

РОЗДІЛ 3

ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ ФАНЕРОЗОЮ

Фанерозойський еон (542 млн.р.т. – сьогодні) – еон явного життя – складається з трьох ер: Палеозойської ери (542 – 251 млн.р.т.), Мезозойської ери (251 – 65,5 млн.р.т.) та Кайнозойської ери (65,5 млн.р.т. – сьогодні).

ПІДРОЗДІЛ 3.1. Палеоекологія Палеозойської ери (542 – 251 млн.р.т)

Палеозойська ера - це кріоера, тобто ера протягом якої в різні геологічні проміжки часу на поверхні Землі формувалось покривне зледеніння. Палеозойська ера складається з шести періодів: Кембрійського, Ордовицького, Силурійського, Девонського, Кам'яновугільного і Пермського.

NB: Американські, англійські, французькі, німецькі та російські палеонтологи дають дещо різні абсолютні дати відповідних періодів, тобто дата $\pm 5-7$ млн.р. Це пов'язано з дещо різними методичними підходами у проведенні стратиграфічних досліджень.

Тема: Кембрійський період (542 – 488 млн.р.т.)

Кембрійська система вперше виділена в 1835 році англійським дослідником А. Седжвіком і отримала свою назву від римського найменування Уельсу - лат. *Cambria*.

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

Період:	Епоха:	Ярус:	Неформальна назва ярусу:	Тривалість:
Ордовицький	Ранній Ордовик	Тремадок (Tremadoc)	-	488 – 479 млн.р.т.
Кембрійський	Фуронгій (Furongian)	Кембрій 10 (Cambrian X)	Долгелій (Dolgellian)	492 – 488 млн.р.т.
		Кембрій 9 (Cambrian IX)	-	496 – 492 млн.р.т.
		Пабій (Paiban)	Ментрогій (Maentwrogian)	499 – 496 млн.р.т.
	Середній Кембрій ("Middle Cambrian", Cambrian Epoch 3)	Гужангій (Guzhangian)	Меневій (Menevian)	503 – 499 млн.р.т.
		Друмій (Drumian)	Пізній Амган (Late Amgan)	507 - 503 млн.р.т.
		Кембрій 5 (Cambrian V)	Ранній Амган (Early Amgan)	510 – 507 млн.р.т.
	Кембрій 2 (Cambrian Epoch 2)	Кембрій 4 (Cambrian IV)	Батомій (Botomian)	517 – 510 млн.р.т.
		Кембрій 3 (Cambrian III)	Атдабаній (Atdabanian)	521 – 517 млн.р.т.
	Тереньювій (Terreneuvian)	Кембрій 2 (Cambrian II)	Томмотій (Tommotian)	528 - 521 млн.р.т.
		Фортуній (Fortunian)	Маніакій (Manikayan)	542 – 528 млн.р.т.
Едіакарський				630 – 542 млн.р.т.

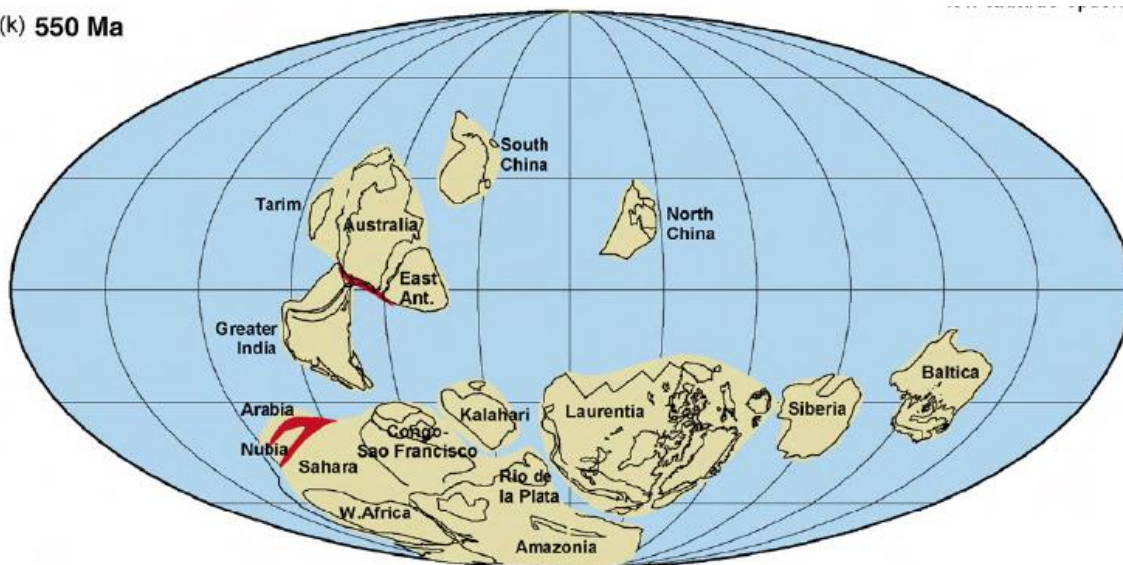
Розташування континентів в Кембрії

Наприкінці Едіакарського періоду великі маси суші розташовувались на Південному полюсі Землі. Вони сформували суперматерик Гондвану, до складу якого увійшли давні платформи Південної Америки, Африки, Антарктиди, Австралії та Індії. Решта давніх

платформ розташовувалась окремо: Балтика (Східна Європа), Сибір, Лаврентія (Північна Америка + Гренландія), Північний Китай, Південний Китай, Казахстан.

*NB! Згодом, Гондвана увійшла до складу суперматерика Пангеї і проіснувала як частина Пангеї до середини Юрського періоду.

(k) 550 Ma



Реконструкція розташування континентів наприкінці Протерозоя, 550 млн.р.т. (за Li et al., 2008).

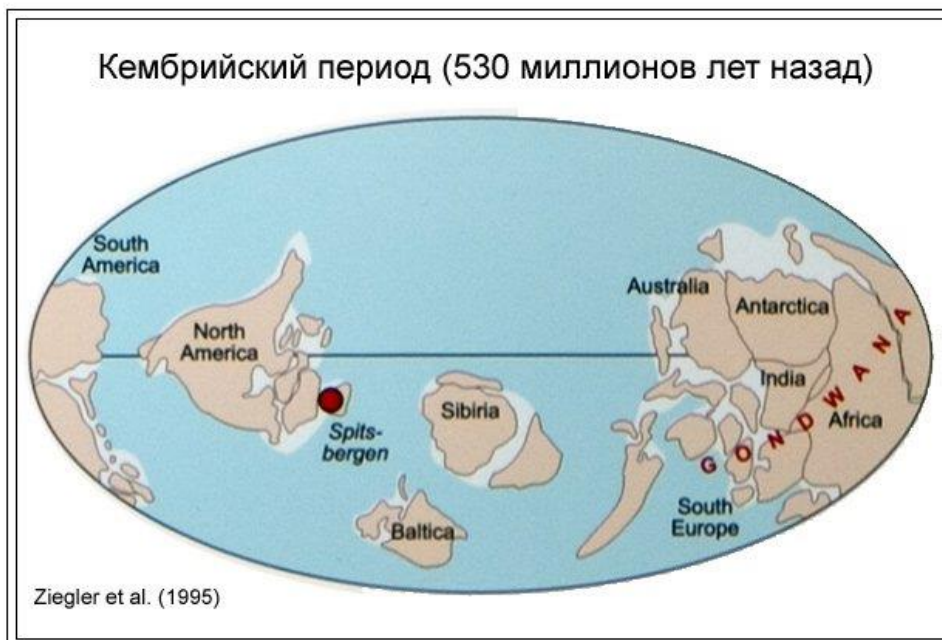
Однак, вже в ранньому Кембрії Гондвана розташовувалась близько від екватора, а решта платформ були розсіяні по океану, але - теж не далеко від екватора. Як за такий короткий проміжок часу розташування континентів щодо екватора могло змінитись практично на 90 градусів?

Аналіз палеомагнітних даних Венда-Кембрію дозволив Kirschvink J. з колегами (1997) зробити висновок про те, що протягом 15 мільйонів років в ранньому Кембрії стався поворот осі обертання Землі на 90 градусів. У процесі реконструкції розташування давніх континентів використовуються палеомагнітні дані, і саме згідно цих даних всього за 10 - 15 млн. років на 90 градусів розвернулись всі континенти; але синхронність і швидкість зміни положення усіх континентів Землі свідчать про те, що розвернулись не континенти, а на 90 градусів змістилась вісь обертання Землі, оскільки при скупченні великих мас на полюсі - порушується рівновага в системі, яка обертається, і система прагне повернутись в стан рівноваги. Гравітаційним центром для планет Сонячної системи є Сонце. Згідно принципу «ляльки-неваляшки», при зміщенні центра мас – система прагне повернутися до стану рівноваги. Для системи Сонце – Земля центр мас планети Земля має знаходитись в екваторіальній зоні як такий, що найближче розташована до центра гравітаційного тяжіння в системі (т.т., до Сонця).

Kirschvink J. з колегами (1997) вважають, що ротація осі обертання Землі відбулася в Атдабанії (ранній Кембрій, 521 - 517 млн.р.т.). Хоча за палеорекоконструкціями інших авторів - вже 530 млн.р.т. континенти займали приекваторіальне положення (див. рис.).

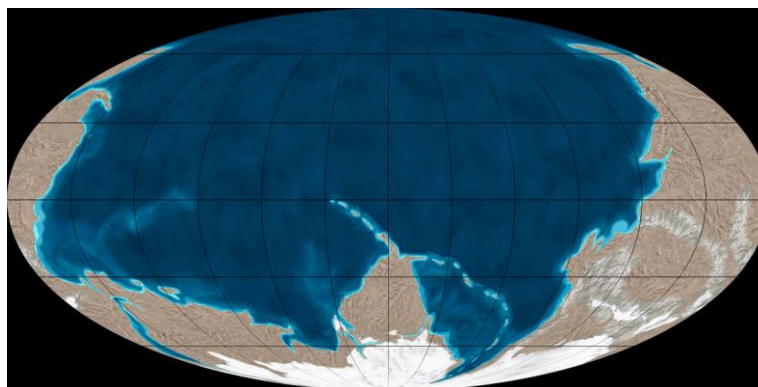
*NB! Палеорекоконструкції всіх відомих на сьогоднішній день суперматериків дають їх приекваторіальне розташування, оскільки будь-яке інше положення великих мас на поверхні Землі - порушує рівновагу системи Сонце - Земля. В процесі формування суперматерика, якщо центр мас зміщується від екватора, то відбувається поступове коректування розташування континентів гравітаційними силами і, надалі, - коректування положення осі обертання Землі (приблизно на 1 - 10 градусів за 1 млн. років).

Перерозподіл мас в глибинах Землі або на її поверхні - змінює момент інерції планети і призводить до зміщення положення полюсів обертання Землі. Цей зсув вісі обертання Землі називається True Polar Wander. Механізмами, які забезпечують зсув вісі обертання Землі є адвективні (горизонтальні обертальні) рухи мантійної речовини і рухи тектонічних плит. Це призводить до зміщення полюса на 1 градус в 1 млн. років або ще швидше і до різких коливань рівня моря в певному квадраті (з амплітудою до 200 м), тоді як в інших квадратах - рівень моря в цей час практично не змінюється. Зокрема, зміни рівня моря, пов'язані зі встановленням істинного полюса обертання Землі мали місце на початку Кембрію.



Розташування континентів на початку Кембрійського періода (за <http://www.rusif.ru/vremya-istorii/>).

*Існує гіпотеза Ian W.D. Dalziel (1997), згідно якої приблизно 600 млн.р.т. всі континентальні плити Землі сформували гіпотетичний суперматерик - Паннотію, який розташовувався на Південному полюсі і мав V-подібну форму, розкрити на північний схід. Однак, вже через 60 млн. років наприкінці Едіакарського періода 542 млн.р.т. цей суперматерик розколовся. І Гондвана - це одна з частин цього давнього суперматерика. Причини розбіжностей в палеорекострукціях розташування давніх континентів на поверхні Землі полягають у тому, що палеомагнітні дані дозволяють досить точно визначити географічну широту розташування давніх континентів, проте, точну географічну довготу визначити дуже складно.



Гіпотетичний суперматерик кінця Едіакарського періода – Паннотія (за <http://spec-evo.wikia.com/wiki/File:Pannotia.jpg>).

Реверсії магнітосфери в Кембрійському періоді

У ході досліджень, проведених Kouchinsky A. з колегами (2008), були виявлені багаторазові реверсії магнітосфери Землі в середньому Кембрії порівняно з раннім Кембрієм.

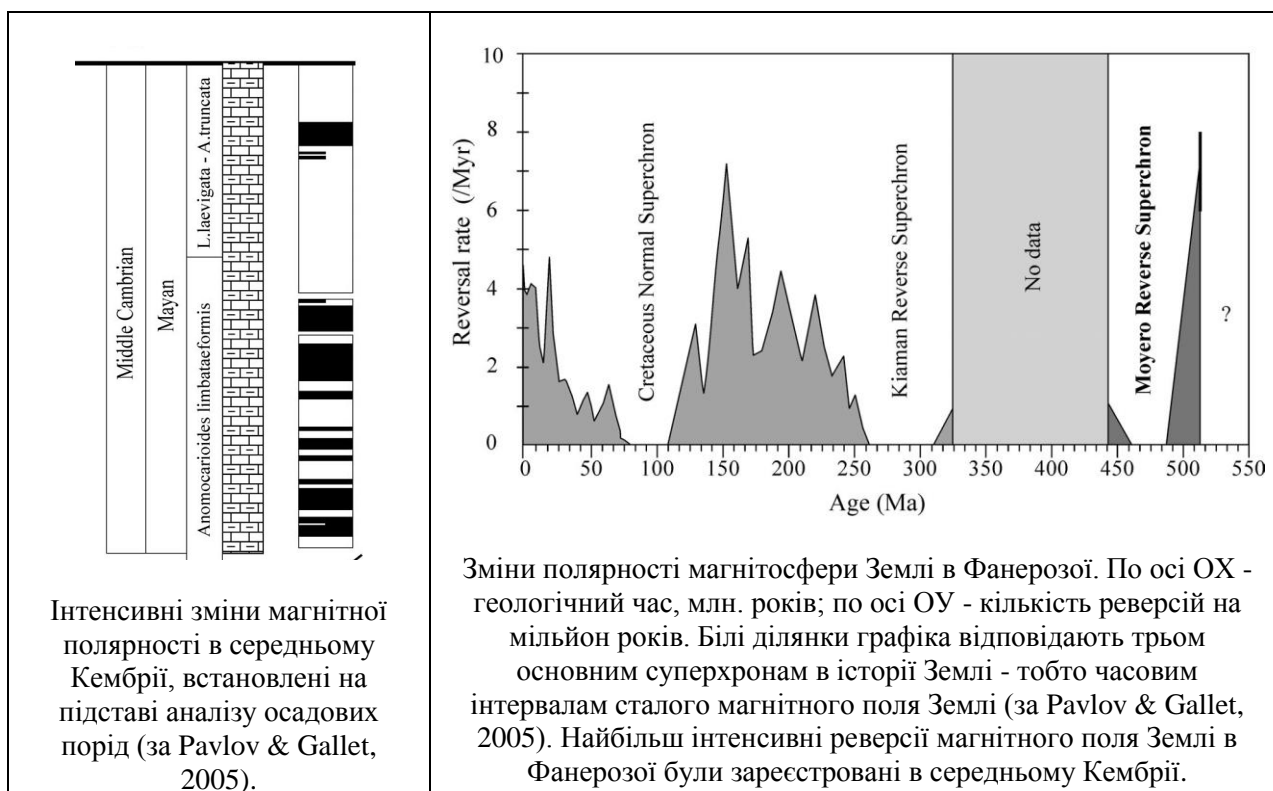
*NB! Реверсія магнітосфери Землі – це зміна полярності магнітних полюсів Землі на протилежну (т.т., Північний магнітний полюс стає Південним і навпаки). Така зміна полярності магнітних полюсів Землі відбувається внаслідок суттєвих змін конвективних та адвентивних рухів розплавленого металевого ядра Землі.

*NB! Відомо, що формування магнітного поля Землі забезпечується рухом розплавленого металічного ядра Землі, викликаного обертанням Землі навколо своєї осі. Під час цього руху утворюються локальні магнітні поля, які формують глобальне магнітне поле Землі. Зміни характеру руху розплавленого металевого ядра Землі викликають пертурбації магнітного поля Землі, які в певних випадках призводять до реверсії глобального магнітного поля Землі.

Так, в середині Кембрію частота реверсій магнітного поля Землі становила 7 - 10 реверсій за 1 мільйон років і, в цілому, в інтервалі 10 млн. років геомагнітне поле Землі змінювало свою полярність близько 100 разів. Тоді як у верхньому Кембрії було всього близько 10 - 11 геомагнітних інверсій (Kouchinsky et al., 2008). Робота Кучинського А. з колегами (2008) опосередковано підтверджує дані Kirschvink J. з колегами (1997), оскільки зміна осі rotaції Землі обов'язково повинна була спровокувати пертурбації геомагнітного поля Землі.

* Результати палеомагнітних досліджень свідчать про те, що в середині Кембрію з дуже великою частотою відбувались події реверсії магнітного поля Землі. Тоді як в пізньому Кембрії таких реверсій практично не було, а наступний Ордовицький період характеризується як суперхрон, тобто часовий інтервал, протягом якого повністю були відсутні реверсії магнітного поля Землі (Pavlov & Gallet, 2005).

NB! На сьогоднішній день виділено три суперхрони - тобто три часових інтервали, протягом яких не відбувались зміни орієнтації магнітного поля Землі.

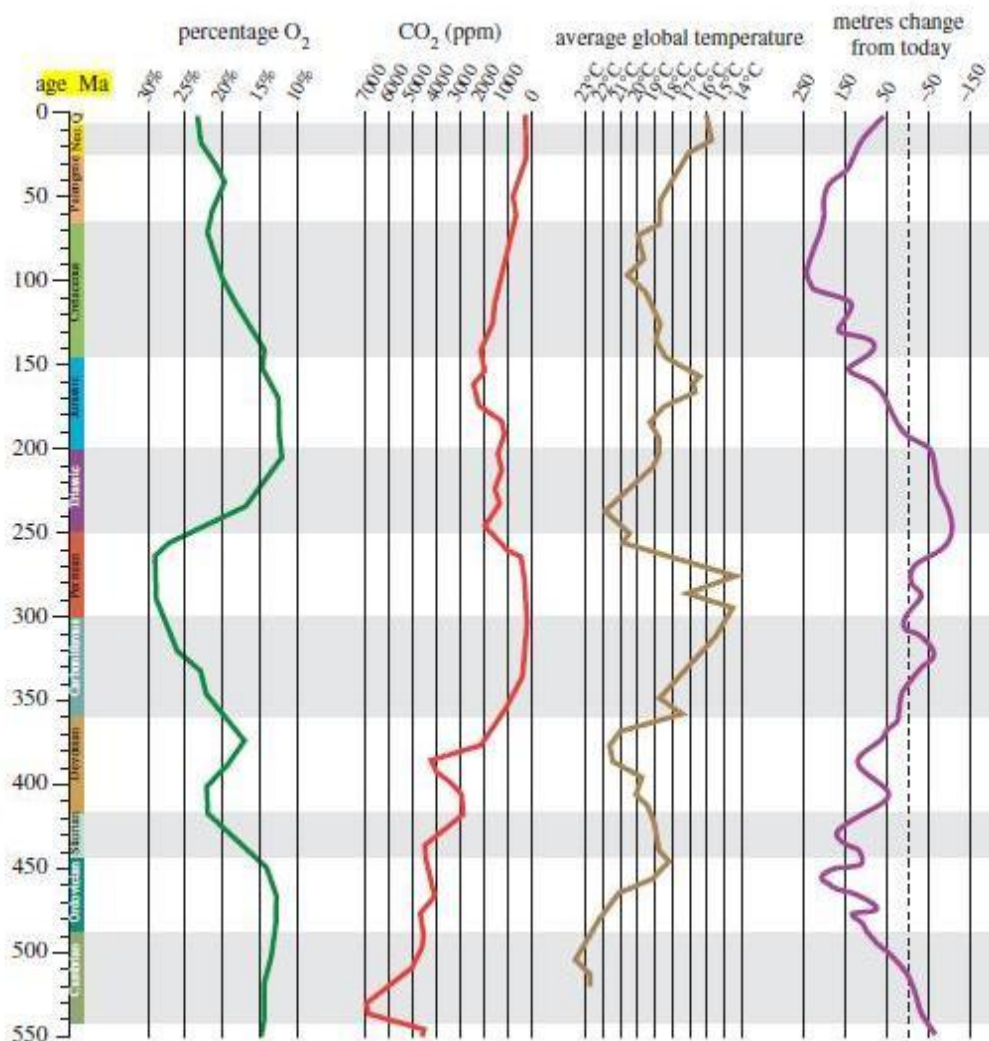


Клімат в Кембрійському періоді

Попередній Едіакарський період завершився зниженням тектонічної активності Землі і формуванням Бойканурського зледеніння. Бойканурське зледеніння з одного боку, було дуже сильним (оскільки тиліти пізньоедіакарського віку знаходять на Сибірській платформі, яка тоді перебувала на екваторі). З іншого боку - Бойканурське зледеніння було дуже коротким. Як це було встановлено? При тривалому стоянні льодовикового покриву - осадові породи збіднюються космогенними елементами іридієвої групи, які потрапляють на Землю у складі космічного пилу. Таке збіднення іридієм (т.зв. «іридіан гар») було виявлено у двох гляціалах Кріогенового періоду. Однак, в ході Бойканурського зледеніння - «іридієві дірки» виявлені не були. Таким чином, Бойканурське зледеніння було дуже коротким і дуже різко закінчилось.

Зазвичай, різкі кліматичні скачки запускаються астрономічними факторами. Вважають, що 542 млн.р.т. Сонячна система завершила черговий прохід через диск Галактики, що запустило зростання вулканізму (рівень вуглекислого газу зріс до 7000 ppm - порівняйте з сучасним рівнем в 300 ppm), посилювались напруження стиснення в гірських породах і підвищилась активність Сонця. В результаті, в Кембрії розтанули Бойканурські льодовики. Таненню льодовиків також сприяла зміна положення осі обертання Землі і, як наслідок, розташування більшої частини континентів за межами Південного полярного кола.

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



Графіки зміни концентрації кисню, вуглекислого газу, середніх температур навколишнього середовища та рівня моря (порівняно з сучасним рівнем) (графіки наведено за Benton, 2010).

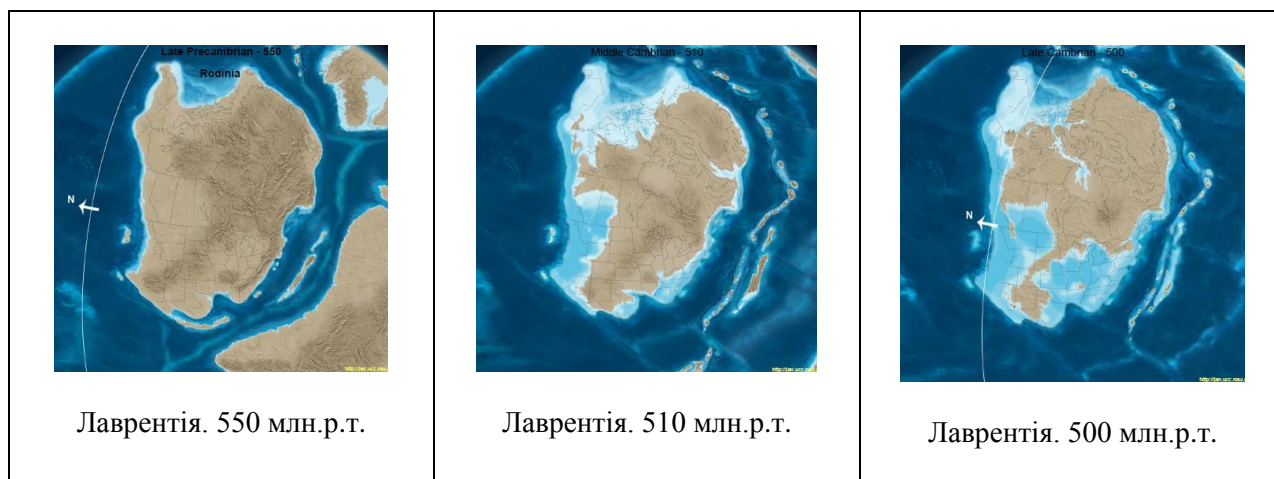
Протягом усього періоду було дуже тепло - на всіх материках кліматичні умови наближались до тропічних. Причиною високих температур навколишнього середовища в Кембрії вважають високу концентрацію парникових газів в атмосфері + напруження стискання в земній корі + приєкваторіальне розташування материків.

До середини - кінця Кембрію посилились гороутворюючі процеси. Після підйому гірських систем температури навколишнього середовища дещо знизились (оскільки зменшились напруження стискання в земній корі + знизилась концентрація вуглекислого газу в атмосфері через зменшення вулканічного надходження CO₂ і поглинання наявного CO₂ з навколишнього середовища живими організмами і гірськими породами).

*У Кембрії почались процеси Каледонської складчастості. На початку Кембрію мав місце інтенсивний вулканізм, який супроводжувався викидами парникових газів, а в середині - наприкінці Кембрію посилились гороутворюючі процеси.

Рівень моря в Кембрійському періоді

Протягом Кембрійського періоду рівень моря піднявся від позначки -50 м, порівняно з сучасним рівнем, до позначки + 100 м, тобто рівень моря зріс на 150 м.



Континент Лаврентія (Північна Америка). Ріст рівня моря в інтервалі 550 – 500 млн.р.т.
(за <http://plate-tectonic.narod.ru/napaleosoicphotoalbum.html>).

Можливі причини зростання рівня моря:

- 1) збільшення кількості води в океанах за рахунок дегазації магми і/або танення льодовиків;
- 2) зменшення обсягу ложа океану за рахунок зростання площ континентів або підйому серединно-океанічних хребтів;
- 3) опускання континентів.

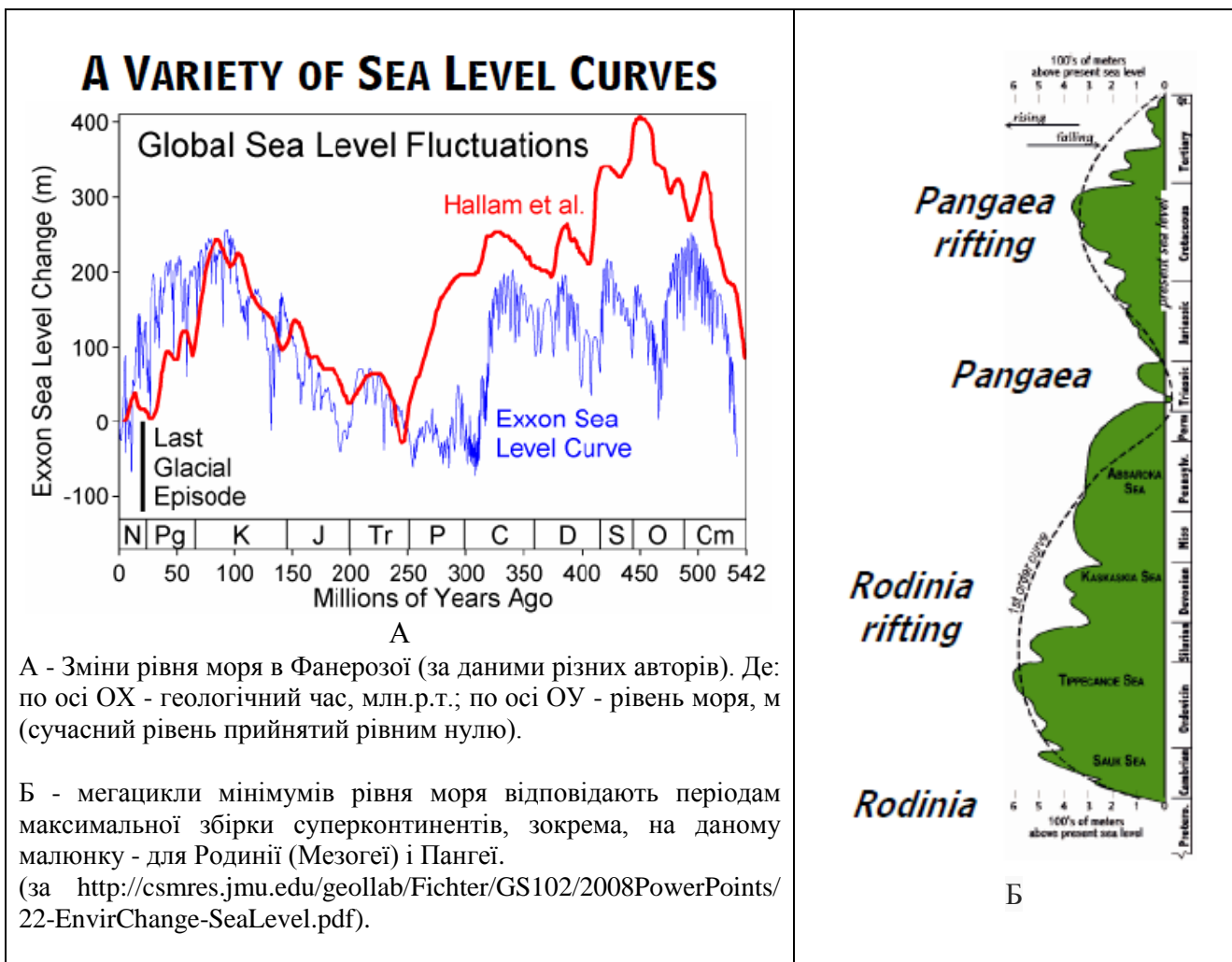
Згідно з геологічними даними, мінімальні рівні моря реєструються в епохи максимальної збірки суперконтинентів. Початок евстатичного (тобто повсюдного) зростання рівня моря відбувається після виверження глибинного мантієного плюму і розколу суперматерика в ході прискореного спрединга дна океану. З мантієним плюмом на поверхню Землі виносяться великі маси ендегенної води. Крім того, серединно-океанічні хребти, що піднімаються, також сприяють зростанню рівня моря за рахунок зменшення об'єму океанічного ложа.

Епохам швидкого евстатичного зростання рівня моря відповідають також періоди зміни хімічного складу океанічних вод. Зокрема, було показано, що під час прискореного евстатичного зростання рівня моря в океанах спостерігається нестача іонів магнію, що призводить до формування кальцитних відкладень карбонату кальцію, а не арагонітових

(характерних для періодів відносно високого рівня магнію в океанічній воді). Зрушення хімічної рівноваги в системі кальцій-магній пояснюється зміною хімічного складу магм, що вивергаються - під час прискороеного спредінга дна океану після розколу суперматерика вивергаються глибинні магми, збіднені легкими хімічними елементами, і, зокрема, магнієм (атомна маса магнію 24 одиниці) та збагачені більш важкими хімічними елементами, зокрема, кальцієм (атомна маса кальцію становить 40 одиниць).

*NB! Мінімальні рівні моря відповідають періодам максимальної збірки суперматерика. Саме збіркою суперматериків пояснюються гіперцикли коливаний рівня моря на Землі.

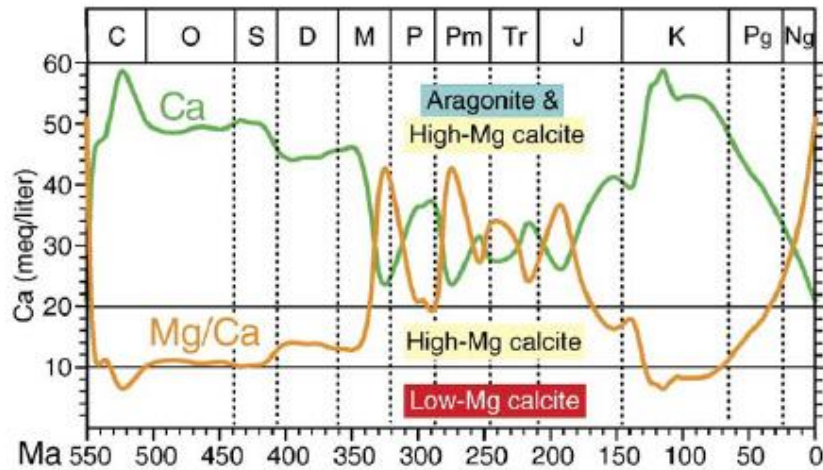
Зростання рівня моря в Кембрійському-Ордовицькому періодах є результатом пролонгованого розколу суперматерика Мезогеї (Родинії). У Кембрії показана драматично висока швидкість спредінга дна океану, швидке евстатичне зростання рівня моря і збіднення океанічної води магнієм (Земля увійшла в тривалий період кальцитових морів приблизно 501 млн.р.т.). У подальшому аналогічна евстатична трансгресія моря зі зрушенням хімічної рівноваги в системі кальцій - магній мала місце в Крейдяному періоді після розколу суперматерика Пангеї.



А - Зміни рівня моря в Фанерозої (за даними різних авторів). Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - рівень моря, м (сучасний рівень прийнятий рівним нулю).

Б - мегацикли мінімумів рівня моря відповідають періодам максимальної збірки суперконтинентів, зокрема, на даному малюнку - для Родинії (Мезогеї) і Пангеї.

(за <http://csmres.jmu.edu/geollab/Fichter/GS102/2008PowerPoints/22-EnvirChange-SeaLevel.pdf>).



Динаміка концентрації кальцію (Ca) та співвідношення магній/кальцій (Ca/Mg) в морській воді в Фанерозої (за Stanley, 2006).

*Цілоком можливо, що епохи існування суперматериків характеризуються тектонічним стазисом: через формування суперматерика сильно уповільнений або навіть повністю відсутній процес занурення старої кори в глиб мантиї, а це призводить до практично повної зупинки всього конвеєра - тобто відповідно, і нова кора не формується. При цьому не відбувається вихід глибинних вод і рівень моря падає, оскільки наявна вода уходить в надра Землі.

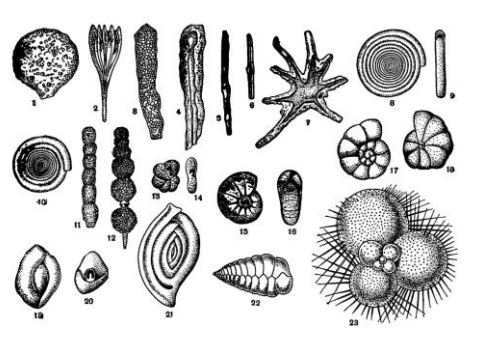
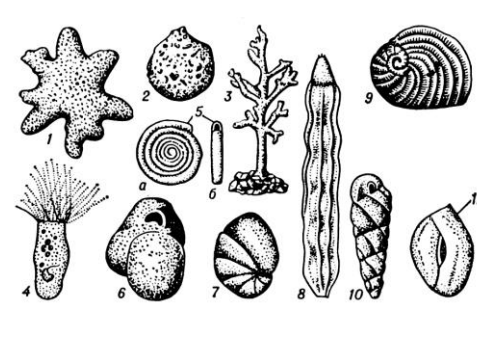
Надзвичайно сильна евстатична (тобто повсюдна) трансгресія моря призвела до того, що в Кембрії більша частина континентів (окрім Гондвани) була представлена островами і мілководними морями (Лаврентія, Сибір, Казахстан, Китайські платформи).

У ранньому Кембрії рівень моря ріс безперервно. Це призвело до формування величезних площ мілководних морів, сприятливих для розквіту життя: оскільки основою харчових ланцюгів є фотосинтезуючі організми, а фотична зона не поширюється нижче 100 м. Таким чином, зростання рівня моря призвело до зростання продуктивності океану.

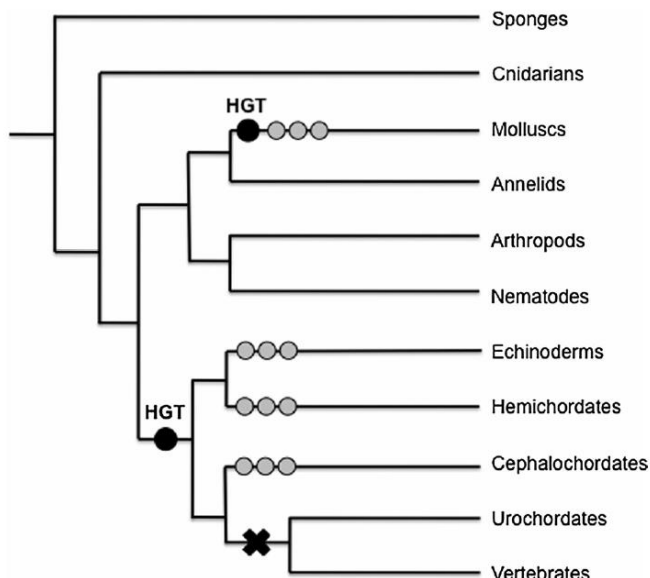
Біота в Кембрійському періоді

Кембрійська скелетна революція. Кембрійська скелетна революція - це поява у організмів на початку-середині Кембрію мінералізованого скелета (зовнішнього або внутрішнього) - вапняного, фосфатно-хітинового, кремнієвого і т.н. Електронна скануюча мікроскопія фосилізованих щетинок та інших твердих покривів з Протерозойських відкладень виявила, що в Кембрії відбулось тільки збільшення розмірів організмів, які вже існували в Протерозої, + формування у них мінералізованого скелета, а не поява нових типів організмів. Відомо, що відкладення карбонату кальцію в процесі мінералізації скелета забезпечують ферменти карбонат ангідрози (карбоангідрози). Виявилось, що гени карбоангідраз є навіть у губок. Дослідження, проведені молекулярними біологами показали, що гени, які відповідають за синтез мінералізованого скелета, багатоклітинні еукаріоти отримали ще в Протерозої від одноклітинних еукаріот. Але, оскільки синтез скелета вимагає великих витрат енергії, то до певного підвищення рівня кисню в навколишньому середовищі - мінералізований скелет не формувався. Є знахідки фосилій найпростіших форамініфер і радіолярій з мінеральними скелетами в деяких відкладеннях Протерозою, що відповідають океанічним ділянкам з локальним зростанням концентрації кисню у воді.

