

Тема: Палеоекологія Неогенового періода (23,03 – 2,588 млн.р.т.)

Неогеновий період складається з двох епох: Міоцену (23,03 - 5,33 млн.р.т.) і Пліоцену (5,332 - 2,588 млн.р.т.).

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

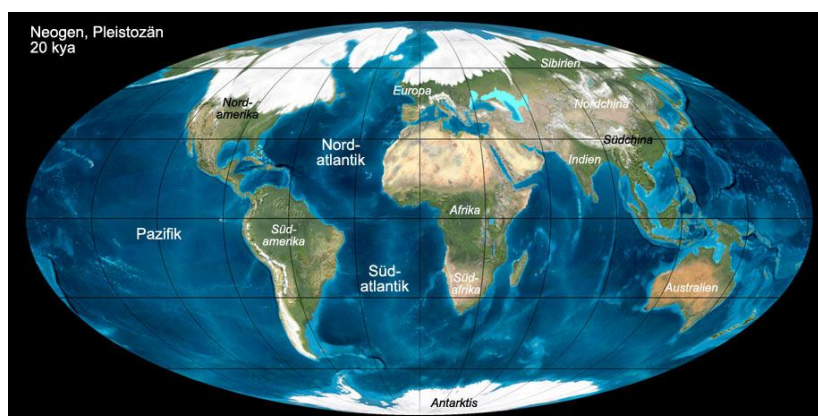
Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Четвертинний	Плейстоцен	Геласій (Gelasian)	2,58 - 1,8 млн.р.т.
Неогеновий (Neogene)	Пліоцен (Pliocene)	Піацензій (Piacenzian)	3,600 - 2,58 млн.р.т.
		Занклій (Zanclean)	5,333 - 3,600 млн.р.т.
	Міоцен (Miocene)	Месіній (Messinian)	7,246 - 5,333 млн.р.т.
		Тортоній (Tortonian)	11,62 - 7,246 млн.р.т.
		Серравалій (Serravallian)	13,82 - 11,62 млн.р.т.
		Лангій (Langhian)	15,97 - 13,82 млн.р.т.
		Бурдігалій (Burdigalian)	20,44 - 15,97 млн.р.т.
Аквітаній (Aquitanian)	23,03 - 20,44 млн.р.т.		
Палеогеновий (Paleogene)	Олігоцен (Oligocene)	Чатій (Chattian)	28,1 - 23,03 млн.р.т.

Ранній Міоцен – 23,03 – 15,96 млн.р.т., середній Міоцен – 15,96 – 11,62 млн.р.т., пізній Міоцен – 11,62 – 5,33 млн.р.т.

Розташування континентів

Міоцен - був дуже неспокійною епохою. Продовжувалось формування багатьох гірських систем: Альп, Гімалаїв, Кордильєр. Так, через зіткнення Індійської платформи з Азією піднялись Гімалайські гори: підняття почалось ще в Олігоцені Палеогенового періоду; другим етапом їх підняття - став Міоцен Неогенового періоду.

***NB! Підняття північного Тибету. Ранній Міоцен.** Sun B. з колегами (2015) описують у своїй роботі Міоценові скам'янілості рослин *Berberis* в сучасному північному Тибеті на висоті 4611 ± 9 м. Аналіз фосилій показав, що в Міоцені дана територія перебувала на висоті 1395 - 2931 м. Потім відбулось підняття території на 2 - 3 км приблизно за 17 млн. років. Отримані авторами роботи результати суперечать гіпотезі, згідно з якою Північний Тибет досяг своєї сучасної висоти до Міоцену. NB! Час підняття територій - це дуже важливе питання, оскільки висота і напрямок гірських хребтів визначають напрямок вітрів, режим опадів і т.н. (за Sun et al., 2015).



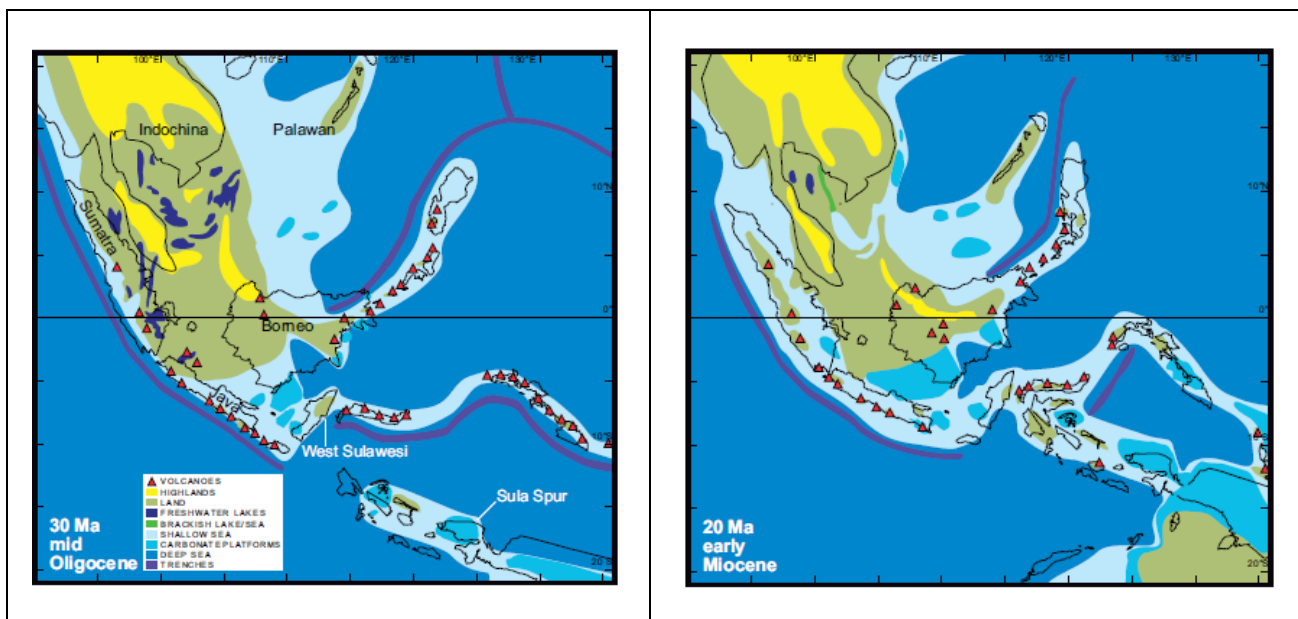
Розташування континентів і розповсюдження покривного зледеніння в Неогеновому періоді, 20 млн.р.т. (за http://www.lenta-vremeni.ru/maps/Pleistocene-moll_NL.jpg).

Продовжували підніматись Кордильєри. Кордильєри Північної Америки почали формуватись ще в Юрському періоді Мезозойської ери. Південно-Американські Кордильєри (Анди) почали підніматись в кінці Крейди. *NB: Кордильєри - тягнуться уздовж західних околиць Північної і Південної Америки. Кордильєри Південної Америки - називаються

Анди. Кордильєри і Анди ростуть досі через зіткнення Американської платформи з Тихоокеанічною платформою.

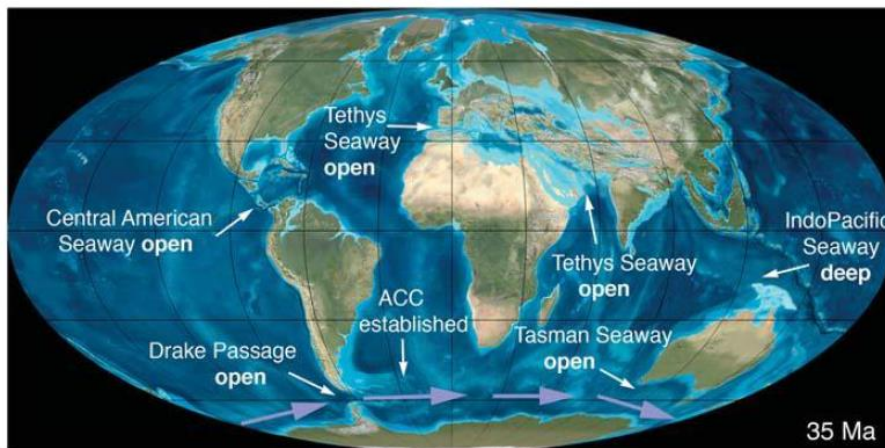
Продовжували підніматись Альпи. Альпи почали формуватись ще в Крейдяному періоді Мезозойської ери. Але, найбільш інтенсивне їх підняття йшло в Палеогеновому - Неогеновому періодах Кайнозойської ери. Альпи піднялись через зіткнення Африканської + Аравійської плит з Євразією.

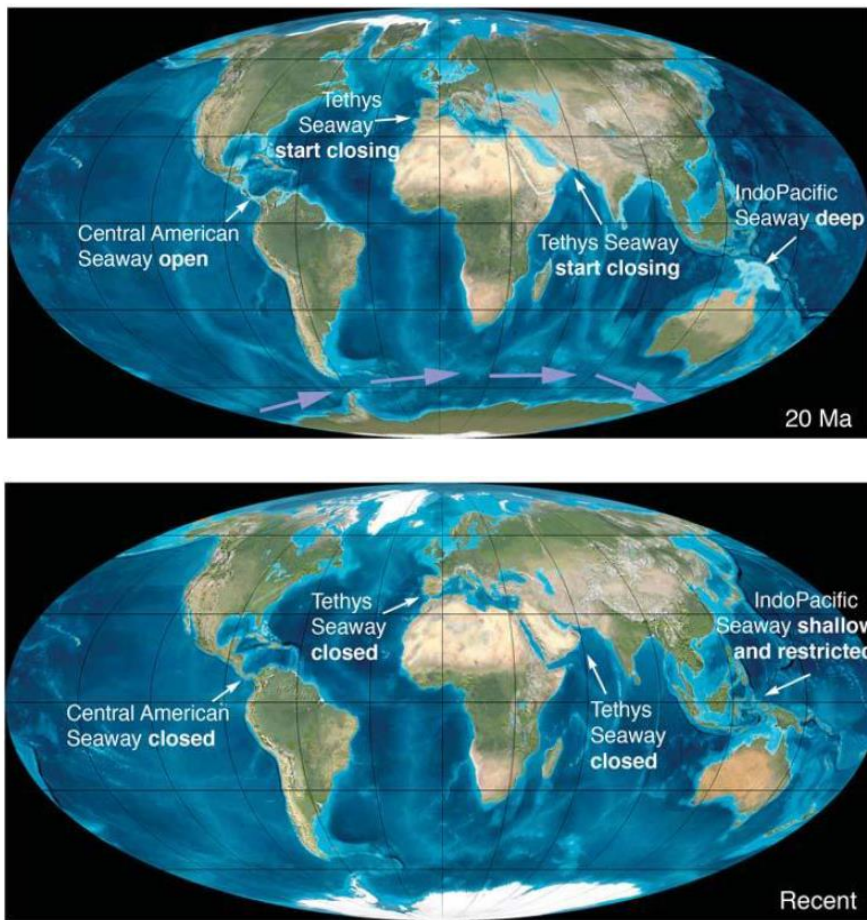
Закриття основних океанічних шляхів. Приблизно 20 млн.р.т. три основні екваторіальні океанічні шляхи: морський шлях Tetic (Tethys Seaway) між Європою і Афро-Аравійською плитою, Індійсько-Тихоокеанічний шлях (Indo-Pacific Seaway) між Азією і Австралією і Центрально-Американський морський шлях (Central American Seaway) між Північною і Південною Америками - були відкритими. В наслідок руху літосферних плит в інтервалі 20 млн.р.т. і до сьогоднішнього дня - ці три водні шляхи закрились або стали обмежено доступними, що значно інгібувало екваторіальний водообмін між Тихим, Атлантичним і Індійським океанами (за Steeman et al., 2009).



20 млн.р.т. з'єдналися шельфи Азії і Австралії (за Bruyn et al., 2014).

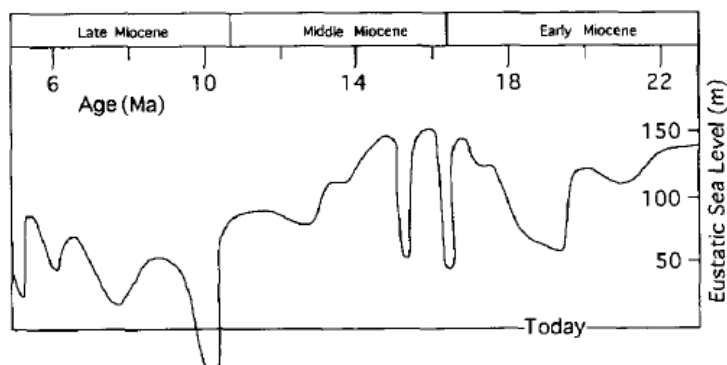
Закриття Індійсько-Тихоокеанічного морського шляху. В середньому Олігоцені, приблизно 30 млн.р.т., між Азією і Австралією розташовувалася система островів і ще зберігалася глибинний водообмін між Індійським і Тихим океанами. Однак, вже в пізньому Олігоцені 25 млн.р.т. - глибинний водообмін був дуже обмежений, а в ранньому Міоцені, приблизно 20 млн.р.т., з'єдналися шельфи Азії і Австралії. При цьому між Індійським і Тихим океанами глибинний водообмін повністю припинився і зберігся тільки поверхневий водообмін (за Bruyn et al., 2014).





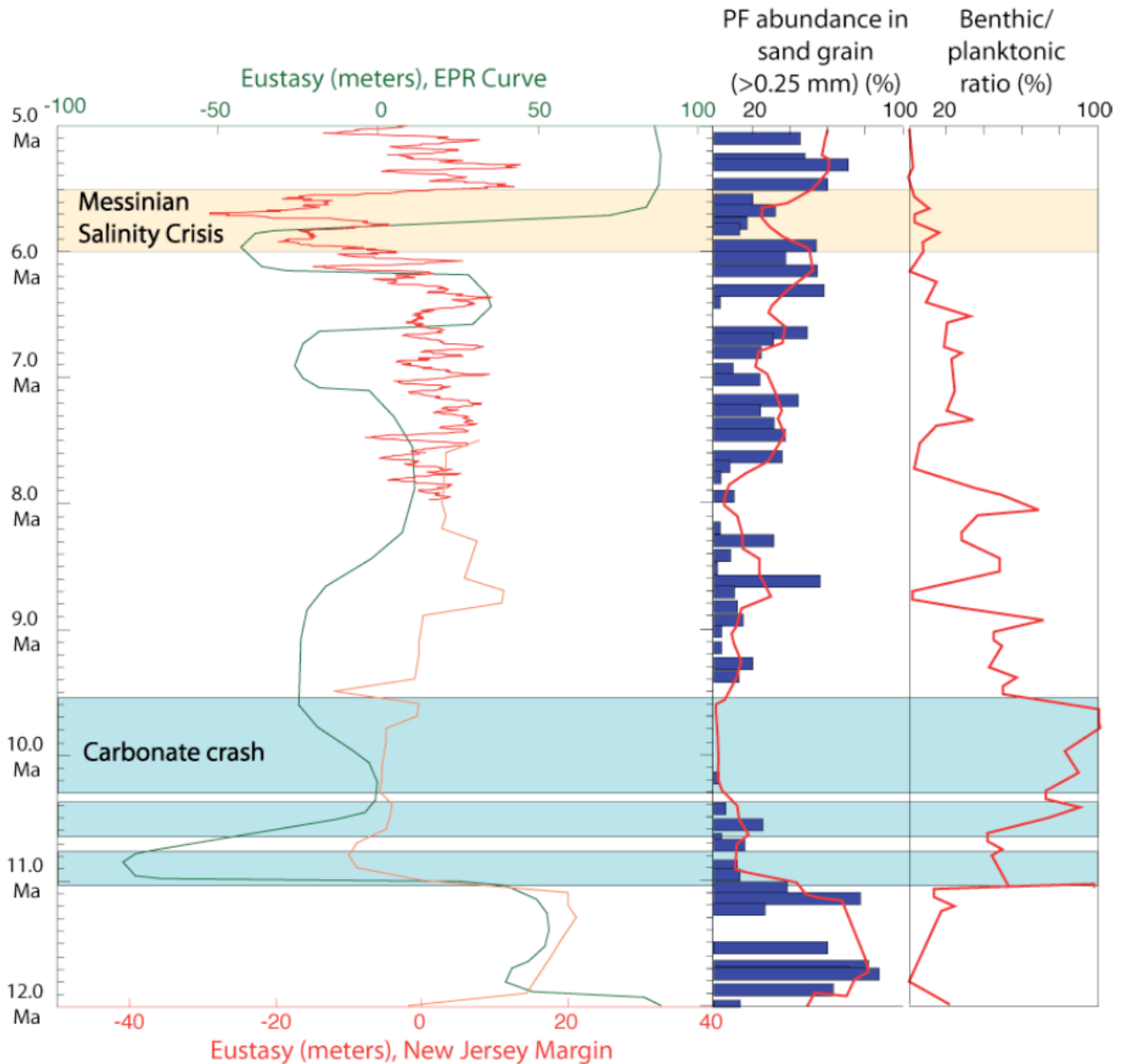
Карта, яка відображає час відкриття і закриття основних морських шляхів: 35 млн.р.т. - між Антарктидою і південною Америкою відкрилась протока Дрейка (Drake Passage), а між Антарктидою і Австралією відкрився Тасманійський морський шлях (Tasmanian Seaway) до величин, достатніх для забезпечення Антарктичної циркуляційної течії; приблизно 20 млн.р.т. три основні екваторіальні океанічні шляхи (Tethys Seaway, Indo-Pacific Seaway і Central American Seaway) були відкритими; в інтервалі 20 млн.р.т. і до сьогоднішнього дня - ці три водні шляхи закрились або стали обмежено доступними, що значно інгібувало екваторіальний водообмін між Тихим, Атлантичним і Індійським океанами. Зокрема, морський шлях Тетіс закрився приблизно 14 млн.р.т., це припинило глибоководний обмін між Індійським і Атлантичним океанами і призвело до значного похолодання клімату; глибоководний обмін через Індо-Тихоокеанічний морський шлях припинився 20 млн.р.т., при цьому залишився лише поверхневий водообмін між Індійським і Тихим океанами в акваторії між Австралією і Азією (за Steeman et al., 2009).

Міоценові трансгресії і регресії рівня моря.



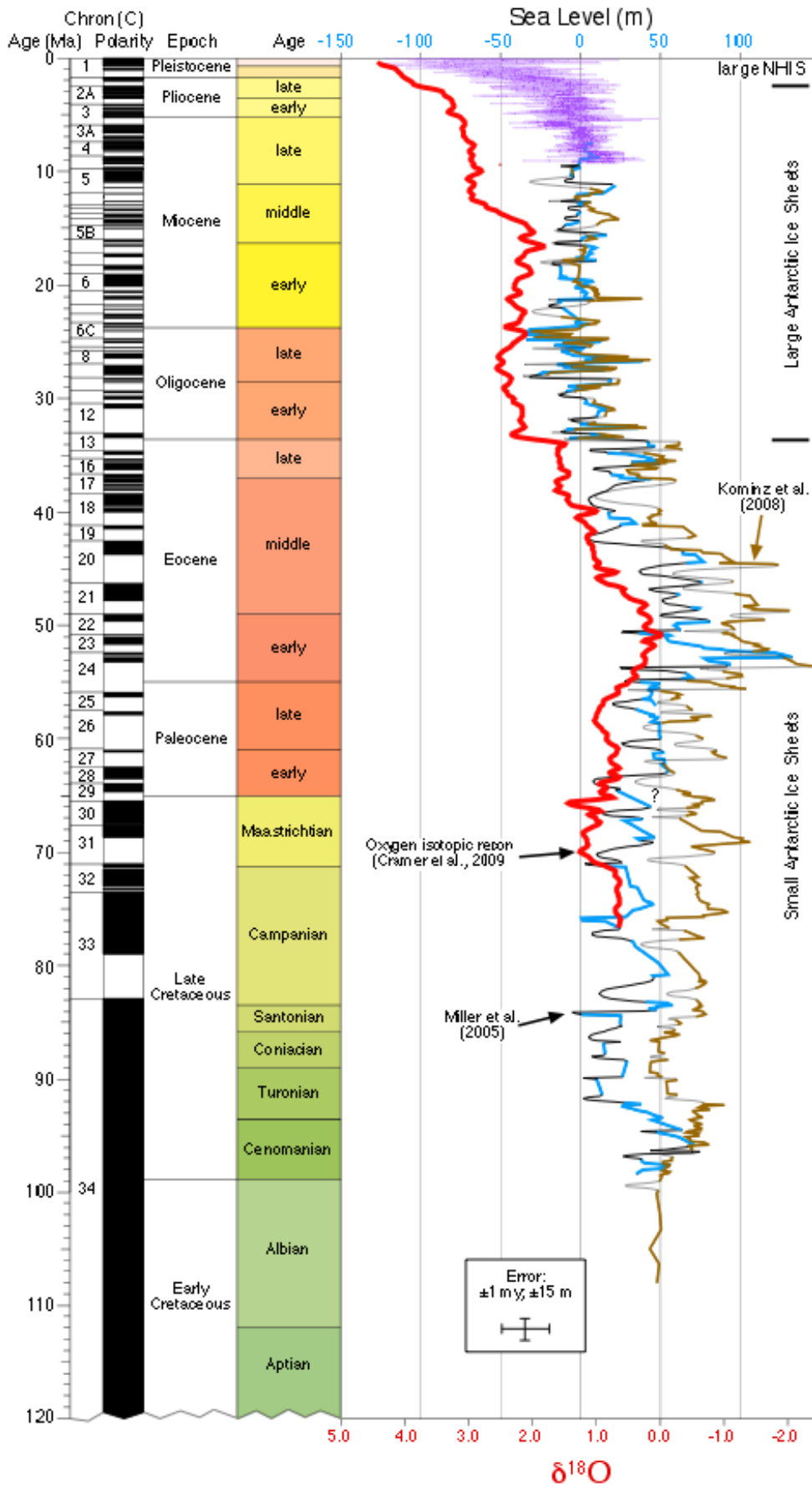
Зміни рівня моря в Міоцені в порівнянні з сучасним рівнем моря (цитовано за Flower & Kennett, 1994)

У ранньому Міоцені рівень моря підвищився через танення льодовиків. Міоценова трансгресія моря призвела до появи великої кількості епіконтинентальних мілководних морів. В кінці Міоцену рівень моря знизився через зростання обсягу льодовиків в приполярних районах. Зниження рівня моря призвело до обміління, фрагментації або зникнення багатьох епіконтинентальних морів. Зокрема, до оголення дна древнього епіконтинентального моря в південній Австралії (Nullarbor Plain) і т.н.



