

Тема: Палеоекологія Ордовицького періода (488 – 443 млн.р.т.)

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

Стратиграфія Ордовицького періода (за Palaeos.com).

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

Розташування континентів в Ордовику (за Palaeos.com)

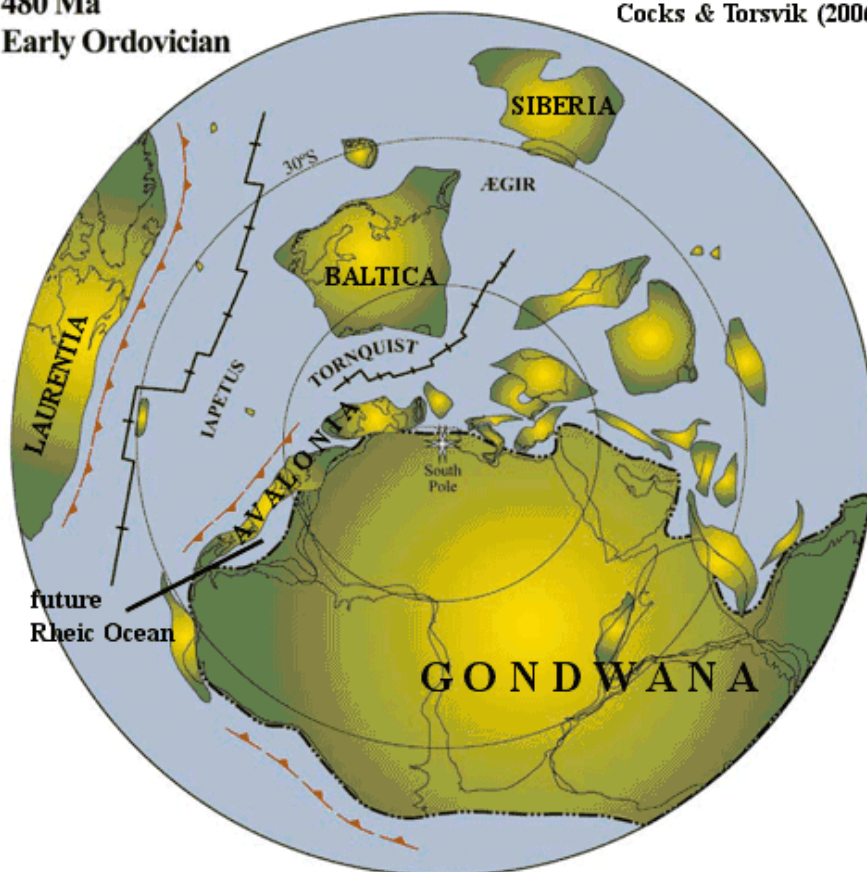
Карти розташування континентів в Ордовику, створені різними дослідницькими групами, є досить суперечливими.

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

В ранньому Ордовику Південна Європа, Африка, Індія, Південна Америка, Антарктида і Австралія входили до складу суперконтиненту Гондвана, який рухався вниз до Південного полюсу. Північна Америка розташовувалась на екваторі і була на 45⁰ за годинниковою стрілкою розвернена порівняно з її сьогодношньою орієнтацією. Західна і Центральна Європа були відокремлені від решти частини Євразії та були розвернені на 90⁰ проти годинникової стрілки порівняно з їх сьогодношньою орієнтацією і розташовувались в Південних тропіках.

Північна Америка повільно з'єднувалась з мікроконтинентом Балтикою (Балтика - це основа майбутньої Європи). Океан Япетус продовжував звужуватись внаслідок сходження Північної Америки та Балтики.

В середньому Ордовику Сибір, Гренландія, Казахстан не контактували ні з якими іншими континентами. Гондвана змістилась до Південного полюсу (територіально він співпадав із сучасною Західною Африкою). За одними даними - в середньому Ордовику на Південному полюсі вже була крижана шапка. А за іншими даними - такої шапки не було. Крім того, за останніми даними - Сибір перебувала на півдні від екватора (тоді як за попередніми картами - на північ від екватора) і на захід від Балтики.



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

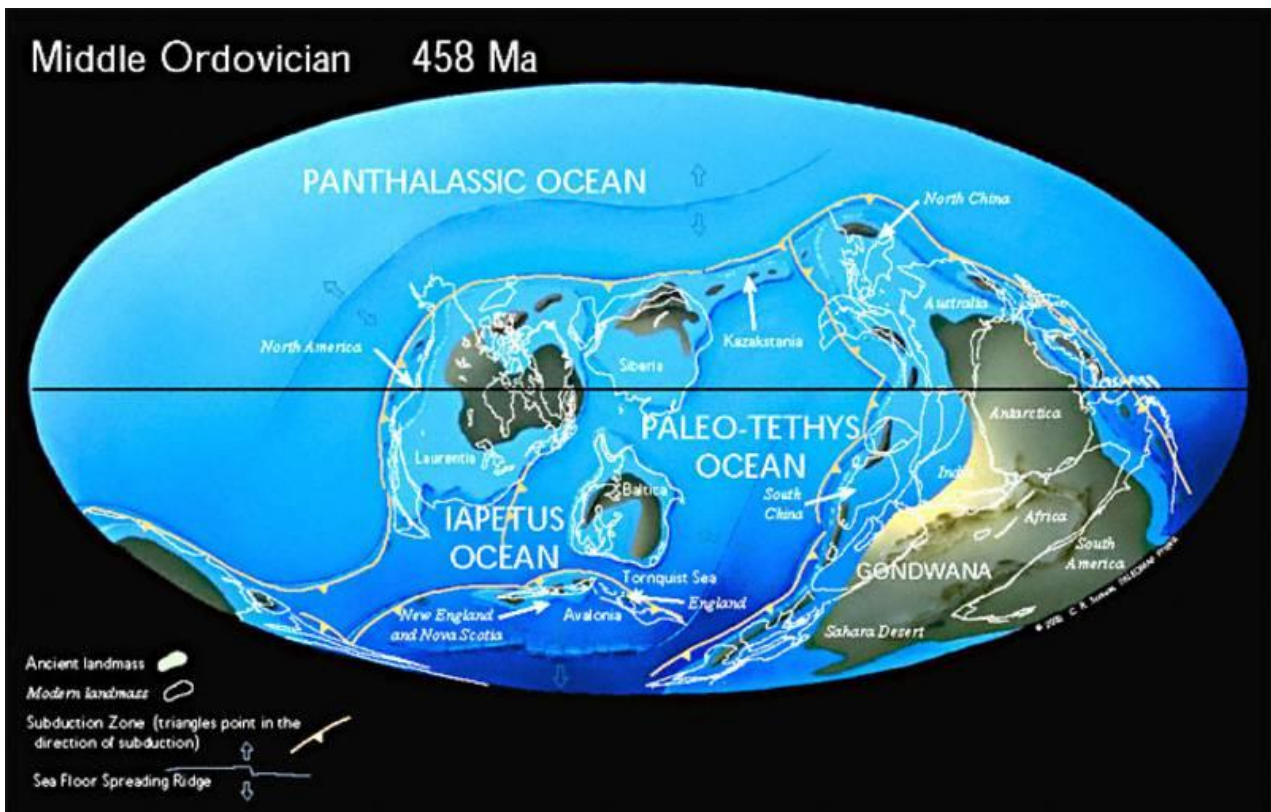
Материк Балтика складався зі Скандинавії і Європейської частини Росії. Протягом більшої частини Протерозою Балтика дрейфувала в західно - південно-західному напрямку. У середньому Ордовіку на півдні Балтика зіткнулась з кам'яною стінкою не далеко від Гондвани. Це зіткнення змінило напрямок руху Балтики на північно - північно-західне і розвернуло Балтику на 55° проти годинникової стрілки. Розвернення та перенаправлення руху сприяли тому, що Балтика почала рухатись на зближення з Лаврентією (Північною Америкою).

У Дапінгії (середній Ордовік, 472–468 млн.р.т.), на заході від Балтики, від північного краю Гондвани відокремився мікроконтинент Авалонія і почав рухатись на північ. Згодом, Авалонія приєдналась до східного узбережжя Лаврентії і до південного узбережжя Балтики, сформувавши т.зв. Марітимську провінцію Канади, Ньюфаундленд, південний схід Ірландії, південь Британії та частину Європи, що оточує сучасну Бельгію.

Між Західною Авалонією та Лаврентією повільно закривався океан Япетус. У той час, коли відповідні води між Східною Авалонією і Балтикою формували Торнквійський океан (Tornquist Ocean), новий басейн між Авалонією і Гондванною - став Рейським океаном.

Лаврентія, Сибір, Центральна і Північна Азія - дрейфували на північ в район екватора. Але, в Дапінгії ці континенти не просунулись значно на північ (крім Монголії). Південний полюс знаходився на території Алжиру. При цьому кратони Гондвани - Південна Америка, Африка, Арабія та Індія розташовувались на північ з протилежного боку Землі від Лаврентії, Авалонії і Балтики.

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



Розташування континентів в середньому Ордовіку, приблизно 458 млн.р.т.
(за http://www.rainer-olzem.de/fileadmin/_processed_/csm_458_66f1fc2b54.jpg).

В пізньому Ордовіку відбулась гранд колізія континентів: Балтика зіткнулась з Авалонією. Авалонія являла собою ланцюг територій, які відокремились від Гондвани в середньому Ордовіку. Рух Авалонії закрив океан Япетус і Торнквійський океан (Tornguit Sea). Це запустило Каледонську орогенію на півночі Англії.

Північна частина океана Япетус між Балтикою і Лаврентією закрилась наприкінці пізнього Ордовіку. Це посилює Акадську орогенію (Acadian Orogeny). У цей час почали формуватись Польща, Данмарк, Німеччина.

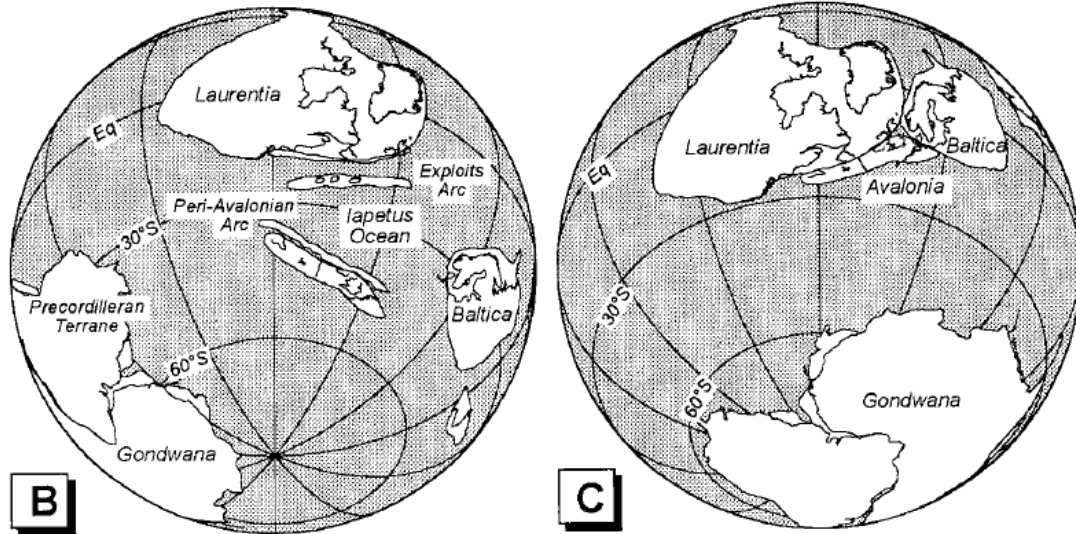
Колізія між західною Авалонією і Лаврентією та приєднання інших блоків Гондвани - продовжило Каледонські події в ранньому Девоні. Деякі з цих не-Авалонських фрагментів формують значну частину сучасної Європи. Частина таких фрагментів – зокрема, Арморіка, - також відколотись від Гондвани ще в середньому Ордовіку і приєднались до Балтики слідом за Авалонією. Арморіка включає частини Іспанії, Франції, Німеччини, Богемії, Боснії та інших країн Європи.

На південь від Лаврентії - розташовувалось південне Американське узбережжя Гондвани. Океанічна смуга між Лаврентією і Південною Америкою була вузькою, а деякі геологи навіть вважають, що ці континенти контактували в ранньому Ордовіку. Південний полюс знаходився на території сучасної Сахари.

У Катії (пізній Ордовік, 456-446 млн.р.т.) відбулось зіткнення Авалонії, Балтики та Лаврентії. На місці океану Япетус піднялись гори. Залишки цих гір сьогодні можливо знайти в Гренландії, Норвегії, Шотландії, Ірландії та на північному сході Північної Америки. Шотландія і Англія були з'єднані в окремий масив.

В Ордовіку тривав Каледонський цикл складчастості, який розпочався в Кембрійському періоді. На початку періоду спостерігалось посилення вулканізму, який супроводжувався значними викидами вулканічних газів. Однак, серед цих газів - частка вуглекислого газу, очевидно, була не значною, оскільки на кривих рівня CO₂ в цей період не реєструється значного зростання концентрації даного парникового газу.

Middle-Late Ordovician Late Ordovician - Early Silurian



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

Рівень моря в Ордовіку

Вулканогенне надходження до атмосфери великої кількості парів води після їх конденсації і осадження у вигляді опадів призвело до подальшого підйому рівня води: трансгресія моря становила +20% порівняно з рівнем води в Світовому океані наприкінці Кембрійського періоду, що сприяло формуванню на суші великої кількості мілководних морів, в яких інтенсивно розвивались живі організми.

*Флоїй (ранній Ордовік, 479-472 млн.р.т.) розпочався зі швидкого підйому рівня моря (морська трансгресія) по всій Землі. Ця морська трансгресія була пов'язана з сильною негативною екскурсією ізотопного показника вуглецю - на 2 проміле! - щонайменше в Північній Америці.

NB! В процесі фотосинтезу - рослини і бактерії переважно включають до своїх біохімічних циклів легкий ізотоп вуглецю-12. Якщо атмосферний вуглець зв'язаний в органічній речовині, і з якоїсь причини не рецикує - в атмосфері накопичується важкий ізотоп вуглецю-13. І рослини, які живуть в таку епоху - змушені включати у свої фотосинтетичні реакції важкий ізотоп вуглецю-13. У геогоризонтах це дає позитивну екскурсію показника ізотопного фракціонування вуглецю. А негативна екскурсія даного показника - реєструється в тому випадку, якщо багато збереженого біологічного вуглецю-12 несподівано рецикує і надходить до атмосфери.

Чому на початку Аренігію (Флоїй) мала місце негативна екскурсія показника ізотопного фракціонування вуглецю? Відомо, що природні викиди метану дають дуже легкий ізотопний склад вуглецю. Бактерії, які харчуються метаном, виділяють легкий CO₂ і у фотосинтезі бере участь переважно легкий вуглець-12, тому в седиментах даної епохи - реєструється негативна екскурсія даного показника. Вихід метану пов'язаний зі спредингом океанічного дна. Слід підкреслити, що аналогічні процеси відбувались в Апті-Альбі Крейдяного періоду (за Palaeos.com).

Наприкінці раннього Ордовіка рівень моря різко знизився. Але надалі у середньому – на початку пізнього Ордовіка рівень моря знову зріс до позначки +200 м порівняно з сучасним рівнем і майже на +150 м порівняно з регресією в ранньому Ордовіку. Причиною максимально високого в Палеозойській ері стояння океану в Ордовіку був інтенсивний спрединг океанічного дна і надходження ендегенної води в мегациклах евстатичних коливань рівня моря, пов'язаних з квазіциклами збирання-розбирання суперматериків. Зокрема, Ордовицький евстатичний максимум рівня моря був наслідком розколу суперматерика Мезогеї (Родинії). У пізньому Ордовіку посилювались тектонічні рухи земної

кори, що призвело до появи розломів і прогинів дна давніх океанів і, як наслідок, спровокувало зниження рівня води на 125 м.

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

Внаслідок падіння рівня води в океанах - обміліло та зникло багато мілководних морів, що стало одним з факторів масового вимирання видів живих організмів наприкінці Ордовіцького періоду. Іншою причиною зниження рівня моря в пізньому Ордовіку - було накопичення великих мас води в Африканських покривних льодовиках. Після їх танення в самому кінці Ордовіка – рівень води різко піднявся.

***Зменшення швидкості ерозії поверхні континентів в пізньому Ордовіку.** У верхньому Ордовіку співвідношення ізотопів стронцію в фосиліях морських організмів різко знижується.



Одна з можливих причин такого зниження - редуція пан-Африканського горотворення і зниження швидкості надходження радіоактивного ізотопу стронцію-87 в океани (Qing et al., 1998;

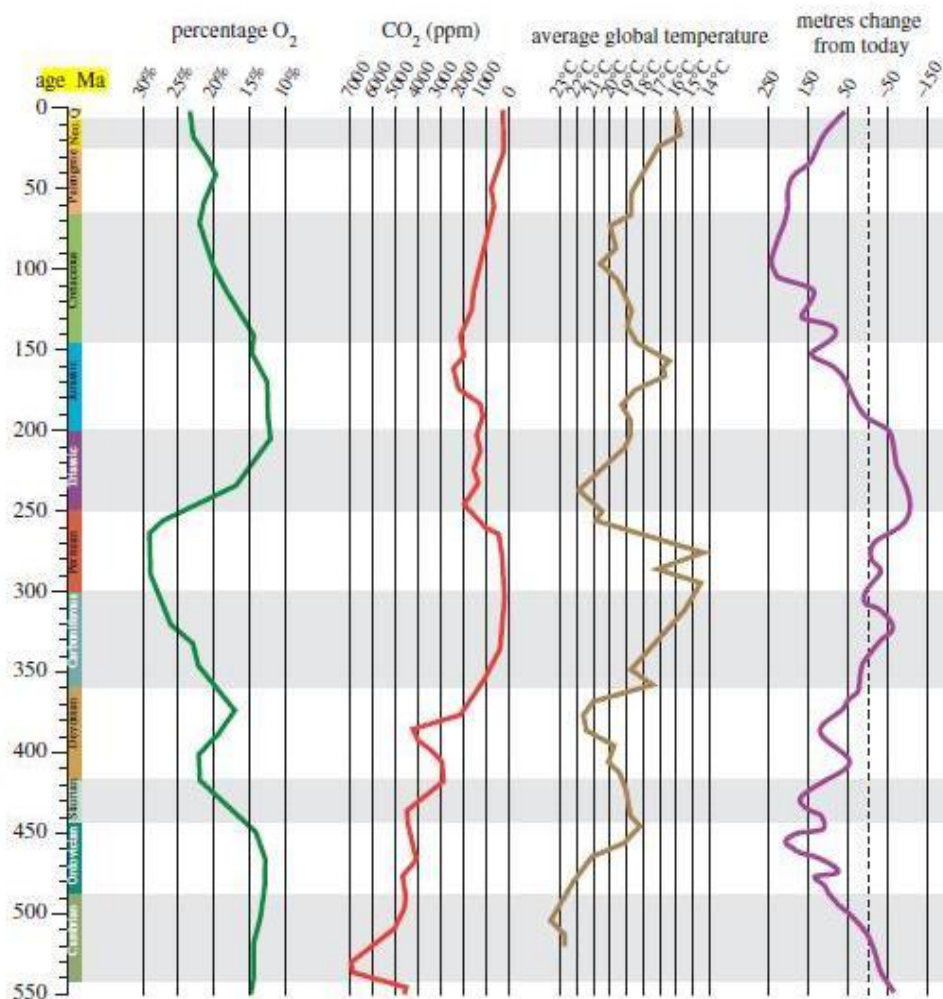
Shields et al., 2003). Крім того, Н. Qing з колегами (1998) і G. Shields з колегами (2003) припустили, що таке різке зниження співвідношення $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ є також результатом зниження швидкості ерозії континентів і зростанням швидкості обороту океанічних гідротермальних вод. Ці ж автори припускають, що велика трансгресія моря, виявлена для межі Даривілій - Сандбій (Haq & Schutter, 2008), призвела до підтоплення значних площ континентальних кратонів, що також могло редукувати надходження радіогенного стронцію в океани. Крім того, зростання площі океанічного дна в ході спредінга могло призвести до зростання надходження нерадіогенного стронцію в океани. Слід зазначити, що гіпотеза, запропонована G. Shields з колегами (2003), в подальшому була підтверджена в роботі S. Young з колегами (2009).

Клімат в Ордовицькому періоді

На початку Ордовіка температури навколишнього середовища були дуже високими. Але, поступове ослаблення вулканізму призвело до зниження в ранньому Ордовику температури навколишнього середовища від критично-високих значень - до значень, оптимальних для життєдіяльності організмів.

Крім того, в пізньому Ордовику, внаслідок посилення тектонічних рухів земної кори, материк Гондвана почав зміщуватись до Південного полюса. Це стало однією з причин зниження середніх температур на Землі (зокрема, температури води в океані знизилась, в середньому, з $+42^{\circ}\text{C}$ до $+30^{\circ}\text{C}$) і до формування кліматичної зональності на Землі.

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

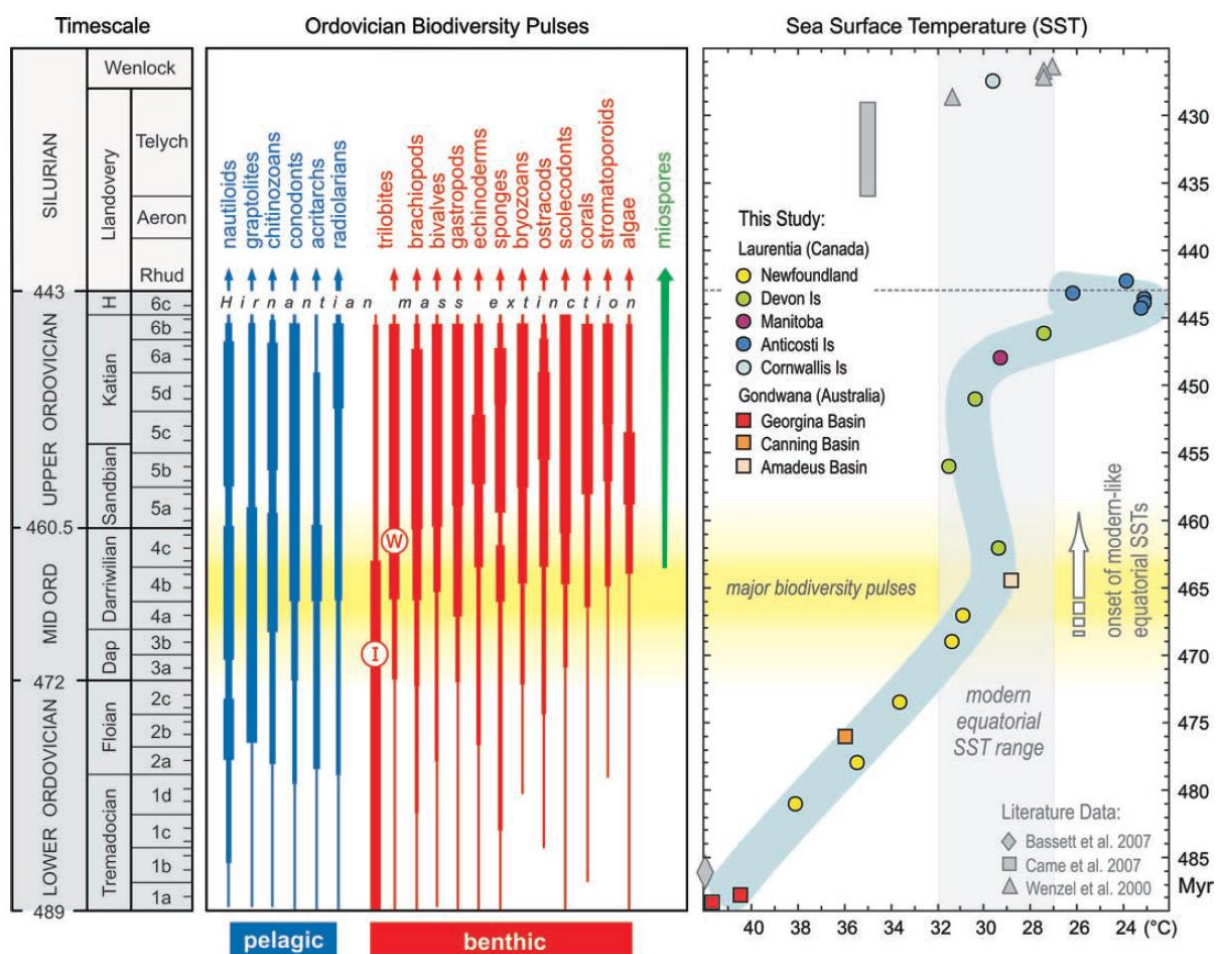


Графіки зміни в Фанерозої концентрації кисню, вуглекислого газу, середніх температур навколишнього середовища та рівня моря. Де: по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОХ – концентрація кисню, % (percentage O₂); концентрація вуглекислого газу, CO₂ (ppm); середні глобальні

температури, °C (average global temperature); рівень моря, порівняно з сучасними відмітками, м (metres change from today) (графіки наведено за Benton, 2010).

*J.A.Trotter з колегами (2008) на підставі аналізу ізотопів кисню в апатитах викопних Ордовицьких і Силурійських конодонтів реконструювали кліматичні умови у відповідні геологічні проміжки часу. Біогенні апатити - більш стійкі, ніж біогенні карбонати, тому, ізотопний аналіз викопних апатитів дозволив авторам роботи отримати більш реальну температурну криву, порівняно з кривими, побудованими іншими дослідниками на підставі результатів дослідження викопних біогенних карбонатів (зокрема, з температурним максимумом на початку Ордовицького періоду, що перевищує + 40°C).

Отримані J.A.Trotter з колегами (2008) дані свідчать про високі температури на початку Ордовику і про поступове зниження температур навколишнього середовища протягом раннього Ордовику до досягнення ними значення сучасних екваторіальних температур, які й підтримувались потім протягом середнього і пізнього Ордовику. Автори дослідження (Trotter et al., 2008) вважають, що саме завдяки зниженню супервисоких температур до оптимальних значень і стала можливою Ордовицька революція біорізноманіття.