*NB! Дослідження, проведені Germer J. з колегами (2015) на губках, показали, що загальний предок всіх багатоклітинних тварин вже мав регуляторні гени для забезпечення процесу біомінералізації (Germer et al., 2015). Jackson D.J. з колегами (2007) досліджували здатність губок до біомінералізації і показали, що гени карбонат ангідрази, необхідні для біомінералізації, губки отримали від організму, предкового для всіх багатоклітинних тварин. І що древній ген карбонат ангідрази пройшов багаторазові події дуплікації + наступні модифікації в копіях гена у різних ліній губок і *Eumetazoa* (за Jackson et al., 2007).

 <p>Форамініфери (за http://www.old-animal.ru/images/pic/pic_1_32.jpg).</p>	 <p>Форамініфери (за http://biblioclub.ru/services/fks.php).</p>
<p>Одноклітинні найпростіші - форамініфери. У тих форамініфер, які мешкали на ділянках океану з високою концентрацією кисню у воді (наприклад, в районі проживання фотосинтезуючих колоній строматолітів), вже в Протерозойському еоні з'явився мінералізований скелет.</p>	

***Біомінералізацію багатоклітинних тварин забезпечило горизонтальне перенесення гену *msp130*.** Загальновизнаним вважається той факт, що біомінералізовані структури з'явилися незалежно у багатьох кладах багатоклітинних тварин (*Metazoa*) протягом Кембрію. Дослідження, проведене Etensohn С.А. (2014), свідчить про те, що у деяких метазоїв еволюція біомінералізації пов'язана з горизонтальним перенесенням гену *msp130*.



Модель еволюції гена *msp130* у багатоклітинних тварин (*Metazoa*). Де: чорними колами вказані події інтродукції стародавнього бактеріального гена *msp130* через події горизонтального перенесення генів; маленькі сірі кола вказують кількість подій дуплікації даного гена; хрестиками вказані події втрати даного гена; HGT – подія горизонтального перенесення гену *msp130*. Автор роботи передбачає разову подію горизонтального перенесення гена *msp130* до предкової для білатерій групи з подальшою втратою гена в багатьох лініях первинноротих тварин і у лінії урочордових-хребетних (за Etensohn, 2014).

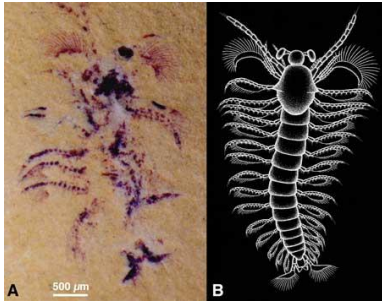
Ettensohn С.А. (2014) показав, що білки Msp130, які вперше були описані як білки, що експресуються виключно в процесі біомінералізації первинних мезенхімних клітин ембріонів морських їжаків, - мають набагато більше таксономічне поширення, ніж вважалося раніше. Білки Msp130 присутні у деяких безхребетних вторинноротих тварин і в одній із клад первинноротих тварин (у молюсків). Дивним є той факт, що близькоспоріднені Msp130 білки були виявлені також у багатьох бактерій і у деяких водоростей. Автор роботи припустив, що ген msp130 був перенесений в лінії багатоклітинних тварин (*Metazoa*) в результаті багаторазових і незалежних подій горизонтального перенесення генів. Філогенетичний аналіз показав, що інтродукція стародавнього гена msp130 в лінію морських їжаків відбулась приблизно 250 млн.р.т. і що ген msp130 піддався незалежним паралельним дуплікаціям в кожній філії багатоклітинних тварин, в якій він був виявлений (за Ettensohn, 2014).

Найважливішим джерелом кисню в навколишньому середовищі є процес дегазації глибинних магм. Розкол суперконтиненту Мезогей (Родинії) був викликаний глибинним мантийним суперплюмом, дегація якого призвела до значного зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі в Криогеновому періоді Протерозойського еону приблизно 800 млн.р.т. До останнього часу вважалося, що до Кембрію більше плюмового магматизму не було. Однак, нещодавні дослідження показали, що наприкінці Едіакарію мала місце друга серія подій плюмового магматизму, яка суттєво збагатила атмосферу Землі киснем.

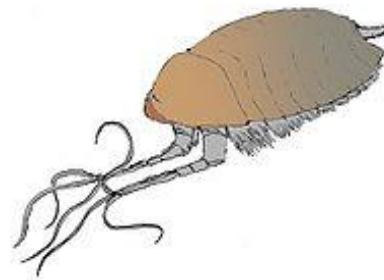
*NB! Причиною виходу на поверхню другої серії глибинних мантийних плюмів вважається неповна дисоціація суперматерика Мезогей в ході першої серії плюмів 900 - 800 млн.р.т.: через скупчення в районі Південного полюса великої кількості платформ, які сформували Гондвану, не відбулось повного охолодження мантиї під термальною шапочною, що і спровокувало другу серію плюмового магматизму. Цікаво відзначити, що Гондвана, яка об'єднала у своєму складі близько 50% континентів Землі, проіснувала майже до середини Юрського періоду і розпалась тільки в ході деструкції останнього суперматерика Землі – Пангеї. Цей факт опосередковано підтверджує гіпотезу I.W.D. Dalziel (1997) про існування наприкінці Едіакарію суперматерика Паннотії або Пан-Гондвани (т.т., суперматерик, розташований на південному полюсі, вочевидь, складався з більшої кількості платформ ніж Гондвана).

Таким чином, в атмосфері Землі концентрація кисню була досить високою, починаючи з Криогенію. Однак, при цьому води океану залишалися аноксичними. Чому? В Протерозой на поверхні Землі ще не було вищих рослин, які здатні за допомогою кореневої системи уповільнювати процеси ерозії. В результаті - усі еродовані компоненти суші змивались в воду океанів і на окислення цих речовин витрачався весь кисень океанічної води. Проте, на початку Кембрію в океанах розмножились організми-фільтратори - молюски, граптоліти та ін., які очистили воду від органічних і неорганічних суспензій, на окислення яких і витрачався весь кисень (палеонтологи у відкладеннях раннього Кембрію виявили величезну кількість фекальних пелетів - відходів життєдіяльності організмів-фільтраторів). Таким чином, наприкінці Едіакарського періоду наземний плюмовий магматизм і розмноження організмів-фільтраторів забезпечили до початку Кембрійського періоду накопичення достатньої кількості кисню в океанічній воді, що зробило енергетично вигідним будівництво мінералізованих скелетів у всіх груп живих організмів - від тварин до водоростей.

Крім того, важливим чинником, який сприяв процесам біомінералізації у живих організмів, стала зміна хімічного складу океанічних вод: палеогеохімічний аналіз свідчить про значне накопичення іонів кальцію в океанах внаслідок зміни хімічного складу вивержених магм і ерозії Пан-Африканських гір Гондвани.



Еркайя (*Ercaia*) - організм-фільтратор. Ранній Кембрій. А - фосилізований відбиток; В - реконструкція зовнішнього вигляду.



Леанхойлія (*Leanchoilia*) – організм-фільтратор. Ранній Кембрій. Реконструкція зовнішнього вигляду (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Leanchoilia>).

Фортуній (ранній Кембрій, 542 – 535 млн.р.т.)

Наприкінці Едіакарського періоду Протерозойського еону - на початку Кембрію в мілководних морях (т.зв. «ні море, ні суша») разом з давніми ціано-бактеріальними матами починають поширюватись водорості (формуються т.зв. водоростеві болота). А оскільки в Кембрійському періоді мінералізованими скелетами обзавелись і водорості, то їх залишки дійшли до наших днів у вигляді невеликих вапняних будівель - водоростевих біогермів (NB: є і губкові біогерми і т.п.).

В Протерозой основними рифобудівниками були строматоліти. В пізньому Едіакарії до них приєднались багатоклітинні тварини з т.зв. дрібнораковинної фауни. В Кембрії основними рифобудівниками стають археоціати (тип Губки) і червоні водорості.



Сучасні строматоліти Західної Австралії - споруди, утворені в ході накопичення карбонатів ціанобактеріальними матами. До Кембрію - строматоліти були основними рифобудівниками (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Cambrian>).



Рис. 275. Строматоліти мінеральні споруди (Epiphyton parapusillum), мінеральні «вирощення» археоціатів - губки Кембрію.

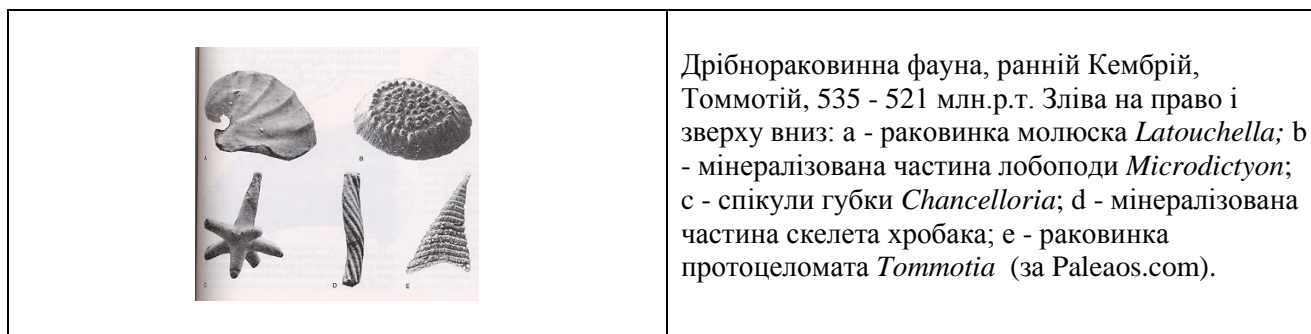
Відбиток червоної водорості *Epiphyton parapusillum* (за <http://dic.academic.ru/dic.nsf/>). Саме такі водорості та давні вимерлі тварини - археоціати - були основними рифобудівниками в Кембрії.

*NB! Біогерми - це мінералізовані споруди, створені на дні водойм живими організмами. Розміри біогермів у висоту змінюються від декількох сантиметрів до сотень метрів, а площі, які займають біогерми, можуть становити кілька кілометрів. Наприклад, сьогодні коралові рифи займають площі, що дорівнюють приблизно 27 млн.км.кв. У Кембрії біогерми будували ціанобактерії, губки, водорості.

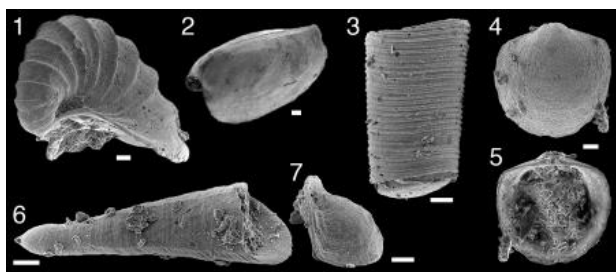
Причини початку поширення водоростей в Кембрійському періоді. У середньому Кембрії з'явилися черевоногі молюски, які обгризали ціанобактеріальні мати і водорості. Крім молюсків, бактеріальні мати і водорості обгризали також і деякі голкошкірі та інші тварини Кембрійських морів. А оскільки швидкість росту бактеріальних матів становить

всього кілька міліметрів на рік, то дуже швидко водорості (які ростуть значно швидше) витіснили бактеріальні мати.

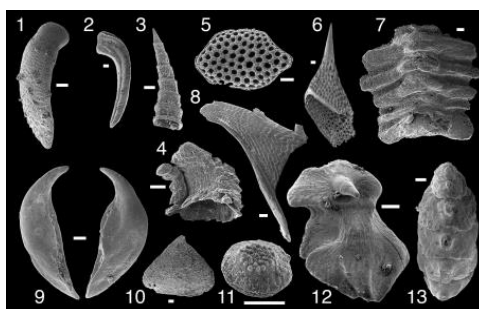
Дрібнораковинна фауна раннього Кембрію. У ранньому Кембрії в морях мешкала тільки дрібнораковинна фауна. Розміри раковинок організмів не перевищували 1-3 мм в довжину. Це були губки, молюски, черв'яки, лобоподи та інші групи тварин.



Ранні тварини, які мешкали у трубокподібних мінералізованих структурах: 1 - *Cloudina*, пізній Неопротерозой, кальцитний скелет; 2 - *Aculeochrea*, анабарітид з арагонітовою трубкою, межа Докембрій - Кембрій; 3 - *Hyolithellus*, житлова трубка з фосфату кальцію, ранній Кембрій; 4 - *Olivoooides*, тканинний сцифозоїдний поліп; 5 - ембріон *Olivoooides*. Масштаб: 1 бар = 0,1 мм (за Bengtson, 2004).

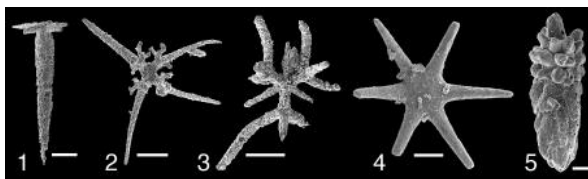


Ранньокембрійські тварини, які мешкали в раковинках: 1 - *Archaeospira*, червононогий молюск; 2 - *Watsonella*, молюск, предкова лінія двостулкових молюсків і ростроконтів (gastroconchs); 3 - *Cupithecina*; 4,5 - *Aroonia*, базова група брахіопод; 6,7 - *Parkula*, хіоліт (hyolith). Масштаб: 1 бар = 0,1 мм (за Bengtson, 2004).



Елементи зовнішнього скелета (склерити) ранньокембрійських тварин: 1 - *Siphogonuchites*; 2 - *Hippopharangites*; 3 - склерит томмотіди; 4 - склерит *Eccentrotheca*, інша томмотіда; 5,6 - склерити *Microdictyon*, лобоподи; 7 - *Tumulduria*, представник брахіопод; 8 - склерит *Scoponodus*; 9 -

щелепоподібні елементи *Cyrtochites*; 10 - склерит *Porcauricula*, томмотід; 11 - покривний елемент *Nadimopanella*, палеосколецида; 12 - склерит *Cambroclavus*; 13 - склерит *Paracarinachites*. Масштаб: 1 бар = 0,1 мм (за Bengtson, 2004).

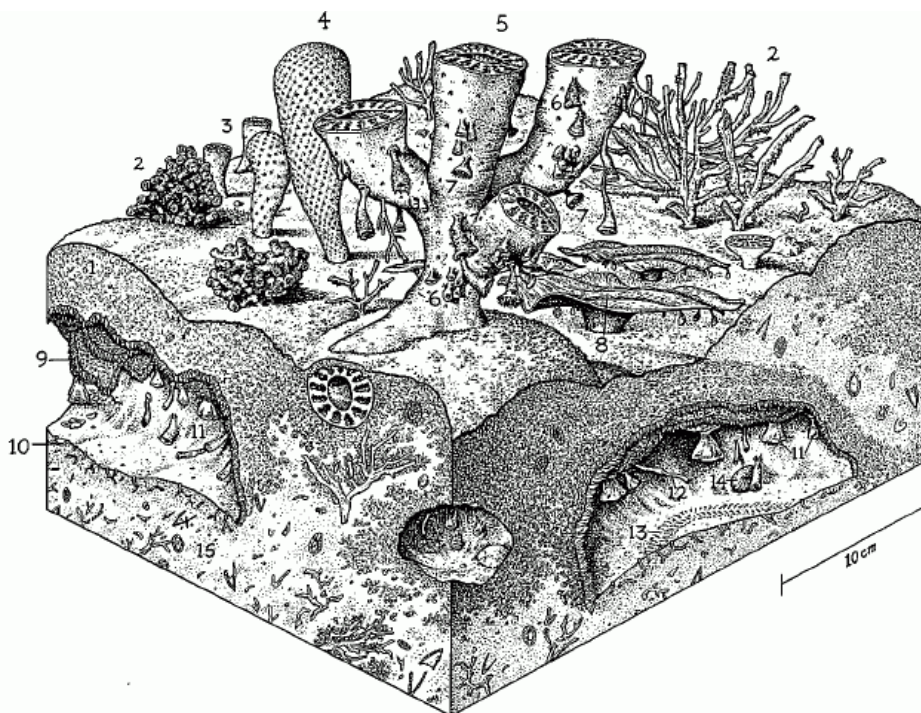


Спікули (скелетні елементи безхребетних) ранньокембрійських тварин: 1 - шестипроменеві губки або скляні губки (hexactinellid sponge); 2 - *Taraxaculum*, звичайні губки (demosponge); 3 - *Dodecaactinella*, вапняні губки; 4 - *Eiffelia*, вапняні губки (calcareous sponges); 5 - *Microcoryne*, восьмипроменеві корали (octocoral). 1 бар = 0,1 мм (за Bengtson, 2004).

Томмотій (ранній Кембрій, 535 – 521 млн.р.т.)

Морські сидячі тварини Кембрію були представлені різноманітними губками. Зокрема, в Кембрії з'явився новий клас Губок – археоціати. Археоціати разом з іншими класами Губок формували вапняні споруди - біогерми.

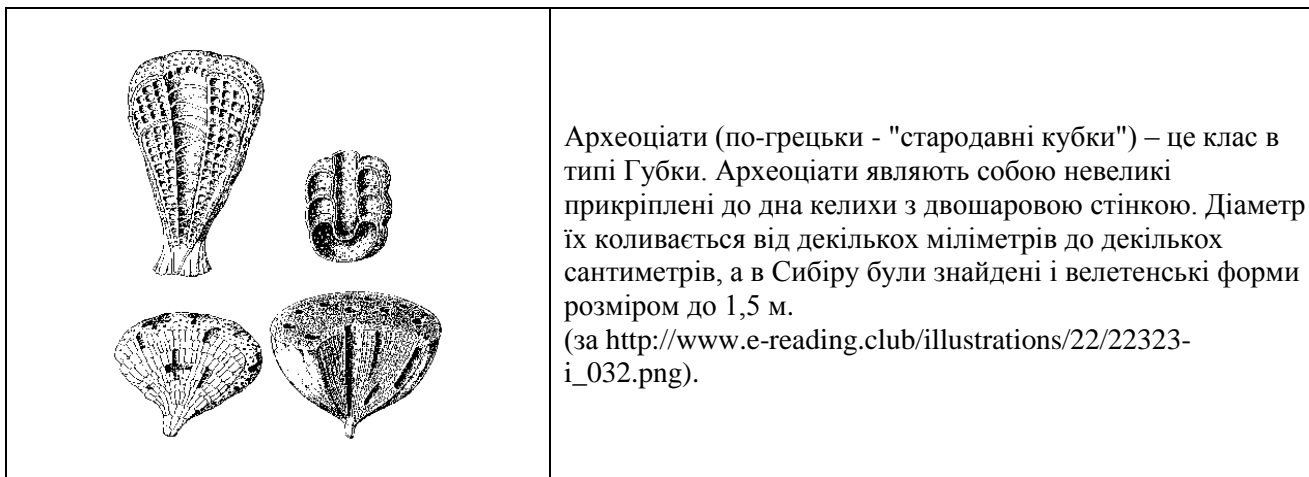
У Томмотії з'явилися перші рифи, побудовані з губок класу археоціати і з кальцифікованих ціанобактерій. Вже в Томмотії археоціатно-ціанобактеріальні рифи збагатилися новими організмами: радіоціатами, коралами-табулятами, строматопороїдними губками, кальцифікуючими губками та ін.



Реконструкція ранньо-Кембрійського рифового співтовариства. Де: 1 - *Renalcis* (кальцифіковані ціанобактерії); 2 - розгалужені губки класу археоціати; 3 - одиночні кубковиді археоціати; 4 - чанцелоридні губки; 5 - радіоціатні губки; 6 - маленькі поодочні археоціати; 7 - кріпичні кораломорфи; 8 - *Okulitchicyathus* (археоціат); 9 - ранній фіброзний цемент, що формується між (всередині) крипт; 10 - мікроходи черв'яків; 11 - кріпичні археоціати і кораломорфи; 12 - кріпичні крібриціати (cribricyaths) - проблематичні з'єднані між собою скелетні трубки; 13 - сліди трилобітів; 14 - цементний ботріоїд (botryoid); 15 - седименти зі скелетним дебрисом (за Paleaos.com).

*NB! Археоціати - це організми рифобудівельники розміром від 1-2 см. до 1,5 м. Тривалий час вважалось, що археоціати вимерли в Кембрійському періоді. Однак, нещодавно на дні Тихого океану знайшли живих археоціат. Проте, незабаром після оприлюднення такого сенсаційного

повідомлення, фахівці виступили зі спростуванням цієї сенсації – знайдені організми виявились не археоціатами, а класом Губок, які зовні є дуже подібними до викопних Кембрійських археоціат.



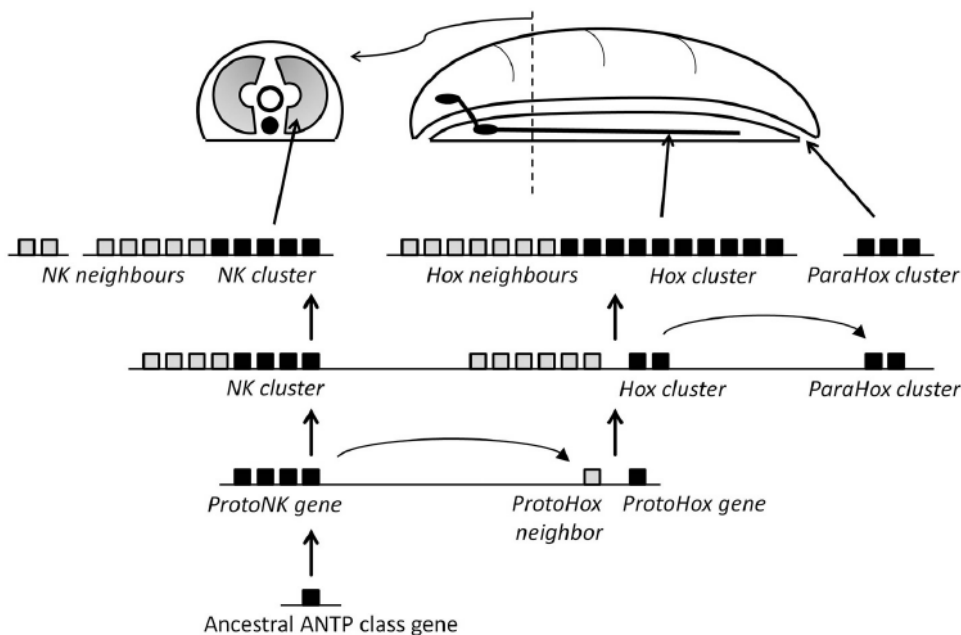
В Атдабанії (521 – 517 млн.р.т.) з'явилися макроскопічні *Metazoan* - багатоклітинні тварини сучасних груп, видимі неозброєним оком. В інтервалі 17 млн. років (530 - 513 млн.р.т.) з'явилися усі групи макроскопічних тварин. Саме Томмотій/Атдабаній вважаються епохами Кембрійського вибуху (530 - 513 млн.р.т.) - тобто епохами різкої появи всіх типів багатоклітинних тварин (крім мохуваток) макроскопічного розміру (т.т. видимих неозброєним оком, а не під мікроскопом). У цей час з'явилося і багато неуспішних моделей, які виявились тупиковою гілкою еволюції (в Кембрії було багато експериментальних таксонів незрозумілого походження). Але, величезне здивування викликають якраз успішні групи, які вже існують на Землі більше 500 млн. років.

***Кембрійський вибух – це не артефакт геологічного літопису, а реальна еволюційна подія.** Чарльз Дарвін вважав, що виявлений його сучасниками факт Кембрійського вибуху біорізноманіття був пов'язаний з поганим збереженням в геологічному літописі м'яких немінералізованих тканин живих організмів. Однак, подальші 150 років палеонтологічних досліджень показали, що Кембрійський вибух реально відображає бідність органічного світу до Кембрійського періоду. При цьому швидка диверсифікація тварин в Кембрії збіглась з еволюцією біомінералізованого скелета (цитовано за Briggs, 2015b).

***Кембрійська радіація тварин була викликана ростом концентрації кисню в океані.** Chen X. з колегами (2015) на підставі аналізу ізотопів молібдену показали, що Кембрійська радіація тварин збіглась за часом з ростом рівня кисню в океані. Дослідники встановили, що приблизно 521 млн.р.т. оксигенація океану вперше в історії Землі досягла сучасного рівня (за Chen et al., 2015).

***Формування епігенетичної системи регуляції функціонування ДНК організмів.** Молекулярні біологи вважають, що основною причиною Кембрійського вибуху видоутворення стала поява досить великої кількості кисню в навколишньому середовищі в Кембрійському періоді. Оскільки саме поява кисню в навколишньому середовищі сприяла формуванню епігенетичної системи регуляції функціонування ДНК організмів. Відомо, що багатоклітинні тварини з'явилися приблизно 800 млн.р.т. Однак, кількість різноманітних груп тварин різко зросла тільки в Кембрії і це збіглось за часом із зростанням концентрації кисню в навколишньому середовищі. Висока концентрація кисню сприяла появі епігенетичної сигнальної системи, яка є принципово важливою для диференціації клітин у тварин, оскільки диференціація клітин тварин базується на епігенетичних сигналах. Відомо, що епігенетична інформація фіксується за допомогою метильних груп. Видалення з ДНК і гістонів цих метильних груп залежить від роботи ферментів - оксигеназ. Таким чином, оборотні епігенетичні системи, і, як наслідок, складно побудовані організми, могли з'явитись тільки після акумулювання кисню в навколишньому середовищі (за Jeltsch, 2012).

***Кембрійський вибух і дуплікація гомеобоксних генів класу ANTP.** Кембрійський вибух - це швидке зростання біорізноманіття білатерій в інтервалі 540 - 515 млн.р.т. Білатерії (двосторонньо-симетричні багатоклітинні тварини) придбали сенсорні органи і рот на передній частині тіла, мозок, м'язові структури, які дозволили їм ефективно сканувати і зариватися в донні мули, вони придбали ефективну систему травлення, яка відокремила рот від ануса і забезпечила ефективне перетравлення їжі і виведення продуктів життєдіяльності з організму і т.н. Які фактори запустили вибухову різноманітність білатерій в Кембрії? Holland P.W. (2015) показав збільшення у базовій лінії білатерій, порівняно з іншими багатоклітинними тваринами, кількості гомеобоксних генів класу ANTP, які кодують транскрипційні фактори, залучені у формування структури тіла тварини (body patterning). Дуплікація даної групи генів дозволила з'явитись великій кількості генів класу ANTP, в тому числі генним кластерам NK, Hox і ParaHox. Проведений аналіз показав, що NK, Hox і ProtoHox генні кластери були задіяні у формуванні мезодерми, ектодерми (включаючи центральну нервову систему) і наскрізного кишковика у перших білатеральних багатоклітинних тварин. Автор дослідження припустив, що диверсифікація гомеобоксних генів класу ANTP зіграла важливу роль в Кембрійському спалаху біорізноманіття білатерій (за Holland, 2015).



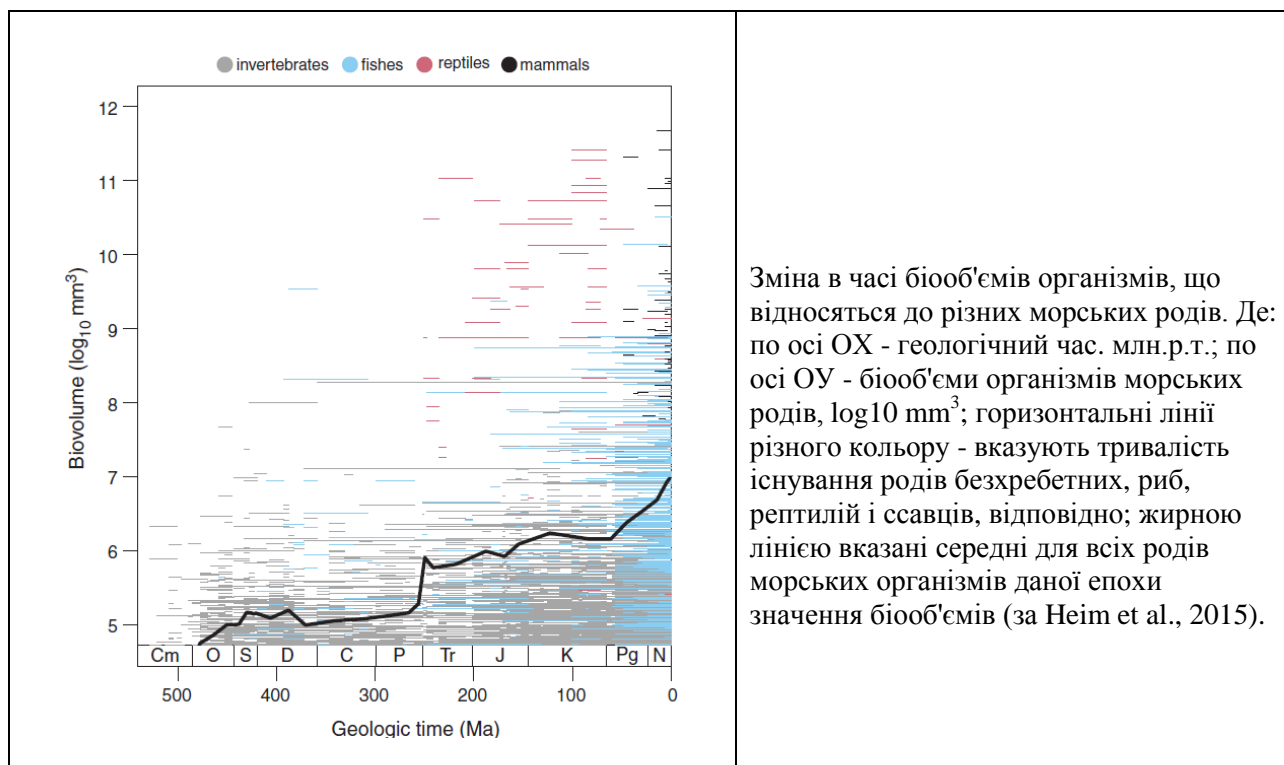
Тандемна дуплікація гомеобоксних генів і їх залучення у формування зразка будови тіла білатеральних тварин. NB! Тандемна дуплікація гомеобоксних генів в ході ранньої еволюції багатоклітинних тварин (*Metazoa*) генерувала ProtoNK і ProtoHox гени (чорні прямокутники на схемі) плюс сусідні гомеобоксні гени (сірі прямокутники на схемі). ProtoHox генний кластер потім дуплікувався і генерував кластери генів Hox і ProtoHox. Вважають, що NK генний кластер, Hox і ProtoHox генні кластери були задіяні у формуванні мезодерми, ектодерми (включаючи центральну нервову систему) і наскрізного кишковика у перших білатеральних багатоклітинних тварин (за Holland, 2015).

Кембрійський вибух біорізноманіття - це різка поява в Кембрійському періоді всіх відомих на сьогоднішній день типів тварин (крім мохуваток). Ч. Дарвін писав, що в Кембрії, як чортик з коробочки, раптом з'явилися всі відомі сьогодні типи організмів (крім мохуваток). Але, нещодавно проведені за допомогою електронного скануючого мікроскопа дослідження Протерозойських фосилій показали, що в Кембрії відбулось тільки: а) збільшення розмірів організмів, які вже існували в Кріогенії Протерозойського еону і б) поява у цих організмів мінералізованого скелета (а не поява нових типів організмів).

На початку Кембрію предки всіх нині існуючих багатоклітинних тварин вже досягали декількох сантиметрів в довжину. До цього вони мали мікроскопічні розміри, а в середині Кембрію деякі з них досягали вже 1-2 м в довжину. Що є рушійною силою, яка призводить до виходу організмів у великий розмірний клас? Такою рушійною силою є загострення взаємовідносин між організмами (відносини конкуренції, відносини в системі хижак - жертва і т.н.). Вихід у великий розмірний клас дає організму ряд переваг, що і закріплюється

природним відбором (крупному хижакові легше впоратись з жертвою, а великій за розмірами тіла жертві - уникнути загибелі від хижака і т.н.). Таким чином, рушійною силою виходу мікроскопічних організмів у великий розмірний клас - є загострення відносин конкуренції, хижацтва та ін. в екосистемах.

***Правило Коупа (Cope's rule)**. Згідно з правилом Коупа - еволюція ліній тварин спрямована на збільшення розмірів тіла з часом. Для перевірки цієї гіпотези Heim N.A. з колегами (2015) проаналізували дані за розмірами тіла в 17 208 родах морських тварин за останні 542 млн. років.



Проведені дослідження показали, що, починаючи з Кембрію, фактор росту середніх біооб'ємів родів склав 150 одиниць, тоді як фактор зменшення біооб'ємів - склав менш ніж 10 одиниць. Автори роботи дійшли висновку, що нейтральний дрейф від малих розмірів до великих розмірів тіла не може пояснити ці результати, тобто – дійсно, еволюційний тренд в лініях багатоклітинних тварин спрямований на збільшення розмірів тіла (за Heim et al., 2015).

Умови виходу організмів в крупно-розмірний клас. Чому Кріогенові предки всіх багатоклітинних тварин, які нині живуть на Землі, тільки в Кембрії вийшли у великий розмірний клас? Згадайте Крейдяний період - гіганти динозаври і маленькі, розміром з мишу, ссавці. Але, після вимирання динозаврів - ссавці через деякий час досягли теж дуже великих розмірів (мамонти, кити і т.н.). Причина - звільнення екологічних ніш. Існує точка зору, згідно якої, після вимирання Хайнаньської та Едіакарської фаун - звільнились екологічні ніші, які й посіли предки всіх нині існуючих багатоклітинних тварин. Але, згідно фосилій – Кріогенові і Едіакарські екосистеми не були перенаселеними. Таким чином, гіпотеза звільнення екологічних ніш, не є коректною.

З іншого боку, відомо, що Кембрійський вибух біорізноманіття торкнувся в першу чергу білатерально-симетричних тварин, які активно рухаються у просторі в пошуках їжі. Вочевидь, причиною вибухового різноманіття Білатерій в середньому Кембрії стало зростання концентрації кисню в океані, оскільки кисень є ключовим компонентом функціонування внутрішньоклітинних систем енергозабезпечення організмів.

*NB! В Кріогенії, наприкінці Едіакарію і, за деякими даними, в Кембрії були масовані надходження кисню внаслідок дегазації глибинних магм. Крім того, розмноження організмів-фільтраторів сприяло очищенню океанічної води від суспензій, змитих з континентів, що дозволяло кисню накопичуватись у воді, а не витратитись на окислення цих речовин.

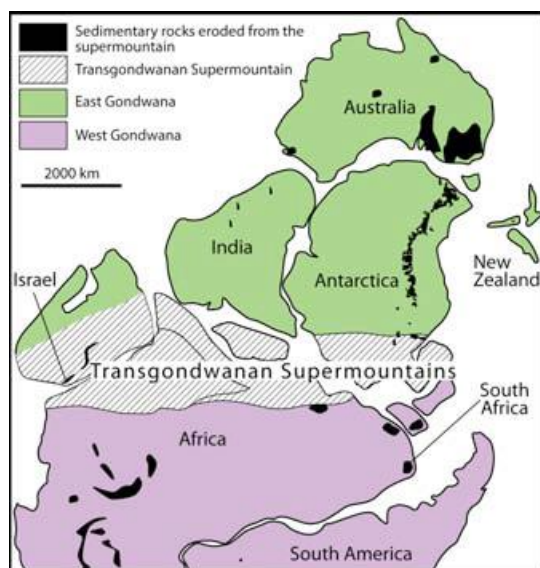
*NB! Багатоклітинні тварини, які нині мешкають на Землі, на 99% є аеробними організмами, яким для обміну речовин необхідний кисень; вважають, що в багатьох випадках вихід організмів у великий розмірний клас обмежувався саме нестачею кисню в навколишньому середовищі.

Крім того, поява макроорганізмів як в Едіакарському періоді, так і в Кембрії вимагала наявності харчової ресурсної основи (всім добре відомий феномен острівної карликовості, коли на ізольованих островах відсутні організми-гіганти через обмеженість харчових ресурсів - на невеликих островах жили карликові динозаври, карликові мамонти, карликові носороги і т.н.)

Основою харчових ланцюгів є організми-продуценти, які для біосинтезу органічних речовин вимагають присутності біогенних мінеральних речовин в навколишньому середовищі (нітрогену, фосфору, калію і т.н.). Така мінеральна харчова ресурсна основа була створена наприкінці Едіакарію - на початку Кембрію в результаті вивітрювання молодих гірських систем Гондвани і потрапляння в океани великої кількості біогенних мінеральних речовин, наявність яких є лімітуючим фактором для розвитку організмів - первинних біопродуцентів.

*В Едіакарії - ранньому Кембрії відбулось формування Гондвани (600-543 млн.р.т.). З'єднання Авалонії, Європи, Арабії, Африки, Мадагаскару, Південної Америки і Антарктиди призвело до формування Західної Гондвани і до розвитку компресійної Пан-Африканської орогенії, кульмінація якої припадає на період 560 - 530 млн.р.т. За геологічними даними, Східна Гондвана (Індія, Південний Китай, Північний Китай, Австралія) з'єдналась з Західною Гондваною уздовж Мозамбікської структури приблизно 600 - 550 млн.р.т. з підняттям Супергір Трансгондвани (Transgondwanan Supermountains). Однак, згідно палеомагнітних даних - це з'єднання відбулось тільки в ранньому Кембрії (Brasier & Lindsay).