Реконструкція гляціо-евстатичних змін рівня моря в пізньому Міоцені (12,0 - 5,0 млн.р.т.) на підставі результатів аналізу стабільних ізотопів кисню в раковинках форамініфер (цей аналіз дозволив виявити епохи гляціацій, які, в свою чергу, корелюють з глобальним зниженням рівня моря). Блакитними смугами виділені події т.зв. Міоценового руйнування карбонатів ("Miocene Carbonate Crash") - події розчинення карбонатів в Тихому океані, пов'язані з різкими змінами океанічної циркуляції в інтервалі 12 - 11 млн.р.т. Жовтою смугою виділено т.зв. Мессінську сольову кризу ("Messinian salinity crisis") - в ході якої практично повністю висохло Середземне море 6 - 5 млн.р.т. NB! Для пізнього Міоцену були характерні дві глобальні кліматичні пертурбації, обидві з яких були пов'язані зі змінами рівня моря (за John et al.). NB! Зверніть увагу, 11 - 10 млн.р.т. зниження рівня моря пояснює міграції організмів між Америками до остаточного формування Панамського перешийка 3 млн.р.т.

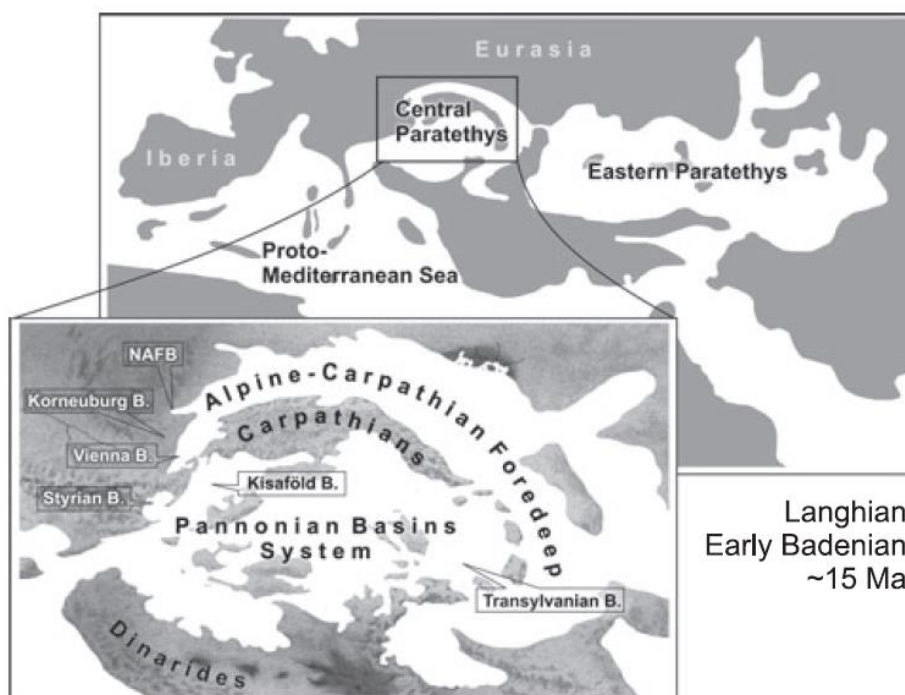
В Пліоцені в епоху Пліоценового потепління і танення льодовиків, приблизно 3 млн.р.т., відбулось незначне зростання рівня моря. Проте, подальше зниження температур і поширення льодовиків сприяло різкому зниженню рівня моря.



Зміни рівня моря за останні 100 млн.р. (за <http://geology.rutgers.edu/people/emeritus-faculty/19-people/faculty/242-kenneth-g-miller>).

Епіконтинентальні моря Неогену. В середньому Міоцені завдяки зростанню рівня моря на континентах існували великі епіконтинентальні моря: а) в басейнах річок Амазонки (Південна Америка), Парани (Південна Америка), Янцзи (Китай), Гангу (Індія); б) в зоні контакту шельфів Африки-Аравії і Європи; в) на півдні Австралії і т.н.

*NB! Тетис - древній океан, який існував в Мезозойську еру між древніми континентами Гондвана і Лавразія. Реліктами цього океану є сучасні Середземне, Чорне і Каспійське моря. Після розколу Гондвани, Африка (з Аравією) і Індостан почали рухатися на північ, стискаючи Тетис до розмірів Індо-Атлантичного моря. Приблизно 50 млн.р.т. Індостан вклинився в Євразію, зайнявши сучасне положення. З'єднався з Євразією і Афро-Аравійський континент (в районі Іспанії та Оману). Зближення материків викликало підйом Альпійсько-Гімалайського гірського комплексу (Піреней, Альпи, Карпати, Кавказ, Загрос, Гіндукуш, Памір, Гімалаї), який відокремив від Тетиса північну частину - Паратетис (або Неотетис) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Палеогеографія Середземноморського регіону. Середній Міоцен, 15 млн.р.т. Де: NAFB - North Alpine Foreland Basin. Західне море Тетис або Прото-Середземне море (the Proto-Mediterranean Sea) з'явилося на кордоні між Еоценом і Олігоценом в результаті зростання Альпійського острівного ланцюга, який став географічним бар'єром. У ранньому і середньому Міоцені в Центральній Європі розташовувалося море Центральний Паратетис. Однак, вже в кінці середнього Міоцену зв'язок Центрального Паратетиса з сусідніми морями сильно звузився і, приблизно 11,6 млн.р.т. західна частина цього моря була ізольована з утворенням озера Паннон (Lake Pannon) в межах басейну Паннотія (the Pannonian Basin system) (цитовано за Harzhauser et al., 2007).

Мега-болотна система Пebaс (the Pebas Mega-Wetland System) в Західній Амазонії в Міоцені. Мега-болотна система Пebaс (the Pebas Mega-Wetland System) в Західній Амазонії сформувалася на початку Міоцену, приблизно 23 млн.р.т. в зв'язку з посиленням підйому Анд. Ця болотна система займала площу понад 1 млн.км.кв. і складалася з озер, заток, боліт і річок, які дренивались в напрямку Карибського басейну. Болотна система Пebaс проіснувала до епохи 10,5 млн.р.т. - коли, внаслідок подальшого підняття Анд, почалося трансконтинентальне дренивання річки Амазонки (цитовано за Salas-Gismondі et al., 2015). На території болотної системи Пebaс сформувалася дивовижна флора і фауна, багато представників якої вимерли після початку трансконтинентального дренивання Амазонки.



Палеогеографія Карибського басейну і Південної Америки в Міоцені (цитовано за Gross et al., 2016).

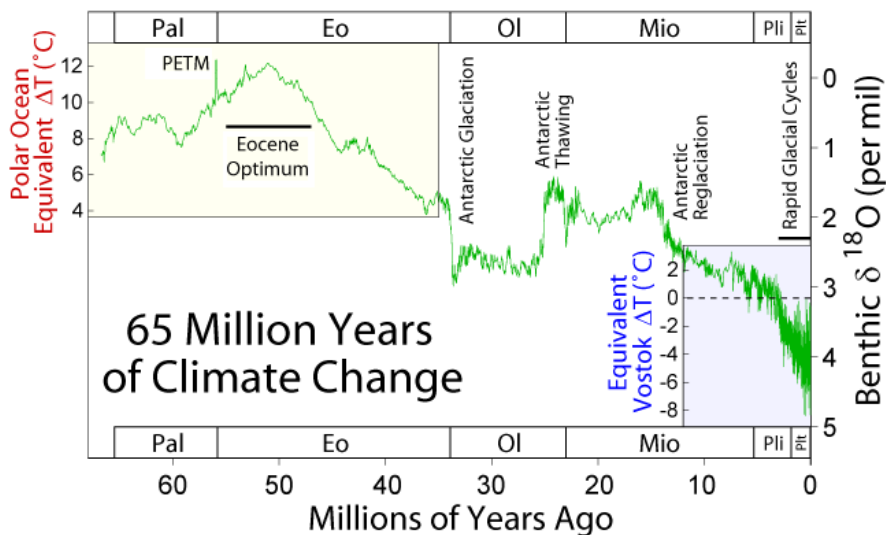
Аналіз показав, що деякі групи організмів, які мешкали на території болотної системи Пebaс, були занесені з моря і потім адаптувалися до прісноводного способу життя. Наприклад, морські рачки-остракоди *Pellucistoma curupira* з прибережних вод Карибського басейну по системі водних шляхів проникли в болотну систему Пebaс і адаптувалися до болотних умов життя (до нестачі кисню і низького рівня солоності води). Морфологічно адаптації до нових умов проживання проявилися в карликових розмірах і тонкій раковині болотних остракод в порівнянні з їх морськими родичами (за Gross et al., 2016).

Клімат

В пізньому Палеогені було зареєстроване дуже сильне похолодання - почалось зледеніння Антарктиди. Однак, наприкінці Палеогену – початку Неогену на Землі потепліло на +2⁰C +3⁰C, що призвело до танення Антарктичних покривних льодовиків. Одні дослідники вважають, що потепління на межі Олігоцен-Міоцен було викликано посиленням

парникового ефекту. Інші - доводять, що потепління було запущено не парниковим ефектом: зростання концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі було наслідком потепління, а не його причиною.

В Неогені посилювався підйом Альп, Гімалайських гір, Кордильєр. Ймовірно, що першопричиною підвищення температури навколишнього середовища на межі Палеогену-Неогену стало підвищення напружень стискання в земній корі. Результатом цих напружень став подальший підйом гірських систем, що надалі зняло напруження і знизило температуру навколишнього середовища. Однак, занадто різкий підйом кривої температур свідчить про те, що крім ендегенних процесів в надрах Землі, зростання температур було спровоковане накладенням додаткових факторів (зміна характеру океанічних течій і т.п.).



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).

Потепління наприкінці Палеогенового - початку Неогенового періоду призвело до міграції холодолюбивих організмів у високі широти і до зростання продуктивності екосистем. Прискорилося розмноження організмів, що призвело до перенаселення екосистем, яке, в свою чергу, запустило процес посиленого видоутворення внаслідок внутрішньовидової та міжвидової конкуренції організмів.

Однак, вже 14 млн.р.т. різко почалось похолодання клімату - температура навколишнього середовища досить різко знизилась на 7°С (т.зв. середньо-Міоценовий кліматичний перехід, 14,2 – 13,8 млн.р.т.). Вся Антарктида вкрилась крижаним щитом. Причиною різкого похолодання стала зміна характеру океанічних течій, викликана тектонічними рухами земної кори + підняття гірських систем зменшило напруження стискання в земній корі, що знизило температуру навколишнього середовища.

У чому полягали зміни характеру океанічних течій, що сприяли зниженню температури навколишнього середовища? Приблизно 14 млн.р.т. через закриття океану Тетіс між Європою та Африкою-Аравією припинився глибоководний водообмін між Індійським і Атлантичним океанами. При цьому, згідно одних даних, 15-14 млн.р.т. відбулось змикання тільки шельфів означених літосферних плит, згідно інших даних – мало місце повне припинення водообміну через океан Тетіс між відповідними океанами. Приблизно цим же часом датується закриття Берингової протоки між Азією та Північною Америкою. Крім цих подій мали місце ще ряд тектонічних рухів, які вплинули на загальний характер течій у Світовому океані. Вважається, що саме в цей час сформувався сучасний тип океанічних течій - т.зв. конвеєр Брокера.

Приблизно 3,5 млн.р.т. через підводний вулканізм сформувався Панамський перешийок. Це порушило переміщення вод з Атлантичного океану в Тихий океан - і ще більше знизило температуру навколишнього середовища. Крім того - це призвело до формування сухопутного моста між Північною і Південною Америками і забезпечило обмін флори і фауни між цими континентами з подальшим витісненням південно-американських видів північно-американськими (приблизно 3 млн.р.т.).

3 млн.р.т. подальше похолодання клімату призвело до формування покривних льодовиків в Північній півкулі в Гренландії.

Вплив зміни характеру океанічної циркуляції на клімат в Неогеновому періоді (цитовано за: Басов І.А., <http://refoteka.ru/r-11806.html>). Середній Міоцен відзначений подіями, які кардинальним чином трансформували глобальну ситуацію в океані і кліматі, призвели до значних змін у розподілі поверхневої біоти і опадів. Саме в цей час було закладено близьку до сучасної циркуляцію, яка характеризується значними вертикальним і широтним температурними градієнтами і визначальною роллю водних мас, що формуються в високоширотних областях Південного і Атлантичного океанів.

У різних широтних зонах в середньому Міоцені за ізотопними даними фіксуються синхронні зрушення в бік похолодання. При цьому збільшення кількості важких ізотопів кисню спостерігається в раковинах і планктонних, і бентосних видів. Це свідчить про швидке зростання в цей час обсягу льоду в Антарктиді, який, як показує аналіз, відбувався в два етапи: 14,5-14 і 13,5-12,5 млн.р.т. У ці періоди остаточно сформувався льодовий покрив в Східній Антарктиді, обсяг якого в наступні епохи зазнавав лише незначних змін. Початок швидкого зростання льодового щита в південній полярній області співпав із закриттям 15 – 14 млн.р.т. Східного Тетіса і припиненням вільного водообміну між всіма океанами в екваторіальній області.

Друга подія, з якою пов'язані ці кардинальні зміни, - виникнення на початку середнього Міоцену глибоководного зв'язку між Норвезько-Гренландським басейном і Північною Атлантикою і інтенсивне формування північно-атлантичної глибинної водної маси. Воно почалось після занурення Фареро-Ісландського порога на рубежі раннього і середнього Міоцену. З цього часу північно-атлантична вода у великих обсягах поширюється на південь уздовж Американського континенту і потім, змішуючись у високих широтах Південної Атлантики з антарктичною глибинною водною масою, що формується головним чином в морі Уедделла, проникає через Індійський океан в південно-західну частину Тихого океану, звідки тече на північ, досягаючи Алеутської острівної дуги. Тут глибинні води підіймаються на поверхню і течіями переносяться назад в Північну Атлантику, утворюючи таким чином глобальний колообіг, так званий конвеєр Брокера.

Ці дві взаємозалежні події (різке збільшення обсягу льоду в Антарктиді і початок інтенсивного формування північно-атлантичної водної маси) визначили всю подальшу еволюцію океану і клімату планети. Формування в цей час системи циркуляції, принципово схожої з сучасною, призвело до стійкої стратифікації водних мас і розвитку різких температурних градієнтів. Якщо в ранньому Міоцені температури поверхневих вод в низьких і високих широтах відрізнялись неістотно, то до кінця Міоцену в Тихому океані градієнт між температурами вод на екваторі і в приантарктичних районах склав 12°C. Зростання градієнтів супроводжувалось інтенсифікацією як поверхневої, так і придонної циркуляції, що відбилось в поширенні в океанах перерв у осадконакопиченні.

Наслідки цих подій найбільш помітно проявились в глобальному розподілі планктонних мікроорганізмів і осадових порід. Починаючи з середнього Міоцену стає виразнішою широтна диференціація карбонатного мікропланктону, яка спостерігається у всіх океанах. Це добре видно на прикладі поширення планктонних форамініфер в Північній Атлантиці. Якщо склад ранньо-Міоценових асоціацій від екватора до плато Рокколл був дуже близьким і відмінності помітні тільки в їх структурі, то в середньому Міоцені їх широтна диференціація вже добре виражена. У цей час серед них досить чітко виділяються

екваторіально-тропічні, субтропічні, перехідні і бореальні, або субарктичні угруповання. Схожі зміни зазнав і розподіл карбонатного нанопланктону.

У пізньому Міоцені тенденція похолодання, яка чітко проявилась ще в середньо-Міоценовий час, отримала подальший розвиток. Ізотопні дослідження показали, що в цей час температури поверхневих вод в високоширотних областях океанів продовжували неухильно знижуватись. В низьких же широтах вони не змінювались і навіть дещо підвищувались. Це вказує на прогресуюче похолодання і подальшу диференціацію водних мас.

У пізньому Міоцені з'являються також перші ознаки зледеніння в Північній півкулі. Суцільне покривне зледеніння тут сформувалось пізніше, близько 2,6 млн.р.т., про що свідчить різке збільшення кількості матеріалу льодового розносу в осадових породах. Відмінності у віці матеріалу льодового розносу в різних районах вказують, що зледеніння в Арктиці почалось, ймовірно, в Гренландії і поступово поширювалось в східному і західному напрямках (за Басов І.А., <http://refoteka.ru/r-11806.html>).

В середньому Міоцені сформувався конвеєр Брокера. Найважливіша частина «конвеєра», або «петлі», Брокера (по імені американського дослідника Уоллеса Брокера (Wallace Smith Broecker), який описав дане явище в кінці 80-х років ХХ століття), - наймогутніший (такий, що приблизно в 100 разів перевищує стік Амазонки) потік води, який рухається по Атлантичному океану з півдня на північ на глибині близько 800 м.

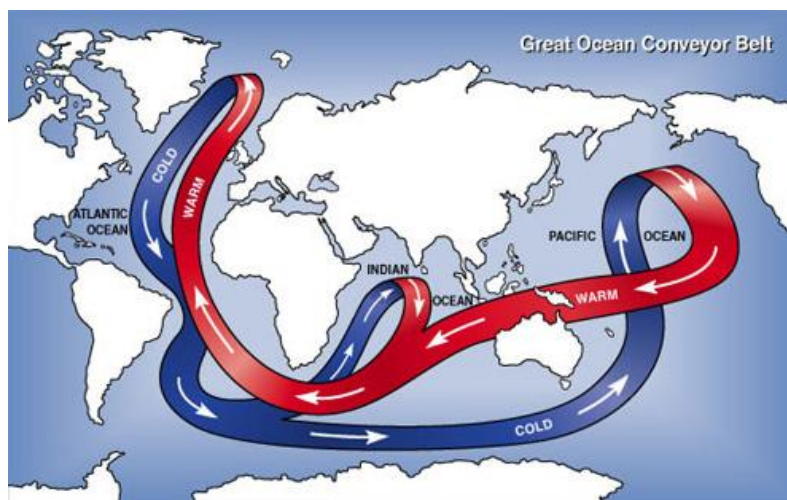


Схема глобального колообігу океанічної води: червоним кольором виділена маса теплої води, синім – холодної води, яка рухається на більшій глибині (за www.anl.gov). NB! Зверніть увагу: в середньому Міоцені між Азії і Австралією залишився лише поверхневий водообмін між Тихим і Індійським океанами (<http://elementy.ru/news/430340>).

На широті Ісландії цей потік підіймається до поверхні (місцеві вітри тут зганяють поверхневу воду) і дуже сильно охолоджується (в зимовий час з $+10^{\circ}$ до $+2^{\circ}$ C), а тепло, яке ним віддається - визначає надзвичайну м'якість зим на півночі Європи. Охолоджена і внаслідок цього значно важча вода (яка і так характеризувалась підвищеною солоністю, а отже - і щільністю) «тоне» - опускається вниз майже до самого дна, де починає свій зворотний шлях на південь. Ця течія, тепер вже холодна, перетинає екватор, обігнувши Африку, повертає на схід, дає відгалуження на північ в Індійському океані (де підіймається до поверхні), а потім обігнувши з півдня Австралію і Нову Зеландію, направляється на північ Тихого океану, де також підіймається до поверхні.

*NB! У разі інтенсивного танення льодовиків Гренландії, прісна вода, яка буде надходити в море, розбавить ту масу солоної води, що рухалася з півдня, і вода ця, ставши менш щільною, перестане «тонуть». Конвеєр Брокера зупиниться, а в Європі почнеться сильне похолодання на багато років. Коли Гренландія перестане танути, конвеєр відновить свою роботу. В історії Землі таке траплялось вже не раз (<http://elementy.ru/news/430340>).

