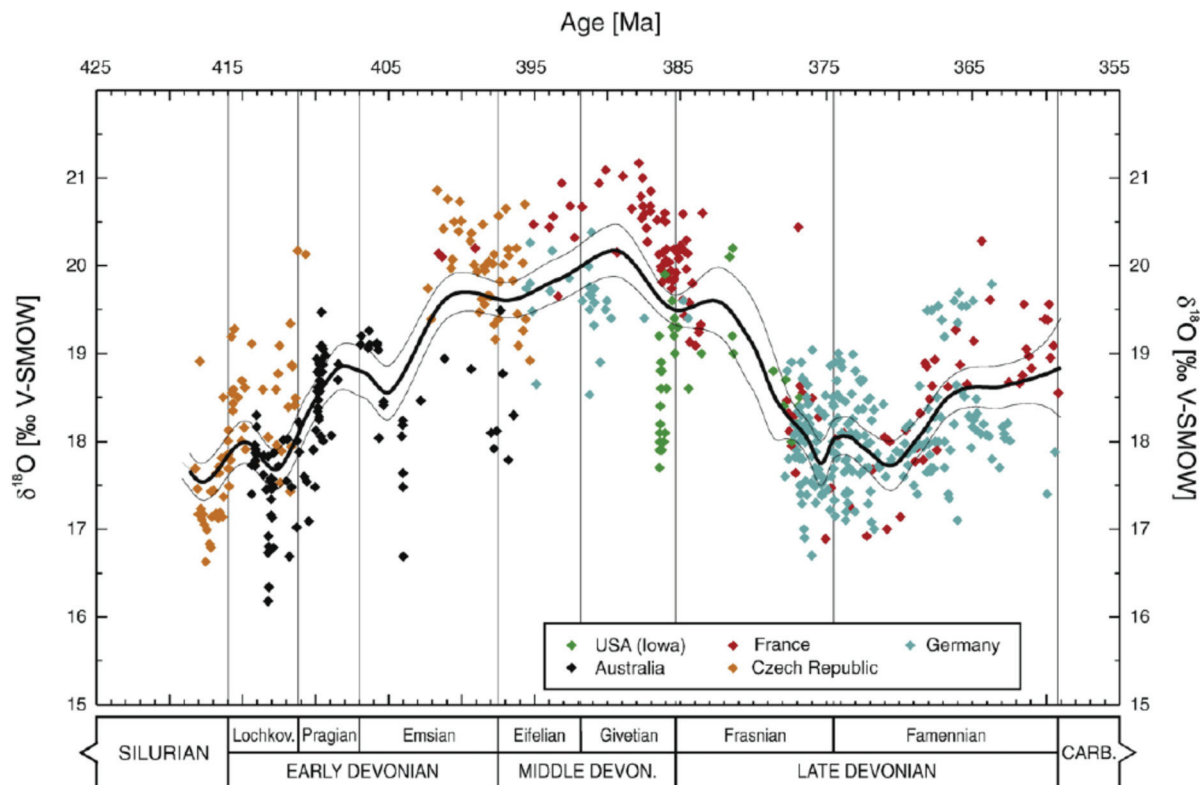


Палеогеографічна реконструкція розташування континентів для середнього - пізнього Девону. На карті вказані місця відбору зразків викопних конодонтів: 1 - Йова; 2 - Франція; 3 - Німеччина; 4 - Чехія; 5 - Австралія (за Joachimski et al., 2009).

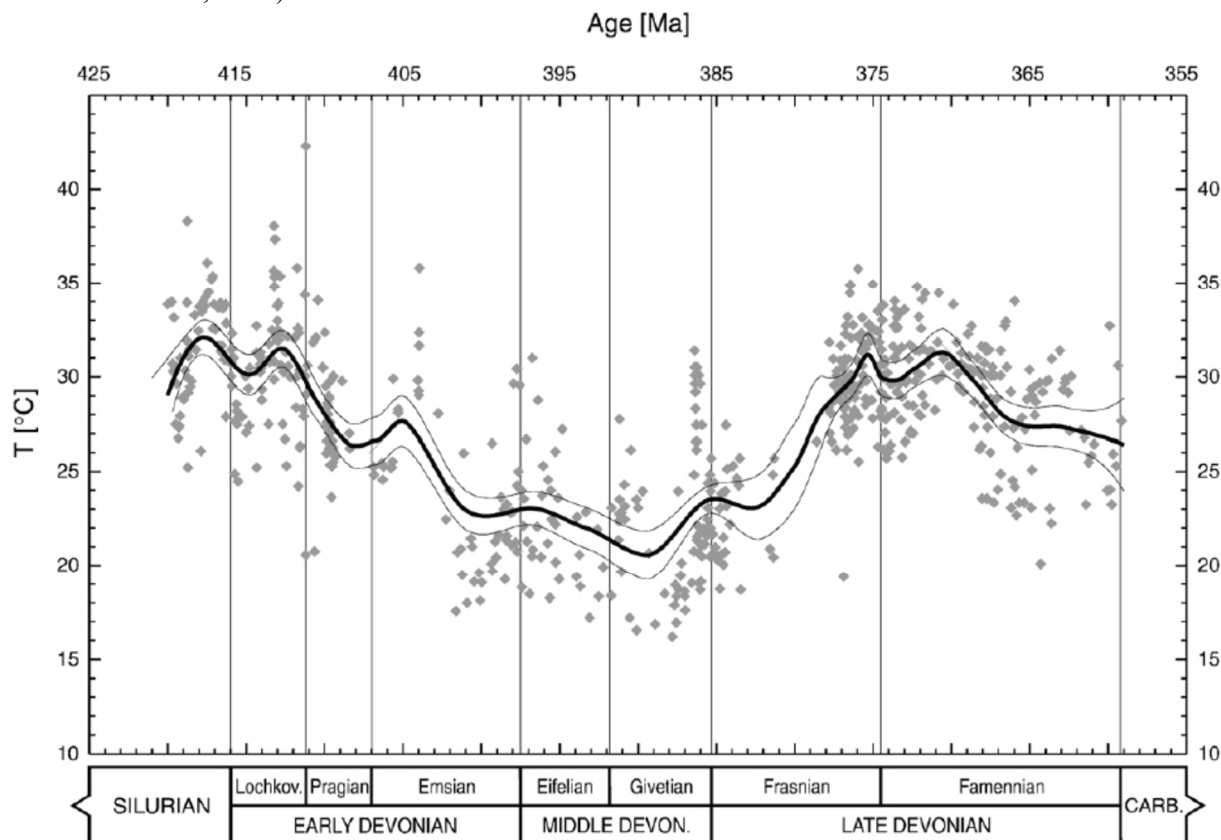
Отримані Joachimski M.M. з колегами (2009) дані свідчать про те, що в ранньому Девоні (Локховій, 416 - 411 млн.р.т.) був теплий тропічний клімат з температурами близько $+30^{\circ}\text{C}$. Тренд похолодання почався в Празі (410 млн.р.т.), який характеризувався проміжними температурами близько $+23^{\circ}\text{C}$ $+25^{\circ}\text{C}$. Протягом Фраснійської епохи (383 - 375 млн.р.т.) температури знову підвищились до $+30^{\circ}\text{C}$ на кордоні між Фраснійською і Фаменською епохами (375 млн.р.т.). Протягом Фаменської епохи (375 - 359 млн.р.т.) температура поверхневих вод дещо знизилась.

Проведена Joachimski M.M. з колегами (2009) реконструкція палеотемператур в Девонському періоді не підтверджує існуючу точку зору про середній Девон як про супер-парниковий інтервал, частково засновану на виявленні екстенсивного розвитку тропічних коралово-строматопорідних спільнот протягом середнього Девона. Більш того, реконструкція Девонських палеотемператур свідчить про те, що середньо-Девонські коралово-строматопорідні рифи процвітали під час більш прохолодних умов, тоді як мікробні рифи домінували під час теплих і дуже теплих часових інтервалів раннього і пізнього Девону (за Joachimski et al., 2009).

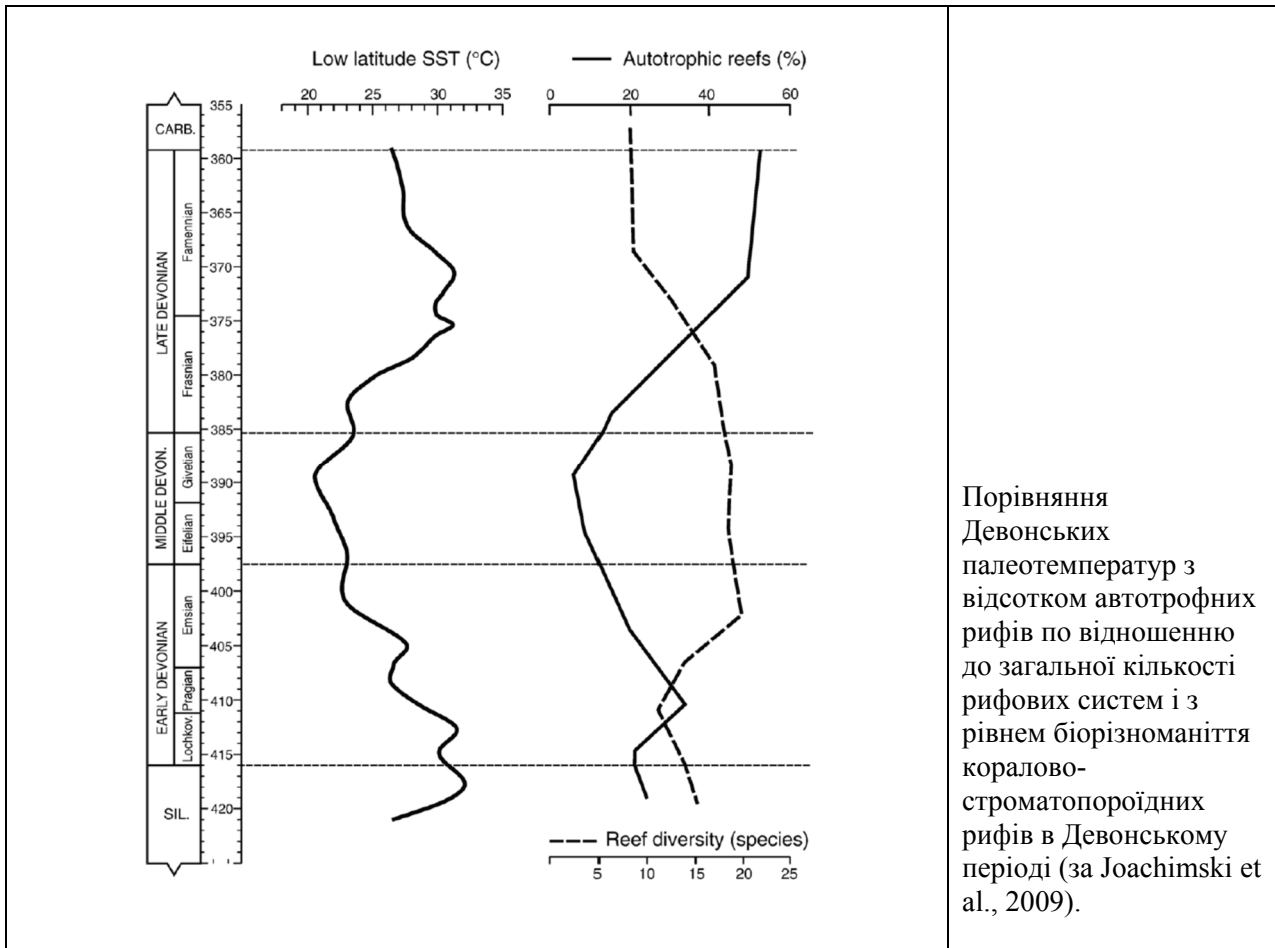
*NB! З іншого боку, вважається, що саме в льодовикові епохи при-екваторіальні температури сягають свого максимуму. Таким чином, отримані авторами роботи дані можливо інтерпретувати як холодні ранній та пізній Девон і жаркий середній Девон, що відповідає загально-усталеним поглядам на клімат Девону.



Зміна значень показника фракціонування ізотопів кисню в Девонському періоді. Де: по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування кисню, $\delta^{18}\text{O}$, ‰; по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. (за Joachimski et al., 2009).



Зміна значень палеотемператур в Девонському періоді. Де: по осі ОУ - значення палеотемператур, $^{\circ}\text{C}$; по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. (за Joachimski et al., 2009).



Біота Девонського періода

Ендемізм фаун раннього Девону. В ранньому Девоні води Сибіру були заселені амфіаспідами і іншими гетеростраками (безщелепними рибоподібними тваринами). У водах Лаврусії - домінували остеостраки (теж - безщелепні рибоподібні). Безщелепні хребетні Гондвани були представлені галеаспідами і щелепноротими рибами. Скам'янілості щелепноротих риб вперше були виявлені в Силурі (Людлоу - Прідоли) в Китаї, на довгому Сіно-Австралійському півострові Гондвани. У Локховії щелепнороті вже стали важливою частиною фауни Півдня Китаю і почали швидко поширюватись на південь через Австралію і Антарктиду в холодні води Гондвани.

Отже, групи хребетних в ранньому Девоні були ендемічними (т.т., в кожному регіоні – мешкали різні групи хребетних). Ендемізм фаун був показаний не тільки для хребетних, але і для безхребетних тварин - брахіопод, молюсків і т.н. Причиною ендемізму морської прибережної мілководної біоти в ранньому Девоні був значний океанічний бар'єр між Сибіром, Лаврусією і Гондваною (по суті мали місце три ізольовані географічні провінції). А плавальні здатності ранньо-Девонських фаун не дозволяли їм долати такі бар'єри.

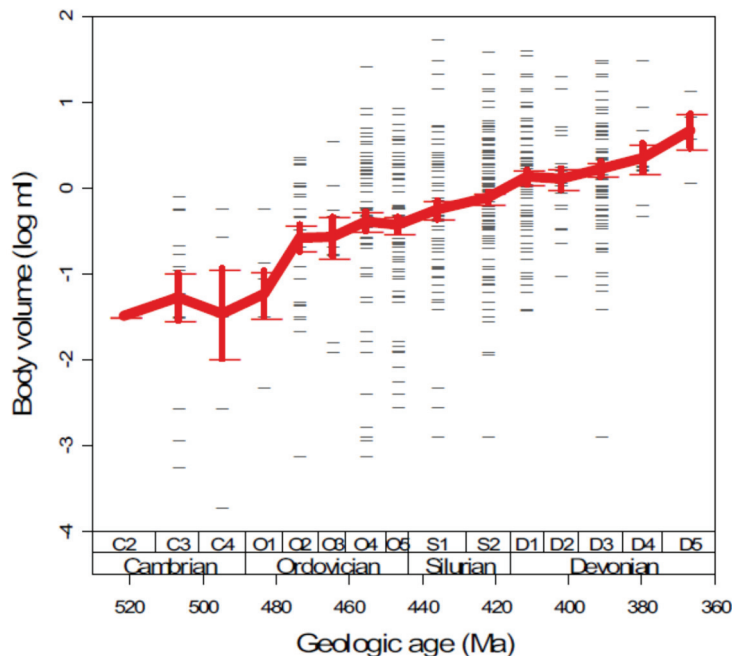
Оскільки Лаврусія почала дрейфувати у напрямку до Гондвани і при цьому розвернулася проти годинникової стрілки - це призвело до з'єднання шельфів південної частини Лаврентії (південь США) з Південною Америкою вже в ранньому Локховії. На півночі Лаврусії - Сибір продовжувала дрейфувати у напрямку до Балтики і розвернулася за годинниковою стрілкою. Це також прискорило об'єднання шельфів цих двох континентів. Таким чином, наприкінці раннього Девону фауністичний ендемізм різних континентів почав поступово втрачатись. Наприклад, морська фауна Лаврентії в середньому Девоні в Живетії – ще була ендемічною, але наступні епохи – вже характеризувались космополітизмом морських тварин (за <http://palaeos.com/>).

Гігантизація хребетних. В ранньому Девоні (Празій) було багато риб і безщелепних рибоподібних. В цілому, фауна принципово не відрізнялась від Силурійської. Однак, деякі групи, що жили в естуаріях, дельтах, бухтах і т.н., стали дуже великими - до 1 метра в довжину (за <http://palaeos.com/>).

Ріст первинної біопродукції. В середині Девона різко зросла кількість водних і наземних рослин (оскільки, було тепло + багато вуглекислого газу для фотосинтезу), а це, в свою чергу, призвело до розмноження спочатку трав'янистих, а потім і хижих тварин, і, в кінцевому підсумку стрес перенаселення екосистем сприяв початку Девонської морської та наземної революції біорізноманіття (за <http://palaeos.com/>).

Девонська морська та наземна революції біорізноманіття – це різке прискорення появи нових видів в екосистемах. Причини: а) стрес перенаселення екосистем (причини перенаселення див. вище); б) висока радіоактивність навколишнього середовища внаслідок виверження глибинних радіоактивних магм (іонізуюче випромінювання є мутагеном само по собі + накопичення полонію в клітинах запускає в них програму гіпермутагенеза); в) обміління водою через зниження рівня Світового океану призводило до ізоляції невеликих водних екосистем, що сприяло розквіту видоутворення в локальних екосистемах (ізоляція екосистем загострює конкуренцію між видами за ресурси, що дозволяє організмам займати нові екологічні ніші і сприяє видоутворенню).

Брахіоподи та правило Коупа. Проведені Novack-Gottshall P.M. та Lanier M.A. (2008) дослідження показали, що середній розмір тіла брахіопод, що живуть в певних екологічних умовах, збільшився більш ніж на два порядки за час їх радіації в Кембрії - Девоні (тобто, більш, ніж в 100 разів). Це збільшення розмірів тіла відбулось паралельно у всіх основних кладах брахіопод (в основних класах і рядах) і відповідає правилу Коупа (Cope's Rule): має місце тенденція до збільшення розмірів тіла в геологічному часі. Це зростання розмірів не спостерігалось в межах маленьких клад - в них відбувалась випадкова зміна розмірів тіла.



Збільшення розмірів тіла у Кембрійських - Девонських брахіопод. По осі OX - геологічний час, млн.р.т.; по осі OY - розмір тіла брахіопод, log ml (за Novack-Gottshall & Lanier, 2008).

Причиною прояву феномену, який отримав назву правило Коупа, є те, що в біологічній історії певних груп з'являються нові родини, що мають початково більші розміри тіла. Novack-Gottshall P.M. та Lanier M.A. (2008) підкреслюють, що виявлене збільшення розмірів тіла в нових родинях не дає їм переваги з точки зору більшої тривалості існування даної родини

порівняно з малорозмірними групами. Це також не дає великорозмірним родинам переваги в рівні родової різноманітності порівняно з малорозмірними родинами (за Novack-Gottshall & Lanier, 2008).

Посилення тенденції до спіралізації раковин у молюсків різних груп як відповідь на загострення взаємовідносин в системі хижак-жертва. У Девоні з'явився новий підклас головоногих молюсків з закрученою раковиною - амоноідеї. NB! Перший підклас головоногих молюсків з закрученою раковиною - наутилоідеї - з'явився ще в Кембрійському періоді. Амоноідеї походять від прямораковинних предків – бактрітид - в результаті появи і закріплення у них специфічних мутацій в генах морфогенезу.

*NB! Бактрітиди - це перехідна форма між прямораковинними наутилоідеями і амоноідеями. Амоноідеї були нектонними хижаками. Вони до кінця Емського століття стали повсюдними і різноманітними мешканцями акваторій, але - не численними.

Амоноідеї з'явилися несподівано на початку Емського століття, приблизно 407 млн.р.т. протягом 1 млн. років. За фосиліями можливо навіть відстежити морфологічну sukcesію між прямораковинними особинами і особинами з закрученою раковиною. В кінці епохи, тобто за проміжок часу не більше ніж 4-5 млн. років - амоноідеї поширилися по всій земній кулі і мали багато різноманітних форм (за <http://palaeos.com/>).

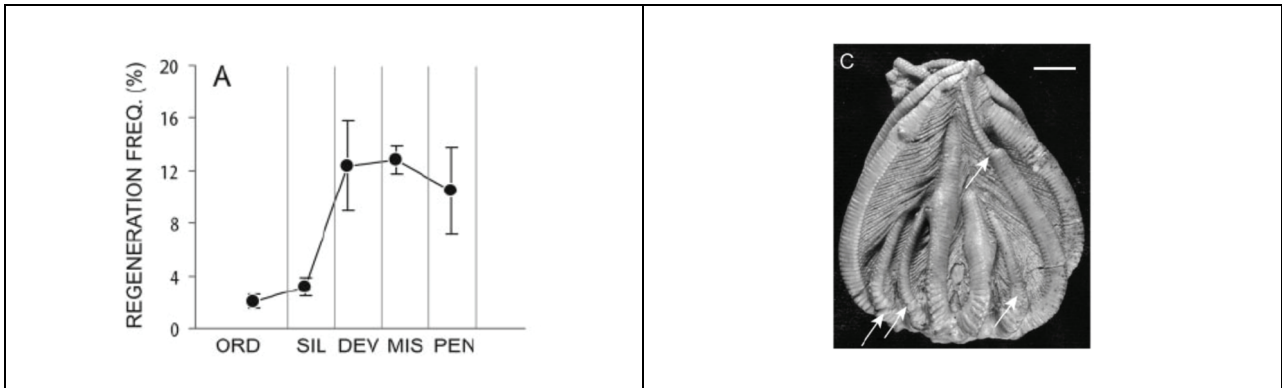


Чому в Девоні екологічну перевагу отримали головоногі молюски з закрученою, а не з прямою раковиною? Закручена раковина дає значну маневреність при плаванні порівняно з прямою раковиною, а це, з одного боку дозволяє більш ефективно полювати самому молюскові, а з іншого боку - більш успішно рятуватись бігством від хижаків, які на нього полювали.

*NB! У Девоні процеси посилення спіралізації раковин захопили не тільки головоногих молюсків, але і черевоні молюсків (равликів), оскільки це поліпшувало плавальні здатності тварин в умовах посилення конкуренції за ресурси і загострення відносин в системі хижак-жертва. І якщо амоноідеї вимерли, то равлики живуть і сьогодні. Проведені експериментальні дослідження показали, якщо у сучасних равликів в ембріогенезі після формування раковинної залози повністю відключити ген *Drr*, то раковина буде прямою. А якщо ген *Drr* відключити тільки з лівого боку зародка - то раковина буде правозакрученою. Таким чином, відключення гена-регулятора в потрібному місці і в потрібний час дає нову корисну ознаку і в даному випадку - закручену раковину.

Регенерація рук у викопних морських лілій – це пряме свідчення атак хижаків. У морських лілій, як і у всіх голкошкірих, - виключно висока регенераційна здатність. Аналіз сучасних морських лілій показав, що основною причиною втрати рук у морських лілій є хижаки: риби-зірки, краби, морські зірки і ін., а не дія ушкоджуючих абіотичних факторів. Таким чином, регенерація рук у морських лілій (кріноідеї) - це пряме свідчення нелетальних атак хижаків. Дослідження, проведені *Vaumiller T.K.* та *Gahn F.J.* (2004), показали значне

зростання рівня регенерації рук у кріноїдей протягом Силура - Девона. В цьому часовому інтервалі, який має назву Середньо-Палеозойська Морська Революція, різноманітність хижаків, здатних зруйнувати раковини членистоногих, панцири риб, жорсткі поверхневі структури інших тварин - зросла. І проти-хижацька морфологія серед потенційних жертв, таких як морські лілії, молюски, брахіоподи та ін., стала більш поширеною. Наприклад, морські лілії придбали більше шипів, колючок, голок, більш товсті пластинки каліксу. Посилення озброєності призвело до того, що стало менше смертей після атак хижаків, і це проявилось в збільшенні кількості випадків регенерації рук у морських лілій.



А - Частота регенерації рук у Палеозойських морських лілій. Де: по осі ОУ - частота регенерації рук у морських лілій, %; по осі ОХ - геологічні періоди: ORD - Ордовик; SIL - Силур; DEV - Девон; MIS - Міссісіпій; PEN - Пенсильваній. С - Зразок викопної морської лілії *Agaricocrinus splendens* зі слідами регенерації рук (стрілкою вказана ділянка різкої зміни товщини руки). Міссісіпій, США (за Baumiller & Gahn, 2004).

Факти регенерації рук у викопних морських лілій Baumiller T.K. та Gahn F.J. (2004) виявляли по різкій зміні діаметра руки. Дослідження, проведені авторами статті, показали, що відсоток особин з руками, що регенерували, в Ордовіку-Силурі був менше 5%, але - зріс в середньому-пізньому Палеозої (Девон - Пенсильваній) до, більш, ніж 10%. При цьому статистично достовірне зростання кількості таких особин відбулось в Силурі – Девоні (за Baumiller & Gahn, 2004).

Посилення «озброєності» трилобітів шипами в Девонському періоді – як відповідь на тиск хижаків. В Девонському періоді трилобіти були в занепаді. Але, при цьому серед трилобітів з'явилися гігантські форми - наприклад, *Terataspis grandis* (30 - 60 см). Причиною занепаду трилобітів вважають розквіт активно плаваючих хижаків (риб, головоногих молюсків). Девонські трилобіти для захисту від хижаків продовжували озброюватись різноманітними шипами.



Посилення «озброєності» безщелепних рибоподібних панцирами - як відповідь на тиск хижаків в аквальних екосистемах. В морях раннього Девону панували безщелепні рибоподібні організми. Вони не мали щелеп для захисту від хижаків, проте, їх «озброєння» в Девоні посилилось завдяки формуванню суцільних костних щитів на тілі за рахунок зрощення окремих костних захисних смуг.



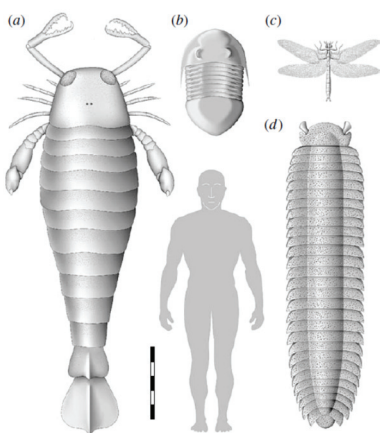
Дрепанаспис - щиткова безщелепна рибоподібна хребетна тварина. Девон.
(<http://cs5433.vk.me/v5433606/31f/mDydldBfuew.jpg>).



Птераспис - щиткова безщелепна рибоподібна хребетна тварина. Девон.
(за http://topnauka.ru/wp-content/uploads/2014/10/wpid-pteraspis_i_1.jpg).

В середньому Девоні почався занепад озброєних панцирних безщелепних остракодерм. Тривалий час існувала гіпотеза, згідно якої безщелепні рибоподібні тварини були конкурентно витіснені щелопноротими рибами. Але, оскільки безщелепні – були фільтраторами за типом харчування, а щелопнороті – хижаками, то ця гіпотеза не є коректною.

Гігантизація ракоскорпіонів в Девоні - це результат класичного філогенетичного тренду в межах правила Коупа, чи – наслідок загострення взаємовідносин між організмами в Девонських екосистемах? В Девоні відбувся розквіт гігантських ракоскорпіонів - птеріготид. Птеріготиди могли полювати і у воді, і в прибережних частинах суші. Розвиток даної групи призвів до появи гігантських форм - довжина птеріготид в Девоні значно зросла і досягала 2,5 м. Таким чином, зміни розмірів тіла ракоскорпіонів в ході їх філогенезу підкорялись правилу Коупа (Cope`s Rule) (Gould & MacFadden, 2004).



Гігантські викопні членистоногі в порівнянні із середнім ростом людини: а - ракоскорпіон *Jaekelopterus rhenaniae*, ранній Девон, Німеччина; б - трилобіт *Isotelus rex*, пізній Ордовик, Манітоба, Канада; с - бабка *Meganeura tonyi*, пізній Карбон, Франція; d - багатоніжка *Arthropleura armata*, пізній Карбон, Європа. Масштаб: 1 бар = 50 см (за Braddy et al., 2008).

В Девоні з`явилась ще одна група ракоскорпіонів – фільтраторів за типом харчування - гібертоптеріди (*Hibbertopteroids*). Гібертоптеріди були придонними мешканцями прісних водойм. В ході філогенезу - розміри їх тіла також значно зросли. Після своєї появи - ця група проіснувала 140 млн. років.

Вважають, що причиною гігантизму пізньо-Палеозойських членистоногих була висока концентрація кисню в навколишньому середовищі. Однак, Braddy S.J. з колегами (2008) відмічають, що киснева гіпотеза добре працює в Карбоні для наземних таксонів, а для морських організмів важливими є, мабуть, інші чинники (наявність харчових ресурсів, хижацтво, конкуренція і т.н.). Так, ранньо-Девонські ракоскорпіони їли ранніх хребетних і маленьких членистоногих (включаючи власне потомство). Braddy S.J. з колегами (2008) припускають, що гігантські ракоскорпіони птеріготиди могли з'явитись в гонці озброєнь з ранніми безщелепними хребетними (остракодермами), у яких почав з'являтися панцирний захист тіла у відповідь на тиск хижих ракоскорпіонів (за Braddy et al., 2008).

З іншого боку, гігантизація ракоскорпіонів-птеріготид збіглась з гігантизацією панцирних риб – артродір, і може бути пояснена результатом конкуренції цих хижаків за ресурси. Тоді як гігантизм ракоскорпіонів стілонурін (фільтраторів за типом харчування) не можливо пояснити конкуренцією з хребетними тваринами.

*NB! Оскільки організми фільтратори - це не хижаки, то великі розміри захищають їх від ворогів. Крім того, великі розміри тіла дозволяють організму підтримувати більш високу температуру, ніж температура навколишнього середовища, що сприяє роботі симбіотичних кишкових бактерій, які приймають участь в перетравленні їжі їх господаря (як мінімум – вони забезпечують розщеплення хітинази). Також є гіпотеза, що гігантизм стілонурін дозволив їм пережити посухи в аридних кліматичних умовах. Крім того, вважають, що їх гігантизм дозволяє їм здійснювати осморегуляцію в прісній воді.

Механічні властивості екзоскелета, особливості дихальної системи - обмежують розміри членистоногих, особливо тих - що мешкають на суші. Ракоскорпіони птеріготиди мали тонку немінералізовану кутикулу і змогли досягти таких великих розмірів завдяки легкості конструкції тіла і водному способу життя. Тоді як у гібертоптерід виявлені ознаки адаптації до амфібіального способу життя. Зокрема, у гібертоптерід кутикула була товстішою, крім того - у них була ціла серія адаптацій, що підтримують великий розмір тіла в наземних гравітаційно складних умовах (особливі структури на ногах, пристосування для роботи респіраторних органів і т.п.) (за Lamsdell & Braddy, 2010).

Конкурентне витіснення хижих ракоскорпіонів хижими рибами. Протягом Девону різноманітність гігантських хижих нектонних ракоскорпіонів - птеріготид - знизилась. Одночасно - почалась радіація щелепноротих панцирних риб - плакодерм. При цьому не постраждала лише особлива група ракоскорпіонів - стілонуріни (*Stylonurina*), які харчувались не як хижаки, а як фільтратори.

Lamsdell J.C. і Braddy S.J. (2010) вважають, що до кінця Девона хижих ракоскорпіонів витіснили хижі риби, а ракоскорпіони-фільтратори залишились і процвітали. Першим ідею про гонку озброєнь між гігантськими ракоскорпіонами і щелепноротими рибами висунув Romer A.S. (Romer, 1933). Однак, його теорія здалась занадто простою і її відхилили. Lamsdell J.C. і Braddy S.J. (2010) наводять графіки, які відображають різноманітність хижих ракоскорпіонів евриптерін (*Eurypterina*), ракоскорпіонів-фільтраторів стілонурін (*Stylonurina*) і панцирних риб артродір (*Arthrodira*). Накладення графіків показує, що розквіт панцирних риб збігся зі зниженням різноманітності хижих ракоскорпіонів.

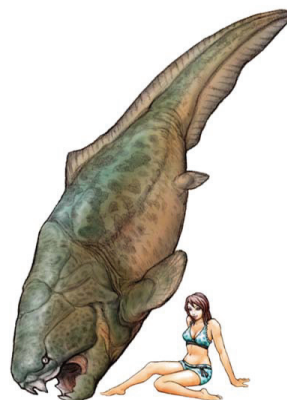
В цілому, дослідження, проведене Lamsdell J.C. і Braddy S.J. (2010), показало, що відповідно до теорії Ромера, поступове зникнення хижих ракоскорпіонів протягом Девона було викликано зростаючим домінуванням швидко плаваючих хижих щелепноротих риб; тоді як ракоскорпіони-фільтратори – почували себе в цих умовах досить комфортно (за Lamsdell & Braddy, 2010).

Початок панування в морських екосистемах щелепноротих хребетних тварин - риб. Крім щиткових безщелепних рибоподібних хребетних тварин, в Девонських морях

панували і справжні риби, які мали щелепи. У Девоні відзначена швидка диверсифікація риб. Девон - це вік риб! В Девонському періоді процвітали панцирні риби (довжина їх тіла сягала від 1 м до 10 м), колючкозубі риби (акантоди), хрящові та кісткові риби. Серед кісткових риб з'явилися такі групи, як кистепері, променепері та дводишні риби.



Скам'янілий фрагмент гігантської панцирної риби - данклеостеуса (*Dunkleosteus*) (за <http://ru3.anyfad.com/items/t1@b7029188-3bf8-4739-a8ee-8755ec56fb8c/Dunkleosteus.jpg>).



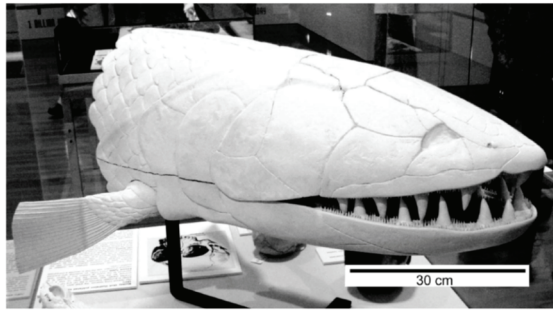
Реконструкція зовнішнього вигляду данклеостеуса (за <https://esoriano.files.wordpress.com/2007/05/dunkleosteus2.jpg>)

Конкурентне витіснення одних груп організмів іншими в Девонських екосистемах. Щелепнороті досить тривалий час поділяли екопростір з безщелепними хребтними остракодермами в ранньому Девоні. Тільки після Емського століття, щелепнороті стали таксономічними домінантами в екосистемах. Гіпотеза, згідно якої щелепнороті просто витіснили безщелепних рибоподібних з їх екопростіру – не є коректною. По-перше, щелепнороті – це хижаки, а безщелепні – фільтратори за типом харчування і тому в екосистемах ці групи не конкурують за харчові ресурси. Крім того, падіння різноманітності щелепноротих збіглося зі зникненням з екосистем безщелепних рибоподібних хребтних. Слід також підкреслити, що мала місце тривала історія співіснування цих груп хребтних. Все це не дозволяє постулювати гіпотезу конкурентного витіснення для цих груп хребтних тварин і свідчить на користь іншого чинника, який змінив структуру екосистем. Зокрема, дослідження, проведені Lamsdell J.C. і Braddy S.J. (2010), дозволяють припустити, що безщелепні рибоподібні були конкурентно витіснені з екосистем ракоскорпіонами – фільтраторами за типом харчування.

*NB! З іншого боку, Sansom R.S. з колегами (2015) пов'язують занепад безщелепних рибоподібних зі зміною рівня моря в середньому-пізньому Девоні: початок занепаду більшості груп безщелепних збігся з підвищенням рівня моря, яке призвело до значної редукції звичних ніш проживання даної групи морських тварин (безщелепні були переважно придонними мешканцями) (за Sansom et al., 2015).

Кисень і гігантизм Девонських риб. Young B. з колегами (2013) були знайдені скам'янілості гігантської лопастеперої риби *Edenopteron keithcrooki* з верхнього Девону, Гондвана (за Young et al., 2013). В Девоні деякі панцирні риби також досягли гігантських розмірів – до 10 метрів завдовжки.

Dahl N.W. та Hammarlund E.U. (2011) розробили модель, згідно з якою 2 - 10 метрові хижі риби потребують не менше 30 - 50% парціального тиску кисню в навколишньому середовищі в порівнянні з сучасним рівнем, тоді як риби меншого розміру спроможні виживати при концентрації кисню нижче 25% від сучасного рівня. І саме Девонське зростання концентрації кисню сприяло появі гігантських хижих риб (цитовано за Dahl & Hammarlund, 2011).



Тривимірний модель з дотриманням прижиттєвих розмірів передньої частини тулуба гігантської лопастеперої риби *Edenopteron keithcrooki* (верхній Девон, Гондвана), яка експонується в музеї Канберри. NB! Автори дослідження підкреслюють, що всі тетраподоморфи з'явилися в Китаї та Гондвані (за Young et al., 2013).

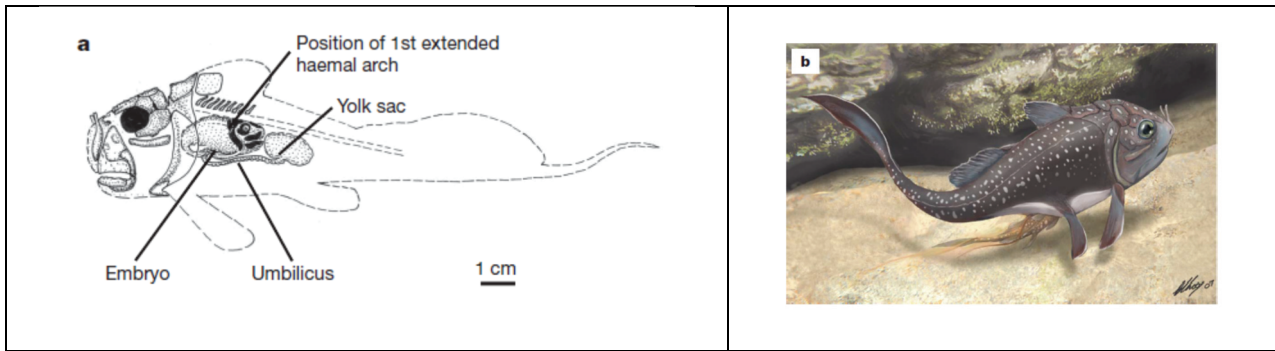
Однак, Butterfield N.J. (2011) не згодний з аргументами авторів попередньої роботи. Зокрема, він не згоден з низькими значеннями концентрації кисню в Силурійському періоді (15-50% від сучасного рівня кисню), оскільки є Силурійські згарища (з фосилізованими рештками таких згарищ - charcoals), які можливі тільки при концентрації кисню в навколишньому середовищі не менше 62% в порівнянні з сучасним рівнем. Крім того, автор даної статті вказує на те, що молюски і членистоногі досягли дуже великих розмірів і до Девонського періоду, і що дрібні тварини мають більш інтенсивний обмін речовин, ніж великі тварини і, отже, потребують більш високої концентрації кисню в навколишньому середовищі.

*NB! Можливо, британський дослідник Butterfield N.J. (2011) і правий: відомо, що рушійною силою виходу організмів у великий розмірний клас є загострення відносин в системі хижак-жертва, посилення конкуренції між спорідненими таксонами і т.п. Але, нестача кисню може стати лімітуючим фактором виходу тварин до великого розмірного класу.

Целаканти – «живі фосилії»? Целаканти – це представники лопастеперих риб, які дожили до сьогоднішнього дня. Целаканти мало змінилися морфологічно з моменту їх появи в Девонському періоді і це свого часу дозволило вченим назвати їх «живими фосиліями». Casane D. і Laurenti P. (2013) в своїй роботі на підставі аналізу молекулярних і морфологічних даних, отриманих при дослідженні сучасних і викопних целакантів, показали, що: 1) низька внутрішньовидова молекулярна різноманітність не означає низької швидкості мутацій; 2) низькою швидкістю заміну у целакантів часто нехтують; 3) морфологічна стабільність целакантів не підтверджується палеонтологічними даними.

Таким чином, Casane D. і Laurenti P. (2013) був зроблений висновок про те, що концепція «живих фосилій» по відношенню до целакантів - не є коректною. Крім того, Takezaki N. з колегами (2004), порівнявши нуклеотидні послідовності 44 генів у представників різних груп хребетних, показали, що немає свідчень особливо повільної еволюції у латимерії (тобто, швидкість накопичення генетичних змін в еволюційній гілці целакантів - цілком звичайна для хребетних і немає ніяких підстав стверджувати, що вона якось виключно мала).

Поява живородіння у панцирних риб як екологічна відповідь на стресові умови навколишнього середовища. Long J.A. з колегами (2008) знайшли ембріон всередині фосилізованої пізньо-Девонської панцирної риби *Materpiscis attenboroughi*, яка жила 380 млн.р.т. Цей факт свідчить про живородіння у цих панцирних риб. Крім того, у самців був знайдений орган, який забезпечував внутрішнє запліднення самок. Це - перше свідчення живородіння у хребетних тварин (за Long et al., 2008).



А - Схема, яка показує розташування ембріона і жовтка в тілі риби-матері; В - художня реконструкція народження маленької рибки у самки *Materpiscis attenboroughi* (за Long et al., 2008).

Відомо, що тварини переходять до розмноження шляхом живородіння в стресових умовах навколишнього середовища. Серед таких стресорів найбільш істотним вважається зниження температури навколишнього середовища. В пізньому Девоні розпочалось значне похолодання, яке могло сприяти появі живородіння у панцирних риб.

Наявність легень у Девонських риб – як адаптація до дихання атмосферним повітрям. Аналіз фосилій показав, що легені були у Девонських панцирних риб і кистеперих риб, а також у нащадків кистеперих риб (тобто у тетрапод), які з'явилися в пізньому Девоні. Вважають, що наявність легень – є базовою ознакою щелепноротих. Згодом, деякі щелепнороти (наприклад, хрящові риби) втратили цю ознаку. *NB! До речі, є статті, згідно яких і внутрішня кісткова система також є найважливішою ознакою щелепноротих, а хрящовими рибами вона була втрачена.

*NB! За часом, поява щелеп збіглась з появою легень і з появою механізму мієлінізації нервових волокон. Тобто, це був комплекс найпотужніших інновацій, які майже одночасно з'явилися у предка щелепноротих хребетних тварин на межі Ордовіка і Силура. Це була епоха різкого зниження рівня моря і виникнення додаткового органу для дихання атмосферним повітрям вочевидь надавало мешканцям мілководних морів значну перевагу.

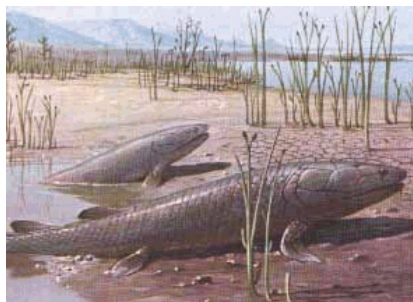
*NB! Серед сучасних риб більше ніж 370 видів, що належать до 49 родин здатні до повітряного газообміну. У найбільш примітивних сучасних риб, дихаючих повітрям, респірація здійснюється з використанням легень - органу, гомологічного легеням тетрапод і Палеозойських риб, предкових для тетрапод (Graham, 1997). Серед більш продвинутих сучасних риб, які дихають повітрям - деякі види використовують респіраторний плавальний міхур, інші види - зокрема, амфібіальні морські риби, які дихають повітрям - використовують особливі респіраторні пристосування.

Отже, у риб на початку з'явилися легені для додаткового дихання, а потім у лучеперих риб з'явився плавальний міхур. За одними даними плавальний міхур є органом, гомологічним легеням, тоді як за іншими даними - в ембріогенезі плавальний міхур закладається в дещо іншому місці і не як парний, а як одиночний виріст переднього відділу кишковика (цитовано за Graham & Lee, 2004).

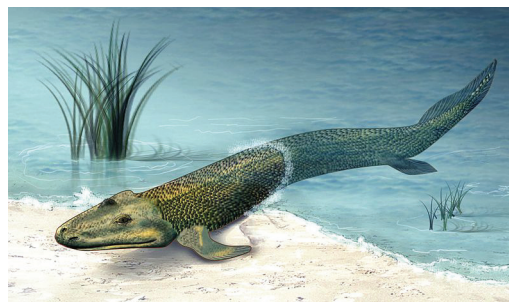
Поява у Девонських риб і перших тетрапод чотирилапих кінцівок замість плавців як адаптація до пересування в водоростевих заростях мілководь. Аналіз фосилій свідчить про те, що плавці перетворювались в лапи у воді не менше 20 млн. років (Romer, 1958 та ін.). Якими були причини зміни плавців на чотирилапі кінцівки? На мілководді чотирилапі кінцівки виявились більш корисними ніж плавці - і ознака закріпилась. Крім того, на мілководдях в пересихаючих водоймах корисною також виявилась ознака - легеневе дихання (яке теж, як на сьогодні встановлено, з'явилося задовго до виходу тетрапод на сушу).

В Девонському періоді кистепері риби на м'ясистих плавцях могли продиратись крізь зарості мілководної рослинності, а також - переповзати з однієї пересихаючої водойми в іншу. При цьому, слід відзначити, у кистеперих риб існувало подвійне дихання: зябра + легені. Саме кистепері риби приблизно 390-380 млн.р.т. дали початок першим чотирилапим тваринам - земноводним. До сьогоднішнього дня з кистеперих риб дожили тільки латимерії (рід целакантів родини латимерієві), які мешкають в районі Коморських островів (останній з відомих екземплярів був виловлений в 1938 р.).

У відкладеннях Девонського періоду знаходять досить численні скам'янілі залишки різних перехідних форм між кистеперими рибами і першими земноводними. Перехідна форма - це організм, який поєднує в собі ознаки двох різних груп організмів. Як правило, перехідні форми це тупикові гілки еволюції, які не залишили нащадків, що дожили до сьогоднішніх днів. Однак, саме завдяки перехідним формам дослідники можуть простежити шляхи формування різних таксонів тварин і рослин. Однією з таких перехідних форм між кистеперими рибами і земноводними є тіктаалік (*Tiktaalik rosea*), який мешкав приблизно 380 млн.р.т. в Девонських морях. Тіктаалік мав зябра, луску і плавники - як риба, але у цієї риби була рухливою шия, крокодиляча голова, тіктаалік міг дихати легенями, крім того, будова суглобів його кінцівок і будова кісток середнього вуха були таким, як у земноводних.



Еустеноптерон - Девонська риба, яка, вочевидь, була спроможною пересуватись по суші (за <http://collection.edu.yar.ru/dlrstore/0ff91712-0b53-4c16-a797-b402f73a9182/>).



Тіктаалік - рід викопних Девонських кистеперих риб. Це одна з перехідних форм між рибами і земноводними (за <http://vignette1.wikia.nocookie.net/prehistoricpark/images>).

Поява тетрапод. Тетраподи – це група чотирилапих хребетних тварин, до складу якої сьогодні входять земноводні, рептилії, птахи і ссавці. Тетраподи з'явилися на Фраснійсько - Фаменських стадіях (380 - 363 млн.р.т.) пізнього Девону від кистеперих риб. Вже до кінця Фаменського століття тетраподи були глобально представлені в тропічних і в субтропічних прісноводних екосистемах Північної Америки, Гренландії, Європи, Гондвани (Австралія, Китай).

Протягом Девону в різних групах кистеперих риб починають з'являтися окремі ознаки тетрапод: крокодиляча морда, шия, чотирилапі кінцівки і т.н. Вважають, що тетраподизацію кистеперих риб в ранньому Девоні, приблизно 410 млн.р.т., запустило підселення в геном кистеперих риб вірусу LF-SINE і його наступне «одомашнення». Пізньо-Девонська криза (т.зв. Келвассерська подія) вочевидь, стала надпотужним стресовим фактором, який запустив програму гіперрозмноження транспозону LF-SINE і забезпечив наприкінці Девону появу перших земноводних (т.т. групи тварин з повним комплексом ознак тетрапод).

Паралельна тетраподизація риб. Проведені дослідження показали, що в Девоні різні лінії кистеперих риб неодноразово давали початок тетраподам (чотирилапим тваринам). Однак, з усіх чотирилапих ліній - тільки нащадки однієї лінії виявились еволюційно успішними і саме вони стали основою тетрапод, які заселили сьогодні всю Землю. В біології є поняття паралельної еволюції - коли подібні ознаки з'являються багаторазово і незалежно у кількох групах організмів, які колись мали спільного предка.

Перші земноводні були аквальними тваринами. Одними з перших примітивних земноводних Девонського періоду були акантостега та іхтіостега. Скрупульозний аналіз скам'янілих скелетів перших земноводних дозволив вченим стверджувати, що ці тварини вели переважно водний, а не наземний спосіб життя. Лише пізніше з'явилися земноводні, які були спроможні вести переважно наземний спосіб життя (такі, як педерпес та ін).

Так, Pierce S.E. з колегами (2012) зробили тривимірну реконструкцію кінцівок Девонської тетраподи іхтіостеги (*Ichthyostega*) і показали, що такі кінцівки не могли використовуватись для руху по суші, оскільки, зокрема, у іхтіостеги відсутній обертальний рух в кінцівках, необхідний для підйому тіла над землею і для руху тіла на даних кінцівках. Таким чином, чотирилапість з'явилась раніше, ніж можливість ходити по суші на цих чотирьох лапах (за Pierce et al., 2012).

 <p>Тривимірна реконструкція будови тіла іхтіостеги (за Pearce et al., 2012).</p>	 <p>Іхтіостега - виковне земноводне Девонського періоду, яке вело водний спосіб життя (за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/...).</p>	 <p>Акантостега - виковне земноводне Девонського періоду, яке вело водний спосіб життя (за http://dic.academic.ru/pictures/wiki/...).</p>
--	---	---

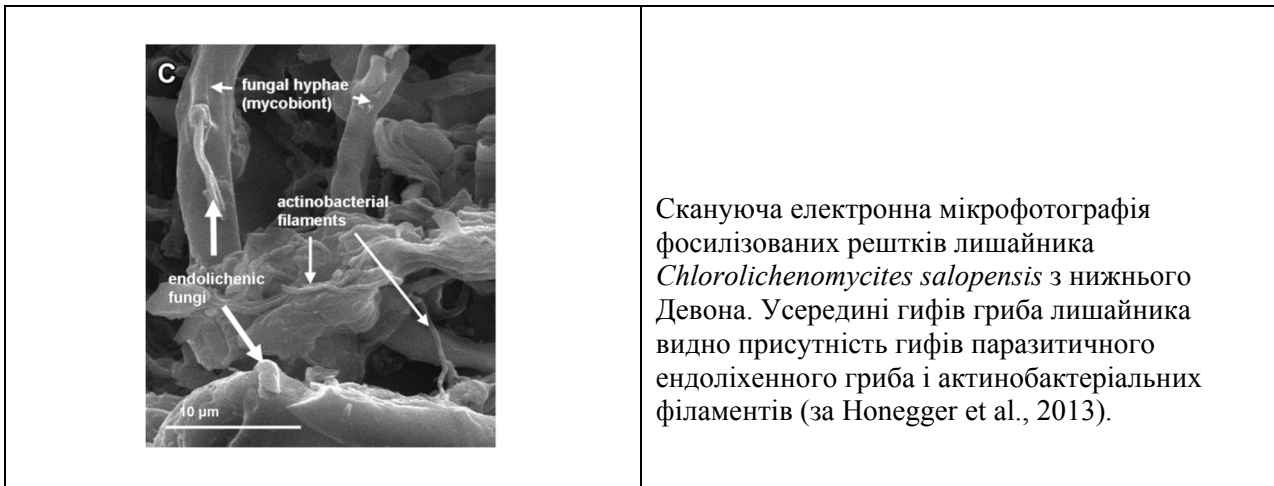
*NB! З іншого боку, є інформація про наявність відбитків чотирилапих кінцівок на суші, які датуються Девонським періодом. Цілком можливо, ще деякі лінії перших земноводних придбали анатомо-морфологічні ознаки, які сприяли їх переміщенню не лише по мілководдю, але й по суші (Niedzwiedzki et al., 2010).

Дві хвили еволюції тетраподоморф в Девоні (за <http://palaeos.com/>). Пізній Девон - це час появи перших тетрапод від предкової групи кистеперих риб. Було щонайменше дві хвили еволюції тетраподоморф: Фраснійська хвиля появи *Elpistostegalia*s, які були знищені під час Фраснійсько-Фаменського вимирання, і Фаменська хвиля тетрапод таких, як акантостега і іхтіостега, які стали предковими формами для Кам'яновугільних земноводних - лабіринтодонтів. Ці Фаменські тетраподи були повністю аквальними тваринами.

Девонські тетраподи з'явилися вздовж країв континентів з сезонно сухим і вологим кліматом не пізніше кінця Фраснійської епохи (*Elginerpeton*), що співпало із завершенням експансії Девонських рослин на суші.

Лишайники

Honegger R. з колегами (2013a) були знайдені скам'янілості лишайника з нижнього Девона (Локховій). Це цікавий лишайник - з бактеріальними епібіонтами на поверхні і з гіфами гриба-паразита всередині гіфів гриба лишайника. У 10% сучасних лишайників - фотобіонт (водорість або бактерія) локалізований екстраклітинно в межах грибного талусу. Слід зазначити, що талус лишайника не є дуальним або потрійним симбіозом, а складається з невідомого числа організмів і коректно його називати консорціумом з невідомою кількістю учасників (Honegger, 1982). З приблизно 1500 видів грибів-паразитів, що входять до складу лишайників, - 95% видів це Аскоміцети, а решта - Базидіоміцети. Одні гриби-паразити спроможні вбити мікобіонта і фотобіонта, тоді як інші - здійснюють менш несприятливий вплив на лишайник.



Отже, всередині лишайників часто живуть ендоліхенові гриби-паразити, які можуть не викликати ніяких симптомів пошкодження лишайника. При цьому деякі ендоліхенові гриби продукують біоактивні вторинні метаболіти з хорошим економічним потенціалом. Honegger R. з колегами (2013a) повідомляють про присутність на поверхні лишайника віком 415 млн. років (нижній Девон) бактеріальних епібіонтів, а всередині лишайника - ендоліхенних актинобактерій і грибів (за Honegger et al., 2013a).

Ліхенізація - це дуже давній механізм харчування у грибів. Морські ціанобактеріальні мати, в які ввійшли гіфи грибів, датуються 600 млн.р.т. (Yuan et al., 2005). Перехід від паразитизму до мутуалізму з водоростями і ціанобактеріями відбувався багаторазово і незалежно в неспоріднених групах грибів і часто - такий консорціум згодом втрачався (Nelsen et al., 2009) (цитовано за Honegger et al., 2013b).

Наземні флори

В середньому Девоні на суші росли: мохи, плавуни, хвощі, папороті. Вперше з'явилися прогітмосперми (попередники насінневих рослин) і перші насінні рослини.

Девонський період для рослин був аналогічний Кембрійському вибуху для тварин. Вважають, що на початку Девона у рослин було приховане видоутворення. Більшість фосилій ранньо-Девонських судинних рослин схожі на пізньо-Силурійську куксонію (*Cooksonia*). Але, вже в середньому-пізньому Девоні - ми бачимо незвичайну різноманітність рослин: як таксономічну, так і за життєвими формами (зокрема, в Девоні з'явилися перші дерева).

Мохи – самозахист від обгризання. Labandeira C.C. з колегами (2014), досліджували середньо-Девонський мох *Metzgeriothallus sharonae* (печіночники, маршанцієві). Проведені дослідження показали, що ці рослини захищались від об'їдання рослиноїдними членистоногими за рахунок виділення особливих хімічних речовин (оскільки аналіз мікроскопічної будови виявив у них присутність в талусі клітин, подібних клітинам сучасних печіночників і ці клітини сьогодні продукують терпеноїди (за Labandeira et al., 2014).

Поява у наземних рослин нової життєвої форми дерево внаслідок конкуренції за світло

Плавуни, папороті і предки насінневих рослин незалежно придбали життєву форму - дерево: плавуни - наприкінці Силура, предки насінневих рослин - в Девоні, папороті - в Девоні (за іншими даними - в Карбоні). Для формування життєвої форми дерево – необхідним є дотримання трьох умов: 1) наявність справжніх коренів; 2) синтез деревини; 3) вторинний ріст стебла в товщину.

Поява у наземних рослин справжніх коренів як адаптація до посилення посух. На кордоні Силур-Девон у наземних рослин з'явилися справжні корені як підземна модифікація

пагона в результаті роботи генів *WOX5* та ін. Коріння сформувалось у відповідь на посилення засух незалежно як мінімум в двох лініях судинних рослин.



Фосилії Девонської рослини *Zosterophyllum shengfengense* – першої рослини зі справжнім корінням. 413 млн.р.т., Китай. 1 бар = 20 мм (за Hao et al., 2010).



Реконструкція зовнішнього вигляду Девонської рослини *Zosterophyllum shengfengense*, у якої вперше виявлене справжнє коріння. 1 бар = 20 мм (за Hao et al., 2010).

Початок синтезу лігніна (основа деревини) наземними рослинами для самозахисту від обгризання комахами. Згідно фосилій, наземні рослини раннього Девону були сильно пошкодженими комахами і іншими членистоногими тваринами. Проте, рослини вже тоді вміли захищати себе від рослиноїдних тварин. Так, аналіз Девонських мохів виявив серед звичайних клітин – залозисті клітини, які у сучасних мохів забезпечують синтез речовин – терпенів, які відлякують тварин. Серед речовин, які навчилися синтезувати девонські рослини для самозахисту від обгризання – були і лігніни, які є основою деревини. Поява деревини не тільки захистила рослини від обгризання, але й дозволила їм рости вгору, створивши опору для тіла. *NB! Згідно інших даних – первинною причиною виникнення одеревеніння у рослин стала необхідність покращення транспорту води по судинних елементах рослини.

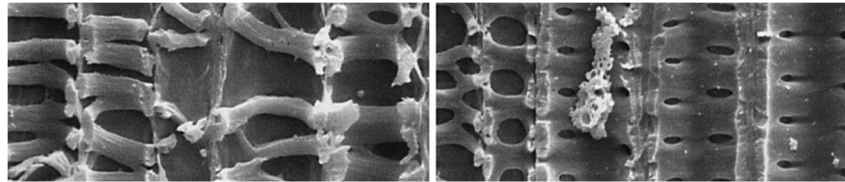
*NB: Базові гени для біосинтезу лігніну, який є основою деревини, є у всіх водоростей (у зелених, червоних, бурих водоростей). Вважають, що базову генну машину для біосинтезу лігнінів рослини отримали від загального предка всіх водоростей. Лігнін - це ароматичний гетерополімер, який зміцнює стінки рослин. Біохімічний шлях біосинтезу лігніну спирається на реакції біосинтезу пігментів і інших вторинних метаболітів. Тому цей біохімічний шлях дуже древній. Але, власне реакції біосинтезу лігніну у різних ліній рослин з'явилися вже після їх відділення від загального предка (тобто, у зелених, червоних і бурих водоростей - в різний час і незалежно в кожній з груп).

Оскільки біосинтез лігніну є дуже енерговитратним процесом - то рослини починають синтезувати лігнін (і, відповідно, набувають генну машину для такого біосинтезу) тільки при гострій потребі: водорості - в зоні сильного прибою; наземні рослини - при сильному об'їданні їх рослиноїдними тваринами і при необхідності рости вгору через конкуренцію за світло і т.н.

Поява одеревенілих наземних рослин. Приблизно 407 млн.р.т. з'явилися перші одеревенілі наземні рослини. Вони були низькорослими, а одеревенілі судинні елементи їм були необхідні або для самозахисту від обгризання комахами, або – для покращення транспорту води в умовах нестачі зволоження (але - не для ростової опори тілу). Цікаво відзначити, що генна машина біосинтезу лігніну (основного компонента деревини) дісталася наземним рослинам ще від водоростей. Існує гіпотеза, згідно якої, при низькому вмісті кисню в навколишньому середовищі, біосинтез лігніну був енергетично не вигідним, оскільки для біосинтезу лігніну організм витрачає велику кількість кисню. Якщо в Кембрії вміст кисню в навколишньому середовищі становив 63% від сучасного рівня, то в Девоні через інтенсивний

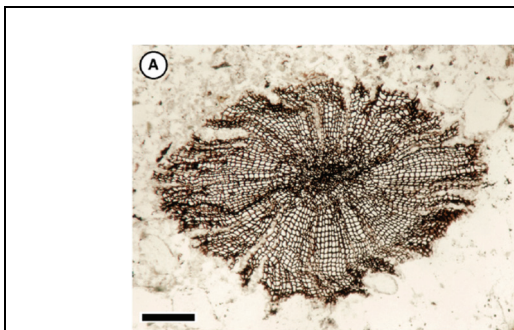
вулканізм рівень кисню досяг 75% від сучасного рівня і цього виявилось достатнім для запуску машини біосинтезу лігніну у Девонських рослин.

З іншого боку, в ряді наступних періодів рівень кисню падав значно нище Силурійського, проте – в екосистемах формувались ліси. Таким чином, більш вірогідною є концепція виживання, згідно якої рослини здійснюють енергозатратний синтез лігніна за умов загрози виживанню (наприклад, водорості в зоні прибою, наземні рослини за умов необхідності закріплення на поверхні або за умов конкуренції за світло і т.н.).



Електронна мікрофотографія судинних пучків, які містять деревину (лігнін).

Поява у рослин здатності до вторинного росту. Для появи деревної життєвої форми крім біосинтезу лігніну і справжніх коренів - рослини повинні були придбати здатність до вторинного росту. Вторинний ріст - це продукція тканин (ксилеми, флоєми) бічною меристемою рослини (т.зв. камбієм). В результаті вторинного росту - стовбур і гілки рослини поступово збільшують свій діаметр. Вторинні тканини нарастають протягом всього життя рослини і формують річні кільця приросту. Вторинний ріст тканин характерний для плаунів, папоротей, голонасінних і покритонасінних рослин. Здатність до вторинного росту з'явилася незалежно у кількох ліній пізньо-Силурійських (плауни) і ранньо-Девонських (прогімносперми) рослин (нижній Девон, Емсій, 400 - 395 млн.р.т.). Цікаво відзначити, що одеревеніння клітинних стінок появилось у рослин раніше, ніж здатність до вторинного бічного наростання тканин.

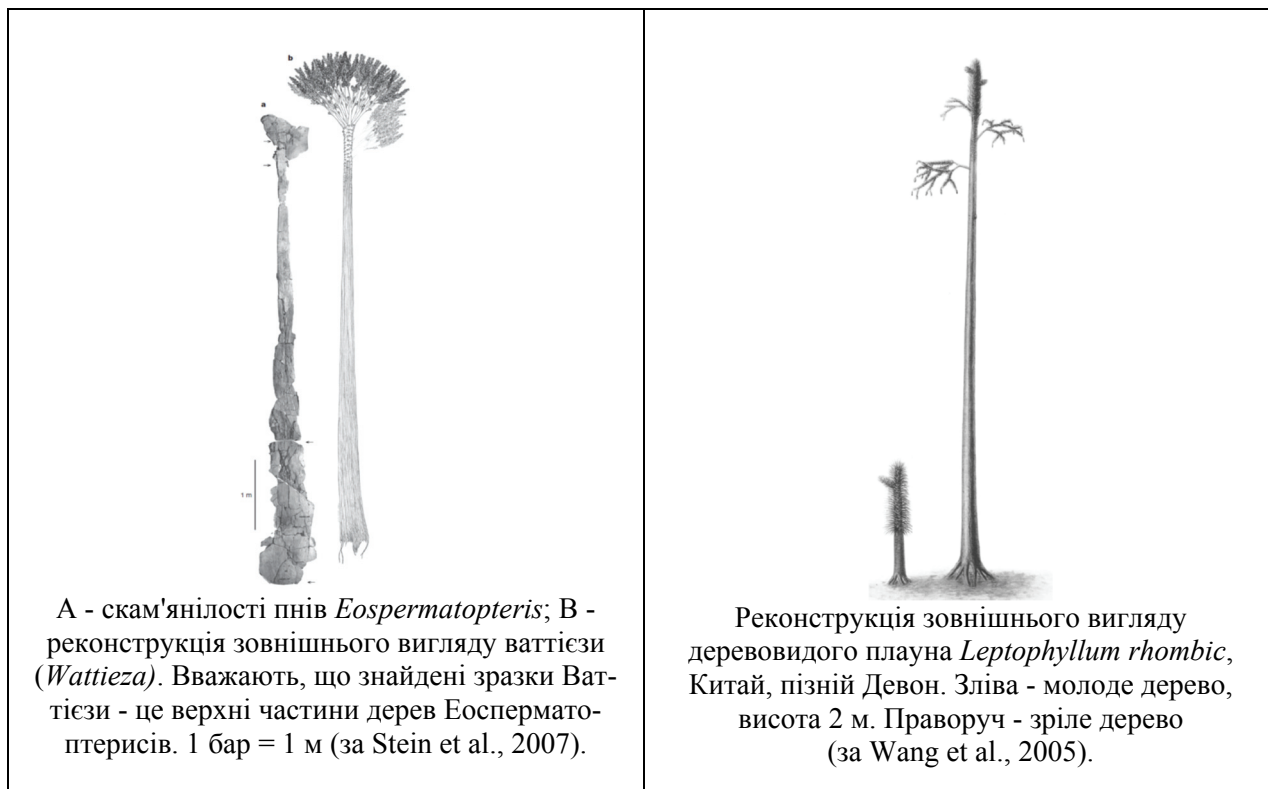


Поперечний зріз стовбура *Franhueberia gerriennei* - однієї з перших судинних рослин, здатних до вторинного росту. Первинна ксилема розташована в центрі і оточена вторинною ксилемою. 1 бар = 300 мкм. Нижній Девон, Емське століття, 400 - 395 млн.р.т., Канада (за статтею Hoffman & Tomescu, 2013).

Поява дерев в середньому-пізньому Девоні. Приблизно 385 млн.р.т. з'явилися перші дерева (ватієза, *Wattieza*) внаслідок конкуренції рослин за світло. За формою крони вони були схожі на пальми, але, замість листя у них на верхівці дерева була мітелка гілочок. У висоту ці дерева досягали 8,5 метрів.

***Ваттієза (*Wattieza*) – найперше дерево.** Тривалий час найстарішими деревами на Землі вважались археоптериси (*Archaeopteris*, *Progymnospermopsida*), пізній Девон, приблизно 380 - 360 млн.р.т. Але у 1920-х рр. були знайдені фосилізовані рештки найдавнішого лісу на Землі - Gilboa, Нью-Йорк, США. Сотні пнів великих дерев з корінням, але без верхньої частини дерева. Їх назвали *Eospermatopteris*. Верхівки цих дерев так і не були знайдені. Stein W.E. з колегами (2007) повідомляють про незвичайний зразок *Wattieza* і його зв'язок з пнями *Eospermatopteris*. Це були високі (8 метрів) дерева, схожі на деревовидні папороті. Отже, *Wattieza* на сьогоднішній день - це найстаріше з відомих дерев (за Stein et al., 2007). У 2010 р. знахідку ще раз обстежили Stein W.E. з колегами (2012) і склали карту для території площею 1200 м² на яку нанесли прижиттєве положення дерев по залишках кореневих систем. Цей ліс стояв на болоті і був складною екосистемою, що складалась, як мінімум, з

дерев трьох типів: а) дерева *Eospermatopteris* (у цих дерев ще не було листя, замість листя - система гілочок); б) дерева *Aneurophytales* (клас *Progymnospermopsida*, рід *Tetraxylopteris*) - у цих дерев також замість листя був пучок гілочок); в) деревовиді плауни (висотою 3,9 м, з діаметром стовбура 11 см.) (за Stein et al., 2012).



Деревовиді плауни. Wang Q. з колегами (2005) досліджували пізньо-Девонську рослину *Leptophloeum rhombicum*, Китай. Це - деревовидий плавун, який мав ризоморф, стовбур, бічні гілки і досягав в висоту 10 метрів. Ризоморфні плавуни були першими рослинами, у яких з'явилась деревна життєва форма (за Wang et al., 2005). NB! Зокрема, в біологічній енциклопедії зазначено, що деревовиді плауни відомі ще з Силура.

Таким чином, у період 398-385 млн.р.т. на Землі з'явилися перші ліси з дерев, а не тільки з гігантських грибів-прототакситів, які досягали у висоту 6-9 метрів і в діаметрі до 1,4 метрів. Причому, характер викопних решток свідчить про те, що ці перші ліси росли на болотах (це встановлено по наявності здуття на стовбурах) і вже були багатоярусними: у верхньому ярусі росли деревовиді папороті, заввишки 8-9 м, в середньому ярусі росли голонасінні дерева висотою до 4 м і з діаметром стовбура 1,5 м, а в нижньому ярусі росли невеликі деревовиді плауни. У відкладеннях середнього Девона знайшли два типи лісу: в одному - домінували папороті і прогімносперми (попередники голонасінних рослин), а в другому – представники хвощевидих і плавуни (т.т., мешканці боліт), що пов'язано з відмінностями в умовах життя цих лісів.

Формування листя у дерев по другому механізму. Перші дерева з'явилися в кінці раннього Девона і досягали у висоту 7-8 м. При цьому на верхівці дерев була мітелка з гілочок, а листя - не було. Чому? В Девоні деревна життєва форма з'явилась у тих ліній рослин, які не набули листя в Силурійському періоді. Однак, вже в пізньому Девоні дерева мали справжнє листя. Так, приблизно 370 млн.р.т. - з'явилися дерева археоптериси (з групи папоротевидних) вже зі справжнім листям. При цьому листя формувались в результаті злиття сусідніх плоских гілочок-теломів. Це був другий механізм появи листя у рослин. Сьогодні за таким механізмом формуються листя у папоротей і насінних рослин.

*NB! Перший механізм формування листя у рослин з'явився ще в Силурі і базувався на появі на пагоні лусок і наступному вrostанні судин в ці луски. *NB! Деревовидні плауни

з'явилися ще в Силурі. Для деревовидних плаунів в Девоні показано формування листя за першим механізмом.

Причина появи листя у дерев – конкуренція за світло. Плоскі структури листа дозволяють рослині вловлювати розсіяне світло. Таким чином, лист - це пристрій для захисту рослини від нестачі світла. *NB! У водоростей листкоподібні вирости таломів з'являються на глибинах, там, де рослині не вистачає світла.

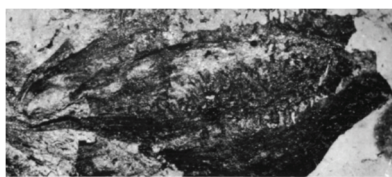


В Девонському періоді почалось формування листя по другому механізму: за рахунок зрощення сусідніх сплюснених гілочок – теломів

Фосилії першої насінневої рослини *Moresnetia zaleskyi*. Пізній Девон.
(за <http://steurh.home.xs4all.nl/engplant/emores.html>).

Поява у дерев ознаки «листопадність». В Девонському періоді з'явилися перші дерева. Ці перші дерева мали річні кільця наростання, що свідчить про сезонність клімату в даний час. Крім того, у цих перших дерев були т.зв. «листопадні гілочки», які опадали перед початком сезону посух (у перших дерев ще не було листя). Відомо, що на екваторі зміна листя у дерев відбувається поступово і постійно в міру їх старіння. У помірних широтах - дерева за сигналом сезонного біологічного годинника, який розташований в апікальних меристемах пагона і кореня, скидають листя. Скидання листя захищає дерева від сезонної посухи (або в жарких, або в морозних умовах проживання). Девонські «листопадні гілочки» - це предки листя-мегафіллів, які еволюційно з'явилися дещо пізніше в результаті зрощення сусідніх сплюснених гілочок-теломів.

Поява насінневих рослин. Наприкінці Девону з'явилися насінневі рослини (*Gymnosperms*). Насіння, на відміну від спори, має багатоклітинний зародок, захищений додатковими оболонками і має значний запас поживних речовин. Все це створює переваги для виживання потомства насінневих рослин.



У Девоні у рослин вперше з'явилося насіння. Скам'янілі рештки першого відомого на сьогоднішній день насіння, яке належало першій Девонській насінневій рослині *Archaeosperma arnoldii* (за Pettitt & Beck, 1968).

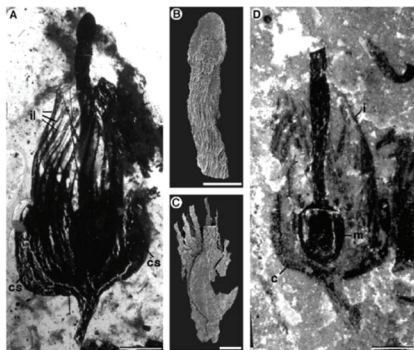
Поява насінневого розмноження звільнила репродукцію рослин від водної залежності - тепер рослини могли розселятись в більш сухі райони континентів. *NB! Аналогічно в наступному періоді – Карбоні - поява яйцевих оболонок звільнить розмноження тетрапод від водної залежності.

Багаторазова поява насіння в різних лініях судинних рослин. У відкладеннях пізнього Девону, що датуються 385 млн.р.т., знаходять скам'янілості першого насіння. Тоді як

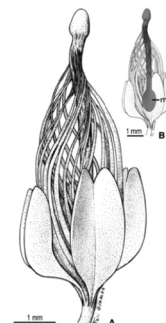
за методом молекулярного годинника - перші насіннєві рослини сучасного типу з'явилися не раніше Карбона (за Soltis et al., 2002).

*NB! Якщо метод молекулярного годинника показує меншу давність еволюційної події (в даному випадку - поява насіння у наземних рослин), то це, як правило, свідчить про те, що еволюційна подія (зокрема, поява насіння) відбувалась неодноразово, в різних лініях організмів, і що до сьогодення дожили представники тільки однієї з еволюційних ліній.

Таким чином, розбіжність даних за методом молекулярного годинника і за методом фосилій свідчить про те, що насіння - як структура, що захищає зародок рослини від посух і голоду, багаторазово з'являлось в різних лініях судинних рослин.



Скам'янілості генеративних органів рослини *Runcaria heinzelinii* - попередника насіннєвих рослин. Девон, Живетська епоха, 385 млн.р.т. 1 бар = 1 мм (за Gerrienne et al., 2004).



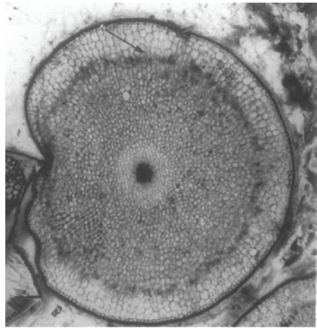
Схематична будова генеративних органів рослини *Runcaria heinzelinii* - попередника насіннєвих рослин. В - реконструкція місця розташування мегаспорангія (m). Девон, Живетська епоха, 385 млн.р.т. 1 бар = 1 мм (за Gerrienne et al., 2004).

*NB! Метод молекулярного годинника дозволив встановити, що появи насіннєвих рослин сучасного типу передувала повногеномна дуплікація у предкової лінії рослин з подальшими змінами в копіях генів. Аналогічна повногеномна дуплікація з подальшими модифікаціями в копіях генів відбулась і перед відділенням квіткових рослин від голонасінних.

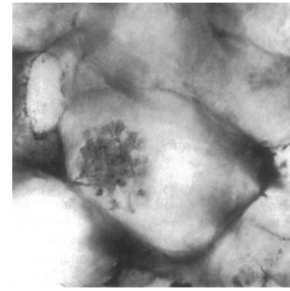
Таким чином, у наземних рослин, що дожили до сьогодення, було три повногеномні дуплікації з модифікаціями в копіях генів: 1) при виході водоростей на сушу (в Ордовицькому періоді); 2) при появі голонасінних рослин (в Кам'яновугільному періоді); 3) при появі покритонасінних рослин (на кордоні Тріас-Юра).

В ході цих повногеномних дуплікацій з'явилися важливі регуляторні гени, необхідні, відповідно, для росту рослин на суші, для розвитку насіння, для формування квітки.

Мікориза. Поширення рослин по Землі стало можливим завдяки формуванню симбіозу між ґрунтовими грибами і корінням рослин, оскільки саме гриби забезпечували і забезпечують рослини необхідною кількістю води і мінеральних речовин з дуже великих площ харчування. Мікроскопічний аналіз фосилій стародавніх дерев дозволив виявити в клітинах коренів викопних Девонських дерев внутрішньоклітинні симбіотичні мікоризні гриби, т.зв. арбускулярну мікоризу (див. малюнок). *NB! Ендомікориза відома практично одразу з моменту появи наземних рослин в Ордовицькому періоді.



Поперечний зріз Девонської наземної рослини *Aglaophyton*. 400 млн.р.т.



В середині клітин *Aglaophyton* на цьому зрізі видно присутність арбускулярної мікоризи (внутрішньоклітинних симбіотичних грибів). 400 млн.р.т. (за Remy et al., 1994).

*NB! Формування ендомікоризи - це більш складний процес, ніж формування ектомікоризи. Оскільки на суші, у наземних рослин першою була ендомікориза, а ектомікориза з'явилась значно пізніше, то, було зроблено припущення, що рослини вийшли на сушу вже разом з арбускулярними мікоризними грибами. І, таким чином, симбіоз даного типу повинен був бути сформований ще водоростевим предком наземних рослин. Подальші дослідження підтвердили це припущення.

Три гени, необхідні для встановлення арбускулярної мікоризи є у всіх наземних рослин (навіть у печіночників). Таким чином, всі наземні рослини отримали ці гени від загального предка. Вчені не знають точно, який грибок - паразит або сапрофіт - дав початок мікоризним грибам. Вважається, що скоріш за все древній паразитичний грибок не вбив свого господаря і став, згодом, його симбіонтом. Було встановлено, що мікоризні гриби - це монофілетична група, яка з'явилася приблизно 500 - 400 млн.р.т. від загального предка. Симбіоз напівводних зелених водоростей з водними грибами-оомицетами сформувався 460 млн.р.т. В подальшому, саме завдяки цьому симбіозу став можливим вихід рослин на сушу.

Наземні членистоногі

Розселення по суші рослин сприяло в середньому-пізньому Девоні диверсифікації наземних членистоногих (комахи, тригонотарбід, багатоніжок, скорпіонів і т.н.).

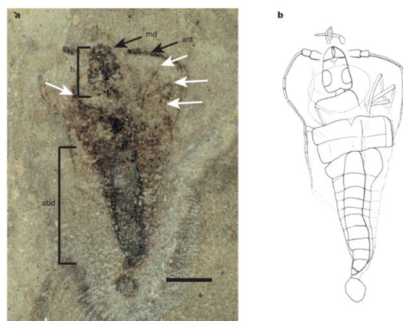
Комахи. Згідно метода молекулярного годинника - комахи з'явилися ще на кордоні Ордовіка і Силура, приблизно 434 млн.р.т. від однієї з ліній ракоподібних. Однак, перші скам'янілості комах датуються тільки раннім Девоном через погану збереженість решток комах в осадових породах. Таким чином, в Девонському періоді на суші вже мешкали примітивні, ще безкрилі комахи.

Формування симбіозу між комахами і наземними рослинами. Аналіз скам'янілих відбитків ротових апаратів Девонських комах свідчить про те, що ці комахи вже запилювали насінні рослини.

*NB! Нещодавні дослідження сучасних мохів показали, що мохи виділяють в навколишнє середовище феромони, які приваблюють комах. А комахи, в свою чергу, забезпечують перенесення спор мохів. Таким чином, симбіоз наземних рослин і наземних тварин цілком міг початись ще в Ордовицькому періоді, коли на суші з'явилися перші мохоподібні рослини.

Поява в Девонському періоді крилатих комах: екологічні переваги літаючої життєвої форми. Перші комахи були безкрилі. Згідно реконструкції фосилізованих залишків і результатам, отриманим за допомогою метода молекулярного годинника, вже у пізньому Девоні з'явилися крилаті комахи. Причини освоєння комахами нової екологічної ніші (повітря): а) конкуренція за ресурси; б) тиск в системі хижак-жертва.

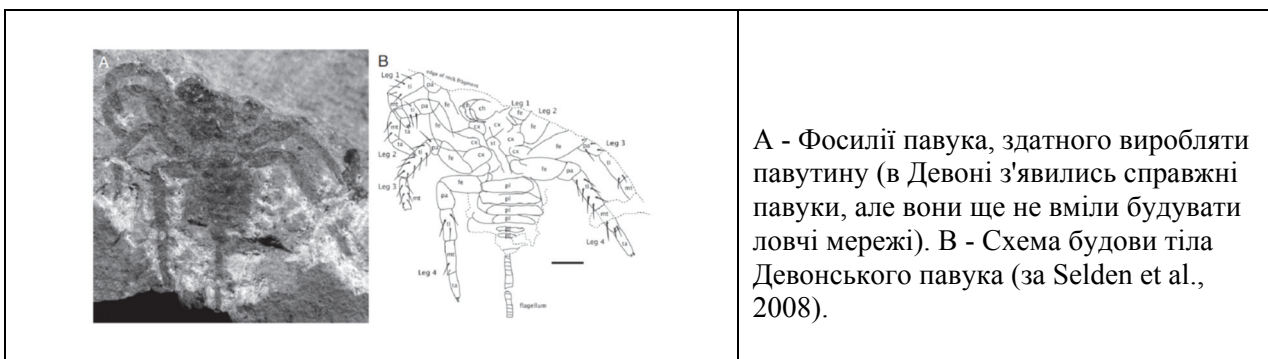
Проте, ряд дослідників вважають, політ у комах міг виникнути тільки в Карбоні при високій концентрації кисню в навколишньому середовищі, оскільки політ - це дуже енерговитратний механізм, тоді як в середньому-пізньому Девоні рівень кисню був дуже низьким. За іншою гіпотезою - крило комах з'явилося в результаті формування бокового виросту грудей для контрольованого ковзання комах по воді (цитовано за Engel & Grimaldi, 2004).



А – Фосилії пізньо-Девонського комах *Strudiella devonica*; В – реконструкція зовнішнього вигляду *Strudiella devonica* (за Garrouste et al., 2012). Неповне збереження викопних решток цієї комах не дозволяє з впевненістю віднести її до крилатих або безкрилих комах.

Павуки. У Девоні з'явилися перші примітивні павуки. Вони не мали ще павутинних бородавок, але - вже мали павутинні залози. Таким чином, перші павуки вже вміли плести лоскутки з павутини для загортання яєць, але - ще не вміли плести павутинні мережі, оскільки для плетіння павутинних мереж необхідно чітко спрямовувати павутинну нитку, що неможливо за відсутності павутинних бородавок (за Selden et al., 2008). Перша викопна павутинна мережа датується лише віком 140 млн.р.т.

*NB! Молекулярний аналіз показав, що павуки - плетуні мереж з'явилися в середньому Тріасі і потім в кінці Тріаса - в Юрі зазнали потужної диверсифікації. Уже в другій половині Юри були всі групи сучасних павуків - плетунів ловчих мереж. Інтенсивні дискусії пов'язані з проблемою моно- або поліфілетичності павуків-плетунів мереж. Згідно з даними одних авторів - лінія павуків, здатних плести мережі з'явилася всього один раз. Тоді як згідно даних інших авторів - групи павуків-плетунів ловчих мереж з'являлися кілька разів.



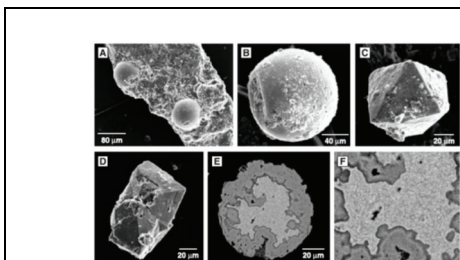
Екосистемні катастрофи в Девонському періоді

Подія Кейкек/Отомарі (Kasak/Otomari Event)

Подія Кейкек/Отомарі (Kasak/Otomari Event) – це масове вимирання біоти наприкінці Ейфелію середнього Девона (за <http://palaeos.com/>). Нові методи палеоекологічних досліджень дозволили виявити, що в екосистемах Землі наприкінці Ейфелія, середній Девон, відбулись катастрофічні події. Серед таких нових методів - метод оцінки магнетосприйнятливості порід. Суть методу полягає в тому, що карбонатні скам'янілості не мають здатності магнетизуватись в сильному зовнішньому магнітному полі і не містять радіоактивних нуклідів з високою

енергією емісії. З невідомих причин - це справедливо для Палеозойських карбонатів. Однак, у певних випадках: 1) під час поверхневої експозиції; 2) при низькій швидкості акумуляції седиментів; 3) в результаті вулканічної активності; 4) під впливом позаземного імпактного удару; 5) в наслідок незвичайної активності космічного випромінювання - карбонати спроможні акумулювати атмосферні пилові частинки, що містять мікрокількості заліза, урану і торію. Це використовується для отримання стратиграфічних зрізів. Спеціаліст вимірює магнітну сприйнятливість породи певного геогоризонту, рівень гамма-випромінювання і проводить мікроскопічний аналіз частинок породи.

Отже, дослідження підстелюючих порід Гондвани і Балтики за допомогою даних методів показало наприкінці Ейфелію пік зростання магнетосприйнятливості карбонатних порід, що свідчить про екологічну катастрофу в даному часовому інтервалі. Цей пік магнетосприйнятливості біогенних карбонатів відомий як Подія Кейкек/Отомарі (Kasak/Otomari Event). Крім зростання магнетосприйнятливості порід, подія Kasak/Otomari Event супроводжувалась появою т.зв. катастрофічного кварцу (shocked quartz), аномаліями ізотопів металів (зокрема, накопиченням нікелю, хрому, миш'яку, ванадію, кобальту у відповідному геогоризонті), значною негативною екскурсією ізотопів вуглецю і накопиченням мікросферул.



Результати скануючої електронної мікроскопії діагенно-змінених мікросферул, зібраних в геогоризонтах на кордоні Ейфелій - Живетій, Марокко. Зображення дуже схожі на ті, що були отримані при дослідженні імпактного горизонту на кордоні Крейдяного періоду і Палеогену (за Ellwood et al., 2003).

Все це свідчить про позаземний імпактний вплив на екосистеми Землі (падіння астероїда) наприкінці Ейфелію, і пов'язане з цим масове вимирання біоти (за Ellwood et al., 2003). *NB! Згідно даних одних дослідників – в ході цього вимирання зникло приблизно 14% родів живих організмів (Racki & Koeberl, 2004), тоді як результати досліджень інших авторів дають до 40% вимерлих родів організмів (за Ellwood et al., 2003). За Walliser O.H. (1996) Подія Кейкек /Отомарі торкнулась тільки пелагічної біоти (за Racki & Koeberl, 2004).

*NB! Racki G. та Koeberl C. (2004) не згодні з висновками, зробленими в роботі Ellwood V.V. з колегами (2003). Зокрема, накопичення в горизонті миш'яку і ванадію - не є індикативним для космогенних компонентів. А дані по іридію, які більш характерні для імпаکتів, в роботі відсутні.

Тагханійська біологічна криза (The Taghanic Bio Crisis) на межі між середнім і пізнім Живетієм

Тагханійська біологічна криза (The Taghanic Biocrisis) - це подія зміни фаун на межі між середнім і пізнім Живетієм, яка за часом збіглася з епізодами глобальної трансгресії моря і з глобальними кліматичними змінами. В ході цієї кризи зникла провінційність морських фаун (переважним чином – бентосних груп). Вважають, що Тагханійська біологічна криза була пов'язана зі швидкими коливаннями рівня моря, а також зі змінами каламутності і солоності води.

В ході цієї кризи зникло багато Живетських таксонів морських організмів, і в першу чергу – таксони-ендеміки. Не тільки в зоні дослідження, але й глобально, 80% видів демонструють свою останню зустрічальність саме в даному геогоризонті. Найбільше зміни торкнулися бентосних ендемічних мілководних груп організмів. Ці перебудови в композиції фаун, пов'язані з коливаннями рівня моря, були посилені кліматичними змінами, оскільки до кінця Живетію збільшилася аридність клімату, підвищилася температура води, зросла інтенсивність континентальної ерозії і, відповідно, надходження продуктів ерозії в акваторію шельфу. У зв'язку з цим цікаво відзначити, що за даних умов не постраждали еугалинні роди

(т.т. роди організмів, які мешкають лише в солоних водах), роди організмів-генералістів і глибоководні групи.

*NB! Спеціалісти - це види, які здатні використовувати тільки порівняно обмежений набір ресурсів середовища, тоді як генералісти – це види, які можуть використовувати набагато ширший набір ресурсів (т.т., екологічні ніші у організмів-генералістів є значно ширшими (за http://old.websib.ru/noos/it/bank_it/quest.php?id=199).

Таким чином, під час Тагханійської біотичної кризи ендемічність бентосних фаун морських організмів була втрачена і відбулась заміна ендемічних фаун на фауни організмів – космополітів внаслідок трансгресії моря і зближення шельфів континентів (за Maillet et al., 2013).

Келвассерська подія (Kellwasser Event)

Келвассерська подія – це пізньо-Девонське вимирання біоти на межі Фраснійської і Фаменської епох (за <http://palaeos.com/>). Під час Фраснійсько-Фаменської події загинули організми-рифобудівники: строматопорідні губки, корали-ругози, корали-табуляти (NB! коралові рифи повністю відновились лише в Тріасі); вимерли майже всі брахіоподи, трилобіти, конодонти; акритархи, безщелепні рибоподібні та інші планктонні і нектонні тварини (тобто мешканці приповерхневих вод, товщі води і мілководь, але - не глибоководні тварини). Наприклад, вимерли планктонні граптоліти. Найбільш сильно постраждали тропічні таксони. При цьому, вплив на наземні екосистеми був не таким сильним, як на аквальні спільноти.

Якими були причини вимирання? У пізньому Девоні сильно похолодало, до появи покривного зледеніння на півдні Гондвани. Доказом вирішальної ролі температурного чинника є вимирання переважно теплолюбних тропічних груп. За іншою гіпотезою - причиною вимирання став комплекс негативних факторів: зміна рівня моря (через те, що вода була зв'язана в льодовиках) + похолодання клімату + падіння астероїда (знайдено кілька ділянок імпаکتного впливу на Землю, що датуються даним часовим інтервалом). Але, в цілому, слід відзначити, що ні імпакт, ні похолодання не пояснюють задовільно, що все-таки відбулось в екосистемах в означену епоху (за <http://palaeos.com/>).

Причини масового вимирання видів під час Келвассерської події:

1) різке зниження температури навколишнього середовища (відбулось вимирання переважно теплолюбних тропічних груп);

2) падіння великого космічного тіла на Землю (у пізньо-Девонських відкладеннях виявлено сліди іридієвих аномалій, тобто накопичення іридію в породах, яке може бути викликано тільки падінням на Землю космічних тіл, оскільки в умовах Землі таке накопичення іридієвих ізотопів неможливо виходячи зі складу землі);

3) евтрофікація і замутніння прибережних вод через змив поверхневого шару ґрунтів (оскільки в Девоні у рослин відбулась заміна системи приповерхневих ризоїдів на глибоке коріння, що порушило стабільність ґрунтового покриву і призвело до змиву в прибережні акваторії великої кількості ґрунтів); сильна каламутність води заблокувала фотосинтез у симбіонтів рифобудівників (а у трилобітів призвела до розвитку маленьких очей). В свою чергу, евтрофікація води сприяла розмноженню планктона, що, як наслідок, призвело до гіпоксії (брака кисню) прибережних вод. В результаті - наприкінці Девону вимерли гігантські Девонські коралові рифи; NB! З іншого боку, геогоризонт Келвассерського вимирання є дуже подібним до катастрофічного геогоризонту, який утворюються внаслідок проходження хвиль цунамі; цілком ймовірно, що падіння астероїда могло спровокувати таку хвилю і призвести до значного забруднення океанічної води;

4) зменшення швидкості появи нових видів - у другій половині Девона через підйом рівня води в Світовому океані відбулось з'єднання ізольованих водойм, а це призвело до

потрапляння у водні басейни чужорідних інвазивних видів-вселенців, поява яких зупинила видоутворення в місцевих водоймах (див. малюнок);

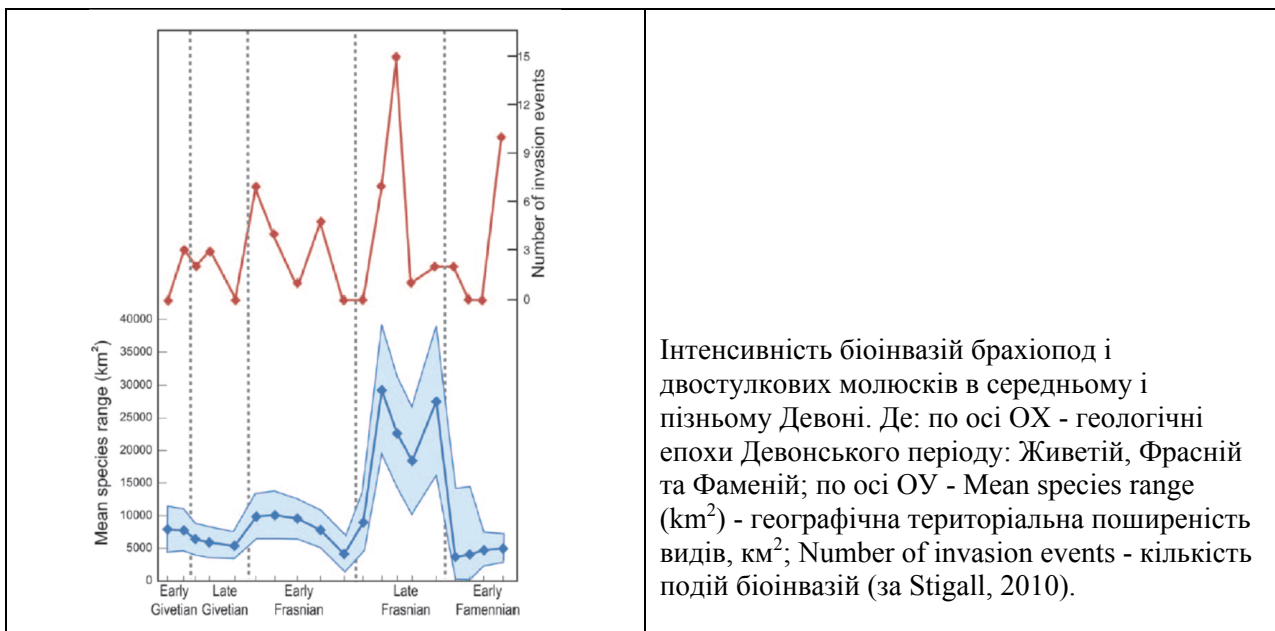
5) прискорене старіння видів через стресові умови навколишнього середовища.

Фраснійсько-Фаменська криза біорізноманіття. Наприкінці Девона дослідники виявили пізньо-Девонську кризу біорізноманіття (Vambach et al., 2004). Вважають, що причина цієї кризи полягає в драматичному зниженні швидкості появи нових видів, і не пов'язана зі зростанням швидкості вимирання груп організмів (Alroy, 2008).

У чому причина зниження швидкості видоутворення? Відомі два механізми алопатричного видоутворення (за Stigall, 2010): а) вікаріанство - при цьому механізмі предкова популяція пасивно ділиться на дві великі субпопуляції, які потім розходяться і формують два дочірніх види; б) дисперсія - при цьому механізмі невелика частина предкової популяції активно мігрує на інші території і потім відокремлюється в новий вид.

Stigall A.L. (2010) досліджувала швидкість видоутворення в трьох групах: членистоногі, брахіоподи і двостулкові молюски. У всіх випадках Девонські таксони показали зниження швидкості видоутворення між середньо-Девонським до кризовим рівнем і пізньо-Девонською кризою. Більше того, видоутворення шляхом вікаріанства практично повністю було відсутнє під час Фраснійсько-Фаменської кризи. Більшість епізодів видоутворення протягом кризового часу були пов'язані з дисперсним механізмом (тобто з активним розселенням частини популяції на інші території). Припинення видоутворення вікаріанським шляхом було викликано дуже поширеним в пізньому Девоні міжбасейновим проникненням видів (тобто біоінвазіями) внаслідок множинних подій трансгресії океану.

Таким чином, біоінвазії блокують вікаріанський механізм видоутворення, що, в цілому, призводить до зменшення швидкості появи нових груп організмів порівняно з темпами вимирання існуючих таксонів. Саме біоінвазії стали причинним фактором Фраснійсько-Фаменської кризи біорізноманіття в пізньому Девоні. Stigall A.L. (2010) підкреслює, що в сучасних екосистемах, в яких сильно поширились інвазивні види, можна також очікувати подібне припинення видоутворення по вікаріанському механізму, що в свою чергу призведе до сучасної кризи біорізноманіття.



Які причини біоінвазій в пізньому Девоні? Stigall A.L. (2010) вважає, що причиною стали множинні події трансгресії океану. Наступ океану на континент призвів до затоплення раніше сухопутних територій і до усунення фізичного бар'єру між сусідніми морськими екосистемами Лаврентії. Бар'єри, які раніше існували між популяціями, сприяли їх механічному роз'єднанню і, як наслідок, сприяли видоутворенню. Таким чином, географічна

ізоляція популяцій, яка мала місце майже до пізнього Девону, сприяла вікаріанському типу видоутворення. У всі геологічні епохи вікаріанство було найважливішим механізмом видоутворення. Втрата в пізньому Девоні цього механізму - призвела до кризи біорізноманіття (за Stigall, 2010).

Зміни наземних флор у Фраснійську епоху пізнього Девона. В середині Фраснійської епохи відбулись значні флористичні зміни. Так, відбулась зміна флор прогімноспермів (попередників насінних рослин): наприклад, *Aneurophytalen* різко зменшили свою чисельність, а їх різноманітність впала з 6 до 2 родів, тоді як *Archaeopterid* - навпаки, збільшили свою чисельність і різноманітність. Трав'янисті папороті і плавуни стали рідкісними і навіть зовсім зникли, хоча деревовиді плауни - залишились. Ландшафт змінився різко - вирости ліси з археоптерисів. Вважають, що така зміна домінуючих флор була пов'язана з тими ж факторами, які викликали вимирання морської біоти на кордоні Фраснійського і Фаменського століть. Можливо, причиною стала зміна клімату, викликана гляціацією Гондвани. Така зміна флор тривала до середини Фраснійської епохи (за <http://palaeos.com/>).

Проблемні питання, пов'язані з Фраснійсько-Фаменським масовим вимиранням біоти (Келвассерська подія). Пізній Девон був епохою драматичних змін у навколишньому середовищі, які призвели до Фраснійсько-Фаменського масового вимирання біоти. Сучасні дані свідчать про те, що це була пролонгована криза біорізноманіття, яка мала багато причин земного походження, а не глобальна Космічна катастрофа. Проте, явна тяжкість пізньо-Жіветського і пізньо-Фраснійського вимирань контрастують з існуючою сьогодні гіпотезою поступової Фраснійсько-Фаменської кризи (за Raski, 2005).

*NB! З одного боку, Фраснійсько-Фаменська криза в екосистемах пізнього Девона тривала досить довго: знизився рівень біорізноманіття морських фаун, змінились наземні флори і т.п. З іншого боку, геогоризонт Келвассерського масового вимирання біоти є досить обмеженим в часі і датується, приблизно, 375 млн.р.т. Таким чином, саме катастрофічний фактор (найбільш вірогідно – падіння астероїда) спровокував одне з п'яти найбільш масових вимирань біоти в Фанерозої внаслідок ослаблення пізньо-Девонських екосистем пролонгованою екологічною кризою.

Крім того, Raski G. (2005) вважає, що необхідна перевірка даних щодо похолодання чи аноксії як основного стресового чинника під час Фраснійсько-Фаменської (Келвассерська подія) та пізньо-Фаменської криз (Хангенберзька подія) (за Raski, 2005).

Хангенберзька подія (Hangenberg Event)

Приблизно 360-359 млн.р.т. наприкінці Фаменської епохи пізнього Девона відбулась т.зв. Хангенберзька подія (Hangenberg Event), в ході якої зникло близько 50% існуючих тоді видів, вимерло 19% родин і 50% родів морських і наземних організмів. Значно скоротилась кількість ракоскорпіонів, акантод, панцирних риб, щиткових безщелепних рибоподібних тварин. При цьому в наступному періоді, в Карбоні, зросла кількість акул, земноводних, тобто, груп організмів, які не були домінуючими в Девоні. Таким чином, екологічна роль масових вимирань біоти полягає у відкритті дороги для груп, які до вимирань перебували в екосистемах на других ролях.

Відбулись також зміни і в наземних флорах: а) з'явилися насінні рослини; б) Девонські багатометрові ліси змінилися 1 – 2 м посухостійкими чагарниками. Причини Хангенберзького масового вимирання біоти: 1) низькі температури навколишнього середовища; 2) різке падіння рівня моря; 3) аноксії в морі; 4) посухи на континентах.

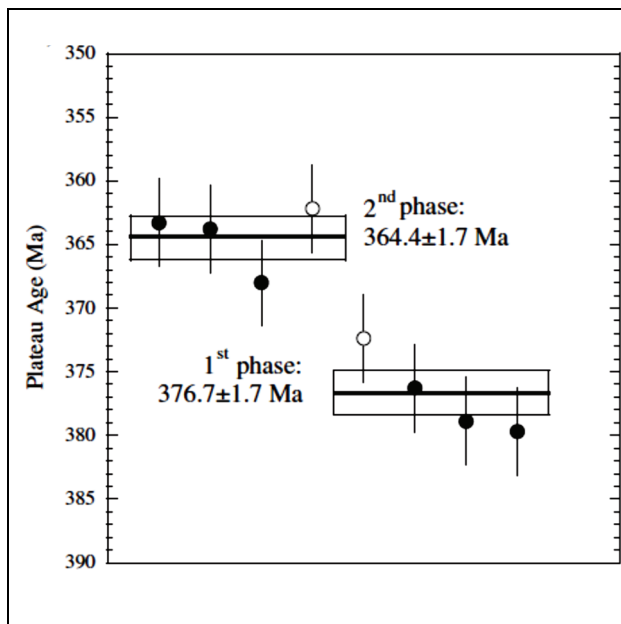
Вплив Хангенберзької події на щелепноротих хребетних тварин. Sallan L.C. та Coates M.I. (2010) показали, що Хангенберзьке вимирання призвело до втрати 50% різноманітності хребетних в екосистемах по всьому світу. Групи панцирних риб, лопастеперих риб, акантод - дуже численні до цієї події - практично всі вимерли і після масового вимирання не змогли відновитись. З іншого боку, тетраподи, променепері риби і хрящові риби - групи

щелепноротих, які не були численними в Девонському періоді - після Хангенберзького масового вимирання показали значну диверсифікацію і стали домінуючими групами у всіх наступних фаунах. Таким чином: а) з одного боку, Хангенберзька подія стала пляшковим горлечком в еволюційній історії хребетних тварин; б) з іншого боку - внаслідок цієї події відбулась зміна домінуючих фаун щелепноротих хребетних тварин.

Хангенберзька подія була менш масштабною за втратами біоти порівняно з Келвассерською подією. При цьому цікавим є те, що зміна фаун щелепноротих хребетних відбулась саме на гребені Хангенберзької події, а не Келвассерського гіпермасштабного вимирання біоти: Келвассерське вимирання (одне з п'яти найбільш масових), яке передувало Хангенберзькій події, практично не призвело до втрат серед щелепноротих хребетних!

***NB!** “Пляшкове горлечко” в еволюції життя на Землі – це зменшення генетичної різноманітності організмів певних таксонів внаслідок вимирання окремих груп (зокрема, через дію стресових умов навколишнього середовища).

Континентальні вулканічні виверження в зонах рифтогенезу стали основною причиною двох хвиль пізньо-Девонських масових вимирань біоти. На території Казахстану, Сибіру, Східної Європи, Південного Китаю та Північної Америки на межі Фраснійської та Фаменської епох почалися події інтенсивного континентального рифтогенезу, які тривали і в наступному Кам'яновугільному періоді. Ці події супроводжувалися циклічними змінами рівня моря: початковою регресією з наступною трансгресією моря. Вважають, що різкі коливальні зміни рівня моря наряду зі зміною хімічних умов навколишнього середовища (зокрема, через накопичення токсичних важких металів, які були у складі вивержених глибинних магм) – були найважливішими причинами двох хвиль пізньо-Девонських масових вимирань біоти: т.зв. Келвассерської та Хангенберзької подій (цитовано за <http://sbmg.geol.msu.ru/Ural-WWW/B-Veim.html>). Ці висновки також підтверджують результати радіоізотопного уточнення часу виверження магм, які сформувавали Вілюйські трапи у Східному Сибіру: перша і друга хвилі Вілюйських вивержень за часом співпадають або дещо передують Келвассерській та Хангенберзькій подіям масових вимирань біоти, відповідно (цитовано за Ricci et al., 2013).



Датування першої та другої хвиль вивержень базальтових магм під час утворення Вілюйських трапів в Східному Сибіру за часом співпадають або дещо передують Келвассерській та Хангенберзькій подіям масових вимирань біоти в пізньому Девоні. Де: по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т., зафарбовані кола – датування, отримані в даному дослідженні; відкриті кола – датування отримані іншими дослідниками (цитовано за Ricci et al., 2013).

Альтернативна точка зору на пізньо-Девонські події масового вимирання груп організмів. Існує альтернативна точка зору, згідно якої вимирання хижих ракоскорпіонів відбувалось поступово протягом Девонського періоду внаслідок конкурентного витіснення хижих ракоскорпіонів хижими рибами. При цьому почався розквіт ракоскорпіонів-фільтраторів за типом харчування. А розселення ракоскорпіонів-фільтраторів призвело до поступового вимирання безщелепних рибоподібних тварин, оскільки вони також були

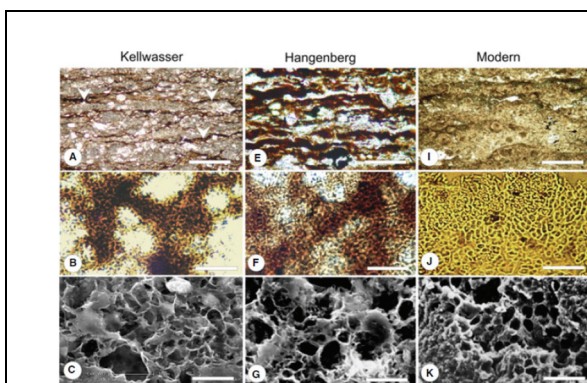
фільтраторами за типом харчування і виявилися менш конкурентно-спроможними, ніж ракоскорпіони-фільтратори.

Крім того, вимирання панцирних риб наприкінці Девонського періоду - також не було зовсім раптовою подією: значна частина рядів панцирних риб вимерла не під час термінальної Хангенберзької події, а раніше (Benton, 2005). Аналіз літературних джерел свідчить про наступну динаміку вимирань рядів панцирних риб в Девонському періоді: а) вимерли наприкінці раннього Девона: ряд *Pseudopetalichthyida*, ряд *Brindabellaspida*, ряд *Acanthothoraci*; в) вимерли в пізньому Девоні на кордоні між Фраснієм і Фаменієм: ряд *Petalichthyida*, ряд *Rhenanida*; г) вимерли наприкінці Девона: ряд *Ptyctodontida*, ряд *Arthrodira*, ряд *Antiarchi* (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Placodermi>). Таким чином, вимирання окремих груп Панцирних риб відбувалось протягом Девонського періоду і, зокрема, було ярко вираженим як під час Келвассерської, так і під час Хангенберзької подій.

Ріст мікробних матів в умовах пізньо-Девонських біотичних криз. Kazmierczak J. з колегами (2012) вказують на той факт, що в пізньому Девоні масово з'явилися бентосні (придонні) ціанобактеріальні мати в Келвассерському (Kellwasser) і в Хангенберзькому (Hangenberg) горизонтах масових вимирань біоти. Придонні води пізньо-Девонських епіконтинентальних морів були сульфідними. Ціанобактеріальні мати успішно колонізували такі бідні киснем і багаті сірководнем придонні ділянки - умови не сприятливі для більшості інших бентосних мешканців (за Kazmierczak et al., 2012). Таким чином, масова поява ціанобактеріальних матів в епохи двох масових вимирань біоти в Девоні - свідчить про кризу еукаріотичних організмів, але не про причини цієї кризи.

*NB! Після своєї появи - еукаріотичні організми потіснили прокариот в екологічно несприятливі умови. Тому, як правило, розквіт ціанобактеріальних матів в епоху еукаріот - опосередковано свідчить про занепад еукаріотичних організмів.

Дослідження, проведені Mata S.A. та Bottier D.J. (2012), показали, що пізньо-Девонська біотична криза призвела до росту мікробних матів в Фаменському столітті і в ранньому Карбоні на нових для них екопросторах. Аналогічний феномен було виявлено і в результаті пізньо-Пермського вимирання біоти: т.т., відбулось поширення мікробних матів в нові для них зони через звільнення екологічних ніш, раніше зайнятих еукаріотами. З іншого боку, вимирання пізньо-Тріасове і пізньо-Крейдяне - не супроводжувались макроскопічною мікробною відповіддю. Mata S.A. та Bottier D.J. (2012) був зроблений висновок про те, що з точки зору т.зв. «катастрофічних форм», тобто форм, які з'являються при глобальних катастрофах і свідчать про масові вимирання, які їм передували, - мікробні мати можуть розглядатись тільки в разі пізньо-Девонського та пізньо-Пермського вимирань, оскільки лише після цих вимирань мікробні мати зайняли новий екопростір (за Mata & Bottjer, 2012).



Мікрофотографії тонких зрізів сучасних ціанобактеріальних матів (I, J, K), а також тонких петрографічних зрізів фосилізованих ціанобактеріальних матів з Келвассерського (A, B, C) і Хангенберзького (E, F, G) горизонтів пізнього Девону. 1 бар: A, E, I - 300 мкм, B, F, J - 100 мкм, C, G, K - 20 мкм (за Kazmierczak et al., 2012).

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Девонському періоді.
2. Клімат і зміни рівня моря в Девонському періоді.
3. Ендемізм фаун раннього Девону.
4. Причини Девонської морської та наземної революції біорізноманіття.
5. Брахіоподи і правило Коупа.
6. Поява в Девоні нової групи головоногих молюсків – амоноїдей. Екологічні переваги закрученої раковини у молюсків.
7. Тиск хижаків в Девонських морях. Регенерація рук у викопних морських лілій як свідчення атак хижаків.
8. Екологічні причини занепаду трилобітів в Девоні.
9. Гігантизація хижих ракоскорпіонів в Девонському періоді.
10. Поява ракоскорпіонів – фільтраторів за типом харчування: екологічні причини і наслідки поширення означеної групи в морських екосистемах.
11. Взаємовідносини конкуренції в Девонських екосистемах на прикладі хижих риб – хижих ракоскорпіонів, безщелепних рибоподібних і ракоскорпіонів-фільтраторів за типом харчування.
12. Екологічні причини гігантизму риб і ракоскорпіонів в Девонському періоді.
13. Поява живородіння у панцирних риб: екологічні переваги і недоліки переходу до живородіння для існування видів.
14. Наявність легень – базова ознака щелепноротих хребетних тварин.
15. Поява у хребетних тварин чотирилапих кінцівок.
16. Паралельна тетраподизація кистеперих риб в Девонському періоді. Поява перших земноводних.
17. Поява у наземних рослин нової життєвої форми – дерево і формування листя за другим механізмом – як адаптації до нестачі світла у наземних рослин.
18. Екологічні причини появи насінневих рослин.
19. Формування мікоризи наземними рослинами.
20. Екологічні причини появи в Девонському періоді літаючих комах.
21. Подія Кейкек – Отомарі.
22. Тагханійська біологічна криза.
23. Келвассерська подія.
24. Хангенбергська подія.
25. Біоінвазії – як фактор еволюції екосистем. Ріст мікробних матів під час Девонських екологічних криз.

Література:

- Веймарн А.Б., Кузьмин А.В. Историко-геологический анализ рубежа Франкского и Фаменского веков в Казахстане – ключ к пониманию причин глобальных событий этого времени. В сборнике «Проблемы геологии Урало-Монгольского пояса». <http://sbmg.geol.msu.ru/Ural-WWW/B-Veim.html>.
- Algeo T.J., Scheckler S.E., Maynard J.B. Effects of the middle to late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate. In: Gensel PG, Edwards D, editors. *Plants invade the land - evolutionary and environmental perspectives*. New York: Columbia University Press. 2001. p 213 – 236.
- Alroy J. Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record // *Proc. Natl. Acad. Sci.* – 2008. – Vol. 105(s1). – P. 1536 – 11542.
- Bambach R.K., Knoll A.J., Wang S.C. Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity // *Paleobiology*. – 2004. – Vol. 30. – P. 522 – 542.
- Baumiller T.K., Gahn F.J. Testing predator-driven evolution with paleozoic crinoid arm regeneration // *Science*. – 2004. – Vol. 305. – P. 1453 – 1455.
- 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.
- Benton M.J. *Vertebrate Palaeontology*, 2005. Blackwell, 3rd edition, Figure 3.25 on page 73.
- Berner RA. GEOCARBSULF: a combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂ // *Geochim. Cosmochim. Ac.* – 2006. – Vol. 70. – P. 5653 – 5664.
- Braddy S.J., Poschmann M., Tetlie O.E. Giant claw reveals the largest ever arthropod // *Biol. Lett.* - 2008. – Vol. 4. – P. 106 – 109.
- Butterfield N.J. Was the Devonian radiation of large predatory fish a consequence of rising atmospheric oxygen concentration? // *PNAS*. – 2011. – Vol. 108(9). – P. E28.

