

Тема: Палеоекологія Силурійського періода (443 - 416 млн.р.т.)

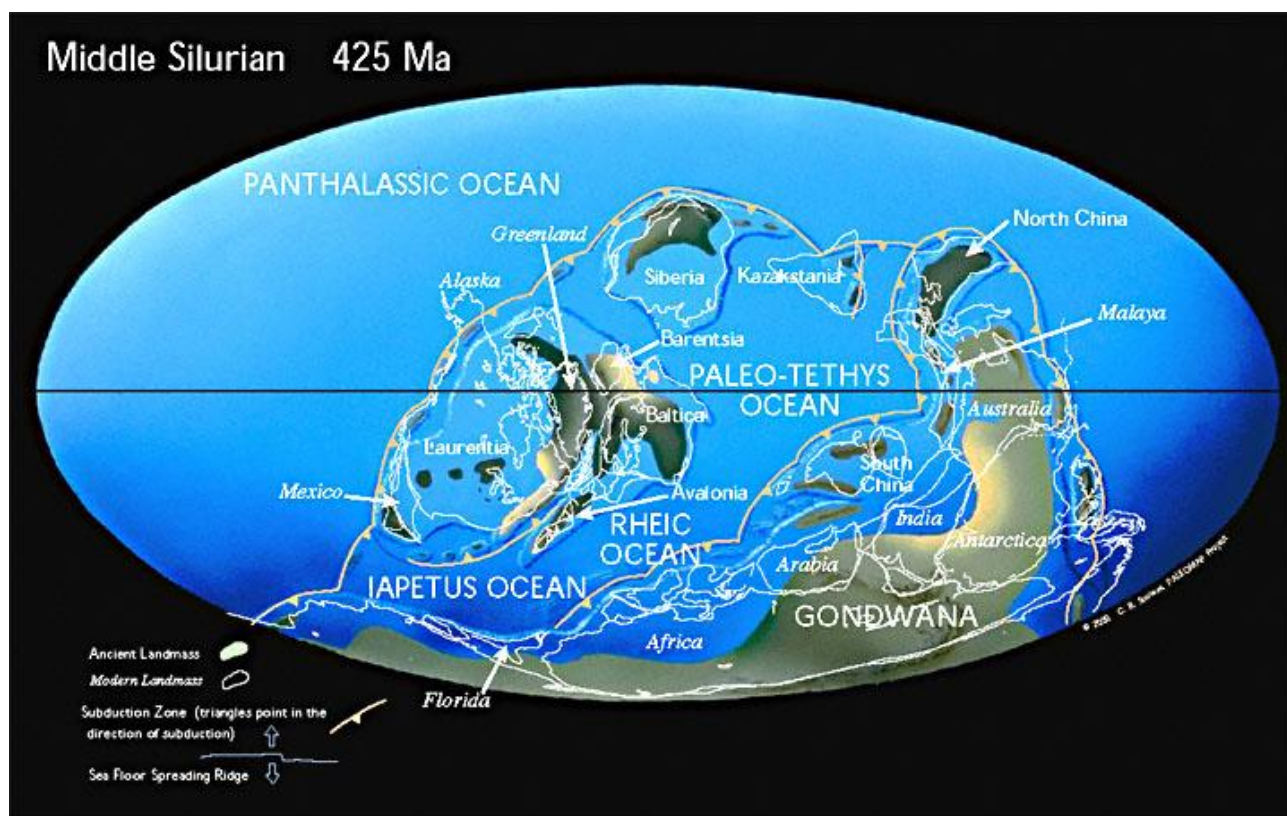
Назва Силурійського періоду походить від назви стародавнього кельтського племені силурів, які мешкали на границі між Уельсом та Англією.

Стратиграфія Силурійського періода (за Palaeos.com).

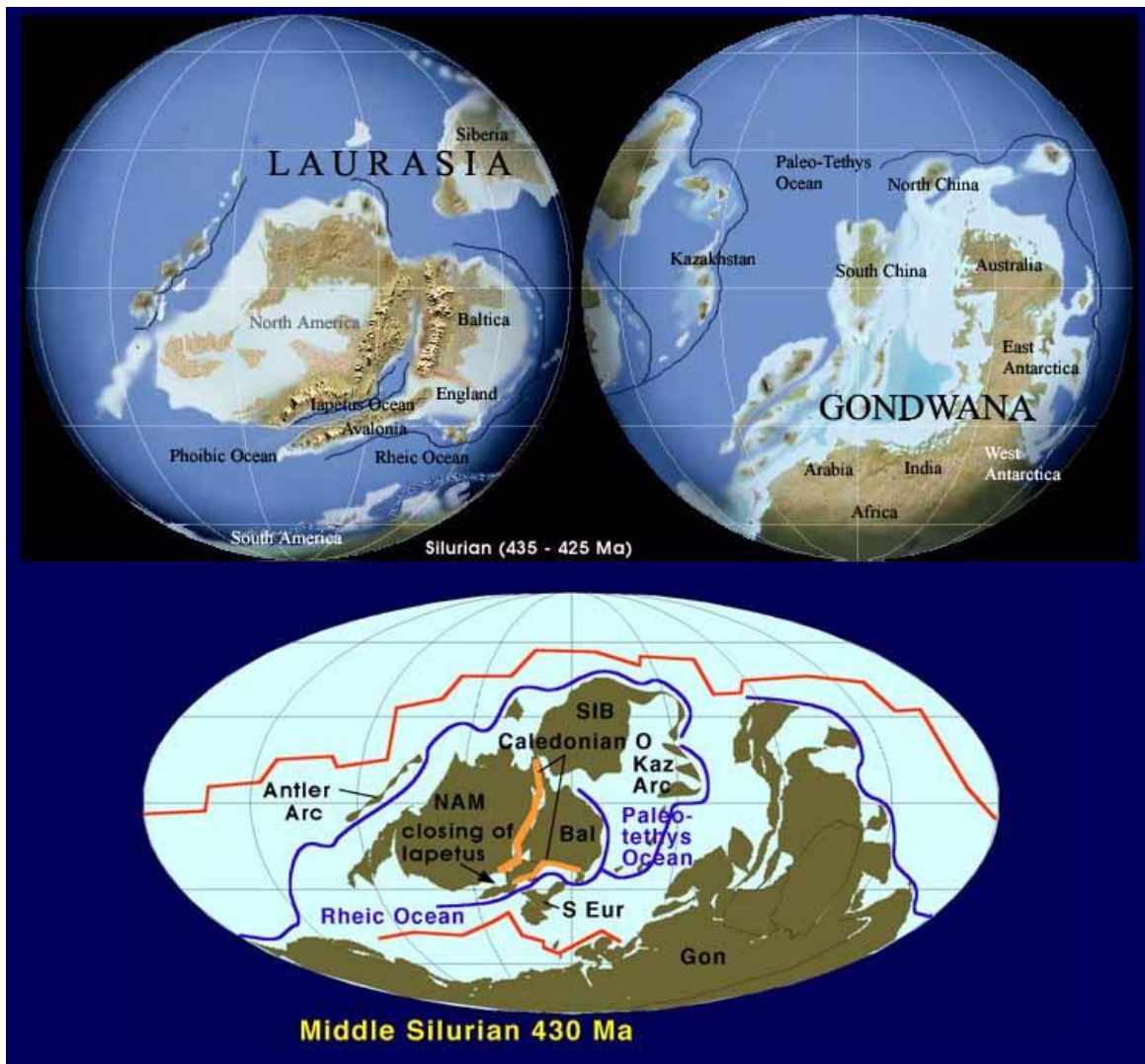
Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Девонський	Ранній Девон	Локховій (Lochkovian)	416,0 - 408,5 млн.р.т.
Силурійський	Підолі (Pridoli)	-	418,7 – 416,0 млн.р.т.
	Людлоу (Ludlow)	Людфордій (Ludfordian)	421,3 - 418,7 млн.р.т.
		Горетій (Gorstian)	422,9 - 421,3 млн.р.т.
	Венлок (Wenlock)	Гомерій (Homerian)	426,2 - 422,9 млн.р.т.
		Шейнвудій (Sheinwoodian)	428,2 - 426,2 млн.р.т.
	Ллендовері (Llandovery)	Теліхій (Telychian)	436,0 – 428,2 млн.р.т.
		Аероній (Aeronian)	439,0 – 436,0 млн.р.т.
Руданій (Rhuddanian)		443,7 – 439 млн.р.т.	
Ордовицький	Пізній Ордовик	Хірнантій (Hirnantian)	445,6 – 443,7 млн.р.т.

Розташування континентів

В Силурійському періоді продовжився Каледонський цикл гороутворення (цикл почався в середньому Кембрії і тривав до середини Девона). В Силурі завершилось зближення континентів Лаврентії (Північна Америка + Гренландія), Балтики (Східна Європа) і Авалонії (південно-західно частина Великобританії + східне узбережжя Північної Америки), що призвело до формування наприкінці Силуру суперконтинента Лаврусії (або Еврамерики). При цьому в ході колізії континентів відбувся підйом гірських систем, серед яких – гірські системи Північних Аппалачів (Північна Америка). Від Гондвани на північ починається відділення півострова, що складається з плит Австралії та Антарктиди.



Розташування континентів в середньому Силурі, приблизно 425 млн.р.т.
(за <http://i.stack.imgur.com/lhgJC.jpg>).



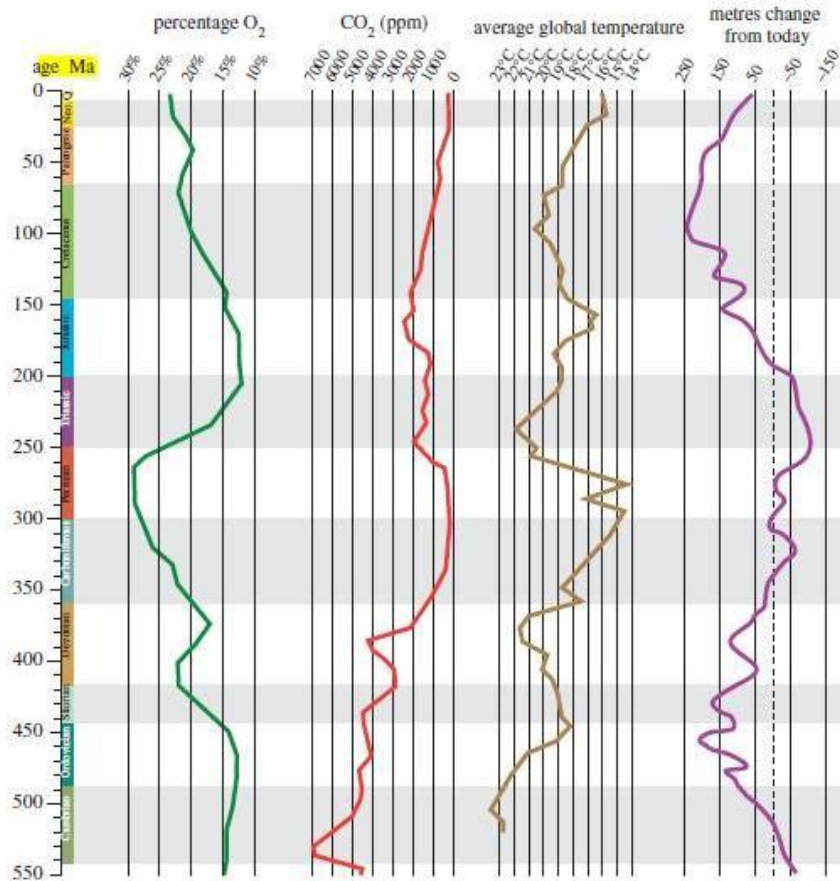
Розташування континентів в Силурійському періоді (за Palaeos.com).

Клімат в Силурійському періоді. Рівень моря. Склад атмосферних газів.

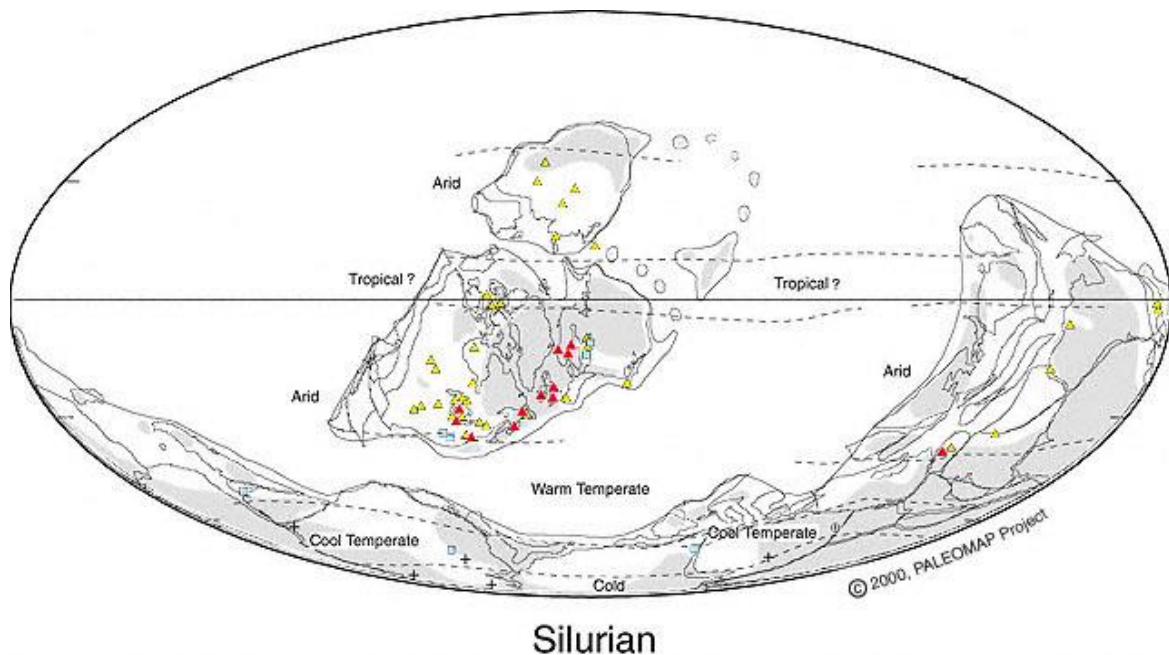
В Силурійському періоді клімат стає більш теплим. При цьому широтні варіації клімату були подібні сьгоднішнім. На континентах відзначена кліматична зональність. У високих широтах (понад 65°) - були гляціації. Аридні регіони розташовувались в межах 40° від Силурійського екватора.

Теплі мілководні моря покривали більшу частину екваторіальних континентальних мас. Завершується танення льодовиків Ордовіка, що до середини Силура призводить до підвищення рівня океану. Однак, до кінця Силуру, через прогини океанічного дна - рівень води знову починає знижуватись (до середини Девонського періоду). Зниження рівня океану призводить до посушливості клімату.

Протягом Силура рівень кисню в навколишньому середовищі стійко зростав з 15% на початку періоду до 23% наприкінці періоду. А концентрація вуглекислого газу – синхронно зменшувалась. Така динаміка вмісту кисню і вуглекислого газу в атмосферному повітрі зазвичай спостерігається внаслідок виверження глибинних мантійних плюмів, при дегазації магм яких в навколишнє середовище потрапляє значна кількість кисню, а вивержені метали поглинають CO_2 з атмосфери. Вважають, що в Силурійському періоді мантійні плюми стали причиною початку відокремлення Антарктиди і Австралії від Гондвани і спричинили зміни хімічного складу атмосферного повітря.



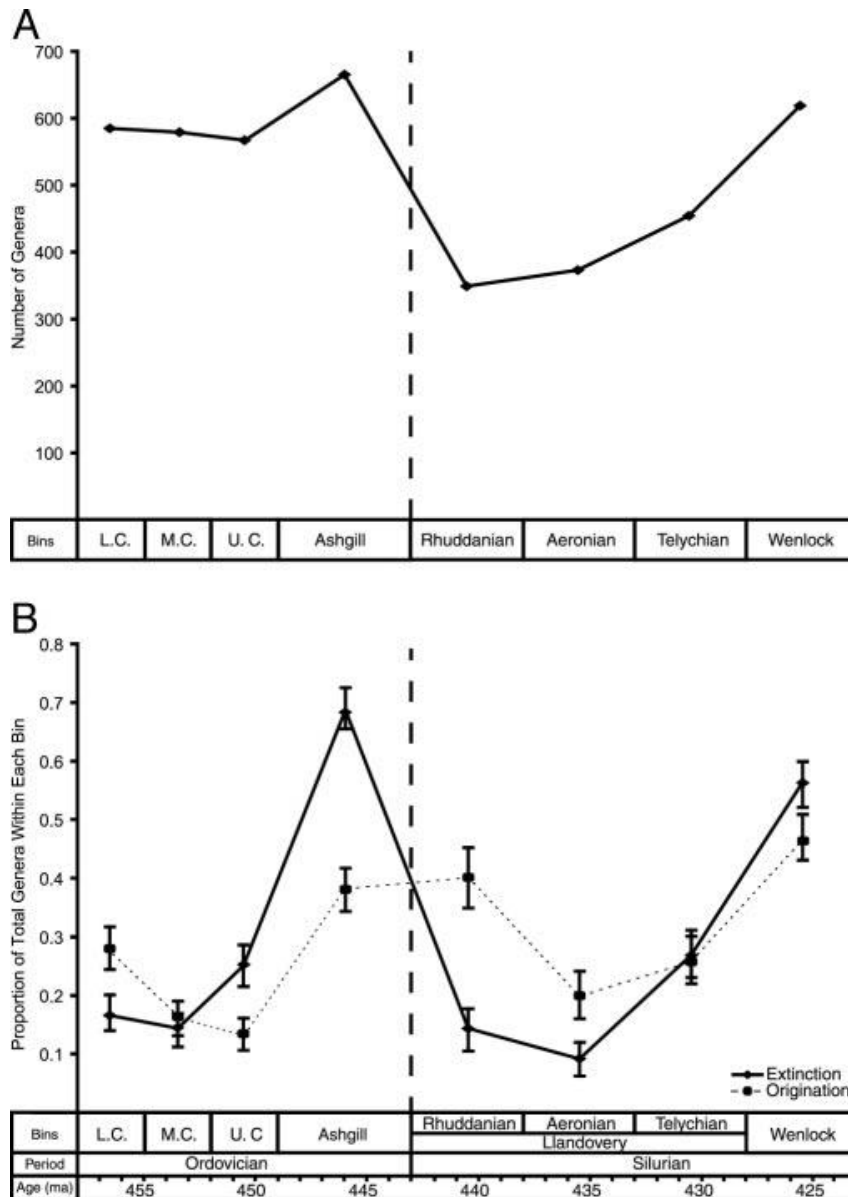
Графіки зміни в Фанерозої концентрації кисню, вуглекислого газу, середніх температур навколишнього середовища та рівня моря. Де: по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОХ – концентрація кисню, % (percentage O₂); концентрація вуглекислого газу, CO₂ (ppm); середні глобальні температури, °C (average global temperature); рівень моря, порівняно з сучасними відмітками, м (metres change from today) (графіки наведено за Benton, 2010).



Розташування кліматичних зон в Силурійському періоді, приблизно 420 млн.р.т. Аридні пояси простяглися через Північну Америку (Лаврентія) та Північну Європу (Балтика). Зони з гляціальними умовами були розташовані недалеко від Південного полюсу (за <http://archive.is/nzE1#selection-37.0-37.191>).

Біота Силура

Відновлення екосистем раннього Силура після пізньо-Ордовицького масового вимирання організмів. Наприкінці Ордовіка швидкість вимирання родів організмів була вищою (майже в два рази) за швидкість появи нових родів (див. рис). В результаті це призвело до різкого зниження кількості родів організмів наприкінці Ордовицького періоду.



A - Глобальне біорізноманіття (за Sepkoski, 2002). B - Глобальне співвідношення вимерлих родів морських організмів і родів, які з'явилися. Де: Extinction - вимирання родів морських організмів; Origination - поява родів морських організмів; LC, Lower Caradoc - нижній Карадок; MC, Middle Caradoc - середній Карадок; UC, Upper Caradoc - верхній Карадок; Ashgill - Ашгил; Rhuddanian - Руданій; Aeronian - Аероній; Telychian - Теліхій; Wenlock - Венлок; Llandovery - Ллендовері. Пунктирною лінією вказана межа між Ордовіком і Силуром (рис. цитовано за Krug & Patzkowsky, 2004).

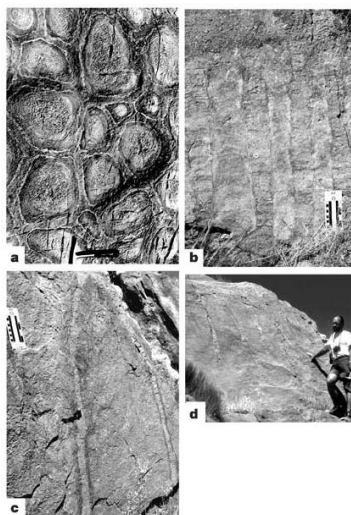
A. Krug і M. Patzkowsky (2004) вивчали відновлення екосистем в ранньому Силурі після масового вимирання організмів наприкінці Ордовіка на території давнього континенту Лаврентія. Авторами було встановлено, що відновлення біорізноманіття морських бентосних організмів Лаврентії до рівня, що передував пізньо-Ордовицькому вимиранню, відбулось протягом 5 млн. років, що на 15 млн. років швидше, ніж в цілому при оцінці швидкості відновлення глобальних екосистем. Автори вважають, що швидке відновлення екосистем

Лаврентії пов'язане з імміграцією організмів з інших регіонів (наприклад, з Балтики). Крім того, слід зазначити, що на початку Силура Лаврентія займала приекваторіальне положення, а теплі кліматичні умови, зазвичай, сприяють більш швидкому відновленню екосистем.

