

Тема: Палеоекологія Протерозойського еону (2,5 млрд.р.т. – 542 млн.р.т.)

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

Хроностратиграфія Протерозою

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

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

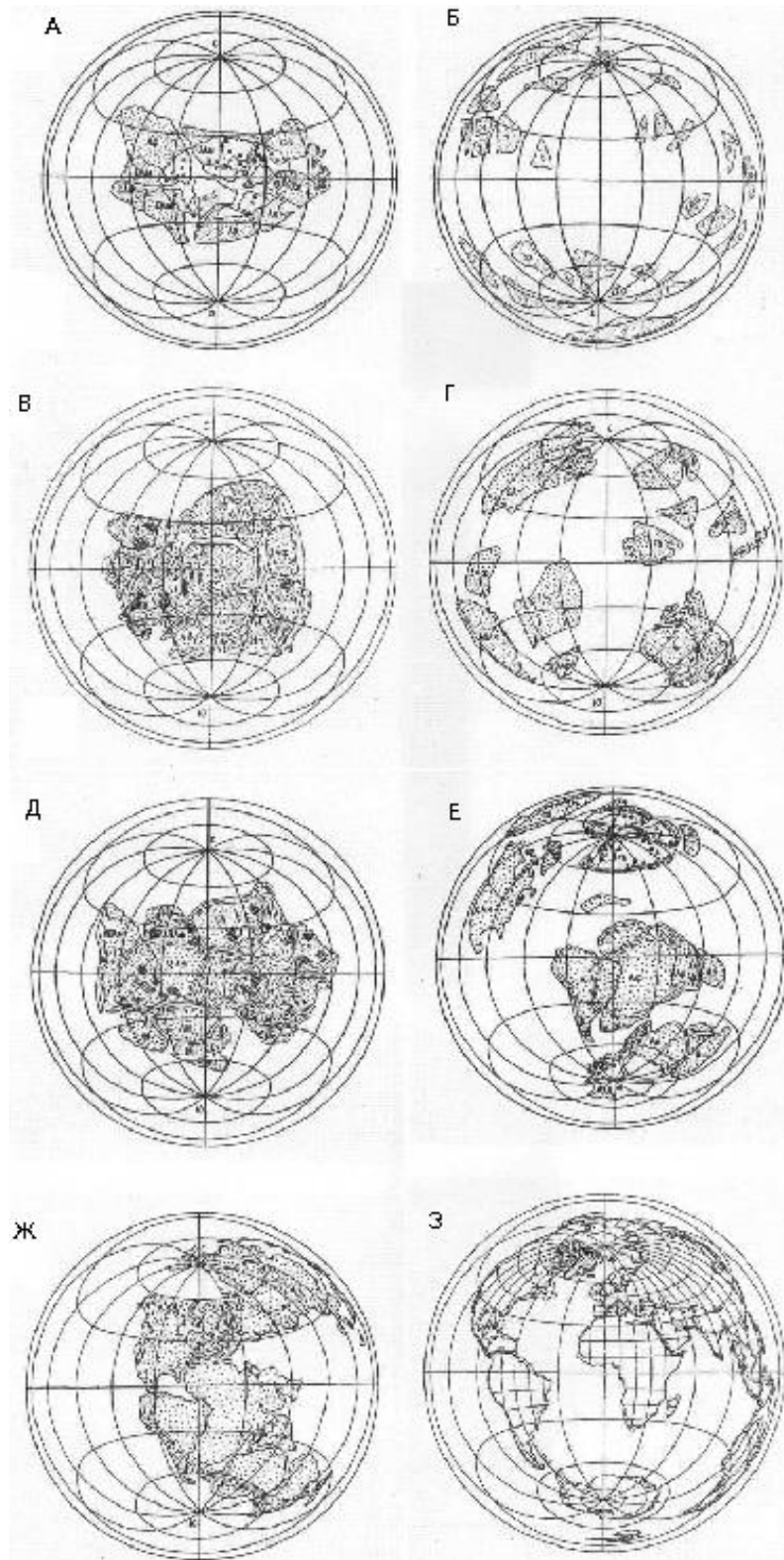
Об'єднання кратонів в платформи. Наприкінці Архея - на початку Протерозою багато ядер давніх континентів (кратони) об'єдналися в стійкі блоки - платформи (щити і плити). Так, Балтійський щит складається з 5 блоків, Український щит - з 5 блоків, Канадський щит з 6 блоків, Африканська платформа - з 5 блоків, Антарктична платформа - з 2 блоків і т.н.

* Платформи можуть бути утворені щитами і плитами. В щиті на поверхню виходять породи фундаменту, а в плиті - породи фундаменту покриті чохлам.

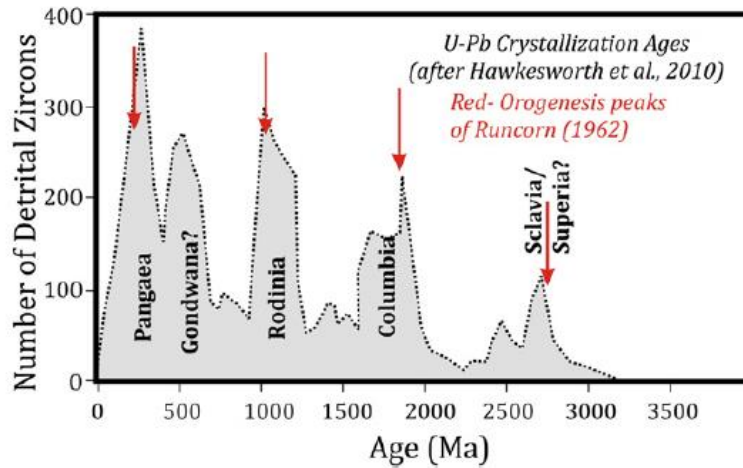
Утворення та руйнування суперматериків. Проведені дослідження показали, що літосферні плити Землі безперервно переміщуються в результаті підйому розплавів магми і формування нової земної кори в одних ділянках Землі і занурення старої кори в глиб мантиї в інших ділянках Землі. В сучасних умовах – нова кора наростає в зоні серединно-океанічних хребтів, а стара кора занурюється в мантию в зоні вогняного тихоокеанічного кільця.

В результаті руху літосферних плит з часом утворюються суперматерики. Так, в Архейському еоні існувало три суперматерики: Ваальбара - 3,6 млрд.р.т. (час максимальної зборки суперконтиненту), Ур - 3,0 млрд.р.т. та Моногея - 2,5 млрд.р.т. Сформовані суперматерики провокують саморуйнування. З одного боку, суперматерик створює локальну гравітаційну аномалію (викривлення гравітаційного поля Землі) через скупчення усіх континентів в одній області простору. З іншого боку, суперматерик є термальною шапочкою, що утримує теплову енергію, яка виходить з надр Землі. Ця термальна шапочка провокує формування потужного потоку розплавленої магми з надр Землі, який вивергається саме в зоні розташування суперконтиненту, розриваючи його по швах стикування континентальних плит. Вихід магматичного плюму і розпад суперконтиненту починається приблизно через 200 млн. років після формування суперматерика. В цілому, квазіциклічність

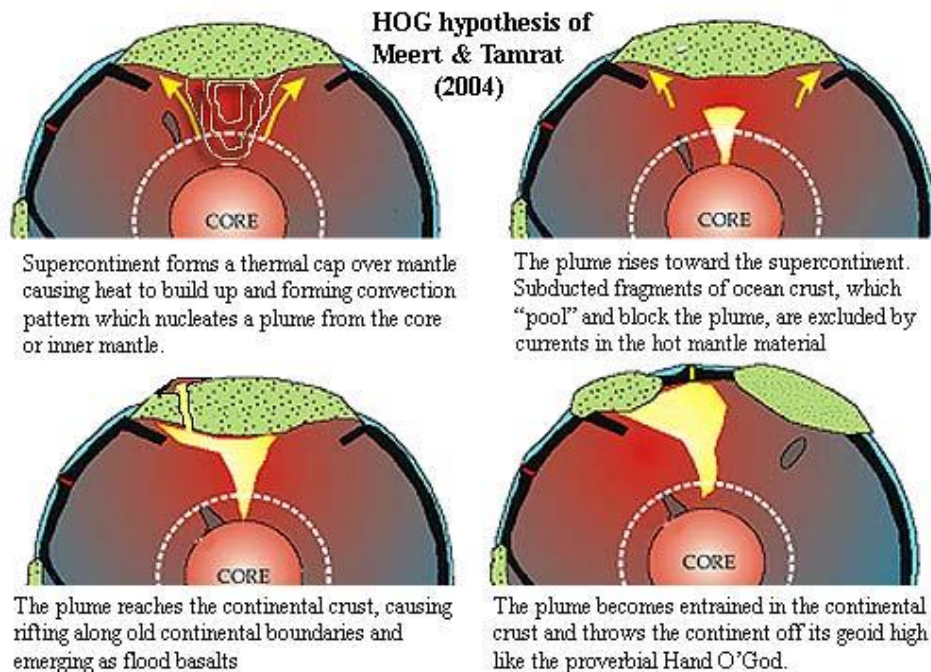
формування/розпаду суперматериків в геологічній історії Землі становить 500 - 800 млн. років.



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



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



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

Як геологи і палеонтологи реконструюють розташування континентів в далекі геологічні епохи? Методи, що дозволяють реконструювати взаємне розташування стародавніх континентів: 1) за допомогою радіоізотопного методу встановлюють вік порід; 2) за типом осадових порід визначають, де вони сформувалися: на дні океанів або на континентах; 3) на підставі отриманих даних будують обриси стародавніх континентів; 4) за допомогою палеомагнітного методу встановлюють орієнтацію силових ліній стародавнього магнітного поля і наносять їх на карту стародавніх континентів. Сітка з цих ліній дозволяє встановити розташування континентів на поверхні Землі; NB! Під час застигання розплавів магми кристали магнетиту Fe_3O_4 орієнтуються уздовж силових ліній магнітного поля Землі. Це дозволяє в давніх породах за допомогою надчутливих магнітометрів виявляти залишкову намагніченість гірських порід; 5) аналіз фосилій рослин і тварин дозволяє виявити стародавні кліматичні зони (екваторіальну, тропічну, помірну, полярну).

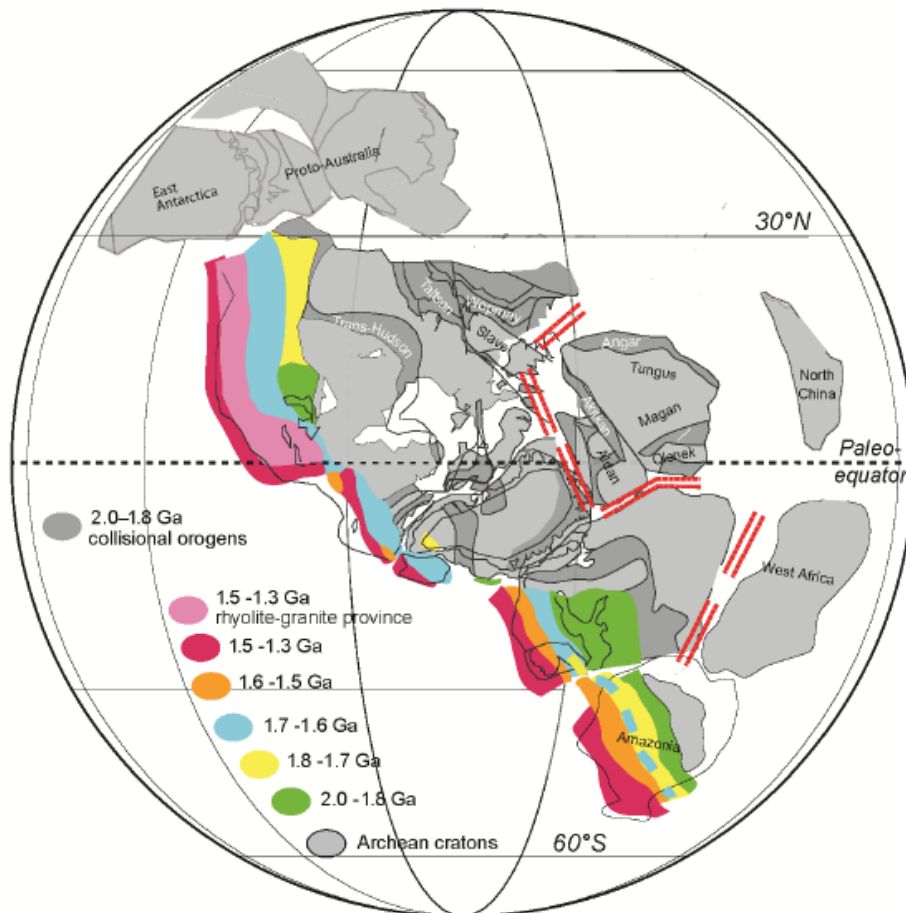
Розташування континентів в Протерозої

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

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

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

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



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

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

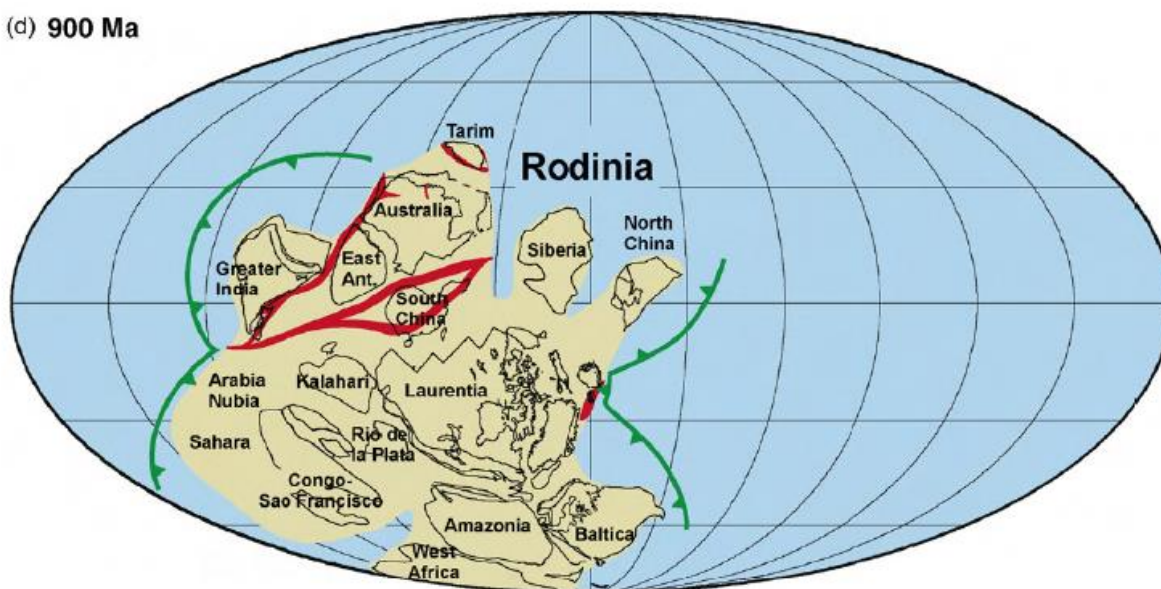
Починаючи з 1,8 млрд.р.т. почалось розколювання суперматерика Мегатеї.

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

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

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

(d) 900 Ma

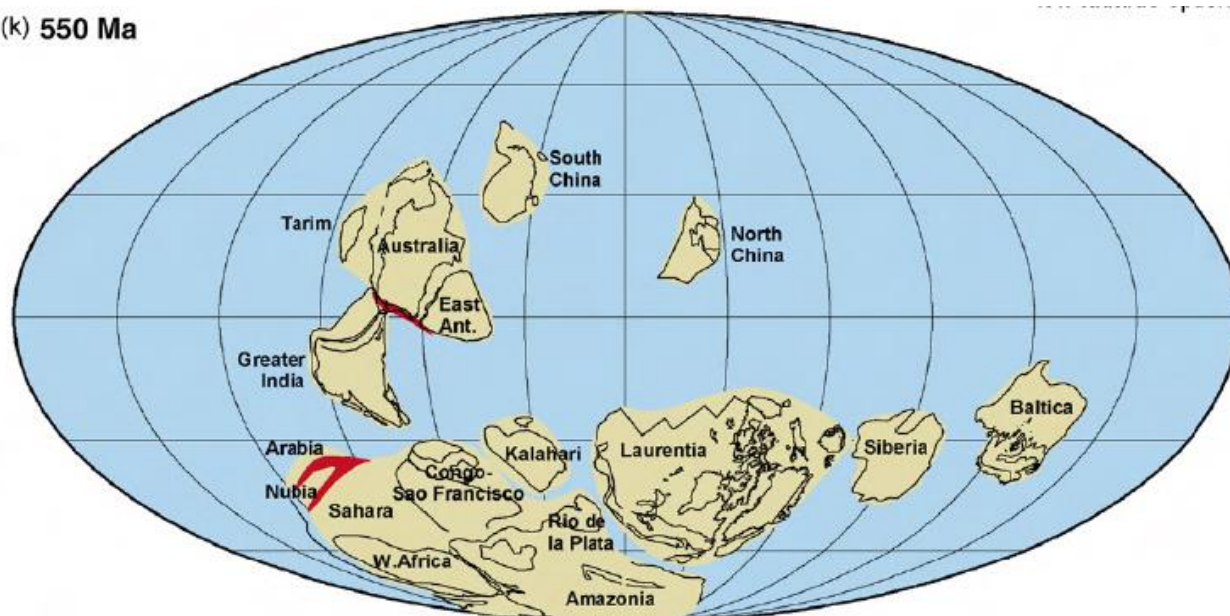


Суперматерик Родинія (або Мезогей) існував 1,1 млрд.р.т. - 900 млн.р.т. Приблизно 900 млн.р.т. почалось його розколювання (за Li et al., 2008).