- Casane D., Laurenti P. Why coelacanths are not 'living fossils'. A review of molecular and morphological data // *Bioessays*. – 2013. – Vol. 35. – P. 332 – 338.
- Dahl T.W., Hammarlund E.U. Do large predatory fish track ocean oxygenation? // *Communicative & Integrative Biology*. – 2011. – Vol. 4(1). – P. 92 – 94.
- Dahl T.W., Hammarlund E.U., Anbar A.D., Bond D.P.G., Gill B.C. et al. Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiations of terrestrial plants and large predatory fish // *PNAS*. – 2010. – Vol. 107, no. 42. – P. 17911 – 17915.
- Ellwood B.B., Benoist S.L., Hassani A.E., Wheeler C., Crick R.E. Impact ejecta layer from the Mid-Devonian: possible connection to global mass extinctions // *Science*. – 2003. – Vol. 300. – P. 1734 – 1737.
- Engel M.S., Grimaldi D. New light shed on the oldest insect // *Nature*. – 2004. – Vol. 427. – P. 627 – 630.
- Garrouste R., Clement G., Nel P., Engel M.S., Grandcolas P., D'Haese C., Lagebro L., Denayer J., Gueriau P., Lafaite P., Olive S., Prestianni C., Nel A. A complete insect from the Late Devonian period // *Nature*. – 2012. – Vol. 488. – P. 82 – 85.
- Gerrienne P., Meyer-Berthaud B., Fairon-Demaret M., StreeL M., Steemans P. *Runcaria*, a Middle Devonian seed plant precursor // *Science*. – 2004. – Vol. 306. – P. 856 – 858.
- Gould, G. C. & MacFadden, B. J. 2004 Gigantism, dwarfism, and Cope's rule: 'nothing in evolution makes sense without a phylogeny' // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* – 2004. – Vol. 285. – P. 219 – 237.
- Graham J.B., Lee H.J. Breathing air in air: in what ways might extant amphibious fish biology relate to prevailing concepts about early tetrapods, the evolution of vertebrate air breathing, and the vertebrate land transition? // *Physiological and Biochemical Zoology*. – 2004. – Vol. 77(5). – P. 720 – 731.
- Graham J.B. Air-breathing fishes: evolution, diversity, and adaptation. Academic Press, San Diego, Calif. 1997.
- Hao S., Xue J., Guo D., Wang D. Earliest rooting system and root : shoot ratio from a new *Zosterophyllum* plant // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 185. – P. 217 - 225.
- Hoffman L.A., Tomescu A.M.F. An early origin of secondary growth: *Franhueberia gerriennei* gen. et sp. nov. from the Lower Devonian of Gaspe (Quebec, Canada) // *American Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 100(4). – P. 754 – 763.
- Honegger R. Cytological aspects of the triple symbiosis in *Peltigera aphthosa* // *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*. – 1982. – Vol. 52. – P. 379 – 391.
- Honegger R., Axe L., Edwards D. Bacterial epibionts and endolichenic actinobacteria and fungi in the Lower Devonian lichen *Chlorolichenomycites salopensis* // *Fungal Biology*. – 2013a. <http://dx.doi.org/10.1016/j.funbio.2013.05.003>.
- Honegger R., Edwards D., Axe L. The earliest records of internally stratified cyanobacterial and algal lichens from the Lower Devonian of the Welsh Borderland // *New Phytologist*. – 2013b. – Vol. 197. – P. 264 – 275. doi: 10.1111/nph.12009. <http://palaeos.com>
- Joachimski M.M., Breisig S., Buggisch W., Talent J.A., Mawson R., Gereke M., Morrow J.R., Day J., Weddige K. Devonian climate and reef evolution: Insights from oxygen isotopes in apatite // *Earth & Planetary Science Letters*. – 2009. – Vol. 284. – P. 599 – 609.
- Kazmierczak J., Kremer B., Racki G. Late Devonian marine anoxia challenged by benthic cyanobacterial mats // *Geobiology*. – 2012. – Vol. 10. – P. 371 – 383.
- Labandeira C.C., Tremblay S.L., Bartowski K.E., VanAller Hernick L. Middle Devonian liverwort herbivory and antiherbivore defence // *New Phytologist*. – 2014. – Vol. 202. – P. 247 – 258. doi: 10.1111/nph.12643.
- Lamsdell J.C., Braddy S.J. Cope's Rule and Romer's theory: patterns of diversity and gigantism in eurypterids and Palaeozoic vertebrates // *Biol. Lett.* – 2010. – Vol. 6. – P. 265 – 269.
- Long J.A., Trinajstić K., Young G.C., Senden T. Live birth in the Devonian period // *Nature*. – 2008. – Vol. 453. – P. 650 – 653.
- Maillet S., Dojen C., Milhau B. Stratigraphical distribution of Givetian ostracods in the type-area of the Fromelennes Formation (Fromelennes, Ardennes, France) and their relationship to global events // *Bulletin of Geosciences*. – 2013. – Vol. 88(4). – P. 865 – 892.
- Mata S.A., Bottjer D.J. Microbes and mass extinctions: paleoenvironmental distribution of microbialites during times of biotic crisis // *Geobiology*. – 2012. – Vol. 10. – P. 3 – 24.
- Niedz'wiedzki G., Szrek P., Narkiewicz K., Narkiewicz M., Ahlberg P.E. 2010 Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland // *Nature*. – 2010. – Vol. 463. – P. 43 – 48. (doi:10.1038/nature08623).

- Novack-Gottshall P.M., Lanier M.A. Scale-dependence of Cope's rule in body size evolution of Paleozoic brachiopods // PNAS. – 2008. - Vol. 105 (14). – P. 5430 - 5434.
- Pettitt J.M., Beck C.B. *Archaeosperma arnoldii* - a cupulate seed from the Upper Devonian of North America // Contributions of the Museum of Paleontology, University of Michigan. – 1968. – Vol. 22. – P. 139 – 154.
- Pierce S.E., Clack J.A., Hutchinson J.R. Three-dimensional limb joint mobility in the early tetrapod *Ichthyostega* // Nature. – 2012. – Vol. 000. doi:10.1038/nature11124.
- Racki G. Chapter 2. Toward understanding Late Devonian global events: few answers, many questions. In: Understanding Late Devonian and Permian-Triassic Biotic and Climatic Events: Towards an Integrated Approach. Edited by D.J. Over, J.R. Morrow and P.B. Wignall. 2005. Elsevier.
- Racki G., Koeberl C. Comment on “Impact ejecta layer from the Mid-Devonian: possible connection to global mass extinctions” // Science. – 2004. – Vol. 303. – P. 471b.
- Remy W., Taylor T.N., Hass H., Kerp H. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1994. – Vol. 91(25). – P. 11841 - 11843.
- Ricci J., Quidelleur X., Pavlov V., Orlov S., Shatsillo A., Courtillot V. New $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ and K–Ar ages of the Viluy traps (Eastern Siberia): Further evidence for a relationship with the Frasnian–Famennian mass extinction // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2013. – Vol. 386. – P. 531 – 540.
- Romer A.S. Eurypterid influence on vertebrate history // Science. – 1933. – Vol. 78. – P. 114 – 117.
- Romer A.S. Tetrapod limbs and early tetrapod life // Evolution. 1958. – Vol. 12. – P. 365 – 369.
- Sallan L.C., Coates M.I. End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates // PNAS. – 2010. – Vol. 107(22). – P. 10131 – 10135.
- Sansom R.S., Randle E., Donoghue P.C. Discriminating signal from noise in the fossil record of early vertebrates reveals cryptic evolutionary history // Proc. Biol. Sci. - 2015 – Vol. 282(1800):20142245. doi: 10.1098/rspb.2014.2245.
- Selden P.A., Shear W.A., Sutton M.D. Fossil evidence for the origin of spider spinnerets, and a proposed arachnid order // PNAS. – 2008. – Vol. 105(52). – P. 20781 – 20785.
- Soltis P.S., Soltis D.E., Savolainen V., Crane P.R., Barraclough T.G. // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 2002. – Vol. 99. - P. 4430.
- Stein W.E., Berry C.M., VanAller Hernick L., Mannolini F. Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa // Nature. – 2012. – Vol. 483. – P. 78 – 81.
- Stein W.E., Mannolini F., VanAller Hernick L., Landing E., Berry C.M. Giant cladoxylipsoid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa // Nature. – 2007. – Vol. 446. – P. 904 – 907.
- Stigall A.L. Invasive species and biodiversity crises: testing the link in the Late Devonian // PLoS ONE. – 2010. – Vol. 5(12). – P. e15584.
- Walliser O.H. in Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic, O. H. Walliser, Ed. Springer-Verlag, Berlin, 1996, pp. 225 – 250.
- Wang Q., Geng B.-Y., Dilcher D.L. New perspective on the architecture of the late Devonian arborescent lycopsid *Leptophloeum rhombicum* (*Leptophloeaceae*) // American Journal of Botany. – 2005. – Vol. 92(1). – P. 83 – 91.
- Yuan X., Xiao S., Taylor T.N. Lichen-like symbiosis 600 million years ago // Science. – 2005. – Vol. 308. – P. 1017 – 1020.
- Young B., Dunstone R.L., Senden T.J., Young G.C. A Gigantic Sarcopterygian (tetrapodomorph lobe-finned fish) from the upper Devonian of Gondwana (Eden, New South Wales, Australia) // PLOS ONE. – 2013. – Vol. 8(3). e53871.

ЛЕКЦІЯ 9

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ КАМ'ЯНОВУГІЛЬНОГО ПЕРІОДА (359 - 299 МЛН.Р.Т.)

Стратиграфія Карбона (за <http://palaeos.com>):

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Пермський	Цисуралій (Cisuralian)	Аселій (Asselian)	299,0 – 294,6 млн.р.т.
Кам'яновугільний	Пенсильваній (Pennsylvanian)	Гжелій (Gzhelian)	303,4 – 299 млн.р.т.
		Казимовій (Kasimovian)	307,2- 303,4 млн.р.т.
		Московій (Moscovian)	311,7 – 307,2 млн.р.т.
		Башкірій (Bashkirian)	318,1 – 311,7 млн.р.т.
	Міссісіпій (Mississipian)	Серпуховій (Serpukhovian)	328,3 – 318,1 млн.р.т.
		Вісеній (Visean)	345,3 – 328,3 млн.р.т.
Девонський	Пізній Девон	Тоурнасій (Tournaisian)	359,2 – 345,3 млн.р.т.
		Фаменій (Famennian)	374,5 – 359,2 млн.р.т.

Виділяють Нижній Карбон (Міссісіпій) і Верхній Карбон (Пенсильваній).

Розташування континентів

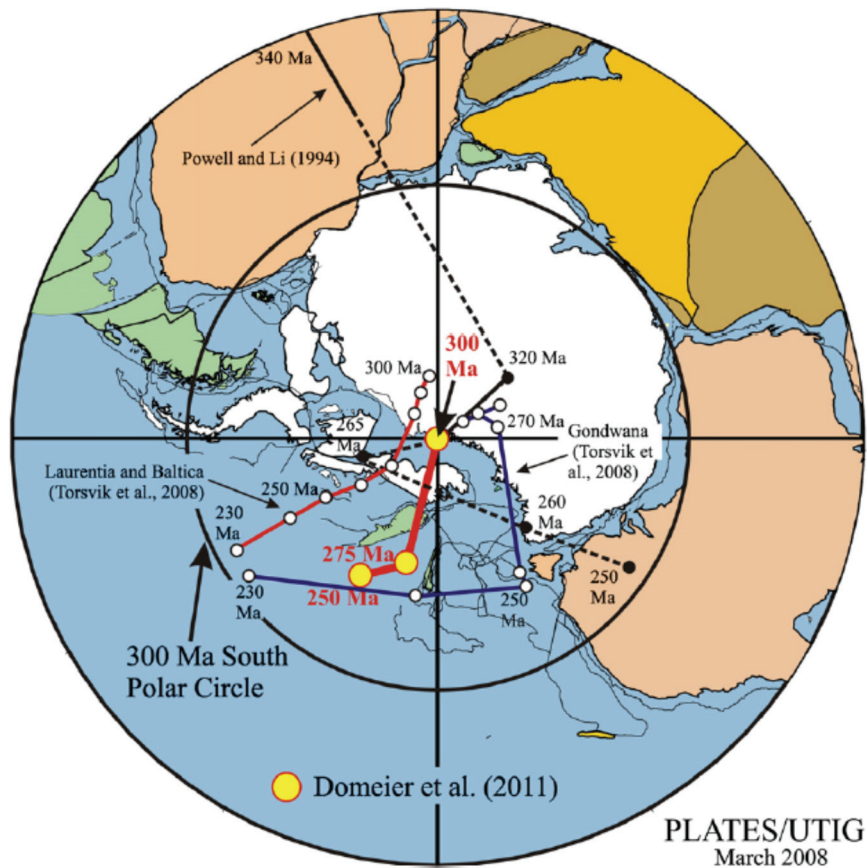
В середині Карбону внаслідок тектонічних рухів земної кори відбулось закриття шельфу між Гондваною і Лаврусією. При цьому Гондвана розвернулась за годинниковою стрілкою. Нарікінці Карбону (приблизно 300 млн.р.т.) – закрився шельф між Лаврусією та Сибіром (почалось утворення Лавразії). В наслідок цього вже наприкінці Карбона майже повністю сформувався суперматерик Пангея II.

Схід Лаврусії (тобто Східна Європа) через компресії почав прогинатись, а з'єднання Гондвани з Лавразією призвело до підняття пояса гір у Польщі, Центральній Європі і Північній Америці (за <http://palaeos.com>).

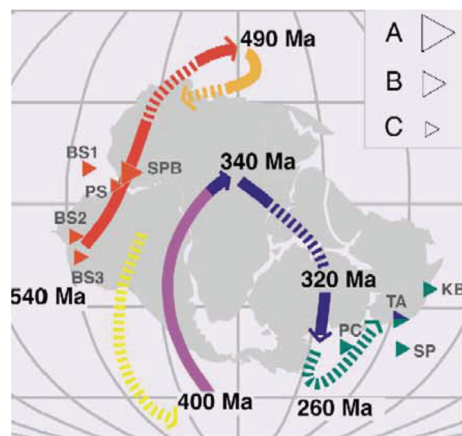


Розташування континентів в Серпуховії, Карбон, 329 млн.р.т. (за <http://palaeos.com>).

Палеомагнітні реконструкції виявили значні зміни розташування Південного полюса в Кам'яновугільному періоді: в інтервалі 340 – 320 млн.р.т. Південний полюс змістився в межах Гондвани з території Південної Америки на територію Антарктиди.



Зміни розташування Південного полюсу в інтервалі 340 – 230 млн.р.т., реконструйовані за результатами палеомагнітних даних різних дослідницьких груп (цитовано за Isbell et al., 2012).



Палеорекострукції змін розташування Південного полюса в Палеозойську еру (за Li & Powell, 2001).

Хімічний склад атмосфери

Протягом Кам'яновугільного періоду концентрація кисню в повітрі поступово зростає з 20% до 30%. Вважають, що зростання концентрації кисню в атмосфері відбулось завдяки інтенсивному фотосинтезу гігантських Карбових лісів-боліт і відсутності витрат кисню на окислення відмерлих дерев (оскільки загиблі дерева відразу занурювались під воду і без доступу кисню при високому тиску поступово перетворювались в вугілля). Одночасно, концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі поступово знизилась з 1500 ppm до 300 ppm (тобто, практично, в п'ять разів). Причиною такого зниження вважають відсутність повернення вуглецю в геохімічний цикл через поховання величезної біомаси відмерлих дерев у болотах. Однак, аналіз кривих концентрації кисню і вуглекислого газу в навколишньому середовищі показує їх дзеркальність протягом практично всього Фанерозою, що дозволяє

припустити провідну роль характеру дегазації вивержених магм в газовій композиції атмосферного повітря.

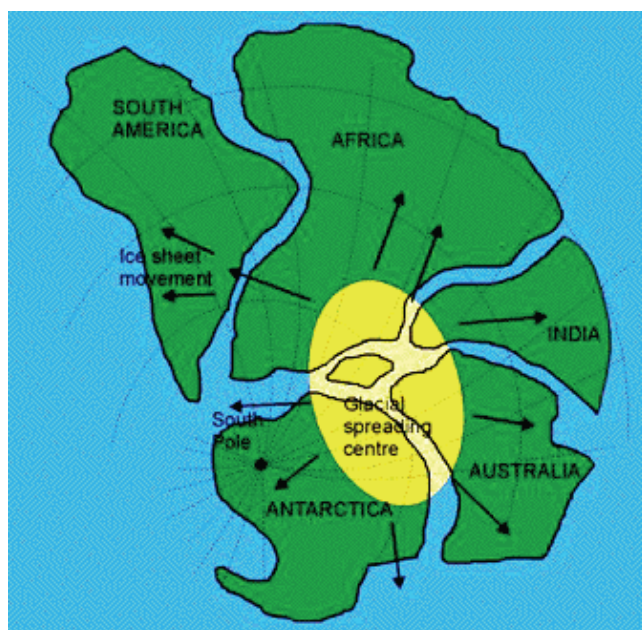
*NB! Аналіз хімічного складу атмосферного повітря свідчить про поступове наростання концентрації кисню і зниження концентрації вуглекислого газу в атмосфері протягом Кам'яновугільного і Пермського періодів. Означений тренд в зміні співвідношення основних компонентів атмосфери розпочався ще на межі Фраснійської і Фаменської епох пізнього Девона. Проведені дослідження показали, що саме в цей часовий інтервал пізнього Девону на території Казахстану, Східної Європи, Сибіру, Південного Китаю та Північної Америки розпочався активний рифтогенез, який супроводжувався виверженням глибинних мантійних плумів і, відповідно, змінами хімічного складу магм, що вивергалися. Зокрема, на поверхню континентів почали надходити лужні магми збагачені важкими металами (цитовано за <http://sbmg.geol.msu.ru/Ural-WWW/B-Veim.html>). Метали поглинали вуглекислий газ з навколишнього середовища, а наземна дегація магм, яка відбувалася за умов високих температур і низького тиску, сприяла накопиченню в атмосфері вільного кисню. Посилений континентальний рифтогенез, який розпочався в пізньому Девоні, тривав і в наступному Кам'яновугільному періоді, що дозволяє пояснити тривалість і амплітуду виявленого тренду в зміні співвідношення кисню і вуглекислого газу в складі атмосферного повітря.

Клімат

На початку Кам'яновугільного періоду потепліло, що призвело до танення Девонських покривних льодовиків на півдні Гондвани (територія сучасної Південної Америки). На більшості континентів встановився м'який теплий клімат.

*NB: Однією з причин короткочасного зростання температур в ранньому Карбоні може бути посилення напруг стиснення між літосферними плитами Гондвани і Лаврусії, яке завершилось закриттям шельфу між цими континентами.

Проте надалі - температури почали знижуватись і до кінця періоду клімат став дуже холодним і сухим. Так, середньорічні температури протягом середнього-пізнього Карбону зменшились з $+19^{\circ}\text{C}$ до $+15^{\circ}\text{C}$. При цьому слід підкреслити, що якщо в екваторіальних районах температури знизились на $+4^{\circ}\text{C}$ $+5^{\circ}\text{C}$, то в приполярних районах це зниження становило $+10^{\circ}\text{C}$ $+15^{\circ}\text{C}$. І хоча екваторіальні і тропічні регіони залишались теплими, широкі поверхні приполярних районів Гондвани (значні території Антарктиди, Африки, Індії, Австралії та Південної Америки) вкрились кригою, яка трималась багато мільйонів років.

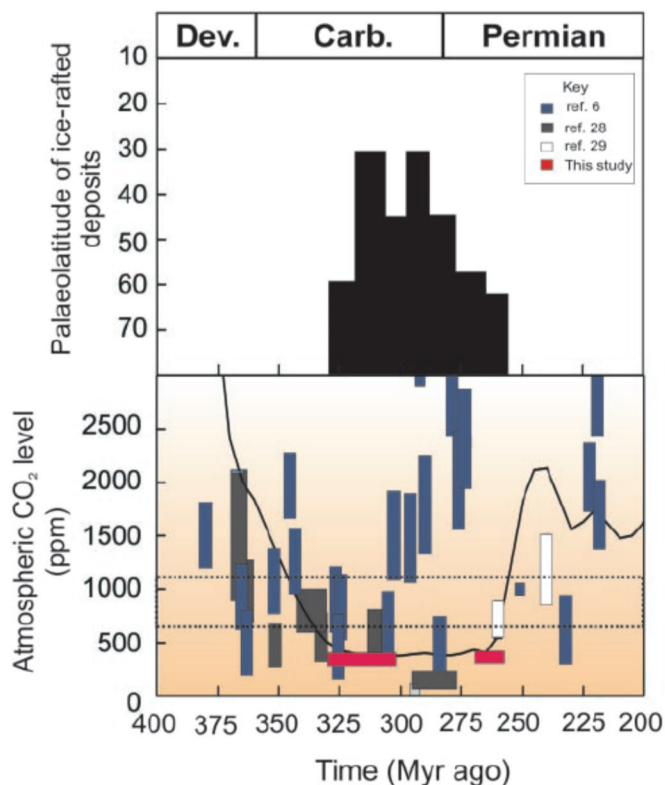


Поширення льодовиків в Карбонівому періоді на поверхні Гондвани (за <http://4.bp.blogspot.com/>).

Однією з причин такого похолодання дослідники вважають значне зниження концентрації парникового газу CO₂ в атмосфері. Крім того, переохолодження приполярних регіонів Південної півкулі може бути пов'язаним з орієнтацією серединно-океанічних хребтів (розташування яких було реконструйоване за характером руху Карбонових континентів), що призвело до порушення теплообміну між теплими екваторіальними та холодними приполярними водами.

*NB! В Фанерозої найтриваліший і найбільш суворий льодовиковий період був зареєстрований в інтервалі 300 - 250 млн.р.т. Дані за рівнем CO₂ в цьому інтервалі - суперечливі. Beerling D.J. (2002) провів оцінку рівня CO₂ за фосиліями кутикули деревовидих плаунів екваторіальної зони Карбонових та Пермських лісів-боліт. Калібрувальну криву для оцінки рівня CO₂ за продиховим індексом автор побудував на підставі аналізу продихових індексів сучасних тропічних плаунів *Lycopodium cernuum* - найближчих живих родичів Пермо-Карбонових плаунів.

Проведені Beerling D.J. дослідження показали, що в пізньому Карбоні (330 - 300 млн.р.т.) продиховий індекс плаунів відповідав 344 ppm, а в Пермі (270 - 260 млн.р.т.) - 313 ppm концентрації вуглекислого газу в атмосфері. При цьому низький рівень CO₂ під час Пермо-Карбонової гляціації – співпадає з гляціологічними даними щодо наявності континентальних льодовиків. Але, автор підкреслює, що наступна дегляціація Пермських територій розпочалась при низьких концентраціях CO₂ в атмосфері (приблизно 260 ppm) (за Beerling, 2002).

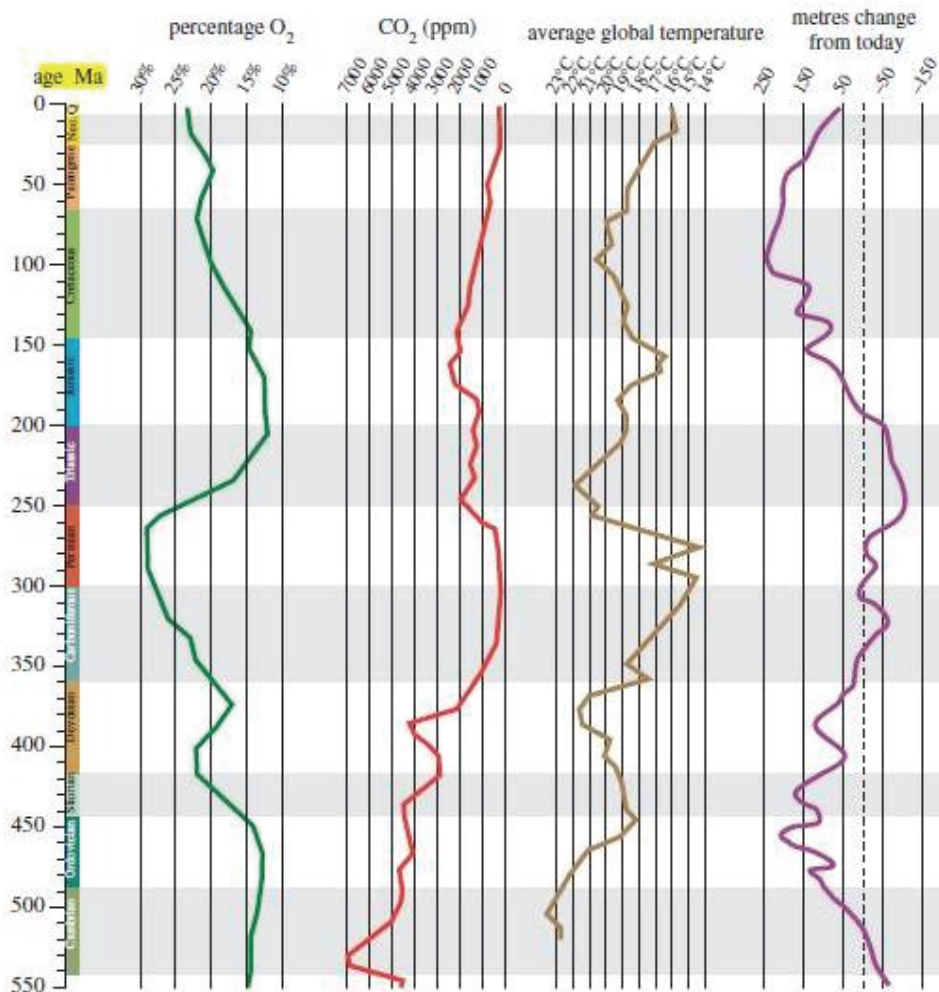


Гістограма на верхньому графіку вказує на якій широті були знайдені льодовикові депозити у відповідний геологічний період (за даними робіт Crowley & Berner, 2001; Frakes & Francis, 1988; Royer, et al., 2001). Гістограми на нижньому графіку вказують концентрацію вуглекислого газу в атмосфері за останні 400 млн. років за даними різних авторів: блакитні прямокутники - за Ekart et al., 1999; сірі прямокутники - за Mora et al., 1996; білі прямокутники - за Ghosh et al., 2001; червоні прямокутники - дане дослідження. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - палеоширота на якій були виявлені льодовикові депозити (верхній графік; вміст вуглекислого газу в атмосфері за останні 400 млн. років за даними різних авторів, ppm (нижній графік). Пунктирна горизонтальна лінія на нижньому графіку вказує порогову концентрацію вуглекислого газу в атмосфері, вище якої, згідно теоретичних досліджень, повинна початися дегляціація Пангеї (цитовано за Beerling D.J., 2002).

Протягом всього періоду на континентах чітко простежувалась кліматична зональність, однак до кінця періоду через похолодання і посушливість клімату, відбулось різке скорочення площ теплих і вологих лісів.

*NB! Кліматичні умови в Кам'яновугільному періоді були реконструйовані, завдяки аналізу співвідношення іонів магнію і кальцію в раковинах викопних брахіопод Карбонового періоду. Відомо, що чим теплішою є вода - тим більше іонів магнію вбудовується в мінералізований скелет раковин брахіопод замість іонів кальцію, оскільки хімічні реакції такого обміну є ендотермічними, тобто для їх перебігу необхідна витрата енергії.

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



Графіки зміни концентрації кисню, вуглекислого газу, середніх температур навколишнього середовища та рівня моря в Фанерозої (графіки наведено за Benton, 2010).

Рівень моря різко знизився з позначки +100 м в середині Девона до позначки -100 м в середині Карбона (порівняно з сучасним рівнем моря). Збільшення площі суші і похолодання клімату сприяли формуванню посушливого клімату.

Формування до кінця періоду суперматерика Пангеї II в меридіональному напрямку порушило циркуляцію води в Світовому океані, що стало одним з факторів, який сприяв утворенню на півдні Гондвани покривного зледеніння.

Біота в Карбоні

Морські фауни Карбону. Наприкінці Девона вимерли коралові рифи і багато груп інших тварин. Проте, вже в Карбоні в океанах відбувається розквіт коралових рифів і безхребетних тварин (брахіопод, голкошкірих, амонітів, мохуваток, тощо). Амоноідеї - повсюдні. І наутилоідеї, і амоноідеї - усі з закрученою раковиною, хоча їх предки були прямораковинними формами. Трилобіти зустрічаються зрідка. Багато морських зірок і морських міхурів (голкошкірі).

У морях в Карбоні з'явились белемніти - новий ряд хижих головоногих молюсків. Белемніти зовні були схожі на кальмарів, але - мали внутрішню раковину. Виявлені рештки цих раковин називають «чортів палець». Вважають, що внутрішня раковина сприяє кращій маневреності хижака і, таким чином, підвищує його конкурентоспроможність порівняно з хижакими інших груп тварин.



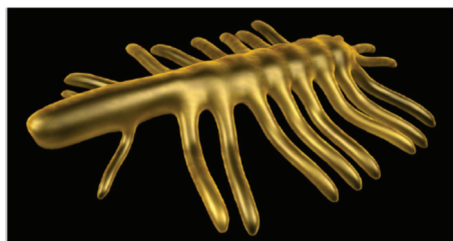
Фосилізований белемніт (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Скам'янілі рештки внутрішніх раковин белемнітів (т.з. «чортів палець»). (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Belemnitida>).

Лобопода Кам'яновугільного періода, подібна до Кембрійських галюцигеній.

Лобоподи - це група хробако-подібних м'якотілих тварин, які є близькими родичами членистоногих. Для лобопод характерні два основних морфотипи: довгоногі і коротконогі форми. Морфотип з короткими кінчними ногами має довгу еволюційну історію починаючи з раннього Кембрію і включає сучасних оніхофор і тардіград (тихоходок). Морфотип з довгими ногами, довжина яких перевищує розміри тіла, був описаний тільки для Кембрійських видів. Наприклад, *Orstenotubulus evamuelleriae* з середнього Кембрію (Швеція) - найостанніша, з відомих до недавніх пір, довгонога лобопода. Однак, Naug J.T. з колегами (2012) в депозитах Карбона (Іллінойс, США, 296 млн.р.т.) описали нову довгоногу лобоподу - *Carbotubulus waloszeki*.

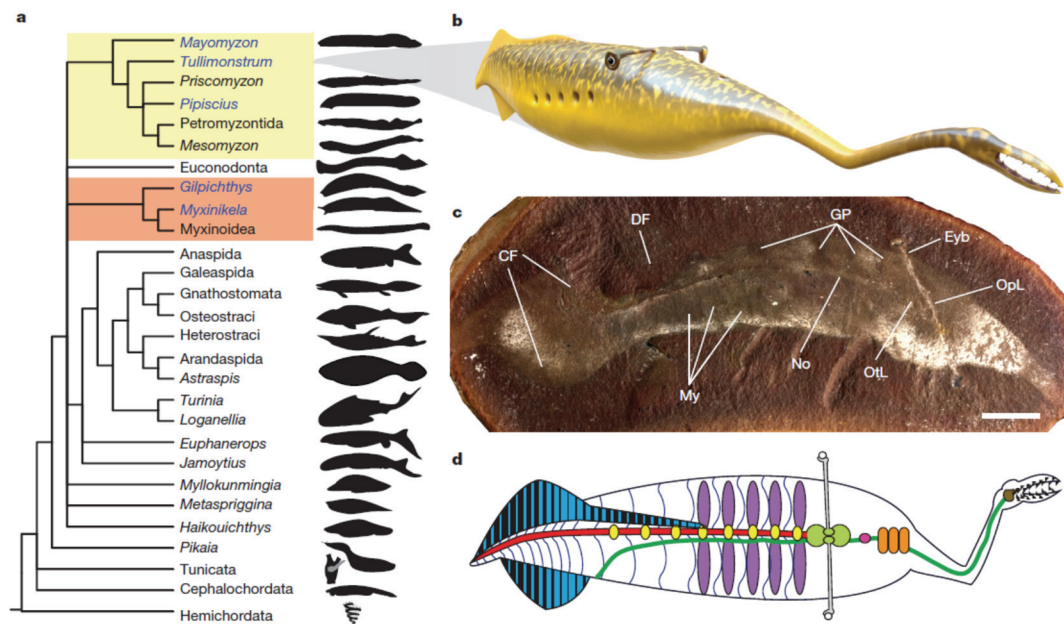


Тривимірна реконструкція зовнішнього вигляду довгоногої Карбонівської лобоподи *Carbotubulus waloszeki* (за Naug et al., 2012).

Таким чином, після перерви практично в 200 млн. років було знайдено тварину, схожу на Кембрійських довгоногих лобопод. Автори дослідження дійшли висновку, що Кембрійські морфотипи могли мати досить тривалий час виживання після Кембрійського масового вимирання (за Naug et al., 2012).

Тулімонструм – безщелепна хребетна тварина лінії міног. Скам'янілості тулімонструма (*Tullimonstrum gregarium*) - одні з найбільш загадкових в геологічному літописі Землі. Це були великі (8 - 35 см) м'якотілі тварини, які жили в річках на території сучасних США (штат Іллінойс) в пізньому Карбоні, приблизно 311 - 307 млн.р.т. Тулімонструм мав подовжене тіло без кінцівок, широко розставлені очі на довгих стеблинках, довгий хобот на голові, який закінчувався клешнеподібною структурою, схожою на щелепу, і ромбовидий хвостовий плавець (<https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

McCoy V.E. з колегами (2016) проаналізували більше 1200 зразків тулімонструмів і показали, що це були безщелепні хребетні тварини, які відносились до базової лінії міног (*Petromyzontida*) (за McCoy et al., 2016).

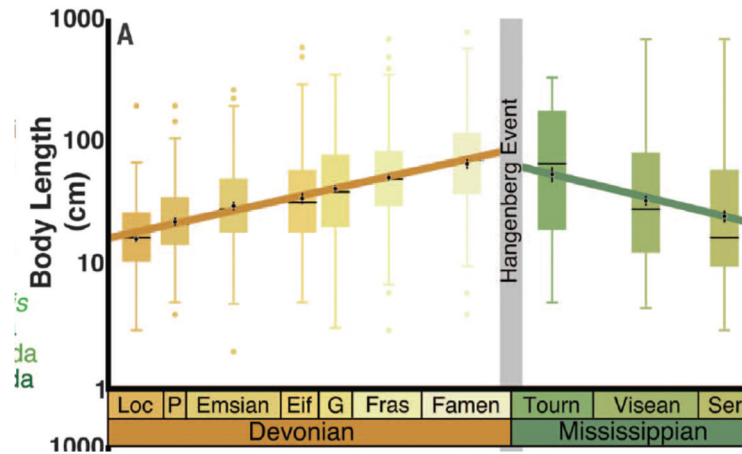


Морфологія і філогенія тулімонструма (*Tullimonstrum gregarium*). Де: а - філогенія хордових; міноги вказані жовтим кольором, міксини - помаранчевим кольором; b - реконструкція зовнішнього вигляду тулімонструма; c - фосилізовані залишки тулімонструма; d - реконструкція внутрішньої будови тулімонструма. 1 бар = 10 мм (за McCoy et al., 2016).

Риби. Наприкінці Девона вимерли панцирні риби, остракодерми (панцирні безщелепні рибоподібні), лопатепері - групи, які були домінуючими в морських екосистемах Девона. В Карбоні їм на зміну прийшли акули. Саме акули стали доміантними організмами в Карбових океанах.

У Карбових морях процвітали хрящові риби, кісткові риби, риби-хімери. Найбільшим хижаком була риба різодонт, яка досягала в довжину 7 метрів.

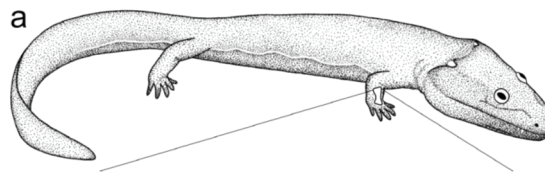
Ранньо-Карбонова редукція розмірів тіла хребетних тварин. Дослідження, проведені Sallan L. і Galimberti A.K. (2015), показали, що після пізньо-Девонського вимирання 359 млн.р.т. хребетні пройшли через епоху стійкої редукції розмірів тіла протягом приблизно 36 млн. років. Це глобальне зменшення розмірів тіла не було пов'язано ні з рівнем кисню, ні з температурою навколишнього середовища. Це свідчить про те, що рушійною силою, яка детермінувала довжину тіла і спрямованість розмірних трендів організмів, були екологічні чинники. Дрібні тварини, які досягали не більше 1 м в довжину від голови до кінчика хвоста і які швидко розмножувались - променепері риби, акули і тетраподи, - пройшли диверсифікацію і почали домінувати в екосистемах після Девонського вимирання. А незначна кількість великорозмірних тварини, які вижили після Девонської кризи, розмножувались повільно, не змогли диверсифікувати і вимерли, не дивлячись на більш ранній еволюційний успіх (за Sallan & Galimberti, 2015).



Після пізньо-Девонського масового вимирання біоти в екосистемах почалось градуальне зменшення розмірів тіла хребетних тварин. Автори дослідження припустили, що причиною стала екологічна перевага дрібних хребетних, які здатні швидше розмножуватись (за Sallan & Galimberti, 2015).

Амфібії (базальні тетраподи). У відкладеннях початку Карбону майже відсутні фосилії земноводних (т.з. «дирка Ромера» у фосиліях). Проте, вже в середині Карбону з'являються числені земноводні, серед яких багато наземних форм (на відміну від Девонських виключно аквальних груп амфібій).

Bishop P.J. з колегами (2015) на підставі аналізу характеру переломів кісток, виявлених у фосилізованих залишків хребетних Карбону, встановили, що дані типи пошкоджень могли бути отримані тваринами тільки під час пересування по суші, що опосередковано є аргументом на користь появи наземних тетрапод приблизно в Карбоні. Так, авторами роботи були виявлені пошкодження кісток у тетраподи *Ossinodus pueri*, (Австралія, 333 млн.р.т., середній Вісеній, Карбон), які могли бути отримані тільки при падінні тварини на суші. Таким чином, осінодуси були одними з перших великих (більше 2-х м в довжину) тетрапод, які проводили чимало часу життя на суші (за Bishop et al., 2015).

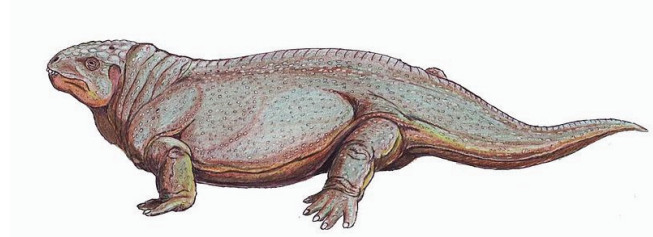


Реконструкція зовнішнього вигляду осінодуса (*Ossinodus pueri*) - одного з перших наземних тетрапод. Австралія. 333 млн.р.т. Карбон. Лініями зазначено розташування кістки, на якій були знайдені сліди сухопутного перелому. Довжина знайденої особини складала близько 1 - 1,5 м (за Bishop et al., 2015).

*NB! Т.Р. Smithson з колегами (2012) виявили в Шотландії у відкладеннях Тоурнасія скам'янілості тетрапод і членистоногих (і наземні, і водні групи). Авторами роботи був зроблений висновок про те, що дірка Ромера в фосиліях - це артефакт. *NB! Дірка Ромера - це 30 млн. років відсутності фосилій тетрапод (Тоурнасій + Вісеній).

В ранньому Карбоні зберіглись деякі групи тетрапод пізнього Девона. В депозитах раннього Карбону зазвичай відсутні скам'янілості тетрапод (т.зв. «дирка Ромера» у фосиліях). Проте, Anderson J.S. з колегами (2015) в депозитах Тоурнасія (ранній Карбон) на території Канади виявили багато фауністичних груп амфібій - ідентичних тваринам пізнього Девону (іхтіостеги, акантостеги, тулерпетони та ін.), що свідчить про успішне переживання пізньо-Девонського вимирання деякими групами тетрапод (за Anderson et al., 2015).

Розквіт наземних та водних земноводних. У Кам'яновугільному періоді відбувається розквіт наземних та водних земноводних - від маленьких форм, розміром не більше кількох сантиметрів, до гігантських форм, що досягали в довжину декількох метрів. Було багато крокодилоподібних, вугреподібних і саламандроподібних життєвих форм.



Діадектес (*Diadectes*) - представник великих наземних амфібій. Довжина тіла – 2-3 м. Це були перші трав'ядні тетраподи. Пізній Карбон - рання Пермь (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Diadectes>).

Вивчення Карбонових земноводних дає багатий матеріал для еволюційних біологів. Порівняйте форму головних щитів земноводних акантостоматопса і діплокалуса з формою головних щитів деяких безщелепних рибоподібних тварин! Що це? Приклади конвергенції ознак (тобто приклади формування подібних ознак у не близькоспоріднених видів завдяки мешканню в подібних екологічних умовах)? Чи це приклади паралельної еволюції - коли організми, що мали в глибокій давнині загального предка, незалежно один від одного набувають подібні риси будови тіла? Відповідь на ці та багато інших питань може дати тільки молекулярно-генетичний аналіз, який дозволяє виявити генетичну основу морфологічних змін тіла різних організмів.



Приблизно 360 млн.р.т. з'явилися безногі амфібії - аїстоподи. В історії тетрапод редуція кінцівок відбувалась неодноразово і в різних групах (у амфібій, у змії, ящірок, птахів, ссавців). Причиною втрати кінцівок є відключення, втрата чи поломка генів *Nox*, *Shh* або інших генів, які відповідають за розвиток кінцівок у хребетних тварин.

Ознака безногості неодноразово і в різних лініях тетраподних тварин закріплювалась як корисна, якщо дозволяла легше убігати від ворогів, добувати їжу і т.н. Це - один із прикладів формування паралельних рядів у організмів, які мали спільного предка.

Закон гомологічних рядів Н.І. Вавилова свідчить, що у споріднених організмів можлива незалежна поява подібних ознак вже після відділення від загального предка. Причиною незалежної появи подібних ознак є наявність загальної предкової генетичної програми і її реалізація в певних екологічних умовах. Наприклад, одночасну появу в Кембрії мінералізованих скелетів у всіх груп багатоклітинних тварин пов'язують з експресією гену, який багатоклітинні тварини успадкували від одноклітинної предкової групи організмів.



Брахідектес (*Brachydectes newberryi*) - водні амфібії, лепоспонділи. Сильна редукція кінцівок. Карбон - Пермь (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Brachydectes>).



Флегетонтіда (*Phlegethontiidae*) - амфібії, лепоспонділи. Повна втрата кінцівок. Конвергенція зі зміями? Паралельна еволюція? Карбон (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Phlegethontia>).

Карбон був єдиним періодом розквіту земноводних. Причинами їх подальшого еволюційного неуспіху стали: а) зв'язок розмноження з водою; б) недосконалість дихальної системи (амфібії заковтують повітря, тоді як інші наземні тварини - підсмоктують повітря в легені) та ін. Через поступове посушення клімату - амфібії не змогли заселити континенти.

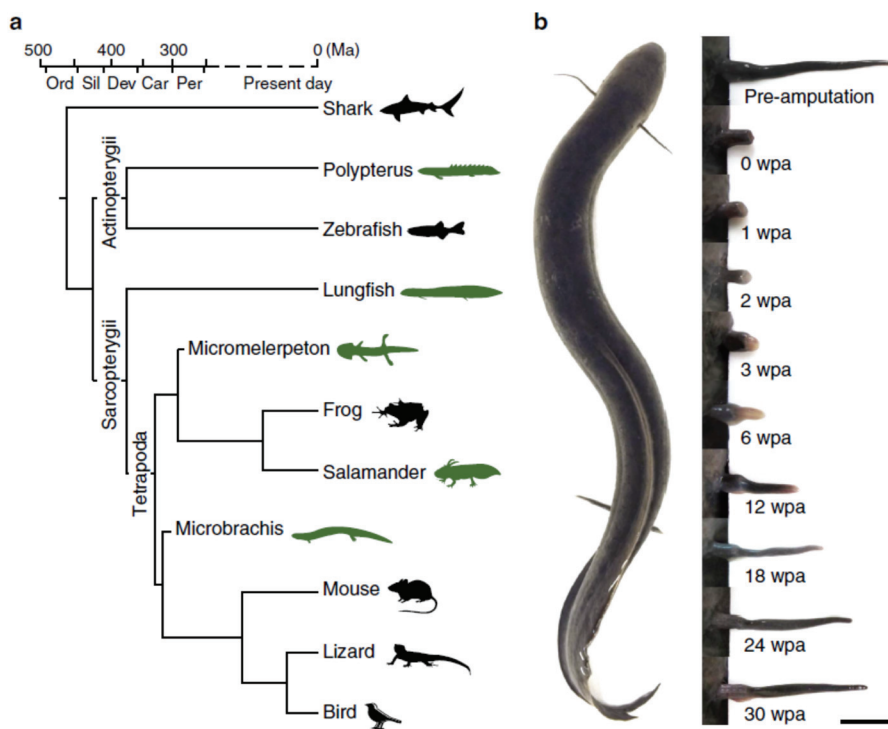
*NB! У базальних тетрапод (амфібій), що жили в Карбоні - Пермі, були дермальні кістки. Janis С.М. з колегами (Janis et al., 2012) у своїй роботі досліджували можливу роль дермальних кісток у базових тетрапод. У сучасних хребетних тварин дермальні кістки відрізняються від поверхневих кісток і за будовою, і за своїми функціями. Зокрема, у сучасних тетрапод дермальні кістки захищають тварин від гіперкапнії (надлишку вуглекислого газу в організмі). Мабуть, таку ж функцію виконували і дермальні кістки базальних тетрапод. В процесі дихання утворюється вуглекислота, яка повинна виводитись з організму. У амфібій, на відміну від амніот, система видалення вуглекислоти не досконала, а це - небезпечно, оскільки може призвести до закислення внутрішнього середовища організму. У дрібних амфібій в даній ситуації проблему ацидозу вирішує шкірний газообмін і у дрібних амфібій дермальні кістки відсутні. У амніот більш досконала дихальна система - і у них також відсутні дермальні кістки. Таким чином, у великих Карбон-Пермських амфібій дермальні кістки, мабуть, були депо для надлишку вуглекислого газу, який через недосконалість дихальної системи погано виводився з організму.

*NB! У земноводних, як і у риб, дихальний центр мозку активується нестачею кисню в крові, тоді як у амніот – надлишком вуглекислого газу. Через достатньо високий парціальний тиск кисню в атмосфері, порівняно з океаном, у амфібій частота дихання сповільнена. Що призводить до накопичення вуглекислоти в організмі.

Здатність до регенерації втрачених кінцівок і хвоста у Карбонових і Пермських земноводних (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/633-regener>). Аналіз колекцій скам'янілих решток, проведений Fröbisch N.B. з колегами (2015), показав, що представники самих різних груп Карбонових і Пермських амфібій були здатні регенерувати свої ноги і хвости після атак хижаків. Згодом, високі регенеративні здібності тетраподами були втрачені (крім саламандр). Наприклад, відомо, що сучасні ящірки (рептилії), як правило, здатні відростити свій хвіст після атаки хижака лише один або два рази. При цьому справжній хребет на втраченій ділянці зникає, замінюючись хрящовим стрижнем. На відміну від них - саламандри (амфібії) відновлюють справжній хвіст, що включає хребці, нервовий стовбур і відповідну мускулатуру (<http://paleonews.ru/index.php/new/633-regener>; за Fröbisch et al., 2015). У всіх амніот повна програма регенерації кінцівок і хвоста - заблокована. Вочевидь, на певних етапах еволюції нова програма ембріогенезу амніот увійшла в конфлікт з програмою регенерації кінцівок і хвоста - і цю програму організму довелося відключити. Вважають, що у сучасних амфібій (крім саламандр) і в амніот - програма регенерації була втрачена незалежно (за Fröbisch et al., 2015).

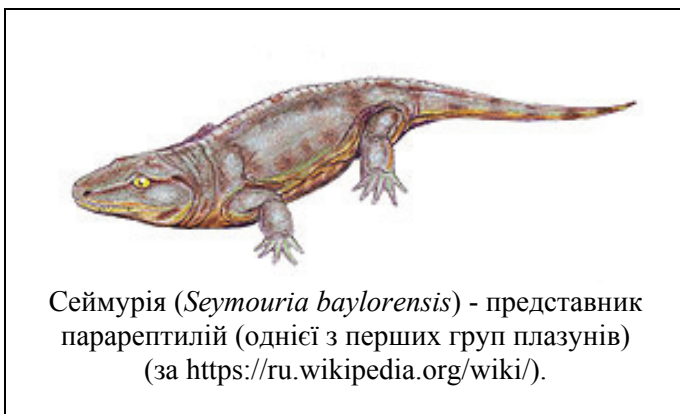
Програму регенерації втрачених кінцівок тетраподи успадкували від предкової групи риб. В роботі, проведеній Nogueira A.F. з колегами (2016), було виявлено, що Дводишні риби, група, сестринська для тетрапод, здатні регенерувати свої плавці через морфологічні етапи, еквівалентні тим, що були виявлені у саламандр.

Проведений аналіз показав значні паралелі в експресії генів в процесі регенерації втрачених кінцівок між Дводишними рибами і саламандрами, включаючи пригнічення генів м'язових протеїнів і активування онкогенів, генів розвитку організму і генів LSG, також виявлених у Дводишних риб. В цілому, отримані дані свідчать про те, що разом з переходом від плавців до кінцівок наземного типу - тетраподи успадкували від предкової групи риб і програму регенерації кінцівок (за Nogueira et al., 2016).



Здатність до регенерації у хребетних тварин. Де: а - філогенетичне дерево хребетних тварин, на якому зеленим кольором вказані групи сучасних і вимерлих хребетних тварин, здатних до повної регенерації втрачених кінцівок серед риб актиноперігій (*Polypterus*) і саркоперігій (Дводишні риби), а також серед теторапод (саламандри, *Micromelerpeton* і *Microbrachis*) ; б - регенерація грудних плавців у Дводишної риби *Lepidosiren paradoxa*: на 30 тиждень після ампутації плавця у дорослої особини - плавець відновлюється, 1 бар = 10 мм (за Nogueira et al., 2016).

Рептилії Карбону. Приблизно 320-318 млн.р.т. з'явилися перші рептилії (плазуни). Але, майже до кінця Карбона вони були нечисленими. У рептилій навколо яйця з'явилась захисна оболонка (шкаралупа), що дозволило їм розмножуватись незалежно від води.



Слід зазначити, що паралельно з'являлось багато груп з рисами плазунів. Серед них - парарептилії, які мали ознаки, характерні і для амфібій, і для рептилій. Але, ті з них, у яких з'явились захисні оболонки навколо яйця – тільки ті і були рептиліями. З іншого боку, деякі амфібії конвергентно придбали ряд зовнішніх ознак, характерних для плазунів (наприклад, антракозаври). Однак, відсутність у них захисних оболонок навколо яйця свідчить про те, що це ще амфібії, а не плазуни.

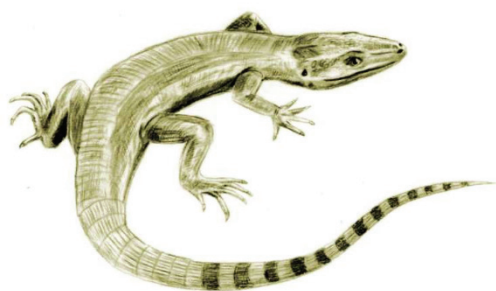
Розділення давніх рептилій на лінії тероморф і завроморф. Як тільки з'явились стародавні рептилії з групи котилозаврів – вони відразу дали початок двом лініям плазунів: тероморфам і завроморфам (за іншими даними – такий поділ відбувся ще у предкової для рептилій групи амфібій).

Тероморфи з'явились приблизно 320 млн.р.т. і характеризувались наступними ознаками: чутливі дотикові волоски на тілі, вуса, шкіра м'яка з залозами, годування малюків виділеннями молочних залоз, наявність нирок виведення та ін. Ця лінія з часом дала початок усім ссавцям. Друга лінія - завроморфи, з'явилась приблизно 300 млн.р.т. і характеризувалась наступними ознаками: шкіра з роговим покривом, без залоз, нирки заощадження та ін. Ця лінія з часом дала початок динозаврам, птахам і всім сучасним групам плазунів. Слід підкреслити, що ще 330 млн.р.т. тобто до розходження ліній теро- і завроморф, у спільного предка з'явились гени, які відповідають за формування волосся. Ці гени збереглися і по сьогоднішній день в ДНК ящірок і курей.

Зверніть увагу на те, що в пізньому Карбоні і потім в Пермському періоді - спостерігався розквіт тероморфної (70% видів рептилій), а не завроморфної лінії рептилій.



Котилозаври - група примітивних хижих плазунів. З'явились в середині Карбону. Дали початок синапсидам (320 млн.р.т) (тероморфна лінія плазунів), а потім і діапсидам (300 млн.р.т.) (завроморфна лінія плазунів) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



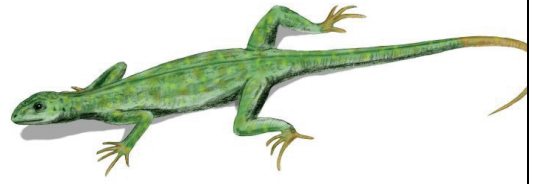
Археотіріс (*Archaeothyris*) - один з представників тероморфної лінії рептилій. Карбон (306 млн.р.т.). (за <https://yandex.ua/images/>).



Офіакодон (*Ophiacodontidae*) - один з представників тероморфної лінії рептилій. Карбон (за <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/>).



Хілономус - один з найдавніших представників завроморфної лінії рептилій. Це - далекий предок всіх черепах. Пізній Карбон (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hylonomus>).



Петролакозавр - один з найдавніших представників завроморфної лінії рептилій. Предкова форма для сучасних плазунів, а також для динозаврів і птахів. Пізній Карбон. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Поява рослинності у тетрапод. Час появи перших рослинних тетрапод датується пізнім Карбоном, приблизно 300 млн.р.т. А вже в пізній Пермь встановлюється сучасний баланс між хижаками і рослиноїдними тваринами: невелика кількість хижаків і значне домінування рослиноїдних груп в екосистемах. *NB! Проте, згідно даних інших дослідників – в трофічних пірамідах Палеозою і Мезозою співвідношення хижих груп до рослиноїдних груп було більш високим, ніж в сучасних екосистемах, що призводило до нестабільності палеоекосистем і їх значної чутливості до дії стресових факторів навколишнього середовища.

Переробка рослинної їжі вимагає: 1) структурної модифікації зубного апарату і травного тракту; 2) придбання мікробних ендосимбіонтів для продукування ензимів, необхідних для ферментативного розщеплення рослинної целюлози - основного компонента рослинних клітинних стінок. Філогенетичний аналіз показав, що в різних лініях тетрапод протягом пізнього Палеозою багаторазово відбувалось придбання симбіонтів, які забезпечували розщеплення целюлози (за Sues & Reisz, 1998).

Поява ключових інновацій і швидкість диверсифікації давніх амніот. Результати багатьох досліджень вказують на існування причинно-наслідкових взаємовідносин між вибухом диверсифікації групи і часом появи у групи ключових еволюційних інновацій.

Brocklehurst N. з колегами (2015) досліджували, як швидкість появи нових груп і швидкість вимирання груп впливають на зростання швидкості диверсифікації групи з ключовими інноваціями порівняно з сестринськими таксонами без таких інновацій. В якості ключових інновацій, які з'явилися у ранніх амніот в Карбоні – Тріасі, були обрані перехід на рослинну дієту і повернення амніот до водного середовища існування. В ході проведеного дослідження Brocklehurst N. з колегами (2015) було встановлено, що ключові еволюційні інновації самі по собі не викликають зростання швидкості кладогенезу, але – дозволяють кладам з такими інноваціями виживати в епохи масових вимирань (за Brocklehurst et al., 2015).

Рання диверсифікація рептилій. У Кам'яновугільному періоді, приблизно 314 млн.р.т., амніоти придбали захисні яйцеві оболонки і звільнили своє розмноження від водної личинкової стадії. Швидку диверсифікацію амніот і інших тетрапод в пізньому Карбоні пов'язують з фрагментацією кам'яно-вугільних лісів-боліт приблизно 307 млн.р.т.

Дослідження, проведені Modesto S.P. з колегами (2015), свідчать про те, що пізньо-Карбонові рептилії діапсидної лінії як мінімум наполовину мали меншу різноманітність, ніж синапсидні амніоти. Причини таких відмінностей у біорізноманітності синапсид і діапсид можуть полягати в різному збереженні фосилізованих зразків, у відсутності достатніх палеонтологічних даних по діапсидам, в появі рослинності у синапсид і ін. (за Modesto et al., 2015).

Комахи. Павуки. Багатоніжки. Наприкінці Девону – на початку Кам'яновугільного періоду на суші вперше з'явилися літаючі комахи: бабки і поденки. Комахи були гігантськими:

меганевра, схожа на бабку, мала розмах крил до 75 см. Ці меганеври полювали на комах діктіоневрід, які досягали розмірів голуба. У підстилці коропадних лісів мешкали павуки, які ще не вміли плести мережі (вміння плести мережі з'явилося у павуків тільки 140 млн.р.т.) і гігантські багатоніжки - артроплеври (довжина тіла яких досягала до 2,5 метрів).

Причиною гігантизму комах і багатоніжок в Кам'яновугільному періоді був високий рівень кисню в навколишньому середовищі. Справа в тому, що гемолімфа комах в якості дихального пігменту містить не гемоглобін, а гемоціанін, який погано переносить кисень, а трахеї комах не мають системи примусової вентиляції (відбувається тільки пасивна дифузія від повітря до клітин). Тому, тільки при надлишку кисню в навколишньому середовищі можливий гігантизм комах.



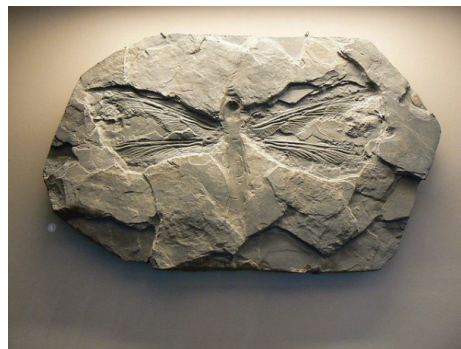
Гігантська комаха меганевра (*Meganeura*), схожа на бабку, розмах крил 75 см. Пізній Карбон. за <https://en.wikipedia.org/wiki/Meganeura>.



Гігантська багатоніжка артроплевра. Карбон.



Порівняння розмірів крил сучасних бабок з крилами гігантських доісторичних бабкоподібних комах (за <http://science-interest.ru/article/biologiya/konec-epochi-gigantskikh-nasekomykh.html>).



Відбиток вимерлої гігантської комахи меганеври (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Насекомые>).

*NB! М.Е. Clapham і J.A. Carr (2012) у своїй роботі проаналізували більше 10500 фосилій крилатих комах (за показником довжина крила). Результати проведеного дослідження показали, що розміри крила залежали від концентрації кисню в доквітлі тільки перші 150 млн. років еволюції комах (тобто до кінця Юри).

Потім, в Крейдяному періоді, спостерігалась сталість розмірів крил комах, незалежно від коливання концентрації кисню в навколишньому середовищі, і більш дрібні розміри крил в Кайнозойську еру при досить високому рівні кисню. При цьому в ранній Крейді максимальний розмір комах зменшився, не дивлячись на те, що рівень атмосферного кисню виріс. Причиною таких змін в розмірах комах є поширення ранніх птахів, які харчувались комахами. Крім того, зниження максимального розміру комах в Кайнозой може бути пов'язано також з еволюцією кажанів, які харчувались комахами, з Крейдяним вимиранням, з подальшою еволюцією птахів. Але, в цілому, роз'єднання розмірів тіла комах і рівня атмосферного кисню збігається за часом з радіацією птахів. Це свідчить про те, що біотичні взаємодії, такі як хижацтво і конкуренція, виявляються більш важливими факторами, які обмежують розміри комах, порівняно з вмістом кисню в навколишньому середовищі (за Clapham & Carr, 2012).

*NB! Згідно зі статистикою, гігантизм був виявлений у комах з водною личинкою. W.C. Verberk і D.T. Bilton (2011) експериментальним шляхом показали, що нестача кисню в навколишньому середовищі обмежує температуру виживання водних личинкових стадій комах кам'яної мухи (*Dinocras cephalotes*). В результаті проведених досліджень, авторами роботи був зроблений висновок про те, що нестача кисню може більше обмежувати розміри тіла у водному середовищі, порівняно з сухопутними умовами проживання, і що наявність кисню забезпечила активну селекцію на гігантизм у водних стадій Карбонових членистоногих (за Verberk & Bilton, 2011).

Конкуренція за ресурси сприяла появі відмінностей між німфами і дорослими особинами серед комах з неповним перетворенням. За морфологічними особливостями стадія німфи Палеозойського комах значно відрізняється від стадії німфи сучасних комах. *NB: Німфа (від грец. νυμφη - лялечка, личинка) - це личиночна стадія розвитку членистоногих тварин з неповним перетворенням (кліщів, первиннобезкрилих і деяких крилатих комах).

Нaug J.Т. з колегами (2016) проаналізували морфологію Палеозойських дорослих комах і їх личинок і показали, що в Карбоні деякі німфи комах з групи палеодіктеоптерід (*Palaeodictyopteroidea*) мали рухомі крила і, таким чином, могли здійснювати простий активний політ. Автори роботи звертають увагу на те, що невідомо, чи є рухливі крила у личинок рисою базовою для птерігот (*Pterygota*), чи ця ознака з'явилась тільки у палеодіктіоптерід. Крім того, у німф Палеозойських комах зачатки крил не виступають в задньо-бічному напрямку, як у більшості сучасних німф, а формуються латерально і мають добре виражене жилкування. Сучасна орієнтація зачатків крил і затримка формування крил до більш пізніх стадій розвитку - ці риси з'являлися багаторазово в лінії *Pterygota*: у *Ephemeroptera*, *Odonatoptera*, *Eumetabola* і, мабуть, кілька разів у *Polyneoptera*. Вважають, що значні морфологічні відмінності між німфами і дорослими особинами закріпились завдяки тому, що це дозволило цим двом життєвим формам комах уникнути конкуренції за ніші існування і ресурси (за Naug et al., 2016).

Екологічна причина появи в Карбоні комах з повним перетворенням – конкуренція за харчові ресурси між личинками і дорослими особинами комах. Повний життєвий цикл комах включає ембріональний розвиток (фаза яйця) і постембріональний розвиток, що супроводжується метаморфозом.

Виділяють два основних типи метаморфоза - неповне і повне перетворення. Неповне перетворення характеризується проходженням комахою трьох фаз розвитку (яйце, личинка, імаго), а повне - чотирьох (яйце, личинка, лялечка і імаго). У комах з неповним перетворенням личинки зовні схожі на дорослих комах, відрізняючись від них меншими розмірами тіла, відсутністю або зародковим станом крил і статевих придатків. Комахи з повним перетворенням характеризуються червоподібними личинками, і лише дорослі особини володіють всіма особливостями, характерними для ряду в цілому (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/комахи>).

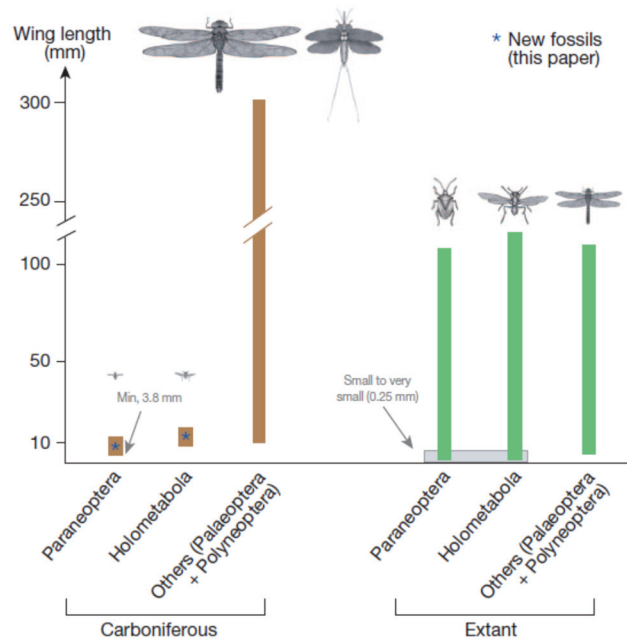
Поява повного перетворення сприяла тому, що личинки і дорослі комах почали використовувати різну кормову базу. Це розвело личинок і дорослих комах по різних екологічних нішах, зняло внутрішньовидову конкуренцію за ресурси і в подальшому сприяло надзвичайному еволюційному успіху даної групи комах.

Скам'янілості, знайдені Nel A. з колегами (2013), свідчать про те, що комах з повним перетворенням проходили епізоди диверсифікації протягом Пенсильванія Кам'яновугільного періоду. Вважають, що причиною активного кладогенеза в цій групі комах стали епізоди значних засух, пов'язаних з гляціацією екосистем Землі. Ці кліматичні зміни призвели до просторового стискання кам'яновугільних тропічних болотних екосистем на території Еврамерики - про що свідчить зміна флор у відкладеннях даної епохи. І, відповідно, - до посилення конкуренції серед комах за харчові ресурси.



Сучасна комаха з повним перетворенням, наряд *Endopterygota* або *Holometabola*. Скорпіонниця *Panorpa communis* (ряд *Mecoptera*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Endopterygota>). Представники ряду Скорпіонниці - є одними з найдавніших комах з повним перетворенням. Знайдено скам'янілості викопних скорпіонниць *Westphalomeropetaryvonneae*, що датуються 315 млн.р.т. (за Nel et al., 2007).

Слід відзначити, що виявлені авторами роботи скам'янілості належать дрібнорозмірним групам комах. Це свідчить про те, що стародавні комахи з повним перетворенням займали підлеглі екологічні ніші в Палеозойських екосистемах - в яких в цей час домінували гігантські комахи груп *Palaeoptera* і *Polyneoptera*. Nel A. з колегами (2013), на підставі знайдених фосилій, було встановлено значну різноманітність комах з повним перетворенням в Пенсильванії Кам'яновугільного періоду. Однак, автори роботи підкреслюють, що можливість масової успішної радіації кронних клад цих комах з'явилася тільки після масового вимирання біоти наприкінці Пермського періоду (за Nel et al., 2013).



Порівняння розмірів тіла сучасних крилатих комах (Extant) і крилатих комах Кам'яновугільного періоду (Carboniferous), які належать до груп *Holometabola* (комахи з повним перетворенням), *Paraneoptera*, *Palaeoptera* і *Polyneoptera* (за Nel et al., 2013).

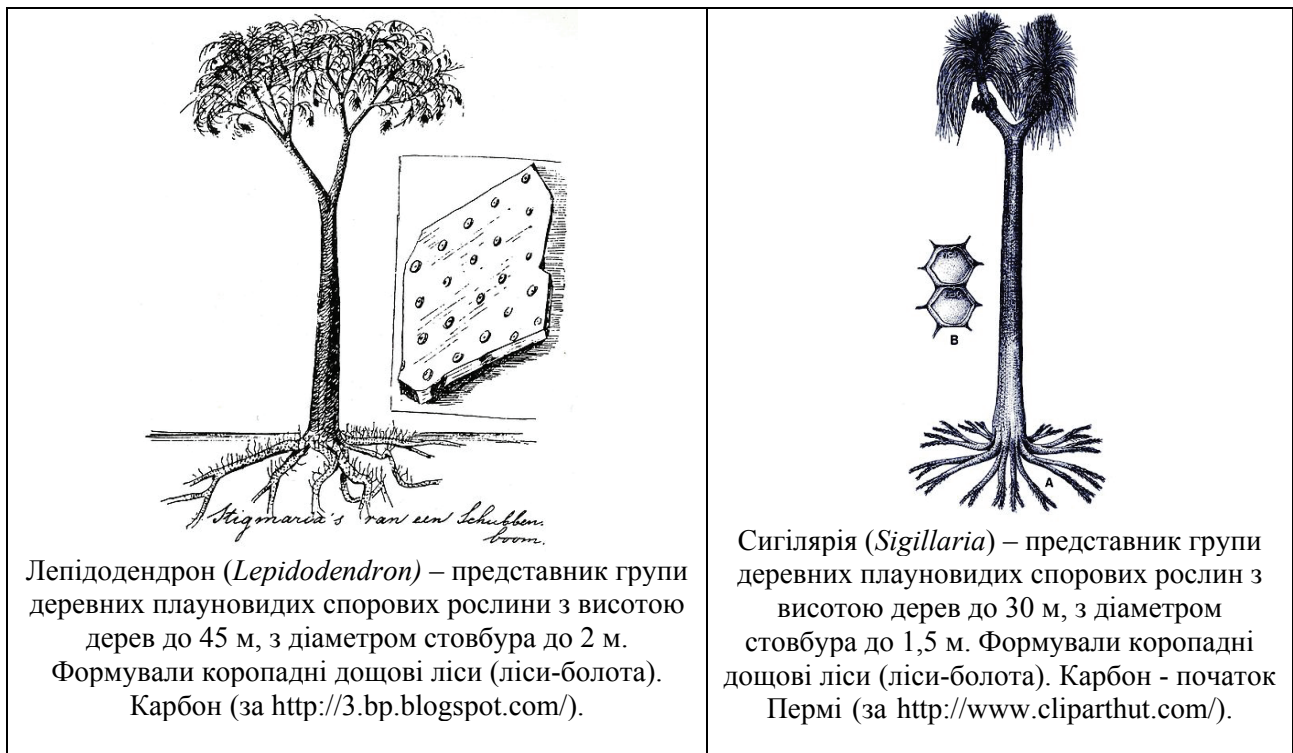
Наземні рослини

На суші Лаврусії (Єврамерики) були екваторіальні ліси, які стали джерелом формування кам'яного вугілля. Птерідосперми (насінні папороті), деревовиді плауни (лепідодендрони, сигілярії) із зеленими стовбурами, що досягали у висоту 35 метрів, гігантські сфенопсида каламіти (*Calamitaes*) (до 20 м у висоту), кордаїти з мангровим типом коренів (висотою до 45 метрів). Але, на сухих частинах континентів рослинності було мало. При цьому в холодній Антарктиді була своя флора - домінували глосоптерідові птерідосперми (*Glossopterid pteridosperms*) (за <http://palaeos.com>).

Протягом Карбона на всіх континентах існувала кліматична зональність. До кінця Карбона через похолодання і посушливість клімату - поступово звужувалась зона вологих екваторіальних і тропічних лісів.

У вологих екваторіальних і тропічних районах Землі росли ліси: а) з деревовидих папоротей; б) з деревовидих хвощів - каламітів, висота цих дерев сягала 25 метрів; в) з деревовидих плаунів лепідодендронів і сигілярій.

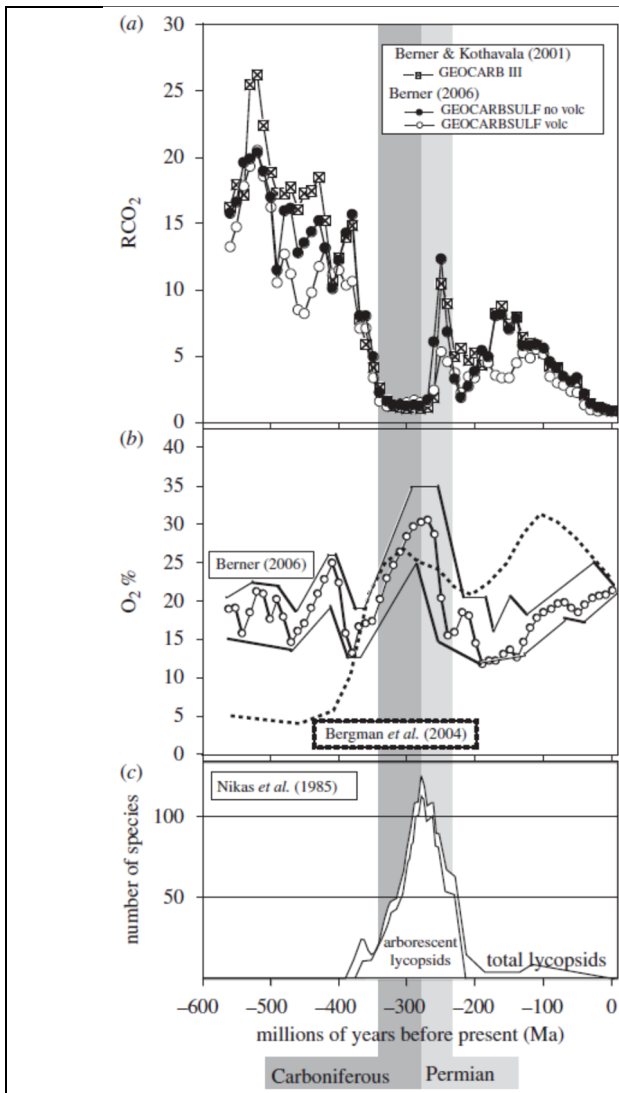
Висота деревовидих плаунів сягала 30-40 метрів, діаметр стовбура - 1-2 метри. Стволи та гілки цих дерев розгалужувались дихотомічно. Довжина шишок сягала 90 сантиметрів. Основу фотосинтезу забезпечувала кора дерев, яку вони періодично скидали. Це були т.зв. коропадні ліси-болота в яких дерева росли «по коліно у воді» (напіваквальне існування було встановлено за формуванням специфічного для таких умов росту вздуття в основі стовбура). Коли дерева гинули, то їх стовбури занурювались під воду і не розкладались, даючи початок родовищам вугілля. Основу Карбових покладів кам'яного вугілля складають рештки деревовидих плаунів.



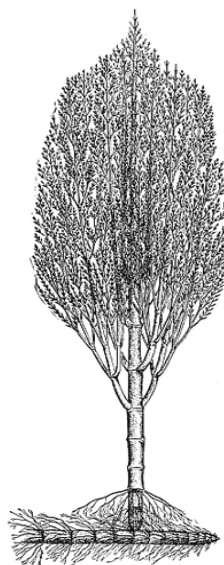
Особливості харчування деревовидих плаунів за умови низького рівня вуглекислого газу в атмосфері Карбового періоду. Основою покладів кам'яного вугілля, яке сформувалося в Кам'яновугільному уперіоді, були рештки деревовидих плаунів, які досягали у висоту до 30 м і більше. Парадоксом гігантизму цих кам'яновугільних лісів-боліт була низька концентрація вуглекислого газу в атмосферному повітрі в Карбоні, оскільки відомо, що для ефективного фотосинтезу і, відповідно, росту - рослини потребують достатньої кількості вуглекислого газу.

Як за умов голодування по вуглекислому газу деревовиді плауни біли спроможні досягати таких значних розмірів? Дослідження, проведене Green W.A. (2010), свідчить про те, що вочевидь, деревовиді плауни отримували вуглекислий газ таким саме чином, як це роблять їх сучасні дальні родичі – представники родини *Isoetaceae* (Quillworts). Деревовиді плауни росли на болотах, на субстраті багатому на відмерлу органіку. Корені деревовидих плаунів виділяли кислоту, яка розщеплювала органічні рештки відмерлих рослин. При цьому виділявся вуглекислий газ, який надалі транспортувався по стволу дерева до зеленої фотосинтезуючої кори та листя. Саме така стратегія дозволяла деревовидним плаунам досягати 30 м висоти за умов нестачі вуглекислого газу в атмосферному повітрі.

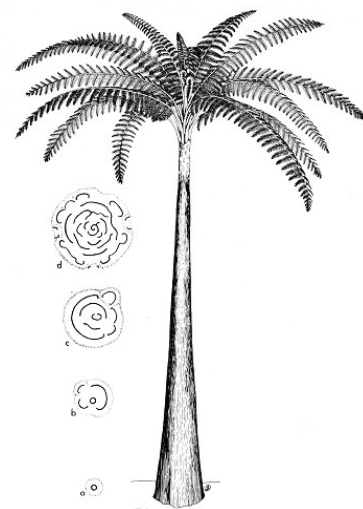
*NB! Деревовиді плауни мали аеренхіму - внутрішній газовий простір, який зв'язував підземні та фотосинтезуючі органи і забезпечував транспорт кисню від листя до коренів, а вуглекислого газу – від коренів до листя.



a - Концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі; де RCO_2 - показник, що характеризує відносне перевищення концентрації вуглекислого газу в дану епоху порівняно з сучасним вмістом CO_2 в атмосферному повітрі; b - концентрація кисню в навколишньому середовищі, %; c - кількість видів плаунів (загальна і деревовидих форм). По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. Зверніть увагу на те, що деревовиді плауни були найбільш різноманітними в періоди високої концентрації кисню і низької концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі (за Green, 2010).



Каламіт (*Calamites*) – представник деревовидих хвощів, спорові. Реконструкція. Карбон (за <http://www.picsearch.com/>).



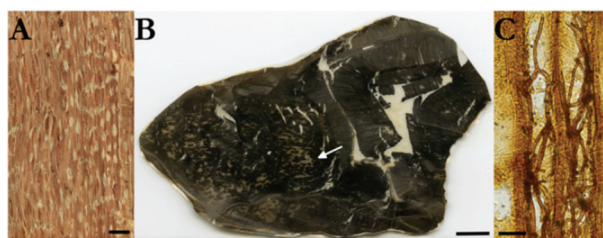
Псароніус (*Psaronius*) – деревовид папороті. Спорова рослина. Реконструкція. Карбон (за <http://steurh.home.xs4all.nl/psaronius/psar03rc.jpg>).

Формування кам'яного вугілля і деградація деревини грибами. При нестачі кисню в болоті - анаеробні бактерії перетворюють деревину, кору і листя дерев в торф. При цьому слід зазначити, що в ході своєї життєдіяльності анаеробні болотні бактерії виділяють кислоти, які є аутоінгібіторами їх власної життєдіяльності. Тому, в ході життєдіяльності анаеробних болотних бактерій не відбувається повного розщеплення рослинних залишків, а тільки лише їх оторфовування. При нашаруванні великих товщ торфу під тиском з нього віджимаються гази і вода, і поступово, торф перетворюється у вугілля.

Деревина є дуже стійкою до деградації завдяки присутності лігніну. На сьогоднішній день єдиними організмами, здатними руйнувати лігнін є гриби з групи Агарикоміцетів (*Agaricomycetes*), що викликають білу гниль (за Floudas et al., 2012). Ця група включає також нездатні до деградації лігніну гриби, які викликають буру гниль, і ектомікоризні види грибів. Floudas D. з колегами (2012) провели порівняльний аналіз геномів 31 гриба і зробили висновок про те, що лігнін-деградуючі пероксидази синтезують лінії грибів, які ведуть своє походження від загального предка всіх Агарикоміцетів. Згодом, ця лінія дала і гриби бурої гнилі, і ектомікоризні гриби, у яких, надалі, механізм деградації лігніну був втрачений.

Порівняння результатів методу молекулярного годинника і аналізу фосилій показало, що наприкінці Карбона поява у грибів механізму деградації лігніну збіглась в часі з різким зниженням швидкості поховання дерев (оскільки зросла швидкість деградації деревини, то дерева руйнувались, а не утворювали кам'яне вугілля). *NB! Ця гіпотеза дослідників є досить цікавою. Але, якщо є їжа, то, теоретично, завжди знайдеться організм, який буде її використовувати. Метод молекулярного годинника дозволяє встановити час появи сучасних грибів - декомпозиторів лігніну. Цілком можливо, що були групи інших декомпозиторів лігніну, які просто не дожили до наших днів.

Тривалий час загально визнаним вважався той факт, що причиною накопичення покладів вугілля в Карбоні був лаг-період між появою деревини в Девоні і появою агарикових грибів-деструкторів деревини наприкінці Карбона (*Agaricomycetes* fungi). Однак, Nelsen M.P. з колегами (2016) в своєму дослідженні на підставі філогеномних, геохімічних, палеонтологічних і стратиграфічних даних спростували цю гіпотезу і показали, що, по-видимому, лігнін-деградуючі агарикові гриби з'явилися до Кам'яновугільного періоду і що деградація лігніну ніколи не обмежувалась тільки агариковими грибами і їх пероксидазами класу II, оскільки модифікації лігнінів здатні здійснювати і інші лінії грибів і бактерій через інші ферментні механізми. Більше того, велика частина кам'яновугільних горизонтів Карбонів періоду представлена нелігніфікованою перидермою плаунів.



А - Сучасна деревина зі слідами руйнування, викликаними білою гниллю. 1 бар = 5 мм; В - верхньо-Девонські фосилізовані зразки деревини *Callixylon newberryi*, що показують сліди розкладання деревини грибами (зліва від стрілки), 1 бар = 1 см; С - поздовжній тонкий зріз деревини *Callixylon newberryi* з асоційованими з деревиною гіфами грибів, 1 бар = 25 мкм (за Nelsen et al., 2016).

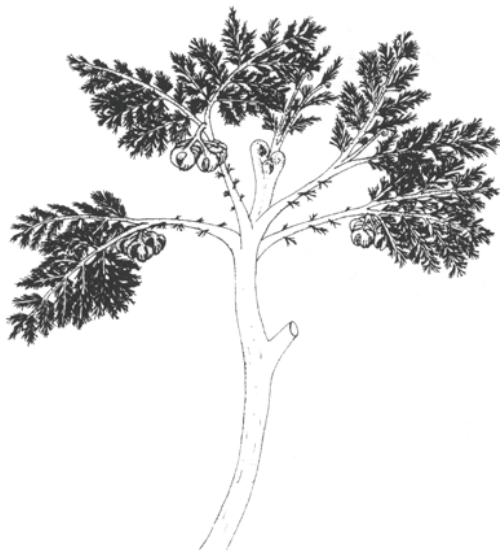
Крім того, проведені дослідження показали, що швидкість накопичення вугілля була однаковою при переході від одного типу флор до іншого, тобто при переході від бідних лігніном плаунів до багатих лігніном папоротей і насінневих рослин. Автори роботи дійшли висновку, що біохімічний склад рослин не впливав на швидкість накопичення кам'яного вугілля. Проведений аналіз фосилій виявив повсюдну деструкцію органічних залишків, експонованих субаерально і формування вугілля за відповідних умов оточуючого середовища.

Т.ч., причиною накопичення Палеозойського вугілля були вологі і теплі тропічні умови, а не відсутність специфічних організмів-деструкторів деревини (за Nelsen et al., 2016).

*NB! Вважається, що одеревеніння - вимагало високої концентрації кисню в доквіллі. Але це ствердження є досить сумнівним.

Поширення насінних рослин було спровоковано посухами. З середини Карбона в приполярних широтах почалось формування покривного зледеніння, посилювалась посушливість клімату. При цьому в помірній кліматичній зоні почалось розповсюдження голонасінних рослин. Зокрема, поширення набули ліси з кордаїтових дерев - т.зв. кордаїтова тайга. Ці дерева досягали висоти 20 м, мали річні кільця наростання і сезонне опадання листя.

Причиною поширення голонасінних рослин стала посушливість клімату: у насінних рослин, на відміну від спорових, зародок захищений від швидкого висихання насінневими оболонками. Слід зазначити, що голонасінні рослини вперше з'явилися в екваторіальній зоні ще в Девонському періоді. Але, поширення вони отримали саме в помірних широтах, і саме в Карбоні (оскільки завдяки появі насіння - вони не боялись посухи).



Діплоптерідіум (*Diplopteridium*) - насіннева папороть. Реконструкція. Карбон.

NB: Скам'янілі листя деревовидих папоротей використовують для аналізу розподілу продихів і опосередкованого встановлення рівня насиченості атмосфери CO₂ в Карбоні (за <http://www.ammonit.ru/>).



Кордаїти - хвойні дерева. Карбон. У пізньому Карбоні в помірних широтах ці дерева формували листопадні ліси - кордаїтову тайгу (за <http://www.thegcr.org.uk/GIA/09/>).

Екосистемні кризи в Кам'яновугільному періоді

Середньо-Карбонове вимирання морської біоти. В середньому Карбоні, приблизно 323 млн.р.т., зниження рівня моря, пов'язане з гляціацією Гондвани, призвело до вимирання морської біоти. В геологічному літописі це вимирання відповідає стратиграфічній межі між Верхнім і Нижнім Карбоном (тобто, між Міссісіпієм і Пенсильванієм) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Carboniferous>).

Відповідь пізньо-Карбових та ранньо-Пермських рослинних спільнот на зміни клімату. Пізній Карбон і рання Пермь - це були епохи переходу від холодного гляціального до жаркого клімату. DiMichele W.A. з колегами (2001) досліджували відповідь рослинних

угруповань даних епох на зміни клімату. Карбонові вологі екосистеми були представлені споровими рослинами. Посушливість клімату, яка посилювалась, призвела до того, що в екосистемах змінився домінуючий тип рослин - домінувати почали насінневі рослини: спочатку - в високих широтах, а потім на межі Карбон-Пермь - насінні рослини поширились до тропіків. Тривалий час рослинні угруповання мали дуже консервативну композицію. Однак, зміни в домінуючому типі вегетації відбулись досить швидко, що свідчить про існування певного порога, який було перейдено екосистемами. При цьому був короткий період існування спільнот рослин, до складу яких входили і вологолюбні, і посухостійкі рослини (за DiMichele et al., 2001).

Колапс кам'яновугільних лісів-боліт в пізньому Карбоні. Приблизно 305 млн.р.т. в пізньому Карбоні на території Єврамерики стався колапс кам'яновугільних лісів. Ця подія відноситься до групи т.зв. мінорних вимирань, яке торкнулося кам'яновугільних лісів-боліт в екваторіальних регіонах Європи і Америки. В ході цієї події відбулася фрагментація дощових лісів на ізольовані «острови», що, в свою чергу, викликало карликовість і подальше зникнення багатьох видів рослин і тварин. Після цієї події - кам'яновугільні тропічні ліси відновилися, проте, їх розміри і видовий склад - змінилися.

У Карбоні основою гігантських кам'яновугільних лісів на території Європи і Америки були деревовидні плауни, серед яких мешкали гігантські комахи, багатоніжки, амфібії і перші рептилії. Колапс кам'яновугільних лісів відбувався в кілька етапів. Першим - стало поступове заселення лісів опортуністичними видами - папоротями (пізній Московій). Потім, в ранньому Казимовії, сталося несподіване масове вимирання деревовидних плаунів, які були деревами-домінантами в цих екосистемах, і заміна їх на деревовидні папороті. Дощові ліси були фрагментовані у вигляді окремих «островів» в екосистемах. Це, в свою чергу, призвело до втрати космополітизму тропічних груп тварин і до формування ендемічних асоціацій, характерних для окремих «островів» дощових лісів. Багато груп амфібій вимерли, тоді як рептилії - диверсифікували. Гігантизм комах і багатоніжок був втрачений. Пізньокарбонове мінорне вимирання сприяло появі рослинності у наземних тетрапод, а також здатності у амфібій перецікувати несприятливі умови в стані сплячки в норах.

*NB! Т.зв. «острівний ефект» географічної ізоляції вперше був показаний для реальних океанічних островів. Однак згодом, концепція острівної біогеографії отримала своє підтвердження також і на екологічно або географічно ізольованих територіях в межах континентальних екосистем. Зокрема, колапс кам'яновугільних лісів-боліт в пізньому Карбоні - це яскравий приклад т.зв. «острівного ефекту» в межах континентальних екосистем (тобто приклад еволюції популяцій в екосистемах, оточених іншими умовами проживання). Початковий ефект фрагментації середовища проживання проявляється в вимиранні багатьох груп організмів через нестачу ресурсів для існування. А при наступному відновленні екосистем в результаті процесів диверсифікації - в кожній фрагментованій екосистемі виникає своя унікальна асоціація рослин і тварин (т.зв. ендемізм флор і фаун).

Причини пізньо-Карбонового мінорного вимирання біоти в тропічних дощових лісах Єврамерики. Однією з найважливіших причин мінорного вимирання кам'яновугільних лісів Єврамерики стала аридифікація клімату. З одного боку, посиленню посушливості клімату на даних територіях в пізньому Карбоні сприяло закриття шельфу між Лаврусією і Сибіром і локальні тектонічні підняття відповідних територій. З іншого боку, слід зазначити глобальний характер аридифікації клімату, яка почалася приблизно 310 млн.р.т. в середньому Московії, досягла критичного рівня в Казимовії верхнього Карбону (Gulbranson et al., 2015) і супроводжувалася різкою зміною морських і наземних флор і фаун в цю епоху в різних регіонах земної кулі. Таким чином, пізньо-Карбонове мінорне вимирання торкнулося не тільки кам'яновугільних лісів - але й було феноменом глобального масштабу (за https://en.wikipedia.org/wiki/Carboniferous_rainforest_collapse). *NB! До кінця Карбона кам'яновугільні ліси Єврамерики відновилися - але вже з іншим видовим складом рослинності.

*NB! Пізнім Карбоном на території північного заходу Африканського континенту датуються події рифтогенеза, які супроводжувалися інтенсивним плюмовим вулканізмом

(виверження в Латлендській провінції, European-Northwest African Large Igneous Province, EUNWA). Ряд дослідників пов'язують мінорне вимирання кам'яновугільних лісів-боліт Євразії саме з цими вулканічними подіями.

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Кам'яновугільному періоді.
2. Кліматичні умови в Карбоні. Кореляція між хімічним складом атмосферного повітря і змінами температури навколишнього середовища.
3. Екологічні причини редукції розмірів тіла хребетних тварин в ранньому Карбоні.
4. Причини появи т.зв. «дирки Ромера» у фосиліях земноводних і комах в ранньому Карбоні.
5. Карбон – геологічний період розквіту земноводних. Причини подальшого еволюційного неуспіху земноводних.
6. Поява перших рептилій. Екологічні переваги рептилій порівняно з земноводними.
7. Розділення перших рептилій на лінії тероморф і завроморф.
8. Екологічні причини і умови появи рослинної діючості у хижих тетрапод в пізньому Карбоні.
9. Гігантизм Карбонових комах.
10. Екологічні причини появи в Карбоні комах з повним перетворенням – конкуренція личинок і дорослих особин за ресурси.
11. Наземні рослини в Карбоні: вологі екваторіальні кам'яновугільні ліси-болота та листопадні ліси помірної зони.
12. Особливості харчування деревовидих плаунів за умови низького рівня вуглекислого газу в атмосфері Карбонового періода.
13. Екологічні умови формування кам'яного вугілля і деградація деревини грибами.
14. Екологічні причини поширення насінних рослин в Карбоні.
15. Екосистемні кризи в Кам'яновугільному періоді.

Література:

- Веймарн А.Б., Кузьмин А.В. Историко-геологический анализ рубежа Франкского и Фаменского веков в Казахстане – ключ к пониманию причин глобальных событий этого времени. В сборнике «Проблемы геологии Урало-Монгольского пояса». <http://sbmg.geol.msu.ru/Ural-WWW/B-Veim.html>.
- Anderson J.S., Smithson T., Mansky C.F., Meyer T., Clack J. A Diverse tetrapod fauna at the base of 'Romer's Gap' // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(4):e0125446. doi: 10.1371/journal.pone.0125446.
- Beerling D.J. Low atmospheric CO₂ levels during the Permo-Carboniferous glaciation inferred from fossil lycopsids // PNAS. – 2002. – Vol. 99 (20). – P. 12567–12571.
- 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.
- Bishop P.J., Walmsley C.W., Phillips M.J., Quayle M.R., Boisvert C.A., McHenry C.R. Oldest pathology in a tetrapod bone illuminates the origin of terrestrial vertebrates // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(5):e0125723. doi: 10.1371/journal.pone.0125723.
- Brocklehurst N., Ruta M., Müller J., Fröbisch J. Elevated extinction rates as a trigger for diversification rate shifts: early amniotes as a case study // Sci. Rep. – 2015. – Vol. 5:17104. doi: 10.1038/srep17104.
- Clapham M.E., Karr J.A. Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size // PNAS. – 2012. – Vol. 109(27). – P. 10927 – 10930.
- DiMichele W.A., Pfefferkorn H.W., Gastaldo R.A. Responce of late Carboniferous and early Permian plant communities to climate change // Annu. Rev. Earth Planet. Sci. - 2001. – Vol. 29. – P. 461 – 487.
- Floudas D., Binder M., Riley R., Barry K., Blanchette R.A., et al. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes // Science. – 2012. – Vol. 336(6089). – P. 1715 - 1719. doi: 10.1126/science.1221748.
- Fröbisch N.B., Bickelmann C., Olori J.C., Witzmann F. Deep-time evolution of regeneration and preaxial polarity in tetrapod limb development // Nature. – 2015. – Vol. 527(7577):231-4. doi: 10.1038/nature15397.
- Green W.A. The function of the aerenchyma in arborescent lycopsids: evidence of an unfamiliar metabolic strategy // Proc. R. Soc. B. – 2010. – Vol. 277. – P. 2257 – 2267.
- Gulbranson E.L., Montanez I.P., Tabor N.J., Limarino C.O. Late Pennsylvanian aridification on the southwestern margin of Gondwana (Paganzo Basin, NW Argentina): A regional expression of a global climate perturbation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2015. – Vol. 417. – P. 220 – 235. doi:10.1016/j.palaeo.2014.10.029.

- Haug J.T., Haug C., Garwood R.J. Evolution of insect wings and development - new details from Palaeozoic nymphs // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* – 2016. – Vol. 91(1). – P. 53 - 69. doi: 10.1111/brv.12159.
- Haug J.T., Mayer G., Haug C., Briggs D.E. A Carboniferous non-onychophoran lobopodian reveals long-term survival of a Cambrian morphotype // *Curr. Biol.* – 2012. – Vol. 22(18). – P. 1673 - 1675. doi: 10.1016/j.cub.2012.06.066.
- Hetherington A.J., Berry C.M., Dolan L. Networks of highly branched stigmarian rootlets developed on the first giant trees // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2016. pii: 201514427.
<http://palaeos.com>.
- Isbell J.L., Henry L.C., Gulbranson E.L., Limarino C.O., Fraiser M.L., Koch Z.J., Ciccioli P.L., Dineen A.A. Evaluation of glacial paradoxes during the late Paleozoic ice age using the concept of the equilibrium line altitude (ELA) as a control on glaciation // *Gondwana Research.* – 2012. – Vol. 22. – P. 1 – 19.
- Janis C.M., Devlin K., Warren D.E., Witzmann F. Dermal bone in early tetrapods: a palaeophysiological hypothesis of adaptation for terrestrial acidosis // *Proc. R. Soc. B.* – 2012. – Vol. 279. – P. 3035 – 3040.
- Krings M., Taylor T.N., Taylor E.L., Dotzler N., Walker C. Arbuscular mycorrhizal-like fungi in Carboniferous arborescent lycopsids // *New Phytologist.* – 2011. – Vol. 191. – P. 311 – 314.
- Li Z.X., Powell C.M. An outline of the palaeogeographic evolution of the Austral-Asian region since the beginning of the Neoproterozoic // *Earth-Science Reviews/* - 2001. – Vol. 53. – P. 237 – 277.
- McCoy V.E., Saupe E.E., Lamsdell J.C., Tarhan L.G., McMahon S., et al. The 'Tully monster' is a vertebrate // *Nature.* – 2016. – Vol. 532(7600). – P. 496 - 499. doi: 10.1038/nature16992.
- Modesto S.P., Scott D.M., MacDougall M.J., Sues H.D., Evans D.C., Reisz R.R. The oldest parareptile and the early diversification of reptiles // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1801):20141912. doi: 10.1098/rspb.2014.1912.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokop J., Steyer J.S. The earliest holometabolous insect from the Carboniferous: a "crucial" innovation with delayed success (Insecta Protomeropina Protomeropidae) // *Annales de la Societe Entomologique de France.* – 2007. – Vol. 43(3). – P. 349 – 355.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokin A.A., Bourgoin T., et al. The earliest known holometabolous insects // *Nature.* – 2013. – Vol. 503(7475). – p. 257 - 261. doi: 10.1038/nature12629.
- Nelsen M.P., DiMichele W.A., Peters S.E., Boyce C.K. Delayed fungal evolution did not cause the Paleozoic peak in coal production // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2016. – Vol. 113(9):2442-7. doi: 10.1073/pnas.1517943113.
- Nogueira A.F., Costa C.M., Lorena J., Moreira R.N., Frota-Lima G.N., et al. Tetrapod limb and sarcopterygian fin regeneration share a core genetic programme // *Nat. Commun.* – 2016. – Vol. 7:13364. doi: 10.1038/ncomms13364.
- Sallan L., Galimberti A.K. Body-size reduction in vertebrates following the end-Devonian mass extinction // *Science.* – 2015. – Vol. 350(6262). – P. 812 - 815. doi: 10.1126/science.aac7373.
- Smithson T.R., Wood S.P., Marshall J.E.A., Clack J.A. Earliest Carboniferous tetrapod and arthropod faunas from Scotland populate Romer's Gap // *PNAS.* – 2012. – Vol. 109(12). – P. 4532 – 4537.
- Sues H.D., Reisz R.R. Origins and early evolution of herbivory in tetrapods // *Trends Ecol. Evol.* – 1998. – Vol. 13(4). – P. 141 - 145.
- Taber R.A., Trappe J.M. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in rhizomes, scale-like leaves, roots, and xylem of ginger // *Mycologia.* – 1982. – Vol. 74. – P. 156 – 161.
- Verberk W.C.E.P., Bilton D.T. Can oxygen set thermal limits in an insect and drive gigantism? // *PLoS ONE.* – Vol. 6(7). – P. e22610.

ЛЕКЦІЯ 10

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ ПЕРМСЬКОГО ПЕРІОДА (299 – 251 МЛН.Р.Т.)

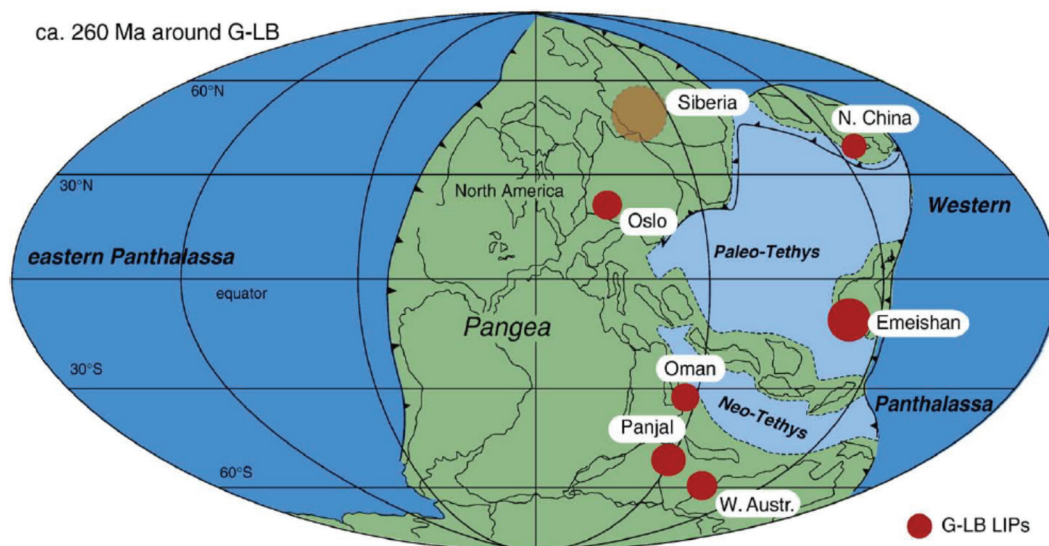
Стратиграфія Пермського періоду (за <http://www.palaeos.com>):

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

Розташування континентів. Протягом Пермського періоду тривали процеси Герцинської складчастості, які почалися ще в середині Девонського періоду.

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

NB! Колізія платформ Сибіру, Казахстану і інших континентальних структур з Балтикою призвела до підняття Уральських гір.



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

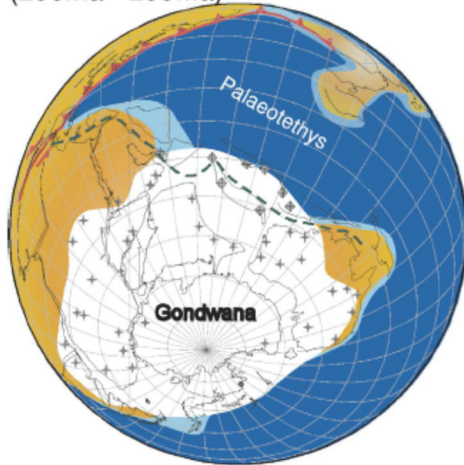
Обриси Пангеї відокремили внутрішнє море (океан) Палеотетіс, яке було дуже солоним через екваторіальне розташування і недостатній водообмін зі Світовим океаном Панталасса. Біотичний склад Палеотетісу через гіперсолоність води був дуже збіднений.

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

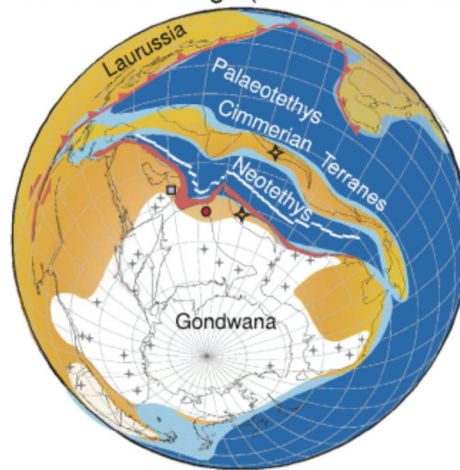
Малайзії і Таїланду. Це призвело до початку розкриття Неотетису. І тільки в Юрському періоді, приблизно 150 млн.р.т., Кіммерія з'єдналась з Лавразією. До кінця Пермського періоду Герцинський цикл гороутворення завершився.

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

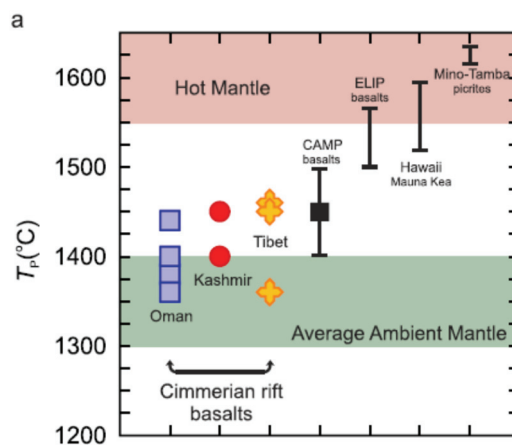
c Asselian to Sakmarian stage (290Ma - 299Ma)



d Artinskian stage (280Ma - 290 Ma)

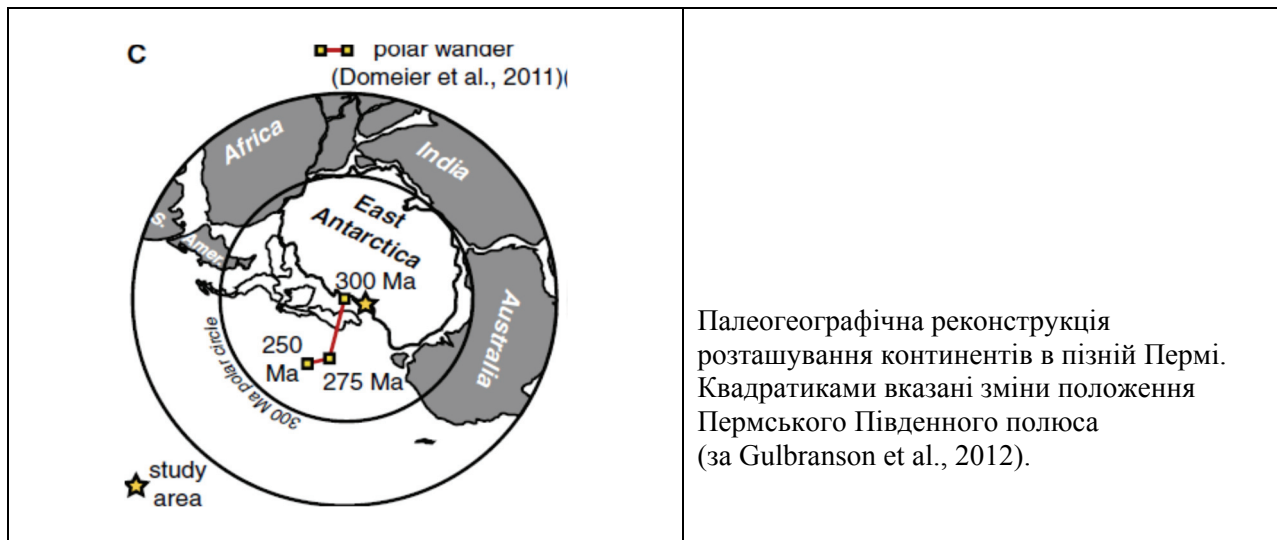


Початок розколу Пангеї датується ранньою Перм'ю: в Артинському ярусі відбулося від'єднання Кіммерії від Гондвани і з'явився зародок океану Неотетис. Можливим фактором, що запустив дані події рифтогенезу, автори роботи вважають чергування циклів гляціації-дегляціації і тиск кромки льодовика на земну кору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



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

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



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

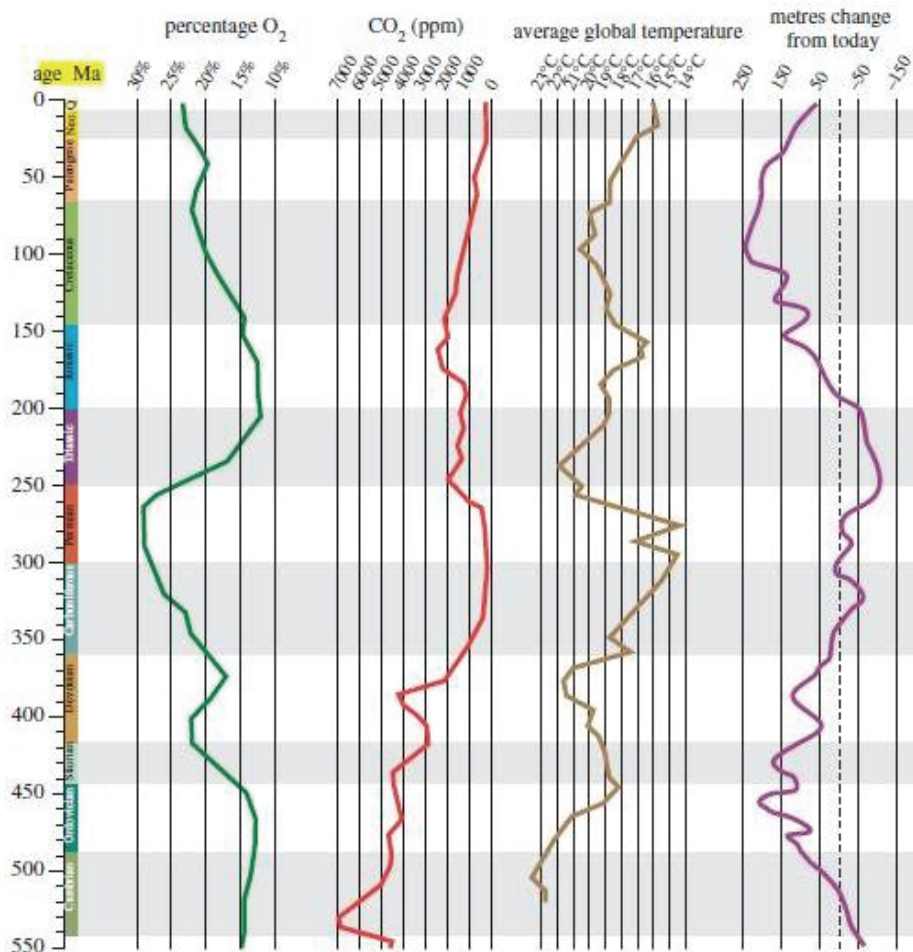
Майже дзеркальна симетричність кривих рівня кисню і вуглекислого газу в навколишньому середовищі протягом Пермського періоду свідчить про те, що найбільш ймовірною причиною зміни рівнів O₂ і CO₂ – була зміна хімічного складу магм, які вивергались на поверхню Землі. Відомо, що при наземній дегазації магм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

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

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

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

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



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

Камурське похолодання (Kamura Cooling). Середня Пермь. В середній Пермі температури почали різко знижуватись. Почалось т.зв. Камурське похолодання, яке призвело до формування покривного зледеніння на території Сибіру і Антарктиди і стало одним з факторів, які запустили події масового вимирання біоти наприкінці середньої Пермі (пізньо-Гваделупське вимирання).

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

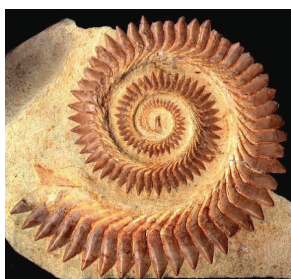
Зростання температур і посилення посух в пізній Пермї. В пізній Пермї почали рости середні глобальні температури навколишнього середовища (з +14⁰С до +21⁰С). При цьому в екваторіальній області скачок температур склав +5⁰С +7⁰С, тоді як в приполярних районах +10⁰С +20⁰С. Вважають, що це зростання температур було пов'язане з посиленням напружень стискання в Земній корі і підвищенням рівня Сонячної активності (почався черговий температурний макроцикл, пов'язаний з проходженням Сонячної системи через диск Галактики). Через спеку і зниження рівня моря в пізній Пермї були найсильніші посухи (екстрааридні умови). Крім того, почав падати рівень кисню (від 29% в пізній Пермї до 13% в наступному Тріасовому періоді). Можлива причина зниження концентрації кисню в атмосфері - зміна хімічного складу вивержених магм.

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

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

Морська біота в Пермському періоді

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



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



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

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



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

Наземна рослинність

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

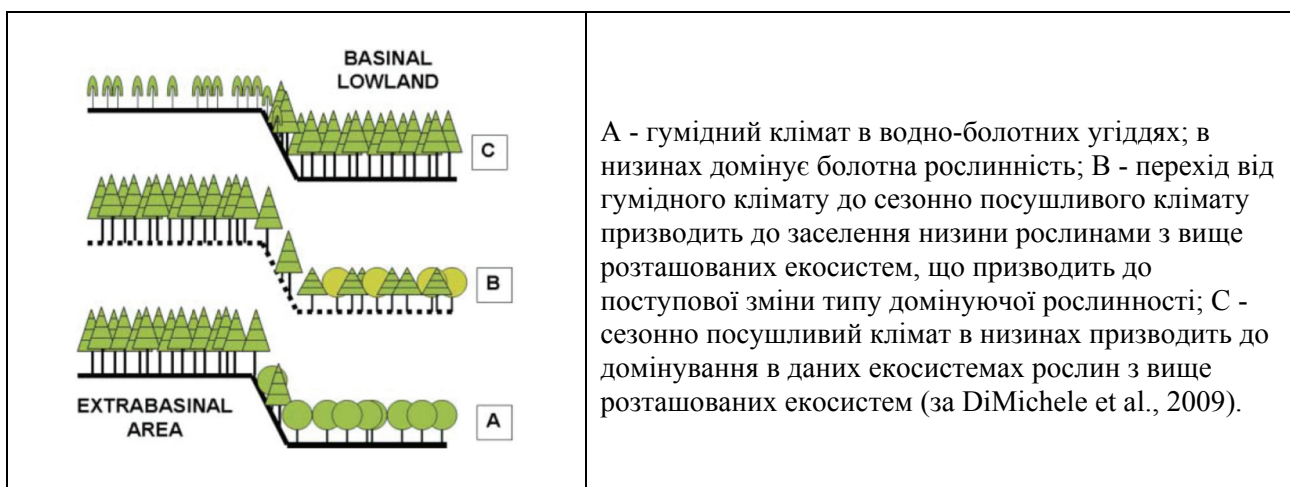
Wang J. з колегами (2012) на території внутрішньої Монголії в відкладеннях ранньої Пермі, що датуються приблизно 298 млн.р.т., виявили давній ліс площею близько 1000 м², похований під шаром попелу. У цьому лісі деревовиді папороті формували нижній ярус, а хвойні кордаїти (*Cordaites*) і деревовиді плауни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



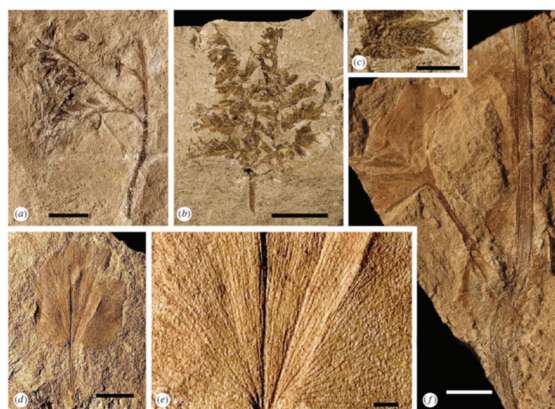
Реконструкція торфо-утворюючої лісової болотної екосистеми, похованої під шаром попелу у відкладеннях ранньої Пермі на території внутрішньої Монголії. Верхній ярус лісу представлений деревовидими плаунами сигіляріями (*Sigillaria*), нижній ярус - деревовидими папоротями *Marattialean*, для яких характерна бура коренева мантія, що звисала з нижньої частини стебла і мертві листя, опущені до низу. Інший компонент нижнього ярусу даного лісу - дерева *Noeggerathiales*, а також *Tingia*, *Pterophyllum* і *Taeniopteris*. Трав'янистий шар був незначний і представлений *Sphenophyllum*, який відноситься до вимерлої групи сфенопсід (sphenopsids), і *N. feminaeformis*, який відноситься до родини вимерлих зігоптерідієвих папоротей (*Zygopteridaceae*). В даному лісі шар торфу весь час був покритий шаром води в кілька сантиметрів, яка захищала його від окислення (за Wang et al., 2012).

Зміна флор на межі Карбон-Пермь пов'язана з посиленням посушливості клімату.

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



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



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

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

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

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

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

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

Комахи

Поява механізму галоутворення в тканинах листя як адаптація комах до посушливих умов в Пермському періоді. Серед фосилій рослин ранньо-Пермського періоду Schachat S.R. і Labandeira C.C. (2015) виявили гало-подібні структури, які в сучасних умовах формуються в тканинах листя під час розвитку личинок паразитичних комах. Припускають, що найпершими гало-утворювачами були *Protopsyllidiidae* (Hemiptera) і *Lophioneuridae* (Thripida). Велика частина ранньої Пермі - була посушливою епохою. Сучасні гало-подібні структури найбільш часто зустрічаються в посушливих екстра-тропічних умовах проживання, таких як пустелі. Аналіз фосилій пошкодженого комахами листя, фосилій самих комах і палеокліматичних даних дозволив авторам роботи пояснити екологічну експансію листового гало-утворення в ранній Пермі і подальшого поширення даного типу репродуктивної поведінки комах в пізній Пермі (за Schachat & Labandeira, 2015).

Давні комахи запилювали голонасінні рослини. Аналіз будови ротового апарату комах Пермського періоду показав, що вони запилювали давні голонасінні рослини. Така співдружність виникла ще в Девонському періоді, тобто практично відразу, після появи комах і голонасінних рослин. Більш того, деякі дані свідчать про те, що вже давні Ордовицькі мохи виділяли летючі речовини для залучення безхребетних і забезпечення розповсюдження їх спор.