Таким чином, після масового пізньо-Ордовицького вимирання видів - екосистемам знадобилось близько 5 млн.р. для відновлення біоти в екваторіальних районах земної кулі і близько 15 - 20 млн.р. - в помірних і приполярних широтах. Відомо, що чим нижче температури навколишнього середовища - тим повільніше відновлюється і кількість, і видове різноманіття живих організмів в екосистемах. Це пов'язано і зі швидкістю росту і розмноження організмів, і з особливостями природного відбору: в стресових кліматичних умовах природний відбір спрямований на адаптацію до несприятливих умов і зберігає тільки організми жорстко пристосовані до даних умов, тоді як в оптимальних кліматичних умовах відбір зберігає всі життєздатні варіанти організмів, що дає різноманіття форм життя в екваторіальних районах. Згодом через конкуренцію частина видів розселяється в зони, віддалені від екваторіального оптимуму життєвих факторів, поповнюючи видове різноманіття помірних і приполярних широт.

Пізній Ордовик – ранній Силур: ріст чисельності та розмірів бактеріальних матів. Мікробні споруди: строматоліти, тромболіти і дендроліти - формуються в процесі життєдіяльності мікробних матів. У Фанерозої кількість мікробних будівель різко зменшилась через розквіт багатоклітинних еукаріотичних форм життя.

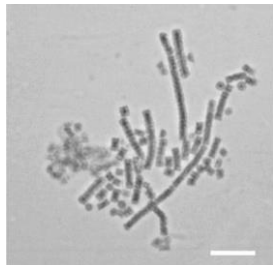
Після Ордовицької морської революції біорізноманіття - мікробні мати зустрічаються тільки в стресових несприятливих умовах проживання, тобто там, де не спроможні жити багатоклітинні організми. Таким чином, основною причиною зниження кількості мікробних матів в Фанерозої є їх об'їдання багатоклітинними тваринами (Awramik, 1982; Garrett, 1970; Walter & Neys, 1985). Деяке відновлення чисельності строматолітів відбувається під час масових вимирань. Наприклад, під час Пермського вимирання видів (Schubert & Bottjer, 1995). Р. Sheehan і М. Harris (2004) показали розквіт мікробних матів під час Ордовицького вимирання організмів. Причиною пізньо-Ордовицького – ранньо-Силурійського розквіту мікробних матів стала відсутність тварин, які об'їдають ці мати, через події масового вимирання.



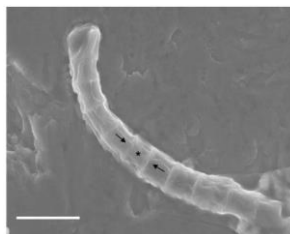
Мікробні споруди раннього Силура: а - строматоліт, вид зверху; b - колонія строматолітів; с, d - тромболіти (за Sheehan & Harris, 2004).

***Поява філаментних ціанобактерій в результаті горизонтального перенесення генів колагену від еукаріот в Силурі - Девоні.** Layton В.Е. з колегами (2008) за допомогою атомної силової мікроскопії вперше виявили у сучасних філаментних ціанобактерій *Trichodesmium erythraeum* колагено-подібні білки. При цьому молекулярний аналіз показав відсутність інтронів в гені колагену *Trichodesmium erythraeum* і подібність колагену даної бактерії колагенам хребетних тварин. Філогенетичний аналіз білкових послідовностей у хребетних, безхребетних, у вірусу синдрому білих

плям у креветок, у бактерій *Streptococcus equi* і *Bacillus cereus* показав, що дуже довгі колагено-подібні послідовності, мабуть, з'явилися незабаром після розділення фібрилярних і нефібрилярних колагенів. Автори дослідження вважають, що присутність аномально довгих колагенових генів у прокаріот пов'язана з перенесенням генів від еукаріот до прокаріот в Силурійському - Девонському періодах, при цьому синтез аномально довгих колагенових білків забезпечив ціанобактеріям *Trichodesmium erythraeum* здатність формувати колонії, які під час т.зв. «цвітіння води» покривають десятки тисяч кілометрів океану (за Layton et al., 2008).



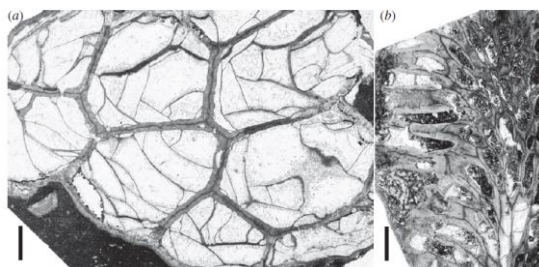
Trichodesmium erythraeum. Світлова мікроскопія. 1 бар = 30 мкм (за Layton et al., 2008)



Trichodesmium erythraeum. Скануюча електронна мікроскопія. Між сусідніми клітинами присутні міжклітинні контакти. Зірочкою вказана батьківська клітина. Дві стрілки показують дочірні клітини. 1 бар = 10 мкм (за Layton et al., 2008).

*NB! Фібрилярні колагени - це білки позаклітинного матриксу, консервативні у всіх багатоклітинних тварин. У хребетних тварин родина фібрилярних колагенів є необхідною для формування кісток, зубів і інших тканин, які вимагають механічної міцності. Дослідження, проведені Boot-Handford R.P. і Tuckwell D.S. (2003), показали, що фібрилярні колагени хребетних походять від загального предкового гена, який з'явився у базовій лінії хребетних тварин до дуплікації геному у загального предка всіх хребетних (за Boot-Handford & Tuckwell, 2003).

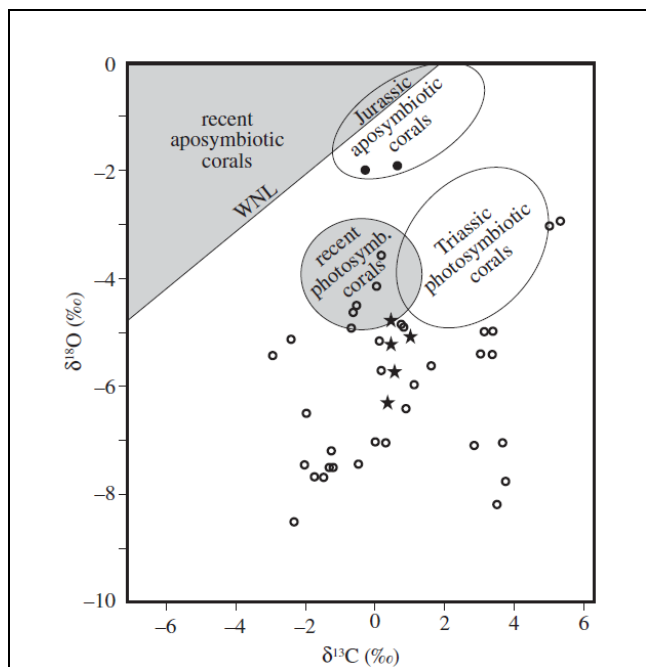
Рифи. У мілководних морях типовими були тропічні рифи. Ці рифи були сформовані коралами-табулятами, коралами-ругозами, строматопороїдними організмами, мохуватками і кальцифікованими водоростями.



Корали-табуляти: а – *Michelinia tenuisepta*; б – *Thamnopora ex gr. boloniensis*. 1 бар = 2 мм (за Zapalski, 2013).

В середньому Силурі корали-табуляти придбали фотосимбіонтів. Сучасні корали-рифобудівники групи *Scleractinia* з'явилися після Пермо-Тріасової кризи, а симбіоз сучасних коралів з водорістю *Symbiodinium* сформувався в Тріасовому періоді, приблизно 240 млн.р.т. У Палеозої основними будівельниками рифів були вимерлі на сьогоднішній день корали-табуляти. У ряді досліджень було показано, що карбонат кальцію, який секретується сучасними коралами, що мають фотосимбіонтів, - має характерний ізотопний склад вуглецю і кисню. Zapalski M.K. (2013) було проведено ізотопний аналіз вуглецю і кисню в фосиліях коралів-табулят, які мешкали в океанах в Силурі - Пермі і належали до чотирьох порядків *Favositida*, *Heliolitida*, *Syringoporida* і *Auloporida*. Проведені дослідження показали, що значення показників ізотопного фракціонування вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) і кисню ($\delta^{18}\text{O}$) в фосиліях

Палеозойських коралів-табулят виявились подібними відповідним значенням у сучасних склерактинієвих коралів, які мають фотосимбіонтів. Отримані дані дозволили автору дослідження зробити висновок про те, що корали-табуляти придбали фотосимбіонтів не пізніше середнього Силура, приблизно 430 млн.р.т.

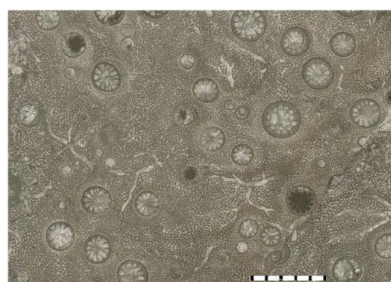


Значення показників ізотопного фракціонування вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) і кисню ($\delta^{18}\text{O}$) в скелетних структурах коралів-табулят і склерактинієвих коралів. Зафарбовані кола позначають Юрські глибоководні корали, які не мали фотосимбіонтів (апосимбіотичні *Yavorskia paszkowski*) на території Польщі, зірочками позначені передбачувані фотосинтезуючі корали-табуляти з прибережних вод на території Польщі. Відкритими колами вказані всі інші корали-табуляти, які досліджувались. Значення показників ізотопного фракціонування вуглецю і кисню для сучасних фотосинтезуючих і нефотосинтезуючих коралів - заштриховані (цитовано за Zapalski, 2013).

***Симбіоз строматопороїдних губок та коралів-ругоз.** Vinn O. і Motus M.A. (2014) всередині фосилій Силурійських строматопороїдних губок *Ecclimadictyon astrolaxum* виявили ендосимбіотичні корали ругози групи *Palaeophyllum*. Ругози були вертикально орієнтовані всередині губок, а їх кораліти у багатьох випадках відкривались на поверхні губок. Однак, багато коралів-ругоз були повністю занурені в тіло губки-господаря. Завдяки губці-господарю, ругози отримували можливість підійматись над субстратом вгору, що покращувало їх харчування. Крім того, в гідродинамічно-активних прибережних водах відносна стабільність ростового субстрату також була вигідною для ругоз (за Vinn & Mötus, 2014).



Поздовжній зріз губки.



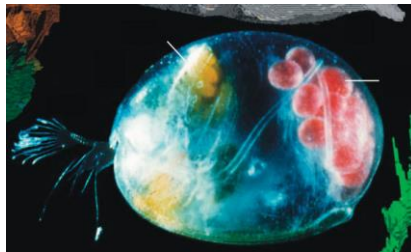
Поперечний зріз губки. Силур.
Усередині фосилій строматопороїдних губок *Ecclimadictyon astrolaxum* виявили ендосимбіотичні корали ругози групи *Palaeophyllum*. Поздовжній і поперечний зрізи губки з коралами-симбіонтами всередині. Розмірна шкала - в мм (за Vinn & Mötus, 2014).

Брахіоподи. В Силурі з'явилися брахіоподи групи *Protochonetes*. Це була примітивна група, яка згодом дала початок продуктідам (*Productida*), які стануть найважливішою групою в пізньому Палеозої. Продуктіди відрізняються тим, що у них з раковин стирчать шпиголки, які дозволяють їм підійматись над піском і мулом. Це стало найважливішою

екологічною адаптацією, оскільки знижувало можливість забруднення тварини мулом і таким чином дало продуктідам перевагу перед іншими групами брахіопод (за Palaeos.com).

Морські лілії. В Силурійському періоді морські лілії становили 10% фауни морів і налічували 35 родів і 56 видів. Скам'янілості багатьох морських лілій показали сліди прижиттєвих деформацій. Фахівці пояснили ці деформації присутністю галоутворюючих організмів. Але, оскільки ці організми не проникали в капсулу тіла, то їх підселення пояснили симбіозом. 15% видів морських лілій мали таких підселенців – симбіонтів. Причому аналіз скам'янілостей свідчить про високий рівень специфічності господарів для конкретних симбіонтів (Widdison, 1999, цитовано за Palaeos.com).

Турбота про потомство у давніх остракод. Скам'янілості рачків – остракод (підтип ракоподібні, тип членистоногі), що живуть в двостулкових раковинках, відомі з Ордовіка. D. Siveter з колегами (2007) досліджували добре збережені (навіть з м'якими тканинами) скам'янілості Силурійської остракоди з надродини *Myodocopids*, що датуються 425 млн.р.т. Автори виявили всередині виводкової камери самки остракоди - яйця і молодняк, що дозволило їм зробити висновок про турботу про потомство у даної групи остракод.



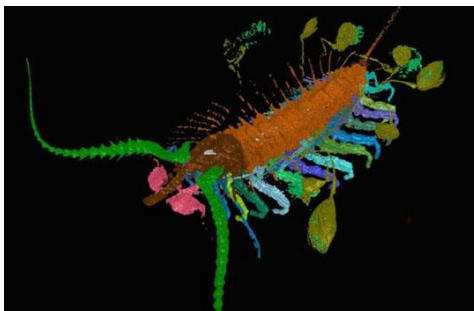
Самка сучасного рачка - остракоди з яйцями (надродина *Myodocopid*) (за Siveter et al., 2007).

Сьогодні на Землі мешкає близько 20 тисяч видів остракод, що утворюють дві надродини - *Podocopa* і *Myodocopa*. Для сучасних *Myodocopa* характерно статеве розмноження, тоді як для *Podocopa* - партеногенез. Більшість сучасних остракод відкладають свої яйця прямо у воду. Однак, деякі групи серед *Myodocopa* - піклуються про свої яйця, а деякі групи *Podocopa* - дбають не тільки про свої яйця, але й про молодняк, майже до трьох ювенільних стадій. Дослідження, проведене D. Siveter з колегами (2007), дозволяє стверджувати, що турбота про потомство з'явилась на найраніших еволюційних етапах розвитку рачків - остракод.

Незвичайна форма турботи про потомство у одній з груп силурійських членистоногих. Briggs D.E. колегами (2016) у відкладеннях Силура, що датуються 430 млн.р.т., виявили скам'янілості стародавнього членистоногого аквілоніфера (*Aquilonifer spinosus*). Це була невелика членистонога тварина завдовжки близько одного сантиметра. Аквілоніфер мав закриту зверху щитом безоку голову з розгалуженими антенами і сегментоване тіло, кожен членник якого закривав власний щиток з гострими шипами по краях. Дослідники припустили, що *Aquilonifer spinosus* є архаїчним представником підтипу жвалоносних (*Mandibulata*). Однак, цей висновок не є остаточним, оскільки сьогодні не існує тварин, з якими можна було б пов'язати цю істоту. Мабуть, аквалоніфер належав до груп, які розвивалися і диверсифікували до того, як з'явилися сучасні клади тварин.

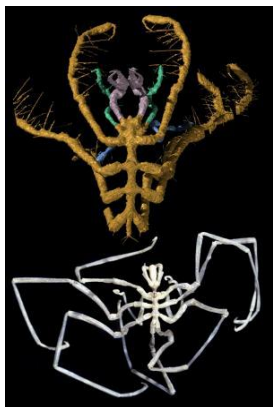
Найцікавішим виявилось те, що аквалоніфер всюди носив з собою спеціальні сумки, в яких сиділи його дитинчата. Вчені виявили десять капсул з якоїсь міцної органічної речовини, прикріплених до сегментів тулуба аквілоніфера довгими тяжами. Усередині капсул виявився десяток дитинчат на різних стадіях розвитку. Сучасні тварини використовують різні стратегії захисту своїх яєць та ембріонів від хижаків, прикріплюючи їх до кінцівок, ховаючи під панциром, або поміщаючи в спеціальну капсулу, поки вони не стануть достатньо дорослими, щоб жити самостійно, але приклад турботи про потомство у

аквалоніфера - унікальний. Оскільки така форма турботи про потомство не зустрічається у сучасних тварин, це привело дослідників до висновку про неефективність даної стратегії боротьби за виживання (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/718-aquilonifer>; Briggs et al., 2016).



Древня членистонога тварина аквілоніфер (*Aquilonifer spinosus*) всюди носила з собою спеціальні сумки, в яких сиділи її дитинчата (за Briggs et al., 2016).

Морські павуки (Підтип Хеліцерові, Тип Членистоногі). В Силурійському періоді з'явилися морські павуки. Сучасні морські павуки (*Русногоніди*) включають 1160 видів, що мешкають повсюдно в океанах на глибинах до 6000 м. У відкладеннях Силура віком 425 млн.р.т. D. Siveter з колегами (2004) були знайдені виключно добре збережені скам'янілості морських павуків. Морфологічний аналіз даних фосилій дозволив вченим зробити висновок про те, що знайдені екземпляри відносяться до найдавніших базових представників морських павуків, тобто по суті, є предковою групою для решти морських павуків і, що морські павуки з'явилися в Силурі (згідно з іншими даними - пікногоніди з'явилися ще в Кембрії). Тривалий час велась дискусія про приналежність морських павуків до хеліцерових. Відкриття даних викопних решток дозволило беззастережно віднести морських павуків до підтипу Хеліцерових (за Siveter et al., 2004).



Вгорі - Силурійський морський павук (реконструкція).

Внизу - сучасний морський павук. Підтип Хеліцерові (за Siveter et al., 2004).

Поява щелепи у черепноголових хордових тварин. У Силурійському періоді у черепноголових хордових з'являється щелепа як похідне від зябрових дуг (тобто, щелепи всіх хребетних - це видозміннені передні зяброві дуги).

*NB! Вважають, що однією з ключових молекулярних подій, які забезпечили перетворення зябрових дуг на щелепи, стало відключення певних Нох генів у відповідній частині ембріона (за Cohn, 2002).

Крім зміни характеру фронтально-каудальної експресії Нох-генів, для формування щелепи у перших щелепноротих їм необхідно було придбати: а) діплорінію (*diplorhiny*) - двоноздреву морфологію передньої частини голови; б) дорзо-вентральний градієнт роботи *Dlx*-генів; в) локалізовану експресію *Varx1*-гена. Таким чином, формування щелепи замість перших пар зябрових дуг - це не просто результат зміни програми розвитку щелепних дуг, а нова програма розвитку,

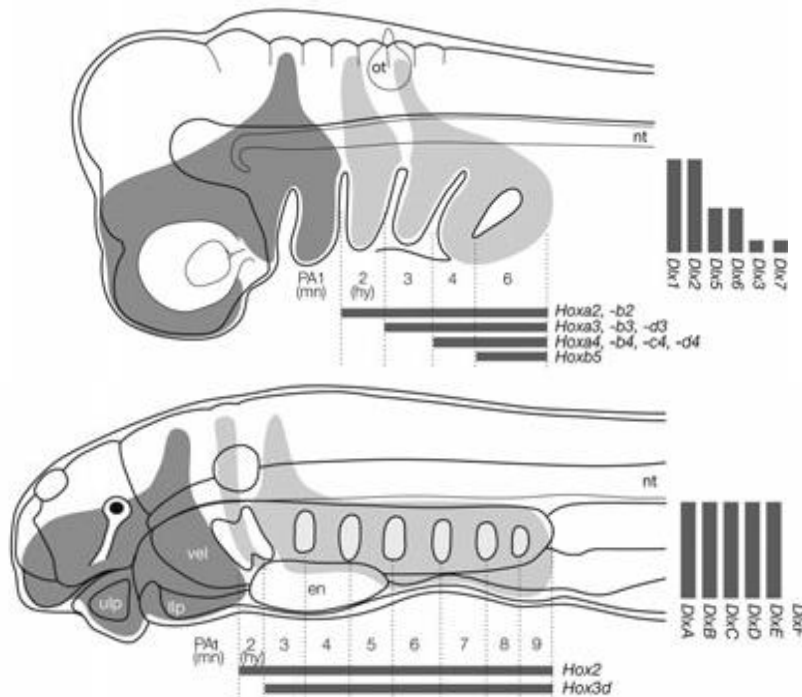
заснована на новій генній регуляторній мережі, яка є частиною глобальної генної мережі, що забезпечує краніо-фаціальний ембріогенез (за Kuratani, 2012).



Поява щелепи у хребетних тварин в наслідок перетворення перших трьох пар зябрових дуг (за Kuratani, 2005).



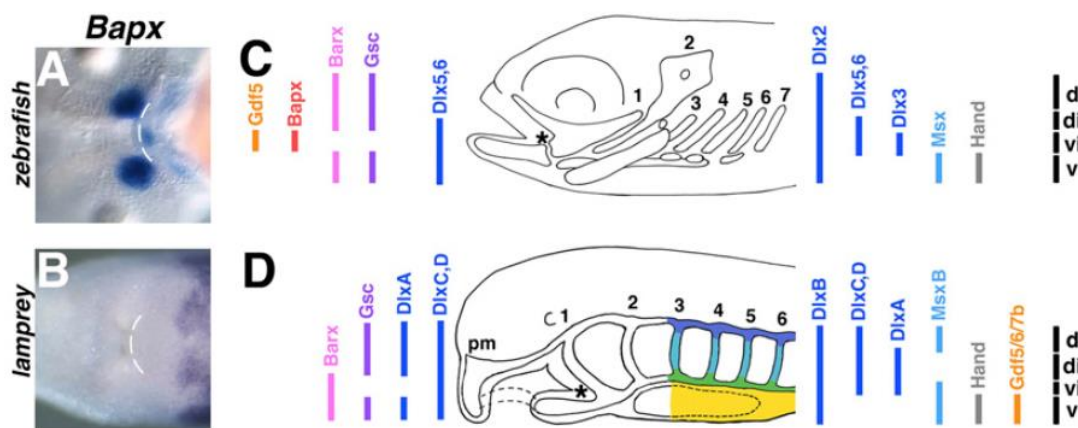
Приклади щелеп, характерних для вимерлих давніх риб. Це різноманіття щелепних апаратів було втрачено після Девонського т.зв. «пляшкового горлечка» в еволюції щелепноротих хребетних тварин. Сьогодні для сучасних кісткових риб і тетрапод характерний один тип щелепного апарату.



