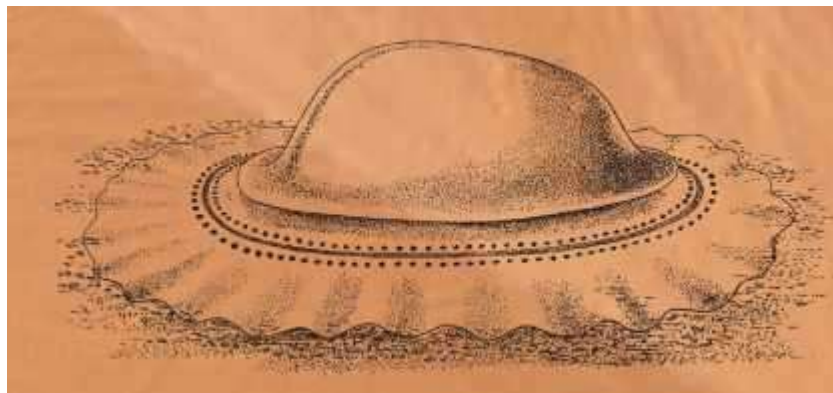


Теория эволюции
(введение в эволюционную
биологию)
Лекция №12

Кимберелла – древнейший моллюск или форма, близкая к общему предку Lophotrochozoa?



Три кимбереллы +
следы ползания



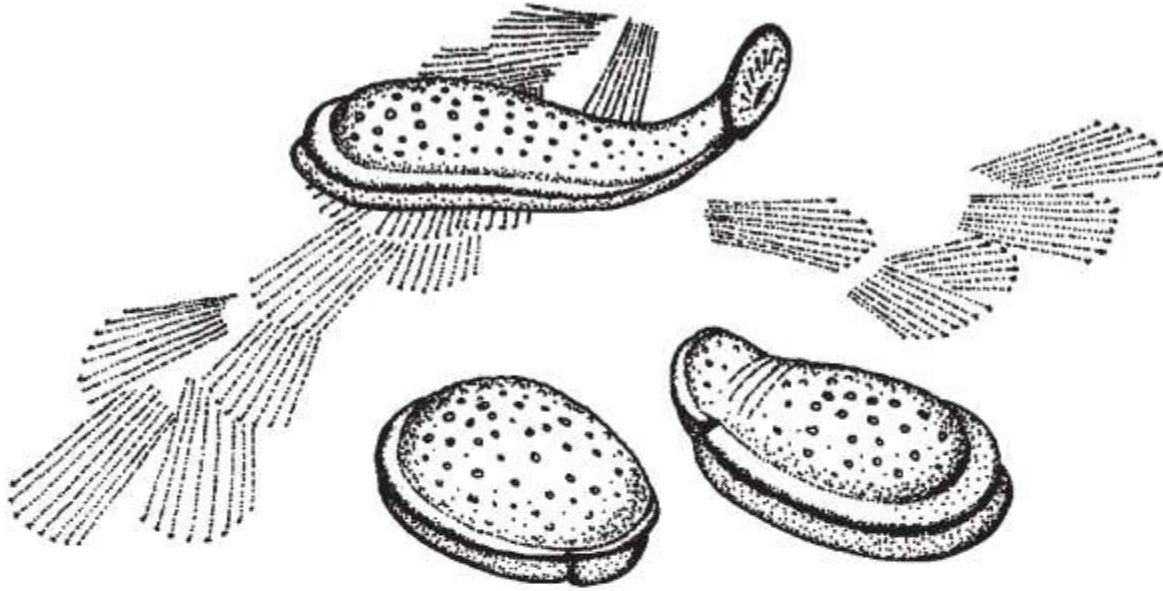
Реконструкция кимбереллы в виде моллюскоподобного существа, имевшего колпачковидную органическую раковину и широкую, гофрированную по краям мантию



Отпечаток
кимбереллы со
следами питания



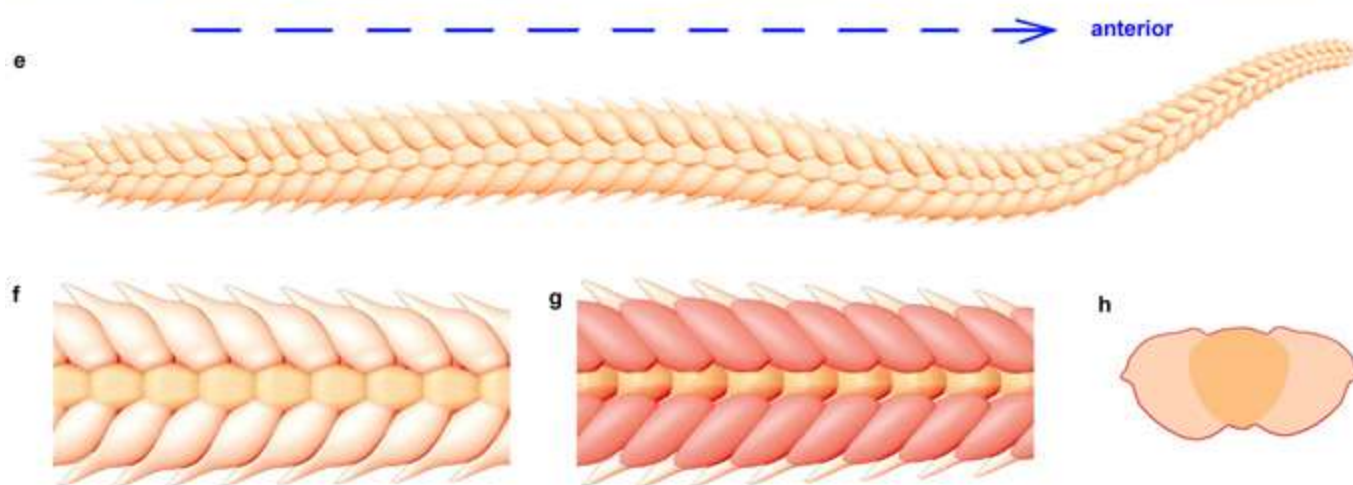
Эдиакарий
635-541



Позднее были найдены более полные отпечатки кимбереллы, показавшие, что у нее была голова на мускулистой, вытягивающейся шее, а снизу на голове – зубчики, которыми она скребла бактериальную пленку, покрывавшую дно.

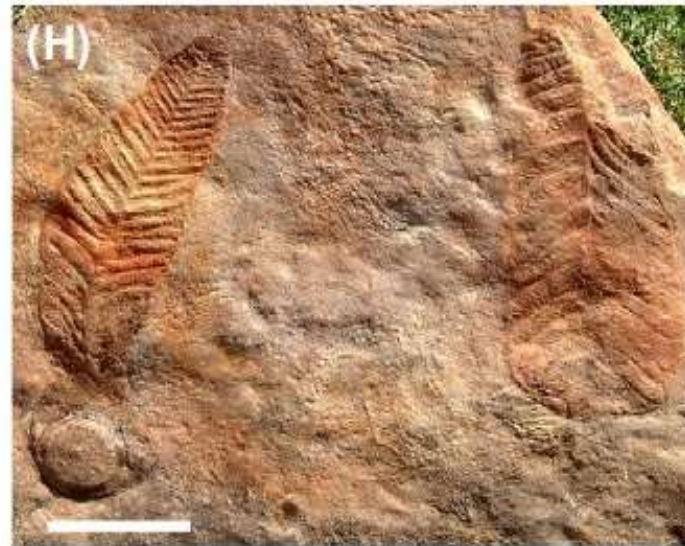
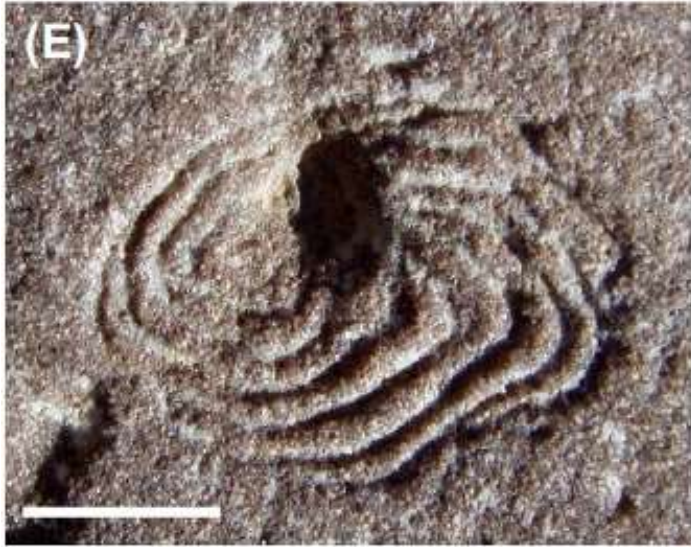
Т.о., полностью подтвердилась принадлежность кимбереллы к Bilateria.

(А.Ю.Иванцов, 2013)



Yilingia spiciformis – сегментированное билатерально-симметричное мягкотелое животное, ползавшее по морскому дну в конце эдиакарского периода (551–539 млн лет назад). Второй известный эдиакарский представитель билатерий, способный к активному ползанию. Диверсификация активно передвигающихся билатерий началась до начала кембрия.

Zhe Chen et al., 2019. Death march of a segmented and trilobate bilaterian elucidates early animal evolution // Nature.



(E) *Eoandromeda octobrachiata*;

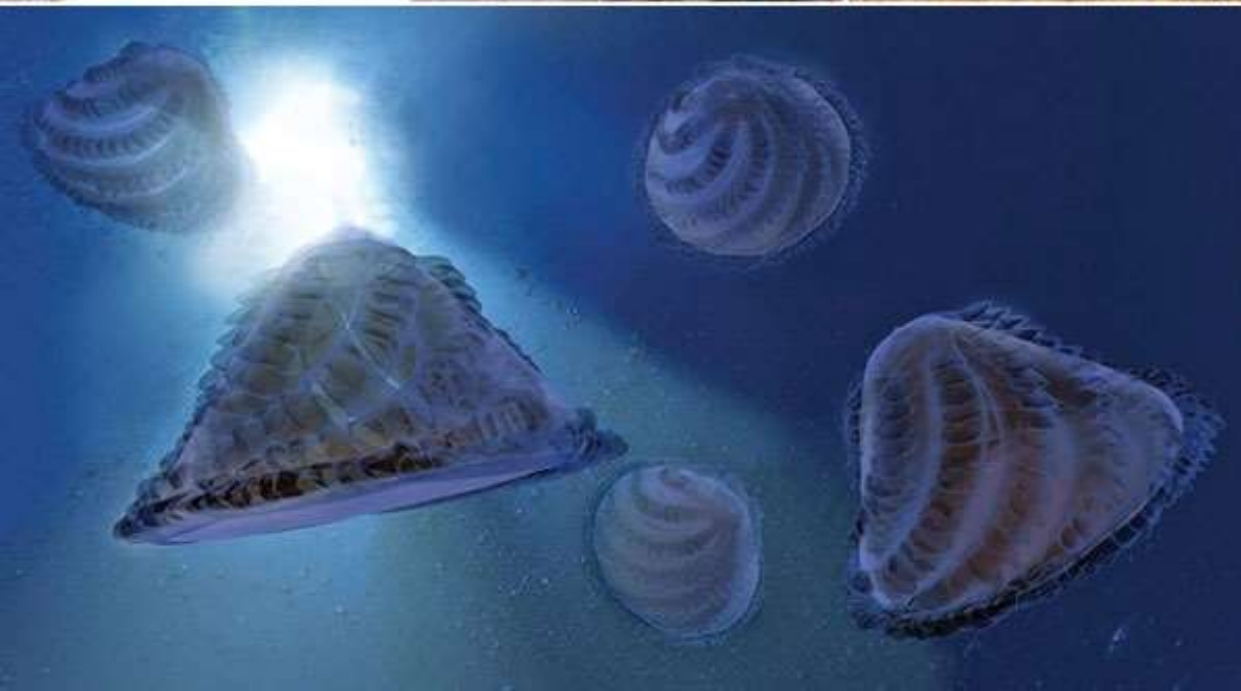
(F) *Tribrachidium heraldicum*;

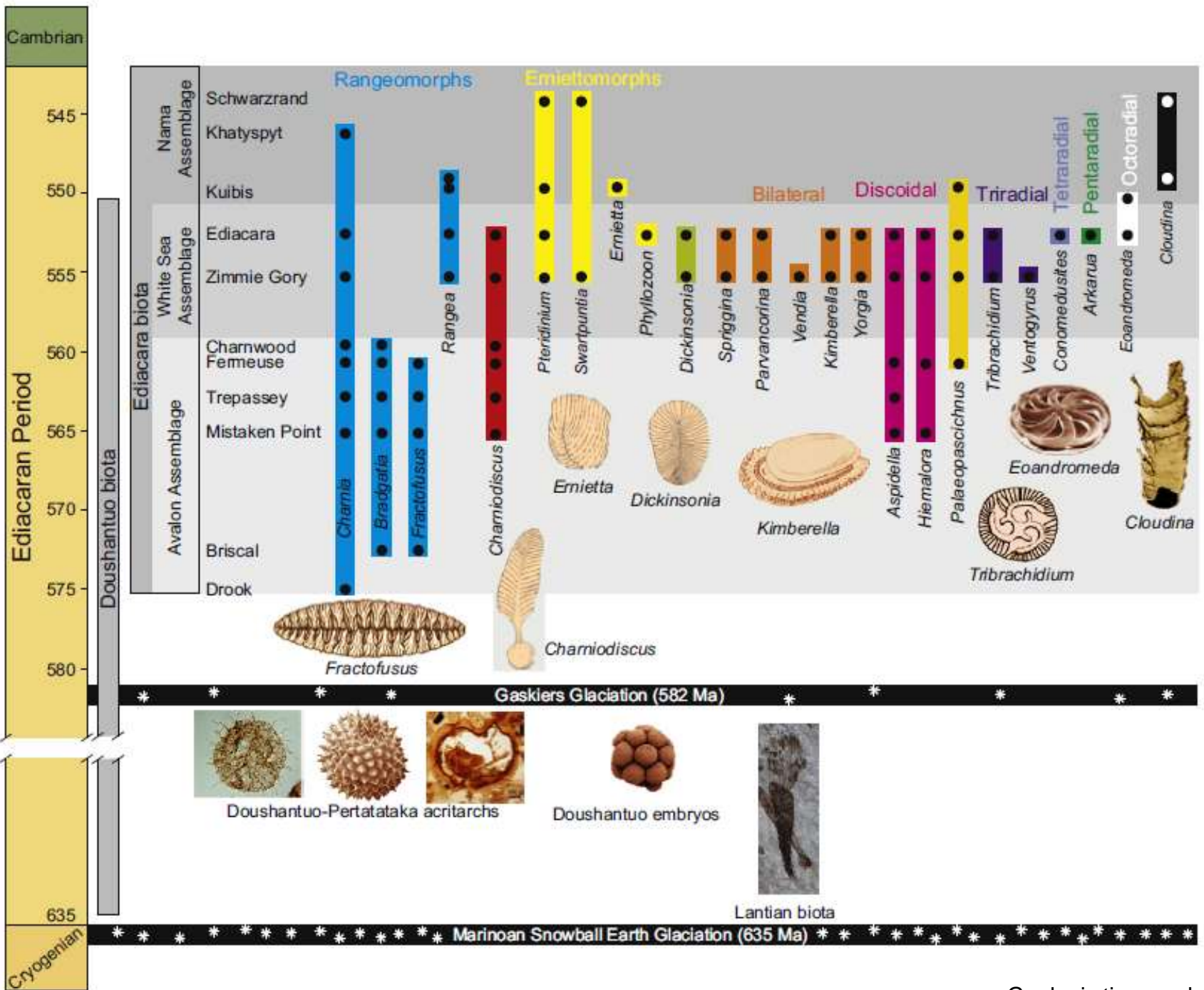
(G) *Fractofusus misrai*;

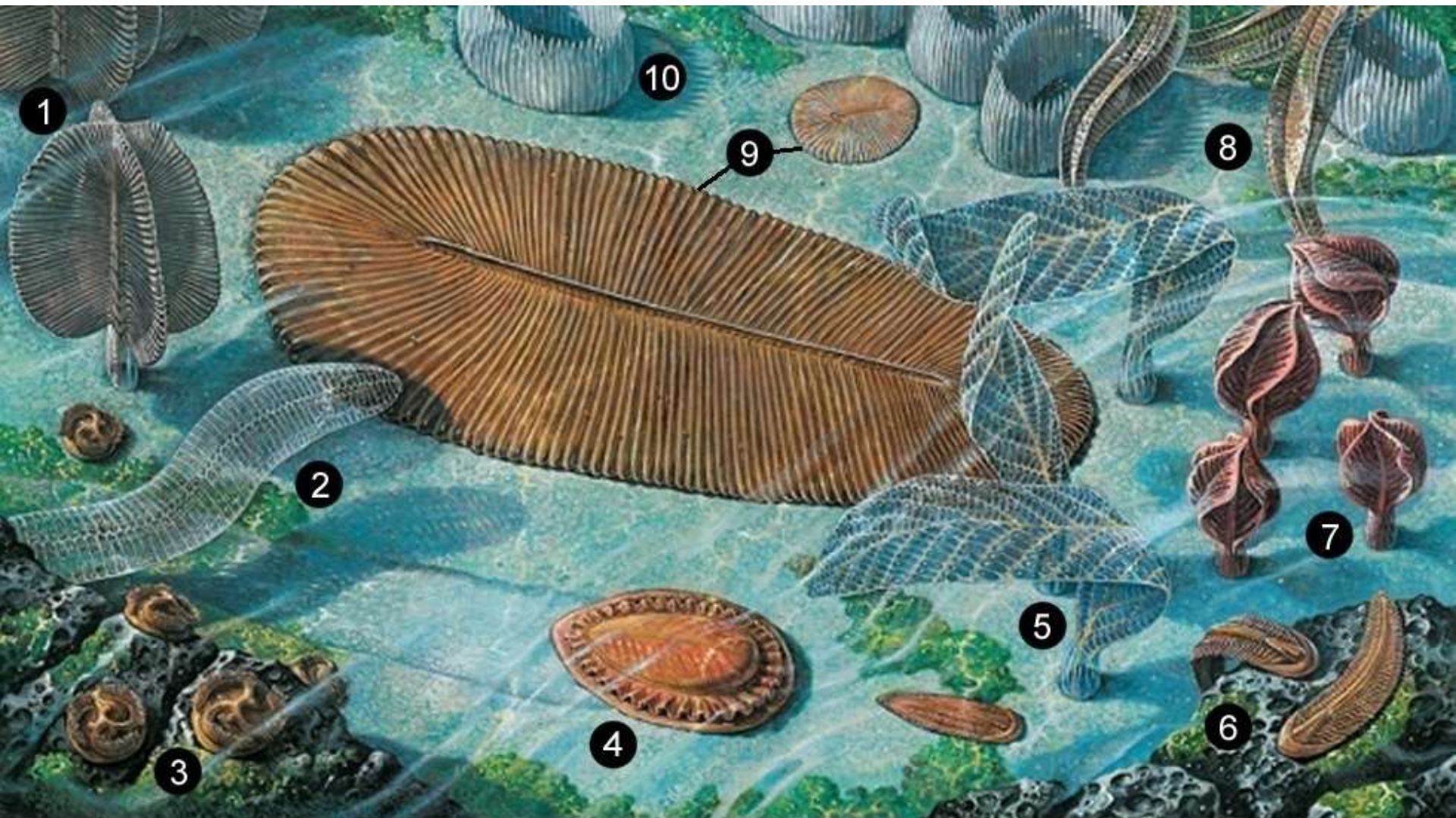
(H) *Charniodiscus arboreus*.



Eoandromeda octobrachiata -
гребневик???







1. Swartpuntia
2. Phyllozoon
3. Tribrachidium
4. Kimberella
5. Charnia

6. Spriggina
7. Rangea
8. Pteridinium
9. Dickinsonia
10. Ernietta

Конец венда: массовое вымирание?

- Исчезновение вендобионтов
- Уменьшение разнообразия акритархов, фитопланктонный кризис (? появились более крупные планктонные фитофаги ?)
- Резкие колебания $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в отложениях конца венда – начала кембрия. В течение всего венда захоранивалось много органики → содержание кислорода в атмосфере и гидросфере должно было расти.

В 2006 г. описаны листообразные (frondlike) ископаемые *Stromatoveris* из нижнего кембрия Китая (Chengjiang Lagerstätte), удивительно похожие на вендобионтов.

Многочисленные часто расположенные «ветви», возможно, покрытые ресничками, похожи на ряды гребных пластинок гребневиков.

Авторы сближают одних вендобионтов с базальными гребневиками, других с базальными квидариями.



Shu, Conway Morris et al., 2006. Lower Cambrian Vendobionts from China and Early Diploblast Evolution // Science.

ФАНЕРОЗОЙ

Палеозой, Мезозой, Кайнозой

Фанерозой 541

Палеозойская эра 541

Кембрий 541

Ордовик 485

Силур 443

Девон 419

Карбон 359

Пермь 299

Мезозойская эра 252

Триас 252

Юра 201

Мел 145

Кайнозойская эра 66

Палеоген 66

Неоген 23

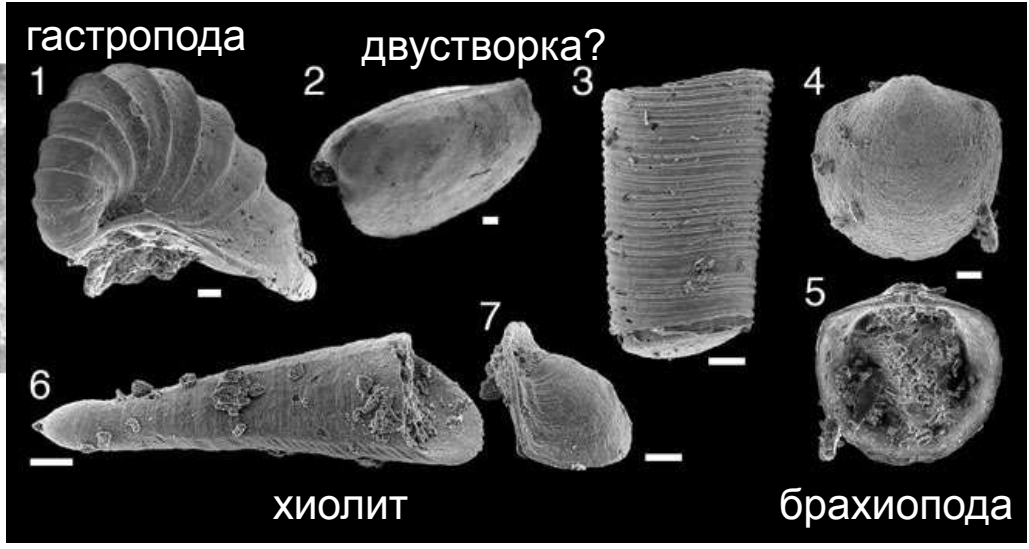
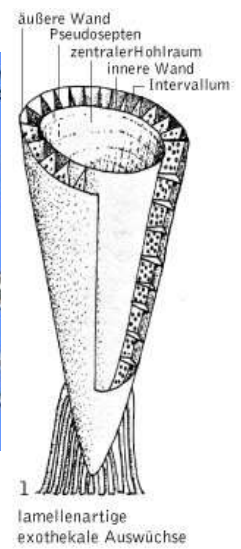
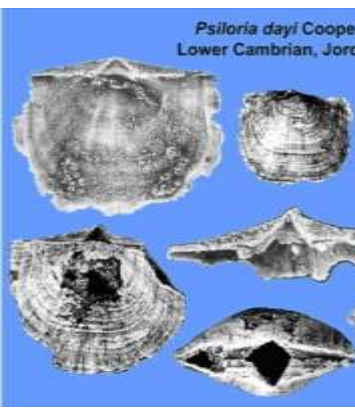
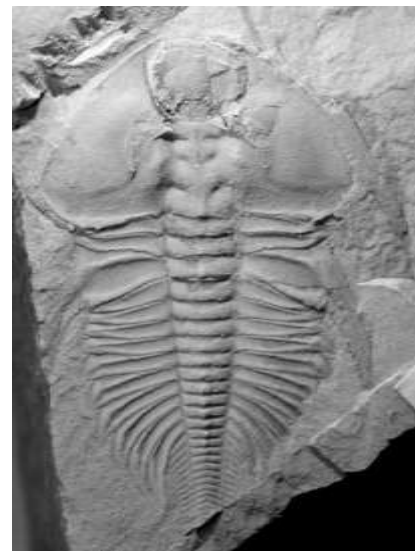
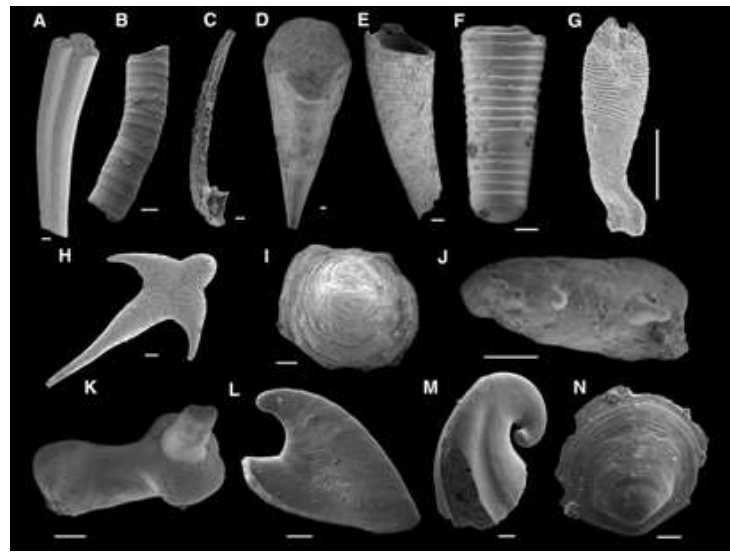
Четвертичный 2,6

Кембрийский взрыв

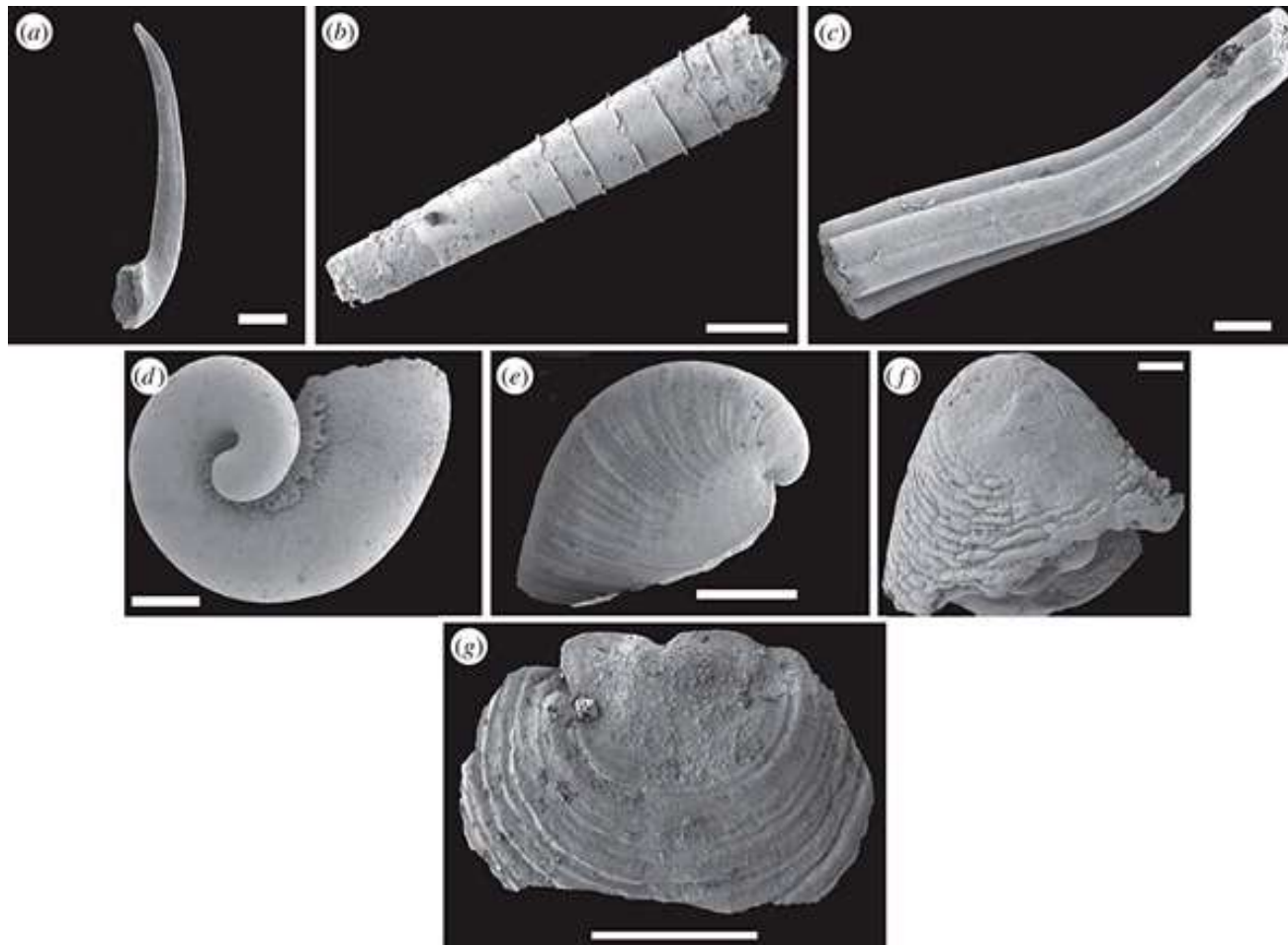
- Животные, большинство из которых уже можно отнести к тому или иному современному типу, начинают обзаводиться минеральными скелетами – и попадать в палеонтологическую летопись.
- Возможный механизм (подробнее см. в учебнике Еськова, стр. 135): планктонные фильтраторы → пеллетный транспорт → вода становится прозрачнее → больше фитопланктона → резкий рост продуктивности экосистем. Рост содержания кислорода → возможность более активного метаболизма (это позволяет перейти к хищничеству и обзавестись минеральным скелетом) → многоклеточные хищники → массовое появление скелетов.

Важнейшие группы скелетных организмов, появляющиеся в раннем кембрии:

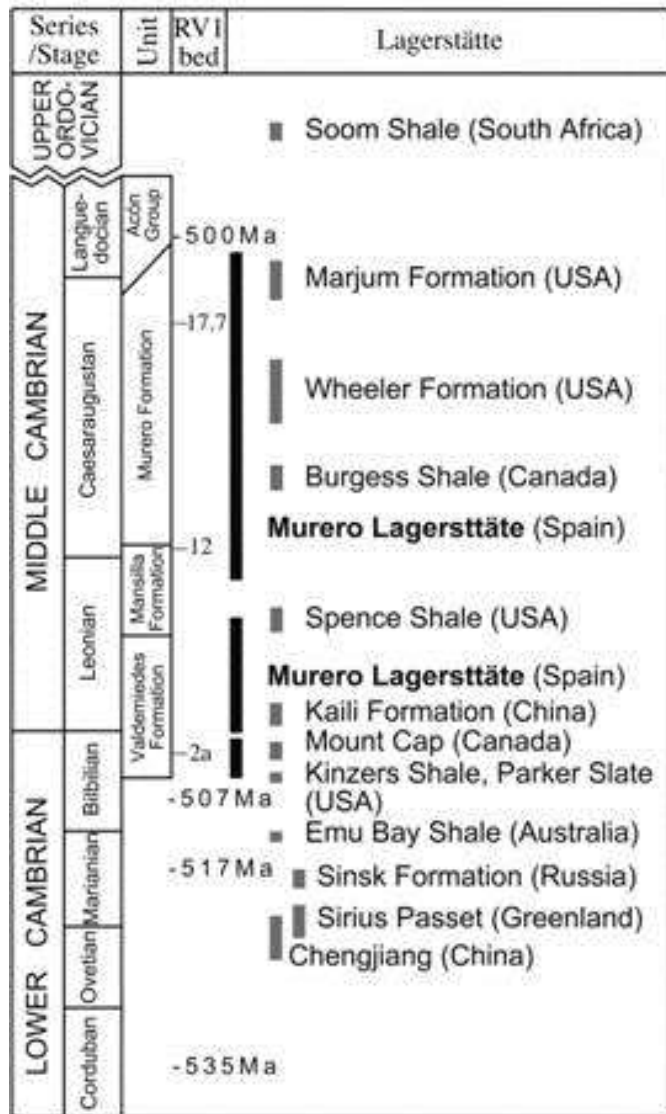
- «Small shelly fossils» (по последним данным, появляются чуть раньше начала кембрия)
- Брахиоподы
- Трилобиты
- Археоциаты
- Брюхоногие моллюски
- Двустворчатые моллюски
- Все это появляется не совсем одновременно, а на протяжении пары десятков миллионов лет



**Кембрий
541-485**



Некоторые кембрийские ископаемые. **a–c** — остатки животных, живших ранее 536 млн лет назад: **a** — протоконодонт *Prothertzia unguiformis* (элемент ротового аппарата), **b** — *Anabarites tristichus* (трубочка), **c** — *Anabarites hexasulcatus* (трубочка). *Anabarites* — мелкие раннекембрийские сидячие животные, систематическая принадлежность неизвестна. **d–g** — раковины представителей Lophotrochozoa, живших после отметки 536 млн лет назад: **d** — *Barskovia hemisimmetrica* (моллюск), **e** — *Anabarella plana* (моллюск), **f** — *Purella antiqua* (моллюск), **g** — *Tumuldaria incomperta* (брахиопода).



КЕМБРИЙСКИЕ ЛАГЕРШТЕТТЫ

Лагерштетты – местонахождения ископаемых организмов экстраординарной сохранности.

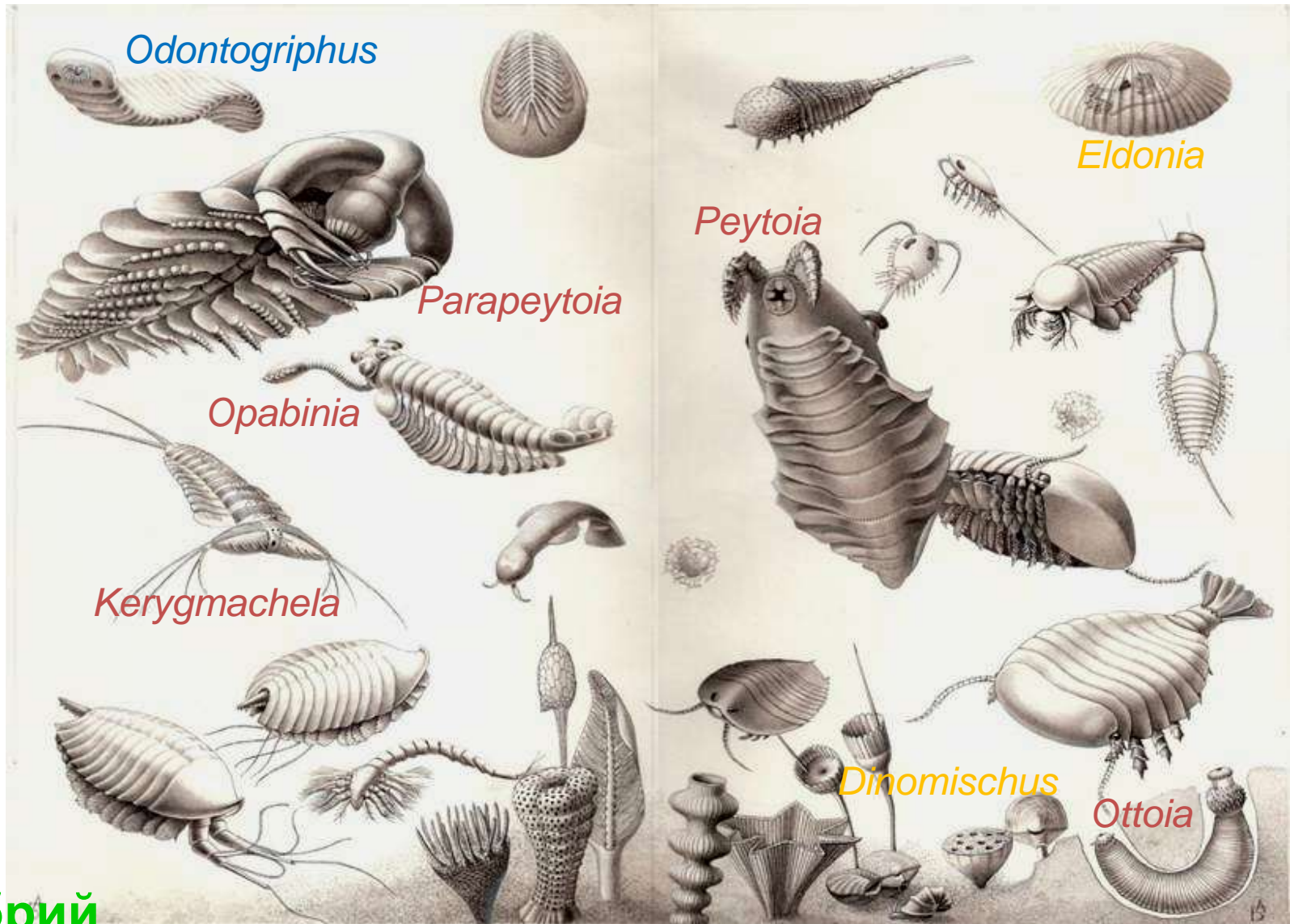
Сохраняются остатки целых особей, иногда с мягкими тканями, в которых просматриваются тонкие структуры вплоть до клеточного строения.

Большинство лагерштеттов приурочено к морским, относительно глубоководным отложениям средней части кембрия (520-500 млн лет назад) и озерным отложениям юры и мела (180-90 млн лет назад).

Основные лагерштетты кембрия
(Gámez Vintaned, Liñán, Zhuravlev
2011)

Лагерштетты и кембрийское «тафономическое окно»

(тафономия – наука о том, как живые организмы превращаются в окаменелости)



Кембрий
541-485

Переходные формы между типами ЖИВОТНЫХ

- Традиционно считалось, что большинство типов животных появляется в кембрии «в готовом виде», причем переходы между типами отсутствуют.
- Сейчас в кембрии уже найдено много переходных форм, сочетающих признаки разных типов.
- Общие предки не всегда выглядят так, как предполагалось на основе данных сравнительной анатомии и эмбриологии. Предковая группа может быть давно и хорошо известна, просто никто не догадывается, что это и есть предковая группа.

Ошибочные представления о родстве ведут к поискам «неправильных» переходных форм

Раньше думали, что членистоногие родственны кольчатым червям и произошли от предков, похожих на кольчатых червей.

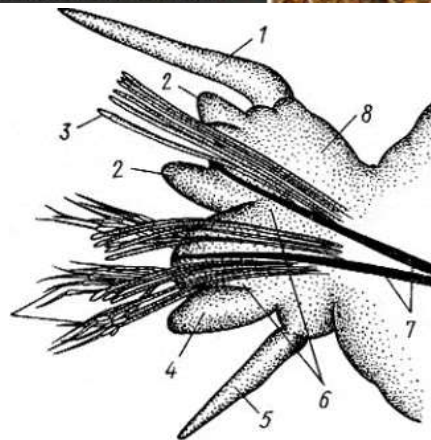


Рис. 214. Параподия *Nereis pelagica* (по Иванову):
 1 – спинной усик, 2 – лопасти спинной ветви параподии, 3 – щетинки, 4 – лопасти брюшной ветви параподии, 5 – брюшной усик, 6 – брюшная ветвь параподии, 7 – опорные щетинки, 8 – спинная ветвь параподии

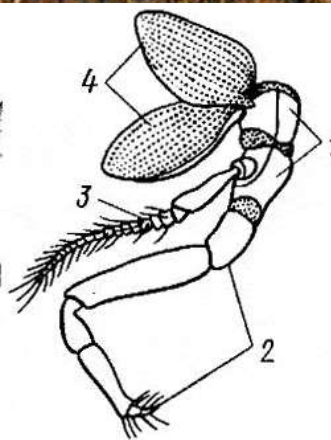
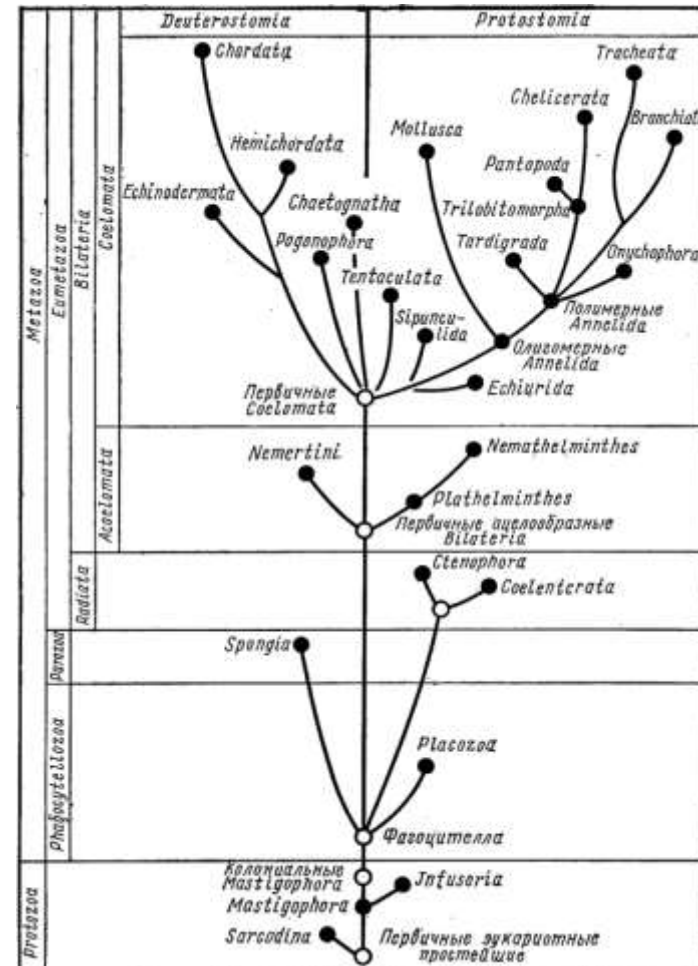
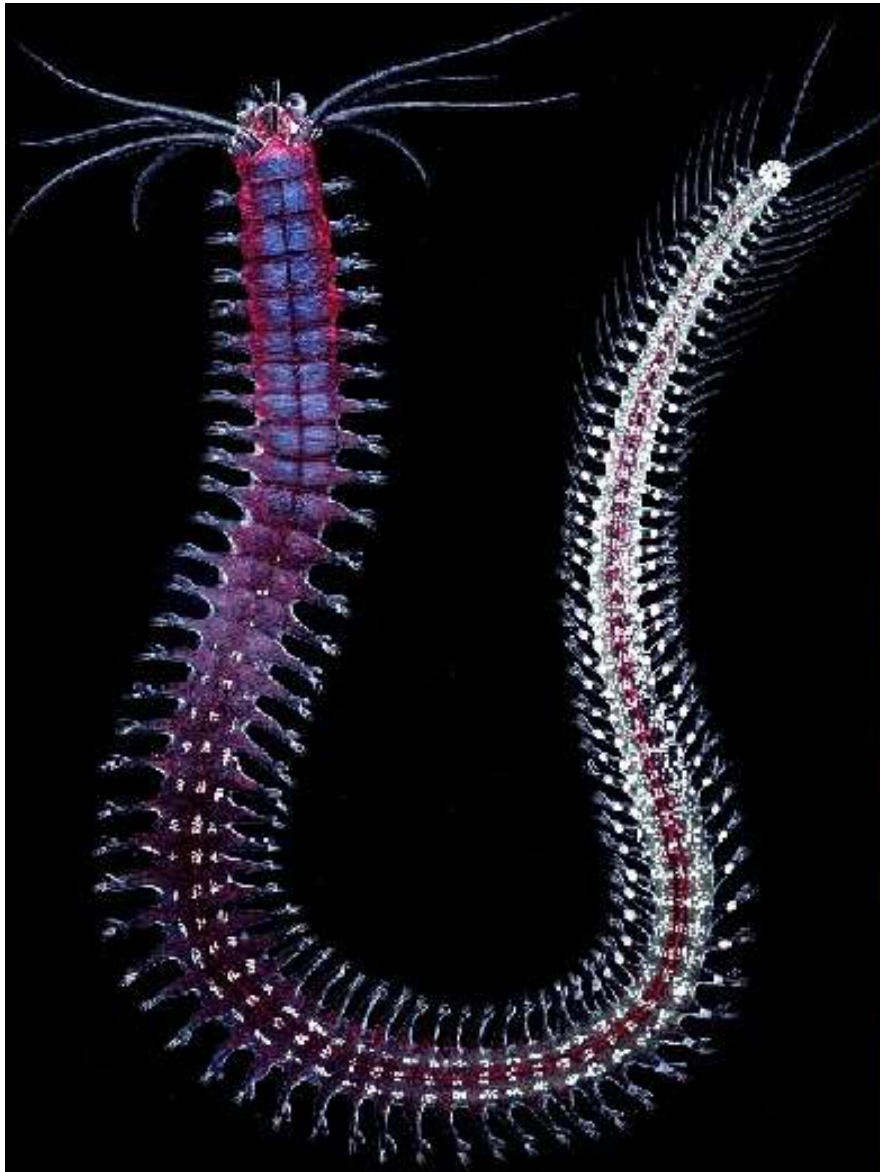


Рис. 254. Схема строения примитивной конечности ракообразных (по Снодграссу):
 1 – протоподит, 2 – эндоподит, 3 – экзоподит, 4 – эпиподиты – дыхательные придатки





Современный кольчатый червь *Platynereis* и представитель «проартикулят» *Spriggina* (вендский период, около 550 млн лет назад). Некоторые авторы сближают сприггину с предками билатерий, другие оспаривают такую трактовку.

Родословное древо животных (Metazoa)

Lophotrochozoa:

кольчатые черви,
моллюски,
брахиоподы, мшанки,
плоские черви,
коловратки

Ecdysozoa («линяющие»):

членистоногие, онихофоры,
тихоходки, нематоды,
головохоботные черви

Вторичноротые:

иглокожие,
полухордовые, хордовые

Первичноротые

Билатерии

Eumetazoa

Metazoa (=животные)

Opisthokonta (заднежгутиковые)

книдарии

губки

воротничковые
жгутиконосцы

грибы

Палеонтология подтверждает «новую» систему ЖИВОТНЫХ

- Клады Ecdysozoa и Lophotrochozoa были выделены на основе молекулярно-генетических реконструкций, которые сильно отличаются от классических (сравнительно-анатомических).
- Кембрийская ископаемая летопись свидетельствует в пользу новой систематики животных.
- Например, не найдено переходных форм между аннелидами и артроподами, зато найдены базальные Ecdysozoa (в некотором смысле переходные между артроподами и головохоботными).

