

Тема: Палеоекологія Девонського періода (416 – 359 млн.р.т.)

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

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Кам'яновугільний	Міссісіпій (Mississippian)	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.
Локховій (Lochkovian)		416 – 411 млн.р.т.	
Силурійський	Прідолі (Pridoli)		440 – 416 млн.р.т.

Розташування континентів в Девонському періоді (за <http://palaeos.com/>):

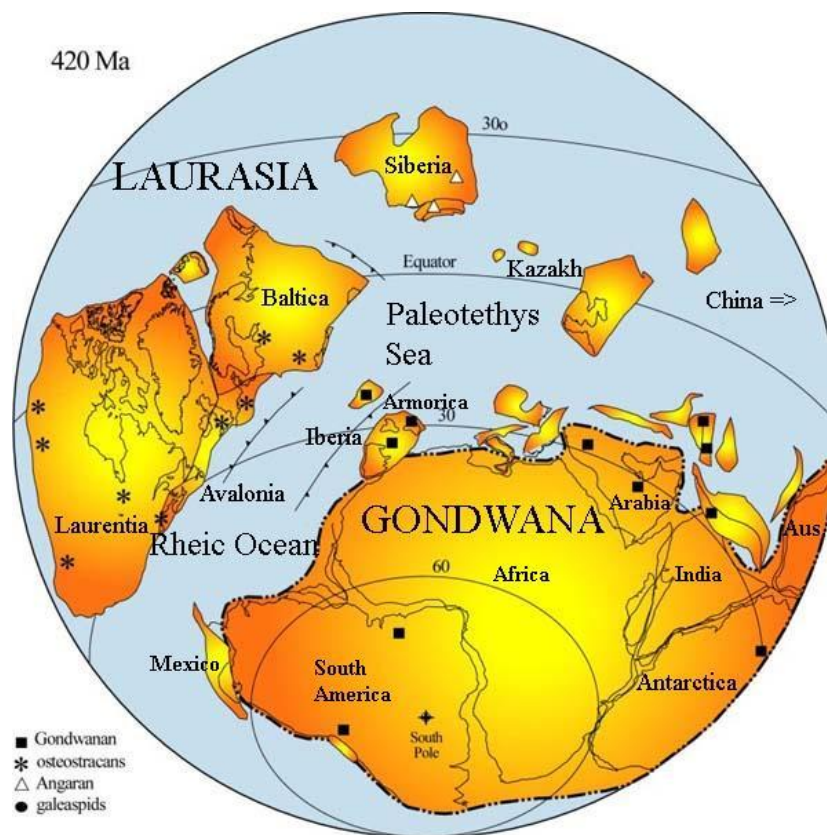
У Кембрії - Силурі мав місце Каледонський цикл гороутворення. Наприкінці Силура - початку Девона материк Лаврентія (Північна Америка + Гренландія) з'єднався з материком Балтикою (сучасна Східна Європа) і з мікроконтинентом Авалонією, що призвело до утворення в районі екватору суперконтиненту Лаврусія (або Єврамерика), до закриття океану Япетус (Japetus) між Лаврентією та Авалонією і до підняття Акадських гір. Сьогодні їх можна бачити в Новій Англії (New England) і Канадських морських провінціях (Canadian Maritime Provinces). Це був пояс з великих гір!



Розташування континентів в Девонському періоді (за <http://palaeos.com/>).

В Девонському періоді Гондвана (включаючи територію сучасної Південної Європи) розташовувалась в Південній півкулі і повільно рухалась на північ. Акадська орогенія (Acadian Orogeny) тривала весь Девон, що супроводжувалось високою вулканічною активністю в регіоні Аппалачів, а Скандинавська орогенія (Scandian Orogeny) мала місце в регіоні материка Балтики в ранньому Девоні. 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.

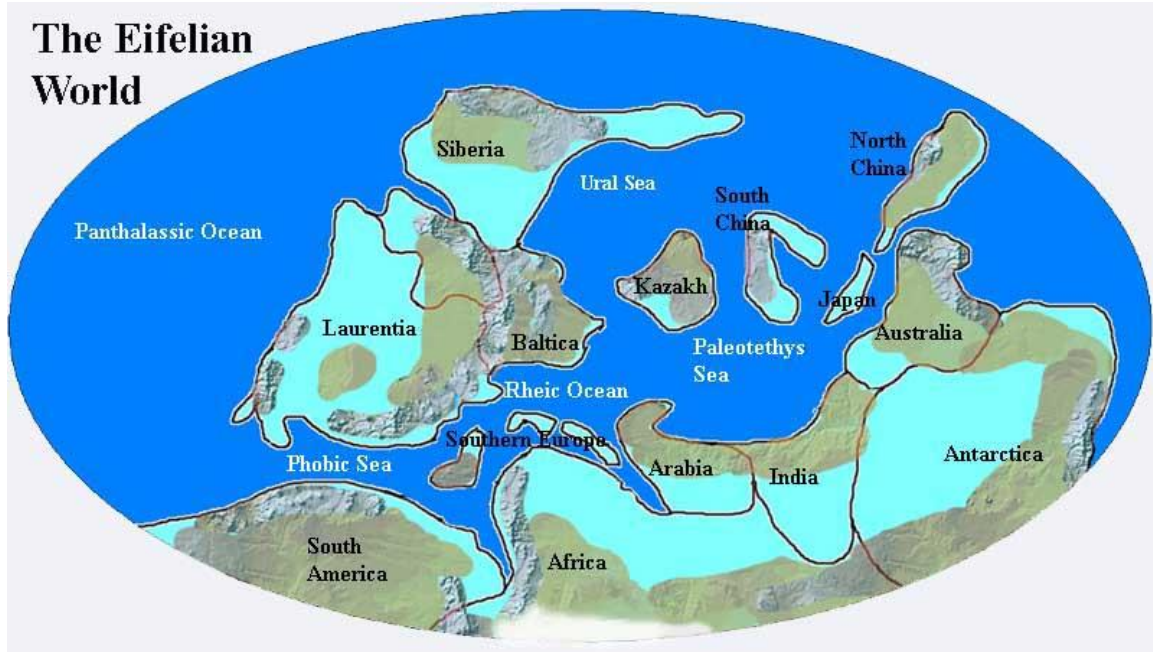


Розташування континентів наприкінці Силуру – початку раннього Девона (за <http://palaeos.com/>).

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.

В середньому Девоні у Північній Америці Акадська орогенія майже завершилась. Гори на сході і півдні були дуже великі (як Анди сьогодні). Однак, вулканізм в Акадських горах завершився. На заході продовжували формуватись вулканічні острови і приєднуватись до Північно-Американського кратону. Хоча і цей процес наближався до завершення. На півночі Лаврентії сформувались невеликі масиви суші, які з'явилися між Лаврентією і Сибіром, включаючи частину Канадської Арктики і Аляскинський Північний Скат (Slope). Європейська сторона Лаврусії (Лаврентія + Балтика) була більш активною і Каледонський пояс, що простягнувся між Гренландією і Шотландією, періодично був активним. При цьому

велика частина цієї активності була результатом градуального повороту проти годинникової стрілки Лаврентії на віддалення від Балтики.



Розташування континентів в середньому Девоні (Ейфелій, 398 - 392 млн.р.т.) (за <http://palaeos.com/>).

У складі Гондвани Південна Америка продовжувала повільне обертання за годинниковою стрілкою, що призводило до закриття моря Фобоса (Phobic Sea). Є дані про падіння боїда (астероїда) середнього розміру в зоні Рейського океану наприкінці Ейфелію. В Ейфелії був дуже низький рівень моря. Палеотетис став мілким, що створювало широкий міграційний шлях, по якому морська і прісноводна біота сходу Гондвани могла поширюватись на захід Гондвани. Таким чином, в Ейфелії почав порушуватись ендемізм ранньо-Девонських хребетних.

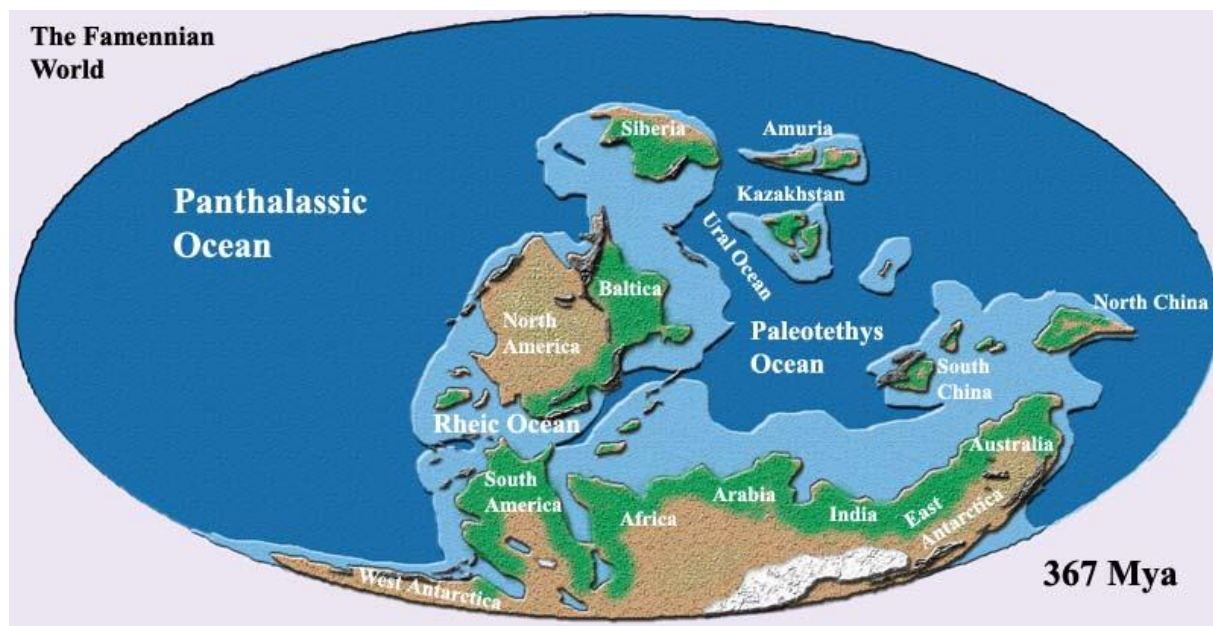
В Девонському періоді платформи Сибіру, Казахстану і Лаврусії почали зближуватись і зміщуватись на північ. Гондвана розгорнулася за годинниковою стрілкою і теж почала рухатись на північ. В результаті: а) в середньому Девоні з'єдналися шельфи Сибіру і Лаврусії, що призвело до підйому високих гірських 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/>).

В Девонському періоді піднялись високі гори: на півдні Лаврентії - Аппалачі, на заході Лаврентії - Кордильєри, на півночі - Елсмірські гори (Ellesmere) і т.н. *NB! Наприкінці Девона почався Герценський цикл гороутворення, який тривав до кінця Пермського періоду. Одночасно зі сходженням континентів відбувалось поступове закриття морського сполучення між Рейським (Rheic) океаном і океаном Палеотетис (Paleo-Tethys).



Розташування континентів в Фаменську епоху, пізній Девон, 367 млн.р.т. (за <http://palaeos.com>).

Клімат і зміни рівня моря в Девонському періоді

Загальні кліматичні тренди в Девонському періоді. Середина Девона характеризувалась інтенсивним вулканізмом. Зростання напруги стиснення в земній корі сприяло збільшенню температури навколишнього середовища в середньому Девоні. Девонський температурний максимум - це один з чотирьох температурних піків в Фанерозої, які утворюють кліматичні макроцикли, пов'язані, ймовірно, з проходженням Сонячної системи через диск Галактики. В середньому-пізньому Девоні в результаті тектонічних рухів земної кори піднялися високі гірські системи, що зменшило напруження стискання в Земній корі і сприяло зниженню температури навколишнього середовища.

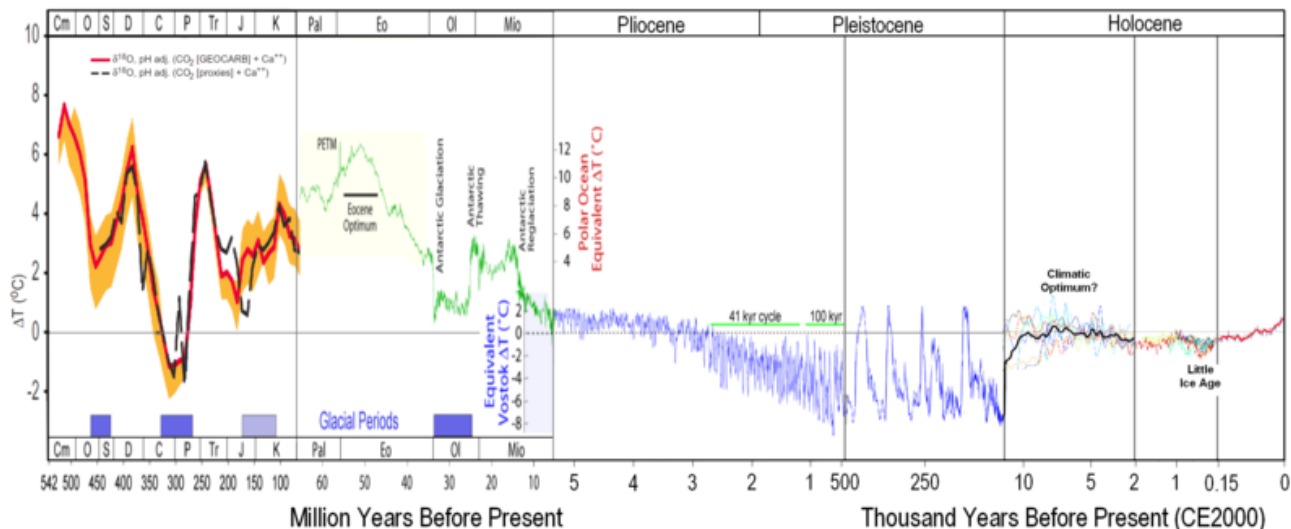
Однак, зниження температури було більш різким, ніж за умови лише послаблення інтенсивності вулканізму і зменшення напруг стискання в земній корі. Причиною різкого падіння температури, вочевидь, було те, що: а) з'єднання шельфів Гондвани і Лавруссії порушило глибинний теплоперенос між теплим океаном Палеотетис 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 суперматерику 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). Однак, субтропічна зона розширилась до 60⁰

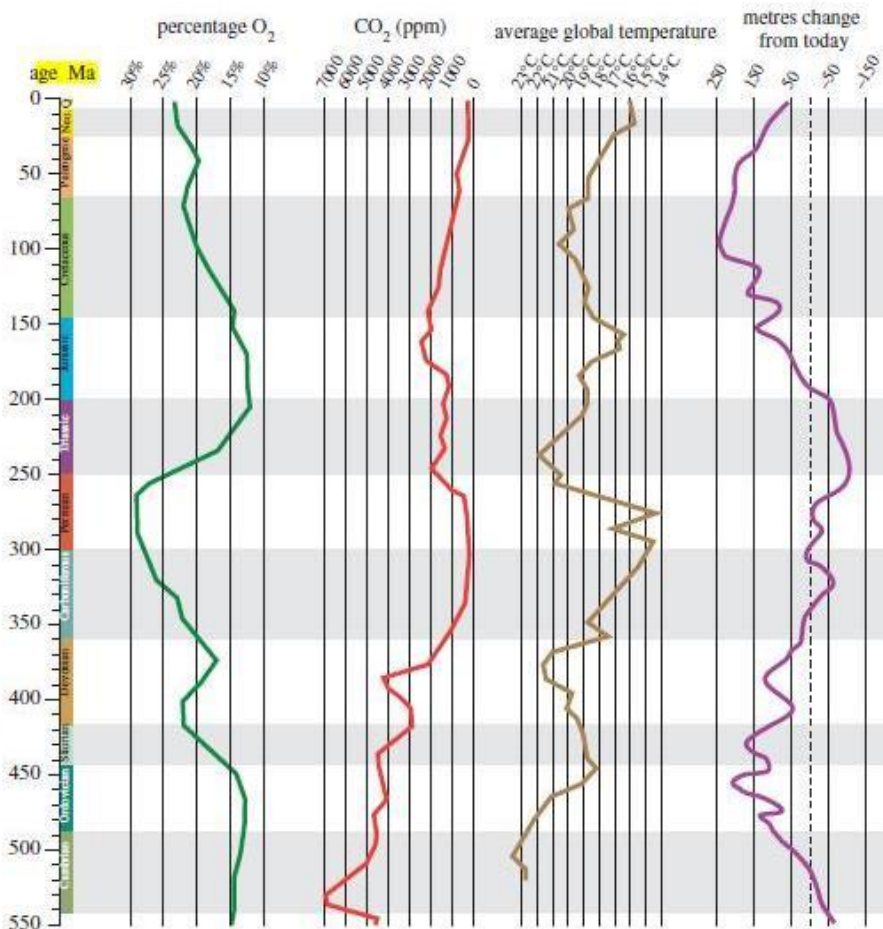
північної широти, що призвело до відступу північної помірної зони. Таким чином, хоча частина півдня стала холоднішою - частина півночі стала більш теплою (правда, ця частина в ті часи мала незначну кількість континентів). Таким чином, наприкінці Девонського періоду простого планетарного охолодження не було (за Palaeos.com).

Temperature of Planet Earth



Зміни температури навколишнього середовища на Землі за останні 542 млн.р. По осі ОУ - середні температури; по осі ОХ - час, (млн. років - з Кембрію по Неоген; тис. років - Антропоген) (http://evolv.ho.ua/All_palaeotemps.png).

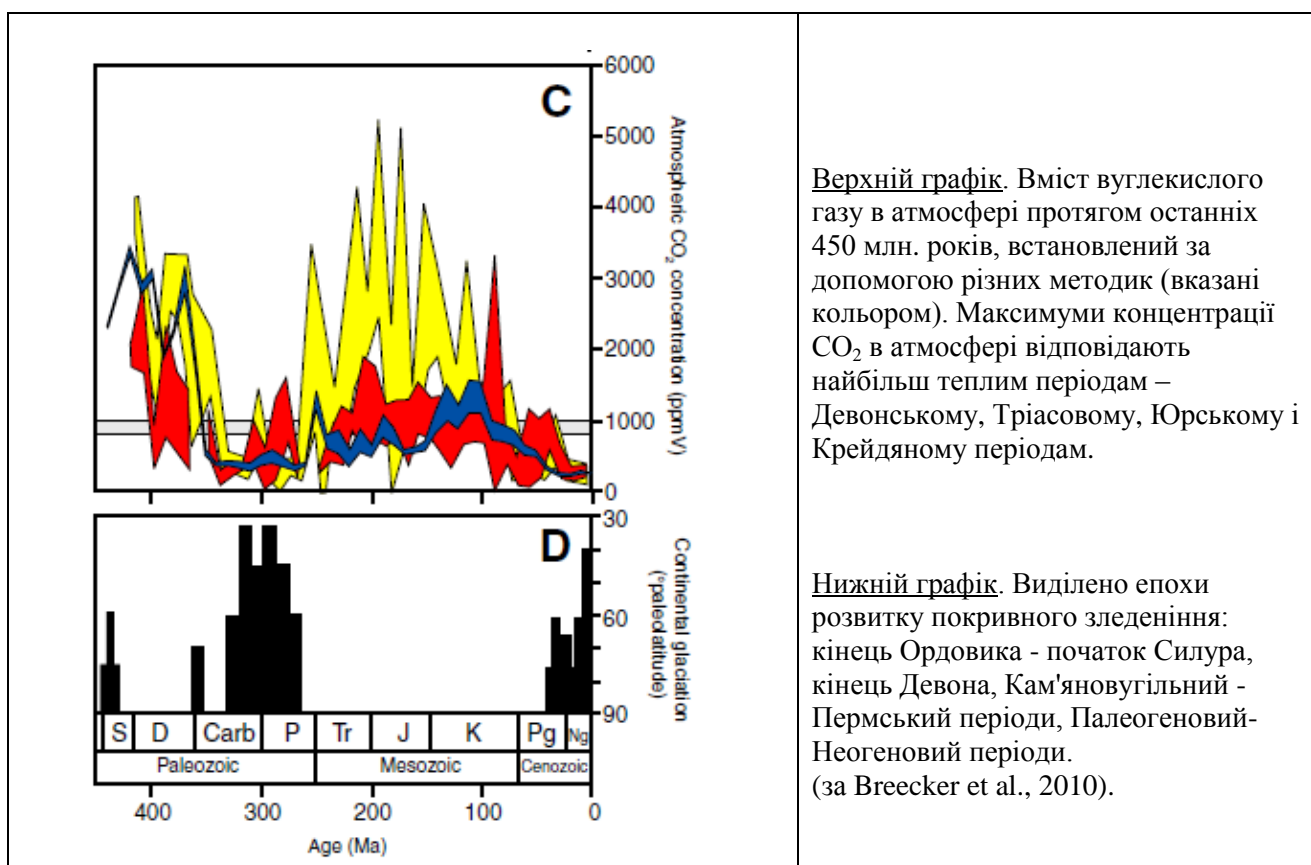
3670 M. J. Benton *Review. Origins of modern biodiversity on land*



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).

Концентрація вуглекислого газу. Концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі в середині Девона була високою - 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 - призвело до похолодання (Algeo et al., 2001). 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.



Верхній графік. Вміст вуглекислого газу в атмосфері протягом останніх 450 млн. років, встановлений за допомогою різних методик (вказані кольором). Максимуми концентрації CO₂ в атмосфері відповідають найбільш теплим періодам – Девонському, Триасовому, Юрському і Крейдяному періодам.

Нижній графік. Виділено епохи розвитку покривного зледеніння: кінець Ордовіка - початок Силура, кінець Девона, Кам'яновугільний - Пермський періоди, Палеогеновий-Неогеновий періоди. (за Breecker et al., 2010).

Рівень кисню. 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 (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). В середньому-пізньому Девоні в морях була зареєстрована серія аноксичних подій.

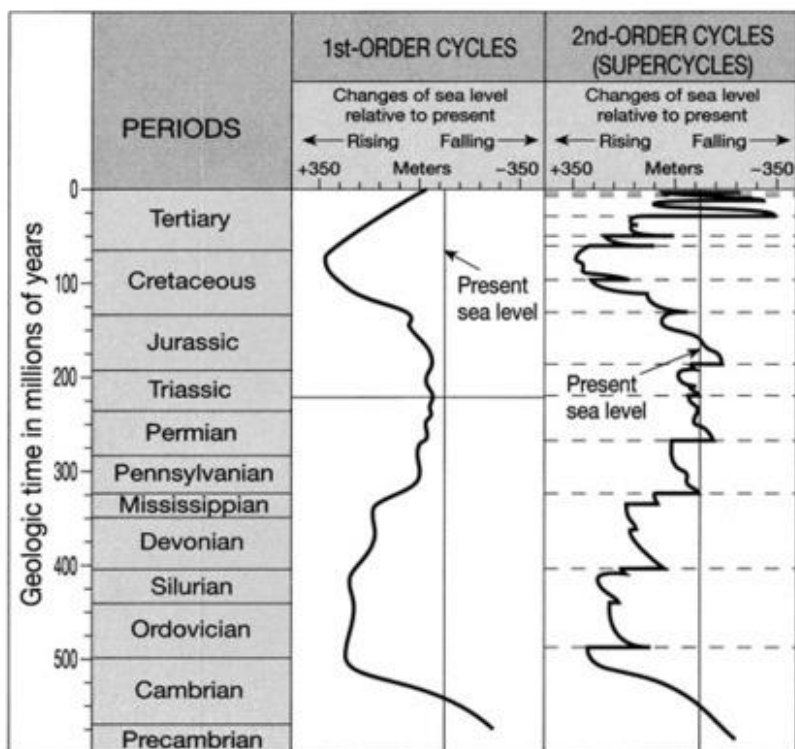
Аноксії в океанах в середньому-пізньому Девоні (за <http://palaeos.com/>). В геологічному літописі середнього-пізнього Девона в морях відзначена серія аноксичних горизонтів, яка почалась в Живетській епоху. Ця серія свідчить про багаторазовість

аноксичних подій в морях відповідних епох. Остання з цих подій відома як Хангенберзька подія (Hangenberg event), 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. В цей же час був безпрецедентно низький рівень кисню в атмосфері. А оскільки кисень погано розчиняється у воді - то до води його надходило ще менше, ніж було в атмосфері. Слід відзначити, що у дводишних риб дихання повітрям з'явилося саме в середньому Девоні.

Океанічна циркуляція і рівень моря (за Palaeos.com). Більшу частину Девона Південна Америка була вкрита мілководними морями. Широкий зв'язок між екваторіальним Палеотетисом 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.

В цілому, в ранньому Девоні рівень моря був низьким, що призводило до відокремлення мілководних басейнів і сприяло видоутворенню у живих організмів. В середньому-пізньому Девоні рівень моря різко підвищився, що спричинило біоінвазії чужорідних видів до сусідніх акваторій і призвело до зниження видової різноманітності аквальних екосистем. Наприкінці Девону рівень моря різко знизився, що викликало осушення мілководних морів і стало однією з причин пізньо-Девонського тзв. Хангенберзького масового вимирання біоти.



Зміни рівня моря в Девонському періоді (за http://geophysics.eas.gatech.edu/classes/Geophysics/misc/pics/SeaLevel_TM_c1-20_sm.jpg).

Циркуляція повітряних мас. В Девоні Південна Америка почала рухатись на північ і опинилась поза зоною південної полярної повітряної циркуляції і увійшла в зону, де вітри дули зі сходу на захід (тобто замість теплого 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.

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 (високі температури + змив континентальних біогенних хімічних елементів в воду) (за <http://palaeos.com/>).

Клімат та рівень моря в ранньому Девоні (за Palaeos.com). Рівень моря наприкінці Силура знизився і залишався досить низьким протягом раннього Девона. Рівень кисню був досить високим. У підсумку - прибережні води були добре аеровані. В цілому, клімат був холоднішим, ніж в більш пізні епохи (за <http://palaeos.com/>).

Клімат та рівень моря в середньому Девоні. В Ейфелії повільно почав зростати рівень моря. Посилення вулканізму, ріст напружень стискання в земній корі та рух Гондвани на північ – всі ці фактори сприяли підвищенню температури. Посилилась кліматична стратифікація: тобто температурні відмінності між полярними і екваторіальними регіонами зросли. Хоча більша частина континентів була посушливою - 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/>).

Клімат та рівень моря в пізньому Девоні. Фраснійська епоха пізнього Девона була часом подальшого зростання рівня моря. 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 (Kellwasser Event).

Келвассерська подія (приблизно, 375 млн.р.т.) знищила більшу частину морської біоти (в основному - постраждали нижчі таксони; на вищі таксони ця подія вплинула слабо). Проте, згідно даних інших дослідників, це було не масове вимирання, а масова зміна фаун. Келвассер розтягнувся в часі: тобто це була тривала подія, яка, однак, закінчилась геогоризонтом вимирання, схожим на шторм або цунамі.

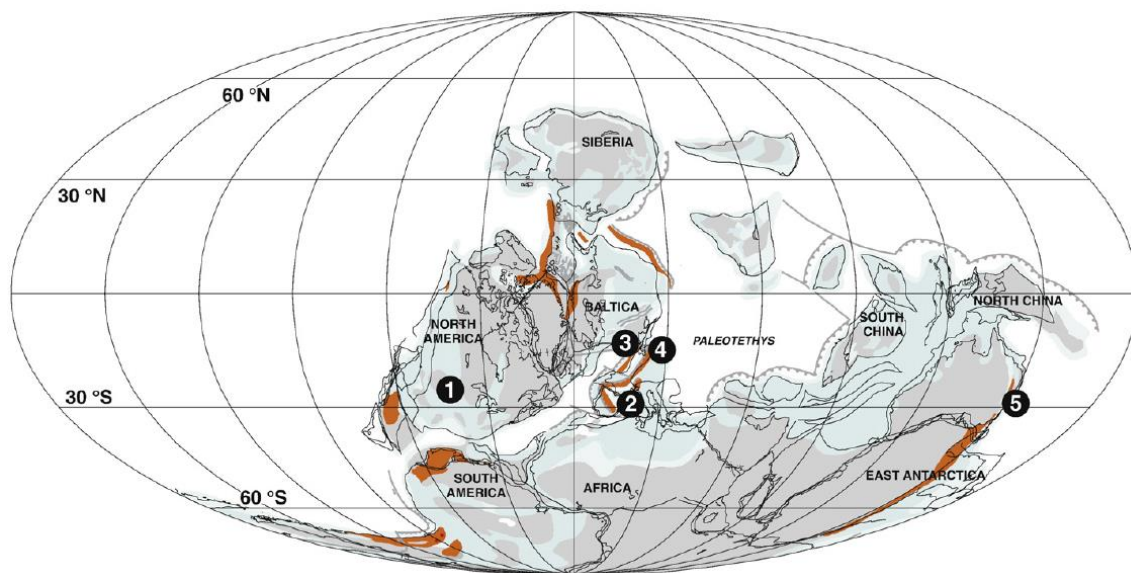
Наприкінці Фраснійської епохи зміни навколишнього середовища торкнулись усіх екосистем Землі. Серед таких змін – різке зниження температури навколишнього середовища, аноксія (відсутність кисню) в океанах. Вважають, що причиною пізньо-Фраснійських аноксій в океанах стала евтрофікація води та її водоростеве цвітіння. Крім того, після різкого підйому води - несподівано відбулось різке зниження рівня моря, що висушило мілководні моря і замінило м'який морський клімат на жорсткий континентальний клімат. У підсумку, всі ці події викликали одне з найбільш масових вимирань в історії життя на Землі. Серед вимерлих груп - багато морських організмів і, зокрема, коралові рифи з усіма їх мешканцями. *NB! Ця асоціація між організмами-рифобудівниками - водоростями, строматопороїдами і кораловими поліпами - сформувалась в Ордовіку і проіснувала до кінця Девона, тобто майже 130 млн. років без будь-яких проблем і раптом - несподівано зникла.

Після Келвассера в Фаменському столітті продовжилось глобальне падіння рівня моря, спричинене гляціацією півдня Гондвани (з реверсіями рівня моря, які, як вважають,

були викликані таненням льодовиків під час інтергляціалів) (за <http://palaeos.com/>). В пізньому Фаменії, приблизно 365 млн.р.т., відбулось ще одне масове вимирання біоти – т.зв. Хангенберзька подія, яку пов'язують з аноксією в океанах і посухами на суші, спровокованими різким падінням рівня моря.

Зміни клімату в пізньому Девоні пов'язані з астрономічними циклами. De Vleeschouwer D. з колегами (2013) досліджували кореляцію між змінами клімату в пізньому Девоні і змінами астрономічних параметрів. Так, в пізньому Девоні межа між Фраснійською і Фаменською епохами характеризувалась одним з найбільш спекотних кліматів в Фанерозойській історії Землі, а на кордоні між Девоном і Карбоном - відбувся перехід від парникових умов до льодовикової епохи. Дослідження показують, що обидва згадані вище інтервали пов'язані зі зміною ексцентриситету земної орбіти (тобто віддаленістю орбіти Землі від Сонця). Крім того, в інтервалі Фаменська епоха (пізній Девон) - Тоурнасій (ранній Карбон) виявлені літологічні варіації, пов'язані як зі змінами ексцентриситету, так і зі змінами прецесії Земної орбіти. При цьому відкладення Фаменської епохи характеризуються декількома різко-аноксичними інтервалами. Дослідження, проведені авторами роботи, показали, що ці аноксичні інтервали склали 2,2 і 2,4 млн. років, відповідно, що свідчить про чіткий зв'язок між довго-періодними (понад 2,4 млн. років) циклами ексцентриситету і розвитком аноксичних горизонтів в депозитах пізнього Девону. Вважається, що ці аноксичні горизонти формувались в умовах трансгресії океанів, коли екстремально великі значення показників ексцентриситету Земної орбіти промотували колапс маленьких континентальних покривних зледенінь в самих південних широтах західної Гондвани (за De Vleeschouwer et al., 2013).

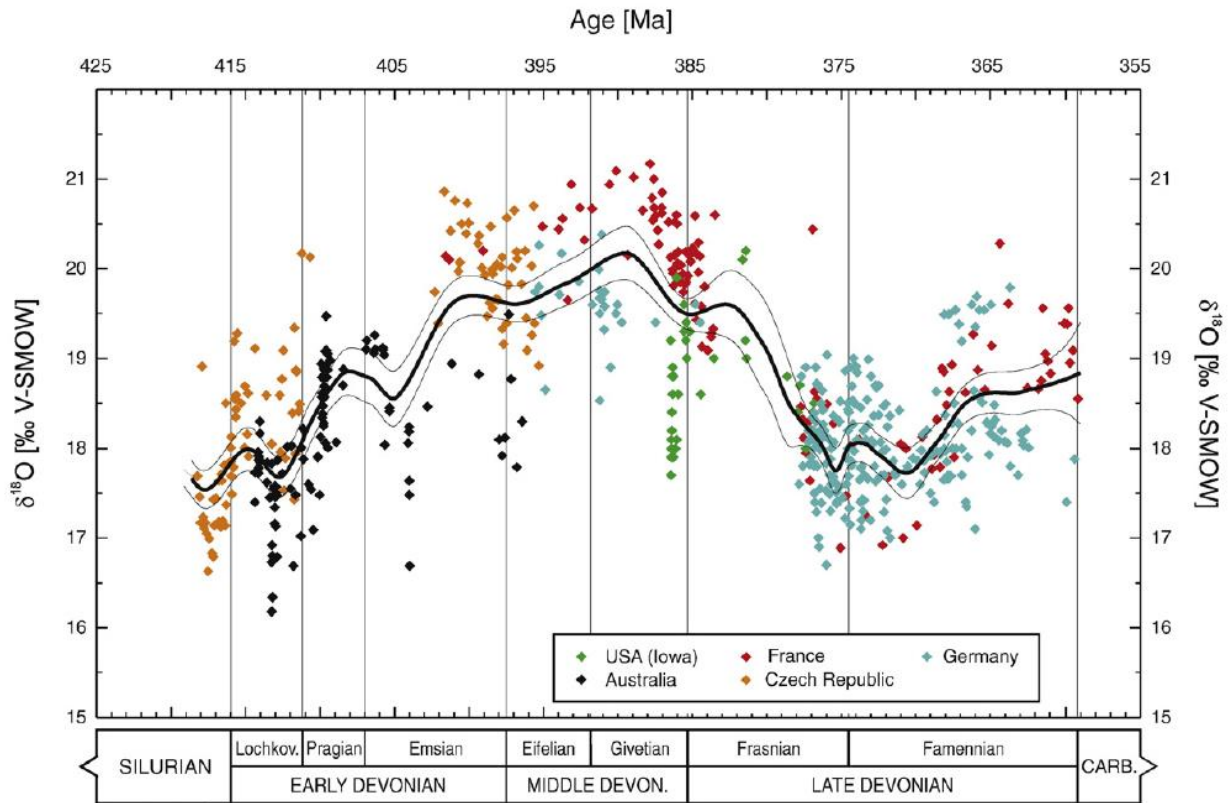
***Протиріччя в оцінці Девонського клімату за результатами різних дослідницьких груп.** Joachimski M.M. з колегами (2009) для реконструкції палеотемпературної історії Девонського періоду проаналізували ізотопну композицію кисню в апатитах 639 зразків конодонтів, знайдених на території Європи, Північної Америки та Австралії.



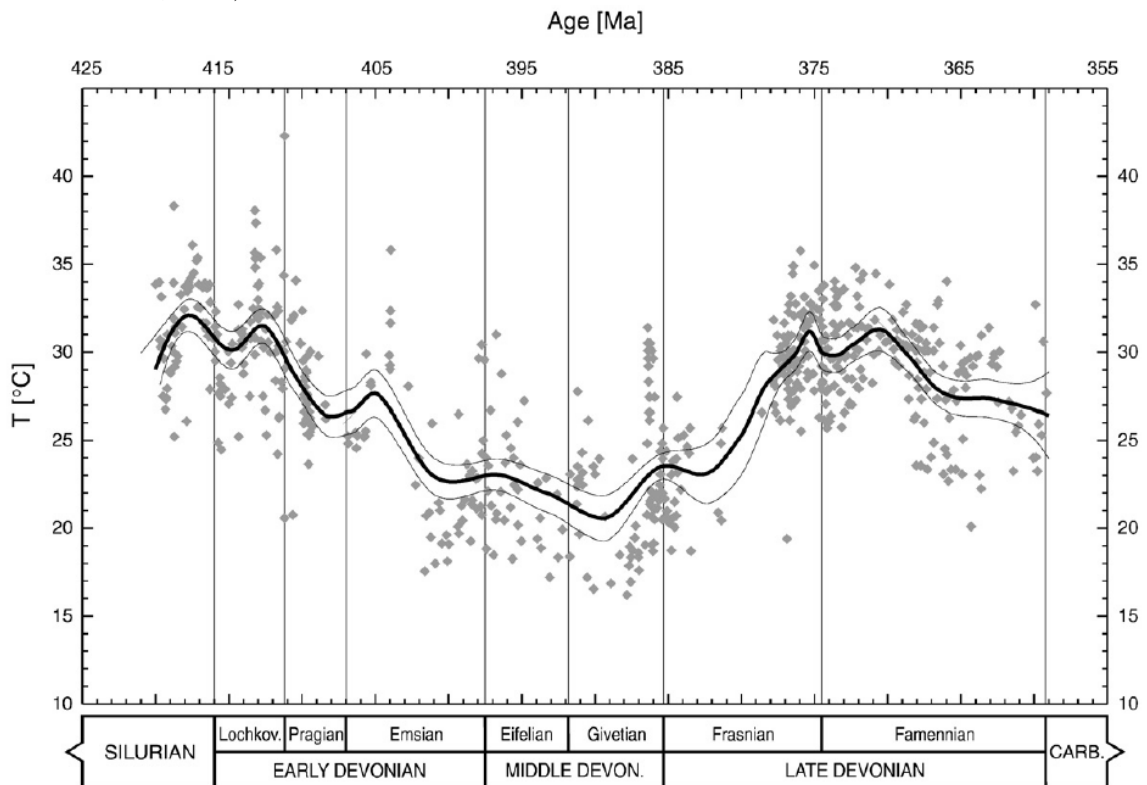
Палеогеографічна реконструкція розташування континентів для середнього - пізнього Девону. На карті вказані місця відбору зразків викопних конодонтів: 1 - Йова; 2 - Франція; 3 - Німеччина; 4 - Чехія; 5 - Австралія (за Joachimski et al., 2009).

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°C. Тренд похолодання почався в Празі (410 млн.р.т.), який характеризувався

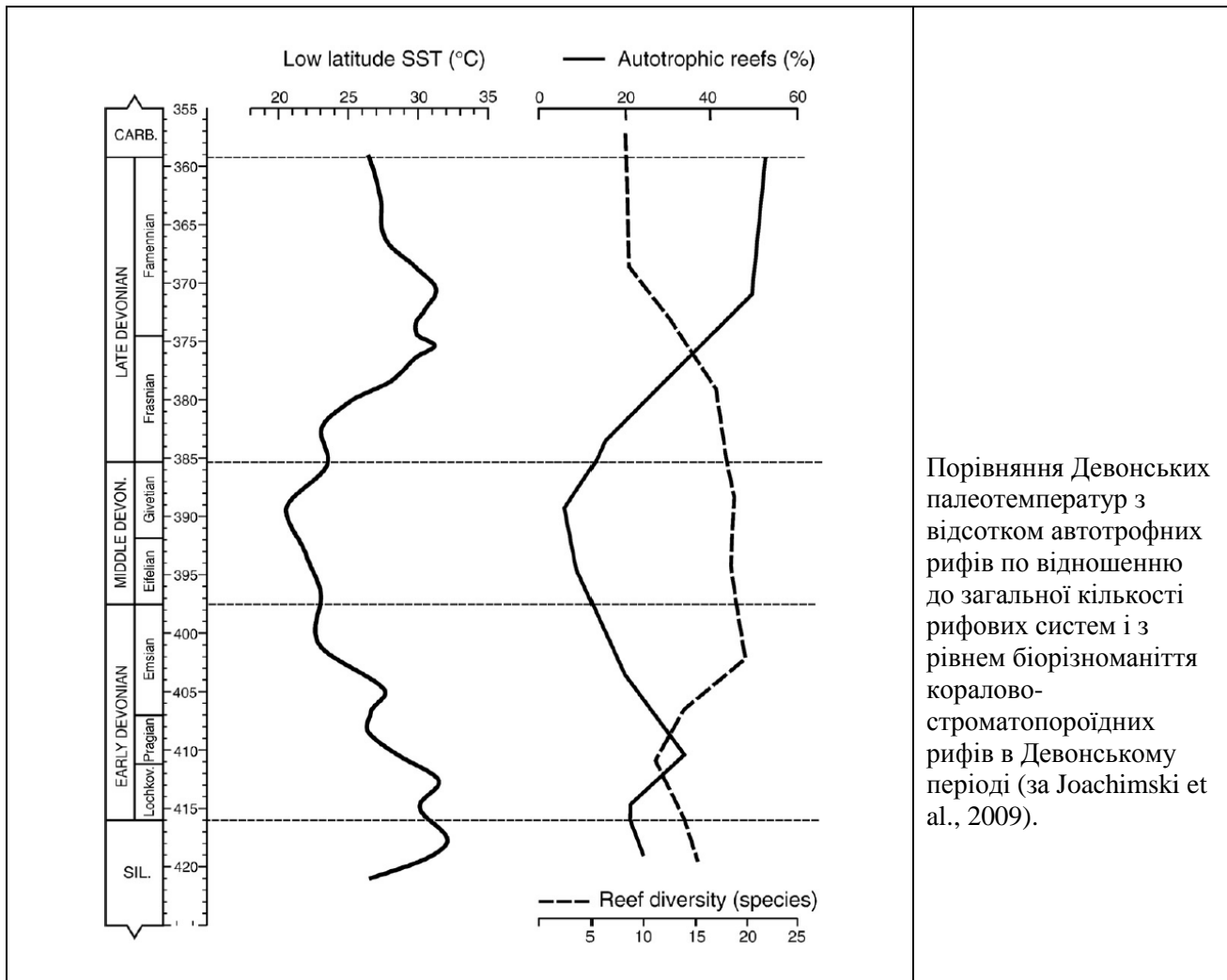
проміжними температурами близько $+23^{\circ}\text{C}$ $+25^{\circ}\text{C}$. Протягом Фраснійської епохи (383 - 375 млн.р.т.) температури знову підвищились до $+30^{\circ}\text{C}$ на кордоні між Фраснійською і Фаменською епохами (375 млн.р.т.). Протягом Фаменської епохи (375 - 359 млн.р.т.) температура поверхневих вод дещо знизилась.



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).



Порівняння Девонських палеотемператур з відсотком автотрофних рифів по відношенню до загальної кількості рифових систем і з рівнем біорізноманіття коралово-строматопорідних рифів в Девонському періоді (за Joachimski et al., 2009).

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.

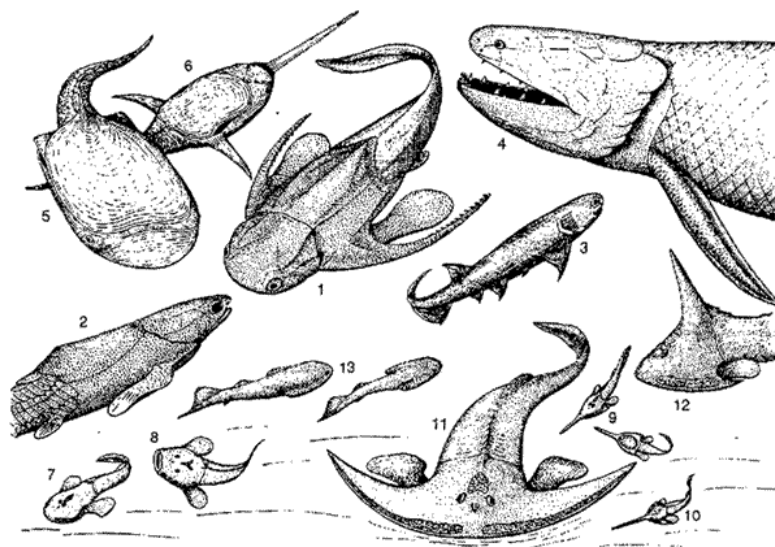
Біота Девонського періода

Ендемізм фаун раннього Девону. В ранньому Девоні води Сибіру були заселені амфіаспідами (amphiaspids) і іншими гетеростраками (безщелепними рибоподібними тваринами). У водах Лаврусії - домінували остеостраки (теж - безщелепні рибоподібні). Безщелепні хребетні Гондвани були представлені галеаспідами (galeaspids) і щелепноротими рибами. Скам'янілості щелепноротих риб вперше були виявлені в Силурі (Людлоу - Прідолі) 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 південного півострова Лаврентія (США південь) 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 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/>).