Аридіфікація Сахари була викликана закриттям океана Тетіс в пізньому Міоцені. Загально визнаним вважається той факт, що пустеля Сахара сформувалась не раніше 3 - 2 млн.р.т. згідно з геологічними даними, які показують значну аридіфікацію Північної Африки під час четвертинної епохи зледеніння. До цього рівень аридності Північної Африки контролювався головним чином Африканськими літніми мусонами, інтенсивність яких корелювала з циклами прецесії орбіти Землі. Гляціація Північної півкулі сильно вплинула на Африканські літні мусони і звідси був зроблений висновок про опустелювання Сахари в інтервалі 3 - 2 млн.р.т. Однак, нещодавно були знайдені піщані дюни віком 7 млн.р.т. Zhang Z. з колегами (2014) використовуючи кліматичну модель, встановили, що в Тортонську епоху (Tortonian Stage), приблизно 11 - 7 млн.р.т. в пізньому Міоцені, був вирішальний період, який запустив аридіфікацію Північної Африки і появу пустелі Сахара. Автори дослідження показали, що Африканські літні мусони катастрофічно ослабли під час стиснення океану Тетіс в Тортонії, що дозволило аридним пустельним умовам поширитись в Північній Африці. Крім того, зменшення розмірів океану Тетіс посилювало чутливість Африканських мусонів до орбітальних параметрів Землі, які стали основним пусковим механізмом розширення Сахари (за Zhang et al., 2014).

Аридіфікація Африки. Протягом пізнього Мезозою Африка була частиною суперконтиненту Гондвана, розташованого в Південній півкулі, і характеризувалася вологим і помірним кліматом. Після відділення від Південної Америки приблизно 95 млн.р.т., Африка почала рух на північ в екваторіальну зону. В результаті - почалася аридіфікація клімату, в ході якої різні регіони в різні епохи ставали то аридними, то вологими.

Палеоценова Африка (66 - 56 млн.р.т.) була переважно вологою і теплою і характеризувалася потужною диверсифікацією західно-африканської флори. Глобальне зростання температур в Еоцені (56 - 33,9 млн.р.т.) призвело до посилення аридності в Центральній Африці, з мозаїкою дощових лісів-саван в регіоні Конго. Потім почалось глобальне зниження температур на кордоні Еоцену-Олігоцену (33,9 млн.р.т.), що сприяло аридіфікації і масовому вимиранню біоти, проте - не змінило композицію біомів. У ранньому Міоцені (23 - 16 млн.р.т.) клімат був теплим і вологим, з повсюдним поширенням дощових лісів - від півночі Сахари до Південної Африки.

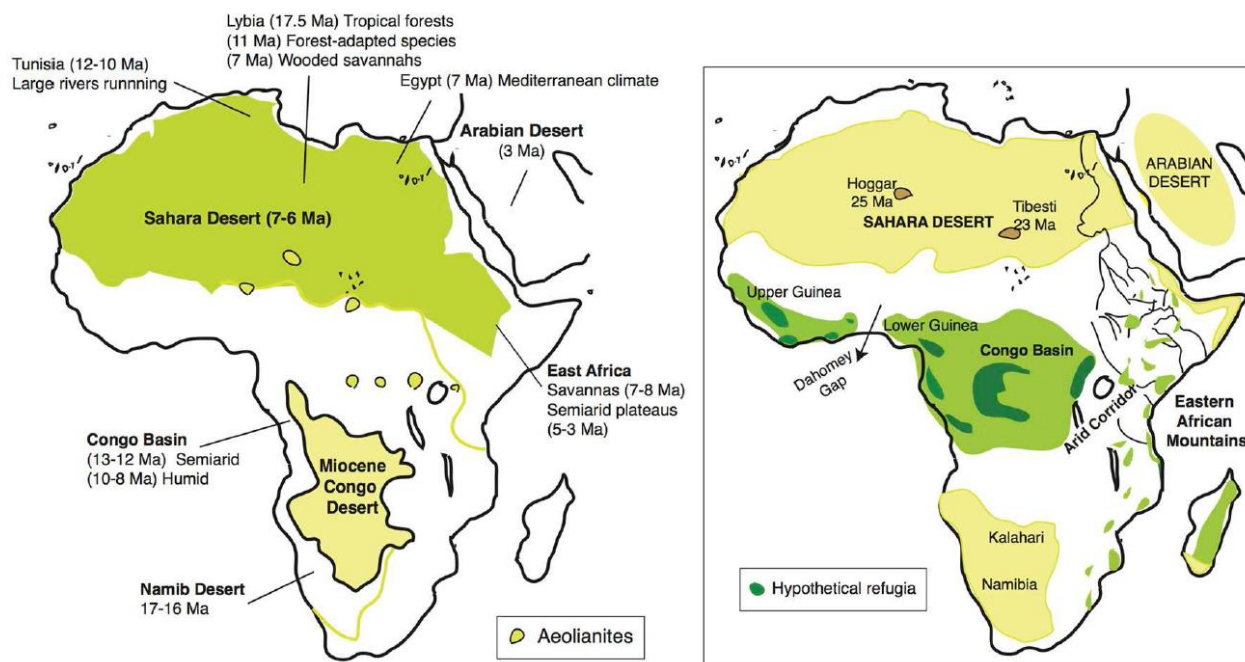
Середній Міоцен (16 - 11,6 млн.р.т.) став періодом основних змін клімату і топографії в Африці: градуальний підйом Східної Африки, закриття морського шляху океану Тетіс, експансія льодовиків Антарктиди - все це призвело до посилення аридіфікації, хоча, слід зазначити, що цей процес не відрізнявся однорідністю уздовж континенту. Геологічні і палеонтологічні дані свідчать про те, що регіони, аридні сьогодні (північна Африка, Пустеля Наміб і ін.) - були в цей період більш вологими ніж, сьогодні, тоді як інші регіони - вологі сьогодні (наприклад, регіон басейну Конго) - були більш посушливими.

Опустелювання почалося на південному заході (пустеля Наміб) приблизно 17 - 16 млн.р.т. і поширилося на схід і північ континенту. У Південній Африці тропічна і субтропічна рослинність була заміщена деревною саваною протягом середнього Міоцену. У Північній Африці найбільш ранні свідчення аридіфікації клімату в регіоні Сахари датуються пізнім Міоценом (11,6 - 5,3 млн.р.т.) близько 7 - 6 млн.р.т. У Центральній Африці, напіваридна пустеля (т.зв. «Міоценова пустеля Конго») займала цей регіон до середини Міоцену (13 - 12 млн.р.т.), коли Східно-Африканське підняття і подальше опускання території призвели до встановлення дренажу річки Конго і до загального підвищення вологості клімату («тропікалізація»).

У пізньому Міоцені (8 - 7 млн.р.т.) під час нового періоду тектонічної активності в Східній Африці відбулось підняття Східних дугових гір (the Eastern Arc Mountains) і височин на заході Центральної Африки (Камерунська вулканічна лінія), що сприяло подальшому посиленню посушливості клімату і розширенню площ, які займали савани і луки в цих регіонах. Підняття території досягло свого максимуму в Пліо-Плейстоцені і призвело до

формування Ефіопського нагір'я і до опустелювання низинних територій в т.зв. Африканському Розі (the Horn of Africa).

З пізнього Пліоцену по Голоцен зміна гляціалів і інтергляціалів супроводжувалась повторюваними подіями стиснення і розширення територій проживання субтропічних і тропічних таксонів біоти. Деякі території, такі як Сахарські масиви Тібесті і Хоггар (Tibesti and Hoggar) або гори Еннеді (the Ennedi Mountains) могли служити притулками в посушливі періоди для субтропічних таксонів, тоді як височини Верхньої і Нижньої Гвінеї і сходу басейну річки Конго, Альбертинська рифтова зона або Східні Дюгові гори - могли зіграти ту ж роль щодо таксонів тропічних рослин (цитовано за Rokorny et al., 2015).



Основні кліматичні події в Африці в Неогеновому періоді. Зліва: Ранній Неоген - центральна Африка була більш аридною, ніж Північна Африка з пустельним регіоном в басейні Конго. Опустелювання почалось на південному заході Африки в середньому Міоцені в напрямку на схід і на північ континенту і завершилось формуванням пустелі Сахара. Центральна Африка навпаки - стала тропічною в результаті підйому східної Африки. Справа: схематичний розподіл сучасних поясів рослинності, який показує положення основних сучасних пустель і дощових лісів. The Rand Flora лінії рослин займають прикордонні регіони, які не є ні пустелями, ні дощовими лісами, іноді - в гірських місцевостях північно-африканської Сахари (тобто Tibesti і Massifs) (цитовано за Rokorny et al., 2015).

Географічний поділ т.зв. Великої Африканської флори (The Grand Flora). Т.зв.

Велика Флора (The Grand Flora) - це група споріднених рослин, для яких показана подібна картина розподілу в просторі на континентальних межах Африки і прилеглих островів. Сьогодні лінії цих рослин розділені територіальними бар'єрами пустель Сахара і Калахарі, а також болотами центральної Африки.

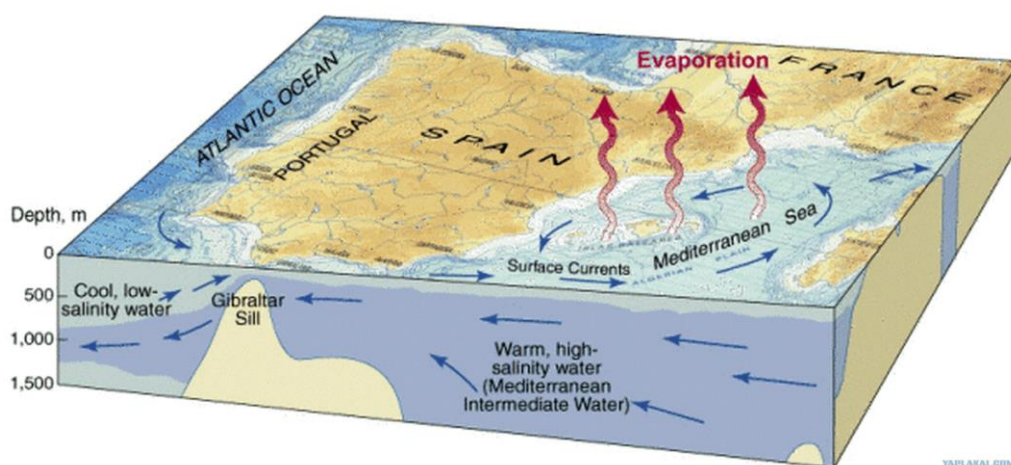
Rokorny L. з колегами (2015) провели молекулярний аналіз ядерної та хлоропластної ДНК рослин даної групи для того, що б встановити час географічного поділу цих флор. Отримані авторами результати показали, що поділ флор відбувся в Міоцені і в Пліоцені, що збіглося за часом з початком аридіфікації Африки.

Автори не виявили значного зниження швидкості диверсифікації більшості груп після поділу флор за винятком деяких древніх субтропічних ліній (таких як *Sideroxylon*, *Hypericum* і *Canarina*), проте, деякі лінії (*Cicer*, *Campylanthus*) показали тривалу часову «дірку» між базовими та продвинутими групами, що свідчить про події вимирання (за Rokorny et al., 2015).

Пізній Міоцен. Спустелювання Патагонії пов'язано не тільки з підйомом Анд.

Вважається, що Патагонські степи, які страждають від нестачі вологи, сформувались приблизно 15 - 12 млн.р.т. через підняття Південних Анд. Однак, згідно з фосиліями, цей висновок не є повним. Palazzesi L. з колегами (2014) оцінили кліматичні умови і багатство рослин в інтервалі 10 - 6 млн.р.т. на підставі аналізу фосилізованого пилку і спор рослин в депозитах Патагонії. Проведений авторами роботи аналіз виявив мезотермальний клімат з середніми температурами найбільш холодного часу року в інтервалі $+11,4^{\circ}\text{C}+16,9^{\circ}\text{C}$ (сьогодні - приблизно $+3,5^{\circ}\text{C}$) і з річними опадами рідко нижче ніж 661 мм (сьогодні - 200 мм на рік). В цьому часовому інтервалі пізнього Міоцену виявлена різноманітна флора, в порівнянні з сьогоднішнім днем на одній і тій же широті. Ця різноманітність є зрівняною з сьогоднішнім різноманіттям на відстані 2000 км на північний схід Бразильського узбережжя. На підставі отриманих даних авторами роботи був зроблений висновок про те, що спустелювання Патагонії було пов'язано не тільки з підйомом Анд (за Palazzesi et al., 2014).

Мессінська сольова криза в Середземному морі в пізньому Міоцені. Мессінський пік солоності - геологічна подія в історії Середземного моря, в ході якої відбулося кілька (за сучасними уявленнями, вісім) циклів його часткового або практично повного висихання наприкінці Міоцену, 5,96 - 5,33 млн.р.т. (Мессінський ярус). Можливі причини відходу води з Середземного моря: а) або гляціо-евстатичне зниження рівня моря через формування льодовиків в приполярних регіонах; б) або тектонічне ізолювання Середземного моря від водообміну з океаном. Висихання Середземного моря відбувалося за час порядку тисячоліття, а наповнення - за місяці; в деяких місцях розрахункова швидкість наростання рівня води повинна була складати близько 10 м/добу. Клімат на оголеному дні моря невідомий, на Землі немає порівнянних місць. Немає навіть згоди в тому, чи висихало море повністю; найбільш ймовірно, що як мінімум 3 - 4 сильносолоних озера залишалися на його дні (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

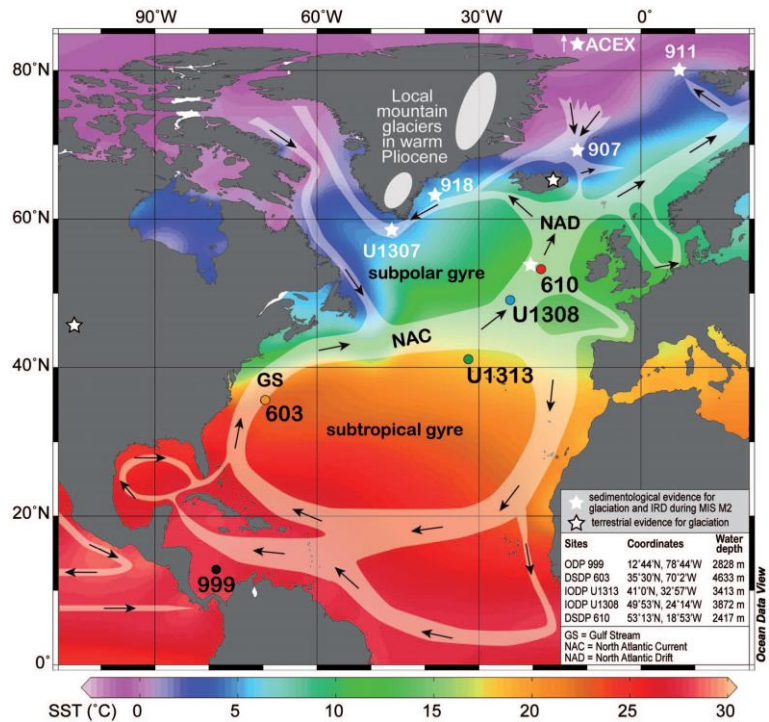


Причина Мессінського піку солоності - уход води з Середземного моря. Причини: а) або гляціо-евстатичне зниження рівня моря через формування льодовиків в приполярних регіонах; б) або тектонічне ізолювання Середземного моря від водообміну з океаном (за <http://www.yaplakal.com/forum2/st/25/topic838949.html>).

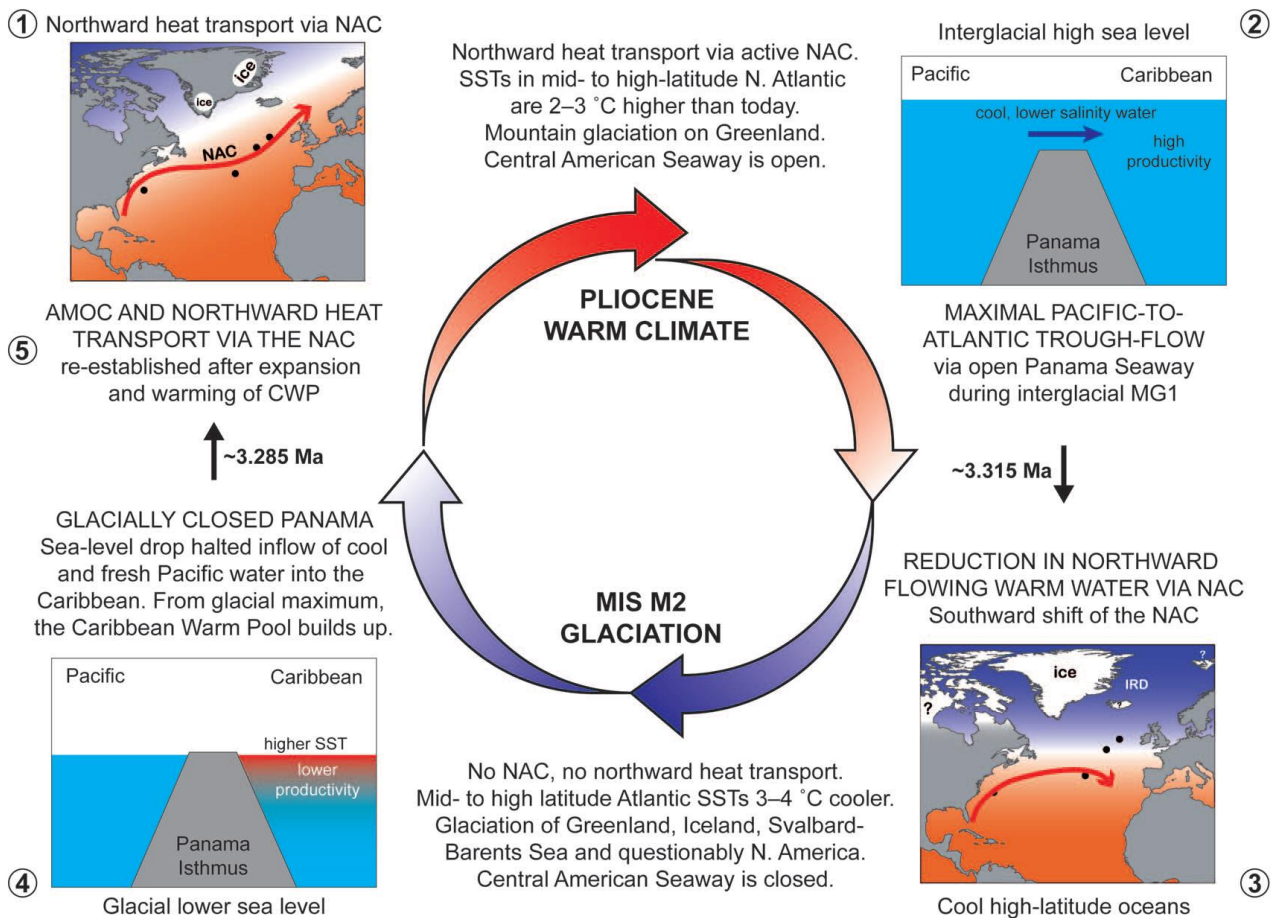
Гляціація Північної півкулі під час пізньо-Пліоценового глобального потепління.

На початку пізнього Пліоцену, приблизно 3,6 млн.р.т., концентрація вуглекислого газу в атмосфері була порівняною з сучасним рівнем, а глобальний клімат був теплішим.

De Scheppe S. з колегами (2013) запропонували модель гляціації-дегляціації в дану епоху, базуючись на геохімічних палінологічних даних. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що посилення потоку між Тихим океаном і Атлантичним океаном через Центральньо-Американський водний шлях - послабило Північно-Атлантичний потік і супутній теплоперенос в північні регіони.



Сучасна циркуляція поверхневих вод в Північній Атлантиці (за De Schepper et al., 2013).



Концептуальна модель гляціації-дегляціації Північної півкулі в глобально теплу епоху початку пізнього Пліоцену. Де: NAC - Північно-Атлантичний потік (течія) (за De Schepper et al., 2013).

Наступне за цим похолодання в високих широтах північної частини океану призвело до зростання континентальних льодовиків, не дивлячись на вміст вуглекислого газу в атмосфері практично такий ж, як і сьогодні.

Під час даної епохи гляціації знизився рівень моря, що зупинило потік Тихоокеанічних вод в Атлантику через центрально-Американський морський шлях. Це дозволило підвищити температуру в Карибському басейні. Оскільки це зростання температур було значним - це відновило систему течій Гольфстрім - Північно-Атлантичний потік (течія), забезпечило теплоперенос далеко на північ і зупинило гляціацію північної півкулі.

Таким чином, авторами дослідження був зроблений висновок про те, що Північно-Атлантичний потік є критичним фактором у встановленні теплого клімату в Північній півкулі у високих широтах (за De Schepper et al., 2013).