Ecdysozoa

членистоногие, онихофоры, тихоходки,
нематоды, головохоботные черви

трехслойная органическая кутикула,
рост сопровождается линьками,
нет ресничек и жгутиков,
минеральные раковины и склериты не
характерны

Ксенузии (Xenusia)

- Большая и разнообразная группа кембрийских морских животных
- Бентосные червеобразные животные с хоботком, терминальными ртом и анусом, с втяжными телескопическими конечностями, похожими на лобоподии онихофор.
- По-видимому, это предки всех **Ecdysozoa** (членистоногих, онихофор, тихоходок, головохоботных, нематод)



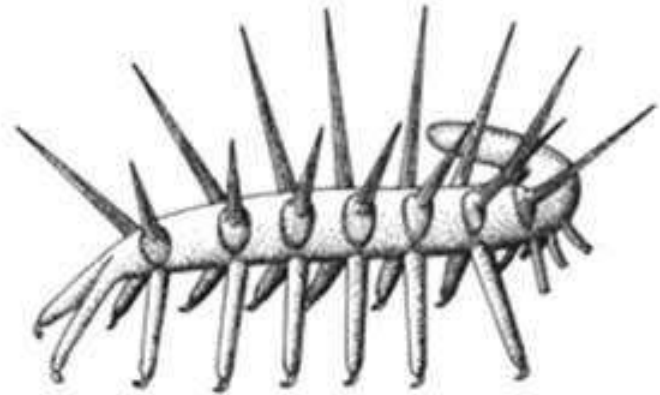
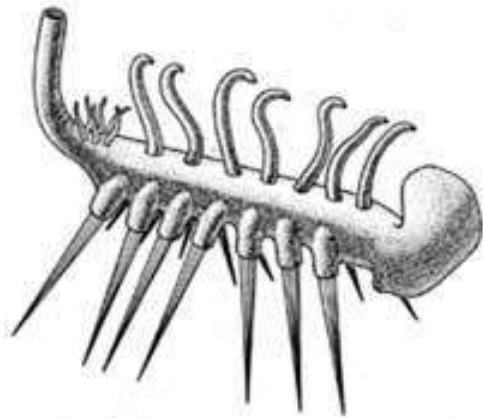
современная онихофора



реконструкция кембрийской ксенузии *Aysheaia*

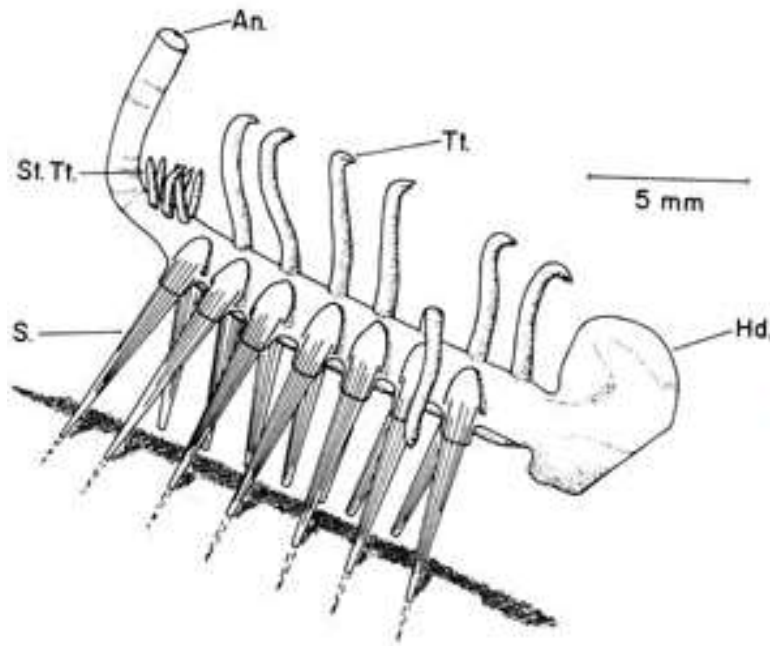
Кембрий
541-485

Hallucigenia (Burgess Shale, Middle Cambrian)



Кембрий
542-488

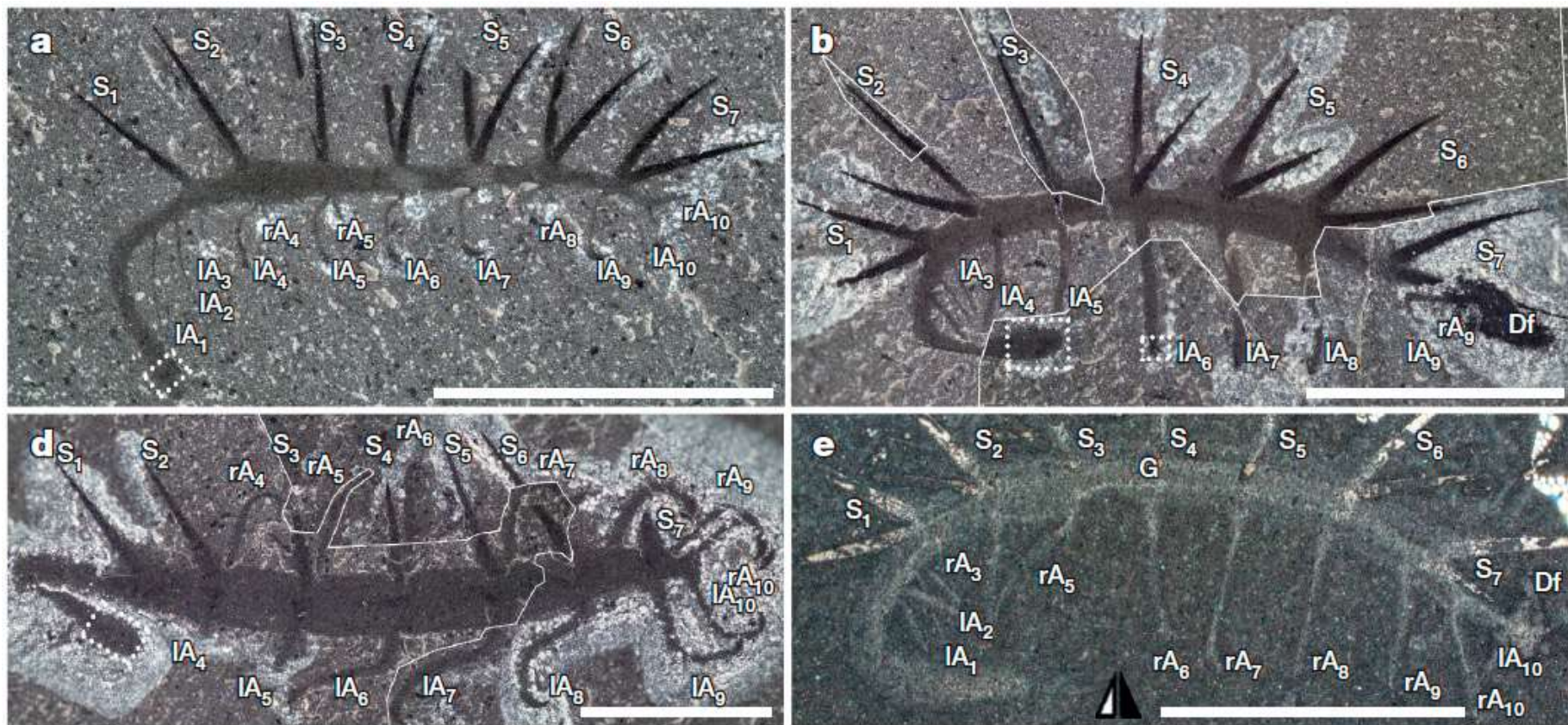
Прогресс в изучении галлюцигении.



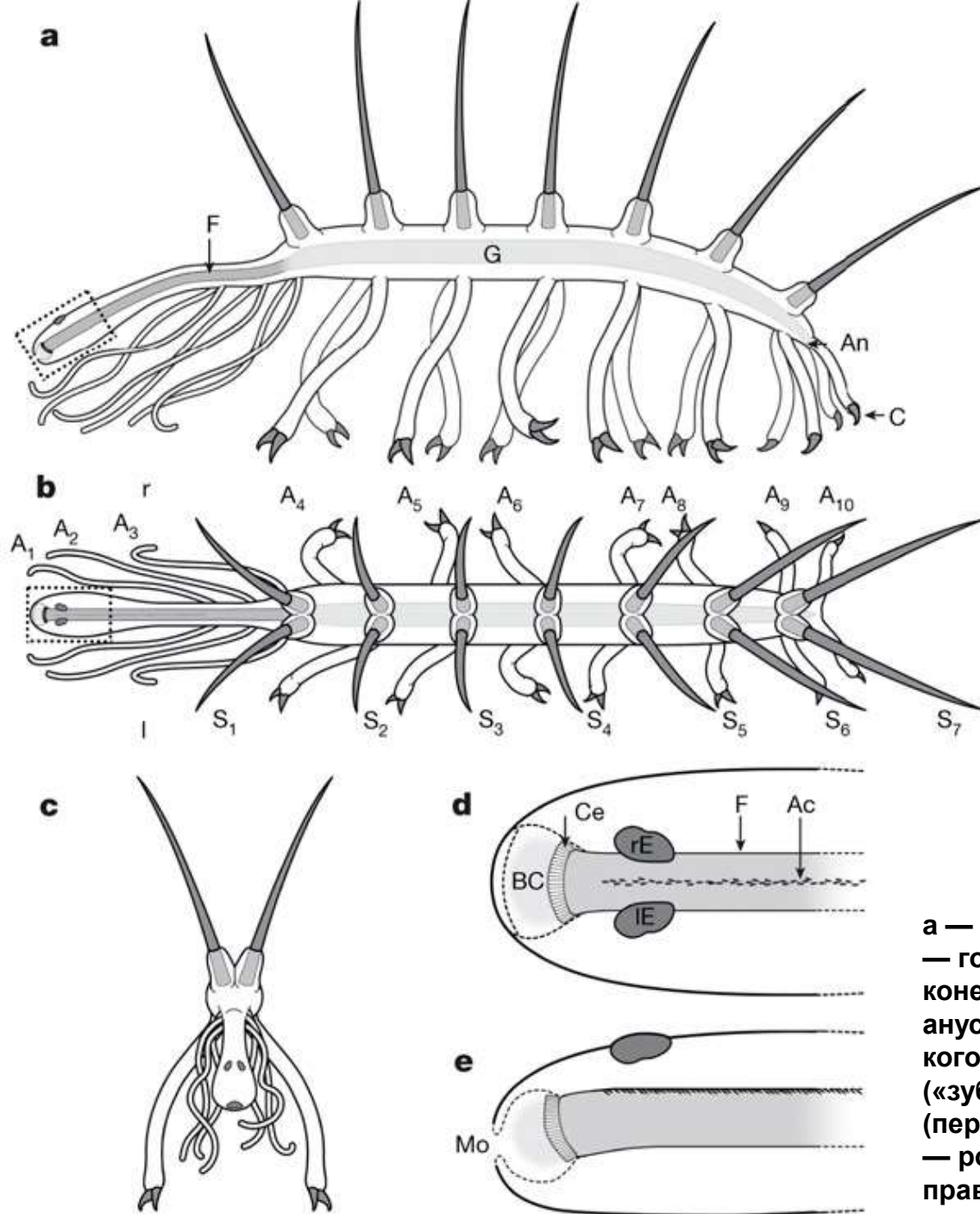
Исходная реконструкция, основанная на плохо сохранившемся экземпляре, из статьи с первоописанием рода *Hallucigenia* (S. Conway Morris, 1977. A new metazoan from the Cambrian Burgess Shale of British Columbia). Спинная сторона перепутана с брюшной, головной конец — с хвостовым, а пятно у заднего конца тела ошибочно принято за бесформенную «голову»



Новая реконструкция, основанная на экземплярах превосходной сохранности. Martin R. Smith & Jean-Bernard Caron, 2015. Hallucigenia's head and the pharyngeal armature of early ecdysozoans



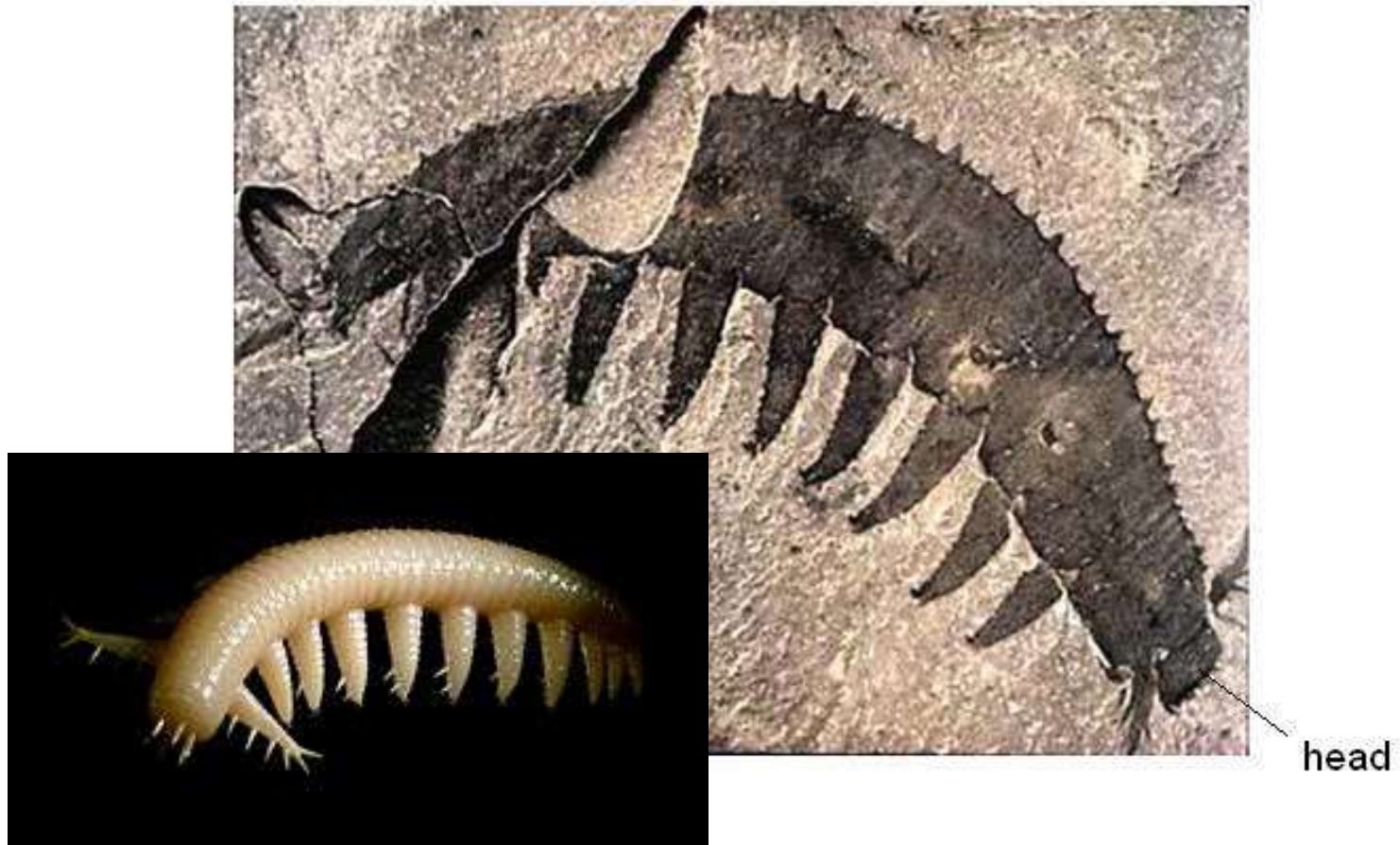
Четыре хорошо сохранившихся экземпляра *Hallucigenia*. А — мягкие подвижные парные придатки (ноги), пронумерованные от 1 до 10 (первая пара — ближайшая ко рту), Df (decay fluids) — темное пятно, образованное выдавившимися из мертвого животного жидкостями; похожее пятно некогда было ошибочно принято за голову, S — парные шипы (пронумерованы от 1 до 7), l — левые (ноги или шипы), r — правые. Длина масштабных отрезков 5 мм.



У галлюцигии была удлинённая голова с парой глаз на верхней стороне и терминальным ртом, окружённым кольцом твёрдых пластин, а вдоль верхней стороны глотки шел ряд глоточных зубов. Эти признаки, отсутствующие у онихофор, сближают галлюцигию с круглыми червями (*Cycloneuralia*) и тихоходками (*Tardigrada*). По-видимому, именно такое строение рта и глотки было у общего предка всех «линяющих животных» (*Ecdysozoa*).

a — вид сбоку, **b** — вид сверху, **c** — вид спереди, **d** — голова сверху, **e** — голова сбоку. **A** — парные конечности; **Ac** — ацикулы (глоточные зубы); **An** — анус; **Bc** — буккальная (ротовая) полость; **C** — коготок; **Ce** — склеротизированные элементы («зубы»), окружающие рот; **E** — глаза; **F** — глотка (передняя кишка); **G** — средняя и задняя кишка; **Mo** — ротовое отверстие; **S** — парные иглы; **r** — правые; **l** — левые.

Aysheaia, an onychophoran from the Burgess Shale (Middle Cambrian)



Aysheaia probably fed on sponges (it is often found together with the spicules of the sponges)

Кембрий
542-488

Кембрийские ксенузии



Luolishania



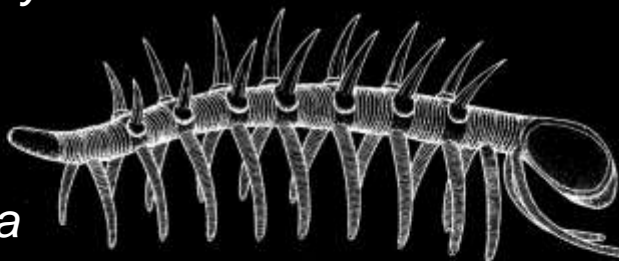
Xenusion



Cardiodictyon



Aysheaia



Hallucigenia



Paucipodia

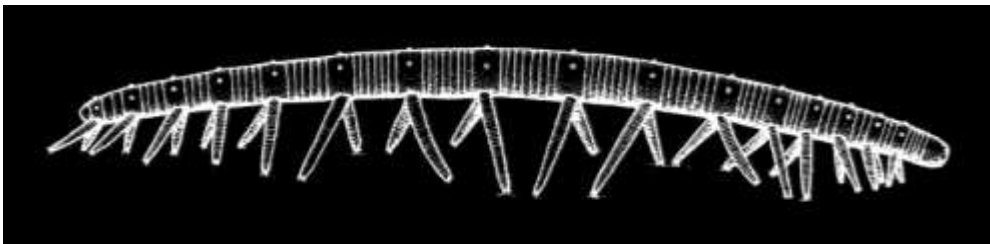


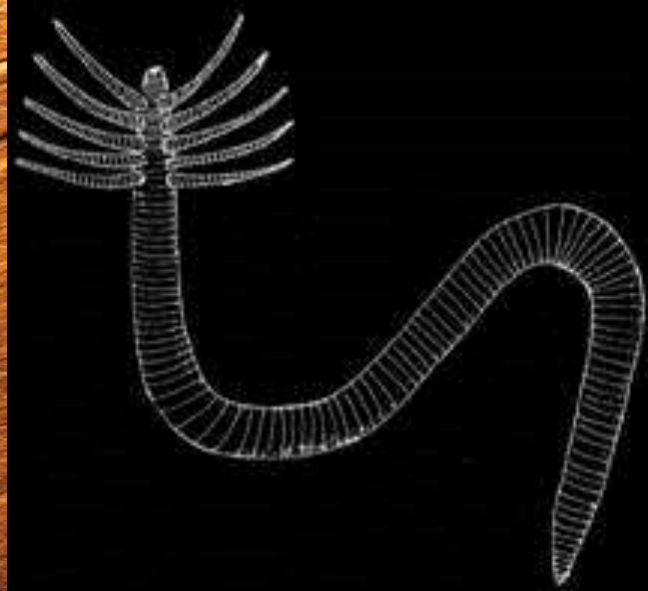
Microdictyon



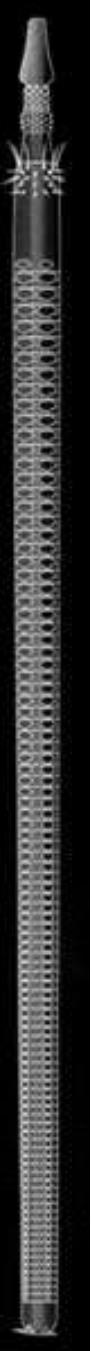
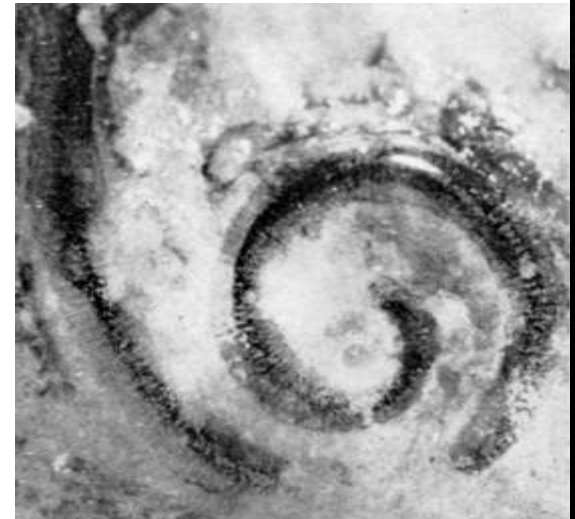
Телескопические конечности — лобоподии у многих кембрийских ксенузий в разных отделах тела имели разную длину (гетерономная метамерия).

Luolishania (Hou *et al.* 2004).





У *Facivermis* конечности располагались только в передней части тела (Delle Cave & Simonetta 1991; Liu *et al.* 2006), а задняя часть тела морфологически была сходна с таковой у палеосколецид (Барсков & Журавлев 1988; D, Han *et al.* 2007).



Между типичными ксенузиями и членистоногими обнаружилась
большая и разнообразная переходная группа –
АНОМАЛОКАРИДЫ
(кембрий – девон)



Anomalocaris (Burgess Shale, Middle Cambrian)



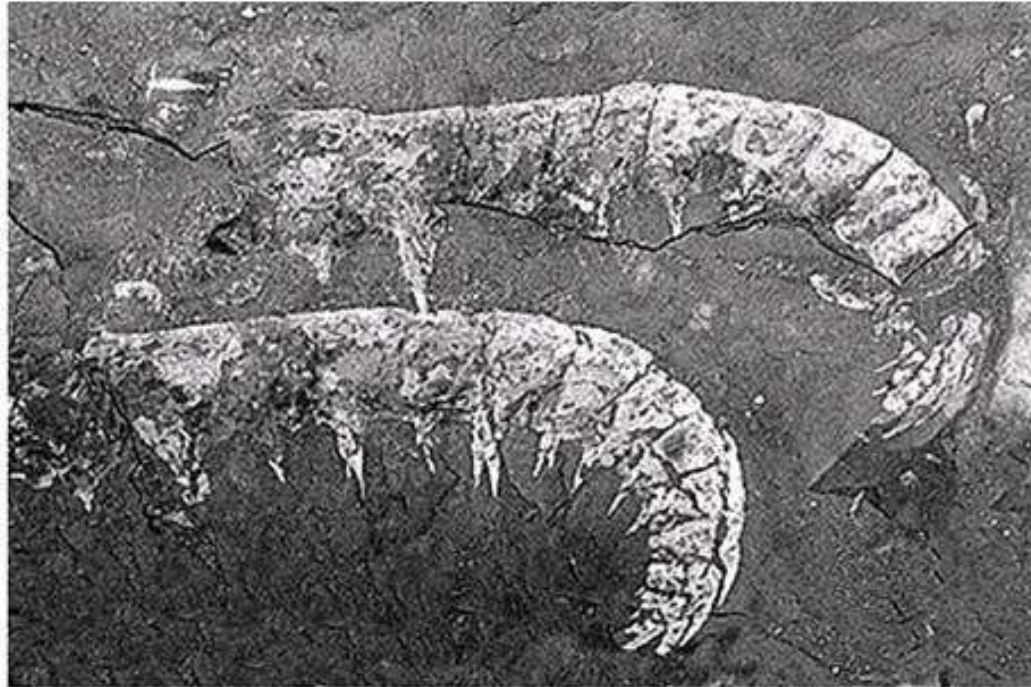
Jellyfish with a hole in the middle?



Teeth at the margin of the hole

Кембрий
541-485

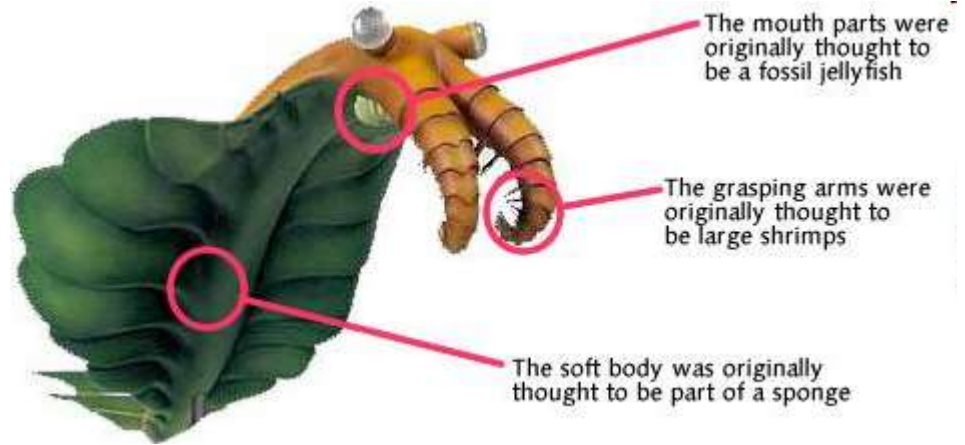
Anomalocaris



"shrimps"

Кембрий
541-485

Anomalocaris: complete specimens & reconstruction



Кембрий
541-485

Opabinia (Middle Cambrian)

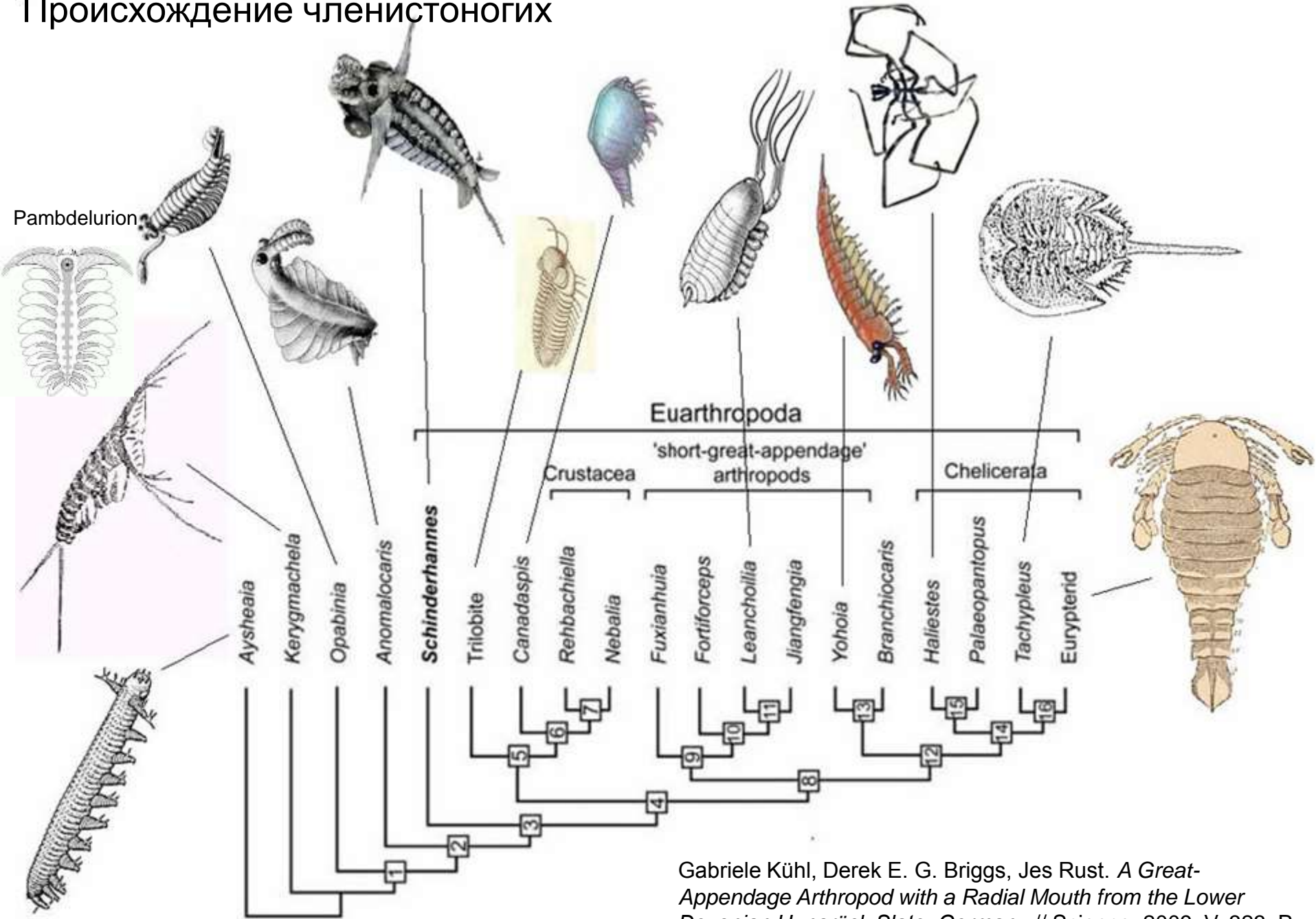


Опабиния явно близка к аномалокарису, но: 5 глаз, а вместо хватательных конечностей – складной хоботок, что сближает с типичными ксенузиями.

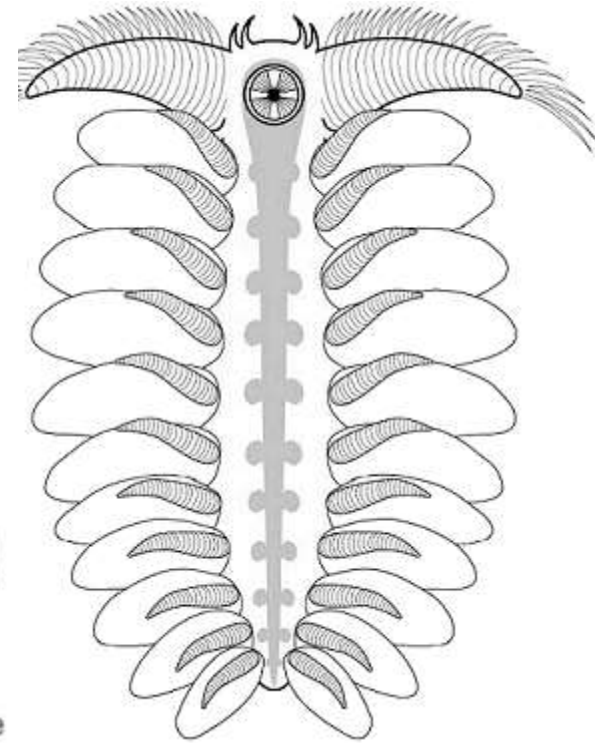
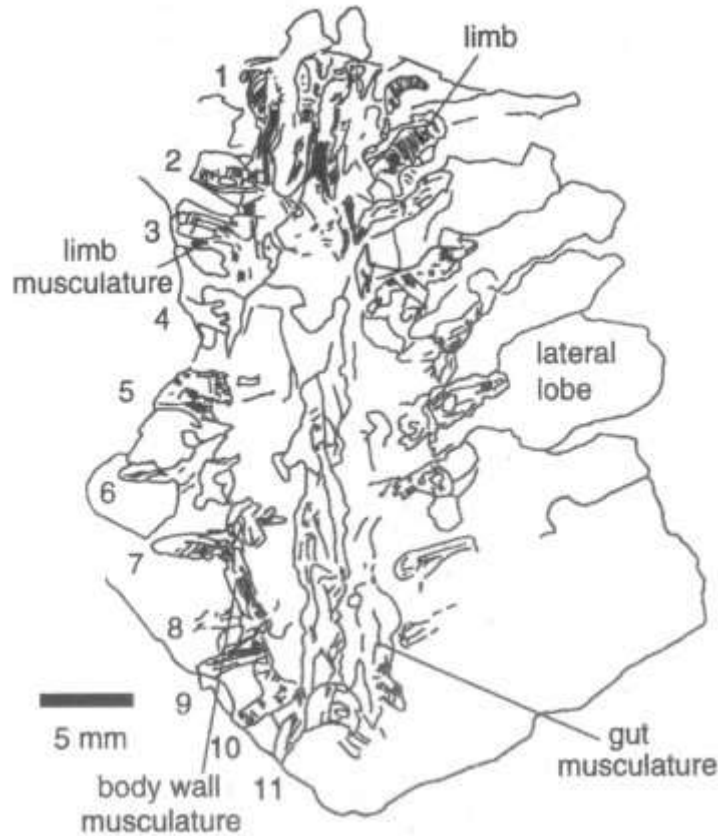


Кембрий
541-485

Происхождение членистоногих

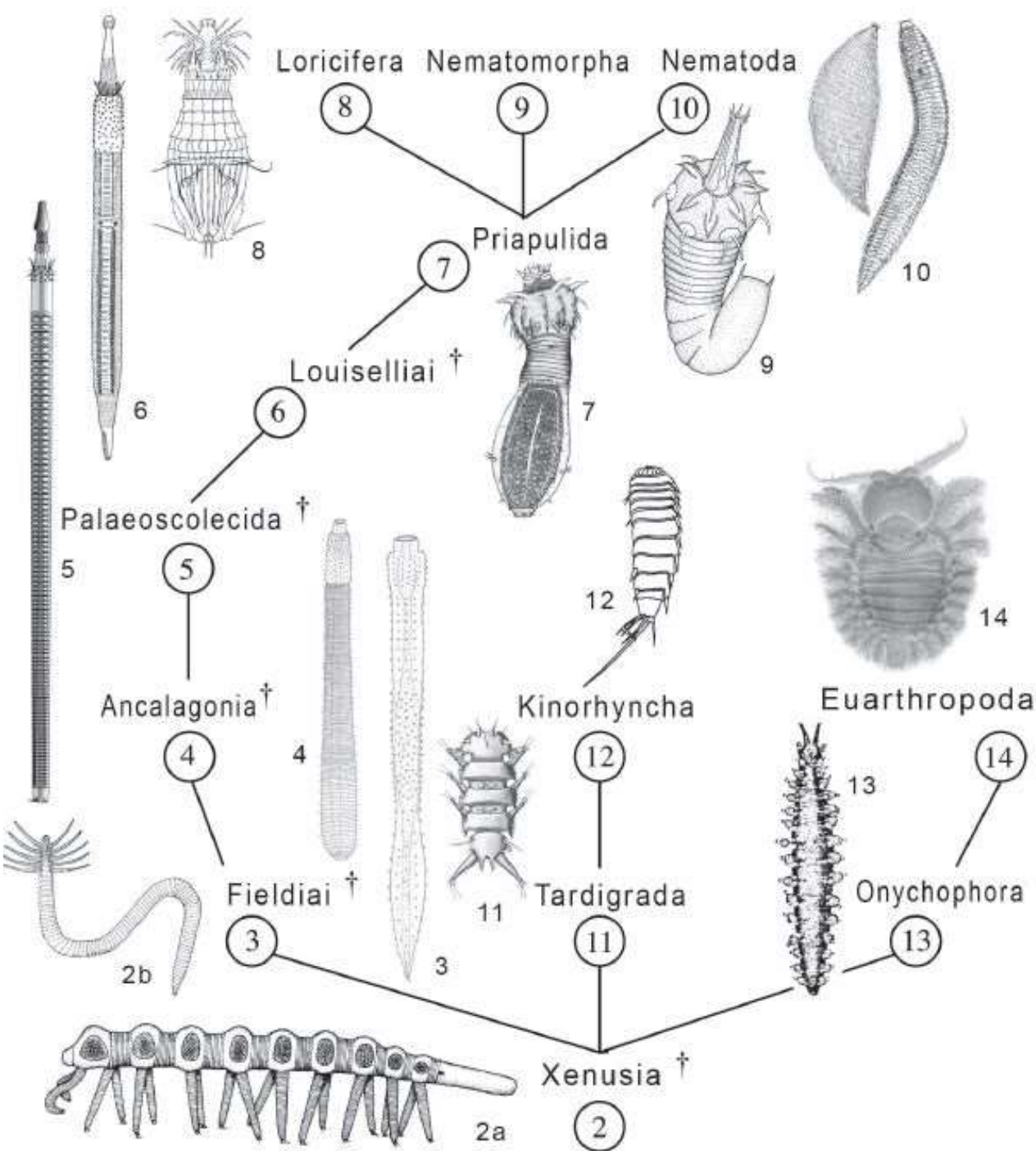


Gabriele Köhl, Derek E. G. Briggs, Jes Rust. *A Great-Appendage Arthropod with a Radial Mouth from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany* // Science. 2009. V. 323. P. 771–773.



Pambdelurion (лагерштетт Сириус Пассет, Сев. Гренландия)

Одна из переходных форм между типичными ксенузиями (конечности - лобоподии!) и аномалокаридами (рот, боковые плавательные лопасти, огромные передние хватательные конечности).



General phylogeny of the Ecdysozoa

2a.xenusian *Microdictyon*, Lower Cambrian

2b.xenusian *Facivermis*, L.Cambrian

3.*Fieldia*, Middle Cambrian

4.*Ancalagon*, M. Cambrian

5.palaeoscolecid *Cricocosmia*, L. Cambrian

6.*Louisella*, M.Cambrian

7.priapulid larva *Halicryptus*, extant (modified from Malakhov & Adrianov, 1995)

8.loriciferan larva *Pliciloricus*, extant

9.nematomorph larva *Gordionus*, extant

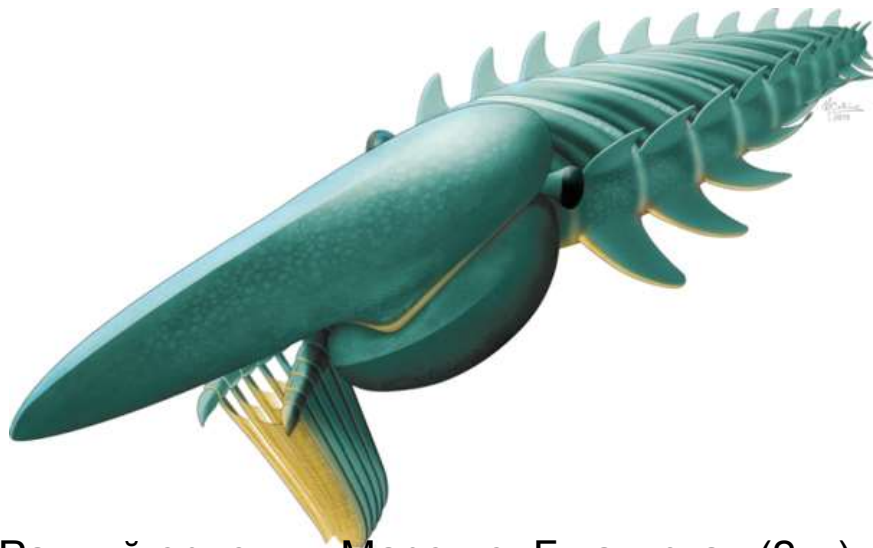
10.nematodes *Greeffiella*, *Criconema*, extant

11.tardigrade *Stygarctus*, extant

12.kinorhynch *Centroderes*, extant

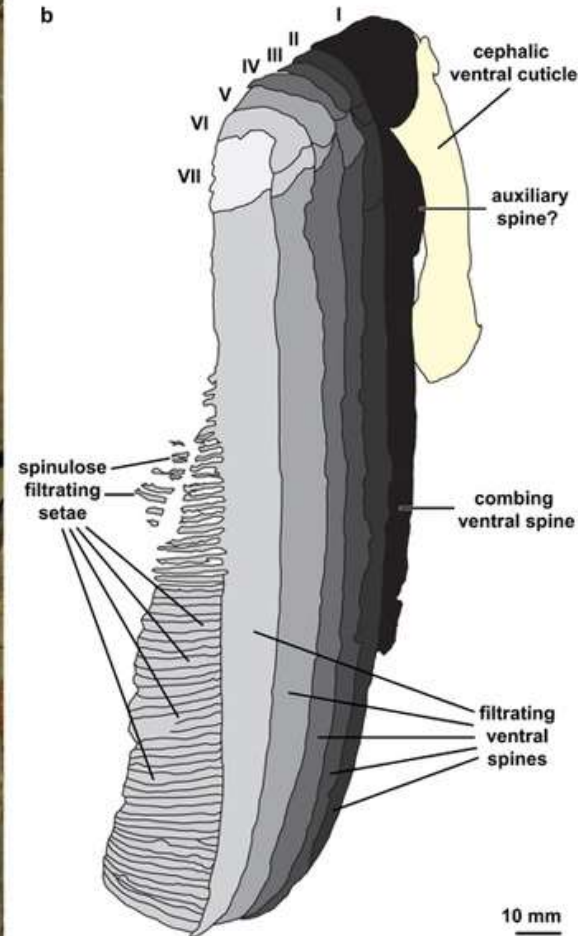
13.onychophoran *Peripatopsis*, extant ;

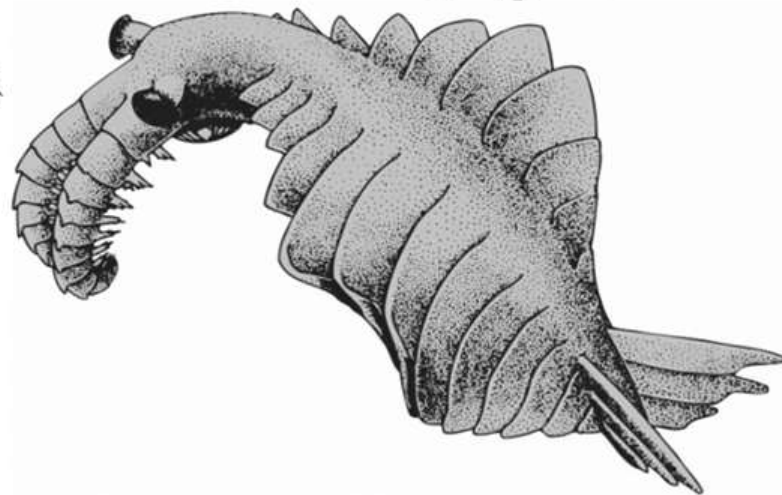
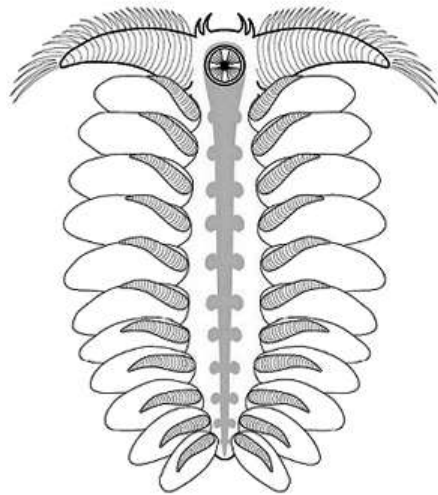
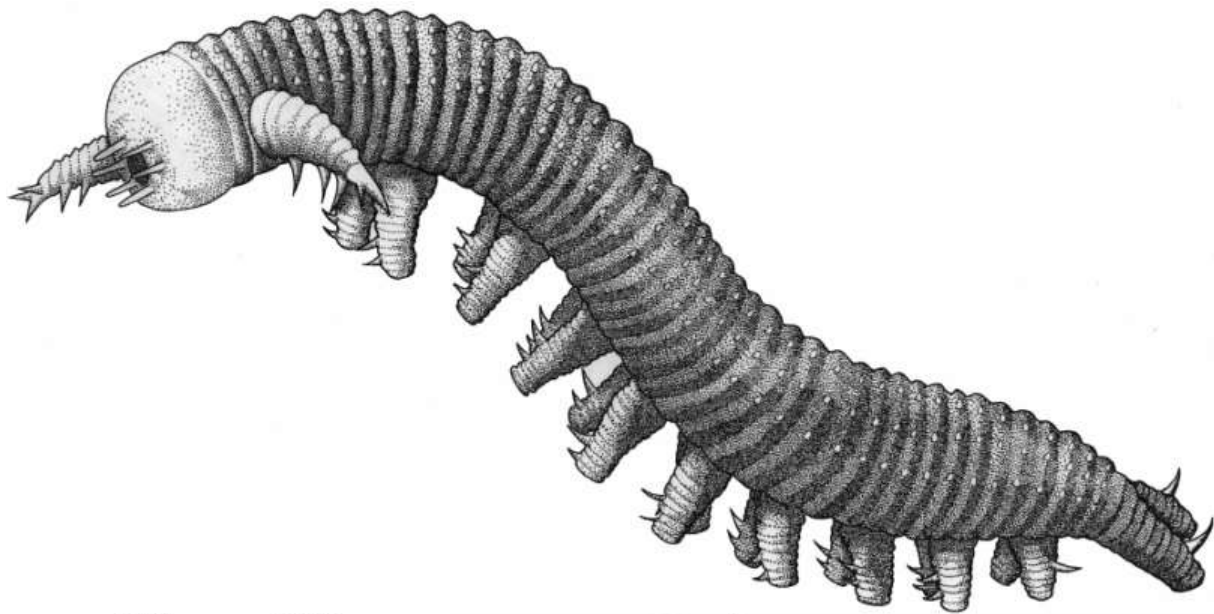
14.larval euarthropod *Ascalaphus*, extant



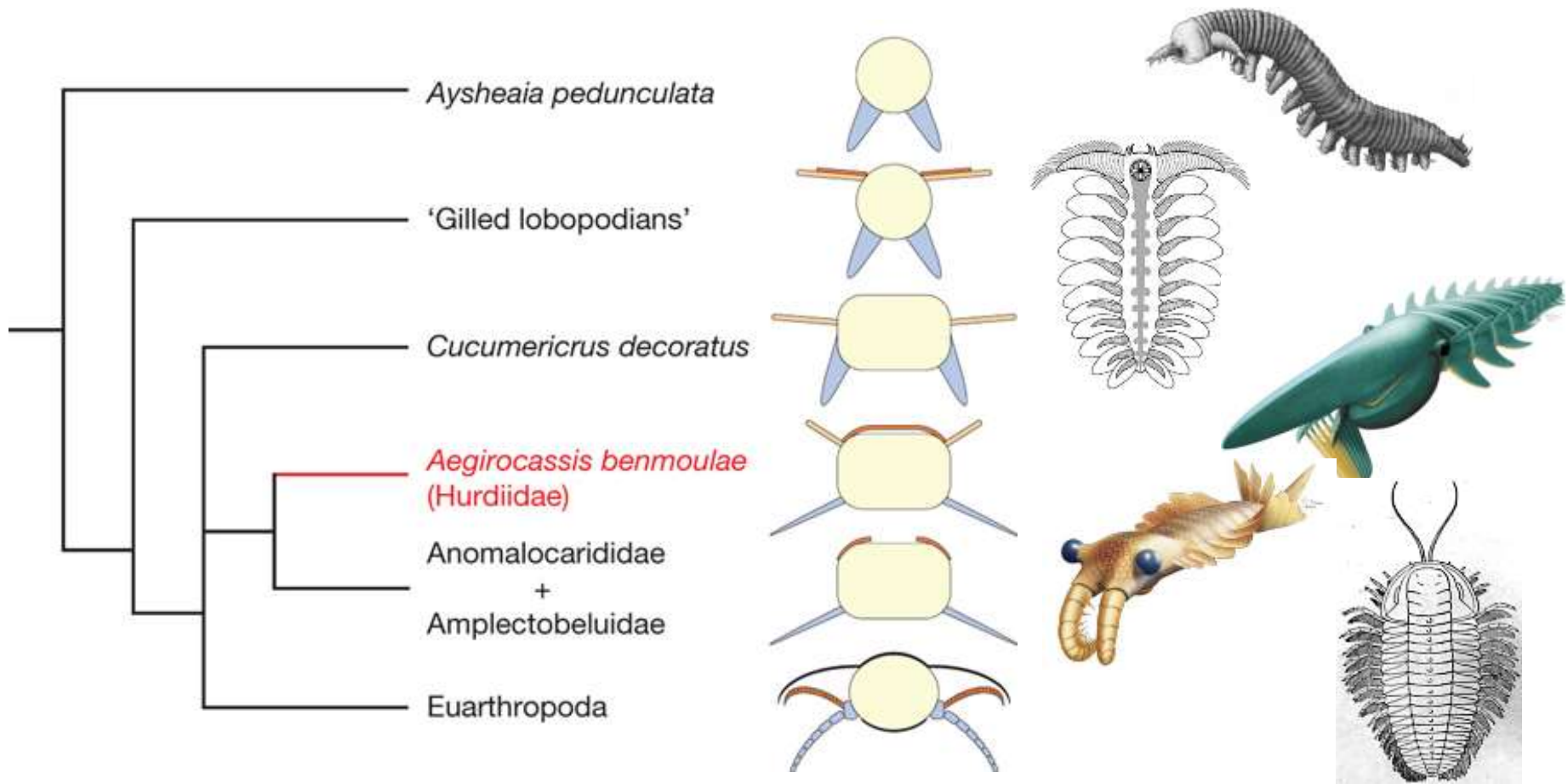
Ранний ордовик, Марокко. Гигантская (2 м) аномалокарида *Aegirocassis benmoulae*. Фильтратор (приротовые конечности с щетинистыми отростками для отцеживания мелкой живности). Туловищные сегменты несли по две пары лопастей. Это позволяет предположить, что двуветвистая конечность членистоногих сформировалась путем срастания двух независимых придатков.

Находка показала, что уже в начале ордовика планктонные сообщества были достаточно богаты, чтобы прокормить гигантских фильтраторов.





Aysheaia — типичный представитель кембрийских лобопод-ксенузий (с мягкими несегментированными ногами - лобоподиями, без лопастей); *Pambdelurion*, сочетающий признаки аномалокарид (пара огромных притортовых конечностей, лопасти на туловищных сегментах) и лобопод (несегментированные ножки); *Anomalocaris*, у которого были лопасти, но не было ножек.



Родственные связи типичных лобопод или ксенузий (*Aysheaia*), «лобопод с жабрами», таких как *Pambdelurion* ('Gilled lobopodians'), разл. аномалокарид и наст. членистоногих (эуартропод). Синие - брюшные придатки (лобоподии, брюшные лопасти аномалокарид, эндоподит членистоногих), светло-оранжевые — спинные придатки (спинные лопасти, экзоподит), темно-оранжевые — жаберные отростки (у *Cucumericrus* их расположение неясно).