Хребетні раннього Девона. Щелепнороті риби: плакодерми (1 – *Dicksonosteus*, 2 – *Sigaspis*); акантоди (3 – *Mesacanthus*); поролепіформи (porolepiformes) (4 – *Porolepis*). Безщелепні рибоподібні: гетеростраки (5 – *Zascinaspis*, 6 – *Doryaspis*); остеоостраки (7 – *Norselaspis*, 8 – *Gustavaspis*, 9 – *Belonaspis*, 10 – *Boreaspis*, 11 – *Parameteroraspis*, 12 – *Machiaraspis*) та телодонти (thelodonts) (13 – *Turinia*). Ця фауна відрізнялась від Силурійської більшими розмірами деяких груп (1, 4, 11), які могли досягати 1 метра в довжину. Ці хребетні мешкали в прикордонних зонах акваторій (бухта, естуарії, дельта і т.н.) (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);

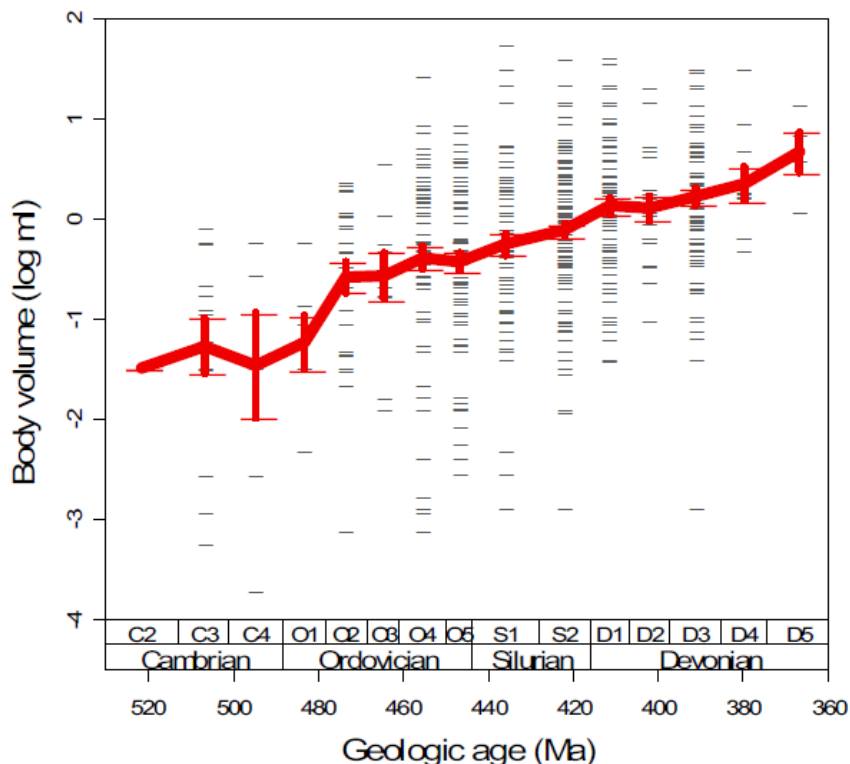
б) висока радіоактивність навколишнього середовища (іонізуюче випромінювання є мутагеном само по собі + накопичення полонію в клітинах запускає в них програму гіпермутагенеза);

в) обміління водойм 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).

Морські фауни Девона

Брахіоподи. У Фраснійську епоху пізнього Девону брахіоподи, як і амоноїдеї, і риби, - характеризувались космополітним розповсюдженням. Вважають, що близьке сходження континентів дозволило цим морським мешканцям розселитись по всій Земній кулі (континентальні шельфи - а це мілководна частина океанів - з'єднались в результаті дрейфу континентів, що і забезпечило космополітизм морської фауни). Протягом пізньої Фраснійської епохи швидкість диверсифікації брахіопод різко знизилась і досягла свого мінімуму на кордоні Фрасній - Фамен. Крім того, багато груп вимерло. Організми, які пережили Фраснійсько-Фаменське вимирання, - стали домінантами в екосистемах в наступні 60 млн. років. Після Фраснійсько-Фаменського вимирання, зокрема, серед брахіопод - домінувати почали два карликових види (т.зв. ліліпутний ефект масових вимирань біоти). Почався процес інтенсивної редиверсифікації брахіопод (за <http://palaeos.com/>).

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.

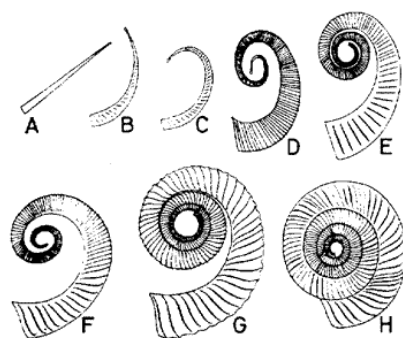


Збільшення розмірів тіла у Кембрійських - Девонських брахіопод. По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - розмір тіла брахіопод, log ml (за Novack-Gottshall & Lanier, 2008).

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 родин 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).

Амоноідеї. 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.

Амоноідеї з'явилися несподівано на початку Емського століття, приблизно 407 млн.р.т. протягом 1 млн. років. За фосиліями можливо навіть відстежити морфологічну сукцесію 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/>).

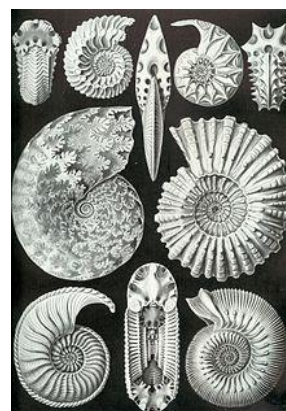


Морфологічна сукцесія раковин амоноідей: A – *Lobobactrites*, B-C – *Cyrtobactrites*; D-F – *Anetoceras* (*Anetoceras*), G-H – *Anetoceras* (*Erbenoceras*) (за <http://palaeos.com/>).

*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.



Реконструкція зовнішнього вигляду головоногого молюска з підкласу амоноідеї (за [https://ru.wikipedia.org/wiki.../File:Ammonit2.jpg](https://ru.wikipedia.org/wiki/File:Ammonit2.jpg)).



Різні форми раковин викопних головоногих молюсків підкласу амоноідеї (<https://en.wikipedia.org/wiki/Ammonoidea>).

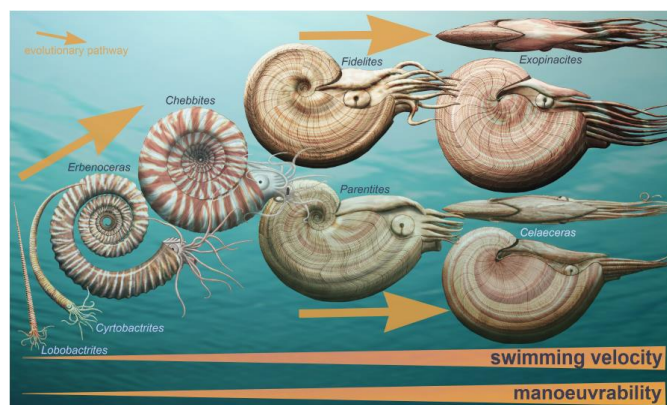
Чому в Девоні екологічну перевагу отримали головоногі молюски з закрученою, а не з прямою раковиною? Закручена раковина дає значну маневреність при плаванні порівняно з прямою раковиною, а це, з одного боку дозволяє більш ефективно полювати самому молюскові, а з іншого боку - більш успішно рятуватись бігством від хижаків, які на нього полювали.

*NB! У Девоні процеси посилення спіралізації раковин захопили не тільки головоногих молюсків, але і червононогих молюсків (равликів), оскільки це поліпшувало плавальні здатності тварин в умовах посилення конкуренції за ресурси і загострення відносин в системі хижак-жертва. І якщо амоноїдеї 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.

*NB! У всіх тварин групи білатерій (і хребетних, і безхребетних) - тільки зовнішня будова тіла є чітко симетричною. Тоді як розташування багатьох внутрішніх органів - асиметрично. І ця асиметрія закладається в ранньому ембріогенезі в результаті асиметричної експресії генів *Nodal*, *Lefty* і *Pitx2*. Зокрема, ген *Nodal*, у безхребетних експресується в правій половині тіла зародка, а у хребетних - у лівій половині тіла зародка (оскільки хребетні - є перевернутими нащадками однієї з древніх ліній безхребетних). Якщо гени асиметризації тіла ламаються - то в 99,9% випадків організм виявляється не життєздатним, оскільки неправильно формуються і, відповідно не функціонують внутрішні органи тварини.

Ген *Nodal* є базовим геном ліво-правої асиметрії внутрішньої будови організму у двосторонньо-симетричних тварин. До стадії 8-клітинного зародка ген *Nodal* експресується у всіх клітинах. Потім, відключення гена *Nodal* в лівій частині зародка равлика на стадії 8 клітин - забезпечує звичайну для білатерій асиметрію розташування внутрішніх органів.

Паралельна еволюція у амоноїдів в Девоні. Monnet C. з колегами (2011) досліджували паралельну еволюцію у амоноїдів - головоногих молюсків з зовнішньою закрученою раковиною. Основною причиною паралельної еволюції у різних ліній є функціональні обмеження появи нових ознак і обмеження в зміні програм розвитку організму (ембріональні обмеження). Автори даної роботи з'ясовували причини паралельної еволюції між двома лініями амоноїдів (*Auguritidae* і *Pinacitidae*) в ранньому - середньому Девоні (405 - 395 млн.р.т.). У цих двох ліній амоноїдів морфологічна еволюція йшла в напрямку появи зовнішньої раковини з більш щільно закрученими кільцями, збільшення розмірів тіла, ускладнення перегородкової лінії і розвитку кришечки.



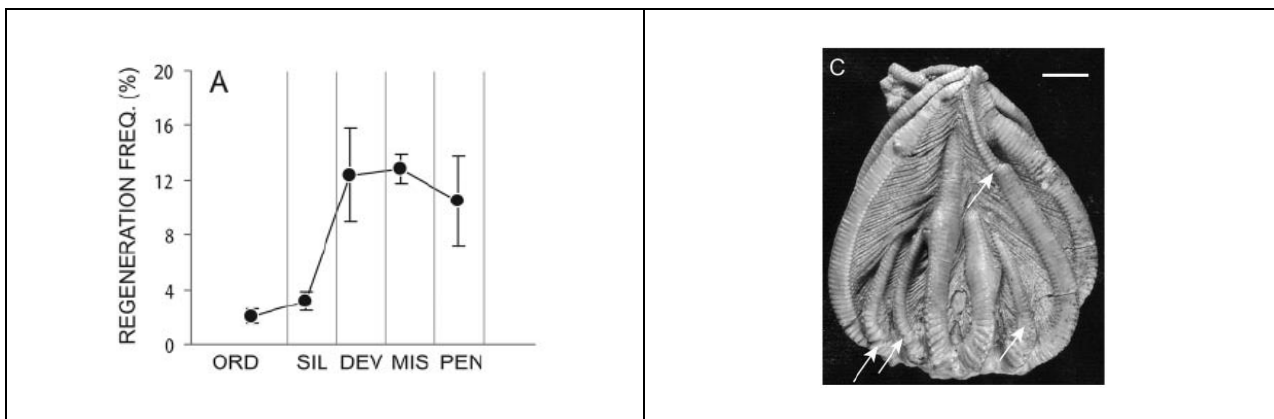
Морфологічна еволюція головоногих молюсків із зовнішньою раковиною протягом Девонської нектонної революції в ранньому - на початку середнього Девона (за Monnet et al., 2011).

Ущільнення спіралей раковини - покращує гідрологічні властивості раковини, що сприяє природній селекції особин з такою раковиною. Така паралельна еволюція двох груп йшла кілька мільйонів років. І рушійною силою паралельної еволюції були конструкційні обмеження + природний відбір корисних конструкцій.

Паралельна еволюція - це незалежна еволюція однакових ознак у двох різних ліній, які розійшлись від загального предка. Це - широко відомий феномен. Доведено, що еволюційні кроки в двох незалежних лініях ніколи не можуть бути абсолютно ідентичними. Проте, морфологічна (фенотипічна еволюція) в незалежних лініях може проявлятися в паралельних змінах ознак. Паралельну еволюцію часто важко відрізнити від конвергенції.

Швидка диверсифікація амоноїдей відбулась в ранньому - середньому Девоні в інтервалі 405-395 млн.р.т. Прямораковинні предки (бактрітиди) дали початок амоноїдеям із закругленою раковиною. У перших амоноїдей раковина була слабо закрученою. Тоді як у їх нащадків - раковина стала дуже щільно закрученою. Цей морфологічний перехід стався досить швидко - за 2 млн. роки, під час Девонської нектонної революції, коли планктонні (приповерхневі) і демерсальні (придонні) морські тварини перейшли до нектонного способу життя (тобто до активного плавання в товщі води), що призвело до найсильнішої диверсифікації щелепноротих риб і амоноїдей, і ця диверсифікація відображає селекцію у напрямку вдосконалення здатності до плавання. Слід відзначити, що майже одночасно відбулись макроеволюційні морфологічні трансформації у багатьох груп молюсків: зросла частка червононогих молюсків з щільно закрученою раковиною; деякі амоноїдеї (*Dacryosconarids*) і наутилоїдеї майже одночасно також винайшли закручену раковину (в ранньому Девоні) (за Monnet et al., 2011).

Морські лілії. 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 (кріноїдей) - це пряме свідчення нелетальних атак хижаків. Дослідження, проведені Baumiller 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.



A - Частота регенерації рук у Палеозойських морських лілій. Де: по осі OY - частота регенерації рук у морських лілій, %; по осі OX - геологічні періоди: ORD - Ордовик; SIL - Силур; DEV - Девон; MIS - Міссісіпій; PEN - Пенсильваній. C - Зразок викопної морської лілії *Agaricocrinus splendens* зі слідами

регенератії 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 Ордовику-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).

Трилобіти. 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.

 <p>Гігантський Девонський трилобіт <i>Terataspis grandis</i> (50 см), Нью-Йорк (за http://palaeos.com/).</p>	 <p>Девонський «озброєний» трилобіт (за http://www.fossilmuseum.net/Fossil_Galleries/TrilobitesMorocco/Dicanurus Monstrosus/02024c.jpg).</p>	 <p>Девонський «озброєний» трилобіт, <i>Kolihapeltis</i> sp. (https://en.wikipedia.org/wiki/Kolihapeltis).</p>
---	---	---

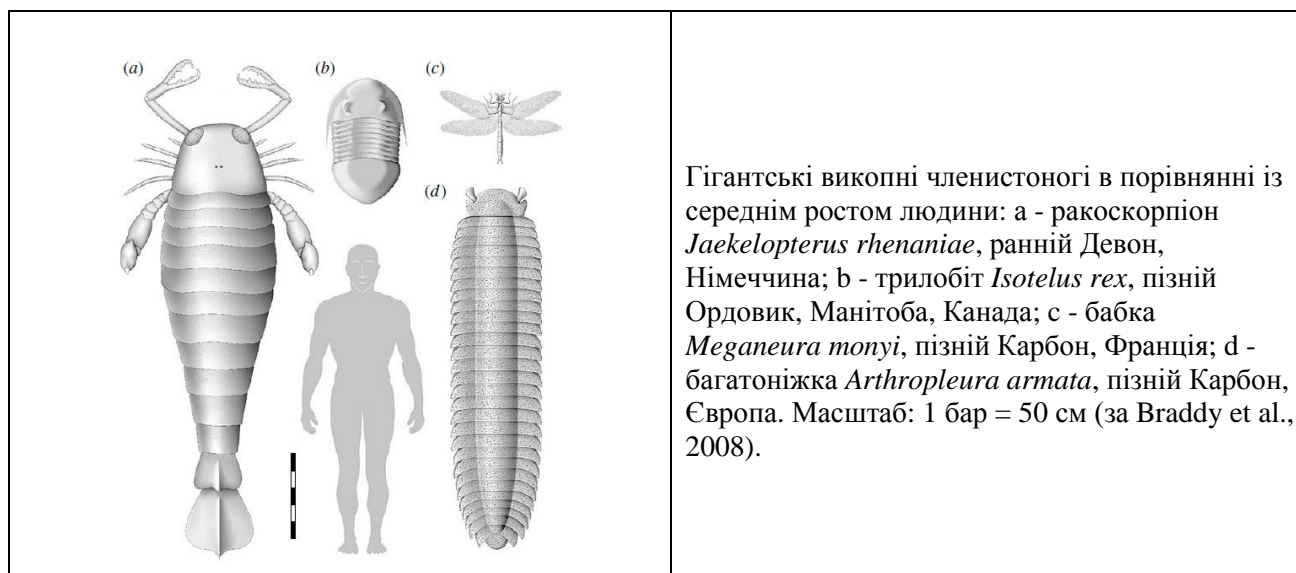
Ракоскорпіони (*Eurypterida*). Гігантизація ракоскорпіонів. Ракоскорпіони жили 460 - 255 млн.р.т. і були, в середньому, довжиною близько 1 метра. Найбільшого розмаїття ракоскорпіони досягли в пізньому Силурі. У Девоні відбувся розквіт гігантських ракоскорпіонів - птеріготид. Птеріготиди могли полювати і у воді, і в прибережних частинах суші. Розвиток даної групи призвів до появи гігантських форм - довжина птеріготид зростає на 1250%. Таким чином, зміни розмірів тіла ракоскорпіонів в ході їх філогенезу підкорялись правилу Коупа (Cope's Rule) (Gould & MacFadden, 2004).

	<p>Полювання гігантського ракоскорпіона – птеріготида (за http://ic.pics.livejournal.com/glebminskiy/75672354/5032/5032_900.jpg).</p>
---	---

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 зросли на 823%. Після своєї появи - ця група проіснувала 140 млн. років.

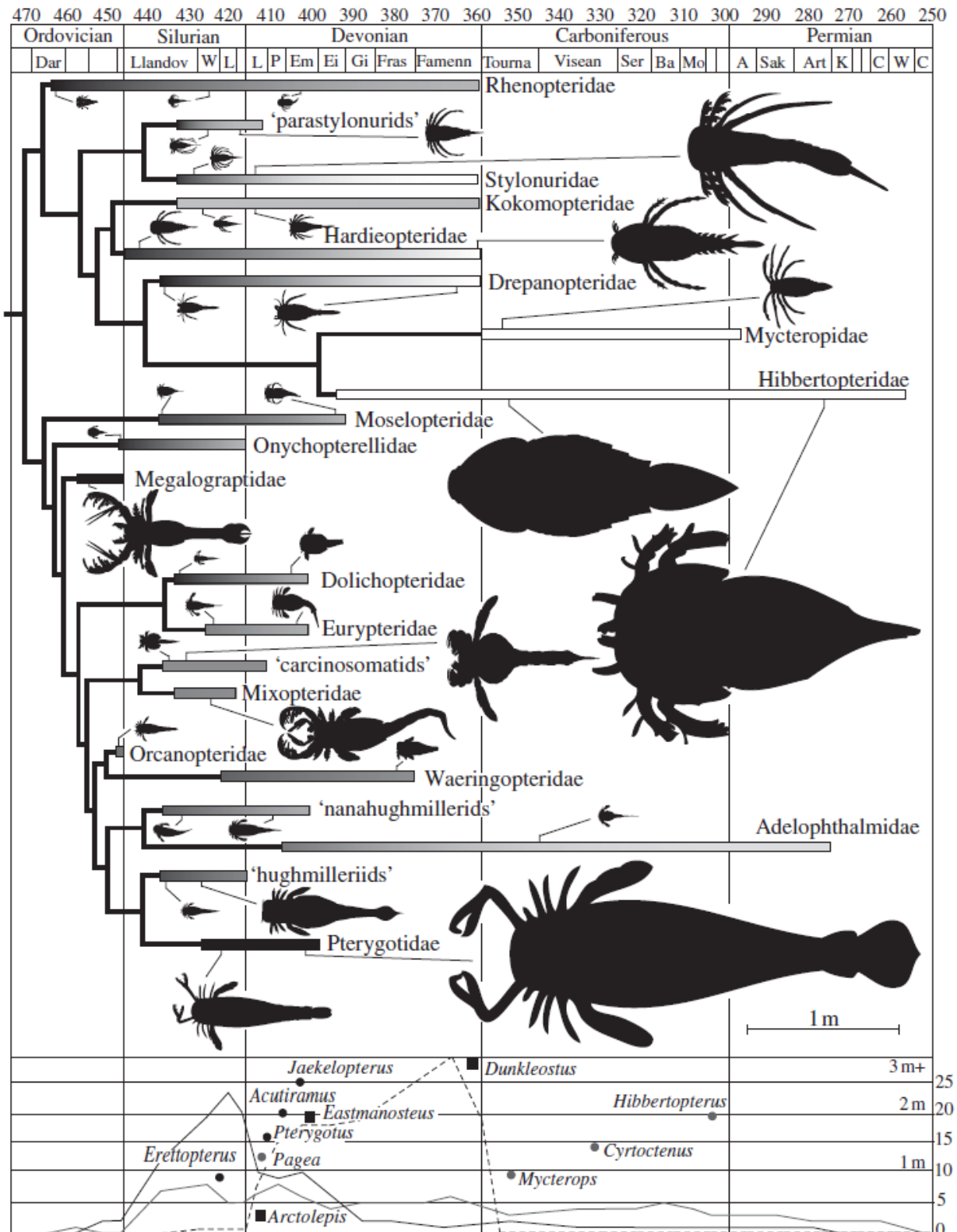
Ракоскорпіони птеріготиди, незважаючи на недовговічність свого існування (приблизно 30 млн.р.), досягли дуже високого рівня видового різноманіття і дуже швидко перейшли до гігантських форм. Тоді як для ракоскорпіонів гібертоптерід відомо порівняно мало видів і для них характерний дуже високий рівень морфологічного консерватизму.

Braddy S.J. з колегами (2008) в своїй роботі вивчали скам'янілості гігантських ракоскорпіонів Девонського періоду. Рання-Девонські морські ракоскорпіони - птеріготиди - досягали в довжину 2,5 метрів. 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 іли 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 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 не можливо пояснити конкуренцією з хребетними тваринами.

*NB! Оскільки організми фільтратори за типом харчування - 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.



Еволюційне древо ракоскорпівнів. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; довжина прямокутників відповідає тривалості існування даної групи ракоскорпівнів; чорні прямокутники на графіку - відповідають мешканцям відкритих морів; сірі - мешканцям прибережних водойм; білі - прісноводним ракоскорпівніям; силуети ракоскорпівнів різних таксонів вказані у відповідному масштабі + від силуету відходить лінія-індикатор їх положення в даній таксономічній групі. Криві родової різноманітності: хижих ракоскорпівнів (*Eurypterina*) (чорна лінія), ракоскорпівнів-фільтраторів стілонурін (*Stylonurina*) (сіра лінія) і панцирних риб - артродір (*Arthrodira*) (пунктирна лінія). Зазначений максимальний розмір деяких птеріготид (чорні кола) і стілонурін (сірі кола). Крім того, наведені розміри трьох родів плакодерм (чорні квадрати) для порівняння (за Lamsdell & Braddy, 2010).

Механічні властивості екзоскелета, особливості дихальної системи - обмежують розміри членистоногих, особливо тих - що мешкають на суші. Ракокорпіїони 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).

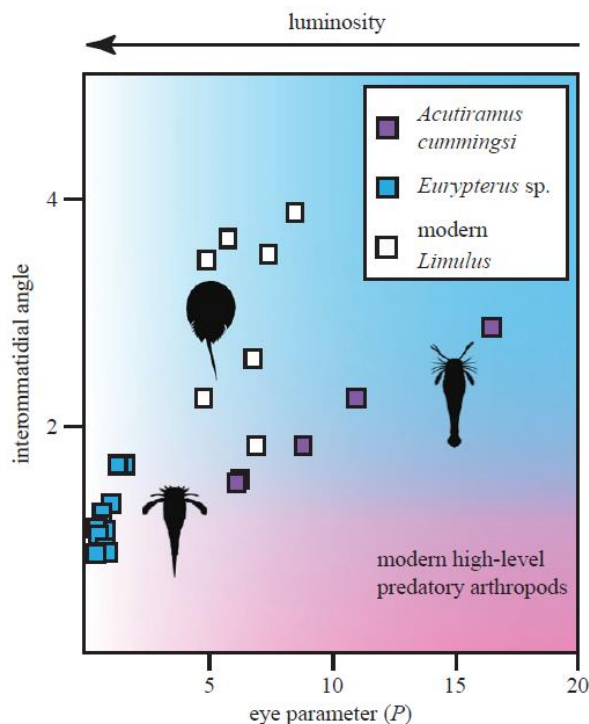
Конкурентне витіснення хижих ракокорпіїонів хижими рибами. Протягом Девону різноманітність гігантських хижих нектонних ракокорпіїонів - птеріготид - знизилась. Одночасно - почалась радіація щелепноротих панцирних риб - плакодерм. При цьому не постраждала лише особлива група ракокорпіїонів - стилонуріни (*Stylonurina*), які харчувались не як хижаки, а як фільтратори. Причому, стилонуріни досягали дуже великих розмірів.

Lamsdell J.C. і Braddy S.J. (2010) вважають, що до кінця Девона хижих ракокорпіїонів витіснили хижі риби, а ракокорпіїони-фільтратори залишилися і процвітали. Першим ідею про гонку озброєнь між гігантськими ракокорпіїонами 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 ракокорпіїонів евриптерін (*Eurypterina*), ракокорпіїонів-фільтраторів стилонурін (*Stylonurina*) і панцирних риб артродір (*Arthrodira*). Накладення графіків показує, що розквіт панцирних риб збігся зі зниженням різноманітності хижих ракокорпіїонів.

В цілому, дослідження, проведене Lamsdell J.C. і Braddy S.J. (2010), показало, що відповідно до теорії Ромера, поступове зникнення хижих ракокорпіїонів протягом Девона було викликано зростаючим домінуванням швидко плаваючих хижих щелепноротих риб; тоді як ракокорпіїони-фільтратори – почували себе в цих умовах досить комфортно (за Lamsdell & Braddy, 2010).

Гігантські ракокорпіїони родини *Pterygoidea* мали поганий зір. Гігантські ракокорпіїони родини Птеріготиди досягали в довжину 2 м і були найбільшими членистоногими, що коли небудь жили на Землі. Anderson R.P. з колегами (2014) під електронним мікроскопом дослідили параметри лінз, що входять до складу фасеткових очей гігантських ракокорпіїонів-птеріготид *Acutiramus cummingsi* (*Pterygotidae*) і малорозмірних ракокорпіїонів інших груп, що жили на кордоні Силур - Девон приблизно 423 - 419 млн.р.т., а потім порівняли їх з очима інших вимерлих і сучасних видів членистоногих. Вчені вимірювали кути між лінзами одного ока: чим меншим є кут, тим гостріше зір. Результати вимірювань виявилися вражаючими - гігантські ракокорпіїони поступалися в гостроті зору дрібним ракокорпіїонам, а також сучасним бабками і богомолам, крім того - їх зір падав в онтогенезі разом зі збільшенням розмірів тіла тварини. Дослідники припустили, що дана група гігантських ракокорпіїонів мешкала в темних місцях або в каламутній воді.

Одне з недавніх досліджень показало, що гігантські клішні ракокорпіїонів були оснащені не досить потужною мускулатурою і не могли служити серйозним інструментом для своїх власників. Таким чином, дані по структурі клішнів, отримані раніше, свідчать про те, що ракокорпіїони не могли розривати броню панцирних риб, раковини головоногих молюсків і навіть захисні покриви інших евриптерид. Ймовірно, вони або полювали на м'якотілу і повільну здобич, або гігантським ракокорпіїонам доводилося задовольнятися роллю падальщиків, активних в темний час доби (за <http://paleonews.ru/index.php/new/382-acutiramus>; Anderson et al., 2014).



Морфологічні параметри очей викопних і сучасних членистоногих: гігантського ракоскорпіона-птеріготида *Acutiramus cummingsi*, дрібних ракоскорпіонів інших систематичних груп (*Eurypterus* sp.), Сучасних мечохвостів (*Limulus*) і сучасних хижих членистоногих (modern high-level predatory arthropods). Де: по осі ОУ - кут між оматидіями (кут між оптичними вісями сусідніх лінз). Оматидій - це структурна і функціональна одиниця складних фасеточних очей ракоподібних, комах і деяких багатоніжок. NB! Зверніть увагу - у сучасних активних хижих членистоногих величина кута між оматидіями не перевищує 1° градус. У сучасних повільних хижаків (мечохвостів) і у гігантських викопних ракоскорпіонів-птеріготид - величина кута між оматидіями перевищує 1° градус. Крім того, у гігантських ракоскорпіонів величина цього кута зростає в онтогенезі разом зі збільшенням розмірів тіла від $1,8^\circ$ до $2,9^\circ$ градусів, що супроводжується зниженням гостроти зору тварини. Тоді як у сучасних мечохвостів з віком величина цього показника навпаки - знижується і, відповідно, гострота зору з віком збільшується (за Anderson et al., 2014). NB! Сучасні мечохвосты харчуються донними безхребетними: двостулковими молюсками, поліхетами, немуртинами, відомі випадки поїдання водоростей (<https://ru.wikipedia.org/wiki/>). Величина параметра очей P (по осі ОХ) - корелює з рівнем освітлення місця існування тварини і свідчить про те, що гігантські ракоскорпіони мешкали в умовах недостатнього освітлення або вели нічний спосіб життя. Величина параметра P розраховується на підставі даних про величину кута між оптичними вісями сусідніх лінз і максимальним розміром кожної лінзи (за Anderson et al., 2014).

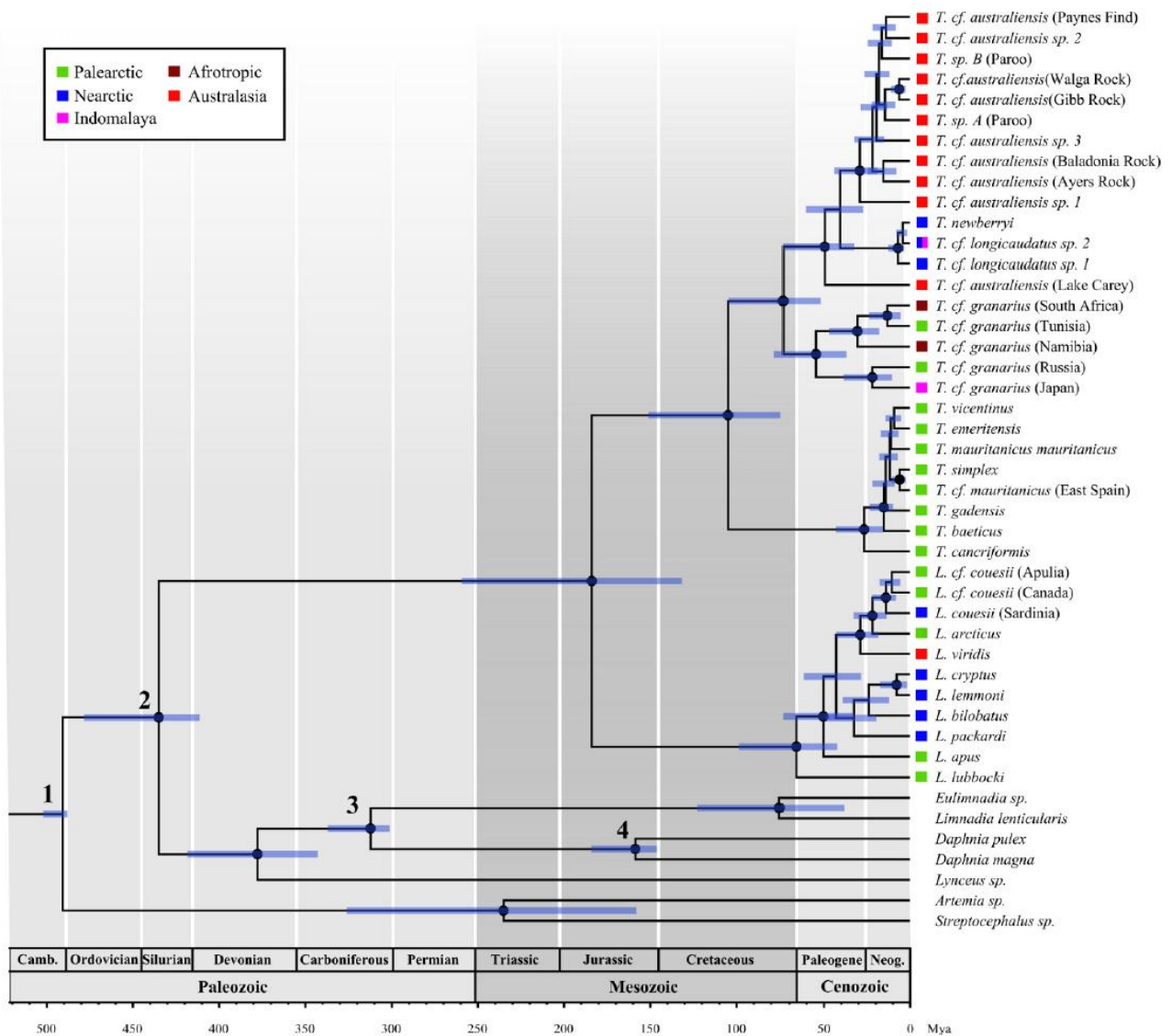
Листоногі рачки - «живі фосилії». Фразу «живі скам'янілості» ввів Чарльз Дарвін (Darwin, 1859) для позначення сучасних видів з обмеженою диверсифікацією сьогодні і високим морфологічним стазисом протягом тривалих періодів еволюції. Однак, морфологічний стазис, потенційно, може вести до недооцінки швидкості диверсифікації. Mathers T.C. з колегами (2013) досліджували підряд Щитні (ряду Листоногих рачків). Щитні - це маленькі ракоподібні, які з'явилися в Девонському періоді. Зверху вони вкриті панциром-щитом. Щитні - це давня, поширена по всій земній кулі група ракоподібних, яких називають «живими фосиліями», оскільки їх скам'янілості з'явилися в ранньому Девоні і з тих пір їх морфологія суттєво не змінилась, т.т. є дуже консервативною.

Однак, філогенетична реконструкція показала, що в групі щитнів йшли процеси прихованої диверсифікації, які були пов'язані з розпадом суперконтиненту Пангея в Мезозойській ері. Морфологічний консерватизм щитнів робить важким співвіднесення реальних фосилій з філогенетичною структурою. Автори даної роботи за допомогою аналізу ДНК за методом релаксованого молекулярного годинника вперше показали час і швидкість диверсифікації щитнів. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що було не менше двох подій глобальної радіації щитнів (*Notostraca*), одна з яких - нещодавня.



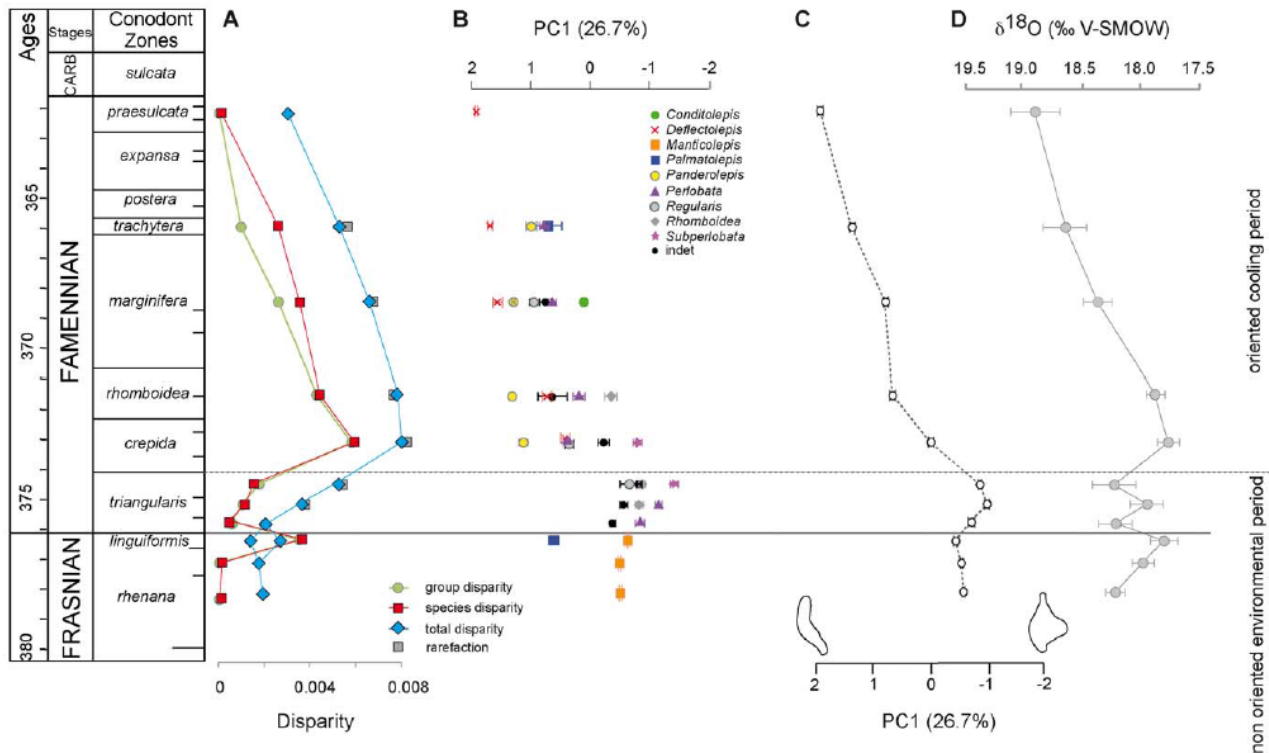
Сучасний листоногий рачок підряду Щитні (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Отже, у живих фосилій поширена прихована, кріпична диверсифікація. До живих фосилій відносять: цикад, василісків (гатерій), целакантів (латимерій), мечохвостів, гінкго та ін. Морфологічний стазис робить важким аналіз процесів диверсифікації в цих групах. У випадку зі Щитнями - палеонтологи нічого не можуть сказати, крім фрази - «живі скам'янілості», тоді як молекулярні біологи доводять, що у щитнів відбувалось приховане видоутворення (накопичення замін в молекулі ДНК) без видимих морфологічних змін. *Зверніть увагу! Морфологічна подібність може мати різну генетичну основу! (за Mathers et al., 2013).



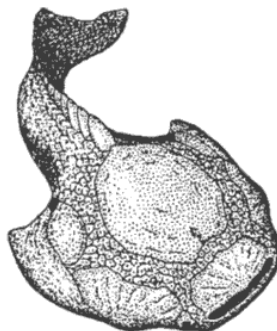
Філогенетичне дерево 38 видів щитнів (*Notostraca*) і 7 груп брахіопод (*Branchiopoda*). По осі ОХ – геологічний час, млн.р.т. (за Mathers et al., 2013).

Конодонтні елементи та умови середовища. Коноданти - це хордові дрібні нектонні хижаки, що мають в глотці конодонтний апарат, який зовні нагадує щелепи з зубами. Проведені Girard С. та Renaud S. (2012) дослідження показали, що в стресових температурних умовах зростає морфологічна різноманітність конодонтних елементів (за Girard & Renaud, 2012).



Зміни морфології конодонтів *Palmatolepis* і умов навколишнього середовища в Фраснійському і Фаменському століттях Девонського періоду. А - Зміни рівня морфологічного різноманіття конодонтів. Блакитні ромби - загальне морфологічне різноманіття; червоні квадрати - видове різноманіття; зелені кола - групове різноманіття. В - Зміни в часі морфометричних варіацій конодонтних елементів різних груп конодонтів *Palmatolepis*. С - Морфометричні варіації всієї асоціації конодонтів в часі. D - Зміни приповерхневої температури моря, встановлені на підставі ізотопної композиції кисню-18 в конодонтних елементах. Суцільна лінія показує кордон Фраснійської і Фаменської епох. Пунктирна лінія показує межу між двома періодами, що характеризуються різними умовами навколишнього середовища: в основі теплого періоду починаються хаотичні температурні флуктуації, за якими слідує холодний період (за Girard & Renaud, 2012).

Безщелепні рибоподібні хребетні. В морях Девонського періоду панували безщелепні рибоподібні організми.



Одне з найбільших безщелепних рибоподібних - псамолепіс (*Psammolepis*) - досягав у довжину 2 метрів. Пізній Девон (за <http://palaeos.com>).

Безщелепні 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/mDydIdBfuew.jpg>).



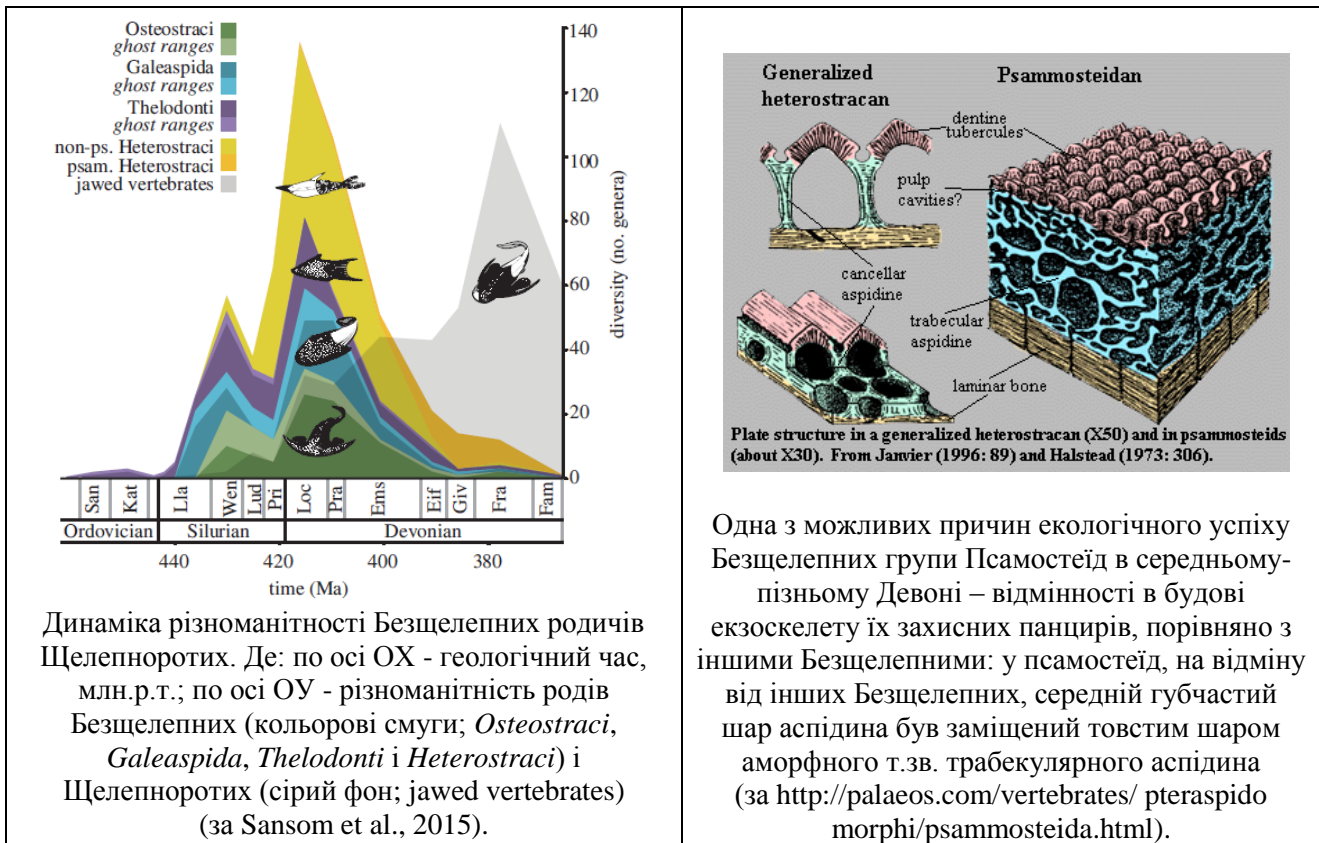
Птераспис - щиткова безщелепна рибоподібна хребетна тварина. Девон.
(за http://topnauka.ru/wp-content/uploads/2014/10/wp-id-pteraspis_i_1.jpg).

