

Розділ: Кайнозойська ера (65,5 млн.р.т. – сьогодні)

Кайнозойська ера складається з трьох періодів: Палеогенового (65,5 – 23,03 млн.р.т.), Неогенового (23,03 – 2,588 млн.р.т.) і Антропогенового (2,588 млн.р.т. – сьогодні). Це - кріоера, оскільки впродовж цієї ери на континентах формувалося покривне зледеніння. Цикл горотворення - Альпійський. Панування квіткових рослин, птахів і ссавців. Поява людини розумної.

Кризу масового вимирання видів наприкінці Крейдяного періоду пережили і ссавці, і плазуни. Чому ж в Кайнозойську еру розмножились і зайняли панівне становище ссавці, а не плазуни (як на початку Мезозойської ери?). На початку Кайнозойської ери було жарко, як і на початку Мезозойської ери. Однак, рівень кисню в навколишньому середовищі був дуже високим - 130% від сучасного рівня, тоді як в Тріасі - всього 12% від сучасного рівня. Крім того, клімат був вологим, а не посушливим, як в Тріасовому періоді. Таким чином, висока концентрація кисню і вологість клімату дозволили ссавцям, а не рептиліям зайняти основні екологічні ніші на початку Кайнозойської ери.

| Початок Мезозойської ери: | Початок Кайнозойської ери: |
|---|---|
| - високі температури навколишнього середовища; | - високі температури навколишнього середовища; |
| - низька концентрація кисню в навколишньому середовищі (12% від сучасного рівня); | - висока концентрація кисню в навколишньому середовищі (130% від сучасного рівня); |
| - посушливість клімату; | - вологий клімат; |
| - мала кількість рослинності, недостатня кількість їжі для підтримання обміну речовин теплокровних ссавців. | - велика кількість рослинності, достатня кількість їжі для підтримання обміну речовин теплокровних ссавців. |

Але відомо, що до кінця Крейдяного періоду теплокровність (дійсна, а не тільки інерційна), з'явилась і у динозаврів. Однак, непластичність їх геному не дозволила їм пережити пізньо-Крейдяну катастрофу. А ящірки, змії і інші групи плазунів, будучи холоднокровними, не змогли скласти достатню конкуренцію ссавцям, щоб знову витіснити їх в підлеглі екологічні ніші.

Аналіз відновлення екосистем після катастрофічних масових вимирань (пізньо-Пермського і пізньо-Крейдяного) свідчить про те, що напрямок відновлення екосистем значною мірою залежить від кліматичних умов відновного періоду: температури, вологості, рівня кисню і т.н. А також - від видового складу організмів, які вижили після катастрофи.

Тема: Палеоекологія Палеогенового періода (65,5 – 23,03 млн.р.т.)

Палеоген складається з трьох епох: Палеоцен (65,5 – 55,8 млн.р.т.), Еоцен (55,8 – 33,9 млн.р.т.) та Олігоцен (33,9 – 23,03 млн.р.т.).

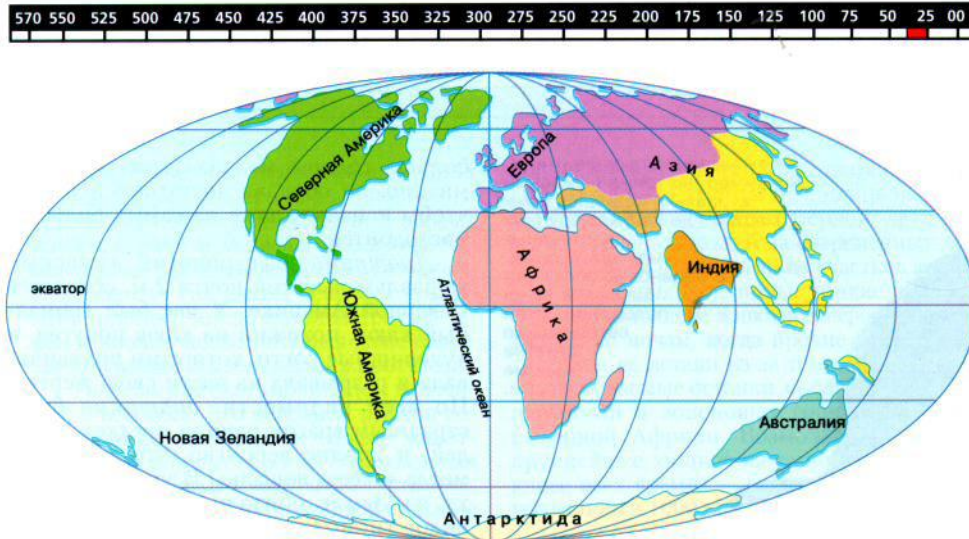
Розташування континентів

В Палеогеновому періоді відбулась колізія континенту Індії з Азією. В наслідок цієї колізі відбулось підняття Тибетського плато і Гімалайських гір. Крім того, тектонічні рухи призвели до від'єднання Гренландії від Євразії та до розкриття Північної Атлантики. Через тиск Африканської плити на Аравійську плиту і Аравійської плити на Євразійську плиту – приблизно 28 млн.р.т. почався підйом Кавказьких хребтів. Посилився підйом Кримських гір, Альп, Кордильєр, Анд і інших гірських систем.

Приблизно 35 млн.р.т. на східному узбережжі Північної Америки впав великий астероїд (ударний кратер Chesapeake Bay). Цілком можливо, що цей екзогенний фактор

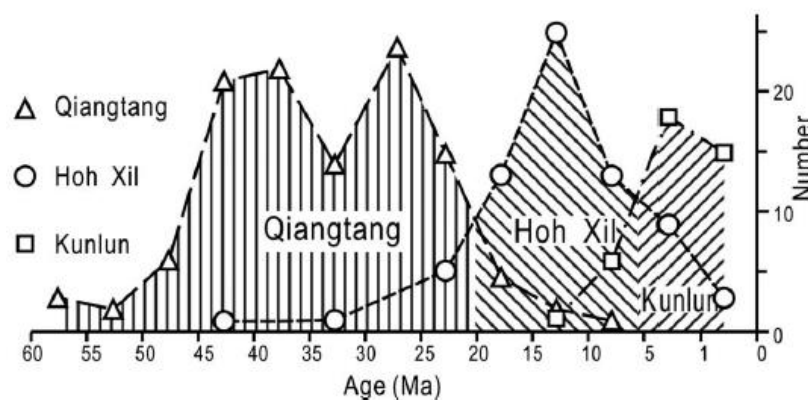
запустив процеси розрядки напруг стиснення в земній корі, що призвело до посилення тектонічних рухів і роста гірських систем в пізньому Еоцені – Олігоцені.

Крім того, приблизно 34 млн.р.т. в наслідок тектонічних рухів земної кори розірвався зв'язок між Антарктидою і Південною Америкою; а 33,5 млн.р.т. - розірвався зв'язок між Антарктидою та Австралією. Відокремлення Антарктиди від інших континентів та підйом кільцевої системи серединно-океанічних хребтів навколо Антарктиди - все це призвело до ізоляції Антарктиди від глобальних океанічних течій (при цьому сформувалась кругова Антарктична течія) і припинило доступ до Антарктиди теплих екваторіальних вод. Це, поступово, призвело до формування покривного зледеніння в Антарктиді і до похолодання і висушення клімату по всій Землі.



Розташування континентів в Палеогеновому періоді (за http://a.bratsk.su/bal/geogr/lib/dreyf_mat1/11olig_b.jpg).

Підняття Тибетського плато. Середній Еоцен – пізній Олігоцен. Підняття Тибетського плато і Гімалаїв мало глобальний вплив на клімат в Кайнозої. Колізія Індії з Азією почалась приблизно 55 млн.р.т. Приблизно 7 млн.р.т. відбулось різке прискорення підняття Тибетського плато. Wang C. з колегами (2008) на підставі геологічних і геофізичних даних (що включали магнетостратиграфію, седиментологію, радіоізотопне датування та ін.) показали, що центральна частина Тибетського плато піднялась приблизно 40 млн.р.т., а Південні і Північні ділянки Центрального плато піднялись значно пізніше (за Wang et al., 2008).



Результати радіометричного датування етапів підйому Тибетського плато. Де: Kunlun, Hoh Xil, Qiangtang belts - назви гірських поясів. Kunlun belts - гірський пояс Північного Тибету; Hoh Xil belts - Північно-західна частина плато Тибету (за Wang et al., 2008).

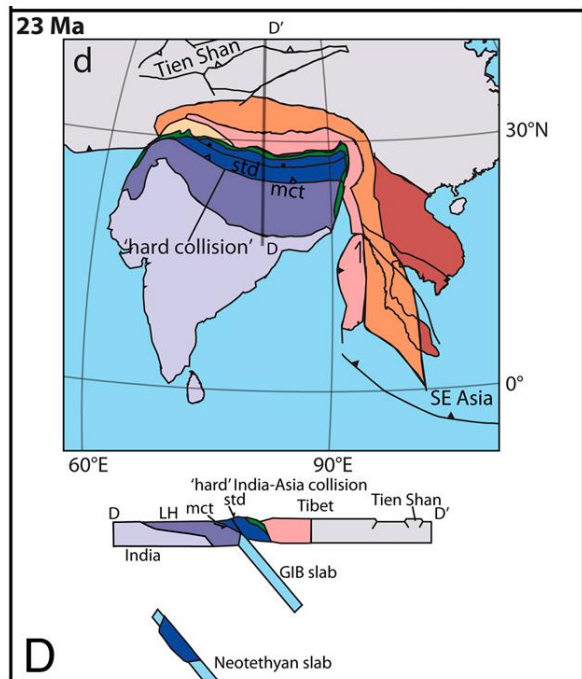
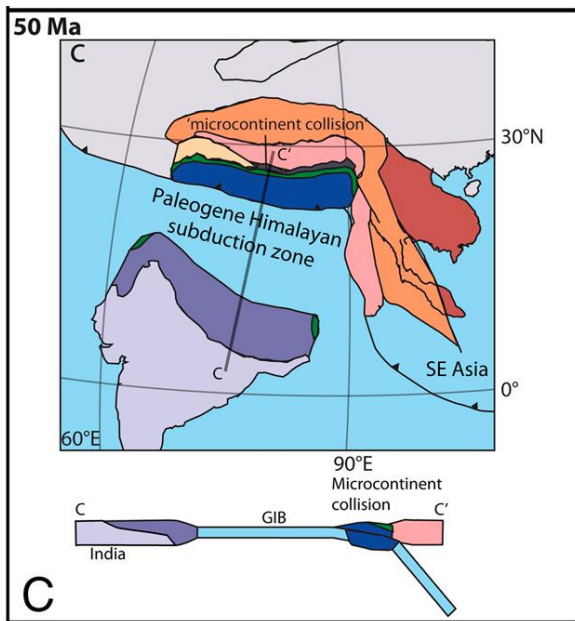
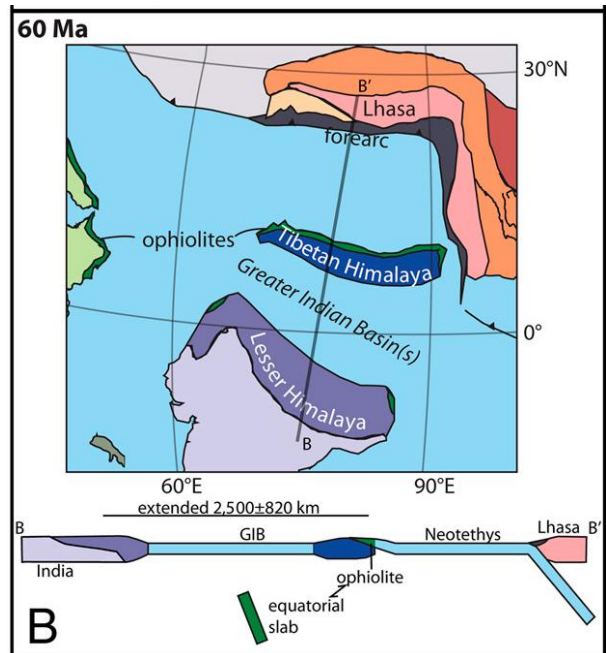
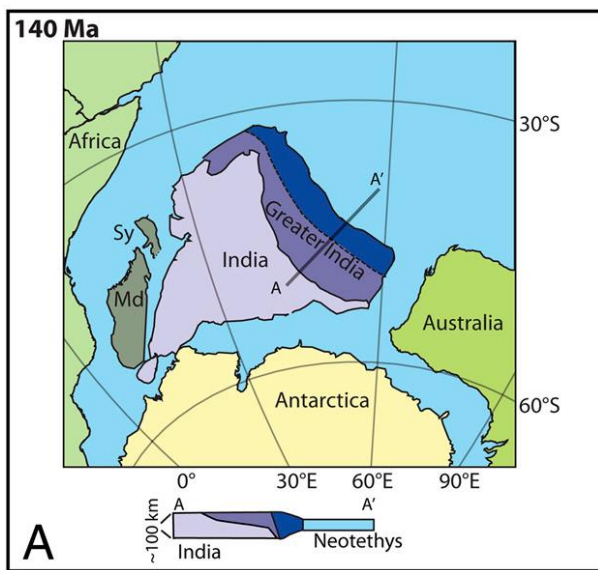
Дослідження, проведені Jiang X.D. і Li Z.X. (2014), показали, що підйом Північної частини Тибетського плато почався приблизно 23 млн.р.т. практично від нульового рівня

моря і тривав 10 млн. років, а потім був епізод швидкого підняття протягом 5 млн. років (за Jiang & Li, 2014).

*NB! Згідно інших даних, колізія Індо-Австралійської плити з Євразійською плитою почалась приблизно 70 млн.р.т. (повільна фаза колізії, швидкість руху плити - 15 см в рік). Потім, приблизно 50 млн.р.т., швидкий рух Індо-Австралійської плити закрив океан Тетис. Тибетське плато досі підіймається зі швидкістю 5 мм на рік.

Зменшення розмірів «Великої Індії» після її колізії з Азією в Еоцені-Олігоцені.

Починаючи з періоду 52 млн.р.т. дві платформи - Індійська і Азіатська - зблизились на відстань 3600 ± 35 км, а за геологічними даними Азії - до 2350 км. Van Hinsbergen D.J.J. з колегами (2012) показали, що розбіжності в даних пов'язані з субдукцією континентальної і океанічної літосфери Великої Індії приблизно 50 - 25 млн.р.т. Автори роботи вирахували величину зменшення розмірів «Великої Індії» після її колізії з Азією.



Реконструкція подій колізії між Індією і Азією (за van Hinsbergen et al., 2012).

На підставі проведених досліджень Van Hinsbergen D.J.J. з колегами (2012) зробили висновок про те, що приблизно 50 млн.р.т. відбулась колізія Тибето-Гімалайського мікроконтинента з Азією, за якою послідувала субдукція величезної океанічної Великої Індії уздовж зони субдукції в районі Великих Гімалаїв. Жорстка колізія Індії з Азією відбулась значно пізніше - приблизно 25 - 20 млн.р.т. Ця «жорстка» колізія збіглась з деформацією Азіатської плити і швидким підйомом Великих Гімалаїв (за van Hinsbergen et al., 2012).

Середньо-Третинний ігнімбритовий спалах (Mid-Tertian Ignimbrite flare-up), 32,5 млн.р.т. (США: Колорадо, Невада, Юта, Нью-Мексико). Середньо-Третинний ігнімбритовий спалах - це драматичний період вулканічних вивержень в інтервалі 40 - 25 млн.р.т. на території західної частини США. Результати цих вивержень сьогодні представлені депозитами ігнімбритів - пірокластичного матеріалу, який накопичився в ході вивержень (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



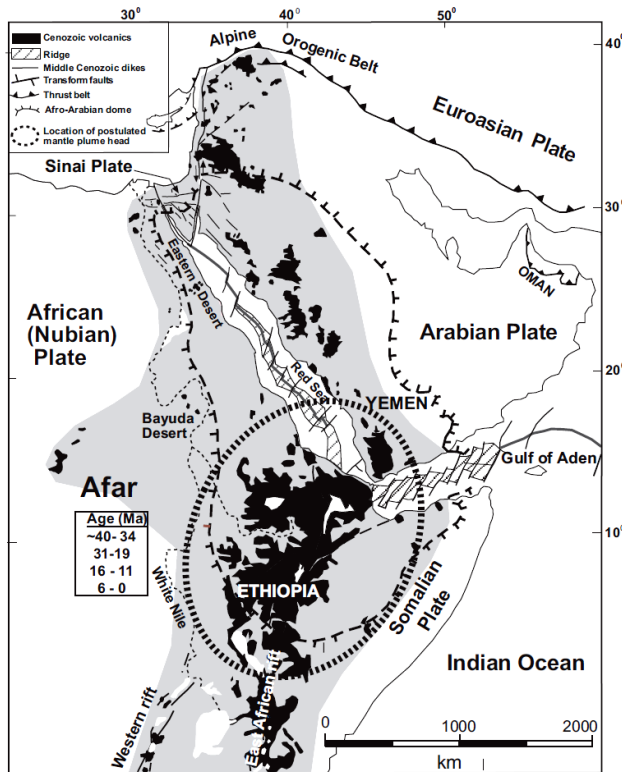
Ігнімбрити на території The Fish Canyon. 40 - 25 млн.р.т. Захід США
(за https://en.wikipedia.org/wiki/Mid-Tertiary_ignimbrite_flare-up).

Загальний обсяг виверженого матеріалу склав $0,5 \times 10^6$ км³ туфів і 5×10^6 км³ проміжних і кремнієвих лав. В результаті - сформувалася одна з найбільших континентальних вулканічних провінцій Землі. Причиною даного масивного виверження стало те, що під час Ларамідської орогенії (Laramide orogeny) в ході процесу субдукції плита Фараллон (Farallon Plate) опускалася під дуже невеликим кутом. Це призвело до відкриття клина мантії і до виходу магми на поверхню Землі (за https://en.wikipedia.org/wiki/Mid-Tertiary_ignimbrite_flare-up).

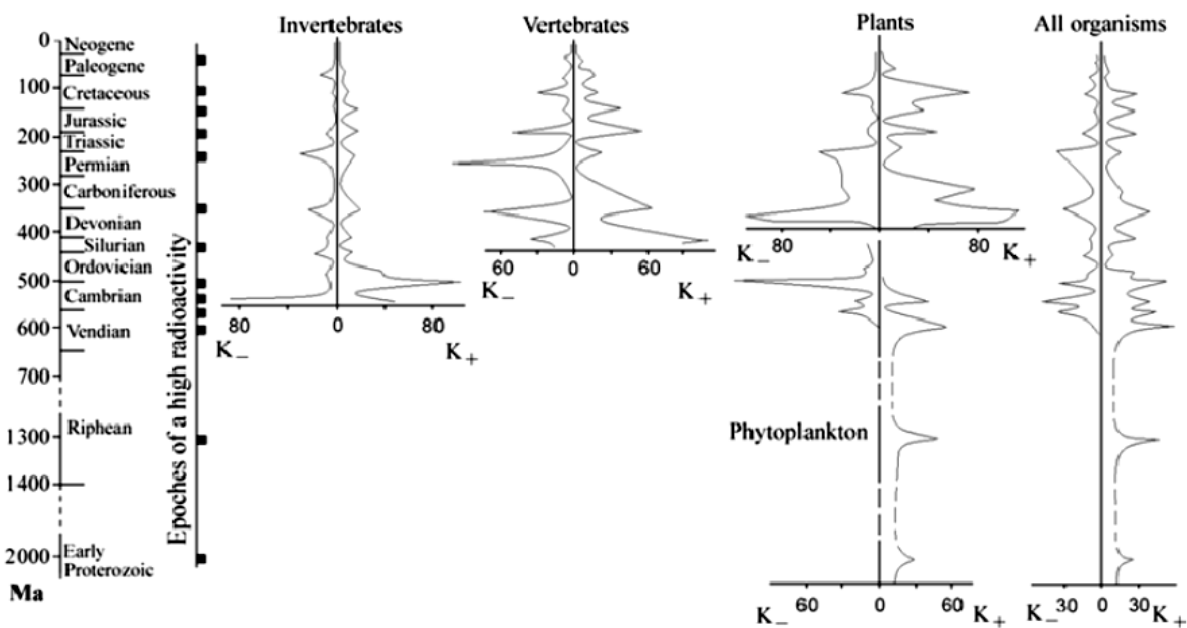
Середньо-Третинний ігнімбритовий спалах був подією наймасованішого виверження базальтових магм на поверхню Землі в Фанерозої ($5,5$ млн.км³ виверженого магматичного матеріалу)! Проте – це катастрофічне виверження не супроводжувалось масовим вимиранням біоти, на відміну від менш інтенсивних вивержень, які призвели до термінального Пермського, термінального Крейдяного і т.п. масових вимирань біоти. На сьогоднішній день встановлено, що глобальну небезпеку для біоти становлять лише ті континентальні виверження базальтових магм, які відбуваються в результаті проходження розплавів через древню кратонну літосферу, оскільки саме її компоненти є джерелом токсичних речовин, які призводять до загибелі живих організмів. Магми Середньо-Третинного ігнімбритового спалаху, незважаючи на їх колосальні обсяги, не були токсичними для біоти, оскільки означена серія вивержень відбувалась через відносно молоді літосферу (за Guex et al., 2016).

Афро-Аравійський вулканізм і рифтогенез. В Еоцені Афарський магматичний пліом зіткнувся з Африканською стабільною і холодною літосферою під Кенією і на півдні Ефіопії, що сприяло підняттю території і запустило серію поодиноких вулканічних вивержень в інтервалі 40-34 млн.р.т. Приблизно 31-28 млн.р.т. рідкісні виверження змінилися потужним базальтовим потоковим вулканізмом, в ході якого на поверхню Землі

вилитося близько 0,35 млн.км³ магм. В інтервалі 35-20 млн.р.т. було два окремих етапи підняття і рифтингу даних територій: перший - 35-30 млн.р.т., і другий - 25-20 млн.р.т. Спрединг дна океану в зоні рифту Червоного моря почався пізніше, приблизно 20 млн.р.т., а магматизм в Афарській магматичній провінції тривав ще в вигляді двох циклів - 16-11 млн.р.т. і 6-0 млн.р.т. (т.т., триває до сьогоднішніх днів). Слід зазначити, що хоча Афарська область була активною більш ніж 40 млн. років, новоутворені океани Червоного моря і Аденської затоки є відносно вузькими, в результаті регіональних обмежень тектоніки плит (Segev, 2002).



Афарська магматична провінція (Segev, 2002).



Кореляція між епохами високої природної радіоактивності і змінами швидкості вимирання і появи нових видів. Де: K_- - це коефіцієнт вимирання видів, K_+ - коефіцієнт появи нових видів, по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т.; Epochs of high radioactivity - епохи з високим природним рівнем радіоактивності (вказані чорними квадратиками на вертикальній шкалі) (за Sobotovich et al., 2010).

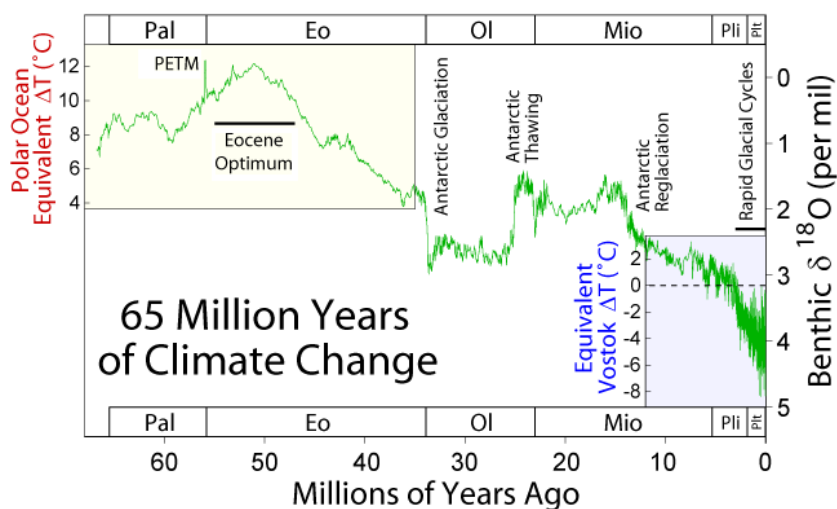
Вулкано-тектонічні події на території Східної Африки протягом Палеогенового періоду призвели до підняття території, яке, в свою чергу, стало одним з факторів, які спровокували аридифікацію Африканського континенту в наступному Неогеновому періоді (за Rokorny et al., 2015). Крім того відомо, що масовані виверження глибинних магм сприяють диверсифікації живих організмів, оскільки вивержений матеріал зазвичай є високорадіоактивним, а іонізуюче випромінювання призводить до прискорених змін в ДНК організмів. Східно-Африканська рифтова система утворює зону з підвищеною природною радіоактивністю, що, вважається, відіграло провідну роль в появі предкової для людини родини гомінід (*Hominidae*) (не пізніше межі Олігоцену-Міоцену) і в походженні людини розумної (за Sobotovich et al., 2010).

Стратиграфія Палеогенового періоду (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>)

| Період: | Епоха: | Ярус: | Тривалість: |
|--------------------------|----------------------|---------------------------|------------------------|
| Неогеновий (Neogene) | Міоцен (Miocene) | Аквітаній (Aquitanian) | 23,03 - 20,44 млн.р.т. |
| Палеогеновий (Paleogene) | Олігоцен (Oligocene) | Чатій (Chattian) | 28,1 - 23,03 млн.р.т. |
| | | Рупелій (Rupelian) | 33,9 - 28,1 млн.р.т. |
| | Еоцен (Eocene) | Пріабоній (Priabonian) | 38,0 - 33,9 млн.р.т. |
| | | Бартоній (Bartonian) | 41,3 - 38,0 млн.р.т. |
| | | Лютетій (Lutetian) | 47,8 - 41,3 млн.р.т. |
| | Палеоцен (Paleocene) | Юпресій (Ypresian) | 56,0 - 47,8 млн.р.т. |
| | | Танетій (Thanetian) | 59,2 - 56,0 млн.р.т. |
| Селандій (Selandian) | | 61,6 - 59,2 млн.р.т. | |
| | | Даній (Danian) | 65,5 - 61,6 млн.р.т. |
| Крейдяний (Cretaceous) | Пізня Крейда | Маастрихт (Maastrichtian) | 70,6 - 65,5 млн.р.т. |

Клімат

Загальний температурний тренд Палеогенового періоду. Наприкінці Крейди температури навколишнього середовища дещо знизились через підйом гірських систем (Кордильєр, Анд, Альп, Кримських гір). Але, в Палеоцені – температури знову почали рости через посилення напружень в земній корі і досягли свого максимуму в середині Еоцену (т.з. Еоценовий температурний оптимум). Було дуже тепло. В Антарктиді мешкали змії, крокодили, росли пальми.



Зміни температур навколишнього середовища в Палеогені-Неогені. Де: по осі ОХ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ – температура навколишнього середовища, °С. PETM – Палеоцен-Еоценовий термальний максимум; Eocene Optimum – Еоценовий температурний оптимум (за http://evolv.ho.ua/All_palaeotemps.png).

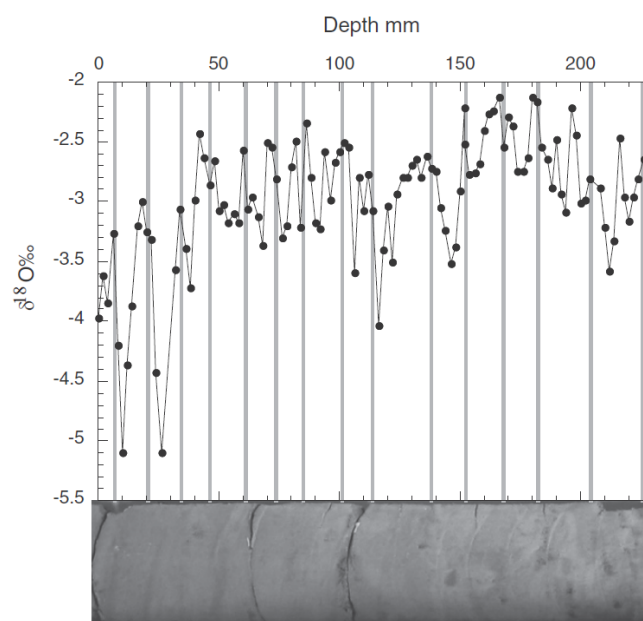
Надалі – накопичені напруження в земній корі реалізувались через серію тектонічних рухів, які призвели до підйома Гімалайських гір, Тибетського плато, Кавказьких хребтів і т.н. І температури поступово знизились.

На межі Еоцену - Олігоцену відбулось різке зниження температур через відокремлення Антарктиди від теплих океанічних течій кільцем серединно-океанічних хребтів.

Палеоцен-Еоценовий термальний максимум (ПЕТМ). Загальний температурний тренд Палеогенового періода, описаний вище, був порушений на межі Палеоцену-Еоцену: на кордоні Палеоцен - Еоцен різко і достатньо несподівано (всього за 10 000 років) підвищилась температура навколишнього середовища. Про це свідчить співвідношення магнію і кальцію в раковинах викопних форамініфер, а також низький рівень важкого ізотопу кисню в раковинах викопних молюсків. Даний часовий інтервал отримав назву Палеоцен-Еоценового Термального Максимуму (ПЕТМ). Причиною різкого підвищення температури навколишнього середовища стало певне поєднання параметрів обертання Землі (т.зв. цикли Міланковича зміни віддаленості орбіти Землі від Сонця і кута нахилу осі обертання Землі до площини обертання). Цим же проміжком часу датується посилення вулканічної діяльності та підвищення напружень стискання в земній корі.

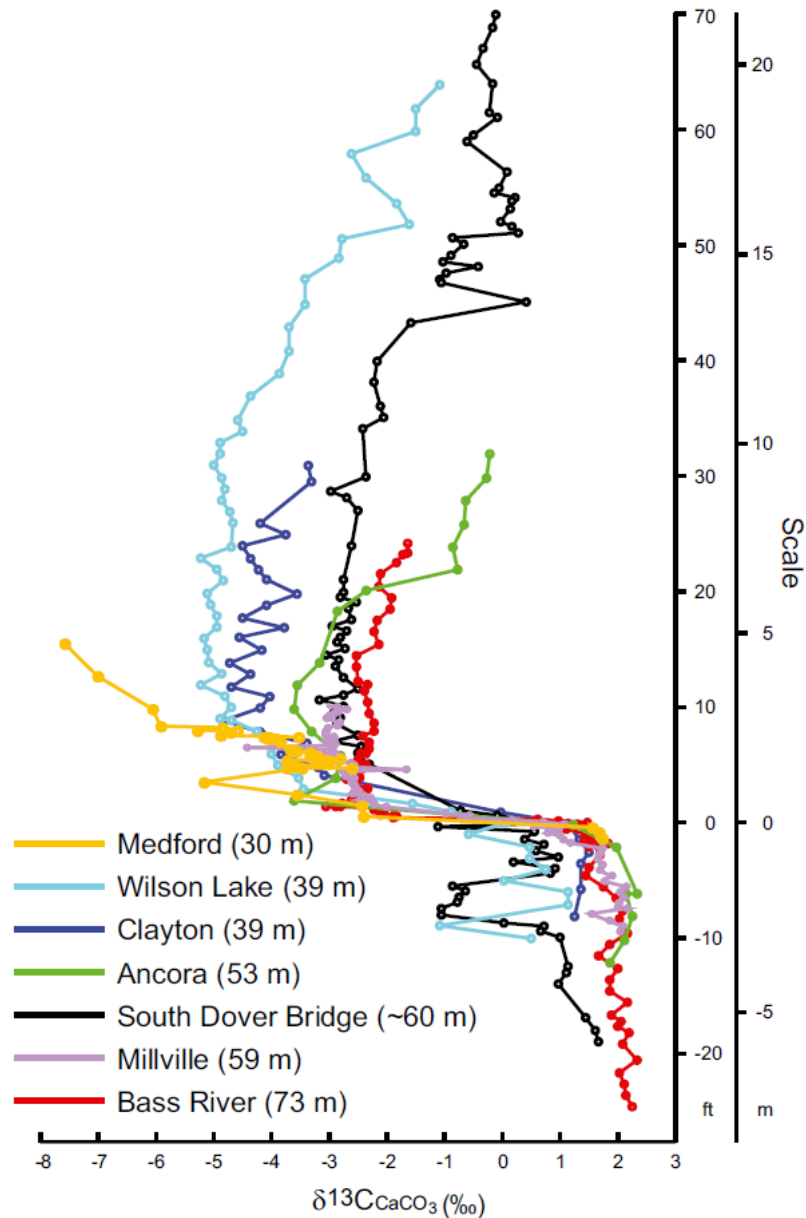
Крім того, через підводний вулканізм за досить короткий проміжок часу (приблизно за 5 000 років) змінився характер океанічних течій. Такий характер течій проіснував близько 40 000 років. В результаті, теплі води досягли дна океану, що призвело до виходу з донних океанічних відкладень величезної кількості метану, який утворюється в придонних шарах анаеробними бактеріями при розкладанні органіки. У воді метан окислювався киснем до вуглекислого газу, що призвело до закислення океанічної води і до розвитку найсильнішої гіпоксії в придонних шарах.

*NB! Ізотопний аналіз седиментів, що датуються ПЕТМ, проведений Wright J.D. і Schaller M.F (2013), показав значне зниження значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 внаслідок миттєвого надходження в навколишнє середовище вуглецю з полегшеним ізотопним складом. Автори показали, що надходження не менше 3000 гігатонн ізотопно полегшеного вуглецю-12 відбулось протягом усього 13 років (висновки зроблені на підставі сезонного циклу змін показника ізотопного фракціонування кисню-18) (за Wright & Schaller, 2013).



Сезонна динаміка показника ізотопного фракціонування кисню в озерних відкладеннях (за Wright & Schaller, 2013). Wright J.D. і Schaller M.F. (2013) проаналізували динаміку показника ізотопного

фракціонування кисню в геогоризонтах, що датуються ПЕТМ. Проведене дослідження показало сезонну зміну показника $\delta^{18}\text{O}$, яка корелює з сезонними змінами температури навколишнього середовища.

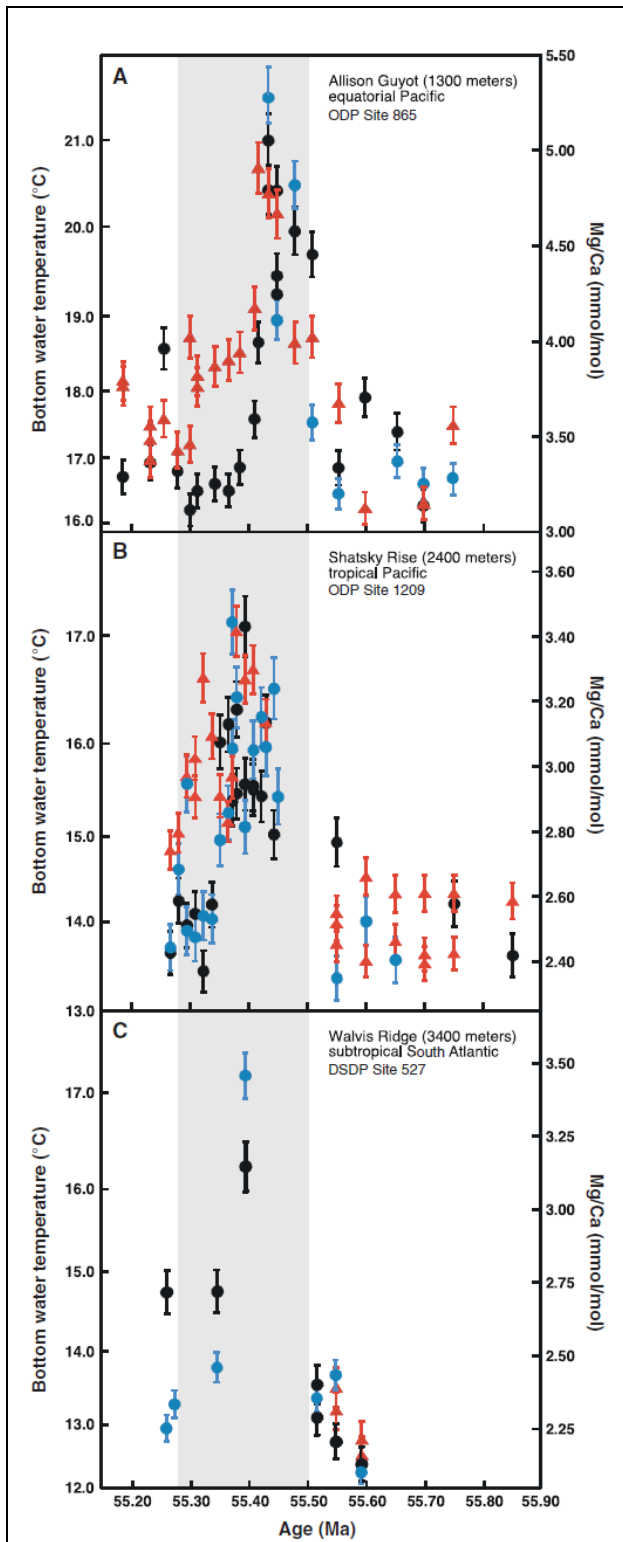


Ізотопна екскурсія вуглецю на кордоні ПЕТМ свідчить про досить швидке надходження ізотопно-полегшеного вуглецю до навколишнього середовища (за Wright & Schaller, 2013). Багаторічний аналіз змін значень показника ізотопного фракціонування вуглецю $\delta^{13}\text{C}$ в ПЕТМ геогоризонтах показав істотне зниження значень показника протягом приблизно всього 13 сезонних циклів коливання показника $\delta^{18}\text{O}$. Отримані дані дозволили зробити висновок про досить швидке (протягом не більше 13 років) вивільнення великої кількості ізотопно-полегшеного вуглецю в складі метану з океанічних донних відкладень (за Wright & Schaller, 2013).

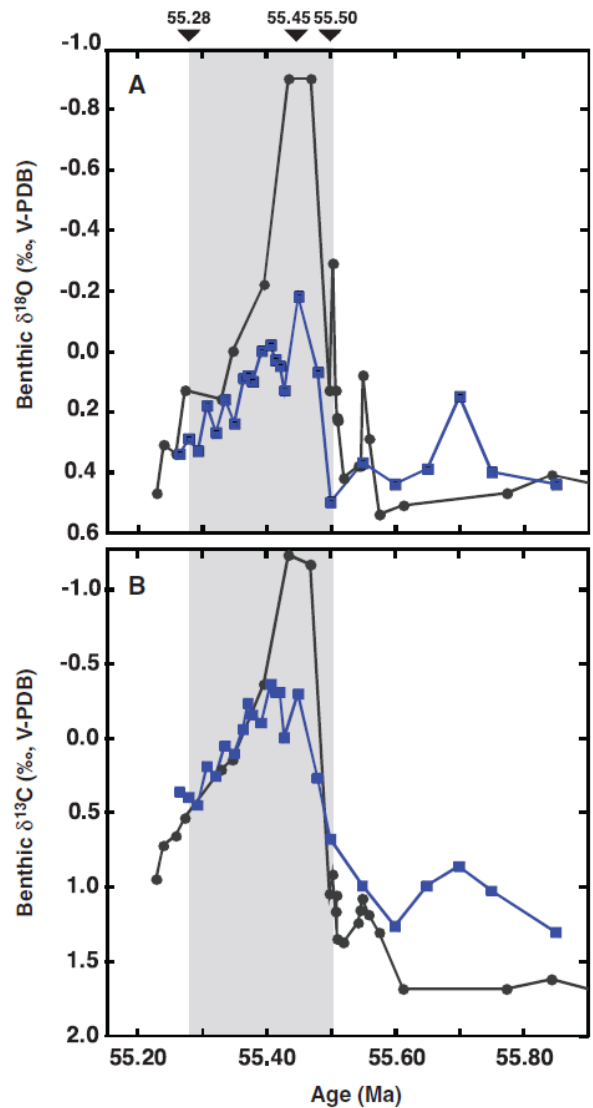
Проведений Tripathi A. і Elderfield H. (2005) аналіз співвідношення магнію і кальцію в раковинках викопних форамініфер дозволив виявити зростання температури придонних вод на $+4^{\circ}\text{C}+5^{\circ}\text{C}$ під час Палеоцен-Еоценового Термального Максимуму.

Слід зазначити, що температури придонних вод досягали величини температур приповерхневих вод в тропіках і субтропіках. Проведені авторами роботи дослідження показали, що підвищення температури проміжних вод відбулось до початку негативної ізотопної екскурсії вуглецю. Причина зростання температури придонних вод - редукція конвекції в Південному океані та перехід до глибинної конвекції в Північній частині Тихого океану. Перемикання на глибинний тип конвекції в Північній частині Тихого океану на кордоні ПЕТМ посилює потепління. Авторами дослідження був зроблений висновок про те,

що отримані результати підтверджують той факт, що зміна характеру океанічної циркуляції запустила вивільнення метанових гідратів з придонних шарів океану (за Tripati & Elderfield, 2005).



Зростання співвідношення магнія до кальцію в раковинах викопних форамініфер в ПЕТМ георизонтах (55,5 - 55,28 млн.р.т.) (за Tripati & Elderfield, 2005).

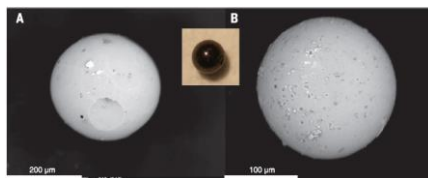


Зміни значень показника ізотопного фракціонування кисню-18, $\delta^{18}\text{O}$ (A) і показника ізотопного фракціонування вуглецю-13, $\delta^{13}\text{C}$ (B) в раковинах викопних форамініфер в ПЕТМ інтервалі (забарвлена смуга на графіках) (за Tripati & Elderfield, 2005).

NB! Зниження значень показника $\delta^{18}\text{O}$ в раковинах викопних форамініфер корелює зі зростанням температури навколишнього середовища; а зниження значень показника $\delta^{13}\text{C}$ в раковинах викопних форамініфер - корелює з надходженням до навколишнього середовища ізотопно-полегшеного вуглецю-12 в результаті підйому метану з дна океану. В якості стандартів використовували дані, отримані при аналізі Віденських белемнітів (V-PDB).

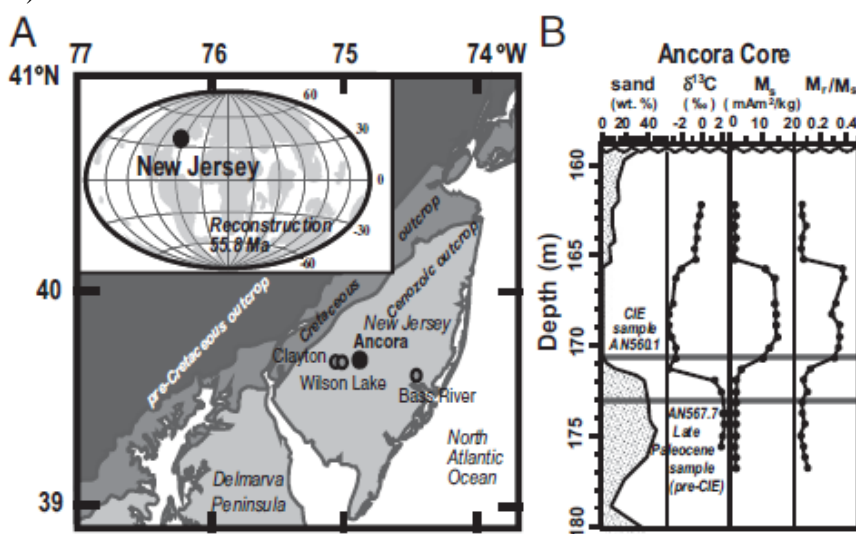
ПЕТМ. Причина потепління – не тільки викиди метану. Границя Палеоцен-Еоцен. Припускають, що основною причиною Палеоцен-Еоценового Термального Максимуму, який почався приблизно 55,8 млн.р.т., стали викиди парникових газів. Однак, аналіз морських відкладень свідчить про те, що потепління передувало негативній ізотопній екскурсії, пов'язаній з виходом метану з дна океанів. Проведені Secord R. з колегами (2010) дослідження ізотопного складу кисню в зубах викопних ссавців показали, що потепління на континентах на +5°C передувало негативній екскурсії вуглецю і тільки після цього потепління - була друга хвиля підвищення температури навколишнього середовища, вже викликана викидами метану з дна океану. Якою була причина першої хвилі підвищення температури навколишнього середовища - невідомо (за Secord et al., 2010).

Позаземний імпакт на кордоні між Палеоценом і Еоценом. Дослідження, проведене Schaller M.F. з колегами (2016), показало присутність в геогоризонтах, що датуються приблизно 56 млн.р.т., силікатних скляних сферул. Ці сферул були ідентифіковані як мікротектити (microtektites) і мікрокрестити (microkrystites), що свідчить про позаземну імпактну подію в даному часовому інтервалі. Мабуть, саме це зіткнення з космічним тілом стало причиною катастрофічного зростання температур у навколишньому середовищі в епоху т.зв. Палеоцен-Еоценового Термального Максимуму (ПЕТМ), спалаху диверсифікації ссавців і наземних рослин, а також масового вимирання глибоководних бентосних морських організмів в даному часовому інтервалі (за Schaller et al., 2016)



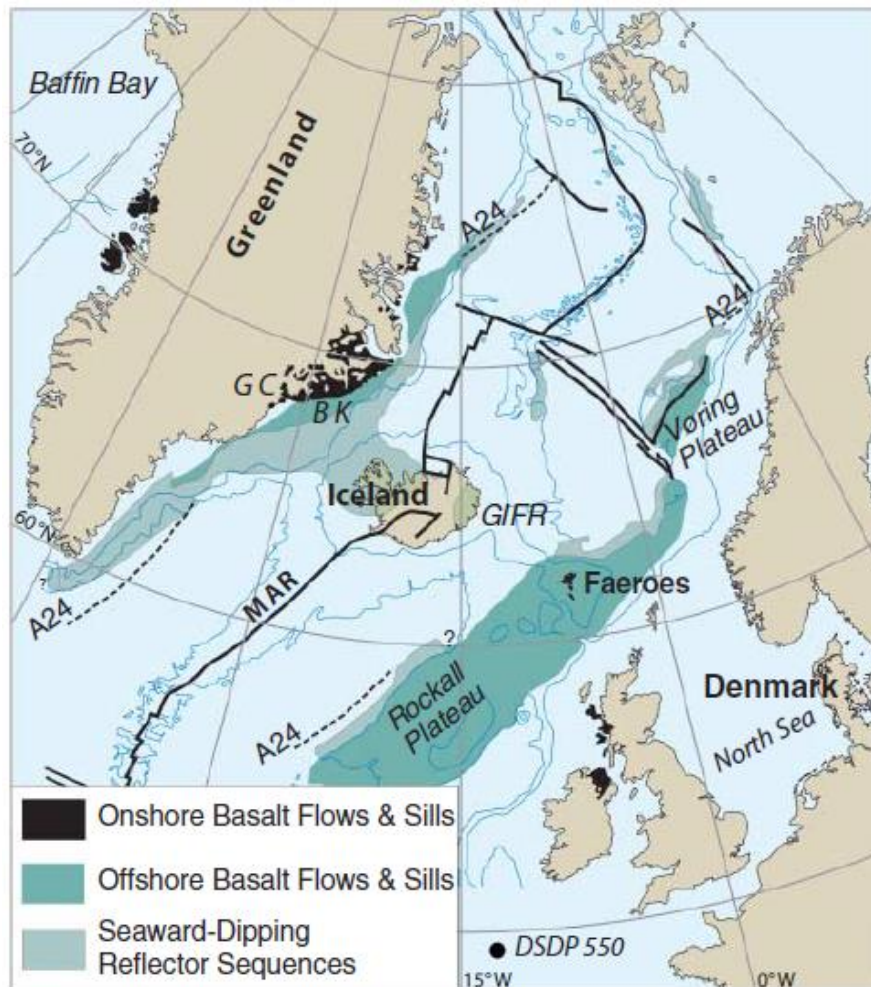
Електронна мікрофотографія мікросферул з ПЕТМ геогоризонта. Де: А - мікротектит; 1 бар = 200 мкм; В - мікрокрестит, 1 бар = 100 мкм; округлі утворення на поверхні мікрокрестіту є везикулами і дрібним аккреційним матеріалом (за Schaller et al., 2016).

На кордоні ПЕТМ було потужне виверження глибинної магми або імпактний вплив астероїда. Wang H. з колегами (2013) на кордоні ПЕТМ в шарах, що показують негативну екскурсію важких ізотопів вуглецю-13, виявили також накопичення магнітних часток не біогенного походження. Виявлені магнітні частинки свідчать про те, що, на кордоні ПЕТМ було потужне виверження глибинної магми або імпактний вплив астероїда (за Wang et al., 2013).



А - Карта території обстеження (Атлантичне узбережжя Нью-Джерсі). В - Зниження значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 і накопичення магнітних небіогенних частинок в ПЕТМ геогоризонті (за Wang et al., 2013).

ПЕТМ був запущений викидами парникових газів в ході базальтового вулканізму в Гренландії. Storey M. з колегами (2007), використовуючи методи ізотопної геохронології ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) показали, що масивні депозити попелу на території Данії датуються епохою ПЕТМ і є результатом масивного базальтового вулканізму в східній Гренландії приблизно $56,1 \pm 0,4$ млн.р.т. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що ПЕТМ був запущений викидами парникових газів в ході взаємодії магми зі збагаченими вуглецем осадовими породами під час начала розколу між плитами Гренландії і Європи (за Storey et al., 2007).



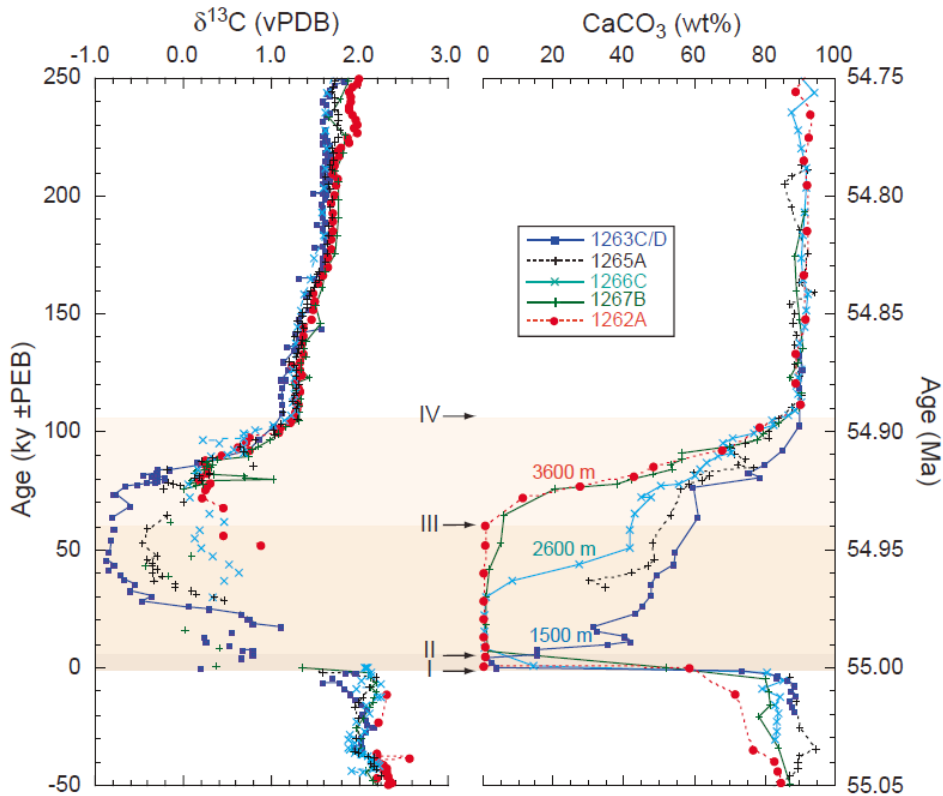
Карта Північно-Атлантичного регіону, яка показує розподіл вивержених порід на кордоні Палеоцен-Еоцену. Де: A24 - магнітна аномалія океанічного дна; MAR - серединно-океанічний атлантичний хребет (Mid-Atlantic Ridge); BK - Blosseville Kyst; GC - Gardoner Complex; Onshore Basalt Flows - наземні базальтові потоки; Offshore Basalt Flows - берегові базальтові потоки (за Storey et al., 2007).

ПЕТМ і гіпоксія + ацидифікація в океанах. Гіпоксія, пов'язана з виходом метану з глибин океану і витратою кисню на його окислення, спровокувала загибель 50% видів придонних форамініфер, а закислення океанічної води призвело до розчинення величезної кількості карбонатів у донних відкладеннях. В результаті - величезна кількість вуглекислого газу з океанів надійшла в атмосферу і сприяла ще більшому підвищенню температури навколишнього середовища через посилення парникового ефекту. У цей проміжок часу в Арктичному океані жили тропічні форми, оскільки температура води була $+22^{\circ}\text{C}$. Таке сильне потепління тривало не довго - всього близько 200 тис. років.

ПЕТМ і ацидифікація океану. Проведене Zachos J.C. з колегами (2005) дослідження показало, що під час ПЕТМ негативна екскурсія ізотопів вуглецю-13 збіглась з сильним

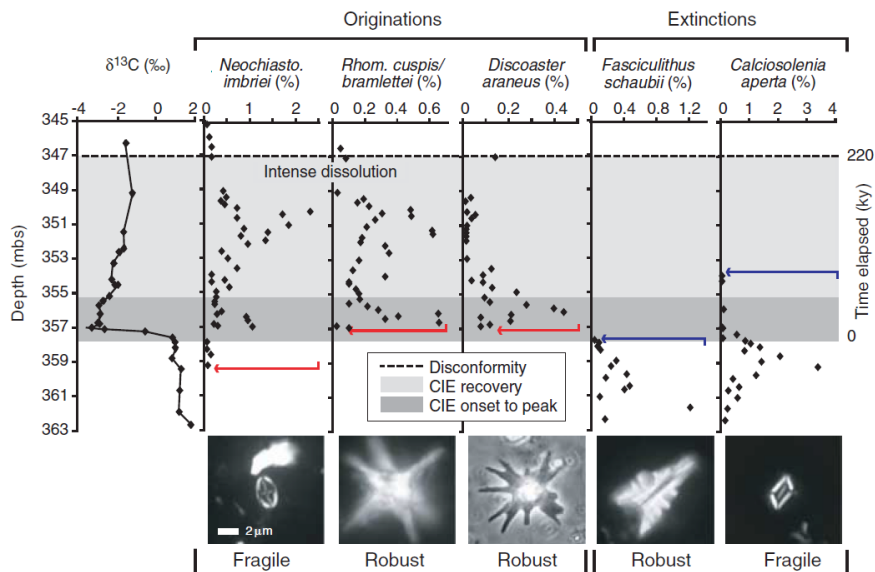
закисленням океанічних вод (про що свідчить масоване розчинення карбонатів на дні океанів - при цьому розчинення було швидким, протягом усього 10 тис. років).

Подальше відновлення попередньої геохімічної рівноваги також пройшло досить швидко - протягом 100 тис. років. Отримані авторами дослідження дані свідчать про те, що велика маса - понад $2000 \cdot 10^9$ тонн вуглецю - була розчинена в океанічній воді на кордоні Палеоцен-Еоцен і що секвестрація цього вуглецю йшла через вивітрювання силікатних порід (за Zachos et al., 2005).



Зміни значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 ($\delta^{13}\text{C}$) і % ваговий вміст карбонатів у океанічних седиментах в інтервалі 55,05-54,75 млн.р.т. Де: по осі ОУ - геологічний час; по осі ОХ - значення показників $\delta^{13}\text{C}$ і CaCO_3 (wt%) (за Zachos et al., 2005).

ПЕТМ: зміна фаун океанічного нанопланктону. Високі температури води і ацидифікація (закислення) океану призвели до зміни фаун океанічного нанопланктону.



Приклади видів черепашкового нанопланктону, які з'явилися і вимерли в ПЕТМ інтервалі. Де: Time elapsed (ky) - часовий інтервал, в якому проводилось дослідження, приблизно 220 тис. років; Robust -

нанофосилії відносно великі або сконструйовані з великих кальцитних одиниць; Fragile - нанофосилії, що складаються з маленьких або тонких кальцифікованих одиниць. 1 бар = 2 мкм (за Gibbs et al., 2006).

Так, Gibbs S.J. з колегами (2006) показали, що епоха ПЕТМ збіглась з різкою появою одних груп і вимиранням інших груп черепашкового нанопланктону. Автори дослідження підкреслюють, що пертурбації були критичними для виживання більшості приповерхневих груп черепашкового нанопланктону. При цьому, зміни в першу чергу торкнулись рідкісних таксонів, які жили на кордоні їх екологічного ліміту (за Gibbs et al., 2006).