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

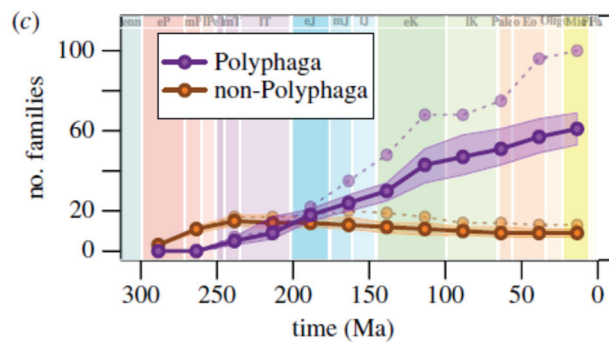
Поява жуків в ранній Пермі і їх незвичайна еволюційна стійкість до вимирання (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/519-thebeetles>). Згідно з методом молекулярного годинника - Жуки (ряд *Coleoptera*) з'явилися в ранній Пермі, близько 299 млн.р.т, тоді як згідно методу фосилій - скам'янілі залишки перших жуків датуються верхнім Карбоном (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). *NB! Як правило, якщо метод

молекулярного годинника дає більш пізні датування появи тієї чи іншої групи в порівнянні з методом фосилій - це свідчить про існування кількох подібних еволюційних груп, серед яких не всі залишили нащадків, що дожили до сьогоденних днів.

Сьогодні ряд Жуки (*Coleoptera*), який об'єднує близько 300 тисяч видів, вважається найчисленнішим і найбільш успішним серед комах. Smith D.M. і Marcot J.D. (2015) показали, що такий явний еволюційний успіх пояснюється не стільки швидкістю видоутворення в групі, скільки надзвичайною екологічною стійкістю жуків. Дослідникам вдалося з'ясувати, що починаючи з появи жуків в Пермському періоді, ця група послідовно характеризується найнижчими темпами вимирання на рівні родин. У інших тварин, для яких проводилися такі розрахунки - молюсків, коралів і хребетних тварин - швидкість вимирання окремих родин була набагато вищою. Якщо ж говорити про найбільший підряд жуків – Поліфагів (*Polyphaga*), то в ньому повністю вимерлі родини взагалі не відомі. Smith D.M. і Marcot J.D. (2015) вважають, що майже повна відсутність вимирання крупних груп серед жуків, швидше за все, пов'язана зі значною гнучкістю їх дієти, яка включає водорості, рослини та інших тварин.



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

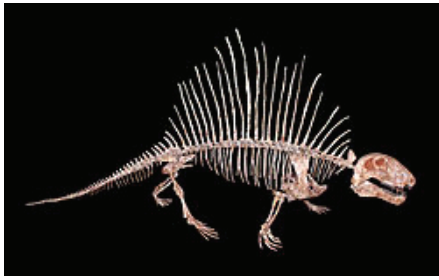


Зміна кількості родин жуків поліфагів і жуків - не поліфагів за останні 284 млн. років. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - кількість родин жуків - поліфагів (*Polyphaga*) і жуків - не поліфагів (*non-Polyphaga*). Пунктирною лінією вказані нестандартизовані дані (за Smith & Marcot,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

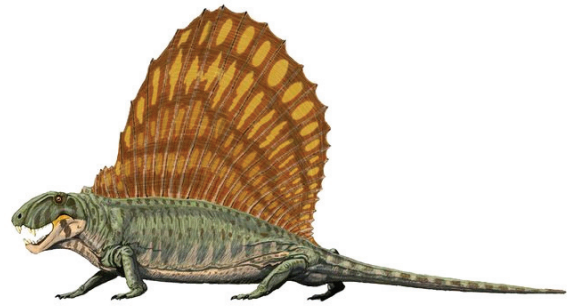
Є ще ряд факторів, які забезпечують жукам надзвичайну гнучкість і здатність адаптуватися до умов, що змінюються. Зокрема, розвиток жуків відбувається з метаморфозом, який дає їм велику екологічну пластичність: м'якотілі личинки можуть істотно відрізнитися від крилатих, покритих екзоскелетом дорослих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

Наземні хребетні тварини

Поява ранніх терапсид серед рептилій тероморфної лінії. Рання Пермь. В ранній Пермі серед хребетних на суші домінували рептилії тероморфної групи. У вологих екваторіальних лісах це були пелікозаври – хижі та рослинної дії рептилії, які досягали 3 м в довжину і мали «вітрило» на спині. Вважають, що це «вітрило» пелікозаври використовували для терморегуляції тіла. Одна з груп дрібнорозмірних пелікозаврів, які не мали «вітрила», мешкала в центрі сухих континентів і в ранній Пермі дала початок новій групі рептилій – терапсидам.



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

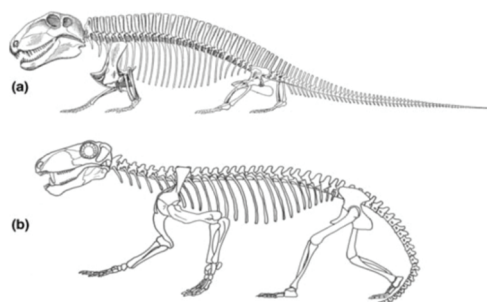


Dimetrodon grandis. Реконструкція (за <http://schools-wikipedia.org/images/1307/130762.jpg.htm>).

Найбільш примітивними серед терапсид вважають тетрацератопсів. У ранній Пермі тетрацератопси жили на рівнинах далеко від водойм і були дрібними хижаками (довжина черепа 10 см), у яких було відсутнє «вітрило» на спині. Серед анатомічних особливостей терапсид найбільш яскраві - це диференціація зубів і поява вторинного кісткового піднебіння, основною функцією якого стало відокремлення носових дихальних шляхів від ротової порожнини. Це – зменшило втрату вологи під час дихання тварини. Крім того – процес харчування перестав заважати процесу дихання. *NB! Вторинне кісткове піднебіння незалежно багаторазово з'являлося в різних лініях як тероморфних, так і завроморфних рептилій.



Тетрацератопс (*Tetraceratops insignis*) - примітивний невеликий хижий терапсид (довжина черепа 10 см). (<https://en.wikipedia.org/wiki/Tetraceratops>).



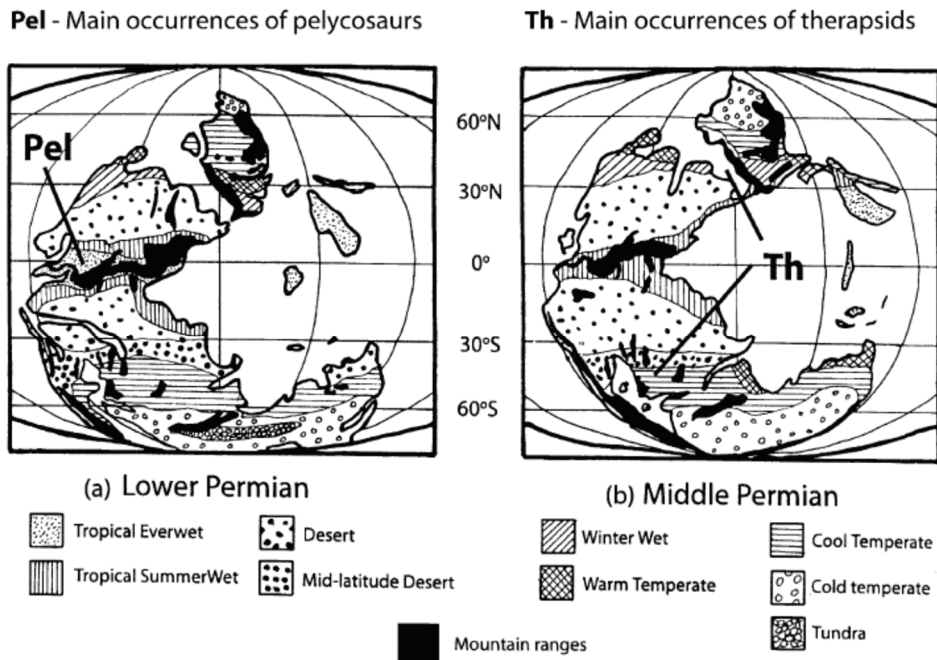
Реконструкція будови скелета: а – пелікозавра сфенакодона (*Sphenacodon*); б – гіпотетичного предкового терапсида (за Kemp, 2006).

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



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

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



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

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



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

Горгонопси (*Gorgonopsia*). Середня – пізня Пермь. Хижі горгонопси - представники продвинутих терапсид тероморфної лінії еволюції. Розміри тіла від 1 м до 4 м. Вторинне піднебіння відсутнє. Відмінною особливістю є «шаблезубий» тип зубної системи, з практично повним зникненням закликкових зубів. Група екологічно була аналогом шаблезубих кішок. Спеціалісти вважають, що серед горгонопсів спостерігалась значна екологічна різноманітність. Зокрема, частина видів могла бути напівводними хижачками, можливо, навіть

мисливцями за водною здобиччю. У деяких горгонопсів відомі відбитки м'яких тканин на верхівці черепа, що трактуються як електрорецептори. Серед сучасних примітивних ссавців електрорецептори є у качкодзьоба. Таким чином, такі горгонопси могли полювати у воді. Горгонопси населяли екосистеми середньої-пізньої Пермі. Наприкінці Пермського періоду – горгонопси вимерли (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



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



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

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

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

Поширення в пізній Пермі теплокровних терапсид. Проблема появи теплокровності - є однією з найбільш інтригуючих в палеоекології і палеонтології. Хоча, фізіологічні процеси, як правило, не залишають значних фосилізованих слідів, однак, палеонтологи ідентифікували структури, асоційовані прямо або опосередковано з ендотермічним метаболізмом, і які зберігаються у вигляді фосилій. Наприклад, будова носових раковин і фіброламельярних кісток. Носові раковини є складною хрящовою структурою, яка виступає зі стіни носової порожнини. Носові раковини зустрічаються у більшості сучасних амніот і мають значну складність у птахів і особливо - у ссавців. За допомогою порівняльної фізіології багато років тому було встановлено, що респіраторні носові раковини є адаптацією, що захищає організм від зневоднення у тварин з високим метаболічним рівнем, оскільки ці раковини зменшують вміст води в повітрі, що видихається за рахунок механізму конденсації (оскільки в носовій камері температура нижча, ніж температура решти частин тіла). За винятком спеціалізованих ендотерм, таких, як морські ссавці, носові камери є ключовою ознакою ендотемічного

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

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

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

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

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

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

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

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

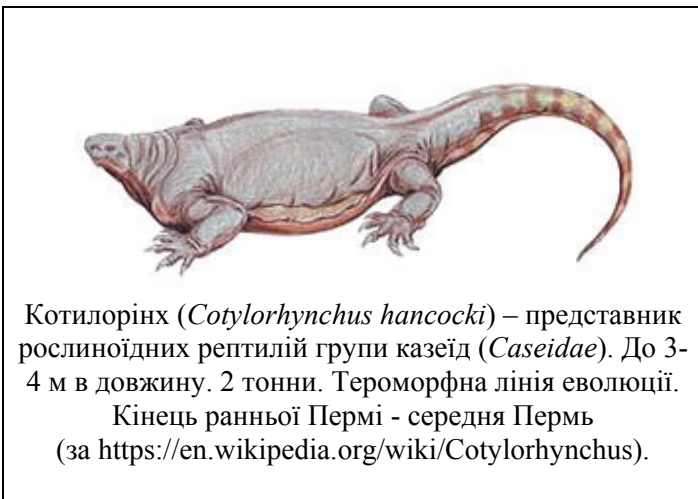
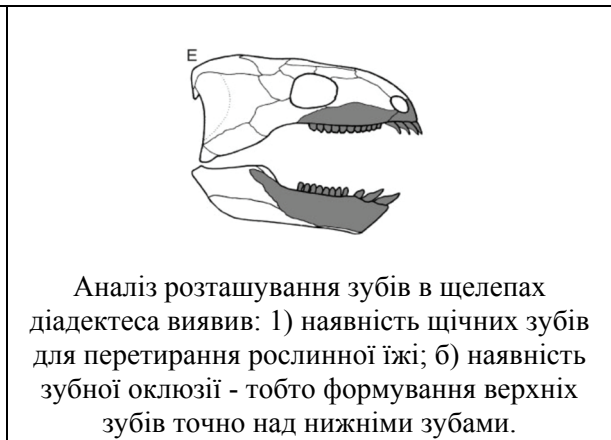
Автори дослідження підкреслюють, що всі інші представники казеїд - вже були рослинними і тільки найдавніша казеїда - *Eocasea martini* - ще була комахоїдною твариною, про що свідчить будова її зубів. Приблизно в цю ж епоху і в інших лініях наземних хребетних відбувався перехід від харчування тваринною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



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

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

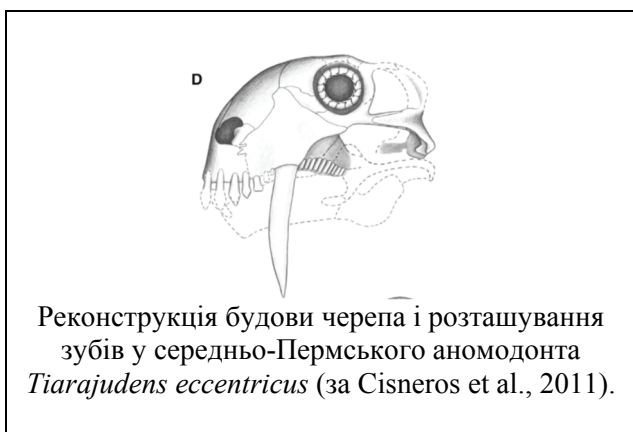
Поява зубної оклюзії у наземних тетрапод. Зубна оклюзія – процес, в результаті якого зуби верхньої щелепи стикаються з зубами нижньої щелепи - з'явилася вперше у амніот і їх близьких родичів на межі Кам'яновугільного і Пермського періодів приблизно 300 млн.р.т. Ця еволюційна інновація дозволяє радикально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



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

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

Дуже цікавою групою аномодонтів були дицинодонти. Розміри їх тіла коливались від 20 см до 4,5 метрів, у цих тварин спостерігалась часткова або повна редуція зубів (часто були присутні верхні ікла), верхня щелепа була покрита роговим чохлам (за <https://uk.wikipedia.org/wiki/>).



Дермальні кістки крупних рептилій. Травоїдні рептилії скутозаври. Пізня Пермь. Рослинноїдні примітивні рептилії скутозаври (група парарептилій) досягали великих розмірів - довжина їх тіла перевищувала 3 м, а маса - 600 кг. Скутозаври мали панцир у вигляді шийного щита і окремих тулубових остеодерм, іноді дослідники вказують на наявність щита над тазовою областю (звідси назва - «щитоящер» від лат. Scutum - «щит»). Є конічні остеодерми у вушній області (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

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

Таким чином, тіло скутозавра було захищене не лише неповним зовнішнім кістковим панцирем, але й кістковими пластинами, зануреними в шкіру. Слід зазначити, що такі підшкірні кісткові пластини знайдені у багатьох рептилій Кам'яновугільного і Пермського періодів. Ці пластини були тісно обплетені кровоносними судинами і дослідники вважають, що їх основна роль була - депонування надлишку вуглекислоти. Відомо, що в Карбоні і Пермі в навколишньому середовищі був надлишок кисню, що автоматично призводило до зниження інтенсивності вентиляції легенів для уникнення гіпероксигенації, а це в свою чергу сприяло затримці вуглекислого газу в організмі і закисненню внутрішньоорганізмного середовища.

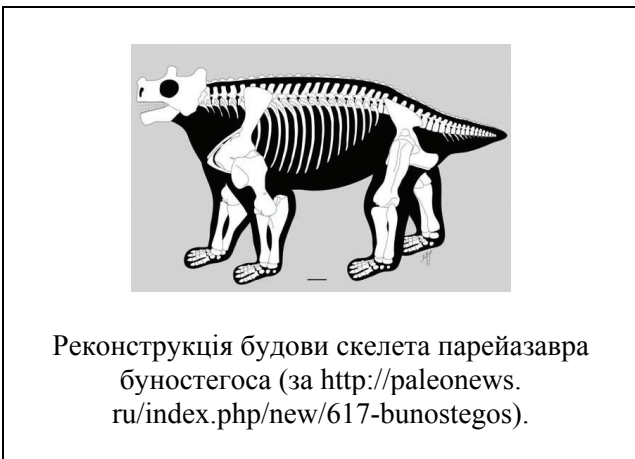
Саме для уникнення гіперацидозу, пов'язаного з гіперкапнією, і служили підшкірні кістки Палеозойських рептилій. NB! Цікаво, підшкірні кістки амфібій і рептилій - є гомологічними чи аналогічними структурами?



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

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

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



Як вважають вчені, саме незвичайна для рептилій будова кінцівок дозволяла буностегосам виживати в пустелях Пангеї - там, де не зміг би існувати жоден їх родич:

оскільки завдяки такому розташуванню кінцівок вони могли здійснювати далекі переходи в пошуках їжі і води. При цьому Turner M.L. з колегами (2015) підкреслюють, що в цю ж епоху в багатьох лініях рептилій було виявлено в тій чи іншій мірі зміну положення кінцівок тварин відносно тулуба (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/617-bunostegos>; Turner et al., 2015).

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



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

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



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

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

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



Реконструкція зовнішнього вигляду клаудіозавра (*Claudiosaurus germaini*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Claudiosaurus>).

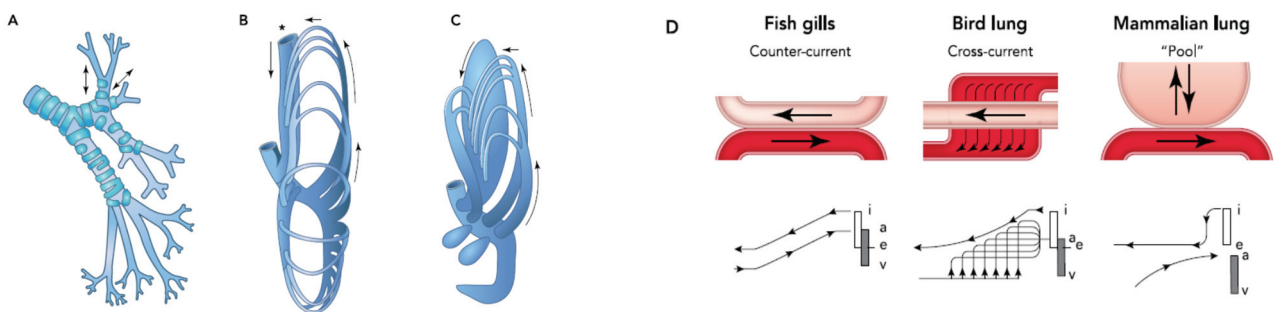
Панування в Пермському періоді тероморфної лінії рептилій. У Пермському періоді панували рептилії тероморфної лінії (тобто ті, які наприкінці Пермського періоду дали початок першим примітивним ссавцям). Вони становили 75% видового складу всіх рептилій. Решта 25% були представлені рептиліями завроморфної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

Принципові відмінності в організації дихальної системи тероморф і завроморф.

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

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

Farmer C.G. (2015) підкреслює, що висока концентрація кисню в атмосфері в Кам'яновугільному періоді і в більшій частині Пермського періоду не сприяла селекції, спрямованій на зменшення товщини газообмінного бар'єру і сприяла появі гомогенного бронхо-альвеолярного дизайну, тоді як редукція рівня кисню в наступні епохи - спрямувала селекцію в сторону формування гетерогенних легень з екстремально тонким бар'єром газообміну.



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

Ці відмінності в дизайні легень можуть пояснити загадку екоморфологічної диференціації мезозойських ссавців: всі вони були малорозмірними тваринами, які не посідали екологічні ніші, що вимагають значних аеробних можливостей організму. Бронхо-альвеолярні легені і гіпоксія Мезозою обмежили поширення ссавців в екологічні ніші великорозмірних тварин, як і в інші ніші, що вимагають значних аеробних можливостей організму, зокрема - в екологічну нішу, що вимагає активного польоту. Більш того, гіпоксія, мабуть, стала тим селективним фактором, який сприяв появі у тероморфної лінії рептилій парасагітального

розташування кінцівок щодо тіла, діафрагми і зменшених розмірів еритроцитів - інновацій, які сприяли посиленню вентиляції організму і більш високій швидкості дифузії газів в легенях (за Farmer, 2015).

*NB! В лінії терапсид, як і в деяких лініях завроморфних рептилій, відбулась зміна розташування кінцівок відносно тулуба – від латерального у предкової групи до сагітального (т.т. під тулубом) у продвинутих терапсид. Це не тільки полегшило рух тварини по поверхні землі, але й сприяло більш ефективному диханню під час полювання, оскільки під час погоні за здобиччю при латеральному розташуванні кінцівок – звивисті рухи тіла заважали процесу дихання.

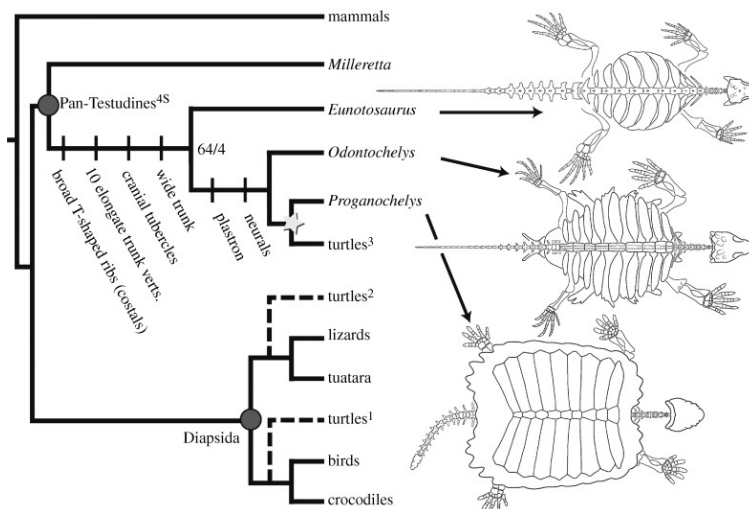
Отруйність предків ссавців (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/600-ichibengops>). Аналіз викопної фауни Африки (пізня Пермь) дозволив Huttenlocker A.K. з колегами (2015) виявити раннього предка ссавців, оснащеного отруйними зубами - *Ichibengops munyamadziensis*.



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

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

Еунотозаври. Походження черепах. Середня Пермь. Lyson T.R. з колегами (2010) проаналізували бази даних, які розглядають походження черепах і дійшли висновку, що базові черепахи *Proganochelys quenstedti* мають предка, який належав лінії *Pan-Testudines* і їх найбільш близькими родичами є середньо-Пермські еунотозаври (за Lyson et al., 2010).



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

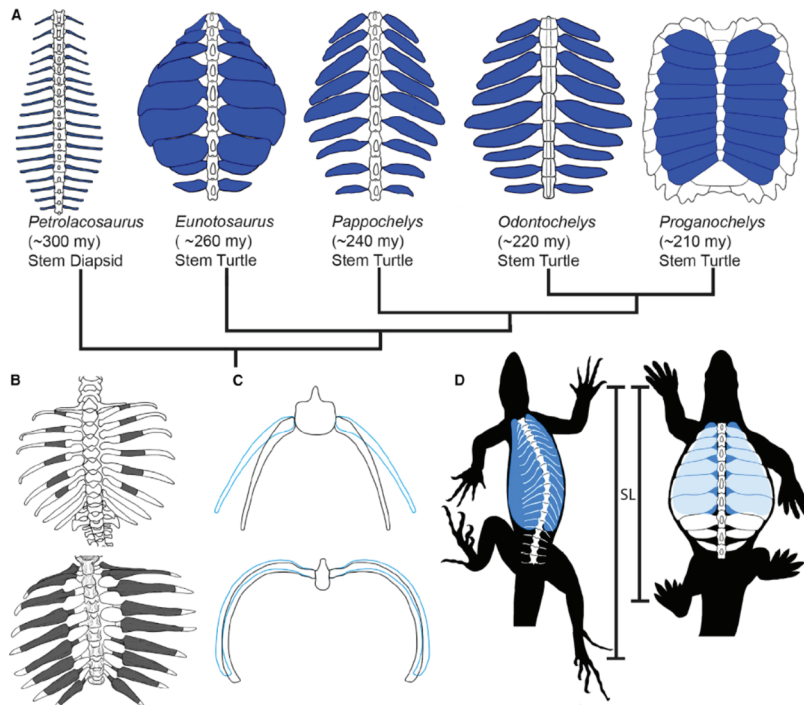


Фосилії еунотозавра (*Eunosaurus africanus*).
Середня Пермь (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Eunosaurus>).



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

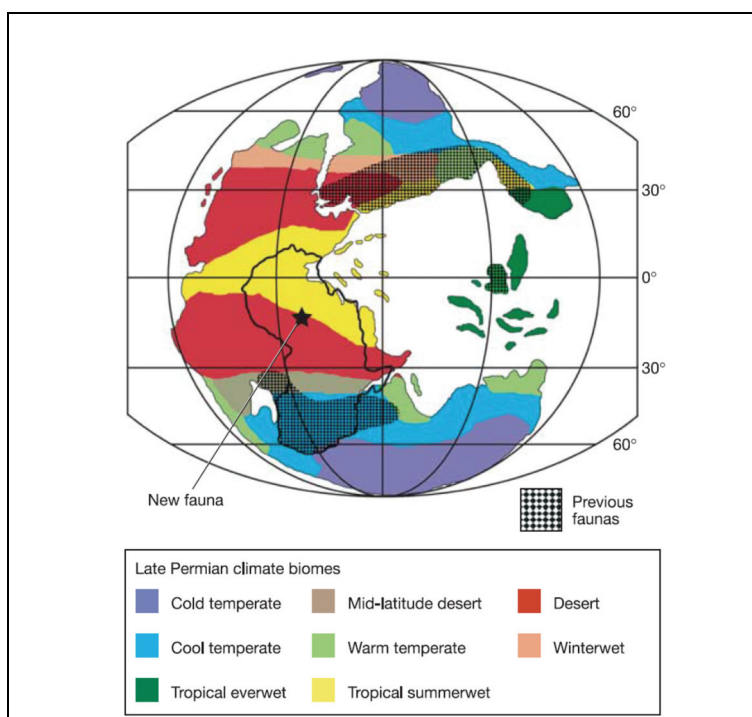
Перші елементи панцира черепах з'явилися як комплекс адаптацій до риючого способу життя. Панцир служить сучасним черепахам для захисту тіла. Дані ембріогенезу та аналіз фосилій свідчать про те, що першим кроком на шляху формування панцира черепах стало розширення ребер - приблизно за 50 млн. років до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



Еволюція панцира черепах і пов'язаних з ним респіраторних і локомоторних обмежень: поява розширених спинних ребер (на рис. А - вказані блакитним кольором) спричинила виникнення значних респіраторних і локомоторних витрат організму. Де: А - еволюційна історія формування розширених спинних ребер і панцира, заснована на фосиліях; В - розвиток панцира у сучасної Кайманової черепахи (*Chelydra serpentina*) свідчить про те, що окостеніння (вказано темно-сірим кольором) і розширення ребер починається на ранніх стадіях розвитку організму; С - порівняння амплітуди руху дорзальних (блакитна лінія) і вентральних (чорна лінія) частин ребер свідчить про те, що розширення ребер, виявлене у ранніх базових ліній черепах - еунотозавра (внизу) (*Eunosaurus*), папохеліса (*Pappochelys*)

і одонтохеліса (*Odontochelys*), дає менш ефективну вентиляцію легень в порівнянні з предковою групою рептилій внаслідок механічного конфлікту, створюваного розширеними ребрами, які перекриваються; D - згинання тіла у древньої предкової лінії рептилій допомагало переміщенню тварин в просторі (на малюнку зліва наведений базовий амніот - лепідозавр); розширення ребер у базових черепах (праворуч наведено будову еунотозавра) - збільшує ригідність тіла, що знижує здатність до згинання тіла і вкорочує ширину кроку тварини і уповільнює її переміщення (на схемі вказано буквами SL - stride length; на схемі D - блакитним кольором вказані легені (за Lyson et al., 2016).

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



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

Масові вимирання біоти в Пермському періоді

Хронологія масових вимирань та екосистемних криз в Пермському періоді: 1) Олсоновське масове вимирання біоти, кінець ранньої Пермь, 270 млн.р.т.; 2) пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти, кінець середньої Пермь, 260 млн.р.т.; 3) пізньо-Пермська екосистемна криза, пізня Пермь, 259 - 250 млн.р.т. 4) термінальне Пермське масове вимирання біоти, 250 млн.р.т.

Олсоновське масове вимирання біоти

Посухи призвели до масового вимирання біоти в ранній Пермь. Наприкінці ранньої Пермь, приблизно 270 млн.р.т. відбулось масове вимирання біоти (т.зв. Олсоновське вимирання): через різкий підйом температур і зниження рівня моря почались сильні посухи, що призвело до загибелі лісів-боліт і 65% всіх хребетних тварин. В морях в дану епоху було виявлено зниження різноманітності хрящових риб і зміна фаун кісткових риб. Точні причини, які запустили Олсоновське вимирання біоти, не відомі. Однак, ці події супроводжувалися високим рівнем кислотності аквальних екосистем, що дозволяє припустити роль вулканізму в ініціюванні Олсоновського вимирання. Найбільш близькими за часом до кордону між ранньої та середньої Перм'ю були виверження в північно-західній Африці, 275 млн.р.т. (територія

Латлендської виверженої провінції), що супроводжували відкол Кіммерії і початок формування океану Неотетіс. *NB! За різними стратиграфічними даними межа між ранньою та середньою Перм'ю знаходиться в інтервалі 273 - 270 млн.р.т. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Олсоновське вимирання біоти пережили посухостійкі організми. Крім того, в екосистемах почали домінувати дрібно розмірні тварини (т.зв. «ліліпутний ефект масових вимирань біоти»).

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

Пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти

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

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

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

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

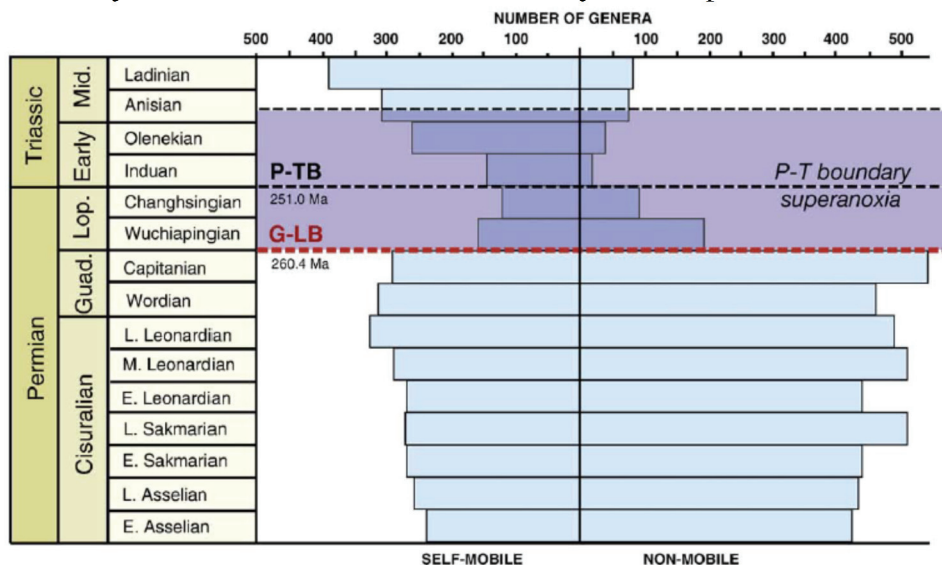
Іллаварський геомагнітний реверсійний цикл і пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти. Середня Пермь. В середній Пермі в Капітанську епоху на Землі почався Пермо-Триасовий магнітний суперхрон, в ході якого багато разів мінялися місцями Північний і Південний магнітні полюси Землі внаслідок нестабільності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

Isozaki Y. (2009) звернув увагу на той факт, що інтенсивний плюмовий вулканізм і пізньо-Гваделупське масове вимирання біоти відбулись приблизно через 5 млн. років після

Ілларварської реверсії магнітних полюсів і початку циклу нестабільності магнітних полюсів Землі. Isozaki Y. (2009) припустив, що початок формування суперплюму дестабілізував зовнішнє розплавлене металеве ядро Землі, що запустило суперхрон нестабільного магнітного поля Землі. Нестабільність геомагнітного динамо Землі спровокувала ослаблення магнітного поля Землі, і, як наслідок, - відбулося проникнення космічного випромінювання в атмосферу. Це випромінювання іонізувало атмосферний азот, що сприяло його агрегації в хмари, які значно підвищили альbedo атмосфери, що і призвело до охолодження Землі (оскільки сонячні промені не проникали на Землю). В результаті - почалось т.зв. похолодання Камури (Kamura cooling event). При цьому, за розрахунком Isozaki Y. (2009), суперплюму знадобилось близько 5 млн. років для підйому до поверхні Землі.

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

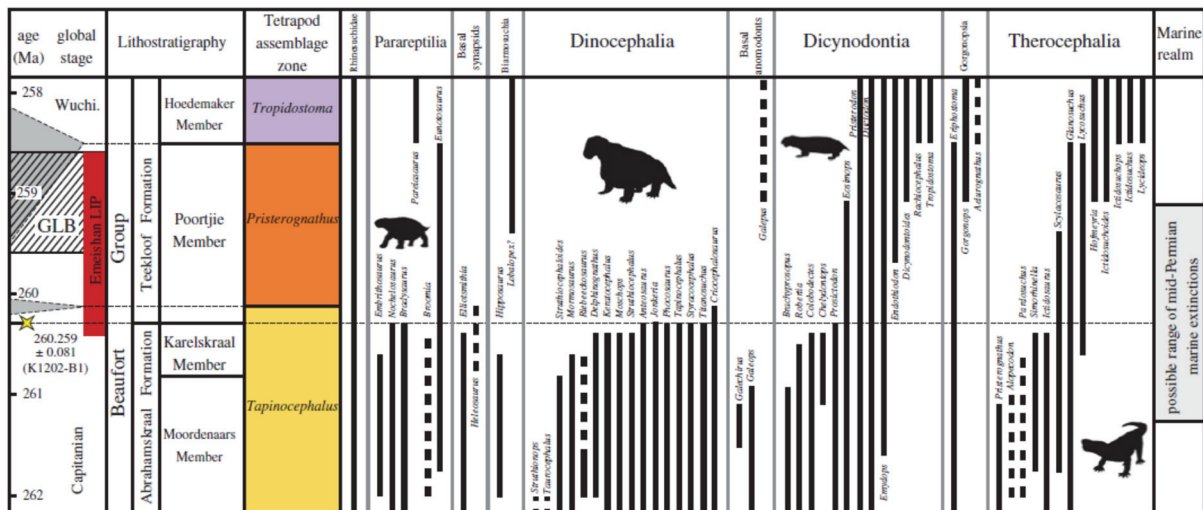
NB! Зверніть увагу! Емейшанське виверження було глибинним (про це свідчить винос на поверхню Землі рідкоземельних металів) і повинно було призвести до зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі. Однак, цього не сталося. Чому? З одного боку, цілком можливо, що виверження були підводні - а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



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

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

Емейшанським вулканізмом, термінальним Гваделупським вимиранням морської біоти і вимиранням диноцефалових терапсид на суші (за Day et al., 2015).

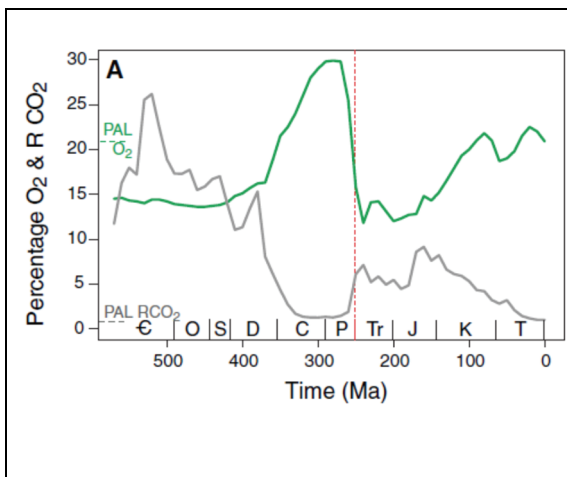


Стратиграфічне поширення наземних тетрапод на кордоні між середньою і пізньою Перм'ю на території південної Африки. Горизонтальною пунктирною лінією вказано часовий інтервал пізньо-Гваделупського вимирання біоти. Дані по вимиранню морської біоти взяті з літературних джерел, цитованих у роботі (за Day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

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

Через спеку, посуху, нестачу кисню в навколишньому середовищі - в екосистемах пізньої Пермї почалась тривала (9-8 млн. років) екосистемна криза, в ході якої почалась зміна фаун. Наприклад, в морях в Палеозої панували брахіоподи, але в пізній Пермї їх витіснили двостулкові молюски як організми, більш стійкі до нестачі кисню. З'явилися нові групи хребетних тварин, що мали більш досконалу дихальну систему: так, у продвинутих терапсид зміни в розташуванні діафрагми зробили процес дихання більш ефективним і т.н. *NB! У амфібій і рептилій діафрагма розташовується вище легень і сприяє видаленню з них повітря під час видиху. У продвинутих терапсид, через потребу в покращенні вентиляції легень, діафрагма почала формуватися під легенями: її опускання сприяє глибокому вдиху, що в підсумку, покращує газообмін тварини з середовищем.

Пізньо-Пермська криза була викликана гіпоксією і потеплінням клімату. Huey R.V. та Ward P.D. (2005) досліджували наземних хребетних пізньої Пермї і показали, що криза в наземних екосистемах почалась задовго до термінальної Пермської катастрофи і була спровокована гіпоксією і потеплінням клімату.



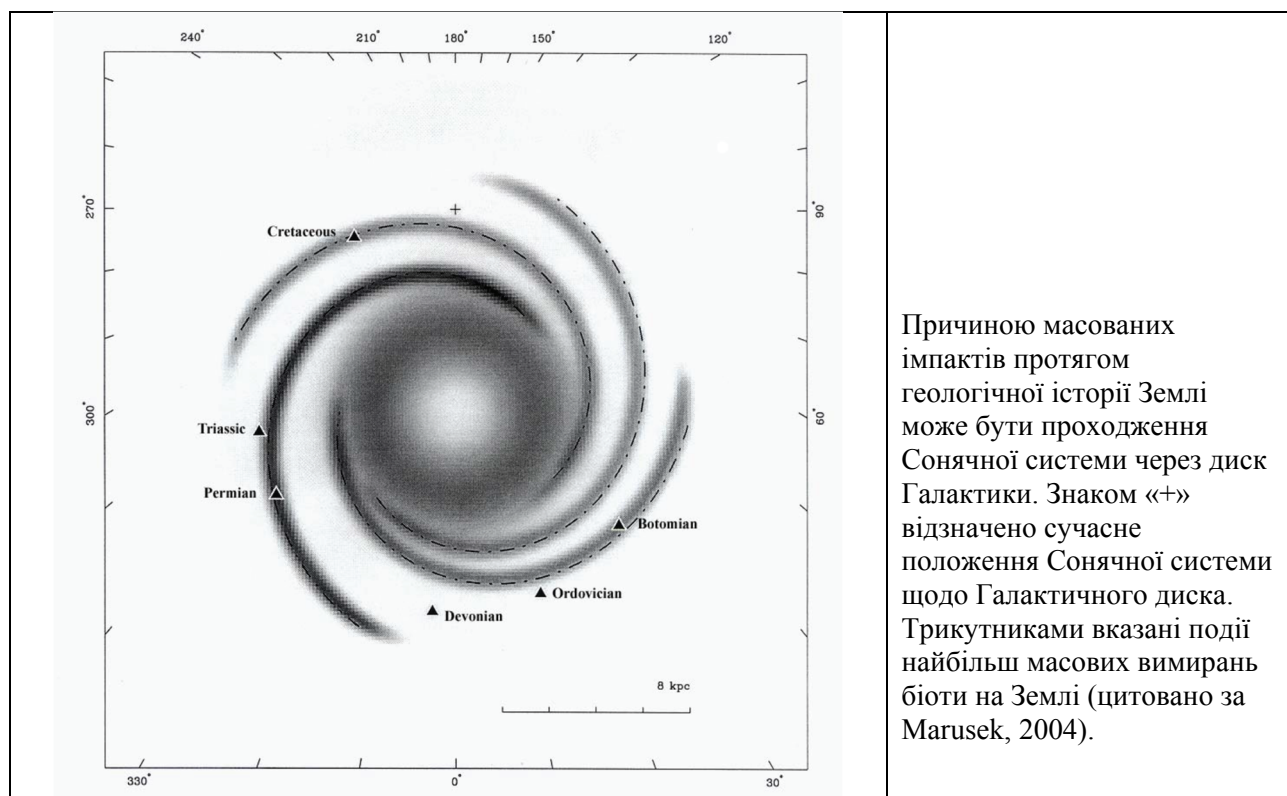
Зміна концентрації кисню і вуглекислого газу в навколишньому середовищі за останні 540 млн. років. Де: по осі ОУ - рівень кисню, O₂ (зелена крива) і рівень вуглекислого газу в навколишньому середовищі, CO₂ (сіра крива) в порівнянні з сучасним вмістом даних газів в атмосфері (горизонтальні пунктирні лінії на графіку PAL O₂, PAL CO₂); по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. Глобальна гіпоксія почалась в пізній Пермї. Термінальне Пермське вимирання біоти вказано вертикальною червоною пунктирною лінією. NB! Мінімальний рівень кисню в Триасі відповідає сучасній концентрації кисню на висоті 5 км (цитовано за Huey & Ward, 2005).

Така зміна умов навколишнього середовища спровокувала стиснення допустимих висотних екологічних ніш проживання до територій, що знаходяться на рівні моря. Дослідження, проведені авторами роботи, показали, що висотне обмеження ніш проживання сприяло редукції різноманітності ніш проживання, призвело до фрагментації і ізолювання популяцій і стало однією з причин вимирання наземних хребетних в пізній Пермі (за Huey & Ward, 2005).

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

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

Причина пізньо-Пермської пролонгованої екосистемної кризи – система позаземних імпаکتів. Дослідження, проведені Marusek J.A. (2004), свідчать про те, що останні 5-8 млн. років Пермського періоду супроводжувались серією імпактних ударів.



Ці удари були досить інтенсивними, щоб порушити стабільність земної кори і викликати розрив кори в протилежній частині Земної кулі, що в свою чергу призвело до масованого вилуву базальтових магм в Південному Китаї (Емейшанська трапова провінція) і в Сибіру (Сибірська трапова провінція). Дегазація вивержених магм призвела до закислення навколишнього середовища і спровокувала кілька хвиль масових вимирань біоти (за Marusek, 2004).

Термінальне Пермське вимирання біоти

Наприкінці Пермського періоду відбулось масове вимирання видів (наймасштабніше з усіх, які знала Земля). Зникло 96% видів морських організмів і 70% видів наземних організмів. Ця катастрофа стала другим відомим масовим вимиранням комах, в результаті якого вимерло 83% видів комах (*NB! Перше вимирання комах було зареєстроване під час т.зв. Хангенберзької події наприкінці Девонського періоду).

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

Катастрофічні причини термінального Пермського вимирання видів:

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



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



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

Крім того, вулканічні оксиди сірки легко досягали стратосфери і руйнували озоновий екран, що призвело до надмірного опромінення організмів УФ-В променями і стало однією з причин накопичення мутацій (виявлених у фосилізованих матеріалах кінця Пермського періоду). Другою причиною мутагенності навколишнього середовища в пізній Пермі - було іонізуюче випромінювання вивержених магм. Так, наприкінці Пермі у відкладеннях замість одиночних спор - масово виявляють тетради спор лікопсид (спорових плауновидих рослин), які не розійшлись одна від одної під час формування. Причини - надлишкове УФ-В опромінення наземних флор через руйнування стратосферного озонового екрану вулканічними газами, які вивергались в ході Сибірського трапового вулканізму.

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



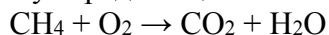
Кратер Землі Уїлкса - геологічне утворення, розташоване під крижаним щитом Антарктиди, в районі Землі Уїлкса, що має діаметр близько 500 км. Вважають, що це гігантський метеоритний кратер. У 2006 р. за даними вимірювань гравітаційного поля Землі супутниками GRACE був виявлений масивний концентрат діаметром близько 300 км, навколо якого, за даними радіолокації, знаходиться велика кільцева структура. Така комбінація характерна для ударних кратерів (за https://ru.wikipedia.org/wiki/Кратер_Земли_Уилкса).

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

в) вихід метану з дна океанів через підвищення температури океанічної води (встановлений на підставі значної негативної екскурсії показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в геогоризонтах термінальної Пермі). Причиною роста придонних температур

могло бути як пізньо-Пермське різке потепління клімату, так і зміна характеру океанічних течій, внаслідок якої до придонних шарів океану потрапили теплі приповерхневі води.

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



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

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

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

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

Термінальне Пермське закислення океану. Clarkson M.O. з колегами (2015), використовуючи дані по величині фракціонування ізотопів бору-11 і вуглецю-13 в морських карбонатах, реконструювали значення рН морської води в пізній Пермі - ранньому Тріасі. Проведені дослідження показали, що: а) у пізній Пермі океанічні води були лужними і мали високу буферну ємність; б) перша фаза термінального Пермського вимирання збіглася з повільною ін'єкцією вуглекислого газу в атмосферу; при цьому значення кислотності (рН) океанічної води залишились незмінними; в) під час другого імпульсу вимирань відбувся швидкий і масований викид вуглекислого газу до атмосфери, що призвело до різкої ацидифікації океанічної води і запустило вимирання сильно-кальцифікованої морської біоти (за Clarkson et al., 2015).

Аноксія передувала термінальному Пермському масовому вимиранню біоти, але не була тривалою. Brennecka G.A. з колегами (2011) проаналізували зміни показника ізотопного фракціонування урану-238 ($^{238}\text{U}/^{235}\text{U}$, т.т. $\delta^{238}\text{U}$) і зміни співвідношення Th/U в карбонатах геогоризонта, що відповідає термінальному Пермському вимиранню біоти на території південного Китаю. Проведені дослідження виявили в геогоризонті масового

вимирання: а) зниження значень показника ізотопного фракціонування урану з -0,37 ‰ до -0,65 ‰, що свідчить про експансію океанічної аноксії, а також б) показали зростання значень відношення Th/U, що свідчить про зниження концентрації урану в океанічній воді. Використовуючи масову балансову модель, автори роботи встановили, що виявлений ізотопний зсув є результатом шестиразового збільшення переходу урану в аноксичні фракції, що означає відповідне зростання аноксичності океану. Аноксія в океані збіглась за часом або дещо передувала масовому вимиранню біоти і тривала близько 40 000 - 50 000 років під час епохи вимирань. Результати, отримані авторами роботи, не збігаються з гіпотезами, що раніше висувались, про тривалий період аноксії всього океану перед термінальним Пермським вимиранням біоти (за Brennecke et al., 2011).

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

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

Колапс морських екосистем наприкінці Пермського періоду розпочався з дна. Дослідження, проведені He W.H. з колегами (2015), показали, що наприкінці Пермського періоду глибоководні брахіоподи зникли раніше, ніж брахіоподи - мешканці мілководь. Це свідчить про те, що несприятливі умови середовища спочатку торкнулися глибоководних місць проживання, і лише пізніше поширилися на прибережні води. Такі зміни умов проживання пояснюються масованими вулканічними виверженнями, в результаті яких спочатку відбувається стратифікація океану і формується хемоклін в глибинних водах, що призводить до зникнення глибоководного морського бентосу. Потім хемоклін швидко мігрує вгору і поширюється на мілководдя, викликаючи масове вимирання мілководного морського бентосу (за He et al., 2015).

Мутагенність навколишнього середовища під час термінального Пермського вимирання біоти. В ході термінальної Пермської екологічної катастрофи в наземних екосистемах сталась вибіркова втрата переважно деревної рослинності. Найменше постраждали трав'янисті плауни. Вважають, що саме виживання трав'янистих плаунів зіграло піонерну роль у наступному відновленні порожніх просторів Пангеї, які втратили ліси.

Одночасно, Visscher H. з колегами (2004) встановили, що мікроспори цих плаунів представляли собою нерозділені тетради, що свідчить про нездатність даних рослин завершити нормальний процес формування спор. Вочевидь, розмноження цих плаунів відбувалось лише вегетативним шляхом. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що під час глобальної Пермської екологічної катастрофи екосистеми знаходились в умовах хронічного мутагенезу. Наприкінці Пермського періоду в ході Сибірського трапового вулканізму масована емісія до атмосфери органо-галогенів призвела до руйнування озонового екрану в стратосфері, що викликало хронічне опромінення наземних екосистем жорстким

ультрафіолетом. А пролонгована дія ультрафіолетового випромінювання стала однією з причин повсюдного зростання рівня мутацій у наземних рослин.



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

Термінальна Палеозойська дестабілізація наземних екосистем: гіперактивність грибів. Пізньо-Пермські депозити повсюдно характеризуються безпрецедентним поширенням залишків грибів. Таке поширення грибів може свідчити про надмірне накопичення мертвої деревної маси і про дестабілізацію і подальший колапс наземних екосистем. А причиною смерті лісів вважають зміну хімічного складу атмосфери внаслідок масованого виверження базальтових магм в Сибіру (за Visscher et al., 1996).




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

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

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

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

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

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

Вважають, що причиною поступового збіднення розмаїття комах був т.зв. еволюційний стазис: стан, коли нові родини перестають з'являтися, а старі продовжують жити, як і раніше, і вимирати з тією ж швидкістю. О.П. Расніциним була запропонована концепція адаптивного компромісу, згідно якої, якщо всі процеси в організмі узгоджені і гармонійні, то змінити в ньому щось одне, не торкнувшись за корелятивним правилам і інших параметрів організму, дуже важко. При цьому корелятивні зміни, що з'являються, практично завжди є не адаптивними і таким чином – шкідливими для організму. Виникнення таких шкідливих змін в будові або в параметрах функціонування організмів в стресових умовах навколишнього середовища – може призвести до загибелі організмів. Тому в кризові епохи спостерігається ситуація еволюційного стазису.

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

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Пермському періоді. Фактори, які призвели до початку відокремлення Кіммерії від Гондвани.
2. Зміни розташування Південного полюсу в Пермському періоді.
3. Хімічний склад атмосфери в Пермському періоді. Причини початку атмосферних гіпоксій в пізній

Пермі.

4. Кліматичні умови в ранній, середній і пізній Пермі. Причини Камурського похолодання. Причини надвисоких температур в пізній Пермі.
5. Наземна рослинність в Пермському періоді. Сукцесійна заміна вологолюбних біомів на посухостійкі.
6. Стратегія галоутворення у комах як адаптація до посушливих умов існування.
7. Причини надзвичайної екологічної стійкості груп жуків до вимирань.
8. Сукцесійні зміни груп тероморфних рептилій протягом Пермського періоду, пов'язані зі змінами кліматичних умов на території Пангеї.
9. Поява теплокровності у тероморфній лінії рептилій в Пермському періоді.
10. Відмінності між Палеозойсько-Мезозойською та сучасними трофічними пірамідами як причина нестабільності давніх екосистем.
11. Поширення рослиноїдних тетрапод в ранній-середній Пермі. Фактори, необхідні для переходу хижих тварин до харчування рослинами.
12. Функції дермальних кісток у крупних рептилій Карбонового і Пермського періодів.
13. Зміна характеру розташування кінцівок відносно тулуба у парейазаврів групи буностегосів як адаптація до пересування по пустелі.
14. Перша поява біпедальних тетрапод. Екологічні переваги біпедальної локомоції у тварин.
15. Екологічні фактори, які сприяли появі здатності до польоту у рептилій в Пермі.
16. Екологічні причини появи вторинно-водних рептилій в Пермському періоді.
17. Причини домінування в Пермських екосистемах тероморфних, а не завроморфних рептилій.
18. Поява лінії еунотозаврів – предкової групи для черепах.
19. Екологічні причини ендемізму наземних фаун тетрапод в пізній Пермі.
20. Причини і наслідки Олсоновського масового вимирання біоти наприкінці ранньої Пермі.
21. Гваделупське масове вимирання біоти в наприкінці середньої Пермі.
22. Причини екосистемної кризи в пізній Пермі.
23. Причини і наслідки термінального Пермського масового вимирання біоти.

Література:

- Аристов Д., Расницын А. Насекомые в палеозое // *Природа*. – 2015. № 5.
- Basu A.R., Petaev M.I., Poreda R.J., Jacobsen S.B., Becker L. Chondritic meteorite fragments associated with the Permian-Triassic boundary in Antarctica // *Science*. – 2003. – Vol. 302(5649). – P. 1388 - 1392.
- Benton M.J. The origins of modern biodiversity on land // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2010. – Vol. 365(1558). – P. 3667 - 3679. doi: 10.1098/rstb.2010.0269.
- Berman D.S., Reisz R.R., Scott D., Henrici A.C., Sumida S.S., Martens T. Early Permian bipedal reptile // *Science*. – 2000. – Vol. 290(5493). – P. 969 - 972.
- Bethoux O. The earliest beetle identified // *J. Paleontology*. – 2009. – Vol. 83(6). – P. 931 – 937.
- Brennecke G.A., Herrmann A.D., Algeo T.J., Anbar A.D. Rapid expansion of oceanic anoxia immediately before the end-Permian mass extinction // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2011. – Vol. 108(43). – P. 17631 - 17634. doi: 10.1073/pnas.1106039108.
- Cisneros J.C., Abdala F., Rubidge B.S., Dentzien-Dias P.C., Bueno Ade O. Dental occlusion in a 260-million-year-old therapsid with saber canines from the Permian of Brazil // *Science*. – 2011. – Vol. 331(6024). – P. 1603 - 1605. doi: 10.1126/science.1200305.
- Clarkson M.O., Kasemann S.A., Wood R.A., Lenton T.M., Daines S.J., Richoz S., Ohnemüller F., Meixner A., Poulton S.W., Tipper E.T. Ocean acidification and the Permo-Triassic mass extinction // *Science*. – 2015. – Vol. 348(6231). – P. 229 - 232. doi: 10.1126/science.aaa0193.
- Codron J., Botha-Brink J., Codron D., Huttenlocker A.K., Angielczyk K.D. Predator-prey interactions amongst Permo-Triassic terrestrial vertebrates as a deterministic factor influencing faunal collapse and turnover // *J. Evol. Biol.* – 2016. doi: 10.1111/jeb.12983.
- Day M.O., Ramezani J., Bowring S.A., Sadler P.M., Erwin D.H., Abdala F., Rubidge B.S. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1811). pii: 20150834. doi: 10.1098/rspb.2015.0834.
- DiMichele W.A., Montañez I.P., Poulsen C.J., Tabor N.J. Climate and vegetational regime shifts in the late Paleozoic ice age earth // *Geobiology*. – 2009. – Vol. 7(2). – P. 200 - 226. doi: 10.1111/j.1472-4669.2009.00192.x.

- Domeier M., Van Der Voo R., Tohver E., Tomezzoli R.N., Vizan H., Kirshner J. New Late Permian paleomagnetic data from Argentina: refinement of the apparent polar wander paths of Gondwana // *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*. – 2011. – Vol. 12. – P. 1 – 21.
- Farmer C.G. The Evolution of unidirectional pulmonary airflow // *Physiology (Bethesda)*. – 2015. – Vol. 30(4). – P. 260 - 272. doi: 10.1152/physiol.00056.2014.
- Grice K., Cao C., Love G.D., Böttcher M.E., Twitchett R.J., et al. Photic zone euxinia during the Permian-Triassic superanoxic event // *Science*. – 2005. – Vol. 307(5710). – P. 706 - 709.
- Gulbranson E.L., Isbell J.L., Taylor E.L., Ryberg P.E., Taylor T.N., Flaig P.P. Permian polar forests: deciduousness and environmental variation // *Geobiology*. – 2012. – Vol. 10(6). – P. 479 - 495. doi: 10.1111/j.1472-4669.2012.00338.x.
- He W.H., Shi G.R., Twitchett R.J., Zhang Y., Zhang K.X. et al. Late Permian marine ecosystem collapse began in deeper waters: evidence from brachiopod diversity and body size changes // *Geobiology*. – 2015. – Vol. 13(2). – P. 123 - 138. doi: 10.1111/gbi.12119.
- He W.H., Twitchett R.J., Zhang Y., Shi G.R., Feng Q.L., Yu J.X., Wu S.B., Peng X.F. Controls on body size during the Late Permian mass extinction event // *Geobiology*. – 2010. – Vol. 8(5). – P. 391 - 402. doi: 10.1111/j.1472-4669.2010.00248.x.
- <http://sci-dig.ru/paleontology/prichina-evolyutsionnogo-porazheniya-brahiopod/>.
- Huey R.B., Ward P.D. Hypoxia, global warming, and terrestrial late Permian extinctions // *Science*. – 2005. – Vol. 308(5720). – P. 398 - 401.
- Huttenlocker A.K., Christian A., Sidor C.A., Angielczyk K.D. A new eutheriocephalian (*Therapsida*, *Therocephalia*) from the upper Permian Madumabisa Mudstone Formation (Luangwa Basin) of Zambia // *J. Vertebrate Paleontology*. – 2015. – Vol. 35, No 5. – P. e969400 DOI: 10.1080/02724634.2015.969400
- Isbell J.L., Henry L.C., Gulbranson E.L., Limarino C.O., Fraiser M.L., Koch Z.J., Ciccioli P.L., Dineen A.A. Evaluation of glacial paradoxes during the late Paleozoic ice age using the concept of the equilibrium line altitude (ELA) as a control on glaciation // *Gondwana Research*. – 2012. – Vol. 22. – P. 1 – 19.
- Isozaki Y. Illawarra Reversal: The fingerprint of a superplume that triggered Pangean breakup and the end-Guadalupian (Permian) mass extinction // *Gondwana Research*. – 2009. – Vol. 15. – P. 421 – 432.
- Isozaki Y., Yao J., Ji Z., Saitoh M., Kobayashi N., Sakai H. Rapid sea-level change in the Late Guadalupian (Permian) on the Tethyan side of South China: litho- and biostratigraphy of the Chaotian section in Sichuan // *Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci.* – 2008. – Vol. 84(8). – P. 344 – 353. doi: 10.2183/pjab/84.344.
- Kemp T.S. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis // *J. Evol. Biol.* – 2006. – Vol. 19(4). – P. 1231 - 1247.
- Leonard A., Delpoux M., Meyer R., Decat G., Leonard E.D. Effect of an enhanced natural radioactivity on mammal fertility // *Sci. Total Environ.* – 1985. – Vol. 45. – P. 535 - 542.
- Lyson T.R., Bever G.S., Bhullar B.-A.S., Joyce W.G., Gauthier J.A. Transitional fossils and the origin of turtles // *Biol. Lett.* – 2010. – Vol. 6(6). – P. 830 – 833. doi: 10.1098/rsbl.2010.0371.
- Lyson T.R., Rubidge B.S., Scheyer T.M., de Queiroz K., Schachner E.R. et al. Fossorial Origin of the Turtle Shell // *Curr. Biol.* – 2016. – Vol. 26(14). – P. 1887 - 1894. doi: 10.1016/j.cub.2016.05.020.
- Marusek J.A. The great Permian extinction debate // *Lunar & Planetary Science*. – 2004. 1010.pdf.
- McGuire J.A., Dudley R. The biology of gliding in flying lizards (genus *Draco*) and their fossil and extant analogs // *Integr. Comp. Biol.* – 2011. – Vol. 51(6). – P. 983 - 990. doi: 10.1093/icb/ucr090.
- Nespolo R.F., Bacigalupe L.D., Figueroa C.C., Koteja P., Opazo J.C. Using new tools to solve an old problem: the evolution of endothermy in vertebrates // *Trends Ecol. Evol.* – 2011. – Vol. 26(8). – P. 414 - 423. doi: 10.1016/j.tree.2011.04.004.
- Ogden D.E., Sleep N.H. Explosive eruption of coal and basalt and the end-Permian mass extinction // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2012. – Vol. 109(1). – P. 59 - 62. doi: 10.1073/pnas.1118675109.
- Osen A.K., Winguth A.M.E., Winguth C., Scotese C.R. Sensitivity of Late Permian climate to bathymetric features and implications for the mass extinction // *Global and Planetary Change*. – 2012.
- Reisz R.R. Origin of dental occlusion in tetrapods: signal for terrestrial vertebrate evolution? // *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* – 2006. – Vol. 306(3). – P. 261 - 277.
- Reisz R.R., Fröbisch J. The oldest caseid synapsid from the Late Pennsylvanian of Kansas, and the evolution of herbivory in terrestrial vertebrates // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(4):e94518. doi: 10.1371/journal.pone.0094518.
- Schachat S.R., Labandeira C.C. Evolution of a complex behavior: the origin and initial diversification of foliar galling by Permian insects // *Naturwissenschaften*. – 2015. – Vol. 102(3-4):14. doi: 10.1007/s00114-015-1266-7.

- Shen S.Z., Crowley J.L., Wang Y., Bowring S.A., Erwin D.H., et al. Calibrating the end-Permian mass extinction // *Science*. – 2011. – Vol. 334(6061). – P. 1367 - 1372. doi: 10.1126/science.1213454.
- Shen Y., Farquhar J., Zhang H., Masterson A., Zhang T., Wing B.A. Multiple S-isotopic evidence for episodic shoaling of anoxic water during Late Permian mass extinction // *Nat. Commun.* – 2011. – Vol. 2: 210. doi: 10.1038/ncomms1217.
- Sidor C.A., O'Keefe F.R., Damiani R., Steyer J.S., Smith R.M.H., Larsson H.C.E., Sereno P.C., Ide O., Maga A. Permian tetrapods from the Sahara show climate-controlled endemism in Pangaea // *Nature*. – 2005. – Vol. 434. www.nature.com/nature.
- Smith D.M., Marcot J.D. The fossil record and macroevolutionary history of the beetles // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1805). pii: 20150060. doi: 10.1098/rspb.2015.0060.
- Song H., Wignall P.B., Chu D., Tong J., Sun Y., Song H., He W., Tian L. Anoxia/high temperature double whammy during the Permian-Triassic marine crisis and its aftermath // *Sci. Rep.* – 2014. – Vol. 4: 4132. doi: 10.1038/srep04132
- Sues H.D., Reisz R.R. Origins and early evolution of herbivory in tetrapods // *Trends Ecol. Evol.* – 1998. – Vol. 13(4). – P. 141 - 145.
- Tapanila L., Pruitt J., Pradel A., Wilga C.D., Ramsay J.B., Schlader R., Didier D.A. Jaws for a spiral-tooth whorl: CT images reveal novel adaptation and phylogeny in fossil *Helicoprion* // *Biology Letters*. – 2013. – Vol. 9: 20130057. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0057>.
- Turner M.L., Tsuji L.A., Ide O., Sidor C.A. The vertebrate fauna of the upper Permian of Niger - IX. The appendicular skeleton of *Bunostegos akokanensis* (*Parareptilia: Pareiasauria*) // *J. Vertebrate Paleontology*. – 2015. e994746. doi:10.1080/02724634.2014.994746.
- Visscher H., Brinkhuis H., Dilcher D.L., Elsik W.C., Eshet Y., Looy C.V., Rampino M.R., Traverse A. The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1996. – Vol. 93(5). – P. 2155 - 2158.
- Visscher H., Looy C.V., Collinson M.E., Brinkhuis H., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A., Kürschner W.M., Sephton M.A. Environmental mutagenesis during the end-Permian ecological crisis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2004. – Vol. 101(35). – P. 12952 – 12956. doi: 10.1073/pnas.0404472101.
- Wang J., Pfefferkorn H.W. *Nystroemiaceae*, a new family of Permian gymnosperms from China with an unusual combination of features // *Proc. Biol. Sci.* – 2010. – Vol. 277(1679). – P. 301 – 309. doi: 10.1098/rspb.2009.0913
- Wang J., Pfefferkorn H.W., Zhang Y., Feng Z. Permian vegetational Pompeii from Inner Mongolia and its implications for landscape paleoecology and paleobiogeography of Cathaysia // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2012. – Vol. 109(13). – P. 4927 – 4932. doi: 10.1073/pnas.1115076109.
- Wignall P.B., Sun Y., Bond D.P., Izon G., Newton R.J., Védérine S., Widdowson M., Ali J.R., Lai X., Jiang H., Cope H., Bottrell S.H. Volcanism, mass extinction, and carbon isotope fluctuations in the Middle Permian of China // *Science*. – 2009. – Vol. 324(5931). – P. 1179 - 1182. doi: 10.1126/science.1171956.
- Yeh M.W., Shellnutt J.G. The initial break-up of Pangaea elicited by Late Palaeozoic deglaciation // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:31442. doi: 10.1038/srep31442.

ЛЕКЦІЯ 11

ТЕМА: МЕЗОЗОЙСЬКА ЕРА (251 – 65,5 МЛН.Р.Т.)

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

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

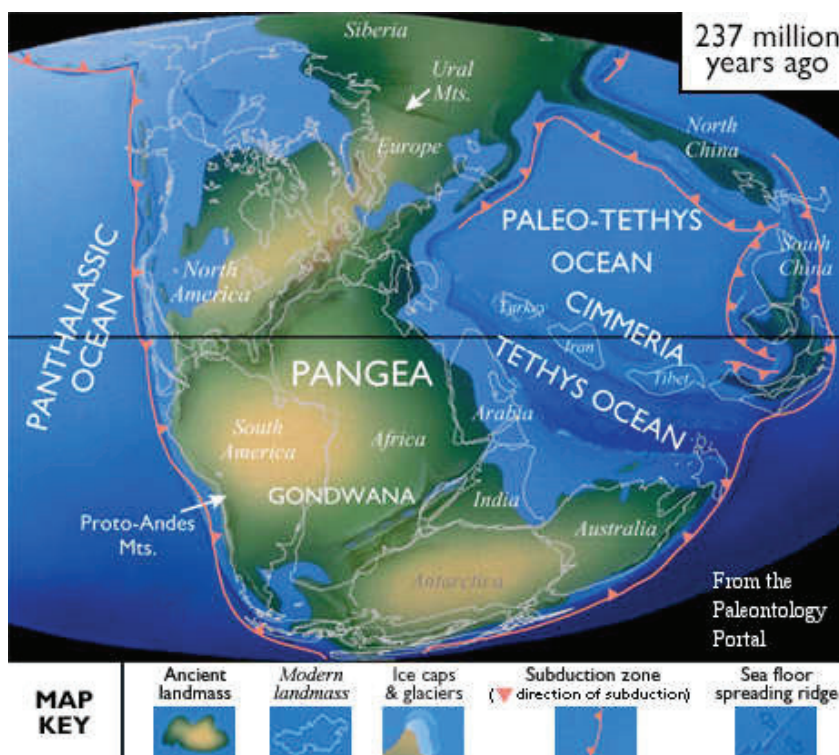
У 1834 р. Фредерік Август фон Альберті виявив три різні формації на півдні Німеччини, які він об'єднав в Тріас. Таким чином, період отримав свою назву Тріас через те, що в геологічному літописі цей інтервал представлений трьома типами порід, які морфологічно чітко відрізняються.

Стратиграфія Тріаса (за Palaeos.com):

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

Розташування континентів в Тріасі

В Тріасі усі континенти входили до складу суперматерика Пангеї. А оскільки суперматерика проваюють саморуйнування, то в Тріасі, через виверження базальтових магм, почався поступовий розкол Пангеї.



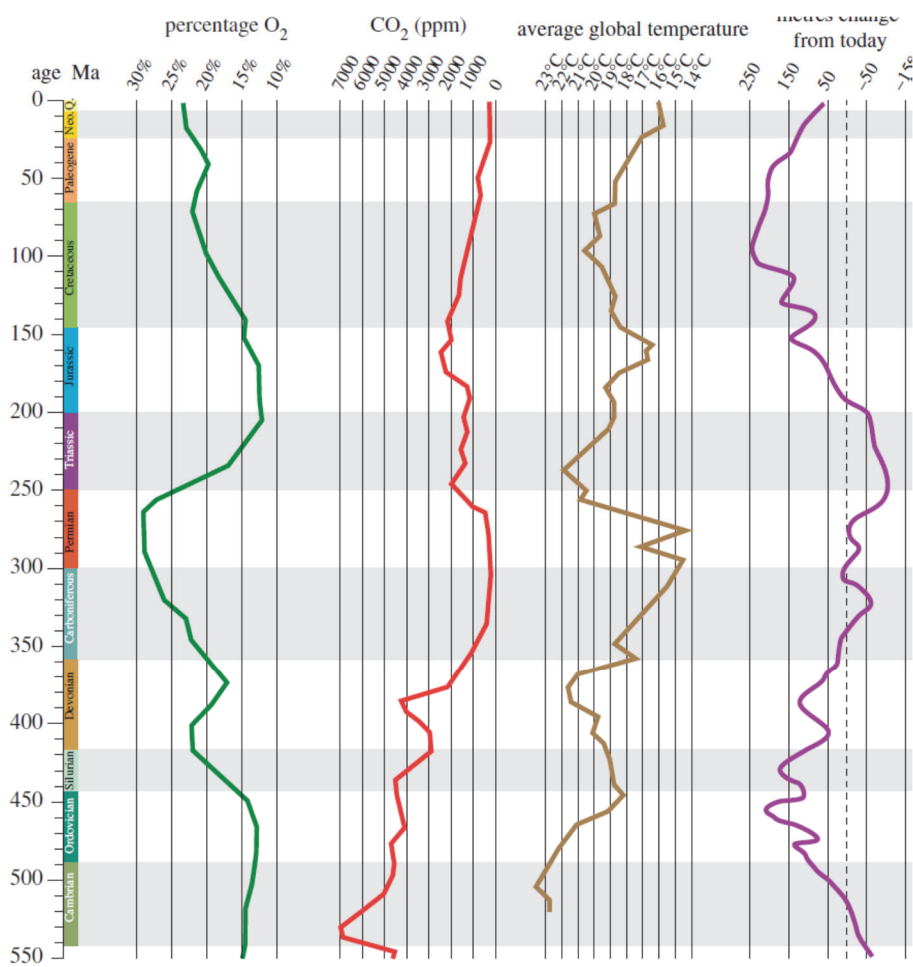
Розташування континентів в середньому Тріасі, приблизно 237 млн.р.т. (за Palaeos.com).

В середньому Тріасі з'явився розкол між Африкою та Євразією. В цей розкол увійшов рукав океану Тетіс, який сформував т.зв. Морський шлях Тетіс. Крім того, через океан Тетіс під прямим кутом до Кіммерійського хребта з'явився розкол між Африкою і Індією, який дав початок відокремленню західної Гондвани (Африка, Південна Америка) від східної частини Гондвани (Індія, Антарктиди, Австралії). При цьому Індія і Австралія залишались приєднаними до Антарктиди. З'явився розкол між Африкою та Лаврентією. В середньому Тріасі між Євразією та Сибіром-Казахстаном утворився морський шлях, який з'єднав холодний приполярний океан і теплий океан Палеотетіс.

У пізньому Тріасі Північна Америка почала відділятися від Європи на сході і від Африки-Південної Америки на півдні. Велика частина території Європи і Росії була покрита водами Тетіса (за Palaeos.com). У Тріасовому періоді почався Кіммерійський цикл гороутворення.

Клімат в Тріасі (за Palaeos.com)

На початку Тріаса було жарко. Навіть у приполярних районах температури не опускались нижче $+12^{\circ}\text{C}$ $+15^{\circ}\text{C}$ і за полярним колом Пангеї II мешкали земноводні та рептилії. Надалі температури піднялися ще вище. Але, в середині Тріасу інтенсивність вулканізму зменшилась, почали підійматись гірські системи (почався т.зв. Кіммерійський цикл гороутворення), що сприяло ослабленню напружень стискання в земній корі і призвело до поступового зниження температури навколишнього середовища.



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

NB*: За часом температурний максимум раннього Тріасу співпав з піком кліматичного макроциклу, пов'язаного з черговим проходженням Сонячної системи через диск Галактики, і з піком мегациклу, пов'язаного з формуванням суперконтиненту. Відсутність подвійного

температурного ефекту може бути результатом прогресивного зниження рівня парникових газів (і, зокрема, CO₂) в атмосфері Землі протягом її геологічної історії.

В ранньому Тріасі рівень моря був найнижчим в Фанерозої (епоха максимальної збірки суперматерика Пангеї). Низький рівень моря і велика протяжність суперматерика Пангеї II сприяли поширенню в центрі Пангеї II пустель і напівпустель.

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

Хімічний склад атмосферних газів

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

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

Біота в Тріасовому періоді

Тривалість відновлення екосистем після термінальної Пермської катастрофи.

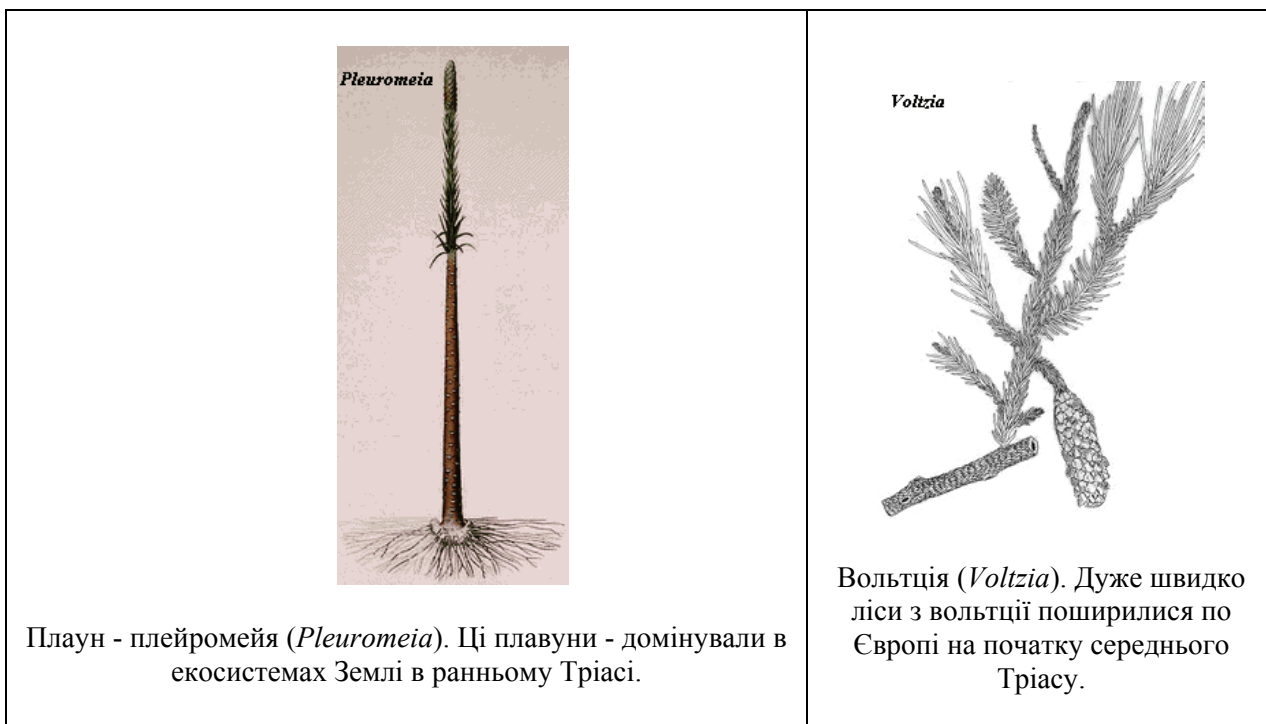
Екосистемам Тріасу після Пермської катастрофи знадобилось близько 6 млн. років для відновлення видового різноманіття, характерного для Пермських екосистем. Вважають, що причинами такого тривалого відновлення біоти були ступінь порушеності екосистем пізньо-Пермською кризою і несприятливі умови ранньо-Тріасового періоду для розвитку життя (високі температури, нестача кисню, посушливість клімату, пролонговані виверження в зоні Сибірських трапів і т.н.). Складні умови навколишнього середовища не сприяли збільшенню чисельності організмів. Відомо, що найважливішим механізмом, який запускає диверсифікацію видів, є не абіотичний стрес, а стрес перенаселення екосистем. Незаселеність територій і акваторій Тріасових екосистем, мабуть, була найважливішою причиною пролонгованого відновлення видового різноманіття на Землі.

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

Висока швидкість відновних сукцесій в екосистемах за сприятливих умов для існування організмів. Після термінального Пермського вимирання біоти протягом перших п'яти мільйонів років раннього Тріаса – екосистеми практично не відновлювалися. Потім, всього за півмільйона років - вони дуже швидко набули рівень біорізноманіття аналогічний пізньо-Пермським до-катастрофічним екосистемам. Наприклад, Європа в пізній Пермі була вкрита хвойними лісами. В ході термінальної Пермської катастрофи – ці ліси зникли і на цій території протягом всього раннього Тріасу росли лише плавуни плеїромейя (*Pleuromeia*). Але надалі, різко, всього за пів-мільйона років, плавуни були заміщені перехідними групами рослин - чагарникоподібними примітивними хвойними. А після них - знову з'явилися хвойні ліси, домінуючою групою дерев в яких була вольція (*Voltzia*). Таким чином, на території

Європи на межі між раннім та середнім Тріасом сформувалася та ж домінуюча група рослинності, яка існувала в пізній Пермі в Лопінгії на цих же територіях.

Отже, хвойні ліси відновилися досить швидко. Чому вони не могли відновитися за п'ять мільйонів років раннього Тріаса? Що їм заважало? Більш того, такий же самий характер носило відновлення не тільки флор по всій земній кулі, але і фаун. Причому, таке тривале невідновлення екосистем неможливо пояснити ні амплітудою термінального Пермського вимирання, ні кліматичними умовами раннього Тріасу (спека, посухи, гіпоксії були характерними і для пізньої Пермі). Вважають, що найбільш імовірною причиною тривалого невідновлення екосистем після Пермської катастрофи була пролонгована серія вивержень в районі Сибірських трапів в ранньому Тріасі (за <http://palaeos.com/mesozoic/triassic/olenekian.html>).



Плевромейя - це спорова трав'яниста рослина групи плауновидих, яка мала нерозгалужене стебло з відсутньою вторинною тканиною довжиною 30 см і товщиною 2-3 см у ранніх видів і до 2 м довжини у пізніх груп. Щільні популяції плевромейї при ледь помітній присутності інших видів рееструвалися по всьому світу від напів-посушливих територій до місць проживання, що піддаються впливу припливів і відпливів. Даний рід рослин був першопрохідцем (піонерні рослини), який виростав на мінеральних ґрунтах в умовах низької конкуренції. Цей рід рослин поширився в ранньому Тріасі в високих широтах при парникових кліматичних умовах після подій масового Пермського вимирання (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Морська біота

Зміна фаун молюсків амоноїдей на границі епох Смітіанта-Спатіана пов'язана зі змінами клімату. Наприкінці раннього Тріаса на границі епох Смітіанта-Спатіана в океанах відбулась зміна фаун молюсків амоноїдей (вимирання з наступною за ним радіацією нових груп). Причиною зміни фаун амоноїдей Galfetti T. з колегами (2007) називають значні зміни клімату. Зокрема, якщо наприкінці епохи Смітіана клімат був теплим і рівномірним по всій Землі (про це свідчать приповерхневі температури води в океанах в напрямку від полюсів до екватора), то в епоху Спатіана - градієнт приповерхневих температур вже відповідав значним широтним відмінностям в кліматичних умовах. При цьому аналіз седиментів показав перехід від вологого жаркого клімату в Смітіані до посушливого клімату в Спатіані (за Galfetti et al., 2007).

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

Причина екологічного успіху склерактинієвих коралів в Тріасі - симбіоз з фотосинтезуючими морськими організмами. Склерактинієві корали вперше з'явилися ще в Палеозої. В Тріасовому періоді, приблизно 240 млн.р.т., почалася швидка експансія і диверсифікація склерактинієвих коралів в прибережних морських водах.

Відомо, що екологічний успіх сучасних склерактинієвих коралів пов'язаний з їх симбіозом з фотосинтезуючими найпростішими - динофлагелятами. Аналіз показників фракціонування ізотопів вуглецю, кисню та азоту дозволив Frankowiak K. з колегами (2016) показати, що Тріасові коралові поліпи вступали в фотосимбіоз з морськими організмами (за Frankowiak et al., 2016). Але які це були організми – за даними ізотопного аналізу і дослідження фосилій встановити не можливо. Проте, відомо, що сучасний симбіоз склерактинієвих коралів з фотосинтезуючими найпростішими динофлагелятами – сформувався значно пізніше: не раніше Крейди-Палеогену (за Zapalski M.K., 2013).



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

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

Поступове екологічне заміщення брахіопод двостулковими молюсками.

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

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

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

рівня моря і одноманітності кліматичних зон гомогенізували більшу частину морської фауни (за Palaeos.com).

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

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

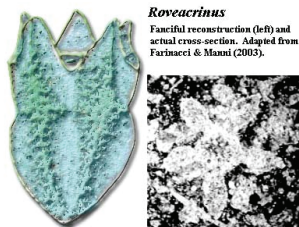


Сучасний молюск-свердлильник з родини Натицид – *Naticarius orientalis* (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Naticidae>).



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

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



Roveacrinus
Fanciful reconstruction (left) and actual cross-section. Adapted from Farinacci & Manni (2003).

Плаваюча морська лілія *Roveacrinus*. Зліва - реконструкція зовнішнього вигляду, праворуч - фосилізований залишок тварини (за Palaeos.com).

Так, сучасні дослідження показали, що морські їжаки харчуються морськими ліліями, залишаючи на поверхні їх скелетних елементів сліди укусів. Аналогічні сліди укусів були знайдені Baumiller T.K. з колегами (2010) на поверхні фосилізованих морських лілій, починаючи з Триасового періоду. Baumiller T.K. з колегами (2010) вважають, що поява і подальший еволюційний успіх рухливих морських лілій пов'язані з тиском бентосних хижих

морських їжаків (за Baumiller et al., 2010). *NB! Слід зазначити, що Палеозойські морські лілії були виключно сидячими організмами.

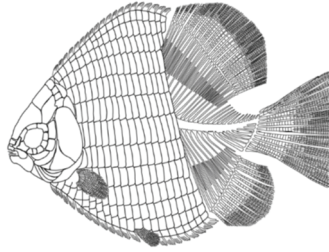
Поява скатів в пізньому Тріасі. В пізньому Тріасі з'явилась нова група хрящових акулподібних риб - скати. Для скатів характерна сплюснена форма тіла, яка надає екологічні переваги при придонному способі життя, для деяких груп – показана наявність електричних органів для полегшення проживання в каламутній воді і т.н. Електричні скати відокремились від предкової групи скатів в Юрському періоді, приблизно 164,2 млн.р.т., а диверсифікація сучасних електричних скатів вибухоподібно відбувалась наприкінці Крейди (72,8 млн.р.т.) – на початку Палеогену. Цікаво відзначити, що інтенсивна диверсифікація скатів почалась в наступні періоди – на межі Крейди і Палеогену, т.т. майже через 150 млн. років після першої появи даної групи (Aschliman et al., 2012). Досить ймовірно, що причиною пізньої диверсифікації скатів стало звільнення екологічних ніш після термінальної Крейдяної катастрофи.

Після Девонського вимирання - моря захопили хрящові риби, а після Пермського вимирання - моря захопили кісткові риби. Дослідження, проведені Romano C. з колегами (2016), показали, що після Девонського вимирання біоти морські екосистеми були поступово захоплені хрящовими рибами. Але, в пізньому Гваделупії Пермського періоду відбулося масове вимирання хрящових риб. В ранньому і середньому Тріасі завдяки спалаху процесів диверсифікації - кількість груп кісткових риб значно зростає. При цьому дослідники звертають увагу на той факт, що спалах диверсифікації кісткових риб почався тільки після вимирання хрящових риб і звільнення ними екологічних ніш. Таким чином, в інтервалі Пермь - Тріас композиція фаун риб змінилася драматично: типові співтовариства хрящових риб Карбона і Пермі прийшли в занепад в ході пізньо-Гваделупської кризи і потім - в ході термінального Пермського вимирання. У співтоваристві риб почали домінувати кісткові риби - і ця ситуація збереглася і до сьогоднішніх днів (за Romano et al., 2016).

Основна причина початку домінування в морських екосистемах Тріасу костистих риб (Телеостів) - більш ефективна, порівняно з іншими групами риб, система оксигенації клітин організму. Після термінального Пермського вимирання біоти - аквальні екосистеми поступово відновилися. При цьому серед риб почали домінувати костисті риби. Відомо, що після Девонського масового вимирання біоти - океани захопили Хрящові риби. Чому після Пермської катастрофи ситуація не повторилася і в аквальних екосистемах почала домінувати інша група риб - Костисті риби (Телеости)? Слід відзначити, що Костисті риби вже були присутні в екосистемах Девону, але – вони виявилися не спроможними захопити провідні екологічні ніші в Кам'яновугільному періоді. Наприкінці Девону розпочався ріст концентрації кисню в навколишньому середовищі і відновлення екосистем Землі після серії Девонських вимирань відбувалося за умов високого рівня оксигенації вод океанів (на відміну від Тріасових аквальних екосистем, які після термінального Пермського вимирання страждали від нестачі кисню). Вочевидь, в Карбоні за умов високого рівня кисню в навколишньому середовищі - хрящові риби виявилися більш конкурентоспроможними, ніж костисті риби (Телеости). Дослідження, проведені Randall D.J. з колегами (2014), показали, що найбільш вірогідною причиною еволюційного успіху костистих риб (Телеостів) в Тріасовому періоді, порівняно з іншими групами риб, стала їх стійкість до нестачі кисню в навколишньому середовищі внаслідок формування більш ефективної системи оксигенації клітин організму (Randall et al., 2014).

Поява в Тріасі рослинної дієти серед променеперих риб. Променепері риби (*Actinopterygii*) з'явилися ще в Силурі. Але, згідно методу фосилій, тільки в Тріасі деякі актиноптеригії перейшли від хижацтва до рослинної дієти. Так, Gibson S.Z. (2016) на підставі будови зубів фосилізованих залишків Тріасових променеперих риб *Hemicalypterus weiri* - був

зроблений висновок про те, що рослинноїдність у променеперих риб з'явилася не пізніше Тріаса.

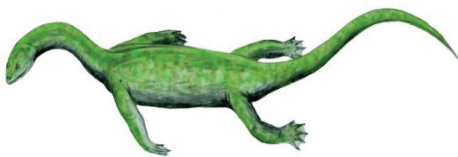


Реконструкція будови Тріасової променеперої риби *Hemicalypterus weiri* - першої з відомих на сьогоднішній день рослинноїдної риби класу променеперих (Актиноптеригії) (за Gibson, 2016).

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

Морські рептилії Тріасу. Перші вторинно-водні рептилії з'явилися ще в пізній Пермі. Але ці групи вимерли під час пізньо-Пермської кризи. Проте, в Тріасі зареєстровано появу численних нових груп морських рептилій. Яким були причини переходу рептилій до життя у воді? Це - і нестача їжі на суші через спустелювання Пангеї II після пізньо-Пермської екологічної кризи. Це і конкуренція з сородичами на суші. Це - і порятунок від хижих наземних рептилій.

Морські рептилії групи завроптеригій. На початку Тріаса з'явилися завроптеригії - надряд водних і напівводних рептилій. Завроптеригії були однією з найбільш успішних груп морських рептилій в Мезозої, але наприкінці Мезозою ця група повністю вимерла. У перших водних завроптеригій кінцівки ще зберігали наземний вигляд. Однак, згодом у ряда завроптеригій з'явилися ласти замість передніх кінцівок, а потім - і замість задніх кінцівок як адаптація до водного способу життя.



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

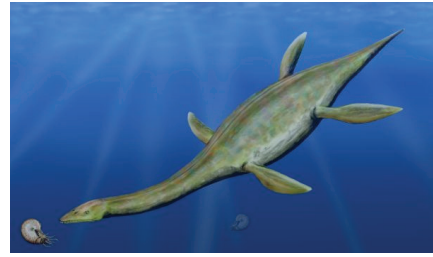


Нотозавр (*Nothosaurus*) - морський ящір з надряду завроптеригій. Довжина тіла 3 м. Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Nothosaurus>).

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



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



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

Морські рептилії групи плезіозаврів. Одна з гілок завроптеригій в першій половині Тріаса дала початок ряду плезіозаврів, характерними рисами яких були довга шия і маленька голова. Довга шия є адаптацією, що забезпечує краще виживання видів. У чому полягала корисність довгої шиї для плезіозаврів? Плезіозаври були рибоядними тваринами. Вважають, що така форма тіла забезпечувала більш ефективне полювання у засаді. У наступному, Юрському періоді, плезіозаври дали початок новій гілці вторинноводних рептилій - підряду пліозаврів, для яких вже були характерними коротка шия і велика голова. Означені зміни в будові тіла пліозаврів пов'язують зі зміною стратегії полювання у даної групи морських рептилій.



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

Поява перших морських рослиноїдних рептилій. Chun L. з колегами (2016) реконструювали будову щелеп морського ящера атоподентатуса (*Atopodentatus unicus*), який жив в середньому Тріасі, приблизно 242 млн.р.т.



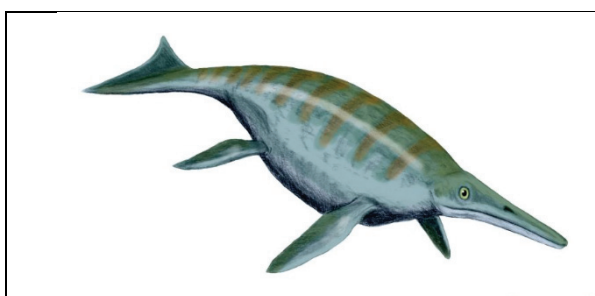
Фосилізовані залишки голови морської рептилії *Atopodentatus unicus*. Будова ротового апарату цієї тварини свідчить про її харчування водоростями. 1 бар = 1 см (за Chun et al., 2016).



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

Щелепи цих тварин були спрямовані убік і надавали їм схожість з акулою-молотом. Аналіз будови щелеп і зубів атоподентатуса показав, що це були перші в історії морських рептилій рослинної їжі тварини, які харчувалися водоростями: довгі прямі передні краї верхньої і нижньої щелеп несли батареї зубів, які використовувалися тваринам для відділення водоростей від субстрату; а зуби, розташовані в глибині ротової порожнини, формували гольчатую сітку для фільтрування водоростей: тварина, закривши рот, видавлювала воду назад, використовуючи тонкі зуби в якості фільтра, приблизно як кити відціджують їжу за допомогою китового вуса (<http://paleonews.ru/index.php/new/735-atopodentatusnewза>; за Chun et al., 2016).

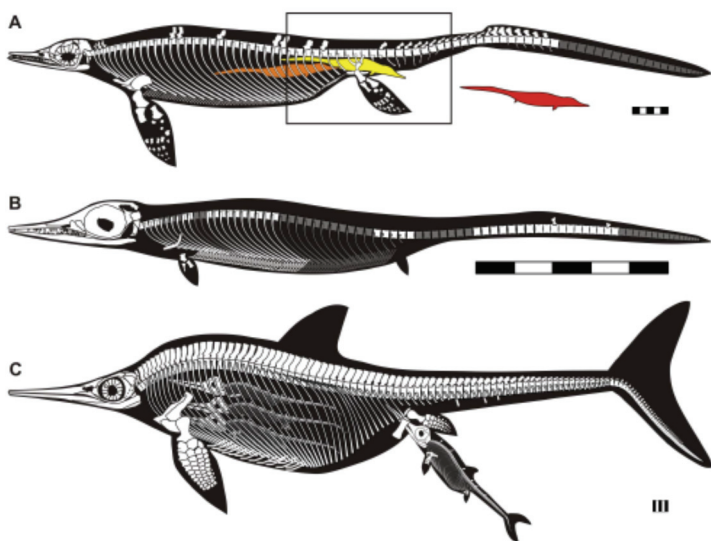
Морські рептилії групи іхтіозаврів. В морях раннього Тріасу також з'явилися іхтіозаври (*Ichthyosauria*). Ці морські рептилії мали плавці замість кінцівок наземного типу і характеризувались живородінням. Іхтіозаври вимерли в середині Крейди, переживши за весь час свого існування кілька хвиль вимирання. На кордоні між Тріасом і Юрою ця група рептилій пройшла т.зв. «пляшкове горлечко еволюції» (за Thorne et al., 2011).



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

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

Традиційно, живородіння у Мезозойських морських рептилій вважається адаптацією до водного способу життя. Motani R. з колегами (2014) описали скам'янілості хаохузаврів (*Chaohusaurus*) - ранньо-Тріасових базових іхтіоптеригій. Ці скам'янілості - суперечать усталеній точці зору на походження живородіння у морських рептилій.



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

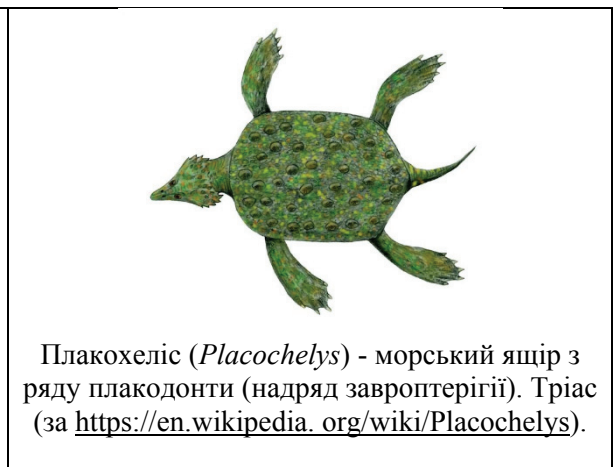
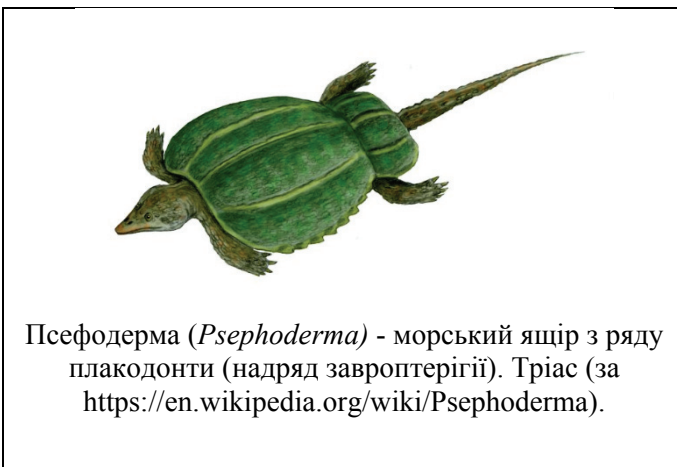
Хаохузаври є найбільш древніми з відомих на сьогоднішній день Мезозойських морських рептилій (248 млн.р.т., ранній Тріас). У знайденого хаохузавра положення ембріона всередині материнського організму відповідає положенню ембріонів наземних живородячих хребетних - тобто ембріон спрямований головою до родового отвору.

Таким чином, отримані дані свідчать про те, що живородіння з'явилося ще у сухопутних предків морських Мезозойських рептилій, що суперечить загально визнаній гіпотезі появи живородіння у рептилій, які повернулись до водного способу життя. Положення ембріона хвостом до родового отвору материнського організму характерно для продвинутих іхтіоптеригій і є ознакою, яка конвергентно з'явилась в аналогічних умовах у китових і у морських корів і є адаптацією до живонародження малюка тварин в водних умовах проживання. На сьогоднішній день відсутні безперечні приклади появи живородіння у вторинно-водних хребетних тварин вже після їх повернення у водне середовище проживання: усі облігатні морські амніоти походять тільки від наземних предкових організмів у яких вже було живородіння. Автори роботи вважають, що це сталось на пізній фазі відновлення екосистем після пізньо-Пермського масового вимирання біоти (за Motani et al., 2014).

Зміна фаун морських ящерів на кордоні між раннім і середнім Тріасом. У морях раннього Тріаса домінували базові іхтіозавроморфи, які вже мали ласти замість кінцівок наземного типу. Крім того, у них були довгі в формі парасольок хребці, які свідчать про те, що базові іхтіозавроморфи плавали за рахунок вугреподібних згинань тіла. Jiang D.Y. колегами (2016) показали, що ранні іхтіозавроморфи швидко вимерли на кордоні між раннім і середнім Тріасом через пертурбації рівня кисню в навколишньому середовищі, зміни рівня моря і інтенсивний вулканізм. Екологічна катастрофа на кордоні між раннім і середнім Тріасом призвела до зміни фаун морських ящерів: домінуючі до цього базові іхтіозавроморфи були заміщені фаунами завроптеригій. *NB! Наприкінці середнього Тріаса групи базових іхтіозавроморф, що вижили, дали початок справжнім іхтіозаврам (за Jiang et al., 2016).

Морські рептилії групи плакодонтів. В ранньому Тріасі з'явилися плакодонти - ряд рептилій з надряду завроптеригій, які були лише частково водними мешканцями і велику частину часу проводили на суші. Вони були покриті захисними пластинами і харчувались молюсками (будова зубів знайдених тварин свідчить про строгу дуорофагію даної групи, тобто розгризання твердих раковин і т.п.). Слід підкреслити, що подібність у будові захисного панцира у плакодонтів і черепах є конвергентною, тобто ці лінії рептилій не є прямими близькими родичами і захисні структури у них з'явилися незалежно одна від одної.

*NB! Плакодонти вимерли 200 млн.р.т. під час пізньо-Тріасового масового вимирання біоти.



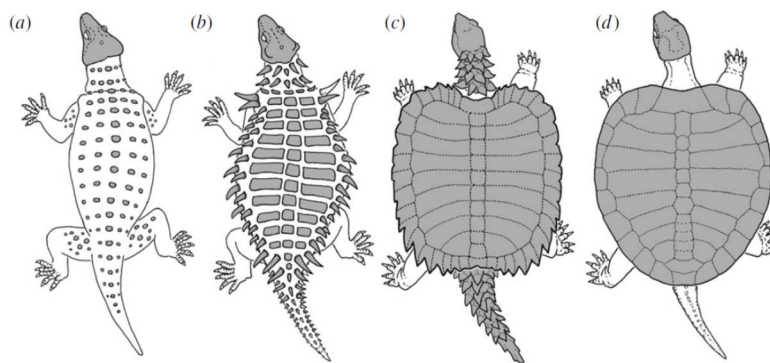
Формування кісткового панцира у морських рептилій. На території Китаю в відкладеннях раннього Тріаса Chen X.H. з колегами (2014) були знайдені скам'янілості морської рептилії *Parahupehsuchus longus*. У цієї тварини був кістковий панцир навколо всього

тіла (довжиною 50 см і завтовшки 6,5 см), подібний панциру черепах. Однак, детальний аналіз показав, що анатомічно, будова панцира у знайденої тварини і у черепах – була різною. Автори дослідження прийшли до висновку, що кістковий панцир багаторазово конвергентно з'являвся у різних ліній морських рептилій (за Chen et al., 2014).



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

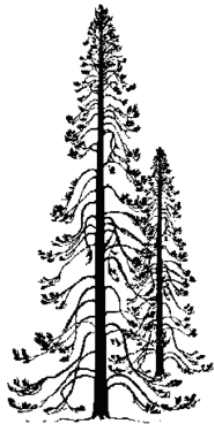
Черепахи. В пізньому Тріасі з'явилися перші справжні черепахи, у яких повністю зросли шкірні кісткові пластини з ребрами і хребцями. У пізньому Тріасі у черепах були захисні пластини на шиї, лапах, хвості. Проте, в ранній Юрі у черепах вже відсутні захисні смуги на цих частинах тіла і з'являється стратегія втягування їх під панцир. Вважають, що перші черепахи вели наземний спосіб життя і лише пізніше (в Юрському періоді) перейшли до життя у воді. Однак згідно з іншими даними, перші черепахи були вже водними мешканцями. Цікаво, що черепахи, незважаючи на перехід до водного способу життя, не набули механізм живородіння. Scheyer T.M. і Sender P.M. (2007) провели гістологічний аналіз будови кісток панцира пізньо-Тріасових базових черепах *Proterochersis robusta* і *Proganochelys quenstedti* і показали, що ці черепахи вели не напівводний спосіб життя, як їх сучасні родичі, а були повністю наземними тваринами (за Scheyer & Sander, 2007).



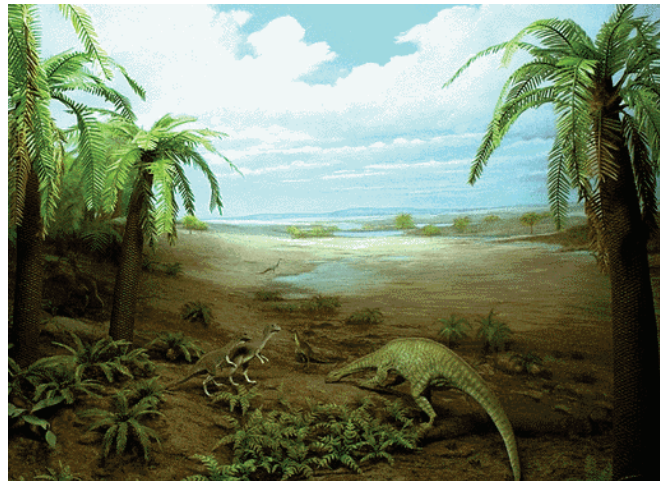
Походження панцира черепах від гіпотетичної предкової групи (a, b); c - пізньо-Тріасова черепаха *Proganochelys quenstedti*; d - ранньо-Юрська черепаха *Kayentachelys aprix*, у якої вже відсутні захисні дермальні кісткові пластини на шиї, лапах і хвості. Сірим кольором виділені дермальні кістки (за Joyce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

Наземні екосистеми Тріасу

Після термінальної Пермської загибелі голонасінних лісів через кислотні дощі - в ранньому Тріасі панували плавуни і папороті. І тільки в середині Тріасу по всій Землі відновились ліси з голонасінних дерев. В цілому, до середини Тріаса відновилось і різноманіття тварин. Таким чином, екосистемам знадобилось приблизно 6 млн. років для відновлення після пізньо-Пермської кризи.



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



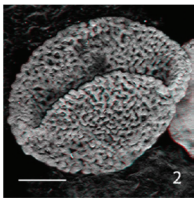
Цикадові дерева *Bjuvia simplex*, схожі на пальми. Тріас. (за http://whitchurchmeadow.org.uk/wp-content/uploads/2009/11/triassic_dinosaurs.gif).

Затримка відновлення екваторіальних хвойних лісів після термінального Пермського вимирання. Дослідження, проведені Looy С. V. з колегами (1999), показали, що в ході пізньо-Пермської екологічної кризи 250 млн.р.т. вимирання хвойних лісів призвело до деградації наземних екосистем в Європі. За цим вимиранням слідував 4 - 5 млн. річний період домінування травянистої плаунової флори (завишки від 30 см до 1-2 м). Відновлення хвойних лісів почалось не раніше переходу між раннім і середнім Тріасом. Автори роботи виявили затримку відновлення екваторіальних хвойних лісів на підставі аналізу викопного пилка. Дослідники також показали, що подальше поступове сукцесійне заміщення плаунів хвойними рослинами потребувало приблизно 500 тисяч років (за Looy et al., 1999).

Серія біотичних криз в наземних екосистемах раннього Тріасу. В цілому, ранньо-Тріасова флора була збіднена і страждала від пролонгованого відновного періоду після Пермо-Тріасового вимирання. Дослідження, проведені Hochuli Р. А. з колегами (2016), показали, що через 500 тис. років після термінальної Пермської катастрофи відбулася фундаментальна зміна флор: від домінування голонасінних рослин в Грінсбахії до панування асоціації плавунів в Денерії. Ця зміна домінуючих флор збіглася за часом з екстремальним негативним зсувом значень показника ізотопного фракціонування вуглецю, що свідчить про сильну кризу в навколишньому середовищі в дану епоху. Вважають, що ця криза була запущена вулканічними викидами в зоні Сибірських трапів, що супроводжувалося кліматичними змінами: від прохолодних і посушливих в Грінсбахії до жарких і вологих в Денерії. За цією кризою приблизно через 1 млн. років почалась наступна ранньо-Тріасова криза. Таким чином, ранній Тріас був епохою послідовної серії екосистемних криз (за Hochuli et al., 2016).

Поява квіткових рослин. Середній Тріас. Молекулярний аналіз, проведений Smith S. А. з колегами (2010), показав, що квіткові рослини з'явились в середньому Тріасі. Однак, відомі на сьогоднішній день макрофосилії квіткових рослин, датуються більш пізнім геологічним періодом - Юрою (за Smith et al., 2010).

Проте, нещодавно Hochuli Р. А. і Feist-Burkhardt S. (2013) на півночі Швейцарії у відкладеннях середнього Тріаса було знайдено пилки, який анатомічно відповідає пилку квіткових рослин (за Hochuli & Feist-Burkhardt, 2013).

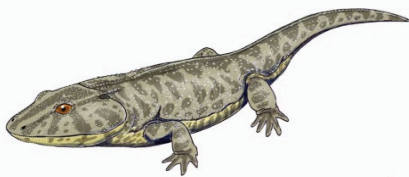


Пилок квіткової рослини з відкладень середнього Тріаса (північна Швейцарія). 1 бар = 10 мкм. Конфокальна лазерна скануюча мікроскопія (за Hochuli & Feist-Burkhardt, 2013).

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

Екологічні переваги комах-генералістів порівняно з комахами-спеціалістами в епохи криз. Дослідження, проведені Labandeira С.С. з колегами (2016), показали, що на кордоні Пермь - Тріас популяції комах-генералістів не сильно постраждали, тоді як комахи-спеціалісти - змушені були адаптуватися до нових харчових стратегій (за Labandeira et al., 2016). *NB! Спеціалісти - це види, які здатні використовувати тільки порівняно обмежений набір ресурсів середовища (наприклад, харчуватися тільки рослиною одного виду). Генералісти - види, які можуть використовувати набагато ширший набір ресурсів. Як правило, чисельність особин видів-генералістів вище, ніж у спеціалістів, і вони зустрічаються в більшій кількості місць існування, ніж останні (за http://old.websib.ru/noos/it/bank_it/quest.php?id=199).

Скорочення тривалості онтогенетичного розвитку особин і зміни способу життя сприяли виживанню амфібій стереоспонділів роду *Lydekkerina* в посушливих умовах раннього Тріаса. В нижньому Тріасі на півдні Африки домінуючою наземною фауною амфібій були дрібнорозмірні стереоспонділи *Lydekkerina huxleyi*. При цьому предкова для цих стереоспонділів пізньо-Пермська група - мала досить великі розміри тіла.



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

Canoville A. і Chinsamy A. (2015) проаналізували мікроструктуру кісток викопних стереоспонділів і встановили, що Тріасові наземні представники даної групи амфібій швидко розвивалися на ранніх етапах онтогенезу і це забезпечувало їм більш раннє статеве дозрівання особин в порівнянні з крупно-розмірними групами амфібій. А популяції, які більш швидко розмножуються – мають більше шансів на виживання в стресових умовах навколишнього середовища порівняно з організмами, які потребують більше часу і ресурсів для отримання потомства. Крім того, мікроанатомічний аналіз кісток показав, що стереоспонділи роду *Lydekkerina*, які вели переважно наземний спосіб життя, навчилися за необхідності зариватися в землю. *NB! Стереоспонділи інших груп були напівводними тваринами і тільки представники роду *Lydekkerina* вели наземний спосіб життя.

Таким чином, скорочення тривалості онтогенетичного розвитку особин і більш раннє статеве дозрівання особин, а також зміни способу життя - сприяли виживанню амфібій стереоспонділів роду *Lydekkerina* в несприятливих посушливих умовах раннього Тріаса.

Canoville A. і Chinsamy A. (2015) підкреслюють, що дана група амфібій конвергентно придбала подібні ознаки адаптацій до посушливих умов раннього Тріаса одночасно з іншими наземними хребетними - терапсидами, парарептиліями і архозавроморфами (за Canoville & Chinsamy, 2015). *NB! Цікаво відзначити, що роди стереоспонділів, які вели напівводний спосіб життя, досягли в Тріасі гігантських розмірів і домінували в напіваквальних екосистемах даного геологічного періоду (за Fortuny et al., 2016).

Архозавроморфи. Архозавроморфи – це одна з груп завроморфних рептилій, яка дала початок динозаврам, птахам, птерозаврам і крокодилам.

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



Дихальна гіпотеза появи біпедалізму у деяких ліній архозаврів. Ward P. і Kirschvink J. (2015) припустили, що поява у деяких ліній архозаврів біпедалізму була пов'язана з потребою покращення постачання організму киснем в умовах нестачі кисню в навколишньому середовищі і необхідності переслідування здобичі. Справа в тому, що, наприклад, сучасні ящірки - не можуть повноцінно дихати під час бігу. Таке фізіологічне обмеження виникає у них через розташування кінцівок з боків тіла: щоб втягнути повітря, ящірки використовують рух ребер, а під час бігу звивісті рухи тіла заважають повному розширенню легеневої порожнини і ці тварини не можуть глибоко дихати. У деяких древніх рептилій як тероморфної, так і завроморфної лінії еволюції, - переміщення кінцівок з латерального в саггітальне положення (тобто, під тулуб) - вирішило цю проблему. Більше того, придбання деякими групами архозавроморф біпедалізму - ще більше полегшило завдання аерації організму, оскільки у біпедальної тварини робота опорно-рухової системи повністю перестала заважати роботі дихальної системи.

*NB! Виходячи з розташування кінцівок відносно тулуба, дослідники припустили, що багато хижаків пізнього Пермського періоду, наприклад, жахливі горгонопси, нападали із засідки, як всі сучасні ящірки, оскільки мали бічне розташування кінцівок відносно тулуба і через дихальні обмеження - не могли тривалий час переслідувати здобич (за Ward & Kirschvink, 2015).

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

*NB! Чотирилапі трав'яїдні динозаври з'явилися значно пізніше – вони придбали квадрупедальність вдруге, внаслідок переходу на рослинну дієту і досягнення ними гігантських розмірів тіла, необхідних для перетравлення такої їжі.

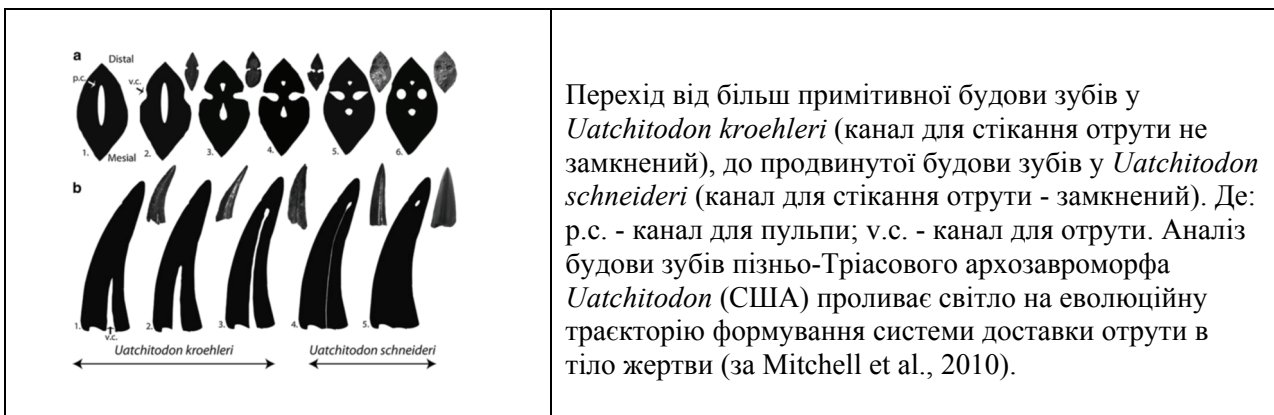
Конвергентна поява біпедальності у різних ліній архозаврів в пізньому Тріасі.

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



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

Отруйність пізньо-Тріасових архозавроморф. Деякі Тріасові архозавроморфи полювали на свою здобич, використовуючи отруту.

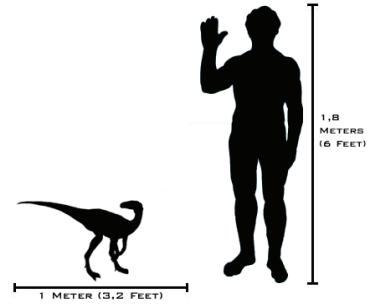


Цей факт було встановлено на підставі аналізу будови зубів цих тварин. Зокрема, аналіз фосилізованих рештків архозавроморф родини *Uatchitodon* дозволив простежити еволюцію структури каналу для доставки отрути в тіло жертви: від незамкненого каналу в зубах у *Uatchitodon kroehleri* до замкненого каналу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

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



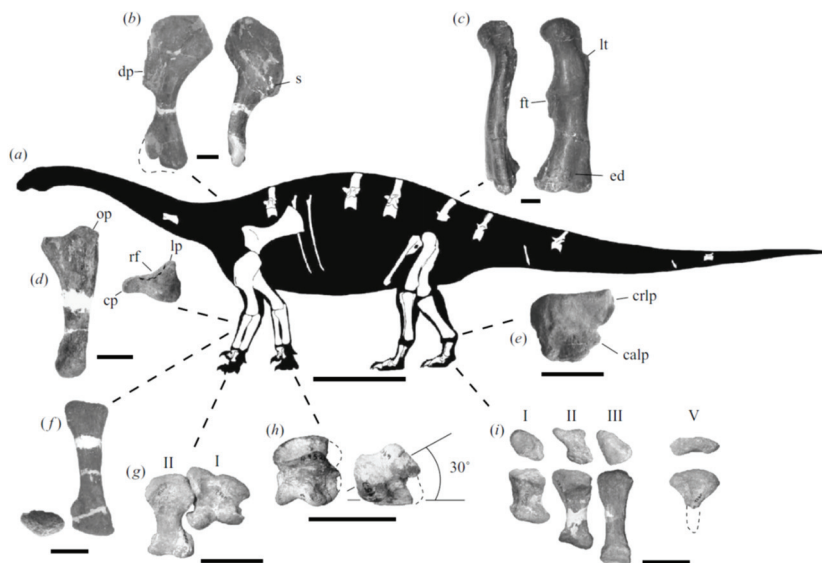
Целофіз (*Coelophysis*) - один з найперших динозаврів, що з'явилися в середньому Тріасі (за <http://ru.rfwiki.org/wiki/Целофіз>).