В середньому Девоні почався занепад озброєних панцирних безщелепних остракодерм. Одночасно – в аквальних екосистемах поширюються Щелепнороті риби. Тривалий час існувала гіпотеза, згідно якої безщелепні рибоподібні тварини були конкурентно витіснені щелепноротими рибами. Але, оскільки безщелепні – були фільтраторами за типом харчування, а щелепнороті – хижаками, то ця гіпотеза не є коректною.

Сплеск диверсифікації Безщелепних в ранньому Девоні і подальший занепад групи в середньому-пізньому Девоні. Дослідження доступних фосилій, проведені Sansom R.S. з колегами (2015), показали, що *Osteostraci*, *Galeaspida* і *Heterostraci* (групи Безщелепних – родичі Щелепноротих) - з'явилися не пізніше верхнього Ордовіка. У Силурі і Девоні було два сплески диверсифікації Безщелепних за якими послідував занепад групи. Одночасно з занепадом Безщелепних - почався розквіт Щелепноротих. Проте, автори роботи підкреслюють, що причиною занепаду Безщелепних не було конкурентне витіснення даної групи Щелепноротими: через різний тип харчування і різні екологічні ніші існування (Безщелепні були переважно придонними мешканцями, тоді як Щелепнороті – активні плавці в товщі води) - дані групи хребетних тварин не конкурували за найнеобхідніші життєві ресурси.

Автори роботи пов'язують занепад Безщелепних 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. Тоді як більш висока екологічна пластичність Щелепноротих дозволила їм адаптуватися до змінених умов існування.

Тільки одна клада Безщелепних не вписується в даний тренд динаміки біорізноманіття: псамостейдні гетеростраки (psammosteid heterostracans) активно радіювали в середньому-пізньому Девоні. Автори дослідження припускають, що можлива причина еволюційного успіху псамостейд полягає в їх анатомічній відмінності від інших Безщелепних: псамостейди мали рот на спинній стороні і кілі на черевній стороні тіла (за Sansom et al., 2015). Крім того, гістологічний аналіз виявив відмінності в будові екзоскелету панцирних щитів псамостейд порівняно з іншими Безщелепними тваринами (цитовано за <http://palaeos.com/vertebrates/pteraspidomorphi/psammosteida.html>).



Одна з можливих причин екологічного успіху Безщелепних групи Псамостейд в середньому-пізньому Девоні – відмінності в будові екзоскелету їх захисних панцирів, порівняно з іншими Безщелепними: у псамостейд, на відміну від інших Безщелепних, середній губчастий шар аспідина був заміщений товстим шаром аморфного т.зв. трабекулярного аспідина (за <http://palaeos.com/vertebrates/pteraspidomorphi/psammosteida.html>).

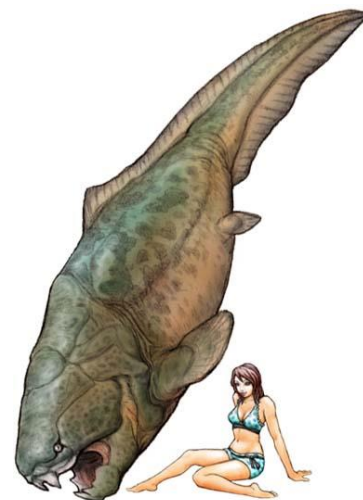
***NB! Псамостейди** – безщелепні рибоподібні хребетні, які мали широке сплюснене тіло, що свідчить про переважно придонний спосіб життя. У деяких груп спинний щит досягав в діаметрі одного метра. Псамостейди - були єдиними Безщелепними, які вижили після Фраснійсько-Фаменського масового вимирання біоти. Однак, і ця група вимерла в ході Хангенберзької події в кінці Девона (цитовано за <https://en.wikipedia.org/wiki/Psammosteida>).

Риби. 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!

Серед риб - процвітали панцирні риби (довжина їх тіла сягала від 1 м до 10 м), колючкозубі риби (акантоди), хрящові та кісткові риби.



Скам'янілий фрагмент гігантської панцирної риби - данклеостеуса (*Dunkleosteus*) (за <http://ru3.anyfad.com/items/t1@b7029188-3bf8-4739-a8ee-8755ec56fb8c/Dunkleosteus.jpg>).

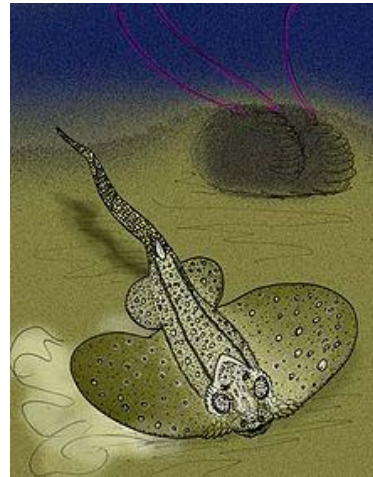


Реконструкція зовнішнього вигляду данклеостеуса (за <https://esoriano.files.wordpress.com/2007/05/dunkleosteus2.jpg>)

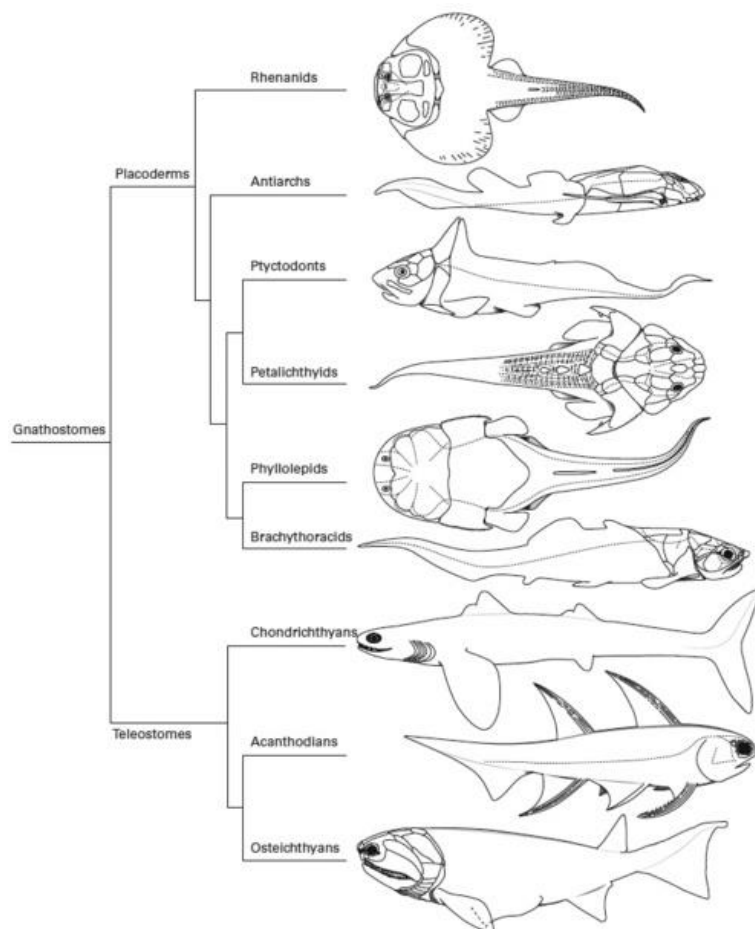
Різноманітність морфології панцирних риб.



Реконструкція зовнішнього вигляду панцирних риб *Lunaspice broil* (більша риба) і *Lunaspice heroldi* (ряд *Petalichthyida*). Пенталіхтіди мали сплюснене тіло, очі на верхній стороні тіла, дуже довгі грудні плавці. Панцир був коротким і не закривав тіло за грудними плавцями. Емська епоха (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Lunaspis>).

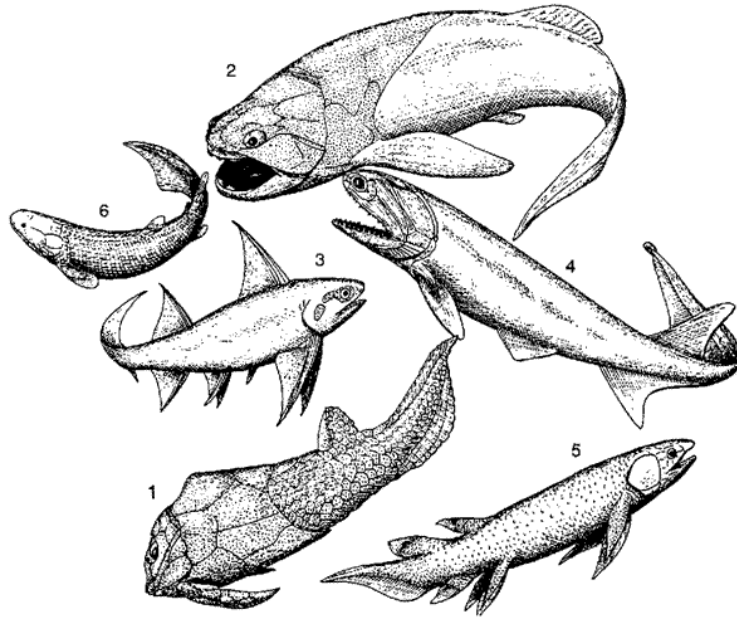


Реконструкція зовнішнього вигляду панцирної риби *Asterosteus stenocephalus* (ряд *Rhenanida*). Представники цього ряду панцирних риб зовні були схожі на сучасних скатів. Однак, на відміну від скатів - ці риби мали дрібні захисні кісткові пластини на поверхні тіла. Ейфелій (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Asterosteus>).

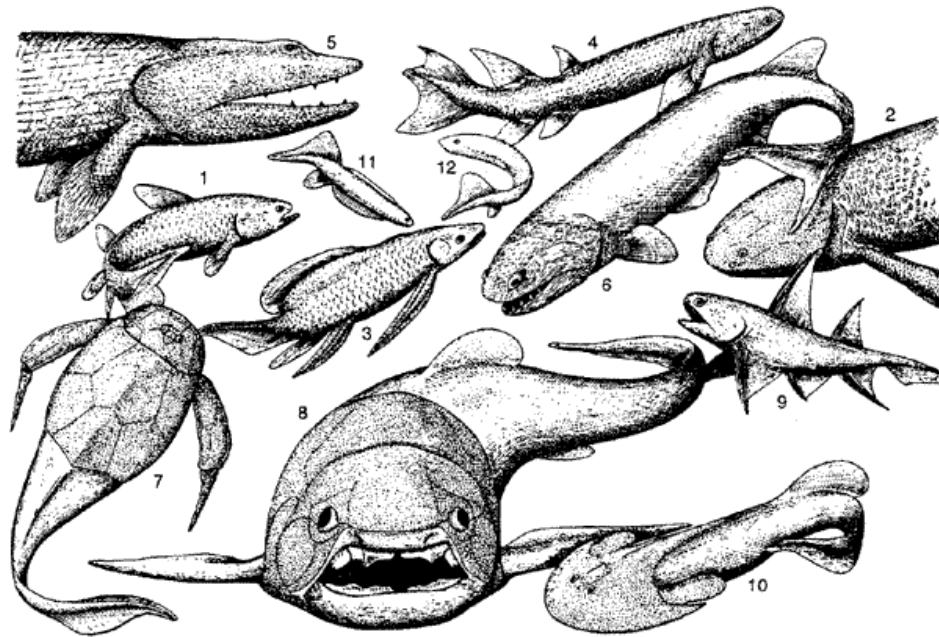


Морфологічна різноманітність панцирних риб (за <https://thedinosirs.wordpress.com/tag/placoderms/>).

Серед кісткових риб з'явилися такі групи, як кистепері, променепері та дводишні риби.



Хребетні середнього Девону, Живетій, 377 млн.р.т., Шотландія. Риби: антиархи (1 - *Pterichthyodes*); панцирні риби артродіри (2 - *Coccosteus*); акантоди (3 - *Diplacanthus*); променепері риби (4 - *Cheirolepis*), дводишні риби (5 - *Dipterus*) і лопастепері риби (6 - *Osteolepis*), які дали початок наземним хребетним (цитовано за <http://palaeos.com/>).



Хребетні тварини в пізньому Девоні. Центральна Лаврусія. Лопастепері риби: актиністії (the actinistians) (1 - *Miguashuia*), поролепіформи (porolepiforms) (2 - *Holoptychius*), дводишні (lungfishes) (3 - *Scuaenacia*), остеолепіформи (Osteolepiformes) (4 - *Eusthenopteron*), та елпістостегаліни (elpistostegalians) (5 - *Elpistostege*), які є прямими предками тетрапод. Променепері риби (*Actinopterygii*) були рідкими і представлені однією великою формою (6 - *Cheirolepis*). Крім того, в аквальних екосистемах були присутні архаїчні елементи, такі як антиархи (7 - *Bothriolepis*) та артродіри (*Plourdosteus*) з групи панцирних риб, а також акантоди (9 - *Diplacanthus*) і наймолодші з відомих остеоостракових безщелепних рибоподібних (10 - *Escuminaspis*). Два анапсидо-подібних голих безщелепних рибоподібних (11 - *Endeiolepis*, 12 - *Euphanerops*), які ймовірно є близькими родичами сучасних круглоротих (за <http://palaeos.com/>).

Поява мієлінових оболонок на аксонах. Відомо, що мієлинові оболонки прискорюють проведення нервового імпульсу вздовж аксона. Не у всіх хребетних на аксонах є мієлинові оболонки. Поява мієлинових оболонок і щелеп відбувалась одночасно і не менше двох разів в незалежних лініях хребетних. Zalc В. з колегами (2009), на підставі аналізу діаметра відбитків нервових закінчень в фосиліях був зроблений висновок про те, що мієлін вперше з'явився в Девоні у найдавніших щелепноротих риб - у плакодерм (панцирних риб). У безщелепних остеоостраків мієліну не було. Для дрібних тварин достатня швидкість передачі нервового імпульсу забезпечується і без мієлинових оболонок (при довжині тіла 0,1 - 30 см). Серед безхребетних тільки у головоногих молюсків довші аксони. Але, головоногі молюски збільшують діаметр своїх аксонів - це дає зростання швидкості проведення нервового імпульсу і дозволяє молюскам досягати великих розмірів.

У багатьох безхребетних деякі аксони покриті т.зв. експериментальним мієлином, який теж прискорює проведення нервового імпульсу. На підставі аналізу фосилій Zalc В. з колегами (2009), показали, що у безщелепних рибоподібних не було мієлинових оболонок на аксонах (вони були фільтраторами за типом харчування і не потребували високих швидкостей для полювання на здобич). У панцирних риб на аксонах з'явилися мієлинові оболонки. Це дало високу швидкість передачі нервових сигналів і, як наслідок, більш швидку реакцію цим хижим рибама. Крім того, це дозволило їм досягти дуже великих розмірів (до 10 м). Zalc В. з колегами (2009), вважають, що зміни, які дозволили з'явитись щелепам і мієлиновим оболонкам в периферичній нервовій системі - однолокальні, одномоментні і знаходяться в зоні нервового гребня (за Zalc et al., 2009).

Морфологічна різноманітність щелеп. У 99% видів хребетних тварин, які живуть сьогодні на Землі є щелепи (це т.зв. група щелепноротих або *Gnatostomes*), які з'явилися в Силурі 444 - 416 млн.р.т. І якщо в Силурі панували безщелепні хребетні, то вже в Девоні - панівне становище в морських екосистемах зайняли щелепнороті.

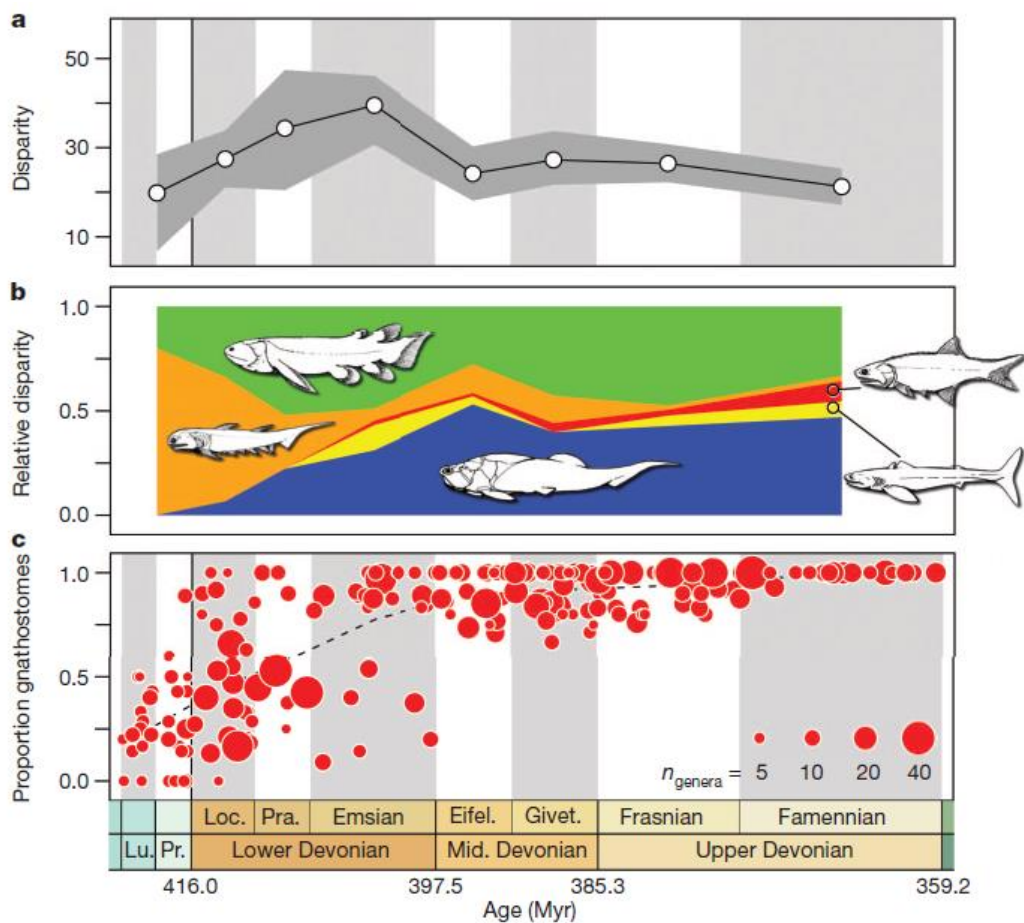
Anderson P.S. з колегами (2011) досліджували розмаїття щелепних апаратів у Силурійських – Девонських риб. Проведені дослідження показали, що у Силурійському періоді відбувалось зростання функціонального розмаїття щелеп. До початку Девона цей процес стабілізувався. При цьому подальша таксономічна диверсифікація хребетних в Девоні не призвела до зростання функціональних варіацій в їх щелепних апаратах (тобто, нові таксони, які з'являлись, використовували один і той же принцип організації щелепи).

*NB! Слід зазначити, що основні групи сучасних хребетних – кісткові риби і тетраподи - мають дуже консервативну морфологію щелепи (тобто практично відсутня функціональна диверсифікація та інновації!), що опосередковано свідчить про проходження давніми кістковими рибами т.зв. «пляшкового горлечка еволюції» в Девоні.

У Девоні домінували лопастепері риби і панцирні риби (плакодерми), для яких показана більша морфологічна різноманітність щелеп, порівняно з іншими групами хребетних, що означає наявність значних трофічних відмінностей серед групи базових щелепноротих.

Щелепнороті досить тривалий час поділяли екопростір з безщелепними хребетними остракодермами в ранньому Девоні. Тільки після Емського століття (див. рис. С), щелепнороті стали таксономічними домінантами в екосистемах. Гіпотеза, згідно якої щелепнороті просто витіснили безщелепних рибоподібних з їх екопростіру – є не коректною. По-перше, щелепнороті – це хижаки, а безщелепні – фільтратори за типом харчування і тому ці групи не є конкурентами за харчові ресурси. Крім того, на рис. А видно, що падіння різноманітності щелепноротих збіглось зі зникненням з екосистем безщелепних рибоподібних хребетних. Слід також підкреслити, що мала місце тривала історія співіснування цих груп хребетних. Все це не дозволяє постулювати гіпотезу конкурентного

витіснення для цих груп хребетних 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.



А - Функціональне різноманіття щелепних апаратів в Силурі - Девоні. В - відносний внесок основних груп щелепноротих в загальне функціональне різноманіття щелепних апаратів. Помаранчевий фон - акантоди (*Acanthodii*); зелений фон - лопастепері риби (*Sarcopterygii*); блакитний фон - панцирні риби або плакодерми (*Placodermi*); жовтий фон - хрящові риби (*Chondrichthyes*); червоний фон - променепері риби (*Actinopterygii*). С - Композиція фауни в пізньому Силурі - Девоні. Кола показують індивідуальні асоціації хребетних, при цьому розміри кола вказують на кількість родів, а розташування кола по відношенню до осі ОУ - вказує пропорційну кількість щелепноротих в даній індивідуальній асоціації тварин. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; Eifel., Eifelian stage - Ейфелій; Givet., Givetian stage - Живетій; Loc., Lockhovian stage - Локховій; Lu., Ludlow series - Людлоу; Pr., Pridoli series - Прідоли; Pra., Pragian stage - Празій; Devonian - Девонський період (за Anderson et al., 2011).

Слід зазначити, що падіння різноманітності щелепних апаратів в цілому, супроводжувалось початком домінування щелепноротих в екосистемах. І це ж співпало зі значними пертурбаціями умов навколишнього середовища: з флуктуаціями глобальних температур, зі зміною характеру вивітрювання континентальної кори, зі змінами в рівні моря і з масовими вимираннями (Joachimski MM et al., 2009; van Geldern R. et al., 2006; Raup & Sepkoski, 1982). Anderson P.S. з колегами (2011) показали, що щелепнороті досягли стабільного рівня функціонального різноманіття до Емської кисневої події (400 млн.р.т.). Цей факт свідчить на користь того, що не вміст кисню в навколишньому середовищі був рушійною силою диверсифікації щелепноротих (як передбачалося раніше). NB! Цілком можливо, що рушійною силою стала система взаємовідносин в системі хижак – жертва.

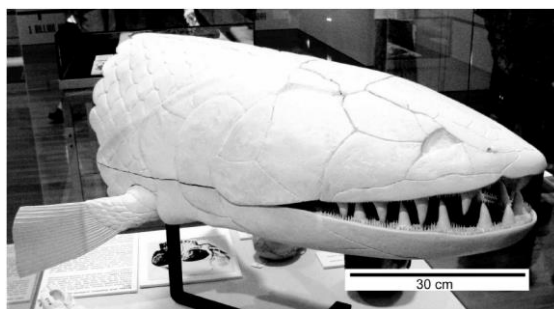
Цікаво відзначити, що Anderson P.S. з колегами (2011) не виявили зміщення в рівні функціонального розмаїття щелепних апаратів між Фраснійською і Фаменською стадіями (375 млн.р.т.), які корелюють з Келвассерською подією (Kellwasser event) (одним з п'яти

масових вимирань в Фанерозої). Зокрема, ця подія супроводжувалась глобальним колапсом рифів. Однак, щелепнороті хребетні при цьому не постраждали (з точки зору видової і морфофункціональної різноманітності, і потенційної екологічної варіабельності) (за Anderson et al., 2011). Таким чином, Келвассерське масове вимирання біоти не стало т.зв. «пляшковим горлечком» в еволюції хребетних тварин.

Дурофагія Девонських дводишних риб. Підклас лопастепері риби включає два надряди: кистепері риби (які дали згодом початок наземним хребетним) і дводишні риби. Девонські дводишні риби мали дуже потужні щелепи, що свідчить про дуурофагію.

*Дурофагія - це харчування організмами, які покриті твердою оболонкою або панциром. Наприклад, коралами, устрицями, крабами. У Девоні це могли також бути панцирні риби та безщелепні панцирні рибоподібні хребетні.

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).



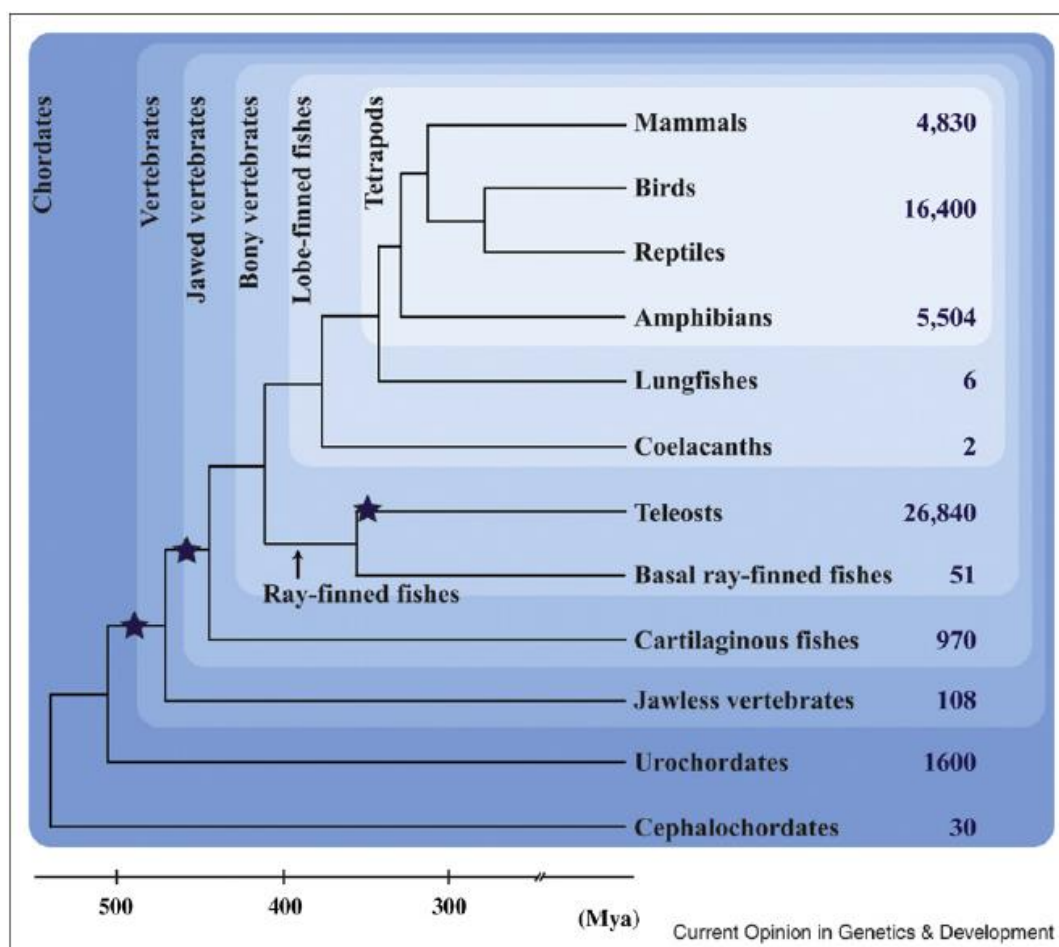
Тривимірна модель з дотриманням прижиттєвих розмірів передньої частини тулуба гігантської лопастеперої риби *Edenopteron keithcrooki* (верхній Девон, Гондвана), яка експонується в музеї Канберри. NB! Автори дослідження підкреслюють, що всі тетраподоморфи з'явилися в Китаї та Гондвані (за Young et al., 2013).

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 (Dahl et al., 2010) сприяло появі гігантських хижих риб (цитовано за Dahl & Hammarlund, 2011). Однак, Butterfield N.J. (2011) не згодний з аргументами авторів попередньої роботи (Dahl & Hammarlund, 2011). 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 - charcoal), 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 концентарції 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.

Акустична сигналізація у Девонських риб. Аналіз будови черепних коробок викопних риб показав, що в Девоні у риб з'явилась ділянка мозку, яка відповідає за видавання звуків. Дещо пізніше у кистеперих риб з'явилися елементи середнього вуха, що дозволяло їм приймати звукові сигнали в повітряному середовищі. NB! Оскільки водне середовище є фізично більш щільним середовищем - в ньому краще поширюються пружні механічні хвилі стиснення-розтягування середовища, які передають звукові коливання. У повітряному середовищі звук передається гірше, і наземні організми потребують пристосування, що дозволяють посилити звукові коливання середовища для можливості їх аналізу. Таким пристосуванням у наземних тварин є кістки середнього вуха, первинні елементи якого вперше з'явилися у кистеперих риб.

Причини еволюційного успіху риб. Одним з найважливіших механізмів появи функціональних інновацій в еволюції є дуплікація окремих генів і цілих геномів. Протягом еволюції хребетних від ранніх вторинноротих предків - повногеномні дуплікації відбувались більше двох разів.



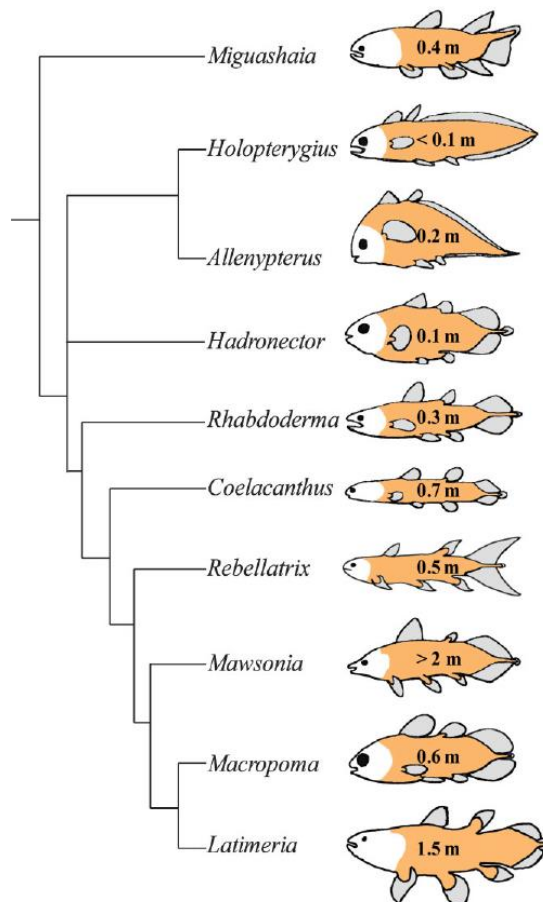
Філогенетичні відносини хордових. Справа наведено кількість сучасних видів даної групи. Зірочками відзначені три основні події дуплікації генома хордових (за Ravi & Venkatesh, 2008).

Перша дуплікація генома хордових відбулась в Кембрійському періоді після розходження покривників (*Urochordates*) і хребетних (черепноголових) хордових (але до розходження ліній безщелепних рибоподібних і щелепноротих тварин). Перша дуплікація генома хордових забезпечила формування черепа і хребта, покривних кісткових утворень в шкірі + появу інших інновацій. Друга дуплікація генома відбулась у щелепноротих в Ордовику практично відразу після їх розходження з безщелепними рибоподібними. Друга повногеномна дуплікація забезпечила формування щелеп, мієлінових оболонки навколо аксонів, легень, внутрішнього кісткового скелету + сприяла появі інших інновацій. Третя

повногеномна дуплікація сталась в Девоні, приблизно 350 млн.р.т. у предків риб телеостів, що призвело до появи восьми копій вихідного геному у цих вторинноротих тварин.

Таким чином, лопастепері риби (які включають целакантів, двоцихрибів і наземних хребетних) мають тільки половину генів порівняно з лучеперими рибами. Хоча, багато дуплікованих генів перетворились у псевдогени, багато інших виявились включеними в нові функції (зокрема, під час розвитку організму). Meyer A. та Schartl M. (1999) вважають, що саме зростання складності генома риб забезпечило їх еволюційний успіх і різноманіття (за Meyer & Schartl, 1999).

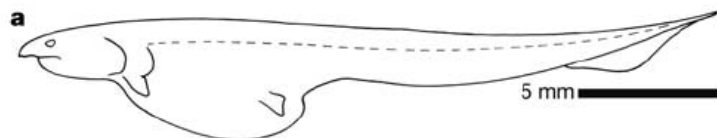
Целаканти – «живі фосилії»? Целаканти мало змінились морфологічно з моменту їх появи в Девонському періоді. Це свого часу дозволило вченим назвати їх «живими фосиліями». Casane D. і Laurenti P. (2013) в своїй роботі на підставі аналізу молекулярних і морфологічних даних, отриманих при дослідженні сучасних і викопних целакантів, показали, що: 1) низька внутрішньовидова молекулярна різноманітність не означає низької швидкості мутацій; 2) низькою швидкістю замінів у целакантів часто нехтують; 3) морфологічна стабільність целакантів не підтверджується палеонтологічними даними (див. рис).



Філогенія целакантів (*Actinistia*) (сучасні та деякі з вимерлих целакантів). Схематичне зображення передає морфологічні особливості та розміри тіла різних целакантів (в метрах) (за Casane & Laurenti, 2013).

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 (Takezaki et al, 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).

Метаморфоз у дводишних риб. Однією з найбільш складних загадок палеонтології стала ідентифікація фосилій *Palaeospondylus gunni Traquair*, маленьких, довжиною 5 - 60 мм хребетних середнього Девону, які жили приблизно 385 млн.р.т. в акваторіях сучасної Шотландії. Численні скам'янілості цих тварин були знайдені разом з 13 іншими видами риб. Thomson K.S. з колегами (2003) показали, що *Palaeospondylus gunni Traquair* - це личиночна стадія дводишної риби, ймовірно, *Dipterus valenciennesi*, і що розвиток дорослої особини цих риб з личинок вимагав метаморфозу. На сьогоднішній день - це найдавніша з відомих личинок хребетних (за Thomson et al., 2003).



Реконструкція зовнішнього вигляду личинки дводишної риби. Довжина личинки 25 мм. Присутній жовтковий мішок (за Thomson et al., 2003).

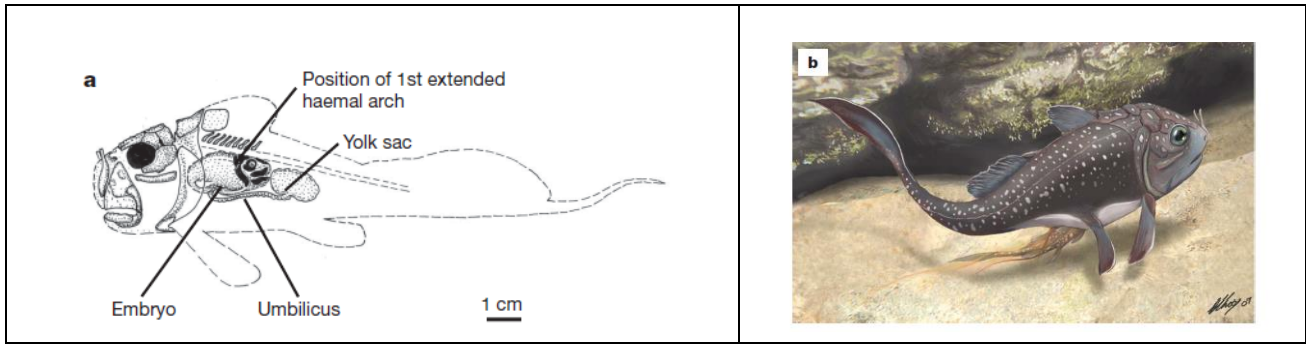
***NB! Вікіпедія, «Метаморфоз у тварин».** Метаморфоз є у міног (безщелепних рибоподібних тварин), у деяких риб, земноводних. Зазвичай, метаморфоз пов'язаний з різкою зміною способу життя тварини в онтогенезі (наприклад, з переходом від вільноплаваючого до прикріпленого способу життя, від водного - до наземного і т.н.). Регуляція метаморфозу у тварин здійснюється гормонами. Перехід морських організмів до життя в прісній воді і на суші - часто викликає втрату личинкової стадії розвитку. Серед хребетних тварин метаморфоз різко проявляється у круглоротих безщелепних рибоподібних тварин, личинка яких - піскорійка - живе в ґрунті, а доросла особина є напівпаразитом риби, і у земноводних - з яєць яких виходить пуголовок, у якого в процесі метаморфозу відбувається поступова втрата личинкових органів і поява органів, характерних для дорослих особин.

У латимерій в яйцеводах самки виявили добре розвинені ембріони, довжиною 30 - 33 см, кожен - з великим жовтковим мішком. Це відкриття показало, що латимерії є яйцеживородячими. Пізніше було виявлено, що сильно васкуляризована поверхня жовткового мішку знаходиться в дуже тісному контакті з сильно васкуляризованою поверхнею яйцепроводу, формуючи плацентоподібну структуру. Тобто, цілком можливо, що на додаток до жовтка яйця - ембріони також харчуються завдяки дифузії поживних речовин з крові матері. Целакант з Карбона - був яйцекладучим, а целакант з Юри - вже живородним. Так що не дивно, що сучасні целаканти – живородні.

У деяких сучасних риб розвиток личинок відбувається з метаморфозом (камбала, річковий вугор, місяць-риба та ін.). Камбала має симетричних личинок, які плавають у верхніх шарах води спиною догори. Згодом вони поступово опускаються в більш глибокі шари води і втрачають двосторонню симетрію, одне око у них переходить на одну сторону тіла, і після завершення метаморфозу молода камбала починає вести придонний спосіб життя. Личинки морського вугра (лептоцефали), які викльовуються з ікринок в Саргасовому морі, мають листоподібну форму. Протягом 2-3 років вони дрейфують з течією Гольфстрім, перетворюються в прозорих вугреподібних рибок, які заходять в річки Європи, де ростуть, втрачають прозорість і перетворюються на дорослих вугрів.

NB! Таким чином, личиночна стадія і здатність до метаморфозу - початкові риси хордових тварин. Тип Хордові складається з трьох підтипів (безчерепні, покривники, хребетні) і у всіх трьох підтипів є личинки. Тільки у хребетних - згодом в багатьох групах личиночна стадія розвитку втрачається.

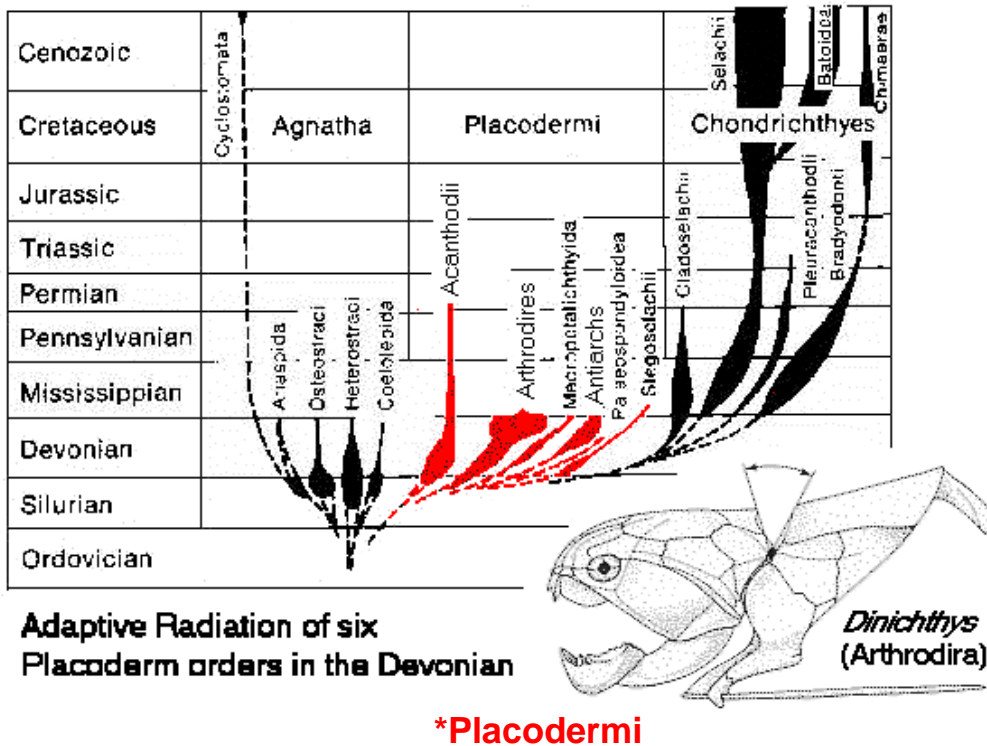
Живородіння у панцирних риб. Long J.A. з колегами (2008) знайшли ембріон всередині фосилізованої пізньо-Девонської панцирної риби *Materpiscis attenboroughi*, яка жила 380 млн.р.т. Цей факт свідчить про живородіння у цих панцирних риб. Крім того, у самців був знайдений орган, який забезпечував внутрішнє запліднення самок. Це - перше свідчення живородіння у хребетних тварин (за Long et al., 2008).



A - Схема, яка показує розташування ембріона і жовтка в тілі риби-матері; B - художня реконструкція народження маленької рибки у самки *Materpiscis attenboroughi* (за Long et al., 2008).

Дихання легеньми у риб. Аналіз фосилій показав, що в середньому Девоні риби, які жили в теплих мілководних бідних киснем водах (наприклад, в Девонських внутрішніх озерах, оточених ранніми рослинами) придбали важливі ознаки, в т.ч. добре розвинені легені, здатність виповзати з води і т.п. Вважають, що це були пристосування для порятунку від гіпоксії і пересихання водою.

Панцирні риби. Для антиархів – Девонських бентосних прісноводних рослиноїдних панцирних риб показано формування добре розвинених парних легень (див. рис.).



Адаптивна радіація безщелепних рибоподібних хребетних тварин (*Agnatha*) і щелепноротих риб. У щелепноротих антиархів були виявлені добре розвинені парні легені. А оскільки ця група з'явилась наприкінці Силура, то можливо, що в кінці Силура так само, як і в кінці Девона, були гіпоксичні умови (за http://www.mun.ca/biology/scarr/Placoderm_radiation.htm).

Дводишні риби. Аналіз фосилій показав, що у дводишних прісноводних риб здатність дихати атмосферним повітрям з'явилась в середньому Девоні, приблизно 385 млн.р.т., а у морських дводишних риб здатність до дихання повітрям з'явилась пізніше, приблизно 375 млн.р.т. Clement A.M. та Long J.A. (2010) вважають, що основною причиною появи дихання повітрям у прісноводних і морських дводишних риб, а також у тетраподоморфних риб (таких, як гогоназус і ін.) - стало зниження рівня кисню в навколишньому середовищі в середині Девона. Прісноводні водойми подлягають сезонному пересиханню та аноксії. Тому

логічно, що вперше здатність до дихання повітрям з'явилась у риб в прісноводних водоймах. Цікаво відзначити, що як правило, скам'янілості морських дводишних риб не свідчать про можливе дихання повітрям (den Blaauwen et al., 2005) (за Clement & Long, 2010).

