

**Тема: Палеоекологія Кам'яновугільного періода (359 - 299 млн.р.т.)**

**Стратиграфія Карбона (за <http://palaeos.com>):**

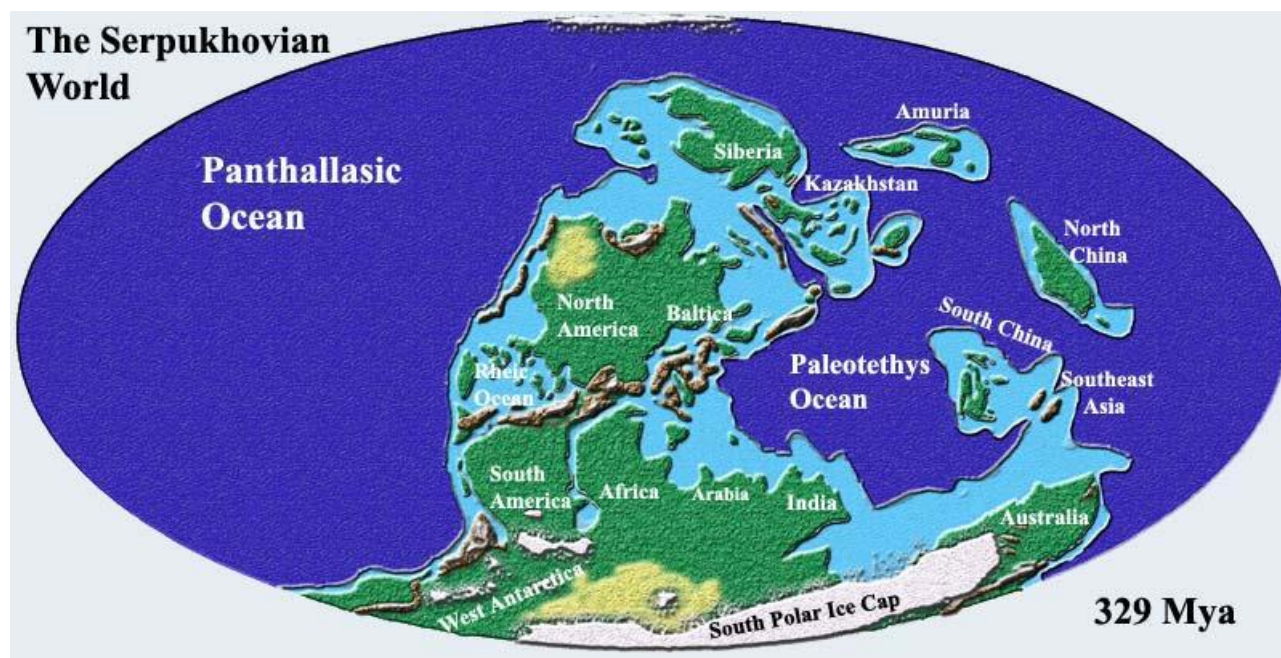
Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Пермський	Цисуралій (Cisuralian)	Аселій (Asselian)	299,0 – 294,6 млн.р.т.
Кам'яновугільний	Пенсильваній (Pennsylvanian)	Гжелій (Gzhelian)	303,4 – 299 млн.р.т.
		Казимовій (Kasimovian)	307,2- 303,4 млн.р.т.
		Московій (Moscovian)	311,7 – 307,2 млн.р.т.
		Башкірій (Bashkirian)	318,1 – 311,7 млн.р.т.
	Міссісіпій (Mississipian)	Серпуховій (Serpukhovian)	328,3 – 318,1 млн.р.т.
		Вісеній (Visean)	345,3 – 328,3 млн.р.т.
Тоурнасій (Tournaisian)		359,2 – 345,3 млн.р.т.	
Девонський	Пізній Девон	Фаменій (Famennian)	374,5 – 359,2 млн.р.т.

Виділяють Нижній Карбон (Міссісіпій) і Верхній Карбон (Пенсильваній).

**Розташування континентів**

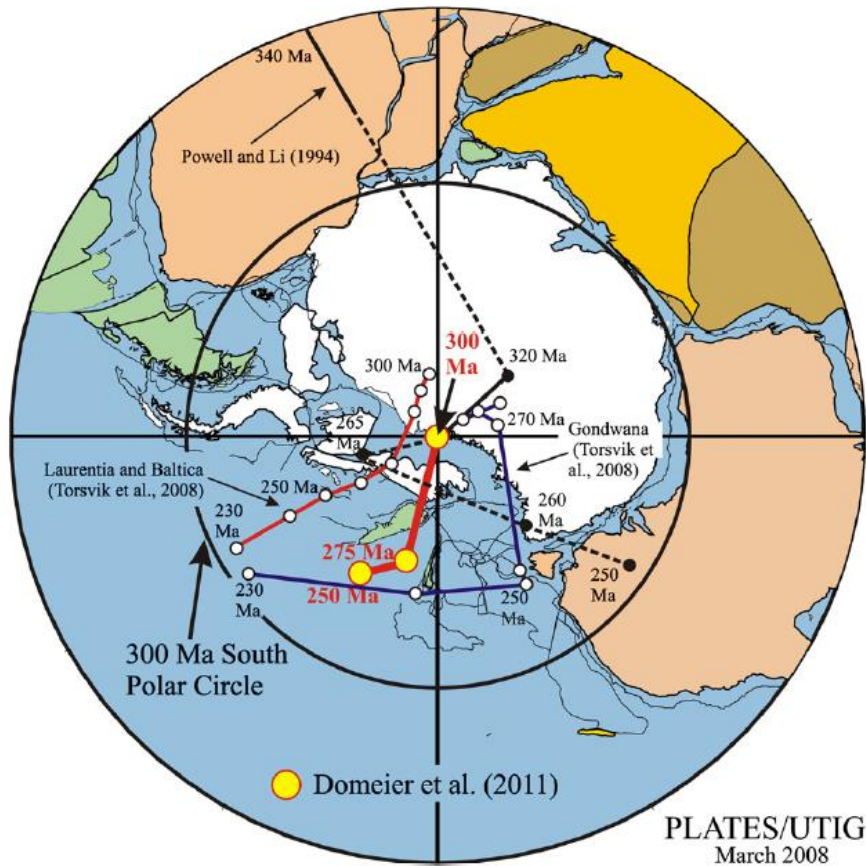
В середині Карбону внаслідок тектонічних рухів земної кори відбулось закриття шельфу між Гондваною і Лаврусією. При цьому Гондвана розвернулася за годинниковою стрілкою. Нарікінці Карбону (приблизно 300 млн.р.т.) – закрився шельф між Лаврусією та Сибіром (почалось утворення Лавразії). В наслідок цього вже наприкінці Карбона майже повністю сформувався суперматерик Пангея II.

Схід Лаврусії (тобто Східна Європа) через компресії почав прогинатись, а з'єднання Гондвани з Лавразією призвело до підняття пояса гір у Польщі, Центральній Європі і Північній Америці (за <http://palaeos.com>).

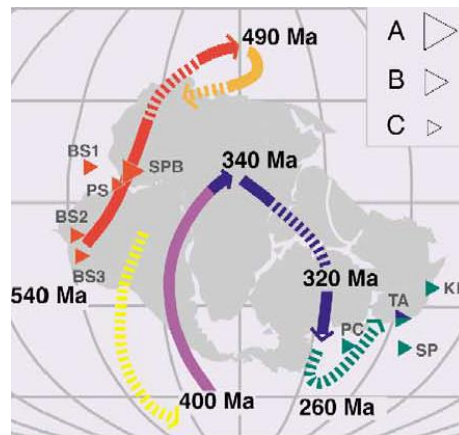


Розташування континентів в Серпуховії, Карбон, 329 млн.р.т. (за <http://palaeos.com>).

Палеомагнітні реконструкції виявили значні зміни розташування Південного полюса в Кам'яновугільному періоді: в інтервалі 340 – 320 млн.р.т. Південний полюс змістився в межах Гондвани з території Південної Америки на територію Антарктиди.



Зміни розташування Південного полюсу, реконструйовані за результатами палеомагнітних даних (цитовано за Isbell et al., 2012).



Палеорекострукції змін розташування Південного полюса в Палеозойську еру (за Li & Powell, 2001).

### Хімічний склад атмосфери

Протягом Кам'яновугільного періоду концентрація кисню в повітрі поступово зростає з 20% до 30%. Вважають, що зростання концентрації кисню в атмосфері відбулось завдяки інтенсивному фотосинтезу гігантських Карбових лісів-боліт і відсутності витрат кисню на окислення відмерлих дерев (оскільки загиблі дерева відразу занурювались під воду і без доступу кисню при високому тиску поступово перетворювались в вугілля). Одночасно, концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі поступово знизилась з 1500 ppm до 300 ppm (тобто, практично, в п'ять разів). Причиною такого зниження вважають відсутність повернення вуглецю в геохімічний цикл через поховання величезної біомаси відмерлих дерев у болотах. Однак, аналіз кривих концентрації кисню і вуглекислого газу в навколишньому середовищі показує їх дзеркальність протягом практично всього Фанерозою,

що дозволяє припустити провідну роль характеру дегазації вивержених магм в газовій композиції атмосферного повітря.

### Клімат

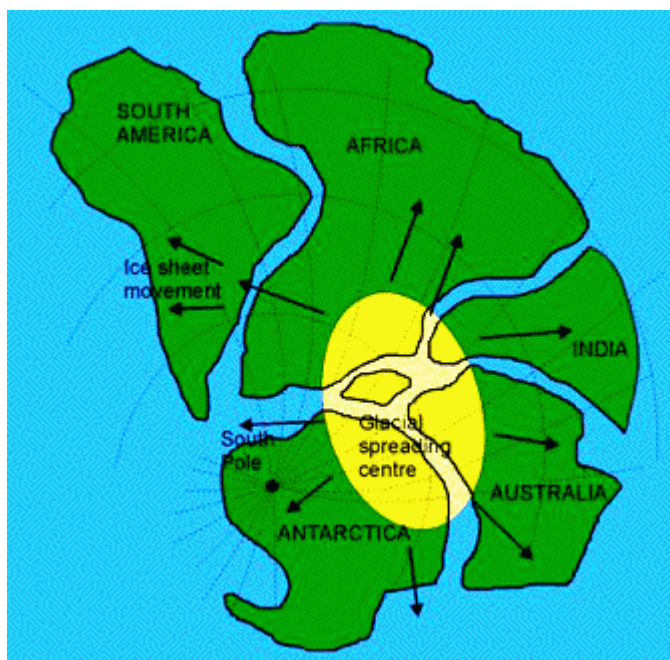
На початку Кам'яновугільного періоду потепліло, що призвело до танення Девонських покривних льодовиків на півдні Гондвани (територія сучасної Південної Америки). На більшості континентів встановився м'який теплий клімат.

---

\*NB: Однією з причин короткочасного зростання температур в ранньому Карбоні може бути посилення напруг стиснення між літосферними плитами Гондвани і Лаврусії, яке завершилось закриттям шельфу між цими континентами.

---

Проте надалі - температури почали знижуватись і до кінця періоду клімат став дуже холодним і сухим. Так, середньорічні температури протягом середнього-пізнього Карбону зменшились з  $+19^{\circ}\text{C}$  до  $+15^{\circ}\text{C}$ . При цьому слід підкреслити, що якщо в екваторіальних районах температури знизились на  $+4^{\circ}\text{C}$   $+5^{\circ}\text{C}$ , то в приполярних районах це зниження становило  $+10^{\circ}\text{C}$   $+15^{\circ}\text{C}$ . І хоча екваторіальні і тропічні регіони залишались теплими, широкі поверхні приполярних районів Сибіру та Гондвани (територія сучасної Антарктиди) вкрились кригою, яка трималась багато мільйонів років.



Поширення льодовиків в Карбоновому періоді на поверхні Гондвани (за <http://4.bp.blogspot.com/>...).

Однією з причин такого похолодання дослідники вважають значне зниження концентрації парникового газу  $\text{CO}_2$  в атмосфері. Крім того, переохолодження приполярних регіонів Північної та Південної півкуль може бути пов'язаним з орієнтацією серединно-океанічних хребтів (розташування яких було реконструйоване за характером руху Карбонових континентів), що призвело до порушення теплообміну між теплими екваторіальними та холодними приполярними водами.

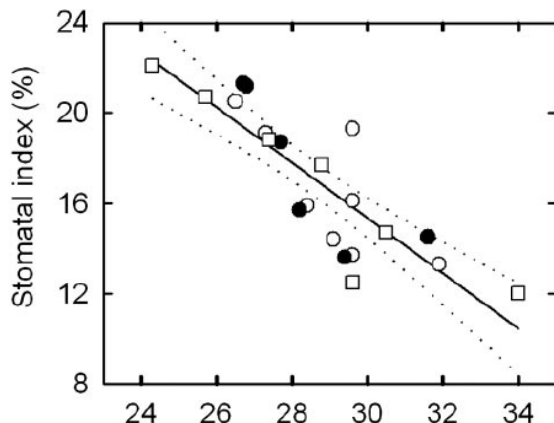
---

\*NB! В Фанерозої найтриваліший і суворий льодовиковий період був зареєстрований в інтервалі 300 - 250 млн.р.т. Дані за рівнем  $\text{CO}_2$  в цьому інтервалі - суперечливі. Beerling D.J. (2002) провів оцінку рівня  $\text{CO}_2$  за фосиліями кутикули деревовидих плаунів екваторіальної зони Карбонових та Пермських лісів-боліт. Калібрувальну криву для оцінки рівня  $\text{CO}_2$  за продиховим індексом автор

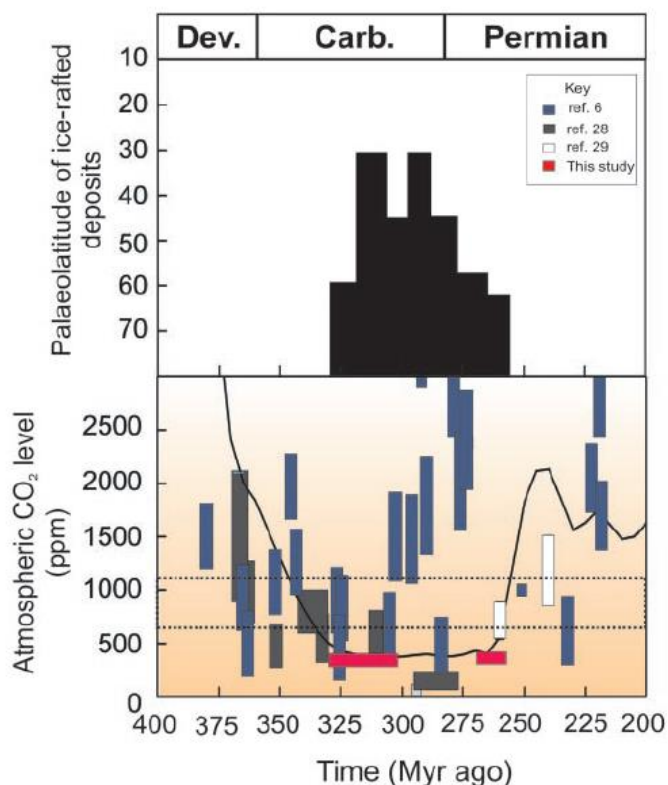


побудував на підставі аналізу продихових індексів сучасних тропічних плаунів *Lycopodium cernuum* - найближчих живих родичів Пермо-Карбонових плаунів.

Проведені Beerling D.J. дослідження показали, що в пізньому Карбоні (330 - 300 млн.р.т.) продиховий індекс плаунів відповідав 344 ppm, а в Пермі (270 - 260 млн.р.т.) - 313 ppm концентрації вуглекислого газу в атмосфері. При цьому низький рівень CO<sub>2</sub> під час Пермо-Карбонової гляціації – співпадає з гляціологічними даними щодо наявності континентальних льодовиків. Але, автор підкреслює, що наступна дегляціація Пермських територій розпочалась при низьких концентраціях CO<sub>2</sub> в атмосфері (приблизно 260 ppm) (за Beerling, 2002).



Калібрувальна крива, яка показує відношення між величиною продихового індексу сучасних плаунів (по осі ОУ) і парціальним тиском атмосферного вуглекислого газу (по осі ОХ) (за Beerling DJ, 2002).



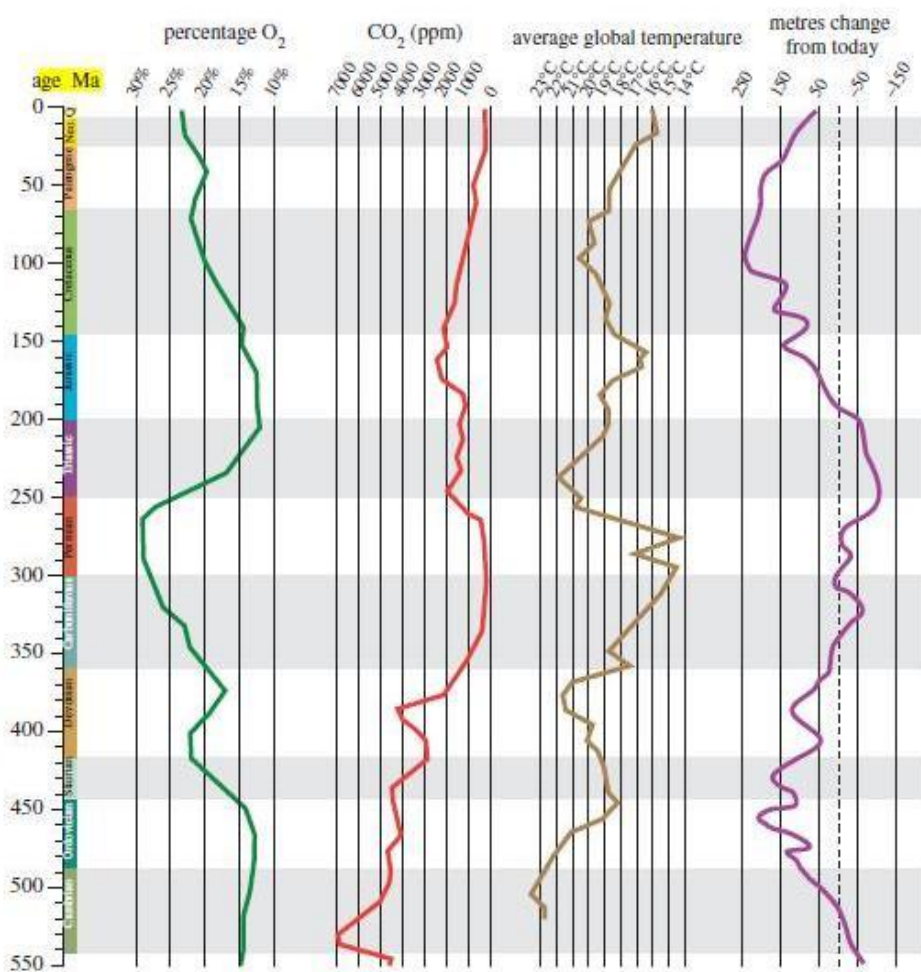
Гістограма на верхньому графіку вказує на якій широті були знайдені льодовикові депозити у відповідний геологічний період (за даними робіт Crowley & Berner, 2001; Frakes & Francis, 1988; Royer, et al., 2001). Гістограми на нижньому графіку вказують концентрацію вуглекислого газу в атмосфері за останні 400 млн. років за даними різних авторів: блакитні прямокутники - за Ekart et al., 1999; сірі прямокутники - за Moga et al., 1996; білі прямокутники - за Ghosh et al., 2001; червоні прямокутники - дане дослідження. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - палеоширота на якій були виявлені льодовикові депозити (верхній графік; вміст вуглекислого газу в атмосфері за останні 400 млн. років за даними різних авторів, ppm (нижній графік). Пунктирна горизонтальна лінія

на нижньому графіку вказує порогову концентрацію вуглекислого газу в атмосфері, вище якої, згідно теоретичних досліджень, повинна початися дегляціація Пангеї (цитовано за Beerling D.J., 2002).

Протягом всього періоду на континентах чітко простежувалась кліматична зональність, однак до кінця періоду через похолодання і посушливість клімату, відбулось різке скорочення площ теплих і вологих лісів.

\*NB! Кліматичні умови в Кам'яновугільному періоді були реконструйовані, завдяки аналізу співвідношення іонів магнію і кальцію в раковинах викопних брахіпод Карбонового періоду. Відомо, що чим теплішою є вода - тим більше іонів магнію вбудовується в мінералізований скелет раковин брахіпод замість іонів кальцію, оскільки хімічні реакції такого обміну є ендотермічними, тобто для їх перебігу необхідна витрата енергії.