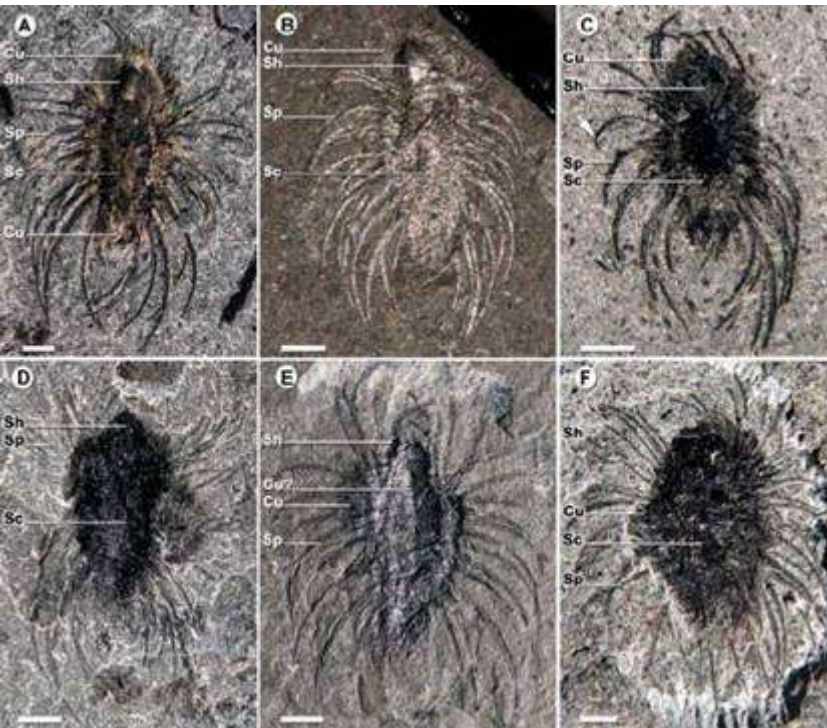
P. Van Roy, A. C. Daley & D. E. G. Briggs, 2015. Anomalocaridid trunk limb homology revealed by a giant filter-feeder with paired flaps // Nature

Lophotrochozoa

кольчатые черви, моллюски,
брахиоподы, мшанки и др.

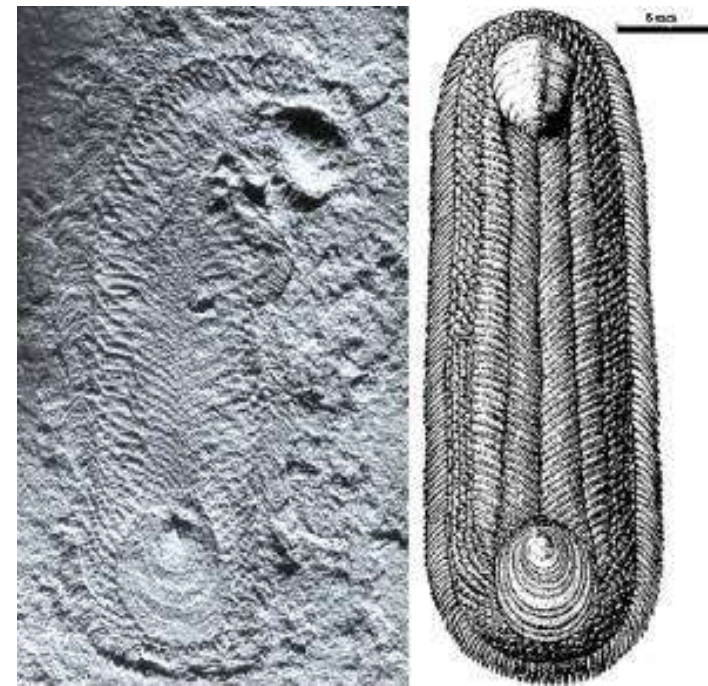
рост без линек, реснички,
трохофора, минеральные
раковинки и склериты

Архаичные Lophotrochozoa: формы, сочетающие признаки моллюсков, кольчатых червей, брахиопод



Halkieria (признаки моллюсков и брахиопод)

Orthrozanclus reburrus — морское животное, жившее 505 млн лет назад, — по-видимому, является родственником общего предка моллюсков и кольчатых червей

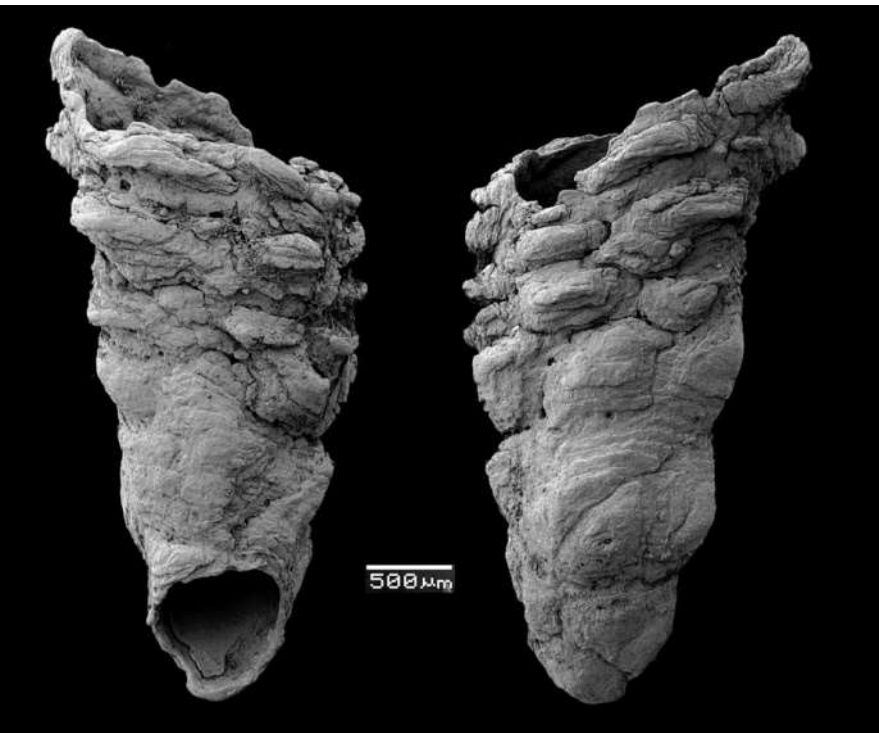


Кембрий
541-485

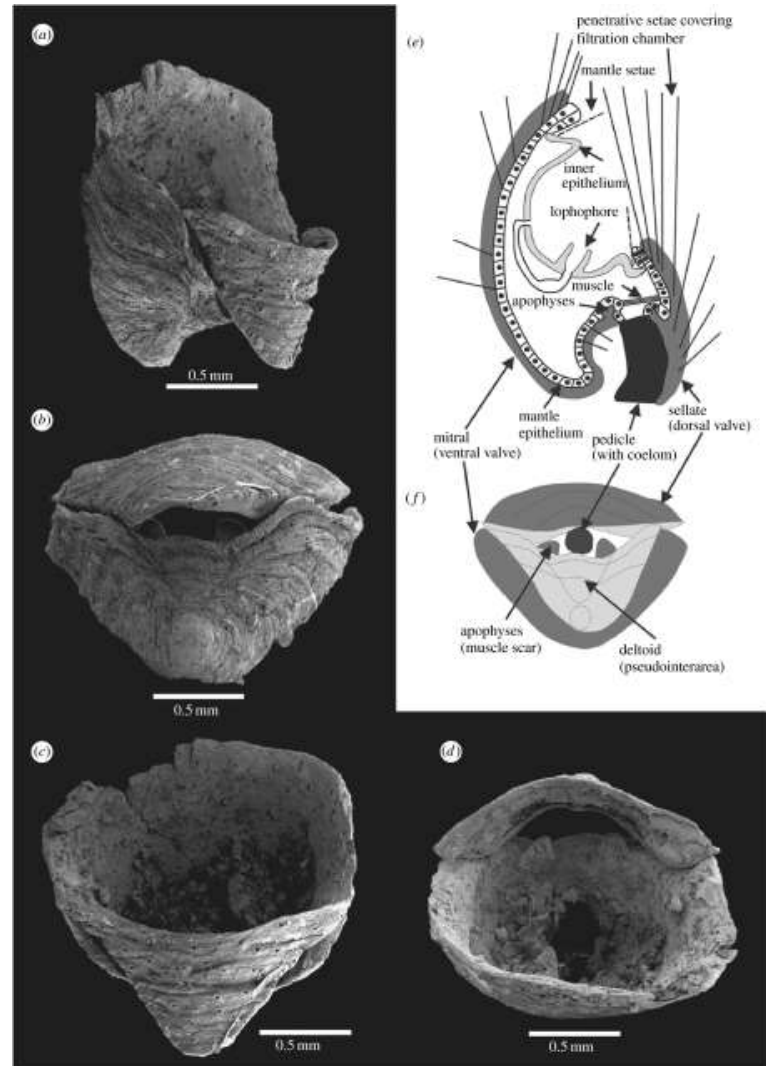


Paterimitra

Tomotiida – раннекембрийская группа с фосфатным склеритомом. Предки брахиопод.



Eccentrotheca



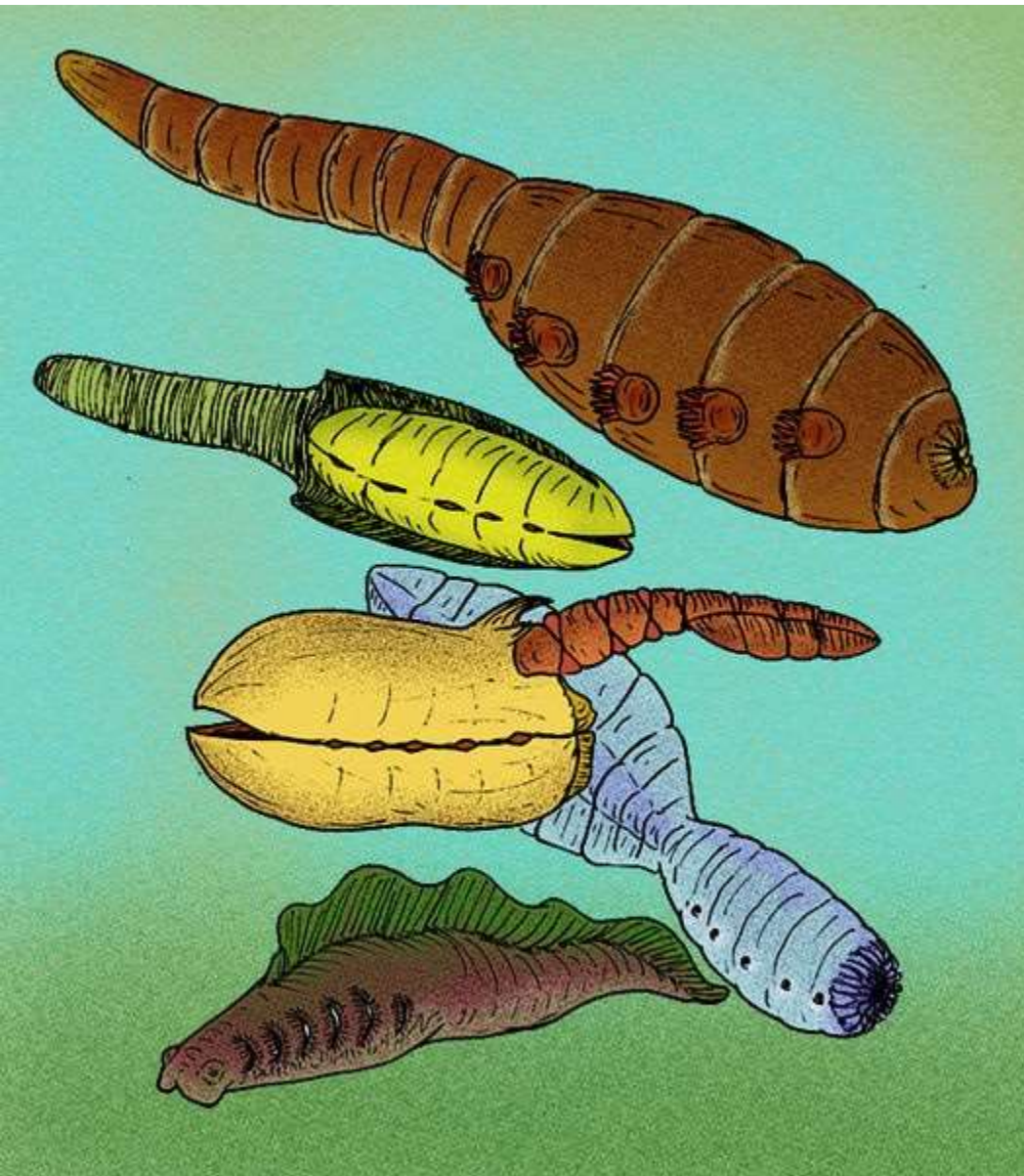
Micrina – двустворчатая томмотида (брахиоподы могли произойти от их личинок)

Deuterostomia

хордовые (позвоночные,
оболочники, ланцетник),
иглокожие, полухордовые

особенности эмбрионального
развития, жаберные щели,
нервная трубка, etc.

Vetulicolia – вымерший тип примитивных кембрийских вторичноротых (?)

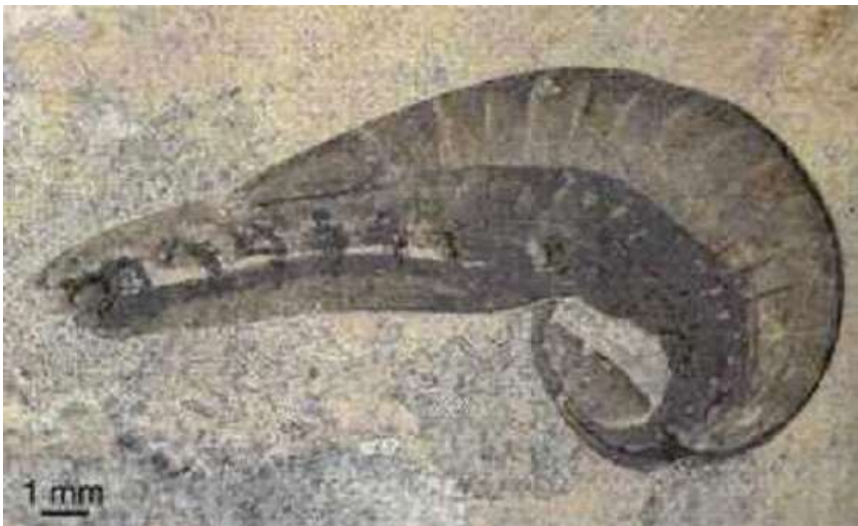


Three vetulicolians. Front to back: Vetulicola, Xidazoon, Didazoon



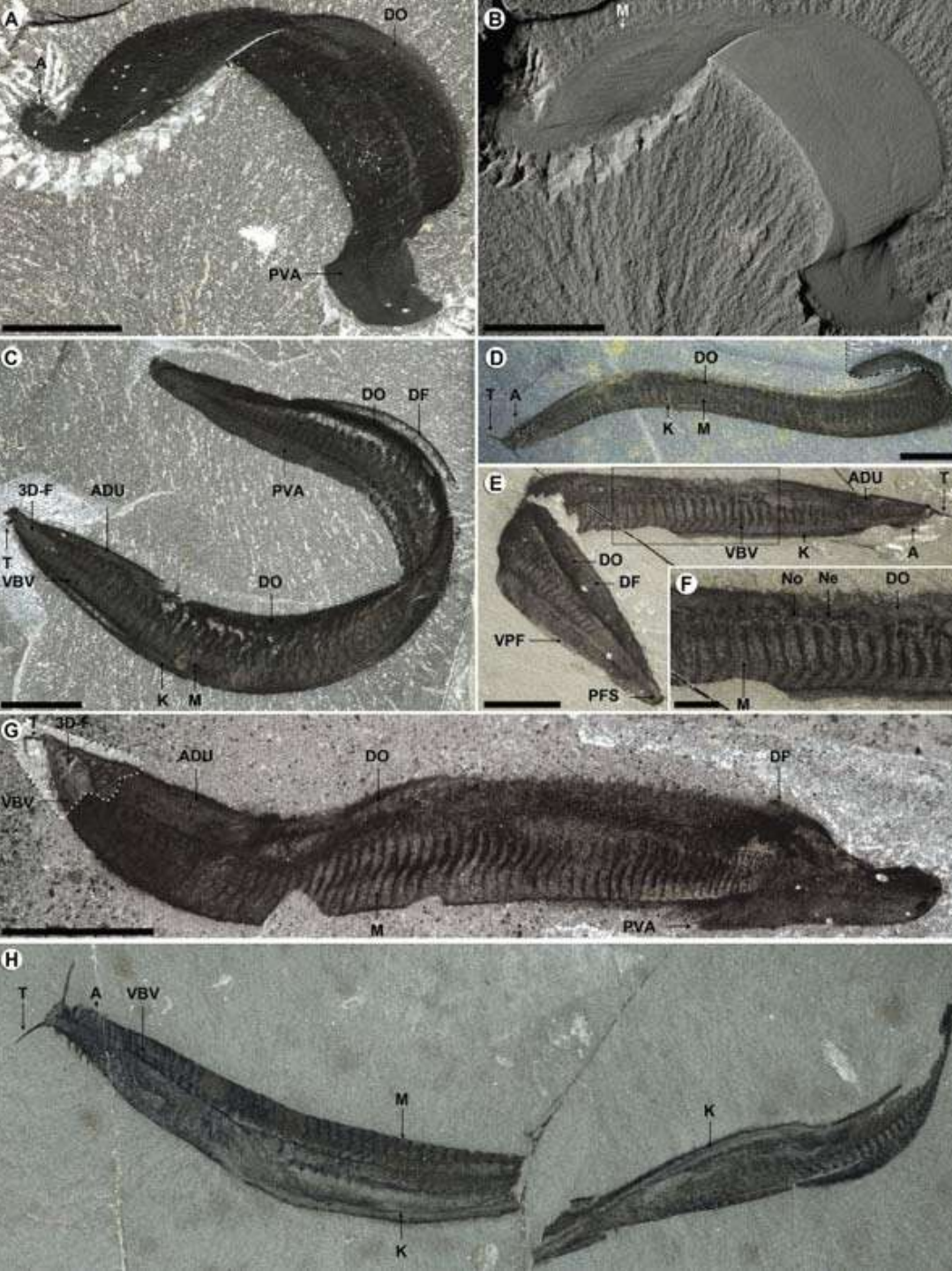
Skeemella clavula, ср. кембрий, Юта

Yunnanzoon: раннекембрийский представитель вторичноротых



- Жаберные щели и дуги
- Сегментированная кутикула на спинной стороне
- Хорда???
- Миомеров нет

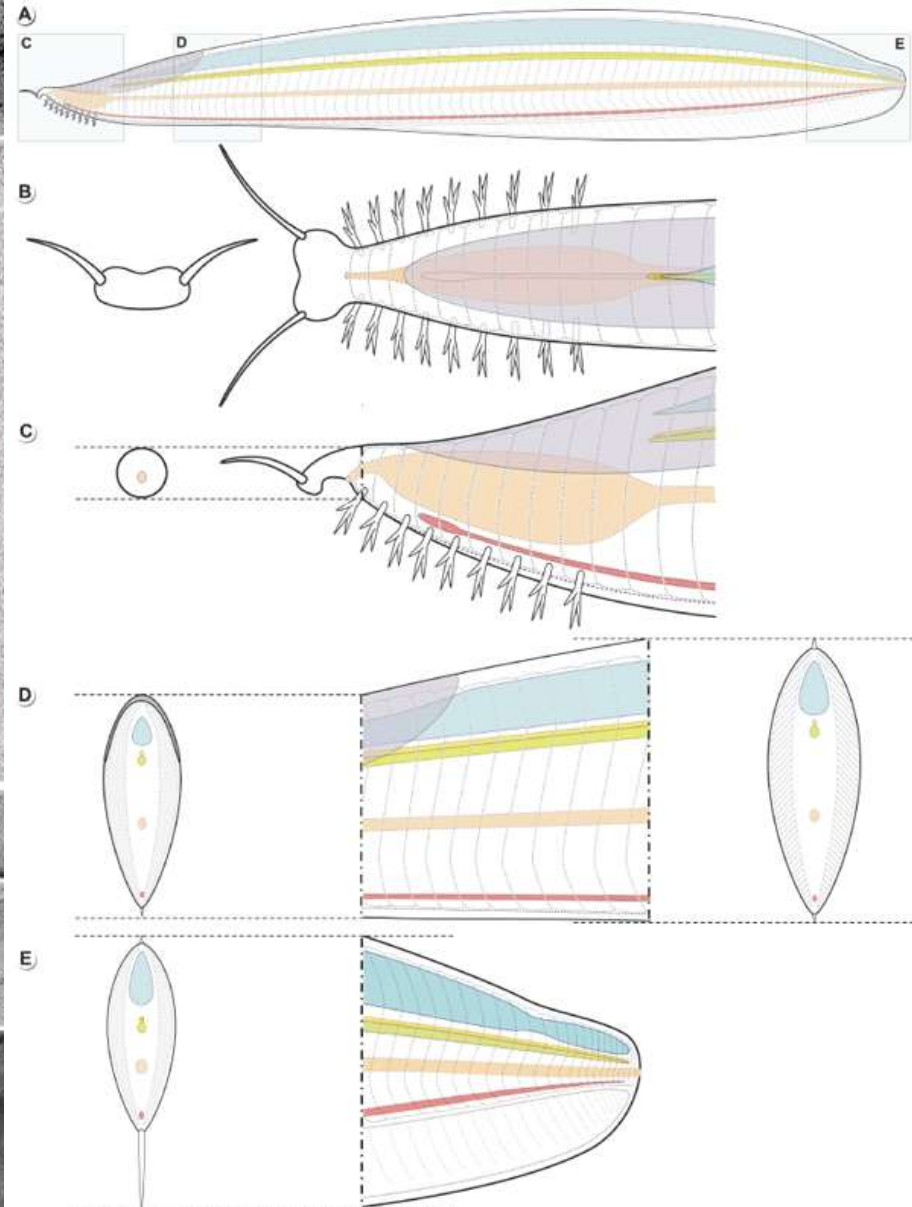
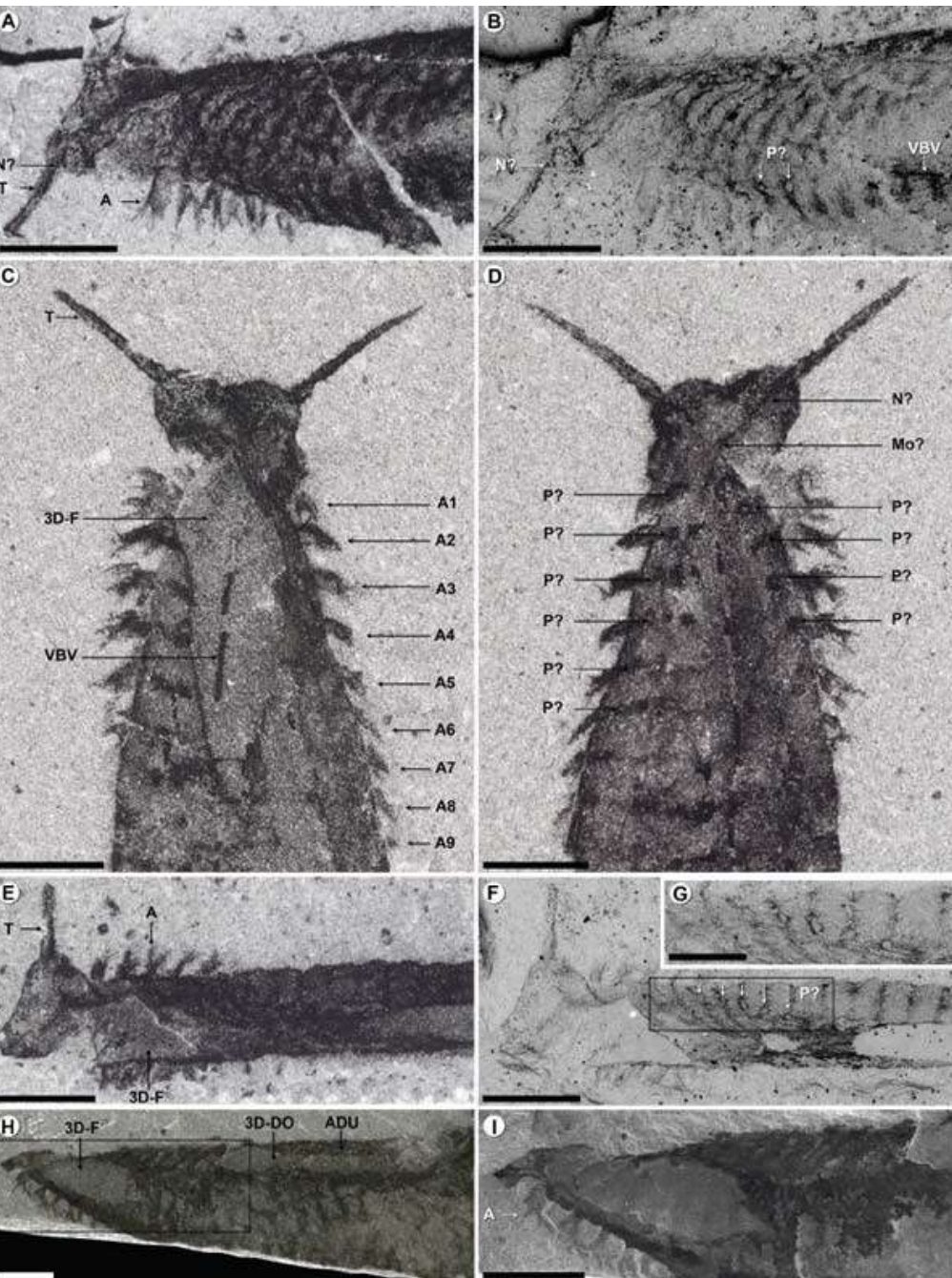
***Pikaia* – возможно, самое примитивное («базальное») из известных хордовых. 505 млн лет, средний кембрий, сланцы Бёрджесс, Западная Канада**



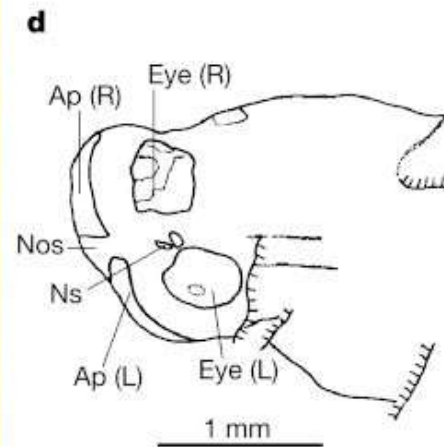
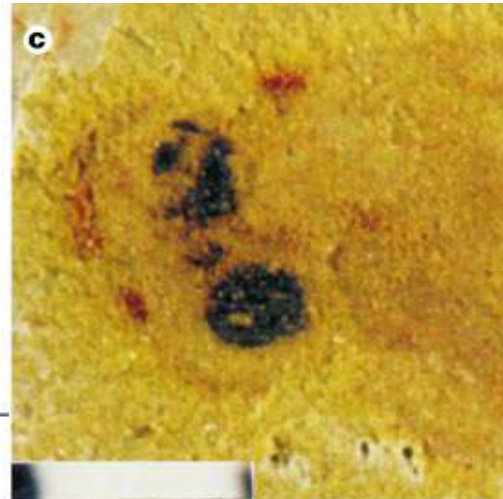
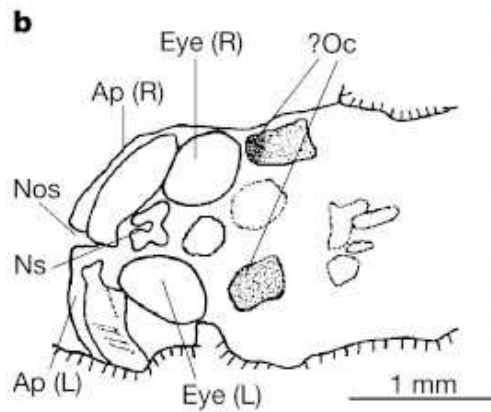
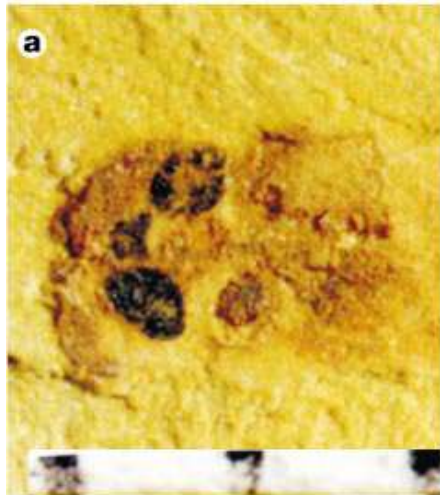
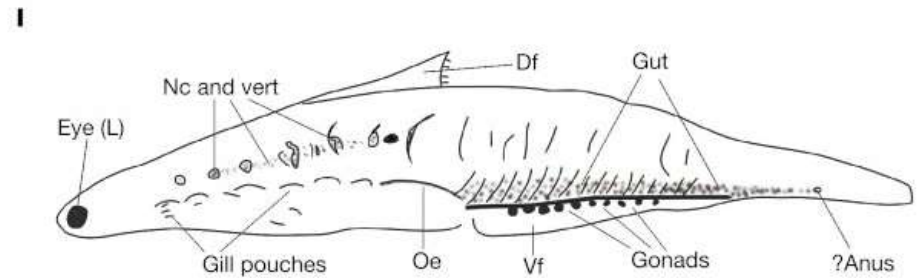
- До 6 см длиной, напоминает ланцетника.
- Признаки хордовых: миомеры, хорда, глоточные поры. Фильтратор. Плавало, изгибая тело.
- Необычные признаки: голова с парой усиков-антенн, 9 пар ветвистых придатков в передней части тела (наружные жабры?)
- Возможно, первые хордовые произошли от форм, близких к *Yunnanzoon* и *Haikouella*, в результате совершенствования локомоторного аппарата: плавание при помощи волнообразных изгибов тела; редукция сегментированной упругой кутикулы, развитие миомеров и «внутренней пружины» - хорды.

Simon Conway Morris, Jean-Bernard Caron. *Pikaia gracilens* Walcott, a stem-group chordate from the Middle Cambrian of British Columbia // Biological Reviews. 2012.

Pikaia: передний конец тела и
схема строения



Naikouichthys – древнейшее позвоночное?

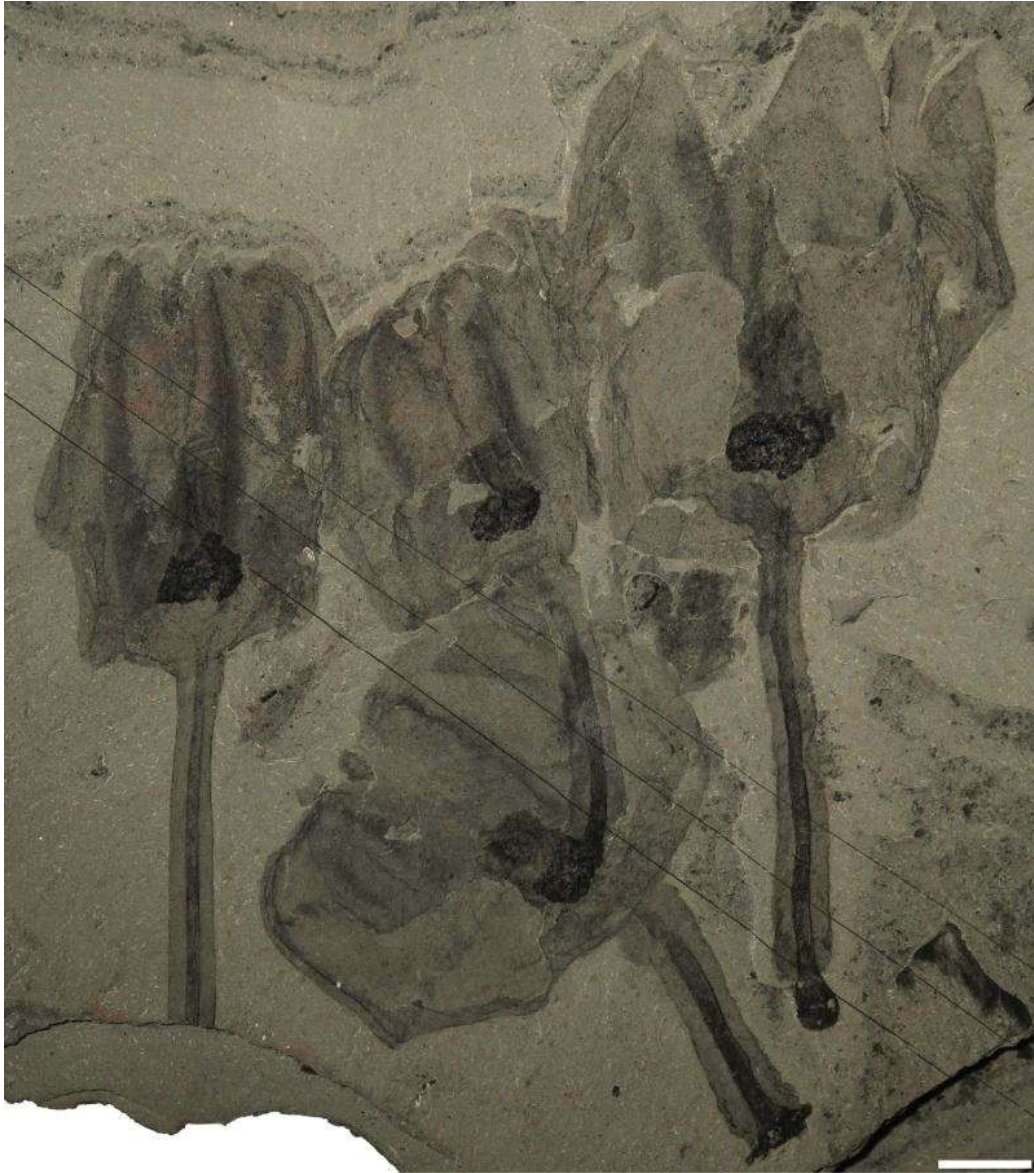


Ранний кембрий. Череп, позвоночник, жаберные дуги, спинной плавник.

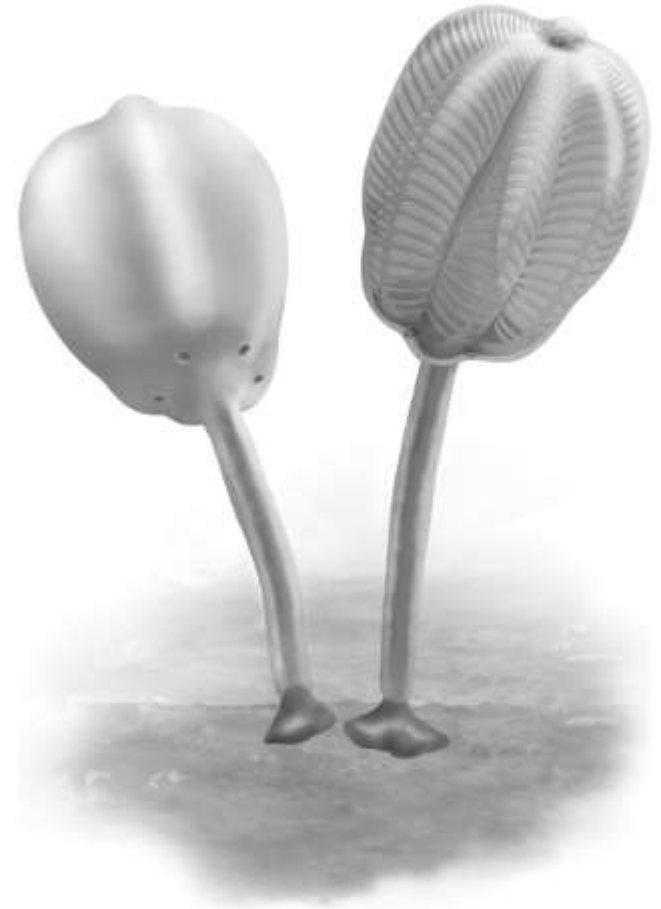
Shu et al., 2003

Многие кембрийские животные не поддаются однозначной трактовке (некоторые из них могут представлять вымершие типы)

Прикрепленный фильтратор, похожий на тюльпан - *Siphusauctum*



Siphusauctum gregarium



Шестилучевая симметрия. 6 пор.

O'Brien LJ, Caron J-B (2012) A New Stalked Filter-Feeder from the Middle Cambrian Burgess Shale, British Columbia, Canada. PLoS ONE 7(1): e29233.

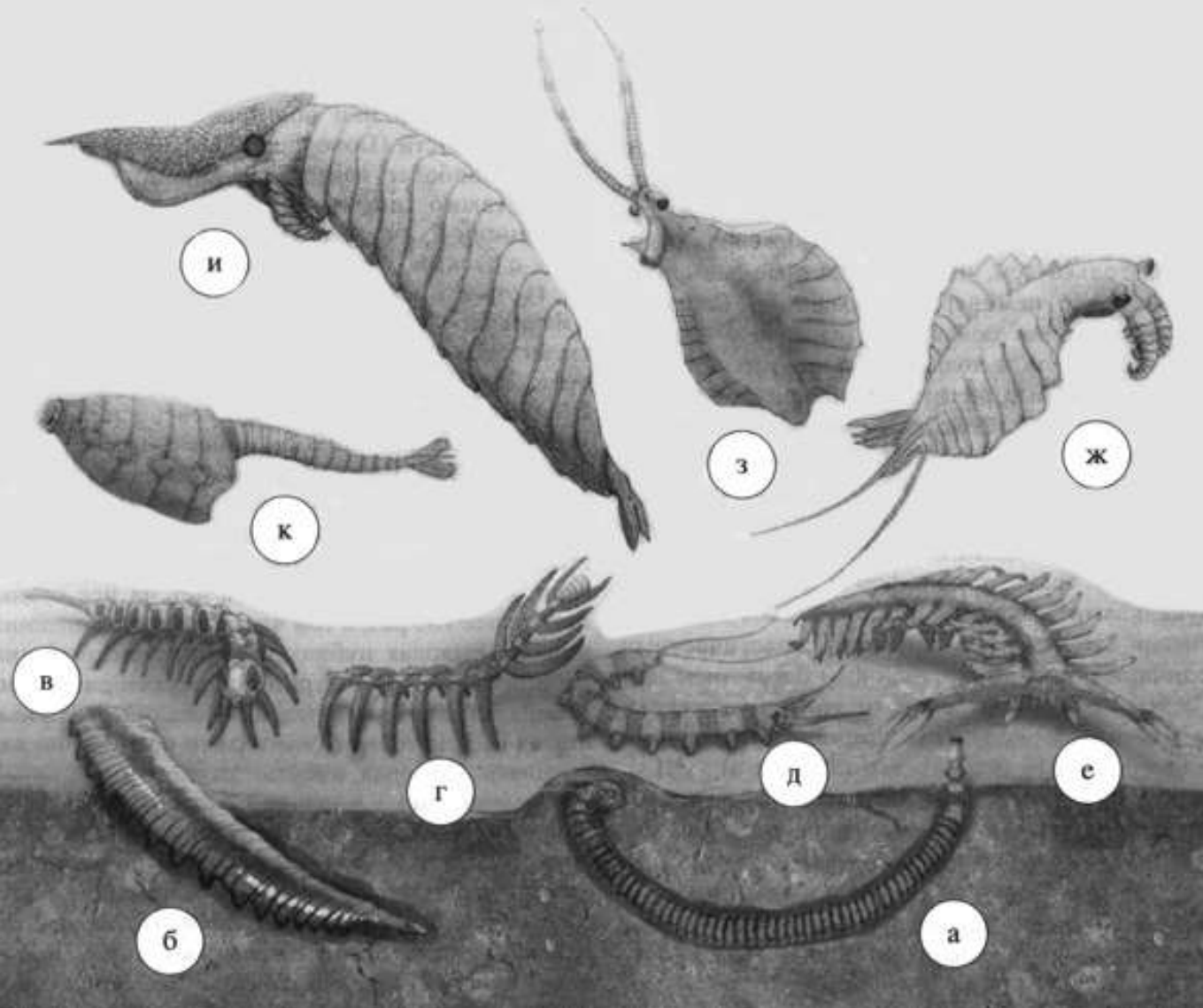


Figure 2 | Reconstruction of *Nectocaris pteryx*. ©2010 Marianne Collins.

Nectocarys pteryx, ранний и средний кембрий

Трактовался как:

- 1) Членистоногое,
- 2) Хордовое,
- 3) Головоногий моллюск.



здесь ветуликолия и
нектокарис
трактуются как
аномалокариды
(Ecdysozoa)

Кембрийские Ecdysozoa (линяющие животные): а - палеосколецидный червь, (б-е) ксенузии: б - *Mureropodia*, в - *Microdictyon*, г - *Diania*, д - *Antennacanthopodia*, е - *Pambdelurion*, (ж-к) - аномалокариды: ж - *Amplectobelua*, з - *Nectocaris*, и - *Hurdia*, к - ветуликолия (*Vetulicola*). Реконструкции по Budd (1998); Hou et al. (1999); Aldridge et al. (2007); Daley et al. (2009); Smith, Caron (2010); Gamez Vintaned et al. (2011); Liu et al. (2011); Ou et al. (2011); Zhuravlev et al. (2011b); Ma et al. (2014). ©Художник Всеволод Абрамов. Из: Журавлев, 2014.

Заключение по кембрийскому взрыву

- Появление и ранняя дивергенция животных – в криогеновом периоде. Но добились успеха они много позже (между «изобретением» и «инновацией» прошло 150-200 млн лет. Та же история с млекопитающими)
- В эдиакарии появилось большинство современных типов, однако эдиакарские ископаемые в основном относятся не к ним. Не было активных хищников, кроме книдарий.
- В эдиакарии шел рост концентрации кислорода.
- Это позволило некоторым билатериям в самом конце эдиакария перейти к хищничеству (первые раковинки, трубки, спикулы + следы сверления).

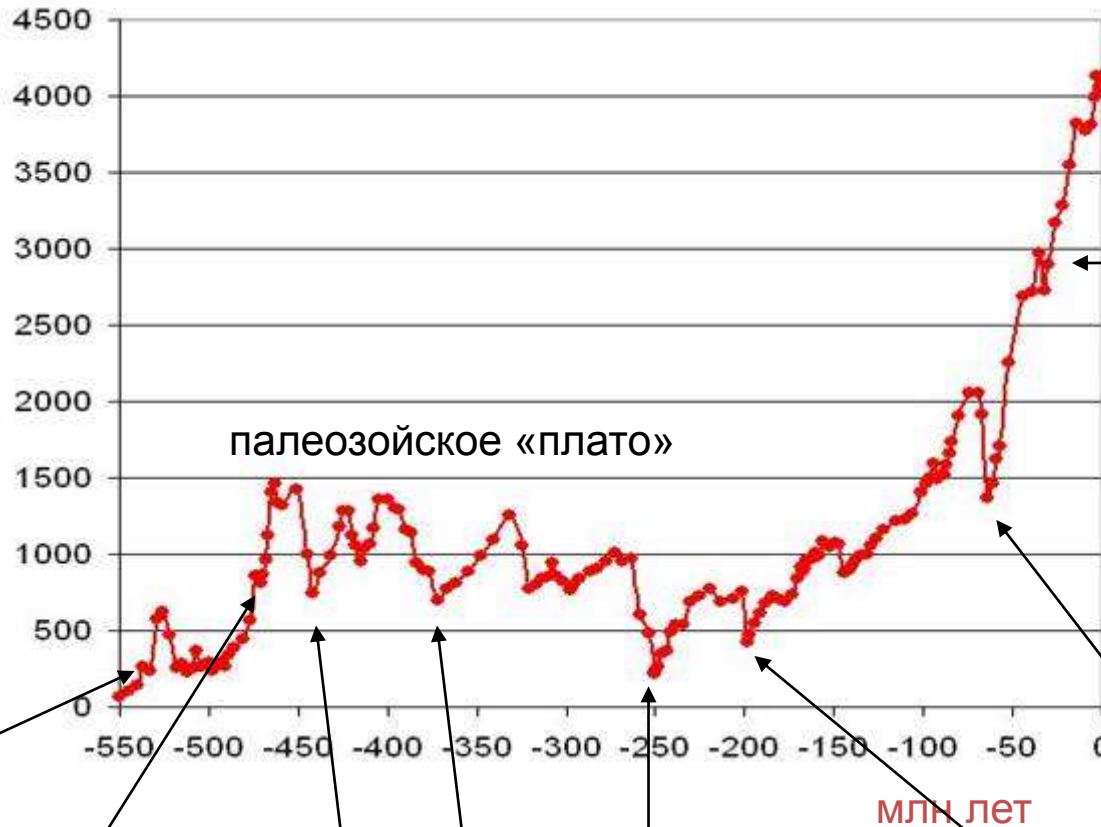
Заключение по кембрийскому взрыву (Erwin et al., 2011)

- На рубеже эдиакария и кембрия произошла **перестройка донных экосистем, обусловленная сопряженной эволюцией хищников и их жертв**, а также появлением роющих грунтоедов, которые впервые стали копать в грунте вертикальные ходы, что вело к обогащению кислородом верхнего слоя осадка и открывало новые возможности для других донных обитателей.
- Эволюционная «цепная реакция»: положительная обратная связь между появлением новых видов животных (хищников, роющих грунтоедов, организмов со скелетом) и новых экологических ниш, которые этими животными невольно создавались для следующих «поколений» новых видов.

Динамика биоразнообразия в фанерозое

- большие международные базы данных по пространственно-временному распространению ископаемых организмов позволяют (для фанерозоя) проводить количественный анализ эволюции биоразнообразия

Разнообразие фанерозойских морских животных (число родов)



кембрийская
радиация

ордовикская радиация

вымирание в конце
ордовика. На суше -
первые сосудистые
растения.

палеозойское «плато»

вымирание в конце девона. Первые
тетраподы

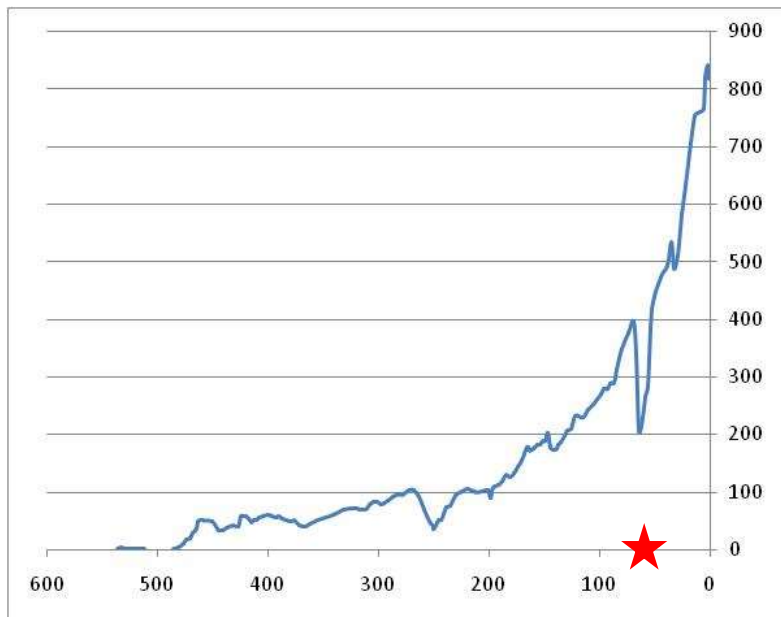
великое
пермотриасовое
вымирание

вымирание в конце
триаса. На суше -
первые млекопитающие
и динозавры.

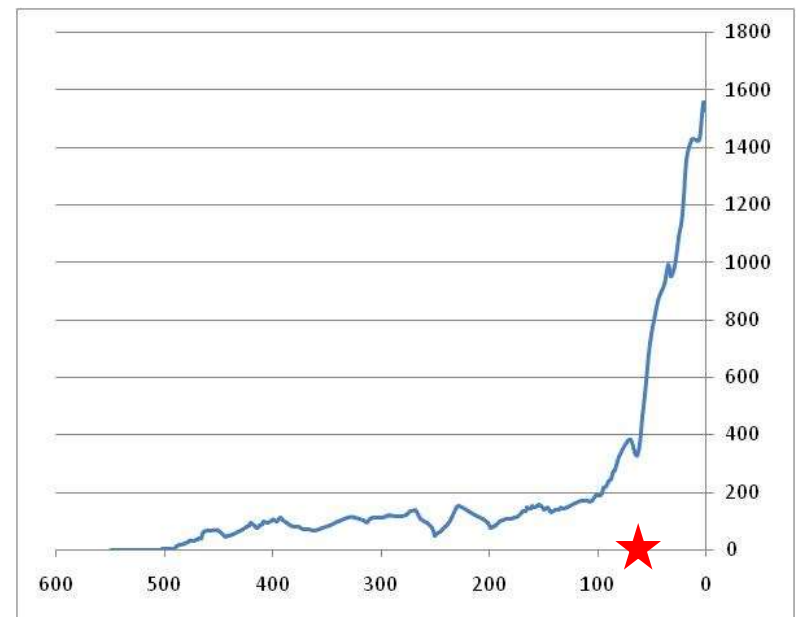
мел-
палеогеновое
вымирание

кайнозойский
рост (за счет
гастропод,
двустворок,
ракообразных,
костистых
рыб).
Оспаривается.