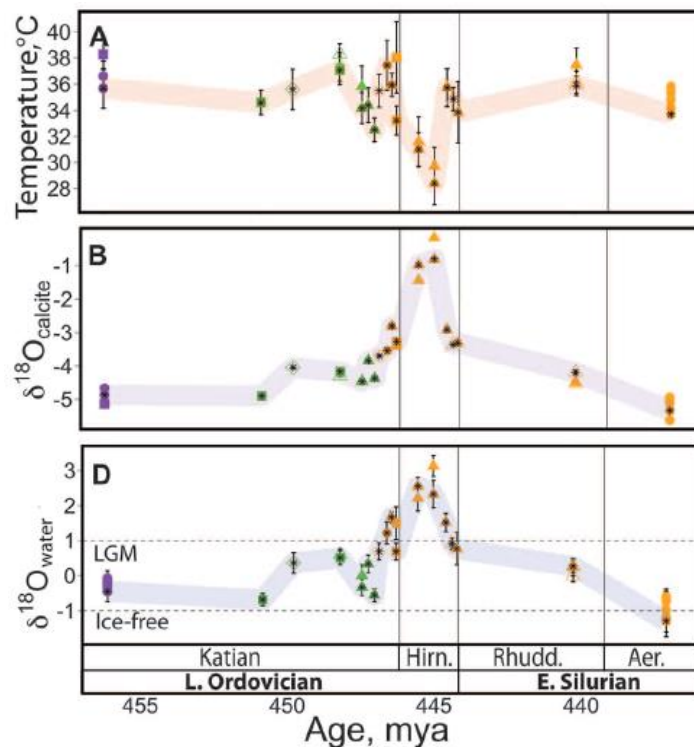


Крива температури поверхні моря в тропічній зоні в Ордовику - Силурі, отримана на підставі аналізу ізотопів кисню в апатитах викопних конодонтів відповідного геологічного віку. Де: Timescale - шкала геологічного часу, млн. років; Ordovician Biodiversity Pulses - сплеск Ордовицького біорізноманіття; Sea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

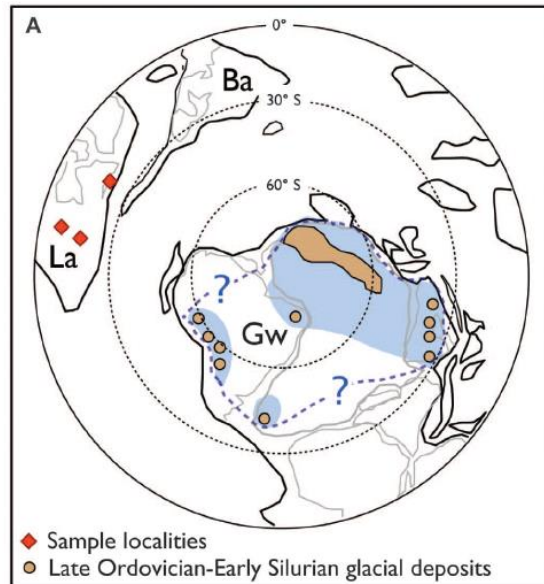
В пізньому Ордовику на півдні Гондвани почало формуватись покривне зледеніння - одне з найбільших в історії Землі, що, наряду зі зниженням рівня моря, також стало однією з причин масового вимирання видів наприкінці Ордовицького періоду. Пізньо-Ордовицьке

зледеніння включало кілька льодовикових епох і міжльодовиковій. Вважають, що саме в цей час сформувались нафтові поклади Північної Африки та Аравійського півострова, оскільки за умов масових вимирань біоти + високого тиску та гіпоксії внаслідок формування покривних льодовиків – відмерла органіка не розкладалась повністю, а формувала нафтові поклади.

Finnegan S. з колегами (2011) використовуючи класичний кисневий ізотопний палеотермометр і $\Delta 47$ -карбонатний ізотопний палеотермометр, встановили, що під час пізньо-Ордовицької – ранньо-Силурійської гляціації температура океану в тропіках становила $+32^{\circ}\text{C}$ $+37^{\circ}\text{C}$ за винятком короткочасного зниження температури на 5°C на пізньо-Ордовицькій стадії. Пік зниження температури збігся з максимумом поширення покривного зледеніння і з пізньо-Ордовицьким масовим вимиранням біоти. Отримані авторами дані (Finnegan et al., 2011) свідчать про те, що початкова гляціація Гондвани практично не супроводжувалась охолодженням тропічних морів - тропічні температури перевищували сучасні значення за винятком Хірнантського гляціального максимуму. Після завершення Хірнантської епохи різко потепліло, хоча значні товщі льодовиків зберігались ще кілька мільйонів років. Дані, отримані іншими авторами на підставі ізотопного аналізу кисню в апатитах викопних конодонтів (Trotter et al., 2008), дають менші значення палеотемператур. Однак, в своїй роботі Trotter J.A. з колегами (2008) виходили з припущення, що ізотопний склад Ордовицької води відповідає сучасному ізотопному складу води. Перевага $\Delta 47$ -карбонатного ізотопного палеотермометра, використаного в роботі Finnegan S. з колегами (2011), полягає в тому, що отримані за його допомогою значення палеотемператур не залежать від ізотопного складу води, в якій мешкали давні організми.



A - Середні значення поверхневої температури тропічних морів, реконструйовані на підставі значень показника $\Delta 47$ карбонатного ізотопного палеотермометра; B - динаміка показника ізотопного фракціонування кисню у викопних кальцитах, $\delta^{18}\text{O}_{\text{calcite}}$; D - значення показника ізотопного фракціонування кисню для води, $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ (пунктирна лінія вказує значення даного показника під час Плейстоценового гляціального максимуму і очікувані значення показника для міжльодовиків`я). Де: LGM - останній гляціальний максимум; ice-free - умови відсутності покривного зледеніння (за Finnegan et al., 2011).



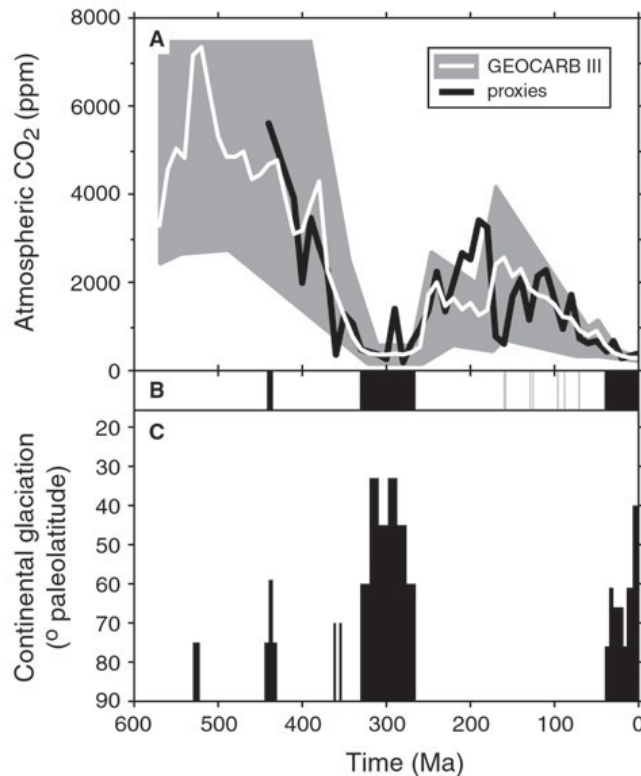
Реконструкція розташування континентів наприкінці Ордовицького періоду (вид з Південного полюса) Де: блакитна штриховка - вказує мінімальне поширення льодовиків; пунктирна лінія - зона максимального поширення льодовиків; GW - Гондвана; Ba - Балтика; La - Лаврентія; Late Ordovician - Early Silurian glacial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

Хірнантське зледеніння тривало всього кілька сотень тисяч років (Sutcliffe et al., 2000) протягом довгої ранньо-Палеозойської льодовикової ери (Page et al., 2007). Так, аналіз ізотопів кисню показав, що пізньо-Ордовицьке Хірнантське зледеніння тривало 500 тисяч років і за цей час було кілька льодовикових епох (до 5 циклів Міланковича). При цьому на південному полюсі зберігалась постійна льодовикова шапочка, яка розширювалась і стискалась в залежності від умов гляціалів та інтергляціалів. Вважають, що фактором, який запустив Хірнантську гляціацію, стали зміни в параметрах орбіти Землі (Armstrog et al, 2005; Clarc et al., 2009), а глобальною причиною зниження температур в Ордовику порівняно з Кембрієм стало зниження інтенсивності наземного вулканізму (McKenzie et al., 2016).

На думку Ghienne et al (2005), Хірнантська льодовикова епоха мала місце при високому рівні моря; Африка в цей час мала вигляд мілководних морів, ізольованих від великого океану, що порушило теплоперенос і мілководні моря замерзли. Але, подальше зростання рівня моря могло привести до відновлення теплообміну з океаном - і лід розтанув. У ранньому Силурі - океан пішов із Сахари.

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

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



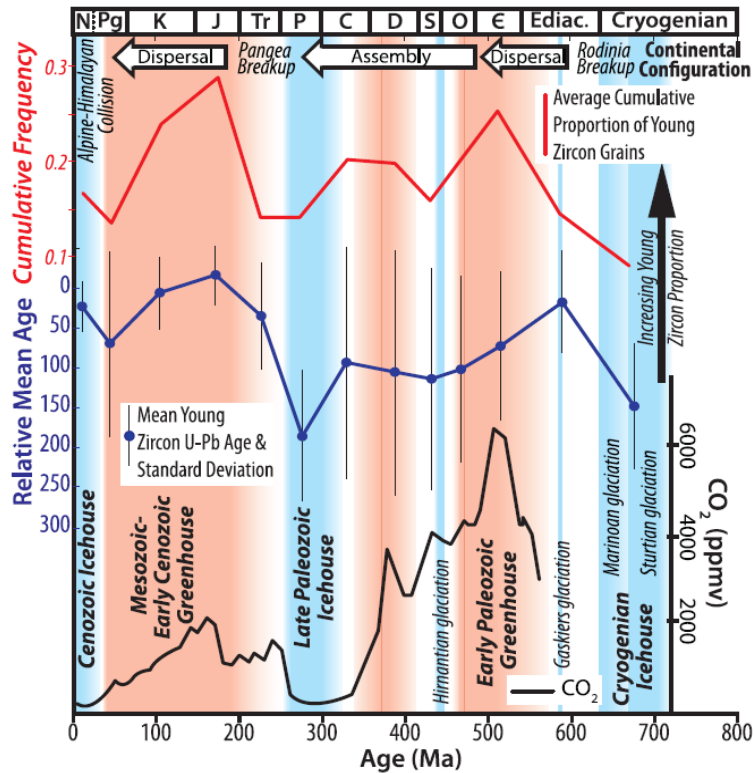
Реконструкція концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі в Фанерозої. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ₁ - концентрація вуглекислого газу в атмосфері, ppm (заштрихована площа на графіку вказує діапазон можливих відхилень значень); ОУ₂ - поширення континентальної гляціації, ° - градуси палеоширот (цитовано за Verneer, 2004 з посиланням на Royer et al., 2004).

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

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

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

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



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

Ордовицька революція біорізноманіття

Приблизно 470 млн.р.т. в середині Ордовика почався небувалий сплеск видоутворення, в ході якого кількість різних морських видів збільшилась в 3-100 разів. Диверсифікація - це процес збільшення таксономічної різноманітності організмів. Диверсифікація починається, як правило, при дестабілізації спільноти організмів або місця їх існування.

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

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

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

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

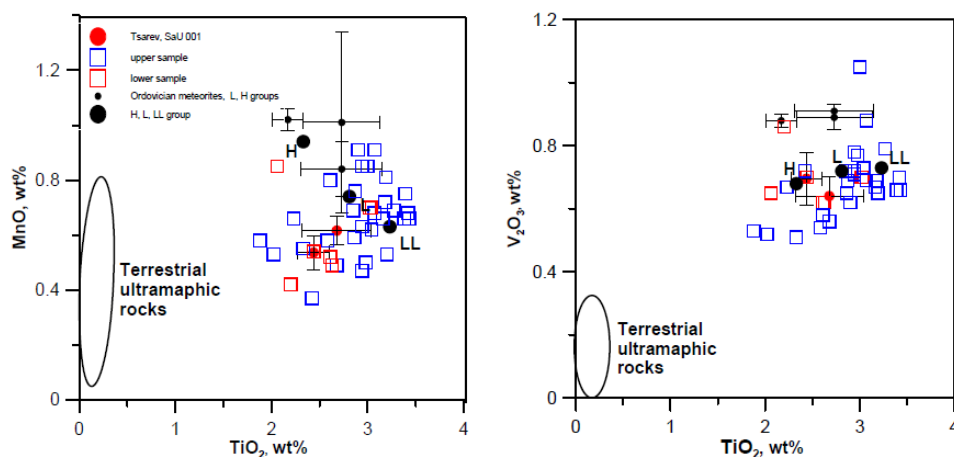
в) зменшення рівня моря на межі ранній-середній Ордовик, що призвело до географічної ізоляції організмів у мілководних морях і сприяло видоутворенню в цих локальних водоймах.

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

Таблиця. Кількість осмію і ренію в фосилізованих метеоритах і осадових породах (за Schmitz et al., 1997).

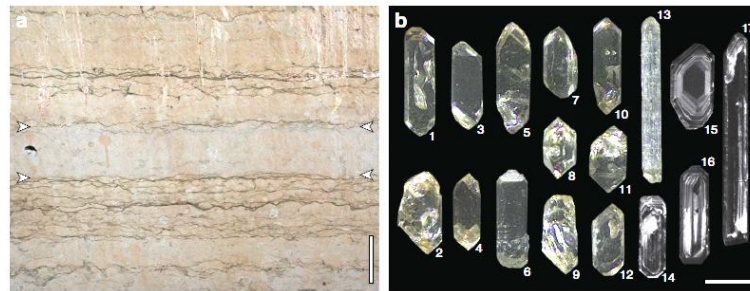
Зразки:	Кількість осмія, Os, нг/г	Кількість ренія, Re, нг/г
Фосилізовані метеорити	838 ± 8	$25,3 \pm 1,3$
Осадові породи	$0,0514 \pm 0,0054$	$0,0233 \pm 0,0012$

***Хроміти позаземного походження в депозитах середнього Ордовика.** У відкладеннях середнього Ордовика були знайдені значні кількості L-хондритів. Ці знахідки були інтерпретовані як результат різкого посилення потоку метеоритів на Землю, викликаного катастрофічним руйнуванням астероїда. Метод аргонного датування ^{40}Ar - ^{39}Ar L-хондритів показав, що руйнування L-хондритного астероїда сталось приблизно 470 ± 6 млн.р.т., а середньо-Ордовицьке метеоритне бомбардування Землі датується приблизно $467,3 \pm 1,6$ млн.р.т. Дослідження, проведені Korochantsev A.V. з колегами (2009), показали ідентичність хімічної композиції хромітів середньо-Ордовицького віку у відкладеннях Росії і в депозитах Швеції і відмінність їх хімічного складу від композиції земних ультрамафічних порід. Автори роботи підкреслюють глобальний характер виявленого феномена появи позаземних хромітів в депозитах середнього Ордовика (за Korochantsev et al., 2009).

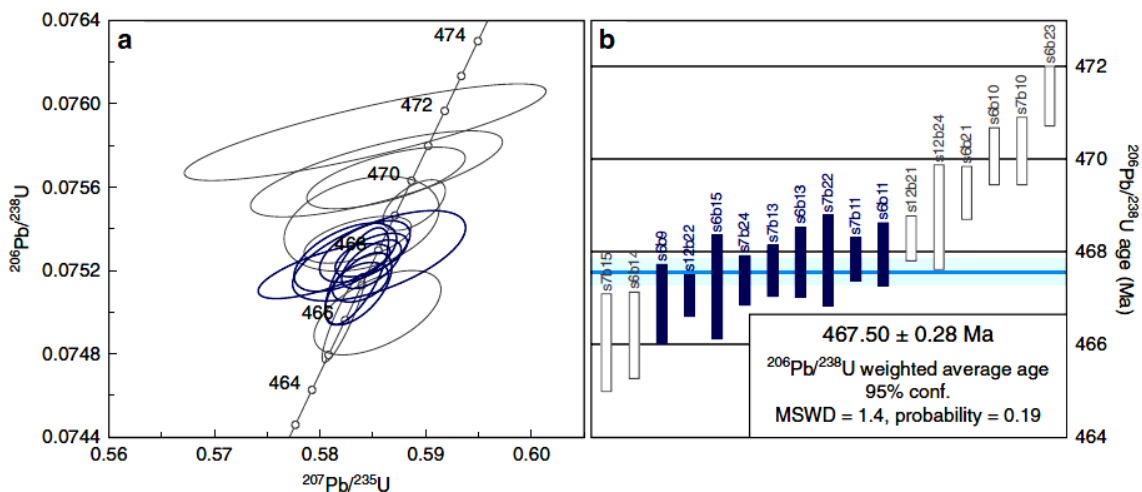


Хімічна композиція хромітів з Ордовицьких відкладень на території Росії і Швеції в порівнянні з хімічною композицією наземних ультрамафічних порід (за Korochantsev et al., 2009).

Ордовицька революція біорізноманіття не була запущена масованим падінням на Землю радіоактивних метеоритів-хондритів. Катастрофічне руйнування L-хондритного батьківського тіла в астероїдному поясі приблизно 470 млн.р.т. призвело до пролонгованого бомбардування поверхні Землі осколками зруйнованого астероїда. Тривалий час ініціацію середньо-Ордовицької Революції Біорізноманіття пов'язували саме з масованим падінням на Землю радіоактивних метеоритів-хондритів. Однак, Lindskog A. з колегами (2017) на підставі результатів уран-свинцевого датування цирконів, встановили точний час початку масового падіння метеоритів-хондритів на Землю (NB! Зверніть увагу - отримані датування співпадають із розрахунками Kogochantsev et al., 2009): $467,50 \pm 0,28$ млн.р.т., тобто на 2,5 млн. років пізніше початку Революції Біорізноманіття. Таким чином, автори роботи стверджують, що в середньому Ордовіку масове падіння на Землю радіоактивних метеоритів-хондритів і початок Ордовицької революції біорізноманіття - це були дві незалежних події в історії Землі (за Lindskog et al., 2017).



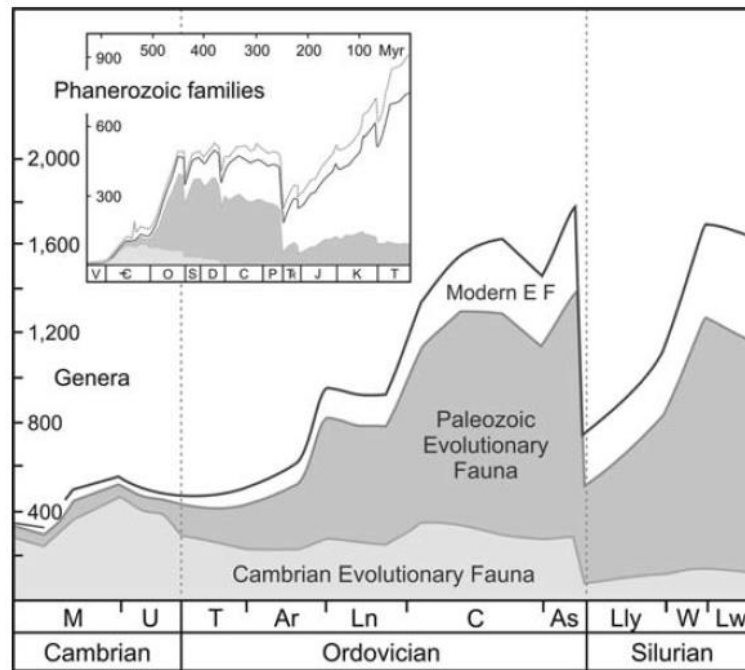
a - стрілками вказано геогоризонт відбору зразків цирконів для аналізу, 1 бар = 0,1 м; b - мінерали циркони, відібрані в геогоризонті масового падіння метеоритів-хондритів на території Швеції в середньому Ордовіку, 1 бар = 100 мкм. Аналіз ізотопів урану і свинцю в знайдених мінералах-цирконію дозволив встановити час початку масового падіння на Землю радіоактивних метеоритів-хондритів (за Lindskog et al., 2017).



Уран-свинцеве датування цирконів, відібраних в місцях масованого падіння метеоритів-хондритів, дозволило встановити, що падіння на Землю уламків батьківського астероїдного тіла почалося - $467,50 \pm 0,28$ млн.р.т., тобто на 2,5 млн. років пізніше початку Революції Біорізноманіття (за Lindskog et al., 2017).

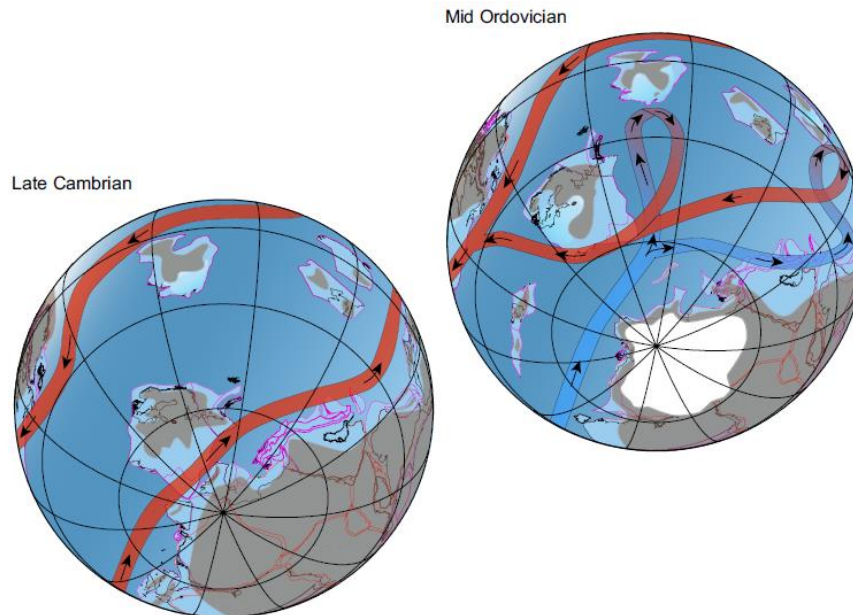
*NB! Велика Ордовицька подія біорізноманіття почалася близько 471 млн.р.т. і тривала протягом приблизно 25 мільйонів років. За цей період на планеті відбулося різке зростання числа видів морських і наземних організмів (цитовано за <https://lenta.ru/news/2017/01/25/gobe/>). І якщо метеоритне бомбардування протягом середнього Ордовіку і не було фактором, який ініціював Ордовицьку Революцію Біорізноманіття – то цілком можливо, що таке інтенсивне метеоритне бомбардування могло сприяти її продовженню протягом наступних майже 20 млн. років.

В ході Ордовицької революції біорізноманіття - швидкість появи нових родин і родів морських організмів зростає в 3-4 рази (див. рис. за Sepkoski, 1995).



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

***Середньо-Ордовицький сплеск диверсифікації був ініційований різким похолоданням і запуском конвеєра глибинних океанічних течій.** Т.з. Велика Ордовицька Подія Біорізноманіття (The Great Ordovician Bio Diversification Event, GOBE) - це найбільш швидке в Фанерозойській історії Землі збільшення біорізноманіття морських груп живих організмів. Що запустило цей сплеск диверсифікації? Одним з імовірних чинників є кліматичні зміни, в ході яких парникові умови змінились льодовиковою епохою. Тривалий час вважалось, що зледеніння Гондвани почалось в пізньому Ордовику. Проте, Rasmussen С.М. з колегами (2016) в своїй роботі вперше показали, що в середньому Ордовику мало місце несподіване різке похолодання з настанням льодовикової епохи, яку можна порівняти за магнітудою з Четвертинними гляціаціями. Автори дослідження показали, що ініціація цієї льодовикової епохи за часом збіглась з епохою сплеску диверсифікації морської біоти в середньому Ордовику. Автори дослідження припустили, що льодовикові умови збільшили градієнти широтних і глибинних температур в океанах і запустили конвеєр океанічних течій (Early Palaeozoic Great Ocean Conveyor Belt). Цей конвеєр забезпечив формування зон апвеллінга і таким чином, створив новий екопростір для первинних продуцентів органіки в океанах, що стало продуктивною основою Ордовицької морської революції біорізноманіття. Автори дослідження припустили, що зареєстроване в дану епоху зростання значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 ($\delta^{13}\text{C}$), відоме як Середньо-Дарревільська ізотопна екскурсія вуглецю (the Middle Darrivillian Isotopic Carbon Excursion, MDICE), відображає глобальну відповідь екосистем на зростання біопродуктивності (за Rasmussen et al., 2016). Однак, згідно з іншими даними - зростання даного показника швидше за все може відображати поліпшення оксигенації глибин океану внаслідок запуску океанічного конвеєра течій.



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

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

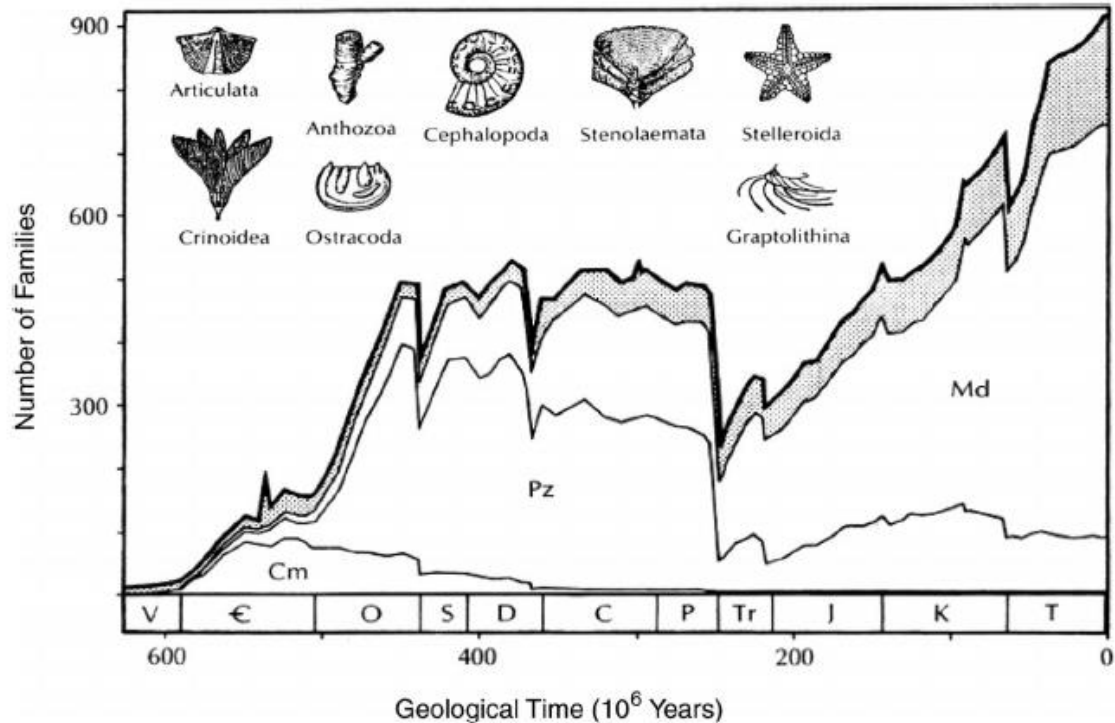
Ордовицька революція біорізноманіття – це самостійна подія, чи це - продовження Кембрійської революції? М. Droser і S. Finnegan (2003) припустили, що Ордовицька революція біорізноманіття може бути продовженням Кембрійського еволюційного вибуху. Однак, у авторів роботи на момент написання статті (2003) не було достатньо даних для однозначної відповіді на це питання.

Ще в 1979 році аналіз, проведений Sepkoski J. (1979), дозволив виявити на рівні родин протягом Ордовіка зростання біорізноманіття в 3 рази. При цьому, до кінця Ордовіка кількість родин вийшла на плато, яке проіснувало (за винятком інтервалів пізньо-Ордовицького і пізньо-Девонського вимирань, до кінця Пермського періоду (до пізньо-Пермської катастрофи).