Посилення вентиляції глибинних Антарктичних вод в теплу епоху середнього Пліоцена. Вважається, що середньо-Пліоценова Атлантична меридіональна циркуляція повинна була бути більш сильною, щоб пояснити потепління на півночі в високих широтах і щоб пояснити слабкий меридіональний градієнт показника ізотопного фракціонування вуглецю-13. Реконструкція, проведена Zhang Z. з колегами (2013), показала, що слабкий градієнт показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 може бути пояснений посиленням вентиляції і редукуванням стратифікації Південного океану. Результати, отримані авторами роботи, змінюють пануючу теорію і показують, як прийняття факту зростання вентиляції Південного океану знімає багато складностей в існуючих теоріях Атлантичної меридіональної циркуляції (за Zhang et al., 2013).

Вплив Антарктиди і Південного океану на пізньо-Пліоценове глобальне похолодання. McKay R. з колегами (2012) представили реконструкцію температур поверхні моря і показали значну експансію морських льодів в море Росса (Ross Sea) починаючи з 3,3 млн.р.т, яка послідувала за зниженням температури приповерхневих вод на 2,5 градуса. Прогресивне охолодження Антарктиди - посилило західні вітри і посилило океанічну циркуляцію. Викликана цими змінами північна міграція Південно-океанічних фронтів була пов'язана з редукацією Атлантичної меридіональної циркуляції, оскільки обмежувала зв'язок між поверхневими водами між океанами, що порушувало теплоперенос до високих широт Північної Атлантики. Автори роботи не виключають також існування низько-широтних механізмів, які сприяли зниженню температури (за McKay et al., 2012).

Загальна характеристика біоти Неогенового періода

Формування сухопутних мостів між Африкою та Європою, між Азією та Північною Америкою - сприяло обміну біотою між даними материками. Так, по сухопутному мосту з Північної Америки до Азії мігрували коні. Цікаво відзначити, що у Плейстоцені в Північній Америці коні вимерли і згодом були завезені з Європи іспанськими колонізаторами. З Африки в Європу, а потім в Азію і Північну Америку мігрували мастодонти. З Азії до Африки і в Північну Америку мігрували жирафові, носороги і т.н.

Приблизно 14,8-14,5 млн.р.т. відбулось середньо-Міоценове вимирання наземних та водних видів (Middle Miocene disruption). Причини вимирання: а) зниження температури навколишнього середовища; б) посилення посушливості клімату через зниження температур; в) прискорене старіння і вимирання видів через стресові умови навколишнього середовища.

Потім, в період 11,6 - 5,3 млн.р.т. послідував спалах видоутворення у холодо- і посухостійких груп рослин і тварин. Так, з'явилося багато нових груп серед нототенієвих риб Антарктиди. Цікаво відзначити, що білки-антифризи, які перешкоджають утворенню крупних кристалів льоду в клітинах, нототенієві риби придбали ще 42-22 млн.р.т., але диверсифікація цієї групи відбулась значно пізніше. Мабуть, для цього потрібні були певні умови. В цей же часовий інтервал відбулась диверсифікація ведмедів, китів та інших груп організмів.

У період 7-6 млн.р.т. в тропіках трави з C4-типом фотосинтезу, які економно використовують вуглекислий газ і воду, витіснили рослини з C3-типом фотосинтезу. Причини: посушливість клімату і низький парціальний тиск вуглекислого газу в навколишньому середовищі. Оскільки C4-рослини в клітинних стінках містять кремній і тому є дуже жорсткими, то розмноження цих рослин призвело до зміни трав'янистих фаун.

Рослини з C4-типом фотосинтезу з'явилися ще в Палеогені при критичному для C3-рослин зниженні рівня вуглекислого газу в навколишньому середовищі (нижче 500 ppm) (після Еоценового похолодання приблизно 35 млн.р.т. вміст CO₂ в атмосфері різко знизився, оскільки при низьких температурах вуглекислий газ поглинається водами океану, який є самими потужним резервуаром CO₂ на Землі). Однак, для того, щоб поширитися в екосистемах, рослинам з C4-типом фотосинтезу знадобилося більше 20 млн. років! Чому? Посилення посушливості клімату призвело до поступового вимирання лісів, які замістилися на біомі відкритих просторів. А оскільки ефективність харчування C4-рослин вище, ніж C3-рослин, то за рахунок більш швидкого росту вони просто раніше ніж C3-рослини зайняли екологічні ніші, які звільнились. Недавні дослідження показали, що наприкінці Міоцену через посухи і масштабні лісові пожежі звільнялися відкриті простори в тропіках і субтропіках. А рослини з C3-типом фотосинтезу вище певного порогу температури і при певних порогових значеннях концентрації вуглекислого газу в атмосфері - замість фотосинтезу переходять до фотодихання. Таким чином, в жарких умовах і при нестачі CO₂ в навколишньому середовищі - рослини з C4-типом фотосинтезу виявляються більш успішними, ніж рослини з C3-типом фотосинтезу.

*Аналогічним чином: а) покритонасінні рослини більш швидко займали вільні екологічні ніші, ніж голонасінні рослини; б) двостулкові молюски рудисти більш швидко займали вільні екологічні ніші, ніж коралові поліпи і т.н.

*NB: до рослин з C4-типом фотосинтезу відносяться: кукурудза, цукровий очерет, сорго, просо, осоки та ін. В цілому на Землі сьогодні домінують трави з C3-типом фотосинтезу. Однак, в тропіках і субтропіках - їх витіснили C4-трави.

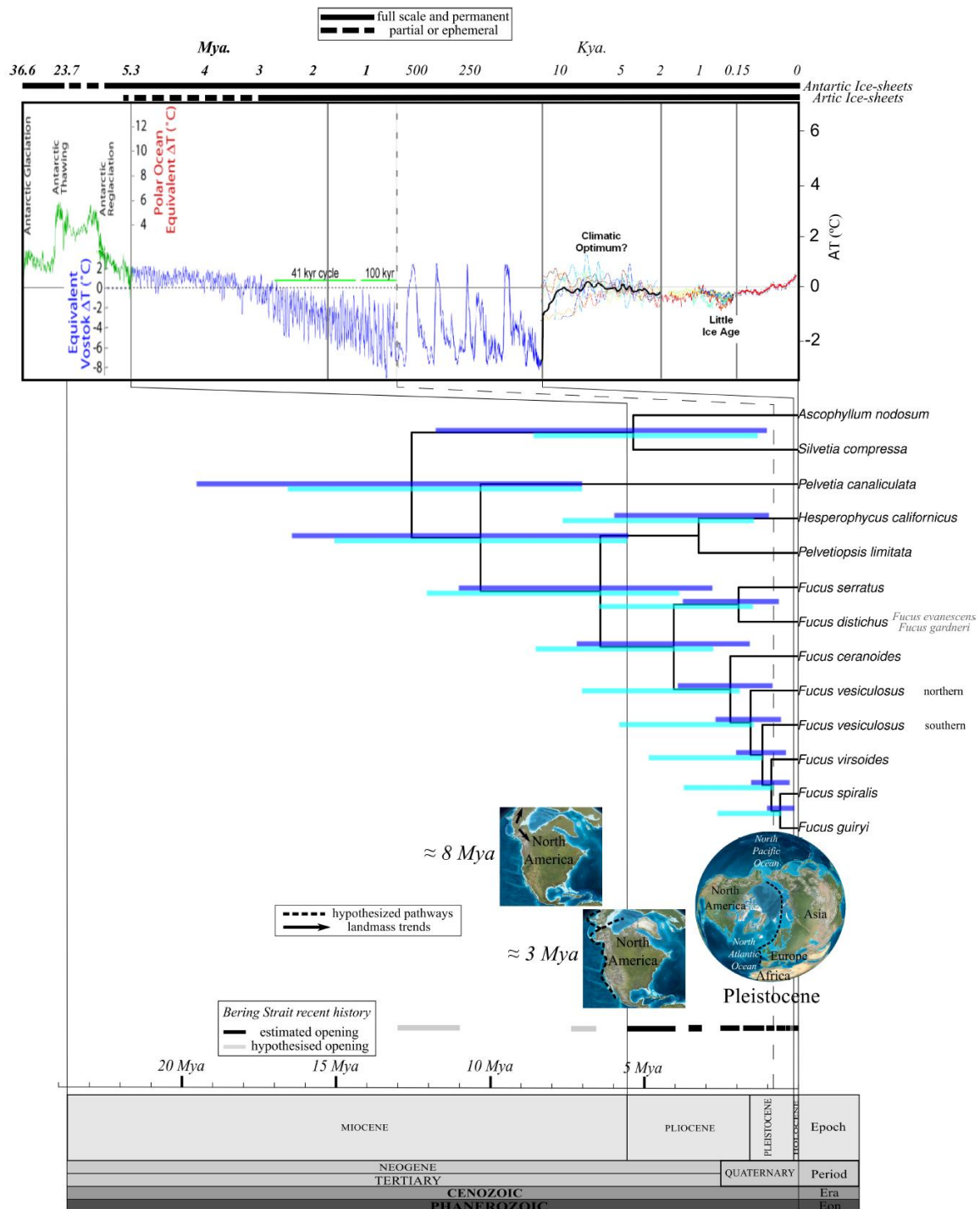
В Азії ще в Палеогені, приблизно 50 млн.р.т., у групі парнокопитних трав'янистих з'явилися тварини, які жують жуйку (серед сучасних тварин - це верблюдові і жуйні - жирафи, олені, буйволи, бізони, антилопи, газелі, бики та ін.). Жування жуйки полегшило перетравлювання жорсткої рослинної їжі. У Неогеновому періоді ці тварини по сухопутних мостах між континентами розселилися по всій Земній кулі. Однак масово жуйні і верблюдові поширилися наприкінці Міоцену - в Пліоцені, тобто тоді, коли в тропіках і субтропіках замість вигорілих через засухи лісів поширилися жорсткі трави з C4-типом фотосинтезу.

2 млн.р.т. в скупченні зірок Scorpius - Centaurus стався вибух наднової зірки, випромінювання від якої спровокувало вимирання багатьох видів на Землі.

Водорості

Родина бурих водоростей Фукусові (*Fucaceae*) пройшла не менше 4-х подій інвазій з Тихого океана через Арктику в Атлантичний океан + переходи від гермафродитизму до роздільностатевого розмноження і навпаки. Міоцен-Пліоцен-Плейстоцен. Cánovas F.G. з колегами (2011), використовуючи мультигенну філогенетику, досліджували еволюційну історію бурих водоростей родини Фукусові (*Fucaceae*), мешканців північної частини Тихого океану і Атлантичного океану. Проведене авторами роботи дослідження виявило чотири незалежних подій транс-Арктичної колонізації нових акваторій бурими водоростями групи *Fucaceae*. Дві з цих подій також включали переходи від гермафродитизму до роздільностатевого розмноження у цих водоростей в процесі інвазії даної групи водоростей в Атлантичний океан. Потім через деякий час стався зворотний перехід до гермафродитизму серед бурих водоростей роду фукус (*Fucus*), що співпало з

колонізацією цими водоростями більш екстремальних умов проживання (нові лінії роду фукус були виявлені в високих широтах південної півкулі). Ці недавні події видоутворення відбулися в Плейстоцені в епохи гляціацій і ця диверсифікація супроводжувалась заселенням холодних широт Південної півкулі і поверненням бурих водоростей в екстремальних умовах до гермафродитизму (за Cánovas et al., 2011).



Диверсифікація бурих водоростей родини фукусових (*Fucaceae*). Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - види фукусових (цитовано за Cánovas et al., 2011).

Відповідь морських водоростей на нестачу вуглекислого газу в навколишньому середовищі. Пізній Міоцен. Коколітофори - це морські водорості, які використовують вуглець для кальцифікації своїх раковин і для фотосинтезу. В Кайнозойську еру у морських водоростей сформувалась адаптація до низької концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі, в результаті якої водорості стали спроможними накопичувати

вуглекислий газ близько сайтів фіксації у вигляді гідрокарбонат-іона HCO_3^- . Транспортування та акумулювання гідрокарбонат-аніонів забезпечують спеціальні клітинні білки, експресія яких модулюється концентрацією вуглекислого газу у воді. Ізотопна композиція вуглецю і кисню в раковинках коколітофорид є чутливою до активного надходження і транспортування вуглецю по клітині, що дозволяє простежити геологічну історію появи даної адаптації у водоростей.

Bolton C.T. і Stoll H.M. (2013), використовуючи модель потоків клітинного вуглецю, показали, що низька концентрація вуглекислого газу підвищує клітинну потребу в гідрокарбонат-аніоні близько сайтів фотосинтезу, а це, в свою чергу, зменшує спрямування гідрокарбонат-іонів до сайтів кальцифікації. Означений ефект дуже яскраво проявляється в великих клітинах, що призводить до суттєвих відмінностей в ізотопному склад вуглецю між дрібними і крупнорозмірними коколітофоридами в умовах низької концентрації вуглекислого газу в навколишньому середовищі. Автори дослідження порівняли ізотопний склад дрібних і крупних фосилій коколітофорид і виявили, що ізотопні відмінності з'явилися в пізньому Міоцені - ранньому Пліоцені приблизно 7 - 5 млн.р.т. Автори роботи інтерпретували цей результат як порогову відповідь клітин на зниження рівня вуглекислого газу. Задокументована авторами дослідження відповідь коколітофорид є синхронною з глобальною зміною наземної рослинності в інтервалі 8 - 5 млн.р.т., яка інтерпретується як відповідь флор на зниження парціального тиску вуглекислого газу в навколишньому середовищі (за Bolton & Stoll, 2013).

Коралові поліпи

Диверсифікація сучасних клад симбіотичних динофлагелят роду *Symbiodinium* почалася в середньому Міоцені. Симбіотичні динофлагеляти, які належать до роду *Symbiodinium*, входять в асоціацію з багатьма мілководними безхребетними тваринами (з губками, кнідарієвими, молюсками) і найпростішими, що живуть в тропічних і субтропічних коралових екосистемах. Ці динофлагеляти здатні до фотосинтезу і часто об'єднуються загальною назвою «зооксантели» («*zooxanthellae*»).

Pochon X. з колегами (2006) на підставі результатів аналізу хлоропластної і ядерної ДНК була встановлена філогенія роду *Symbiodinium*. Авторами дослідження були виявлені вісім клад (A-H), які формують основні таксони *Symbiodinium*. Крім того, було встановлено, що рід *Symbiodinium* з'явився в ранньому Еоцені, приблизно 50 млн.р.т., і що більшість сучасних ліній почали свою диверсифікацію в середньому Міоцені, приблизно 15 млн.р.т.

Проведені дослідження показали, що основні події диверсифікації групи *Symbiodinium* відбувалися в епохи глобального похолодання клімату. Так, дивергенція клад A, B, D, E і G мала місце під час Еоценового похолодання. А основна диверсифікація сучасних клад *Symbiodinium* почалася в середньому - пізньому Міоцені, коли глобальні температури в океанах знизилися і циркуляція води в океанах змінилася внаслідок закриття океану Тетис і початку підйому Панамського перешийка. Слід зазначити, що жодний з сучасних симбіонтів, крім тих, які вступили в кооперацію з сорітидними форамініферами, не диверсифікували в епоху між пізньо-Олігоценовими потеплінням і середньо-Міоценовим кліматичним оптимумом (тобто, в інтервалі 25 - 15 млн.р.т.). Це підтверджує сучасні спостереження, які свідчать про негативний вплив потепління клімату на симбіоз динофлагелят з кораловими поліпами. Згідно ряду сучасних досліджень, корали спроможні вирішити цю проблему шляхом адаптації до більш термотолерантних симбіонтів. Однак, еволюційна історія роду *Symbiodinium* свідчить про те, що тривале підвищення температури води може призвести до значної редуції різноманітності представників *Symbiodinium*, а це створює серйозну загрозу різноманітності і виживанню коралових рифових екосистем (за Pochon et al., 2006).



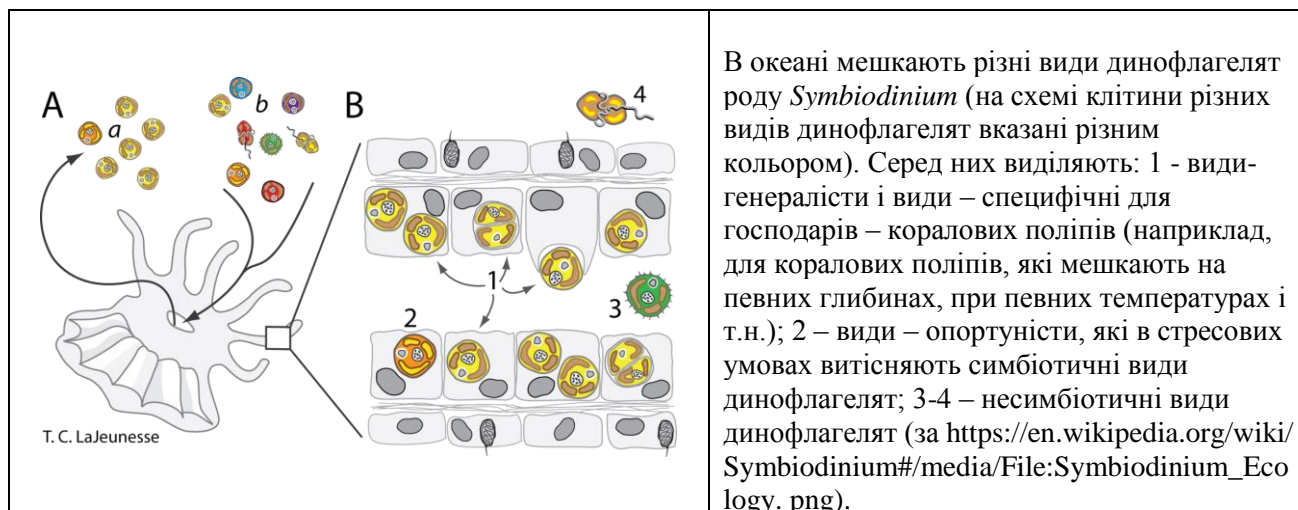
Хронограма появи груп симбіотичних найпростіших дінофлагелат *Symbiodinium*, отримана на підставі результатів аналізу хлоропластної і ядерної ДНК. Клади і субклади *Symbiodinium* вказані латинськими літерами від А до Н (за Pochon et al., 2006).

Пост-Міоценова адаптивна радіація коралових поліпів-рифобудівників була викликана кліматичними змінами і супроводжувалась диверсифікацією їх ендосимбіонтів-дінофлагелат. Коралові поліпи-рифобудівники мають ендосимбіонтів – найпростіших дінофлагелат, які здатні до фотосинтезу.

NB! Фотосинтезуючі найпростіші дінофлагеляти роду *Symbiodinium потрапляють в клітини коралового поліпа шляхом фагоцитозу і залишаються в середині клітин коралового поліпа в якості ендосимбіонтів, які завдяки фотосинтезу забезпечують свого господаря поживними речовинами.

Аналіз ДНК, проведений Thornhill D.J. з колегами (2014), показав, що клада дінофлагелат-ендосимбіонтів складається з великої кількості видів і що це видове різноманіття бере свій початок від пост-Міоценової адаптивної радіації коралових поліпів - господарів цих ендосимбіонтів. Предкова група коралових поліпів-господарів поширилась, спеціалізувалась і диверсифікувала під час епох тривалого глобального похолодання і зміни рифових ансамблів біоти. Еволюційна реконструкція, виконана авторами роботи, свідчить про те, що ендосимбіотичні дінофлагелати *Symbiodinium* Clade C пройшли фази диверсифікації і вимирання також під час основних кліматичних змін на Землі у відповідні епохи. Таким чином, проведені Thornhill D.J. з колегами (2014) дослідження показали, що

диверсифікація динофлагелят-ендосимбіонтів визначається спеціалізацією організму-господаря, а спеціалізація господаря залежить від кліматичних умов (за Thornhill et al., 2014).



***NB! Сучасна біоінвазія термотолерантних динофлагелят *Symbiodinium trenchii* з Індо-Тихоокеанічного регіону в Атлантичний океан.** В 2005 році з Індо-Тихоокеанічного регіону в Атлантичний океан потрапили термотолерантні динофлагеляти *Symbiodinium trenchii*, які для коралових поліпів – рифобудівників Карибського регіону - виявились опортуністичними видами найпростіших-ендосимбіонтів. При підвищенні температури води вище місцевих оптимальних значень – ці динофлагеляти-опортуністи витіснили місцеві ендосимбіотичні види динофлагелят. Небезпека появи динофлагелят-вселенців з Індійського океану полягає в тому, що маючи таких ендосимбіонтів – Карибські коралові поліпи в двічі повільніше ростуть, що може привести до втрати рифової спільноти (за <http://22century.ru/global-threats/14296>).



Для коралових поліпів виду *Montastraea faveolata* вимушений симбіоз з динофлагелятами виду *Symbiodinium trenchii* означає уповільнення кальцифікації в два рази (за <http://22century.ru/global-threats/14296>).

Диверсифікація антарктичних Нототенієвидних риб в Міоцені в епоху різкого похолодання 14 млн.р.т. була викликана появою у них генів білків-антифризів. Одним з основних обмежень для виживання організмів в умовах низьких негативних температур - є формування кристалів льоду, які пошкоджують клітинні структури і викликають загибель організму. Синтез білків-антифризів запобігає формуванню в клітинах великих кристалів льоду, що захищає клітинні органили і мембрани від руйнування і сприяє виживанню організмів в умовах низьких негативних температур.