Відмінності в градієнті Нох та Dlx генів в ектомезенхімі головного відділу ембріонів щелепноротих (верхня схема) і безщелепних (нижня схема) хребетних (за Kuratani, 2012).

Щелепи у хребетних тварин з'явилися в результаті кооптації передіснуючих програм розвитку. Поява щелеп стала поворотною точкою в еволюції хребетних тварин, оскільки дозволила примітивним хребетним полювати на крупну і рухливу здобич. Щелепи хребетних тварин складаються з окремих дорзальних і вентральних скелетних елементів, пов'язаних суглобом. Як з'явилася ця структура з несочленованих зябрових дуг безщелепної предкової групи - одне зі складних питань еволюції хребетних тварин. Cerny R. з колегами (2010) була проаналізована експресія 12 генів, залучених у встановлення структури глотки у

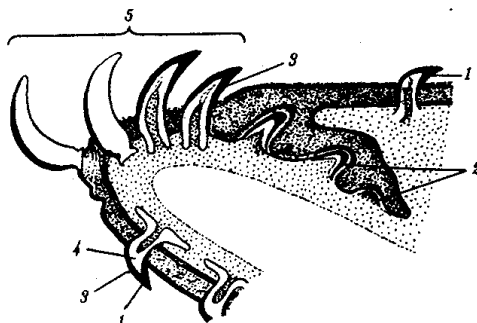
сучасних безщелепних рибоподібних тварин - міног. Проведені дослідження показали у міног експресію *Dlx* генів, а також комбінаторну експресію *Msx*, *Hand* і *Gsc* генів вздовж дорзо-вентральної вісі глотки, що формується. Отримані дані свідчать про те, що встановлення зразка експресії генів глотки, характерного для щелепноротих хребетних, відбулося до появи самих щелеп. Крім того, дослідниками було виявлено, що гени *Varx* і *Gdf5/6/7* - ключові регулятори формування щелепного суглоба у щелепноротих хребетних тварин – не експресуються у міног в першій парі зябрових дуг, тоді як ген *Varx* - який відсутній в першій парі зябрових дуг у щелепноротих тварин - маркує цей домен у міног. В цілому, отримані дані дозволяють представити новий сценарій еволюції щелепи, в якому інкорпорація експресії генів *Varx* і *Gdf5/6/7* в передіснуючу програму встановлення дорзо-вентрального плану формування глотки - запустила еволюцію щелепи через зміни ідентичності хондроцитів першої зябрової дуги. Згідно з результатами досліджень і гіпотезами інших вчених - щелепи з'явилися в результаті появи *de novo* програми формування глотки у древніх безщелепних хребетних. Cerny R. з колегами (2010) підкреслюють, що згідно з отриманими ними результатами, мала місце передіснуюча програма розвитку глотки і кооптація в процес реалізації цієї програми ряду інших генів, також вже існуючих у безщелепних хребетних тварин (за Cerny et al., 2010).



Порівняння зразка дорзо-вентральної експресії генів в скелеті глотки, що формується, у ембріонів риби-зебри (A,C) і міноги (B,D). Де: A - експресія гена *Varx* обмежує регіон рота риби-зебри в районі щелепного суглоба, що формується; B - у міног експресія гена *Varx* ніколи не спостерігається в районі скелета голови (пунктирними лініями позначений передній край ротового отвору на малюнках A і B); C - дорзо-вентральне поширення експресії генів *Gdf5*, *Varx*, *Barx*, *Gsc*, *Dlx2,3,5,6*, *Msx* і *Hand* в глоткових дугах риби-зебри; специфічний зразок експресії генів для першої пари зябрових дуг - вказано зліва від діаграми; зірочкою відзначений нижньощелепний суглоб; D - поширення дорзо-вентральної експресії генів *Varx*, *Gsc*, *DlxA,B,C,D*, *Msx*, *Hand* і *Gdf5/6/7b* в глоткових дугах морських міног; специфічний зразок експресії генів для першої пари зябрових дуг вказано зліва від діаграми; і у риби-зебри, і у міноги комбінаторна експресія генів *Dlx*, *Msx* і *Hand* визначає формування чотирьох CNCC доменів в горлі: вентрального (v), вентрально-проміжного (vi), дорзально-проміжного (di) і дорзального (d), що свідчить про існування базового дорзо-вентрального зразка експресії генів при формуванні скелета голови хребетних тварин. Хоча міноги мають регіон, топологічно гомологічний щелепному суглобу (на схемі вказано зірочкою), про що свідчить подібна експресія генів *Dlx*, *Msx*, *Hand* і *Gsc* в першій парі зябрових дуг, проте - експресія генів *Gdf5* і *Varx* в першій парі зябрових дуг є унікальною для щелепноротих хребетних тварин, і свідчить про те, що мобілізація цих генів для роботи в першій парі зябрових дуг пов'язана з еволюцією щелепи. Комбінаторна експресія генів *Dlx*, *Msx* і *Hand* в задній частині глотки міноги, що формується, відповідає чотирьом окремим структурним типам клітин, які позначено різними кольорами (за Cerny et al., 2010).

Зуби у хордових тварин. Цікаво відзначити, що в ході еволюції життя на Землі зуби у тварин з'явилися раніше, ніж щелепи. Зуби, як утворення, похідні від ектодерми, були виявлені у конодонтів в Кембрійському періоді, тоді як перші щелепи з'явилися у риб лише на початку Силурійського періоду. І луска, і зуби - це похідні ектодерми. Особливо наочним є перехід плакоїдної зубчастої луски в зуби у акул (див. малюнок). Зуби і луска акули мають

подібну зовнішню і внутрішню будову, а також здатність до постійної зміни. Ці структури мають однакове походження, оскільки з'явилися в результаті мутації у давніх риб як новоутворення в шкірних покривах. Слід підкреслити, що в ході еволюції плакоїдна луска перетворилась: в зуби у хребетних тварин; в плоску луску у кісткових риб; в лусочки у змії і ящірок; в пір'я у птахів; у волосся, кігті, роги і копита у ссавців.



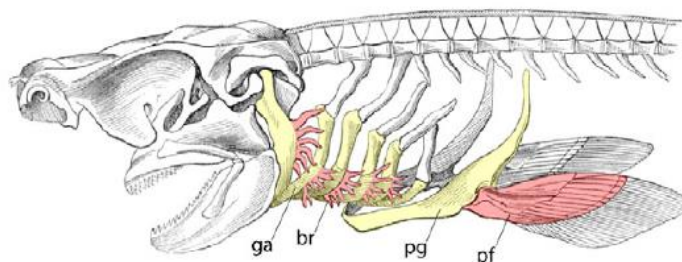
Формування зубів, як похідних ектодерми, у акул. Перехід від плакоїдної луски до зубів по краю ротового отвору акули: 1 - плакоїдна луска, 2 - закладка нових зубів, 3 - емаль, 4 - дентин, 5 - зуби (за <http://refdb.ru/images/965/1929624/4c7e72c8.png>).

Поява у Щелепноротих парних кінцівок. Крім появи щелепи – у Щелепноротих черепноголових (хребетних) тварин з'являються парні кінцівки (передні і задні). NB! У Безщелепних рибоподібних тварин таких кінцівок не було. Генетична програма формування парних кінцівок з боків сегментів тіла - досить давня. Вона є і у безхребетних, починаючи з параподій багатощетинкових черв'яків, і у хребетних, починаючи з риб. Цілком можливо, що ця програма то включається, то вимикається, в залежності від умов навколишнього середовища.

Парні плавці (і, як наслідок, парні кінцівки тетрапод) утворилися внаслідок трансформації зябрових дуг. Хрящові риби мають парні відростки тіла, які відходять латерально від їх зябрових дуг і називаються зяброві промені. Це дозволило в 1878 р. німецькому анатому Карлу Гегенбауру припустити, що парні плавці (і, як наслідок, кінцівки тетрапод) утворилися внаслідок трансформації зябрових дуг.

Відомо, що у тетрапод закладка кінцівок контролюється т.зв. зоною поляризованої активності - сигнальним центром, що експресує ген *sonic hedgehog* (Shh), який встановлює передньо-задню вісь ембріональної бруньки майбутніх кінцівок і забезпечує проліферативну експансію клітин-попередниць ендоскелетних елементів кінцівок.

Gillis J.A. і Hall B.K. (2016) на підставі результатів молекулярно-біологічних досліджень показали, що у маленького ската секреція Shh з сигнального центру зябрових дуг, що розвиваються, встановлює передньо-задню вісь полярності зябрових дуг і забезпечує проліферативну експансію ендоскелетних клітин попередниць зябрових променів. Ці результати свідчать про наявність у хрящових риб паралелей в механізмах встановлення осі зябрових променів і парних кінцівок і дає розуміння молекулярної основи зябрової гіпотези К. Гегенбаура, заснованої на анатомічних дослідженнях (за Gillis & Hall, 2016).



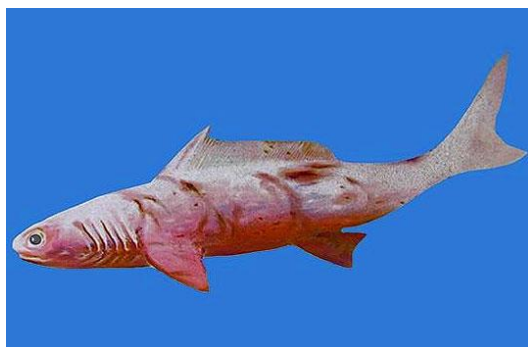
Гіпотеза гомологічності зябрових дуг і парних кінцівок. На схемі представлений скелет голови акули, який ілюструє гомологію зябрових дуг і скелета грудних плавців у хрящових риб. Зяброві дуги (ga) і

плечовий пояс (pg) дані жовтим кольором; зяброві промені (br) та грудні плавці (pf) дані червоним кольором (за Gillis & Hall, 2016).

В цілому, проведені дослідження свідчать про те, що формування зябрових дуг і парних плавців у риб (і, відповідно, кінцівок у тетрапод) контролюється одним і тим же молекулярною механізмом.

Поява у Щелепноротих внутрішнього скелету. Іншою особливістю Щелепноротих порівняно з Безщелепними рибоподібними тваринами стала поява не лише зовнішнього, але й і внутрішнього хрящового та кісткового скелету. Тривалий час вважалося, що окостеніння внутрішнього хрящового скелету є подальшим еволюційним придбанням, порівняно з хрящовим внутрішнім скелетом. І, таким чином, на еволюційному дереві Хрящові риби розташовувалися більш базально порівняно з Кістковими рибами. Проте, молекулярно-біологічні дослідження і нещодавні палеонтологічні знахідки свідчать про те, що древня група Хрящових риб мала внутрішній кістковий скелет, який було втрачено нащадками в ході еволюції означеної групи.

***Стародавні акули мали внутрішній кістковий скелет, який був згодом втрачений їх нащадками.** У Девонських відкладеннях в регіоні Кімберлі, західна Австралія, Long J.A. з колегами (2015) знайшли скам'янілий скелет акули гогозелахуса (*Gogoselachus lynnbeazleyae*), яка жила в теплому тропічному морі 380 млн.р.т.



Реконструкція зовнішнього вигляду Девонської акули гогозелахуса (*Gogoselachus lynnbeazleyae*). Довжина тіла 75 см (за <http://paleonews.ru/index.php/new/561-gogoselachus>).

Акул прийнято вважати примітивними рибами на тій підставі, що їх скелет складається з хряща, а кістки у них ніколи не утворюються. Однак, мікроскопічний аналіз фосилізованих залишків акули гогозелахуса з використанням технології мікротомографії показав, що ранні акули мали справжній кістковий скелет, і лише згодом його втратили. При сильному збільшенні в структурі хряща гогозелахуса фахівці побачили справжні остецити - клітини, з яких складаються кістки. Таким чином, у гогозелахуса була справжня кісткова конструкція, яка зв'язувала воедино крихітні хрящики.

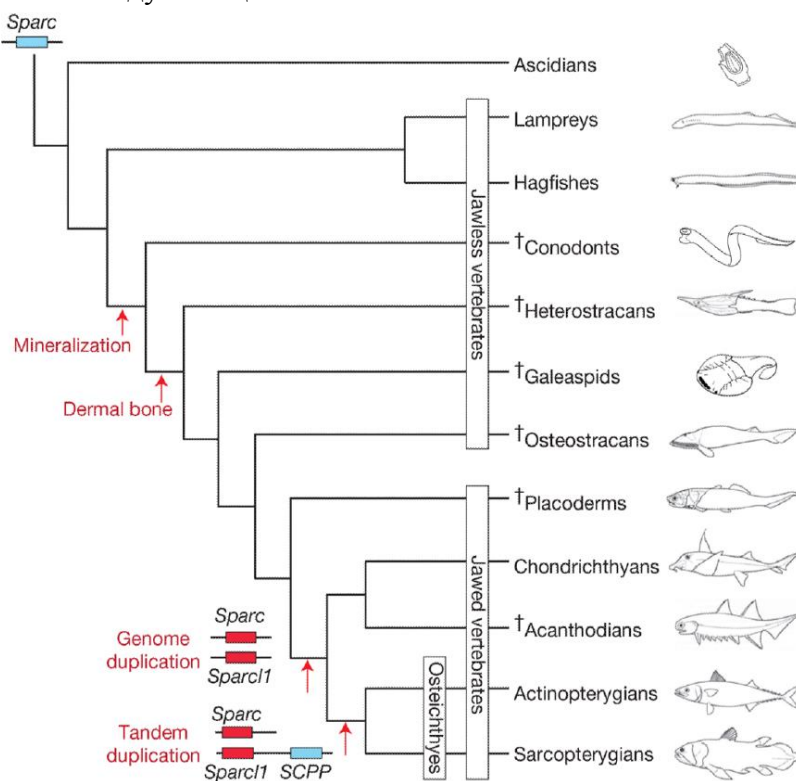
*NB! Скелети сучасних акул утворені своєрідною тканиною, яка називається призматичним кальцінованим хрящем. Цей хрящ мінералізований і виглядає не як тверді листи, а як мозаїка з крихітних мінеральних призм. Така тканина досить сильно відрізняється від кістки, і її походження поки є не дуже добре зрозумілим. Аналіз хрящової тканини акули гогозелахуса показав, що давній призматичний кальцінований хрящ, на відміну від сучасного, мав між призмами зазори, заповнені кістковими клітинами (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/561-gogoselachus>).

Вважають, що гогозелахус відноситься до акул, які походять від предкової групи, яка мала справжній кістковий скелет. Зверніть увагу - сучасні акули повністю втратили кістки: їх

скелет складається тільки з хрящової тканини (за винятком кісткових елементів в структурі зубів). Дослідники вважають, що стародавні акули відмовилися від кісткового скелета, що полегшило конструкцію тіла і зробило акул однією з найбільш успішних груп хижаків (за <http://paleonews.ru/index.php/new/561-gogoselachus>; Long et al., 2015).

Молекулярний аналіз виявив причину відсутності у Хрящових риб справжніх внутрішніх кісток, які в онтогенезі у інших Щелепноротих заміщують кістковий хрящ.

Проведений Venkatesh B. з колегами (2014) геномний аналіз риби-химери *Callorhynchus milii* показав, що у хрящових риб присутні всі гени, необхідні для формування внутрішнього кісткового скелета, крім генів SCPP родини (генів, які кодують кальцій-зв'язуючі фосфопротейни, що секретуються). Тоді як гени, вихідні для даної родини, - Sparc1 і Sparc - присутні. *NB! SCPP родина генів походить від гена Sparc1 (Sparc-like 1) в результаті тандемної дуплікації, а сам ген Sparc1 - з'явився від стародавнього Sparc гена Метазоїв в результаті повногеномної дуплікації.

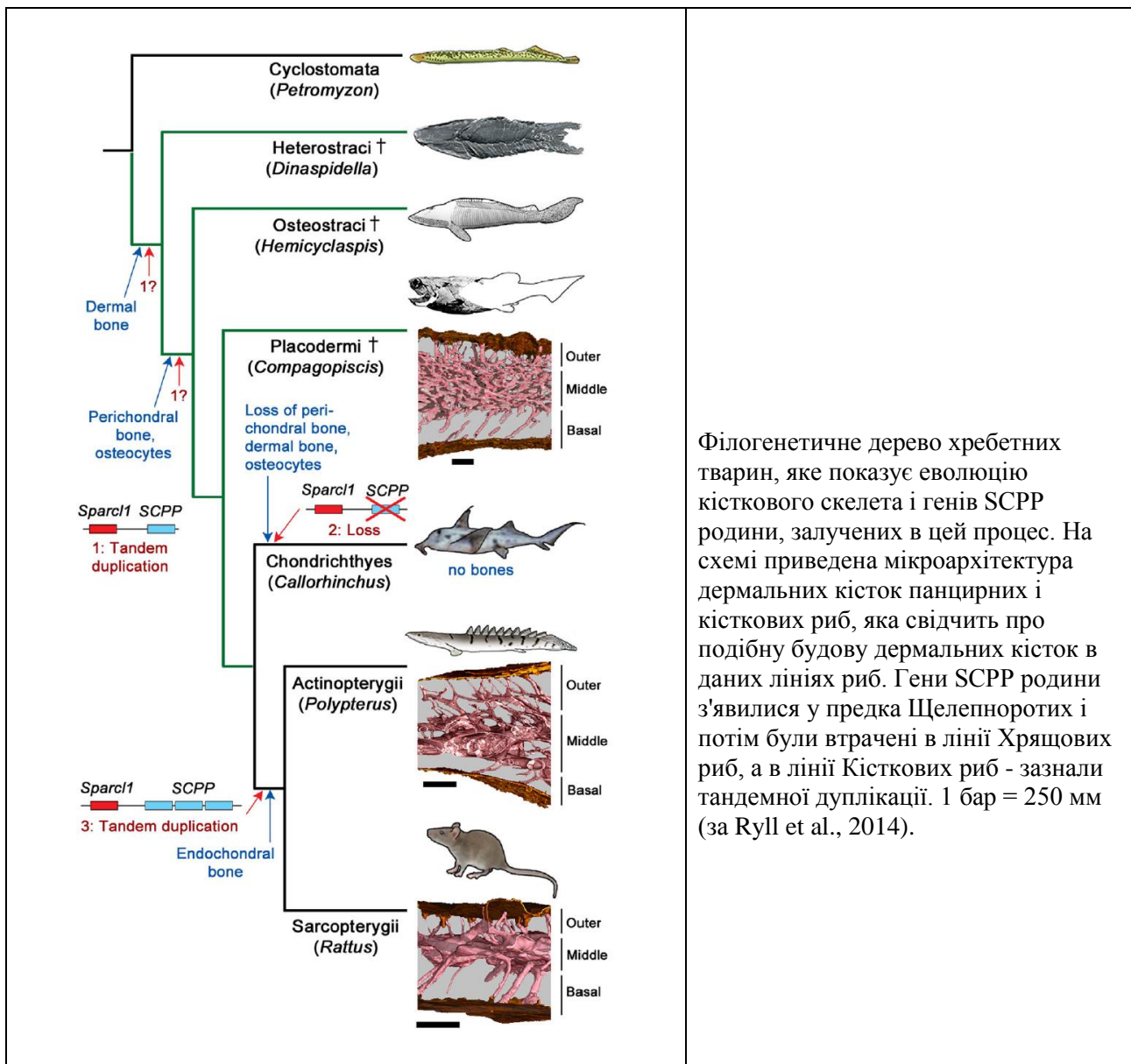


Геномні події, які привели до утворення справжніх кісток: поява гена *sparc* в результаті подвоєння цілого геному у предків Хордових, потім дуплікація цього гена і початок функціонування гена *sparc1* у загального предка Щелепноротих, потім тандемна дуплікація цілої ділянки геному з утворенням генної родини SCPP. Хрестиком відзначені вимерлі таксони (за http://elementy.ru/novosti_nauki/432173/Genom_khimery_pomog_ponyat_proiskhozhdenie_kostey; Venkatesh et al., 2014).

Проведені авторами роботи молекулярно-біологічні експерименти по відключенню роботи генів родини SCPP - підтвердили їх вирішальну роль у формуванні окостенілого внутрішнього скелета. Venkatesh B. з колегами (2014) припустили, що у кісткових риб генна родина SCPP з'явилася вже після поділу ліній Хрящових і Кісткових риб, а мінералізацію (окостеніння) зовнішнього скелета і зубів у Хрящових риб забезпечують гени Sparc і Sparc1. І, таким чином, у Хрящових риб ніколи не було справжніх внутрішніх кісток, які в онтогенезі заміщують хрящ (за http://elementy.ru/novosti_nauki/432173/Genom_khimery_pomog_ponyat_proiskhozhdenie_kostey; Venkatesh et al., 2014).

Проте, знахідка фосилізованих залишків давньої Девонської акули гогозелахуса і виявлення у неї справжніх остеоцитів (клітин, що генерують кісткову тканину) (Long et al., 2015) - свідчить про те, що, у древніх Хрящових риб внутрішній кістковий скелет

формувався. А згідно з результатами досліджень, проведених Ryll В. з колегами (2014), - гени родини SCPP з'явилися у загального предка Щелепноротих, але потім були втрачені у лінії хрящових риб (за Ryll et al., 2014).