Sepkoski J. (1981, 1984) запропонував виділити три морські еволюційні фауни - Кембрійську, Палеозойську і Сучасну. Кожна успішна фауна характеризується повільною швидкістю появи, але більш високою різноманітністю порівняно з попередньою фауною. При цьому класи в межах кожної фауни мають подібну історію диверсифікації та швидкість зміни (тобто швидкість появи і зникнення). Палеозойські фауни з'явилися ще на початку Кембрію. Однак, впродовж Кембрію панували Кембрійські еволюційні фауни. М'якотіла фауна Кембрію зникла з геологічного літопису наприкінці середнього Кембрію. Після цього почала домінувати Палеозойська еволюційна фауна (Sepkoski, 1979). Одна з причин зникнення Кембрійських фаун - масове вимирання організмів (Morris, 1989; Vambach et al., 2004). Хоча, за іншими даними, основна причина полягає в поганому збереженні м'яких тканин в геологічному літописі (Allison & Briggs, 1993). Р. Van Roy з колегами (2010) у

відкладеннях раннього Ордовіка знайшли скам'янілості різноманітної м'якотілої фауни на території сучасного Марокко. Ці скам'янілості - морфологічно подібні м'якотілій фауні Кембрію. Таким чином, Кембрійські еволюційні фауни, виявились не такими короткоіснуючими, як вважалося раніше (див. рис).

ORDOVICIAN RADIATION

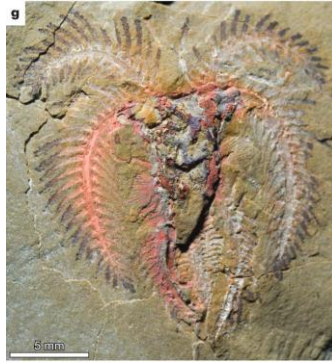


Зростання біологічного різноманіття в Фанерозої. Де: по осі ОУ - кількість родин морських організмів; по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; Cm - Кембрійська еволюційна фауна, Pz - Палеозойська еволюційна фауна, Md - Сучасна еволюційна фауна, V - Венд, E - Кембрій, O - Ордовік, S - Силур, D - Девон, C - Карбон, P - Пермь, Tr - Триас, J - Юра, K - Крейда, T - Третинний період (за Sepkoski, 1990).

В ході Ордовіцької революції біорізноманіття - швидкість диверсифікації морських таксонів була максимальною за всю історію Фанерозою. Біорізноманіття зросло в два рази на рівні порядків, в три рази на рівні родин і в чотири рази на рівні родів морських організмів. В результаті відбулось заміщення Кембрійських еволюційних фаун Палеозойськими еволюційними фаунами, які домінували в морях до пізньо-Пермського масового вимирання організмів. P. Van Roy з колегами (2010) вважають, що відсутність середньо-Кембрійських м'якотілих фаун у відкладеннях наступних періодів не пов'язана з вимиранням цих фаун і їх заміщенням Палеозойськими фаунами, а викликана поганим збереженням цих організмів у геогоризонтах (т.т. ці організми жили і пізніше Кембрію, але їх залишки погано збереглись до наших днів). Цікаво відзначити, що середньо-Кембрійська м'якотіла фауна була знайдена в приекваторіальних широтах, тоді як Ордовіцька м'якотіла фауна Кембрійської еволюційної групи була знайдена на території сучасного Марокко (Африка), який в Ордовіцькому періоді розташовувався на Південному полюсі. Дослідникам відома така екологічна закономірність: нові групи з'являються, як правило, в районі екватора, а потім витісняються новими групами в приполярні райони.

Таким чином, проведені авторами дослідження (Van Roy et al., 2010) показали, що середньо-Кембрійські еволюційні фауни відігравали важливу роль в різноманітті і в екологічній структурі глибинних морських співтовариств і після середини Кембрію. Як показали подальші дослідження інших вчених, багато представників Кембрійської еволюційної фауни дожили щонайменше до Девона (Ku`hl et al., 2008, 2009; Friend et al., 2002). В цілому, всі ці роботи свідчать про те, що не було різкого розмежування між

Кембрійськими і Палеозойськими еволюційними фаунами. І, таким чином, не було драматичної зміни фаун наприкінці Кембрію.



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

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

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

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

Особливості диверсифікації біоти в Ордовику (за Palaeos.com). Ранньо-Ордовицька радіація біоти включала і стару Кембрійську фауну, і нові групи, які з'явилися наприкінці Кембрію і в ранньому Ордовику. В середньому Ордовику (у Дапінгії) відбулось: а) заміщення Кембрійської фауни середньо-Палеозойською біотою; і б) подальша радіація цих таксонів в спеціалізовані форми, здатні заселити дно шельфу, а також сформувати відкриті пелагічні спільноти - тобто, почалось формування екосистем, в яких до цього не було

тваринного компонента. Зокрема, диверсифікували пелагічні радіолярії, у яких при цьому з'явилися раковини, а також диверсифікували пелагічні граптоліти. В цілому, важливим в радіації біоти в Дапінгії (середній Ордовик, 472-468 млн.р.т.) є не ступінь радіації і не новизна груп, що радіують, а селективність груп, які диверсифікували.

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

Ендемічність Ордовицьких фаун (за Palaeos.com). В Ордовіку були дві основні географічні провінції: а) північна екваторіально-тропічна; б) південна, холодно-водна в Гондвані. Континенти були подібні островам через високий рівень моря. В ранньому-середньому Ордовіку океан Япетус був широко розкритий, що було бар'єром для міграції біоти морського шельфу: тобто в цих двох провінціях були різні трилобіти, різні брахіоподи і т.н.

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

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

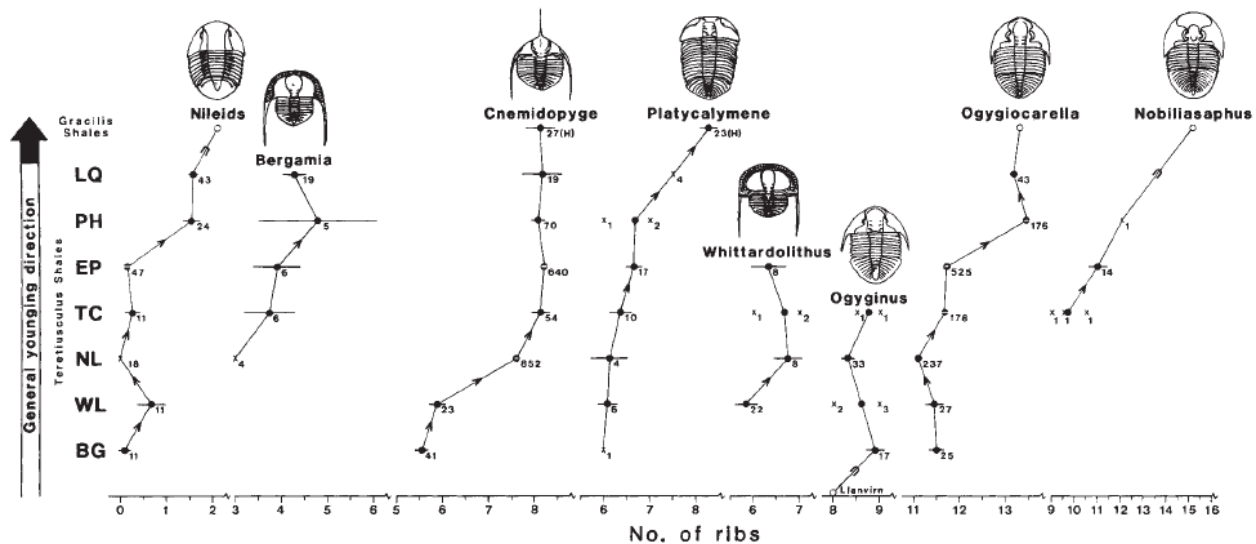
Так, у Катії (пізній Ордовик, 456-446 млн.р.т.) відбулось зіткнення Авалонії, Балтики та Лаврентії. Закриття північного океану Япетус в Катії вплинуло на океанічні течії вздовж берега і призвело до зникнення ендемічності морської фауни навколо трьох континентів. При цьому, Сибір і Перуніка (Pegunika)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

***Поступова градуалістична еволюція трилобітів і порушення закону Долло.**

Виділяють два типи еволюції: поступова градуалістична і стрибкоподібна пунктуалістична. Дослідження 15000 фосилій трилобітів Центрального Уельсу дозволило Р. Sheldon (1987) на підставі результатів аналізу кількості пігідіальних ребер трилобітів виявити градуалістичну еволюцію трилобітів в Ордовіку протягом 3 млн. років. Автором був зроблений висновок про те, що застосування Ліннеївської біномінальної номенклатури до фосилій сприяло тому, що багато еволюційних подій інтерпретувалось як пунктуалістичні, а не градуалістичні.

*NB! Пігідій - це задній відділ черевця ракоподібних, комах і вимерлих трилобітів. Кількість пігідіальних ребер - це ознака, покладена в основу видової діагностики трилобітів.

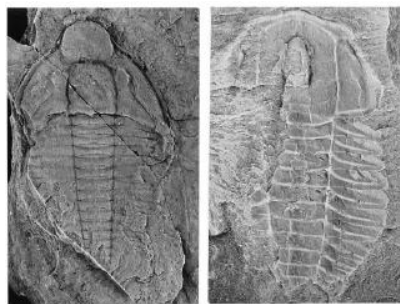
Протягом 3 млн. років у восьми ліній трилобітів автором роботи була відзначена тенденція до збільшення кількості пігідіальних ребер. Слід зазначити, що на пігідіальних ребрах розташовані зяброві гілочки. Таким чином, збільшення кількості пігідіальних ребер поліпшує дихання трилобітів. Однак, на графіку також видно випадки реверсії, тобто повернення в групі до меншої кількості пігідіальних ребер. Хоча, відповідно до закону незворотності еволюції Долло (Dollo's Law), еволюційні зміни в групі повинні бути односпрямованими, тобто без реверсій.



Градуалістична (поступова) еволюція восьми ліній Ордовицьких трилобітів у напрямку збільшення кількості пігідіальних ребер. Де: по осі ОХ - кількість пігідіальних ребер у даної еволюційної лінії трилобітів; по осі ОУ - послідовні геологічні зрізи BG, WL, NL, TC, EP, PH, LQ, що охоплюють часовий інтервал 3 млн. років (за Sheldon, 1987).

Хемоавтотрофія у морських тварин. Оленіди - це пізньо-Кембрійські (505 млн.р.т.)

- Ордовицькі (445 млн.р.т.) трилобіти, толерантні до придонних умов з низьким вмістом кисню і з високою концентрацією сірки. Оленіди населяли давні океани протягом приблизно 60 млн. років і потім вимерли наприкінці Ордовіка. Причиною стійкості оленід до таких умов - були ендосимбіотичні хемоавтотрофні сірчані бактерії, що жили всередині їх клітин і використовували сірку в складі сірководню як джерело енергії для життєдіяльності (Fortey, 2000). Наявністю хемоавтотрофних ендосимбіонтів пояснюються деякі особливості морфології оленід. Зокрема, широкі груди і велика кількість грудних сегментів, тонка кутикула, дегенерація ротового отвору на черевній стороні тіла трилобіта. Аналогічні симбіотичні бактерії були знайдені і у деяких сучасних морських тварин: членистоногих, вестіменіфер, аннелід, двостулкових молюсків (Fisher, 1990). Вважають, що симбіоз тварин з фотосинтезуючими бактеріями з'явився в Едіакарії (McMenamin, 1998). Багато оленідоморфних фосилій знайдено в Кембрійських відкладеннях.



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

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

аналогічні конвергентні оленідоморфні ознаки (Fortey & Owens, 1990). Наприклад, у трилобітів Силурійського роду *Aulacopleura* (Hughes & Chapman, 1995).

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

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

Коралові поліпи. У Ордовику поширилися корали, вони серйозно потіснили губок, які в Кембрії домінували в екологічній ніші будівельників рифів. В Ордовицькому періоді в класі Коралові поліпи з'явився новий підклас - чотирипроменеві корали або ругози.

Протягом 50 млн. років, що передували середньому Ордовику - в морях не було ні яких рифів. Середній Ордовик був часом повернення рифового біома (т.т. рифи були - потім вимерли - і повернулись) (за Stanley, 1998). Ці рифи - як і все середньо-Ордовицьке життя - були сумішшю старих рифових форм і форм, що вперше з'явилися. Ці рифи були екстенсивними і багато з них були новою варіацією бактеріальних строматолітів посилені губками і кальцифікованими червоними водоростями. До цієї спільноти додалися морські лілії (які вперше з'явилися в середньому Кембрії), а також корали-табуляти і мохуватки - які з'явилися в ранньому Ордовику.

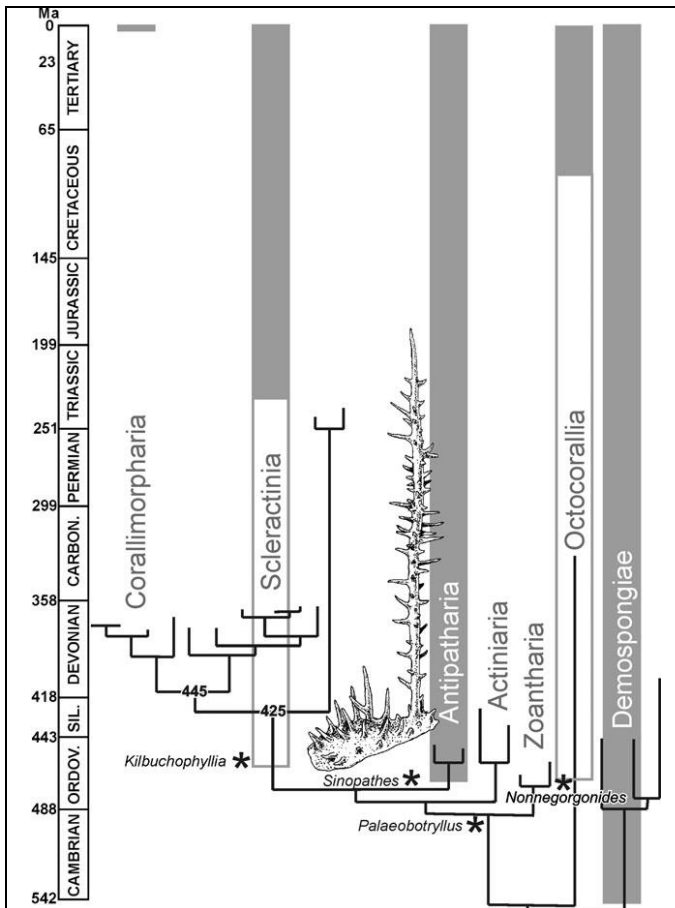
У середньому Ордовику масивні строматопороїдні губки і ругозові корали сформували зразок будови рифів на наступні 100 - 200 млн. років (за Palaeos.com).



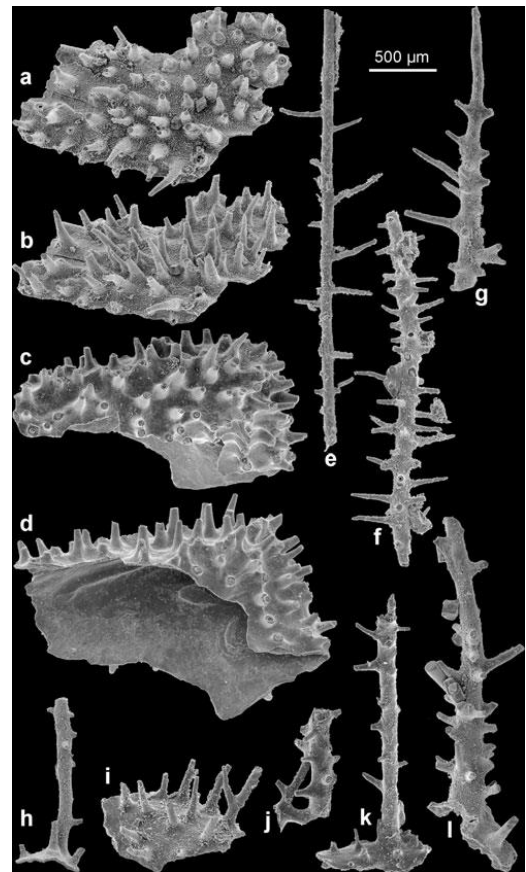
Чотирипроменеві корали - ругози. Ордовик. Тип Кнідарії. Клас Коралові поліпи. Підклас ругози.
(http://scfh.ru/lecture/pokhvalnoe-slovo-katastrofam-2906201510/?sphrase_id=3470335)

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

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



Філогенетичне дерево коралових поліпів, побудоване на підставі даних молекулярного годинника (Sinniger & Pawlowski, 2009; Stolarski et al., 2011) з уточненнями, внесеними на підставі знайдених фосилій (за Baliński et al., 2012).



Скам'янілості Ордовицьких чорних коралів (підклас шестипроменеві корали) (за Baliński et al., 2012).



Ордовицькі корали - з ряду ругози або чотирипроменеві корали (підклас шестипроменеві корали) (<https://ru.wikipedia.org/wiki/Ругозы>).



Ордовицький корал - з ряду табуляти (підклас Шестипроменеві корали) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Tabulata>).

Підклас Шестипроменеві корали включає 12 рядів, серед яких: *Zoantharia*, *Actinaria*, *Antipatharia*, *Scleractinia*, *Corallimorpharia*, *Rugosa* (чотирипроменеві корали), *Tabulata* та ін. Безперечні скам'янілості табулят і ругоз датуються кінцем Кембрію - початком Ордовіка. Ці групи Шестипроменевих коралів з'явилися наприкінці Кембрію (488 млн.р.т.) і проіснували до Пермської катастрофи 251,4 млн.р.т. Після вимирання табулят і ругоз, їх змінили Шестипроменеві корали ряду *Scleractinia*, безперечні скам'янілості яких датуються приблизно починаючи з періоду 245 млн.р.т. і існує ця група по сьогоднішній день (проте,

згідно методу молекулярного годинника ряд *Scleractinia* мав появиться не пізніше Ордовіка; цілком можливо, що поки просто не знайдені скам'янілості більш раннього віку). Достовірні скам'янілості чорних коралів (ряд *Antipatharia*) датуються раннім Ордовіком (470 млн.р.т.) (Baliński et al., 2012). З'явившись в Ордовіку, ця група коралів збереглась і по сьогоднішній день (див. рис.).

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

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



Ордовіцькі мохуватки (за <http://www.ammonit.ru/foto/34707.htm>).



Ордовіцькі мохуватки (за <http://www.ammonit.ru/foto/25866.htm>).

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



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



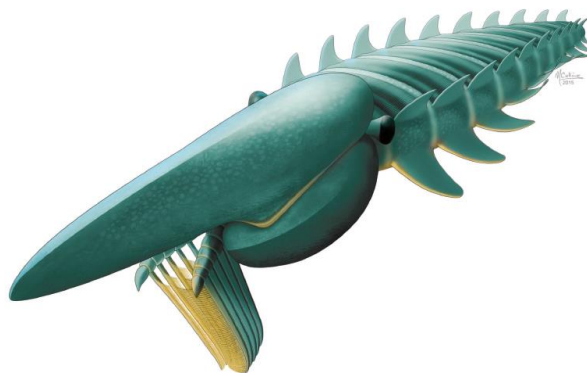
Великі отвори - оспріонеїди (*Osprioneides kampto*, Os), зроблені тваринами-свердловальниками в колонії мохуваток. Ордовік. 1 бар = 1 см (за Vinn et al., 2014).

Vinn O. з колегами (2014) в своїй роботі використовують термін «інфаунізація» і вважають, що ходи всередині колоній мохуваток використовувалися тваринами-свердловальниками для самозахисту від хижаків. Аналогічні великі отвори до цього знаходили в тілі строматопороїдей і табулятних коралів. Слід зазначити, що такі великі ходи не були знайдені просто в твердих субстратах (наприклад, в карбонатних породах відповідного віку), хоча - карбонатні породи створюють значно більшу площу для життя, в порівнянні з колонією мохуваток. Ряд дослідників вважають, що це відбувалося тому, що тіло мохуватки легше «просвердлити», ніж гірську породу.

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

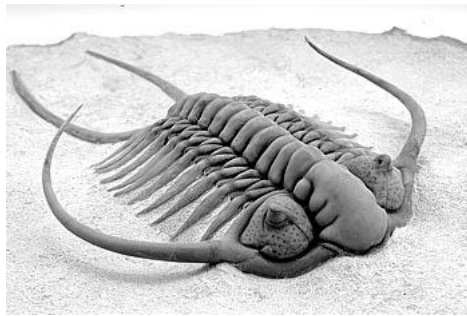
Ордовик був епохою значного зростання кількості отворів і ходів в твердих субстратах. Інтенсивність і різноманітність форм біоерозії твердих субстратів в Ордовіку привели до появи терміну Ордовицька Революція Біоерозії (the Ordovician Bioerosion Revolution). Найбільш ймовірними причинами інфаунізації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

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



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

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



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

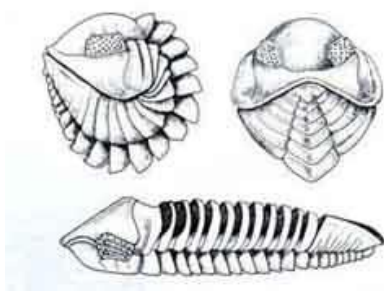
Ордовицькі трилобіти (Тип Членистоногі) вели соціальний спосіб життя – серед фосилій виявлені ланцюжки з десятків і навіть сотень трилобітів, які з'єднувались один з одним голова-хвіст, мабуть, для більшої безпеки (оскільки на оптично більший організм не кожен хижак зважиться напасти). Таку стратегію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



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



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



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



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

Ордовицькі трилобіти навчились згортатись, захищаючи вразливе черевце від укусів хижаків. Крім того, у деяких Ордовицьких трилобітів з'явилися очі на стеблінках. Це свідчить про те, що ці трилобіти почали зариватися в придонний мул, виставляючи тільки очі на стеблінках, для огляду навколишнього середовища. Така зміна морфології тіла і поведінки трилобітів побічно свідчить про посилення тиску хижаків в Ордовицьких

екосистемах. Хто полював на трилобітів? Хижі ракоскорпіони, головоногі молюски наутілузи і ортоцераси, а також інші мешканці Ордовицьких морів і океанів (морські зірки, офіури, мечохвости та ін.).

Хеліцерові. Згідно з методом фосилій, в Ордовицькому періоді в типі Членистоногі з'явився підтип Хеліцерові (хеліцери - це особливі, іноді отруйні, гачки на одній з пар кінцівок членистоногої тварини). Тоді як за методом молекулярного годинника - предок Хеліцерових відокремився від Ракоподібних не пізніше 600 млн.р.т. Серед Хеліцерових з'явилися мечохвости, ракоскорпіони та ін. групи організмів.



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



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

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

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

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

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

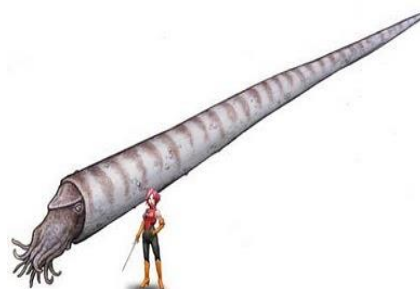
В цілому, молекулярні дослідження показали, що в ДНК т.зв. «живих фосилій» постійно і з досить великою швидкістю відбуваються перебудови. Однак, не дивлячись на досить серйозні перебудови в ДНК - морфологічно ці організми практично не змінюються. Мабуть, зміни в їх ДНК торкаються фізіологічних, біохімічних,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

Молюски. В Ордовику серед молюсків з'явилися двостулкові молюски - фільтратори за типом харчування. В класі Головоногі моллюски, ще у Фурунгії (пізній Кембрії) з'явився підклас Наутилоїдеї. Наутилоїдні головоногі молюски були дуже успішною групою. Ще в Фурунгії - наутилоїдеї були маленькими і рідкісними. Але, досить швидко вони дали багато

різних ліній: щонайменше 10 різних порядків наутилоїдей розквітло в цей час, всі вони (крім одного) з'явилися вперше в ранньому або середньому Ордовіку. Це дивовижне розмаїття включало прямораковинні організми, організми з закрученою раковиною, організми з вільно згорнутою раковиною і з щільно-згорнутою раковиною і навіть одну групу (*Ascocerids*), яка втратила частину раковини, щоб стати більш легкою та більш плавучою. Ці хижі молюски замінили Кембрійських аномалокарисів, які в Кембрії були домінантною життєвою формою і верхівковими хижаками в океані. Найбільші з наутилоїдей - ендocerіди - мали раковини до 10 м в довжину і були самими гігантськими тваринами того часу.



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



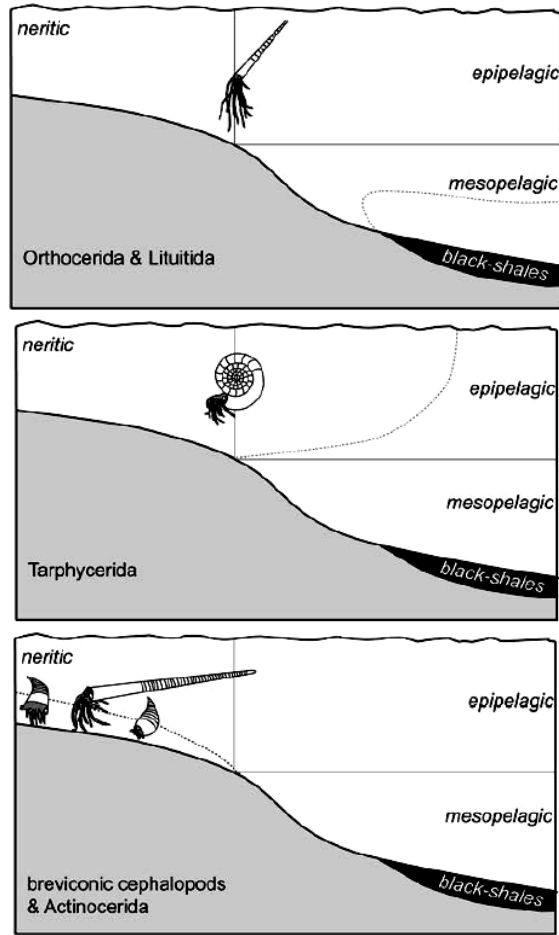
Cameroceras

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

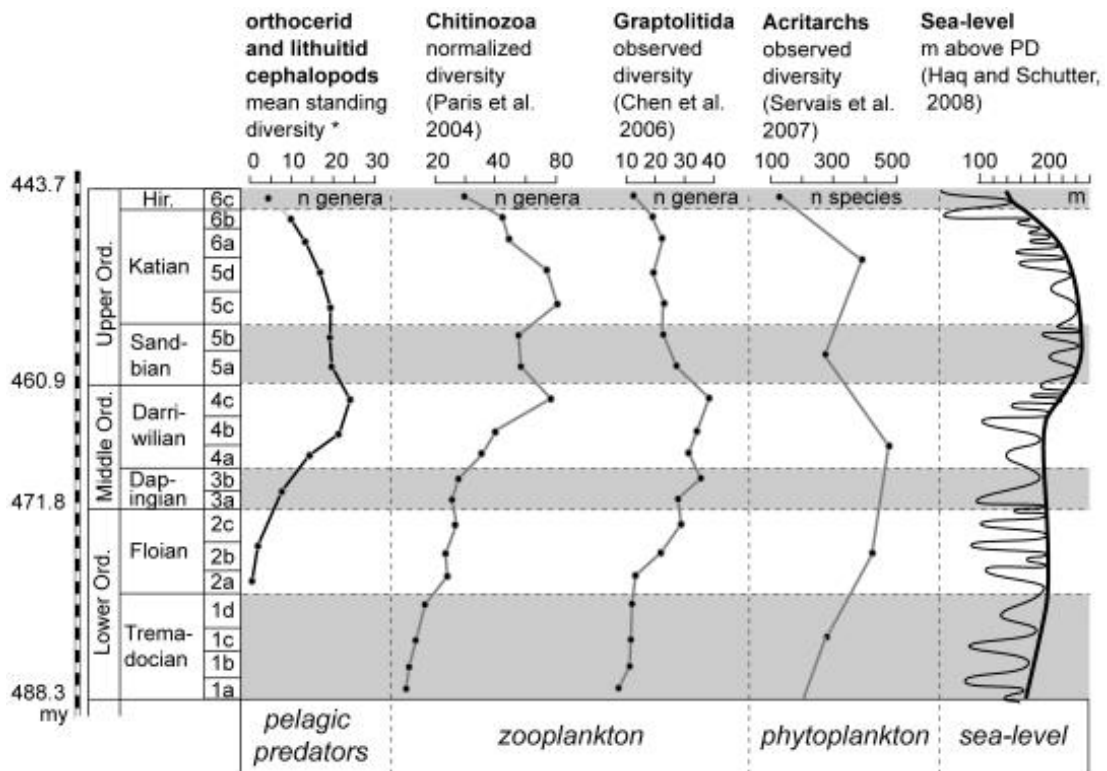
Поява головоногих молюсків - мешканців пелагіалі відкритого океану в ході Ордовіцької Революції Біорізноманіття. Kröger V. з колегами (2009), використовуючи методи функціональної морфології і тафономії, реконструювали перехід головоногих молюсків від початково виключно нерітичних прибережних місць проживання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

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

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



Різноманітність екологічних ніш проживання головоногих молюсків в пізньому Ордовію: від нерітичних (прибережних) (нижня схема) до пелагічних зон відкритого океану (глибоководних) (за Kröger et al., 2009).