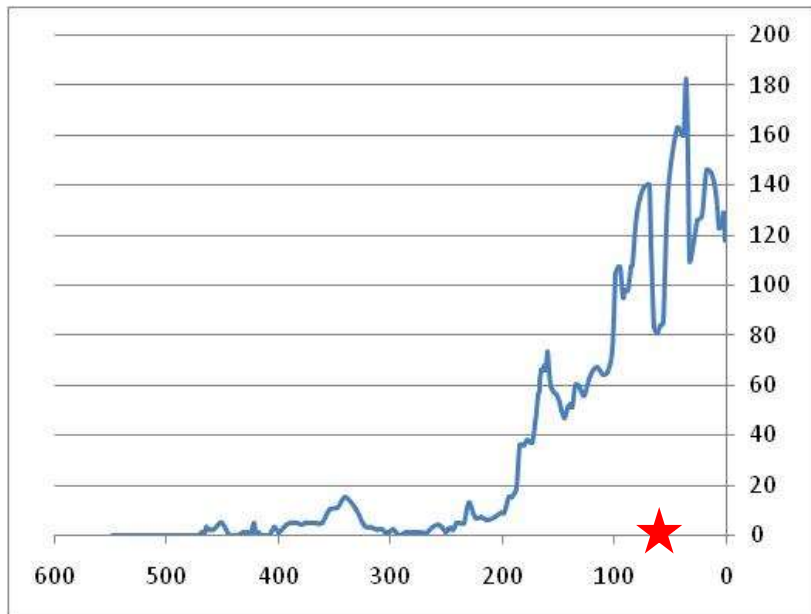
Bivalvia



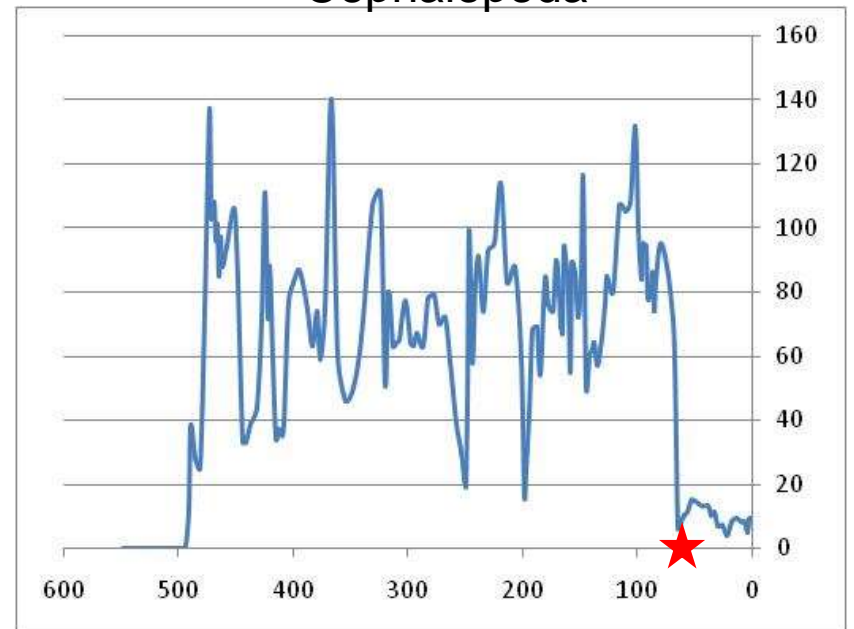
Gastropoda



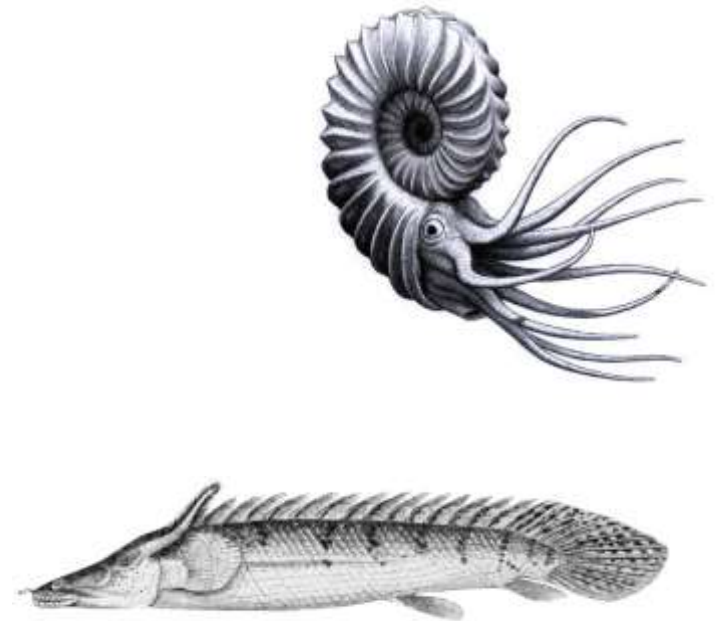
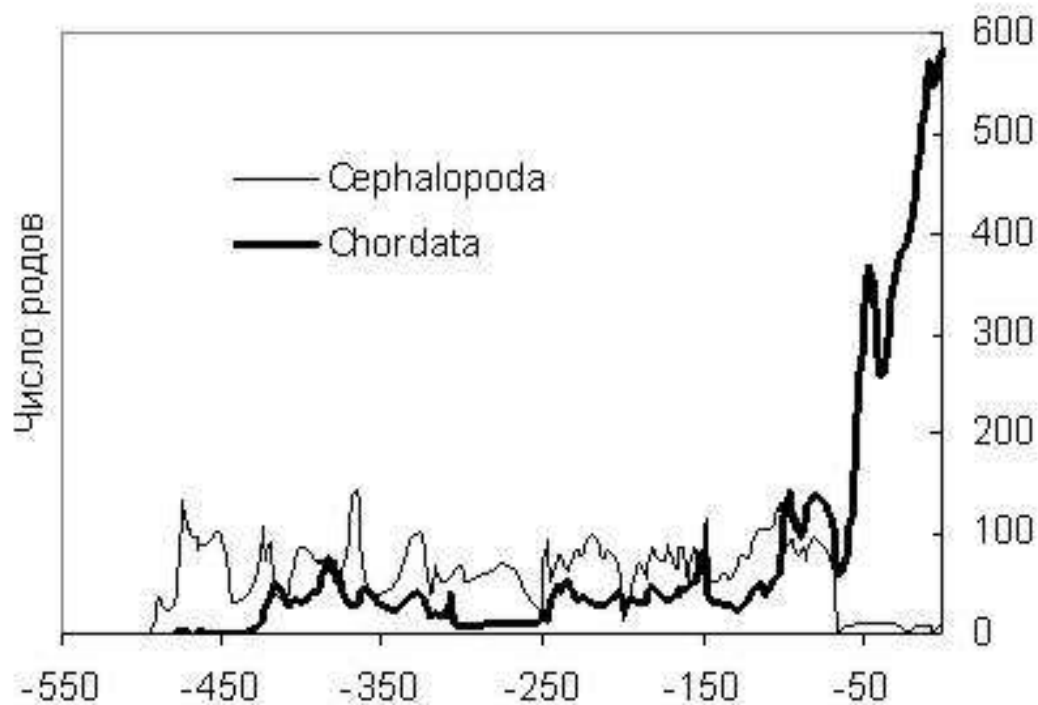
Echinoidea



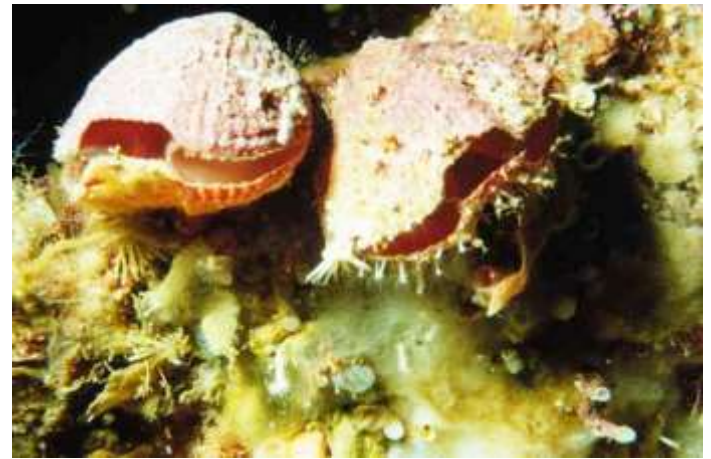
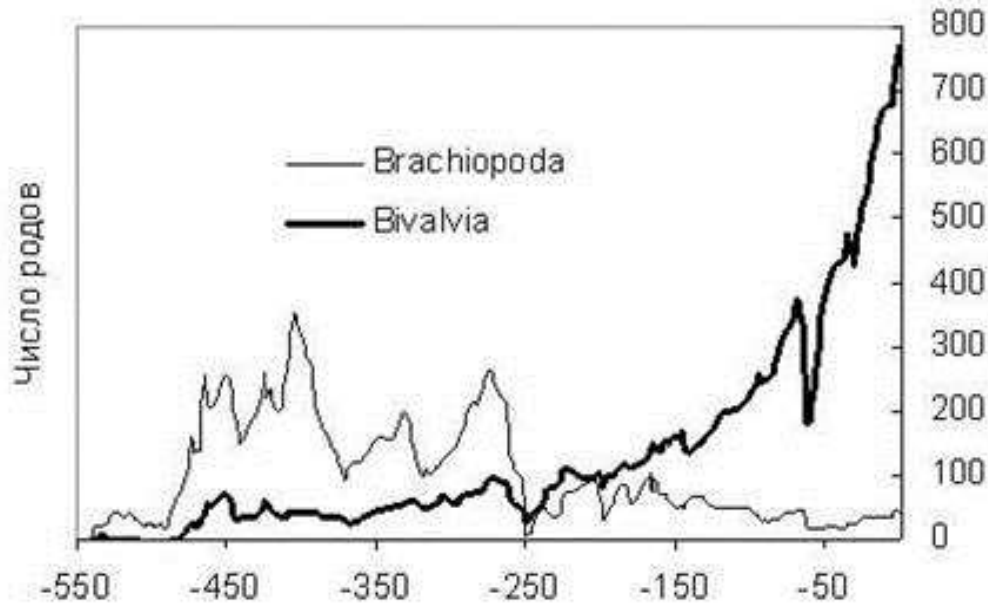
Cephalopoda



Смена доминирующих групп в морской биоте

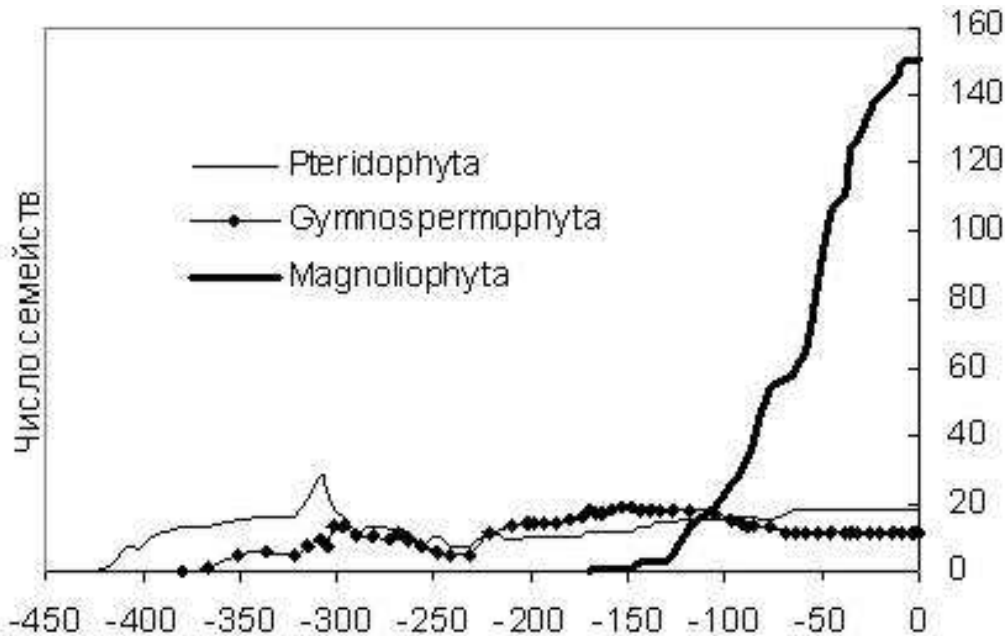


Активно плавающие крупные хищники:
наружнораковинные головоногие и рыбы.
Радикальная смена – после мел-
палеогенового вымирания.



Малоподвижные фильтраторы с двустворчатой раковиной: брахиоподы и двустворчатые моллюски.
Радикальная смена – после пермo-триасового вымирания.

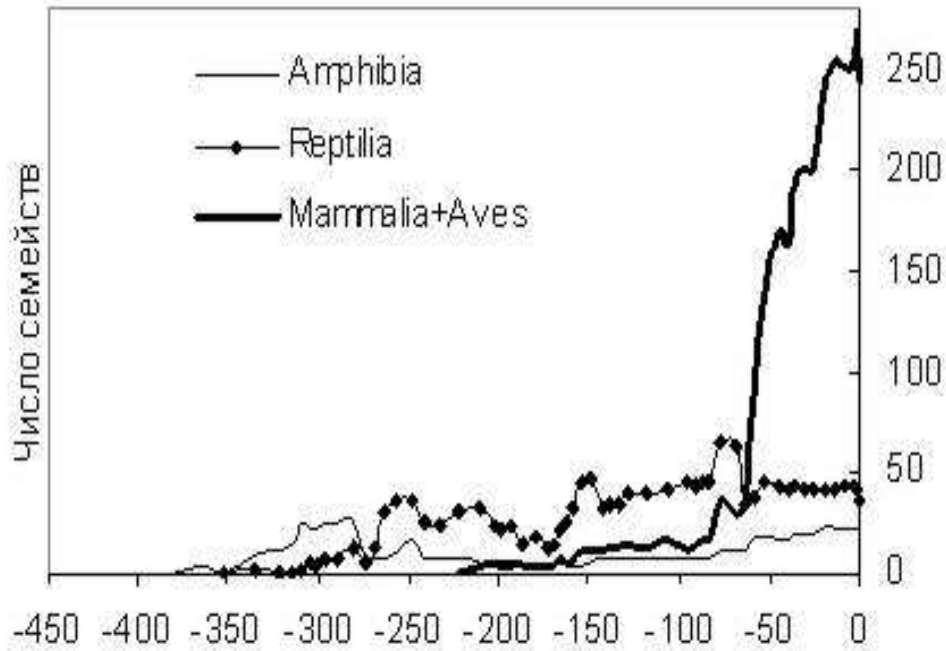
Смена доминирующих групп в континентальной биоте



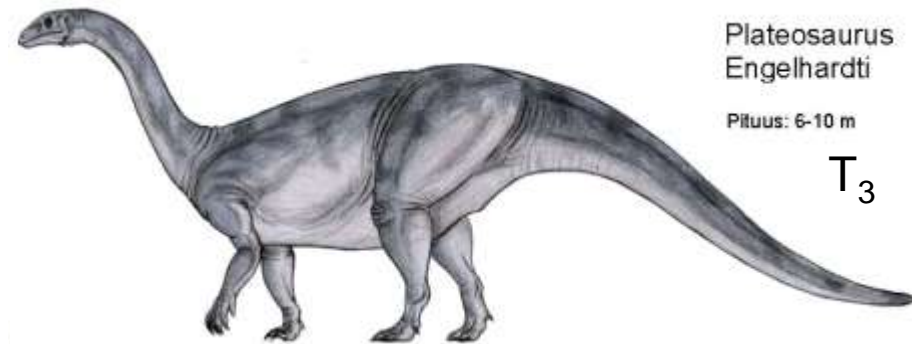
Наземные растения. Новые группы не вытесняют старые, а добавляются к ним.

Самые радикальные перемены произошли в мелу (ок. 100 млн лет) без помощи массовых вымираний.





Katascops acervalis, средняя пермь



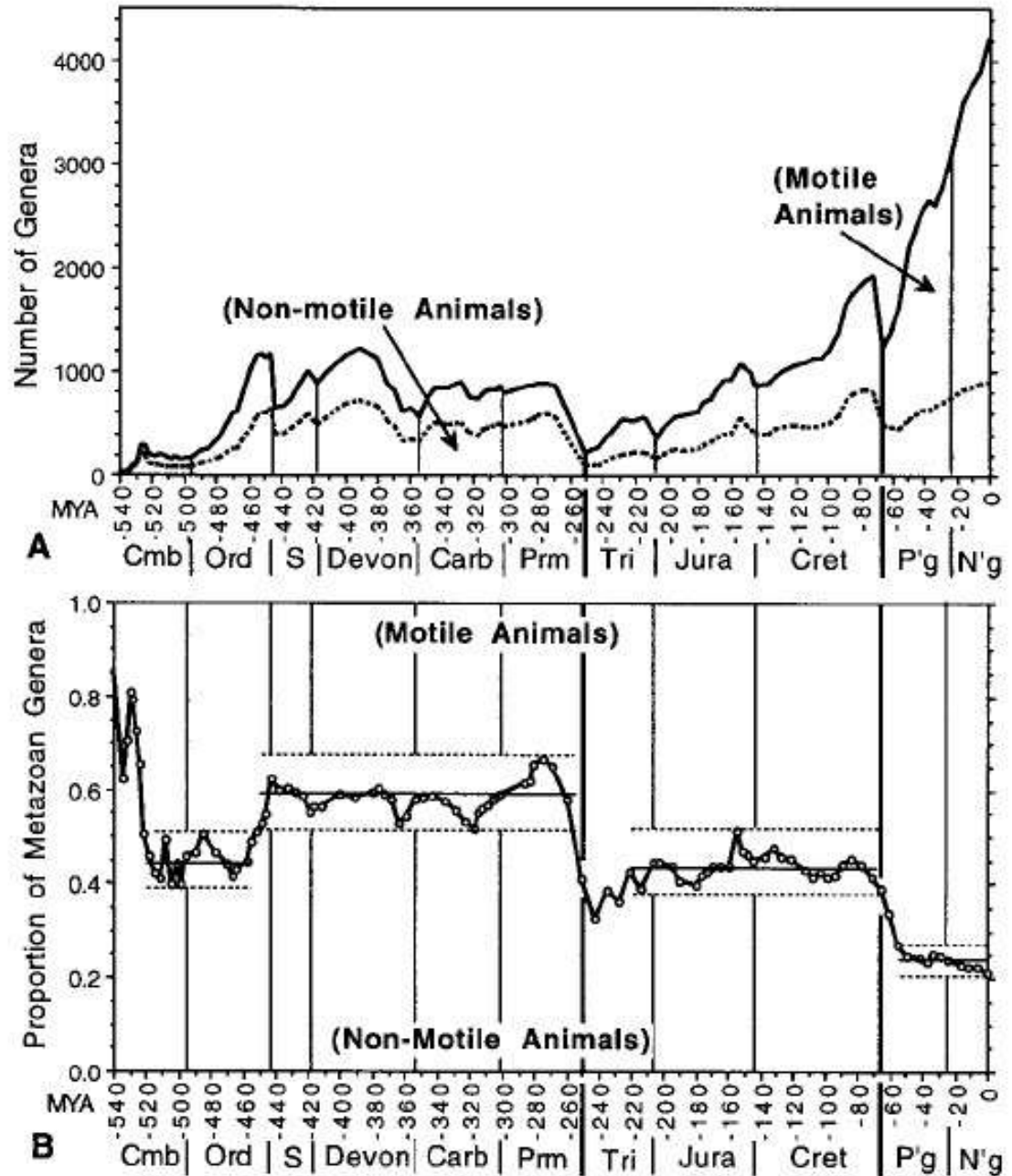
Тетраподы. Радикальные перемены начались в мелу (вслед за сменой растительности) и резко ускорились после мел-палеогенового вымирания (которое было избирательным).



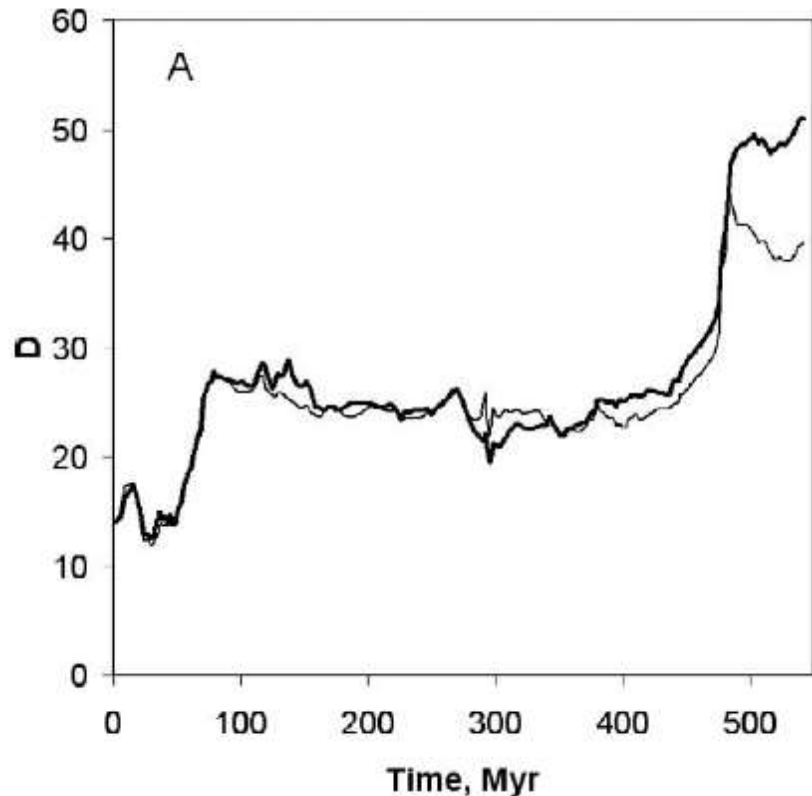
В фанерозое происходил **ступенчатый** рост доли: 1) подвижных животных, 2) хищников, 3) «физиологически забуференных», устойчивых к колебаниям среды (Bambach, Knoll, Sepkoski, 2002)

Сравнение числа родов подвижных и неподвижных морских животных в течение фанерозоя. В мезозое подвижных стало больше, чем в палеозое. В кайнозое – еще больше. Массовые вымирания этому явно способствовали: неподвижные страдали от них сильнее.

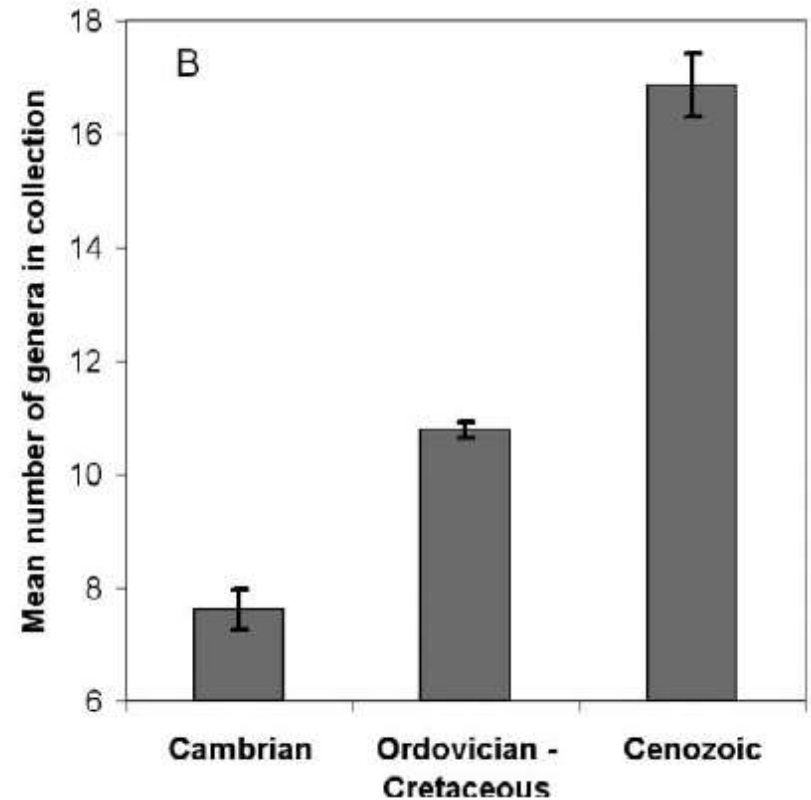
Источник: R.K. Bambach, A.H. Knoll, and J.J. Sepkoski. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm // PNAS. 2002. V. 99. P. 6854-59.



Ступенчатое усложнение морских сообществ в фанерозое (рост альфа-разнообразия)



D – показатель, отражающий «склонность» родов встречаться в коллекциях с высоким или низким родовым разнообразием. Среднее значение D характеризует альфа-разнообразие в данную эпоху

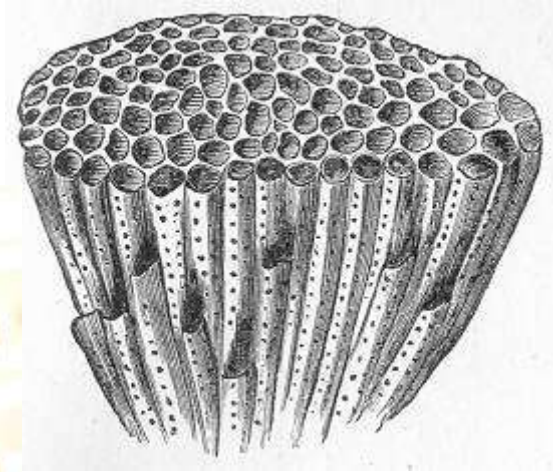


Среднее число родов, приходящихся на одну палеонтологическую коллекцию («ориктоценоз» - выборка из одного или нескольких палеосообществ)

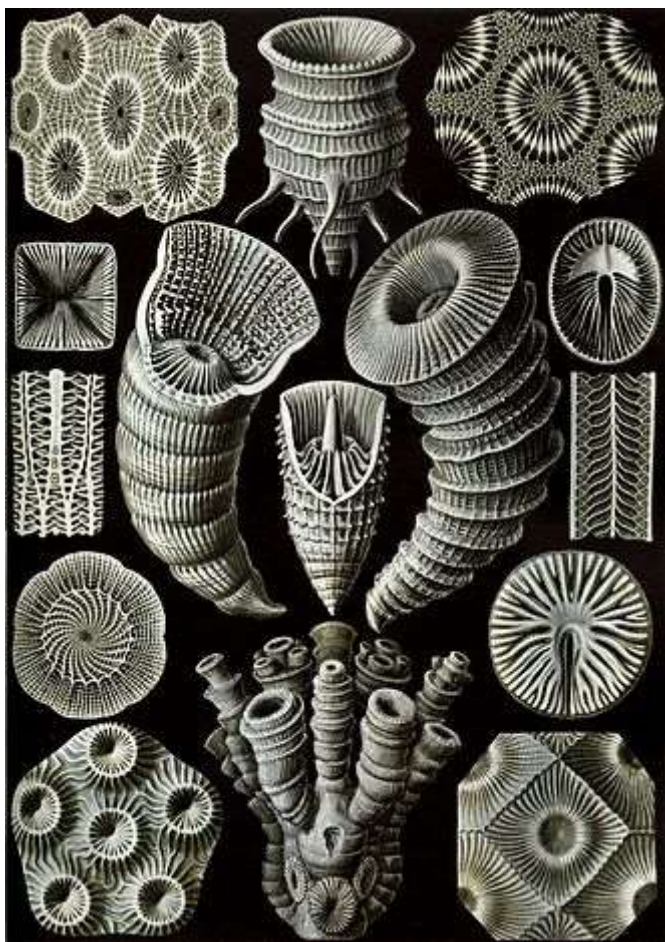
Ордовик – современность: календарь важнейших событий

- **Ордовик (485-443).**
- В начале периода – «великая ордовикская радиация». Появление многих классов и отрядов. Бурное развитие брахиопод, иглокожих, мшанок, кораллов – **неподвижных или малоподвижных животных с массивным карбонатным скелетом.**
- Формируется типичный облик палеозойской морской фауны, сохраняющийся затем примерно в таком виде до конца перми.

Палеозойские кораллы (в основном вымершие отряды или подклассы)



Табуляты (ордовик – пермь) - вымерший отряд кораллов.



Ругозы (ордовик – пермь) – вымерший отряд кораллов. «Четырехлучевые». Колониальные и одиночные.



В раннем ордовике появляются и очень быстро дивергируют разнообразные **мшанки**, в основном с массивными скелетами. Значительная часть отрядов мшанок распространены с ордовика по пермь.

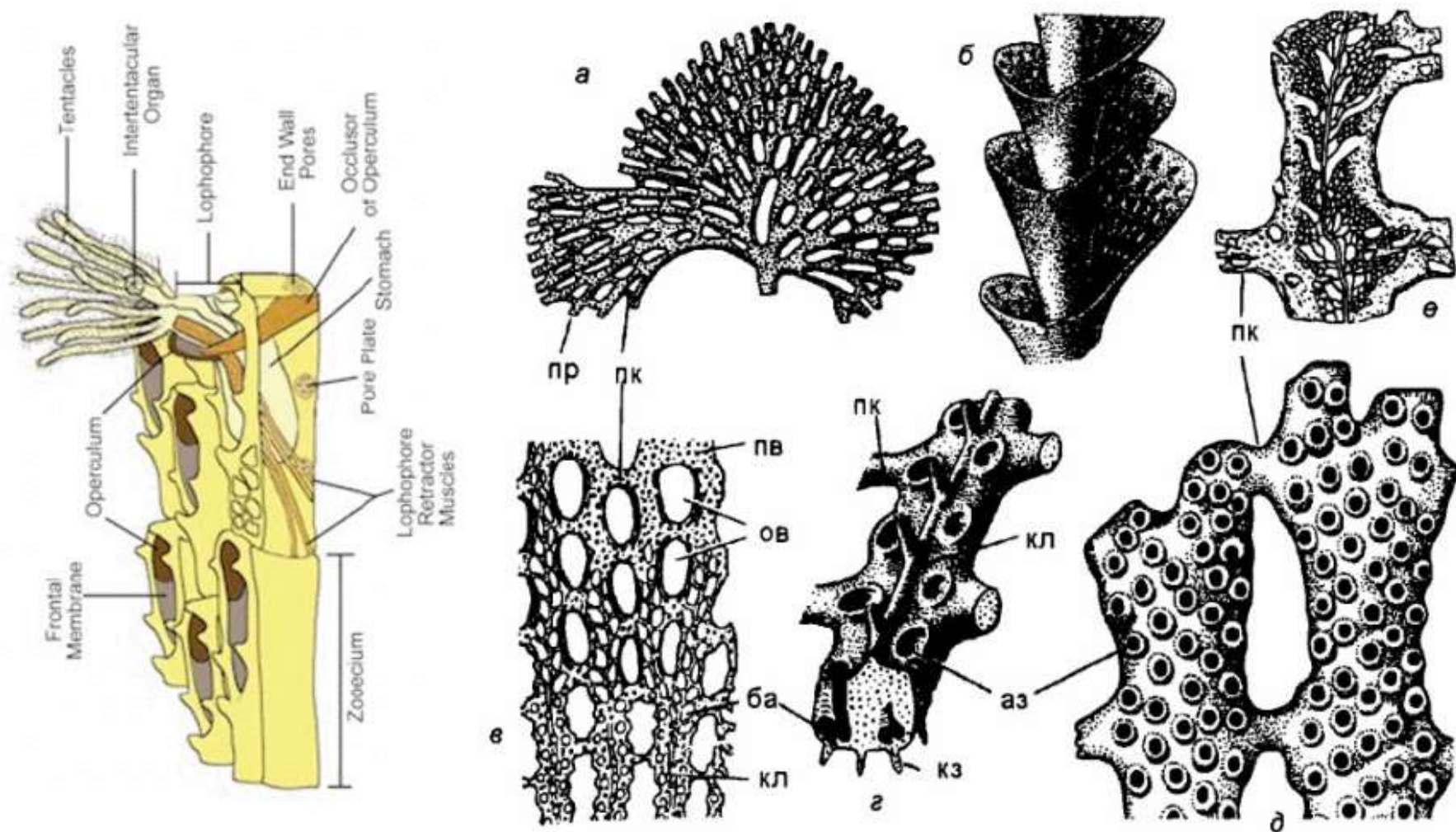


Рис. 231. Отряды Fenestellida (O_2-P) и Cryptostomida (O_2-P).

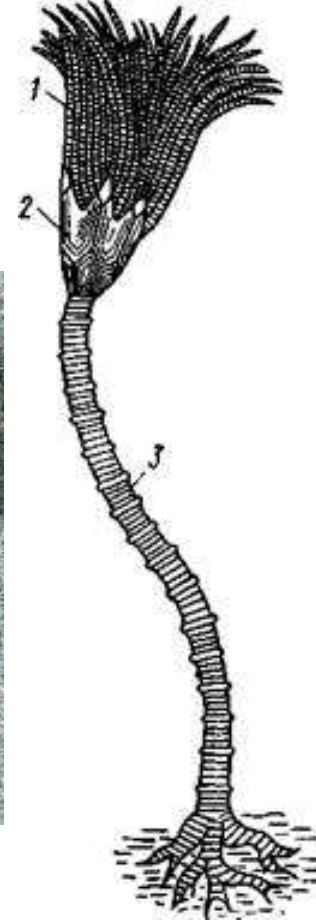
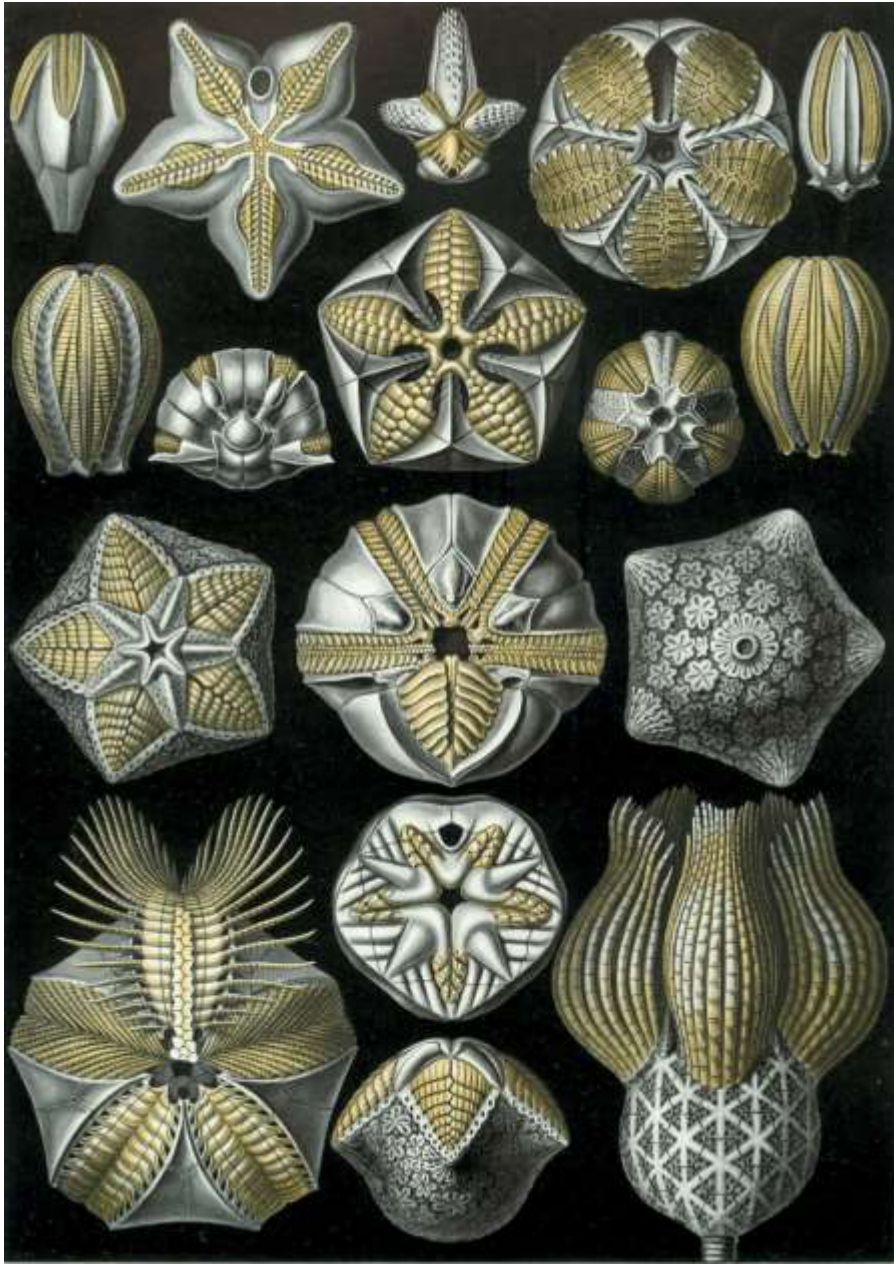
a-d — отряд Fenestellida: *a* — веерообразная колония, *b* — *Archimedes* ($C-P_1$), спирально-винтовая колония, *c, z* — *Fenestella* ($S-P$): *c* — тангенциальное сечение, *z* — реконструкция прута, *d* — *Polypora* ($S-P$); *e* — отряд Cryptostomida, *Ramipora* ($C-P_1$). Обозначения: аз — автозооеций; ба — базис (основание) автозооеция; кз — кенозооеций; кл — киль с шипами; ов — овальные отверстия между прутьями и перекладинами; пв — поверхность под автозооециями; ПК — перекладина; пр — прут

Ордовикские брахиоподы.



Timeline of major fossil brachiopod groups^[31]

Era	Paleozoic						Mesozoic			Cen		
	Period	Cm	O	S	D	C	P	Tr	J	K	Pg	N
Lingulata	█											
Obolellida	█											
Strophomenida		█										
Orthodida		█										
Pentamerida		█										
Rhynchonellida		█										
Spiriferida		█										
Terebratulida						█						



Бластоидеи – вымерший класс стебельчатых иглокожих (ордовик – пермь)



Цистоидеи –
вымерший класс
стебельчатых
иглокожих (ордовик –
девон).

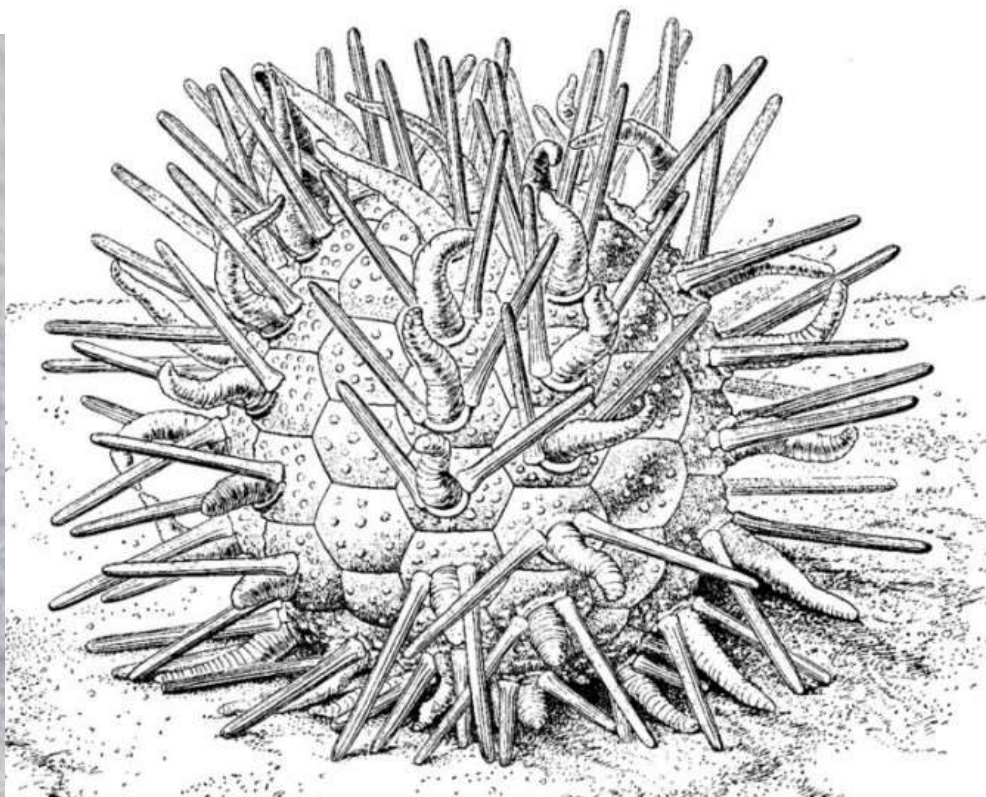
Pleurocystites sp.

Phylum Echinodermata, Class
Cystoidea, Order Rhombifera

Middle Ordovician

Cystoid fossils are 52 mm to 95 mm
long

Fossil Site: Sugar River Formation,
Trenton Group, Sackets Harbor,
New York



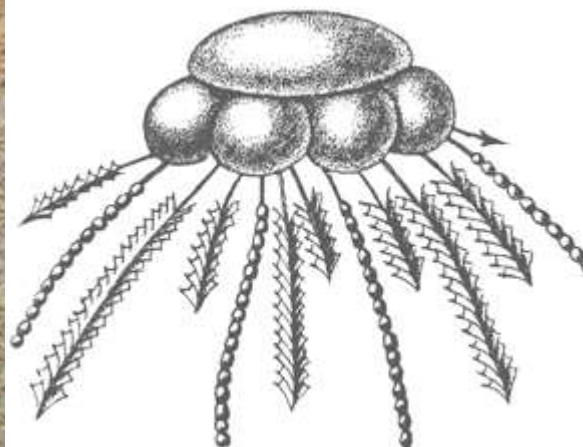
Bothriocidaris – древнейший морской еж. Средний – верхний ордовик.

- **Ордовик (485-443).**
- Появляются обширные участки твердого дна (хардграунды), в формировании которых важную роль играют карбонатные скелеты кораллов, иглокожих, мшанок и др. *Это создает ниши для разнообразных прикрепленных и подвижных форм (ПОС – механизм взрывной адаптивной радиации)*
- Фильтраторы приподнимаются надо дном на стебельках (морские лилии и др. сидячие иглокожие): возможно, планктон в верхних слоях стал более ценным пищевым ресурсом.
- Палеобиогеография: возможно, многие бентосные животные стали обзаводиться планктонными расселительными личинками.



- **Ордовик (485-443).**
- Кембрийские «трилобитовые» сообщества с низким родовым разнообразием сменяются «брахиоподовыми» сообществами с более высоким альфа-разнообразием.
- Планктонные граптолиты.

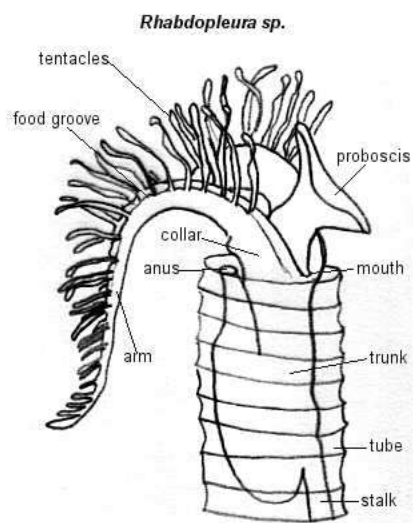
Граптолиты – пассивно плавающие и бентосные колониальные полухордовые (кембрий – карбон, расцвет в ордовике – силуре)



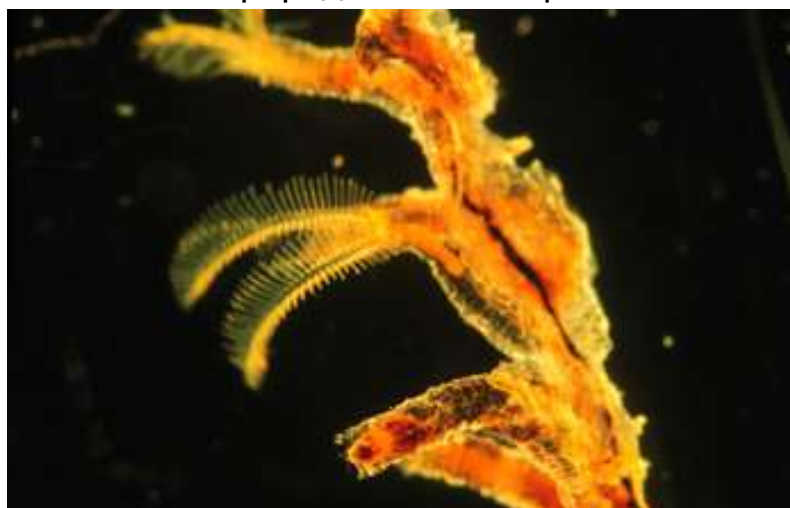
устаревшая реконструкция:
пневматофоров не было



Pterobranchia – совр. родственники граптолитов



www.bumblebee.org

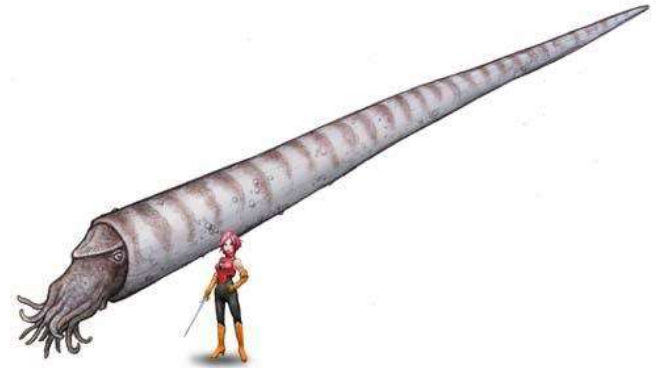


такие незащищенные
существа могли
процветать только
благодаря отсутствию
эффективных нектонных
хищников, таких как
челюстноротые рыбы или
аммониты.

- **Ордовик (485-443).**
- Хищники – **наружнораковинные головоногие** (стали доминирующими хищниками в ордовике и оставались таковыми до мела), эвриптериды, панцирные бесчелюстные рыбы – остракодермы.



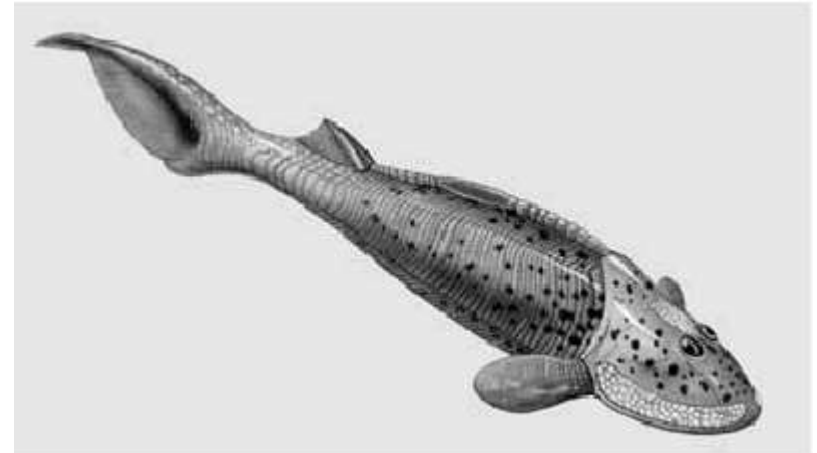
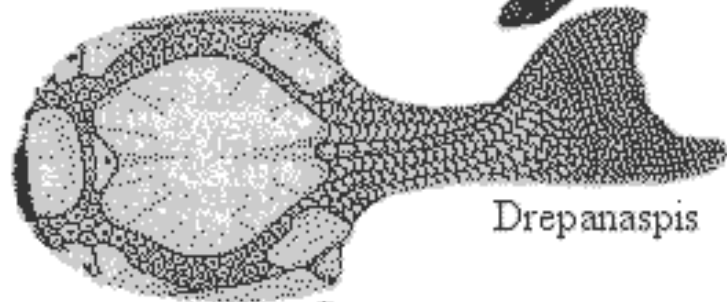
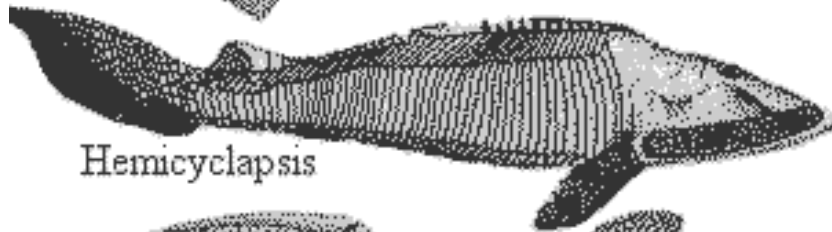
Ортоцератиды (ордовик – триас)



Cameroceras



- **Ордовик (485-443).**
- Панцирные бесчелюстные рыбы – **остракодермы**. Первые – в ордовике, расцвет в силуре – девоне. Вымирают в конце девона.