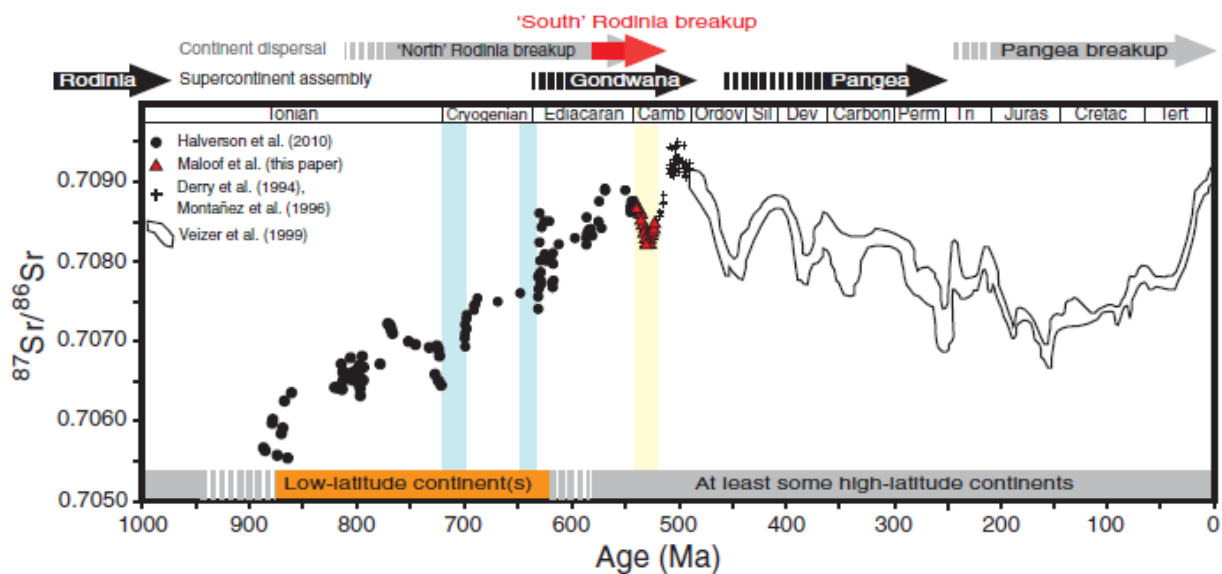
Збірка Гондвани в інтервалі 555-510 млн.р.т. супроводжувалась підйомом дуже високих гірських хребтів (див. рис).



Спрощена карта, що показує розташування Супергір Трансгондвани (Transgondwanan Supermountains) (за Squire et al., 2006).

Інтенсивна ерозія цих хребтів сприяла накопиченню в океанічній воді біогенних мінеральних поживних речовин (фосфору, сірки, азоту та ін.), присутність яких і забезпечила ресурсну основу Кембрійського вибуху біорізноманіття (оскільки основою всіх трофічних ланцюгів є первинні продуценти, для яких біогенні мінеральні поживні речовини є основою життєдіяльності).

За допомогою якого методу було встановлено, що йшла посилена ерозія континентальних поверхонь під час Едіакарського і Кембрійського вибухів біорізноманіття? Ізотопна композиція стронцію $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в морській воді залежить від інтенсивності вивітрювання континентальної кори. Чим інтенсивніше відбувається процес вивітрювання - тим більше важких ізотопів стронцію накопичується в морській воді. Проведений аналіз дозволив виявити в пізньому Едікарії - ранньому Кембрії (650-500 млн.р.т.) епохи виключно високої інтенсивності вивітрювання континентальної кори, що призвело до накопичення біогенних хімічних елементів в океанах (за Shields, 2007).



Зміни співвідношення ізотопів стронцію $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ в океанічній воді в Неопротерозої та в Фанерозої (за Maloof et al., 2010).

Зверніть увагу на те, що і перед появою Едіакарської макрофауни - відбулось накопичення континентальних ізотопів стронцію в океанічній воді, і перед Кембрійським вибухом біорізноманіття макрофауни - також відбулось накопичення континентальних ізотопів стронцію в океанічній воді.

Чому саме в середньому Кембрії посилюється змив продуктів континентальної ерозії в океани? Розвертання вісі обертання Землі на 90 градусів наприкінці раннього Кембрію спровокувало на певних ділянках Землі різкий підйом і потім опускання рівня моря, що могло прискорити процеси ерозії поверхні континентів. Не слід також виключити і можливості проходження потужних хвиль цунамі через всі континенти як внаслідок прискореної ротації вісі обертання Землі, так і в результаті прискореного спрединга дна океану в ході підйому серединно-океанічних хребтів.

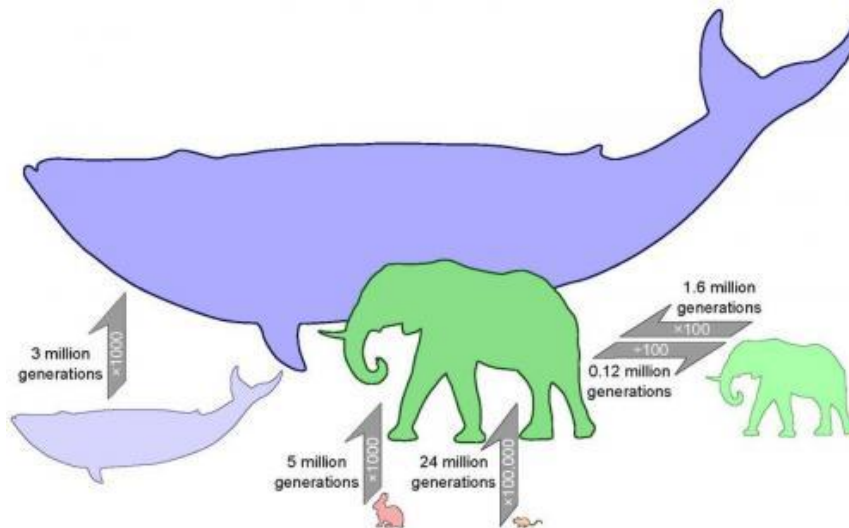
Умови виходу організмів у великий розмірний клас:

- 1) Морфологічні обмеження: в макроскопічний розмірний клас, зазвичай, виходять організми еукаріоти (ядерні організми), які мають багатоклітинну структуру тіла.
- 2) Ресурсні обмеження: вихід організмів у великий розмірний клас лімітується доступністю життєво важливих факторів навколишнього середовища і, зокрема, наявністю поживних речовин і кисню.
- 3) Просторові обмеження: наявність вільних екологічних ніш для крупно-розмірних організмів.

Часовий інтервал, необхідний мікроскопічним організмам для виходу у великий розмірний клас.

Після вимирання Едіакарської макрофауни приблизно 542 млн.р.т. - нова макрофауна Кембрійського вибуху з'явилась тільки в середньому Кембрії, в Томмотії - Адабанії, в інтервалі 530-513 млн.р.т., незважаючи на наявність достатньої кількості ресурсів та звільнення екологічних ніш для розвитку. Причини затримки в появі Кембрійської макрофауни, мабуть, були викликані двома чинниками: 1) відсутністю перенаселення екосистем і, як наслідок відсутністю конфлікту між організмами; 2) необхідністю проходження мікроскопічними організмами серії поколінь для поступового виходу у великий розмірний клас (організм, розміром з муху, не може відразу перетворитися на організм розміром із слона).

*Дослідження, проведені колективом австралійських вчених (Evans et al., 2012), дозволили встановити, що для збільшення розміру тіла тварини від миші до слона - повинно пройти 24 мільйони поколінь. А для тисячкратного збільшення розмірів тіла (від кролика до слона) - необхідно 5 мільйонів поколінь і 20 мільйонів років. При цьому для мешканців водного середовища - ці терміни скорочуються. Крім того, зменшення розмірів тіла йде швидше, ніж їх збільшення. Автори роботи (колектив з 20 вчених) проаналізували 28 різних груп ссавців, як сухопутних, так і вторинно-водних, що мешкали в останні 70 млн. років на Землі, і зробили свої висновки на підставі дуже скрупульозного вивчення великого обсягу сучасних і палеонтологічних даних.



Для збільшення розмірів тіла тварини від миші до слона - повинно пройти 24 мільйони генерацій (поколінь) (за Evans et al., 2012).

Різноманіття Кембрійської макрофауни. Серед відомих типів морських рухливих тварин з'явилися нові незвичайні групи: а) в типі лобоподи – т.з. «ходячі кактуси», галюцигенії та ін.; б) в типі членистоногі - з'явилися трилобіти, аномалокариси, стенлікариси, ракоскорпіони та ін.; в) в типі молюски - віваксії, хальваксії (т.зв. «колючі броненосці») та ін.; г) в типі напівхордові - граптоліти та ін.; д) в типі хордові - пікаї, конодонти та ін. А також з'явився цілий ряд організмів, таксономічну приналежність яких за фосиліями встановити дуже складно.

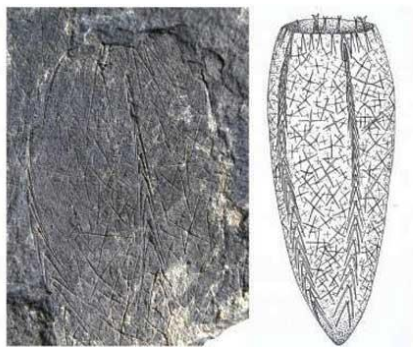
Губки (Porifera)

Кембрійські губки мали чотирьох-променеву симетрію тіла, яку їх нащадки втратили. Всі сучасні Губки мають неправильну форму тіла, яка донедавна вважалася примітивною ознакою, базовою для найдавніших багатоклітинних тварин. Однак, скам'янілості деяких ранніх губок, які час від часу зустрічаються в різних куточках Землі, мають восьмигранні контури. Тривалий час вважали, що ці знахідки симетричних губок - є артефактами. Проте, нещодавно Botting J.P. з колегами (2014) в Кембрійських відкладеннях, що датуються 520 млн.р.т., на території Південного Китаю виявили скам'янілості губок, які

мали чотирипроменеву симетрію тіла. Знайдені скам'янілості, які дослідники віднесли до роду *Metaxyspongia*, мають приблизно округлі обриси і симетричний скелет з чотирьох рядів великих спікул, розташованих вертикально по всій висоті тварини. Після реконструкції кількох особин цих губок, палеонтологи дійшли висновку, що вони тісно пов'язані з фосиліями губок *Takkakawia*, знайденими в знаменитому канадському місцезнаходженні Берджес Шейл. Правда, у *Takkakawia* чотири "колони" зі спікул вже в нижній частині тіла розгалужуються, надаючи тварині восьмипроменеву симетрію.

Отримані дані свідчать про те, що мова йде про справжню, генетично обумовлену симетрію у древніх Губок. Вивчення декількох безформних древніх губок також виявило ознаки чотирипроменевої симетрії, яка була присутня у них на початкових стадіях індивідуального розвитку і яка надалі зникла під час дорослішання особини. Чотирипроменева симетрія збереглася навіть у деяких сучасних губок, наприклад, у личинок класу *Calcarea*.

Вочевидь, нащадки давніх чотирипроменевих губок втратили симетрію, щоб краще відповідати умовам густих донних заростей, в яких вони зазвичай мешкають. А сам факт присутності симетрії досить високого порядку спростовує гіпотезу про те, що в ході еволюції губки з'явилися безпосередньо від колоніальних найпростіших. Швидше за все, губки мали спільних предків з типом Кнідарієві (*Cnidaria*), представники якого єдині в сучасному світі мають таку ж чотирипроменеву симетрію. І звичайно, несподівана складність будови ранніх губок означає, що ми більше не можемо вважати їх аналогами загального предка тварин. Таким чином, характерні для сучасних видів Губок неправильні форми з'явилися пізніше і не можуть вважатися примітивною ознакою (за Botting et al., 2014; цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/347-spongi>).



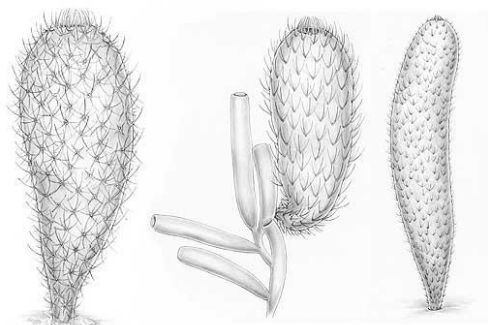
Фосилізовані залишки і реконструкція зовнішнього вигляду Кембрійських Губок, які мали чотирипроменеву симетрію тіла (за Botting et al., 2014).

***Один з генів, необхідних для біомінералізації, предки губок *Astrosclera willeyana* отримали в результаті подій горизонтального переносу копій генів від бактерій до предків губок.** Деякі губки будують свій мінералізований скелет шляхом акреції індивідуальних мікроскопічних сферул. Jackson D.J. з колегами (2011) показали, що сферуліти губки *Astrosclera willeyana* формуються шляхом кальцифікації органічних залишків деградованих бактерій. При цьому основний білковий компонент мінералізованого скелета губки *Astrosclera willeyana*, безпосередньо залучений у формування сферул, - це білок сферулін. Проведені авторами роботи дослідження показали, що ген білка сферуліна був горизонтально перенесений від бактерій в геном губок *Astrosclera willeyana* (за Jackson et al., 2011).

Кишковопрожнинні (Кнідарії, *Cnidaria* + Реброплави, *Stenophora*)

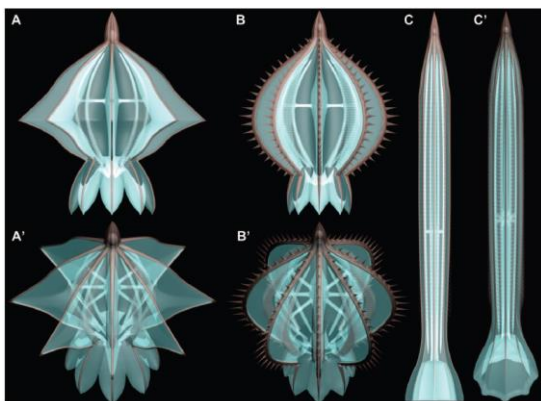
Кембрійські тварини-кактуси Ханцелоріїди є близькими родичами Кишковопорожнинних. Сидячі тварини-кактуси Ханцелоріїди, знайдені у відкладеннях Кембрію, тривалий час вважалися групою, спорідненою Губкам. Однак, дослідження, проведені Bengtson S. і Collins D. (2015), показали, що Ханцелоріїди близькі до Кишковопорожнинних. При цьому будова їх целосклеритів є подібною до будови

целосклеритів рухливих білатеральних тварин Халькєріїд (т.зв. «слимаків в кольчугах»). Причини анатомічної подібності целосклеритів цих двох абсолютно різних груп тварин - на сьогоднішній день не встановлені (за Bengtson & Collins, 2015; цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/511-chancelloriidae>).

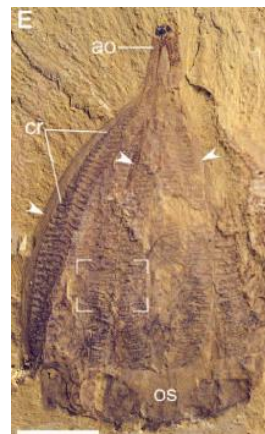


Реконструкція зовнішнього вигляду Ханцелоріїд. Зліва направо: *Chancelloria eros*, *Allonnia tintinopsis* і *Archiasterella coriacea* (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/511-chancelloriidae>).

У Кембрійських морях мешкали панцирні Реброплави (*Stenophora*) без щупалець. Тіло сучасних реброплавів (*Stenophora*) приблизно на 95% складається з води і практично не містить твердих частин, тому геологічний літопис цієї групи до останнього часу був практично не вивчений. Однак, нещодавно на території Китаю в відкладеннях Кембрію, що датуються приблизно 520 млн.р.т., Ou Q. з колегами (2015) виявили скам'янілі залишки справжніх реброплавів, які мали міцні шипасті панцири. Кембрійські реброплави, на відміну від сучасних представників групи, не тільки мали міцний панцир, але й не мали щупалець. Більшість сучасних реброплавів під час полювання покладаються на довгі щупальця, оснащені спеціальними липкими клітинами. Приєднуючись до здобичі, вони позбавляють жертву рухливості. Лише у відносно невеликої групи реброплавів щупалець немає і вони полюють на відповідних за розміром морських мешканців, захоплюючи їх цілком. Оскільки у "панцирних" Кембрійських реброплавів ніякого натяку на щупальця не виявилось, китайські вчені припустили, що вони харчувалися таким же чином - засмоктуючи жертву цілком. Коли і чому стародавні реброплави втратили свої панцири - невідомо. Виявлених панцирних реброплавів виділили в новий клас *Scleroctenophora* в складі типу Реброплави (за Ou et al., 2015; цитовано за сайтом <http://paleonews.ru/index.php/new/583-scleroctenophora>).



Тривимірна модель Кембрійських панцирних реброплавів. Де: А - *Gemmactena actinala*; В - *Batofasciculus ramificans*; С - *Thaumactena ensis* (за Ou et al., 2015).



Фосилії панцирного реброплава *Galeactena hemispherica*. Масштаб: 1 бар = 5 мм (за Ou et al., 2015).

Кнідарії (Cnidaria) і Білатерії (Bilateria) – сестринські таксони. Тривалий час вважали, що базові двосторонньо-симетричні тварини (*Bilateria*) з'явилися в пізньому Протерозої від радіально-симетричних Кишковопорожнинних групи Кнідарій (*Cnidaria*). Проте, на сьогоднішній день існує інша точка зору, згідно якої Білатерії і Кнідарії є сестринськими таксонами. При цьому тип симетрії предкової групи залишається спірним.

Білатерії: первиннороті та вториннороті. Усі двосторонньо-симетричні тварини (*Bilateria*) діляться на дві групи: первиннороті і вториннороті. Поділ цих груп відбувся в Кріогеновому - Едіакарському періодах Протерозойського еону. Наприклад, Едіакарські кімберелли - це представники первинноротих тварин.

Первиннороті (Protostomia) – таксон багатоклітинних тварин з групи Bilateria. У первинноротих в період зародкового розвитку на місці їх первинного рота (бластопора) утворюється рот або, при щелевидному замиканні бластопора, рот і анальний отвір. Цим вони відрізняються від вторинноротих, у яких на місці бластопора утворюється анальний отвір, а ротовий виникає пізніше в іншому місці.

Згідно з даними молекулярної біології, первинноротих білатеральних тварин сьогодні поділяють на три надтипи: надтип Линяючі (*Ecdysozoa*), надтип Спіральні (*Lophotrochozoa*) і надтип Платизої (*Platyzoa*).

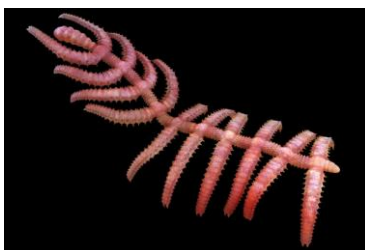
Надтип Линяючі (Ecdysozoa) - клада первинноротих тварин, до якої входять членистоногі, оніхофори, тихоходки, волосатики, круглі черв'яки і скалідофори (застаріла назва групи - головохоботні). Клада запропонована на основі молекулярно-генетичних досліджень генів рРНК малих субодиниць рибосом. Пізніше ця концепція була підтверджена в дослідженнях наборів Нох-генів. Разом з тим, виділення цієї групи не є загальноприйнятим, і є значна кількість публікацій, які відхиляють екдізозойну гіпотезу.

Надтип Спіральні (Lophotrochozoa, Spiralia) – надтип тварин, що включає в себе типи молюсків, немертин, кільчастих хробаків (анеліди), мохуваток, плечоногих і інших безхребетних. Надтип запропонований в 1995 році Кеннетом Халанічем, який ґрунтувався на молекулярних даних. Молекулярні свідчення, такі як еволюція малих субодиниць рРНК, доводять монофілію типів даного надтипу.

Надтип Платизої (Platyzoa) – включає типи плоских хробаків, брѳохоресничних черв'яків, коловерток, скребнів і ін. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Надтип Линяючі (Ecdysozoa)

«Ходячий кактус». Кембрійська морська *Diania cactiformis*, що відноситься до лобопод, мала довжину 6 см. У неї був витягнутий тулуб, дуже схожий на тіла інших лобопод і 10 пар ніг, покритих панцирними пластинками.



Реконструкція зовнішнього вигляду «ходячого кактуса» - *Diania cactiformis*
(за <http://www.scinexx.de/redaktion/>).

Кожна пластинка була прикрашена безліччю шипів, як у сучасних крабів, завдяки їм тварина і отримала свою видову назву - cactiformis. Мабуть, тверді пластинки і шипи на ногах *Diania cactiformis* з'явилися для захисту від хижаків. В цілому *Diania cactiformis* нагадувала витягнутого в довжину морського павука. Ця тварина, яку прозвали "ходячим кактусом", жила 520 мільйонів років тому. Її ноги представляли собою щось середнє між кінцівками лобопод і членистоногих. Саме виходячи з будови ніг *Diania cactiformis*, був

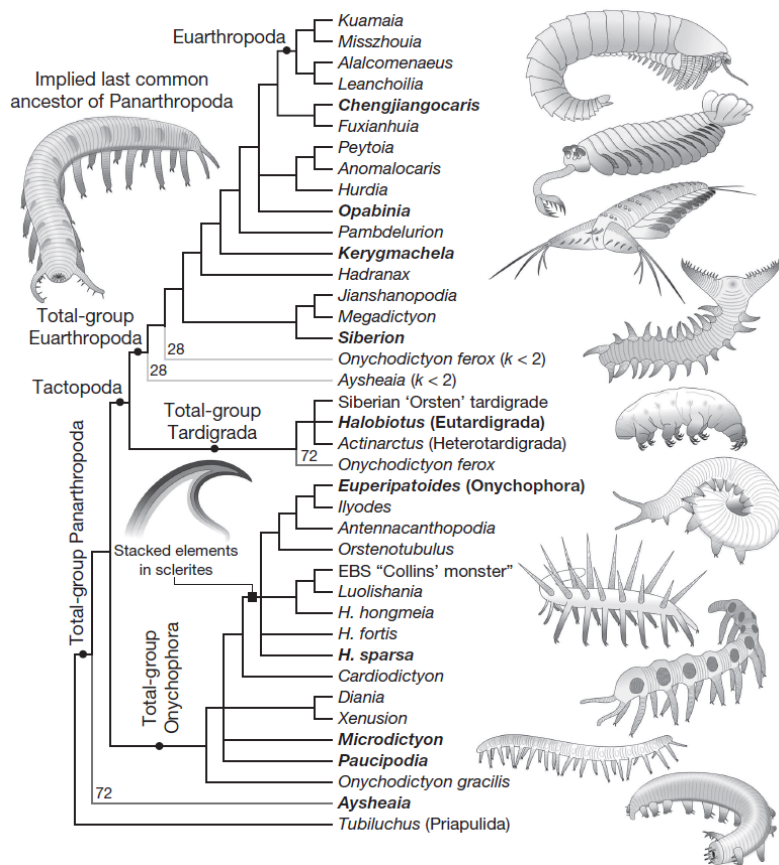
зроблений висновок про те, що дана істота представляла собою свого роду "проміжну ланку" між лобоподами і членистоногими - це була лобопода з ознаками членистоногого. У групі, предкової для членистоногих, ці тверді пластинки зрослись, утворивши твердий панцир, спочатку на кінцівках, потім вже на тілі - вважають, що саме так почалась еволюція членистоногих.

Галюцигенії. Серед Кембрійських відкладень знаходять відбитки організмів, систематичне положення яких досить тривалий час не могли точно встановити. Наприклад, галюцигенія, яка виглядає як довгонога гусениця з шипами на спині, що мешкає на морському дні. Згідно з останніми даними галюцигенії відносяться до типу лобоподи.



Галюцигенія (*Hallucigenia*) – відбиток в Кембрійських породах та реконструкція зовнішнього вигляду художником (за <https://im3-tub-ua.yandex.net/>).

***Кембрійські галюцигенії є базовою групою для сучасних оніхофор.** Палеозойські лобоподи - м'якотілі хробаки з ногами. Лобоподи належать до групи Панартропода (*Panarthropoda*), базової для членистоногих. Smith M.R. і Ortega-Hernández J. (2014) показали, що, в свою чергу, Кембрійські лобоподи - галюцигенії (*Hallucigenia sparsa*) є базовою групою для сучасних оніхофор. Крім того, дослідники за допомогою палеонтологічних даних підтвердили сестринські взаємини між тардіградами (тихоходки) і еуартроподами, раніше встановлені на підставі результатів порівняльної анатомії (за Smith & Ortega-Hernández, 2014).



Філогенетичне дерево Панартропод (*Panarthropoda*) (за Smith & Ortega-Hernández, 2014).

У Кембрійських відкладеннях знайдена перехідна форма між членистоногими і хробаками. Німецькі палеонтологи Haug J. і Haug C. (2014) описали стародавнього головохоботного хробака, що відноситься до існувавшої понад 500 млн.р.т. фауни Берджес. Цей унікальний представник палеосколецид отримав назву псевдоперіпатус (*Pseudoperipatus hintelmannae*). Унікальність цього хробака полягає в тому, що він має пару кінцівок - ознака, що зближає його з родичами членистоногих. Таким чином, між членистоногими і головохоботними (а значить, круглими) черв'яками знайдена чергова перехідна форма. Правда, питання про спрямованість еволюції цих груп, тобто про те, хто від кого походить, залишається поки відкритим.

Псевдоперіпатус - це справжня перехідна форма між круглими хробаками і панартроподами. Все питання в тому, в який бік йшов перехід. Це важливо для розуміння еволюції не тільки Линяючих (*Ecdysozoa*), але і багатоклітинних тварин в цілому; і однозначної відповіді тут поки немає. Існує досить аморфна група дуже примітивних вимерлих *Ecdysozoa*, які мають кінцівки. Їх називають ксенузіїями (*Xenusia*). Один з найвідоміших представників ксенузій – Даяна кактусовида (*Diania cactiformis*). За сучасними даними, ксенузії є древнішими за палеосколецид. Якщо так, значить еволюція *Ecdysozoa* йшла саме від них: до членистоногих - в сторону вдосконалення кінцівок, а до черв'яків - навпаки, в бік їх повної втрати. Псевдоперіпатус ж - це черв'як, що втратив кінцівки ще не до кінця: остання пара у нього залишилася, щоб, наприклад, закорюватись в норі (за http://elementy.ru/novosti_nauki/432353/Nayden_drevniy_kruglyy_cherv_s_ostatkami_konechnostey).



Кігтевидий виріст на кінці тіла псевдоперіпатуса. Фрагмент фосилізованого залишку.
Масштаб: 1 бар = 1 мм (за Haug & Haug, 2014).

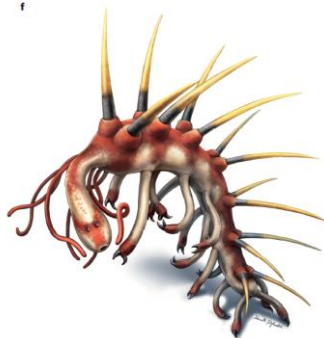
Будова тіла загального спільного предка Линяючих тварин (*Ecdysozoa*) (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432516/Paleontologi_vyvasnili_kak_byla_ustroena_golova_gallyutsigenii). Линяючі (*Ecdysozoa*) - це клада первинноротих тварин, запропонована на основі результатів молекулярно-генетичних досліджень генів рРНК малих субодиниць рибосом. Пізніше ця концепція була підтверджена в дослідженнях наборів Нох-генів (<https://ru.wikipedia.org/wiki/>). До линяючих відносяться членистоногі, оніхофори, тихоходки, волосатики скалідофори, круглі черв'яки.

На сьогоднішній день найбільш обґрунтованою є теорія, згідно з якою останній загальний предок линяючих тварин нагадував примітивних Кембрійських лобопод, тобто був рухливою донною твариною з м'якими парними несегментованими кінцівками. Подальша поява круглих хробаків (*Cycloneuralia*) була пов'язана з поступовою редукцією кінцівок, а членистоногих - навпаки, з їх ускладненням. Із сучасних линяючих тварин найбільшу схожість із загальним предком зберегли оніхофори. Втім, не всі фахівці згодні з цією схемою: багато хто вважає, що перші линяючі все-таки були безногими.

Спірним залишалось і питання про будову голови, рота і глотки перших линяючих тварин. Більш-менш загально визнаним є лише те, що рот був термінальним, тобто знаходився на передньому кінці, як у лобопод, тихоходок і *Cycloneuralia* (а не на нижньому боці голови, як у оніхофор, аномалокарид і членистоногих), і що глотка була вистелена ектодермальною кутикулою, яка змінювалася при кожній линьці. У багатьох сучасних і викопних линяючих тварин (*Cycloneuralia*, аномалокарид, тихоходок) рід оточений твердими

(склеротизованими) структурами різної будови, а в горлі є глоткові зуби. Однак у оніхофор, які вважаються такими, що мало змінилися порівняно з загальним предком усіх линяючих тварин, глоткових зубів немає, а приротові структури («губи»), не склеротизовані, та й розташовані інакше. Чи є відсутність зубів у оніхофор вихідною, примітивною ознакою (в цьому випадку схожі приротові і глоткові склеротизовані структури у *Cycloneuralia* і *Panarthropoda*, швидше за все, виникли незалежно), або ж загальний предок линяючих тварин вже був зубастим (в цьому випадку беззубість оніхофор - вторинна)?

Детальний аналіз фосилій показав, що у галюцигенії була подовжена голова з парою очей на верхній стороні і термінальним ротом, оточеним кільцем твердих пластин, а вздовж верхньої сторони глотки йшов ряд глоткових зубів. Ці ознаки, які відсутні у оніхофор, зближують галюцигенію з круглими хробаками (*Cycloneuralia*) і тихоходками (*Tardigrada*). Мабуть, саме така будова рота і глотки була у загального предка всіх линяючих тварин (*Ecdysozoa*).



Художня реконструкція зовнішнього вигляду галюцигенії (за Smith & Caron, 2015).

Циркуморальні структури галюцигенії зовсім не схожі на щелепи сучасних оніхофор, які анатомічно представляють собою модифіковані кігтики, що походять від парних кінцівок (як і у членистоногих). Схожі циркуморальні утворення - кільця з зубів або пластин, що оточують рот, а також глоткові зуби, відомі у тихоходок, у деяких аномалокарид (найближчих родичів справжніх членистоногих), а також у викопних і сучасних *Cycloneuralia*. Те, що такі структури тепер виявлені і у представника примітивних лобопод, говорить про те, що вони з великою ймовірністю були вже у спільного предка всіх *Ecdysozoa*. Відсутність їх у оніхофор - результат вторинної втрати (за Smith & Caron, 2015).

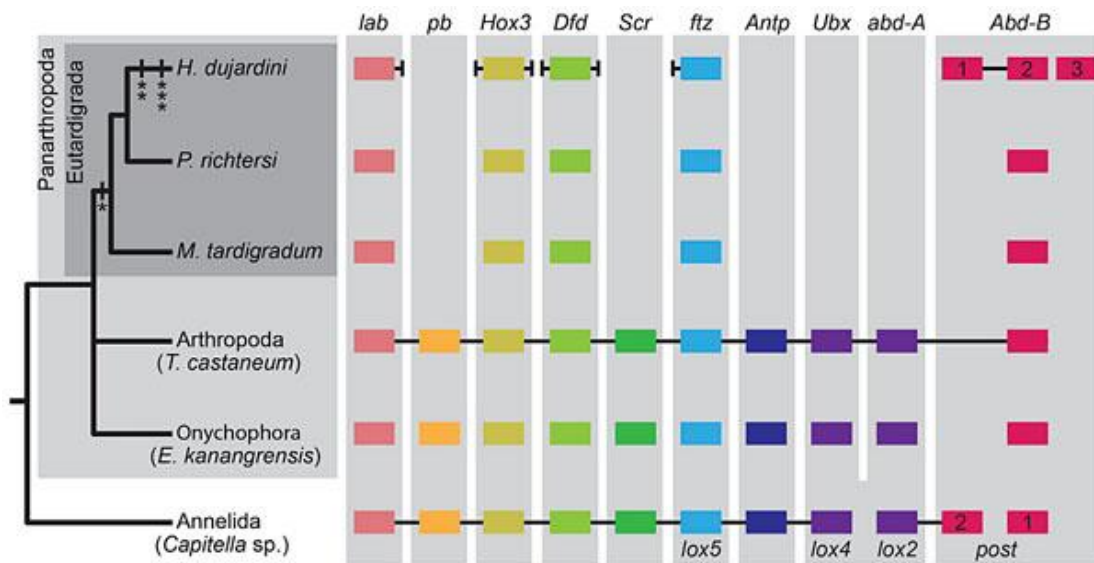
Поява типу Тардігради (Тихоходки) на межі Едіакарій – Кембрій. У відкладеннях Кембрію виявлені фосилії тихоходок (Тип Тардігради, *Tardigrada*). Вважають, що цей тип багатоклітинних тварин з'явився на кордоні Едіакарія-Кембрія (Budd, 2001).



Сучасні тихоходки. Скануюча електронна мікроскопія (за https://en.wikipedia.org/wiki/Tardigrade#cite_note-Budd2001-1).

*Нещодавні молекулярно-біологічні дослідження, проведені Smith F.W. з колегами (2016), показали, що екологічною причиною появи Типу Тихоходки (Тардігради) серед базових членистоногих стала зміна способу життя (перехід на харчування соком клітин водоростей). При зміненому способі життя коротке тіло виявилось більш адаптивним, ніж довге тіло базових членистоногих, що на генетичному рівні було пов'язано з відключенням експресії п'яти (з дев'яти) Нох-генів: pb, Scr, Antp, Ubx і abd-A, які згодом були втрачені.

Проведений аналіз показав, що відключення п'яти Нох генів у тихоходок призвело до значного вкорочення тіла за рахунок втрати тулубових сегментів. Таким чином, генетичною основою появи нового типу - тардігради - стала втрата п'яти з дев'яти Нох-генів базових артропод. *NB! Втрачені тихоходками п'ять Нох-генів не були розташовані поспіль в одній ділянці хромосоми, тому гіпотеза випадкової втрати п'яти Нох-генів і, як наслідок, придбання вкороченого тіла - ця гіпотеза виявилась не коректною (за Smith et al., 2016).



Еволюція Нох-класера генів панартропод і кільчастих хробаків. Показані Нох-кластери трьох тихоходок (*H. dujardini*, *P. richtersi* і *M. tardigradum*), комахи (*T. castaneum*), оніхофори (*P. kanangrensis*) і кільчастого хробака (*Capitella* sp.). Зірочками позначені генетичні події: одна зірочка (*) - втрата п'яти Нох-генів у загального предка тихоходок, дві і три зірочки (**, ***) - дуплікації гена Abd-B в еволюційній лінії *H. dujardini*. Вертикальні лінії, що розділяють деякі Нох-гени тихоходок, позначають вставки чужорідних генів між ними. Ілюстрація з обговорюваної статті в Current Biology (цитовано за статтю «Вкорочення тіла тихоходок пов'язано з втратою Нох-генів», http://elementy.ru/novosti_nauki/).

Опабінії. У Кембрійських відкладеннях вперше з'явилися опабінії.

Опабінія (за Briggs, 2015a).

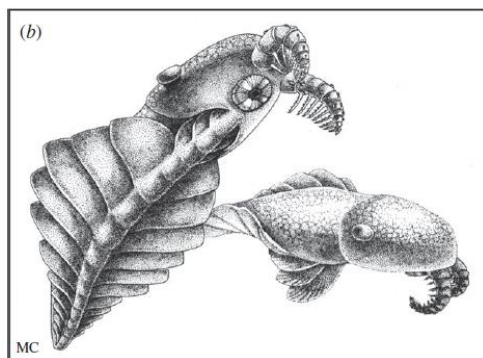
Положення опабінії на філогенетичному дереві членистоногих (за Briggs, 2015a).

The phylogenetic tree on the right shows the relationships between different groups of Cambrian arthropods. The groups listed are: Arthropod lobopods, Kerygmachela, Opabinia, Anomalocaris, and Euarthropoda. The tree indicates that Opabinia is a sister group to the clade containing Kerygmachela, Anomalocaris, and Euarthropoda.

Опабінії – це м'якотілі тварини з вузьким сегментованим тілом, парою ластоподобних кінцівок на кожному сегменті, з ніжками під плавниками (окрім трьох сегментів, які формували хвіст); кожна опабінія мала по 5 стебелькових очей, рот під головою і довгий гнучкий хобот, який ріс з-під голови і закінчувався кігтем.

Спочатку опабінію не могли віднести ні до одного з відомих сьогодні типів багатоклітинних тварин. Однак, на сьогоднішній день її положення на філогенетичному дереві визначено як базове для типу членистоногі: лінія опабіній відокремилась від дерева давніх базових членистоногих ще до відгалуження групи аномалокарисів (за Briggs, 2015a).

Аномалокариси. У Кембрії вперше з'явилися аномалокариси - примітивні родичі членистоногих. Аномалокариси мешкали в морях і використовували для плавання гнучкі лопаті, що ростуть з боків. Для свого часу аномалокариси були гігантськими істотами розміром від 60 см до 2 м. Мешкали вони на території Північної Америки, Китаю та Австралії 535-520 млн. років тому. Аномалокариси формували окремий тип, який виявився тупиковою гілкою еволюції, оскільки аномалокариси не залишили нащадків, що дожили до наших днів.



Аномалокариси (за Briggs, 2015a).

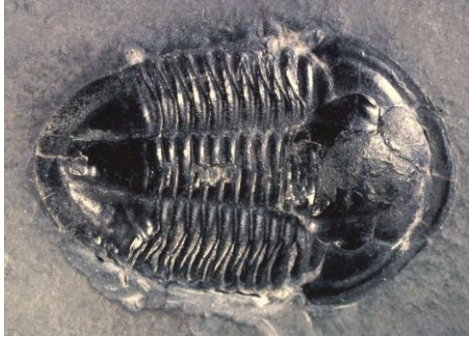


Аномалокарис - примітивний родич членистоногих (<http://vignette4.wikia.nocookie.net/fossil/>).

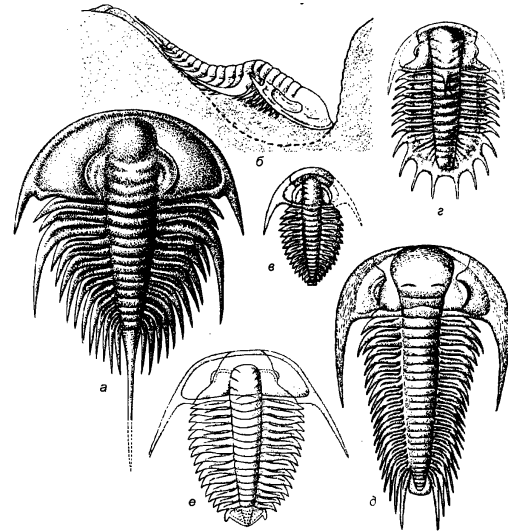


Хардія – один з представників аномалокарід, дивних хижаків Кембрію (за <http://data.cyclowiki.org/images/3/38/0c1-hurdia-mc-colour.jpg>).