Таким чином, в Силурі з'явилися риби - черепноголові щелепнороті хордові. У відкладеннях Силурійського періоду можливо знайти скам'янілі рештки практично всіх груп риб: панцирних, колючкозубих, хрящових і кісткових риб.

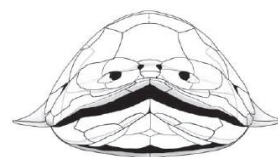
Панцирні риби (Placodermi) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki>). Панцирні риби (Плакодерми) - це парафілетична група, яка складається з декількох ліній або сестринських таксонів усіх нині існуючих і вимерлих груп щелепноротих тварин. Перші відомі скам'янілості плакодерм датуються раннім Силуром, Ллендовері (Burrow & Turner, 1998). Плакодерми жили в Силурійських і в Девонських морях. Характерною ознакою плакодерм була захищеність голови і тулуба кістковими дермальними пластинками. У панцирних риб вперше у щелепноротих хребетних тварин з'явилось живородіння (що встановлено за фосиліями, датованими 380 млн.р.т.). Плакодерми були різноманітними і численними в Девонському періоді. Однак, наприкінці Девона приблизно 360 млн.р.т. під час т.зв. Хангенберзької події - панцирні риби практично всі вимерли (це було т.зв. «пляшкове горлечко» в еволюції щелепноротих хребетних тварин) (за Sallan & Coates, 2010).

Поява щелеп у панцирних риб. Плакодерми були одними з перших хребетних, у яких сформувалися щелепи (вважається, що щелепи розвинулися з зябрових дуг безщелепних рибоподібних тварин). При цьому будова щелеп у більшості викопних плакодерм сильно відрізняється від будови щелеп у сучасних риб. Так, у сучасних риб ендохондральний небноквадратний елемент верхньої щелепи розташований більш медіально по відношенню до основних м'язів, що змикають щелепи; у примітивних плакодерм він тісно пов'язаний з щогою і розташований більш латерально по відношенню до простору, який займає щелепна мускулатура. У більшості плакодерм замість зубів до країв щелеп прикріплені великі покривні кісткові пластини, причому в жодного з видів не відомо регулярної зміни зубів, звичайної для інших риб. Ці особливості дозволили припустити, що плакодерми походять від лінії примітивних щелепноротих хребетних, відмінної від форм, які дали початок сучасним хрящовим і кістковим риbam (за <https://ru.wikipedia.org/wiki>).

Проте, нещодавно, були знайдені фосилії ентелогнатуса – панцирної риби, будова щелеп якої є подібною до будови щелеп кісткових риб і тетрапод (за Zhu et al., 2013).

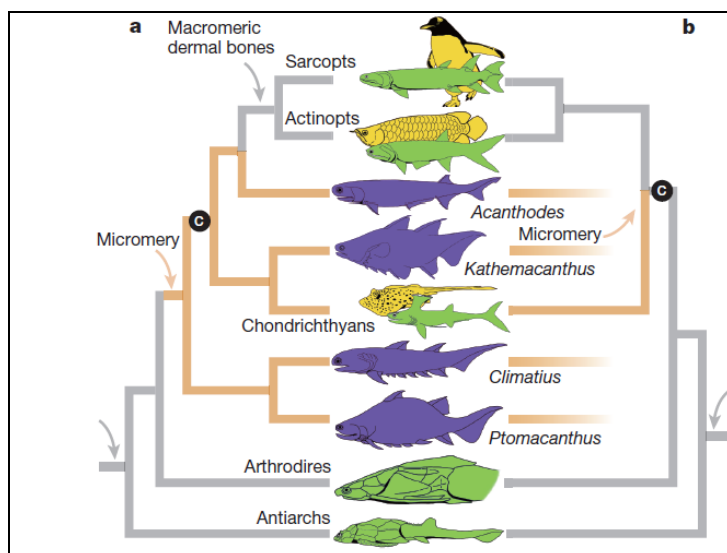


Реконструкція зовнішнього вигляду *Entelognathus primordialis* - Силурійської щелепноротої тварини, базової для групи хрящових і кісткових риб (за Zhu et al., 2013).



Перша, з відомих на сьогоднішній день, фосилія «обличчя» у щелепноротих тварин (за Zhu et al., 2013).

***Entelognathus primordialis* – Силурійська панцирна риба, яка відноситься до групи, базової для кісткових і хрящових риб.** Відомо, що у сучасних хрящових риб і у викопних риб акантод - відсутні великі дермальні кістки. Тоді як у панцирних і кісткових риб – такі кістки є, але вони мають різну архітектуру. Тривалий час йшла дискусія щодо первинності ознаки наявності/відсутності великих дермальних кісток у перших щелепноротих тварин.



Гіпотези появи дермального скелета у базових щелепноротих тварин. Макромерія - формування великих дермальних кісток, мікромерія - формування дрібних дермальних кісток. Мікромерія хрящових риб і акантод - є вторинною ознакою: для базових щелепноротих показана макромерія. Таким чином, формування великих дермальних кісток є первинною ознакою панцирних риб (за Zhu et al., 2013).

Нещодавно Zhu M. з колегами (2013) у відкладеннях, що датуються 419 млн.р.т., описали скам'янілості ентелогнатуса (*Entelognathus primordialis*) - Силурійської панцирної риби, у якої були виявлені щелепи, які за будовою подібні до щелеп кісткових риб і сучасних тетрапод: якщо щелепи інших панцирних риб склалися всього з однієї кістки, то щелепи ентелогнатуса формувались з трьох кісток. Крім того, знайдені скам'янілості панцирної риби

ентелогнатуса свідчать про те, що загальний предок хрящових і кісткових риб мав великі дермальні кістки, а відсутність великих дермальних кісток у хрящових риб і акантод - є вторинною ознакою. Цілком можливо, що покривні кістки черепа тетрапод походять від дермальних кісток базових панцирних риб. Крім того, знайдені скам'янілості *Entelognathus primordialis* є першим з відомих зразків формування «обличчя» у щелепноротих хребетних тварин (за Zhu et al., 2013).

*NB! Найважливішим компонентом тіла риб є покривний скелет - набір кісток, які утворюються зі сполучнотканинного шару шкіри і зазвичай мають вигляд пластин, які налягають на інші органи (наприклад, на мозкову коробку). Ці кістки так і називаються покривними (на відміну від замісних, які утворюються з хряща). В різних групах риб система покривних кісток влаштована по-різному. У кісткових риб покривний скелет «макромерний», т.т. такий, що складається з великих кісток, яким даються постійні назви; деякі з цих кісток збереглися і у нас, наприклад лобові, тім'яні і виличні. У акантод покривний скелет «мікромерний»: він складається з мозаїки дрібних пластинок, схожих на луски. У хрящових риб, крім лусок, взагалі нічого немає. І нарешті, у панцирних риб покривний скелет «макромерний»: він складається з великих кісткових пластин, які, проте, за своїм розташуванням не мають нічого спільного з покривними кістками кісткових риб; ніяких порівнянних елементів там знайти не вдається.

Однак нещодавно, у відкладеннях Силурійського періоду Південного Китаю, була відкрита панцирна риба ентелогнатус (*Entelognathus primordialis*) (Zhu et al., 2013). Розташування більшості покривних кісток черепа у ентелогнатуса, як і слід було очікувати, має мало спільного з картиною, звичайною для кісткових риб: наприклад, серединні кістки даху черепа у нього непарні. Але з кістками щелеп ситуація інша. У ентелогнатуса немає характерних для панцирних риб гнатальних пластинок, зате є розташовані по краях рота покривні кістки, які цілком відповідають однойменним кісткам кісткових риб: передщелепна, верхньощелепна (на верхній щелепі) і зубна (на нижній щелепі).

Є ще одна найважливіша ознака, за якою панцирні риби відрізняються від всіх без винятку інших щелепноротих хребетних. Це - розташування щелепних м'язів. У всіх риб, крім панцирних, щелепні м'язи знаходяться зовні від основного замісного елемента верхньої щелепи (до окостеніння він називається небноквадратним хрящем), з боку щоки. У панцирних риб щелепні м'язи знаходяться всередині від небноквадратного хряща, з боку ротової порожнини. Ентелогнатус зберігся досить добре, щоб цю ознаку можливо було вивчити. І виявилось, що щелепні м'язи у нього розташовані не як у типових панцирних риб, а скоріше саме як у кісткових.

Можна припустити, що у найдавніших риб небноквадратний хрящ не мав ніяких розростань і щелепні м'язи прямували від нього просто вниз. Потім у панцирних риб небноквадратний хрящ розрісся з боку щоки, залишивши м'язи в ротовій порожнині, а у всіх інших - навпаки, утворив виступаючу пластинку з боку ротової порожнини, яка залишила м'язи на щоці. Найцікавіше, що за цією ознакою ентелогнатус виявляється не в групі панцирних риб, а саме на боці «всіх інших». Дійсно, дослідники поки формально не відносять його ні до панцирних риб, ні до кісткових, а обмежуються лише вказівкою, що він - щелепноротий. Це справжнісінька проміжна форма.

Ентелогнатус - дуже древня тварина. Він жив 419 млн.р.т., наприкінці Силурійського періоду. Треба зауважити, що «епоху риб» традиційно і цілком обгрунтовано вважається наступний період - Девонський; з Силуру же риб відомо не дуже багато, а ті, які там є, напевно дуже примітивні. І той факт, що настільки древня риба за рядом важливих ознак займає проміжне положення між панцирними і кістковими рибами, може вказувати або на дуже близьку спорідненість цих двох груп, або ж на те, що ці ознаки примітивні для всіх риб взагалі. В результаті отримала значну підтримку стара ідея, згідно з якою «панцирний» стан є для риб вихідним. Тепер можна припустити, що панцирні і кісткові риби просто зберегли загальний тип покривного скелета («макромерний»), перетворивши його в кожній групі по-своєму; а у предків акантод і хрящових риб великі покривні елементи розпалися, давши «мікромерний» тип. І основним напрямком еволюції покривного скелета ранніх хребетних була його редукція, а не нарощування.

Ще один важливий висновок з дослідження ентелогнатуса полягає в тому, що спільні предки всіх щелепноротих, мабуть, були більш схожі на кісткових риб, ніж це раніше вважалося. Традиційно багато дослідників уявляли собі еволюцію риб у вигляді дерева, яке росте нагору, біля основи якого знаходяться архаїчні гілки (наприклад, акули), а на вершині - кісткові риби. Тепер може вийти чи не навпаки (цитовано за С. Ястребовим; http://elementy.ru/novosti_nauki/432099/Otkryto_iskopaemoe_sochetayushchee_priznaki_pantsirnykh_i_kostnykh_ryb).

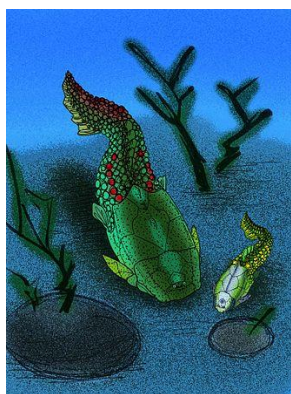
***Еволюція обличчя тварин при переході від безщелепних до щелепноротих хребетних. (цитовано за сайтом <http://sci-dig.ru/paleontology/iskopaemaya-ryiba-romundina-i-evolyutsiya-litsa/>). Dupret V. з колегами (2014) представили нову реконструкцію однієї з найважливіших частин анатомічної будови щелепноротих хребетних - обличчя. Рентгенівська візуалізація в мікронному діапазоні дозволила дослідникам показати поетапне формування обличчя при переході від безщелепних до щелепноротих хребетних тварин. У центрі реконструкції, проведеної вченими, - *Romundina*, панцирна риба віком в 410 млн.р.**

Відомо, що щелепнороті хребетні тварини походять від безщелепних. І в драматичному стрибку анатомічної еволюції обличчя буквально вивернулось навиворіт. У ембріонів безщелепних тварин тканини ростуть вперед по обидві сторони від мозку, зустрічаючись на середній лінії, утворюючи велику верхню губу навколо єдиної середньої «ніздрі», яка розташована прямо перед очима. Тоді як у щелепноротих - та ж тканина росте під мозком в передньому напрямку, протискуючись між лівою і правою носовими порожнинами, які мають окремі «виходи» назовні. Ось чому у нас дві ніздрі, а не один великий отвір посередині лица. Передня частина мозку у щелепноротих набагато сильніше витягнута вперед, і в результаті ніс у нас знаходиться попереду, а не захований ззаду, за лінією очей.

Про хід цієї еволюційної трансформації майже нічого не було відомо. Тому, Dupret V. з колегами (2014) вирішили вивчити череп *Romundina*, давньої (початок Девона) панцирної риби, скам'янілі рештки якої були виявлені в Канадській Арктиці і зараз знаходяться у Французькому національному музеї природної історії (Париж). У ромундіни дві окремі ніздрі, але вони посаджені ззаду, за верхньою губою, будова якої є практично такою ж, як у безщелепних хребетних тварин. В цілому, череп ромундіни показує безцінний проміжний етап між двома типами хребетних.

Отримавши зображення внутрішньої структури черепа риби за допомогою рентгенівських променів високої енергії на ESRF (синхротроні третього покоління в Греноблі, Франція), вчені з'ясували, що він «зберігав» мозок з дуже короткою передньою частиною - майже як у безщелепних хребетних тварин. «По суті, *Romundina* мала анатомічну будову щелепноротих і пропорції тіла безщелепних хребетних тварин. Таким чином, спочатку трансформувалась організація тканин, і лише потім - форма голови», - розповідає Пер Альберг (Per Ahlberg) з Уппсали (цитовано за сайтом <http://sci-dig.ru/paleontology/iskopaemaya-ryiba-romundina-i-evolyutsiya-litsa/>).

Антиархи (*Antiarchi*) - одна з дуже цікавих груп панцирних риб, що мешкали в Силурі - Девоні. У антиарх грудні плавці набули вигляду членистих кінцівок, які, як вважають, допомагали їм зариватися в ґрунт. У примітивних форм, таких як *Yunnanolepis*, кінцівки були товсті і короткі, в той час як у розвинених форм, таких як *Bothriolepis*, кінцівки були довгими і мали ліктьовий суглоб (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Antiarchi>).



Реконструкція зовнішнього вигляду *Yunnanolepis* (за <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/6/64/Yunnanolepis.jpg/330px-Yunnanolepis.jpg>).

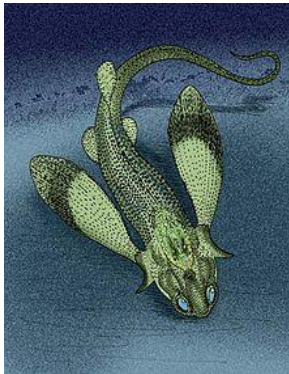


Фосилія *Bothriolepis panderi*. Девон.
(за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Антиархи>).

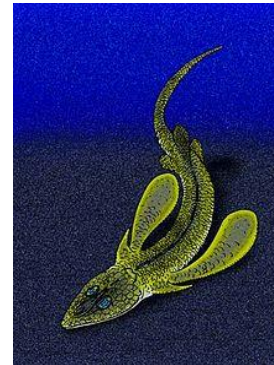


Фосилія *Bothriolepis canadensis*
(за <https://en.wikipedia.org/wiki/Antiarchi>).

Панцирні риби з плавцями, які подібні до крил. У відкладеннях раннього Девона на території Німеччини були виявлені скам'янілості панцирних риб стенсієли (*Stensioella heintzi*) і псевдопеталіхтіса (*Pseudopetalichthys problematica*) з плавцями, схожими на крила (за <https://en.wikipedia.org/>).

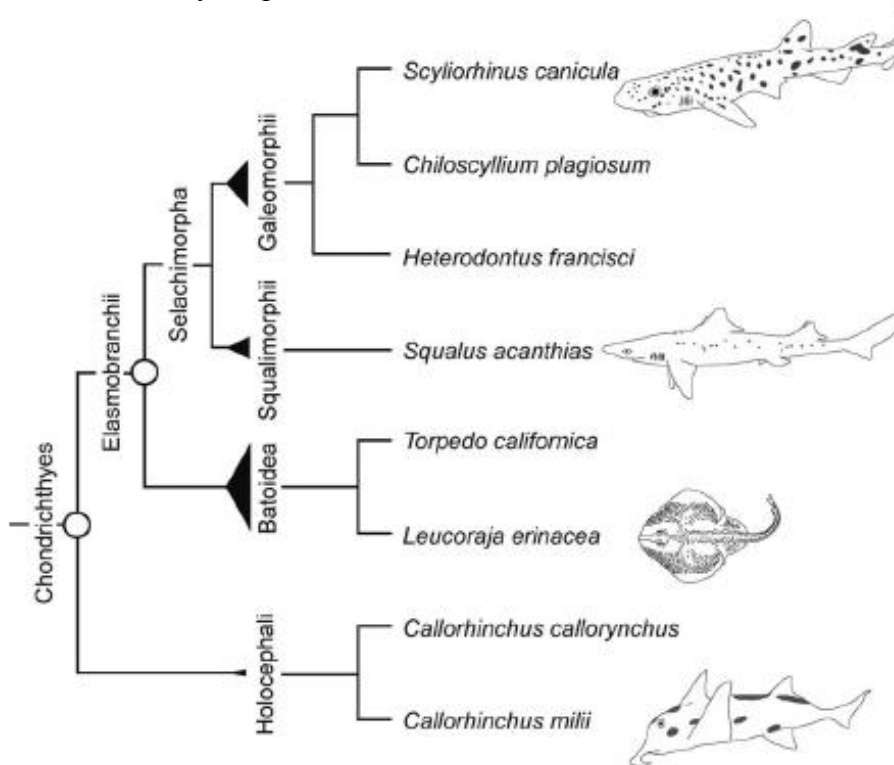


Стенсієла (*Stensioella heintzi*) – панцирна риба (<https://en.wikipedia.org/wiki/Stensioella>).

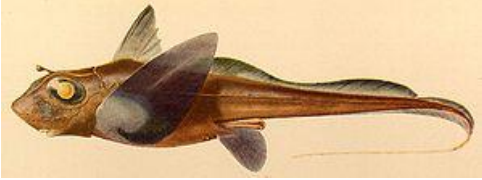
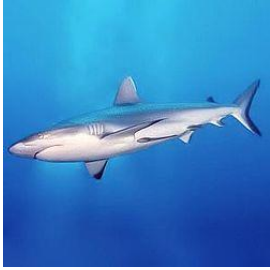



Псевдопеталіхтіс (*Pseudopetalichthys problematica*) – панцирна риба. Ранній Девон. Германія (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Pseudopetalichthys>).

Поява в Силурі риб-химер. Аналіз ДНК сучасних хрящових риб (акул, скатів, химер), проведений А. Renz з колегами (2013), показав, що химери відокремились від акул і скатів в пізньому Силурі, приблизно 421 млн.р.т, а в пізньому Карбоні, приблизно 306 млн.р.т. - акули відділились від скатів. Авторами дослідження також було встановлено (на підставі вивчення Ноха кластера генів), що швидкість накопичення мутацій у хрящових риб – є в 2,4 рази меншою, ніж у тетрапод.



Еволюційне дерево хрящових риб (*Chondrichthyes*). Де: *Holocephali* - Химери; *Elasmobranchii* - акули і скати; *Selachimorpha* - акули; *Batoidea* - скати (за Renz et al., 2013).

		
<p>Риба-химера <i>Hydrolagus mirabilis</i>. (https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/75/Hydrolagus_mirabilis.jpg).</p>	<p>Акула. (https://img1.goodfon.ru/).</p>	<p>Скат (за http://animalreader.ru/wp content/).</p>

Поява в Силурі кісткових риб. Скам'янілості кісткових риб відомі з пізнього Силура, приблизно з 418 млн.р.т. Однак, точні предкові групи для кісткових риб були не відомі досить тривалий час. Дослідження фосилій, проведене Н. Botella з колегами (2007), показали, що пізньо-Силурійські риби *Androlepis hedei* і *Lophostrus superbus* є кістковими рибами, а особливості будови їх зубів свідчать про те, що ці риби є стовбуровою, предковою групою для всіх кісткових риб.

Спрощення генома кісткових риб у порівнянні з геномом хрящових риб і ранніх еукаріот. Venkatesh В. з колегами (2014) був розшифрований геном риби-химери *Callorhinchus milii* (в Австралії її називають рибою-слоном). У риби-химери *Callorhinchus milii* було виявлено 18 тисяч генів, що кодують білки, і 693 гена, що кодують мікроРНК. Вчені відзначають, що за кількістю і різноманітністю мікроРНК химери сильно переганяють костистих риб. Близько 16% «химерових» мікроРНК, відсутніх у костистих риб, є у ссавців. Це означає, що вони виявилися не потрібними костистим риbam і вони їх згодом розгубили. Те ж з'ясувалося і для білок-кодуючих генів: знайшлося 17 родин білок-кодуючих генів, які є у химер і відсутні у костистих риб і інших тетрапод. З них 16 є у ланцетника і нижчих еукаріот. Найімовірніше, ці 16 родин з'явилися на зорі еукаріотичного життя і, прослуживши вірою і правдою своїм нижчим власникам, втратили у вищих хребетних своє значення (за http://elementy.ru/novosti_nauki/432173/Genom_khimery_pomog_ponyat_proiskhozhdenie_kostey Venkatesh et al., 2014).



Риба-химера *Callorhinchus milii* (риба-слон) (за www.carnivorforum.com).