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

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

(к) 550 Ma



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

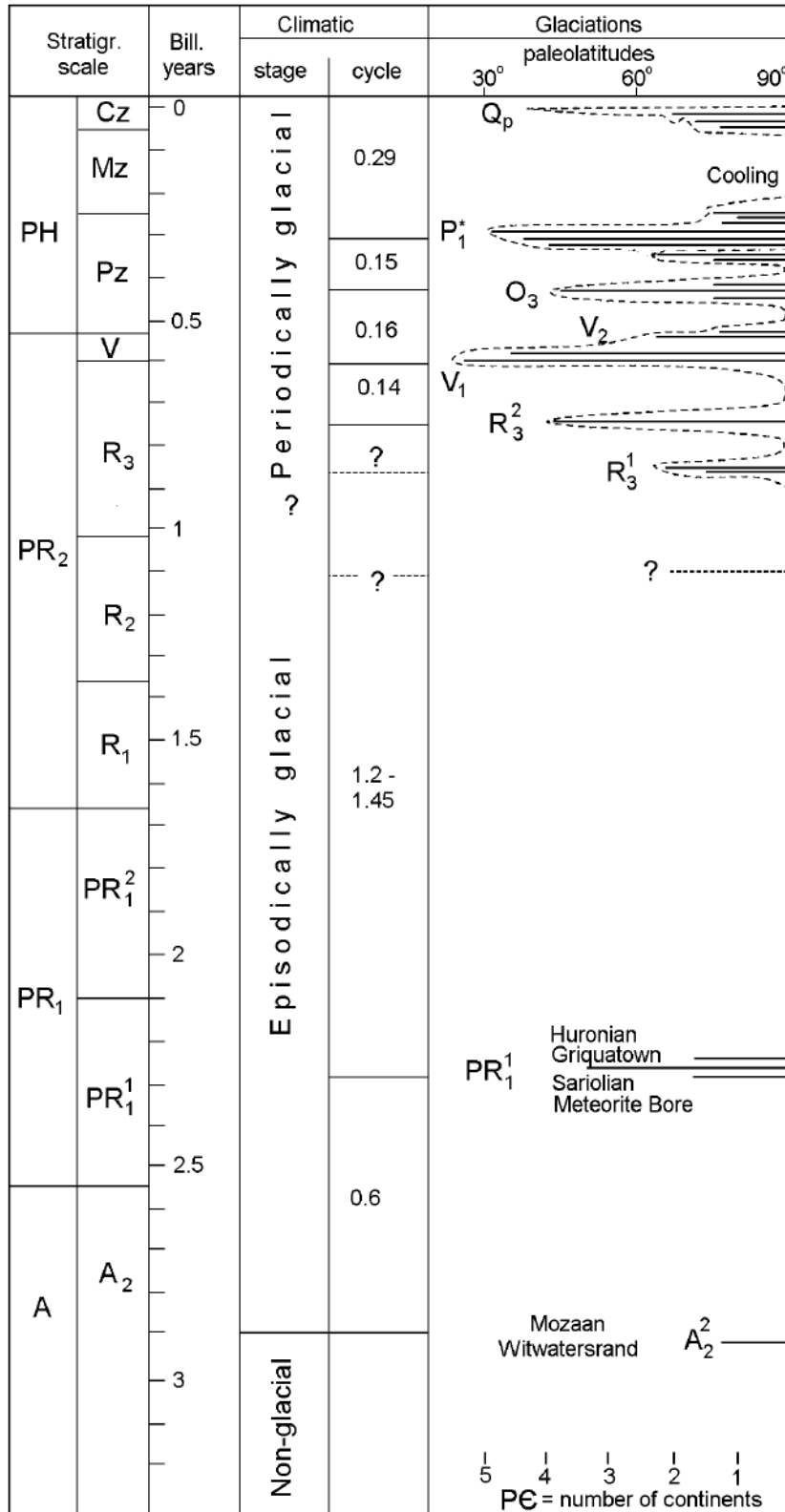
Клімат в Протерозої

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

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

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

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



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

*NB: Зміна сезонів на Землі визначається наявністю нахилу земної осі до площини обертання Землі навколо Сонця. Чим більше кут нахилу відрізняється від 90° - тим більш різко виражена сезонність кліматичних умов і тим ближче до екватора розташовується кліматична снігова лінія.

Сьогодні кут нахилу земної осі до площини екліптики становить $23,5^{\circ}$. При цьому кліматична снігова лінія в екваторіальній зоні (на широті 0° - 10°) знаходиться на висоті 4675 м в Північній півкулі і 4720 м в Південній півкулі. Обчисліть, на якій висоті повинна була розташовуватися кліматична снігова лінія 2,4 млрд.р.т., якщо кут нахилу земної осі до площини екліптики тоді становив приблизно 56° , а світність Сонця була на 18% нижче сучасного рівня. На підставі отриманих результатів зробіть висновок про середні висоти над рівнем моря в центрі суперматерика Моногея, якщо у відкладеннях віком 2,4 млрд.р.т. виявлені тиліти - сліди руйнування підстелюючих порід давніми льодовиками.

Проте, аналіз палеомагнітних даних, отриманих на евапоритах, дозволив Evans D.A. (2006) зробити висновок про те, що в Протерозойському еоні Земля мала невеликий нахил вісі обертання до площини екліптики. Evans D.A. підкреслює, що навіть короткочасне значне збільшення кута нахилу вісі обертання Землі до площини екліптики – є неможливим через стабілізуючий вплив гравітаційного поля Місяця. Автор дослідження робить висновок про помилковість гіпотези великого кута нахилу вісі обертання Землі до площини екліптики в епохи значних зледенінь на Землі (за Evans, 2006). Найбільш вірогідною причиною утворення покривного зледеніння на поверхні приекваторіально розташованого суперматерика Моногеї було високе гіпсометричне положення поверхні суперконтиненту, пов'язане з колізією окремих літосферних плит і підняттям високих гірських систем під час формування суперматерика.

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

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

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

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

Фактори, які впливають на розвиток зледенінь на Землі:

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

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

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

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

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

г) наявність суперконтинентів, їх розташування щодо полюсів і екватора, і, як наслідок геометрії континентів, наявність океанічних течій, що забезпечують теплоперенос на планеті - змінюється з циклом близько 500 - 800 млн. років;

д) положення Сонячної системи в нашій Галактиці (Чумацький шлях) - повний цикл обертання Сонячної системи навколо центру нашої Галактики становить близько 280 - 200 млн. років, при цьому Сонячна система двічі перетинає площину Галактики і піддається потужному гравітаційному, електромагнітному і речовинному впливу (бомбардуванню астероїдами і метеоритами);

е) інтенсивність гороутворення на Землі (тобто вулканічних і тектонічних процесів) - квазіцикли активності становлять близько 250 млн. років;

ж) хімічний склад атмосфери (наявність парникових газів - вуглекислого газу, метану, води та ін.);

з) рівень сонячної активності - цикли зміни рівня сонячної активності становлять 2 роки, 3-4 роки, 5-6 років, 22-23 роки, 80-90 років, 160-200 років та ін. (наприклад, підвантаження Сонця речовиною Галактики в момент проходження Сонячною системою площини Галактики два рази за 280 - 200 млн. років - підсилює ядерні реакції на Сонці);

і) взаємне розташування Землі-Місяця-Сонця - зміна їх взаємного розташування відбувається з циклом близько 1850 років і впливає на інтенсивність гравітаційного впливу на Землю і, як наслідок, на характер процесів в надрах Землі;

NB! Слід підкреслити, що, як правило, для розвитку покривного зледеніння на Землі - необхідно певне поєднання декількох чинників.

Кліматичні цикли

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

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

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

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

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

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

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

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

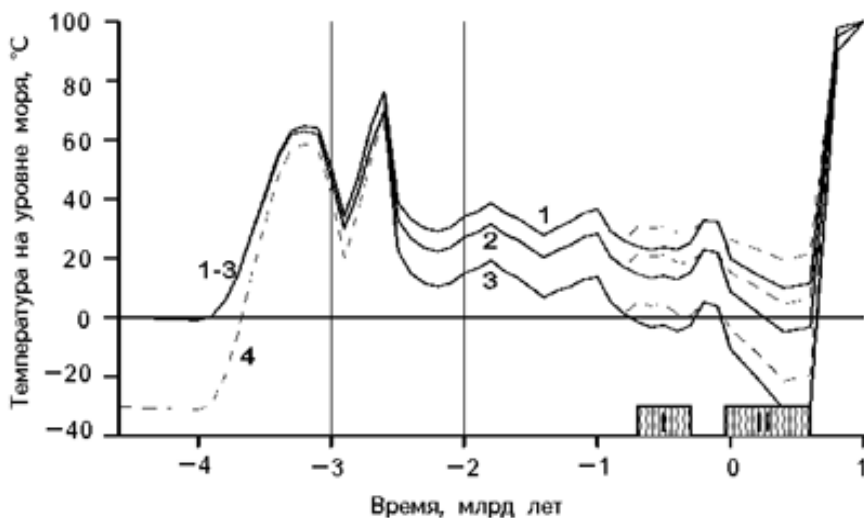
Причини зростання температур навколишнього середовища в періоди існування суперконтинентів:

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

б) збірка суперматерика призводить до зростання напружень стискання в Земній корі, що підвищує температуру (**NB!** Сучасні супутники, оснащені інфрачервоними датчиками, реєструють зростання температур гірських порід в місцях зростання напружень стискання на $+6^{\circ}\text{C}+8^{\circ}\text{C}$ градусів, що дозволяє передбачати місця можливих розривів гірських порід, які призводять до землетрусів).

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

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



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

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

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

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

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

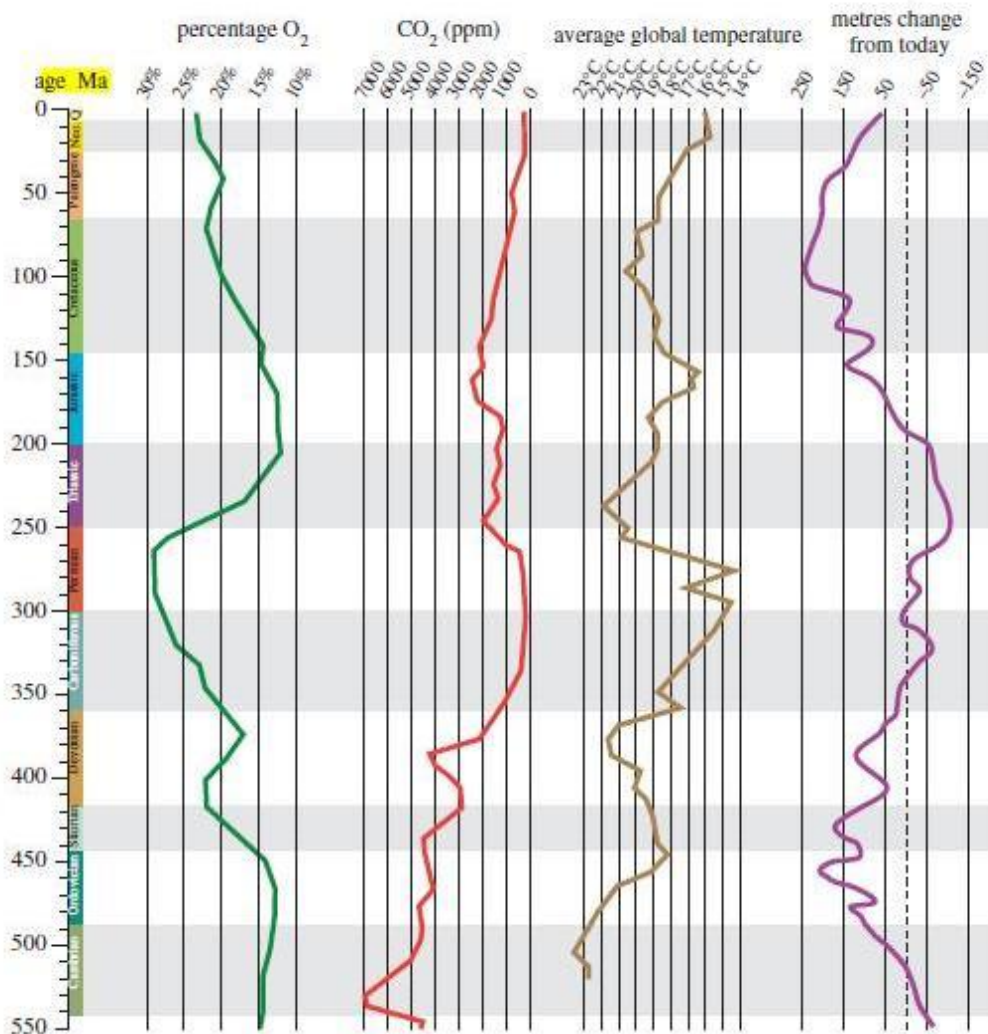
Потужний гравітаційний, електромагнітний та астероїдний вплив диска Галактики викликає:

- зростання вулканізму і, як наслідок, викидів парникових газів;
- зростання напружень стискання в гірських породах;

- зростання активності ядерних процесів на Сонці через підвантаження Сонячного ядерного реактора речовиною Галактики. Всі ці три фактори викликають зростання температур на Землі.

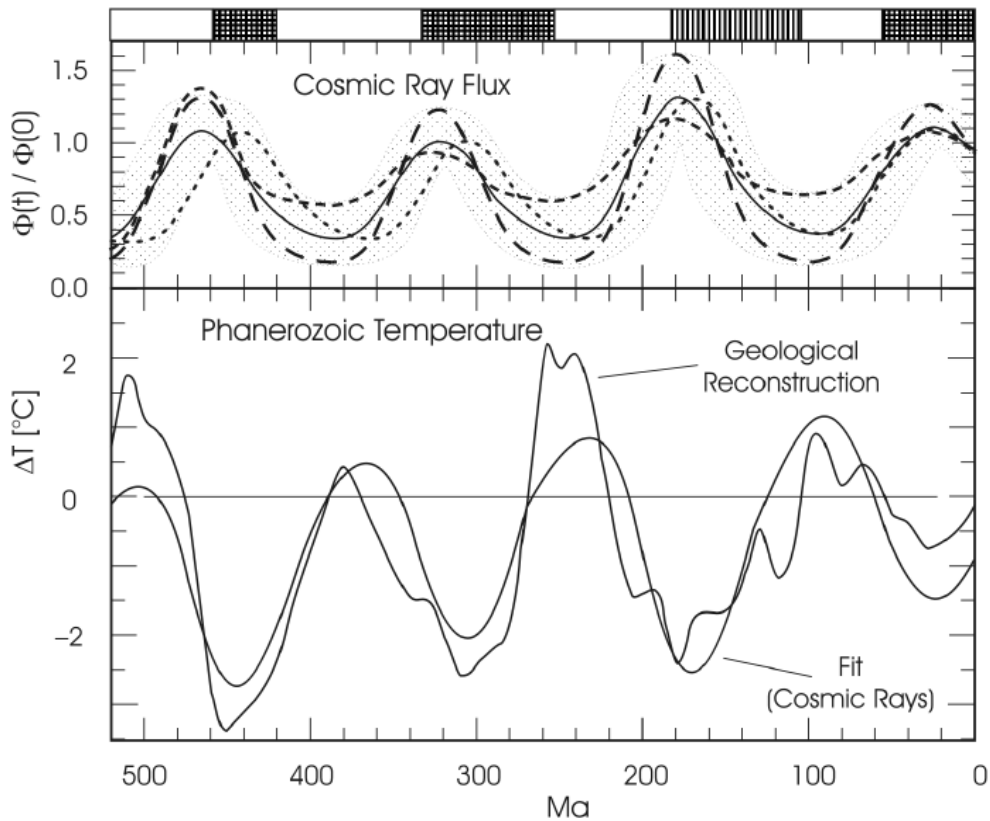
*NB! Тривалість проходження Сонячної системи через диск Галактики становить близько 5 млн. років. Вважають, що розігрівання Землі відбувається вже після виходу Сонячної системи з площини диска Галактики (тобто після очищення атмосфери від галактичного та вулканічного пилу, який не пропускає на Землю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

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



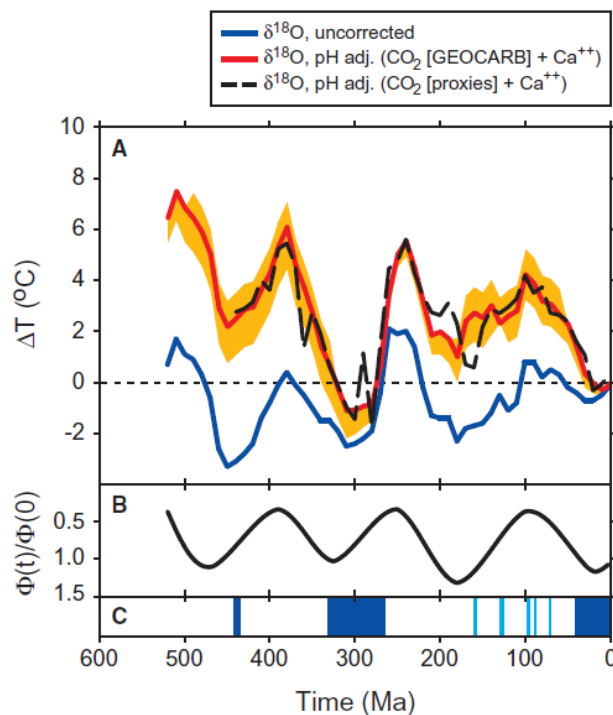
За останні 550 млн. років було чотири температурні максимуми з інтервалом 110 - 140 млн. років. Вважають, що причиною таких квазі-макроциклів є проходження Сонячної системи через диск Галактики (графіки наведено за Benton, 2010).