Ордовикское море

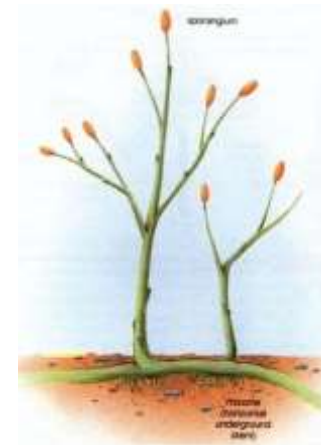
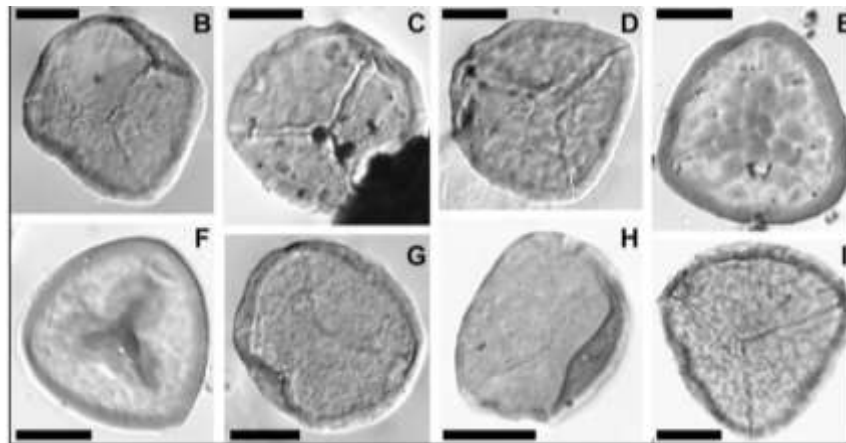


Гигантские головоногие с прямыми наружными раковинами. Кораллы. Трилобиты. Стебельчатые иглокожие (морские лилии + несколько вымерших классов)

- **Ордовик (485-443).**
- В начале периода – первые наземные растения (споры мохообразных - печеночников).
- В конце периода – первые сосудистые растения, проптеридофиты (найлены только их споры).

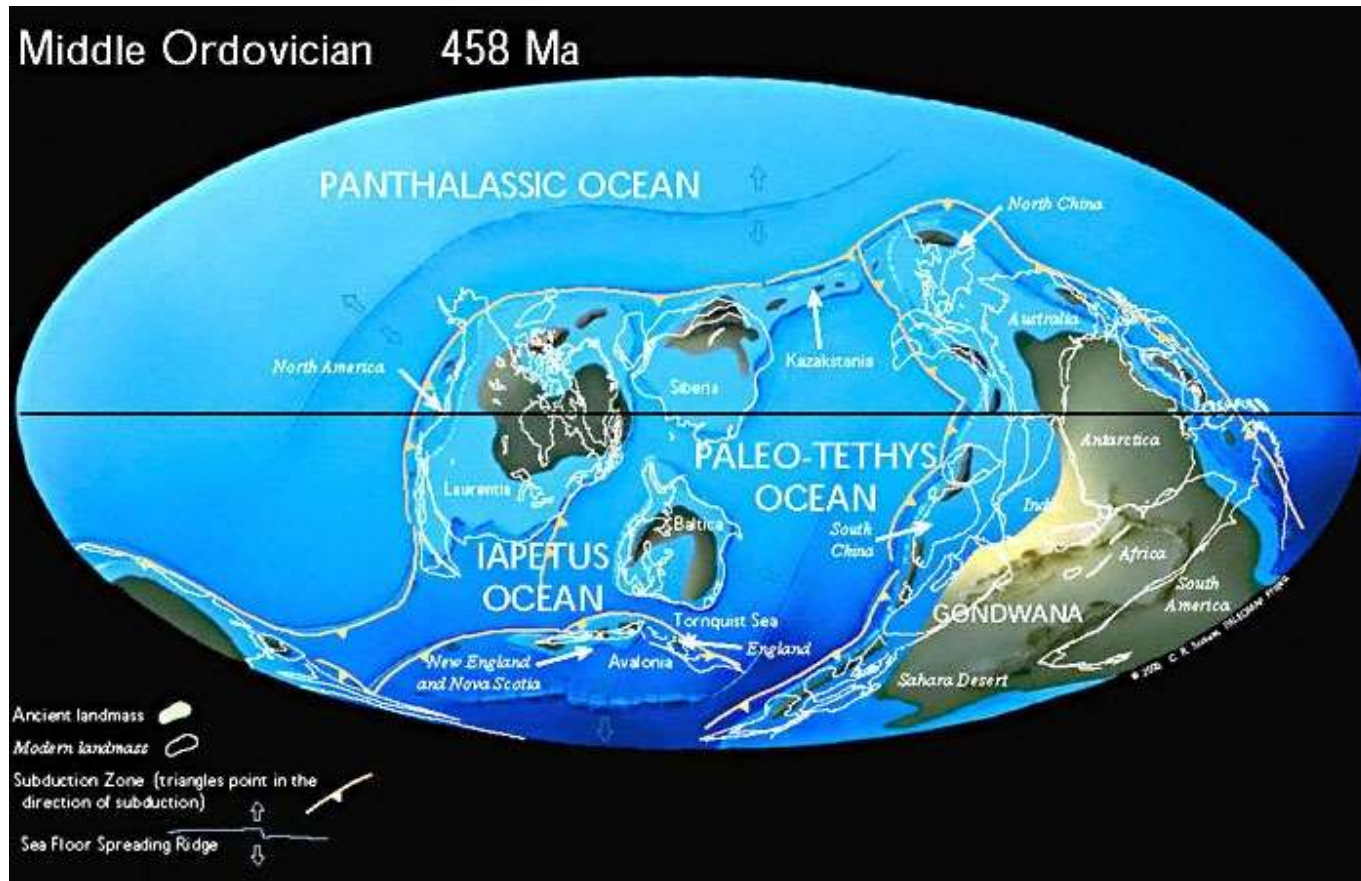


Древнейшие споры мохообразных (ранний ордовик, Аргентина)



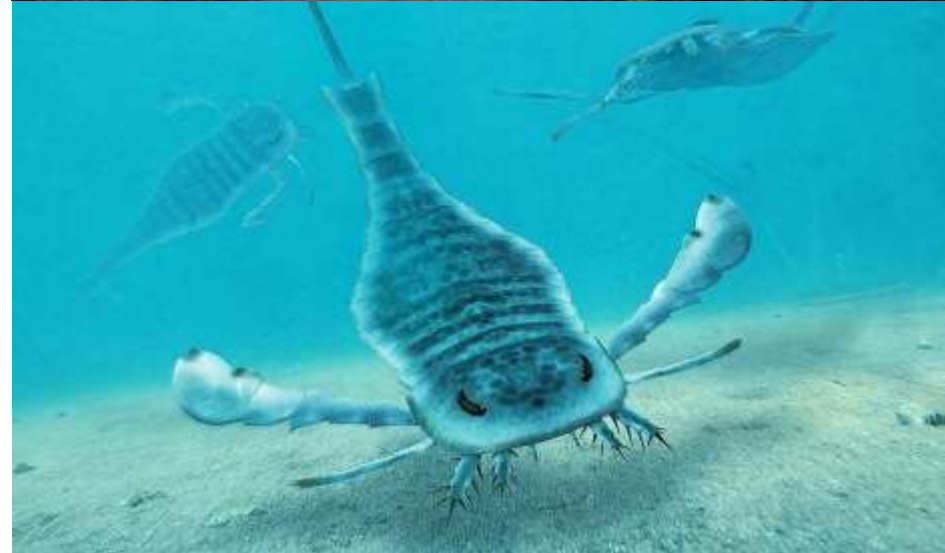
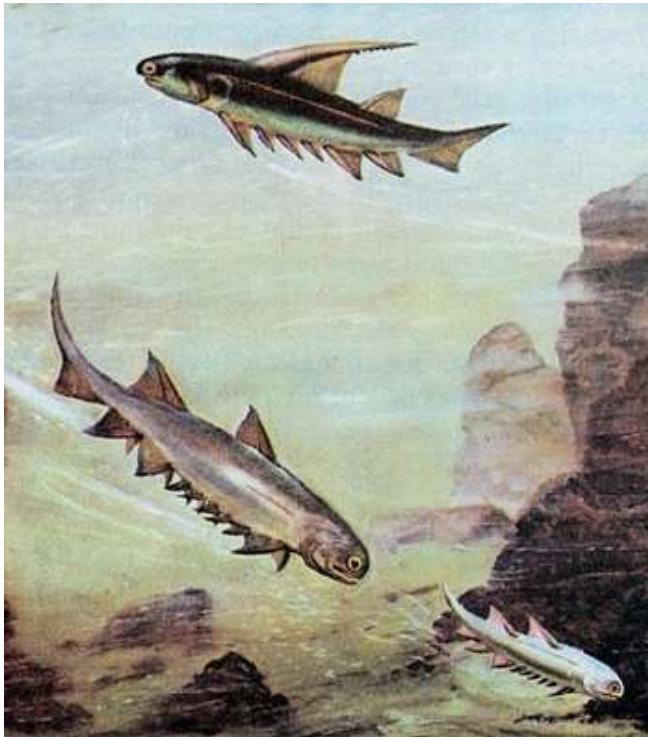
Древнейшие споры сосудистых растений (поздний ордовик, Аравия)

- **Ордовик (485-443).**
- В конце периода – оледенение и крупное вымирание (ордовикская морская фауна была очень теплолюбивой).

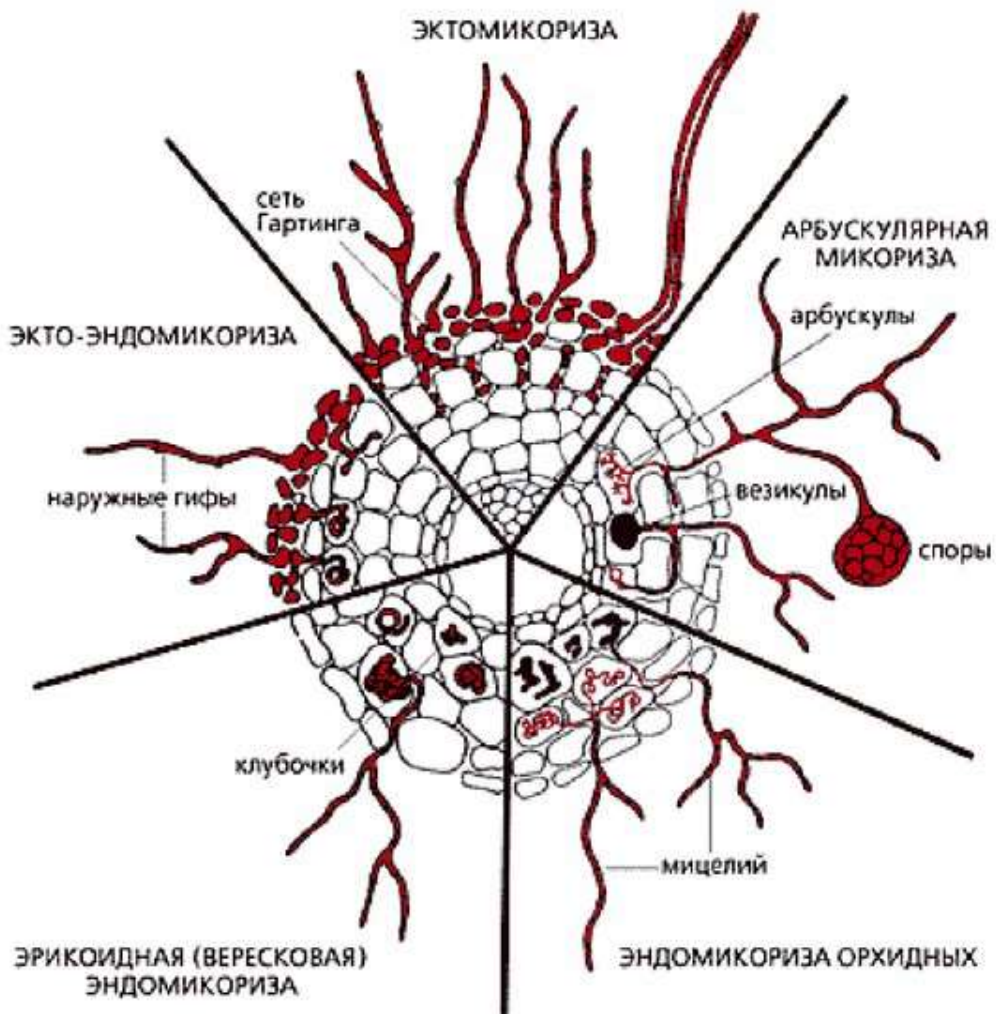


- Гондвана наехала на Южный полюс – оледенение
- Формируются Аппалачи – хим. выветривание – падение уровня CO_2 .

- **Силур** (443-419)
- Расцвет остракодерм.
- Появление челюстноротых (плакодермы, акантоды, хрящевые и костные рыбы)
- На суше – экспансия сосудистых растений (проптеридофиты).



Освоение сосудистыми растениями (проптеридофитами) суши стало возможно благодаря симбиозу с грибами (микориза). Настоящих корней еще не было, поэтому грибы были незаменимы для получения из почвы фосфора, микроэлементов и т.п. В обмен грибы получали от растения углеводы.



Типы микориз

- **Эктомикоризы** - распространение гриба ограничено межклеточными пространствами
- **Эндомикоризы** - гриб проникает в растительные клетки, образуя специальные субклеточные структуры:
 - **Арбускулярная микориза (АМ)** – гриб формирует **арбускулы** – разветвленные впячивания сложной формы, содержащие гифу гриба, окруженную растительной плазмалеммой и клеточной стенкой.
 - **Везикулярно-арбускулярная микориза (ВАМ)** – гриб формирует везикулы
 - **Эрикоидная эндомикориза** – гриб формирует клубочки
 - **Эндомикориза орхидных** – гриб в клетке в виде гиф

Glomalean Fungi from the Ordovician

Dirk Redecker,^{1*} Robin Kodner,² Linda E. Graham²

Fossilized fungal hyphae and spores from the Ordovician of Wisconsin (with an age of about 460 million years) strongly resemble modern arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes). These fossils indicate that Glomales-like fungi were present at a time when the land flora most likely only consisted of plants on the bryophytic level. Thus, these fungi may have played a crucial role in facilitating the colonization of land by plants, and the fossils support molecular estimates of fungal phylogeny that place the origin of the major groups of terrestrial fungi (Ascomycota, Basidiomycota, and Glomales) around 600 million years ago.

Science, 2000)

Уже в ордовике на суше существовали грибы, очень похожие на современные микоризные грибы.

Возможно, их наличие и позволило растениям освоить сушу.

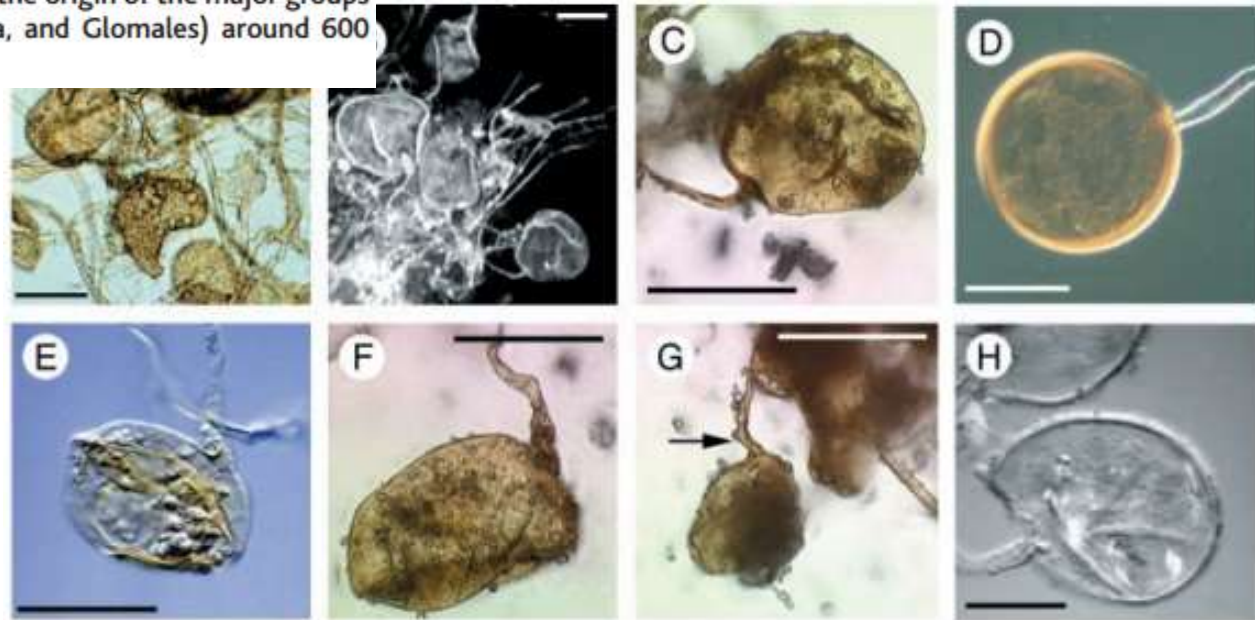
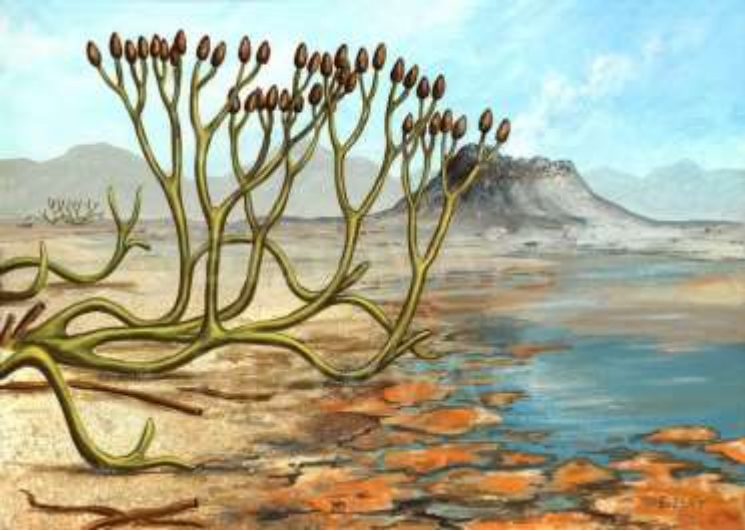


Fig. 1. (A to C and E to G) Fossil hyphae and spores from the Ordovician and (D and H) spores formed by extant glomalean fungi. (A and B) Overviews of the fossilized material. (C, E, F, and G) Fossil spore details. (C) Detail of (B). (D) A spore of present-day *Glomus* sp. S328 with layered wall structure. In (G), the arrow shows walls of a subtending hypha in connection with the spore wall. (H) A spore of present-day *Glomus leptotichum*, a member of the deeply divergent glomalean lineages. Images were obtained by light microscopy (28) of the specimens in air (A, C, F, and G), differential interference contrast microscopy of the specimens in polyvinylalcohol-lactoglycerol (D, E, and H), and confocal laser scanning microscopy with the autofluorescence of the material (B). All scale bars are 50 μm .



Арбускулярная микориза у раннедевонского примитивного сосудистого растения *Aglaophyton major*

(арбускулы – плотные пучки гиф, образуемые микоризным грибом в особых впячиваниях растительной клетки)

Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91 (1994)

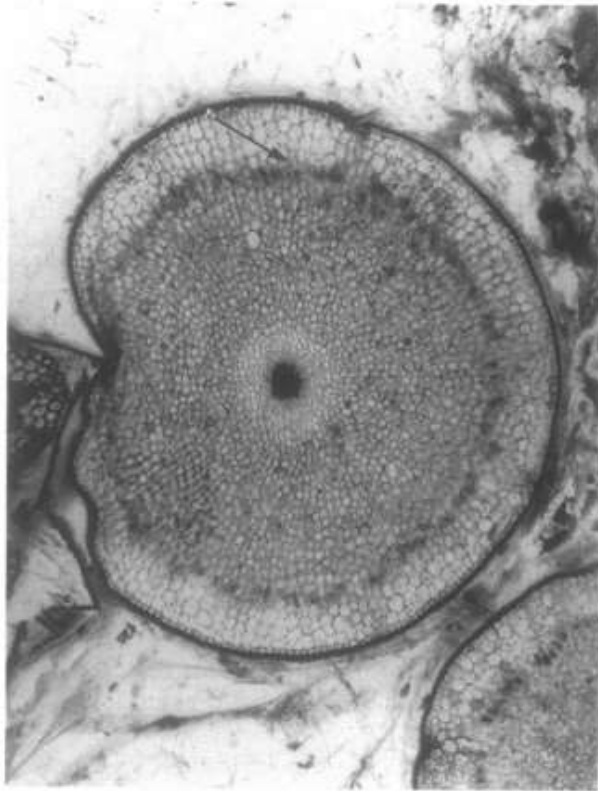


FIG. 1. Transverse section of *A. major* axis showing tissue preservation. Arrow indicates zone of arbuscule-containing cells. (×15.)



FIG. 3. Lateral view showing arbuscule. (×600.)

Выход членистоногих на сушу: многоножки, паукообразные

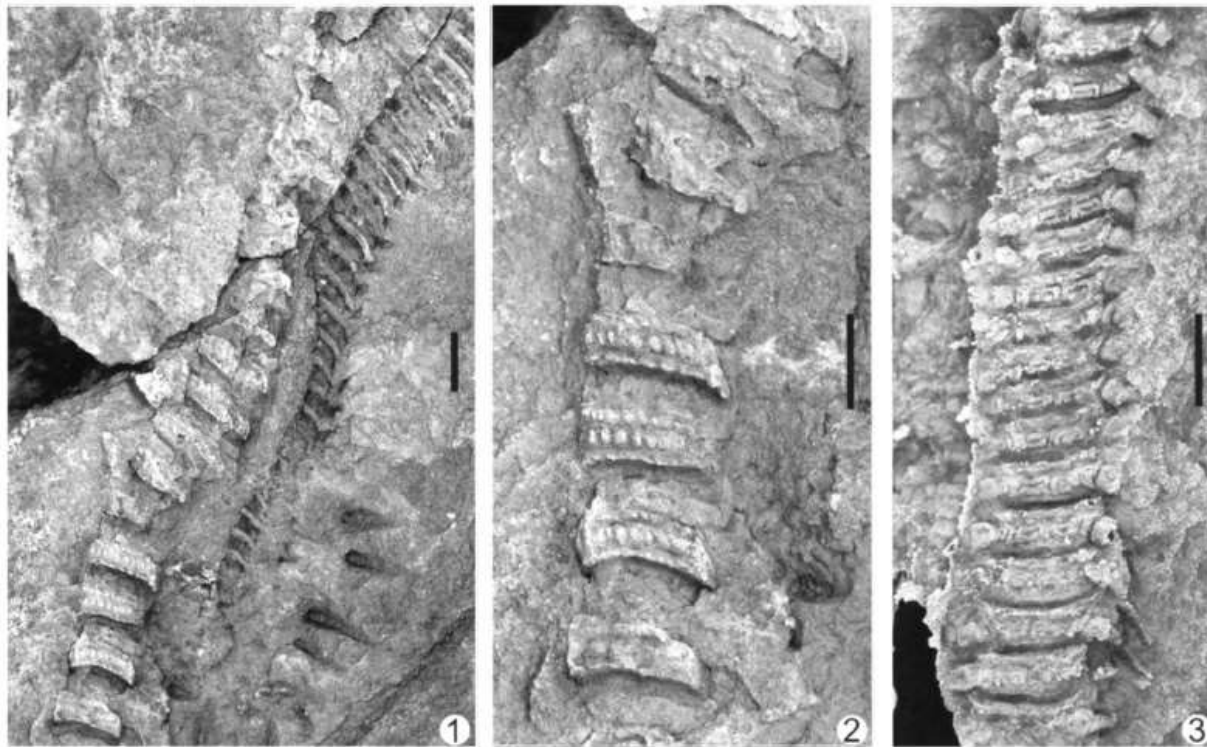
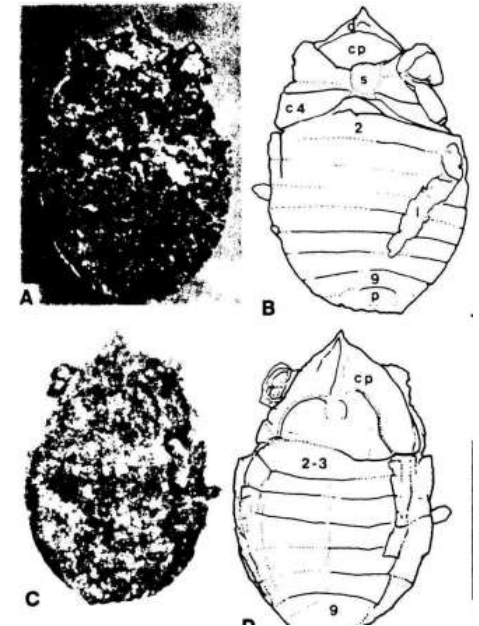


FIGURE 8—*Albadesmus almondi* n. gen. and sp., holotype AMS F 64847a, Mid Silurian (late Wenlock–early Ludlow), Stonehaven Group, Cowie Formation, *Dictyocaris* member, Cowie Harbour, Stonehaven, Scotland. 1, Entire specimen preserved in dorsal aspect with tergites and sternites slid apart, anterior towards top; 2, enlarged view of tergites showing detail of ornament; 3, latex mold of sternites with paramedian pores and lateral coxae. Scale bars = 2 mm.

Среднесилурийская многоножка (диплопода)
Albadesmus из Шотландии



Позднесилурийская арахнида
из Англии



Разнообразие остракодерм (ордовик – девон)

Рис. 3. Разнообразие внешнего строения бесчелюстных.

Гетеростраки: 1 – Пораспис (*Poraspis*), 2 – Прозарктаспис (*Prosarctaspis*), 3 – Ангараспис (*Angaraspis*), 4 – Эглонаспис (*Eglonaspis*). Остеостраки: 5 – Трематаспис (*Tremataspis*), 6 – Цефаласпис (*Cephalaspis*), 7 – «Бореаспис» («*Boreaspis*»). Телодонты: 8 – Флеболенис (*Phlebolepis*); фуркакауды: 9 – Сфенонектрис (*Sphenonectris*), 10 – Фуркакауда (*Furcasaua*). Анаспиды: 11 – Птериголепис (*Pterygolepis*). Галеаспиды: 12 – Макротираспис (*Macrothyaspis*)

Из книги Л.И.Новицкой
«Предшественники рыб,
бесчелюстные – начало пути к
человеку». М.: Геос, 2015.

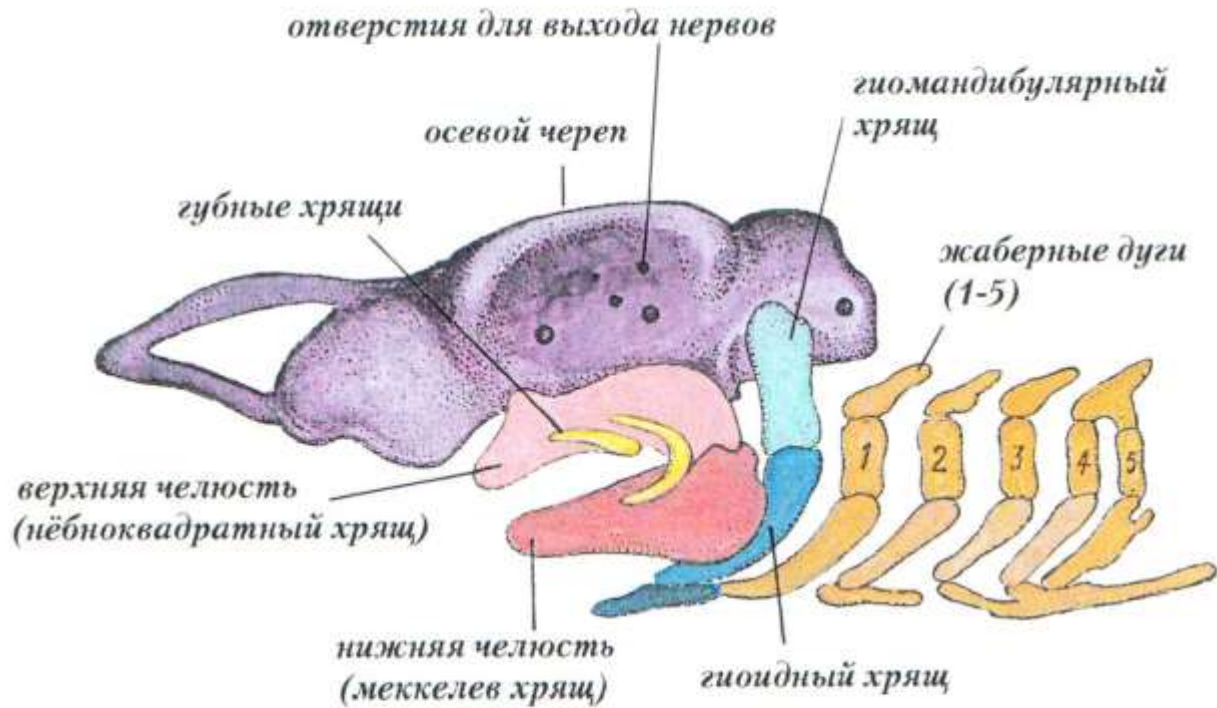
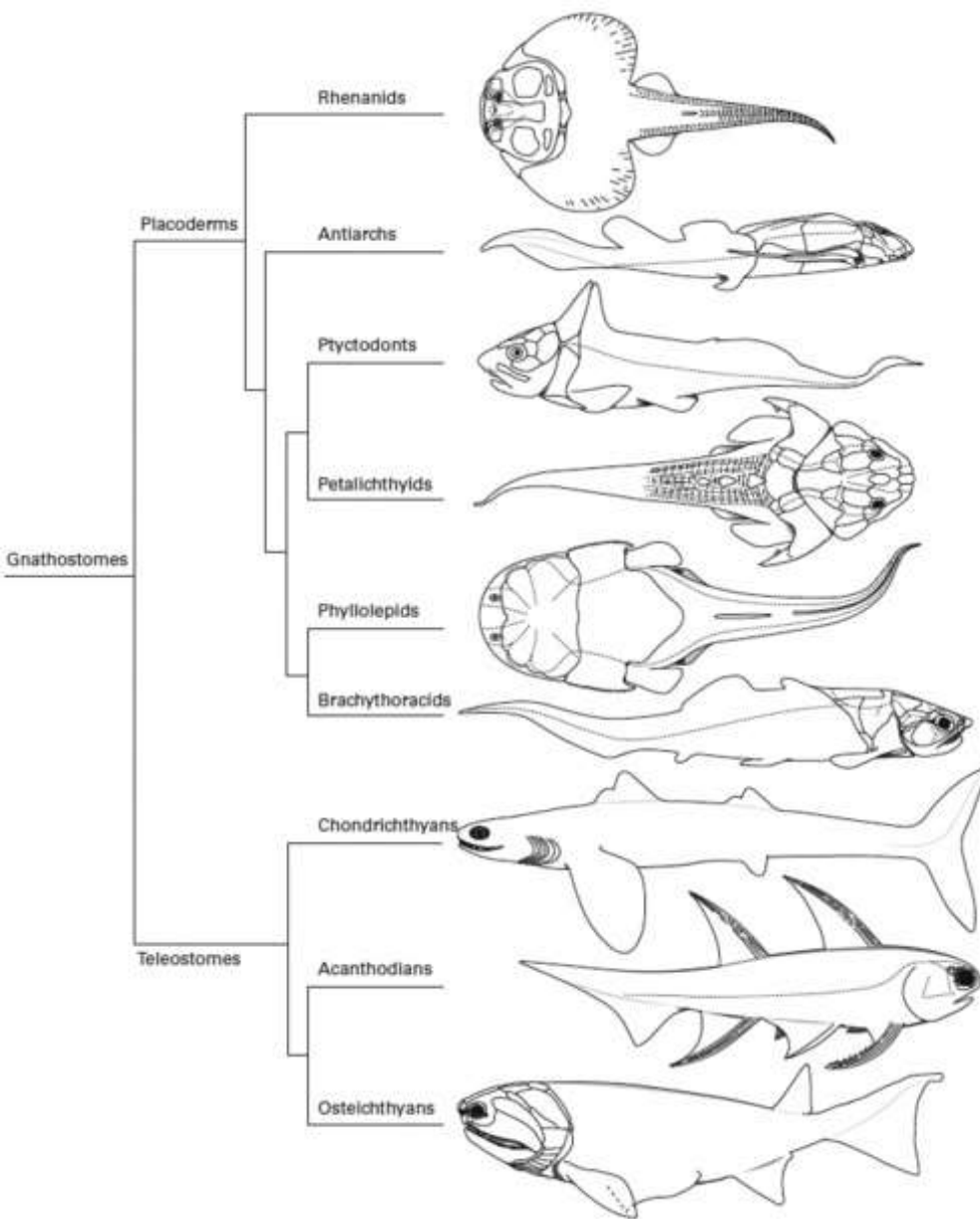


Рис. 80. Осевой череп акулы, челюсти и жаберные дуги. (По Шмальгаузену «Основы сравнительной анатомии позвоночных животных»)

Челюстной аппарат возник как модификация передних жаберных дуг.

Согласно одной из гипотез, это превращение было связано с интенсификацией дыхания. Сначала передняя жаберная дуга стала закрываться, чтобы предотвратить выход воды через рот при резком выдохе. Такая конструкция оказалась удобной для удержания добычи во рту.

Плакодермы (силур – девон)



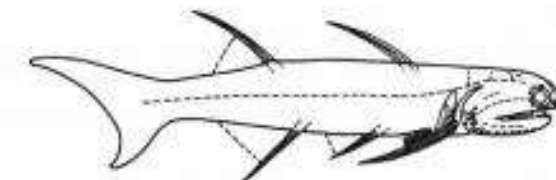
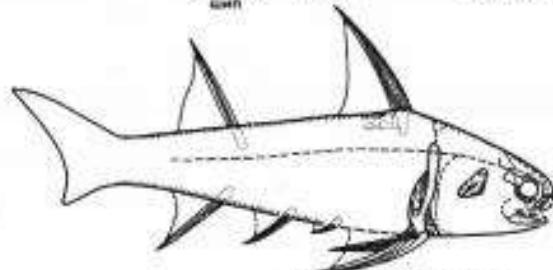
Bothriolepis panderi (девон)

В силуре плакодермы уже были разнообразными, но сохранились в основном в виде фрагментов.

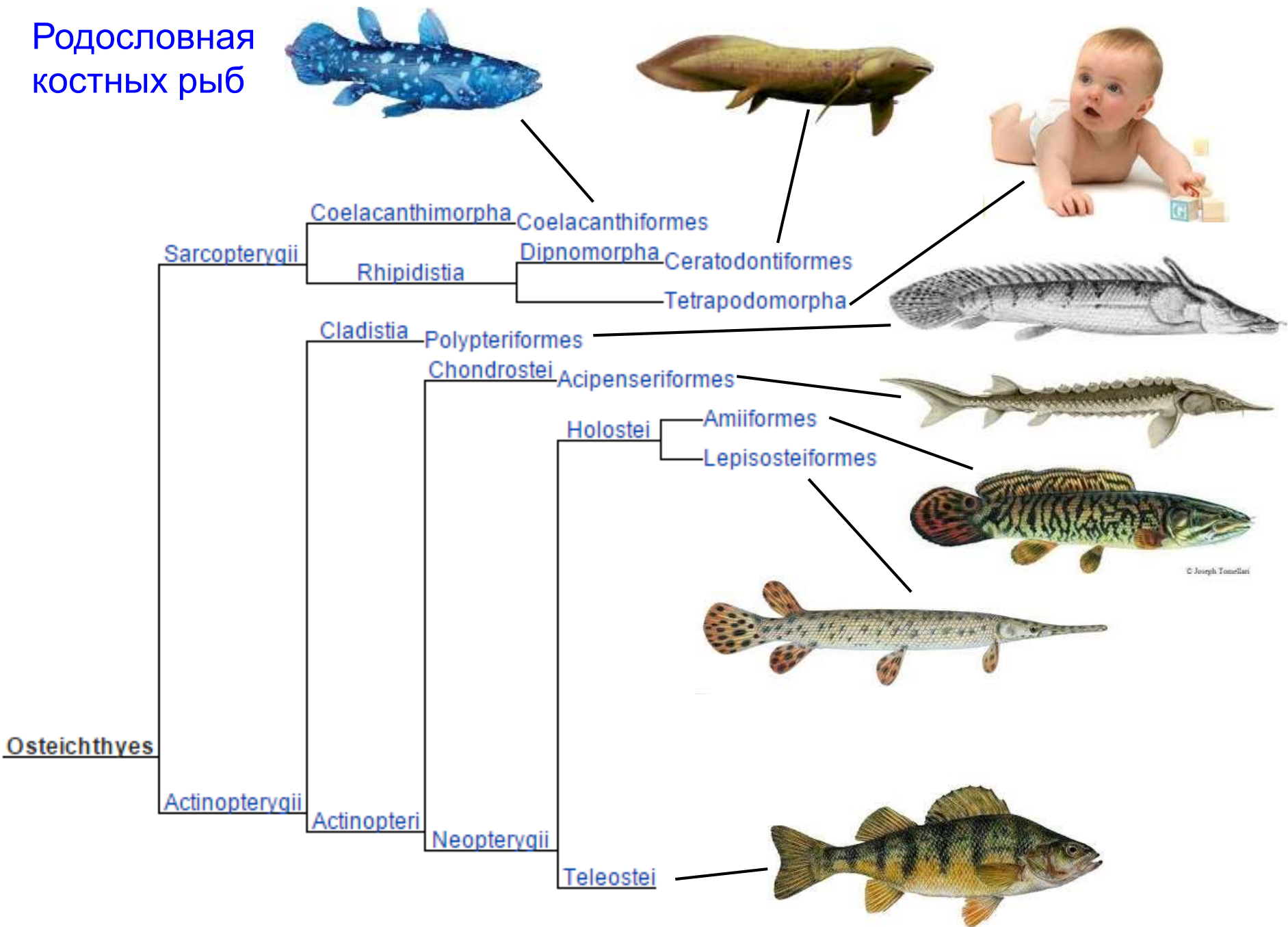


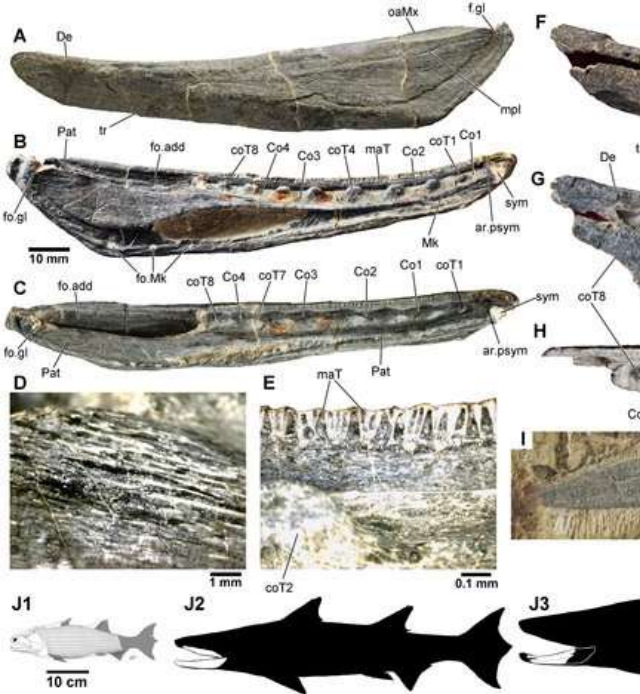
Dunkleosteus (девон)

(один из вариантов филогении, показывающий плакодерм как монофилетическую сестринскую группу по отношению к остальным челюстноротым. Мы на этой схеме – «костные рыбы»)



Родословная костных рыб





Самая крупная
силурийская
челюстноротая
(костная) рыба
Megamastax amblyodus.
Морская, хищная. 1 м.

Brian Choo et al., 2014.
The largest Silurian vertebrate and its
palaeoecological implications

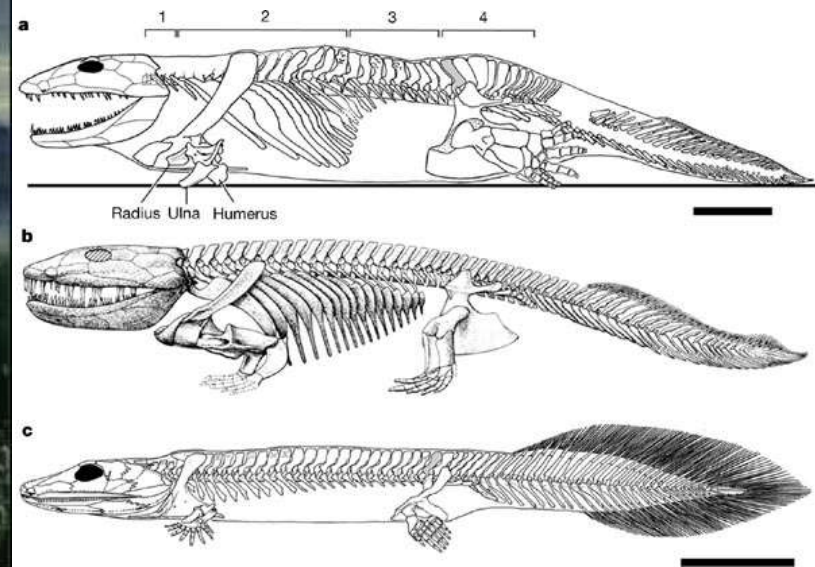


Рыба изображена охотящейся на бесчелюстных
Dunyu longiforus (остракодермы, галеаспиды)

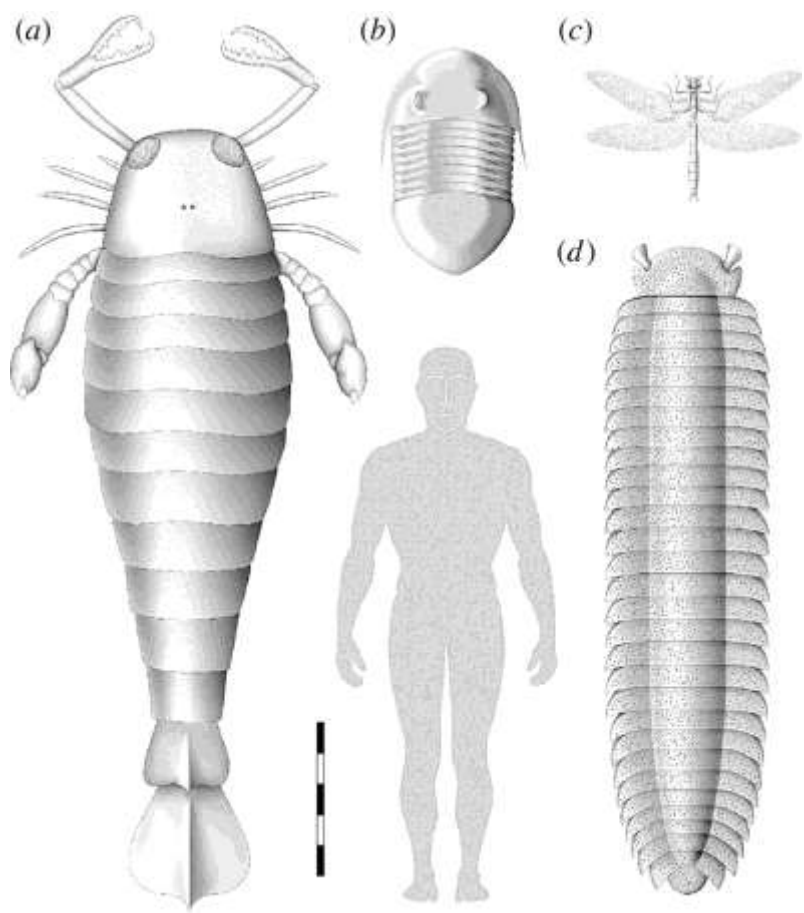
- **Девон** (419-359)
- «Век рыб».
- Первые голосеменные растения («семенные папоротники»), первые деревья. Появление лесных экосистем.
- Появление тетрапод.



Prototaxites – гигантский гриб до 8 м высотой



Древнейшие тетраподы



Гигантские членистоногие.

- (a) эвриптерида *Jaekelopterus rhenaniae*, ранний девон, Германия;
- (b) Трилобит *Isotelus rex*, поздний ордовик, Канада;
- (c) Стрекоза *Meganeura tonyi*, поздний карбон, Франция;
- (d) Многоножка *Arthropleura armata*, поздний карбон, Европа.

Масштаб 50 см.



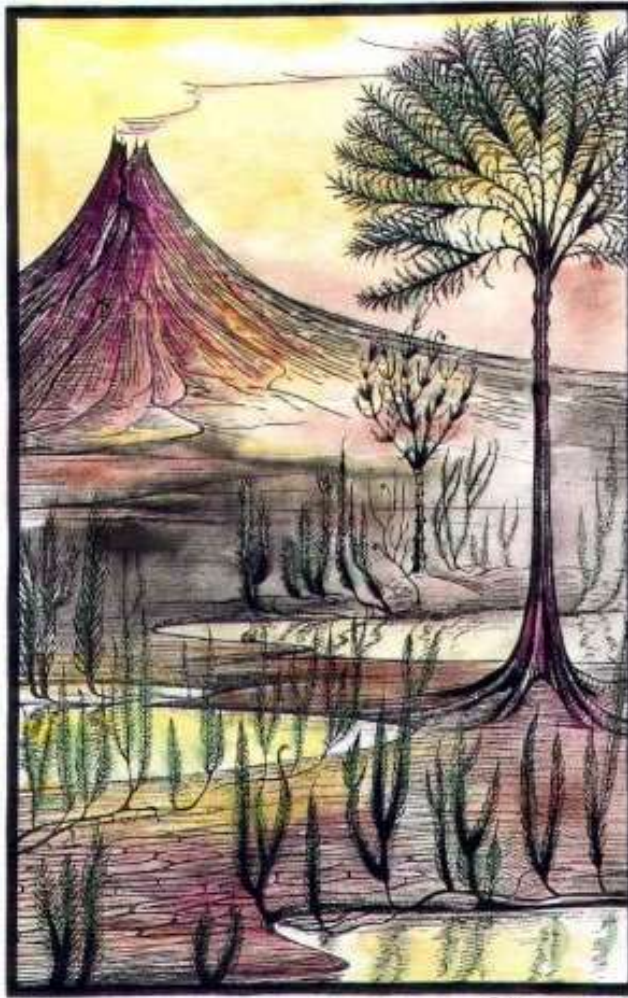
- (e) Хелицеры *J. rhenaniae*. Масштаб 10 см.



Раннедевонский ландшафт с проптеридофитами *Sawdonia ornata*

В раннем девоне (419 – 393) деревьев еще не было.

(рисунок С. В. Наугольных)



Позднедевонское дерево *Archaeopteris*
(древовидный папоротник)

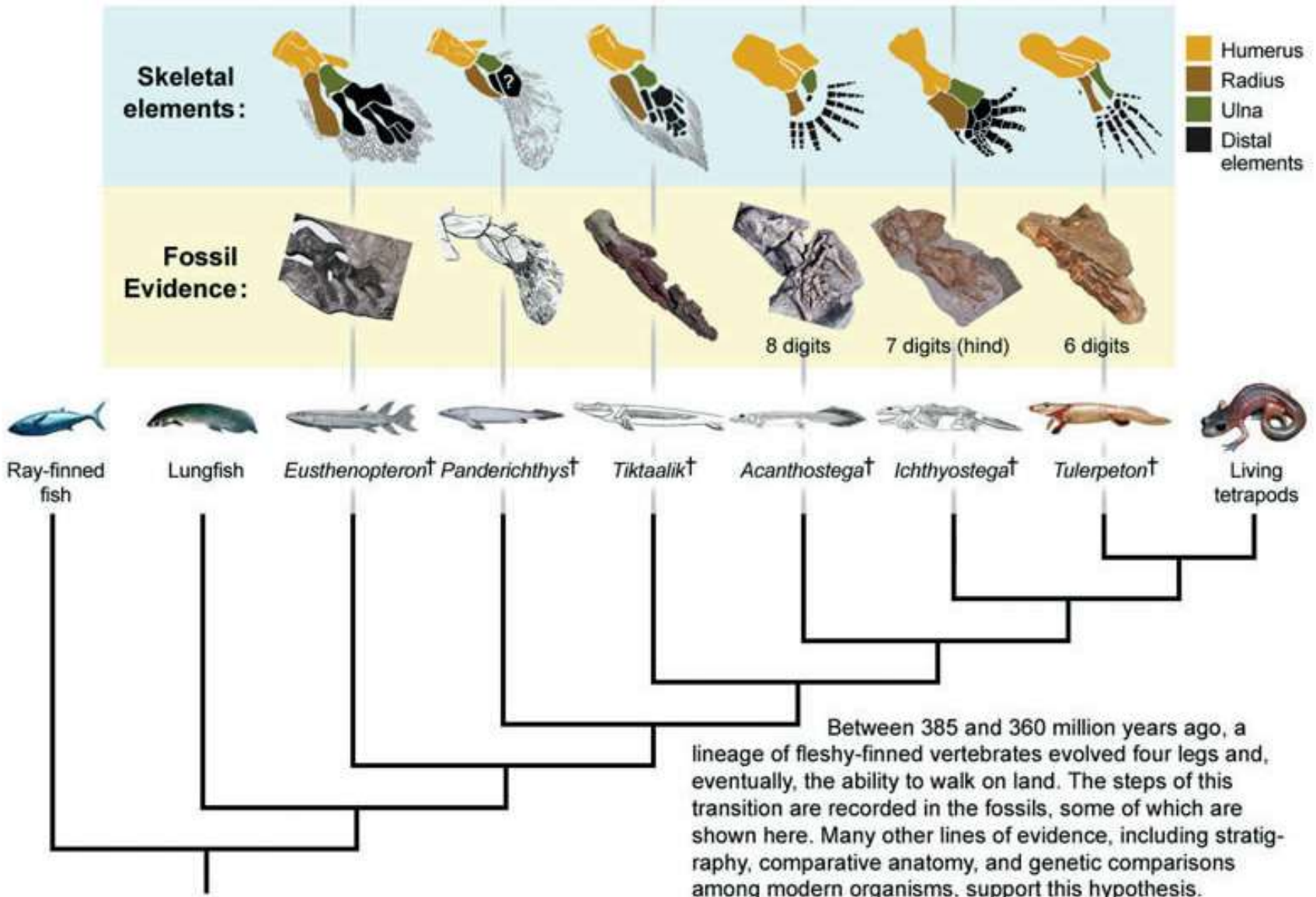
Растительность среднедевонской эпохи: справа — кладоксилеевый папоротник *Pseudosporochnus nodosus*, на переднем плане — плауновидные (рисунок: С. В. Наугольных, 2001)

Древнейшее беспорное дерево: *Eospermatopteris*

Конец среднего девона (385–386), США.