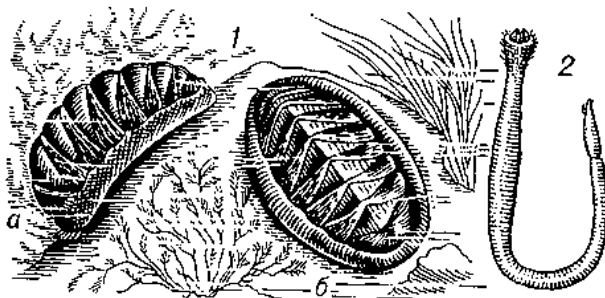


Кореляція між біорізноманіттям Ордовіцького фітопланктону, зоопланктону, пелагічних хижаків і глобальними евстатичними коливаннями рівня моря. Де: по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т.; по осі

ОХ - біологічне різноманіття пелагічних хижаків (pelagic predators), зоопланктону (zooplankton) і фітопланктону (phytoplankton), а також - зміни рівня моря (sea-level), м. Відомо, що однією з причин глобального зростання біорізноманіття в епоху Ордовицької біологічної революції - стало зростання доступності харчових ресурсів, і зокрема - фітопланктону у відкритих водах (за Kröger et al., 2009).

Стародавні молюски групи *Amphineura* (Боконервові молюски) мали цілісну раковину, на відміну від сучасних представників цієї групи (цитовано за <http://paleonews.ru/new/878-calvopilosa>). Vinther J. з колегами (2017) у відкладеннях раннього Ордовіка були знайдені фосилізовані залишки стародавнього молюска кальвапілози (*Calvopilosa kroegeri*). Аналіз показав, що кальвапілоза - це представник групи боконервових молюсків, проте, на відміну від них - кальвапілози мали цілісну раковину, тоді як сучасні боконервові молюски мають панцир з декількох пластин. Таким чином, дана знахідка дозволила вченим встановити, що раковина предків боконервових молюсків спочатку була єдиною, і тільки потім розділилася на кілька частин (цитовано за Vinther et al., 2017).

***NB! Боконервові молюски (*Amphineura*) (цитовано за <http://dic.academic.ru/dic.nsf/bse/>)** – це підтип безхребетних тварин типу Молюсків; представляє найбільш примітивну їх групу. Раковина у частині боконервових молюсків складається з 8 рухомо-зчленованих пластинок, що лежать на спині і налягають черепицеподібно одна на одну, у інших боконервових молюсків вона відсутня. Боконервові молюски включають два класи: Панцирні молюски (*Polyplacophora*) і Бороздчатобрюхі (*Solenogastres*) молюски. До першого класу відносяться широко відомі хітони - траводні морські форми, що живуть найчастіше в прибережній зоні; вони щільно присмоктуються ногою до каменів. До другого класу відносяться форми, що живуть на дні моря і з вигляду нагадують черв'яків; організація їх сильно спрощена; ведуть хижацький спосіб життя. Довжина тіла до 30 см.



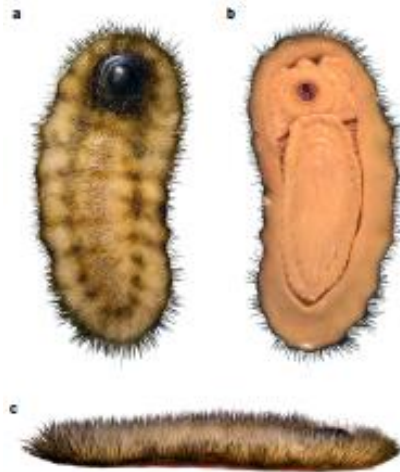
Боконервові молюски: 1 – хітони (*Chiton elegans*): а – вид збоку, б - вид зверху; 2 – *Chaetodermanitidulum* (цитовано за <http://dic.academic.ru/dic.nsf/bse/>).

Довжина молюска кальвапілози становила перші сантиметри, а м'яке, витягнуте в довжину і сплющене тіло покривала безліч щетинковидих шпиків. Передню частину тіла на манер берета прикривала невелика округла раковина.

Ці молюски мали справжню радулу - ротовий апарат, наявність якого беззастережно вказує на приналежність його господаря до типу молюсків. Радула складається з кількох рядів дрібних зубчиків (у випадку з кальвапілозою - більше сотні рядів), якими тварина зскрібає органіку під час годівлі.

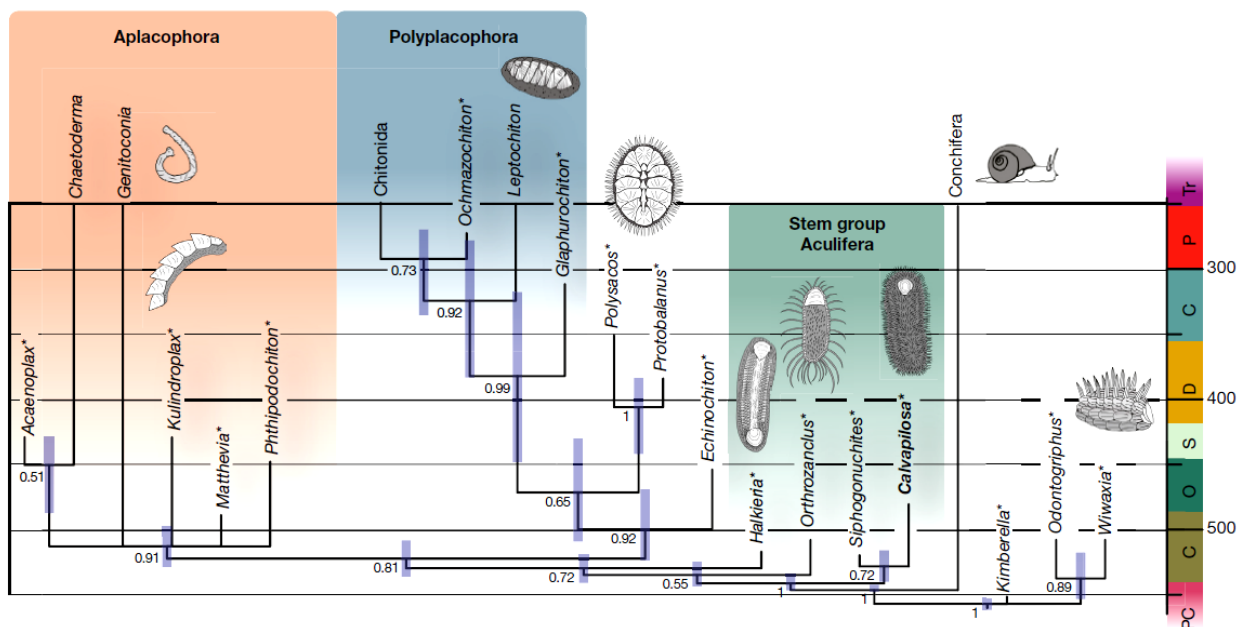
Судячи з будови, *Calvopilosa kroegeri* – це один з найбільш ранніх представників еволюційної лінії, яка привела від ранньо-Кембрійської *Wiwaxia* через тварин типу *Halkieria* до сучасних Хітонів (*Polyplacophora*) і Аплакофор (*Aplacophora*, тобто Безпанцирні молюски). Віваксії, відомі за відбитками з канадських сланців Бержес, в цілому були досить схожі на кальвапілоз, з тією лише різницею, що раковини у них не було, радула складалася всього з декількох рядів зубів, а тіло покривали численні шипи і чешуеподібні вирости. Кембрійська халкіерія, судячи зі знахідок на далекому гренландському місцезнаходженні Сіріус Пайетт, обзавелася вже двома стулками - на передньому і задньому кінцях тіла.

Простір між ними прикривала від агресивних сучасників луска. У хітонів, які і сьогодні мешкають в морях, число стулок раковини досягло вже восьми.



Реконструкція зовнішнього вигляду молюска кальвапілози (*Calvapilosa kroegeri*). Ранній Ордовик. Де: a - вигляд із спинної сторони молюска; b - вид з черевної сторони молюска; c - вид збоку (цитовано за Vinther et al., 2017).

Ряд, в який шикуються всі ці дивовижні істоти, однозначно приводить дослідників до висновку про те, що загальний предок всіх молюсків мав тільки одну стулку раковини. Саме стільки їх є у черевоногих, головоногих і лопатоногих молюсків. А хітони і двостулкові молюски придбали зайві раковини вже в процесі еволюції. Крім того, шипи і луски віваксії і кальвапілоз переконують, що і загальний предок всіх молюсків також прикривав своє тіло якимись немінералізованими захисними пристосуваннями на кшталт шипиків, лусочок або щетинок (цитовано за <http://paleonews.ru/new/878-calvapilosa>).



Еволюція молюсків групи *Aculifera*. Вважають, що це - стовбутова гілка для всіх сучасних молюсків: Раковинних (Conchifera), Панцирних (Polyplacophora) і Безраковинних (Aplacophora). Група з'явилася в Едіакарському періоді і повністю вимерла наприкінці Пермського періоду. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; PC, Precambrian time - Докембрій; C, Cambrian period - Кембрій; O, Ordovician period - Ордовик; S, Silurian period - Силур; D, Devonian period - Девон; C, Carboniferous period - Карбон; P, Permian period - Пермь; Tr, Triassic period - Тріас. Вимерлі таксони вказані астеріском (цитовано за Vinther et al., 2017).

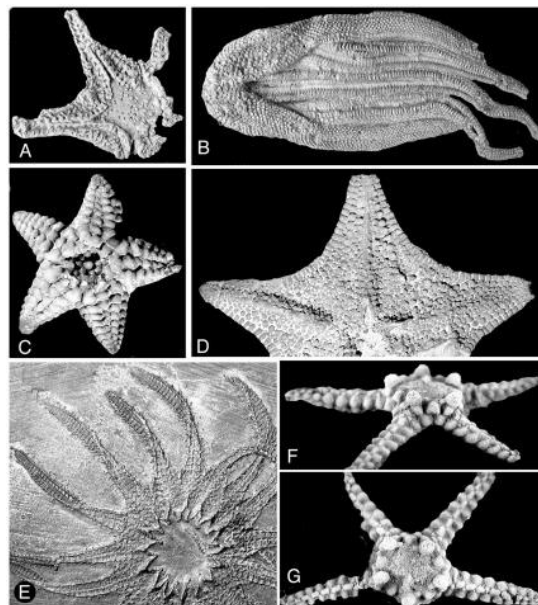
NB! *Aculifera – це класа моллюсків, до складу якої входять групи, які не мають раковини: *Polyplacophora* (Панцирні моллюски або хітони), *Caudofoveata* (= *Chaetodermomorpha* або Ямкохвостие) і *Solenogastres* (= *Neomeniomorpha* або Бороздчатобрюхі). Ця класа є сестринською для *Conchifera* (підтип Раковинні моллюски) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Aculifera>).

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



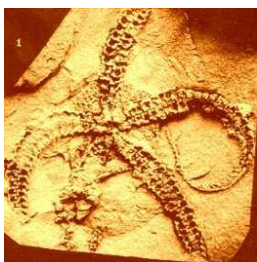
Морські лілії (лат. *Crinoidea*) - представники одного з класів Типу голкошкірі. Ордовік.
(за <https://upload.wikimedia.org/>).

В Ордовіку в типі Голкошкірі з'явилися нові класи: морські міхури, офіури, морські зірки. Крім того, розквітли класи, що з'явилися ще в Кембрії - наприклад, морські лілії. Можливо, в Кембрії морським ліліям не дозволили масово поширитись дуже високі температури навколишнього середовища?



Стовбурові група для морських зірок і офіур (*Somasteroidea*) (A) і морські зірки (*Asteroidea*) (B- G).
де: A - *Ophioxenikos langenheimi* (*Somasteroidea*); B - *Urasterella grandis*, Ордовік; C - *Hudsonaster*

incomptus, Ордовик; D – *Jugiasspeciosus*, Ордовик; E - *Helianthaster rhenanus*, Девон; F и G - *Paleaster clarki*, Девон (за Mah & Blake, 2012).



Ордовицька офіура *Taeniaster*
(за http://www.old.evolbiol.ru/_pedrio.htm)



Викопні офіури (*Ophiuridae*), тип Голкошкірі, ранній Ордовик.



Фосилії морського міхура.
Тип Голкошкірі. Ордовик.
(за <http://www.ammonit.ru/foto/10023.htm>).



Фосилії морської зірки.
Тип Голкошкірі. Ордовик.
(<http://shop.museum-21.ru/files/13/2075/>).

Голкошкірі групи едріастероїдей. Едріастероїдеї - це вимерлий клас ранньопалеозойських голкошкірих (Кембрій - Карбон), що віддалено нагадують морських зірок, які лежать "на спині". Це були нерухомі тварини, які приростали до субстрату. Частилки їжі потрапляли в їх ротове поле по жолобках амбулакрів, в які через пори могли виходити ніжки амбулакральної системи. Можливо, едріастероїдеї були предками рухливих голкошкірих - морських зірок і офіур, які дожили до сьогодення (http://www.old.evolbiol.ru/_pedrio.htm).

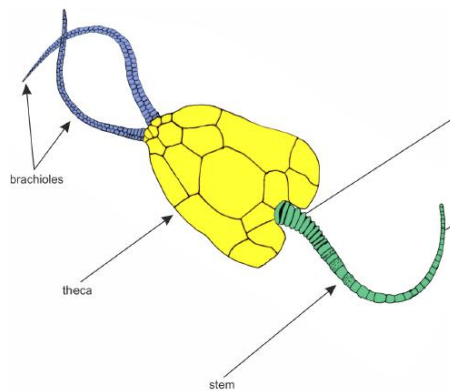


Ордовицька едріастероїдея *Carneyella*
(http://www.old.evolbiol.ru/_pedrio.htm).



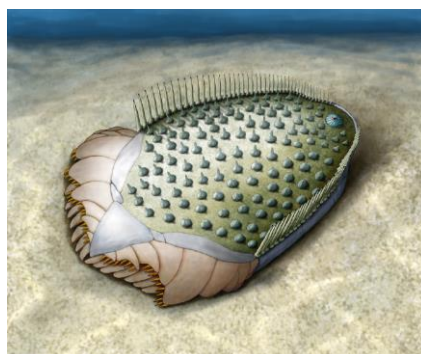
Ордовицька едріастероїдея *Cystaster*
(http://www.old.evolbiol.ru/_pedrio.htm).

Перехід голкошкірих групи плевроцистиди від сидячого до рухливого способу життя. Виявлені тварини плевроцистиди (*Pleurocystitid rhombiferans*) (ранній Ордовик - середній Девон) відносяться до однієї з найбільш загадкових груп голкошкірих, у яких з одного боку тіла були присутні дві брахіолі («руки»), а з протилежного боку тіла - знаходився довгий відросток з невідомою функцією. Gorzelak P. і Zamora S. (2016) реконструювали анатомічну будову даного відростка у виявлених Ордовицьких плевроцистид і встановили, що даний відросток був м'язовим локомоторним органом, завдяки якому плевроцистиди могли переміщатися по дну водойми. Припускають, що спочатку - даний відросток забезпечував підняття тварини над поверхнею дна для забезпечення кращого харчування за допомогою фільтрації. Однак, згодом, плевроцистиди перейшли на харчування придонним детритом і почали використовувати цей відросток для переміщення по дну водойми. Саме перехід від сидячого до активного придонного способу життя пояснює появу у даної групи сплющеної форми тіла (за Gorzelak & Zamora, 2016).

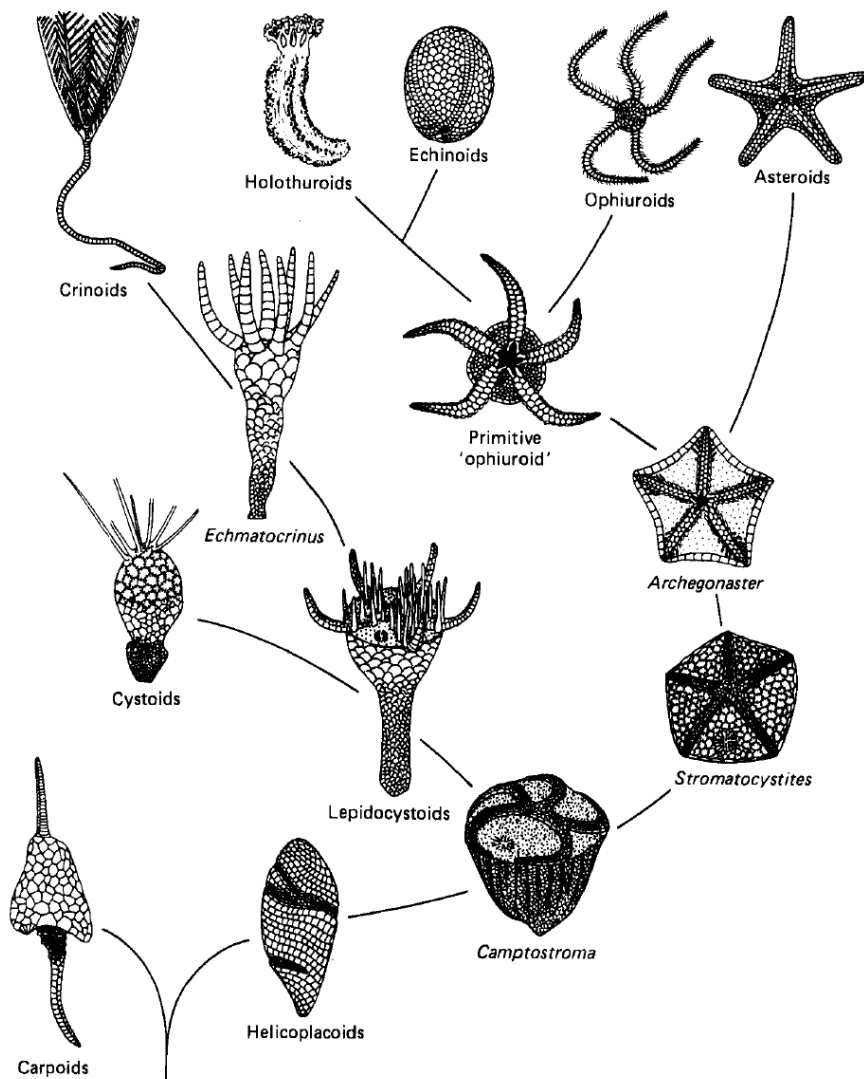


Ордовицький голкошкірий *Pleurocystitid rhombiferans* з двома брахіолями з одного боку тіла і з м'язовим відростком, який допомагав руху організму по дну водойми, з іншого боку тіла (за Gorzelak & Zamora, 2016).

Перехід предків голкошкірих (тип *Echinodermata*) від білатеральної до радіально-симетричної будови тіла і диверсифікація групи в Ордовіку. Тип Голкошкірі (*Echinodermata*) з'явився в Докембрії від рухливого білатерального (тобто двосторонньо-симетричного) предка. Перші спірні скам'янілості - *Arkarua* - датуються Едіакарським періодом. Таким чином, двосторонньо-симетричний активно плаваючий предок голкошкірих в Едіакарському періоді перейшов до сидячого способу життя і придбав радіальну симетрію тіла. NB! Личинки голкошкірих зберегли рухливість і двосторонню симетрію тіла.



Реконструкція зовнішнього вигляду білатерально-симетричної голкошкірої тварини *Stenoimbricata spinosa*. Вважають, що саме так виглядав загальний предок асиметричних і радіально-симетричних голкошкірих. Середній Кембрій. Іберійський півострів. Іспанія (за Zamora et al., 2012).



Еволюційне древо голкошкірих (за Paul & Smith, 1984).

Згідно фосилій, Едіакарські і Кембрійські голкошкірі - це були вже сидячі радіально-симетричні тварини, які, однак, не залишили нащадків, що дожили до сьогоденних днів (наприклад, едріастероїдеї і ін.).

У Ордовіку почалася найпотужніша диверсифікація типу Голкошкірі. В результаті, з'явилися нові класи (морські міхури, морські їжаки, морські лілії, морські зірки і офіури) і деякі групи знову почали вести активний спосіб життя. Морські міхури і морські лілії - це сидячі тварини. Тоді як морські їжаки, морські зірки і офіури - активно пересуваються по дну. Цікаво відзначити, що незважаючи на зворотний перехід до активного переміщення в просторі - у голкошкірих не відновився двосторонній тип симетрії тіла, характерний для предкової групи. Чому? Адже для активного способу життя більш адаптивною є двостороння, а не радіальна симетрія тіла?

Закон незворотності еволюційних змін (закон Долло). Закон Долло: ознака, втрачена у предкової лінії, ніколи не відновлюється у нащадків.

*У 1893 р. бельгійський палеонтолог Луїс Долло (Louis Dollo) сформулював закон незворотності еволюції, суть якого полягає в тому, що одного разу зникла ознака не може знову з'явитися в майбутньому у нащадків цього організму.

Чому, морські зірки, офіури і морські їжаки, які активно рухаються, - не стали знову двосторонньо-симетричними тваринами? За морфогенез організму відповідають т.зв. гомеозисні гени, серед яких одні з найважливіших - це гени Нох-родини. При цьому на хромосомі Нох гени розташовані в строго певному порядку.

Аналіз Нох-генів сучасних голкошкірих (зокрема, морських їжаків), напівхордових і хордових тварин показав, що у голкошкірих, в порівнянні з білатерально-симетричними тваринами, відбулось перенесення і розвертання (транслокація і інверсія) трьох Нох-генів з однієї ділянки хромосоми в іншу.

Вважають, що саме транслокація і інверсія кластера з перших трьох Нох-генів (Нох1, Нох2 і Нох3) ускладнила формування голови і голкошкірі вимушено стали радіально-симетричними тваринами. Ось - приклад порушення закону Долло: Ордовицькі голкошкірі змогли повернутися до стародавнього радіально-симетричного типу симетрії тіла. Але потім, після повернення до рухливого способу життя, - не змогли знову стати білатеріями (дотримання закону Долло). В одному випадку - закон працює, а в іншому - не працює. В чому причина?

Згідно фосилій (Zamoza & Rahman, 2014), предки голкошкірих - *Stenoimbricata* - були білатеріями. Потім з'явилися асиметричні *Cinctans* і *Sobutes*. Потім з'явилися 3-х променеві *Helicoplacoids* і тільки потім - 5-та променеві *Helicocystoids*. Цілком можливо, що формування радіальної симетрії тіла у голкошкірих в Ордовику відбулось на іншій генетичній основі, ніж у предкових організмів. І, таким чином, закон незворотності еволюційних змін у даному випадку не був порушений.

Відновлення втраченої ознаки, всупереч закону Долло, можливо в тому випадку, якщо ознака була втрачена через мовчання гена або через його зворотню поломку. При цьому повторне включення гена може забезпечити відновлення у організму втраченої ознаки за умови: а) що за час мовчання в гені не з'явилися смислові поломки; б) що за час мовчання не змінилася робота генних мереж, які забезпечували роботу даного гена.

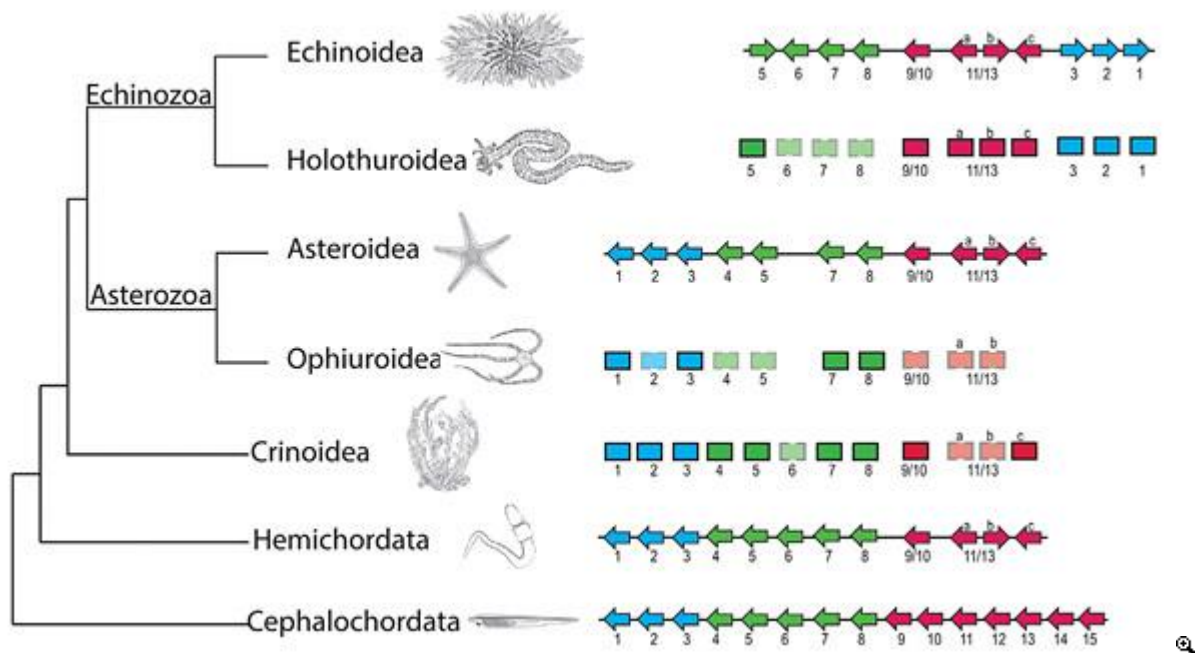
Атавізм - це повернення до ознаки предків. У більшості випадків - атавізми мають іншу генетичну основу, ніж вихідна ознака. Наприклад, стародавні люди втратили шерсть в Антропогеновому періоді, приблизно 1,2 млн.р.т. через мутацію. Сьогодні іноді народжуються люди гіперволохаті, однак поява надлишкового волоссяного покриву на їх тілі пов'язана вже з іншою мутацією.