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



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

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



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

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

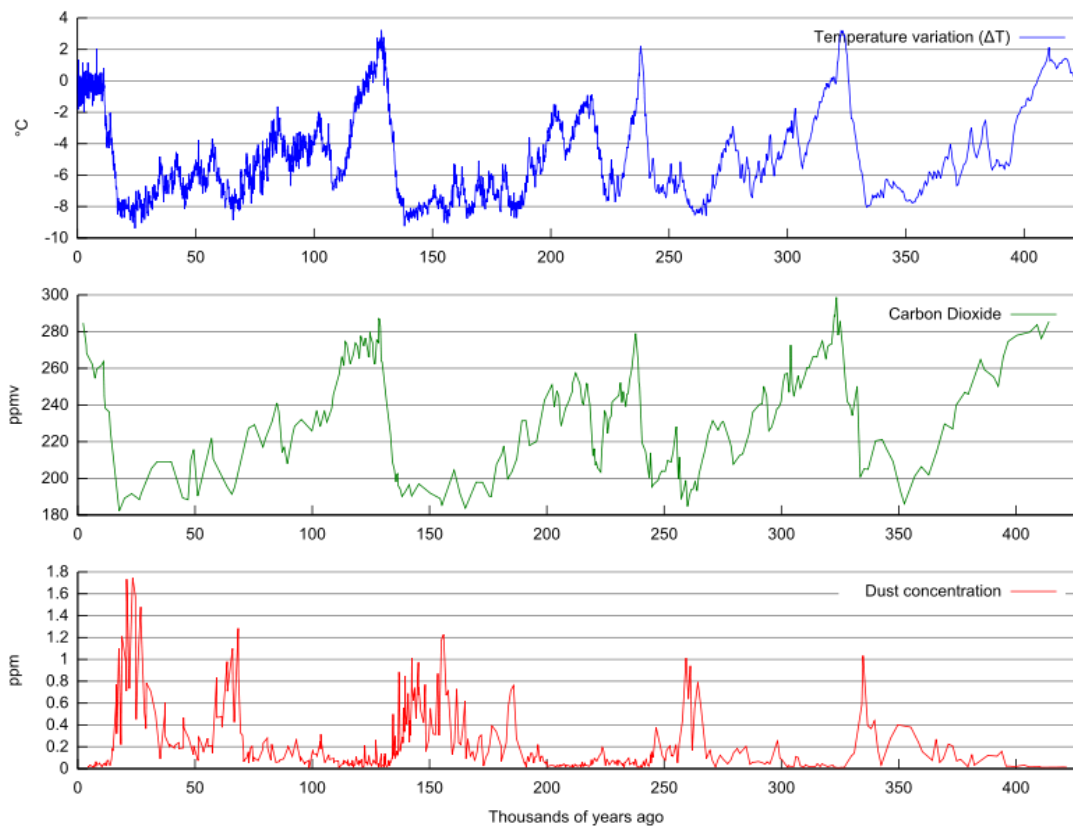
*Слід зазначити, що в періоди низької Сонячної активності температури на Землі знижуються не тільки через зниження власної активності Сонця, а й внаслідок іонізації тропосфери космічним випромінюванням, під впливом якого утворюються хмари, які не пропускають на Землю Сонячне випромінювання (іонізація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

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

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

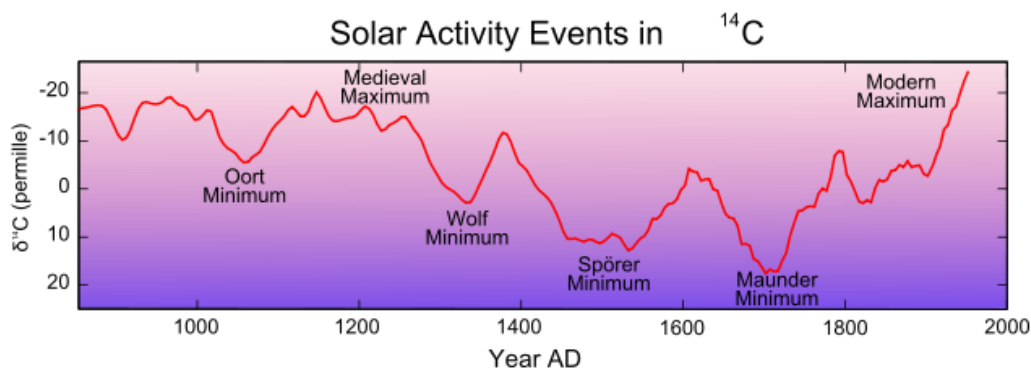
За останніми даними, однією з основних причин встановлення близько 100-тисячорічних кліматичних циклів - є цикли активності Сонця. Активність Сонця сьогодні виявляють за кількістю плям на Сонці. Зростання числа сонячних плям супроводжується посиленням магнітного впливу Сонця на Землю. Як можна встановити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

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



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

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



Кореляція між рівнем активності Сонця і накопиченням радіоактивного ізотопу вуглецю-14 за останні 2000 років. По осі ОХ – геологічний час, роки; по осі ОУ – значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-14. На кривій накопичення радіоізотопів вуглецю-14 вказані рівні активності Сонця: 1040 – 1080 рр мінімум Оорта (нехолодний період); 1100 - 1250 рр середньовічний максимум (теплий період); 1280 -1350 рр мінімум Вольфа; 1460 -1550 рр мінімум Спорера (холодний

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

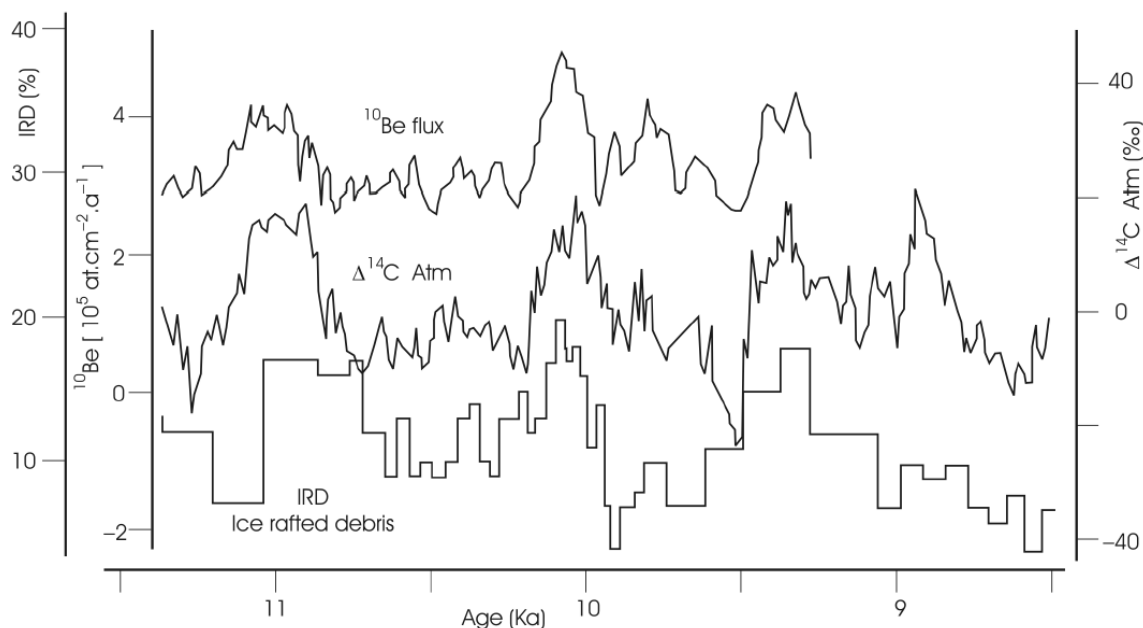
1350 - 1850 – малий льодовиковий період (охоплює три глибоких мінімуми сонячної активності – мінімум Вольфа, Спорера і Маундера).

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

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



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



По осі ОХ - геологічний час, тис. років; по осі ОУ - поширення льодовиків, Ice Rafted Debris, IRD,%; вміст радіоактивних ізоотопів берилію-10 в седиментах певного віку; вміст радіоактивного вуглецю-14 в кільцях наростання викопних дерев (адаптовано за Kromer et al., 2001; цитовано за Veizer, 2005).

Піки накопичення радіоактивних ізоотопів берилію-10 і вуглецю-14 збігаються з максимумами поширення льодовиків. Таким чином, геологічний час, для якого характерно інтенсивне накопичення космогенних радіонуклідів, характеризується високим рівнем космічного випромінювання і, відповідно, низькою активністю Сонця, оскільки слабке Сонце не може своїм магнітним полем екранувати Землю від космічного випромінювання. А слабке Сонце призводить до розростання на Землі льодовикового покриву.

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

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

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

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

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

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



* Мілутін Міланкович (1879 - 1958) - сербський кліматолог. Під час Першої світової війни Міланкович служив в генеральному штабі сербської армії. Він був захоплений у полон австро-угорськими військами і відбував ув'язнення в Будапешті. На щастя для Міланковича (і для науки), його колеги з Угорської академії наук створили йому умови для роботи - під чесне слово, що він не спробує втекти. Він погодився і більшу частину війни розробляв теорію періодичності льодовикових періодів. М. Міланкович встановив три орбітальних фактори, кожен з яких має свій цикл повторюваності (див. вище). Міланкович вважав, що на клімат на Землі впливають ці три цикли, кожен з яких пов'язаний з певним астрономічним ефектом. Коли вони підсилюють один одного, можна очікувати похолодання і настання льодовикового періоду. Однак у нормі ці три чинники діють у різних напрямках і їх вплив не підсумовується, так що клімат швидко повертається до звичайного стану. Отже, льодовикові періоди виникають, коли три орбітальних фактори діють в одному напрямку, їх ефекти складаються і підштовхують клімат Землі до похолодання. Це явище не раз повторювалось в історії планети (<https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Нециклічні фактори, які впливають на кліматичні умови на Землі:

1) Зростання світності Сонця: кожні 1 млрд. років світність Сонця зростає на 6%.

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

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

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

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

водами навколо Антарктиди. В наслідок цього, на поверхні Антарктиди сформувалось покривне зледеніння.

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

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

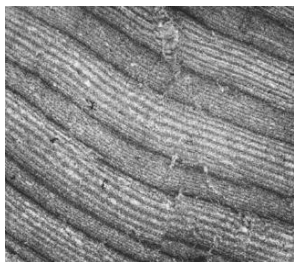
Встановлення тривалості доби в геологічному минулому Землі

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

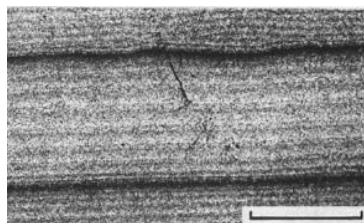
Проте тривалість доби – змінювалась. Починаючи з Архея відбувається уповільнення обертання Землі навколо своєї осі через гальмівну дію гравітаційного поля Місяця.

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

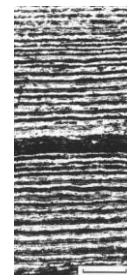
А) оцінки інтенсивності накопичення осадових порід (пісковиків, алевролітів, аргелітів та ін.) – оскільки у формуванні осадових порід приймають участь мікроорганізми, для яких характерними є добові та сезонні ритми активності, внаслідок чого мають місце добові цикли інтенсивності утворення осадових порід,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



Смуги в осадових породах, піщаник (sandstone), Неопротерозой, Південна Австралія. 1 бар = 1 см (за Williams, 2000).



Смуги в осадових породах, піщаник (sandstone), Неопротерозой, Південна Австралія. 1 бар = 1 см (за Williams, 2000).



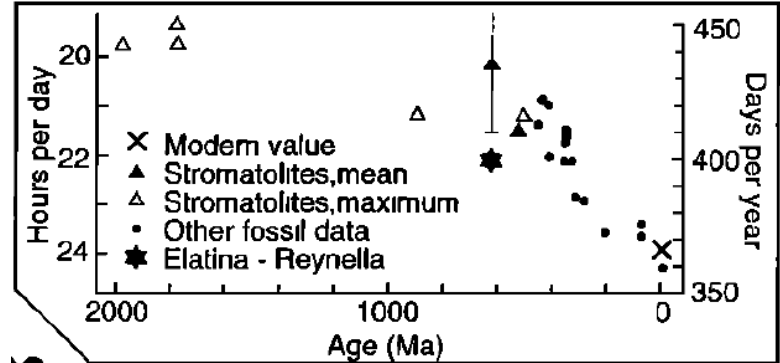
Циклічність формування шарів смужчатих залізородних формацій. Палеопротерозой, 2,45 млрд.р.т., західна Австралія. 1 бар = 5 мм (за Williams, 2000).

Б) на підставі аналізу кількості добових кілець наростання в раковинах викопних двостулкових молюсків, брахіопод, в скелетних утвореннях коралових поліпів, водоростей, строматолітів, дерев і т.н. При цьому різкі смуги наростання відокремлюють один рік від

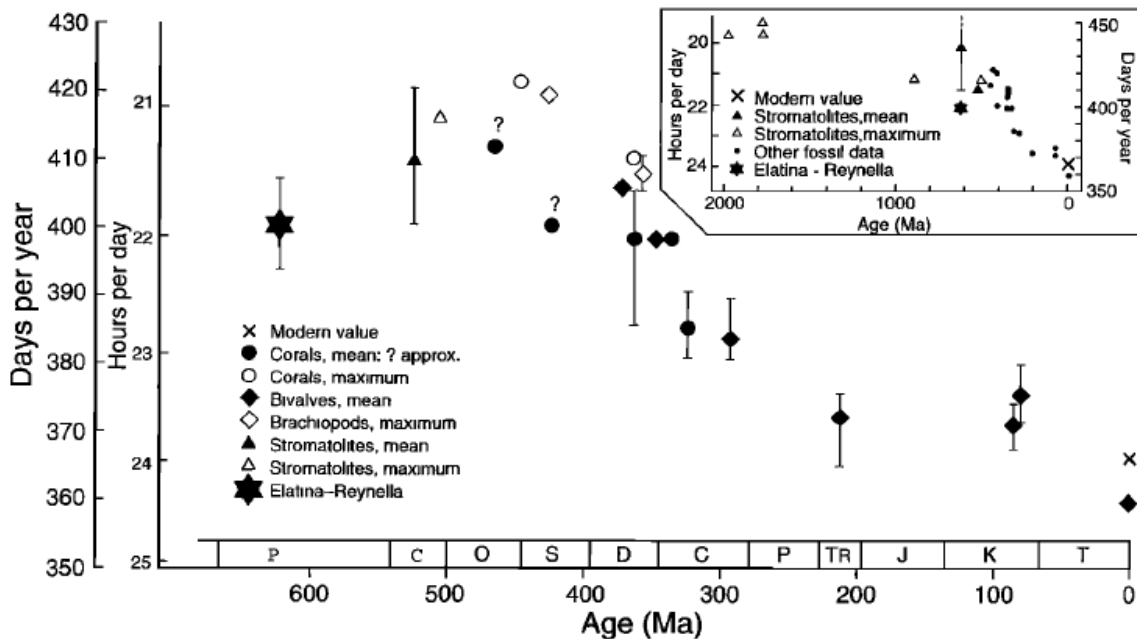
іншого, а мікросмуги приросту - відділяють одну добу від іншої. Методика вперше була розроблена Wells (1963) на підставі аналізу кілець наростання мінералізованого екзоскелету у сучасних і фосилізованих коралових поліпів. Так, автор методики показав, що в Девоні, приблизно 380 млн.р.т. в році було, в середньому, 400 добових мікросмуг приросту екзоскелету девонських коралів. В інших дослідженнях і на інших об'єктах було показано, що тривалість доби 2 млрд.р.т. становила 21 годину і т.н.