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



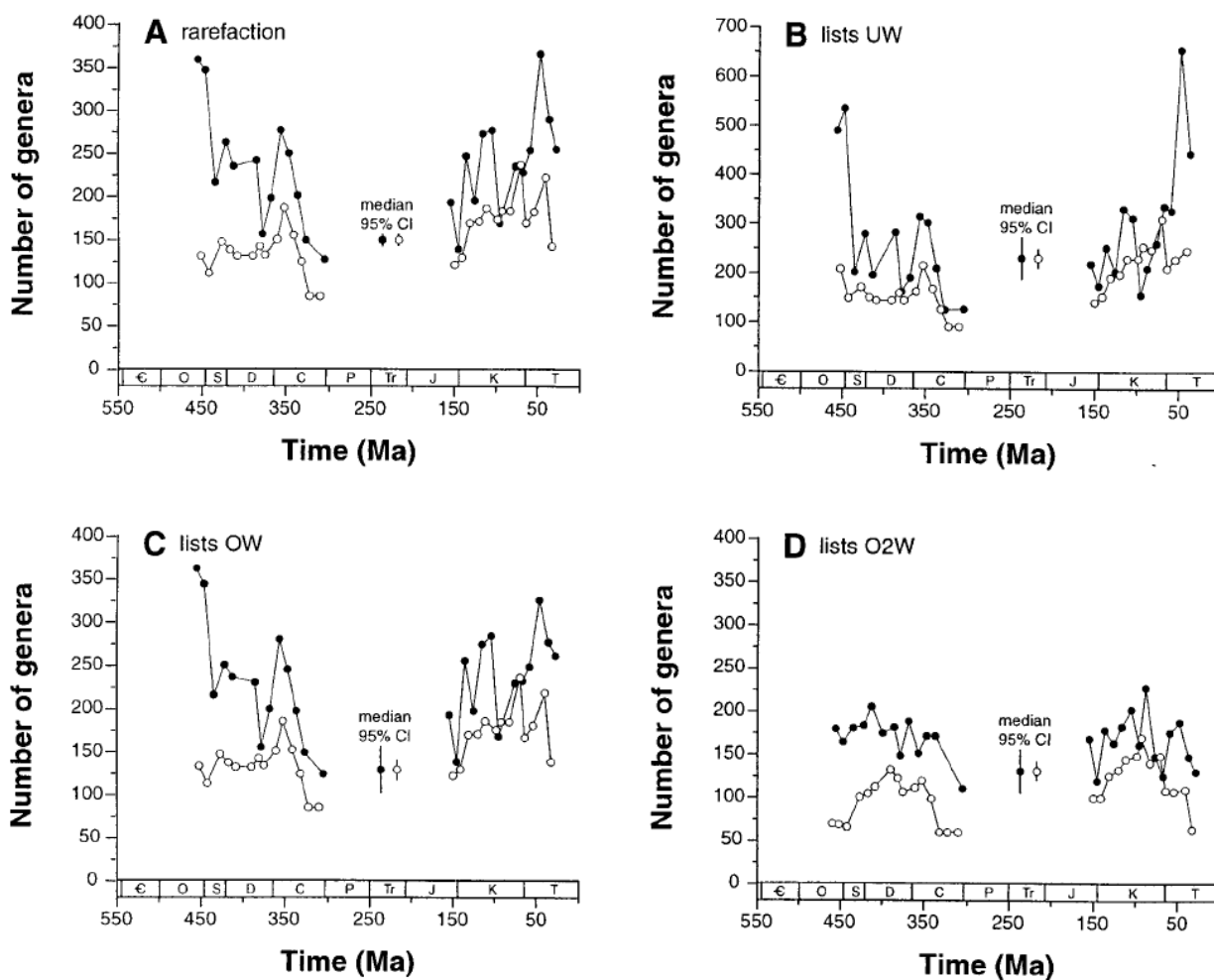
Графіки зміни концентрації кисню, вуглекислого газу, середніх температур навколишнього середовища та рівня моря в Фанерозої (графіки наведено за Benton, 2010).

Рівень моря різко знизився з позначки +100 м в середині Девона до позначки -100 м в середині Карбона (порівняно з сучасним рівнем моря). Збільшення площі суші і похолодання клімату сприяли формуванню посушливого клімату.

Формування до кінця періоду суперматерика Пангеї II в меридіональному напрямку порушило циркуляцію води в Світовому океані, що стало одним з факторів, який сприяв утворенню на півдні Гондвани і в Сибіру покривного зледеніння.

## Біота в Карбоні

**Вплив характеру стандартизації зразків на показник диверсифікації морських організмів.** У своїй роботі, Alroy J. з колегами (2001) вивчали вплив характеру стандартизації зразків на показник диверсифікації морських організмів. Отримані авторами результати свідчать про те, що криві диверсифікації, отримані при використанні різних методик стандартизації зразків – істотно різняться. Зокрема, використана авторами методика несподівано дала низький рівень пізньо-Крейдяної та ранньо-Четвертинної диверсифікації. Слід зазначити, що всі чотири проаналізовані методики показали зростання показника різноманітності родів морських організмів в ранньому Карбоні.



Криві диверсифікації родів морських організмів в двох часових інтервалах Фанерозою, отримані з поправкою на зміни інтенсивності вибірки за допомогою чотирьох різних алгоритмів підвибірки і з використанням двох методів підрахунку кількості родів морських організмів. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - кількість родів морських організмів, отримана при різних методиках стандартизації зразків (за Alroy et al., 2001).

**Морські фауни Карбону.** Наприкінці Девона вимерли коралові рифи і багато груп інших тварин. Проте, вже в Карбоні в океанах відбувається розквіт коралових рифів і безхребетних тварин (брахіпод, голкошкірих, амонітів, мохуваток, тощо). Амоноідеї - повсюдні. І наутилоідеї, і амоноідеї - усі з закрученою раковиною, хоча їх предки були прямораковинними формами. Трилобіти зустрічаються зрідка. Багато морських зірок і морських міхурів (голкошкірі).

У морях в Карбоні з'явилися белемніти - новий ряд хижих головоногих молюсків. Белемніти зовні були схожі на кальмарів, але - мали внутрішню раковину. Вкопні рештки цих раковин називають «чортів палець».

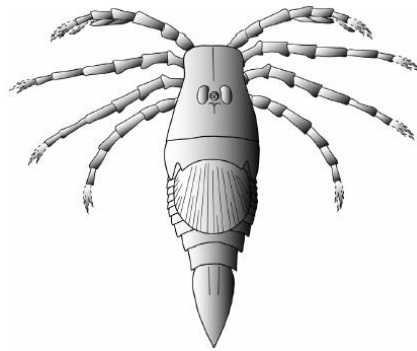


Фосилізований белемніт (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Скам'янілі рештки внутрішніх раковин белемнітів (т.з. «чортів палець»). (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Belemnitida>).

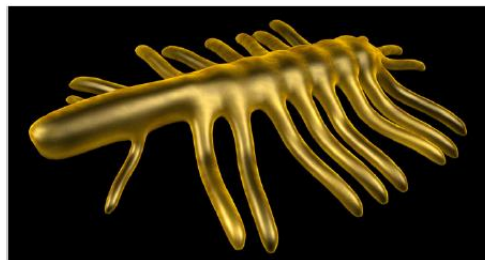
Selden P.A. з колегами (2005) описали скам'янілості ракоскорпіона *Megarachne servinei*, який жив на межі Карбон - Пермь. Морфологія цього ракоскорпіона свідчить про те, що за типом харчування він був фільтратором, як і ракоскорпіони-гібертоптериди.



Реконструкція зовнішнього вигляду ракоскорпіона *Megarachne servinei* - фільтратора за типом харчування, який жив на межі Карбон - Пермь. Повна довжина тіла - 54 см (за Selden et al., 2005).

### **Лобопода Кам'яновугільного періода, подібна до Кембрійських галюцигеній.**

Лобоподи - це немонофілетична група хробако-подібних м'якотілих тварин, які є близькими родичами членистоногих. Для лобопод характерні два основних морфотипи: довгоногі і коротконогі форми. Морфотип з короткими кінчними ногами має довгу еволюційну історію починаючи з раннього Кембрію і включає сучасних оніхофор і тардіград (тихоходок). Морфотип з довгими ногами, довжина яких перевищує розміри тіла, був описаний тільки для Кембрійських видів. Наприклад, *Orstenotubulus evamuelleriae* з середнього Кембрію (Швеція) - найостанніша, з відомих до недавніх пір, довгонога лобопода. Однак, Naug J.T. з колегами (2014) в депозитах Карбона (Іллінойс, США, 296 млн.р.т.) описали нову довгоногу лобоподу - *Carbotubulus waloszeki*.



Тривимірна реконструкція зовнішнього вигляду довгонової Карбонової лобоподи *Carbotubulus waloszeki* (за Naug et al., 2012).

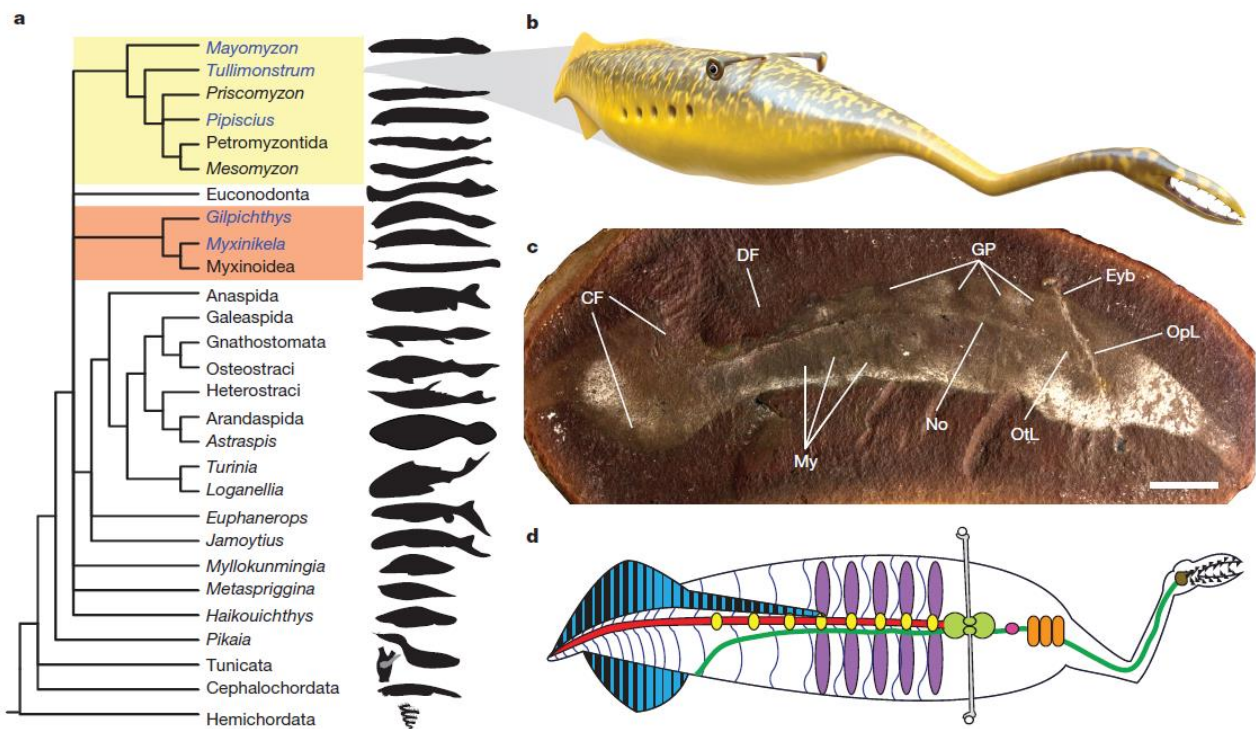
Таким чином, після перерви практично в 200 млн. років було знайдено тварину, схожу на Кембрійських довгоногих лобопод. Автори дослідження дійшли висновку, що



Кембрійські морфотипи могли мати досить тривалий час виживання після Кембрійського масового вимирання (за Haug et al., 2012).

**Тулімонструм – безщелепна хребетна тварина лінії міног.** Скам'янілості тулімонструма (*Tullimonstrum gregarium*) - одні з найбільш загадкових в геологічному літописі Землі. Це були великі (8 - 35 см) м'якотілі тварини, які жили в річках на території сучасних США (штат Іллінойс) в пізньому Карбоні, приблизно 311 - 307 млн.р.т. Тулімонструм мав подовжене тіло без кінцівок, широко розставлені очі на довгих стеблінках, довгий хобот на голові, який закінчувався клешнеподібною структурою, схожою на щелепу, і ромбовидий хвостовий плавець (<https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

McCoy V.E. з колегами (2016) проаналізували більше 1200 зразків тулімонструмів і показали, що це були безщелепні хребетні тварини, які відносились до базової лінії міног (*Petromyzontida*) (за McCoy et al., 2016).



Морфологія і філогенія тулімонструма (*Tullimonstrum gregarium*). Де: a - філогенія хордових; міноги вказані жовтим кольором, міксини - помаранчевим кольором; b - реконструкція зовнішнього вигляду тулімонструма; c - фосилізовані залишки тулімонструма; d - реконструкція внутрішньої будови тулімонструма. 1 бар = 10 мм (за McCoy et al., 2016).

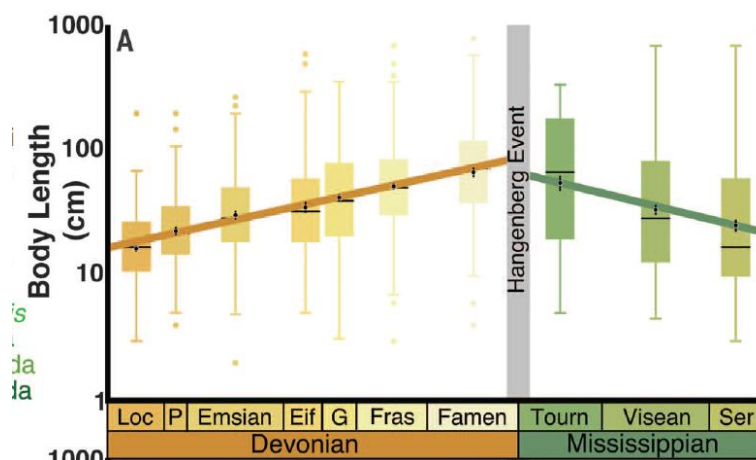
**Риби.** Наприкінці Девона вимерли панцирні риби, остракодерми (панцирні безщелепні рибоподібні), лопатепері - групи, які були домінуючими в морських екосистемах Девона. В Карбоні їм на зміну прийшли акули. Саме акули стали доміантними організмами в Карбових океанах.

У Карбових морях процвітали хрящові риби, кісткові риби, риби-хімери. Найбільшим хижаком була риба різодонт, яка досягала в довжину 7 метрів.

**Ранньо-Карбонова редукція розмірів тіла хребетних тварин.** Дослідження, проведені Sallan L. і Galimberti A.K. (2015), показали, що після пізньо-Девонського вимирання 359 млн.р.т. хребетні пройшли через епоху стійкої редукції розмірів тіла протягом приблизно 36 млн. років. Це глобальне зменшення розмірів тіла не було пов'язано ні з рівнем кисню, ні з температурою навколишнього середовища. Це свідчить про те, що рушійною силою, яка детермінувала довжину тіла і спрямованість розмірних трендів організмів, були екологічні чинники. Дрібні тварини, які досягали не більше 1 м в довжину

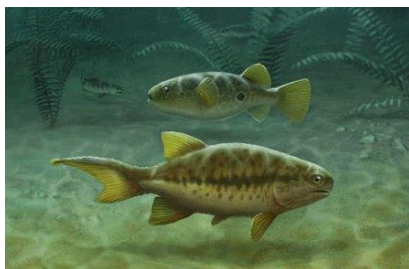


від голови до кінчика хвоста і які швидко розмножувались - променепері риби, акули і тетраподи, - пройшли диверсифікацію і почали домінувати в екосистемах після Девонського вимирання. А незначна кількість великорозмірних тварин, які вижили після Девонської кризи, розмножувались повільно, не змогли диверсифікувати і вимерли, не дивлячись на більш ранній еволюційний успіх (за Sallan & Galimberti, 2015).



Після пізньо-Девонського масового вимирання біоти в екосистемах почалось градуальне зменшення розмірів тіла хребетних тварин. Автори дослідження припустили, що причиною стала екологічна перевага дрібних хребетних, які здатні швидше розмножуватись (за Sallan & Galimberti, 2015).

**Загальною предковою формою хвоста і для риб, і для чотириногих хребетних тварин є «подвійний хвіст».** У сучасній панівній групі променеперих риб - телеостів - «хвіст» симетричний. Дослідження, проведені Sallan L. (2016) на фосиліях мальків стародавньої риби *Aetheretmon overturns*, що жила 350 млн.р.т. в Кам'яновугільному періоді, показали, що у Палеозойських променеперих риб - у групи, спорідненої для телеостів, - хвіст був асиметричним і складався з «двох» хвостів, що мали різну анатомічну будову: з м'ясистого хвоста, покритого лускою і плавникового хвоста, що оточував м'ясистий хвіст.

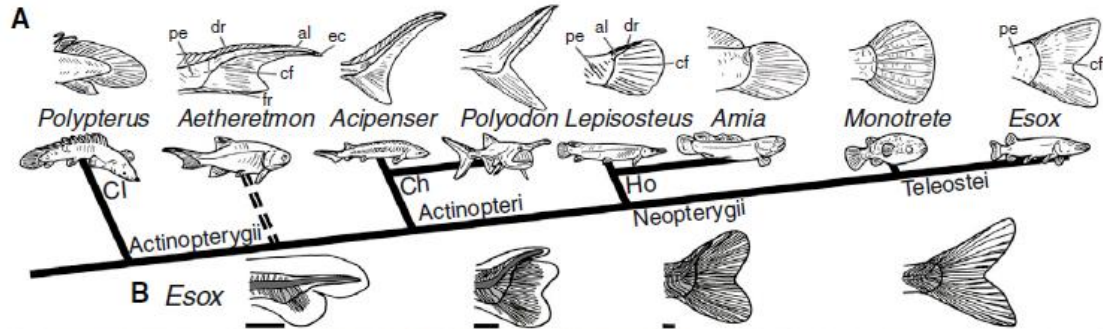


Променепера риба *Aetheretmon*. Шотландія. Карбон (цитовано за <http://sci-dig.ru/paleontology/>).

При цьому у личинок сучасних риб-телеостів формується древній тип хвоста, який потім в ході онтогенетичних трансформацій перетворюється на хвіст, що складається тільки з плавцевої частини, яка оточує хвостовий відділ риби. Тривалий час вважалося, що ці онтогенетичні трансформації відображають перебудови, які мали місце в ході філогенезу відповідної групи риб. Однак, дослідження, проведені професором Sallan L. (2016), перевертають цю усталену гіпотезу. Виявилось, що вже древній хвіст складався з «двох» хвостів, кожен з яких мав свій організатор і ростову траєкторію: нижній плавцевий хвіст, що оточував другий - верхній м'ясистий хвіст, який складався з хребців і є еквівалентом хвоста тетрапод. Ці два хвости з'являються на певних стадіях розвитку у Карбових *Aetheretmon* і у всіх сучасних променеперих риб. Потім, під час дорослішання малюків у *Aetheretmon* і інших Палеозойських риб - перший хвіст, що складався з хребців, продовжував свій ріст за межі хвостового плавця. Тоді як у сучасних риб-телеостів і у деяких інших груп риб під час дорослішання тварини - ріст першого хвоста, що складається з хребців,

призупиняється, і активується ріст другого хвоста - хвостового плавця, який розростається в верхню частину хвостового відділу риби і оточує перший хвіст.

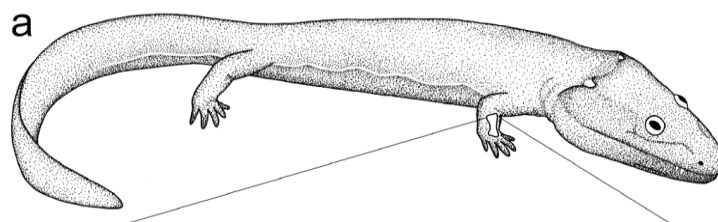
Таким чином, отримані Sallan L. (2016) дані свідчать про те, що: а) наявність «подвійного» хвоста - є давньою особливістю костистих риб; б) під час формування хвоста у променеперих риб не відбувається т.зв. рекапітуляція - тобто повторення в ембріогенезі сучасних організмів ознак, що мали місце у дорослих предків: структура хвоста дорослої хребетної тварини визначається в онтогенезі диференціальним ростом першого або другого стародавнього хвоста (цитовано за Sallan, 2016; <http://sci-dig.ru/paleontology/u-ryib-i-chetveronogih-okazalis-printsipialno-raznyie-hvostyi/>).



А - Філогенія променеперих риб (*Actinopterygii*) із зазначенням морфології хвоста дорослої тварини у кронних родів. Таксономічні аббревіатури: Cl = Cladistia, Ch = Chondrostei, Ho = Holostei. В - Онтогенез хвостових відділів сучасної щуки *Esox*; 1 бар = 1 мм (за Sallan, 2016).

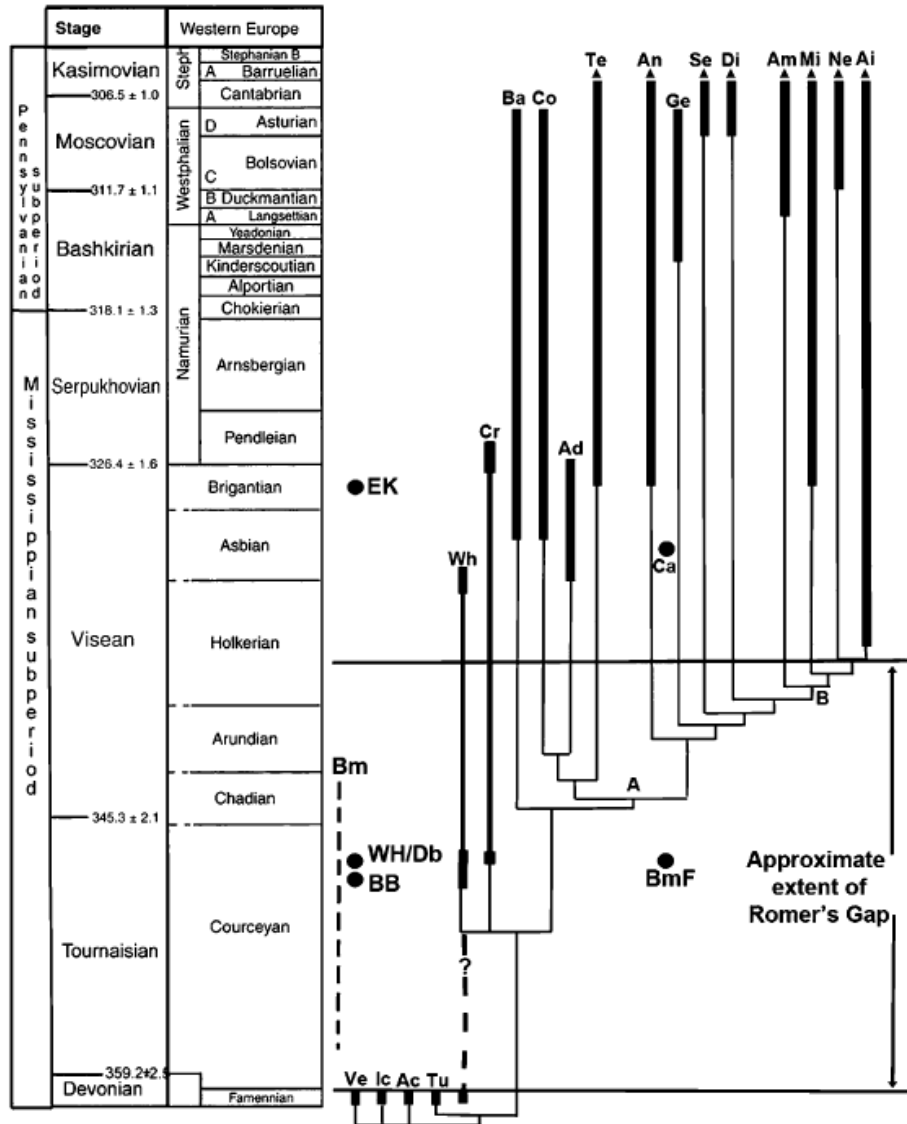
**Амфібії (базальні тетраподи).** У відкладеннях початку Карбону майже відсутні фосилії земноводних (т.з. дірка Ромера). Проте, вже в середині Карбону з'являються числені земноводні, серед яких багато наземних форм (на відміну від Девонських виключно аквальних груп амфібій).