Причини похолодання після ПЕТМ. Чому різко похолодало після епохи ПЕТМ? З одного боку - змінилися параметри орбіти Землі, з іншого боку - напруження стискання в Земній корі реалізувались у вигляді тектонічних рухів, які призвели до від'єднання Гренландії від Євразії та до розкриття Північної Атлантики; крім того, в атмосфері зменшилась концентрація парникових газів, що також сприяло зниженню температури навколишнього середовища.

NB! Протягом Палеоцен-Еоценового термального максимуму вміст вуглекислого газу в атмосфері зріс до 900 ppm (а за деякими даними - до 2000 ppm). Потім, рівень вуглекислого газу знизився до 470 ppm (сучасний рівень становить 390 ppm) і стало значно прохолодніше. Причини зниження концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі: а) зменшення вулканічних викидів парникових газів; б) завершення виходу метану з дна океану; в) поглинання надлишку вуглекислого газу з навколишнього середовища рослинами. Мав місце т.зв. «ефект азоли»: приблизно 49 млн.р.т. швидко розмножилась і розселилась водна папороть азола. Палеонтологи на дні Арктичного океану знаходять потужні поховання цієї папороті, що датуються означеною епохою. Вважають, що саме гіперрозмноження цієї папороті дозволило поглинути величезну кількість вуглекислого газу. Це - один із прикладів величезної ролі біоти у колообігу речовин у навколишньому середовищі. У Кам'яновугільному періоді гігантські Карбонові ліси, поховані у болотах, забезпечили вилучення вуглецю з колообігу речовин і сприяли зниженню концентрації вуглекислого газу. Цілком можливо, що папороть азола могла зіграти аналогічну роль в Еоценову епоху Палеогенового періоду.

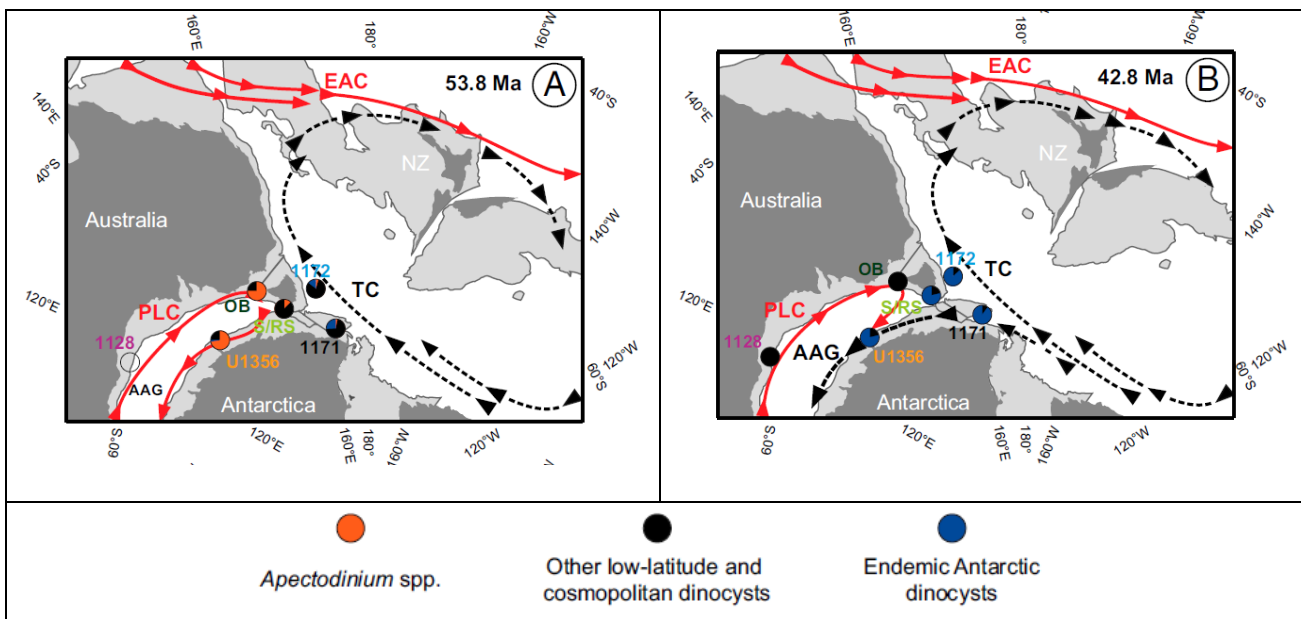


Сучасна папороть азола (*Azolla filiculoides*). Вважають, що швидке розселення подібних організмів в Еоцені сприяло вилученню CO₂ з атмосфери і зниженню температури навколишнього середовища (за <http://homester.com.ua/wp-content/uploads/2014/06/5.jpg>).

Середньо-Еоценовий кліматичний оптимум. Приблизно 41,5 млн.р.т. знову дуже сильно і вже надовго потепліло. Почався часовий інтервал т.зв. середньо-еоценового кліматичного оптимуму. Вважають, що причинами зростання температури навколишнього середовища стали наступні фактори: а) збільшення інтенсивності вулканічних викидів парникових газів, що підсилює парниковий ефект (концентрація вуглекислого газу в навколишньому середовищі зросла до 2000 ppm); б) наростання напружень стискання в земній корі. Тепло було настільки, що в Антарктиді жили змії, крокодили, росли пальми.

Гляціація Антарктиди. Пізній Еоцен. Приблизно 34 млн.р.т. сильно похолодало, почалась гляціація Антарктиди. Спочатку причиною гляціації Антарктиди вважали тектонічне розкриття Південного океанічного водного шляху. Однак, більш пізні дослідження на чільне місце поставили зниження концентрації вуглекислого газу в атмосфері.

Нещодавно, Bijl P.K. з колегами (2013) представили результат дослідження морських фосилій і органічних прибережних седиментів в інтервалі ранній - середній Еоцен на сході Антарктиди. Біогеографія динофлагелят і приповерхневі температури води (результати палеотермометрії) виявили, що найбільш ранній потік західно-Антарктичної течії почався приблизно 50-49 млн.р.т. через південне розкриття Тасманійської протоки. Це призвело до зниження температури поверхневих вод на 2-4 градуси Цельсія, що було виявлено по біомаркерам і за допомогою пилкової палеотермометрії. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що відкриття Тасманійської протоки краще пояснює зниження температури в Південному океані та глобальне зниження температури глибинних шарів океанів при відсутності субекваторіального зниження температур (за Bijl et al., 2013).



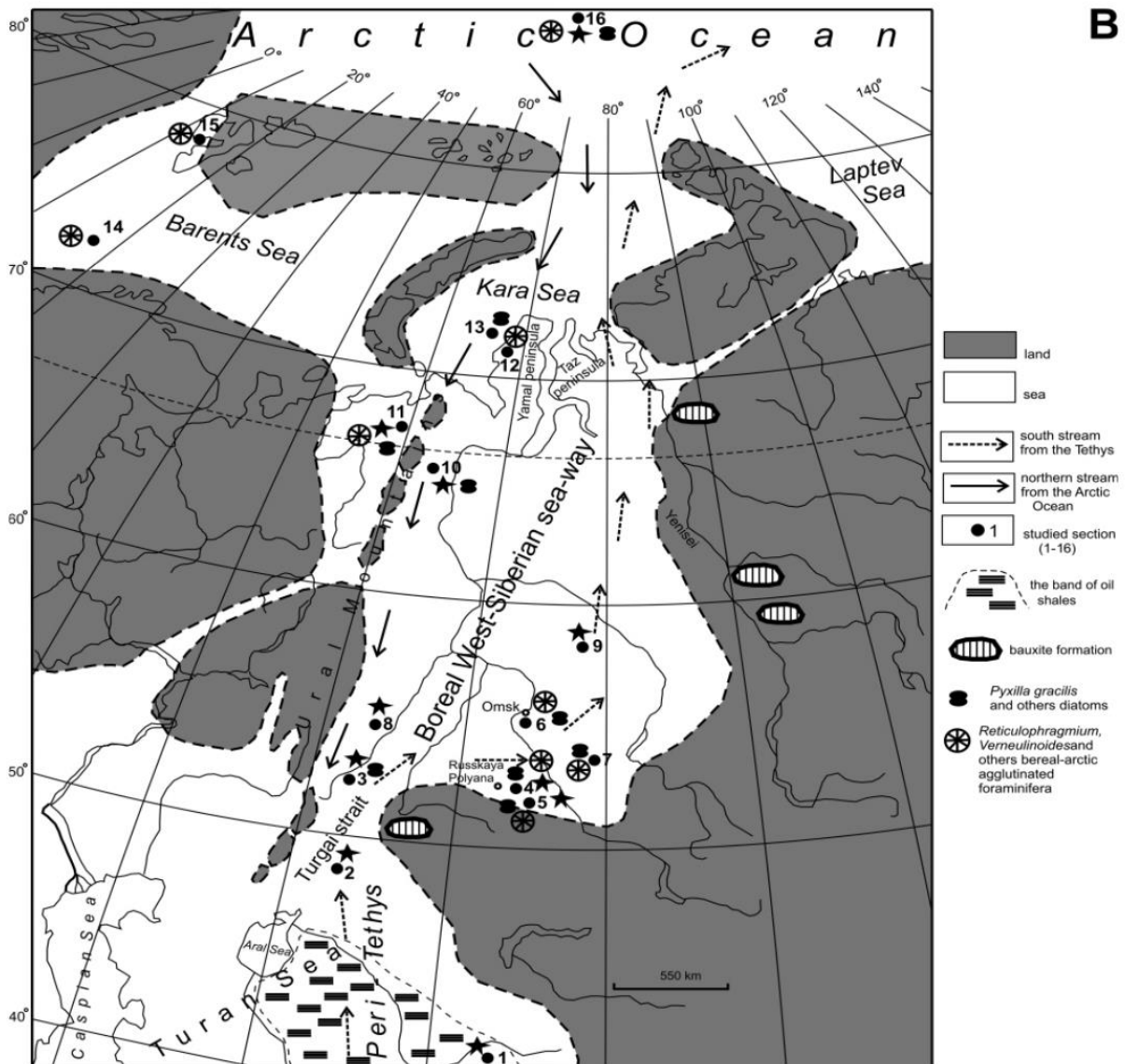
А - Закрита Тасманійська протока, 53,8 млн.р.т.; В - відкрита Тасманійська протока, 42,8 млн.р.т. ЕАС – Східно-Австралійська течія. Темно-сірий фон - контури сучасних континентів, світло-сірий фон - підтоплені континентальні блоки на глибині 3 км (за Bijl et al., 2013).

*NB! Протока Дрейка між Південною Америкою та Антарктидою з'явилась не пізніше 41 млн.р.т. (про початок переносу вод Тихого океану в Атлантичний океан свідчать сигнатури неодиму в зубах викопних риб), а початок розкриття Тасманійської протоки відбувся не пізніше 50-49 млн.р.т. Проте, вважають, що повне розкриття як протоки Дрейка, так і Тасманійської протоки і ізолювання Антарктиди від глобального водообміну через підняття серединно-океанічних хребтів – могло відбутись значно пізніше, що пояснює лаг-період між початком водообміну між океанами і початком гляціації Антарктиди. Так, дослідження, нещодавно проведені Scher H.D. з колегами (2015), показали, що глибинне розкриття Тасманійської протоки відбулось приблизно $33,5 \pm 1,5$ млн.р.т. (за Scher et al., 2015).

Закриття Західно-Сибірського меридіонального морського шляху між теплим океаном Тетіс і Арктичним океаном може бути однією з причин значного похолодання в Олігоцені. У Палеоцені - Еоцені Палеогенового періоду на території Євразії існував меридіональний Західно-Сибірський морський шлях протяжністю понад 5 000 км, що з'явився ще в середині Юрського періоду, приблизно 160 млн.р.т., і який пов'язував океан

Тетіс з Арктичним океаном, що забезпечувало теплоперенос між низькими і високими широтами в Північній півкулі. Крім того, даний водний шлях забезпечував обмін морською біотою між океаном Тетіс і Арктичним океаном і запобігав обміну континентальною біотою між Європою і Азією. У ранньому Олігоцені через глобальне зниження рівня моря і епейрогенетичні підняття - море було витіснено з території Євразії і цей водний шлях став сушею. Закриття Західно-Сибірського меридіонального морського шляху може бути однією з причин значного похолодання в Олігоцені Палеогенового періоду (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>; <http://www.mining-enc.ru/p/paleogenovaya-sistema>).

***NB!** Коливальні епейрогенетичні рухи - це мінливі і такі, що не повторюються в часі, процеси повільних підняття і опускань земної кори. Швидкість таких рухів в межах геосинкліналей кілька см, на платформах кілька мм на рік (за <http://biofile.ru/geo/15114.html>).

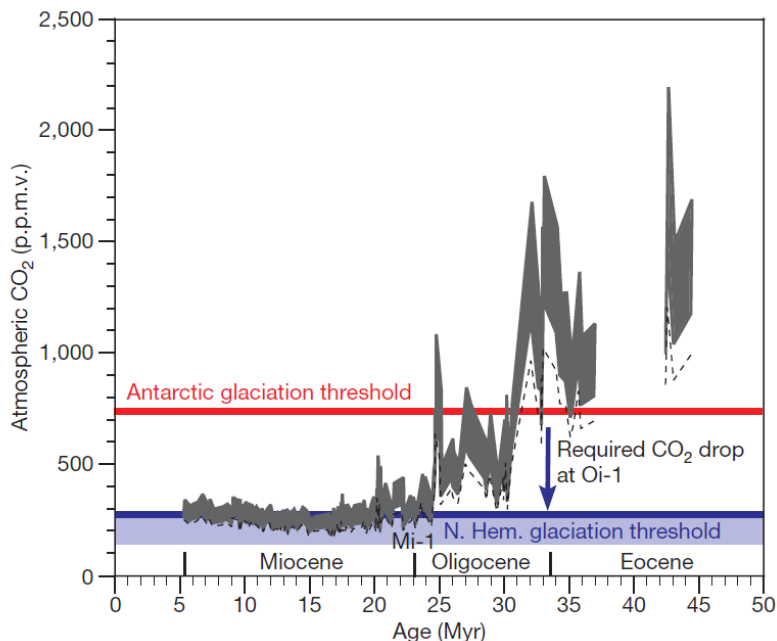


Західно-Сибірський меридіональний морський шлях (Boreal West-Siberian sea-way) (за Akhmetiev et al., 2012). NB! В середній-пізній Крейді аналогічний меридіональний морський шлях існував на території Північної Америки. Цей шлях закрився в Маастрихті Крейдяного періоду.

Можливість епізодичної гляціації Північної півкулі вже в Олігоцені. Гляціація Антарктиди почалась приблизно 33,6 млн.р.т. Північна півкуля вступила в цикл гляціації значно пізніше - в пізньому Пліоцені, приблизно 3,6 млн.р.т. У ранньому Олігоцені стався різкий зсув ізотопів кисню (тобто, різко змінилась температура навколишнього середовища) всього за кілька сотень тисяч років. Але, дані по глибоководній магній-кальцієвій

палеотермометрії свідчать про те, що в глибинах океану охолодження не було, що говорить про первісну відсутність гляціації в Північній півкулі.

Deconto R.M. з колегами (2008) показали, що поріг концентрації вуглекислого газу, нижче якого починається гляціація в Північній півкулі (приблизно 280 ppm) - значно нижче, ніж для Антарктиди (приблизно 750 ppm).



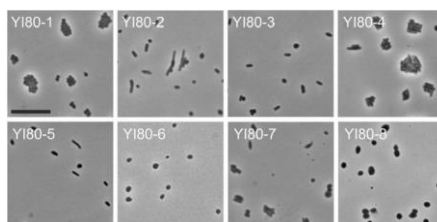
Порогові рівні вуглекислого газу для гляціації Антарктиди і Північної півкулі (виділені горизонтальними лініями - 750 і 280 ppm, відповідно). Рівень вуглекислого газу встановлювали на підставі аналізу стабільних ізотопів вуглецю в ненасичених алкенах. Зниження концентрації вуглекислого газу до порогового рівня 280 ppm відбулось не раніше 25 млн.р.т. Це говорить про те, що починаючи з епохи 20 млн.р.т. можливим було епізодичне формування крижаного покриву в Північній півкулі, тобто набагато раніше, ніж передбачалось до цього. Саме цими епізодичними зледеніннями, мабуть, пояснюються варіації рівня моря (за Deconto et al., 2008).

Тому, для того, щоб після зледеніння Антарктиди почалося зростання льодовиків в Північній півкулі - необхідне різке зниження концентрації вуглекислого газу. Таким чином, автори роботи показали, що на кордоні Еоцен-Олігоцен (в епоху Qi-1) не могла сформуватись біполярна гляціація (за Deconto et al., 2008).

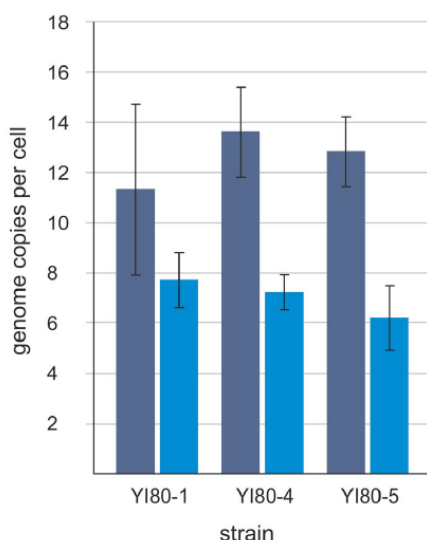
В цілому, в Олігоцені було холодно, сухо, тривало підняття гірських систем. Слід зазначити, що сильне зниження температур і посушливість клімату призвели до відступу лісів і до поширення трав'янистих екосистем (степів, саван).

Мікроорганізми Палеогену

Поліплоїдія у галофітних архей. Еоцен. Jaakkola S.T. з колегами (2014) виділили живі галофітні культивуємі бактерії з порід віком 41 - 38 млн.р.т., що залягали на глибині 800 м. на території сучасного Китаю. Виділені прокаріоти належать до двох родів галоархей - *Halobacterium* і *Halolamina*. Дослідники виявили високий рівень поліплоїдії у цих архей - 11 - 14 копій генома на клітину. Автори дослідження вважають, що саме високий рівень поліплоїдії дозволив цим прокаріотам вижити в таких екстремальних умовах і так довго (за Jaakkola et al., 2014).



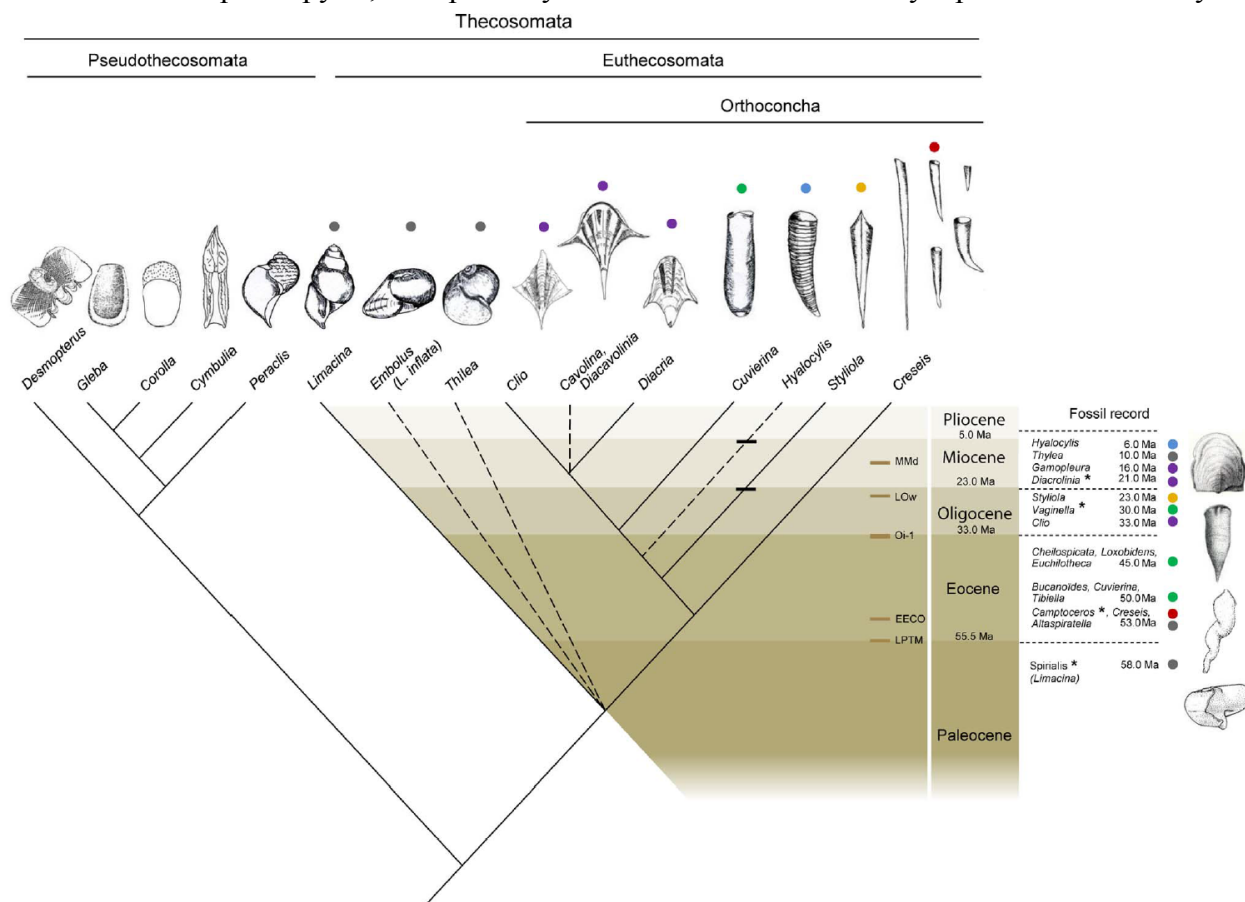
Зразки галоархей з порід віком 41 – 38 млн.р.т. на глибині 800 м. Китай. (за Jaakkola et al., 2014).



Кількість копій геномної ДНК на одну клітину галоархеї з Еоценових порід (Китай). Де: Y180-1, Y180-4, Y180-5 - три лінії галоархеї; темно-блакитні стовпчики гістограми - експоненційна фаза зростання галоархеї; світло-блакитні стовпчики гістограми - стаціонарна фаза росту галоархеї (за Jaakkola et al., 2014).

Зоопланктон

Диверсифікація прямораковинного зоопланктону в Еоцені-Міоцені. *Thecosomata* - це група морського черепашкового зоопланктону. Corse E. з колегами (2013) побудували філогенетичне дерево групи, використовуючи скам'янілості і молекулярні методи аналізу.

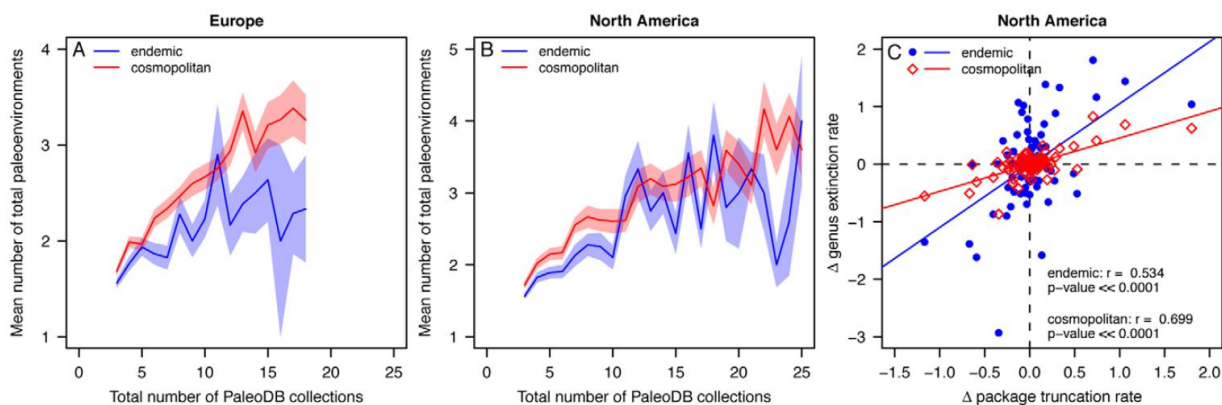


Філогенетичне дерево морського черепашкового зоопланктону з групи *Thecosomata*. П'ять палеокліматичних подій вказані латинською аббревіатурою: LPTM - пізньо-Еоценовий термальний максимум; EEOC - ранньо-Еоценовий кліматичний оптимум; OL-1 - гляціація; Low - пізньо-Олігоцене потепління; MMd - середньо-Міоценова катастрофа (за Corse et al., 2013).

В результаті проведених досліджень було показано, що в еволюційній історії *Thecosomata* було чотири основних події диверсифікації. Група *Euthecosomata* з'явилась в Палеоцені (і спіральні, і прямораковинні клади), а диверсифікація прямораковинних *Euthecosomata* відбулась в Еоцені - Міоцені. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що макроеволюційні морфологічні інновації з'явилися синхронно з кліматичними змінами. При цьому форма раковини залежала від навантаження в системі хижак-жертва і від плавучості організму (за Corse et al., 2013).

Ендеміки і космополіти. Тривалість існування родів живих організмів.

Географічне поширення групи - це хороший індикатор чутливості групи до подій вимирання. Загальновідомо, що чим ширше географічне розповсюдження групи - тим довше існує даний таксон в часі. Є кілька гіпотез, які пояснюють більш тривале існування космополітичних таксонів. Згідно з однією з них, при дії стресових умов - космополіти вимирають в регіоні дії стресора, а решта, географічно віддалені від дії стресора групи, зберігаються. Згідно з другою гіпотезою, космополіти є більш стійкими до дії стресових умов і виживають тоді, коли ендеміки вимирають. Neim N.A. з колегами (2011) протестували гіпотезу, згідно якої в даному регіоні - всі таксони мають рівну ймовірність вимирання. Автори досліджували зустрічальність морських родів Північної Америки і Європи по палеобіологічній базі даних. Проведений аналіз показав, що скам'янілості ендемічних і космополітичних родів значно відрізняються відповідно до географічного ареалу виявлення і за тривалістю існування відповідних груп. В цілому, на одній і тій же території в одних і тих же умовах - у ендеміків вище швидкість вимирання груп, ніж у космополітів, що пов'язано з більшою толерантністю космополітів до різних умов середовища (за Neim et al., 2011).



Співвідношення між кількістю виявлених палеоколекцій (тобто зустрічальність групи) (вісь ОХ) і числом можливих ареалів проживання групи (вісь ОУ) для ендемічних морських родів (блакитна крива) і для космополітичних морських родів (червона крива): А - в Європі, в - в Північній Америці. С - відмінності в швидкості вимирання морських родів ендеміків (блакитна крива) і космополітів (червона крива) з урахуванням інтенсивності відбору зразків (вісь ОХ) (за Neim et al., 2011).

Молюски

Перша радіація хижих червононогих молюсків-конусів. Ранній Еоцен. Результати молекулярного аналізу показали, що перша радіація молюсків-конусів відбулась в ранньому Еоцені, приблизно 55 - 45 млн.р.т. (Espiritu et al., 2001), а друга радіація конусів - в Міоцені, приблизно 20 - 10 млн.р.т. (Duda & Palumbi, 1999) (цитовано за Puillandre et al., 2010).

Відомо, що молюски – конуси є одними з найбільш отруйних тварин на Землі. У одного виду конусів можна виявити від 50 до 200 різних токсичних пептидів. Конопептиди кодуються кількома генними суперродинами. Puillandre N. з колегами (2010) проаналізували еволюцію А-суперродини у клади *Pionosonus*, представники якої полюють на риб. Аналіз більше 90 конопептидів у даної групи дозволив виявити множинні події дуплікації генів (за Puillandre et al., 2010).

Придбання двостулковими молюсками – мідіями - бактерій-симбіонтів в Крейді і інтенсивна диверсифікація групи в середньому Еоцені – ранньому Олігоцені після придбання ними внутрішньоклітинних бактерій-симбіонтів і метанотрофних симбіонтів. Logion J. з колегами (2013) описали незвичайний приклад адаптивної радіації симбіотичних мідій, які колонізували хемосинтетичні умови проживання – ділянки виходу гідротермальних вод, поховання органічного субстрату глибоко на дні моря та ін. Проведений авторами молекулярний філогенетичний аналіз показав, що група з'явилась і набула симбіонтів, які окислюють сірку, в пізній Крейді, внаслідок заселення мідіями органічного придонного субстрату і задовго до основної радіації хемосимбіотичних мідій в інтервалі середній Еоцен - ранній Олігоцен. Перша поява внутрішньоклітинних і метанотрофних симбіонтів відбулась вже після цієї основної радіації мідій. Таким чином, основна радіація симбіотичних мідій була запущена еволюційною появою нового типу симбіозу. Автори роботи вважають, що фактори середовища, такі як зростання доступності середовищ існування і зростання здатності до розселення - запустили цю радіацію мідій. Внутрішньоклітинні і метанотрофні симбіонти були придбані в декількох незалежних лініях і стали фактором, який забезпечив початок другої хвилі диверсифікації симбіотичних мідій (наприклад, у термальних джерел). Зміна умов проживання призвела до адаптивних змін довжини раковини (це пов'язано з доступністю простору і енергії та з фізіологічними процесами) і до успішної колонізації більш глибоких зон океану (за Logion et al., 2013).

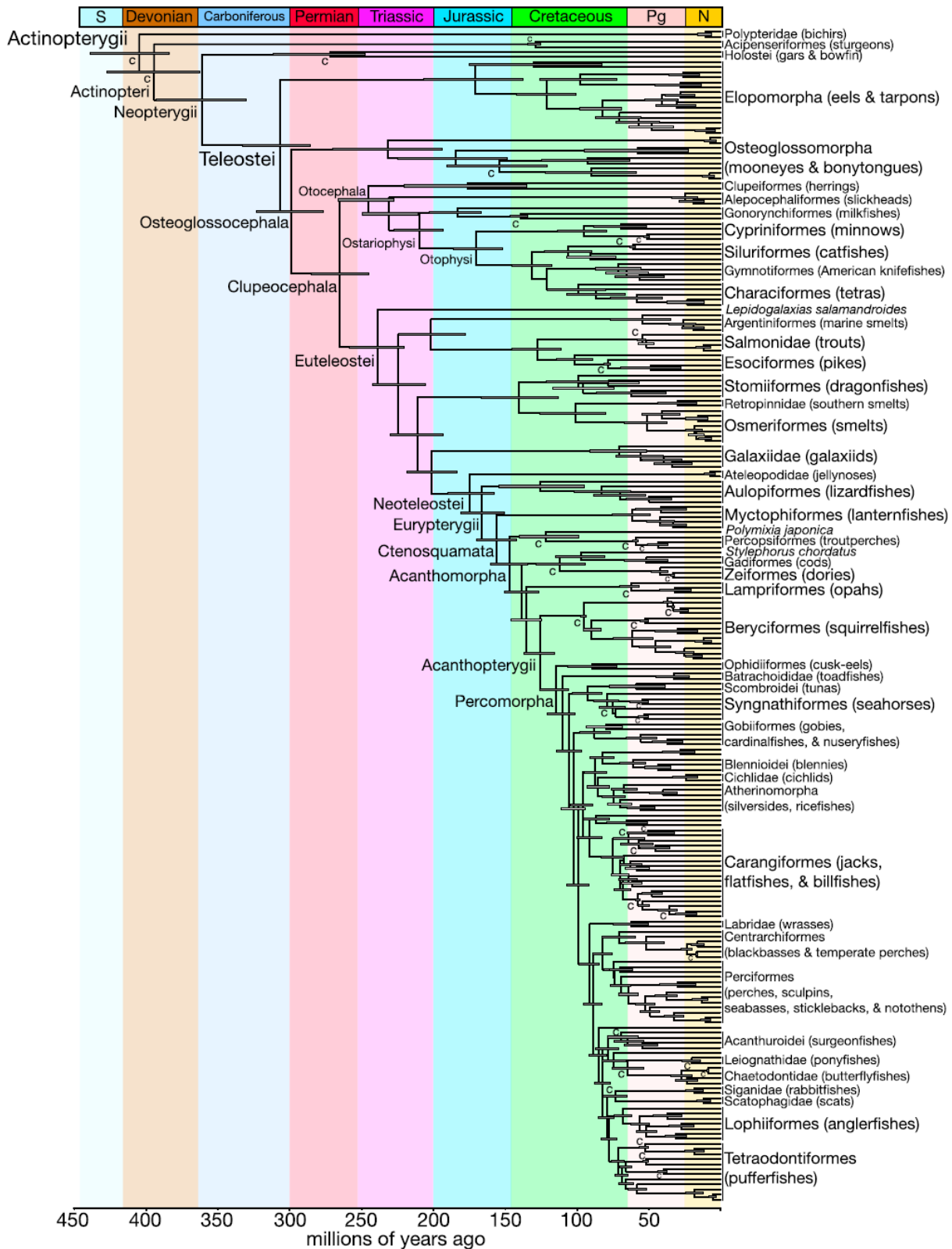
Головоногі молюски з внутрішньою раковиною. В Кайнозойську еру почався розквіт головоногих молюсків з внутрішньою раковиною або з частково (повністю) редукованою раковиною (кальмари, каракатиці, восьминоги). Внутрішня раковина дає мобільність під час плавання. Важливо відзначити, що зовнішньо-раковинні амоніти - всі вимерли. А з наутилоїдей залишився тільки один вид *Nautilue pompilus*. Таким чином, якщо організм є фільтратором за типом харчування (як брахіопод або двостулковий молюск), то наявність масивної раковини дозволяє захистити ніжне тільце від хижаків і не заважає добуванню їжі. Однак, якщо організм - хижак, то для ефективного полювання йому необхідний максимум рухливості і тому у даної екологічної групи еволюційний відбір йде у напрямку редукції зовнішньої раковини і підвищення мобільності організму.

З іншого боку, редукція зовнішньої раковини може бути пов'язаною зі змінами хімічного складу океанічної води.

Риби

Масове вимирання риб інфракласу Костисті риби (Телеости, *Teleostei*) (клас Променепері риби, *Actinopterygia*) наприкінці Крейди. Проведене Friedman M. (2009) дослідження показало, що масове вимирання морських риб інфракласу Костисті риби (Телеости) наприкінці Крейди торкнулось переважно великорозмірних таксонів і таксонів з певною механікою щелепного апарату (за Friedman, 2009).

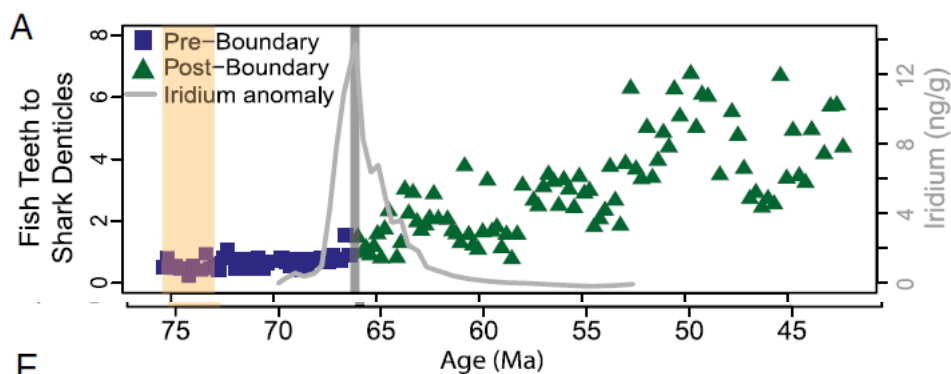
*NB! Костисті риби або Телеости (*Teleostei*) – це інфраклас класу Променеперих риб (*Actinopterygia*). Сьогодні телеости - це найуспішніша група риб: вони складають 96% сучасних риб! Причиною їх еволюційного успіху вважається повногеномна дуплікація, яка відбулась у предка риб-телеостів. Однак, ця дуплікація мала місце в Кам'яновугільному періоді, приблизно 350 млн.р.т., тоді як диверсифікація риб-телеостів почалася не раніше 250 млн.р.т. на кордоні Пермі і Тріаса (за Near et al., 2012). Тобто, між епохою появи групи і початком її диверсифікації пройшло не менше 100 млн. років. Таким чином, повногеномна дуплікація у предків риб-телеостів тільки створила генетичну основу для появи небувалої різноманітності риб-телеостів і їх подальшого еволюційного успіху, перехід до якого, вочевидь, був запущений певними факторами навколишнього середовища і, як було встановлено нещодавно, був пов'язаний з більш нещодавніми перебудовами ДНК в різних групах телеостів (за Lu et al., 2012 та ін.). Саме пластичність геному телеостів дозволила цій групі риб пережити три найбільш катастрофічних вимирання біоти в Фанерозої: термінальне Пермське, термінальне Тріасове, термінальне Крейдяне вимирання і стати в Кайнозої однією з найбільш успішних груп хребетних тварин.



Філогенетичне дерево костистих риб (телеостів) (за Near et al., 2012).

Глобальне Крейдяне вимирання викликало сплеск диверсифікації риб класу Променепері (*Actinopterygii*). Сьогодні променепері риби є домінуючою групою водних хребтних на нашій планеті. Але так було далеко не завжди: ще в Мезозої роль променеперих риб в екосистемах була набагато менш помітною. Дослідження, проведені Sibert E.C. і Norris R.D. (2015), показали, що велика чисельність і значна різноманітність сучасних променеперих риб сформувалися після Крейдяно - Палеогенового масового вимирання біоти. У відкладеннях Мезозою кількість мікрофосилій зубів променеперих риб

незмінно виявлялася меншою, ніж дермальних лусок акул. Перелом стався 66 млн.р.т., після Крейдяно - Палеогенового вимирання біоти. Вже на початку Палеогену чисельність променеперих риб різко зросла - спершу їх фосилізовані залишки починають зустрічатися в два рази частіше акулячих, а через деякий час - навіть у вісім разів частіше.



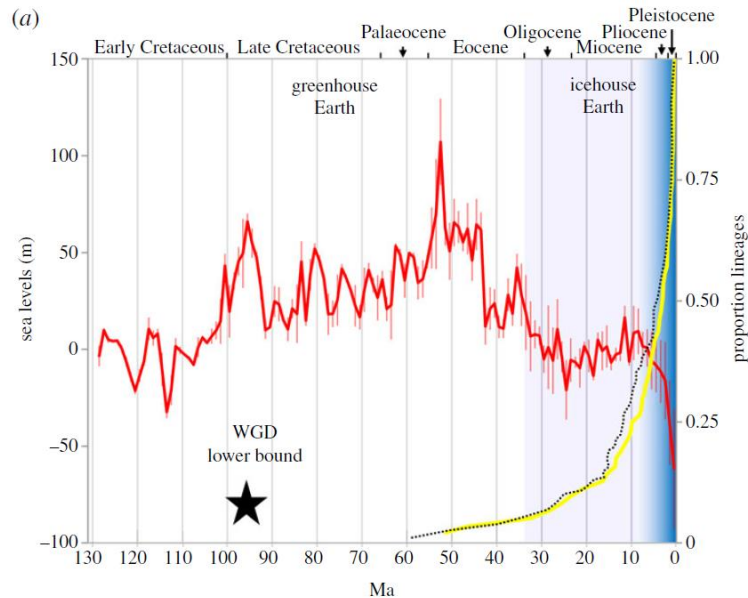
Початок домінування променеперих риб в морських екосистемах в порівнянні з акулами (хрящові риби) після Крейдяно - Палеогенової катастрофи. Де: по осі ОХ - геологічний вік, млн.р.т.; по осі ОУ (ліва шкала) - відношення кількості мікрофосилій зубів променеперих риб до кількості дермальних лусок акул у відкладеннях відповідного віку (квадратами вказані значення показника до межі Крейди - Палеогену, а трикутниками вказані значення показника після кордону Крейди - Палеогену); по осі ОУ (права шкала) - концентрація іридію в відкладеннях (вказана сірою кривою); Крейдяно - Палеогенова межа виділена на графіку вертикальним сірим прямокутником (за Sibert & Norris, 2015).

Sibert E.C. і Norris R.D. (2015) припустили, що вибухове зростання кількості і різноманітності променеперих риб пояснюється відсутністю тиску хижаків і ослабленням конкуренції за ресурси в результаті зникнення інших груп морських тварин, оскільки після Крейдяно - Палеогенового вимирання в морях повністю зникли мозазаври, плезіозаври і інші водні рептилії, а також амоніти і белемніти. Ці морські тварини, судячи з усього, були основними ворогами і конкурентами променеперих риб і протягом довгого часу успішно обмежували їх роль в морських співтовариствах. Мабуть, вимирання цих груп стало основною причиною вибухового розквіту променеперих риб в Палеогені (за <http://paleonews.ru/index.php/new/574-rayfined>; за Sibert & Norris, 2015).

Повногеномна дуплікація у лососевих (інфраклас Костисті риби) в Крейді і диверсифікація групи під час похолодання клімату після Еоцен-Олігоценного кордону. Повногеномні дуплікації часто асоціюються з диверсифікацією видів. McQueen D.J. і Johnston I.A. (2014) охарактеризували екстенсивне накопичення генів-паралогів у лососевих в результаті подій повногеномної дуплікації.

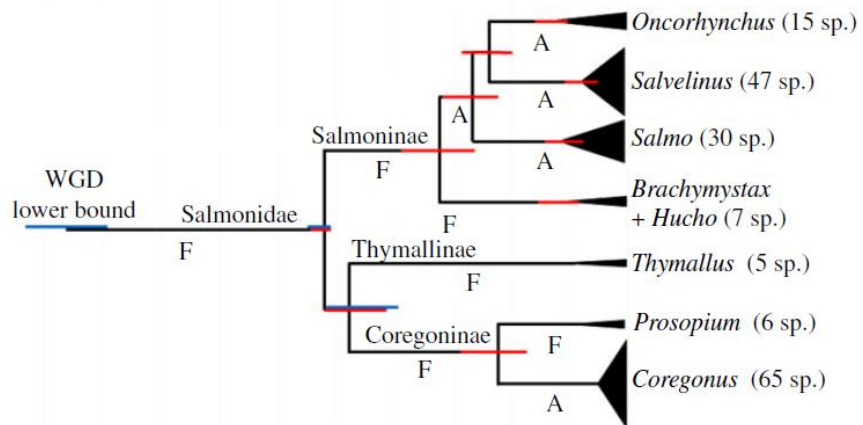
Автори встановили, що повногеномна дуплікація у лососевих відбулась не пізніше 88 млн.р.т. Однак, пройшло не менше 50 - 40 млн. років до моменту дивергенції підродин *Salmoninae*, *Thymallinae* і *Coregoninae*.

Проведене дослідження показало, що диверсифікація лососевих збіглась за часом з похолоданням клімату, яке почалось після Еоцен-Олігоценного переходу, а найвища швидкість диверсифікації лососевих співпала з останньою льодовиковою епохою. Подальше дослідження виявило найвищу швидкість видоутворення у ліній, у яких з'явилась анадромія (anadromy) - фізіологічна здатність до міграції між прісними і морськими водоймами - в порівнянні з сестринськими групами, що зберегли давні екологічні ніші існування в прісних водоймах. Анадромія, яка, як вважається, виникла у відповідь на похолодання клімату, сприяла генетичній ізоляції, особливо в епохи гляціації. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що пов'язані з кліматом екофізіологічні чинники швидше, ніж повногеномна дуплікація, були первинними механізмами, які сприяли диверсифікації лососевих (за MacQueen & Johnston, 2014).



Часовий розрив між повногеномною дуплікацією у лососевих і диверсифікацією їх видів корелює з кліматичними змінами і еволюцією анадромії (тобто зі здатністю жити і в прісній, і в морській воді). А - Чорна пунктирна і жовта лінії показують накопичення видів лососевих в часі за даними різних джерел (вісь ОУ); червона лінія вказує рівень моря, м; по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.

(b)

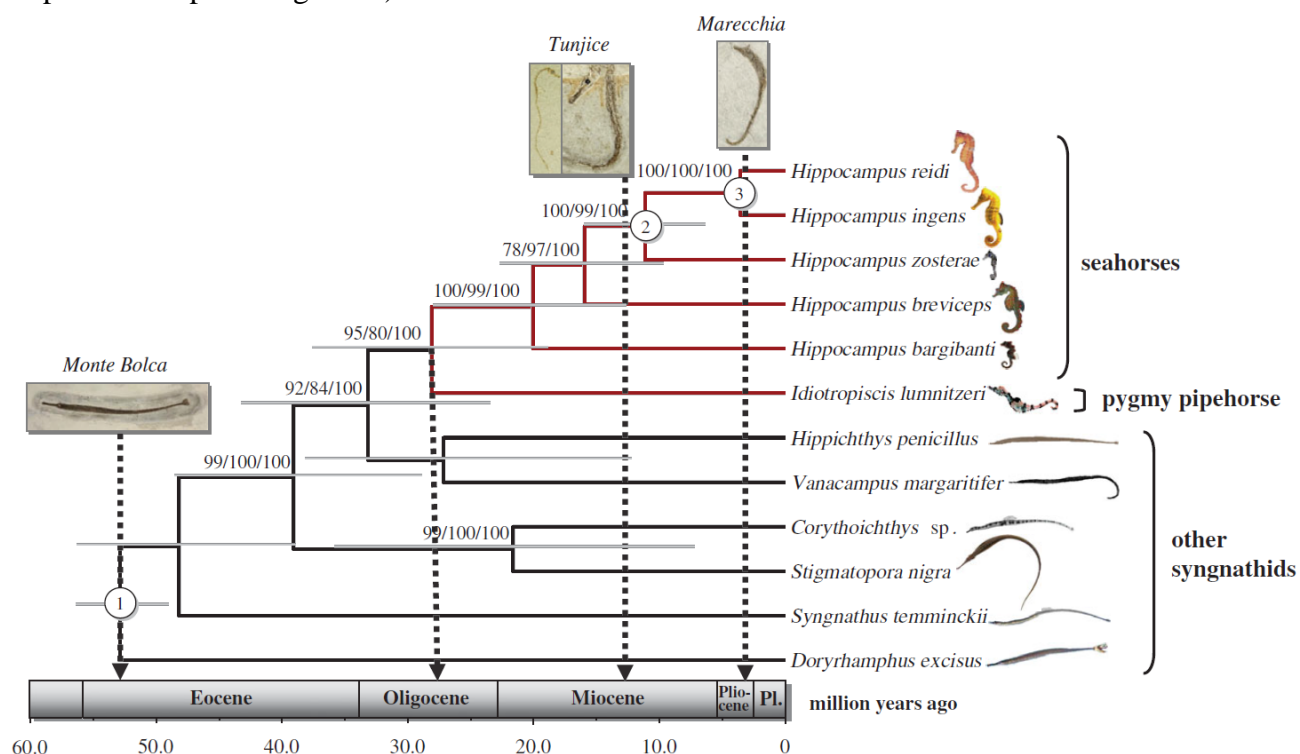


В - Філогенетичне дерево лососевих, засноване на мітогеномному аналізі. Де: WGD - повногеномна дуплікація; F - прісноводні лінії; А - лінії, у яких з'явилась анадромія (за Macqueen & Johnston, 2014 року).

Кріптичне вимирання на межі Еоцен-Олігоцен через колапс Тетису і диверсифікація в Олігоцені-Міоцені через появу нових місць проживання у риб мешканців коралових рифів (ряд Окунеподібні, інфраklas Костисті риби). Cowman P.F. і Bellwood D.R. (2011) проаналізували швидкість диверсифікації риб родин *Labridae*, *Chaetodontidae*, *Pomacentridae* і *Apogonidae*, ряду Окунеподібних (інфраklas Костисті риби) які мешкають в коралових рифах. Автори дослідження виявили пізньо-Еоценове - ранньо-Олігоценове кріптичне вимирання групи, що збіглося за часом з колапсом стародавнього океана Тетис. Зростання швидкості кладогенезу у всіх чотирьох родин було виявлено в Олігоцені - Міоцені. Поява рифів в районі Індонезійського архіпелагу в Олігоцені-Міоцені стало тим фактором, який запусив кладогенез у даної групи риб. Проведене дослідження також показало, що проживання в коралових рифах захищає організми від масових вимирань, оскільки рифові таксони здатні підтримувати диверсифікацію при високій швидкості вимирань (за Cowman & Bellwood, 2011).

Поява риб - морських коників (інфраklas Костисті риби) в пізньому Олігоцені. Риби - морські коники відносяться до групи телеостів і відрізняються від інших риб вертикальним положенням тіла в воді. За фосиліями еволюцію цієї ознаки встановити не

вдалось, оскільки не знайдені перехідні форми. Однак, серед сучасних груп є види, які виглядають, як горизонтально плаваючі морські коники (карликові pipehorses, *Idiotropiscis lumnitzeri*) і можуть виявитись групою, яка показує еволюційний зв'язок між бентосними морськими кониками та іншими вільно плаваючими членами родини *Syngnathidae*. Використовуючи результати молекулярного аналізу, Teske P.R. і Beheregaray L.B. (2009) підтвердили сестринські відносини між морськими кониками і карликовими pipehorses. Молекулярне датування показало, що ці два таксона дивергували в пізньому Олігоцені. В цю епоху тектонічні події в Індо-Західно-Тихоокеанічному регіоні призвели до формування великої кількості нових прибережних акваторій і до відповідної експансії морських водоростей, що стало сприятливим фактором для вертикального положення тіла морських коників, тобто поліпшило їх камуфляж і не порушувало їх маневреність (за Teske & Beheregaray, 2009). *NB! Морські коники харчуються дрібними рачками і креветками і ведуть малорухливий спосіб життя: вони прикріплюються хвостом до водної рослини, змінюють забарвлення тіла і повністю зливаються з навколишнім середовищем (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Філогенетичне дерево, яке відображає час появи морських коників. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - таксони риб (за Teske & Beheregaray, 2009).

Поява Камбалоподібних риб (*Pleuronectiformes*) в Палеогені. Камбалоподібні - це хижі донні риби, які лежать і плавають на боці. Їх тіло сильно стиснуте з боків, очі розташовані не з боків голови, а зміщені на одну її сторону. Верхня сторона риби пігментована, нижня - зазвичай біла. Личинки камбал спочатку плавають у товщі води, але в подальшому, під час переходу до донного способу життя, їх тіло зплющується в бічному напрямку, а очі зміщуються на верхню сторону тіла (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Незвичайна форма тіла дорослих Камбалоподібних риб дозволяє їм ефективно маскуватися на дні і полегшує полювання. Як і коли в еволюційній історії променеперих риб з'явилася така незвичайна адаптація? Harrington R.C. з колегами (2016) на підставі аналізу ДНК сучасних Камбалоподібних риб показали монофілетичне походження і одноразову появу асиметрії черепа у даної групи риб. Асиметризація камбалових відбувалася в Палеогені. Причому, в досить короткий проміжок часу - протягом не більше 2,97 млн. років (за Harrington et al., 2016).

Тривалий час не могли знайти перехідні форми між симетричними рибами і асиметричними Камбалоподібними. Однак, в 2008 р. Friedman M. на території стародавньої Європи у відкладеннях Еоцену були описані фосилізовані залишки риб *Amphistium* і *Heteronectes* - перехідних форм в еволюційній історії Камбалоподібних. Зокрема, міграція очей у цих риб виявилася ще не повною в порівнянні з сучасними Камбалоподібними. Знайдені перехідні форми представляють великий інтерес для еволюційних біологів, оскільки підтверджують градуальну (поступову), а не сальтаторну (стрибкоподібну) еволюцію Камбалоподібних риб в напрямку придбання асиметричної форми тіла (за Friedman, 2008).



Фосилія *Amphistium* – перехідна форма між камбаловими та їх предковою групою (<http://en.wikipedia.org/wiki/Flatfish>).



Річкова камбала (за <https://yandex.ua/images/>).

Молекулярні механізми формування асиметрії тіла у Камбалоподібних.

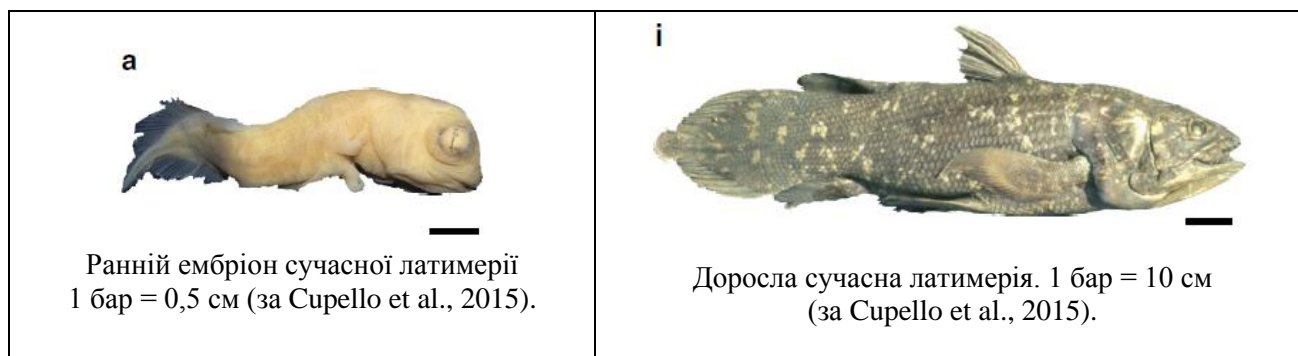
Камбалоподібні мають екстремальну асиметрію тіла серед хребетних тварин. В ході метаморфоза - одне око камбалових мігрує на протилежну сторону черепа. Ця міграція супроводжується екстенсивною краніофасіальною трансформацією і одночасним розвитком односторонньої пігментації тіла. Shao C. з колегами (2016) провели транскриптомний аналіз Камбалоподібних в ході їх метаморфоза для встановлення можливої ролі тиреоїдного гормону, сигнальних шляхів ретиноїдної кислоти і фототрансдукційних шляхів в асиметризації Камбалоподібних. Проведені дослідження показали, що ретиноева кислота є критичним фактором у встановленні асиметричної пігментації тіла Камбалоподібних і через взаємодію з тиреоїдним гормоном - в модуляції міграції очей. Зокрема, досить несподівано в шкірі Камбалоподібних дослідниками було виявлено експресію зорових опсинів, які задіяні у фототрансдукційних сигнальних шляхах. Зорові опсини реєструють відмінності в освітленості, що призводить до генерування градієнтів ретиноевої кислоти, які і забезпечують формування асиметрії тіла Камбалоподібних. Проведене авторами роботи дослідження проливає світло на еволюційні механізми появи асиметрії тіла у Камбалоподібних і на механізми, що контролюють форму тіла хребетних тварин (за Shao et al., 2016).

Перехід до глибоководного способу життя і редукція легень допомогли Мезозойським латимеріям (ряд Целакантоподібні) пережити Крейдяно - Палеогенову катастрофу.

Дослідження, проведені Cupello C. з колегами (2015), свідчать про те, що в далекому минулому предки сучасних латимерій використовували для дихання не тільки зябра, а й справжні легені. Наявність легень дозволяла древнім риbam пристосовуватися до життя в мілководних бідних киснем водоймах. Перейшовши до глибоководного способу життя і відмовившись від легень, Мезозойські латимерії змогли пережити Крейдяно - Палеогеновий кордон, який забрав життя у інших груп Целакантоподібних. Зокрема пізньо-Крейдяні целаканти, що жили в приповерхневих водах - всі вимерли на кордоні Крейда - Палеоген.

Сучасні целаканти - латимерії мешкають на досить великих глибинах у водах біля острова Мадагаскар і Індонезії. Для дихання вони використовують зябра. Cupello C. з

колегами (2015) встановили, що у ранніх ембріонів сучасних латимерій формуються потенційно функціональні легені, розвиток яких потім зупиняється на певних стадіях онтогенеза. При цьому паралельно дослідниками було виявлено формування жирового органу для контролю плавучості, що свідчить про появу у латимерій додаткової адаптації до життя в глибоководних умовах. Крім того, вчені виявили присутність маленьких твердих гнучких пластин навколо рудиментарних легень латимерії і вважають, що дана структура є гомологом «кальцифікованих легень» у фосилізованих Мезозойських целакантів. Вчені припустили, що у древніх викопних целакантів ці пластини, які оточували легені, швидше за все, використовувалися для регуляції обсягу легень, рухаючись одна відносно одної.



Цілком ймовірно, що деградація легень як дихального органу відбулася після того, як деякі Мезозойські целаканти змінили дрібні лагуни на глибинні води. Беручи до уваги добре розвинені легені у викопних целакантів і формування їх у ембріонів сучасних латимерій, Cupello С. з колегами (2015) дійшли висновку, що наявність легень є базовою характеристикою костистих риб - оскільки легені також присутні у багатьох стародавніх лучеперих, двоякодіаючих і сучасних лопастеперих риб (за <http://paleonews.ru/index.php/new/614-latimerialung>; за Cupello et al., 2015).