Строматоліти мають шарувату структуру. По кільцях наростання строматолітів вчені встановлюють кількість діб в році і їх тривалість в геологічному минулому Землі.



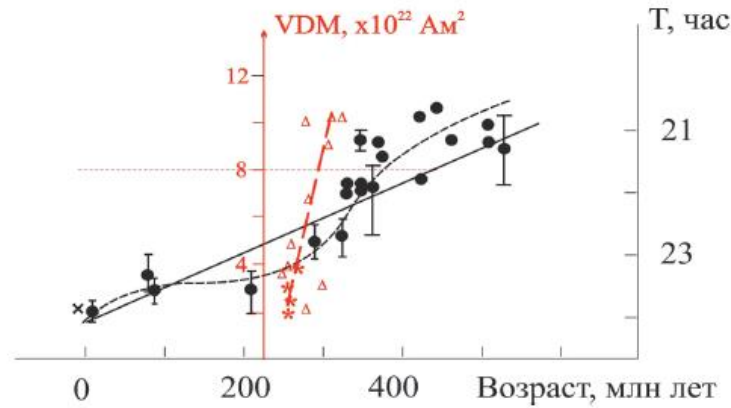
Зміна кількості діб в астрономічному році в геологічній історії Землі, встановлена на підставі аналізу кілець наростання в скелетах викопних коралів, двостулкових молюсків, брахіопод і строматолітів. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т., по осі ОУ - кількість днів у році і кількість годин у добі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



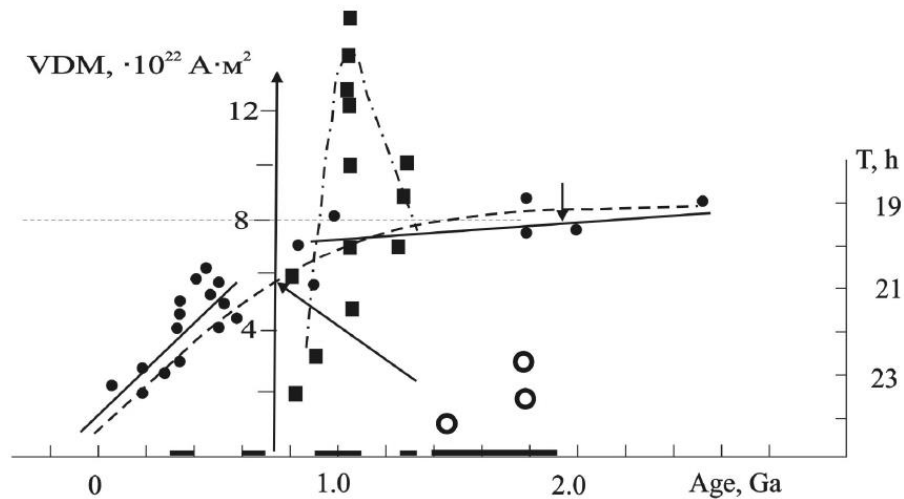
Зміна кількості діб в астрономічному році в геологічній історії Землі, встановлена на підставі аналізу кілець наростання в скелетах викопних коралів, двостулкових молюсків, брахіопод і строматолітів. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т., по осі ОУ - кількість днів у році і кількість годин у добі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

Аналіз динаміки уповільнення обертання Землі навколо своєї осі, виявив, що в інтервалі 350 - 200 млн.р.т. (Верхній Девон - нижня Юра) уповільнення обертання Землі навколо своєї осі відбувалось значно швидше, ніж на початку, і, особливо, наприкінці Фанерозою. Різде гальмування обертання мантії Землі почалось наприкінці нижнього Девона, приблизно 400 млн.р.т. При гальмуванні обертання мантії виділяється енергія. Ця енергія витрачається на перебудову геоїда і супроводжується аномально високою

сейсмічністю, тектоникою та інтенсивним магматизмом. Палеосейсмічність в інтервалі 400 - 300 млн.р.т. можливо побічно оцінити наступним чином: протягом 100 млн. років, згідно рис. (див. нижче) збільшення тривалості доби склало 1,5 години, тобто на кожні 100 років тривалість доби зростала приблизно на 5,5 мс, а за останнє сторіччя - це подовження доби склало всього близько 2 мс (тобто гальмування обертання Землі сьогодні відбувається в 2 рази повільніше, ніж в Девоні). Оскільки надлишок енергії при гальмуванні обертання магми виділяється у вигляді енергії тектонічних рухів, то можливо припустити, що 10-ти бальні землетруси у верхньому Палеозої були рядовими подіями. Основна причина уповільнення обертання мантії Землі - приливне тертя Місяця (і, напевно, - Сонця).

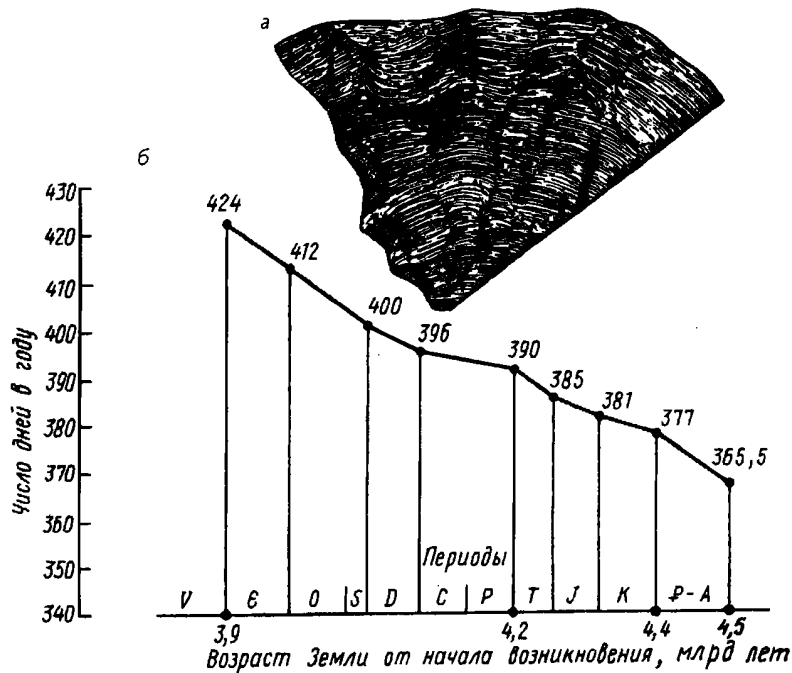


Зміна періоду обертання Землі (Т) в Фанерозої (за Жарков, 2003; Varga, 1996; Zemtsov, 2010) та Палео-Мезозойські аномалії показників тривалості періоду обертання Землі навколо своєї осі (Т) і значень магнітного моменту Землі (VDM) в інтервалі Карбон - Триас. Середні значення Т - залиті кола; значення VDM - трикутники і зірочки за Щербаковою, Щербакову та ін., 2006. Вертикальними відрізками позначені помилки визначень Т. Сучасне значення VDM (приблизно - $8 \times 10^{22} \text{Am}^2$) - червоний пунктир (цитовано за: Земцов В.А., 2011).



Зміна періоду обертання Землі (Т) за Varga (1996), передбачувана аномалія VDM в Докембрії (Zemtsov, 2010) та цикли магматичної активності (Балуєв, Моральов, 2001; Zemtsov, 2007). Середні значення Т - залиті кола; значення VDM - квадрати; порожні кола - значення VDM, отримані на Карельських об'єктах за Shcherbakova et al., 2006: цикли магматичної активності - жирні лінії на осі віку (цитовано за Земцов, 2011).

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



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

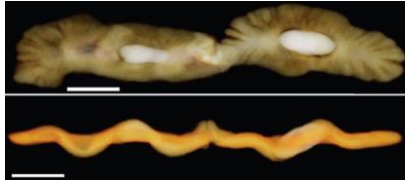
Біота в Протерозої

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

*NB! Проведені дослідження показали, що спочатку фотосистеми I і II були незалежними системами. На сьогоднішній день і фотосистему I, і фотосистему II окремо знаходять у різних бактеріальних таксонів. На певному етапі розвитку життя на Землі відбулося об'єднання двох фотосистем в складі деяких бактеріальних таксонів (за рахунок механізмів горизонтального переносу генів вірусами). Як, наприклад, у ціанобактерій і ряду інших бактерій.

Фотосистема I вловлює більш довгі червоні промені, тоді як фотосистема II, яка обслуговує сучасний окиснений фотосинтез, вловлює більш короткі і, таким чином, більш енергетичні зелені промені. Відмінності в спектрах поглинання сонячного випромінювання для даних фотосистем можуть бути пов'язані з низкою факторів. Наприклад, з тим, що до моменту формування окисненої фотосистеми II сучасного типу - Сонце перейшло з червоного в жовтий клас світності, що дозволило природному добору закріпити корисну ознаку поглинання хлорофілом більш коротких променів.

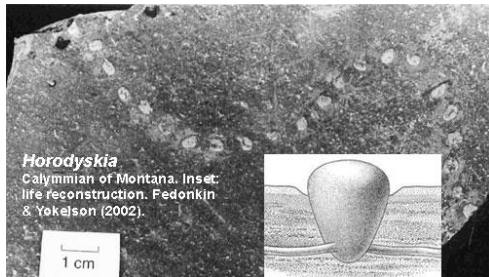
Поява багатоклітинних організмів. Постгуронське потепління і зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі сприяли розквіту біоти і появі нових складно організованих форм життя. Зокрема, після Гуронського зледеніння в геологічному літописі з'явилися багатоклітинні еукаріоти, схожі на черв'яків,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



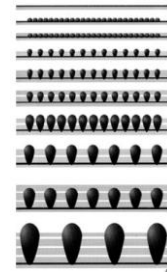
Викопна багатоклітинна тварина, схожа на плоских хробаків, еукаріот, Габонська біота, 2,1 млрд.р.т. Зображення отримані за допомогою рентгенівської томографії. Вгорі - вид зверху, внизу - поздовжній зріз. Білі плями - піритові включення. Довжина масштабної лінійки 1 см. Фото зі статті в Nature (El Albani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



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



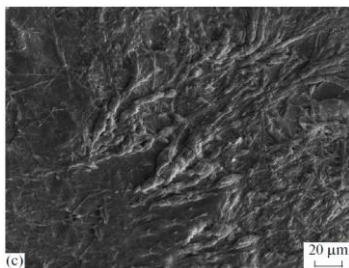
Городискія.



Реконструкція росту городискії (за Fedonkin, 2003).

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

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



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

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

Відомо, що:

а) багатоклітинні організми багаторазово і незалежно з'являлись в різних лініях одноклітинних організмів. Зокрема, багатоклітинність з'явилась незалежно щонайменше у шести з нині існуючих еукаріотичних груп: у червоних водоростей, у зелених водоростей, у

2-3 груп хромістів (*Chromists*), у плісняв (*slime molds*), у грибів і у багатоклітинних тварин (*Metazoans*);

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

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

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

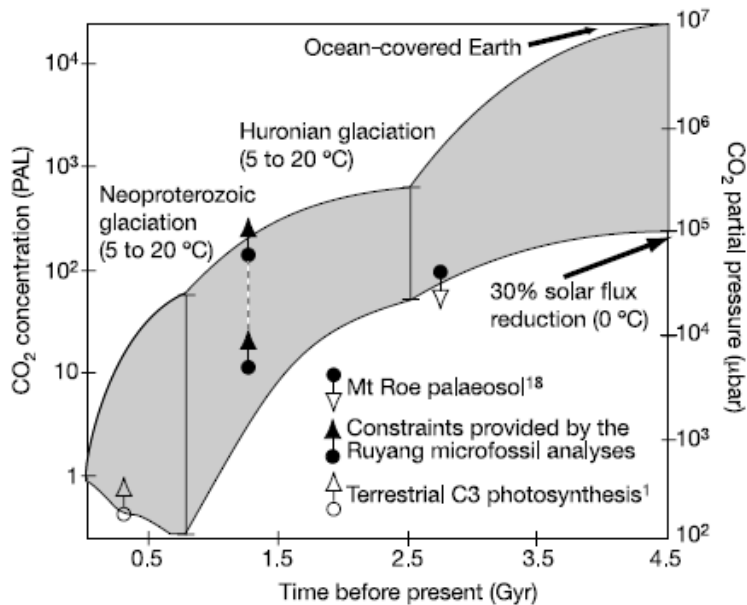
NB! Сьогодні багатоклітинність виявлена тільки у деяких прокариотів: а) у деяких нитчастих ціанобактерій виявлено три диференційованих типи клітин; б) у деяких магнетобактерій виявлені багатоклітинні форми, у яких ізолювання окремої клітини від багатоклітинної структури призводить до її загибелі та ряд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



Багатоклітинна нитчаста ціанобактерія *Anabaena flosaquae* (http://dic.academic.ru/pictures/wiki/files/65/Anabaenaflosaquae_EPA.jpg).

Формування адаптацій у живих організмів до нестачі вуглекислого газу в навколишньому середовищі. 1,7-1,6 млрд.р.т. різко починає знижуватись рівень вуглекислого газу в навколишньому середовищі. Можлива причина – поглинання вуглекислого газу металами вивержених глибинних лужних магм, які розкололи суперматерик Мегагею.

Зниження рівню CO_2 призводить до того, що вже 1,4 - 1,3 млрд.р.т. у ціанобактерій з'являються механізми, які дозволяють запасати вуглекислий газ в клітинах. Зокрема, з'являється фермент карбоангідраза, який каталізує перетворення CO_2 в HCO_3^- (і навпаки), з'являються HCO_3^- транспортери. В результаті - CO_2 накопичується в органелі карбоксісомі, де за допомогою ферменту RUBISCO включається в структуру органічних речовин. Оскільки рівень вуглекислого газу в навколишньому середовищі продовжував знижуватися протягом усього Протерозойського еону, то з 1,2 млрд.р.т. починається позитивна селекція генів RUBISCO на максимально економічне і ефективне використання молекул CO_2 (ця селекція триває і по сьогоднішній день, оскільки рівень CO_2 в навколишньому середовищі дуже низький).



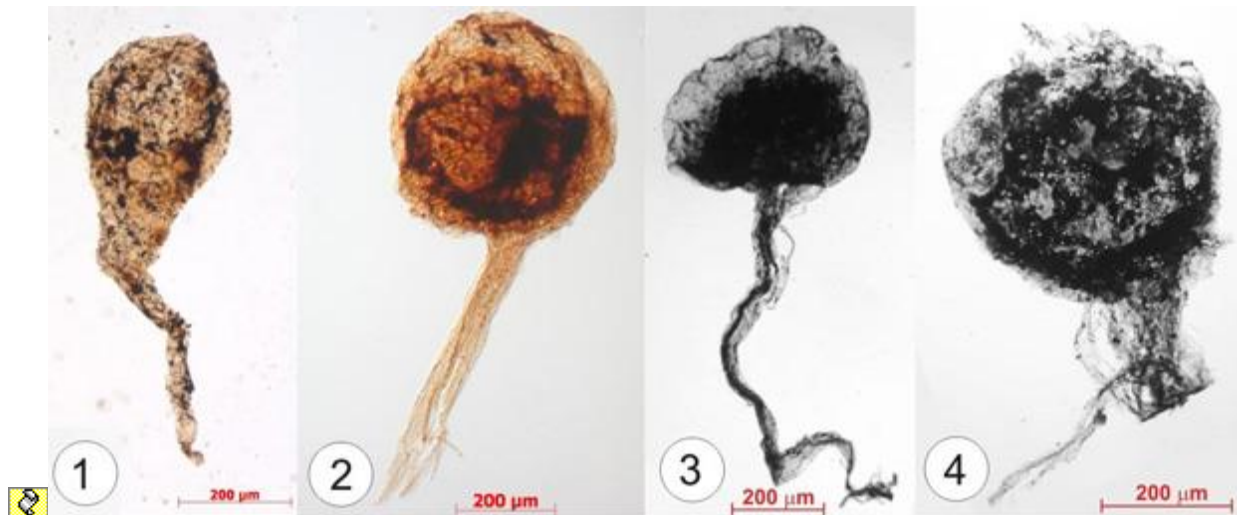
Концентрація вуглекислого газу в атмосфері Землі. По осі ОХ - геологічний час, млрд.р.т.; по осі ОУ - концентрація вуглекислого газу (за Kaufman & Xiao, 2003). *Kaufman A.J. і Xiao S. (2003), використовуючи методику іон-мікропробного аналізу (іон microprobe analyses) ізотопів вуглецю в індивідуальних фосиліях, що датуються Протерозоем (приблизно 1,4 млрд.р.т.), північний Китай, вираховували показник ізотопного фракціонування вуглецю для даних фосилій, що дозволило авторам роботи встановити концентрацію вуглекислого газу в атмосфері у відповідну епоху (за Kaufman & Xiao, 2003).