Наприклад, стародавні птахи мали і дзьоб, і зуби. Однак, після термінального Крейдяного вимирання, приблизно 65,5 млн.р.т., вижили тільки лінії беззубих птахів. Однак, в Кайнозої в Неогеновому періоді у деяких птахів знову з'явилися зуби, як пристосування для утримування їжі. Але, ці зуби формувалися за іншим принципом - як вирости кістки верхньої та нижньої щелепи, а не як справжні зуби, що мають дентин, емаль, пульпу з судинами і нервовими закінченнями. Коли птахам через 50 млн. років знадобилися зуби - їм простіше було придбати зуби новим шляхом. Чому? Гени, що відповідають за формування зубів, у сучасних птахів є. Однак, зникли білки-регулятори, що викликали їх ріст.

Ще один приклад видимого порушення закону Долло. Відомо, що жаби втратили зуби на нижній щелепі більше 230 млн.р.т., однак, у Південно-Американських древніх сумчастих жаб *Gastrotheca guentheri* за останні 20 млн. років знову з'явилися зуби на нижній щелепі (у інших жаб там зубів немає). При цьому повернення ознаки предків могло статися як на стародавній, так і на новій генетичній основі. Таким чином, лише молекулярний аналіз спроможний дати відповідь на запитання чи порушений закон Долло у випадку повторної появи зубів у жаб.

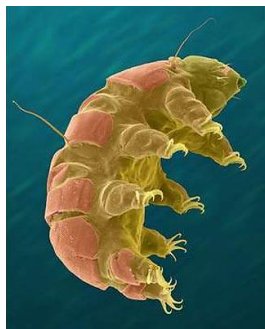
Причинно-наслідкові взаємозв'язки між змінами способу життя і змінами морфології тіла організму. Питання, що є первинним, а що вторинним - зміна способу життя організму запускає програму перебудови генома і призводить до зміни морфології організму, або - зміни в морфології організму провокують зміни способу життя - є досить гостро дискусюваним серед біологів, палеонтологів і фахівців в галузі теоретичної біології. Наприклад, перехід до сидячого способу життя і придбання радіальної симетрії тіла у

голкошкірих. Яка з подій відбулася раніше? Аналіз ДНК морських їжаків і голотурій дозволив дослідникам припустити, що інверсія і транслокація перших трьох Нох-генів порушили формування головного відділу тіла голкошкірих тварин, що призвело до появи радіальної симетрії і змусило голкошкірих перейти до сидячого способу життя. Однак, нещодавні дослідження ДНК інших голкошкірих (морських зірок, офіур, морських лілій) виявили у них нормальне розташування всього кластера Нох-генів і при цьому - радіальну симетрію тіла. Таким чином, більш імовірним стає наступний варіант розвитку подій: тварини переходять до сидячого способу життя. При цьому оптимальною стає не двостороння, а радіальна симетрія тіла. У геномі сидячого організму включається програма перебудови роботи ДНК, що призводить до відключення генів, які відповідають за формування двосторонньої симетрії тіла тварини. А тривале мовчання регуляторних генів, як правило, супроводжується накопиченням в них полемок. Зокрема, у деяких груп голкошкірих відбулася інверсія і транслокація регуляторного блоку з трьох Нох-генів.



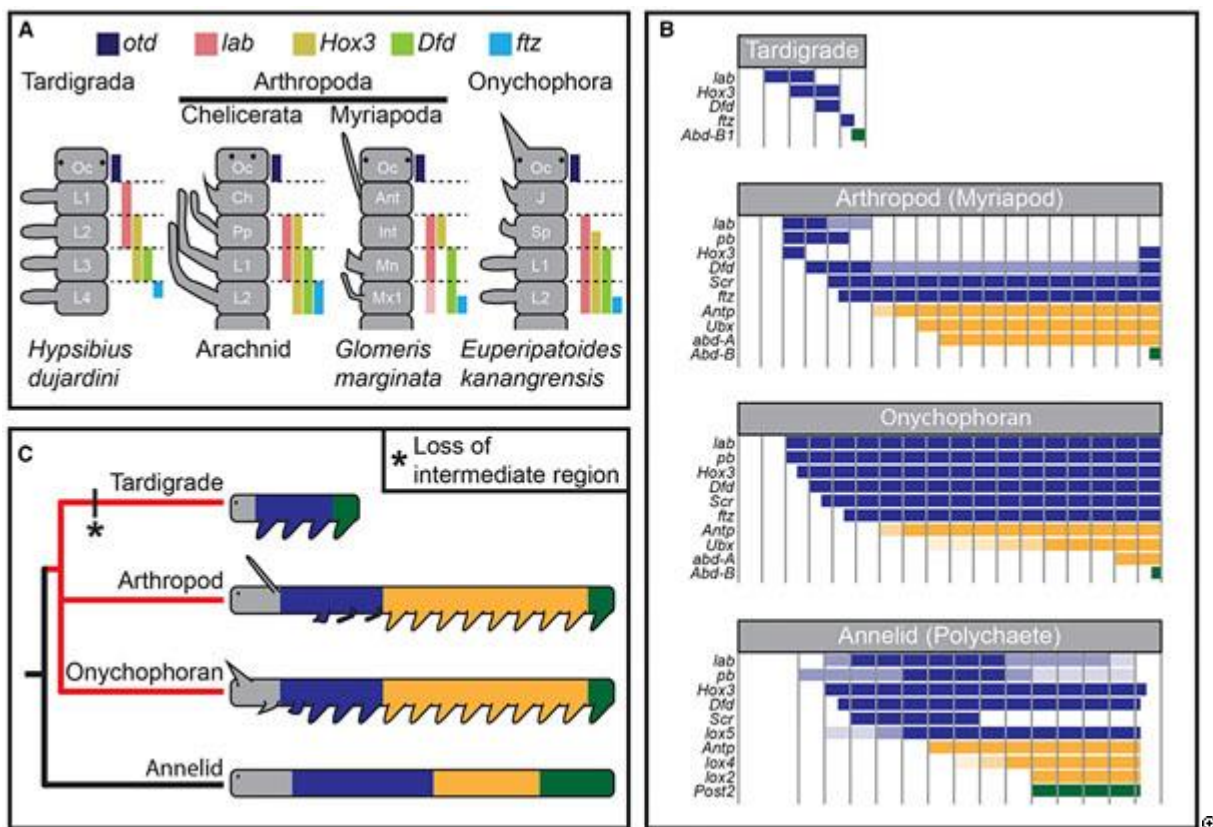
Еволюція Нох-кластера генів голкошкірих і споріднених їм груп організмів. Де: *Echinoidea* - морські їжаки, *Holothuroidea* - голотурії, *Asteroidea* - морські зірки, *Ophiuroidea* - офіури, *Crinoidea* - морські лілії, *Hemichordata* - напівхордові, *Cephalochordata* - ланцетники. Кольори позначають різні групи Нох-генів: блакитний - передні, зелений - середні, червоний - задні. Там, де гени позначені стрілками і з'єднані, їх порядок точно відомий; перевернуті стрілки - означають інверсії. Прямокутниками позначені гени, порядок яких поки не встановлено остаточно; пунктирними прямокутниками - гени, які не до кінця ідентифіковані. У морських їжаків і голотурій, і тільки у них, виявлено перенесення передніх Нох-генів в задню частину кластера. Ілюстрація зі статті Вугне et al., 2016 (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432710/Vozniknovenie_pyatiluchevogo_tela_iglokozhih_ne_bylo_svyazano_s_perestankoy_Nox_genov).

Наприклад, недавні дослідження (Smith et al., 2016), показали, що тихоходки мають сильно вкорочене тіло, в порівнянні з іншими групами членистоногих тварин, через відключення і подальшу втрату п'яти регуляторних Нох-генів, які контролюють формування тулубових відділів тіла тварин. Причиною відключення кластера генів - стала зміна екологічної ніші існування: тихоходки перейшли до життя в маленьких тісних нірках, в яких довгі розміри тіла виявилися неадаптивною ознакою, що запустило програму перебудови роботи геному. Таким чином, в результаті адаптації до нових умов проживання на межі Едіакарського і Кембрійського періодів відбулась поява нового типу тварин.



Тихоходка (<http://megabook.ru/stream/mediapreview>).

*NB! Про те, що Нох-гени спочатку були вимкнені з роботи, а тільки потім загублені - свідчать наступні факти: а) по-перше, Нох-гени регулюють не кількість сегментів тіла, а відмінності між уже виниклими сегментами, тобто зв'язок з укороченням тіла тут не прямий; б) по-друге, втрачені тихоходками Нох-гени не утворюють єдиної компактної групи, а знаходяться в різних місцях; т.т., для того, щоб тихоходки їх втратили, повинно було відбутися як мінімум три самостійних події: втрата гена *pb*, втрата гена *Scr* і втрата шматка кластера з генами *Antp-Ubx / abd-A*. Це мало схоже на якусь раптову генну революцію, зате дуже схоже на тенденцію до поступової «ерозії» вимкненого з роботи Нох-кластера генів (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432704/Ukorochenie_tela_tikhokhodok_svyazano_s_poterey_Hox_genov).



Еволюція плану будови тіла панартропод в зв'язку з особливостями організації Нох-генів. (А) Вирівнювання сегментів тіла тихоходки з сегментами передньої частини тіла інших панартропод - павукоподібних, багатоніжок і оніхофор (по порядку зліва направо). Ген *otd* експресується в самих передніх частинах голови, де експресії Нох-генів немає. (В) Порівняння областей експресії Нох-генів у тихоходок, членистоногих (багатоніжки), оніхофор і кільчастих хробаків (поліхети; по порядку зверху вниз). (С) Гіпотеза походження плану будови тихоходок. Проміжний відділ тулуба, показаний жовтим кольором, є у членистоногих, оніхофор і кільчастих хробаків, але у тихоходок відсутній (його втрата показана зірочкою). Ілюстрація зі статті Smith F.W. з колегами (2016) (цитовано за

Граптоліти. Ордовик був часом найвищого розквіту граптолітів. Ці колоніальні напівхордові тварини мають анатомічні структури спінального корду. Слід підкреслити, що вони - кузени хребетних, а не предки хребетних. Ордовицькі граптоліти походять від бентосних приєднаних до дна Фуронгських форм (пізній Кембрій). В Ордовику вони диверсифікували у велику кількість різних планктонних типів, включаючи однігільлясті і дворядні колонії, двогільлясті, чотири-гільлясті і навіть спіральні форми. Початок Ордовика - це рівень першої появи планктонних (плаваючих) граптолітів. Кінець Ордовика - це горизонт вимирання граптолітів (крім одного роду).

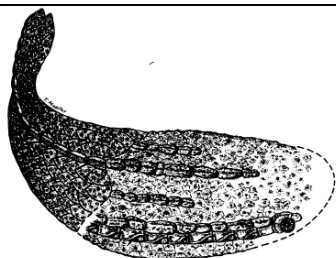
Поява хребетних (черепноголових) тварин. На межі між Кембрієм та Ордовику в типі Хордові з'явився підтип Черепноголові (Хребетні). Це були ще безщелепні рибоподібні тварини. Слід відзначити, що час появи черепноголових - гостро дискутується серед палеонтологів: згідно одних даних - череп і хребет сформувались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



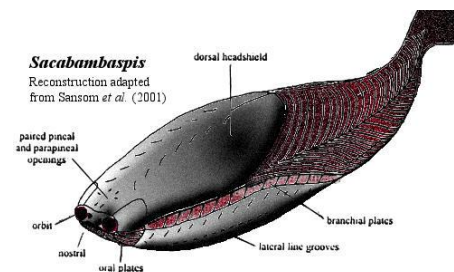
Астраспіси (*Astraspis*) - вимерла група Ордовицьких хребетних безщелепних рибоподібних тварин (за http://topnauka.ru/wp-content/uploads/2014/10/wpid-astraspis_i_1.jpg).

*Досить тривалий час вважали, що перші хребетні тварини з'явилися в Ордовицькому періоді. Однак, Repetski J.E. (1978) у відкладеннях пізнього Кембрію на території сучасної Північної Америки були виявлені фрагменти фосилізованих залишків анатолепсіса (*Anatolepis*) - представника найдавніших хребетних безщелепних рибоподібних на Землі. Аналогічні скам'янілості були також виявлені в Гренландії і на Шпітцбергені, що свідчить про досить повсюдне поширення перших хребетних в морях пізнього Кембрію та раннього Ордовика. Ці знахідки на 40 млн. років відсунули назад час появи хребетних організмів.

В Ордовику на території сучасної Північної Америки жили примітивні хребетні безщелепні тварини, серед яких найбільш відомими є *Astraspis desiderata* і *Eriptychius americanus* (Elliot, 1987).



Астраспіс (*Astraspis desiderata*) - найдавніша хребетна безщелепна рибоподібна тварина. Ордовик. Північна Америка (за Elliot, 1987).

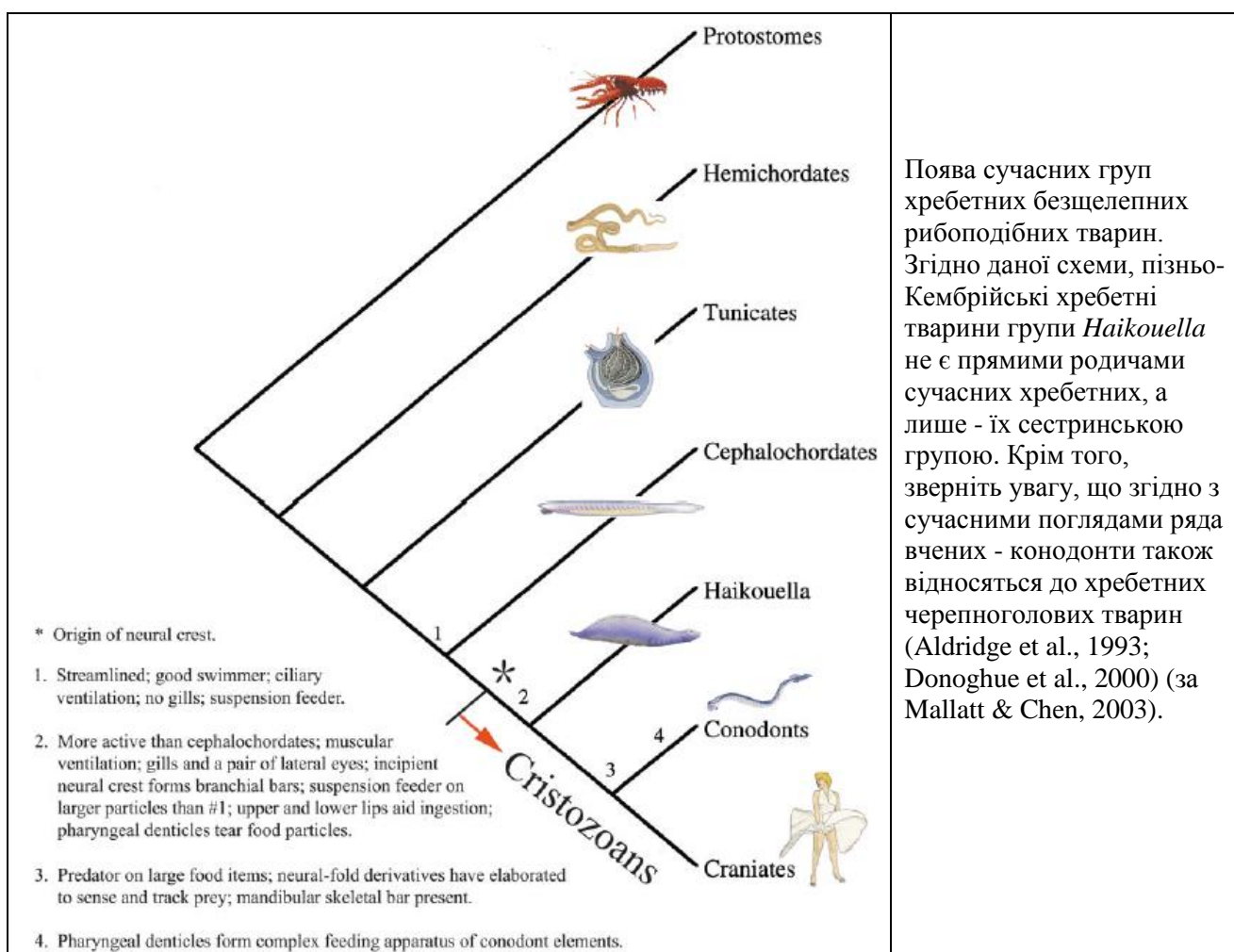


Сакамбаспіс – хребетна безщелепна рибоподібна тварина, Ордовик (за Palaeos.com).

Детальні морфологічні дослідження, проведені J. Mallatt і J.-Y. Chen (2003), показали, що знайдені в пізньо-Кембрійських відкладеннях на території сучасного Китаю скам'янілості Naikouella (Shu et al., 1999) є сестринської групою для сучасних черепноголових (хребетних) тварин.

Молекулярні механізми появи спочатку хребетних і надалі - щелепноротих тварин в типі Хордові. В кінці Кембрію - на початку Ордовіка в ДНК деяких хордових тварин відбулась повногеномна дуплікація з подальшими змінами в копіях генів. Це дозволило з'явитися новому підтипу Хребетних тварин (або Черепноголовим). У цієї групи організмів не тільки з'явився череп і хребет, але також з'явилися дермальні кістки, завдяки появі гена *sragc* в ході процесів дуплікації і модифікації генів.

На кордоні між Ордовіком і Силуром в ДНК деяких Хребетних тварин знову відбулась повногеномна дуплікація з подальшими змінами в копіях генів. Це дозволило з'явитися новому надкласу (інфратипу) Щелепноротих. У Щелепноротих тварин: а) з'явилися щелепи, як похідні перших трьох пар зябрових дуг; б) з'явився внутрішній кістковий скелет завдяки дуплікації + модифікації гена *sragc*: копія гена *sragc* дала початок гену *sragc11*, а цей ген, в свою чергу, дав початок генній родині SCPP, експресія генів якої забезпечує формування внутрішнього кісткового скелета у щелепноротих тварин (крім хрящових риб, хоча, за деякими даними, хрящові риби вдруге втратили такий тип скелета); в) з'явилося подвійне дихання: і зябрами, і легенями (надалі, багато риб втратили здатність дихати легенями); г) і т.н.



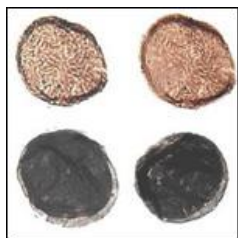
Наземні фауни членистоногих Ордовіка. Колонізація суші різними лініями членистоногих відбувалась в Кембрії - Ордовіку (510-471 млн.р.т.). При цьому слід зазначити, що протягом геологічної історії різні лінії членистоногих і нематод незалежно і багаторазово переходили від життя у воді до життя на суші.

Наземні флори Ордовіка

Приблизно 465 млн.р.т. на суші з'явилися перші мохоподібні рослини. Згідно однієї точки зору, перші наземні рослини походять від харових водоростей; тоді як, згідно другої точки зору - родоначальниками наземних рослин є зелені кон'югуючі водорості. Перші

наземні мохоподібні рослини за зовнішнім виглядом нагадували сучасні печінкові мохи. Факт появи на суші рослин був встановлений на підставі виявлення в наземних відкладеннях Ордовицького періоду т.зв. крітоспор, які дозволяють рослинам розмножуватись в повітряному середовищі.

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



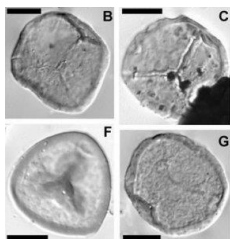
Скам'янілі крітоспори перших наземних рослин, схожих на сучасні печінкові мохи. 472 млн.р.т., Аргентина (за Rubinstein et al., 2010).



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

Приблизно 450 млн.р.т. на Землі з'явилися перші вищі судинні рослини. Доказом цього служить факт знаходження у відкладеннях Ордовицького періоду т.зв. трилетних спор, характерних тільки для судинних рослин. Формування провідної судинної системи зажадало появи у наземних рослин ще 516 родин генів. Слід підкреслити, що поява судинних пучків забезпечила повноцінне водопостачання наземних рослин і стала однією з передумов еволюційного успіху судинних рослин на Землі. У відкладеннях Ордовицького періоду серед наземних вищих рослин виявлені скам'янілості риніофітів і плаунів.

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



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



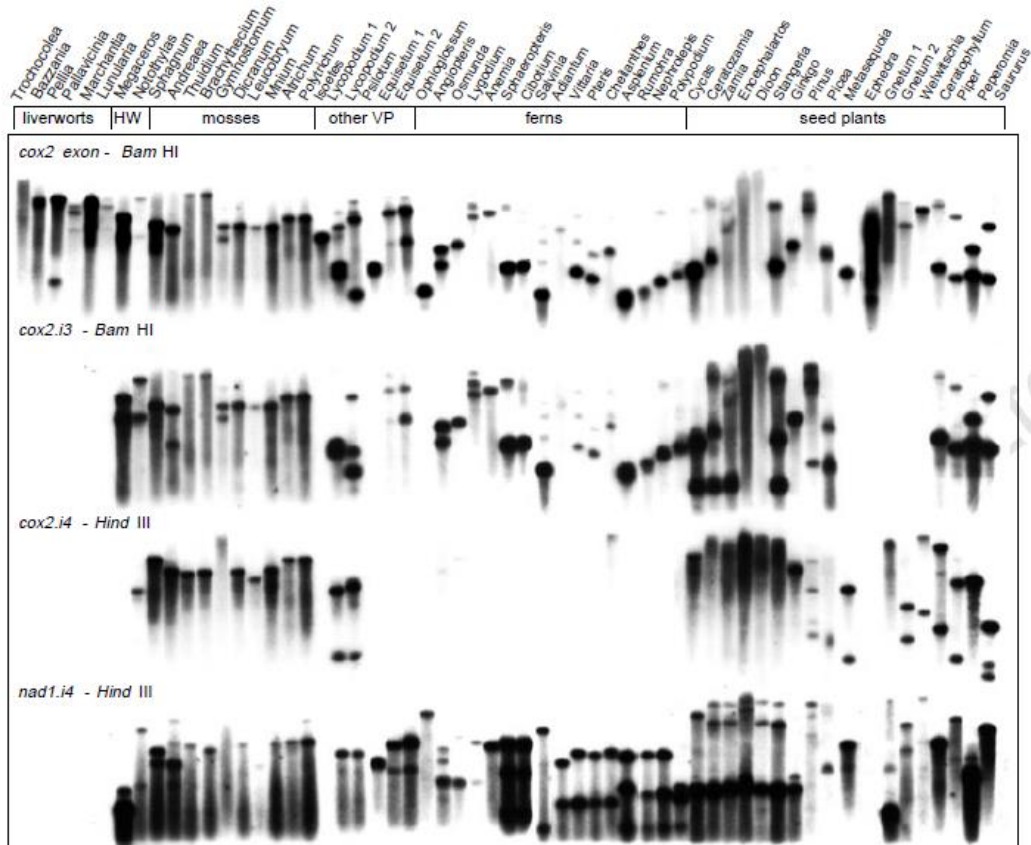
Перша наземна судинна рослина з вертикальним стеблом – ринія (*Rhynia*) (за <http://bio.1september.ru/2000/46/3.gif>).

Другою важливою причиною еволюційного успіху судинних рослин, порівняно з мохами, стала заміна панування гаплоїдної життєвої форми, характерної для мохоподібних, на панування диплоїдної життєвої форми. За 465 млн.р. існування - мохи сильно не змінилися. Основною причиною такого генетичного консерватизму вважається домінування

гаплоїдної форми (n) в життєвому циклі мохів порівняно з диплоїдною життєвою формою (2n). Відомо, що мутації дуже рідко бувають корисними і поява мутацій у гаплоїдів часто призводить до їх загибелі і до втрати мутантного алеля. Тоді як поява мутації у диплоїдного організму дозволяє досить довго маскувати в популяції дану мутацію за рахунок другого немутантного алеля гена і зберігати мутаційний вантаж в популяції. У змінившихся умовах навколишнього середовища мутантний алель може виявитись корисним і дати початок новій фенотипічній ознаці.

Кріптоспори наземних рослин, знайдені С. Rubinstein з колегами (2010) в Ордовицьких відкладеннях віком 473-471 млн.р.т. на сході Гондвани (територія сучасної Аргентини), на сьогоднішній день є найбільш ранньою з відомих знахідок кріптоспор. Ця знахідка ще раз підтвердила, що перші наземні рослини з'явилися на території Гондвани. Різноманіття знайдених дослідниками кріптоспор свідчить про те, що наземні рослини з'явилися в ранньому Ордовику або навіть в Кембрійському періоді. Автори роботи звертають увагу на той факт, що має місце значна подібність ансамблів кріптоспор в часовому інтервалі ранній Ордовик - ранній Силур, що свідчить про дуже повільну ранню еволюцію наземних рослин в перші 35 - 45 млн. років їх диверсифікації.