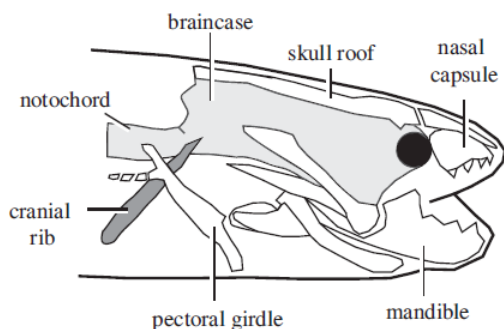
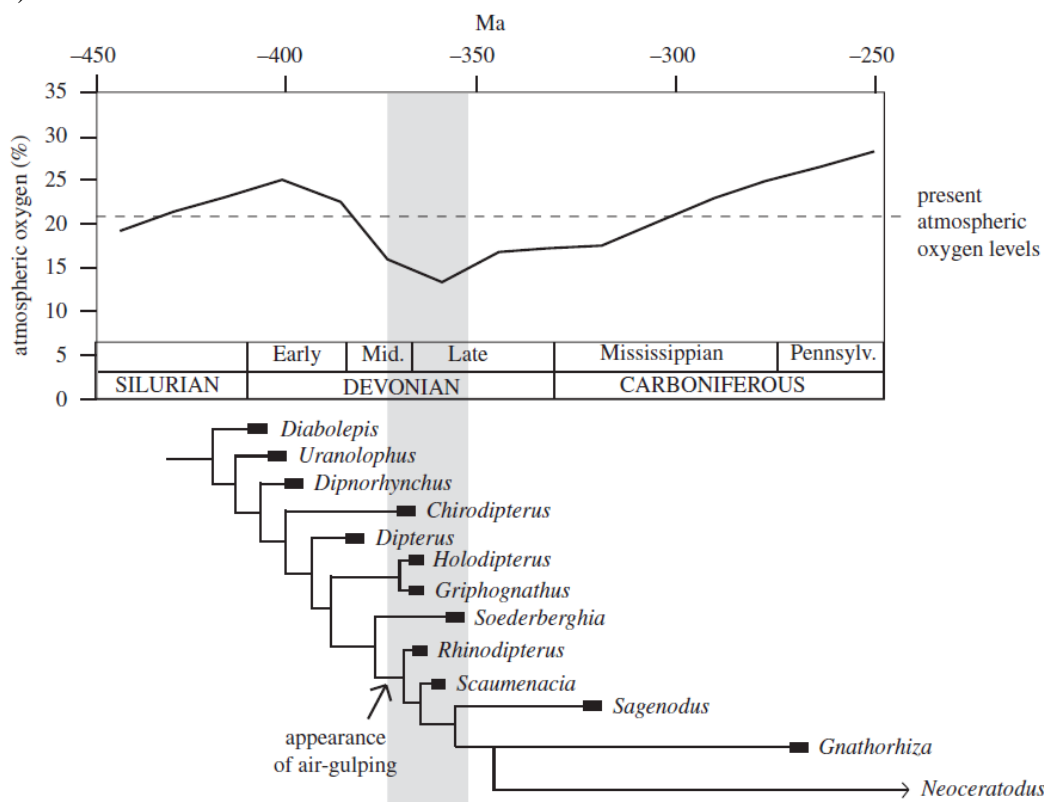


Схема будови сучасної дводишної риби *Protopterus*. На схемі видно, що черепні ребра приєднані до нейрокраніума. Оскільки м'які тканини дуже рідко зберігаються у вигляді фосилій - палеонтологи опосередковано, за будовою мінералізованих частин організму, можуть відновити, як дихав організм в далекому минулому. Так, черепні ребра, приєднані до основи нейрокраніума є найважливішою конструкцією, яка забезпечує дихання повітрям у сучасних видів дводишних риб (див. рис). Крім того, існує цілий ряд морфологічних особливостей фосилізованих організмів, які допомагають встановити тип дихання організму, який жив в далекому геологічному минулому Землі (за Clement & Long, 2010).



Глобальний рівень кисню в Палеозойській ері (за Berner, 2006) і поява дихання киснем повітря у дводишних риб. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - концентрація кисню, %. Зафарбована область на графіку вказує часові рамки, в які глобальний рівень кисню не перевищував 15% (за Clement & Long, 2010). Зверніть увагу на монофілію філогенетичного дерева дводишних риб.

den Blaauwen J.L. з колегами (2005) наводять приклад дводишної риби *Dipterus*, яка жила в озері з сезонним циклічним пересиханням (Шотландія). Автори огляду підкреслюють, що у ранньо-Девонських дводишних риб не виявлено адаптацій до дихання повітрям. Тобто, ранні дводишні, фактично, не були дводишними (den Blaauwen et al., 2005). За особливостям будови фосилій було показано, що дихання атмосферним повітрям у

дводишних риб з'явилося тільки в пізньому Девоні (в Ейфелії - Живетії) і було пов'язане з різким зниженням концентрації кисню в навколишньому середовищі.

Clement A.M. та Long J.A. (2010) підкреслюють, що складність дихальної системи дводишних риб свідчить на користь монофілетичності групи і разової появи здатності дихати повітрям (за Clement & Long, 2010). Різною мірою використовувати кисень повітря спроможні і інші лопастепері риби (саркоптеригії), а також променепері риби (актіноптеригії). Є дані, що дихання повітрям з'явилося у самих базових представників риб ще на межі Ордовіка і Силура. І тоді Девонська аноксія водойм - лише сприяла диверсифікації дводишних риб.

Наявність легень – базова ознака щелепноротих хребетних тварин. Легені з'являються у Девонських панцирних риб і кистеперих риб, а також у нащадків кистеперих риб (тобто у тетрапод). Таким чином, наявність легень - базова ознака 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 у хрящових риб вона була втрачена.

Найбільш прості легені у багатоперих риб і у багатьох хвостатих земноводних - їх легені мають форму гладкостінних мішків. Легені риб в онтогенезі формуються в результаті втягування стінки передньої частини кишковика.

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.

Плавальний міхур і легені у давніх і сучасних риб. Серед сучасних риб більше ніж 370 видів, що належать до 49 родин в тій чи іншій мірі 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).

*NB! Плавальний міхур відсутній у безщелепних рибоподібних і у хрящових риб. І плавальний міхур, і легені формуються з переднього відділу кишки в ембріогенезі. Але, легені - це парний орган, який формується з вентральної частини кишки, а плавальний міхур - це одиничний орган, який утворюється з дорзальної частини кишки (за «Biology of fishes» FISH/BIOL 311).

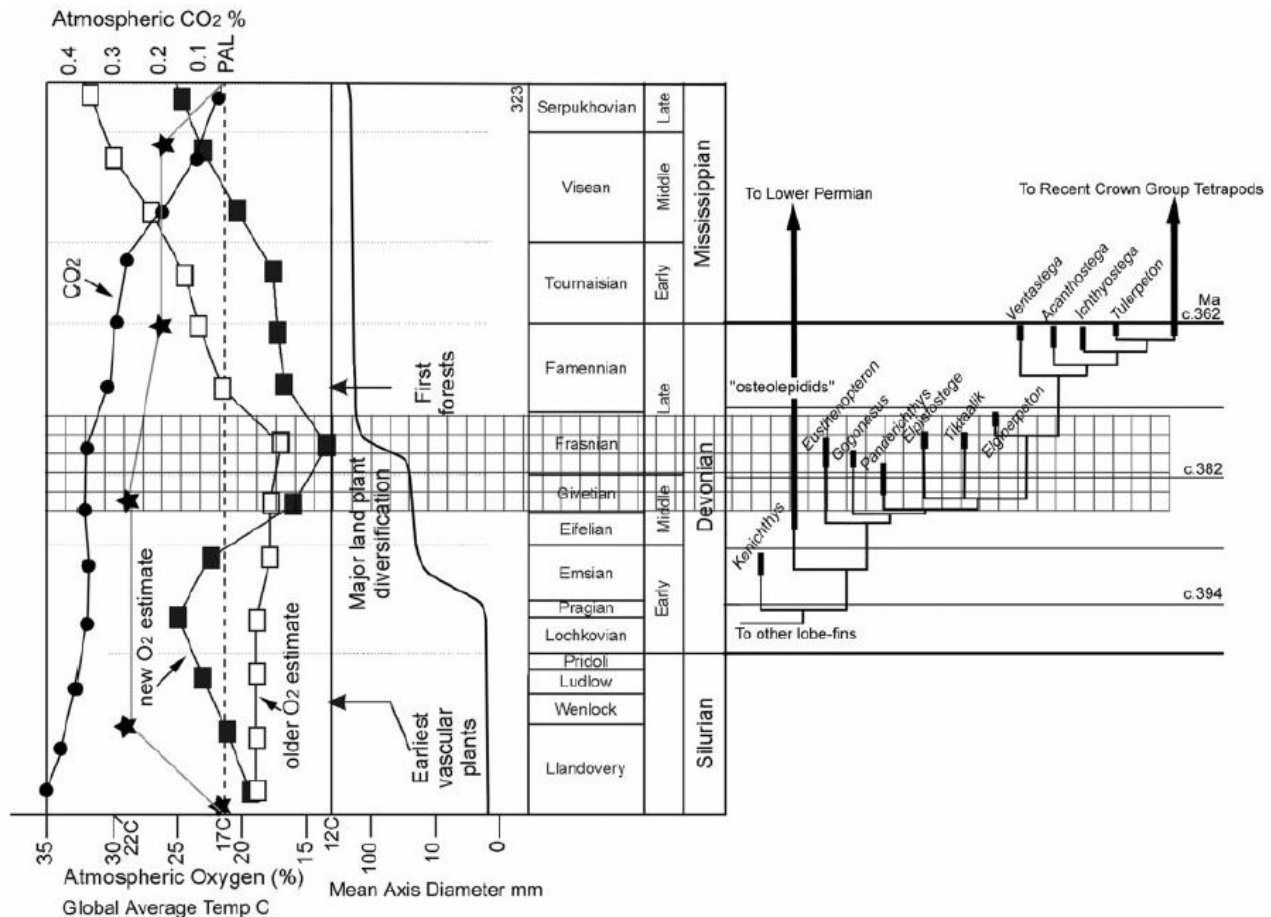
Еволюційно, легені з'явилися раніше, ніж плавальний міхур. Це підтверджують і філогенетичний, і палеонтологічний аналізи: у панцирних риб *Bothriolepis canadensis*, що жили приблизно 380 млн.р.т., знайдені легені. А панцирні риби - це найперші з щелепноротих хребетних. Можливо, що повногеномна дуплікація, яка сприяла появі щелепного апарату має відношення і до появи легеневого дихання. Легені є у деяких кісткових риб, у целакантів (кистепері риби), у дводишних риб і у тетрапод. Вважають, що в лінії хрящових риб легені були втрачені. Отже, легені – є набагато давнішими за тетрапод.

Плавальний міхур формується у *Chondrostei* і у риб - телеостів У деяких видів риб плавальний міхур виконує також певні додаткові функції - наприклад, функції газообміну (хоча, первинна функція цього органу - плавальна). Плавальний міхур з'явився в Девоні (можливо, на третьому колі повногеномною дуплікації у риб), тоді як легені з'явилися мало не

в Ордовіку (є дані про фосилії щелепноротих, які датуються Ордовіком). *NB! Цікавий факт - немає тварин, у яких одночасно є і легені, і плавальний міхур. Тобто, це дві різні програми ембріогенезу, які взаємно виключають одна одну.

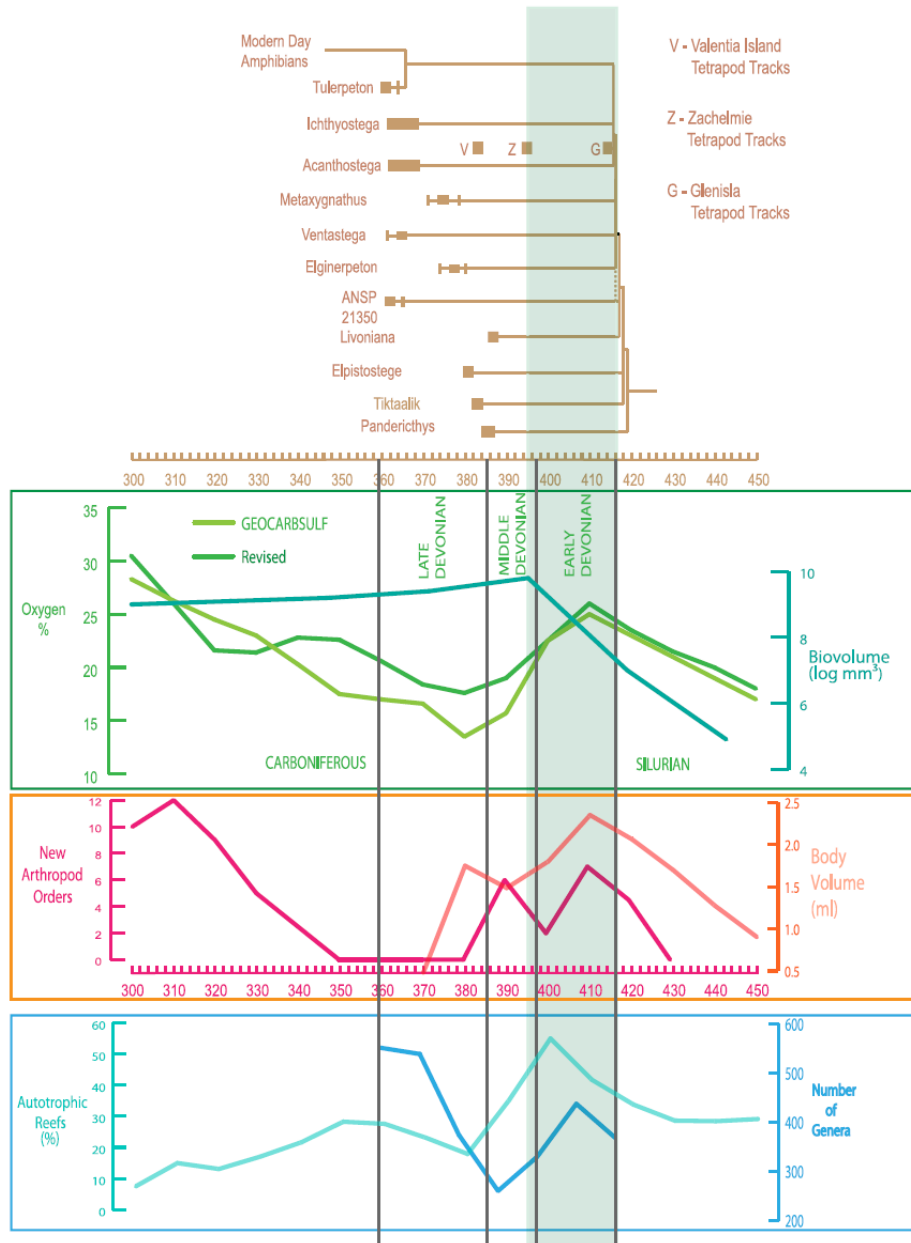
Легені у тетрапод. Тетраподи – це група чотирилапих хребетних тварин, до складу якої сьогодні входять земноводні, рептилії, птахи і ссавці. Тетраподи з'явилися на Фраснійсько - Фаменських стадіях (380 - 363 млн.р.т.) пізнього Девону від кистеперих риб. До кінця Фаменського століття тетраподи були глобально представлені в тропічних і в субтропічних прісноводних екосистемах Північної Америки, Гренландії, Європи, Гондвани (Австралія, Китай).

Ранні тетраподи мали і легені, і зябра. У воді вони дихали зябрами, а на суші - легенями (правда, у іхтіостеги, зябер не було). Скам'янілості личинок Палеозойських тетрапод мають зябра. І у більшості сучасних амфібій - в ході метаморфоза зябра змінюють легеневе дихання. Дослідження, проведене Clack J.A. (2007) показало, що диверсифікація базової гілки тетрапод відбулась 385 - 365 млн.р.т. (середній - пізній Девон). Легені присутні у найбільш ранніх кісткових риб і служили для факультативного дихання. А тетраподи зробили легеневе дихання основним типом дихання. Саме 385 - 365 млн.р.т. (Живетьське - Фраснійське століття) рівень кисню був безпрецедентно низьким. У водних екосистемах була аноксія. Зокрема, однією з причин появи у хребетних легеневого дихання могла стати евтрофікація води.



Кореляція між зміною рівня атмосферного кисню, вуглекислого газу, температури навколишнього середовища, діаметра стебла (стовбура) рослин і початком диверсифікації тетрапод в Девонському періоді). Сіткою виділені Фраснійська і Фаменська епохи. Цей же часовий інтервал збігається з найнижчим рівнем кисню в навколишньому середовищі, з максимальною диверсифікацією рослин і диверсифікацією базової групи тетрапод. Рівень кисню наведено за даними Scott & Glasspool, 2006, на підставі даних Berner, 2006; рівень вуглекислого газу - на підставі даних Berner (2006); дані з глобальних температур - за Scotese, 2002; діаметр стовбура рослин - за даними Algeo et al., 1995. (цитовано з огляду Clack, 2007).

Контр-гіпотеза: тетраподи з'явилися в морському середовищі під час високого вмісту кисню в навколишньому середовищі. Однак, за іншими даними - низький кисень в середовищі не був причиною появи тетрапод і легеневого дихання (за Slack, 2007). Зокрема, проведений George D. та Blicek A. (2011) молекулярний аналіз 13 білків 17 видів тетрапод + вивчення палеонтологічних даних показало, що тетраподи з'явилися в морях під час високого вмісту кисню в навколишньому середовищі.



Родове біорізноманіття та філогенетичні взаємини елпістостегових риб (elpistostegids, from Panderichthys to Livonian) і раних тетрапод (from ANSP 21350 to the crown group 'Tulerpeton + modern amphibians') співвіднесені зі змінами абіотичних (концентрація кисню в навколишньому середовищі) і біотичних (нові групи членистоногих, аутотрофні рифи) чинників навколишнього середовища в Девонському періоді (за George & Blicek, 2011).

Киснева гіпотеза: кореляція між рівнем кисню в навколишньому середовищі і еволюцією тварин. Kurbel S. (2014) наводить аргументи на користь того, що еволюція тварин багато в чому визначалась доступністю кисню в атмосфері. Так, в Девонському періоді вихід предків комах і предків амфібій на сушу був спровокований низькою концентрацією кисню в теплих мілководних морях. Гіпероксія раннього Карбона дозволила з'явитись гігантським комахам, які стали домінуючими хижаками в низинах, що змусило

перших малорозмірних амфібій змінити екологічну нішу низин на високогір'я, бідні киснем і тому вільні від гігантських комах. Однак, високогір'я виявились аридними, що спровокувало появу рептилій, розмноження яких перестало залежати від присутності води і які придбали більш ефективні легені і вдосконалену циркуляційну кровоносну систему. Тварини з альвеолярними легенями дали початок предкам ссавців, тварини з респіраторними легеневидами протоками (respiratory duct lungs) дали початок предкам архозаврів. Уральські гори піднялись на висоту до 3000 м в інтервалі 318 - 251 млн.р.т. Найбільш ранні скам'янілості архозаврів були знайдені на Уралі і датуються 275 млн.р.т. Припускають, що Уральська орогенія сприяла повільному підняттю деяких високогірних територій до висот, що перевищують 2500 м. Оскільки процес підняття тривав приблизно 60 млн. років, то тварини, що жили в даних умовах - повністю пристосувались до гіпоксичних умов високогір'я. Пермсько-Тріасове гіпоксичне масове вимирання біоти вбило багатьох водних і наземних тварин. Спустошені території низин були заселені після цього вимирання маммаліаформами, які спустились з високогір'я в низини. Архозаври виявились більш добре адаптованими до дуже низьких концентрацій кисню в навколишньому середовищі, ніж маммаліаформи. Однак, при критичному зниженні рівня кисню в атмосфері і вони були змушені спуститись з високогір'я в низини. У Тріасовому періоді, коли концентрація кисню знизилась до 12% - архозаври виявились єдиною групою тварин, яка змогла пристосуватись до цих умов на рівні моря. Їх нащадки стали домінуючою групою на Землі до Крейдяно-Палеогенового вимирання, спровокованого падінням астероїда (за Kurbel, 2014).

Поява у хребетних тварин чотирилапих кінцівок. Аналіз фосилій свідчить про те, що плавці перетворювались в лапи у воді не менше 20 млн. років (Romer, 1958 і ін.). Знайдено наземні відбитки лап тетрапод, що датуються середнім Девонем (Niedzwiedzki et al., 2010). Якими були причини зміни плавців на чотирилапі кінцівки? Кінцівки наземного типу з'явились в наслідок перебудови роботи генів морфогенезу. 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).

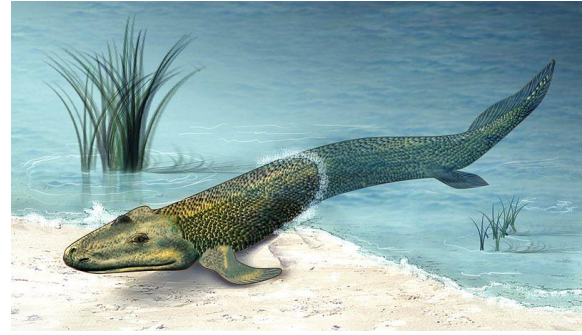
*NB! Легені, якими дихають сучасні примітивні риби і усі наземні організми, виникли ще у перших риб як додатковий виріст глотки зародка. У сучасних продвинутих риб, які мешкають в заболочених водоймах, здатність до повітряного газообміну виникає на основі плавального міхура.

В Девонському періоді кистепері риби на м'ясистих плавцях могли продиратись крізь зарості мілководної рослинності, а також - перепозвати 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, 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/Off91712-0b53-4c16-a797-b402f73a9182/>).

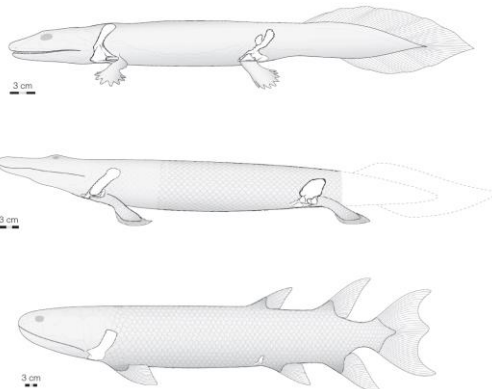


Тіктаалік - рід викопних Девонських кистеперих риб. Це одна з перехідних форм між рибами і земноводними (за <http://vignette1.wikia.nocookie.net/prenistoricpark/images>).

***Перехідні форми між рибами і земноводними мали добре розвинені не тільки передні, але і задні кінцівки.** Тривалий час існувала точка зору, згідно з якою перші хребетні вибиралися з води на сушу, спираючись лише на передню пару кінцівок, рухаючись на зразок сучасних тюленів. При цьому задні лапи ще довгий час залишалися звичайними плавцями і лише в умовах суші змогли перетворитися на повноцінні ходильні ноги.

Одним з найбільш повних і добре вивчених залишків предків раних тетрапод сьогодні вважається *Tiktaalik roseae* - знайдена у відкладеннях Канадської Арктики схожа на крокодила лопастепера риба триметрової довжини з плоскою головою, гострими зубами і майже сформованими передніми кінцівками (задню частину тулуба в 2004 р. ще не було знайдено). У тіктааліка були характерні для риб зябра, луска і плавці, але були також і властиві чотириногим примітивні легені, рухлива шия і сформована грудна клітка. А в великих передніх кінцівках чітко виділялися плечі, лікті і навіть зап'ястя, що зовсім не схоже на типові плавці риб.

Нещодавно Shubin N.H. з колегами (2014) в Канадській Арктиці вдалося розшукати і задню частину тіла тіктааліка, що призвело до сенсаційного відкриття. Дослідники очікували побачити маленький таз і задні плавці. І були дуже здивовані, виявивши добре розвинений таз: розміром він не поступався плечовому поясу, а за складністю будови - практично збігався з аналогічними ділянками тіла деяких раних тетрапод. Хоча, на відміну від них, таз тіктааліка ще не ділився на три різних відділи, але вже мав цілком сформований кулястий стегновий суглоб. А судячи по гребенях для прикріплення м'язів стегна, задні кінцівки тіктааліка були досить потужні і рухливі.

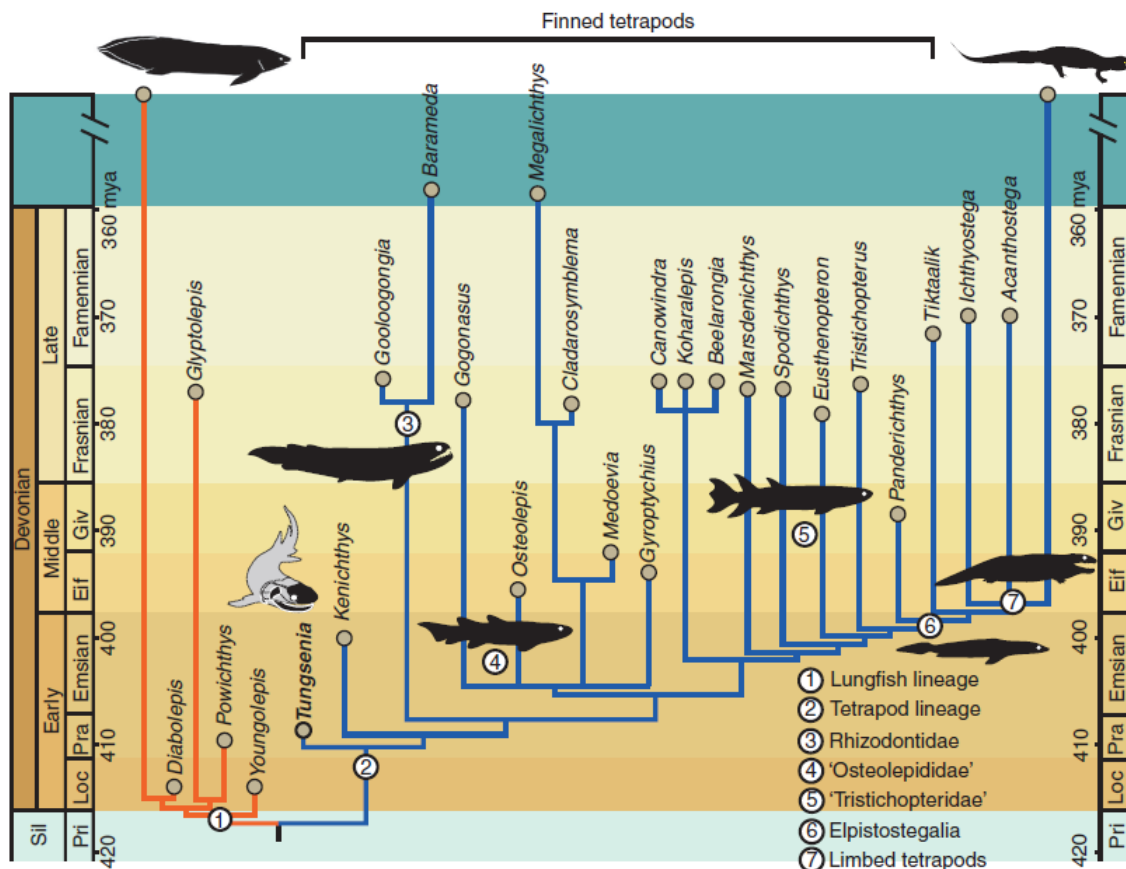


Реконструкція зовнішнього вигляду і поясів передніх і задніх кінцівок (зверху вниз): у першого земноводного акантостеги (*Acanthostega*), у перехідної форми між рибами і земноводними - тіктааліка (*Tiktaalik*) і у риби еустеноптерона (*Eusthenopteron*) (за Shubin et al., 2014).

Знайдений дослідниками таз і стегновий суглоб - дуже відрізняються від всього, що вже відомо вченим про лінії, які ведуть до появи кінцівок. Схоже, що тіктаалік використовував плавці

так, як зазвичай використовують лапи: або як весла, або він ходив на них по дну, як сучасні африканські Дводишні риби. Але незалежно від деталей, стало ясно, що розвиток задніх кінцівок і таза було тенденцією, яка з'явилася вперше ще у риб, і надалі лише тривала у ранніх тетрапод (за <http://paleonews.ru/index.php/new/280-tiktaalicleg>; Shubin et al., 2014).

Найдавніша з відомих на сьогодні перехідна форма між лопастеперими рибами і тетраподами. Лопастепері риби дали початок дводишним і кистеперим риbam; а кистепері риби – є базовими для появи тетрапод. Lu J. з колегами (2012) виявили скам'янілості ранньо-Девонської кистеперої риби *Tungsenia paradoxa* gen. et sp. Nov. (Празька епоха, 409 млн.р.т., Китай). Ця тварина мала риси і базових лопастеперих риб, і тетрапод.



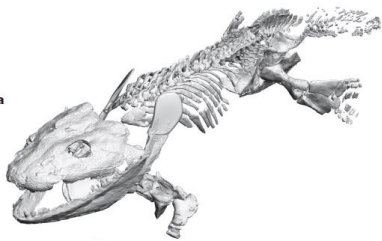


Філогенетичне дерево лопастеперих риб (дводишні + кистепері риби + тетраподи). *Tungsenia* є базовою групою кистеперих риб, які дали згодом справжніх тетрапод. Перша диверсифікація тетрапод з пальчастими кінцівками відбулась до раннього Девона (це встановлено на підставі відбитків лап тетрапод в седиментах на території Польщі). Диверсифікація дводишних риб показана помаранчевим кольором (1) (за Lu et al., 2012).

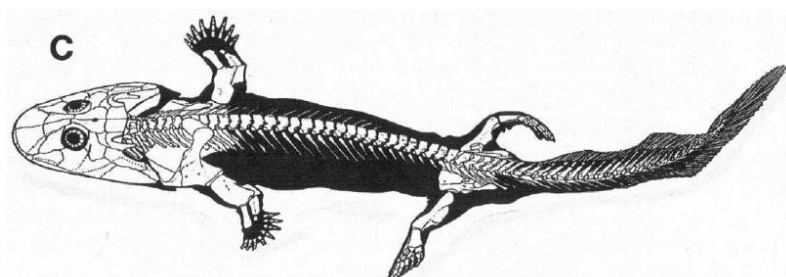
Рентгенівська томографія фосилій виявила збільшення мозку у цих тварин, що свідчить про те, що збільшення розмірів мозку почалось на самих ранніх етапах еволюції тетрапод (за Lu et al., 2012).

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 Pearce et al., 2012).

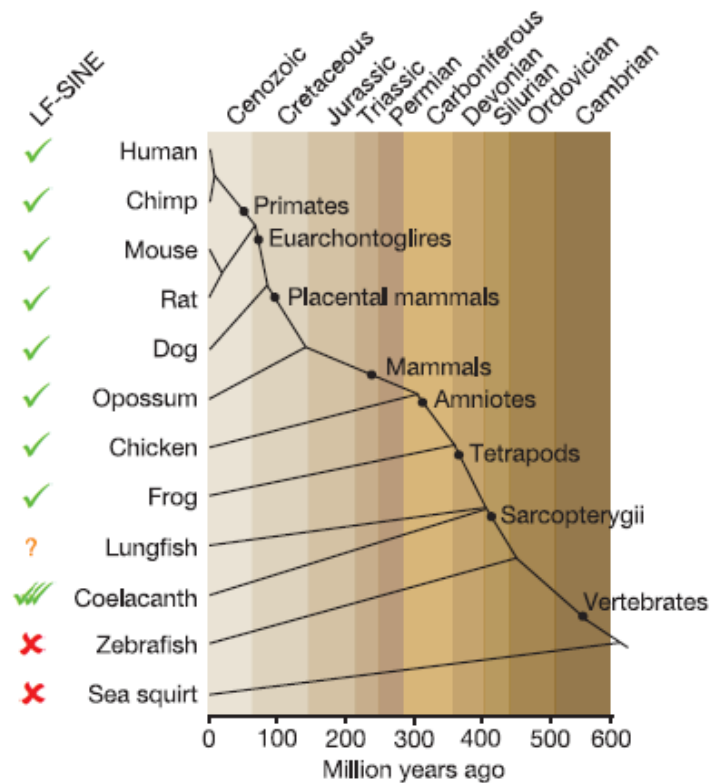
 <p>Тривимірна реконструкція будови тіла іхтіостеги (за Pearce et al., 2012).</p>	 <p>Іхтіостега - викапне земноводне Девонського періоду, яке вело водний спосіб життя (за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/...).</p>	 <p>Акантостега - викапне земноводне Девонського періоду, яке вело водний спосіб життя (за http://dic.academic.ru/pictures/wiki/...).</p>
--	--	---



Реконструкція будови тіла примітивного аквального тетрапода акантостеги (*Acanthostega*) (за Long & Gordon, 2004).

Молекулярні механізми появи тетрапод. Дослідження, проведене G. Vejerano з колегами (2006), дозволило виявити новий клас ретротранспозонів - т.зв. LF-SINE ретротранспозони (Lobe-Finned fishes SINE), які вперше з'явилися в геномі саркоптерігій групи кистеперих риб ще в Силурійському періоді 410 млн.р.т.

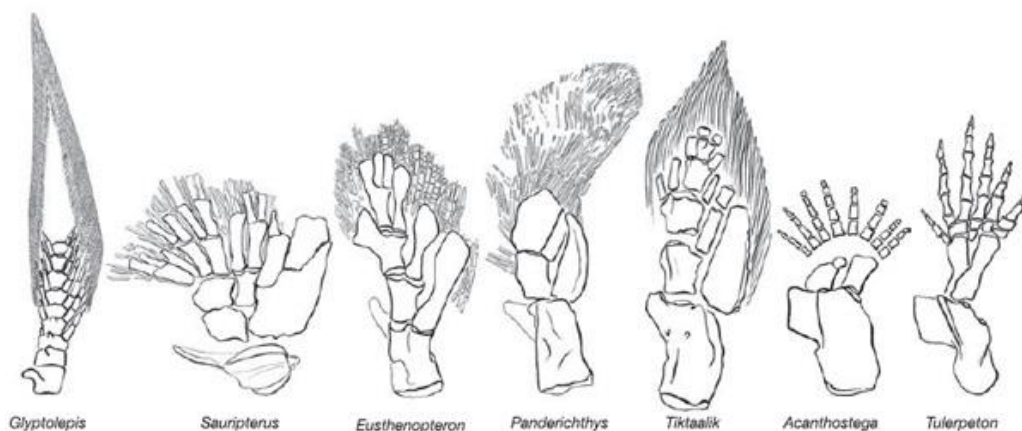
Саркоптерігії (*Sarcopterygii*) включають дводишних риб, кистеперих риб (lobe-finned fishes) і наземних хребетних. Молекулярний аналіз дозволив виявити численні копії LF-SINE ретротранспозонів у всіх тетрапод і кистеперих риб. В геномі людини знайшли 245 копій цього транспозона, в геномі собаки - 235 копій, курки - 699 копій, жаби - 26 копій ретротранспозону LF-SINE. А ось у дводишних риб - ці транспозони не були знайдені. Вочевидь, підселення ретротранспозону LF-SINE в геном кистеперих риб відбулось вже після відокремлення цієї групи від Дводишних риб. У тетрапод сьогодні ці ретротранспозони не активні, а в індонезійського целаканта (т.зв. «живої скам'янілості») (*Latimeria menadoensis*) вони активні і сьогодні. У саркоптерігій одна з копій цього ретротранспозону стала енхансером гена *ISL1*, що бере участь у розвитку нервової системи. Інші копії ретротранспозону LF-SINE - стали регуляторними екзонами, які поселилися всередині генів саркоптерігій і задіяні сьогодні в системі альтернативного сплайсингу. Так, один з одомашених LF-SINE ретротранспозонів є екзоном, включеним в систему альтернативного сплайсингу гена *PCBP2*, продукт якого забезпечує процесінг молекул іРНК. Цілком імовірно, що саме завдяки активності LF-SINE ретротранспозонів в геномі кистеперих риб стала можливою поява тетрапод і освоєння ними суші в наступному Кам'яновугільному періоді.



LF-SINE ретротранспозони були знайдені в геномі всіх наземних хребетних (тетрапод) і кистеперих риб, але - не в геномі дводішних риб (за Bejerano et al., 2006).

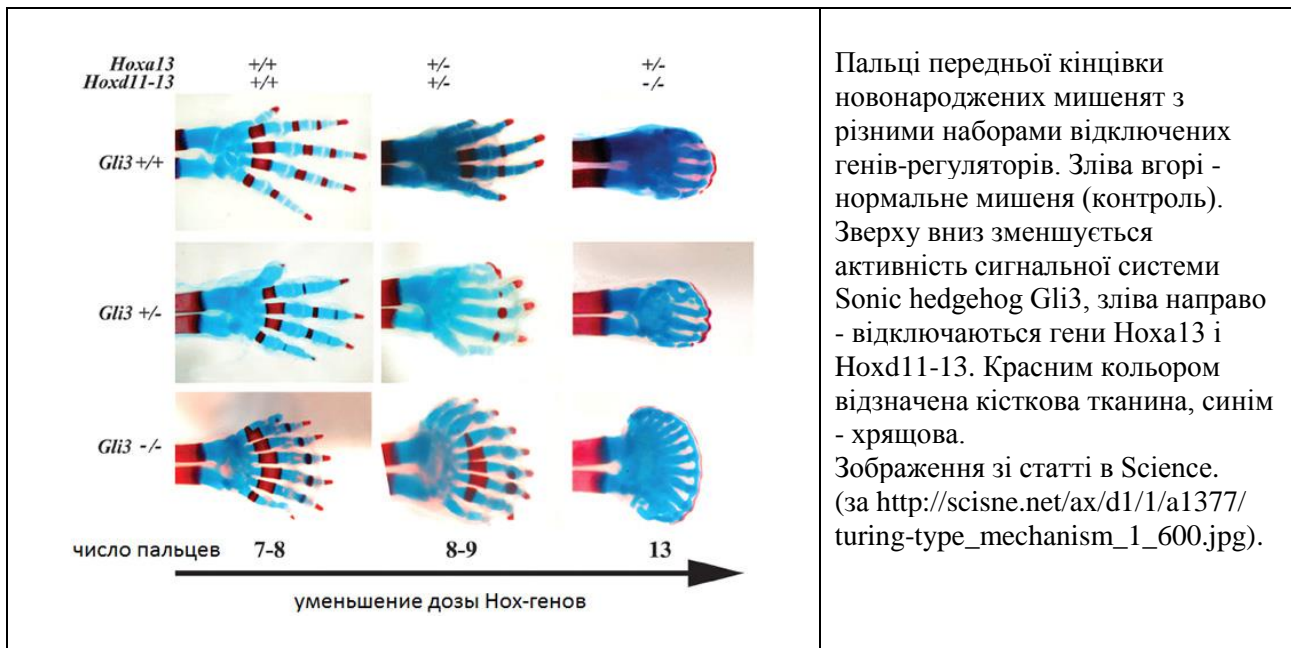
Паралельна тетраподизація риб. Проведені дослідження показали, що в Девоні різні лінії кистеперих риб неодноразово давали початок тетраподам (чотирилапим тваринам). Однак, з усіх чотирилапих ліній - тільки нащадки однієї лінії виявились еволюційно успішними і саме вони стали основою тетрапод, які заселили 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.

Генетична основа появи чотирилапих кінцівок. Аналіз будови кінцівок викопних кистеперих риб, перехідних форм і перших земноводних дозволив виявити, що еволюція кінцівки наземного типу йшла шляхом втрати плавцевих променів, виділення кісток фаланг пальців і зменшення їх кількості від 8 у земноводного акантостеги до 6 у тулерпетона і до 5 у всіх інших наземних тетрапод (див. малюнок).



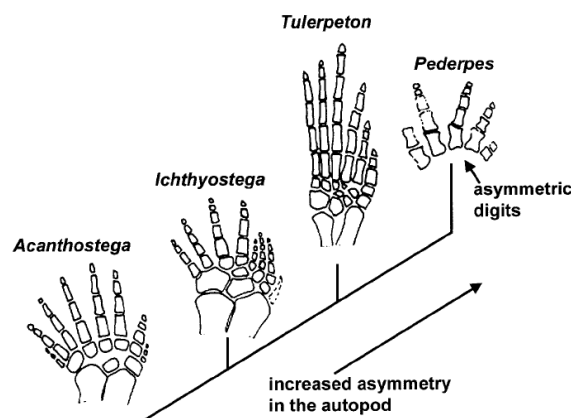
Будова передніх кінцівок у стародавніх кистеперих риб (зліва від тіктааліка) і найдавніших земноводних (праворуч від нього). Зверніть увагу на багатопалість у акантостеги (8 пальців) і у тулерпетона (6 пальців) (за <http://www.geo.arizona.edu/Antevs/nats104/00lect12TetrapodEvolnb.jpg>).

Генетична основа заміни кінцівок плавцевого типу на чотирилапі кінцівки наземного типу не так давно була розкрита в результаті проведення ряду науково-дослідних робіт. Зокрема, було показано, що: а) у риб втрата генів *and1* і *and2* призводить до втрати плавцевих променів; б) у ембріонів мишей зниження активності генів *Hoxa13* і *Hoxd11-13* перетворює наземну кінцівку, що складається з п'яти окремих пальчиків, в лопастеподібну кінцівку риби; в) у ембріонів мишей зниження активності генів в сигнальній системі *Shh/Gli3* збільшує кількість пальчиків від п'яти до 7-8. В цілому, проведені дослідження показали, що зміна кількості регуляторних білків *Hoxd11-13* і *Gli3* в клітинах ембріонів мишенят дозволяє отримати новонароджених мишенят або з п'ятипалними лапками наземного типу, або з кінцівками, що нагадують плавці примітивної риби (див. рис).



Біогенетичний закон Геккеля говорить: онтогенез є коротким повторенням філогенезу. Онтогенез сучасних земноводних - яскравий доказ їх походження від риб. У своєму розмноженні земноводні залишилися пов'язаними з водою. З ікринки жаби з'являється пуголовок. По суті, пуголовок - це маленька рибка: з зябрами, з бічною лінією, двокамерним серцем і т.н. Через кілька місяців пуголовок перетворюється на маленького жабеня, у якого немає ні зябер, немає бічної лінії, який дихає легенями, має трикамерне серце, третью повіку і т.н.

NB! В онтогенезі навіть у ембріона людини на певному етапі формуються зяброві щілини і хвіст. А в онтогенезі мух і метеликів - є хробакоподібна стадія личинки, що підтверджує походження комах від хробакоподібних предків.



Еволюція кінцівки тетрапод. На цій схемі педерпес (*Pederpes*) наведений як найбільш ранній наземний тетрапод (за Long & Gordon, 2004).

Еволюція внутрішнього вуха земноводних. Комп'ютерна скануюча томографія дозволила Clack J.A. з колегами (2003) реконструювати будову внутрішнього вуха іхтіостеги. Аналіз показав, що вухо такої будови може використовуватись для «слухання» у воді. Крім того, дослідники встановили, що вухо іхтіостеги має модифікації, які не зустрічаються в подальшій еволюції тетрапод (за Clack et al., 2003).

Дві хвилі еволюції тетраподоморф в Девоні (за <http://palaeos.com/>). Пізній Девон - це час появи перших тетрапод від предкової групи кистеперих риб. Було щонайменше дві хвилі еволюції тетраподоморф: Фраснійська хвиля появи *Elpistostegians*, 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.

«Дірка Ромера» у фосиліях. Після закінчення Девона - в геологічному літописі практично відсутні скам'янілості тетрапод і тетраподоморфних риб. А в наступні 15 - 20 млн. років знаходять тільки окремі екземпляри. Цей часовий інтервал був названий діркою Ромера ("Romer's Gap") (Coates & Clack, 1995). Для тетрапод відомі окремі екземпляри педерпеса (*Pederpes*) в Шотландії, Канаді, Австралії. Крім того, знайдено маленьких, амніото-подібних казінерій (*Casineria*) і аїстопод летіскусів (*Lethiscus*) (це безногі змієподібні тетраподи).

*NB! Clack J.A. (2002) описав у своїй роботі нового тетрапода з раннього Карбона - педерпеса (*Pederpes*). Цей тетрапод був повністю наземним і він заповнює собою дірку Ромера. Педерпеси жили в Тоурнасії, 354 - 344 млн.р.т., ранній Карбон (за Clack, 2002).

Кінець дірки Ромера відзначений наземними асоціаціями рослин, членистоногих і тетрапод в Шотландії. Тут вперше знайдені всі відомі члени найбільш важливих груп, які згодом домінували весь Карбон: темноспонділи, антракозаври, бафетіди, аїстоподи, амніоти і мікрозаври. Структура кінцівок і ступінь осифікації скелета свідчать про те, що це вже були наземні тетраподи. Більш того, з'явилися і крупно-розмірні тетраподи.

Таким чином, в ранньому Карбоні під час інтервалу, який називається дірка Ромера, відбувалася морфологічна і філетична еволюція, в ході якої сформувалися найважливіші групи тетрапод різних розмірів і різної форми тіла - що є абсолютним контрастом форм тетрапод Девонського періоду.

У своїй роботі Ward P. з колегами (2006) звернули увагу на те, що в інтервалі дірки Ромера, відсутні скам'янілості не тільки тетрапод, а й членистоногих. Автори, посилаючись на роботу Verneer R.A. (2006), вказують на низький рівень кисню протягом раннього Карбона (в порівнянні з результатами попередніх дослідників). Ward P. з колегами (2006) припустили, що і членистоногі, і тетраподи під час дірки Ромера змушені були жити у воді, оскільки нестача кисню не дозволяла їм освоювати сушу. NB! Енерговитрати, а отже, і потреба в кисні, вище при переміщенні в повітрі, ніж у воді, тому що в більш щільному середовищі необхідно менше зусиль для протидії силі тяжіння.