Поява перших палеоґрунтів. У відкладеннях віком 1,3 млрд. років в геологічному літописі з'являються стародавні ґрунти (тобто палеоґрунти), які сформувались на поверхні давніх континентів за участю наземних бактерій, наземних водоростей і наземних грибів. Спеціаліст завжди може відрізнити палеоґрунти від палеоілів, що сформувались на дні водоймищ. Таким чином, не пізніше, ніж 1,3 млрд.р.т. на поверхні суші вже було життя.

*NB! Бактерії і водорості вийшли на сушу ще в Археї, але мешкали вони на поверхні Землі як ендолітні форми (тобто всередині гірських порід, які захищали їх від надлишку ультрафіолетового випромінювання, втрат вологи та інших несприятливих умов навколишнього середовища).

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

*NB! Сьогодні відомі як наземні, так і водні форми лишайників. Зокрема,- близько 700 видів морських лишайників і 200 видів річкових і озерних лишайників, що дуже мало, порівняно з видовим різноманіттям наземних форм лишайників. Теоретично можливо припустити, що історично першими сформувались водні лишайники, які потім і вийшли на сушу. Однак сучасні дослідження свідчать про те, що водорості формують симбіоз з грибами тільки в умовах нестачі води. Ряд дослідників вважають, що водні форми лишайників сформувались від наземних лишайників, тобто є вторинними утвореннями. Слід, однак, відзначити, що у водних лишайників в якості симбіонту часто живе не водорість, а ціанобактерія. Крім того, було показано, що водні лишайники являють собою досить примітивні форми симбіозу, оскільки у них симбіоз гриба і гістя може бути не обов'язковим (тобто і гриб, і гість спроможні жити як два самостійних види). А цей факт також свідчить про досить нещодавнє формування симбіотичних стосунків між грибом і його гістем у водних лишайників.



Викопні багатоклітинні еукаріотичні організми *Caudosphaera*, подібні до грибів, 1,03 млрд.р.т., Лахандинська біота, Східна Якутія (за Наговицин, 2008).

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

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

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

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

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

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

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

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

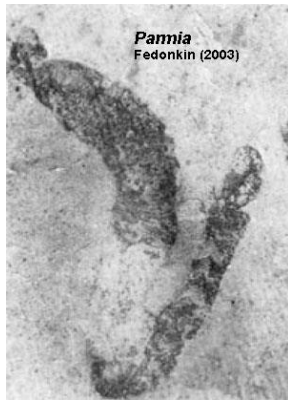
Поява еукаріот, які дали початок сучасним групам еукаріотичних організмів.

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

	<p>Середньо-пізньо Протерозойські скам'янілості, інтерпретовані як залишки еукаріотичних організмів. Де: А - 1,5 - 1,4 млрд.р.т., Австралія; 1 бар = 20 мкм; С - 1,6 млрд.р.т., Китай, 1 бар = 120 мкм; Е - гріпанія (<i>Grypania</i>), 1,4 млрд.р.т., Китай, 1 бар = 1 см (за Knoll, 2014).</p>
--	--

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

	<p>Пізньо-Мезопротерозойські і Неопротерозойські скам'янілості еукаріот. Де: с - бангіоморфа (<i>Bangiomorpha pubescens</i>), пізній Мезопротерозой, арктична Канада; d - дихотомічно розгалужена водорість <i>Konglingiphyton erecta</i>, Едіакар, Доушаньто, Китай, 1 бар = 4 мм (за Knoll et al., 2006).</p>
--	---



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

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

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

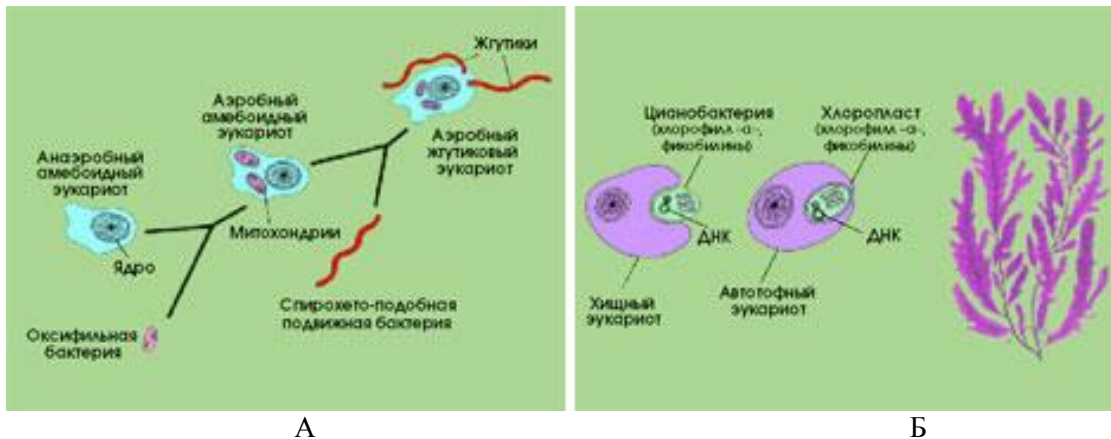
***NB! Відмінності в результатах визначення часу появи еукаріот сучасного типу пов'язані з особливостями методик, які використовують дослідники.** Eme L. з колегами (2014) зробили огляд даних по встановленню часу життя останнього загального предка еукаріотичних організмів і представили результати молекулярного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

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

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

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

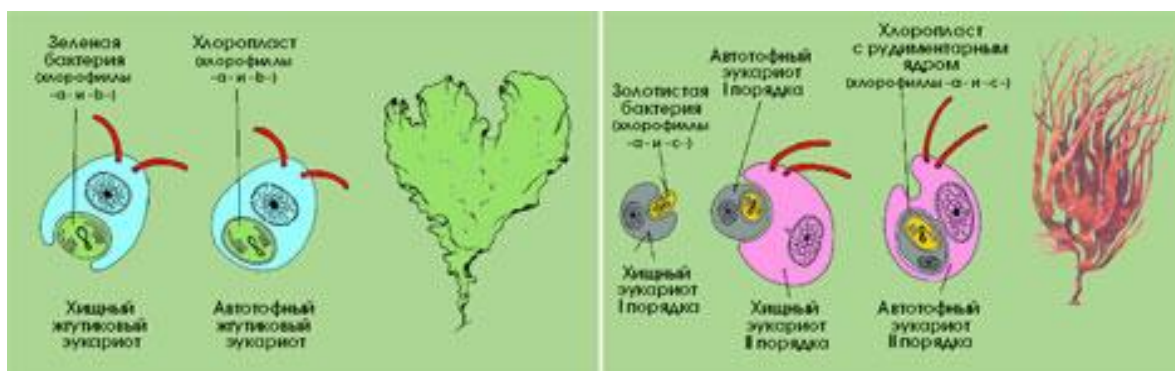
***Первинні ендосимбіонти з'явилися в клітинах сучасних еукаріот в середньому-пізньому Протерозої.** Молекулярний аналіз, проведений Shih P.M. і Matzke N.J. (2013), дозволив встановити, що первинний мітохондріальний ендосимбіонт з'явився в клітинах еукаріот приблизно 1,2 млрд.р.т., а первинний хлоропластний ендосимбіонт - приблизно 900 млн.р.т. (за Shih & Matzke, 2013).



А

Б

А - Походження еукаріотичної клітини шляхом симбіозу спочатку з оксифільними бактеріями (предками мітохондрій), а потім - зі спірохетами (предками джгутиків); Б - походження хлоропластів червоних водоростей шляхом симбіозу з ціанобактеріями;



В

Г

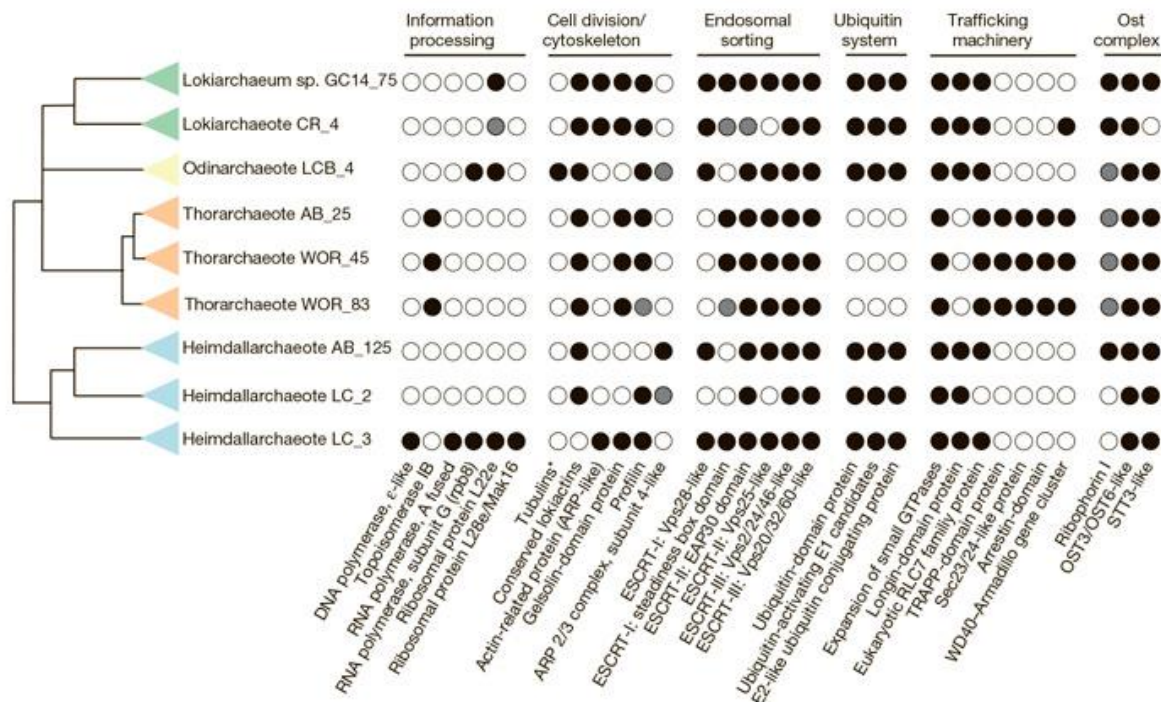
В - походження хлоропластів зелених водоростей і вищих рослин шляхом симбіозу з зеленими бактеріями; Г - походження хлоропластів криптомонад, золотистих і бурих водоростей шляхом подвійного симбіозу: спочатку хижий еукаріот вступив в симбіоз із золотистими бактеріями, а потім сам став симбіонтом іншого хижого організму (http://evolution.powernet.ru/library/~great_symbiosis/malah11p.jpg).

Складність будови архей, предкових для еукаріот (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432910/Opisan_novyy_nadtip_arkhey_k_kotoromu_otnosyatsya_pre_dki_eukariot).

Походження і складність будови клітин еукаріот є однією з найбільших загадок в біології. Згідно з сучасними даними, древній архей і його альфа-протеобактеріальний симбіонт об'єдналися з утворенням першої еукаріотичної клітини. Однак, поява структурної складності, характерної для клітин еукаріот, тривалий час залишалася незрозумілою. Нещодавно було встановлено, що базовий для формування ендосимбіозу архей належав до філії Локіархей (*Lokiarchaeota*), для якої було показано наявність значної кількості рис еукаріотів (Spang et al., 2015). Надалі, Zaremba-Niedzwiedzka К. з колегами (2017) за допомогою методу метагеномного аналізу був описаний надтип древніх архей, що отримав назву Асгардархеї. Це - некультивуємі архей, які крім Локіархей, включають також групи Торархей (*Thorarchaeota*), Одинархей (*Odinarchaeota*) і Хеймдалархей (*Heimdallarchaeota*). Проведені дослідження показали, що в геномах Асгардархей закодовано безліч білків, які раніше вважалися характерними тільки для еукаріот, в тому числі багато компонентів цитоскелета, а також молекулярні системи, які відповідають за везикулярний транспорт і убіквітин-залежну деградацію білків.

Наприклад, у Одинархей (*Odinarchaeota*) є справжній тубулін - найважливіший компонент еукаріотичного цитоскелета (більш віддалені гомологи тубулінів, білки FtsZ, поширені у прокариот). Геноми Торархей (*Thorarchaeota*) кодують деякі гомологи білків, які формують еукаріотичну машину мембранного транспорту, включаючи білки з Sec23/24 і TRAPP-доменами. Крім того, в геномах Торархей були ідентифіковані білки (т.зв. coat proteins), подібні білкам, задіяним в біогенезі везикул. Судячи з набору генів, клітини Асгардархей з великою ймовірністю мають внутрішньоклітинні мембранні структури, аналогічні ендоплазматичному ретикулуму, апарату Гольджі, ядерній оболонці. Не виключено також наявності у Асгардархей фагоцитозу, що забезпечує клітині господаря здатність захоплення бактеріальних симбіонтів. Наявність компонентів убіквітин-залежної системи

деградації білків свідчить на користь того, що у Асгардархей, як і у еукаріот, білки піддаються рециркуванню: молекули, які відслужили, розбираються на запчастини, а замість них синтезуються нові, що дозволяє оперативно регулювати стан клітини в залежності від мінливих умов.



Еволюційне дерево Асгардархей і розподіл білків, що раніше вважалися унікальними для еукаріот. Показані білки, пов'язані з обробкою генетичної інформації (реплікація, транскрипція, трансляція), цитоскелетом, транспортом речовин за допомогою мембранних вензикул, убіквітин-залежною деградацією білків і глікозилюванням білків (яке у еукаріот здійснюється на мембранах ендоплазматичного ретикулу). Чорні кружки - наявність білка встановлено надійно, сірі - імовірно, білі - білок не виявлено (цитовано за [http://elementy.ru/novosti_nauki/432910/...](http://elementy.ru/novosti_nauki/432910/)).

Таким чином, ряд кроків в бік ускладнення організації був зроблений предками еукаріот задовго до набуття ними мітохондріального симбіонту. Відкриття Асгардархей дозволило подолати «прірву», яка, як багатьом здавалося ще недавно, відокремлює складну еукаріотичну клітину від простої прокаріотичної клітини (цитовано за [http://elementy.ru/novosti_nauki/432910/...](http://elementy.ru/novosti_nauki/432910/)).

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

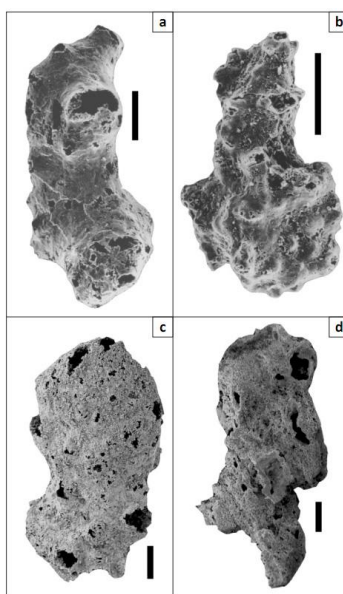
Причини Кріогенових зледенінь. Кріогеній (850 - 635 млн.р.т.) - це один з періодів Протерозойського еону, протягом якого неодноразово відбувались зледеніння Землі. Серед них як мінімум два зледеніння носили глобальний характер: Стьортсько-Варангське (720 - 660 млн.р.т.) і Маріноанське (650 – 635 млн.р.т.).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

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

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

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

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



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

***Предки сучасних губок розійшлись з предками сучасних Eumetazoa 867 - 604 млн.р.т.** В результаті проведення молекулярно-біологічних досліджень, Peterson K.J. і Butterfield N.J. (2005) показали парафілію губок (*Porifera*) і встановили час розходження губок і *Eumetazoa* в інтервалі 867 - 604 млн.р.т. (з використанням різних методичних підходів) (за Peterson & Butterfield, 2005).