Bishop P.J. з колегами (2015) на підставі аналізу характеру переломів кісток, виявлених у фосилізованих залишків хребетних Карбону, встановили, що дані типи пошкоджень могли бути отримані тваринами тільки під час пересування по суші, що опосередковано є аргументом на користь появи наземних тетрапод приблизно в Карбоні. Так, авторами роботи були виявлені пошкодження кісток у тетраподи *Ossinodus pueri*, (Австралія, 333 млн.р.т., середній Вісеній, Карбон), які могли бути отримані тільки при падінні тварини на суші. Таким чином, осінодуси були одними з перших великих (більше 2-х м в довжину) тетрапод, які проводили чимало часу життя на суші (за Bishop et al., 2015).



Реконструкція зовнішнього вигляду осінодуса (*Ossinodus pueri*) - одного з перших наземних тетрапод. Австралія. 333 млн.р.т. Карбон. Лініями зазначено розташування кістки, на якій були знайдені сліди сухопутного перелому. Довжина знайденої особини складала близько 1 - 1,5 м (за Bishop et al., 2015).

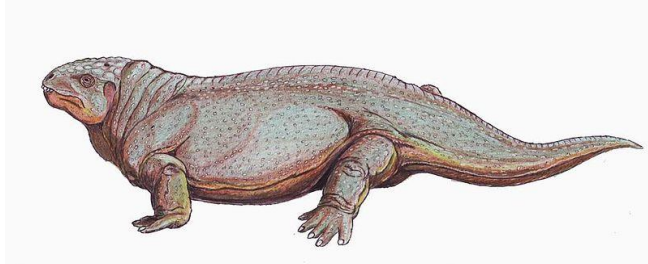
\*NB! T.R. Smithson з колегами (2012) виявили в Шотландії у відкладеннях Тоурнасія скам'янілості тетрапод і членистоногих (і наземні, і водні групи). Авторами роботи був зроблений висновок про те, що дірка Ромера в фосиліях - це артефакт. \*NB! Дірка Ромера - це 30 млн. років відсутності фосилій тетрапод (Тоурнасій + Вісеній).



Філогенетичне дерево тетрапод (за Smithson et al., 2012). Де: Ad, adelogyrinids - аделогірініди; Am, amniotes - амніоти; An, anthracosaurs - антракозаври; Ai, aistopods - аїстоподи; Ba, baphetoids - бафетіди; BB, Blue Beach - Блакитний Берег; Bm, Burnmouth - бамауси; BmF, Burnmouth foot - відбитки лап бамаусів; Ca, Casineria - казінейра; Co, colosteids - колостейди; Cr, Crassigyrinus - красігірінус; Di, diactetids - діадексіси; EK, East Kirkton - Східний Кіркїон; Ge, gephyrostegids - гефіростегіди; Mi, microsaur - мікрозаври; Ne, nectrideans - нектридїни; Se, seymouriamorphs - сеймуріяморфи; Te, temnospondyls - темноспонділи; Wh, whatcheeriids - ватчерїїди; WH / Db, Willie's Hole / Dumbarton - Вілі Холл / Дамбартон (за Smithson et al., 2012).

**В ранньому Карбоні збереглися деякі групи тетрапод пізнього Девона.** В депозитах раннього Карбона зазвичай відсутні скам'янілості тетрапод (т.зв. «Дірка Ромера»). Anderson J.S. з колегами (2015) в депозитах Тоурнасія на території Канади виявили різноманітну фауну, що включала ватчерїїд (whatcheeriids) і емболомер (embolomeres). Багато з виявлених у відкладеннях раннього Карбону фауністичних груп тетрапод були ідентичними тваринам пізнього Девону, що свідчить про успішне переживання пізньо-Девонського вимирання деякими групами тетрапод (за Anderson et al., 2015).

**Розквіт наземних та водних земноводних.** У Кам'яновугільному періоді відбувається розквіт наземних та водних земноводних - від маленьких форм, розміром не більше кількох сантиметрів, до гігантських форм, що досягали в довжину декількох метрів. Було багато крокодилоподібних, вугреподібних і саламандроподібних життєвих форм.

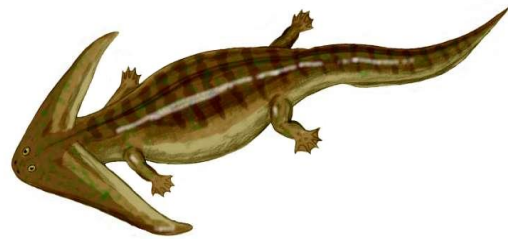


Діадектес (*Diadectes*) - представник великих наземних амфібій. Довжина тіла – 2-3 м. Це були перші трав'яні тетраподи. Пізній Карбон - рання Пермь (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Diadectes>).

Вивчення Карбонових земноводних дає багатий матеріал для еволюційних біологів. Порівняйте форму головних щитів земноводних акантостоматопса і діплокалуса з формою головних щитів деяких безщелепних рибоподібних тварин! Що це? Приклади конвергенції ознак (тобто приклади формування подібних ознак у не близькоспоріднених видів завдяки мешканню в подібних екологічних умовах)? Чи це приклади паралельної еволюції - коли організми, що мали в глибокій давнині загального предка, незалежно один від одного набувають подібні риси будови тіла? Відповідь на ці та багато інших питань може дати тільки молекулярно-генетичний аналіз, який дозволяє виявити генетичну основу морфологічних змін тіла різних організмів.

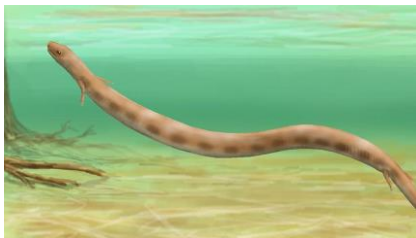


Акантостоматопс (*Acanthostomatops vorax*) - амфібії, темноспонділи. Пізній Карбон – Пермь (<https://en.wikipedia.org/wiki/Acanthostomatops>)



Діплокалус (*Diplocaulidae*) - амфібії, лепоспонділи. Зверніть увагу на будову головного щита: конвергенція з безщелепними рибоподібними тваринами – цефаласпісами, чи паралельна еволюція? Пізній Карбон - Пізня Пермь (за <https://yandex.ua/images/>).

Приблизно 360 млн.р.т. з'явилися безногі амфібії - аїстоподи. В історії тетрапод редуція кінцівок відбувалась неодноразово і в різних групах (у амфібій, у змії, ящірок, птахів, ссавців). Причиною втрати кінцівок є відключення, втрата чи поломка генів *Hox*, *Shh* або інших генів, які відповідають за розвиток кінцівок у хребетних тварин.



Брахідектес (*Brachydectes newberryi*) - водні амфібії, лепоспонділи. Сильна редуція кінцівок. Карбон - Пермь (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Brachydectes>).



Флегетонтіда (*Phlegethontiidae*) - амфібії, лепоспонділи. Повна втрата кінцівок. Конвергенція зі зміями? Паралельна еволюція? Карбон (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Phlegethontia>).



Ознака безногості неодноразово і в різних лініях тетраподних тварин закріплювалась як корисна, якщо дозволяла легше убігати від ворогів, добувати їжу і т.н. Це - один із прикладів формування паралельних рядів у організмів, які мали спільного предка.

Закон гомологічних рядів Н.І. Вавилова свідчить, що у споріднених організмів можлива незалежна поява подібних ознак вже після відділення від загального предка. Причиною незалежної появи подібних ознак є наявність загальної предкової генетичної програми і її реалізація в певних екологічних умовах. Наприклад, одночасну появу в Кембрії мінералізованих скелетів у всіх груп багатоклітинних тварин пов'язують з експресією гену, який багатоклітинні тварини успадкували від одноклітинної предкової групи організмів.

Карбон був єдиним періодом розквіту земноводних. Причинами їх подальшого еволюційного неуспіху стали: а) зв'язок розмноження з водою; б) недосконалість дихальної системи (амфібії заковтують повітря, тоді як інші наземні тварини - підсмоктують повітря в легені) та ін. Через поступове посушення клімату - амфібії не змогли заселити континенти.

---

\*NB! У базальних тетрапод (амфібій), що жили в Карбоні - Пермі, були дермальні кістки. Janis С.М. з колегами (Janis et al., 2012) у своїй роботі досліджували можливу роль дермальних кісток у базових тетрапод. У сучасних хребетних тварин дермальні кістки відрізняються від поверхневих кісток і за будовою, і за своїми функціями. Зокрема, у сучасних тетрапод дермальні кістки захищають тварин від гіперкапнії (надлишку вуглекислого газу в організмі). Мабуть, таку ж функцію виконували і дермальні кістки базальних тетрапод. В процесі дихання утворюється вуглекислота, яка повинна виводитись з організму. У амфібій, на відміну від амніот, система видалення вуглекислоти не досконала, а це - небезпечно, оскільки може призвести до закислення внутрішнього середовища організму. У дрібних амфібій в даній ситуації проблему ацидозу вирішує шкірний газообмін і у дрібних амфібій дермальні кістки відсутні. У амніот більш досконала дихальна система - і у них також відсутні дермальні кістки. Таким чином, у великих Карбон-Пермських амфібій дермальні кістки, мабуть, були депо для надлишку вуглекислого газу, який через недосконалість дихальної системи погано виводився з організму.

\*NB! У земноводних, як і у риб, дихальний центр мозку активується нестачею кисню в крові, тоді як у амніот – надлишком вуглекислого газу. Через достатньо високий парціальний тиск кисню в атмосфері, порівняно з океаном, у амфібій частота дихання сповільнена. Що призводить до накопичення вуглекислоти в організмі.

---

**Слух перших наземних тетрапод.** Перші наземні тетраподи з'явилися в ранньому Карбоні приблизно 350 млн.р.т. Відомо, що у повітряному середовищі звук передається гірше, ніж в більш щільному водному середовищі. При цьому тимпанічне середнє вухо, яке дозволяє добре сприймати звукові сигнали в повітряному середовищі, з'явилося у наземних тетрапод тільки в Тріасі, т.т., майже через 100 млн. років після виходу тетрапод на сушу. Морфологія середнього вуха сучасних хвостатих земноводних подібна морфології середнього вуха лепоспондільних мікросаврових тетрапод.

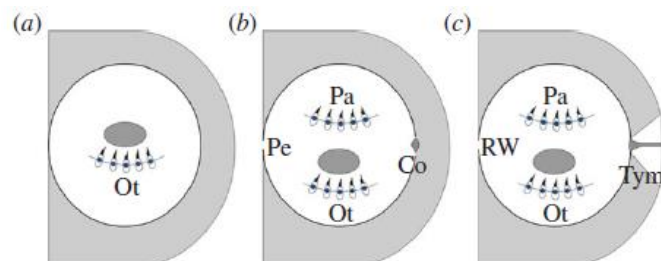


Схема будови аудіальної системи у двошій риби (а), у хвостатих земноводних (б) і у сучасних тимпанічних безхвостих земноводних (с). Вухо двошій риби має закриту слухову капсулу, що містить отолітні органи (Ot). Слухова капсула хвостатих земноводних відкривається овальним вікном і перилімфатичною протокою, при цьому сосочки (папіли) знайдені у внутрішньому вусі в з'єднанні з отолітними органами. У більшості безхвостих земноводних посилюється зв'язок внутрішнього вуха з навколишнім повітряним простором завдяки появі тимпанічного середнього вуха. Де: Ot - отолітний

орган; Pe - перилімфатична протока; Pa - папілярний (сосочковий) орган; Co - колумела; RW - кругле вікно; Tym - тимпанічне середнє вухо (за Christensen et al., 2015).

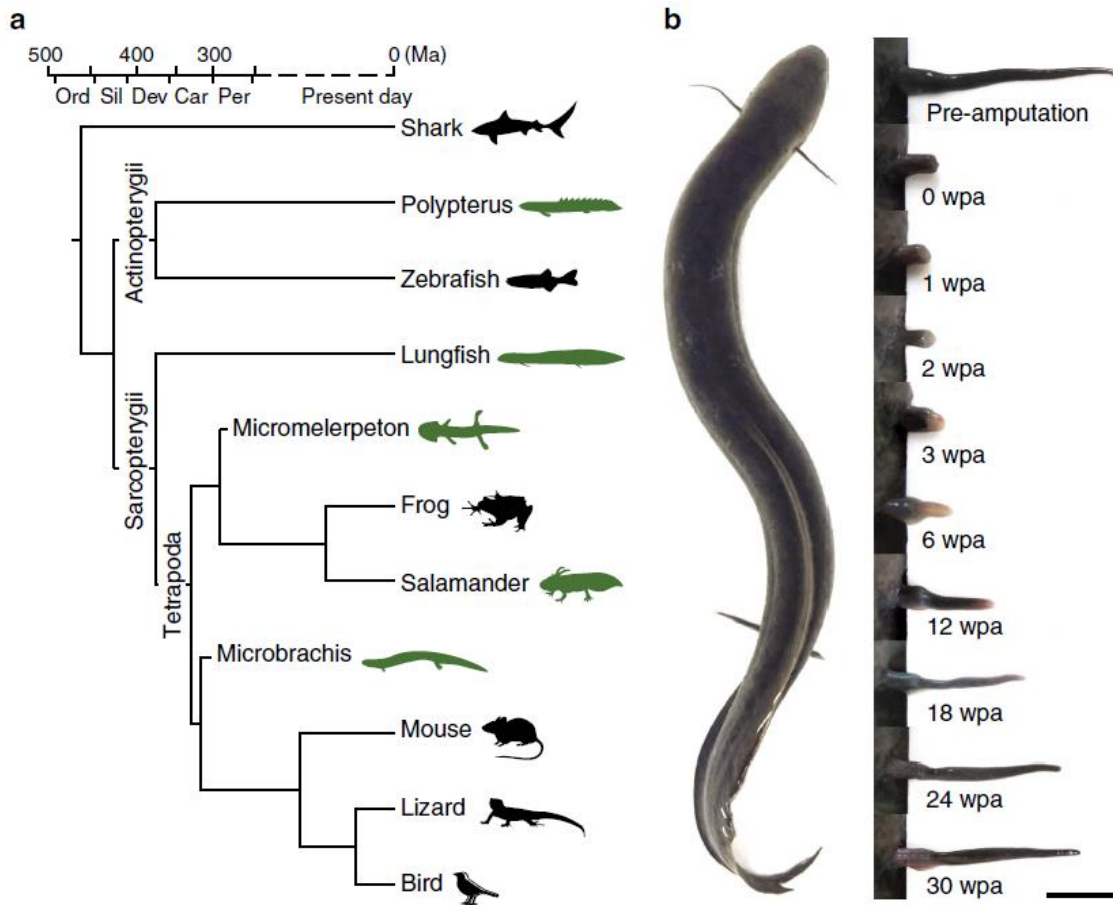
Christensen С.В. з колегами (2015) на сучасних саламандрах були проведені нейрофізіологічні експерименти з вивчення зміни характеру сприйняття звуків при переході від водної личинки до наземної дорослої тварини. Отримані авторами дані свідчать про те, що і наземні дорослі тварини, і їх повністю водні личинки здатні сприймати наземні звуки. При цьому підводне слухання личинками наземних звуків поліпшується на частотах, що перевищують 120 Гц. Таким чином, отримані результати свідчать про те, що атимпанічне середнє вухо раннях тетрапод вже було адаптовано до сприйняття наземних звуків у воді і перші наземні тетраподи сприймали наземні звуки краще, ніж риби на суші (за Christensen et al., 2015).

**Здатність до регенерації втрачених кінцівок і хвоста у Карбонових і Пермських земноводних (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/633-regener>).** Аналіз колекцій скам'янілих решток, проведений Fröbisch N.B. з колегами (2015), показав, що представники самих різних груп Карбонових і Пермських амфібій були здатні регенерувати свої ноги і хвости після атак хижаків. Згодом, високі регенеративні здібності тетраподами були втрачені (крім саламандр). Наприклад, відомо, що сучасні ящірки, як правило, здатні відростити свій хвіст після атаки хижака лише один або два рази. При цьому справжній хребет на втраченій ділянці зникає, замінюючись хрящовим стрижнем. На відміну від них - саламандри відновлюють справжній хвіст, що включає хребці, нервовий стовбур і відповідну мускулатуру (<http://paleonews.ru/index.php/new/633-regener>; за Fröbisch et al., 2015). У всіх амніот повна програма регенерації кінцівок і хвоста - заблокована. Вочевидь, на певних етапах еволюції нова програма ембріогенезу амніот увійшла в конфлікт з програмою регенерації кінцівок і хвоста - і цю програму організму довелося відключити. Вважають, що у сучасних амфібій (крім саламандр) і в амніот - програма регенерації була втрачена незалежно (за Fröbisch et al., 2015).

\*NB! Втрата здатності до регенерації могла бути пов'язана з радикальними перебудовами онтогенезу, а саме - з появою більш спеціалізованої личинки і більш радикального метаморфоза у жаб і з ембріонізацією розвитку в амніот, у яких формування кінцівок стало відбуватися усередині яєчних оболонок на дуже раннях стадіях. Можливо, кінцівки у амніот тому і не спроможні регенерувати, що генетична програма їх розвитку в результаті виявилася «зав'язаною» на взаємодію з тими чи іншими ембріональними сигналами і структурами, які були виключені (втрачені) в ході формування нового ембріогенезу у амніот (цитовано за [http://elementy.ru/novosti\\_nauki/432612/](http://elementy.ru/novosti_nauki/432612/)).

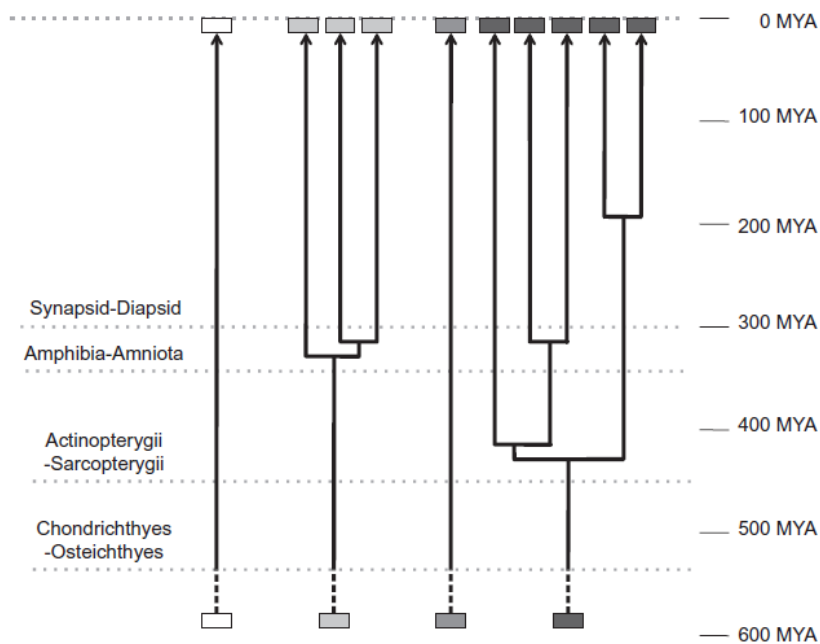
**Програму регенерації втрачених кінцівок тетраподи успадкували від предкової групи риб.** В роботі, проведеній Nogueira A.F. з колегами (2016), було виявлено, що Дводишні риби, група, сестринська для тетрапод, здатні регенерувати свої плавці через морфологічні етапи, еквівалентні тим, що були виявлені у саламандр.

Проведений аналіз показав значні паралелі в експресії генів в процесі регенерації втрачених кінцівок між Дводишними рибами і саламандрами, включаючи пригнічення генів м'язових протеїнів і активування онкогенів, генів розвитку організму і генів LSG, також виявлених у Дводишних риб. \*NB! Гени LSG - раніше вважалися характерними тільки для саламандр! Крім того, на раннях стадіях регенерації плавців у Дводишних риб було показано активування експресії гена білка MLP, який ініціює процеси регенерації кінцівок у саламандр. В цілому, отримані дані свідчать про те, що разом з переходом від плавців до кінцівок наземного типу - тетраподи успадкували від предкової групи риб і програму регенерації кінцівок (за Nogueira et al., 2016).