Наземні рослини

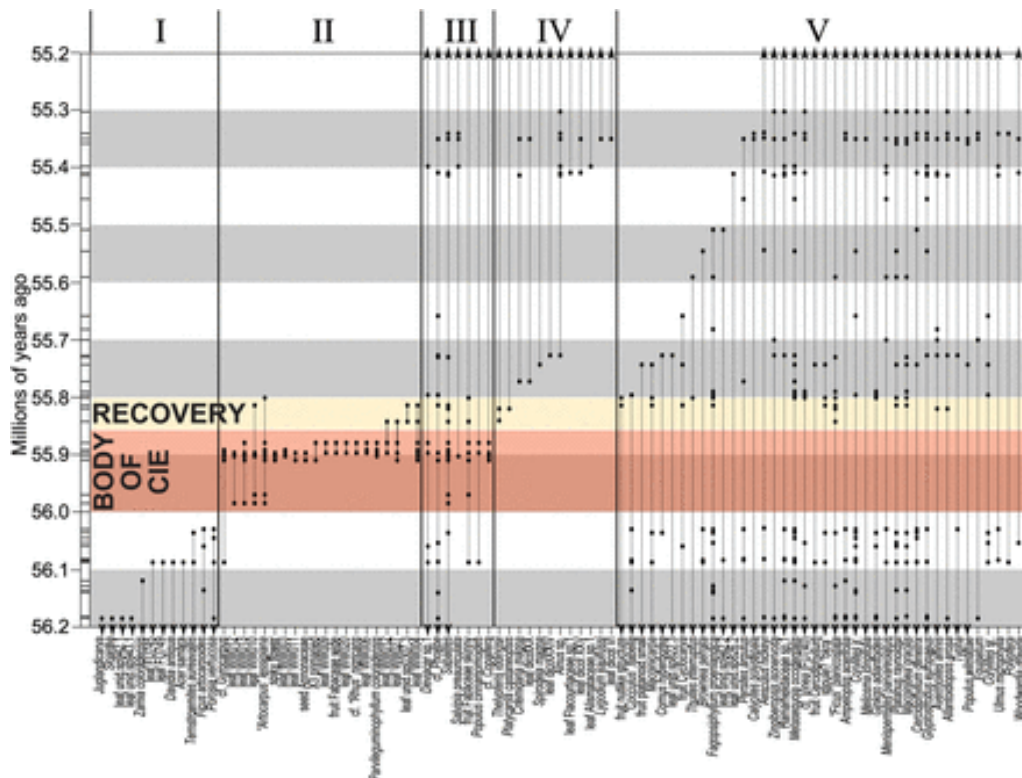
Загальний тренд зміни флор в Палеогеновому періоді. На початку Палеоцену завдяки теплому і вологому клімату великі площі займали дощові тропічні ліси. Похолодання і висушення клімату в Еоцені примусило дощові тропічні ліси відступити до екватору і сприяло розповсюдженню по Землі листопадних і хвойних лісів. Подальше зниження температури і вологості в Олігоцені (через замерзання Антарктиди) призвело до скорочення площ лісів і поширення трав'янистих екосистем (степів, саван і т.н.).

NB! Причини Еоцен – Олігоценових посух: нестача теплової енергії для випаровування води з поверхні океанів через холодні кліматичні умови.

Рослини під час ПЕТМ. Win S.L. і Currano E.D. (2013) проаналізували мікрофосилії рослин, знайдені на території США (Вайомінг, Wyoming, Bighorn Basin) і які датуються ПЕТМ. Проведене дослідження показало, що під час ПЕТМ на даній території деякі групи рослин вимерли, деякі - мігрували на інші території. Замість мезофільних хвойних - територію дослідження колонізували термофільні і толерантні до посух групи рослин. Після повернення кліматичних показників до вихідних параметрів температури і вологості деякі рослини повернулись в колишні місця проживання, але, не всі. Автори роботи підкреслюють незначний рівень вимирання (менше очікуваного при такій різкій зміні температури і зволоження). Це свідчить про те, що швидкість і амплітуда кліматичних змін не перевищили здатність рослин до адаптації (за Wing & Currano, 2013).

Jaramillo С. з колегами (2010), в результаті дослідження інших територій, показали, що в тропічному дощовому лісі у відповідь на різке потепління під час ПЕТМ швидко і достовірно зросла різноманітність рослин і виросла швидкість появи нових груп. При цьому

слід підкреслити, що зростання температур на даній території не супроводжувалось зростанням посушливості клімату (за Jaramillo et al., 2010).

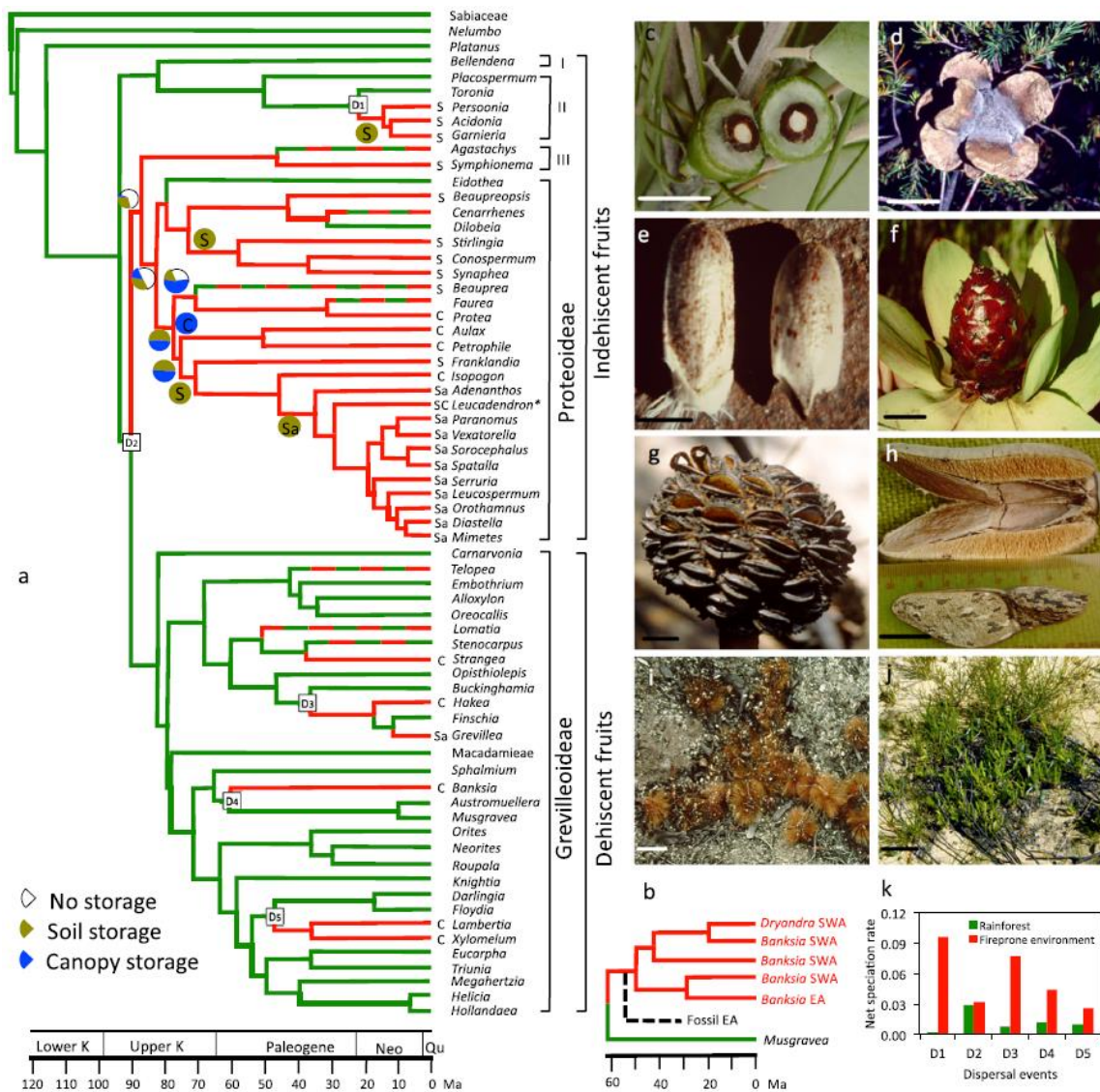


Розподіл в часі фосилій 91 таксону рослин, типових для Палеогенового періода на території Бігхорн, Вайомінг (США). По осі ОХ – таксони рослин, типових для даного періода; по осі ОУ – геологічний час, млн.р.т. Де: I – типи рослинності, характерні лише для Палеоцену; II – типи рослинності, які з'явилися тільки під час Палеоцен-Еоценового термального максимуму за рахунок міграції з інших територій; III – рослини, характерні для даної території протягом всього Палеогенового періода; IV – рослини, які вперше з'явилися на даній території після Палеоцен-Еоценового термального максимуму; V – рослини, які мешкали на даній території до Палеоцен-Еоценового термального максимуму і після нього, але не під час нього (за Wing & Curran, 2013).

У Палеоцені почався розквіт папоротей. Папороті - це рослини, які першими колонізують Землю після екологічних катастроф. Зокрема, після масових лісових пожеж, які мали місце після падіння серії астероїдів наприкінці Крейдяного періоду. Поступово Землю знову заселили ліси - дощові в тропіках, листопадні широколисті і хвойні в помірних широтах.

Посухостійки чагарники. Палеоцен. Проведений Craun D.M. з колегами (2006) молекулярний аналіз і аналіз фосилій показав монофілетичність посухостійких чагарників групи *Tremandraceae*. У Палеоцені група посухостійких чагарників відокремилась від предкової деревної родини *Elaeocarpaceae*, яка мешкала в дощових лісах Австралії. У пізньому Міоцені почалась диверсифікація цієї групи, що збіглось в часі з аридифікацією Австралії і з радіацією склерофітних груп рослин (за Craun et al., 2006).

Квіткові рослини, адаптовані до пожеж. Крейда-Палеоцен. Геологічний аналіз свідчить про пік екосистемних пожеж в інтервалі 125 – 60 млн.р.т. Lamont B.V. і He T. (2012), використовуючи молекулярні методи філогенетичного аналізу, показали, що квіткові рослини, адаптовані до пожеж, в родині *Proteaceae* з'явилися в Крейдяному періоді, приблизно 90 млн.р.т. Як правило, насіння цих рослин проростає після екосистемних пожеж. Аналіз кладограми свідчить про багаторазову незалежну появу ознаки пожежостійкості у різних ліній родини *Proteaceae* (за Lamont & He, 2012).



Хронофілогенія появи серед квіткових групи *Proteaceae* рослин, адаптованих до пожеж (за Lamont & He, 2012). Кладограма свідчить про багаторазову незалежну появу ознаки пожежостійкості у різних ліній родини *Proteaceae*.

Пожежостійкі рослини. Палеоцен. Проведений Bond W.J. (2015) філогенетичний аналіз рослин, адаптованих до частих пожеж в саванах показав, що ці рослини з'явилися в Південній Америці в пізньому Міоцені - в пізньому Пліоцені, тоді як Австралійські і Південно-Американські рослини, адаптовані до пожеж, з'явилися в Палеоцені, приблизно 60 млн.р.т. (за Bond, 2015).

Диверсифікація Розоцвітих. Еоцен. Молекулярні дослідження, проведені Chin S.U. з колегами (2014), показали, що Розоцвіті (*Rosaceae*) з'явилися приблизно 61 млн.р.т. в східній Азії і потім відбулась їх диверсифікація на основні групи, яка була запущена Еоценовим глобальним потеплінням. Розселення Розоцвітих по континентах йшло в різний час через Беринговий перешийок і через Північно-Атлантичний наземний міст (за Chin et al., 2014).

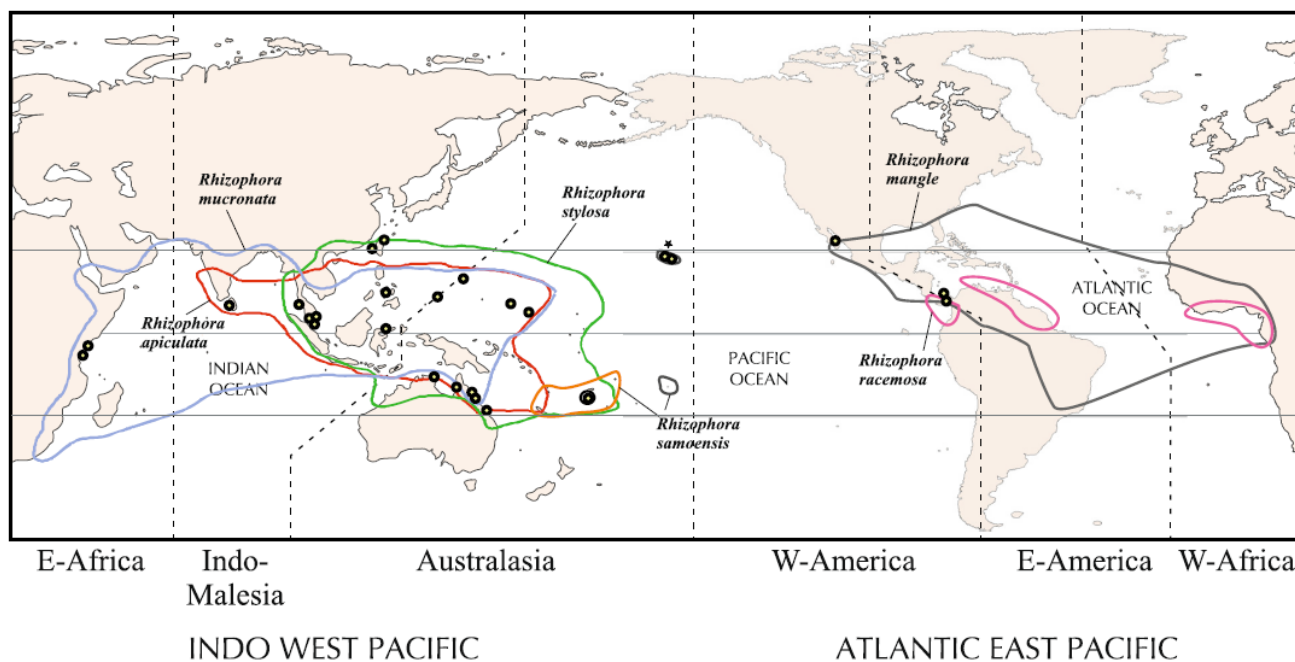
Мангрові. Розділення між лініями мангрових Старого і Нового світу в ранньому Еоцені. Мангрові - це ключовий компонент прибережних екосистем в тропічних і субтропічних регіонах. Lo E.Y. з колегами (2014) досліджували еволюційну біогеографію мангрових Індो-Західно-Тихоокеанічного і Атлантично-Східно-Тихоокеанічного регіонів на прикладі популяцій *Rhizophora* - найчисленнішого роду мангрових з використанням молекулярних методів.

Проведене дослідження показало, що мало місце давнє розселення групи уздовж узбережжя океану Tethys (Tethys Seaway) і подальше вікаріанство, що в підсумку розділило

лінії *Rhizophora* Східно-Тихоокеанічного і Західно-Тихоокеанічного регіонів. Автори дослідження показали, що глибокий поділ між лініями мангрових Старого і Нового Світу відбувся в ранньому Еоцені (базуючись на аналізі фосилій і на даних геологічних і тектонічних подій в цьому періоді).

В подальшому, завдяки вікаріанству - розділились групи Азії і Австрало-Тихоокеанічного узбережжя на кордоні Олігоцен-Міоцен. Близька генетична схожість існує між сучасними групами мангрових Фіджі і Америки, а також між Східно-Африканськими і Австралійськими лініями, і між Австралійськими і Тихоокеанічними лініями, що свідчить про нещодавнє океанічне перенесення на великі відстані (дисперсний механізм).

Таким чином, проведені дослідження показали, що ні вікаріанство само по собі, ні дисперсія - не спроможні пояснити глобальний розподіл мангрових груп *Rhizophora*. Тільки комбінація цих двох механізмів - вікаріанство і дистантно-дисперсне транс-океанічне перенесення - спроможні пояснити сучасне біогеографічне поширення мангрових (за Lo et al., 2014).



Карта поширення мангрових групи *Rhizophora* по земній кулі (за Luo et al., 2014).



Мангрові групи *Rhizophora* (за Lo et al., 2014).

Поява серед квіткових рослин мікогетеротрофної родини Бурманацієвих в Крейдяному періоді і їх диверсифікація в середньому Еоцені під час жари за рахунок поширення тропічних лісів в низькі широти (т.т. диверсифікація внаслідок розширення можливих територій існування). Мікогетеротрофія – це отримання рослинами поживних речовин не за рахунок фотосинтезу, а в наслідок паразитування на грибах. Мікогетеротрофія відома для різних груп рослин (печіночників, папоротей, квіткових рослин). Такий тип харчування багаторазово і незалежно з'являвся в різних ліній рослин (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Mycotroph>).

Мікогетеротрофія в еволюції квіткових рослин виникла незалежно кілька разів. Деякі мікогетеротрофні групи - ендемічні, а деякі - мають пан-тропічне розповсюдження. Merckx V. з колегами (2008) встановили молекулярний час дивергенції мікогетеротрофної родини *Burmanniaceae*. Проведене дослідження показало, що Бурманацієві з'явилися в західній Гондвані і почали диверсифікувати в пізній Крейді. Диверсифікація групи продовжилась в Еоцені під час спеки, яка сприяла появі тропічних лісів в низьких широтах. Олігоценове похолодання і розпад бореальної тропічної флори припинило міграції цих груп з Нового світу в Старий Світ і знизило швидкість диверсифікації (за Merckx et al., 2008).



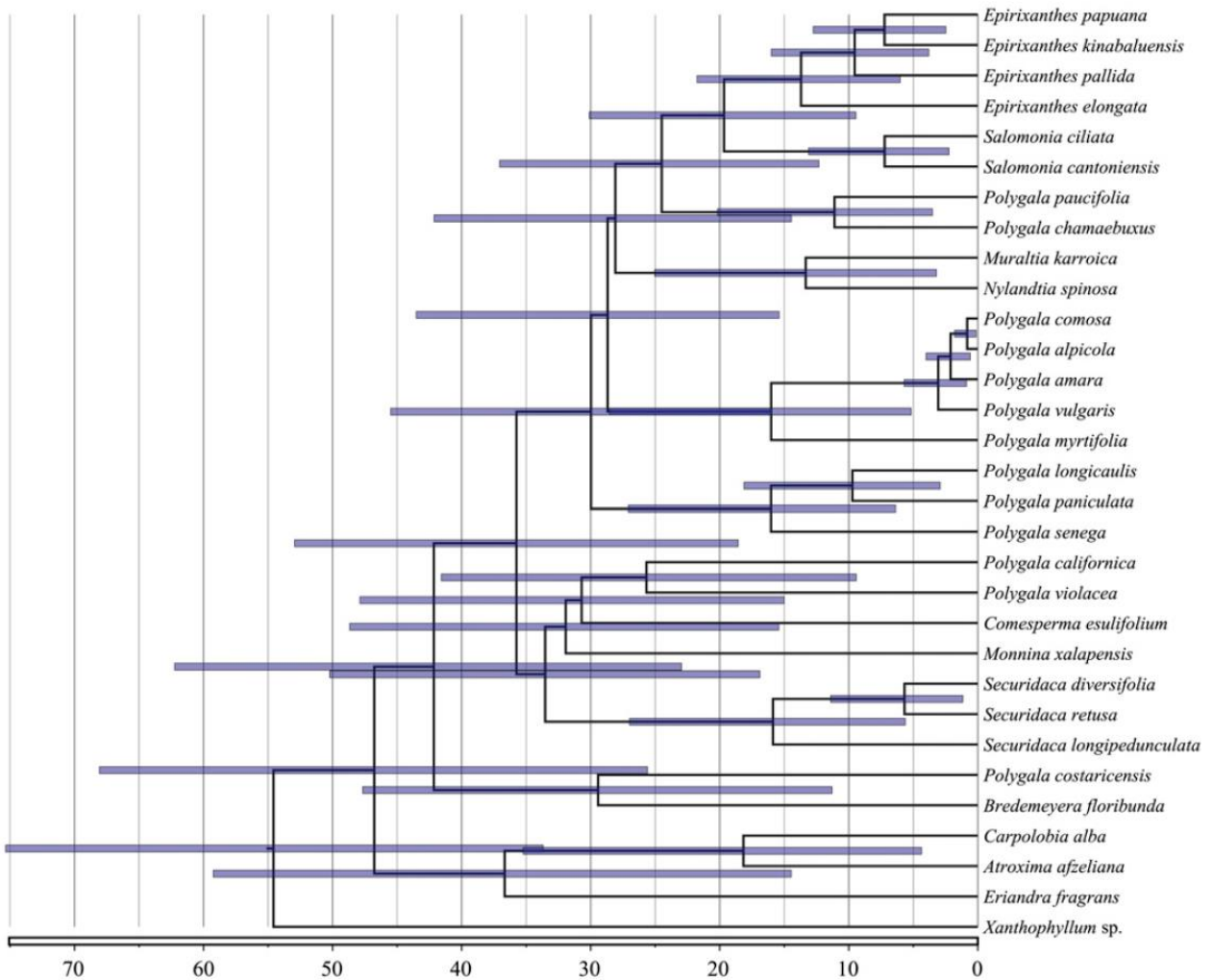
Сучасні мікогетеротрофні квіткові рослини родини Бурманацієвих мають червоне листя (<https://en.wikipedia.org/wiki/Burmanniaceae>).



Географічне розповсюдження родини Бурманацієвих (*Burmanniaceae*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Burmanniaceae>). Бурманацієві отримують поживні речовини не шляхом фотосинтезу, а від грибів, на яких паразитують.

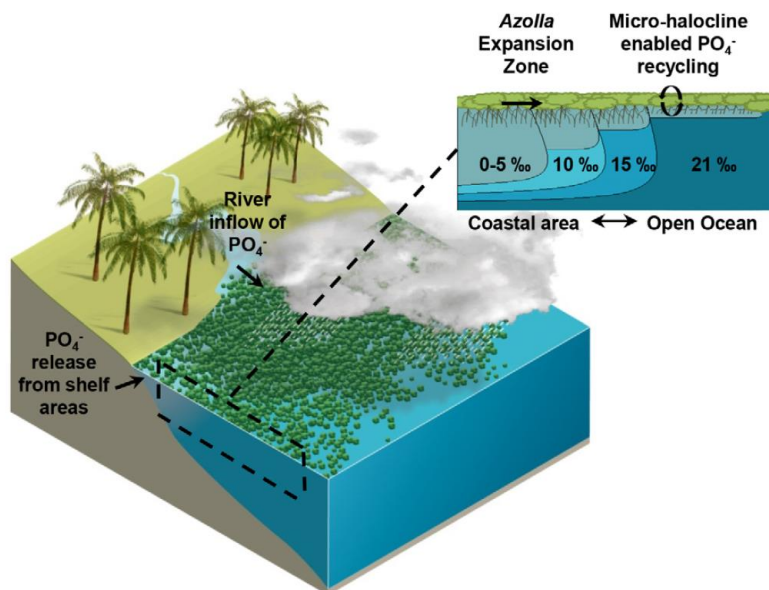
В родині Бурманцієвих мікогетеротрофний тип харчування виникав не менше 6 разів незалежно в трьох кладах у груп, що мешкали на затінених територіях.

Поява в Олігоцені в південно-східній Азії мікогетеротрофних рослин групи *Epirixanthes*. Мікогетеротрофія - це спосіб харчування деяких груп рослин в ході якого рослини отримують вуглець від їх мікоризних симбіонтів. Мікогетеротрофний рід *Epirixanthes* (*Polygalaceae*) складається з 6 видів, що мешкають в тропічній Азії. Припускають, що ця група є близьким родичем хлорофільного фотосинтезуючого роду *Salomonina*, проте відсутність результатів ДНК аналізу не дозволяла перевірити цю гіпотезу. Mennes C.V. з колегами (2015) реконструювали філогенетичні відносини *Epirixanthes* на підставі аналізу ядерної та пластидної ДНК. Проведені дослідження показали, що група *Epirixanthes* відноситься до триби *Polygaleae* і є сестринською групою для *Salomonina*. Група *Epirixanthes* з'явилась в Олігоцені-Міоцені. Рослини цієї групи живуть в симбіозі з грибами *Glomeraceae*. Поява мікогетеротрофної групи *Epirixanthes* в Олігоцені-Міоцені, ймовірно, пов'язана зі змінами умов проживання в Південно-Східній Азії в цей час. Порівняння мікоризних грибів *Epirixanthes* з грибами *Salomonina* і *Polygala* виявило певну спеціалізацію мікоризних грибів у лінії *Epirixanthes* (за Mennes et al., 2015).



Філогенетичне дерево, яке відображає родинні зв'язки і час появи мікогетеротрофної групи рослин *Epirixanthes*. Де: по осі ОХ – геологічний час, млн.р.т., по осі ОУ – представники мікогетеротрофних рослин різних груп (за Mennes et al., 2015).

Розмноження водної папороті азолі. Еоцен. В Еоценовому Арктичному океані відбувалось масоване розмноження водної папороті азолі (*Azolla arctica*).



Створюваний водною папороттю азолою мікро-галоклін в прибережних водах забезпечує рециркулювання фосфатів і тим самим створює умови для посиленого зростання азолі (за van Kempen et al., 2012).

van Kempen M.M.L. з колегами (2012) в лабораторних умовах змоделювали зростання азоти і показали, що ця водна папороть здатна створювати невеликий сольовий градієнт в солонуватих водах, що забезпечує більш ефективно рециркулювання поживних речовин. Автори дослідження вважають, що саме цей механізм забезпечує формування великої біомаси, в якій додаткове надходження поживних речовин призводить до подальшої експансії азоти. Цей феномен пояснює як експансію азоти в Еоцені, так і відсутність інтакних вегетативних залишків азоти і низьку ефективність поховання залишків в цьому часовому інтервалі (за van Kempen et al., 2012).

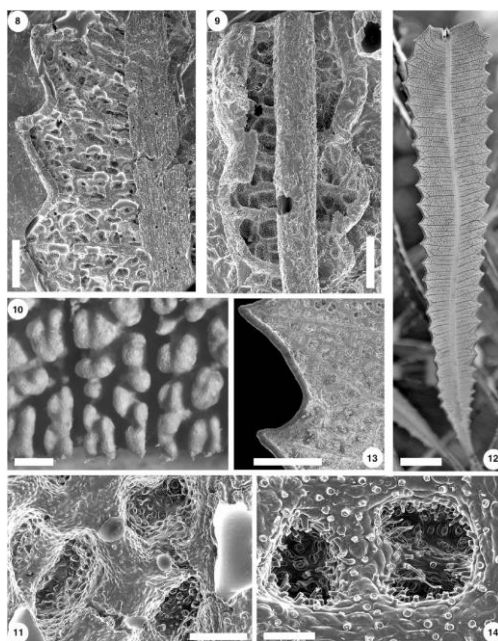
Поява окрім рослин нектароносів – рослин маслоносів. Пізній Еоцен. Приблизно 75 млн.р.т. почали з'являтися успішні групи рослин, які запилюються бджолами, що збирають масла. Серед них - рослини родини *Angeloniaceae*. Martins A.C. з колегами (2014) провели молекулярний аналіз і показали, що родина з'явилася в пізньому Еоцені приблизно 35 млн.р.т. і диверсифікувала в сухих районах півдня Південної Америки. Ці рослини за останні 25 млн. років переключались з синтезу нектару на синтез масел не менше 4-5 разів. У Міоцені-Пліоцені вони розселились в Австралії (за Martins et al., 2014).

Зміна рослинних екосистем на межі Еоцен-Олігоцен внаслідок похолодання та росту посушливості клімату. Зниження температури навколишнього середовища змусило дощові тропічні ліси відступити до екватора і призвело до поширення по Землі листопадних і хвойних лісів. З'явилися тундри.

Поява С4-трав на межі Еоцен-Олігоцен і їх екологічне домінування в Міоцені-Пліоцені. Радіація таксона і його екологічне домінування - це два різних феномени і вони запускаються різними процесами. Наприклад, палеоекологічні дані свідчать про те, що радіація квіткових в Крейдяному періоді не збіглась в часі з їх домінуванням в екосистемах. Bouchenak-Khelladi Y. з колегами (2014), використовуючи філогенетичні дані, засновані на молекулярному аналізі, і дані фосилій (для калібрування результатів), показали, що С4-трави вперше з'явилися приблизно 35 млн.р.т. на кордоні між Еоценом і Олігоценом і що прискорена диверсифікація С4-ліній не збіглась в часі з їх екологічним домінуванням, яке почалося приблизно 10 млн.р.т. Таким чином, проведене авторами роботи дослідження показало, що домінування С4-трав почалося з пізнього Міоцену і Пліоцену, тоді як початкова диверсифікація цієї групи датується кордоном між Еоценом і Олігоценом. Дослідниками був зроблений висновок про те, що зміни в таксономічній диверсифікації та екологічне домінування були запущені різними факторами, як і у випадку з ранніми квітковими рослинами (за Bouchenak-Khelladi et al., 2014).

Поява С4-трав в Олігоцені не пов'язана зі зниженням рівня CO₂, а початок їх екологічного домінування в пізньому Міоцені – ранньому Пліоцені пов'язаний з сезонністю клімату і пожежами. Сьогодні в екосистемах саван домінують трави з С4-типом фотосинтезу і вони забезпечують 20% фіксації вуглецю в наземних екосистемах. Однак, це домінування почалося нещодавно - в пізньому Міоцені і ранньому Пліоцені, приблизно 8 - 4 млн.р.т. Тривалий час вважали, що зниження рівня вуглекислого газу запустило експансію С4-трав. Однак, нові геологічні дані свідчать про те, що ця ідея не є спроможною. Osborne C.P. (2008) провів оцінку даної гіпотези. Проведене дослідження показало, що можливо, рівень вуглекислого газу вплинув на еволюційну появу даного типу фотосинтезу, але не на його експансію. Існує часовий розрив в 10 млн. років між різким зниженням рівня вуглекислого газу протягом Олігоцену і появою рослин з С4-типом фотосинтезу. Сучасний екологічний підхід свідчить про те, що Міоценова експансія С4-трав'янистих екосистем пов'язана з кліматичною сезонністю і з пожежами. Аналіз літературних джерел дозволив автору дослідження зробити висновок про те, що посилення сезонності в опадах корелює з поширенням С4-трав (за Osborne, 2008).

Поява ксероморфних квіткових рослин. Пізній Еоцен. Вважають, що поява ксероморфних ознак у сучасних квіткових рослин датується раннім Неогеном, в якому почала даватися ознаки сезонна посушливість клімату. Carpenter R.J. з колегами (2014) описали рослини *Banksia paleocrypta* - склерофітного виду південно-західного регіону Австралії з кріпичними продихами, які датуються пізнім Еоценом. Автори дослідження показали, що *Banksia paleocrypta* демонструє ознаки листової ксероморфії за 20 млн. років до широко визнаної епохи поширення аридного клімату в Австралії. Сьогодні види *Banksia* з дуже схожим листям поширені на південному заході Австралії. Листя такого типу формуються при сезонній посушливості клімату. Однак, в Еоцені на південному заході Австралії клімат ще не був сезонно сухим. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що група *Banksia* на південному заході Австралії з'явилась в регіоні більше 40 млн.р.т. і виявилась успішною в умовах зростання посушливості клімату (в той час як багато інших груп рослин вимерли) (за Carpenter et al., 2014).

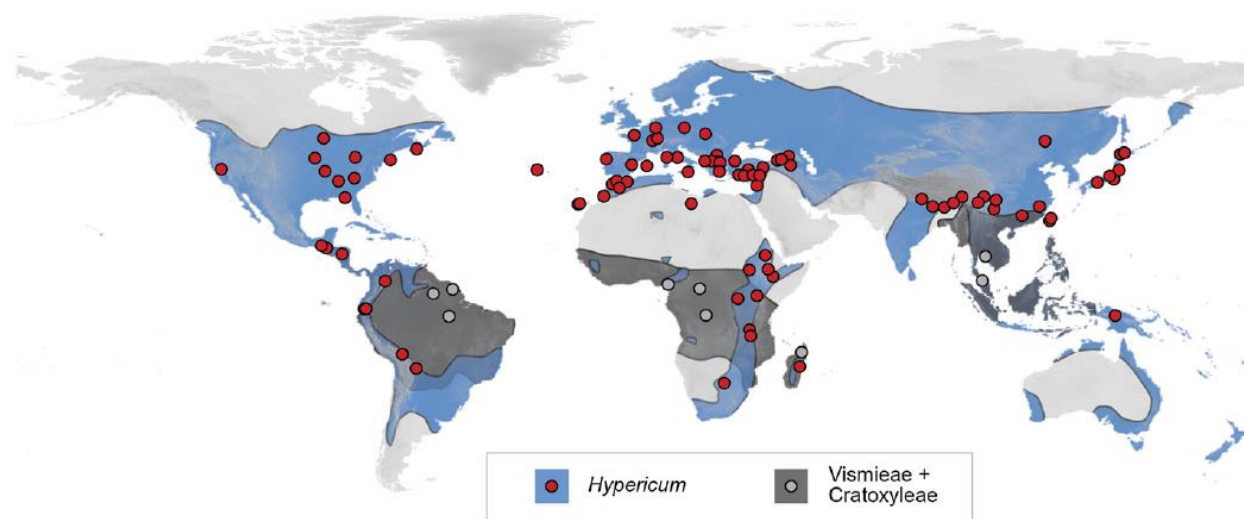


Banksia paleocrypta, скануюча електронна мікроскопія. Де: 14 - два кріпичні продихи з трихомами, 1 бар = 100 мкм; 11 - три кріпичні продихи з трихомами (основи трихом видно як маленькі горбки), 1 бар = 200 мкм; 8-10 - 1 бар = 1 мм; 13 - 1 бар = 2 мм; 12 - 1 бар = 1 см. (за Carpenter et al., 2014).

Кактусові. Поява на межі Еоцен–Олігоцен і диверсифікація в Міоцені кактусових (сукуленти). Сукулентні рослини поширені по Землі. Найбільша їх різноманітність відзначена в аридних і в напіваридних регіонах. Вважають, що поява і дивергенція сукулентних рослин пов'язані з глобальним поширенням посушливих умов. Hernández-Hernández T. з колегами (2014) протестували цю гіпотезу шляхом дослідження швидкості і характеру диверсифікації кактусових (*Cactaceae*), використовуючи для цього всі відомі на сьогоднішній день таксономічні дані по кактусовим. Проведене дослідження показало, що кактусові з'явилися незабаром після Еоцен-Олігенового глобального зниження рівня вуглекислого газу в навколишньому середовищі і радіація цього роду збіглась з експансією посушливих умов в Північній Америці протягом пізнього Міоцену. Авторами роботи було встановлено, що диверсифікація кактусових була пов'язана не тільки з доступністю нових екологічних ніш, внаслідок аридизації умов середовища, але також залежала від кореляції між еволюцією нових ростових форм і нових репродуктивних стратегій (тобто від спільної коеволуції форми тіла кактусів і організмів - запилювачів кактусів) (за Hernández-Hernández et al., 2014).

Рослини в Олігоцені набули толерантності до низьких температур. У пізньому Еоцені через похолодання клімату багато тропічних груп рослин вимерли, тоді як інші

тропічні групи адаптувались до нових холодних кліматичних умов. Серед таких груп - *Hypericum*. Nürk N.M. з колегами (2015) скомбінували методи історичної біогеографії з аналізом динаміки диверсифікації означеної групи. Проведене дослідження показало, що рослини родини *Hypericum* придбали толерантність до низьких температур в Олігоцені, приблизно 30 млн.р.т. і успішно колонізували непокриті льодовиками континенти. Сьогодні відомо близько 500 видів рослин цієї родини. Решта представників групи *Hypericaceae* зберегли своє тропічне місцепроживання і сьогодні в тропіках налічують близько 120 видів. Автори роботи виявили 20-15 млн. років лаг-період між змінами температурної чутливості у рослин *Hypericum* і подальшою їх диверсифікацією в Міоцені. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що первинне подолання еволюційного обмеження (перехід від тропічного до помірнього клімату) стало важливою інновацією для групи *Hypericum*, однак, потужна диверсифікація групи відбулася значно пізніше - в умовах подальшого похолодання клімату (за Nürk et al., 2015).



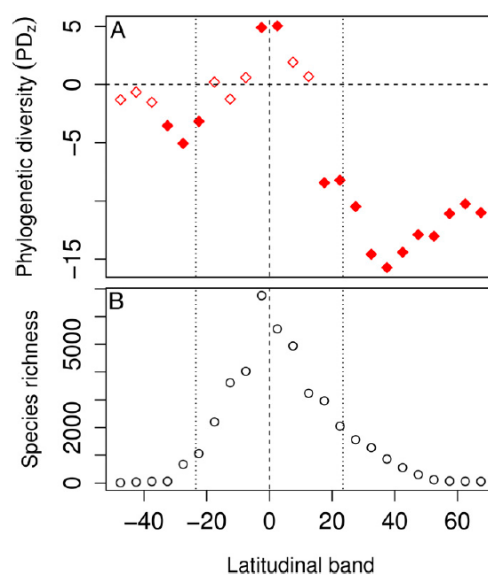
Карта розподілу рослин родини *Hypericum* по континентах. Де: *Vismieae + Cratoxyleae* поширення тропічних членів родини; *Hypericum* - поширення членів родини в помірних широтах (за Nürk et al., 2015).

Висока швидкість диверсифікації квіткових дерев в Еоцені-Олігоцені. Xing Y.I. з колегами (2014) скомбінували палеонтологічні та неонтологічні дані для квіткових рослин порядку *Fagales*, який складається з більш ніж 1370 видів дерев. Проведене дослідження показало, що родове різноманіття групи з'явилося швидко, починаючи з пізньої Крейди і досягло свого піку в Еоцені - Олігоцені. Швидкість зміни груп була високою в епохи екстремальних глобальних змін клімату і низькою - при стабільних кліматах. Видове різноманіття накопичувалось протягом усього Кайнозою градуально, починаючи з середини Міоцену. Диверсифікація видів відбувалась в нових умовах середовища: група *Quercoids* радіувала в Олігоцені в субтропічних сезонно-аридних умовах, група *Casuarinaceae* радіувала в Австралійських пірофітних біомах і група *Betula* радіувала в пізньому Неогені в голоарктичних умовах проживання. У пізньому Неогені мало місце регіональне вимирання мезичних тепло-помірних лісів. Таким чином, диверсифікація на рівні видів пов'язана з регіональною радіацією клад з відповідною екологією проживання в нові доступні умови проживання. В результаті проведеного дослідження автори роботи на підставі аналізу фосилій і на підставі даних молекулярної філогенії зробили висновок про те, що еволюція видового різноманіття, родового різноманіття і швидкість зміни груп - це не пов'язані між собою процеси (за Xing et al., 2014).

Широтний градієнт видового різноманіття деревних квіткових рослин. Поява нових груп на межі Еоцен-Олігоцен. Найбільша різноманітність рослин, як і більшості інших таксономічних груп, відзначена в тропіках, де кліматичні умови теплі і вологі. У

напрямку помірних і полярних зон - різноманітність груп живих організмів знижується в міру зниження температури і осушення клімату в умовах з більш різкою сезонною варіацією температур (т.зв. широтний градієнт видового різноманіття). Kerkhoff A.J. з колегами (2014) проаналізували широтний розподіл понад 12500 видів деревних квіткових рослин. Проведене дослідження показало, що таксони, які мешкають в помірних широтах, відносяться до невеликої кількості клад. Таким чином, отримані дані свідчать про те, що регіональні спільноти в північних і південних помірних зонах є менш філогенетично різноманітними, ніж це очікується, виходячи тільки з їх видового різноманіття. Більше того, лінії, які мешкають в помірній зоні в цілому – є молодшими і зародились в межах більш давніх тропічних ліній. Як і передбачалось, згідно т.зв. «Тропічної консервативної гіпотези», більшість ліній помірної зони з'явилися в зв'язку з глобальним похолоданням, яке почалося приблизно 34 млн.р.т. на кордоні Еоцен-Олігоцен (за Kerkhoff et al., 2014).

*NB! Є роботи, які показують, що нові групи витісняють старі в високі широти і що приполярні групи є філогенетично більш старими, ніж екваторіально-тропічні (на прикладі зміни Кембрійських біот).



Широтний градієнт філогенетичної різноманітності (A) і видового різноманіття (B) деревних квіткових рослин (за Kerkhoff et al., 2014).

Фрагментація пан-Африканських дощових лісів в Олігоцені через посухи + три хвилі диверсифікації групи, пов'язані з аридизацією клімату. Тропічні дощові ліси - це найбільш різноманітні наземні екосистеми. Як з'явилось це різноманіття? В Африці дощові ліси знаходяться в двох географічно різних регіонах: Захід - Центральна Гвінея - Конголезький регіон та прибережні і гірські регіони Східної Африки. Ці регіони мають флористичну подібність, що свідчить про їх зв'язок в минулому - в Еоцені існували Пан-Африканські дощові ліси. В Олігоцені почалися посухи, що призвело до фрагментації Пан-Африканських дощових лісів. Couvreur T.L. з колегами (2008) показали появу ендемічних груп в Східно-Африканських дощових лісах після розпаду Пан-Африканської структури лісу. Проведений авторами роботи молекулярний аналіз філогенії рослин родини *Annonaceae* (дощові ліси) показав багаторазову появу ендемічних груп в Олігоцені і в Міоцені. В цих ендемічних групах видоутворення йшло по вікаріанському шляху і час появи цих успішних груп (приблизно 33, 16 і 8 млн.р.т.) збігається з відомими періодами аридифікації і геологічної активності в Африці. Ці епохи аридифікації призвели до ізоляції Гвінейсько-Конголезьких дощових лісів від Східно-Африканських дощових лісів (за Couvreur et al., 2008).

Поява сезонно-посухоустійких лісів. Пізній Олігоцен. Willis C.G. з колегами (2014) показали, що в пізньому Олігоцені цілорічні дощові ліси Південної Америки заселили гірські

регіони центральної Америки і дали початок сезонно-посушливим тропічним лісам (Willis et al., 2014). NB! Відомо, що нові групи організмів з'являються в екваторіальній зоні і потім розселяються в тропіки, в помірні широти і т.н. Розселення екваторіальних лісів в гірські посушливі тропіки - це, по суті, той самий тренд.

Диверсифікація капустяних в Олігоцені-Міоцені + поліплоїдизація групи. Kagale S. з колегами (2014) на підставі молекулярних даних побудували філогенетичне дерево родини капустяні (*Brassicaceae* або *Cruciferae*).

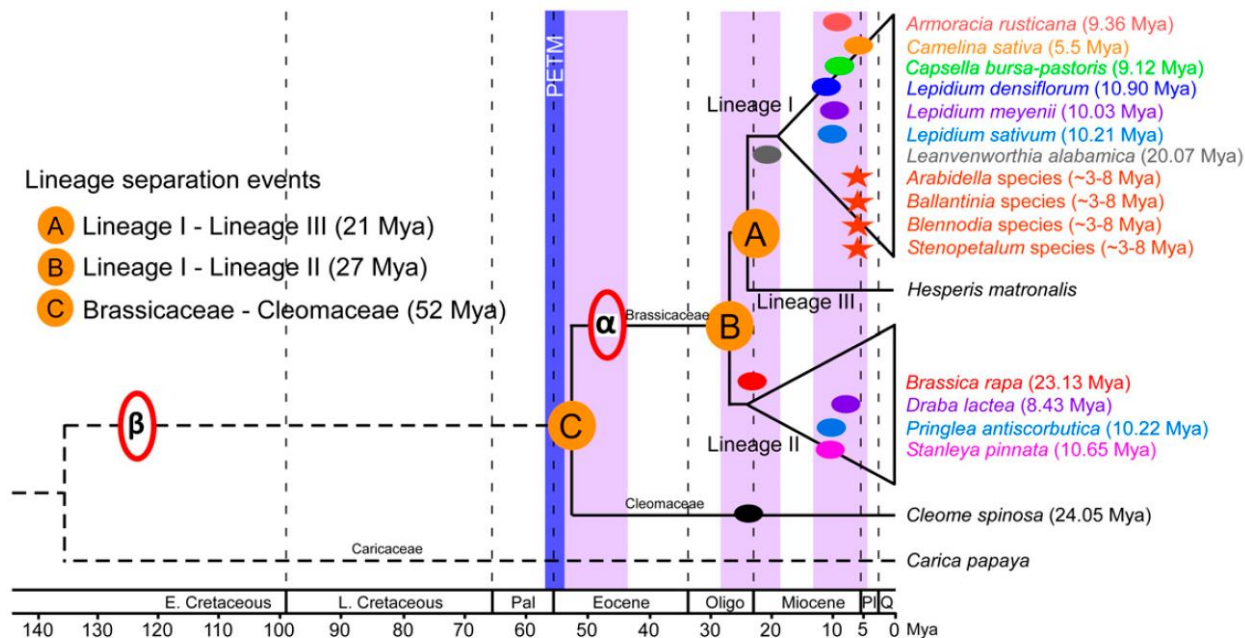


Схема видоутворення, поліплоїдизації і поділу ліній для родини капустяні (*Brassicaceae*). Вказані позиції добре відомих подій поліплоїдизації групи (точка β - 124 млн.р.т. і точка α - 47 млн.р.т.). Положення більш недавніх подій видоутворення і відповідні події нео-мезополіплоїдизації у різних груп *Brassicaceae* і *Cleomaceae* позначені темними зафарбованими овалами (за Kagale et al., 2014).

В результаті проведених досліджень крім двох раніше відомих подій поліплоїдизації групи (124 млн.р.т. і 47 млн.р.т.), автори виявили, що деякі види пройшли додаткову поліплоїдизацію в інтервалі 12 - 7 млн.р.т. Автори роботи ідентифікували вісім подій повногеномних дуплікацій, що відповідають щонайменше п'яти незалежним нео-мезополіплоїдним подіям. Хоча родина капустяних відокремилась від інших дводольних рослин на початку Кайнозойської ери (приблизно 60 млн.р.т.) - основні події диверсифікації у даної групи відбулись тільки починаючи з Неогенового періоду в інтервалі 23 - 0 млн.р.т. Основні етапи диверсифікації видів і основні події поліплоїдизації в еволюції капустяних відбувались в межах епох перехідних з тривало нестабільними кліматичними умовами. Синхронна диверсифікація видів родини капустяні свідчить про те, що події поліплоїдизації забезпечують високу адаптивність і підвищену толерантність організмів до різко мінливих умов середовища, що, в свою чергу, сприяє радіації видів (за Kagale et al., 2014).

Наземні тварини

Термінальна Крейдяна катастрофа разом з динозаврами - вбила 93% ссавців Північної Америки. Longrich N.R. з колегами (2016) порівняли скам'янілості ссавців, знайдені на території Північної Америки, за 2 млн. років до термінальної Крейдяної катастрофи і через 300 тис. років після неї. Проведений аналіз, показав, що в ході Крейдяної катастрофи разом з динозаврами вимерло і близько 93% ссавців. Лише 4 види ссавців з 59 виявилися здатними успішно пережити Крейдяно - Палеогенове вимирання. При цьому виживання видів корелювало з їх географічною поширеністю і численністю представників:

катастрофу пережили види, які мали значне географічне розповсюдження і велику чисельність особин.



Більшість ссавців вимерла на кордоні Крейда - Палеоген (за <http://paleonews.ru/index.php/new/758-happyuppy>).

Незважаючи на те, що ссавці виявилися однією з найбільш постраждалих груп тварин, вони швидше за інші групи (швидше, ніж ящірки, черепахи і крокодили) відновилися після катастрофи: протягом всього лише 300 тисяч років кількість їх видів подвоїлася. При цьому відзначено зростання ендемічності груп і збільшення рівня морфологічного різноманіття ссавців, у порівнянні з Крейдяним періодом. Таким чином, завдяки своїм пристосувальним можливостям та вмінню швидко відновлювати чисельність ссавці зайняли панівне становище після термінальної Крейдяної катастрофи (цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/758-happyuppy>; за Longrich et al., 2016).

Після Крейдяного масового вимирання видів - вижили дрібнорозмірні групи тварин. Дослідникам добре відомий т.з. «ліліпутний ефект» масових вимирань біоти – т.т., виживання після подій масового вимирання дрібно-розмірних тварин, оскільки такі тварини потребують меншої кількості ресурсів для виживання і мають короткий репродуктивний цикл, що дозволяє їм досить швидко залишити потомство. Після термінального Крейдяного масового вимирання біоти в екосистемах Землі вижили дрібнорозмірні тварини: птахи, ссавці, ящірки, змії, жаби.

Чому повністю зникли динозаври? Серед цих тварин не було дрібно-розмірних груп? Аналіз геному динозаврів виявив цікавий факт - геноми динозаврів дуже короткі, тобто з них вилучені всі «зайві» послідовності. Можливо, саме це і знизило пластичність генома динозаврів і не дозволило їм пристосуватися до нових умов навколишнього середовища. Аналіз Палеоцен-Еоценової динаміки зміни параметрів тіла ссавців показав їх дивовижну пластичність! Крейдяне вимирання усунуло конкуруючу групу - динозаврів - і ссавці досить швидко вийшли в великорозмірний клас. На кордоні Палеоцен-Еоцен різко підвищилася температура - і скам'янілості демонструють досить швидке і різке повернення ссавців в дрібнорозмірні класи. В Еоцені температура дещо знизилась - і знову ссавці вийшли в великорозмірний клас. Що це - дуже широка норма реакції? Або дуже висока пластичність генома?

Звільнення екологічних ніш + внутрішньовидова та міжвидова конкуренція запустили процеси диверсифікації груп в напрямку збільшення розмірів тіла тварин. В Палеоцені, в екологічних нішах, які звільнились, швидко розселились птахи та ссавці. При цьому досить швидко частина ссавців і птахів досягла великих розмірів. Причина гігантизму - загострення внутрішньовидової і міжвидової конкуренції організмів і наявність вільних екологічних ніш. Так, в Крейдяному періоді провідні екологічні ніші були зайняті динозаврами і птерозаврами. Проте вже в Палеоцені екопростір звільнився, що дозволило ссавцям і птахам вийти у великорозмірний клас.

*NB! У Палеогені організми були дуже великими (виняток становить 200 тис. річний інтервал Палеоцен-Еоценового термального максимуму): молюски - гіганти, листя - гіганти (у високих

широтях), великі нелітаючі птахи - діатрими і фороракуси, великі хоботні, великі сумчасті, великі безрогі носороги - індікотерії і т.н. Причини: теплий і вологий клімат + висока концентрація кисню в навколишньому середовищі сприяли розмноженню тварин і призвели до перенаселення екосистем, що загостило міжвидову і внутрішньовидову конкуренцію і сприяло диверсифікації груп. При цьому одним з напрямків диверсифікації стало збільшення розмірів організмів. Умови, необхідні для виникнення крупно-розмірних організмів в екосистемах: а) достатня кількість ресурсів для життєдіяльності крупних організмів; б) наявність вільних екологічних ніш крупно-розмірних організмів.

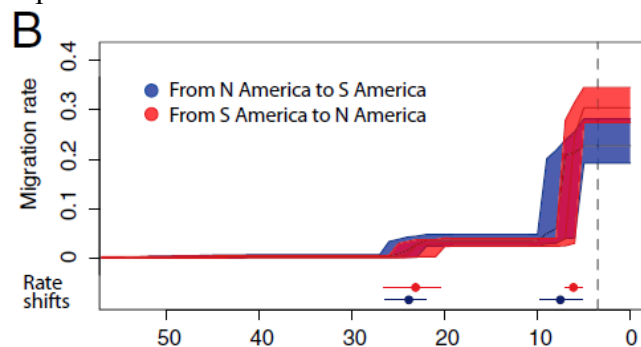
Диверсифікація птахів і ссавців в Палеоцені. В Палеоцені досить швидко з'явилися нові групи птахів: журавлі, чаплі, пелікани, качки, голуби, сови, яструби, великі нелітаючі птахи гасторніси та жажливі птиці - фороракуси. З'явилися також нові групи ссавців. Так, в Палеоцені, приблизно 60 млн.р.т. з'явилися предки хоботних - ерітеріуми. Це були невеликі сухопутні тварини (довжина тіла 60 см, вага 5 кг), без хобота, без бивнів (проте, різці у них вже були збільшені). А також з'явився ряд інших ссавців.

Зміна фаун в епоху ПЕТМ. У ході Палеоцен-Еоценового термального максимуму вимерли деякі організми, однак, при цьому відбулася поява багатьох нових груп. Зокрема, Палеоцен-Еоценовий термальний максимум - це час подальшої диверсифікації ссавців і птахів. Так, в цей проміжок в геологічному літописі з'явилися справжні примати, непарно- і парнокопитні, летючі миши та ін. При цьому слід зазначити, що згідно фосилій - в період Палеоцен-Еоценового термального максимуму розміри тварин різко зменшились. Це - була морфологічна відповідь на високу температуру навколишнього середовища.

NB! Цікаво відзначити, що максимальна швидкість диверсифікації ссавців припала на середину Крейдяного періоду - на т.зв. час Крейдяний наземної революції, а не на початок Кайнозойської ери, як передбачалось раніше!

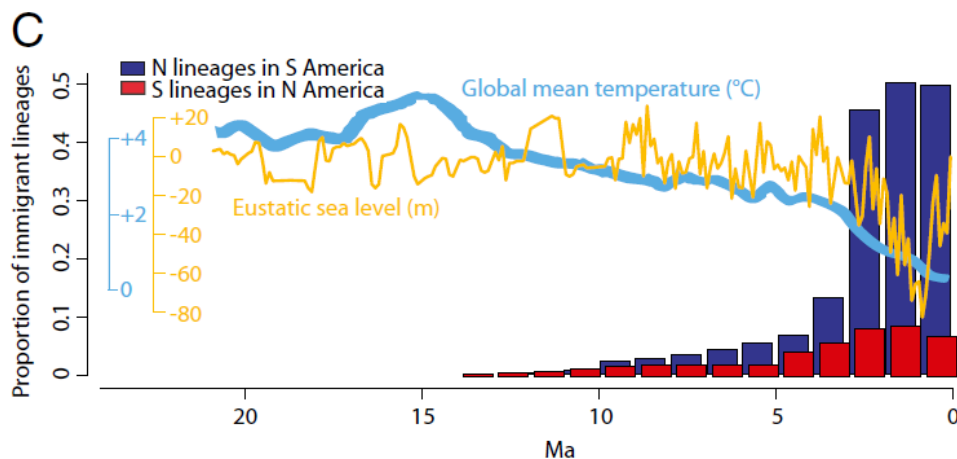
Вимирання біоти і зміни флор і фаун наприкінці Еоцену. Наприкінці Еоцену, приблизно 34 млн.р.т. відбулось масове вимирання видів і заміна одних груп рослин і тварин на інші. Причини: а) різке похолодання (зледеніння Антарктиди); б) астероїдні удари (три астроблеми, що датуються цим періодом); в) прискорене старіння одних видів і поява інших видів через різку зміну умов життя.

Обмін біотами між Північною та Південною Америками почався наприкінці Олігоцену після формування мосту між Америками. З'єднання Північної і Південної Америк Панамським перешийком мало важливий вплив на глобальний клімат, океанічну і атмосферну циркуляцію і біорізноманіття. Традиційно вважається, що Панамський перешийок повністю закритися приблизно 3,5 млн.р.т. Однак, нещодавні дослідження свідчать про більш складне геологічне формування Панамського перешийка. Васон С.Д. з колегами (2015) проаналізували молекулярні дані і дані фосилій для оцінки швидкості біотичного обміну між Америками.



Швидкість міграції організмів через Панамський перешийок з Південної Америки до Північної Америки (червона крива) і з Північної Америки в Південну Америку (синя крива) (за Vascon et al., 2015).

Автори роботи показали значні хвилі розселення наземних організмів в інтервалі 20 - 6 млн.р.т. і відповідні події поділу морських організмів в Атлантичному і Тихому океанах в інтервалі 23 - 7 млн.р.т. Напрямок та швидкість розселення були симетричними до 6 млн.р.т., коли північна міграція Південно-Американських ліній значно зросла. Таким чином, проведене дослідження показало, що наземний міст між Америками з'явився на кілька мільйонів років раніше, ніж зазвичай прийнято вважати і обмін біотами був тривалим процесом, який розпочався на кордоні Олігоцен - Міоцен (за Bacon et al., 2015).



Міграція ссавців через Панамський перешийок з Північної Америки в Південну Америку і навпаки. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн. років; по осі ОУ - частка мігруючих груп (сині стовпчики гістограми - міграції з північної Америки до Південної Америки; червоні стовпчики гістограми - міграції з Південної Америки до Північної Америки); світло-сіра крива - рівень моря; широка стрічка - середні глобальні температури (за Bacon et al., 2015).