Clark J.A. (2007) звертає увагу на те, що в Девоні не було дрібних тетрапод. А в ранньому Карбоні - з'явилися маленькі казінери (*Casineria*) і п'ятипалі кінцівки також з'явилися в дірці Ромера (до цього пальчиків було більше). Поява малорозмірних форм може бути результатом низької концентрації кисню в навколишньому середовищі (дрібні розміри дають хороше поєднання відносини поверхні тіла до об'єму для тварин, у яких збереглась певна залежність від шкірного газообміну). Отже, мініатюризація стала основним еволюційним процесом, як у амніот, так і у лепоспондилів - груп, які також з'явилися в

ранньому Карбоні (за <http://palaeos.com/>). З іншого боку, широко відомим є т.зв. «ліліпутний ефект» масових вимирань біоти, згідно якого біологічні катастрофи переживають головним чином дрібно-розмірні групи тварин, які швидко розмножуються і потребують меншої кількості ресурсів для забезпечення життєдіяльності організму. Відомо, що Девон завершився Хангенберзькою подією, під час якої найбільше постраждали хребетні щелепнороті і, зокрема – тетраподи. Таким чином, «ліліпутний ефект» пояснює дрібнорозмірність ранньо-Карбонових тетрапод.

Морфологічна диверсифікація у Палеозойських тетрапод. Ruta M. з колегами (2006) досліджували швидкість зміни ознак (морфологічну диверсифікацію) у Палеозойських тетрапод. Проведене дослідження показало значне зниження швидкості зміни ознак як в кладистичних гілках, так і в геологічному часі.

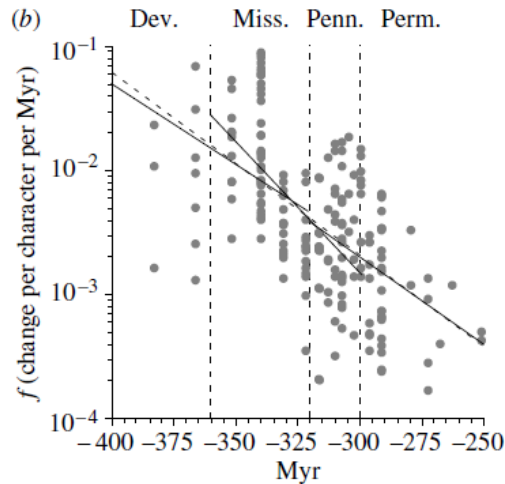
В історії Палеозойських тетрапод було два істотних епізоди значної диверсифікації: радіація базових ліссамфібій (stem-lissamphibian) в межах аквальних місць проживання, зайнятих базовими тетраподами, і радіація базових амніот - що відзначило початок першої істинно наземної експансії тетрапод. У зв'язку з вищевикладеним, автори роботи очікували виявити високу швидкість морфологічних змін не тільки під час ранньої еволюції тетрапод, але також і в більш пізні періоди їх існування.

Є гіпотези, згідно з якими, колонізація нового екопростіру індукує високу швидкість морфологічних змін. На обмеження швидкості диверсифікації таксона можуть впливати: а) внутрішні генетичні обмеження; б) екологічні обмеження (заповнення екопростіру) (Valentine, 1969; 1980). Результати, отримані Ruta M. та Coates M.I. (2006), показали, що пост-Девонські тетраподи походять від єдиного пізньо-Девонського - ранньо-Карбонового таксона, що свідчить про те, що на кордоні Девон-Карбон в лінії тетрапод мало місце т.зв. філогенетичне «пляшкове горлечко еволюції» (за Jablonski, 2002).

В історії тетрапод були дві принципові зміни екопростіру: водного на амфібіальне і амфібіального на наземне. Якщо справедлива теорія екологічного обмеження на швидкість морфологічних інновацій, тоді в історії тетрапод повинно бути як мінімум два піки високих швидкостей появи морфологічних інновацій у даної групи. Якщо ж зниження швидкості появи нових морфологічних ознак пов'язане з внутрішніми генетичними причинами, тоді автори очікували побачити зростання морфологічного розмаїття, пов'язаного тільки з диверсифікацією.

Проведене авторами статті дослідження показало, що швидкість морфологічних змін у тетрапод в Пермському періоді була приблизно в 10 разів нижче, ніж в Девонському періоді. За Valentine J.V. (1969; 1980), причинами, що обмежують швидкість морфологічної еволюції, є: а) внутрішні обмеження (філогенетичні); і б) екологічні обмеження (заповненість екологічних ніш екопростіру). Початковий вибух морфологічної диверсифікації тетрапод може бути пов'язаний зі зняттям обох типів обмежень. Тоді як зниження швидкості появи морфологічних змін в Міссісіпії (початок Карбона) свідчить про зростання внутрішніх обмежень (оскільки можливість освоєння екопростіру була високою через перехід від аквального до амфібіального способу життя). А радіація амніот в Пенсильванії - Пермі, яка дала повністю сухопутні форми тетрапод, - не індукувала інтенсифікації зростання морфологічного розмаїття, як цього слід було б очікувати при справедливості екологічної гіпотези обмеження швидкості морфологічних змін у живих організмів.

З іншого боку, зниження швидкості появи морфологічних інновацій протягом Міссісіпія - Пенсильванія цілком може бути пов'язано з екологічними обмеженнями (зокрема, амфібіального екопростіру) (за Ruta et al., 2006).

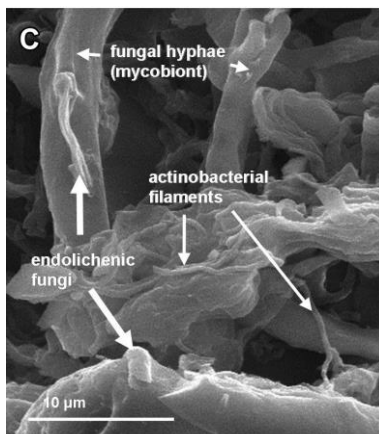


Швидкість зміни морфологічних ознак у тетрапод. По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - частота зміни морфологічних ознак в геологічному часі в кладистичній гілці, логарифмічна шкала; Dev. - Девон; Miss. - Міссісіпій (Карбоновий період); Penn. - Пенсильваній (Карбоновий період); Perm. - Пермський період; пунктирна лінія на графіку показує взаємини між часом і частотою зміни морфологічних ознак у всьому часовому інтервалі дослідження; суцільні лінії на графіку - вказують дане відношення між сусідніми часовими інтервалами (за Ruta et al., 2006).

Гриби і лишайники

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 - ендоліхених актинобактерій і грибів (за Honegger et al., 2013a).



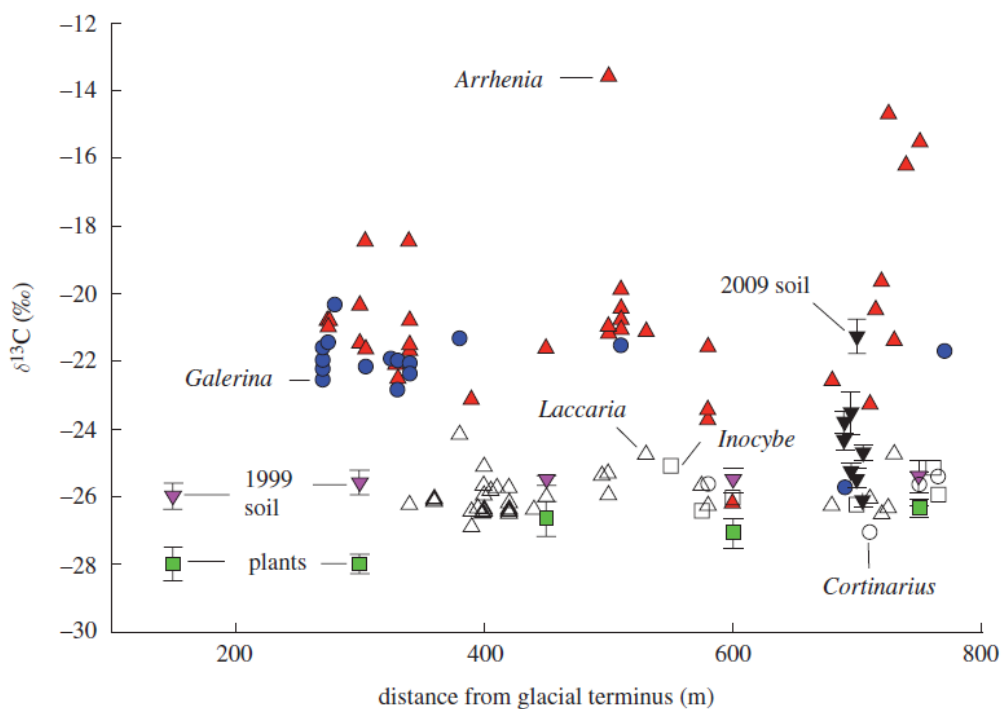
Скануюча електронна мікрофотографія фосилізованих рештків лишайника *Chlorolichenomycites salopensis* з нижнього Девона. Усередині гіфів гриба лишайника видно присутність гіфів паразитичного ендоліхенового гриба і актинобактеріальних філаментів (за Honegger et al., 2013).

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).

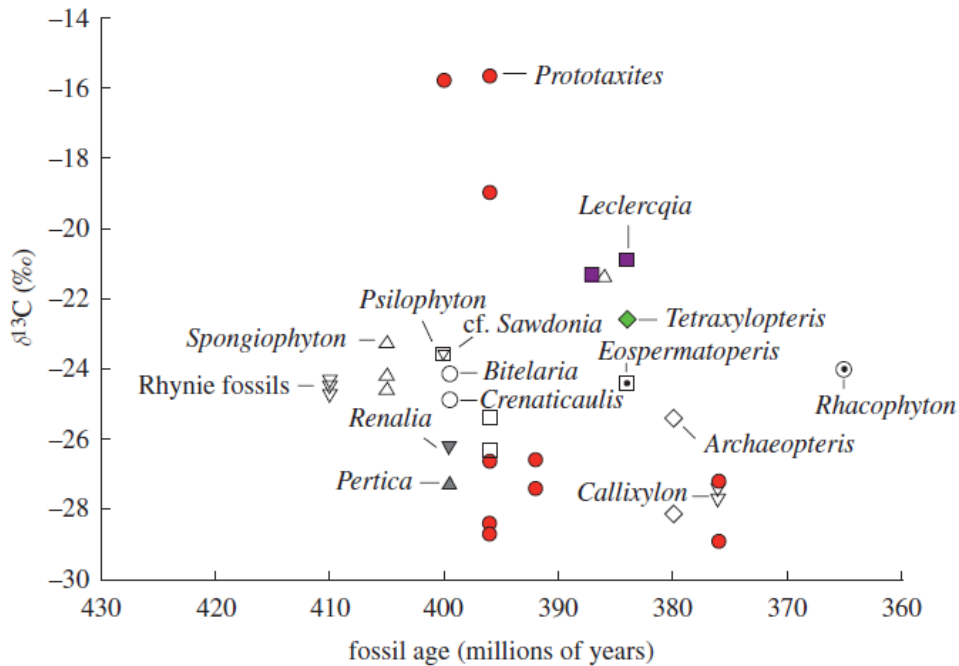
Прототаксити. Фосилізовані рештки прототакситів, що досягали у висоту до 8 метрів, знаходять у відкладеннях пізнього Силура - пізнього Девона. Прототаксити були самими високорослими організмами на Землі до появи дерев в середині Девона. Досі точаться суперечки про природу прототакситів. Їх вважають: наземними рослинами, водоростями, лишайниками, грибами. Одне відомо точно, що прототаксити - це наземні мешканці, а не водні.

Hobbie E.A. та Boyce C.K. (2010), проаналізували ізотопний склад вуглецю-13 в фосиліях Девонських прототакситів. Отриманий авторами значний розкид значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 для цих фосилій, вказує на гетеротрофний тип харчування цих організмів і їх приналежність до гігантських грибів.

Автори показали також значну ізотопну варіабельність у сучасних сапрофітних грибів *Arrhenia obscurata*. Hobbie E.A. та Boyce C.K. (2010) підкреслюють, що внесок мікробних ресурсів в первинну продукцію викликає зростання значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13.



Фракціонування ізотопів вуглецю-13 у сучасних організмів. Де: по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13, ‰; рослини вказані зафарбованими квадратами; ґрунти вказані зафарбованими трикутниками, опущеними верхівкою вниз; сапрофітні гриби *Arrhenia* вказані червоними трикутниками, вершиною вгору; сапрофітні гриби *Galerina* вказані блакитними колами; ектомікоризні гриби вказані не зафарбованими символами: *Cortinarius* - білі трикутники; *Inocybe* - білі квадрати; *Laccaria* - білі кола (за Hobbie & Boyce, 2010).



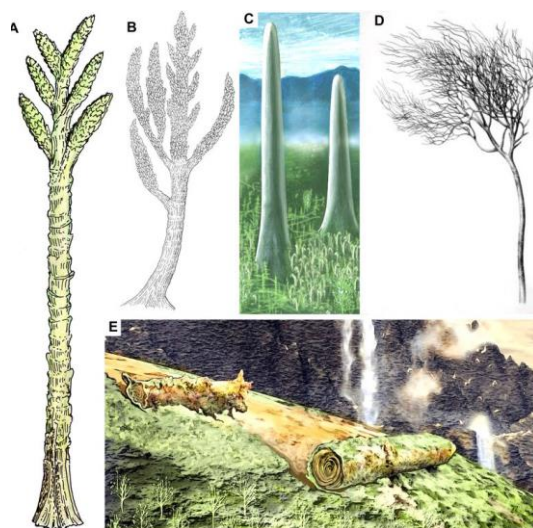
Фракціонування ізоотопів вуглецю-13 в фосиліях наземних рослин і прототакситів Девонського періоду. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - значення показника ізоотопного фракціонування вуглецю-13 в фосиліях прототакситів і наземних рослин, ‰; прототакситами (*Prototaxites*) - зафарбовані кола; *Spongiophyton* - білі трикутники верхівкою вгору; псилофітон (*Psilophyton*) - білі квадрати; *Leclercqia* - зафарбовані квадрати; *Callixylon* - білі трикутники верхівкою вниз; судинні дерева археопртерис (*Archeopteris*) - білі ромби. Інші таксони вказані безпосередньо на малюнку. Зокрема, скам'янілості ринієвих (*Rhyne fossils*) включали аналіз наступних рослин: *Aglaophyton major*, *Asteroxylon mackiei* і *Rhynia gwynne-vaughnii* (за Hobbie & Boyce, 2010).

Дослідники також порівняли ізоотопний склад вуглецю-13 у Девонських прототакситів, у Девонських наземних судинних рослин, у Девонських озерних седиментів, сформованих водоростями, і зробили висновок про те, що ізоотопний склад вуглецю-13 прототакситів свідчить про те, що ці організми харчувались: а) несудинними наземними рослинами; б) або водними мікроорганізмами. Крім того, ізоотопний склад самих прототакситів погано корелює з ізоотопним складом сучасних їм судинних рослин.

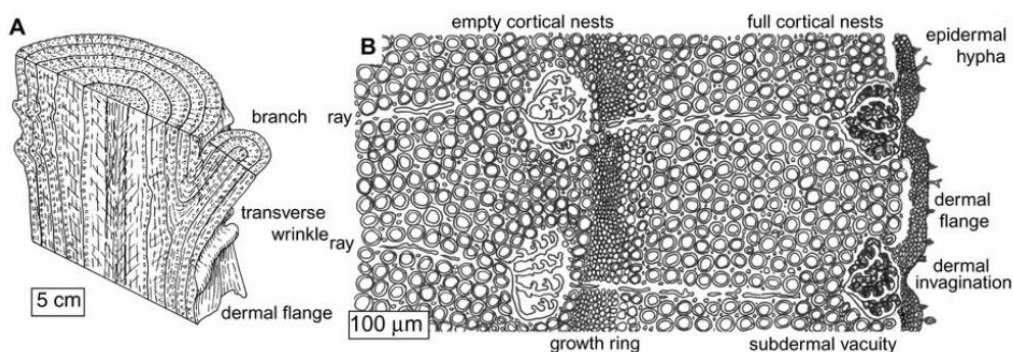
Таким чином, Hobbie E.A. та Boyce C.K. (2010), був зроблений висновок про те, що прототакситами (*Prototaxites*) - це сапрофітні гриби, які отримували поживні речовини з депозитів органічних відкладень водоростевого походження на затоплюваних територіях (за Hobbie & Boyce, 2010).

Девонські прототакситами *Prototaxites loganii*. Різні вчені відносять викопних прототакситів до водних водоростей, типу ламінарії, до згорнутих килимків з мохів, до гігантських сапрофітних грибів або до гігантських лишайників. Retallack G.J. і Landing E. (2014) в своїй роботі звертають увагу на те, що водоростева модель і модель згорнутих мохових килимків не пояснюють пропорції тіла і характер розгалуження викопних прототакситів *Prototaxites loganii*. У відкладеннях середнього Девону, що датуються 386 млн.р.т. висота знайденого викопного прототаксита становила 8,83 м, він мав шість гілок, кожна з яких досягала 1 м в довжину і 9 см в діаметрі і перевищувала основний аксис на 1,2 м. Ізоотопний аналіз зовнішнього шару стовбура і гілок знайденого прототаксита дав величини показника ізоотопного фракціонування вуглецю $\delta^{13}\text{C} = -25,03 \pm 0,13\text{‰}$ та $\delta^{13}\text{C} = -26,17 \pm 0,69\text{‰}$, відповідно. При цьому зовнішня частина стовбура мала інвагінації, що погано збереглися, над коккоїдними клітинами, які були охоплені розгалуженими трубчастими клітинами. Така гістологічна структура не є характерною ні для водоростей, ні для мохів, ні для судинних рослин і схожа на гістологію лишайників з коккоїдним хлорофітним фікобіонтотом. Прототакситами були поміщені в групу базидіомікотів (*Basidiomycota*), хоча у них

відсутні чіткі риси дикаріонів. Автори дослідження припустили, що прототаксити можливо належали до групи Мукуромікота (*Mucoromycotina*) або Гломеромікота (*Glomeromycota*) (за Retallack & Landing, 2014).



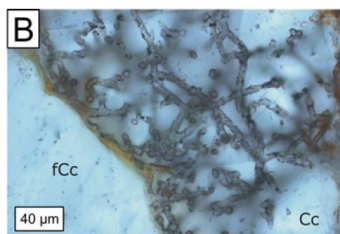
Варіанти реконструкції зовнішнього вигляду прототакситів. Де: А - реконструкція, запропонована авторами даної роботи (за Retallack & Landing, 2014).



А - Розташування гілок і кільця росту у фосилізованого прототаксита *Prototaxites loganii*; В - поперечний зріз зовнішньої ростової зони прототаксита (за Retallack & Landing, 2014).

Гриби. Ендолітні гриби. Дослідження, проведене Gueidan С. з колегами (2011) за допомогою методу молекулярного годинника показало, що гриби, які живуть усередині каменів, з'явилися: а) гриби *Dothideomycetes* - в пізньому Девоні під час періодів сухого клімату; б) гриби *Chaetothyriales* - в середньому Тріасі під час відновлення екосистем після Пермо-Тріасового вимирання і їх поява також була приурочена до періодів сухого клімату (це був час експансії аридних зон). Gueidan С. з колегами (2011) був зроблений висновок про те, що гриби, які живуть усередині каменів, з'явилися на Землі двома хвилями і ці хвилі збігаються з періодами сухого клімату на Землі (за Gueidan et al., 2011).

Організми – кріптоендоліти. Усередині середньо-Девонських базальтів Живетського століття Reschmann J. з колегами (2008) були знайдені біогенні мінералізовані філаменти, що свідчить про життя всередині каменів (тобто про присутність всередині базальтів організмів - кріптоендолітів). Сьогодні, під океанами в базальтах знайдені живі організми, яких особливо багато на глибинах 250 м океанічної кори. Це - бактерії і гриби. Припускають, що внутрішньо-базальтні екосистеми існують протягом усієї історії Землі. Так, в Архейських застиглих лавах, віком 3,5 - 3,4 млрд. років були знайдені сліди життєдіяльності організмів-ендолітів, які мешкали там до моменту початку метаморфізму порід (за Banerjee et al., 2006).



Розгалужені філаменти організмів - кріптоендолітів всередині Девонських базальтів (за Peckmann et al., 2008).

Наземні флори

В середньому Девоні на суші росли: мохи, плавуни, хвощі, папороті. Вперше з'явилися прогімносперми (попередники насінневих рослин) і перші насінні рослини.

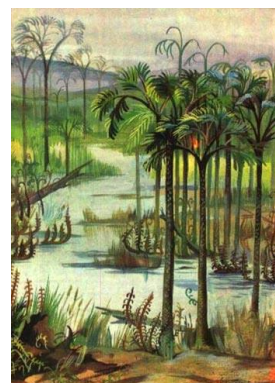
Девонський період для рослин був аналогічний Кембрійському вибуху для тварин. Вважають, що на початку Девона у рослин було приховане видоутворення. Більшість фосилій ранньо-Девонських рослин схожі на пізньо-Силурійську куксонію (*Cooksonia*). Але, вже в середньому-пізньому Девоні - ми бачимо незвичайну різноманітність рослин: як таксономічну, так і за життєвими формами (зокрема, в Девоні з'явилися перші дерева).



Наземні рослини раннього Девона схожі на пізньо-Силурійську куксонію (за <http://palaeos.com/>).



Тропічний Девонський ліс. Середній Девон.
(реконструкція) (за <http://www.syl.ru/misc/i/ai/167418/623049.jpg>).



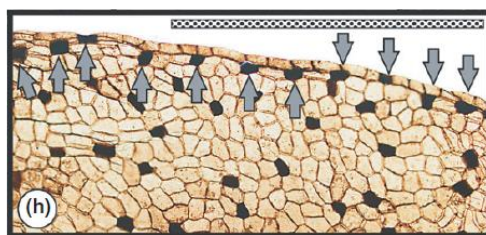
Екваторіальний Девонський ліс. Пізній Девон. (реконструкція) (за <http://900igr.net/datai/biologija/Drevnie-zhivotnye-i-rasteniya/0021>).

Мохи – самозахист від обгризання. Labandeira С.С. 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 (т.зв. oil body cell) (за Labandeira et al., 2014).



Пошкодження тканин печіночкового моху *Metzgeriothallus sharonae*. Середній Девон (за Labandeira et al., 2014).



Талус печіночкового моху *Metzgeriothallus sharonae* містить спеціалізовані клітини, т.зв. oil body cells (виділені стрілками). Вважають, що ці клітини продукують речовини, які відлякують рослиноїдних членистоногих. Середній Девон (за Labandeira et al., 2014).

Поява у наземних рослин нової життєвої форми - дерево

Плавуни, папороті і предки насінневих рослин - незалежно придбали життєву форму - дерево: плавуни в кінці Силура, предки насінневих рослин в Девоні, папороті - в Девоні (за іншими даними – в Карбоні). Для формування життєвої форми дерево - необхідне дотримання трьох умов: 1) наявність справжніх коренів; 2) синтез деревини; 3) вторинний ріст стебла в товщину.

Поява у наземних рослин справжніх коренів. На кордоні Силур-Девон у наземних рослин з'явилися справжні корені як підземна модифікація пагона в результаті роботи генів *WOX5* та ін. Коріння з'явилося у відповідь на посилення засух незалежно як мінімум в двох лініях судинних рослин на межі Силур - Девон.

Raven J.A. і Edwards D. (2001) провели дослідження еволюції коренів рослин і встановили, що коріння з'явилося у спорофітів щонайменше у двох різних ліній ранніх судинних рослин в ранньому Девоні, приблизно 410 - 395 млн.р.т. Це сталося через 15 млн. років після появи судинних рослин і через 50 млн. років після появи перших наземних рослин. Вже 375 млн.р.т. довжина коренів досягала 1 метра. Поглинання поживних речовин відбувається через кореневі волоски і за участю мікоризних грибів (починаючи з 400 млн.р.т.).

Знайдений Силурійський спорофіт, плавун *Baragwanathia*. Він мав мікрофіллоїди (тобто листя, що сформувався за першим механізмом листоутворення), мав кутикулу, продири, трахеїди. Теоретично - повинні були бути і корені, але - корені не знайдені (за Raven & Edwards, 2001). Перше фосилізоване коріння датується раннім Девоном. Так, Нao S. з колегами (2010), описують рослину з корінням *Zosterophyllum shengfengense* з раннього Девона, Локховій, 413 млн.р.т., південь Китаю. Це - найдавніша з відомих рослин зі справжнім корінням. У цієї рослини наземна вісь складає 98 мм у висоту, а коренева система - 22 мм в довжину. Коренева система розгалужена. Автори оцінили співвідношення коріння:пагони. Воно становило 0,028. Коріння склали 3% від загальної біомаси рослини. Автори вважають, що це була напівводна рослина (за Нao et al., 2010).

Еволюція корневих волосків і ризоїдів. Jones W.A.S. і Dolan L. (2012) досліджували питання еволюції корневих волосків і ризоїдів. Спорофіти судинних рослин формують на коренях кореневі волоски. Вільноживучі гаметофіти - формують ризоїди (і у судинних, і у не судинних рослин). Крім того, у вимерлої групи рослин - риніофітів (*Rhyniophytes*) - і

гаметофіт, і спорофіт формували ризоїди. Сучасні плавуни (*Lycophytes*, clubmosses і quillworts) і монілофіти (*Monilophytes*, папороті і хвощі) формують і вільноживучі гаметофіти, і вільноживучі спорофіти. При цьому гаметофіти утворюють ризоїди, а спорофіти - кореневі волоски. Проведений авторами огляд літератури показав, що розвиток ризоїдів у мохів (гаметофіти) і корневих волосків на коренях спорофітів судинних рослин контролюється подібною генною регуляторною мережею. Вважають, що ця операційна система вперше з'явилась у гаметофітів найраніших наземних рослин. Jones W.A.S. і Dolan L. (2012) припустили, що пізніше ця генна система стала працювати в спорофітах (за Jones & Dolan, 2012).

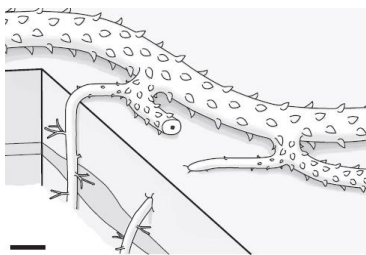


Фосилії Девонської рослини *Zosterophyllum shengfengense* – першої рослини зі справжнім корінням. 1 бар = 20 мм (за Nao et al., 2010).



Реконструкція зовнішнього вигляду Девонської рослини *Zosterophyllum shengfengense*, у якій вперше виявлене справжнє коріння. 1 бар = 20 мм (за Nao et al., 2010).

Еволюція кореневої системи плаунів в Девонському періоді. Matsunaga К.К. і Tomescu А.М. (2016) описали архітектуру і спробували вирішити питання структурної гомології кореневої системи ранньо-Девонських базових плаунів, знайдених у відкладеннях Коттонвуд-Каньйону (Cottonwood Canyon), Вайомінг, США, датованих Локховієм - Празієм, приблизно 411 млн.р.т. Представлені авторами роботи скам'янілості - це перша знайдена дослідниками коренева система в прижиттєвій ростовій позиції. Коренева система плаунів з Коттонвуд-Каньйону складається з модифікованих стебел, які несуть тонкі дихотомічно розгалужені латеральні корені. Ці модифіковані стебла, названі аксисами, що несуть коріння (root-bearing axes), з'являються в результаті розгалуження наземного пагона і мають позитивний гравітропізм, тоді як латеральні корені ростуть горизонтально.

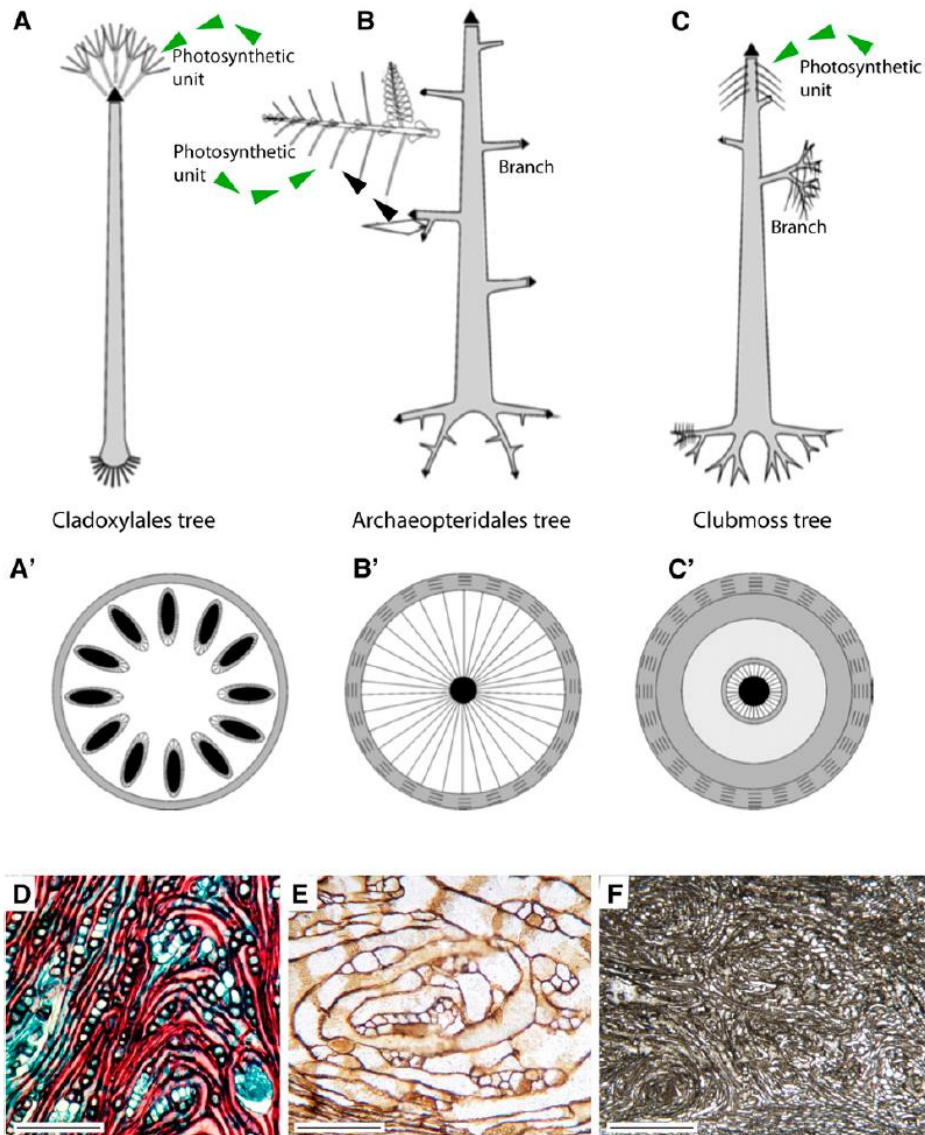


Реконструкція будови кореневої системи плауна з Коттонвуд-Каньйону (Cottonwood Canyon). Від стебла з листям відходять дві гілки: одна з них стане коренем, а інша - пагоном. При цьому кореневий аксис несе редуковане листя і росте вглиб субстрату. Від основного кореневого аксиса відходять латеральні корені. 1 бар = 20 мм (за Matsunaga & Tomescu, 2016).

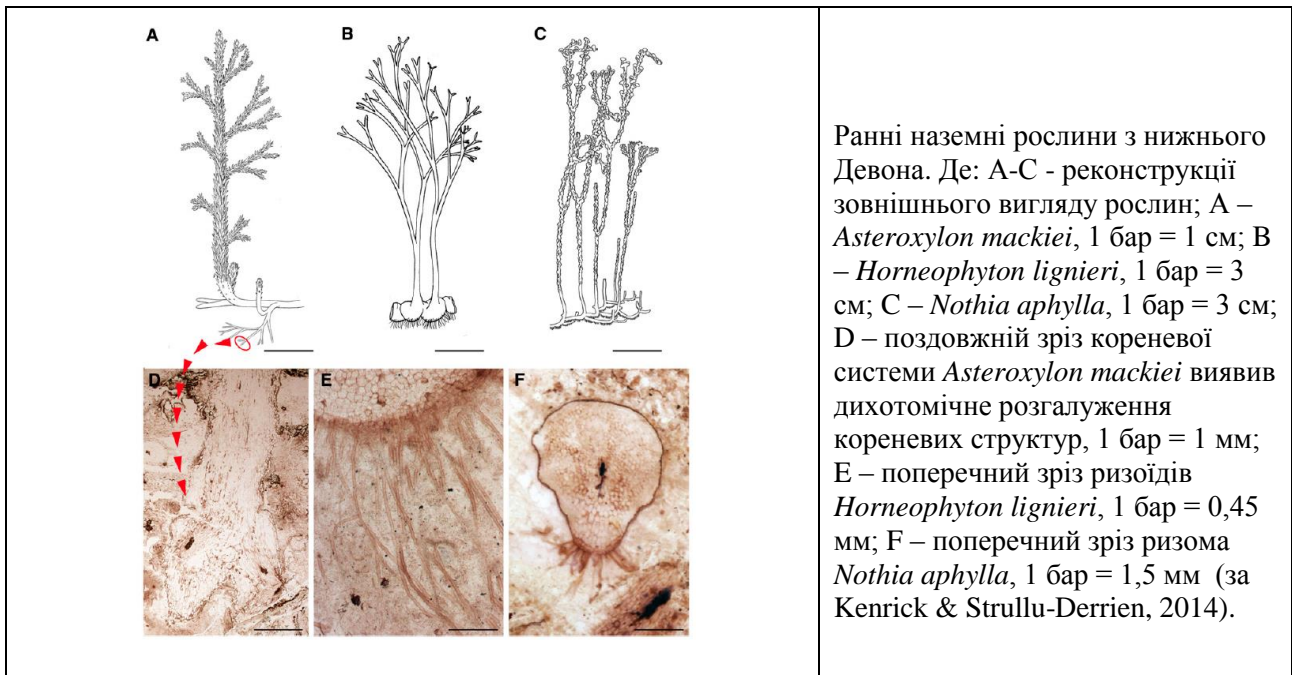
Аналіз морфологічних взаємовідносин між пагонами, корневими аксисами і власне корінням (латеральні корені) дозволив Matsunaga К.К. і Tomescu А.М. (2016) зробити висновок про те, що у плаунів позитивний гравітропізм і коренева ідентичність - це еволюційно роз'єднані феномени. Крім того, отримані результати кидають виклик гіпотезі,

згідно з якою коріння еволюціонували з гілок наземної осевої системи. Автори дослідження вважають, що у плаунів коріння з'явилося як новий орган (за Matsunaga & Tomescu, 2016).

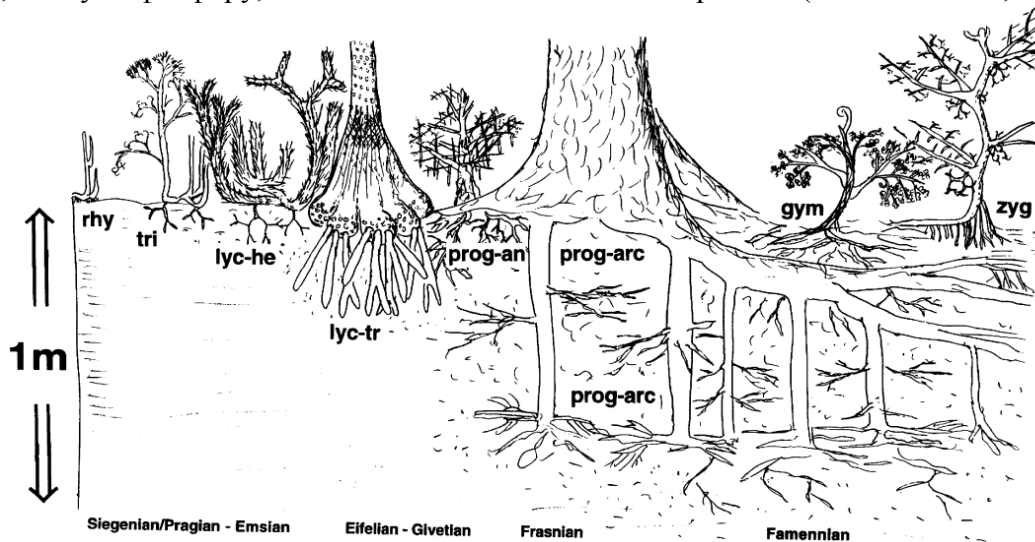
Еволюція коренів та ауксинового транспорту в Девонському періоді. Аналіз фосилій, проведений Kenrick P. і Strullu-Derrien C. (2014), показав, що коріння з'являлось багаторазово і незалежно в різних кладах наземних рослин протягом Девонського періоду в інтервалі 416 - 360 млн.р.т., при цьому швидко розширюючи свої функціональні можливості і рівень складності. Дані, отримані на вимерлих кладах деревних рослин, свідчать про те, що полярний ауксиновий транспорт з'являвся незалежно кілька разів в декількох групах деревних рослин для регулювання розвитку деревини та коренів (за Kenrick & Strullu-Derrien, 2014).



A - C - порівняльна архітектура наземних і підземних частин трьох принципово різних ростових стратегій деревних рослин в середньому-верхньому Девоні і поперечні зрізи відповідних стовбурів: A – *Cladoxylales*; B – *Archaeopteridales* (папоротевиді); C – деревовиді плауни (arborescent clubmoss). Де: чорним кольором на схемі позначені - первинні судинні тканини; сірим кольором - кортекс; в смужку - вторинні тканини (на білому фоні - деревина, на сірому фоні - вторинний кортекс); D - F тангентальні зрізи живої та фосилізованої деревини, що показують спіральний тип формування деревини, який викликаний відхиленнями в аксіальному транспорті ауксинів: D - сучасні рослини *Pinus halepensis*; E – фосилізований *Callixylon whiteanum* (*Archaeopteridales*, папоротевиді); F – корені *Callixylon*, верхній Девон, 1 бар = 0,7 мм (за Kenrick & Strullu-Derrien, 2014).



Т.з. «Девонська рослинна гіпотеза». Згідно т.зв. «Девонської рослинної гіпотези», еволюційна поява дерев з глибокою і складною кореневою системою стала найважливішою біотичною подією, яка радикально вплинула на вуглецевий цикл. Коріння дерев драматично посилили процеси вивітрювання підстелюючих гірських порід, що збільшило потоки іонів кальцію в океани і, як наслідок, на 90% знизило концентрацію вуглекислого газу в навколишньому середовищі через його поглинання іонами кальцію. Крім того, експериментальні дослідження показали значну роль арбускулярних мікоризних грибів, внутрішньоклітинних симбіонтів коренів наземних рослин, в посиленому вивітрюванні підстелюючих гірських порід, в ході якого вивільняються біогенні мінеральні речовини, зокрема, сполуки фосфору, необхідні для життєдіяльності рослин (за Morris et al., 2015).



Зміни розмірів, морфології і глибини проникнення корневих систем в підстелюючі гірські породи в ранньому - пізньому Девоні. Де: gym - ранні насінневі рослини; lyc-he - ранні трав'янисті плавуни; lyc-tr - ранні деревовиді плавуни; prog-an - аневрофітні прогімносперми; prog-arc - археоптериси (прогімносперми); rhy - риніофіти; tri - трімерофіти; zyg - зігоптерідні папороті (за Morris et al., 2015).

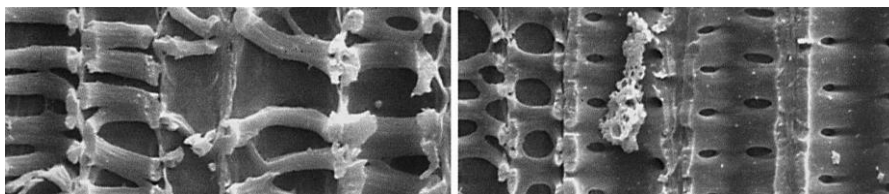
Початок синтезу лігніна (основа деревини) наземними рослинами. Базові гени для біосинтезу лігніну, який є основою деревини, є у всіх водоростей (у зелених, червоних, бурих водоростей). Вважають, що базову генну машину для біосинтезу лігнінів рослини отримали від загального предка всіх водоростей.

*NB: 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 тільки для транспорту води, а 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 - 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.

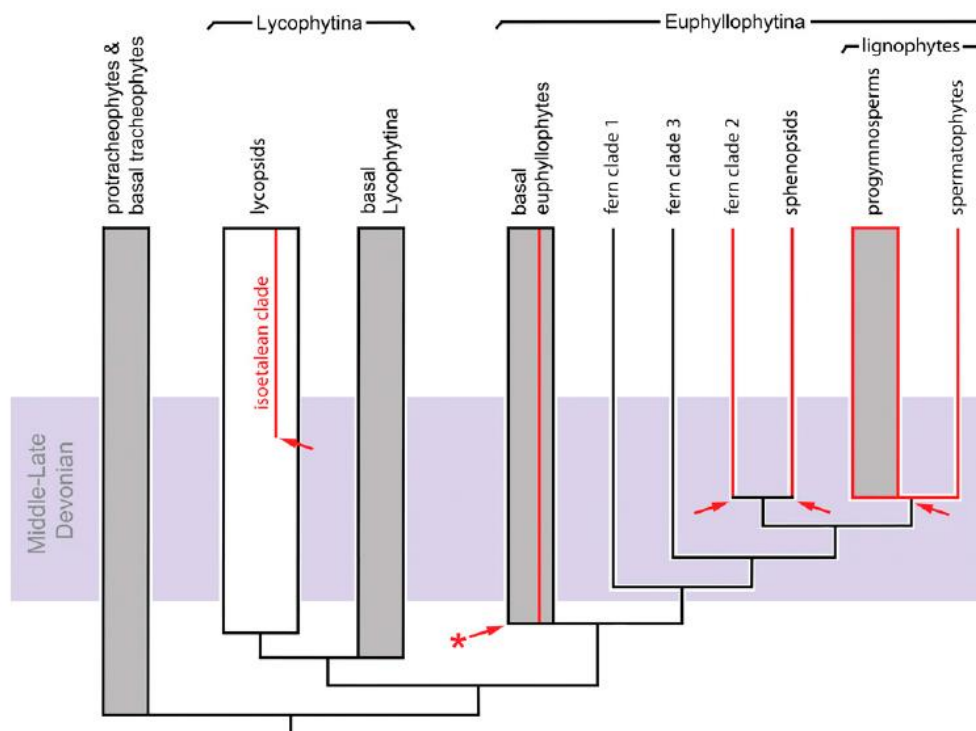
Типи камбію у рослин різних таксономічних груп. Вторинний ріст рослин (тобто, ріст в товщину) забезпечує судинний камбій. У деревовидих плаунів - камбій був однофаціальним (тобто одностороннім): меристематичні клітини цього камбія продукували вторинну ксилему всередину стовбура (крім того - в стовбурі було багато паренхіми). У голонасінних рослин сучасного типу - камбій біфаціальний (тобто двосторонній):

меристематичні клітини цього камбія продукують вторинну флоему назовні, а вторинну ксилему - всередину стовбура рослини. У квіткових рослин - камбій множинний.

В ході еволюції наземних рослин судинний камбій з'являвся багато разів: у плаунів, у папоротей, у сфенопсід, у предків насінневих рослин і т.н.

*NB! Гени, які регулюють роботу апікальної пагонової меристеми - регулюють і роботу камбію (ANT, PNH, HD ZIPs, KANAD11, SHR). Але, перехід від трав'янистої життєвої форми до деревної життєвої форми зажадав не тільки мобілізації меристематичних генів в новому місці - це зажадало модифікацій в існуючих регуляторних генах. Наприклад, в апікальній меристемі працюють гени *Wuschel* і *Clavata3*, а в судинному камбії - їх видозмінені гомологи: *WOX*-гени і *CLE*-гени. Так, зниження активності одного з *WOX*-генів тополі (гена *PttHB3*) призвело до різкої редуції вторинного росту стебла тополі, але - не торкнулося його первинного росту. Ці експерименти показали, що *CLE-WOX* сигнальний шлях необхідний для ініціації роботи (для формування) судинного камбію.

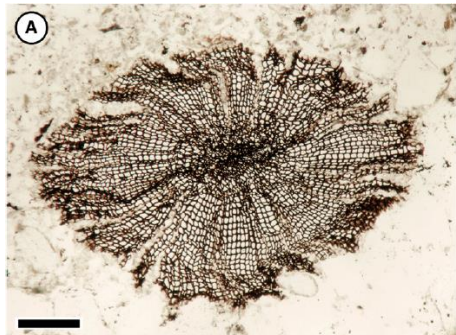
Багаторазова поява у рослин здатності до вторинного росту. Hoffmann L.A. і Tomescu A.M.F. (2013) досліджували ранню появу здатності до вторинного росту у рослини *Franhuerberia gerriennei*, нижній Девон, Емське століття, 400 - 395 млн.р.т., Канада. Автори в роботі описали одну з перших рослин, здатних до вторинного росту, і підкреслили, що і плавуні, і еуфілофіти (папороті і насінневі рослини) мають механізми для вторинного росту тканин, але поки не відомо, чи успадкували вони цей механізм від загального предка (за Hoffman & Tomescu, 2013).