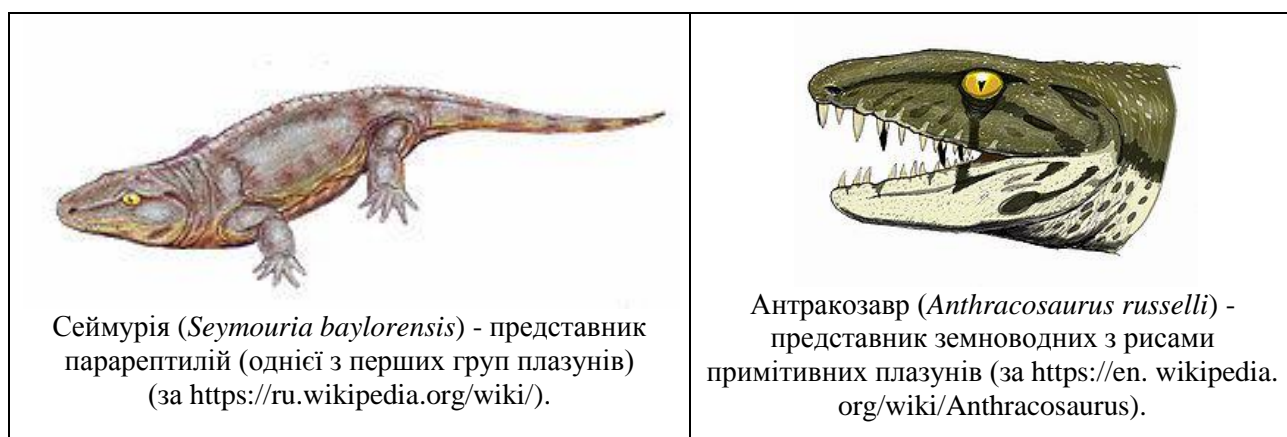
Здатність до регенерації у хребетних тварин. Де: а - філогенетичне дерево хребетних тварин, на якому зеленим кольором вказані групи сучасних і вимерлих хребетних тварин, здатних до повної регенерації втрачених кінцівок серед риб актиноптеригій (*Polypterus*) і саркоптеригій (Дводишні риби), а також серед тетрапод (саламандри, *Micromelerpeton* і *Microbrachis*) ; б - регенерація грудних плавців у Дводишної риби *Lepidosiren paradoxa*: на 30 тиждень після ампутації плавця у дорослої особини - плавець відновлюється, 1 бар = 10 мм (за Nogueira et al., 2016).

**Експансія потенціал-залежних натрієвих каналів у ранніх тетрапод співпала з ускладненням будови мозку і з переходом до наземного способу життя.** Ссавці мають десять генів потенціал-залежних натрієвих каналів. Ці гени експресуються в різних клітинних типах і є критичними для перебігу багатьох нейрональних процесів. Останній загальний предок риб телеостів і тетрапод мав чотири гена натрієвих потенціал-залежних каналів, розташованих, імовірно, в чотирьох різних хромосомах. У лінії, яка веде до ссавців, серія тандемних дуплікацій в двох з цих хромосом, більш ніж в два рази збільшила кількість цих генів. Коли відбулися ці дуплікації - невідомо. Zakon Н.Н. з колегами (2011) оцінили час експансії генної родини натрієвих потенціал-залежних каналів, використовуючи методи філогенетичного аналізу послідовностей ДНК цих генів у риб-телеостів, еласмобранхій, дводишних риб, амфібій, птахів, ящірок і ссавців. Проведені дослідження показали, що експансія генів родини натрієвих потенціал-залежних каналів відбулась в Девонському - Кам'яновугільному періодах під час появи тетрапод, їх диверсифікації та освоєння наземних екосистем. Протягом цього часу передній відділ мозку амніот придбав значну анатомічну складність і з'явилися нові тактильні сенсорні рецептори. Дуплікація генів натрієвих потенціал-залежних каналів дозволила забезпечити значну регіональну спеціалізацію в експресії цих генів, варіації в їх субклітинній локалізації і поліпшила обробку вхідної сомато-сенсорної інформації (за Zakon et al., 2011).



Схема, що відображає час дуплікації генів натрієвих потенціал-залежних каналів. Кожен прямокутник на схемі відображає долю одного з чотирьох предкових генів натрієвих потенціал-залежних каналів, які були присутні в геномі останнього загального предка риб-телеостів і тетрапод (точка розходження актиноптеригій - саркоптеригій, приблизно 450 млн.р.т.) і, можливо, у загального предка хрящових (chondrichthyes) і кісткових (osteichthyes) риб (приблизно 525 млн.р.т.). Вертикальна пунктирна лінія означає, що ці чотири гени з'явились в результаті другої повногеномної дуплікації, яка відбулась у хребетних приблизно 550 млн.р.т. (за Zakon et al., 2011).

**Рептилії Карбону.** Приблизно 320-318 млн.р.т. з'явились перші рептилії (плазуни). Але, майже до кінця Карбона вони були нечисленими. У рептилій навколо яйця з'явилась захисна оболонка (шкаралупа), що дозволило їм розмножуватись незалежно від води. Слід зазначити, що паралельно з'являлось багато груп з рисами плазунів. Серед них - парарептилії, які мали ознаки, характерні і для амфібій, і для рептилій. Але, ті з них, у яких з'явились захисні оболонки навколо яйця – тільки ті і були рептиліями. З іншого боку, деякі амфібії конвергентно придбали ряд зовнішніх ознак, характерних для плазунів (наприклад, антракозаври). Однак, відсутність у них захисних оболонок навколо яйця свідчить про те, що це ще амфібії, а не плазуни.

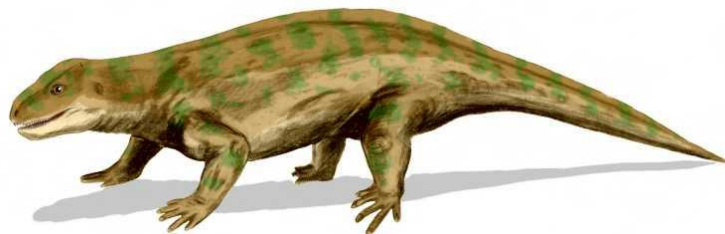


Як тільки з'явились стародавні рептилії з групи котилозаврів – вони відразу дали початок двом лініям плазунів: тероморфам і завроморфам (за іншими даними – такий поділ відбувся ще у предкової для рептилій групи амфібій). Тероморфи з'явились приблизно 320 млн.р.т. і характеризувались наступними ознаками: чутливі дотикові волоски на тілі, вуса, шкіра м'яка з залозами, годування маляків виділеннями молочних залоз, наявність нирок виведення та ін. Ця лінія з часом дала початок усім ссавцям. Друга лінія - завроморфи,

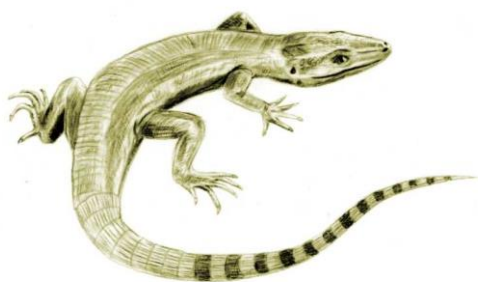


з'явилась приблизно 300 млн.р.т. і характеризувалась наступними ознаками: шкіра з роговим покривом, без залоз, нирки заощадження та ін. Ця лінія з часом дала початок динозаврам, птахам і всім сучасним групам плазунів. Слід підкреслити, що ще 330 млн.р.т. тобто до розходження ліній теро- і завроморф, у спільного предка з'явилися гени, які відповідають за формування волосся. Ці гени збереглися і по сьогоднішній день в ДНК ящірок і курей.

Слід підкреслити, що в пізньому Карбоні і потім в Пермському періоді - спостерігався розквіт тероморфної (70% видів рептилій), а не завроморфної лінії рептилій.



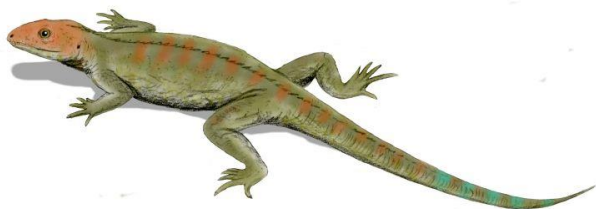
Котилозаври - група примітивних хижих плазунів. З'явилися в середині Карбону. Дали початок синапсидам (320 млн.р.т) (тероморфна лінія плазунів), а потім і діапсидам (300 млн.р.т.) (завроморфна лінія плазунів) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



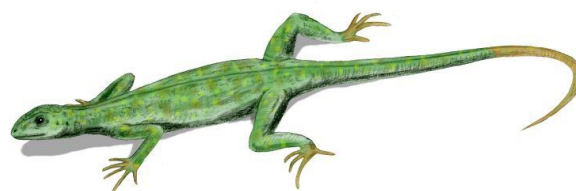
Археотіріс (*Archæothyris*) - один з представників тероморфної лінії рептилій. Карбон (306 млн.р.т.). (за <https://yandex.ua/images/>).



Офіакодон (*Ophiacodontidae*) - один з представників тероморфної лінії рептилій. Карбон (за <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/>).



Хілономус - один з найдавніших представників завроморфної лінії рептилій. Це - далекий предок всіх черепах. Пізній Карбон (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hylonomus>).



Петролакозавр - один з найдавніших представників завроморфної лінії рептилій. Предкова форма для сучасних плазунів, а також для динозаврів і птахів. Пізній Карбон. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

**\*NB! Молекулярні механізми появи амніот і розділення давніх амніот на групи тероморф і завроморф.** Молекулярний аналіз показав, що в Карбоні в клітини однієї з груп давніх земноводних підселився вірус AmnSINE. Клітини тварин «одомашили» цей вірус і,

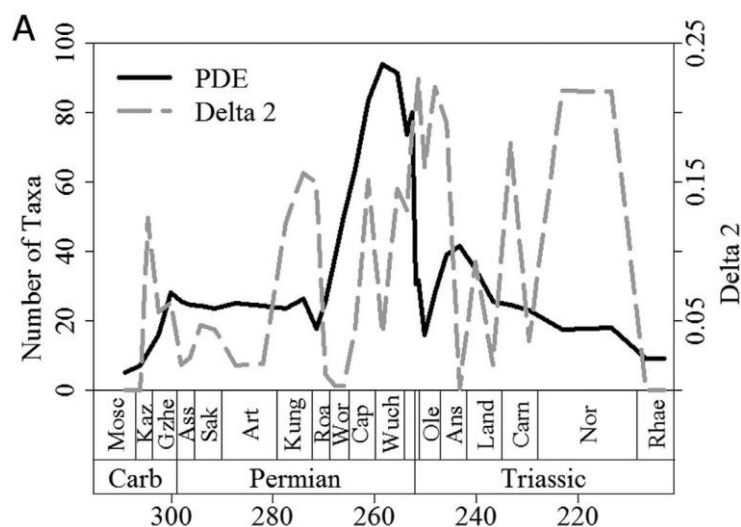
завдяки цьому одомашненому вірусу, навколо яйця давніх земноводних почала формуватися захисна оболонка – шкарлупа. Так з'явилися перші амніоти. Поява шкарлупи навколо яйця дозволила давнім тетраподам розмножуватись незалежно від води.

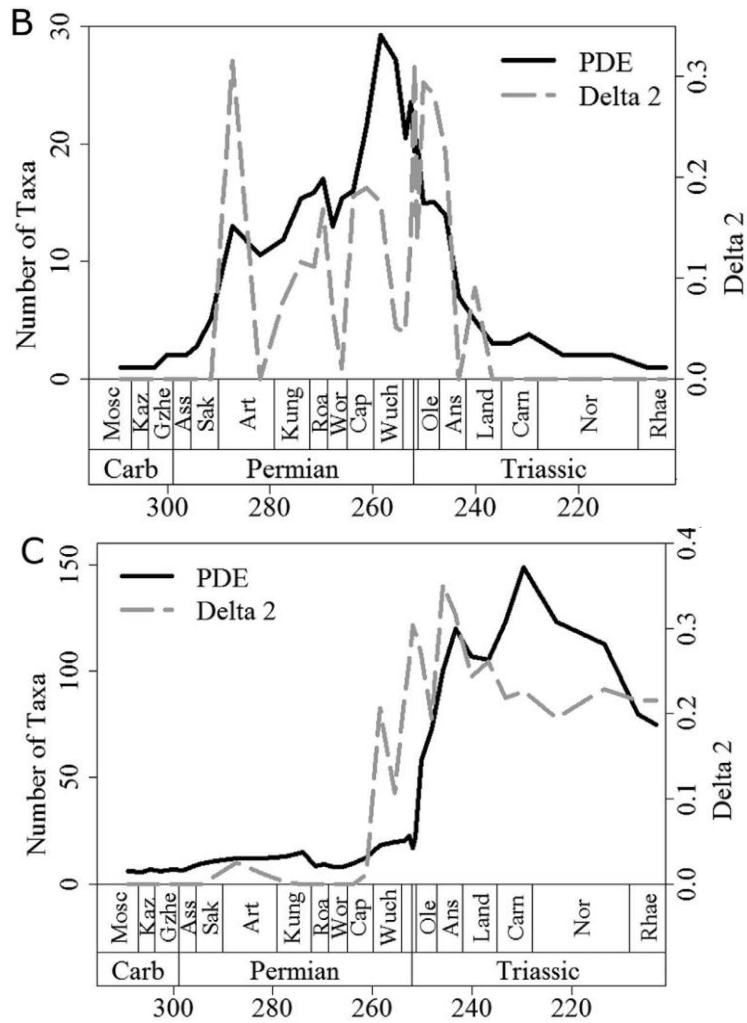
Практично одразу перші амніоти розділилися на дві групи: тероморфи і завроморфи. Причиною такого поділу вважається мутація в ретротранспозоні AmnSINE у групи, що дала початок терморфам. Розмноження ретротранспозону AmnSINE в клітинах завроморф сприяло подальшому накопиченню у організмів ознак стійкості до посушливих умов середовища (шкіра з захисними покровами, нирки збереження, тощо). NB! Перша ознака, детермінована означеним ретротранспозоном, – шкарлупа - є також захистом організму від нестачі вологи в навколишньому середовищі.

Проте, розмноження мутантної версії ретротранспозону – AmnSINE1 – в клітинах тероморфної лінії амніот - змінило адаптивний тренд на пристосування до умов з достатнім зволоженням (зокрема, шкіра залишилася м'якою з залозами, нирки виведення і т.н.).

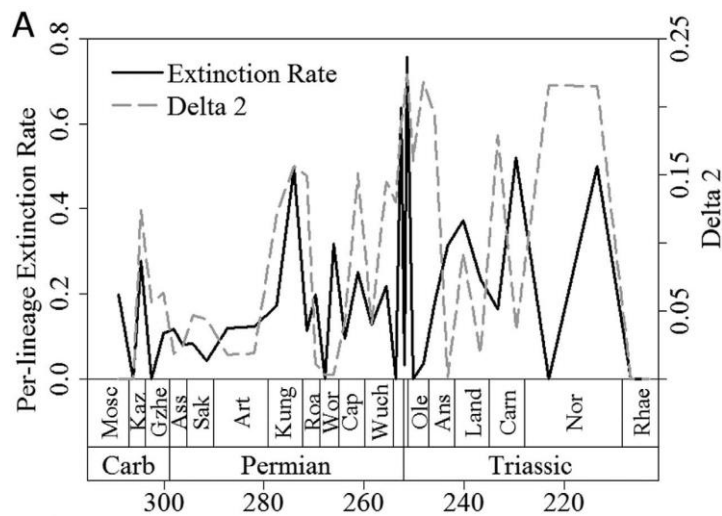
**Поява рослинності у тетрапод.** Час появи перших рослинних тетрапод датується пізнім Карбоном, приблизно 300 млн.р.т. А вже в пізній Пермї встановлюється сучасний баланс між хижаками і рослиноїдними тваринами: невелика кількість хижаків і домінування рослиноїдних груп в екосистемах. Переробка рослинної їжі вимагає: 1) структурної модифікації зубного апарату і травного тракту; 2) придбання мікробних ендосимбіонтів для продукування ензимів, необхідних для ферментативного розщеплення рослинної целюлози - основного компонента рослинних клітинних стінок. Філогенетичний аналіз показав, що багаторазово в різних лініях тетрапод протягом пізнього Палеозою відбувалось придбання симбіонтів, які забезпечували розщеплення целюлози (за Sues & Reisz, 1998).

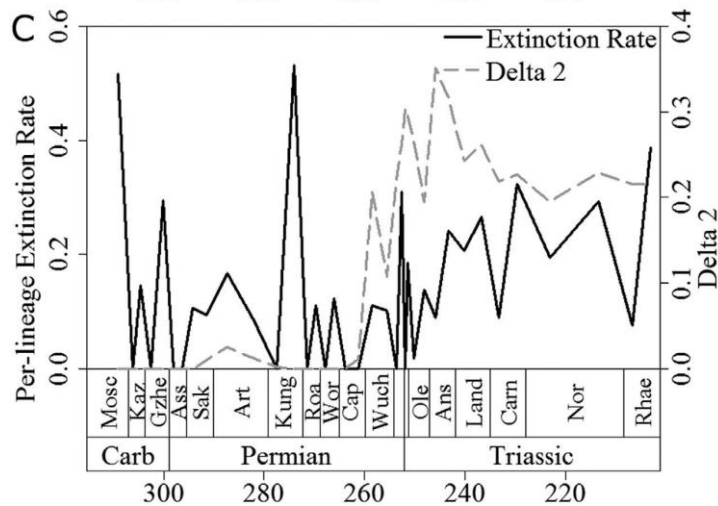
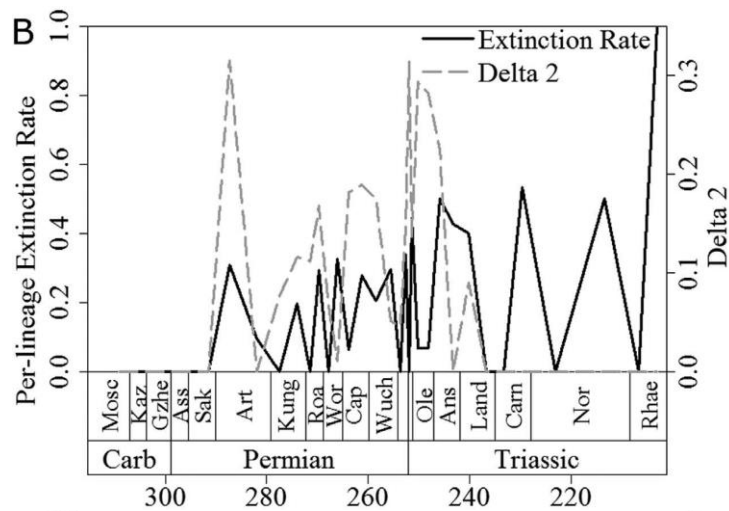
**Поява ключових інновацій і швидкість диверсифікації давніх амніот.** Результати багатьох досліджень вказують на існування причинно-наслідкових взаємовідносин між вибухом диверсифікації групи і часом появи у групи ключових еволюційних інновацій. Brocklehurst N. з колегами (2015) досліджували, як швидкість появи нових груп і швидкість вимирання груп впливають на значення показника Delta2, який відображає значне зростання швидкості диверсифікації групи з ключовими інноваціями порівняно з сестринськими таксонами без таких інновацій. В якості ключових інновацій, які з'явилися у ранніх амніот в Карбоні – Триасі, були обрані перехід на рослинну дієту і повернення амніот до водного середовища існування. Питання, яке найбільше цікавило авторів роботи: чи співпадають зміни показника Delta2 (показника зростання швидкості диверсифікації групи з еволюційними інноваціями) з часом появи самих ключових еволюційних інновацій у означеної групи.



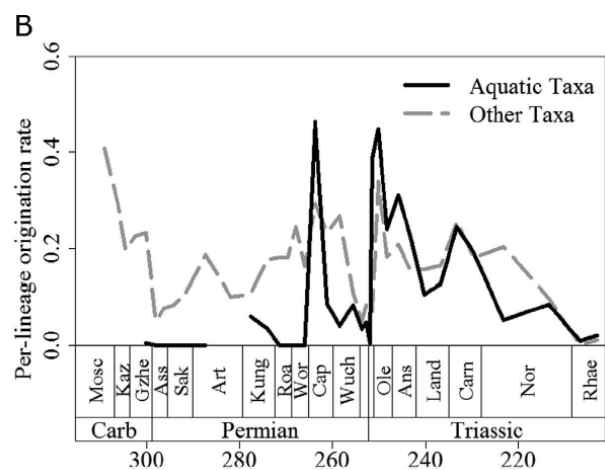
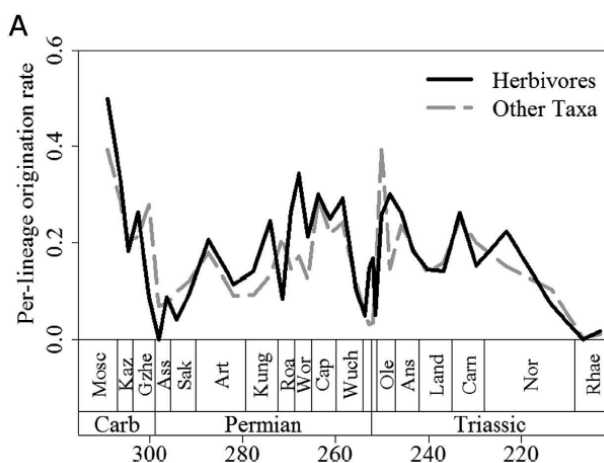


Філогенетична різноманітність для: а - синапсид (*Synapsida*); б - парарептилій (*Parareptilia*); с - еурептилій (*Eureptilia*). Де: PDE, The Phylogenetic Diversity Estimate – показник рівня філогенетичного різноманіття групи (вказано суцільною чорною лінією); Delta2 – значення показника дельта 2, який відображає значне зростання швидкості диверсифікації означеної групи відносно сестринських таксонів (вказано сірою переривчастою лінією). Зверніть увагу на те, що піки показників PDE та Delta2 – не співпадають (за Brocklehurst et al., 2015).