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

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

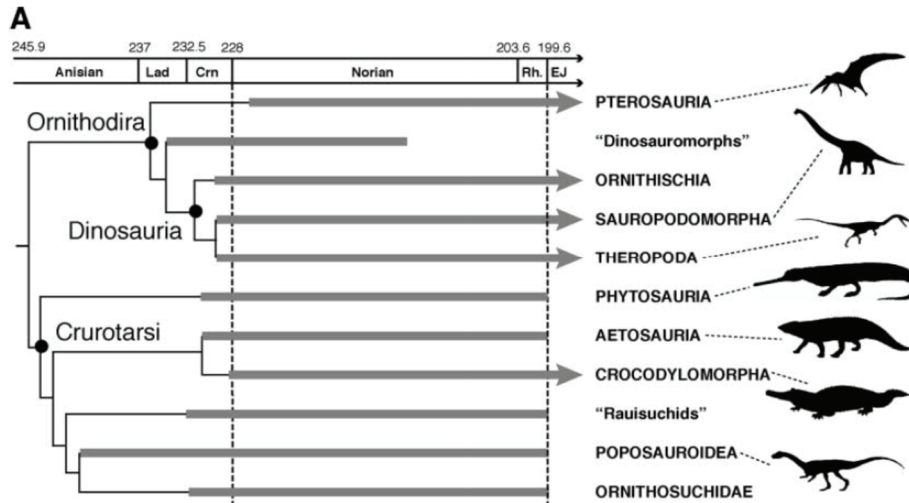
Аналіз скелета антетонітріса виявив адаптації даного динозавра до квадрупедальної локомоції. Перехід до квадрупедалізму дозволив даній кладі динозаврів досягти дуже великих розмірів тіла (за Yates & Kitching, 2003).



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

Конкуренція не була первинним чинником розквіту динозаврів в пізньому Тріасі.

Загальноновизнаним вважається, що поява і диверсифікація динозаврів в пізньому Тріасі в інтервалі 230 - 200 млн.р.т. є класичним прикладом еволюційної радіації з конкурентною заміною однієї групи на іншу. Brusatte S.L. з колегами (2008) провели порівняння швидкості еволюційного розвитку і морфологічного розмаїття базових динозаврів і їх головних конкурентів - круротарзанових архозаврів і показали, що динозаври мали більш низьку морфологічну різноманітність і маленьку швидкість еволюційних змін, порівняно з круротарзанами. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що конкуренція не була первинним чинником розквіту динозаврів (за Brusatte et al., 2008).



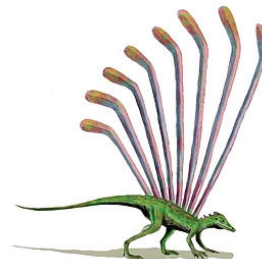
Філогенетичні взаємовідносини між Тріасовими архозаврами (за Brusatte et al., 2008).

Причина екологічного успіху динозаврів в пізньому Тріасі - ефективна дихальна система. В пізньому Тріасі рівень кисню в атмосфері знизився майже до 10% - що відповідає сучасним умовам проживання на висоті 4500 м. Нещодавні дослідження показали, що дихальна система динозаврів серйозно відрізнялася від дихальної системи сучасних холоднокровних рептилій, але при цьому була дуже схожою на дихальну систему сучасних теплокровних птахів і крокодилів. У динозаврів, птахів і крокодилів до складу дихальної системи входять вторинні повітряні мішки, які розташовуються окремо від легень, але з'єднані з ними трубками. Більш того, у цих тварин виявлено однонаправлений потік повітря в дихальній системі (на відміну від ссавців). У сучасних птахів такі особливості будови і роботи дихальної системи дозволяють їм на висоті рівня моря отримувати з повітря на 33% більше кисню, ніж ссавцям, і ця різниця може збільшуватися: на висоті 4500 м подих птахів може бути на 200% більш ефективним, ніж у ссавців. Це дає птахам величезну перевагу перед рептиліями і ссавцями. Аналіз фосилій свідчить про те, що подібна ситуація мала місце і в Тріасовому періоді, коли навіть на рівні моря концентрація кисню в атмосфері становила всього близько 10%, тобто дорівнювала приблизно тій, що сьогодні спостерігається на висоті 4500 м. Вважають, що саме переваги в будові і функціонуванні системи дихання сприяли розквіту динозаврової лінії рептилій в пізньому Тріасі, порівняно з іншими групами завроморфних і тероморфних рептилій і перших ссавців (за Ward & Kirschvink, 2015).

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



Фосилізовані рештки лонгісквами.



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

Уздовж спини у лонгісквами розташовувалась серія парних виростів довжиною 10 - 12 см з віялом і породженим осьовим стрижнем, схожих на пташине пір'я. Jones T.D. з колегами (2000) вважають ці вирости гомологами пір'я птахів (за Jones et al., 2000). Призначення цих спинних придатків залишається спірним. Досить ймовірним є залучення даної «прикраси» до шлюбних ігор і вибору партнера для спаровування.

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



Шаровіптерикс (*Sharovipteryx*) - завроморфна рептилія, ранній Тріас (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Шаровиптерикс>).



Еудіморфодон (*Eudimorphodon*) - птерозавр. Пізній Тріас (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Eudimorphodon>).

Ліліпутний ефект масового вимирання в лініях терапсид на межі Пермь-Тріас. Huttenlocker A.K. (2014), використовуючи музейні колекції, досліджував т.зв. «ліліпутний ефект» масових вимирань на кордоні Пермського і Тріасового періодів в лініях тероцефалів і цинодонтів (терапсиди, тероморфна лінія еволюції). Отримані дослідником дані свідчать про значну редукцію розмірів тіла досліджених груп тварин відразу після термінального Пермського вимирання (252,3 млн.р.т.), що відповідає концепції «ліліпутного ефекту» (за Huttenlocker, 2014).

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



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

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

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



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

*NB! Зробимо невеликий екскурс назад, в Кам'яновугільний період. Поява плазунів (амніот) була пов'язана з формуванням захисних яєчних оболонок навколо яйця. Ці великі еволюційні зміни пов'язують з підселенням в ДНК стародавніх земноводних ретровіруса, який перетворився, після його одомашнення, в ретротранспозон AmnSINE. Потім, відбулась мутація в даному транспозоні (AmnSINE1), завдяки якій копії цього транспозона почали вбудовуватися в інші регуляторні ділянки хазяйської ДНК. Що призвело до появи тероморфної лінії еволюції плазунів (чутливі волоски-вібриси, шкірні залози, годування дитинчат молоком, і т.н.). Але, у різних груп тероморф ці ознаки проявлялися окремо. Весь комплекс ознак з'явився у цинодонтів наприкінці Пермського періоду в результаті гіперрозмноження в геномі (більше 1000 копій на геном!) мутантного ретротранспозону AmnSINE1.

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

Зміна флор і фаун в пізньому Тріасі на межі Карніанської і Норіанської епох пізнього Тріасу (216 млн.р.т.). На межі Карніанської та Норіанської епох пізнього Тріасу (216 млн.р.т.) на зміну одній групі наземних рослин (гігантські неокаламіти, *Neocalamites*, мешканці вологих прибережних територій) прийшла інша група (сучасні типи хвойних - посухостійкі рослини).

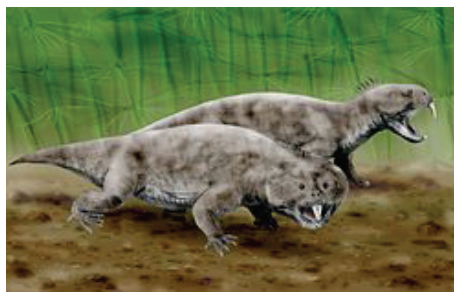


Фосилізований відбиток неокаламита (*Neocalamites*) - деревовидого хвоща, мешканця вологих територій (узбережжя річок тощо). Висота стовбура до 20 м (за <http://www.fossilmuseum.net/plantfossils/neocalamites/neocalamites.htm>).

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



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



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



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

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



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

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

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

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

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

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

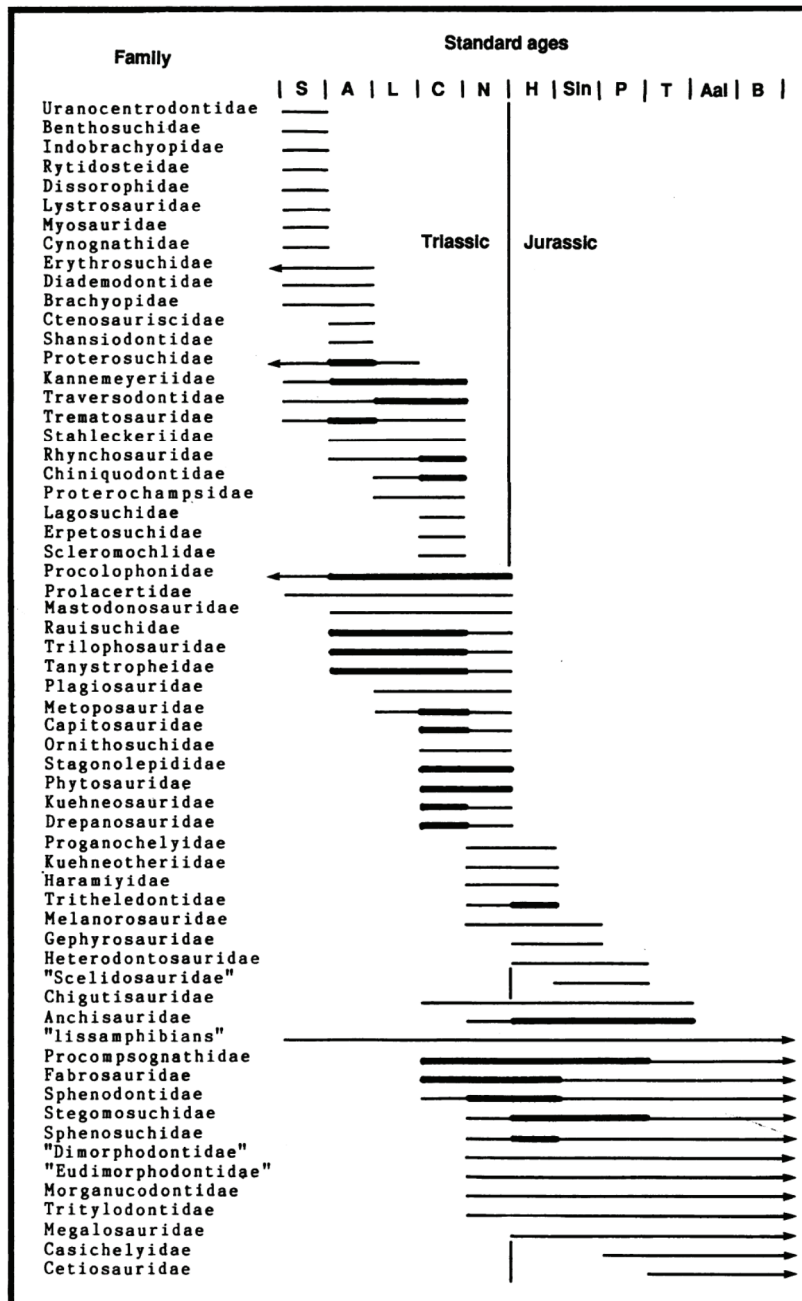
- г) сильно підвищилась солоність морської води і різко знизилась концентрація кисню, розчиненого у воді. Це призвело до зміни морських флор і фаун.

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

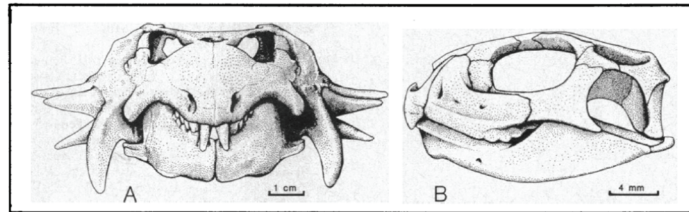
Вимирання фаун тетрапод в пізньому Тріасі. Olsen P.E. з колегами (1987) описали фауну тетрапод, що датується приблизно 200 млн.р.т. (кінець Тріаса - рання Юра). Всі описані авторами родини повсюдно характерні для пізнього Тріаса і Юри. При цьому слід зазначити, що типово Тріасові форми - були відсутні в даній асоціації тетрапод. На підставі отриманих результатів, автори дослідження дійшли висновку про те, що події пізньо-Тріасового

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

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



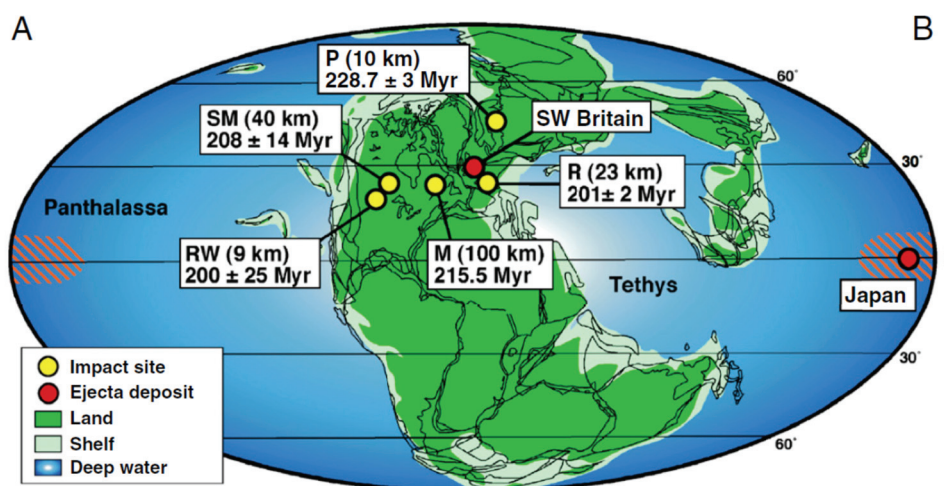
Розподіл в часі родин Тріасових і ранньо-Юрських наземних рептилій і амфібій. Де: S - Сцитій (Scythian); A - Анісій (Anisian); L - Ладиній (Ladinian); C - Карній (Carnian); N - Норій (Norian); H - Хітангій (Hettangian); Sin - Сінемурій (Sinemurian); P - Плінсбахій (Pliensbachian); T - Тоарсій (Toarcian);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



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

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

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



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

Вимирання пелагічних морських організмів в середньому Норії було викликано дестабілізацією умов навколишнього середовища, спровокованою падінням астероїда, а не безпосередньо катастрофою зіткнення. Onoue T. з колегами (2012, 2016) показали, що масове вимирання середньо-Норіанських радіолярій сталося не відразу після Манікоганського імпакту, а дещо пізніше і тривало протягом 300 тис. років після імпактної події. Дослідники припустили, що Манікоганське зіткнення з космічним тілом безпосередньо викликало вимирання наземних і морських організмів лише в районі місця падіння астероїда, але, при цьому, не вплинуло на морські організми інших акваторій. Подальше вимирання і наступна зміна фаун радіолярій були викликані тривалою зміною умов проживання радіолярій (зокрема, зниженням біопродуктивності океану), спровокованих зіткненням з космічним тілом (за Onoue et al., 2012, 2016).

Таким чином, вочевидь, імпакти впливають на умови життя на Землі, але, як правило, не викликають глобальної деградації екосистем (а лише тільки локальну загибель організмів

в радіусі дії імпаکتного удару). Проте, імпакти спроможні стати тригерним механізмом, що запускає вимирання видів в екосистемах розбалансованих, зі зруйнованою структурою трофічних зв'язків, із запущеним процесом прискореного старіння видів і т.п.

Термінальне Тріасове вимирання

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

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

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

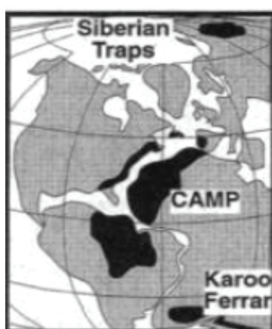
*NB! Слід зазначити, що післяпожежні обвуглені відкладення відрізняються від звичайних. Зокрема, факт стародавніх пожеж встановлюється за присутністю у відкладеннях обвуглених частинок (charcoal) і за наявністю поліциклічних ароматичних гідрокарбонів піролітичного походження.

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

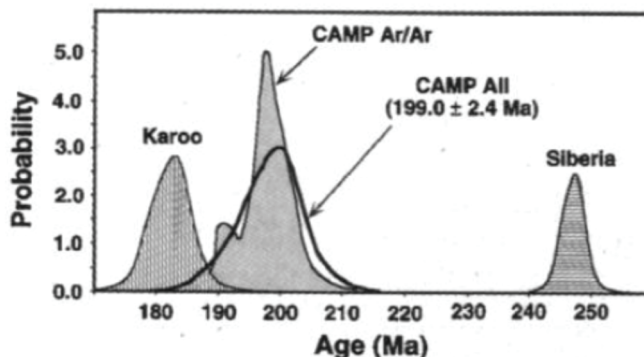
В) **еволюційні причини:** передчасне старіння і вимирання видів через стресові умови навколишнього середовища і, як наслідок, прискорене накопичення поломків в молекулах ДНК статевих і меристематических стовбурових клітин тварин і рослин.

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

Виверження в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції наприкінці Тріасу. Дослідження, проведені Marzoli A. з колегами (1999), показали, що магматизм в Центральній Атлантичній Магматичній Провінції захопив тільки на території Бразилії площу понад 2,5 млн.км².

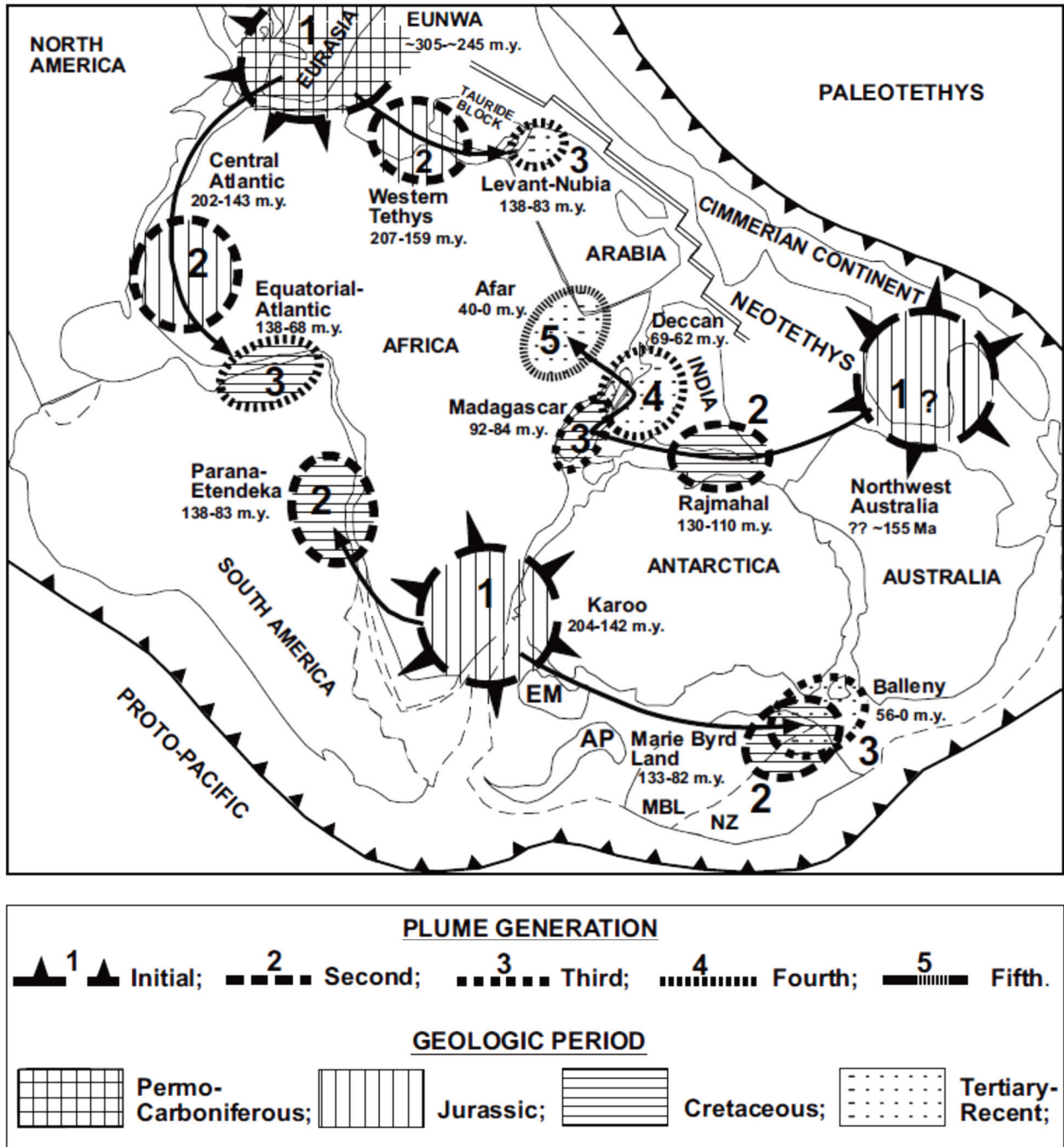


Локалізація Центральної Атлантичної Магматичної Провінції на території Пангеї, 200 млн.р.т. На карті також вказані Сибірська і Південно-Африканська Кару-Ферар (Karoo-Ferrar) зони (за Marzoli et al., 1999).



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

Виверження також торкнулись Африки, Європи і Північної Америки. Загальна площа, на яку поширились вивержені магми, склала 7 млн. км² при цьому виверження тривали кілька мільйонів років, з піком активності - приблизно 200 млн.р.т. Цей найсильніший магматизм за часом збігся з масовим вимиранням біоти на кордоні Триас-Юра (за Marzoli et al., 1999).



Розташування плюмових магматичних провінцій на території Гондвани в ході розколу суперконтиненту Пангеї. Арабськими цифрами вказані первинні і похідні плюмові магматичні провінції: 1 - первинні плюми; 2 - вторинні плюми і т.н., а також - часові рамки вивержень у відповідній плюмовій провінції, млн.р.т. (за Segev, 2002).

Термінальна Триасова катастрофа супроводжувалась масованим викидом метану.

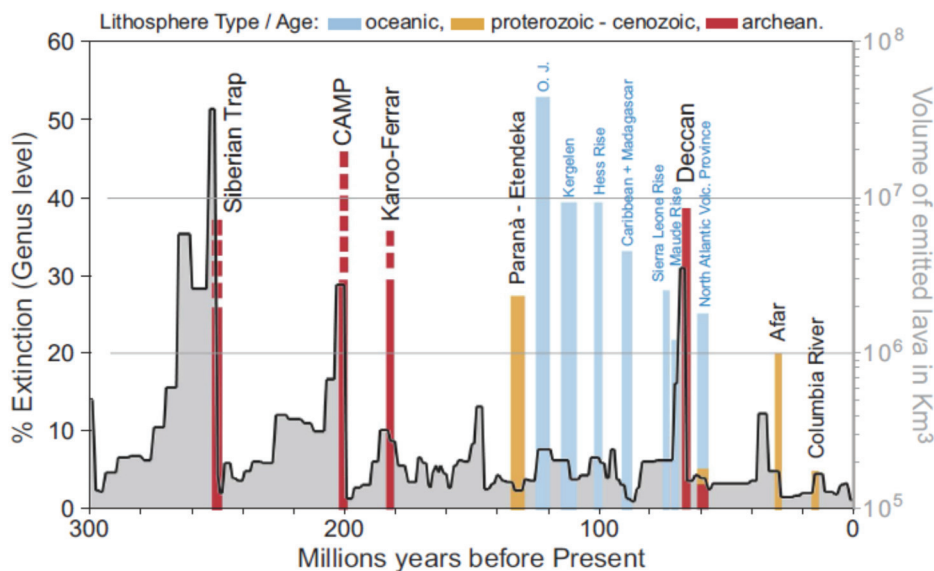
Ruhl M. з колегами (2011) проаналізували ізотопний склад вуглецю в n-алканах з воску наземних рослин кінця Триасового періоду і виявили негативну екскурсію ізотопів вуглецю-13, яка за часом збіглась з масовим вимиранням біоти. Отримані дані свідчать про те, що наприкінці Триасу протягом всього 10 000 - 20 000 років атмосфера була збагачена вуглецем-13. Ступінь і швидкість цієї зміни ізотопного складу атмосфери свідчать про те, що в

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

Крім парникового ефекту, викиди метану призвели до зниження концентрації кисню у морській воді через його витрачання на окислення метану. Вуглекислий газ, який при цьому утворювався, провокував закислення морської води, що призводило до проблем кальцифікації у морських організмів (за Whiteside et al., 2010).

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

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



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

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

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

Гіпотеза імпульсної природи термінального Тріасового вимирання біоти.

<p>End of an era</p> <p>The close of the Triassic period, 200 million years ago, was a tumultuous time. The supercontinent Pangaea was starting to split apart, massive volcanic eruptions occurred, a large asteroid hit the planet and there was a mass extinction.</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ Rift zone ■ Central Atlantic magmatic province (CAMP) zone ■ CAMP and rift zone 	<p>Проблема термінального Тріасового вимирання полягає в тому, що виверження в зоні Центральної Атлантичної Магматичної Провінції тривали у вигляді серії імпульсів протягом сотень тисяч років, тоді як геогоризонт вимирання біоти є вузьким, що свідчить про раптовість події. Крім того, відомо, що першими після природних катастроф території заселяють папороті. Так ось, поява в значних кількостях спор папоротей відзначена за часом до формування основного геогоризонта з виверженими базальтовими магмами. Таку картину раптового вимирання біоти міг дати тільки потужний позаземний імпульс. На заході Франції знайдена астроблема, утворення якої за часом збігається з термінальним Тріасовим вимиранням біоти, що є найважливішим аргументом на користь імпульсної природи термінального Тріасового вимирання біоти (за Smith, 2011).</p>
---	---

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

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

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Тріасовому періоді. Початок розколу Пангеї.
2. Причини жари і посух в Тріасі.

3. Ранньо-Тріасова екваторіальна катастрофа Сміта-Спатіана.
4. Тривалість відновлення екосистем після термінального Пермського вимирання біоти.
5. Причини екологічного успіху склерактинієвих коралових поліпів в Тріасовому періоді.
6. Причини поступового екологічного заміщення брахіопод двостулковими молюсками.
7. Поява екологічної групи хижих молюсків-свердильників.
8. Тиск хижаків в Тріасі: поява важко-озброєних та рухливих форм морських лілій.
9. Початок домінування в морських екосистемах Тріасу кісткових риб.
10. Поява в Тріасі рослинної діючості серед кісткових риб
11. Поява вторинно-водних рептилій: завроптеригій, плезіозаврів, іхтіозаврів, плакодонтів і справжніх черепах.
12. Екологічні причини появи перших морських рослиноїдних рептилій в Тріасовому періоді.
13. Поява живородіння у наземних і морських рептилій.
14. Поява в Тріасі у павуків здатності плести ловчі мережі.
15. Екологічні переваги комах-генералістів порівняно з комахами-спеціалістами в епохи криз.
16. Поява біпедальності у архозаврів як екологічної адаптації до існування на відкритих просторах Пангеї.
17. Вторинний квадрупедальність у рослиноїдних динозаврів як адаптація до зміни типу харчування.
18. Екологічні стратегії виживання популяції в умовах кризи в екосистемах на прикладі лістрозаврів.
19. Екологічні причини зміни флор і фаун на межі Карніанської і Норіанської епох Тріасу.
20. Причини і екологічні наслідки термінального Тріасового вимирання біоти.

Література:

- Aschliman N.C., Nishida M., Miya M., Inoue J.G., Rosana K.M., Naylor G.J. Body plan convergence in the evolution of skates and rays (*Chondrichthyes: Batoidea*) // Mol. Phylogenet. Evol. – 2012. – Vol. 63(1). – P. 28 - 42. doi: 10.1016/j.ympev.2011.12.012.
- Bates K.T., Schachner E.R. Disparity and convergence in bipedal archosaur locomotion // J. R. Soc. Interface. – 2012. – Vol. 9(71). – P. 1339 - 1353. doi: 10.1098/rsif.2011.0687.
- Baumiller T.K., Salamon M.A., Gorzelak P., Mooi R., Messing C.G., Gahn F.J. Post-Paleozoic crinoid radiation in response to benthic predation preceded the Mesozoic marine revolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2010. – Vol. 107(13). – P. 5893 – 5896. doi: 10.1073/pnas.0914199107.
- Benton M.J. The origins of modern biodiversity on land // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. – 2010. – Vol. 365(1558). – P. 3667 – 3679. doi: 10.1098/rstb.2010.0269.
- Botha-Brink J., Codron D., Huttenlocker A.K., Angielczyk K.D., Ruta M. Breeding young as a survival strategy during earth's greatest mass extinction // Sci Rep. – 2016. – Vol. 6:24053. doi: 10.1038/srep24053.
- Brusatte S.L., Benton M.J., Ruta M., Lloyd G.T. Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs // Science. – 2008. – Vol. 321(5895). - P. 1485 - 1488. doi: 10.1126/science.1161833.
- Brusatte S.L., Niedzwiedzki G., Butler R.J. Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into Early Triassic // Proc. Biol. Sci. – 2011. – Vol. 278(1708). – P. 1107–1113. doi: 10.1098/rspb.2010.1746.
- Canoville A., Chinsamy A. Bone microstructure of the stereospondyl *Lydekkerina Huxleyi* reveals adaptive strategies to the harsh post Permian-extinction environment // Anat. Rec. (Hoboken). – 2015. – Vol. 298(7). – P. 1237 - 1254. doi: 10.1002/ar.23160.
- Chen X.H., Motani R., Cheng L., Jiang D.Y., Rieppel O. A carapace-like bony 'body tube' in an early triassic marine reptile and the onset of marine tetrapod predation // PLoS One. – 2014. – Vol. 9(4):e94396. doi: 10.1371/journal.pone.0094396.
- Choat J.H., Clements K.D., Robbins W.D. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs: 1. Dietary analyses // Marine Biology. – 2002. – Vol. 140. – P. 613 – 623.
- Chun L., Rieppel O., Long C., Fraser N.C. The earliest herbivorous marine reptile and its remarkable jaw apparatus // Sci. Adv. – 2016. – Vol. 2(5):e1501659. doi: 10.1126/sciadv.1501659.
- Fortuny J., Marcé-Nogué J., Steyer J.S., de Esteban-Trivigno S., Mujal E., Gil L. Comparative 3D analyses and palaeoecology of giant early amphibians (*Temnospondyli: Stereospondyli*) // Sci Rep. – 2016. – Vol. 6:30387. doi: 10.1038/srep30387.
- Frankowiak K., Wang X.T., Sigman D.M., Gothmann A.M., Kitahara M.V., Mazur M., Meibom A., Stolarski J. Photosymbiosis and the expansion of shallow-water corals // Sci. Adv. – 2016. – Vol. 2(11):e1601122.

- Fürsich F.T., Jablonski D. Late triassic naticid drillholes: carnivorous gastropods gain a major adaptation but fail to radiate // *Science*. – 1984. – Vol. 224(4644). – P. 78 - 80.
- Galfetti T., Bucher H., Brayard A., Hochuli P.A., Weissert H., Guodun K., Atudorei V., Guex J. Late Early Triassic climate change: Insights from carbonate carbon isotopes, sedimentary evolution and ammonoid paleobiogeography // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2007. – Vol. 243. – P. 394 – 411.
- Gibson S.Z. Redescription and phylogenetic placement of †*Hemicalypterus weiri* Schaeffer, 1967 (*Actinopterygii*, *Neopterygii*) from the Triassic Chinle formation, southwestern United States: new insights into morphology, ecological niche, and phylogeny // *PLoS One*. – 2016. – Vol. 11(9):e0163657. doi: 10.1371/journal.pone.0163657.
- Gower D.J., Hancox P.J., Botha-Brink J., Sennikov A.G., Butler R.J. A New Species of *Garjainia* Ochev, 1958 (*Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae*) from the Early Triassic of South Africa // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(11): e111154. doi:10.1371/journal.pone.0111154
- Guex J., Pilet S., Müntener O., Bartolini A., Spangenberg J., et al. Thermal erosion of cratonic lithosphere as a potential trigger for mass-extinction // *Sci Rep*. – 2016. – Vol. 6:23168. doi: 10.1038/srep23168.
- Hochuli P.A., Feist-Burkhardt S. Angiosperm-like pollen and Afropollis from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (Northern Switzerland) // *Front. Plant. Sci*. – 2013. – Vol. 4:344. doi: 10.3389/fpls.2013.00344.
- Hochuli P.A., Sanson-Barrera A., Schneebeli-Hermann E., Bucher H. Severest crisis overlooked- Worst disruption of terrestrial environments postdates the Permian-Triassic mass extinction // *Sci. Rep*. – 2016. – Vol. 6:28372. doi: 10.1038/srep28372.
<http://palaeos.com/mesozoic/triassic/rhaetian2.html>.
- Huttenlocker A.K. Body size reductions in nonmammalian eutheriodont therapsids (Synapsida) during the end-Permian mass extinction // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(2):e87553. doi: 10.1371/journal.pone.0087553.
- Jiang D.Y., Motani R., Huang J.D., Tintori A., Hu Y.C. et al. A large aberrant stem ichthyosauriform indicating early rise and demise of ichthyosauromorphs in the wake of the end-Permian extinction // *Sci. Rep*. – 2016. – Vol. 6:26232. doi: 10.1038/srep26232.
- Jones T.D., Ruben J.A., Martin L.D., Kurochkin E.N., Feduccia A., Maderson P.F., Hillenius W.J., Geist N.R., Alifanov V. Nonavian feathers in a late Triassic archosaur // *Science*. – 2000. – Vol. 288(5474). – P. 2202 - 2205.
- Joyce W.G. The origin of turtles: a paleontological perspective // *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol*. – 2015. – Vol. 324(3). – P. 181 - 193. doi: 10.1002/jez.b.22609.
- Labandeira C.C., Kustatscher E., Wappler T. Floral assemblages and patterns of insect herbivory during the Permian to Triassic of northeastern Italy // *PLoS One*. – 2016. – Vol. 11(11):e0165205. doi: 10.1371/journal.pone.0165205.
- Looy C.V., Brugman W.A., Dilcher D.L., Visscher H. The delayed resurgence of equatorial forests after the permian-triassic ecologic crisis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1999. – Vol. 96(24). – P. 13857 - 13862.
- Marzoli A., Renne P.R., Piccirillo E.M., Ernesto M., Bellieni G., De Min A. Extensive 200-million-year-Old continental flood basalts of the central atlantic magmatic province // *Science*. – 1999. – Vol. 284(5414). – P. 616 - 618.
- Mitchell J.S., Heckert A.B., Sues H.D. Grooves to tubes: evolution of the venom delivery system in a Late Triassic "reptile" // *Naturwissenschaften*. – 2010. – Vol. 97(12). – P. 1117 - 1121. doi: 10.1007/s00114-010-0729-0.
- Motani R., Jiang D.Y., Tintori A., Rieppel O., Chen G.B. Terrestrial origin of viviparity in Mesozoic marine reptiles indicated by early Triassic embryonic fossils // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(2):e88640. doi: 10.1371/journal.pone.0088640. eCollection 2014.
- Olsen P.E., Shubin N.H., Anders M.H. New early Jurassic tetrapod assemblages constrain Triassic-Jurassic tetrapod extinction event // *Science*. – 1987. – Vol. 237(4818). – P. 1025 - 1029.
- Onoue T., Sato H., Nakamura T., Noguchi T., Hidaka Y., et al. Deep-sea record of impact apparently unrelated to mass extinction in the Late Triassic // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2012. – Vol. 109(47). – P. 19134 – 19139. doi:10.1073/pnas.1209486109.
- Onoue T., Sato H., Yamashita D., Ikehara M., Yasukawa K., et al. Bolide impact triggered the Late Triassic extinction event in equatorial Panthalassa // *Sci Rep*. – 2016. – Vol. 6:29609. doi: 10.1038/srep29609.
- Petersen H.I., Lindström S. Synchronous wildfire activity rise and mire deforestation at the triassic-jurassic boundary // *PLoS One*. – 2012. – Vol. 7(10):e47236. doi: 10.1371/journal.pone.0047236.

Randall D.J., Rummer J.L., Wilson J.M., Wang S., Brauner C.J. A unique mode of tissue oxygenation and the adaptive radiation of teleost fishes // J. Exp. Biol. – 2014. – Vol. 217(Pt 8). – P. 1205 - 1214. doi: 10.1242/jeb.093526.

Romano C., Koot M.B., Kogan I., Brayard A., Minikh A.V. et al. Permian-Triassic Osteichthyes (bony fishes): diversity dynamics and body size evolution // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. – 2016. – Vol. 91(1). – P. 106 - 147. doi: 10.1111/brv.12161.

Ruhl M., Bonis N.R., Reichart G.J., Sinninghe Damsté J.S., Kürschner W.M. Atmospheric carbon injection linked to end-Triassic mass extinction // Science. – 2011. – Vol. 333(6041). – P. 430 - 434. doi: 10.1126/science.1204255.

Scheyer T.M., Sander P.M. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles // Proc. Biol. Sci. – 2007. – Vol. 274(1620). – P. 1885 - 1893.

Segev A. Flood basalts, continental breakup and the dispersal of Gondwana: evidence for periodic migration of upwelling mantle flows (plumes) // EGU Stephan Mueller Special Publication Series. – 2002. – Vol. 2. – P. 171 - 191.

Smith R. Dark days of the Triassic: lost world // Nature. – 2011. – Vol. 479(7373). – P. 287 - 289. doi: 10.1038/479287a.

Smith S.A., Beaulieu J.M., Donoghue M.J. An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2010. – Vol. 107(13). – P. 5897 - 5902. doi: 10.1073/pnas.1001225107.

Stolarski J., Kitahara M.V., Miller D.J., Cairns S.D., Mazur M., Meibom A. The ancient evolutionary origins of *Scleractinia* revealed by azooxanthellate corals // BMC Evol. Biol. – 2011. – Vol. 11:316. doi: 10.1186/1471-2148-11-316.

Sun Y., Joachimski M.M., Wignall P.B., Yan C., Chen Y., Jiang H., Wang L., Lai X. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse // Science. – 2012. – Vol. 338(6105). – P. 366 - 370. doi: 10.1126/science.1224126.

Thorne P.M., Ruta M., Benton M.J. Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2011. – Vol. 108(20). – P. 8339 - 8344. doi: 10.1073/pnas.1018959108.

Ward P., Kirschvink J. A New History of Life: The Radical New Discoveries about the Origins and Evolution of Life on Earth Bloomsbury Press, 2015. - 400 p.

Whiteside J.H., Grogan D.S., Olsen P.E., Kent D.V. Climatically driven biogeographic provinces of Late Triassic tropical Pangea // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2011. – Vol. 108(22). – P. 8972 - 8977. doi: 10.1073/pnas.1102473108.

Whiteside J.H., Olsen P.E., Eglinton T., Brookfield M.E., Sambrotto R.N. Compound-specific carbon isotopes from Earth's largest flood basalt eruptions directly linked to the end-Triassic mass extinction // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2010. – Vol. 107(15). – P. 6721 - 6725. doi: 10.1073/pnas.1001706107.

Yates A.M., Kitching J.W. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion // Proc. Biol. Sci. – 2003. – Vol. 270(1525). – P. 1753 - 1758.

Zapalski M.K. Evidence of photosymbiosis in Palaeozoic tabulate corals // Proc. Biol. Sci. – 2013. – Vol. 281(1775):20132663. doi: 10.1098/rspb.2013.2663.

ЛЕКЦІЯ 12

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. Ці гори піднялись лише в Кайнозой в ході Альпійського циклу гороутворення, але складені вони юрськими вапняками, оскільки територія Альп в Юрському періоді була морем.

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 в Тріасовому періоді почався розкол суперматерика Пангеї II 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 мантиї під суперматериковою термальною шапкою.

В результаті, вже в ранній Юрі відбувається зародження центральної частини Атлантичного океану. А в пізній Юрі - продовжується розпад 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.

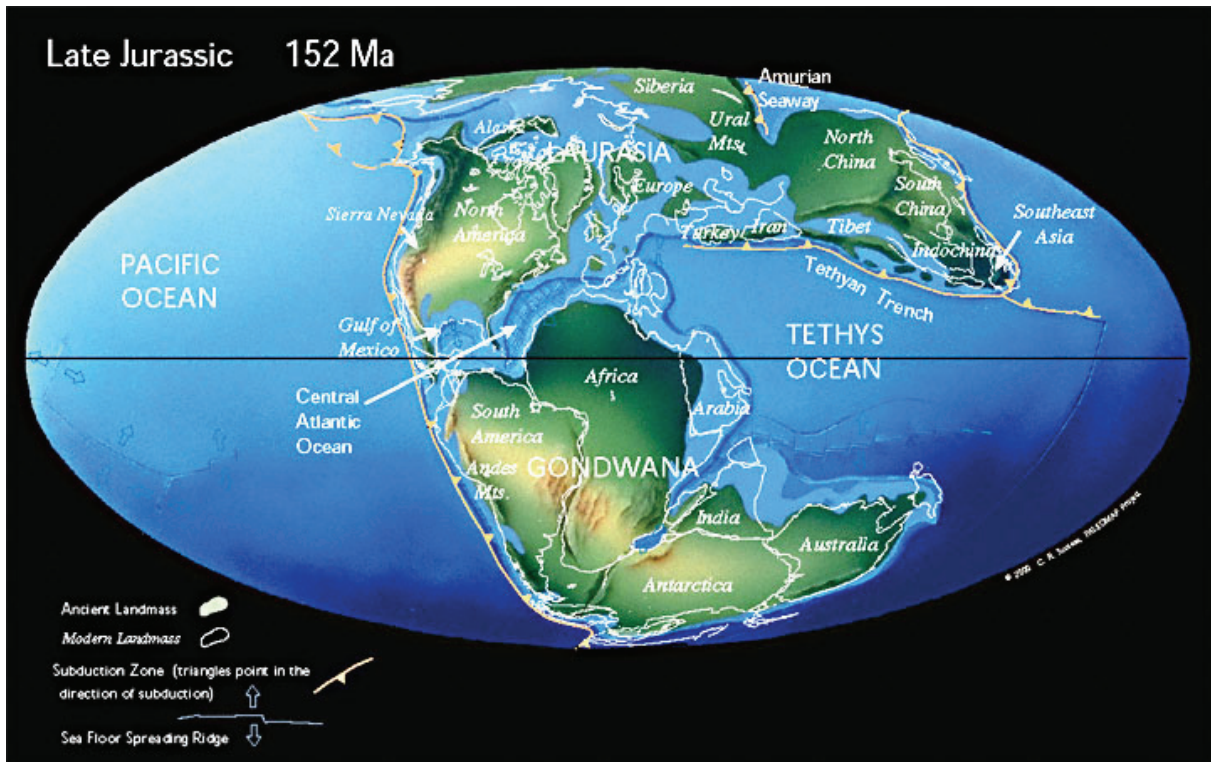
*Rabinowitz P.D. з колегами (1983) показали, що в середині Юри з півночі почалось відділення Мадагаскару від Африки (одночасно з початком розколу Гондвани), яке завершилось на початку Крейди (за Rabinowitz et al., 1983).

Крім того, наприкінці Юрського періоду почався інтенсивний базальтовий вулканізм на півдні Бразилії в результаті підйому чергового мантийного 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 продовжував 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 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.

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

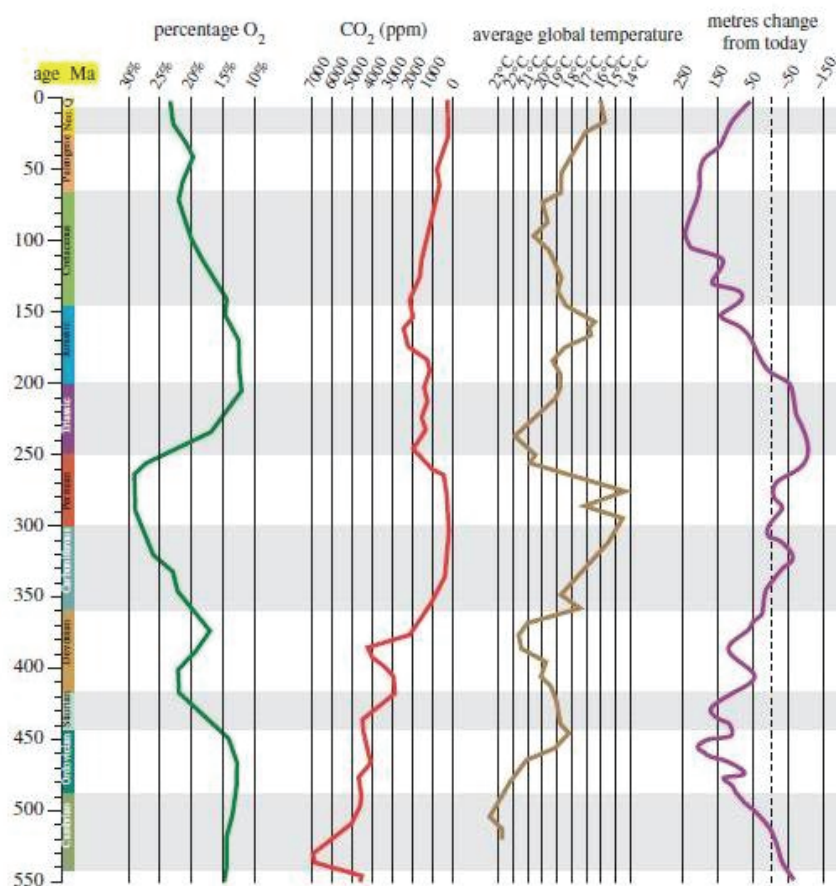
Глобальна аноксія в океанах в Тоарську епоху ранньої Юри. Відносно короткі періоди різких змін умов навколишнього середовища на протязі Юрського і Крейдяного періодів за часом збігаються з повсюдним накопиченням морських депозитів, збагачених органічними речовинами. Ці епохи отримали назву Океанічні Аноксичні Події (Oceanic Anoxic Events, OAEs). Ці інтервали включають несподіване глобальне потепління на + 5⁰C + 10⁰C, високу швидкість вивітрювання континентальної кори, зростання швидкості вимирання груп живих організмів і крупно-масштабні пертурбації вуглецевого циклу.

За часом - Основні Океанічні Аноксичні Події збігаються з формуванням великих вулканічних провінцій. Зокрема, ранньо-Юрська Океанічна Аноксична подія на межі Тоарської епохи і Плінсбахія за часом співпадає з масованим виверженням базальтових магм в провінції Кару-Ферр, в ході розколу між Південною Африкою та Антарктидою, які на той час входили до складу суперконтиненту Пангеї.

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.

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).

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 тривав 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. Поступовий розкол Пангеї II та початок 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.

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

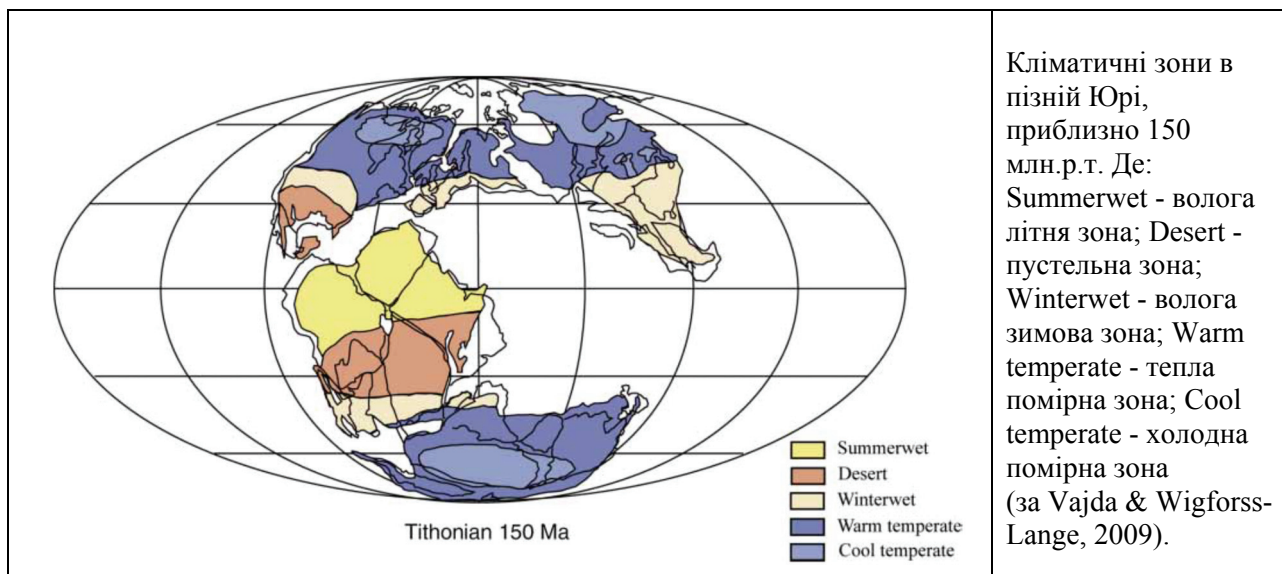
Korte C. з колегами (2015) провели детальний аналіз ізотопів кисню в інтервалі переходу між теплим і холодним кліматом в Юрському періоді. Отримані авторами роботи дані свідчать про різке зниження температури приповерхневих вод в середніх широтах майже на 10 градусів Цельсія на початку середньої Юри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



Палеогеографія древніх континентів. Кордон ранньої та середньої Юри. А - карта, яка показує зв'язок між екваторіальним океаном Тетіс і Бореальним морем через Лавразійський морський шлях, який включав Коридор Вікінгів (т.зв. "the Viking Corridor"), який був кілька сотень кілометрів завширшки. Червоними стрілками вказані напрямки палео-течій в океанах. Б - Детальна палеогеографія Лавразійського морського шляху. Коричневі стрілки вказують силіко-кластичні седименти в зоні підйому літосферних плит (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).

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).



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.

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-Феррарського 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 (Joyal et al., 2011) в якості основної причини вимирань в океанах вказують зростання температури навколишнього середовища, а не рівень оксигенації придонних вод.

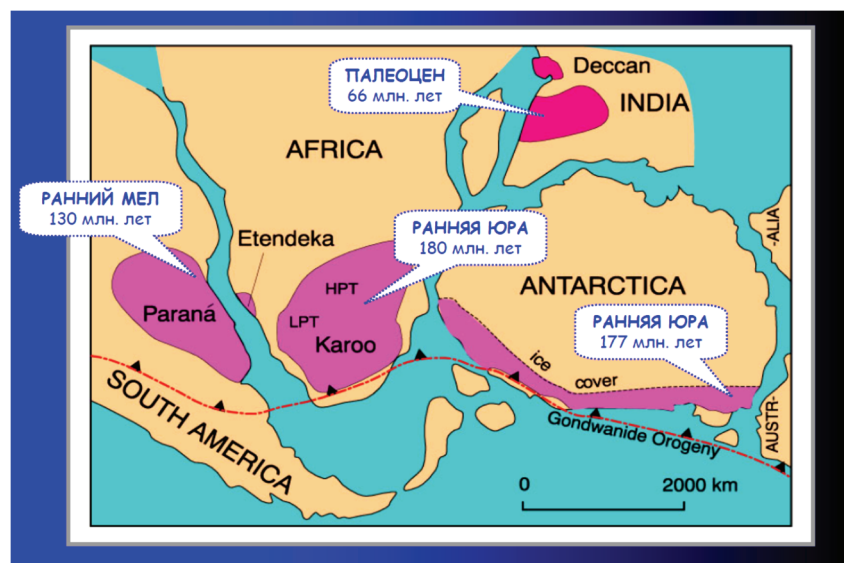
*NB! Ряд палеонтологів використовують термін Тоарська зміна флор і фаун, а не Тоарське масове вимирання біоти. Так, Zakharov V.A. з колегами (2006) говорять про зміну морських фаун на кордоні Плінсбахій-Тоарсій в північному Сибіру і підкреслюють, що дана зміна фаун швидше за все пов'язана з початковою 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 призводили 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 ігнімбритовий 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>).

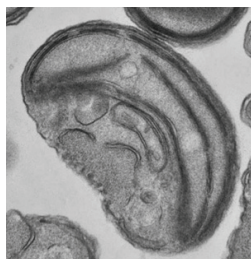


Головні плато-базальтові провінції Гондвани до розколу і поділу суперматерика Пангеї (за <http://www.planetology.ru/lectures/ariskin/17.pdf>).

Аквальні екосистеми

Розквіт водоростей-празинофітів на межі Тріас-Юра. На межі Тріас - 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 - прازیнофітів і акритархів. Празинофіти - 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-празинофіти 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. *NB! Аналогічний спалах розмноження зелених водоростей-празинофітів і акритархів був виявлений на межі Пермь - Тріас, коли в океанах також була глобальна аноксія.



Сучасна зелена водорість з групи прازیнофітів (за http://wiki.ru/upload/pics3/ostreococcus_300.jpg).

Розквіт червоних водоростей в Юрському періоді. 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.

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 мантійного плюму 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 молюсків. 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

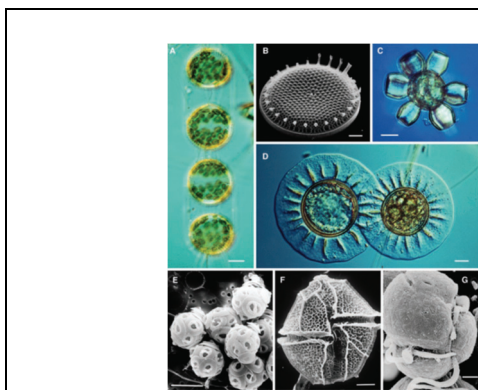
відфільтровувати планктон. Тільки завдяки бурхливому розвитку планктона в Юрських морях стала можливою поява таких гігантів-фільтраторів. Наприкінці Юрського періоду - знизилась температура навколишнього середовища і почались посухи. Все це призвело до зниження концентрації біогенних хімічних елементів в морській воді, до занепаду океанічного планктону і до вимирання багатьох груп організмів-фільтраторів.



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, кокколитофориди і діатомові водорості - мають в якості фотосинтезуючого симбіонту хлоропласти червоних водоростей. Діатомові водорості з'явились на межі Пермь - Тріас, динофлагеляти і кокколитофориди - з'явились наприкінці Тріасового періоду. Однак, розквіт цих організмів припадає на ранню Юру, т.т. на час панування і самих червоних водоростей внаслідок формування сприятливої геохімічної обстановки.



Морський еукаріотичний фітопланктон.
 А - діатомова водорість *Stephanopyxis nipponica*;
 В - діатомові водорості *Thalassiosira pacifica*;
 С - кокколитофора *Scyphosphaera apsteinii*;
 D - *Pterosperma moebii*; E - коккосфери *Gephyrocapsa oceanica*; F - динофлагелят *Karlodinium micrum*; G - динофлагелят *Lingulodinium polyedra*.

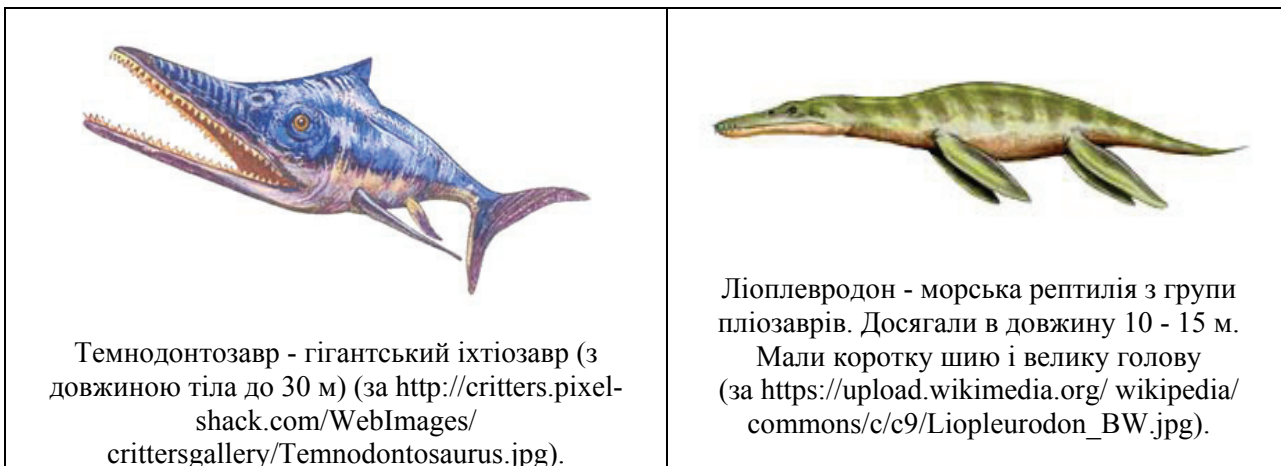
NB! Первинний симбіоз був сформований пурпуровими бактеріями з першими еукаріотичними клітинами, що дало початок червоним водоростям. Вторинний ендосимбіоз – це симбіоз червоних водоростей з морськими найпростішими.

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.

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).



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

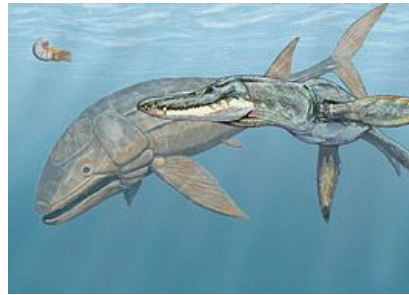
*Ще в Тріасовому періоді з'явилися протозухії - біпедальні предки крокодилів, які жили на суші. В Юрському періоді частина протозухій вдруге повернулася до життя у воді, що призвело до формування мезозухій - вже квадрупедальних морських предків крокодилів. В наступному Крейдяному періоді мезозухії дадуть 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 – ласті (за <http://www.ammonit.ru/new/212.htm>).

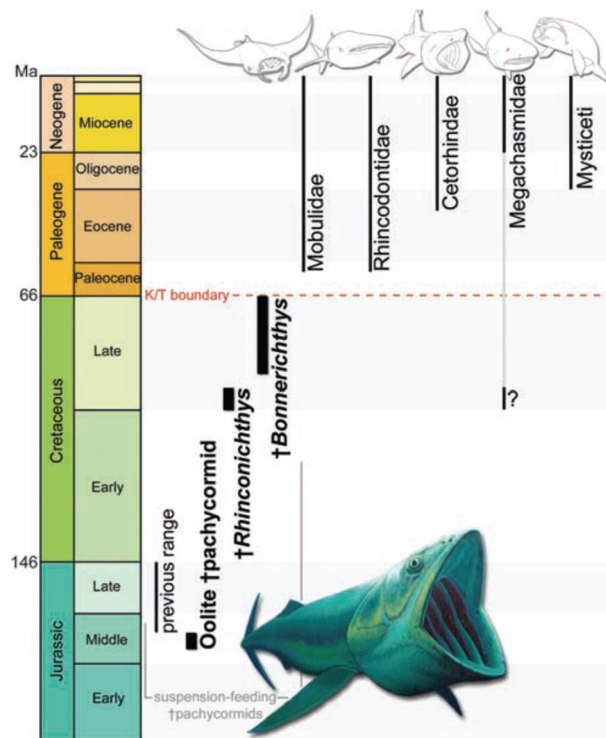
Гігантські риби лідзихтіси були фільтраторами за типом харчування. Детальне вивчення анатомії фосилізованих залишків гігантських кісткових риб лідзихтісів - виявило, що вони були не хижаками, а морськими фільтраторами, як сучасні вусаті кити, деякі акули (наприклад, китові акули) і деякі скати (наприклад, скати роду мобоули). На верхній щелепі лідзихтіс 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 лідзихтіс і морська рептилія ліоплевродон (за <https://ru.wikipedia.org/wiki>).

Тривалий час вважалось, що лідзихтіси – унікальні для Юрського періода 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! Лідзихтіси 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 хребетних тварин - фільтраторів за типом харчування (китів і хрящових риб) після вимирання пахікормідних кісткових риб-фільтраторів на кордоні Крейда-Палеоген (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.

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 мозозаврів, завроптеригій, іхтіозаврів і черепах (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 дадуть 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 узбережжя 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 народились на узбережжі Флориди (Північна Америка), спочатку пливуть 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.

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, гінго, 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.



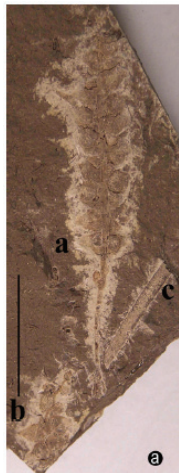
В Аргентині знайдений середньо-Юрський ліс з араукарій, похований під вулканічним попелом, з діаметром стовбурів 3,5 м і висотою прижиттєвих форм до 100 м. На рисунку - скам'янілі шишки з цього лісу (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Араукария>).



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, що дозволило дослідникам зробити висновок про те, що покритонасінні рослини з'явилися від деревних форм голонасінних рослин. А перехід від деревних життєвих форм до трав'янистих є досить не простим.



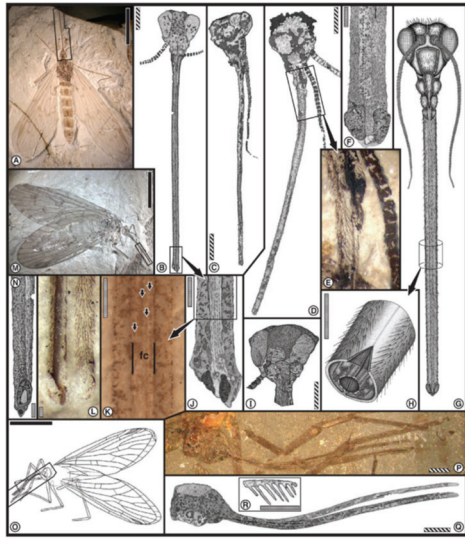
Перші, з відомих науці, скам'янілі відбитки покритонасінних рослин *Schmeissneria sinensis* (фрагмент). Юра.



Реконструкція зовнішнього вигляду перших покритонасінних рослин *Schmeissneria sinensis* (фрагмент). Юра (за <http://www.sunstar-solutions.com/sunstar/Why02/Schmeissneriadraw.jpg>).

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 - скорпіонніц і показали, що ці комахи запилювали наземні голонасінні рослини вже в середині Юрського періоду. Ці родини скорпіонніц вимерли в ранній Крейді - в епоху зміни панування голонасінних рослин на панування квіткових рослин (за Ren et al., 2009).

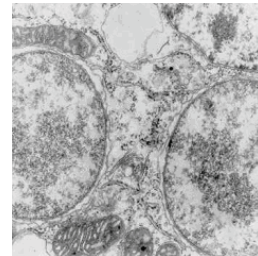


Фосилізовані залишки комах скорпіонніц. Середня Юра. Китай. Будова ротових апаратів свідчить про те, що ці комахи запилювали голонасінні рослини в Юрському періоді (за Ren et al., 2009).

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.). Аналіз ДНК 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 *Acyrthosiphon 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 (*Acyrthosiphon pisum*) чітко видно дві круглі внутрішньоклітинні бактерії-бухнери (*Buchnera aphidicola*) (за <http://sp.uconn.edu/~mcbstaff/graf/BuAp/Vaphidsym.htm>).

*NB! Попелиця не може синтезувати для себе незамінні амінокислоти і повинна отримувати їх з їжею. Ендосимбіотичні бактерії бухнери 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).

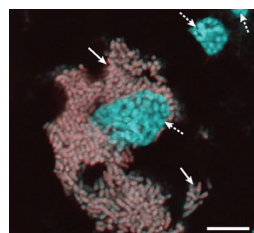
Поява у тарганів внутрішньоклітинних симбіотичних бактерій – блабakterій. **Пізня Юра.** Бактерії роду блабakterіум (*Blattabacterium*) є внутрішньоклітинними симбіонтами, які мешкають в спеціалізованих клітинах тарганових і термітів *Mastotermes darwiniensis*. Ці бактерії стали облігатними симбіонтами і передаються від батьків до дітей в

яйцях. Дослідження, проведені Lo N. з колегами (2003), показали, 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 блаттабактеріями 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 уреази і глутамат дегідрогенази). *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).



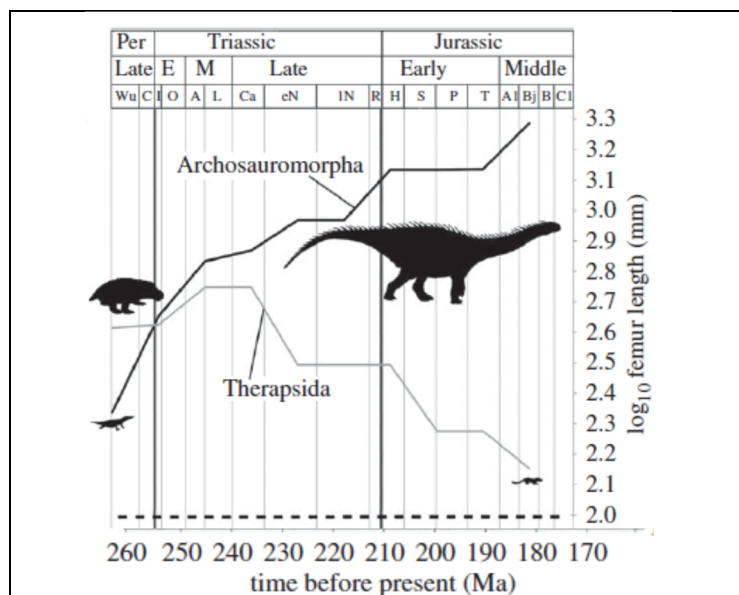
Сучасний тарган (*Periplaneta americana*) (<http://www.biolib.cz/cz/image/id148659/>).



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

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).



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

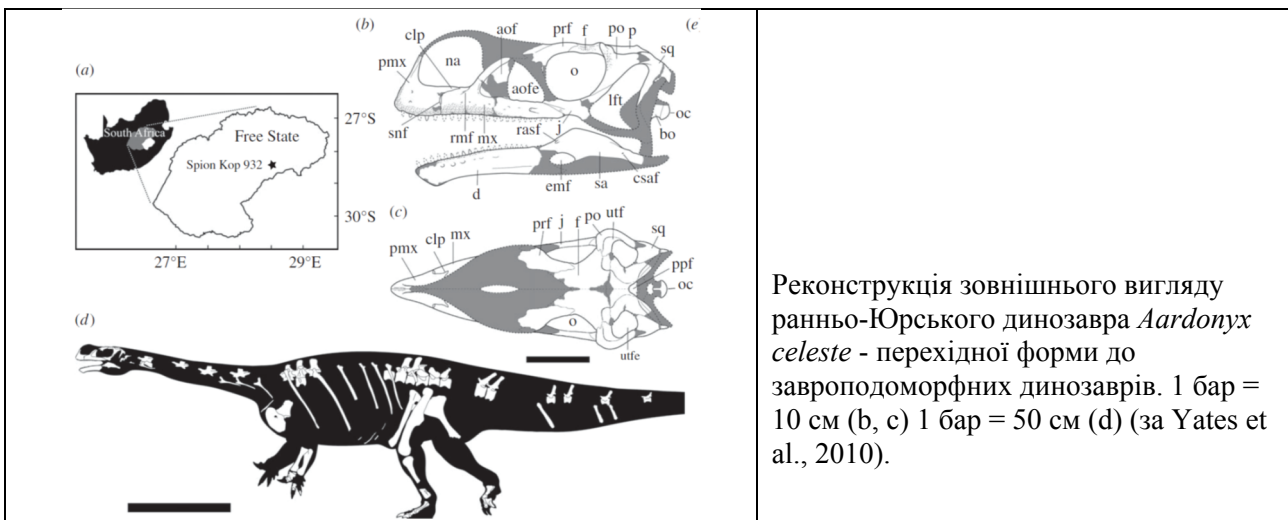
Причини: конкуренція за екологічні ніші і тиск в системі хижак – жертва. А менша конкурентоспроможність теплокровних тероморфних рептилій і ссавців була пов'язана з низьким рівнем кисню в навколишньому середовищі, який необхідний для підтримання

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.



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).

Квадропедальні рослиноїдні динозаври. 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 квадратопедальності (оскільки чотирилапе ходіння дозволяє збільшити об'єм наповнення шлунку, що при харчуванні рослинною їжею є важливою адаптацією). У ранньо-Юрських відкладеннях південної Африки Yates A.M. з колегами (2010) описали скам'янілості *Aardonyx celestae* - перехідної форми до завроподоморфних динозаврів. Аналіз кінцівок показав, що це були ще біпедальні тварини, які, однак, практикували квадратопедальний тип локомоції, про що свідчать особливості їх анатомічної будови (за Yates et al., 2010).



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).

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 істивне 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.

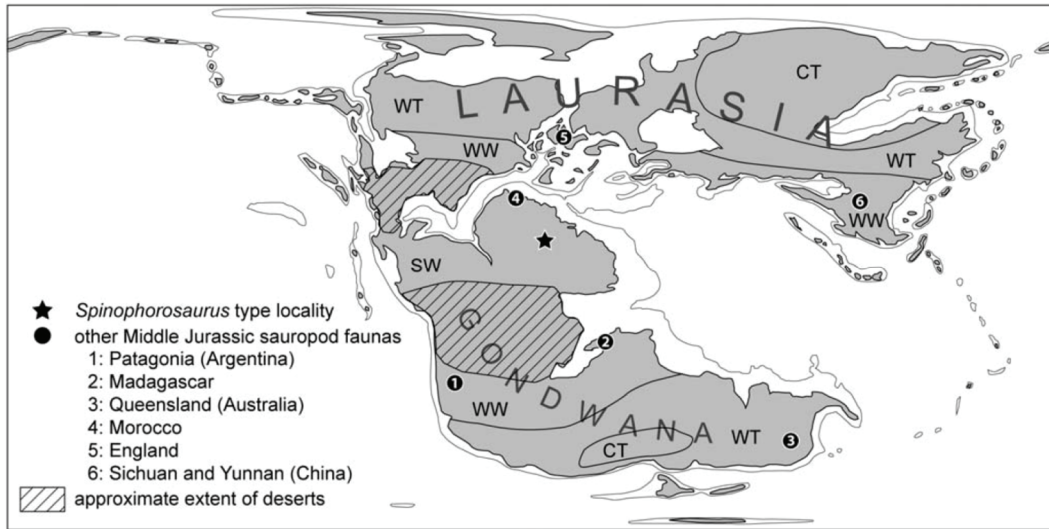
Симбіотична гіпотеза причини переходу рослиноїдних динозаврів в крупно-розмірний клас. М'який Юрський клімат дав пишну рослинність і зростання чисельності рослиноїдних динозаврів. Конкуренція за територію і ресурси сприяла подальшій диверсифікації рослиноїдних динозаврів і їх розселенню на нові території. 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 спроможні розщепити тільки симбіотичні бактерії, які мешкають в кишковику 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 квадрупедалізму (тобто до чотирилапого ходіння).

«Острівний ефект» в Юрських екосистемах. Sander P.M. з колегами (2006) 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).

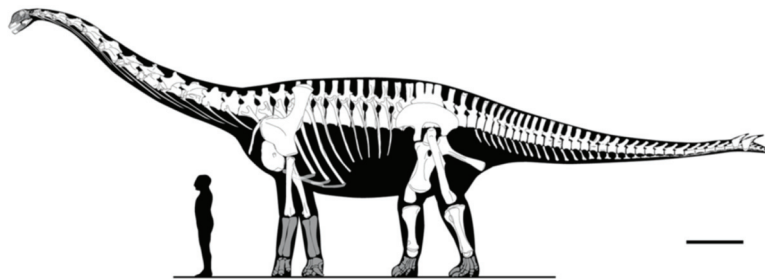
Відомо, що континентальні форми організмів за розмірами тіла, як правило, більші, ніж острівні форми цих же груп організмів (т.зв. «острівний ефект»). Можливо, що гігантизм континентальних форм пов'язаний з ефектом гетерозису (тобто при спаровуванні особин, що живуть на великих територіях, цей ефект 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.

Розповсюдження завроподних динозаврів. Середня Юра. Середньо-Юрські східно-азіатські завроподи сильно відрізнялись від середньо-Юрських Південно-Американських і Індійських завропод. Можлива причина - географічний бар'єр між Лавразією і Південною Гондваною - гігантська центральна пустеля Гондвани (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).



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



Скелет спінофорозавра (*Spinophorosaurus nigerensis*), виявлений на території Республіки Нігер (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).



Гніздо з яйцями завроподоморфного динозавра *Massospondylus* - одне з найбільш раних 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 (за Rauhut et al., 2005).

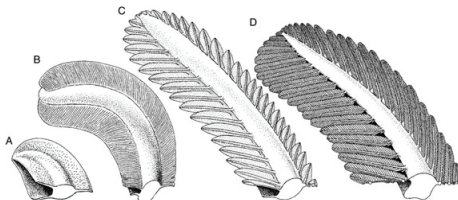


Реконструкція зовнішнього вигляду трьох ліній диплодоків завропод. Де: а - диплодок *Diplodocus carnegii*, верхня Юра, США; b - дикреозавр *Dicraeosaurus hansemani*, верхня Юра, Танзанія; c - дикреозавр *Brachytrachelopan mesai*, верхня Юра, Аргентина (за Rauhut et al., 2005).

Конвергенція ознаки «довга шия» у деяких груп стегозаврів з завроподними динозаврами. Пізня Юра. Стегозаври - це квадрупедальні динозаври з короткою шиєю і з

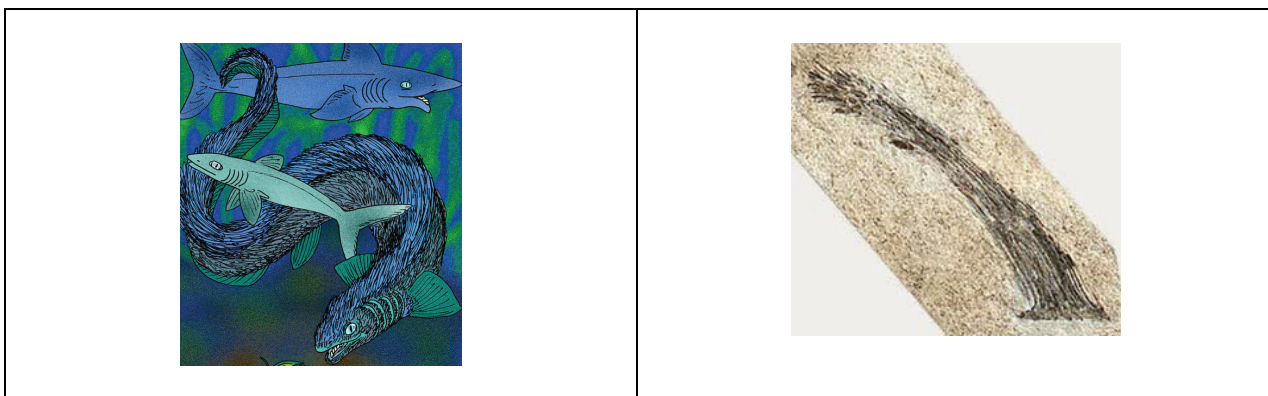
системою пластин на спині. Це були травоядні тварини, які обгризали нижні гілки рослин. Mateus O. з колегами (2009) на території Португалії в відкладеннях пізньої Юри описали стегозавра з незвичайно довгою шиєю. Причиною збільшення розмірів шиї даного динозавра стало збільшення кількості шийних хребців 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).

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.



Можливий механізм розвитку пір'я з луски рептилій (A), через протопір'я *Praeornis* (B-C) до пір'я динозаврів і птахів (D) (за <http://www.ammonit.ru/upload/news/praeornis.jpg>).

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 Триасового архозавра лонгісквами.

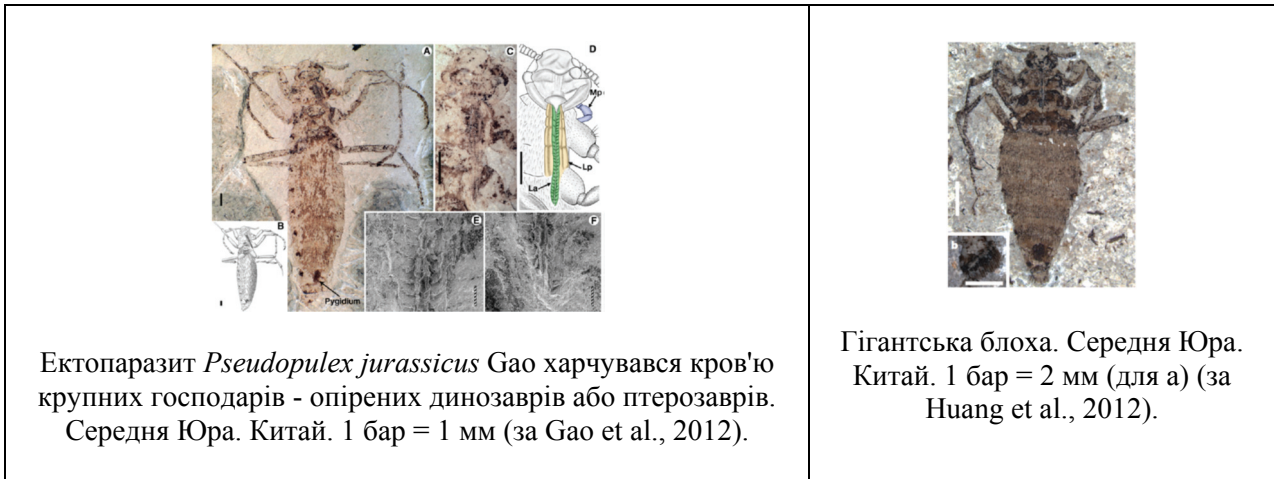


Лістракантус (*Listracanthus*) - вимерла група акул. Мали на спині дуже довгу (до 10 см), пір'єподібну луску (з основної остю від якої відходили бічні відростки). Карбон - Триас. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Listracanthus>; http://people.sju.edu/~egrogan/BearGulch/fossils_fish/Listracanthus_scale.jpg). NB! Вважають, що акули-лістракантуса 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.



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 чотирикрилі динозаври, зовні схожі на чотирикрилих птахів (оскільки в них було контурне пір'я і на передніх, і на задніх кінцівках).

Дещо пізніше, приблизно 150 млн.р.т., в Юрі з'явилися археоптерикси - це були двокрилі 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: чотирикрилі динозаври (анхіорніси) і двокрилі 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.

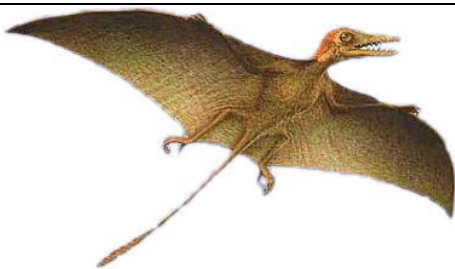
*NB! В Триасі одна з груп біпедальних архозаврів дала початок предкам птахів - Протоавісам. Наприкінці Юри, приблизно 150 млн.р.т. з'явилися справжні птахи. А їх диверсифікація почалась тільки наприкінці Крейдяного періоду.



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).



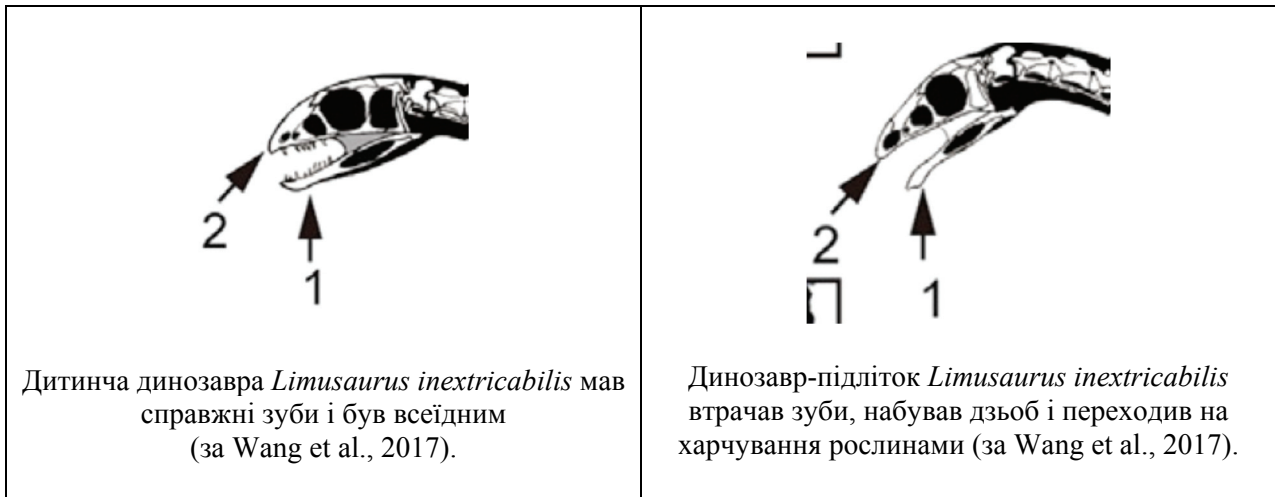
Рамфоринх – представник Юрських птерозаврів (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Рамфоринхи>).



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>).

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*). Дослідників найбільш вразила наявність зубів у дитинчат лімузаврів і потім заміна зубів на дзьоб у дорослих особин даного виду динозаврів. Виявлені в онтогенезі у лімузаврів радикальні морфологічні зміни ротового апарату, свідчать про зміну типу харчування від всеїдності у дитинчат до переважно рослинної типу харчування у дорослих особин лімузаврів. Дані висновки також підтверджуються наявністю гастролітів в шлунку дорослих особин і ізотопним складом апатитів кісток викопних лімузаврів.

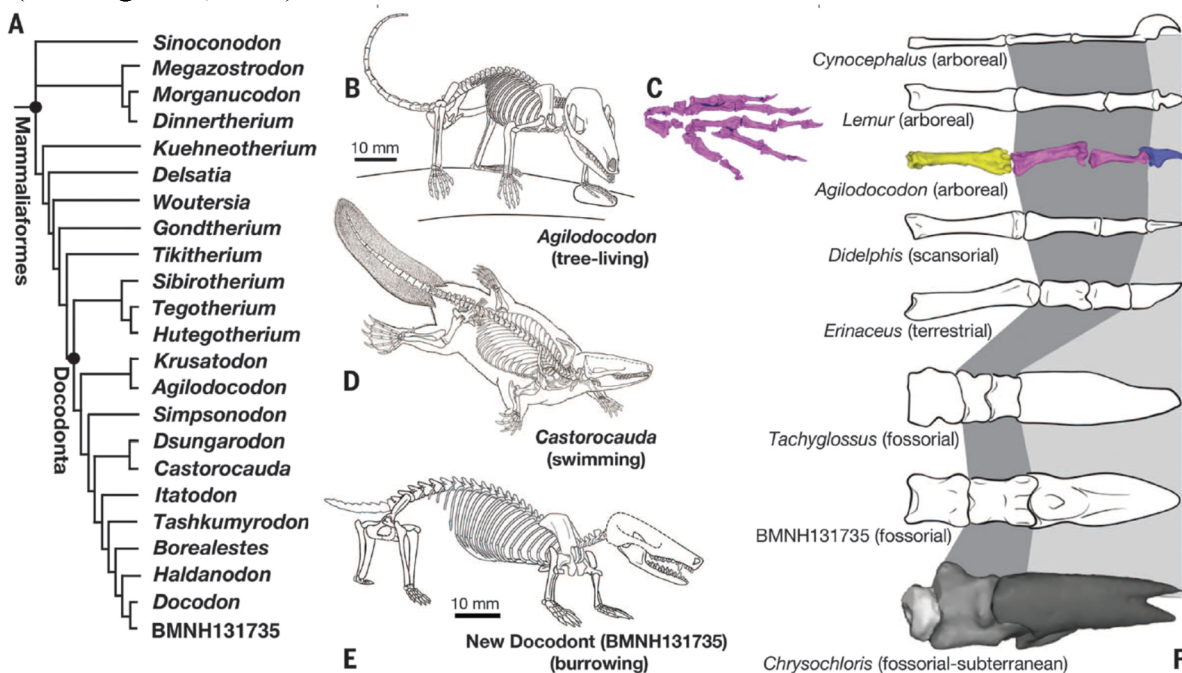
Які причини могли спровокувати таку радикальну зміну типу харчування в онтогенезі у лімузаврів? Наприклад, у комах з повним перетворенням - відмінність у типі харчування між личинкою і дорослою особиною - дозволяє різним онтогенетичним стадіям комах розійтися по різних екологічних нішах і знімає конкуренцію 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.



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).

Ссавці

Екологічна різноманітність ранніх ссавців ряду Докодонти. Середня Юра. Аналіз фосилій різних груп ранніх ссавців ряду Докодонти виявив їх значну екологічну різноманітність. Зокрема, їх пристосування до лазіння по деревах, до плавання, до риття нір і т.н. (за Meng et al., 2015).



Морфологічна диверсифікація ранніх ссавців ряду Докодонти. Де: А - філогенетичне дерево докодонтів; В - агілодокодон (*Agilodocodon*), ссавець, що жив на деревах; С - будова кінцівки агілодокодона; D - касторокауда (*Castorocauda*), плаваючий ссавець; Е - риуючий ссавець; F - пропорції фаланг пальців деревних агілодокодонтів 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 крону груп в ранній-середній Юрі.

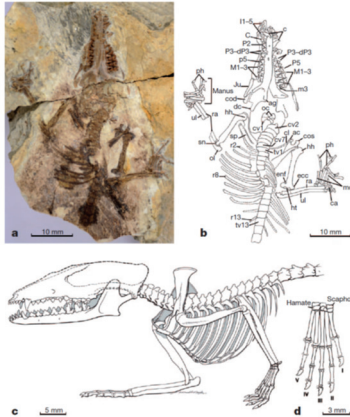
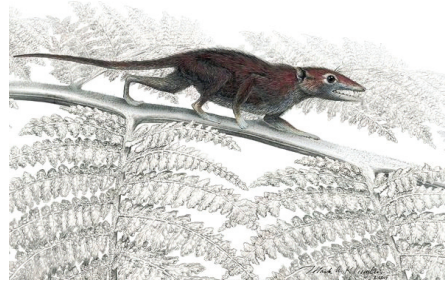
Close R. A. з колегами (2015) підкреслюють, що вони не знають, якою була причина, яка спровокувала цей еволюційний вибух. З одного боку, він міг статися через зміну умов навколишнього середовища, з іншого боку - цілком можливо, що ссавці накопичили "критичну масу" ключових інновацій, які дозволили їм 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'явилися 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

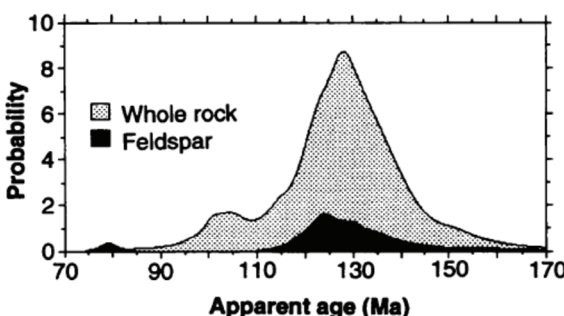

причини викликали появу живородіння і у ссавців (відомо, що в середині Юрського періода мало місце значне зниження температури навколишнього середовища).

 <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://архео.info/wp-content/uploads/2011/08/earliest-placental-mammal.jpg).</p>
---	---

*NB! Оскільки перехід до живородіння тільки в групі рептилій відбувався не менше 100 разів - цілком можливо, що і серед ліній стародавніх ссавців живородіння з'являлось неодноразово.

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).

 <p>Імовірність базальтового магматизму на півдні Бразилії (т.зв. The Paraná-Etendeka flood volcanic event), встановлена на підставі результатів калій-аргонового датування вивержених магм.</p>	 <p>Географічна локалізація зони базальтового вулканізму на межі Юра-Крейда (за Renne et al., 1992).</p>
---	---

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 (sauropsid 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 макрохижаків, 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. Крім того, отримані дані свідчать про одночасне вимирання одних груп і радіацію інших груп організмів. Автори роботи ідентифікували серії абіотичних факторів, які могли спровокувати таку селективність подій вимирань і диверсифікації в екосистемах. Зокрема, дослідниками було встановлено, що однією з принципових рушійних сил, які запустили події фауністичних змін - стали евстатичні коливання рівня моря, які вплинули на доступність прибережних морських екосистем і сприяли алопатичному видоутворенню на суші.

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 зі змінами хімічного складу морської води через ріст рівня глобальних посух і глобальну регресію 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 екосистемах в пізній Юрі - ранній Крейді. При цьому комплексна дія стресових факторів призвела до вимирання одних груп організмів і диверсифікації інших груп організмів (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 мантийного 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.

Контрольні питання:

1. Розкол суперматерика Пангеї. Початок формування океанів сучасного типу.
2. Хімічний склад атмосфери в Юрському періоді. Причини глобальної аноксії в океанах в ранній Юрі.
3. Клімат в Юрському періоді. Причини зміни Тріасових посух на вологі умови в Юрі. Відсутність кореляції між змінами температури навколишнього середовища і вмістом парникових газів в атмосфері в Юрському періоді.
4. Причини Тоарського вимирання біоти в ранній Юрі.
5. Розвиток водоростей-празиофітів на межі Тріас-Юра.
6. Екологічні причини і наслідки розповсюдження червоних водоростей в Юрському періоді.
7. Поява динофлагелат, кокколітофорид і діатомових водоростей в наслідок симбіозу морських найпростіших з червоними водоростями.
8. Причини наддалеких міграцій деяких груп сучасних черепах.
9. Наземна рослинність в Юрському періоді.
10. Екологічні наслідки появи внутрішньоклітинних симбіотичних бактерій в клітинах тарганів і попелиць.
11. Напрямок зміни розмірів тіла тероморфних та завроморфних рептилій в Юрському періоді.
12. Квадропедалізм рослиноїдних динозаврів.
13. «Острівний ефект» на прикладі карликових завроподних динозаврів.
14. Екологічні причини появи і втрати ознаки «довга шия» на прикладі різних груп завроподних динозаврів і стегозаврів.
15. Поява пухового і контурного пір'я у динозаврів: екологічні причини і наслідки.
16. Ектопаразити наземних хребетних Юрського періоду.
17. Екологічні причини появи дзьоба у птахів на прикладі Юрських птахів лімузаврів.
18. Екологічна різноманітність ранніх ссавців ряду докодонти.
19. Поява живородіння у ссавців як екологічна адаптація до низьких температур навколишнього середовища.
20. Термінальна Юрська зміна фаун: екологічні причини і наслідки.

Література:

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

- 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.
- Fricke H.C., Henechroth 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.
<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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.

ЛЕКЦІЯ 13

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ КРЕЙДЯНОГО ПЕРІОДА (145 – 65,5 МЛН.Р.Т.)

Стратиграфія Крейдяного періода (за Palaeos.com):

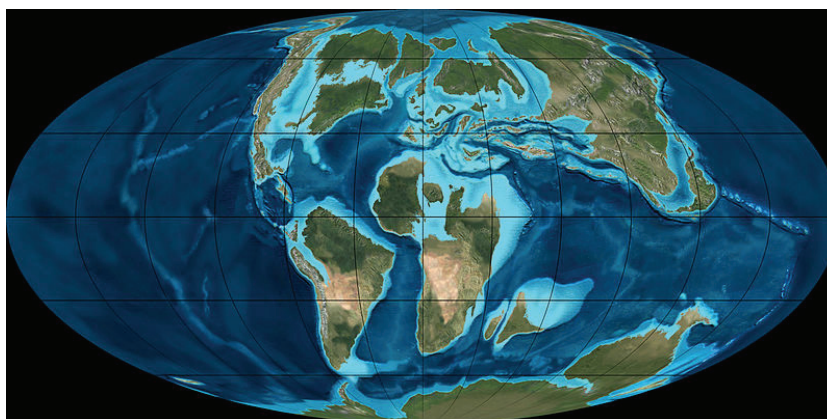
Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Палеогеновий	Палеоцен	Даній (Danian)	65,5 – 61,7 млн.р.т.
Крейдяний	Пізня Крейда	Маастрихт (Maastrichtian)	70,6 – 65,5 млн.р.т.
		Кампаній (Campanian)	83,5 – 70,6 млн.р.т.
	Верхня Крейда	Сантоній (Santonian)	85,8 – 83,5 млн.р.т.
		Коніацій (Coniacian)	89,3 – 85,8 млн.р.т.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

Розташування континентів

На початку Крейдяного періода Євразія від'єдналась від Північної Америки, що супроводжувалось початком формування північної частини Атлантичного океану. Крім того, з'явився зародок Північного Льодовитого океану. NB! Океанічні хребти Північного Льодовитого океану є продовженням серединно-океанічного Атлантичного хребта.

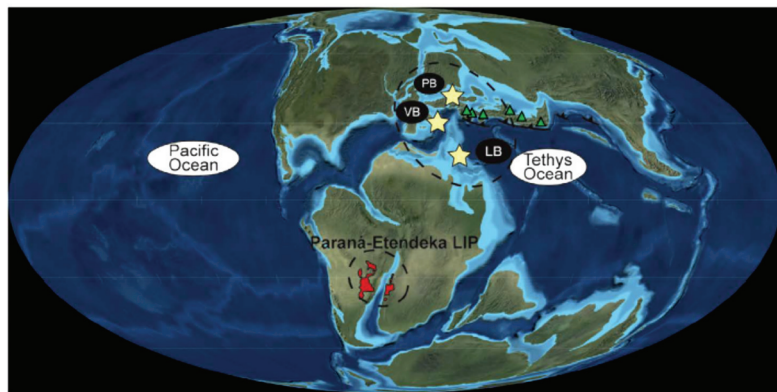
В кінці Крейди почався Альпійський цикл гороутворення. При цьому посилення тектонічних рухів земної кори прискорило розкриття Атлантичного, Індійського і Північного Льодовитого океанів. Наприкінці Крейди шельф Африки з'єднався з шельфом Євразії. В наслідок цього почалося підняття Альп. Крім того, в Крейдяному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

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



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

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



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

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

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



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

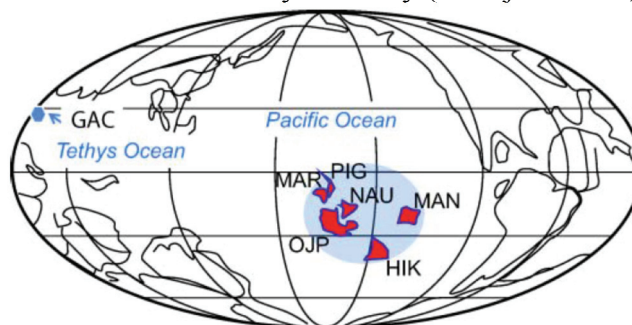
Charbonnier G. з колегами (2017) в седиментах Польщі та Швейцарії, що датуються Валангієм, в часовому інтервалі, який дещо передував початку позитивної ізотопної екскурсії вуглецю-13, виявили значне накопичення ртуті. Дослідники вважають, що виявлена в седиментах ртутна аномалія є результатом дегазації вивержених вулканічних мас, в ході якої до атмосфери потрапила значна кількість ртуті. Таким чином, отримані дані свідчать про те,

що магматичне виверження, яке сформувало трапову провінцію Парана-Етендека, запустило пертурбації умов навколишнього середовища в Валангії (Charbonnier et al., 2017).

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

Таким чином, аналіз наявних даних поставив під сумнів правомірність висновків про причинно-наслідкові відносини між подіями континентального трапового магматизму і масовими вимираннями біоти на Землі. Але, нещодавні дослідження показали, що значну роль в несприятливій дії континентальних вивержених магм на біоту має те, через яку за віком літосферу відбувається виверження мантийного плюму: лише виверження через давню архейську літосферу супроводжуються виділенням надзвичайно токсичних речовин, які і призводять до масового вимирання біоти. Таким чином, надпотужні континентальні виверження в магматичній провінції Парана-Етендека не спричинили масового вимирання біоти, оскільки мантийний плюм вивергався через більш молоді літосферу, розплавлення якої не дає настільки токсичні речовини, як розплавлення древньої архейської літосфери.

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

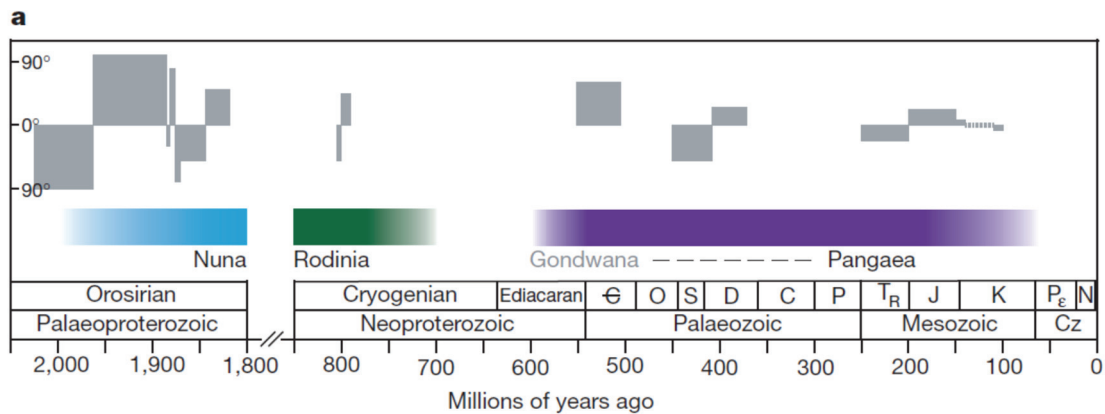


Палеогеографічна реконструкція розташування океанів і континентів у Крейдяному періоді, приблизно 118,7 млн.р.т. Ділянка інтенсивного виверження вулканічних лав в Тихому океані (Greater Ontong Java

Event) вказана блакитним еліпсом. Де: OJP, Ontong Java Plateau - плато Онтонг Ява; MAN, Manihiki Plateau - плато Маніхікі; НІК, Hikurangi Plateau - плато Хікуруангі; PIG, Pigafetta basins - басейни Пігафетта (за Tejada et al., 2012).

Океанічне плато Онтонг-Ява сформувалось над головою мантийного плюма після вулканізму, який тривав приблизно 30 млн. років. Найбільш ранні виверження в зоні плато Онтонг-Ява за часом співпадають з глобальною ранньо-Аптською Океанічною Аноксичною Подією (the Early Aptian oceanic anoxic event, відомою як OAE1a або the Selli Event, 125,0 - 124,6 млн.р.т.). Друга хвиля вивержень в даній магматичній провінції мала місце приблизно 90 млн.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Ontong_Java_Plateau).

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



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

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

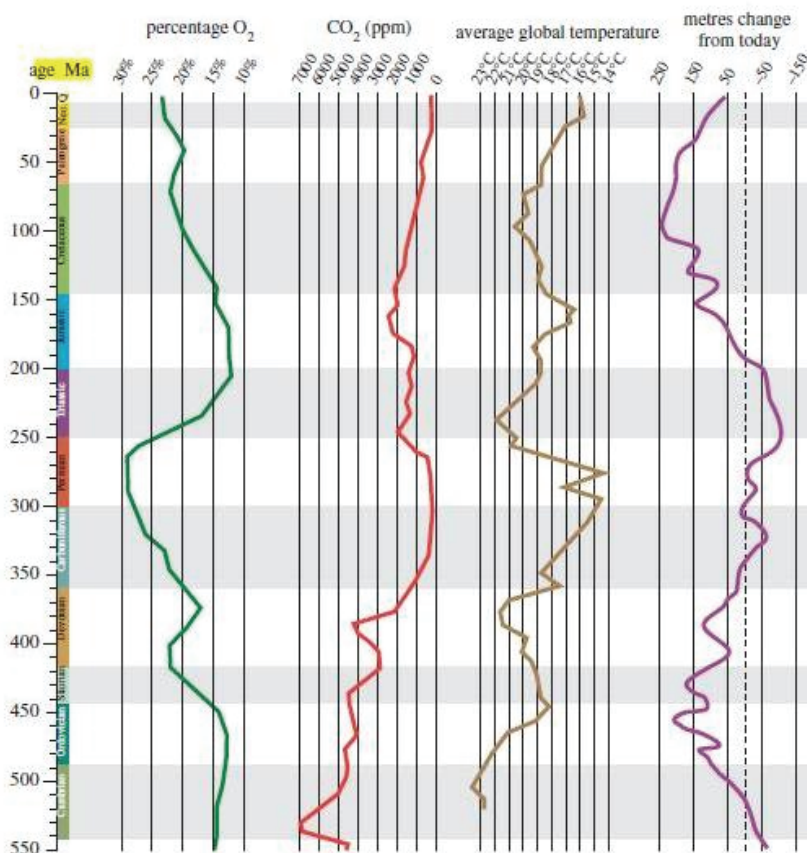
і Антарктиди досягають 180 - 300 км в глибину, тоді як Індійська літосфера поширюється тільки на глибину 100 км (за Kumar et al., 2007).

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

Кліматичні умови і рівень моря в Крейдяному періоді

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

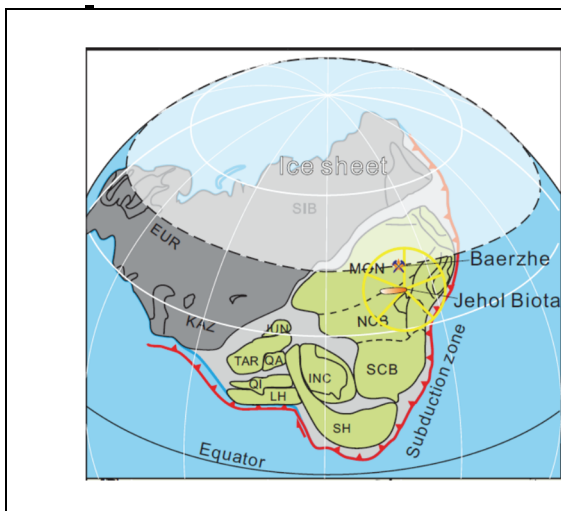
3670 M. J. Benton *Review. Origins of modern biodiversity on land*



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

В Крейді через високий рівень моря (від +50 м на початку Крейди до +250 м в пізній Крейді) значні площі Північної Америки, Південної Америки, Африки, Європи і Азії були вкриті мілководними морями з архіпелагами островів. При цьому на континентах в Крейдяному періоді клімат був дуже посушливим (про це свідчить характер осадових порід на континентах) – незважаючи на розкол Пангеї і дуже високий рівень моря. Причиною Крейдяних посух була відсутність атмосферного переносу вологих повітряних мас внаслідок однакових температур по всій Землі. Крім того, атмосферну циркуляцію порушували гірські хребти, що сягли значних висот протягом Крейди (Анди, Кордильєри та ін).

В цей же час реєструються періодичні гіпоксії в океані. Причиною океанічних гіпоксій була відсутність циркуляції водних мас через однакові температури води по всій Землі і відсутність вітрових і градієнтних течій в океані. Крім того, важливим фактором, який впливав на розвиток океанічних аноксичних подій, були виверження підводних вулканів.



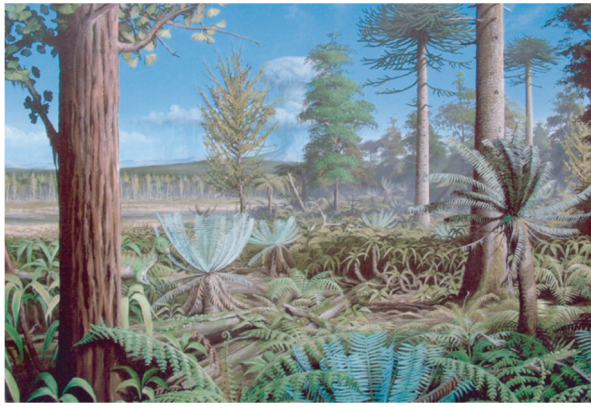
Палеогеографічна реконструкція розташування місця дослідження (Baerzhe) ізотопного складу відкладень на території північного сходу Китаю в ранній Крейді (Аптська епоха). Пунктирною лінією вказано можливий радіус поширення покривного зледеніння (за Yang et al., 2013).

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

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

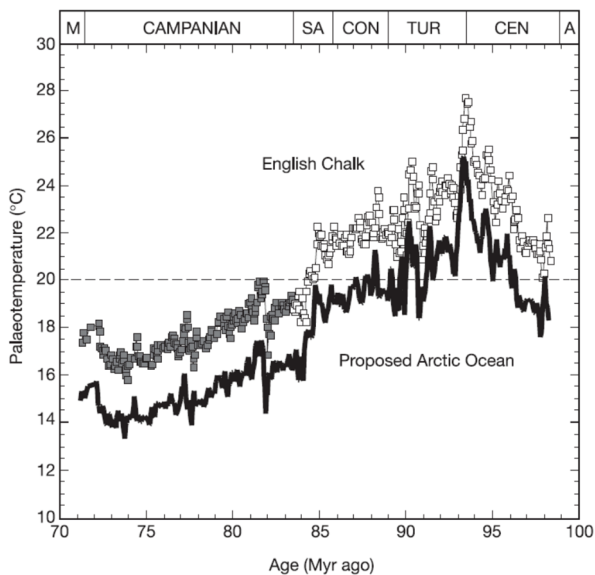
Автори роботи показали максимуми температур (+35 +37 градусів Цельсія) і відносно низьку сезонну варіабельність температур (менше 12 градусів Цельсія) між 20 і 30 градусами північної палеошироти в теплі епохи Крейдяного періоду. Однак, під час холодних епізодів - сезонні зміни приповерхневої температури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

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

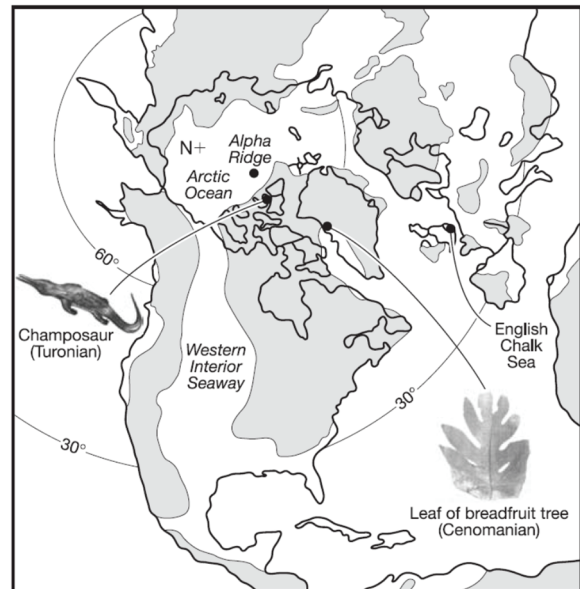


Реконструкція зовнішнього вигляду лісу на території Олександрівського острова (Alexander Island), найбільшого острова Антарктиди, в Крейдяному періоді (за Francis et al., 2008).

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



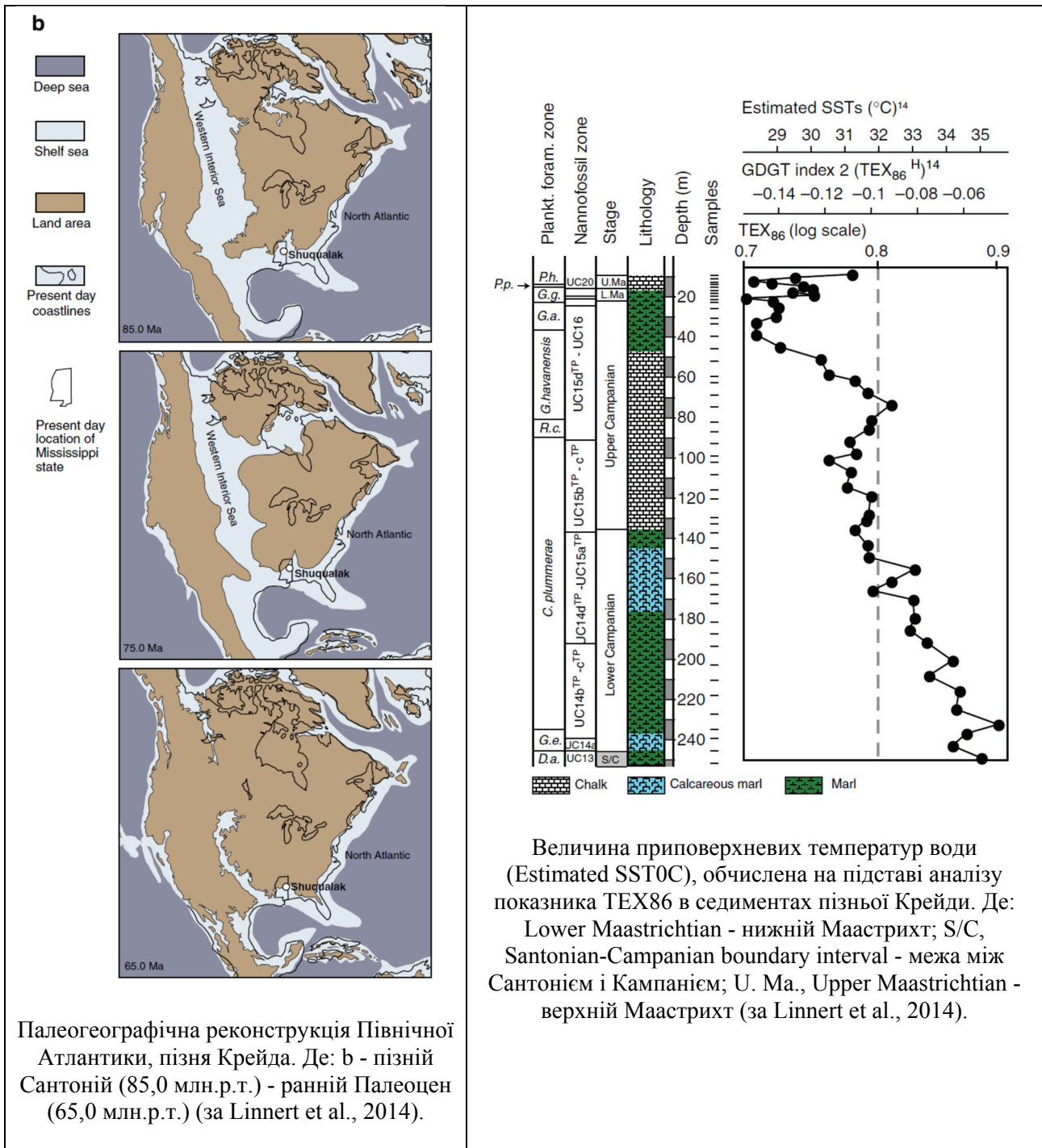
Крива палеотемператур (суцільна чорна лінія на графіку) в Арктичному океані в верхній - пізній Крейді (за Jenkyns et al., 2004).



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

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

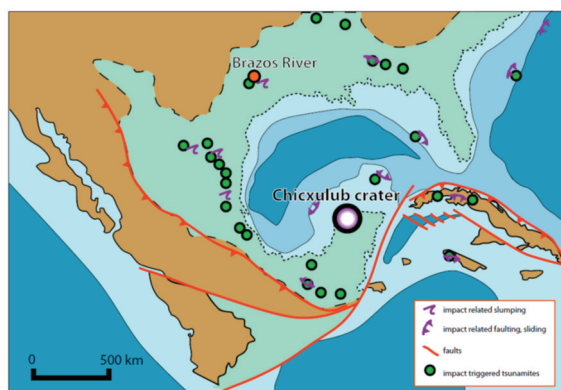
Глобальне похолодання. Пізня Крейда. В пізній Крейді стався перехід від дуже теплих кліматичних умов до досить холодних умов. Однак, значні континентальні покривні льодовики при цьому не сформувались.



Linnert C. з колегами (2014), використовуючи метод TEX86 палеотермометра при аналізі седиментів на західному шельфі Північної Атлантики, отримали дані про поверхню температуру океанів в Кампанії - Маастрихті, 83 - 66 млн.р.т. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що в Північній Атлантиці на 35° північної широти було відносно тепло в ранньому Кампанії, з максимумами приповерхневих температур до +35°C. Однак, потім почалось значне похолодання, в ході якого в Маастрихті температури знизились на сім градусів - до +28°C. Даний тренд зниження температури було виявлено також у високих широтах і для глибинних вод, що свідчить про глобальний характер похолодання в пізній Крейді.

Автори роботи вважають, що причиною зниження температури навколишнього середовища стало зниження рівня вуглекислого газу в атмосфері (за Linnert et al., 2014). *NB! Температури знизились в пізньому Кампанії – т.т. значно раніше, ніж відбулось закриття водного шляху т.з. Західного внутрішнього моря (Western Interior Sea), яке простягнулось меридіонально через усю Північну Америку і забезпечувало водообмін між холодними Арктичними і теплими приекваторіальними водами до границі Кампаній – Маастрихт, приблизно 71 млн.р.т. (див. рис.). Таким чином, закриття Західного внутрішнього моря не могло бути причиною різкого похолодання в пізньому Кампанії.