***Механізм появи білків-антифризів у антарктичних нототенієвидних риб.** Білки-антифризи, антифризні глікопротеїни і цукри-антифризи синтезують деякі тварини, рослини, гриби і бактерії для самозахисту від формування великих кристалів льоду в умовах низьких негативних температур навколишнього середовища. Тільки у риб виявлено чотири різних типи антифризних

білків, що свідчить про багаторазову появу даної адаптації у різних груп риб у відповідь на критичне зниження температури навколишнього середовища.

Дослідження, проведені Chen L. з колегами (1997), показали, що у антарктичних нототенієвидних риб гени білків антифризів утворилися з генів травного ферменту трипсिनогену в результаті їх дуплікації і подальшої модифікації копій генів. При цьому, ген білка-антифризу антарктичних риб відрізняється від гена білка-трипсिनогена наявністю додаткових 40 копій однієї з ділянок гена-трипсिनогена (за Chen et al., 1997). Виявилося, що одна з ділянок білка трипсिनогена здатна гальмувати утворення кристалів льоду. Відомо, що при сильному стресі в клітинах включаються механізми перебудови роботи ДНК, які в підсумку, дозволяють отримати нові ознаки, адаптивні в змінених умовах навколишнього середовища.

*NB! Арктичні і антарктичні риби розійшлися близько 40 мільйонів років тому. Антарктида замерзла 35 млн.р.т. і у антарктичних риб з'явилися білки-антифризи. Арктика замерзла близько 2,5 мільйонів років тому і у арктичних риб теж з'явилися білки-антифризи. Однак, білки-антифризи арктичних риб мають інше походження в порівнянні з антарктичними рибами. Це приклад конвергентної еволюції білків - тобто незалежної появи білків, що виконують подібні функції, але мають різне походження.



Trematomus bernacchii – представник нототенієвих антарктичних риб. У клітинах цих риб синтезуються білки-антифризи, які захищають риб від формування кристалів льоду і, відповідно, від загибелі (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Nototheniida>).

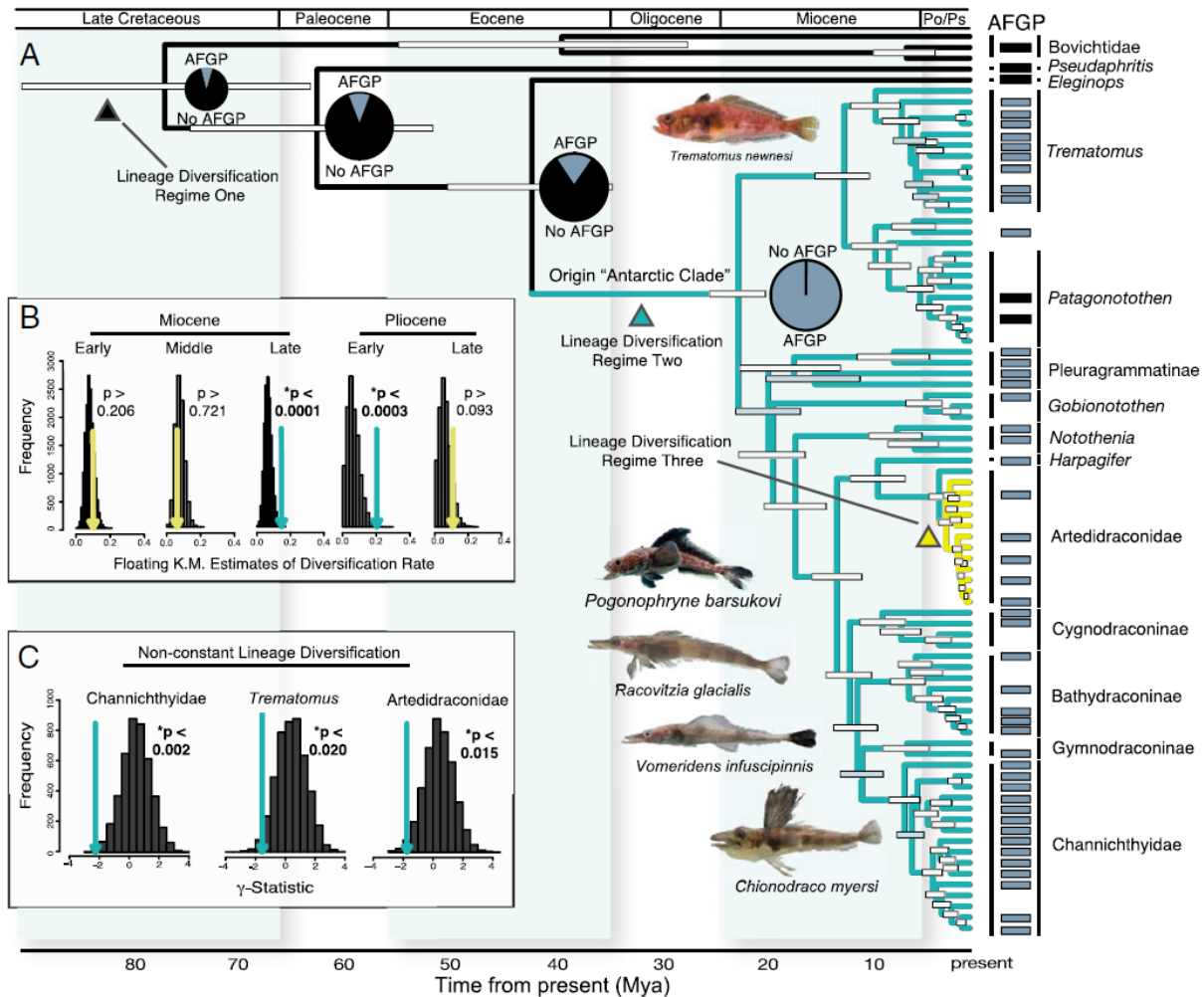
Дослідження, проведені Chen L. з колегами (1997), показали, що у антарктичних нототенієвидних риб (клас Променепері, ряд Окунеподібних, підряд Нототенієвидні) білки-антифризи з'явилися в результаті дуплікації + подальшої модифікації гена трипсिनогена в інтервалі 14 - 5 млн.р.т., що відповідає Міоценовому похолоданню і замерзанню Антарктичного океану. У цю ж епоху (15 - 7 млн.р.т.) зареєстрована диверсифікація основних родин підряду Нототенієвидних риб, що мають гени білків-антифризів. Таким чином, поява генів білків-антифризів сприяла диверсифікації нототенієвидних антарктичних риб в умовах різкого зниження температури навколишнього середовища в Міоцені (цитовано за Chen et al., 1997).

*NB! Згідно однієї з методик обчислень - підряд Нототенієвидні риби з'явився 38 млн.р.т., в Еоцені, тоді як згідно з іншою розрахунковою методикою - дана група виділилася тільки в Міоцені, приблизно 15 - 10 млн.р.т. (Bargelloni et al., 1994). Антифризні білки почали синтезуватись в клітинах Нототенієвидних риб приблизно 14 – 5 млн.р.т. (Chen et al., 1997). При цьому антифризні білки у підряду Нототенієвидні риби з'явилися після відділення родини *Bovichtidae*, але - перед появою всіх інших родин підряду Нототенієвидні риби (за Bargelloni et al., 1994).

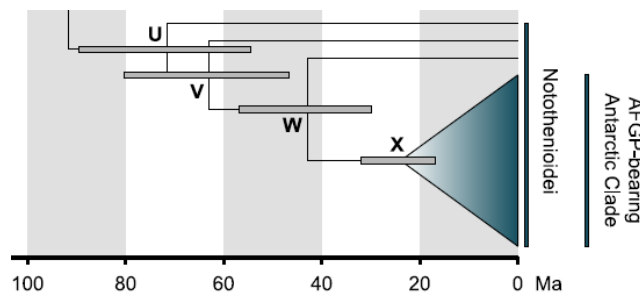
Дві гіпотези причин вибухової диверсифікації нототенієвидних риб в Міоцені Неогенового періоду. Дані, отримані Matschiner M. з колегами (2011), свідчать про те, що диверсифікація нототенієвидних риб почалася в умовах сильного похолодання клімату на кордоні Олігоцен-Міоцен, тоді як дослідження, проведені Chen L. з колегами (1997), дають більш пізні датування радіації даної групи - не раніше середнього Міоцену (і теж, після сильного похолодання клімату приблизно 15 - 14 млн.р.т.). Але, принципово, підхід двох дослідницьких груп до проблеми подібний: сплеск диверсифікації в групі нототенієвидних риб почався після сильного похолодання клімату і був викликаний появою у даної групи риб білків-антифризів.

Однак, дослідницька група Near T.J. з колегами (2012) отримала результати, згідно з якими білки-антифризи у нототенієвидних риб з'явилися ще в Еоцені Палеогенового періоду, в епоху сильного похолодання клімату, приблизно 35 млн.р.т., тоді як вибухова диверсифікація групи почалася тільки в Міоцені Неогенового періоду, в епоху чергового глобального похолодання клімату, приблизно 12 млн.р.т.

Автори даної роботи прийшли до висновку про те, що для вибухової диверсифікації групи крім появи такої ключової інновації, як білки-антифризи, необхідні також інші перебудови роботи організму: тобто тільки комплекс адаптивних ознак дозволяє організмам заселяти нові екологічні ніші і сприяє диверсифікації групи.

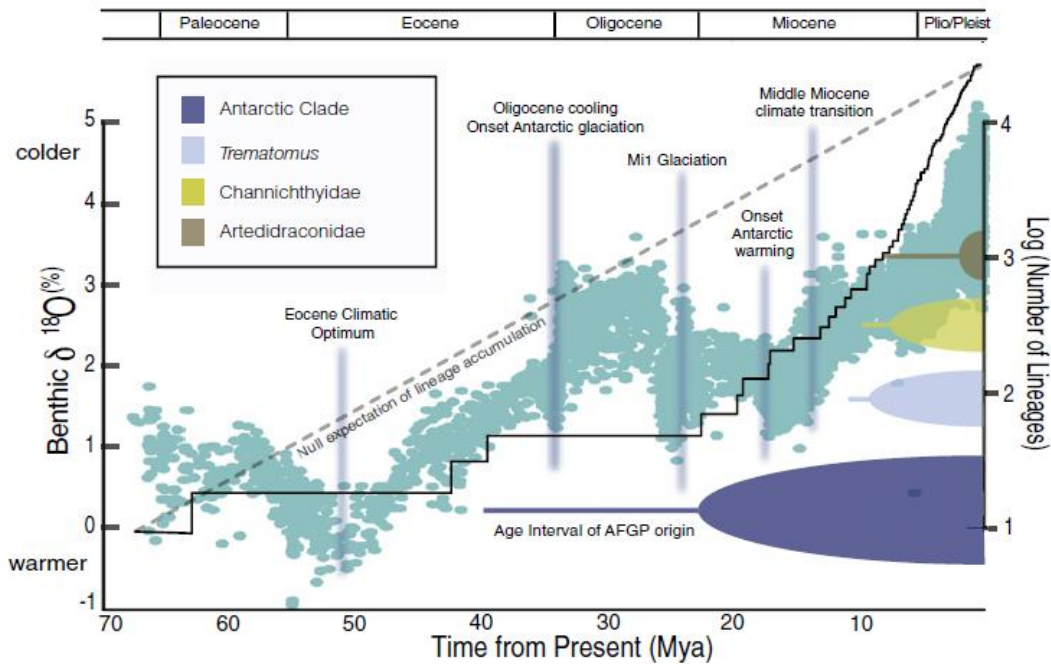


Хронограма появи білків-антифризів (AFGP) і процесів диверсифікації в групі нототенієвидних риб. Де: трикутниками - вказані три основні режими диверсифікації групи; в вертикальному стовпчику сірі бари - види нототенієвидних риб, у яких виявлені білки-антифризи, а чорні бари - види нототенієвидних риб, у яких відсутні білки-антифризи (за Near et al., 2012).



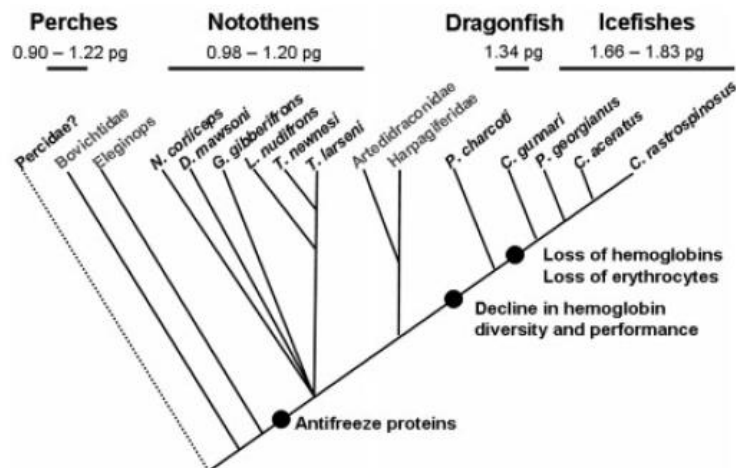
Філогенетичне дерево нототенієвидних риб. Час появи антарктичних нототенієвидних риб, у яких з'явився синтез білків-антифризів (вузлова точка X на графіку), датується інтервалом 31,9 - 16,7

млн.р.т. (за Matschiner et al., 2011). Верхня межа цього датування відповідає датуванню дослідницької групи Chen L. з колегами (1997) (тобто, приблизно 15 - 14 млн.р.т.), тоді як нижня межа цього датування - відповідає результатам досліджень, проведених Near T.J. з колегами (2012) (тобто, приблизно, 35 млн.р.т.).



Кореляція між палеокліматичними змінами і диверсифікацією нототенієвидних риб. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ: Benthic $\delta^{18}\text{O}$ (‰) - кліматичні показники, отримані на підставі аналізу показника фракціонування ізотопів кисню-18 в раковинках бентосних форамініфер; Log (Number of Lineages) - логарифм кількості ліній різних груп нототенієвидних риб (за Near et al., 2012).

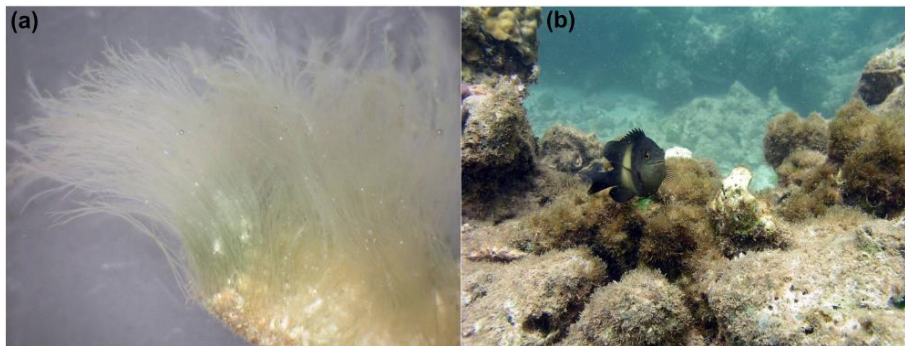
Відомо, що для адаптації до низьких температур необхідні радикальні перебудови дуже багатьох систем як організменних, так і клітинних. Зокрема, необхідна стійкість до низькотемпературної деполімеризації мікротрубочкового цитоскелета, необхідна пластичність ліпідних мембран і т.н. У просунутих нототенієвидних риб (родина Білокрівкові, Icefishes або *Channichthyidae*) Detrich H.W. і Amemiya C.T. (2010) виявили повногеномну дуплікацію, яка могла сприяти формуванню адаптацій до низькотемпературних екстремальних умов проживання риб даної групи (за Detrich & Amemiya, 2010).



Розміри генома базових нототенієвидних риб (родина *Nototheniidae*) склали 0,98 - 1,20 пкг, тоді як розміри генома продвинутих нототенієвидних риб (родина *Channichthyidae*) - 1,66 - 1,83 пкг (за Detrich & Amemiya, 2010).

Поява рифових рибок-фермерів *Stegastes nigricans* (родина Помацентрові - *Pomacentridae*). Frederich В. з колегами (2013) було встановлено, що риби *Stegastes nigricans*, які мешкають в коралових рифах, з'явилися в Неогеновому періоді приблизно 10 - 5 млн.р.т. Однією з дивних особливостей цього виду риб є «вироснування» ними особливої групи червоних водоростей *Polysiphonia* для свого харчування. Риби-фермери, через відсутність у них певних ферментів (карбогідраз), не здатні перетравлювати інші водорості, тому вони піклуються про водорості *Polysiphonia*: вони «прополують» свої підводні грядки, видаляючи інші групи водоростей (при цьому на даній ділянці рифа формується практично монокультура даної водорості), охороняють свої «города» від інших риб і морських їжаків. Якщо риби-фермери перестають піклуватися про свої «грядки» - то інші, більш конкурентоспроможні водорості, досить швидко витісняють *Polysiphonia*. На жаль, коли сформувався симбіоз цього виду коралових рибок з водоростями *Polysiphonia* - поки точно не відомо.

* NB! Згідно методу фосилій - рифові риби з'явилися ще в Палеогені, не менше 50 млн.р.т. При цьому фермерство у рифових рибок з'являлося незалежно щонайменше чотири рази: один раз у підродини *Stegastinae* і три рази у підродини *Pomacentrinae*. Підродина Стегастін (*Stegastinae*) відокремилася від загальної гілки приблизно 45 млн.р.т., а підродина Помацентрін (*Pomacentrinae*) - 35 млн.р.т. (за Frederich et al., 2013).



a - Монокультура червоної водорості *Polysiphonia*; b - рибка-фермер (*Stegastes nigricans*) і її підводний «город» з водоростей *Polysiphonia*. Кенія (за Aanen, 2010).

Nata Н. з колегами (2010) досліджували 320 різних акваторій на яких мешкає 18 видів риб-фермерів родини Помацентрові (*Pomacentridae*) з коралових рифів в Єгипті, Кенії, Маврикії, на Мальдівах, в Таїланді, Борнео, Окінаві і також з Великого Бар'єрного рифа. Виявилось, що «землеробство» притаманне всім цим рибкам, але - є відмінності в тонкощах їх поведінки (обробіток монокультури або полікультури водоростей, особливості культивування водоростей і т.н.) (цитовано за <http://divemir.com/2010/06/stegastes-nigricans/>; за Nata et al., 2010).

Монокультура водоростей - провокує розвиток хвороб у коралових рифів.

Мікробне співтовариство коралових рифів сильно залежить від взаємодії коралових поліпів і водоростей. Культивування монокультури червоних водоростей *Polysiphonia* рибками-фермерами і штучне виключення ними з рифової екосистеми інших груп водоростей - значно впливає на мікробне співтовариство таких «землеробських» підводних екосистем. Casey J.M. з колегами (2014) перевірили композицію бентосної спільноти (набір епілітних водоростей і прокаріот) і можливу кореляцію складу цих співтовариств з хворобами коралових рифів на Великому бар'єрному рифі в Австралії. Аналіз 16S рДНК виявив в 2-3 рази більшу кількість потенційних бактеріальних патогенів коралових рифів в межах «землеробських» територій рибок-фермерів, в порівнянні з іншими акваторіями рифа. Потенційно патогенні бактеріальні групи в умовах монокультури червоної водорості *Polysiphonia* становили 30,04% від спільноти всіх бактерій. Більше того, в межах «оброблюваних» рибками територій - була

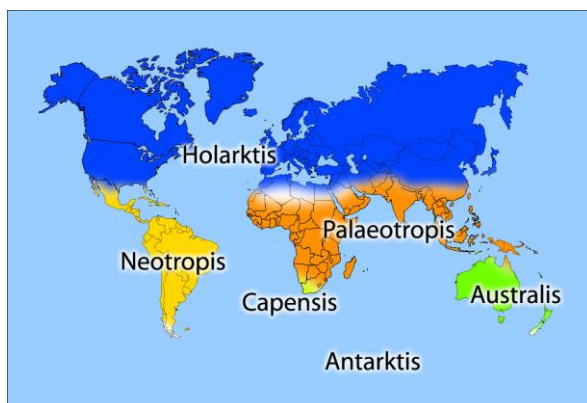
встановлена висока частота захворювання коралових рифів т.зв. хворобою чорних смуг (black band disease) (за Casey et al., 2014).

Рибки-фермери *Stegastes marginatus* культивують інвазивні водорості.

Дослідження, проведені Peyton К.А. з колегами (2014), показали, що рибки *Stegastes marginatus*, які займаються «підводним фермерством» в акваторії Гавайських островів, - забезпечують культивування інвазивної червоної водорості *Acanthophora spicifera*. Риби-фермери «оберігають» ці екзотичні водорості в межах своїх «морських городів» і обгризають їх за межами своїх охоронюваних володінь. Таким чином, з одного боку, обмежуючи поширення інвазивного виду за межами зон своєї годівлі, а з іншого боку - підтримуючи культуру чужорідної інвазивної водорості (за Peyton et al., 2014).