«Мімікрія» та «мімізія» в Силурійських екосистемах. Поява щелеп у риб - додала в трофічну піраміду Силурійських екосистем нових хижаків. Це призвело до різкого зниження кількості та видового різноманіття трилобітів - основної здобичі риб. Більше того, ті види трилобітів, які жили в Силурійських морях, придбали «страхотливий» вигляд - тобто, у них з'явилися шипи, вирости, колючки для відлякування хижаків. «Мімікрія» - це придбання організмами зовнішньої схожості з отруйними організмами, а «мімізія» - це придбання організмами схожості з навколишнім середовищем. «Жахливі» трилобіти, мабуть, були схожі або на отруйних морських хеліцерових, або на зарості колючих водоростей, що дозволило їм вижити при сильному тиску різноманітних хижаків.



Силурійський трилобіт.



Силурійський трилобіт.
(за <http://www.krasfun.ru/2014/03/trilobity/>).

Випадки появи в Силурі чотирилапих кінцівок у деяких риб. У відкладеннях Силурійського періоду знаходять скам'янілості, що свідчать про перші випадки появи чотирилапих кінцівок у давніх риб. Відомо, що при відключенні або втраті генів *and1* і *and2* у риб не розвиваються плавникові промені, а при зміні інтенсивності роботи двох інших регуляторних генів - м'ясиста кінцівка може набувати вигляду багатопалої кінцівки (і - навпаки). Таким чином, генетичне підґрунтя для формування кінцівок наземного типу існувало вже в Силурійському періоді. Однак, водні хребетні тварини з чотирилапими кінцівками отримали екологічну перевагу порівняно з хребетними тваринами, що мають плавниковий тип кінцівок, тільки в наступному Девонському періоді, коли змінились умови в акваторіях їх проживання.

Наземна біота Силурійського періода

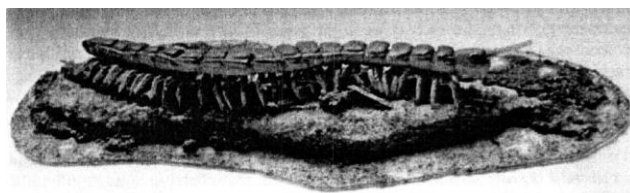
Багатоніжки. У відкладеннях Силура знайдені фосилії справжніх наземних багатоніжок. Предками багатоніжок є морські членистоногі тварини унірамії, які з'явилися ще в середньому Кембрії. Морські унірамії дали початок численним наземним уніраміям від яких в пізньому Силурі з'явилися справжні наземні багатоніжки. Однак, слід відзначити, що згідно метода молекулярного годинника, багатоніжки з'явилися не пізніше Кембрійського періода.



Фосилія самої ранньої з відомих морських унірамії - камброподуса (*Cambropodus*).
Середній Кембрій
(за <http://www.ucmp.berkeley.edu/arthropoda/uniramia/uniramiafr.html>).

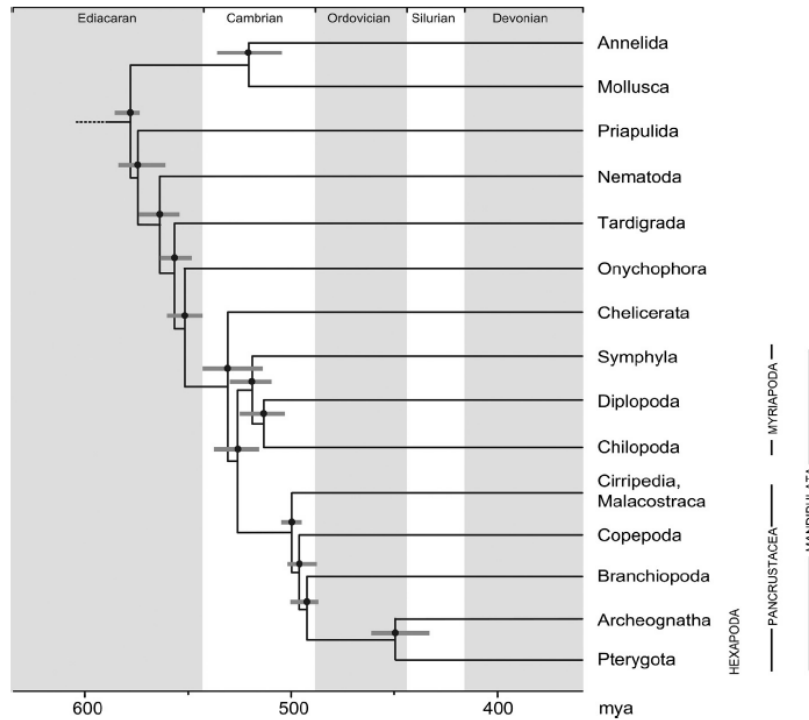


Фосилізований відбиток однієї з найдавніших багатоніжок на Землі - *Pneumodesmus newmani*,
428 млн.р.т, пізній Силур (за http://news.bbc.co.uk/2/hi/uk_news/scotland/3427499.stm).

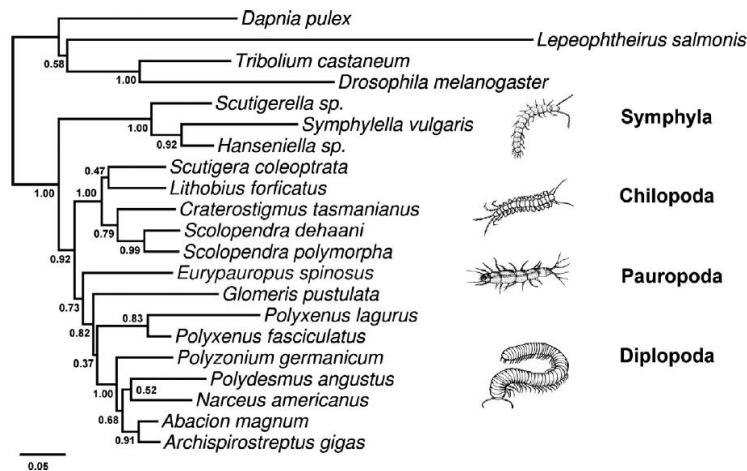


Реконструкція зовнішнього вигляду першої з відомих на сьогоднішній день викопних багатоніжок.
Національний музей Шотландії, Единбург (за Selden & Read, 2008).

Молекулярний аналіз, проведений Rehm P. з колегами (2014), показав, що згідно методу молекулярного годинника, багатоніжки з'явилися в ранньому Кембрії, приблизно 513 млн.р.т., як морські тварини. У пізньому Кембрії відбулася диверсифікація основних класів багатоніжок. Подальше освоєння суші йшло незалежно в різних лініях багатоніжок (за Rehm et al., 2014).



Час появи основних груп багатоніжок (*Symphyla*, *Chilopoda*, *Paupoda*, *Diplopoda*), встановлений на підставі результатів методу молекулярного годинника. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т., по осі ОУ - групи тварин (за Rehm et al., 2014).

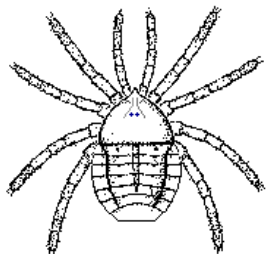


Філогенетичне дерево багатоніжок, побудоване на підставі аналізу 22339 амінокислотних послідовностей 21 таксона (за Rehm et al., 2014).

Вихід на сушу різних представників багатоніжок. Аналіз фосилій наземних груп членистоногих тварин і молекулярно-біологічні дослідження, проведені Lozano-Fernandez J. колегами (2016), показали, що хоча надклас багатоніжок сформувався ще в Кембрійському періоді, не пізніше 528 млн.р.т., але різні групи надкласа багатоніжок (*Myriapoda*) з'явилися в різний час - губоногі багатоніжки в Ордовіку (*Chilopoda*, 457 млн.р.т.), а двупарноногі багатоніжки - в Силурі (*Diplopoda* - 439 млн.р.т.). Таким чином, формування наземних сухопутних таксонів в різних кладах багатоніжок відбувалось незалежно, про що

опосередковано свідчить незалежне формування трахеальної системи у губоногих і двупарноногих багатоніжок (за Lozano-Fernandez et al., 2016).

Наземні скорпіони і трігонотарбіди. Крім багатоніжок, в Силурійському періоді по суші бігали наземні скорпіони і трігонотарбіди (близькі родичі павуків, у яких, однак, ще не було павутинних залоз).



Трігонотарбіда *Palaeotarbus jerami* (пізній Силур - рання Пермь). 417 млн.р.т.
(за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9e/Palaeotarbus_jerami.png).

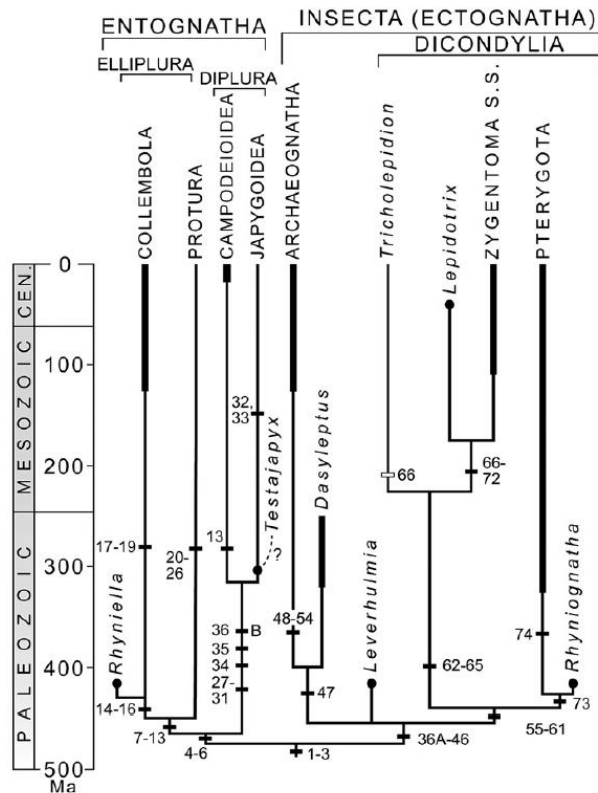


Наземний скорпіон *Proscorpio osborni*, пізній Силур (за Dunlop, 2010).

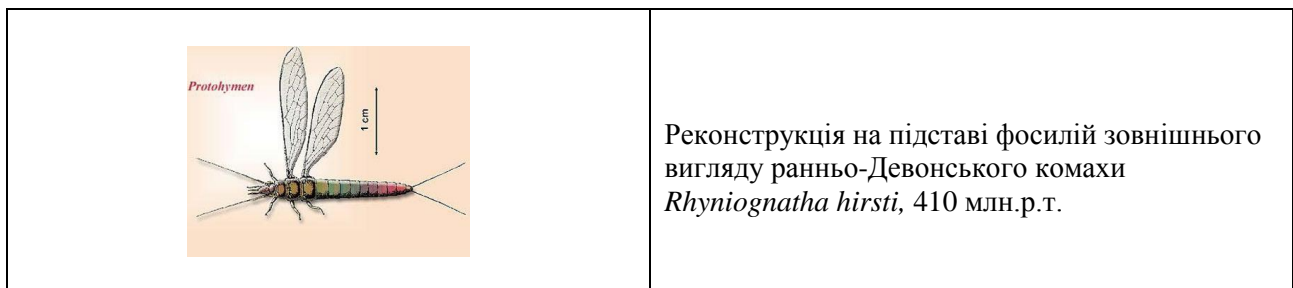
***Поява в Силурі наземних хеліцерових (скорпіонів і трігонотарбід).** Хеліцерові - це підтип членистоногих, який з'явився в Кембрійському періоді. Хеліцерові включають такі класи: *Arachnida* (павукоподібні), *Xiphosura* (мечохвости), *Eurypterida* (ракоскорпіони, вимерла група), *Chasmatapsidida* (вимерла група), *Pycnogonida* (морські павуки). Вже наприкінці Кембрію з'явилися *Pycnogonida* і *Euchelicerata*. Достовірні скам'янілості еухеліцерових відомі з Ордовіка: мечохвости, ракоскорпіони, хазматоспідиди. Четверта група - павукоподібні - з'явилась в Силурі (ордовицькі скам'янілості - не достовірні). Дослідження показали, що павукоподібні - це монофілетична група із загальним наземним предком. У Силурі одна з груп павукоподібних дала початок наземним скорпіонам, а інша група - теж у Силурі - дала початок трігонотарбідам (див. огляд Dunlop, 2010).

Поява комах на кордоні між Ордовіком та Силуром. Згідно класичної систематики, підтип Трахейнодихаючі складається з двох надкласів: багатоніжки (*Muriapoda*) і шестиногі (*Hexapoda*). Надклас багатоніжки за одними даними - з'явився в пізньому Силурі, приблизно 430 млн.р.т., а за іншими даними - в ранньому Кембрії. Оскільки морфологічно, комахи схожі на багатоніжок, то досить тривалий час вважалось, що в Силурі давні наземні багатоніжки дали початок першим комахам, оскільки на одній з личинкових стадій багатоніжки мають шестиногу форму. Однак, аналіз ДНК, проведений М. Gaunt і М. Miles (2002), показав, що комахи стоять ближче до ракоподібних, ніж до багатоніжок, а морфологічна схожість з багатоніжками є конвергентною. У своїй роботі М. Gaunt і М. Miles (2002) проаналізували мітохондріальну ДНК п'яти сучасних груп комах: *Blattaria* (таргани), *Orthoptera* (цвіркуни, сарана), *Hemiptera* (справжні жуки), *Diptera* (комари, мухи), *Lepidoptera* (метелики, моль) і встановили, що комахи походять від спільного предка з *Anostraca* (fairly shrimps, вогняні креветки) на кордоні між Ордовіком і Силуром, приблизно 434,2-421,1 млн.р.т. Автори пов'язують розселення по суші предків водних членистоногих з поширенням судинних рослин. Однак, достовірні скам'янілості комах датуються тільки раннім Девоном, що беззастережно свідчить про відділення груп комах від загального предка не пізніше верхнього Силура (Grimaldi, 2010).

Відсутність Силурійських фосилій комах дослідники пов'язують з поганою збереженістю їх тканин в геологічному літопису.



Філогенетичне дерево комах, яке базується на морфологічному аналізі сучасних груп і на аналізі фосилізованих решток викопних комах. Де: по осі ОХ – групи комах (товсті лінії позначають час появи групи за фосиліями, а тонкі лінії – оціночний час появи групи); по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т. (за Grimaldi, 2010).

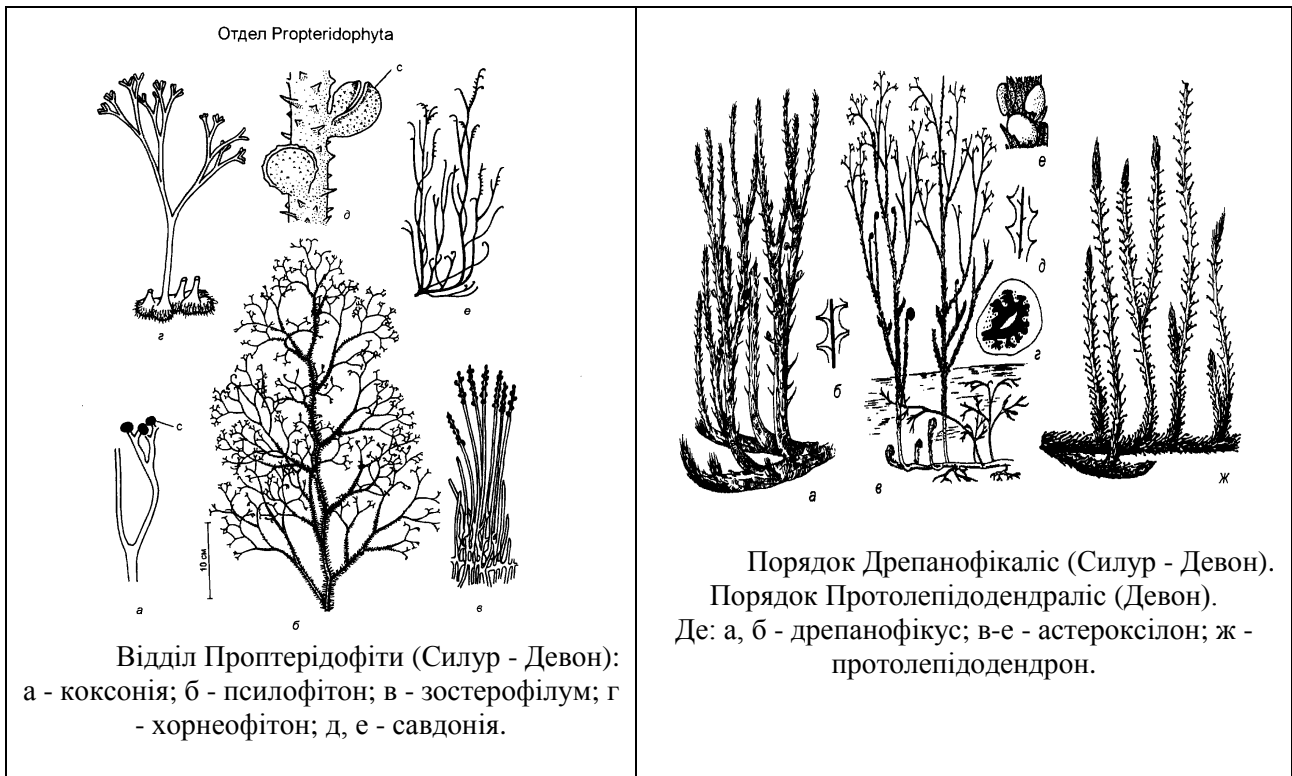


В іншому, в Силурі великі таксони тварин залишились ті ж, а дрібні таксони (родина, порядки (отряди), роди, види) - сильно змінились.

Наземні рослини. На суші по всіх континентах поширились судинні рослини (коксонія, зостерофілум, ринія, астероксілон та ін.). Це були невисокі організми (всього 15 - 30 см), оскільки ще не було деревних опорних елементів, що не дозволяло рослинам займати верхній ярус в наземних екосистемах. У цих рослин були відсутні справжні корені, а функції коренів виконували ризоїди - невеликі одноклітинні вирости підземних частин стебла, які забезпечували всмоктування води і мінеральних речовин із ґрунту.

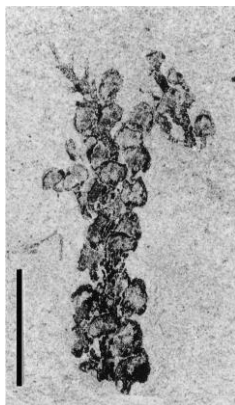
Слід підкреслити, що вже ризоїди формували симбіоз з ґрунтовими грибами - ендомікоризу. Саме завдяки цьому симбіозу наземні рослини могли отримувати достатню кількість вологи і мінеральних поживних речовин з дуже великої площі (яку охоплювали гіфи мікоризоутворюючих грибів) і саме завдяки симбіозу з грибами рослини змогли поширитись по всій суші.

У Силурійському періоді у наземних рослин вперше з'явилось листя (до цього - були тільки гілочки), як лусковидні вирости на пагонах. З часом, в ці вирости проникли судини провідної системи. Сьогодні таке листя характерне для плаунів і псилотовидах.



***Барагвантія (*Baragwanathia*)** – це рід вимерлих наземних судинних рослин (плаунові, група споріднена дрепанофікалісам), що мешкали на території Австралії, Канади і Китаю в пізньому Силурі - ранньому Девоні (423 - 398 млн.р.т.). Барагвантія, на відміну від астероксілона (*Asteroxylon*), вже мала судинні пучки в своєму листі. Стебла барагвантії могли досягати декількох сантиметрів в товщину і декількох метрів в довжину, а листя було розміром 1 - 2 см.

Більшість фосилій Силурійських рослин представлені голими нерозгалуженими або ізотомічно розгалуженими пагонами від декількох міліметрів до декількох сантиметрів у довжину, деякі з них закінчуються одиночними спорангіями. Всі Силурійські наземні рослини Лаврусії представлені такими примітивними риніофіто-подібними формами. На інших континентах і островах (у Китаї, Австралії, на островах Арктичної Канади) в Силурійських відкладеннях були знайдені більш складно організовані плауноподібні рослини морфотипу зостерофілума. Так, М. Kotyk з колегами (2002) на островах Арктичної Канади описали морфологічно досить складно організований комплекс рослинних макрофосилій пізнього Силура (див. рис).



Фосилія судинної рослини зостерофілума (*Zosterophyllum*). На фотографії представлений термінальний кластер спорангіїв. 1 Бар = 1 см. Пізній Силур. Арктична Канада (за Kotyk et al., 2002).

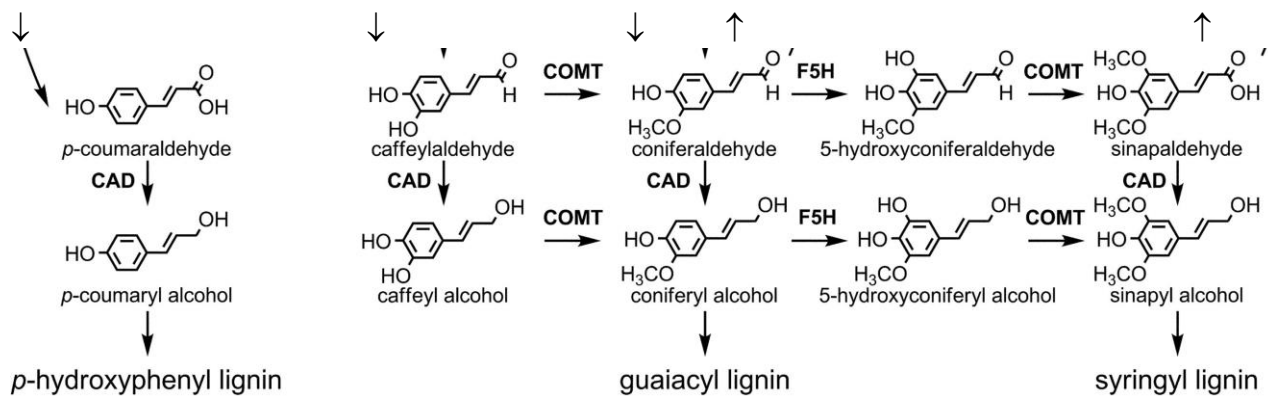
З шести описаних авторами (Kotyk et al., 2002) родів зостерофілума - чотири мали спорангії, зібрані в компактні кінцеві кластери (див. рис). Raymond A. (1987) припустив, що кластерування спорангіїв може бути адаптацією до посушливих або до посушливих + прохолодних умов проживання. Слід зазначити, що сучасні палеокліматичні моделі підтверджують посушливість клімату в пізньому Силурі (Scotese, 2001).