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



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

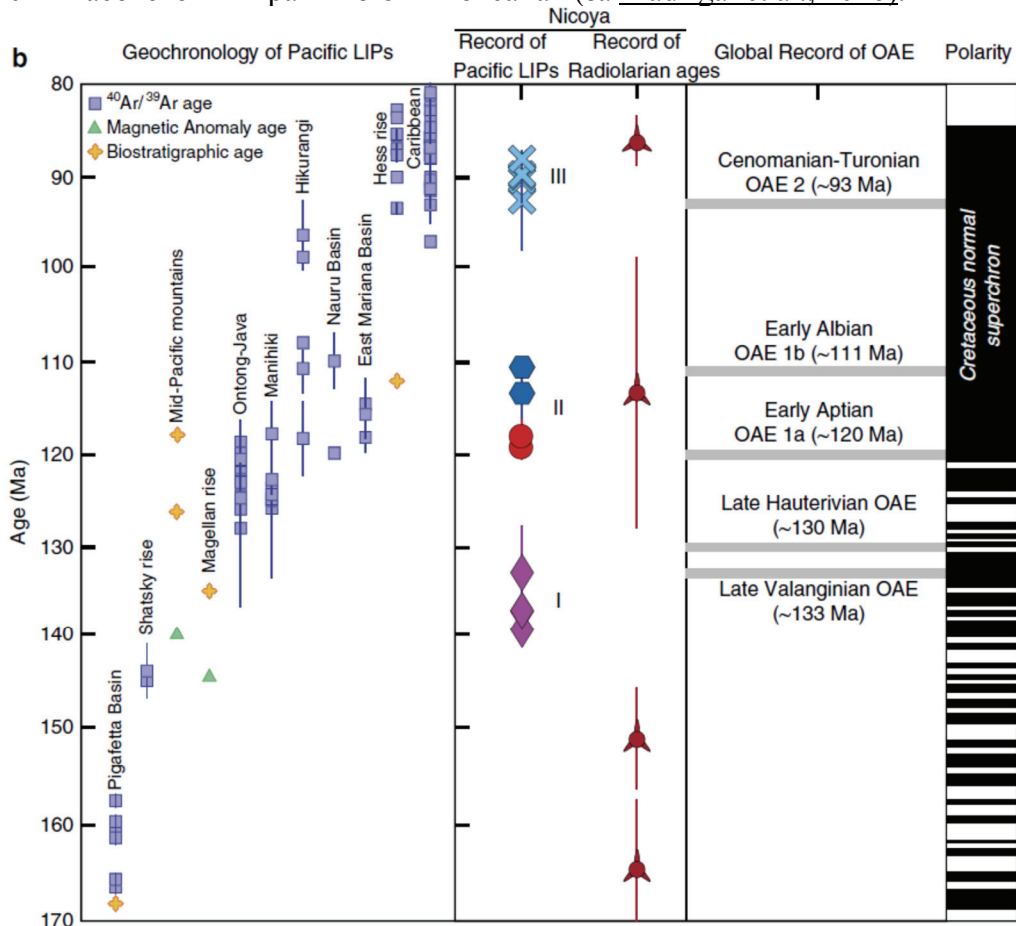
Склад атмосферного повітря

У Крейдяному періоді була досить висока концентрація кисню в навколишньому середовищі, яка досягала 23% і вище. Крейдяним періодом датується магматичний пліум – дегазація якого, поряд з фотосинтезом численного фітопланктону, забезпечили гіпернакопичення кисню в навколишньому середовищі.

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

мас (аноксія 111-112 млн.р.т., Erbacher et al., 2001). Крім того, океанічні аноксичні події пов'язують з підняттям метану з глибин океанів (аноксія 111 – 112 млн.р.т., Zhang et al., 2016), з інтенсивним вулканізмом (аноксії 133 млн.р.т., 93 млн.р.т., Turgeon & Creaser, 2008) і т.н.

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

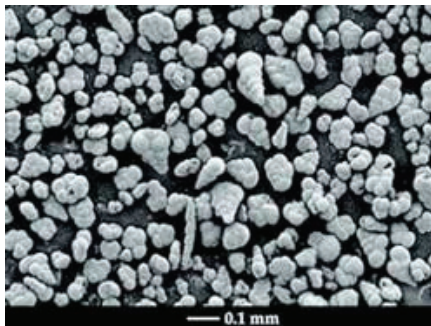


Геохронологічна кореляція між формуванням Тихоокеанічних великих магматичних провінцій (Geochronology of Pacific LIPs), глобальними аноксичними подіями в океані (Global Record of OAE) і реверсіями геомагнітного поля Землі. Символами вказано час формування океанічних трапів в Коста-Риці (т.зв. подушкові базальти Нікоя, the Nicoya pillow basalts), малиновими ромбами - вказані виверження, що датуються приблизно 140 млн.р.т.; червоними колами - 120 млн.р.т., блакитними шестикутниками - 110 млн.р.т. і блакитними хрестиками - 90 млн.р.т. (за Madrigal et al., 2016).

Біота в Крейдяному періоді

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

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



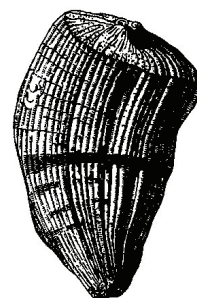
Відкладення крейди з горизонтів Крейдяного періоду - під мікроскопом видно раковини найпростіших форамініфер і радіолярій (за <http://www.nkj.ru/upload/iblock/>).

Крейда, яка утворилась в Крейдяному періоді, під мікроскопом має дрібнодисперсну структуру і складається з раковинок форамініфер. В інші геологічні періоди поклади крейди формувались переважним чином з раковинок молюсків. Однак, в Крейдяному періоді кількість і різноманітність молюсків зменшилась в 10 разів через періодичні гіпоксії в океанах.

Панування молюсків-рудистів. Єдиною групою молюсків, що переживала розквіт в Крейдяному періоді, була група рудистів - незвичайних двостулкових молюсків, у яких одна з раковин перетворилась на глечик, а друга - на кришечку. У Крейдяному періоді рудисти досягали величезних розмірів - до 1-1,5 м. Рудисти з'явилися наприкінці Юрського періоду, а спочатку Крейди - вже сильно розмножились і витіснили коралові поліпи з їх екологічних ніш проживання.



Риф утворений молюсками-рудистами, знайдений у відкладеннях в Західній пустелі поблизу Гізи, Єгипет. Крейда (за <http://www.old.evolbiol.ru/diving/rudist.jpg>).



Крейдяний молюск рудист (за <https://yandex.ua/images/search/>).

Рудисти, як і коралові поліпи, формували симбіоз з водоростями, і, в принципі, не мали ніяких особливих екологічних переваг порівняно з кораловими поліпами. Крім однієї - вони дуже швидко росли. У ранній Крейді кілька разів різко підвищувався рівень моря. При цьому коралові поліпи і рудисти виявлялись нижче фотичної зони - і гинули. А нові мілководні ділянки моря швидше займали молюски-рудисти, оскільки вони росли швидше, ніж коралові поліпи. Таким чином, рудисти витіснили коралові поліпи зі звичних місць їх проживання вже в ранній Крейді. Але, що є найцікавішим: рудисти - екологічно успішна на початку Крейди

група - наприкінці Крейди поступово прийшли в занепад і повністю вимерли. Причина цього феномену – не відома.

Амоніти: занепад і вимирання. Протягом Крейдяного періоду поступово прийшли в занепад і до кінця Крейди повністю вимерли головоногі молюски з закрученою раковиною - амоніти. При цьому ще в Тріасі почали з'являтися т.зв. гетероморфні амоніти - з видозміненою раковиною (частково або повністю розкрученою, U-подібною, круглою, з шипами і т.п.). В Крейдяному періоді кількість гетероморфних амонітів різко зросла і до кінця Крейди склала 2/3 від загальної кількості амонітів (при загальному абсолютному зменшенні кількості амонітів в морських екосистемах).



Раковина гетероморфного амоніта (за <http://www.museum-21.ru/files/1114/>).

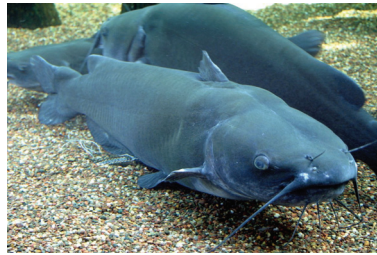
Згідно з однією з гіпотез, через конкуренцію за ресурси з одного боку і появу величезної кількості планктону з іншого боку, у частини амонітів змінився тип харчування: молюск на 1 - 1,5 м у воді розправляв мережу зі слизу до якої прилипали форамініфери та інші їстівні дрібнорозмірні мешканці моря, потім - молюск затягував мережу в рот і її з'їдав.

Аналогічний тип харчування сьогодні мають деякі сучасні мешканці моря. А оскільки при полюванні з мережами – швидко упливати від хижака не вигідно, то у амонітів змінилась форма раковини - як захист від хижаків. Можливий також варіант, що при переході до нового типу харчування - амоніти освоїли товщу води (а не придонні шари). А оскільки в товщі води хижаків було менше, то гетероморфні маломаневрені форми, які з'явилися, не відсіялися природним відбором.

Конвергентна поява активної електролокації і електрокомунікації у Південно-Американських і Африканських риб *Gymnotiformes* і *Mormyroidea*, відповідно. Дослідження, проведені Gallant J.R. з колегами (2014) показали, що електричні органи незалежно з'явилися не менше шести разів у різних екологічних груп риб: від мешканців дощових лісів Амазонії до океанічного глибоководдя.

Одним з найбільш яскравих прикладів появи конвергентних ознак у тварин - є незалежна поява активної електролокації і електрокомунікації у Південно Американських і Африканських електричних риб *Gymnotiformes* і *Mormyroidea*, відповідно. Ці дві групи риб незалежно одна від одної придбали подібні комплексні системи для обстеження об'єктів навколишнього середовища і спілкування з сородичами за допомогою генерування і рецепції слабких електричних сигналів. Lavoue S. з колегами (2012) показали, що групи Південно-Американських електричних риб *Gymnotiformes* – з'явилися 143,5 - 100,2 млн.р.т., а кроніві групи Африканських електричних риб *Mormyroids* - 124,9 - 93,7 млн.р.т. Слід відзначити, що здатність до електрорецепції (т.т. до сприйняття слабких електричних сигналів) в обох групах виникла на 16 - 26 млн. років раніше, ніж з клітин-попередників скелетних м'язів утворилися міогенні електричні органи (т.т., поява електрорецепції передувала появі здатності риб спрямовано генерувати електричні імпульси). При цьому отримані дані свідчать про те, що останній загальний предок *Mormyroidea* і *Gymnotiformes* не був електрогенною рибою, відносився до групи базових телеостів і жив приблизно на 85 млн. років раніше появи цих двох ліній електричних риб (за [Lavoue et al., 2012](#)).

Відсутність луски у представників ряду Сомоподібних (*Siluriformes*) як адаптація до нестачі кисню в придонних екосистемах. Ряд Сомоподібні з'явився в пізній Крейді, приблизно 100 млн.р.т., а в ранньому Палеогені - був зареєстрований спалах диверсифікації у даної групи риб (за Hardman, 2005).



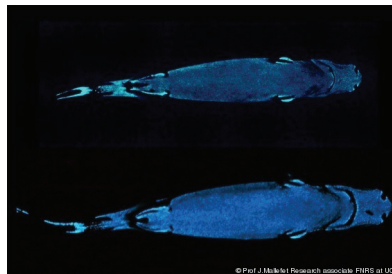
Канальний сом не має луски (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

У більшості Сомоподібних на тілі відсутня луска. Ряд сучасних досліджень свідчить про те, що у деяких видів гола шкіра може використовуватися сомами для респірації (тобто соми дихають через шкіру) (за Bruton, 1996). Таким чином, відсутність луски на тілі могла бути адаптацією у предка Сомоподібних до умов придонної гіпоксії. У той же час в ході дивергентної еволюції ряду Сомоподібних спостерігалися неодноразові події вторинного придбання кісткових пластинок, які замість луски виконували захисну функцію.

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

Davis M.P. з колегами (2016) було показано, що біолоюмінесценція багаторазово з'являлася в різних лініях лучеперих риб. Зокрема, авторами роботи було встановлено 27 незалежних еволюційних подій появи біолоюмінесценції серед морських риб. При цьому дослідники показали, що деякі сучасні групи риб, здатні до біолоюмінесценції, - вперше з'явилися в Крейдяному періоді (за Davis et al., 2016).

З іншого боку, поява біолоюмінесценції у хрящових риб, вочевидь, була разовою подією. Зокрема, відомо, що деякі сучасні акули ряду Катраноподібні мають органи біолоюмінесценції. Це - представники родин Етмоптерові акули (*Etmopteridae*) і Далатієві акули (*Dalatiidae*), а також представники роду *Zameus* родини Полярні акули (*Somniosidae*).



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

Проведені Straube N. з колегами (2015) дослідження, показали, що поява біолоюмінесценції дещо передувала диверсифікації цих родин – т.т., загальний предок для цих родин вже мав органи біолоюмінесценції (фотофори) і використовував їх для посилення маскуванню акули під час полювання: контр-ілюмінація робить акулу практично непомітною на тлі більш світлого неба. Грунтуючись на філогенетичному дереві, Straube N. з колегами

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

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

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

З'явились вони в пізній Крейді від наземних ящірок, які повернулись до життя у воді. Протягом 10 млн. років мозозаври придбали рибоподібну форму тіла, кінцівки у вигляді плавців і хвостовий плавець. Група мозозаврів радіувала протягом пізньої Крейді (98 – 65 млн.р.т.). При цьому мозозаври конкурентно витіснили іхтіозаврів, оскільки були більш маневреними і поїдали їх дитинчат.

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

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

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

Знахідка крокодилів, морфологічно подібних до ссавців. Кінець ранньої Крейди.

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

Гігантські черепахи – фільтратори за типом харчування - мешкали на території сучасного Марокко. Пізня Крейда. Bardet N. з колегами (2013) на території сучасного Марокко у відкладеннях пізньої Крейди (Маастрихт, 67 млн.р.т.) описали новий вид гігантських морських черепах *Osepechelon bouyai* з довжиною черепа 70 см. При цьому будова черепа свідчить про те, що ці гігантські черепахи були фільтраторами за типом харчування.

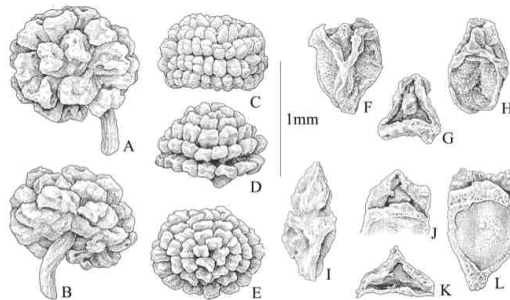
Цікаво відзначити, що даних про рептилій-фільтраторів практично немає і тривалий час навіть вважали, що представники даної лінії амніот втратили здатність до переходу на такий тип харчування (за Bardet et al., 2013).



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

Наземні рослини

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



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

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

- 1) насіння захищене додатковими плодовими оболонками;
- 2) в насінні більше поживних речовин завдяки подвійному заплідненню (а поживні речовини - це не тільки джерело їжі, але і джерело води);

3) серед квіткових рослин було багато трав'янистих життєвих форм, а голонасінні - в основному це дерева (у трав життєвий цикл короткий: вони за один вегетаційний сезон можуть залишити потомство, а несприятливий період пережити у вигляді насіння, і це дозволило квітковим рослинам першими освоювати порушені території, після чого для голонасінних там вже просто не було місця);

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

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

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

Поява у дводольних актинорізних рослин симбіозу з азотфіксуючими актинобактеріями роду *Frankia*. Рання Крейда. Азотфіксуючі філаментні актинобактерії роду *Frankia* індукують формування азотфіксуючих бульбочок у актинорізних дводольних рослин трьох порядків: Гарбузоцвіті (*Cucurbitales*), Букоцвіті (*Fagales*) та Розоцвіті (*Rosales*). Clawson M.L. з колегами (2004) на підставі проведеного молекулярного аналізу встановили, що всі три основні клади актинобактерій *Frankia* з'явилися рано, під час появи дводольних рослин в Крейдяному періоді, і що сучасний симбіоз з азотфіксуючими актинобактеріями є результатом встановлення симбіозу ще у предкової лінії дводольних рослин до моменту диверсифікації сучасних актинорізних дводольних рослин (за Clawson et al., 2004).

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

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

Lamont B.B. і He T. (2012) провели молекулярно-філогенетичний аналіз однієї з родин квіткових рослин *Proteaceae*, що мешкали на території Гондвани починаючи з епохи приблизно 113 млн.р.т., і встановили, що предки багатьох склерофітних родів даної родини, такі як *Protea*, *Conospermum*, *Leucadendron*, *Petrophile*, *Adenanthos* і *Leucospermum* (всі - предствники під родини *Proteoideae*) розселились на пожежонебезпечних територіях починаючи з епохи 88 млн.р.т. Міграція з непожежних дощових лісів на пожежонебезпечні території супроводжувалась еволюцією високо-спеціалізованих клад з особливими рисами зберігання насіння і вивільнення зародка з захисних оболонки тільки після високо-температурних пожежних умов. Такі адаптації до екосистемних пожеж з'явилися приблизно 71 млн.р.т. Слід відзначити, що лінія рослин, у якої насіння поширюють мурашки - з'явилась значно пізніше, приблизно 45 млн.р.т. (за Lamont & He, 2012).



Сучасна рослина родини *Proteaceae* у вогні. Австралія. Палаючий кущ в центрі фотографії - це банксія (*Banksia hookeriana*), 1,8 м кущ у якого насіння зберігається в конічних структурах, які вивільняють насіння тільки після пожежі. Ця властивість з'явилась у представників даної родини в пізній Крейді (за Lamont & He, 2012).

Поява морських трав. Морські трави - це поліфілетична група однодольних квіткових рослин, які адаптувалися до повністю підводного способу життя. «...Водні квіткові рослини порівнянні з китами: вони повернулися в воду, зберігши деякі риси наземних рослин...» (за Lambers et al., 1998). В ході еволюції з'явилося не менше трьох ліній морських квіткових трав. З якими проблемами зіткнулися наземні рослини, після переходу до життя у воді? По-перше, це брак світла і зміна довжини хвилі світла: внаслідок свого наземного походження, морські квіткові трави є дуже чутливими до нестачі світла (Orth et al., 2006; Dennison et al., 1993). Крім того, коріння морських трав знаходяться в анаеробних умовах, оскільки морські седименти бідні на кисень. Тому, при недостатньому транспортуванні кисню від пагонів до коріння - морські трави переходять до ферментативного анаеробного метаболізму. У воді також існує проблема отримання достатньої кількості вуглекислого газу для харчування рослини. В наслідок цього - морські трави перейшли на засвоєння вугільної кислоти замість вуглекислого газу. У водних умовах у квіткових рослин виникає проблема і з розмноженням. Тому, морські трави перейшли до гідрофільного запилення. Крім того, морські трави також зіткнулися з проблемою високої солоності води (Wissler L. et al, 2011).



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

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



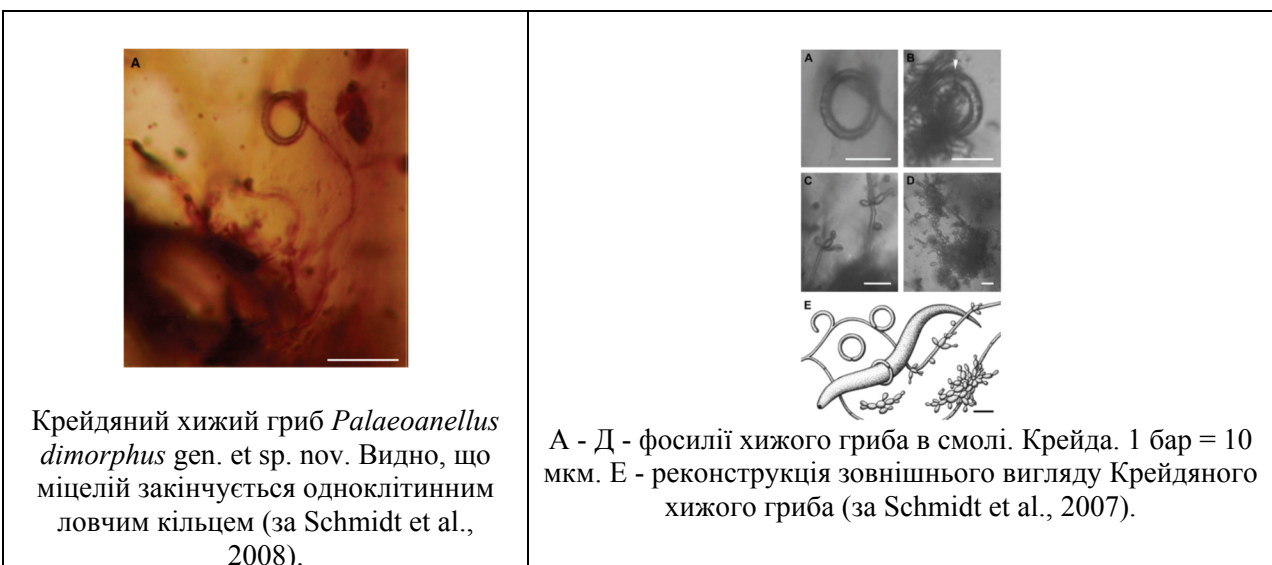
Квітка сучасної паразитичної квіткової рослини *Hydnora visseri* (*Hydnoraceae*) (за Naumann et al., 2013).

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

Квіткові рослини мають обмежену здатність адаптації до низьких температур навколишнього середовища. Пізня Крейда. Аналіз фосилій дозволив дослідникам припустити причини градієнта різноманіття лісових співтовариств в холодній частині Північної півкулі, виходячи з обмеженої здатності клад квіткових рослин адаптуватись до похолодання, яке почалось в Кайнозойську еру. Hawkins B.A. з колегами (2014) протестували філогенетичну структуру лісових угруповань Північної Америки і показали, що: 1) південні лісові угруповання складаються з видів квіткових рослин, які відносяться до більш давніх родин порівняно з більш північно розташованими спільнотами; 2) толерантність до низьких температур корелює з віком родин (за Hawkins et al., 2014).

Гриби

Хижі гриби. Кінець ранньої Крейди. В умовах, дефіцитних з азотного живлення, хижі гриби переходять до полювання на нематод і на інші мікроорганізми. Сьогодні такі гриби часто зустрічаються в наземних екосистемах, однак, вони погано зберігаються в геологічному літописі у вигляді фосилій. Тому, значна частина висновків стосовно стародавніх хижих грибів робиться на підставі молекулярного аналізу, який, на жаль, може охопити тільки ті групи організмів, які дожили до сьогоднішніх днів.



Schmidt A.R. з колегами (2007, 2008) в смолі пізнього Альба (кінець ранньої Крейди, приблизно 100 млн.р.т.) описали скам'янілості хижого аскоміцетного гриба *Palaeoanellus dimorphus*, у якого виявили одноклітинне ловче кільце. Ці гриби використовували ловчі кільця

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

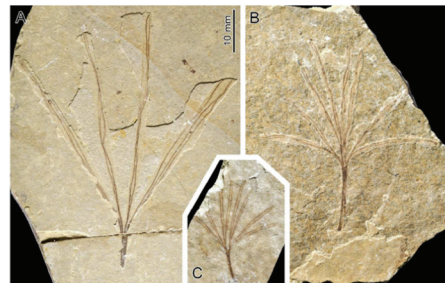
Комахи

Комахи-листочки ряду Примарові (або Паличники). Мімезія. Мімезія - це імітація організмом зовнішнього вигляду іншого неспорідненого організму або неживих об'єктів, які є байдужими для хижака (на відміну від мімікрії – маскування під організм небезпечний для хижака, наприклад, під отруйний вид організмів). Перші фосилії комах ряду Примарові або Паличники (*Phasmatodea*) знайдені в Юрських відкладеннях. Для цих комах характерною є мімезія під гілочки дерев.

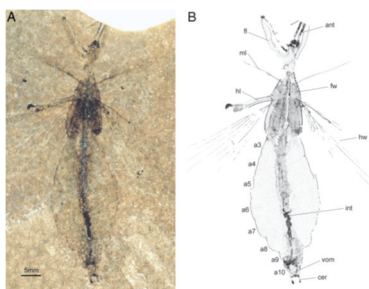
В Крейді – Палеогені з'явилась нова родина Паличників – Філлиди (*Phylliidae*), які придбали морфологічну подібність до листиків рослин. Мімезія комах під листочки рослин захищає комах від нападу хижаків. Ця захисна стратегія з'явилась не пізніше ранньої Крейди.



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



Фосилії листя Крейдяної голонасінної рослини *Membranifolia admirabilis*, зовнішню подібність до якої набули Крейдяні комах-листочка. Рання Крейда. Внутрішня Монголія (за Wang et al., 2014).



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



Сучасні комах-листочка *P. celebicum*. Де: А – самка, В – самець (за Wedmann et al., 2007).

Зміна типу мікробіоти в травному тракті у жуків родини Pyrrhocoridae дозволила їм перейти на харчування новими рослинами. Пізня Крейда. Sudakaran S. з колегами (2015) охарактеризували мікробіоту травного тракту жуків родини *Pyrrhocoridae* і показали, що базова мікробіота з'явилась у жуків даної родини в Крейді, приблизно 86,5 - 81,2 млн.р.т. В

подальшому, придбання нової мікробіоти в пізній Крейді дозволило жукам даної групи освоїти харчування новими рослинами з родини Мальвові, які з'явились 96 - 72 млн.р.т. (за Sudakaran et al., 2015).



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

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

Поява соціальності у бджіл підродини *Xylocopinae*. Верхня Крейда. Rehan S.M. з колегами (2012) показали, що у великої підродини бджіл - *Xylocopinae* - прості форми соціальності присутні у предкової для даної групи лінії і що у даної підродини бджіл мали місце не менше чотирьох випадків реверсій до солітарного (одиначного) способу життя. Предкова форма соціальності не включала морфологічно відособлену касту робочих бджіл і максимальний розмір колонії був дуже невеликим. Справжня каста робочих бджіл, які довічно виявляються нездатними до репродукції, з'являлася тільки двічі і лише в одному з випадків сформувалась різна морфологія у королеви і робочих бджіл. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що існують дуже великі бар'єри для еволюції еусоціальності і що поява еусоціальності, мабуть, вимагає, швидше за все, дуже незвичайних екологічних умов і незвичайної життєвої історії групи, ніж значної кількості часу для селекції даної ознаки (еусоціальність) (за Rehan et al., 2012).

Поява мурах. Ріння Крейда. Аналіз фосилій і результати молекулярних досліджень дозволили Moreau C.S. і Bell C.D. (2013) встановити, що сучасні групи мурах з'явились 158 - 139 млн.р.т. (тобто наприкінці Юри - в ранній Крейді).

Перші мурахи - були поодинокими мисливцями. Розроблена в останні роки теорія еволюції мурах передбачає, що принаймні деякі їх ранні представники були поодинокими хижаками, які створювали невеликі колонії, але добували собі їжу самостійно. Однак більшість відомих досі викопних мурах, датованих Крейдяним періодом, вже мали помітні риси спеціалізації і ділилися на робочих і репродуктивних особин, що в дану еволюційну концепцію ніяк не вкладалося.

Однак, нещодавно, у шматку бурштину Крейдяного періоду Perrichot V. з колегами (2016) виявили представника ранніх мурах *Ceratomyrmex ellenbergeri*, який жив на території сучасної Бірми 99 млн.р.т. У цього мурашки на голові зростав довгий ріг, а потужні серповидні щелепи, у інших форм зазвичай вигнуті в горизонтальній площині, у цератомірмекса розташовувалися вертикально, піднімаючись високо над головою. На думку вчених, такий головний апарат являє собою адаптацію для полювання на крупну здобич. При цьому знайдений мураха-носоріг явно був поодиноким мисливцем, на відміну від більшості сучасних мурах. Таким чином, з відкриттям мурахи-одиначного мисливця, концепція походження соціальних мурах від поодиноких хижаків нарешті отримала підтвердження (цитовано за <https://lenta.ru/news/2016/05/31/unicorn/>; за Perrichot et al., 2016).



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

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

Серед екологів і палеоекологів тривалий час домінувала точка зору про багаторазову появу здатності плести ловчі мережі в різних групах павуків.

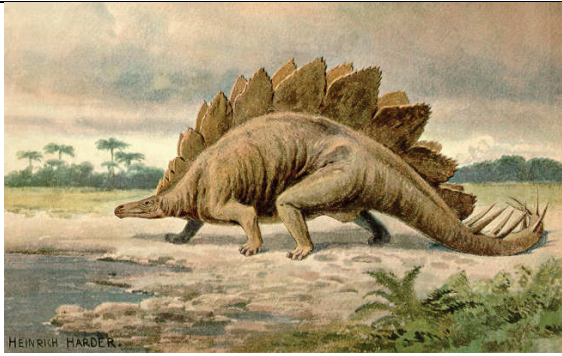
Проте, серія сучасних досліджень змінила ці уявлення. Зокрема, Penney D. і Ortuño V.M. (2006) в смолі, яка датується нижньою Крейдою, були описані скам'янілості павука - найбільш древнього представника родини *Araneidae* - родини, члени якої для полювання плетуть ловчі мережі. Знайдені скам'янілості є прямим свідченням того, що всі три основні родини павуків, що плетуть ловчі мережі: *Araneidae*, *Tetragnathidae* і *Uloboridae* вже з'явилися в цей час, що підтверджує давність використання павуками ловчих мереж для полювання. З огляду на складні стереотипні рухи, які використовують всі павуки для побудови павутинної мережі, автори дослідження вважають, що немає сумніву щодо появи такої можливості у загального предка даних трьох родин павуків в Юрському періоді або навіть раніше. Крейдяний розквіт квіткових рослин і, як наслідок, літаючих комах-запилювачів, – лише сприяли радіації родин павуків, які плетуть павутинні мережі для полювання (за Penney & Ortuño, 2006).

Peñalver E. з колегами (2006) досліджували бібліотеки експресії білків павутинних залоз для встановлення еволюції здатності павуків плести ловчі мережі. Отримані вченими дані щодо розподілу і філогенії павутинних білків також свідчать про одноразове походження здатності плести ловчі мережі павуками приблизно 136 млн.р.т. (за Peñalver et al., 2006).

Наземні рептилії

Зміна фаун динозаврів в ранній Крейді. На початку Крейди зникли наступні групи динозаврів: цетіозаври, цератозаври, омеізаври, диплодоки, стегозаври, орнітолестіди, торвозаври, алозаври та інші. А замість них з'явилися: тиранозаври, ігуанодонти, полакантиди, анкілозіври, цератопси, спінозаври, целурозаври та інші групи динозаврів.

Існує гіпотеза, згідно якої, зміна фаун рослиноїдних динозаврів в Крейді відбулась через зміну флор. Однак, квіткові стали панівною групою на Землі тільки наприкінці Крейди, тоді як зміна фаун трав'яїдних динозаврів почалася з ранньої Крейди.



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



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



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



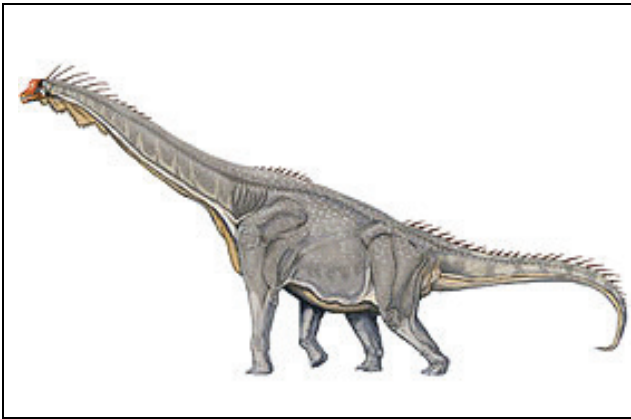
Теризинозаври мали гігантські (до 1 м завдовжки) кігті на передніх кінцівках за допомогою яких вони пригинали до землі високі гілки. Замість зубів у них був великий і тупий пташиний дзьоб. А оскільки жувати вони не вміли, то для перетирання їжі ковтали камені, як сучасні птахи. Пізня Крейда. 70 млн.р.т. (за http://cs540109.vk.me/c540101/v540101760/19694/qL9Xde3_96w.jpg).



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

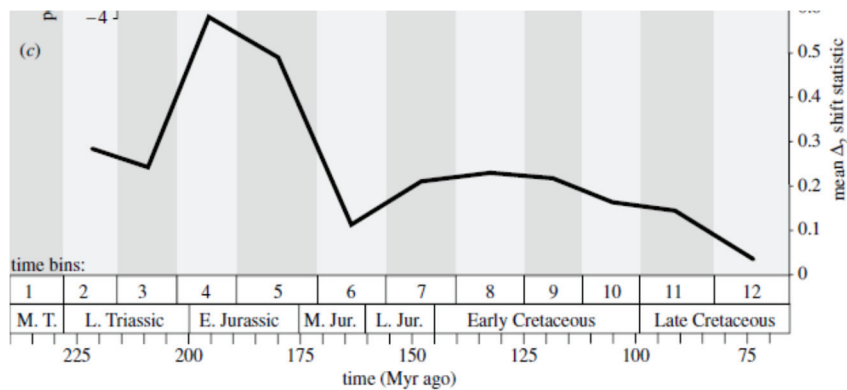


Нодозаврід - представник броньованих рослиноїдних динозаврів групи анкілозаврів. Пізня Крейда. 110-100 млн.р.т. (<https://upload.wikimedia.org/>).



Брахіозаври - ящеротазові трав'юїдні динозаври. Мали зуби для перетирання рослинної їжі. Довжина тіла до 44 м, вага до 200 тонн. Пізня Юра – рання Крейда, 157 – 93 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Brachiosaurus>).

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

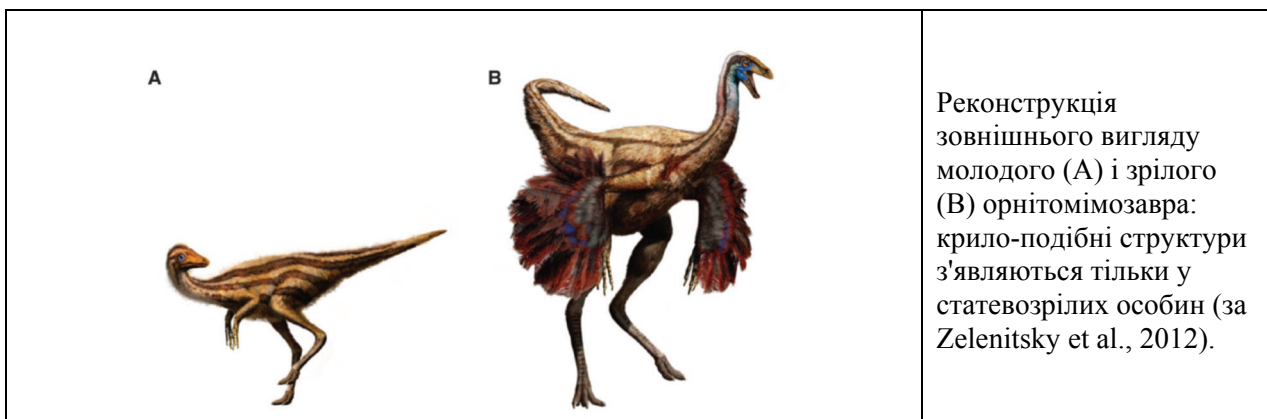


Середня швидкість диверсифікації динозаврів протягом Мезозойської ери. По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - середня швидкість диверсифікації динозаврів. Де: L. Triassic - пізній Триас; E. Jurassic - рання Юра; M. Jur. - Середня Юра; L. Jur. - Пізня Юра; Early Cretaceous - рання Крейда;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

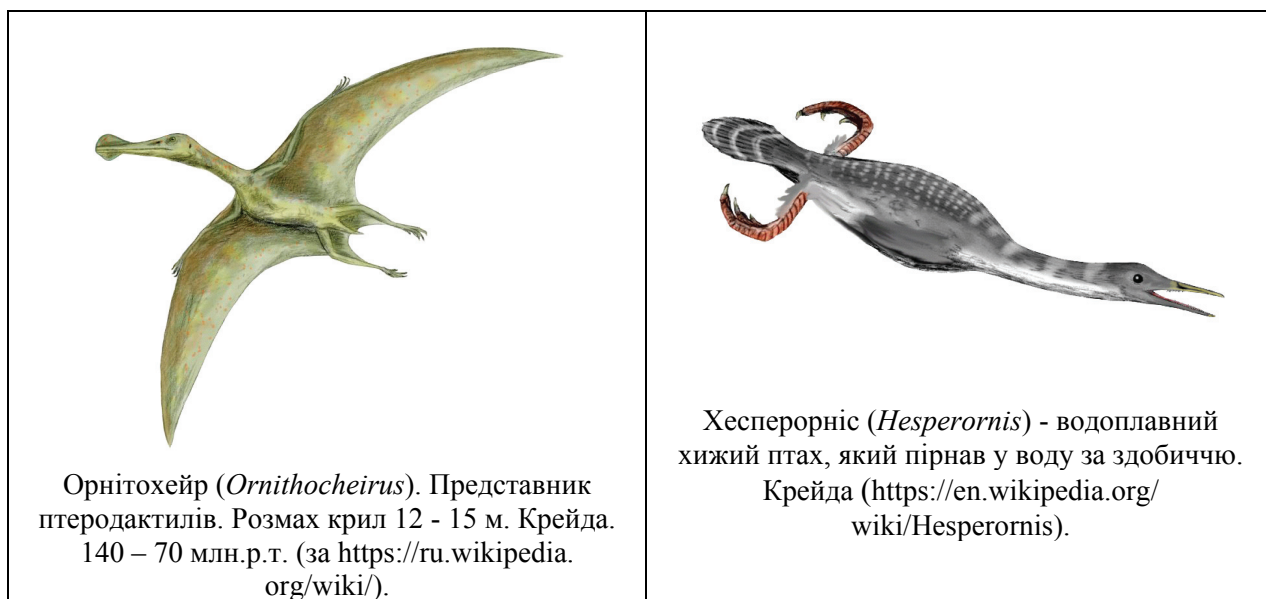
Приполярні гадрозаврові динозаври групи едмонтозаврів (*Edmontosaurus*) постійно мешкали за полярним колом. Пізня Крейда. Chinsamy A. з колегами (2012) був проведений гістологічний аналіз кісток гадрозаврових динозаврів групи едмонтозаврів, що мешкали в Північній півкулі (Арктика) на Землі приблизно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

Опірений орнітоміозавр. Верхня Крейда. Zelenitsky D.K. з колегами (2012) описали опірених орнітоміозаврів з відкладень верхньої Крейди на території сучасної Канади. До цього дослідження - для цієї групи неманірапторних теропод фосилізоване пір'я не було описане. У орнітоміозаврів автори роботи виявили присутність філаментного пір'я, яке покривало тіло тварин протягом усього життя і крило-подібні структури на передніх кінцівках дорослих особин. Поява крило-подібних структур тільки у більш дорослих особин свідчить

про те, що крила з'явилися в зв'язку з репродуктивною поведінкою цих тварин. Аналіз даних зразків показав, що серед не-манірапторних теропод примітивні базові крила з'явилися значно раніше, ніж вважалося до цих пір (за Zelenitsky et al., 2012).



Конкуренція між птеродактилями і птахами. Протягом Крейдяного періоду птахи поступово витіснили птеродактилів з їх екологічних ніш прибережних ловців риби, оскільки у птахів був маховий політ і вони вміли плавати, тоді як у птеродактилів був тільки плануючий політ і при зіткненні з водою - вони тонули.



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

*NB! Птахи змогли зайняти всі екологічні ніші птеродактилів тільки після їх пізньо-Крейдяного вимирання.

Поява змії. Рання Крейда. У Крейдяному періоді наземні ящірки дали початок зміям. Істоти без кінцівок вже зустрічались серед Карбонових земноводних аїстопод. Неформування кінцівок пов'язано з відключенням роботи або з втратою (поломкою) генів з групи Нох, які відповідають за морфогенез кінцівок, з відключенням роботи гену Shh і т.п. Серед сучасних

змій іноді зустрічається зворотні мутації появи редукованих кінцівок. Згідно фосилій – ознака «відсутність кінцівок» (спочатку часткова - втрата тільки передніх кінцівок, а потім і повна) з'явилась у наземних ящірок, які риють нори. Деякі частково безногі ящірки повторно перейшли до життя у морі і вже тут відбулось важливе еволюційне придбання - у предків змій змінився характер з'єднання верхньої щелепи з черепом, що забезпечило її максимальну рухливість і здатність змій заковтувати дуже велику здобич. Саме після цієї інновації почалась бурхлива диверсифікація змій і відбулась остаточна втрата у них задніх кінцівок (за Longrich et al., 2012).

Ссавці

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



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

Монтіріктуси мали багато ознак ссавців, але з таксономічної точки зору все ще залишалися рептиліями, оскільки до складу їх щелеп входили кістки, які у ссавців утворюють вухо. Нова знахідка змушує вчених переглянути систему конкурентних взаємин між терапсидами і ссавцями, оскільки раніше вважалося, що рослиноїдні ссавці зайняли екологічну нішу рослиноїдних терапсид. Отримані дослідниками дані свідчать про те, що протягом багатьох десятків мільйонів років ранні ссавці і представники їх безпосередньої предкової групи - терапсиди - мирно співіснували, ділячи харчові ресурси і разом рятуючись від динозаврів, які домінували в тодішніх екосистемах (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/731-montirictus>; за Hiroshige et al., 2016).

Потужна диверсифікація ссавців. У середині Крейди почалась потужна диверсифікація груп ссавців. Однак, слід зазначити, що не дивлячись на диверсифікацію, майже до Палеогенового періоду ссавці не змогли зайняти найважливіші екологічні ніші, оскільки вони вже були зайняті динозаврами, морськими ящерами і т.п. У Крейдяному періоді плацентарні ссавці розділились на копитних, комахоїдних, хижих і приматів.



Триконодонт – представник ссавців, довжина тіла до 0,5 м, вага до 6 кг. Харчувався дитинчатами динозаврів. Крейда (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Крейдяні ссавці вели нічний спосіб життя, ховались в підземних нірках, робили запаси їжі, впадали в сплячку за несприятливих умов навколишнього середовища. Саме ці особливості наприкінці Крейди допомогли ссавцям пережити астероїдну зиму.

Тривалий час існувала точка зору, що після Крейдяно-Палеогенової катастрофи 65 млн.р.т. відразу почалась потужна диверсифікація ссавців. Однак, Stadler T. (2011) було показано, що до епохи 33 млн.р.т. швидкість диверсифікації ссавців не змінювалась. Лише в інтервалі 33 - 30 млн.р.т. відзначений пік диверсифікації ссавців. В подальшому, швидкість диверсифікації ссавців залишалась досить високою до епохи 8,55 млн.р.т. і потім значно знизилась в інтервалі 8,55 - 3,35 млн.р.т. Проведені дослідження показали, що пік диверсифікації ссавців в інтервалі 33 - 30 млн.р.т. в основному був забезпечений появою нових груп серед гризунів, сумчастих і китових (за Stadler, 2011).

Пізно-Крейдяне масове вимирання біоти

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

Рівень катастрофічності пізно-Крейдяного масового вимирання видів - це одне з найбільш гостро дискутуємих питань палеонтології та палеоекології. Одні дослідники доказово відстоюють катастрофічну концепцію дуже швидкого вимирання великої кількості груп живих організмів наприкінці Крейди, приблизно 65,5 млн.р.т. Інші дослідники, не менш аргументовано, доводять, що Крейдяне вимирання видів було розтягнуто в часі на мільйони років і є поступовою відповіддю екосистем на стресові умови навколишнього середовища.

Причини масового Крейдяного вимирання видів:

1) Катастрофічні причини:

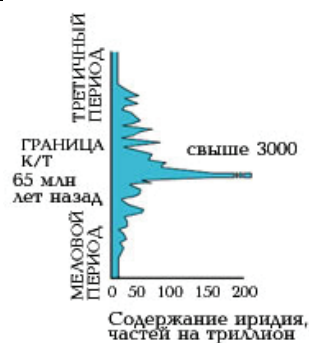
а) наприкінці Крейдяного періоду, приблизно 65,5 млн.р.т., відбулось падіння на землю серії астероїдів, найбільшим з яких був астероїд Чиксулуб, що впав на півострові Юкатан, Мексика. Діаметр астроблеми, яка залишилась на поверхні Землі після його падіння, становить 180 км. Крім астроблем, доказом падіння астероїдів є іридієві аномалії виявлені в пізно-Крейдяних породах (тобто надмірний вміст в породах іридію, платини і золота - не характерний для земних порід).

б) наприкінці Крейдяного періоду, приблизно 65,5 млн.р.т., на території Індії сталось найсильніше виверження базальтових магм, після застигання яких, сформувалась т.зв. Деканська трапова провінція (тераси із застиглої магми);

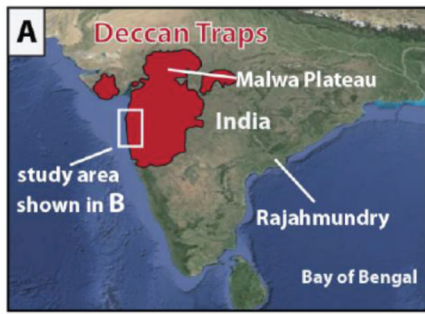
в) багаторазові короткочасні епізоди аноксії в океані - пов'язані з порушенням циркуляції води через зміну кліматичних умов.



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



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



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



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

2) Еволюційні причини:

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

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

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

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

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

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Крейдяному періоді.
2. Клімат в Крейдяному періоді. Зміни рівня моря. Причини посух на континентах і гіпоксії в океанах.
3. Причини Валангської кризи в ранній Крейді.
4. Формування покладів крейди в Крейдяному періоді.
5. Панування молюсків-рудистів. Конкурентне витіснення рудистами коралових поліпів.
6. Поява мезозаврів. Конкуренція мезозаврів з іхтіозаврами. Причини вимирання іхтіозаврів.
7. Конвергенція морфологічних ознак у тварин, які займають східні екологічні ніші.
8. Поява в Крейді у деяких груп риб здатності до електролокації і біолоюмінесценції як екологічна адаптація до певних умов проживання.
9. Початок панування квіткових рослин і причини їх еволюційного успіху.
10. Поява в Крейді у деяких груп наземних рослин симбіозу з азот фіксуючими бактеріями та ектомікоризи.
11. Поява нових екологічних груп квіткових рослин в Крейдяному періоді: пожежостійкі квіткові,

- вторинноводні квіткові, паразитичні квіткові, тощо.
12. Хижі гриби в Крейдяному періоді.
 13. Явище мімікрії серед Крейдяних комах. Поява групи комах-листиків.
 14. Основні тенденції в фаунах динозаврів в Крейдяному періоді.
 15. Конкуренція між птахами і птеродактилями в Крейдяному періоді.
 16. Диверсифікація ссавців в Крейдяному періоді. Причини екологічного успіху ссавців в кризові епохи.
 17. Термінальне Крейдяне вимирання біоти.

Література:

- Archibald J.D., Clemens W.A., Padian K., Rowe T., Macleod N., et al. Cretaceous extinctions: multiple causes // *Science*. – 2010. – Vol. 328(5981):973; author reply 975-6. doi: 10.1126/science.328.5981.973-a.
- Bardet N., Jalil N.E., de Lapparent de Broin F., Germain D., Lambert O., Amaghazaz M. A giant chelonoid turtle from the late Cretaceous of Morocco with a suction feeding apparatus unique among tetrapods // *PLoS One*. – 2013. – Vol. 8(7):e63586. doi: 10.1371/journal.pone.0063586.
- Bendiksby M., Schumacher T., Gussarova G., Nais J., Mat-Salleh K., et al. Elucidating the evolutionary history of the Southeast Asian, holoparasitic, giant-flowered Rafflesiaceae: pliocene vicariance, morphological convergence and character displacement // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2010. – Vol. 57(2). – P. 620 - 633. doi: 10.1016/j.ympev.2010.08.005.
- Benton M.J. The origins of modern biodiversity on land // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2010. – Vol. 365(1558). – P. 3667 - 3679. doi: 10.1098/rstb.2010.0269.
- Bruton M.N. Alternative life-history strategies of catfishes // *Aquat. Living Resour.* - 1996. – Vol. 9. – P. 35 – 41. doi:10.1051/alr:1996040.
- Cardinal S., Danforth B.N. Bees diversified in the age of eudicots // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 280(1755):20122686. doi: 10.1098/rspb.2012.2686.
- Chapuisat M. Evolution. Smells like queen since the Cretaceous // *Science*. – 2014. – Vol. 343(6168). – P. 254 - 255. doi: 10.1126/science.1249285.
- Charbonnier G., Morales C., Duchamp-Alphonse S., Westermann S., Adatte T., Föllmi K.B. Mercury enrichment indicates volcanic triggering of Valanginian environmental change // *Sci. Rep.* – 2017. – Vol. 7:40808. doi: 10.1038/srep40808.
- Chinsamy A., Thomas D.B., Tumarkin-Deratzian A.R., Fiorillo A.R. Hadrosaurs were perennial polar residents // *Anat Rec (Hoboken)*. – 2012. – Vol. 295(4). – P. 610 - 614. doi: 10.1002/ar.22428.
- Clawson M.L., Bourret A., Benson D.R. Assessing the phylogeny of Frankia-actinorhizal plant nitrogen-fixing root nodule symbioses with Frankia 16S rRNA and glutamine synthetase gene sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2004. – Vol. 31(1). – P. 131 - 138.
- Creveling J.R., Mitrovica J.X., Chan N.H., Latychev K., Matsuyama I. Mechanisms for oscillatory true polar wander // *Nature*. – 2012. – Vol. 491(7423). – P. 244 - 248. doi: 10.1038/nature11571.
- Davis M.P., Sparks J.S., Smith W.L. Repeated and widespread evolution of bioluminescence in marine fishes // *PLoS One*. – 2016. – Vol. 11(6):e0155154. doi: 10.1371/journal.pone.0155154.
- Dennison W.C., Orth R.J., Moore K.A., Stevenson J.C., Carter V., Kollar S., Bergstrom P.W., Batiuk R.A. Assessing water quality with submersed aquatic vegetation // *BioScience*. – 1993. – Vol.43(2). – P. 86 - 95.
- Erbacher J., Huber B.T., Norris R.D., Markey M. Increased thermohaline stratification as a possible cause for an ocean anoxic event in the Cretaceous period // *Nature*. – 2001. – Vol. 409 (6818). – P. 325 - 327.
- Fischer V., Bardet N., Benson R.B., Arkhangelsky M.S., Friedman M. Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility // *Nat. Commun.* – 2016. – Vol. 7:10825. doi: 10.1038/ncomms10825.
- Francis J.E., Ashworth A., Cantrill D.J., Crame J.A., Howe J., Stephens R., Tosolini A.-M., Thorn V. 100 Million Years of Antarctic Climate Evolution: Evidence from Fossil Plants // Cooper, A. K., P. J. Barrett, H. Stagg, B. Storey, E. Stump, W. Wise, and the 10th ISAES editorial team, eds. (2008). *Antarctica: A Keystone in a Changing World. Proceedings of the 10th International Symposium on Antarctic Earth Sciences*. Washington, DC: The National Academies Press. doi:10.3133/of2007-1047.kp03.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2006. - Vol. 232, Is. 2–4. – P. 251 – 293.

Gates T.A., Prieto-Márquez A., Zanno L.E. Mountain building triggered late cretaceous North American megaherbivore dinosaur radiation // PLoS One. – 2012. – Vol. 7(8):e42135. doi: 10.1371/journal.pone.0042135.

Hardman M. The phylogenetic relationships among non-diplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome b sequences; the search for the ictalurid sister taxon (*Otophysi: Siluriformes*) // Mol. Phylogenet. Evol. – 2005. – Vol. 37(3). – P. 700 - 720.

Hawkins B.A., Rueda M., Rangel T.F., Field R., Diniz-Filho J.A., Linder P. Community phylogenetics at the biogeographical scale: cold tolerance, niche conservatism and the structure of North American forests // J. Biogeogr. – 2014. – Vol. 41(1). – P. 23 - 38.

Hiroshige M., Kusuhashi N., Corfe I.J. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan // Journal of Vertebrate Paleontology. – 2016. e1112289.

<http://www.Palaeos.com>

Jenkyns H.C., Forster A., Schouten S., Sinninghe Damsté J.S. High temperatures in the Late Cretaceous Arctic Ocean // Nature. – 2004. – Vol. 432(7019). – P. 888 - 892.

Kruta I., Landman N., Rouget I., Cecca F., Tafforeau P. The role of ammonites in the Mesozoic marine food web revealed by jaw preservation // Science. – 2011. – Vol. 331(6013). – P. 70 - 72. doi: 10.1126/science.1198793.

Kumar P., Yuan X., Kumar M.R., Kind R., Li X., Chadha R.K. The rapid drift of the Indian tectonic plate // Nature. – 2007. – Vol. 449(7164). – P. 894 - 897.

Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. // Plant Physiological Ecology. – 1998. Berlin: Springer.

Lamont B.B., He T. Fire-adapted Gondwanan Angiosperm floras evolved in the Cretaceous // BMC Evol. Biol. – 2012. – Vol. 12:223. doi: 10.1186/1471-2148-12-223.

Lavoue S., Miya M., Arnegard M.E., Sullivan J.P., Hopkins C.D., Nishida M. Comparable ages for the independent origins of electrogenesis in African and South American weaklyelectric fishes // PLoS One. – 2012. V. 7(5):e36287. doi: 10.1371/journal.pone.0036287.

Linnert C., Robinson S.A., Lees J.A., Bown P.R., Pérez-Rodríguez I., et al. Evidence for global cooling in the Late Cretaceous // Nat. Commun. – 2014. – Vol. 5:4194. doi: 10.1038/ncomms5194.

Lloyd G.T., Davis K.E., Pisani D., Tarver J.E., Ruta M., Sakamoto M., Hone D.W., Jennings R., Benton M.J. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution // Proc. Biol. Sci. – 2008. – Vol. 275(1650). – P. 2483 - 2490. doi: 10.1098/rspb.2008.0715.

Longrich N.R., Bhullar B.A., Gauthier J.A. A transitional snake from the Late Cretaceous period of North America // Nature. – 2012. – Vol. 488(7410). – P. 205 - 208. doi: 10.1038/nature11227.

Lovegrove B.G., Lobban K.D., Levesque D.L. Mammal survival at the Cretaceous-Palaeogene boundary: metabolic homeostasis in prolonged tropical hibernation in tenrecs // Proc. Biol. Sci. – 2014. – Vol. 281(1796):20141304. doi: 10.1098/rspb.2014.1304.

Madrigal P., Gazel E., Flores K.E., Bizimis M., Jicha B. Record of massive upwellings from the Pacific large low shear velocity province // Nat Commun. – 2016. – Vol. 7:13309. doi: 10.1038/ncomms13309.

McHenry C.R., Cook A.G., Wroe S. Bottom-feeding plesiosaurs // Science. – 2005. – Vol. 310(5745):75.

Mitchell J.S., Roopnarine P.D., Angielczyk K.D. Late Cretaceous restructuring of terrestrial communities facilitated the end-Cretaceous mass extinction in North America // Proc. Natl. Acad. Sci USA. – 2012. – Vol. 109(46). – P. 18857 - 18861. doi: 10.1073/pnas.1202196109.

Moreau C.S., Bell C.D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants // Evolution. – 2013. – Vol. 67(8). – P. 2240 - 2257. doi: 10.1111/evo.12105.

Naumann J., Salomo K., Der J.P., Wafula E.K., Bolin J.F., et al. Single-copy nuclear genes place haustorial *Hydnoraceae* within piperales and reveal a cretaceous origin of multiple parasitic angiosperm lineages // PLoS One. – 2013. – Vol. 8(11):e79204. doi: 10.1371/journal.pone.0079204.

Noonan B.P., Chippindale P.T. Vicariant origin of malagasy reptiles supports late cretaceous antarctic land bridge // Am. Nat. – 2006. – Vol. 168(6). – P. 730 - 741.

O'Connor P.M., Sertich J.J., Stevens N.J., Roberts E.M., Gottfried M.D., et al. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana // Nature. – 2010. – Vol. 466(7307). – P. 748 - 751. doi: 10.1038/nature09061.

Orth R.J., Carruthers T.J.B., Dennison W.C., Duarte C.M., Fourqurean J.W., Heck Jr.K.L., Hughes A.R.R., Kendrick G.A., Kenworthy W.J., Olyarnik S., Short F.T., Waycott M., Williams S.L. A global crisis for seagrass ecosystems // Bioscience. – 2006. – Vol. 56. – P. 987 - 996.

- Peñalver E., Grimaldi D.A., Delclòs X. Early Cretaceous spider web with its prey // *Science*. – 2006. – Vol. 312(5781):1761.
- Penney D., Ortuño V.M. Oldest true orb-weaving spider (*Araneae: Araneidae*) // *Biol. Lett.* – 2006. – Vol.2(3). – P. 447 - 450.
- Perrichot V., Lacau S., Néraudeau D., Nel A. Fossil evidence for the early ant evolution // *Naturwissenschaften*. – 2008. – Vol. 95(2). – P. 85 - 90.
- Perrichot V., Wang B., Engel M.S. Extreme Morphogenesis and Ecological Specialization among Cretaceous Basal Ants // *Curr. Biol.* – 2016. – Vol. 26(11). – P. 1468 - 1472. doi: 10.1016/j.cub.2016.03.075.
- Rehan S.M., Leys R., Schwarz M.P. A mid-cretaceous origin of sociality in xylocopine bees with only two origins of true worker castes indicates severe barriers to eusociality // *PLoS One*. – 2012. – Vol.;7(4):e34690. doi: 10.1371/journal.pone.0034690.
- Schmidt A.R., Dörfelt H., Perrichot V. *Palaeoanellus dimorphus* gen. et sp. nov. (*Deuteromycotina*): a Cretaceous predatory fungus // *Am. J. Bot.* – 2008. – Vol. 95(10). – P. 1328 - 1334. doi: 10.3732/ajb.0800143.
- Schmidt A.R., Dörfelt H., Perrichot V. Carnivorous fungi from Cretaceous amber // *Science*. – 2007. – Vol. 318(5857):1743.
- Schoene B., Samperton K.M., Eddy M.P., Keller G., Adatte T., Bowring S.A., Khadri S.F., Gertsch B. Earth history. U-Pb geochronology of the Deccan Traps and relation to the end-Cretaceous mass extinction // *Science*. – 2015. – Vol. 347(6218). – P. 182 - 184. doi: 10.1126/science.aaa0118.
- Stadler T. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2011. – Vol. 108(15). – P. 6187 - 6192. doi: 10.1073/pnas.1016876108.
- Steuber T., Rauch M., Masse J.P., Graaf J., Malkoc M. Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes // *Nature*. – 2005. – Vol. 437(7063). – P. 1341 - 1344.
- Straube N., Li C., Claes J.M., Corrigan S., Naylor G.J.P. Molecular phylogeny of *Squaliformes* and first occurrence of bioluminescence in sharks // *BMC Evol. Biol.* – 2015. – Vol. 15:62. doi: 10.1186/s12862-015-0446-6.
- Sudakaran S., Retz F., Kikuchi Y., Kost C., Kaltenpoth M. Evolutionary transition in symbiotic syndromes enabled diversification of phytophagous insects on an imbalanced diet // *ISME J.* 2015 May 29. doi: 10.1038/ismej.2015.75.
- Tejada M.L., Ravizza G., Suzuki K., Paquay F.S. An extraterrestrial trigger for the Early Cretaceous massive volcanism? Evidence from the paleo-Tethys Ocean // *Sci. Rep.* – 2012. – Vol.2:268. doi: 10.1038/srep00268.
- Turgeon S.C., Creaser R.A. Cretaceous oceanic anoxic event 2 triggered by a massive magmatic episode // *Nature*. – 2008. – Vol. 454(7202). – P. 323 - 326. doi: 10.1038/nature07076.
- Vellekoop J., Sluijs A., Smit J., Schouten S., Weijers J.W., Sinninghe Damsté J.S., Brinkhuis H. Rapid short-term cooling following the Chicxulub impact at the Cretaceous-Paleogene boundary // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2014. – Vol. 111(21). – P. 7537 - 7541. doi: 10.1073/pnas.1319253111.
- Wang M., Béthoux O., Bradler S., Jacques F.M., Cui Y., Ren D. Under cover at pre-angiosperm times: a cloaked phasmatodean insect from the Early Cretaceous Jehol biota // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(3):e91290. doi: 10.1371/journal.pone.0091290.
- Wedmann S., Bradler S., Rust J. The first fossil leaf insect: 47 million years of specialized cryptic morphology and behavior // *PNAS*. – 2007. – Vol. 104, no. 2. – P. 565 - 569.
- Wilson A.W., Binder M., Hibbett D.S. Diversity and evolution of ectomycorrhizal host associations in the *Sclerodermatineae* (*Boletales, Basidiomycota*) // *New Phytol.* – 2012. – Vol. 194(4). – P. 1079 - 1095. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04109.x.
- Wissler L., Codoñer F.M., Gu J., Reusch T.B.H., Olsen J.L., Procaccini G., Erich Bornberg-Bauer E. Back to the sea twice: identifying candidate plant genes for molecular evolution to marine life // *BMC Evolutionary Biology*. – 2011. – Vol. 11(8). <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/8>
- Yang W.B., Niu H.C., Sun W.D., Shan Q., Zheng Y.F., et al., Isotopic evidence for continental ice sheet in mid-latitude region in the supergreenhouse Early Cretaceous // *Sci. Rep.* - 2013. – Vol. 3:2732. doi: 10.1038/srep02732.
- Zhang X., Chen K., Hu D., Sha J. Mid-Cretaceous carbon cycle perturbations and Oceanic Anoxic Events recorded in southern Tibet // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:39643. doi: 10.1038/srep39643.
- Zelenitsky D.K., Therrien F., Erickson G.M., DeBuhr C.L., Kobayashi Y., Eberth D.A., Hadfield F. Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins // *Science*. – 2012. – Vol. 338(6106). – P. 510 - 514. doi: 10.1126/science.1225376.

ЛЕКЦІЯ 14

ТЕМА: КАЙНОЗОЙСЬКА ЕРА (65,5 МЛН.Р.Т. – СЬОГОДНІ)

Кайнозойська ера складається з трьох періодів: Палеогенового (65,5 – 23,03 млн.р.т.), Неогенового (23,03 – 2,588 млн.р.т.) і Антропогенового (2,588 млн.р.т. – сьогодні). Це - кріоера, оскільки впродовж цієї ери на континентах формувалося покривне зледеніння. Цикл горотворення - Альпійський. Панування квіткових рослин, птахів і ссавців. Поява людини розумної.

Тема: Палеоекологія Палеогенового періода (65,5 – 23,03 млн.р.т.)

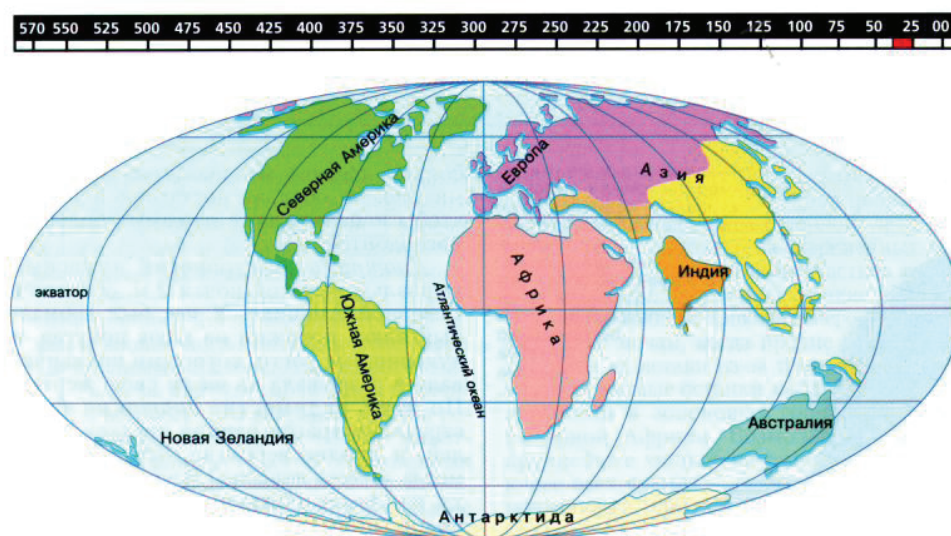
Палеоген складається з трьох епох: Палеоцен (65,5 – 55,8 млн.р.т.), Еоцен (55,8 – 33,9 млн.р.т.) та Олігоцен (33,9 – 23,03 млн.р.т.).

Стратиграфія Палеогенового періода (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>)

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Неогеновий (Neogene)	Міоцен (Miocene)	Аквітаній (Aquitanian)	23,03 - 20,44 млн.р.т.
Палеогеновий (Paleogene)	Олігоцен (Oligocene)	Чатій (Chattian)	28,1 - 23,03 млн.р.т.
		Рупелій (Rupelian)	33,9 - 28,1 млн.р.т.
	Еоцен (Eocene)	Пріабоній (Priabonian)	38,0 - 33,9 млн.р.т.
		Бартоній (Bartonian)	41,3 - 38,0 млн.р.т.
		Лютетій (Lutetian)	47,8 - 41,3 млн.р.т.
	Палеоцен (Paleocene)	Юпресій (Ypresian)	56,0 - 47,8 млн.р.т.
		Танетій (Thanetian)	59,2 - 56,0 млн.р.т.
Селандій (Selandian)		61,6 - 59,2 млн.р.т.	
Крейдяний (Cretaceous)	Пізня Крейда	Даній (Danian)	65,5 - 61,6 млн.р.т.
		Маастрихт (Maastrichtian)	70,6 - 65,5 млн.р.т.

Розташування континентів

В Палеогеновому періоді відбулась колізія континенту Індії з Азією. В наслідок цієї колізі почалося підняття Тибетського плато і Гімалайських гір. Крім того, тектонічні рухи призвели до від'єднання Гренландії від Євразії та до розкриття Північної Атлантики.



Розташування континентів в Палеогеновому періоді (за http://a.bratsk.su/bal/geogr/lib/dreyf_mat1/11olig_b.jpg).

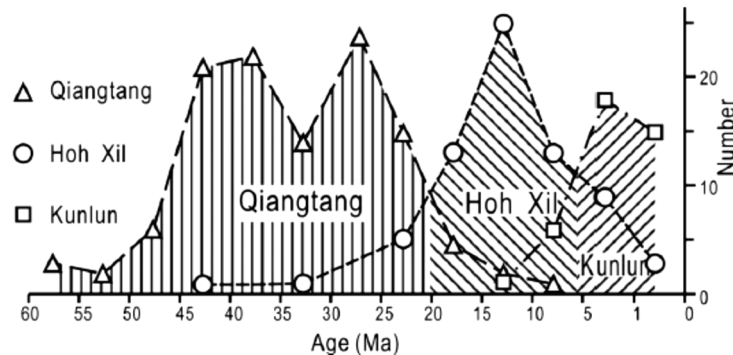
Через тиск Африканської плити на Аравійську плиту і Аравійської плити на Євразійську плиту – почався підйом Кавказьких хребтів. Посилився підйом Кримських гір, Альп, Кордильєр, Анд і інших гірських систем.

Приблизно 35 млн.р.т. на східному узбережжі Північної Америки впав великий астероїд (ударний кратер Chesapeake Bay). Крім того, приблизно 34 млн.р.т. в наслідок тектонічних рухів земної кори розірвався зв'язок між Антарктидою і Південною Америкою; а 33,5 млн.р.т. - розірвався зв'язок між Антарктидою та Австралією. Відокремлення Антарктиди від інших континентів та підйом кільцевої системи серединно-океанічних хребтів навколо Антарктиди - все це призвело до ізоляції Антарктиди від глобальних океанічних течій (при цьому сформувалась кругова Антарктична течія) і припинило доступ до Антарктиди теплих екваторіальних вод. Це сприяло поступовому формуванню покривного зледеніння в Антарктиді, похолоданню і росту посушливості клімату по всій Землі.

Підняття Тибетського плато. Середній Еоцен – пізній Олігоцен. Підняття Тибетського плато і Гімалаїв мало глобальний вплив на клімат в Кайнозой. Колізія Індії з Азією почалася приблизно 55 млн.р.т. Приблизно 7 млн.р.т. відбулось різке прискорення підняття Тибетського плато.

*NB! Згідно інших даних, колізія Індо-Австралійської плити з Євразійською плитою почалась приблизно 70 млн.р.т. (повільна фаза колізії, швидкість руху плити - 15 см в рік). Потім, приблизно 50 млн.р.т., швидкий рух Індо-Австралійської плити закрив океан Тетис.

Wang C. з колегами (2008) на підставі геологічних і геофізичних даних (що включали магнетостратиграфію, седиментологію, радіоізотопне датування та ін.) було встановлено, що центральна частина Тибетського плато піднялася приблизно 40 млн.р.т., а Південні і Північні ділянки Центрального плато піднялися значно пізніше (за Wang et al., 2008). *NB! Тибетське плато досі підіймається зі швидкістю 5 мм на рік.



Результати радіометричного датування етапів підйому Тибетського плато. Де: Kunlun, Hoh Xil, Qiangtang belts - назви гірських поясів. Kunlun belts - гірський пояс Північного Тибету; Hoh Xil belts - Північно-західна частина плато Тибету (за Wang et al., 2008).

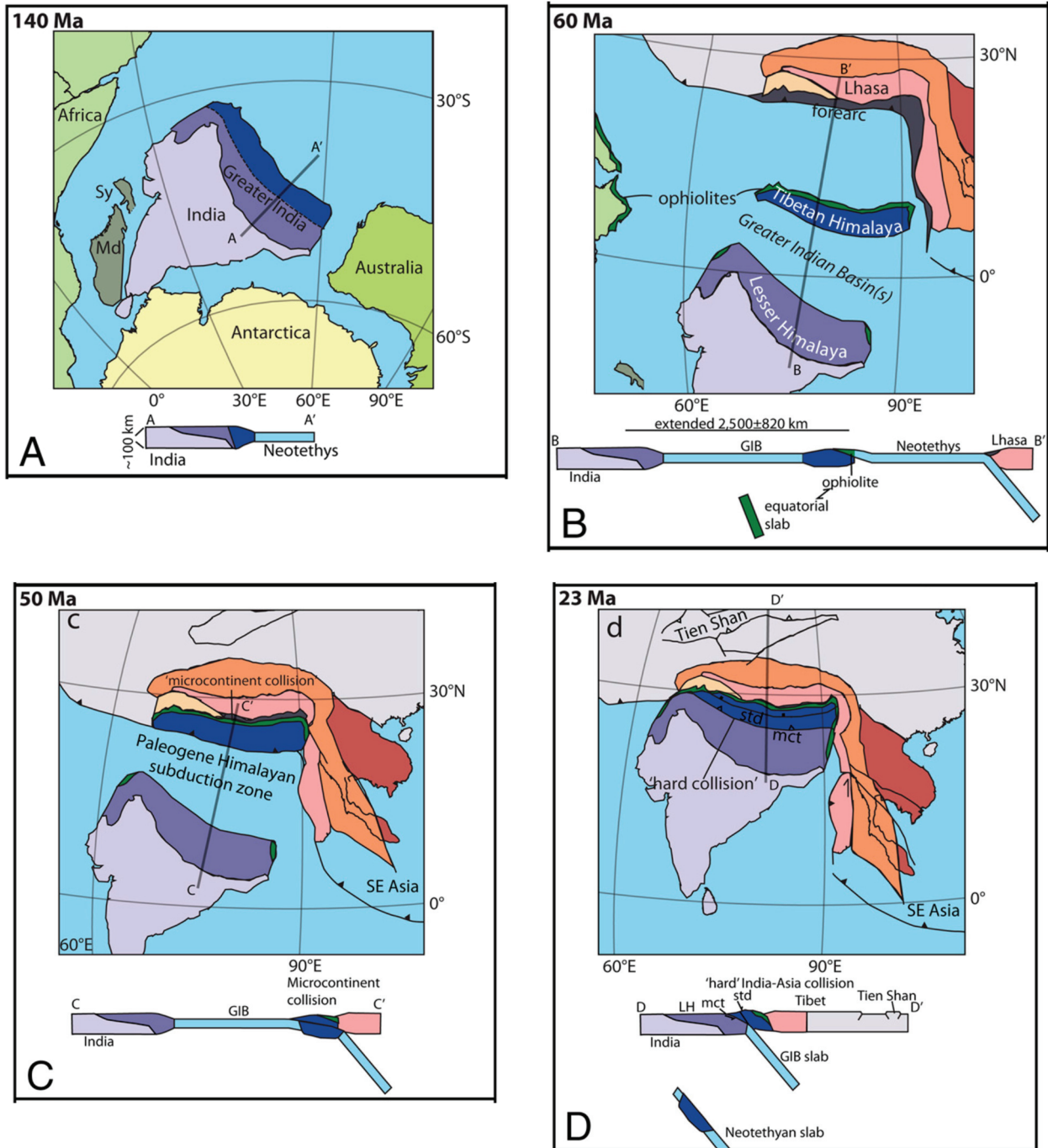
Дослідження, проведені Jiang X.D. і Li Z.X. (2014), показали, що підйом Північної частини Тибетського плато почався приблизно 23 млн.р.т. практично від нульового рівня моря і тривав 10 млн. років, а потім був епізод швидкого підняття протягом 5 млн. років (за Jiang & Li, 2014).

*NB! Sun B. з колегами (2015) описують у своїй роботі Міоценові скам'янілості рослин *Berberis* в сучасному північному Тибеті на висоті 4611 ± 9 м. Аналіз фосилій показав, що в Міоцені дана територія перебувала на висоті 1395 - 2931 м. Потім відбулось підняття території на 2 - 3 км приблизно за 17 млн. років. Отримані авторами роботи результати суперечать гіпотезі, згідно з якою Північний Тибет досяг своєї сучасної висоти до Міоцену. NB! Час підняття територій - це дуже важливе питання, оскільки висота і напрямок гірських хребтів визначають напрямок вітрів, режим опадів і т.н. (за Sun et al., 2015).

Вплив підняття Тибетського плато на кліматичні умови в Азії. Підйом Тибетського плато поступово ізолював Азію від вологих повітряних мас Індійського океану, що призвело до початку формування найбільшої в Азії пустелі – пустелі Гобі.

Зменшення розмірів «Великої Індії» після її колізії з Азією в Еоцені-Олігоцені.

Починаючи з періоду 52 млн.р.т. дві платформи - Індійська і Азіатська - зблизились на відстань 3600 ± 35 км, а за геологічними даними Азії - до 2350 км. Van Hinsbergen D.J.J. з колегами (2012) показали, що розбіжності в даних пов'язані з субдукцією континентальної і океанічної літосфери Великої Індії приблизно 50 - 25 млн.р.т. Автори роботи вираховували величину зменшення розмірів «Великої Індії» після її колізії з Азією.



Реконструкція подій колізії між Індією і Азією (за van Hinsbergen et al., 2012).

На підставі проведених досліджень Van Hinsbergen D.J.J. з колегами (2012) зробили висновок про те, що приблизно 50 млн.р.т. відбулась колізія Тибето-Гімалайського

мікроконтинента з Азією, за якою послідувала субдукція величезної океанічної Великої Індії уздовж зони субдукції в районі Великих Гімалаїв. Жорстка колізія Індії з Азією відбулась значно пізніше - приблизно 25 - 20 млн.р.т. Ця «жорстка» колізія збіглась з деформацією Азіатської плити і швидким підйомом Великих Гімалаїв (за van Hinsbergen et al., 2012).

Середньо-Третинний ігнімбритовий спалах (Mid-Tertian Ignimbrite flare-up), 32,5 млн.р.т. (США: Колорадо, Невада, Юта, Нью-Мексико). Середньо-Третинний ігнімбритовий спалах - це драматичний період вулканічних вивержень в інтервалі 40 - 25 млн.р.т. на території західної частини США. Результати цих вивержень сьогодні представлені депозитами ігнімбритів - пірокластичного матеріалу, який накопичився в ході вивержень (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

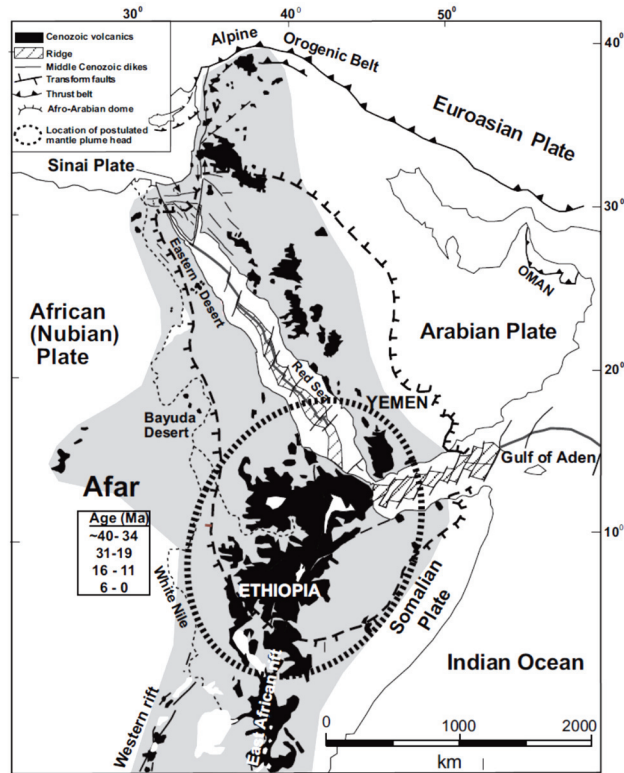


Ігнімбрити на території The Fish Canyon. 40 - 25 млн.р.т. Захід США (за <https://en.wikipedia.org/>).

Загальний обсяг виверженого матеріалу склав $0,5 \times 10^6$ км³ туфів і 5×10^6 км³ проміжних і кремнієвих лав. В результаті - сформувалася одна з найбільших континентальних вулканічних провінцій Землі. Причиною даного масивного виверження стало те, що під час Ларамідської орогенії (Laramide orogeny) в ході процесу субдукції плита Фараллон (Farallon Plate) опускалася під дуже невеликим кутом. Це призвело до відкриття клина мантії і до виходу магми на поверхню Землі (за https://en.wikipedia.org/wiki/Mid-Tertiary_ignimbrite_flare-up).

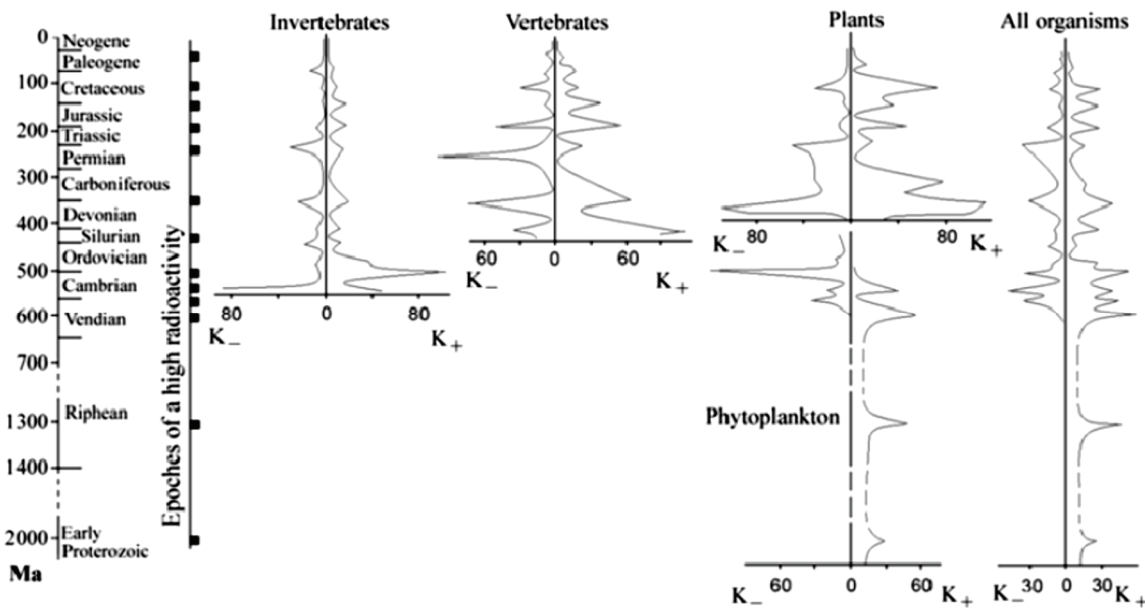
Середньо-Третинний ігнімбритовий спалах був подією наймасованішого виверження базальтових магм на поверхню Землі в Фанерозої ($5,5$ млн.км³ виверженого магматичного матеріалу). Проте – це катастрофічне виверження не супроводжувалось масовим вимиранням біоти, на відміну від менш інтенсивних вивержень, які призвели до термінального Пермського, термінального Крейдяного і т.п. масових вимирань біоти. На сьогоднішній день встановлено, що глобальну небезпеку для біоти становлять лише ті континентальні виверження базальтових магм, які відбуваються в результаті проходження розплавів через древню кратонну літосферу, оскільки саме її компоненти є джерелом токсичних речовин, які призводять до загибелі живих організмів. Магми Середньо-Третинного ігнімбритового спалаху, незважаючи на їх колосальні обсяги, не були токсичними для біоти, оскільки означена серія вивержень відбувалась через відносно молоду літосферу (за Guex et al., 2016).

Афро-Аравійський вулканізм і рифтогенез. В Еоцені Афарський магматичний плюм зіткнувся з Африканською стабільною і холодною літосферою під Кенією і на півдні Ефіопії, що сприяло підняттю території і запустило серію поодиноких вулканічних вивержень в інтервалі 40-34 млн.р.т. Приблизно 31-28 млн.р.т. рідкісні виверження змінилися потужним базальтовим потоковим вулканізмом, в ході якого на поверхню Землі вилилося близько $0,35$ млн.км³ магм. В інтервалі 35-20 млн.р.т. було два окремих етапи підняття і рифтингу даних територій: перший - 35-30 млн.р.т., і другий - 25-20 млн.р.т. Спрединг дна океану в зоні рифту Червоного моря почався пізніше, приблизно 20 млн.р.т., а магматизм в Афарській магматичній провінції тривав ще у вигляді двох циклів - 16-11 млн.р.т. і 6-0 млн.р.т. (т.т., триває до сьогоднішніх днів). Слід зазначити, що хоча Афарська область була активною більш ніж 40 млн. років, новоутворені океани Червоного моря і Аденської затоки є відносно вузькими, в результаті регіональних обмежень тектоніки плит (Segev, 2002).



Афарська магматична провінція (Segev, 2002).

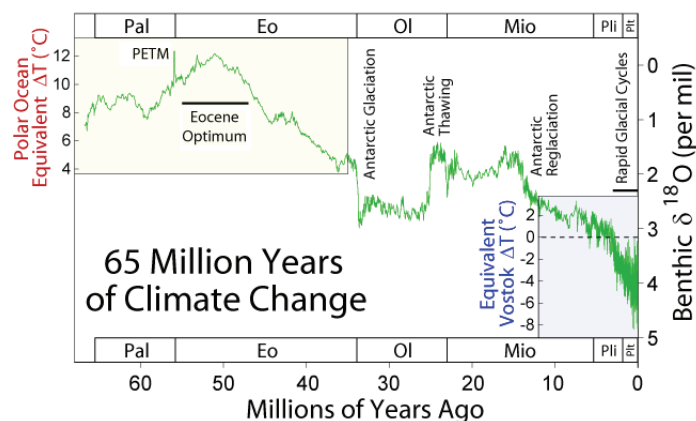
Вулкано-тектонічні події на території Східної Африки протягом Палеогенового періоду призвели до підняття території, яке, в свою чергу, стало одним з факторів, які спровокували аридифікацію Африканського континенту в наступному Неогеновому періоді (за Rokony et al., 2015). Крім того відомо, що масовані виверження глибинних магм сприяють диверсифікації живих організмів, оскільки вивержений матеріал зазвичай є високорадіоактивним, а іонізуюче випромінювання призводить до прискорених змін в ДНК організмів. Східно-Африканська рифтова система утворює зону з підвищеною природною радіоактивністю, що, вважається, відіграло провідну роль в появі предкової для людини родини гомінід (*Hominidae*) (не пізніше межі Олігоцену-Міоцену) і в походженні людини розумної (за Sobotovich et al., 2010).



Кореляція між епохами високої природної радіоактивності і змінами швидкості вимирання і появи нових видів. Де: K_- - це коефіцієнт вимирання видів, K_+ - коефіцієнт появи нових видів, по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т.; Epochs of high radioactivity - епохи з високим природним рівнем радіоактивності (вказані чорними квадратиками на вертикальній шкалі) (за Sobotovich et al., 2010).

Клімат

Палеоцен-Еоцен. Наприкінці Крейди температури навколишнього середовища дещо знизились через підйом гірських систем (Кордильєр, Анд, Альп, Кримських гір) і зменшення напружень стискання в гірських породах. Але, в Палеоцені температури знову почали рости через посилення напружень в земній корі і досягли свого максимуму в середині Еоцена (т.зв. Еоценовий температурний оптимум). Було дуже тепло. В Антарктиді мешкали змії, крокодили, росли пальми.



Зміни температур навколишнього середовища в Палеогені-Неогені. Де: по осі ОХ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ – температура навколишнього середовища, °С. PETM – Палеоцен-Еоценовий термальний максимум; Eocene Optimum – Еоценовий температурний оптимум (за http://evolv.ho.ua/All_palaeotemps.png).

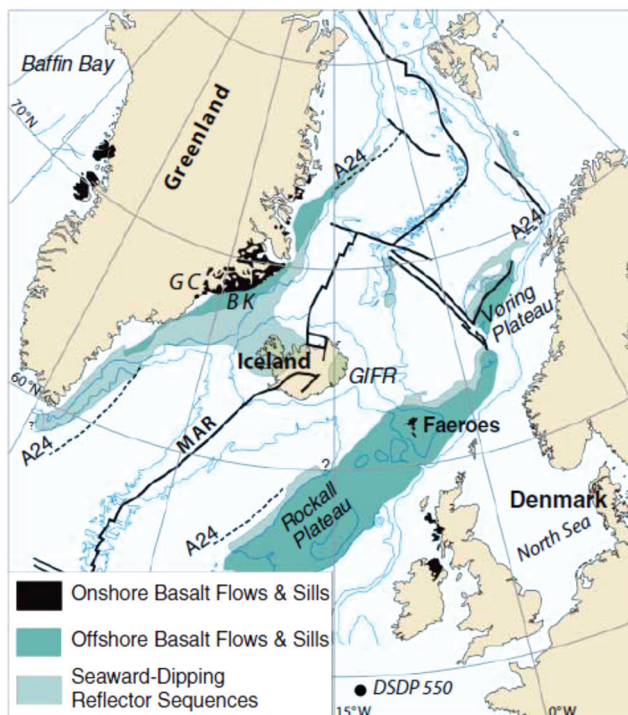
Надалі – накопичені напруження в земній корі реалізувались через серію тектонічних рухів, які призвели до підйому Гімалайських гір, Тибетського плато, Кавказьких хребтів і т.н. І температури поступово знизились.

Палеоцен-Еоценовий Термальний Максимум (ПЕТМ). Загальний температурний тренд в Палеоцені-Еоцені, описаний вище, був порушений на межі Палеоцену-Еоцену: в цей часовий проміжок різко і достатньо швидко (всього за 10 тис. років) підвищилась температура навколишнього середовища. Даний часовий інтервал отримав назву Палеоцен-Еоценового Термального Максимуму (ПЕТМ). Вважають, що причиною різкого зростання температур стала зміна характеру океанічних течій через підводний вулканізм. В результаті, теплі води досягли дна океану, що призвело до виходу з донних океанічних відкладень величезної кількості метану, який утворюється в придонних шарах анаеробними бактеріями при розкладанні органіки. У воді метан окислювався киснем до вуглекислого газу, що призвело до закислення океанічної води і до розвитку гіпоксії в придонних шарах. А потрапляння значних кількостей вуглекислого газу до атмосфери сприяло розвитку сильного парникового ефекту і підвищенню температур навколишнього середовища.

Крім того, присутність в геогризонтах, що датуються епохою ПЕТМ, силікатних скляних сферул (мікротектитів і мікрокреститів) - свідчить про позаземну імпактну подію в даному часовому інтервалі. Вчені вважають, що саме це зіткнення з космічним тілом стало причиною катастрофічного зростання температур у навколишньому середовищі в епоху т.зв. Палеоцен-Еоценового Термального Максимуму (ПЕТМ), спалаху диверсифікації ссавців і наземних рослин, а також масового вимирання глибоководних бентосних морських організмів в даному часовому інтервалі (за Schaller et al., 2016).

ПЕТМ був запущений викидами парникових газів в ході базальтового вулканізму в Гренландії. Storey M. з колегами (2007), використовуючи методи ізотопної геохронології ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) показали, що масивні депозити попелу на території Данії датуються епохою ПЕТМ і є результатом масивного базальтового вулканізму в східній Гренландії приблизно

56,1 ± 0,4 млн.р.т. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що ПЕТМ був запущений викидами парникових газів в ході взаємодії магми зі збагаченими вуглецем осадовими породами під час початку розколу між плитами Гренландії і Європи (за Storey et al., 2007).

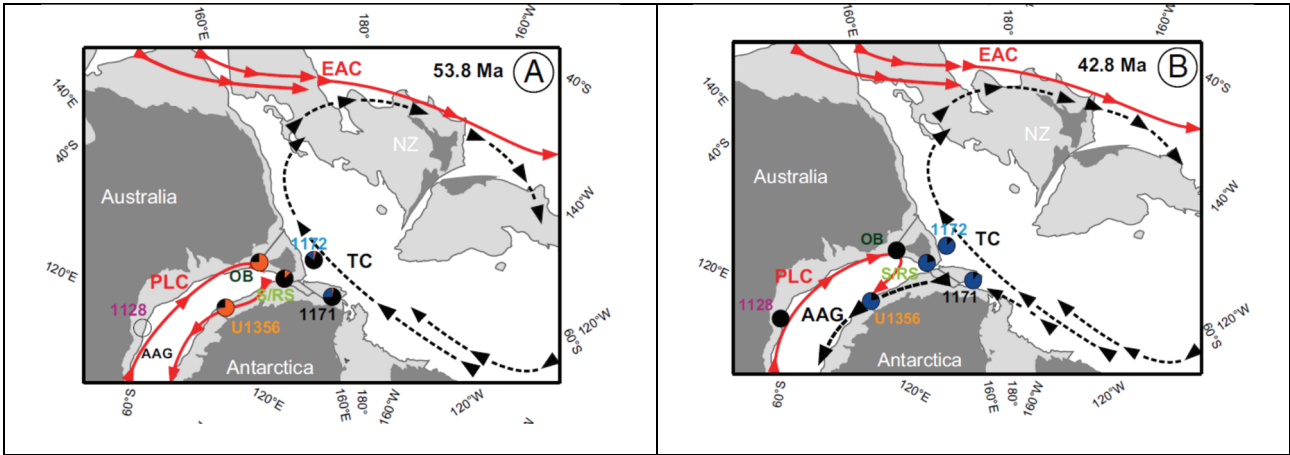


Карта Північно-Атлантичного регіону, яка показує розподіл вивержених порід на кордоні Палеоцен-Еоцену. Де: A24 - магнітна аномалія океанічного дна; MAR - серединно-океанічний Атлантичний хребет (Mid-Atlantic Ridge); BK - Blosseville Kyst; GC - Gardoner Complex; Onshore Basalt Flows - наземні базальтові потоки; Offshore Basalt Flows - берегові базальтові потоки (за Storey et al., 2007).

Олігоцен. На межі Еоцену - Олігоцену відбулось різке зниження температур через відокремлення Антарктиди від теплих океанічних течій кільцем серединно-океанічних хребтів. Спочатку причиною гляціації Антарктиди вважали тектонічне розкриття Південного океанічного водного шляху. Однак, більш пізні дослідження на чільне місце поставили зниження концентрації вуглекислого газу в атмосфері. Нещодавно, Віл Р.К. з колегами (2013) представили результат дослідження морських фосилій і органічних прибережних седиментів в інтервалі ранній - середній Еоцен на сході Антарктиди.

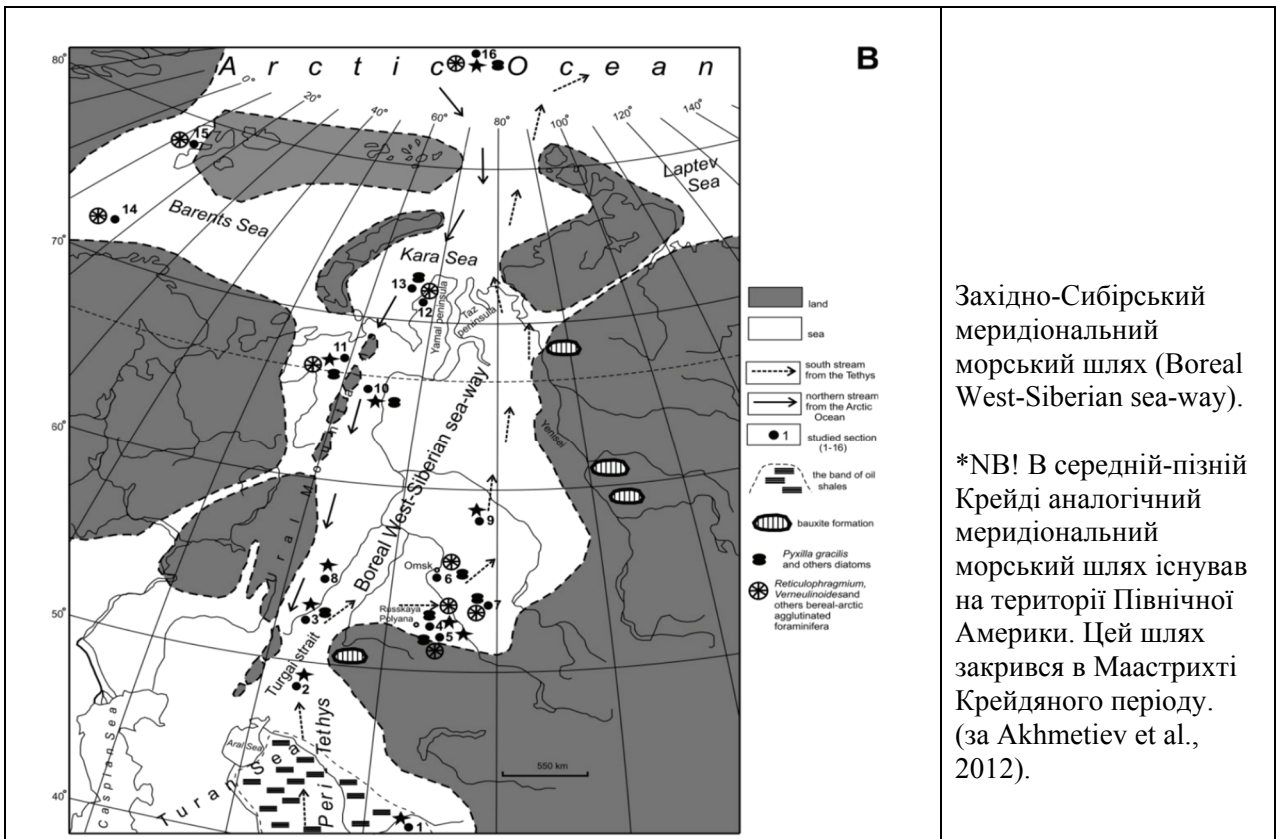
Біогеографія динофлагелат і приповерхневі температури води (результати палеотермометрії) виявили, що найбільш ранній потік західно-Антарктичної течії почався приблизно 50-49 млн.р.т. через південне розкриття Тасманійської протоки. Це призвело до зниження температури поверхневих вод на 2-4 градуси Цельсія, що було виявлено по біомаркерам і за допомогою пилкової палеотермометрії. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що відкриття Тасманійської протоки краще, ніж гіпотеза парникового ефекту, пояснює зниження температури в Південному океані та глобальне зниження температури глибинних шарів океанів при відсутності субекваторіального зниження температур (за Vijl et al., 2013).

*NB! Протока Дрейка між Південною Америкою та Антарктидою з'явилась не пізніше 41 млн.р.т., а початок розкриття Тасманійської протоки між Антарктидою і Австралією відбувся не пізніше 50-49 млн.р.т. Проте, вважають, що повне розкриття як протоки Дрейка, так і Тасманійської протоки і ізолювання Антарктиди від глобального водообміну через підняття серединно-океанічних хребтів – відбулось значно пізніше, що пояснює лаг-період між початком водообміну між океанами і початком гляціації Антарктиди. Так, дослідження, нещодавно проведені Scher H.D. з колегами (2015), показали, що глибинне розкриття Тасманійської протоки відбулось лише 33,5 ± 1,5 млн.р.т. (за Scher et al., 2015).



A - Закрита Тасманійська протока, 53,8 млн.р.т.; B - відкрита Тасманійська протока, 42,8 млн.р.т. EAC – Східно-Австралійська течія. Темно-сірий фон - контури сучасних континентів, світло-сірий фон - підтоплені континентальні блоки на глибині 3 км (за Bijl et al., 2013).

*NB! Однією з причин значного похолодання в Олігоцені також може бути закриття Західно-Сибірського меридіонального морського шляху між теплим океаном Тетис і Арктичним океаном, який існував на території Євразії і закрився в ранньому Олігоцені через зниження рівня моря і тектонічне (епейрогенетичне) підняття суші. Таким чином, значне похолодання в Олігоцені було спровоковане порушенням теплопереносу між теплими приєкваторіальними і холодними високоширотними водами як в Південній, так і в Північній півкулях Землі.



Західно-Сибірський меридіональний морський шлях (Boreal West-Siberian sea-way).

*NB! В середній-пізній Крейді аналогічний меридіональний морський шлях існував на території Північної Америки. Цей шлях закрився в Маастрихті Крейдяного періоду. (за Akhmetiev et al., 2012).

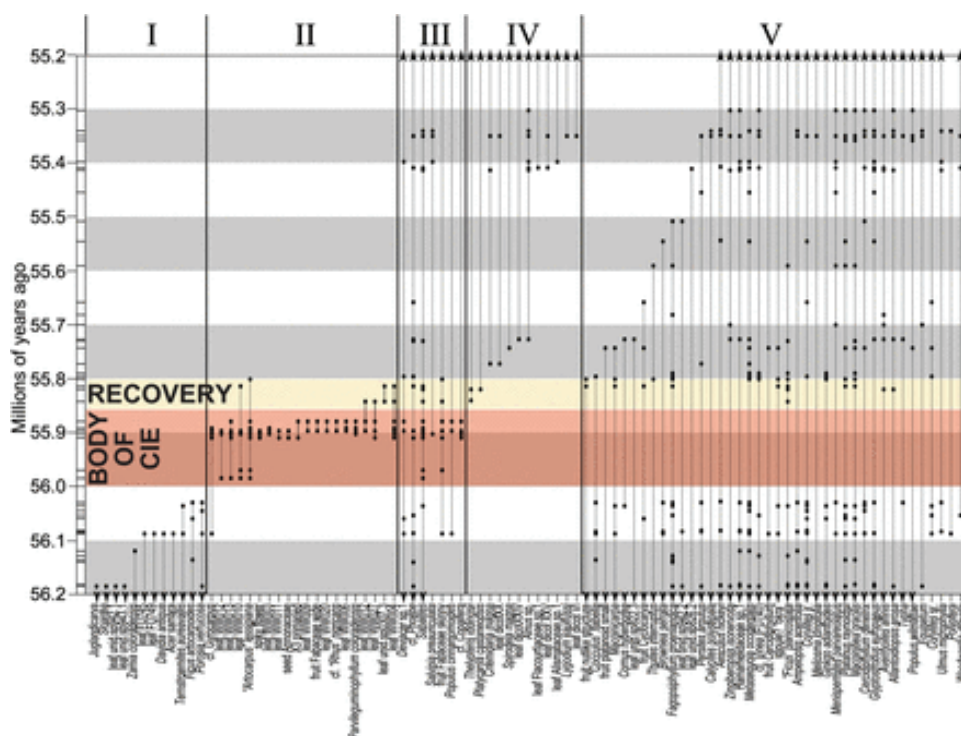
В цілому, в Олігоцені було холодно, сухо, тривало підняття гірських систем. Слід зазначити, що сильне зниження температур і посушливість клімату призвели до відступання лісів і до поширення трав'янистих екосистем (степів, саван).

Рослини

Загальний тренд змін флор в Палеогеновому періоді. Після екологічних катастроф – Землю першими колонізують папороті. Не був виключенням і ранній Палеоцен: після масових пожеж, спровокованих падінням серії астероїдів наприкінці Крейдяного періоду, першими заселили екосистеми папороті. Але поступово на Землі знову з'явилися ліси. На початку Палеоцену завдяки теплому і вологому клімату великі площі займали дощові тропічні ліси. Похолодання і посухи в Еоцені примусили дощові тропічні ліси відступити до екватору і сприяли розповсюдженню по Землі листопадних і хвойних лісів. Подальше зниження температури і вологості в Олігоцені (через замерзання Антарктиди) призвело до скорочення площ лісів і поширення трав'янистих екосистем (степів, саван і т.н.).

*NB! Причина Еоцен – Олігоценових посух: нестача теплової енергії для випаровування води з поверхні океанів через холодні кліматичні умови.

Динамічні та еволюційні зміни флор під час Палеоцен-Еоценового Термального Максимуму (ПЕТМ). Wing S.L. і Currano E.D. (2013) проаналізували мікрофосилії рослин, знайдені на території США (Вайомінг, Wyoming, Bighorn Basin), які датуються ПЕТМ. Проведене дослідження показало, що під час ПЕТМ на даній території деякі групи рослин вимерли, деякі - мігрували на інші території. Замість мезофільних хвойних - територію дослідження колонізували термофільні і толерантні до посух групи рослин. Після повернення кліматичних показників до вихідних параметрів температури і вологості - деякі рослини повернулись в колишні місця проживання, але, не всі. Автори роботи підкреслюють незначний рівень вимирання (менше очікуваного при такій різкій зміні температури і зволоження). Це свідчить про те, що швидкість і амплітуда кліматичних змін не перевищили здатність рослин до адаптації (за Wing & Currano, 2013).



Розподіл в часі фосилій 91 таксону рослин, типових для Палеогенового періоду на території Бігхорн, Вайомінг (США). По осі ОХ – таксони рослин, типових для даного періоду; по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т. Де: I – типи рослинності, характерні лише для Палеоцену; II – типи рослинності, які з'явилися тільки під час Палеоцен-Еоценового термального максимуму за рахунок міграції з інших територій; III – рослини, характерні для даної території протягом всього Палеогенового періоду; IV - рослини, які вперше з'явилися на даній території після Палеоцен-Еоценового термального максимуму; V – рослини, які мешкали на даній території до Палеоцен-Еоценового термального максимуму і після нього, але не під час нього (за Wing & Currano, 2013).

Jaramillo С. з колегами (2010), в результаті дослідження інших територій, показали, що в тропічному дощовому лісі у відповідь на різке потепління під час ПЕТМ швидко і достовірно зросла різноманітність рослин і виросла швидкість появи нових груп. При цьому слід підкреслити, що зростання температур на даній території не супроводжувалось зростанням посушливості клімату (за Jaramillo et al., 2010).

В епоху ПЕТМ мало місце велике Кайнозойське вимирання рослин. Епоха ПЕТМ супроводжувалася 20% зниженням біорізноманіття рослин. А оскільки цей результат показали аналізи пилку (тобто спороморфний аналіз, а не аналіз макрофосилій), то Mander L. з колегами (2010) вважають, що у такому випадку на рівні макрофосилій - це було велике вимирання рослин в Кайнозої (за Mander et al., 2010).

Диверсифікація мікогетеротрофних квіткових рослин родини Бурманацієвих в середньому Еоцені під час жари за рахунок поширення тропічних лісів в низькі широти.

Мікогетеротрофія – це отримання рослинами поживних речовин не за рахунок фотосинтезу, а в наслідок паразитування на грибах. Мікогетротрофія відома для різних груп рослин (печіночників, папоротей, квіткових рослин). Такий тип харчування багаторазово і незалежно з'являвся в різних лініях рослин (за https://en.wikipedia.org/wiki/Mycorrhizal_fungi).

Мікогетеротрофія в еволюції квіткових рослин виникла незалежно кілька разів. Деякі мікогетеротрофні групи - ендемічні, а деякі - мають пан-тропічне розповсюдження. Merckx V. з колегами (2008) встановили молекулярний час дивергенції мікогетеротрофної родини *Burmanniaceae*. Проведене дослідження показало, що Бурманацієві з'явились в західній Гондвані і почали диверсифікувати в пізній Крейді. Диверсифікація групи продовжилась в Еоцені під час спеки, яка сприяла появі тропічних лісів в низьких широтах. Олігоценове похолодання і розпад бореальної тропічної флори припинило міграції цих груп з Нового світу в Старий Світ і знизило швидкість їх диверсифікації (за Merckx et al., 2008).



Сучасні мікогетеротрофні квіткові рослини родини Бурманацієвих мають червоне листя (<https://en.wikipedia.org/wiki/Burmanniaceae>).

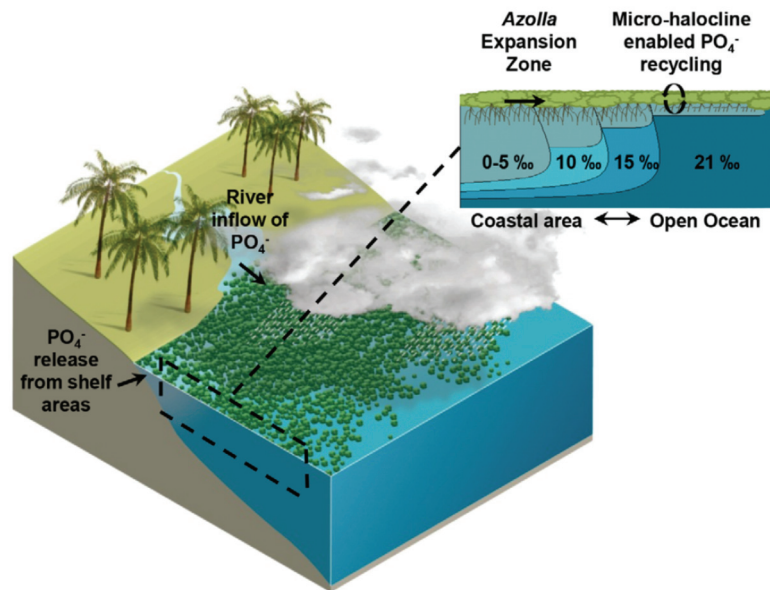


Географічне розповсюдження родини Бурманацієвих (*Burmanniaceae*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Burmanniaceae>). Бурманацієві отримують поживні речовини не шляхом фотосинтезу, а від грибів, на яких паразитують.

В родині Бурманцієвих мікогетеротрофний тип харчування виникав не менше 6 разів незалежно в трьох кладах у груп, що мешкали на затінених територіях.

Розмноження водної папороті азоли. Еоцен. В Еоценовому Арктичному океані відбувалось масоване розмноження водної папороті азоли (*Azolla arctica*). van Kempen M.M.L. з колегами (2012) в лабораторних умовах змодельовали зростання азоли і показали, що ця водна папороть здатна створювати невеликий сольовий градієнт в солонуватих водах, що забезпечує більш ефективне рециркулювання поживних речовин. Автори дослідження вважають, що саме цей механізм забезпечує формування великої біомаси, в якій додаткове надходження поживних речовин призводить до подальшої експансії азоли. Цей феномен пояснює як експансію азоли в Еоцені, так і відсутність інтакних вегетативних залишків азоли

і низьку ефективність поховання залишків в цьому часовому інтервалі (за van Kempen et al., 2012).



Створюваний водною папороттю азолюю мікро-галоклін в прибережних водах забезпечує рециркулювання фосфатів і тим самим створює умови для посиленого зростання азоли (за van Kempen et al., 2012).

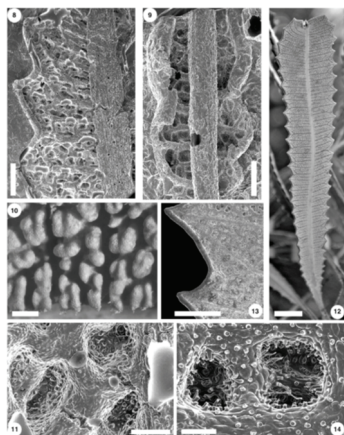
Поява в посушливих умовах проживання нових груп рослин - маслоносів. Ще в пізній Крейді, приблизно 75 млн.р.т., почали з'являться успішні групи рослин, які замість нектару виробляють олію і запилюються бджолами, що збирають цю олію. Серед рослин, які продукують олію, рослини триби *Angelonieae* (родина Подорожникові). Martins A.C. з колегами (2014) провели молекулярний аналіз і показали, що триба рослин маслоносів *Angelonieae* з'явилась в пізньому Еоцені приблизно 35 млн.р.т. і диверсифікувала в сухих районах півдня Південної Америки. Ці рослини за останні 25 млн. років переключались з синтезу нектару на синтез масел не менше 4-5 разів. У Міоцені-Пліоцені вони розселились в Австралії (за Martins et al., 2014).

Зміна рослинних екосистем на межі Еоцену-Олігоцену внаслідок похолодання та росту посушливості клімату. Зниження температури навколишнього середовища змусило дощові тропічні ліси відступити до екватора і призвело до поширення по Землі листопадних і хвойних лісів. З'явилися тундри.

Поява трав з C4 типом фотосинтезу на межі Еоцену-Олігоцену і початок їх екологічного домінування в Міоцені-Пліоцені. Сьогодні в екосистемах саван домінують трави з C4-типом фотосинтезу. На відміну від рослин з C3 типом фотосинтезу, рослини з C4 типом фотосинтезу, більш ефективно використовують воду і вуглекислий газ. Дослідження, проведені Bouchenak-Khelladi Y. з колегами (2014), показали, що трави з C4 типом фотосинтезу вперше з'явилися приблизно 35 млн.р.т. на кордоні між Еоценом і Олігоценом. Але, екологічне домінування рослин цієї групи почалось в тропічних екосистемах значно пізніше – лише в Неогеновому періоді, приблизно 10 млн.р.т. Дослідниками був зроблений висновок про те, що для трав з C4 типом фотосинтезу зміни в таксономічній диверсифікації та екологічне домінування були запущені різними факторами, як і у випадку з ранніми квітковими рослинами. *NB! Палеоекологічні дані свідчать про те, що радіація квіткових в Крейдяному періоді не збіглась в часі з початком їх домінуванням в екосистемах. Таким чином, радіація таксона і його екологічне домінування - це два різних феномени і вони запускаються різними процесами (за Bouchenak-Khelladi et al., 2014).

Поява C4-трав в Олігоцені була пов'язана зі зниженням рівня CO₂, а початок їх екологічного домінування в пізньому Міоцені – ранньому Пліоцені співпадає в часі з посиленням сезонності клімату і пожежами. Дослідження, проведене Osborne C.P. (2008) показало, що на еволюційну появу C4 типу фотосинтезу вплинуло зниження рівня вуглекислого газу в атмосферному повітрі в Олігоцені. Але, часовий розрив в 10 млн. років між різким зниженням рівня вуглекислого газу протягом Олігоцену і екологічним домінуванням рослин з C4-типом фотосинтезу свідчить про те, що Міоценова експансія C4-трав'янистих екосистем була пов'язана з іншим фактором. Аналіз літературних джерел дозволив автору дослідження зробити висновок про те, що поширення C4-трав корелювало з посиленням сезонності в опадах і з ростом інтенсивності пожеж в екосистемах (за Osborne, 2008).

Поява ксероморфних квіткових рослин. Пізній Еоцен. Вважають, що поява ксероморфних ознак (т.т., ознак адаптації рослин до посушливих умов середовища) у сучасних квіткових рослин датується раннім Неогеном, в якому почала даватися ознаки сезонна посушливість клімату. Carpenter R.J. з колегами (2014) описали рослини банксії (*Banksia paleocrypta*) - склерофітного виду південно-західного регіону Австралії з кріпичними продихами, які датуються пізнім Еоценом. Автори дослідження показали, що *Banksia paleocrypta* демонструє ознаки листової ксероморфії за 20 млн. років до широко визнаної епохи поширення аридного клімату в Австралії. Сьогодні види *Banksia* з дуже схожим листям поширені на південному заході Австралії. Листя такого типу формуються при сезонній посушливості клімату. Однак, в Еоцені на південному заході Австралії клімат ще не був сезонно сухим. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що група *Banksia* на південному заході Австралії з'явилась в регіоні більше 40 млн.р.т. і виявилась успішною в наступні епохи в умовах зростання посушливості клімату (в той час як багато інших груп рослин вимерли) (за Carpenter et al., 2014).



Banksia paleocrypta, скануюча електронна мікроскопія. Де: 14 - два кріпичні продихи з трихомами, 1 бар = 100 мкм; 11 - три кріпичні продихи з трихомами (основи трихом видно як маленькі горбки), 1 бар = 200 мкм; 8-10 - 1 бар = 1 мм; 13 - 1 бар = 2 мм; 12 - 1 бар = 1 см (Carpenter et al., 2014).



Один з сучасних видів банксії (*Banksia sessilis*), який росте на південному заході Австралії (за https://en.wikipedia.org/wiki/Banksia_sessilis).

Поява в Палеоцені в Австралії посухостійких чагарників групи *Tremandraceae* та їх диверсифікація в Міоцені Неогенового періоду. Проведений Craun D.M. з колегами (2006) молекулярний аналіз і аналіз фосилій показав монофілетичність посухостійких чагарників групи *Tremandraceae*. У Палеоцені група посухостійких чагарників відокремилась від предкової деревної родини *Elaeocarpaceae*, яка мешкала в дощових лісах Австралії. У

пізньому Міоцені почалась диверсифікація цієї групи, що збіглося в часі з аридифікацією Австралії і з радіацією склерофітних груп рослин (за Crayn et al., 2006).



Ендемічний для Австралії посухостійкий чагарник *Tetratheca thymifolia* групи *Tremandraceae* (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Tetratheca>).



Чагарник *Tetratheca thymifolia* має дрібні білі або рожеві квіти (за <http://de.academic.ru/dic.nsf/dewiki/383516/Elaeocarpaceae>).

Кактусові. Поява на межі Еоцен–Олігоцену і диверсифікація в Міоцені родини

Кактусових (Cactaceae). Сукулентні рослини поширені по Землі. Найбільша їх різноманітність відзначена в аридних і в напіваридних регіонах. Вважають, що поява і дивергенція сукулентних рослин пов'язані з глобальним поширенням посушливих умов. Hernández-Hernández Т. з колегами (2014) протестували цю гіпотезу шляхом дослідження швидкості і характеру диверсифікації родини Кактусових (*Cactaceae*), використовуючи для цього всі відомі на сьогоднішній день таксономічні дані по кактусовим. Проведене дослідження показало, що рослини-сукуленти родини Кактусових з'явилися на території Південної Америки, в гірських регіонах Анд, на кордоні Еоцену-Олігоцену незабаром після Еоцен-Олігенового глобального зниження рівня вуглекислого газу в навколишньому середовищі, і потім розселилися по території Південної і Північної Америки. При цьому мав місце тривалий лаг-період в 15 - 10 млн. років між появою групи та її наступною інтенсивною диверсифікацією, яка за часом збіглась з експансією посушливих умов в Північній Америці протягом пізнього Міоцену.