Трилобіти. В Кембрії вперше з'явилися трилобіти - стародавні членистоногі, схожі на мокриць. Слід відзначити, що в екосистемах Кембрію з появою мінералізованих скелетів - зростає озброєність організмів, що призвело до загострення відносин хижак-жертва. Зокрема, знаходять велику кількість екзоскелетів трилобітів з укусами, залишеними, вірогідно, аномалокарисами.

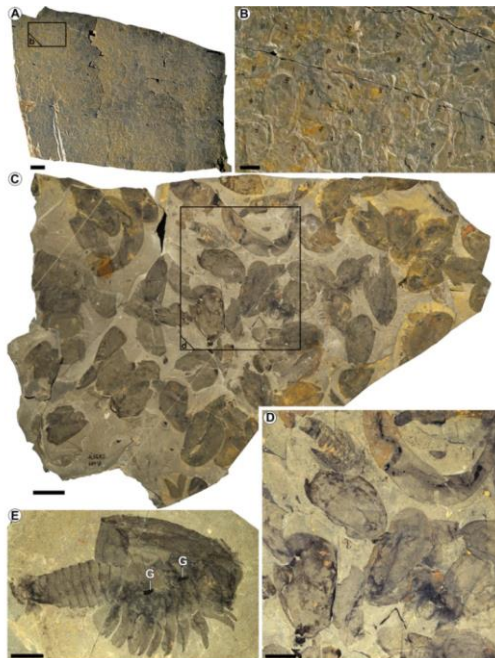


Викопний трилобіт, найдавніший представник членистоногих (фотографія скам'янілості).
(за http://drydredgers.org/billwhite/021_asaphicus_wheeleri_utah_camb_cc.jpg).



Реконструкція зовнішнього вигляду трилобітів, Тип членистоногі (за http://lib.znate.ru/pars_docs/refs/186/185273/185273_html).

Палеодемекологія: синхронні линьки членистоногих Кембрія. Naug J.T. з колегами (2013) описали синхронні масові линьки у двох неспоріднених груп членистоногих у відкладеннях Кембрію. Автори дослідження припустили, що механізм синхронних линьок сформувався на ранніх етапах радіації членистоногих і, що в Кембрії синхронні линьки мали таке ж значення, як і сьогодні (за Naug et al., 2013).



Численні фосилізовані рештки панцирів членистоногих *Canadaspis perfecta*, що свідчать про синхронні линьки даних тварин в Кембрійському періоді. Де: А - 1 бар = 10 см; В, С - 1 бар = 2 см; D, Е - 1 бар = 1 см (за Naug et al., 2013).

*Серед багатьох сучасних груп членистоногих виявлений феномен синхронної линьки: у креветок, у лобстерів, попелиці, колоніальних павуків і т.н. Такі синхронні линьки запускаються як феромонами (ектізонами), так і зовнішніми сигналами (наприклад, циркамісячні линьки багатьох прибережних крабів приурочені до припливів, оскільки в періоди низької води линька підвищує уразливість крабів, що опинились в зоні відливу). Причиною синхронних линьок в інших групах організмів вважають необхідність самозахисту популяції линяючих особин від канібалізму.

Поява очей у Кембрійських тварин. Аналіз фосилій Кембрійських трилобітів виявив наявність у цих тварин складних фасеточних очей. При цьому у трилобітів, які заривались в мул, очі були посаджені на стеблинки. А представники трилобітів групи *Agnostida* - були повністю позбавлені очей, що, мабуть, пов'язано з життям на великій глибині або в каламутній воді.



Очі трилобіта (за <http://www.infoniac.ru/news/Zhivotnye-s-neveroyatnymi-glazami.html>).



Око трилобіта (за <http://haritonoff.livejournal.com/183221.html>).

За будовою очей трилобіти радикально відрізнялися від абсолютної більшості сучасних живих організмів - замість кристалінового кристалика у них були мінеральні лінзи з кальциту. Серед сучасних організмів мінеральні зорові лінзи зустрічаються тільки у офіур і молюска хітона (*Acanthopleura granulata*), однак за складністю - їх органи зору не йдуть ні в яке порівняння з очима трилобітів. За розташуванням і кількістю призм, очі трилобітів діляться на три групи: а) голохроїчні, що складаються з великої кількості (до 15 тис.), щільно притиснутих одна до одної призматичних лінз, зазвичай покритих загальною прозорою оболонкою; б) шизохроїчні, із зоровою поверхнею, що складається з округлених або багатокутних лінз (до 700 лінз), кожна з яких покрита оболонкою і відділена від інших; в) абатохроїчні, що зустрічаються у представників Кембрійського підряду *Eodiscina* і відрізняються від шизохроїчних меншою кількістю (не більше 70) і розміром лінз (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Трилобіти>).

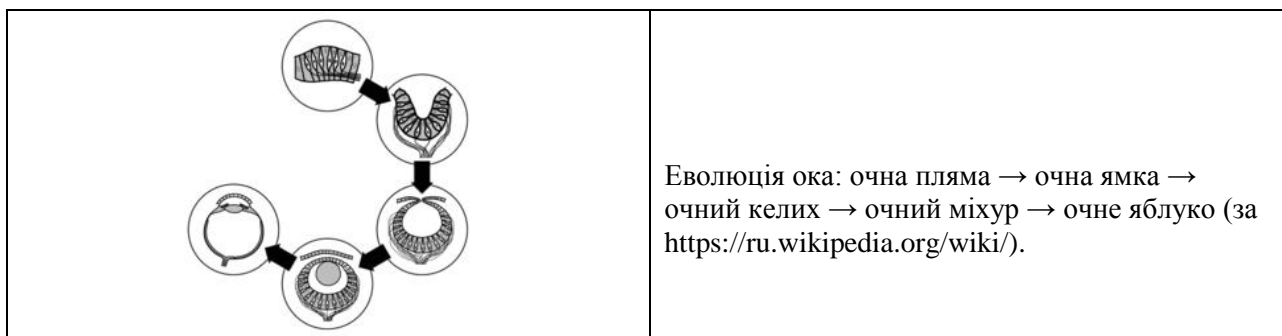
Оболонка ока трилобітів була утворена з неорганічних кристалів кальциту (мінерал, який є основним компонентом вапняку і крейди). У чистому вигляді кальцит прозорий, що цілком підходить в якості матеріалу для кристалика ока. Ці кристалеві очі є унікальною особливістю трилобітів, оскільки очі сучасних безхребетних складаються з органічної речовини хітину. Завдяки своєму незвичайному складу, очі трилобітів були дуже жорсткими і не могли сфокусуватись на тому чи іншому об'єкті. Замість цього, трилобіти корегували чіткість зображення за допомогою внутрішнього механізму очей, який не тільки дозволяв вирішити будь-які потенційні проблеми, пов'язані з мінеральним кристаликом, але й забезпечував трилобітам настільки гарний зір, що вони могли утримувати у фокусі одночасно як далекі, так і ближні об'єкти (за <http://www.infoniac.ru/news/Zhivotnye-s-neveroyatnymi-glazami.html>).



Очі трилобитів, знайдених у відкладеннях формації Хамар Ланггад в Марокко, мають зелений колір, а їх панцири – червонувато-бурий відтінок (за <http://haritonoff.livejournal.com/183221.html>).

Дослідження, проведене за допомогою електронного мікроскопа, показало, що у частини трилобитів очі збереглися практично такими, якими вони були за життя цих давно вимерлих істот - лінзи не піддалися заміщенню, тому що являють собою фактично монокристали кальциту. Вони навіть зберегли свої оптичні властивості. Атоми в них впорядковані таким чином, що оптична вісь кристалів збігається з оптичною віссю лінзи. Під кожною кальцитовою лінзою розташовувалась друга, "жива" лінза, - з хітину. Коефіцієнти заломлення кальциту і хітину співвідносилися один з одним таким чином, що кожна фасетка трилобита по суті являла собою класичний ахроматичний дублет - двошарову лінзу, що використовується у сучасній оптиці і яка перешкоджає розсіюванню світла з різною довжиною хвилі - на відміну від омаїдіїв сучасних комах і ракоподібних, які, по суті, є однолінзовим "моноклем". Особливість оптичної системи трилобитів була такою, що об'єкти і на відстані кількох сантиметрів, і на відстані декількох метрів були для них у фокусі одночасно. Проте, деталі менше діаметра фасетки, трилобіти не розрізняли, але це їм було і не потрібно (за <http://haritonoff.livejournal.com/183221.html>).

Еволюція ока. У безхребетних тварин зустрічаються дуже різноманітні за типом будови і зоровими можливостями очі: одноклітинні і багатоклітинні, прямі і звернені (інвертовані), паренхімні і епітеліальні, прості і складні.



У членистоногих часто присутні кілька простих очей (іноді непарне просте око - наприклад, наупліальне око ракоподібних) або пара складних фасеточних очей. Серед членистоногих деякі види мають і прості, і складні очі: так, у ос два складних ока і три простих ока. У скорпіонів 3 - 6 пар очей (1 пара - головні, або медіальні, інші - бічні), у щитня - 3. В еволюції фасеточні очі утворилися шляхом злиття простих очей.

Молекулярна основа формування очей у багатоклітинних тварин. Тривалий час вважалось, що анатомічно різна будова очей у багатоклітинних тварин пов'язана з незалежною багаторазовою появою очей в ході еволюційної історії *Metazoa*. Однак, молекулярно-біологічні дослідження дозволили виявити високо консервативний транскрипційний фактор Рах6, який відіграє ключову роль в розвитку очей у риб і у ссавців. Крім того, було встановлено, що структурно подібний до нього РахА ген задіяний у розвитку зорової системи у гідроїдних медуз, а ген РахВ – в розвитку очей у кубомедуз, які

відносяться до Кнідарій - найбільш базової групи багатоклітинних тварин, які мають складні очі.

*NB! У 1994 році швейцарський професор Вальтер Герінг (нім. Walter Gehring) відкрив ген *Pax6* (цей ген відноситься до класу майстер-генів, тобто таких, які керують активністю і роботою інших генів). Цей ген присутній як у *Homo sapiens*, так і у багатьох інших видів, зокрема у комах, але у медуз цей ген відсутній. У 2010 році група швейцарських вчених на чолі з В. Герингом, виявила у медуз виду *Cladonema radiatum* ген *Pax-A*. Пересадивши даний ген від медузи до мухи дрозофіли, і керуючи його діяльністю вдалося виростити нормальні очі мух в декількох нетипових місцях.

Як встановлено за допомогою методів генетичної трансформації, гени *eyeless* дрозофіли і *small eye* миші, які мають високий ступінь гомології, контролюють розвиток очей: при створенні генно-інженерної конструкції, за допомогою якої викликалася експресія гена миші в різних імагінальних дисках мухи, у мухи з'являлися ектопічні фасеточні очі на ногах, крилах і інших ділянках тіла. В цілому, в розвиток очей залучено кілька тисяч генів, проте один-єдиний «пусковий ген» («майстер-ген») здійснює запуск всієї цієї генної мережі. Те, що цей ген зберіг свою функцію у таких далеких груп, як комахи і хребетні, може свідчити про загальне походження очей всіх двосторонньо-симетричних тварин (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Оскільки *PaxA*, *PaxB* і *Pax6* гени відносяться до різних родин *Pax*-генів, які відділились від предкового *Pax*-гена ще до відокремлення білатерій від радіально симетричних тварин, це дозволило дослідникам припустити, що не зважаючи на різну анатомічну будову очей у тварин різних груп, найбільш вірогідним є те, що механізм, який запускає програму розвитку очей виник один раз, оскільки має місце дуже схожий генетичний код управління розвитком очей у різних груп багатоклітинних тварин. Саме завдяки цьому, гени однієї *Pax*-групи повністю можуть поміняти власних «колег», і ген медузи може запустити формування «запасного» ока у мухи (за Kozmik, 2008). Вважають, що після відокремлення від загального предка, в різних лініях багатоклітинних тварин на давню базову *Pax*-програму формування очей накладались нові програми, що призвело до формування очей різної анатомічної будови у багатоклітинних тварин різних груп.

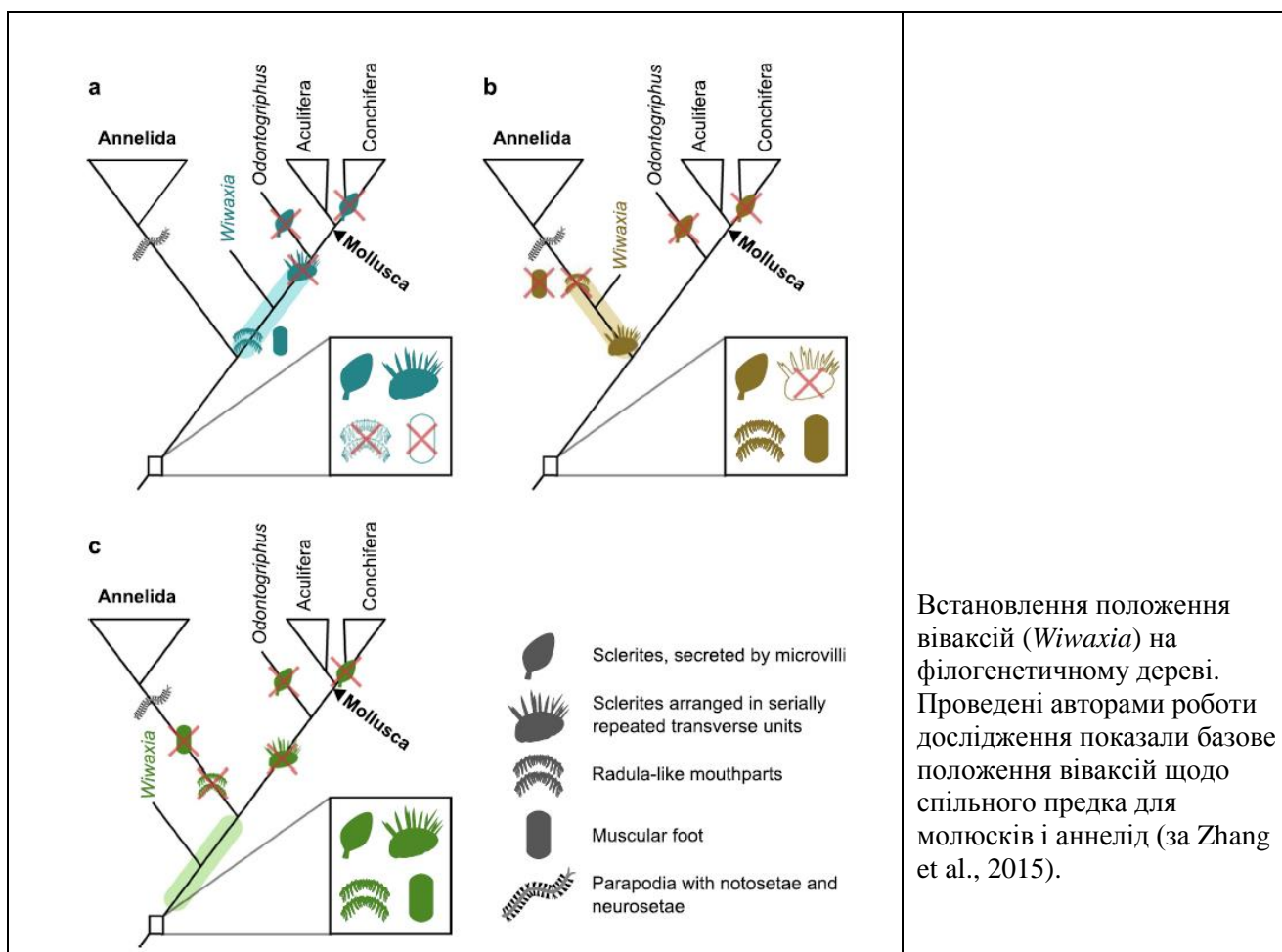
*NB! Дослідження, проведені Paixão-Côrtes V.R. з колегами (2015), показали, що поява родини *Pax* генів - регуляторів вищого порядку розвитку нервової системи, органів почуттів і інших органів у багатоклітинних тварин - пов'язана з одомашненням транспозона *Tc1/mariner* (цей транспозон став основою ДНК-зв'язуючого домену у прото-*Pax* гена). Наступні події дуплікацій/делецій привели до формування у багатоклітинних тварин як мінімум п'яти груп білків-паралогів, які можуть бути віднесені до двох супер-груп: *PAXB-like* та *PAXD-like* білків (за Paixão-Côrtes et al., 2015). Дослідження, проведені Chuang S.F. з колегами (2012), виявили роботу транскрипційних факторів родини *Pax* у паразитичного найпростішого лямблїї (*Giardia lamblia*) під час формування цист, здатних виживати за межами організму хазяїна: під час стадії інцистації, координувана індукція генів, що кодують білки стінок цисти, забезпечується генами *Pax1* і *Pax2* (за Chuang et al., 2012). Таким чином, дослідження, проведені Chuang S.F. з колегами (2012), дозволило з одного боку, встановити роль генів родини *Pax* у одноклітинних еукаріот, а з іншого боку, показало, що одомашнення *Tc1/mariner* транспозона прото-*Pax* геном відбулося не у багатоклітинних тварин, а значно раніше - ще в одноклітинних еукаріот. *NB! У рослин гени родини *Pax* не знайдені.

Надтип Спіральні

(молюски, немертини, кільчасті хробаки, мохуватки, плечоногі та ін.)

Поява віваксії - групи, базової для спільного предка молюсків і аннелід. У Кембрійському періоді з'явилися віваксії - тварини з хітиновим панциром, який складався з довгих вертикальних і коротких горизонтальних голок, що перекриваються.

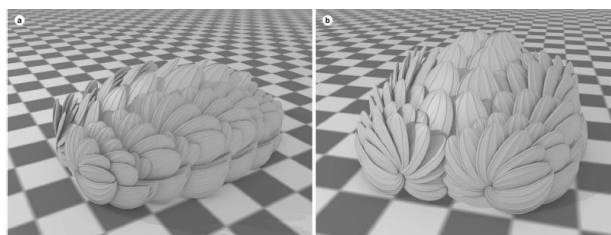
Дослідження, проведені Zhang Z. з колегами (2015) дозволили зробити більш точну реконструкцію зовнішнього вигляду віваксії (*Wiwaxia*) і показали, що віваксії належали до групи, базової для спільного предка молюсків і аннелід (за Zhang et al., 2015).



Встановлення положення віваксії (*Wiwaxia*) на філогенетичному дереві. Проведені авторами роботи дослідження показали базове положення віваксії щодо спільного предка для молюсків і аннелід (за Zhang et al., 2015).



Віваксія (*Wiwaxia*) - реконструкція. Імовірно - Тип молюски (за <https://im2-tub-ua.yandex.net/>).



Реконструкція зовнішнього вигляду віваксії (*Wiwaxia papilio*). Де: а - вид збоку; б - вид спереду. Довжина ребра фонової клітки = 1 мм (за Zhang et al., 2015).

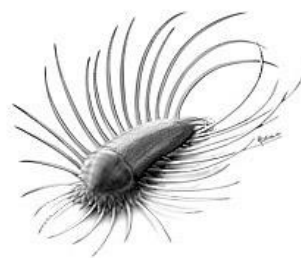
Протомолюски ортозанкулюси. У відкладеннях Кембрію виявлені відбитки протомолюсків і серед них - ортозанкулюс (*Orthrozanclus reburrus*), який являє собою цілий броньовик! У нього був міцний панцир, який захищав тіло; крім того, по всьому «периметру» з цієї істоти стирчали значні шипи, по довжині зіставні з розміром самого тіла. Судячи з того, що деякі голки трохи зігнуті, то вони, ймовірно, склались з хітину, який, будучи досить жорстким, може гнутись. Крім того, там, де контур тіла був «вільний» - між голками були дуже щільно розташовані більш дрібні шипи. Цікаво, що відкриття цієї «бойової системи» не тільки поповнило «скарбничку видів», але й допомогло встановити зв'язок між двома великими систематичними одиницями - групами віваксіїди (*wiwaxiids*) і халькіеріїди (*halkieriids*). Вони схожі один на одного - у перших є панцир, а у других - шипи,

але підтверджень будь-якого зв'язку між цими істотами не було. Досліджуючи *O. reburrus*, вчені помітили, що у нього є риси, які мають обидві групи. Тому даний вид було запропоновано віднести до абсолютно нової групи, яку назвали хальваксіїди (halwaxiids). Вважають, що хальваксіїди могли дати початок новому біологічному типу, оскільки тварини з цієї групи займають середнє положення між молюсками і багатощетинковими хробаками (тип Кільчасті хробаки, Аннеліди). Але цього чомусь не сталося. А шкода - ці створення напевно були досить цікавими! У них, згідно реконструкції, не було ні очей, ні кінцівок, і ці істоти ковзали по дну на зразок равликів. Не кажучи вже про панцир і шипи.

*NB! Вважають, що ортозанкулюси є еволюційно близькою групою до загального предка усіх Спіральних первинноротих Білатерій.



Скам'янілий відбиток тіла ортозанкулюса (*Orthozanclus reburrus*), т.зв. «колючого броньовика». Тип протомолюски (за <http://zele.ru/i/p/070302190742Orthozanclus>).



Реконструкція зовнішнього вигляду «колючого броньовика» художником (за <http://media4.s-nbcnews.com/j/streams/>).

Здатність до біомінералізації виникла у різних груп молюсків паралельно. Базові групи молюсків відділилися від загального предка до Кембрійської скелетної революції. Проведені молекулярно-біологічні дослідження показали, що різні групи молюсків для побудови мінералізованої раковини використовували стародавні гени (гени карбонат ангідрази, інгібіторів протеаз, пероксидаз, лужних фосфатаз, гени тирозинази). Однак, оскільки це сталося вже після відділення від загального предка, то залучення древніх генів до виконання функції біомінералізації відбувалося незалежно у різних ліній молюсків (зокрема, у двостулкових молюсків і у червононогих молюсків). При цьому стародавні гени, які є багатофункціональними і експресуються в різних частинах організмів, дуплікувалися, видозмінювалися і залучалися до виконання функцій біомінералізації. Зокрема, така послідовність подій була виявлена для генів карбонат ангідрази, тирозинази та ін.

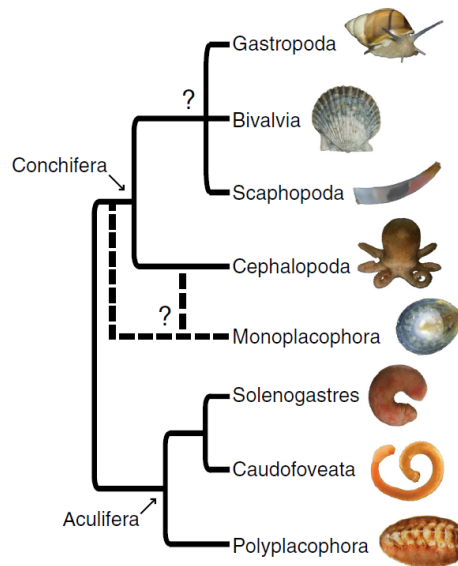
Крім того, аналіз транскриптомів і протеомів показав, що для побудови раковини молюсками використовувалися і нові гени, різні для різних груп молюсків. При цьому більшість генів білків, які секретуються клітинами мантиї молюсків для побудови раковини, - з'явилися за досить короткий проміжок часу. Зокрема, для біомінералізації молюски в основному використовують збагачені лізином протеїни мантиї (KRMPs) і шематріни (shematrins). Ці генні родини піддалися екстенсивній дуплікації і дивергенції у різних ліній молюсків.

В цілому, результати численних досліджень свідчать про те, що молекулярні механізми, які лежать в основі еволюції раковини молюсків, є високо динамічними і характеризуються незалежною експансією генних родин, перекомпонуванням структурних доменів і кооптацією генів. Така різноманітність еволюційних режимів на термінальних етапах формування раковини дозволяє пояснити те, яким чином еволюційно гомологічні тканини здатні дати початок великій різноманітності типів раковин, що зустрічаються в природі. Слід відзначити, що на ранніх стадіях онтогенезу - процес біомінералізації є досить консервативним (з точки зору експресії основних регуляторних генів), тоді як на заключних етапах - різноманітність задіяних генів (включення більш пізніх морфогенетичних програм) забезпечує різноманітність раковин, що формуються. При цьому джерелом різноманітності є

мантіний секретом (набір білків, які декретуються клітинами мантії), який досить швидко з'являється в процесі еволюції і є досить специфічним навіть для близькоспоріднених груп молюсків.

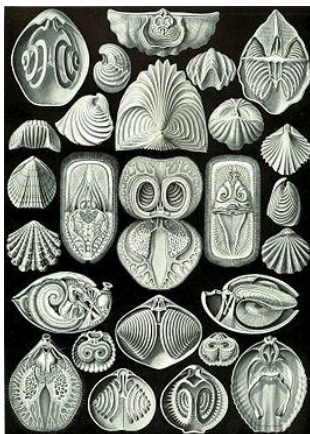
Крім того, аналіз літературних джерел дозволив авторам дослідження зробити висновок про те, що вочевидь мають місце загальні принципи еволюції генних родин, задіяних в процесі біомінералізації, у всіх багатоклітинних тварин (за Kocot et al., 2016).

*NB! В Типі Молюски виділяють дві основні клади: (i) *Conchifera* (*Gastropoda*, *Bivalvia*, *Cephalopoda*, *Scaphopoda* і *Monoplacophora*), яка включає молюсків, що мають раковини - за виключенням хітонів (*Polyplacophora*); і (ii) *Aculifera*, яка включає *Polyplacophora* і безраковинних *Aplacophora*, кладу молюсків, які мають кальцифіковані луски, спікули або колючки (звані склеритами) замість однієї або більше раковин. Хоча хітони мають раковину, проте їх унікальна організація сприяла появі гіпотези, згідно з якою раковина хітонів не є гомологічною раковинам молюсків з клади *Conchifera* (цитовано за Kocot et al., 2016).



Еволюційні взаємовідносини між основними групами Молюсків (цитовано за Kocot et al., 2016).

Брахіоподи (Плечоногі). У відкладеннях раннього Кембрію виявлені раковини плечоногих або брахіопод.



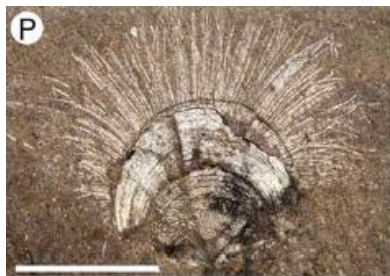
Раковини плечоно́гих, або брахіопод.

*Плечоногі відомі з раннього Кембрію; найбільшого розквіту досягли в Девоні. На межі раннього і пізнього Палеозою частина рядів вимерла; в Кам'яновугільному і Пермському періодах панували ряди продуктид (*Productida*) і спіріферид (*Spiriferida*). Після Пермсько-Тріасового вимирання збереглися 4 ряди, які дожили до наших днів.

*На відміну від двостулкових молюсків, брахіоподи мають не праву і ліву, а спинну і черевну стулки. (за <http://www.panteek.com/Naeckel/images/hak97-513.jpg>).

Плечоногі - це невеликі одиночні тварини, які ведуть, зазвичай, сидячий спосіб життя. Зустрічаються на морських мілководдях, часто в холодних водах. Тіло зі спинної та черевної сторін вкриті двостулковою вапняною раковиною, через що плечоногі зовні нагадують двостулкових молюсків. Довжина раковини від 5 мм до 8 см; у викопних видів досягала 37,5 см. Молекулярний аналіз показав, що найближчими родичами брахіопод є немертини.

***Гіпердовгі щетинки Кембрійських брахіопод.** Topper T.P. з колегами (2015) у фосилізованих Кембрійських брахіопод *Micromitra burgessensis* і *Paterina zenobia* виявили дуже довгі напівтверді рухливі щетинки по краях мантиї (у двічі довші за такі самі щетинки у сучасних та інших викопних брахіопод). Яка функціональна роль таких довгих щетинок - точно не відомо. Можливо - це були сенсорні щетинки, які дозволяли брахіоподам вчасно зачинити раковину при наближенні небезпеки. Або, ці щетинки захищали від попадання всередину брахіопод дуже великих частинок їжі (тобто, щетинки функціонували як сита). Серед інших можливих гіпотез: мімікрія з отруйною губкою *Pirania muricata*, з якою у даних брахіопод виявлена тісна екологічна асоціація; конкурентне захоплення простору та ін. (за Topper et al., 2015).

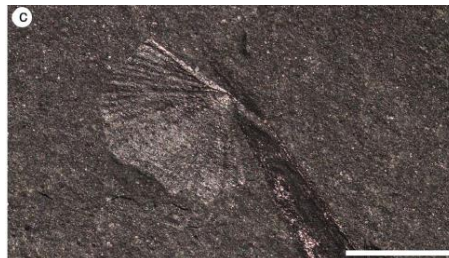


Кембрійський брахіопод *Micromitra burgessensis* з супердовгими щетинками по краях мантиї.
1 бар = 1 мм (за Topper et al., 2015).



Сучасний брахіопод зі щетинками по краях мантиї. Зверніть увагу на те, що у сучасних брахіопод - щетинки в два рази коротші, ніж у Кембрійських видів. 1 бар = 5 мм (за Topper et al., 2015).

***Коменсалізм у Кембрійських брахіопод.** Торпер Т.Р. з колегами (2014) виявили асоціацію між брахіоподами *Nisusia* і віваксією (*Wiwaxia*), представником базової групи молюсків: маленький брахіопод був зафіксований на склеритах віваксії, при цьому аналіз показав наявність прижиттєвої асоціації цих двох організмів. Автори роботи інтерпретували цю асоціацію як один з найбільш давніх відомих на сьогоднішній день прикладів факультативного ектосимбіозу між сидячим організмом і мобільною бентосною твариною.



А - Фосилізовані рештки Кембрійського протомолюска віваксії з маленьким брахіоподом *Nisusia*, прикріпленим до одного із склеритів молюска (на рис. брахіопод вказаний білою стрілкою), 1 бар = 15 мм; С - збільшене зображення брахіопода, прикріпленого до склериту віваксії, 1 бар = 2 мм (за Topper et al., 2014).

Можливо, в цьому симбіозі сидячий організм - брахіопод - отримував більший доступ до харчових ресурсів. Оскільки даний тип взаємин не приносить ні шкоди, ні користі іншому організму -

такі відносини були інтерпретовані як коменсализм. Кембрійські брахіоподи досить часто виступали в ролі епібіонту, зокрема, вони оселялись на поверхні губок. Однак, асоціація з рухливими Кембрійськими тваринам виявлена авторами роботи вперше (за Torper et al., 2014).

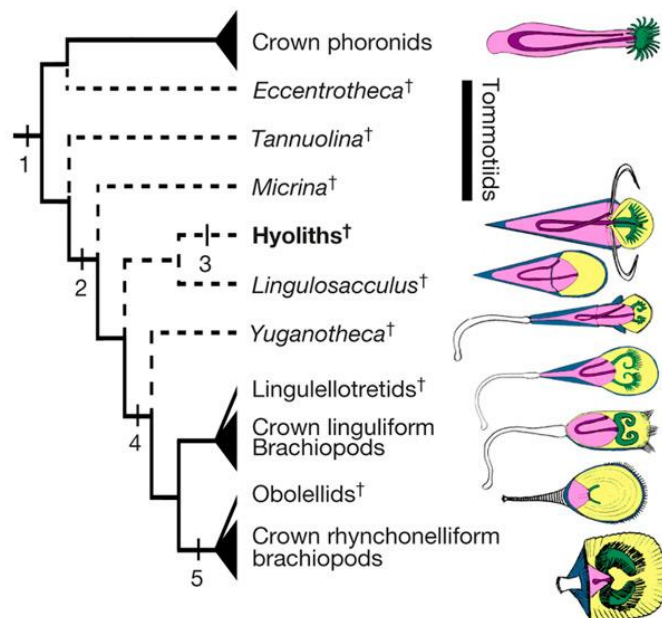
Кембрійські загадкові тварини - хіоліти виявилися родичами брахіопод (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432911/Uchenye_razgadali_taynu_khiolitov_zagadochnykh_paleozoyskikh_zhivotnykh).

Конусоподібні раковинки хіолітів часто зустрічаються у відкладеннях Кембрію і Ордовіка. Однак, до недавнього часу будова цих загадкових тварин залишалася невідомою. Moysiuk J. з колегами (2017) проаналізували більше 1500 зразків викопних хіолітів і показали, що анатомічні ознаки пов'язують цих тварин з брахіоподами і форонідами, а також з іншою вимерлою групою дивних тварин - томмотідами (*Tommotiida*).



Реконструкція зовнішнього вигляду хіоліта, який піднявся на хеленах над ґрунтом для полювання (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432911...; Moysiuk et al., 2017).

Деталі анатомії хіолітів дозволили встановити, що ці тварини були донними фільтраторами: вони піднімалися над ґрунтом на хеленах і відфільтровували лофофором (гіллястим ловчим апаратом) придонні дрібні організми, а в разі небезпеки ховалися в раковинку, поворотом рукояток-хелен швидко закриваючи кришечку. Подібно брахіоподам, їх стулки представляли черевну і спинну сторони, а не більш звичні для нас праву і ліву. Протягом Палеозоя різноманітність хіолітів поступово знижувалася і в Пермському періоді, приблизно 380 млн.р.т., вони вимерли (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432911...; Moysiuk et al., 2017).



Філогенетична схема, на якій вказано положення хіолітів - між форонідами і брахіоподами. Синім кольором позначені черевні стулки, жовтим - спинні, рожевим - черевна порожнина, зеленим - лофофор, фіолетовим - кишка. Де: 1 - поява мисливського апарату лофофора, петлеподібної кишки і фосфатних скелетних елементів (ознаки, характерні для форонід); 2 - поява скелета у вигляді двостулкової органофосфатної раковини зі спинною і черевною стулками (у томмотід мікрін, у хіолітів і у брахіопод); 3 - хіоліти почали виробляти не фосфатну, а арагонітову раковинку; 4 - родичі хіолітів придбали ніжку; в межах групи з ніжкою - виділилися брахіоподи, деякі з них, подібно

хіолітам, сховалися в кальцитову раковинку. Інші брахіоподи залишилися в фосфатній раковинці. У них, крім того, черевна порожнина скоротилася, а травний тракт втратив анус. У цій схемі раковинка з карбонату кальцію з'являється незалежно у хіолітів і карбонатних брахіопод (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432911/Uchenye_razgadali_taynu_khiolitov_zagadochnykh_paleozoyskikh_zhivotnykh; Moysiuk et al., 2017).

Вториннороті білатерії

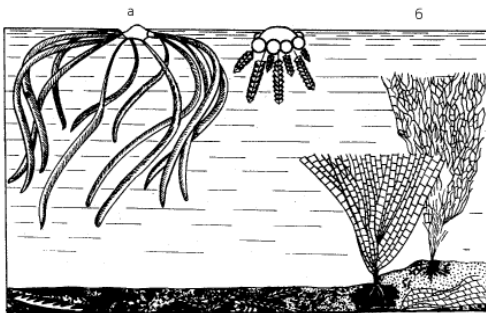
Вториннороті (*Deuterostomia*) – група багатоклітинних тварин з групи *Bilateria*. У вторинноротих в період зародкового розвитку на місці первинного рота (бластопора) утворюється анальний отвір, а власне рот незалежно з'являється в передній частині тіла.

До вторинноротих відносяться п'ять типів тварин: тип Голкошкірі, тип Щетинкощелепні (*Chaetognatha*), тип *Xenacoelomorpha*, включаючи підтип *Xenoturbellida*, тип Напівхордові (*Hemichordata*), тип Хордові (*Chordata*): в тому числі хребетні (савці, риби, птахи і ін.), а також вимерла група Ветуліколії (*Vetulicolia*).

*NB! Спочатку Ксенотурбелід відносили до вторинноротих тварин. Однак, недавній транскриптомний аналіз показав, що Ксенотурбеліди є базовою кладою для всіх білатеральних тварин.

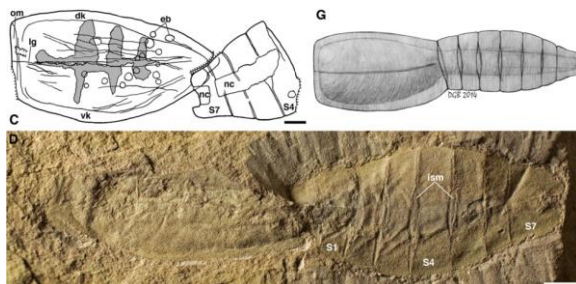
Походження вторинноротих неясно. Можливо, вони походять від радіальних (кишковопорожнинних) тварин незалежно від первинноротих. За іншими гіпотезами, предками вторинноротих були представники одного з примітивних типів первинноротих, що об'єднуються в групу нижчих черв'яків. Останні дані молекулярних досліджень свідчать на користь першої теорії (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Напівхордові тварини. Граптоліти. У Кембрії з'явилися граптоліти (напівхордові) - плаваючі або прикріплені колонії організмів-фільтраторів; при цьому кожна колонія складалась з величезної кількості маленьких тварин, які прикріплялись до довгих несучих ниток колонії.



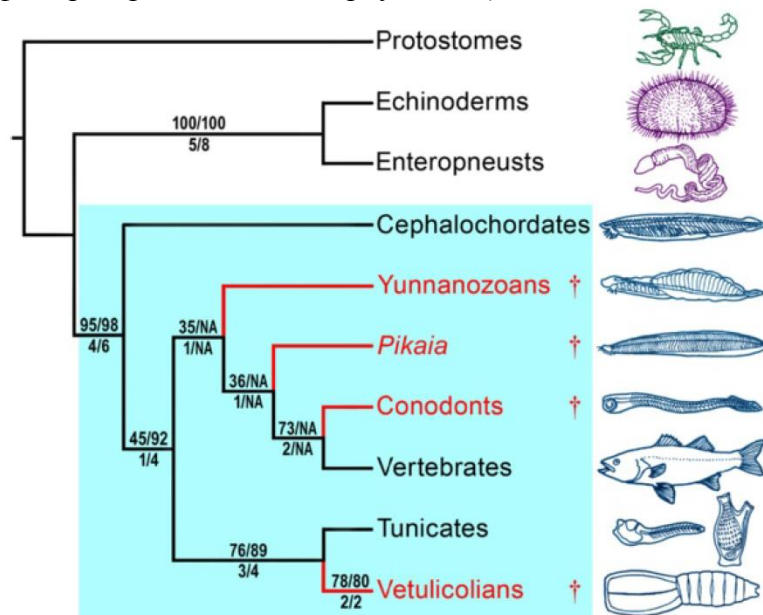
Граптоліти: а – плаваючі колонії, б – сидячі колонії (за <http://rusograd.xpomo.com/>).