Формування листя у наземних рослин. Аналіз фосилій свідчить про те, що у перших судинних рослин не було листя - були тільки розгалужені стебла зі спорангіями. На сьогоднішній день відомі два механізми формування листя у судинних рослин - механізм, характерний для сучасних плаунів (*Lycophytes*) і механізм, характерний для сучасних папоротей, голонасінних і покритонасінних рослин (Boyse & Knoll, 2002). Оскільки морфологічно, поява листя у плаунів і у інших судинних рослин - відбувається по-різному, то логічно було припустити й існування різних механізмів, що запускають ці програми формування листя. Однак, морфометричний аналіз більш ніж 600 фосилій показав, що в процесах формування листя всіх груп судинних рослин задіяний загальний онтогенетичний механізм розвитку (Boyse & Knoll, 2002).

Крім того, в молекулярно-біологічних дослідженнях, проведених Wikstrom N. з колегами (2001), було показано, що формування мегафілоїдів у покритонасінних рослин контролюється взаємодією генів KNOX-ARP, а в подальшому в роботі, виконаній С. Harrison з колегами (2005) на плавунах, була виявлена задіяність цих же генів у реалізацію програми формування листя – мікрофілоїдів. Таким чином, завдяки дослідженням різних груп вчених було показано, що і при формуванні мікрофілоїдів, і при формуванні макрофілоїдів - включається загальний механізм розвитку листа. На підставі отриманих результатів С. Harrison з колегами (2005) був зроблений висновок про те, що мобілізація цього механізму відбувається не залежно та паралельно в різних групах судинних рослин.

Поява лігніну у судинних рослин. Плаунові (*Lycophytes*) з'явилися в ранньому Силурі, приблизно 400 млн.р.т. Ця гілка судинних рослин є паралельною гілкою папоротей, голонасінних і покритонасінних рослин. Найважливішою особливістю судинних рослин є присутність у ксилемі і в деяких інших тканинах лігніну - гетерополімеру фенольної природи.

Сирінгіловий лігнін був виявлений у сучасних квіткових рослин і у плаунів. J.-K. Weng з колегами (2008) провели молекулярно-біологічний аналіз генів, що відповідають за біосинтез сирінгілового лігніну, і встановили, що у квіткових рослин і у плаунів - механізми біосинтезу даного типу лігніну сформувались незалежно. Лігнін - це ароматичний гетерополімер, який відкладається переважно у вторинних клітинних стінках судинних рослин і забезпечує їх структурну жорсткість. Зокрема, лігнін - забезпечує міцність судин, по яких транспортується вода і, крім того, забезпечує захист рослини від траводних тварин і патогенів.



Фрагмент схеми біосинтезу лігніна (за J.-K.Weng et al., 2008).

У квіткових рослин три ферменти задіяні в біосинтезі лігнінових мономерів. Мономерна композиція лігнінів - різна серед основних філій судинних рослин. Папороті і голонасінні рослини - відкладають лігнін, який є похідним гуацілових мономерів (guaiacyl) + невелика кількість р-гідроксіфенілових одиниць. Тоді як лігніни квіткових рослин є сополімерами гуаціла і сирінгіла (guaiacyl/syringyl) і можуть містити деяку кількість р-гідроксіфенілових мономерів.

Сьогодні плауни представлені всього 1200 видами. А в Карбоні - це була панівна група судинних рослин. Для біосинтезу сирінгілового лігніну необхідний фермент F5H. Він міг з'явитись 420 млн.р.т. у спільного предка всіх судинних рослин і потім міг бути загублений папороттями і голонасінними рослинами. А міг з'явитись незалежно у квіткових і у плаунів. Дослідження, проведені J.-K.Weng з колегами (2008), показали, що фермент F5H з'явився незалежно у плаунів і у квіткових рослин.

*Незалежна поява ідентичних ензиматичних функцій у різних ліній живих організмів – це феномен, який не так часто спостерігають дослідники. Проте, подібні випадки відомі в літературі. Наприклад, лімоненсинтаза - рослинна терпеноїдна синтаза - описана для усіх видів квіткових рослин і лише для одного виду голонасінних рослин *Abies grandis* (Bohlmann et al., 1997). Проведений філогенетичний аналіз показав, що не зважаючи на їх функціональну подібність - гени, які кодуєть лімоненсинтазу у квіткових і у голонасінних - з'явилися незалежно (Bohlmann et al., 1998).

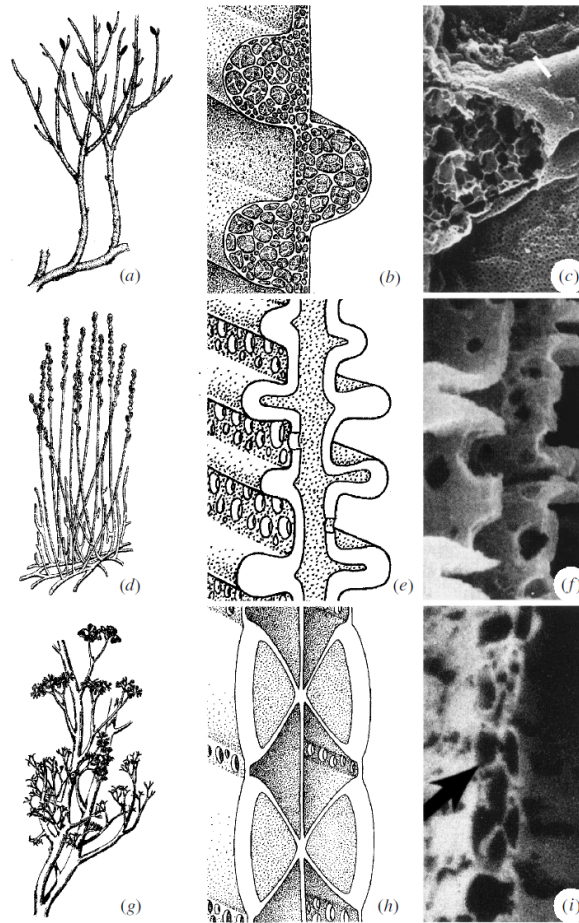
Наприклад, в біосинтезі гібереліну у вищих рослин оксидаза ent-каурену і оксидаза ent-кауренової кислоти кодується генами P450s з родин CYP701 і CYP88, відповідно (Helliwell et al., 1998; 2001). Тоді як аналогічні ензими у гриба *Gibberella fujikuroi* кодується дуже відмінними генами P450s з родин CYP503 і CYP68, відповідно (Tudzynski et al., 2001; Rojas et al., 2001). Таким чином, даний феномен є результатом конвергентної еволюції (Hedden et al., 2001) (цитовано за J.-K.Weng et al., 2008).

J.-K.Weng з колегами (2008) вважають, що еволюційні переваги сприяли незалежній появі сирінгілового лігніну у двох різних ліній судинних рослин - у плаунів і у квіткових рослин. Наприклад, у квіткових рослин сирінгіловий лігнін часто асоціюється з клітинами, які відіграють важливу роль у механічній підтримці рослини. У плаунів сирінгіловий лігнін також вбудовується в стінки клітин, що забезпечують механічну підтримку рослин (можливо, це захищає рослини від в'янення в періоди посух). Відомо, що квіткові рослини диверсифікували в умовах посух і плауни, мабуть, теж.

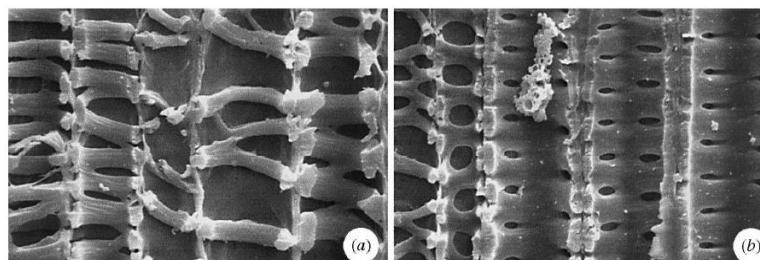
Альтернативне припущення полягає в тому, що сирінгіловий лігнін накопичується в стінках рослин у відповідь на напад грибкових патогенів. Ймовірно, що цей тип лігніну може створювати переваги в захисті рослини від патогенів (Menden et al., 2007).

Еволюція трахеїд у судинних рослин в Силурі. Трахеїди - це водопровідні клітини з лігніфікованими вторинними клітинними стінками. В онтогенезі судинних рослин програма

появи водопровідних клітин включає депозицію лігніну і потім програмований аутолізис клітин судин (при цьому важливо підкреслити, що лігнін є стійким до аутолізису). У своїй роботі W. Friedman і M. Cook (2000) показали, що в пізньому Силурі - ранньому Девоні еволюція трахеїд йшла у напрямку потовщення відкладень лігніну у вторинних клітинних стінках: в трахеїдах S-типу кількість лігніну не перевищувала 2%, в G- і P-типах трахеїд - 30%, а в трахеїдах сучасних судинних рослин - відкладення лігніну становлять не менше 50%.



Напрямок еволюції трахеїд у судинних рослин: а - реконструкція зовнішнього вигляду ринії (*Rhynia*); б - S-тип трахеїд у ринії; с - скануюча електронна мікроскопія S-типу трахеїд; д - реконструкція зовнішнього вигляду зостерофілума (*Zosterophyllum*); е - G-тип трахеїд; ф - скануюча електронна мікроскопія G-типу трахеїд (Kenrick & Crane, 1997); г - реконструкція зовнішнього вигляду псилофітона (*Psilophyton*); h - P-тип трахеїд; і - скануюча електронна мікроскопія P-типу трахеїд (Hartman & Banks, 1980) (цитовано за Friedman & Cook, 2000).



Скануюча електронна мікрофотографія поздовжнього зрізу стебла *Huperzia lucidula* - сучасної плауновидої рослини, що містить до 50% лігніну у вторинних клітинних стінках: а - протоксилемні елементи; б - метаксилемні елементи. *Huperzia lucidula* - сучасна плауновида рослина, яку деякі палеоботаніки відносять до групи живих фосилій, оскільки ця рослина морфологічно не відрізняється від ранньодевонського *Drepanophycus* (цитовано за Friedman & Cook, 2000). NB! Згідно з результатами молекулярно-біологічного аналізу віднесення будь-яких сучасних груп організмів до категорії «живі скам'янілості» тільки на підставі морфологічної подібності з викопними групами - є

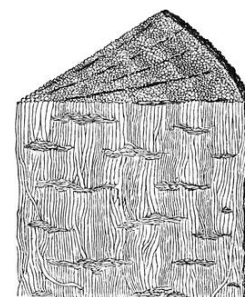
не правомірним, оскільки молекулярний аналіз у багатьох випадках показує значні сучасні перебудови в ДНК подібних організмів (див. статтю «Целакант - це жива фосилія?»).

Протогаксити. Верхній ярус наземних екосистем займали гігантські гриби - протогаксити. Діаметр їх «стовбурів» становив 1,4 м, а висота - 9 м. Ці гігантські гриби вимерли в наступному Девонському періоді, не витримавши конкуренції з деревами, що появились в Девоні. Чому вирішили, що залишки гігантських стовбурів належать грибам, а не деревам? Сьогодні по співвідношенню важких і легких ізотопів вуглецю в тканинах як живих, так і викопних організмів, можливо встановити тип харчування організму. Рослини - це аутотрофи, первинні фіксатори вуглецю з навколишнього середовища. Первинні продуценти завжди мають полегшений ізотопний склад вуглецю внаслідок функціонування механізму дискримінації між легкими і важкими ізотопами вуглецю вуглекислого газу. Тоді як всі наступні ланки трофічної піраміди (гетеротрофи - консументи і редуценти) мають більш важкий ізотопний склад вуглецю - оскільки клітини організмів-гетеротрофів не спроможні виводити важкі ізотопи зі свого складу. Гриби - це гетеротрофні організми, ізотопний вуглецевий склад яких завжди є достовірно більш високим, ніж у фотосинтезуючих організмів.

Ізотопний аналіз показав, що протогаксити росли на болотах і харчувались за рахунок відмерлої органіки. Крім того, вірогідним вважають також, що у верхньому шарі протогакситів мешкали фотосинтезуючі водорості, які синтезували для протогакситів сахара і для забезпечення світлом яких протогаксити росли вгору.



Протогаксити (*Prototaxites*) - шести-дев'ятиметрові конусоподібні споруди Силурійського і Девонського періодів, що нагадують скам'янілі хвойні дерева, насправді є гігантськими грибами (за http://future-science.ru/wp-content/uploads/2013-04-15/griby-kotorym-milliard-let_1.jpg).



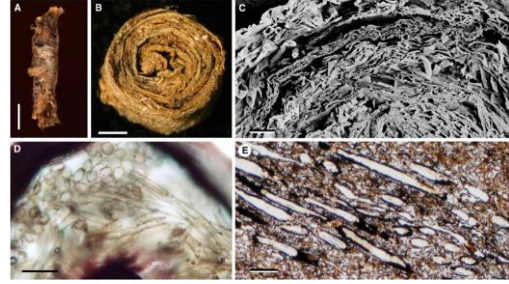
Фрагмент викопного протогаксита (*Prototaxites*).
(за <https://ru.wikipedia.org/wiki>).

Протогаксити – гігантські гриби чи змиті с поверхні та згорнуті в рулони килимки з печінкових мохів? Протогаксити - це гігантські Силурійські і Девонські скам'янілості, схожі на стовбури дерев, але на відміну від дерев, вони мають тубулярну внутрішню структуру і важкий ізотопний склад вуглецю-13 (характерний для гетеротрофів, а не аутотрофів). Ці факти дозволили вченим припустити, що стародавні протогаксити були гігантськими грибами, які досягали значних розмірів через те, що на суші ще не було достатньої кількості організмів, здатних обгризати ці гриби. Однак, ряд вчених не згодні з такими висновками. Так, L. Graham з колегами (2010) вважають, що протогаксити це не гігантські гриби, а здерті з поверхні землі в результаті змиву поверхневими водами, і згорнуті у вигляді килимків мати з печінкових мохів (див. рис).

Стародавні печінкові мохи були міксотрофними організмами, які мали асоціацію з грибами і водоростями (аналогічно сучасним маршанцієвим). Автори роботи вважають, що саме цими особливостями харчування пояснюється важкий вуглецевий ізотопний склад давніх протогакситів, а не тим, що ці організми були грибами.



Гіпотеза: стовбуроподібні структури Силурійських прототакситів - це згорнуті в килимки мати з печінкових мохів, здерті з поверхні землі потоками поверхневих вод або вітром (за Graham et al., 2010).



А - згорнутий килимок із сучасних маршанцій (печінкових мохів) 1 бар = 1 мм; В - поперечний зріз такого згорнутого килимка з маршанцій, 1 бар = 1 мм; С - скануюча електронна мікроскопія ділянки такого згорнутого килимка з маршанцій, 1 бар = 100 мкм; D - на поперечному зрізі маршанцієвого килимка видно ризоїди різної просторової орієнтації, 1 бар = 100 мкм; E - зріз прототаксита - на зрізі видно відкриті порожнини - трубули подібної хаотичної орієнтації, 1 бар = 100 мкм (за Graham et al., 2010).

Наприкінці Силуру сформувались трофічні системи сучасного типу.



Час найбільш важливих подій диверсифікації в історії розвитку життя на Землі (за Labandeira, 2005). NB: Зверніть увагу на потужну диверсифікацію грибів і рослин в Силурійському періоді. Ціком імовірно, що у Силурійських плаунових з'явився і еволюційно закріпився механізм біосинтезу сирінгілового лігніну для самозахисту від паразитичних грибів.

Колонізація континентів (суші і прісних водойм) відбулась в Палеозої. В Археї і Протерозої мала місце тільки колонізація субаеральних шарів ґрунтів та підстелюючих гірських порід (тобто життя було підземним, а не поверхневим). Трофічні системи сучасного типу, які складаються з комплексу симбіонтів, паразитів та інших трофічних асоціацій, що включають детритофагів і рослиноїдних тварин, сформувались наприкінці Силура - в середині Девона, приблизно 425-375 млн.р.т. (Labandeira, 2005).

Масові вимирання біоти в Силурійському періоді

У середині і в кінці Силура - було три хвилі масових вимирань біоти, в ході яких найбільше постраждали придонні організми: трилобіти, конодонти, сидячі колонії граптолітів та ін.: Айревікське вимирання (Ireviken Event, $428,2 \pm 2,3$ млн.р.т.); Малдське вимирання (Mulde Event); Лауське вимирання (Lau Event, 420 млн.р.т.).

Катастрофічні причини вимирання організмів в Силурі:

1) квазіперіодична аноксія (відсутність кисню) океану через порушення циркуляції океанічної води. Ця квазіперіодичність збігається з кліматичними циклами Міланковича. Який існує зв'язок між циркуляцією води в океані і кліматичними чинниками? Циркуляцію океанічної води забезпечують: а) система океанічних течій (вітрових і термогалінних); б) вітрові згони і нагони води; в) термогалінна конвекція води в океані. Таким чином, перемішування води в океані, і, як наслідок, доставка кисню до глибинних шарів, забезпечується перепадами температури води і вітрами. При певному поєднанні кліматичних показників - таке перемішування води сповільнюється (якщо різниця температур між сусідніми територіями або акваторіями не перевищує 5°C – це призводить до зупинки циркуляції повітряних мас, і, як наслідок, до зупинки циркуляції водних мас).

2) ухор моря в складки дна океану і, як наслідок, посилення посушливості клімату. Наприкінці Силуру пересохло багато мілководних басейнів. Якщо в ізольованому басейні виявлялись хижаки, то вони виїдали все і вимирали. Так, у Хмельницькій області України знаходять цілі шари (т.зв. евриптерусові шари) вимерлих від пересихання водойм ракоскорпіонів (евриптерид) і жодного трилобіта поруч, оскільки ракоскорпіони їх усіх з'їли. Крім того, були виявлені рештки ракоскорпіонів, які намагались переповзати з пересихаючих водойм до сусідніх акваторій.

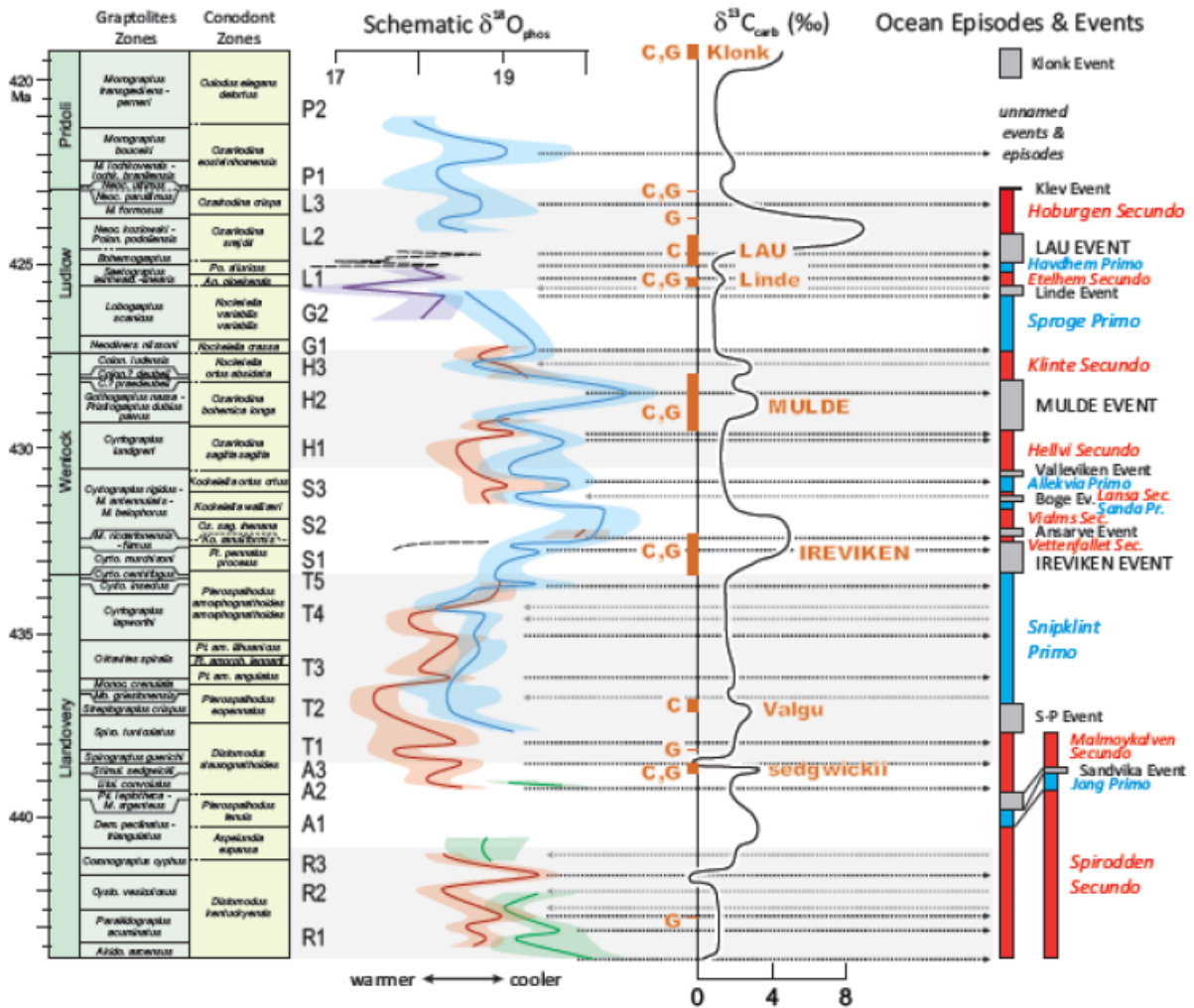
NB! *Посухи наприкінці Силуру. Якими були причини суворої посушливості клімату наприкінці Силурійського періоду? Відомо, що наприкінці Силуру значна частина води пішла в складки дна океану. Це призвело до обміління і пересихання внутрішніх водойм і до загибелі багатьох прибережних мілководних мешканців. Крім того, відомо, що внаслідок обертання Землі навколо своєї осі, континенти, які знаходяться на 30° та 70° паралелях обох півкуль, - страждають від посух через те, що в межах даних областей розташовуються зони високого атмосферного тиску. Зсув континентів в дані широти призводить до розвитку посушливих умов. Кліматологами виділяється ще один фактор, який сприяє розвитку посух: при досить рівномірних температурах на Землі (або однаково низьких, або однаково високих) - зменшується контраст атмосферного тиску між холодними і теплими зонами, що призводить до ослаблення швидкості руху повітряних мас і до припинення перенесення вологих океанічних повітряних потоків на континенти.