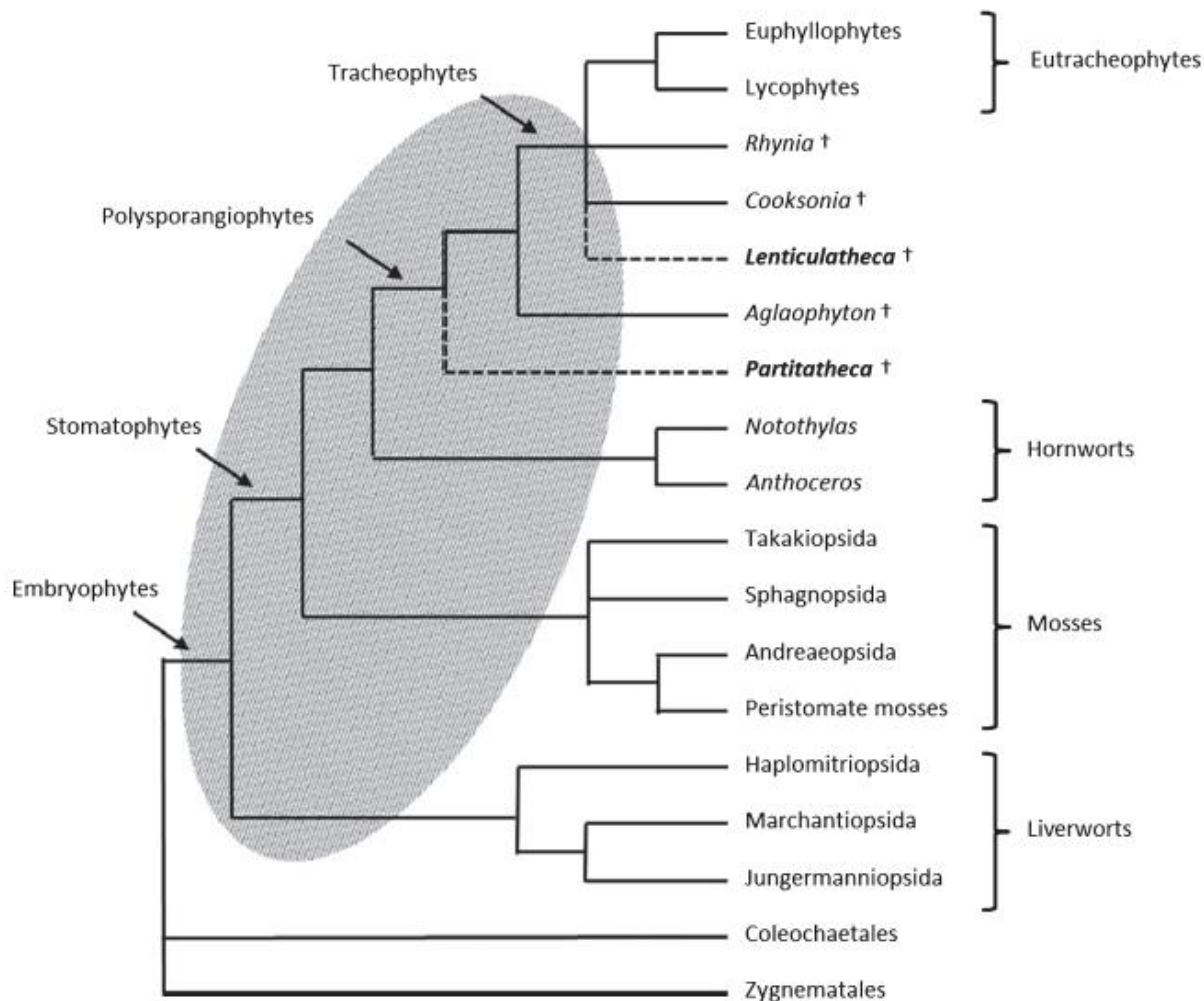
Молекулярний аналіз, проведений Qiu Y.-L. з колегами (1998), підтвердив, що печінокові мохи були першими наземними рослинами. Автори роботи виявили у всіх наземних рослин (крім печіночників) три мітохондріальні інтрони групи II: *cox2.i3*, *cox2.i4*, *nad1.i4*. У зелених водоростей, у печіночників і у інших еукаріот - ці інтрони відсутні. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що лінія наземних рослин, яка дала початок мохам і судинним рослинам, заразилась цими інтронами вже після відділення цієї гілки від печіночників.



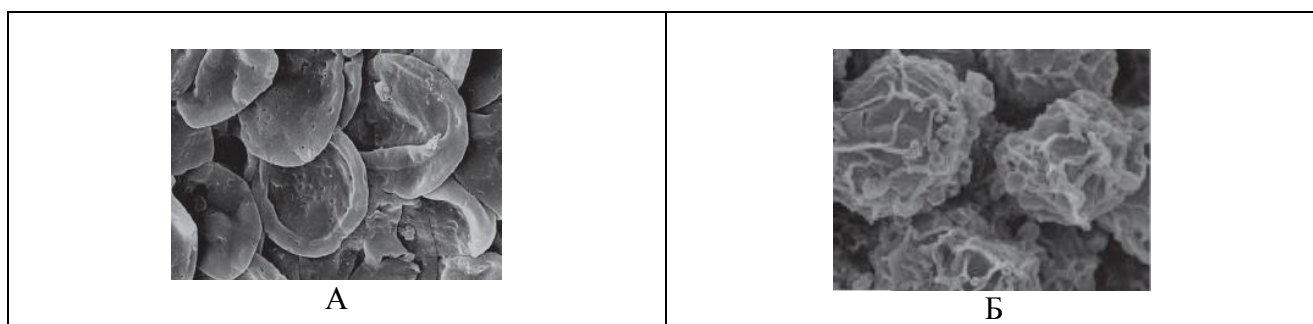
На малюнку показана присутність або відсутність трьох мітохондріальних інтронів серед 58 різних наземних рослин (всього в роботі було проаналізовано 352 різних рослини) (за Qiu et al., 1998).

Аналіз кріптоспор, проведений D. Edwards з колегами (2014), виявив в Ордовику значне різноманіття невеликих (усього кілька міліметрів!) наземних рослин. Автори назвали ці рослини кріптофіти, оскільки практично не збереглися скам'янілості даних рослин. Саме кріптофіти дали початок всьому різноманіттю і мохів, і судинних рослин. Однак, при цьому

багато з наземних рослин групи кріптофітів виявились тупіковою гілкою еволюції, не залишивши сучасних нащадків. Аналіз географічного розподілу пилку кріптофітів підтвердив, що перші наземні рослини з'явились на території Гондвани. І потім, досить швидко, розселились по всіх континентах Землі, оскільки кріптоспори згодом були знайдені на всіх континентах.



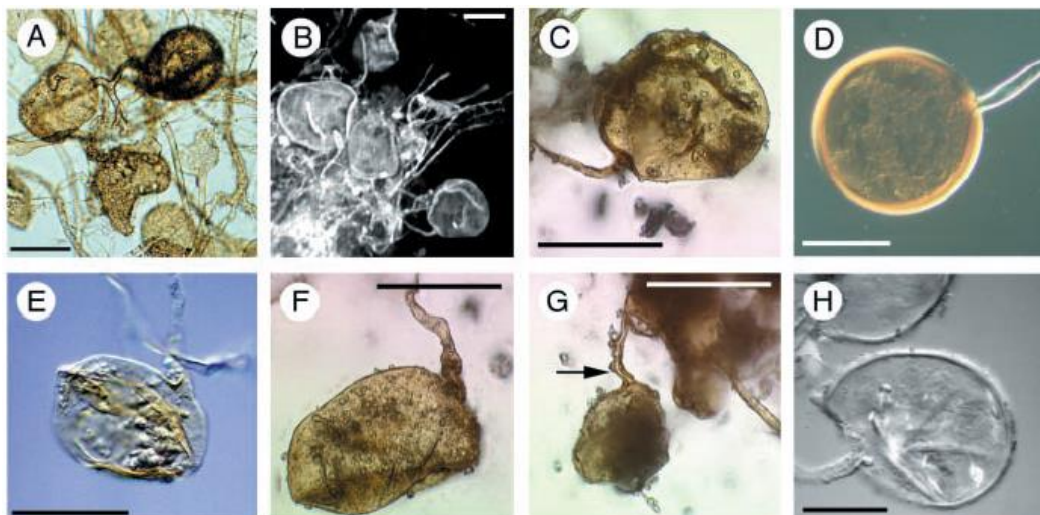
Філогенетичне дерево наземних рослин. Овал, заштрихований на схемі, це групи рослин кріптофітів. Саме кріптофіти дали початок усім наземним рослинам: і мохоподібним, і вищим судинним рослинам (за Edwards et al., 2014).



Спори найдавніших наземних рослин - кріптофітів, які жили на землі в Ордовіку - Девоні. Електронні мікрофотографії фосилій. А - Силур. Б - Девон (за Edwards et al., 2014).

Слід зазначити, що практично відразу ж з появою наземних рослин - на поверхні і всередині їх ризоїдів з'являються мікоризні симбіотичні гриби, які допомагають рослинам отримувати воду і мінеральні речовини з ґрунтів. Зокрема, в фосиліях віком 450 млн.р. вже присутня арбускулярна внутрішньоклітинна мікориза, для формування якої необхідно

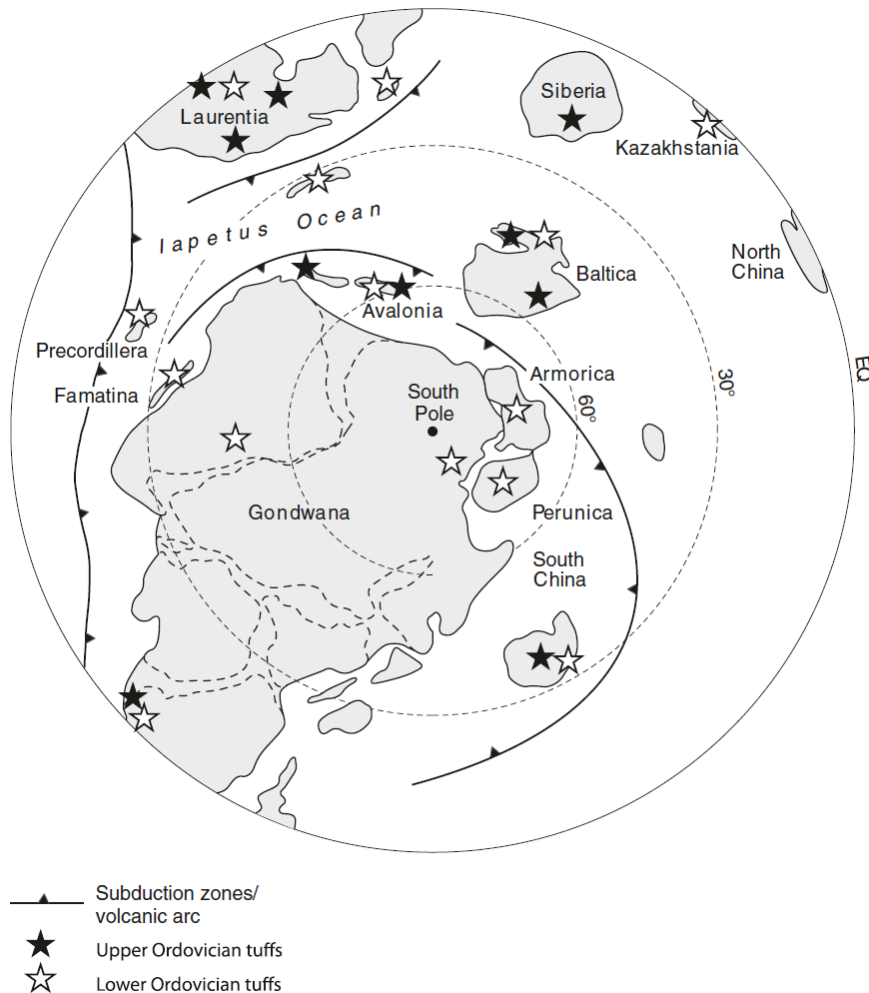
функціонування ряду генів, зокрема, гена SYMRK. Ці гени дозволяють рослині ідентифікувати гриб-симбіонт і впустити його всередину своїх клітин.



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

NB! Виникнення арбускулярних грибів через гломеромікоту датується ще Палеозойською ерою, коли на материковій частині планети почали зароджуватися перші види мохів. Арбускулярні мікоризні гриби ймовірно існують 900 мільйонів або навіть 1,2 мільярда років, будучи значно старшими за наземні рослини. В якості симбіотичних партнерів тоді виступали ціанобактерії. Дана версія підтверджується сьогодні наявністю симбіозу гломеромікоти (*Geosiphon pyriformis*) і ціанобактерій (*Nostoc*), що є єдино відомим прикладом симбіозу гриба з ціанобактеріями. Тільки тут симбіоз навиворіт: бактерія живе всередині гриба. А в мікоризі - гриб входить в клітини рослини.

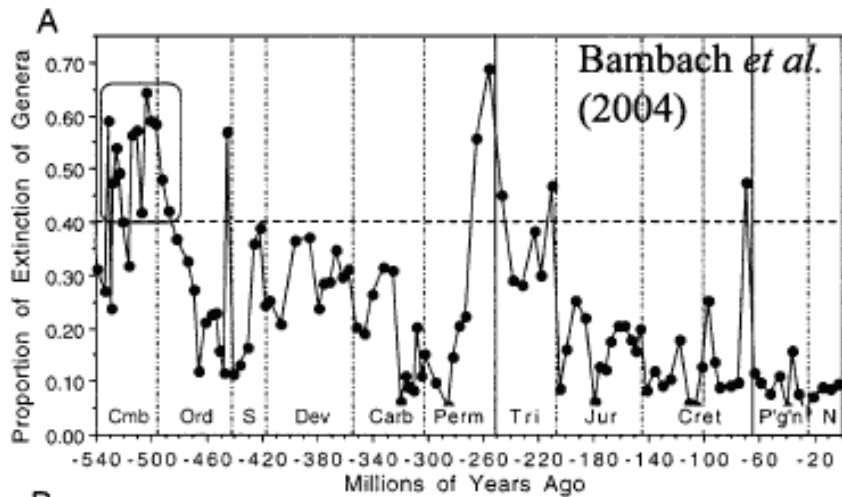
***Накопичення на континентах вулканічного попелу забезпечило вихід рослин на сушу в середньому Ордовіку.** Перші палеогрунти з'явилися в глибокому Протерозої завдяки колонізації суші бактеріями, грибами і лишайниками. Однак, вони були бідні життєво-важливими хімічними елементами. Тоді як вулканічний попіл є хімічно найкращим субстратом для наземних рослин - оскільки цей попіл багатий на хімічні елементи і добре утримує воду. Дослідження, проведені Parnell J. і Foster S. (2012), свідчать про те, що в Ордовіку аномально екстенсивний вулканізм генерував безпрецедентні обсяги лав і вулканічного попелу (вулканічні туфи). Найперші скам'янілості спор наземних рослин, виявлені у відкладеннях середнього Ордовіка, за часом збігаються з цими повсюдно поширеними вулканічними депозитами, що свідчить про можливий взаємозв'язок подій колонізації рослинами суші і накопиченням вулканічних туфів. Швидка інокуляція сучасних вулканічних туфів рослинними спорами і симбіотичними нітроген-фіксуєчими грибами свідчить про те, що Ордовіцькі вулканічні туфи могли стати основою колонізації суші рослинами (за Parnell & Foster, 2012).



Палеогеографічна реконструкція розташування континентів в Південній півкулі приблизно 470 млн.р.т. Ордовіцькі вулканічні туфи були виявлені на поверхні більшості Ордовіцьких континентів (за Parnell & Foster, 2012).

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

Швидкість еволюційних процесів в Ордовіку. Флоїя (ранній Ордовік, 479-472 млн.р.т.) - ідентифікують як статистичний прорив в еволюції багатоклітинних тварин. До Флоїя - зміна родів тварин була екстраординарно високою (тобто роди дуже швидко змінювали один одний). І, в цілому, еволюційне дерево багатоклітинних тварин виглядало дуже не стабільним - з великими таксонами, які часто подіяли випадковим спалахам розквіту і занепаду. Протягом Флоїя і потім в середньому Ордовіку - швидкість вимирання груп знизилась і залишалась досить низькою (за винятком Фанерозойських масових вимирань біоти).



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

Таким чином, наприкінці раннього Ордовіка швидкість вимирання родів, родин, видів порівняно з Кембрієм – знижується. Можливі причини:

а) з'явилися більш досконалі механізми лагодження ДНК;

б) знизилась температури навколишнього середовища (і ніколи більше в наступні 470 млн. років температури не будуть сягати таких високих значень, як в Кембрії!).

Отже, мікро- та мезо-таксонна «плинність» Кембрію – сповільнилась.

Пізно-Ордовицька зміна фаун в Лаврентії. У пізньому Ордовіку, приблизно 450 млн.р.т. Лаврентія (Північна Америка) піддалася дії Таконської орогенії і глобального похолодання. D. Wright A. і Stigall (2013) досліджували пізно-Ордовицьких брахіопод Лаврентії (сучасна Північна Америка) і показали фундаментальні зміни в характері видоутворення - від вікаріанського до дисперсного макроеволюційного режиму - на межі між Сандбіанською (Sandbian) та Катіанською (Katian) епохами Ордовіка. Ця геологічна межа також відповідає відновленню тектонічної активності і підняттю гірських систем, а також формуванню зони підняття (апвелінга) холодних багатих поживними речовинами вод в морях східної Лаврентії і зниженню температури води.

Синхронність цих драматичних геологічних, океанографічних і макроеволюційних змін підтвердила вплив геологічних подій на характер біологічної еволюції. Поновлення тектонічної активності і океанографічні зміни сприяли фундаментальним змінам у структурі місць проживання на сході Північної Америки, що редукувало ізоляцію і вікаріанство. У пізньому Ордовіку уздовж східного узбережжя Лаврентії мали місце події Таконської орогенії - зіткнення материка з островами і платформами. У пізньому Сандбії мала місце регіональна трансгресія моря (можливо, через опускання Лаврентії?) і похолодання. Таконська орогенія спровокувала зміни в характері термогалінної циркуляції вод, що сприяло апвелінгам і надходженню з холодною водою поживних речовин. При цьому фауна басейну Аппалачів трансформувалась від теплолюбної до холодостійкої: зміна біоти була забезпечена міграцією холодостійких видів. Зокрема, східне узбережжя Лаврентії заселили холодостійкі види брахіопод і трилобітів. Потім в Річмонді (пізній Катій) потеплішало і почався процес біоінвазій (т.зв. cross-faunal immigration). Вважають, що джерелами інвазивних видів були палеоекваторіальні регіони заходу США і Канади. Зокрема, під час Річмондських подій через потепління малорізноманітні тропічні види мігрували в басейн Цинцинаті. Біоінвазії сприяли регіональному розселенню біоти, що загальмувало видоутворення серед фаун Лаврентії (т.зв. Річмондська біоінвазія видів).



У пізньому Ордовіку на межі епох Сандбій - Катій в мілководних морях Лаврентії мала місце багаторазова зміна фаун через зміни в умовах існування організмів (зміни рівня моря, температури води, доступності поживних речовин, тощо). Де: Laurentia - Лаврентія; Baltica - Балтика; Iapetus Ocean - океан Япетус; Taconian Highlands - Таконські гори; 1 - 6 - ізолювані фізичними бар'єрами морські басейни Лаврентії (1 - Anticosti Island, 2 - Appalachian Basin, 3 - Cincinnati Basin, 4 - Central Basin, 5 - Southern Midcontinent, 6 - Northern Midcontinent (за Wright & Stigall, 2013).

Пізньо-Ордовіцьке масове вимирання біоти. В ході пізньо-Ордовіцького вимирання біоти зник 61% родів морських мешканців по всій земній кулі (Brenchley et al., 2001). Масове вимирання живих організмів наприкінці Ордовіцького періоду співпало з максимальним зледенінням суперматерика Гондвани. Таким чином, однією з основних причин пізньо-Ордовіцької екологічної кризи, було різке зниження температури навколишнього середовища. Дослідження, проведені T.Vandenbroucke з колегами (Vandenbroucke et al., 2010), свідчать про те, що основною причиною Ордовіцького вимирання біоти стало стискання екопростору у відповідь на гляціацію півдня Гондвани. Зокрема, автори показали, що 440 млн.р.т. порівняно з 460 млн.р.т. полярний фронт змістився до екватора з 55° - 70° S до 40° S.

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

***Селективність пізньо-Ордовіцького масового вимирання біоти.** Тривалий час пізньо-Ордовіцьке масове вимирання біоти, яке співпало з драматичними змінами клімату, вважалось неселективним. Дослідження, проведене Finnegan S. з колегами (2016), показало, що під час першої хвилі пізньо-Ордовіцького вимирання біоти (пізній Катій) – переважно постраждали глибоководні роди брахіопод або роди брахіопод, які існували у відносно вузьких палеогеографічних межах (приблизно 35 градусів широти). Вимирання переважним чином глибоководних груп свідчить про

відсутність кисню як найважливішу причину, яка спровокувала означену хвилю вимирання. Вимирання груп у вузьких палеогеографічних межах свідчить про зсув кліматичних зон на означених територіях (акваторіях). В цілому, проведені дослідження показали, що пізньо-Ордовицьке масове вимирання біоти, яке тривалий час вважалося неселективним – в дійсності було високо селективним вздовж біогеографічного та батиметричного аксисів і не корелювало з таксономічною ідентичністю груп (за Finnegan et al., 2016).

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

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

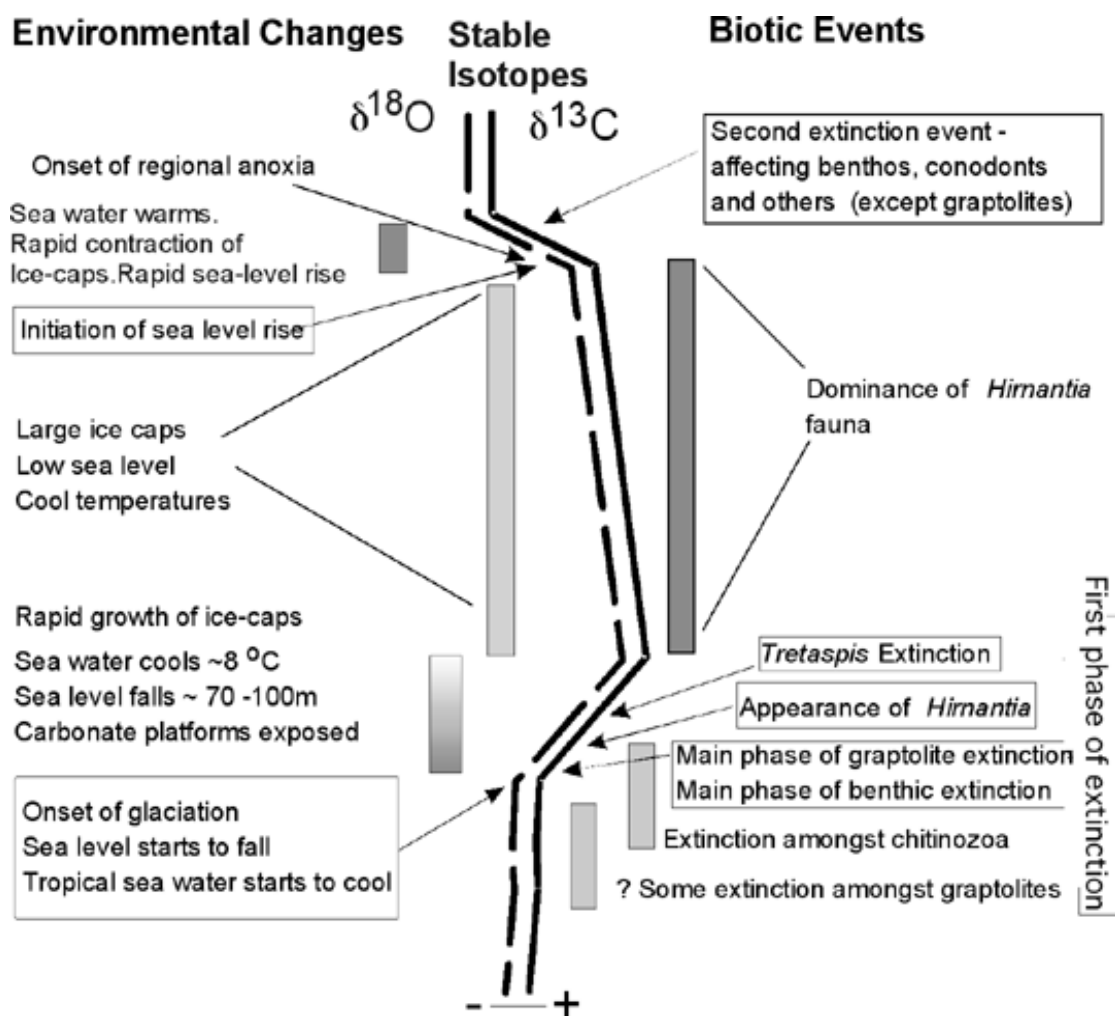
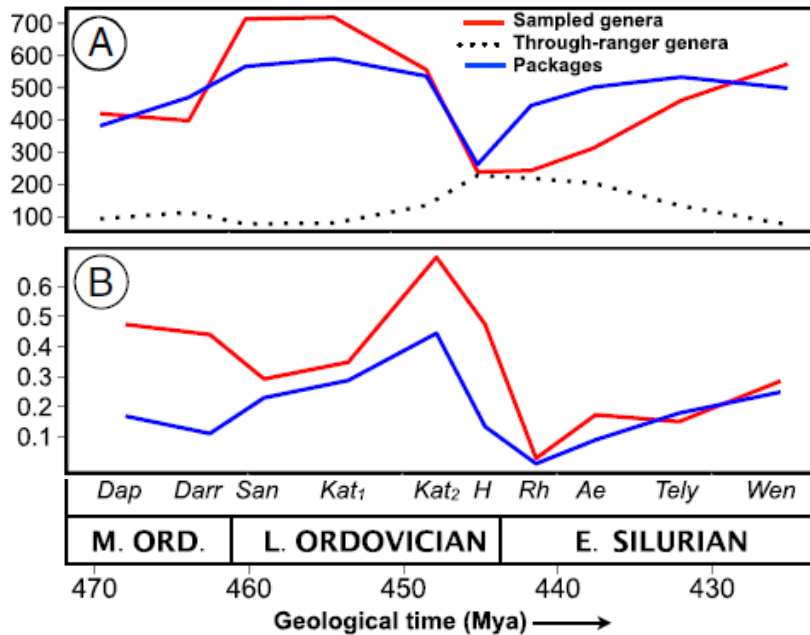


Схема показує дві хвилі пізньо-Ордовицького вимирання біоти. Перша хвиля вимирань на межі Катіанської і Хірнантської епох була викликана швидким розростанням покривних льодовиків, різким зниженням температури води на 8°C, падінням рівня моря на 70 - 100 м і, як наслідок, втратою звичних місць проживання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

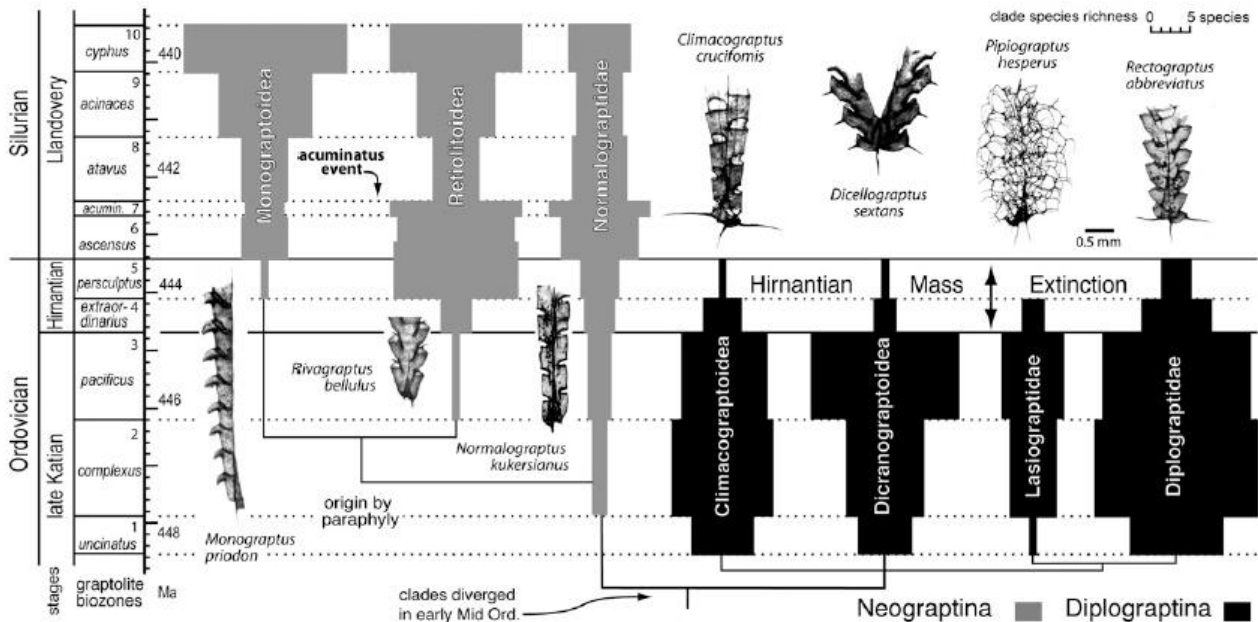


A - Різноманітність родів морських організмів Лаврентії (сучасна Північна Америка) в інтервалі між середнім Ордовіком (Дапінгій) і раннім Силуром (Венлок); B - швидкість вимирання родів морських організмів (Foote, 2000) and section truncation rate (Peters, 2006) (цитовано за Finnegan et al., 2012).