Хордові тварини. Ветуліколії. García-Bellido D.C. з колегами (2014) в Кембрійських відкладеннях південної Австралії описали нові скам'янілості ветуліколій (*Vetulicolians*) - однієї з проблематичних Кембрійських груп тварин.



Скам'янілості ранньо-Кембрійської ветуліколії і реконструкція зовнішньої та внутрішньої будови цієї загадкової тварини. 1 бар = 5 мм (за García-Bellido et al., 2014).

Проведений авторами роботи аналіз показав, що ветуліколії - це хордові тварини і що вони є групою, сестринською для тунікат (*Urochordata*). Оскільки ветуліколії були вільно-плаваючими тваринами, то це дозволило дослідникам припустити, що рухливий спосіб життя був первинним і для тунікат. Спільний предок тунікат і ветуліколій мав морфологічно різні передній і задній кінці тіла (тобто форма тіла не була веретеновидною), вів рухливий спосіб життя і був фільтратором за типом харчування (за García-Bellido et al., 2014).



Філогенетичне положення ветуліколій (*Vetulicolia*) серед вторинноротих тварин. Дослідження, проведені García-Bellido D.C. з колегами (2014), показали, що ветуліколії є групою, сестринською для тунікат (за García-Bellido et al., 2014).

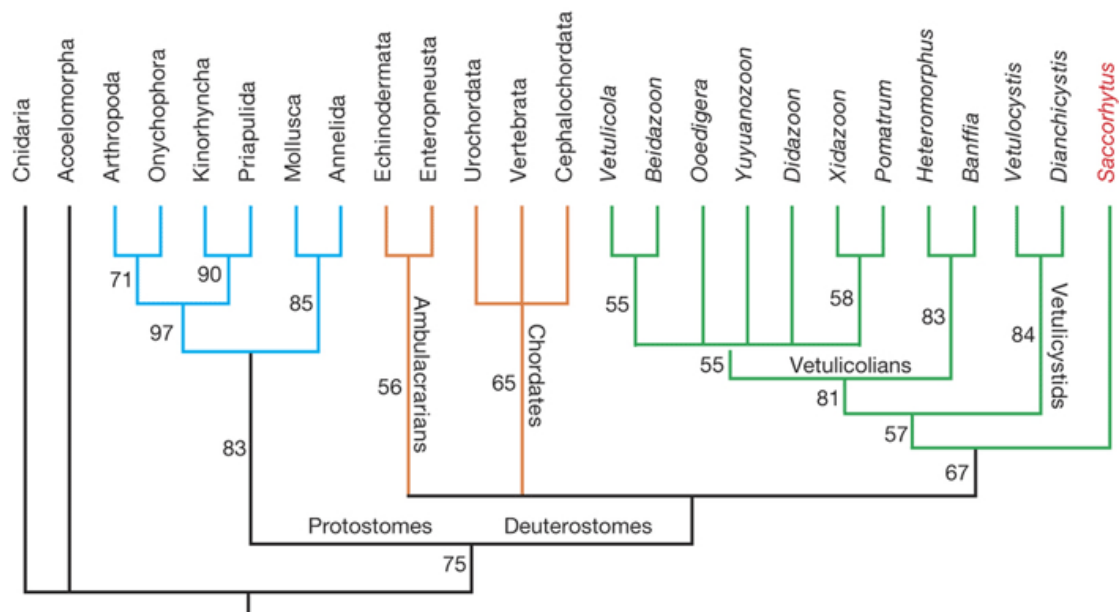
Кембрійська тварина саккорітус (*Saccorhytus*) – є базовим представником лінії Вторинноротих (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432932/Kembriyskoe_iskopaemoe_Saccorhytus_pomestili_v_osnovanie_evolyutsionnoy_linii_vtorichnorotykh).

Han J. з колегами (2017) у відкладеннях Китаю були знайдені мікроскопічні викопні тварини - саккорітуси (*Saccorhytus*). Вони мали мішкоподібне тіло, рот з радіальними складками і отвори, які інтерпретуються як прообраз зябрових щілин. Ці дрібні тварини могли жити серед частинок ґрунту і, мабуть, являли собою дорослі форми, а не личинок. За будовою ця тварина з близькою до Ветуліколій.



Реконструкція зовнішнього вигляду саккорітуса (*Saccorhytus*), вид збоку, ззаду і спереду. А-Р - передньо-задня вісь тіла (А - anterior, Р - posterior) (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432932/.; Han et al., 2017).

Han J. з колегами (2017) вважають, що можна з достатньою впевненістю говорити про близькість саккорітуса до предків всіх Вторинноротих, оскільки мало не єдиною спільною морфологічною ознакою Вторинноротих є зяброві отвори. І такі отвори є у цієї дивної мікроскопічної тварини. Таким чином, саккорітуси знаходяться ближче за інші групи організмів до місця розходження гілок первинно- і вторинноротих тварин.



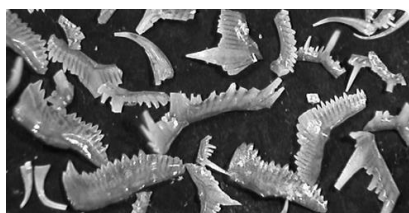
Положення саккорітуса на філогенетичному дереві тварин: від знаходиться близько до предкової форми Ветуліколій і, таки чином, найближче до предка усіх вторинноротих тварин (цитовано за [http://elementy.ru/novosti_nauki/432932/...](http://elementy.ru/novosti_nauki/432932/); Han et al., 2017).

Цілковом можливо, що будову саккорітуса слід порівнювати з ксенотурбелярїями - білатеральним тваринами простої будови з кишкою без анального отвору, що не мають кровоносної і видільної систем, з дифузійною нервовою системою. Однак філогенетичне положення самих ксенотурбелярїй теж не є остаточно визначеним: їх зближують то з первинноротими, то зі вторинноротими тваринами (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432932/Kembriyskoe_iskopaemoe_Saccorhytus_pomestili_v_osnovanie_evolyutsionnoy_linii_vtorichnorotykh).

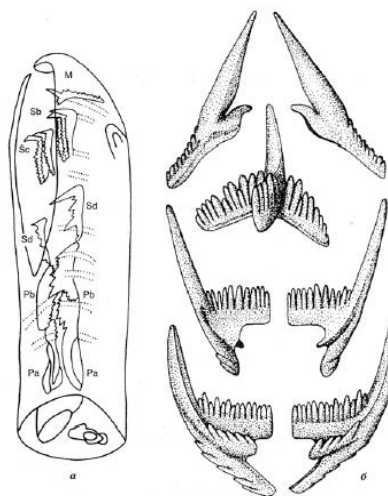
Хордові тварини. Коноднти. У морях жили й інші безчерепні хордові - коноднти, у яких приблизно 500 млн.р.т. з'явились перші зуби, як похідні ектодерми. У структурі цих зубів знайдені канали для потрапляння отрути в організм жертви. Мабуть, коноднти за допомогою цієї отрути вбивали або знерухомлювали свою жертву.



Коноднти (за <http://1.bp.blogspot.com/-e9rCVK2KrTk/>).

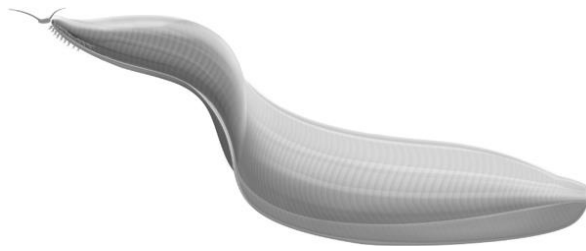


Коноднтні елементи (http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/images/1017/conodont-microfossils_88775_1.jpg).



Коноднти - хордові безчерепні (Кембрій - Триас): А - початковий відділ тіла коноднтів; Б - коноднтні елементи (ороговілі вирости ротової порожнини).

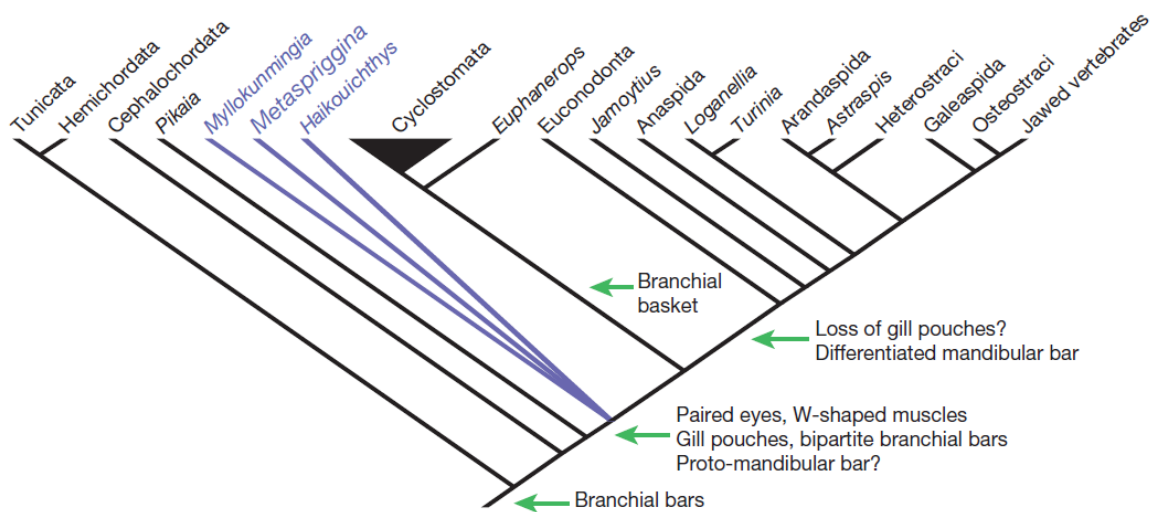
Хордові тварини. Пікаї. У морських відкладеннях Кембрію знайдені скам'янілості хордової тварини - пікаї (тварини, зовні схожої на ланцетника).



Реконструкція зовнішнього вигляду пікаї - самої примітивної хордової тварини. *Pikaia gracilens* з середньокембрійських сланців Берджес (вік приблизно 505 млн. років) (за <https://im3-tub-ua.yandex.net/>).

Хордові тварини. Поява тварин базових для Хребетних (Черепноголових). За даними ряду фахівців приблизно 530 млн.р.т. у деяких хордових тварин з'явився череп. Такі круглороті черепноголові хордові в наступні геологічні періоди дали початок риbam. Однак, інші дослідники ставлять ці Кембрійські знахідки під сумнів, вважаючи, що черепноголові з'явилися не раніше Ордовицького періоду.

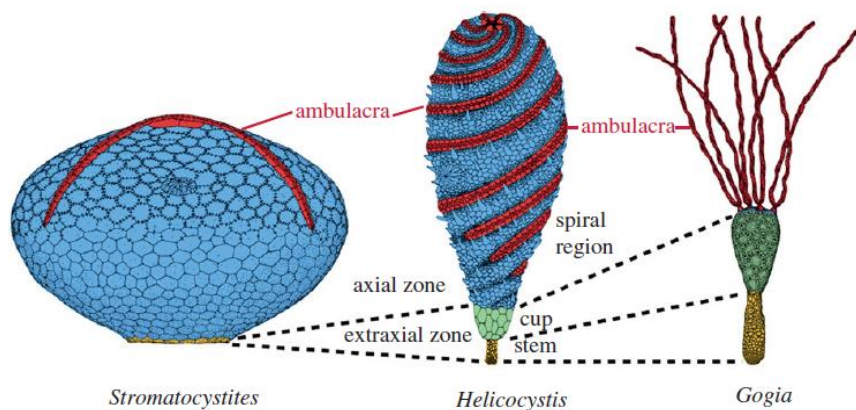
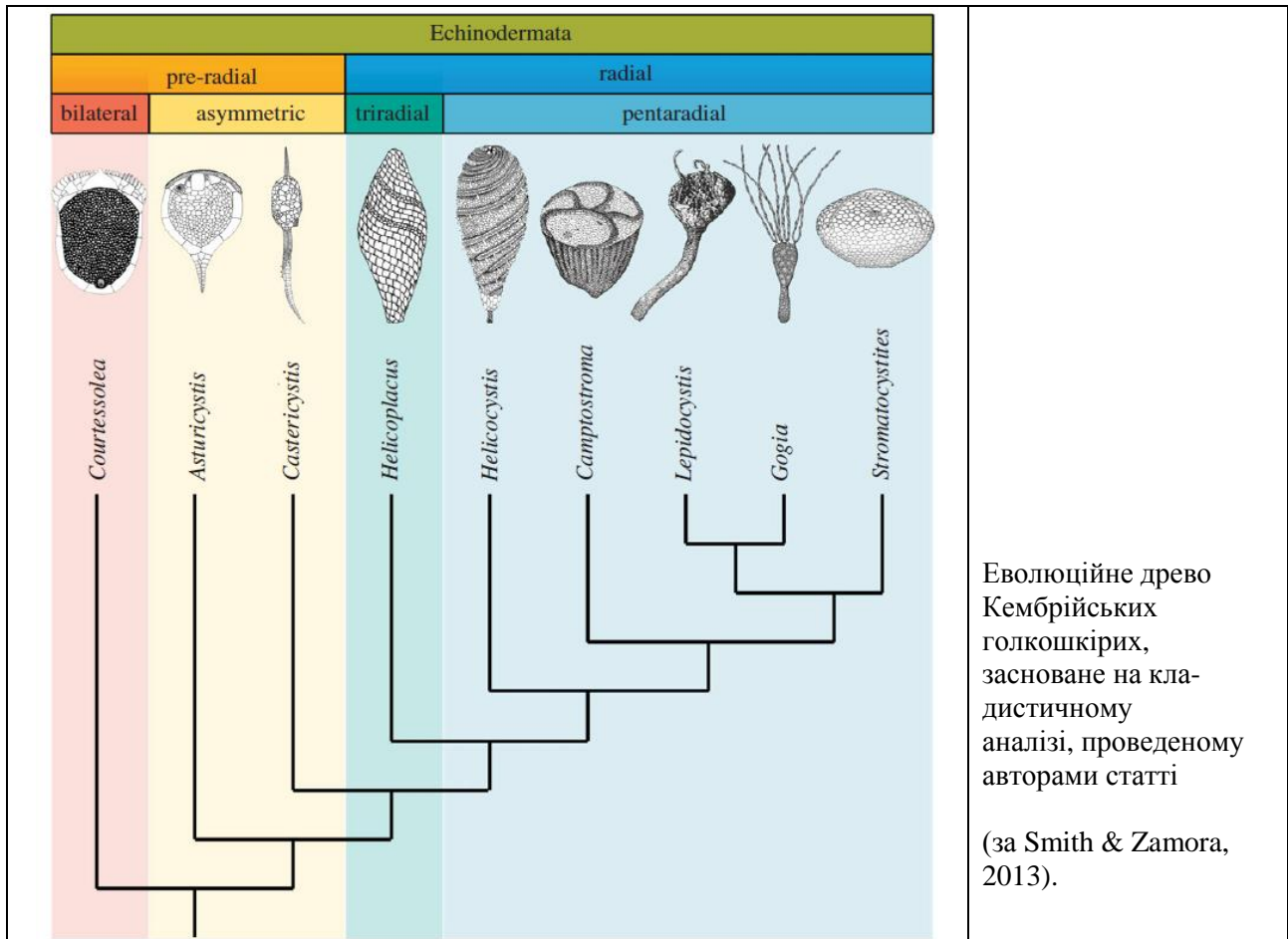
***Ранньо-Кембрійська метаспрігіна - базова для групи хребетних (черепноголових) тварин.** Morris S.C. і Caron J.V. (2014) у відкладеннях нижнього Кембрію описали тварину - метаспрігіну (*Metaspriggina*), у якій виявили риси хребетних тварин: нотохорд, пару очей, пару носових камер, імовірно череп, W-подібні міомери і пост-анальний хвіст. Таким чином, виявлена група є базовою для хребетних тварин (за Morris & Caron, 2014).



Кладограма філогенетичних взаємин серед хордових тварин (за Morris & Caron, 2014).

Голкошкірі. В Едіакарському періоді рухливий двосторонньо-симетричний предок голкошкірих тварин перейшов до сидячого способу життя і поступово придбав радіальну симетрію тіла. Сьогодні серед багатоклітинних тварин - голкошкірі є унікальною групою, яка має пентарадіальний план будови тіла. Smith A.V. і Zamora S. (2013) описали у відкладеннях раннього Кембрію, Марокко, скам'янілості тварини зі спіральною будовою тіла - одного з найбільш примітивних пентарадіально-симетричних голкошкірих, відомих на сьогоднішній день. Ця тварина займає проміжне положення між гелікоплакоїдами (helicoplacoids) - дивною групою тварин зі спіральною будовою тіла, і пентарадіально-симетричними голкошкірими. Ці скам'янілості дозволили виявити загальну закономірність, яка лежить в основі планів будови тіла двох основних клад голкошкірих (pelmatozoans і

eleutherozoans) і дозволили показати, що в основі їх дивергенції лежить диференційний ріст (за Smith & Zamora, 2013).



Схема, що показує гомологію частин тіла різних Кембрійських голкошкірих (по Smith & Zamora, 2013).

Наземні відбитки тварин. У наземних відкладеннях віком 488 млн.р.т. виявлені сліди багатоніжок і черв'яків, що свідчить про досить ранній (порівняно з колишніми уявленнями) епізодичний або більш тривалий вихід безхребетних тварин на сушу.

***Філогенія багатоніжок (*Myriapoda*).** Тривалий час вважали, що багатоніжки є близькими родичами комах. Однак, молекулярний аналіз показав, що багатоніжки або сестринська група для базових ракоподібних (*Pan crustacea*), або сестринська група для хеліцерових (*Chelicerata*). Молекулярний аналіз, проведений Rehm P. з колегами (2014), виявив, що *Pan crustacea* і *Myriapoda* є сестринськими групами. Крім того, метод молекулярного годинника дозволив встановити, що багатоніжки з'явилися в ранньому Кембрії 513 млн.р.т., а в пізньому Кембрії почалась дивергенція

багатоніжок на класи. Крім того, проведені дослідження свідчать про те, що багатоніжки мають морське походження і що мав місце багаторазовий незалежний вихід на сушу різних груп багатоніжок в ході їх еволюції (за Rehm et al., 2014).

Молекулярні основи функціонування багатоклітинних тварин порівняно з одноклітинною предковою групою

У багатоклітинних тварин або *Metazoa*, порівняно з одноклітинною предковою групою еукаріот, з'явилися наступні родини транскрипційних факторів: bHLH, Mef2, Fox, Sox, T-box, ETS, ядерні рецептори, Rel/NF- κ B, bZIP, Smad, а також родина homeoboxes, що включає різноманітні класи транскрипційних факторів, які містять гомеобокси (зокрема, транскрипційні фактори класів ANTP, Prd-like, Pax, POU, LIM-HD, Six і TALE). Всі ці родини транскрипційних факторів *Metazoa* з'явилися після відділення лінії *Metazoa* від одноклітинних предків, але - до розходження Губок (*Porifera*) і Еуметазоїв (*Eumetazoa*). При цьому молекулярний аналіз показав, що специфічні для *Metazoa* родини транскрипційних факторів часто походять від більш давніх прототипів, виявлених в геномі одноклітинних еукаріот (як у випадку з родинами транскрипційних факторів bHLHs і homeoboxes).

*NB! В одних випадках - практично не вдається знайти хоча б віддалено споріднені гени у найпростіших (як наприклад, для генів ETS і генів родини ядерних рецепторів). Тоді як в інших випадках такі віддалено споріднені гени встановлені. Як, наприклад, для ANTP класу гомеобоксних генів (до якого входять NK, Noh та ParaNoh гені кластери), для яких був показаний їх давній зв'язок з т.зв. еукаріотичним non-TALE гомеобоксним геном (Larroux et al., 2008). POU, Pax і Six транскрипційні фактори *Metazoa* також мають давнє коріння у одноклітинних еукаріот. Слід відзначити, що у всіх цих випадках транскрипційний фактор *Metazoa* - це ноу-хау *Metazoa*, але - з використанням древнього гомеобоксу. Крім того, деякі нові транскрипційні фактори *Metazoa* є результатом перекомбінування гомеобоксів древніх транскрипційних факторів (як наприклад, у генів LIM-HD).

Дослідниками були виявлені три хвилі експансії транскрипційних факторів *Metazoa*, які відповідають поступовому ускладненню організації багатоклітинних тварин: перша хвиля мала місце до розходження ліній Губок (*Porifera*) і Еуметазоїв (*Eumetazoa*); друга хвиля експансії транскрипційних факторів мала місце у ранніх Еуметазоїв і привела до 2-3 кратного збільшення кількості генів транскрипційних факторів; і третя хвиля експансії транскрипційних факторів відзначена в фазу експансії базових Білатерій (*Bilateria*) (за Degnan et al., 2009).

Час розходження основних груп багатоклітинних тварин

Використовуючи метод «розслабленого» молекулярного годинника (Relaxed Molecular Clock), який допускає різну швидкість накопичення генетичних відмінностей в різних кладах живих організмів, і калібрування отриманих результатів за палеонтологічними даними, Simakov O. з колегами (2015) встановили час розходження основних клад еволюційного дерева тварин. Отримані дані свідчать про те, що три головні гілки Білатерій - Лофотрохосої (Спіральні), Екдізосої (Линяючі), Вториннороті і їх основні підгрупи - розділилися в другій половині Едіакарія (Венда), незадовго до Кембрійського вибуху. Вториннороті з'явилися 570 млн.р.т., Амбулакрарії розділилися на Голкошкірих і Напівхордових 559 млн.р.т., а поділ Кишководишних і Криложаберних стався 547 млн.р.т. (за Simakov et al., 2015).

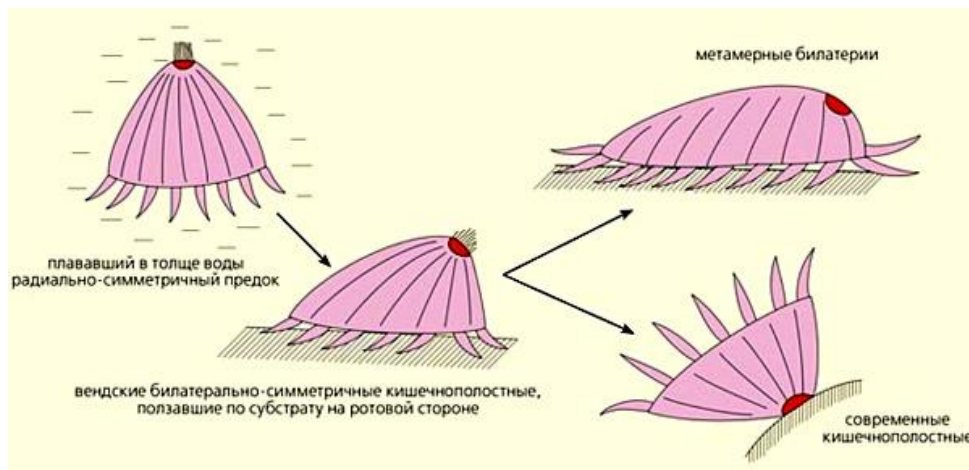
Білатерально-симетричні тварини (*Bilateria*)

У тварин поява білатеральної симетрії тіла в ході еволюції пов'язана з переходом до повзання по субстрату (по дну водойми), в зв'язку з чим з'являються спинна і черевна, а також права і ліва половини тіла. В цілому, серед тварин білатеральна симетрія більш виражена у груп, що активно рухаються, ніж у сидячих тварин. Білатеральна симетрія властива всім досить високоорганізованим тваринам, крім Голкошкірих.

Білатерії з'явилися приблизно 700 – 670 млн.р.т. від радіально-симетричного предка. Відокремлення основних груп Білатерій відбувалося в інтервалі 620 - 535 млн.р.т. При цьому Вториннороті білатерії відокремилися від Первинноротих білатерій не пізніше Едіакарського періода. Фактично, Кембрійська революція біорізноманіття – це була вибухова диверсифікація саме білатерально-симетричних тварин.

Характерна особливість будови більшості *Bilateria* - двостороння симетрія, при якій тіло організму можна розділити на ліву і праву половини, що дзеркально повторюють одна одну. На основі генетичних і біохімічних досліджень ця група вважається монофілетичною, тобто, всі двосторонньо-симетричні організми мали загального еволюційного предка. У той же час у представників деяких груп *Bilateria* двостороння симетрія може порушуватися і навіть повністю втрачатися, Один з найбільш відомих випадків втрати двосторонньої симетрії - пізні личинкові і дорослі стадії Голкошкірих, які придбали радіально-симетричну будову тіла.

Походження білатерально-симетричних тварин. Серед Едіакарських фаун радіально-симетричних тварин було набагато більше, ніж двосторонньо-симетричних, а серед них - чимало перехідних форм. Тривалий час вважалося, що двосторонньо-симетричні тварини (*Bilateria*) походять від примітивних сидячих радіально-симетричних тварин, які належали до типу Кишковопорожнинні. Однак, згідно з сучасними уявленнями, останній загальний предок всіх білатерій був досить складно побудованою твариною (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/431249/Uslozhnenie_organizma_u_drevnikh).



Гіпотетична схема походження Білатерій (зі статті В.В. Малахова «Новий погляд на походження білатерій») (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/431249/Uslozhnenie_organizma_u_drevnikh).

Гіпотеза: загальний предок Кнідарій і Білатерій був складно-організованою твариною. Серед сучасних Кнідарій є представники, які перейшли до активного способу життя. Наприклад, актинія Нематостела (*Nematostella vectensis*), яка від сидячого способу життя перейшла до риючого способу життя в товщі донних відкладень. Молекулярний аналіз виявив значну схожість геномів даної актинії і хребетних тварин. Зокрема, у актинії Нематостели знайдені гени, задіяні у формуванні голови вищих тварин. У проведених дослідженнях також було показано, що Кнідарії мають Нох-гени, які беруть участь у

формуванні передньо-задньої вісі тіла, і ці гени мають спільне походження з Нох-генами Білатерій.

*NB! У Білатерій Нох-гени зібрані в кластер, тоді як Нох-гени Кнідарій – не кластеровані.

Крім того, в геномі Нематостели були виявлені Wnt-гени, що диференційно експресуються, а також гени BMP - задіяні у Білатерій у встановленні дорзо-вентральної вісі тіла. У актиній відсутня мезодерма, проте в їх геномі виявлені «мезодермальні» гени і т.п.

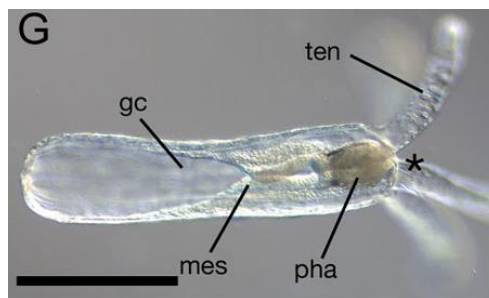
В цілому, аналіз геномів двох Кнідарій (актинії *Nematostella* і корала *Acropora millepora*) дозволив вченим припустити, що виходячи зі складності генного репертуару даних Кнідарій - загальний предок Кнідарій і Білатерій повинен був бути дуже складним і значна частина генного репертуару загального предка збереглася в геномі Кнідарій класу Коралові поліпи (*Anthozoa*).

З іншого боку, наявність у *Anthozoa* генів, гомологічних генам більш складно організованих тварин, не означає наявності такої ж складної будови у предкової для *Anthozoa* групи і подальшого спрощення організації у її нащадків. Можливо розгортання і іншого сценарію, при якому більш складно організовані тварини (Білатерії) досягли нового рівня організації за рахунок кооптації і модифікації генів більш просто організованих предкових Метазоїв (типу Кнідарії). При цьому цілком можливо, що у стародавніх Кнідарій гени Білатерій виконували інші функції. Ця гіпотеза підтверджується результатами досліджень, проведених Genikhovich G. з колегами (2015), які, зокрема, поставили під сумнів гомологічність механізмів встановлення другої вісі тіла у Кнідарій і Білатерій, і, свідчать швидше про незалежну кооптацію наявних регуляторних генів для встановлення директивної вісі тіла у деяких Кнідарій і дорзо-вентральної вісі тіла у Білатерій.

Крім того, слід зазначити, що в геномі *Anthozoa* були виявлені численні гени, які не знайдені у інших багатоклітинних тварин і характерні для бактерій, найпростіших і грибів. Або ця група древніх генів була загублена іншими тваринами, або - ці гени були горизонтально перенесені в геном *Anthozoa* від інших груп організмів (цитовано за Genikhovich & Technau, 2009).



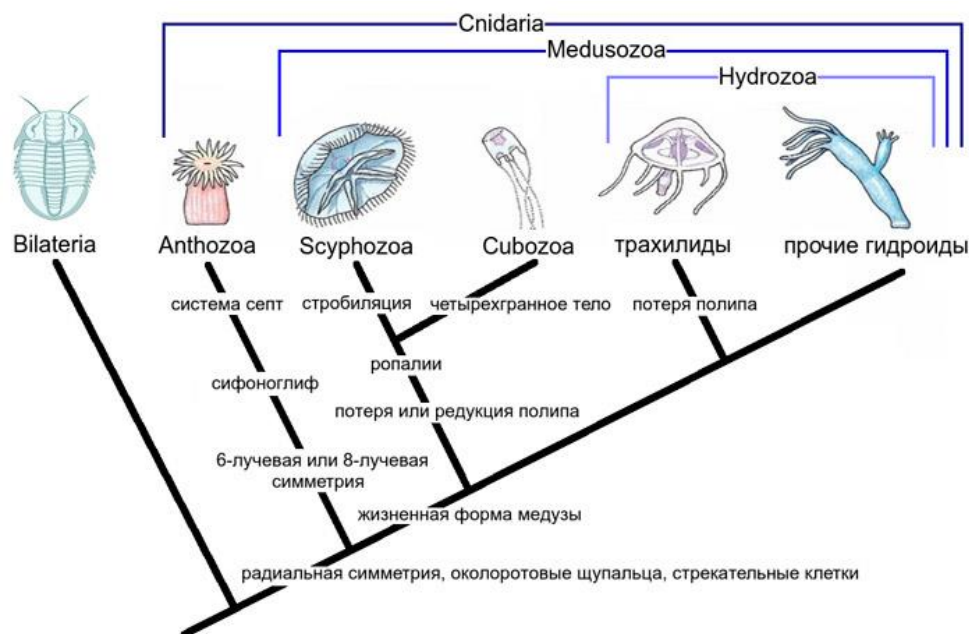
Актинія Нематостела (*Nematostella vectensis*). 1 бар = 1 см (за Genikhovich & Technau, 2009).



Восьмидобовий поліп актинії Нематостели (*Nematostella vectensis*). 1 бар = 200 мкм (за Genikhovich & Technau, 2009).

Двостороння симетрія коралів є давнішою за радіальну симетрію (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432862/Dvustoronnyaya_simmetriya_korallov_drevnee_radialnoy). Коралові поліпи (*Anthozoa*) - найдавніша еволюційна гілка групи Кнідарій або Жалючих (*Cnidaria*), яка, в свою чергу, є філією по відношенню до двосторонньо-симетричних тварин (*Bilateria*). Довгий час переважала думка, що всі Кнідарії є радіально-симетричними тваринами і що двостороння симетрія Білатерій – це унікальний для цієї групи похідний стан. Насправді у коралових поліпів внутрішня симетрія тіла двостороння. Це цілком може виявитися примітивним станом і для Білатерій, і для Кнідарій.

Вважається, що радіальна симетрія є примітивною, а двостороння - похідною. При цьому двостороння симетрія виникла, мабуть, в момент, коли Кишковопорожнинні, котрі мали радіальну симетрією (як медузи), перейшли до активного повзання по морському дну. Але, сьогодні встановлено, що Кнідарії (Жалічі) і Білатерії - це рівноправні нащадки предка, загального тільки для цих двох груп. Такі групи називаються сестринськими. Очевидно, що бути предками або нащадками один одного сестринські групи не можуть за визначенням. І справді, Кнідарії і Білатерії з'являються в палеонтологічному літописі приблизно одночасно - в кінці Вендського періоду Протерозойського еону. Вважати, що Кнідарії є примітивнішими за Білатерій, немає ніяких підстав, рівно так само, як немає ніяких підстав і для зворотнього.



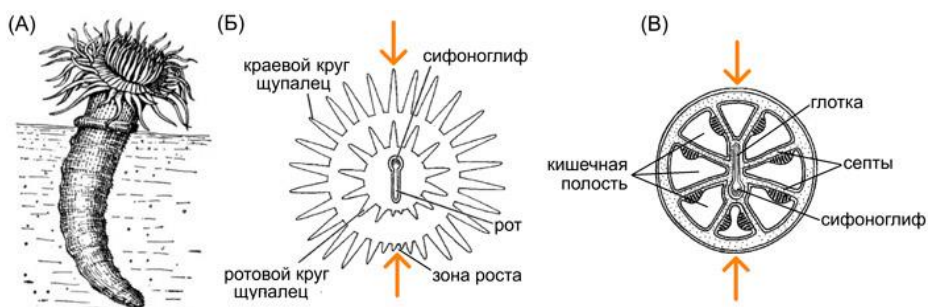
Еволюційне дерево Білатерій (*Bilateria*) і Кнідарій (*Cnidaria*) (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432862).

Але як був побудований загальний предок Білатерій і Кнідарій? Палеонтологія відповісти на це питання поки не може. Значить, справа за порівняльними дослідженнями сучасних тварин. Всі Кнідарії діляться на два еволюційних стовбура – *Anthozoa* та *Medusozoa*. Стовбур *Anthozoa* - це коралові поліпи, донні тварини, які ніколи не мають в своєму розвитку стадії медузи. Стовбур *Medusozoa* складається з тварин, у яких стадії медузи і поліпа, як правило, чергуються в одному і тому ж життєвому циклі. У деяких *Medusozoa* або стадія медузи, або стадія поліпа можуть бути відсутніми, але це - випадки вторинної втрати. Судячи з усього, «винахід» життєвої форми медузи і відповідного типу життєвого циклу був найважливішим в історії Кнідарій еволюційним нововведенням. А положення стовбура *Anthozoa* на еволюційному дереві дозволяє думати, що саме він зберіг найдавніші ознаки.

Малахов В.В. (2016) в своїй роботі звертає увагу на те, що внутрішня симетрія тіла коралових поліпів не є радіальною. Насправді їх симетрія - двостороння. Особливо добре це помітно у одиночних шестипроменевих коралів з групи Цериантарій. На думку Малахова В.В. (2016), є всі підстави вважати, що цей стан є примітивним для Кнідарій в цілому. Він пише: «Білатеральна симетрія коралів не може вважатися вторинною, такою, що розвилася під впливом способу життя, оскільки всі *Anthozoa* - сидячі тварини, що, як відомо, сприяє розвитку радіальної симетрії. Білатеральну симетрію коралів можна розглядати як первинну, успадковану від білатеральних предків *Cnidaria*, тоді як неповна радіальна симетрія, мабуть, розвинулася під впливом прикріпленого способу життя».

Біологія розвитку підтверджує, що двостороння симетрія «закарбована» в структуру організму коралових поліпів дуже глибоко. Малахов В.В. (2016) наводить список із півтора

десятка важливих регуляторних генів, активність яких чітко прив'язана або до «спинної», або до «черевної» сторони коралового поліпа (в основному це вивчали на прикладі тієї самої нематостели). Приблизно така сама ситуація була виявлена і у Білатерій, хоча взаємне розташування областей активності генів у них не завжди збігається з картинкою, яка вимальовується у коралів.



Симетрія коралових поліпів. А - одиночний шестипроменевий корал із ряду Цериантарій. Б - схема ротового кінця Цериантарій. В - схема поперечного зрізу тулуба викопного шестипроменевого корала з ряду Ругоз. Помаранчевими стрілками відзначена площина двосторонньої симетрії. Зверніть увагу на те, що у Цериантарій сифонोगлиф знаходиться на «спинній» стороні, а у ругоз на «черевній» (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432862).

Виходить, що радіальна симетрія Кнідарій - це, швидше за все, еволюційне нововведення. Таким чином, план будови медузи можна вважати спадщиною древнього еволюційного минулого не в більшій мірі, ніж план будови морської зірки або морської лілії - безсумнівних представників білатерій, що освоїли колись радіальну симетрію через специфічний спосіб життя. Двостороння симетрія була вихідною і для Білатерій, і для Кнідарій. Тоді логічно припустити, що загальний предок цих двох груп теж був двосторонньо-симетричним, а Білатерії і Корали просто успадкували його стан. Первинну радіальну симетрію, якій ніколи не передувала двостороння, можна знайти тільки в одній групі тварин, а саме у – Реброплавів.

Згідно класичній теорії гастрії - загальний предок тварин був, по-перше, пелагічним, а не донним, і, по-друге, радіально-симетричним, а не двосторонньо-симетричним. Однак, сучасні палеонтологічні дані свідчать швидше про те, що початкові етапи еволюції тварин пройшли повністю на дні. В цьому випадку - перехід до вільного плавання в товщі води був свого роду еволюційної авантюрою, майже як вихід на сушу. Не дивно, що він відбувався у кількох груп тварин незалежно і в різний час. Побічно це підтверджується тим, що серед сучасних примітивних родичів багатоклітинних тварин, які могли б зберегти деякі риси їх предків, пелагічних форм практично немає. «Винахід» життєвої форми медузи саме просунутими, а не примітивними Кнідаріями теж добре вписується в цю версію.

Однак слід підкреслити, що ні для Губок, ні для Реброплавів, ні для Пластинчастих немає ніяких серйозних свідочств того, що вони хоч колись мали двосторонню симетрію. Спосіб їх походження - напевно інший.