До еволюційних причин масового вимирання видів - відноситься передчасне старіння і вимирання видів через накопичення поломок в молекулах ДНК внаслідок дії стресових факторів навколишнього середовища. До таких стресових факторів належать зміни температури, зволоженості навколишнього середовища, зміни концентрації кисню, високий рівень природної радіоактивності (характерний для вивержених Ордовицьких і Силурійських порід), високий рівень конкуренції в екосистемах і т.н.

Айревікське масове вимирання біоти. Айревікська подія була одним з найбільш інтенсивних епізодів вимирання біоти в середньому Палеозої. Це вимирання справило

значний глобальний вплив на велику кількість клад живих організмів, серед яких - найбільш постраждали конодони, граптоліти і хітинозої. Spiridonov A. з колегами (2015) досліджували селективність вимирання і виживання конодонтів в залежності від умов їх проживання в ході Айревікської події. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що серед параметрів, які підвищували шанси конодонтів на виживання - була глибина їх проживання: чим глибше мешкала група конодонтів, тим вище був шанс вимирання в ході Айревікської події. Якби причиною Айревікського вимирання морської біоти були б події океанічної регресії, як передбачалося раніше, то в цьому випадку повинні були б швидше постраждати мілководні групи (за Spiridonov et al., 2015).

Кореляція між кліматичними флуктуаціями і трьома подіями масових вимирань в Силурі. Trotter J.A. з колегами (2015) отримали дані по клімату в Силурійському періоді, використовуючи значення показника ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) в фосиліях конодонтів, які мешкали на чотирьох палеоконтинентах. Отримані дані свідчать про те, що після пізньо-Ордовіцької - ранньо-Силурійської гляціації мали місце кліматичні цикли невеликої амплітуди, які в цілому відображають поступове потепління клімату в Силурійському періоді до середини епохи Ллендовері. Потім, в пізньому Ллендовері відбулось поступове похолодання клімату. У пізньому Ллендовері - ранньому Венлоці і потім в пізньому Венлоці мали місце два етапи похолодання клімату, подібної тривалості і амплітуди.

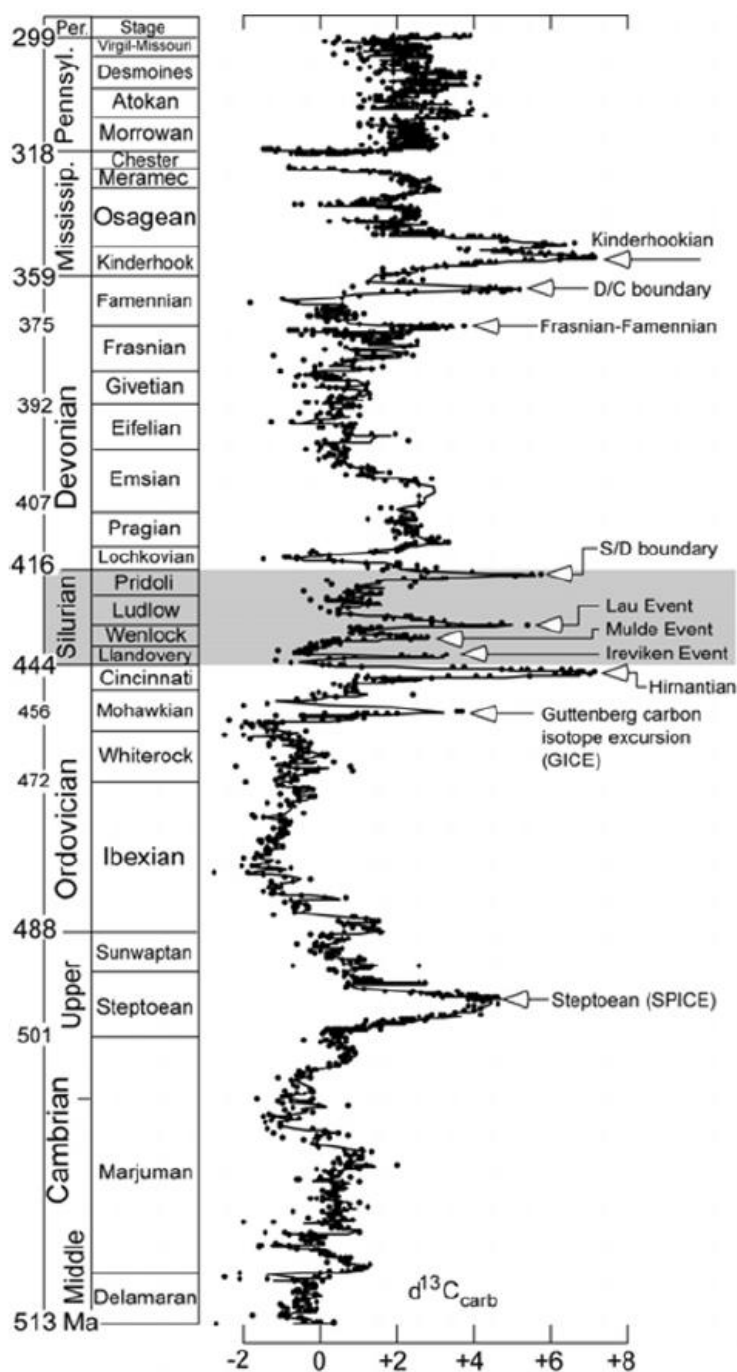


Кореляція між значеннями показників ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) і вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) і між Силурійськими біотичними подіями (Айревікська, Малдська та Лауська події) (за Trotter et al., 2015).

Венлокська екскурсія показника ізотопного фракціонування кисню збігається за часом з Айревікською та Малдською біотичними подіями і позитивною екскурсією показника ізотопного фракціонування вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$). Швидкі, значні, але - короточасні зміни

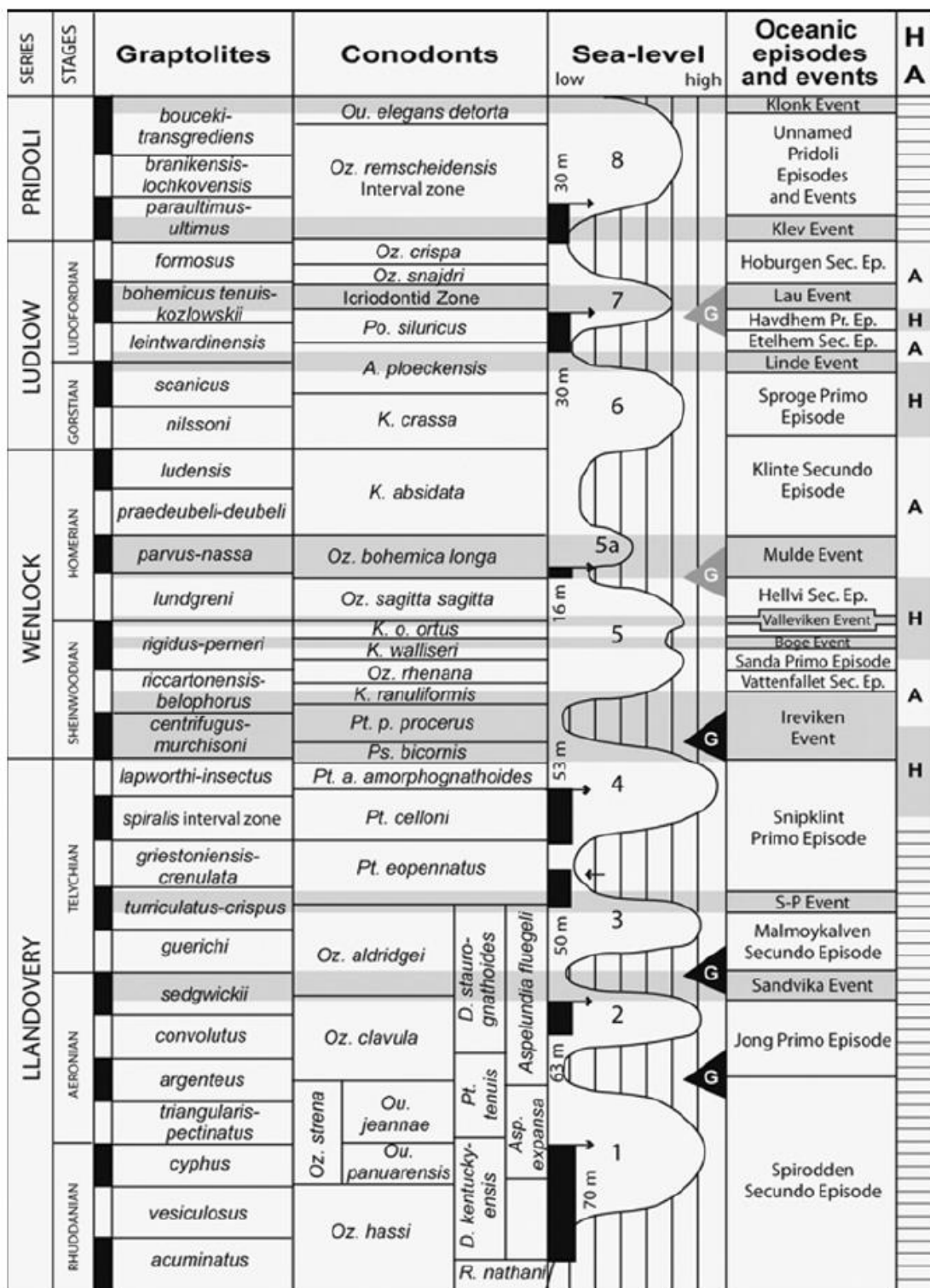
показника ізотопного фракціонування кисню свідчать про нестабільність клімату в середньому Людлоу - до і під час Лауської біотичної події. Відмінності в даних по континентах відображають їх різне географічне положення, а також - динаміку океанічних течій, що запускаються гляціалами і інтергляціалами. У Силурі багато позитивних максимумів показника $\delta^{18}\text{O}$ корелюють з низьким рівнем моря і зі зміною фауни граптолітів. Чітка кореляція між швидкими значними позитивними екскурсіями показників ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) і вуглецю ($\delta^{13}\text{C}$) і між Силурійськими біотичними подіями (Айревікська, Малдська та Лауська події) - свідчать про те, що глобальні кліматичні зміни відігравали важливу роль в появі даних біотичних феноменів (за Trotter et al., 2015).

Силурійські глобальні біотичні події. Cleaner M. (2008) досліджував три глобальні біотичні події Силурійського періоду: ранньо-Силурійську Айревікську подію, середньо-Силурійську Малдську подію і пізньо-Силурійську Лауську подію. Ці три події викликали значне вимирання біоти і зміни в морських глибоководних і мілководних екосистемах Землі.



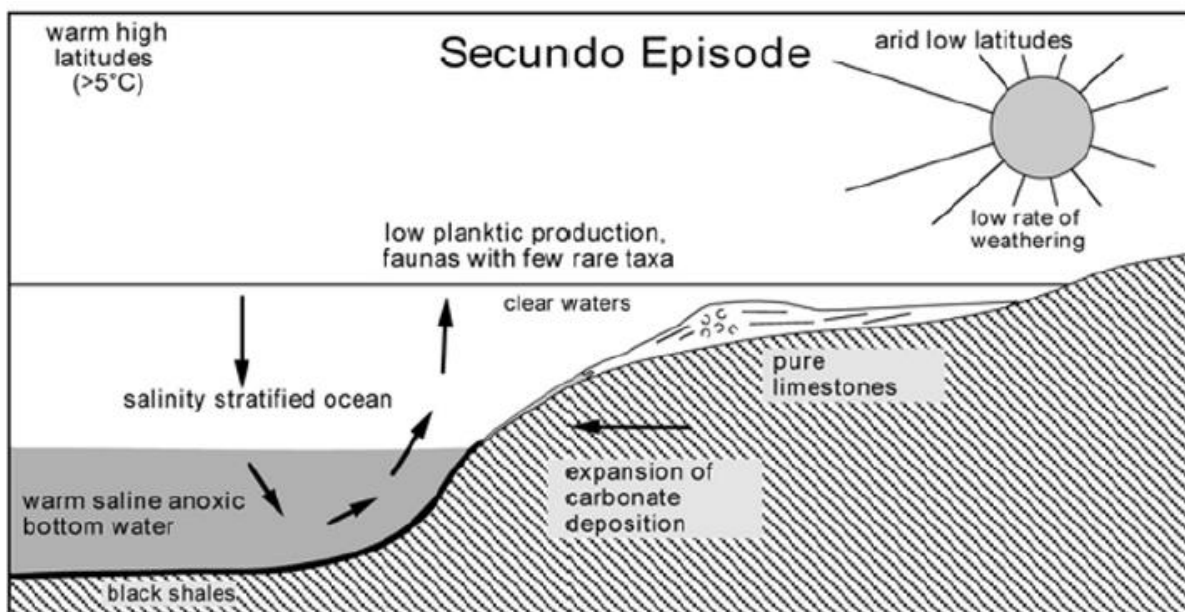
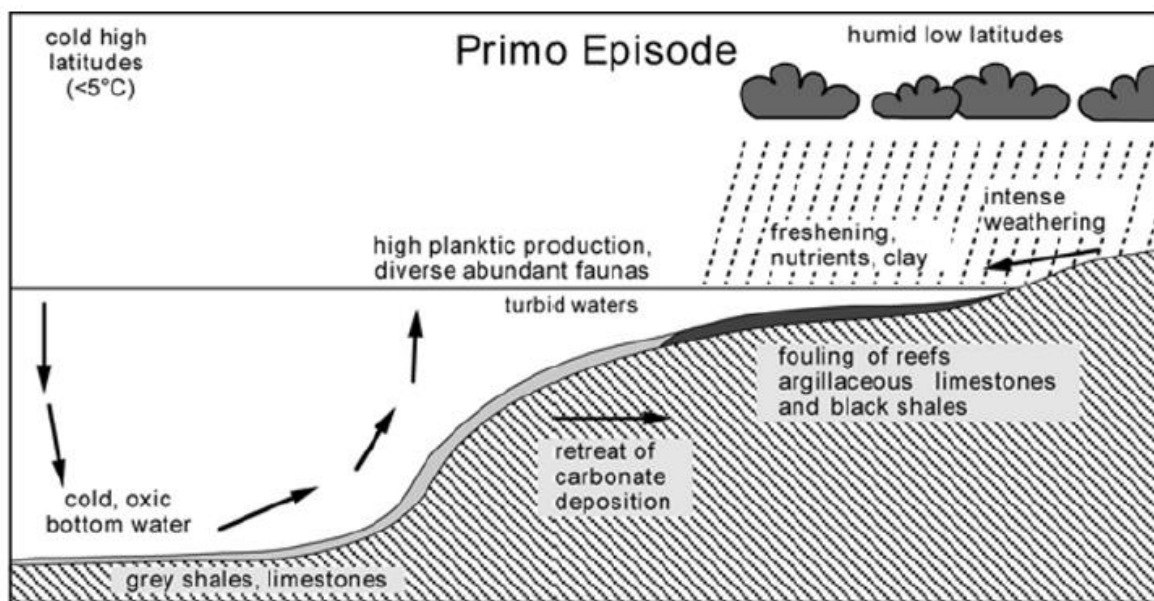
Палеозойські аномалії глобального циклу вуглецю. Де: по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОХ - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю, $\delta^{13}\text{C}$. Зверніть увагу на те, що кластер

вуглецевих аномалій між пізнім Ордовіком і пізнім Девоном був практично не відомий до недавнього часу. Таким чином, т.зв. «спокійний» Силурійський період виявився одним з найбільш мінливих і нестабільних періодів Фанерозойського еону, в якому яскраво проявились океано-атмосферно-біосферні зміни, які поки що є погано зрозумілими для дослідників (за Calner, 2008).

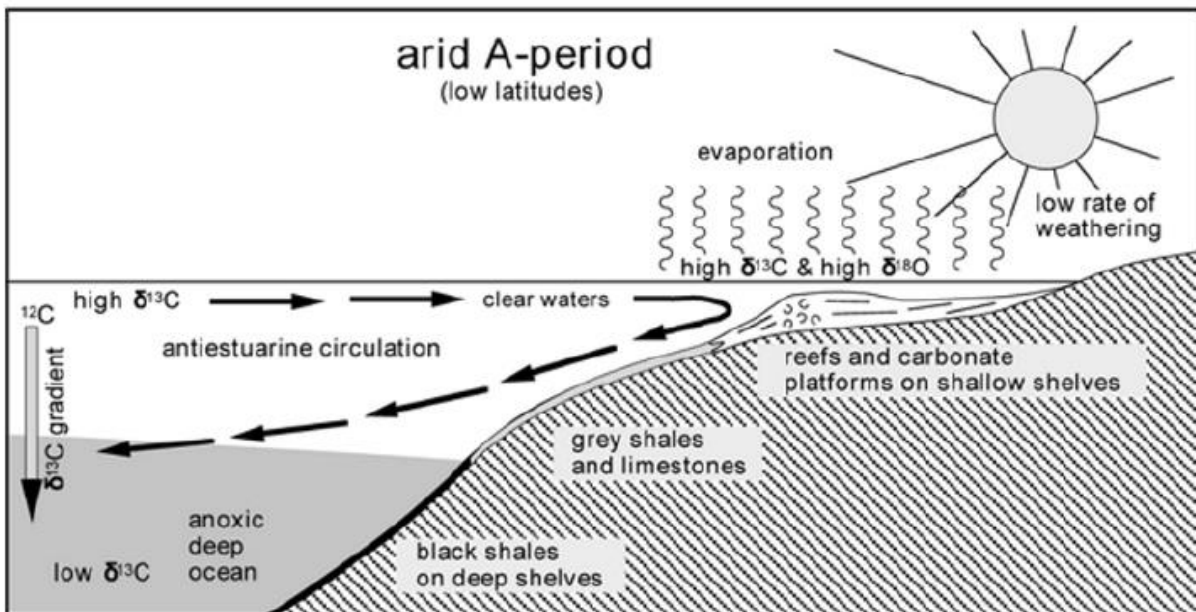
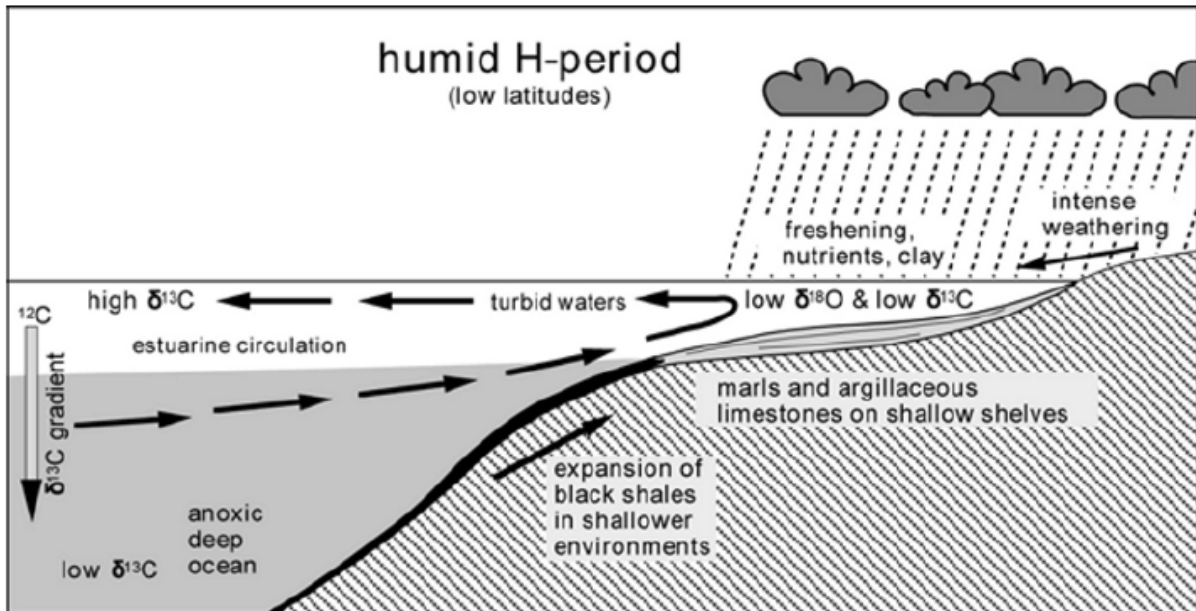


Стратиграфічне положення Силурійських біотичних подій і їх тісний взаємозв'язок з глобальними змінами рівня моря. Де: Н - гумідні умови, А - аридні умови; чорні трикутники з білою літерою G в центрі - позначають епізоди ранньо-Силурійських гляціацій, встановлених на підставі виявлення тилітів у відповідних геогоризонтах, а також на підставі даних показників ізотопного фракціонування кисню; сірими трикутниками вказані епохи передбачуваних гляціацій, не підтверджені даними по тилітах (цитовано за Calner, 2008).