Группа, переходная между проптеридофитами (риниофитами, псилофитами) и папоротниками.

Выход рыб на сушу – появление тетрапод – конец девона (380-360 млн)



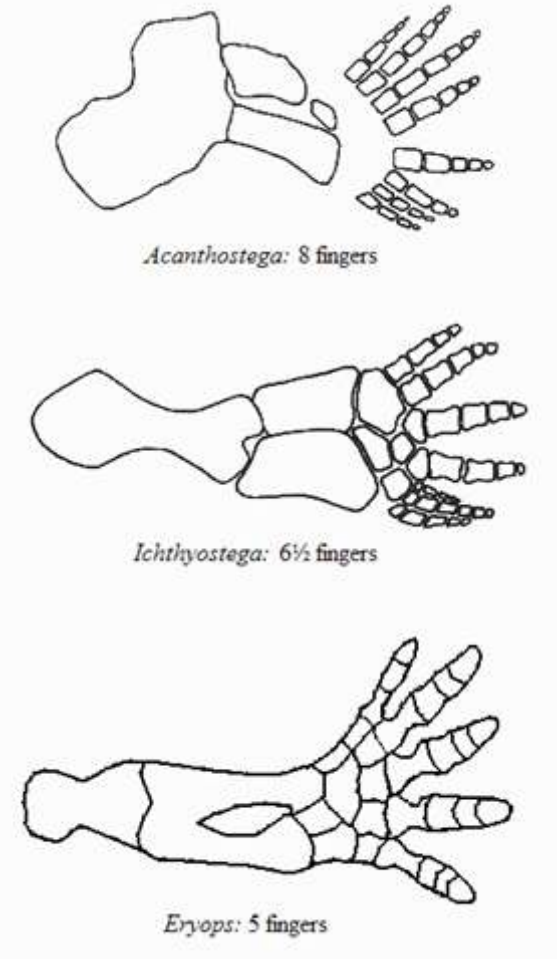
Девон
419-359



пандерихт



тиктаалик



Acanthostega: 8 fingers

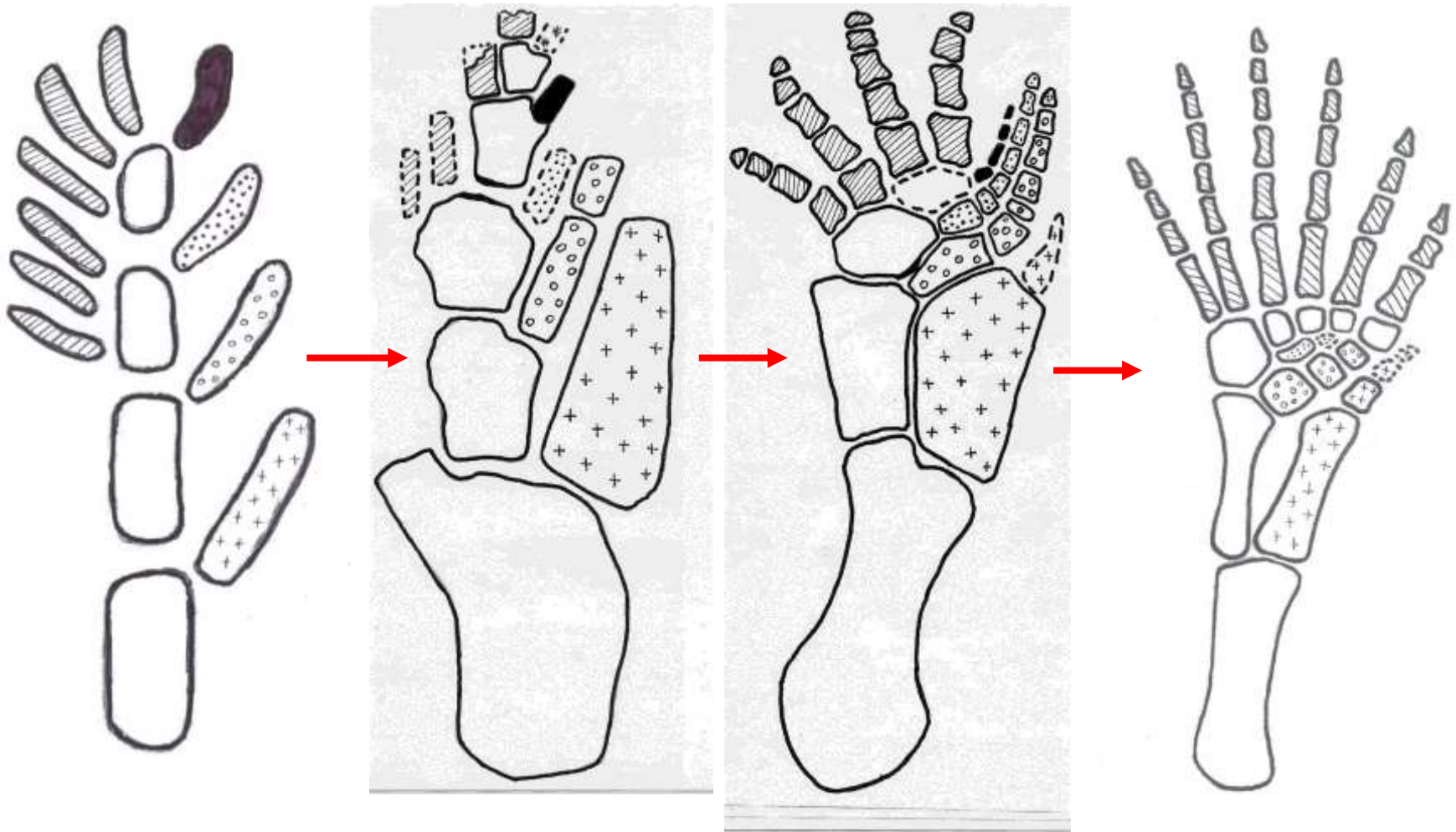
Ichthyostega: 6½ fingers

Eryops: 5 fingers

первые тетраподы имели по 7-8 пальцев на ногах

Девон
419-359

Гипотетическая схема трансформации предкового плавника в тетраподную конечность



Массовое вымирание в конце девона

- Два «пульса»:
- Кельвассерское событие (рубеж франа и фамена, 372 ma); пострадали рифостроящие организмы
- Хангенбергское событие (рубеж девона и карбона - фамена и турне, 359 ma); пострадали позвоночные (рыбы и рыбообразные). В частности, вымерли практически все остракододермы и плакододермы.
- Возможная причина: бурное развитие лесов – корни разрыхляют грунт – биогены смываются в море – эвтрофикация, цветение ц-б и водорослей – заморы (аноксия).

Карбон (359-299)

- Буйные леса из древовидных споровых и голосеменных («палеофит»).
- Расцвет амфибий, первые рептилии.
- Появление насекомых. Высасывали семязачатки + хищники. Гигантские размеры – возможная связь с повышенным содержанием кислорода.
- Оледенение (не хватало деструкторов – много CO_2 изъято из атмосферы, уголь).
- Возможно, цикл углерода стабилизировался с появлением грибов, способных расщеплять лигнин





gettyimages®
Mark A Schneider

128544816

Мшанки и членики стебельков криноидей. Карбон, Индиана.

Ископаемые фрагменты стебельков криноидей часто бывают похожи на болты.

Такие ископаемые ценятся уфологами



Удар в самое сердце Дарвина



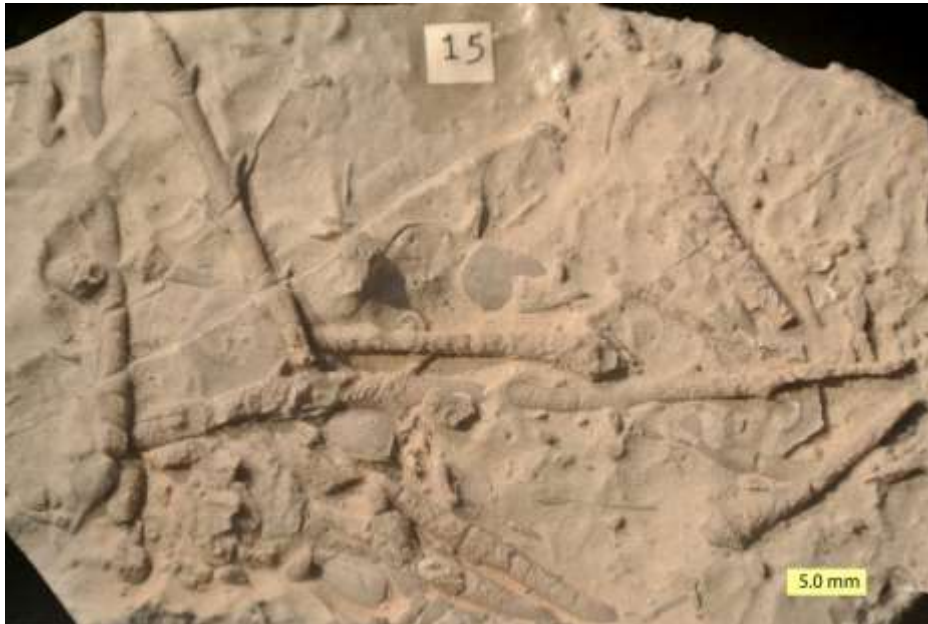
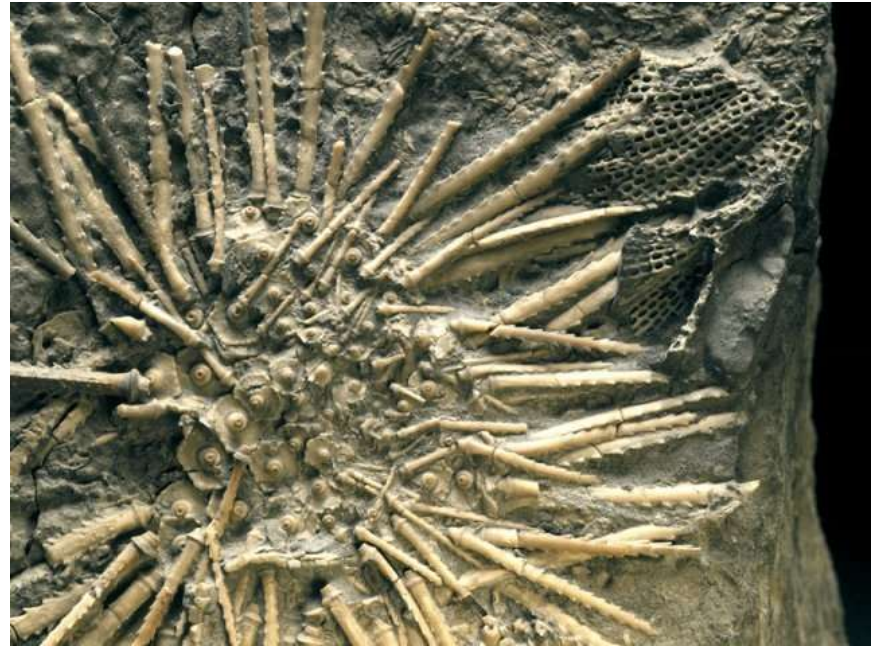
Археология - наука, которая чаще других сталкивается с загадками. Причем некоторые настолько сенсационны, что ученые предпочитают о них просто молчать. Ведь рассказывать такое - это рушить кучу представлений человечества о себе самом и окружающем мире. Это касается и необычных археологических находок, свидетельствующих о том, что на Земле сменилась не одна цивилизация. И о том, что Чарльз Дарвин глубоко заблуждался, выстраивая свою теорию эволюции.

Болтик, которому 300 миллионов лет

Для начала стоит рассказать о сравнительно недавней находке, сделанной в процессе поиска осколков



Камень, в который врос болтик



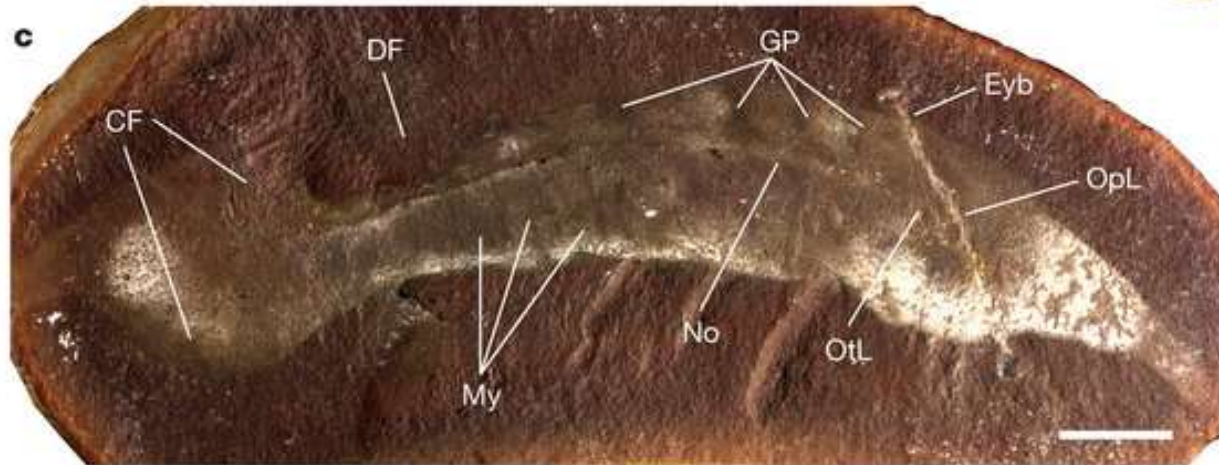
Морской еж *Archaeocidaris*

b

Туллимонстр (*Tullimonstrum gregarium*)

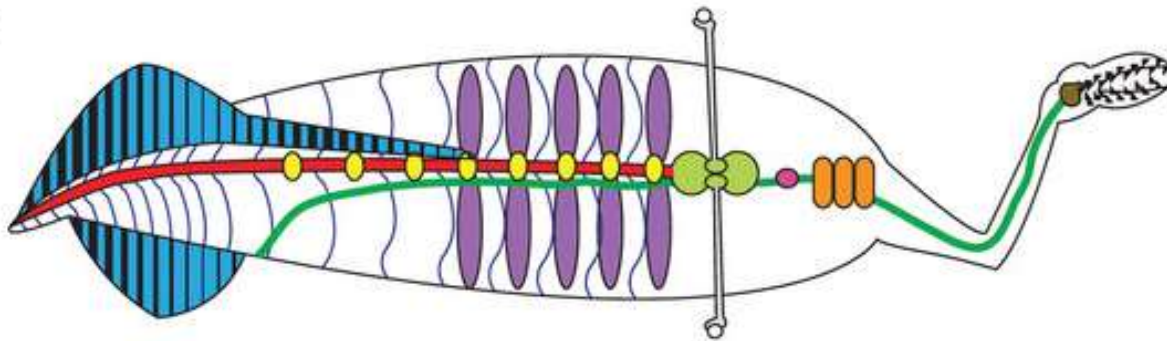
Карбон, местонахождение
Мейзон Крик около Чикаго.

Его сближали с моллюсками,
членистоногими,
опабинией (хоботок с клешней),
немертинами, конодонтами.

c

Детальное исследование 1200 экз.
показало, что это бесчелюстное
позвоночное, родственник миног.

Нотохорд, кишка под ним,
вертикальный, а не
горизонтальный, хвостовой
плавник; наличие жаберных
мешков и жаберных дуг между
ними; мозг из трех отделов (?
обонятельного, зрительного и
слухового); одна неразделенная
ноздря. Головная капсула из
хрящей.

d



Поздний карбон.

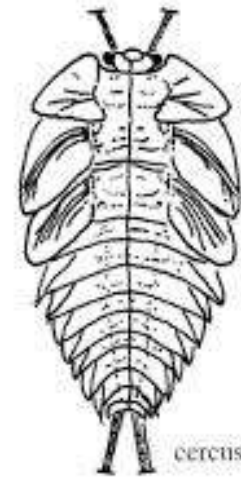
Гигантская многоножка *Arthropleura*, рептилиеморф *Proterogyrinus*, лепидодендроны.

Насекомые – первая (из четырех) групп животных, освоивших активный полет





Вымерший отряд
Palaeodictyoptera
(карбон – пермь).
Высасывали
семязачатки при
помощи колющего
хоботка.
Размах крыльев до
40-50 см.



Young palaeodictyopteran nymph:
Upper Carboniferous
(redrawn after KUKALOVA-PECK 1978).

KUKALOVA-PECK, J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. – *Journal of Morphology* 156: 53-126.

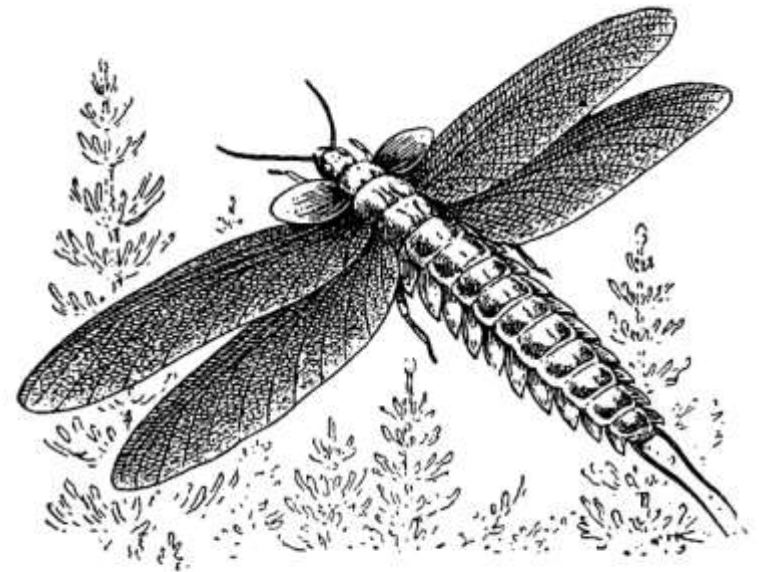
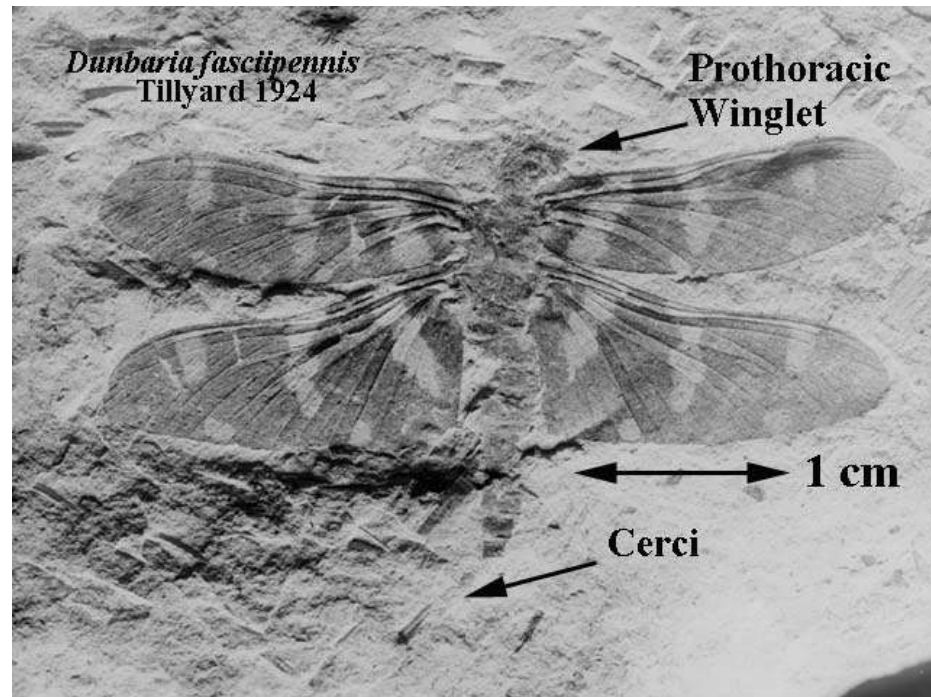
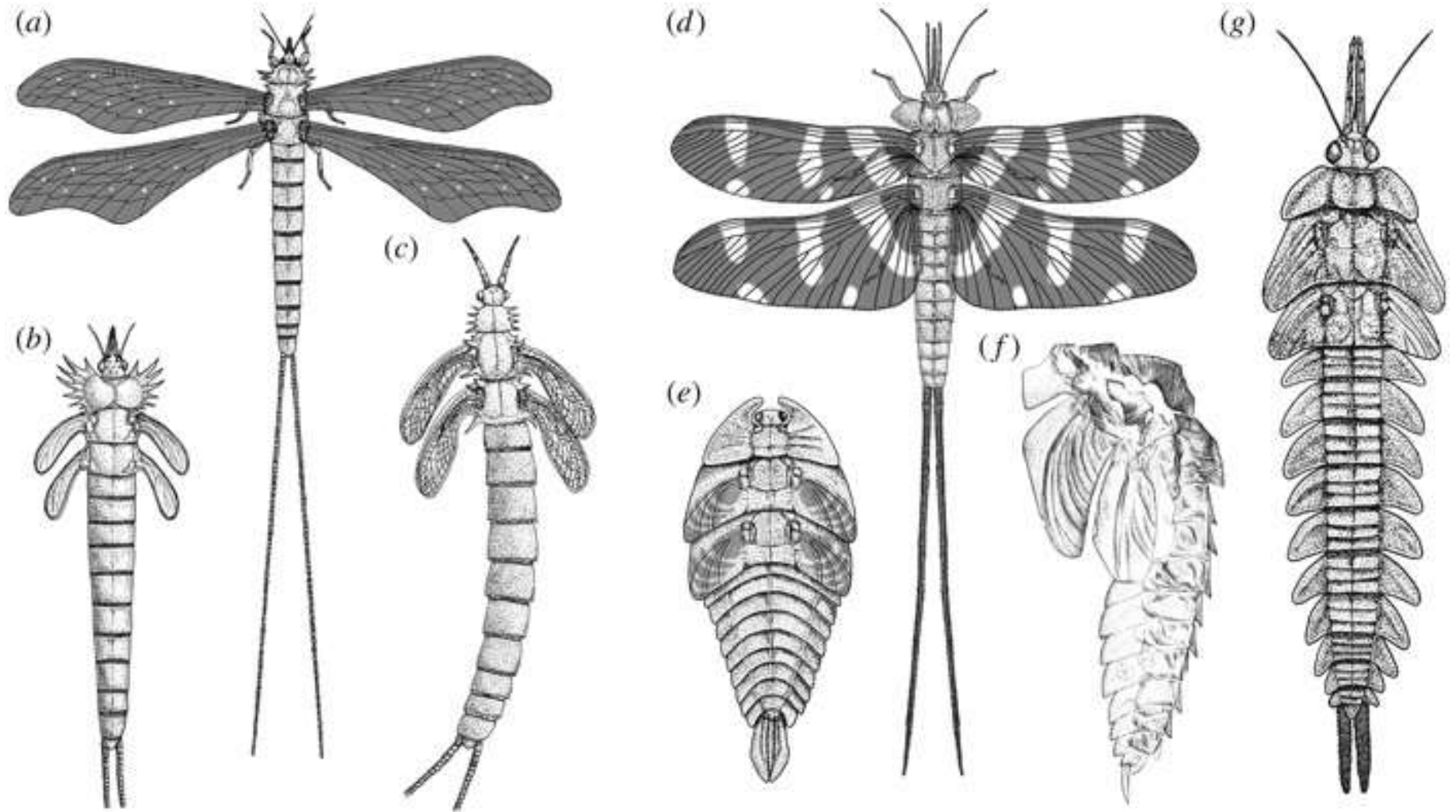


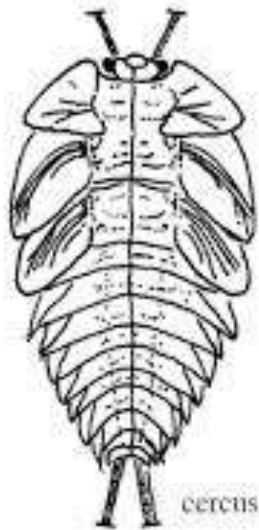
Рис. 185. Реконструкция палеодиктиоптеры
(Palaeodictyoptera).



Позднекаменноугольные и раннепермские представители групп Megasecoptera (a–c) и Palaeodictyoptera (d–g). Видны крылоподобные придатки на переднегруды взрослой палеодиктиоптеры (d). У личинок (e–g) такие придатки имеются на всех сегментах тела.

(Prokop et al., 2019. Ecomorphological diversification of the Late Palaeozoic Palaeodictyoptera reveals different larval strategies and amphibious lifestyle in adults)

Крылья, скорее всего, произошли от жаберных придатков вроде тех, что есть у личинок палеодиктиоптер и поденок.



Young palaeodictyopteran nymph:
Upper Carboniferous
(redrawn after KUKALOVA-PECK 1978).

KUKALOVA-PECK, J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. - *Journal of Morphology* 156: 53-126.

Нимфа палеодиктиоптеры:
крылоподобные придатки
(жабры?) на всех сегментах



У личинок поденок на брюшных сегментах – трахейные жабры.
Морфологически похожи на крылья. Такие придатки могли стать хорошей «заготовкой» для развития крыльев:
- уже есть «жилкование» (трахеи),
- уже есть своя мускулатура (подвижны).

Предполагаемая гомология крыла насекомых и верхней (жаберной) ветви двуветвистой конечности водных членистоногих

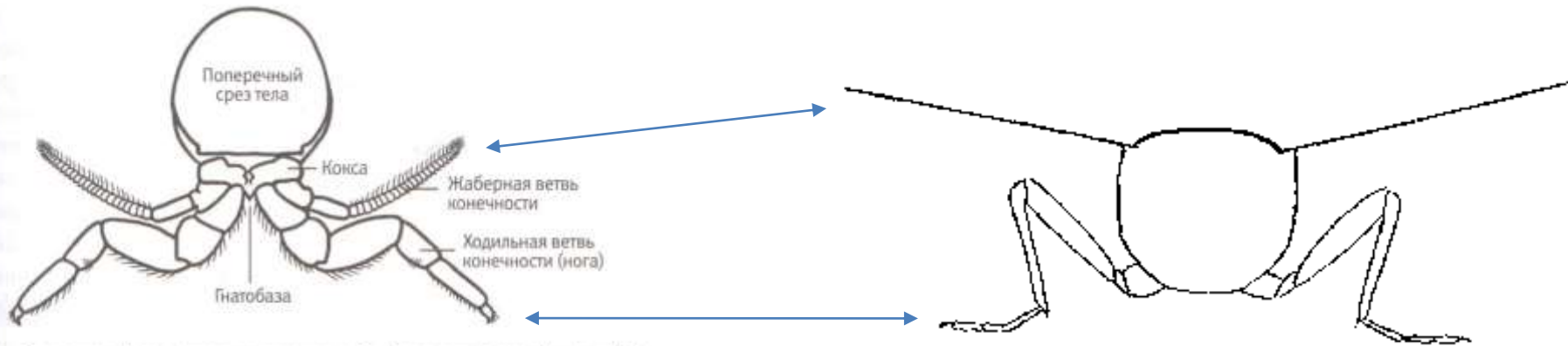
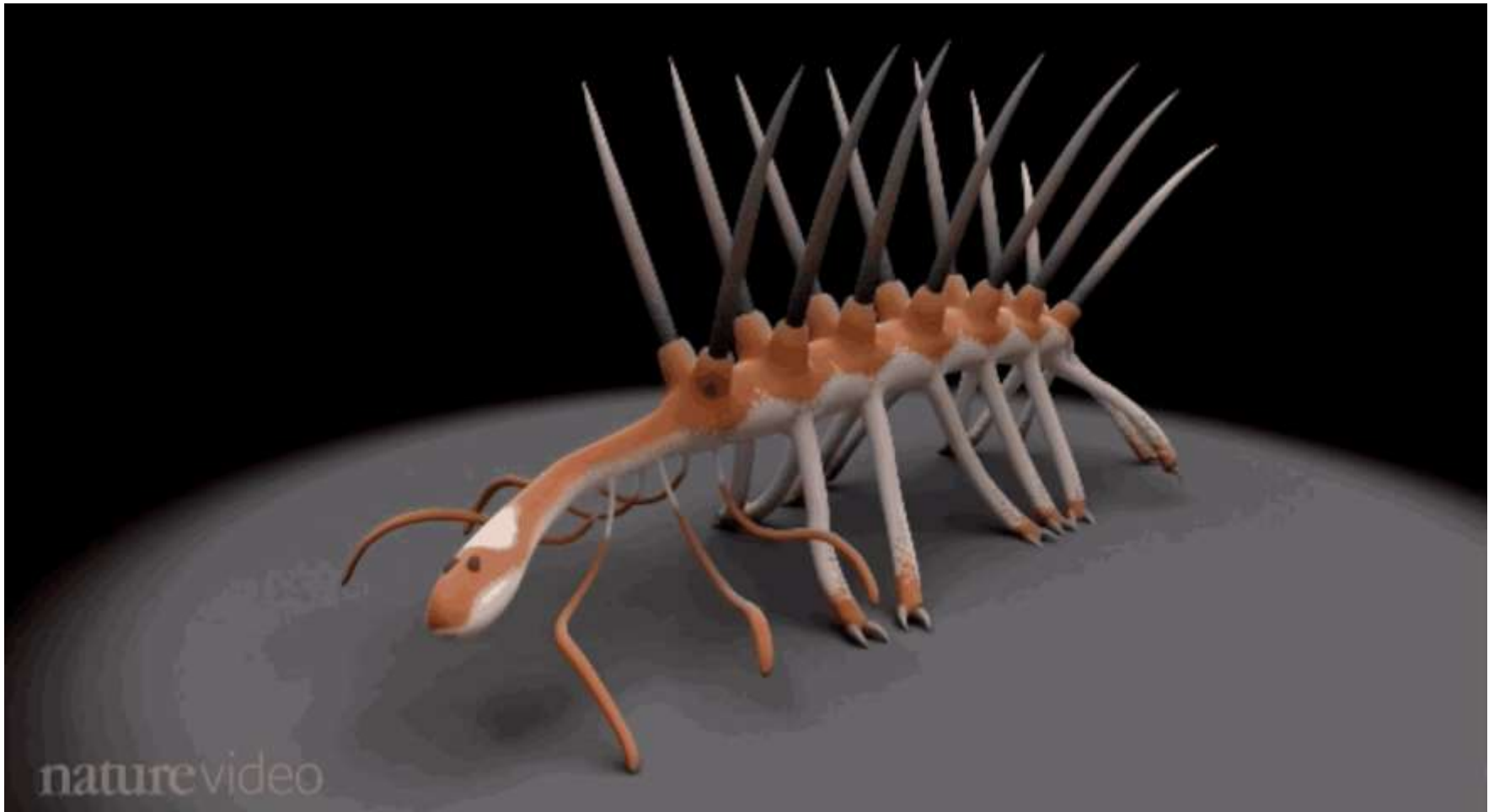


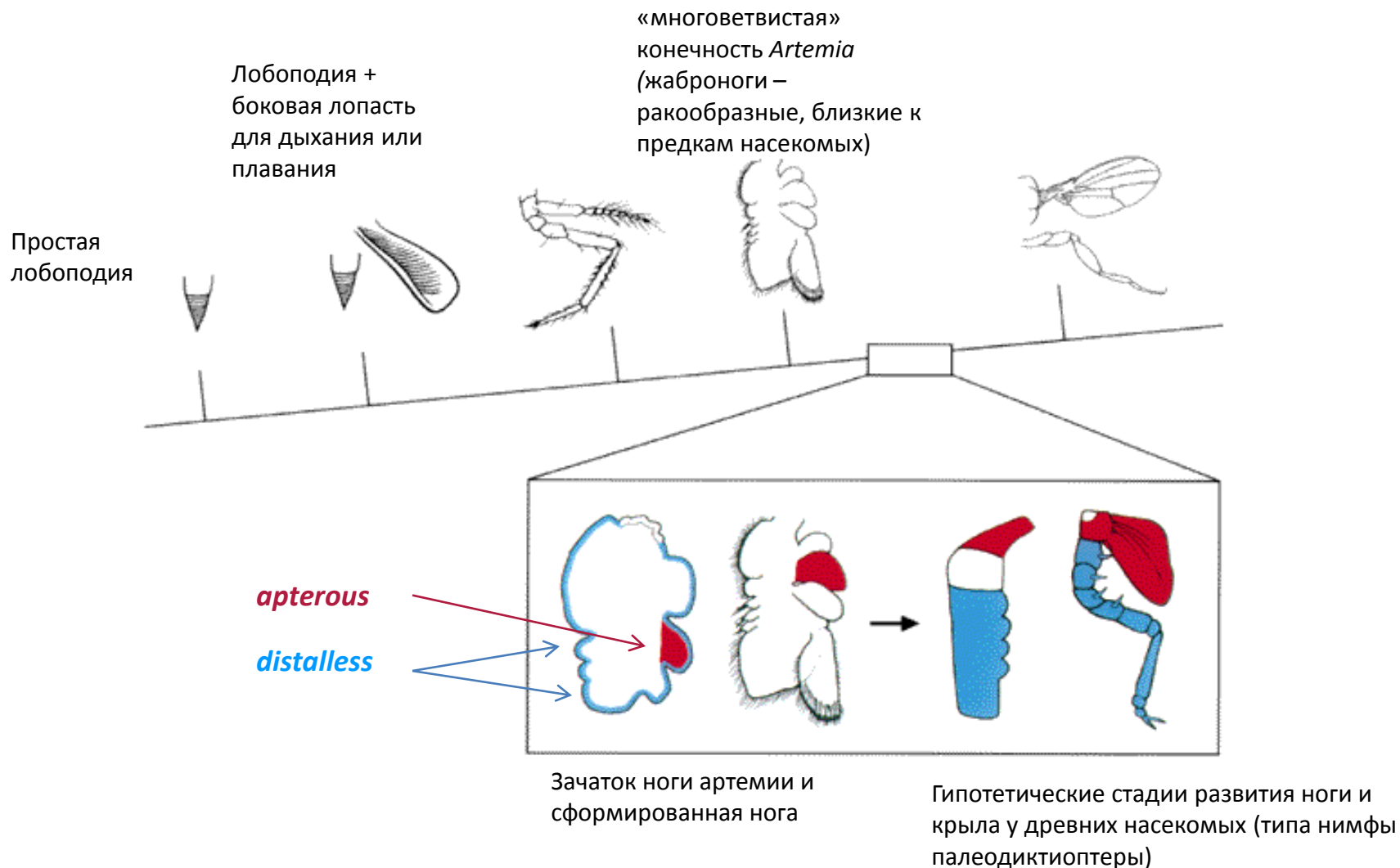
Рис. 7.3. Строение двуветвистых конечностей. Поперечный срез (вид сзади) типичной двуветвистой конечности: верхняя ветвь с жабрами необходима для дыхания, а нижняя — для передвижения. Рисунок Лианн Олдс выполнен по рисунку из книги С. Гулда "Удивительная жизнь".

Основания: сравнительная анатомия, палеонтология, эво-дево

Предки членистоногих (часто) имели по две пары конечностей на сегментах:
верхнюю и нижнюю.

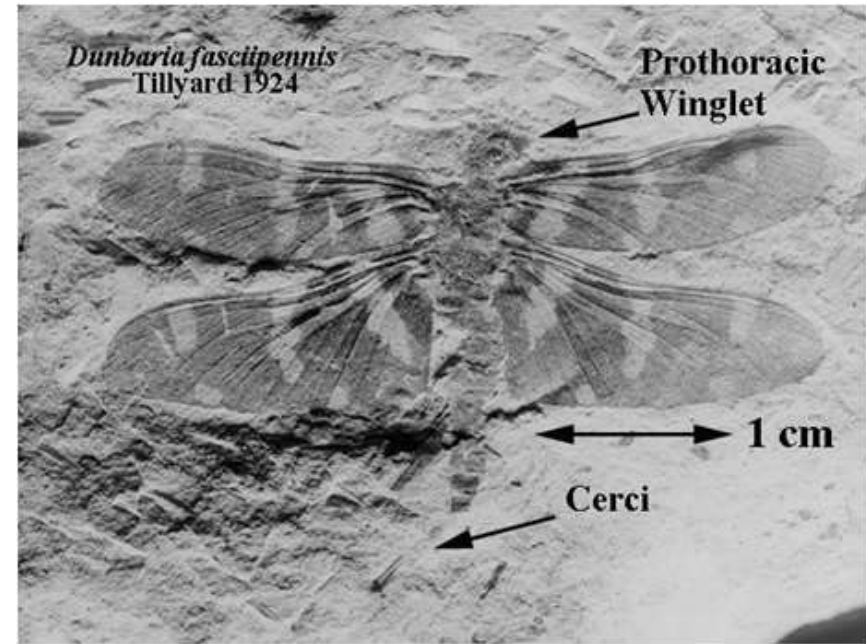


Гомология крыла и верхней ветви двуветвистой конечности подтверждается (??) специфической экспрессией генов *apterous* и *nubbin* в зачатках этих структур.



Right, separation of the dorsal respiratory lobe from the ventral limb primordium in a primitive pterygote such as a Paleodictyoptera nymph. The proto-wing at this stage was probably a gill-like structure on all trunk segments and still attached to the base of the limb. The *apterous* and *Distalless* genes play critical roles in wing and leg formation in *Drosophila*.

(Neil Shubin, Cliff Tabin and Sean Carroll. Fossils, genes and the evolution of animal limbs // Nature, 1997).



Предполагаемая коэволюция этих хищников и их жертв – палеодиктиоптер могла способствовать гигантизму тех и других (в сочетании с высоким содержанием кислорода)

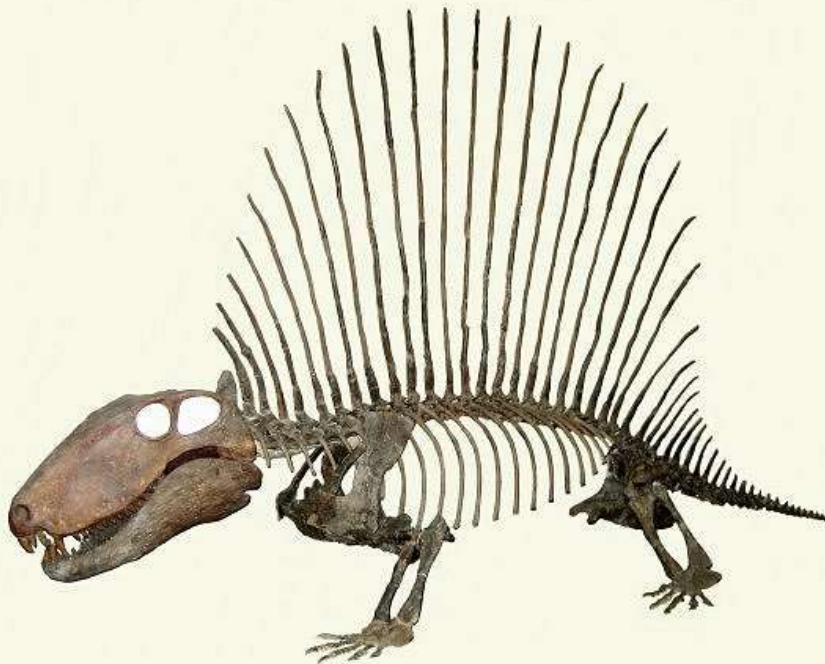
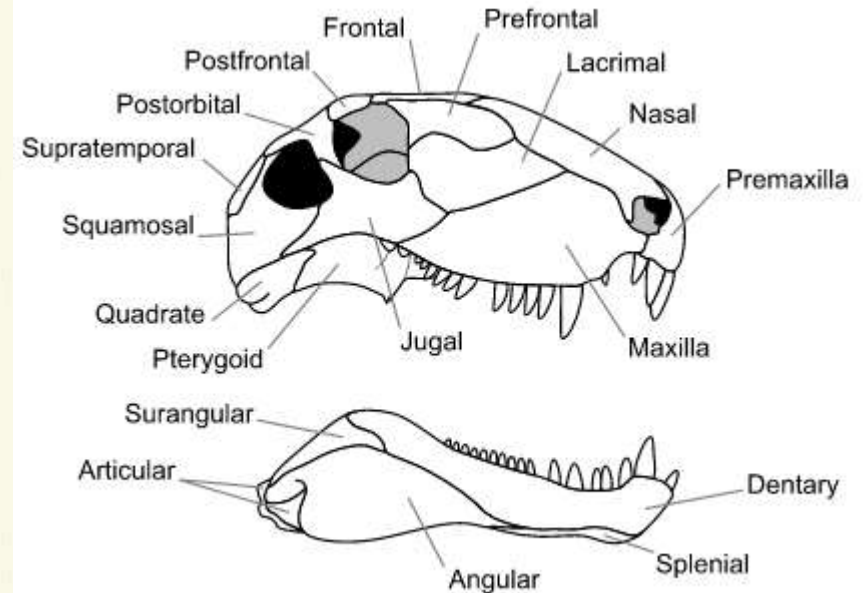
Meganeura, хищник, родственник стрекоз, рамах крыльев до 65 см.

В конце карбона доминирующими тетраподами начинают становиться примитивные **синапсиды** – пеликозавры (расцвет – в ранней перми).

- У многих был на спине гребень (для терморегуляции?)

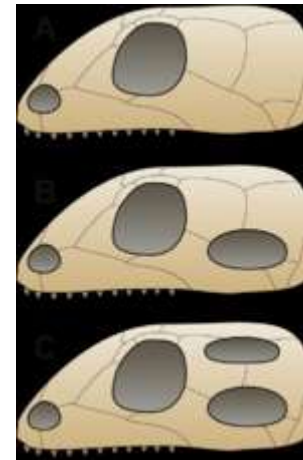
- Начало дифференцировки зубов.

- Две эти «идеи» (терморегуляция и дифференцированные зубы) затем продолжали разрабатываться в эволюции синапсид.



календарь событий

- **Пермь (299-252).**
- Пангея. Климат стал суше.
- Расцвет синапсидных рептилий. Первые архозавры.
- Величайшее вымирание в конце периода.



анапсиды (напр.,
парейазавры)

синапсиды (напр.,
иностраницевия и др.
терапсиды)

диапсиды
(лепидозавры и
архозавры)

Конечности тетрапод изначально
были направлены в стороны от
туловища; бегать никто не умел.

Великое вымирание в конце перми



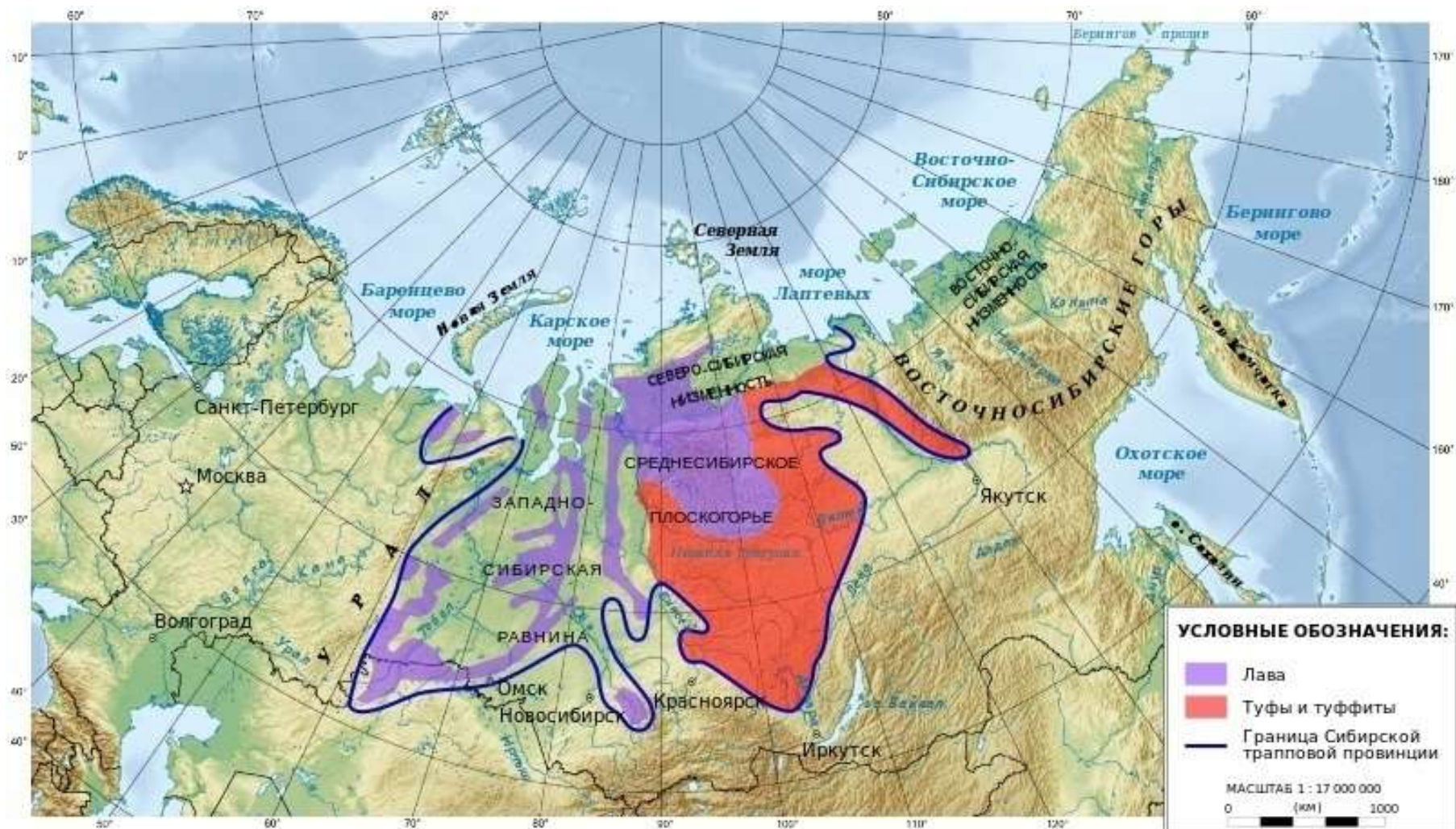
Трапповый вулканизм

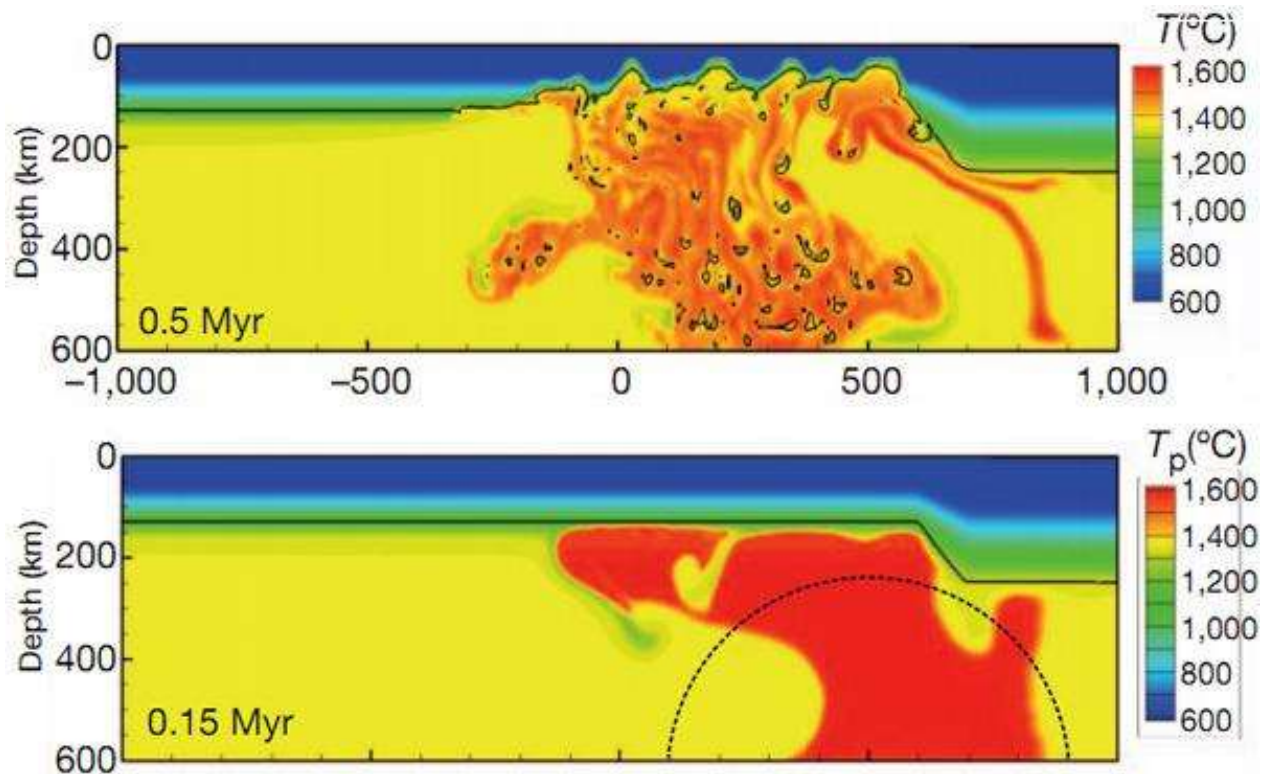


Плато Путорана на Таймыре образовано базальтовой лавой и представляет собой часть сибирской трапповой провинции, сформировавшейся около 252 млн лет назад в результате подъема «мантийного плюма» — потока раскаленных пород из мантии.