Швидкість вимирання груп для: а - синапсид (*Synapsida*); б - парарептилій (*Parareptilia*); с - еурептилій (*Eureptilia*). Де: Extinction Rate – швидкість вимирання таксонів (вказано суцільною чорною лінією); Delta2 – значення показника дельта 2, який відображає значне зростання швидкості диверсифікації означеної групи відносно сестринських таксонів (вказано сірою переривчастою лінією). Зверніть увагу на те, що піки показників Extinction Rate та Delta2 – співпадають (за Brocklehurst et al., 2015).



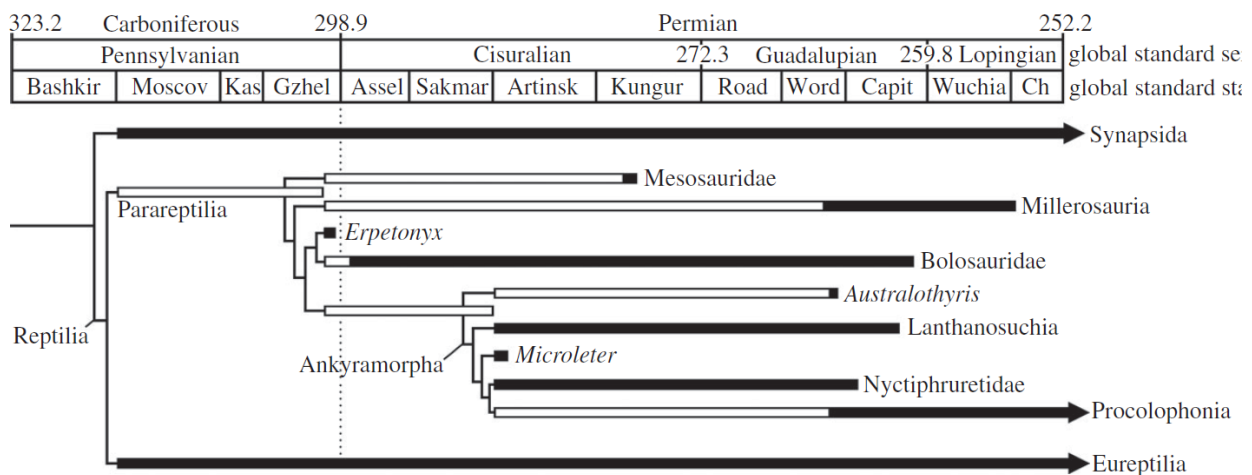
Порівняння швидкості вимирання (а) - рослиноїдних і (б) - аквальних ліній амніот (за Brocklehurst et al., 2015).

В ході проведеного дослідження Brocklehurst N. з колегами (2015) було встановлено, що зростання показника Delta2 у амніот відбувається в епохи збільшення швидкості вимирання груп, при цьому час масових вимирань співпадає з найбільш істотними



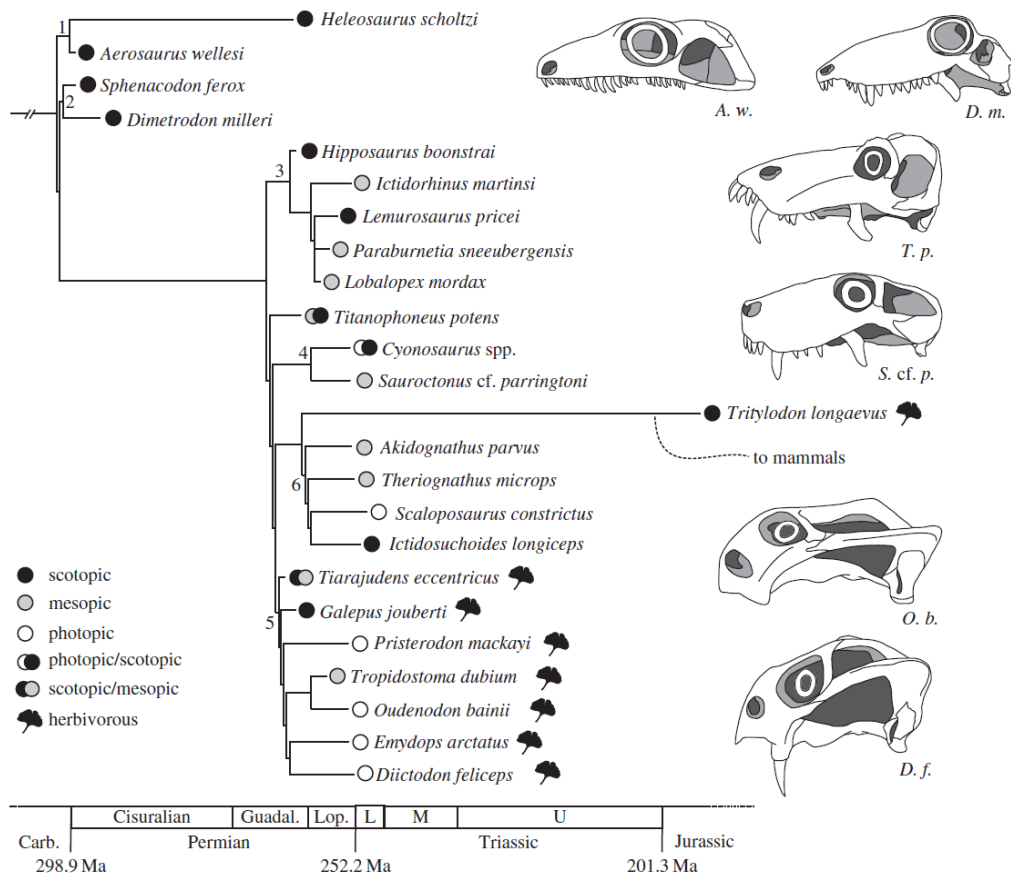
збільшеннями показника Delta2. Крім того, було виявлено, що значне зростання швидкості диверсифікації групи з ключовими інноваціями не співпадає в часі з появою самих ключових еволюційних інновацій, а є максимальним в епохи найбільшої швидкості вимирання груп. Таким чином, проведені дослідження дозволили Brocklehurst N. з колегами (2015) зробити висновок про те, що ключові еволюційні інновації самі по собі не викликають зростання швидкості кладогенезу, але – дозволяють кладам з такими інноваціями виживати в епохи масових вимирань (за Brocklehurst et al., 2015).

**Рання диверсифікація рептилій.** У Кам'яновугільному періоді, приблизно 314 млн.р.т., амніоти придбали захисні яйцеві оболонки і звільнили своє розмноження від водної личинкової стадії. Швидку диверсифікацію амніот і інших тетрапод в пізньому Карбоні пов'язують з фрагментацією кам'яно-вугільних лісів-боліт приблизно 307 млн.р.т. Однак, скам'янілості Карбонових амніот - дуже рідкісні, при цьому близько 33% усього розмаїття амніот представлено тільки одиничними зразками для кожного виду. Modesto S.P. з колегами (2015) описали нові види Карбонових рептилієвих амніот (т.т. амніот завроморфної діапсидної лінії), знайдені на островах Принца Едварда, Канада. Серед них - нова парарептилія ерпетонікс (*Erpetonyx arsenaultorum*). Філогенетичний аналіз показав, що ерпетонікси - це найближчі родичі болозаврів. Стратиграфічне калібрування отриманих результатів свідчить про те, що парарептилії почали свою еволюційну радіацію до завершення Кам'яновугільного періоду і що різноманітність пізньо-Карбонових рептилій є на 80% більшою, ніж вважається загально визнаним на підставі робіт попередніх дослідників. При цьому, однак, пізньо-Карбонові рептилії діапсидної лінії як мінімум наполовину мали меншу різноманітність, ніж синапсидні амніоти. Причини таких відмінностей у біорізноманітності синапсид і діапсид можуть полягати в різному збереженні фосилізованих зразків, у відсутності достатніх палеонтологічних даних по діапсидам, в появі рослинності у синапсид і ін. (за Modesto et al., 2015).

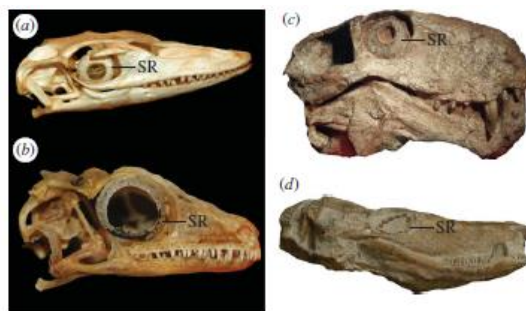


Філогенетичне древо рептилій. Чорні прямокутники вказують на відомі групи, білі прямокутники - вказують на ймовірну появу таксонів (за Modesto et al., 2015).

**Синапсиди вели нічний спосіб життя ще до появи лінії ссавців.** Нічний спосіб життя поширений серед сучасних ссавців і часто вважається давньою поведінковою рисою всіх ссавців. Ссавці входять до складу більшої класи - синапсиди. При цьому синапсиди, які не входять до групи ссавців, становлять досить велику частину тварин. Angielczyk K.D. і Schmitz L. (2014) використовуючи такий показник як діаметр очної орбіти черепа, показали, що нічний спосіб життя не є особливим, унікальним для ссавців: нічний спосіб життя з'явився досить рано в еволюційній історії синапсид (не пізніше 300 млн.р.т., пізній Карбон).



Філогенетичний розподіл реконструйованої добової активності синапсид. Дрібні синапсиди швидше за все були денними тваринами, тоді як хижаки були переважно нічними тваринами. Де: 1 – варанопіди (*Varanopidae*); 2 – сфенакодонти (*Sphenacodontidae*); 3 – біармозухи (*Biarmosuchia*); 4 – горгонопси (*Gorgonopsia*); 5 - аномодонти (*Anomodontia*); 7 – тероцефали (*Therocephala*). Титанофонеус (*Titanophoneus potens*) – представник диноцефалів (*Dinocephalia*) і тритилодон (*Tritylodon longaevus*) – представник цинодонтів (*Cynodontia*) (за Angielczyk & Schmitz, 2014).



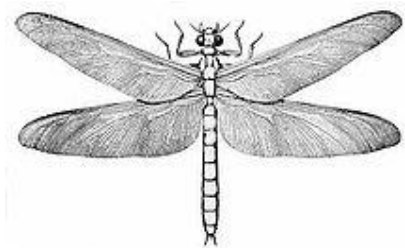
Зразки черепів сучасних (a, b) і викопних (c, d) синапсид. Де: a – варан, *Varanus niloticus*; b – геко́н, *Rhachodactylus auriculatus*; c – *Sauroctonus cf. parringtoni*; d – бауріоїд, тероцефал (за Angielczyk & Schmitz, 2014).

Проведені реконструкції свідчать про те, що стародавні хижаки, такі як *Sphenacodon ferox* і *Dimetrodon milleri*, а також рослиноїдні цинодонти *Tritylodon longaevus*, по всій видимості, вели нічний спосіб життя. Тоді як рослиноїдні аномодонти - вели денний спосіб життя. При цьому слід зазначити, автори роботи вважають, що нічний спосіб життя з'являвся незалежно і багаторазово в різних лініях синапсид (за Angielczyk & Schmitz, 2014).

**Комахи. Павуки. Багатоніжки.** Наприкінці Девону – на початку Кам'яновугільного періоду на суші вперше з'явилися літаючі комахи: бабки і поденки. Комахи були гігантськими: меганевра, схожа на бабку, мала розмах крил до 75 см. Ці меганеври полювали

на комах діктіоневрид, які досягали розмірів голуба. У підстилці коропадних лісів мешкали павуки, які ще не вміли плести мережі (вміння плести мережі з'явилося у павуків тільки 140 млн.р.т.) і гігантські багатоніжки - артроплеври (довжина тіла яких досягала до 2,5 метрів).

Причиною гігантизму комах і багатоніжок в Кам'яновугільному періоді був високий рівень кисню в навколишньому середовищі. Справа в тому, що гемолімфа комах в якості дихального пігменту містить не гемоглобін, а гемоціанін, який погано переносить кисень, а трахеї комах не мають системи примусової вентиляції (відбувається тільки пасивна дифузія від повітря до клітин). Тому, тільки при надлишку кисню в навколишньому середовищі можливий гігантизм комах.



Гігантська комаха меганевра (*Meganeura*), схожа на бабку, розмах крил 75 см. Пізній Карбон. за <https://en.wikipedia.org/wiki/Meganeura>.

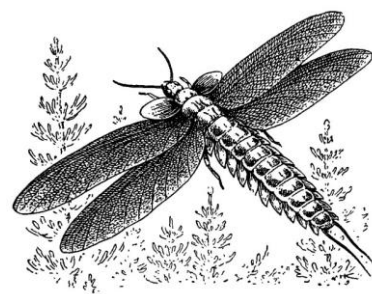


Гігантська багатоніжка артроплевра. Карбон.

**Гігантизм деяких груп Карбонових та Пермських комах.** Деякі з вимерлих груп Карбонових і Пермських комах відрізнялися гігантизмом, наприклад, *Mazothairos* (ряд *Palaeodictyoptera*) з розмахом крил до 55 см, *Meganeura monyi* (ряд *Protodonata*) з розмахом крил 75 см. та ін. Палеодіктоптери (*Palaeodictyoptera*) – це ряд вимерлих комах з неповним перетворенням, які жили в Кам'яновугільному і Пермському періодах в інтервалі 320 - 220 млн.р.т. Кам'яновугільні групи були представлені дуже великими комахами (до 50 см) з колючо-сисним ротовим апаратом (NB! Зверніть увагу: колючо-сисний ротовий апарат неодноразово з'являвся у неблизькоспоріднених груп комах. Зокрема, у рядів Палеодіктоптери, Напівтвердокрилі, Двокрилі і т.н.). Пермські групи палеодіктоптер стали набагато дрібнішими порівняно з Карбоновими – можливо, через тиск хижаків і зменшення кормових ресурсів.



Фосилізовані залишки двох гігантських комах *Mazothairos* (ряд *Palaeodictyoptera*) з розмахом крил до 55 см (за [https://yandex.ua/images/search?img\\_url](https://yandex.ua/images/search?img_url)).



Реконструкція зовнішнього вигляду палеодіктоптери (за <http://old-animal.ru/pict2.php?rid=1172>).

Протодонати (*Protodonata*) - ряд вимерлих бабко-подібних комах, деякі представники яких мали дуже великі розміри. Це *Meganeura monyi* (знайдена у Франції, з розмахом крил 75 см) і *Megaturus* з Кам'яновугільного періоду, і Пермські *Meganeuropsis permiana* (США), які мали розмах крил до 71 см.

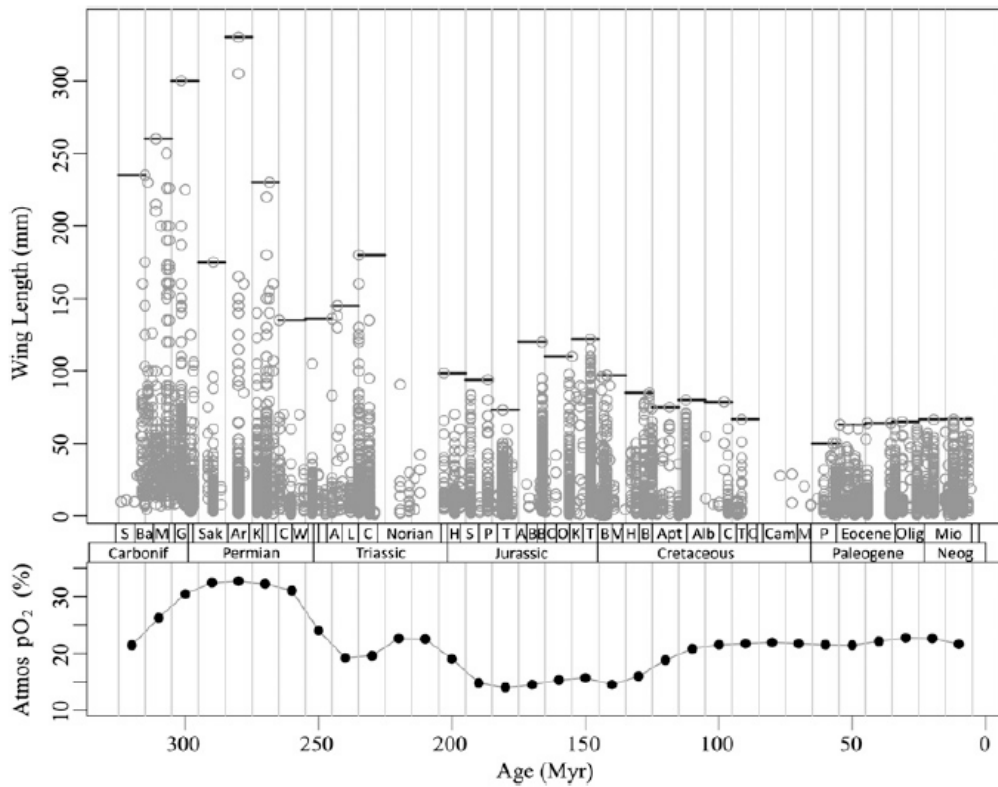


Порівняння розмірів крил сучасних бабок з крилами гігантських доісторичних бабок-подібних комах (за <http://science-interest.ru/article/biologiya/konec-epohi-gigantskikh-nasekomykh.html>).



Відбиток вимерлої гігантської комахи меганеври (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Насекомые>).

\*NB! В Карбоні і в Пермі в екосистемах розповсюдились летючі гігантські комахи з розмахом крил до 70 см. Їх гігантизм пов'язують з високою концентрацією кисню в навколишньому середовищі, оскільки політ вимагає високих енерговитрат, а особливості дихальної системи комах обмежують доступ кисню до клітин. М.Е. Clapham і J.A. Karr (2012) у своїй роботі проаналізували більше 10500 фосилій крилатих комах (за показником довжина крила). Результати проведеного дослідження показали, що розміри крила залежали від концентрації кисню в довікллі тільки перші 150 млн. років еволюції комах (тобто до кінця Юри).



Фанерозойський тренд у зміні довжини крила комах і динаміка вмісту кисню в навколишньому середовищі. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ довжина крила комах, мм (верхній графік); вміст кисню в атмосфері, % (нижній графік) (за Clapham & Karr, 2012).

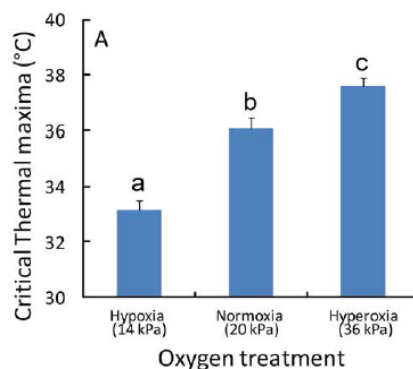
Потім, в Крейдяному періоді, спостерігалась сталість розмірів крил комах, незалежно від флуктуацій концентрації кисню в навколишньому середовищі, і більш дрібні розміри крил в Кайнозойському еру при досить високому рівні кисню. При цьому в ранній Крейді максимальний розмір комах зменшився, не дивлячись на те, що рівень атмосферного кисню виріс. Причиною таких змін в розмірах комах є радіація ранніх птахів, які харчувались комахами. Крім того, зниження максимального розміру комах в Кайнозої може бути пов'язано також з еволюцією кажанів, з Крейдяним вимиранням, з подальшою еволюцією птахів. Але, в цілому, роз'єднання розмірів тіла комах і рівня атмосферного кисню збігається за часом з радіацією птахів. Це свідчить про те, що



біотичні взаємодії, такі як хижацтво і конкуренція, виявляються більш важливими факторами, які обмежують розміри комах, порівняно з вмістом кисню в навколишньому середовищі (за Clapham & Karr, 2012).

\*NB! Згідно зі статистикою, гігантизм був виявлений у комах з водною личинкою. W.C. Verberk і D.T. Bilton (2011) експериментальним шляхом показали, що нестача кисню в навколишньому середовищі обмежує температуру виживання водних личинкових стадій комах кам'яної мухи (*Dinocras cephalotes*).

В результаті проведених досліджень, авторами роботи був зроблений висновок про те, що нестача кисню може більше обмежувати розміри тіла у водному середовищі, порівняно з сухопутними умовами проживання, і що наявність кисню забезпечила активну селекцію на гігантизм у водних стадій Карбонових членистоногих (за Verberk & Bilton, 2011).



Взаємозв'язок між критичною температурою виживання водних личинок кам'яної мухи *Dinocras cephalotes* і концентрацією кисню в навколишньому середовищі. Де: по осі ОУ - критичний температурний максимум виживання водних личинок комах кам'яної мухи *Dinocras cephalotes*, °C; по осі ОХ - кисневі умови експерименту: гіпоксія, 14 кПа O<sub>2</sub>, нормоксія, 20 кПа O<sub>2</sub> і гіпероксія, 36 кПа O<sub>2</sub> (за Verberk & Bilton, 2011).

**Еволюція крил комах.** За морфологічними особливостями стадія німфи Палеозойського комах значно відрізняється від стадії німфи сучасних комах. \*NB: Німфа (від грец. νυμφη - лялечка, личинка) - це личиночна стадія розвитку членистоногих тварин з неповним перетворенням (кліщів, первиннобезкрилих і деяких крилатих комах).