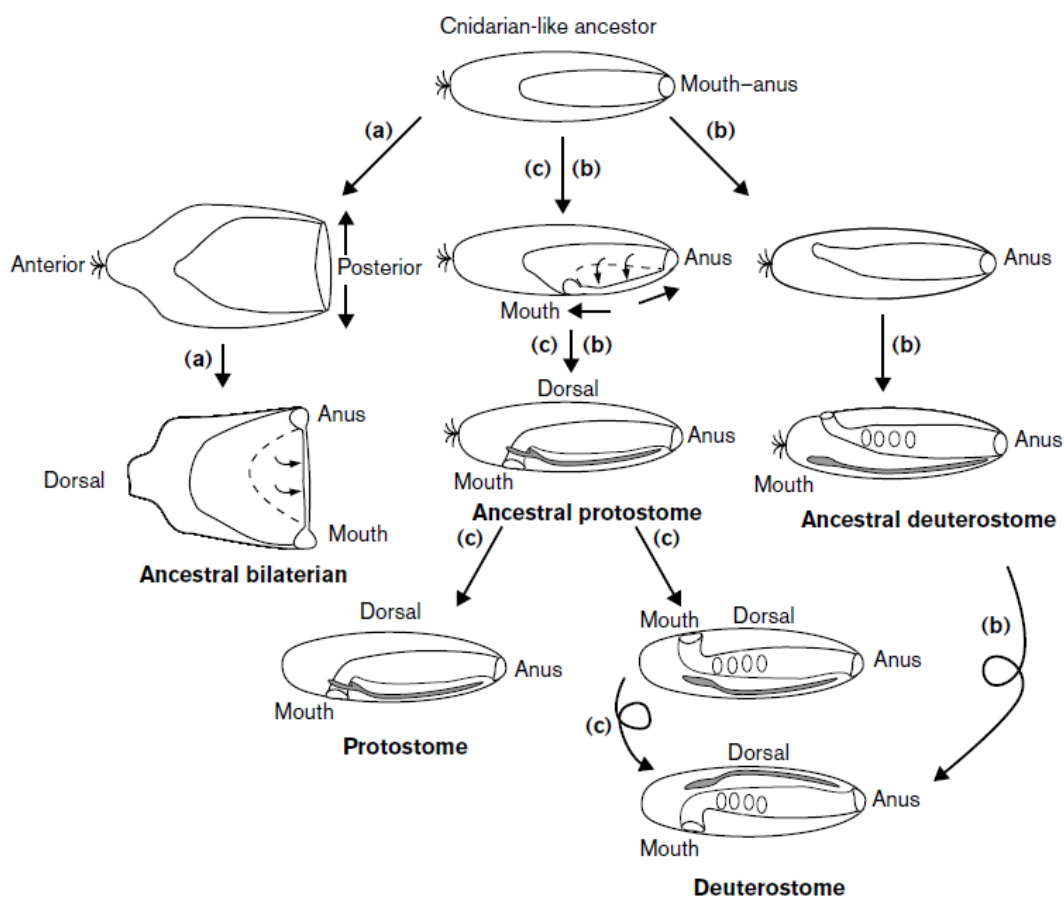
Генетичні особливості Білатерій в порівнянні з радіально-симетричними багатоклітинними тваринами

У Білатерій вперше з'явилася складно організована нервова система, різноманітні органи почуттів, складно диференційована м'язова система, наскрізний кишечник і т.н. Крім появи нових транскрипційних факторів, одним з додаткових механізмів ускладнення будови організму Білатерій, в порівнянні з небілатеральними багатоклітинними тваринами, може бути поява в їх геномі більш 30 різних регуляторних мікроРНК, що керують роботою генів, для яких була показана ткане-специфічна експресія.

Отримані Christodoulou F. з колегами (2010) результати показали, що одночасна поява у ранніх Білатерій нових тканин і нових мікроРНК не була випадковим збігом. Вважають, що мікроРНК з самого початку грали важливу роль в диференціюванні тканин у Білатерій.

Однак, їх функції виявилися більш пластичними, ніж у Нох-генів, і тому у вищих Білатерій «сфера впливу» багатьох мікроРНК стала сильно відрізнятися від вихідної (цитовано за http://www.sbio.info/article/artmolbiol/uslozhnenie_organizma_u_; Christodoulou et al., 2010).

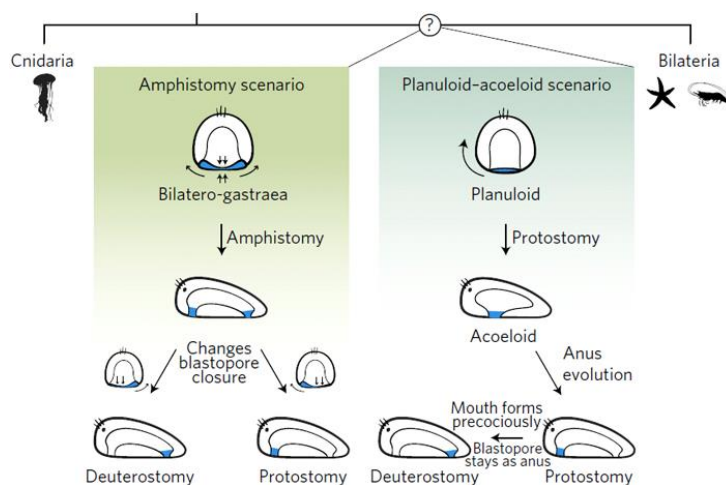
Гіпотези появи Первинноротих і Вторинноротих Білатерій



Теорії виникнення Первинноротих і Вторинноротих Білатерій від предкової групи Кнідарій. Де: а) т.зв. ентоцельна теорія, згідно якої ріт і анус з'явилися внаслідок подовження щілини первинного ротового отвору, замикання якої дало орально-аборальну вісь, розвернену на 90° ; б) гіпотеза незалежної появи Первинноротих і Вторинноротих від давніх Кнідарій; при цьому Вториннороті сформували новий ріт шляхом злиття верхівки гастральної камери зі стінкою тіла; Вториннороті тварини пройшли дорзо-вентральну інверсію тіла; первинний ріт-анус залишився анусом; Первиннороті утворились внаслідок вентральної експансії первинного роту-анусу; в) гіпотеза появи Вторинноротих від Первинноротих тварин шляхом замикання ротового отвору і відкриття нового ротового отвору на дорзальній стороні тіла; ця гіпотеза добре узгоджується з результатами даних генетики розвитку, згідно яких ротовий отвір Первинноротих тварин походить від роту-анусу Кнідарієвих предкових груп (за Holland, 2000).

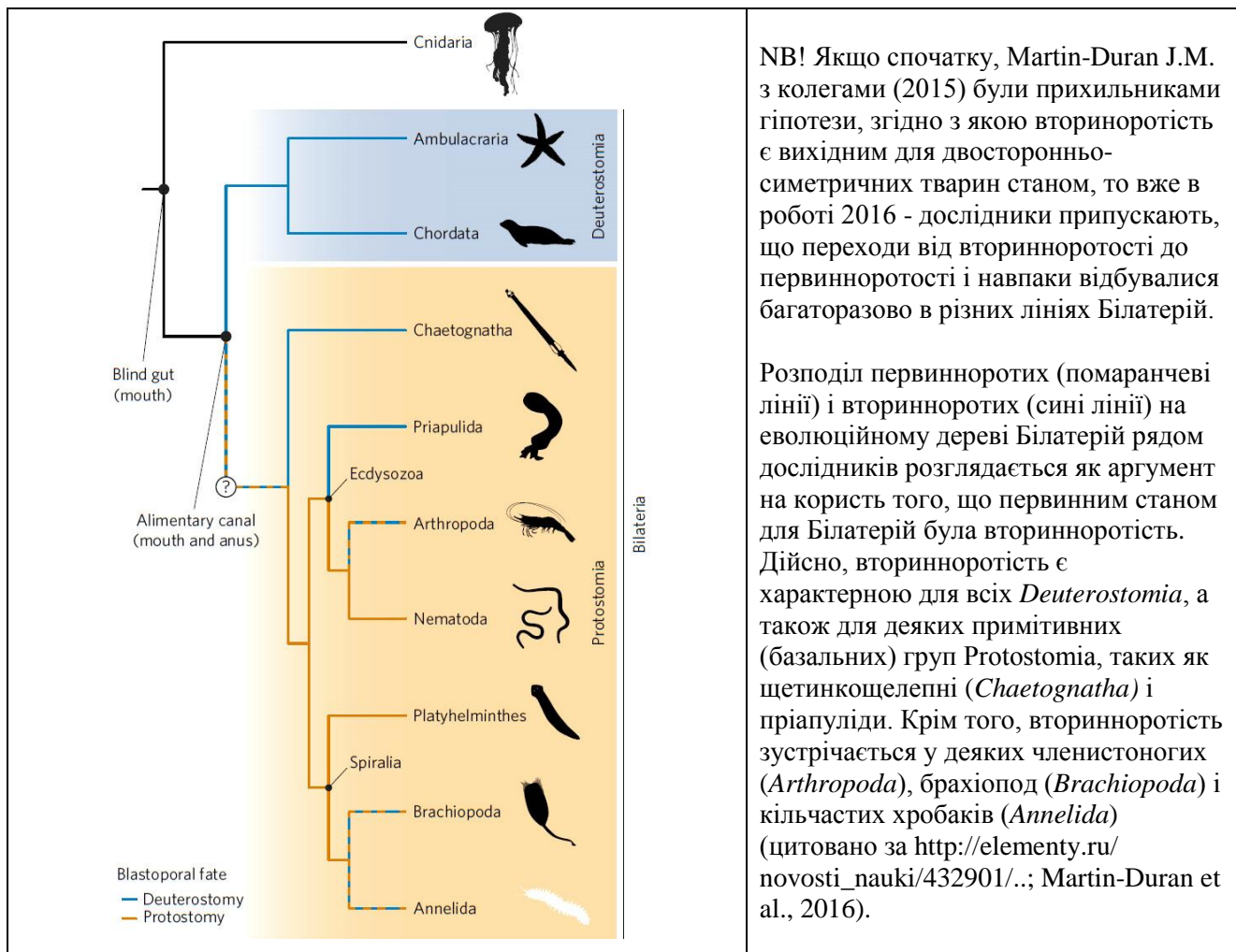
Походження первинно- та вторинноротості у тварин (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432901/Embrionalnoe_razvitiye_brakhiopod_prolivaet_svet_na_prirodu_per_vichno_i_vtorichnorotosti). Двосторонньо-симетричні тварини (Білатерії) незабаром після своєї появи розділилися на два еволюційних стовбура - *Protostomia* (Первиннороті) і *Deuterostomia* (Вториннороті). Їх основною відмінною ознакою вважається спосіб формування рота: у Первинноротих рот розвивається з бластопора (ембріонального рота - отвору первинної кишки на стадії гастрული), а у Вторинноротих рот не пов'язаний з бластопором. Справа ускладнюється тим, що в дійсності вторинноротість є характерною не тільки для *Deuterostomia*, але і для ряду представників *Protostomia*. Вивчення ембріонального розвитку двох видів брахіопод з різними способами закладки рота дозволило Martin-Duran J.M. з колегами (2016) частково розшифрувати молекулярно-генетичні основи первинно- і вторинноротості. Виявилось, що доля бластопора пов'язана з роботою еволюційно

консервативних генів - регуляторів розвитку, що беруть участь в розмітці ембріональних тканин уздовж передньо-задньої осі. Martin-Duran J.M. з колегами (2016) припускають, що зв'язок рота з бластопором або його відсутність - лише побічний ефект малюнка експресії генів - регуляторів розвитку. Переходи від одного способу розвитку рота до іншого могли відбуватися багато разів, і в цілому, автори роботи вважають, що цей показник не так вже й багато говорить про еволюційну історію досліджуваних організмів.



Два можливих сценарії походження Білатерій (а також первинно- і вторинноротих тварин) в рамках загальної ідеї про те, що первинноротість є вихідним, а вторинноротість - похідним станом Білатерій. «Сценарій амфістомії» (зліва) передбачає, що у предка Білатерій був щільовидий бластопор, який замикався посередині, залишаючи два отвори на кінцях. Передній отвір ставав ротом, а задній - анусом. Такий спосіб розвитку називають амфістомією. Необхідно пояснити, що, хоча на цьому малюнку амфістомія (Amphistomy) начебто протиставляється первинноротості (Protostomy), насправді амфістомію зазвичай розглядають як один з варіантів первинноротості: адже при амфістомії рот розвивається з бластопора. Амфістомія зустрічається у деяких *Protostomia*, але не характерна для *Deuterostomia*. «Планулоїдно-ацелоїдний сценарій» (праворуч) передбачає, що у перших Білатерій ануса не було (як у сучасних плоских хробаків і ксенацеломорф), а рот, що за сумісництвом служив також і анусом, формувався з бластопора. Коли кишечник став наскрізним, анус став формуватися незалежно від бластопора, а бластопор мав зміщуватися далеко вперед, щоб рот, який з нього утворюється, опинявся на передньому кінці тіла. Перехід до вторинноротості в цьому сценарії міг бути наслідком спрощення (раціоналізації) онтогенезу, що сприяло більш ранньому формуванню рота, оскільки при вторинноротості не потрібно нікуди переміщати бластопор, а рот і анус відразу формуються там, де треба (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432901/Embrionalnoe_razvitie_brakhiopod_prolivaet_svet_na_prirodu_per_vichno_i_vtorichnorotosti; Martin-Duran et al., 2016).

Зокрема, автори дослідження вважають, що первинно- або вторинноротість, можливо, є лише побічним наслідком більш фундаментальної ознаки, а саме патерну експресії генів - регуляторів розвитку, в першу чергу передніх і задніх екто- і мезодермальних маркерів. Рот в будь-якому випадку розвивається там, де експресуються передні гени. Якщо бластопор - ембріональний рот - виявляється в потрібний час в потрібному місці, його можна «кооптувати», тобто використовувати для побудови справжнього (дефинитивного) рота. Це буде первинноротість. А якщо бластопора під рукою немає, то рот все одно сформується, де належить, але вже без участі бластопора. Це буде вторинноротість. Така «кооптація», як і відмова від неї, могли відбуватися багато разів. Чи потрапить бластопор в ту частину ембріона, де повинен сформуватися рот, залежить від того, де проходять межі областей експресії передніх і задніх генів на вентральній стороні ембріона. Якщо вони зрушені до заднього кінця тіла, бластопор виявляється між ними (первинноротість), якщо ж вони проходять ближче до переднього кінця, то бластопор буде з усіх боків оточений областю експресії задніх генів (вторинноротість).



На думку Іванової-Казас О.М. (2015), спосіб розвитку, досягнутий вторинноротими і пріапулідами, чисто технологічно є найбільш раціональним, таким - що передбачає мінімум зсувів і трансформацій. Як уже сказано, при цьому способі рот і анус відразу закладаються «де треба». Перехід від такого стану до «первинноротості» здається невиправданим ускладненням, так що важко уявити тиск природного відбору, під яким він міг би відбутися. А ось зворотний перехід, що рятує зародок від необхідності переміщати або витягати бластопор, виглядає як раз вигідним, і не виключено, що він відбувався неодноразово. У світлі цих даних еволюційний перехід від первинноротості до вторинноротості дійсно виглядає більш простим і ймовірним (раціоналізація розвитку, пов'язана з втратою певних елементів регуляції, а не з придбанням нових), тоді як перехід в зворотному напрямку (від вторинно- до первинноротості) представляється малоімовірним і, мабуть, не потрібним ускладненням. У такому випадку логічно припустити, що вихідним для Білатерій способом розвитку була все-таки первинноротість, яка потім неодноразово заміщала вторинноротістю в різних еволюційних лініях, в тому числі у останнього спільного предка *Deuterostomia* (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432901/Embrionalnoe_razvitiye_brakhiopod_prolivaet_svet_na_prirodu_pervichno_i_vtorichnorotosti; Martin-Duran et al., 2016).

Генетичні особливості Вторинноротих, які відрізняють їх від інших Білатерій (цитовано за <http://genetiku.ru/news/item/f00/s03/n0000350/index.shtml>)

Порівняння геномів Напівхордових, Голкошкірих і Хордових, проведене Simakov O. з колегами (2015), дозволило виявити унікальні генетичні особливості останнього загального предка Вторинноротих, що відрізняють його від Первинноротих Білатерій.

Однією з таких особливостей є маленький кластер з чотирьох регуляторних генів: *pkx2.1*, *pkx2.2*, *rax1/9*, *foxA*. Всі чотири гени якого кодують білки - регулятори транскрипції, які в ході ембріонального розвитку експресуються в епітелії глотки і зябрових щілинах, що

формується. У всіх Вторинноротих ці чотири гени розташовані поруч один з одним і в одному і тому ж порядку, що пов'язано, швидше за все, з їх спільною регуляцією. У Первинноротих Білатерій ці гени теж є, але вони розкидані по геному і не утворюють єдиного кластера.

Simakov O. з колегами (2015) показали, що у всіх Вторинноротих гени цього кластера експресуються в ентодермі глотки і навколо зябрових пір, що формується, причому для кожного гена характерний особливий патерн експресії. Мабуть, цей генний кластер вже у перших Вторинноротих брав участь в регуляції розвитку глоткового апарату з зябровими щілинами - унікальної особливої риси Вторинноротих тварин. Голкошкірі втратили зяброві щілини, але кластер у них все одно зберігся, вірогідно, через систему спільної регуляції цих генів, яка сформувалася ще у предкової групи.

У перших Вторинноротих з'явилося чимало нових ферментів, деякі з яких (не менше дванадцяти) з великою ймовірністю були отримані предками Вторинноротих шляхом горизонтального переносу від морських бактерій. У інших тварин схожих ферментів немає, а у бактерій вони поширені.

Однією зі специфічних особливостей перших Вторинноротих є значне збільшення спектра ферментів, які беруть участь у метаболізмі нейрамінової кислоти. Ця речовина у Вторинноротих (і тільки у них) широко використовується при синтезі специфічних глікопротеїнів і муцинів - компонентів слизу, що виділяється війковим епітелієм. Крім того, у перших Вторинноротих збільшилась кількість генів, які кодують білкові компоненти глікопротеїнів. Ці дані недвозначно вказують на спосіб життя і деякі риси будови загального предка Вторинноротих. Очевидно, у нього вже були особливі отвори, що з'єднують порожнину глотки з зовнішнім середовищем: зяброві пори. Він був фільтратором і харчувався бактеріями і органічною суспензією, яка потрапляла в глотку з водою через рот і осаджувалась на слизовому епітелії, а вода виходила назовні через зяброві пори. Саме так і сьогодні живуть примітивні Вториннороти (Кишководишні, ланцетники, личинки міног), і такий же спосіб харчування передбачається для найдавніших викопних Вторинноротих, таких як юннанозої і пікаї. Цей висновок збігається з класичними уявленнями про еволюцію Вторинноротих.

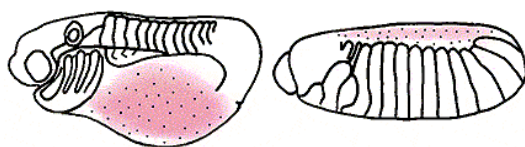
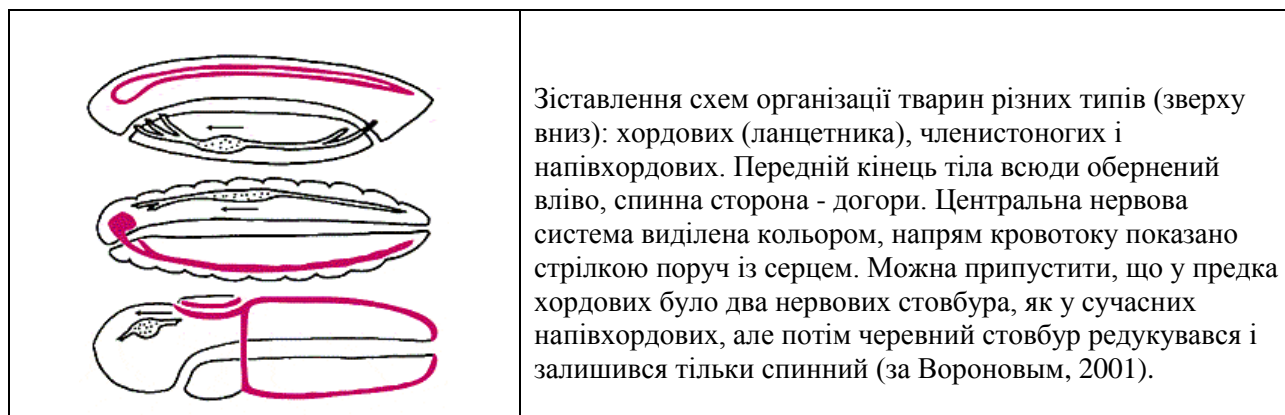
Ще одним еволюційним нововведенням, характерним для Вторинноротих, було значне ускладнення сигнального шляху TGF β (TGF-beta signaling pathway). Цей сигнальний шлях грає найважливішу роль в регуляції розвитку тварин. У загального предка Вторинноротих з'явився (в тому числі шляхом генних дуплікацій) цілий ряд нових компонентів цього сигнального каскаду (Lefty, Univin/Vg1/GDF1, TGF β 2 і інші), а деякі старі компоненти сильно змінилися. Ці нововведення напевно пов'язані з еволюційними змінами онтогенезу найдавніших Вторинноротих і їх нащадків. Наприклад, гени Lefty і Univin беруть участь в гастрюляції і формуванні зародкових листків у Хребетних, в формуванні вісей тіла і право-лівої асиметрії розташування внутрішніх органів у більшості Вторинноротих (цитовано за <http://genetiku.ru/news/item/f00/s03/n0000350/index.shtml>; за Simakov et al., 2015).

Поява Хордових тварин

Хордові – це клада Вторинноротих Білатерій. Хордові з'явилися не пізніше Кембрійського періоду (усі скам'янілі рештки хордових датуються Кембрієм).

Хордові - це перевернуті безхребетні. Воронов Д.А. Стара гіпотеза «перевернутості» хордових підтверджується (цитовано за <http://gigabaza.ru/doc/25409.html>). У 1822 р французький зоолог Етьєн Жоффруа Сент-Ілер (1772-1844) опублікував статтю, в якій стверджував, що хребетні і членистоногі тварини, при всіх відмінностях між ними, влаштовані за одним планом. Однак у хребетних центральна нервова система розташована на спинній стороні, серце - на черевній, а у членистоногих навпаки. Серед інших анатомічних ознак, що підтверджують "перевернутість" хордових, відзначимо лише розташування печінки: над середньою кишкою у безхребетних і під - у хордових.

Крім того, гіпотеза "перевернутості" хордових підтверджується в результаті порівняння багатих жовтком зародків наземних членистоногих і таких хребетних, як риби, земноводні, рептилії і птахи. У членистоногих жовток завжди розташовується на спинній стороні зародка, а у хребетних - завжди на черевній.



Розташування жовтка (показано кольором) у зародків жаби (вгорі) і дрозофіли. Передній кінець тіла обернений вліво, спинна сторона - вгору (за Вороновим, 2001).

Механізм формування вісей симетрії тіла у Білатерій

Хоча конкретні механізми можуть істотно відрізнятися один від одного, загальний принцип формування двосторонньої симетрії в процесі онтогенезу у різних *Bilateria* не зазнав принципових змін з часу життя їх останнього спільного предка, тобто на протязі вже близько 700 млн. років. Як і всі процеси диференціювання клітин, він відбувається за рахунок експресії гомеозисних генів, в результаті якої в організмі, що росте, виникає певний градієнт концентрації гомеозисних білків, що грають роль морфогенів.

*NB! Гомеозисні гени – це гени, які визначають процеси роста і диференціювання в організмі.

Залежно від концентрації білків-морфогенів в клітинах відбувається «включення» або «вимикання» певних генів (набір генів однаковий у всіх клітинах організму, крім статевих, проте далеко не всі гени «включені» в даний момент, що і створює можливість для існування в рамках одного організму різних типів клітин), що «запускає» ту чи іншу «програму» розвитку тварин і, відповідно, формування тих чи інших структур. Різниця в концентрації білків-морфогенів обумовлює формування переднього і заднього кінців, правої і лівої, дорсальної і вентральної сторін тіла, а у артропод - ще й поділ його на сегменти.

Система гомеозисних генів і відповідних їм білків у *Bilateria* виключно консервативна. Незважаючи на те, що загальний предок птахів і комах жив приблизно 670 млн.р.т. (Ayala & Rzhetskydagger, 1998), гомеозисні гени курки схожі з аналогічними генами мухи-дрозофіли до такої міри, що є функціонально взаємозамінними: розвиток ембріона мухи з відповідними гомеозисними генами курки, вбудованими методами генної інженерії, відбувається нормально (Lutz et al., 1996) (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Bilateria>).

Формування передньо-задньої вісі тіла у Білатерій

Wnt-сигнальний шлях в морфогенезі *Metazoa*. WNT/Beta-catenin сигнальний шлях широко використовується *Metazoa* у встановленні передньо-задньої вісі тіла. Wnt-сигнальний шлях змінює концентрацію клітинного β -катеніну і таким чином, в кінцевому

рахунку, контролює програми генної експресії, пов'язані з визначенням долі клітини і морфогенезом організму (Van Amerongen & Nusse, 2009). У Губок, Реброплавів і Кнідарій Wnt-сигнальний шлях задіяний у встановленні передньо-задньої вісі тіла, тоді як у Білатерій - Wnt-сигнальний шлях приймає участь як у формуванні передньо-задньої вісі, так і в формуванні дорзо-вентральної вісі тіла.

При цьому слід відзначити, що у базових Хордових тварин Wnt/beta-catenin сигнальний шлях контролює тільки встановлення передньо-задньої вісі тіла (висока концентрація Wnt відповідає задньому кінцю тіла, а низька концентрація Wnt - передньому кінцю тіла); тоді як положення закладки органів уздовж передньо-задньої вісі тіла - визначає ретиноєва кислота (через активування певних Нох-генів), але ретиноєва кислота - не встановлює саму орієнтацію передньо-задньої вісі тіла (за Onai et al., 2009).

*NB! У Губок і Реброплавів відсутні відомі антагоністи Wnt-сигнального шляху. Можливо, їх функції у Губок і Реброплавів виконують інші протеїни.

Слід підкреслити, що TGF- β , Wnt і Hedgehog сигнальні шляхи у багатоклітинних тварин з'явилися після відділення *Metazoa* від одноклітинних предкових груп хоанофлагелат (за Degnan et al., 2009).

Система ретиноєва кислота/Нох-гени забезпечує формування передньо-задньої вісі тіла у Білатерій. В ході ембріогенезу хребетних тварин ретиноєва кислота (метаболіт вітаміну А), стимулює розвиток хвостового кінця організму (the posterior end). Ретиноєва кислота зв'язується зі своїми рецепторами, які є транскрипційними факторами, що регулюють експресію Нох-генів. Подальша експресія різних Нох-генів забезпечує формування різних відділів тваринного організму уздовж передньо-задньої вісі тіла.

У Линяючих (*Ecdysozoa*) виявлено близько десяти гомеозисних Нох-генів. Хребетні тварини мають чотири набори паралогів цих десяти генів Ноха, Нохb, Нохc і Нохd. Ці кластери паралогів утворилися в результаті двох дуплікацій геномів Хребетних (*Vertebrata*). Обидві дуплікації мали місце після того, як від загального стовбура з хребетними тваринами відділилися предки ланцетників і покривників, і до того, як розділилися еволюційні лінії ссавців і хрящових риб. Найімовірніше, перша дуплікація відбулась незадовго до поділу ліній Безщелепних і Щелепноротих, а друга - незабаром після цього. Для доказу гомології Нох-генів безхребетних і хребетних тварин, дослідники показали, що ген НохВ4 людини може виконувати функцію гомологічного Dfd гена мухи дрозофіли: вбудовування гена НохВ4 людини в геном мухи, мутантної за геном Dfd, призводить до розвитку нормального ембріона.

Походження ProtoНох-кластеру генів – регуляторів морфогенезу у багатоклітинних тварин. У загального предка більшості сучасних тварин був єдиний невеликий генний кластер, «предковий» і для Нох-генів, і для ParaНох-генів. Цей древній кластер називають ProtoНох-кластером. В певний момент ProtoНох-кластер подвоївся разом з частиною хромосоми, в якій він перебував. Така генетична подія називається тандемною дуплікацією. Так виникли два споріднених кластера, еволюція яких в подальшому пішла по-різному. Один з них став Нох-кластером, а інший ParaНох-кластером. Порівняння послідовностей показує, що генні родини Нох і ParaНох ближче споріднені одна одній, ніж будь-яка з них - родині НК. При цьому все вказує на те, що НК-гени - найдавніші. Навіть у Губок їх кілька. Вважають, що родина НК виникла першою. А потім один з предкових НК-генів став першим геном ProtoНох, від якого в результаті серії дуплікацій з'явилися гени Нох і ParaНох.

Молекулярні дослідження показали, що НК-гени є у всіх багатоклітинних тварин; ParaНох-гени є у Губок, Пластинчастих, Кнідарій і Білатерій (але – вони відсутні у Реброплавів); Нох-гени виявлені тільки у Кнідарій і Білатерій.

*NB! Вважають, що предок Губок був більш складно побудованим організмом, ніж його сучасні нащадки, які в ході еволюційного спрощення будови тіла могли втратити ключові гени морфогенезу (зокрема, показано, що предковий для Губок організм мав і Нох-гени, які були надалі втрачені).

Аналіз генома найпростіших воротничкових джгутиконосців - хоанофлагелят - показав відсутність у них гомеобоксних генів групи ANTP (NK, ParaNoh, Noh). Це свідчить про те, що означені гени морфогенезу багатоклітинних тварин вперше з'явилися саме у *Metazoa*. При цьому слід відзначити, що для гомеобоксних генів ANTP класу був показаний їх давній зв'язок з т.зв. еукаріотичним non-TALE гомеобоксним геном одноклітинних еукаріот (т.т., транскрипційні фактори ANTP класу *Metazoa* - це ноу-хау *Metazoa*, але з використанням древнього non-TALE гомеобоксу) (Larroux et al., 2008). Отже, хоча ANTP клас гомеобоксних генів - це виняткове придбання *Metazoa*, однак, деякі структурні елементи цих транскрипційних факторів з'явилися ще до поділу хоанофлагелят і *Metazoa* (за Degnan et al., 2009).

Формування дорзо-вентральної вісі тіла у Білатерій

Морфогени, які контролюють формування дорзо-вентральної вісі тіла Білатерій.

До білків-морфогенів, які забезпечують формування дорзо-вентральної вісі тіла Білатерій, відносяться: у хребетних тварин - білки Bone morphogenic protein-4 (BMP-4) і Chordin (Chd), у безхребетних тварин - білки Decapentaplegic (Dpp) і Short gastrulation (SOG).

Зокрема, проведені дослідження показали, що білки-морфогени TGF- β /BMP-4/Chd - забезпечують формування дорзо-вентральної вісі тіла у хребетних тварин. При цьому сигнальний шлях запускається зв'язуванням трансформуючого ростового фактора бета (Transforming growth factor beta, TGF- β) зі своїми рецепторами другого типу. Це призводить до активації TGF- β рецепторів першого типу, які при цьому трансфосфорилуються і активують Smad-білки, які є транскрипційними факторами, що регулюють транскрипцію генів.

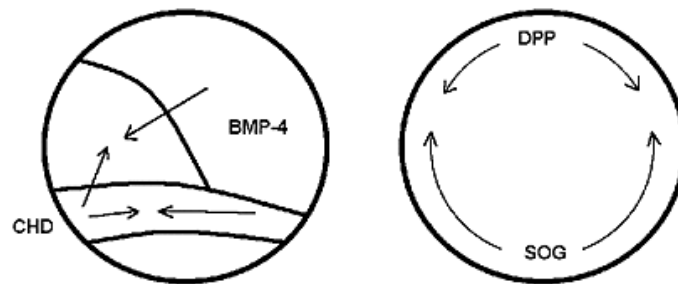
Формування дорзо-вентральної вісі тіла у безхребетних тварин забезпечують білки-морфогени Dpp/SOG. При цьому білки Dpp безхребетних тварин і білки BMP-4 хребетних тварин - є гомологами і відносяться до суперроду TGF- β ; і білки SOG безхребетних тварин та білки Chd хребетних тварин - також є гомологами.

Молекулярно-біологічні докази гіпотези «перевернутості» Хордових (*Chordata*) на прикладі формування дорзо-вентральної вісі симетрії їх тіла (цитовано за статтею Воронов Д.А. Стара гіпотеза «перевернутості» хордових підтверджується, <http://gigabaza.ru/doc/25409.html>). В останні роки переконливі докази гіпотези "перевернутості" хордових були отримані молекулярними біологами (Arendt & Nubler-Jung, 1994; Robertis & Sasai, 1996; Ferguson, 1996). У зародків хребетних тварин (жаби і риби) на стадії гастрული на спинній стороні синтезується білок CHD (chordin), а на черевній - білок BMP-4 (bone morphogenetic protein-4). У зародків комах (дрозофіли) на стадії гастрული на спинній стороні синтезується білок DPP (decapentaplegic), а на черевній - білок SOG (short gastrulation).

Формування структур і органів спинної і черевної сторін тіла у хребетних тварин і комах визначається співвідношенням концентрацій згаданих білків. Так, у зародка жаби в нормі білок CHD синтезується на спинній стороні, але якщо в досліді підвищити його концентрацію на черевній стороні за допомогою ін'єкції матричної РНК, необхідної для його синтезу, то на цьому місці в подальшому розвинуться структури спинної сторони. Навпаки, штучне підвищення концентрації білка BMP-4 на спинній стороні зародка викликає розвиток там структур черевної сторони. Аналогічні результати були отримані і на дрозоділі: формування структур спинної сторони пов'язано з підвищеною концентрацією білка DPP, а черевної - SOG.

З'ясувалося також, що в білках CHD і SOG виявилися однаковими 28% амінокислотних послідовностей, а з 100 амінокислот С-кінцевих частин молекул білків BMP-4 і DPP, відповідальних за їх функціонування, збігаються 76%. Навіть 28%-а гомологія порівнюваних білків свідчить про їх безсумнівне загальне походження від одного і того ж білкового предка. Таким чином, "спинний" білок CHD хребетних є гомологічним "черевному" білку SOG дрозоділі, а "черевний" білок BMP-4 хребетних є гомологічним

"спинному" білку DPP дрозоділі. Виявлений факт гомології означених білків – це вагоме підтвердження гіпотези "перевернутості" хордових.



Дифузія білків (напрямок показано стрілками), які визначають на початку гастрюляції формування спинної і черевної сторін у зародків хребетних і комах: жаби (зліва) і дрозоділі. У зародка жаби спинна сторона визначається підвищеною концентрацією білка CHD в області так званого організатора (спинної губи бластопора), а черевна - BMP-4 на протилежній організатору стороні зародка. У зародка дрозоділі спинна сторона визначається підвищеною концентрацією білка DPP і черевна - SOG. Оскільки в парах CHD/SOG і BMP-4/DPP білки гомологічні, можна зробити висновок, що спинна сторона жаби відповідає черевній стороні дрозоділі і, навпаки, черевна сторона жаби відповідає спинній стороні дрозоділі. Ці гомології підтверджують гіпотезу "перевернутості" хордових (за Вороновим, 2001).

Надзвичайною є еволюційна консервативність функції розглянутих білків, яка проявляється в тому, що білки жаби CHD і BMP-4 функціонально активні в зародку дрозоділі, а білки дрозоділі SOG та DPP - в зародку жаби. Експериментально показано, що "черевний" білок жаби BMP-4 викликає у зародка дрозоділі формування структур спинної сторони, а "спинний" білок жаби CHD призводить до формування зародком дрозоділі структур черевної сторони. Навпаки, білки дрозоділі - "черевної" сторони SOG і "спинної" сторони DPP - відповідно викликають формування зародком жаби структур спинної і черевної сторін. Згідно з сучасними оцінками, з моменту розходження еволюційних ліній, що ведуть до комах і хордових, пройшло понад півмільярда років! Така консервативність білків робить гіпотезу "перевернутості" хордових ще більш правдоподібною.

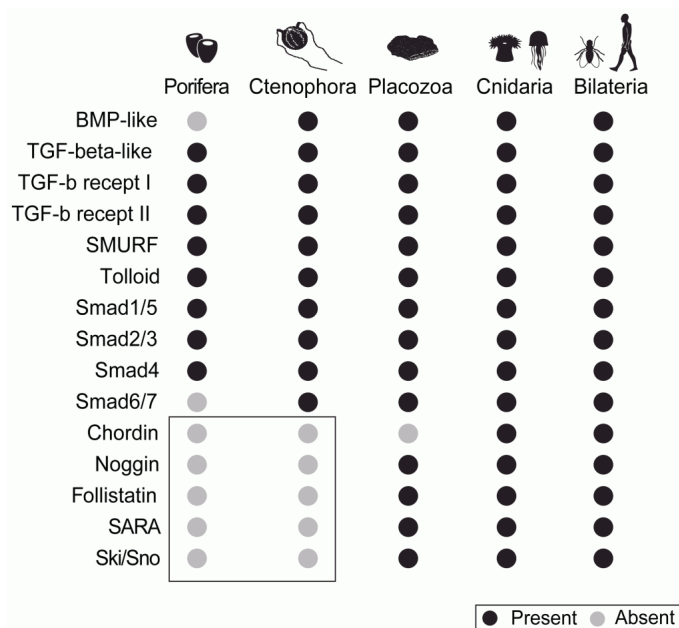
Існують і інші, додаткові свідчення на користь означеної гіпотези, отримані в результаті зіставлення деяких генів (Robertis & Sasai, 1996). Так, розвиток поздовжнього нервового стовбура пов'язаний з активністю вздовж його середньої лінії гомологічного для різних тварин (комах, хребетних, круглих хробаків) гена *netrin*: відповідно до положення нервової системи цей ген активний на черевній стороні у комах і на спинній - у хребетних. Таким чином, черевний нервовий стовбур безхребетних є гомологічним спинному стовбуру хребетних. Крім того, розвиток серця у дрозоділі визначається синтезом білків TINMAN і DMEF2, а у хребетних - гомологічних їм білків. Отже, розташоване на спинній стороні серце комах і на черевній стороні серце хребетних також виявляються гомологічними.