Хірнантське вимирання граптолітів. У пізньому Ордовіку приблизно 445 млн.р.т. граптоліти пережили філогенетичне пляшкове горлечко еволюції під час Хірнантського масового вимирання видів (Vapsta et al., 2012). Причиною даної хвилі вимирання вважається різке зниження температури води (в приповерхневому шарі температура знизилася на 5⁰C). При цьому велика частина клад граптолітів - вимерла. Однак, інші клади в цей же час дали радіацію нових груп.

Vapsta D.W. з колегами (2012) за фосиліями вивчили 183 види граптолітів для того, щоб відповісти на питання - чи було виживання одних груп граптолітів порівняно з іншими групами пов'язано тільки з морфологічною селективністю або відігравали роль і інші фактори відбору. В результаті проведеного дослідження автори показали, що: 1) вимирання груп граптолітів не було пов'язано з морфологічними факторами; 2) всупереч теоретичним очікуванням, зміни в морфологічній різноманітності і видовому розмаїтті виявились не пов'язаними між собою категоріями.

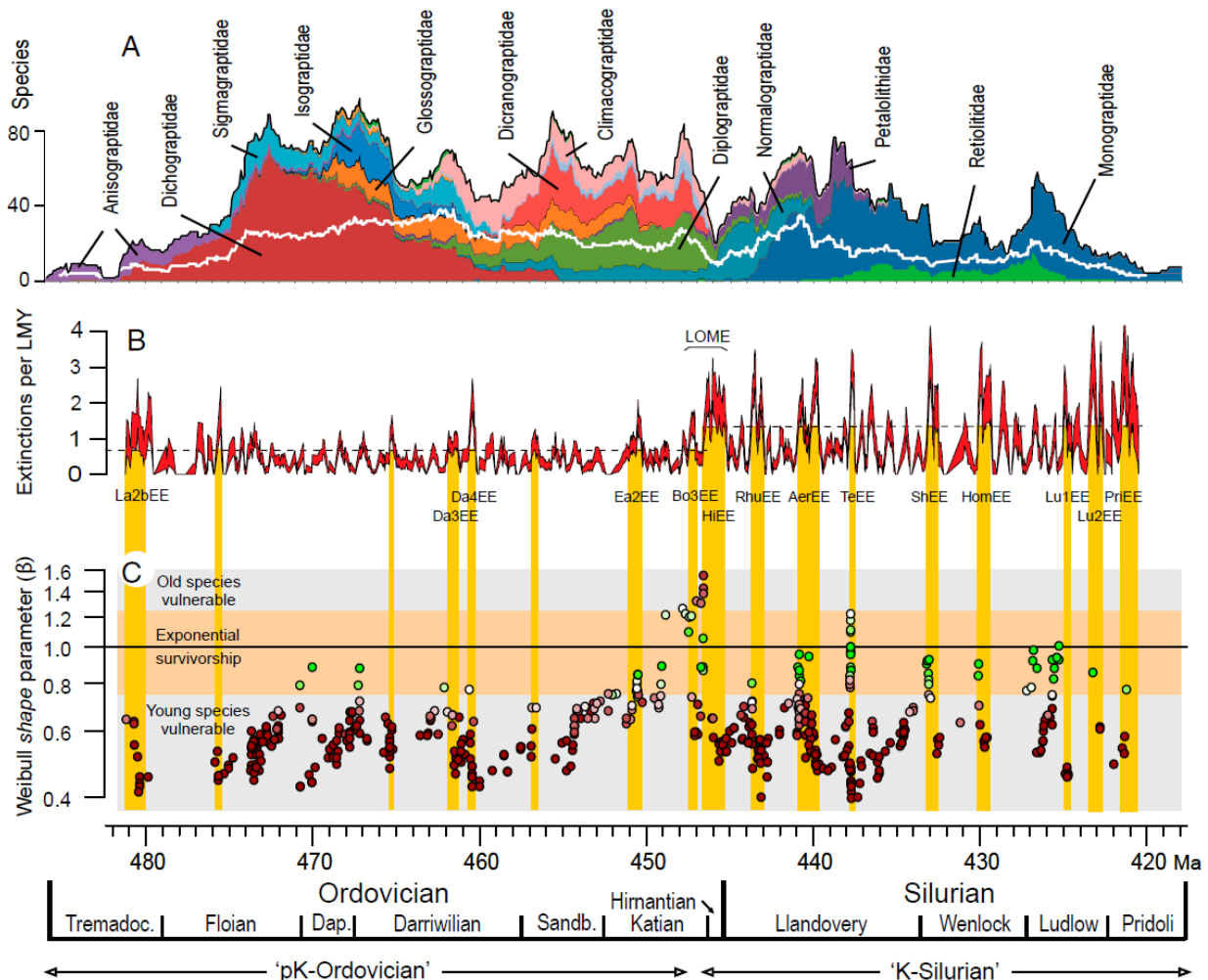
Початковий відновлювальний період після вимирань несподівано для авторів виявив відносно низьку морфологічну варіабельність і низький рівень інновацій, не дивлячись на те, що це був час зростання видового різноманіття груп граптолітів, що вижили. Цікаво відзначити, що таксони граптолітів, які вижили в ході Хірнантського масового вимирання, до вимирання характеризувались малою кількістю видів. За 20 млн. років до Хірнантського зледеніння граптоліти розділились на дві клади: *Neograptina* і *Diplograptina*. Не дивлячись на те, що перед Хірнантським зледенінням *Diplograptina* мали і більшу кількість видів, і були представлені великою кількістю морфологічних форм - ця група практично вся вимерла в ході масового Хірнанського вимирання (див. рис). Навпаки, в кладі *Neograptina* - практично відразу після початку Хірнантського вимирання почалась інтенсивна поява нових видів граптолітів. Вже в Силурі у *Neograptina* з'явилося багато нових морфологічних форм, конвергентно схожих на до-хірнантські форми *Diplograptina*.



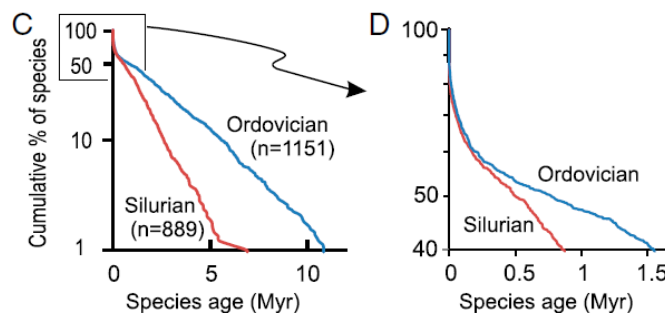
Пізно-Ордовицьке філогенетичне пляшкове горлечко для граптолітів. Де: по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОХ - біорізноманітність граптолітів (за Vapsta et al., 2012).

Слід зазначити, що протягом перших 2 млн. років Хірнантського зледеніння знизилось і різноманіття морфологічних форм *Neograptina*. Відомий ряд робіт, які показують, що функціональне різноманіття і морфологічне різноманіття організмів мають бути розділені. Цікаво підкреслити, що для *Neograptina* в Хірнантії показано збільшення швидкості видоутворення і обмеження в появі морфологічних інновацій. У ряді досліджень було виявлено, що обмеження в морфологічній різноманітності організмів (тобто гальмування появи морфологічних інновацій) може бути пов'язано з відновленням після кризових змін у навколишньому середовищі (Chen et al., 2005; Melchin et al., 1998), з відсутністю комплексних екологічних взаємодій в системі (Solé et al., 2010) та ін. Наприклад, серед деяких сучасних груп організмів також виявлено диверсифікацію з мінімумом морфологічних інновацій, засновану на зміні життєвого циклу, особливостей репродукції і т.н. (Rundell & Price, 2009; Kozak et al., 2006).

***Різні режими вимирання граптолітів в Ордовіку і в Силурі.** Дослідження, проведені Crampton J.S. з колегами (2016), показали, що вимирання граптолітів в Ордовіку і в Силурі відбувалось в різному режимі. В Ордовіку домінував т.зв. фоновий режим вимирання ("background" extinction): тобто ймовірність вимирань була найбільш високою серед видів, які щойно з'явилися. У пізньому Ордовіку різко змінився режим вимирання: на кривій швидкості вимирання видів відзначені багаторазові різкі піки; еволюційний оборот груп значно посилюється в Силурі і змінився тип вимирань - вимирання перестали залежати від віку видів (т.зв. режим високої швидкості вимирань, "high-extinction mode"). Ця зміна в режимі вимирань збіглась з глобальними кліматичними змінами: з переходом від парникових умов до льодовикового періоду. Під час найбільш екстремальних епізодів вимирань біоти (під час пізно-Ордовіцького масового вимирання), - старі види були селективно видалені (т.зв. режим масових вимирань, "mass extinction mode"). Дослідження, проведені авторами роботи, показали, що режими вимирань в Палеозойському океані переключались швидко (приблизно за 0,5 млн. років) від одного режиму до іншого у відповідь на зміни умов навколишнього середовища. Автори показали, що домінуючим фактором, який забезпечував первинний контроль запуску вимирання груп - був абіотичний фактор (за Crampton et al., 2016).

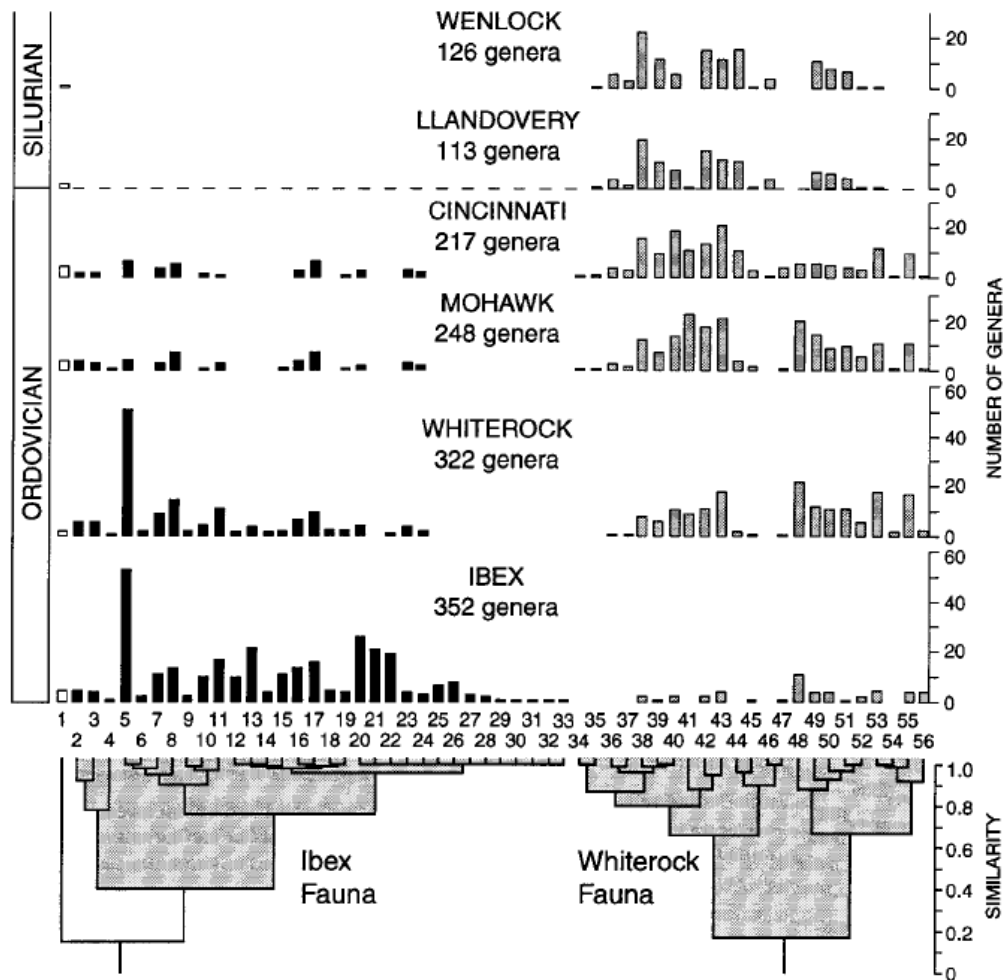


А - Різноманіття видів граптолітів (показані основні родини); В - швидкість вимирання (кількість вимерлих ліній за млн. років); шифром вказані найбільш значущі епізоди вимирань; С - вразливі когорти організмів: Old species vulnerable - вразливі старі види; Young species vulnerable - вразливі молоді види (за Crampton et al., 2016).

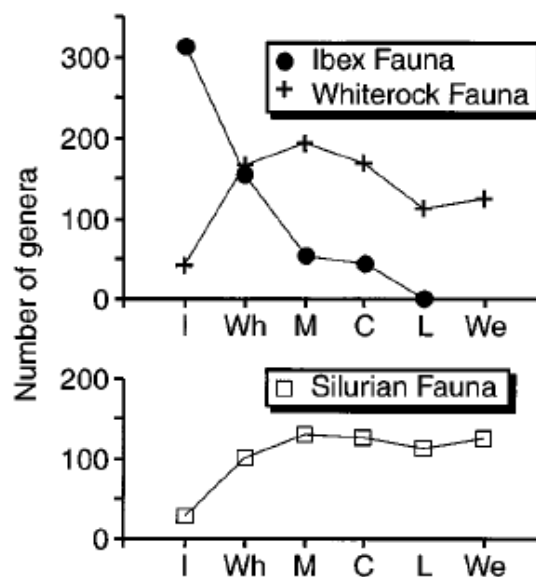


С-Д - Графіки, які показують вікову структуру видів в Ордовіку і в Силурі; тривалість життя Силурійських видів граптолітів становить половину від тривалості життя Ордовіцьких видів (за Crampton et al., 2016).

Пізно-Ордовіцьке вимирання трилобітів. Трилобіти були однією з груп, яка найбільш сильно постраждала в ході Ордовіцького масового вимирання біоти - зникла половина родин трилобітів! І, зазвичай, після-Ордовіцька історія трилобітів - вважається історією поступового занепаду цієї групи. Аналіз родин Ордовіцьких трилобітів, проведений J. Andrain з колегами (1998), дозволив виділити дві основні фауни з різними часовими трендами біорізноманіття.



Аналіз Ордовицьких і Силурійських родин трилобітів. Де: по осі OY_1 - геологічний час; OY_2 - кількість родів трилобітів; по осі OX - динаміка родового різноманіття Ібекської (Ibex Fauna) і Вайтрокської (Whiterock Fauna) фаун трилобітів; Ордовицькі геологічні яруси - Ібекський (Ibex), Вайтрокський (Whiterock), Мохакський (Mohawk), Цинцинаті (Cincinnati) і Силурійські геологічні яруси - Лендовері (Llandovery), Венлок (Wenlock) (за Andrain et al., 1998).



Динаміка кількості родів трилобітів Ібекської і Вайтрокської фаун. Де: по осі OY - кількість родів трилобітів; по осі OX - геологічні епохи Ордовика і Силура (I - Ібекська, Wh - Вайтрокська, M - Мохакська, C - Цинцинаті, L - Лендовері, We - Венлок) (за Andrain et al., 1998).

Ібецька фауна трилобітів зменшувала своє біорізноманіття протягом Ордовика і зникла під час пізньо-Ордовицького масового вимирання видів (див. рис). Тоді як Вайтрокська фауна трилобітів - швидко радіювала протягом середнього Ордовика і дала зростання всьому пост-Ордовицькому біорізноманіттю трилобітів. При цьому автори показали, що для тих родин трилобітів, які вижили, була характерною висока різноманітність родів на відміну від родин вимерлих трилобітів. Найбільш яскрава радіація Вайтрокської фауни трилобітів відбулась в низьких теплих широтах Ордовицької Лаврентії, а не у високих прохолодних широтах Гондвани і Балтики. Саме тропічні групи трилобітів Лаврентії дали початок Силурійським трилобітам. Причому, Вайтрокські трилобіти з'явилися в більш глибоких частинах океану і потім розселилися до прибережної зони (можливо, через її затоплення?). Жоден представник Ібекської фауни трилобітів не вижив в ході пізньо-Ордовицького вимирання. Тоді як 74% Вайтрокської фауни трилобітів продовжили своє існування в Силурі. Цікаво відзначити, що в Ордовику вижили клади з великою кількістю родів, тоді як в Кембрії - виживання клад трилобітів від кількості родів не залежало.

Причини двох хвиль Ордовицького масового вимирання видів живих організмів:

1) катастрофічні причини першої хвилі вимирання біоти:

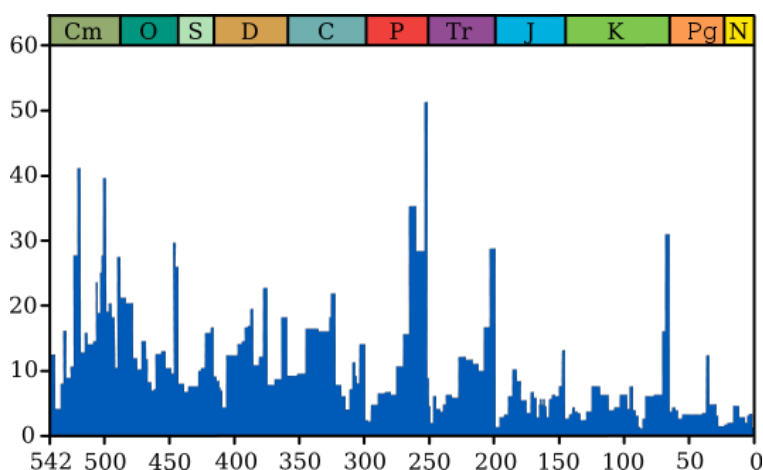
- різке зниження температури навколишнього середовища (до формування покривного зледеніння);
- уход моря в розриви і складки дна Світового океану, які сформувались в результаті тектонічних рухів земної кори, що викликало загибель мілководних організмів;
- зниження рівня моря через ізолювання значної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

2) катастрофічні причини другої хвилі вимирання біоти:

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

3) еволюційні причини масових вимирань біоти:

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



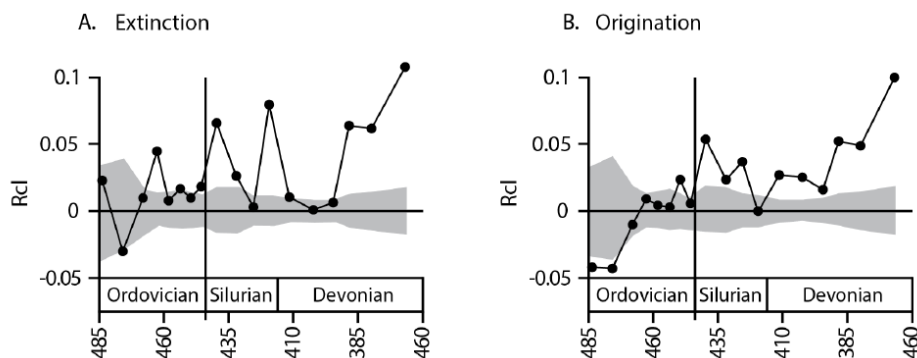
Вимирання морської фауни в часі. Графік показує відносний відсоток (а не абсолютне число) вимирань родів морських організмів за конкретний інтервал часу. Графік не показує вимирання всіх родів, а лише тих, які залишилися в скам'янілостях (за <http://newsinmir.com/uploads/posts/2014-09/14102640096original.png>).

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

***Космічне гамма-випромінювання ініціювало пізньо-Ордовицьке масове вимирання біоти.** Сплески гамма-випромінювання в нашій Галактиці можуть призводити до значного пошкодження біосфери Землі. Розрахункові дослідження показали, що два і більше разів за 1 млрд. років такі гамма-сплески відбуваються в небезпечній близькості від Землі. Щонайменше п'ять разів в Фанерозої на Землі відбувались масові вимирання біоти, в ході яких з лиця Землі зникла велика кількість живих організмів. Серед факторів, які могли провокувати масові вимирання біоти - і сплески гамма-випромінювання. Melott A.L. з колегами (2004) вважають, що пізньо-Ордовицьке масове вимирання біоти могло бути, як мінімум частково, спровоковане таким гамма-сплеском радіації. Крім власного шкідливого впливу - гамма-випромінювання викликає витончення озонового екрану і призводить до безперешкодного проникнення на Землю жорсткого ультрафіолетового випромінювання Сонця. Крім того, сплеск гамма-випромінювання міг запустити в пізньому Ордовику різке глобальне похолодання після досить теплих кліматичних умов. Таким чином, інтенсивне швидке похолодання і гляціація, які вважаються причиною пізньо-Ордовицького масового вимирання біоти - могли бути викликані сплеском космічного гамма-випромінювання в небезпечній близькості від Землі (за Melott et al., 2004).

***Спямованість подій масового вимирання та диверсифікації біоти.** Масові вимирання біоти мають драматичний вплив на траєкторію життя. Однак, в деяких випадках, ефект може бути відносно невеликим не дивлячись на високу швидкість вимирень. Наприклад, пізньо-Ордовицьке масове вимирання біоти - є другим в Фанерозої за кількістю вимерлих родів, проте дослідники відзначають, що це вимирання не мало екологічних наслідків і не призвело до змін в домінуванні клад живих організмів. Тоді як, наприклад, термінальне Крейдяне масове вимирання біоти - було менш драматичним за кількістю вимерлих родів живих організмів, однак в ході цього вимирання зникли деякі найважливіші домінуючі клади, а рідкісні клади вижили і диверсифікували в Палеогені.

Krug A.Z. і Patzkowsky M.E. (2015) в своїй роботі протестували можливу філогенетичну селективність вимирень і появи нових груп на прикладі родів брахіопод в часовому інтервалі між середнім Ордовиком і Девоні. Використовуючи індекс таксономічного кластерування (index of taxonomic clustering, RCL) як проксі для оцінки рівня філогенетичного кластерування досліджених груп, автори роботи встановили, що: а) в Ордовику вимирання і поява нових груп брахіопод носило таксономічно випадковий або слабо-кластерований характер; проте, після пізньо-Ордовицького масового вимирання біоти і подальшого відновлення екосистем - вимирання і поява нових груп в Силурі і в Девоні почали носити строго кластерований характер; б) пізньо-Ордовицьке масове вимирання біоти саме по собі - було слабо кластерованим.



Таксономічне кластерування вимерлих (A) і нових (B) родів брахіопод в інтервалі пізній Ордовик - Девон. Де: по осі ОХ - індекс таксономічного кластерування брахіопод (index of taxonomic clustering, RCL), використаний як проксі для оцінки рівня їх філогенетичного кластерування; по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т. (за Krug & Patzkowsky, 2015).

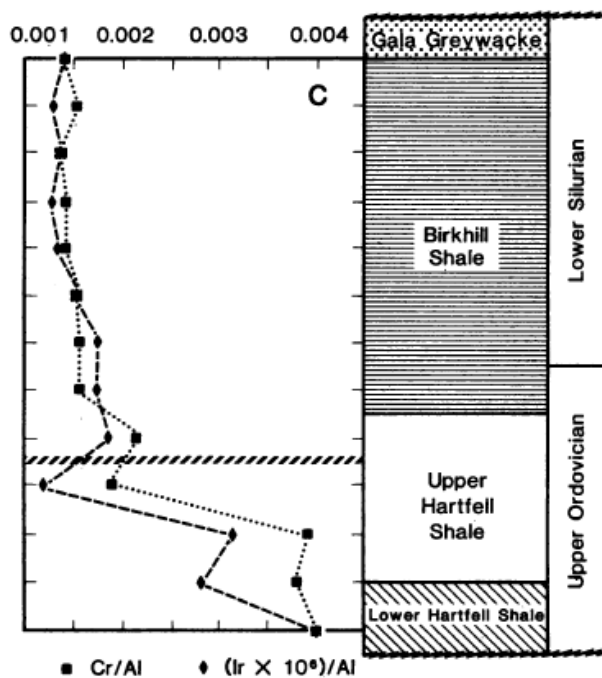
Автори роботи відзначають, що результати, отримані по брахіоподам в інтервалі Ордовик - Девон, принципово відрізняються від даних по двостулкових моллюсках в інтервалі Крейда - Кайнозой, для яких був показаний значний рівень таксономічного кластерування вимерлих під час термінального Крейдяного вимирання таксонів і таксономічно випадковий характер вимирань цих моллюсків в наступну Кайнозойську еру. Виявлені авторами дослідження принципові відмінності в типах вимирань біоти в пізньому Ордовіку і пізній Крейді показали комплексність взаємин між філогенетичною селективністю масових вимирань біоти і довготривалим філогенетичним сигналом в характері подальшої появи і вимирання груп (за Krug & Patzkowsky, 2015).

***Високі концентрації іридію і хрому в осадових породах на межі Ордовіка і Силура.**

Хемотратиграфічний аналіз на кордоні Ордовик - Силур, який характеризується подіями масового вимирання видів живих організмів, виявив високі концентрації іридію і хрому (Wilde et al., 1986). Потім в нижньому Силурі концентрація іридію - знизилась. Слід зазначити, що хоча рівень іридію на кордоні Ордовик - Силур і був вище звичайного, але при цьому він залишався на два порядки меншим, ніж наприкінці Крейдяного періода, який ознаменувався падінням на Землю великого астероїда. Джерелом хрому і іридію можуть бути також вивержені з верхньої мантії глибинні породи після їх ерозії. Такі глибинні породи вивергались в ранньому Ордовіку в ході Каледонського циклу горотворення.

Причиною зростання концентрації іридію та хрому на кордоні Ордовіка - Силура автори роботи (Wilde et al., 1986) вважають посилення ерозії поверхні суші, а не позаземний імпакт-удар (висновки зроблені на підставі аналізу кількості хрому і іридію, нормалізованої по відношенню до кількості алюмінію; алюміній використовувався для індикації відсутності мантійного внеску у формування седиментів).

Відомо, що наприкінці Ордовіка, приблизно 440 млн.р.т., вимерла велика кількість морських тварин. Ашгіланське (Ashgillian) або термінальне Ордовіцьке вимирання біоти - є другою значною біологічною кризою в Фанерозої, в ході якої сталася значна втрата різноманітності родин морських організмів. Оскільки пік накопичення іридію не передував масовому вимиранню, а високі концентрації іридію і хрому відзначаються протягом усього часового відрізка на кордоні Ордовіка - Силура, то, вважають, що іридієва і хромова аномалії наприкінці Ордовіка не були причиною пізньо-Ордовіцького масового вимирання біоти (Wilde et al., 1986).