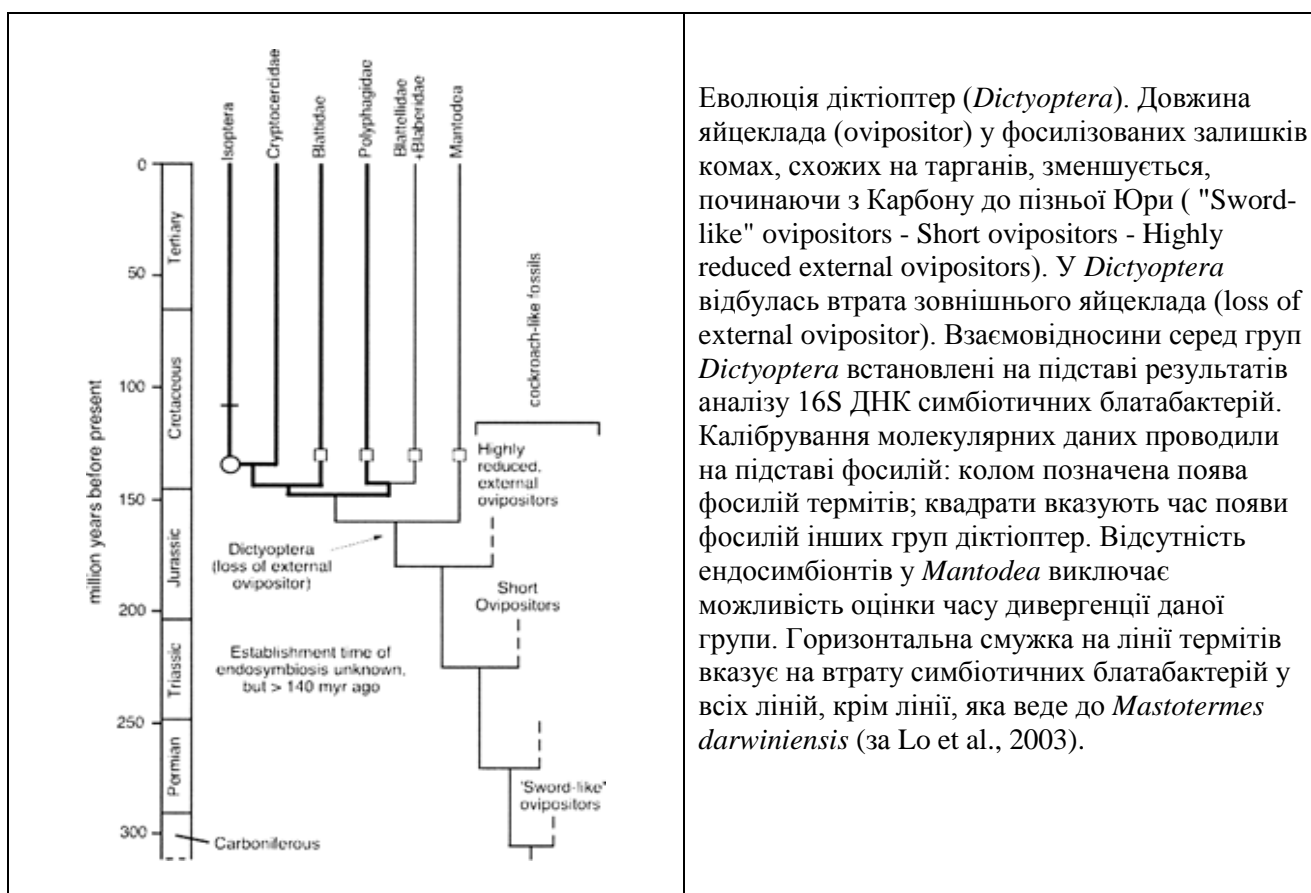
Naug J.T. з колегами (2016) проаналізували морфологію Палеозойських дорослих комах і їх личинок і показали, що в Карбоні деякі німфи комах з групи палеодіктеоптерід (*Palaeodictyopteroidea*) мали рухомі крила і, таким чином, могли здійснювати простий активний політ. Автори роботи звертають увагу на те, що невідомо, чи є рухливі крила у личинок рисою базовою для птерігот (*Pterygota*), чи ця ознака з'явилась тільки у палеодіктіоптерід. Крім того, у німф Палеозойських комах зачатки крил не виступають в задньо-бічному напрямку, як у більшості сучасних німф, а формуються латерально і мають добре виражене жилкування. Сучасна орієнтація зачатків крил і затримка формування крил до більш пізніх стадій розвитку - ці риси з'являлися багаторазово в лінії *Pterygota*: у *Ephemeroptera*, *Odonatoptera*, *Eumetabola* і, мабуть, кілька разів у *Polyneoptera*. Вважають, що значні морфологічні відмінності між німфами і дорослими особинами закріпились завдяки тому, що це дозволило цим двом життєвим формам комах уникнути конкуренції за ніші існування і ресурси (за Naug et al., 2016).

**Палеозойське походження крупних длДНК вірусів (dsDNA viruses) у комах.** Браконідні віруси (bracoviruses) інтегровані в геном браконідних ос і передаються від батьків до нащадків за менделевським типом успадкування. Ці віруси зберегли функціональні структури, гомологічні великим длДНК вірусам, патогенним для членистоногих. Thézé J. з колегами (2011), використовуючи методи філогеноміки, встановили еволюційні взаємини між браковірусами і їх найближчими вільними родичами - бакуловірусами (baculoviruses) і

нудівірусами (nudiviruses). Проведені дослідження показали, що браковіруси є найближчими родичами класу нудівірусів. Браковіруси встановили місток між вірусним і тваринним світом. Проведені дослідження показали, що дДНК віруси комах вперше з'явилися приблизно 310 млн.р.т. в Кам'яновугільному періоді. Більше того, диверсифікація вірусів в Мезозойську еру виявилася пов'язаною з диверсифікацією груп комах. Таким чином, отримані дані свідчать про стародавню коеволюцію між деякими дДНК вірусами комах і їх господарями, починаючи з Карбону, приблизно 310 млн.р.т. (за Thézé et al., 2011).

**Поява в Карбоні базових богомолів і більш пізні походження тарганів та термітів.** Legendre F. з колегами (2015) провели філогенетичний аналіз 800 таксонів комах групи *Dictyoptera* з одночасним калібруванням молекулярних даних за допомогою фосилій. Проведене дослідження показало, що базові богомоли з'явилися в пізньому Карбоні приблизно 300 млн.р.т. При цьому отримані молекулярні дані збігаються з даними фосилій. Однак, богомоли сучасної групи - з'явилися значно пізніше, приблизно 200 млн.р.т., на кордоні Тріас - Юра. Останній загальний предок тарганів і термітів з'явився в Пермському періоді, приблизно 275 млн.р.т., що суперечить гіпотезі Девонського походження тарганів. Базові терміти з'явилися на кордоні Тріас-Юра, що суперечить Тріасовій гіпотезі їх походження (за Legendre et al., 2015).

**Предки тарганів з'явилися в Карбоні, але сучасні групи тарганів, які придбали блаубактерій в якості ендосимбіонтів, з'явилися і радіували на межі Юра-Крейда.** Детальний аналіз фосилій дозволив встановити, що предки тарганів і термітів з'явилися не пізніше Карбону (див. рис. за Lo et al., 2003).



Але, коли з'явилася група, базова для сучасних тарганів, які мають блаубактерій в якості ендосимбіонтів? Бактерії роду *Blattabacterium* є внутрішньоклітинними симбіонтами, які мешкають в спеціалізованих клітинах тарганів і термітів *Mastotermes darwiniensis*. Ці бактерії є облігатними мутуалістами і передаються від батьків до нащадків вертикально в яйцях. Це дозволяє припустити еквівалентний філогенез для господарів і їх симбіонтів. Lo N.

з колегами (2003) протестували цю гіпотезу, використовуючи дані із взаємин між термітами, тарганями і їх симбіотичними блатабактеріями. Проведені дослідження показали, що група, базова для сучасних тарганів (т.т., група, яка придбала блатабактерій в якості ендосимбіонтів), з'явилась і радіувала в інтервалі між пізньою Юрою і ранньою Крейдою, а не в Карбоні, як передбачалось раніше (за Lo et al., 2003).

**У Карбоні від предкової лінії комах відокремилася група Клопи (Hemiptera).** У Карбоні, приблизно 310 млн.р.т. від давньої гілки комах з неповним перетворенням відокремився ряд Клопи або Напівтвердокрилі (*Hemiptera*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hemiptera>). На відміну від предкової групи, яка мала гризучий ротовий апарат, - Напівтвердокрилі комахи придбали колючо-сисний ротовий апарат, який позбавляє свого господаря від необхідності перетравлювати рослинну клітковину. Крім того, у Клопів з'явився частковий шкірястий захист на зовнішніх крилах. Цей захисний шар охороняв комах від висихання. Таким чином, зміна будови ротового апарату і поява захисного покриву - сприяли подальшому еволюційному успіху Клопів.



Сучасна комаха ряду Напівтвердокрилі або Клопи – *Acanthosoma haemorrhoidale* (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hemiptera>).

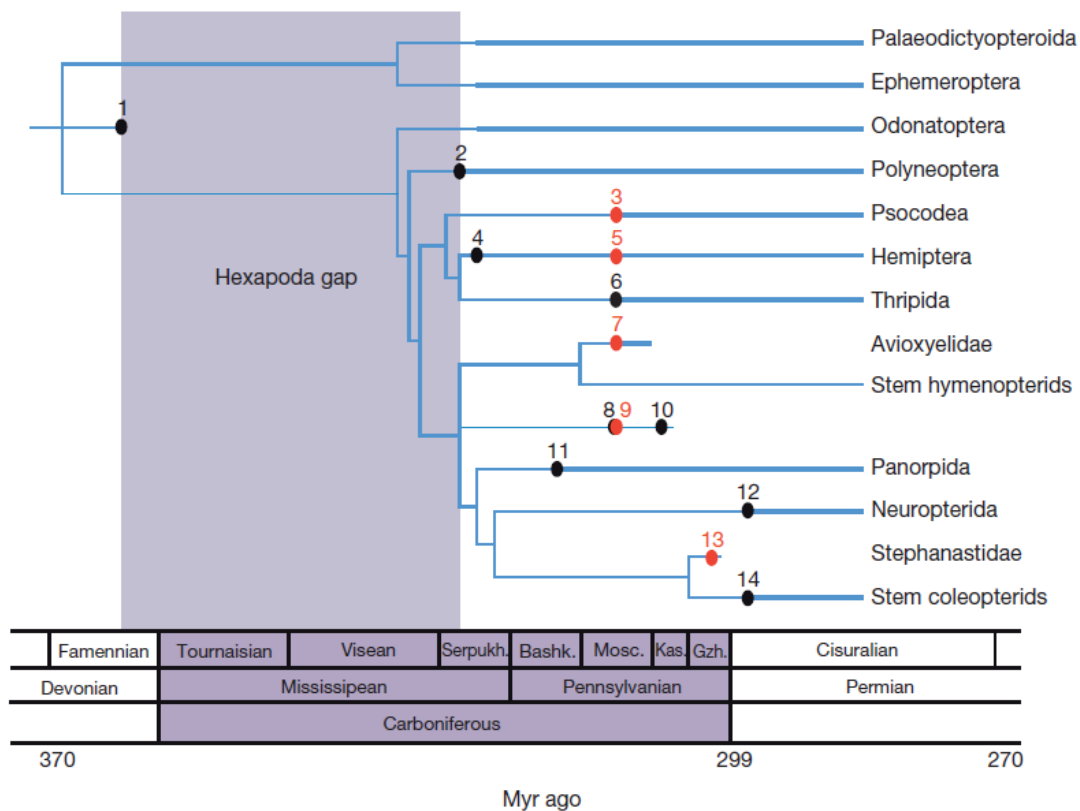
**Поява в Карбоні комах з повним перетворенням.** Повний життєвий цикл комах включає ембріональний розвиток (фаза яйця) і постембріональний розвиток, що супроводжується метаморфозом. Виділяють два основних типи метаморфоза - неповне і повне перетворення. Неповне перетворення характеризується проходженням комахою трьох фаз розвитку (яйце, личинка, імаго), а повне - чотирьох (яйце, личинка, лялечка і імаго). У комах з неповним перетворенням личинки зовні схожі на дорослих комах, відрізняючись від них меншими розмірами тіла, відсутністю або зародковим станом крил і статевих придатків. Комахи з повним перетворенням характеризуються червоподібними личинками, і лише дорослі особини володіють всіма особливостями, характерними для ряду в цілому (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/комахи>). Поява повного перетворення сприяла тому, що личинки і дорослі комахи почали використовувати різну кормову базу. Це розвело личинок і дорослих комах по різних екологічних нішах, зняло внутрішньовидову конкуренцію за ресурси і в подальшому сприяло надзвичайному еволюційному успіху даної групи комах.



Сучасна комаха з повним перетворенням, надряд *Endopterygota* або *Holometabola*. Скорпійонниця *Panorpa communis* (ряд *Mecoptera*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Endopterygota>). Представники ряду Скорпійонниці - є одними з найдавніших комах з повним перетворенням. Знайдено скам'янілості викопних скорпійонниць *Westphalomerpe maryvonneae*, що датуються 315 млн.р.т. (за Nel et al., 2007).

Сучасні молекулярні філогенетичні дослідження дають досить великий часовий інтервал появи перших комах з повним перетворенням - від середнього Девона (391 млн.р.т.) до пізнього Пенсильванія, Карбон (311 млн.р.т.) і датування появи Клопів (які мають

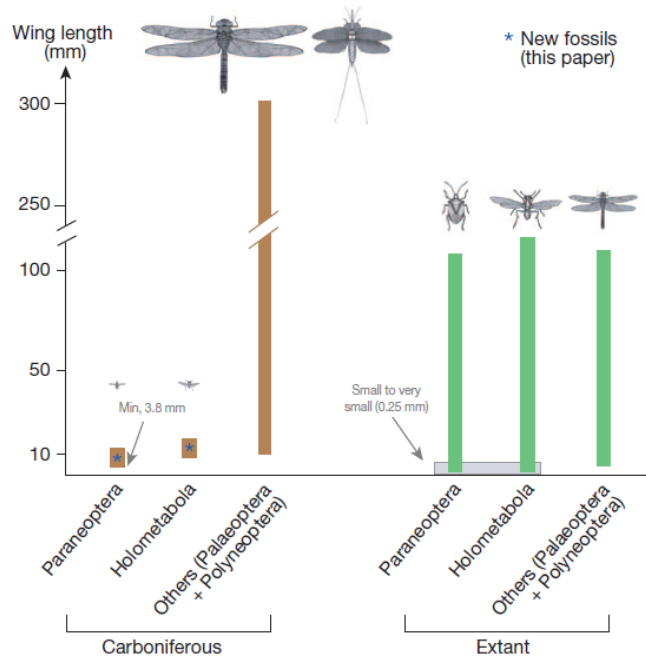
неповне перетворення) - приблизно 310 млн.р.т. При цьому у відкладеннях Пенсильванія Кам'яновугільного періоду скам'янілості кронних груп комах з повним перетворенням є дуже фрагментарними. Nel A. з колегами (2013) були описані скам'янілості, серед яких скам'янілості Твердокрилих комах або Жуків (*Coleoptera*), що датуються Гжелієм (Пенсильваній, кінець Карбона), личинка комахи з повним перетворенням, базовий стовбуровий гіменоцерид і ранні *Hemiptera* і *Psocodea*, усі датуються Московською епохою Пенсильванія (Карбон). Знайдені скам'янілості свідчать про те, що комахи з повним перетворенням проходили епізоди диверсифікації протягом Пенсильванія Кам'яновугільного періоду. Вважають, що причиною активного кладогенеза в цій групі комах стали епізоди значних засух, пов'язаних з гляціацією екосистем Землі. Ці кліматичні зміни привели до просторового стискання кам'яновугільних тропічних болотних екосистем на території Євразії - про що свідчить зміна флор у відкладеннях даної епохи.



Філогенія основних клад комах. Цифрами вказані скам'янілості: 1 - *Strudiella devonica* (за Garrouste et al., 2012); 2 - крило археоортоптери (archaeorthopteran) (за Prokop et al., 2005); 3 - *Westphalopsocus pumilio*; 4 - *Protoprosbole straeleni* (за Laurentiaux, 1952); 5 - *Aviorrhyncha magnifica*; 6 - *Westphalothripides oudardi* (за Nel et al., 2012); 7 - *Avioxyela gallica*; 8 - *Metabolarva bella*; 9 - *Srokalarva berthei* (за Kukulova-Peck, 1997); 10 - *Pteridotorichnos stipitopteri* (за Labandeira & Phillips, 1996); 11 - *Westphalomerope maryvonneae* (за Nel et al., 2007); 12 - неописаний екземпляр *Neuroptera* of Obora; 13 - *Stephanastus polinae*; 14 - *Coleopsis archaica* (за Kirejtshuk et al., 2013). Де: по осі ОХ - геологічний вік, млн.р.т.; Bashk., Bashkirian - Башкірій; Gzh., Gzhelian - Гжелій; Kas., Kasimovian - Казимовій; Mosc., Moscovian - Московій; Serpukh., Serpukhovian - Серпуховій (за Nel et al., 2013).

Слід відзначити, що виявлені авторами роботи скам'янілості належать дрібнорозмірним групам комах. Це свідчить про те, що стародавні комахи з повним перетворенням займали підлеглі екологічні ніші в Палеозойських екосистемах - в яких в цей час домінували гігантські комахи груп *Palaeoptera* і *Polyneoptera*. Nel A. з колегами (2013), на підставі знайдених фосилій, було встановлено значну різноманітність комах з повним перетворенням в Пенсильванії Кам'яновугільного періоду. Однак, автори роботи підкреслюють, що можливість масової успішної радіації кронних клад цих комах з'явилася тільки після масового вимирання біоти в кінці Пермського періоду (за Nel et al., 2013).





Порівняння розмірів тіла сучасних крилатих комах (Extant) і крилатих комах Кам'яновугільного періоду (Carboniferous), які належать до груп *Holometabola* (комахи з повним перетворенням), *Paraneoptera*, *Palaeoptera* і *Polyneoptera* (за Nel et al., 2013).

### Поява в Карбоні базових комах ряду Твердокрилі або Жуки (*Coleoptera*).

Проведені в 2007 році дослідження ДНК сучасних Жуків (ряд комах з повним перетворенням) показали, що ця група виникла в нижній Пермі близько 299 млн.р.т. (Moshier, 2007). Однак, Nel A. з колегами (2013) у відкладеннях Карбону був описаний *Stephanastus polinaegen* - представник стовбурової групи Жуків, а Vethoux O. (2009) у відкладеннях Mazon Creek в США був описаний викопний жук віком 318 млн.р.т. (Vethoux, 2009). Слід відзначити, що практично всі сучасні надродини Жуків сформувалися до або під час кризи Крейдяного періоду. Вважають, що стійкість багатьох груп Жуків може пояснюватися їх походженням як підкорних і скважних мешканців ксероморфної флори голонасінних на рубежі Карбона і Пермі, а також збереженням їх зв'язку з вихідними місцями проживання протягом тривалого часу (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



**\*NB!** Аутопоморфія - це унікальний похідний стан ознаки, властивий групі в цілому.

**Найбільш яскравою аутопоморфією комах з повним перетворенням (*Metabola* або *Holometabola*, або *Endopterygota*) є трансформація ніг**, яка відбувається при передостанній (тобто личинково/лялечковій) линьці: в ході цієї трансформації нога втрачає мускулатуру і вихідну форму і у неї з'являється нерухливий колінний згин. Ці особливості трансформації ноги з'явилися у загального предка *Metabola* і законсервувалися, так що вони були успадковані всіма *Metabola*,

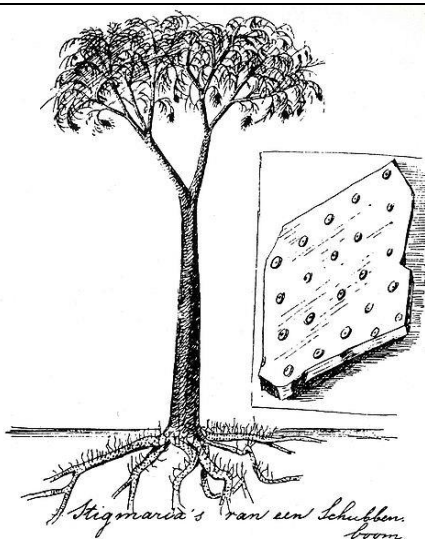
незалежно від еволюційних змін в будові їх ніг і незалежно від будови і способів трансформації інших частин тіла. Цей спосіб перетворення личинкової ноги в лялечкову є тією вихідною апоморфією, яка викликала появу найбільш очевидних особливостей *Metabola* - неактивності лялечкової стадії і різкі відмінності між личинкою і імаго. У комах з неповним перетворенням - будова личинкових і імагінальних ніг взаємозалежні, тому в ході еволюції вони можуть набувати одні й ті ж особливості. Тоді як у загального предка *Metabola* будова личинкових і імагінальних ніг стала незалежною. Це призвело до того, що у всіх філогенетичних лініях *Metabola* еволюційні зміни личинкових ніг відбувалися незалежно від еволюційних змін імагінальних ніг. Оскільки будова ніг (і взагалі спосіб пересування) значною мірою визначає весь спосіб життя комахи, обов'язкова відмінність між личинковими і імагінальними ногами призводила до появи інших відмінностей між личинкою і імаго, які завдяки цьому незалежно виникали у багатьох філогенетичних лініях *Metabola* (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>; за Kluge, 2004).

### Наземні рослини

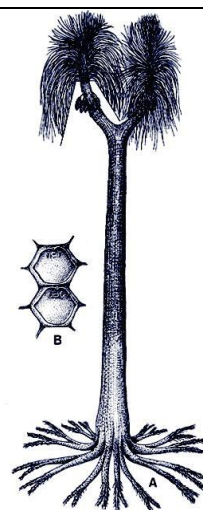
На суші Лаврусії (Єврамерики) були екваторіальні ліси, які стали джерелом формування кам'яного вугілля. Птерідосперми (насінні папороті), деревовиді плауни (лепідодендрони, сигілярії) із зеленими стовбурами, що досягали у висоту 35 метрів, гігантські сфенопсида каламіти (*Calamitaes*) (до 20 м у висоту), кордаїти з мангровим типом коренів (висотою до 45 метрів). Але, на сухих частинах континентів рослинності було мало. При цьому в холодній Антарктиді була своя флора - домінували глосоптерідові птерідосперми (*Glossopterid pteridosperms*) (за <http://palaeos.com>).