Відсутність ендемізма фаун Індії і Африки. Крейда – Палеоген. Геофізична модель свідчить про океанічну ізоляцію Індії від інших континентів. Однак, Крейдяні фауни Африки, Індії та Мадагаскару свідчать про відсутність ендемізму фаун на Індійському материк. Sahni A. (1984) вважає, що до 80 млн.р.т. зберігались сухопутні коридори між цими територіями, т.т. Індія дрейфувала поблизу східного узбережжя Африки (за Sahni, 1984).

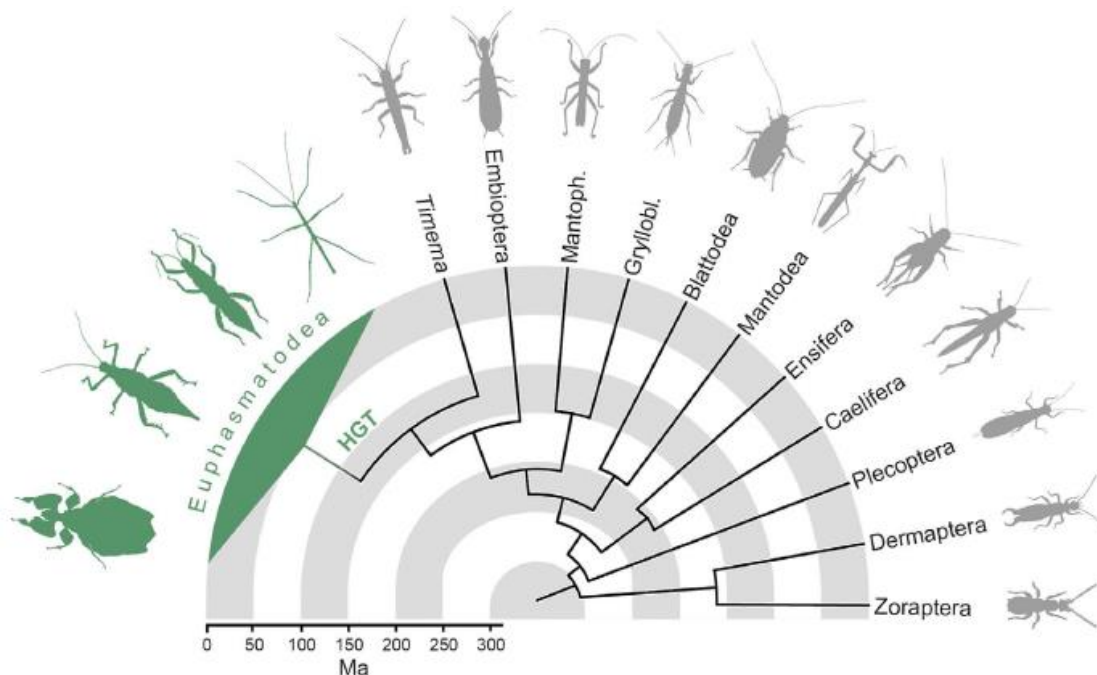
Комахи

Горизонтальне перенесення гена пектинази від бактерій до комах-палочників в Крейдяному періоді сприяло швидкій диверсифікації даної групи комах в Палеогені. Власні ферменти травної системи комах не здатні розщеплювати рослинний пектин. Цю функцію виконують ферменти пектинази симбіотичних бактерій, які живуть в травному тракті комах. Однак, у жуків-листоїдів, довгоносіків, комах-палочників і у деяких нематод було виявлено присутність генів пектиназ в геномі самих тварин. Shelomi M. з колегами (2016) досліджували еволюційну історію гена пектинази в геномах комах ряду палочників (*Phasmatodea*) і показали, що перенесення гена пектинази від бактерій - симбіонтів, що мешкають в травній системі комах, в геном раннього предка комах палочників стався в Крейдяному періоді. Потім, в ранньому Палеогені, вже після горизонтального переносу гена пектинази - почалася швидка диверсифікація підряду комах палочників, здатних самостійно, без допомоги симбіотичних бактерій, розщеплювати рослинний пектин. Таким чином, горизонтальне перенесення генів від бактерій до комах в Крейдяному періоді сприяло диверсифікації великої групи комах палочників на початку Палеогену. NB! Вважають, що причиною лаг-періоду між появою власних генів пектиназ і вибухом диверсифікації в групі палочників - стало масове поширення квіткових рослин в Палеогені (за Shelomi et al., 2016).

*NB! Проведені Shelomi M. з колегами (2016) дослідження показали, що пектинази нематод, жуків-листоїдів і палочників групуються окремо, і кожному кластеру відповідають свої специфічні бактеріальні пектинази. Нематодні пектинази близькі до ферментів гамма- і бета-протеобактерій, пектинази жуків - до пектиназ бактерій з типу *Bacteroidetes*, а пектинази палочників – близькі до пектиназ гамма-протеобактерій, які не спорідні лініям носіїв нематодних пектиназ. Це - беззастережне свідчення незалежного придбання генів пектиназ від бактерій. Таким чином, сценарій початкової присутності пектиназ у спільних предків ліняючих тварин не підтверджується. Комахи і нематоди запозичили гени пектиназ у бактерій-симбіонтів або у вільно-живучих бактерій, що населяють кормові рослини.

Пектинази були знайдені у чотирьох з п'яти великих підгруп палочників. Активність пектиназ в кожній з цих чотирьох підгруп має свої особливості, формуючи чіткі кластери. Іншими словами, за активністю пектиназ можна точно вказати, до якої родини належить той чи інший представник палочників, або, навпаки, для кожного представника палочників можна передбачити набір його пектиназ. Але найцікавіше в цій картині не присутність, а відсутність пектиназ у п'ятій підгрупі палочників. Цією підгрупою є *Timematidae*, примітивні палочники

Вчені показали, що пектиназні гени потрапили до палочників після становлення цієї родини, але до початку інтенсивного видоутворення в цій групі. *Timematidae* існували протягом 60 млн. років, користуючись ферментами пектиназами бактерій-кишкових симбіонтів. Потім, після отримання від бактерій гена (або генів) пектинази, - у палочників почалось бурхливе видоутворення. В результаті дуже швидко з'явилися сотні нових видів. Таким чином, великий ряд комах сформувався завдяки придбанню корисної біохімічної ознаки. Отримання гена пектинази дозволило комахам краще справлятися з важкоперетравлюваною рослинною їжею. При цьому дана ознака не сформувалася поступово в ході еволюції, а була отримана від бактерій симбіонтів за допомогою горизонтального перенесення генів (цитовано за «Отримання генів пектиназ від протеобактерій різко прискорило видоутворення палочників», http://elementy.ru/novosti_nauki/432775/Poluchenie_genov_pektinaz_ot_proteo-bakteriy_rezko_uskorilo_vidoobrazovanie_palochnikov).

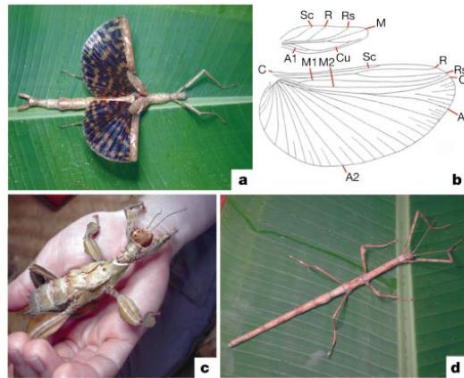


Горизонтальне перенесення гена пектинази (HGT) в геном *Euphasmatodea* відбулось після розходження груп *Euphasmatodea* (продвинуті палочники) і *Timematodea* (примітивні палочники) (за Shelomi et al., 2016)

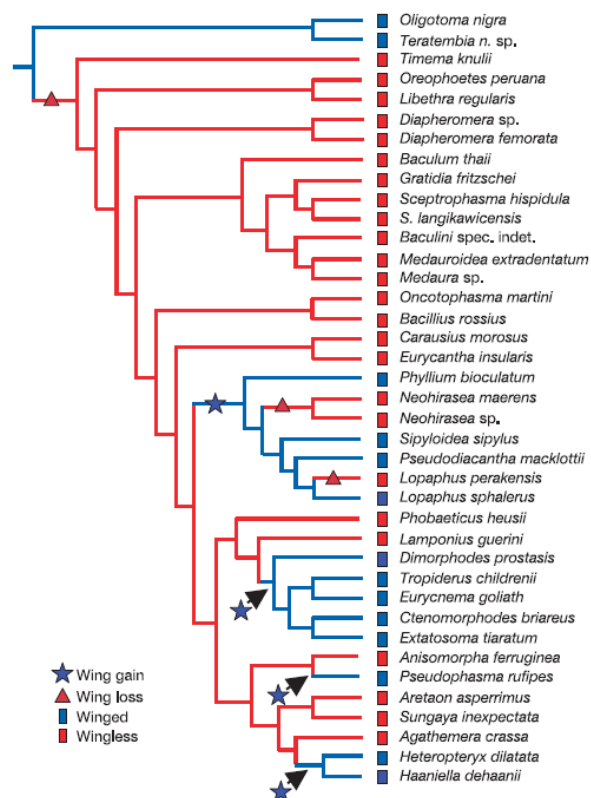
Вторинне придбання здатності до польоту у вдруге безкрилих комах і закон незворотності еволюційних змін Долло. Незважаючи на явні екологічні переваги польоту, серед крилатих комах була виявлена чимала кількість частково крилатих і безкрилих груп. У деяких випадках - цілі порядки є вдруге безкрилими - такі як fleas (блохи), lice (воші), грилоблатиди (grylloblattids) і мантофазматиди (mantophasmatids). Серед сучасних крилатих

комахи - 5% складають групи, які не здатні до польоту. Таким чином, в ході еволюції крилатих комах багаторазово відбувалася втрата здатності до польоту.

Whiting M.F. з колегами (2013) вперше показали можливість вторинної появи крил і здатності до польоту у вдруге безкрилих комах. Так, автори дослідження встановили, що палочники (порядок *Phasmatodea*) диверсифікували як вдруге безкрила група, однак, у багатьох випадках має місце вторинна поява крил у данній безкрилої групі комах. Отримані дані свідчать про те, що механізм формування крил, мабуть, збережений у безкрилих комах - палочників, і що повторна поява крил відіграє важливу роль в диверсифікації цих комах (за Whiting et al., 2003).



Випадки появи крил у вдруге безкрилої групі комах - палочників. Де: а - крилата самка комахи палочника *Phasma gigas*; б - розташування вен на крилах самця палочника *Phyllium celebicum* гомологічне венації крил інших комах; с - самка палочника *Extatosoma popa* з частковим формуванням крил; d - безкрила самка палочника *Leprocaulinus* sp. (за Whiting et al., 2003).



Філогенетичне дерево комах - палочників. Де: крилаті групи вказані блакитним кольором; безкрилі групи - вказані червоним кольором; зіркою вказані події вторинної появи крил у комах групи палочників (за Whiting et al., 2003).

Поява у термітів здатності культивувати гриби в своїх гніздах. Робочі особини термітів харчуються тільки деревиною, перетравлювати яку здатні лише за допомогою симбіотичних бактерій, які мешкають в їх кишечнику. Будучи позбавленими цих бактерій, терміти вмирають. Деякі види термітів почали вирощувати в своїх гніздах гриби. Ці

одомашнені гриби є не тільки їжею для термітів, але й допомагають перетворити грубий рослинний матеріал в більш легко засвоюване комахами джерело їжі. Даний симбіоз, як передбачається, зародився в області вологих тропічних лісів, але з часом дозволив термітам освоїти сухі відкриті простори саван, покинути Африканський континент і мігрувати в Азію.

Згідно методу молекулярного годинника, здатність культивувати гриби з'явилася незалежно в трьох кладах комах - у термітів, мурах і амброзієвих жуків - в Палеогені в інтервалі 66 - 24 млн.р.т. Однак, до недавнього часу, найдавнішими фосиліями, що підтверджують вирощування грибів комахами, були скам'янілості, які датуються пізнім Міоценом, 10 - 7 млн.р.т. Roberts E.M. з колегами (2016) описали скам'янілості, знайдені на південному заході Танзанії на території Великої рифтової долини, Африка, що показують культивування грибів термітами в Олігоцені Палеогенового періоду, приблизно 25 млн.р.т. Знайдені скам'янілості дозволили авторам дослідження відкалібрувати молекулярні дані і показати, що вирощування грибів термітами почалося в Африці приблизно 31 млн.р.т. і за часом збіглося з ініціацією рифтоутворення на данному континенті (за Roberts et al., 2016).



Фосилізоване гніздо термітів, що датується 25 млн.р.т., зі збереженими залишками т.зв. «грибних садів», які обробляли терміти (за статтею Roberts et al., 2016; http://www.nsf.gov/news/news_summ.jsp?cntn_id=138928).



Сучасний термітник (за <http://paleonews.ru/index.php/new/759-termithouse>).



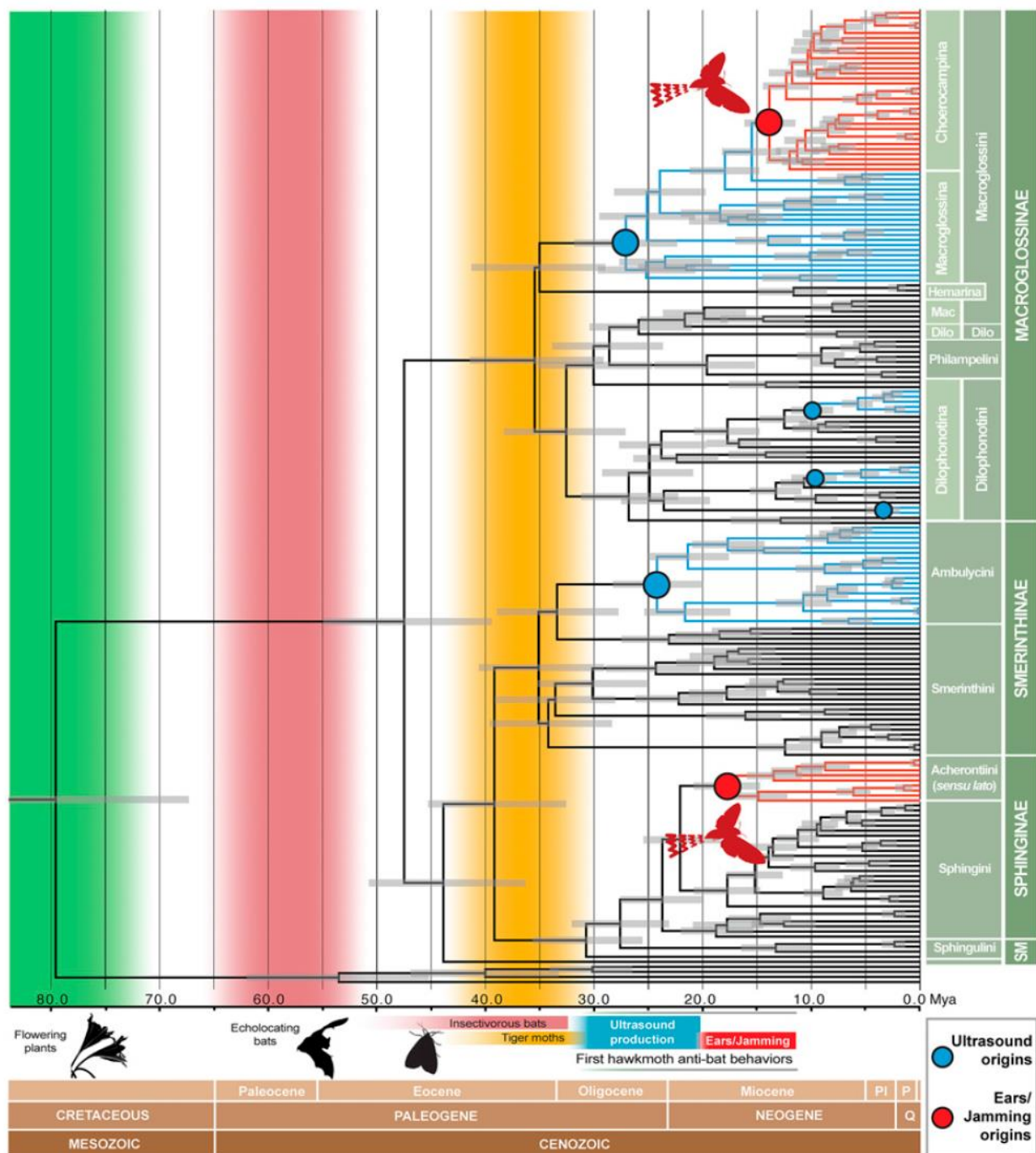
Сучасні грибні сади термітів (за <https://aftershock.news/?q=node/393993>).



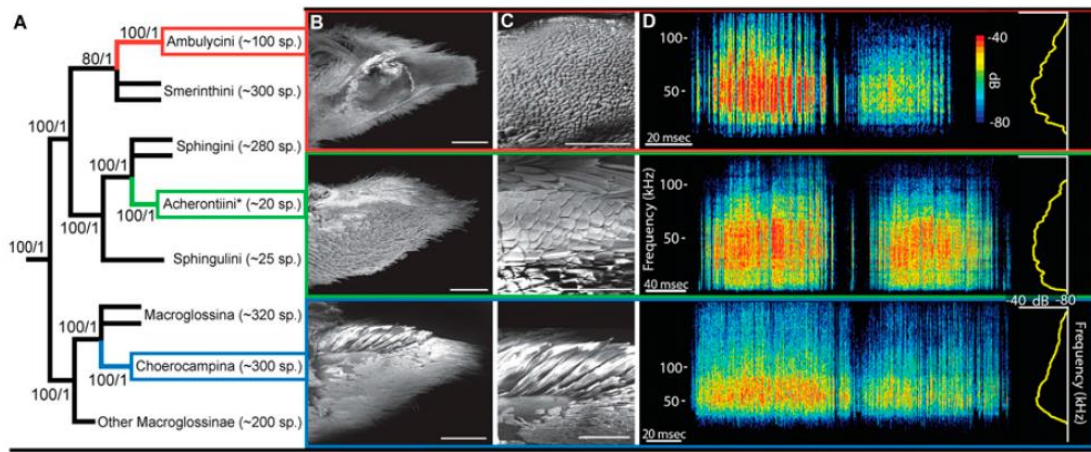
Термит збирає врожай грибів (за <https://aftershock.news/?q=node/393993>).

Поява у совок самозахисту від кажанів. Пізній Олігоцен. Між кажанами і совками вже багато мільйонів років йде гонка озброєнь в ході якої совки придбали чутливі до ультразвуку вуха і ультразвук-продукуючі органи для самозахисту від атак кажанів. Совки (*Lepidoptera*, *Noctuidae*) включають 1500 видів по всьому світу і деякі з них продукують ультразвук, використовуючи генітальні стрідуляторні структури. Kawahara A.Y. і Barber J.R. (2015) протестували 124 види совок. Майже половина з протестованих видів (57 з 124 видів)

продукують ультразвук у відповідь на ехолокаційну атаку кажанів. Проведені авторами роботи дослідження показали, що ці сигнали совок збивають атаки кажанів. Крім того, авторами було побудовано філогенетичне дерево совок (засноване на фосиліях) для вивчення часу появи даної захисної стратегії. Отримані дані показали, що в пізньому Олігоцені здатність до генерування ультразвуку з'являлась багаторазово в різних групах совок, починаючи приблизно з 26 млн.р.т., т.т. після появи комахоїдних кажанів. А здатність до приглушення сонарного сигналу кажанів і вуха, які спроможні вловлювати сигнали кажанів, - з'явилися двічі, незалежно, в Міоцені, приблизно 18 - 14 млн.р.т. (за Kawahara & Barber, 2015).

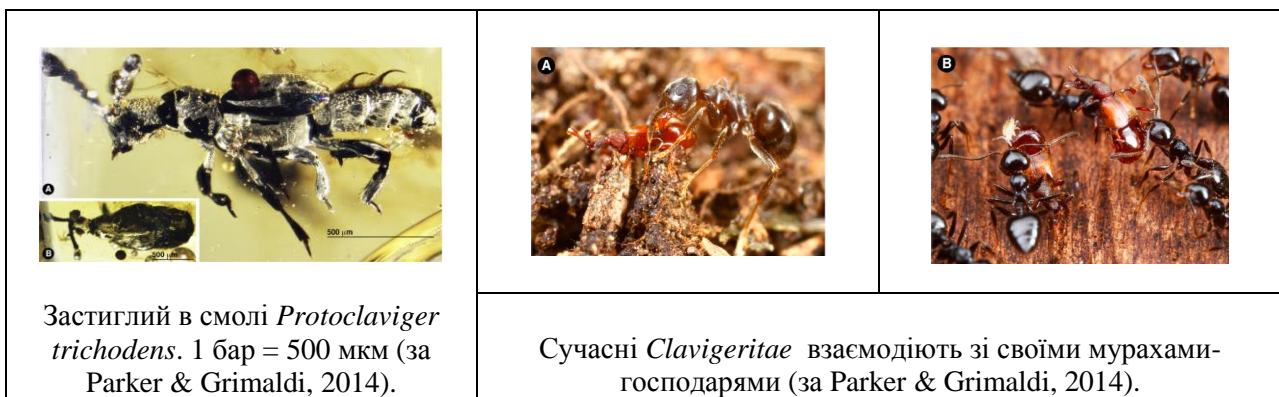


Молекулярна філогенія совок, яка показує еволюцію вух, продукування ультразвуку і глушіння сигналу кажанів. Блакитні гілки схеми показують класи, які генерують ультразвук у відповідь на механічний дотик; червоні гілки схеми - показують класи, які генерують ультразвук і у відповідь на дотик, і у відповідь на ехолокаційну атаку кажанів. Блакитні точки вказують на появу здатності генерувати ультразвук; червоні точки - вказують на ймовірну появу вух, здатних розрізняти ультразвук, і появу здатності заглушати ультразвукові сигнали кажанів (за Kawahara & Barber, 2015).



Ультразвуковий самозахист від кажанів у трьох ліній совок. Де: А - філогенетичне дерево *Sphingidae*; В – вигляд збоку генітального органу самця, який продукує ультразвук, 1 бар = 1 мм; С - стрідуляторні луски, 1 бар = 500 мкм; D - спектрограма ультразвуків, які продукуються різними групами совок (зверху вниз: *Ambulyx pryeri*, *Psilogramma discistriga*, *Xylophanes falco*) (за Kawahara & Barber, 2015).

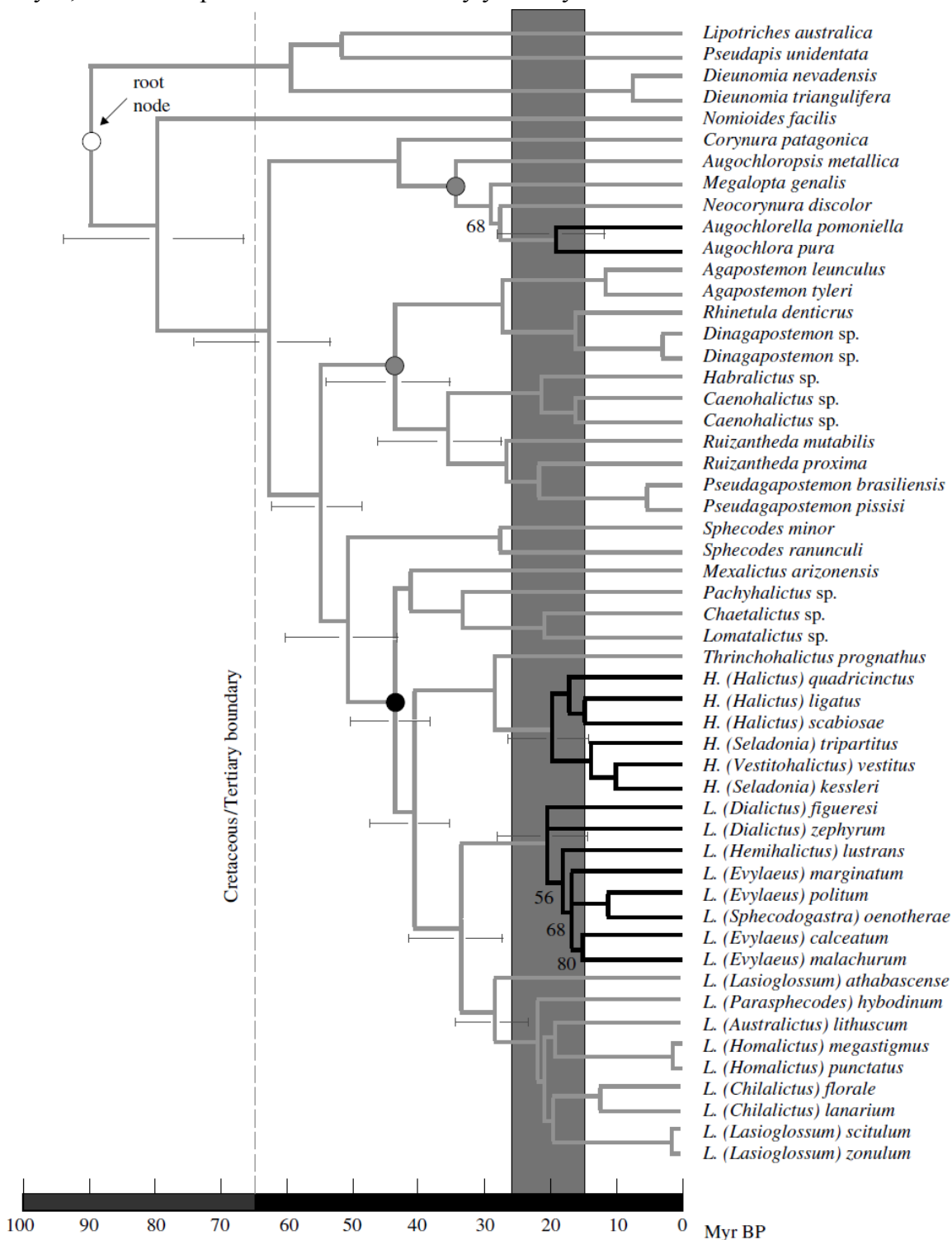
Мірмекофіли. Ранній Еоцен. Мірмекофіли - це види з групи соціальних паразитів, які залежать від мурах. Мірмекофіли морфологічно і за поведінкою дуже схожі на мурашок, що дозволяє їм долати захист мурашника від чужорідних видів і експлуатувати ресурси мурашника. Parker J. і Grimaldi D.A. (2014) виявили найдавніших морфологічно спеціалізованих і, мабуть, вже облігатних мірмекофілів в застиглій смолі раннього Еоцену, яка датується приблизно 52 млн.р.т., Індія. Автори дослідження показали, що базовою групою для супертриби *Clavigeritae* - є вид *Protoclaviger trichodens*, тоді як вид *Protoclaviger captures* - це перехідна стадія в еволюції зміни форми тіла в напрямку подібності з мурахами-господарями (за Parker & Grimaldi, 2014).



Поява продвинутої еусоціальності у бджіл. Середній Еоцен. Продвинута еусоціальність в ряді випадків забезпечує екологічний успіх термітів, мурах, ос і бджіл. Аналіз бджіл, фосилізованих в смолі, дозволив Engel M.S. (2001) виявити в середньому Еоцені, приблизно 45 млн.р.т., несподівану різноманітність ліній еусоціальних бджіл. Проведені дослідження показали, що продвинута еусоціальність з'явилась тільки один раз у бджіл зі значною пост-Еоценовою втратою різноманітності групи, в ході якої до сьогодення дожили тільки дві продвинуті еусоціальні триби, які складають менше 2% від загальної різноманітності бджіл (тренд, аналогічний еволюції гомінід). Цей зразок зміни різноманітності суперечить думці про роль еусоціальності в еволюційному успіху комах (за Engel, 2001).

Поява еусоціальності у галіктидних бджіл (*Halictidae*) в пізньому Олігоцені. Еусоціальні організми характеризуються кооперативною турботою про потомство,

репродуктивним поділом праці та ін. Еусоціальність найбільш розвинена у мурах, термітів, паперових ос і корбікулатних бджіл (corbiculates bees). Згідно фосилій - кожен з цих продвинутих еусоціальних таксонів з'явився в пізній Крейді або трохи раніше (тобто більше 65 млн.р.т.). Група галіктидних бджіл з'явилась 80-20 млн.р.т. Ці бджоли гніздяться в землі, в нірках, часто – великими колоніями. Галіктидні бджоли (Halictid bees) теж відносяться до еусоціальних організмів. Але, на відміну від розвинених еусоціальних таксонів, вони характеризуються істотними інтра- і інтер-специфічними варіаціями в суспільній поведінці, що, мабуть, свідчить про більш недавню появу у них еусоціальності.



Хронограма часу появи еусоціальності у трьох ліній галіктидних бджіл (чорні гілки на схемі). Таксони *H. quadricinctus*, *L. calceatum* і *L. lustrane* вдруге ревертували до соціального поліморфізму або до солітарних умов. На хронограмі: зафарбованими колами вказані дані фосилій; зафарбована вертикальна смуга зазначає пізньо-Олігоценове потепління і середньо-Міоценовий кліматичний оптимум. Де: по осі ОХ – геологічний час, млн.р.т., по осі ОУ - різні лінії бджіл (за Brady et al., 2006).

Brady S.G. з колегами (2006) проаналізували зразки ДНК і скам'янілості і встановили, що у галіктидних бджіл три рази незалежно з'являлась еусоціальність у вузькому інтервалі часу, приблизно 22 - 20 млн.р.т. Ця відносно недавня еволюційна подія допомагає зрозуміти значний рівень соціальної варіабельності у цих бджіл. Три події появи еусоціальності за часом корелюють з періодом глобального потепління, що свідчить про те, що кліматичні зміни відігравали важливу роль в еволюції і у встановленні еусоціальності у цих бджіл (за Brady et al., 2006).

Поява живородіння у Тарганових. В процесі еволюції в 11 з 44 рядів комах з'явилося живородіння. При цьому живородіння було виявлене також в одній з десяти родин тарганів. Використовуючи 2Д-реконструкцію будови виводкових камер, Vrsansky P.V. з колегами (2016) вдалося виявити живородіння у наступних груп Палеогенових тарганів - *Diploptera vladimir*, *Diploptera savba*, *Diploptera gemini* і *Stegoblatta irmgardgroehni*, які мешкали на території Колорадо (США), Quilchena (Канада) і Росії відповідно 49, 54 і 45 млн.р.т. Усі живородячі таргани походять від тарганів групи *Blaberidae*, яка з'явилася в Палеоцені Палеогенового періоду. При цьому у тарганів даної групи поряд з живородінням було виявлено появу ознак пасивного і активного самозахисту від паразитичних комах. Зокрема, було встановлено унікальну будову крил - ідентичну з будовою крил паразитичних ос, які атакують яйця тарганів. Поява цих рис у тарганів свідчить про інтенсивні атаки паразитів. Цікаво відзначити, що на кордоні Крейда - Палеоген зникли всі групи, у яких яйця не були захищені від паразитів, незалежно від кліматичної зони проживання - що підтверджує паразитичну, а не низько-температурну гіпотезу причин появи живородіння. Сьогодні, комахи, які паразитують на оотеці (*Evaniiidae*) - не атакують яйця живородячих тарганів і тарганів з інвагінацією оотеки всередину тіла.



Фосилізовані рештки Палеогенового таргана *Diploptera vladimir* Vrsansky, здатного до живородіння (за Vrsansky et al., 2016).

Зміни в групі Тарганових відбувалися синхронно з глобальною реорганізацією біоти в інтервалі 22 - 11 млн.р.т. і включали появу одних ознак і втрату інших ознак. Таким чином, не дивлячись на те, що живородіння, в цілому є не сприятливою ознакою для групи - асоціація з новим планом будови тіла і (або) поведінки - сприяла еволюції таксона, який придбав живородіння (за Vrsansky et al., 2016).

*NB! Еволюційно, види, здатні до живородіння, мають більш високу швидкість видоутворення і більш високу швидкість вимирання груп. У Тарганових справжнє живородіння зустрічається тільки у *Diplopteridae*, які з'явилися в Палеоцені. Причиною появи живородіння у тарганів - є тиск яєчних паразитів. Слід зазначити, що самки сучасних *Diploptera* мають унікальну псевдоплаценту і здатність до секреції молока, яке забезпечує харчування ембріона (Williford et al., 2004).

Амфібії

Розселення ракофоридних жаб (веслоногів, *Rhacophoridae*) з Індії в Азію в ході колізії цих континентів в ранньому Еоцені. Акреція Індії з Євразією запустила масовий обмін фауною і флорою, в ході якого таксони Гондвани потрапили в Азію і навпаки. Згідно

традиційної точки зору, - колізія континентів відбулась в ранньому Еоцені. Li J.T. з колегами (2013) на підставі результатів аналізу філогенетичного дерева і фосилій ракофоридних жаб (rhacophorid frogs) показали раннє розселення цих тварин з Індії в Азію в інтервалі 57 - 46 млн.р.т. Однак, протягом середнього Ецену - обмін фаунами припинився. Але, потім - обмін фаунами прискорився в Олігоцені і тривав до середини Міоцену. Отримані дані свідчать про більш пізню остаточну колізію Індії та Азії, ніж дають датування геологічних досліджень. Автори дослідження припускають, що Олігоценовий обмін фаунами між Індією і Азією (на прикладі ракофоридних жаб) повинен підтвердитись в майбутньому на прикладі інших нелітаючих груп організмів (за Li et al., 2013).



Веслонога жаба *Nasutixalus medogensis* (Anura, Rhacophoridae). Південний схід Тибету, Китай (за Jiang et al., 2016).

Поява в Палеогені - Неогені отруйних жаб в родині дереволази (*Dendrobatidae*) в Центральній і Південній Америці. Дереволази (*Dendrobatidae*) - родина безхвостих земноводних. Представники мешкають в дощових лісах Центральної і Південної Америки. Дрібні амфібії, яких можна розділити на дві групи: нічні жаби, що мають темне захисне забарвлення, і денні жаби – які мають отруйний шкірний секрет і яскраве забарвлення, що попереджає про їх отруйність. Отруйним жабам родини дереволазів потрібна особлива їжа, щоб виробляти отруту, оскільки джерелом отрути для жаб родини дереволази є токсини, які входять до складу з'їденої ними їжі. Наприклад, для червоноспинної отруйної жаби *Ranitomeya reticulatus* "сировиною" отрути виступають отруйні мурахи. Жаба зберігає отруту в шкірних залозах і випускає її в міру необхідності. Найчастіше це відбувається в разі небезпеки, коли на жабу нападає хижак. Шкірні залози деяких видів з роду листолазів (*Phyllobates*) виділяють батрахотоксин – одну з найсильніших отрут нервово-паралітичної дії. З тринадцяти родів родини дереволази - три роди є отруйними (*Dendrobates*, *Epipedobates* та *Phyllobates*) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>; за <http://www.infoniac.ru/news/10-samyh-krasivyyh-i-yadovityh-lyagushek.html>).



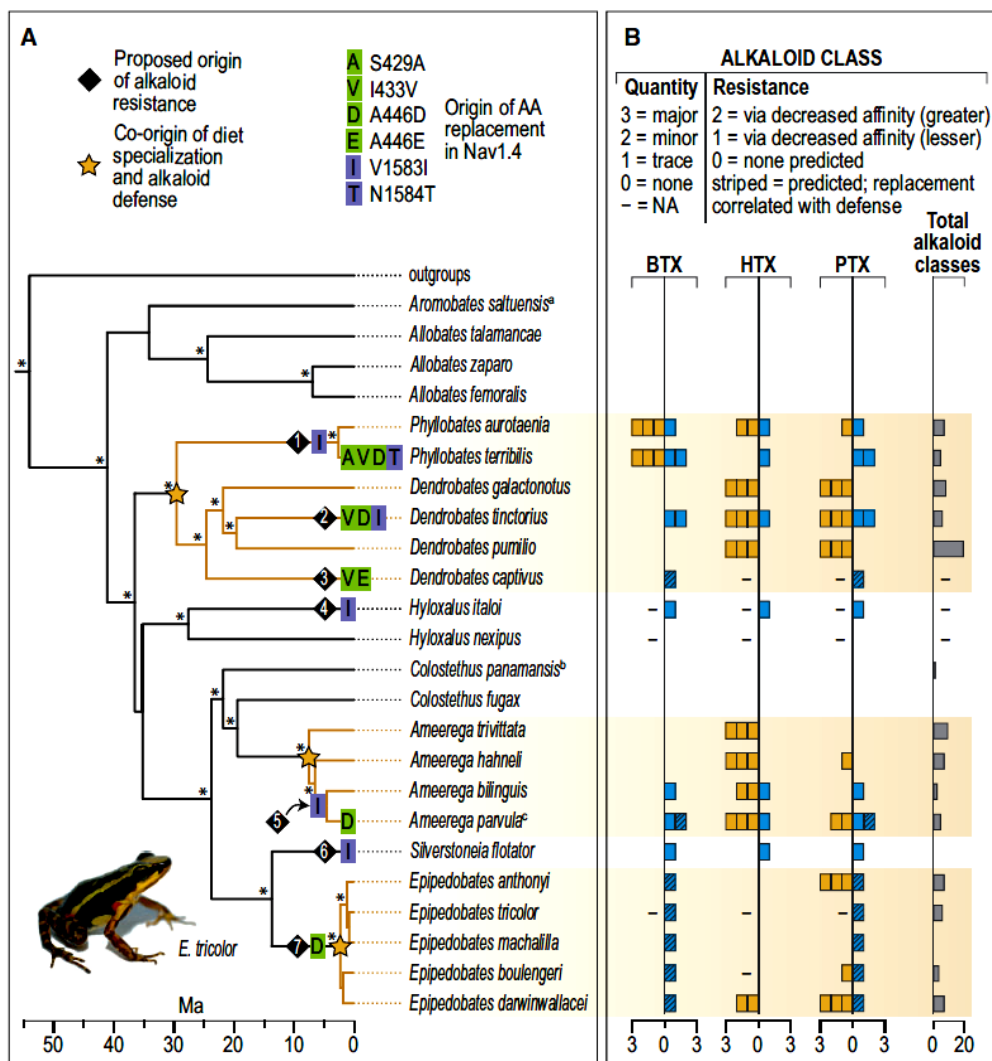
Блакитний дереволаз (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Ареал проживання жаб-дереволазів (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Отруйні жаби родини дереволазів (*Dendrobatidae*) виділяють захисні токсичні алкалоїди, які порушують роботу іонних каналів, що забезпечують нормальне функціонування нервової і м'язової систем. Tarvin R.D. з колегами (2016) показали, що алкалоїди, які виділяються шкірою жаб-дереволазів - гістріонікотоксини (histrionicotoxins),

пуміліотоксини (pumiliotoxins) і батрахотоксин (batrachotoxins) - зв'язуються з однаковою мішенню в клітинах тварин: з висококонсервативною ділянкою в натрієвому потенціал-залежному каналі м'язових клітин (Nav1.4). При цьому самі отруйні жаби є стійкими до дії цих отрут внаслідок шести типів амінокислотних замін в структурі даного натрієвого потенціал-залежного каналу. Решта жаб не мають таких амінокислотних замін, за винятком дальнеспорідненої групи жаб *Mantella aurantiaca*, що мешкають на Мадагаскарі, і також - захищені з допомогою алкалоїдів. Самозахист за допомогою алкалоїдів у жаб-дереволазів *Dendrobatidae* з'являвся незалежно щонайменше чотири рази, тоді як мутації, які забезпечують нечутливість натрієвого потенціал-залежного каналу до цієї групи отрут, - з'являлися не менше семи разів. В цілому, дослідження, проведені Tarvin R.D. з колегами (2016), вперше показали генетичну основу стійкості жаб-дереволазів до токсинів, які ними виділяються (за Tarvin et al., 2016).



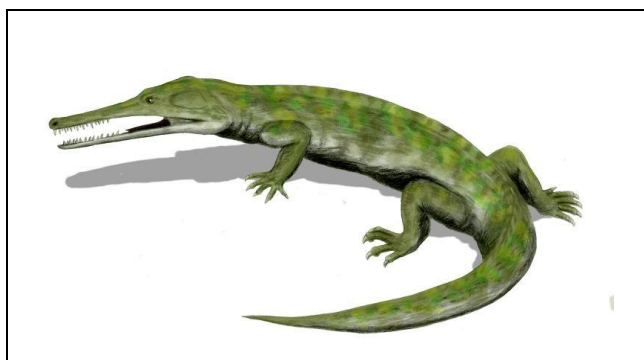
A - Три амінокислотні заміни в натрієвому потенціал-залежному каналі Nav1.4 (I433V, A446D/E, V1583I) з'являлися багаторазово і незалежно в різних кладах отруйних жаб; дві інші амінокислотні заміни - (S429A, N1584T) - з'явилися один раз у найбільш отруйного виду, *Phyllobates terribilis*. Автори дослідження показали, що стійкість до власних токсинів у жаб-дереволазів родини *Dendrobatidae* з'являлася не менше семи разів протягом останніх 10 млн. років; B - класи алкалоїдів, що виділяються шкірою жаб-дереволазів: BTX - батрахотоксин, HTX - гістріонікотоксин, PTX - пумілотоксин; для кожного типу токсину: розмір прямокутника зліва - корелює з кількістю отрути, що виділяється жабою; а розмір прямокутника справа - рівень і механізм стійкості жаб до даної отрути (цитовано за Tarvin et al., 2016).

У жаб родини *Dendrobatidae* хімічний захист та харчова спеціалізація з'являлися незалежно кілька разів: приблизно 30 млн.р.т. у лінії *Phyllobates* + *Dendrobates*, 25 млн.р.т. - у лінії *Hyloxalus*, 10 млн.р.т. - у лінії *Ameerega* і 7 млн.р.т. - у лінії *Epipedobates* (Darst et al.

2005; Santos et al. 2009, 2014). Цікаво відзначити, що результати, отримані Tarvin R.D. з колегами (2016), свідчать про те, що амінокислотні заміни в натрієвому потенціал-залежному каналі Nav1.4, які забезпечили стійкість жаб-дереволазів до власної отрути, з'явилися лише близько 10 млн.р.т., незважаючи на більш ранню появу самого хімічного самозахисту. Мабуть, тривале споживання їжі, що містить даний тип алкалоїдів, не було тим фактором, який запустив процеси мутагенезу у відповідному натрієвому потенціал-залежному каналі, а стійкість жаб до даних алкалоїдів забезпечувалася іншими клітинними механізмами.

*NB! Багато жаб виробляють токсичні речовини як для захисту від хижаків, так і для нападу. Хімічний склад отрути жаб залежить від виду і може включати в себе подразники шкіри, галюциногени, нервово-паралітичні токсини, вазоконстриктори, токсини, що викликають конвульсії і інші. Хижаки, що спеціалізуються на певних видах жаб, як правило, адаптовані до притаманного цим видам типу отрути, але неспеціалізовані тварини, як і людина, можуть серйозно постраждати від контакту з отрутою жаб, в деяких випадках - до летального результату. Джерело отруйних речовин у жаб теж не є неоднаковим. Деякі жаби генерують токсини самі, інші ж використовують токсини, отримані з їжею (найчастіше від членистоногих). Як правило, жаби сигналізують про свою отруйність за допомогою яскравого, насиченого, «попереджувального» забарвлення (т.зв. апосематизм). Існують також неотруйні види жаб, що мімікують під отруйні види своїм забарвленням, яке відлякує хижаків (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). *Апосематизм – це яскраве забарвлення у отруйних особин, яке сигналізує хижакам про неістівність даного організму.

Наземні рептилії



Шампсозавр гігантський (*Champsosaurus gigas*) - діапсидна рептилія. Довжина тіла до 3 м. Середня Юра - Міоцен. Пережили Крейдяне вимирання. Після Крейди - стали в два рази більші за своїх предків (решта рептилій на Землі - стали дрібнішими після Крейди) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Champsosaurus>).

Занепад динозаврів та їх конкурентне витіснення копитними. Крейда-Палеоген.

Проведене Sloan R.E. з колегами (1986) дослідження показало, що на території сучасних США (Монтана, Альберта і Вайомінг) вимирання динозаврів почалось за 7 млн. років до завершення Крейдяного періоду і різко прискорилось в останні 300 тис. років Крейди. І в цей же час швидко з'явилися іммігруючі копитні, які почали конкурувати з вимираючими динозаврами. При цьому, одночасно – знизилась і різноманітність динозаврів, і щільність їх популяцій. Останній динозавр на території дослідження вимер в Палеоцені Палеогенового періоду. Автори дослідження вважають, що копитні конкурентно витіснили ослаблені популяції динозаврів (за Sloan et al., 1986).

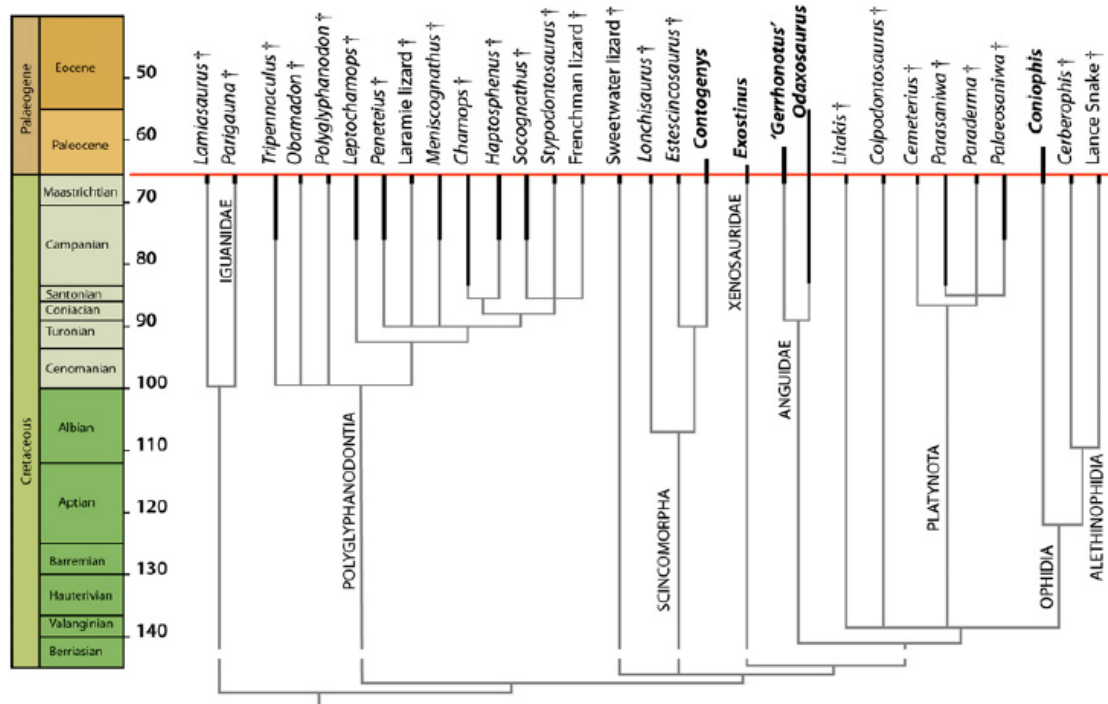
Диверсифікація хамелеонів. Еоцен.

Хамелеони – родина ящірок. Хемелеони з'явилися в Африці після розколу Гондвани. Tolley K.A. з колегами (2013) провели молекулярний аналіз і показали, що диверсифікація групи на рівні родів відбулась в Еоцені і на рівні видів - в Олігоцені. Причини диверсифікації - зменшення площ лісів і збільшення площ відкритих просторів (саван і ін.). В Олігоцені ключовим фактором диверсифікації стало вікаріанство (за Tolley et al., 2013).

Ящірки та змії. Границя Крейди – Палеогену.

Дослідження, проведене Longrich N.R. з колегами (2012) показало, що на кордоні Крейда-Палеоген було масове вимирання ящірок і змій, яке торкнулось близько 83% видів. Наслідком вимирання стало зниження морфологічного розмаїття даної групи тетрапод. Вижили переважно дрібнорозмірні види і

види з широким географічним ареалом проживання. Відновлення йшло повільно. Різноманіття лускатих (*Squamate*) досягло рівня до-Крейдяної катастрофи тільки через 10 млн. років після вимирання. Крім того, драматично змінилась композиція фаун лускатих (за Longrich et al., 2012).



Масове вимирання ящірок і змії на кордоні Крейда-Палеоген (за Longrich et al., 2012).

Птахи

Гасторніси. Палеоцен. У Європі в Палеоцені літаючі гігантські птахи гасторніси - були найбільшими наземними хребетними тваринами.



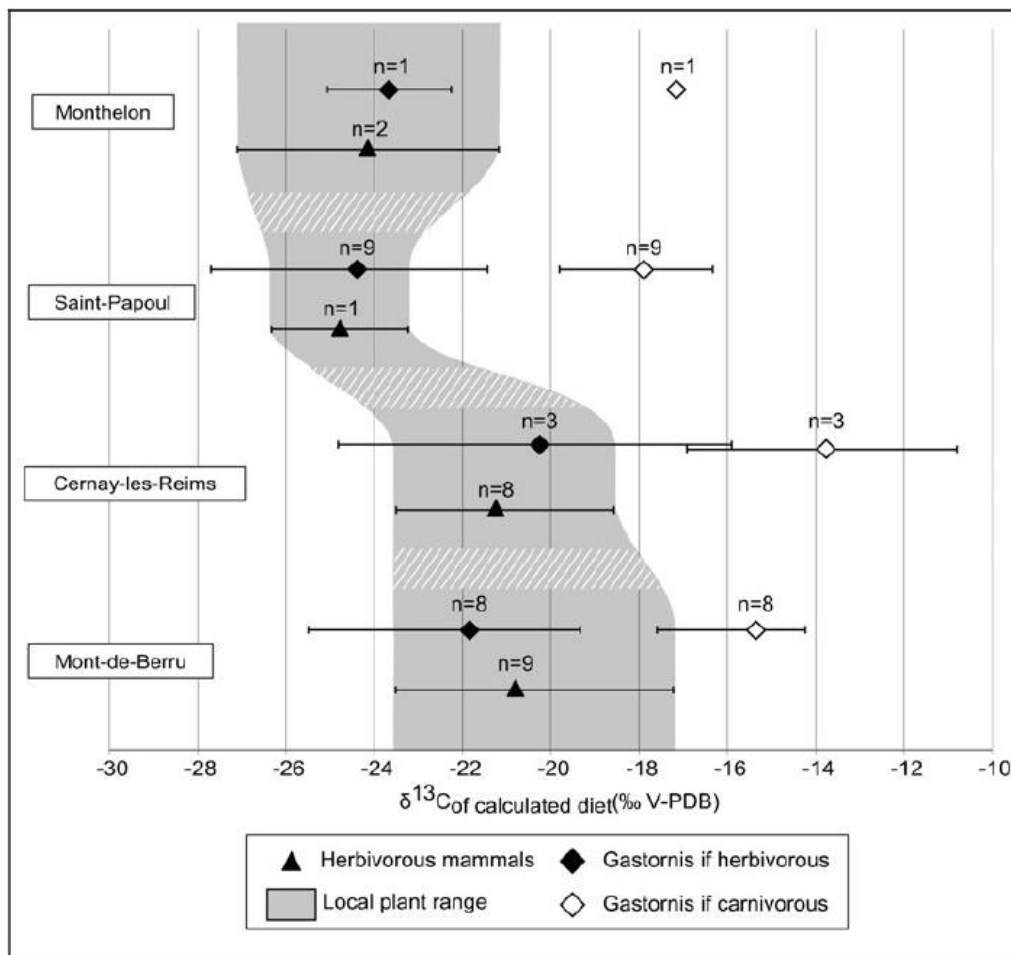
Гасторніс Смітсона (*Gastornis Smithsoni*) – вимерлий гігантський нелітаючий птах (друга назва - діатрима). Висота 2 м, вага 100 кг. Європа - Північна Америка. Пізній Палеоцен - Еоцен (за http://fotoham.ru/img/picture/Apr/23/be898307fbc5963b75ce960846c92db2/mini_3.jpg).



Реконструкція зовнішнього вигляду. Спочатку гасторнісів (діатрім) вважали хижаками. Скелет гасторніси знайшли разом зі скелетами гіракотеріїв - предків коней (їх висота не перевищувала 20 см.). Сьогодні, однак, вважають, що гасторніси були рослинноїди (за <http://basik.ru/images/sibbek/15.jpg>).

Європа в цей час була схожа на систему островів. В Азії та в Північній Америці гасторніси з'явилися в Еоцені. Однак, на цих територіях - найбільшими хребетними тваринами були ссавці. Гігантські птахи гасторніси тривалий час вважались хижаками, які

харчувались дрібними ссавцями. Однак, згідно з іншими даними - гасторніси були великими рослиноїдними птахами. Для вирішення цієї проблеми Angst D. з колегами (2014) проаналізували розподіл стабільних ізотопів вуглецю в апатитах кісток викопних гасторнісів (Палеоцен-Еоценові скам'янілості, Франція) і сучасних рослиноїдних ссавців, а також сучасних хижих і рослиноїдних птахів. Результати ізотопного аналізу показали, що гасторніси харчувались рослинною їжею.



Розподіл ізотопів вуглецю в кістках гасторнісів і рослиноїдних ссавців (за Angst et al., 2014).

Поява птахів - гоацинів. У відкладеннях пізнього Олігоцену - раннього Міоцену (24 - 22 млн.р.т.) на території Бразилії Мауг G. з колегами (2011) були виявлені фосилізовані залишки гоацина - дивовижного птаха, що мешкає сьогодні на території Південної Америки. Пташенята гоацинів народжуються з двома кігтями на крилах. У дорослих гоацинів ці кігті зникають. Якщо хижак добирається до гнізда гоацинів, то пташенята, яким всього кілька днів від народження, вибираються з гнізда і за допомогою лап і кігтів на крилах рятуються від хижаків, піднімаючись по гілках.

Подібна особливість відрізняє гоацинів від інших птахів (за винятком африканських тураків, пташенята яких теж народжуються з одним вільним пальцем). Відомо, що птахи походять від рептилій і їх крила є видозміненими передніми кінцівками наземних хребетних тварин. Вважають, що відключення програми формування пальчиків на крилах було адаптацією древніх птахів до польоту. Дослідження, проведені Casanova J.C. з колегами (2012), свідчать про те, що програма формування пальчиків на крилах - збереглася у сучасних птахів. Однак, в нормі - її розгортання у сучасних птахів заблоковано (за Casanova et al., 2012). Гоацінам при їх деревному способі життя виявилось вигідним знову включити давню програму розвитку передньої кінцівки, забезпечивши своїх пташенят додатковим пристосуванням для порятунку (цитовано за <http://www.vokrugsveta.ru/vs/article/6800/>).

Проте, слід відзначити, що точні молекулярні механізми включення давньої програми формування пальчиків на крилах деяких птахів – на сьогодні не встановлені.



Сучасний дорослий гоацин (*Opisthocomus hoazin*).



Птешня гоацину з кігтями на крилах
(за <https://ru.wikipedia.org/wiki>).

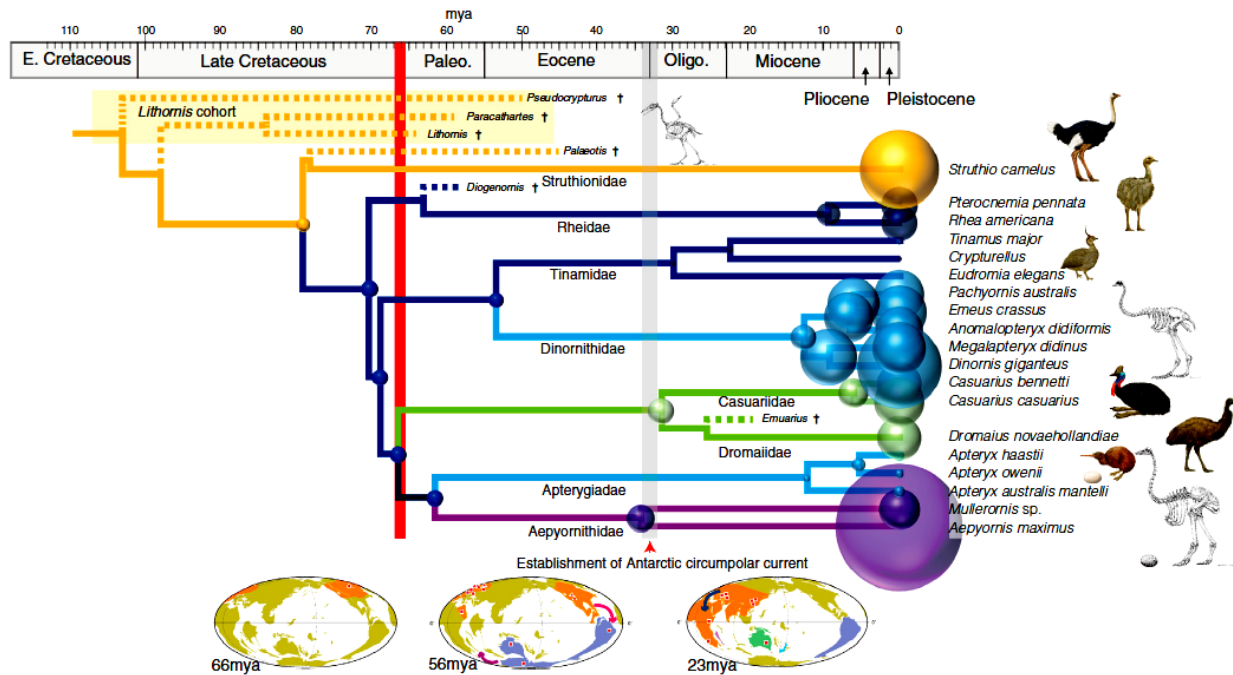
Сучасні гоацини живуть в затоплених прирічкових заростях, по берегах річок. Майже не літають, більшу частину часу перебувають на деревах і рідко спускаються на землю. У пташенят на першому і другому пальцях крила розвиваються кігті, які допомагають їм лазити по гілках; у дорослих гоацинів кігті зникають (<https://ru.wikipedia.org/wiki>).