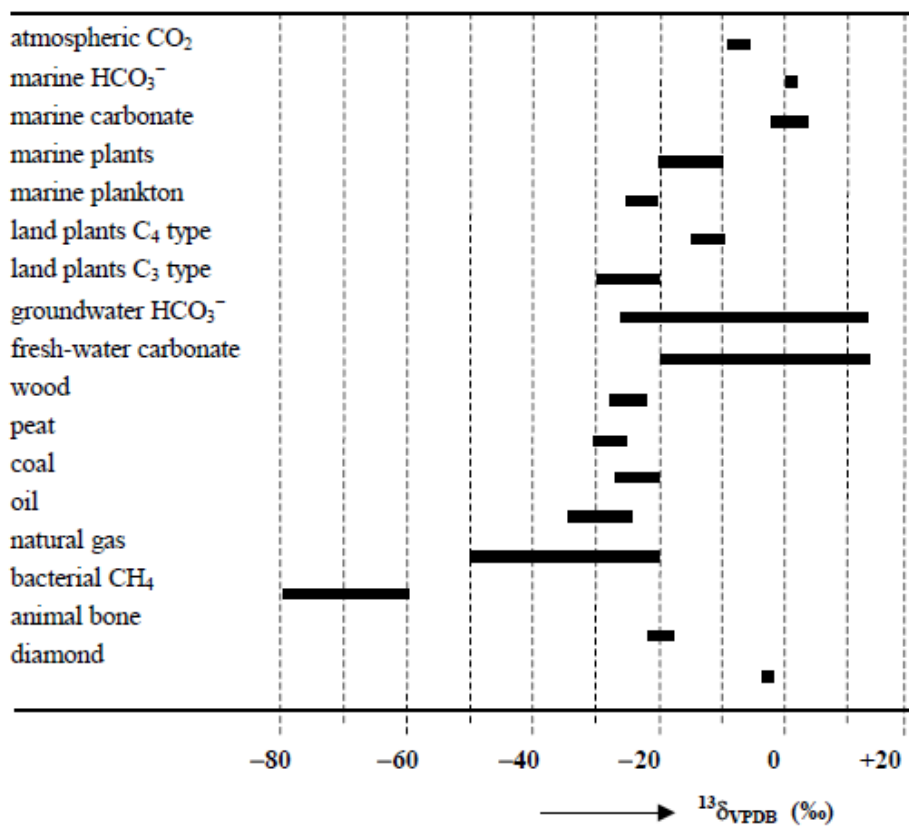


Результати хемотратиграфії вмісту хрому і іридію у відкладеннях пізнього Ордовіка - раннього Силура. На графіку наведено кількість хрому і іридію, нормалізовану по відношенню до кількості алюмінію. Алюміній використовувався для індикації відсутності мантійного внеску у формування седиментів. Де: - горизонт масового вимирання видів (за Wilde et al., 1986).

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

Повсюдно вимерло близько 60% груп живих організмів. Чому поклади нафти наприкінці Ордовіка сформувались тільки в деяких районах? Наприкінці Ордовіка Африка входила до складу Гондвани, причому до тієї її частини, яка наприкінці Ордовіка змістилась до Південного полюса і досить швидко (за геологічними мірками) покрилася льодовиковим покривом. З одного боку, льодовик своєю масою створює великий тиск і перешкоджає доступу кисню до геогоризонтів, які розташовані під ним, що в цілому створює всі передумови для формування нафтових родовищ. З іншого боку, льодовик своєю масою створює значний тиск, що сприяє складкоутворенню гірських порід. Погребіння відмерлої органіки в таких складках перешкоджає доступу кисню до органічних рештків і створює значний тиск, що також забезпечує оптимальні умови для нафтоутворення.

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



Значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 ($\delta^{13}\text{C}$) в різних природних біогенних і абіогенних джерелах. Де: atmospheric CO₂ - атмосферний вуглекислий газ; marine HCO₃⁻ - гідрокарбонат-аніони морської води; marine carbonate - карбонати морських відкладень; marine plants - морські рослини; marine plankton - морський планктон; land plants C₄ type - наземні рослини з C₄ типом фотосинтезу; land plants C₃ type - наземні рослини з C₃ типом фотосинтезу; groundwater HCO₃⁻ - гідрокарбонат-аніон підземних вод; fresh-water carbonate - карбонати в прісноводних відкладеннях;

wood - деревина; peat - торф; coal - кам'яне вугілля; oil - нафта; natural gas - природний газ; bacterial CH₄ - метан, що утворюється в результаті життєдіяльності бактерій; animal bone - кістки тварин; diamond - алмази.

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



Скам'янілості губки з пост-катастрофічної екосистеми Південного Китаю. 445 млн.р.т. (за Botting et al., 2017).



Пост-катастрофічне співтовариство губок. 445 млн.р.т. Південний Китай (за Botting et al., 2017).

NB! Як правило, екосистемні кризи успішно переживають дрібно розмірні організми (т.зв. лілліпутний ефект масових вимирань біоти). Що ж сталося з губками? Автори роботи припустили, що в ході пізньо-Ордовицького масового вимирання біоти в морську воду потрапили значні кількості органічних речовин, які стали джерелом харчування для губок. При цьому самі губки в ході глобальної екосистемної кризи практично не постраждали. Аналогічне домінування губок в пост-катастрофічних придонних екосистемах було зареєстровано і іншими дослідниками, зокрема - після Фраснійсько-Фаменського (пізній Девон) і пізньо-Тріасового масових вимирань біоти. Botting J.P. з колегами (2017) вважають, що саме завдяки виживанню губок - після завершення епохи пізньо-Ордовицького вимирання швидко відновилися придонні екосистеми, оскільки зберігся придонний субстрат (що дозволило запустити як мінімум, не первинну - а вже вторинну сукцесію в порушених місцепроживання донних організмів). Автори роботи підкреслюють, що однією з причин тривалого відновлення морських придонних екосистем після термінального Пермського вимирання стало те, що в ході цього вимирання сильно постраждали губки (за Botting et al., 2017).

Література:

- Adrain J.M., Fortey R.A., Westrop S.R. Post-Cambrian trilobite diversity and evolutionary faunas // *Science*. – 1998. – Vol. 280. – P. 1922 – 1925.
- Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Smith M.P., Clarkson E.N.K., Clark N.D.L. The anatomy of conodonts // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 1993. – Vol. 340. – P. 405 – 421.
- Allison P.A., Briggs D.E.G. Exceptional fossil record: distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic // *Geology*. – 1993. – Vol. 21. – P. 527 – 530.
- Armstrong H.A., Turner B.R., Makhlof I.M., Weedon G.P., Williams M. et al. Origin, sequence stratigraphy and depositional environment of an upper Ordovician (Hirnantian), peri-glacial black shale, Jordan // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* – 2005. – Vol. 220. – P. 273 – 289.

- Baliński A., Sun Y., Dzik J. 470-Million-year-old black corals from China // *Naturwissenschaften*. – 2012. – Vol. 99. – P. 645–653.
- Bambach, R.K., Knoll A.H., Wang S.C. Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity // *Paleobiology*. – 2004. – Vol. 30. – P. 522 – 542.
- Bapsta D.W., Bullock P.C., Melchinc M.J., Sheets H.D., Mitchell C.E. Graptoloid diversity and disparity became decoupled during the Ordovician mass extinction // *PNAS*. – 2012. – Vol. 109. – P. 3428 – 3433.
- Benton M.J. The origins of modern biodiversity on land // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2010. – Vol. 365(1558). – P. 3667 - 3679. doi: 10.1098/rstb.2010.0269.
- Berner R.A. *The Phanerozoic carbon cycle: CO₂ and O₂*. Oxford University Press. 2004. - 159 pp.
- Bogard D.D., Garrison D.H., Norman E.R., Scott E.R.D., Keil K. 39Ar-40Ar age and petrology of Chico: Large scale impact melting on the *L* chondrite parent body // *Geochim. Cosmochim.* – 1995. – Vol. 59. – P. 1383.
- Botting J.P., Muir L.A., Zhang Y., Ma X., Ma J., Wang L., Zhang J., Song Y., Fan X. Flourishing Sponge-Based Ecosystems after the End-Ordovician Mass Extinction // *Current Biology*. – 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.061>.
- Brenchley, P.J., Marshall, J.D., Robertson, D.B.R. Carden, G.A.F., Long, D.G.F., Meidla, T., Hints, L., Anderson, T.F. Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived late Ordovician glaciation in a greenhouse period // *Geology*. -1994. – Vol. 22. – P. 295-298.
- Brenchley P.J., Marshall J.D., Underwood C.J. Do all mass extinction represent an ecological crisis? Evidence from the late Ordovician // *Geol. J.* – 2001. – Vol. 36. – P. 329 – 340.
- Brenchley P.J., Carden G.A., Hints L., Kaljo D., Marshall J.D., Martma T., Meidla T., Nölvak J. High-resolution isotope stratigraphy of Late Ordovician sequences: constraints on the timing of bio-events and environmental changes associated with mass extinction and glaciations // *Geological Society of America Bulletin*. – 2003. – Vol. 115. – P. 89-104.
- Bretsky P.W., Klofak S.M. Margin to craton expansion of late Ordovician benthic marine invertebrates // *Science*. - 1985. – Vol. 227. - P. 1469 – 1471.
- Byrne M., Martinez P., Morris V. Evolution of a pentamerous body plan was not linked to translocation of anterior Hox genes: the echinoderm HOX cluster revisited // *Evolution & Development*. - 2016. – Vol. 18. – P. 137 – 143.
- Chen X., Melchin M.J., Sheets H.D., Mitchell C.E., Fan J.-X. Patterns and processes of latest Ordovician graptolite extinction and recovery based on the data from South China // *J. Paleontol.* – 2005. – Vol. 79. – P. 842–861.
- Clark P.U., Dyke A.S., Shakun J.D., Carlson A.E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J.X., Hostetler, S.W. et al. The last glacial maximum // *Science*. - 2009. – Vol. 325. – P. 710 -714.
- Crampton J.S., Cooper R.A., Sadler P.M., Foote M. Greenhouse-icehouse transition in the Late Ordovician marks a step change in extinction regime in the marine plankton // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2016. – Vol. 113(6). – P. 1498 - 1503. doi: 10.1073/pnas.1519092113.
- DeCelles P.C., Gehrels C.E., Quade J., LaReau B., Spurlin M. Tectonic implications of U-Pb zircon ages of the Himalayan orogenic belt in Nepal // *Science*. – 2000. – Vol. 288. – P. 497 – 499.
- Donoghue P.C.J., Forey P.L., Aldridge R.J. Conodont affinity and chordate phylogeny // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* – 2000. – Vol. 75. – P. 191 – 251.
- Droser M.L., Finnegan S. The Ordovician radiation: a follow-up to the Cambrian explosion? // *Integr. Comp. Biol.* – 2003. – Vol. 43. – P. 178 – 184.
- Edwards D., Morris J.L., Richardson J.B., Kenrick P. Cryptospores and cryptophytes reveal hidden diversity in early land floras // *New Phytologist*. - 2014. – P. 1 – 29. doi: 10.1111/nph.12645
- Elliot D.K. A Reassessment of *Astraspis desiderata*, the Oldest North American Vertebrate // *Science*. – 1987. - Vol. 237. – P. 190 – 192.
- Finnegan S., Bergmann K., Eiler J.M., Jones D.S., Fike D.A., Eisenman I., Hughes N.C., Tripathi A.K., Fischer W.W. The magnitude and duration of late Ordovician – early Silurian glaciations // *Science*. – 2011. – Vol. 331. – P. 903 – 906.
- Finnegan S., Heim N.A., Peters S.E., Fischer W.W. Climate change and the selective signature of the late Ordovician mass extinction // *PNAS*. – 2012. – Vol. 109. – P. 6829 – 6834.
- Finnegan S., Rasmussen C.M., Harper D.A. Biogeographic and bathymetric determinants of brachiopod extinction and survival during the Late Ordovician mass extinction // *Proc Biol Sci.* – 2016. – Vol. 283(1829). pii: 20160007. doi: 10.1098/rspb.2016.0007.
- Fisher C.R. Chemoautotrophic and methanotrophic symbiosis in marine invertebrates // *Rev. Aquatic Sci.* - 1990. - Vol. 2. - P. 399 - 436.

- Foote M. Origination and extinction components of taxonomic diversity: Paleozoic and post-Paleozoic dynamics // *Paleobiology*. – 2000. – Vol. 26. – P. 578 – 605.
- Fortey R. Olenid trilobites: The oldest known chemoautotrophic symbionts? // *PNAS*. – 2000. – Vol. 97. – P. 6574 – 6578.
- Fortey R.A., Owens R.M. Trilobites. Chapter 5 in McNamara, K.J. (ed.) in *Evolutionary Trends*, pp. 121 - 142. Belhaven Press, London, 1990.
- Friend D., Zhuravlev A.Yu., Solov'ev I.A. Middle Cambrian Eldonia from the Siberian Platform // *Paleontol. J.* – 2002. – Vol. 36. – P. 20–24.
- "Geologic Provinces of the United States: Appalachian Highlands Province". USGS. Retrieved 2010-07-19.
- Gorzalak P., Zamora S. Understanding form and function of the stem in early flattened echinoderms (pleurocystitids) using a microstructural approach // *Peer J*. – 2016. – Vol. 4:e1820. doi: 10.7717/peerj.1820.
- Haq B.U., Schutter S.R. A chronology of Paleozoic sea-level changes // *Science*. – 2008. – Vol. 322. – P. 64 – 68.
- Hughes N.C., Chapman R.E. Growth and variation in the Silurian proetide trilobite *Aulacopleura konincki* and its implications for trilobite palaeobiology // *Lethaia*. – 1995. – Vol. 28. – P. 333 – 353.
- Korochantsev A.V., Lorenz C.A., Ivanova M.A., Kononkova N.N., Sadilenko D.A., Korochantseva E.V., Abdrakhimov A.M. Sediment-dispersed extraterrestrial chromite in Ordovician limestone from north-west of Russia // *Vestnik Otdelenia nauk o Zemle RAN*. – 2009. № 1(27). ISSN 1819 – 6586.
- Kozak K.H., Weisrock D.W., Larson A. Rapid lineage accumulation in a nonadaptive radiation: Phylogenetic analysis of diversification rates in eastern North American woodland salamanders (Plethodontidae: Plethodon) // *Proc. Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 273. – P. 539 – 546.
- Kröger B., Servais T., Zhang Y. The origin and initial rise of pelagic cephalopods in the Ordovician // *PLoS One*. – 2009. – Vol. 4(9):e7262. doi: 10.1371/journal.pone.0007262.
- Krug A.Z., Patzkowsky M.E. Phylogenetic clustering of origination and extinction across the late Ordovician mass extinction // *PLoS One*. – 2015. – Vol. 10(12):e0144354. doi: 10.1371/journal.pone.0144354.
- Kuhl G., Bergstrom J., Rust J. Morphology, palaeobiology and phylogenetic position of *Vachonisia rogeri* (Arthropoda) from the Devonian Hunsrück Slate (Germany) // *Palaeontogr. Abt. A*. – 2008. – Vol. 286. – P. 123 – 157.
- Kuhl G., Briggs D.E.G., Rust J. A great appendage arthropod with a radial mouth from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany // *Science*. – 2009. – Vol. 323. – P. 771 – 773.
- Lindskog A., Costa M.M., Rasmussen C.M., Connelly J.N., Eriksson M.E. Refined Ordovician timescale reveals no link between asteroid breakup and biodiversification // *Nat. Commun.* – 2017. – Vol. 8:14066. doi: 10.1038/ncomms14066.
- Liow L.H., Reitan T., Harnik P.G. Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night // *Ecol Lett.* – 2015. – Vol. 18(10). – P. 1030 - 1039. doi: 10.1111/ele.12485.
- Mac Niocail C., Van der Pluijm B.A., Van der Voo R. Ordovician paleogeography and the evolution of the Iapetus ocean // *Geology*. – 1997. – Vol. 25, no. 2. – P. 159 – 162.
- Mah C.L., Blake D.B. Global diversity and phylogeny of the *Asteroidea* (Echinodermata) // *PLoS One*. – 2012. – Vol. 7(4):e35644. doi: 10.1371/journal.pone.0035644.
- Mallatt J., Chen J.-Y. Fossil sister group of Craniates: predicted and found // *J. Morphol.* – 2003. – Vol. 258. – P. 1 – 31.
- McKenzie N.R., Horton B.K., Loomis S.E., Stockli D.F., Planavsky N.J., Lee C.T. Continental arc volcanism as the principal driver of icehouse-greenhouse variability // *Science*. – 2016. Vol. 352(6284). – P. 444 - 447. doi: 10.1126/science.aad5787.
- McMenamin M.A.S. *The Garden of Ediacara* (Columbia Univ. Press, New York), 1998.
- Melchin M.J., Koren T.N., Štorch P. Global diversity and survivorship patterns of Silurian graptoloids. *Silurian Cycles: Linkages of Dynamic Stratigraphy with Atmospheric, Oceanic and Tectonic Changes*, eds Landing E, Johnson ME (New York State Museum, Albany, NY), 1998, vol. 491, pp. 165–182.
- Melott A.L., Lieberman B.S., Laird C.M., Martin L.D., Medvedev M.V. et al. Did a gamma-ray burst initiate the late Ordovician mass extinction? // *International Journal of Astrobiology* / - 2004. – Vol. 3 (1). – P. 55 – 61. DOI: 10.1017/S14735504001910.
- Morris C.S. The persistence of Burgess Shale-type faunas: implications for the evolution of deeper-water faunas // *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* – 1989. – Vol. 80. – P. 271 – 283.
- Munnecke A., Calner M., Harper D.A.T., Servais T. Ordovician and Silurian sea–water chemistry, sea level, and climate: A synopsis // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2010. - Vol. 296. – P. 389 – 413.

- Page A.A., Zalasiewicz J.A., Williams M., Popov L.E. Were transgressive black shales a negative feedback modulating glacioeustasy in the early Paleozoic icehouse? Deep time perspectives on climate change: marrying the signal from computer models and biological proxies, eds. M. Williams, A.M. Haywood, J.F. Gregory, and D.N. Schmidt (Micropalaeontological Society special publications, Geological Society of London, London), 2007, pp. 123 – 156.
- Parnell J., Foster S. Ordovician ash geochemistry and the establishment of land plants // *Geochemical Transactions*. – 2012. – Vol. 13:7.
- Paul C.R.C., Smith A.B. The early radiation and phylogeny of echinoderms // *Biological Review*. – 1984. – Vol. 59 (4). – P. 443 – 481. doi:10.1111/j.1469-185X.1984.tb00411.x.
- Peters S.E. Genus extinction, origination, and the durations of sedimentary hiatuses // *Paleobiology*. – 2006. – Vol. 32. – P. 387 – 407.
- Qing H., Barnes C.R., Buhl D., Veizer J. The strontium isotopic composition of Ordovician and Silurian brachiopods and conodonts: relationships to geological events and implications for coeval seawater // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 1998. – Vol. 62. – P. 1721–1733.
- Qiu Y.-L., Cho Y., Cox J.C., Palmer J.D. The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants // *Nature*. – 1998. – Vol. 394. – P. 671 – 674.
- Rasmussen C.M., Ullmann C.V., Jakobsen K.G., Lindskog A., Hansen J. et al. Onset of main Phanerozoic marine radiation sparked by emerging MidOrdovician icehouse // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:18884. doi: 10.1038/srep18884.
- Repetski J.E. A fish from the upper Cambrian of North America // *Science*. – 1978. – Vol. 200(4341). – P. 529 - 531.
- Rota-Stabelli O., Daley A.C., Pisani D. Molecular timetrees reveal a Cambrian colonization of land and a new scenario for Ecdysozoan evolution // *Current Biol.* – 2013. – Vol. 23. – P. 1 – 7.
- Royer D.L., Berner R.A., Montanez I.P., Tabor N.J., Beerling D.J. CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate // *GSA Today*. – 2004. – Vol. 14. – P. 4 – 10.
- Rubinstein C.V., Gerrienne P., de la Puente G.S., Astini R.A., Steemans P. Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana) // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 188. – P. 365–369.
- Rundell R.J., Price T.D. Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation // *Trends Ecol. Evol.* – 2009. – Vol. 24. – P. 394 – 399.
- Schmitz B., Peucker-Ehrenbrink B., Lindstrom M., Tassinari M. Accretion rates of meteorites and cosmic dust in the early Ordovician // *Science*. – 1997. – Vol. 278. – P. 88 – 90.
- Sepkoski J.J.Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity, II: Early Phanerozoic families and multiple equilibria // *Paleobiology*. – 1979. – Vol. 5. – P. 222 - 252.
- Sepkoski J.J.Jr. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record // *Paleobiology*. – 1981. – Vol. 7. – P. 36 - 53.
- Sepkoski J.J.Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity, III: Post-Paleozoic families and mass extinctions // *Paleobiology*. – 1984. – Vol. 10. – P. 246 – 267.
- Sepkoski J.J.Jr. Evolutionary faunas. In D. E. G. Briggs and P. R. Crowther (eds.), *Palaeobiology: A synthesis*, pp. 37–41. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1990.
- Sepkoski J.J. In *Ordovician Odyssey: short papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*, J.D. Cooper, M.L. Droser, S.C. Finney, Eds. (The Pacific Section Society for Sedimentary Geology, Fullerton, 1995), pp. 393 – 396.
- Sepkoski J.J. In *Global Events and event stratigraphy in the Phanerozoic: results of International Interdisciplinary Cooperation in the IGGP Project 216 “Global Biological Events in Earth History”*, O.H. Walliser, Ed. (Springer-Verlag, Berlin, 1996), pp. 35 – 51.
- Sheldon P.R. Parallel gradualistic evolution of Ordovician trilobites // *Nature*. – 1987. – Vol. 330. – P. 561 – 563.
- Shields G.A., Carden G.A., Veizer J., Meidla T., Rong J.-Y., Li R.-Y. Sr, C, and O isotope geochemistry of Ordovician brachiopods: a major isotopic event around the Middle-Late Ordovician transition // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2003. – Vol. 67. – P. 2005–2025.
- Shu D., Luo H.-L., Conway Morris S, Zhang X.-L., Hu S.-X., Chen L., Han J., Zhu M., Li Y., Chen L.-Z. Lower Cambrian vertebrates from South China // *Nature*. – 1999. – Vol. 402. – P. 42 – 46.
- Sinniger F., Pawlowski J. The partial mitochondrial genome of *Leiopathes glaberrima* (*Hexacorallia: Antipatharia*) and the first report of the presence of an intron in COI in black corals // *Galaxea*. – 2009. – Vol. 11. – P. 21 – 26.
- Smith F.W., Boothby T.C., Giovannini I., Rebecchi L., Jockusch E.L., Goldstein B. The compact body plan of tardigrades evolved by the loss of a large body region // *Current Biology*. – 2016. – Vol. 26, Iss. 2. – P. 224 – 229.

- Solé R.V., Saldaña J., Montoya J.M., Erwin D.H. Simple model of recovery dynamics after mass extinction // *J. Theor Biol.* – 2010. – Vol. 267. – P.193 – 200.
- Stemans P., Hérisse A.L., Melvin J., Miller M.A., Paris F., Verniers J., Wellman C.H. Origin and Radiation of the Earliest Vascular Land Plants // *Science.* – 2009. – Vol. 324. – P. 353.
- Stolarski J., Kitahara M.V., Miller D.J., Cairns S.D., Mazur M., Meibom A. The ancient evolutionary origins of Scleractinia revealed by azooxanthellate corals // *BMC Evol. Biol.* – 2011. – Vol. 11. – P. 316. doi:10.1186/1471-2148-11-316.
- Sutcliffe O.E., Dowdeswell J.A., Whittington R.J., Theron J.N., Craig J. Calibrating the late Ordovician glaciations and mass extinction by the eccentricity cycles of Earth's orbit // *Geology.* – 2000. – Vol. 28. – P. 967 – 970.
- Thomas W.A., Astini R.A. The Argentine Precordillera: a traveler from the Ouachita embayment of North American Laurentia // *Science.* – 1996. – Vol. 273. – P. 752 – 757.
- Trotter J.A., Williams I.S., Barnes C.R., Lecuyer C., Nicoll R.S. Did cooling oceans trigger Ordovician biodiversification? Evidence from conodont thermometry // *Science.* – 2008. – Vol. 321. – P. 550 – 554.
- Vandenbroucke T.R.A., Armstrong H.A., Williams M., Paris F., Zalasiewicz J.A., Sabbe K., Nolvak J., Challands T., Verniers J., Servais T. Polar front shift and atmospheric CO₂ during the glacial maximum of the early Paleozoic icehouse // *PNAS.* – 2010. – Vol. 107. – P. 14983 – 14986.
- Van Roy P., Daley A.C., Briggs D.E. Anomalocaridid trunk limb homology revealed by a giant filter-feeder with paired flaps // *Nature.* – 2015. – Vol. 522(7554). – P. 77 - 80. doi: 10.1038/nature14256.
- Van Roy P., Patrick J. Orr P.J., Botting J.P., Muir L.A., Vinther J., Lefebvre B., el Hariri K., Briggs D.E.G. Ordovician faunas of Burgess Shale type // *Nature.* – 2010. – Vol. 465. – P. 215 – 218.
- Vinn O., Wilson M.A., Motus M.A. The earliest giant *Osprioneides* borings from the Sandbian (late ordovician) of Estonia // *PLoS One.* - 2014. – Vol. 9(6):e99455. doi: 10.1371/journal.pone.0099455.
- Vinther J., Parry L., Briggs D.E., Van Roy P. Ancestral morphology of crown-group molluscs revealed by a new Ordovician stem aculiferan // *Nature.* – 2017. doi: 10.1038/nature21055.
- Wilde P., Berry W.B.N., Quinby-Hunt M.S., Orth C.J., Quintana L.R., Gilmore J.S. Iridium abundances across the Ordovician – Silurian stratotype // *Science.* – 1986. – Vol. 233. – P. 339 – 341.
- Wolf E.T., Toon O.B. Delayed onset of runaway and moist greenhouse climates for Earth // *Geophysical Research Letters.* – 2014. DOI: 10.1002/2013GL058376.
- Wright D.F., Stigall A.L. Geologic divers of late Ordovician faunal change in Laurentia: investigating links between tectonics, speciation, and biotic invasions // *PLOS ONE.* – 2013. – Vol. 8. e68353.
- Young S.A., Saltzman M.R., Foland K.A., Linder J.S., Kump L.R. A major drop in seawater ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr during the Middle Ordovician (Darriwilian): links to volcanism and climate? // *Geology.* – 2009. – Vol. 37. – P. 951–954.
- Zamora S., Rahman I.A., Smith A.B. Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution // *PLoS One.* – 2012. – Vol. 7(6):e38296. doi: 10.1371/journal.pone.0038296.
- Zapalski M.K. Evidence of photosymbiosis in Palaeozoic tabulate corals // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 281(1775):20132663. doi: 10.1098/rspb.2013.2663.