Протягом Карбона на всіх континентах існувала кліматична зональність. До кінця Карбона через похолодання і посушливість клімату - поступово звужувалась зона вологих екваторіальних і тропічних лісів.

У вологих екваторіальних і тропічних районах Землі росли ліси: а) з деревовидих папоротей; б) з деревовидих хвощів - каламітів, висота цих дерев сягала 25 метрів; в) з деревовидих плаунів лепідодендронів і сигілярій. Висота деревовидих плаунів сягала 30-40 метрів, діаметр стовбура - 1-2 метри. Стовбури та гілки цих дерев розгалужувались дихотомічно. Довжина шишок сягала 90 сантиметрів. Основу фотосинтезу забезпечувала кора дерев, яку вони періодично скидали. Це були т.зв. коропадні ліси-болота в яких дерева росли «по коліно у воді» (напіваквальне існування було встановлено за формуванням специфічного для таких умов росту вздуття в основі стовбура). Коли дерева гинули, то їх стовбури занурювались під воду і не розкладались, даючи початок родовищам вугілля. Основу Карбових покладів кам'яного вугілля складають рештки деревовидих плаунів.



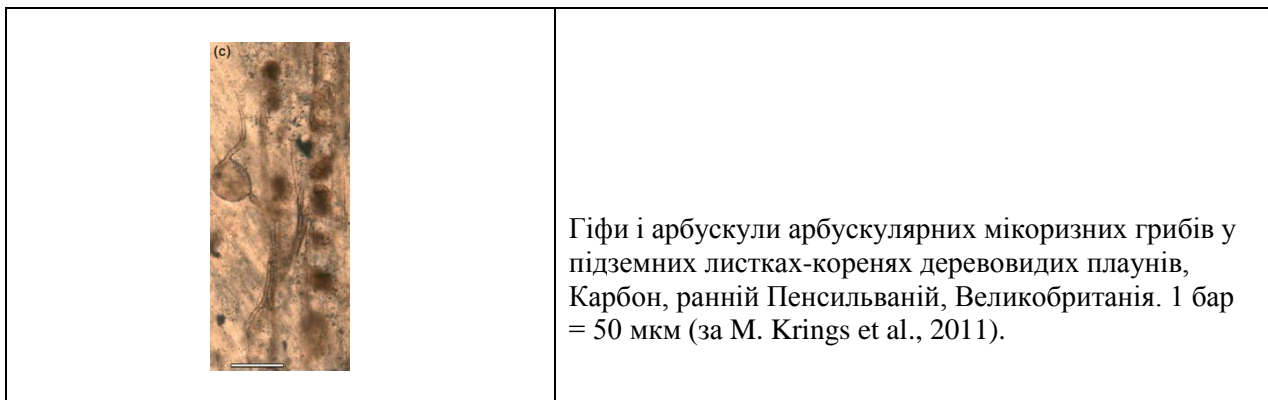
Лепідодендрон (*Lepidodendron*) – представник групи деревних плауновидих спорових рослин з висотою дерев до 45 м, з діаметром стовбура до 2 м. Формували коропадні дощові ліси (ліси-болота). Карбон (за <http://3.bp.blogspot.com/>).



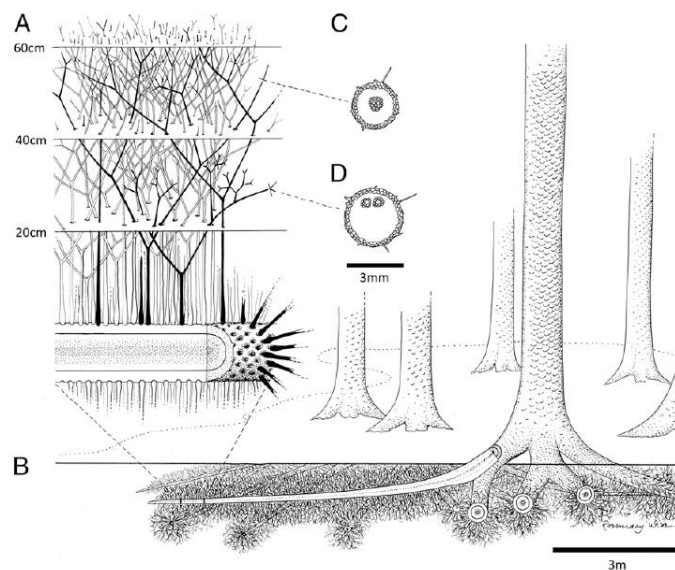
Сигілярія (*Sigillaria*) – представник групи деревних плауновидих спорових рослин з висотою дерев до 30 м, з діаметром стовбура до 1,5 м. Формували коропадні дощові ліси (ліси-болота). Карбон - початок Пермі (за <http://www.cliparthut.com/>).

**Особливості кореневої системи деревовидих плаунів.** В Карбоні великі території Європи та Північної Америки займали ліси-болота. І в багатьох з цих екосистем домінували деревовиді плауни (лепідодендрони та ін.). Деякі з них досягали у висоту 30 м і мали діаметр стовбура близько 1 м. При цьому під землею перебувала екстенсивно розгалужена коренева система, яка забезпечувала закорювання цих дерев і транспорт води та поживних речовин. Коренева система деревовидих плаунів представляла собою проміжний етап еволюції коренів. Аналіз показав, що кореневі структури плаунів були представлені пагонами, у яких кінцеві структури - це модифіковане листя, довжиною до 40 см і шириною до 1 см (всі деревовиді плауни продукували прості листя - мікрофіли) (за М. Krings et al., 2011).

М. Krings з колегами (Krings et al., 2011) вперше описали арбускулярну мікоризу в цих підземних листках викопних деревовидих плаунів. У деяких сучасних рослин також в листі виявлена арбускулярна мікориза. Наприклад, в лускатому листі гінгеру (за Tablet & Trappe, 1982).



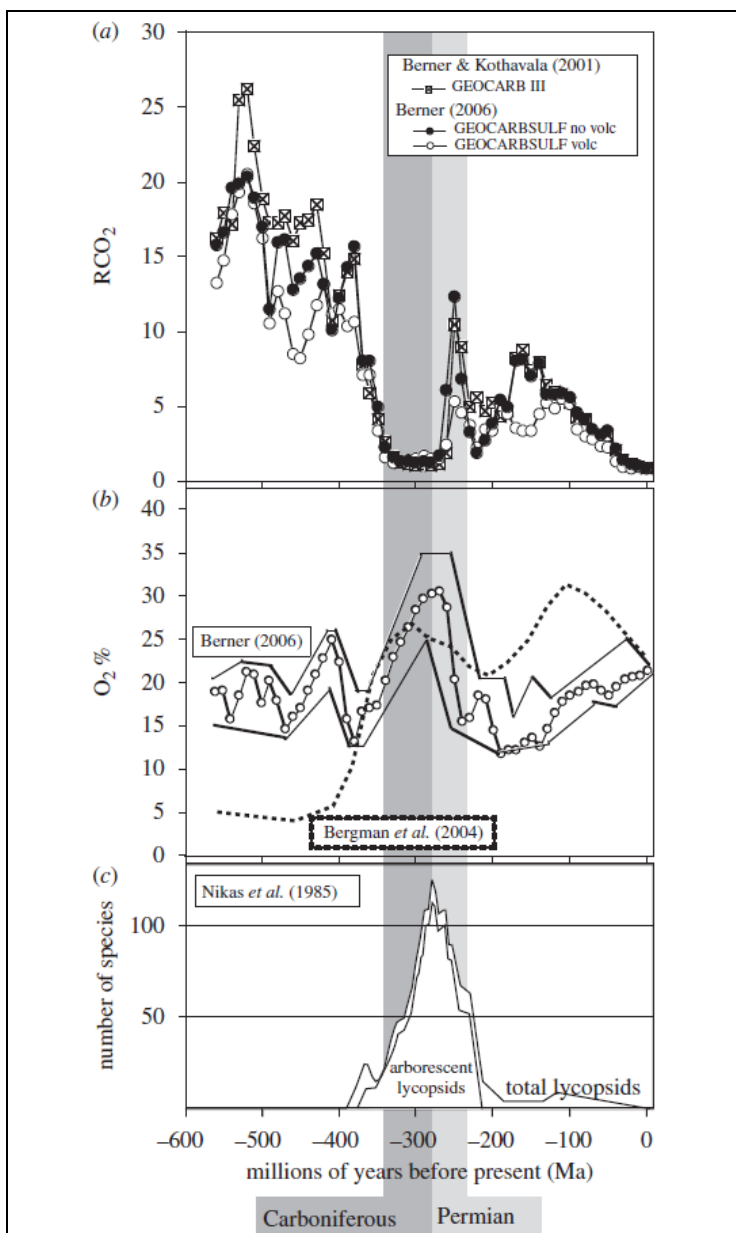
Подібність морфології коренів гігантських деревовидих плаунів і пагонів призвела до появи гіпотези, згідно з якою коріння деревовидих плаунів - це видозмінені облиствені пагони, нерозгалужені структури, які не мали корневих волосків. Таким чином, тривалий час вважалося, що коріння деревовидих плаунів принципово відрізнялось від коренів інших рослин. Однак, дослідження фосилізованих залишків деревовидних плаунів, проведені Hetherington A.J. з колегами (2016), показали, що коріння цих рослин мали дихотомічно розгалужену структуру і численні кореневі волоски. Більш того, автори роботи виявили, що така архітектура коренів збереглася і у сучасних груп, споріднених вимерлим деревовидим плаунам, зокрема - у трав'янистих плаунів роду *Isoetes* (за Hetherington et al., 2016).



Реконструкція кореневої системи гігантських деревовидих плаунів, яка представляла собою сильно розгалужені підземні структури, що досягали в довжину 90 см (рис. А). І ці структури були покриті корневими волосками (рис. С і D) (за Hetherington et al., 2016).

**Особливості харчування деревовидих плаунів за умови низького рівня вуглекислого газу в атмосфері.** Більшість видів сучасних родин *Isoetaceae* (Quillworts) і деяких інших сучасних гідрофітів використовують незвичайний метаболічний шлях для фіксації вуглецю, який включає проникнення седиментарного вуглецю і збагачення CO<sub>2</sub> у внутрішньому газовому просторі (тобто, мають CO<sub>2</sub> концентруючий механізм). Цей механізм, споріднений водному САМ, характеризується морфологічними, фізіологічними і біохімічними адаптаціями для зниження фотореспіраторних втрат, для аерації коренів і для забезпечення високої швидкості росту в аноксихних, оліготрофних, стресових умовах навколишнього середовища.

Green W.A. (2010) у своїй роботі вказує на те, що деякі з найближчих родичів *Isoetaceae* були деревовидими плаунами, які були серед домінуючих таксонів Кам'яновугільних боліт в Карбоні і в Пермі приблизно 300 млн.р.т. Проведене автором дослідження свідчить про те, що морфологічні, екологічні та біохімічні дані підтверджують гіпотезу, згідно якої деревовиді плауни мали незвичайний метаболізм, а метаболізм, подібний *Isoetaceae* і переробляли біогеохімічно значну частину органічно зв'язаного вуглецю протягом періоду, що дорівнює приблизно 100 млн. років в пізньому Палеозої. За часом, період домінування рослин з таким типом метаболізму збігається з періодом аномального складу атмосферного повітря (висока концентрація кисню і низька концентрація вуглекислого газу).



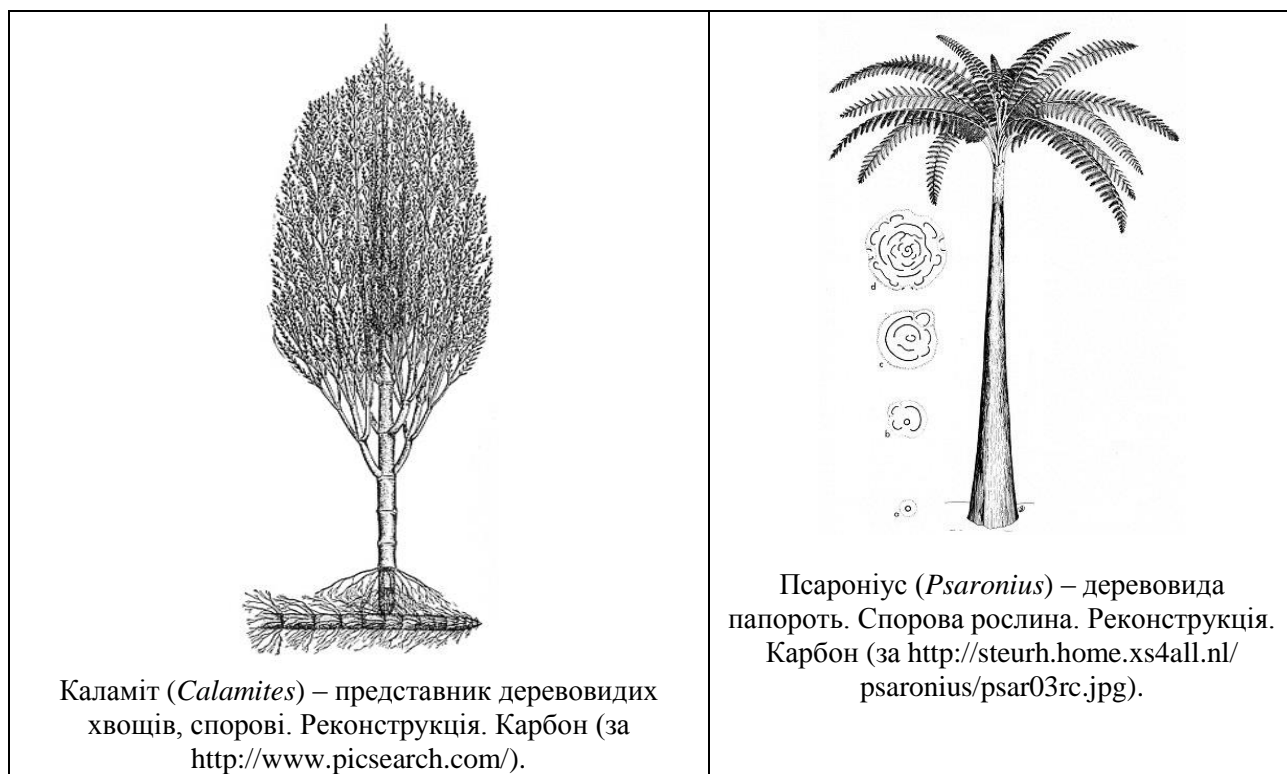
a - Концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі; де R<sub>CO<sub>2</sub></sub> - показник, що характеризує відносне перевищення концентрації вуглекислого газу в дану епоху порівняно з сучасним вмістом CO<sub>2</sub> в атмосферному повітрі; b - концентрація кисню в навколишньому середовищі, %; c - кількість видів плаунів (загальна і деревовидих форм). По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. Зверніть увагу на те, що деревовиді плауни були найбільш різноманітними в періоди високої концентрації кисню і низької концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі (за Green, 2010).

На сьогодні відомі три основні шляхи фотосинтезу: C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> і САМ. Автор роботи вважає, що можливо виділити і четвертий тип фотосинтезу, т.зв. САМ-подібний метаболізм, характерний для

фотосинтетичної фіксації вуглецю водними рослинами. Ці рослини мають аеренхіму - внутрішній газовий простір, що зв'язує підземні та фотосинтезуючі органи і забезпечує транспорт кисню від листя до коренів, а вуглекислого газу – від коренів до листя. При цьому джерелом вуглекислого газу є вуглець органічних залишків седиментів, які розщеплюються кислотами та ферментами, що виділяють до навколишнього середовища корені цих рослин. Green W.A. (2010) вперше показав, що достатньо вірогідним є те, що Карбонові деревовиді плавуни використовували саме таку стратегію, яка дозволила їм в умовах низької концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері вирости до 30 м і вище.

**\*NB! Причини відсутності ефекту фотореспірації в Карбових екосистемах.** Основний фермент, задіяний в процесі фотосинтезу - RUBISCO. Цей фермент забезпечує первинну фіксацію CO<sub>2</sub>. Відомо, що робота цього ферменту залежить і від концентрації кисню в навколишньому середовищі, і від концентрації вуглекислого газу. Зокрема, висока концентрація кисню призводить не до фотосинтезу, а до фотореспірації, тобто фотосинтез при цьому інгібується.

В своїй роботі, Beerling D.J. і Berner R.A. (2000), використовуючи модель наземного вуглецевого циклу, оцінили ефект зростання концентрації кисню з 21% до 35% на біопродуктивність наземної біосфери. Автори показали, що зростання концентрації кисню з 21% до 35% протягом Карбона повинно було редукувати глобальну наземну первинну біопродукцію на 20%. Але, оскільки рівень вуглекислого газу був досить високим (0,06% порівняно з 0,03% сьогодні), то інгібування біосинтезу внаслідок ефекту фотореспірації не було.



**\*NB! Особливості деревовидої життєвої форми раних папоротей.** В роботі J. Galtier і F.M. Hueber (2001) описані фосилії однієї з перших деревовидих папоротей (ранній Карбон, середній Турнасій), у якій поєднуються і дуже примітивні анатомічні характеристики, і ознаки деревовидої життєвої форми.

У цих рослин був псевдостовбур, що складався з повторюваних розгалужених систем дуже маленьких стовбурів. Саме такий стовбур став основою самої давньої з відомих деревовидих папоротей. Серед сучасних рослин - немає повного еквівалента Карбовим деревовидим папоротям. Ці деревовиді папороті мали два типи коренів, які взаємно доповнювали один одного за функціями: 1) велике коріння, що продукували стебла, з позитивним геотропізмом; вони забезпечували механічну підтримку і проникнення води з ґрунту; 2) маленьке коріння, що формувалось або на великих коренях, або на черешках листя - для абсорбції вологи усередині псевдостовбура.



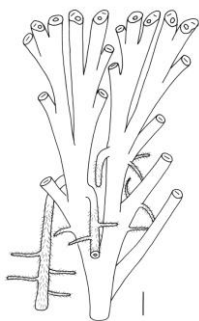
Деревоподібна життєва форма з'являлась неодноразово у різних ліній рослин. Конвергентно. Найдавніше з відомих дерев з сучасним типом деревної архітектури належить до середньо-Девонських відкладень прогімноспермів (progymnosperms), у якихі вперше з'явився біфасціальний камбій (Beck & Wight, 1988) і здатність продукувати велику кількість деревини, що підтримує стовбур, який розгалужується (як у сучасних хвойних).

А ось деревовиді папороті відомі тільки з Карбона (такі, як *Psaronius*). У них не було деревини, але їх стовбур з короною великого складного листа підтримувався мантиєю з адвентивних коренів (Morgan, 1959). Схожі ростові форми зустрічаються серед сучасних деревовидих папоротей у *Syatheaceae* і *Dicksoniaceae*.

Інші викопні папороті сформували несправжнє стебло зі сплечених стовбурів, черешків листя та коріння. Така структура була вперше описана Corda AJ (1845) у Крейдяної папороті *Tempskya*.

Автори даної статті повідомляють про знахідку найдавнішого зразка папоротей з групи *Zygopterid fern*, який також придбав деревоподібну життєву форму за рахунок формування псевдостовбура. Рослину, знайдену авторами даної статті, і рослину, описану Corda AJ (1845) розділяє 200 млн. років! Тобто - це дві неспоріднені групи папоротей, які незалежно одна від одної сформували аналогічну деревоподібну життєву форму. Механізм формування псевдостовбура у цих двох груп папоротей - подібний: від основного стовбура йдуть дихотомічно розгалужені стовбури, які підтримуються адвентивним корінням, що росте з численних гілок. У зрілої рослини псевдостовбур складається з більше ніж 60 осьових пагонів, що утворюють стовбур з постійним діаметром. Така організація показує значну конвергенцію з сучасними деревовидими папоротями в групі *Syatheaceae* і *Dicksoniaceae* (Mosbrugger, 1990).

У папороті, описаній авторами статті, простір між стовбурами займали кореневі волоски - індикатор високого рівня вологості всередині псевдостовбура. Це створювало комфортну екосистему всередині стовбура для деяких рослиноїдних тварин, чий численні копроліти були знайдені в пустотах псевдостовбура.



Реконструкція будови псевдостовбура однієї з найперших деревовидих папоротей, нижній Карбон, Туорнасій. На малюнку показана частина псевдостовбура, сформованого дихотомічно розгалуженими стволами 2, 3, 4 і т.н. порядків; від стовбурів вниз ростуть корені, від коренів і від стовбурів відходить також невелике коріння, що забезпечує сорбцію води всередині псевдостовбура (за Galtier & Hueber, 2001).

**Формування кам'яного вугілля і деградація деревини грибами.** При нестачі кисню в болоті - анаеробні бактерії перетворюють деревину, кору і листя дерев в торф. При цьому слід зазначити, що в ході своєї життєдіяльності анаеробні болотні бактерії виділяють кислоти, які є аутоінгібіторами їх власної життєдіяльності. Тому, в ході життєдіяльності анаеробних болотних бактерій не відбувається повного розщеплення рослинних залишків, а тільки лише їх оторфовування. При нашаруванні великих товщ торфу під тиском з нього віджимаються гази і вода, і поступово, торф перетворюється у вугілля.

Деревина є дуже стійкою до деградації завдяки присутності лігніну. На сьогоднішній день єдиними організмами, здатними руйнувати лігнін є гриби з групи Агарикоміцетів (*Agaricomycetes*), що викликають білу гниль (за Floudas et al., 2012). Ця група включає також нездатні до деградації лігніну гриби, які викликають буру гниль, і ектомікоризні види грибів. Floudas D. з колегами (2012) провели порівняльний аналіз геномів 31 гриба і зробили висновок про те, що лігнін-деградуючі пероксидази синтезують лінії грибів, які ведуть своє походження від загального предка всіх Агарикоміцетів. Згодом, ця лінія дала і гриби бурої гнилі, і ектомікоризні гриби, у яких, надалі, механізм деградації лігніну був втрачений.