Поява в Крейді і диверсифікація на кордоні Крейда-Палеоген нелітаючих птахів групи Палеогнати. Палеогнати (*Palaeognathae*) – це один з двох підкласів сучасних птахів (другий клас - Неогнати (*Neognathae*)). До птахів групи Палеогнат відносяться: страуси, ему, ківі, казуари і ін. Слід відзначити, що в лінії Палеогнат багаторазово з'являлися групи птахів, які не здатні до польоту. Yonezawa T. з колегами (2017), використовуючи фрагменти геному вимерлої групи слонових птахів, отримані з викопних зразків, реконструювали філогенетичне дерево для птахів групи Палеогнати.

Отримані Yonezawa T. з колегами (2017) дані свідчать про те, що група Палеогнат (*Palaeognathae*) відокремилася від групи Неогнат (*Neognathae*) приблизно 115,5 - 104,7 млн.р.т. і сталося це на території Лавразії (Північна півкуля), а не на території Гондвани, як вважалося раніше. Від інших Палеогнат раніше всіх відокремилися страусові, приблизно 79,6 млн.р.т. на території Євразії, які потім, в ранньому Міоцені мігрували на територію Африки (після колізії Африки і Євразії). Після відділення страусових, Нотопалеогнати мігрували в Північну Америку і надалі - в Південну Америку через Панамську протоку в інтервалі 79,6 - 70,6 млн.р.т. Скам'янілості Палеогнат на території Південної Америки датуються Палеоценом (56 млн.р.т.). На території Антарктиди перші скам'янілості нелітаючих птахів групи Палеогнат датуються середнім Еоценом - раннім Олігоценом. В цілому, отримані дані свідчать про те, що час розходження між лініями Палеогнат, що мешкають на різних континентах, знаходиться в інтервалі 70,6 - 53,3 млн.р.т. (пізня Крейда - ранній Еоцен), тоді як дивергенція ліній в межах континентів почалася після пізнього Еоцену, 35 млн.р.т.

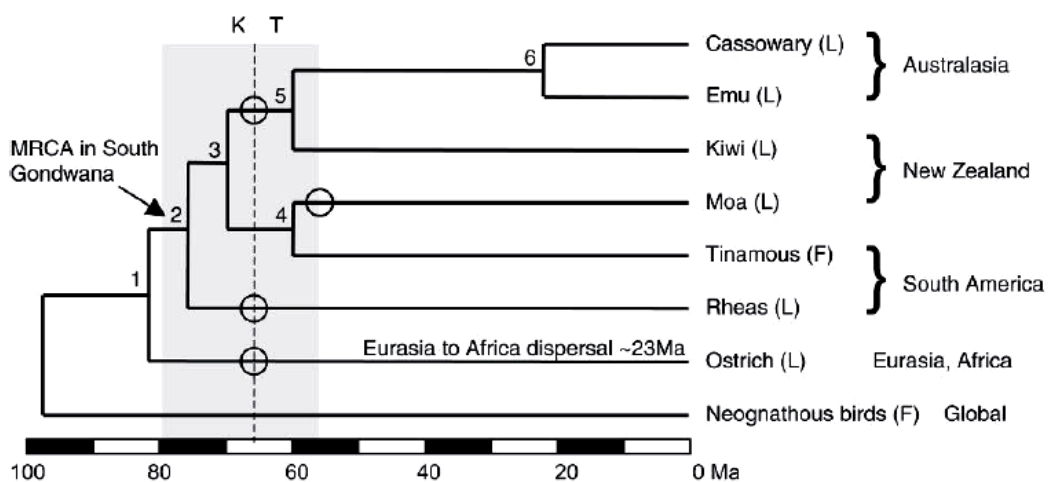
Таким чином, на відміну від існуючих раніше теорій – фосилії Палеогнат Північної півкулі виявилися базовими групами Палеогнат. На підставі отриманого філогенетичного дерева, авторами роботи був запропонований новий еволюційний сценарій, який суперечить традиційній точці зору на еволюцію Палеогнат. Відповідно до цієї концепції - стародавні Палеогнати були літаючою групою малорозмірних птахів (4,3-5,5 кг), яка з'явилася в пізній Крейді в Північній півкулі. Потім вони мігрували в Південну півкулю і диверсифікували вибухово на кордоні Крейда-Палеоген. Згодом представники даної групи поширилися на територію Нової Зеландії і Мадагаскару шляхом дальньодістатної дисперсії. При цьому

втрата здатності до польоту і придбання гігантизму даною групою птахів відбулися пізніше, не залежно, в різних лініях Палеогнат і на різних континентах (за Yonezawa et al., 2017).



Філогенетичне дерево птахів групи Палеогнат, побудоване на підставі аналізу геномів, з урахуванням розміру тіла птахів (розмір кола біля відповідного вузла кладограми пропорційний масі тіла птахів даної групи). Філогенетичне положення викопних птахів зазначено пунктирними лініями. Колір гілок відповідає географічному розподілу місць проживання птахів даної групи. Трикутником вказана літаюча група птахів в кладі Палеогнати; квадратом вказані нелітаючі птахи. На палеокартах нанесено гіпотетичне поширення предкової групи і місця знахідок фосилій птахів групи Палеогнат. Товста червона вертикальна лінія вказує кордон між Крейдою-Палеогеном (за Yonezawa et al., 2017).

Нелітаючі птахи втратили здатність до польоту незалежно в різних лініях приблизно на кордоні Крейда-Палеоген. Аналіз мітохондріальних геномів, проведений Phillips M.J. з колегами (2010), показав, що літаючі птахи втратили здатність до польоту незалежно в різних лініях приблизно на кордоні Крейда-Палеоген (за Phillips et al., 2010).

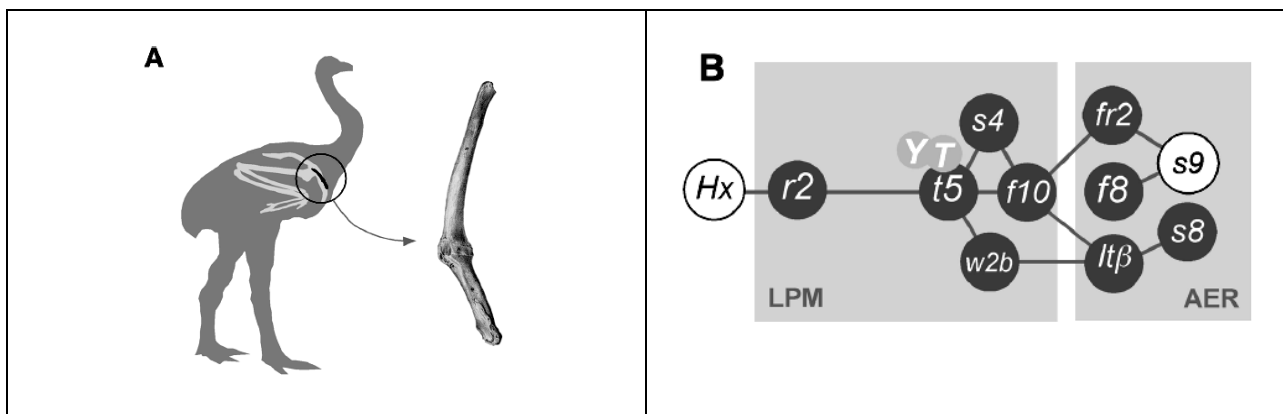


Еволюція птахів групи Палеогнати. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - різні лінії птахів групи Палеогнат із зазначенням території їх проживання; на кладограмі колами позначена втрата здатності до польоту; вертикальна пунктирна лінія вказує кордон Крейда-Палеоген; затінена область на кладограмі обмежує часові рамки фрагментації Південної Гондвани; цифри у вузлів кладограми позначають час розходження основних ліній птахів групи Палеогнати (млн.р.т.): 1 - 83,4 млн.р.т., 2 - 76,4 млн.р.т., 3 - 70,6 млн.р.т., 4 - 60,0 млн.р.т., 5 - 59,9 млн.р.т., 6 - 20,7 млн.р.т. Слонові птахи, які жили на території Мадагаскару, - не включені до цієї схеми через невизначеність їх

філогенетичного положення. Букви F і L біля найменування таксонів птахів позначають наявність (flighted) або відсутність (flightless) здатності до польоту, відповідно (за Phillips et al., 2010).

Незалежна втрата здатності до польоту привела до конвергентних змін морфології у нелітаючих птахів. Аналіз морфологічних ознак птахів групи Палеогнати (моа, тінаму, ему, страуса), переосмислених з урахуванням будови 27 ядерних генів, проведений Baker A.J. з колегами (2014), дозволив авторам дослідження прийти до висновку, що багато рис подібності у нелітаючих птахів з'явилися конвергентно в результаті адаптації цих птахів до бігаючого способу життя. Таким чином, незалежна втрата здатності до польоту привела до незалежної появи конвергентної подібності у різних груп нелітаючих птахів клади Палеогнати (за Baker et al., 2014).

Молекулярні механізми втрати передніх кінцівок у нелітаючих птахів групи моа - поки не встановлені. Нелітаючі птахи моа (*Dinornithiformes*), що жили на території Нової Зеландії, втратили свої крила приблизно 40 млн.р.т. При цьому у даної групи птахів майже не збереглося навіть рудиментарних слідів передніх кінцівок. Одним з найважливіших генів, що відповідають за індукцію формування передніх кінцівок - є ген *tbx5*. Зокрема, у мишей і риб, нокаутних по гену *tbx5*, передні кінцівки зовсім не формуються. Однак, проведені Huynen L. з колегами (2014) дослідження зразків ДНК з тканин вимерлих птахів моа, показали, що генетична причина не формування крил у нелітаючих птахів моа - не дисфункція гена *tbx5* (зразки кісткової тканини вимерлих птахів моа - дослідниками були отримані в музеї) (за Huynen et al., 2014).



A - Скелет крила нелітаючих птахів моа складався з однієї маленької кістки розміром з палець - скапулокоракоеїда (scapulocoracoid), який сформувався в результаті злиття залишків коракоеїда і скапули. На схемі, для можливості порівняння, повністю сформований кістяк крила птаха вказано світло-сірим кольором на тлі силуету птаха моа. При цьому скапулокоракоеїд виділений колом і показаний чорним кольором. B - Генна мережа, функціонування якої є істотною для ініціації формування передніх кінцівок. Експресія гена Нох (HX) ініціює експресію гена ретінальдегід дегідрогенази 2 (r2) і потім гена *tbx5* (t5) в латеральній мезодермальній платівці (LPM). *Tbx5* в комбінації з генами YAP і TAZ (Y, T), взаємодіє з геном *Sall4* (s4), що призводить до активування гена *fgf10* (f10) і потім гена *fgf8* (f8) в апікальному ектодермальному гребені передньої кінцівки (AER). Додатковий активатор ініціації передніх кінцівок - ген *Wnt2b* (W2b), мабуть, діє вище або в поєднанні з геном *tbx5* через активатори транскрипції LEF/TCF і бета-катенин (за Huynen et al., 2014).

Можливі причини масової появи нелітаючих птахів на кордоні Крейда-Палеоген.

На кордоні Крейда-Палеоген незалежно в різних лініях з'явилася велика кількість нелітаючих птахів. Можливою причиною цього феномена є вимирання хижаків, які полювали на дані групи птахів, + звільнення екологічних ніш від конкурентів за харчові ресурси, викликане масовим вимиранням біоти на кордоні Крейда-Палеоген. Відомо, що політ є енерговитратним процесом, тому, в умовах, що дозволяють організмам комфортно існувати на землі, а не тільки в повітрі, з'являються групи, які відмовляються від польоту.

*NB! Цікаво відзначити, що перші нелітаючі птахи зайняли екологічні ніші великих рослиноїдних або всеїдних тварин, і, відповідно, досить швидко набули значних розмірів. Ті ж нелітаючі птахи, які пізніше прибули на вже зайняту територію, - зберегли дрібні розміри, оскільки екологічні ніші великорозмірних тварин вже були зайняті ссавцями і нелітаючими птахами першої хвилі заселення територій після масового вимирання біоти (за https://en.wikipedia.org/wiki/Flightless_bird).

В Олігоцені в Новій Зеландії з'явилися нелітаючі птахи групи ківі (*Apteryx*). Всі види ківі мають сильні чотирипалі ноги і довгий вузький дзьоб з ніздрями на самому кінчику. Крила не розвинені, хвіст відсутній. Пір'я ківі більше нагадують густу шерсть. Зовнішнім виглядом і звичками ківі настільки відрізняються від інших птахів, що зоолог Вільям Кальдер називав їх «почесними ссавцями».



Південний ківі (*Apteryx australis*) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

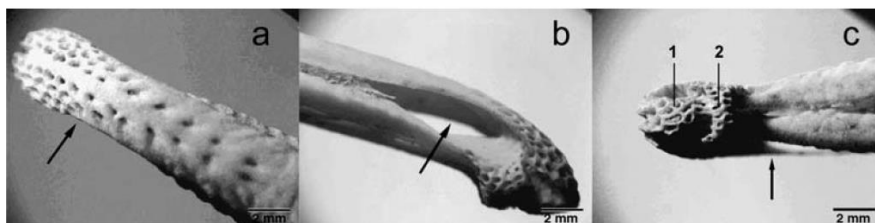
Тривалий час вважалося, що найближчим родичем ківі є інший новозеландський вид нелітаючих птахів - вимерлий моа. Проте недавні дослідження, виконані на початку 2000-х років на основі порівняння повних послідовностей мітохондріальної ДНК ківі і їх нелітаючих родичів, дозволили з'ясувати, що ці птахи генетично ближчі до ему і казуарів, ніж до страусів, нанду і моа.

Вважають, що предки сучасних ківі потрапили в Нову Зеландію з Австралазії пізніше, ніж моа, - близько 30 млн.р.т. За молекулярним даними, це могло статися ще раніше - близько 62 млн.р.т., але вже після відділення Нової Зеландії від Гондвани (не пізніше 75 млн.р.т.) і дивергенції еволюційної гілки моа (близько 78 млн.р.т.), що може свідчити про первинне заселення моа в Новій Зеландії і вторинне - для ківі (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). В Олігоцені, після прибуття в Нову Зеландію, птахи ківі перейшли до нічного способу життя - це було встановлено Le Duc D. з колегами (2015) за часом відключення в їх зоровій системі опсинів, які беруть участь в сприйнятті кольорів, і за одночасною посиленою диверсифікацією нюхових рецепторів (за Le Duc et al., 2015).

*Австралазія - регіон, що включає в себе Австралію, Нову Гвінею, Нову Зеландію і прилеглі до них острови Тихого океану.

Конвергентна поява вібро-тактильного механізму виявлення жертви у ківі і бекасових птахів. Тривалий час вважалося, що ківі виявляють свою жертву в ґрунті за допомогою нюху. Унікальне розташування ніздрів на кінчику дзьоба і збільшені розміри нюхових центрів в мозку підтверджували це припущення. Однак дослідження, спрямовані на виявлення важливості нюху при виявленні здобичі у *Apteryx*, дали неоднозначні результати. Інша родина зондуючих птахів - Бекасові (*Scolopacidae*) - виявляють свою здобич в прибережному мулі або в гальці, використовуючи спеціалізовані вібраційні і чутливі до тиску механорецептори, вбудовані в ямки на кінчику дзьоба. Cunningham S. з колегами (2007) було виявлено, що характер годівлі у ківі (*Apteryx mantelli*) дуже схожий на такий у бекасових птахів, що дозволило припустити використання ківі аналогічного механізму виявлення жертви.

Автори роботи провели дослідження дзьобів у всіх п'яти видів ківі і встановили, що ківі мають механорецептори, розташовані в ямках аналогічно Бекасовим птахам, і, таким чином, можуть встановлювати місце знаходження жертви за допомогою аналогічних вібротактильних рецепторів. Cunningham S. з колегами (2007) припустили, що цей сенсорний орган може функціонувати у ківі в поєднанні з нюхом чи навіть домінувати над ним в процесі виявлення здобичі. Ківі і Бекасові є членами двох різних підкласів птахів - Палеогнат і Неогнат, відповідно. Таким чином, поява подібної анатомічної будови кінчика дзьоба у цих двох неблизькоспоріднених родин птахів є прикладом конвергентної еволюції (за Cunningham et al., 2007).



Кінчик дзьоба дорослої самки ківі (*Apteryx mantelli*). Передмаксила: (a) вид зверху, (b) вид збоку і (c) вид знизу. Де: (1) - тактильний диск і (2) - передоральна область, елементи, що є складовими сенсорної подушки на кінці дзьоба. Стрілки вказують положення ніздрів. 1 бар = 2 мм (за Cunningham et al., 2007).

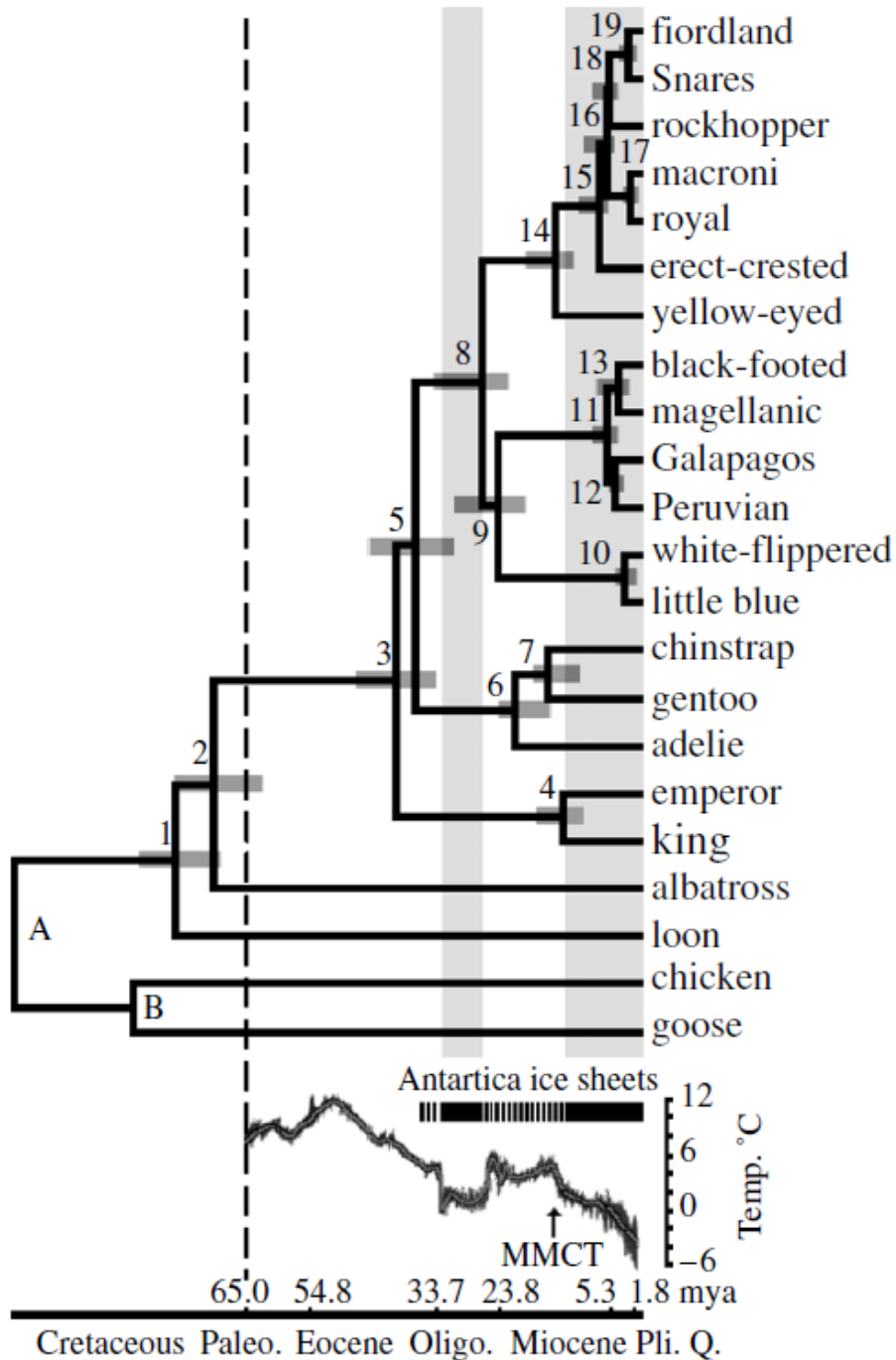


У Палеогені з'явилися гігантські нелітаючі птахи. Парафізорніс (*Paraphysornis*) - представник гігантських вимерлих нелітаючих птахів ("terror birds"). Південна Америка. Пізній Олігоцен - ранній Міоцен (за <http://coollib.com/i/73/248973/phorusrhacidae2.jpg>).

Поява стовбурової (базової) групи нелітаючих птахів родини пінгвінові (*Spheniscidae*) (підклас Неогнати, *Neognathae*). Пінгвіни - це родина нелітаючих птахів підкласу Неогнати, у яких крила перетворені в покриті лускоподібним пір'ям ласти, а перетинчасті лапи і короткий хвіст - служать кермом. Пінгвіни пірнають на глибину від 20 до 200 м. Базові пінгвінові з'явилися на кордоні Крейда-Палеоген. А найдавніші відомі на сьогоднішній день скам'янілості пінгвінів - *Waimanu manneringi* - відносяться до Палеоцену, приблизно 62 млн.р.т. (тобто, це була група, яка вже втратила здатність до польоту і перейшла до глибокого пірнання). Аналіз генома 48 видів птахів, проведений в 2014 р., показав, що сестринською групою для пінгвінів є ряд Буревісничкоподібні (*Procellariiformes*), представлений геномом виду *Fulmarus glacialis*, з яким пінгвіни розійшлися близько 60 млн.р.т. Однак, згідно з іншими даними, відділення пінгвінових від інших ліній птахів відбулося не пізніше 71-68 млн.р.т. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Поява сучасних груп пінгвінів. Пізній Еоцен. Де з'явилися пінгвіни? Чому такі мобільні птахи живуть тільки в Південній півкулі? Baker A.J. з колегами (2006) побудували філогенетичне дерево сучасних пінгвінів на підставі аналізу мітохондріальної та ядерної ДНК. Отримані результати показали, що сучасні пінгвіни мають Антарктичне походження і що більш пізні, похідні таксони живуть в більш низьких широтах. Молекулярне датування

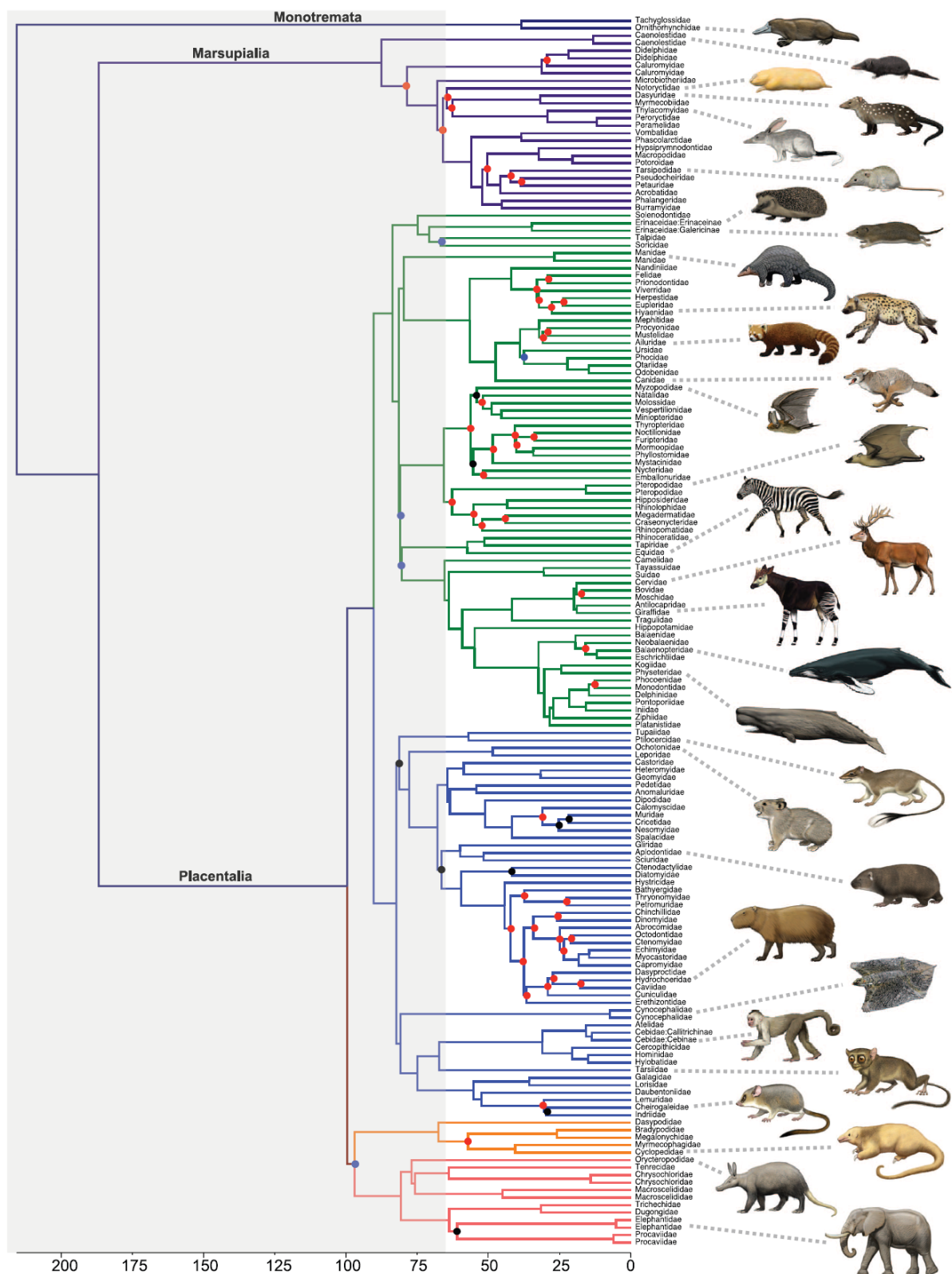
показало, що пінгвіни з'явилися приблизно 71 млн.р.т. в Гондвані, коли вона перебувала на півдні і була значно холоднішою. Сучасні групи пінгвінів з'явилися в Еоцені, що збіглось в часі з вимиранням більш крупних груп пінгвінів (за фосиліями) в результаті глобального похолодання кліматичних умов. Автори роботи припустили, що коли Антарктида покрилась кригою - сучасні пінгвіни, використовуючи ціркумпольярну течію розселились на океанічні острови поблизу Антарктиди і, пізніше, на південні континенти. Таким чином, глобальне похолодання справило сильний вплив на еволюцію пінгвінів. Пінгвіни досягли більш холодних тропічних вод Галапагоських островів приблизно 4 млн.р.т. і не перетнули екваторіальний термальний бар'єр (за Baker et al., 2006).



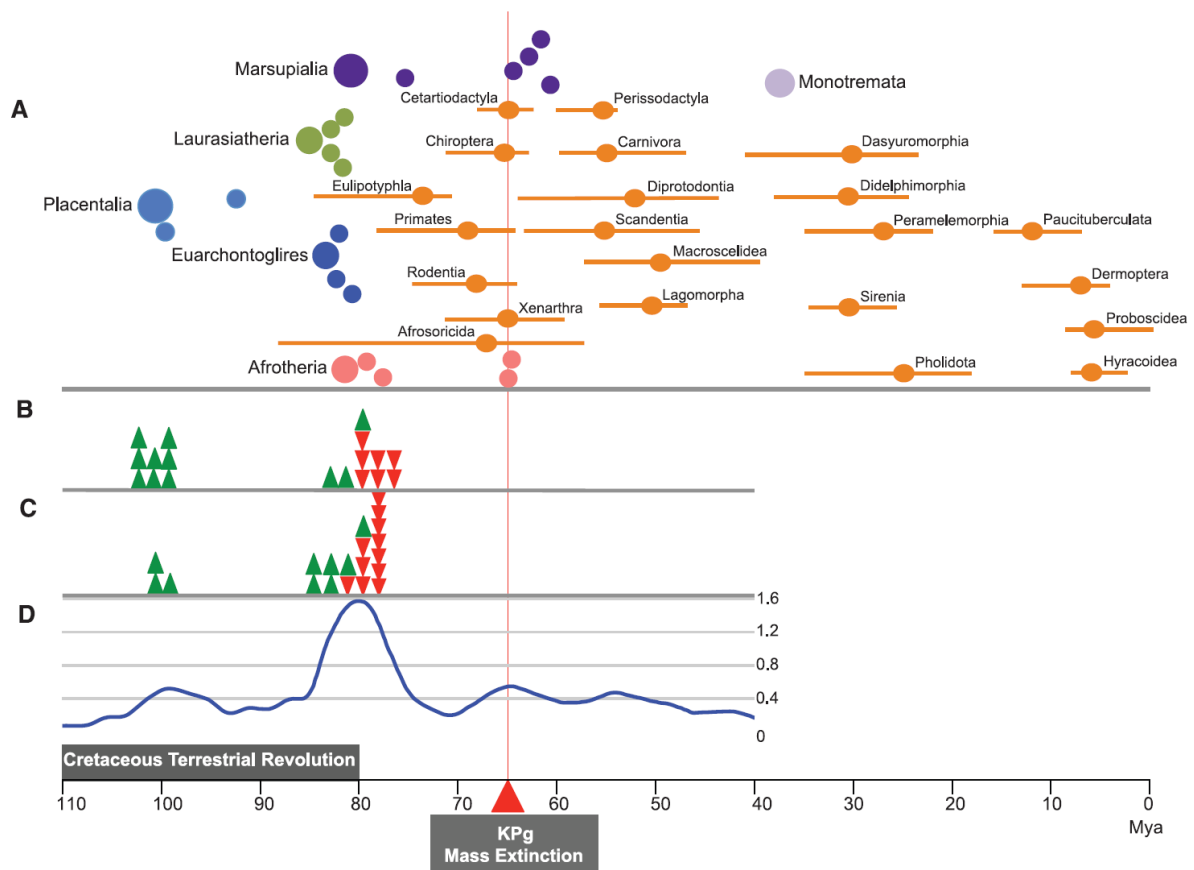
Хронограма диверсифікації пінгвінів. Вертикальна пунктирна лінія відокремлює кордон між Крейдюю і Палеогеном. Періоди, коли Антарктида була покрита льодовиками, вказані чорними безперервними смугами на термограмі і спроектовані сірими стовпчиками на хронограмі. Температура океану вказана на підставі результатів аналізу ізотопів кисню в глибоководних відкладеннях. По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. (за Baker et al., 2006).

Ссавці

Звільнення екопростору для ссавців. Межа Крейда-Палеоген. Meredith R.W. з колегами (2011) на підставі результатів молекулярного аналізу побудували філогенетичне дерево ссавців і встановили важливу роль в диверсифікації ссавців Крейдяної наземної революції і термінального Крейдяного масового вимирання, яке відкрило екопростір для цієї групи тварин (за Meredith et al., 2011).

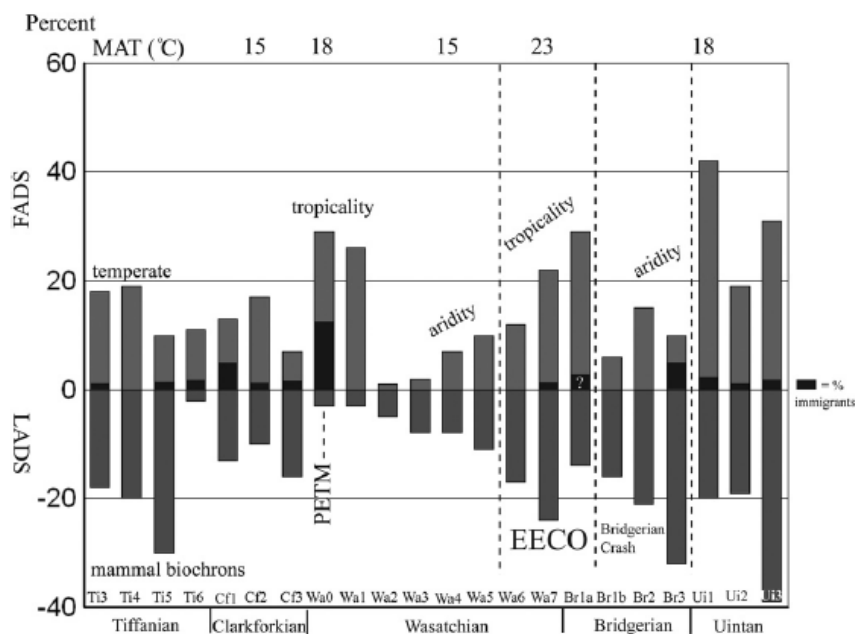


Філогенетичне дерево ссавців. Де: по осі ОХ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ – таксони ссавців (за Meredith et al., 2011).



Часова шкала основних подій диверсифікації ссавців за останні 110 млн. років. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - А - кладогенетичні події появи різних груп ссавців; С - швидкість появи і вимирання груп; Д - швидкість диверсифікації ссавців; Cretaceous Terrestrial Revolution - Крейдяна наземна революція; К/Рg Mass Extinction - Крейдяно-Палеогенове масове вимирання біоти (за Meredith et al., 2011).

Динаміка та еволюція ссавців в Еоцені. В Еоцені у відповідь на різкі кліматичні зміни - змінювались і групи ссавців. Woodburne M.O. з колегами (2009) досліджували динаміку та еволюцію груп ссавців в Еоцені на території Північної Америки.



Зміна структури родів ссавців Північної Америки в пізньому Палеоцені - ранньому Еоцені. Де: по осі ОХ - біохрони, що відповідають певним геологічним епохам; по осі ОУ - кількість вимерлих родів ссавців (LADs), кількість родів ссавців, що з'явилися (FADs) і кількість родів ссавців, які мігрували (чорні зони гістограм), % від загальної кількості родів, зареєстрованих в даному біохроні. РЕТМ - Палеоцен-Еоценовий Термальний Максимум; ЕЕСО - Еоценовий Кліматичний Оптимум (за Woodburne et al., 2009).

Проведені дослідження показали максимальну кількість родів-іммігрантів (12,5%) і максимальну кількість появи нових родів ссавців (29,2%) під час ПЕТМ. Максимальний рівень вимирання ссавців (22,5% родів) був виявлений під час Бріджеріанської фауністичної катастрофи, спровокованої погіршенням кліматичних умов в інтервалі 50 - 47 млн.р.т. (за Woodburne et al., 2009).

Асинхронність зміни фаун ссавців в Північній Америці і Європі в Еоцені-Олігоцені. В Еоцені в інтервалі 50 - 37 млн.р.т. в ході тектонічних і вулканічних процесів продовжилося підняття західних територій Північної Америки. Це призвело до зміни клімату на більш сухий і холодний в центральній частині континенту і сприяло появі у тварин адаптацій до нових умов життя. В ході цього процесу протягом пізнього Еоцену одні фауни змінилися на інші фауни, більш стійкі до посух і низьких температур. Це призвело до того, що на кордоні Еоцену - Олігоцену, коли різко похолодало по всій земній кулі, - в Північній Америці зміна фаун не відбулася, оскільки місцеві тварини вже були преадаптовані до аналогічних умов (на відміну від Європи, де на кордоні Еоцену - Олігоцену відбулася т.зв. Подія Гранд Купюр - зміна фаун ссавців) (за Eronen et al., 2015).

Eronen J.T. з колегами (2015) були виявлені три фази підйому західних територій Північної Америки, пов'язані з магматичними і тектонічними подіями в літосфері даного континенту. Перші етапи підйому почалися до епохи 50 млн.р.т. на території Британської Колумбії і штату Монтана. Потім процес поширився в південному напрямку.



Західна частина сучасної Північної Америки. На карті цифрами показана послідовність підйому територій в Еоцені в напрямку з півночі на південь континенту (за Eronen et al., 2015).



Скелясті гори (Rocky Mountains) на заході Північно-Американського континенту почали підніматися в ході Ларамійського орогенезу, приблизно 80 млн.р.т. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

В результаті підняття територій почалося висушування клімату внутрішніх частин Північно-Американського континенту. Ці кліматичні події призвели до т.зв. Бріджеріанської катастрофи (Bridgerian Crash) – втрати різноманітності фауни ссавців Північної Америки (50 - 47 млн.р.т.). Поступово вологий тропічний і субтропічний клімат раннього-середнього Еоцену змінився в кінці середнього Еоцену більш посушливими кліматичними умовами. Посилення сезонної посушливості клімату вплинуло на характер рослинності у внутрішніх областях Північно-Американського континенту. Наприкінці середнього Еоцену тропічна рослинність була заміщена флорами більш помірних кліматичних регіонів, зокрема, змішаними хвойними і листяними лісами. Для переживання такої грубої волокнистої рослинності - тваринам необхідний особливий тип зубів. Тому, зміна флор призвела в пізньому Еоцені до майже повної втрати спільнот приматів і архаїчних форм копитних ссавців, а також - до драматичного зниження кількості таксонів рослиноїдних тварин з зубами т.зв. бунодонтного типу (характерного для всеїдних тварин). Це зниження свідчить про втрату не тільки фаун архаїчних копитних групи кондиляртр, але - також і примітивних парнокопитних ссавців родини дихобунід. Одночасно з кінця середнього до пізнього Еоцену з'явилося багато нових груп ссавців, серед яких родини носорогових (непарнокопитні), родини свинообразних і селенодонтних парнокопитних (оредодони, антракотерії, протоцерати, верблюди і жуйні тварини). Відомо, що жуйні і верблюдові парнокопитні спеціалізуються на грубому волокнистому рослинному матеріалі, тому саме ці групи стали найважливішими таксонами рослиноїдних тварин, які диверсифікували в пізньому Еоцені.

На відміну від Північної Америки, в Європі температура і кількість опадів залишалися досить високими протягом усього Еоцену. У пізньому Еоцені клімат став сушішим, з вираженою сезонністю, проте при цьому континентальне охолодження і висушування були виражені не так сильно, як на території Північної Америки, можливо тому, що в цей час Європа була архіпелагом в тропічному морі Тетіс. Протягом Еоцену Центральна Азія також почала ставати більш посушливою внаслідок континенталізації.

В Європі відразу після кордону Еоцену - Олігоцену мала місце т.зв. Подія Гранд Купюр (the Grande Coupure Event), яка характеризувалася повсюдним вимиранням одних таксонів і появою інших таксонів тварин, пов'язаних з розселенням організмів. Ця подія супроводжувалася несподіваною заміною архаїчної ендемічної Європейської фауни на нову фауну, основним компонентом якої стали організми Азіатського походження. У фаунах Європи до події Гранд Купюр домінували архаїчні копитні і гризуни, тоді як пост-Гранд Купюр фауни включали предкові групи сучасних копитних, таких як носороги і більш сучасні види парнокопитних тварин (включаючи антракотерій, жуйних і свиней). Вважають, що причиною події Гранд Купюр в Європі стало зниження температури навколишнього середовища на кордоні Еоцену - Олігоцену і розселення тварин з території Азії, що спровокувало конкурентне витіснення місцевих Європейських фаун. *NB! Ці зміни в фаунах рослиноїдних тварин Європи під час т.зв. Події Гранд Купюр (the Grande Coupure Event) - багато в чому були аналогічні тим змінам, які відбулися в фаунах Північної Америки на 10 млн. років раніше.

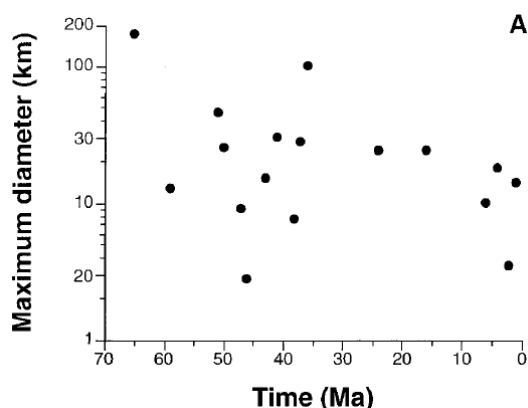
Слід підкреслити, що на кордоні Еоцену - Олігоцену під час радикальної зміни фаун ссавців в Європі - в Північній Америці зміни фаун були мінімальними (не дивлячись на попередню тривалу епоху низької різноманітності ссавців в пізньому Еоцені). Eronen J.T. з колегами (2015) пов'язують відсутність змін в фаунах ссавців Північної Америки на кордоні Еоцену - Олігоцену з підйомом гір в попередню епоху і з преадаптацією Північно-Американських ссавців до нових холодних і посушливих умов, які глобально поширилися в екосистемах Землі в Олігоцені (за Eronen et al., 2015).

*NB! В Еоцені Європа представляла собою архіпелаг, оточений тропічним морем Тетіс. З півночі на південь Євразії простягалася внутрішньо-континентальне море, т.зв. Західно-Сибірський меридіональний морський шлях (Boreal West-Siberian Sea-way), який відокремлював Європу від Азії. Цей водний шлях повністю закритися лише в ранньому Олігоцені внаслідок глобальної регресії моря і епейрогенетичного підняття території Євразії. Таким чином, цілком можливо, що відстрочена зміна фаун ссавців на території Європи, в порівнянні з Північною Америкою, пов'язана з більш пізнім

розвитком посух на континенті через більш пізнє зниження рівня моря і підняття території Європи + з початком міграції Азійських тварин на територію Європи через закриття Західно-Сибірського меридіонального морського шляху + з різким глобальним похолоданням на межі Єоцен - Олігоцен.

***NB! Типи корінних зубів ссавців.** Трьохбугорчасті - примітивні зуби з трьома конусоподібними горбиками майже однакової висоти. Бунодонтні зуби - зуби, що мають на жувальній поверхні невисокі округлі горбки. Лофодонтні зуби - зуби ссавців, на яких окремі горбки зливаються в гребені. Селенодонтні зуби - зуби ссавців, які мають на жувальній поверхні витягнуті горбки в формі півмісяця. У сучасних Сумчастих - зуби трьохбугорчасті. У Комахоїдних (всєїдні тварини) - зуби бунодонтні, бугорчасто-ріжучі. Ряд Креодонтів (стародавні хижакі) – мали корінні зуби горбкуваті і бугорчасто-ріжучі. Ряд Справжні хижакі - корінні зуби ріжучі. Ряд Кондилартри (поєднували ознаки хижаків і копитних) - корінні зуби бунодонтні, іноді лофодонтні. Ряд Парнокопитні - зуби селенодонтні. Ряд Непарнокопитні - стародавні непарнокопиті мали бунодонтні зуби, а більш сучасні таксони - мають лофодонтні зуби. Хоботні - корінні зуби пластинчасті. Ряд Примати - зуби бунодонтні (за http://www.geol.msu.ru/deps/paleont/uch-mater/Lectia_21_Mamm.pdf).

Еволюція ссавців і імпактні події. Alroy J. (2003) було проведене дослідження впливу Кайнозойських імпактних подій (падіння астероїдів) на еволюцію ссавців. Проведений автором роботи аналіз показав відсутність кореляції між імпактними ударами і п'ятьма ключовими подіями в еволюції ссавців в Кайнозойську еру. Отримані Alroy J. (2003) результати свідчать про те, що позаземні імпакти не є ключовими факторами, які запускають події вимирання і диверсифікації груп живих організмів (за Alroy, 2003).

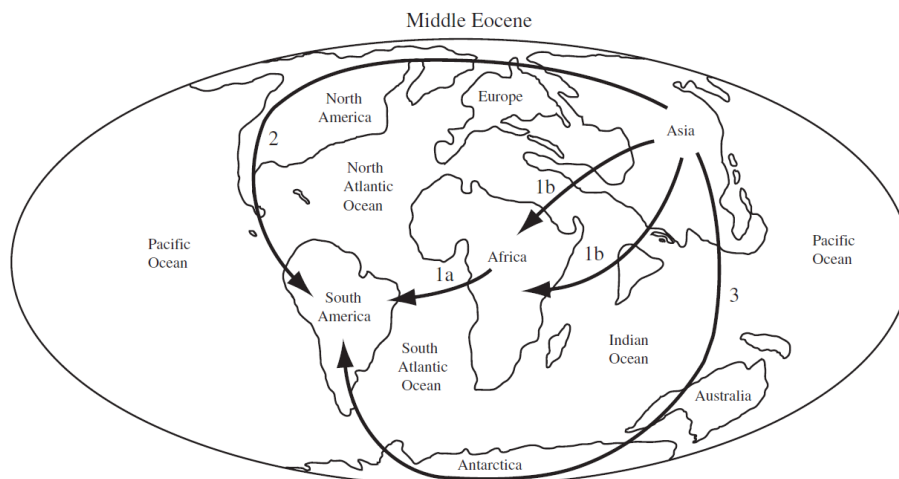


Розподіл астроблем різного діаметру по поверхні Землі в Кайнозойську еру. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - максимальний діаметр астроблеми, км (за Alroy, 2003).

Збільшення розмірів тіла ссавців в середньому Єоцені. Saarinen J.J. з колегами (2014) досліджували зміни в часі розподілу максимальних розмірів ссавців в межах індивідуальних груп (orders) - як глобально, так і на окремих континентах. Проведене авторами дослідження дозволило встановити, що розміри тіла ссавців досягали свого піку в середньому Єоцені, в Олігоцені і в Пліо-Плейстоцені. Єоценовий пік мав місце тоді, коли глобальні температури і різноманітність наземних ссавців були високими і пояснюється зайняттям екологічних ніш, а не абіотичними факторами. Олігоценовий пік - не є статистично значущим. Пік в Пліо-Плейстоцені мав місце при низьких глобальних температурах і при низькій різноманітності наземних ссавців. Причина цього піку - взаємодія еко-еволюційних процесів і абіотичних умов (за Saarinen et al., 2014).

Розселення плацентарних ссавців. Середній Єоцен. Springer M.S. з колегами (2011) порівняли результати десяти різних методів реконструкції древніх ареалів плацентарних ссавців. В ході проведеного дослідження було встановлено, що Африка і Південна Америка є давніми ареалами проживання *Afrotheria* і *Xenarthra*, відповідно. Євразія - є давнім ареалом проживання для *Boreoeutheria*, *Euarchontoglires* і *Laurasiatheria*. Молекулярна дата поділу ліній *Afrotheria* і *Xenarthra* становить приблизно 100 млн.р.т., що збігається з тектонікою

плит, які розділили Африку і Південну Америку. Дослідники також показали, що важливу роль в історії плацентарних ссавців відіграє вікаріанство (за Springer et al., 2011).



Гіпотези розселення предків платиринів (platyrrhines, мавп Нового Світу) і кавіоморфних гризунів (caviomorpha) з Африки-Азії до Південної Америки в середньому Еоцені. Гіпотеза 1 - трансокеанічне розселення; гіпотеза 2 - Північно-Американське розселення; гіпотеза 3 - Австрало-Антарктичне розселення (за Springer et al., 2011).

Класифікація плацентарних ссавців. Відповідно до результатів більшості молекулярних досліджень, усі плацентарні ссавці сьогодні діляться на чотири великі групи (які зазвичай мають статус надряду): *Afrotheria* (Афротерії); *Xenarthra* (Неповнозубі); *Euarchontoglires* (Еуархонтогліри або Суперпримати); *Laurasiatheria* (Лавразіатерії). При цьому надряди Суперприматів і Лавразіатеріїв об'єднують в магноряд Бореоутеріїв (*Boreoeutheria*). Згідно з аналізом транспозонів, групи плацентарних ссавців *Boreoeutheria* (Бореоутеріїв), *Afrotheria* (Афротеріїв) і *Xenarthra* (Неповнозубі) утворюють «м'яку» політомію; отже, ці клади розділилися практично одночасно (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Неповнозубі (*Xenarthra*). До ряду Неповнозубих входять наступні родини плацентарних ссавців: лінивці і мурахоїди. Їх найближчі родичі - ряд Броненосці. Згідно з більш ранньою класифікацією, до надряду неповнозубих входили і лінивці, і комахоїди, і броненосці. Група з'явилася в Палеоцені, приблизно 59 млн.р.т. на території Південної Америки під час її ізоляції від інших континентів і, приблизно 9 млн.р.т., група почала своє розселення в Центральну і в Північну Америку (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Xenarthra>).

Афротерії (*Afrotheria*) - надряд плацентарних ссавців, ранні представники якого сформувалися в Палеоцені в Афро-Аравії (Африка з Аравійським півостровом) в період втрати нею зв'язку з іншими частинами Гондвани.

До складу надряду Афротерієв входять шість рядів, які включають нині існуючі види: слонові землерийки (*Macroscelidea*), тенрекоподібні (*Afrosoricida*), трубкозуби (*Tubulidentata*), дамани (*Hyracoidea*), сирени (*Sirenia*) і хоботні (*Proboscidea*), а також вимерлі ряди - десмостилі (*Desmostylia*) і ембрітоподи (*Embrithopoda*). Афротерії були виділені в надряд в результаті досліджень молекулярних біологів в 1999 році (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Afrotheria>).

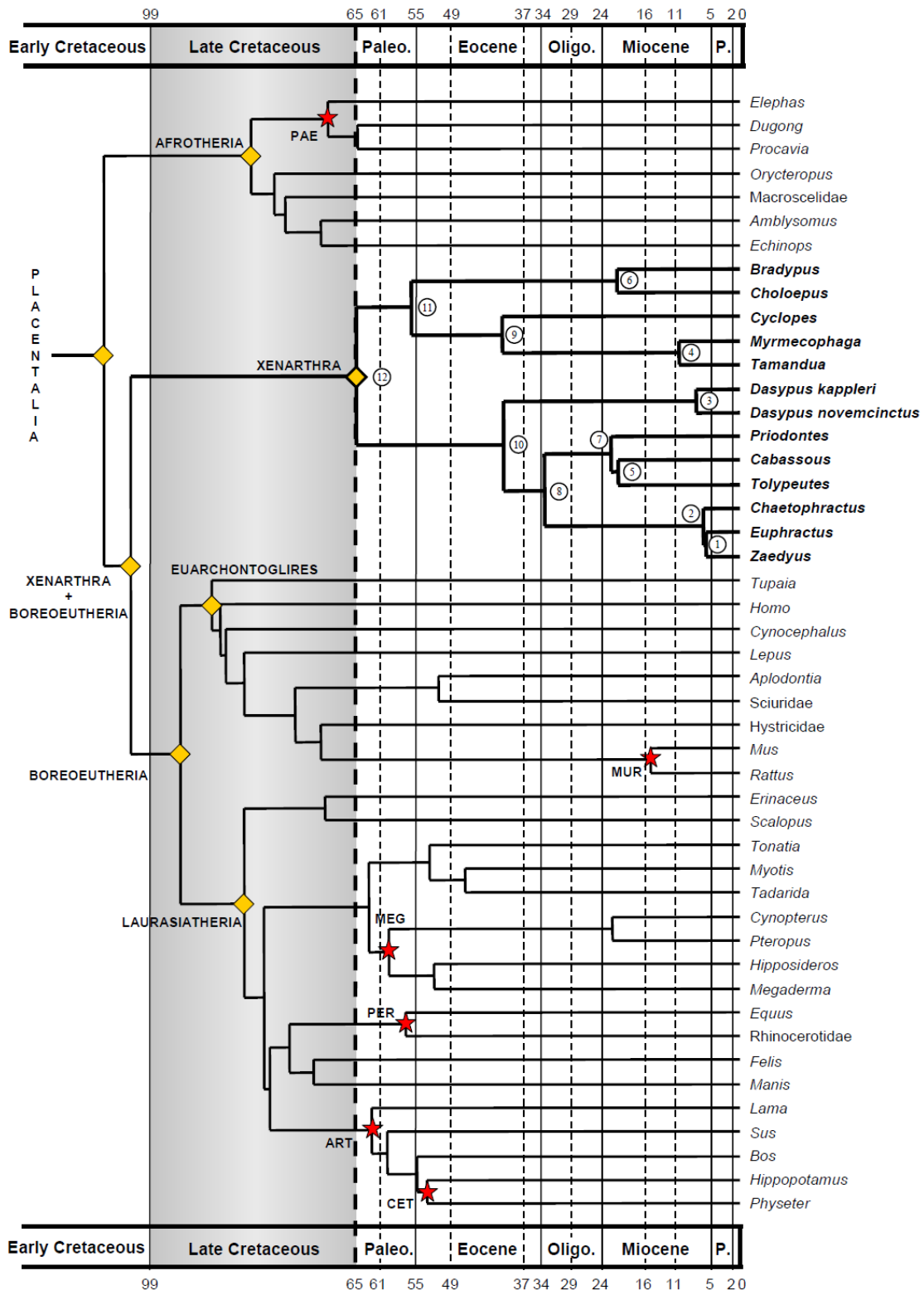
Бореоутерії (*Boreoeutheria*). До магноряду Бореоутеріїв за даними молекулярної філогенетики відносяться два надряди плацентарних ссавців: 1) надряд Еуархонтогліри або Суперпримати, що складається з п'яти рядів: зайцеподібні, гризуни, тупайєподібні, шерстокрили, примати; 2) надряд Лавразіатеріїв, що складається із рядів: комахоїдні, рукокрилі, непарнокопитні, парнокопитні*, китоподібні, панголіни, хижі (* - зірочкою відзначений парафілетичний таксон) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Неповнозубі (*Xenarthra*)

Поява нового надряду плацентарних ссавців - Неповнозубі (*Xenarthra*) - на межі Крейда-Палеоген. Неповнозубі ссавці (броненосці, мурахоїди і лінивці) - це один з чотирьох

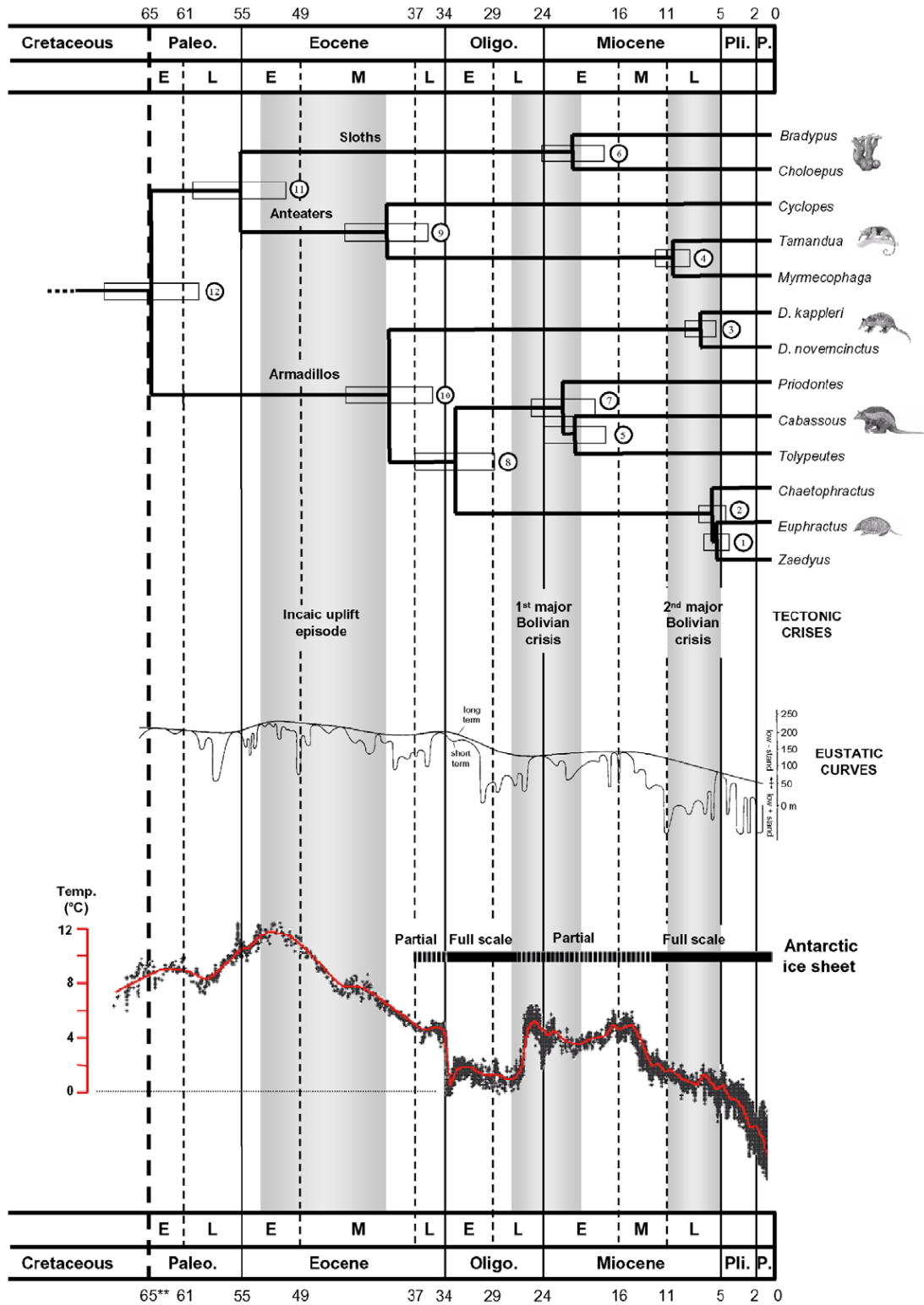
надрядів плацентарних ссавців. Delsuc F. з колегами (2016) на підставі аналізу фосилій і молекулярних даних показали, що Неповнозубі ссавці є монофілетичною групою, базові представники якої з'явилися на кордоні Крейда-Палеоген. При цьому спочатку відокремилася лінія броненосців (практично на кордоні Крейда-Палеоген), а трохи пізніше (в ранньому Еоцені) - розділилися лінії мурахоїдів і лінівців (за Delsuc et al., 2016).