Наземні рослини

Арктична біогеографічна гіпотеза. Сьогодні Північна Америка та Євразія утворюють одне Голоарктичне флористичне царство. Це найбільше флористичне царство, яке займає більше половини всієї суші. Флори окремих областей даного царства тісно пов'язані між собою і мають спільне походження, незважаючи на величезну протяжність території царства і її роз'єднаність.

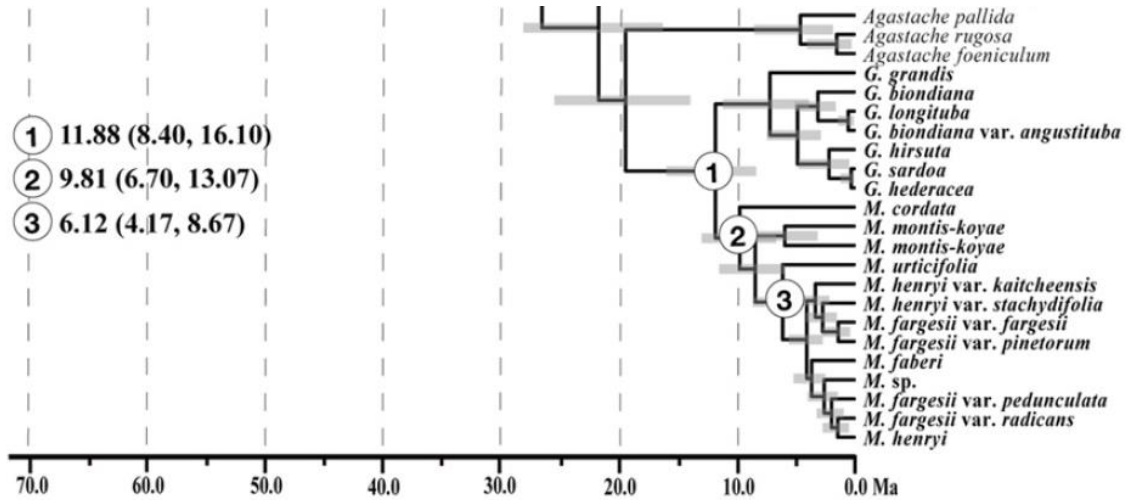


Флористичні царства Землі. Голоарктичне флористичне царство (Holarktis) - найбільше царство, яке займає більше половини суші Землі (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

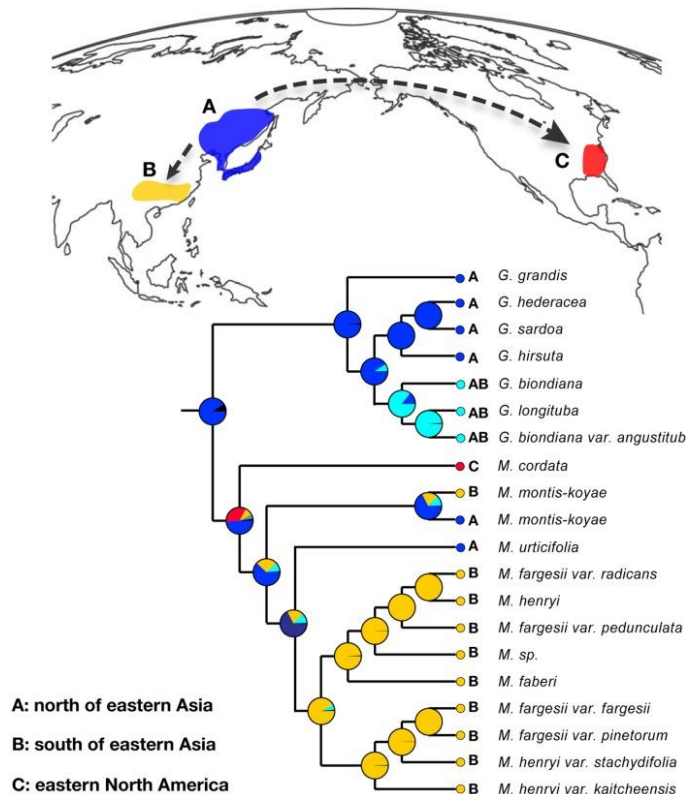
Згідно т.зв. Арктичної біогеографічної гіпотези, в Крейдяному періоді і на початку Палеогену в глобально теплих кліматичних умовах високі широти Арктики заселяли багато видів рослин, які потім в результаті похолодання клімату мігрували на південь Азії і на південь Північної Америки. Крім того, молекулярні і палеонтологічні дані свідчать про те, що деякі субтропічні і тропічні таксони використовували Північно-Атлантичний наземний міст для міграцій між Західною Європою і східною частиною Північної Америки майже до раннього Палеогену, а деякі види помірної зони використовували Беринговий перешийок для міграцій між Євразією і Північною Америкою до епохи 10 млн.р.т. (тобто, до пізнього Міоцену).

Поява і диверсифікація рослин роду Міхенія (родина Ясноткові) в Міоцені пов'язані з подіями міжвидової гібридизації. Міхенія (*Meehania*) – це рід трав'янистих одно- або багаторічних рослин родини Ясноткові, який складається з семи видів і п'яти підвидів. У представників роду Міхенія виявлено значний розрив в ареалі проживання між Азіатськими і Північно-Американськими групами. Deng T. з колегами (2015) досліджували п'ять хлоропластних послідовностей і дві ядерні послідовності для встановлення родинних відносин між різними видами та підвидами роду Міхенія. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що рід Міхенія (*Meehania*) з'явився в високих широтах північного

сходу Азії приблизно 11,88 млн.р.т. Це відповідає Арктичній гіпотезі походження багатьох груп рослин Євразії та Північної Америки. Потім, в середньому Міоцені під час кліматичних осциляцій представники роду Міхенія мігрували через Беринговий перешийок в Північну Америку (північно-американський вид *Meehania cordata* відокремився від східно-азіатських видів Міхенія приблизно 9,81 млн.р.т.), а також - на південь Азії (відділення південно-азіатської гілки від східно-азіатських видів роду Міхенія сталося приблизно 6,12 млн.р.т.) (за Deng et al., 2015).



Філогенетичне дерево рослин роду Міхенія (*Meehania*) і роду Глехома (*Glechoma*), побудоване на підставі результатів аналізу ядерної ДНК. Де: 1 - час розходження родів Міхенія і Глехома, 11,88 млн.р.т.; 2 - час відділення північно-американського виду *Meehania cordata* від північно-азіатської лінії Міхеній, 9,81 млн.р.т.; 3 - час відділення південно-азіатських ліній від північно-азіатських ліній Міхеній, 6,12 млн.р.т. (за Deng et al., 2015).

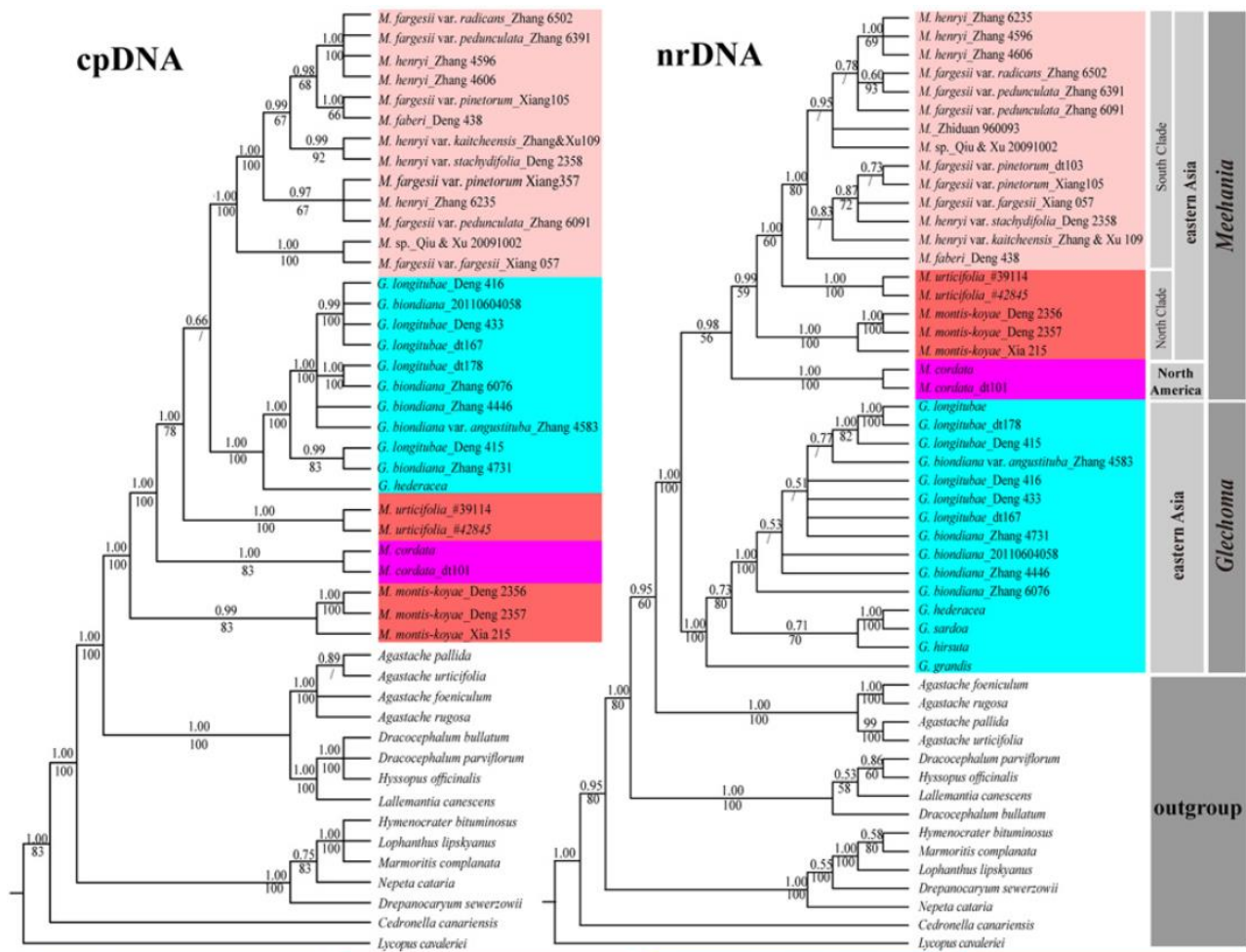


Філогенетичне дерево трав'янистих рослин роду Міхенія (*Meehania*) родини Ясноткові (*Lamiaceae*). На карті вказано появу групи на північному сході Азії і її подальше розселення в Північну Америку і на південь Азії в середньому Міоцені (за Deng et al., 2015).

Цікаво відзначити, що проведений Deng T. з колегами (2015) аналіз виявив неконгруентність (розбіжності) між хлоропластним і ядерним філогенетичними деревами, зокрема, в положенні роду *Glechoma* і північно-американського виду *Meehania cordata*, що можливо вказує на аллополіплоїдію із захопленням хлоропластів наприкінці Міоцену (за Deng et al., 2015).

* NB! Аллополіплоїди (або гібридні поліплоїди) утворюються на основі схрещування різних видів і об'єднують різні геноми. При аллополіплоїдії можлива інтрогресія мітохондріальної і хлоропластної ДНК від одного виду до іншого.

Таким чином, неконгруентність ядерного і хлоропластного філогенетичних дерев свідчить про те, що наприкінці Міоцену мали місце події міжвидової гібридизації в результаті яких з'явилися нові роди рослин Міхенія (*Meehania*) і Глехома (*Glechoma*), а в межах роду Міхенія - нові види, зокрема - північно-американський вид *Meehania cordata*.



Неконгруентність (розбіжність) ядерного і хлоропластного філогенетичних дерев для родів Міхенія (*Meehania*) і Глехома (*Glechoma*), а також для деяких видів роду Міхенія (зокрема, для виду *Meehania*

cordata). Де: cpDNA - філогенетичне дерево, побудоване на підставі аналізу хлоропластної ДНК; nrDNA – філогенетичне дерево, побудоване на підставі аналізу ядерної ДНК (за Deng et al., 2015).

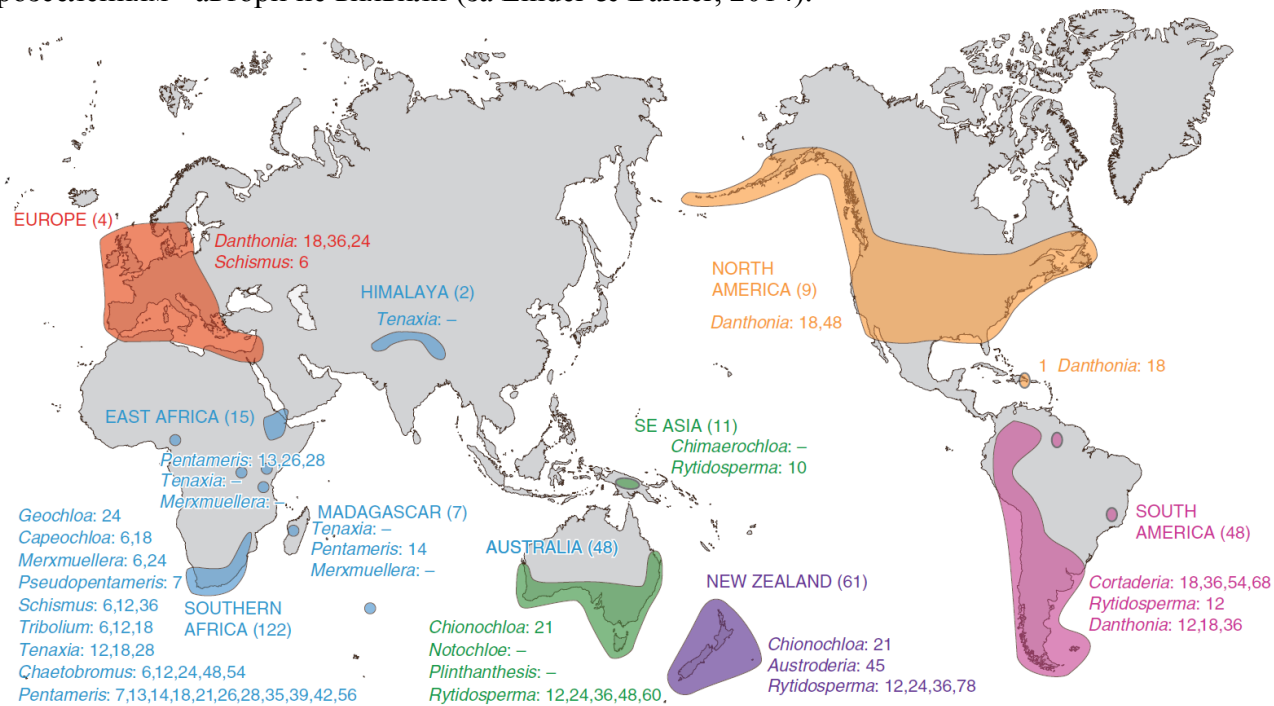
*NB! Згідно хлоропластного філогенетичного дерева – рослини Глехома (*Glechoma*) відносяться до роду Міхенія (*Meehania*), тоді як ядерне філогенетичне дерево свідчить про те, що Глехома і Міхенія - це два різних роди. Така неконгруентність (розбіжність) хлоропластного і ядерного філогенетичних дерев свідчить про давні події міжвидової гібридизації, які супроводжувалися інтрогресією хлоропластної ДНК, і які, очевидно, стали основою виділення даних родів рослин приблизно 12 млн.р.т.

Крім того, в ході проведених досліджень у північних видів Міхеній - у північно-азіатського виду *Meehania montis-koyae* і у північно-американського виду *Meehania cordata* - також було виявлено невідповідність між ядерним і хлоропластним філогенетичними деревами, що теж може свідчити про події міжвидового схрещування між даними групами рослин. Такі схрещування відбуваються, як правило, в стресових умовах, а міжвидовий гібрид часто виявляється більш життєздатним, ніж батьківські види. Мабуть, саме міжвидові схрещування дозволили виду *Meehania cordata*, який з'явився приблизно 9,81 млн.р.т., мігрувати по Берингову перешийку на територію Північної Америки.

Поліплоїдія і експансія трав в пізньому Міоцені. Відомо, що повногеномні дуплікації передували появі багатьох клад рослин. Таким чином, поліплоїдія - спроможна запускати процес диверсифікації груп організмів. Однак, теоретичні аргументи і емпіричні дослідження свідчать про те, що поліплоїдні лінії мають більш низьку швидкість видоутворення і більш високу швидкість вимирання в порівнянні з диплоїдними лініями. Estep M.C. з колегами (2014) досліджували трибу трав'янистих рослин соргові (*Andropogoneae*) – екологічно і економічно важливу групу C4-рослин з високою частотою появи поліплоїдії. Автори виявили генетичну аллополіплоїдію у 32% досліджених видів в результаті 28 подій тетраплоїдизації плюс 6 подій гексаплоїдизації. Батьківські геноми більшості поліплоїдних груп соргових (*Andropogoneae*) дивергували в пізньому Міоцені і це за часом збіглось з експансією більшості C4-трав'янистих біомів. Наприклад, добре задокументована повногеномна дуплікація у рослин кукурудзи (*Zea mays* ssp.) відбулась після розходження родів *Zea* і *Sorghum*. Estep M.C. з колегами (2014) підкреслюють, що аллополіплоїдизація сама по собі це важливий фактор видоутворення, але автори роботи не знайшли доказів того, що поліплоїдизація призводить до зростання швидкості диверсифікації груп (за Estep et al., 2014).

Поліплоїдія у квіткових рослин родини Тонконогові (*Poaceae*) (або Злакові, *Gramineae*) в пізньому Міоцені – Пліоцені і розселення групи на великі відстані. Тонконогові (*Poaceae*) (або Злакові, *Gramineae*) - це одна з найбільш успішних родин квіткових рослин. Екологічний успіх цієї групи багато в чому пов'язаний зі здатністю цих рослин розселятись на великі відстані по всіх континентах. Відомо, що поліплоїдні види дуже широко представлені серед інвазивних представників флори і, зокрема, в Арктичних регіонах, раніше покритих льодовиками. Поліплоїдні види характеризуються більш широкою екологічною толерантністю в порівнянні з диплоїдними видами. Таким чином, поліплоїдія є кандидатом на те, щоб стати атрибутом здатності рослин до розселення на великі відстані. Linder H.P. і Barker N.P. (2014) досліджували зв'язок між поліплоїдією і здатністю до розселення на великі відстані на прикладі глобально поширених трав'янистих рослин під родини *Danthonioideae* (родина Злакові, *Gramineae*). Автори показали численні випадки зростання рівня плоїдності у досліджуваної групи і те, що пізньо-Міоценовий - Пліоценовий цикл поліплоїдії був асоційований з далеко-дистантним розселенням даної групи. У двох випадках - для Австралійських *Rytidosperma* і Американських *Danthonia* – була встановлена вторинна поліплоїдизація групи. В цілому, проведене дослідження показало, що поліплоїдні рослини є більш успішними при далеко-дистантному розселенні, ніж диплоїдні рослини і що частота поліплоїдії у трав може сприяти екстенсивному розселенню групи по континентах і її еволюційному успіху. Однак, не дивлячись на те, що авторами роботи було показано, що

найбільш успішно розселяються на великі відстані поліплоїдні рослини в порівнянні з диплоїдними рослинами, але, зв'язку між подіями поліплоїдизації і далеко-дистантним розселенням - автори не виявили (за Linder & Barker, 2014).



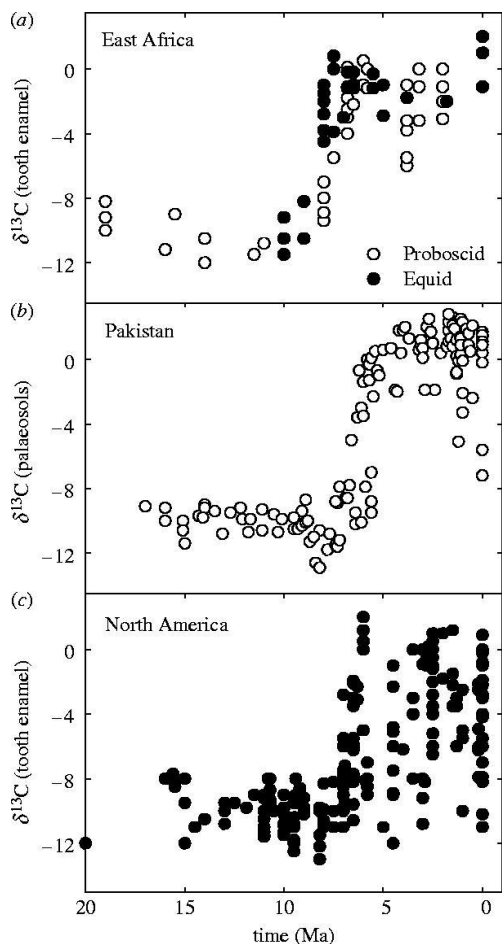
Географічний розподіл трав підродини *Danthonioidae* (родина Злакові, *Gramineae*). Цифрами вказана кількість видів в кожному регіоні. Крім того, зазначена гаплоїдна кількість хромосом (за Linder & Barker, 2014).