*NB! До сукулентів відносяться рослини трьох родин: Кактусові (*Cactaceae*), Аїзові (*Aizoaceae*) і Агавові (*Agavaceae*). Оскільки рослини-сукуленти мешкають переважно в сухих тропіках, то спочатку вважалось, що рослини-сукуленти з'явилися у відповідь на аридифікацію територій проживання. Однак, ареал поширення рослин-сукулентів - не обмежується аридними областями. Зокрема, найбільш численна група сукулентів - епіфітні орхідні (*Orchidaceae*) - мешкають переважно у вологих регіонах. Таким чином, очевидно, диверсифікація сукулентів була пов'язана не тільки з аридифікацією умов проживання.

Рослини-сукуленти з'являлися незалежно багато разів в різних лініях рослин. Однак, дослідження показали приуроченість появи багатьох ліній рослин-сукулентів до межі Еоцен-Олігоцену, на якій відбулося драматичне зниження концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі, а також - наявність у рослин-сукулентів різних еволюційних ліній особливого механізму фотосинтезу (т.зв. САМ-типу фотосинтезу). Суть цього механізму полягає в тому, що рослини-сукуленти здатні накопичувати вуглекислий газ в клітинах усередині своїх вакуолей у вигляді яблучної кислоти. І, потім, при необхідності, отримувати цей вуглекислий газ, розщеплюючи яблучну кислоту, і здійснювати процес фотосинтезу. *NB! У зв'язку з вище викладеним, цікаво відзначити, що родина Кактусові з'явилася в гірських регіонах. Відомо, що на кожні 300 м підйому – рівень концентрації вуглекислого газу знижується на 3%. Таким чином, на значних висотах рослини відчувають голодування за вуглекислим газом, що могло сприяти появі механізму накопичення CO₂ в клітинах цих рослин.

Подібність часу появи предкових груп для рослин-сукулентів різних ліній дозволило Hernández-Hernández T. з колегами (2014) припустити, що первинною причиною появи різних ліній рослин-сукулентів на кордоні Еоцену-Олігоцену - стало зниження концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі і необхідність його запасання всередині клітин. В подальшому - у різних ліній рослин-сукулентів незалежним чином розвинувся комплекс добре відомих морфологічних і функціональних адаптацій до посушливих умов проживання (накопичення вуглекислого газу в клітинах листя вночі і фотосинтез вдень, при закритих продихах для економії води; наявність колючок замість листя - для максимального зниження втрат вологи; запасання води в стеблах і т.н.) (за Hernández-Hernández et al., 2014).



Кактус *Ferocactus pilosus* (за <https://uk.wikipedia.org/wiki/>).



Pereskia grandifolia. Перескія – це рід кактусів з Південної і Центральної Америки зі слабо вираженими ознаками сукулентності. Представники цього роду мають листя. У їх пазухах знаходяться ареоли з колючками, які розташовані поодинокі і пучками. В природних умовах ці колючки допомагають перескії чіплятися за стовбури дерев. Вважають, що предок всіх кактусових був схожий на перескію (за <http://schools-wikipedia.org/wp/c/Cactus.htm>).

Hernández-Hernández T. з колегами (2014) було також встановлено, що диверсифікація кактусових була пов'язана не тільки з доступністю нових екологічних ніш, внаслідок аридизації умов середовища, але також залежала від спільної коеволюції форми тіла кактусів і організмів - запилювачів кактусів (за Hernández-Hernández et al., 2014).

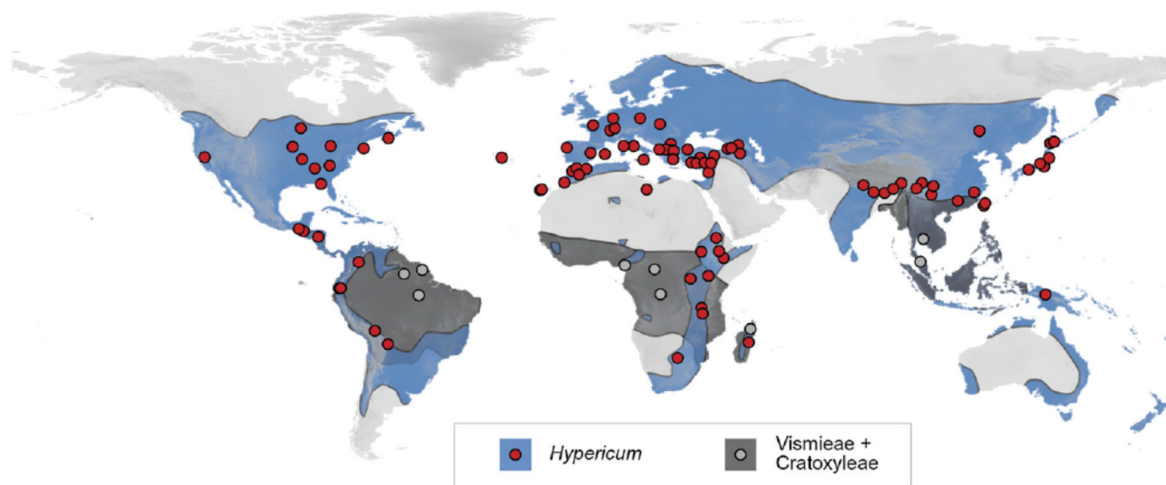
Фрагментація пан-Африканських дощових лісів в Олігоцені через посухи + три хвилі диверсифікації групи, пов'язані з аридизацією клімату. В Африці дощові ліси знаходяться в двох географічно різних регіонах: Захід - Центральна Гвінея - Конголезький регіон та прибережні і гірські регіони Східної Африки. Ці регіони мають флористичну подібність, що свідчить про їх зв'язок в минулому - в Еоцені існували Пан-Африканські дощові ліси. В Олігоцені почались посухи, що призвело до фрагментації Пан-Африканських дощових лісів. Couvreur T.L. з колегами (2008) показали появу ендемічних груп в Східно-Африканських дощових лісах після розпаду Пан-Африканської структури лісу. Проведений авторами роботи молекулярний аналіз філогенії рослин родини *Annonaceae* (мешканці дощових лісів) показав багаторазову появу ендемічних груп в Олігоцені і в Міоцені. В цих ендемічних групах видоутворення йшло по вікаріанському шляху і час появи цих успішних груп (приблизно 33, 16 і 8 млн.р.т.) збігається з відомими періодами аридифікації і геологічної активності в Африці. Ці епохи аридифікації призвели до ізоляції Гвінейсько-Конголезьких дощових лісів від Східно-Африканських дощових лісів (за Couvreur et al., 2008).

Рослини родини звіробійні (*Hypericaceae*) в Олігоцені набули толерантності до низьких температур. В пізньому Еоцені через похолодання клімату багато тропічних груп рослин вимерли, тоді як інші тропічні групи адаптувались до нових холодних кліматичних умов. Серед таких груп – звіробій (*Hypericum*).



Звіробій чотирьохкрилий (*Hypericum tetrapterum*) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Nürk N.M. з колегами (2015) скомбінували методи історичної біогеографії з аналізом динаміки диверсифікації означеної групи. Проведене дослідження показало, що рослини родини *Hypericum* придбали толерантність до низьких температур в Олігоцені, приблизно 30 млн.р.т. і успішно колонізували непокриті льодовиками континенти. Сьогодні відомо близько 500 видів рослин цієї родини. Решта представників родини звіробійних (*Hypericaceae*) зберегли своє тропічне місцепроживання і сьогодні в тропіках налічують близько 120 видів. Автори роботи виявили 20-15 млн. років лаг-період між змінами температурної чутливості у рослин *Hypericum* і подальшою їх диверсифікацією в Міоцені. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що первинне подолання еволюційного обмеження (перехід від тропічного до помірнього клімату) стало важливою інновацією для групи *Hypericum*, однак, потужна диверсифікація групи відбулася значно пізніше - в умовах подальшого похолодання клімату (за Nürk et al., 2015).



Карта розподілу рослин родини *Hypericum* по континентах. Де: *Vismieae + Cratoxyleae* поширення тропічних членів родини; *Hypericum* - поширення членів родини в помірних широтах. Тропічні види - здебільшого чагарники і дерева; більшість інших видів - багаторічні трави (за Nürk et al., 2015).

Широтний градієнт видового різноманіття деревних квіткових рослин. Поява нових груп на межі Еоцен-Олігоцен. Найбільша різноманітність рослин, як і більшості інших таксономічних груп, відзначена в тропіках, де кліматичні умови теплі і вологі. В напрямку помірних і полярних зон - різноманітність груп живих організмів зменшується відповідно до зниження температури, формування умов з більш різкою сезонною варіацією температур і посилення посушливості клімату (т.зв. широтний градієнт видового різноманіття). Kerkhoff A.J. з колегами (2014) проаналізували широтний розподіл понад 12500 видів деревних квіткових рослин. Проведене дослідження показало, що таксони, які мешкають в помірних широтах, відносяться до невеликої кількості клад. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що регіональні спільноти в північних і південних помірних зонах є менш філогенетично різноманітними, ніж це очікується, виходячи тільки з їх видового різноманіття.

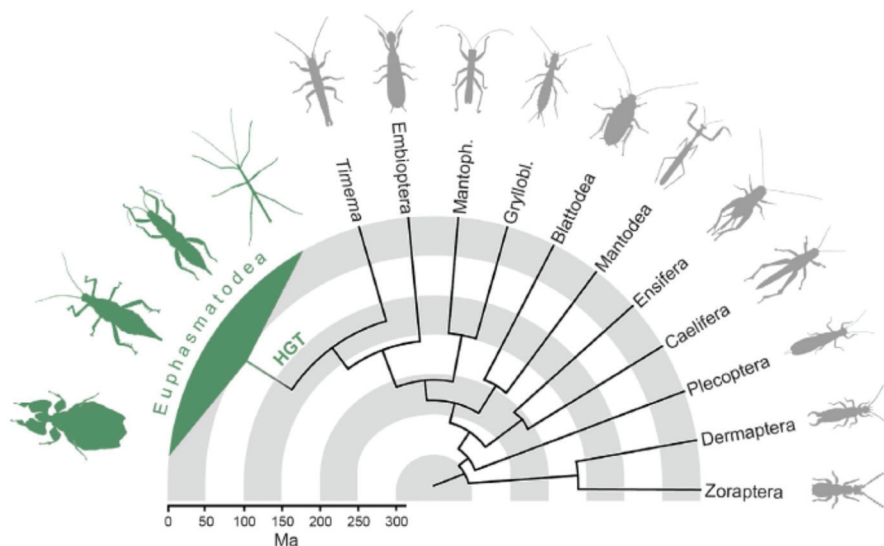
Більше того, лінії, які мешкають в помірній зоні в цілому – є молодшими і зародились в межах більш давніх тропічних ліній. Як і передбачалось, згідно т.зв. «тропічної консервативної гіпотези», більшість ліній помірної зони з'явилися в зв'язку з глобальним похолоданням, яке почалося приблизно 34 млн.р.т. на кордоні Еоцен-Олігоцен (за Kerkhoff et al., 2014).

Поява сезонно-посушливих лісів. Пізній Олігоцен. Willis C.G. з колегами (2014) показали, що в пізньому Олігоцені цілорічні дощові ліси Південної Америки заселили гірські регіони центральної Америки і дали початок сезонно-посушливим тропічним лісам (Willis et al., 2014). NB! Відомо, що нові групи організмів з'являються в екваторіальній зоні і потім розселяються в тропіки, в помірні широти і т.н. Розселення екваторіальних лісів в гірські посушливі тропіки - це, по суті, той самий тренд.

Безхребетні тварини

Комахи

Горизонтальне перенесення генів, необхідних для біосинтезу пектинази, від бактерій до комах-палочників в Крейдяному періоді сприяло швидкій диверсифікації даної групи комах в Палеогені. Власні ферменти травної системи комах не здатні розщеплювати рослинний пектин. Цю функцію виконують ферменти пектинази симбіотичних бактерій, які живуть в травному тракті комах. Однак, у жуків-листоїдів, довгоносики, комах-палочників і у деяких нематод було виявлено присутність генів пектиназ в геномі самих тварин. Shelomi M. з колегами (2016) досліджували еволюційну історію гена пектинази в геномах комах ряду палочників (*Phasmatodea*) і показали, що перенесення гена пектинази від бактерій - симбіонтів, що мешкають в травній системі комах, в геном раннього предка комах палочників стався в Крейдяному періоді. Потім, в ранньому Палеогені, вже після горизонтального переносу гена пектинази - почалася швидка диверсифікація підряду комах палочників, здатних самостійно, без допомоги симбіотичних бактерій, розщеплювати рослинний пектин.



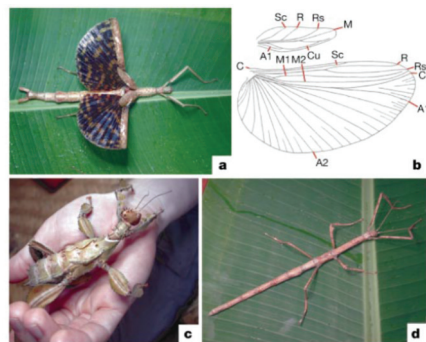
Горизонтальне перенесення гена пектинази (HGT) в геном *Euphasmatodea* відбулось після розходження груп *Euphasmatodea* (продвинуті палочники) і *Timematodea* (примітивні палочники) (за Shelomi et al., 2016).

Таким чином, горизонтальне перенесення генів від бактерій до комах в Крейдяному періоді сприяло диверсифікації великої групи комах палочників на початку Палеогену. NB! Вважають, що причиною лаг-періоду між появою власних генів пектиназ і вибухом диверсифікації в групі палочників - стало масове поширення квіткових рослин в Палеогені (за

Shelomi et al., 2016; http://elementy.ru/novosti_nauki/432775/Poluchenie_genov_pektinaz_ot_proteo-bakteriy_rezko_uskorilo_vidoobrazovanie_palochnikov).

Вторинне придбання здатності до польоту у вдруге безкрилих комах і закон незворотності еволюційних змін Долло. Незважаючи на явні екологічні переваги польоту, серед крилатих комах була виявлена чимала кількість частково крилатих і безкрилих груп. У деяких випадках - цілі ряди є вдруге безкрилими - такі як блохи, воші, грилоблатиди (*grylloblattids*) і мантофазматиди (*mantophasmatids*). Серед сучасних крилатих комах - 5% складають групи, які не здатні до польоту. Таким чином, в ході еволюції крилатих комах багаторазово відбувалася втрата здатності до польоту.

Whiting M.F. з колегами (2013) вперше показали можливість вторинної появи крил і здатності до польоту у вдруге безкрилих комах. Так, автори дослідження встановили, що палочники (ряд *Phasmatodea*) диверсифікували як вдруге безкрила група, однак, у багатьох випадках має місце вторинна поява крил у данної безкрилої групи комах. Отримані дані свідчать про те, що механізм формування крил, мабуть, збережений у безкрилих комах - палочників, і що повторна поява крил відіграє важливу роль в диверсифікації цих комах (за Whiting et al., 2003).



Випадки появи крил у вдруге безкрилої групи комах - палочників. Де: а - крилата самка комах палочника *Phasma gigas*; б - розташування вен на крилах самця палочника *Phyllium celebicum* гомологічне венації крил інших комах; с - самка палочника *Extatosoma popa* з частковим формуванням крил; d - безкрила самка палочника *Leprocaulinus* sp (за Whiting et al., 2003).

Поява у термітів здатності культивувати гриби в своїх гніздах. Робочі особини термітів харчуються тільки деревиною, перетравлювати яку здатні лише за допомогою симбіотичних бактерій, які мешкають в їх кишечнику. Будучи позбавленими цих бактерій, терміти вмирають. Деякі види термітів почали вирощувати в своїх гніздах гриби. Ці одомашнені гриби є не тільки їжею для термітів, але й допомагають перетворити грубий рослинний матеріал в більш легко засвоюване комахами джерело їжі. Даний симбіоз з'явився на території вологих тропічних лісів, але з часом дозволив термітам освоїти сухі відкриті простори саван, покинути Африканський континент і мігрувати в Азію.

Згідно методу молекулярного годинника, здатність культивувати гриби з'явилася незалежно в трьох класах комах - у термітів, мурах і амброзієвих жуків - в Палеогені в інтервалі 66 - 24 млн.р.т. Однак, до недавнього часу, найдавнішими фосиліями, що підтверджують вирощування грибів комахами, були скам'янілості, які датуються пізнім Міоценом, 10 - 7 млн.р.т. Roberts E.M. з колегами (2016) описали скам'янілості, знайдені на південному заході Танзанії на території Великої рифтової долини, Африка, що показують культивування грибів термітами в Олігоцені Палеогенового періоду, приблизно 25 млн.р.т. Знайдені скам'янілості дозволили авторам дослідження відкалібрувати молекулярні дані і показати, що вирощування грибів термітами почалося в Африці приблизно 31 млн.р.т. і за часом збіглося з ініціацією рифтоутворення на данному континенті (за Roberts et al., 2016).



Фосилізоване гніздо термітів, що датується 25 млн.р.т., зі збереженими залишками т.зв. «грибних садів», які обробляли терміти (за статтею Roberts et al., 2016; http://www.nsf.gov/news/news_summ.jsp?cntn_id=138928).



Сучасний термітник (за <http://paleonews.ru/index.php/new/759-termithouse>).

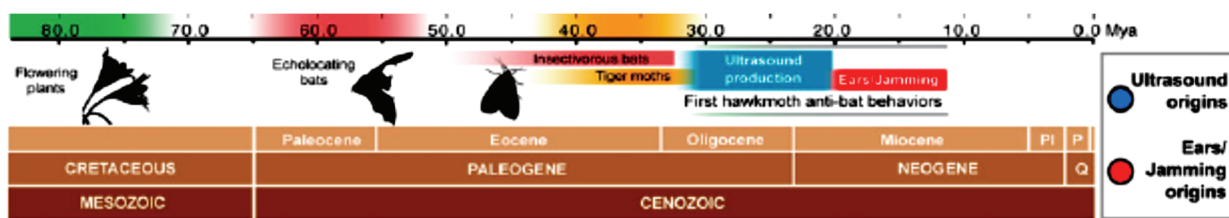


Сучасні грибні сади термітів (за <https://aftershock.news/?q=node/393993>).



Термит збирає врожай грибів (за <https://aftershock.news/?q=node/393993>).

Поява у совок самозахисту від кажанів. Пізній Олігоцен. Між кажанами і совками вже багато мільйонів років йде гонка озброєнь в ході якої совки придбали чутливі до ультразвуку вуха і ультразвук-продукуючі органи для самозахисту від атак кажанів. Совки (*Lepidoptera*, *Noctuidae*) включають 1500 видів по всьому світу і деякі з них продукують ультразвук, використовуючи генітальні стрідуляторні структури. Kawahara A.Y. і Barber J.R. (2015) протестували 124 види совок. Майже половина з протестованих видів (57 з 124 видів) продукують ультразвук у відповідь на ехолокаційну атаку кажанів.



Схема, яка показує еволюцію вух, продукування ультразвуків і глушіння сигналу кажанів совками. Блакитні точки вказують на появу здатності генерувати ультразвук; червоні точки - вказують на ймовірну появу вух, здатних розрізняти ультразвук, і появу здатності заглушати ультразвукові сигнали кажанів (за Kawahara & Barber, 2015).

Проведені авторами роботи дослідження показали, що ультразвукові сигнали совок збивають атаки кажанів. Крім того, авторами було побудовано філогенетичне дерево совок (засноване на фосиліях) для вивчення часу появи даної захисної стратегії. Отримані дані показали, що в пізньому Олігоцені здатність до генерування ультразвуків з'являлась багаторазово в різних групах совок, починаючи приблизно з 26 млн.р.т., т.т. після появи

комахоїдних кажанів. А здатність до приглушення сонарного сигналу кажанів і вуха, які спроможні вловлювати сигнали кажанів, - з'явилися двічі, незалежно, в Міоцені, приблизно 18 - 14 млн.р.т. (за Kawahara & Barber, 2015).

Мірмекофіли. Ранній Еоцен. Мірмекофіли - це види з групи соціальних паразитів, які залежать від мурах. Мірмекофіли морфологічно і за поведінкою дуже схожі на мурашок, що дозволяє їм долати захист мурашника від чужорідних видів і експлуатувати ресурси мурашника. Parker J. і Grimaldi D.A. (2014) виявили найдавніших морфологічно спеціалізованих і, мабуть, вже облігатних мірмекофілів в застиглій смолі раннього Еоцену, яка датується приблизно 52 млн.р.т., Індія. Автори дослідження показали, що базовою групою для супертриби *Clavigeritae* - є вид *Protoclaviger trichodens*, тоді як вид *Protoclaviger captures* - це перехідна стадія в еволюції зміни форми тіла в напрямку подібності з мурахами-господарями (за Parker & Grimaldi, 2014).



Поява продвинутої еусоціальності у бджіл. Середній Еоцен. Продвинута еусоціальність в ряді випадків забезпечує екологічний успіх термітів, мурах, ос і бджіл. Аналіз бджіл, фосилізованих в смолі, дозволив Engel M.S. (2001) виявити в середньому Еоцені, приблизно 45 млн.р.т., несподівану різноманітність ліній еусоціальних бджіл. Проведені дослідження показали, що продвинута еусоціальність з'явилась тільки один раз у бджіл зі значною пост-Еоценовою втратою різноманітності групи, в ході якої до сьогоднішнього дня дожили тільки дві продвинуті еусоціальні триби, які складають менше 2% від загальної різноманітності бджіл (тренд, аналогічний еволюції гомінід). Цей зразок зміни різноманітності суперечить думці про роль еусоціальності в еволюційному успіху комах (за Engel, 2001).

Поява еусоціальності у галіктидних бджіл (*Halictidae*) в пізньому Олігоцені. Еусоціальні організми характеризуються кооперативною турботою про потомство, репродуктивним поділом праці та ін. Еусоціальність найбільш розвинена у мурах, термітів, паперових ос і корбікулатних бджіл (*corbiculates bees*). Згідно фосилій - кожен з цих продвинутих еусоціальних таксонів з'явився в пізній Крейді або трохи раніше (тобто більше 65 млн.р.т.). Група галіктидних бджіл з'явилась 80-20 млн.р.т. Ці бджоли гніздяться в землі, в нірках, часто – великими колоніями. Галіктидні бджоли (*Halictid bees*) теж відносяться до еусоціальних організмів. Але, на відміну від розвинених еусоціальних таксонів, вони характеризуються істотними інтра- і інтер-специфічними варіаціями в суспільній поведінці, що, мабуть, свідчить про більш недавню появу у них еусоціальності.

Brady S.G. з колегами (2006) проаналізували зразки ДНК і скам'янілості і встановили, що у галіктидних бджіл три рази незалежно з'являлась еусоціальність у вузькому інтервалі часу, приблизно 22 - 20 млн.р.т. Ця відносно недавня еволюційна подія допомагає зрозуміти значний рівень соціальної варіабельності у цих бджіл. Три події появи еусоціальності за часом корелюють з періодом глобального потепління, що свідчить про те, що кліматичні зміни відігравали важливу роль в еволюції і у встановленні еусоціальності у цих бджіл (за Brady et al., 2006).

Поява живородіння у Тарганових. В процесі еволюції в 11 з 44 рядів комах з'явилося живородіння. При цьому живородіння було виявлене також в одній з десяти родин тарганів. Vrsansky P.V. з колегами (2016) вдалося виявити живородіння у наступних груп Палеогенових тарганів - *Diploptera vladimir*, *Diploptera savba*, *Diploptera gemini* і *Stegoblatta irmgardgroehni*, які мешкали на території Колорадо (США), Quilchena (Канада) і Росії відповідно 49, 54 і 45 млн.р.т. Усі живородячі таргани походять від тарганів групи *Blaberidae*, яка з'явилася в Палеоцені Палеогенового періоду. При цьому у тарганів даної групи поряд з живородінням було виявлено появу ознак пасивного і активного самозахисту від паразитичних комах. Зокрема, було встановлено унікальну будову крил - ідентичну з будовою крил паразитичних ос, які атакують яйця тарганів. Поява цих рис у тарганів свідчить про інтенсивні атаки паразитів. Цікаво відзначити, що на кордоні Крейда - Палеоген зникли всі групи, у яких яйця не були захищені від паразитів, незалежно від кліматичної зони проживання - що підтверджує паразитичну, а не низько-температурну гіпотезу причин появи живородіння. Сьогодні, комахи, які паразитують на оотеці (*Evaniidae*) - не атакують яйця живородячих тарганів і тарганів з інвагінацією оотеки всередину тіла.



Фосилізовані рештки Палеогенового таргана *Diploptera vladimir* Vrsansky, здатного до живородіння (за Vrsansky et al., 2016).

Зміни в групі Тарганових відбувалися синхронно з глобальною реорганізацією біоти в інтервалі 22 - 11 млн.р.т. і включали появу одних ознак і втрату інших ознак. Таким чином, не дивлячись на те, що живородіння, в цілому є не сприятливою ознакою для групи - асоціація з новим планом будови тіла і (або) поведінки - сприяла еволюції таксона, який придбав живородіння (за Vrsansky et al., 2016).

*NB! Еволюційно, види, здатні до живородіння, мають більш високу швидкість видоутворення і більш високу швидкість вимирання груп. У Тарганових справжнє живородіння зустрічається тільки у *Diplopteridae*, які з'явилися в Палеоцені. Причиною появи живородіння у тарганів - є тиск яєчних паразитів. Слід зазначити, що самки сучасних *Diploptera* мають унікальну псевдоплаценту і здатність до секреції молока, яке забезпечує харчування ембріона (Williford et al., 2004).

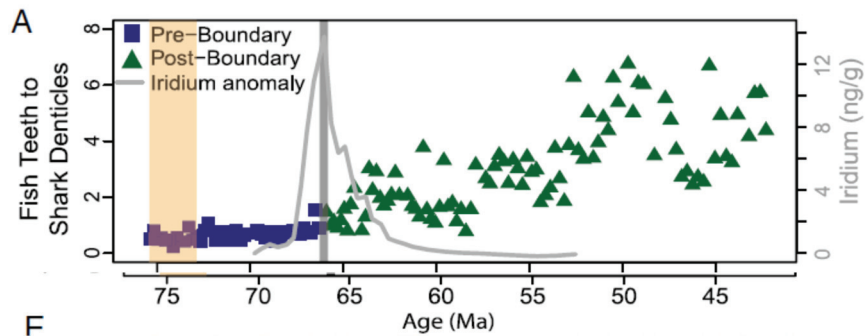
Хребетні тварини

Риби

Масове вимирання риб інфракласу Костисті риби (*Teleostei*) (клас Променепері риби, *Actinopterygia*) наприкінці Крейди. Проведене Friedman M. (2009) дослідження показало, що масове вимирання морських риб інфракласу Костисті риби (Телеости) наприкінці Крейди торкнулось переважно таксонів з крупними розмірами тіла риб і таксонів зі швидкою механікою змикання щелеп: вимерли верхівкові хижаки аквальної трофічної піраміди, які полювали за швидкою здобиччю (за Friedman, 2009).

Глобальне Крейдяне вимирання викликало сплеск диверсифікації риб класу Променепері (*Actinopterygii*). Сьогодні променепері риби є домінуючою групою водних хребетних на нашій планеті. Але так було далеко не завжди: ще в Мезозої роль променеперих риб в екосистемах була набагато менш помітною. Дослідження, проведені Sibert E.C. і Norris R.D. (2015), показали, що велика чисельність і значна різноманітність сучасних променеперих риб сформувалися після Крейдяно - Палеогенового масового вимирання біоти. У відкладеннях

Мезозою кількість мікрофосилій зубів променеперих риб незмінно виявлялася меншою, ніж дермальних лусок акул. Перелом стався 66 млн.р.т., після Крейдяно - Палеогенового вимирання біоти. Вже на початку Палеогену чисельність променеперих риб різко зросла - спершу їх фосилізовані залишки починають зустрічатися в два рази частіше акулячих, а через деякий час - навіть у вісім разів частіше.

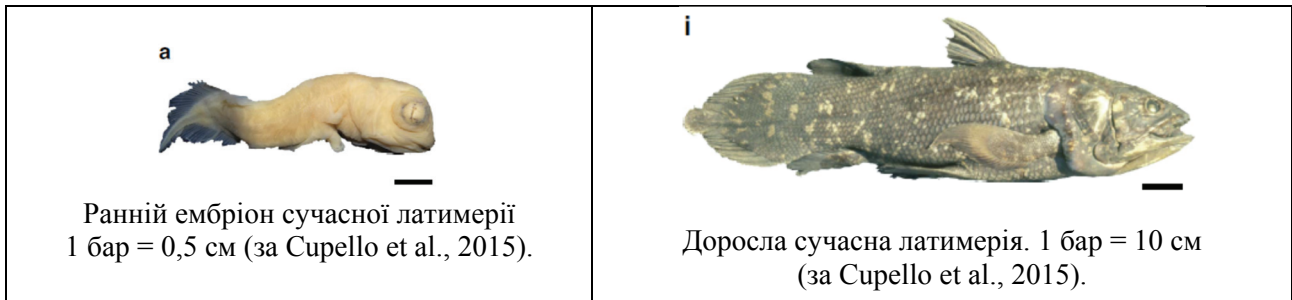


Початок домінування променеперих риб в морських екосистемах в порівнянні з акулами (хрящові риби) після Крейдяно - Палеогенової катастрофи. Де: по осі ОХ - геологічний вік, млн.р.т.; по осі ОУ (ліва шкала) - відношення кількості мікрофосилій зубів променеперих риб до кількості дермальних лусок акул у відкладеннях відповідного віку (квадратами вказані значення показника до межі Крейди - Палеогену, а трикутниками вказані значення показника після кордону Крейди - Палеогену); по осі ОУ (права шкала) - концентрація іридію в відкладеннях (вказана сірою кривою); Крейдяно - Палеогенова межа виділена на графіку вертикальним сірим прямокутником (за Sibert & Norris, 2015).

Sibert E.C. і Norris R.D. (2015) припустили, що вибухове зростання кількості і різноманітності променеперих риб пояснюється відсутністю тиску хижаків і ослабленням конкуренції за ресурси в результаті зникнення інших груп морських тварин, оскільки після Крейдяно - Палеогенового вимирання в морях повністю зникли мозазаври, плезіозаври і інші водні рептилії, а також амоніти і белемніти. Ці морські тварини, судячи з усього, були основними ворогами і конкурентами променеперих риб і протягом довгого часу успішно обмежували їх роль в морських співтовариствах. Мабуть, вимирання цих груп стало основною причиною вибухового розквіту променеперих риб в Палеогені (за <http://paleonews.ru/index.php/new/574-rayfinned>; за Sibert & Norris, 2015).

Перехід до глибоководного способу життя і редукція легень допомогли Мезозойським латимеріям (ряд Целакантоподібні) пережити Крейдяно - Палеогенову катастрофу. Дослідження, проведені Supello C. з колегами (2015), свідчать про те, що в далекому минулому предки сучасних латимерій використовували для дихання не тільки зябра, а й справжні легені. Наявність легень дозволяла древнім риbam пристосовуватися до життя в мілководних бідних киснем водоймах. Перейшовши до глибоководного способу життя і відмовившись від легень, Мезозойські латимерії змогли пережити Крейдяно - Палеогеновий кордон, який забрав життя у інших груп Целакантоподібних. Зокрема пізньо-Крейдяні целаканти, що жили в приповерхневих водах - всі вимерли на кордоні Крейда - Палеоген.

Сучасні целаканти - латимерії мешкають на досить великих глибинах у водах біля острова Мадагаскар і Індонезії. Для дихання вони використовують зябра. Supello C. з колегами (2015) встановили, що у ранніх ембріонів сучасних латимерій формуються потенційно функціональні легені, розвиток яких потім зупиняється на певних стадіях онтогенеза. При цьому паралельно дослідниками було виявлено формування жирового органу для контролю плавучості, що свідчить про появу у латимерій додаткової адаптації до життя в глибоководних умовах. Крім того, вчені виявили присутність маленьких твердих гнучких пластин навколо рудиментарних легень латимерії і вважають, що дана структура є гомологом «кальцифікованих легень» у фосилізованих Мезозойських целакантів. Вчені припустили, що у древніх целакантів ці пластини, які оточували легені, швидше за все, використовувалися для регуляції обсягу легень, рухаючись одна відносно одної.



Цілком ймовірно, що деградація легень як дихального органу відбулася після того, як деякі Мезозойські целаканти змінили дрібні лагуни на глибинні води. Беручи до уваги добре розвинені легені у викопних целакантів і формування їх у ембріонів сучасних латимерій, Cupello С. з колегами (2015) дійшли висновку, що наявність легень є базовою характеристикою костистих риб - оскільки легені також присутні у багатьох стародавніх лучеперих, двоякодихаючих і сучасних лопастеперих риб (за <http://paleonews.ru/index.php/new/614-latimerialung>; за Cupello et al., 2015).

Наземні хребетні тварини

Вживання після Крейдяного масового вимирання дрібнорозмірних груп хребетних тварин. Дослідникам добре відомий т.з. «ліліпутний ефект» масових вимирань біоти – т.т., вживання після подій масового вимирання дрібно-розмірних тварин, оскільки такі тварини потребують меншої кількості ресурсів для виживання і мають короткий репродуктивний цикл, що дозволяє їм досить швидко залишити потомство. Після термінального Крейдяного масового вимирання біоти в екосистемах Землі вижили дрібнорозмірні хребетні тварини: птахи, ссавці, ящірки, змії, жаби.

Чому повністю зникли динозаври? Серед цих тварин не було дрібно-розмірних груп? Аналіз геному динозаврів виявив цікавий факт - геноми динозаврів дуже короткі, тобто з них вилучені всі «зайві» послідовності. Можливо, саме це і знизило пластичність геному динозаврів і не дозволило їм пристосуватися до нових умов навколишнього середовища. Аналіз Палеоцен-Еоценової динаміки зміни параметрів тіла ссавців показав їх дивовижну пластичність! Крейдяне вимирання усунуло конкуруючу групу - динозаврів - і ссавці досить швидко вийшли в великорозмірний клас. На кордоні Палеоцену-Еоцену різко підвищилася температура - і скам'янілості демонструють досить швидко і різке повернення ссавців в дрібнорозмірні класи. В Еоцені температура дещо знизилась - і знову ссавці вийшли в великорозмірний клас.

В Палеоцені в екологічних нішах, які звільнились, швидко розселились птахи та ссавці. При цьому досить швидко частина ссавців і птахів досягла великих розмірів. Причина гігантизму - загострення внутрішньовидової і міжвидової конкуренції організмів і наявність вільних екологічних ніш. Так, в Крейдяному періоді провідні екологічні ніші були зайняті динозаврами і птерозаврами. Проте вже в Палеоцені екопростір звільнився, що дозволило ссавцям і птахам вийти у великорозмірний клас.

Амфібії

Диверсифікація сучасних груп амфібій в пізній Крейді – на початку Третинного періоду. Отримані Roelants К. з колегами (2007) дані показали, що приблизно 86% видів сучасних жаб і більше 81% видів саламандр походять лише від п'яти стародавніх ліній, які диверсифікували в пізній Крейді і на початку Третинного періоду. Таким чином, незважаючи на давню історію амфібій, різноманітність сучасних ліній амфібій з'явилася досить недавно. При цьому диверсифікація сучасних груп амфібій показала чітку кореляцію з ростом домінування на Землі лісів, в яких панують покритонасінні рослини. Саме цим пояснюється відносно пізнє незалежне багаторазове походження деревних ліній земноводних серед жаб і саламандр: фактично, 82% сучасних амфібій живуть в лісах! (за Roelants et al., 2007). *NB! Відповідно до сучасних класифікацій, Третинний період включає Палеоген, Неоген і частину Антропогену.

Поява в Палеогені - Неогені отруйних жаб в родині дереволази (*Dendrobatidae*) в Центральній і Південній Америці. Дереволази (*Dendrobatidae*) – це родина безхвостих земноводних, які мешкають в дощових лісах Центральної і Південної Америки. Серед 13 родів родини дереволазів - три роди є отруйними (*Dendrobates*, *Epipedobates* та *Phyllobates*).

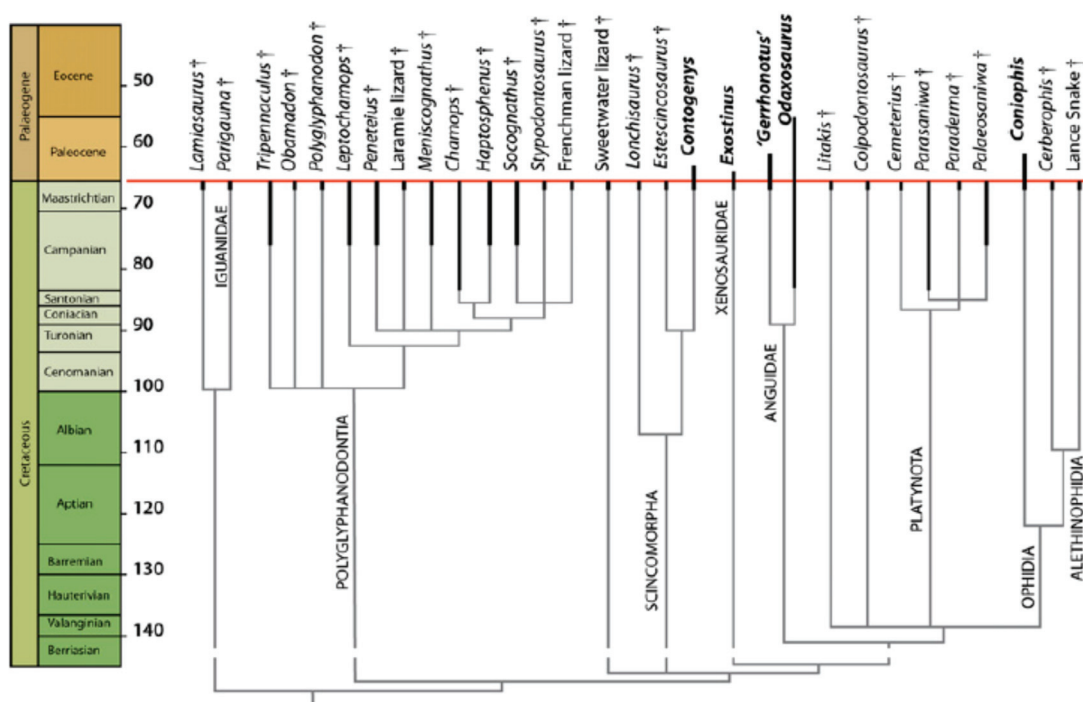


Жаба *Ranitomeya reticulatus*

Отруйним жабам родини дереволазів потрібна особлива їжа, щоб виробляти отруту, оскільки джерелом отрути для жаб родини дереволазів є токсини, які входять до складу з'їденої ними їжі. Наприклад, для червоноспинної отруйної жаби *Ranitomeya reticulatus* "сировиною" отрути виступають отруйні мурахи. Жаба зберігає отруту в шкірних залозах і випускає її в міру необхідності. Найчастіше це відбувається в разі небезпеки, коли на жабу нападає хижак (за <http://www.infoniac.ru/news/10-samyh-krasivyh-i-yadovityh-lyagushek.html>).

Самозахист за допомогою токсичних алкалоїдів у жаб-дереволазів *Dendrobatidae* з'являвся незалежно щонайменше чотири рази: приблизно 30 млн.р.т. у лінії *Phyllobates* + *Dendrobates*, 25 млн.р.т. - у лінії *Hyloxalus*, 10 млн.р.т. - у лінії *Ameerega* і 7 млн.р.т. - у лінії *Epipedobates* (за Darst et al. 2005; Santos et al. 2009, 2014; <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Ящірки та змії. Границя Крейди – Палеогену. Дослідження, проведене Longrich N.R. з колегами (2012) показало, що на кордоні Крейди-Палеогену було масове вимирання ящірок і змії, яке торкнулось близько 83% видів. Наслідком вимирання стало зниження морфологічного розмаїття даної групи тетрапод. Вижили переважно дрібно розмірні види і види з широким географічним ареалом проживання. Відновлення йшло повільно. Різноманіття лускатих (*Squamate*) досягло рівня до-Крейдянської катастрофи тільки через 10 млн. років після вимирання. Крім того, драматично змінилась композиція фаун лускатих (за Longrich et al., 2012).



Масове вимирання ящірок і змії на кордоні Крейди-Палеоген (за Longrich et al., 2012).

Диверсифікація птахів і ссавців в Палеоцені. В Палеоцені досить швидко з'явилися нові групи птахів: журавлі, чаплі, пелікани, качки, голуби, сови, яструби, великі нелітаючі птахи гасторніси та жакливі птиці - фороракуси. З'явилися також нові групи ссавців: непарнокопитні, парнокопитні, примати, хоботні, сиренові, неповнозубі, ластоногі, псові, котячі, рукокрилі, їжаків та ін.

Meredith R.W. з колегами (2011) на підставі результатів молекулярного аналізу побудували філогенетичне дерево ссавців і встановили важливу роль в диверсифікації ссавців Крейдяної наземної революції і термінального Крейдяного масового вимирання, яке відкрило екопростір для цієї групи тварин (за Meredith et al., 2011).

Екологічні причини появи і розповсюдження в Палеоцені нелітаючих груп птахів.

Сучасні птахи діляться на два підкласи - Палеогнати (*Palaeognathae*) і Неогнати (*Neognathae*). В Палеоцені в багатьох кладах як Палеогнат, так і Неогнат з'явилися нелітаючі групи птахів. Зокрема, серед Палеогнат – це страуси, ему, ківі, казуари та ін. Серед Неогнат – пінгвіни, гасторніси (вимерла група птахів ряду Гусеподібні) та ін.

Птахи групи Палеогнат втратили здатність до польоту незалежно в різних лініях приблизно на кордоні Крейда-Палеоцен (за Phillips et al., 2010). При цьому багато рис подібності у цих нелітаючих птахів з'явилися конвергентно в результаті їх адаптації до бігаючого способу життя. Таким чином, незалежна втрата здатності до польоту призвела до незалежної появи конвергентної подібності у різних груп нелітаючих птахів класу Палеогнати (за Baker et al., 2014).

Можливою причиною масової появи нелітаючих птахів групи Палеогнат на кордоні Крейда-Палеоцен стало вимирання хижаків, які полювали на дані групи птахів, + звільнення екологічних ніш від конкурентів за харчові ресурси, викликане масовим вимиранням біоти наприкінці Крейди. Відомо, що політ є енерговитратним процесом, тому, в умовах, що дозволяють організмам комфортно існувати на землі, а не тільки в повітрі, з'являються групи, які відмовляються від польоту.

*NB! Цікаво відзначити, що перші нелітаючі птахи зайняли екологічні ніші великих рослиноїдних або всеїдних тварин, і, відповідно, досить швидко набули значних розмірів. Ті ж нелітаючі птахи, які пізніше прибули на вже зайняту територію, - зберегли дрібні розміри, оскільки екологічні ніші великорозмірних тварин вже були зайняті ссавцями і нелітаючими птахами першої хвилі заселення територій після масового вимирання біоти (за https://en.wikipedia.org/wiki/Flightless_bird).

Серед нелітаючих птахів підкласу Неогнат найбільш відомою є вимерла група - гасторнісів (ряд Гусеподібні) і сучасна група пінгвінових.

Пінгвіни. Пінгвіни - це родина нелітаючих птахів підкласу Неогнати, у яких крила перетворені в покриті лускоподібним пір'ям ласти, а перетинчасті лапи і короткий хвіст - служать кермом. Пінгвіни пірнають на глибину від 20 до 200 м. Базові пінгвінові з'явилися на кордоні Крейда-Палеоцен. А найдавніші відомі на сьогоднішній день скам'янілості пінгвінів - *Waimanu mapperingi* - відносяться до Палеоцену, приблизно 62 млн.р.т. (тобто, це була група, яка вже втратила здатність до польоту і перейшла до глибокого пірнання). Сестринською групою для пінгвінів є ряд Буревісничоподібні (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). Дослідження, проведені Baker A.J. з колегами (2006) показали, що сучасні пінгвіни мають Антарктичне походження і що більш пізні, похідні таксони живуть в більш низьких широтах. Сучасні групи пінгвінів з'явилися в Еоцені, що збіглось в часі з вимиранням давніх крупнорозмірних пінгвінів в результаті глобального похолодання кліматичних умов. Коли Антарктида покрилась кригою - сучасні пінгвіни, використовуючи цirkумполярну течію розселились на океанічні острови поблизу Антарктиди і, пізніше, на південні континенти. Таким чином, глобальне похолодання справило сильний вплив на еволюцію пінгвінів. Пінгвіни досягли тропічних вод Галапагоських островів приблизно 4 млн.р.т., але - не перетнули екваторіальний термальний бар'єр (за Baker et al., 2006).

Гасторніси. У Європі в Палеоцені літаючі гігантські птахи гасторніси - були найбільшими наземними хребетними тваринами.



Гасторніс Смітсона (*Gastornis Smithsonian*) – вимерлий гігантський нелітаючий птах (друга назва - діатрима). Висота 2 м, вага 100 кг. Європа - Північна Америка. Пізній Палеоцен - Еоцен (за http://fotoham.ru/img/picture/Apr/23/be898307fbc5963b75ce960846c92db2/mini_3.jpg).



Реконструкція зовнішнього вигляду. Спочатку гасторнісів (діатрім) вважали хижаками. Скелет гасторніса знайшли разом зі скелетами гіракотерієв - предків коней (їх висота не перевищувала 20 см.). Сьогодні, однак, вважають, що гасторніси були рослинноїдними (за <http://basik.ru/images/sibbek/15.jpg>).

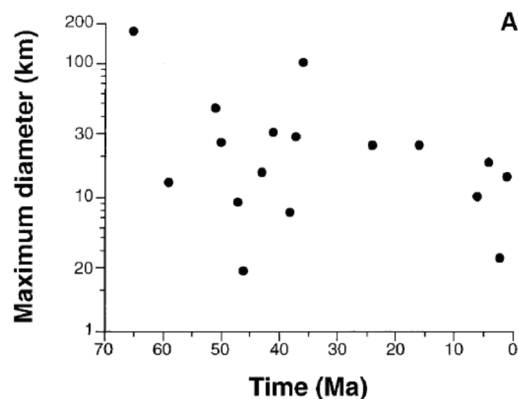
Зміна фаун в епоху ПЕТМ. В ході Палеоцен-Еоценового термального максимуму вимерли деякі організми, однак, при цьому відбулася поява багатьох нових груп. Зокрема, Палеоцен-Еоценовий термальний максимум - це час подальшої диверсифікації ссавців і птахів. Так, в цей проміжок часу в геологічному літописі з'явилися справжні примати, непарно- і парнокопитні, летючі миши та ін. При цьому слід зазначити, що згідно фосилій - в епоху Палеоцен-Еоценового термального максимуму розміри тварин різко зменшились. Це - була морфологічна відповідь на високу температуру навколишнього середовища.

NB! Цікаво відзначити, що максимальна швидкість диверсифікації ссавців мала місце: а) в середині Юрського періоду (т.зв. «події Кембрійського вибуху серед ссавців»); 2) в середині Крейдяного періоду (т.зв. епоха Крейдяної наземної революції біорізноманіття), а не на початку Кайнозойської ери, як вважалося раніше.

Швидка диверсифікація непарнокопитних, парнокопитних і приматів в епоху ПЕТМ. Сучасні групи ссавців - непарнокопитні, парнокопитні і примати - вперше з'являються в фосиліях на кордоні Палеоцен-Еоцен, приблизно 55 млн.р.т., на всіх трьох північних континентах. І, практично одразу, почалася інтенсивна диверсифікація цих груп ссавців. Gingerich P.D. (2006) вважає, що швидка диверсифікація цих груп пов'язана з різкими змінами у навколишньому середовищі в період 100-200 тис. років ПЕТМ (за Gingerich, 2006).

Вимирання біоти і зміни флор і фаун наприкінці Еоцену - початку Олігоцену. Наприкінці Еоцену, приблизно 34 млн.р.т. відбулось масове вимирання видів і заміна одних груп рослин і тварин на інші. Можливі причини: а) різке похолодання (зледеніння Антарктиди); б) астероїдні удари (три астроблеми, що датуються цим періодом); в) прискорене старіння одних видів і поява інших видів через різку зміну умов життя.

Еволюція ссавців і імпактні події. Alroy J. (2003) було проведене дослідження впливу Кайнозойських імпактних подій (падиння астероїдів) на еволюцію ссавців. Проведений автором роботи аналіз показав відсутність кореляції між імпактними ударами і найважливішими подіями в еволюції ссавців в Кайнозойську еру. Отримані Alroy J. (2003) результати свідчать про те, що позаземні імпакти не є ключовими факторами, які запускають події вимирання і диверсифікації груп живих організмів (за Alroy, 2003).



Розподіл астроблем різного діаметру по поверхні Землі в Кайнозойську еру. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - максимальний діаметр астроблеми, км (за Alroy, 2003).

Асинхронність зміни фаун ссавців в Північній Америці і Європі в Еоцені-Олігоцені. В Еоцені в інтервалі 50 - 37 млн.р.т. в ході тектонічних і вулканічних процесів продовжилося підняття західних територій Північної Америки. Це призвело до зміни клімату на більш сухий і холодний в центральній частині континенту і сприяло появі у тварин адаптацій до нових умов життя. В ході цього процесу протягом пізнього Еоцену одні фауни змінилися на інші фауни, більш стійкі до посух і низьких температур. Це призвело до того, що на кордоні Еоцену - Олігоцену, коли різко похолодало по всій земній кулі, - в Північній Америці зміна фаун не відбулася, оскільки місцеві тварини вже були преадаптовані до аналогічних умов (на відміну від Європи, де на кордоні Еоцену - Олігоцену відбулася т.зв. Подія Гранд Купюр - зміна фаун ссавців) (за Eronen et al., 2015).

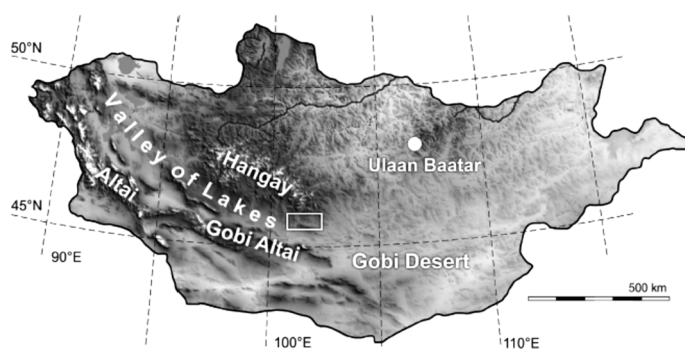
*NB! В Еоцені Європа представляла собою архіпелаг, оточений тропічним морем Тетіс. З півночі на південь Євразії простягалось внутрішньо-континентальне море, т.зв. Західно-Сибірський меридіональний морський шлях (Boreal West-Siberian Sea-way), який відокремлював Європу від Азії. Цей водний шлях повністю закрився лише в ранньому Олігоцені внаслідок глобальної регресії моря і епейрогенетичного підняття території Євразії. Таким чином, цілком можливо, що відстрочена зміна фаун ссавців на території Європи, в порівнянні з Північною Америкою, пов'язана з більш пізнім розвитком посух на континенті через більш пізнє зниження рівня моря і підняття території Європи + з початком міграції Азійських тварин на територію Європи через закриття Західно-Сибірського меридіонального морського шляху + з різким глобальним похолоданням на межі Еоцен - Олігоцен.

Зміна фаун непарнокопитних на фауни дрібнорозмірних гризунів в Азії на границі Еоцен-Олігоцен. Кордон Еоцену і Олігоцену, приблизно 34 млн.р.т. характеризується масовим вимиранням біоти (зокрема, морських безхребетних в океанах і ссавців в Європі і в Азії). Вважають, що причиною вимирань стало зниження температури навколишнього середовища. Sun J. з колегами (2014) на підставі даних магнетостратиграфії, аналізу пилку і кліматичних параметрів в Азії на кордоні Еоцен - Олігоцен показали, що зміни клімату форсували зміну флор і фаун і, зокрема, перехід від домінування в лісах з теплим помірним кліматом великорозмірних непарнокопитних до домінування дрібнорозмірних гризунів в лісо-степових біомах в умовах помірно-посушливого клімату (за Sun et al., 2014).

Зміни фаун і біорізноманіття ссавців в Центральній Азії в Олігоцені були пов'язані зі змінами клімату. Дослідження, проведені Harzhauser M. з колегами (2016), показали, що зміни клімату на кордоні Еоцену і Олігоцену призвели до значних трансформацій спільнот ссавців в Центральній Азії. В Долині Озер (Valley of Lakes) - озерно-річкове середовище було заміщене на напіваридний степ. Аридифікація, яка мала місце приблизно 31 млн.р.т., почалася

після Еоцен-Олігоценного кордону і викликала зміну фаун ссавців, але - не втрату рівня їх біорізноманіття. Більш того, в ранньому Олігоцені було відзначено зростання біорізноманіття ссавців. При цьому поряд з великою кількістю дрібних ссавців, спільноти характеризувалися численними копитними і деякими групами хижаків.

Позитивний тренд у розвитку ссавців був несподівано перерваний – приблизно 28 млн.р.т. відбулась різка зміна фаун ссавців. Ця середньо-Олігоценова реорганізація спільнот ссавців в Центральній Азії збіглася з глобальним Олігоценовим Гляціальним Максимумом. Рівень аридності клімату, встановлений за значеннями показника ізотопного фракціонування вуглецю в палеогрунтах, був постійним протягом епохи Олігоценового Гляціального Максимуму. Таким чином, саме глобальне похолодання могло бути рушійною силою зміни фаун ссавців в даному регіоні. Зміни клімату призвели до зміни рослинних угруповань, що може пояснити втрату великих рослиноїдних тварин в екосистемах на території дослідження. Істотно змінилася також різноманітність гризунів.



Географічна карта Монголії із зазначенням території проведення дослідження – Долина Озер (Valley of Lakes) (виділено білим прямокутником) (за Harzhauser et al., 2016).

Відновлення спільнот дрібних ссавців на території Центральної Азії було ініційовано початком пізньо-Олігоценового потепління клімату. Однак, ця фаза відносного відновлення несподівано завершилася 25,6 млн.р.т.: в інтервалі 25,6 - 24 млн.р.т. відбулася різка втрата різноманітності ссавців (до 48%), що співпало з важливою реорганізацією спільнот ссавців. Ця подія отримала назву Пізньо-Олігоценового Вимирання і за часом збіглася з позитивною екскурсією показника $\delta^{13}\text{C}$ в карбонатах палеогрунтів і з піком пізньо-Олігоценового потепління. Позитивна ізотопна екскурсія вуглецю свідчить про посилення аридифікації умов середовища. Дослідники вважають, що саме аридифікація спровокувала масове вимирання ссавців в пізньому Олігоцені (на відміну від першої фази аридифікації в ранньому Олігоцені - в ході якої фауни ссавців практично не постраждали). Рослинність була збіднена і не могла забезпечити ресурсами великі групи копитних тварин. У підсумку - хижаки практично повністю зникли. Синхронна зміна фаун ссавців мала місце і на території північного Китаю і навіть Європи - що свідчить про значні зміни умов проживання тварин на території всієї Євразії.

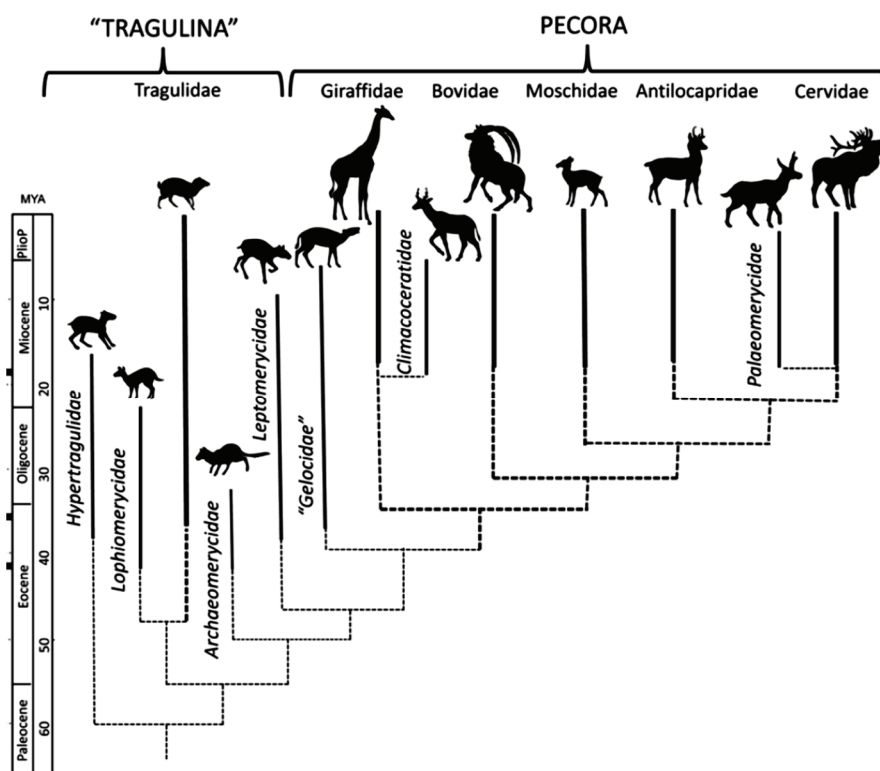
Наприкінці Олігоцену під час завершення пізньо-Олігоценового потепління кількість опадів зросла, проте спільноти ссавців не відновилися і великі ссавці були дуже рідкісними в екосистемах. Про нестабільність клімату в кінці Олігоцену свідчать флуктуації показників магніто-сприйнятливості палеогрунтів і фракціонування ізотопів вуглецю. Зниження значень показника $\delta^{13}\text{C}$ відповідають епосі зростання кількості опадів в екосистемах території дослідження. Наземні брюхоногі молюски в цьому часовому інтервалі розмножилися і займали підтоплені території або ефемеридні озера. Ця фаза нестабільності клімату призвела до зниження кількості та біорізноманіття гризунів і до зменшення кількості груп комахоїдних тварин. Тільки зайцеподібні змогли пристосуватися до таких умов, що було встановлено за великою кількістю особин в зразках.

Третя епоха аридифікації мала місце на кордоні Олігоцен - Міоцен, що співпало з першим Міоценовим гляціалом. Умови середовища були дуже нестабільні - що знайшло своє відображення у високій швидкості зміни груп в співтоваристві ссавців.

Таким чином, перша криза в співтовариствах ссавців на території Центральної Азії була пов'язана з похолоданням під час Олігоценового Гляціального Максимуму і супроводжувалась різкою зміною фаун. Друга криза - була викликана зростаючою аридифікацією клімату протягом пізньо-Олігоценового потепління і супроводжувалась значним зменшенням біорізноманіття ссавців. Внаслідок значної втрати біорізноманіття в ході пізньо-Олігоценового масового вимирання (the Late Oligocene Extinction Event), перший Міоценовий гляціал істотно не вплинув на загальну різноманітність ссавців.

*NB! Точні причини, які викликали значну аридифікацію клімату в Центральній Азії в Олігоцені - на сьогоднішній день залишаються не визначеними (за Harzhauser et al., 2016). Зокрема, в Олігоцені підняття плато Тибету і Хангайських гір (the Hangay Mountains) могло бути однією з причин посилення посух в регіоні дослідження.

Зміна фаун копитних в пізньому Олігоцені через різке потепління. В пізньому Олігоцені, приблизно 25 млн.р.т. сильно потепліло. Морські температури зросли на +2⁰C +4⁰C за досить короткий проміжок часу. На території Європи ця важлива кліматична подія корелює зі зміною континентальної фауни – з т.зв. «Microbunodon Event» подією. Ця подія відзначена значною зміною фаун (змінилось близько 40% копитної фауни протягом перших 500 тис. років потепління). Більш посушливі умови призвели до появи сезонності, що сприяло домінуванню деревних саван в наземних екосистемах. Ця зміна клімату і флор корелювала з масовим прибуттям до Європи тварин - іммігрантів з Азії. Більше того, значну частину Олігоцену - фауни були досить однорідними. Тоді як в пізньому Олігоцені - в ранньому Міоцені відзначений регіоналізм фаун. Причина регіональності фаун - локальні кліматичні варіації між західним узбережжям Європи і її більш центральними частинами. Дослідження, проведене Menecart B. (2015) показало, що серед жуйних копитних відбулось повне оновлення на рівні родин.



Філогенія жуйних. Взаємини між більш примітивним інфрарядом *Tragulina* і більш продвинутих інфрарядом *Pecora* (цитовано за Janis & Theodor, 2014).

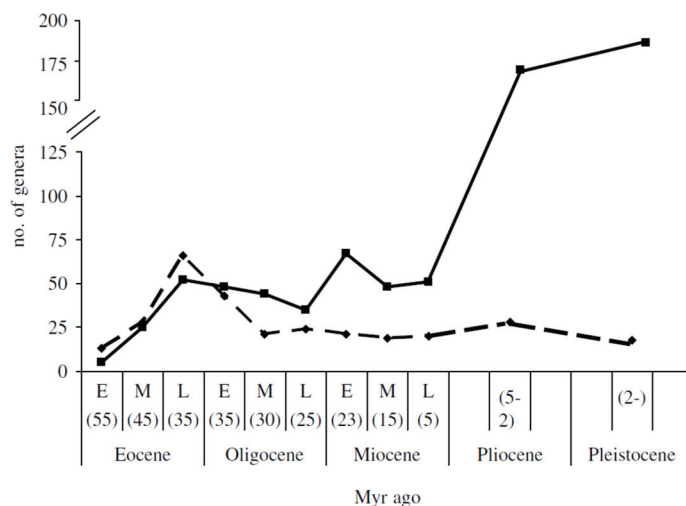
Типово Олігоценові групи, такі як *Tragulina*, були адаптовані до деревовидого оточення і харчувались листям і фруктами. Вони вимерли майже одночасно з появою азійських іммігрантів (тобто під час т.зв. «Microbunodon Event»). Протягом означеної події більш примітивні жуйні ссавці інфраяду *Tragulina* були замінені продвинутих жуйними

інфраряду *Pecora*, які виявилися більш адаптованими до відкритих просторів і до змішаного типу харчування. Причина зникнення групи *Tragulina* - зміни умов навколишнього середовища, умов харчування і конкуренція з видами-іммігрантами. *Tragulina* були заміщені на продвинутих жуйних ссавців з більш ефективним метаболізмом в посушливих умовах і кращим засвоєнням менш калорійної їжі (за Mennecart, 2015).

*NB! Зміна фаун в Європі в пізньому Олігоцені була пов'язана з міграцією на територію Європи з Азії нових груп копитних, серед яких - стовбурові гілки Еупеко́ра (Euprecoxa) і маленькі антракотерієві мікробунодонти (*Microbunodon*). Таким чином, зміна фаун ссавців на території Європи в кінці Олігоцену отримала назву «Мікробунодонтна Подія» - за назвою однієї з груп прибулих до Європи тварин.

Ріст різноманітності парнокопитних і занепад непарнокопитних в Олігоцені. В

Олігоцені відзначено зростання різноманітності парнокопитних та зниження різноманітності непарнокопитних ссавців. Вважають, що в основі цієї тенденції лежать особливості еволюції травного тракту жуйних тварин (жуйні - це підряд парнокопитних ссавців) і поліпшення локомоції парнокопитних в різко сезонних умовах пост-Еоценового клімату. Mitchell G. і Lust A. (2008), на підставі результатів проведених досліджень, був зроблений висновок про те, що еволюція сонного сплетіння - структури, добре розвиненої у парнокопитних, але - відсутньої у непарнокопитних ссавців, є також важливою умовою роста різноманітності парнокопитних тварин. Сонне сплетіння забезпечує здатність тварини регулювати температуру мозку, незалежно від температури тіла тварини. Як наслідок - в жарких умовах навколишнього середовища парнокопитні ссавці здатні накопичувати енергію і воду, не витрачаючи ресурси на охолодження організму; а в холодних умовах - зберігати температуру тіла. У непарнокопитних тварин - температура тіла і температура мозку змінюються однаково і терморегуляція вимагає великої кількості їжі та води для обігріву або охолодження тіла. Ці особливості терморегуляції привели до того, що непарнокопиті окупають території з не різко вираженою сезонністю клімату, а також території - багаті їжею і водою (такі, як тропічні ліси). Навпаки, підвищена терморегуляторна пластичність парнокопитних сприяла їх інвазії в нові кліматичні зони - від Арктичного кола до пустель і тропічних саван (за Mitchell & Lust, 2008).

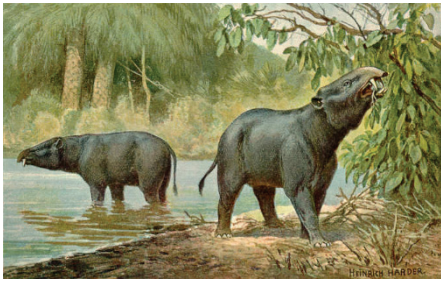


Різноманітність видів непарнокопитних ссавців (ромби на схемі, пунктирна лінія) і парнокопитних ссавців (квадрати на схемі, суцільна лінія) в Еоцені-Плейстоцені. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т., Eocene - Еоцен, Oligocene - Олігоцен, Miocene - Міоцен, Pliocene - Пліоцен, Pleistocene - Плейстоцен, E - рання епоха, M - середня епоха, L - пізня епоха; по осі ОУ - кількість родів (за Mitchell & Lust, 2008).

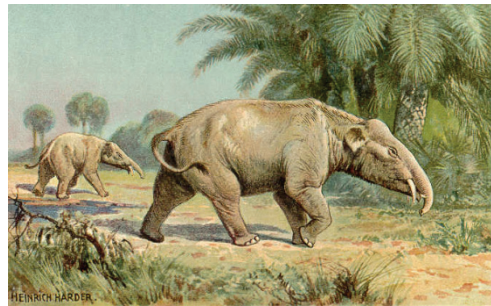
Характеристика окремих груп Палеогенових ссавців

Поява хоботних ссавців. У відкладеннях Палеоцену, що датуються приблизно 60 млн.р.т., знайдені фосилії предків хоботних - ерітеріумів. Це були невеликі сухопутні тварини (довжина тіла 60 см, вага 5 кг), без хобота, без бивнів (проте, різці у них вже були збільшені).

У середині Еоцену, приблизно 37 - 35 млн.р.т., предки хоботних - ерітеріуми - дали початок мерітеріумам. Це були напівводні тварини розміром із свиню, у яких вже з'явився хобот. Вважають, що цей хобот забезпечував дихання тварин під водою. Приблизно 35 - 27 млн.р.т. з'явилися перші палеомастодонти - нащадки мерітеріумів. Палеомастодонти (*Palaeomastodontidae*) - ранні представники мастодонтів в еволюції хоботних. Мешкали в Африці наприкінці Еоцену - в Олігоцені. У палеомастодонтів вже був хобот із зрощених один з одним носа і верхньої губи. У верхній і подовженій нижній щелепах ікла розвинулись в бивні. Бивні нижньої щелепи були більш плоскими і служили, мабуть, для більш легкого вилучення рослин із землі. Вважають, що палеомастодонти, як і мерітеріуми, вели ще напівводний спосіб життя (на відміну від їхніх нащадків - справжніх мастодонтів).

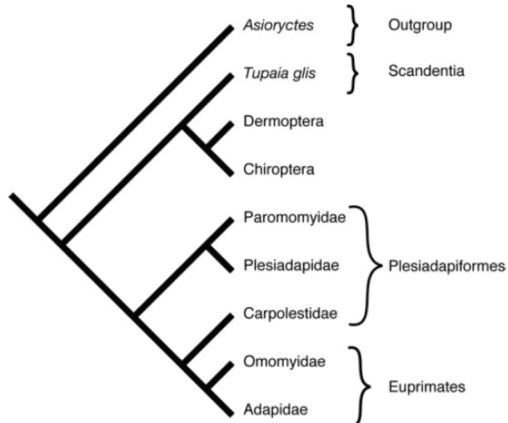


У Палеогені з'явилися перші хоботні. Мерітеріум (*Moeritherium lyonsi*) - один з представників перших хоботних. Хобот маленький і призначений, ймовірно, для дихання під водою. Різці збільшені. Довжина тіла до 3 м, висота в холці до 70 см. Еоцен. 37 - 35 млн.р.т. Наприкінці Палеогену вони дали початок палеомастодонтам (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Moeritherium>).

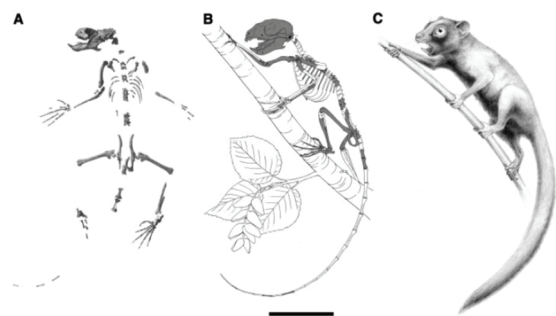


Палеомастодонти. Нащадки мерітеріумів. З'явилися 35-27 млн.р.т. Мешкали в Африці в Еоцені - Олігоцені. (за <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/9/91/Paleomastodon.jpg/220px-Paleomastodon.jpg>).

Примітивні примати плезіадапіси. Bloch J.I. і Boyer D.M. (2002) описали скелет Палеоценового плезіадапіса *Carpolestes simpsoni*. Філогенетичний аналіз показав, що дана група є предковою для еуприматів (*Euprimates*) (за Bloch & Boyer, 2002).



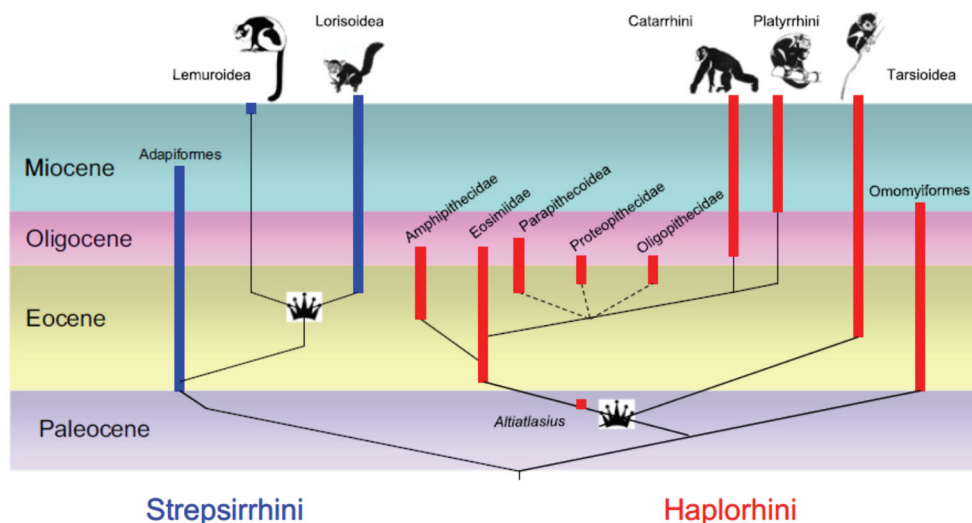
Гіпотетичне філогенетичне древо приматів (за Bloch & Boyer, 2002).



А - знайдені фрагменти скелета; В, С - реконструкція скелета і зовнішнього вигляду плезіадапіса *Carpolestes simpsoni*. 1 бар = 5 см (за Bloch & Boyer, 2002).

Подальші дослідження підтвердили, що плезіадапіси відносяться до групи euprimatів (*Euprimates*) і показали, що дивергенція приматів від інших ліній відбулась приблизно 65 млн.р.т. на кордоні Крейда-Палеоген на території Північної Америки, а відділення від цієї гілки euprimатоформ – мало місце в ранньому Палеоцені на території Азії або Північної

Америци. Справжні еупрмати з'явилися лише в пізньому Палеоцені. При цьому точне географічне походження справжніх еупрматів – досі ще не встановлено (Азія, Африка чи Північна Америка) (за Bloch et al., 2007).



Дендрограма філогенії приматів. Де: *Strepsirrhini* - підряд Мокроносі примати (лемури, лорі і ін.); *Haplorhini* - підряд Сухоносі примати (*Platyrrhini* - Широконосі мавпи Нового Світу; *Catarrhini* - Вузьконосі мавпи Старого Світу та ін) (за Williams et al., 2010).

Поява непарнокопитних ссавців від давніх кондилартр. В Палеоцені від стародавніх кондилартр (їх було 10 родин) відокремилися усі родини непарнокопитних (коні, носороги, тапіри, зебри, осли, кулани). У кондилартр було по 4 пальці на передніх і по 3 пальці на задніх кінцівках. Одна з груп кондилартр (фенакоди) - дала початок предкам коней - гіракотеріям. Це були маленькі тварини (висота в холці - 20 см), які мали по 4 пальці на передніх кінцівках і по 3 пальці на задніх кінцівках.



Фенакоди - представники родини фенакодових, вимерлої групи кондилартр. Фенакоди дали початок гіракотеріям, а гіракотерії наприкінці Еоцену дали початок мезогіпусам (предкам коней) (за https://ru.wikipedia.org/wiki/.../File:Knight_Phenacodus.jpg).



Арктоціон (*Arctocyon*) - представник кондилартр (вимерлої групи плацентарних ссавців). Кондилартри дали початок усім родинам непарнокопитних тварин. Пізня Крейда – Олігоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Arctocyon>).

Ехолокація у давніх кондилартр. Еоцен. Orliac M.J. з колегами (2012) описали скам'янілості *Huopsodus lepidus* (Північна Америка).



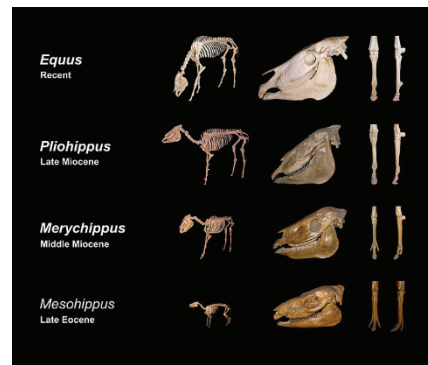
Реконструкція зовнішнього вигляду хіопсодуса (*Hyopsodus*). Хіопсодуси відносяться до групи кондилартр, яка дала згодом початок всім непарнокопитним ссавцям. (за <http://en.wikipedia.org/wiki/Hyopsodus>). Будова черепа даної тварини свідчить про те, що хіопсодуси використовували наземну ехолокацію (за Orliac et al., 2012).

Непарнокопитні ссавці: давні коні. Палеоцен. Палеоценові предки коней (гіракотерії) в Еоцені дали початок мезогіпусам, які вже мали по 3 пальці на передніх і задніх кінцівках.

*NB! Загальна еволюційна тенденція в лінії непарнокопитних ссавців була спрямована на зменшення кількості пальців і появи на них захисного чохла (копита). Маленькі копита на кожному пальці – захищали пальці від гострої та гарячої (або холодної) поверхні відкритих просторів. А зменшення кількості – полегшувало біг тварин по сухій поверхні (тоді як п'ятипала кінцівка є гарним пристосуванням для пересування по вологій поверхні – оскільки не дозволяє тварині провалюватись в перезволожений ґрунт).

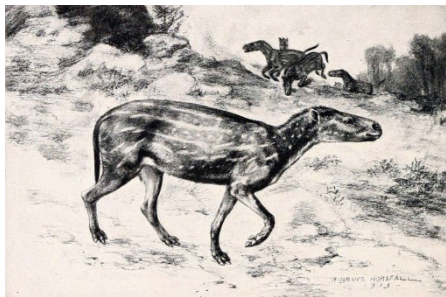


Мезогіпус (*Mesohippus*) - представник вимерлої групи раних коней. Висота в холці 60 см. Мали трипалі кінцівки. Північна Америка. Пізній Еоцен - середній Олігоцен. 40 - 30 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Mesohippus>).

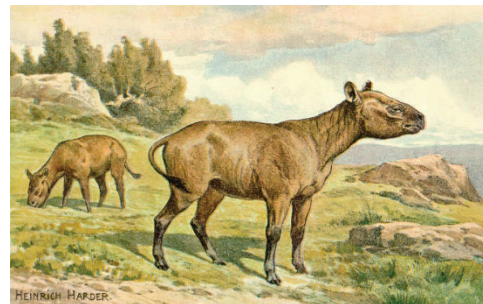


Еволюція коней. У пізньому Еоцені з'являються мезогіпуси.

Непарнокопитні ссавці: тапіри і носороги. В Палеогені з'явилися перші предки таких непарнокопитних ссавців як тапіри і носороги.

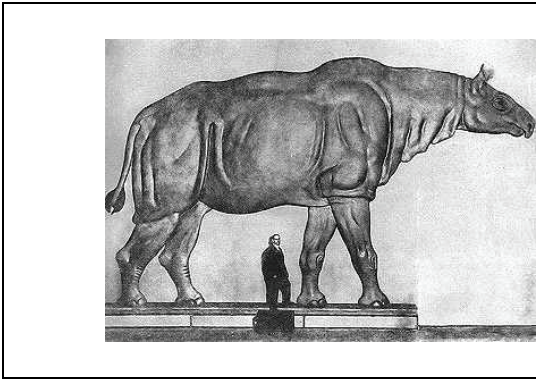


Гіракус (*Hyrachyus*) - вимерлі ссавці, найбільш давня предкова форма сучасних тапірів і носорогів. Довжина тіла 1,5 м. Ранній Еоцен. Європа - Північна Америка. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hyrachyus>).



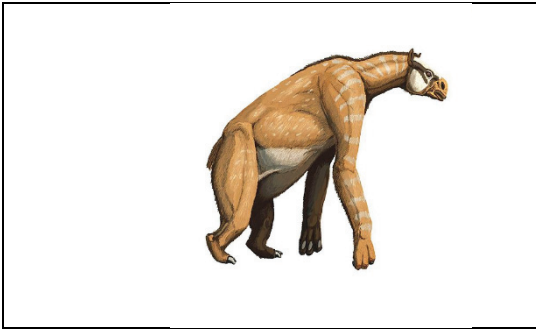
Хіракодон (*Hyracodon*) - представник вимерлої родини носорогових. Північна Америка - Європа - Азія. Ранній Еоцен - ранній Міоцен. 55,8 - 20 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hyracodon>).

Наприкінці Еоцену - на початку Олігоцену в Азії з'явилися безрогі носороги індрикотерії (висота в холці 5 м, вага 11 тонн). Це були найбільші з відомих ссавців.



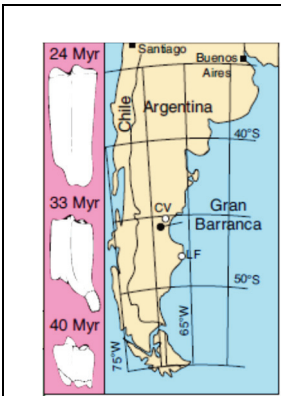
Парацератеріум (*Paraceratherium*) - представник вимерлої групи безрогих носорогів - індрикотеріїв. Висота в холці 5 м, маса 11 тонн. Кінець Еоцену - Міоцен. (за http://dic.academic.ru/pictures/wiki/files/80/Paraceratherium_size.jpg).

Поява непарнокопитних групи халікотеріїв. Дуже цікавою з екологічної точки зору є група халікотеріїв. Непарнокопитні предки халікотеріїв перешли до життя в лісі і втратили захисні копита. Намість цього – у них з'явилися кігті, як більш корисна ознака в нових умовах існування.



Халікотерій (*Chalicotheriidae*) – представник вимерлої групи непарнокопитних. У халікотеріїв замість копит розвинулись кігті і різко подовжились передні кінцівки. Еоцен - Пліоцен. 40 -3,5 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Chalicotheria>).

Гіпсодонтія у рослиннідних ссавців. Середній Еоцен. Еволюція щічних зубів (гіпсодонтія – т.т. зміна співвідношення висоти до ширини зубної коронки) у рослиноїдних ссавців вважається адаптацією до глобального розповсюдження трав'янистих біомів. Strömberg С.А. з колегами (2013) виявили гіпсодонтію в середньому Еоцені, приблизно 38 млн.р.т. у рослиноїдних фаун Патагонії (Південна Америка). Хоча, трав'янисті екосистеми існували на півдні Південної Америки з середини Еоцену, приблизно 40 млн.р.т., але, вони були мінорними компонентами екосистем в інтервалі 40 - 18 млн.р.т., оскільки в цей час на півдні Південної Америки панували ліси. Автори дослідження зробили висновок про те, що еволюція гіпсодонтії на різних континентах запускається різними умовами: або аридними трав'янистими біомами, або лісами з грубою рослинністю (за Strömberg et al., 2013).



Еволюція гіпсодонтії у рослиноїдних тварин Патагонії. Південна Америка. Історія змін відношення висоти до ширини коронки зуба у нотоунгулят показала гіпсодонтію в інтервалі до 30 млн. років у багатьох родин (за Strömberg et al., 2013).

*NB! Нотоунгуляти - це ряд копитних Південної Америки. Вимерли в Плейстоцені Антропогенового періоду. Незважаючи на значні відмінності між Південно-Американськими копитними і копитними інших континентів за допомогою молекулярного аналізу було встановлено, що Південно-Американські копитні походять від кондилартр і є родичами непарнокопитних, які мешкають (або мешкали) на інших континентах.

Поява парнокопитних ссавців в ранньому Еоцені. В ранньому Еоцені 54 млн.р.т. з'явилися предки всіх парнокопитних ссавців (свиней, гіпопотамів, китів, дельфінів і т.н.).

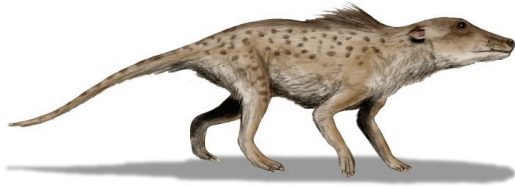
 <p>В Палеогені з'явилися перші гіпопотамові. Антракотерієві (<i>Anthracotheriidae</i>) - представники вимерлих гіпопотамоподібних ссавців. Парнокопитний ссавець. Родич гіпопотамів і китів. Середній Еоцен - пізній Пліоцен (за https://en.wikipedia.org/wiki/Anthracotheriidae).</p>	 <p>Протоцератида (<i>Protoceratidae</i>) - представники вимерлої родини трав'яних парнокопитних ссавців. Довжина тіла 2 м. Північна Америка. Середній Еоцен - ранній Пліоцен. 46,2 - 4,9 млн.р.т. (https://en.wikipedia.org/wiki/Protoceratidae).</p>
--	--

Наприкінці Еоцену - на початку Олігоцену з'явилися перші верблюдові (з висотою в холці 90 см).

 <p>Ксіфодон (<i>Xiphodon gracilis</i>) - представник вимерлих парнокопитних ссавців. Європа. Еоцен. 40,4 - 33,9 млн.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Xiphodon).</p>	 <p>У Палеогені з'явилися перші представники верблюдових. <i>Poebrotherium labratum</i> - вимерла група трав'яних парнокопитних ссавців родини верблюдових. Висота в холці 90 см. Пізній Еоцен - ранній Олігоцен (за https://en.wikipedia.org/wiki/Poebrotherium).</p>
--	--

Поява жуйних ссавців в середньому Еоцені (підряд парнокопитних ссавців). В середньому Еоцені з'явилися перші жуйні тварини. Шлунок жуйних багатокамерний: три перших його відділи - рубець, сітка і книжка - це передшлунок, позбавлені травних залоз; четвертий відділ - сичуг - це справжній залозистий шлунок. Складна система травлення жуйних дозволяє їм за рахунок симбіотичних бактерій та найпростіших, які мешкають в перших трьох камерах шлунку, перетравлювати грубу рослинну їжу.

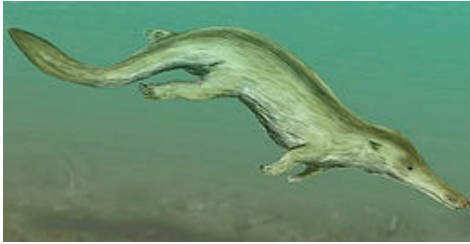
Поява перших китоподібних. Приблизно 45-41 млн.р.т. з ряду парнокопитних родини Бегемотові виділилися перші кити, які з часом втратили задні кінцівки, а деякі - і зуби (хоча, сьогодні, іноді виловлюють китів з задніми лапками і з зубами; це означає, що ознаки не втрачені, а тільки заблоковані). Дещо пізніше у китів з'явилася ультразвукова ехолокація.



Пакіцетус (*Pakicetus*) - представник сухопутних предків китоподібних з групи парнокопитних гіпопотамових. Еоцен. 49 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Pakicetus>).



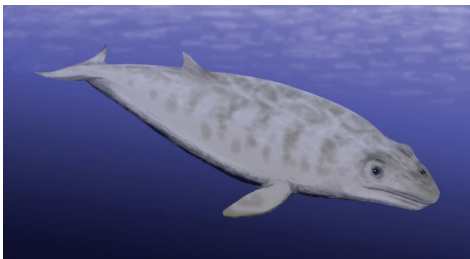
Амбулоцетус (*Ambulocetus*) - представник напівводних предків китоподібних. Еоцен. 48 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Ambulocetus>).



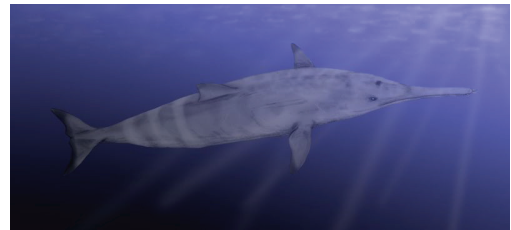
Кутчіцетус (*Kutchicetus*) - один з предків китоподібних. Еоцен. 48 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Kutchicetus>).



У Палеогені з'явилися перші китоподібні (від наземних парнокопитних родини гіпопотамових). Протоцетус (*Protocetus*) - стародавнє китоподібне, ссавець. Еоцен. 45 млн.р.т. (за <http://en.rfwiki.org/wiki/Protocetus>).



Яніцетус (*Janjucetus, Mysticeti*) - представник давніх вусатих китів (мали замість зубів цідильний апарат з системи пластин). Еоцен. 25 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Janjucetus>).



Сквалодон (*Squalodon, Odontoceti*) - представник давніх зубатих китів. Сквалодони вже користувались ехолокацією. 33 - 14 млн.р.т. Ранній Еоцен - середній Міоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Squalodon>).

Поява перших ластоногих наприкінці Олігоцену. Наприкінці Олігоцену, приблизно 23,03 млн.л.н. з'явилися перші ластоногі. Ластоногі – це нащадки давніх хижих ссавців родин куницевої та медвежої, які перейшли до життя у воді.



Пуїджила (*Puijila darwini*) - представник вимерлої групи напівводних хижих ссавців, одна з перехідних форм від наземних до ластоногих ссавців. Довжина тіла 1,1 м. Олігоцен. 23 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Puijila>).



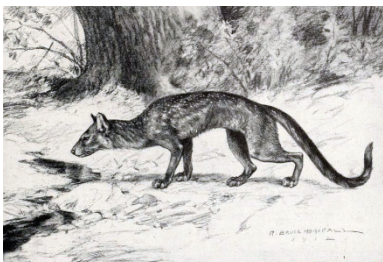
У Палеогені з'явилися перші ластоногі. Еналіарктос (*Enaliarctos*) - представник вимерлої групи раних ластоногих. Північна Америка. Пізній Олігоцен - ранній Міоцен. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Enaliarctos>).

Поява хижих копитних ссавців групи мезоніксів. Надзвичайно цікавою є група копитних вовків – хижих Палеогенових тварин, які мали копита на кінцівках. Копита захищали пальці лап від пошкодження під час руху тварини. Проте, не сприяли нападу на жертву і можливо через цю причину дана ознака еволюційно не закріпилась серед популяції хижих тварин.



Мезонікс (*Mesonyx*) - представник хижих ссавців, схожих на вовків. Довжина тіла 1,5 м. На кінчиках пальців були маленькі копита. Еоцен. 51,8 - 51,7 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Mesonyx>).

Розходження ліній псових і котячих. Еоцен. Таміуа Р.С. (2011) на підставі аналізу фосилій було показано, що розходження ліній собачих (псових) і котячих відбулось в інтервалі приблизно 47 - 38 млн.р.т. (Томіуа, 2011).



У Палеогені з'явилися перші псові. Геспероціон (*Hesperocyon gregarius*) - найдавніший представник вимерлої групи псових. Північна Америка. Пізній Еоцен - ранній Олігоцен. 42,5 - 31,0 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hesperocyon>).

Поява кажанів в Еоцені. В ранньому Еоцені з'явилися перші кажани. А через деякий час - кажани обзавелися ехолокацією (про що свідчать зміни в морфології кісток черепа цих тварин).



У Палеогені з'явилися летючі миші. Оніхониктерис (*Onychonycteris finneyi*) - скам'янілі залишки одного з перших представників летючих мишей, у яких ще не було ехолокації. Ранній Еоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Onychonycteris>).



Скам'янілі рештки Еоценового кажана *Icaronycteris index*. Ікарониктерис вже володів ехолокацією. Еоцен. 52,5 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Icaronycteris>).

Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Палеогеновому періоді.
2. Зміни клімату в Палеогеновому періоді. ПЕТМ. Причини похолодання в Олігоцені.
3. Сукцесійні зміни рослинності в наземних екосистемах в Палеогені пов'язані з посиленням посух на континентах.
4. Виживання після Крейдяного масового вимирання дрібнорозмірних груп тварин. «Ліліпутний ефект» масових вимирань біоти.
5. Диверсифікація птахів і ссавців в Палеоцені. Зміна фаун в епоху ПЕТМ.
6. Екологічні причини появи і розповсюдження в Палеоцені нелітаючих груп птахів.
7. Асинхронність зміни фаун ссавців в Північній Америці і Європі в Еоцені-Олігоцені.
8. Поява хоботних ссавців. Екологічні передумови появи хоботних.
9. Поява непарнокопитних ссавців як адаптація тварин до відкритих трав'янистих біомів.
10. Поява парнокопитних ссавців. Поява Жуйних ссавців.
11. Ріст різноманітності парнокопитних і занепад непарнокопитних ссавців в пізньому Олігоцені.
12. Поява Китоподібних та Ластоногих. Формування адаптацій до вторинноводного способу життя.
13. Екологічні передумови появи ехолокації у різних груп ссавців.
14. Зміна фаун копитних в пізньому Олігоцені через різке потепління (т.зв. «Microbunodon Event»).

Література:

- Akhmetiev M.A., Zaporozhets N.I., Benyamovskiy V.N., Aleksandrova G.N., Iakovleva A.I., Oreshkina T.V. The Paleogene history of the Western Siberian seaway – a connection of the Peri-Tethys to the Arctic ocean // Austrian Journal of Earth Sciences. Vienna. - 2012. – Vol. 105. – P. 50 - 67.
- Alroy J. Cenozoic bolide impacts and biotic change in North American mammals // Astrobiology. – 2003. – Vol. 3(1). – P. 119-132.
- Baker A.J., Haddrath O., McPherson J.D., Cloutier A. Genomic support for a moa-tinamou clade and adaptive morphological convergence in flightless ratites // Mol. Biol. Evol. – 2014. – Vol. 31(7). – P. 1686 - 1696. doi: 10.1093/molbev/msu153.
- Baker A.J., Pereira S.L., Haddrath O.P., Edge K.-A. Multiple gene evidence for expansion of extant penguins out of Antarctica due to global cooling // Proc. Biol. Sci. – 2006. – Vol. 273(1582). – P. 11 – 17. doi: 10.1098/rspb.2005.3260.
- Bijl P.K., Bendle J.A., Bohaty S.M., Pross J., Schouten S., Tauxe L., Stickley C.E., McKay R.M., Röhl U., Olney M., Sluijs A., Escutia C., Brinkhuis H.; Expedition 318 Scientists. Eocene cooling linked to early flow across the Tasmanian Gateway // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2013. – Vol. 110(24). – P. 9645-9650. doi: 10.1073/pnas.1220872110.
- Bloch J.I., Boyer D.M. Grasping primate origins // Science. – 2002. – Vol. 298(5598). – P. 1606-1610.
- Bloch J.I., Silcox M.T., Boyer D.M., Sargis E.J. New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2007. – Vol. 104(4). – P. 1159-1164.

Bouchenak-Khelladi Y., Slingsby J.A., Verboom G.A., Bond W.J. Diversification of C(4) grasses (*Poaceae*) does not coincide with their ecological dominance // *Am. J. Bot.* – 2014. – Vol. 101(2). – P. 300 - 307. doi: 10.3732/ajb.1300439.

Brady S.G., Sipes S., Pearson A., Danforth B.N. Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees // *Proc. Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 273(1594). – P. 1643 – 1649. doi: 10.1098/rspb.2006.3496.

Carpenter R.J., McLoughlin S., Hill R.S., McNamara K.J., Jordan G.J. Early evidence of xeromorphy in angiosperms: stomatal encryption in a new eocene species of *Banksia* (*Proteaceae*) from Western Australia // *Am. J. Bot.* – 2014. – Vol. 101(9). – P. 1486-1497. doi: 10.3732/ajb.1400191.

Couvreur T.L., Chatrou L.W., Sosef M.S., Richardson J.E. Molecular phylogenetics reveal multiple tertiary vicariance origins of the African rain forest trees // *BMC Biol.* – 2008. – Vol. 6:54. doi: 10.1186/1741-7007-6-54.

Crayn D.M., Rossetto M., Maynard D.J. Molecular phylogeny and dating reveals an Oligo-Miocene radiation of dry-adapted shrubs (former *Tremandraceae*) from rainforest tree progenitors (*Elaeocarpaceae*) in Australia // *Am. J. Bot.* – 2006. – Vol. 93(9). - P. 1328-1342. doi: 10.3732/ajb.93.9.1328.

Cupello C., Brito P.M., Herbin M., Meunier F.J., Janvier P., Dutel H., Clement G. Allometric growth in the extant coelacanth lung during ontogenetic development // *Nat. Commun.* – 2015. – Vol. 6:8222. doi: 10.1038/ncomms9222.

Darst C.R., Menendez-Guerrero P.A., Coloma L.A., Cannatella D.C. Evolution of dietary specialization and chemical defense in poison frogs (*Dendrobatidae*): a comparative analysis // *Am. Nat.* – 2005. – Vol. 165. – P. 56 – 69.

Engel M.S. Evolution. Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2001. – Vol. 98(4). – P. 1661–1664. doi: 10.1073/pnas.98.4.1661.

Eronen J.T., Janis C.M., Chamberlain C.P., Mulch A. Mountain uplift explains differences in Palaeogene patterns of mammalian evolution and extinction between North America and Europe // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1809):20150136. doi: 10.1098/rspb.2015.0136.

Friedman M. Ecomorphological selectivity among marine teleost fishes during the end-Cretaceous extinction // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2009. – Vol. 106(13). – P. 5218-5223. doi: 10.1073/pnas.0808468106.

Gingerich P.D. Environment and evolution through the Paleocene-Eocene thermal maximum // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – Vol. 21(5). – P. 246-253.

Guex J., Pilet S., Müntener O., Bartolini A., Spangenberg J., Schoene B., Sell B., Schaltegger U. Thermal erosion of cratonic lithosphere as a potential trigger for mass-extinction // *Sci. Rep.* - 2016. 6:23168. doi: 10.1038/srep23168.

Harzhauser M., Daxner-Höck G., Lopez-Guerrero P., Maridet O., Oliver A. et al. Stepwise onset of the Icehouse world and its impact on Oligo-Miocene Central Asian mammals // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:36169. doi: 10.1038/srep36169.

Hernández-Hernández T., Brown J.W., Schlumpberger B.O., Eguiarte L.E., Magallón S. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome // *New Phytol.* – 2014. – Vol. 202(4). – P. 1382 - 1397. doi: 10.1111/nph.12752.

Janis C.M., Theodor J.M. Cranial and postcranial morphological data in ruminant phylogenetics // *Zitteliana B.* – 2014. – Vol. 32. – P. 16 – 31.

Jaramillo C., Ochoa D., Contreras L., Pagani M., Carvajal-Ortiz H., et al. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on neotropical vegetation // *Science.* – 2010. – Vol. 330(6006). – P. 957-961. doi: 10.1126/science.1193833.

Jiang X.D., Li Z.X. Seismic reflection data support episodic and simultaneous growth of the Tibetan Plateau since 25 Myr // *Nat. Commun.* – 2014. – Vol. 5:5453. doi: 10.1038/ncomms6453.

Kawahara A.Y., Barber J.R. Tempo and mode of antibat ultrasound production and sonar jamming in the diverse hawkmoth radiation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2015. – Vol. 112(20). – P. 6407-6412. doi: 10.1073/pnas.1416679112.

Kerckhoff A.J., Moriarty P.E., Weiser M.D. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – Vol. 111(22). – P. 8125-8130. doi: 10.1073/pnas.1308932111.

Lamont B.B., He T. Fire-adapted Gondwanan Angiosperm floras evolved in the Cretaceous // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – Vol. 12:223. doi: 10.1186/1471-2148-12-223.

Longrich N.R., Bhullar B.A., Gauthier J.A. Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous-Paleogene boundary // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(52). – P. 21396-21401. doi: 10.1073/pnas.1211526110.

Mander L., Kürschner W.M., McElwain J.C. An explanation for conflicting records of Triassic-Jurassic plant diversity // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2010. – Vol. 107(35). – P. 15351 - 15356. doi: 10.1073/pnas.1004207107.

Merckx V., Chatrou L.W., Lemaire B., Sainge M.N., Huysmans S., Smets E.F. Diversification of myco-heterotrophic angiosperms: evidence from *Burmanniaceae* // BMC Evol. Biol. – 2008. – Vol. 8:178. doi: 10.1186/1471-2148-8-178.

Martins A.C., Scherz M.D., Renner S.S. Several origins of floral oil in the *Angelonieae*, a southern hemisphere disjunct clade of *Plantaginaceae* // Am. J. Bot. – 2014. – Vol. 101(12). – P. 2113-2120. doi: 10.3732/ajb.1400470.

Mennecart B. The European ruminants during the "Microbunodon Event" (MP28, Latest Oligocene): impact of climate changes and faunal event on the ruminant evolution // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(2):e0116830. doi: 10.1371/journal.pone.0116830.

Meredith R.W., Janečka J.E., Gatesy J., Ryder O.A., Fisher C.A., et al. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg extinction on mammal diversification // Science. – 2011. – Vol. 334(6055). – P. 521 - 524. doi: 10.1126/science.1211028.

Mitchell G., Lust A. The carotid rete and artiodactyl success // Biol. Lett. – 2008. – Vol. 4(4). – P. 415–418. doi: 10.1098/rsbl.2008.0138.

Nürk N.M., Uribe-Convers S., Gehrke B., Tank D.C., Blattner F.R. Oligocene niche shift, Miocene diversification - cold tolerance and accelerated speciation rates in the St. John's Worts (*Hypericum*, *Hypericaceae*) // BMC Evol. Biol. – 2015. – Vol. 15:80. doi: 10.1186/s12862-015-0359-4.

Orliac M.J., Argot C., Gilissen E. Digital cranial endocast of *Hyopsodus* (Mammalia, "Condylarthra"): a case of paleogene terrestrial echolocation? // PLoS One. – 2012. – Vol. 7(2):e30000. doi: 10.1371/journal.pone.0030000.

Osborne C.P. Atmosphere, ecology and evolution: what drove the Miocene expansion of C(4) grasslands? // J. Ecol. – 2008. – Vol. 96(1). – P. 35 - 45.

Parker J., Grimaldi D.A. Specialized myrmecophily at the ecological dawn of modern ants // Curr. Biol. – 2014. – Vol. 24(20). – P. 2428-2434. doi: 10.1016/j.cub.2014.08.068.

Phillips M.J., Gibb G.C., Crimp E.A., Penny D. Tinamous and moa flock together: mitochondrial genome sequence analysis reveals independent losses of flight among ratites // Syst Biol. – 2010. – Vol. 59(1). – P. 90 - 107. doi: 10.1093/sysbio/syp079.

Pokorny L., Riina R., Mairal M., Meseguer A.S., Culshaw V., Cendoya J., Serrano M., Carbajal R., Ortiz S., Heuertz M., Sanmartín I. Living on the edge: timing of Rand Flora disjunctions congruent with ongoing aridification in Africa // Front. Genet. – 2015. – Vol. 6:154. doi: 10.3389/fgene.2015.00154.

Roberts E.M., Todd C.N., Aanen D.K., Nobre T., Hilbert-Wolf H.L., et al. Oligocene termite nests with in situ fungus gardens from the Rukwa Rift Basin, Tanzania, support a Paleogene African origin for insect agriculture // PLoS One. – 2016. – Vol. 11(6):e0156847. doi: 10.1371/journal.pone.0156847.

Roelants K., Gower D.J., Wilkinson M., Loader S.P., Biju S.D., Guillaume K., Moriau L., Bossuyt F. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2007. – Vol. 104(3). – P. 887 - 892.

Santos J.C., Baquero M., Barrio-Amoros C., Coloma L.A., Erdtmann L.K., et al. Aposematism increases acoustic diversification and speciation in poison frogs // Proc. Biol. Sci. – 2014. – Vol. 281(1796):20141761. doi: 10.1098/rspb.2014.1761.

Santos J.C., Coloma L.A., Summers K., Caldwell J.P., Ree R., Cannatella D.C. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages // PLoS Biol. – 2009. – Vol. 7. – P. 448 – 461.

Schaller M.F., Fung M.K., Wright J.D., Katz M.E., Kent D.V. Impact ejecta at the Paleocene-Eocene boundary // Science. – 2016. – Vol. 354(6309). – P. 225 - 229.

Scher H.D., Whittaker J.M., Williams S.E., Latimer J.C., Kordesch W.E., Delaney M.L. Onset of Antarctic Circumpolar Current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies // Nature. – 2015. – Vol. 523(7562). – P. 580 - 583. doi: 10.1038/nature14598.

Segev A. Flood basalts, continental breakup and the dispersal of Gondwana: evidence for periodic migration of upwelling mantle flows (plumes) // EGU Stephan Mueller Special Publication Series. – 2002. – Vol. 2. – P. 171 – 191.

Shelomi M., Danchin E.G., Heckel D., Wipfler B., Bradler S., Zhou X., Pauchet Y. Horizontal gene transfer of pectinases from bacteria preceded the diversification of stick and leaf insects // Sci. Rep. – 2016. – Vol. 6:26388. doi: 10.1038/srep26388.

Sibert E.C., Norris R.D. New age of fishes initiated by the Cretaceous-Paleogene mass extinction // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2015. – Vol. 112(28). – P. 8537 - 8542. doi: 10.1073/pnas.1504985112.

- Sobotovich E.V., Florinsky I.F., Lysenko O.B., Grodzinsky D.M. Role of isotopes in the biosphere. Chapter 2. In: Man and the Geosphere. 2010. Editor: Igor V. Florinsky, pp. 33-68. ISBN 978-1-60876-387-0. 2010. Nova Science Publishers, Inc. <http://iflorinsky.psn.ru/Florinsky-2010b.pdf>.
- Storey M., Duncan R.A., Swisher C.C. 3rd. Paleocene-Eocene thermal maximum and the opening of the Northeast Atlantic // *Science*. – 2007. – Vol. 316(5824). – P. 587-589.
- Strömberg C.A., Dunn R.E., Madden R.H., Kohn M.J., Carlini A.A. Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America // *Nat. Commun.* – 2013. 4:1478. doi: 10.1038/ncomms2508.
- Sun B., Wang Y.F., Li C.S., Yang J., Li J.F., Li Y.L., Deng T., Wang S.Q., Zhao M., Spicer R.A., Ferguson D.K., Mehrotra R.C. Early Miocene elevation in northern Tibet estimated by palaeobotanical evidence // *Sci. Rep.* – 2015. – Vol. 5:10379. doi: 10.1038/srep10379.
- Sun J., Ni X., Bi S., Wu W., Ye J., Meng J., Windley B.F. Synchronous turnover of flora, fauna, and climate at the Eocene-Oligocene Boundary in Asia // *Sci. Rep.* – 2014. – Vol. 4:7463. doi: 10.1038/srep07463.
- Tomiya S. A new basal caniform (*Mammalia: Carnivora*) from the middle Eocene of North America and remarks on the phylogeny of early carnivorans // *PLoS One*. – 2011. – Vol. 6(9):e24146. doi: 10.1371/journal.pone.0024146.
- van Hinsbergen D.J.J., Lippert P.C., Dupont-Nivet G., McQuarrie N., Doubrovine P.V., Spakman W., Torsvik T.H. Greater India Basin hypothesis and a two-stage Cenozoic collision between India and Asia // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. - 2012. – Vol. 109(20). – P. 7659 - 7664. doi: 10.1073/pnas.1117262109.
- van Kempen M.M.L., Smolders A.J.P., Lamers L.P.M., Roelofs J.G.M. Micro-Halocline Enabled Nutrient Recycling May Explain Extreme *Azolla* Event in the Eocene Arctic Ocean // *PLoS One*. – 2012. – Vol. 7(11): e50159. doi: 10.1371/journal.pone.0050159.
- Vrsansky P.V., Smidova L., Valaska D., Barna P., Vidlicka L. et al. Origin of origami cockroach reveals long-lasting (11 Ma) phenotype instability following viviparity // *Naturwissenschaften*. – 2016. – Vol. 103(9-10):78. doi: 10.1007/s00114-016-1398-4.
- Wang C., Zhao X., Liu Z., Lippert P.C., Graham S.A., Coe R.S., Yi H., Zhu L., Liu S., Li Y. Constraints on the early uplift history of the Tibetan Plateau // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2008. – Vol. 105(13). – P. 4987-4992. doi: 10.1073/pnas.0703595105.
- Whiting M.F., Bradler S., Maxwell T. Loss and recovery of wings in stick insects // *Nature*. – 2003. – Vol. 421(6920). – P. 264 - 267.
- Williams B.A., Kay R.F., Kirk E.C. New perspectives on anthropoid origins // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. - 2010. – Vol. 107(11). – P. 4797–4804. doi: 10.1073/pnas.0908320107.
- Williford B., Keppeler C., Bhattacharya D. Evolution of a novel function: nutritive milk in the viviparous cockroach, *Diploptera punctate* // *Evol. Dev.* – 2004. – Vol. 6. – P. 67 – 77.
- Willis C.G., Franzone B.F., Xi Z., Davis C.C. The establishment of Central American migratory corridors and the biogeographic origins of seasonally dry tropical forests in Mexico // *Front Genet.* – 2014. – Vol. 5:433. doi: 10.3389/fgene.2014.00433.
- Wing S.L., Currano E.D. Plant response to a global greenhouse event 56 million years ago // *Am. J. Bot.* – 2013. – Vol. 100(7). – P. 1234-1254. doi: 10.3732/ajb.1200554.

ЛЕКЦІЯ 15

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ НЕОГЕНОВОГО ПЕРІОДА (23,03 – 2,588 МЛН.Р.Т.)

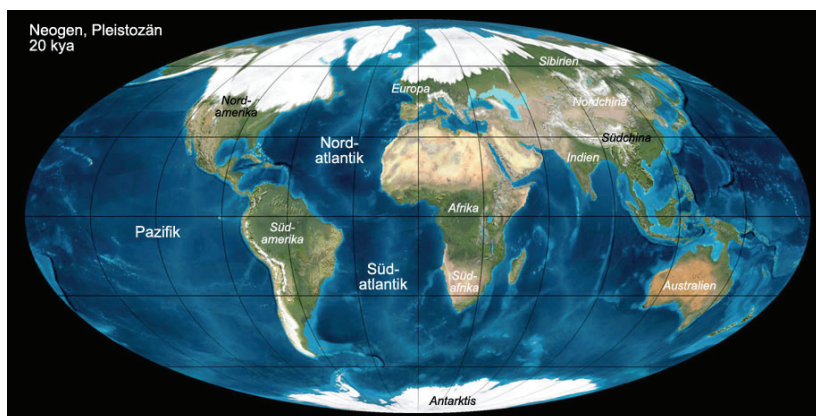
Стратиграфія Неогенового періоду (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>)

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Четвертинний	Плейстоцен	Геласій (Gelasian)	2,58 - 1,8 млн.р.т.
Неогеновий (Neogene)	Пліоцен (Pliocene)	Піацензій (Piacenzian)	3,600 - 2,58 млн.р.т.
		Занклій (Zanclean)	5,333 - 3,600 млн.р.т.
	Міоцен (Miocene)	Месіній (Messinian)	7,246 - 5,333 млн.р.т.
		Тортоній (Tortonian)	11,62 - 7,246 млн.р.т.
		Серравалій (Serravallian)	13,82 - 11,62 млн.р.т.
		Лангій (Langhian)	15,97 - 13,82 млн.р.т.
		Бурдігалій (Burdigalian)	20,44 - 15,97 млн.р.т.
Аквітаній (Aquitanian)	23,03 - 20,44 млн.р.т.		
Палеогеновий (Paleogene)	Олігоцен (Oligocene)	Чатій (Chattian)	28,1 - 23,03 млн.р.т.

Неогеновий період складається з двох епох: Міоцену (23,03 - 5,33 млн.р.т) і Пліоцену (5,332 - 2,588 млн.р.т.). Ранній Міоцен – 23,03 – 15,96 млн.р.т., середній Міоцен – 15,96 – 11,62 млн.р.т., пізній Міоцен – 11,62 – 5,33 млн.р.т.

Розташування континентів

Міоцен - був дуже неспокійною епохою. Продовжувалось формування багатьох гірських систем: Альп, Гімалаїв, Кордильєр. Так, через зіткнення Індійської платформи з Азією піднялись Гімалайські гори: підняття почалось ще в Олігоцені Палеогенового періоду; другим етапом їх підняття - став Міоцен Неогенового періоду.



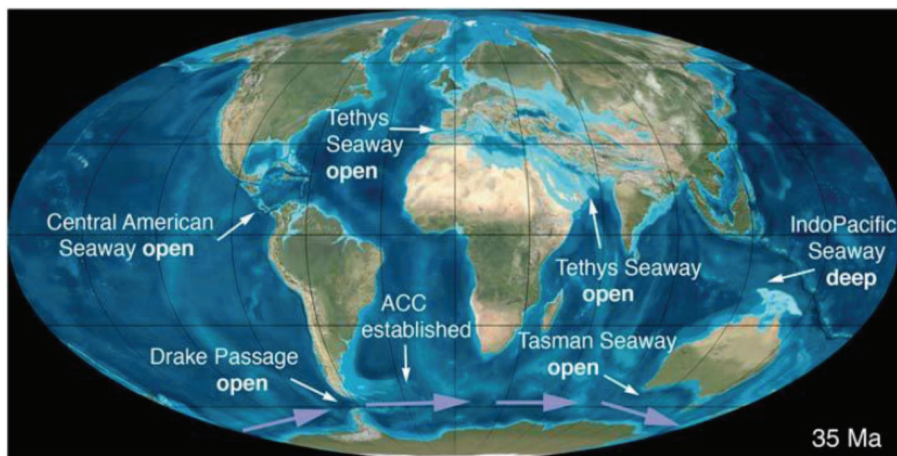
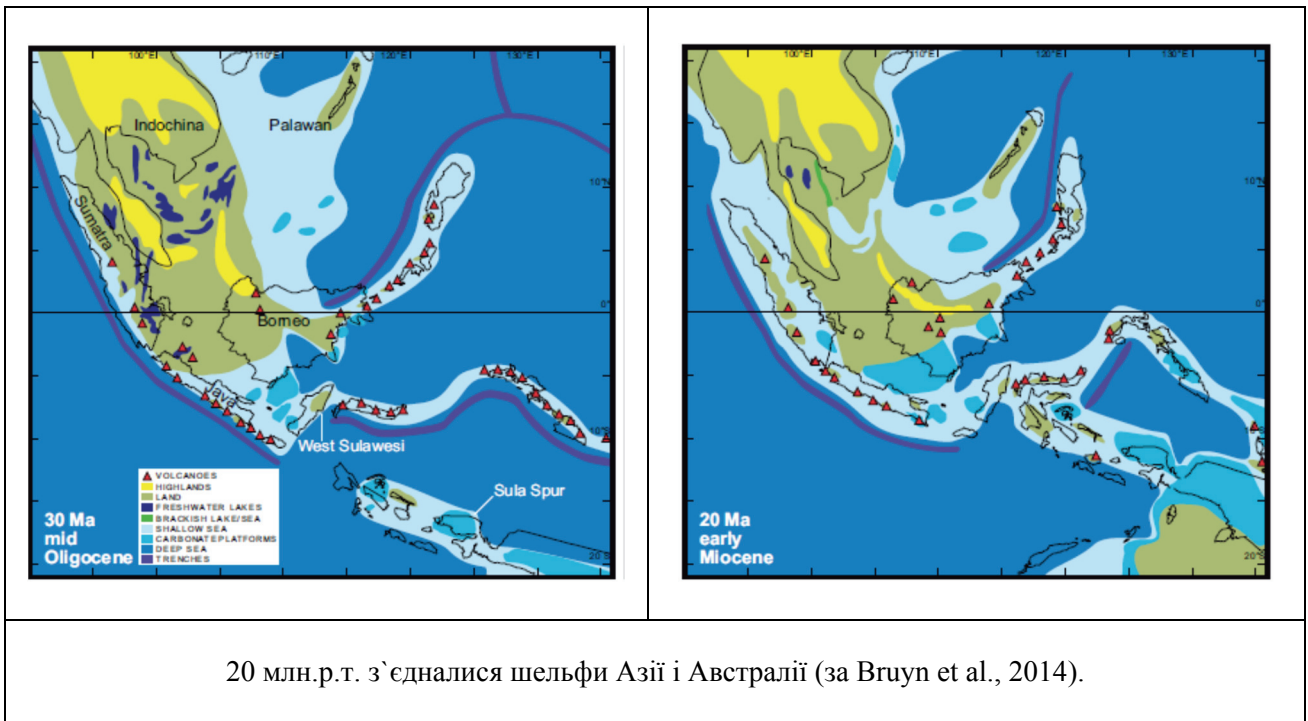
Розташування континентів і розповсюдження покривного зледеніння в Неогеновому періоді, 20 млн.р.т. (за http://www.lenta-vremeni.ru/maps/Pleistocene-moll_NL.jpg).