*NB! У Неповнозубих або зовсім немає зубів, як у мурахоїдів, або їх будова спрощена: немає емалі і коріння, все зуби однакові - відсутній поділ на різці та ікла (крім двопалих лінівців, які мають іклоподібні зуби), і ці зуби ростуть постійно (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Xenarthra>).



Філогенетичне дерево плацентарних ссавців. Горизонтальна пунктирна лінія відокремлює Крейдяно-Палеогеновий кордон приблизно 65 млн.р.т. Сірим фоном виділено пізньо-Крейдяну епоху масової

диверсифікації плацентарних ссавців. Де: MUR - Muridae; MEG - Megachiroptera; PER - Perissodactyla; ART - Cetartiodactyla; CET - Cetacean; PAE - Paenungulata (за Delsuc et al., 2004).



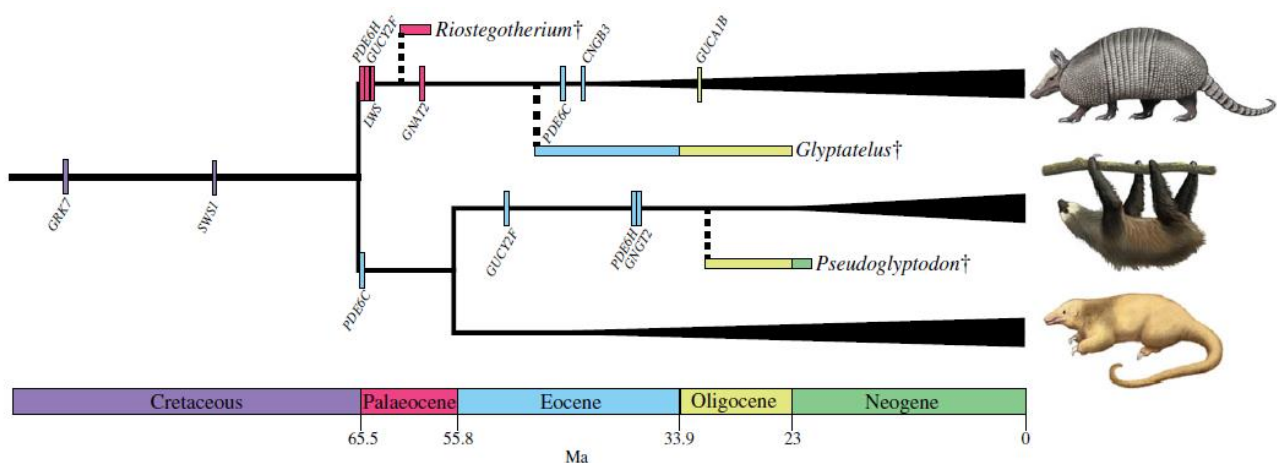
Молекулярне датування радіації групи Неповнозубих ссавців (*Xenarthra*) і основні зміни навколишнього середовища в Південній Америці в Четвертинному періоді. Кордон між Крейдою і Четвертинним періодом вказаний вертикальною пунктирною лінією (65 млн.р.т.). Основні Андські тектонічні кризи вказані сірими зафарбованими ділянками на графіку. Дані по температурі океану наведені на підставі результатів аналізу ізотопів кисню в глибоководних відкладеннях (за Delsuc et al., 2004).

Delsuc F. з колегами (2004) показали, що події диверсифікації сучасних *Xenarthrans* та інших плацентарних ссавців корелювали зі змінами умов навколишнього середовища (за Delsuc et al., 2004).

Поява гліптондів від базової групи броненосців. Гліптондони - дивовижні викопні тварини, які були покриті бронею, досягали величезних розмірів (до 3-х м у висоту, до 2400 кг) і які повністю вимерли в пізньому Плейстоцені. Delsuc F. з колегами (2016), використовуючи методи молекулярної біології, встановили, що гліптондони з'явилися не раніше 35 млн.р.т., що добре узгоджується з часом появи перших фосилій даної групи. Крім того, проведені дослідження показали, що гліптондони походять від базової групи броненосців (*Armadillo, Cingulata*) (за Delsuc et al., 2016).

Молекулярні дослідження, проведені Mitchell K.J. з колегами (2016), також підтвердили Еоценове походження гліптондів і їх прямі родинні зв'язки з сучасними броненосцями. Крім того, автори роботи показали, що остеологічні інновації та спеціалізація гліптондів в обгризанні рослинної їжі з'явилися досить швидко в інтервалі пізній Еоцен - ранній Міоцен, що за часом збіглося з глобальним зниженням температури і зміною вологих лісів на відкриті сухі простори рідколісся і трав'янистих біомів, які поширилися по території більшої частини Південної Америки. Ці зміни умов навколишнього середовища стали рушійною силою, яка запустила еволюцію гліптондів, кульмінацією якої стали гігантські форми даної групи в Плейстоцені (за Mitchell et al., 2016).

Монохромазія у Неповнозубих ссавців. Проведені дослідження виявили у надряду Неповнозубих ссавців палочкову монохромазію - це досить рідкісне для хребетних тварин порушення зору, при якому через відсутність колбочкових фоторецепторних клітин, внаслідок відключення роботи генів фоторецепторів колбочок, розвиваються відсутність колірного зору, низька гострота зору при слабкому освітленні і сліпота при яскравому освітленні. Emerling C.A. і Springer M.S. (2015) досліджували геноми сучасних і вимерлих представників надряду Неповнозубі ссавці і встановили, що базові представники Неповнозубих ссавців стали бачити в довго-хвильовому монохроматичному колбочковому діапазоні після місенс-мутації в гені *SWS1*, а базові сингулати (броненосці, гліптондони, пампатерії) і базові пілозани (лінивці, мурахоїди) незалежно придбали палочкову монохромазію на ранніх етапах їх еволюції в результаті інактивації генів *LWS* і *PDE6C*, відповідно.



Втрата генів фоторецепторів (вказані на схемі латинськими літерами) у різних ліній *Xenarthrans*. Базова група для броненосців, лінивців і мурахоїдів з'явилася на кордоні між Крейдой і Палеогеном, приблизно 65,5 млн.р.т. Поділ груп лінивців і мурахоїдів відбувся на кордоні Палеоцен-Еоцен. Невеликі вертикальні бари на гілках філогенетичного дерева вказують час інактивації генів фоторецепторів у різних груп *Xenarthrans*. Горизонтальні бари вказують появу найбільш древніх *Xenarthrans* (*Riostegotherium*), гліптондів (*Glyptatelus*) і псевдогліптондів (*Pseudoglyptodon*). Колір горизонтальних і вертикальних барних ліній відповідає кольору геологічної епохи на схемі.

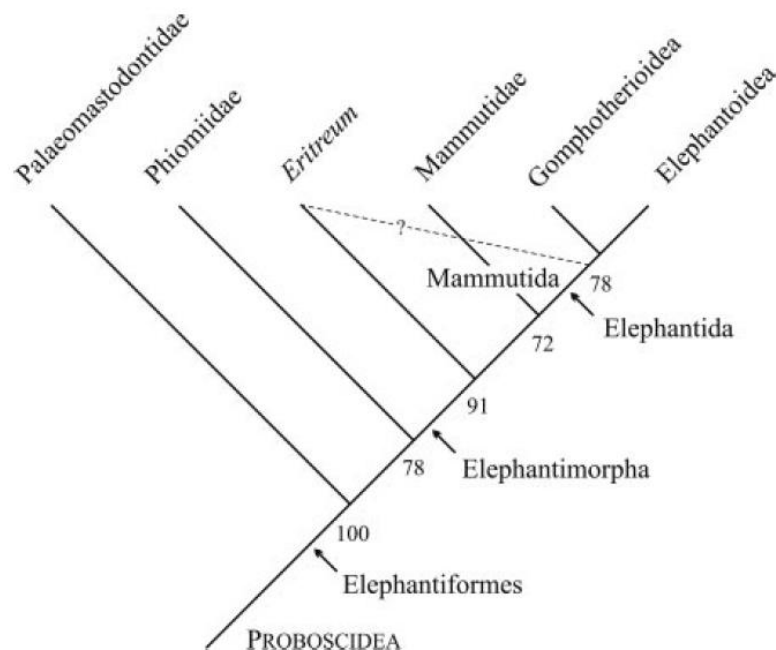
Ген GUC1B був інактивованим тільки у *Dasyurus novemcinctus*, але не у інших броненосців (цитовано за Emerling & Springer, 2015).

Автори дослідження припустили, що палочкова монохромазія у броненосців і пілозанів (лінивців, мураходів) з'явилася як адаптація до підземного способу життя на ранніх етапах історії Неповнозубих ссавців. В цілому, виявлена монохромазія має велике значення для розуміння поведінкової екології та еволюції Неповнозубих ссавців (за Emerling & Springer, 2015).

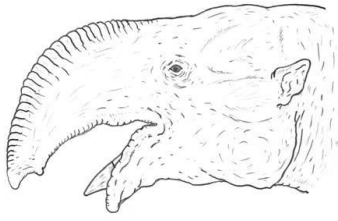
Афротерії (хоботні, сиренові, десмостилі, ембрітоподи, хіракси та ін.)

Поява хоботних ссавців. У середині Еоцену, приблизно 37 - 35 млн.р.т., предки хоботних - ерітеріуми - дали початок мерітеріумам. Це були напівводні тварини розміром із свиню, у яких вже з'явився хобот. Вважають, що цей хобот забезпечував дихання тварин під водою. Приблизно 35 - 27 млн.р.т. з'явилися перші палеомастодонти - нащадки мерітеріумів. Палеомастодонти (*Palaeomastodontidae*) - ранні представники мастодонтів в еволюції хоботних. Мешкали в Африці наприкінці Еоцену - в Олігоцені. У палеомастодонтів вже був хобот з зрощених один з одним носа і верхньої губи. У верхній і подовженій нижній щелепах ікла розвинулись в бивні. Бивні нижньої щелепи були більш плоскими і служили, мабуть, для більш легкого вилучення рослин із землі. Вважають, що палеомастодонти, як і мерітеріуми, вели ще напівводний спосіб життя (на відміну від їхніх нащадків - справжніх мастодонтів).

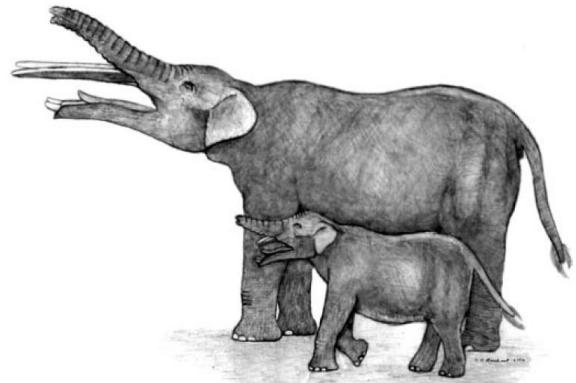
Східна Африка – центр появи хоботних ссавців *Elephantimorpha* в пізньому Олігоцені до обміна фаунами між Євразією і Африкою. Shoshani J. з колегами (2006) повідомили про фосилії пізньо-Олігоценового виду з групи *Eritrea*, що датуються 26,8-1,5 млн.р.т. (Ефіопія). Ця знахідка - відсутня ланка між ранніми *Elephantiformes* і *Elephantimorpha*. Група *Elephantimorpha* складається з *Mammutida* (мастодонти) і *Elephantida*. А *Elephantida*, в свою чергу, включає гомфотерієв (gomphotheres), стегодонів (stegodons) і слонів (elephants). Разом з новим відкритим видом - таксон *Eritrean* стає основним східно-Африканським етапом ранньої еволюції *Elephantimorpha* до обміну фаунами між Євразією і Африкою (за Shoshani et al., 2006).



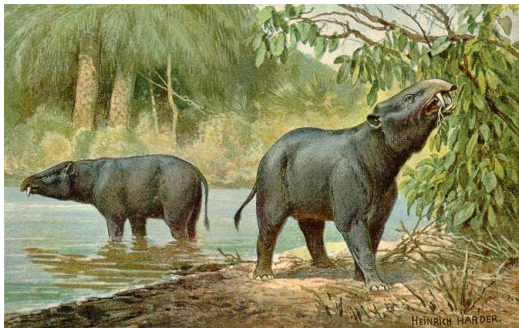
Кладаграма пробосцидєвих (хоботних). Вид *Eritreum melakeghebrekristosi* - це найбільш ранній представник *Elephantimorpha* (за Shoshani et al., 2006).



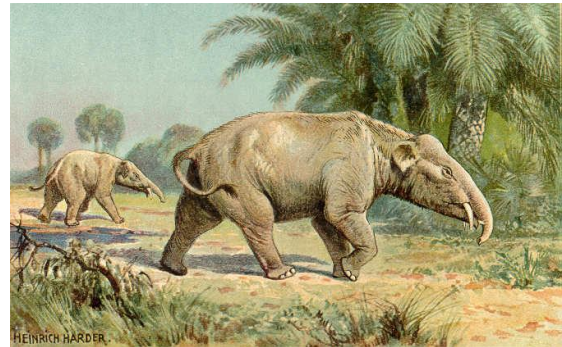
Перші примітивні хоботні дейнотерії - хільгатерії (*Chilgatherium harrisi*) з'явилися наприкінці Олігоцену в Африці і були невеликого розміру. Предкові форми мастодонтів (за http://age-of-mammals.ucoz.ru/_si/0/52144871.jpg).



Реконструкція зовнішнього вигляду *Gomphotherium angustidens* (2 м заввишки) та *Eritreum melakeghebrekristosi* (1,3 м заввишки) (за Shoshani et al., 2006).



У Палеогені з'явилися перші хоботні. Мерітеріум (*Moeritherium lyonsi*) - один з представників перших хоботних. Хобот маленький і призначений, ймовірно, для дихання під водою. Різці збільшені. Довжина тіла до 3 м, висота в холці до 70 см. Еоцен. 37 - 35 млн.р.т. Наприкінці Палеогену вони дали початок палеомастодонтам. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Moeritherium>).



Палеомастодонти. Нашадки мерітеріумів. З'явилися 35-27 млн.р.т. Мешкали в Африці в Еоцені - Олігоцені. (за <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/9/91/Paleomastodon.jpg/220px-Paleomastodon.jpg>).



Арсіноітеріум (*Arsinoitherium*) - представник ембрітопод (вимерлої групи ссавців). Родич слонів, а не носорогів. Конвергенція ознак? Африка - Азія. Еоцен - Олігоцен (35 - 28 млн.р.т.) (за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/84/Arsinoitherium_BW.jpg).



Хіракс (*Heterohyrax brucei*) - маленькі травоядні ссавці. Довжина тіла до 70 см, вага до 5 кг. Близькі родичі слонів. Еоцен - сьогодні (55,8 - млн.р.т.) (за <https://commons.wikimedia.org/wiki/Heterohyrax>).

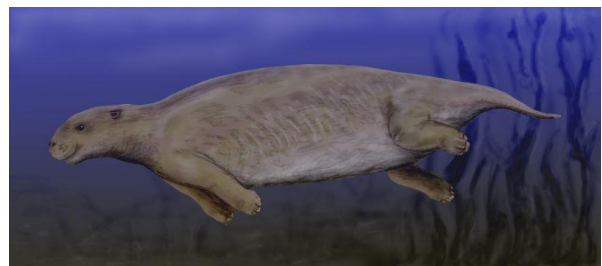


Десмостилюс (*Desmostylus hesperus*) - вимерла група трав'яних гіпопотамо-подібних ссавців. Родичи хоботних і сиренових. Довжина тіла 1,8 м. Вага 200 кг. Вели напівводний спосіб життя. Можливо - харчувались водними рослинами. Пізній Олігоцен - пізній Міоцен. 28,4 - 7,25 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Desmostylus>).

Поява перших сиренових (морських ссавців). В Еоцені приблизно 40 млн.р.т. з'явилися перші сиренові (морські ссавці).



Скам'янілі рештки п'езосирени (*Pezosiren portelli*) - представника ранніх сиренових, які вели ще напівводний спосіб життя. Ранній Еоцен. 50 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Pezosiren>).



У Палеогені з'явилися перші морські ссавці групи сиренових - прорастомус (*Prorastomus sirenoides*) - представник примітивних сиренових. Еоцен. 40 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Prorastomus>).



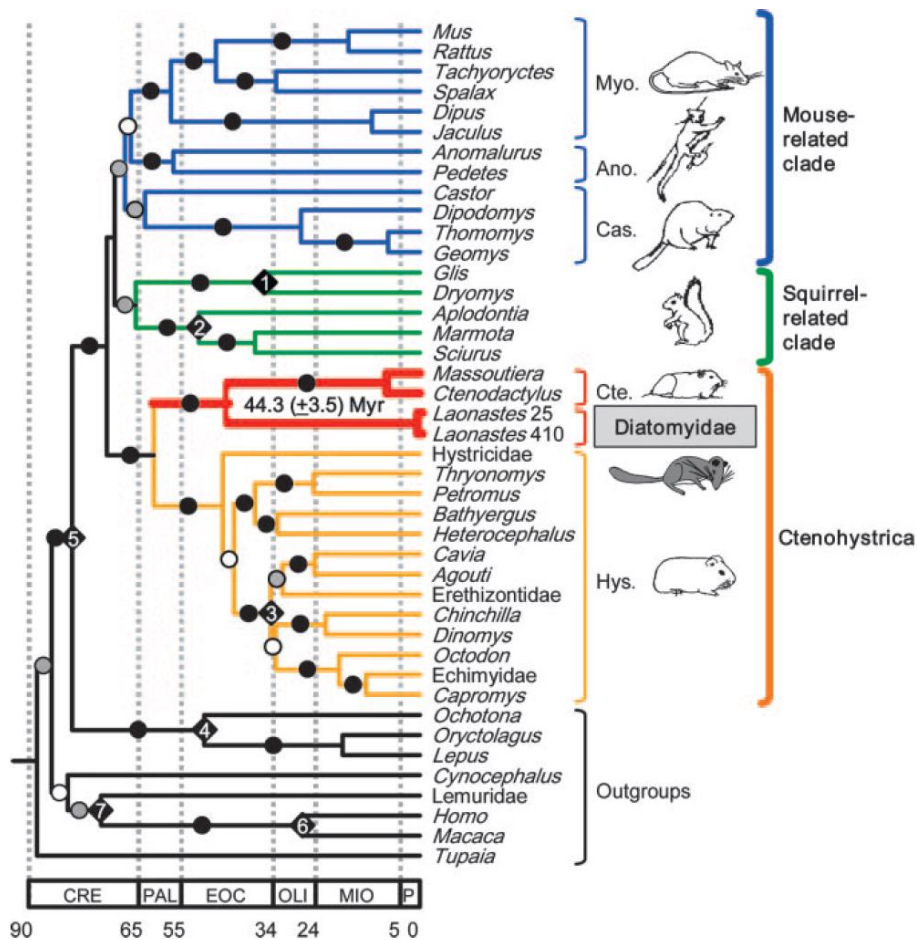
Сирени (морські корови) (*Trichechus manatus*) - водні трав'яні ссавці. Еоцен - сьогодні. (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/...media/File:Manatee.jpg>).



Дюгоніди (*Dugongidae*) - представники сиренових. Еоцен - сьогодні. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Dugongidae>).

Борееутерії (зайцеподібні, гризуни, тупайєподібні, шерстокрили, примати; комахоїдні, рукокрилі, непарнокопитні, парнокопитні*, китоподібні, панголіни, хижі)

Диверсифікація гризунів. Леонастис загадковий – жива фосилія. Еоцен. Леонастис загадковий (*Laonastes aenigmamus*) - це загадковий гризун, вперше описаний в 2005 р. Молекулярний і морфологічний аналізи показали, що це єдиний представник нової родини ссавців - *Laonastidae*. Однак, аналіз фосилій свідчить про те, що це - виживший представник родини *Diatomyidae* (родини, яка вважалась вимерлою 11 млн.р.т.). Nuchon D. з колегами (2007) провели молекулярний аналіз філогенії гризунів на підставі сиквенсу ядерних і мітохондріальних генів і транспозонів, і показали, що приблизно 44,3 млн.р.т. відбувся поділ між групами *Ctenodactylidae* і *Laonastes*, і що дійсно леонастис загадковий - це жива фосилія (за Nuchon et al., 2007).



Філогенетичне дерево гризунів (за Nuchon et al., 2007).



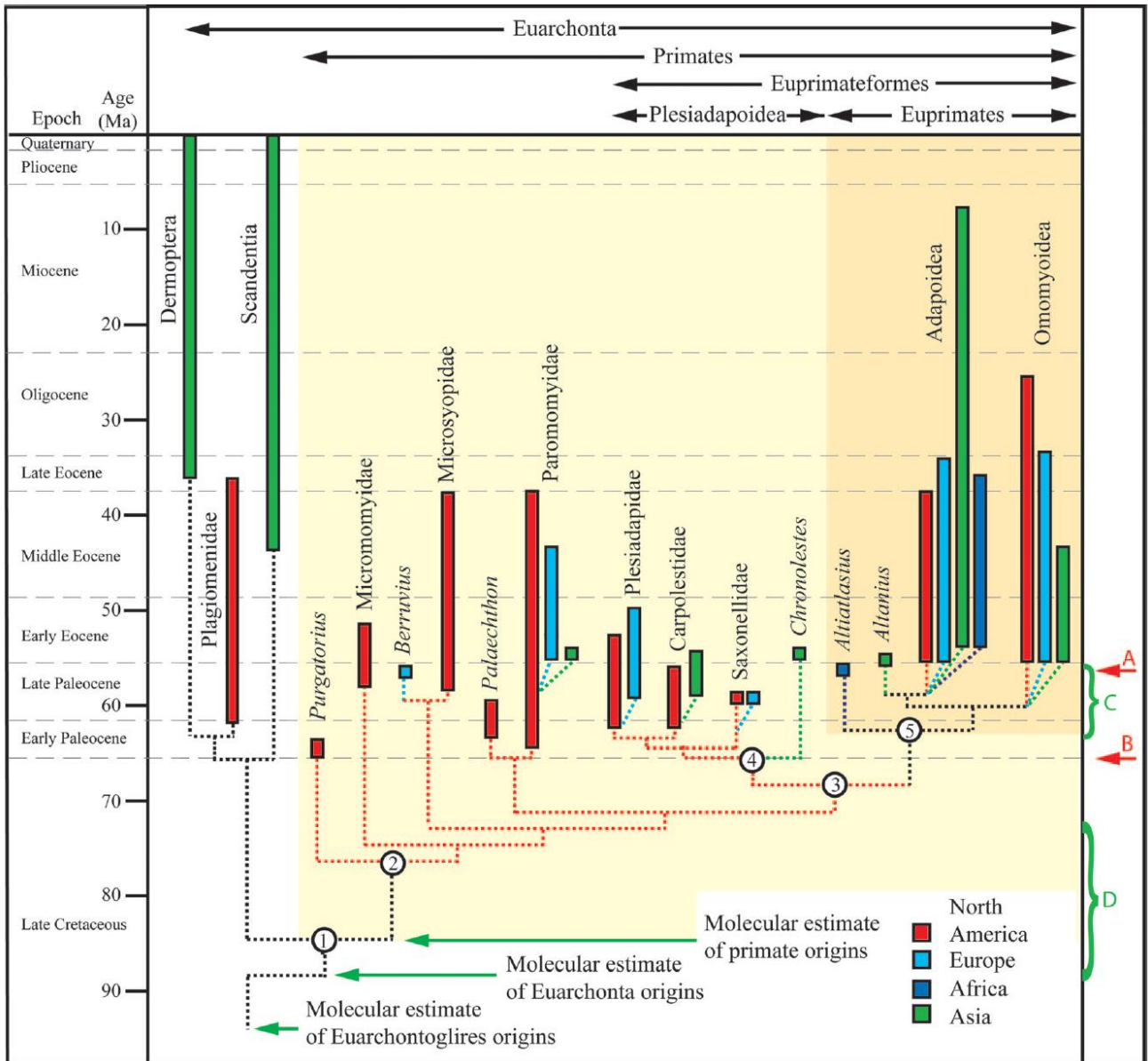
Маленький леонастис (*Laonastes aenigmamus*) має мордочку щура, довгі вуса і пухнастий хвіст, як у білки (за Nuchon et al., 2007).



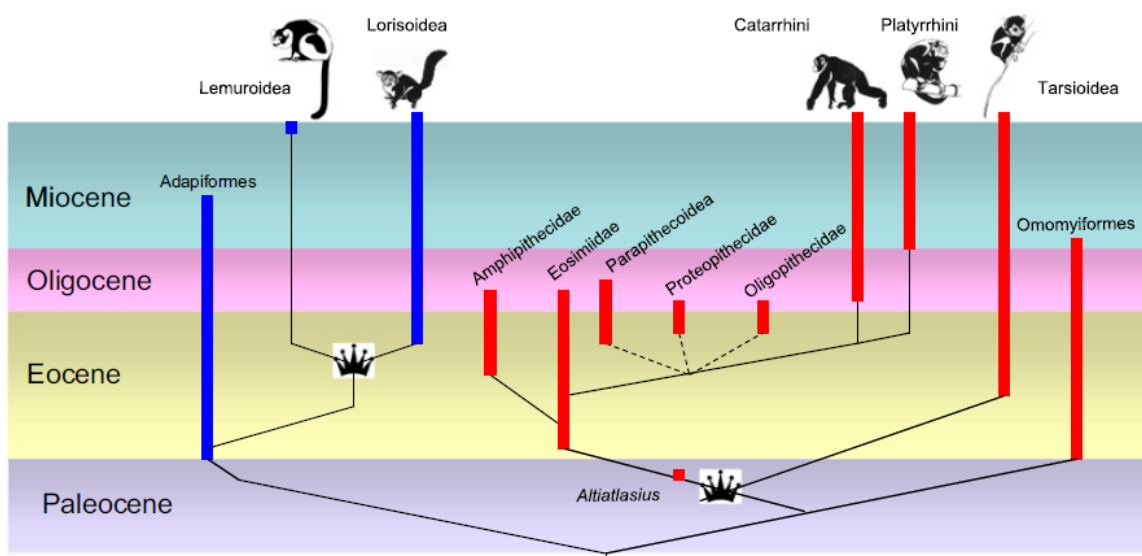
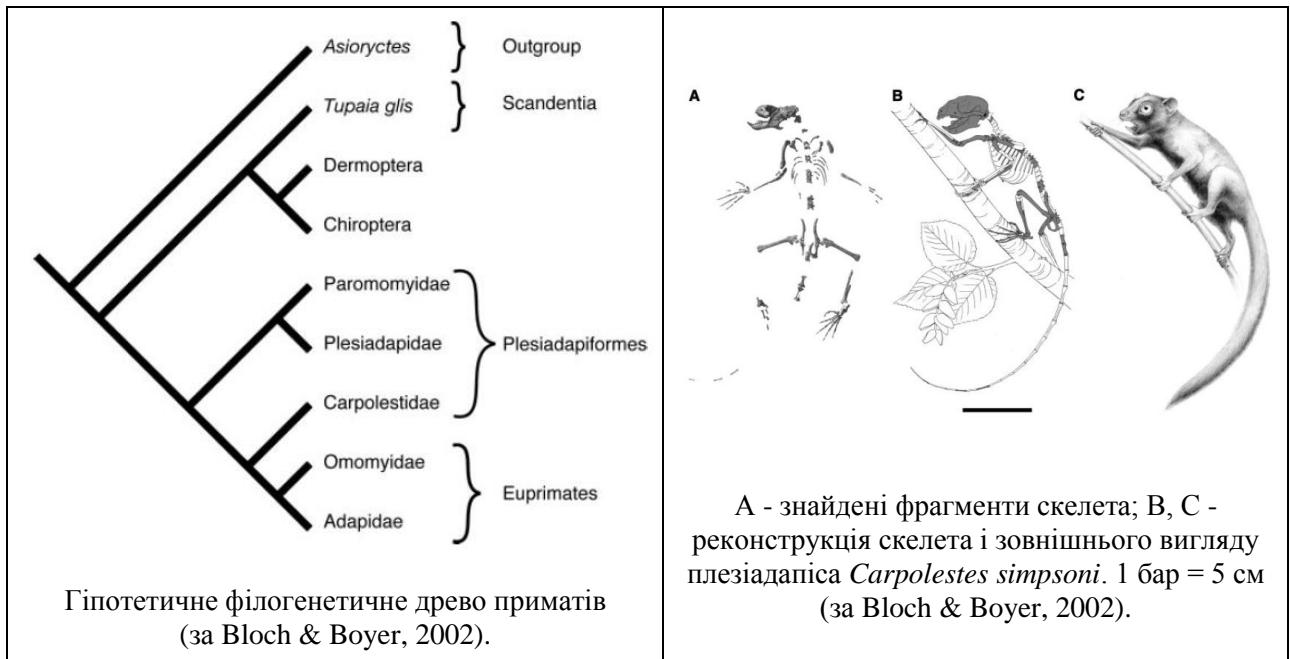
Еоміда (*Eomyidae*) - представник вимерлих гризунів, родич кенгурових щурів. Ранній Еоцен - Плейстоцен (за https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4b/Eomys_BW.jpg).

Примітивні примати плезіадапіси. Межа Крейда – Палеоген. Bloch J.I. і Boyer D.M. (2002) описали скелет Палеоценового плезіадапіса *Carpolestes simpsoni*. Філогенетичний аналіз показав, що дана група є предковою для еуприматів (*Euprimates*) (за Bloch & Boyer, 2002).

Подальші дослідження, проведені Bloch J.I. з колегами (2007), підтвердили, що плезіадапіси відносяться до групи еуприматів (*Euprimates*) і показали, що дивергенція приматів від інших ліній відбулась приблизно 65 млн.р.т. на кордоні Крейда-Палеоген на території Північної Америки, а відділення від цієї гілки еуприматоформ - відбулось в ранньому Палеоцені на території Азії або Північної Америки, тоді як справжні еупримати з'явилися в пізньому Палеоцені в Азії, Африці чи в Північній Америці (за Bloch et al., 2007).



Філогенетичне дерево приматів (за Bloch et al., 2007).



Дендрограма філогенії приматів (за Williams et al., 2010).

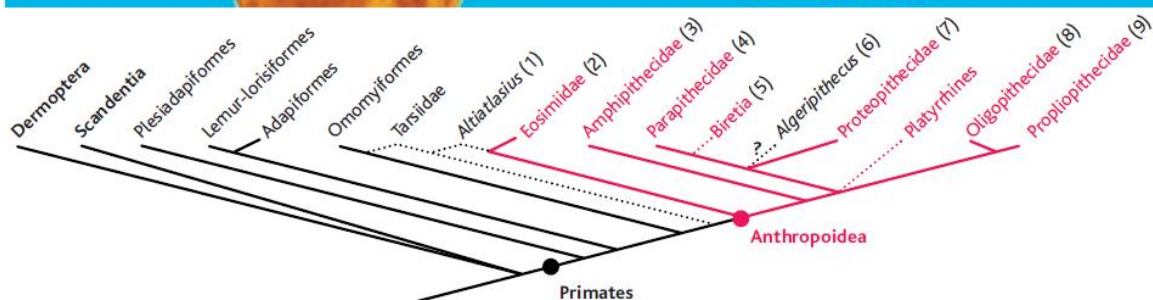
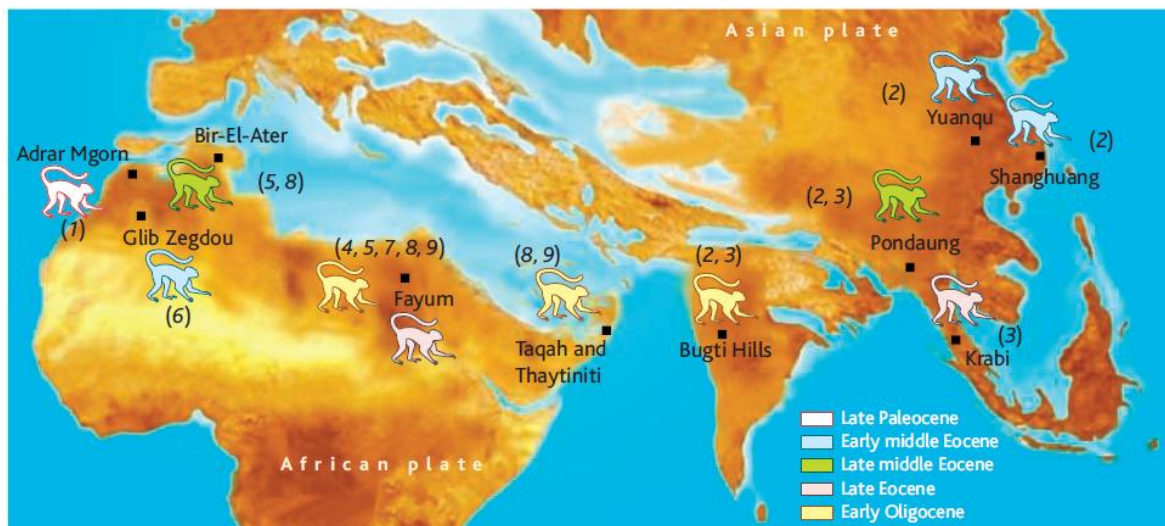
Справжні примати (еупримати). Справжні примати (еупримати) з'явилися несподівано на всіх трьох північних континентах під час Палеоцен-Еоценового Термального Максимуму приблизно 55,5 млн.р.т. Майже одночасна поява еуприматів на північних континентах представляє загадку з точки зору території первинної появи еуприматів. Дослідження, проведене Smith T. з колегами (2006), показало, що азіатські *Teilhardina asiatica* - найдавніші, європейські *Teilhardina belgica* - молодші і північно-американські *Teilhardina brandti* і *Teilhardina americana* - найбільш філогенетично молоді групи. Таким чином, морфологічний аналіз показав азіатське походження і розселення еуприматів в напрямку Азія - Європа - Північна Америка. Це розселення йшло протягом 25 тис. років через суцільну смугу лісів Азії, Європи і Північної Америки (за Smith et al., 2006).



Палеогеографічна карта, яка показує передбачувані маршрути міграції *Teilhardina* на кордоні Палеоцен-Еоцену протягом 25 тис. років через суцільну смугу лісів Азії, Європи і Північної Америки (за Smith et al., 2006).

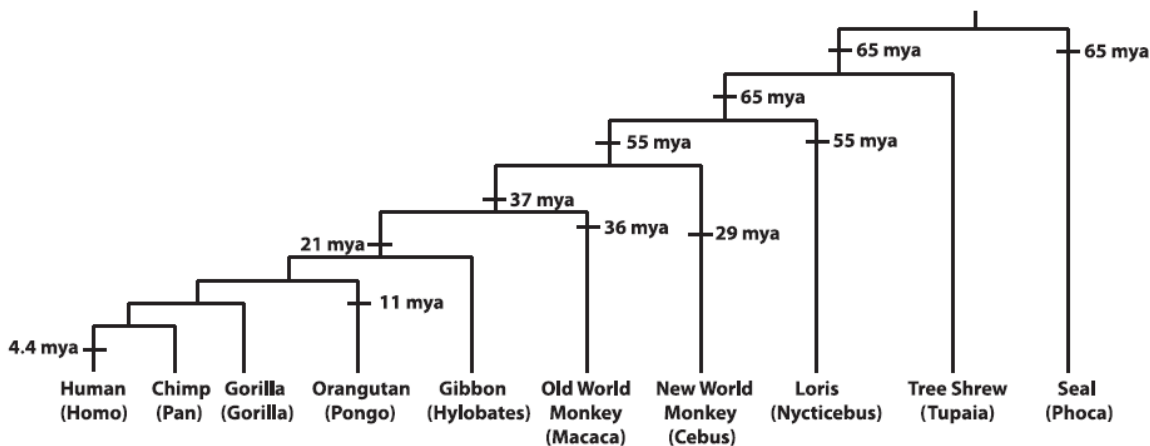
Поява антропоїдних приматів. Палеоцен. Сучасні примати мали спільного предка, який з'явився або в Африці, або в Азії. Філогенетичний аналіз, проведений Seiffert E.R. з колегами (2005), свідчить про те, що африканські антропоїди мігрували з Азії приблизно 60 млн.р.т., тоді як аналіз фосилій, проведений цими ж авторами - свідчить про Африканське коріння антропоїдних приматів (цитовано за Jaeger & Marivaux, 2005).

Ранні гіпотези часто підтверджували Африканське походження антропоїдних приматів. Однак, нещодавнє відкриття більш древніх і філогенетично більш базових фосилій в Китаї і М'янмарі (Myanmar) свідчить про те, що група антропоїдних приматів (monkey, ape, human) з'явилась в Азії. Маючи Олігоцен-сьогоднішню історію Африканських антропоїдів, колонізація Африки ранніми антропоїдами, які з'явилися в Азії, - стала вирішальною подією в еволюції приматів. Однак, за фосиліями складно визначити, коли саме відбулась ця важлива подія. Chaimanee Y. з колегами (2012) описали скам'янілості *Afrasia djijidae*, що датуються середнім Еоценом (М'янмар, Myanmar), більш дентально примітивні, ніж скам'янілості північно-африканських антропоїдів групи *Afrotarsius*. Філогенетичний аналіз показав, що *Afrasia* і *Afrotarsius* - це сестринські таксони в межах базової клади антропоїдів *Eosimiiformes*. Члени цієї клади розселились з Азії до Африки протягом середнього Еоцену. Слід також зазначити, що вищі антропоїди і їх найближчі родичі (згідно фосилій) - не є спорідненими групами для *Afrotarsius*, що свідчить про кілька епізодів розселення з Азії до Африки антропоїдних приматів. Крім того, автори роботи відзначають, що інші групи азіатських ссавців колонізували Африку в цей же час або трохи пізніше антропоїдних приматів (за Chaimanee et al., 2012).



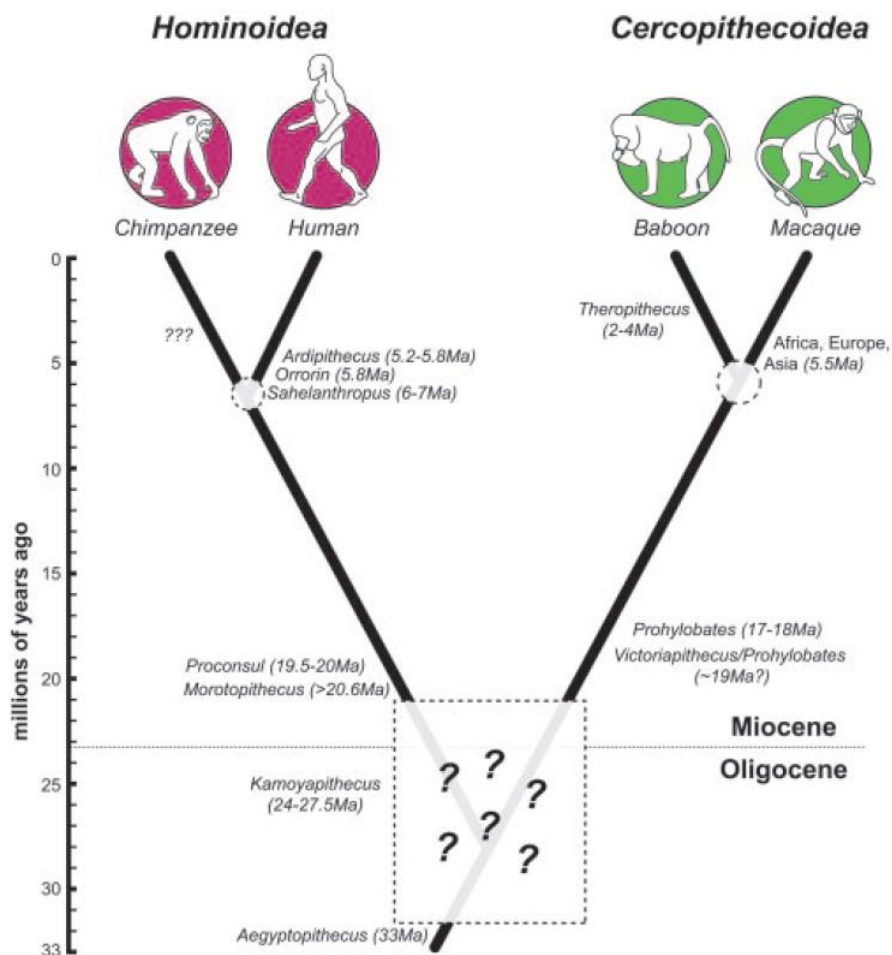
А - Палеогеографічна реконструкція розподілу фосилій антропоїдних приматів в Південній Азії і в Північній Африці в середині Палеогену. Б - Філогенетичне дерево антропоїдних приматів (цитовано за Jaeger & Marivaux, 2005).

Псевдогени в геномі приматів. Gherman A. з колегами (2007) досліджували походження, композицію і функціональний потенціал ядерних мітохондріальних псевдогенів (numts). Проведене дослідження показало, що: а) клітини не мають прямої користі від таких псевдогенів; б) вибух вбудовування псевдогенів даної групи стався в лінії приматів на межі розходження груп *Prosimian* - *Anthropoid* і це збіглося в часі з різкими змінами клімату на кордоні Палеоцену і Еоцену; в) розподіл ядерних мітохондріальних псевдогенів мімікрує розподіл Alu-елементів. Автори дослідження запропонували модель, згідно з якою, розподіл повторів в геномі людини можна віднести на рахунок популяційного пляшкового горлечка еволюції в лінії антропоїдів і їх ефективного нейтрального фіксування в геномі антропоїдів, а не за рахунок позитивної селекції або незвичайного інсерційного тиску (за Gherman et al., 2007).



Згідно філогенетичного дерева приматів, лінії мавп Нового і Старого світу розділились не пізніше 55 млн.р.т, а лінії мавп Старого світу і людиноподібних мавп - розділились не пізніше 37 млн.р.т. (цитовано за Gherman et al., 2007).

Поява гомінід в ранньому Олігоцені. Згідно з деякими опосередкованими даними, гомініди (apes і humans) і мавпи Старого Світу (*Cercopithecoidea*, Old World monkeys, мавпи Старого світу) розійшлись приблизно 25-23 млн.р.т. Є дві гіпотези швидкості еволюції у гомінід. За однією - швидкість еволюції була постійною, а з іншої - було дві різні швидкості еволюції гомінід. Steiper M.E. з колегами (2004) провели аналіз ДНК і підтвердили другу модель «hominoid slowdown» hypothesis – розходження ліній гомінід (*Hominoidea*) і мавп Старого Світу (*Cercopithecoidea*) відбулось набагато раніше, в інтервалі 34,5-29,2 млн.р.т. (хоча фосилій, що підтверджують таке раннє розходження даних груп - поки немає) (за Steiper et al., 2004).



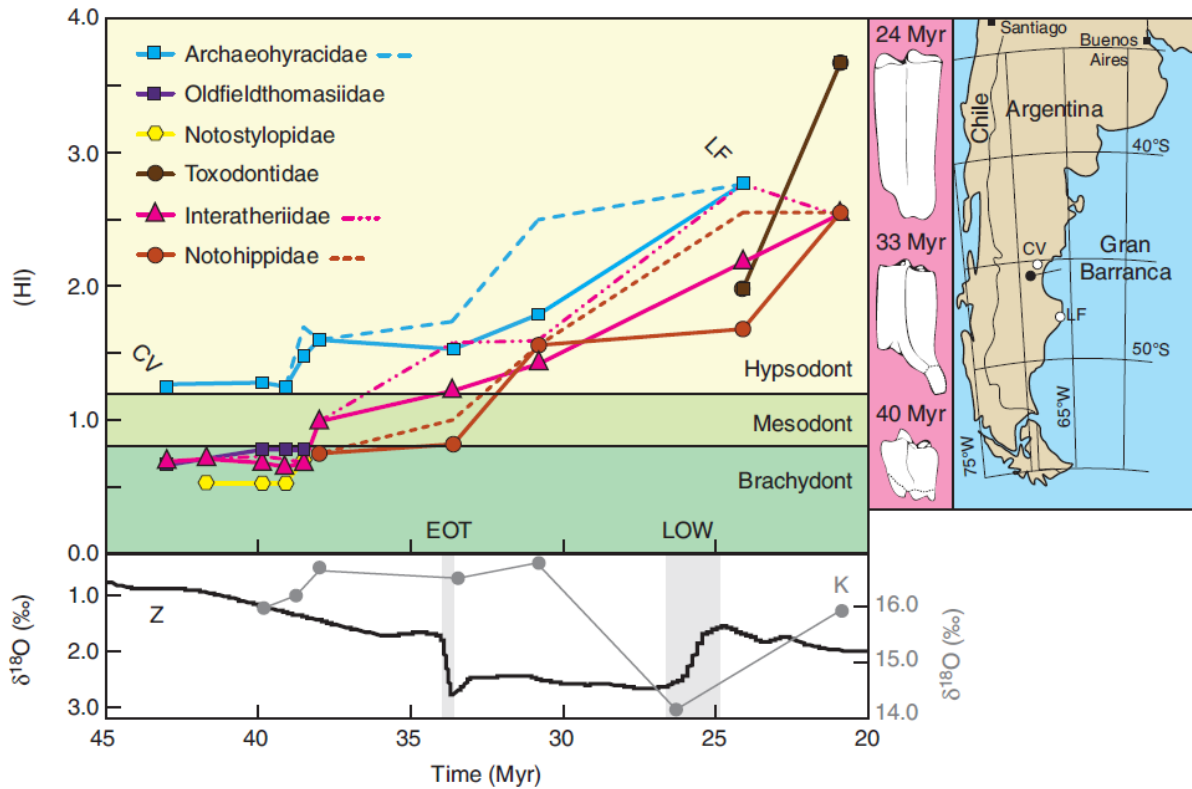
Філогенетичне дерево приматів. Дати та назви фосилізованих таксонів релевантні часу розходження між цими групами (за Steiper et al., 2004).

Швидка диверсифікація непарнокопитних, парнокопитних і приматів в епоху ПЕТМ. Сучасні групи ссавців - непарнокопитні, парнокопитні і примати - вперше з'являються в фосиліях на кордоні Палеоцен-Еоцен, приблизно 55 млн.р.т., на всіх трьох північних континентах. Gingerich P.D. (2006) вважає, що швидка диверсифікація цих груп пов'язана з різкими змінами у навколишньому середовищі в період 100-200 тис. років ПЕТМ (за Gingerich, 2006).

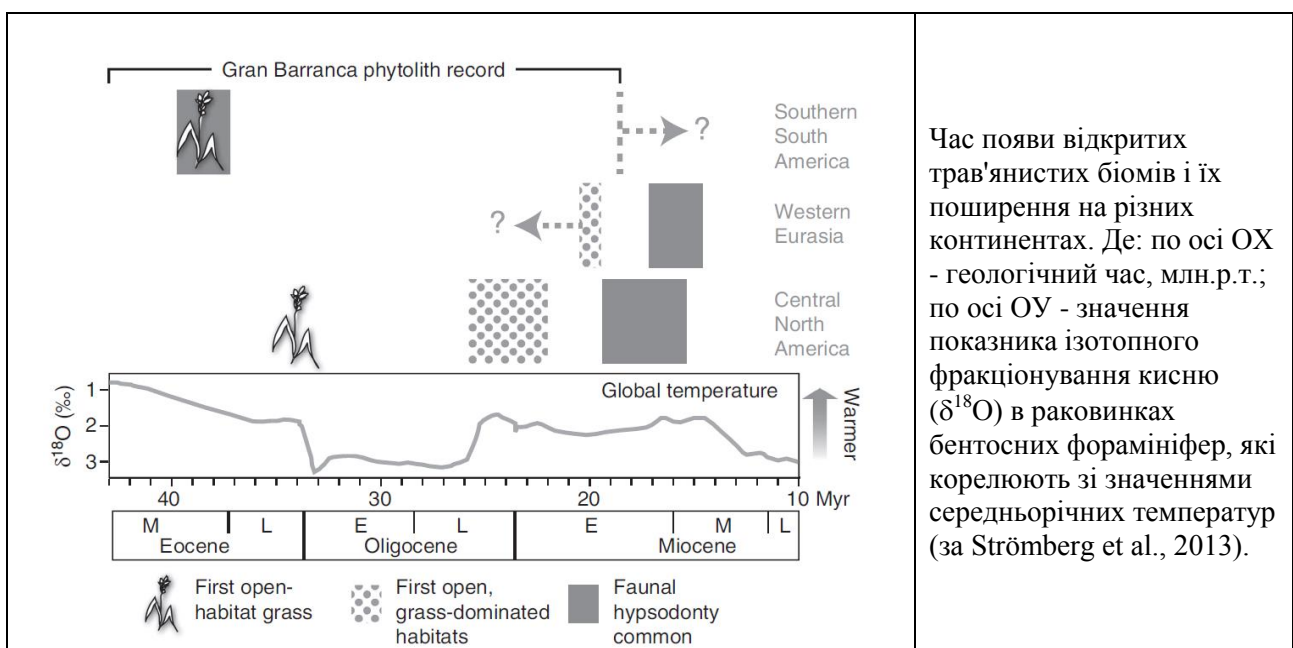
Розміри непарнокопитних тварин в епоху ПЕТМ. Secord R. з колегами (2012) показали, що в перші 130 тис. років ПЕТМ розміри ранніх коней зменшились на 30%. Потім, після завершення ПЕТМ, розміри стародавніх коней збільшились на 76%. Аналіз розподілу стабільних ізотопів кисню в зубах викопних коней показав кореляцію між змінами температури навколишнього середовища і ростовими параметрами давніх коней (за Secord et al., 2012).

Гіпсодонтія у рослинноїдних ссавців. Середній Еоцен. Еволюція щічних зубів (гіпсодонтія – т.т. зміна співвідношення висоти до ширини зубної коронки) у рослиноїдних

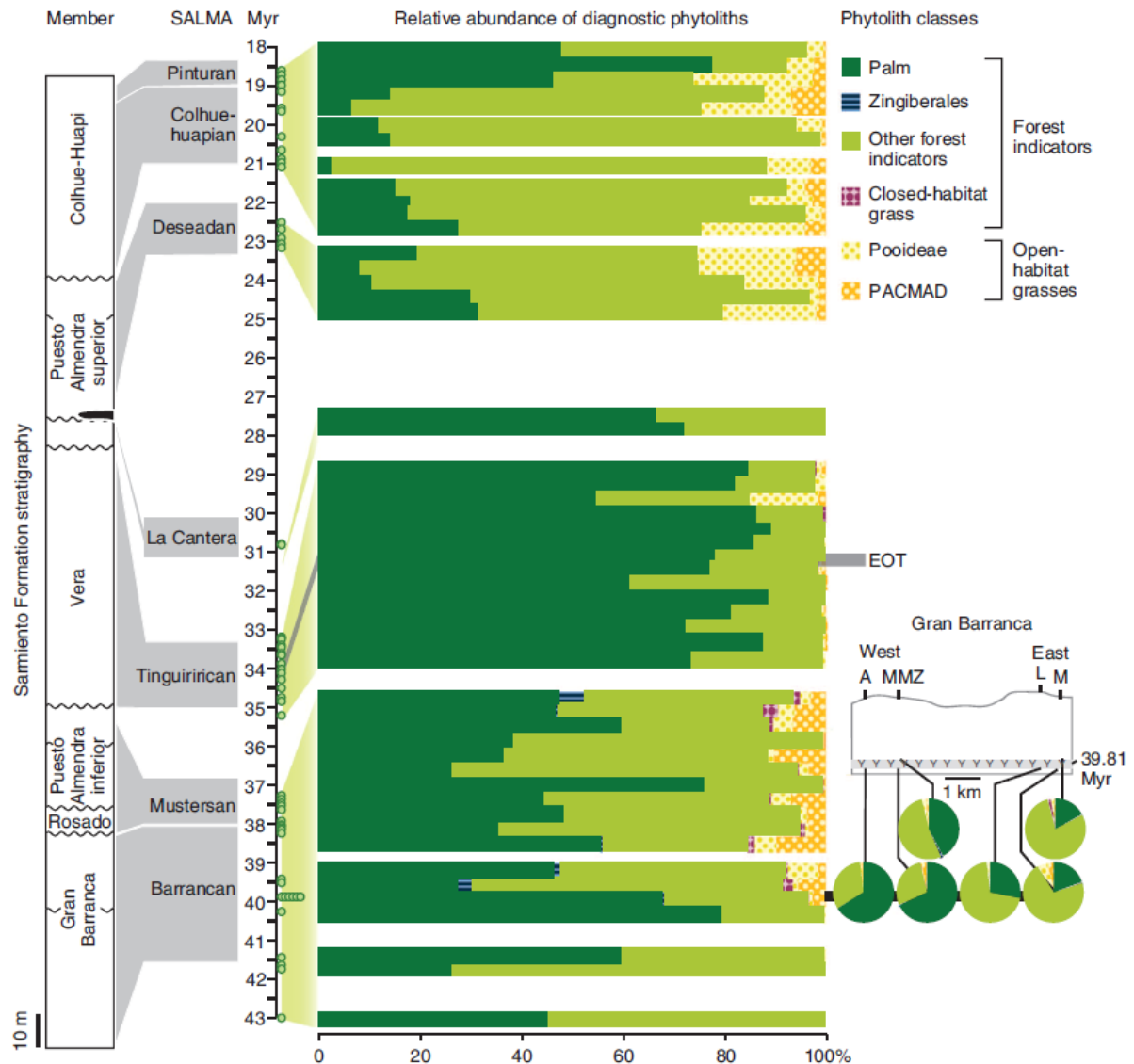
савців вважається адаптацією до глобального розповсюдження трав'янистих біомів. Strömberg С.А. з колегами (2013) виявили гіпсодонтію в середньому Еоцені, приблизно 38 млн.р.т. у рослинодних фаун Патагонії (Південна Америка). Хоча, трав'янисті екосистеми існували на півдні Південної Америки з середини Еоцену, приблизно 40 млн.р.т., але, вони були мінорними компонентами екосистем в інтервалі 40 - 18 млн.р.т., оскільки в цей час на півдні Південної Америки панували ліси. Автори дослідження зробили висновок про те, що еволюція гіпсодонтії на різних континентах запускається різними умовами: бо аридними трав'янистими біомами, або лісами з грубою рослинністю (за Strömberg et al., 2013).



Еволюція гіпсодонтії у рослинодних тварин Патагонії. Південна Америка. Історія змін відношення висоти до ширини коронки зуба у нотоунгулят показала гіпсодонтію в інтервалі до 30 млн. років у багатьох родин. Де: $\delta^{18}\text{O}$ - значення показника ізотопного фракціонування кисню (‰) в фосиліях зубів (крива К) і в раковинках викопних форамініфер; EOT - Еоцен-Олігоценний перехід; LOW - пізньо-Олігоценове потепління; HI - показник рівня гіпсодонтії (співвідношення висоти до ширини зубної коронки) (за Strömberg et al., 2013).



Час появи відкритих трав'янистих біомів і їх поширення на різних континентах. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) в раковинках бентосних форамініфер, які корелюють зі значеннями середньорічних температур (за Strömberg et al., 2013).