В середньому-пізньому Міоцені С4-фотосинтез сприяв диверсифікації видів під час Міоценової експансії трав'янистих біомів. С4-тип фотосинтезу є більш ефективним, ніж С3-тип фотосинтезу в умовах посух, високих температур і низької концентрації вуглекислого газу в атмосфері. Цей тип фотосинтезу багаторазово з'являвся в одній з ліній трав і асоціюється із збільшеною швидкістю диверсифікації. Однак, в більшості випадків відмічений значний лаг-період між появою нового (С4-типу) шляху фотосинтезу і подальшою радіацією групи, що свідчить про те, що С4-ефект є комплексним і похідним від взаємодії С4-синдрому з іншими факторами. Spriggs E.L. з колегами (2014) виявили аналогічну радіацію, яка сталася в цей же часовий інтервал серед С3 трав підродини *Pooideae* (родина Злакових, *Gramineae*) – різноманітних адаптованих до низьких температур трав'янистих рослин, у яких ніколи не з'являвся С4-фотосинтез. У середньому - пізньому Міоцені був особливо важливий період для диверсифікації і С3, і С4-трав, що співпало з глобальним формуванням екстенсивних відкритих біомів як в теплому, так і в холодному кліматі. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що ключові інновації С4-шляху релевантні тільки в певному контексті навколишнього середовища (за Spriggs et al., 2014).

*NB! До підродини *Pooideae* родини Злакові (*Gramineae*) входять такі розповсюджені злаки, як пшениця, ячмінь, овес, жито і т.п. Для трав підродини *Pooideae* характерний С3-тип фотосинтезу.

Початок домінування С4-рослин в тропіках в Міоцені. У сучасних тропічних саванах і в тропічних трав'янистих екосистемах домінують рослини з С4-типом фотосинтезу. Рослини з С4-типом фотосинтезу сьогодні забезпечують 30% глобальної наземної фіксації вуглецю. Успіх цієї групи рослин пов'язують з високою ефективністю використання вуглекислого газу (тобто з наявністю CO₂ концентруючих механізмів). Це тип фотосинтезу високо ефективний в жарких умовах з нестачею вуглекислого газу в атмосфері. Голодування з вуглекислого газу вважається причиною появи С4-рослин в інтервалі 32 - 25 млн.р.т. Проте,

домінування рослин даної групи в тропіках почалось лише в останні 10 млн. років. Osborne C.P. і Beerling D.J. (2006) критично переглянули теорії, згідно з якими тропічна C4-наземна революція в Міоцені була запущена зниженням концентрації вуглекислого газу в атмосфері. Проведений авторами роботи аналіз показав помилковість даної теорії. Автори знайшли, що в Південній Азії важливим рушійним фактором поширення рослин з C4-типом фотосинтезу стали регіональні зміни клімату і пожежі. Тоді як в Північній Америці причини для успіху C4-рослин виявлені не були (за Osborne & Beerling, 2006).



Синхронний перехід на різних континентах до домінування C4-рослин. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в зубній емалі тварин і в палеогрунтах (за Osborne & Beerling, 2006).

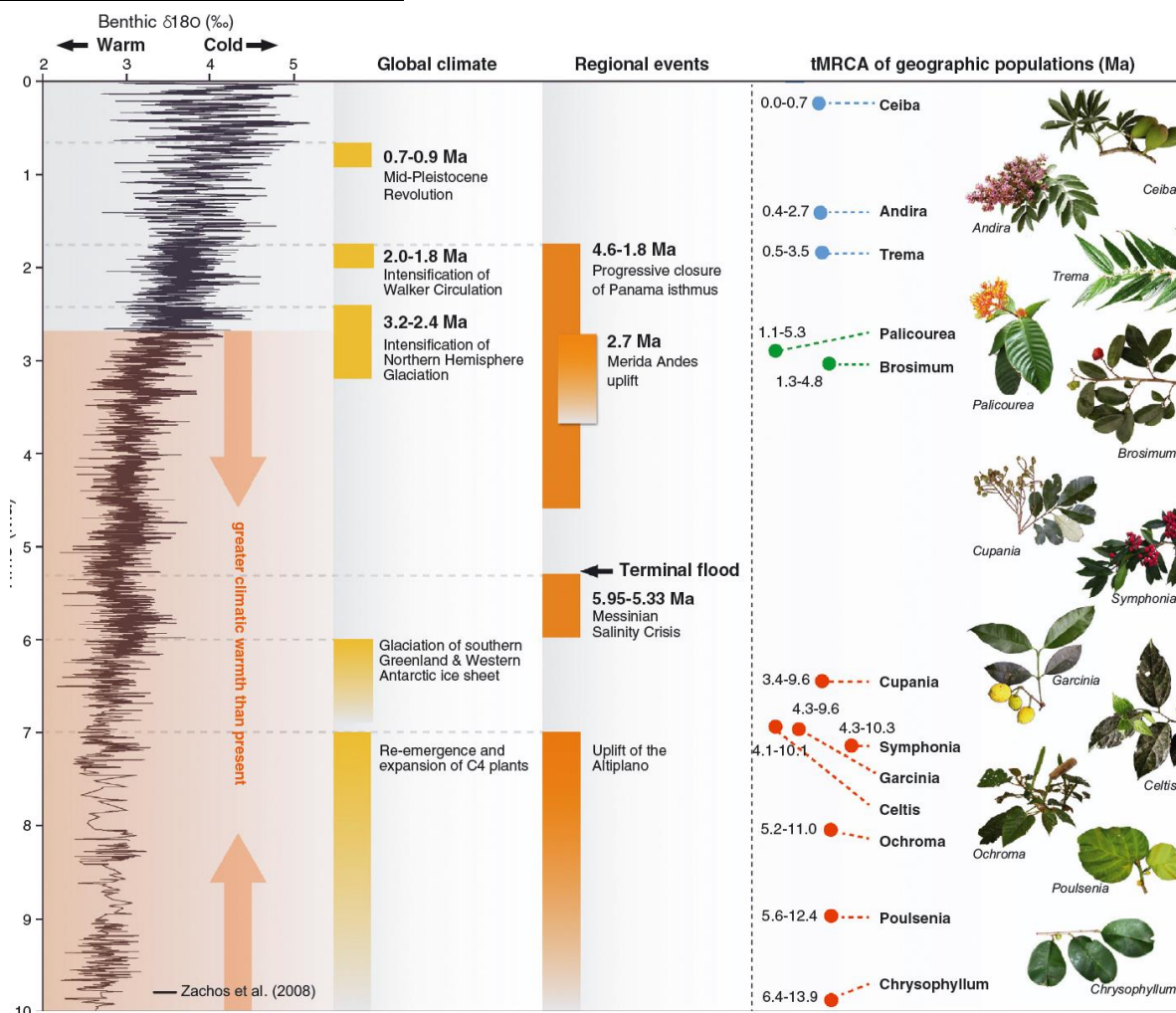
Кліматичні зміни, пов'язані з ростом гірських систем, є домінуючим фактором, який викликав пізньо-Міоценову експансію C4-рослин в Гімалаях. В пізньому Міоцені зареєстрована глобальна експансія C4-рослин (з широким спектром просторових і часових варіацій цієї експансії). До цих пір ведуться суперечки про те, що запустило експансію C4-рослин: зниження концентрації вуглекислого газу в атмосфері чи кліматичні зміни. Wu H. з колегами (2014) використовували метод зворотного вегетаційного моделювання для встановлення фізіологічної відповіді C3- і C4-рослин на реконструкцію палеокліматичних умов (грунтуючись на даних по ізотопах вуглецю і на фосиліях пилку). Автори роботи також досліджували чутливість C3- і C4-рослин до зміни концентрації вуглекислого газу в атмосфері. Проведене дослідження показало, що експансія C4-рослин в пізньому Міоцені була запущена регіональною аридифікацією і зростанням температур, і - навряд чи ця експансія була викликана зниженням рівня вуглекислого газу в атмосфері. Таким чином, авторами роботи був зроблений висновок про те, що різка екологічна зміна екосистем була результатом кліматичних змін, викликаних зміною швидкості росту Гімалаїв (за Wu et al., 2014).

C4 тип фотосинтезу з'являвся багаторазово конвергентно у різних ліній рослин з C3 типом фотосинтезу. Рослини з C4 типом фотосинтезу розподіляють фотосинтетичні реакції між двома типами клітин: клітини, що оточують судинні пучки, і клітини мезофілу.

Вуглекислий газ атмосферного повітря фіксується у вигляді С4 кислот фосфоенолпіруват-карбоксилазою в клітинах мезофілу. Надалі, С4 кислоти транспортуються до клітин, які оточують судинні пучки, де С4 кислоти розщеплюються ферментами декарбоксилювання. Вуглекислий газ, який при цьому виділяється, знову фіксується рібулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилазою / оксигеназою (RuBisCO) і включається до С3 фотосинтетичного циклу. Описаний механізм дозволяє оптимально використовувати вуглекислий газ повітря. Усі С4 рослини діляться на три біохімічні субтипи в залежності від трьох різних механізмів декарбоксилювання С4 кислот, які вони використовують.

Нещодавні дослідження, проведені Hibberd J.M. і Quick W.P. (2002) на дводольних з С3-типом фотосинтезу рослинах тютюну і селери, показали, що клітини, які оточують судинні пучки цих рослин, мають біохімічні шляхи для здійснення С4-типу фотосинтезу. Shen W. з колегами (2016) встановили, що у однодольних рослин рису, які є рослинами з С3 типом фотосинтезу, клітини близько судинних пучків також мають базові молекулярні механізми для здійснення С4 типу фотосинтезу. Таким чином, отримані дослідниками результати дозволяють зрозуміти багаторазову незалежну появу С4 типу фотосинтезу у різних ліній рослин з С3 типом фотосинтезу (за Shen et al., 2016).

Теплостійкість Амазонських лісів. Міоцен-Пліоценове походження основних видів дерев Амазонських лісів.



Глобальні кліматичні зміни за останні 10 млн. років. Дані по температурі навколишнього середовища отримані на підставі аналізу показника ізотопного фракціонування кисню; час появи видів дерев амазонських лісів встановлено на підставі результатів молекулярного аналізу, млн.р.т. (за Dick et al., 2013).

Використовуючи порівняльний біогеографічний аналіз, Dick C.W. з колегами (2013) показали, що 9 з 12 широко поширених Амазонських видів дерев мають Пліоценове або навіть більш раннє походження (тобто, більше 2,6 млн.р.т.). З них поява 7 видів дерев датується Міоценом (понад 5,6 млн.р.т.), а три види дерев - старше 8 млн.р.т. Авторами роботи був зроблений висновок про те, що древній вік цих видів дерев свідчить про те, що Амазонські ліси проходили через періоди значного потепління в геологічному минулому Землі, і, тому, очікуване до 2100 року глобальне потепління клімату навряд чи спровокує масове вимирання Амазонських лісів (за Dick et al., 2013).

*NB! Поява дощових лісів Амазонії датується Еоценом, приблизно 55 млн.р.т., після встановлення в регіоні теплого і вологого клімату.

Літні посухи запустили еволюцію груп рослин в напрямку встановлення однорічної життєвої форми. Ранній Пліоцен. Проведений Tomasello S. з колегами (2015) аналіз ДНК у представників субтриби *Leucanthemopsidinae* (*Compositae*, *Anthemideae*) і, зокрема, у *Castrilanthemum debeauxii* - однієї з найрідкісніших квіткових однорічних рослин Іберійського півострова, показав, що субтриба відокремилась в ранньому Міоцені, приблизно 22 - 15 млн.р.т., і, потім в Пліоцені приблизно 3 млн.р.т. в деяких групах субтриби, зокрема, у *Castrilanthemum*, відбувся перехід рослин від плезіоморфної багаторічної життєвої форми до апоморфної однорічної життєвої форми. Цей перехід стався після встановлення Середземноморського клімату з літніми посухами, що запустило еволюцію груп в напрямку появи однорічної життєвої форми (за Tomasello et al., 2015).



Castrilanthemum debeauxii - представник триби Пупавкові або Антемідієві (*Anthemideae*) родини Астрові (за Tomasello et al., 2015).

Переходи між однорічними і багаторічними життєвими формами рослин. Відповідно до класичної точки зору в ході еволюції квіткових рослин відбувалися переходи від багаторічної до однорічної життєвої форми. При цьому постулюється, що ці переходи є односпрямованими. Причина появи цієї точки зору полягає в тому, що тривалий час панувала гіпотеза, згідно з якою деревна багаторічна життєва форма є базовою для квіткових рослин, тоді як трав'янисті життєві форми є більш пізнім придбанням даної групи рослин (Stebbins, 1957). Відповідно до цієї гіпотези, багаторічні трави передували однорічним травам, які в свою чергу з'явилися як відповідь рослин на екстремально несприятливі умови існування. Зокрема, у великій кількості робіт розглядається поява пустельних однорічних життєвих форм рослин від багаторічних предкових груп (Axelrod, 1979). Однак, дослідження, проведені Tank D.C. і Olmstead R.G. (2008), показали, що, наприклад, в родині Заразихові (*Orobanchaceae*) субтриби *Castillejinae*, мав місце неklasичний перехід від однорічної життєвої форми до багаторічної, і, крім того, були виявлені випадки зворотнього переходу деяких ліній від багаторічної життєвої форми до однорічної (за Tank & Olmstead, 2008).

Таким чином, цілком імовірно, що переходи між однорічною і багаторічною життєвими формами є досить поширеними серед квіткових рослин, і що, змінюючи

активність роботи генів, рослини здатні перемикаати програму свого розвитку з однієї життєвої форми на іншу в відповідних умовах навколишнього середовища.



Однорічні рослини *Cordylanthus maritimus* ssp. *Palustris* родини Заразихові субтриби *Castillejinae* (<https://en/Wikipedia.org/wiki/Cordylanthus>). Багаторічні рослини роду *Castilleja* походять від однорічних груп, що включають *Castilleja* sect. *Oncorhynchus*, *Cordylanthus*, *Orthocarpus* і *Triphysaria*. Крім того, рід *Castilleja* включає однорічні види, які походять від багаторічних груп даної класифікації (за Tank & Olmstead, 2008).

***NB! Можливі молекулярні механізми переходу від однорічної до багаторічної життєвої форми у квіткових рослин.** Однорічні рослини розвиваються вегетативно, потім переходять до репродуктивної стадії, за якою слідує старіння і смерть рослини в цей же рік. На противагу однорічним рослинам, деревні багаторічні рослини ростуть вегетативно протягом декількох років і потім переходять до багаторазових циклів вегетативного росту і репродуктивного розвитку.

Дослідження, проведені Hsu C.Y. з колегами (2011) на рослинах тополі (*Populus* spp), показали, що багаторазові цикли вегетативного та репродуктивного росту у деревних багаторічних рослин координуються функціонально різними генами-паралогами FT1 і FT2 (FLOWERING LOCUS T1 і FLOWERING LOCUS T2, відповідно), поява яких є результатом повногеномної дуплікації і які є гомологами гена FT (FLOWERING LOCUS T) однорічної рослини резушки Таля.

*NB! Гени ортологи - це гомологічні гени філогенетично споріднених організмів (тобто, це гени, які у різних видів походять від загального попередника). Часто гени ортологи зберігають свої функції у організмів різних видів. Гени паралоги – це гени, які з'явилися в результаті внутрішньогеномних дуплікацій в геномі даного виду і в процесі еволюції їх функції дивергували (за http://medbiol.ru/medbiol/slov_sverd/0002668d.htm).

У однорічних рослин резушки Таля вступ до репродукції регулюється геном FT в теплих кліматичних умовах і при довгому світловому дні. Проведені авторами роботи фізіологічні і генетичні експерименти одночасно з польовими дослідженнями свідчать про те, що у багаторічних деревних рослин ген FT1 контролює вступ до репродуктивної стадії у відповідь на зимові температури, тоді як вегетативний ріст і пригнічення розвитку бруньок промотуються геном FT2 у відповідь на теплі температури і довгий світловий день ростового сезону. При цьому основою функціональних відмінностей між генами FT1 і FT2 є зміни характеру експресії генів, зміни в структурі закодованих білків і відмінності в роботі генних регуляторних мереж. Таким чином, розділення вегетативного росту і вступу рослин у стадію репродукції на різні сезони, а також подальша сезонність репродукції дорослих багаторічних рослин забезпечуються за рахунок експресії генів FT1 і FT2. В цілому, виявлені авторами роботи закономірності показують механізм еволюції комплексу адаптивних рис багаторічних рослин після повногеномної дуплікації і наступної модифікації дуплікованих генів (за Hsu et al., 2011).

Інвазії рослин в Північній півкулі. Пізній Міоцен. Fridley J.D. (2013) досліджував процеси інвазії рослин через схід Північної Америки, Європи і Схід Азії і показав, що характер обміну рослинами в кожному регіоні відображає селективність тиску чинників середовища, починаючи з пізнього Міоцену, в якому флора помірних зон Північної півкулі диверсифікувала таксономічно і екологічно. Не дивлячись на ряд винятків, в цілому, Європейська флора збагатилась видами, добре пристосованими до частоті інтенсивної дії стресових умов. Наприклад, таких як обгризання. Північно-Американська композитна флора

(*Asteraceae*) виявилась добре адаптованою до багатих на поживні речовини лук і відкритих лісів; Східно-Азіатська флора збагатилась деревами та чагарниками, толерантними до затінення (за Fridley, 2013).

Походження видового різноманіття вічнозелених тропічних лісів. Тропічні дощові ліси характеризуються найбільшою таксономічною різноманітністю в порівнянні з іншими екосистемами Землі. Згідно загально визнаної моделі формування таксономічного різноманіття - дощові тропічні ліси є колыскою появи нових груп рослин, частина з яких потім розселяється в інші екосистеми. Дослідження, проведені Коєнен Е.І. з колегами (2015), показали, що як мінімум деякі групи рослин, характерні для тропічних дощових лісів (зокрема, представники родини Мелієві, *Meliaceae*), вселилися в ці екосистеми з сезонних тропіків на кордоні Олігоцен - Міоцен. При цьому листопадні групи дали початок вічнозеленим групам рослин. Після вселення в дощові тропіки швидкість появи нових видів була вищою в дощових лісах в порівнянні з сезонно-посушливими умовами проживання представників даної родини. *NB! Дослідження, проведені авторами роботи, свідчать про те, що родина Мелієві (*Meliaceae*) з'явилася в Палеоцені. При цьому перші представники Мелієвих були листопадними рослинами, які жили в сезонно-посушливих екосистемах. Група з'явилася в Африці і потім, завдяки транс-океанічному розселенню, поширилася в тропіки Нового Світу (за Коєнен *et al.*, 2015).



Мелія ацедарх (*Melia azedarach*).
Представники роду Мелія – це листопадні рослини (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Група дерев *Melia azedarach*. Більш давніші групи представників родини Мелієві - це листопадні рослини, що мешкають в сезонно-посушливих умовах (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Спалах диверсифікації рослин в Олігоцені - Міоцені в Південній Африці. Формування Кейпського (The Cape region) флористичного регіону. Кейпський флористичний регіон (The Cape Floristic Region) в південній Африці - один з незвичайних прикладів біорізноманіття. На даній території мешкає 9 000 видів рослин, серед яких 70% - ендеміки. Велика частина цього біома представлена пожежо-стійкими чагарниками Середземноморського типу (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>).



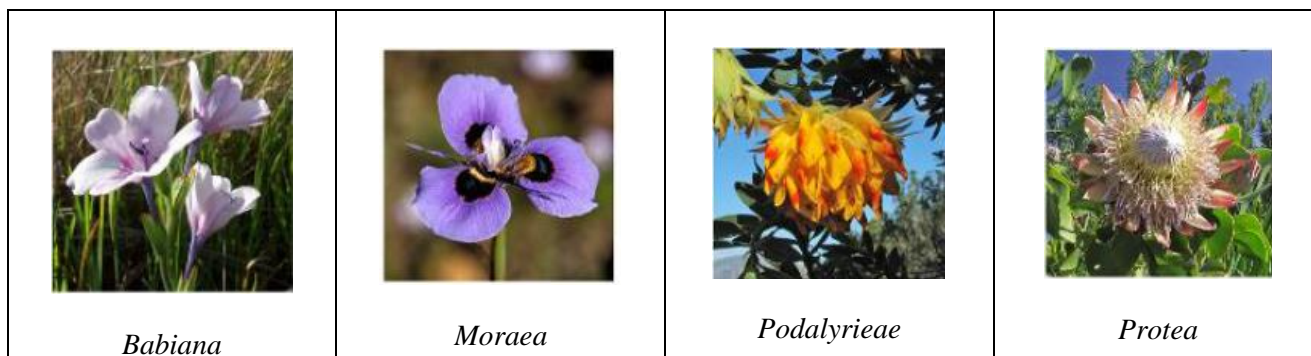
Унікальна флора Кейпського півострова. Південна Африка. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Fynbos>).



Кейпське флористичне царство (Capensis) - одне з шести флористичних царств на Землі. Це царство є найменшим і найбагатшим за видовою різноманітністю на одиницю поверхні. Ця територія має більше видове різноманіття, ніж тропічні дощові ліси! (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Fynbos>).