Отже, завдяки сучасним даними молекулярної біології, порівняльної анатомії та ембріології підтвердилася гіпотеза "перевернутості" хордових, висунута Жоффруа Сент-Ілером ще на початку минулого століття (цитовано за Вороновим, 2001).

*NB! Проведені дослідження показали, що серед Вторинноротих тварин «перевернутість» плану будови тіла не характерна лише для лінії Напівхордових.

Слід відзначити, що майже всі гени TGF- β сигнального шляху є специфічними для Metazoa. Поява TGF- β сигнального шляху є однією з ключових інновацій *Metazoa*. В геномі одноклітинних хоанофлагелят *Monosiga* був знайдений тільки Smad-like MH2 домен (тобто, з усіх компонентів TGF- β сигнального шляху - тільки транскрипційний фактор Smad має домен, отриманий від одноклітинного предка). *NB! Цікаво відзначити, що у Реброплавів відсутні антагоністи TGF- β сигнального шляху. Мабуть, в системі давньої

регуляції TGF- β сигнального шляху функції білків родин Chordin, Noggin і CAN виконували інші протеїни.



Наявність компонентів TGF- β сигнальної системи у різних груп організмів: у Губок (*Porifera*), Реброплавів (*Ctenophora*), Пластинчастих (*Placozoa*), Кнідарій (*Cnidaria*) і Білатерій (*Bilateria*). Де: ● чорним колом зазначено присутність, а сірим колом - відсутність кожного з компонентів TGF- β сигнальної системи у відповідній групі організмів (за Pang et al., 2011).

Відомо, що TGF- β сигнальний шлях у Білатерій - це сигнальний шлях встановлення другої вісі тіла. Однак, компоненти TGF- β сигнального шляху були також виявлені у радіально симетричних Губок, Реброплавів, Кнідарій. Так, у Губок уздовж основної вісі тіла личинки була виявлена експресія генів TGF- β сигнального шляху, що, разом з експресією генів WNT, може свідчити про залученість даних сигнальних шляхів у встановлення радіальної симетрії тіла. З іншого боку, у личинки Губки, що активно плаває, а також у Реброплавів, які активно рухаються, може формуватися друга т.зв. директивна вісь тіла - гомологічна дорзо-вентральній вісі Білатерій (як у представників Кнідарій, які перейшли від сидячого до активного способу життя).

NB! Згідно інших даних – директивна вісь тіла Кнідарій не є гомологічною дорзо-вентральній вісі тілі Білатерій.

Механізми формування директивної вісі тіла у Кнідарій і дорзо-вентральної вісі тіла у Білатерій. Подібно Білатеріям, деякі Кнідарії (зокрема, клас *Anthozoa* або Коралові поліпи) мають другу вісь тіла. Так, у морської актинії Нематостели (Кнідарії), яка від сидячого способу життя перейшла до риючого способу життя, була виявлена вісь, перпендикулярна орально-аборальній вісі тіла, т.зв. директивна вісь. При цьому дослідження показали, що формування даної вісі тіла (як і дорзо-вентральної вісі у білатеральних тварин) забезпечується асиметричною експресією білків BMP і їх антагоністів, що дозволило дослідникам припустити загальне еволюційне походження директивної вісі тіла у Кнідарій і дорзо-вентральної вісі тіла у Білатерій.

Зокрема, було показано, що різні білки BMP-сигнальної системи і їх антагоністи, які експресуються на протилежному боці личинки Нематостели, забезпечують встановлення градієнта ядерних білків pSMAD1/5 уздовж директивної вісі тіла актинії Нематостели. Таким чином, отримані дані свідчать про загальне еволюційне походження директивної і дорзо-вентральної вісей тіла багатоклітинних тварин, і, відповідно, про втрату двосторонньої симетрії тіла у медузоїдних Кнідарій, таких як гідроїди та медузи.

Однак, подальші дослідження показали, що між Білатеріями і Кнідаріями класу *Anthozoa* існують важливі відмінності в роботі BMP-сигнального шляху: 1) консервативні молекули BMP-сигнального шляху займають різні позиції в сигнальній мережі і має місце

позитивний, на протигагу негативному, зворотний зв'язок для синтезу білків BMP4/BMP5-8 в процесі їх власної експресії;

*Зокрема, однією з явних відмінностей в організації BMP-сигнального шляху в процесі встановлення вторинної вісі тіла у різних організмів є відносно розташування доменів експресії генів *bmp4* і *chordin*. Якщо у Білатерій гени *bmp4* і *chordin*, як правило, експресуються на протилежних кінцях дорзо-вентральної вісі тіла, то у актинії Нематостели (тип Кнідарії) і у морських їжаків (тип Голкошкірі) - ці гени ко-експресуються на одній стороні тіла, що викликає питання про давність розташування доменів експресії генів *bmp4* і *chordin* у Білатерій. Дослідження, проведені Genikhovich G. з колегами (2015), показали, що критичною для формування другої вісі тіла є тільки просторова локалізація експресії гена *chordin*, тоді як локалізація місця експресії гена *bmp4* може варіювати. В цілому, було встановлено, що у актинії Нематостели експресія білків Dpp/BMP5-8 і Chd (хордіна), які необхідні для створення BMP-сигнального градієнта, суворо просторово локалізована. Тоді як експресія білків GDF5 і Grm, які є модуляторами BMP-сигнального шляху, може значно варіювати.

2) участь *Gdf5* і *Gremlin* гомологів в специфікації вихідного аксиса хоча і не є унікальною, але - дуже рідко зустрічається у Білатерій; 3) замість позиціонування центральної нервової системи - у актинії Нематостели градієнт сигнальних білків BMP використовується для специфікації і позиціонування мезентерієв і для регуляції експресії *Hox* і *Gbx* генів в ендодермі. Виявлений зв'язок між раннім градієнтом білків BMP і експресією *Hox*-генів є рідкісним для Білатерій, у яких *Hox*-гени є базовими для встановлення осі голова-хвіст (anterior-posterior axis), але - не для встановлення дорзо-вентральної вісі тіла.

Таким чином, встановлені відмінності в роботі BMP-сигнального шляху між Білатеріями і Кнідаріями роблять проблематичним припущення про гомологію між механізмами встановлення директивної вісі тіла у Кнідарій і дорзо-вентральної вісі тіла у Білатерій (за Genikhovich et al., 2015).

*NB! Цілком можливо, що перехід деяких Кишквопорожнинних класу Коралові поліпи до активного способу життя ініціював кооптацію наявних генів морфогенезу для формування директивної вісі тіла, незалежно від появи механізму формування дорзо-вентральної вісі тіла у предків Білатерій.

В цілому, Genikhovich G. з колегами (2015), з'ясували логіку встановлення BMP сигнального шляху під час формування другої вісі тіла у морських актиній Нематостел і показали несподіваний зв'язок між сигнальним шляхом BMP і експресією *Hox*-генів. Крім того, математичне моделювання виявило, що просторове обмеження експресії гена *chordin*, також як і продукування корових компонентів даної сигнальної системи, є фактором, критичним для функціонування BMP-сигнальної системи у багатоклітинних тварин групи Еуметазої (*Eumetazoa*). Оскільки в ході еволюції селективному тиску піддавалося генерування жорсткого сигнального градієнта, то різноманітність місцеположення різних компонентів мережі обмежувалося біохімічними властивостями корових компонентів даної сигнальної системи. Автори дослідження прийшли до висновку, що є кілька ключових обмежень в функціонуванні BMP-сигнального шляху і що завдяки суворому селективному тиску ці критичні параметри функціонування системи збереглися незмінними протягом багатьох мільйонів років після поділу даних груп. Тоді як менш жорстко-обмежені модулятори BMP-сигнального шляху додавалися і видалялися в ході його еволюції, що в підсумку призвело до генерування різних BMP-сигнальних мереж, виявлених у різних організмів (за Genikhovich et al., 2015).

Право-ліва симетрія тіла у Білатерій

Право-ліва (білатеральна, двостороння) симетрія – це симетрія дзеркального відображення, при якій об'єкт має одну площину симетрії, щодо якої дві його половини дзеркально симетричні.

*NB! У всіх Білатерій - право-ліва симетрія тіла порушується при формуванні внутрішніх органів (говорять про т.зв. вісцеральну право-ліву асиметрію). Ця асиметрія розташування внутрішніх органів - важлива для нормального функціонування організму білатеральних тварин. Встановлення такої асиметрії контролюється сигнальними білками Nodal і транскрипційним фактором Pitx, які експресуються з правого боку Спіральних (*Spiralia*) білатерій і з лівого боку у лінії, що веде до Хордових (оскільки Хордові - це «перевернуті» безхребетні тварини).

Однак, у Линяючих (*Ecdysozoa*) багатоклітинних тварин - ліво-права асиметрія розташування внутрішніх органів не контролюється білками Nodal (за Grande & Patel, 2009). Яка молекула-регулятор виконує цю функцію у Линяючих тварин - на сьогоднішній день невідомо (2016). Вважають, що сигнальний шлях Nodal з'явився до поділу ліній Білатерій на Линяючих, Спіральних і Вторинноротих. І, мабуть, у Линяючих Nodal був замінений іншою сигнальною молекулою.

Слід також зазначити, що механізми, які призводять до формування ліво-правої асиметрії розташування внутрішніх органів - різні у Вторинноротих і Первинноротих Білатерій. У Вторинноротих тварин вони запускаються асиметрією роботи мікротрубочкових війок в особливому зародковому вузлі, тоді як у Первинноротих - формування асиметрії запускається компонентами актинового цитоскелета (за Speder et al., 2007). Однак, результати ряду досліджень свідчать на користь того, що у всіх Білатерій ліво-права асиметрія розташування внутрішніх органів початково зумовлюється компонентами актинового, а не мікротрубочкового цитоскелету.

NB! Зверніть увагу - в ранньому ембріогенезі у всіх Вторинноротих тварин спочатку молекули Nodal експресуються симетрично, і лише потім, на певних етапах ембріогенезу, синтез Nodal припиняється з одного боку зародка. Тоді як у ембріонів равликів (клади Спіральні) експресія Nodal з самого початку є асиметричною (за Grande & Patel, 2009).

Особливості еволюційних процесів в Кембрійському періоді

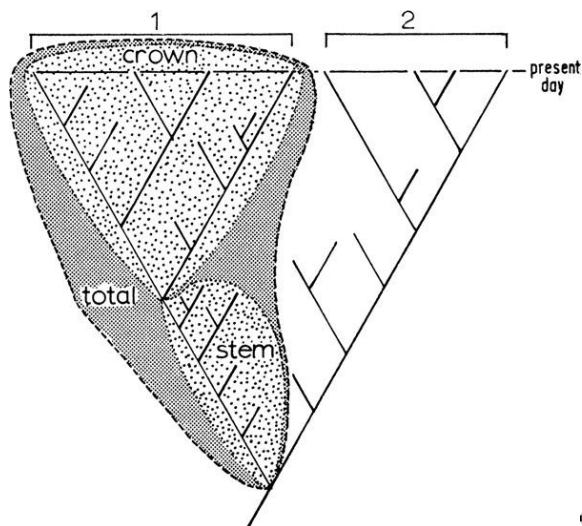
У Кембрійських відкладеннях знайдені залишки всіх відомих типів тварин (окрім мохуваток). Однак, Кембрійські види, роди, родини цих типів - дуже відрізняються від відомих нам груп. Тобто, базовий принцип будови їх тіла з'явився ще в Кріогеновому періоді Протерозойського еону, а потім в Кембрії - почалися варіації навколо загального плану будови.

*NB! В межах одного базового типу будови тіла - можливі варіації, які не заважають функціонуванню організму і при цьому дозволяють пристосовуватись до конкретних умов середовища.

Стовбурова група Білатерій з'явилася в Едіакарії, а кронові групи Білатерій - в ранньому Кембрії. На філогенетичному дереві дослідники, як правило, виділяють всі гілки, представники яких дожили до сучасності, і знаходять їх загального предка. Група, що включає цього загального предка і всіх його нащадків - неважливо, сучасних або вимерлих, - називається кроновою групою (crown group). Інша частина філогенетичного древа називається стовбуровою групою (stem group). Члени стовбурової групи по визначенню можуть бути тільки вимерлими. Якщо уявити еволюційне дерево як звичайне дерево, то кронова група - це крона, а стовбурова група - нижня частина стовбура з прилеглими гілками.

Budd G.E. і Jackson I.S.C. (2016) досліджували походження кронових груп білатерально-симетричних тварин. Отримані авторами роботи дані, засновані на моделюванні структури філогенетичного дерева в залежності від швидкості появи і вимирання груп організмів, дозволили дослідникам припустити, що стовбурова група двосторонньо-симетричних тварин з'явилася приблизно 560 млн.р.т., а кронові групи - через 15-20 млн. років після цього. Приблизно 536 млн.р.т. з'явилися Спіральні Первиннороті білатерії (пізніше Вторинноротих і Линяючих білатерій).

Судячи з палеонтологічного літопису, кроніві групи більшості сучасних типів тварин оформилися приблизно до середини Кембрію (близько 515 млн.р.т.). Мабуть, більшість викопних тварин з раннього Кембрію, навіть такі, що явно входять до сучасних типів, напевно відносяться до стовбурових, а не кронівих груп цих типів. Це важливо, тому що ранньо-кембрійська фауна у багатьох відношеннях принципово інша, ніж будь-які пізніші фауни Землі, від середини Кембрію до сучасності включно. Наприклад, відносити будь-яких ранньо-кембрійських тварин до сучасних класів майже напевно не має сенсу, оскільки цих класів тоді ще просто не було в природі (за Budd & Jackson, 2016).



Розташування кронівих і стовбурових гілок на філогенетичному дереві (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432695/Drevneyshie_predki_kolchatykh_chervey_mogli_byt_pokhozhi_na_brakhiopod; за Budd & Jackson, 2016).

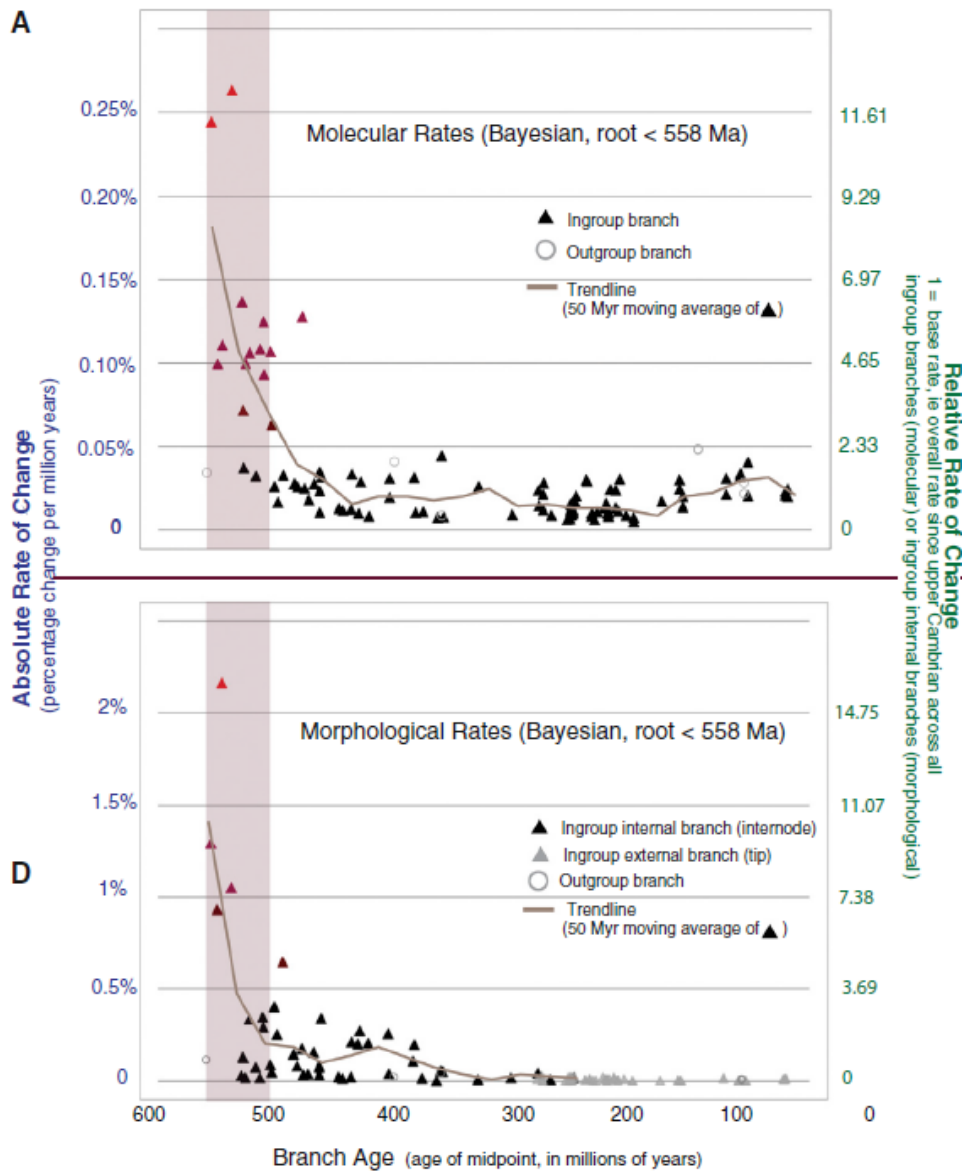
Сплеск біорізноманіття почався після Бойканурського зледеніння і вимирання вендобіонтів наприкінці Протерозойського еону: низькі стресові температури Бойканурської льодовикової епохи сприяли накопиченню мутацій в геномах організмів, а вимирання вендобіонтів звільнило екологічні ніші для Кембрійських флор і фаун. У середині Кембрію посилення вулканічних і тектонічних процесів призвело до підвищення рівня природної радіоактивності, що також сприяло посиленню мутагенезу в геномах організмів.

* Диверсифікація - це процес появи нових груп організмів (нових царств, типів, класів, родин і т.н.).

В Кембрії дуже швидко з'являлись і дуже швидко зникали види, роди, родини живих організмів. Однією з причин нестабільності груп організмів - була недосконалість механізмів лагодження ДНК, яка не дозволяла групам підтримувати стабільність свого геному.

З іншого боку, в Кембрійському періоді були дуже нестабільні умови навколишнього середовища. Зокрема - постійно сильно зростав рівень моря (при цьому затоплювались наземні території, а мілководні екосистеми виявлялись зануреними глибоко під водою); крім того - в середині і наприкінці Кембрію були два епізоди різкого евстатичного коливання рівня моря. Змінювались температури навколишнього середовища, рівень вуглекислого газу (а це важливий компонент, який контролює первинну біопродуктивність екосистем), дуже високим був рівень природної радіоактивності внаслідок інтенсивного виверження магм, в ранньому Кембрії багаторазово відбувались реверсії магнітного поля Землі (ймовірно. внаслідок встановлення дійсної вісі обертання Землі) і т.н. Таким чином, вочевидь, другою причиною високої швидкості еволюційних процесів в Кембрійському періоді була значна нестабільність умов навколишнього середовища.

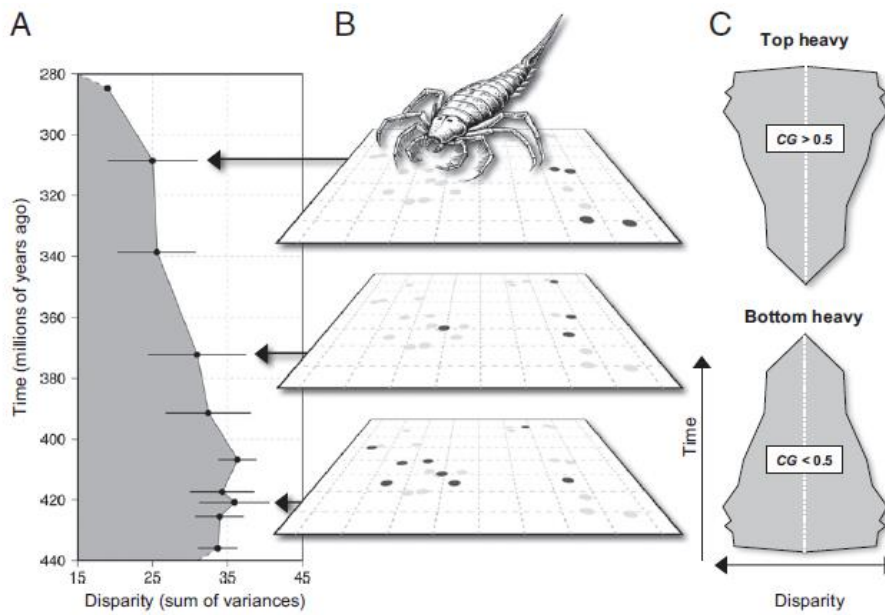
Отже, швидкість фенотипічної та генотипічної еволюції під час Кембрійського вибуху була дуже високою. Наприклад, членистоногі з'явилися в Едіакарському періоді. Аналіз показав, що в Кембрійському періоді для них була характерна максимальна швидкість еволюції - швидкість їх фенотипічної еволюції була в 4 рази більшою, а молекулярної еволюції - в п'ять разів більшою, ніж в будь-які інші періоди Фанерозою (Lee et al., 2013).



Швидкості фенотипічної та молекулярної еволюції членистоногих зросли в 4,0 і 5,5 разів, відповідно, в Кембрії під час Кембрійського вибуху біоріноманіття. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн. років; по осі ОУ - ліва панель - абсолютна швидкість еволюційних змін (% змін на 1 млн. років), права панель - відносна швидкість змін; А - швидкість молекулярних змін; Д - швидкість морфологічних змін. NB! Найбільші швидкості еволюційних змін потрапляють в інтервал 558-500 млн.р.т. (за Hughes et al., 2013).

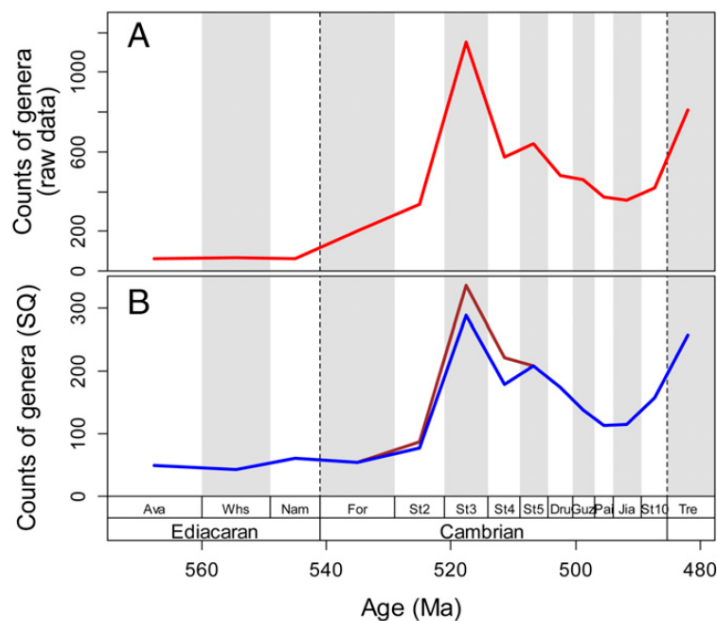
Статистичний аналіз фосилій дозволив Hughes M. з колегами (Hughes et al., 2013) сформулювати загальне правило еволюції: після появи якої-небудь нової групи організмів - дуже швидко починається її диверсифікація (Hughes et al., 2013). Автори досліджували 98 клад багатоклітинних тварин. При цьому профіль різноманіття форм у часі для кожної класи був охарактеризований з точки зору місця знаходження центру гравітації (тобто точки з максимальною різноманітністю класи). Значення центру гравітації вище 0,5 - свідчать про верхівковий тип диверсифікації класи, а значення нижче 0,5 - про базисний тип диверсифікації (див. рис.). Автори дослідження показали, що 35 клад, які зникли в ході

масових вимирань біоти на Землі - мали верхівковий центр гравітації. Решта 63 клад мали в основному базисний тип диверсифікації (згідно зі статистичними даними, серед 63 клад, що вижили, було в три рази більше базисних клад порівняно з верхівковими кладами).

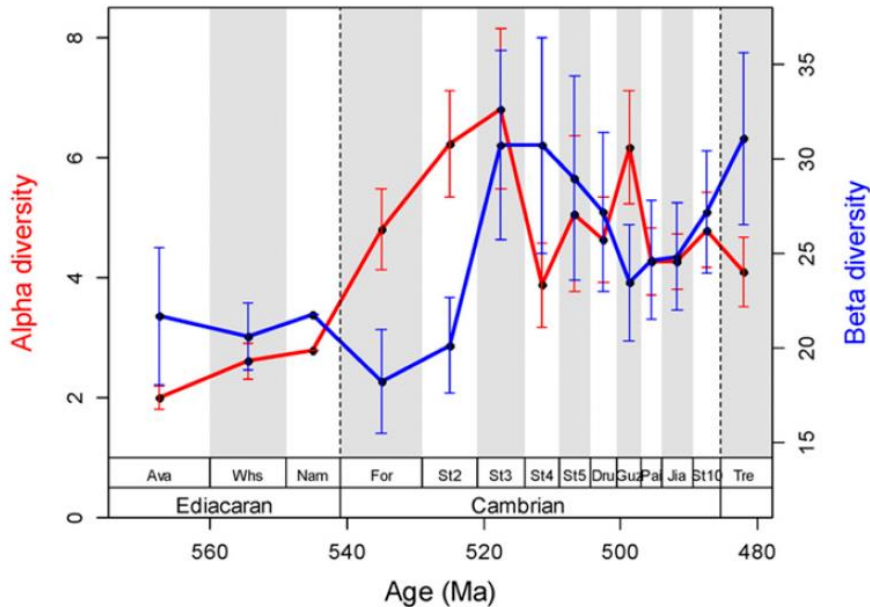


A-B - профіль різноманіття морфологічних форм ракоскорпіонів (*Stylonurina*) у часі в інтервалі 440 - 280 млн. років; C - схематичне зображення верхівкової і базисної моделей зростання різноманітності груп організмів (залежно від місця розташування центру гравітації): Top heavy - верхівковий тип диверсифікації клад; Bottom heavy - базисний тип диверсифікації клад (за Hughes et al., 2013).

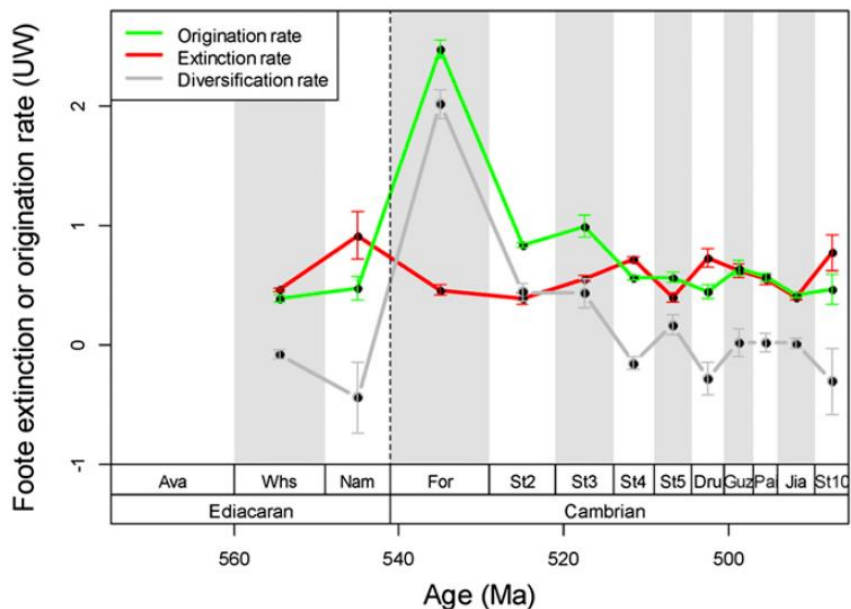
***Біорізноманіття в Кембрії.** Na L. і Kiessling W. (2015) досліджували альфа-різноманітність (різноманітність всередині спільнот), бета-різноманітність (відмінності в різноманітності між спільнотами) і гамма-різноманітність (т.т. те, як бета-різноманітність розподіляється між середовищами і географічними регіонами в Кембрійських екосистемах).



Глобальний рівень різноманітності родів живих організмів в Едіакарії - ранньому Ордовику. Де: А - кількість родів живих організмів; В - стандартизована різноманітність родів живих організмів. Коричнева лінія відображає всі роди морських організмів, блакитна лінія - не враховує археоціат. По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. (за Na & Kiessling, 2015).



Зміни в рівні альфа- і бета-різноманітності біоти в інтервалі Едіакарій - ранній Ордовик (за Na & Kiessling, 2015).



Швидкість вимирання і появи нових груп протягом Едіакарію - раннього Ордовика (за Na & Kiessling, 2015).

Проведені дослідження показали, що в Кембрії зміни в гамма-розмаїтті в основному були викликані змінами в бета-розмаїтті. Послання траєкторій альфа- і бета-різноманітності в початковій стадії Кембрійської диверсифікації свідчить про низьку конкуренцію і про високий рівень хижацтва в спільнотах. Крива бета-різноманітності мала подібну траєкторію і серед різних середовищ, і між різними регіонами. При цьому неможливість обміну біотою між сусідніми палеоконтинентами, мабуть, була головною рушійною силою диверсифікації. Проведені авторами роботи дослідження показали, що глобальне біорізноманіття під час Кембрійської радіації було запущено скороченням ніш проживання на локальному рівні та вікаріанством на рівні континентів. Останній висновок підтверджує важливість тектоніки плит в процесі Кембрійської радіації біоти, зокрема - розкол Паннотії (Pannotia) (за Na & Kiessling, 2015).

Масові вимирання біоти в Кембрійському періоді

У середньому і в пізньому Кембрії було дві хвилі масових вимирань біоти.

У Батомії Кембрійського періоду (середній Кембрій, 517-510 млн.р.т.) повсюдно вимерли рифи з археоціат, вимерла дрібнораковинна фауна. Однією з причин цього

вимирання вважається дуже різке коливання рівня моря в середині Кембрію і загибель організмів від аноксії через підйом безкисневих глибинних вод. Батомське вимирання з точки зору відсотка втрати біорізноманіття - було більш різким, ніж пізньо Пермське вимирання!

З точки зору відсотка втрачених видів - в середині Кембрію вимерло 83% родів тварин. Але, в принципі, для Кембрію фоновий рівень вимирання становив 40%, тоді як в Пермі він становив лише 5%. Таким чином, в цілому середньокембрійське вимирання тільки в два рази перевищило фоновий рівень вимирань біоти, тоді як наприкінці Пермського періоду - рівень вимирань біоти перевищив фоновий в 10 разів. Тобто наприкінці Пермського періоду - це дійсно була катастрофа.

***Археоціати.** Археоціати - клас з типу Губки - з'явилися в Томмотії, 525 млн.р.т. і досить швидко досягли значного розквіту: відомо 120 родин і близько 300 родів Кембрійських археоціат. Але, вже 516 млн.р.т., екологічно процвітаюча група археоціат вимерла, не залишивши нащадків, що дожили до сьогоднішніх днів. Нещодавно з'явилися повідомлення про те, що в шельфових водах недалеко від Австралії були знайдені живі археоціати. Однак, детальне вивчення цих зразків показало, що вони належать до іншого класу губок, а не до археоціат.

В історії розвитку життя на Землі відомо багато прикладів, коли екологічно успішні групи раптом вимирали, не залишивши нащадків. Що сталося з археоціатами? Група вимерла в середньому Кембрії під час Батомського масового вимирання біоти, яке пов'язують із швидким підйомом глибинних аноксичних вод океану і з затопленням ними шельфових мілководь. Після цього вимирання - рифові системи повністю зникли і змогли відновитись тільки в Ордовіку, в результаті розквіту коралових поліпів.

Дивним є два факти: а) тривале невідновлення рифових систем в принципі; б) і повне вимирання екологічно успішної групи губок - археоціат.

Аналіз фосилій показав, що археоціати були низько-конкурентно спроможними при заселенні субстратів (це виявили за характером заселення ними поверхонь - вони займали не більше 50% субстрату). Крім того, вони не мали внутрішньоклітинних фотосинтезуючих ендосимбіонтів, як більшість сидячих тварин (наприклад, губок з інших класів). Можливо, що після Батомської кризи археоціати не витримали конкуренції з іншими групами і повністю зникли з лиця Землі.



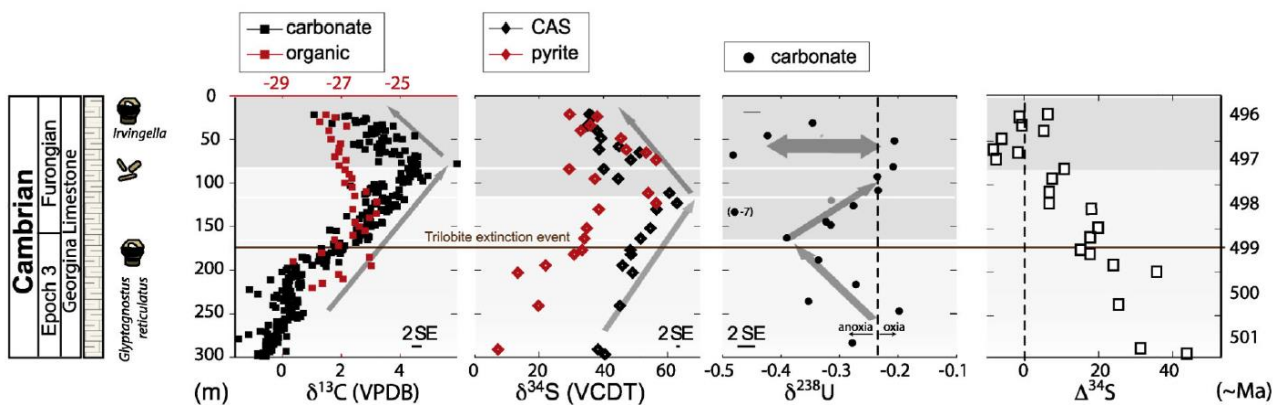
Кембрійські археоціати (за <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9d/Archaeocyatha.jpg>).

У Фуронгії (пізній Кембрій, 499-488 млн.р.т.) було три хвилі вимирань живих організмів. При цьому найбільше постраждали теплолюбні водні форми. Так що можливою причиною пізньо-Кембрійських вимирань є зниження температури навколишнього середовища.

NB! Масові вимирання мають під собою один механізм, а зміна фаун - інший механізм і ці два процеси необхідно розрізняти. У пізньому Кембрії (в Фуронгії) було три зміни фаун трилобітів. Найбільш різка зміна сталась наприкінці Кембрію. Проте, вважають, що наприкінці Кембрію все ж було масове вимирання біоти, а не зміна фаун.

***Пізньо-Кембрійська SPICE-подія (т.зв. Steptoean Positive Carbon Isotope Excursion (SPICE) Event) приблизно 499 млн.р.т. не може бути інтерпретована лише з точки зору зміни рівня оксигенації океану.** У відкладеннях пізнього Кембрію по всій Землі виявлена позитивна екскурсія ізотопів вуглецю-13 - т.зв. Steptoean Positive Carbon Isotope Excursion (SPICE) Event. Вважають, що ця ізотопна подія свідчить про значне зростання концентрації кисню в навколишньому середовищі. Зокрема, розрахунки, проведені Saltzman M.R. з колегами (2011), показали, що приблизно 500 млн.р.т. рівень кисню підвищився від 10-18% до 20-28%. Цікаво відзначити, що за часом дана позитивна екскурсія ізотопів вуглецю збігається з подіями регресії океанічних вод (т.зв. Sauk II - Sauk III regression) (Saltzman et al., 2004). При цьому обміління акваторій також могло сприяти поліпшенню оксигенації океанічних вод.

Але, дослідження, проведене Dahl T.W. з колегами (2014), свідчать про те, що SPICE-подія пізнього Кембрія не може бути інтерпретована лише з точки зору зміни рівня оксигенації океану. Так, відомо, що ізотопи урану в карбонатних гірських породах можуть відображати ступінь океанічної оксигенації/аноксії. Dahl T.W. з колегами (2014) на підставі аналізу ізотопів урану в морських карбонатах пізнього Кембрію під час т.зв. пізньо-Кембрійської SPICE-події (приблизно 499 млн.р.т.) задокументували негативну $-0,18\%$ екскурсію показника ізотопного фракціонування урану $\delta^{238}\text{U}$, яка свідчить про аноксичні умови в океані і яка за часом збіглась з початком позитивної екскурсії показників ізотопного фракціонування вуглецю і сірки ($\delta^{13}\text{C}$ і $\delta^{34}\text{S}$) в момент настання SPICE-події. Але, значення $\delta^{238}\text{U}$ - досягли свого піку і завершення раніше, ніж значення показників $\delta^{13}\text{C}$ і $\delta^{34}\text{S}$. Аналіз показника ізотопного фракціонування урану показав, що під час т.зв. SPICE-події в океанах сформувались дві страти, які розрізнялись хімічно. Перша - пов'язана з експансією еуксинічних вод (безкисневих, збагачених сірководнем), які сприяли переходу урану в нерозчинні форми і його випаданню у вигляді осаду. За часом ця страта відповідає епосі вимирання трилобітів. Друга страта - характеризується завершенням еуксинії в океанах і зростанням рівня оксигенації океанічних вод, що призвело до переходу урану до водорозчинних форм (за Dahl et al., 2014). Таким чином, дослідження, проведені Dahl T.W. з колегами (2014), свідчать про те, що позитивні екскурсії ізотопів вуглецю-13 зумовлені складним комплексом чинників і не можуть бути інтерпретовані лише з точки зору змін рівня оксигенації океанічних вод.



Хемостратиграфія SPICE-події, приблизно 499 млн.р.т. Де: по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОХ - значення показників ізотопного фракціонування вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$), сірки ($\delta^{34}\text{S}$), урану ($\delta^{238}\text{U}$) і динаміка показника $\Delta^{34}\text{S} = \delta^{34}\text{CAS} - \delta^{34}\text{PY}$ (за Dahl et al., 2014).