Еоцен-Міоценові рослинні скам'янілості в інтервалі 43 - 18 млн.р.т. Де: по осі ОХ - відсоток панівних екосистем; по осі ОУ - геологічний час, млн.р.т.; Forest Indicators - ліси; Open-Habitat grasses - відкриті трав'янисті екосистеми; EOT - Еоцен-Олігоценний перехід; SALMA - вік Південно-Американських ссавців; Relative abundance of diagnostic phytoliths - відносне різноманіття діагностованих фітолітів (фосилій рослин) (за Strömberg et al., 2013).

По́ява непарнокопитних ссавців. Ранній Еоцен. Rose K.D. з колегами (2014) проаналізували скам'янілості недавно відкритої групи ранньо-Еоценових плацентарних ссавців - *Cambaytheres* з Індо-Пакистанського регіону, що датуються 54,5 млн.р.т. Ця група є сестринським таксоном непарнокопитних ссавців і дозволяє вивчити філогенію і біогеографічне походження непарнокопитних. Присутність сестринської групи непарнокопитних на заході Індії до або під час колізії з Азією - свідчить про те, що непарнокопитні, ймовірно, з'явилися на території Індії на заключному етапі її дрейфу до Азії (за Rose et al., 2014).

По́ява непарнокопитних ссавців від давніх кондилартр. У Палеоцені від стародавніх кондилартр (їх було 10 родин) відокремились усі родини непарнокопитних (коні, носороги, тапіри, зебри, осли, кулани). У кондилартр було по 4 пальці на передніх і по 3 пальці на задніх кінцівках. Одна з груп кондилартр (фенакоди) - дала початок предкам коней - гіракотеріям. Це були маленькі тварини (висота в холці - 20 см), які мали по 4 пальці на передніх кінцівках і по 3 пальці на задніх кінцівках.



Фенакоди - представники родини фенакодових, вимерлої групи кондилартр. Фенакоди дали початок гіракотеріям, а гіракотерії наприкінці Еоцену дали початок мезогіпусам (предкам коней) (за https://ru.wikipedia.org/wiki/.../File:Knight_Phenacodus.jpg).



Арктоціон (*Arctocyon*) - представник кондилартр (вимерлої групи плацентарних ссавців). Кондилартри (їх було 10 родин) - дали початок усім родинам непарно- і парнокопитних. Мали по 4 пальці на передніх кінцівках і по 3 пальці на задніх кінцівках. Пізня Крейда - Олігоцен. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Arctocyon>).

Ехолокація у давніх кондилартр. Еоцен. Orliac M.J. з колегами (2012) описали скам'янілості *Hyopsodus lepidus* (Північна Америка). Хіопсодуси - це архаїчні кондилартри, предкова група для непарнокопитних. Дослідники показали, що будова черепа даної тварини свідчить про розвиток у неї наземної ехолокації (за Orliac et al., 2012).

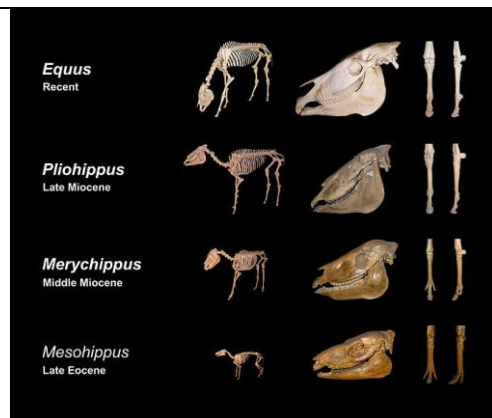


Реконструкція зовнішнього вигляду хіопсодуса (*Hyopsodus*). Хіопсодуси відносяться до групи кондилартр, яка дала згодом початок всім непарнокопитним ссавцям. Припускають, що хіопсодуси використовували наземну ехолокацію (за <http://en.wikipedia.org/wiki/Hyopsodus>).

Непарнокопитні ссавці: давні коні. Палеоцен. Палеоценові предки коней (гіракотерії) в Еоцені дали початок мезогіпусам, які вже мали по 3 пальці на передніх і задніх кінцівках.

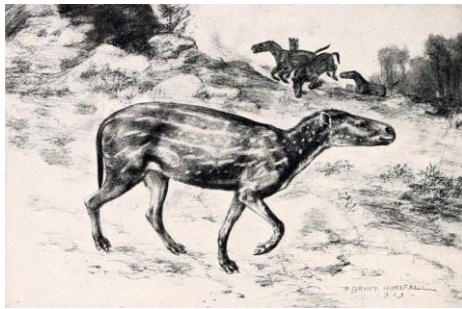


Мезогіпус (*Meshippus*) - представник вимерлої групи раних коней. Висота в холці 60 см. Мали трипалі кінцівки. Північна Америка. Пізній Еоцен - середній Олігоцен. 40 - 30 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Meshippus>).

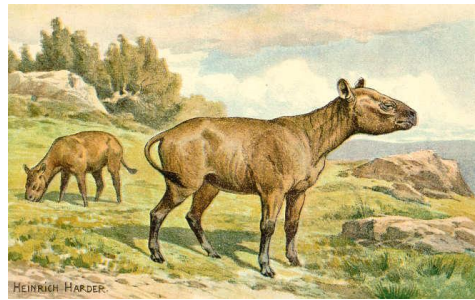


Еволюція коней. У пізньому Еоцені з'являються мезогіпуси.

Непарнокопитні ссавці: тапіри і носороги. В Палеогені з'явилися перші предки непарнокопитних ссавців - тапірів і носорогів.

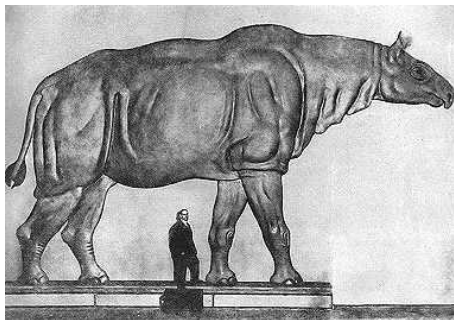


Гіракус (*Hyrachyus*) - вимерлі ссавці, найбільш давня предкова форма сучасних тапірів і носорогів. Довжина тіла 1,5 м. Ранній Еоцен. Європа - Північна Америка. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hyrachyus>).



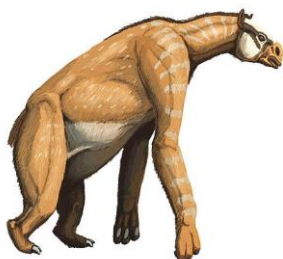
Хіракодон (*Hyracodon*) - представник вимерлої родини носорогових. Північна Америка - Європа - Азія. Ранній Еоцен - ранній Міоцен. 55,8 - 20 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hyracodon>).

Наприкінці Еоцену - на початку Олігоцену в Азії з'явилися безрогі носороги індрікотерії (висота в холці 5 м, вага 11 тонн). Це були найбільші з відомих ссавців.



Парацератеріум (*Paraceratherium*) - представник вимерлої групи безрогих носорогів - індрікотеріїв. Висота в холці 5 м, маса 11 тонн. Кінець Еоцену - Міоцен. (за http://dic.academic.ru/pictures/wiki/files/80/Paraceratherium_size.jpg).

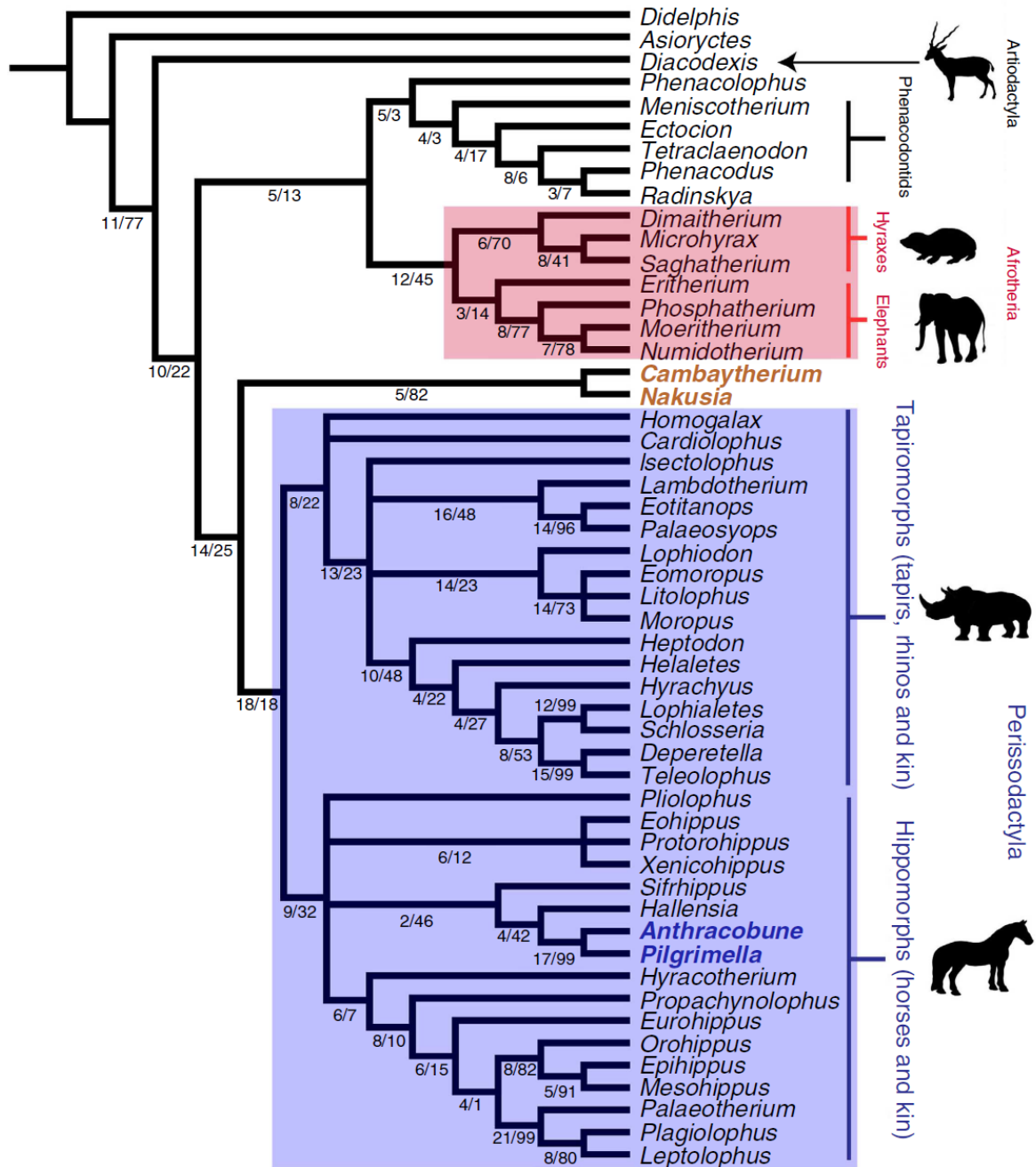
Поява непарнокопитних групи халікотерієв. Дуже цікавою з екологічної точки зору є група халікотерієв. Непарнокопитні предки халікотеріїв перешли до життя в лісі і втратили захисні копита. Намість цього – у них з'явилися кігті, як більш корисна ознака в нових умовах існування.



Халікотерій (*Chalicotheriidae*) – представник вимерлої групи непарнокопитних. У халікотерієв замість копит розвинулися кігті і різко подовжилися передні кінцівки. Еоцен - Пліоцен. 40 -3,5 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Chalicotheriidae>).

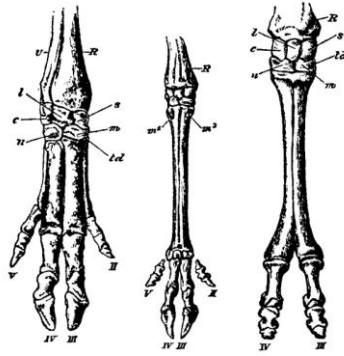
Зміна фаун непарнокопитних на границі Еоцен-Олігоцен. Кордон Еоцену і Олігоцену, приблизно 34 млн.р.т. характеризується масовим вимиранням біоти (зокрема,

морських безхребетних в океанах і ссавців в Європі і в Азії). Вважають, що причиною вимирань стало зниження температури навколишнього середовища. Sun J. з колегами (2014) на підставі даних магнетостратиграфії, аналізу пилку і кліматичних параметрів в Азії на кордоні Еоцен - Олігоцен показали, що зміни клімату форсували зміну флор і фаун і, зокрема, перехід від домінування в лісах з теплим помірним кліматом великорозмірних непарнокопитних до домінування малорозмірних гризунів в лісо-степових біомах в умовах помірно-посушливого клімату (за Sun et al., 2014).

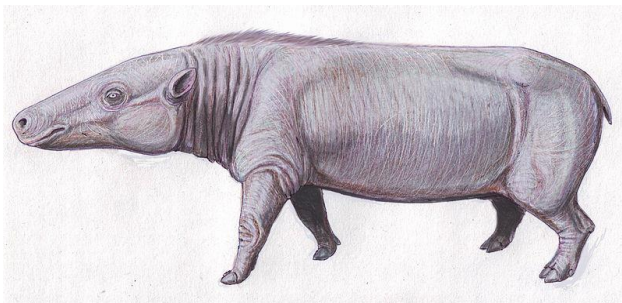


Філогенетичне дерево непарнокопитних ссавців і їх сестринських таксонів (за Rose et al., 2014).

Поява парнокопитних ссавців в ранньому Еоцені. В ранньому Еоцені 54 млн.р.т. з'явилися предки всіх парнокопитних ссавців (свиней, гіпопотамів, китів, дельфінів і т.н.).



У ранньому Еоцені 54 млн.р.т. з'явились парнокопитні ссавці. Кістки передньої пари кінцівок сучасних *Artiodactyla*. З ліва на право: свиня (*Sus scrofa*), олень (*Cervus elaphus*), і верблюд (*Camelus bactrianus*) (за <http://tfi.s3.amazonaws.com>).

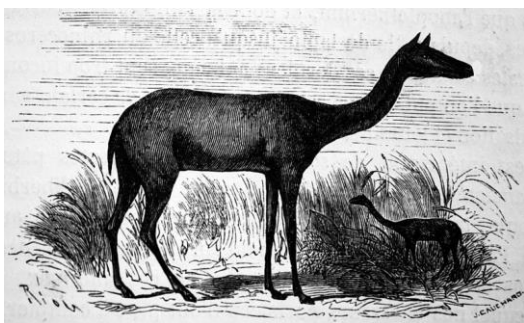


В Палеогені з'явились перші гіпопотамові. Антракотерієві (*Anthracotheriidae*) - представники вимерлих гіпопотамоподібних ссавців. Парнокопитний ссавець. Родич гіпопотамів і китів. Середній Еоцен - пізній Пліоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Anthracotheriidae>)

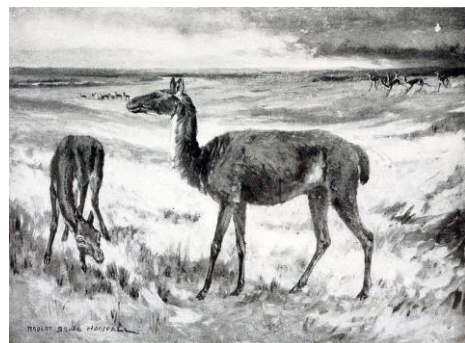


Протоцератида (*Protoceratidae*) - представники вимерлої родини трав'яних парнокопитних ссавців. Довжина тіла 2 м. Північна Америка. Середній Еоцен - ранній Пліоцен. 46,2 - 4,9 млн.р.т. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Protoceratidae>).

Парнокопитні Палеогену. Наприкінці Еоцену - на початку Олігоцену з'явились перші верблюдові (з висотою в холці 90 см).



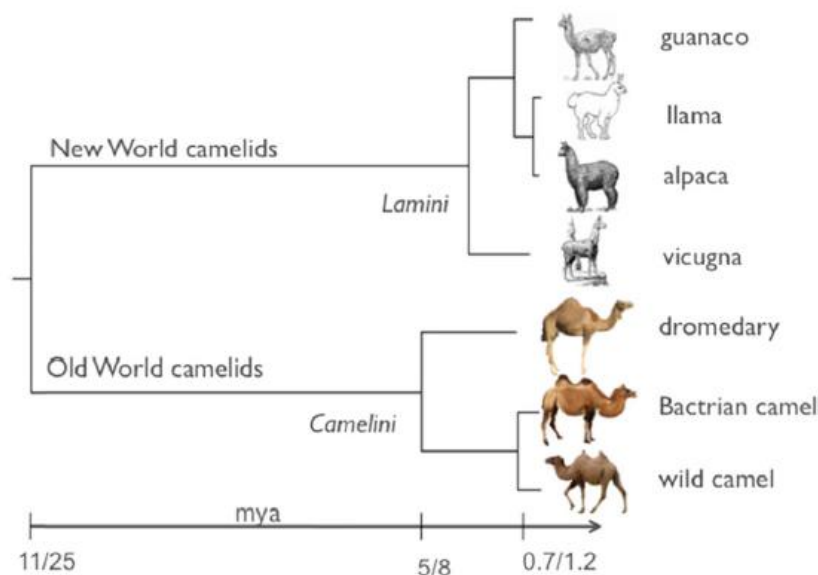
Ксіфодон (*Xiphodon gracilis*) - представник вимерлих парнокопитних ссавців. Європа. Еоцен. 40,4 - 33,9 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Xiphodon>).



У Палеогені з'явились перші представники верблюдових. *Poebrotherium labratum* - вимерла група трав'яних парнокопитних ссавців родини верблюдових. Висота в холці 90 см. Пізній Еоцен - ранній Олігоцен. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Poebrotherium>).

Поява і диверсифікація верблюдових. Проведені дослідження викопних решток показали, що: а) перші верблюди з'явилися на території Північної Америки в інтервалі 45 - 40 млн.р.т.; б) потім, деякі з них мігрували через Беринговий перешийок на територію Старого Світу. На території Азії перші скам'янілості верблюдів датуються 5 млн.р.т. Поділ ліній односторбих і двогорбих верблюдів відбувся в інтервалі 8 - 5 млн.р.т. Ембріональні дослідження показали, що предковою лінією для верблюдів Старого Світу є односторбї верблюди.

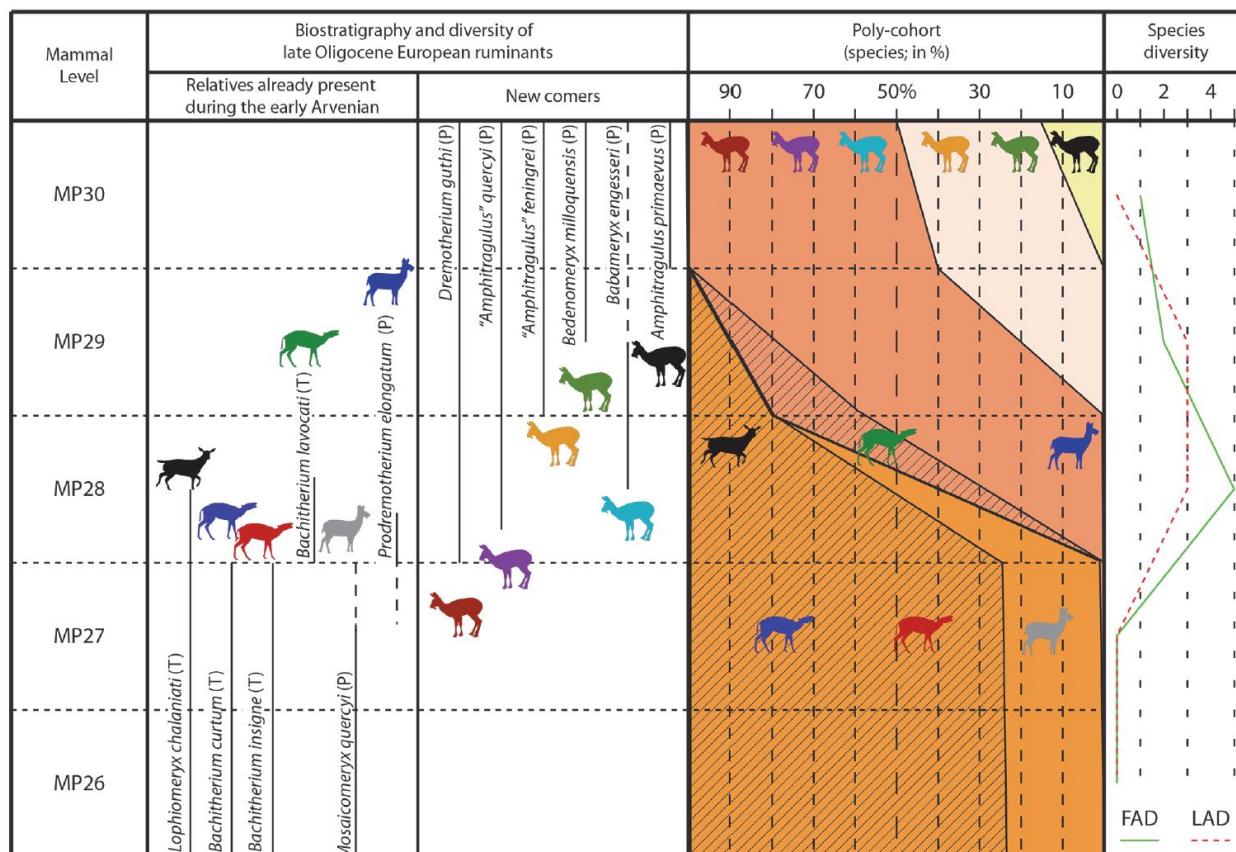
Дані молекулярної біології свідчать про те, що: а) лінії верблюдів Старого і Нового Світу розійшлися в інтервалі 25 - 11 млн.р.т.; б) згодом, на території старого Світу, лінії односторбих і двогорбих верблюдів розділилися в інтервалі 8 - 5 млн.р.т.; в) лінія диких двогорбих верблюдів *Camelus ferus* відокремилася від лінії, яка потім дала домашніх двогорбих верблюдів, в інтервалі 1,2 - 0,7 млн.р.т.; причому, поділ цих ліній відбувся до одомашнення бактріанів людиною 6000 – 4000 р.т. (цитовано за Burger, 2016).



Філогенетичне дерево верблюдів Старого і Нового Світу, засноване на аналізі мітохондріальних геномів. Розходження ліній верблюдів Старого і Нового Світу відбулося в інтервалі 25 - 11 млн.р.т.; розходження ліній односторбих і двогорбих верблюдів мало місце 8 – 5 млн.р.т.; дикий двогорбї бактріан відокремився від іншої групи диких двогорбих верблюдів 1,2 – 0,7 млн.р.т. – задовго до одомашнення бактріанів людиною (цитовано за Burger, 2016).

Зміна фаун копитних в пізньому Олігоцені через різке потепління. В пізньому Олігоцені, приблизно 25 млн.р.т. сильно потепліло. Морські температури зросли на +2⁰C +4⁰C за досить короткий проміжок часу. На території Європи ця важлива кліматична подія корелює зі зміною континентальної фауни т.зв. «Microbunodon Event». Ця подія відзначена значною зміною фаун (змінилось близько 40% копитної фауни протягом перших 500 тис. років потепління). Більш посушливі умови призвели до появи сезонності, що сприяло домінуванню деревних саван в наземних екосистемах. Ця зміна клімату і флор корелювала з масовим прибуттям до Європи тварин - іммігрантів з Азії. Більше того, більшу частину Олігоцену - фауни були досить однорідними. Тоді як в пізньому Олігоцені - в ранньому Міоцені відзначений регіоналізм фаун. Причина регіональності фаун - локальні кліматичні варіації між західним узбережжям Європи і її більш центральними частинами. Дослідження, проведене Mennecart В. (2015) показало, що серед жуйних копитних відбулось повне оновлення на рівні родин. Типово Олігоценові види, такі як *Tragulina*, були адаптовані до деревовидого оточення і харчувались листям і фруктами. Вони вимерли майже одночасно з появою азіатських іммігрантів (тобто під час т.зв. «Microbunodon Event»). *Tragulina* дали початок *Pecora* - жуйним копитним, більш адаптованим до відкритих просторів і до змішаного типу харчування. Причина зникнення групи *Tragulina* - зміни умов

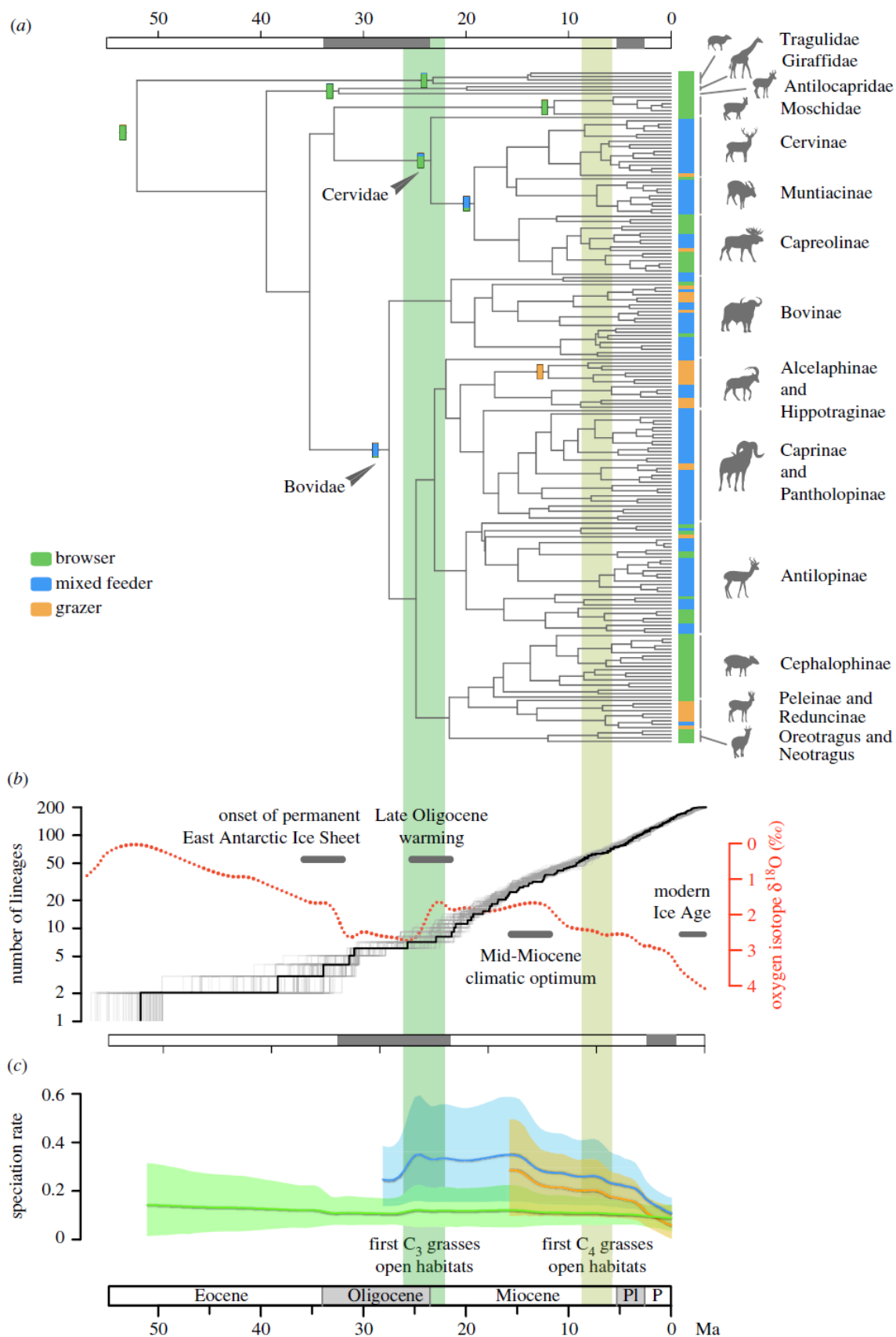
навколишнього середовища, умов харчування і конкуренція з видами-іммігрантами. *Tragulina* дали початок продвинутим жуйним ссавцям з більш ефективним метаболізмом в посушливих умовах і кращим засвоєнням менш калорійної їжі (за Mennecart, 2015).



Еволюція жуйних парнокопитних ссавців в Європі в пізньому Олігоцені. Де геогоризонт MP28 відповідає т.з. «Microbunodon Event» (за Mennecart, 2015).

Зміна типу харчування на межі Олігоцен-Міоцен і диверсифікація жуйних ссавців під час Міоценового термального максимуму. Cantalapiedra J.L. з колегами (2013) провели кореляційний аналіз між змінами клімату, які призвели до зміни дієти, і динамікою диверсифікації жуйних ссавців.

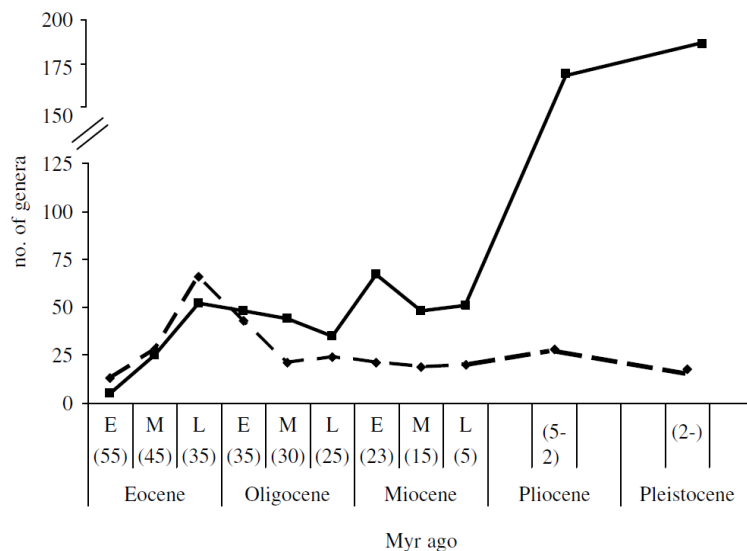
Побудована авторами модель показала, що мав місце перехід від обціпування молодого листя на деревах до об'їдання трави на відкритих просторах через стадію змішаного харчування. Швидкість диверсифікації у ліній зі змішаним типом харчування і у ліній, які паслись на відкритих просторах, залежала від змін температури навколишнього середовища. Максимальну швидкість диверсифікації було виявлено під час Міоценового термального максимуму. Поява змішаного типу харчування та харчування травами на відкритих просторах запустила дві хвилі адаптивної радіації. Першу - на межі Олігоцен-Міоцен і другу - на межі між середнім і пізнім Міоценом. Авторами дослідження був зроблений висновок про важливість зміни типу харчування (зокрема, переходу до змішаного типу харчування) в еволюційному успіху жуйних ссавців в Неогеновому періоді (за Cantalapiedra et al., 2013).



А - Філогенетичне дерево жуйних парнокопитних ссавців з урахуванням типу харчування тварин. Де: browser - тварини, які обгризають листя з дерев; mixed feeder - тварини зі змішаним типом харчування; grazer - тварини, що об'їдають траву на відкритих просторах. По осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - групи жуйних ссавців. В - зміна кількості ліній жуйних ссавців в часі (суцільна крива). Пунктирна крива вказує середні глобальні температури за останні 50 млн. років. Де: по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування кисню, ‰. С - Час появи відкритих просторів з C_3 - і з C_4 -травами (за Santalapiedra et al., 2013).

Ріст різноманітності парнокопитних і занепад непарнокопитних. Пізній

Олігоцен. В Олігоцені відзначено зростання різноманітності парнокопитних та зниження різноманітності непарнокопитних ссавців. Вважають, що в основі цієї тенденції лежать особливості еволюції травного тракту жуйних тварин (жуйні - це підряд парнокопитних ссавців) і поліпшення локомоції парнокопитних в різко сезонних умовах пост-Еоценового клімату. Mitchell G. і Lust A. (2008), на підставі результатів проведених досліджень, був зроблений висновок про те, що еволюція сонного сплетіння - структури, добре розвиненої у парнокопитних, але - відсутньої у непарнокопитних ссавців, є також важливою умовою роста різноманітності парнокопитних тварин. Сонне сплетіння забезпечує здатність тварини регулювати температуру мозку, незалежно від температури тіла тварини. Як наслідок - в жарких умовах навколишнього середовища парнокопитні ссавці здатні накопичувати енергію і воду, не витрачаючи ресурси на охолодження організму; а в холодних умовах - зберігати температуру тіла. У непарнокопитних тварин - температура тіла і температура мозку змінюються однаково і терморегуляція вимагає великої кількості їжі та води для обігріву або охолодження тіла. Ці особливості терморегуляції привели до того, що непарнокопиті окупують території з не різко вираженою сезонністю клімату, а також території - багаті їжею і водою (такі, як тропічні ліси). Навпаки, підвищена терморегуляторна пластичність парнокопитних сприяла їх інвазії в нові кліматичні зони - від Арктичного кола до пустель і тропічних саван (за Mitchell & Lust, 2008).

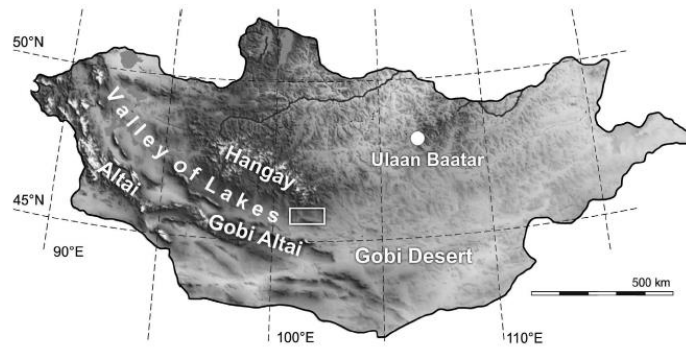


Різноманітність видів непарнокопитних ссавців (ромби на схемі) і парнокопитних ссавців (квадрати на схемі) в Еоцені-Плейстоцені. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т., Eocene - Еоцен, Oligocene - Олігоцен, Miocene - Міоцен, Pliocene - Пліоцен, Pleistocene - Плейстоцен, E - рання епоха, M - середня епоха, L - пізня епоха; по осі ОУ - кількість родів (за Mitchell & Lust, 2008).

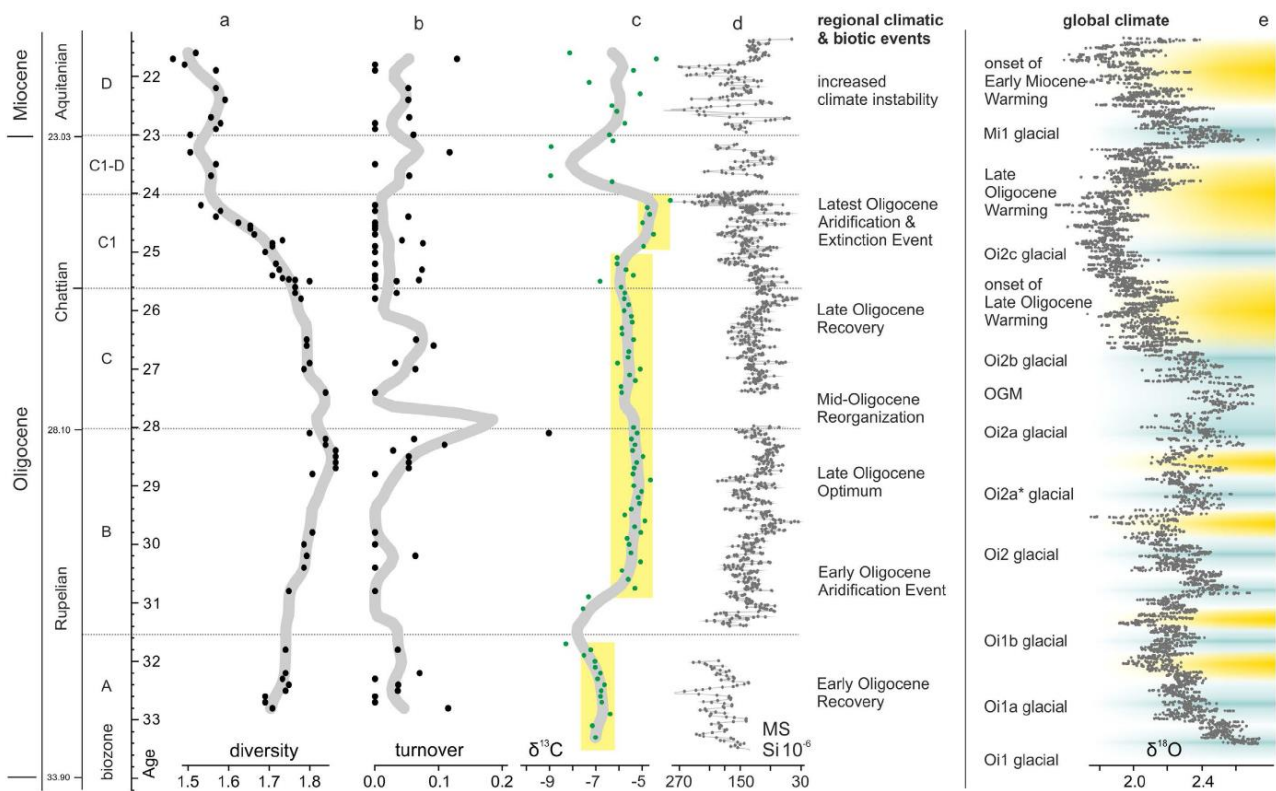
Зміни фаун і біорізноманіття ссавців в Центральній Азії в Олігоцені були пов'язані зі змінами клімату. Дослідження, проведені Harzhauser M. з колегами (2016), показали, що зміни клімату на кордоні Еоцену і Олігоцену призвели до значних трансформацій спільнот ссавців в Центральній Азії. В Долині Озер (Valley of Lakes) - озерно-річкове середовище було замінене на напіваридний степ. Аридифікація, яка мала місце приблизно 31 млн.р.т., почалася після Еоцен-Олігоценового кордону і викликала зміну фаун ссавців, але - не втрату рівня їх біорізноманіття. Більш того, в ранньому Олігоцені було відзначено зростання біорізноманіття ссавців. При цьому поряд з великою кількістю дрібних ссавців, спільноти характеризувалися численними копитними і деякими групами хижаків.

Позитивний тренд у розвитку ссавців був несподівано перерваний – приблизно 28 млн.р.т. відбулась різка зміна фаун ссавців. Ця середньо-Олігоценова реорганізація спільнот ссавців в Центральній Азії збіглася з глобальним Олігоценовим Гляціальним Максимумом. Рівень аридності клімату, встановлений за значеннями показника ізотопного фракціонування вуглецю в палеогрунтах, був постійним протягом епохи Олігоценового Гляціального Максимуму. Таким чином, саме глобальне похолодання могло бути рушійною

силою зміни фаун ссавців в даному регіоні. Зміни клімату призвели до зміни рослинних угруповань, що може пояснити втрату великих рослиноїдних тварин в екосистемах на території дослідження. Істотно змінилася також різноманітність гризунів.



Географічна карта Монголії із зазначенням території проведення дослідження – Долина Озер (Valley of Lakes) (виділено білим прямокутником) (за Narzhauser et al., 2016).



Зміни різноманіття ссавців в Олігоцені - Міоцені на території Центральної Азії (Valley of Lakes, Монголія). Де: a - загальна різноманітність видів ссавців (diversity); b - швидкість зміни видів ссавців (turnover); c - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в карбонатах палеогрунтів, $\delta^{13}\text{C}$; показник $\delta^{13}\text{C}$ в карбонатах палеогрунтів є чутливим до кліматичних змін: в аридних умовах знижується біопродуктивність ґрунтів, що сприяє зростанню значень показника ізотопного фракціонування вуглецю; d - магнітні властивості геогоризонтів; в семиаридних умовах магніто-сприйнятливості палеогрунтів зростає внаслідок формування в них ферімагнітних мінералів; цей процес призводить до позитивної кореляції між магніто-сприйнятливості палеогрунтів і річною кількістю опадів; e - глобальні і регіональні кліматичні і біотичні події; глобальні кліматичні зміни оцінені по кривій показника ізотопного фракціонування кисню в раковинках викопних глибоководних форамініфер (за Narzhauser et al., 2016).

Відновлення спільнот дрібних ссавців на території Центральної Азії було ініційовано початком пізньо-Олігоценового потепління клімату. Однак, ця фаза відносного відновлення

несподівано завершилася 25,6 млн.р.т.: в інтервалі 25,6 - 24 млн.р.т. відбулася різка втрата різноманітності ссавців (до 48%), що співпало з важливою реорганізацією спільнот ссавців. Ця подія отримала назву Пізньо-Олігоценового Вимирання і за часом збіглася з позитивною екскурсією показника $\delta^{13}\text{C}$ в карбонатах палеогрунтів і з піком пізньо-Олігоценового потепління. Позитивна ізотопна екскурсія вуглецю свідчить про посилення аридифікації умов середовища. Дослідники вважають, що саме аридифікація спровокувала масове вимирання ссавців в пізньому Олігоцені (на відміну від першої фази аридифікації в ранньому Олігоцені - в ході якої фауни ссавців практично не постраждали). Рослинність була збіднена і не могла забезпечити ресурсами великі групи копитних тварин. У підсумку - хижак практично повністю зникли. Синхронна зміна фаун ссавців мала місце і на території північного Китаю і навіть Європи - що свідчить про значні зміни умов проживання тварин на території всієї Євразії.

Наприкінці Олігоцену під час завершення пізньо-Олігоценового потепління кількість опадів зросла, проте спільноти ссавців не відновилися і великі ссавці були дуже рідкісними в екосистемах. Про нестабільність клімату в кінці Олігоцену свідчать флуктуації показників магніто-сприйнятливості палеогрунтів і фракціонування ізотопів вуглецю. Зниження значень показника $\delta^{13}\text{C}$ відповідають епізоду зростання кількості опадів в екосистемах території дослідження. Наземні брюхоногі молюски в цьому часовому інтервалі розмножилися і займали підтоплені території або ефемеридні озера. Ця фаза нестабільності клімату призвела до зниження кількості та біорізноманіття гризунів і до зменшення кількості груп комахоїдних тварин. Тільки зайцеподібні змогли пристосуватися до таких умов, що було встановлено за великою кількістю особин в зразках. Третя епоха аридифікації мала місце на кордоні Олігоцен - Міоцен, що співпало з першим Міоценовим гляціалом. Умови середовища були дуже нестабільні - що знайшло своє відображення у високій швидкості зміни груп в співтоваристві ссавців.

Таким чином, перша криза в співтовариствах ссавців на території Центральної Азії була пов'язана з похолоданням під час Олігоценового Гляціального Максимуму і супроводжувалась різкою зміною фаун. Друга криза - була викликана зростаючою аридифікацією клімату протягом пізньо-Олігоценового потепління і супроводжувалась значним зменшенням біорізноманіття ссавців. Внаслідок значної втрати біорізноманіття в ході пізньо-Олігоценового масового вимирання (the Late Oligocene Extinction Event), перший Міоценовий гляціал істотно не вплинув на загальну різноманітність ссавців.

*NB! Точні причини, які викликали значну аридифікацію клімату в Центральній Азії в Олігоцені - на сьогоднішній день залишаються не визначеними (за Harzhauser et al., 2016). Зокрема, в Олігоцені підняття плато Тибету і Хангайських гір (the Hangay Mountains) могло бути однією з причин посилення посух в регіоні дослідження.

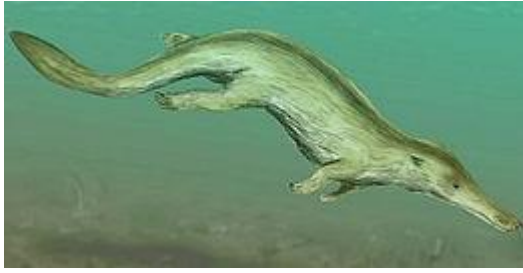
Поява перших китоподібних. Приблизно 45-41 млн.р.т. з ряду парнокопитних родини Бегемотові виділились перші кити, які з часом втратили задні кінцівки, а деякі - і зуби (хоча, сьогодні, іноді виловлюють китів з задніми лапками і з зубами; це означає, що ознаки не втрачені, а тільки заблоковані). Дещо пізніше у китів з'явилась ультразвукова ехолокація.



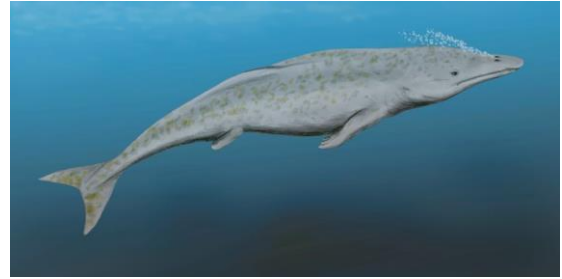
Пакіцетус (*Pakicetus*) - представник суходпутних предків китоподібних з групи парнокопитних гіпопотамових. Еоцен. 49 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Pakicetus>).



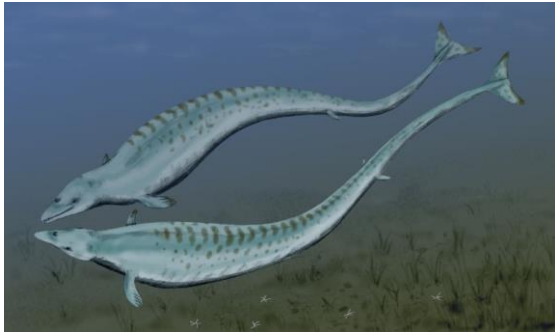
Амбулоцетус (*Ambulocetus*) - представник напівводних предків китоподібних. Еоцен. 48 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Ambulocetus>).



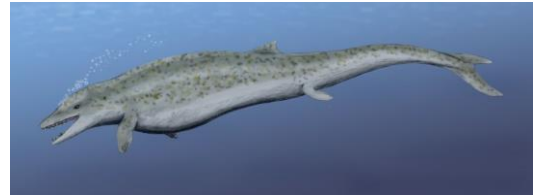
Кутчіцетус (*Kutchicetus*) - один з предків китоподібних. Еоцен. 48 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Kutchicetus>).



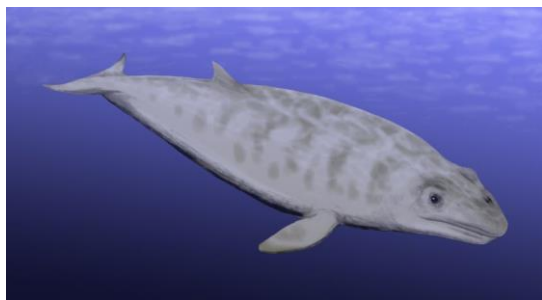
У Палеогені з'явилися перші китоподібні (від наземних парнокопитних родини гіпопотамових). Протоцетус (*Protocetus*) - стародавнє китоподібне, ссавець. Еоцен. 45 млн.р.т. (за <http://en.rfwiki.org/wiki/Protocetus>).



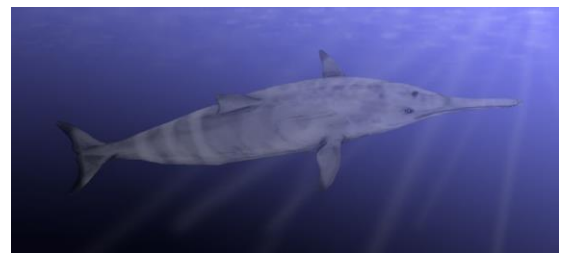
Базилозаври (*Basilosaurus*) - стародавні китоподібні. Довжина тіла до 18 м. Еоцен. 41 - 35 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Basilosaurus>).



Дорудон (*Dorudon*) - стародавнє китоподібне. Довжина тіла до 5 м. Еоцен. 41 - 35 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Dorudon>).



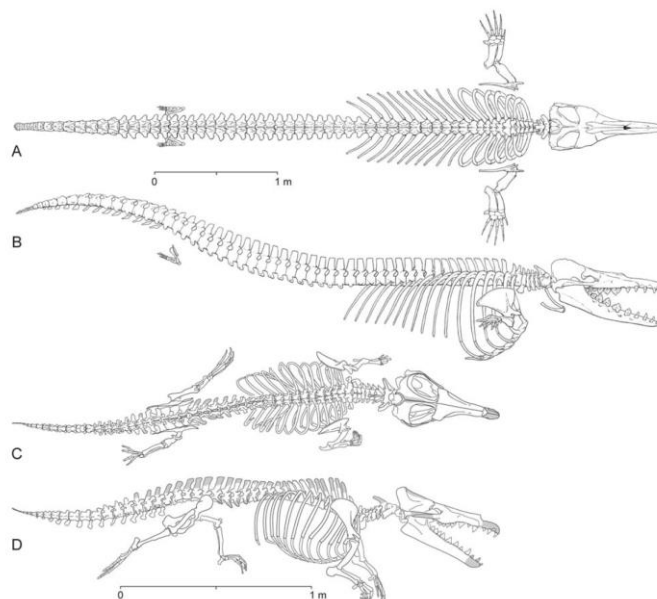
Яніцетус (*Janjucetus, Mysticeti*) - представник давніх вусатих китів (мали замість зубів цідильний апарат з системи пластин). Еоцен. 25 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Janjucetus>).



Сквалодон (*Squalodon, Odontoceti*) - представник давніх зубатих китів. Сквалодони вже користувались ехолокацією. 33 - 14 млн.р.т. Ранній Еоцен - середній Міоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Squalodon>).

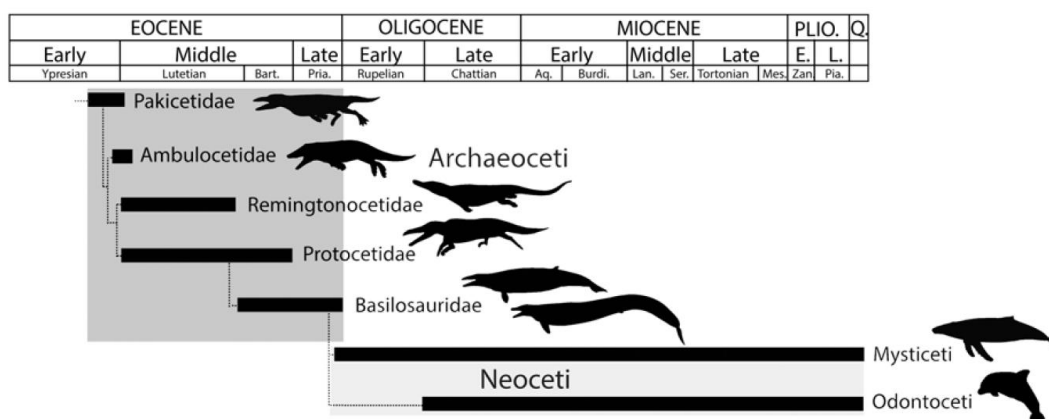
Попередники китових. Середній Еоцен. Протоцетиди (*Protocetidae*) - це середньо-Еоценові (49 - 37 млн.р.т.) попередники археоцетів (*Archaeocete*), які в свою чергу - є предковою групою для китоподібних. Протоцетид знаходять в морських осадових породах, тобто вони мешкали у воді, але при цьому зберігали чотирилапі кінцівки наземного типу і не були повністю водними мешканцями. Протоцетиди інтерпретуються як амфібіальні тварини,

які харчувалися в морі, але відпочивали на суші. Gingerich P.D. з колегами (2009) описали скелети двох протоцетид *Maiacetus innus*, що досягали в довжину 2,6 м, в середньо-Еоценових відкладеннях Пакистану. Аналіз скелетів цих протоцетид свідчить про те, що вони мали чотирилапі кінцівки наземного типу і що дитинчат вони народжували на суші (за Gingerich et al., 2009).



A, B - Скелет археоцета *Dorudon atrox*, довжина тіла 5 м, 36,5 млн.р.т.; C, D - скелет протоцетида *Maiacetus innus*, довжина тіла 2,6 м., 47,5 млн.р.т. (за Gingerich et al., 2009).

Перехід китоподібних до життя у воді. Еоцен. В Еоцені китоподібні перейшли до життя у воді. Предкові форми - археоцети (archaeocetea) показують різну ступінь адаптації до життя у воді. Houssaye A. з колегами (2015) досліджували скам'янілості стародавніх китових, зокрема - внутрішню структуру кісток, що дозволило зробити висновки про аквальний або наземний способи життя представників різних родин археоцетів. Так, *Remingtonocetidae* і *Protocetidae* були виключно водними мешканцями прибережних вод, тоді як *Basilosaurids* мали осифікацію скелета подібну сучасним китоподібним і, мабуть, були активними плавцями у відкритому морі (за Houssaye et al., 2015).

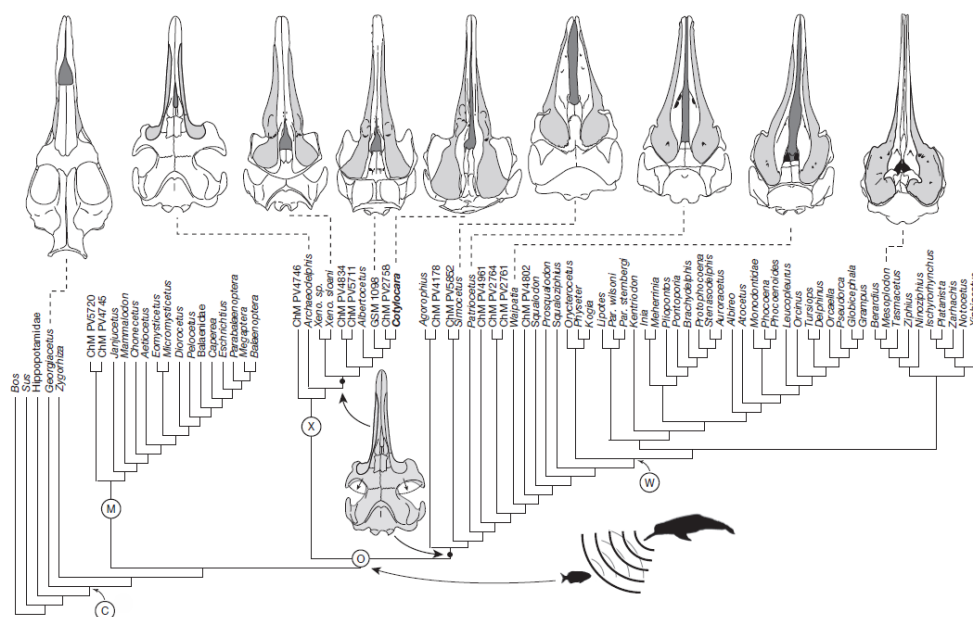


Філогенетичні відносини між археоцетами (*Archaeoceti*) і сучасними китоподібними (*Neoceti*) (цитовано за Houssaye et al., 2015).

Поява асиметрії черепа і примітивної здатності до сприйняття ультразвуку, які продукують риби, у Еоценових археоцетів – предків усіх китових. Еоценові археоцетові кити дали початок всім сучасним групам зубатих і беззубих китів (*Odontoceti* і *Mysticeti*) на кордоні Еоцен-Олігоцен. Одонтоцети мають асиметричний череп і ця асиметрія пов'язана з

продукуванням ультразвуків і з ехолокацією. Загально визнано, що *Mysticeti* мають симетричний череп і відсутність сприйняття високочастотних звуків. Fahlke J.M. з колегами (2011) показали, що протоцетиди і базілозавридні археоцети мають асиметричний череп. Асиметрія черепа з'явилась у Еоценових археоцетів як компонент складного комплексу ознак, які забезпечували спрямоване сприйняття звуків, що дозволяло їм чути ультразвуки, які продукують риби - потенційні жертви предків китових. Ультразвукова ехолокація з'явилась в Олігоцені у одонтоцетів і це дозволило їм знаходити «мовчазну» жертву. Олігоцені *Mysticeti* втратили асиметрію черепа і здатність до спрямованого сприйняття ультразвуків. Це співпало з переходом до полювання на крупну здобич (за Fahlke et al., 2011).