Філогенія судинних рослин і поява вторинних судинних тканин. Чорними стовпчиками вказані парафілетичні гради. Лінії, які продукують вторинну ксилему, вказані червоними стрілками (цитовано за статтею Hoffman & Tomescu, 2013).

Найперша з відомих судинних рослин - куксонія (*Cooksonia* Lang), датується раннім Силуром, приблизно 425 млн.р.т. Куксонія продукувала лише первинну ксилему (Edwards & Wellman, 2001). Вторинна ксилема з'явилась тільки в середньому Девоні, приблизно 380 млн.р.т. (Wight & Beck, 1984). Слід зазначити, що вторинні судинні тканини з'явилися незалежно щонайменше у двох основних груп судинних рослин. І ці дві лінії з вторинними судинними тканинами - не є гомологами (Cichan, 1985). Перша поява вторинної ксилеми відбулась в кладі, до якої входять вимерлі прогімносперми (Crane, 1985) і насінні рослини, у

яких біфасціальний судинний камбій зазвичай формує ксилему в напрямку до серцевини рослини, а флоему – на зовні (Larson, 1994). Види другої групи (або груп) продукують або однофасціальний судинний камбій або камбій, який диференціює вторинні судинні тканини тільки в напрямку до серцевини рослини (за винятком плаунів *Isoetes*, *Lycopsidea*) (Stewart & Rothwell, 1993). На сьогоднішній день вся ця група судинних рослин – вимерла (цитовано за роботою Rothwell & Lev-Yadun, 2005).



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).

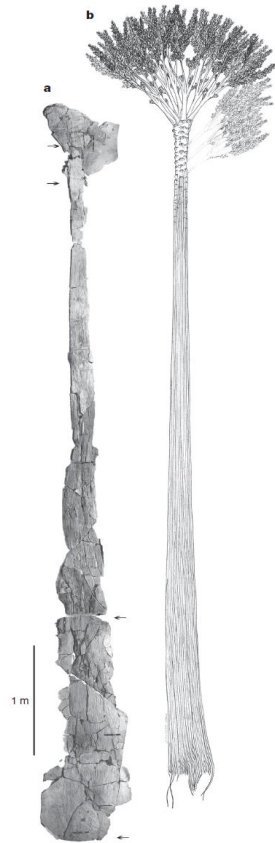
Поява дерев в середньому-пізньому Девоні. В середньому-пізньому Девоні з'явилися перші дерева (високі рослини з товстим стовбуром). У Празьку епоху Девона діаметр стебла рослин експоненційно виріс від декількох сантиметрів до 10 сантиметрів в середині Емського століття (тобто в 10 разів). Потім швидкість збільшення діаметра стовбура знизилась (до середини Живетьського століття діаметр стовбура становив, в середньому, приблизно 12 сантиметрів). Потім був знову стрибок зростання діаметра стебла - до початку Фраснійської епохи діаметр стовбура вже перевищував метр (дані по діаметру стовбура рослин наведені за Algeo et al., 1995). NB! Основна екологічна причина появи у рослин життєвої форми дерево – це конкуренція за світло.

Низький рівень кисню в навколишньому середовищі за часом збігся зі збільшенням розмірів рослин і з ростом їх різноманітності. Відомо, що висока концентрація кисню в навколишньому середовищі пригнічує фотосинтез, оскільки синтез кисню є побічним продуктом фотосинтезу. Таким чином, низька концентрація кисню в навколишньому середовищі могла бути ключовим фактором, який сприяв збільшенню розмірів рослин протягом цього періоду.

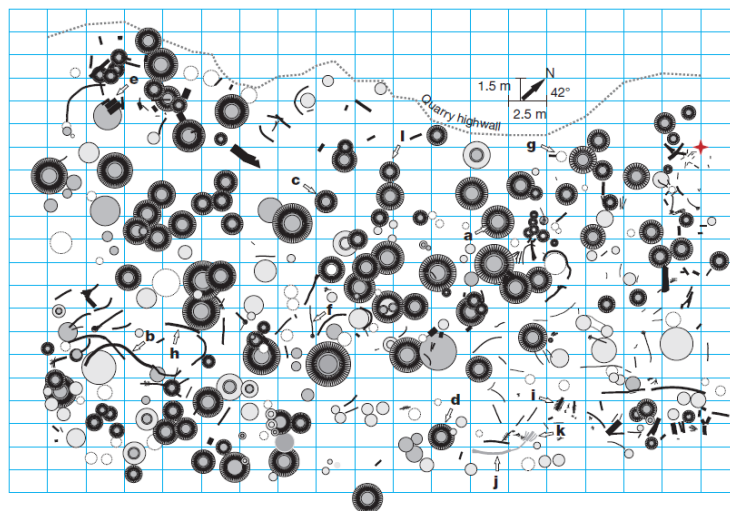
Приблизно 385 млн.р.т. з'явилися перші дерева (ватіеза, *Wattieza*) внаслідок конкуренції рослин за світло. За формою крони вони були схожі на пальми, але, замість листя у них на верхівці дерева була мітелка гілочок. У висоту ці дерева досягали 8,5 метрів.

***Ватіеза (*Wattieza*) – найперше дерево.** Тривалий час найстарішими деревами на Землі вважались археоптериси (*Archaeopteris*, *Progymnospermsida*), 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 деревовиді 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 *Progymnospermsida*, 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).



А - скам'янілості пнів *Eospermatopteris*; В - реконструкція зовнішнього вигляду ваттієзи (*Wattieza*). Вважають, що знайдені зразки Ваттієзи - це верхні частини дерев Еосперматоптерисів. 1 бар = 1 м (за Stein et al., 2007).



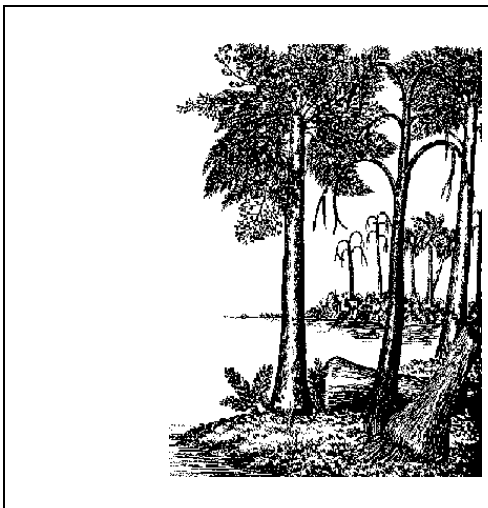
Карта-схема, що показує прижиттєве розташування дерев середньо-Девонського лісу Gilboa (за Stein et al., 2012).

Деревовиді плауни. Wang Q. з колегами (2005) досліджували пізньо-Девонську рослину *Leptophloeum rhombicum*, Китай. Це - деревовидий плаун, який мав ризоморф, стовбур, бічні гілки і досягав в висоту 10 метрів. Ризоморфні плауни 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.



Реконструкція зовнішнього вигляду деревовидого плауна *Leptophyllum rhombic*, Китай, пізній Девон. Зліва - молоде дерево, висота 2 м. Праворуч - зріле дерево (за Wang et al., 2005).

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



Перші ліси, середній Девон. Деревовиді плауни (lycopsida) *Archaeo Sigillaria* (в центрі) разом з прогімноспермами *Aneurophyton* (зліва, папоротеподібні рослини), флора з лісу the Gilboa Forest (Catskill Mountains, New York). Ці рослини не були дуже високими. Зверніть увагу на грибоподібну основу стовбура цих рослин - що свідчить про ріст цих дерев на болотах (за <http://palaeos.com>).

У відкладеннях середнього Девона знайшли два типи лісу: в одному - домінували папороті і прогімносперми, а в другому - сфенопсида (sphenopsioids) і плауни (мешканці боліт), що пов'язано з відмінностями в умовах життя цих лісів.

Дослідження, проведене Raven J.S. і Andrews M. (2010), показало, що дерева з'явилися поліфілетично від птеридофітів в пізньому Девоні, приблизно 380 млн.р.т. Найбільш ранні голонасінні рослини були деревами. *NB! У квіткових рослин - дерева теж мають поліфілетичне походження. Кутикула, продиhi, ксилема, флоема – з'явилися вперше не у дерев. Деревна життєва форма вперше дала насіння і ектомікоризу (зверніть увагу -

ектомікориза з'явилась значно пізніше за ендомікоризу). А також у дерев вперше з'явився симбіоз з бактеріями (з ціанобактеріями, з мікорізними бактеріями, з ризобактеріями) (за Raven & Andrews, 2010).

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 папоротевидих) 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! Деревовиді плауни з'явилися ще в Силурі. Для деревовидих плаунів в Девоні показано формування листя за першим механізмом.



Фосилії першої насінневої рослини *Moresnetia zaleskyi*. Пізній Девон.

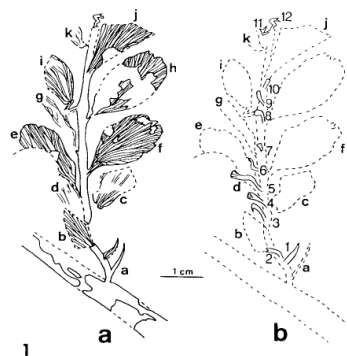
В Девонському періоді почалось формування листя по другому механізму: за рахунок зрощення сусідніх сплюснених гілочок – теломів (за <http://steurh.home.xs4all.nl/engplant/emores.html>).

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 талома з'являються на глибинах, там, де рослині не вистачає світла.

Fairon-Demaret M. і Jeponce I. (2001) аналізували скам'янілості листя *Archaeopteris roemeriana* з депозитів верхнього Девону, Бельгія.



Фосилії пагона дерева *Archaeopteris roemeriana*. Верхній Девон (за Fairon-Demaret & Jeponce, 2001).



Вегетативний пагон дерева *Archaeopteris roemeriana* (реконструкція зовнішнього вигляду). Верхній Девон (за Fairon-Demaret & Jeponce, 2001).

Археоптериси - це перші з відомих дерев зі справжнім листям. Автори роботи від основи до апексу пагону показали зміни в кількості протоксилемних елементів (від 4-х до 5, потім знову 4 елементи і дистантно - 3 елементи). А число протоксилемних елементів впливає на розмір листя. Таким чином, вперше для архептерисів показані варіації в розмірах листя уздовж пагонів, що є адаптацією до кращого поглинання світла (за Fairon-Demaret & Jeronсе, 2001).

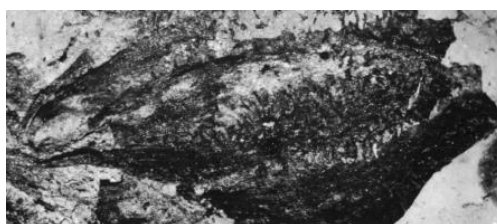
Поява у дерев ознаки «листопадність». В Девонському періоді з'явилися перші дерева. Ці перші дерева мали річні кільця наростання, що свідчить про сезонність клімату в даний час. Крім того, у цих перших дерев були т.зв. «листопадні гілочки», які опадали перед початком сезону посух (у перших дерев ще не 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 сплосчених гілочок-теломів.

Сучасні молекулярно-біологічні дослідження показали, що при старінні листя активується більше 30 різних генів. Вважають, що основним геном, який контролює старіння листя - є ген *Oresara1* (ORE1). З віком у листі посилюється експресія гена ORE1. А ген ORE1 - блокує транскрипційні фактори, які відповідають за життєздатність хлоропластів. Таким чином, активація гена ORE1 є одним з елементів запуску рослиною програми передчасного старіння листя (оскільки необхідно синхронне старіння всього листя рослини). Цікаво відзначити, що ген ORE1 відноситься до родини транскрипційних факторів NAC, чутливих до посухи. Феномен листопадності з'явився внаслідок формування механізму завчасного включення гена ORE1 генами сезонного біологічного годинника (т.т., перед початком сезонних посух, а не в момент настання власне засух, які зазвичай активують цю групу генів).

***NB! Програма старіння і опадання листя запускається геном *Oresera1*. Цей ген активується в наступних випадках:** а) при накопиченні пошкоджень в клітинах листа; б) при нестачі освітленості (через активацію генів PIF4 і PIF5); в) при нестачі вологи (через активацію генів ABI5 і ін. генів сигнального шляху абсцизової кислоти); г) при надходженні сигналу від сезонного біологічного годинника. Білок TOC1 - це ключовий регулятор роботи біологічного годинника. Білок TOC1 активує і гени PIF-родини, і гени-регулятори абсцизового шляху ABI5 і ін., що в підсумку запускає експресію гена старіння листя *Oresara1* і призводить до опадіння листя перед початком сезону посух, що захищає рослину від сезонного зневоднення.

Поява насінних рослин. Наприкінці Девону з'явилися насінні 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.

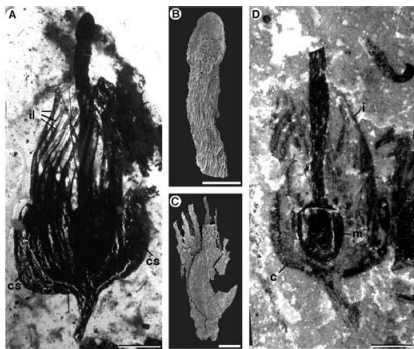


У Девоні у рослин вперше з'явилося насіння. Скам'янілі рештки першого відомого на сьогоднішній день насіння, яке належало першій Девонській насінній рослині *Archaeosperma arnoldii* (за Pettitt & Beck, 1968).

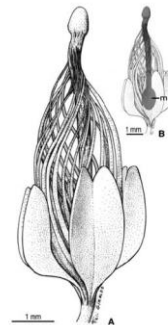
Поява насіннєвого розмноження звільнила репродукцію рослин від водної залежності - тепер рослини могли розселятись в більш сухі райони континентів. *NB! Аналогічно в Карбоні поява яйцевих оболонок звільнить розмноження тетрапод від водної залежності.

У відкладеннях пізнього Девону, що датуються 385 млн.р.т., знаходять скам'янілості першого насіння. Тоді як за методом молекулярного годинника - перші насінні рослини сучасного типу з'явилися не раніше Карбона. 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.

Згідно фосилій, насінні рослини з'явилися в пізньому Девоні, в Раменському столітті, приблизно 365 млн.р.т. (Fairon-Demaret, 1996 і ін.). Проте, попередники насінних рослин з'явилися не пізніше початку Фраснійської епохи. Так, Gerrienne P. з колегами (2004), описують у своїй роботі рослини *Runcaria* з пізньої Живетської епохи, 385 млн.р.т., і показують, що ці вітрозапилювані рослини є попередниками насінневих рослин. Результати даної роботи свідчать про те, що насіннєві рослини з'явилися 385 - 365 млн.р.т., тоді як до недавнього часу цей інтервал за методом молекулярного годинника встановлювався в діапазоні 360,4 - 341 млн.р.т. (за Soltis et al., 2002).



Скам'янілості генеративних органів рослини *Runcaria heinzelinii* - попередника насінневих 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 насінневих рослин. В - реконструкція місця розташування мегаспорангія (m). Девон, Живетська епоха, 385 млн.р.т. 1 бар = 1 мм (за Gerrienne et al., 2004).

*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.

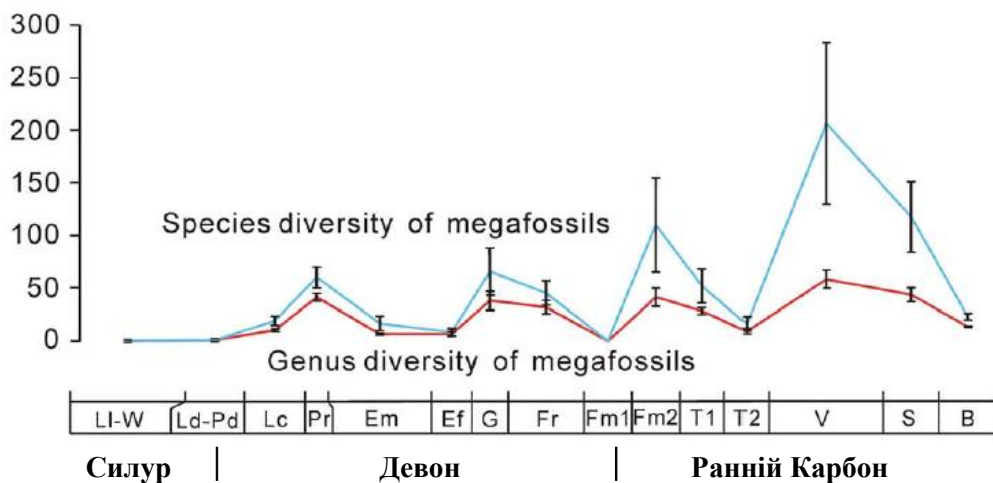
*NB! Метод молекулярного годинника дозволив встановити, що появи насінневих рослин сучасного типу передувала повногеномна дуплікація у предкової лінії рослин з подальшими змінами в копіях генів. Аналогічна повногеномна дуплікація з подальшими модифікаціями в копіях генів відбулась і перед відділенням 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 Ордовіцькому 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.

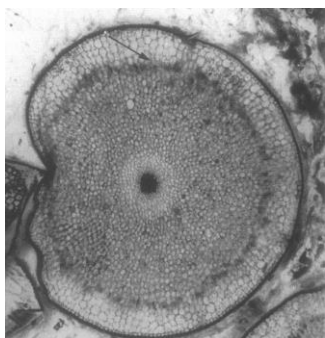
Динаміка швидкості диверсифікації наземних рослин в Силурі – ранньому Карбоні в Південному Китаї. С. Xiong з колегами (2013) на підставі аналізу макрофосилій і

мікрофосилій наземних рослин Південного Китаю побудували криві біорізноманіття для Силура - раннього Карбона. Дослідники виявили, що в геологічному проміжку Силур - ранній Карбон було чотири епізоди прискореної диверсифікації наземних рослин в Південному Китаї (див. рис).

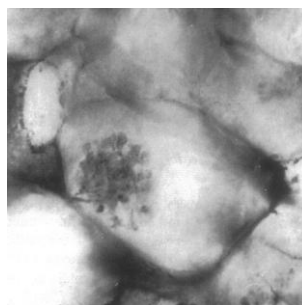


Видове різноманіття наземних рослин Південного Китаю, встановлене на підставі аналізу макрофосилій і мікрофосилій. Де: по осі ОХ - геологічний час; по осі ОУ - видове різноманіття. Силурійський період: Llandovery-Wenlock (LI-W) - Ллендовері - Венлок, Ludlow-Pridoli (Ld-Pd) - Людлоу - Прідолі. Девонський період: Lochkovian (Lc) - Локховій; Pragian (Pr) - Празій; Emsian (Em) - Емська епоха; Eifelian (Ef) - Ейфелій; Givetian (G) - Живетська епоха; Frasnian (Fr) - Фраснійська епоха; early Famennian (Fm1) - ранньо-Фаменська епоха; late Famennian (Fm2) - пізньо-Фаменська епоха. Ранній Карбон: early Tournaisian (T1) - ранній Тоурнансій; late Tournaisian (T2) - пізній Тоурнансій; Viséan (V) - Вісеній; Serpukhovian (S) - Серпуховій; Bashkirian (B) - Башкірій (за Xiong et al., 2013).

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.

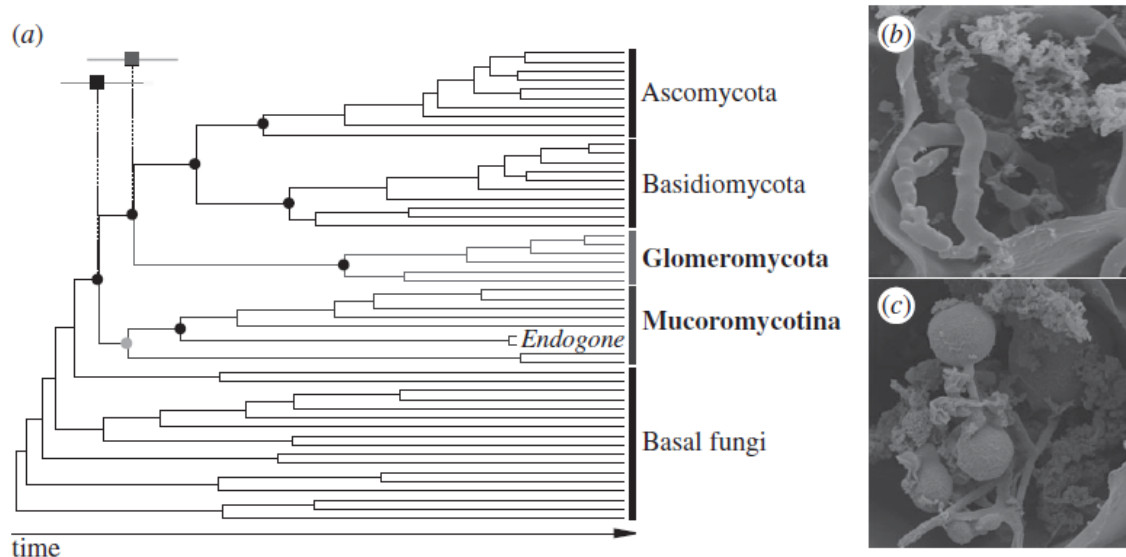


Поперечний зріз Девонської наземної рослини *Aglaophyton*. 400 млн.р.т. (за Remy et al., 1994).



В середині клітин *Aglaophyton* на цьому зрізі видно присутність арбускулярної мікоризи (внутрішньоклітинних симбіотичних грибів). 400 млн.р.т. (за Remy et al., 1994).

Колонізація Землі рослинами стала можливою завдяки серії біологічних інновацій, серед яких - симбіоз рослин з грибами. Bidartondo M.I. з колегами (2011) наводять дані, які показують, що деякі з найбільш ранніх груп наземних рослин формували симбіоз з грибами *Mucoromycotina*. Раніше вважали, що тільки симбіоз з грибами *Glomeromycota* сприяв терестризації рослин, тому що скам'янілості судинних рослин раннього Девона, віком приблизно 400 млн. років показали присутність арбускулярно-подібних структур, а оскільки такі структури формують гриби *Glomeromycota*, то і був зроблений висновок про те, що це була найраніша форма мікоризи.



a - Філогенетичні взаємини між грибами, побудовані на підставі результатів молекулярного аналізу шести генів; b - скануюча електронна мікроскопія рослинних клітин, що містять гриби *Glomeromycota*; c - скануюча електронна мікроскопія рослинних клітин, що містять гриби *Mucoromycotina* (за Bidartondo et al., 2011).

Але, Bidartondo M.I. з колегами (2011) вважають, що найраніша форма мікоризи була сформована іншими грибами - *Mucoromycotina*. Дослідження, проведене авторами статті, показало, що широко асоційовані з найбільш ранніми наземними рослинами саме гриби *Endogone*-like, а *Glomeromycota* - це пізніша лінія грибів (за Bidartondo et al., 2011).

Колонізація суші рослинами пов'язана з розквітом арбускулярних ендомікоризних грибів. Тоді як Кайнозой (65,5 млн.р.т. - сьогодні) супроводжується розквітом ектомікоризних грибів. Taylor L.L. з колегами (2009) показали, що ключові процеси вивітрювання земної кори пов'язані зі спільною діяльністю коренів і мікоризних грибів. Гриби виділяють речовини, які руйнують мінерали ґрунтів. Слід відзначити, що ектомікоризні гриби більш агресивно руйнують мінерали за рахунок додаткового механізму - виділення низькомолекулярних органічних хелаторів.

Метод молекулярного годинника показав, що формування симбіозу коренів рослин з арбускулярними мікоризними грибами - це разова подія, яка сталась 462 - 353 млн.р.т. (за Simon et al., 1993).

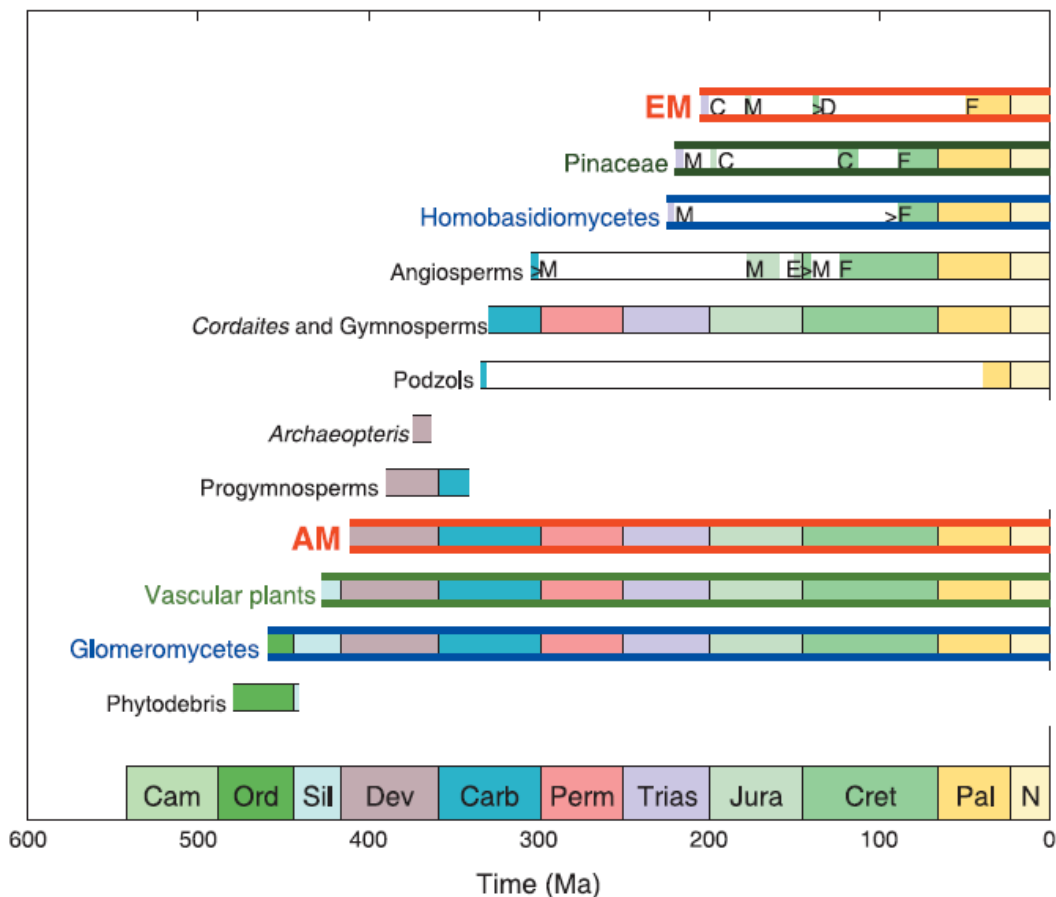
*NB! Формування ендомікоризи - це більш складний процес, ніж формування ектомікоризи. Оскільки на суші, у наземних рослин першою була ендомікориза, а ектомікориза з'явилась значно пізніше, то, мабуть, рослини вийшли на сушу вже разом з арбускулярними мікоризними грибами. І, таким чином, симбіоз даного типу повинен був бути сформований ще водоростевим предком наземних рослин.

Стаття в «Елементах великої науки»: ... Мікоризні гриби - це монофілетична група, що з'явилась приблизно 500 - 400 млн.р.т. від загального предка. Саме завдяки симбіозу напівводних зелених водоростей з водними грибами-ооміцетами - став можливим вихід рослин на сушу.

Вікіпедія: Мікориза з'явилась 460 млн.р.т. Три гена, 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 гриб - паразит або сапрофіт - дав початок мікоризним грибам. Вважається, що скоріш за все древній паразитичний гриб не вбив свого господаря і став, згодом, його симбіонтом.

Approximate stratigraphic ranges of selected taxa



Час появи таксонів рослин і мікоризних грибів. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; АМ - поява арбускулярної мікоризи; ЕМ - поява ектомікоризи. Наведено час першої появи за даними фосилій для наступних таксонів: *Phytodebris* (фрагментарні вегетативні рештки рослин невстановленої таксономічної приналежності), *Glomeromycetes* (група грибів, до складу якої входять всі арбускулярні мікоризні гриби), *Progymnosperms* (спорові судинні рослини), *Cordaites* (кордаїтові, близькі родичі насінневих рослин), *Archaeopteris* (археоптерис, перші спорові дерева, прогімносперми); *Podzols* (підзоли); *Angiosperms* (покритонасінні рослини); *Homobasidiomycetes* (група грибів до складу якої входить багато ектомікоризних грибів); *Pinaceae* (хвойні); ЕМ - поява ектомікоризи (цитовано за Taylor et al., 2009).

Гриби – паразити рослин. Krings M. з колегами (2007), досліджували тонкі петрографічні зрізи фосилій рослини *Nothia aphylla*, ранній Девон. Автори виявили присутність трьох грибних ендofітів: вузькі гіфи, які продукують кластери дрібних спор, великі сферичні спори/зооспорангії і широкі не септовані гіфи, що формують міжклітинні везикули в кортексі. Дослідження також показало, що рослина-господар - захищалась від нападу цих грибів. Відповідь рослини включала: збільшення розмірів інфікованих ризоїдів, формування відокремлювальних шарів навколо внутрішньоклітинних гіфів і відокремлення інфікованих тканин від неінфікованих вторинно потовщеними клітинними стінками. Таким чином, комплекс захисних заходів від паразитичних грибів існував у наземних рослин вже приблизно 400 млн.р.т. Krings M. з колегами (2007) за морфологічними особливостями відповіді рослини-господаря встановили, що гриби № 1-2 - були патогенами, а гриб № 3 – мікоризо-утворюючим (за Krings et al., 2007).

Наземні членистоногі

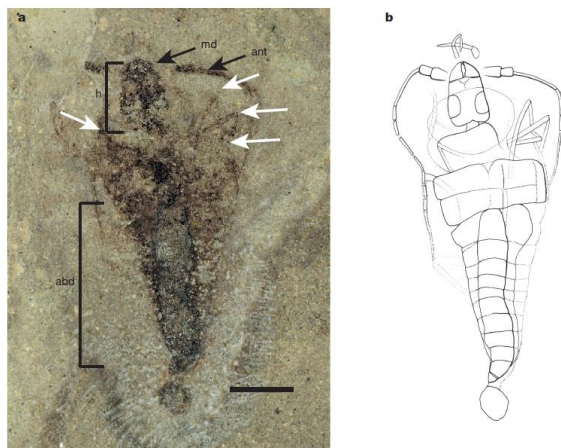
Розселення по суші рослин сприяло в середньому-пізньому Девоні диверсифікації наземних членистоногих (тригонотарбід, багатоніжок, скорпійонів і т.н.).

Комахи. Згідно фосилій в Девонському періоді на суші вже мешкали примітивні, ще безкрилі комахи. Тривалий час вважали, що предками комах були багатоніжки. Однак, згідно молекулярних даних, найближчими родичами комах є ракоподібні (*Crustacea*), а перше розділення групи комах відбулось ще в Силурі (за Grimaldi, 2010).

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 у комах крил. Скам'янілості перших комах датуються раннім Девоні. Найбільш відомі найдавніші комахи (гексаподи) - це *Rhyniella praecursor* (*Entognata, Collembola*). Але, перші комахи - були безкрилими. А у *Rhyniella* є риси, подібні з рисами крилатих комах. Це дозволило Engel M.S. і Grimaldi D.A. (2004), зробити висновок про те, що крила у комах сформувались приблизно на 80 млн. років раніше, ніж було відомо за наявними фосиліями. Цей висновок підтверджує і аналіз ДНК, згідно з яким, безкрилі комахи з'явилися приблизно в ранньому Силурі, 434 млн.р.т., а перші крилаті комахи (*Pterygotes*) - з'явилися 387 млн.р.т. в середньому Девоні (Gaunt & Miles, 2002).

*В своїй роботі Garrouste R. з колегами (2012) описують скам'янілості комахи *Strudiella devonica* з пізнього Девону і роблять висновок про те, що диверсифікація крилатих комах відбулась в пізньому Девоні, до «дірки» Ромера (за Garrouste et al., 2012).



А – Фосилії пізньо-Девонського комахи *Strudiella devonica*; В – реконструкція зовнішнього вигляду *Strudiella devonica* (за Garrouste R. et al (2012)).

Гіпотеза Девонського походження крилатих комах не релевантна деяким сучасним гіпотезам походження крила у комах. За однією з гіпотез, політ комах міг виникнути тільки в Карбоні при високій концентрації кисню в навколишньому середовищі, тому що політ - це дуже енерговитратний механізм, тоді як в середньому-пізньому Девоні рівень кисню був дуже низьким. За іншою гіпотезою - крило комах з'явилось в результаті формування бокового виросту грудей для контрольованого ковзання комах по воді (цитовано за Engel & Grimaldi, 2004).

У Девоні по суші бігали: безкрилі комахи, хеліцерові і багатоніжки. Engel M.S. і Grimaldi D.A. (2004) вважають, що першими почали літати не комахи, а представники іншої наземної фауни.

«Дірка Ромера» для фосилій комах. Цікаво відзначити, що скам'янілості комах повністю відсутні у відкладеннях пізнього Девону - раннього Карбона. NB! Відсутність фосилій хребетних тетрапод (т.зв. дірка Ромера) - знаходиться в часовому інтервалі 360 - 345 млн.р.т., а відсутність фосилій членистоногих - 385 - 325 млн.р.т. (Ward et al., 2006). Однак, потім, в Серпуховії (320 млн.р.т.), відбулась потужна диверсифікація крилатих комах (Engel M. S. & Grimaldi D., 2004). Значне різноманіття видів комах з'являється різко і несподівано на початку пізнього Карбона.

Поняття «конвергенція» і «паралелізм» при характеристиці формування подібних ознак. Причини складності розмежування паралелізмів і конвергенцій у організмів.

Конвергенція - це поява подібних ознак у неспоріднених організмів в результаті їх проживання в подібних екологічних умовах. Наприклад: формування листоподібних виростів талому у водоростей і листя у наземних рослин в умовах недостатнього освітлення або формування крил у комах і у птахів при освоєнні нової екологічної ніші - повітря. В обох прикладах зовнішня схожість структур не підтверджується їх анатомічною схожістю, що свідчить про конвергентне походження подібних ознак.

Паралелізм - це незалежна поява однакових ознак у організмів, що мали не дуже давно загального предка. Наприклад, формування ластоподібних кінцівок у представників родини ведмежих і куницевих після їх переходу до життя у воді. В даному випадку, формування зовні схожих ознак супроводжується не тільки морфологічною, але і анатомічною схожістю структур, що утворюються.

*Досліди на мишах показали, що у ссавців змінюючи активність генів *Noxa13*, *Noxd13*, *Gli* - можна отримати організми або з кінцівками наземного типу, або - з ластоподібними кінцівками водного типу.

Поява паралелізмів при формуванні ознак заснована на тому: а) що організми, які мали недавно загального предка – мають подібний генетичний апарат; б) подібні генетичні апарати в подібних екологічних умовах піддаються спрямованому адаптивному мутагенезу - тобто, перебудови ДНК, які з'являються, носять не випадковий спрямований характер; в) дуже не велика кількість змін в генетичному апараті може забезпечити появу життєздатних особин (тобто, кількість ступенів свободи у еволюційного процесу є не дуже великою, і чим складніше влаштований організм - тим менше ступенів свободи у еволюції).

Гомологічні ряди мінливості Н.І. Вавилова базуються на понятті паралелізмів, тобто якщо ознака є у однієї групи організмів, то при наявності недавнього загального предка - така сама ознака може з'явитися і в іншій групі організмів (по суті, - це періодична таблиця гомологічних ознак в біології).

Макроеволюційними прикладами паралелізмів вважаються: а) артроподизація безхребетних в Докембрії; б) тетраподизація кистеперих риб в Девоні; в) маммалізація рептилій в Карбоні - Пермі; г) орнітизація динозаврів в Юрі - Крейді; д) спермізація рослин (поява насінневих рослин) в Девоні - Карбоні; е) ангіоспермізація рослин (поява квіткових рослин) в Тріасі – Юрі і т.н.

При цьому схожість ознак, що з'явилися, може бути різнорівневою:

1) морфологічна і анатомічна подібність (ця схожість є обов'язковою при паралелізмі);
2) подібність формування ознаки в ембріогенезі. *NB! Якщо однакова ознака у різних груп організмів по-різному формується в ембріогенезі - то деякі вчені вважають, що в такому випадку не можна говорити про паралелізм, а необхідно говорити про конвергенцію ознак.

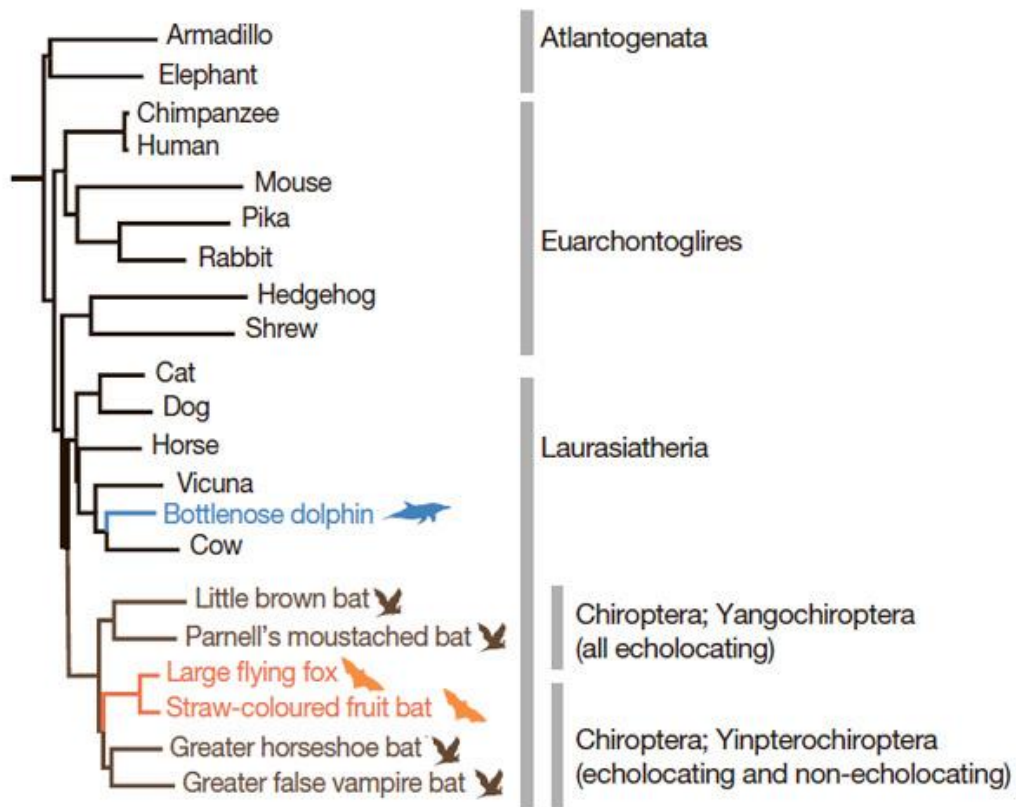
Наприклад, аналіз розвитку сучасних організмів і серій фосилій показав, що крила у Девонських і сучасних комах в ембріогенезі формуються по-різному. Це дозволило вченим зробити висновок про те, що крила у комах з'являлися багаторазово в різних лініях і що крила у Девонських і у сучасних комах - це приклад конвергенції ознак.

3) подібність генетичних програм, які запускають формування даної ознаки. Однак, ця подібність часто вже не дотримується в деталях, оскільки після відділення від загального предка в двох лініях відносно незалежно відбуваються зміни їх геномів. І знову-таки, ряд вчених вважають, що в такому випадку також неможна говорити про паралелізм, а необхідно говорити про конвергенцію ознак.

Наприклад, сіренгіловий гіперстікий до руйнування лігнін з'явився у плаунів і у квіткових рослин як самозахист від обгризання комахами вже після відділення цих груп рослин від загального предка. Імунологічно - це абсолютно однаковий лігнін, який не розрізняють антитіла! Однак, гени, які завершують біохімічний цикл синтезу сіренгілового лігніну - різні у плаунів і у квіткових рослин. В результаті - одні вчені говорять про паралелізм появи сіренгілового лігніну у плаунів і у квіткових рослин, а інші вчені говорять про конвергенцію ознак у цих рослин.

Таким чином, дуже часто дослідники опиняються в скрутному становищі і не можуть дати точну відповідь з чим вони мають справу: з паралелізмом або з конвергенцією ознак.

Наприклад, здатність до ехолокації виникла у китоподібних і у кажанів незалежно і значно пізніше відділення цих ліній від загального предка.



Побудоване на основі молекулярної подібності родовідне дерево 21 ссавця, які використовувалися в роботі (за Parker J., Tsagkogeorga G., Cotton J.A., Liu Y., Provero P., Stupka E., Rossiter S.J. Genome-wide signatures of convergent evolution in echolocating mammals // Nature. 502. P. 228-231. Doi: 10.1038/nature12511).

Дослідники припускали, що здатність до ехолокації з'явилася конвергентно у цих двох не особливо близькоспоріднених груп. Однак, аналіз генів, які відповідають за цю програму, показав незалежну появу подібних змін в східних (гомологічних) генах у китоподібних і у кажанів. Зокрема, конвергенція торкнулася генів, які відповідають за формування равлика, а також тих генів, що кодують розвиток волоскових клітин внутрішнього вуха. Також чіткий статистичний сигнал конвергентної еволюції був виявлений і в генах, які так чи інакше пов'язані із зором: і дельфіни, і летючі миші пристосовані до низького освітлення. Тому і

молекулярні, і регуляторні системи зорового сприйняття підбудовувалися відповідно. При цьому функції багатьох генів з чітким конвергентним сигналом залишаються невідомими.

Важливо підкреслити, що не дивлячись на однакові зміни в однакових генах - вчені впевнено стверджують, що мають справу з конвергенцією ознак, а не з паралелізмом! Оскільки дані групи тварин не є близько-спорідненими групами і анатомо-морфологічні особливості ехолокаційного апарату у них різняться.

Причини складності розмежування паралелізмів і конвергенцій у організмів.

Шкільний приклад конвергенції ознак при освоєнні не близькоспорідненими організмами однакових екологічних ніш: крило птаха і крило комахи. При уявній зовнішній схожості - анатомічно це різні структури. Однак, нещодавно проведений молекулярно-біологічний аналіз показав, що все не так просто. У ранньому ембріогенезі за формування зачатків крил і у комах, і у птахів - відповідають одні і ті ж гени, а відмінності в програмах з'являються тільки на більш пізніх етапах розвитку крил.

Аналогічний приклад - формування листкоподібних виростів тіла у водоростей, мохів і судинних рослин. При всій сукупності відмінностей в анатомічній будові листкоподібних виростів у водоростей і наземних рослин - програма формування відростків тіла запускається у всіх груп генами родини *Wox* (*Wox13*). Отже, базова програма - загальна, а потім над нею надбудовуються більш пізні модифікації, що в підсумку призводить до розвитку морфологічно різноманітних листкоподібних структур.

Складність розмежування паралелізмів і конвергенцій викликана тим, що за великим рахунком – всі організми, що нині живуть на Землі - є родичами, які мали спільного предка. І, дуже часто, в основі конвергенції ознак у не близькоспоріднених організмів - лежать не тільки подібні екологічні умови проживання організмів, але і подібні базові генетичні програми.

З іншого боку, після відділення від загального предка в ДНК двох ліній починають накопичуватися незалежні зміни. І, потрапляння таких організмів у подібні екологічні умови, часто призводить до формування подібних ознак на генетичній основі, яка дещо відрізняється у даних груп організмів. Таким чином, відмінності між конвергентними і паралельними ознаками пов'язані зі ступенем відмінностей в генетичних програмах, які забезпечують їх формування.