Ці біотичні події були тісно взаємопов'язані з істотними аномаліями глобального циклу вуглецю і з океанографічними змінами, що свідчить про їх зв'язок з глобальними кліматичними флуктуаціями, зокрема з серіями гляціацій, які на сьогоднішній день не підтверджуються даними по тилітах. Побудовані океанічні моделі свідчать про те, що Силурійські глобальні біотичні події відбувались в інтервалах між стабільними кліматичними ситуаціями. Однак причини, що спровокували нестабільні кліматичні епохи - до цих пір дискутуються. Палеогеографічні карти, представлені автором в роботі, свідчать про те, що більшість досліджень Силурійських глобальних подій було проведено на континенті Лавруссія і в низьких широтах, що потребує подальших досліджень на інших континентах і в високих географічних широтах для формування більш адекватного уявлення про події, які відбувались в нестабільні Силурійські епохи масових біотичних вимирань. Автор роботи дійшов висновку, що глобальні аномалії вуглецевого циклу і екосистемні зміни в низьких широтах прирівнюють Силурійські біотичні події до п'яти найбільш масових вимирань біоти в Фанерозої (за Calner, 2008).



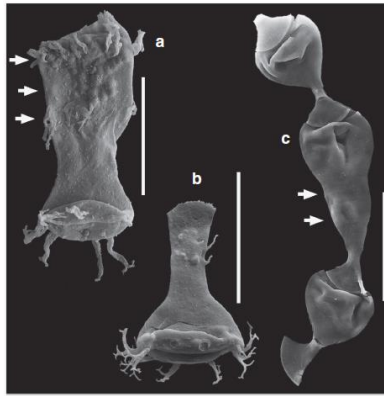
Океано-кліматична модель Джепсона (Jeppsson, 1990) (цитовано за Calner, 2008).



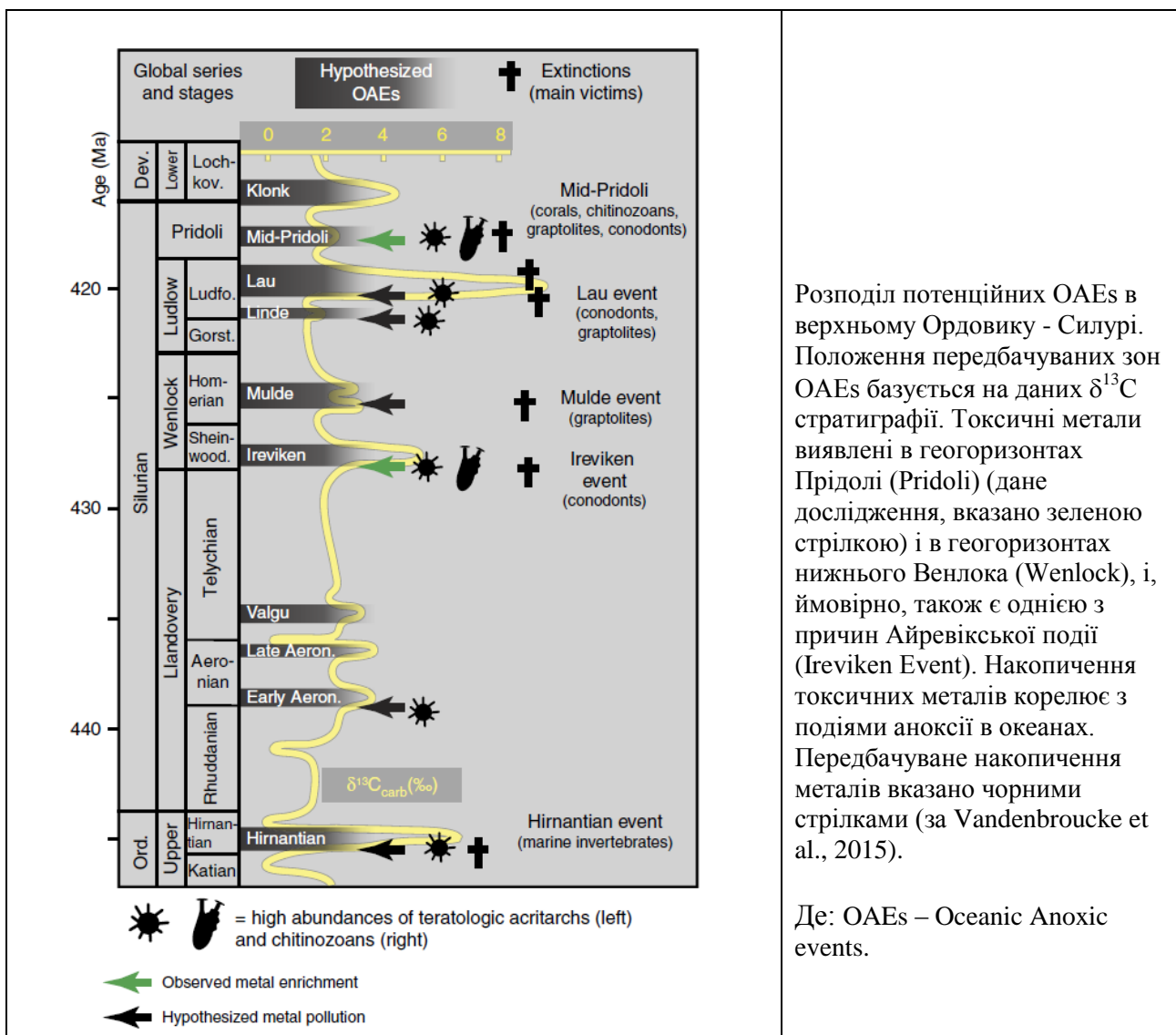
Океано-кліматична модель Бікерта (Bickert et al., 1997) (цитовано за Calner, 2008).

Одна з причин масових вимирань біоти в Силурі - мутагенна дія важких металів.

У геогоризонтах пізньо-Ордовицького і Силурійського масових вимирань біоти виявлені скам'янілості мутантних форм планктону, що дозволяє висунути альтернативні загальноновизнаним причини, що запустили дані вимирання біоти. Vandenbroucke T.R. з колегами (2015) в своєму дослідженні показали, що поява аберантних форм морських організмів в геогоризонтах Прідолі (Силур) збігається з драматичним накопиченням металів (Fe, Mo, Pb, Mn і As) в фосиліях і в супутніх їм осадових породах. Відомо, що метали викликають тератогенну відповідь у сучасних організмів і появу таких морфологічних аномалій сьогодні пов'язують з забрудненням Світового океану металами. Автори роботи припустили, що причиною виявлених на фосиліях морфологічних аномалій є високі концентрації металів у морській воді в геологічному минулому Землі. Виявлені у фосиліях і в осадових породах метали є редокс-чутливими, що підтверджує модель аноксії в давніх океанах. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що поширення аноксії і накопичення редокс-чутливих токсичних металів сприяло запуску подій масового вимирання біоти в епоху Прідолі (Силур), і - можливо в інші епохи масових вимирань наприкінці Ордовіка - в Силурі (за Vandenbroucke et al., 2015).



Хітинозої (*Chitinozoans*) нормальної (b) і аберантної (a, c) морфології. Де: a) тератологічний зразок *Ancyrochitina*; b - морфологічно нормальний зразок *Ancyrochitina*; c - ланцюг з трьох зразків *Margachitina* з аномальним зразком між двома нормальними. 1 бар = 100 мкм. Стрілками вказані аномалії морфології організмів (за Vandembroucke et al., 2015).



Література:

Awramik S.M. Precambrian columnar stromatolite diversity: reflection of metazoan appearance // Science. – 1982. – Vol. 216. – P. 171 – 173.

- Briggs D.E., Siveter D.J., Siveter D.J., Sutton M.D., Legg D. Tiny individuals attached to a new Silurian arthropod suggest a unique mode of brood care // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2016. – Vol. 113(16). – P. 4410 - 4415. doi: 10.1073/pnas.1600489113.
- Bohlmann J., Steele C.L., Croteau R. Monoterpene synthases from grand fir (*Abies grandis*). cDNA isolation, characterization, and functional expression of myrcene synthase, (-)-(4S)-limonene synthase, and (-)-(1S,5S)-pinene synthase // J Biol Chem. – 1997. – Vol. 272. – P. 21784 – 21792.
- Bohlmann J., Meyer-Gauen G., Croteau R. Plant terpenoid synthases: Molecular biology and phylogenetic analysis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1998. – Vol. 95. – P. 4126 – 4133.
- Boot-Handford R.P., Tuckwell D.S. Fibrillar collagen: the key to vertebrate evolution? A tale of molecular incest // Bioessays. – 2003. – Vol. 25(2). – P. 142 - 151.
- Botella H., Blom H., Dorka M., Ahlberg P.E., Janvier P. Jaws and teeth of the earliest bony fishes // Nature. – 2007. – Vol. 448. – P. 583 – 586.
- Boyce C.K., Knoll A.H. Evolution of developmental potential and the multiple independent origin of leaves in Paleozoic vascular plants // Paleobiology. – 2002. – Vol. 28. – P. 70 – 100.
- Burrow C., Turner S. A review of placoderm scales, and their significance in placoderm phylogeny // J. Vertebrate Paleontology. – 1998. – Vol. 19 (2). – P. 204 – 219. doi:10.1080/02724634.1999.10011135.
- Calner M. Silurian global events – at the tipping point of climate change. Chapter Mass Extinction. – 2008. – P. 21 – 57. http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-540-75916-4_4#page-1.
- Cohn M.J. Evolutionary biology: lamprey Hox genes and the origin of jaws // Nature. – 2002. – Vol. 416(6879). – P. 386 - 387.
- Cerny R., Cattell M., Sauka-Spengler T., Bronner-Fraser M., Yu F., Medeiros D.M. Evidence for the prepattern/cooption model of vertebrate jaw evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2010. – Vol. 107(40). – P. 17262 - 17267. doi: 10.1073/pnas.1009304107.
- Cohn M.J. Evolutionary biology: lamprey Hox genes and the origin of jaws // Nature. – 2002. – Vol. 416(6879). – P. 386 - 387.
- Dunlop J.A. Geological history and phylogeny of *Chelicerata* // Arthropod Structure & Development. – 2010. – Vol. 39. – P. 124–142.
- Dupret V., Sanchez S., Goujet D., Tafforeau P., Ahlberg P.E. A primitive placoderm sheds light on the origin of the jawed vertebrate face // Nature. – 2014. – Vol. 507(7493). – P. 500 - 503. doi: 10.1038/nature12980
- Edwards D., Feehan J., Smith D.G. A late Wenlock flora from Co. Tipperary, Ireland // Botanical Journal of the Linnean Society. – 1983. – Vol. 86. – P. 19 – 36.
- Fayers S.R., Trewin N.H. A hexapod from the early Devonian windyfield chert, rhynie, Scotland // Palaeontology. – 2005. – Vol. 48. –P. 1117–1130.
- Friedman W.E., Cook M.E. The origin and early evolution of tracheids in vascular plants: integration of palaeobotanical and neobotanical data // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. – 2000. – Vol. 355. – P. 857 – 868.
- Garrett P. Phanerozoic stromatolites: noncompetitive ecologic restriction by grazing and burrowing animals // Science. – 1970. – Vol. 169. – P. 171 - 173.
- Gaunt M.W., Miles M.A. An insect molecular clock dates the origin of the insects and accords with palaeontological and biogeographic landmarks // Mol. Biol. Evol. – 2002. – Vol. 19. – P. 748 – 761.
- Gillis J.A., Hall B.K. A shared role for sonic hedgehog signalling in patterning chondrichthyan gill arch appendages and tetrapod limbs // Development. – 2016. – Vol. 143. – P. 1313 - 1317; doi: 10.1242/dev.133884
- Graham L.E., Cook M.E., Hanson D.T., Pigg K.B., Graham J.M. Structural, physiological, and stable carbon isotopic evidence that the enigmatic Paleozoic fossil *Prototaxites* formed from rolled liverwort mats // Am. J. Bot. – 2010. – Vol. 97(2). – P. 268 – 275.
- Grimaldi D.A. 400 million years on six legs: On the origin and early evolution of *Hexapoda* // Arthropod Structure & Development. – 2010. – Vol. 39. –P. 191–203.
- Harrison C.J., Corley S.B., Moylan E.C., Alexander D.L., Scotland R.W., Langdale J.A. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution // Nature. – 2005. – Vol. 434. – P. 509 – 514.
- Hartman C.M., Banks H.P. Pitting in *Psilophyton dawsonii*, an Early Devonian trimerophyte // Am. J. Bot. – 1980. – Vol. 67. – P. 400 - 412.
- Heckman D.S., Geiser D.M., Eidell B.R., Stauffer R.L., Kardos N.L., Hedges S.B. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // Science. – 2001. – Vol, 293. – P. 1129 – 1133.
- Hedden P., Phillips A.L., Rojas M.C., Carrera E., Tudzynski B. Gibberellin biosynthesis in plants and fungi: A case of convergent evolution? // J. Plant Growth Regul. – 2001. – Vol. 20. – P. 319 – 331.

- Helliwell C.A., et al. Cloning of the Arabidopsis ent-kaurene oxidase gene GA3 // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1998. – Vol. 95. – P. 9019 – 9024.
- Helliwell C.A., Chandler P.M., Poole A., Dennis E.S., Peacock W.J. The CYP88A cytochrome P450, ent-kaurenoic acid oxidase, catalyzes three steps of the gibberellin biosynthesis pathway // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol. 98. – P. 2065 – 2070.
http://news.bbc.co.uk/2/hi/uk_news/scotland/3427499.stm.
- Kenrick P., Crane P.R. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Washington and London: Smithsonian Institution Press. 1997.
- Kotyk M.E., Basinger J.F., Gensel P.G., de Freitas T.A. Morphologically complex plant macrofossils from the late Silurian of Arctic Canada // American Journal of Botany. – 2002. – Vol. 89(6). – P. 1004 – 1013.
- Krug A.Z., Patzkowsky M.E. Rapid recovery from the Late Ordovician mass extinction // PNAS. – Vol. 101. – P. 17605 – 17610.
- Kuratani S. Developmental studies of the lamprey and hierarchical evolutionary steps towards the acquisition of the jaw // J. Anat. – 2005. – Vol. 207(5). – P. 489 - 499.
- Labandeira C.C. Invasion of the continents: cyanobacterial crusts to tree-inhabiting arthropods // Trends Ecol. Evolut. -20005 – Vol. 20. – P. 253 – 262.
- Layton B.E., D'Souza A.J., Dampier W., Zeiger A., Sabur A., Jean-Charles J. Collagen's triglycine repeat number and phylogeny suggest an interdomain transfer event from a Devonian or Silurian organism into *Trichodesmium erythraeum* // J. Mol. Evol. – 2008. – Vol. 66(6). – P. 539 - 554. doi: 10.1007/s00239-008-9111-7.
- Long J.A., Burrow C.J., Ginter M., Maisey J.G., Trinajstic K.M. et al. First shark from the Late Devonian (Frasnian) Gogo Formation, Western Australia sheds new light on the development of tessellated calcified cartilage // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(5):e0126066. doi: 10.1371/journal.pone.0126066.
- Lozano-Fernandez J., Carton R., Tanner A.R., Puttick M.N., Blaxter M., et al. A molecular palaeobiological exploration of arthropod terrestrialization // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. – 2016. – Vol. 371(1699). pii: 20150133. doi: 10.1098/rstb.2015.0133.
- Menden B., Kohlhoff M., Moerschbacher B.M. Wheat cells accumulate a syringyl-rich lignin during the hypersensitive resistance response // Phytochemistry. – 2007. – Vol. 68. – P. 513 – 520.
- Raymond A. Paleogeographic distribution of Early Devonian plant traits // Palaios. – 1987. – Vol. 2. – P. 113 - 132.
- 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.
- Renz A.J., Meyer A., Shigehiro Kuraku S. Revealing less derived nature of cartilaginous fish genomes with their evolutionary time scale inferred with nuclear genes // PLOS One. – 2013. – Vol. 8. e66400.
- Rojas M.C., Hedden P., Gaskin P., Tudzynski B. (2001) The P450–1 gene of *Gibberella fujikuroi* encodes a multi functional enzyme in gibberellin biosynthesis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol. 98. – P. 5838 – 5843.
- Rücklin M., Donoghue P.C.J., Johanson Z., Trinajstic K., Marone F., Stampanoni M. Development of teeth and jaws in the earliest jawed vertebrates // Nature. – 2012. doi:10.1038/nature11555.
- Ryll B., Sanchez S., Haitina T., Tafforeau P., Ahlberg P.E. The fossil record and the genome of *Callorhynchus*: a new perspective on SCPP gene evolution in gnathostomes // Evol. Dev. – 2014. – Vol. 16:3. – P. 123 – 124.
- Sallan L., Coates M. End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2010. – Vol. 107 (22). – P. 10131 – 10125. doi:10.1073/pnas.0914000107. PMC 2890420. PMID 20479258.
- Schubert J.K., Bottjer D.J. Aftermath of the Permian–Triassic mass extinction event: paleoecology of Lower Triassic carbonates in the western USA // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. – 1995. – Vol. 116. – P. 1 – 39.
- Scotese C.R. Paleomap project 08/12/01. <http://www.scotese.com>. 2001.
- Selden P., Read H. The oldest land animals: Silurian millipedes from Scotland // Bulletin of the British Myriapod & Isopod Group. – 2008. – Vol. 23. – P. 36–37.
- Sepkoski, J.J. A compendium of fossil marine animal genera (eds. Jablonski, D. & Foote, M.) in *Bull. Am. Paleontol.*, 2002. vol. 363, 1–563.
- Sheehan P.M., Harris M.T. Microbialite resurgence after the Late Ordovician extinction // Nature. – 2004. – Vol. 430. – P. 75 – 78.

- Siveter D.J., Siveter D.J., Sutton M.D., Briggs D.E.G. Brood care in a Silurian ostracod // Proc. R. Soc. B. – 2007 – Vol. 274. – P. 465 – 469.
- Siveter D.J., Sutton M.D., Briggs D.E.G., Siveter D.J. A Silurian sea spider // Nature. – 2004. – Vol. 431. – P. 978 – 980.
- Spiridonov A., Brazauskas A., Radzevičius S. The role of temporal abundance structure and habitat preferences in the survival of conodonts during the mid-early Silurian Ireviken mass extinction event // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(4):e0124146. doi: 10.1371/journal.pone.0124146.
- Trotter J.A., Williams I.S., Barnes C.R., Meannik P., Simpson A. New conodont $\delta^{18}\text{O}$ records of Silurian climate change: Implications for environmental and biological events // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology – 2015. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.11.011.
- Tudzynski B., Hedden P., Carrera E., Gaskin P. The P450–4 gene of *Gibberella fujikuroi* encodes ent-kaurene oxidase in the gibberellin biosynthesis pathway // Appl. Environ. Microbiol. – 2001. – Vol. 67. – P. 3514 – 3522.
- Vandenbroucke T.R., Emsbo P., Munnecke A., Nuns N., Duponchel L., et al. Metal-induced malformations in early Palaeozoic plankton are harbingers of mass extinction // Nat Commun. – 2015. – Vol. 6:7966. doi: 10.1038/ncomms8966.
- Venkatesh B., Lee A.P., Ravi V., Maurya A.K., Lian M.M., et al. Elephant shark genome provides unique insights into gnathostome evolution // Nature. – 2014. – Vol. 505(7482). – P. 174 - 179. doi: 10.1038/nature12826.
- Vinn O., Mõtus M.A. Endobiotic rugosan symbionts in stromatoporoids from the Sheinwoodian (Silurian) of Baltica // PLoS One. – 2014. – Vol. 9(2):e90197. doi: 10.1371/journal.pone.0090197.
- Walter M.R., Heys G.R. Links between the rise of Metazoa and the decline of stromatolites // Precamb. Res. – 1985. – Vol. 29. – P. 149 – 174.
- Weng J.-K., Li X., Stout J., Chapple C. Independent origins of syringyl lignin in vascular plants // PNAS. – 2008. – Vol. 105. – P. 7887 – 7892.
- Wikstrom N., Savolainen V., Chase M.W. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree // Proc. R. Soc. Lond. B. – 2001. – Vol. 268. – P. 2211 – 2220.
- Zapalski M.K. Evidence of photosymbiosis in Palaeozoic tabulate corals // Proc. Biol. Sci. – 2013. – Vol. 281(1775):20132663. doi: 10.1098/rspb.2013.2663.
- Zhu M., Yu X., Ahlberg P.E., Choo B., Lu J., Qiao T., Qu Q., Zhao W., Jia L., Blom H., Zhu Y. A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones // Nature. – 2013. – Vol. 502(7470). – P. 188 - 193. doi: 10.1038/nature12617.