*NB! Парафілетичними називаються групи, які включають лише частину нащадків загального предка (т.т. парафілетична група утворюється з монофілетичної шляхом вилучення зі складу останньої однієї чи декількох термінальних груп). До такої групи входить її загальний предок, але – не усі його нащадки належать цій групі (т.т., група, предкова для Губок, мала також нащадків інших, ніж Губки).

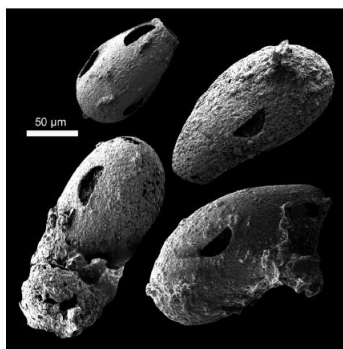
*NB! Еуметазої або справжні багатоклітинні тварини (*Eumetazoa*) – підцарство багатоклітинних тварин (*Metazoa*), до якого входять всі види, що мають справжню багатоклітинну структуру. Це підцарство протиставлено менш розвиненим підцарствам Паразоїв (*Parazoa*) і Агнотозоїв (*Agnotozoa*), до яких входять Губки і Пластинчасті, відповідно. Іноді Пластинчастих і Губок відносять до одного підцарства Прометазої (*Prometazoa*). До підцарства Прометазої деякі автори відносили також Ортонектид і Дицисемід.

Еуметазої характеризуються диференційованими тканинами, наявністю справжньої нервової системи і спеціалізованих міжклітинних контактів. В даний час багато авторів відкидають виділення підцарств Прометазої і Еуметазої. Відповідно до сучасних молекулярно-біологічних і порівняльно-анатомічних даних, Пластинчасті є сестринською групою Кишковопорожнинних, а Губки - сестринської групою Гребневиків. Ймовірно, відсутність у цих тварин м'язових і нервових клітин – є результатом вторинного спрощення.

Однак існують серйозні підстави для поділу багатоклітинних тварин на три вищевказаних групи. По-перше, це пов'язано зі своєрідністю будови і вкрай примітивною організацією Пластинчастих тварин. По-друге, є істотні ембріональні відмінності між Губками і Еуметазоями. У останніх ектодерма розташована зовні, і з неї формуються покриви, нервова система і органи чуття. Ентодерма ж дає кишечник і внутрішні органи. У *Parazoa* покриви утворюються з ентодерми, а ектодерма занурюється вглиб тіла, перетворюючись в шар джгутикових воротничкових клітин, джгутикових камер і каналів (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Поява найпростіших амеб та форамініфер. У відкладеннях Кріогенового періоду Неопротерозою, що датуються 750 млн.р.т., знаходять фосилізовані решки організмів, які належать раковинним амебам. Крім того, згідно метода молекулярного годинника у Кріогенії 770 млн.р.т. з'явилися також інші найпростіші - форамініфери, але за фосиліями - ця подія відбулась не раніше 545 млн.р.т.

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



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

Біомаркери, які свідчать про можливе існування губок в до-Стьортських екосистемах. В останні роки в відкладеннях Неопротерозою, які відповідають Стьортському зледенінню, виявляють все більше різноманітних мікрофосилій еукаріотичних організмів. Brocks J.J. з колегами (2016) описали еукаріотичні біомаркери з до-Стьортських відкладень Неопротерозою на території суперматерика Родинії: у відкладеннях віком 780 млн.р.т. (Західна Австралія), 800 - 740 млн.р.т. (Швеція) і 740 млн.р.т. (Арізона, США).

Проведені дослідження показали, що розподіл еукаріотичних стеранів у всіх трьох обстежених відкладеннях є подібним, але - відрізняється від такого в давніших і молодих відкладеннях. Зокрема, тільки холестан (cholestane) мав звичайну структуру, тоді як багато стеранів, алкілованих в положенні C-24 (ergostane, stigmastane, dinosterane, isopropylcholestane і n-propylcholestane), - були відсутні. Крім того, у всіх трьох обстежених відкладеннях було виявлено новий C28 стеран, який був ідентифікований як 26-метілхолестан (26-methylcholestane), названий авторами роботи криостаном (cryostane).

Відомо, що серед сучасних організмів тільки десмогубки мають метиловані стероли в положенні 26. Таким чином, з одного боку - виявлення біомаркерів десмогубок опосередковано свідчить про можливе існування перших тварин сучасного типу в до-

Стьортських екосистемах. Крім того, присутність незвичайного 26-метилстерола, дозволила авторам роботи зробити висновок про те, що така модифікація стеролу, мабуть, захищала Неопротерозойських губок і інших стародавніх еукаріот від мембранолітичних токсинів: або від власних токсинів, які виділяють еукаріоти для самозахисту від нападу інших організмів, або - від токсинів хижих організмів (відомо, що деякі найпростіші виділяють мембранолітичні токсини для боротьби з хижаками і для полювання на еукаріотичну здобич). Звичайні стероли мембран є сайтами зв'язування для цих токсинів, тоді як стероли з незвичайною модифікацією бічних ланцюгів - захищають клітини від мембранолітичних токсинів (за Brocks et al., 2016). Така гіпотетична функція кріостана (26-метілхолестана) підтверджується фосиліями Кріогенових найпростіших: в стінках багатьох стародавніх раковинних амеб знаходять отвори - сліди нападу хижих найпростіших (Porter et al., 2003; Porter, 2016; цитовано за Brocks et al., 2016).

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

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

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

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

Біломорська біота була представлена:

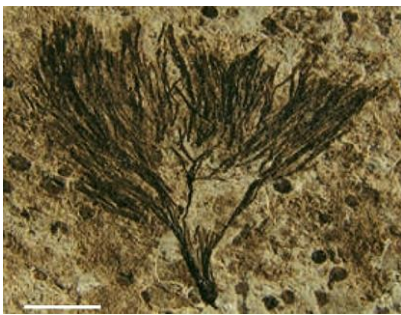


а) білатеральними тваринами, такими як дискінсонії (*Discinonia*), кімберели (*Kimberella*), спригіні (*Spriggina*) та ін;

б) концентричними формами, такі як кулінгії (*Kullingia*), оватоскутуми (*Ovatoscutum*) та ін.;

в) трирадіально-симетричними організмами дискоїдної форми, такими як трибрахідіуми (*Tribrachidium*), птерідініуми (*Pteridinium*) та ін.;

г) пентарадіально-симетричними організмами дискоїдної форми, такими як аркарії (*Arkarua*) та ін.

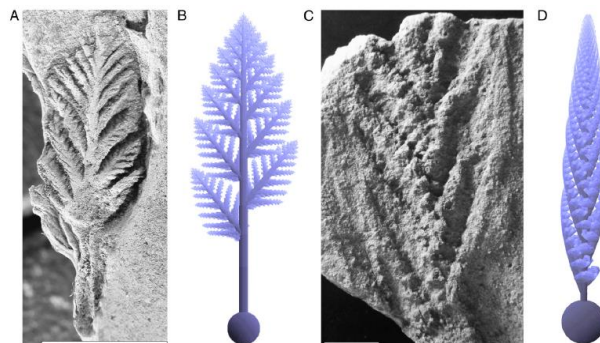
Проте, багато білатерально-симетричних та трирадіально-симетричних тварин Едіакарію при більш уважному розгляді виявились організмами з особливим типом симетрії - з симетрією ковзного відбиття, яка, як правило, проявляється як зразок фундаментального спірального росту організмів. Наприклад, було встановлено,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

 <p><i>Doushantuophyton cometa</i> - один з видів водоростей, виявлених у шарах формації Ланьтянь; дихотомічно розгалуджений відносно великий талом демонструє складність організмів, які вже існували 632 млн.р.т. 1 бар = 5 мм (за Yuan et al., 2011).</p>	 <p>Цикломедуза (фосилії). Радіально-симетричний тип будови тіла. Едіакарський період. Протерозой. Авалонська біота. (https://commons.wikimedia.org/)</p>	 <p>Чарнія (реконструкція). Авалонська біота. (https://www.pinterest.com/).</p>
---	---	---


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

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

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

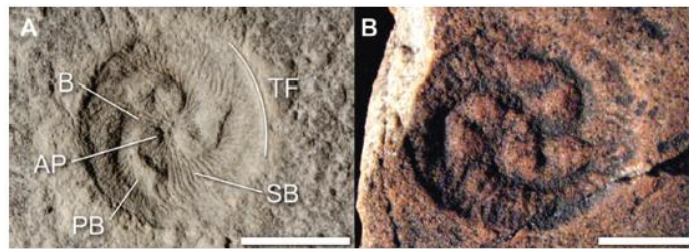


Скам'янілості і реконструкція будови тіла Едіакарських рангеоморфних організмів. Де: А-В - *Avalofractus abaculus*; С-Д - *Charnia masoni*. 1 бар = 1 см. (за Cuthill & Morris, 2014).

	<p>А - Трибрахідіум (<i>Tribrachidium</i>); Б - Аркарія (<i>Arkarua</i>). Представники Біломорської біоти (за http://oko-planet.su/science/; http://palaeos.com/metazoa/1).</p>
---	--

***Тип харчування трибрахідіума.** Rahman I.A. з колегами (2015) провели аналіз фосилій Едіакарської тварини трибрахідіума (*Tribrachidium heraldicum*) і на підставі комп'ютерної реконструкції потоків рідини в організмі даної тварини встановили, що морфологія тіла трибрахідіума забезпечувала пасивний потік рідини у напрямку до верхньої частини тіла тварини і

генерувала низько-швидкісні завихрення води навколо апікального поглиблення. Автори роботи дійшли висновку, що такий характер потоку рідин відповідає не осмотрофії, а типу харчування за допомогою пасивної фільтрації (за Rahman et al., 2015).



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



Спригіна (*Spriggina*) - дивна тварина, схожа на поліхету або членистоноге, але з ковзаючою симетрією. Біломорська біота. (за <https://upload.wikimedia.org/>).



Реконструкція кімберели у вигляді молюскоподібної істоти, яка мала ковпачковиду раковину і широку, гофрованою по краях, мантию. Біломорська біота. (за <http://future-science.ru/>).



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

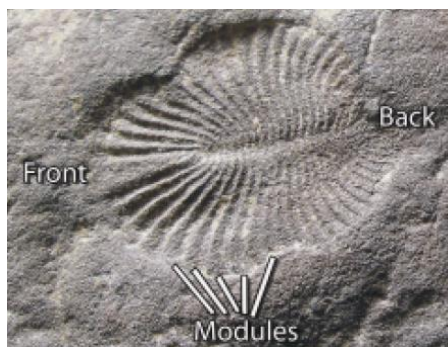


Ергія (пізній Венд; Архангельська обл., Зимові гори). Біломорська біота. Фотографія скам'янілості і реконструкція (за <http://www.evolbiol.ru/vend.htm>).

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

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

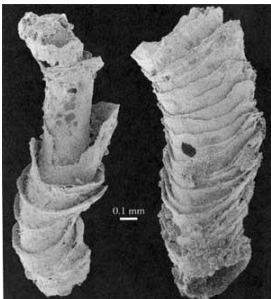

мікробного мату і перетравлювала мат, використовуючи всю свою підшову. Сьогодні так харчуються тільки представники пластинчастих тварин (за Sperling & Vinther, 2010).



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

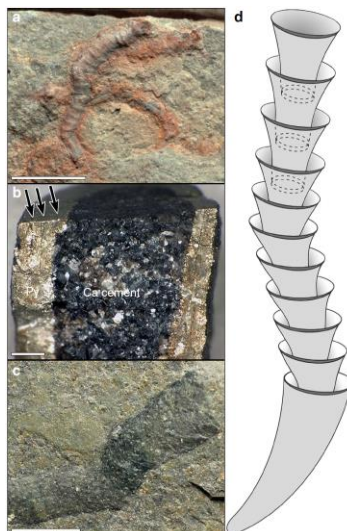
Намська біота - з'явилась наприкінці Едіакарію (548 млн.р.т.) і була представлена дрібнораковинною фауною, у якої зовнішній скелет був сформований карбонатами або фосфатами кальцію. Це були мешканці тропічних морів: клаудина (*Cloudina*), камбротубулюс (*Cambrotubulus*), намакалатус (*Namacalatus*) та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

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

 <p>Клаудина (<i>Cloudina</i>) – представник дрібнораковинної фауни. Намська біота. (за http://palaeos.com/proterozoic/).</p>	 <p><i>Cambrotubulus</i> Kouchinsky & Bengtson (2001)</p> <p>Камбротубулюс – багатоклітинна тварина з групи дрібнораковинної фауни. Намська біота. (за Kouchinsky & Bengtson, 2002).</p>
--	--



Намакалатус (*Namacalatus*) – представник дрібнораковинної фауни. Намська біота. (<http://topnauka.ru/namakalatus-2>).



Скам'янілості і реконструкція зовнішнього вигляду Едіакарського організму конотубуса (*Conotubus hemiannulatus*). Де: а - 1 бар = 5 мм; б - 1 бар = 1 мм; с - 1 бар = 5 мм (за Schiffbauer et al., 2014).

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

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

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

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

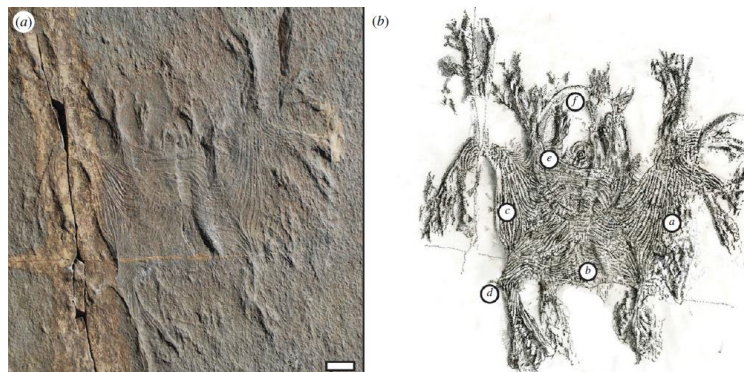
г) в онтогенезі рост частин тіла багатьох Едіакарських тварин був рівномірним (як під збільшувальним склом), на відміну від онтогенезу сучасних тварин, у яких пропорції тіла в ході онтогенезу змінюються.

<p>Едіакарська фауна: а - трибрахідіум (спіральний тип симетрії тіла); б - парванкоріна (<i>Parvancorina</i>) (білатеральний тип симетрії тіла); в - птерідініум (<i>Pteridinium simplex</i>) (симетрія ковзного відбиття) (за http://mognovse.ru/).</p>	<p>Фосилізований відбиток парванкоріни - Протерозойської тварини, яка зовні була схожою на представника членистоногих. Едіакарська фауна (за http://cambrian.tripod.com/Parvanc1.gif).</p>

10 мм. Де: а - рифові будівлі, створені клаудиною; в,с - поперечні зрізи рифової споруди, створеної намакалатусами (за Wood & Curtis, 2015).

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

***Едіакарський представник кнідарієвих.** Liu A.G. з колегами (2014) у відкладеннях Канади описали скам'янілості Едіакарського організму *Haootia quadriformis*, що датуються 560 млн.р.т. Відбитки фіброзного матеріалу автори роботи інтерпретували як залишки м'язової тканини, характерної тільки для багатоклітинних тварин групи еуметозоа, і ідентифікували скам'янілості як такі, що належали організму - представнику кнідарієвих (за Liu et al., 2014).



Фосилізовані відбитки і реконструкція відбитків фіброзного матеріалу Едіакарського організму *Haootia quadriformis*, 560 млн.р.т., Канада. 1 бар = 10 мм (за Liu et al., 2014).



а - *Lucetaria quadricornis* - сучасний організм групи стаурозоєвих (staurozoan) має будову тіла, подібну фосилізованим решткам Едіакарського організму *Haootia quadriformis*; б - реконструкція зовнішнього вигляду Едіакарської тварини *Haootia quadriformis*. 1 бар = 10 мм (за Liu et al., 2014).

***Поява базової для гребневиків групи тварин.** Tang F. з колегами (2011) були описані скам'янілості Едіакарських багатоклітинних тварин *Eoandromeda octobrachiata*, які мали високе конічне тіло і вісім рук, розташованих по спіралі; при цьому у рук були виявлені поперечні смуги, очевидно, гомологічні пластинкам гребневиків. Знайдені скам'янілості еуандромед (*Eoandromeda*) були інтерпретовані як рання базова група для ктенофор (гребневиків). Автори роботи припустили, що дані тварини вели пелагічний спосіб життя. У

філогенії багатоклітинних тварин гребневики є сестринською групою для кнідарієвих + білатерій (за Tang et al., 2011).