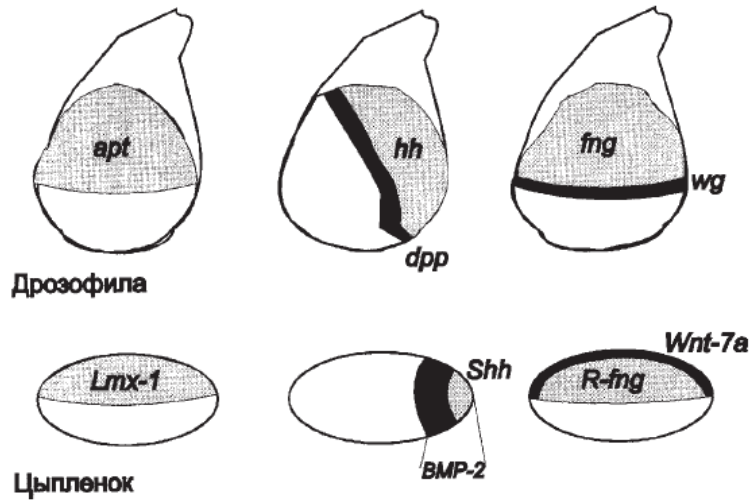
Наприклад, спірним з точки зору конвергенції і паралелізму є поява наступних подібних ознак: а) синтез лігніну у різних груп рослин; б) синтез фітогормонів рослинами і фітопатогенними грибами; в) поява пір'я у акул-лістракантусів, у динозаврів і птахів і т.н.

Поява в Девонському періоді крилатих комах: екологічні переваги літаючої життєвої форми. Молекулярні механізми ранніх етапів формування крила у сучасних комах і птахів.

Згідно методу молекулярного годинника - комахи з'явилися 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. Перші комахи були безкрилі. У пізньому Девоні з'явилися крилаті комахи. Причини освоєння комахами нової екологічної ніші (повітря): а) конкуренція за ресурси; б) тиск в системі хижак-жертва.

Пристосування для польоту незалежно з'являлися в різних групах тварин: у комах, у динозаврів, в птахів, у ссавців. Однак, при зовнішній схожості - ці пристосування для польоту відрізняються за анатомічною будовою.

Молекулярний механізм формування крила у комах і у птахів. Добре відомо, що крило комах і крило птаха - це не гомологічні органи, оскільки вони мають різну анатомічну будову. Але, крила комах - це вирости тіла. Кінцівки тетрапод (зокрема, крила птахів) - це теж вирости тіла. Молекулярно-біологічні дослідження показали, що закладка крила комах і крила птаха - запускається гомологічними генами (тобто однаковими генами, отриманими від загального предка всіх білатерій).



Порівняння компартментів, що визначаються гомологічними генами, в криловому диску дрозофіли і в криловому зачатку курчати (за Wolpert et al., 1998). Де: гени *fng* і *R-fng*- гомологи, гени *Wg* і *Wnt-7a* - гомологи, гени *hh* і *Shh* - гомологи, гени *dpp* і *BMP-2* - гомологи, гени *apt* і *Lmx-1* - гомологи.

Однак слід підкреслити, що цей паралелізм у розвитку крил комах і крил птахів стосується тільки ектодермальної складової крил. У хребетних велику роль відіграють мезодермальні елементи, які стають провідними на більш пізніх етапах розвитку кінцівки (з мезодермою, зокрема, пов'язаний ряд Нох-генів з різних дуплікованих серій. А також фібробластний фактор росту, який індукує онтогенетичні зміни не тільки в мезодермі, а й в ектодермі). Таким чином, кінцівки тетрапод, на відміну від крил комах, мають більш складну природу.

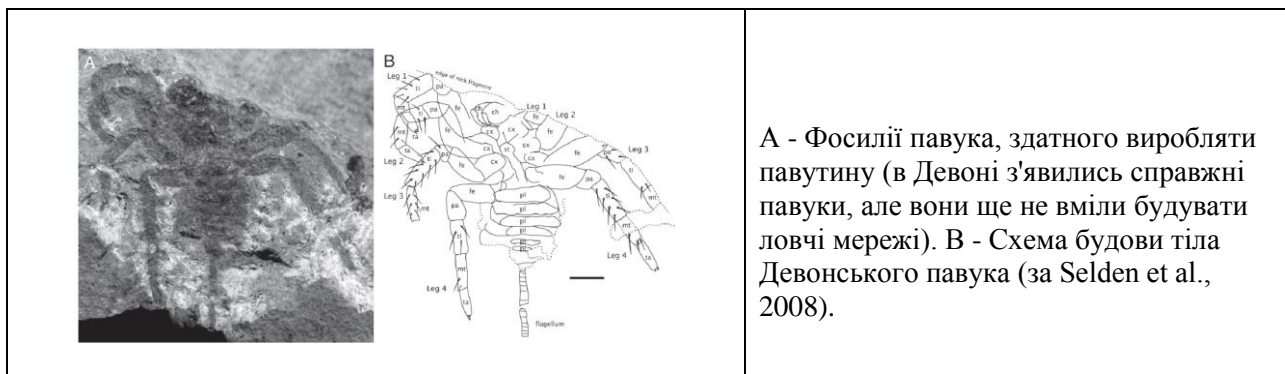
Кліщі. Згідно фосилій, в Девонському періоді на суші з'явилися кліщі. Schaefer I. з колегами (2010), використовуючи метод молекулярного датування, проаналізували походження наземних хеліцерових - панцирних кліщів орибатид. Це маленькі ґрунтові членистоногі. Скам'янілості панцирних кліщів відомі з середнього Девона. Однак, результати молекулярного аналізу, проведеного авторами статті, свідчать про те, що панцирні кліщі з'явилися в Докембрії, в інтервалі 571 - 537 млн.р.т. і що радіація базальної групи цих кліщів відбувалась в період, який відповідає «дірці» в наземних фосиліях між Кембрійським вибухом і найбільш ранніми фосиліями континентальних екосистем. Проведене авторами роботи дослідження свідчить про те, що колонізація суші панцирними кліщами почалась на 150 млн. років раніше, ніж вказують датування, отримані на підставі аналізу виявлених на сьогоднішній день фосилізованих залишків цих організмів. Отримані результати також означають, що всеїдні і детритофагоїдні членистоногі формували основний компонент ранніх наземних трофічних ланцюгів (за Schaefer et al., 2010).

Самозахист панцирних кліщів від хижаків. Панцирні кліщі - це численні різноманітні дрібні членистоногі, що мешкають в ґрунтах. Вони залучені в розкладання органічних залишків у ґрунтах. Скам'янілості панцирних кліщів відомі з Девона. Згідно з фосиліями, стародавні панцирні кліщі мали різноманітні механізми самозахисту від хижаків. Pechl P. з колегами (2012) досліджували чотири таких захисних механізми (ptychoid body, hologastru, mineralization, opisthonotal glands). Завдання авторів роботи полягало в тому, щоб встановити, чи є ці механізми самозахисту - конвергентно придбаними ознаками. Автори статті побудували філогенетичне дерево панцирних кліщів на підставі молекулярного аналізу 18S рДНК. Отримані результати свідчать про те, що щонайменше три з чотирьох типів захисних структур - з'являлись конвергентно, кілька разів в ході еволюції панцирних кліщів. Тільки для опістонотальних залоз - конвергентная еволюція залишається спірною. Такий високий рівень конвергенції означає, що хижацтво - це найважливіший фактор в еволюції панцирних кліщів і, що саме тиск хижаків забезпечив значне морфологічне різноманіття панцирних кліщів і, потенційно, видове різноманіття цих тварин, оскільки є

дані, що деякі таксони радіювали вже після еволюційного придбання захисних структур. Не дивлячись на еволюційну давність панцирних кліщів - захисні структури рідко втрачались. Це свідчить про те, що вони все ще функціональні і необхідні для самозахисту від хижаків, а не є «привидом» тиску хижаків в минулому (за Pahl et al., 2012).

Тригонотарбіди. Тригонотарбіди – це давні хеліцерові, зовні схожі на павуків, але вони ще не мали павутинних залоз. Kamenz С. з колегами (2008) досліджували скам'янілості тригонотарбід з раннього Девона (Шотландія), віком приблизно 410 млн. років, і, зокрема, будову їх легень - т.зв. «легень - книжки». На підставі будови легень автори зробили висновок про те, що тригонотарбіди були повністю наземними тваринами. Більш того, мікроанатомія Девонських легень не відрізнялась від мікроанатомії легень сучасних арахнід. Проблемним є питання - чи є схожість будови легень у павуків і тригонотарбід з легнями скорпіонів результатом конвергенції чи така будова була успадкована даними групами від загального предка скорпіонів і арахнід? Проведене С. Kamenz et al. (2008) дослідження морфології легень сучасних і викопних арахнід і скорпіонів дозволило їм зробити висновок про те, що легень-книжка з'явилась один раз у загального, скоріш за все, вже наземного, предка скорпіонів і арахнід (Kamenz et al., 2008).

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.



А - Фосилії павука, здатного виробляти павутину (в Девоні з'явилися справжні павуки, але вони ще не вміли будувати ловчі мережі). В - Схема будови тіла Девонського павука (за Selden et al., 2008).

*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

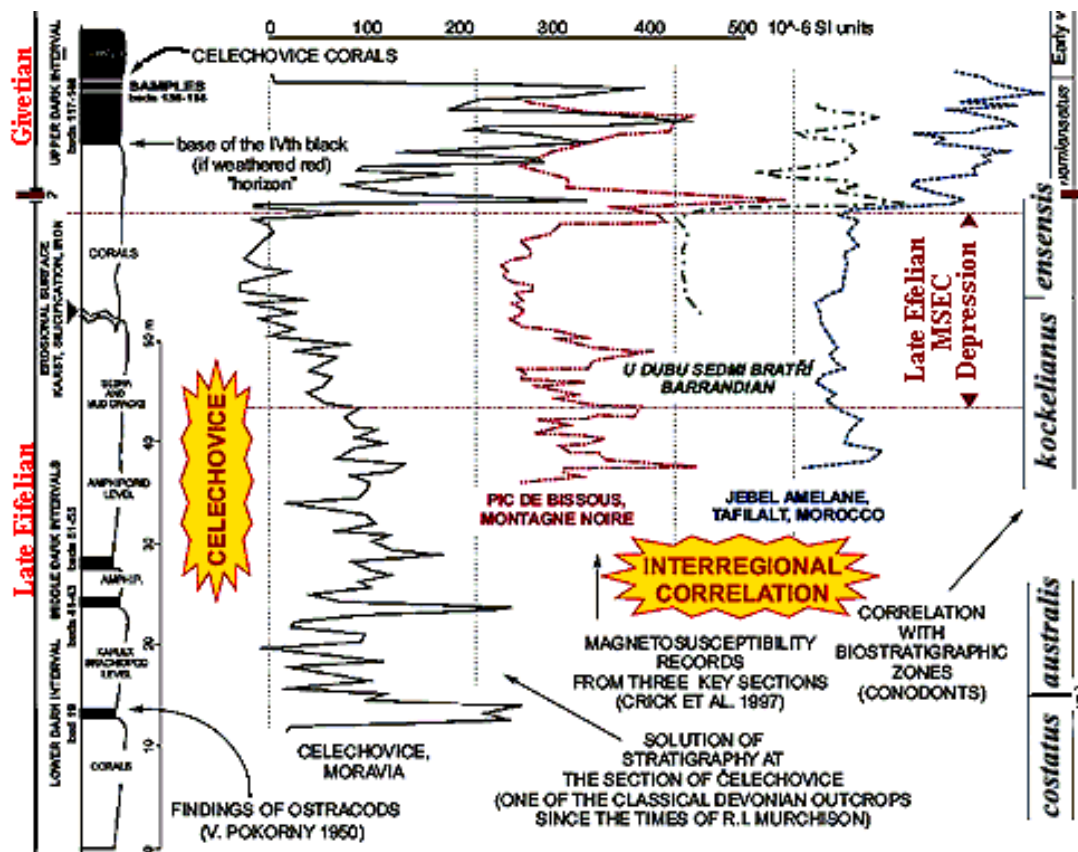
Подія Кейкек/Отомарі (Kasak/Otomari Event)

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 нуклеотидів 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 імпульсного удару; 5) в наслідок незвичайної активності космічного випромінювання - карбонати можуть акумулювати атмосферні пилові частинки, що містять мікрокількості заліза, урану і торію. Це використовується для отримання стратиграфічних зрізів. Спеціаліст вимірює магнітну сприйнятливість досліджуваної породи, рівень гамма-випромінювання і проводить мікроскопічний аналіз частинок породи.

Отже, дослідження підстелюючих порід Гондвани і Балтики за допомогою даних методів показало, що наприкінці Ейфелію мала місце екологічна катастрофа. Ця подія також корелює з високим рівнем моря. Однак, інші дослідники допускають, що в означену епоху мала місце повсюдна аноксія, яка редукувала швидкість накопичення біогенних карбонатів, що і призвело до збагачення седиментів атмосферним пилом. Але, і ці вчені зазначають, що гострий пік зростання магнетосприйнятливості карбонатних порід на межі Ейфелій - Живетій важко пояснити як тривіальну подію.

Цей пік магнетосприйнятливості біогенних карбонатів відомий як Подія Кейкек/Отомарі (Kasak/Otomari Event). Слід також зазначити, що крім зростання магнетосприйнятливості порід, Kasak/Otomari Event подія супроводжувалась появою т.зв. катастрофічного кварцу (shocked quartz), аномаліями ізотопів металів, значною негативною екскурсією ізотопів вуглецю і накопиченням мікросферул - все це свідчить про позаземний імпульсний вплив на екосистеми Землі (падіння астероїда) наприкінці Ейфелію, що пов'язано з однією з подій масового вимирання біоти в Девонському періоді.

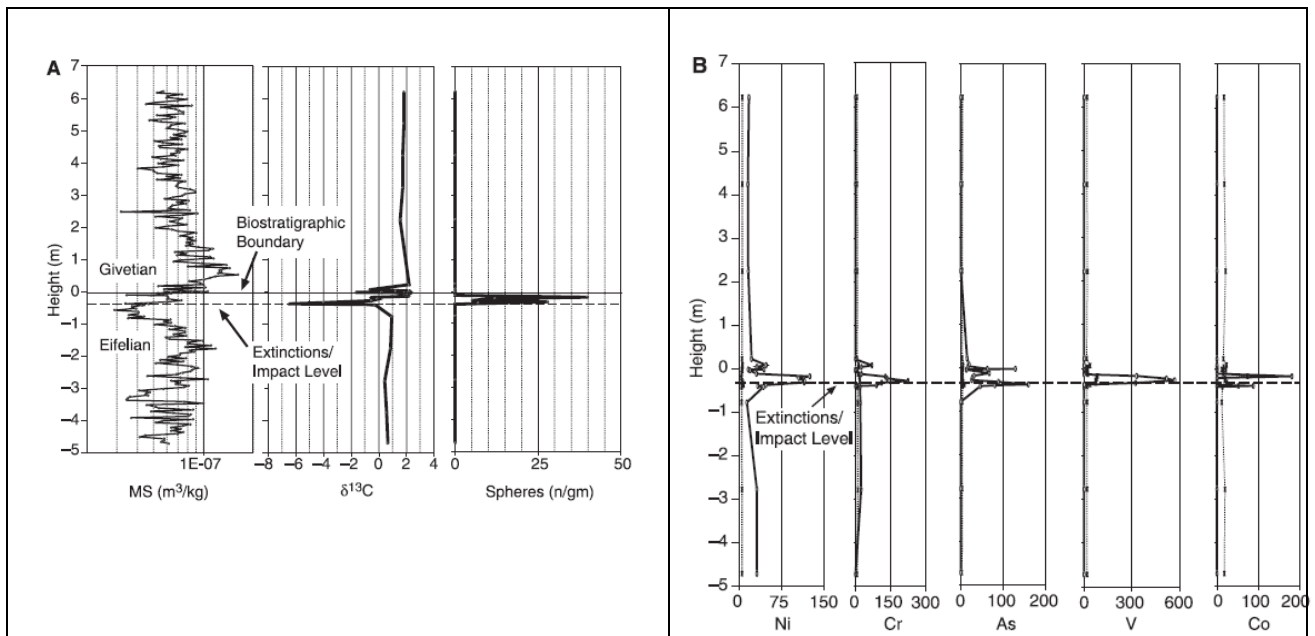


Зростання магнетосприйнятливості біогенних карбонатів на кордоні Ейфелій - Живетій (цитовано за <http://palaeos.com/> зі статті Hladil & Pruner, 2001).

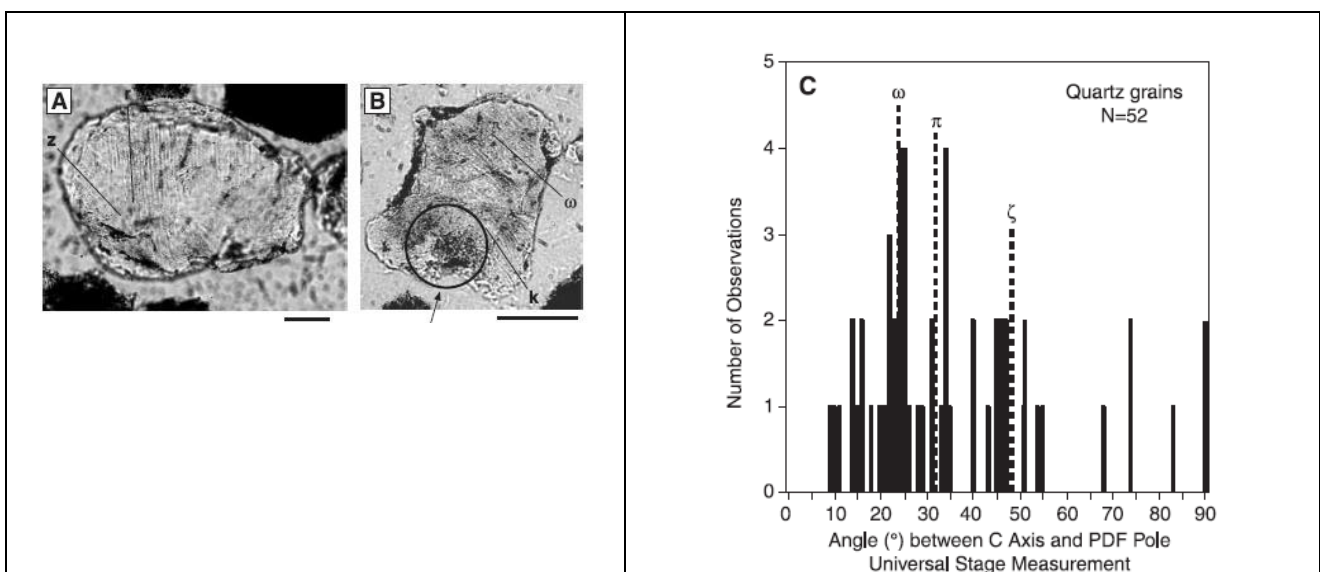
Ellwood В.В. з колегами (2003) в своїй статті наводять свідчення падіння астероїда в середині Девона. Зокрема, вони показали високу концентрацію т.зв. катастрофічного кварцу (shocked quartz), нікелю, хрому, миш'яку, ванадію, кобальту, аномально великий негативний зсув ізотопів вуглецю (-9‰), наявність мікросферул і мікрокристалів у відкладеннях

Морокко, а також - високу магнетосприйнятливість відкладень на межі Ейфелія-Живетія (середній Девон), аналогічну пізньо-Крейдяним відкладенням. За часом цей імпульс збігається з масовим вимиранням біоти – з т.зв. Подією Кейкек/Отомарі (Kasak/Otomari Event) і, по-видимому, є причиною цього вимирання.

*NB! В результаті цього вимирання - зникло близько 40% всіх родів морських тварин.

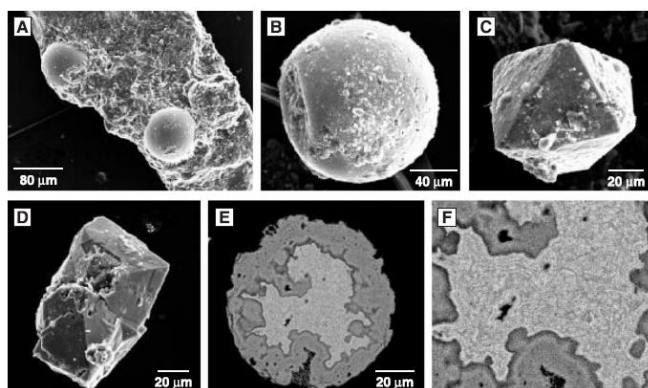


Середній Девон, межа між Ейфелієм і Живетієм. А - зміни магнітної сприйнятливості відповідних геогоризонтів, м³/кг; значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13, ‰; накопичення мікросферул. Горизонтальна пунктирна лінія на графіку вказує геогоризонт передбачуваного імпакту і збігається з горизонтом глобального масового вимирання біоти Kasak/Otomari Event. Горизонтальна суцільна лінія на графіку представляє біостратиграфічну межу між Ейфелієм і Живетієм, отриману за першою появою конодонтів виду *P. hemiansatus*, характерних для Живетія; В - зміни концентрації нікелю, хрому, миш'яку, ванадію і кобальту у відповідних геогоризонтах; вертикальна пунктирна лінія на графіку вказує інструментальну межу виявлення хімічних елементів; горизонтальна пунктирна лінія на графіку - вказує положення імпактних структур в геогоризонтах (за Ellwood et al., 2003).



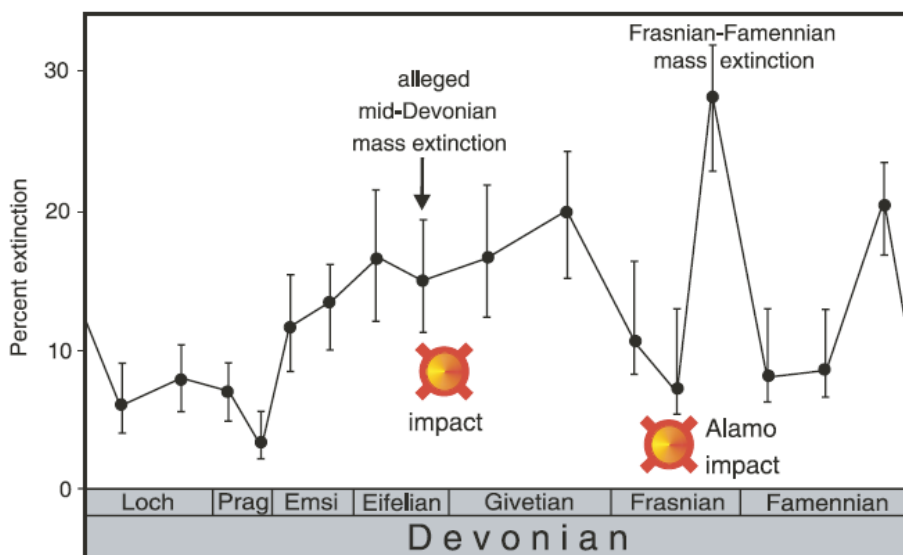
А-В - Фотомікрографії гранул т.зв. катастрофічного кварцу (shocked quartz) з геогоризонтів на кордоні Ейфелій - Живетій, Морокко. Гранула на мікрографії В має ізотропну область, що свідчить про присутність діалектичного (diarplectic) скла, яке починає формуватись при імпактній хвилі, тиск якої перевищує 35 гПа. С - діаграма, що характеризує кварцові гранули з імпактного геогоризонта

(дані отримані з використанням універсальної насадки, приєднаної до петрографічного мікроскопу; наведені дані по 52 кварцовим гранулам, знайденим в зоні масового вимирання біоти) (за Ellwood et al., 2003).



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).

Rack G. та Koeberl C. (2004) не зовсім згодні з висновками, зробленими в роботі Ellwood В.В. 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 імпактів, в роботі відсутні. Крім того, пізньо-Ейфелійське вимирання, т.зв. Касак/Отомарі Event, це не 40% вимерлих родів, а тільки 14%, тобто серед хвиль Девонських вимирань - ця подія, за масовістю, стоїть на шостому місці (на першому місці - пізньо Фраснійське вимирання). За Walliser О.Н. (1996) ця імпактна криза торкнулась тільки пелагічної біоти (за Racki & Koeberl, 2004).



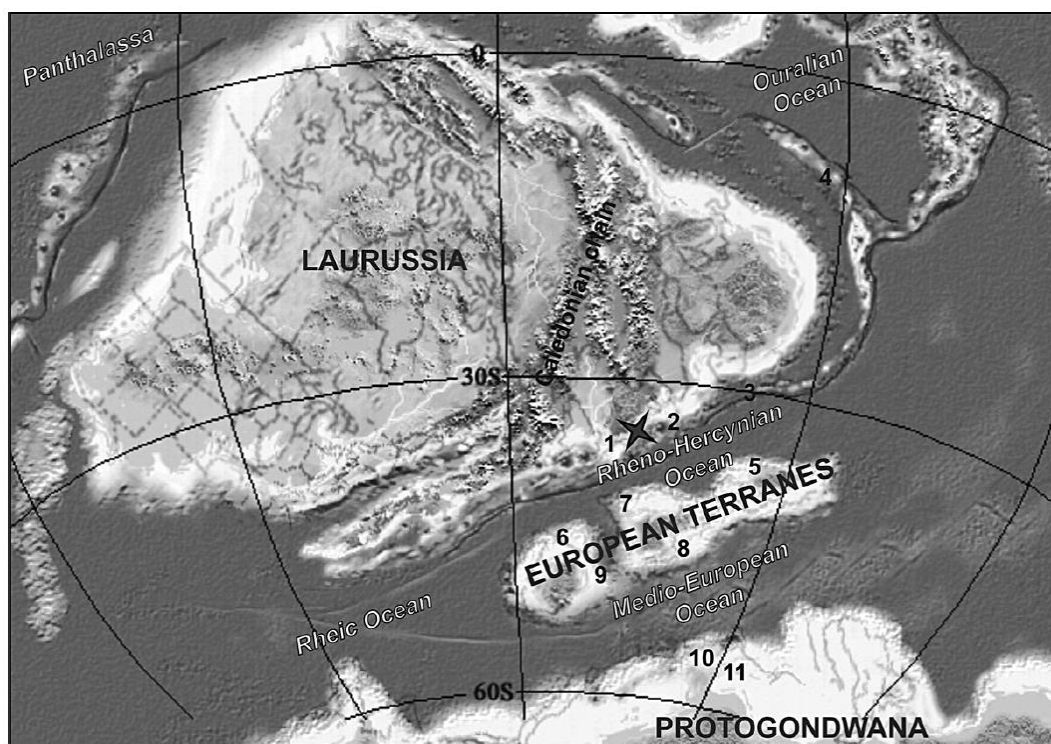
Дві імпактні події і відсоток вимерлих видів морських організмів в Девонському періоді. Де: по осі ОХ - геологічний час; по осі ОУ - відсоток вимерлих родів морських організмів; Loch, Lochkovian - Локховій; Prag, Pragian - Празій; Emsi, Emsian - Емсій (цитовано за Racki & Koeberl, 2004; графік адаптований за Sepkoski, 1996).

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 глобального зростання

рівня моря і з глобальними кліматичними змінами. У середньому і пізньому Живетії було зареєстровано дві події значного зростання рівня моря. Однак, перша подія трансгресії моря не була пов'язана з ініціюванням Тагханійської біологічної кризи. Друга трансгресія моря супроводжувалася глобальним зростанням рівня моря на кордоні між Живетською і Фраснійською епохами, що призвело до зникнення рифових бар'єрів. Глобальна Тагханійська біотична криза мала місце між цими двома подіями трансгресії моря і в ході цієї кризи зникла провінційність морських фаун.

Зокрема, на межі між середнім і пізнім Живетієм відбулася зміна фаун остракод. Maillet S. з колегами (2013) вважають, що ця зміна фаун була викликана трансгресіями моря і збіглася з глобальною Тагханійською кризою біоти. Проведені в Rheno-Hercynian зоні дослідження показали, що під час першої середньо-Живетської трансгресії моря - у відкладеннях присутні типові ендемічні фауни придонних остракод. Ці фауни відомі починаючи з раннього Живетія і після кожної трансгресії моря - відбувалося їх відновлення. Зокрема, ці фауни відновилися також і під час фази регресії моря перед початком Тагханійської біотичної кризи.



Палеогеографічна реконструкція розташування континентів в середньому Девоні. Зірочкою вказана зона дослідження (за Maillet et al., 2013).

Тагханійська біологічна криза пов'язана з швидкими коливаннями рівня моря, а також зі змінами каламутності і солоності води. В ході цієї кризи зникли багато Живетських таксонів, в першу чергу – таксони-ендеміки. Не тільки в Rheno-Hercynian зоні, а й глобально 80% видів демонструють свою останню зустрічальність саме в даному геогоризонті. Однак, еугалінні роди, а також роди генералістів, що жили у відкритому океані, зокрема, деякі опортуністичні групи *Platycopina*, а також деякі глибоководні групи *Metacopina* - продовжували жити в межах даних акваторій до кінця Живетської епохи. В інших акваторіях Тагханійська біотична криза також призвела до редукції провінційності серед спільнот бентосних остракод. В результаті Живетсько-Фраснійської трансгресії моря - географічні бар'єри були видалені і більш космополітні таксони остракод мігрували в досліджувані акваторії. Серед цих нових Фраснійських фаун остракод - зустрічається лише кілька типових Живетських груп. Ці перебудови в композиції фаун були посилені кліматичними змінами, оскільки до кінця Живетію посилилася аридність клімату, підвищилася температура води,

посилилася континентальна ерозія і, відповідно, надходження продуктів ерозії в акваторію шельфу.

Зникнення Живетської бентосної фауни остракод в середньому-пізньому Живетії і її заміщення Фраснійськими фаунами в кінці Живетію було також виявлено в інших акваторіях. Більш того, порівняння Девонських фаун, описаних для Франції, Німеччини, Польщі та інших прибережних акваторій - також виявило різну композицію Живетської і Фраснійської фаун, пов'язану, очевидно, з Тагханійськими подіями і зростанням рівня моря на кордоні Живетію і Фраснійської епохи. Крім того, було виявлено взаємодію фаун Європейських платформ і північного узбережжя Гондвани, що свідчить про значне звуження Серединно-Європейського Океану (Medio-European Ocean) між цими континентами (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/>). Кінець Фраснійської епохи був відзначений масовим вимиранням біоти. Причому, це був не самий кінець Девона, а середина пізнього Девону, інтервал між Фраснійською і Фаменською епохами. Під час Фраснійсько-Фаменської події загинули організми-рифобудівники: строматопороїдні губки, корали-ругози, корали-табуляти (NB! коралові рифи повністю відновились лише в Тріасі); вимерли майже всі брахіоподи, трилобіти, конодonti; 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 імпактного 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/>).

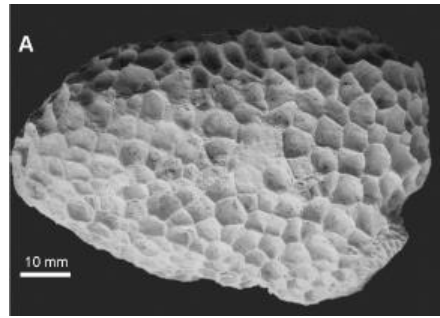
Причина Келвассерського вимирання морської біоти – посилений змив з континентів продуктів вивітрювання гірських порід. Ряд дослідників вважають, що існує причинно-наслідковий зв'язок між пізньо-Девонським вимиранням коралових рифів і інших морських мешканців і поширенням лісів на континентах. Кореневі системи деревних судинних рослин проникали в глибокі шари підстелюючих порід, що різко прискорило процеси вивітрювання гірських порід. Крім того, завдяки появі насіння - рослини змогли проникнути вглиб сухих континентів і там сприяли вивітрюванню гірських порід. Змивання продуктів вивітрювання в океани призвело до цвітіння водоростей, до аноксії і загибелі морських мешканців (за <http://palaeos.com/>).

*NB! Є данні, згідно яких геогоризонт масового вимирання біоти на межі Фраснійської і Фаменської епох за характером осадових порід подібний шторму або цунамі. Таким чином, Келвассерська подія була спровокована катастрофічним змивом з континентів продуктів вивітрювання гірських порід.

Відновлення коралових рифів після Келвассерської події. Після Фраснійсько-Фаменського вимирання в пізньому Девоні вижили дуже нечисленні рифові спільноти, що склались з водоростей і строматолітів. Тільки на початку Карбону, приблизно через 10 - 15 млн. років частково відновились рифові біоми. Zapalski M.K. з колегами (2016) у відкладеннях середнього – пізнього Фаменія на території сучасної Польщі виявили рідкісні скам'янілості коралів-табулят



Фосилії коралового поліпа - табулята *Thamnoptychia mistiaen* sp. (за Zapalski et al., 2016).



Фосилії коралового поліпа-табулята *Michelinia vinni* sp. з відкладень Фаменської епохи пізнього Девона. 1 бар = 10 мм (за Zapalski et al., 2016).

Це коралове співтовариство (10 видів) відновилося приблизно через 10 млн. років після Фраснійсько-Фаменської кризи на досить великих глибинах - практично на кордоні фотичної зони. Проведені дослідження показали, що колонізація дна океану після Келвассерського вимирання коралових рифів йшла в два етапи: на початку поверхню дна заселили одновидові асоціації коралів виду *Thamnoptychia* і лише потім поширилася багатовидова фауна коралів (*Favosites-Syringopora-Michelinia*) (за Zapalski et al., 2016).

Після Фраснійсько-Фаменського масового вимирання біоти скам'янілості колоніальних коралів-ругоз також є дуже нечисленними. Berkowski В. з колегами (2016) у відкладеннях пізнього Фаменія описали новий рід і вид колоніальних коралів-ругоз *Famastraea catenata* на території сучасної Польщі. Не дивлячись на те, що цей таксон є колоніальним - він демонструє багато морфологічних рис, характерних для близькоспоріднених йому солітарних коралових поліпів *Palaeosmia aquisgranensis*, що мешкали на цих же територіях (акваторіях) в пізньому Фаменії. Автори дослідження показали, що колоніальні корали ругози *Famastraea catenata* походять від солітарних ругоз *Palaeosmia aquisgranensis*. Знайдена дослідниками група коралів-ругоз *Famastraea catenata* не пережила термінальне Девонське вимирання видів - т.зв. Хангенберзьку подію - і повністю зникла наприкінці Девона (за Berkowski et al., 2016).

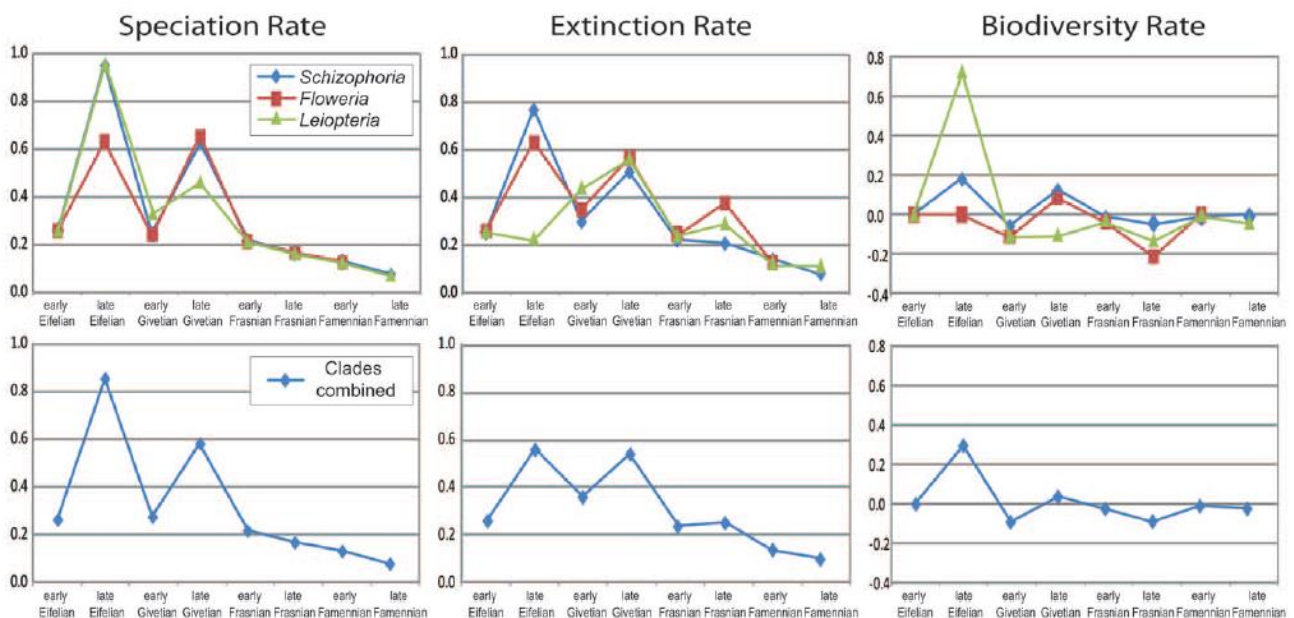


Фосилії коралового поліпа *Famastraea catenata* з відкладень пізнього Фаменія, Польща (за Berkowski et al., 2016).

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).

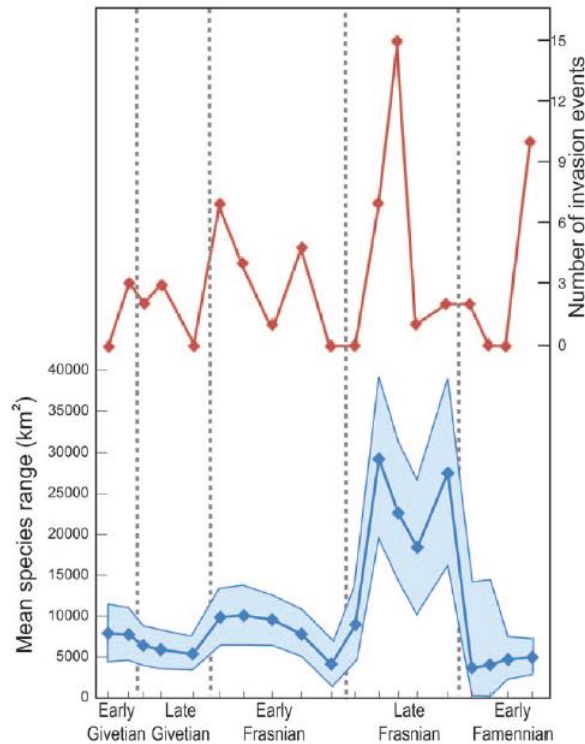
У чому причина зниження швидкості видоутворення? Відомі два механізми алопатричного видоутворення (за Stigall, 2010): а) вікаріанство - при цьому механізмі предкова популяція пасивно ділиться на дві великі субпопуляції, які потім розходяться і формують два дочірніх види; б) дисперсія - при цьому механізмі невелика частина предкової популяції активно мігрує 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. Більш 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). Таким чином, біоінвазії блокують вікаріанський механізм видоутворення. Відсутність в пізньому Девоні вікаріанського видоутворення - діаметрально протилежно тому, що спостерігалось в інші геологічні інтервали. Це свідчить про те, що втрата вікаріанського видоутворення була викликана інвазією видів в пізньому Девоні. 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.



Швидкості видоутворення (Speciation Rate), вимирання (Extinction Rate) і величина біорізноманіття (Biodiversity Rate). Верхня серія графіків показує результати, обчислені для кожної Північно-Американської клади (*Schizophoria* - брахіоподи; *Floweria* - брахіоподи; *Leiopteria* - двостулкові молюски) індивідуально, нижня серія графіків - показує комбінований результат для всіх досліджених клад. По осі ОХ - геологічні епохи: Ейфелій, Живетій, Фрасній та Фаменій (за Stigall, 2010).

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 суходупних 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).



Інтенсивність біоінвазій брахіпод і двостулкових моллюсків в середньому і пізньому Девоні. Де: по осі ОХ - геологічні епохи Девонського періоду: Живетій, Фрасній та Фаменій; по осі ОУ - Mean species range (km²) - географічна територіальна поширеність видів, км²; Number of invasion events - кількість подій біоінвазій (за Stigall, 2010).

Зміни наземних флор у Фраснійську епоху пізнього Девона. В середині Фраснійської епохи відбулись значні флористичні зміни. Так, відбулась зміна флор прогімноспермів: 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/>).

Причини масового вимирання видів під час Келвассерської події:

1) різке зниження температури навколишнього середовища;
 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 замутіння 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). А евтрофікація води сприяла розмноженню планктону що, як наслідок, призвело до гіпоксії (брака кисню) прибережних вод. В результаті - наприкінці Девону вимерли гігантські Девонські коралові рифи; NB! Гіпоксія вод була виявлена на підставі ізотопного аналізу пізньо-Девонських відкладень; 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;

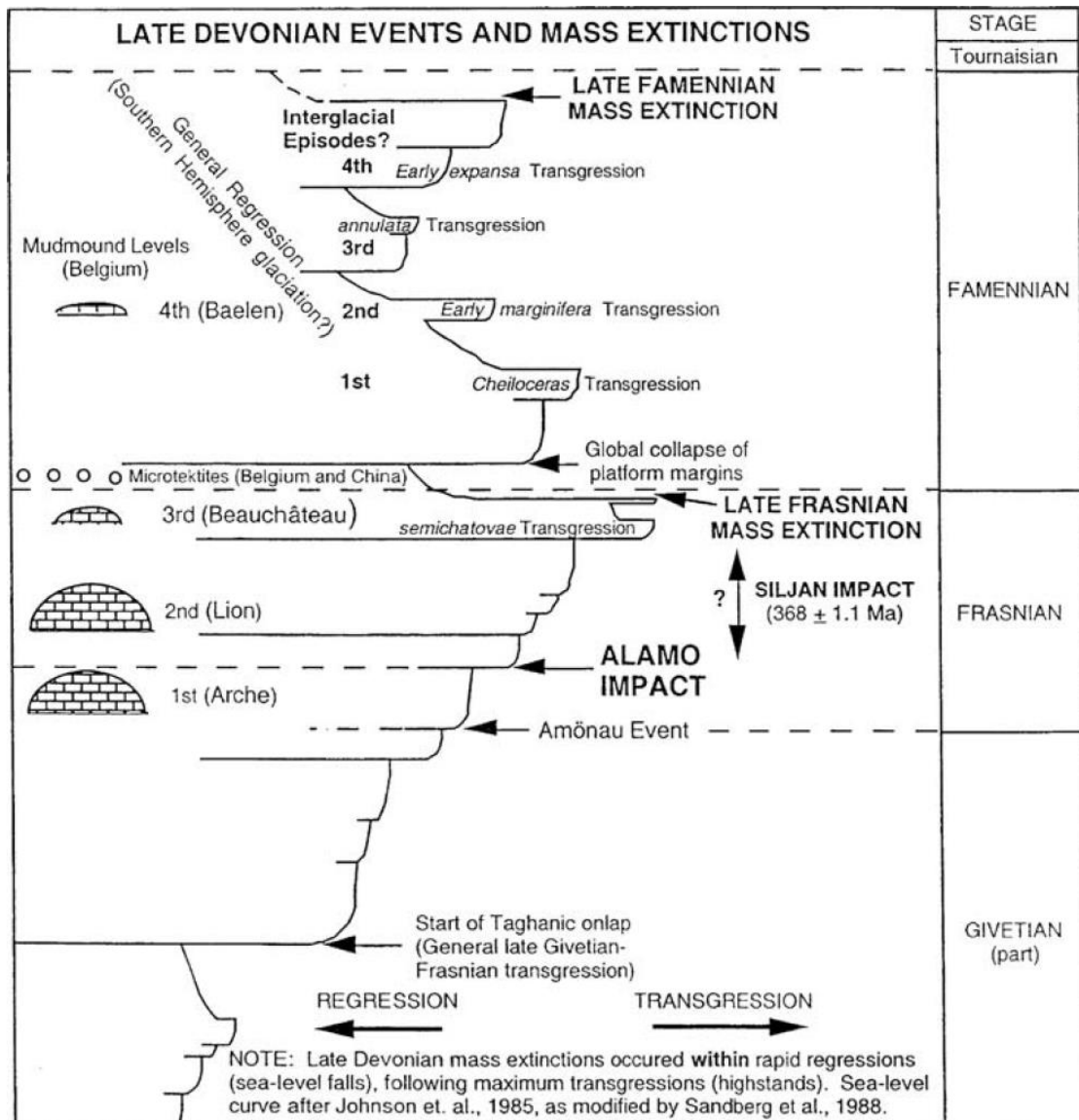
4) зменшення швидкості появи нових видів - у другій половині Девона через підйом рівня води в Світовому океані відбулось з'єднання ізольованих водойм, а це призвело до потрапляння у водні басейни чужорідних інвазивних видів-вселенців, поява яких зупинила видоутворення в місцевих водоймах (див. малюнок);

5) прискорене старіння видів через стресові умови навколишнього середовища.