2 млн кв. км.

Сибирская трапповая провинция



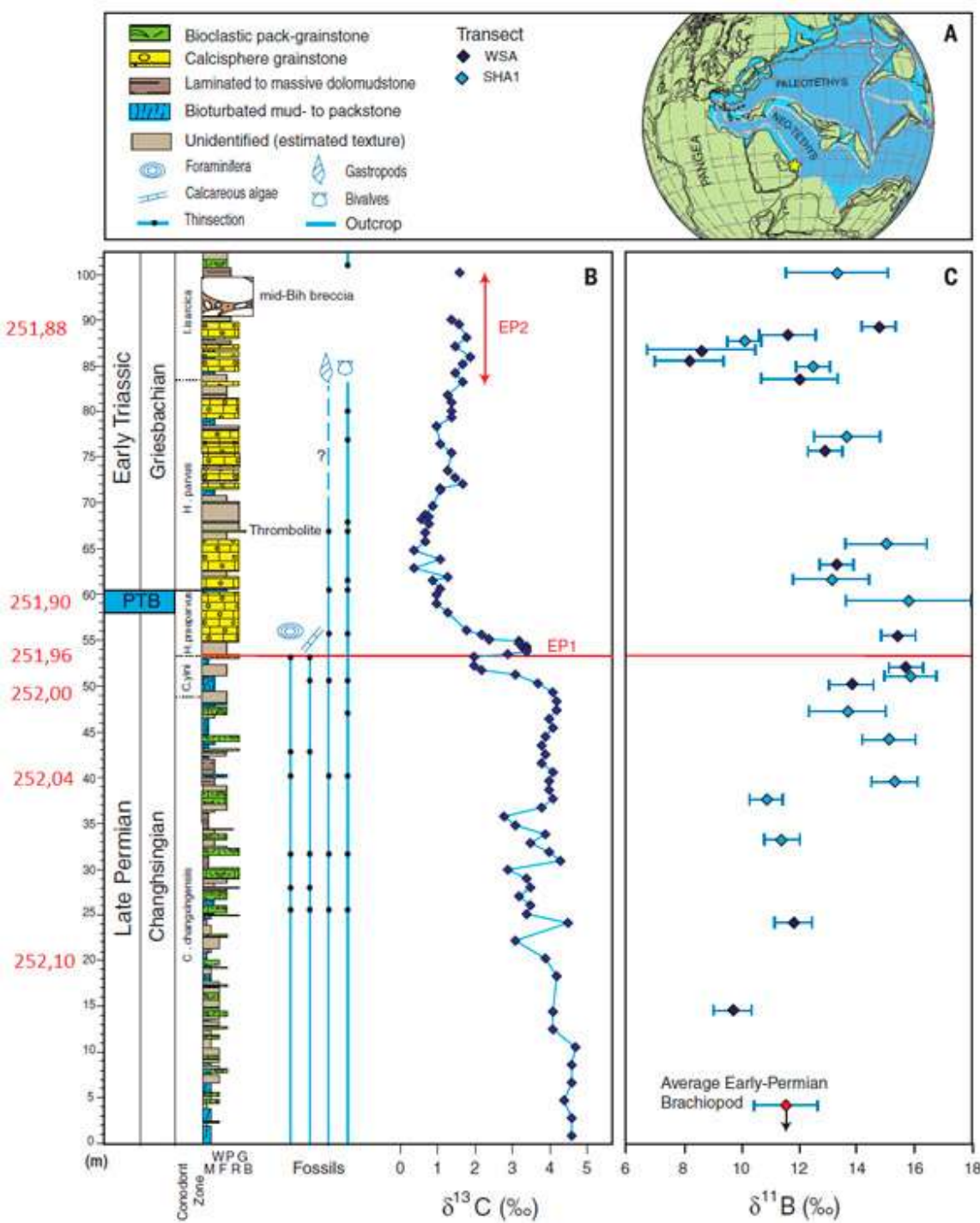


Реконструкция начальных этапов образования сибирских траппов. По вертикальной оси — глубина (км). Разными цветами показана температура пород.

Внизу: через 0,15 млн лет после начала процесса (исходное положение вершины мантийного плюма показано пунктирным полукругом) плюм подходит к нижней границе литосферы (сплошная черная линия) и «растекается» под ней.

Вверху: через 0,5 млн лет вершина плюма за счет эрозии (видны погружающиеся в недра обломки литосферы) проложила себе путь сквозь верхнюю мантию к земной коре. Это соответствует началу основной фазы траппового вулканизма.

- Главной причиной вымирания, по-видимому, был быстрый выброс в атмосферу огромного количества CO_2 , H_2S и HCl .
- Основная масса газов должна была прорваться в атмосферу еще до того, как расплавленная магма поднялась до глубины 50 км, то есть до основной фазы траппового магматизма.
- Оценка времени этого события — ок. 252,4 млн лет назад — близка к современным датировкам момента массового вымирания.



Второй «пульс» вымирания. Гибель морских животных с массивным карбонатным скелетом (моллюски, кораллы, мшанки, иглокожие). Резкое закисление океана (по $\delta^{11}\text{B}$). Катастрофический выброс CO_2 .

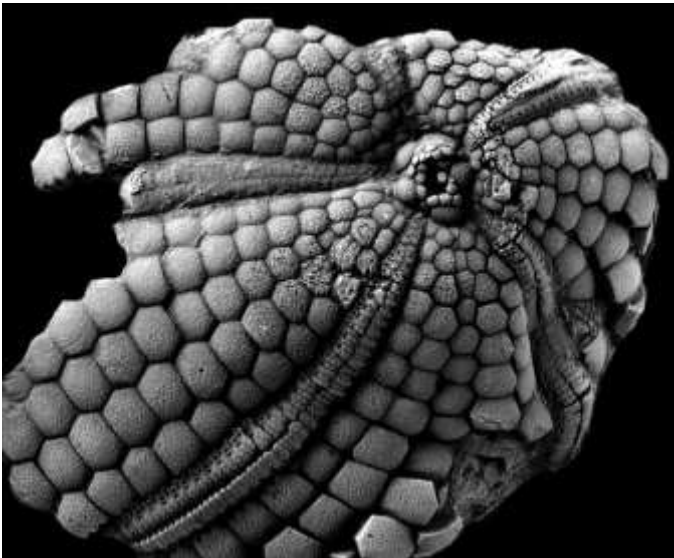
Первый «пульс» вымирания. Гибель наземной фауны и флоры (поэтому снижается $\delta^{13}\text{C}$ в морских карбонатах). Выбросы H_2S , аноксия, перегрев из-за парникового эффекта.

Clarkson et al. Ocean acidification and the Permo-Triassic mass extinction // Science. 2015.

Чтобы вызвать катастрофическое закисление океана на рубеже перми и триаса, потребовался выброс в атмосферу ~24 трлн т С.

Если сжечь все «традиционные» типы ископаемого топлива (нефть, уголь), это обеспечит поступление в атмосферу лишь 5 трлн т С. Чтобы добиться эффекта, сопоставимого с пермотриасовой катастрофой, нужно сжечь также и все «нетрадиционные» виды ископаемого горючего, такие как гидрат метана. (Clarkson et al., 2015)

- **Триас (252-201).**
- Ранний триас: восстановление биоты после вымирания
- Радикальная смена морской фауны на уровне отрядов и классов.
- Становится больше хищников и подвижных животных.
«Брахиоподовые» палеозойские сообщества сменяются сообществами с преобладанием двустворчатых моллюсков.
- “Lazarus taxa” (кораллы). «Эффект основателя» на макроэволюционном уровне (морские ежи: *Miocidaris*)



Массоуа (карбон)



Соврем. представитель *Cidaroida*

- **Триас (252-201).**
- «Мезофит»: новая флора с преобладанием голосеменных.
- Конкуренция архозавров-текодонтов (первыми научились бегать) и синапсид (проиграли в конкуренции, измельчали и стали ночными).
- Поздний триас: появление первых млекопитающих (от зверозубых синапсид – териодонтов) и динозавров (от текодонтов).
- Жаркий климат.
- Вымирание в конце периода.
- Начало раскола Пангеи, сопряженное с трапповым вулканизмом (Центр.-Атл. магм. провинция).

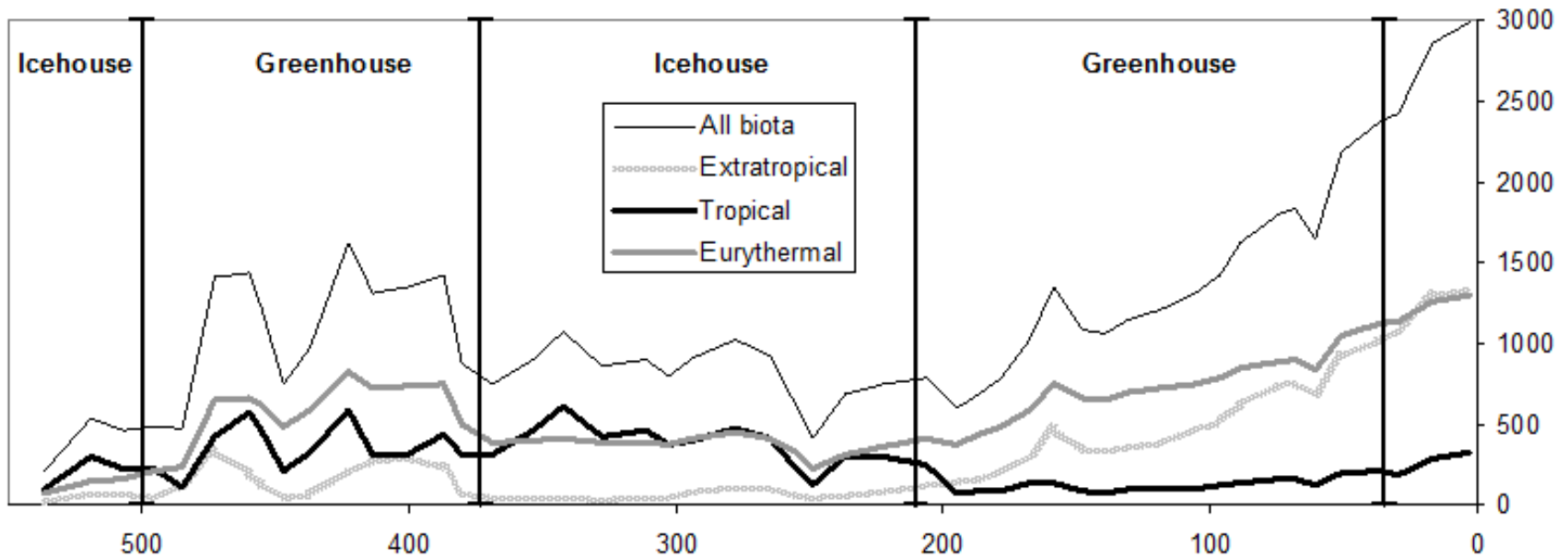




Центрально-Атлантическая магматическая провинция (темные области – где реально сохранились магматические отложения, светлые – реконструкция).

Базальтовые лавы (Атласские горы, Марокко).



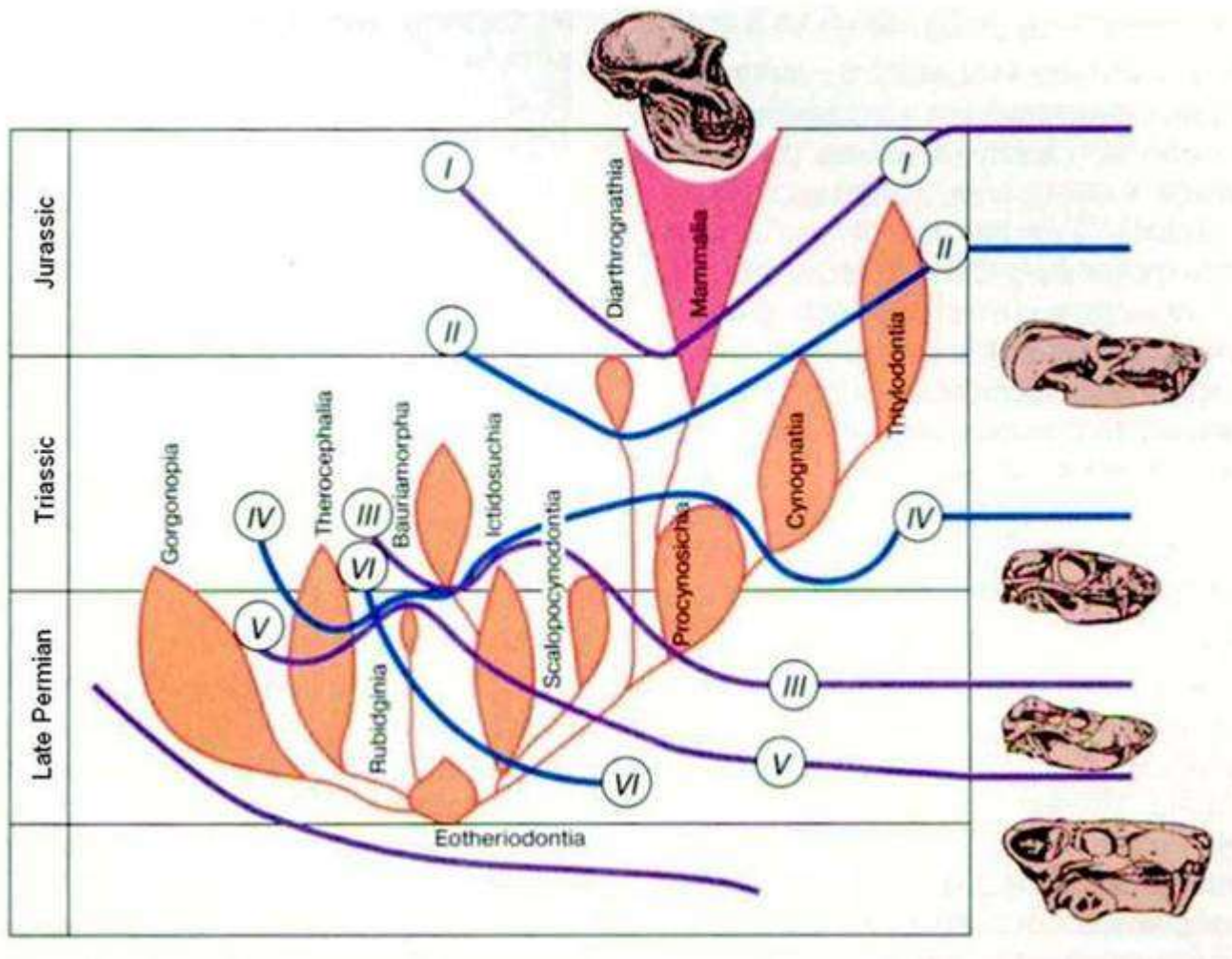


Динамика разнообразия “тропических”, “внетропических” и “полюзональных” родов в морской биоте фанерозоя.

Сплошными вертикальными линиями показаны приблизительные границы холодных и теплых периодов по Фишеру (Fischer 1982, 1984).

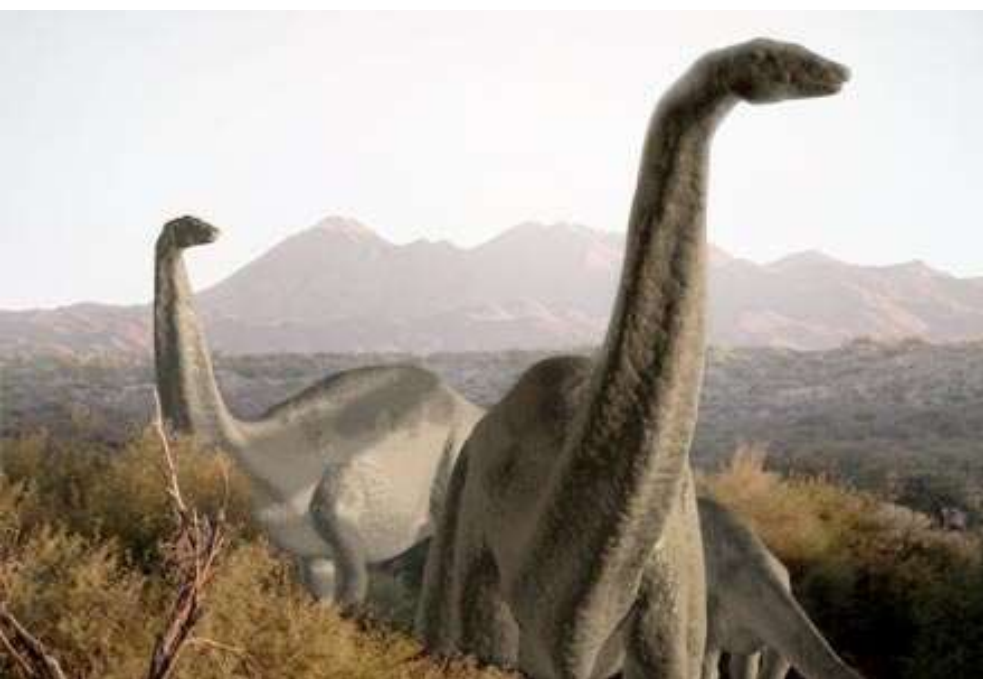
В холодные эпохи доля тропических родов растет, в теплые снижается. Вымирание в конце триаса затронуло в первую очередь тропические роды (?перегрев тропиков).

Происхождение млекопитающих: «маммализация» зверозубых рептилий – териодонтов (по Л.П.Татаринову). Параллельное появление признаков млекопитающих в разных группах териодонтов.



I – три косточки среднего уха; II – челюстной сустав между *dentale* и *squamosum*; III – мягкие губы с мышцами; IV – увеличение полушарий мозга; V – вибриссы; VI – моляры с тремя бугорками; VII – верхняя носовая раковина

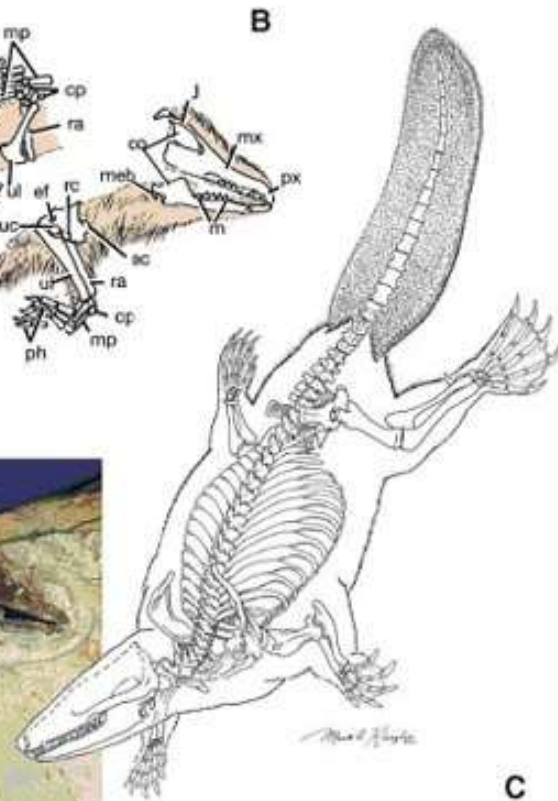
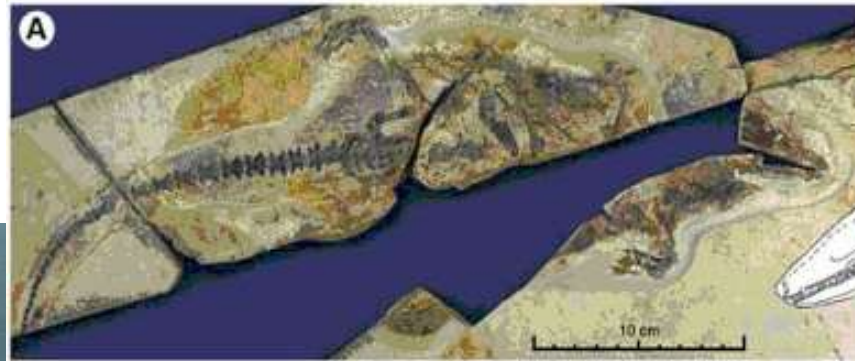
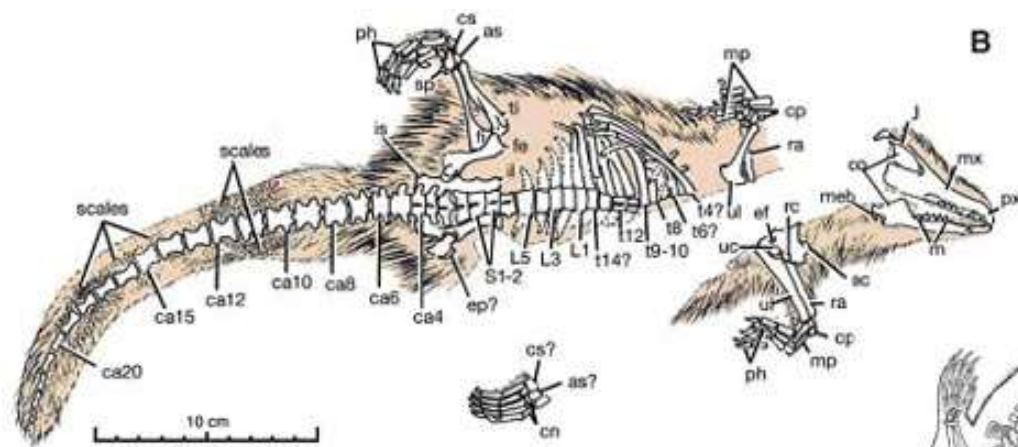
- **Юра (201-145).**
- Расцвет динозавров; Ихтиозавры, птерозавры.
- Появление птиц.
- Млекопитающие мелкие и малочисленные. Мультикубатулы: первые эффективные мелкие фитофаги (но юрские представители еще были всеядными).
- Важные изменения в морском планктоне: бурное развитие планктонных фораминифер и кокколитофорид. Донные осадки становятся более питательными – развитие детритофагов.



Мезозойские млекопитающие традиционно считались мелкими, малочисленными и морфологически однообразными («вроде землероек»).

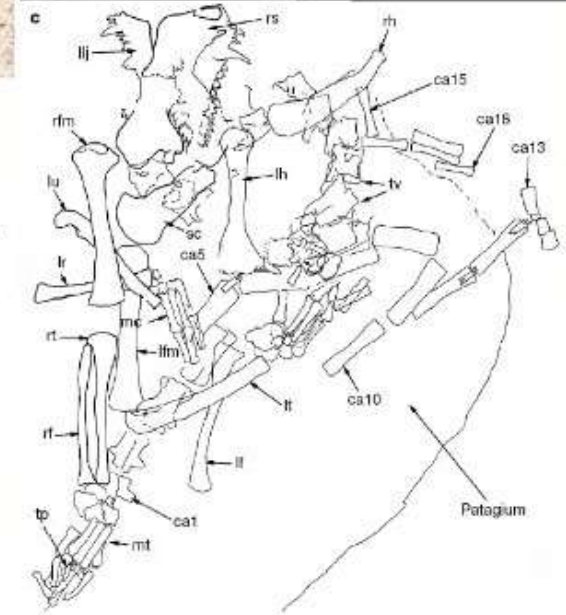
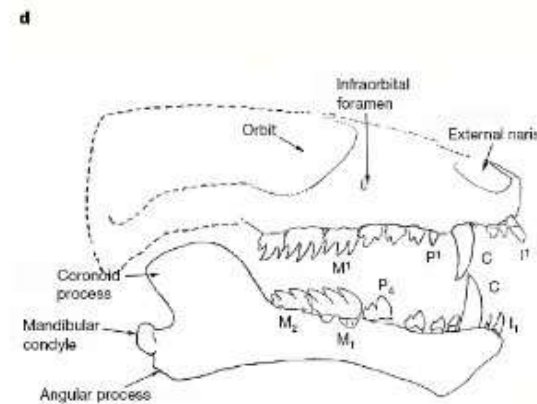


Castorocauda lutrasimilis
 («бобрхвост, похожий
 на выдру») – юрское
 водное млекопитающее.
 Длина 0,5 м.
 164 ма (средняя юра).

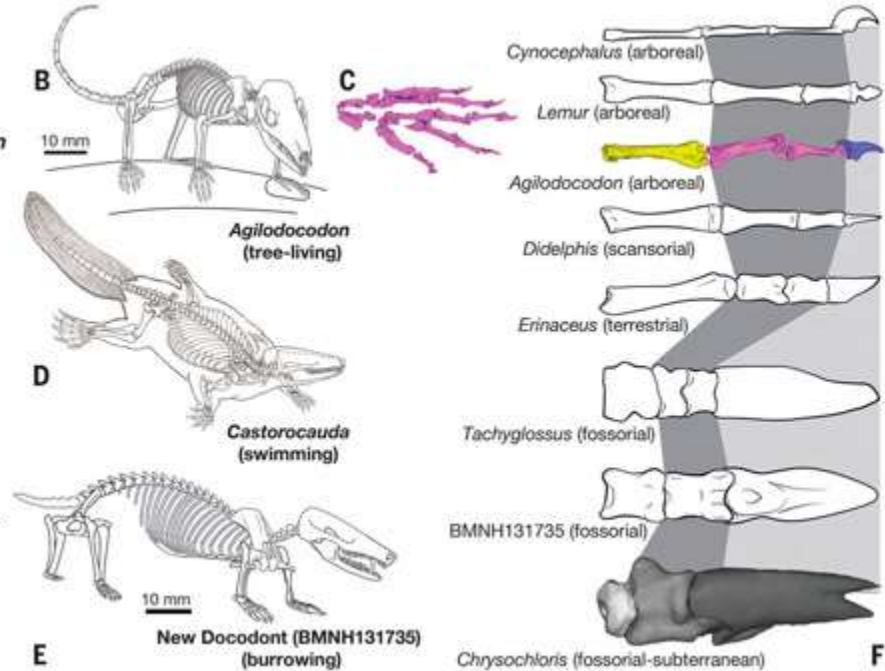
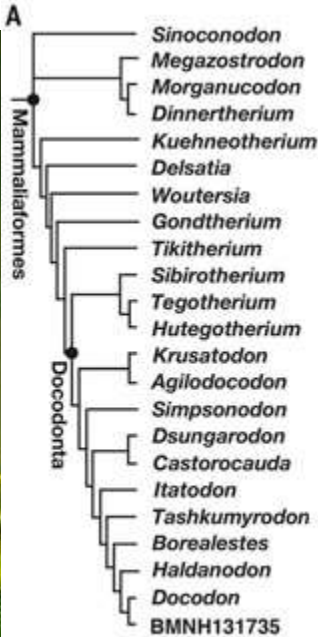
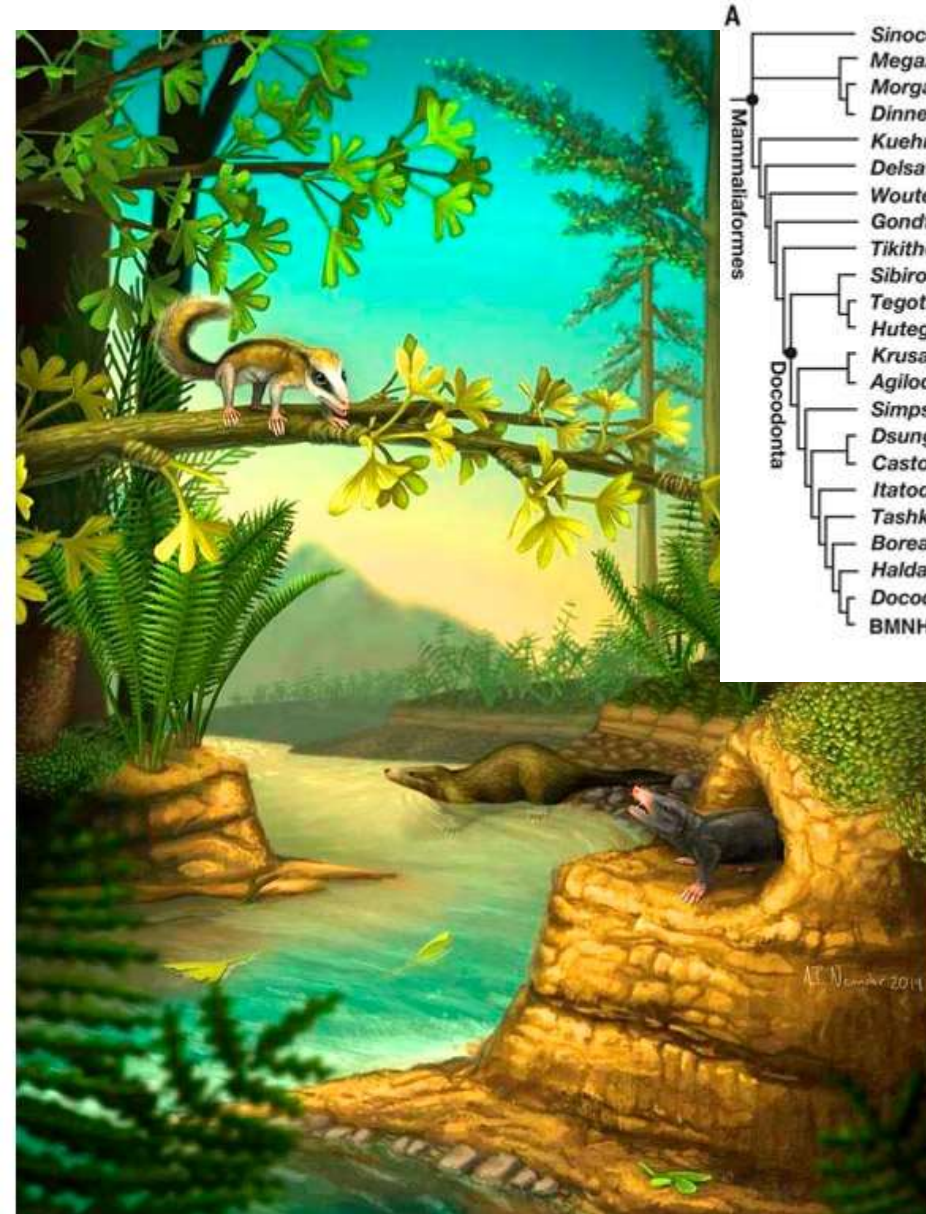


Плоский, покрытый роговыми чешуями хвост с уплотненными позвонками, как у бобра. В строении позвонков – сходство с выдрой. Зубы напоминают зубы рыбоядных тюленей. По суше ходил вразвалку (широкая постановка лап), на задних лапах между пальцами плавательная перепонка.

Volaticotherium antiquus
(средняя или поздняя юра, 150-120 ма). Древнейшее млекопитающее, способное к планирующему полету.



Jin Meng, Yaoming Hu, Yuanqing Wang, Xiaolin Wang, Chuankui Li. A Mesozoic gliding mammal from northeastern China // Nature. V. 444. № 14. P. 889-992.



Эволюция докодонт (A), реконструкция древесного докодонта *Agilodocodon* (B), его лапа (C), плавающий *Castorocauda* (D), роющий *Docofossor* (E). Справа (F) — пропорции фаланг пальцев у млекопитающих, живущих на деревьях (arboreal), не живущих на деревьях постоянно, но хорошо лазящих (scansorial), наземных (terrestrial), роющих (fossorial) и подземных обитателей (subterranean). Изображены пальцы следующих животных (сверху вниз): шерстокрыл (*Cynocephalus*), лемур (*Lemur*), *Agilodocodon*, опоссум (*Didelphis*), ёж (*Erinaceus*), ехидна (*Tachyglossus*), *Docofossor* (BMNH131735), златокрот (*Chrysochloris*).

Три юрских зверька — напоминающий белку, тупайю или лемура *Agilodocodon*, роющий кротоподобный *Docofossor* и водоплавающий, похожий на выдру или бобра *Castorocauda* — демонстрируют разнообразие морфологии и образов жизни ранних млекопитающих. Рис. April Isch Neander

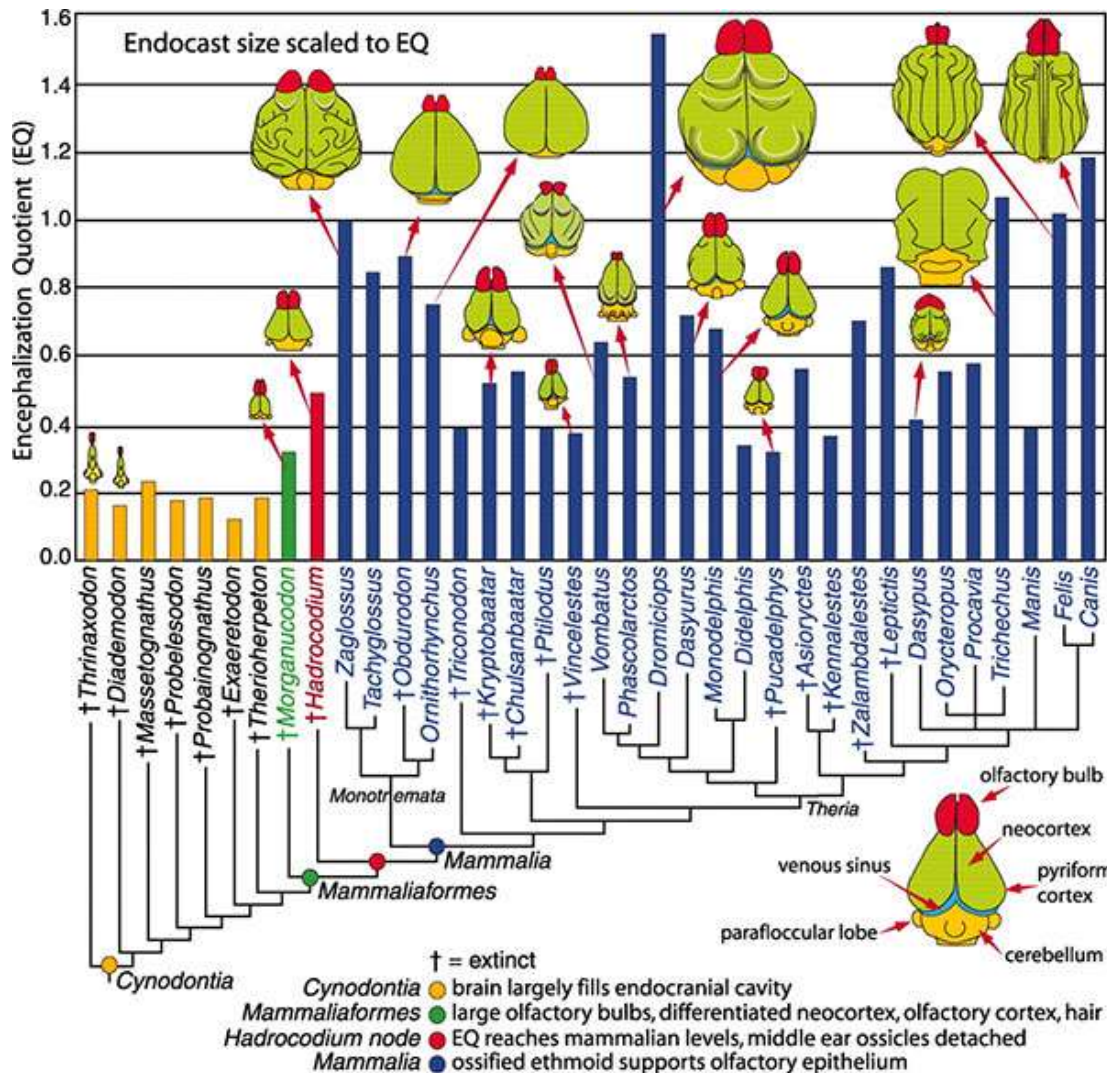
- 1) Zhe-Xi Luo et al. Evolutionary development in basal mammaliaforms as revealed by a docodontan // Science. 2015. V. 347. P. 755–760.
- 2) Qing-Jin Meng et al. An arboreal docodont from the Jurassic and mammaliaform ecological diversification // Science. 2015. V. 347. P. 760–764.

СВЯЗЬ РАЗВИТИЯ МОЗГА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ с «УХОДОМ В НОЧЬ»:

изучение эндокранов цинодонтов, «маммалиаформ» и первых «настоящих млекопитающих» показало, что:

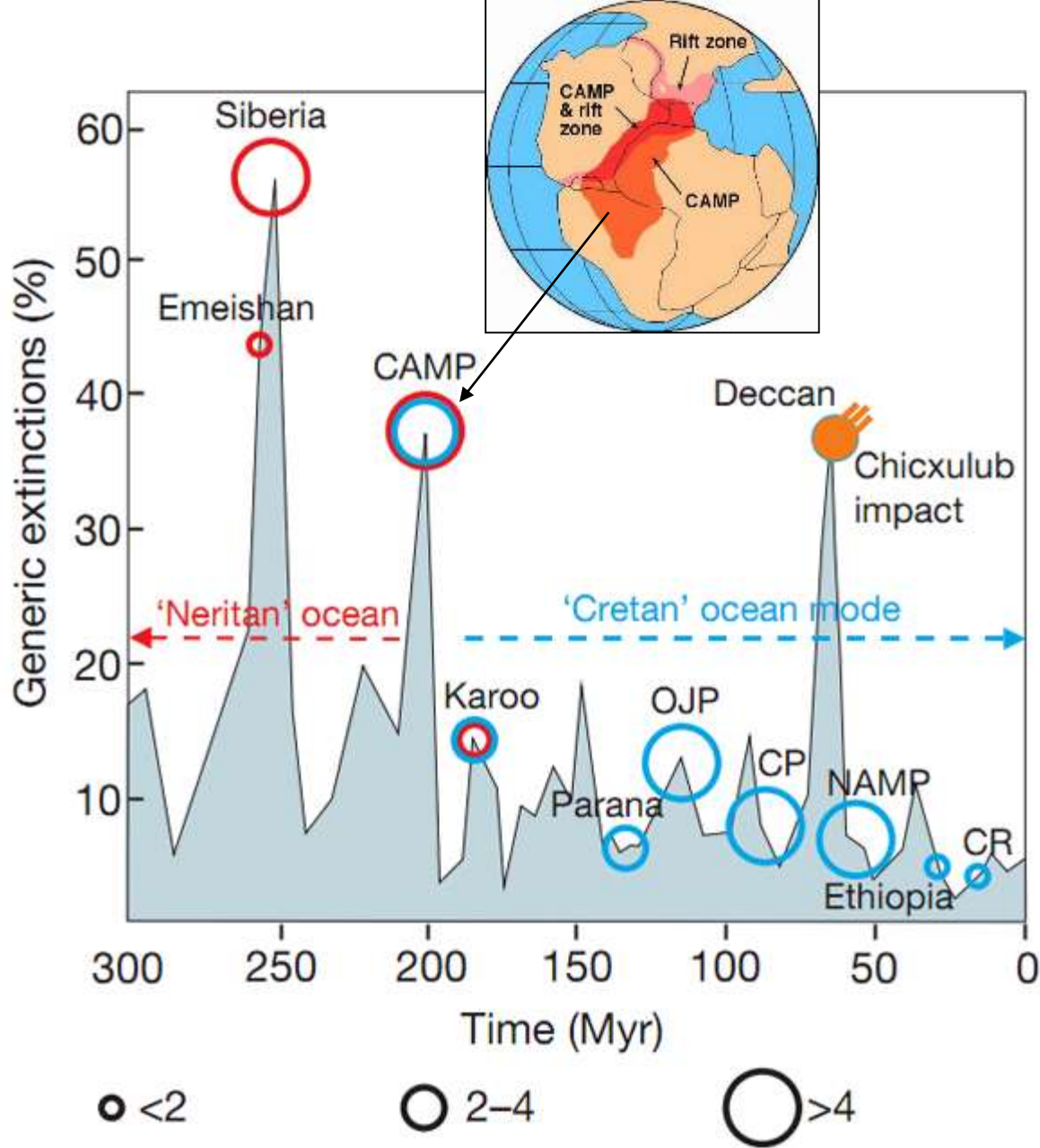
Рост мозга был связан с развитием:

- 1) обоняния (обонятельная кора, обонятельные луковицы + окостеневшие носовые раковины) и
- 2) осязания (соматосенсорная кора; связь с развитием волос, которые сначала выполняли осязательную функцию).
- 3) координации движений (мозжечок)



«Мезозойская морская революция»

- В юре размножились планктонные организмы с известковым скелетом (фораминиферы, кокколитофориды).
- С тех пор они работают в качестве «буфера»: избыток CO_2 не приводит к резкому падению рН океана, потому что идет на построение карбонатных скелетов этих организмов и захоранивается в донных осадках.
- Может быть, поэтому с тех пор эпизоды траппового вулканизма уже не вызывают грандиозных вымираний.



Скорость вымирания родов животных и растений (*голубая область*) и формирование крупных трапповых провинций (*круги*). Размер кругов отражает объем трапповых провинций (в млн куб. км).

Самое крупное вымирание совпадает с образованием сибирских траппов (*большой красный круг*).

Массовое вымирание на рубеже триаса и юры (ок. 200 млн лет назад) совпадает с образованием Центрально-Атлантической магматической провинции (*CAMP*).

Происхождение птиц

Archaeopteryx (Late Jurassic, 150 Ma)

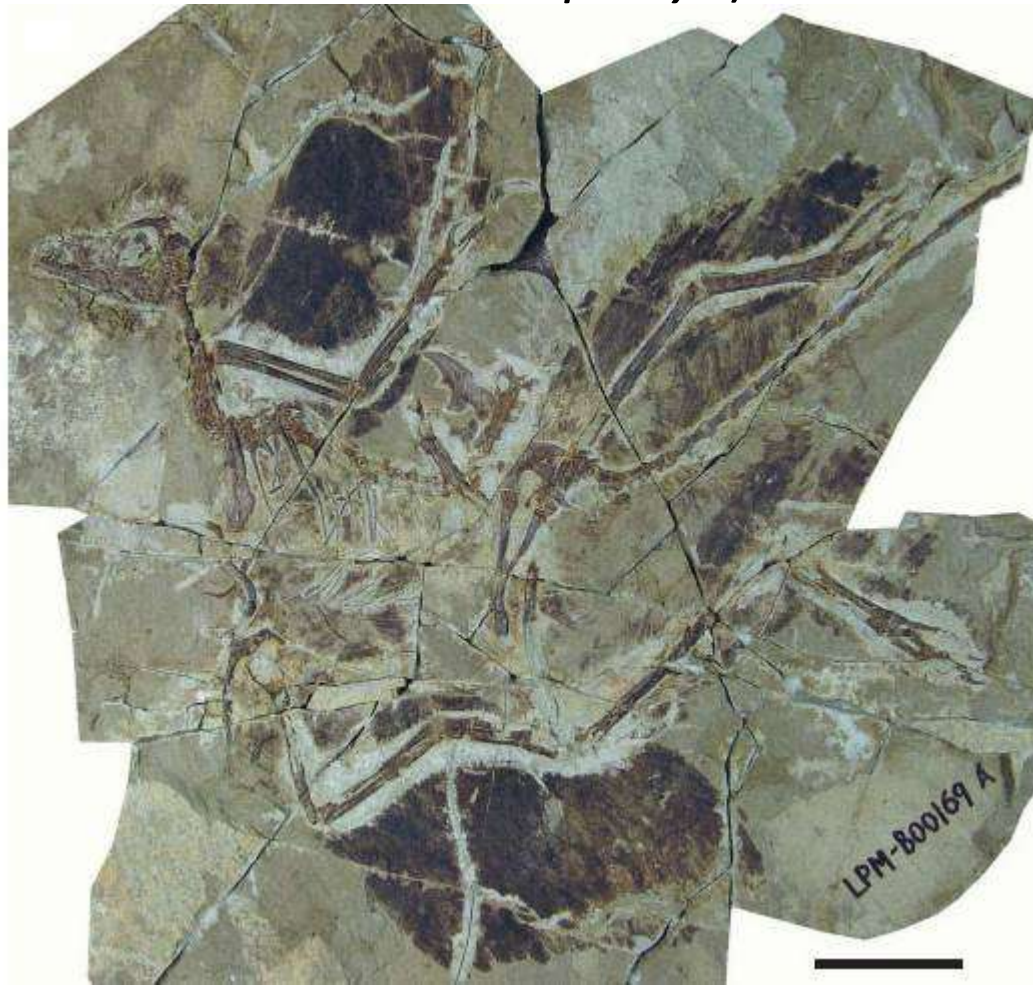


Epidexipteryx, a flightless scansoriopterygid dinosaur who used long feathers on its tail to attract females. 152-168 Ma. “*Epidexipteryx* is characterized by an unexpected combination of characters seen in several different theropod groups”



From: Fucheng Zhang, Zhonghe Zhou, Xing Xu, Xiaolin Wang, Corwin Sullivan. *A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers* // Nature. 2008. V. 455. P. 1105–1108.

Anchiornis huxleyi: A troodontid dinosaur with pennaceous feathers on all four limbs. 151-155 Ma (older than *Archaeopteryx*)

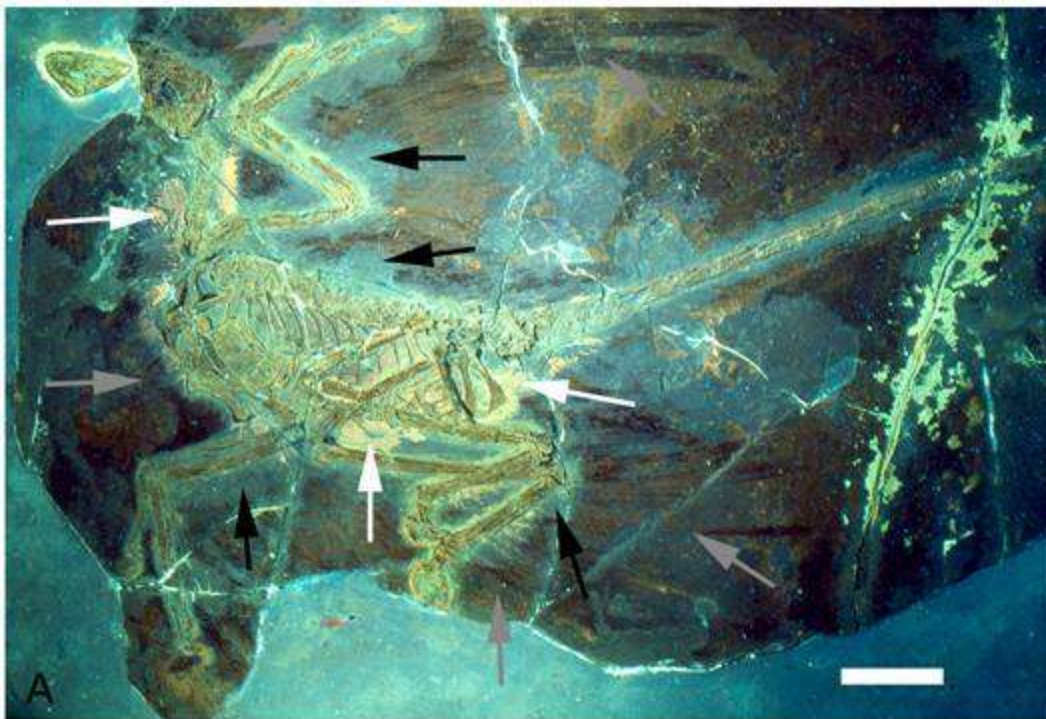


From: Dongyu Hu, Lianhai Hou, Lijun Zhang, Xing Xu. A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus // Nature. 2009. V. 461. P. 640–643.