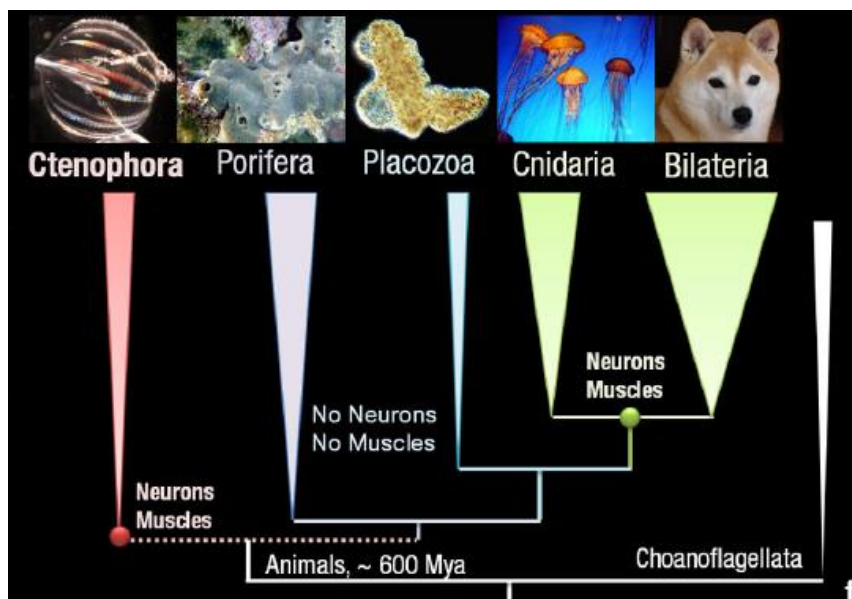
Фосилізовані рештки Едіакарської багатоклітинної тварини *Eoandromeda octobrachiata*, яка відноситься до базової для гребневиків групи. 1 бар = 5 мм.



Реконструкція зовнішнього вигляду *Andromeda octobrachiata* (родич сучасних гребневиків) (за Tang et al., 2011).

***Гіпотеза багаторазової появи нервової системи у багатоклітинних тварин.** Походження нервової системи у багатоклітинних тварин залишається спірним питанням.

На відміну від інших базових багатоклітинних тварин - ктенофори (гребневики) мають і складну нервову систему, і м'язову систему мезодермального походження. Morigo L.L. з колегами (2014) в своїй роботі представили геном *Pleurobrachia bachei* поряд з геномами десяти інших видів гребневиків і показали, що геноми гребневиків значно відрізняються від геномів інших багатоклітинних тварин за генами онтогенетичного розвитку, нервової та імунної систем. Зокрема, у гребневиків відсутні гени Нох родини, канонічна система мікроРНК і скорочена система імунного компліменту. Не дивлячись на те, що у гребневиків виявлені два типи нервової системи - у них відсутні багато нейрон-специфічних генів білатерій, а багато генів класичних нейро-трансмітерних сигнальних шляхів або відсутні, або присутні - але ці гени не експресуються в нейронах. Отримані авторами роботи дані збігаються з гіпотезою, згідно з якою, нервова система гребневиків і, можливо, специфікація м'язової системи, розвивались незалежно від інших багатоклітинних тварин (за Morigo et al., 2014).



Схема, що відображає особливості гребневиків порівняно з іншими базовими багатоклітинними тваринами. Дана схема дозволяє припустити як мінімум дворазову незалежну появу нервової і м'язової систем у різних груп багатоклітинних тварин (або - вторинну втрату даних систем у *Porifera* і *Placozoa*) (за Morigo et al., 2014).

Ксенусіон – давня оніхофора. Ксенусіон (*Xenusion auerswaldae*) - вид вимерлих безхребетних, які жили в Едіакарському періоді Протерозою. За будовою тіла нагадує оніхофору або примітивне членистоноге. Відомий за двома зразками, виявленими в льодовикових залишках в Німеччині. Старіший із зразків довжиною 10 см, має довге, слабо сегментоване тіло. Уздовж тіла проходять маленькі круглі відростки, схожі на кінцівки сучасних оніхофор, але без пазурів. Голова не збереглась.

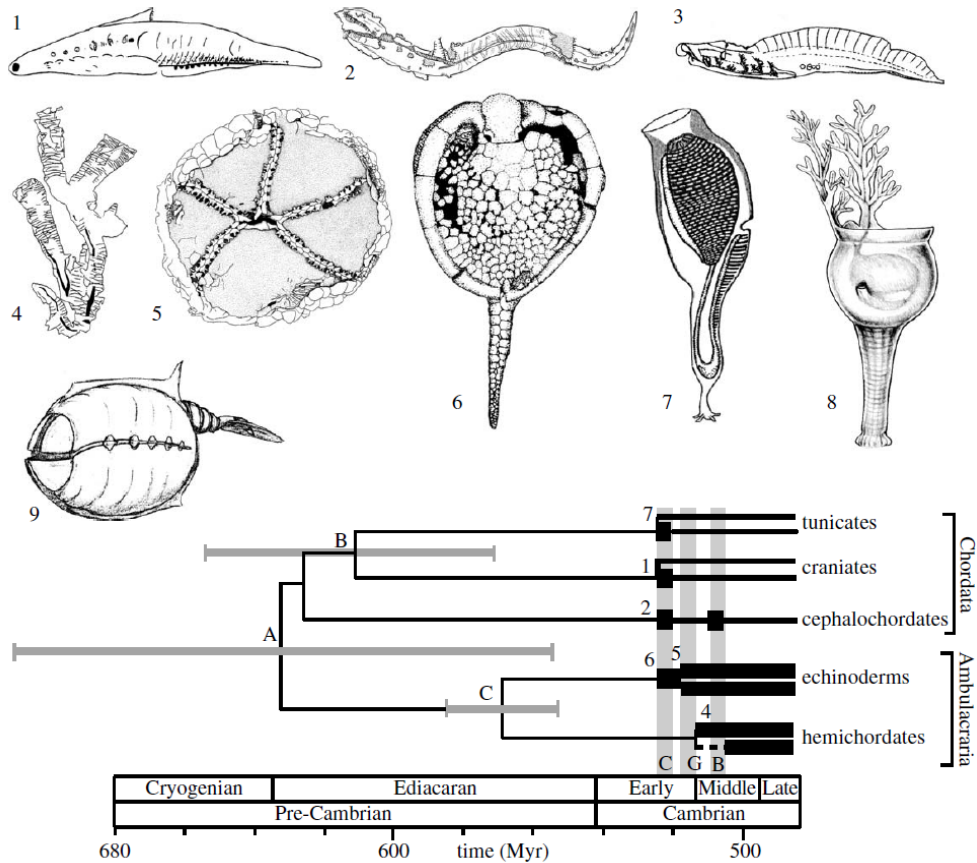


Фосилізований відбиток ксенусіона (*Xenusion auerswaldae*) (Тип: Оніхофори) (за https://ru.wikipedia.org/wiki/Xenusion_auerswaldae).

Значення знахідки для історії Еуметазоа (*Eumetazoa*). У шарах Протерозою часто знаходять відбитки двох рядів ніжок істот, можливо подібних *Xenusion auerswaldae*. Палеонтолог, доктор біологічних наук А.Ю. Журавльов (2009) вважає, що знахідка фосилій *Xenusion auerswaldae* є доказом можливості первинності істот з кінцівками на самому початку древа *Bilateria* (або навіть *Eumetazoa*), замість передбачуваного авторами гіпотези *Ecdysozoa* гіпотетичного червоподібного предка. Його точка зору про походження червоподібних тварин від істот, що мали кінцівки, тобто регрес, є недоведеною, як, втім і протилежна «класична» точка зору, яка виводить членистоногих від червоподібних предків (круглих черв'яків або *Scalidophora*). Раніше, згідно т.з. «целоматної гіпотези», яку підтримують досі деякі вчені, пропонувалось членистоногих виводити від кільчастих хробаків. На думку Журавльова А.Ю. (2009), *Xenusion auerswaldae* могли бути близькими до предкових форм двосторонньо-симетричних линуєючих тварин, а круглі і інші черв'яки - з його точки зору вже спрощені форми. До цього про регрес в еволюції багатоклітинних тварин вже висловлювались біологи Альошин В.В. і Петров Н.Б. (2001) (цитовано за https://ru.wikipedia.org/wiki/Xenusion_auerswaldae).

***Поява вторинноротих тварин в Кріогенії – Едіакарі.** Проведені дослідження показали, що: а) вториннороті - це монофілетична група тварин, яка включає хребетних, безхребетних хордових, амбулакральних і ксенотурбелід; скам'янілості більшості вторинноротих тварин, знайдені у відкладеннях нижнього Кембрію, що свідчить про розходження групи в пізньому Докембрії і відповідає даним молекулярного годинника; б) молекулярна філогенія, морфологія личинок і комплекс серце - нирки у дорослих тварин - всі ці дані підтверджують сестринські взаємини між групами голкошкірих і напівхордових тварин (*Ambulacraria*); в) ксенотурбеліди - це відносно нещодавно відкрита група червоподібних вторинноротих тварин, для яких відсутні дані фосилій, однак, молекулярні дані свідчать про те, що ці тварини є сестринською групою для *Ambulacraria*; г) серед хордових, головохордові (безчерепні) мають значну хромосомну синтенію з хребетними, мають повний комплекс Нох генів і є сестринською групою для хребетних на підставі будови рибосомних і мітохондріальних генів; д) навпаки, тунікати (Тип Покривники) мають значні відмінності в будові тіла дорослих тварин і, ґрунтуючись на аналізі геномних послідовностей, є сестринською групою для хребетних тварин; е) головохордові і напівхордові мають зяброві щілини і безклітинний хрящ, що свідчить про наявність даних ознак у предка всіх вторинноротих тварин; ж) аналіз генних мереж свідчить про те, що предок всіх вторинноротих тварин мав передньо-задню вісь тіла, яка визначається активністю генів Нох і Wnt, дорзо-вентральний аксис, який визначається градієнтом

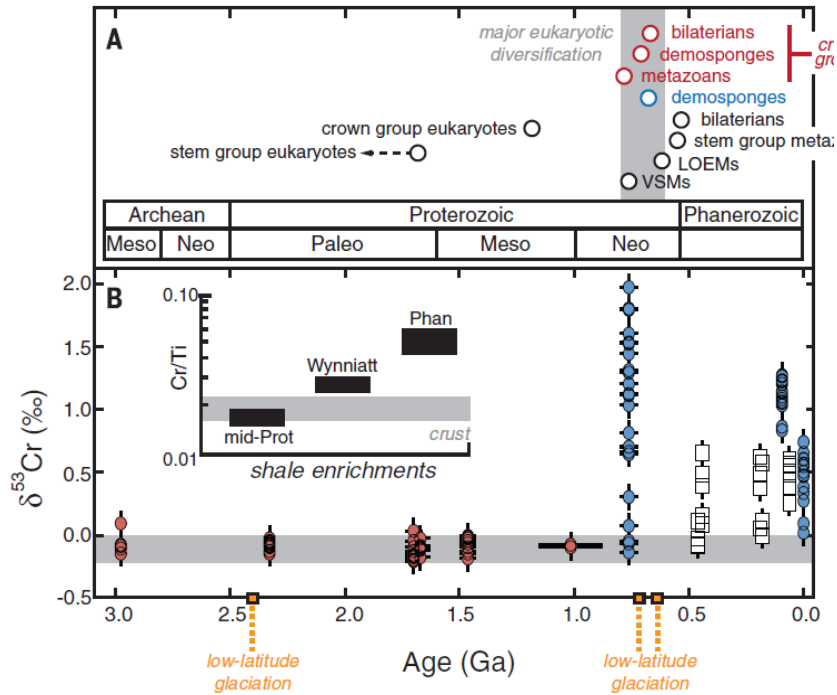
ВМР/хордин і був білатерально-симетричною твариною з ліво-правою асиметрією, яка визначається експресією нодальних (Nodal) генів (за Swalla & Smith, 2008).



Час появи вторинноротих за даними фосилій і молекулярного годинника. Де: товсті чорні лінії - знайдені скам'янілості. Кембрійські вториннороті: 1 - *Haikouichthys* (нижній Кембрій, черепноголові); 2 - *Cathaymyrus* (нижній Кембрій, головохордові, безчерепні); 3 - *Haikouella* (нижній Кембрій, хордові, можливо - базова група для черепноголових); 4 - *Rhabdopleura* (середній Кембрій, птеробранхії, pterobranch, напівхордові); 5 - *Stromatocystites* (нижній Кембрій, голкошкірі); 6 - *Trochocystites* (середній Кембрій, базова група голкошкірих); 7 - *Shankouclava* (нижній Кембрій, аплозобранхії, асцидієві, покривники); 8 - *Phlogites* (нижній Кембрій, базова група амбулокральних тварин, ambulacrarian); 9 - *Vetulicola* (нижній Кембрій, проблематичні скам'янілості). Вузли А-С вказують молекулярні датування розходження основних груп вторинноротих тварин (за Swalla & Smith, 2008).

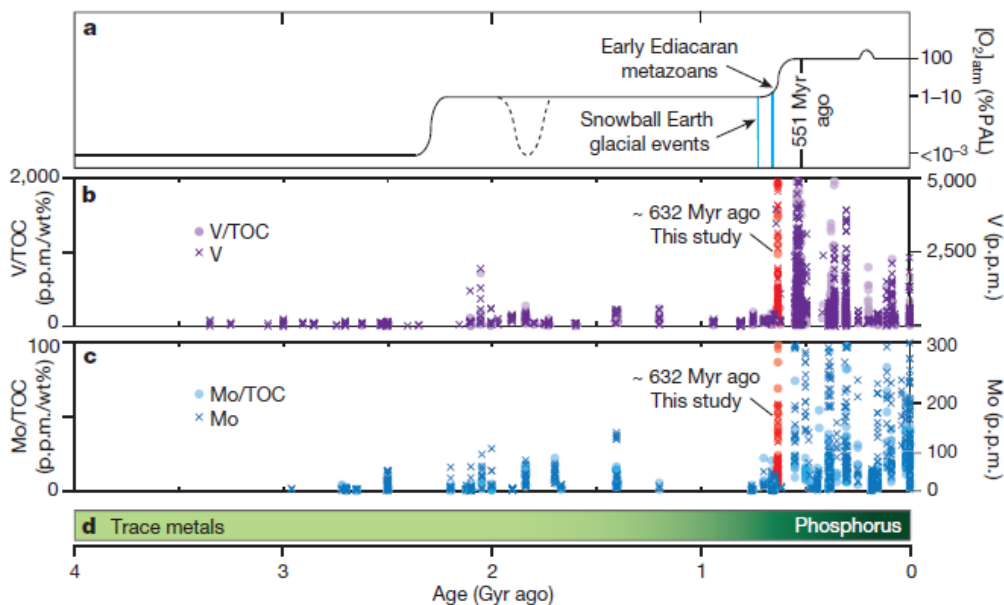
***Причина пізнього розповсюдження багатоклітинних тварин – низька концентрація кисню в навколишньому середовищі.** Згідно фосилій, перші багатоклітинні тварини з'явилися на Землі не пізніше, ніж 2,1 млрд.р.т. Проте, масова поява багатоклітинних тварин датується не раніше Едіакарського періоду (632 – 542 млн.р.т.). Planavsky N.J. з колегами (2014) на підставі даних по розподілу ізотопів хрому в седиментах Китаю, Австралії та Північної Америки встановили рівень оксигенації навколишнього середовища за останні 3,0 млрд. років.

Отримані дані свідчать про низький рівень кисню в навколишньому середовищі в середньому Протерозої (1,8 - 0,8 млрд.р.т.) - не більше 0,1% від сучасного рівня. Автори дослідження вважають, що така низька концентрація кисню в навколишньому середовищі є причиною пізньої появи і диверсифікації багатоклітинних тварин (за Planavsky et al., 2014).



Низькі значення показника ізотопного фракціонування хрому ($\delta^{53}\text{Cr}$) свідчать про низьку концентрацію кисню в навколишньому середовищі до 800 млн.р.т., що, на думку авторів роботи, є причиною пізньої появи і диверсифікації багатоклітинних тварин. На схемі вказано час появи різних груп багатоклітинних тварин (за Planavsky et al., 2014).