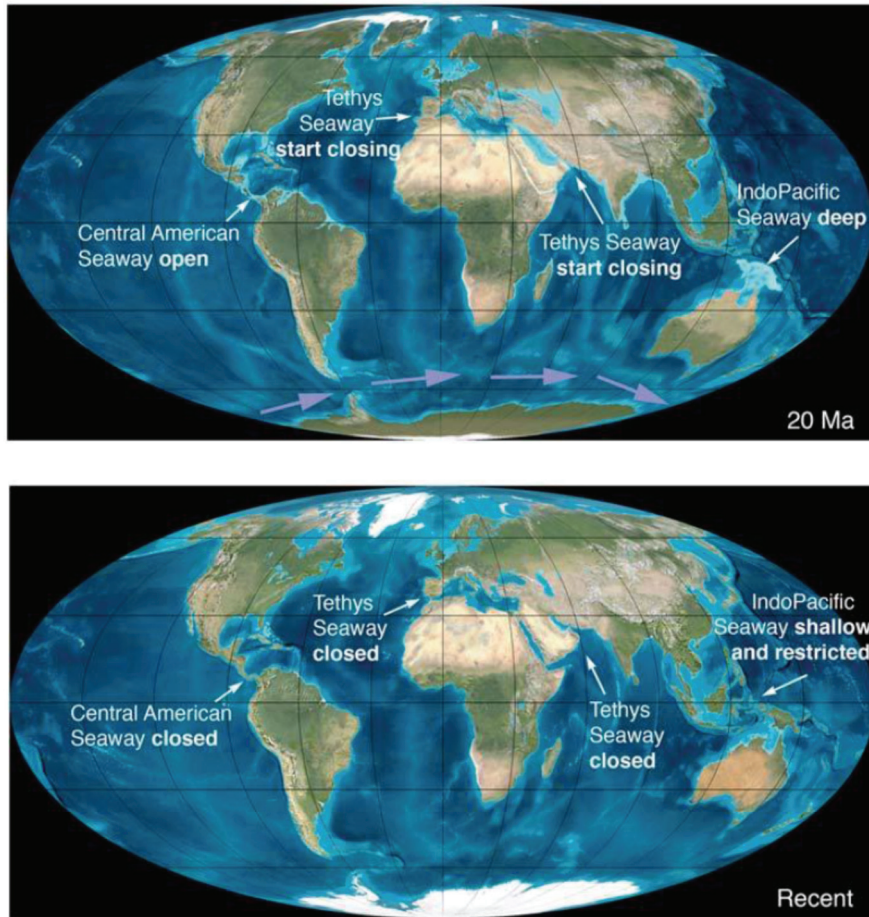
Продовжували підніматись Кордильєри. Кордильєри Північної Америки почали формуватись ще в Юрському періоді Мезозойської ери. Південно-Американські Кордильєри (Анди) почали підніматись в кінці Крейди. *NB: Кордильєри і Анди ростуть досі через зіткнення Американської платформи з Тихоокеанічною платформою.

Продовжували підніматись Альпи. Альпи почали формуватись ще в Крейдяному періоді Мезозойської ери. Але, найбільш інтенсивне їх підняття йшло в Палеогеновому - Неогеновому періодах Кайнозойської ери. Альпи піднялись через зіткнення Африканської + Аравійської плит з Євразією.

Закриття основних океанічних шляхів. Приблизно 20 млн.р.т. три основні екваторіальні океанічні шляхи: морський шлях Tetic (Tethys Seaway) між Європою і Афро-Аравійською плитою, Індійсько-Тихоокеанічний шлях (Indo-Pacific Seaway) між Азією і Австралією і Центрально-Американський морський шлях (Central American Seaway) між Північною і Південною Америками - були відкритими. В наслідок руху літосферних плит в інтервалі 20 млн.р.т. і до сьогоднішнього дня - ці три водні шляхи закрились або стали обмежено доступними, що значно інгібувало екваторіальний водообмін між Тихим, Атлантичним і Індійським океанами (за Steeman et al., 2009).

Закриття Індійсько-Тихоокеанічного морського шляху. В середньому Олігоцені, приблизно 30 млн.р.т., між Азією і Австралією розташовувалася система островів і ще зберігався глибинний водообмін між Індійським і Тихим океанами. Однак, вже в пізньому Олігоцені 25 млн.р.т. - глибинний водообмін був дуже обмежений, а в ранньому Міоцені, приблизно 20 млн.р.т., з'єдналися шельфи Азії і Австралії. При цьому між Індійським і Тихим океанами глибинний водообмін повністю припинився і зберігся тільки поверхневий водообмін (за Bruyn et al., 2014).



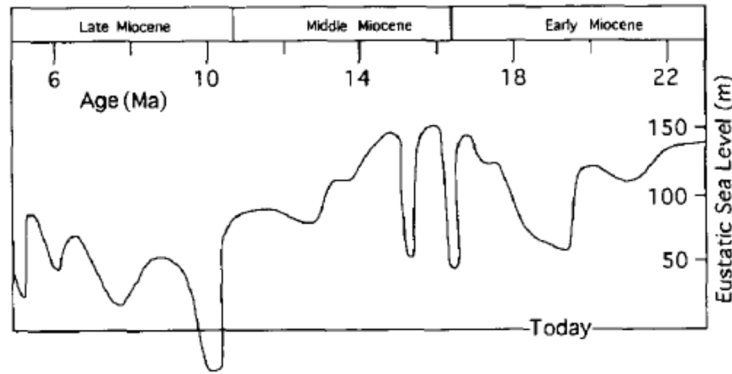


Карта, яка відображає час відкриття і закриття основних морських шляхів: 35 млн.р.т. - між Антарктидою і південною Америкою відкрилась протока Дрейка (Drake Passage), а між Антарктидою і Австралією відкрився Тасманійський морський шлях (Tasmanian Seaway) до величин, достатніх для забезпечення Антарктичної циркуляційної течії; приблизно 20 млн.р.т. три основні екваторіальні океанічні шляхи (Tethys Seaway, Indo-Pacific Seaway і Central American Seaway) були відкритими; в інтервалі 20 млн.р.т. і до сьогоднішнього дня - ці три водні шляхи закрились або стали обмежено доступними, що значно інгібувало екваторіальний водообмін між Тихим, Атлантичним і Індійським океанами. Зокрема, морський шлях Тетіс закрився приблизно 14 млн.р.т, це припинило глибоководний обмін між Індійським і Атлантичним океанами і призвело до значного похолодання клімату; глибоководний обмін через Індо-Тихоокеанічний морський шлях припинився 20 млн.р.т., при цьому залишився лише поверхневий водообмін між Індійським і Тихим океанами в акваторії між Австралією і Азією (за Steeman et al., 2009).

Міоценові трансгресії і регресії рівня моря

У ранньому Міоцені рівень моря підвищився через танення льодовиків. Міоценова трансгресія моря призвела до появи великої кількості епіконтинентальних мілководних морів. В кінці Міоцену рівень моря знизився через зростання обсягу льодовиків в приполярних районах. Зниження рівня моря призвело до обміління, фрагментації або зникнення багатьох епіконтинентальних морів. Зокрема, до оголення дна древнього епіконтинентального моря в південній Австралії (Nullarbor Plain) і т.н.

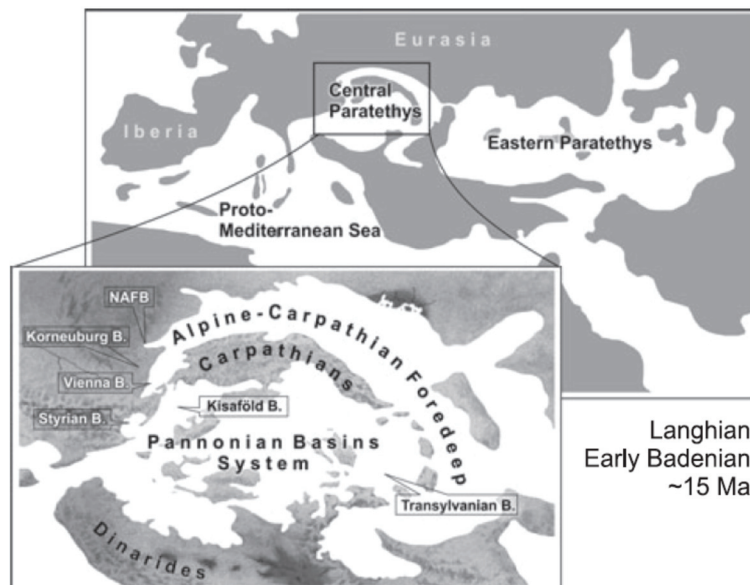
В Пліоцені в епоху Пліоценового потепління і танення льодовиків, приблизно 3 млн.р.т., відбулось незначне зростання рівня моря. Проте, подальше зниження температур і поширення льодовиків сприяло різкому зниженню рівня моря.



Зміни рівня моря в Міоцені в порівнянні з сучасним рівнем моря (цитовано за Flower & Kennett, 1994)

Епіконтинентальні моря Неогену. В середньому Міоцені завдяки зростанню рівня моря на континентах існували великі епіконтинентальні моря: а) в басейнах річок Амазонки (Південна Америка), Парани (Південна Америка), Янцзи (Китай), Гангу (Індія); б) в зоні контакту шельфів Африки-Аравії і Європи; в) на півдні Австралії і т.н.

*NB! Тетіс - древній океан, який існував в Мезозойську еру між древніми континентами Гондвана і Лавразія. Реліктами цього океану є сучасні Середземне, Чорне і Каспійське моря. Після розколу Гондвани, Африка (з Аравією) і Індостан почали рухатися на північ, стискаючи Тетіс до розмірів Індо-Атлантичного моря. Приблизно 50 млн.р.т. Індостан вклинився в Євразію, зайнявши сучасне положення. З'єднався з Євразією і Афро-Аравійський континент (в районі Іспанії та Оману). Зближення материків викликало підйом Альпійсько-Гімалайського гірського комплексу (Піреней, Альпи, Карпати, Кавказ, Загрос, Гіндукуш, Памір, Гімалаї), який відокремив від Тетіса північну частину - Паратетіс (або Неотетіс) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Палеогеографія Середземноморського регіону. Середній Міоцен, 15 млн.р.т. Де: NAFB - North Alpine Foreland Basin. Західне море Тетіс або Прото-Середземне море (the Proto-Mediterranean Sea) з'явилося на кордоні між Еоценом і Олігоценом в результаті зростання Альпійського острівного ланцюга, який став географічним бар'єром. У ранньому і середньому Міоцені в Центральній Європі розташовувалося море Центральний Паратетіс. Однак, вже в кінці середнього Міоцену зв'язок Центрального Паратетіса з сусідніми морями сильно звужився і, приблизно 11,6 млн.р.т. західна частина цього моря була ізолювана з утворенням озера Паннон (Lake Pannon) в межах басейну Паннотія (the Pannonian Basin system) (цитовано за Harzhauser et al., 2007).

Мега-болотна система Пebaс (the Pebas Mega-Wetland System) в Західній Амазонії в Міоцені. Початок трансконтинентального дрeнування Амазонки. Мега-болотна система Пebaс (the Pebas Mega-Wetland System) в Західній Амазонії сформувалася на початку Міоцену, приблизно 23 млн.р.т. в зв'язку з посиленням підйому Анд. Ця болотна система займала площу понад 1 млн.км.кв. і складалася з озер, заток, боліт і річок, які дрeнувались в напрямку Карибського басейну. Болотна система Пebaс проіснувала до епохи 10,5 млн.р.т. - коли, внаслідок подальшого підняття Анд, почалося трансконтинентальне дрeнування річки Амазонки (цитовано за Salas-Gismondi et al., 2015). На території болотної системи Пebaс сформувалася дивовижна флора і фауна, багато представників якої вимерли після початку трансконтинентального дрeнування Амазонки.

Аналіз показав, що деякі групи організмів, які мешкали на території болотної системи Пebaс, були занесені з моря і потім адаптувалися до прісноводного способу життя. Наприклад, морські рачки-остракоди *Pellucistoma curupira* з прибережних вод Карибського басейну по системі водних шляхів проникли в болотну систему Пebaс і адаптувалися до болотних умов життя (до нестачі кисню і низького рівня солоності води). Морфологічно адаптації до нових умов проживання проявилися в карликових розмірах і тонкій раковині болотних остракод в порівнянні з їх морськими родичами (за Gross et al., 2016).



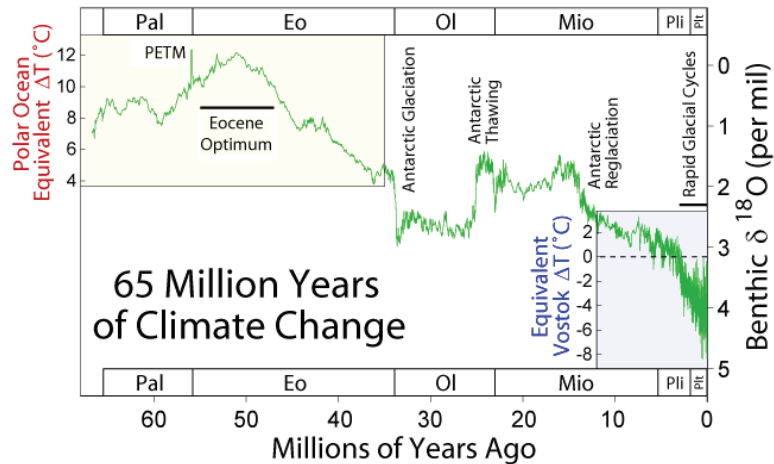
Палеогеографія Карибського басейну і Південної Америки в Міоцені (цитовано за Gross et al., 2016).

Клімат

В пізньому Палеогені було зареєстроване дуже сильне похолодання - почалось зледеніння Антарктиди. Однак, наприкінці Палеогену – початку Неогену на Землі потепліло

на +2⁰C +3⁰C, що призвело до танення Антарктичних покривних льодовиків. Одні дослідники вважають, що потепління на межі Олігоцен-Міоцен було викликано посиленням парникового ефекту. Інші - доводять, що потепління було запущено не парниковим ефектом: зростання концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі було наслідком потепління, а не його причиною.

В Неогені посилювався підйом Альп, Гімалайських гір, Кордильєр. Ймовірно, що першопричиною підвищення температури навколишнього середовища на межі Палеогену-Неогену стало підвищення напружень стискання в земній корі. Результатом цих напружень став подальший підйом гірських систем, що надалі зняло напруження і знизило температуру навколишнього середовища. Однак, занадто різкий підйом кривої температур свідчить про те, що крім ендегенних процесів в надрах Землі, зростання температур було спровоковане накладенням додаткових факторів (зміна характеру океанічних течій і т.п.).



Зміни температур навколишнього середовища в Палеогені-Неогені. Де: по осі ОХ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ – температура навколишнього середовища, ⁰C; Pal – Палеоцен; Eo – Еоцен; Ol – Олігоцен; Mio – Міоцен; Pli – Пліоцен; PETM – Палеоцен-Еоценовий термальний максимум; Eocene Optimum – Еоценовий температурний оптимум; Antarctic Glaciation – гляціація Антарктики; Antarctic Thawing – танення льодовиків Антарктики; Antarctic Reglaciation – повторна гляціація Антарктики; Rapid Glacial Cycles – швидкі гляціальні цикли (за http://evolv.ho.ua/All_palaeotemps.png).

Потепління наприкінці Палеогенового - початку Неогенового періоду призвело до міграції холодолюбивих організмів у високі широти і до зростання продуктивності екосистем. Прискорилося розмноження організмів, що призвело до перенаселення екосистем, яке, в свою чергу, запустило процес посиленого видоутворення внаслідок внутрішньовидової та міжвидової конкуренції організмів.

Однак, вже 14 млн.р.т. різко почалось похолодання клімату - температура навколишнього середовища досить різко знизилась на 7⁰C (т.зв. середньо-Міоценовий кліматичний перехід, 14,2 – 13,8 млн.р.т.). Вся Антарктида вкрилась крижаним щитом. Причиною різкого похолодання стала зміна характеру океанічних течій, викликана тектонічними рухами земної кори + підняття гірських систем зменшило напруження стискання в земній корі, що знизило температуру навколишнього середовища.

У чому полягали зміни характеру океанічних течій, що сприяли зниженню температури навколишнього середовища? Приблизно 14 млн.р.т. через закриття океану Тетіс між Європою та Африкою-Аравією припинився глибоководний водообмін між Індійським і Атлантичним океанами. При цьому, згідно одних даних, 15-14 млн.р.т. відбулось змикання тільки шельфів означених літосферних плит, згідно інших даних – мало місце повне припинення водообміну через океан Тетіс між відповідними океанами. Приблизно цим же часом датується закриття Берингової протоки між Азією та Північною Америкою. Крім цих подій мали місце ще ряд тектонічних рухів, які вплинули на загальний характер течій у Світовому океані. Вважається, що саме в цей час сформувався сучасний тип океанічних течій - т.зв. конвеєр Брокера.

Приблизно 3,5 млн.р.т. через підводний вулканізм сформувався Панамський перешийок. Це порушило переміщення вод з Атлантичного океану в Тихий океан - і ще більше знизило

температуру навколишнього середовища. Крім того - це призвело до формування сухопутного моста між Північною і Південною Америками і забезпечило обмін флори і фауни між цими континентами з подальшим витісненням південно-американських видів північно-американськими (приблизно 3 млн.р.т.).

3 млн.р.т. подальше похолодання клімату призвело до формування покривних льодовиків в Північній півкулі в Гренландії.

В середньому Міоцені сформувався конвеєр Брокера. Найважливіша частина «конвеєра», або «петлі», Брокера (по імені американського дослідника Уоллеса Брокера (Wallace Smith Broecker), який описав дане явище в кінці 80-х років XX століття), - наймогутніший (такий, що приблизно в 100 разів перевищує стік Амазонки) потік води, який рухається по Атлантичному океану з півдня на північ на глибині близько 800 м.

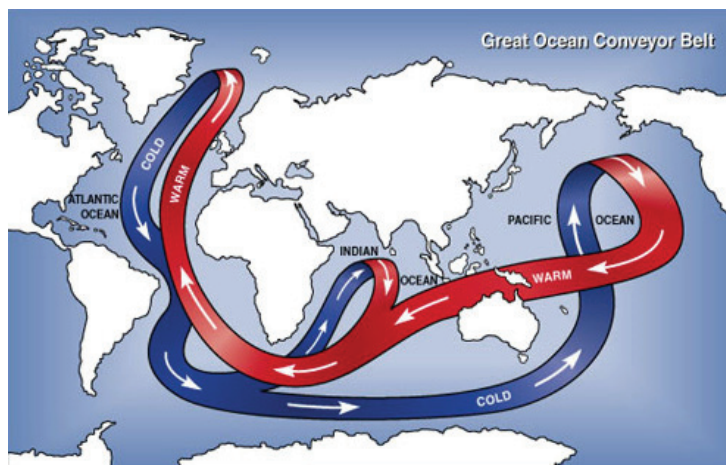


Схема глобального колообігу океанічної води: червоним кольором виділена маса теплої води, синім – холодної води, яка рухається на більшій глибині (за www.anl.gov). NB! Зверніть увагу: в середньому Міоцені між Азій і Австралією залишився лише поверхневий водообмін між Тихим і Індійським океанами (<http://elementy.ru/news/430340>).

На широті Ісландії цей потік підіймається до поверхні (місцеві вітри тут зганяють поверхневу воду) і дуже сильно охолоджується (в зимовий час з $+10^{\circ}$ до $+2^{\circ}$ C), а тепло, яке ним віддається - визначає надзвичайну м'якість зим на півночі Європи. Охолоджена і внаслідок цього значно важча вода (яка і так характеризувалась підвищеною солоністю, а отже - і щільністю) «тоне» - опускається вниз майже до самого дна, де починає свій зворотний шлях на південь. Ця течія, тепер вже холодна, перетинає екватор, обігнувши Африку, повертає на схід, дає відгалуження на північ в Індійському океані (де підіймається до поверхні), а потім обігнувши з півдня Австралію і Нову Зеландію, направляється на північ Тихого океану, де також підіймається до поверхні.

*NB! У разі інтенсивного танення льодовиків Гренландії, прісна вода, яка буде надходити в море, розбавить ту масу солоної води, що рухалася з півдня, і вода ця, ставши менш щільною, перестане «тонуть». Конвеєр Брокера зупиниться, а в Європі почнеться сильне похолодання на багато років. Коли Гренландія перестане танути, конвеєр відновить свою роботу. В історії Землі таке траплялось вже не раз (<http://elementy.ru/news/430340>).

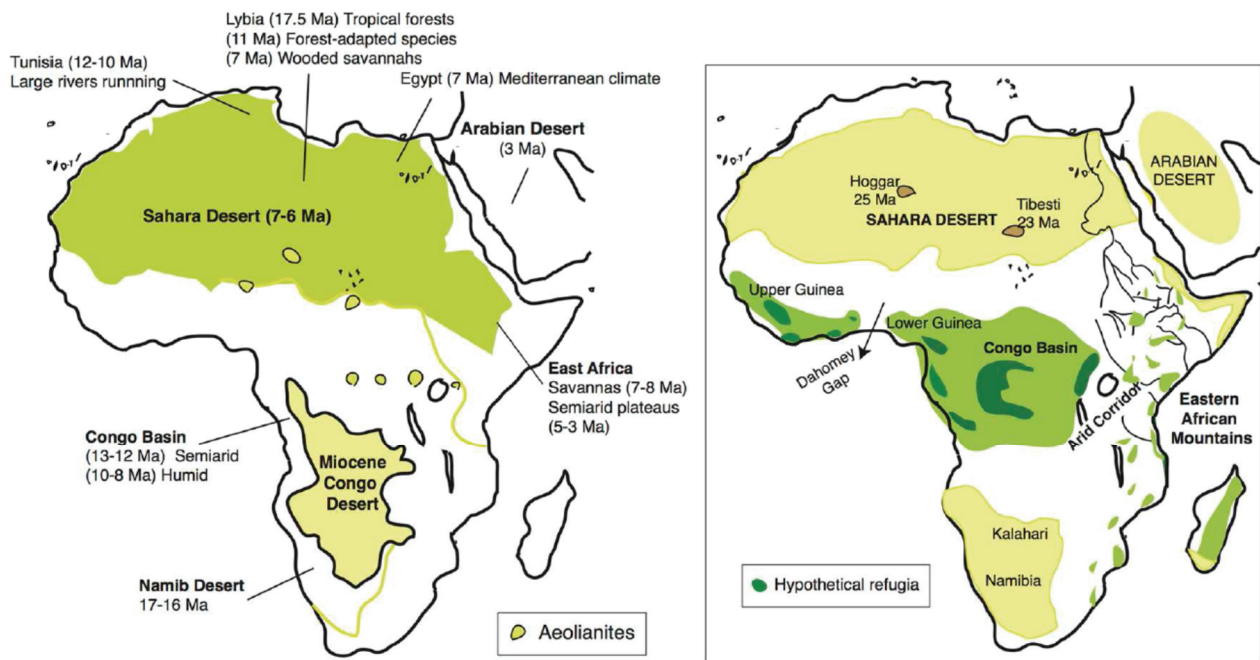
Аридифікація Сахари була викликана закриттям океана Тетіс в пізньому Міоцені.

Загальновизнаним вважається той факт, що пустеля Сахара сформувалась не раніше 3 - 2 млн.р.т. згідно з геологічними даними, які показують значну аридифікацію Північної Африки під час четвертинної епохи зледеніння. До цього рівень аридності Північної Африки контролювався головним чином Африканськими літніми мусонами, інтенсивність яких корелювала з циклами прецесії орбіти Землі. Гляціація Північної півкулі сильно вплинула на Африканські літні мусони і звідси був зроблений висновок про опустелювання Сахари в

інтервалі 3 - 2 млн.р.т. Однак, нещодавно були знайдені піщані дюни віком 7 млн.р.т. Zhang Z. з колегами (2014) використовуючи кліматичну модель, встановили, що в Тортонську епоху (Tortonian Stage), приблизно 11 - 7 млн.р.т. в пізньому Міоцені, був вирішальний період, який запусив аридифікацію Північної Африки і появу пустелі Сахара. Автори дослідження показали, що Африканські літні мусони катастрофічно ослабли під час стиснення океану Тетіс в Тортонії, що дозволило аридним пустельним умовам поширитись в Північній Африці. Крім того, зменшення розмірів океану Тетіс посилює чутливість Африканських мусонів до орбітальних параметрів Землі, які стали основним пусковим механізмом розширення Сахари (за Zhang et al., 2014).

Аридифікація Африки. Палеоценова Африка (66 - 56 млн.р.т.) була переважно вологою і теплою і характеризувалася потужною диверсифікацією західно-африканської флори. Глобальне зростання температур в Еоцені (56 - 33,9 млн.р.т.) призвело до посилення аридності в Центральній Африці, з мозаїкою дощових лісів-саван в регіоні Конго. Потім почалось глобальне зниження температур на кордоні Еоцену-Олігоцену (33,9 млн.р.т.), що сприяло аридифікації і масовому вимиранню біоти, проте - не змінило композицію біомів. У ранньому Міоцені (23 - 16 млн.р.т) клімат був теплим і вологим, з повсюдним поширенням дощових лісів - від півночі Сахари до Південної Африки.

Середній Міоцен (16 - 11,6 млн.р.т.) став періодом основних змін клімату і топографії в Африці: градуальний підйом Східної Африки, закриття морського шляху океану Тетіс, експансія льодовиків Антарктиди - все це призвело до посилення аридифікації, хоча, слід зазначити, що цей процес не відрізнявся однорідністю уздовж континенту. Геологічні і палеонтологічні дані свідчать про те, що регіони, аридні сьогодні (північна Африка, Пустеля Наміб і ін.) - були в цей період більш вологими ніж, сьогодні, тоді як інші регіони - вологі сьогодні (наприклад, регіон басейну Конго) - були більш посушливими.



Основні кліматичні події в Африці в Неогеновому періоді. Зліва: Ранній Неоген - центральна Африка була більш аридною, ніж Північна Африка з пустельним регіоном в басейні Конго. Опустелювання почалось на південному заході Африки в середньому Міоцені в напрямку на схід і на північ континенту і завершилось формуванням пустелі Сахара. Центральна Африка навпаки - стала тропічною в результаті підйому східної Африки. Справа: схематичний розподіл сучасних поясів рослинності, який показує положення основних сучасних пустель і дощових лісів. The Rand Flora лінії рослин займають прикордонні регіони, які не є ні пустелями, ні дощовими лісами, іноді - в гірських місцевостях північно-африканської Сахари (тобто Tibesti і Massifs) (цитовано за Pokorny et al., 2015).

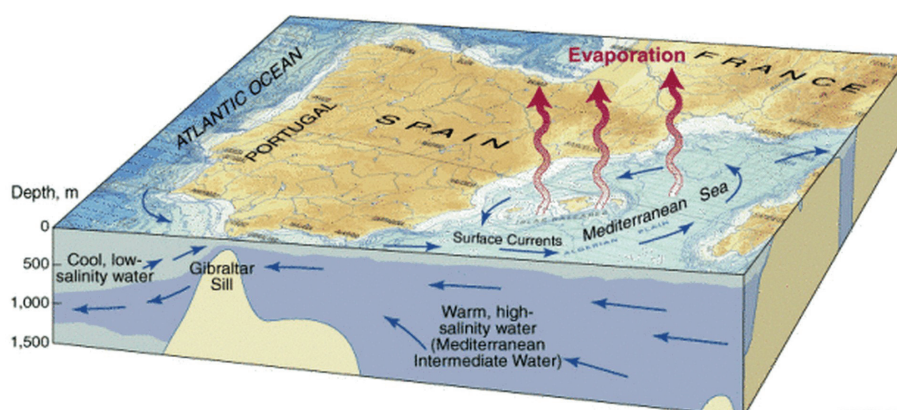
Опустелювання почалося на південному заході (пустеля Наміб) приблизно 17 - 16 млн.р.т. і поширилося на схід і північ континенту. У Південній Африці тропічна і субтропічна рослинність була заміщена деревною саваною протягом середнього Міоцену. У Північній Африці найбільш ранні свідчення аридіфікації клімату в регіоні Сахари датуються пізнім Міоценом близько 7 - 6 млн.р.т. У Центральній Африці, напіваридна пустеля (т.зв. «Міоценова пустеля Конго») займала цей регіон до середини Міоцену (13 - 12 млн.р.т.), коли Східно-Африканське підняття і подальше опускання території призвели до встановлення дренажу річки Конго і до загального підвищення вологості клімату («тропікалізація»).

У пізньому Міоцені (8 - 7 млн.р.т.) під час нового періоду тектонічної активності в Східній Африці відбулось підняття Східних дугових гір (the Eastern Arc Mountains) і височин на заході Центральної Африки (Камерунська вулканічна лінія), що сприяло подальшому посиленню посушливості клімату і розширенню площ, які займали савани і луки в цих регіонах. Підняття територій досягло свого максимуму в Пліо-Плейстоцені і призвело до формування Ефіопського нагір'я і до опустелювання низинних територій в т.зв. Африканському Розі (the Horn of Africa) (цитовано за Pokorny et al., 2015).

Пізній Міоцен. Спустелювання Патагонії пов'язано не тільки з підйомом Анд.

Вважається, що Патагонські степи, які страждають від нестачі вологи, сформувались приблизно 15 - 12 млн.р.т. через підняття Південних Анд. Однак, згідно з фосиліями, цей висновок не є повним. Palazzesi L. з колегами (2014) оцінили кліматичні умови і багатство рослин в інтервалі 10 - 6 млн.р.т. на підставі аналізу фосилізованого пилку і спор рослин в депозитах Патагонії. Проведений авторами роботи аналіз виявив мезотермальний клімат з середніми температурами найбільш холодного часу року в інтервалі $+11,4^{\circ}\text{C}$ - $+16,9^{\circ}\text{C}$ (сьогодні - приблизно $+3,5^{\circ}\text{C}$) і з річними опадами рідко нижче ніж 661 мм (сьогодні - 200 мм на рік). В цьому часовому інтервалі пізнього Міоцену виявлена різноманітна флора, в порівнянні з сьогоdnішнім днем на одній і тій же широті. Ця різноманітність є зрівняною з сьогоdnішнім різноманіттям на відстані 2000 км на північний схід Бразильського узбережжя. На підставі отриманих даних авторами роботи був зроблений висновок про те, що спустелювання Патагонії було пов'язано не тільки з підйомом Анд (за Palazzesi et al., 2014).

Мессінська сольова криза в Середземному морі в пізньому Міоцені. Мессінський пік солоності - геологічна подія в історії Середземного моря, в ході якої відбулося кілька (за сучасними уявленнями, вісім) циклів його часткового або практично повного висихання наприкінці Міоцену, 5,96 - 5,33 млн.р.т. (Мессінський ярус).



Причина Мессінського піку солоності - уход води з Середземного моря. Причини: а) або гляціо-евстатичне зниження рівня моря через формування льодовиків в приполярних регіонах; б) або тектонічне ізолювання Середземного моря від водообміну з океаном (за <http://www.yaplakal.com/forum2/st/25/topic838949.html>).

Можливі причини відходу води з Середземного моря: а) або гляціо-евстатичне зниження рівня моря через формування льодовиків в приполярних регіонах; б) або тектонічне ізолювання Середземного моря від водообміну з океаном. Висихання Середземного моря відбувалося за час порядку тисячоліття, а наповнення - за місяці; в деяких місцях розрахункова швидкість наростання рівня води повинна була складати близько 10 м/добу. Клімат на оголеному дні моря невідомий, на Землі немає порівнянних місць. Немає навіть згоди в тому, чи висихало море повністю; найбільш ймовірно, що як мінімум 3 - 4 сильносолоних озера залишалися на його дні (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Загальна характеристика біоти Неогенового періода

Формування сухопутних мостів між Африкою та Європою, між Азією та Північною Америкою - сприяло обміну біотою між даними материками. Так, по сухопутному мосту з Північної Америки до Азії мігрували коні. Цікаво відзначити, що у Плейстоцені в Північній Америці коні вимерли і згодом були завезені з Європи іспанськими колонізаторами. З Африки в Європу, а потім в Азію і Північну Америку мігрували мастодонти. З Азії до Африки і в Північну Америку мігрували жирафові, носороги і т.н.

Приблизно 14,8-14,5 млн.р.т. відбулось середньо-Міоценове вимирання наземних та водних видів (Middle Miocene disruption). Причини вимирання: а) зниження температури навколишнього середовища; б) посилення посушливості клімату через зниження температур; в) прискорене старіння і вимирання видів через стресові умови навколишнього середовища.

Потім, в період 11,6 - 5,3 млн.р.т. послідував спалах видоутворення у холодо- і посухостійких груп рослин і тварин. Так, з'явилося багато нових груп серед нототенієвих риб Антарктиди. Цікаво відзначити, що білки-антифризи, які перешкоджають утворенню крупних кристалів льоду в клітинах, нототенієві риби придбали ще 42-22 млн.р.т., але диверсифікація цієї групи відбулась значно пізніше. Мабуть, для цього потрібні були певні умови. В цей же часовий інтервал відбулась диверсифікація ведмедів, китів та інших груп організмів.

У період 7-6 млн.р.т. в тропіках трави з C4-типом фотосинтезу, які економно використовують вуглекислий газ і воду, витіснили рослини з C3-типом фотосинтезу. Причини: посушливість клімату і низький парціальний тиск вуглекислого газу в навколишньому середовищі. Оскільки C4-рослини в клітинних стінках містять кремній і тому є дуже жорсткими, то розмноження цих рослин призвело до зміни фаун трав'янистих тварин.

Рослини з C4-типом фотосинтезу з'явилися ще в Палеогені при критичному для C3-рослин зниженні рівня вуглекислого газу в навколишньому середовищі (нижче 500 ppm) (після Еоценового похолодання приблизно 35 млн.р.т. вміст CO₂ в атмосфері різко знизився, оскільки при низьких температурах вуглекислий газ поглинається водами океану, який є самими потужним резервуаром CO₂ на Землі). Однак, для того, щоб поширитись в екосистемах, рослинам з C4-типом фотосинтезу знадобилося більше 20 млн. років! Чому? Посилення посушливості клімату призвело до поступового вимирання лісів, які замістились на біомі відкритих просторів. А оскільки ефективність харчування C4-рослин вище, ніж C3-рослин, то за рахунок більш швидкого росту вони просто раніше ніж C3-рослини зайняли екологічні ніши, які звільнились. Нещодавні дослідження показали, що наприкінці Міоцену через посухи і масштабні лісові пожежі звільнялись відкриті простори в тропіках і субтропіках. А рослини з C3-типом фотосинтезу вище певного порогу температури і при певних порогових значеннях концентрації вуглекислого газу в атмосфері - замість фотосинтезу переходять до фотодихання. Таким чином, в жарких умовах і при нестачі CO₂ в навколишньому середовищі - рослини з C4-типом фотосинтезу виявляються більш успішними, ніж рослини з C3-типом фотосинтезу.

*Аналогічним чином в Крейдяному періоді: а) покритонасінні рослини більш швидко займали вільні екологічні ніші, ніж голонасінні рослини; б) двостулкові молоски рудисти більш швидко займали вільні екологічні ніші, ніж коралові поліпи і т.н.

*NB: до рослин з C4-типом фотосинтезу відносяться: кукурудза, цукровий очерет, сорго, просо, осоки та ін. В цілому на Землі сьогодні домінують трави з C3-типом фотосинтезу. Однак, в тропіках і субтропіках - їх витіснили C4-трави.

В Азії ще в Палеогені, приблизно 50 млн.р.т., у групі парнокопитних трав'янистих з'явилися тварини, які жують жуйку (серед сучасних тварин - це верблюдові і жуйні - жирафи, олені, буйволи, бізони, антилопи, газелі, бики та ін.). Жування жуйки полегшило перетравлювання жорсткої рослинної їжі. У Неогеновому періоді ці тварини по сухопутних мостах між континентами розселилися по всій Земній кулі. Однак масово жуйні і верблюдові поширилися наприкінці Міоцену - в Пліоцені, тобто тоді, коли в тропіках і субтропіках замість вигорілих через засухи лісів поширилися жорсткі трави з C4-типом фотосинтезу.

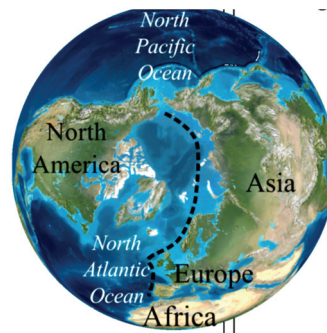
2 млн.р.т. в скупченні зірок Scorpius - Centaurus стався вибух наднової зірки, випромінювання від якої спровокувало вимирання багатьох видів на Землі.

Водорості

Поява в Міоцені бурих водоростей родини Фукусові (*Fucaceae*) (клас Бурі водорості) і їх розселення з Тихого океану в Атлантичний через Арктику. Водорості родини Фукусові (клас Бурі водорості) з'явилися в Тихому океані в Міоцені, приблизно 19,5 – 7,0 млн.р.т., від сестринських таксонів, які мешкали в водах Австралії. Перші Фукусові змогли колонізувати північну частину Тихого океану завдяки глобальному зниженню температур 14 – 12 млн.р.т., що сприяло перетинанню екваторіального термального бар'єру цією групою водоростей.



Таломі фукусових водоростей *Fucus distichus* (<https://ru.wikipedia.org/wiki>).

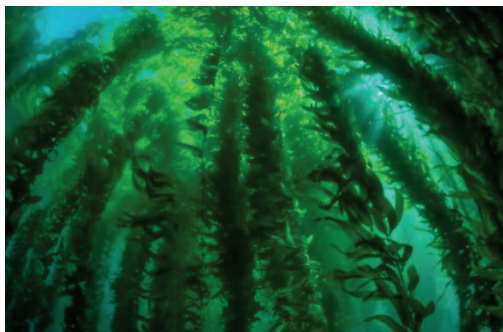


Транс-Арктичне розселення бурих водоростей родини Фукусові. Палеореко́нструкція розташування континентів в Плейстоцені (за Cánovas et al., 2011).

Cánovas F.G. з колегами (2011) було виявлено, що подальша диверсифікація Фукусових супроводжувалася багаторазовим транс-Арктичним розселенням цієї групи водоростей: в ході перших трьох подій представники Фукусових мігрували з Тихого океану в Атлантичний (Міоцен-Плейстоцен), а під час четвертої події – мало місце переселення ряду представників Фукусових в зворотному напрямку: з Атлантики в Тихий океан (в середньому Плейстоцені). При цьому усі події транс-океанічних міграцій Фукусових за часом співпадали з епохами розкриття Берингової протоки.

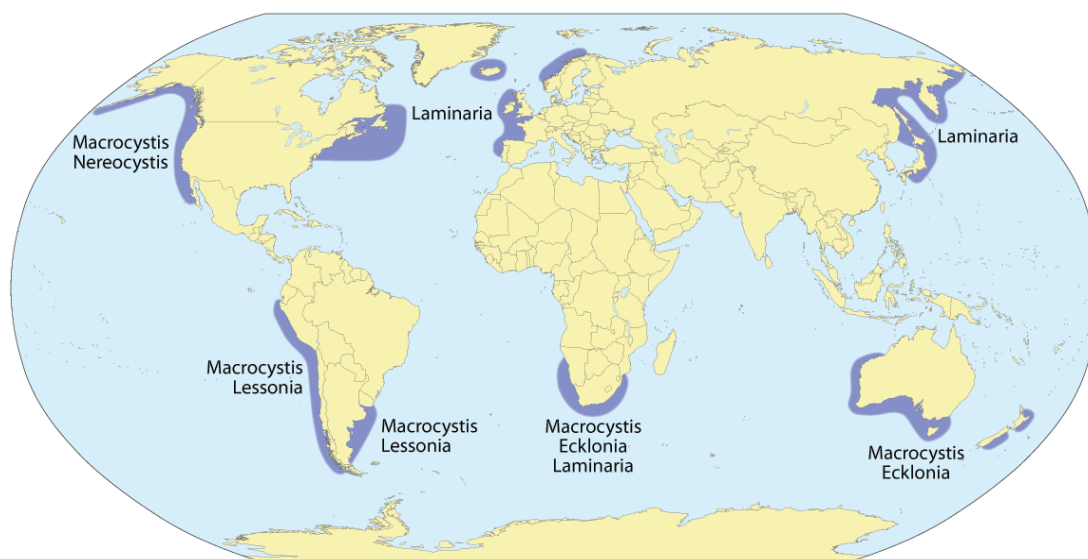
Проведений філогенетичний аналіз також показав, що дві з подій інвазії Фукусових в Атлантичний океан включали переходи у водоростей від гермафродитизму до роздільностатевого розмноження. Цікаво відзначити, що потім через деякий час в епоху Плейстоценових гляціацій, коли нові лінії бурих водоростей роду Фукус (*Fucus*) з Північних регіонів Атлантики розселилися в високі широти Південної Атлантики - це розселення супроводжувалося зворотнім переходом від роздільностатевого розмноження до гермафродитизму, оскільки в екстремальних умовах проживання саме такий тип розмноження забезпечує виживання популяції (за Cánovas et al., 2011).

Поява в Міоцені бурих водоростей родини Ламінарієві, які утворюють гігантські кельпові підводні ліси. В Міоцені, приблизно 23 - 5 млн.л.н., з'явилися гігантські бурі водорості, що формують підводні т.зв. кельпові ліси. Кельпові водоростеві ліси утворені бурими водоростями родини Ламінарієвих (*Laminariaceae*) і складаються з представників водоростей 30 різних родів. Представники цієї групи водоростей відрізняються незвичайною швидкістю росту: за добу вони виростають на пів-метра і в підсумку досягають в довжину до 30 - 80 м (водорості родів *Macrocystis* і *Nereocystis*).



Гігантські підводні кельпові ліси з бурих водоростей (kelp-forest) родини Ламінарієвих (*Laminariaceae*) (за https://yandex.ua/images/search?img_url).

*NB! Дослідження, проведені Rothman M.D. з колегами (2017), показали, що водорості роду Ламінарія (*Laminaria*) з'явилися в північній частині Тихого Океану приблизно 25 млн.р.т. і потім, після розкриття Берингової протоки, мігрували в два етапи в Північну Атлантику, приблизно 5,32 млн.р.т. Після чого розселилися в Європу, Середземномор'я (2,07 млн.р.т.) і в Південну Африку (дві хвили розселення, 1,34 і 0,87 млн.р.т., відповідно) (Rothman et al., 2017).



Сучасне розповсюдження підводних лісів з кельпових бурих водоростей родин *Laminaria*, *Macrocystis*, *Nereocystis*, *Lessonia*, *Ecklonia* (за https://en.wikipedia.org/wiki/Kelp_forest).

Коралові поліпи

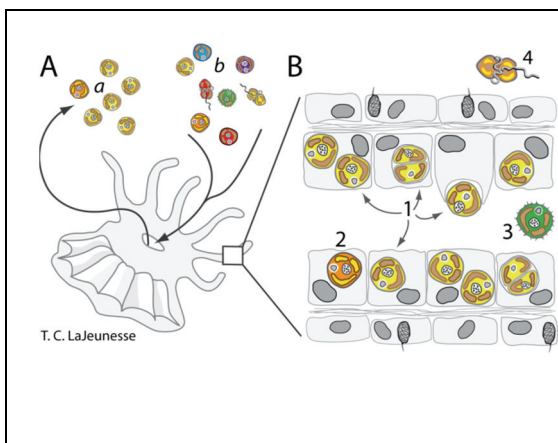
Пост-Міоценова адаптивна радіація коралових поліпів-рифобудівників була викликана кліматичними змінами і супроводжувалась диверсифікацією їх ендосимбіонтів-динофлагелят. Диверсифікація сучасних груп коралових поліпів-рифобудівників відбувалася в епохи глобального похолодання клімату. Відомо, що коралові поліпи в середині своїх клітин мають ендосимбіонтів – найпростіших динофлагелят, які здатні до фотосинтезу.

***NB!** Фотосинтезуючі найпростіші динофлагеляти роду *Symbiodinium* потрапляють в клітини коралового поліпа шляхом фагоцитозу і залишаються в середині клітин коралового поліпа в якості ендосимбіонтів, які завдяки фотосинтезу забезпечують свого господаря поживними речовинами. В несприятливих умовах існування – організм-господар вбиває свого симбіонта, оскільки в стресових умовах присутність ендосимбіотичного організму всередині клітин організму-господаря становить небезпеку для самого господаря. Після поліпшення умов існування – кораловий поліп шляхом фагоцитозу отримує нових динофлагелят-ендосимбіонтів.

Аналіз ДНК, проведений Thornhill D.J. з колегами (2014), показав, що динофлагеляти-ендосимбіонти сучасних груп коралових поліпів представлені великою кількістю видів і що це видове різноманіття бере свій початок від пост-Міоценової адаптивної радіації коралових поліпів - господарів цих ендосимбіонтів. Таким чином, диверсифікація динофлагелят-ендосимбіонтів визначається спеціалізацією організму-господаря, а спеціалізація господаря залежить від кліматичних умов (за Thornhill et al., 2014).

Диверсифікація сучасних клад симбіотичних динофлагелят роду *Symbiodinium* почалася в середньому Міоцені в умовах глобального похолодання клімату. Симбіотичні динофлагеляти, які належать до роду *Symbiodinium*, входять в асоціацію з багатьма мілководними безхребетними тваринами (з губками, кнідарієвими, молюсками) і найпростішими, що живуть в тропічних і субтропічних коралових екосистемах. Ці динофлагеляти здатні до фотосинтезу і часто об'єднуються загальною назвою «зооксантели» («*zooxanthellae*»).

Дослідження, проведені Pochon X. з колегами (2006), показали, що рід динофлагелят *Symbiodinium* з'явився в ранньому Еоцені, приблизно 50 млн.р.т., а усі події диверсифікації роду *Symbiodinium* відбувалися в епохи глобального похолодання клімату. Так, дивергенція клад А, В, D, E і G мала місце під час Еоценового похолодання. А основна диверсифікація сучасних клад *Symbiodinium* почалася в середньому - пізньому Міоцені, коли глобальні температури в океанах знизилися і циркуляція води в океанах змінилася внаслідок закриття океану Тетис і початку підйому Панамського перешийка. Отримані Pochon X. з колегами (2006) молекулярні дані підтверджують сучасні спостереження, які свідчать про негативний вплив потепління клімату на симбіоз динофлагелят з кораловими поліпами. Згідно ряду сучасних досліджень, корали спроможні вирішити цю проблему шляхом адаптації до більш термотолерантних симбіонтів. Однак, еволюційна історія роду *Symbiodinium* свідчить про те, що тривале підвищення температури води може призвести до значної редукації різноманітності представників *Symbiodinium*, а це створює серйозну загрозу різноманітності і виживанню коралових рифових екосистем (за Pochon et al., 2006).



В океані мешкають різні види динофлагелят роду *Symbiodinium* (на схемі клітини різних видів динофлагелят вказані різним кольором). Серед них виділяють: 1 - види-генералісти і види – специфічні для господарів – коралових поліпів (наприклад, для коралових поліпів, які мешкають на певних глибинах, при певних температурах і т.н.); 2 – види – опортуністи, які в стресових умовах витісняють симбіотичні види динофлагелят; 3-4 – несимбіотичні види динофлагелят (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Symbiodinium>).

***NB! Сучасна біоінвазія термотолерантних динофлагелят *Symbiodinium trenchii* з Індо-Тихоокеанічного регіону в Атлантичний океан.** В 2005 році з Індо-Тихоокеанічного регіону в

Атлантичний океан потрапили термотолерантні динофлагеляти *Symbiodinium trenchii*, які для коралових поліпів – рифобудівників Карибського регіону - виявились опортуністичними видами найпростіших-ендосимбіонтів. При підвищенні температури води вище місцевих оптимальних значень – ці динофлагеляти-опортуністи витіснили місцеві ендосимбіотичні види динофлагелят. Небезпека появи динофлагелят-вселенців з Індійського океану полягає в тому, що маючи таких ендосимбіонтів – Карибські коралові поліпи в двічі повільніше ростуть, що може привести до втрати рифової спільноти (за <http://22century.ru/global-threats/14296>).



Для коралових поліпів виду *Montastraea faveolata* вимушений симбіоз з динофлагелятами виду *Symbiodinium trenchii* означає уповільнення кальцифікації в два рази (за <http://22century.ru/global-threats/14296>).

Риби

Диверсифікація антарктичних Нототенієвидних риб (ряд Окунеподібні) в Міоцені в епоху різкого похолодання 14 млн.р.т. Одним з основних обмежень для виживання організмів в умовах низьких негативних температур - є формування кристалів льоду, які пошкоджують клітинні структури і викликають загибель організму. Синтез білків-антифризів запобігає формуванню в клітинах великих кристалів льоду, що захищає клітинні органели і мембрани від руйнування і сприяє виживанню організмів в умовах низьких негативних температур. У антарктичних нототенієвидних риб білки-антифризи з'явилися в результаті дуплікації + подальшої модифікації гена трипсिनогена (Chen et al., 1997).



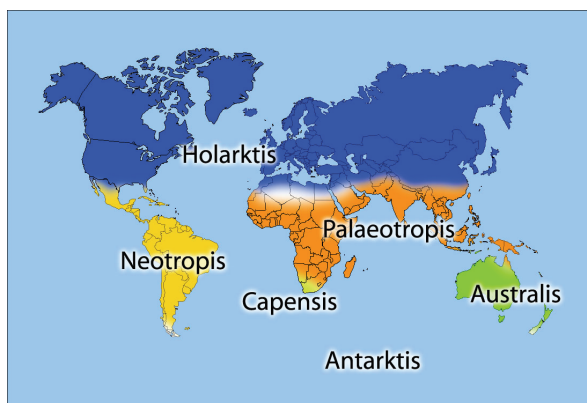
Trematomus bernacchii – представник нототенієвих антарктичних риб. У клітинах цих риб синтезуються білки-антифризи, які захищають риб від формування кристалів льоду і, відповідно, від загибелі (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Nototheriida>).

Дослідницька група Near T.J. з колегами (2012) отримала результати, згідно з якими білки-антифризи у нототенієвидних риб з'явилися ще в Еоцені Палеогенового періоду, в епоху сильного похолодання клімату, приблизно 35 млн.р.т., але вибухова диверсифікація групи почалася тільки в Міоцені Неогенового періоду, в епоху чергового глобального похолодання клімату, приблизно 12 млн.р.т. Автори даної роботи прийшли до висновку, що для вибухової диверсифікації групи крім появи такої ключової інновації, як білки-антифризи, необхідні також інші перебудови роботи організму, оскільки тільки комплекс адаптивних ознак дозволяє організмам заселяти нові екологічні ніші і сприяє диверсифікації групи. Відомо, що для адаптації до низьких температур необхідні радикальні перебудови дуже багатьох систем як організменних, так і клітинних. Зокрема, необхідна стійкість до низькотемпературної деполімеризації мікротрубочкового цитоскелета, необхідна пластичність ліпідних мембран і т.н. У продвинутих нототенієвидних риб (родина Білокрівкові, Icefishes або *Channichthyidae*) Detrich H.W. і Amemiya C.T. (2010) виявили повногеномну дуплікацію, яка могла сприяти

формуванню комплексу адаптацій до низькотемпературних екстремальних умов проживання риб даної групи (за Detrich & Amemiya, 2010).

Наземні рослини

Формування Голоарктичного флористичного царства в Крейді – Неогені. Сьогодні Північна Америка та Євразія утворюють одне Голоарктичне флористичне царство. Це найбільше флористичне царство, яке займає більше половини всієї суші. Флори окремих областей даного царства тісно пов'язані між собою і мають спільне походження, незважаючи на величезну протяжність території царства і її роз'єднаність.



Флористичні царства Землі. Голоарктичне флористичне царство (Holarktis) - найбільше царство, яке займає більше половини суші Землі (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Згідно т.зв. Арктичної біогеографічної гіпотези, в Крейдяному періоді і на початку Палеогену в глобально теплих кліматичних умовах високі широти Арктики заселяли багато видів рослин, які потім в результаті похолодання клімату мігрували на південь Азії і на південь Північної Америки. Крім того, молекулярні і палеонтологічні дані свідчать про те, що деякі субтропічні і тропічні таксони використовували Північно-Атлантичний наземний міст для міграцій між Західною Європою і східною частиною Північної Америки майже до раннього Палеогену, а деякі види помірної зони використовували Беринговий перешийок для міграцій між Євразією і Північною Америкою до епохи 10 млн.р.т. (тобто, до пізнього Міоцену).

Літні посухи запустили еволюцію груп рослин в напрямку встановлення однорічної життєвої форми. Ранній Пліоцен. Проведений Tomasello S. з колегами (2015) аналіз ДНК у представників субтриби *Leucanthemopsidinae* (*Compositae*, *Anthemideae*) і, зокрема, у *Castrilanthemum debeauxii* - однієї з найрідкісніших квіткових однорічних рослин Іберійського півострова, показав, що субтриба відокремилась в ранньому Міоцені, приблизно 22 - 15 млн.р.т., і, потім в Пліоцені приблизно 3 млн.р.т. в деяких групах субтриби, зокрема, у *Castrilanthemum*, відбувся перехід рослин від плезіоморфної багаторічної життєвої форми до апоморфної однорічної життєвої форми. Цей перехід стався після встановлення Середземноморського клімату з літніми посухами, що запустило еволюцію груп в напрямку появи однорічної життєвої форми (за Tomasello et al., 2015).



Castrilanthemum debeauxii - представник триби Пупавкові або Антемідієві (*Anthemideae*) родини Астрові (за Tomasello et al., 2015).

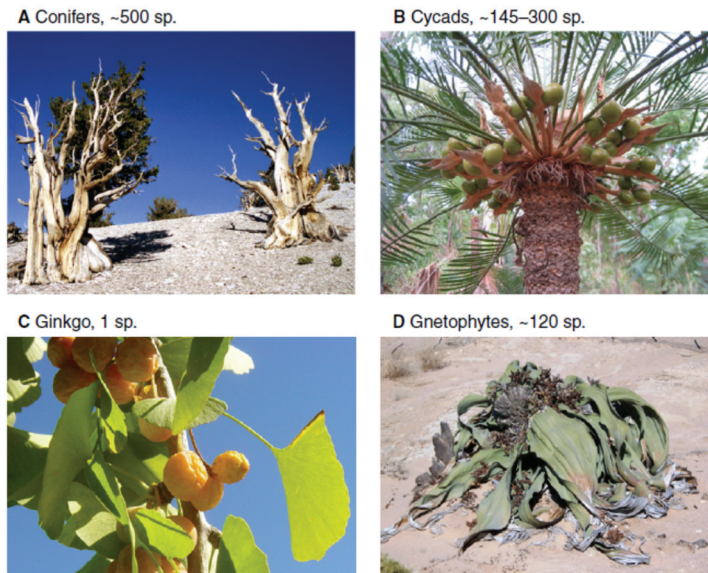
Формування Кейпського (The Cape region) флористичного регіону в Південній Африці. Кейпський флористичний регіон (The Cape Floristic Region) в південній Африці - один з незвичайних прикладів біорізноманіття. На даній території мешкає 9000 видів рослин, серед яких 70% - ендеміки. Значна частина цього біома представлена пожежо-стійкими чагарниками Середземноморського типу (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>).



Унікальна флора Кейпського півострова. Південна Африка (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Fynbos>).

Більшу частину видового різноманіття рослин даного регіону забезпечує кілька клад, які з'явилися на території даного регіону і піддалися екстраординарній диверсифікації в Олігоцені - Міоцені. Тривалий час припускали, що причиною сплеску диверсифікації стали кліматичні зміни в дану епоху. Однак, дослідження, проведені Schnitzler J. з колегами (2011), показали, що тільки кліматичними змінами неможливо пояснити рівень диверсифікації в даному регіоні. Отримані дослідниками результати свідчать про те, що диверсифікація рослин почалася в Олігоцені - Міоцені і що швидкість диверсифікації залишається стабільно високою протягом тривалого часу. Автори роботи встановили, що зміна типу ґрунтів стала найбільш важливою причиною видоутворення у груп *Babiana*, *Moraea* і *Protea*, тоді як зміни в стратегії виживання в умовах екосистемних пожеж - стали найбільш важливим фактором диверсифікації групи *Podalyrieae*. Schnitzler J. з колегами (2011) прийшли до висновку, що комбінація комплексу екологічних факторів разом з відносною стабільністю кліматичних умов сприяли високій швидкості диверсифікації і низькій швидкості вимирання груп на даній території, що і зумовило сучасну гіпер-різноманітність видів рослин в Кейпській флористичній провінції (за [Schnitzler et al., 2011](#)).

Сучасні голонасінні рослини - це еволюційно молода група, яка сформувалася в Палеогені-Неогені. Недавні дослідження (Nagalingum et al., 2011; Crisp & Cook, 2011) показали, що різноманітність сучасних голонасінних рослин сформувалася в Палеогені-Неогені Кайнозойської ери в ході подій вимирання і появи нових ліній. Результати цих робіт суперечать усталеній точці зору на голонасінні рослини як на групу, яка залишається незмінною протягом десятків мільйонів років (цитовано за Davis & Schaefer, 2011).



Сучасні представники основних груп голонасінних рослин: А - Хвойні (50 видів) (на рис. *Pinus longaeva*); В – Цикадові (145 - 300 видів) (на рис. *Cycas armstrongii*); С – Гінкгові (1 вид) (на рис. *Ginkgo biloba*); D – Гнетові (120 видів) (на рис. *Welwischia mirabilis*) (цитовано за Davis & Schaefer, 2011).

На сьогоднішній день досить поширеною залишається гіпотеза, згідно з якою сучасні голонасінні рослини є древньою групою і т.зв. «живими фосиліями» в порівнянні з сестринськими для них покритонасінними рослинами. Таке сприйняття голонасінних рослин пов'язано частково з відсутністю морфологічних відмінностей між фосиліями деяких Мезозойських голонасінних рослин і їх сучасними родичами (зокрема, для гінкго, цикадових, червоного дерева, тощо), що опосередковано може свідчити про низьку швидкість еволюції у голонасінних рослин. Проте, аналіз швидкості заміни нуклеотидів, проведений Drouin G. з колегами (2008), не виявив принципових відмінностей в швидкості еволюції у голонасінних рослин в порівнянні з покритонасінними рослинами: в цілому, швидкість синонімічних і несинонімічних замін нуклеотидів була вище в органах голонасінних рослин (в ДНК мітохондрій і хлоропластів), але - нижче в ядерній ДНК порівняно з покритонасінними рослинами. Таким чином, низьке видове різноманіття і морфологічний консерватизм сучасних голонасінних рослин не корелюють зі швидкістю молекулярної еволюції даної групи рослин (цитовано за Crisp & Cook, 2011).

Crisp M.D. і Cook L.G. (2011) за допомогою методу молекулярного годинника провели оцінку віку і швидкості диверсифікації у різних ліній голонасінних рослин. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що групи сучасних голонасінних є еволюційно значно молодшими, ніж сучасні групи покритонасінних рослин (середній вік появи 32 млн.р.т. в порівнянні з 50 млн.р.т, відповідно). Крім того, проведене дослідження показало, що причиною низького рівня різноманітності голонасінних рослин в Неогеновому періоді в порівнянні з покритонасінними рослинами - була висока швидкість вимирання вже існуючих груп голонасінних рослин, а не низька швидкість появи нових груп. Зокрема, якщо на кордоні Крейда-Палеоген масове вимирання торкнулося всіх груп насінневих рослин, без явних відмінностей між голонасінними і покритонасінними, то в Кайнозої - відзначено більш різке вимирання саме голонасінних рослин, особливо в епохи 29 млн.р.т. і 16 млн.р.т., що було пов'язано з різким глобальним похолоданням і зростанням посушливості клімату. При цьому багато груп рослин, що вижили, придбали адаптації до нових кліматичних умов. Наприклад, родини *Callitris* і *Macrozamia* змінили вологі ліси на посушливі склерофітні місця проживання, де вони і диверсифікували. Таким чином, у порівнянні з сучасними покритонасінними рослинами - сучасні голонасінні не є давньою групою (цитовано за Crisp & Cook, 2011).

Наземні фауни

Обмін фаунами між Америками. Ранній – пізній Міоцен. Leigh E.G. з колегами (2014) досліджували питання історичної біогеографії Панамського перешийка. Приблизно 65 млн.р.т. древні сумчасті і копитні Північної Америки, а також Неповнозубі неясного походження (Неповнозубі – це група плацентарних ссавців до якої серед сучасних ссавців відносяться броненосці, лінивці і мураходиди) - проникли в Південну Америку і витіснили всіх місцевих нелітаючих ссавців. Однак, при цьому відсутні дані про існування в цю епоху наземного сухопутного моста між Америками і між Південною Америкою та Африкою.

В інтервалі 42 - 30 млн.р.т. гризуни і примати Африки розселились по інших континентах. *NB! Колізія Афро-Аравійської та Євразійської плит почалась в пізньому Еоцені, а завершилась в Міоцені, приблизно 14 млн.р.т. Приблизно 12 млн.р.т. почав звужуватися морський шлях між Америками. Починаючи з 10 млн.р.т. наземний міст був майже повним, що дозволило обмін фаунами ссавців між континентами. Південно-Американські ссавці розвивались в ізоляції до епохи 10 млн.р.т., коли з Північної Америки проникли в Південну Америку більш конкурентно-здатні Євро-Азійські ссавці. Після формування перешийка - Північно-Американські хижаки витіснили сумчастих хижаків в Південній Америці. Хоча види мігрували в обох напрямках, Північно-Американські ссавці поширились більш істотно, значно диверсифікували і витіснили Південно-Американських мешканців відкритих просторів, які опинились беззахисними перед більш ефективними хижаками. Мігранти з Південної Америки до Північної Америки виявились менш успішними. Тільки Південно-Американські птахи, кажани і дрібні ссавці дощових лісів вижили після інвазії в Північну Америку. Дослідження, проведене Carrillo J.D. з колегами (2014), також показало, що обмін біотою між Америками почався в пізньому Міоцені, приблизно 10 - 7 млн.р.т. Найбільш ранні організми-мігранти були зареєстровані в помірному регіоні Південної Америки. Починаючи з епохи 5 млн.р.т. кількість мігрантів різко зросла (за Carrillo et al., 2014). Формування перешийка завершилось приблизно 3 млн.р.т.

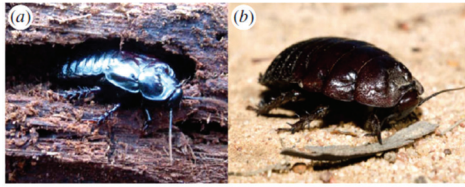
Приблизно 7 млн.р.т. в Карибському морі (але не в Тихому океані) почала зростати температура води, солоність, вміст седиментного вуглецю. Приблизно 4 млн.р.т. морський шлях звужився до того, що припинились Карибські апвелінги. Приблизно 2 млн.р.т. апвелінги збереглись тільки уздовж узбережжя Венесуели. Це призвело до різкого зменшення кількості Карибського планктону, молюсків-фільтраторів і їх хижаків. Ці групи були заміщені коралами і кальцифікуючими водоростями. Закриття морського шляху призвело до зникнення коралових рифів в східній частині Тихого океану. Сучасні екосистеми східної частині Тихого океану представлені нечисленними дрібними кораловими рифами і планктоном, тоді як Карибські екосистеми базуються на великих коралових рифах і різноманітній придонній біоті (за Leigh et al., 2014).

Комахи

Багаторазова поява груп ґрунтових тарганів у відповідь на зміни клімату.

Паралельна еволюція - це незалежна поява подібних ознак у груп організмів, які мали спільного предка. Зміни клімату в Австралії за останні 20 млн. років створили умови для прояву феномена паралельної еволюції у таксонів, які мешкали в умовах скорочення територій з мезичними умовами проживання і які змушені були адаптуватися до більш посушливих біомів.

Lo N. з колегами (2016) досліджували філогенію і еволюцію австралійських ґрунтових і деревних тарганів. Ґрунтові таргани (підродина *Geoscapheinae*) мешкають в посушливих умовах (посушливі твердолисті біоми і чагарникові біоми), тоді як деревні таргани (підродина *Panesthiinae*) живуть у вологих дощових лісах і вологих склерофітних (жестколистних) біомах.



Представники під родини деревних (*Panesthia australis*) (а) і під родини ґрунтових (*Geoscapheus dilatatus*) (б) тарганів родини *Blaberidae*. Зверніть увагу на редуковані крила у *Panesthia australis* і на повну відсутність крил у *Geoscapheus dilatatus* (за Lo et al., 2016).

Авторами дослідження були проаналізовані мітохондріальні і ядерні геноми 142 видів для означених під родин тарганів. Отримані результати свідчать про те, що ґрунтові таргани не менше дев'яти разів незалежно з'явилися від деревних тарганів в ході подій паралельної еволюції. При цьому поява груп ґрунтових тарганів була пов'язана з подіями аридіфікації, які мали місце на території східної Австралії в Міоцені і Пліоцені. Отримані авторами роботи результати - яскравий приклад паралельної еволюції видів, спровокованої кліматичними змінами (за Lo et al., 2016).

Амфібії

В ранньому Пліоцені з'явилися одностатеві саламандри. Партеногенез - це спосіб розмноження організмів, при якому зародок розвивається з незаплідненої яйцеклітини, яка, або здатна до самоподвоєння кількості хромосом (ендополіплоїдія), або кількість хромосом подвоюється після злиття двох гаплоїдних зародкових клітин. В природі партеногенез з'являється в несприятливих умовах при нестачі партнерів для спаровування, що дозволяє врятувати популяцію від вимирання. Крім того, при колонізації важкодоступних територій (наприклад, високогірних і т.п.) - партеногенетичні види мають перевагу.

Сьогодні в природі знайдені види саламандр-амбістом, які розмножуються безстатевим шляхом і живуть в більш посушливих умовах, ніж їх двостатеві родичі. Ві К. і Bogart J.P. (2010) перевірили філогенетичні відносини цих саламандр за допомогою молекулярних методів і показали, що одностатеві саламандри-амбістоми походять від однієї предкової лінії, яка з'явилася в ранньому Пліоцені, приблизно 5 млн.р.т. (за Ві & Bogart, 2010).



Ambystoma barbouri (ілюстрація з сайту https://en.wikipedia.org/wiki/Streamside_salamander).

Ambystoma barbouri були предковим видом від якого з'явилися сучасні одностатеві саламандри-амбістоми штату Кентуккі в Пліоцені 5 млн.р.т. (за Ві & Bogart, 2010).

*NB! У природі існує близько 80 видів хребетних (амфібій, рептилій і риб), у яких партеногенез носить облігатний (обов'язковий) характер. Всі представники таких видів - однієї статі. В ході еволюції спочатку у цих видів було дві статі, але на певному етапі їх існування - представники другої статі виявилися втраченими.

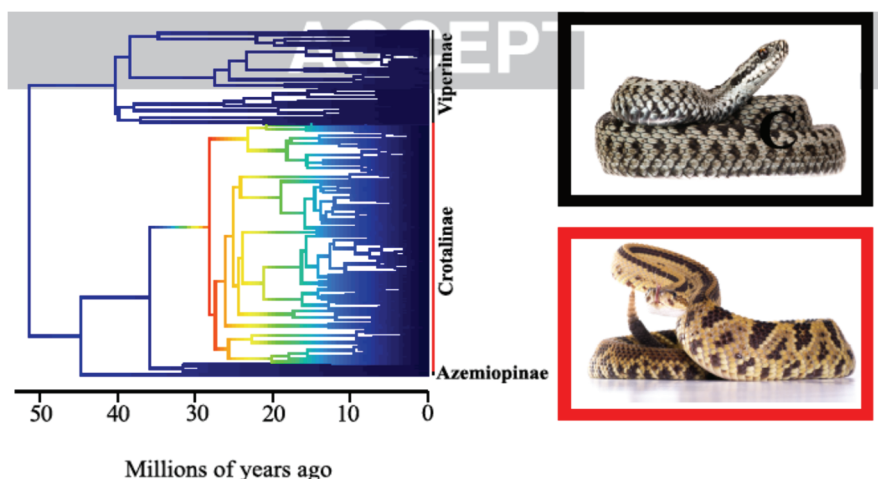
Рептилії

Зміна фаун крокодилів Амазонки в Південній Америці в Неогені. Початок трансконтинентального дренажу Амазонки, пов'язаний з подальшим підняттям Анд, датується 10,5 млн.р.т. Ця подія стала основою для змін в структурі неотропічних екосистем Південної Америки. При цьому прото-Амазонська біота стала основою Амазонської біоти.

Так, Salas-Gismondi R. з колегами (2015) описали середньо-Міоценові депозити прото-Амазонської біоти Перу. Зокрема – сім видів крокодилів. При цьому, крім раніше вже відомих великорозмірних видів *Purussaurus* і *Mourasuchus*, вся решта знайдених крокодилів належала до невідомих раніше таксонів, включаючи базовий для кайманів вид *Gnatusuchus pebasensis*. Ця прото-Амазонська фауна сформувалась в дісоксигенних умовах боліт Pebas Mega-Wetland System і прийшла в занепад після початку трансконтинентального дренавання Амазонки. Початок дренавання Амазонки сприяв диверсифікації крокодилів і більш сучасних груп – кайманів (генералістів за типом харчування). В Неогені почався спалах біорізноманіття в Амазонських екосистемах (за Salas-Gismondi et al., 2015).

Розселення Гримучих (або Ямкоголових) змій з Євразії в Америку. Космополітна родина Гадюкових (*Viperidae*) включає 329 видів отруйних змій. При цьому 70% всіх видів гадюкових відноситься до підродини Ямкоголових або Гримучих змій (*Crotalinae*). Ямкові органи на морді забезпечують зміям цієї групи сприйняття теплового інфрачервоного випромінювання від тіла потенційної жертви. Вважають, що саме поява даного сенсорного органу стала тією ключовою інновацією, яка забезпечила ямкоголовим зміям успішну диверсифікацію. Більш того, серед Гадюкових тільки підродина ямкоголових змій виявилась здатною колонізувати Новий Світ.

Молекулярно-біологічне дослідження, проведене Alencar L.R. з колегами (2016), показало, що диверсифікація родини Гадюкових почалася в пізньому Палеоцені – середньому Еоцені і що основні підродини гадюкових – Гадюкові (*Viperinae*), Ямкоголові (*Crotalinae*) та Бірманські гадюки (*Azemiopinae*) - з'явилися в Еоцені, а інвазія ямкоголових змій до Нового Світу відбулася на кордоні Олігоцен - Міоцен. Автори роботи вважають, що успішну радіацію ямкоголових змій не можна пояснити тільки появою ямкових органів: між появою інфрачервоного теплового бачення і початком вибухової диверсифікації ямкоголових змій мав місце значний лаг-період. Alencar L.R. з колегами (2016) вважають, що кліматичні і геологічні зміни на території Азії, а також інвазія в Новий Світ - є важливими додатковими причинами високої швидкості диверсифікації ямкоголових змій на ранніх етапах їх еволюції (за Alencar et al., 2016).



Гадюкові почали диверсифікувати в пізньому Палеоцені - середньому Еоцені (на схемі вказані три підродини гадюкових: *Viperinae*, *Crotalinae*, *Azemiopinae*). Гримучі або Ямкоголові змії (*Crotalinae*) з'явилися до початку Міоцену і швидко колонізували Новий Світ. Аналіз Південно-Американських клад свідчить про більш ранню міграцію гримучих змій на територію даного континенту, ніж слід очікувати, спираючись на загальновізнані терміни формування Панамського перешийка (за Alencar et al., 2016).

*NB! Колізія Індії з Азією і колізія Азії з Австралією - були ключовими геологічними подіями Кайнозою. Ці події мали драматичний ефект на клімат, топографію і рослинність даних регіонів: в інтервалі Еоцен - Олігоцен в південно-східній Азії клімат став більш вологим, аридні регіони змістилися на північний захід Китаю, а на території південно-східної Азії і на сході Китаю почалася

експансія лісів. Саме поширення лісів сприяло поширенню і диверсифікації предкової групи ямкоголових змій на даній території. NB! Більшість ямкоголових змій Старого Світу живе в лісах - древніх базових екосистемах для даної групи змій. У пізньому Олігоцені - ранньому Міоцені ямкоголові змії колонізували території Нового Світу. При цьому успіх розселення ямкоголових змій був забезпечений вологим кліматом і поширенням лісів в дані епохи на території Східної Азії. В свою чергу, розселення в Новий Світ також сприяло сплеску диверсифікації в групі ямкоголових змій (за Alencar et al., 2016).

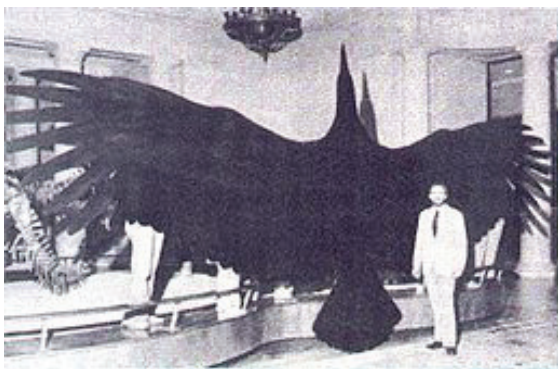
Птахи

В Неогені в Південній Америці і в Австралії відбувався розквіт гігантських хижих бігаючих птахів. Крім того, в Неогені жили найбільші з відомих на сьогоднішній день літаючих птахів. Це пелагорніси (з розмахом крил 6 м) і аргентавіси (з розмахом крил 8 м).

У пелагорнісів на верхній і нижній щелепі з'явилися кісткові вирости, зовні схожі на зуби. Однак, справжні зуби формуються по-іншому і мають складну внутрішню структуру. Тому, пелагорніси відносяться до групи псевдозубих птахів. Чому, якщо виникла необхідність в зубному апараті, не сформувались справжні зуби? Псевдозубих птахів наводять як класичний приклад для ілюстрації закону незворотності еволюції Долло.

*Ще в 1893 році бельгійський палеонтолог Луїс Долло (Louis Dollo) сформулював закон незворотності еволюції, суть якого полягає в тому, що одного разу зниклий орган чи ознака не може знову з'явитись в майбутньому у нащадків цього організму.


Яскравим прикладом цього закону можна вважати еволюцію птахів. Їх предки мали на щелепах справжні зуби. Але потім ці зуби зникли і коли, через майже 50 мільйонів років деяким птахам вони знову знадобилися, виявилось, що їм "простіше" виростити дуже схожі на зуби виступи прямо з кісток дзьоба, ніж відновлювати втрачене. Так з'явилися псевдозубі птахі. Проведені дослідження показали, що у птахів гени, які відповідають за формування зубів, нікуди не поділись, а зникли лише білки-регулятори, які викликали їх ріст. Нещодавно вчені провели цікавий експеримент - в лабораторних умовах вони зуміли отримати ембріони зубастих курчат. Але в реальних умовах справжні зуби у птахів не відродилися.



Розміри аргентавіса величного у порівнянні з людиною (за <https://uk.wikipedia.org/wiki/Argentavis>).



Pelagornis chilensis - птахи з розмахом крил до 5,2 метра, мешкали на території сучасного Чилі 5-10 млн.р.т., в Міоцені (за <http://arxco.info/wp-content/uploads>).

	<p>Титаніс (<i>Titanis</i>). Висота 2,5 м, вага 150 кг. Швидкість бігу 65 км/год. Пліоцен - ранній Плейстоцен. Північна Америка.</p> <p>Титаніси – це нащадки хижих нелітаючих Південно-Американських птахів (жахливих птахів-фороракусів). Їх предки успішно мігрували в Північну Америку 3 млн.р.т. і вимерли там 2 млн.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Titanis).</p>
---	--

Ссавці

Сумчасті ссавці. В Австралії – відбувався розквіт сумчастих ссавців, оскільки з невідомих причин в Палеогені-Неогені в Австралії були відсутні плацентарні ссавці. Згідно одних досліджень – приблизно 55 млн.р.т. на території Австралії усі плацентарні ссавці вимерли. За іншими даними - в Австралії просто не було плацентарних ссавців в Палеогені-Неогені через просторову ізоляцію Австралії від інших континентів.

*NB: У відкладеннях Палеогену на території Австралії на сьогоднішній день знайдені фосилії лише двох видів плацентарних ссавців: тінгамари (копитні) і кажанів.

***NB! Тінгамара (*Tingamarra*)** - вимерлий рід примітивних плацентарних ссавців, відомий тільки по одному виду, *T. porterorum*. Імовірно даний рід відносився до ряду кондилартр. Тінгамари мешкали 55 млн.р.т. в Австралії. Вкопні рештки виявлені в Мургоні, відомому місці виявлення вкопних останків, в штаті Квінсленд. Довжина тіла тінгамари становила близько 20 см. Тварина харчувалася комахами, листям і плодами. Тінгамари - це єдині відомі плацентарні ссавці, які жили в Австралії до проникнення туди мігрантів з Євразії в історичну епоху (поряд з кажанами тієї ж епохи, чийі останки також виявлені в Мургоні). Решта плацентарних ссавців з'явилися на території Австралії не раніше 8 млн.р.т. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Тінгамара (*Tingamarra*) (за <http://crazy-zoologist.livejournal.com/513253.html>).

*NB: За результатами аналізу ретротранспозонів – сучасні австралійські сумчасті мають Південно-Американських предків. Приблизно 65 - 61 млн.р.т. Південно-Американські сумчасті через Антарктиду переселились до Австралії.

*NB! На підставі результатів палеонтологічних і молекулярно-біологічних досліджень було встановлено, що сумчасті ссавці з'явилися в Китаї в Юрському періоді приблизно 193 - 186 млн.р.т. під час початку розколу Пангеї II. Потім вони заселили Північну Америку. А на початку Крейдяного періоду - проникли і в Південну Америку. З Південної Америки сумчасті ссавці потрапили в Антарктиду (на території якої наприкінці Крейдяного періоду клімат був дуже теплим), а з Антарктиди - в Австралію. Так, в Палеогені, 50 млн.р.т. сумчасті ссавці вже заселили Австралію. Оскільки в кінці Юрського - на початку Крейдяного періоду через розкол Пангеї II зникли сухопутні мости між Африкою, Індією та іншими континентами, то це призвело до того, що на територію цих материків сумчасті ссавці не потрапили. Сухопутний міст між Північною і Південною Америками розірвався в кінці ранньої Крейди. Сухопутний

міст між Південною Америкою і Антарктидою розірвався 35 млн.р.т., а між Антарктидою та Австралією - 34 млн.р.т.

*NB! Вважають, що плацентарні ссавці не потрапили до Австралії саме через ізолювання цього континенту від інших материків.

В Неогеновому періоді в Австралії з'явилися справжні кенгуру. Предками справжніх кенгуру були протокенгуру - намбуру (*Nambaroo gillespieae*), що мешкали в лісах Австралії в Олігоцені Палеогенового періода, 25 млн.р.т. Це були хижі квадрупедальні тварини розміром з собаку. Справжні кенгуру з'явилися в Австралії в Міоцені Неогенового періоду, 15-10 млн.р.т. Вони перейшли від квадрупедалізму до біпедалізму, оскільки через прогресуючі посухи Австралійські ліси змінилися на біоми відкритих просторів. Крім того, справжні кенгуру перейшли від хижацтва до харчування рослинною їжею і, з часом, значно збільшилися в розмірах. Похолодання, прогресуючі посухи, зміна типу рослинних угруповань - все це призвело і до зміни фауністичних співтовариств Австралії.



Австралійський кенгуру - представник сумчастих ссавців (*Marsupials*). Пліоцен - сьогодні (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Marsupial>).



Череп протокенгуру-убивці - представника вимерлого роду сумчастих, предкового для кенгурових. На відміну від кенгуру - це були квадрупедальні хижі тварини. Австралія. Пізній Олігоцен - ранній Міоцен (за <http://rewilding-ru.livejournal.com/35174.html?page=1>).



Палорхест (*Palorchestes*) або сумчастий тапір. Довжина тіла 2,5 м. Австралія. Пізній Міоцен - Плейстоцен. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Palorchestes>).



Тілаколео (*Thylacoleo*) - вимерлий хижий сумчастий ссавець Австралії (сумчастий лев). Довжина тіла 1,1 м. Вага 100 кг. Пізній Пліоцен - пізній Плейстоцен. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Thylacoleo>).

Плацентарні ссавці

Поява біпедалізму в умовах вологих лісів у гризунів групи тушканчиків. Поява гіпсодонтії у тушканчиків в пізньому Міоцені. Тривалий час вважали, що біпедалізм у ссавців з'явився у відповідь на появу аридних відкритих просторів. Wu S. з колегами (2014) протестували, чи співпадає час появи біпедалізму зі змінами умов навколишнього середовища, використовуючи молекулярні і палеонтологічні дані по суперродині гризунів *Dipodoidea* і

статистичні методи для реконструкції палеокліматичних умов їх проживання. Отримані авторами дані свідчать про те, що після пізнього Міоцену аридифікація середовища селективно вплинула на форму зубів, але не на довжину ніг біпедальних гризунів (тушканчиків). Висота коронки щічних зубів збільшилась, починаючи з пізнього Міоцену, а ось співвідношення довжини задніх кінцівок до довжини тіла - не змінилось, хоча умови навколишнього середовища змінились від гумідних лісових до аридних з відкритими просторами. Тобто, аридно-біпедальна гіпотеза у випадку з тушканчиками виявилась не спроможною. Відсутність паралельних змін в дентальних і локомоторних параметрах організму у відповідь на аридифікацію середовища і поширення відкритих просторів - свідчить про те, що біпедалізм з'явився у відповідь на селективний тиск факторів інших, ніж ті, які викликали розвиток дентальної гіпсодонтії у гризунів групи тушканчиків.



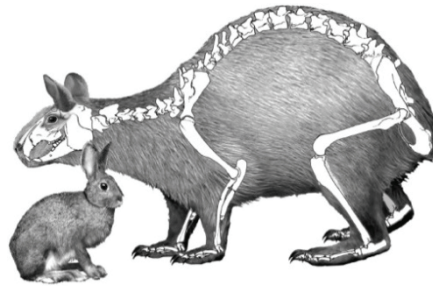
Тушканчик малий єгипетський (*Jaculus jaculus*) – представник родини тушканчикових (*Dipodoidea*) (за Cooper, 2011)

Автори роботи реконструювали умови життя ранніх тушканчиків, використовуючи дані фосилій флори і фауни. Отримані результати показали, що умови, в яких з'явився біпедалізм, - були лісовими. Таким чином, в результаті проведених досліджень було встановлено, що біпедалізм з'явився як адаптація до лісових умов проживання для здійснення вертикальних стрибків. При цьому збільшення швидкості пересування тварин стало побічним продуктом переходу до пересування за допомогою вертикальних стрибків. Пізніше, на відкритих просторах це дало перевагу біпедальним тваринам (за Wu et al., 2014).

Вимерлі гігантські острівні гризуни. Широко відомо т.зв. острівне правило, згідно з яким, розміри тіла тварин на острові і на континенті - досить суттєво різняться. На Канарських і Середземноморських островах в Міоцені - Голоцені сформувались палеофауни з гігантськими ендемічними гризунами в групі ссавців. Moncunill-Solé B. з колегами (2014) використовуючи математичні методи показали, що: а) на островах в умовах відсутності тиску хижаків - доступність ресурсів є ключовим фактором, який визначає розмір тварин; наприклад, це було показано для видів роду *Canariomys*: чим більшим за розмірами виявлявся острів – тим крупнішими були гризуни даного роду; проте на материку – представники даного роду гризунів були дрібними внаслідок тиску хижаків; б) на островах в присутності спеціалізованих хижаків (наприклад, птахів) - еволюція розмірів тіла була менш виражена; наприклад, на островах, подібних за площею, розміри гризунів роду *Hypnomys* за умови присутності хижаків, були меншими порівняно з островами без хижаків (за Moncunill-Solé et al., 2014).

У Неогені на острові Мінорка жили гігантські кролики (*Nuralagus rex*). Скам'янілі рештки, знайдені Quintanaa J. з колегами (2011) на території острова Мінорка (Середземне море), свідчать про те, що в Міоцені - Пліоцені на даному острові жили гігантські кролики, деякі екземпляри яких досягали 23 кг. Причина гігантизму - острівний ефект відсутності хижаків. Відсутність тиску хижаків не тільки призвела до збільшення маси тіла, але - і до втрати кроликами здатності стрибати: проведені дослідження показали, що довгий пружний хребет, властивий кроликам материку, у кроликів виду *Nuralagus rex* був замінений коротким, негнучким хребтом, який насилу дозволяв робити стрибок. Крім того, через відсутність хижаків - гігантські кролики втратили гостроту слуху та зору: у них відзначено зменшення

розміру очниць і слухових органів. Зверніть увагу на непропорційно маленькі вуха у цих гігантів (за <http://globalscience.ru/article/read/19244/>; Quintanaa et al., 2011).



Порівняння розмірів сучасного європейського кролика (*Oryctolagus cuniculus*) і неогенового гігантського кролика (*Nuralagus rex*) з острова Мінорка (Іспанія) (за <http://www.wired.com/2011/03/night-of-the-nuralagus-rex/>; Quintanaa et al., 2011).

Предки гігантських кроликів-нуралагусів проникли на острів Мінорка приблизно 5,3 млн.р.т. під час Мессінської сольової кризи, коли через тектонічні процеси припинився зв'язок Середземного моря з Атлантичним океаном і море висохло, що дозволило наземним предкам нуралагусів проникнути на територію Мінорки. Подальше відновлення зв'язку Середземного моря з Атлантикою ізолювало острів від континенту, а відсутність континентальних хижаків сприяла збільшенню розмірів кроликів. Гігантські кролики-нуралагуси вимерли в середині Пліоцену. Припускають, що причиною їх вимирання стало те, що через об'єднання островів Менорка і Майорка на острів проник балеарський козел (*Myotragus balearicus*), який колонізував область харчування гігантського кролика (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>; <https://en.wikipedia.org/wiki/Nuralagus>).

Поява верблюдів і їх адаптація до умов пустелі. Wu Н. з колегами (2014) провели молекулярно-біологічне дослідження ДНК верблюдів і показали, що група з'явилась в Тортонаську епоху (Tortonian Stage) Міоцену. Порівняльний геномний аналіз дозволив виявити у верблюдів комплекс ознак – адаптацій до умов пустелі: включаючи метаболізм води і жирів, стресову відповідь на нагрівання, посуху, інтенсивне ультрафіолетове опромінення і запиленість середовища. Крім того, транскриптомний аналіз бактріанових верблюдів виявив унікальну осморегуляцію, осмопротекцію і компенсаторні механізми для резервування води, підкріплені високим рівнем глюкози в крові. Автори роботи припустили, що ці фізіологічні механізми являють собою еволюційну адаптацію нирок до умов пустелі (за Wu et al., 2014).

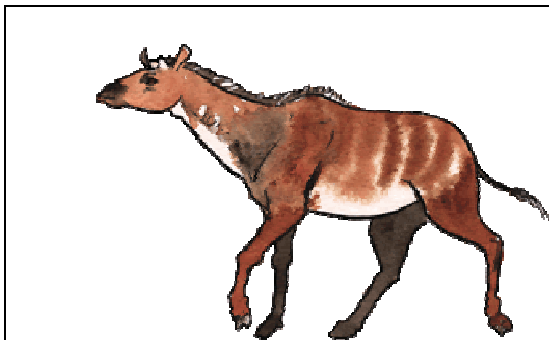
Жирафові ссавці. У Неогені з'явилися древні жирафові (ще з відносно короткою шиєю) - палеотрагуси, еладотерії, самотерії, сиватерії та ін. NB! Предки жирафових мешкали в Азії, звідки вони розселились на інші континенти.

Крім того, у відкладеннях пізнього Міоцену - раннього Пліоцену знайдені скам'янілості і справжніх жирафів: з довгою шиєю і з довгими ногами, які вже мали змінене співвідношення довжини передніх і задніх кінцівок. Однак, поки що не знайдено перехідні форми між короткошиїми і коротконогими жирафовими і справжніми жирафами. Відсутність перехідних морфологічних форм дозволила ряду дослідників стверджувати, що морфологічні інновації справжніх жирафів з'явилися відразу як комплекс адаптивних ознак, а не формувалися поступово в ході еволюції (за Holdrege, 2005).

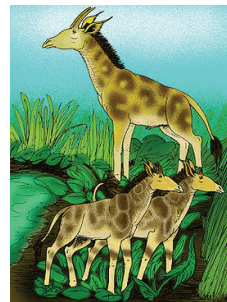
Анатомічні дослідження показали, що у жирафів, як і у інших ссавців, всього сім шийних хребців, а гігантські розміри їх шиї пов'язані зі збільшенням розміру самих хребців. Тоді як у мезозойських рептилій (наприклад, у плезіозаврів, у завроподних динозаврів, у деяких стегозаврів і т.н.) і у довгошиїх птахів - збільшення довжини шиї пов'язано зі збільшенням кількості шийних хребців.

Причиною появи довгошиїх і довгоногих жирафових стала конкуренція за харчові ресурси - високий зріст дозволив справжнім жирафам обгризати високо розташовані листя і

гілки. Аналіз фосилій свідчить про багаторазову конвергентну появу довгошиїх форм серед рослинної наземних рептилій. Наприклад, у завроподних і незавроподних динозаврів (серед короткошиїх стегозаврів знайдені форми з довгою шиєю, появу яких пов'язують зі зміною характеру харчування тварин). І, що найважливіше, при зміні умов проживання і харчування - відбувається і зміна пропорцій тіла: групи з довгою шиєю дають початок короткошиїм групам. Наприклад, серед довгошиїх завроподних динозаврів виявлені групи з короткою шиєю (наприклад, дікреозаври), появу яких пов'язують з переходом до харчування низькорослою рослинністю.



Палеотрагус (*Palaeotragus primaevus*) - вимерлий рід примітивних представників родини жирафових. Висота 2 м в холці, шия подовжена, але - коротша, ніж у сучасних жирафів. З'явилися в Африці 20 млн.р.т. (Міоцен). А 10 млн.р.т. розселилися в Євразію. Вимерли в Пліоцені, 2,5 млн.р.т. (за <http://dic.academic.ru/pictures/wiki>).



Самотерії – вимерлий рід давніх ссавців родини жирафові. Висота в холці 2 м. Самотерії мали подовжену шию і подовжені кінцівки. При цьому задні ноги були довшими ніж передні ноги. Мешкали в саванах і в лісах в долинах річок. Міоцен. Західна Європа – Китай, Північна Америка (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

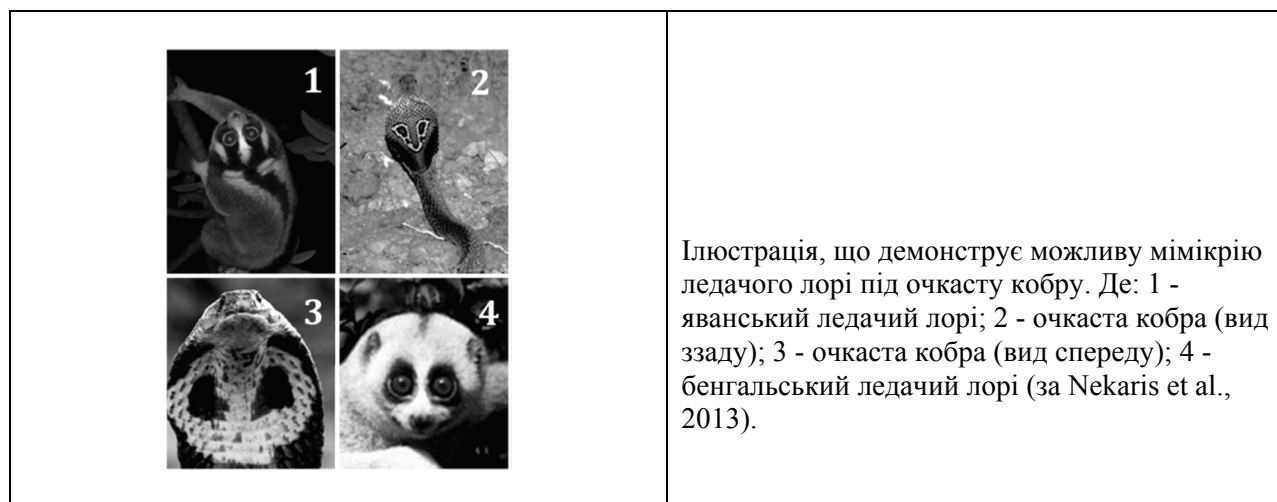
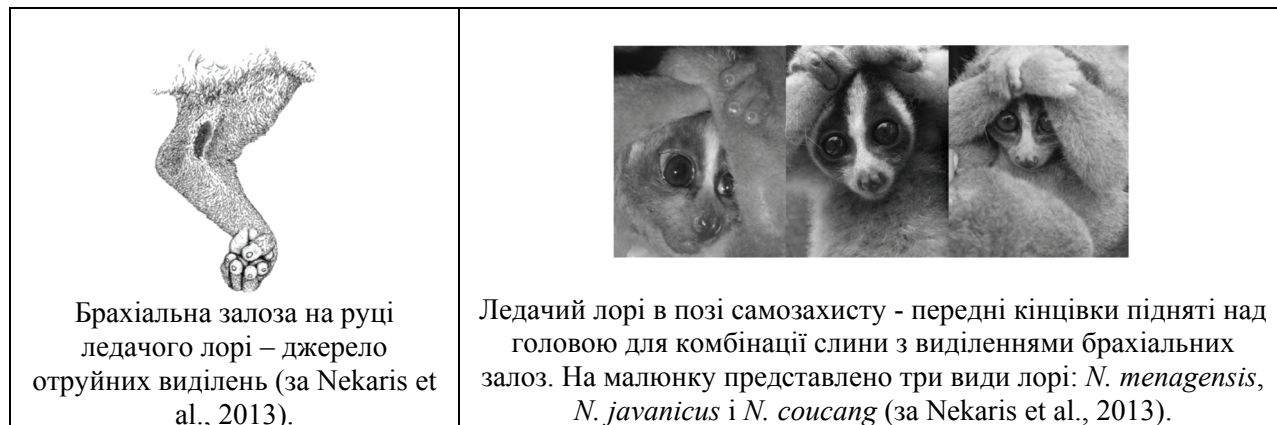
Диверсифікація Жуйних (*Ruminantia*) в Неогеновому періоді. Жуйні ссавці з'явилися в Палеогені, приблизно 49 млн.р.т. Однак, час максимальної диверсифікації групи припадає на Неогеновий період, приблизно 23 - 17 млн.р.т., оскільки саме в цю епоху через посухи замість лісів поширилися відкриті біоми з жорсткою рослинністю. А жуйні тварини здатні використовувати набагато більше різних рослин в якості джерел кормів, ніж нежуйні, завдяки максимальному серед хребетних розвитку симбіотичного травлення: шлунок жуйних тварин має чотири відділи - рубець, сітку, книжку, сичуг (у Оленькових відсутня книжка), при цьому в рубці мешкають симбіотичні бактерії та найпростіші, які розщеплюють рослинну клітковину (целюлозу) та інші компоненти рослинної їжі. Крім того, жуйні можуть перетравлювати частину цих симбіонтів для отримання повноцінного білка.

*NB! Здатність до ферментації рослинної їжі симбіотичними організмами в передній частині травної кишки (т.т. здатність до т.зв. Foregut fermentation - шлункового травлення) з'являлася багаторазово у різних ліній ссавців, а також - у птахів гоацинів. Серед ссавців ферментація рослинної їжі в передній частині кишки (шлункове травлення) відбувається у жуйних і псевдожуйних тварин, а також у деяких гризунів і у деяких сумчастих ссавців. Такий тип травлення сформувався також у деяких мавп (сіруватий лангур, мартишкові) і у лівинців (Неповнозубі).

*NB! Не всі жуйні тварини відносяться до підряду Жуйні (*Ruminantia*). Мозолоногі (*Tylopoda*) і Бегемотові (*Hippopotamidae*) класифікуються як псевдожуйні. Шлункове травлення - це яскравий приклад конвергентної появи складного фізіологічного процесу і складних морфологічних структур в травній системі у неблизькоспоріднених тварин. *NB! Ряд інших великих рослинних пасовищних тварин, таких як коні і кенгуру, здійснюють ферментацію грубої рослинної їжі за допомогою симбіотичних мікроорганізмів у товстому кишечнику (т.зв. Hindgut fermentation - бродіння в товстому кишечнику) як пристосування для

виживання в умовах великої кількості низькокалорійної їжі (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Ruminantia>).

Еволюція отрути ледачого лорі (ряд Примати, родина Лорієві) в Міоцені. Тільки сім груп ссавців є отруйними, включаючи ледачого лорі (*Nycticebus* spp.). Nekaris К.А. з колегами (2013) проаналізували літературні дані і знайшли, що білок у складі отрути лорі схожий за структурою на білок Fel-d1, більш широко відомий як котячий алерген. Яд активується при комбінуванні масел з брахіальної залози зі слиною і може привести до смерті дрібного ссавця і викликати анафілактичний шок і смерть у людини.



Автори роботи проаналізували різні гіпотези походження і функцій отрути у ледачого лорі. Одна з гіпотез полягає в тому, що рухи лорі схожі на зміїні + при стресі тварина видає змієподібні агресивні звуки + має довгі темні смуги на спині + наявність отрути (сама по собі). Набір цих характеристик дозволив авторам роботи припустити, що отрута могла з'явитись в ході формування мімікрії у ледачого лорі під кобру (*Naja* sp.). В Міоцені і ледачі лорі, і кобри мігрували через південний схід Азії. Еволюція отрути, очевидно, стала адаптивною стратегією, що захищає ледачого лорі від хижаків (т.зв. мюллерівська мімікрія під очкасту кобру) (за Nekaris et al., 2013).

Морські ссавці

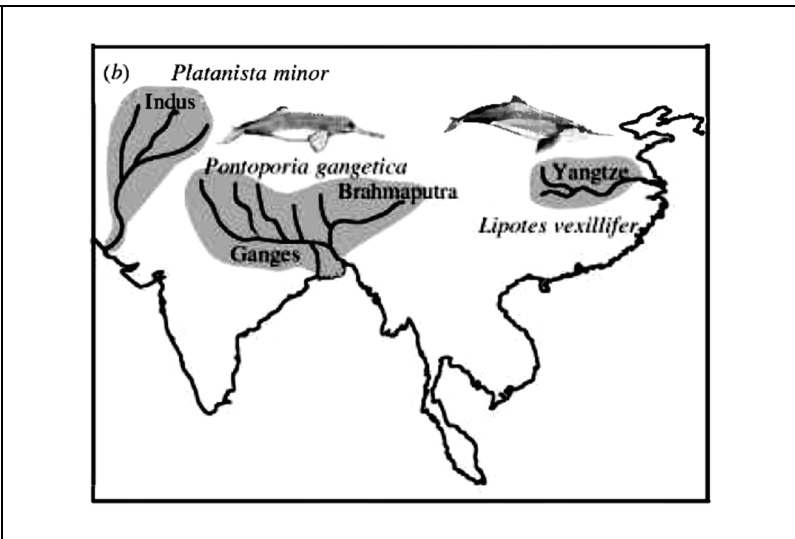
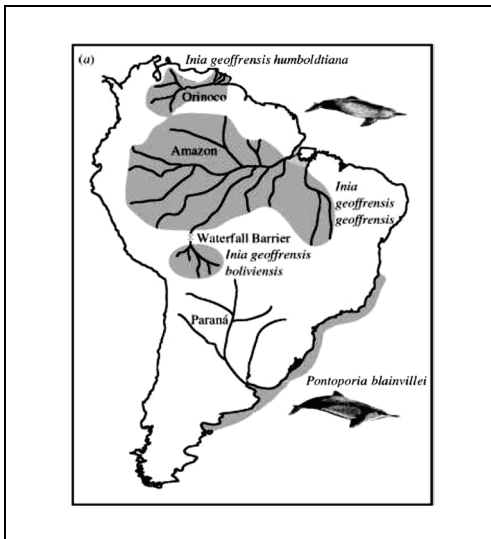
Радіація сучасних китоподібних була запущена реструктуризацією океанів в пізньому Міоцені - в ранньому Пліоцені. Steeman М.Е. с колегами (2009) показали, що інтенсивна радіація сучасних китоподібних відбулась не на початку їх еволюційної історії: зростання швидкості диверсифікації китоподібних мало місце в епохи реструктуризації

океанів. Зокрема, на динаміку радіації сучасних китоподібних істотний вплив мало закриття найважливіших морських шляхів в Міоцені-Пліоцені (за Steeman et al., 2009).

Незалежна адаптація до умов життя в річці дозволила вижити давнім лініям китоподібних. Еоцен-Міоцен. Сучасні річкові дельфіни асоціюються з шістьма різними великими річковими системами на трьох субконтинентах.



*NB! Надродина річкових дельфінів (*Platanistoidea*) включає чотири родини: Гангські дельфіни (*Platanistidae*); Амазонські дельфіни (*Iniidae*); Ла-Платські дельфіни (*Pontoporiidae*) (єдина родина, яка живе і в річках, і в океані); Ла-Платські дельфіни водяться в прибережних водах східного узбережжя Південної Америки; Китайські річкові дельфіни (*Lipotidae*) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Географічне поширення сучасних річкових дельфінів в річках Південної Америки, Індії та Китаю (за Hamilton et al., 2001).

Протягом багатьох років річкових дельфінів об'єднували в окремий таксон, ґрунтуючись на їх зовнішній схожості. Проте нещодавно саме морфологи поставили під сумнів монофілетичність означеної групи. Cassens I. з колегами (2000) використовуючи філогенетичний аналіз нуклеотидних послідовностей мітохондріальних і ядерних генів, показали, що сучасні річкові дельфіни не є монофілетичною групою і припустили, що сучасні річкові дельфіни є реліктовими видами, чия адаптація до річкових умов проживання гарантувала їх виживання в умовах зміни навколишнього середовища в морських екосистемах або в умовах появи *Delphinidae* (за Cassens et al., 2000).

Молекулярні дослідження і їх калібрування на підставі знайдених фосилій, дозволили Hamilton H. з колегами (2001) зробити висновок про те, що річкові дельфіни, які мешкають на різних континентах - це нащадки трьох стародавніх ліній морських дельфінів, які оселилися в мілководних епіконтинентальних морях (на затоплених територіях річкових басейнів Амазонки, Парани, Янцзи і Гангу), що з'явилися в результаті середньо-Міоценової глобальної трансгресії моря. Подальша регресія моря, яка мала місце в пізньому Міоцені – Пліоцені, призвела до поступової адаптації даної групи дельфінів до життя в прісних водоймах. В цей час у їх морських родичів - почалася радіація групи *Delphinoidea* (за Hamilton et al., 2001).

Масові викидання морських ссавців на узбережжя через цвітіння токсичних водоростей. Пізній Міоцен. Масові викидання морських ссавців на берег відбуваються мільйони років. Крім впливу людини, масові викидання на берег пов'язані зі стадною поведінкою, великомасштабними океанографічними фронтами і з цвітінням отруйних водоростей. Оскільки водоростеві токсини порушують роботу органів морських ссавців, то саме гіперрозмноження цих водоростей і є найбільш частою причиною викидання морських ссавців на берег. Pyenson N.D. з колегами (2014) описали надзвичайно щільне накопичення фосилій морських хребетних, що датуються пізнім Міоценом в відкладеннях Чилі (Atacama Region): виявлено понад 40 скелетів китів-полосатиків, кашалотів, тюленів, водних лінивців, моржів і хижих кісткових риб. Накопичення скелетів морських ссавців виявлено в чотирьох різних геогоризонтах, що свідчить про певний механізм появи цих фосилій. Тафономічний аналіз фосилій свідчить про швидку смерть цих тварин в морі. Сьогодні таке різно-видове акумулювання викинутих на берег тварин пов'язано з цвітінням водоростей (за Pyenson et al., 2014).

Поява серед ластиногих нової групи - справжніх тюленів. Наприкінці Палеоцену - на початку Неогену від різних родин наземних хижаків з'явилися ластиногі: а) ще в Палеоцені з'явилися вухаті тюлені і моржі від ведмежих; б) а в Неогені - з'явилися справжні тюлені від куніцевих. У цих вторинно-водних ссавців кінцівки перетворилися на ласти.

Еволюція розмірів тіла ссавців Північної Америки в Кайнозой. Екологічне правило Бергмана. Екологічне правило Коупа. Lovegrove B.G. і Movie M.O. (2013) представили модель, яка показує зв'язок розмірів тіла Неоарктичних ссавців Північної Америки зі змінами клімату. Після епохи ранньо-Еоценового кліматичного оптимуму – ліси відступили і дали шлях для формування відкритих лісостепових і саванних ландшафтів, які в подальшому замістились на трав'янисті екосистеми. Багато трав'яних тварин, які радіювали в цих нових ландшафтних умовах, перейшли від обгризання листя з дерев до общипування трави, що корелювало з формуванням копит і з ростом розмірів тіла, пов'язаних з енергетичними обмеженнями перетравлення целюлози. Хижаки також збільшились в розмірах і стали пальцеходячими, що підвищило ефективність бігу. З появою крупних і швидких хижаків – стопоходячі ссавці не почали збільшуватись в розмірах і багато з них залишались дрібніше 1 кг до середини Кайнозою. Автори роботи не знайшли підтвердження ні правилу Коупа, ні правилу Бергмана для стопоходячих ссавців. Деякі адаптовані до холода стопоходячі ссавці (такі, як ведмеді та мармоти) показали різке збільшення розмірів тіла після Міоценового кліматичного оптимуму, що може частково бути пояснено правилом Бергмана (за Lovegrove & Mowoe, 2013).

*NB! Правило Бергмана: серед видів, які відносяться до одного роду, в умовах холодного клімату зустрічаються більш крупнорозмірні види порівняно з видами, що мешкають в умовах з більш теплим кліматом. Правило Коупа: в ході еволюції груп має місце загальний тренд на збільшення розмірів організмів.

Розквіт шаблезубих хижаків. Неоген - це час розквіту шаблезубих хижаків, у яких довжина верхніх ікл досягала 15-20 см. Шаблезубість виникла неодноразово у різних груп хижаків. Шаблезубі коти (*Machairodontinae*) – вимерла підродина Котячих. Шаблезубими котами іноді помилково називають деякі види Німравід і Барбурофелід, хоча, вони не належать до родини Котячих. Шаблезубі тварини зустрічалися і в інших рядах, наприклад, у Креодонтів (махероїди) і у Сумчастих (сумчастий шаблезубий тигр).

Шаблезубі коти з'явилися в ранньому - середньому Міоцені в Африці. Результати аналізу ДНК, опубліковані в 2005 році, показали, що підродина Шаблезубих котів (*Machairodontinae*) виділилася від ранніх предків сучасних котів і не пов'язана з будь-якими сучасними представниками котячих. Шаблезубі і конічнозубі коти конкурували один з одним за харчові ресурси, поки перші не вимерли. *NB! У всіх сучасних котів є верхні ікла більш-менш конічної форми (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Гомотерій (*Homotherium serum*) – представник шаблезубих котів (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

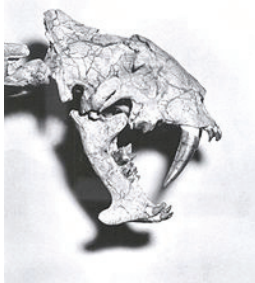


Череп смілодона – представника шаблезубих котів. Довжина шаблеподібних ікл до 28 см (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

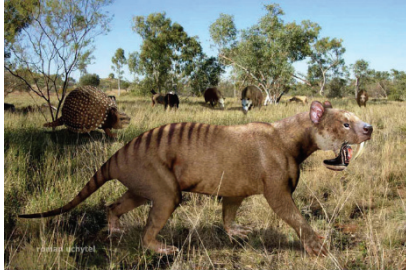
Таксони, конвергентні шаблезубим котам. Довгі шаблевидні ікла є адаптацією організмів до умов полювання на здобич. Такі ікла багаторазово і незалежно з'являлися в різних лініях тетрапод. Вперше шаблевидні ікла з'явилися ще у предкової для ссавців групи - у звіроящерів терапсид. Наприклад, в родині Горгонопсів у представників роду Іностранцевія були довгі ікла. Правда, їх ікла в перерізі були округлими, а не сплюснені, як у Шаблезубих котів. Потім, такими ж довгими іклами обзавелися сумчасті ссавці Тілакосміли, які жили в Південній Америці. Тілакосміли вимерли незабаром після формування сухопутного моста між Америками - вважають, що вони не витримали конкуренції з боку Котячих, які прийшли з Північної Америки. Великі ікла також мали махероїди - представники Креодонтів. У Німравід - також були довгі ікла. Німравіди походять від спільного зі справжніми Котячими предка в середньому Еоцені, приблизно 50 млн.р.т., але - відносяться до іншого підряду. У ранньому Міоцені в Африці з'явилися Барубурофеліди - ще одна вимерла родина Котячих хижаків з шаблевидними іклами (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Можливий зовнішній вигляд махероїда (*Machaeroides*). Махероїди - це рід шаблезубих Креодонтів (ряд Креодонти, клас Ссавці), що жили в Еоцені Палеогенового періоду. Ряди Креодонтів і Хижих - мали спільного предка (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Череп німравіди (*Hoplophoneus mentalis*) - шаблезубого хижака. Німравіди - не родичі шаблезубих котів! З'явились в Еоцені, 37 млн.р.т. в Північній Америці. Потім розселились в Азії і Європі. Вимерли в Міоцені 9 млнл.р.т. (за <https://ru.wiki2.org/wikipedia/>).



Сумчастий шаблезубий тигр або тілакосміл (*Thylacosmilus*). Міоцен. Південна Америка. Не є родичем тигрів! Крім шаблезубих ікл - мали довгі лопаті на нижній щелепі. Вимерли в Пліоцені не витримавши конкуренції з першими шаблезубими котами (смілодонами), які мігрували з Північної Америки (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Вимерлі шаблезубі форми хижих ссавців - приклад паралельної (або конвергентної!) еволюції. Зліва - південно-американські шаблезубі тигри, праворуч - австралійський сумчастий вовк (за <http://catss.at.ua/26.jpg>).

Великий обмін біотою між Америками. Приблизно 10 - 7 млн.р.т. через Панамський перешийок почався обмін біотою між Північною і Південною Америками. NB! Повне завершення формування Панамського перешийка датується приблизно 3 млн.р.т. При цьому: Північно-Американські копитні (верблюдові, тапіри, олені, коні), хижакі (шаблезубі коти, псові, ведмежі та ін.), гризуни та ін. - розселились в Південній Америці і їх розселення було успішним. Більше того, це розселення призвело до пригнічення і витіснення місцевих видів.

З Південної Америки до Північної Америки переселились: жахливі птиці, гліптоноти, капібарі, макраухенії, токсодонти (всі ці та ряд інших груп надалі вимерли, не витримавши конкуренції з місцевими видами); опосуми, броненосці, дикобрази, лінивці (міграція цих видів виявилася досить успішною і вони прижились на новому континенті).



Гліптонот (*Glyptodon*) – представник вимерлих ссавців родини гліптонотів. Довжина тіла 3 м. Південна Америка. Пліоцен - пізній Плейстоцен. Успішно мігрували в Північну Америку. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Glyptodon>).



Токсодон (*Toxodon platensis*) – Південно-Американські копитні. Вижили після біоінвазії Північно-Американських видів. Довжина тіла 2,7 м, висота 1,5 м, вага 1500 кг. Пліоцен - Плейстоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Toxodon>).



Макраухенії (*Macrauchenia*) - Південно-Американські копитні. Неоген - Антропоген. Вижили після біоінавазії Північно-Американських видів. 7,0 - 0,01 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Macrauchenia>).



Еремотерій (*Eremotherium eomigrans*) - представник вимерлої родини мегатерій (гігантських лінивців). Еремотерії - одна з небагатьох груп Південно-Американських тварин, що успішно розселились в Північну Америку 2,2 млн.р.т. Довжина тіла 6 м, висота в холці 5,2 м, вага 5 тонн (за <http://en.academic.ru/pictures/enwiki/69/Eremotherium.jpg>).

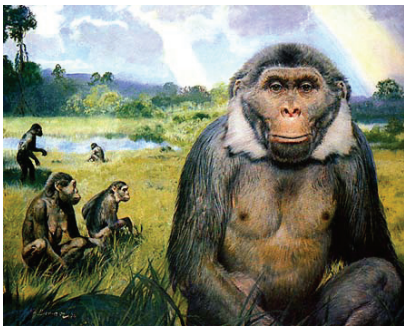
Антропогенез

Приблизно 20 - 15 млн.р.т. з'явилися дріопітеки - це були спільні предки для підродини гомінін (горили + шимпанзе + люди).

NB: Родина Гомініди складається з двох підродин: 1) підродина Понгїни (орангутанги); 2) підродина Гомінін (горили, шимпанзе, люди).

Приблизно 7 - 6 млн.р.т. в Африці жили сахелантропи - спільні предки людини і шимпанзе. Цей висновок підтверджується порівнянням викопних решток і даними молекулярного годинника про час розходження ліній людей і шимпанзе.

6 млн.р.т. - жили орооріни - перші вірогідні предки людей. Вони вийшли з лісів у савани (оскільки через засухи площі екваторіальних дощових лісів сильно скоротились). І у них вперше з'явилось двоноге ходіння (біпедалізм) - як адаптація до умов життя на відкритих просторах. NB: палеонтологічні дослідження показали, що біпедалізм неодноразово з'являвся в різних лініях давніх людей, які перейшли до життя на відкритих просторах.



Дріопітеки (реконструкція). Міоцен. 20 - 15 млн.р.т. Східна Африка. До цього роду входить загальний предок горил, шимпанзе і людей. Гібонові і орангутанги відділились раніше (за <http://collection.edu.yar.ru/dlrstore/>).



Сахелантроп (*Sahelanthropus tchadensis*), 6-7 млн.р.т. Це - загальний предок людини і шимпанзе (за http://pandia.ru/text/78/049/images/image002_211.jpg).

4,2 млн.р.т. в Африці з'явилися австралопітеки. Вони вимерли близько 1 млн.р.т. Слід підкреслити, що всі відомі останки австралопітеків приурочені до системи Великих африканських грабенів - великої рифтової системи з високим природним фоном радіації.