Порівняння результатів методу молекулярного годинника і аналізу фосилій показало, що наприкінці Карбона поява у грибів механізму деградації лігніну збіглась в часі з різким

зниженням швидкості поховання дерев (оскільки зросла швидкість деградації деревини, то дерева руйнувались, а не утворювали кам'яне вугілля). \*NB! Ця гіпотеза дослідників є досить цікавою. Але, якщо є їжа, то, теоретично, завжди знайдеться організм, який буде її використовувати. Метод молекулярного годинника дозволяє встановити час появи сучасних грибів - декомпозиторів лігніну. Цілком можливо, що були групи інших декомпозиторів лігніну, які просто не дожили до наших днів.

Тривалий час загально визнаним вважався той факт, що причиною накопичення покладів вугілля в Карбоні був лаг-період між появою деревини в Девоні і появою агарикових грибів-деструкторів деревини наприкінці Карбона (*Agaricomycetes fungi*). Однак, Nelsen M.P. з колегами (2016) в своєму дослідженні на підставі філогеномних, геохімічних, палеонтологічних і стратиграфічних даних спростували цю гіпотезу і показали, що, по-видимому, лігнін-деградуючі агарикові гриби з'явилися до Кам'яновугільного періоду і що деградація лігніну ніколи не обмежувалась тільки агариковими грибами і їх пероксидазами класу II, оскільки модифікації лігнінів здатні здійснювати і інші лінії грибів і бактерій через інші ферментні механізми. Більше того, велика частина кам'яновугільних горизонтів Карбонів періоду представлена нелігніфікованою перидермою плаунів.



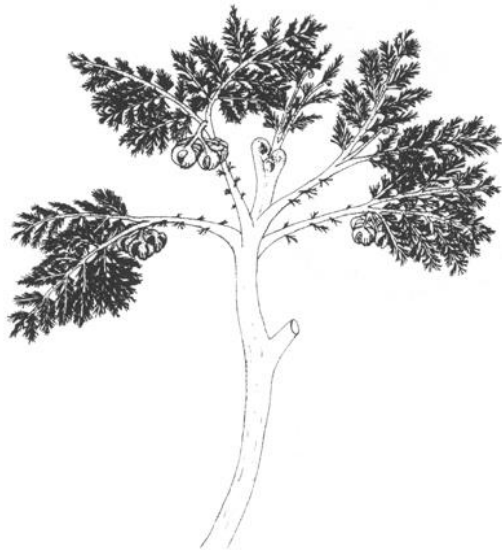
А - Сучасна деревина зі слідами руйнування, викликаними білою гниллю. 1 бар = 5 мм; В - верхньо-Девонські фосилізовані зразки деревини *Callixylon newberryi*, що показують сліди розкладання деревини грибами (зліва від стрілки), 1 бар = 1 см; С - поздовжній тонкий зріз деревини *Callixylon newberryi* з асоційованими з деревиною гіфами грибів, 1 бар = 25 мкм (за Nelsen et al., 2016).

Крім того, проведені дослідження показали, що швидкість накопичення вугілля була однаковою при переході від одного типу флор до іншого, тобто при переході від бідних лігніном плаунів до багатих лігніном папоротей і насінневих рослин. Автори роботи дійшли висновку, що біохімічний склад рослин не впливав на швидкість накопичення кам'яного вугілля. Проведений аналіз фосилій виявив повсюдну деструкцію органічних залишків, експонованих субаерально і формування вугілля за відповідних умов оточуючого середовища. Т.ч., причиною накопичення Палеозойського вугілля були вологі і теплі тропічні умови, а не відсутність специфічних організмів-деструкторів деревини (за Nelsen et al., 2016).

\*NB! Вважається, що одеревіння - вимагало високої концентрації кисню в доквіллі. Але це ствердження є досить сумнівним.

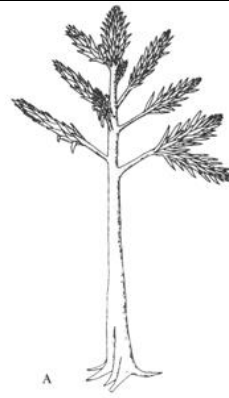
**Поширення насінних рослин було спровоковано посухами.** З середини Карбона в приполярних широтах почалось формування покривного зледеніння, посилювалась посушливість клімату. При цьому в помірній кліматичній зоні почалось розповсюдження голонасінних рослин. Зокрема, поширення набули ліси з кордаїтових дерев - т.зв. кордаїтова тайга. Ці дерева досягали висоти 20 м, мали річні кільця наростання і сезонне опадання листя.

Причиною поширення голонасінних рослин стала посушливість клімату: у насінних рослин, на відміну від спорових, зародок захищений від швидкого висихання насінневими оболонками. Слід зазначити, що голонасінні рослини вперше з'явилися в екваторіальній зоні ще в Девонському періоді. Але, поширення вони отримали саме в помірних широтах, і саме в Карбоні (оскільки завдяки появі насіння - вони не боялись посухи).



Діплоптерідіум (*Diplopteridium*) - насіннева папороть. Реконструкція. Карбон.

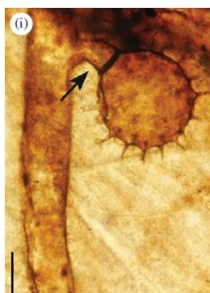
NB: Скам'янілі листя деревовидих папоротей використовують для аналізу розподілу продихів і опосередкованого встановлення рівня насиченості атмосфери CO<sub>2</sub> в Карбоні (за <http://www.ammonit.ru/>).



Кордаїти - хвойні дерева. Карбон. У пізньому Карбоні в помірних широтах ці дерева формували листопадні ліси - кордаїтову тайгу (за <http://www.thegcr.org.uk/GIA/09/>).

\*NB! Strullu-Derrien C. з колегами (2010) проаналізували тонкі петрифіковані зрізи фосилій насінневої папороті *Lyginopteris oldhamia* (*Pteridospermales*) (Карбон, Пенсильваній, Великобританія) і виявили його зараженість паразитичним грибом ооміцетом (*Oomycetes*) з групи пероноспорових (*Peronosporomycetes*). Це - перше свідчення появи паразитизму у ооміцетів на насінневих папоротях.

Ооміцети - це мікроскопічні еукаріоти, сапрофіти і паразити рослин, тварин і грибів. Деякі види ооміцетів викликають серйозні захворювання (наприклад, фітофтора, *Phytophthora infestans*, яка викликає фітофтороз картоплі (Potato Blight), *Pythium* spp., та ін.). Згідно методу молекулярного годинника, розділення між ооміцетами і *Bacillariophyta* відбулось приблизно 936 млн.р.т. (1150-779 млн.р.т.). Найстаріші скам'янілості ооміцетів датуються приблизно 400 млн.р.т. Є скам'янілості Карбонові і Тріасові. Ооміцети також були описані всередині тканин Карбонового плауна *Lepidodendron* (Dotzler et al., 2008). Однак, автори попередніх робіт, виявляючи ооміцети в асоціації з рослинами більш схильні інтерпретувати їх як сапрофітів. Тоді як автори даного дослідження наполягають на паразитичному біотрофному харчуванні ооміцетів тканинами рослини-господаря (зокрема, насінневої папороті): авторами роботи були виявлені чіткі морфологічні ознаки паразитизму, що дозволяє їм стверджувати, що це перші з відомих доказів появи паразитизму у ооміцетів в пізньому Карбоні, приблизно 315 млн.р.т. Виявлений авторами паразитичний ооміцет є близьким родичем сучасних паразитичних ооміцетів з групи *Pythiales* (aceae) (за Strullu-Derrien C. et al., 2010).



В клітинах кортекса стовбура насінневої папороті *Lyginopteris oldhamia* виявлений паразитичний ооміцет *Combresomyces williamsonii*: зокрема, грибний оогоніум з антеридієм, що розвивається (вказано стрілкою). 1 бар = 35 мм (за Strullu-Derrien C. et al., 2010).

---

**Відповідь пізньо-Карбонових та ранньо-Пермських рослинних спільнот на зміни клімату.** Пізній Карбон і рання Пермь - це були епохи переходу від холодного гляціального до жаркого клімату. DiMichele W.A. з колегами (2001) досліджували відповідь рослинних угруповань даних епох на зміни клімату. Карбонові вологі екосистеми були представлені споровими рослинами. Посушливість клімату, яка посилювалась, призвела до того, що в екосистемах змінився домінуючий тип рослин - домінувати почали насінневі рослини: спочатку - в високих широтах, а потім на межі Карбон-Пермь - насінні рослини поширились до тропіків. Тривалий час рослинні угруповання мали дуже консервативну композицію. Однак, зміни в домінуючому типі вегетації відбулись досить швидко, що свідчить про існування певного порога, який було перейдено екосистемами. При цьому був короткий період існування спільнот рослин, до складу яких входили і вологолюбні, і посухостійкі рослини (за DiMichele et al., 2001).

**Розмноження бактеріальних матів на межі Карбон-Пермь на заході Аргентини.** Vuatois L.A. з колегами (2014) в депозитах західної Аргентини на кордоні Карбон-Пермь було виявлено анахронічне розмноження бактеріальних матів і зникнення фосилій еукаріотичних організмів. При цьому на межі Карбон-Пермь на сусідніх з західною Аргентиною територіях були виявлені гляціальні депозити: в східній Аргентині, Бразилії, Південній Африці та Антарктиді. Однак, на території західної Аргентини гляціальні депозити в дану епоху знайдені не були. При цьому аналіз седиментів на території західної Аргентини показав умови трансгресії океану, спровокованої дегляціацією (т.зв. Stephanian-Asselian transgression). Автори дослідження припускають, що вивільнення талих вод в ході фінальної дегляціації Гондвани могло негативно вплинути на мілководні моря Гондвани, опріснити їх і викликати загибель мешканців цих морів. При цьому екологічні ніші, що звільнились від еукаріот, були зайняті мікробними матами, які створили екосистеми, подібні Докембрійським (за Vuatois et al., 2013).

#### **Література:**

- Хаин В.Е., Короновский Н.В., Ясаманов Н.А. Историческая геология: Учебник. – М.: МГУ, 1997. – 448 с.: ил.
- Alroy J., Marshall C.R., Bambach R.K., et al., Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification // PNAS. – 2001. – Vol. 98(11). – P. 6261 – 6266.
- Anderson J.S., Smithson T., Mansky C.F., Meyer T., Clack J. A Diverse tetrapod fauna at the base of 'Romer's Gap' // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(4):e0125446. doi: 10.1371/journal.pone.0125446.
- Angielczyk K.D., Schmitz L. Nocturnality in synapsids predates the origin of mammals by over 100 million years // Proc. Biol. Sci. – 2014. – Vol. 281(1793). pii: 20141642. doi: 10.1098/rspb.2014.1642.
- Beck C.B., Wight D.C. Progymnosperms. In Origin and evolution of gymnosperms (ed. C.B. Beck). New York: Columbia University Press. 1988. 1 - 84 pp.
- Beerling D.J. Low atmospheric CO<sub>2</sub> levels during the Permo-Carboniferous glaciation inferred from fossil lycopsids // PNAS. – 2002. – Vol. 99 (20). – P. 12567–12571.
- Beerling D.J., Berner R.A. Impact of a Permo-Carboniferous high O<sub>2</sub> event on the terrestrial carbon cycle // PNAS. – 2000. – Vol. 97(23). – P. 12428–12432.
- 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.
- Bethoux O. The earliest beetle identified // Journal of Paleontology. - 2009. - Vol. 83, no. 6. - P. 931 - 937. doi=10.1666/08-158.1.
- Bishop P.J., Walmsley C.W., Phillips M.J., Quayle M.R., Boisvert C.A., McHenry C.R. Oldest pathology in a tetrapod bone illuminates the origin of terrestrial vertebrates // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(5):e0125723. doi: 10.1371/journal.pone.0125723.
- Brocklehurst N., Ruta M., Müller J., Fröbisch J. Elevated extinction rates as a trigger for diversification rate shifts: early amniotes as a case study // Sci. Rep. – 2015. – Vol. 5:17104. doi: 10.1038/srep17104.

- Buatois L.A., Netto R.G., Gabriela Mángano M., Carmona N.B. Global deglaciation and the re-appearance of microbial matground-dominated ecosystems in the late Paleozoic of Gondwana // *Geobiology*. – 2013. – Vol. 11(4). – P. 307 – 317. doi: 10.1111/gbi.12038.
- Christensen C.B., Lauridsen H., Christensen-Dalsgaard J., Pedersen M., Madsen P.T. Better than fish on land? Hearing across metamorphosis in salamanders // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1802). pii: 20141943. doi: 10.1098/rspb.2014.1943.
- Clapham M.E., Karr J.A. Environmental and biotic controls on the evolutionary history of insect body size // *PNAS*. – 2012. – Vol. 109(27). – P. 10927 – 10930.
- Corda A.J. *Flora protogaea – Beitrage zur Flora der Vorwelt*. Berlin: Calvary. 1845.
- Crowley T.J., Berner R.A. *Science*. – 2001. – Vol. 292. – P. 870 – 872.
- DiMichele W.A., Pfefferkorn H.W., Gastaldo R.A. Responce of late Carboniferous and early Permian plant communities to climate change // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* - 2001. – Vol. 29. – P. 461 – 487.
- Dotzler N., Krings M., Agerer R., Galtier J., Taylor T.N. *Combresomyces cornifer* gen. sp. nov., an endophytic *Peronosporomycete* in *Lepidodendron* from the Carboniferous of central France // *Mycol. Res.* – 2008. – Vol. 112. – P. 1107 – 1114.
- Ekart D., Cerling T.R., Montanez I.P., Tabor N.J. *Am. J. Sci.* – 1999. – Vol. 299. – P. 805 – 827.
- Floudas D., Binder M., Riley R., Barry K., Blanchette R.A., et al. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes // *Science*. – 2012. – Vol. 336(6089). – P. 1715 – 1719. doi: 10.1126/science.1221748.
- Frakes L.A., Francis J.E. *Nature (London)*. – 1988. – Vol. 333. – P. 547 – 549.
- Fröbisch N.B., Bickelmann C., Olori J.C., Witzmann F. Deep-time evolution of regeneration and preaxial polarity in tetrapod limb development // *Nature*. – 2015. – Vol. 527(7577):231-4. doi: 10.1038/nature15397.
- Galtier J., Hueber F.M. How early ferns became trees // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 2001. – Vol. 268. – P. 1955 – 1957.
- Ghosh P., Ghosh P., Bhattacharya S.K. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* – Vol. 170. – 2001. – P. 219 – 236.
- Green W.A. The function of the aerenchyma in arborescent lycopsids: evidence of an unfamiliar metabolic strategy // *Proc. R. Soc. B.* – 2010. – Vol. 277. – P. 2257 – 2267.
- Haug J.T., Haug C., Garwood R.J. Evolution of insect wings and development - new details from Palaeozoic nymphs // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* – 2016. – Vol. 91(1). – P. 53 - 69. doi: 10.1111/brv.12159.
- Haug J.T., Mayer G., Haug C., Briggs D.E. A Carboniferous non-onychophoran lobopodian reveals long-term survival of a Cambrian morphotype // *Curr. Biol.* – 2012. – Vol. 22(18). – P. 1673 - 1675. doi: 10.1016/j.cub.2012.06.066.
- Hetherington A.J., Berry C.M., Dolan L. Networks of highly branched stigmarian rootlets developed on the first giant trees // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2016. pii: 201514427. <http://palaeos.com>.
- Isbell J.L., Henry L.C., Gulbranson E.L., Limarino C.O., Fraiser M.L., Koch Z.J., Ciccioli P.L., Dineen A.A. Evaluation of glacial paradoxes during the late Paleozoic ice age using the concept of the equilibrium line altitude (ELA) as a control on glaciation // *Gondwana Research*. – 2012. – Vol. 22. – P. 1 – 19.
- Janis C.M., Devlin K., Warren D.E., Witzmann F. Dermal bone in early tetrapods: a palaeophysiological hypothesis of adaptation for terrestrial acidosis // *Proc. R. Soc. B.* – 2012. – Vol. 279. – P. 3035 – 3040.
- Kluge N.J. Larval/pupal leg transformation and a new diagnosis for the taxon *Metabola* Burmeister 1832 = *Oligoneoptera* Martynov 1923. // *Russian Entomological Journal* – 2004. – Vol. 13(4). – P. 189 – 229.
- Krings M., Taylor T.N., Taylor E.L., Dotzler N., Walker C. Arbuscular mycorrhizal-like fungi in Carboniferous arborescent lycopsids // *New Phytologist*. – 2011. – Vol. 191. – P. 311 – 314.
- Legendre F., Nel A., Svenson G.J., Robillard T., Pellens R., Grandcolas P. Phylogeny of *Dictyoptera*: dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence // *PLoS One*. – 2015. – Vol. 10(7):e0130127. doi: 10.1371/journal.pone.0130127.
- Li Z.X., Powell C.M. An outline of the palaeogeographic evolution of the Austral-Asian region since the beginning of the Neoproterozoic // *Earth-Science Reviews*/ - 2001. – Vol. 53. – P. 237 – 277.
- Lo N., Bandi C., Watanabe H., Nalepa C., Beninati T. Evidence for cocladogenesis between diverse dictyopteran lineages and their intracellular endosymbionts // *Mol. Biol. Evol.* – 2003. – Vol. 20(6). – P. 907 – 913.



- McCoy V.E., Saupe E.E., Lamsdell J.C., Tarhan L.G., McMahon S., et al. The 'Tully monster' is a vertebrate // *Nature*. – 2016. – Vol. 532(7600). – P. 496 - 499. doi: 10.1038/nature16992.
- Modesto S.P., Scott D.M., MacDougall M.J., Sues H.D., Evans D.C., Reisz R.R. The oldest parareptile and the early diversification of reptiles // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1801):20141912. doi: 10.1098/rspb.2014.1912.
- Mora C.I., Driese S.G., Colarusso L.A. *Science*. – 1996. – Vol. 271. – P. 1105 – 1107.
- Morgan J. The morphology and anatomy of American species of the genus *Psaronius* // *Illinois Biol. Monogr.* – 1959. – Vol. 27. – P. 1 – 108.
- Mosbrugger V. The tree habit in land plants. *Lecture Notes in Earth Science*. Berlin: Springer. 1990. No. 28. pp. 1 – 161.
- Mosher D. Modern beetles predate dinosaurs // *Live Science*. - 2007.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokop J., Steyer J.S. The earliest holometabolous insect from the Carboniferous: a "crucial" innovation with delayed success (Insecta Protomeropina Protomeropidae) // *Annales de la Societe Entomologique de France*. – 2007. – Vol. 43(3). – P. 349 – 355.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokin A.A., Bourgoin T., et al. The earliest known holometabolous insects // *Nature*. – 2013. – Vol. 503(7475). – p. 257 - 261. doi: 10.1038/nature12629.
- Nelsen M.P., DiMichele W.A., Peters S.E., Boyce C.K. Delayed fungal evolution did not cause the Paleozoic peak in coal production // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2016. – Vol. 113(9):2442-7. doi: 10.1073/pnas.1517943113.
- Nogueira A.F., Costa C.M., Lorena J., Moreira R.N., Frota-Lima G.N., et al. Tetrapod limb and sarcopterygian fin regeneration share a core genetic programme // *Nat. Commun.* – 2016. – Vol. 7:13364. doi: 10.1038/ncomms13364.
- Reisz R.R. Origin of dental occlusion in tetrapods: signal for terrestrial vertebrate evolution? // *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)*. – 2006. – Vol. 306B. – P. 261 – 277.
- Royer D.L., Berner R.A., Beerling D.J. *Earth Sci. Rev.* – 2001. – Vol. 54. – P. 349 – 392.
- Sallan L. Fish 'tails' result from outgrowth and reduction of two separate ancestral tails // *Curr. Biol.* – 2016. – Vol. 26(23):R1224-R1225. doi: 10.1016/j.cub.2016.10.036.
- Sallan L., Galimberti A.K. Body-size reduction in vertebrates following the end-Devonian mass extinction // *Science*. – 2015. – Vol. 350(6262). – P. 812 - 815. doi: 10.1126/science.aac7373.
- Selden P.A., Corronca J.A., Hunicken M.A. The true identity of the supposed giant fossil spider *Megarachne* // *Biol. Lett.* – 2005. – Vol. 1. – P. 44 – 48.
- Smithson T.R., Wood S.P., Marshall J.E.A., Clack J.A. Earliest Carboniferous tetrapod and arthropod faunas from Scotland populate Romer's Gap // *PNAS*. – 2012. – Vol. 109(12). – P. 4532 – 4537.
- Strullu-Derrien C., Kenrick P., Rioult J.P., Strullu D.G. Evidence of parasitic *Oomycetes* (*Peronosporomycetes*) infecting the stem cortex of the Carboniferous seed fern *Lyginopteris oldhamia* // *Proc. R. Soc. B*. – 2011. – Vol. 278. – P. 675 – 680.
- Sues H.D., Reisz R.R. Origins and early evolution of herbivory in tetrapods // *Trends Ecol. Evol.* – 1998. – Vol. 13(4). – P. 141 - 145.
- Taber R.A., Trappe J.M. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in rhizomes, scale-like leaves, roots, and xylem of ginger // *Mycologia*. – 1982. – Vol. 74. – P. 156 – 161.
- Thézé J., Bézier A., Periquet G., Drezen J.M., Herniou E.A. Paleozoic origin of insect large dsDNA viruses // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2011. – Vol. 108(38). – P. 15931 - 15935. doi: 10.1073/pnas.1105580108.
- Verberk W.C.E.P., Bilton D.T. Can oxygen set thermal limits in an insect and drive gigantism? // *PLoS ONE*. – Vol. 6(7). – P. e22610.
- Zakon H.H., Jost M.C., Lu Y. Expansion of voltage-dependent Na<sup>+</sup> channel gene family in early tetrapods coincided with the emergence of terrestriality and increased brain complexity // *Mol. Biol. Evol.* – 2011. – Vol. 28(4). – P. 1415 - 1424. doi: 10.1093/molbev/msq325.