*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, 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.

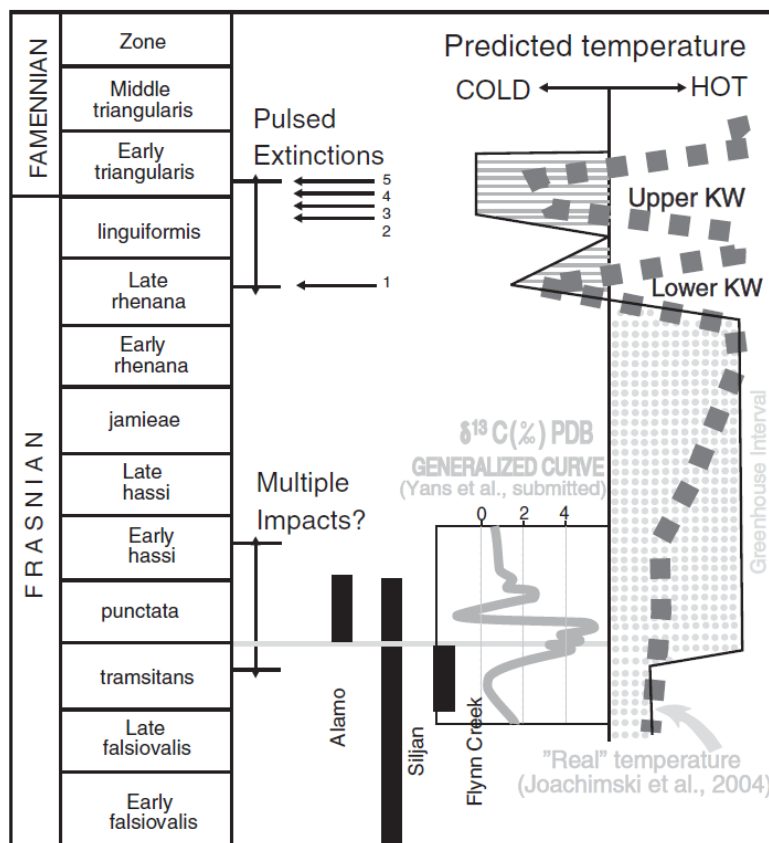
Проблемні питання, пов'язані з Фраснійсько-Фаменським масовим вимиранням біоти.

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.

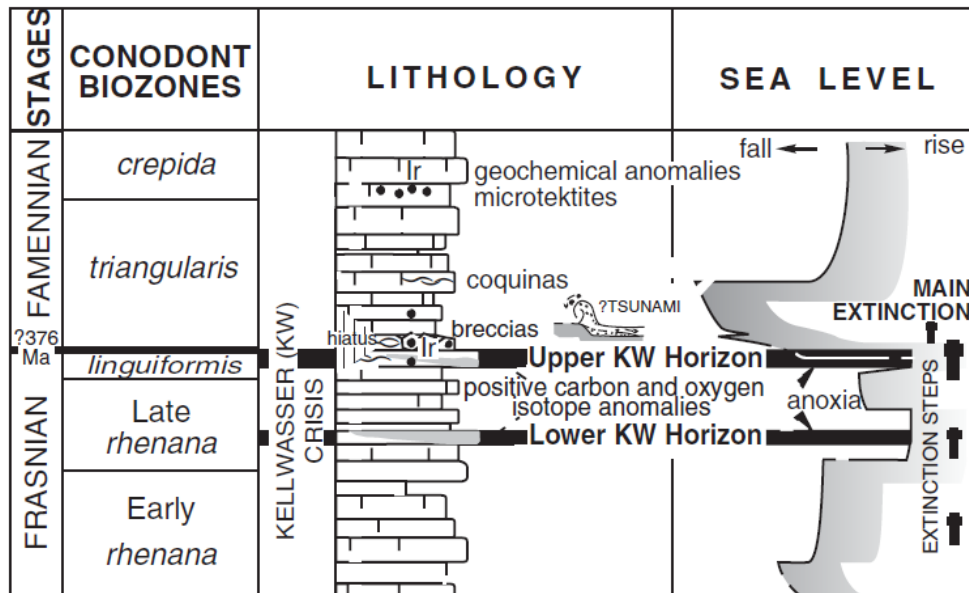


Стратиграфія пізньо-Девонських подій з урахуванням евстатичних змін рівня моря (за Racki, 2005).

У своєму дослідженні Racki G. (2005) поставив ряд проблемних питань, пов'язаних з Фраснійсько-Фаменським вимиранням біоти. Зокрема, (1) величина і ранг біотичних змін: явна тяжкість пізньо-Жіветського і пізньо-Фраснійського вимирань контрастують з існуючою сьогодні гіпотезою поступової Фраснійсько-Фаменської кризи; 2) часові рамки ключових подій: відсутність радіоізотопних даних ускладнює оцінку істинної динаміки біорізноманіття та можливість порівняння цієї динаміки з віком ударних кратерів і магматичних подій; 3) морські або наземні події: необхідна оцінка глобальних екосистемних змін з точки зору хемотратиграфічних даних, зокрема - необхідна кореляція між екскурсіями ізотопів вуглецю і даними, які визначають джерела (морські або наземні) надходження органічних матеріалів; 4) зміни в значеннях показника ізотопного фракціонування вуглецю при переході між нижнім - середнім Фраснієм є погано зрозумілими; крім того, необхідна перевірка даних щодо похолодання чи аноксії як основного стресового чинника під час Фраснійсько-Фаменської та пізньо-Фаменської криз; 5) необхідно уточнення даних по екстра-тропічним сукцесіям; 6) необхідно встановлення можливого взаємозв'язку між магматичними подіями, спровокованими суперплюмами, і пізньо-Девонськими біосферними пертурбаціями; 7) необхідний аналіз магнеточутливості порід та змін рівня моря і їх можливого взаємозв'язку з астрономічними орбітальними циклами Міланковича; крім того, необхідна оцінка евстатичних (глобальних) трендів в зміні рівня моря і їх можливого зв'язку з циклами гляціацій-інтергляціацій (за Racki, 2005).



Гіпотеза McGhee (2001): події мульти-зіткнення з космічними тілами позаземного походження запустили аномально спекотні кліматичні умови на Землі з подальшим похолоданням. Однак, ця гіпотеза не підтверджується даними інших дослідників (за Racki, 2005).

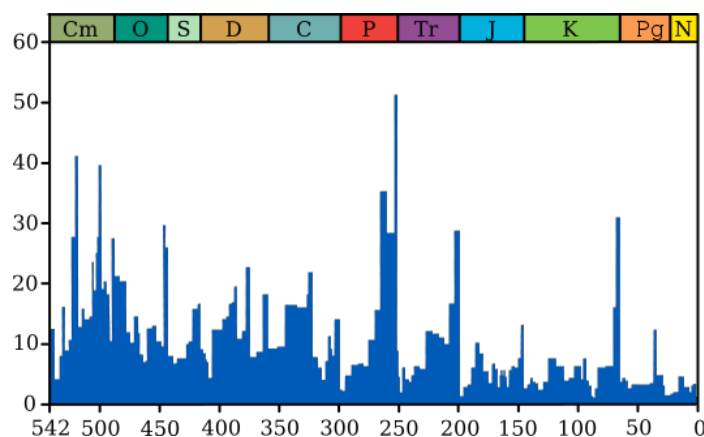


Результати біохімічного аналізу седиментів, а також дані по евстатичним змінам рівня моря і біотичним подіям на кордоні Фраснійської та Фаменської епох (за Racki, 2005).

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. Скоротилась кількість ракоскорпіонів, акантод, панцирних риб, щиткових безщелепних рибоподібних тварин. При цьому в наступному періоді, в Карбоні, зростає кількість акул, земноводних, тобто, груп організмів, які не були домінуючими в Девоні. Таким чином, екологічна роль масових вимирань видів полягає у відкритті дороги для видів, 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 змінились 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.



Гістограма вимирань родів організмів в Фанерозої (за <http://zelenyikot.com/wp-content/uploads/2015/06/inside-bubble-of-nothing-1.png>).

Вплив Хангенберзької події на хребетних тварин. Sallan L.C. та Coates M.I. (2010) проаналізували бази даних по хребетним (більше 1250 таксонів з 66 різних територій і акваторій протягом Живетської - Серпуховської епох, 391 - 318 млн.р.т.). Автори дослідження показали, що Хангенберзьке вимирання призвело до втрати 50%

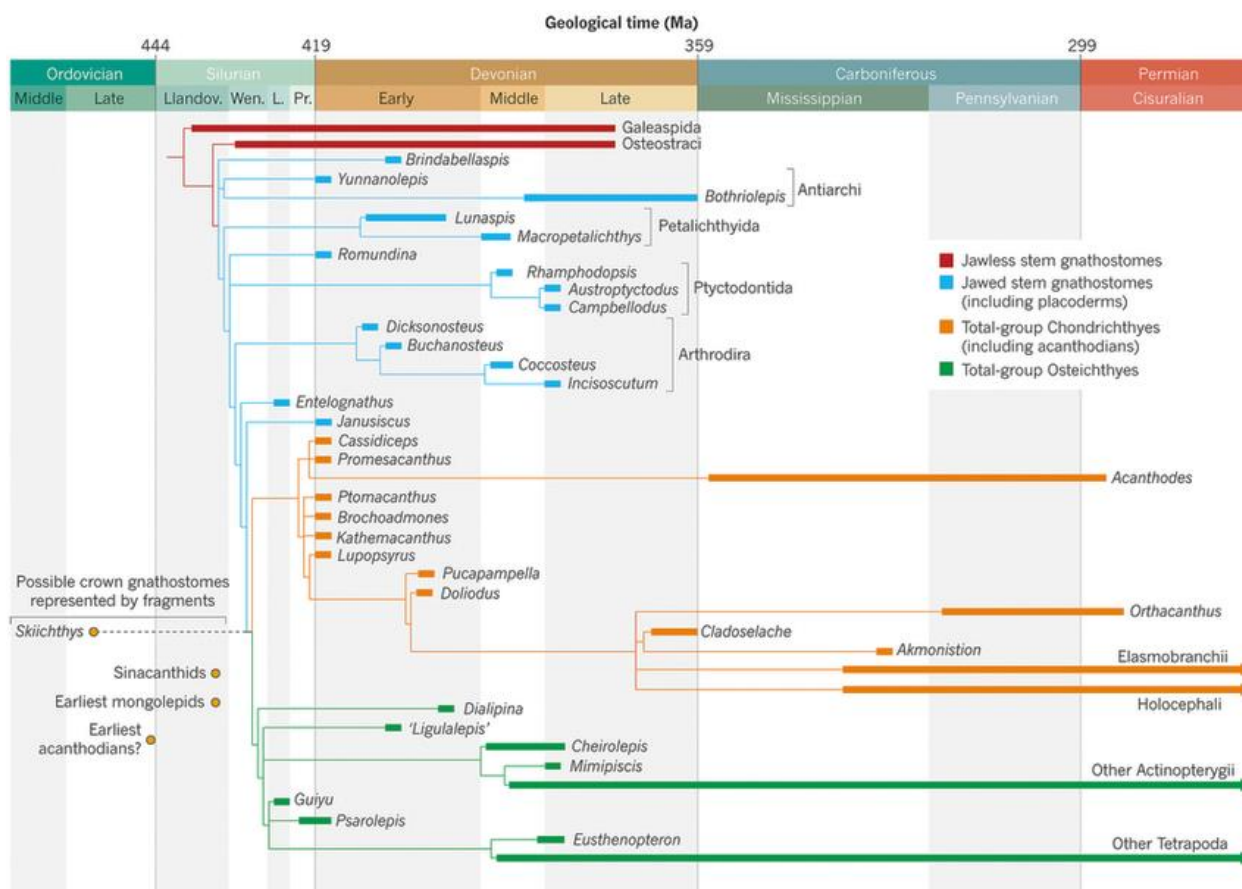
різноманітності хребетних в екосистемах по всьому світу. Групи панцирних риб (плакодерми), лопастеперих риб (саркоптеригії), акантод - дуже численні до цієї події - практично всі вимерли і після масового вимирання не змогли відновитись. З іншого боку, тетраподи, променепері риби (актиноптеригії) і хрящові 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, Sallan L.C. та Coates M.I. (2010) був зроблений висновок про те, що Хангенберзька подія була пляшковим горлечком в еволюційній історії хребетних тварин.

На кордоні Девон - Міссісіпій (Карбон) відбулась зміна фаун щелепноротих хребетних. Хангенберзька подія була менш масштабною за втратами біоти порівняно з Келвассерською подією і, вважають, була пов'язана з похолоданням і посиленням посушливості клімату. Цікаво, що зміна фаун щелепноротих хребетних відбулась 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!

Проведене Sallan L.C. та Coates M.I. (2010) дослідження показало, що Хангенберзьке вимирання наприкінці Девону для щелепноротих хребетних стало найбільш значущим за весь Фанерозой, оскільки для цієї групи тварин за втратою таксонів воно стоїть на першому місці навіть порівняно з п'ятьма найбільш масовими вимирання біоти, включаючи пізньо-Крейдьяну і пізньо-Пермську кризи біоти.

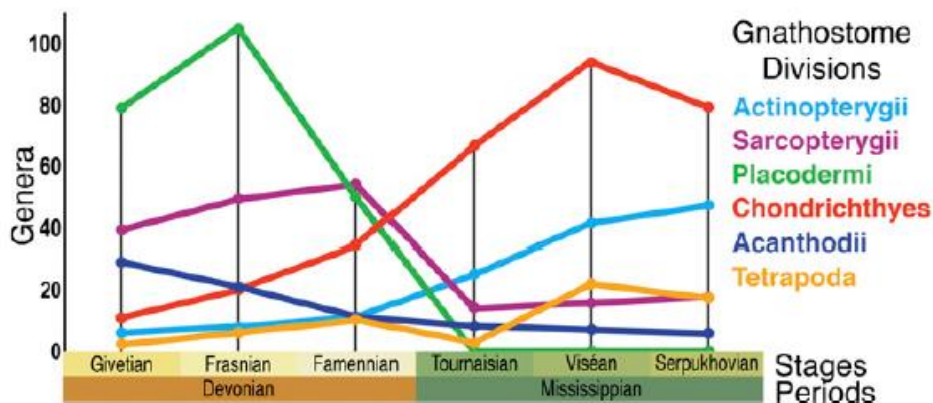
Девонське «пляшкове горлечко» в еволюції Щелепноротих. Дослідження, проведені King W. з колегами (2016), показали, що Щелепнороті пройшли ранню інтенсивну диверсифікацію в Силурійському періоді і т.зв. «пляшкове горлечко еволюції» в Девонському періоді: межу між Девонським та Кам'яновугільним періодами подолали лише окремі групи Щелепноротих (за King et al., 2016).



Філогенетичне дерево Щелепноротих хребетних тварин. На схемі чітко видно ранню інтенсивну диверсифікацію Щелепноротих в Силурійському періоді і т.зв. «пляшкове горлечко еволюції» в

Девонському періоді. Де: Jawless stem gnathostomes - групи Безщелепних, базових для стовбурових Щелепноротих (на схемі групи вказані червоними прямокутниками); Jawed stem gnathostomes (including placoderms) - стовбурові групи Щелепноротих (включаючи панцирних риб) (на схемі групи вказані блакитними прямокутниками); Total-group Chondrichthyes (including acanthodians) - хрящові риби, включаючи акантод (на схемі групи вказані помаранчевими прямокутниками); Total-group Osteichthyes - кісткові риби (на схемі групи вказані зеленими прямокутниками) (за King et al., 2016).

***NB! “Пляшкове горлечко” в еволюції життя на Землі** – це зменшення генетичної різноманітності організмів певного рівня організації внаслідок вимирання окремих груп (зокрема, через дію стресових умов навколишнього середовища).



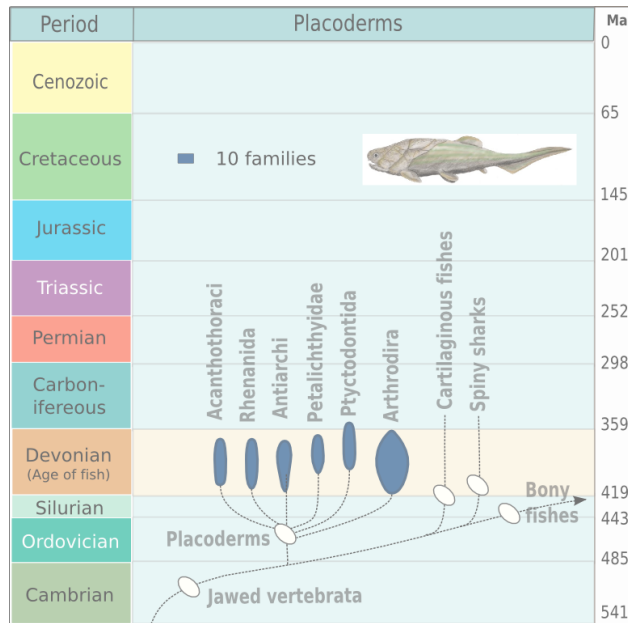
Різноманітність Щелепноротих на рівні родів протягом Живетської - Серпуховської епох. По осі ОУ - родове різноманіття Щелепноротих; по осі ОХ - геологічний час. На графіках видно, що на кордоні між Девонським і Кам'яновугільним (Міссісіпій) періодами відбулось різке зниження родової різноманітності панцирних риб (плакодерм) (зелена крива) і лопастеперих риб (саркоптеригії) (малинова крива), яке згодом так і не відновилось. Тоді як родове різноманіття хрящових риб (хондріхтії) (червона крива), лучеперих риб (актиноптеригії) (блакитна крива) і тетрапод (жовта крива) - зросло (за Sallan & Coates, 2010).

Хангенберзька подія була глобальним феноменом, який торкнувся всіх екосистем. За Хангенберзьким вимиранням почався часовий інтервал т.зв. дірки Ромера (Romer's Gap) - протягом якого в геогоризонтах практично відсутні скам'янілості тетрапод. До речі, в Тоурнасії (перша епоха Карбона) в геологічних відкладеннях також майже немає і фосилій інших наземних груп, наприклад, комах (Ward et al., 2006).

Девонський рівень різноманітності фаун зміг відновитись тільки в Серпуховії Кам'яновугільного періода. Хангенберзька подія усунула більшість морфологічних відмінностей в групах. Наприклад, в пізньо-Фаменську епоху у тетрапод була різна кількість пальців на кінцівках. Після Хангенберзької події - їх залишилось всього п'ять (за Sallan & Coates, 2010).

Альтернативна точка зору на 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 відбувся розвиток 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 після завершення Девонського періоду - також не було зовсім раптовою подією. Зокрема, у схемі, наведеній в роботі М. Бентона (Benton, 2005), чітко видно, що значна частина рядів панцирних риб вимерла не під час термінальної Хангенберзької події, а раніше.



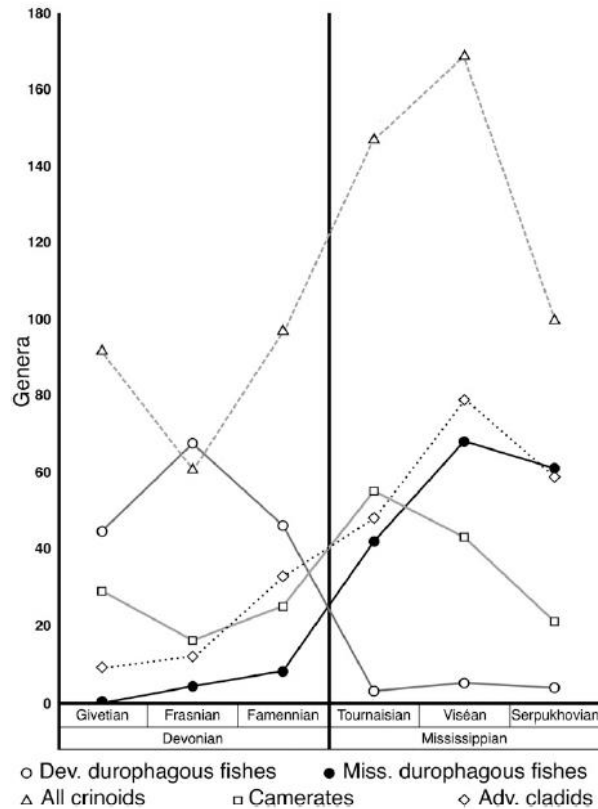
Вимирання Панцирних риб в Девонському періоді (за https://en.wikipedia.org/wiki/Placodermi#/media/File:Evolution_of_placoderms.png; Benton, 2005).

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.

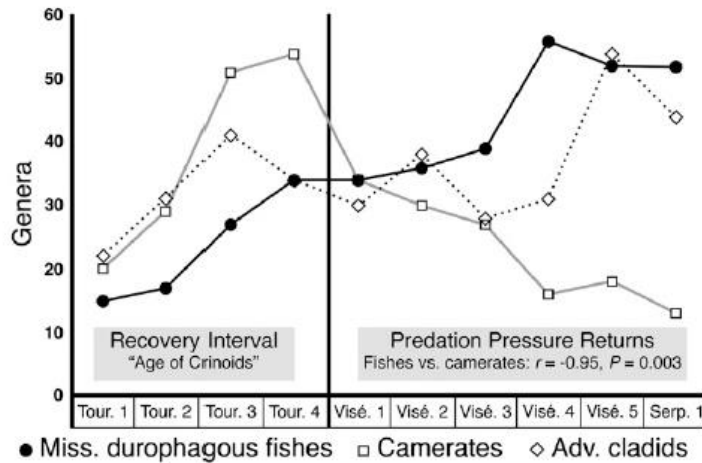
Хангенберзька подія та взаємовідносини в системі хижак – жертва. Sallan L.C. з колегами (2011) показали, що пізньо-Девонська Хангенберзька подія (359 млн.р.т.) була природним експериментом, в ході якого хижі хребетні були з одного боку - видалені, а з іншого боку - введені в інші стабільні екосистеми до фауни потенційних жертв.

Так, не дивлячись на сприятливі умови, кріноїдеї (морські лілії) диверсифікували тільки після видалення з екосистеми їх хребетних споживачів (хижаків). Навпаки, в Міссісіпії (359 - 318 млн.р.т.) камерні кріноїдеї знизили свою різноманітність під тиском хижаків - нових дуорофагічних риб (тобто риб, здатних розгризати панцири, раковини і т.н.). Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що основною рушійною силою усіх еволюційних подій в групі морських лілій (включаючи швидку диверсифікацію, зміну фаун, селекцію видів і т.н.) був вплив хижих хребетних.

Морські лілії - камерати - були дуже добре озброєною групою (вони мали великі захисні пластини і т.н.). Ця озброєність давала їм успіх в Девонському періоді і в Тоурнансії (період відновлення). Однак, така складна морфологія камерат виявилась чутливою до атак нової групи дуорофагічних риб (тобто вони виявились спроможними їх прокушувати). Вважають, що морські лілії з більш простою будовою - проводили г-стратегію (залишити більше потомства), що дозволило їм подолати викликане хижаками падіння чисельності за рахунок швидкого росту і розмноження особин. Тоді як складна озброєність камерат за умови появи нових хижаків - не врятувала їх від поїдання, при цьому їх же складність, масивна озброєність не дозволяла їм швидко рости і розмножуватись. Що в підсумку призвело до занепаду морських лілій - камерат.



Криві біорізноманіття хижих дуорофагічних риб і морських лілій. Де: по осі ОХ - геологічний час; по осі ОУ - кількість родів відповідних груп тварин; вертикальна лінія на графіку вказує час пізньо-Девонської Хангенберзької події (359 млн.р.т.); Dev. Durophagous fishes - Девонські дуорофагічні риби; Miss. Durophagous fishes - дуорофагічні риби Міссісіпія; All crinoids - усі групи кріноїдей (морських лілій); Camerates - морські лілії камерати (добре озброєна група морських лілій); Adv. Cladids - інші клади морських лілій (за Sallan et al., 2011).



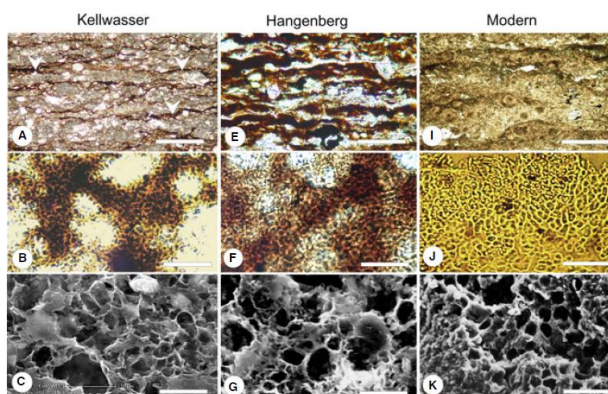
Криві пост-Хангенберзької різноманітності дуорофагічних риб і морських лілій. Де: по осі ОХ - геологічний час; по осі ОУ - різноманітність родів відповідних організмів; вертикальна лінія на графіку - вказує час завершення відновлення морських екосистем після Хангенберзької події (345 млн.р.т.); Recovery Interval - епоха відновлення екосистем після Хангенберзької події; Predation Pressure Returns - відновлення тиску хижаків в морських екосистемах; Miss. Durophagous fishes - дуорофагічні риби Міссісіпія; Camerates - морські лілії камерати (добре озброєна група морських лілій); Adv. Cladids - інші клади морських лілій (за Sallan et al., 2011).

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).

*NB! Після своєї появи - еукаріотичні організми потіснили прокаріот в екологічно несприятливі умови. Тому, як правило, розквіт ціанобактеріальних матів в епоху еукаріот - опосередковано свідчить про занепад еукаріотичних організмів.

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.



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).

Дослідження, проведені Mata S.A. та Bottier D.J. (2012), також показали, що пізньо-Девонська біотична криза призвела до росту мікробних матів в Фаменському столітті і в ранньому Карбоні на нових для них екопросторах. В результаті пізньо-Пермського вимирання також поширились мікробні мати в нові для них зони через звільнення екологічних ніш, раніше зайнятих еукаріотами. Вимирання пізньо-Тріасове і пізньо-Крейдяне не супроводжувались макроскопічною мікробною відповіддю. А ось наприкінці Ордовіка - така відповідь була. У підсумку, 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 & Bottier, 2012).

Література:

Algeo T.J., Berner R.A., Maynard J.B., Scheckler S.E. Late Devonian oceanic anoxic events and biotic crises: rooted in the evolution of vascular plants? // *GSA Today*. – 1995. - Vol. 5. – P. 63 – 66.

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.

Anderson P.S.L., Friedman M., Brazeau M.D., Rayfield E.J. Initial radiation of jaws demonstrated stability despite faunal and environmental change // *Nature*. – 2011. – Vol. 476. – P. 206 - 209.

- Anderson R.P., McCoy V.E., McNamara M.E., Briggs D.E. What big eyes you have: the ecological role of giant pterygotid eurypterids // *Biology Letters*. – 2014. – Vol. 10. 20140412. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0412>.
- 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.
- Banerjee N.R., Furnes H., Muehlenbachs K., Staudigel H., de Wit M. Preservation of ~3.4–3.5 Ga microbial biomarkers in pillow lavas and hyaloclastites from the Barberton Greenstone Belt, South Africa // *Earth and Planetary Science Letters*. – 2006. – Vol. 241. – P. 707 – 722.
- Baumiller T.K., Gahn F.J. Testing predator-driven evolution with paleozoic crinoid arm regeneration // *Science*. – 2004. – Vol. 305. – P. 1453 – 1455.
- Beerling D.J., Osborne C.P., Chaloner W.G. Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the Late Palaeozoic era // *Nature*. – 2001. – Vol. 410. – P. 352 – 354.
- Bejerano G., Lowe C.B., Ahituv N., King B., Siepel A., Salama S.R., Rubin E.M., Kent W.J., Haussler D. A distal enhancer and an ultraconserved exon are derived from a novel retroposon // *Nature*. – 2006. – Vol. 441. – P. 87 – 90.
- Bemis W.E. Feeding systems of living *Dipnoi*: anatomy and function // *J. Morphol.* – 1986. Suppl. 1, - P. 249 – 275.
- 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.
- Berkowski B., Zapalski M.K., Wrzosek T. New Famennian colonial coral (*Rugosa*) from the Holy Cross Mountains (Poland): an example of local evolution after Frasnian-Famennian extinction // *Naturwissenschaften*. – 2016. – Vol. 103(3-4):33. doi: 10.1007/s00114-016-1356-1.
- Berner RA. GEOCARBSULF: a combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂ // *Geochim. Cosmochim. Ac.* – 2006. – Vol. 70. – P. 5653 – 5664.
- Bidartondo M.I., Read D.J., Trappe J.M., Merckx V., Ligrone R., Duckett J.G. The dawn of symbiosis between plants and fungi // *Biol. Lett.* – 2011. – Vol. 7. – P. 574 – 577. doi:10.1098/rsbl.2010.1203.
- Breecker D.O., Sharp Z.D., McFadden L.D. Atmospheric CO₂ concentrations during ancient greenhouse climates were similar to those predicted for A.D. 2100 // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2010. – Vol. 107(2). – P. 576 - 580. doi: 10.1073/pnas.0902323106.
- den Blaauwen J.L., Barwick R.E., Campbell K.S.W. Structure and function of the tooth plates of the Devonian lungfish *Dipterus valenciennesi* from Caithness and the Orkney Islands // *Record West. Aust. Mus.* – 2005. – Vol. 23. – P. 91 – 113.
- 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.
- Cichan M.A. Vascular cambium and wood development in Carboniferous plants 1. *Lepidodendrales* // *American Journal of Botany*. – 1985. – Vol. 72. – P. 1163 – 1176.
- Clack J.A. The dermal skull roof of *Acanthostega gunnari*, an early tetrapod from the Late Devonian // *Trans. R. Soc. Edinb. Earth. Sci.* – 2002. – Vol. 93. – P. 17 – 33.
- Clack J.A. An early tetrapod from 'Romer's Gap' // *Nature*. – 2002. – Vol. 418. – P. 72 - 76.
- Clack J.A. Devonian climate change, breathing, and the origin of the tetrapod stem group // *Integrative and Comparative Biology*. - 2007. – Vol. 47 (4). – P. 510 – 523. doi:10.1093/icb/icm055.
- Clack J.A., Ahlberg P.E., Finney S.M., Dominguez Alonso P., Robinson J., Ketcham R.A. A uniquely specialized ear in a very early tetrapod // *Nature*. – 2003. – Vol. 425. – P. 65 -69.
- Clement A.M., Long J.A. Air-breathing adaptation in a marine Devonian lungfish // *Biol. Lett.* – 2010. – Vol. 6. – P. 509 – 512.
- Coates M.I., Clack J.A. 1995. Romer's gap - tetrapod origins and terrestriality. In: Arsenault M., Lelievre H., Janvier P., editors. *Studies on early vertebrates*. Paris: Miguasha, Quebec, Bulletin du Musée national d'histoire naturelle. – 1995. – Vol. 17. – P. 373 – 8817.
- Crane P.R. 1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 1985. – Vol. 72. – P. 716 – 793.

Dahl T.W., Hammarlund E.U., Anbar A.D., Bond D.P.G., Gill B.C., Gordon G.W., Knoll A.H., Nielsen A.T., Schovsbo N.H., Canfield D.E. Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiations of terrestrial plants and large predatory fish // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2010. – Vol. 107. – P. 17911 – 17915.

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.

Darwin C.R. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray. 1859.

De Vleeschouwer D., Rakocinski M., Racki G., Bond D., Sobien K., et al. The astronomical rhythm of Late-Devonian climate change: an integration of cyclostratigraphy and numerical climate modeling. Geophysical Research Abstracts. 2013. Vol. 15, EGU2013-3363, 2013 EGU General Assembly 2013.

Edwards D., Wellman C. Embryophytes on land: the Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) record. In P. G. Gensel and D. Edwards [eds.], Plants invade the land, 3–28. Columbia University Press, New York, New York, USA. 2001.

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.

Fairon-Demaret M. // Rev. Palaeobot. Palynol. – 1996. – Vol. 93. – P. 217.

Fairon-Demaret M., Jeponce I. Leaf dimorphism in a *Rhachopteris roemeriana* (*Progymnosperm*): further early fossil evidence of shoot dorsiventrality // American Journal of Botany. – 2001. – Vol. 88(4). – P. 729 – 735.

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.

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.

van Geldern R. et al. Carbon, oxygen and strontium isotope records of Devonian brachiopod shell calcite // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. – 2006. – Vol. 240. – P. 47 – 67.

George D., Blicek A. Rise of the earliest tetrapods: an early Devonian origin from marine environment // PLoS ONE. – 2011. – Vol. 6(7). e22136.

Gerrienne P., Meyer-Berthaud B., Fairon-Demaret M., Streef M., Steemans P. *Runcaria*, a Middle Devonian seed plant precursor // Science. – 2004. – Vol. 306. – P. 856 – 858.

Girard C., Renaud S. Disparity Changes in 370 Ma Devonian Fossils: The Signature of Ecological Dynamics? // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7 (4). e36230.

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.

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.

Gueidan C., Ruibal C., De Hoog G.S., Schneider H. Rock-inhabiting fungi originated during periods of dry climate in the late Devonian and middle Triassic // Fungal Biology. – 2011. – Vol. 115. – P. 987e996.

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.

Hobbie E.A., Boyce C.K. Carbon sources for the Palaeozoic giant fungus *Prototaxites* inferred from modern analogues // Proc. R. Soc. B. – 2010. – Vol. 277. – P. 2149 – 2156. doi:10.1098/rspb.2010.0201.

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.
- House M.R. // *Nature* - 1985. – Vol. 313. – P. 17.
<http://palaeos.com>
- Jablonski D. Survival without recovery after mass extinctions // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. - 2002. – Vol. 99. - P. 8139 – 8144. (doi:10.1073/pnas.102163299).
- 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.
- Jones V.A.S., Dolan L. The evolution of root hairs and rhizoids // *Annals of Botany*. – 2012. – Vol. 110. – P. 205 – 212.
- Kamenz C., Dunlop J.A., Scholtz G., Kerp H., Hass H. Microanatomy of Early Devonian book lungs // *Biol. Lett.* – 2008. – Vol. 4. – P. 212 – 215.
- Kazmierczak J., Kremer B., Racki G. Late Devonian marine anoxia challenged by benthic cyanobacterial mats // *Geobiology*. – 2012. – Vol. 10. – P. 371 – 383.
- Kenrick P., Strullu-Derrien C. The origin and early evolution of roots // *Plant Physiol*. – 2014. – Vol. 166(2). – P. 570 - 580. doi: 10.1104/pp.114.244517.
- King B., Qiao T., Lee M.S., Zhu M., Long J.A. Bayesian Morphological Clock Methods Resurrect Placoderm Monophyly and Reveal Rapid Early Evolution in Jawed Vertebrates // *Syst Biol*. – 2016. pii: syw107. doi: 10.1093/sysbio/syw107.
- Krings M., Taylor T.N., Hass H., Kerp H., Dotzler N., Hermsen E.J. Fungal endophytes in a 400-million-yr-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses // *New Phytologist*. – 2007. – Vol. 174. – P. 648 – 657.
- Kurbel S. Animal evolution and atmospheric pO₂: is there a link between gradual animal adaptation to terrain elevation due to Ural orogeny and survival of subsequent hypoxic periods? // *Theor. Biol. Med. Model*. – 2014. – Vol. 11:47. doi: 10.1186/1742-4682-11-47.
- Labandeira C.C. Deep-time patterns of tissue consumption by terrestrial arthropod herbivores // *Naturwissenschaften*. – 2013. DOI 10.1007/s00114-013-1035-4.
- 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.
- Liem K.F. Form and function of lungs: the evolution of air breathing mechanisms // *Am. Zool.* – 1988. – Vol. 28. – P. 739 – 759.
- 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.
- Long J.A., Gordon M.S. The Greatest step in vertebrate history: a paleobiological review of the fish-tetrapod transition // *Physiological & Biochemical Zoology*. – 2004. – Vol. 77(5). – P. 700 – 719.
- Long J.A., Trinajstić K., Young G.C., Senden T. Live birth in the Devonian period // *Nature*. – 2008. – Vol. 453. – P. 650 – 653.
- Lu J., Zhu M., Long J.A., Zhao W., Senden T.J., Jia L., Qiao T. The earliest known stem-tetrapod from the Lower Devonian of China // *Nature Communications*. – 2012. 3:1160. DOI: 10.1038/ncomms2170|www.nature.com/naturecommunications.
- 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.
- Mathers T.C., Hammond R.L., Jenner R.A., Hänfling B., Gómez A. Multiple global radiations in tadpole shrimps challenge the concept of 'living fossils' // *Peer J*. – 2013. 1:e62; DOI 10.7717/peerj.62.
- Matsunaga K.K., Tomescu A.M. Root evolution at the base of the lycophyte clade: insights from an Early Devonian lycophyte // *Ann. Bot.* – 2016. pii: mcw006.

- Meyer A. Scharl M. Gene and genome duplications in vertebrates: the one-to-four (-to-eight in fish) rule and the evolution of novel gene functions // *Current Opinion in Cell Biology*. - 1999. – Vol. 11. – P. 699 – 704.
- Monnet C., De Baets K., Klug C. Parallel evolution controlled by adaptation and covariation in ammonoid cephalopods // *BMC Evolutionary Biology*. – 2011. – Vol. 11. – P. 115 – 136.
- Morris J.L., Leake J.R., Stein W.E., Berry C.M., Marshall J.A. et al. Investigating Devonian trees as geo-engineers of past climates: Linking palaeosol to palaeobotany and experimental geobiology // *Palaeontology*. – 2015. – Vol. 58, Issue 5. 14 Jul 2015.
- Nelsen M.P., Lucking R., Grube M., Mbatchou J.S., Muggia L., Plata E.R., Lumbsch H.T. Unravelling the phylogenetic relationships of lichenised fungi in Dothideomyceta // *Studies in Mycology*. – 2009. – Vol. 64. – P. 135 – 144.
- 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.
- Peckmann J., Bach W., Behrens K., Reitner J. Putative cryptoendolithic life in Devonian pillow basalt, Rheinisches Schiefergebirge, Germany // *Geobiology*. – 2008. – Vol. 6. – P. 125 – 135.
- 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.
- Pachl P., Domes K., Schulz G., Norton R.A., Scheu S., Schaefer I., Maraun M. Convergent evolution of defense mechanisms in oribatid mites (*Axari*, *Oribatida*) shows no “ghosts of predation past “ // *Mol. Phylogen & Evol.* – 2012. – Vol. 65. – P. 412 – 420.
- 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.
- Raup D.M., Sepkoski J.J.Jr. Mass extinctions in the marine fossil record // *Science*. – 1982. – Vol. 215. – P. 1501 – 1503.
- Raven J.A., Andrews M. Evolution of tree nutrition // *Tree Physiology*. – 2010. – Vol. 30. – P. 1050 –1071. doi:10.1093/treephys/tpq056.
- Raven J.A., Edwards D. Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance // *J. Experment. Bot.* – 2001. – Vol. 52. – P. 381 – 401.
- Raven J.A., Giordano M. Biomineralization by photosynthetic organisms: Evidence of coevolution of the organisms and their environment? // *Geobiology*. - 2009. – Vol. 7. – P. 140 – 154.
- Ravi V., Venkatesh B. Rapidly evolving fish genomes and teleost diversity // *Current Opinion in Genetics & Development*. – 2008. – Vol. 18. – P. 544 – 550.
- 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.
- Retallack G.J. Early forest soils and their role in Devonian global change // *Science*. - 1997. – Vol. 276. – P. 583 – 585.
- Retallack G.J., Landing E. Affinities and architecture of Devonian trunks of *Prototaxites loganii* // *Mycologia*. – 2014. – Vol. 106(6). – P. 1143 - 1158. doi: 10.3852/13-390.
- 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.
- Rothwell G.W., Lev-Yadun S. Evidence of polar auxin flow in 375 million – year – old fossil wood // *American Journal of Botany*. – 2005. – Vol. 92(6). – P. 903 – 906.
- Ruta M., Coates M.I. Dates, nodes, and character conflict: addressing the amphibian origin problem // *J. Syst. Paleontol.* – 2006. – Vol. 4.
- Ruta M., Wagner P.J., Coates M.I. Evolutionary patterns in early tetrapods. I. Rapid initial diversification followed by decrease in rates of character change // *Proc. R. Soc. B*. – 2006. – Vol. 273 – P. 2107 – 2111. doi:10.1098/rspb.2006.3577.
- 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.

- Sallan L.C., Kammer T.W., Ausich W.I., Cook L.A. Persistent predator–prey dynamics revealed by mass extinction // PNAS. – 2011. – Vol. 108. – P. 8335 – 8338.
- 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.
- Schaefer I., Norton R.A., Scheu S., Maraun M. Arthropod colonization of land – Linking molecules and fossils in oribatid mites (*Acari, Oribatida*) // Molecular Phylogenetics & Evolution. – 2010. – Vol. 57. – P. 113 – 121.
- Scotese C. Palaeo Map Project. – 2002. Available at www.scotese.com
- Scott AC, Glasspool IJ. The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration // Proc. Natl. Acad. Sci. – 2006. – Vol. 103. – P. 10861 – 10864.
- 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.
- Sepkoski J.J., in Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic, O. H. Walliser, Ed. (Springer-Verlag, Berlin, 1996), pp. 35–51.
- Shubin N.H., Daeschler E.B., Jenkins F.A.Jr. Pelvic girdle and fin of *Tiktaalik roseae* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2014. – Vol. 111(3). – P. 893 - 899. doi: 10.1073/pnas.1322559111.
- Simon L., Bousquet J., Levesque R.C., Lalonde M. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants // Nature. – 1993. – Vol. 363. – P. 67 – 69.
- 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 cladoxycopid trees resolve the enigma of the Earth’s earliest forest stumps at Gilboa // Nature. – 2007. – Vol. 446. – P. 904 – 907.
- Stewart W.N., Rothwell G.W. Paleobotany and the evolution of Plants, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1993.
- Stigall A.L. Invasive species and biodiversity crises: testing the link in the Late Devonian // PLoS ONE. – 2010. – Vol. 5(12). – P. e15584.
- Takezaki N., Figueroa F., Zaleska-Rutczynska Z., Takahata N., et al. The phylogenetic relationship of tetrapod, coelacanth, and lungfish revealed by the sequences of forty-four nuclear genes // Mol. Biol. Evol. – 2004. – Vol. 21. – P. 1512 – 1524.
- Taylor L.L., Leake J.R., Quirk J., Hardy K., Banwart S.A., Beerling D.J. Biological weathering and mycorrhizal evolution biological weathering and the long-term carbon cycle: integrating mycorrhizal evolution and function into the current paradigm // Geobiology. – 2009. – Vol. 7. – P. 171 – 191.
- Thomson K.S., Sutton M., Thomas B. A larval Devonian lungfish // Nature. - 2003. – Vol. 426. – P. 833 – 834.
- Valentine J.W. Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time // Palaeontology. – 1969. – Vol. 12. – P. 684 – 709.
- Valentine J.W. Determinants of diversity in higher taxonomic categories // Paleobiology. – 1980. – Vol. 6. – P. 444 – 450.
- 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.
- Ward P., Labandeira C., Laurin M., Berner R.A. Confirmation of Romer’s gap as a low oxygen interval constraining the timing of initial arthropod and vertebrate terrestrialization // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2006. – Vol. 103. – P. 16818 – 16822.
- Wight D.C., C. B. Beck C.B. Sieve cells in the phloem of a Middle Devonian progymnosperm // Science. – 1984. – Vol. 225. – P. 1469 – 1471.
- Wolpert L., Lewis J., Summerbell D. Morphogenesis of the vertebrate limb // Ciba Found Symp. – 1975. – Vol. 0(29). – P. 95 - 130.
- Xiong C., Wang D., Wang Q., Benton M.J., Xue J., Meng M., Zhao Q., Zhang J. Diversity dynamics of Silurian – Early Carboniferous land plants in South China // PLoS one. – 2013. – Vol. 8. e75706.
- 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.

Zalc B., Goujet D., Colman D. The origin of the myelination program in vertebrates // Current Biology. - 2009. – Vol. 18 (12). R511 – R512.

Zapalski M.K., Berkowski B., Wrzolek T. Tabulate Corals after the Frasnian/Famennian crisis: a unique fauna from the Holy Cross Mountains, Poland // PLoS One. – 2016. – Vol. 11(3):e0149767. doi: 10.1371/journal.pone.0149767.