2,7 млн.р.т. - з'явилися парантропи - масивні австралопітеки з потужними зубами і щелепами.

2,6 млн.р.т. - австралопітеки почали виготовляти примітивні знаряддя праці (з'явилась примітивна Олдувайська культура обробки каменя).

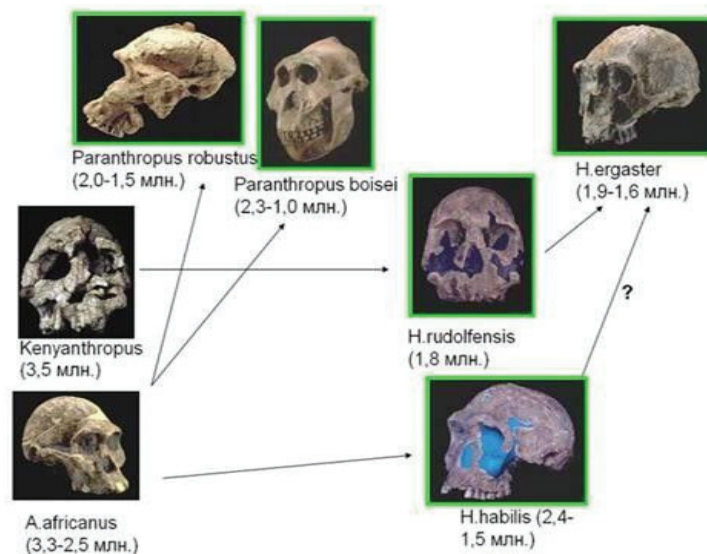
2,4 млн.р.т. австралопітеки дали початок людині вмілій, *Homo habilis*.



Череп ардіпітека (*Ardipithecus ramidus*). Ранній Пліоцен.
5,8 - 4,4 млн.р.т. Предок австралопітеків (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Ardipithecus>).



Австралопітек. 4 млн.р.т., предок парантропів і людей.



Контрольні питання:

1. Розташування континентів в Неогеновому періоді. Екологічні наслідки закриття основних океанічних шляхів в Неогені.
2. Загальна характеристика клімату в Неогеновому періоді.
3. Аридіфікація Африки.
4. Мессінська сольова криза в Середземному морі.
5. Спустелювання Патагонії.
6. Загальна характеристика біоти Неогенового періода.
7. Формування Голоарктичного флористичного царства в Крейді – Неогені.
8. Формування Кейпського (The Cape region) флористичного регіону в Південній Африці.
9. Сучасні голонасінні рослини - це еволюційно молода група, яка сформувалася в Палеогені-Неогені.
10. Екологічні передумови появи псевдозубих птахів. Закон незворотності еволюційних змін Долло.
11. Причини екологічного успіху сумчастих ссавців в Австралії в Палеогені-Неогені.
12. Екологічне підґрунтя острівного ефекту.
13. Екологічне правило Бергмана. Екологічне правило Коупа.
14. Поява біпедальності в умовах лісових екосистем у тушканчиків.
15. Поява верблюдів і їх адаптація до умов пустелі.
16. Формування екологічних адаптацій у жирафових ссавців.
17. Екологічні причини інтенсивної диверсифікації жуйних в Неогеновому періоді.
17. Масові викидання морських ссавців на узбережжя через цвітіння токсичних водоростей в Міоцені.
18. Екологічні передумови антропогенезу в Неогеновому періоді.

Література:

- Alencar L.R., Quental T.B., Grazziotin F.G., Alfaro M.L., Martins M., Venzon M., Zaher H. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2016. pii: S1055-7903(16)30185-3. doi: 10.1016/j.ympev.2016.07.029.
- Bi K., Bogart J.P. Time and time again: unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) are the oldest unisexual vertebrates // *BMC Evol. Biol.* – 2010. – Vol. 10: 238. doi: 10.1186/1471-2148-10-238.
- Bruyn M., Stelbrink B., Morley R.J., Hall R., Carvalho G.R. et al. Borneo and Indochina are major evolutionary hotspots for Southeast Asian biodiversity // *Syst Biol.* - 2014 – Vol. 63(6). – P. 879 - 901. doi: 10.1093/sysbio/syu047.
- Canovas F.G., Mota C.F., Serrão E.A., Pearson G.A. Driving south: a multi-gene phylogeny of the brown algal family Fucaceae reveals relationships and recent drivers of a marine radiation // *BMC Evol. Biol.* – 2011. – Vol. 11: 371. doi: 10.1186/1471-2148-11-371.
- Carrillo J.D., Forasiepi A., Jaramillo C., Sánchez-Villagra M.R. Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America's fossil record // *Front. Genet.* – 2014. – Vol. 5: 451. doi: 10.3389/fgene.2014.00451.
- Cassens I., Saverio Vicario S., Waddell V.G., Balchowsky H., Van Belle D., et al., Independent adaptation to riverine habitats allowed survival of ancient cetacean lineages // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2000. – Vol. 97(21) – P. 11343 – 11347. doi: 10.1073/pnas.97.21.11343.
- Chen L., DeVries A.L., Cheng C.H. Convergent evolution of antifreeze glycoproteins in Antarctic notothenioid fish and Arctic cod // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1997. - Vol. 94(8). – P. 3817 - 3822.
- Cooper K.L. The lesser Egyptian jerboa, *Jaculus jaculus*: a unique rodent model for evolution and development // *Cold Spring Harb Protoc.* – 2011. – Vol. – Vol. 2011(12). – P. 1451 - 1456. doi: 10.1101/pdb.emo066704.
- Crisp M.D., Cook L.G. Cenozoic extinctions account for the low diversity of extant gymnosperms compared with angiosperms // *New Phytol.* – 2011. – Vol. 192(4). – P. 997 - 1009. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03862.x.
- Davis C.C., Schaefer H. Plant evolution: pulses of extinction and speciation in gymnosperm diversity // *Curr. Biol.* – 2011. – Vol. 21(24):R995-8. doi: 10.1016/j.cub.2011.11.020.
- Detrich H.W. 3rd., Amemiya C.T. Antarctic notothenioid fishes: genomic resources and strategies for analyzing an adaptive radiation // *Integr. Comp. Biol.* – 2010. – Vol. 50(6). – P. 1009 - 1017. doi: 10.1093/icb/icq071.
- Drouin G., Daoud H., Xia J. Relative rates of synonymous substitutions in the mitochondrial, chloroplast and nuclear genomes of seed plants // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* – 2008. – Vol. 49. – P. 827 – 831.
- Flower B.P., Kennett J.P. The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.* – 1994. – Vol. 108. – P. 537 – 555.
- Gross M., Ramos M.I., Piller W.E. A minute ostracod (*Crustacea: Cytheromatidae*) from the Miocene Solimões Formation (western Amazonia, Brazil): evidence for marine incursions? // *J. Syst. Palaeontol.* – 2016. – Vol. 14(7). – P. 581 - 602.
- Hamilton H., Caballero S., Collins A.G., Brownell Jr R.L. Evolution of river dolphins // *Proc. R. Soc. Land. B.* – 2001. – Vol. 268. – P. 549 – 558.
- Harzhauser M., Piller W.E., Latal C. Geodynamic impact on the stable isotope signatures in a shallow epicontinental sea // *Terra Nova.* – 2007. – Vol. 19. – P. 1 – 7.
- Holdrege C. The giraffe's long neck from evolutionary fable to whole organism // *The Nature Institute.* – 2005.
- Leigh E.G., O'Dea A., Vermeij G.J. Historical biogeography of the Isthmus of Panama // *Biol Rev Camb Philos Soc.* 2014 Feb;89(1):148-72. doi: 10.1111/brv.12048.
- Lo N., Tong K.J., Rose H.A., Ho S.Y., Beninati T., et al. Multiple evolutionary origins of Australian soil-burrowing cockroaches driven by climate change in the Neogene // *Proc. Biol. Sci.* – 2016. – Vol. 283(1825):20152869. doi: 10.1098/rspb.2015.2869.
- Lovegrove B.G., Mowoe M.O. The evolution of mammal body sizes: responses to Cenozoic climate change in North American mammals // *J. Evol. Biol.* – 2013. – Vol. 26(6). – P. 1317 - 1329. doi: 10.1111/jeb.12138.
- Moncunill-Solé B., Jordana X., Marín-Moratalla N., Moyà-Solà S., Köhler M. How large are the extinct giant insular rodents? New body mass estimations from teeth and bones // *Integr. Zool.* – 2014. – Vol. 9(2). - P. 197 - 212. doi: 10.1111/1749-4877.12063.

- Nagalingum N.S., Marshall C.R., Quental T.B., Rai H.S., Little D.P., Mathews S. Recent synchronous radiation of a living fossil // *Science*. – 2011. – Vol. 334. – P. 796 – 799.
- Near T.J., Dornburg A., Kuhn K.L., Eastman J.T., Pennington J.N., Patarnello T., Zane L., Fernandez D.A., Jones C.D. Ancient climate change, antifreeze, and the evolutionary diversification of Antarctic fishes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2012. – Vol. 109(9). – P. 3434 - 3439. doi: 10.1073/pnas.1115169109.
- Nekaris K.A., Moore R.S., Rode E.J., Fry B.G. Mad, bad and dangerous to know: the biochemistry, ecology and evolution of slow loris venom // *J. Venom Anim. Toxins. Incl. Trop. Dis*. – 2013. – Vol. 19(1):21. doi: 10.1186/1678-9199-19-21.
- Palazzesi L., Barreda V.D., Cuitiño J.I., Guler M.V., Tellería M.C., Ventura Santos R. Fossil pollen records indicate that Patagonian desertification was not solely a consequence of Andean uplift // *Nat. Commun*. – 2014. – Vol. 5:3558. doi: 10.1038/ncomms4558.
- Pochon X., Montoya-Burgos J.I., Stadelmann B., Pawlowski J. Molecular phylogeny, evolutionary rates, and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium* // *Mol. Phylogenet. Evol*. – 2006. – Vol. 38(1):20-30.
- Pokorny L., Riina R., Mairal M., Meseguer A.S., Culshaw V., Cendoya J., Serrano M., Carbajal R., Ortiz S., Heuertz M., Sanmartín I. Living on the edge: timing of Rand Flora disjunctions congruent with ongoing aridification in Africa // *Front. Genet*. – 2015. – Vol. 6:154. doi: 10.3389/fgene.2015.00154.
- Pyenson N.D., Gutstein C.S., Parham J.F., Le Roux J.P., Chavarría C.C., et al. Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea // *Proc. Biol. Sci*. – 2014. – Vol. 281(1781):20133316. doi: 10.1098/rspb.2013.3316.
- Quintana J., Köhler M., Moyà-Solà S. *Nuralagus rex*, gen. et sp. nov., an endemic insular giant rabbit from the Neogene of Minorca (Balearic Islands, Spain) // *Journal of Vertebrate Paleontology*, - 2011. – Vol. 31(2). – P. 231 – 240. doi: 10.1080/02724634.2011.550367.
- Rothman M.D., Mattio L., Anderson R.J., Bolton J.J. A phylogeographic investigation of the kelp genus *Laminaria* (Laminariales, Phaeophyceae), with emphasis on the South Atlantic Ocean // *J Phycol*. 2017 Apr 23. doi: 10.1111/jpy.12544.
- Salas-Gismondi R., Flynn J.J., Baby P., Tejada-Lara J.V., Wesselingh F.P., Antoine P.O. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands // *Proc. Biol. Sci*. – 2015. – Vol. 282(1804):20142490. doi: 10.1098/rspb.2014.2490.
- Schnitzler J., Barraclough T.G., Boatwright J.S., Goldblatt P., Manning J.C., Powell M.P., Rebelo T., Savolainen V. Causes of plant diversification in the Cape biodiversity hotspot of South Africa // *Syst Biol*. – 2011. – Vol. 60(3). – P. 343 - 357. doi: 10.1093/sysbio/syr006.
- Steehan M.E., Hebsgaard M.B., Fordyce R.E., Ho S.Y.W., Rabosky D.L., Nielsen R., Rahbek C., Glenner H., Sørensen M.V., Willerslev E. Radiation of Extant Cetaceans Driven by Restructuring of the Oceans // *Syst. Biol*. – 2009. – Vol. 58(6). - P. 573 – 585. doi: 10.1093/sysbio/syp060.
- Thornhill D.J., Lewis A.M., Wham D.C., LaJeunesse T.C. Host-specialist lineages dominate the adaptive radiation of reef coral endosymbionts // *Evolution*. – 2014. – Vol. 68(2). – P. 352 - 367. doi: 10.1111/evo.12270.
- Tomasello S., Álvarez I., Vargas P., Oberprieler C. Is the extremely rare Iberian endemic plant species *Castrilanthemum debeauxii* (*Compositae*, *Anthemideae*) a 'living fossil'? Evidence from a multi-locus species tree reconstruction // *Mol. Phylogenet. Evol*. – 2015. – Vol. 82 Pt A:118-30. doi: 10.1016/j.ympev.2014.09.007.
- Wu H., Guang X., Al-Fageeh M.B., Cao J., Pan S., et al. Camelid genomes reveal evolution and adaptation to desert environments // *Nat. Commun*. – 2014. – Vol. 5:5188. doi: 10.1038/ncomms6188.
- Wu H., Guo Z., Guiot J., Hatté C., Peng C., Yu Y., Ge J., Li Q., Sun A., Zhao D. Elevation-induced climate change as a dominant factor causing the late Miocene C(4) plant expansion in the Himalayan foreland // *Glob. Chang. Biol*. – 2014. – Vol. 20(5). – P. 1461 - 1472. doi: 10.1111/gcb.12426.
- Wu S., Zhang F., Edwards S.V., Wu W., Ye J., Bi S., Ni X., Quan C., Meng J., Organ C.L. The evolution of bipedalism in jerboas (rodentia: *Dipodoidea*): origin in humid and forested environments // *Evolution*. – 2014. – Vol. 68(7). – P. 2108 - 2118. doi: 10.1111/evo.12404.
- Zhang Z., Ramstein G., Schuster M., Li C., Contoux C., Yan Q. Aridification of the Sahara desert caused by Tethys Sea shrinkage during the Late Miocene // *Nature*. – 2014. – Vol. 513(7518). – P. 401-404. doi: 10.1038/nature13705.

ЛЕКЦІЯ 16

ТЕМА: ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ АНТРОПОГЕНОВОГО ПЕРІОДА (ЧЕТВЕРТИННИЙ ПЕРІОД) (2,588 МЛН.Р.Т – ДО СЬОГОДНЯШНІХ ДНІВ)

Антропогеновий період складається з двох епох: Плейстоцену (2,588 млн.р.т. - 12 тис.р.т.) і Голоцену (12 тис.р.т. - до сьогоднішніх днів).

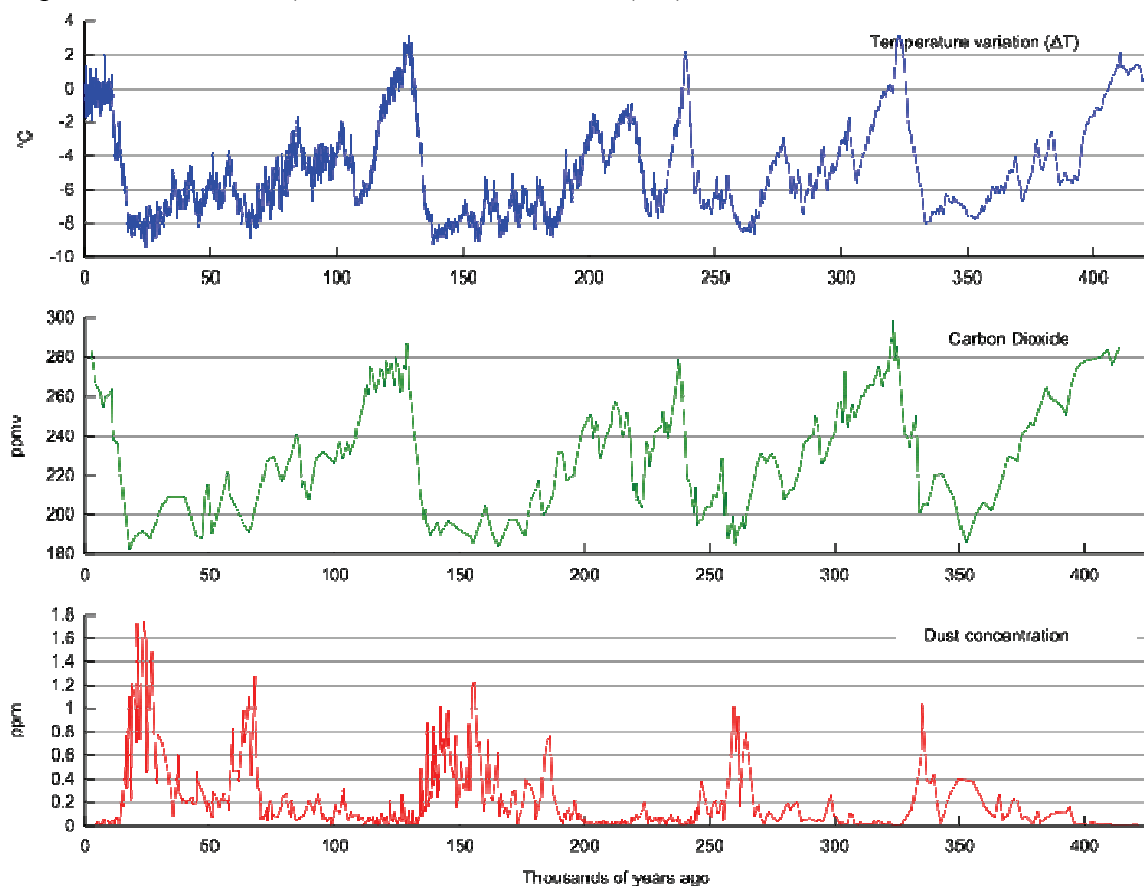
Стратиграфія Антропогенового періода (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>)

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Антропогеновий або Четвертинний (Quaternary)	Голоцен (Holocene)	Тарантій (Tarantian)	0,0117 млн.р.т. - сьогодні
		Іоній (Ionian)	0,126 - 0,0117 млн.р.т.
	Плейстоцен (Pleistocene)	Калабрій (Calabrian)	0,781 - 0,126 млн.р.т.
		Геласій (Gelasian)	1,80 - 0,781 млн.р.т.
Неогеновий (Neogene)	Пліоцен (Pliocene)	Піацензій (Piacenzian)	2,58 - 1,80 млн.р.т. 3,60 - 2,58 млн.р.т.

Клімат в Антропогеновому періоді

Для Антропогенового періоду характерні різкі і багаторазові зміни клімату. Так, в Плейстоцені було 11 подій зледеніння. При цьому тільки за останні 800 тис. років було вісім льодовикових епох, кожна з яких тривала від 70 до 90 тис. років. Сусідні льодовикові епохи розділялись міжльодовиковими епохами по 10 - 30 тис. років. NB! Згідно інших даних – 100 тис. річні цикли гляціації-дегляціації встановились приблизно 430 тис.р.т., а то того – цикли були значно коротшими і становили 41 тис. років.

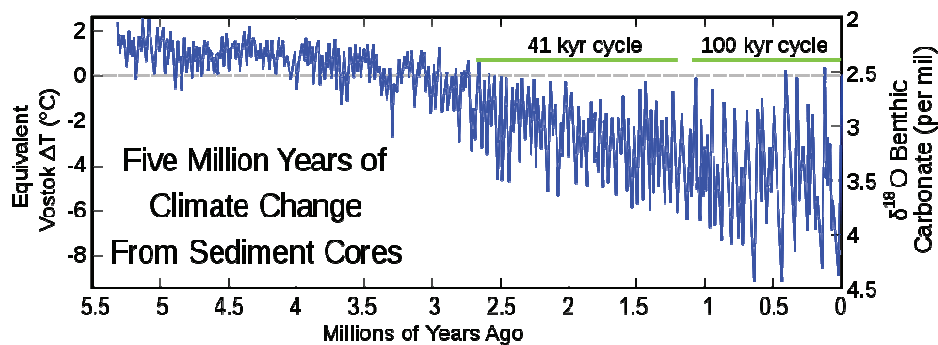
Причини появи даних кліматичних мікроциклів: а) циклічні зміни параметрів орбіти Землі: віддаленість орбіти Землі від Сонця, кут нахилу земної осі до площини екліптики, власне обертання земної осі (т.зв. цикли Міланковича); б) циклічні зміни активності Сонця.



Зміни температури навколишнього середовища ($^{\circ}\text{C}$), вмісту вуглекислого газу (ppmv) і пилу (ppm) в атмосфері за останні 400 тис. років (за <http://ic.pics.livejournal.com/romario643/63143687>).

***Варіації в тривалості гляціалів-інтергляціалів.** Згідно М. Міланковича, тривалість періодів зледеніння та міжльодовиків'я залежить від кількості сонячного тепла, яку отримує Земля, а ця величина коливається через три періодичні процеси: прецесії земної осі, з періодом 25 750 років, нутації земної осі (тобто коливання кута нахилу осі до площини орбіти), з періодом близько 41 тис. років, і зміни ексцентриситету земної орбіти, з періодом близько 93 тис. років. Коли цикли підсилюють один одного, виникає зледеніння.

Проведені дослідження показали, що тривалість гляціалів-інтергляціалів - змінюється. Зокрема, за останні 400 тис. років тривалість циклів зросла від 41 тис. років до 100 тис. років. Тоді як згідно з іншими даними - подовження циклів гляціації-дегляціації відбулося значно раніше - не пізніше, ніж 1 млн.р.т. Таким чином, в інтервалі 3 – 1 млн.р.т. провідним фактором, який впливав на зміни клімату - був 41 тис. річний цикл зміни кута нахилу орбіти Землі до площини екліптики, а після 1 млн.р.т. - з невідомих причин - провідним фактором стали циклічні зміни величини ексцентриситету орбіти Землі (з циклом 100 тис. років).



Згідно з іншими даними - тривалість циклів гляціації-дегляціації зросла з 41 тис. років до 100 тис. років значно раніше - приблизно 1 млн.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Milankovitch_cycles).

Як правило, океани у плюсів не замерзають (на відміну від континентів) завдяки високій теплоємності води і теплообміну з екваторіальними водами за рахунок океанічних течій. Однак, приблизно 1 млн.р.т. через підняття Ісландії відбулось ізолювання Північного Льодовитого океану від водообміну з теплими екваторіальними водами, що призвело до формування в Північному Льодовитому океані покривного зледеніння.

Епохи похолодань сприяють розростанню покривного зледеніння. Так, в періоди максимального зледеніння до 30% поверхні Землі було вкрите кригою. У Північній півкулі льодовики досягали 48⁰ широти в Євразії та 37⁰ широти в Північній Америці. NB! Географічні відмінності у розподілі покривного зледеніння в Євразії та Північній Америці в Плейстоцені пов'язані з іншим ніж сьогодні розташуванням північного географічного полюса.

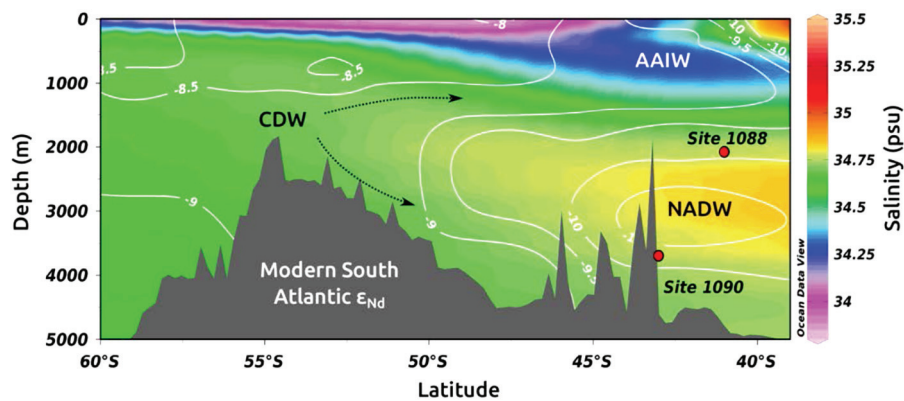
Товщина льодовикового щита досягала 1500 - 3000 м і в ньому акумулювалась величезна маса води. Ізолювання води в крижаних масах призводило до евстатичного зниження рівня води у Світовому океані на 100 - 150 м. При цьому з'являлись сухопутні мости між континентами. Так, між льодовиковими та міжльодовиковими епохами коливання рівня води в Чорному морі становили майже 150 м.

Через низькі температури і низький рівень моря - клімат був посушливим, оскільки не вистачало теплової енергії на випаровування води. Це призвело до поширення пустель в Африці, Азії, Австралії, Північній і Південній Америках. Якщо в Неогеновому періоді через засухи в Африці та Австралії ліси змінилися саванами, то в Антропогеновому періоді - савани змінилися на напівпустелі і пустелі.

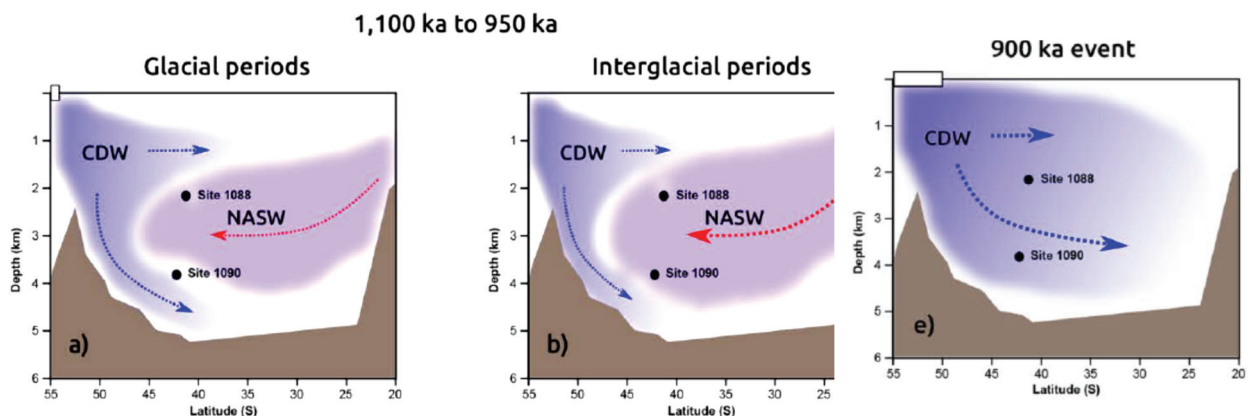
Остання льодовикова епоха почалась близько 110 тис.р.т. При цьому останній льодовиковий максимум, коли загальний обсяг льоду в льодовиках був максимальним, відноситься до часу близько 26 - 20 тис.р.т. Потім настало потепління - сучасний інтергляціал почався 11,7 тис.р.т.: протягом декількох тисячоліть льодовиковий покрив в Європі розпався, його залишки в Скандинавії повністю зникли 10 тис.р.т. Танення льодовиків супроводжувалось зростанням рівня моря і затопленням великих територій. Наступний гляціал почнеться приблизно через 3000 років.

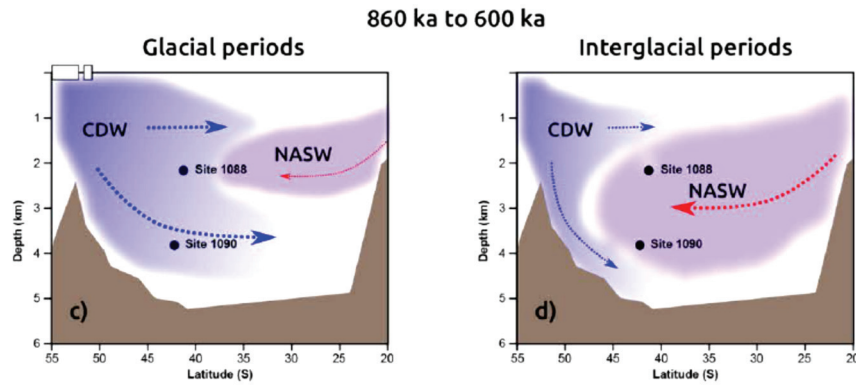
Термогалінна циркуляційна криза і зміни в тривалості і амплітуді температурних скачків гляціалів-інтергляціалів. В середньому Плейстоцені відбулась зміна періодичності гляціалів-інтергляціалів (цикли виросли від 41 тис. років до 100 тис. років), крім того, варіації кліматичних умов стали більш високоамплітудними без змін в силах Міланковича. Pena L.D. з колегами (2014), використовуючи ізотопи неодиму Nd, показали істотне порушення океанічної термогалінної циркуляції в середньому Плейстоцені в інтервалі 950 - 860 тис.р.т., що за часом збігається з початком 100-тисячолітніх циклів гляціалів-інтергляціалів. Після середнього Плейстоцену встановилась дуже слабка система термогалінної циркуляції в океанах. Середньо-Плейстоценова океанічна циркуляційна криза сприяла зниженню концентрації атмосферного вуглекислого газу і зростанню покривного зледеніння в високих широтах, що стабілізувало 100-тисячолітні кліматичні цикли на Землі (за Pena et al., 2014).

NB*: Ізотопи неодиму використовують для вивчення термогалінної палео-циркуляції в давніх океанах завдяки нетривалій резиденції даних ізотопів в океанічній воді (500 - 1000 років). Внаслідок цього, співвідношення ізотопів неодиму (показник ϵ_{Nd}) значно змінюється в просторі і в часі. При цьому ізотопи неодиму не фракціонуються в ході фізичних і біологічних процесів (на відміну від інших ізотопів). Крім того, в різних океанах Землі значення показника ϵ_{Nd} відрізняються внаслідок вивітрювання різної за віком кори. Тому, в седиментах по відношенню ізотопів неодиму можливо встановити джерело океанічної води і використовувати цей показник для оцінки характеру термогалінної циркуляції як в сучасних, так і в доісторичних океанах (за Pena et al., 2014).



На меридіональному гідрографічному профілі сучасної Південної Атлантики видно різний розподіл водних мас різної солоності. Де: Latitude - географічна широта, Depth - глибина океану, Salinity - солоність води в океані, NADW - глибинні води північної Атлантики, що експортуються в Південний океан, є основою сучасної океанічної термогалінної циркуляції в даному регіоні (за Pena et al., 2014).





Схематична ілюстрація змін термогалінної циркуляції в середньому Плейстоцені в Південній Атлантиці. Перед середнім Плейстоценом в інтервалі 1100 - 950 тис.р.т. мав місце значний експорт солоної води в південну Атлантику і в періоди гляціалів (a), і в періоди інтергляціалів (b). Значення показника ϵNd свідчать про дуже невеликі відмінності в обсягах і глибинах надходження солоної води в гляціали і інтергляціали. Однак, після середнього Плейстоцену, починаючи з 860 - 600 тис.р.т., тільки під час інтергляціалів збереглася значна термогалінна циркуляція, але в епохи гляціалів - відзначена значна редукція термогалінної циркуляції. В епоху 900 тис.р.т. зареєстровано безпрецедентне ослаблення термогалінної циркуляції (за Pena et al., 2014).

Зміна кліматичних умов в інтергляціалах починаючи з епохи 430 тис.р.т. (т.зв. The Mid-Brunhes Event). У Плейстоцені після епохи приблизно 430 тис.р.т. інтергляціали почали характеризуватися більш теплим кліматом у порівнянні з попередніми інтергляціалами (т.зв. The Mid-Brunhes Event). Дослідження, проведені Yin Q. (2013), показали, що дані зміни пов'язані зі змінами параметрів орбіти Землі (віддаленості орбіти Землі від Сонця і кута нахилу осі обертання Землі до площини екліптики). Таким чином, починаючи з епохи 430 тис.р.т. було зареєстровано чотири високоамплітудних 100-тисячолітніх цикли гляціалів-інтергляціалів з більш теплими інтергляціалами в порівнянні з попередніми кліматичними циклами (за http://en.rfwiki.org/wiki/Mid-Brunhes_Event).

Вплив водопереносу між Індійським і Атлантичним океанами за допомогою течії Агульяс на завершення гляціальних циклів в Плейстоцені. Інтенсивність тепло- і солепереносу між Індійським і Атлантичним океанами за допомогою течії Агульяс (навколо мису Голковий або Агульяс на крайньому півдні Африки) є важливим для глобальної термогалінної циркуляції. Посилення або ослаблення цього потоку призводить до посилення або ослаблення Атлантичної меридіональної циркуляції і до зміни характеру глибинних вод Північної Атлантики, пов'язаних з даною циркуляцією.

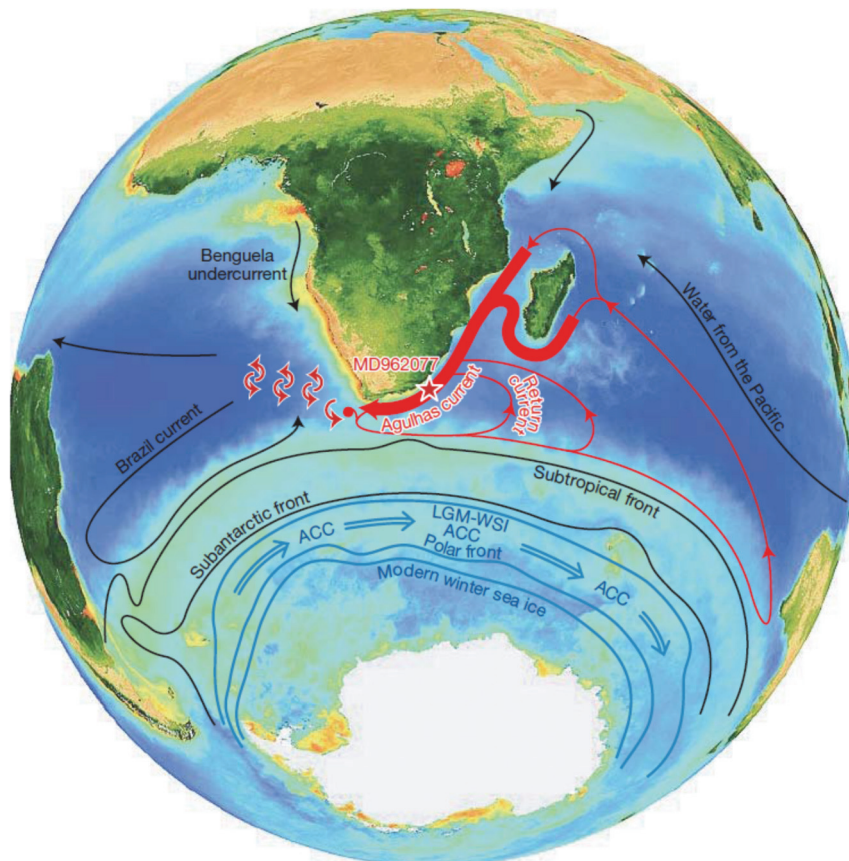
Дослідження, проведені Peeters F.J. з колегами (2004) показали, що інтенсивність обміну водами між Індійським і Атлантичним океанами посилюється під час сучасного і минулих інтергляціалів і значно редукується під час гляціальних інтервалів. Когерентність варіацій в інтенсивності течії Агульяс з рівнем інсоляції під час літа в Північній півкулі свідчить про зв'язок інтенсивності течії Агульяс з мусонною системою. Посилення потоку Агульяс під час пізніх гляціальних епох відбувається тоді, коли обсяг льоду в льодовиках стає максимальним, що свідчить про критичну роль течії Агульяс в припиненні гляціальних епох і радикальній зміні клімату на Землі від гляціалів до інтергляціалів (за Peeters et al., 2004).

Міграції субтропічного фронту Південної півкулі впливають на інтенсивність гляціальних епох через блокування течії Агульяс. Поширеність льодовикового покриву в Північній півкулі, зміни рівня моря, зміни температури навколишнього середовища – усі ці данні свідчать про значні флуктуації в суворості гляціальних епох за останні 800 тис. років за умови достатньо стабільного рівня вуглекислого газу в атмосфері. Зокрема – про екстремальні льодовикові стадіали в інтервалі 420 – 340 тис.р.т.

Bard E. і Rickaby R.E. (2009) провели дослідження можливого впливу міграції південного субтропічного фронту (STF) на північ від південно-східного узбережжя Африки в

якості перешкоди для течії Агульяс, яка контролює транспортування теплої та солоної води з Індійського океану до Атлантичного океану.

Аналіз даних по приповерхневим температурам океанічної води за останні 800 тис. років та продуктивності океану дозволив авторам роботи встановити, що протягом холодних стадіалів продуктивність океану зростала, а приповерхневі температури океанічної води знижувались на 6 градусів Цельсія порівняно з сучасними температурами. Це свідчить про те, що протягом холодних стадіалів субтропічний фронт зсувався на північ приблизно на 7 градусів, що практично блокувало течію Агульяс. Отримані результати в комбінації з аналізом фауністичних комплексів з південної Атлантики свідчать про те, що варіації в північній міграції субтропічного фронту Південної півкулі (STF) спроможні модулювати суворість кожної гляціальної похи шляхом зміни інтенсивності течії Агульяс, яка переносить теплу і солону воду до Атлантичного океану, забезпечуючи Атлантичну меридіональну циркуляцію водних мас. Автори дослідження показали, що відмінності в ступені північної міграції субтропічного фронту Південної півкулі спроможні частково відокремити зміни в глобальному кліматі від атмосферної концентрації вуглекислого газу, що дозволяє вирішити довготривалу проблему різної гляціальної амплітуди за наявності стабільного рівня вуглекислого газу в атмосфері в Плейстоцені (за Bard & Rickaby, 2009).



Розташування океанічних течій і атмосферних фронтів протягом літа в Південній півкулі. Течія Агульяс, яка забезпечує перенесення теплої солоної води з Індійського океану до Атлантичного океану, вказана червоним кольором. Інтенсивність цієї течії значною мірою залежить від меридіонального руху атмосферних фронтів. Де: LGM-WSI – останній гляціальний максимум; ACC – Антарктична циркумполярна течія (за Bard & Rickaby, 2009).

Причина малого льодовикового періода, т.з. Younger Dryas, – не є імпактною.

Younger Dryas імпактна гіпотеза полягає в тому, що приблизно 12,9 тис.р.т. на території Північної Америки впав позаземний об'єкт, що запустило похолодання і вимирання багатьох представників Північно-Американської мегафауни і зникнення т.зв. Кловіс (Clovis) культури давніх людей. На території Північної Америки і Бельгії знаходять передбачувані сайти падіння

космічного тіла (6 - 10 сайтів і серед них - Carolina Bays), час утворення яких збігається з початком Younger Dryas. Ці сайти ідентифікують за наявністю т.зв. чорних матів (black mats). Такі мати формуються в древніх депозитах заболочених територій. Pigati J.S. з колегами (2012) досліджували чорні мати, що датуються 40 - 6 тис.р.т. на південному заході США і в пустелі Атакама на півночі Чилі. У 10 з 13 сайтів автори роботи виявили високі концентрації іридію, магнітні сферули і титано-магнітні гранули всередині або в основі чорних матів в залежності від їх віку і розташування. Автори вважають, що високі концентрації імпактних маркерів в цих сайтах пов'язані з процесами, що відбуваються на заболочених територіях, а не з катастрофічним зіткненням з космічним тілом (за Pigati et al., 2012).

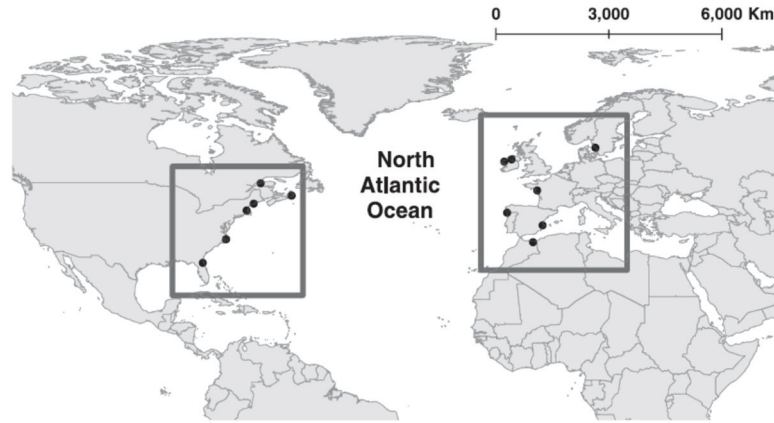
Мегасухи в тропічній Африці. Пізній Плейстоцен. Екстремально посушливі умови в тропічній Африці виявлялись як окремі епізоди в інтервалі 135 - 90 тис.р.т. Такі посухи провокували екстраординарне зниження рівня води навіть в найглибших Африканських озерах. Cohen A.S. з колегами (2007) досліджували відкладення озера Малаві (Lake Malawi) і показали, що епізоди посухи мали важкі наслідки для наземних і аквальних екосистем. Під час аридних фаз в районі озера Малаві умови були холодні напівпустельні з річною кількістю опадів менше 400 мм, продуктивність рослинності була дуже низькою. Сучасна глибина озера становить 706 м. Аналіз фосилій і седиментів свідчить про те, що в епохи аридності глибина озера знижувалась до 125 м, озеро ставало солоним і лужним (за Cohen et al., 2007).

Вплив активності Сонця на кліматичні цикли. Голоцен. Perry C.A. і Hsu K.J. (2000) розробили модель зміни активності Сонця на кордоні Плейстоцен - Голоцен, приблизно 9 тис.р.т., і відкалібрували дану модель з урахуванням геофізичних і археологічних даних про холодні і теплі клімати на Землі. Автори показали, що малий льодовиковий період був 1280 - 1860 р.т. і такі періоди повторюються з інтервалом приблизно в 1300 років. Ця періодичність корелює з флуктуаціями в активності Сонця і в найближчі 500 років Землю чекає черговий міні-льодовиковий період (за Perry & Hsu, 2000).

Біота в Антропогеновому періоді

Демографічна історія Атлантичних вугрів і Плейстоценові гляціації. Європейські та американські вугри (*Anguilla anguilla* і *A. rostrata*) нерестяться в Саргасовому морі з ареалами нересту, які перекриваються. Потім личинки, що захоплюються океанічними течіями, розносяться до узбережжя Європи – північної Африки і узбережжя Північної Америки.

Чому за відсутності географічних бар'єрів сформувались два різних види вугрів? Існує дві гіпотези: а) стародавні види вугрів мешкали тільки на одному з континентів і потім океанічними течіями були поширені і на другий континент; б) зменшення чисельності вихідної популяції вугрів в ході Плейстоценової гляціації сприяло появі іншого виду внаслідок посилення вікаріанства (тобто в різних екологічних нішах на одній і тій же географічній території). Jacobsen M.W. з колегами (2014) проаналізували 104 мітогенама представників двох видів вугрів і встановили час розходження цих видів - 3,38 млн.р.т., що збігається з часом закриття Панамського морського шляху і посиленням Гольфстріму. Посилення Гольфстріму могло сприяти перенесенню личинок до Європейських - Північно-Африканських берегів. Таким чином, Американські вугри можуть бути найдавнішим видом, який дав початок Європейсько-Африканському виду вугрів. Однак, аналіз ДНК не підтвердив таку гіпотезу: виявлені значні флуктуації в ефективному розмірі популяцій та їх занепад в епохи гляціації дозволили авторам дослідження прийти до висновку про роль вікаріанства, а не географічної ізоляції, в появі двох видів вугрів (за Jacobsen et al., 2014).



Географічне поширення Американських та Європейських - Північно-Африканських вугрів (за Jacobsen et al., 2014).

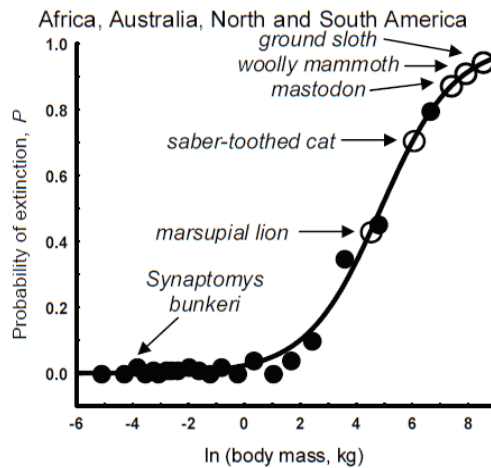
Не було виявлено прискореної еволюції живородіння у ящірок у відповідь на кліматичні зміни в Кайнозойську еру. Існує гіпотеза, згідно якої живородіння у тварин виникає як адаптація до низьких температур навколишнього середовища. Аналіз еволюції ознаки живородіння у 4000 видів рептилій виявив збільшення кількості живородних видів в напрямку від давніх часів до сьогодення. Дослідження, проведені King B. і Lee M.S. (2015), всупереч очікуваному, показали, що відсутня кореляція між прискореним зростанням числа живородних видів серед рептилій і глобальним похолоданням клімату в Кайнозойську еру або в гляціали Пліоцену - Плейстоцену. Автори роботи показали, що живородіння з'являється досить регулярно протягом останніх 200 тисяч років. Однак, автори дослідження підкреслили, що відсутність великих древніх клад живородних рептилій вимагає додаткового пояснення. Зокрема, лінії живородних рептилій можуть швидше вимирати в порівнянні з яйцекладучими лініями внаслідок їх переважного місця проживання в холодних широтах і на великих висотах і, як результат, більшому впливу на них дії кліматичних флуктуацій (за King & Lee, 2015).

Плейстоценове вимирання мегафауни

До кінця Плейстоцену (50 - 12 тис.р.т.) вимерло багато представників тундростепу або південно-американських памп. У Південній Америці зникли: броненосець дедікур, гігантська шаблезуба кішка смілодон, копитне макраухенія, лівинець мегатерій та ін. У Північній Америці зникли: останні представники птахів-тиранів (або фороракусів), десятки видів аборигенних копитних (включаючи американських коней, верблюдів, степових пекарів, різноманітних оленів, вилорогих антилоп, биків і т.н.). Тундростеп Євразії і частково Аляски/Канади втратив таких тварин, як: мамонт, шерстистий носоріг, більшорогий олень, печерний ведмідь, печерний лев та ін.

Багато тварин Плейстоцену були більші за сучасні форми (т.зв. мегафауна) і саме вони і вимерли за період 50 - 10 тис. років тому. Чому Плейстоценове вимирання в основному торкнулося мегафауни (тобто організмів, крупніших ніж 40 кг)?

Великій тварині важче сховатися під час екосистемних катастроф. Крім того, чим крупнішою є тварина, тим менше особин у популяції і тим вище вірогідність близькоспорідненого схрещування. А близькоспоріднені схрещування призводять до більш швидкого накопичення шкідливих мутацій в популяції. Проведені дослідження показали, в популяції великих тварин на 43% швидше накопичуються мутації в порівнянні з популяціями дрібних тварин. Крім того, дрібно-розмірні тварини потребують меншої кількості ресурсів для виживання і більш швидко розмножуються порівняно з крупно-розмірними тваринами. NB: Вимирання мегафауни мало місце і в інші епохи масових вимирань біоти. Зокрема, наприкінці Крейдяного періоду, коли зникли динозаври, птерозаври, птеродактилі та інші тварини-гіганти.



Залежність ймовірності вимирання (P) від маси тіла (логарифмічна шкала, кг) для ссавців пізнього Плейстоцену (всього враховано 2123 види). Графік побудовано за всієї сукупності даних (по всіх континентах). Стрілками показано положення деяких вимерлих тварин різного розміру: болотного лемінгу (*Synaptomys bunkeri*), сумчастого лева (*Thylacoleo carnifex*), шаблезубого тигра (*Smilodon fatalis*), мастодонта (*Mammuthus americanus*), мамонта (*Mammuthus primigenius*), гігантського наземного лівинця (*Megatherium americanum*). Аналіз даних свідчить про те, що вимирали як дрібні, так і великі види, але ймовірність вимирання крупно-розмірних видів була набагато вищою.

Однак, дослідження, проведені Blois J.L. з колегами (2010), показали, що не тільки мегафауна постраждала в пізньому Плейстоцені - відбулось також значне зниження різноманітності і дрібнорозмірних тварин (Blois et al., 2010). Аналіз ДНК у залишках викопних Плейстоценових лемінгів (*Dicrostonyx torquatus*) - дрібних ссавців, поширених в тундровій зоні північно-західної Європи, проведений Brace S. з колегами (2012), показав драматичну редукцію генетичного різноманіття даної групи ссавців протягом останніх 50000 років. Крім того, проведені авторами роботи дослідження дозволили встановити серію подій вимирань - реколонізації територій лемінгами, що вперше дозволило виявити нестабільність популяцій пізньо-Плейстоценових дрібних ссавців, викликану флуктуаціями кліматичних умов в дану епоху. Зокрема, епохи вимирань лемінгів співпали за часом з теплими інтерстадіалами, оскільки лемінги більш адаптовані до низьких температур, крім того - зміни клімату спровокували зміни рослинності, що також вплинуло на виживання лемінгів (за Brace et al., 2012).

Аналіз Плейстоценового вимирання організмів на різних континентах дозволив виявити наступну картину: а) в Північній Америці - вимерло 33 роди з 45 родин великих ссавців (це 73% родин тварин); б) в Південній Америці - вимерло 46 родин з 58 родів (79% родів); в) в Австралії - вимерло 15 родів з 16 родів (94% родів); г) в Європі - вимерло 7 родів з 28 родів (тобто 25% родів); д) в субсахарній Африці - вимерло 2 з 44 родів (тобто 4,5% родів великих ссавців).

Виявлена асиметрія вимирань по континентах свідчить про більш стресові умови в Австралії в порівнянні з Африкою та Євразією і опосередковано дозволяє припустити катастрофічну причину термінального Плейстоценового вимирання видів.

Причини Плейстоценового вимирання видів:

Катастрофічні причини Плейстоценового вимирання біоти:

а) падіння астероїда (у Північній Америці у відкладеннях віком 12 900 р.т. знайдені нанокристали алмазів і велика кількість сажі, як свідчення екосистемних пожеж (Kennett et al., 2009). Однак, сьогодні показано, що зниження чисельності видів почалось за 900 - 800 років до падіння астероїда;

б) падіння астероїда приблизно 12 000 років тому в районі Філіппінського моря викликало цунамі і Всесвітній потоп (в осадових континентальних відкладеннях даного часу -

виявлено сліди підтоплень і за часом дані події збігаються з Біблійним потопом). У Сибіру у вічній мерзлоті даної епохи знаходять замерзлих в бруду мамонтів, оленів та інших тварин з зеленою травою в шлунку: грязьовий потік затопив низини, різко похолодало і тварини замерзли в цьому бруді. Причому, часто знаходять замерзлих тварин без голів, які, мабуть, з'їли хижі птахи. Вважається, що удар астероїда призвів до зсуву географічних полюсів до їх сучасного положення, що призвело до швидкого замерзання Сибіру.

б) вибух наднової зірки;

в) вибухи на Сонці;

г) знищення тварин давніми мисливцями (при полюванні з підпалом степів і саван).

Важливо підкреслити, що наприкінці Плейстоцену вимерли не тільки теплолюбні види, а й види, добре пристосовані до низьких температур (мамонти, шерстисті носороги, великорогі олені та ін.).

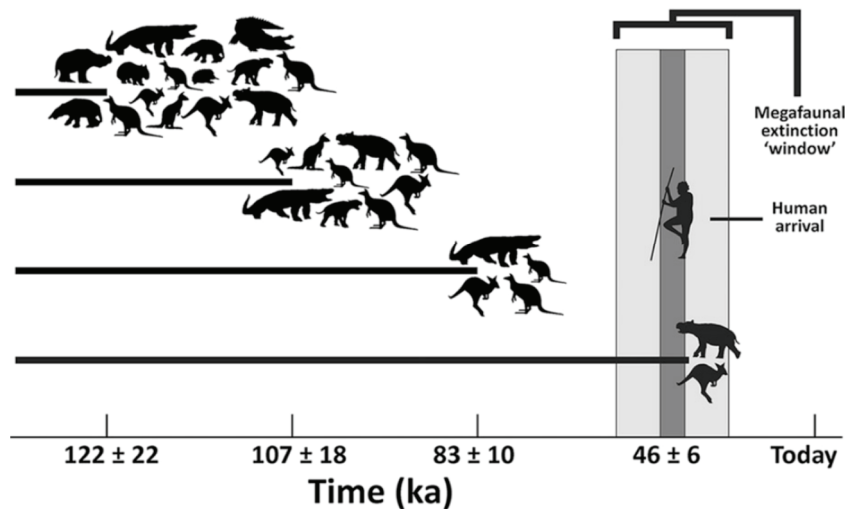
*Другий потоп відбувся приблизно 8 200 р.т. внаслідок прориву Канадського озера Агассис (Agassiz Lake). Площа озера була 440 000 км² з об'ємом води в озері - як у Чорному морі. Це озеро на кордоні Канади і США накопичувало талі води льодовиків. Його береги прорвало, що викликало цунами і підйом води в океані на 3 метри. Сьогодні залишки цього озера - це озеро Вінніпег (Winnipeg).

Досить багато робіт присвячено проблемі ролі давніх людей в пізньо-Плейстоценовому масовому вимиранні мегафауни. Одні дослідники показують точну кореляцію між часом приходу давніх людей і масовим вимиранням тварин на конкретних територіях (Rule et al., 2012; Surovell et al., 2015 і ін.). Так, Rule S. з колегами досліджували стан австралійських екосистем за останні 130 тис. років і прийшли до висновку, що саме прихід давніх людей на територію Австралії спровокував масове вимирання мегафауни і заміщення дощових лісів на ксерофітну рослинність (за Rule et al., 2012). Метод радіовуглецевого датування, використаний у дослідженні Surovell T.A. з колегами (2015), показав кореляцію між часом приходу давніх людей у Берингію і на території Північної і Південної Америки і часом початку вимирання мегафауни на цих континентах (Surovell et al., 2015).



Тілаколео (*Thylacoleo carnifex*) - хижий сумчастий ссавець (сумчастий лев), що жив 130 - 100 тис.р.т. (за Wroe et al., 2013).

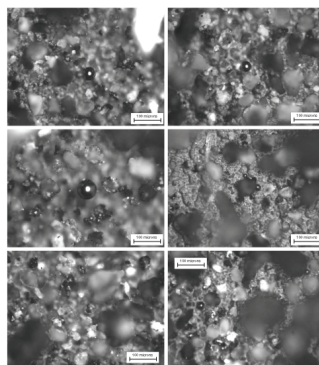
Тоді як інші дослідницькі групи показують відсутність причинно-наслідкових зв'язків між даними подіями. Так, Wroe S. з колегами (2013) проаналізували динаміку вимирання тварин на території Австралії та Нової Гвінеї за останні 400 000 років і наводять докази того, що більшість видів мегафауни зникло до приходу давніх людей на означені території. При цьому автори досліджень зазначають, що причиною масового вимирання біоти стали кліматичні зміни (Wroe et al., 2013). Zazula G.D. з колегами (2014) показали, що масове вимирання американських мастодонтів передувало приходу мисливців і пізньо-Плейстоценовому потеплінню клімату.



Динаміка вимирання мегафауни в пізньому Плейстоцені на території Квінсленда. Показана прогресивна втрата мегафауни протягом усього пізнього Плейстоцену (а не в т.зв. «вузькому вікні вимирання»), яка була пов'язана як видно з кліматичними змінами і не залежала від появи на континенті давніх мисливців (за Wroe et al., 2013).

Синхронність вимирання ссавців Північної Америки в пізньому Плейстоцені. В пізньому Плейстоцені вимерло 35 видів ссавців Північної Америки. 16 з цих родів вимерло в інтервалі 13,8 – 11,4 тис.р.т. Для інших 19 родів відсутність фосилій в цьому інтервалі Faith J.T. і Surovell T.A. (2009) пов'язують з небереженням або з незнайденістю фосилій. Авторами дослідження був зроблений висновок по те, що вимирання ссавців Північної Америки в інтервалі 13,8 - 11,4 тис.л.н. було синхронним (за Faith & Surovell, 2009).

Плейстоценове вимирання біоти і позаземний імпакт. Нащодавні гіпотези пов'язують пізньо-Плейстоценове вимирання біоти з позаземним імпактом (на підставі зібраних геологічних зразків на південному сході Аризони, США). Haynes C.V. з колегами (2010) описали зразки чорних матів нижче Younger Dryas кордону і в Younger Dryas епоху. Виявлені в ході дослідження магнітні мікросферули виявились земного походження, хоча були знайдені і сліди космічного пилу. Крім того, автори роботи не виявили ні іридію, ні радіоактивних аномалій. Не було також знайдено і слідів масового вимирання біоти. В цілому, проведене авторами роботи дослідження не підтвердило наявність космічної події в пізньому Плейстоцені (за Haynes et al., 2010).



Фотомікрографія магнітних мікросферул в зразках (за Haynes et al., 2010).

Еволюційні причини Плейстоценового вимирання біоти.

Слід зазначити, що пізньо-Плейстоценове вимирання біоти було досить тривалим - пік вимирань охопив період в 40 тис. років (між 50 - 10 тис. років тому), однак саме масове вимирання мегафауни почалось ще раніше - приблизно 400 тис.р.т. Тому, крім катастрофічних

причин пізньо-Плейстоценового вимирання видів - мали місце також і еволюційні причини: передчасне старіння і вимирання видів через накопичення поломок в ДНК, викликаних стресовими умовами довкілля.

До стресових умов навколишнього середовища, що спровокували передчасне старіння видів в пізньому Плейстоцені, відносяться:

а) скачки температур в льодовикові і міжльодовикові епохи;

б) підвищений рівень вторинного космічного випромінювання, який був виявлений за накопиченням в породах Плейстоценового віку радіоактивного вуглецю $^{14}\text{C}^*$:

космічне нейтронне випромінювання + $^{14}\text{N} \rightarrow ^{14}\text{C}^* + \text{потік елементарних частинок (протонів)}$ (джерелом такого випромінювання вважається вибух наднової зірки);

в) поширення хвороб (50% мамонтів було уражено туберкульозом кісток);

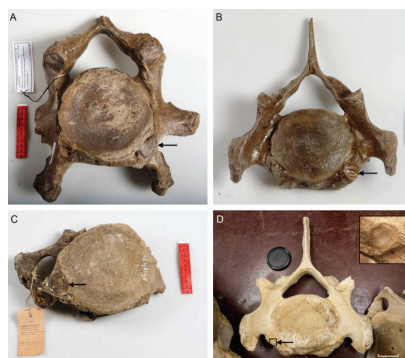
г) зміна типу харчування у травоядних тварин (ізотопний аналіз виявив несподівану зміну в дієті травоядних тварин безпосередньо перед пізньо-Плейстоценовим вимиранням видів). Причини: потепління наприкінці Плейстоцену призвело до підвищення вологості і до заміни трав'янистої тундри на мохову тундру і тайгу; при цьому нові рослини часто виявлялись токсичними і мутагенними для травоядних тварин.

Редукція генетичної різноманітності в популяції мамонтів в пізньому Плейстоцені. Nyström V. з колегами (2012) був проведений аналіз ядерної та мітохондріальної ДНК, отриманої з залишків пізньо-Плейстоценових і Голоценових мамонтів (*Mammuthus primigenius*), що мешкали на північному сході Сибіру 60 000 – 4 000 років тому. Між мамонтами, які жили більш 12 000 років тому і менше 9 000 років тому автори дослідження виявили драматичні генетичні відмінності в ядерній ДНК - зокрема, зниження рівня індивідуальної гетерозиготності тварин приблизно на 30% внаслідок редукції розмірів популяції. Редукцію генетичного різноманіття також виявили і при аналізі мітохондріальної ДНК - вона показала втрату 65% генетичної різноманітності у мамонтів. Проте надалі - втрата генетичного різноманіття у мамонтів більше не відбувалась, що свідчить про певну катастрофічну подію (кліматичну або екологічну), яка швидко знищила популяцію мамонтів в Голоцені (за Nyström et al., 2012).

Аналіз генома виявив риси демографічного і генетичного занепада шерстистих мамонтів. Пізній Плейстоцен. Palkoroulou E. з колегами (2015) провели повногеномний сиквенс ДНК двох шерстистих мамонтів (*Mammuthus primigenius*). Перший мамонт жив 4300 років тому на острові Врангеля і є представником однієї з останніх особин даного виду. Другий мамонт жив 44800 років тому в пізньому Плейстоцені на північному сході Сибіру. Проведене авторами роботи дослідження показало, що протягом середнього (або раннього) Плейстоцену популяція шерстистих мамонтів пережила т.зв. «пляшкове горлечко еволюції», а також більш недавній драматичний занепад предків мамонтів на острові Врангеля в кінці останньої гляціації. Порівняння двох геномів показало, що мамонт з острова Врангеля мав 20% редукцію гетерозиготності і 28-кратне збільшення фракції генома з рисами гомозиготності. Автори роботи прийшли до висновку, що популяція мамонтів на острові Врангеля, яка представляє останню що вижила популяцію шерстистих мамонтів, мала редуковану генетичну різноманітність незадовго до вимирання даної популяції (редукція гетерозиготності і домінування гомозиготності в популяції) (за Palkoroulou et al., 2015).

Аномалії розвитку шерстистих мамонтів. Пізній Плейстоцен. Число шийних хребців у ссавців дорівнює семи і є дуже консервативним. Reuter J.W. з колегами (2014) показали, що, як правило, зміни в кількості шийних хребців супроводжуються іншими аномаліями розвитку ссавця і, тому, відбраковуються. Проведене авторами роботи дослідження виявило аномально велику кількість випадків порушення кількості шийних хребців у шерстистих мамонтів (*Mammuthus primigenius*) Північного моря в пізньому Плейстоцені (3,6% у сучасних слонів і 33,3% у шерстистих мамонтів пізнього Плейстоцену). Основна причина аномалій - присутність довгого ребра на сьомому шийному хребці. Автори роботи вважають, що такий високий рівень аномалій розвитку у мамонтів перед їх

вимиранням в пізньому Плейстоцені свідчить про інбридинг (близькоспоріднене схрещування) в популяції, яка переживає занепад, і про несприятливі умови середовища, які впливають на ранні етапи вагітності самок (за Reumer et al., 2014).



A - C - Присутність ребер на шийних хребцях: A - C у шерстистих мамонтів (*Mammuthus primigenius*) в пізньому Плейстоцені; D - у сучасних азіатських слонів (за Reumer et al., 2014).

Голодування по мінеральних речовинах і, як наслідок, захворювання опорно-рухової системи у пізньо-Плейстоценових мамонтів на території Північної Євразії.

Leshchinskiy S. (2015) були проаналізовані скам'янілості пізньо-Плейстоценових мамонтів, що жили на території Західного Сибіру в Кемеровській області в інтервалі 25,9 - 17,8 тис.р.т., в Новосибірській області в інтервалі 17,8 - 11 тис.р.т., на території Ханті-Мансійської автономної республіки в інтервалі 16,5 - 10 тис.р.т., а також скам'янілості мамонтів ряду інших регіонів Північної Євразії, що жили на цих територіях в інтервалі 30 - 10 тис.р.т. Проведені дослідження показали, що в кінці Плейстоцену великі рослиноїдні ссавці піддавалися сильному геохімічному стресу, що проявилось як масові деструктивні зміни в кістках внаслідок ензоотичних захворювань, викликаних дефіцитом мінеральних поживних речовин в раціоні цих тварин.

*NB! Ензоотичні захворювання - це захворювання, пов'язані з природними умовами існування живих організмів, і, зокрема, з дисбалансом мінеральних речовин в навколишньому середовищі.

Аналіз фосилізованих залишків мамонтів виявив у всіх досліджених колекціях деструктивні зміни в кістках тварин. Найбільшу кількість пошкоджень було виявлено в кістках і зубах *Mammuthus primigenius*. Найбільш типовими ознаками остео дистрофії були остепороз, остеофіброз, остеомаляція, остеолизис, атрофія хряща, екзостоз, переломи, що призводять до формування псевдосуглоба і т.н. Виявлені у мамонтів захворювання опорно-рухової системи повинні були приводити до високого рівня травматизму тварин навіть при невеликих фізичних навантаженнях.

Для заповнення дефіциту мінеральних речовин сучасні тварини відвідують солонці - природні ділянки з високою концентрацією мінеральних речовин. При цьому вони не тільки "лижуть сіль", але і п'ють мінеральну воду і навіть їдять ґрунт, насичений солями. Ця поведінка отримала назву геофагії або літофагії, і є досить добре вивченою. Мамонти були найбільшими літофагами пізнього Плейстоцену Північної Євразії. У травних трактах мумій мамонтів, що дійшли до наших днів, збереглися мінеральні субстанції, заглочені ними на солонцях. У деяких випадках вони становлять до 90% від маси всього вмісту кишечника або маси копроліта. Але навіть така інтенсивна літофагія не могла допомогти мамонтам в умовах, коли звичні солонці були заметені снігом або знищені піднявшимися ґрунтовими водами. В околицях льодовиків і те, і інше відбувалося регулярно. В результаті в деяких колекціях кількість кісток мамонтів зі слідами патологій досягає 70% і більше.

В цілому, проведені Leshchinskiy S. (2015) дослідження, свідчать про несприятливі умови проживання на території Північної Євразії для великих рослиноїдних тварин в пізньому Плейстоцені. Автор роботи вважає, що кардинальна геохімічна трансформація ландшафтів призвела до голодування рослиноїдних тварин по мінеральним поживним

речовинам і сприяла їх вимиранню наприкінці Плейстоцену (за Leshchinskiy, 2015; цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/634-mineral>).



Розширення каналів Хаверса на поперечному зрізі ребра мамонта. 1 бар = 1 см. При невеликому збільшенні (до x100 разів) остеопороз може бути діагностований за редукцією трабекул, розширенням пір і за присутністю каналів Волькмана і Хаверса (за Leshchinskiy, 2015).

Занепад і вимирання печерних ведмедів. Пізній Плейстоцен. Stiller M. з колегами (2010) провели аналіз ДНК бурих і печерних ведмедів, що жили в пізньому Плейстоцені. Аналіз ДНК дозволяє опосередковано виявляти зниження чисельності популяції.

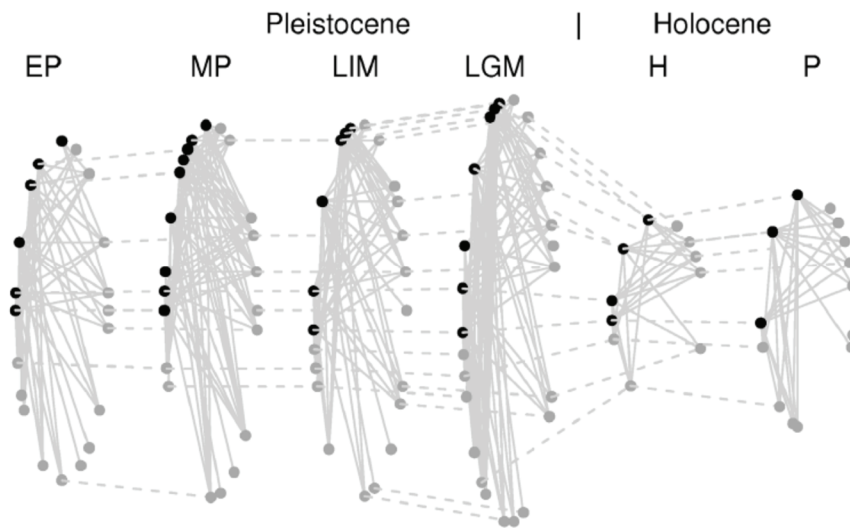
Проведене дослідження виявило зниження чисельності печерних ведмедів, починаючи з періоду 50 000 років тому до їх повного вимирання 24 000 років тому, тоді як чисельність бурих ведмедів залишалася відносно постійною. Автори роботи прийшли до висновку, що ні зміни клімату самі по собі, ні активність давніх людей - ці фактори окремо не могли викликати вимирання печерних ведмедів. Тільки - комплекс факторів міг призвести до такого результату (за Stiller et al., 2010).

Наслідки вимирання мегафауни на межі Плейстоцен-Голоцен для екосистем.

Приблизно 50 000 р.т. на території більшості наземних екосистем мешкали гігантські ссавці. Johnson C.N. (2009) вважає, що масове вимирання гігантських рослиноїдних тварин - запустило зміни в рослинних екосистемах. Зокрема, почастішали пожежі, тому що в підстилці накопичувалось багато нез'їденої рослинності. Крім того, рослини за багато років адаптувались до обгризання великими тваринами і до поширення свого насіння з їх допомогою. Після вимирання рослинної мегафауни - ці групи рослин прийшли в занепад (за Johnson, 2009).

Nenzén H.K. з колегами (2014) вивчали харчові ланцюги в шести великих спільнотах ссавців, що жили на Іберійському півострові за останні 850 тис. років. Проведені дослідження показали, що вимирання, міграції та швидкість зміни груп ссавців в цілому корелювали з кліматичними змінами.

Однак, вчені виявили відмінності в динаміці і в структурі Голоценової порівняно з Плейстоценовою спільнотами ссавців, не залежні від циклів гляціації-інтергляціації. Проведені дослідження показали, що, не дивлячись на вимирання груп ссавців протягом останніх 850 тис. років, тільки на кордоні Плейстоцен-Голоцен змінилися динамічні та структурні характеристики трофічних ланцюгів ссавців. Зокрема, був виявлений низький рівень стійкості трофічних ланцюгів до втрати видів (показник, який характеризує вплив втрати компонентів трофічного ланцюга на запуск вторинних хвиль вимирань). Крім того, показано значний вплив типу харчування організмів, розташованих нижче в трофічному ланцюзі, на організми, розташовані вище в трофічному ланцюзі. Причиною зміни динамічних і структурних характеристик трофічних ланцюгів в Голоценових співтовариствах є масове вимирання великорозмірних ссавців на кордоні Плейстоцен-Голоцен, відсутність компенсації втрати видового різноманіття за рахунок міграції споріднених груп з інших територій і, як наслідок, збіднення видового складу співтовариств (за Nenzén et al. , 2014).



Харчові ланцюги великих ссавців Іберійського півострова за останні 850 тис. років. Де: Pleistocene - Плейстоцен; Holocene - Голоцен; EP - ранній Плейстоцен, 850 тис.р.т.; MP - середній Плейстоцен, 450 тис.р.т.; LIM - останній межгляціальний максимум, 120 тис.р.т.; LGM - останній гляціальний максимум, 21 тис.р.т.; H - ранній Голоцен, 10 тис.р.т.; P - сьогодні; • - чорними колами вказані хижаки; ° - сірими колами вказані жертви; вертикальними лініями вказані трофічні зв'язки, горизонтальні пунктирні лінії з'єднують види, стійкі між спільнотами (за Nenzén et al., 2014).

Дослідження, проведені Gill J.L. (2014), показали, що втрата рослинної мегафауни, призвела до радикальних змін у структурі і у функціонуванні рослинних угруповань (Gill, 2014). Barnosky A.D. з колегами досліджували результати втрати мегафауни на межі Плейстоцен-Голоцен для різних екосистем і встановили радикальні зміни в екосистемах Північної Америки, але - не Південної Америки. Отримані результати свідчать про те, що наслідки дефаунації для екосистем залежать від ряду умов. Зокрема, від того: а) наскільки важливі для організації екосистеми види тварин вимирають (у Північній Америці вимерли мамонти, які були найважливішими компонентами місцевих екосистем); б) і від чутливості рослинних екосистем до втрати рослинної мегафауни (за Barnosky et al., 2015).

Вимирання Плейстоценової мегафауни. Північна Америка.

 <p>Гігантський лінивець мегатерій. Північна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену, 10 тис.р.т. (https://en.wikipedia.org/wiki/Megatherium).</p>	 <p>Короткомордий ведмідь (<i>Arctodus simus</i>). Вага 1 тонна. Висота при підйомі на задні лапи - 4,6 м. Північна Америка. Вимерли в Плейстоцені, 11,6 тис.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Short-faced_bear).</p>	 <p>Американський лев - найбільший з відомих підвидів левів. Вимерли в Плейстоцені. Довжина 3,7 м, вага 400 кг. Північна Америка (https://en.wikipedia.org/wiki/American_lion).</p>
---	--	--



Мамонти. Висота тіла 5,5 м, вага 12 тонн. Північна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену. <http://img11.nnm.me/7/0/9/9/e/edc9>

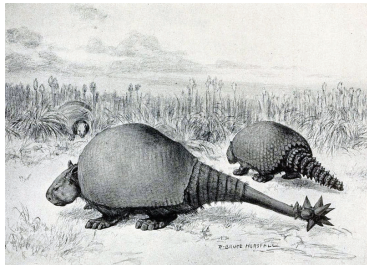


Мастодонт. Північна Америка. Всі представники вимерли наприкінці Плейстоцену ([http://s7.hostingkartinok.com/..](http://s7.hostingkartinok.com/))

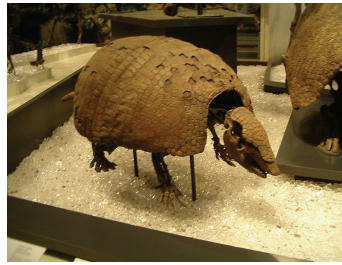


Гігантський бобер. Довжина 2,7 м. Північна Америка. Вимерли в Плейстоцені (https://ru.wikipedia.org/wiki/Castoroides_ohioensis).

Вимирання Плейстоценової мегафауни. Південна Америка. Австралія.



Гліптодони (*Glyptodon*). Південна і Північна Америки. Вимерли в Плейстоцені (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Glyptodon>).



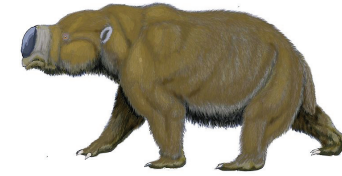
Гігантський пампате́рій (*Pampatheres*) - родич броненосців. Вага до 200 кг. Південна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену, 12 тис.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Pampatheriidae>).



Токсодон (*Toxodon*). Довжина тіла 2,7 м, висота в плечах 1,5 м, вага 1,5 тонн. Південна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Toxodon>).



Сумчастий тапір (*Palorchestes azael*). Довжина 2 м, вага 200 кг. Вимерли 11 тис.р.т. в Плейстоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Palorchestes>).

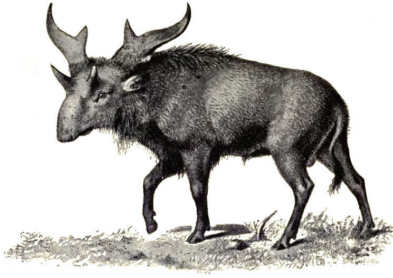


Діпротодон (*Diprotodon*) - гігантське сумчасте Австралії, родич вомбатів. Довжина тіла 3 м, висота 2 м, вага 2,8 тонн. Вимерли 46 тис.р.т. в Плейстоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Diprotodon>).

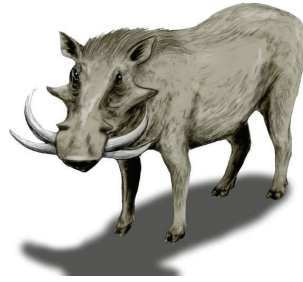


Тілаколео (*Thylacoleo carnifex*) - сумчастий хижий ссавець Австралії. Довжина 1,1 м, вага 160 кг. Вимерли в Плейстоцені. (https://uk.wikipedia.org/wiki/Thylacoleo_carnifex).

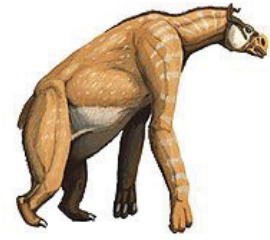
Вимирання Плейстоценової мегафауни. Європа. Азія. Африка.



Сиватерій - представник вимерлих жирафових. Висота 3 м., вага 500 кг. Африка. Індія. Вимерли 8000 р.т. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Sivatherium>).



Metridiochoerus - всі представники даної групи вимерли в ранньому Плейстоцені. Африка. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Metridiochoerus>).



Халікотерій - представник вимерлої групи копитних тварин. Вимерли в ранньому Плейстоцені. Північна Америка, Європа, Азія, Африка (<https://en.wikipedia.org/wiki/Chalicotherium>).



Гігантська гієна (*Pachycrocuta*). Висота в плечах 1 м, вага 190 кг. Африка, Азія. Всі представники вимерли в середньому Плейстоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Pachycrocuta>).



Еламотерій сибірський (*Elasmotherium sibiricum*). Північна Євразія. Довжина тіла 4,5 м, висота в плечах 2,5 м., Вага 4,5 т. Вимерли наприкінці Плейстоцену, 50 тис.р.т ([http://www.epochtimes.com.ua/...](http://www.epochtimes.com.ua/))



Неандертальці (*Homo neanderthalensis*). Північна Євразія. Вимерли 24 тис.р.т (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Neanderthal>).

Вимирання Плейстоценової мегафауни. Північна Євразія.



Шерстистий мамонт (*Mammuthus primigenius*). Євразія. Висота в плечах 3,4 м, вага 6 тонн. Вимерли наприкінці Плейстоцену 12 - 10 тис.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Woolly_mammoth).



Шерстистий носоріг (*Coelodonta antiquitatis*) - Євразія. Вимерли наприкінці Плейстоцену – початку Голоцену 8 тис.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Woolly_rhinoceros).



Гігантський олень (*Megaloceros giganteus*). Євразія. Висота в плечах 2 м. Відстань між кінчиками рогів - 3,6 м, вага рогів 40 кг. Вимерли в ранньому Голоцені, 7,7 тис.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Irish_elk).

Антропогенез

Антропогеновий період:

1,9 - 1,6 млн.р.т. людина уміла дала початок людині прямоходячій, *Homo erectus* (або архантропу).

1,75 млн.р.т. - перша хвиля розселення людей з Африки.

1,2 млн.р.т. - втрата предками людини шерстного покриву через мутації, що за часом збіглось (1,2 млн.р.т.) з початком домінування в популяції давніх людей темношкірих особин (пігментація шкіри є захисним механізмом від надмірного потрапляння на шкіру ультрафіолетового випромінювання).

1,7 - 1,6 млн.р.т. еректуси винайшли більш складну ашельську культуру виготовлення кам'яних знарядь.

1,5 млн.р.т. - почався прискорений ріст головного мозку (завдяки мутації по гену ASPM). *NB! У сучасних людей мутації в цьому гені призводять до того, що мозок не росте до необхідних розмірів.

1 млн.р.т. - давні люди почали використовувати вогонь для обігріву та приготування їжі. Давні люди помітили, що після природних пожеж у обгорілих птахів, тварин - м'ясо смачніше і м'якше, зерна, плоди - теж стають м'якшими. Перетирання жорстких зерен між каменями давало борошно, а при його змішуванні з водою виходило тісто. При намазуванні такого тіста на гарячі камені виходили прісні коржі. Якщо в таке тісто випадково потрапляв дріжджовий грибок - то тісто підходило і коржі ставали особливо смачними. Мабуть так з'явилося примітивне хлібопечення.

300 тис.р.т. нащадки людини прямоходячої дали початок двом гілкам: неандертальцям і людям сучасного типу.

Практично відразу, 300 тис.р.т. неандертальці розселилися в Європу та Азію. І жили на даних територіях в період 300 - 35 тис.р.т. Неандертальці будували житла з дерев і кісток, винайшли продвинуту леустерську культуру обробки каменю, їх поховання носили сліди ритуальних дій. Неандертальці схрещувалися з людьми сучасного типу.

Люди сучасного типу, *Homo sapiens sapiens*, з'явилися в Африці 200 тис.р.т.

145-135 тис.р.т. - перший вихід людини розумної з Африки. Однак, цей вихід виявився не вдалим.

90 - 85 тис.р.т. - другий вихід людини розумної з Африки.

Приблизно 74 тис.р.т. невелика популяція людей (близько 2000 чоловік), що пережила наслідки дуже потужного вулканічного виверження (20 - 30 років зими через вулкан Тоба в Індонезії) - стала предковою для всіх сучасних людей. Ці люди потім мігрували в Азію, в Європу, в Америку.

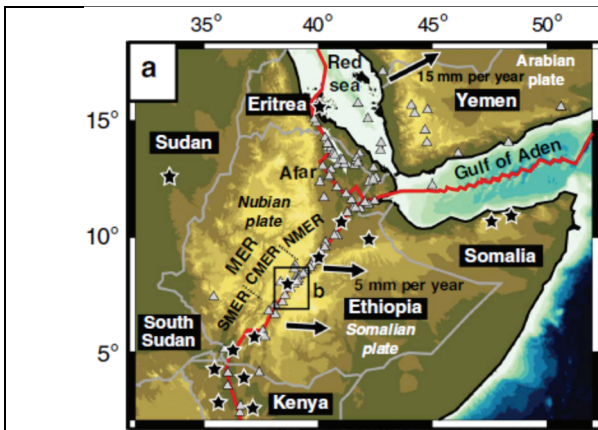
42 - 40 тис.р.т. з'явилися наскальні малюнки, статуетки, прикраси, примітивні музичні інструменти, предмети культу, хутрянний одяг. Цим же періодом датується мутація в гені FOXP2, пов'язаному з членороздільною мовою.

20 тис.р.т. - з'явилися перші глиняні вироби (горщики для зберігання їжі).

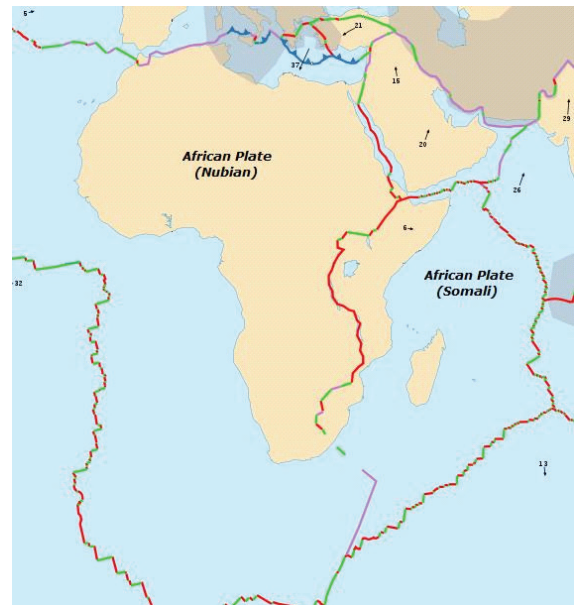
10 тис.р.т. - з'явився лук і стріли, люди почали одомашнювати тварин і обробляти землю (т.зв. Неолітична революція). Збиральництво вже не могло прогодувати вирослу популяцію людей. Ділянки з зерновими травами охоронялися від сусідніх племен; однак, це не вирішувало продовольчу проблему. Давні люди помітили, що восени зерно обсіпається в землю, а навесні з нього виростає нова рослина. Але, багато зерна згнивало або з'їдалося гризунами. Давні люди припустили, що якщо зерна восени зібрати, а навесні посіяти - то це дасть більше рослин з зерном. Мабуть, саме так зародилося землеробство.

5 тис.р.т. - з'явилися перші бронзові вироби. 3 - 2,5 тис.р.т. - почалась епоха заліза.

Вплив вулканізму в Рифтовій долині Ефіопії (Африка) на популяції древніх людей. Геологічний літопис Ефіопської Рифтової долини (Африка) свідчить про тривале співіснування древніх людей з вулканами. Hutchison W. з колегами (2016) досліджували 200 км сегмент рифтової зони, на території якої в інтервалі 320 - 170 тис.р.т. відбувалися події вибухової вулканічної активності.



Топографічна карта східної Африки і центральної частини Головного Ефіопського Рифта (Main Ethiopian Rift, MER). Де: червоні лінії - межі основних плит, сірі трикутники - вулкани Антропогенного періоду, чорні зірочки - ключові археологічні сайти Середнього Кам'яного віку (Middle Stone Age, 280 - 50 тис.р.т.); чорні стрілки - напрям сучасного розширення відносно нерухомої Нубійської плити, NMER, CMER і SMER - північна, центральна і південна частини Головного Ефіопського Рифта (за Hutchison et al., 2016).



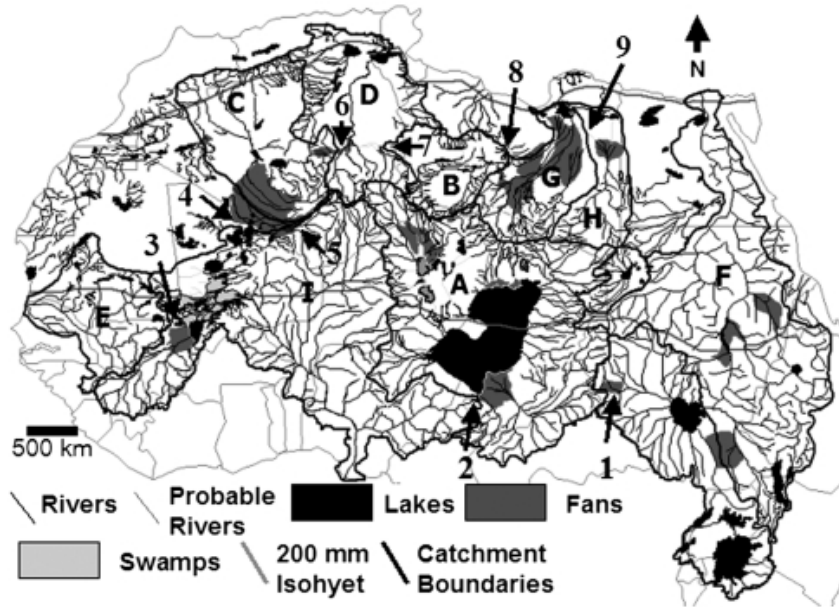
Сучасне розташування Нубійської і Сомалійської Африканських платформ (за <https://yandex.ua/images/search>).

Протягом цього періоду мали місце не менше чотирьох подій потужних вулканічних вивержень, обсяг яких перевищував 10 км^3 . Ці вулканічні потоки були в п'ять разів більш потужними, ніж середні вулканічні потоки за останні 700 тис. років. При цьому викиди попелу, вулканічних кислотних газів і аерозолів могли вплинути на стан озер і рослинності в регіоні вивержень, викликаючи каскад порушень в екосистемах і знижуючи доступність ресурсів для древніх людей. Hutchison W. з колегами (2016) вважають, що ці імпульси вулканічної активності привели до різких перебудов ландшафтів і екосистем, які займали популяції древніх людей, і могли бути причиною т.зв. «пляшкових горлечок» в історії виду людина розумна і факторами, що сприяли розселенню древніх людей в глиб Африканського континенту і за його межі (за Hutchison et al., 2016).

Низька генетична різноманітність Плейстоценових гомінін. Середній Плейстоцен.

Палеогеномні дослідження показали, що сучасні люди, неандертальці і їх останній загальний предок характеризувались меншою генетичною різноманітністю, ніж сучасні великі мавпи. Традиційною інтерпретацією причин низького рівня генетичного різноманіття у сучасних людей вважається досить недавнє проходження популяцією древніх людей т.зв. «пляшкового горлечка» еволюції. Однак, низький рівень генетичної різноманітності був виявлений у всіх середньо-Плейстоценових гомінін (за Premo & Hublin, 2009).

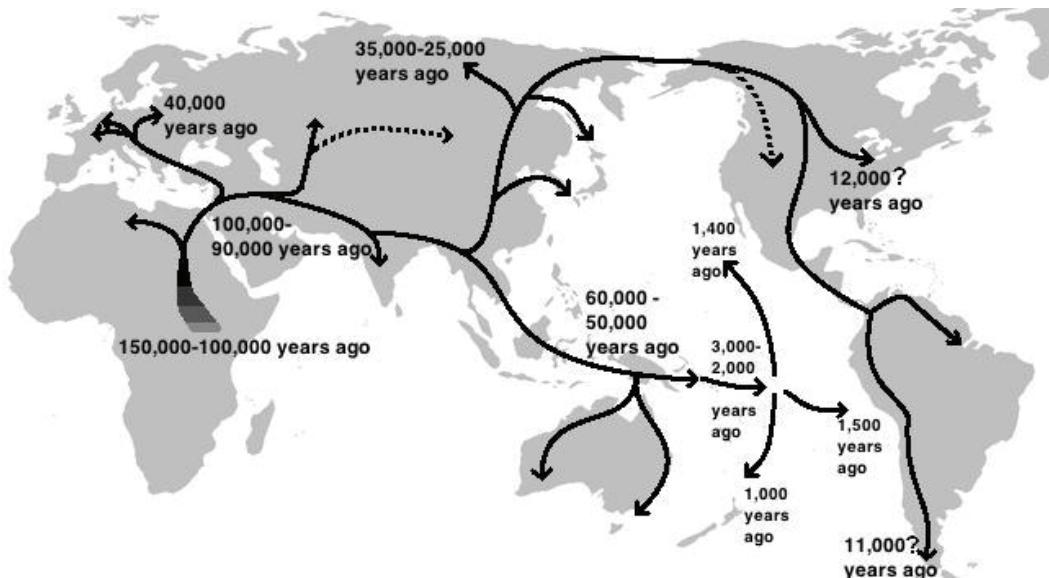
Розселення людей з Африки через Сахару. Перший вихід людей з Африки. Суб-Сахарна Африка - це центр еволюції сучасного людства. Вважають, що пустеля Сахара була перешкодою для розселення стародавнього людства на інші континенти, і, що єдиним шляхом перетину Сахари - був водний Нільський шлях. Drake N.A. з колегами (2011) показали, що Сахара не була ефективним бар'єром: під час вологих епох її перетинали і тварини, і люди.



Палеогеологія Сахари в пізньому Плейстоцені і в ранньому Голоцені, 11 - 8 тис.р.т. (За Drake et al., 2011).

Аналіз зоогеографії Сахари показав, що велика частина тварин перетинала Сахару не за допомогою Нільського коридору. По Нілу мігрували переважно аквальної групи тварин. В Голоцені гумідні епохи в даному регіоні супроводжувались формуванням системи взаємопов'язаних озер, річок і річкових дельт, які склались з великої кількості пересічених водних шляхів і каналів, що дозволяло тваринам легко мігрувати через Сахару. Ця система водних шляхів Сахари в останній раз була активною в ранньому Голоцені. У цю епоху багато видів тварин жили в центрі Сахари. Таким же шляхом і стародавні люди мігрували через Сахару. Зелена Сахара існувала також під час останнього інтергляціала, приблизно 125 тис.р.т. Саме завдяки цьому стало можливим розселення людей сучасного типу з Африки (за Drake et al., 2011).

Розселення давніх людей з Африки в верхньому Плейстоцені.



Карта та хронологічні рамки розселення людей сучасного типу з Африки на інші континенти (за <http://www.pvsm.ru/images/2015/03/17/kak-rekonstruiruyut-hod-evolyucii-7.jpg>).

Африка є батьківщиною сучасного людства. Veuyin A. (2011) зробив огляд даних щодо розселення давніх людей з Африки до Євразії. Проведений аналіз свідчить про те, що: 1) численні популяції людини розумної (*Homo sapiens*) розселилися в Арабію, Південну Азію і Ліван на початку останнього інтергляціала; 2) зі східної Африки відбулось швидке розселення людей по південним маршрутам (через Червоне море) в інтервалі 74 - 60 тис.р.т. (за Veuyin, 2011).

Поява карликового виду людей на острові Флорес в Плейстоцені внаслідок т.зв. «острівного ефекту». Людина флоренська (*Homo floresiensis*) - це вид карликових людей, які мешкали на острові Флорес, східна Індонезія, в пізньому Плейстоцені.

Дослідження, проведені Kaifu Y. з колегами (2015), показали, що вид *Homo floresiensis* з'явився від популяції ранніх азіатських представників виду людина прямоходяча (*Homo erectus*) і характеризувався малими розмірами тіла внаслідок проживання популяції на ізольованому острові Флорес (т.зв. карликовий острівний ефект) (за Kaifu et al., 2015).

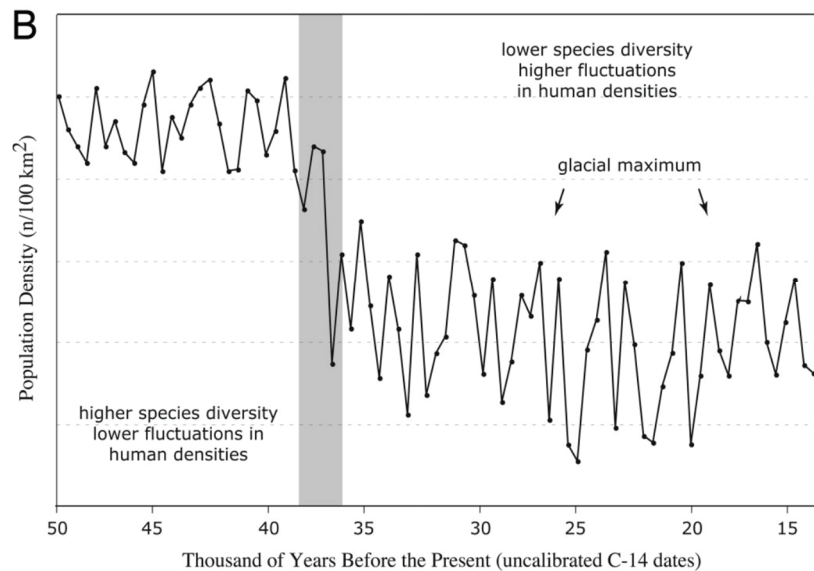


Розміри черепа людини флоренської в порівнянні з розмірами черепа людини розумної. Дорослі представники виду людина флоренська досягали розмірів 3-х річної дитини представників виду людина розумна (за http://news.nationalgeographic.com/news/2004/10/photogalleries/homo_floresiensis).

Пізно-Плейстоценові міграції давніх людей з Сибіру до Північної Америки через Берингів перешийок. Druonov S.V. з колегами (2015) досліджували історичні міграції древніх людей через Берингову протоку на підставі аналізу мітохондріальної ДНК у реліктових популяцій чукчів, ескімосів і алеутів (тобто, досліджувався генетичний внесок північних народів Євразії в геноми нативних північно-західних американців). На підставі аналізу 201 мітохондріома автори роботи побудували філогенетичне дерево, яке враховує мітохондріальні лінії жителів прибережної Чукотки і Аляски, Канадської Арктики, Гренландії і Алеутських островів. Проведені дослідження виявили потік генів древніх людей в напрямку з північно-східної Євразії до північної Америки в пізньому Плейстоцені - ранньому Голоцені і підтвердили існуючу точку зору про розселення людей з Сибіру до Північної Америки в відповідну епоху через Берингів перешийок (за Druonov et al., 2015).

Занепад популяції давніх людей в верхньому Палеоліті в Західній Європі. У західній Європі на межі між середнім і верхнім Палеолітом, приблизно 40 - 35 радіокарбонівих тис.р.т. відбувались важливі біологічні та культурні зміни в популяції людей.

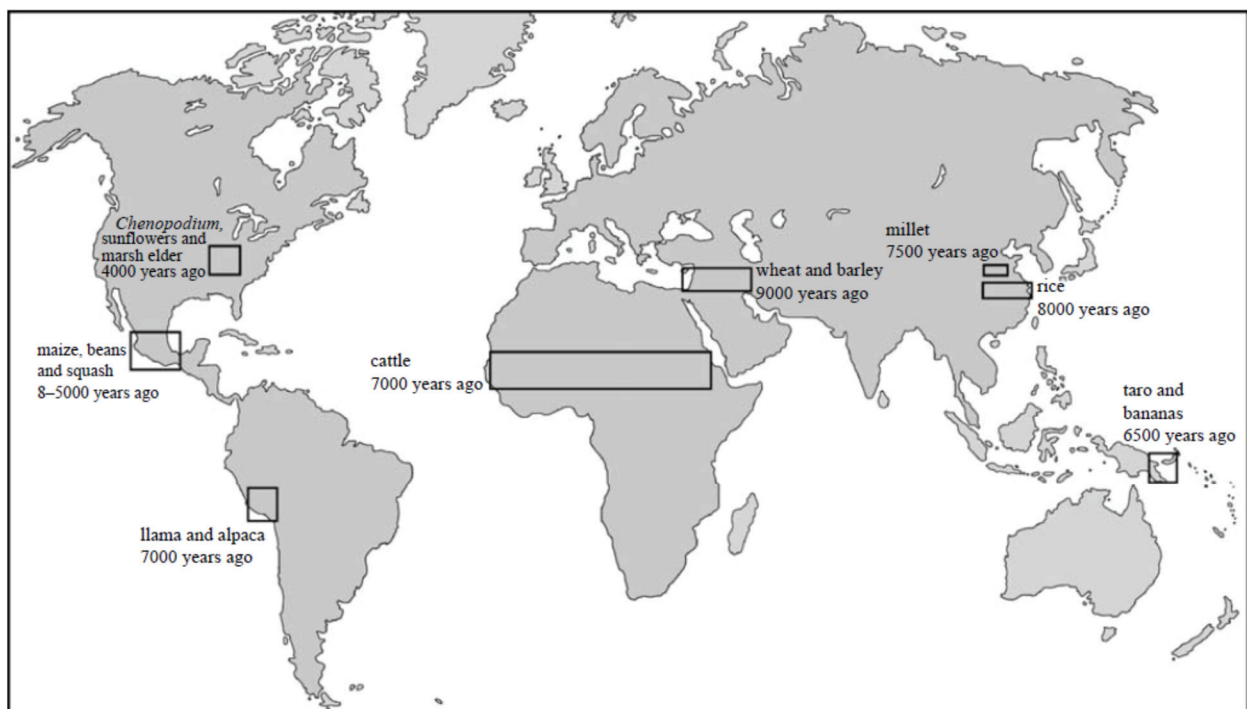
Палеокліматичні дані свідчать про серйозні зміни клімату в даному часовому інтервалі. Ці зміни супроводжувались зменшенням різноманітності видів ссавців. Morin E. (2008) була проведена реконструкція щільності популяції давніх людей. Отримані дані свідчать про зменшення щільності популяції давніх людей в даному часовому інтервалі. Для давніх людей верхній Палеоліт став епохою скорочення можливих місць проживання на території Західної Європи. Тобто, люди в цю епоху пережили чергове пляшкове горлечко своєї еволюції (за Morin, 2008).



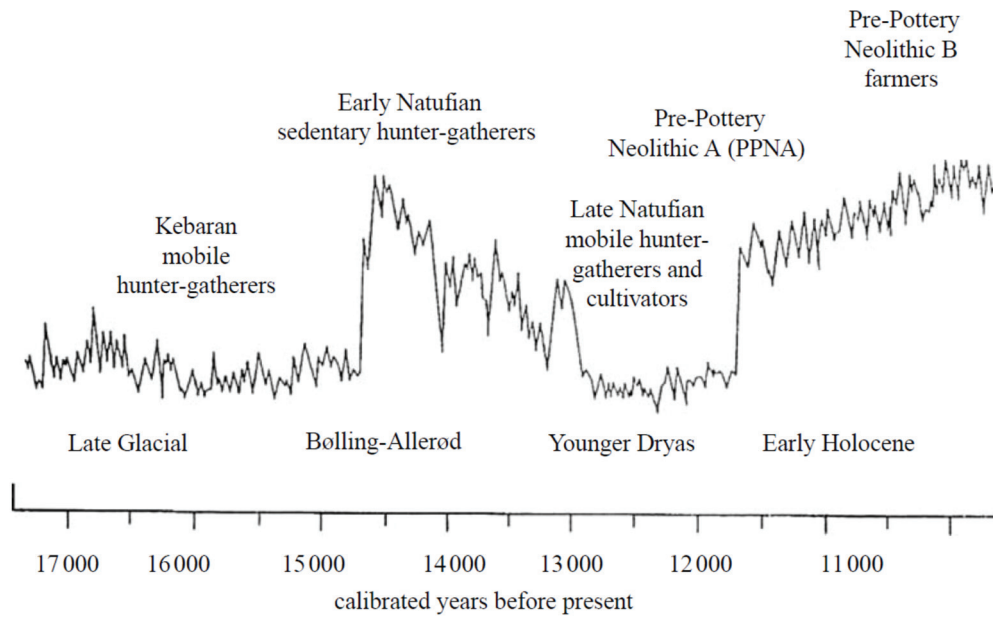
Реконструкція щільності популяції давніх людей в пізньому Плейстоцені на території західної Європи. Де: по осі ОУ - щільність популяції давніх людей; по осі ОХ - геологічний час, радіокарбонівих тис.р.т. (за Morin, 2008).

Неолітична революція (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). Неолітична революція - це перехід давніх людей від мисливства і збирання їжі до сільського господарства, заснованого на землеробстві та тваринництві. За даними археології, одомашнення тварин і рослин відбувалося в різний час незалежно в 7 - 8 регіонах. Самим раннім центром Неолітичної революції вважається Близький Схід, де одомашнення почалося не пізніше, ніж 10 тис.р.т.

Перші спроби культивування рослин були зроблені близько 10 тис.р.т. Успішним і важливим за своїми наслідками для історії людства виявилось культивування ячменю і пшениці, окультурених в цю епоху в районі родючого півмісяця на Близькому Сході. У цю ж епоху і в цьому ж регіоні - в горах Загроса (Ганжі-Дарі і ін.) - були одомашнені кози і вівці. У ранньому Голоцені в Новій Гвінеї почали розводити таро. Трохи пізніше, близько 9 тис.р.т. в південно-східній Азії був одомашнений рис.



Вісім первинних центрів появи сільського господарства в інтервалі 9 000 - 4 000 р.т. (за Mithen, 2007).



Кореляція між кліматом і переходом до сільського господарства на території Лівану. Крива на графіку побудована на підставі даних ізотопного фракціонування кисню і відображає динаміку температур навколишнього середовища у відповідному часовому інтервалі. Аналіз даних свідчить про те, що фермерство на території Лівану з'явилося в епоху міні-зледеніння в Younger Dryas. Вважають, що в попередню теплу епоху люди розмножились; потім - похолодало, їжі стало менше і задля виживання люди почали обробляти землю) (за Mithen, 2007).

Землеробство, особливо до початку використання тяглових тварин, передбачало важку механічну працю. Однак, ця праця була пов'язана з набагато меншим ризиком, ніж полювання, і була більш продуктивною, ніж збиральництво. Приготування їжі було важким заняттям, оскільки зерно доводилося товкти вручну, а кінцевим результатом цього для більшості людей була одноманітна їжа з низьким вмістом білка і вітамінів. Зате - це була їжа доступна постійно, а не час від часу. Крім того, загальна кількість такої їжі була значно більшою, ніж могла дати така ж територія мисливських угідь, що дозволило значно збільшити концентрацію населення в одному племені, зробити його життя більш незалежним від природних умов і більш захищеним від агресії сусідів (за рахунок тієї ж чисельності, а також звички до організації). Головне ж - продукти землеробства можна було відкладати про запас, так що харчування було більш стабільним і рівномірним, в той час, як в кліматі з чітко вираженою сезонністю (літо і зима, дощовий і сухий сезон) у мисливців-збирачів доступ до їжі дуже варіювався в залежності від пори року.

Таким чином створилися і умови для зовнішньої агресії. Мисливці-збирачі часто бувають войовничими, але при цьому їх войовничість обмежується територіальністю - бажанням захистити свою територію від конкурентів. Примітивних хліборобів ж перенаселення і швидка деградація ґрунту при примітивних способах господарювання штовхали на міграції в пошуках нових земель, при цьому провіант у вигляді зерна був досить портативний і міг бути порівняно легко переміщений з місця на місце. Такі переселення примітивних хліборобів, що вже освоїли продуктивне господарство, але ще не виробили розвинену державність і рабовласництво чи інші форми особистої залежності, нерідко закінчувалися геноцидом, оскільки населення захопленої території розглядалося виключно як перешкода і підлягало знищенню.

Цілеспрямоване вирощування рослин створило умови для розвитку суспільства, що призвело до появи перших цивілізацій (приблизно III тис.р. до н.е.). Отримання надлишків продовольства, поява нових видів знарядь праці і будівництво осілих поселень зробили людину відносно незалежною від навколишньої природи. Підвищена концентрація населення змінила структуру племені з родової громади на сусідську. У відповідь на потреби соціальних

змін при переході від первісного полювання до землеробства відбулась заміна зооморфних богів антропоморфними з різним ступенем заміщення старих культів новими.

У період Неолітичної революції, що тривала близько семи тисячоліть, були закладені матеріальні і духовні основи культур Месопотамії та інших регіонів Західної Азії, Єгипту, Китаю, Японії та давньої Америки. Докорінна зміна матеріальної, художньої та релігійної сторін життя людей відбулася після появи писемності в Месопотамії та Єгипті приблизно у III тисячолітті до н.е. (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Контрольні питання:

1. Клімат в Антропогеновому періоді. Чергування гляціалів-інтергляціалів в Плейстоцені.
2. Мегапосухи в тропічній Африці.
3. Катастрофічні причини Плейстоценового вимирання мегафауни.
4. Екологічні та еволюційні причини Плейстоценового вимирання мегафауни.
5. Наслідки Плейстоценового вимирання мегафауни для екосистем Землі.
6. Антропогенез в Антропогеновому періоді.
7. Розселення давніх людей за межі Африки.
8. Неолітична революція.

Література:

Bard E., Rickaby R.E. Migration of the subtropical front as a modulator of glacial climate // Nature. – 2009. – Vol. 460(7253). – P. 380 - 383. doi: 10.1038/nature08189.

Barnosky A.D., Lindsey E.L., Villavicencio N.A., Bostelmann E., Hadly E.A., Wanket J., Marshall C.R. Variable impact of late-Quaternary megafaunal extinction in causing ecological state shifts in North and South America // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2015. pii: 201505295.

Beyin A. Upper Pleistocene Human Dispersals out of Africa: A Review of the Current State of the Debate // Int. J. Evol. Biol. – 2011. – Vol. 2011: 615094. doi: 10.4061/2011/615094.

Blois J.L., McGuire J.L., Hadly E.A. Small mammal diversity loss in response to late-Pleistocene climatic change // Nature. 2010 Jun 10;465(7299):771-4. doi: 10.1038/nature09077.

Brace S., Palkopoulou E., Dalén L., Lister A.M., Miller R., et al. Serial population extinctions in a small mammal indicate Late Pleistocene ecosystem instability // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109(50). – P. 20532 – 20536. doi: 10.1073/pnas.1213322109.

Cohen A.S., Stone J.R., Beuning K.R.M., Park L.E., Reinthal P.N. et al. Ecological consequences of early Late Pleistocene megadroughts in tropical Africa // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2007. – Vol. 104(42). – P.: 16422–16427. doi: 10.1073/pnas.0703873104.

Drake N.A., Blench R.M., Armitage S.J., Bristow C.S., White K.H. Ancient watercourses and biogeography of the Sahara explain the peopling of the desert // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2011. – P. 108(2). – P. 458 – 462. doi: 10.1073/pnas.1012231108.

Dryomov S.V., Nazhmidenova A.M., Shalaurova S.A., Morozov I.V., Tabarev A.V., Starikovskaya E.B., Sukernik R.I. Mitochondrial genome diversity at the Bering Strait area highlights prehistoric human migrations from Siberia to northern North America // Eur. J. Hum. Genet. – 2015. doi: 10.1038/ejhg.2014.286.

Faith J.T., Surovell T.A. Synchronous extinction of North America's Pleistocene mammals // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2009. – Vol. 106(49). – P. 20641 – 20645. doi: 10.1073/pnas.0908153106.

Gill J.L. Ecological impacts of the late Quaternary megaherbivore extinctions // New Phytol. – 2014. – Vol. 201(4). – P. 1163 - 1169.

Haynes C.V., Boerner Jr.J., Domanik K., Lauretta D., Ballenger J., Goreva J. The Murray Springs Clovis site, Pleistocene extinction, and the question of extraterrestrial impact // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2010. – Vol. 107(9). – P. 4010 – 4015. doi: 10.1073/pnas.0908191107.

Hutchison W., Fusillo R., Pyle D.M., Mather T.A., Blundy J.D., et al. A pulse of mid-Pleistocene rift volcanism in Ethiopia at the dawn of modern humans // Nat. Commun. – 2016. – Vol. 7:13192. doi: 10.1038/ncomms13192.

Jacobsen M.W., Pujolar J.M., Gilbert M.T., Moreno-Mayar J.V., Bernatchez L. et al. Speciation and demographic history of Atlantic eels (*Anguilla anguilla* and *A. rostrata*) revealed by mitogenome sequencing // Heredity (Edinb). – 2014. – Vol. 113(5). – P. 432 - 442. doi: 10.1038/hdy.2014.44.

Johnson C.N. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna // Proc. Biol. Sci. – 2009. – Vol. 276(1667). – P. 2509 – 2519. doi: 10.1098/rspb.2008.1921/.

Kaifu Y., Kono R.T., Sutikna T., Saptomo E.W., Jatmiko., Due Awe R. Unique dental morphology of *Homo floresiensis* and its evolutionary implications // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(11):e0141614. doi: 10.1371/journal.pone.0141614.

Kennett D.J., Kennett J.P., West A., West G.J., Bunch T.E., et al. Shock-synthesized hexagonal diamonds in Younger Dryas boundary sediments // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2009. – Vol. 106(31). – P. 12623 -12628. doi: 10.1073/pnas.0906374106.

King B., Lee M.S. Epoch-based likelihood models reveal no evidence for accelerated evolution of viviparity in squamate reptiles in response to cenozoic climate change // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* – 2015. doi: 10.1002/jez.b.22616.

Leshchinskiy S. Enzootic diseases and extinction of mammoths as a reflection of deep geochemical changes in ecosystems of Northern Eurasia // *Archaeological and Anthropological Sciences.* – 2015. – Vol. 7, Iss. 3. – P. 297 – 317.

Mithen S. Did farming arise from a misapplication of social intelligence? // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2007. – Vol. 362(1480). – P. 705 – 718. doi: 10.1098/rstb.2006.2005.

Morin E. Evidence for declines in human population densities during the early Upper Paleolithic in western Europe // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2008. – Vol. 105(1). – P. 48 – 53. doi: 10.1073/pnas.0709372104.

Nenzén H.K., Montoya D., Varela S. The impact of 850,000 years of climate changes on the structure and dynamics of mammal food webs // *PLoS One.* – 2014. 9(9):e106651. doi: 10.1371/journal.pone.0106651.

Nyström V., Humphrey J., Skoglund P., McKeown N.J., Vartanyan S., et al. Microsatellite genotyping reveals end-Pleistocene decline in mammoth autosomal genetic variation // *Mol. Ecol.* – 2012. – Vol. 21(14). – P. 3391 - 3402. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05525.x.

Palkopoulou E., Mallick S., Skoglund P., Enk J., Rohland N., et al. Complete genomes reveal signatures of demographic and genetic declines in the woolly mammoth // *Curr. Biol.* – 2015. – Vol. 25(10). – P. 1395-1400. doi: 10.1016/j.cub.2015.04.007.

Peeters F.J., Acheson R., Brummer G.J., De Ruijter W.P., Schneider R.R., Ganssen G.M., Ufkes E., Kroon D. Vigorous exchange between the Indian and Atlantic oceans at the end of the past five glacial periods // *Nature.* – 2004. – Vol. 430(7000). – P. 661 - 665.

Pena L.D., Goldstein S.L. Thermohaline circulation crisis and impacts during the mid-Pleistocene transition // *Science.* – 2014. – Vol. 345(6194). – P. 318 – 322. doi: 10.1126/science.1249770.

Perry C.A., Hsu K.J. Geophysical, archaeological, and historical evidence support a solar-output model for climate change // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2000. – Vol. 97(23). – P. 12433 – 12438. doi: 10.1073/pnas.230423297.

Pigati J.S., Latorre C., Rech J.A., Betancourt J.L., Martínez K.E., Budahn J.R. Accumulation of impact markers in desert wetlands and implications for the Younger Dryas impact hypothesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(19). – P. 7208 - 7212. doi: 10.1073/pnas.1200296109.

Reumer J.W., Ten Broek C.M., Galis F. Extraordinary incidence of cervical ribs indicates vulnerable condition in Late Pleistocene mammoths // *Peer J.* – 2014. 2:e318. doi: 10.7717/peerj.318.

Rule S., Brook B.W., Haberle S.G., Turney C.S., Kershaw A.P., Johnson C.N. The aftermath of megafaunal extinction: ecosystem transformation in Pleistocene Australia // *Science.* – 2012. – Vol. 335(6075). – P. 1483 - 1486. doi: 10.1126/science.1214261.

Stiller M., Baryshnikov G., Bocherens H., Grandal d'Anglade A., Hilpert B, et al. Withering away - 25,000 years of genetic decline preceded cave bear extinction // *Mol. Biol. Evol.* – 2010. – Vol. 27(5). – P. 975 - 978. doi: 10.1093/molbev/msq083.

Surovell T.A., Pelton S.R., Anderson-Sprecher R., Myers A.D. Test of Martin's overkill hypothesis using radiocarbon dates on extinct megafauna // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2015. pii: 201504020.

Wroe S., Field J.H., Archer M., Grayson D.K., Price G.J., et al. Climate change frames debate over the extinction of megafauna in Sahul (Pleistocene Australia-New Guinea) // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2013. – Vol. 110(22). – P. 8777 – 8781. doi: 10.1073/pnas.1302698110.

Yin Q. Insolation-induced mid-Brunhes transition in Southern Ocean ventilation and deep-ocean temperature // *Nature.* – 2013. – Vol. 494(7436). – P. 222 - 225. doi: 10.1038/nature11790.

Zazula G.D., MacPhee R.D., Metcalfe J.Z., Reyes A.V., Brock F., et al. American mastodon extirpation in the Arctic and Subarctic predates human colonization and terminal Pleistocene climate change // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – Vol. 111(52). – P. 18460-5. doi: 10.1073/pnas.1416072111.

Навчально-методичне видання

*Кундельчук Оксана Петрівна
Давидов Олексій Віталійович*

ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ

КОНСПЕКТИ ЛЕКЦІЙ

Навчальний посібник
для студентів спеціальностей
106. Географія, 103. Науки про Землю.

ISBN 978-617-7273-89-8

Підписано до друку 20.11.2017 р.
Формат 60x 84/16. Папір офсетний
Наклад 300 примірників. Гарнітура Century Schoolbook.
Друк ризографія. Ум. друк. арк. 39,71. Обл.-вид. арк. 42,7.
Замовлення №695.

Книжкове видавництво ПП Вишемирський В.С.
Свідоцтво про внесення до державного реєстру
суб'єктів видавничої справи: серія ХС № 48 від 14.04.2005
видано Управлінням у справах преси та інформації
73000, Україна, м. Херсон, вул. Соборна, 2.
Тел. (050) 133-10-13, (050) 514-67-88
e-mail: printvvs@gmail.com