Зростання різноманітності багатоклітинних тварин сучасного типу після Маріноанського зледеніння за часом збіглось з оксигенацією океану. Перші багатоклітинні тварини сучасного типу з'явилися в Криогеновому періоді Протерозойського еону. Однак, значне зростання кількості та різноманіття фосилій тварин і водоростей відзначене тільки в наступному Едіакарському періоді, після завершення Маріноанської глядації, приблизно 635 млн.р.т. Вважають, що саме оксигенація океану стала рушійним фактором на ранніх етапах диверсифікації багатоклітинних тварин. Однак, докази такої оксигенації океану - тривалий час були відсутні.



Збагачення органічних донних відкладень редокс-чутливими хімічними елементами молібденом і ванадієм свідчить про події оксигенації океану в кінці Маріноанської глядації - на початку Едіакарського періоду. Таким чином, перші негубкові Едіакарські багатоклітинні тварини (The early Ediacaran metazoans) з'явилися незабаром після завершення Маріноанського зледеніння в епоху зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі. По осі ОХ: геологічний час, млрд.р.т.;

по осі ОУ: а - вміст кисню в атмосфері Землі в стародавніх екосистемах в порівнянні з сучасним рівнем (present atmospheric level, PAL); b,c - присутність редокс-чутливих хімічних елементів ванадію і молібдену (ppm) в органічних відкладеннях відповідного віку; ТОС - загальна кількість органічного вуглецю (total organic carbon, TOC) (за Sahoo et al., 2012).

Sahoo S.K. з колегами (2012) були отримані геохімічні дані з відкладень раннього Едіакарію (635 - 630 млн.р.т.) (формація Доушантьо, Південний Китай): збагачення органічних донних відкладень молібденом і ванадієм, а також низькі значення показника ізотопного фракціонування сірки $\Delta(34)S$ свідчать про події оксигенації океану в кінці Маріноанської гляціації - на початку Едіакарського періоду (за Sahoo et al., 2012).

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

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

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

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

Таким чином, в Протерозойському еоні: 1) два рази збиралися і розбиралися суперматерик; 2) було два періоди глобальних зледенінь; 3) до кінця ери сформувалися всі сучасні типи багатоклітинних тварин (крім мохуваток), проте, вони були представлені тільки самими дрібними розмірними класами (мікрофауни); 4) в Протерозойському еоні у великий розмірний клас (макрофауни) вийшли представники Габонської біоти (2,1 млрд.р.т.), Каліманської біоти (1,0 млрд.р.т.), Хайнаньської біоти (850-740 млн.р.т.) і Едіакарської біоти

(635-542 млн.р.т.), які, проте, виявились тупиковими гілками еволюції і не залишили нащадків.

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

Література:

- Алешин В.В., Петров Н.Б. Регресс в эволюции многоклеточных животных // Природа. – 2001. № 7.
- Журавлев А.Ю. Тени зарытых предков // Природа. – 2009. № 3.
- Земцов В.А. Ротационные структуры в геологической истории Земли // Геология Карелии от Архея до наших дней. – 2011. – С. 112 - 120.
- Малаховская Я.Е., Иванцов А.Ю. Вендские жители земли. Архангельск. Изд-во ПИН РАН: 2003, 48 с.
- Наговицин К.Е. Биоразнообразие грибов на границе мезо- и неопротерозоя (лахандинская биота, восточная Сибирь) // Новости палеонтологии и стратиграфии. - 2008. Том 49. Вып. 10–11. - С. 147–151.
- Ніколов Т. Довгий шлях життя. – М.: Изд-во Наука. 1986. 354 с.
- Сорохтин О.Г. Эволюция климатов Земли. 2012, http://zhizn-zemli.ru/news/ehvoljucija-klimatov_zemli/2012-12-22-2706.
- Сорохтин О.Г., Ушаков, 2002, <http://www.gemp.ru/article/298.html>.
- Benton M.J. The origins of modern biodiversity on land // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. – 2010. – Vol. 365(1558). – P. 3667 - 3679. doi: 10.1098/rstb.2010.0269.
- Berney C., Pawlowski J. A molecular time-scale for eukaryote evolution recalibrated with the continuous microfossil record // Proc. Biol. Sci. – 2006. – Vol. 273(1596). – P. 1867 - 1872.
- Bottke W.F., Vokrouhlický D., Minton D., Nesvorný D., Morbidelli A., Brasser R., Simonson B., Levison H.F. An Archaean heavy bombardment from a destabilized extension of the asteroid belt // Nature. – 2012. – Vol. 485(7396). – P. 78 - 81. doi: 10.1038/nature10967.
- Brocks J.J., Jarrett A.J., Sirantoine E., Kenig F., Moczydlowska M., Porter S., Hope J. Early sponges and toxic protists: possible sources of cryostane, an age diagnostic biomarker antedating Sturtian Snowball Earth // Geobiology. – 2016. – Vol. 14(2). – P. 129 - 149. doi: 10.1111/gbi.12165.
- Brain C.K.B., Prave A.R., Hoffmann K.-H., Fallick A.E., Botha A., Herd D.A., Sturrock C., Young I., Condon D.J., Allison S.G. The first animals: ca. 760-million-year-old sponge-like fossils from Namibia // South African Journal of Science. - 2012. – Vol. 108 (1/2).
- Chumakov N.M. One-way and quasi-periodic climate changes: geologic evidence // Rus. J. Earth Sci. – 2002. – Vol. 4, No. 4. - P. 277 – 299.
- Condie K.C. Preservation and recycling of crust during accretionary and collisional phases of Proterozoic orogens: a bumpy road from Nuna to Rodinia // Geosciences. – 2013. – Vol. 3. – P. 240 – 261. doi:10.3390/geosciences3020240.
- Cuthill H.J.F., Morris C.S. Fractal branching organizations of Ediacaran rangeomorph fronds reveal a lost Proterozoic body plan // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2014. – Vol. 111(36). – P. 13122 - 13126. doi: 10.1073/pnas.1408542111.
- Darroch S.A., Sperling E.A., Boag T.H., Racicot R.A., Mason S.J., et al. Biotic replacement and mass extinction of the Ediacara biota // Proc. Biol. Sci. – 2015. – Vol. 282(1814). pii: 20151003. doi: 10.1098/rspb.2015.1003.
- Donnadieu Y., Goddérès Y., Ramstein G., Nédélec A., Meert J. A 'snowball Earth' climate triggered by continental break-up through changes in runoff // Nature. 2004 Mar 18;428(6980):303-6.
- El Albani A., Bengtson S., Canfield D.E., Bekker A., Macchiarelli R., Mazurier A., Hammarlund E.U. et al. Large colonial organisms with coordinated growth in oxygenated environments 2,1 Gyr ago // Nature. – 2010. – Vol. 466 (7302). – P. 100 – 104. doi:10.1038/nature09166.
- Eme L., Sharpe S.C., Brown M.W., Roger A.J. On the age of eukaryotes: evaluating evidence from fossils and molecular clocks // Cold Spring Harb Perspect Biol. – 2014. – Vol. 6(8). pii: a016139. doi: 10.1101/cshperspect.a016139.
- Evans D.A. Proterozoic low orbital obliquity and axial-dipolar geomagnetic field from evaporite palaeolatitudes // Nature. – 2006. – Vol. 444(7115). – P. 51 - 55.

- Fedonkin M.A. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // *Paleontological Research*. – 2003. – Vol. 7, no. 1. – P. 9 – 41.
- Fedonkin M.A., Yochelson E.L. Middle Proterozoic (1.5 Ga) *Horodyskia moniliformis*. In: Yochelson and Fedonkin, the oldest known tissue grade colonial Eukaryote. *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, - 2002. No. 94. 29 p.
- Han T.M., Runnegar B. Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old neogaunee iron-formation, Michigan // *Science*. – 1992. – Vol. 257(5067). – P. 232 - 235.
- Hanson R.E., Crowley J.L., Bowring S.A., Ramezani J., Gose W.A., et al. Coeval large-scale magmatism in the Kalahari and Laurentian cratons during Rodinia assembly // *Science*. – 2004. – Vol. 304(5674). – P. 1126 - 1129.
- Kaufman A.J., Xiao S. High CO₂ levels in the Proterozoic atmosphere estimated from analyses of individual microfossils // *Nature*. – 2003. – Vol. 425(6955). – P. 279 - 282.
- Kirschvink J.L. Late Proterozoic Low-Latitude Global Glaciation: the Snowball Earth. In: J. W. Schopf & C. Klein (eds.), *The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study*. Cambridge University Press, 1992.
- Knoll A.H. Paleobiological perspectives on early eukaryotic evolution // *Cold Spring Harb Perspect Biol*. – 2014. – Vol. 6(1). pii: a016121. doi: 10.1101/cshperspect.a016121.
- Knoll A.H., Javaux E.J., Hewitt D., Cohen P. Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 361(1470). – P. 1023 - 1038.
- Kouchinsky A., Bengtson S. The tube wall of Cambrian anabaritids // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2002. – Vol. 47 (3). – P. 431 – 444.
- Kromer B., Freidrich M., Spurk M. Natürliche Klimavariationene im Spätglazial und Holozan im Spiegel von Baumringserien // *Nova Acta Leopoldina*. – 2001. – Vol. NF88. – P. 141 -159.
- Kump L.R., Barley M.E. Increased subaerial volcanism and the rise of atmospheric oxygen 2.5 billion years ago // *Nature*. – 2007. – Vol. 448(7157). – P. 1033 - 1036.
- Li Z.X., Bogdanova S.V., Collins A.S., Davidson A., De Waele B., et al. Assembly, configuration, and break-up history of Rodinia: A synthesis // *Precambrian Research*. – 2008. – Vol. 160. – P. 179 – 210.
- Li Z.-X.A., Lee C.-T.A. The constancy of upper mantle fO₂ through time inferred from V/Sc ratios in basalts // *Earth Planet. Sci. Lett.* – 2004. – Vol. 228. – P. 483 – 493.
- Liu A.G., Matthews J.J., Menon L.R., McIlroy D., Brasier M.D. *Haootia quadriformis* n. gen., n. sp., interpreted as a muscular cnidarian impression from the Late Ediacaran period (approx. 560 Ma) // *Proc. Biol. Sci.* – 2014. – Vol. 281(1793). pii: 20141202. doi: 10.1098/rspb.2014.1202.
- Meert J.G. What's in a name? The Columbia (Paleopangaea/Nuna) supercontinent // *Gondwana Research*. – 2012. – Vol. 21. – P. 987 – 993.
- Meert J.G., Tamrat E. The H.O.G. hypothesis for explaining rapid continental motion in the late Neoproterozoic in P.G. Eriksson, W. Altermann, O. Catuneanu, W.U. Mueller & D.R. Nelson [eds.], *The Precambrian Earth: Tempos and Events*. Elsevier. 2004.
- Mitchell E.G., Kenchington C.G., Liu A.G., Matthews J.J., Butterfield N.J. Reconstructing the reproductive mode of an Ediacaran macro-organism // *Nature*. – 2015. – Vol. 524(7565). - P. 343 - 346. doi: 10.1038/nature14646.
- Moroz L.L., Kocot K.M., Citarella M.R., Dosung S., Norekian T.P., et al. The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems // *Nature*. – 2014. – Vol. 510(7503). – P. 109 - 114. doi: 10.1038/nature13400.
- Peterson K.J., Butterfield N.J. Origin of the Eumetazoa: testing ecological predictions of molecular clocks against the Proterozoic fossil record // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2005. – Vol. 102(27). – P. 9547 - 9552.
- Petit J.R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N.I., Barnola J.-M., et al. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // *Nature*. - 1999. – Vol. 399. – P. 429 – 436. <http://gruzdoff.ru/wiki/>
- Planavsky N.J., Reinhard C.T., Wang X., Thomson D., McGoldrick P., et al. Earth history. Low mid-Proterozoic atmospheric oxygen levels and the delayed rise of animals // *Science*. – 2014. – Vol. 346(6209). – P. 635 - 638. doi: 10.1126/science.1258410.
- Porter S.M. Tiny vampires in ancient seas: evidence for predation via perforation in fossils from the 780-740 million-year-old Chuar Group, Grand Canyon, USA // *Proc. Biol. Sci.* – 2016. – Vol. 283(1831). pii: 20160221. doi: 10.1098/rspb.2016.0221.
- Porter S.M., Meisterfeld R., Knoll A.H. Vase-shaped microfossils from the Neoproterozoic Chuar Group, Grand Canyon: a classification guided by modern testate amoebae // *Journal of Paleontology*. – 2003. – Vol. 77. – P. 409 – 429.

- Rahman I.A., Darroch S.A., Racicot R.A., Laflamme M. Suspension feeding in the enigmatic Ediacaran organism *Tribrachidium* demonstrates complexity of Neoproterozoic ecosystems // *Sci. Adv.* – 2015. – Vol. 1(10):e1500800. doi: 10.1126/sciadv.1500800.
- Rozanov A.Y., Astafieva M.M. A unique find of the earliest multicellular algae in the lower proterozoic (2,45 Ga) of the Kola Peninsula // *Dokl. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 449. – P. 96 - 98. doi: 10.1134/S0012496613020051.
- Royer D.L., Berner R.A., Montañez I.P., Tabor N.J., Beerling D.J. CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate // *GSA Today.* - 2004. – Vol. 14, no. 3. – P. 4 – 10.
- Sahoo S.K., Planavsky N.J., Kendall B., Wang X., Shi X., Scott C., Anbar A.D., Lyons T.W., Jiang G. Ocean oxygenation in the wake of the Marinoan glaciation // *Nature.* – 2012. – Vol. 489(7417). – P. 546 - 549. doi: 10.1038/nature11445.
- Schiffbauer J.D., Xiao S., Cai Y., Wallace A.F., Hua H., et al. A unifying model for Neoproterozoic-Palaeozoic exceptional fossil preservation through pyritization and carbonaceous compression // *Nat. Commun.* – 2014. – Vol. 5:5754. doi: 10.1038/ncomms6754.
- Shaviv N.J. The spiral structure of the Milky Way, cosmic rays, and ice age epochs on Earth // *New Astronomy.* – 2003. – Vol. 8. – P. 39 – 77.
- Shaviv N.J., Veizer J. Celestial driver of Phanerozoic climate? // *GSA Today.* – 2003. – Vol. 13 (7). – P. 4 - 10.
- Shih P.M., Matzke N.J. Primary endosymbiosis events date to the later Proterozoic with cross-calibrated phylogenetic dating of duplicated ATPase proteins // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2013. – Vol. 110(30). – P. 12355 - 12360. doi: 10.1073/pnas.1305813110.
- Spang A., Saw J.H., Jorgensen S.L., Zaremba-Niedzwiedzka K., Martijn J., et al. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes // *Nature.* – 2015. – Vol. 521(7551). – P. 173 - 179. doi: 10.1038/nature14447.
- Sperling E.A., Vinther J. A placozoan affinity for *Dickinsonia* and the evolution of late Proterozoic metazoan feeding modes // *Evol. Dev.* – 2010. – Vol. 12(2). – P. 201 - 209. doi: 10.1111/j.1525-142X.2010.00404.x.
- Swalla B.J., Smith A.B. Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* – 2008. – Vol. 363(1496). – P. 1557 – 1568.
- Tang F., Bengtson S., Wang Y., Wang X.L., Yin C.Y. Eoandromeda and the origin of Ctenophora // *Evol. Dev.* – 2011. – Vol. 13(5). – P. 408 - 14. doi: 10.1111/j.1525-142X.2011.00499.x.
- Tarduno J.A., Cottrell R.D., Watkeys M.K., Bauch D. Geomagnetic field strength 3.2 billion years ago recorded by single silicate crystals // *Nature.* – 2007. – Vol. 446(7136). – P. 657 - 660.
- Veizer J. Celestial climate driver: a perspective from four billion years of the carbon cycle // *Geoscience Canada.* – 2005. – Vol. 32, No. 1. – P. 13 – 28.
- Voshage H., Hintenberger H. Calculation of cosmic-ray ages in the iron meteorites ‘Carbo’ and ‘Treysa’ // *Nature.* 1960.
- Williams, G.E. Geological constraints on the Precambrian history of Earth’s rotation and the moon’s orbit // *Reviews of Geophysics.* – 2000. – Vol. 38 (1). – P. 37 – 59. Bibcode: 2000RvGeo..38...37W, doi:10.1029/1999RG900016.
- Wood R., Curtis A. Extensive metazoan reefs from the Ediacaran Nama Group, Namibia: the rise of benthic suspension feeding // *Geobiology.* – 2015. – Vol. 13(2). – P. 112 - 122. doi: 10.1111/gbi.12122.
- Yuan X., Chen Z., Xiao S., Zhou C., Hua H. An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryote // *Nature.* - 2011. - Vol. 470. - P. 390 – 393.
- Zaremba-Niedzwiedzka K., Caceres E.F., Saw J.H., Bäckström D., Juzokaite L. et al. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity // *Nature.* – 2017. doi: 10.1038/nature21031.