Позитивні екскурсії ізотопів вуглецю-13 в геологічному літопису Землі. Глобальні зміни співвідношення важких і легких ізотопів вуглецю в морській воді у великих часових інтервалах (в межах 10^5 років) пов'язують з довготривалими варіаціями рівня окислення вуглецю, вивітрювання континентальної кори, зміни температури приповерхневих океанічних вод і рівня кислотності океанічної води (pH) (Lynch-Stieglitz et al., 1995; Spero et al., 1997; Kump & Arthur, 1999; Saltzman et

al., 2000, 2004; Gill et al., 2007). Тоді як короточасні варіації даного співвідношення ізотопів можуть бути викликані флуктуаціями в первинній продуктивності екосистем, вивільненням метанових клатратів з глибин океану, змінами характеру океанічної циркуляції (Kump, 1991; Naq, 1998; Kump & Arthur, 1999; Spero & Lea, 2002) (цитовано за Stephens & Sumner, 2003).

Події позитивної екскурсії ізотопів вуглецю багаторазово реєстрували в геологічному літописі Землі. Ці екскурсії, здебільшого, пов'язують зі зміною рівня кисню в навколишньому середовищі (ізотопні події провокуються зростанням концентрації кисню в навколишньому середовищі (Zakharov et al., 2013), при цьому після ізотопних подій рівень кисню в навколишньому середовищі підвищується, оскільки припиняється витрачання кисню на окислення органіки), а також зі змінами характеру океанічних течій, зі змінами клімату (температури навколишнього середовища), з посиленням ерозії поверхні континентів льодовиками або подіями глобальної трансгресії-регресії моря і, як наслідок, посиленням змивом в океани неорганічного ізотопно-важкого вуглецю і т.н.

Таким чином, позитивна екскурсія ізотопів вуглецю в депозитах може бути викликана рядом факторів:

1) зниженням біопродуктивності екосистем і, як наслідок, накопиченням важкого ізотопу вуглецю в неорганічних відкладеннях;

2) зниженням концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі і, як наслідок, використанням первинними продуцентами поряд з легкими – також і важких ізотопів вуглецю (Groccke et al., 2005);

3) посиленням надходженням нефракціонованого неорганічного вуглецю з надр землі в складі вивержених магм і, як наслідок, формуванням більш важкого ізотопного складу осадових порід;

4) оксигенацією глибин океанів (Zakharov et al., 2013) і, як наслідок, окисленням органічних відкладень, що містять легкі ізотопи вуглецю, з їх наступним видаленням (окислена до вуглекислого газу органіка видаляється з придонних горизонтів);

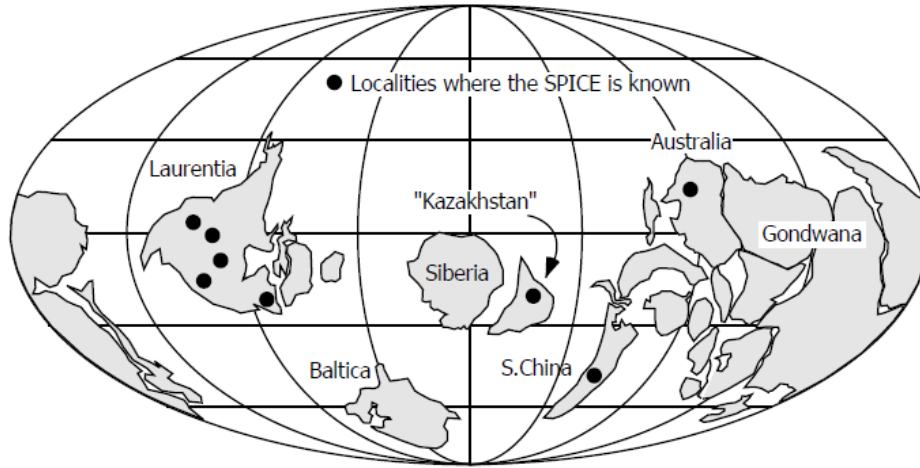
5) з регресією моря і обмілінням акваторій (Saltzman et al., 2004; Loydell & Fryda, 2011), що призводить до кращої оксигенації мілководь, які утворились;

6) з трансгресією моря (підвищенням рівня моря) (Stephens & Sumner, 2003) і, як наслідок, зі зниженням на глибоководях біопродуктивності і накопиченням в седиментах неорганічних осадових порід з більш важким ізотопним складом вуглецю.

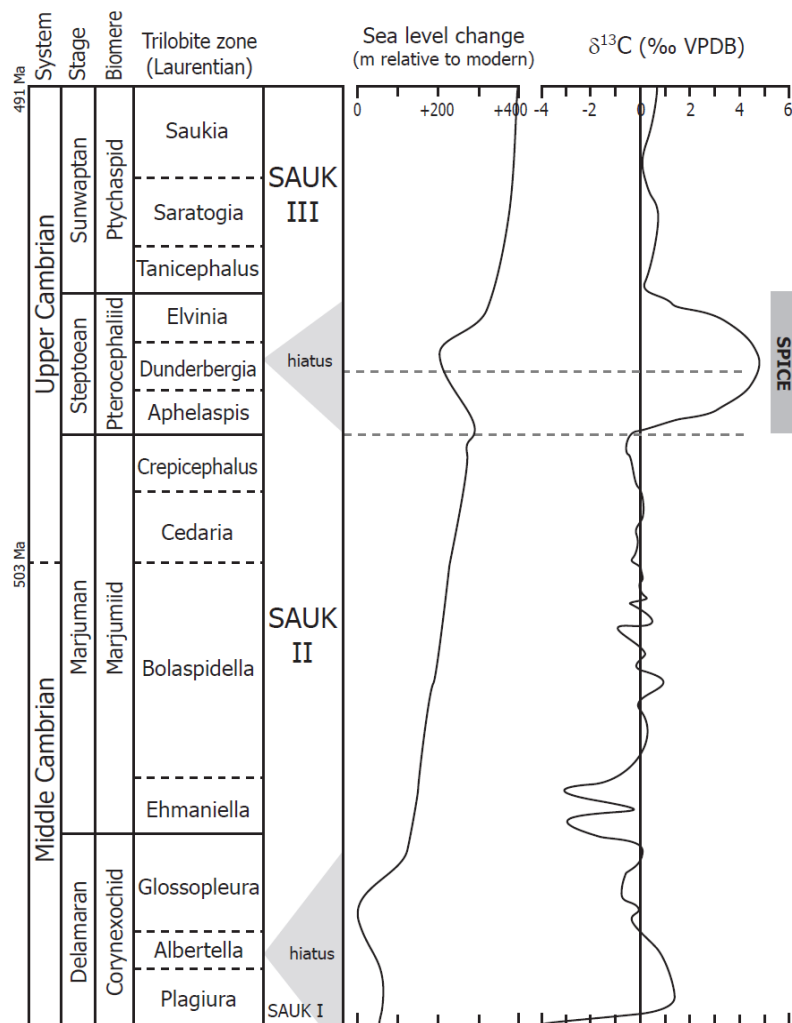
Наприклад, більш важкий ізотопний склад вуглецю у відкладеннях верхнього Протерозою (починаючи з інтервалу 900 млн.р.т.) пов'язують з високим рівнем кисню в навколишньому середовищі і, відповідно, з посиленням «спалювання» органіки, що має легкий ізотопний склад вуглецю. При цьому після позитивної ізотопної екскурсії вуглецю-13 – було зареєстровано початок накопичення кисню в воді, оскільки припинились його витрати на окислення наявної в океані органіки, і був зареєстрований розквіт фаун, вимогливих до високої концентрації кисню в навколишньому середовищі (за Knoll et al., 1986).

Причини масових вимирань біоти в Кембрії

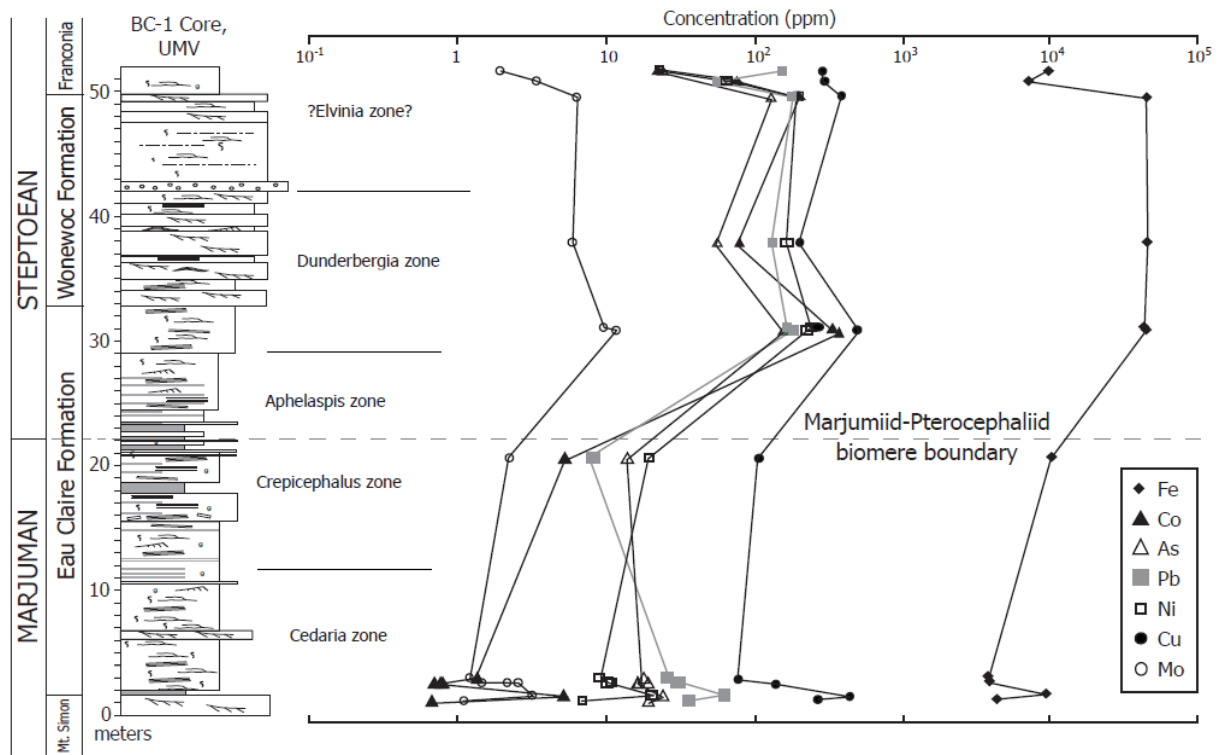
Деякі фахівці пов'язують Кембрійські вимирання біоти з епізодами різкого підйому рівня моря, що могло призвести до загибелі мілководних мешканців шельфів від голоду (у випадку, якщо фотосинтезуючі організми опинялись нижче фотичної зони) і від гіпоксії (оскільки глибинні води Кембрійських океанів були бідні киснем). Тоді як інші дослідники, навпаки, пов'язують масові вимирання в Кембрії з епізодами різкого відходу моря з континентів. Зокрема, пізньо-Кембрійське масове вимирання збігається за часом з накопиченням в прибережних водах мікроелементів в токсичних концентраціях через їх змив в океан після різкого відходу моря і з позитивною екскурсією ізотопу вуглецю-13 - маркера суттєвих пертурбацій геохімічного циклу вуглецю.



Точками відзначені ділянки відбору проб для проведення дослідження причин пізньо-Кембрійського масового вимирання біоти (за Auerbach, 2004).



Зміни рівня моря в середині-наприкінці Кембрійського періоду. Зверніть увагу на те, що епізоди різкого зниження рівня моря в середньому і в пізньому Кембрії відповідають зростанню значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 (в пізньому Кембрії це т.зв. SPICE Event, The Steptoean Positive Isotopic Carbon Excursion) (за Auerbach, 2004).



Пізно-Кембрійське вимирання (т.зв. Marjumiid-Pterocephaliid biomere boundary) збіглось з різким зростанням концентрації заліза, кобальту, миш'яку, свинцю, нікелю, міді і молібдену в морській воді. Причиною такого зростання вважається різке зниження рівня моря (Лаврентія з континенту-моря з островами знову стала континентом). А падіння рівня моря призвело до змивання в прибережні води великої кількості мікроелементів, які в зазначених концентраціях є токсичними для морських мешканців (за Auerbach, 2004).

Узагальнення інформації про біотичні події середнього – пізнього Кембрію

У середньому Кембрії відбулась досить різка зміна фаун - на місце дрібнораковинної фауни кінця Едіакарію - початку Кембрію прийшла макрофауна сучасних типів тварин. Цей часовий відрізок збігається не тільки з масовим вимиранням дрібнораковинної фауни, а й із загибеллю рифових систем, створених археоціатами. У зв'язку з вище викладеним одні фахівці називають середній Кембрій - епохою масового вимирання біоти, тоді як інші фахівці, виходячи з відсотка вимерлих груп організмів і груп, що з'явилися, кажуть про зміну фаун. У будь-якому разі, середньо-Кембрійська подія була запущена якимось потужним стресовим фактором.

Кінець раннього Кембрію - середній Кембрій:

- 530 - 513 млн.р.т. Кембрійський вибух біорізноманіття;
- 521 - 517 млн.р.т. зміна положення осі обертання Землі на 90 градусів;
- 515 - 510 млн.р.т. різке короткочасне коливання рівня моря;
- 517 - 510 млн.р.т. вимирання рифів з археоціат, вимирання усієї дрібнораковинної фауни;
- 515 - 510 млн.р.т. накопичення важких ізотопів вуглецю-13 в осадових породах, яке, зазвичай, корелює з істотними змінами в умовах навколишнього середовища;
- 515 - 500 млн.р.т. висока частота інверсій магнітного поля Землі (можливо - інерційні коливання магнітосфери внаслідок зміни положення вісі обертання Землі);
- 501 млн.р.т. Земля увійшла в епоху кальцитних морів (цей геохімічний показник корелює зі значним евстатичним зростанням рівня моря в результаті виверження глибинних магм та інтенсивного спрединга дна океану).

Аналіз хронології подій кінця раннього Кембрію - середнього Кембрію свідчить про те, що спочатку з'явилась нова макрофауна, а потім, внаслідок дії стресових умов навколишнього середовища - вимерла попередня фауна. І оскільки в екосистемах

Кембрійських морів збереглися великі рухливі організми, тоді як дрібні і прикріплені до дна організми - вимерли, то мабуть критичними факторами, що запустили середньо-Кембрійське вимирання біоти були різкі коливання рівня моря.

Пізній Кембрій:

- 500 - 496 млн.р.т. різке коливання рівня моря; накопичення в океанічній воді токсичних мікроелементів, змитих з континентів відступаючим морем;
- 500 - 496 млн.р.т. накопичення важких ізотопів вуглецю-13 в осадових породах, яке зазвичай, корелює з істотними змінами в умовах навколишнього середовища (т.зв. SPICE Event, The Steptoean Positive Isotopic Carbon Excursion Event);
- 499 - 488 млн.р.т. в Фурунгії було три хвилі масових вимирань біоти; вимерло багато трилобітів (невеликих малорухливих детритофагів, мешканців океанічного дна) та інших організмів.

Вважають, що всі хвилі біотичних криз пізнього Кембрію також були пов'язані з різкими змінами рівня моря.

Література:

- Воронов Д.А. Старая гипотеза «перевернутости» хордовых подтверждается // *Природа*. - 2001. № 11. <http://gigabaza.ru/doc/25409.html>.
- Иванова-Казас О.М. Вторичный рот и его филогенетическое значение // *Биология моря*. - 2015. Т. 41, № 2. - С. 81 - 91.
- Малахов В.В. Симметрия и щупальцевый аппарат квидарий // *Биология моря*. - 2016. Т. 42. № 4. С. 249 - 259.
- Arendt D., Nubler-Jung K. Inversion of dorsoventral axis? // *Nature*. - 1994. - Vol. 371. - P. 26.
- Auerbach D.J. The Steptoean Positive Isotopic Carbon Excursion (SPICE) in siliciclastic facies of the Upper Mississippi Valley: Implications for mass extinction and sea level change in the Upper Cambrian. Submitted in partial fulfillment of the requirements for a Bachelor of Arts degree from Carleton College, Northfield, Minnesota. 2004.
- Ayala F.J., Rzhetskydagger A. Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm paleontological estimates // *Proc. Natl. Acad. Sci.* - 1998. - Vol. 95 (2). - P. 606 - 611.
- Bengtson S. Early skeletal fossils // *Paleontological Society Papers*. - 2004. - Vol. 10. - P. 67 - 77.
- Bengtson S., Collins D. Chancelloriids of the Cambrian Burgess Shale // *Palaeontologia Electronica*. - 2015. Article 18.1.6A: - P. 1 - 67.
- 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.
- Botting J.P., Yuan X., Lin J.P. Tetraradial symmetry in early poriferans // *CHIN SCI BULL.* - 2014. - Vol. 59(7). - P. 639 - 644. csb.scichina.com:8080/kxtbe/EN/abstract/abstract508695.shtml.
- Brasier M.D., Lindsay J.F. Did supercontinental amalgamation trigger the "Cambrian Explosion"? // Briggs D.E. Extraordinary fossils reveal the nature of Cambrian life: a commentary on Whittington (1975) 'The enigmatic animal *Opabinia regalis*, Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia' // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* - 2015a. - Vol. 370(1666). pii: 20140313. doi: 10.1098/rstb.2014.0313.
- Briggs D.E. The Cambrian explosion // *Curr. Biol.* - 2015b. - Vol. 25(19):R864-8. doi: 10.1016/j.cub.2015.04.047.
- Budd G.E. Tardigrades as 'stem-group arthropods': the evidence from the Cambrian fauna // *Zool. Anz.* - 2001. - Vol. 240 (3-4). - P. 265 - 279. doi:10.1078/0044-5231-00034.
- Budd G.E., Jackson I.S.C. Ecological innovations in the Cambrian and the origins of the crown group phyla // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. - 2016. - Vol. 371, № 1685. - P. 20150287.
- Burke W.H., Denison R.E., Hetherington E.A., Koepnick R.B., Nelson H.F., Otto J.B. Variation of seawater ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr throughout Phanerozoic time // *Geology*. - 1982. - Vol. 10. - P. 516 - 519.
- Chen X., Ling H.F., Vance D., Shields-Zhou G.A., Zhu M., et al. Rise to modern levels of ocean oxygenation coincided with the Cambrian radiation of animals // *Nat. Commun.* - 2015. - Vol. 6:7142. doi: 10.1038/ncomms8142.
- Christodoulou F., Raible F., Tomer R., Simakov O., Trachana K. et al. Ancient animal microRNAs and the evolution of tissue identity // *Nature*. - 2010. - Vol. 463(7284). - P. 1084 - 1088. doi: 10.1038/nature08744.

- Chuang S.F., Su L.H., Cho C.C., Pan Y.J., Sun C.H. Functional redundancy of two Pax-like proteins in transcriptional activation of cyst wall protein genes in *Giardia lamblia* // PLoS One. – 2012. – Vol. 7(2):e30614. doi: 10.1371/journal.pone.0030614.
- Dahl T.W., Boyle R.A., Canfield D.E., Connelly J.N., Gill B.C., Lenton T.M., Bizzarro M. Uranium isotopes distinguish two geochemically distinct stages during the later Cambrian SPICE event // Earth Planet Sci. Lett. – 2014. – Vol. 401. – P. 313 - 326.
- Dalziel I.W. Neoproterozoic-Paleozoic geography and tectonics: Review, hypothesis, environmental speculation // Geological Society of America Bulletin. – 1997. – Vol. 109 (1). – P. 16 – 42. doi:10.1130/0016-7606(1997)109.
- Danilchik M.V., Brown E.E., Riegert K. Intrinsic chiral properties of the *Xenopus* egg cortex: An early indicator of left-right asymmetry? // Development. – 2006. – Vol. 133. – P. 4517 – 4526.
- Darwin C. On the origin of species by means of natural selection. John Murray, London, 1859. p 502.
- Degnan B.M., Vervoort M., Larroux C., Richards G.S. Early evolution of metazoan transcription factors // Curr. Opin. Genet. Dev. – 2009. – Vol. 19(6). – P. 591 - 599. doi: 10.1016/j.gde.2009.09.008.
- Driever W., Siegel V., Nüsslein-Volhard C. Autonomous determination of anterior structures in the early *Drosophila* embryo by the bicoid morphogen // Development. - 1990. - T. 109, № 4. - C. 811 -820.
- Ettensohn C.A. Horizontal transfer of the msp130 gene supported the evolution of metazoan biomineralization // Evol. Dev. – 2014. – Vol. 16(3). – P. 139 - 148. doi: 10.1111/ede.12074.
- Evans A.R. et al. Mouse to elephant in 24 m generations // PNAS. – 2012. DOI: 10.1073/pnas.1120774109 (http://www.scotsman.com/thescotsman/environment/mouse_to_elephant_in_24m_generations_1_2086982).
- Ferguson E.L. Conservation of dorsal-ventral patterning in arthropods and chordates // Curr. Opin. Genet. Devel. - 1996. - Vol.6. - P. 424 – 431.
- García-Bellido D.C., Lee M.S., Edgecombe G.D., Jago J.B., Gehling J.G., Paterson J.R. A new vetulicolian from Australia and its bearing on the chordate affinities of an enigmatic Cambrian group // BMC Evol. Biol. – 2014. – Vol. 14:214. doi: 10.1186/s12862-014-0214-z.
- Genikhovich G., Technau U. The Starlet sea anemone *Nematostella vectensis*: An anthozoan model organism for studies in comparative genomics and functional evolutionary developmental biology. Cold Spring Harbor Protocols. - 2009. doi:10.1101/pdb.emo129.
- Genikhovich G., Fried P., Prünster M.M., Schinko J.B., Gilles A.F., Fredman D., Meier K., Iber D., Ulrich Technau Axis Patterning by BMPs: Cnidarian Network Reveals Evolutionary Constraints // Cell Rep. – 2015. – Vol. 10(10). – P. 1646 – 1654. doi: 10.1016/j.celrep.2015.02.035
- Germer J., Mann K., Wörheide G., Jackson D.J. The Skeleton Forming Proteome of an Early Branching Metazoan: A Molecular Survey of the Biomineralization Components Employed by the Coralline Sponge *Vaceletia* Sp. // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(11):e0140100. doi: 10.1371/journal.pone.0140100.
- Gill B.C., Lyons T.W., Saltzman M.R. Parallel, high-resolution carbon and sulfur isotope records of the evolving Palaeozoic marine sulphur reservoir // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2007. – Vol. 256. – P. 156 – 173.
- Grande C., Patel N.H. Lophotrochozoa get into the game: the nodal pathway and left/right asymmetry in bilateria // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. – 2009. – Vol. 74. – P. 281 - 287. doi: 10.1101/sqb.2009.74.044.
- Grocke D.R., Price G.D., Robinson S.A., Baraboshkin E.Y., Mutterlose J., Ruffell A.H. The Upper Valanginian (Early Cretaceous) positive carbon-isotope event recorded in terrestrial plants // Earth & Planetary Sci. Lett. – 2005. – Vol. 240. – P. 495 – 509.
- Gros J., Feistel K., Viebahn C., Blum M., Tabin C. 2009. Cell movements at Hensen's node establish left/right asymmetric gene expression in the chick // Science. – 2009. – Vol. 324. – P. 941 – 944.
- Han J., Morris S.C., Ou Q., Shu D., Huang H. Meiofaunal deuterostomes from the basal Cambrian of Shaanxi (China) // Nature. - 2017. - Vol. 542. - P. 228 – 231. DOI: 10.1038/nature21072.
- Haq B.U. Natural gas hydrates: searching for the long-term climatic and slope-stability records. In: Henriot J.P., Mienert J. (Eds.), Gas Hydrates: Relevance to World Margin Stability and Climate Change. Geol. Soc. London Spec. Publ. – 1998. – Vol. 137. - P. 303 – 318.
- Haug J.T., Caron J.-B., Haug C. Demecology in the Cambrian: synchronized molting in arthropods from the Burgess Shale // BMC Biology. – 2013. – Vol. 11. – P. 64 - 74.
- Haug J., Haug C. A new cycloneuralian from the Burgess Shale with a palaeoscolecoid-type terminal end // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen. - 2014. - V. 274. № 1. P. 73 – 79.
- Heim N.A., Knope M.L., Schaal E.K., Wang S.C., Payne J.L. Animal evolution. Cope's rule in the evolution of marine animals // Science. – 2015. – Vol. 347(6224). – P. 867 - 870. doi: 10.1126/science.1260065.

- Holland L.Z. Body-plan evolution in the Bilateria: early antero-posterior patterning and the deuterostome-protostome dichotomy // *Curr. Opin. Genet. Dev.* – 2000. – Vol. 10(4). – P. 434 - 442.
- Holland P.W. Did homeobox gene duplications contribute to the Cambrian explosion? // *Zoological Lett.* – 2015. – Vol. 1:1. doi: 10.1186/s40851-014-0004-x.
- Hughes M., Gerber S., Wills M.A. Clades reach highest morphological disparity early in their evolution // *PNAS.* – 2013. – Vol. 110. – P. 13875 – 13879.
- Jackson D.J., Macis L., Reitner J., Degnan B.M., Wörheide G. Sponge paleogenomics reveals an ancient role for carbonic anhydrase in skeletogenesis // *Science.* – 2007. – Vol. 316(5833). – P. 1893 - 1895.
- Jackson D.J., Macis L., Reitner J., Wörheide G. A horizontal gene transfer supported the evolution of an early metazoan biomineralization strategy // *BMC Evol. Biol.* – 2011. – Vol. 11:238. doi: 10.1186/1471-2148-11-238.
- Jeltsch A. Oxygen, epigenetic signaling, and the evolution of early life // *Trends Biochem. Sciences.* – 2012. - P. 1 – 5.
- Kirschvink J., Ripperdan R., Evans D. Evidence of a large-scale reorganization of Early Cambrian continental masses by inertial interchange true polar wander // *Science.* – 1997. – Vol. 277. – P. 541 – 545. doi: 10.1126/science.277.5325.541.
- Kocot K.M., Aguilera F., McDougall C., Jackson D.J., Degnan B.M. Sea shell diversity and rapidly evolving secretomes: insights into the evolution of biomineralization // *Front Zool.* – 2016. – Vol. 13:23. doi: 10.1186/s12983-016-0155-z.
- Knoll A.H., Hayes J.M., Kaufman A.J., Swett K., Lambert I.B. Secular variation in carbon isotope ratios from Upper Proterozoic successions of Svalbard and East Greenland // *Nature.* – 1986. – Vol. 321(6073). - P. 832 - 838.
- Kouchinsky A., Bengtson S., Gallet Y., Korovnikov I., Pavlov V., et al. The SPICE carbon isotope excursion in Siberia: a combined study of the upper Middle Cambrian–lowermost Ordovician Kulyumbe River section, northwestern Siberian Platform // *Geol. Mag.* – 2008. – Vol. 145 (5). – P. 609 – 622.
- Kozmik Z. The role of Pax genes in eye evolution // *Brain Res Bull.* – 2008. – Vol. 75(2-4). – P. 335 - 339. doi: 10.1016/j.brainresbull.2007.10.046.
- Kump L.R. Interpreting carbon-isotope excursions: Strangelove oceans // *Geology.* – 1991. – Vol. 19. – P. 299 – 302.
- Kump L.R., Arthur M.A. Interpreting carbon-isotope excursions: carbonates and organic matter // *Chem. Geol.* – 1999. – Vol. 161. - P. 181 - 198.
- Larroux C., Luke G.N., Koopman P., Rokhsar D.S., Shimeld S.M., Degnan B.M. Genesis and expansion of metazoan transcription factor gene classes // *Mol. Biol. Evol.* - 2008. - Vol. 25. - P. 980-996.
- Lee M.S.Y., Soubrier J., Edgecombe G.D. Rates of phenotypic and genomic evolution during the Cambrian explosion // *Current Biol.* – 2013. – Vol. 23. – P. 1 – 7.
- Loydell D.K., Fryda J. At what stratigraphical level is the mid Ludfordian (Ludlow, Silurian) positive carbon isotope excursion in the type Ludlow area, Shropshire, England? // *Bulletin of Geosciences.* - 2011. – Vol. 86(2). - P. 197 – 208.
- Lutz B., Lu H.C., Eichele G., Miller D., Kaufman T.C. Rescue of *Drosophila* labial null mutant by the chicken ortholog *Hoxb-1* demonstrates that the function of *Hox* genes is phylogenetically conserved // *Genes & Development.* – 1996. – Vol. 10. – P. 176 - 184.
- Lynch-Stieglitz J., Stocker T.F., Broecker W.S., Fairbanks R.G. The influence of air-sea exchange on the isotopic composition of oceanic carbon: Observations and modeling // *Global Biogeochem. Cycles.* – 1995. – Vol. 9. – P. 653 – 665.
- Maloof A.C., Porter S.M., Moore J.L., Dudás F.O., Samuel A., Bowring S.A., Higgins J.A., Fike D.A., Eddy M.P. The earliest Cambrian record of animals and ocean geochemical change // *GSA Bulletin.* – 2010. – Vol. 122, No. 11/12. – P. 1731 – 1774. doi: 10.1130/B30346.1.
- Martin-Duran J.M., Hejnol A. The study of *Priapulid* *caudatus* reveals conserved molecular patterning underlying different gut morphogenesis in the Ecdysozoa // *BMC biology.* - 2015. - Vol. 13, No.1. - P. 1 – 20.
- Martin-Duran J.M., Passamanek Y.J., Martindale M.Q., Hejnol A. The developmental basis for the recurrent evolution of deuterostomy and protostomy // *Nature Ecology and Evolution.* - 2016. - Vol. 1. № 0005. Doi:10.1038/s41559-016-0005.
- Matsuda-Nakagawa L.M., Gröger H., Aerne B.L., Schmid V. The HOX-like gene *Cnox2-Pc* is expressed at the anterior region in all life cycle stages of the jellyfish *Podocoryne carnea* // *Dev. Genes Evol.* – 2000. – Vol. 210. – P. 151 - 156.
- Morris S.C., Caron J.B. A primitive fish from the Cambrian of North America // *Nature.* – 2014. – Vol. 512(7515). – P. 419 - 422. doi: 10.1038/nature13414.

- Moysiuk J., Smith M.R., Caron J.B. Hyoliths are Palaeozoic lophophorates // *Nature*. – 2017. – Vol. 541(7637). – P. 394 - 397. doi: 10.1038/nature20804.
- Na L., Kiessling W. Diversity partitioning during the Cambrian radiation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2015. – Vol. 112(15). – P. 4702 - 4706. doi: 10.1073/pnas.1424985112.
- Onai T., Lin H.C., Schubert M., Koop D., Osborne P.W., et al. Retinoic acid and Wnt/beta-catenin have complementary roles in anterior/posterior patterning embryos of the basal chordate amphioxus // *Dev. Biol.* – 2009. – Vol. 332(2). – P. 223 - 233. doi: 10.1016/j.ydbio.2009.05.571.
- Ou Q., Xiao S., Han J., Sun G., Zhang F., Zhang Z., Shu D. A vanished history of skeletonization in Cambrian comb jellies // *Sci Adv.* – 2015. – Vol. 1(6):e1500092. doi: 10.1126/sciadv.1500092.
- Paixão-Côrtes V.R., Salzano F.M., Bortolini M.C. Origins and evolvability of the PAX family // *Semin Cell Dev Biol.* – 2015. – Vol. 44. – P. 64 - 74. doi: 10.1016/j.semcdb.2015.08.014.
- Pang K., Ryan J.F., Baxeavanis A.D., Martindale M.Q. Evolution of the TGF- β signaling pathway and its potential role in the ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* // *PLoS ONE*. – 2011. 6:e24152
- Pavlov V., Gallet Y. A third superchron during the Early Paleozoic // *Episodes*. – 2005. – Vol. 28, No. 2. – P. 1 – 7.
- Petersen C.P., Reddien P.W. Wnt signaling and the polarity of the primary body axis // *Cell*. – 2009. – Vol. 139(6). – P. 1056 - 1068. doi: 10.1016/j.cell.2009.11.035.
- Qian G.H., Wang Y.Q. Wnt signaling pathway and the Evo-Devo of deuterostome axis // *Yi Chuan*. – 2011. – Vol. 33(7). – P. 684 - 694.
- Rehm P., Meusemann K., Borner J., Misof B., Burmester T. Phylogenetic position of *Myriapoda* revealed by 454 transcriptome sequencing // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2014. – Vol. 77. – P. 25 - 33. doi: 10.1016/j.ympev.2014.04.007.
- Robertis E.M.de, Sasai Y. A common plan for dorsoventral patterning in *Bilateria* // *Ibid.* - 1996. - Vol. 380. - P. 37 – 40.
- Saltzman M.R., Cowan C.A., Runkel A.C., Runnegar B., Stewart M.C., Palmer A.R. 2004. The Late Cambrian SPICE ($\delta^{13}\text{C}$) event and the Sauk II – Sauk III regression: new evidence from Laurentian basins in Utah, Iowa and Newfoundland // *Journal of Sedimentary Research*. – 2004. – Vol. 74. – P. 366 – 377.
- Saltzman M.R., Ripperdan R.L., Brasier M.D., Lohmann K.C., Robison R.A., Chang W.T., Peng S., Ergaliev E.K., Runnegar B. A global carbon isotope excursion (SPICE) during the Late Cambrian: relation to trilobite extinctions, organic-matter burial and sea level // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. - 2000. – Vol. 162. – P. 211 – 223.
- Saltzman M.R., Young S.A., Kump L.R., Gill B.C., Lyons T.W., Runnegar B. Pulse of atmospheric oxygen during the late Cambrian // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2011. – Vol. 108(10). – P. 3876 - 3881. doi: 10.1073/pnas.1011836108.
- Sepkoski J.J. In *Global Events and event stratigraphy in the Phanerozoic: results of International Interdisciplinary Cooperation in the IGGP Project 216 “Global Biological Events in Earth History”*, O.H. Walliser, Ed. (Springer-Verlag, Berlin, 1996), pp. 35 – 51.
- Shields G.A. A normalised seawater strontium isotope curve: possible implications for Neoproterozoic-Cambrian weathering rates and the further oxygenation of the Earth // *eEarth*. – 2007. – Vol. 2. – P. 35 – 42. www.electronic-earth.net/2/35/2007/.
- Simakov O., Kawashima T., Marletaz F., Jenkins J., Koyanagi R., et al. Hemichordate genomes and deuterostome origins // *Nature*. – 2015. – Vol. 527(7579). – P. 459 - 465. doi: 10.1038/nature16150.
- Smith F.W., Boothby T.C., Ilaria Giovannini, Rebecchi L., Jockusch E.L., Goldstein B. The compact body plan of tardigrades evolved by the loss of a large body region // *Current Biology*. - 2016. – Vol. 26, Issue 2. P. 224–229.
- Smith M.R., Caron J.-B. *Hallucigenia*'s head and the pharyngeal armature of early ecdysozoans // *Nature*. Published online 24 June 2015.
- Smith M.R., Ortega-Hernández J. *Hallucigenia*'s onychophoran-like claws and the case for Tactopoda // *Nature*. – 2014. – Vol. 514(7522). – P. 363 - 366. doi: 10.1038/nature13576.
- Smith A.B., Zamora S. Cambrian spiral-plated echinoderms from Gondwana reveal the earliest pentaradial body plan // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 280(1765):20131197. doi: 10.1098/rspb.2013.1197.
- Speder P., Petzoldt A., Suzanne M., Noselli S. Strategies to establish left/right asymmetry in vertebrates and invertebrates // *Curr. Opin. Genet. Dev.* – 2007. – Vol. 17(4). – P. 351 - 358.
- Spero H.J., Bijma J., Lea D.W., Bemis B.E. Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes // *Nature*. – 1997. – Vol. 390. – P. 497 - 500.
- Spero H.J., Lea D.W. The cause of carbon isotope minimum events on glacial terminations // *Science*. – 2002. – Vol. 296. – P. 522 - 525.

Squire R.J., Campbell I.H., Allen C.M., Wilson C.J.L. Did the Transgondwanan Supermountains trigger the explosive radiation of animals on Earth? // *Earth & Planetary Science Letters*. – 2006. – Vol. 250. – P. 116 - 133.

Stanley S.M. Influence of seawater chemistry on biomineralization throughout phanerozoic time: paleontological and experimental evidence // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2006. – Vol. 232. – P. 214 - 236.

Stephens N.P., Sumner D.Y. Late Devonian carbon isotope stratigraphy and sea level fluctuations, Canning Basin, Western Australia // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2003. – Vol. 191. – P. 203 – 219.

Topper T.P., Holmer L.E., Caron J.B. Brachiopods hitching a ride: an early case of commensalism in the middle Cambrian Burgess Shale // *Sci. Rep.* – 2014. – Vol. 4:6704. doi: 10.1038/srep06704.

Topper T.P., Strotz L.C., Holmer L.E., Zhang Z., Tait N.N., Caron J.B. Competition and mimicry: the curious case of chaetae in brachiopods from the middle Cambrian Burgess Shale // *BMC Evol. Biol.* – 2015. – Vol. 15:42. doi: 10.1186/s12862-015-0314-4.

Van Amerongen R., Nusse R. Towards an integrated view of Wnt signaling in development // *Development*. – 2009. – Vol. 136. – P. 3205 - 3214.

Van Roy P., Daley A.C., Briggs D.E. Anomalocaridid trunk limb homology revealed by a giant filter-feeder with paired flaps // *Nature*. – 2015. – Vol. 522(7554). – P. 77 - 80. doi: 10.1038/nature14256.

Zakharov Y.D., Haggart J.W., Beard G., Safronov P.P. Late Cretaceous climatic trends and a positive carbon isotope excursion at the Santonian-Campanian boundary in British Columbia, northeastern Pacific Sedimentary // *Geology*. – 2013. – Vol. 295. – P. 77 – 92. doi:10.1016/j.sedgeo.2013.08.004.

Zhang Z., Smith M.R., Shu D. New reconstruction of the *Wiwaxia* scleritome, with data from Chengjiang juveniles // *Sci. Rep.* – 2015. – Vol. 5:14810. doi: 10.1038/srep14810.