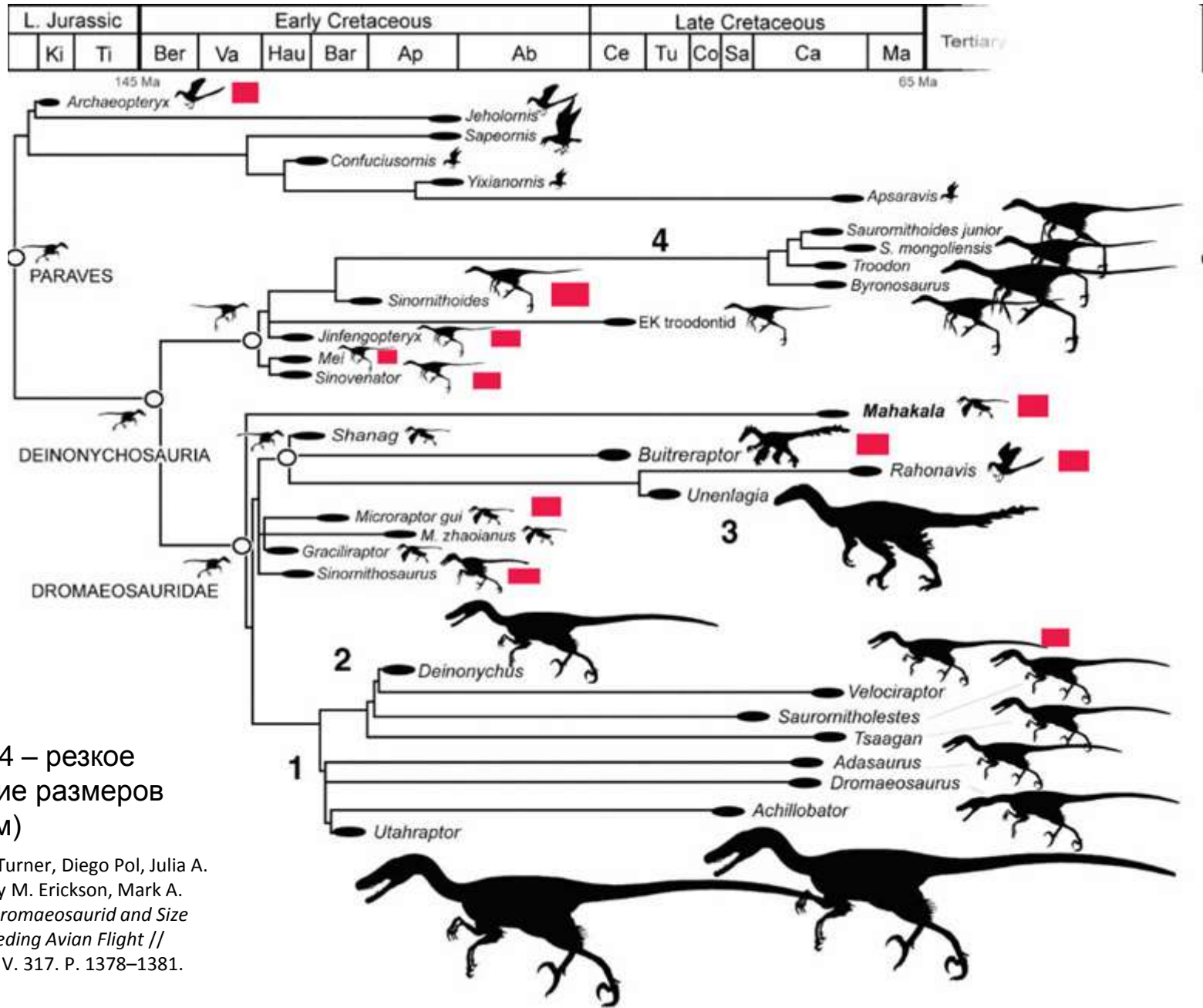
Microraptor gui, a dromaeosaurid dinosaur with four wings. 120 Ma (Aptian).

From: Hone D.W.E., Tischlinger H., Xu X., Zhang F. (2010) *The Extent of the Preserved Feathers on the Four-Winged Dinosaur Microraptor gui* under Ultraviolet Light. PLoS ONE 5(2): e9223.



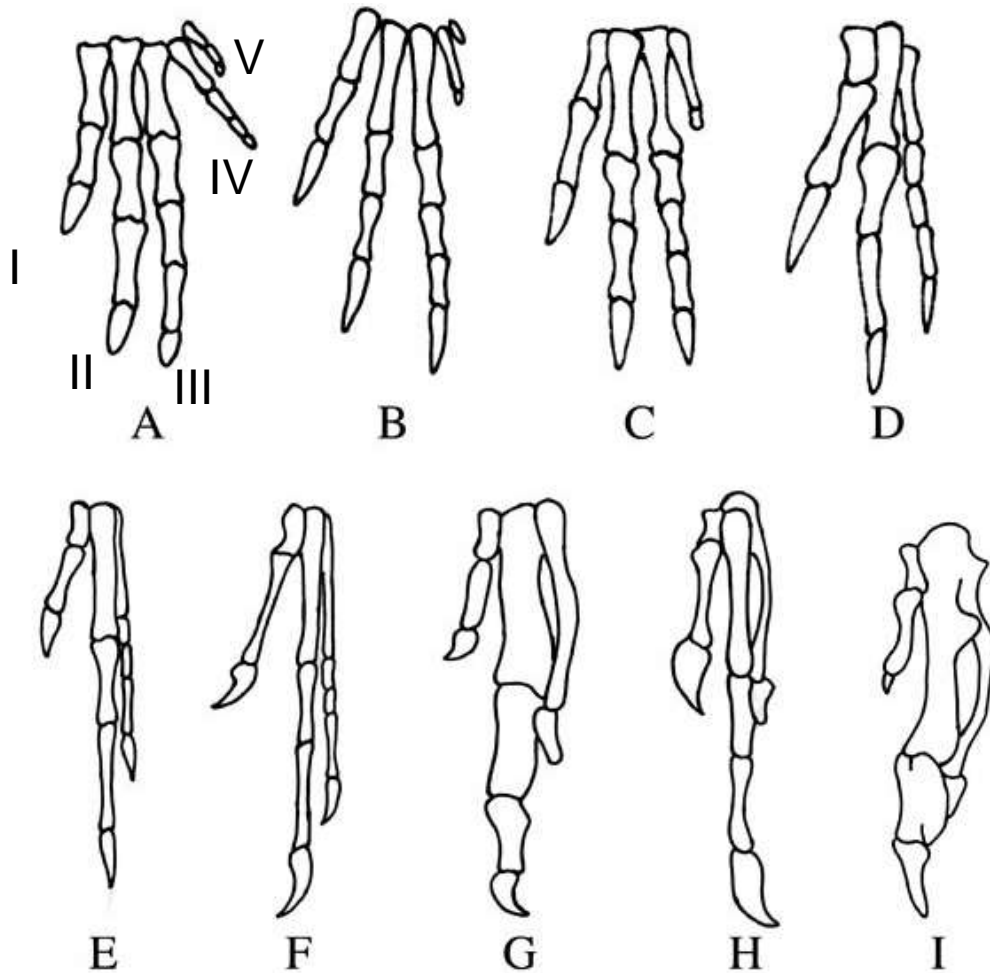
Мел
145-66

Параллельное появление перьев (красные прямоугольники – ископаемые перья) и полета у динозавров – дромеозаврид, троодонтид и Avialae



цифры 1-4 – резкое увеличение размеров (гигантизм)

From: Alan H. Turner, Diego Pol, Julia A. Clarke, Gregory M. Erickson, Mark A. Norell. *Basal Dromaeosaurid and Size Evolution Preceding Avian Flight* // Science. 2007. V. 317. P. 1378–1381.



Редукция пальцев IV и V («задних», постаксиальных) в эволюционном ряду от ранних динозавров к птицам. Пальцы нумеруются слева направо.
 (A–C) триасовые динозавры: (A) Heterodontosaurus (птицетазовый), (B) Herrerasaurus (ранний представитель теропод), (C) Coelophysis (более продвинутый представитель теропод). (D–E) юрские тероподы: Allosaurus, Ornitholestes. (F–G) ящерохвостые птицы: (F) юрский Archaeopteryx, (G) меловой Sinornis. (H–I) современные (верхохвостые) птицы: (H) птенец гоацина (Opisthocomus), (I) курица (Gallus). Из: A.O. Vargas, 2005.

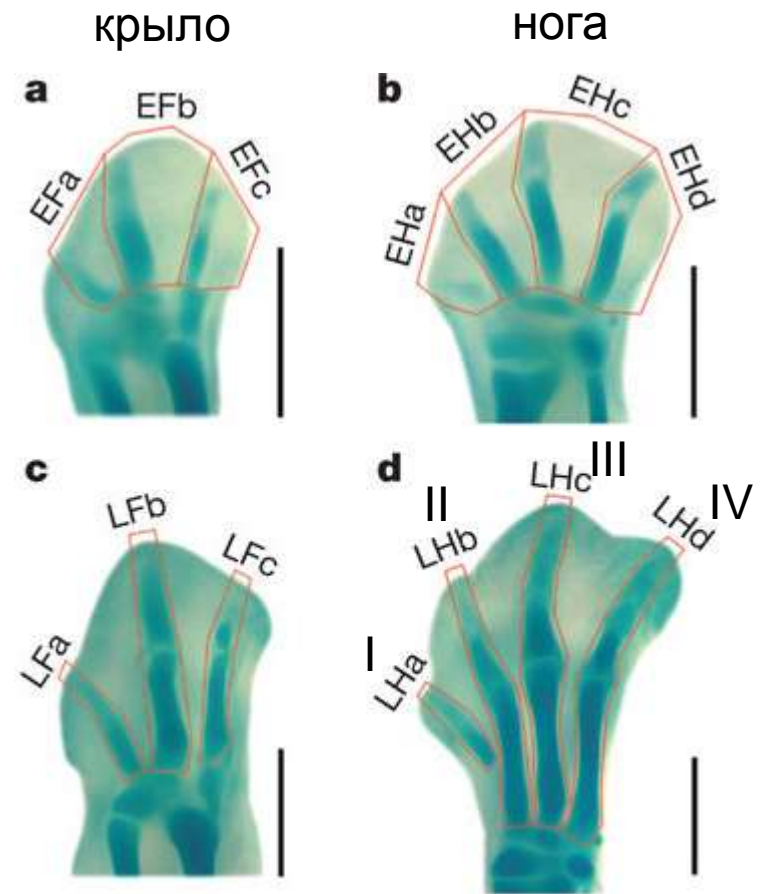
«Проблема I-II-III или II-III-IV»

С т.зр. эмбриологии три пальца крыла у птиц соответствуют пальцам II, III и IV.

Но согласно палеонтологическим данным у динозавров-теропод и их потомков — ящерохвостых птиц редуцируются пальцы IV и V, а три оставшихся — это пальцы I, II и III.

Измерение активности 14 692 генов в зачатках пальцев куриного эмбриона показало, что «генетическая программа» развития первого пальца крыла соответствует пальцу I, а не II, хотя его зачаток и занимает вторую эмбриональную позицию.

Тем самым снимается противоречие, считавшееся аргументом против «динозавровой» теории происхождения птиц. По-видимому, у предков птиц область работы программы формирования пальца I сместилась из первой во вторую эмбриональную позицию.



Зачатки крыла и ноги цыпленка на ранней (вверху) и более поздней стадиях. Пальцы нумеруются слева направо. Видно, что по своему положению в зачатках конечностей три пальца крыла (*Fa*, *Fb*, *Fc*) соответствуют пальцам ноги II, III и IV (*Hb*, *Hc* и *Hd*). Однако набор генов, работающих в зачатке первого пальца крыла (*Fa*), соответствует первому пальцу ноги (*Ha*), а не второму (*Hb*).

- **Мел (145-66)**
- Появление цветковых. В середине периода – глобальная смена флоры («кайнофит»). Быстрая согласованная диверсификация цветковых и насекомых.
- Дивергенция основных групп млекопитающих. Первые плацентарные.
- Фауна крупных рептилий постепенно начинает приходить в упадок.
- В конце периода – массовое вымирание.



Причины массовых вымираний

- Многие крупные вымирания коррелируют с резкими изменениями климата и уровня моря, с периодами усиленного вулканизма (образование трапповых провинций), с падением астероидов.
- В некоторых случаях есть основания предполагать также «внутренние», биотические причины кризиса (*«млекопитающие размножились и съели детенышей динозавров, которые и без того были в упадке из-за смены растительности»; «деревья разрыхлили грунт, усилился смыв биогенных элементов в море, что привело к эвтрофикации, аноксии и заморам»* и т.п.).
- Всем хочется найти одну-единственную «главную» причину, да еще и общую для всех вымираний.
- Это было бы очень удобно (мы любим, когда все просто и красиво), но мир устроен не так.
- Массовые вымирания обычно происходят, если сразу несколько «неприятных случайностей» совпадут во времени.
- Например, на рубеже мела и палеогена был и назревавший с середины мела «внутренний» биотический кризис, и трапповый вулканизм (деканские траппы в Индии), а вдобавок еще и астероид упал.

Многобугорчатые (Multituberculata) – первые успешные мелкие фитофаги

Occlusal



- Появились в юре. Первые представители – всеядные, предпочитали животную пищу.
- Стремительный рост разнообразия - в позднем мелу, за 20 млн лет до вымирания динозавров.
- Адаптивная радиация многобугорчатых была связана с распространением цветковых растений и совершенствованием адаптаций к **растительной диете**.
- Мало пострадали во время великого вымирания 66 млн лет назад и продолжили свою экспансию в кайнозое.
- Лишь около 35 млн лет назад (в конце эоцена) они пришли в упадок и вымерли, вероятно проиграв в конкуренции грызунам.

нижние щечные зубы четырех мультитуберкулят. вид сверху (жевательная поверхность).
Wilson et al., 2012.

Многобугорчатые: косвенная причина упадка динозавров?



Раннепалеоценовый (~63 млн лет назад) лес в Вайоминге. На стволе секвойи вниз головой – *Ptilodus*, представитель многобугорчатых, по образу жизни напоминавший белку.

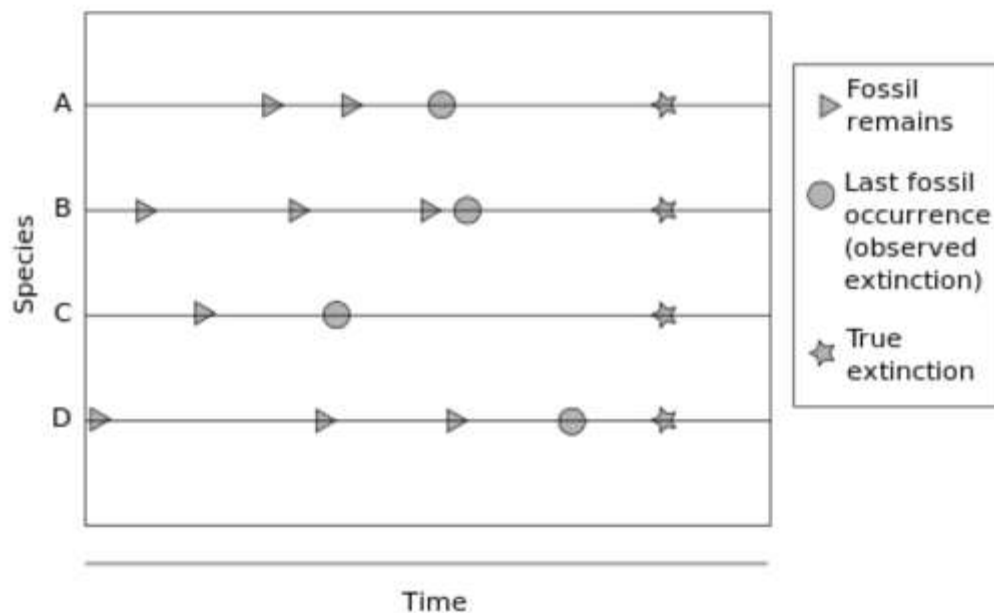
На него оскалился всеядный *Chriacus* из группы кондилартр. Выше на ветке — сумчатый *Peradectes*, похожий на опоссума.

- Многобугорчатые были первыми эффективными мелкими фитофагами среди наземных позвоночных.
- Поскольку растительной пищи гораздо больше, чем животной, популяции мелких фитофагов могут достигать очень высокой численности (подобно совр. грызунам).
- Появление множества мелких млекопитающих создало предпосылки для эволюции хищников, специализирующихся на мелкой четвероногой добыче.
- Однажды появившись, такие хищники стали представлять смертельную угрозу для детенышей динозавров, которых гигантские родители не могли эффективно охранять.
- Подтверждается недавней находкой крупного раннемелового хищного млекопитающего — триконодонта *Repenotatus*, который незадолго до своей гибели пообедал детенышем пситтакозавра.



Гипотеза о связи вымирания с падением Чиксулубского метеорита (Луис Альварес) была встречена многими в штыки (см. в книге Еськова, гл. 12). Но по мере накопления данных гипотеза выглядит всё более убедительной. Уточненные датировки показывают, что ключевые кризисные биотические события хронологически совпадают с падением метеорита. Многие экосистемы к тому времени находились в ослабленном, уязвимом состоянии, в т.ч. из-за периодических резких похолоданий (P. R. Renne et al., 2013). Но в том, что Чиксулубский метеорит сыграл роль «спускового крючка» экологической катастрофы, большинство специалистов уже не сомневается.

Signor-Lipps Effect



The Signor-Lipps effect can make extinctions appear more extended in time than they actually are.

Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary

Nicholas R. Longrich^{1*}, David M. Martill², Brian Andres³

PLoS Biol., 2018.

До сих пор из позднего маастрихта (последние ~3 млн лет мезозоя) было известно только одно семейство птерозавров. Это позволяло говорить об упадке группы и о том, что «великое вымирание» лишь добило несколько последних видов. Однако в 2018 году опубликованы новые данные по позднемаастрихтским птерозаврам из Марокко: 3 семейства и не менее 7 видов!

В самом конце мела птерозавры еще процветали, занимали новые ниши (по сравнению с сантоном-кампаном) и явно побеждали птиц в конкуренции в крупном размерном классе.



PTEROSAURIA

AVES

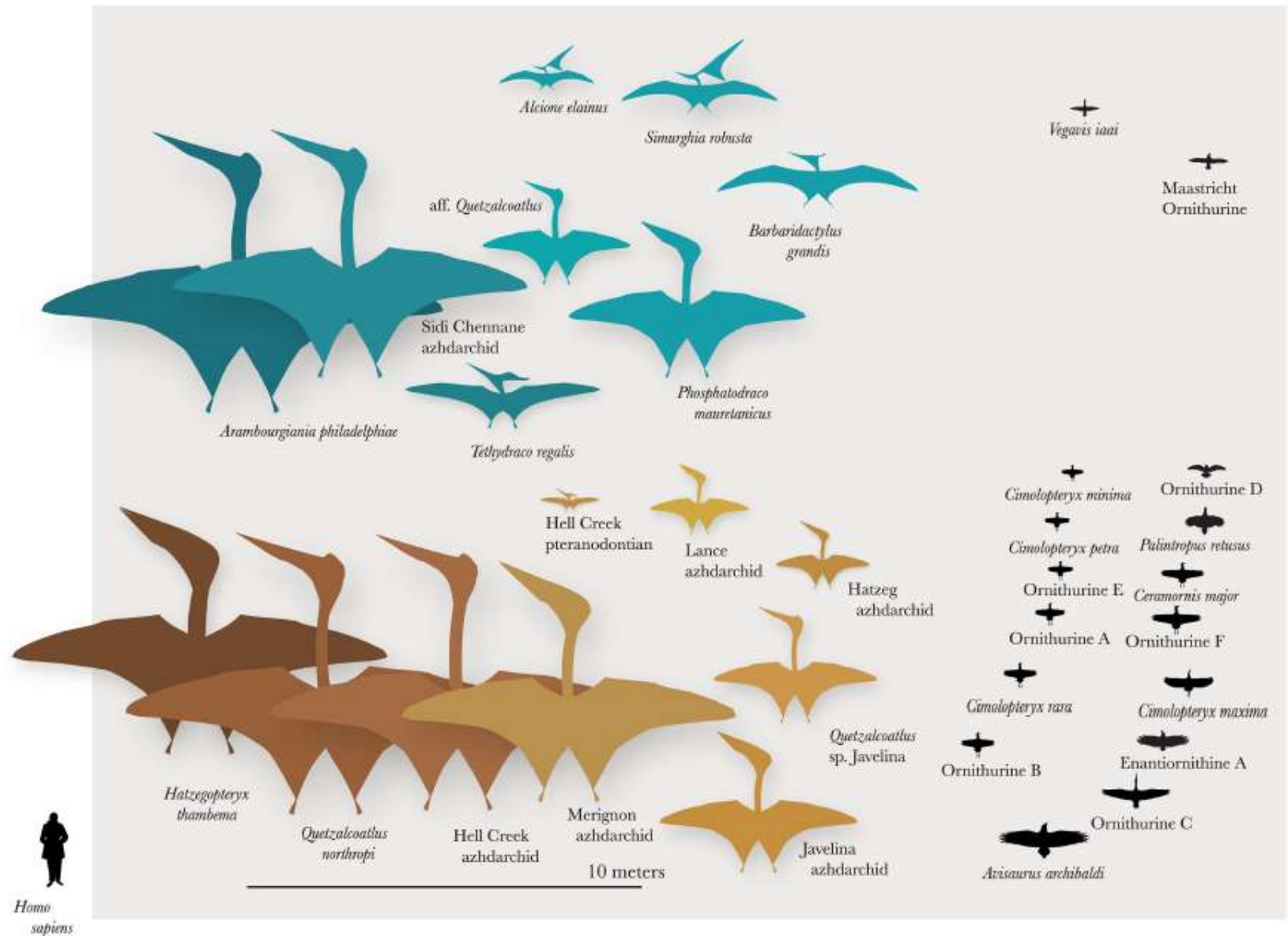


Fig 20. Size disparity of late Maastrichtian pterosaurs and birds. Maastrichtian pterosaurs are larger than coeval birds in both marine (blue) and terrestrial/freshwater (orange) ecosystems. Wingspan estimates for pterosaurs are from [S2 Data](#). Wingspans for terrestrial birds were made using estimated masses from Longrich et al. [74] and the equation for passeriformes from Norberg [75] or from reconstructions based on fossils [76,77].

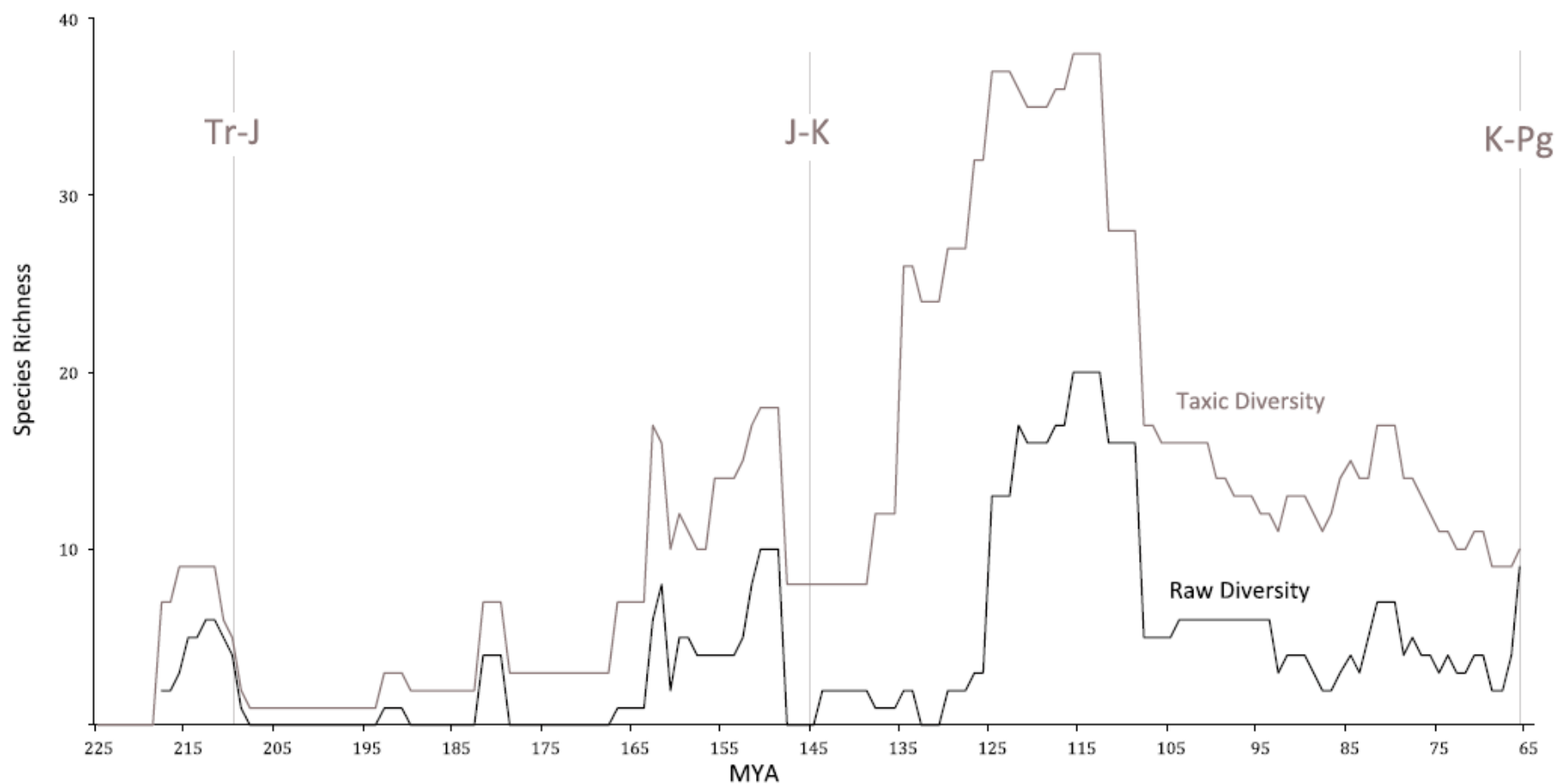


Fig 17. Diversity curve showing taxic (raw) diversity and phylogenetic (with ghost lineages) diversity of pterosaurs over time (millions of years ago [MYA]). Late Cretaceous taxic diversity remains relatively steady up to the Cretaceous–Paleogene (K-Pg) boundary following the mid-Cretaceous diversity drop. The slight decrease in phylogenetic diversity in the Late Cretaceous is the expected result of the Signor-Lipps Effect: ghost taxa cannot be inferred for the Late Maastrichtian because no post-Cretaceous pterosaurs exist to create ghost lineages; here phylogenetic diversity equals taxic diversity. Abbreviations: Tr-J, Triassic-Jurassic; J-K, Jurassic-Cretaceous.

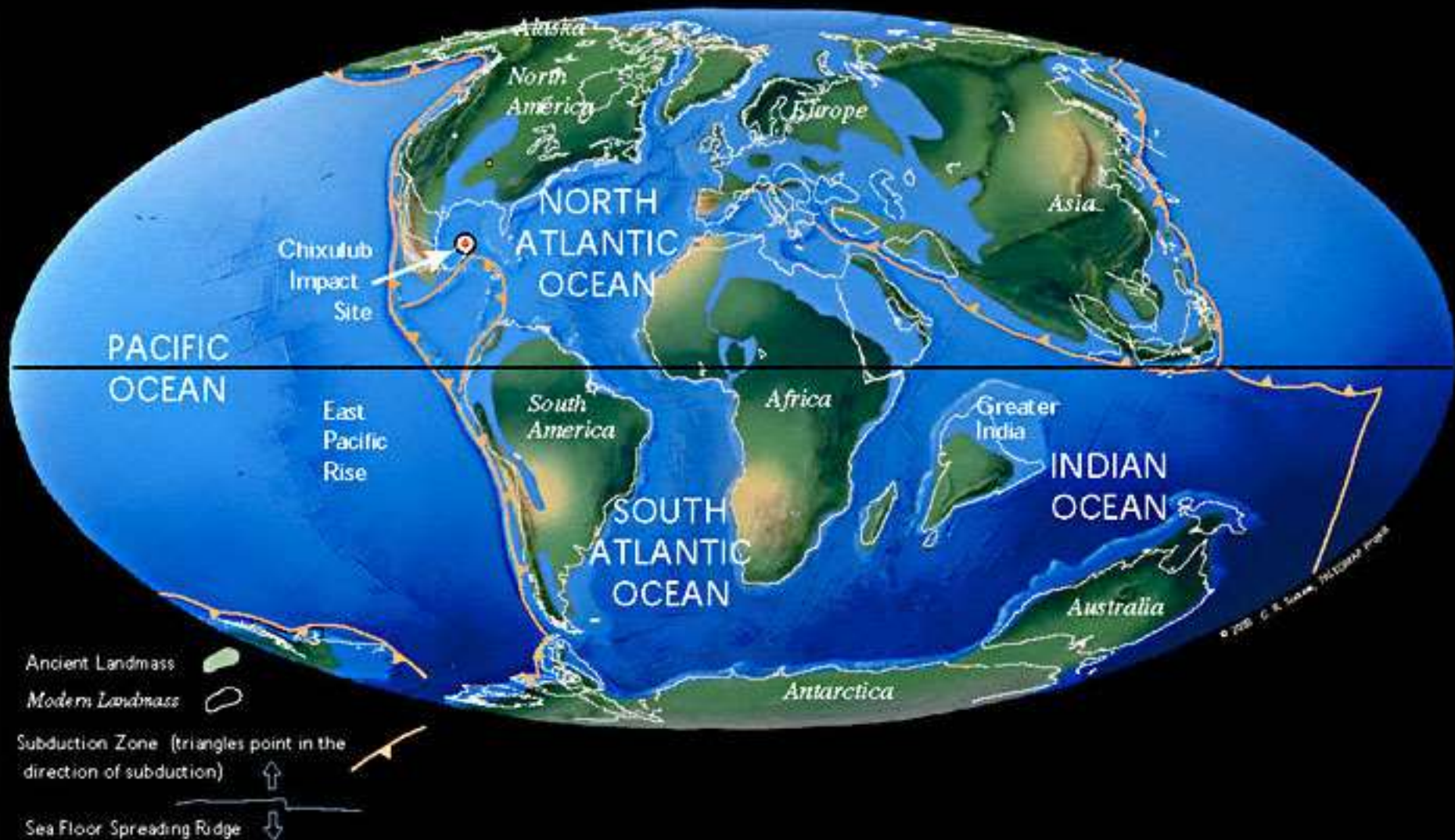


Деканские траппы — мощные лавовые отложения возрастом 65,5–66,5 млн лет, распространенные на обширных территориях в западной и центральной Индии.

В момент мел-палеогенового вымирания происходило еще одно катастрофическое событие, которое тоже может претендовать на роль главной причины кризиса. На территории нынешней Индии разворачивался очередной эпизод траппового магматизма — формирование деканских траппов.

Главный аргумент против ведущей роли траппового магматизма в мел-палеогеновом вымирании: излияние деканских лав началось примерно за полмиллиона лет до вымирания (и до падения метеорита).

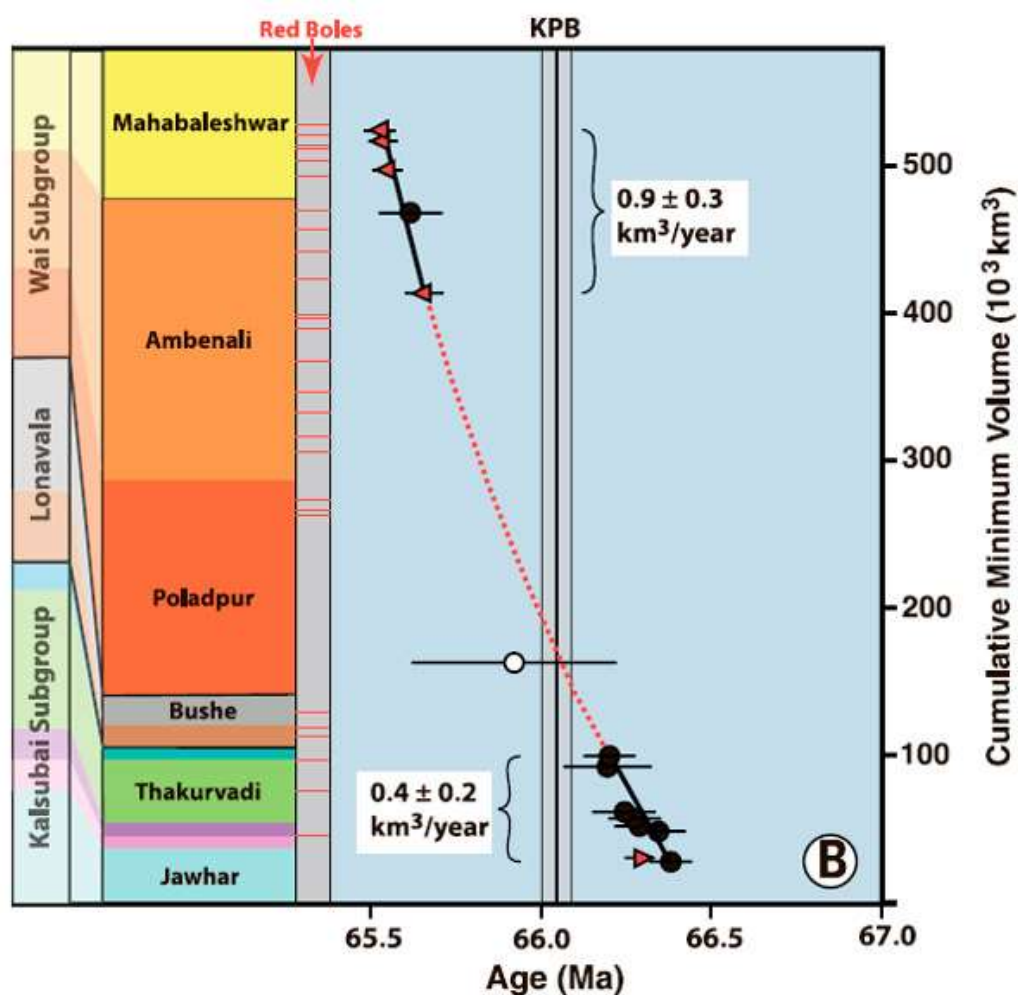
K/T Boundary 66 Ma



Детальное изучение деканских траппов и геофизическое моделирование : между метеоритом, траппами и вымиранием могла быть связь.

Трапповый вулканизм, начавшийся задолго до Чиксулубского импакта по чисто земным причинам (мантийный плюм), мог резко усилиться в результате сейсмического воздействия метеорита.

Энергии импакта было достаточно, чтобы вызвать извержения вулканов по всему миру и активировать уже имеющуюся «горячую точку» траппового вулканизма.



Объем и возраст последовательных слоев деканских траппов. Вся толща (деканская группа) делится на 3 подгруппы (3 этапа вулканизма): Калсубай, Лонавала, Вай. Справа — график, отражающий динамику формирования траппов. По вертикальной оси — кумулятивный объем лавы в тыс. км³. Кружки и треугольники — датированные образцы.

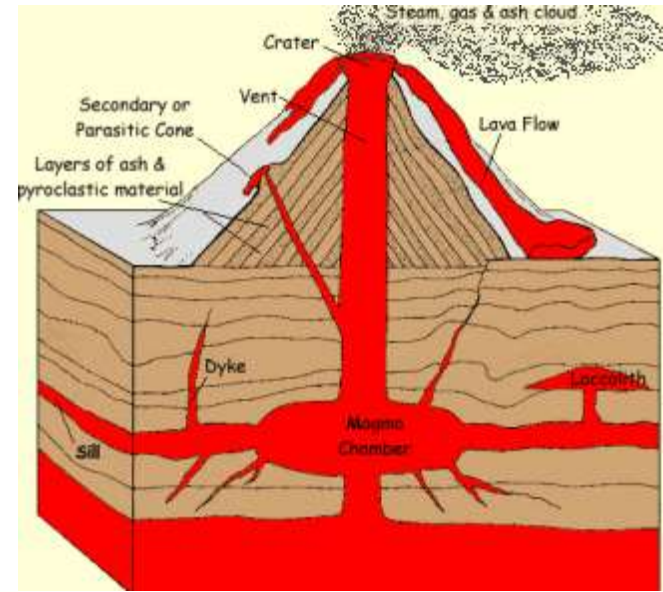
Линия тренда отражает ускоряющийся темп извержения магмы: на начальных этапах (Калсубай) извергалось по 0,4 км³ магмы в год, на поздних (Вай) — по 0,9 км³. Тройная вертикальная линия — рубеж мела и палеогена, совпадающий с падением метеорита (КРВ). Red Boles — прослой красных железистых глин, образующиеся в результате выветривания и окисления магматических пород. Такие прослой свидетельствуют о длительных перерывах между извержениями.

Т.о., после падения метеорита характер вулканизма изменился. Скорость поступления магмы на поверхность увеличилась, извержения стали более прерывистыми и катастрофическими (происходили реже, но каждое сопровождалось излиянием огромных объемов магмы).

Такой режим вулканической активности гораздо опаснее для биоты, поскольку приводит к единовременному выбросу в атмосферу больших количеств вулканических газов.

Трапповый вулканизм продолжался в таком режиме еще полмиллиона лет после рубежа мела и палеогена.





Возможно, сейсмические волны от метеорита изменили характер вулканизма на противоположной стороне Земли.

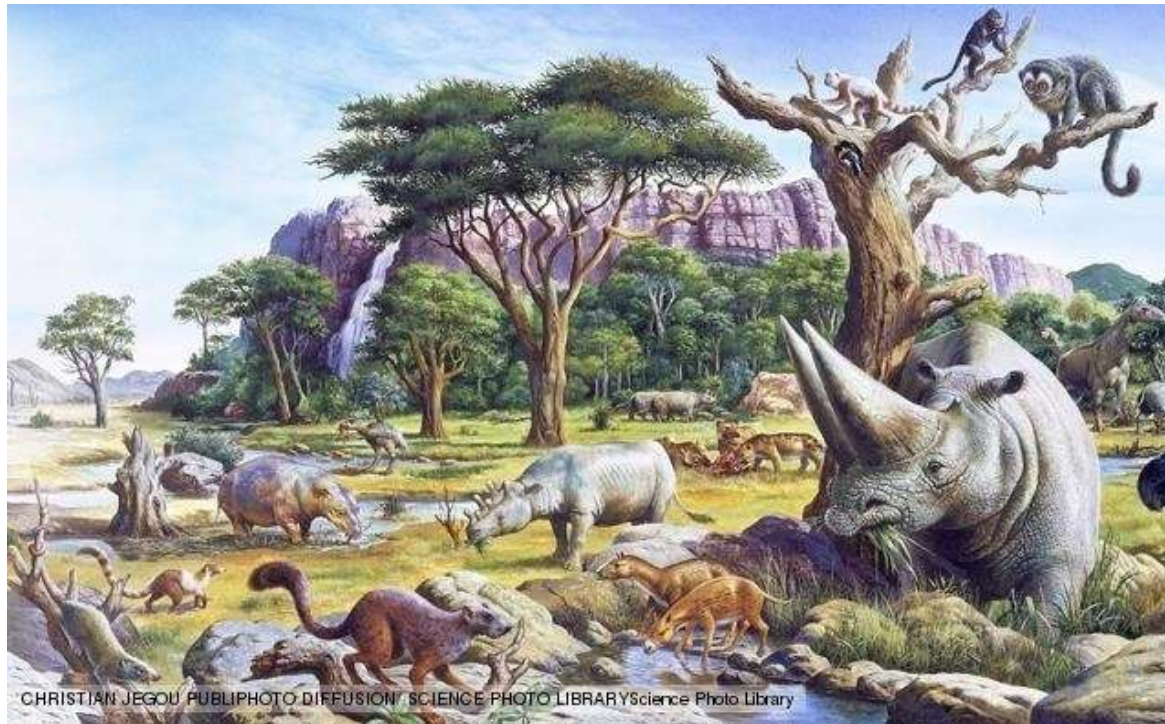
Слияние мелких магматических камер в более крупные. Крупной камере требуется больше времени для «перезарядки», зато и извержение получается более масштабным.

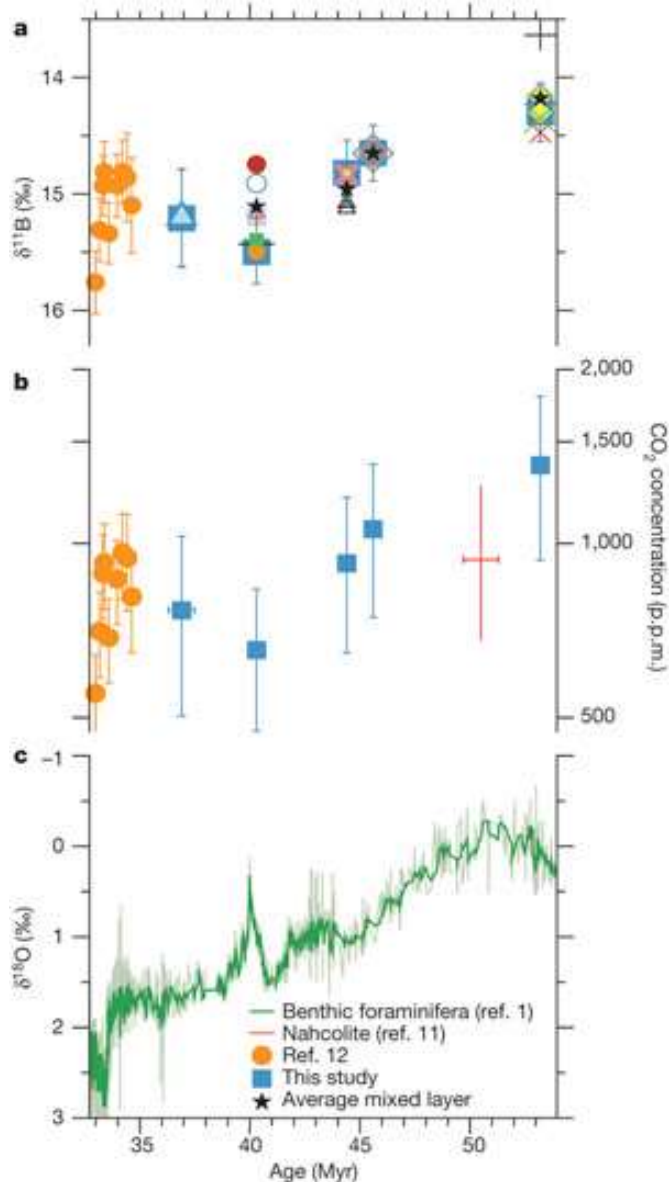
Подтверждается геохимическими данными. В ранних децанских лавах к мантийному веществу примешалась значительная доля вещества земной коры. Напротив, в поздних лавах содержание вещества коры минимально. Значит, на поздних этапах магма встречала меньше препятствий на пути к поверхности и меньше контактировала с породами коры. Сопоставляется с предположением о разрушении перегородок между мантийными камерами.

Renne et al., 2015. State shift in Deccan volcanism at the Cretaceous-Paleogene boundary, possibly induced by impact

Кайнозойская эра

- **Палеоген (66–23)**
- Стремительная диверсификация млекопитающих, птиц. Продолжается начавшаяся в мелу быстрая диверсификация цветковых растений и сопутствующих насекомых (опылителей, фитофагов и др.)
- Климат очень теплый (оптимум 53-51ма), но затем Антарктида отделяется от Южной Америки и начинает покрываться льдом (33-34ма).



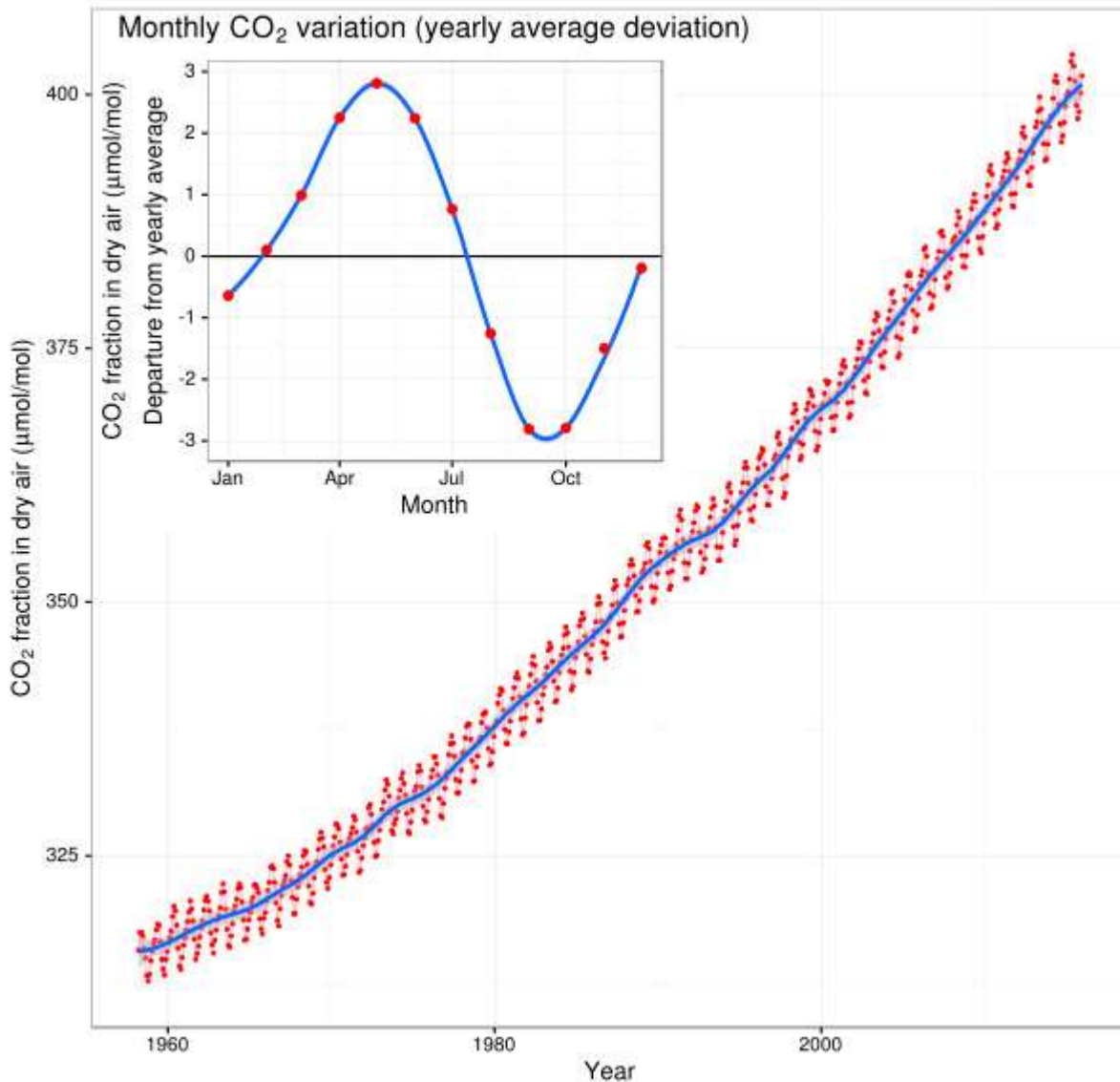


Изотопный анализ раковин ископаемых фораминифер позволил уточнить динамику CO_2 в атмосфере в кайнозое. Во время раннеэоценового климатического оптимума (53–51ма), когда средняя температура на планете на 14° превышала нынешнюю, $[\text{CO}_2]$ была 1400 ppm (частей на миллион). Начавшееся затем похолодание шло параллельно со снижением $[\text{CO}_2]$, которая к началу олигоцена (33–34ма, когда произошло оледенение Антарктиды) уменьшилась вдвое.

$\delta^{11}\text{B}$ в карбонатах отражает кислотность воды; для поверхностных вод она зависит от $[\text{CO}_2]$.

a — соотношение изотопов бора в раковинках мелководных планктонных эоценовых фораминифер; чем выше $\delta^{11}\text{B}$, тем кислее вода; разные значки - разные виды фораминифер. b — реконструированный на основе этих данных уровень CO_2 в атмосфере. c — соотношение изотопов кислорода в скелетах донных фораминифер, которое отражает глобальные колебания климата (чем выше $\delta^{18}\text{O}$, тем теплее климат); по горизонтальной оси — возраст в млн лет. (Anagnostou et al., 2016. Changing atmospheric CO_2 concentration was the primary driver of early Cenozoic climate // Nature.)

Mauna Loa monthly mean CO₂ concentration 1958-2015



Во время раннеэоценового климатического оптимума (53–51ma) [CO₂] была **1400 ppm**.

Для сравнения: доиндустриальный уровень [CO₂] **280 ppm**, современный – **402 ppm**.

До раннеэоценового уровня нам еще очень далеко.

Правда, скорость роста пугающе высокая (2 ppm в год). Нам нужно еще 500 лет, чтобы такими темпами добраться до раннеэоценового уровня CO₂.

календарь событий

- **Неоген (23-2,6).**
- Продолжает холодать.
- Широкое распространение травяных биомов (саванн и степей) с богатой фауной травоядных.
- Появление человекообразных обезьян. 6-7 млн. лет назад - гоминиды.



календарь событий

- **Четвертичный** (2,6 – ныне)
- Оледенение в Северном полушарии.
- Появление и быстрая эволюция *Ното*.
- Вымирание мегафауны на рубеже плейстоцена и голоцена (10-12 тыс. лет назад).