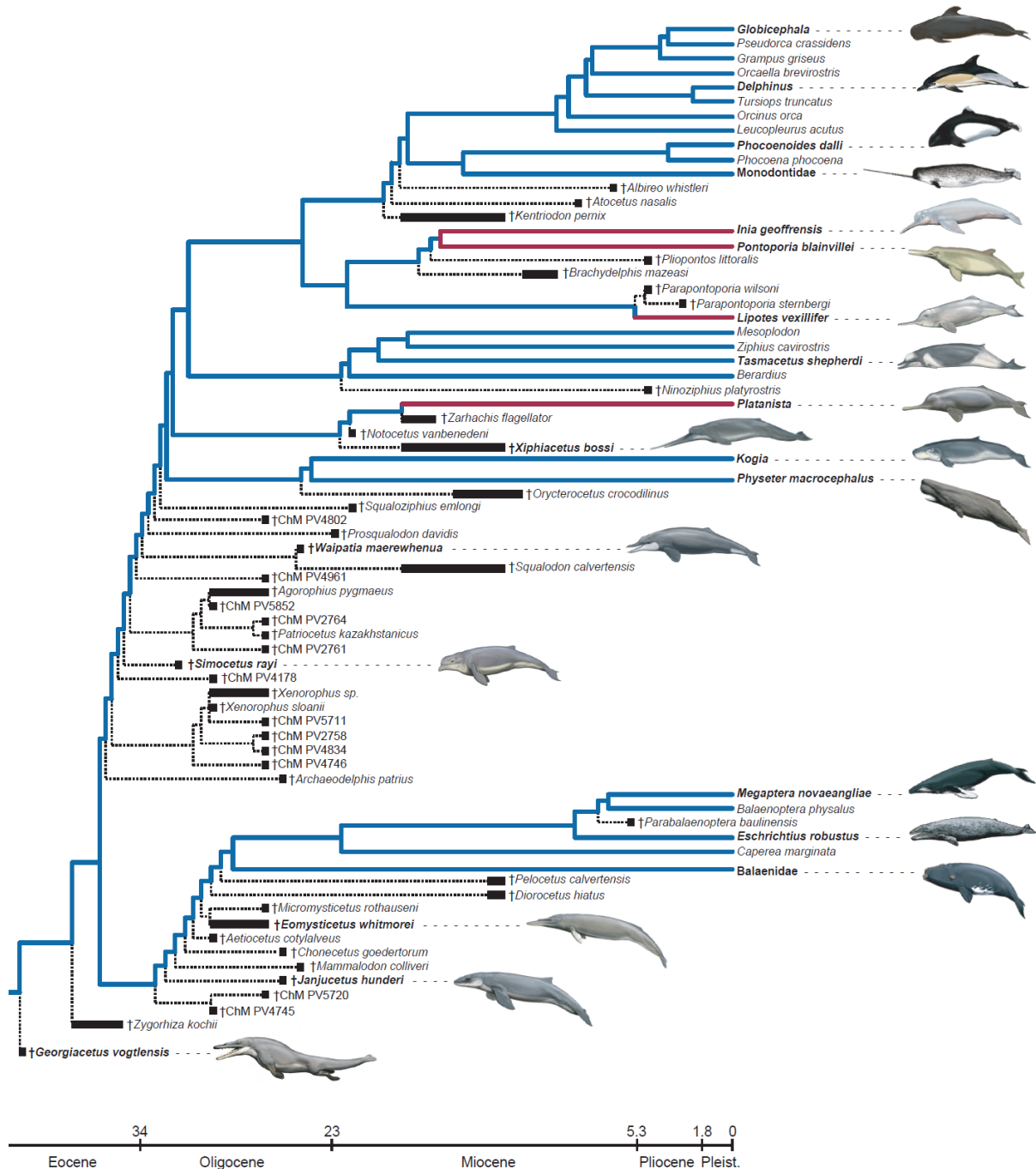
Поява ехолокації у китових в ранньому Олігоцені. Одонтоцети (*Odontocetus*) - зубаті кити, дельфіни і морські свинки (porpoises) - полюють і орієнтуються в навколишньому середовищі за допомогою ехолокації.



Філогенетичне древо китоподібних, яке показує еволюцію ехолокації у даній групі ссавців. Де: C - Cetacea; M - Mysticeti; O - Odontoceti; X - Xenorophidae; W - продвинуті Odontoceti (за Geisler et al., 2014).

Всі сучасні одонтоцети, ймовірно, здатні до ехолокації. Однак, коли і як з'явилась ця здатність - точно не відомо. Geisler J.H. з колегами (2014) досліджували скам'янілості одонтоцета *Cotylocara macei* з Олігоценового геогоризонта, датованого приблизно 28 млн.р.т. (Південна Кароліна). Деякі структурні елементи викопних решток цього одонтоцета свідчать про те, що ця тварина була здатна до ехолокації. Філогенетичний аналіз, проведений авторами, показав, що *Cotylocara* є базовою клядою одонтоцетів, що привело дослідників до висновку, що примітивні форми ехолокації з'явились в ранньому Олігоцені незабаром після відділення одонтоцетів від предкової групи китів - фільтраторів (*Mysticetes*) (за Geisler et al., 2014).

Диверсифікація продвинутих китоподібних в пізньому Олігоцені. Китоподібні (дельфіни, морські свинки і кити) це кляди аквальних видів ссавців. Geisler J.H. з колегами (2011) скомбінували результати аналізу ДНК, морфологічні дані і опубліковані в літературі геномні дані, що дозволило їм побудувати філогенетичне древо з урахуванням молекулярних даних і фосилій.



Філогенетичне древо китоподібних. Лінії, які пов'язані з сучасними таксонами - пофарбовані. Лінії річкових дельфінів - червоні, інші гілки - блакитні. Пунктирними лініями вказані вимерлі лінії (за даними фосилій). Зверніть увагу на те, що всі Олігоценові і давніші китоподібні потрапляють за межі продвинутих груп *Mysticeti* і *Odontoceti*. Час розходження груп серед сучасних таксонів китоподібних, встановлений в роботі McGowen et al., 2009 суперечить даним фосилій, отриманим авторами цього дослідження (за Geisler et al., 2011).

Це дерево дозволяє реконструювати час диверсифікації китоподібних. В цьому філогенетичному дереві усі Олігоценові таксони потрапляють за межі продвинутих *Mysticeti* і продвинутих *Odontoceti*. Це свідчить про те, що ці клади радіювали в пізньому Олігоцені або навіть пізніше, що суперечить деяким сучасним молекулярним дослідженням. Побудоване авторами філогенетичне дерево також показало, що багато рис річкових дельфінів з'явилися у їх океанічних предків, а це суперечить гіпотезі, згідно з якою ці риси є результатом конвергентної адаптації до флювіальних місць проживання (за Geisler et al., 2011).

Поява перших ластоногих наприкінці Олігоцену. Наприкінці Олігоцену, приблизно 23,03 млн.л.н. з'явилися перші ластоногі. Ластоногі – це нащадки давніх хижих ссавців родин куницевої та медвежі, які перейшли до життя у воді.



Пуїджила (*Puijila darwini*) - представник вимерлої групи напівводних хижих ссавців, одна з перехідних форм від наземних до ластоногих ссавців. Довжина тіла 1,1 м. Олігоцен. 23 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Puijila>).



У Палеогені з'явилися перші ластоногі. Еналіарктос (*Enaliarctos*) - представник вимерлої групи раних ластоногих. Північна Америка. Пізній Олігоцен - ранній Міоцен. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Enaliarctos>).

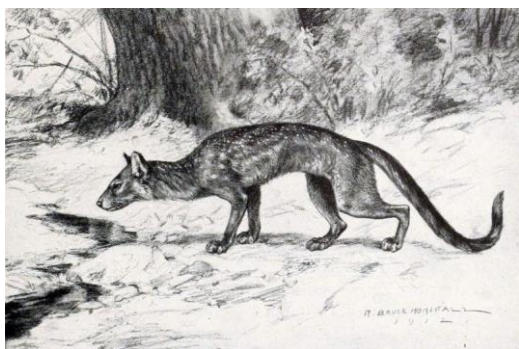
Правило Коупа не підтверджується на ластоногих Олігодена-Пліоцена. Згідно з правилом Коупа - еволюційний тренд в лінійних тварин спрямований в бік збільшення розмірів тіла. Churchill M. з колегами (2015) перевірили, чи виконується це правило для класу морських ссавців *Pinnipedimorpha*, яка включає вимерлу групу *Desmatophocidae* і сучасні групи *Phocidae* (безвухі тюлені), *Otariidae* (морські леви) і *Odobenidae* (моржі). Автори порівняли розміри тіла сучасних і вимерлих ластоногих і досліджили, як розміри тіла змінювались в часі. В ході дослідження була виявлена позитивна кореляція між геологічним віком і розмірами тіла тварин. Однак, цей тренд є результатом відмінностей між ранніми асоціаціями малорозмірних ластоногих (Олігоцен - ранній Міоцен) і більш пізніми асоціаціями (середній Міоцен - Пліоцен), які демонстрували значне розмаїття розмірів тіла. Автори не виявили достовірних відмінностей між кількістю видів, у яких збільшились або зменшились розміри тіла. Це свідчить про те, що зростання розмірів тіла ластоногих запускається пасивною диверсифікацією в вакантні екологічні ніші від загального предка ластоногих, який мав мінімальні розміри тіла, можливі для морського ссавця. Грунтуючись на отриманих результатах, авторами роботи був зроблений висновок про те, що еволюційна історія ластоногих не підтверджує правило Коупа (за Churchill et al., 2015).

Поява хижих копитних ссавців групи мезоніксів. Надзвичайно цікавою є група копитних вовків – хижих Палеогенових тварин, які мали копита на кінцівках. Копита захищали пальці лап від пошкодження під час руху тварини. Проте, не сприяли нападу на жертву і можливо через цю причину дана ознака еволюційно не закріпилась серед популяцій хижих тварин.



Мезонікс (*Mesonyx*) - представник хижих ссавців, схожих на вовків. Довжина тіла 1,5 м. На кінчиках пальців були маленькі копита. Еоцен. 51,8 - 51,7 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Mesonyx>).

Розходження ліній псових і котячих. Еоцен. Tamiya P.S. (2011) на підставі аналізу фосилій було показано, що розходження ліній собачих (псових) і котячих відбулось в інтервалі приблизно 47 - 38 млн.р.т. (Tamiya, 2011).



У Палеогені з'явилися перші псові. Геспероціон (*Hesperocyon gregarius*) - найдавніший представник вимерлої групи псових. Північна Америка. Пізній Еоцен - ранній Олігоцен. 42,5 - 31,0 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hesperocyon>).

Гієнодонти. Bowen G.J. с колегами (2002), використовуючи методи ізотопної стратиграфії і кількісної біохронології встановили, що вимерла група гієнодонтів з'явилась вперше в Азії, і лише потім - в Північній Америці, а сучасні групи приматів, непарно- і парнокопитних - вперше з'явилися в Азії до або на самому кордоні між Палеоценом і Еоценом. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що Азія є центром появи ранніх ссавців (за Bowen et al., 2002).

Поява кажанів в Еоцені. В ранньому Еоцені з'явилися перші кажани. А через деякий час - кажани обзавелися ехолокацією (про що свідчать зміни в морфології кісток черепа цих тварин).



У Палеогені з'явилися летючі миші. Онїхониктерис (*Onychonycteris finneyi*) - скам'янілі залишки одного з перших представників летючих мишей, у яких ще не було ехолокації. Ранній Еоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Onychonycteris>).



Скам'янілі рештки Еоценового кажана *Icaronycteris index*. Ікарониктерис вже володів ехолокацією. Еоцен. 52,5 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Icaronycteris>).

Конвергентне придбання здатності до ехолокації у китоподібних і у кажанів засноване на конвергентній зміні в ключових генах. На прикладі порівняння геномних послідовностей дельфінів і кажанів - ссавців, здатних до ехолокації, - вчені (Parker et al., 2013) з'ясували генетичні шляхи конвергентної еволюції. Конвергенція, тобто виникнення подібних ознак у неспоріднених організмів, вважалася результатом еволюції різних наборів генів: надто вже незначною здається ймовірність появи подібних мутацій в подібних генах.

Але, як з'ясувалося, ехолокація - складна адаптивна ознака - у дельфінів і кажанів виникла якраз за рахунок подібних мутацій в подібних генах. Це змінює наші уявлення про генетичну сутність конвергенції, а також показує, що до результатів застосування молекулярних методів для філогенетичних реконструкцій слід ставитися обережно (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432111/ Konvergentnaya_morfologiya_kak_sledstvie_konvergensii_genov).

*NB! Однак, дослідження, проведені іншими групами (Thomas & Hahn, 2015; Zou & Zhang, 2015), не підтвердили висновки про статистично достовірні конвергентні зміни в генах китових і рукокрилих, пов'язаних з придбання здатності до ехолокації.

Зміни в морфології тіла китоподібних і рукокрилих пов'язані зі змінами в Нох-генах. Кажани і китоподібні мають незвичайну для ссавців морфологію тіла. Відомо, що план будови тіла хребетних тварин значною мірою визначається особливостями функціонування Нох-генів. Молекулярний аналіз, проведений Liang L. з колегами (2013), показав позитивну селекцію Нохb9 гена у китоподібних і Нохb2 гена у кажанів. Таким чином, проведені дослідження дозволили виявити два Нох-гена, які можуть бути пов'язані з особливостями морфогенезу китових і рукокрилих (за Liang et al., 2013).

Дослідження, проведені Ray R. і Capreschi M. (2008), показали посилену експресію НохD13 гена в задній частині передніх кінцівок і в передній кромці мембрани крила у рукокрилих при збереженні високого рівня консервативності даного гена у всіх ссавців, а також виявили специфічні зміни в енхансері НохD гена в кінцівках рукокрилих (нові активні домени). Автори роботи прийшли до висновку, що модуляція експресії Нох-генів може бути відповідальною за морфологічні зміни в будові тіла різних ліній ссавців при збереженні спадкових обмежень і цілісності кластера генів морфогенезу (за Ray & Capreschi, 2008).

Рукокрилі (*Chiroptera*) і Комахоїдні (*Eulipotyphla*) - це сестринські групи ссавців.

Nikaido M. з колегами (2001) на підставі результатів аналізу мітохондріальних геномів встановили, що: а) рукокрилі (*Chiroptera*) є сестринської групою для комахоїдних (*Eulipotyphla*) ссавців: дані групи розійшлися від загального предка в пізній Крейді, приблизно 68 млн.р.т.; б) клада комахоїдних / рукокрилих (*Eulipotyphla* / *Chiroptera*) є близькоспорідненою кладі фереунгулят (*fereungulates*), яка складається з надряду Китопарнокопитні (*Cetartiodactyla*), ряду Непарнокопитні (*Perissodactyla*) і ряду Хижаки (*Carnivora*) (за Nikaido et al., 2001).

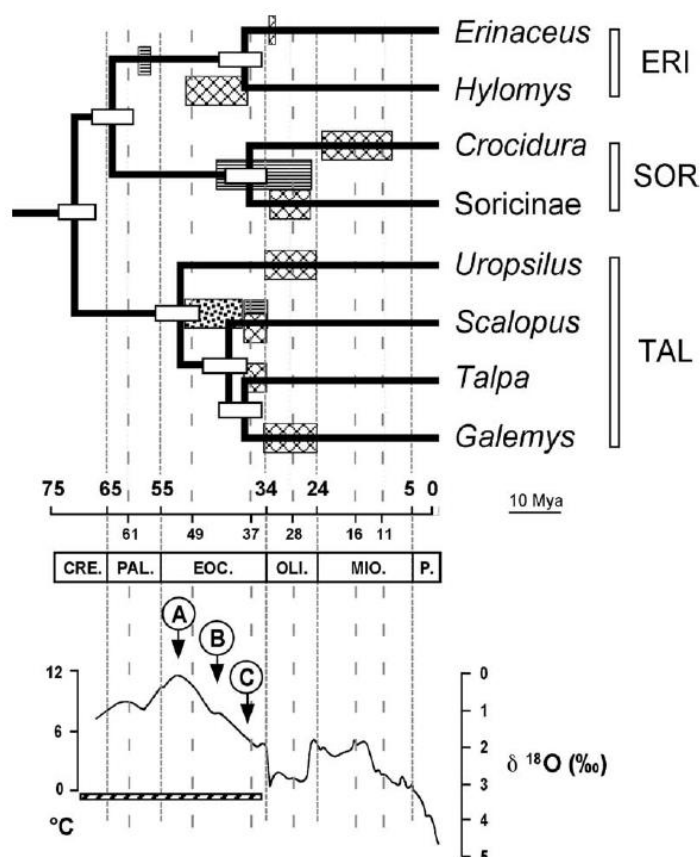
Поява перших їжаків (ряд Комахоїдні) в Палеогені. Їжаків (*Erinaceidae*) відносять до однієї з найдавніших гілок ссавців. Хоча справжні їжаки з'явилися тільки в Еоцені, їх вимерлі предки з родини *Adapisoricidae* водилися вже в Крейдяному періоді. Однак, недавні дослідження показали, що ця викопна група не належить до плацентарних ссавців (тобто це були сумчасті тварини схожі на їжаків) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Adapisoriculidae>)



Erinaceus europaeus - їжаки з'явилися в Еоцені. Еоцен - сьогодні. (за https://en.wikipedia.org/wiki/European_hedgehog).

Парафілетичність групи Комахоїдних ссавців(*Insectivora*). Молекулярні методи дослідження показали, що група Комахоїдні ссавці, яка включає їжаків, землерийок, кротів (*Eulipotyphla*) і златокротів, тенреків (*Afrosoricida*) - є парафілетичною. Douady C.J. і Douzery E.J. встановили, що: а) базова група, що дала початок їжакам, землерийкам і кротам,

відокремилася від лінії *Laurasiatheria* плацентарних ссавців в пізній Крейді, приблизно 73 ± 5 млн.р.т; б) гілка кротів відокремилася від гілки їжаків + землерийки на кордоні Крейда - Палеоцен; в) в ранньому - середньому Еоцені з'явилися всі відомі сьогодні підродини *Eulipotyphla*. Автори дослідження підкреслюють, що диверсифікація групи *Eulipotyphla* корелювала з кліматичними змінами навколишнього середовища (за Douady & Douzery, 2003).



Кореляція між змінами палеоклімату і диверсифікацією комахоїдних ссавців групи *Eulipotyphla*. Де: маленькі білі прямокутники позначають стандартне відхилення часу розходження груп, встановлене за допомогою методу молекулярного годинника; горизонтальні заштриховані в смужку і в сіточку прямокутники - вказують найбільш ранні скам'янілості відповідних родин і підродин; прямокутники, зафарбовані в крапочку - вказують на скам'янілості, які потребують підтвердження; горизонтальна шкала вказує час, млн.р.т.; шкала геологічних періодів та епох: CRE - Крейдяний період, PAL - Палеоцен, EOC - Еоцен, OLI - Олігоцен, MIO - Міоцен, P - Пліо-Плейстоцен; вертикальні пунктирні лінії вказують поділ між періодами і епохами; вертикальні пунктирні лінії всередині епохи вказують поділ між ранньою, середньою та пізньою частинами епохи; чорна крива вказує варіації в значеннях показника ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}O$) в глибоководних відкладеннях; вертикальна ліва шкала вказує значення абсолютних температур ($^{\circ}C$); стрілками вказані три палео-події, синхронні з диверсифікацією комахоїдних групи *Eulipotyphla*: А - ранньо-Еоценовий кліматичний оптимум; В - середньо-Еоценове похолодання; С - поява покривного зледеніння в Антарктиді; назви родин комахоїдних тварин групи *Eulipotyphla*: ERI - *Erinaceidae* (родина їжаків); SOR - *Soricidae* (родина Землерийков); TAL - *Talpidae* (родина Кротів) (цитовано за Douady & Douzery, 2003).

Література:

Akhmetiev M.A., Zaporozhets N.I., Benyamovskiy V.N., Aleksandrova G.N., Iakovleva A.I., Oreshkina T.V. The Paleogene history of the Western Siberian seaway – a connection of the Peri-Tethys to the Arctic ocean // Austrian Journal of Earth Sciences. Vienna. - 2012. – Vol. 105. – P. 50 - 67.

Alroy J. Cenozoic bolide impacts and biotic change in North American mammals // Astrobiology. – 2003. – Vol. 3(1). – P. 119-132.

Angst D, Lécuyer C, Amiot R, Buffetaut E, Fourel F, Martineau F, Legendre S, Abourachid A, Herrel A. Isotopic and anatomical evidence of an herbivorous diet in the Early Tertiary giant bird *Gastornis*.

- implications for the structure of Paleocene terrestrial ecosystems // *Naturwissenschaften*. – 2014. – Vol. 101(4). – P. 313-322. doi: 10.1007/s00114-014-1158-2.
- Bacon C.D., Silvestro D., Jaramillo C., Smith B.T., Chakrabarty P., Antonelli A. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2015. – Vol. 112(19). – P. 6110 - 6115. doi: 10.1073/pnas.1423853112.
- Baker A.J., Haddrath O., McPherson J.D., Cloutier A. Genomic support for a moa-tinamou clade and adaptive morphological convergence in flightless ratites // *Mol. Biol. Evol.* – 2014. – Vol. 31(7). – P. 1686 - 1696. doi: 10.1093/molbev/msu153.
- Baker A.J., Pereira S.L., Haddrath O.P., Edge K.-A. Multiple gene evidence for expansion of extant penguins out of Antarctica due to global cooling // *Proc. Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 273(1582). – P. 11 - 17. doi: 10.1098/rspb.2005.3260.
- Beard K.C. Evolution. The oldest North American primate and mammalian biogeography during the Paleocene–Eocene Thermal Maximum // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2008. – Vol. 105(10). – P. 3815–3818. doi: 10.1073/pnas.0710180105
- Bijl P.K., Bendle J.A., Bohaty S.M., Pross J., Schouten S., Tauxe L., Stickley C.E., McKay R.M., Röhl U., Olney M., Sluijs A., Escutia C., Brinkhuis H.; Expedition 318 Scientists. Eocene cooling linked to early flow across the Tasmanian Gateway // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2013. – Vol. 110(24). – P. 9645-9650. doi: 10.1073/pnas.1220872110.
- Bloch J.I., Boyer D.M. Grasping primate origins // *Science*. – 2002. – Vol. 298(5598). – P. 1606-1610.
- Bloch J.I., Silcox M.T., Boyer D.M., Sargis E.J. New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2007. – Vol. 104(4). – P. 1159-1164.
- Bond W.J. Fires in the Cenozoic: a late flowering of flammable ecosystems // *Front Plant Sci.* – 2015. – Vol. 5:749. doi: 10.3389/fpls.2014.00749.
- Bouchenak-Khelladi Y., Slingsby J.A., Verboom G.A., Bond W.J. Diversification of C(4) grasses (*Poaceae*) does not coincide with their ecological dominance // *Am. J. Bot.* – 2014. – Vol. 101(2). – P. 300 - 307. doi: 10.3732/ajb.1300439.
- Bourgeois J., Hansen T.A., Wiberg P.L., Kauffman E.G. A tsunami deposit at the cretaceous-tertiary boundary in Texas // *Science*. – 1988. – Vol. 241(4865). – P. 567-570.
- Bowen G.J., Clyde W.C., Koch P.L., Ting S., Alroy J., Tsubamoto T., Wang Y., Wang Y. Mammalian dispersal at the Paleocene/Eocene boundary // *Science*. – 2002. – Vol. 295(5562). – P. 2062-2065.
- Brady S.G., Sipes S., Pearson A., Danforth B.N. Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees // *Proc. Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 273(1594). – P. 1643 - 1649. doi: 10.1098/rspb.2006.3496.
- Burger P.A. The history of Old World camelids in the light of molecular genetics // *Trop. Anim. Health Prod.* – 2016. – Vol. 48(5). – P. 905 - 913. doi: 10.1007/s11250-016-1032-7.
- Cantalapiedra J.L., Fitzjohn R.G., Kuhn T.S., Fernández M.H., DeMiguel D., Azanza B., Morales J., Mooers A.O. Dietary innovations spurred the diversification of ruminants during the Caenozoic // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 281(1776):20132746. doi: 10.1098/rspb.2013.2746.
- Carpenter R.J., McLoughlin S., Hill R.S., McNamara K.J., Jordan G.J. Early evidence of xeromorphy in angiosperms: stomatal encryption in a new eocene species of *Banksia* (Proteaceae) from Western Australia // *Am. J. Bot.* – 2014. – Vol. 101(9). – P. 1486-1497. doi: 10.3732/ajb.1400191.
- Casanova J.C., Badia-Careaga C., Uribe V., Sanz-Ezquerro J.J. Bambi and Sp8 expression mark digit tips and their absence shows that chick wing digits 2 and 3 are truncated // *PLoS One*. – 2012. – Vol. 7(12):e52781. doi: 10.1371/journal.pone.0052781.
- Chaimanee Y., Chavasseau O., Beard K.C., Kyaw A.A., Soe A.N., et al. Late Middle Eocene primate from Myanmar and the initial anthropoid colonization of Africa // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2012. – Vol. 109(26). – P. 10293 - 10297. doi: 10.1073/pnas.1200644109.
- Chen Z., Xu S., Zhou K., Yang G. Whale phylogeny and rapid radiation events revealed using novel retroposed elements and their flanking sequences // *BMC Evol. Biol.* – 2011. – Vol. 11:314. doi: 10.1186/1471-2148-11-314.
- Chin S.W., Shaw J., Haberle R., Wen J., Potter D. Diversification of almonds, peaches, plums and cherries - molecular systematics and biogeographic history of *Prunus* (*Rosaceae*) // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2014. – Vol. 76. – P. 34-48. doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.024.
- Churchill M., Clementz M.T., Kohno N. Cope's rule and the evolution of body size in *Pinnipedimorpha* (*Mammalia: Carnivora*) // *Evolution*. – 2015. – Vol. 69(1). – P. 201-215. doi: 10.1111/evo.12560.

- Corse E., Rampal J., Cuoc C., Pech N., Perez Y., Gilles A. Phylogenetic Analysis of Thecosomata Blainville, 1824 (*Holoplanktonic Opisthobranchia*) Using Morphological and Molecular Data // PLoS One. – 2013. – Vol. 8(4): e59439. doi: 10.1371/journal.pone.0059439.
- Couvreux T.L., Chatrou L.W., Sosef M.S., Richardson J.E. Molecular phylogenetics reveal multiple tertiary vicariance origins of the African rain forest trees // BMC Biol. – 2008. – Vol. 6:54. doi: 10.1186/1741-7007-6-54.
- Cowman P.F., Bellwood D.R. Coral reefs as drivers of cladogenesis: expanding coral reefs, cryptic extinction events, and the development of biodiversity hotspots // J. Evol. Biol. – 2011. – Vol. 24(12). – P. 2543 - 2562. doi: 10.1111/j.1420-9101.2011.02391.x.
- Crayn D.M., Rossetto M., Maynard D.J. Molecular phylogeny and dating reveals an Oligo-Miocene radiation of dry-adapted shrubs (former *Tremandraceae*) from rainforest tree progenitors (*Elaeocarpaceae*) in Australia // Am. J. Bot. – 2006. – Vol. 93(9). – P. 1328-1342. doi: 10.3732/ajb.93.9.1328.
- Cunningham S., Castro I., Alley M. A new prey-detection mechanism for kiwi (*Apteryx* spp.) suggests convergent evolution between paleognathous and neognathous birds // J. Anat. – 2007. – Vol. 211(4). – P. 493 - 502.
- Cupello C., Brito P.M., Herbin M., Meunier F.J., Janvier P., Dutel H., Clement G. Allometric growth in the extant coelacanth lung during ontogenetic development // Nat. Commun. – 2015. – Vol. 6:8222. doi: 10.1038/ncomms9222.
- Darst C.R., Menendez-Guerrero P.A., Coloma L.A., Cannatella D.C. Evolution of dietary specialization and chemical defense in poison frogs (*Dendrobatidae*): a comparative analysis // Am. Nat. – 2005. – Vol. 165. – P. 56 – 69.
- Deconto R.M., Pollard D., Wilson P.A., Pälike H., Lear C.H., Pagani M. Thresholds for Cenozoic bipolar glaciations // Nature. – 2008. – Vol. 455(7213). – P. 652 - 656. doi: 10.1038/nature07337.
- Delsuc F., Catzeflis F.M., Stanhope M.J., Douzery E.J. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua* // Proc. Biol. Sci. – 2001. – Vol. 268(1476). – P. 1605 - 1615.
- Delsuc F., Gibb G.C., Kuch M., Billet G., Hautier L., et al. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts // Curr Biol. – 2016. – Vol. 26(4):R155-6. doi: 10.1016/j.cub.2016.01.039.
- Delsuc F., Vizcaíno S.F., Douzery E.J.P. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans // BMC Evol. Biol. – 2004. – Vol. 4: 11. doi: 10.1186/1471-2148-4-11.
- Douady C.J., Douzery E.J. Molecular estimation of eulipotyphlan divergence times and the evolution of "Insectivora" // Mol. Phylogenet Evol. – 2003. – Vol. 28(2). – P. 285 - 296.
- Emerling C.A., Springer M.S. Genomic evidence for rod monochromacy in sloths and armadillos suggests early subterranean history for *Xenarthra* // Proc. Biol. Sci. – 2015. – Vol. 282(1800):20142192. doi: 10.1098/rspb.2014.2192.
- Engel M.S. Evolution. Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol. 98(4). – P. 1661–1664. doi: 10.1073/pnas.98.4.1661.
- Eronen J.T., Janis C.M., Chamberlain C.P., Mulch A. Mountain uplift explains differences in Palaeogene patterns of mammalian evolution and extinction between North America and Europe // Proc. Biol. Sci. – 2015. – Vol. 282(1809):20150136. doi: 10.1098/rspb.2015.0136.
- Fahlke J.M., Gingerich P.D., Welsh R.C., Wood A.R. Cranial asymmetry in Eocene archaeocete whales and the evolution of directional hearing in water // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2011. – Vol. 108(35). – P. 14545 - 14548. doi: 10.1073/pnas.1108927108.
- Friedman M. Ecomorphological selectivity among marine teleost fishes during the end-Cretaceous extinction // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2009. – Vol. 106(13). – P. 5218-5223. doi: 10.1073/pnas.0808468106.
- Friedman M. The evolutionary origin of flatfish asymmetry // Nature. – 2008. – Vol. 454(7201). – P. 209 - 212. doi: 10.1038/nature07108.
- Geisler J.H., Colbert M.W., Carew J.L. A new fossil species supports an early origin for toothed whale echolocation // Nature. – 2014. – Vol. 508(7496). – P. 383 - 386. doi: 10.1038/nature13086.
- Geisler J.H., McGowen M.R., Yang G., Gatesy J. A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown *Cetacea* // BMC Evol. Biol. – 2011. – Vol. 11: 112. doi: 10.1186/1471-2148-11-112.
- Gherman A., Chen P.E., Teslovich T.M., Stankiewicz P., Withers M., Kashuk C.S., Chakravarti A., Lupski J.R., Cutler D.J., Katsanis N. Population bottlenecks as a potential major shaping force of human genome architecture // PLoS Genet. – 2007. – Vol. 3(7):e119.

- Gibbs S.J., Bown P.R., Sessa J.A., Bralower T.J., Wilson P.A. Nannoplankton extinction and origination across the Paleocene-Eocene Thermal Maximum // *Science*. – 2006. – Vol. 314(5806). – P. 1770-1773.
- Gingerich P.D. Environment and evolution through the Paleocene-Eocene thermal maximum // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – Vol. 21(5). – P. 246-253.
- Gingerich P.D., ul-Haq M., von Koenigswald W., Sanders W.J., Smith B.H., Zalmout I.S. New Protocetid Whale from the Middle Eocene of Pakistan: Birth on Land, Precocial Development, and Sexual Dimorphism // *PLoS ONE*. – 2009. – Vol. 4(2): e4366. doi: 10.1371/journal.pone.0004366.
- Guex J., Pilet S., Müntener O., Bartolini A., Spangenberg J., Schoene B., Sell B., Schaltegger U. Thermal erosion of cratonic lithosphere as a potential trigger for mass-extinction // *Sci. Rep.* - 2016. 6:23168. doi: 10.1038/srep23168.
- Harrington R.C., Faircloth B.C., Eytan R.I., Smith W.L., Near T.J., Alfaro M.E., Friedman M. Phylogenomic analysis of carangimorph fishes reveals flatfish asymmetry arose in a blink of the evolutionary eye // *BMC Evol. Biol.* – 2016. – Vol. 16(1):224.
- Harzhauser M., Daxner-Höck G., Lopez-Guerrero P., Maridet O., Oliver A. et al. Stepwise onset of the Icehouse world and its impact on Oligo-Miocene Central Asian mammals // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:36169. doi: 10.1038/srep36169.
- Heim N.A., Peters S.E. Regional Environmental Breadth Predicts Geographic Range and Longevity in Fossil Marine Genera // *PLoS One*. – 2011. – Vol. 6(5): e18946. doi: 10.1371/journal.pone.0018946.
- Hernández-Hernández T., Brown J.W., Schlumpberger B.O., Eguiarte L.E., Magallón S. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome // *New Phytol.* – 2014. – Vol. 202(4). – P. 1382 - 1397. doi: 10.1111/nph.12752.
- Houssaye A., Tafforeau P., de Muizon C., Gingerich P.D. Transition of Eocene Whales from Land to Sea: Evidence from Bone Microstructure // *PLoS One*. – 2015. – Vol. 10(2): e0118409. doi: 10.1371/journal.pone.0118409
- Huchon D., Chevret P., Jordan U., Kilpatrick C.W., Ranwez V., Jenkins P.D., Brosius J., Schmitz J. Evolution. Multiple molecular evidences for a living mammalian fossil // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2007. – Vol. 104(18). – P. 7495–7499. doi: 10.1073/pnas.0701289104.
- Huynen L., Suzuki T., Ogura T., Watanabe Y., Millar C.D., et al. Reconstruction and *in vivo* analysis of the extinct *tbx5* gene from ancient wingless moa (*Aves: Dinornithiformes*) // *BMC Evol Biol.* - 2014 May 14;14:75. doi: 10.1186/1471-2148-14-75.
- Jaakkola S.T., Zerulla K., Guo Q., Liu Y., Ma H., Yang C., Bamford D.H., Chen X., Soppa J., Oksanen H.M. Halophilic archaea cultivated from surface sterilized middle-late eocene rock salt are polyploidy // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(10):e110533. doi: 10.1371/journal.pone.0110533.
- Jaeger J.J., Marivaux L. Paleontology. Shaking the earliest branches of anthropoid primate evolution // *Science*. – 2005. – Vol. 310(5746). – P. 244-245.
- Jaramillo C., Ochoa D., Contreras L., Pagani M., Carvajal-Ortiz H., et al. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on neotropical vegetation // *Science*. – 2010. – Vol. 330(6006). – P. 957-961. doi: 10.1126/science.1193833.
- Jiang K., Yan F., Wang K., Zou D.H., Li C., Che J. A new genus and species of treefrog from Medog, southeastern Tibet, China (*Anura, Rhacophoridae*) // *Dongwuxue Yanjiu*. – 2016. – Vol. 37(1). – P. 15 - 20. doi: 10.13918/j.issn.2095-8137.2016.1.15.
- Jiang X.D., Li Z.X. Seismic reflection data support episodic and simultaneous growth of the Tibetan Plateau since 25 Myr // *Nat. Commun.* – 2014. – Vol. 5:5453. doi: 10.1038/ncomms6453.
- Kagale S., Robinson S.J., Nixon J., Xiao R., Huebert T., et al. Polyploid Evolution of the Brassicaceae during the Cenozoic Era // *Plant Cell*. – 2014. – Vol. 26(7). – P. 2777 – 2791. doi: 10.1105/tpc.114.126391.
- Kawahara A.Y., Barber J.R. Tempo and mode of antibat ultrasound production and sonar jamming in the diverse hawkmoth radiation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2015. – Vol. 112(20). – P. 6407-6412. doi: 10.1073/pnas.1416679112.
- Kerckhoff A.J., Moriarty P.E., Weiser M.D. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2014. – Vol. 111(22). – P. 8125-8130. doi: 10.1073/pnas.1308932111.
- Lamont B.B., He T. Fire-adapted Gondwanan Angiosperm floras evolved in the Cretaceous // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – Vol. 12:223. doi: 10.1186/1471-2148-12-223.
- Le Duc D., Renaud G., Krishnan A., Almen M.S., Huynen L., et al. Kiwi genome provides insights into evolution of a nocturnal lifestyle // *Genome Biol.* – 2015. 16:147. doi: 10.1186/s13059-015-0711-4.

- Li J.T., Li Y., Klaus S., Rao D.Q., Hillis D.M., Zhang Y.P. Diversification of rhacophorid frogs provides evidence for accelerated faunal exchange between India and Eurasia during the Oligocene // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2013. – Vol. 110(9). – P. 3441 - 3446. doi: 10.1073/pnas.1300881110.
- Liang L., Shen Y.Y., Pan X.W., Zhou T.C., Yang C., Irwin D.M., Zhang Y.P. Adaptive evolution of the Hox gene family for development in bats and dolphins // PLoS One. – 2013. – Vol. 8(6):e65944. doi: 10.1371/journal.pone.0065944.
- Lo E.Y., Duke N.C., Sun M. Phylogeographic pattern of *Rhizophora* (*Rhizophoraceae*) reveals the importance of both vicariance and long-distance oceanic dispersal to modern mangrove distribution // BMC Evol. Biol. – 2014. – Vol. 14:83. doi: 10.1186/1471-2148-14-83.
- Longrich N.R., Bhullar B.A., Gauthier J.A. Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous-Paleogene boundary // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109(52). – P. 21396-21401. doi: 10.1073/pnas.1211526110.
- Longrich N.R., Scriberas J., Wills M.A. Severe extinction and rapid recovery of mammals across the Cretaceous-Paleogene boundary, and the effects of rarity on patterns of extinction and recovery // J. Evol. Biol. – 2016. doi: 10.1111/jeb.12882.
- Longrich N.R., Tokaryk T., Field D.J. Mass extinction of birds at the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) boundary // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2011. – Vol. 108(37). – P. 15253-15257. doi: 10.1073/pnas.1110395108.
- Lorion J., Kiel S., Faure B., Kawato M., Ho S.Y., Marshall B., Tsuchida S., Miyazaki J., Fujiwara Y. Adaptive radiation of chemosymbiotic deep-sea mussels // Proc. Biol. Sci. – 2013. – Vol. 280(1770):20131243. doi: 10.1098/rspb.2013.1243.
- Lu J., Peatman E., Tang H., Lewis J., Liu Z. Profiling of gene duplication patterns of sequenced teleost genomes: evidence for rapid lineage-specific genome expansion mediated by recent tandem duplications // BMC Genomics. – 2012. – Vol. 13:246. doi: 10.1186/1471-2164-13-246.
- Macqueen D.J., Johnston I.A. A well-constrained estimate for the timing of the salmonid whole genome duplication reveals major decoupling from species diversification // Proc. Biol. Sci. – 2014. – Vol. 281(1778). – P. 20132881. doi: 10.1098/rspb.2013.2881.
- Martins A.C., Scherz M.D., Renner S.S. Several origins of floral oil in the *Angelonieae*, a southern hemisphere disjunct clade of *Plantaginaceae* // Am. J. Bot. – 2014. – Vol. 101(12). – P. 2113-2120. doi: 10.3732/ajb.1400470.
- Matschiner M., Hanel R., Salzburger W. On the origin and trigger of the notothenioid adaptive radiation // PLoS One. – 2011. – Vol. 6(4):e18911. doi: 10.1371/journal.pone.0018911.
- Mayr G., Alvarenga H., Mourer-Chauviré C. Out of Africa: Fossils shed light on the origin of the hoatzin, an iconic Neotropical bird // Naturwissenschaften. – 2011. – Vol. 98(11). – P. 961 - 966. doi: 10.1007/s00114-011-0849-1.
- McGowen M.R., Montgomery S.H., Clark C., Gatesy J. Phylogeny and adaptive evolution of the brain-development gene microcephalin (*MCPHI*) in cetaceans // BMC Evol. Biol. – 2011. – Vol. 11: 98. doi: 10.1186/1471-2148-11-98
- McGowen M.R., Spaulding M., Gatesy J. Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans // Mol. Phylogenet. Evol. – 2009. – Vol. 53. – P. 891 - 906.
- Mennecart B. The European ruminants during the "Microbunodon Event" (MP28, Latest Oligocene): impact of climate changes and faunal event on the ruminant evolution // PLoS One. – 2015. – Vol. 10(2):e0116830. doi: 10.1371/journal.pone.0116830.
- Mennes C.B., Moerland M.S., Rath M., Smets E.F., Merckx V.S. Evolution of mycoheterotrophy in *Polygalaceae*: The case of *Epirixanthes* // Am. J. Bot. – 2015. – Vol. 102(4). – P. 598-608. doi: 10.3732/ajb.1400549.
- Merckx V., Chatrou L.W., Lemaire B., Sainge M.N., Huysmans S., Smets E.F. Diversification of myco-heterotrophic angiosperms: evidence from *Burmanniaceae* // BMC Evol. Biol. – 2008. – Vol. 8:178. doi: 10.1186/1471-2148-8-178.
- Meredith R.W., Janečka J.E., Gatesy J., Ryder O.A., Fisher C.A., et al. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg extinction on mammal diversification // Science. – 2011. – Vol. 334(6055). – P. 521 - 524. doi: 10.1126/science.1211028.
- Mitchell G., Lust A. The carotid rete and artiodactyl success // Biol. Lett. – 2008. – Vol. 4(4). – P. 415–418. doi: 10.1098/rsbl.2008.0138.
- Mitchell K.J., Scanferla A., Soibelzon E., Bonini R., Ochoa J., Cooper A. Ancient DNA from the extinct South American giant glyptodont *Doedicurus* sp. (*Xenarthra*: *Glyptodontidae*) reveals that glyptodonts evolved from Eocene armadillos // Mol. Ecol. – 2016. doi: 10.1111/mec.13695.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A., Kuhn K.L., Moore J.A., et al. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // PNAS. – 2012. – Vol. 109, No. 34. – P. 13698 – 13703.

- Nikaido M., Kawai K., Cao Y., Harada M., Tomita S., Okada N., Hasegawa M. Maximum likelihood analysis of the complete mitochondrial genomes of eutherians and a reevaluation of the phylogeny of bats and insectivores // *J. Mol. Evol.* - 2001. - Vol. 53(4-5). - P. 508 - 516.
- Nürk N.M., Uribe-Convers S., Gehrke B., Tank D.C., Blattner F.R. Oligocene niche shift, Miocene diversification - cold tolerance and accelerated speciation rates in the St. John's Worts (*Hypericum*, *Hypericaceae*) // *BMC Evol. Biol.* - 2015. - Vol. 15:80. doi: 10.1186/s12862-015-0359-4.
- Orliac M.J., Argot C., Gilissen E. Digital cranial endocast of *Hyopsodus* (Mammalia, "Condylarthra"): a case of paleogene terrestrial echolocation? // *PLoS One.* - 2012. - Vol. 7(2):e30000. doi: 10.1371/journal.pone.0030000.
- Osborne C.P. Atmosphere, ecology and evolution: what drove the Miocene expansion of C(4) grasslands? // *J. Ecol.* - 2008. - Vol. 96(1). - P. 35 - 45.
- Pacheco M.A., Battistuzzi F.U., Junge R.E., Cornejo O.E., Williams C.V., Landau I., Rabetafika L., Snounou G., Jones-Engel L., Escalante A.A. Timing the origin of human malarias: the lemur puzzle // *BMC Evol. Biol.* - 2011. - Vol. 11: 299. doi: 10.1186/1471-2148-11-299.
- Parker J., Grimaldi D.A. Specialized myrmecophily at the ecological dawn of modern ants // *Curr. Biol.* - 2014. - Vol. 24(20). - P. 2428-2434. doi: 10.1016/j.cub.2014.08.068.
- Parker J., Tsagkogeorga G., Cotton J.A., Liu Y., Provero P., Stupka E., Rossiter S.J. Genome-wide signatures of convergent evolution in echolocating mammals // *Nature.* - 2013. - Vol. 502. - P. 228 - 231. Doi:10.1038/nature12511.
- Phillips M.J., Gibb G.C., Crimp E.A., Penny D. Tinamous and moa flock together: mitochondrial genome sequence analysis reveals independent losses of flight among ratites // *Syst Biol.* - 2010. - Vol. 59(1). - P. 90 - 107. doi: 10.1093/sysbio/syp079.
- Pokorny L., Riina R., Mairal M., Meseguer A.S., Culshaw V., Cendoya J., Serrano M., Carbajal R., Ortiz S., Heuertz M., Sanmartín I. Living on the edge: timing of Rand Flora disjunctions congruent with ongoing aridification in Africa // *Front. Genet.* - 2015. - Vol. 6:154. doi: 10.3389/fgene.2015.00154.
- Puillandre N., Watkins M., Olivera B.M. Evolution of *Conus* Peptide Genes: Duplication and Positive Selection in the A-Superfamily // *J. Mol. Evol.* - 2010. - Vol. 70(2). - P. 190 - 202. doi: 10.1007/s00239-010-9321-7.
- Ray R., Capestri M. An examination of the Chiropteran HoxD locus from an evolutionary perspective // *Evol. Dev.* - 2008. - Vol. 10(6). - P. 657 - 670. doi: 10.1111/j.1525-142X.2008.00279.x.
- Roberts E.M., Todd C.N., Aanen D.K., Nobre T., Hilbert-Wolf H.L., et al. Oligocene termite nests with in situ fungus gardens from the Rukwa Rift Basin, Tanzania, support a Paleogene African origin for insect agriculture // *PLoS One.* - 2016. - Vol. 11(6):e0156847. doi: 10.1371/journal.pone.0156847.
- Rose K.D., Holbrook L.T., Rana R.S., Kumar K., Jones K.E., Ahrens H.E., Missiaen P., Sahni A., Smith T. Early Eocene fossils suggest that the mammalian order *Perissodactyla* originated in India // *Nat. Commun.* - 2014. - Vol. 5:5570. doi: 10.1038/ncomms6570.
- Saareinen J.J., Boyer A.G., Brown J.H., Costa D.P., Ernest S.K., et al. Patterns of maximum body size evolution in Cenozoic land mammals: eco-evolutionary processes and abiotic forcing // *Proc. Biol. Sci.* - 2014. - Vol. 281(1784):20132049. doi: 10.1098/rspb.2013.2049.
- Sahni A. Cretaceous-paleocene terrestrial faunas of India: lack of endemism during drifting of the Indian plate // *Science.* - 1984. - Vol. 226(4673). - P. 441-443.
- Santos J.C., Baquero M., Barrio-Amoros C., Coloma L.A., Erdtmann L.K., et al. Aposematism increases acoustic diversification and speciation in poison frogs // *Proc. Biol. Sci.* - 2014. - Vol. 281(1796):20141761. doi: 10.1098/rspb.2014.1761.
- Santos J.C., Coloma L.A., Summers K., Caldwell J.P., Ree R., Cannatella D.C. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages // *PLoS Biol.* - 2009. - Vol. 7. - P. 448 - 461.
- Schaller M.F., Fung M.K., Wright J.D., Katz M.E., Kent D.V. Impact ejecta at the Paleocene-Eocene boundary // *Science.* - 2016. - Vol. 354(6309). - P. 225 - 229.
- Scher H.D., Whittaker J.M., Williams S.E., Latimer J.C., Kordesch W.E., Delaney M.L. Onset of Antarctic Circumpolar Current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies // *Nature.* - 2015. - Vol. 523(7562). - P. 580 - 583. doi: 10.1038/nature14598.
- Schulte P., Alegret L., Arenillas I., Arz J.A., Barton P.J., et al. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary // *Science.* - 2010. - Vol. 327(5970). - P. 1214 - 1218. doi: 10.1126/science.1177265.
- Secord R., Bloch J.I., Chester S.G., Boyer D.M., Wood A.R., Wing S.L., Kraus M.J., McInerney F.A., Krigbaum J. Evolution of the earliest horses driven by climate change in the Paleocene-Eocene Thermal Maximum // *Science.* - 2012. - Vol. 335(6071). - P. 959-962. doi: 10.1126/science.1213859.

- Secord R., Gingerich P.D., Lohmann K.C., Macleod K.G. Continental warming preceding the Palaeocene-Eocene thermal maximum // *Nature*. – 2010. – Vol. 467(7318). – P. 955 - 958. doi: 10.1038/nature09441.
- Segev A. Flood basalts, continental breakup and the dispersal of Gondwana: evidence for periodic migration of upwelling mantle flows (plumes) // EGU Stephan Mueller Special Publication Series. – 2002. – Vol. 2. – P. 171 – 191.
- Shao C., Bao B., Xie Z., Chen X., Li B. et al. The genome and transcriptome of Japanese flounder provide insights into flatfish asymmetry // *Nat. Genet.* – 2016. doi: 10.1038/ng.3732.
- Shelomi M., Danchin E.G., Heckel D., Wipfler B., Bradler S., Zhou X., Pauchet Y. Horizontal gene transfer of pectinases from bacteria preceded the diversification of stick and leaf insects // *Sci. Rep.* – 2016. – Vol. 6:26388. doi: 10.1038/srep26388.
- Shoshani J., Walter R.C., Abraha M., Berhe S., Tassy P., et al. A proboscidean from the late Oligocene of *Eritrea*, a “missing link” between early *Elephantiformes* and *Elephantimorpha*, and biogeographic implications // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. - 2006. – Vol. 103(46). – P. 17296 – 17301. doi: 10.1073/pnas.0603689103.
- Sibert E.C., Norris R.D. New age of fishes initiated by the Cretaceous-Paleogene mass extinction // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2015. – Vol. 112(28). – P. 8537 - 8542. doi: 10.1073/pnas.1504985112.
- Sloan R.E., Rigby J.K. Jr., Van Valen L.M., Gabriel D. Gradual dinosaur extinction and simultaneous ungulate radiation in the hell creek formation // *Science*. – 1986. – Vol. 232(4750). – P. 629-633.
- Smith T., Rose K.D., Gingerich P.D. Rapid Asia-Europe-North America geographic dispersal of earliest Eocene primate *Teilhardina* during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2006. – Vol. 103(30). – P. 11223-11227.
- Sobotovich E.V., Florinsky I.F., Lysenko O.B., Grodzinsky D.M. Role of isotopes in the biosphere. Chapter 2. In: *Man and the Geosphere*. 2010. Editor: Igor V. Florinsky, pp. 33-68. ISBN 978-1-60876-387-0. 2010. Nova Science Publishers, Inc. <http://iflorinsky.psn.ru/Florinsky-2010b.pdf>
- Springer M.S., Meredith R.W., Janecka J.E., Murphy W.J. The historical biogeography of Mammalia // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* - 2011. – Vol. 366(1577). – P. 2478–2502. doi: 10.1098/rstb.2011.0023.
- Steiper M.E., Young N.M., Sukarna T.Y. Genomic data support the hominoid slowdown and an Early Oligocene estimate for the hominoid–cercopithecoid divergence // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2004. – Vol. 101(49). – P. 17021 – 17026. doi: 10.1073/pnas.0407270101
- Storey M., Duncan R.A., Swisher C.C. 3rd. Paleocene-Eocene thermal maximum and the opening of the Northeast Atlantic // *Science*. – 2007. – Vol. 316(5824). – P. 587-589.
- Straube N., Iglésias S.P., Sellos D.Y., Kriwet J., Schliewen U.K. Molecular phylogeny and node time estimation of bioluminescent Lantern Sharks (*Elasmobranchii: Etmopteridae*) // *Mol. Phylogenet Evol.* – 2010. – Vol. 56(3). – P. 905-917. doi: 10.1016/j.ympev.2010.04.042.
- Strömberg C.A., Dunn R.E., Madden R.H., Kohn M.J., Carlini A.A. Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America // *Nat. Commun.* – 2013. 4:1478. doi: 10.1038/ncomms2508.
- Sun J., Ni X., Bi S., Wu W., Ye J., Meng J., Windley B.F. Synchronous turnover of flora, fauna, and climate at the Eocene-Oligocene Boundary in Asia // *Sci. Rep.* – 2014. – Vol. 4:7463. doi: 10.1038/srep07463.
- Tarvin R.D., Santos J.C., O'Connell L.A., Zakon H.H., Cannatella D.C. Convergent substitutions in a sodium channel suggest multiple origins of toxin resistance in poison frogs // *Mol. Biol. Evol.* – 2016. – Vol. 33(4). – P. 1068 - 1081. doi: 10.1093/molbev/msv350.
- Teske P.R., Beheregaray L.B. Evolution of seahorses' upright posture was linked to Oligocene expansion of seagrass habitats // *Biol. Lett.* – 2009. – P. 5(4). – P. 521 - 523. doi: 10.1098/rsbl.2009.0152.
- Thomas G.W., Hahn M.W. Determining the Null Model for detecting adaptive convergence from genomic data: a case study using echolocating mammals // *Mol. Biol. Evol.* – 2015. – Vol. 32(5). – P. 1232 - 1236. doi: 10.1093/molbev/msv013.
- Tolley K.A., Townsend T.M., Vences M. Large-scale phylogeny of chameleons suggests African origins and Eocene diversification // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 280(1759): 20130184. doi: 10.1098/rspb.2013.0184
- Tomiya S. A new basal caniform (*Mammalia: Carnivora*) from the middle Eocene of North America and remarks on the phylogeny of early carnivorans // *PLoS One*. – 2011. – Vol. 6(9):e24146. doi: 10.1371/journal.pone.0024146.
- Tripathi A., Elderfield H. Deep-sea temperature and circulation changes at the Paleocene-Eocene Thermal Maximum // *Science*. – 2005. – Vol. 308(5730). – P. 1894-1898.

- van Hinsbergen D.J.J., Lippert P.C., Dupont-Nivet G., McQuarrie N., Doubrovine P.V., Spakman W., Torsvik T.H. Greater India Basin hypothesis and a two-stage Cenozoic collision between India and Asia // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2012. - Vol. 109(20). - P. 7659 - 7664. doi: 10.1073/pnas.1117262109
- van Kempen M.M.L., Smolders A.J.P., Lamers L.P.M., Roelofs J.G.M. Micro-Halocline Enabled Nutrient Recycling May Explain Extreme *Azolla* Event in the Eocene Arctic Ocean // PLoS One. - 2012. - Vol. 7(11): e50159. doi: 10.1371/journal.pone.0050159.
- Vrsansky P.V., Smidova L., Valaska D., Barna P., Vidlicka L. et al. Origin of origami cockroach reveals long-lasting (11 Ma) phenotype instability following viviparity // Naturwissenschaften. - 2016. - Vol. 103(9-10):78. doi: 10.1007/s00114-016-1398-4.
- Wang H., Kent D.V., Jackson M.J. Evidence for abundant isolated magnetic nanoparticles at the Paleocene-Eocene boundary // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2013. - Vol. 110(2). - P. 425-430. doi: 10.1073/pnas.1205308110.
- Wang C., Zhao X., Liu Z., Lippert P.C., Graham S.A., Coe R.S., Yi H., Zhu L., Liu S., Li Y. Constraints on the early uplift history of the Tibetan Plateau // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2008. - Vol. 105(13). - P. 4987-4992. doi: 10.1073/pnas.0703595105.
- Williams B.A., Kay R.F., Kirk E.C. New perspectives on anthropoid origins // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2010. - Vol. 107(11). - P. 4797-4804. doi: 10.1073/pnas.0908320107.
- Williford B., Keppler C., Bhattacharya D. Evolution of a novel function: nutritive milk in the viviparous cockroach, *Diploptera punctate* // Evol. Dev. - 2004. - Vol. 6. - P. 67 - 77.
- Willis C.G., Franzone B.F., Xi Z., Davis C.C. The establishment of Central American migratory corridors and the biogeographic origins of seasonally dry tropical forests in Mexico // Front Genet. - 2014. - Vol. 5:433. doi: 10.3389/fgene.2014.00433.
- Wing S.L., Currano E.D. Plant response to a global greenhouse event 56 million years ago // Am. J. Bot. - 2013. - Vol. 100(7). - P. 1234-1254. doi: 10.3732/ajb.1200554.
- Woodburne M.O., Gunnell G.F., Stucky R.K. Climate directly influences Eocene mammal faunal dynamics in North America // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2009. - Vol. 106(32). - P. 13399-13403. doi: 10.1073/pnas.0906802106.
- Whiting M.F., Bradler S., Maxwell T. Loss and recovery of wings in stick insects // Nature. - 2003. - Vol. 421(6920). - P. 264 - 267.
- Wright J.D., Schaller M.F. Evidence for a rapid release of carbon at the Paleocene-Eocene thermal maximum // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2013. - Vol. 110(40). - P. 15908 - 15913. doi: 10.1073/pnas.1309188110.
- Xing Y., Onstein R.E., Carter R.J., Stadler T., Peter Linder H. Fossils and a large molecular phylogeny show that the evolution of species richness, generic diversity, and turnover rates are disconnected // Evolution. - 2014. - Vol. 68(10). - P. 2821 - 2832. doi: 10.1111/evo.12489.
- Yonezawa T., Segawa T., Mori H., Campos P.F., Hongoh Y., et al. Phylogenomics and morphology of extinct Paleognaths reveal the origin and evolution of the Ratites // Curr. Biol. - 2017. - Vol. 27(1). - P. 68 - 77. doi: 10.1016/j.cub.2016.10.029.
- Zachos J.C., Röhl U., Schellenberg S.A., Sluijs A., Hodell D.A., Kelly D.C., Thomas E., Nicolo M., Raffi I., Lourens L.J., McCarren H., Kroon D. Rapid acidification of the ocean during the Paleocene-Eocene thermal maximum // Science. - 2005. - Vol. 308(5728). - P. 1611-1615.
- Zou Z., Zhang J. No genome-wide protein sequence convergence for echolocation // Mol. Biol. Evol. - 2015. - Vol. 32(5). - P. 1237 - 1241. doi: 10.1093/molbev/msv014.