Більшу частину видового різноманіття рослин даного регіону забезпечує кілька клад, які з'явилися на території даного регіону і піддалися екстраординарній диверсифікації в Олігоцені - Міоцені. Тривалий час припускали, що причиною сплеску диверсифікації стали кліматичні зміни в дану епоху. Однак, дослідження, проведені Schnitzler J. з колегами (2011), показали, що тільки кліматичними змінами неможливо пояснити рівень диверсифікації в даному регіоні.

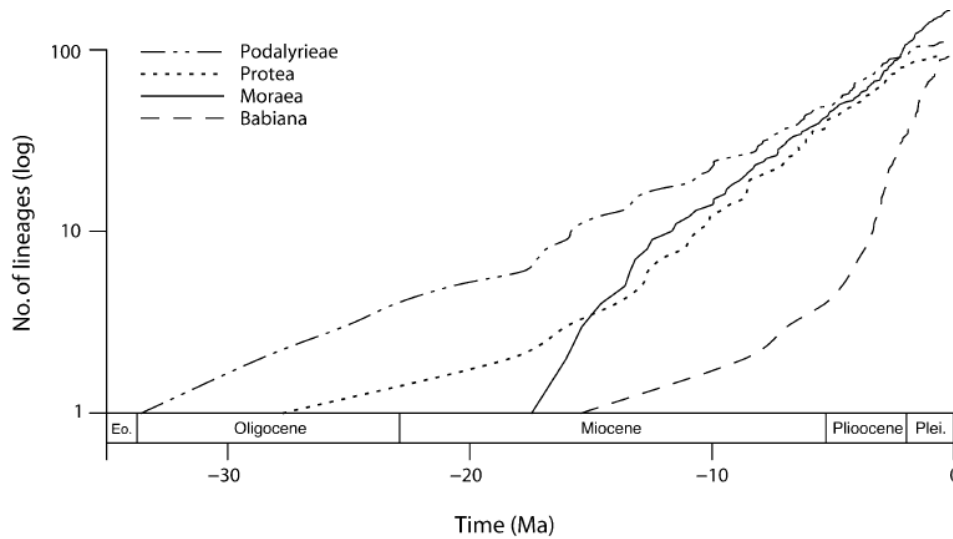
Автори роботи проаналізували диверсифікацію декількох основних клад Кейпського флористичного регіону: роду Протеа (*Protea*), триби бобових (*Podalyrieae*) і двох родів (*Babiana* та *Moraea*) родини ірисові.



(цитовано за Schnitzler et al., 2011).

Використовуючи отримані результати молекулярного філогенетичного аналізу в поєднанні з екологічними і біогеографічними даними, автори роботи протестували можливі гіпотези, що пояснюють екстра-ординарну диверсифікацію рослин Кейпського флористичного царства. Отримані результати свідчать про те, що диверсифікація почалася в Олігоцені - Міоцені і що швидкість диверсифікації залишається стабільно високою протягом тривалого часу. Автори роботи встановили, що зміна типу ґрунтів стала найбільш важливою причиною видоутворення у груп *Babiana*, *Moraea* і *Protea*, тоді як зміни в стратегії виживання в умовах екосистемних пожеж - стали найбільш важливим фактором диверсифікації групи *Podalyrieae*.

Schnitzler J. з колегами (2011) прийшли до висновку, що комбінація комплексу екологічних факторів разом з відносною стабільністю кліматичних умов сприяли високій швидкості диверсифікації і низькій швидкості вимирання груп на даній території, що і зумовило сучасну гіпер-різноманітність видів рослин в Кейпській флористичній провінції (за Schnitzler et al., 2011).



Швидкість диверсифікації рослин груп *Babiana*, *Moraea*, *Podalyriaceae* і *Protea*. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - швидкість диверсифікації груп (логарифм кількості ліній кожної з груп рослин) (за Schmitzler et al., 2011).

Сучасні голонасінні рослини - це еволюційно молода група, яка сформувалася в Палеогені-Неогені. Недавні дослідження (Nagalingum et al., 2011; Crisp & Cook, 2011) показали, що різноманітність сучасних голонасінних рослин сформувалася в Палеогені-Неогені Кайнозойської ери в ході подій вимирання і появи нових ліній. Результати цих робіт суперечать усталеній точці зору на голонасінні рослини як на групу, яка залишається незмінною протягом десятків мільйонів років (цитовано за Davis & Schaefer, 2011).

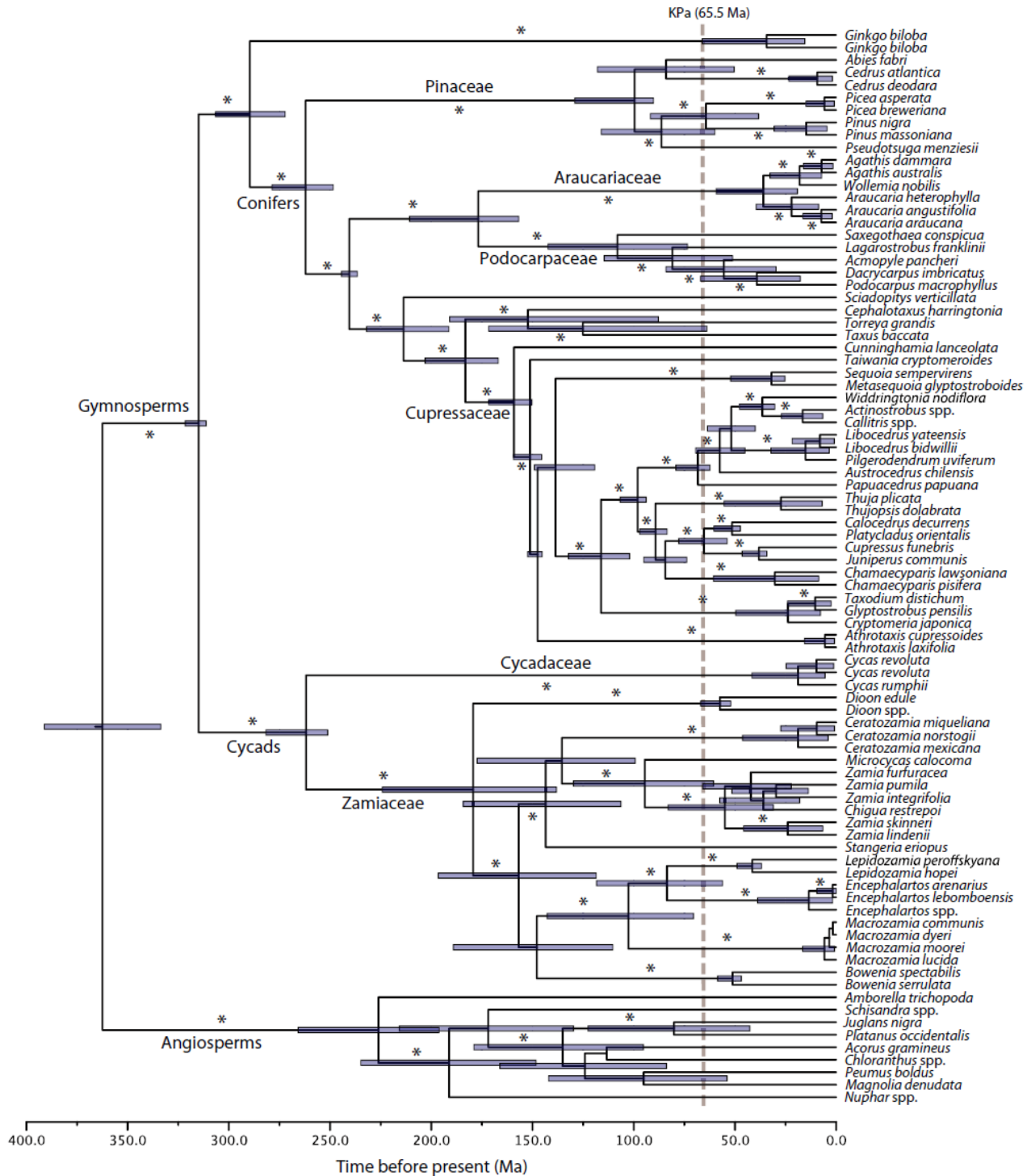


Сучасні представники основних груп голонасінних рослин: А - Хвойні (50 видів) (на рис. *Pinus longaeva*); В – Цикадові (145 - 300 видів) (на рис. *Cycas armstrongii*); С – Гінкгові (1 вид) (на рис. *Ginkgo biloba*); D – Гнетові (120 видів) (на рис. *Welwischia mirabilis*) (цитовано за Davis & Schaefer, 2011).

На сьогоднішній день досить поширеною залишається усталена гіпотеза, згідно з якою сучасні голонасінні рослини є древньою групою і т.зв. «живими фосиліями» в порівнянні з сестринськими для них покритонасінними рослинами. Таке сприйняття голонасінних рослин пов'язано частково з відсутністю морфологічних відмінностей між фосиліями деяких Мезозойських голонасінних рослин і їх сучасними родичами (зокрема, для гінкго, цикадових, червоного дерева, тощо), що опосередковано може свідчити про низьку

швидкість еволюції у голонасінних рослин. Проте, аналіз швидкості заміни нуклеотидів, проведений Drouin G. з колегами (2008), не виявив принципових відмінностей в швидкості еволюції у голонасінних рослин в порівнянні з покритонасінними рослинами: в цілому, швидкість синонімічних і несинонімічних заміни нуклеотидів була вище в органелах голонасінних рослин (в ДНК мітохондрій і хлоропластів), але - нижче в ядерній ДНК порівняно з покритонасінними рослинами. Таким чином, низьке видове різноманіття і морфологічний консерватизм сучасних голонасінних рослин не корелюють зі швидкістю молекулярної еволюції даної групи рослин (цитовано за Crisp & Cook, 2011).

Crisp M.D. і Cook L.G. (2011) за допомогою методу молекулярного годинника провели оцінку віку і швидкості диверсифікації у різних ліній голонасінних рослин.



Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що групи сучасних голонасінних є еволюційно значно молодшими, ніж сучасні групи покритонасінних рослин (середній вік появи 32 млн.р.т. в порівнянні з 50 млн.р.т, відповідно). Крім того, проведене дослідження показало, що причиною низького рівня різноманітності голонасінних рослин в Неогеновому періоді в порівнянні з покритонасінними рослинами - була висока швидкість вимирання вже існуючих груп голонасінних рослин, а не низька швидкість появи нових груп. Зокрема, якщо на кордоні Крейда-Палеоген масове вимирання торкнулося всіх груп насінневих рослин, без явних відмінностей між голонасінними і покритонасінними, то в Кайнозої - відзначено більш різке вимирання саме голонасінних рослин, особливо в епохи 29 млн.р.т. і 16 млн.р.т., що було пов'язано з різким глобальним похолоданням і зростанням посушливості клімату. При цьому багато груп рослин, що вижили, придбали адаптації до нових кліматичних умов. Наприклад, родини *Callitris* і *Macrozamia* змінили вологі ліси на посушливі склерофітні місця проживання, де вони і диверсифікували. Таким чином, у порівнянні з сучасними покритонасінними рослинами - сучасні голонасінні не є давньою групою (цитовано за Crisp & Cook, 2011).

Наземні фауни

Обмін фаунами між Америками. Ранній – пізній Міоцен. Leigh E.G. з колегами (2014) досліджували питання історичної біогеографії Панамського перешийка. Приблизно 65 млн.р.т. древні сумчасті і копитні Північної Америки, а також Неповнозубі неясного походження (Неповнозубі – це група плацентарних ссавців до якої серед сучасних ссавців відносяться броненосці, лінивці і мурахоїди) - проникли в Південну Америку і витіснили всіх місцевих нелітаючих ссавців. Однак, при цьому відсутні дані про існування в цю епоху наземного сухопутного моста між Америками і між Південною Америкою та Африкою.

В інтервалі 42 - 30 млн.р.т. гризуни і примати Африки розселились по інших континентах. *NB! Колізія Афро-Аравійської та Євразійської плит почалась в пізньому Еоцені, а завершилась в Міоцені, приблизно 14 млн.р.т. Приблизно 12 млн.р.т. почав звужуватися морський шлях між Америками. Починаючи з 10 млн.р.т. наземний міст був майже повним, що дозволило обмін фаунами ссавців між континентами. Південно-Американські ссавці розвивались в ізоляції до епохи 10 млн.р.т., коли з Північної Америки проникли в Південну Америку більш конкурентно-здатні Євро-Азійські ссавці. Після формування перешийка - Північно-Американські хижаки витіснили сумчастих хижаків в Південній Америці. Хоча види мігрували в обох напрямках, Північно-Американські ссавці поширились більш істотно, значно диверсифікували і витіснили Південно-Американських мешканців відкритих просторів, які опинились беззахисними перед більш ефективними хижаками. Мігранти з Південної Америки до Північної Америки виявились менш успішними. Тільки Південно-Американські птахи, кажани і дрібні ссавці дощових лісів вижили після інвазії в Північну Америку. Дослідження, проведене Carrillo J.D. з колегами (2014), також показало, що обмін біотою між Америками почався в пізньому Міоцені, приблизно 10 - 7 млн.р.т. Найбільш ранні організми-мігранти були зареєстровані в помірному регіоні Південної Америки. Починаючи з епохи 5 млн.р.т. кількість мігрантів різко зростає (за Carrillo et al., 2014). Формування перешийка завершилось приблизно 3 млн.р.т.

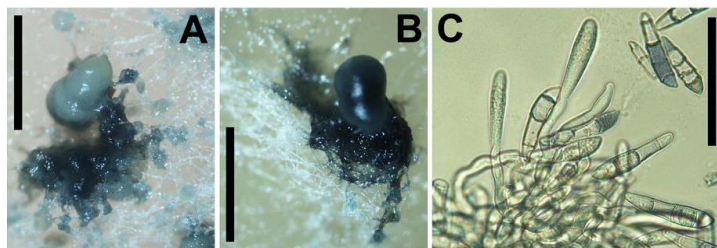
Приблизно 7 млн.р.т. в Карибському морі (але не в Тихому океані) почала зростати температура води, солоність, вміст седиментного вуглецю. Приблизно 4 млн.р.т. морський шлях звужився до того, що припинились Карибські апвелінги. Приблизно 2 млн.р.т. апвелінги збереглись тільки уздовж узбережжя Венесуели. Це призвело до різкого зменшення кількості Карибського планктону, молюсків-фільтраторів і їх хижаків. Ці групи були заміщені коралами і кальцифікуючими водоростями. Закриття морського шляху призвело до зникнення коралових рифів в східній частині Тихого океану. Сучасні екосистеми східної частині Тихого океану представлені нечисленними дрібними кораловими рифами і

планктоном, тоді як Карибські екосистеми базуються на великих коралових рифах і різноманітній придонній біоті (за Leigh et al., 2014).

Комахи

В азіатських жуків роду *Euwallacea* з'явився симбіоз з грибами рода Фузаріум на кордоні між Олігоценом і Міоценом. Мутуалізм між жуками роду *Euwallacea* і грибами – членами клади фузаріум (*Fusarium*) є одним з 11 відомих прикладів еволюційної появи фунгікультури у амброзієвих жуків. Самка жука *Euwallacea* переносить грибний симбіонт (фузаріум) в парних щелепних мікангіях від натальної виводкової камери до дерева-господаря, де вона культивує ці гриби в галереях для харчування цим грибом. Пошкодження дерев жуками та їх симбіотичними грибами призводить до загибелі дерев. Нативні для Азії деякі екзотичні жуки роду *Euwallacea* були недавно завезені з Азії в США і Ізраїль і сьогодні становлять загрозу для місцевих лісів.

О'Donnell К. з колегами (2014) встановили, що мутуалізм між жуками роду *Euwallacea* і грибами роду фузаріум (*Fusarium*) з'явився приблизно 24 – 19 млн.р.т. на кордоні між Олігоценом і Міоценом. Більшість видів жуків роду *Euwallacea* використовують один вид гриба роду *Fusarium*. Однак, два види жуків культивують два близькоспоріднених види грибів. Ко-філогенетичний аналіз виявив, що жуки роду *Euwallacea* і гриби роду *Fusarium* мають неконгруентний філогенез, мабуть, в результаті того, що жуки міняли фузарієвого симбіонта не менше п'яти разів під час еволюції мутуалізму даного типу. Три події ко-спеціалізації між жуками роду *Euwallacea* і їх фузарієвими грибними симбіонтами були виявлені О'Donnell К. з колегами (2014). Оскільки жуки спроможні змінювати вид фузарієвого симбіонту – то це може привести до появи більш агресивного і вірулентного симбіозу в цій інвазивній парі організмів-мутуалістів (за О'Donnell et al., 2014).

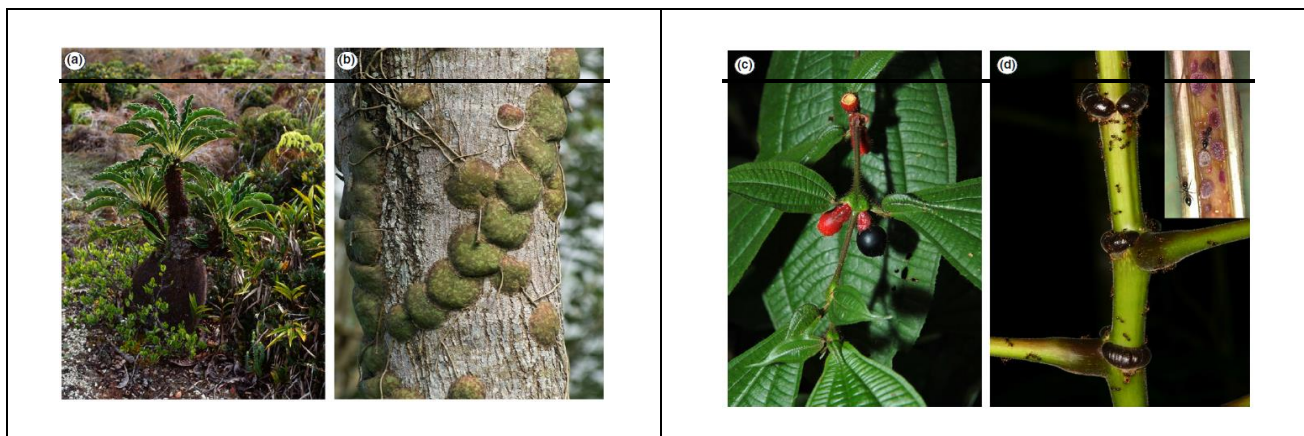


Морфологія фузарієвих грибів *Fusarium euwallaceae*, які культивують амброзієві жуки в деревині рослин авокадо. 1 бар = 1 мм (для рис. А-В); 1 бар = 50 мкм (для рис. С) (за Freeman et al., 2013).

Поява симбіозу типу міркекодомії між мурахами і рослинами. Ранній-пізній

Міоцен. Першим типом симбіозу між рослинами і мурахами стала міркекохорія – розповсюдження насіння рослин мурахами. Цей тип мутуалізму з'явився не пізніше 75 млн.р.т. в Крейді. В Палеогеновому періоді у деяких квіткових рослин з'явилися екстрафлоральні нектарники, які приймають участь в захисному мутуалізмі мурахами рослин (мурахи харчуються виділеннями нектарників і захищають рослину-господаря від інших рослиноїдних комах). Міркекодомія – надання рослиною «домівки» для мурах – з'явилась лише в Міоценовому періоді: в Австралії і Неотропіках – приблизно 15 млн.р.т., тоді як в Африці – не раніше 5 млн.р.т. Більш пізніше поширення міркекодомії в Африці порівняно з Австралією і Неотропіками пов'язано з різкими кліматичними флуктуаціями на цьому континенті в Міоцені, що призвело до вимирання більш давніх рослин-міркекофілів або уповільнило диверсифікацію рослин означеного типу. NB! Починаючи з середнього Міоцену, приблизно 16 млн.р.т., на Африканському континенті відбувалось градуальне охолодження і підняття східних та південних частин континенту, що призвело до експансії саван і редукції дощових лісів, які є домівкою для більшості Африканських рослин-міркекофілів.

Причини формування симбіозу типу міркекодомії між рослинами і мурахами – посилення тиску рослиноїдних комах та жуків на рослини і посилення конкуренції за харчові ресурси серед мурах. В симбіоз з рослинами типу міркекодомії залучено понад 110 видів мурах з 5 субродин. Це і факультативний, і облігатний симбіоз, в результаті якого мурашки займають стебло, листя або коріння рослини-господаря. Chomicki G. і Renner S.S. (2015) виявили такий симбіоз для 681 видів судинних рослин з 159 родів в 50 родинях. Серед них 158 видів придбали симбіоз типу міркекодомії і 43 види вдруге втратили здатність до такого симбіозу за останні 19 млн. років. Статистична модель свідчить про те, що справжня кількість рослин міркекофілів може досягати 1140 видів. Філогенетичний розподіл мурах і рослин свідчить про те, що симбіоз типу міркекодомії багаторазово втрачався. Це говорить про те, що такий симбіоз не має генералізованого ефекту на процеси диверсифікації. Міоценове походження симбіозу типу міркекодомії між мурахами і рослинами пов'язане зі змінами в дієті і в поведінці в ході еволюції мурах. Автори роботи показали, що симбіоз між мурахами і рослинами в Австралії і Неотропіках з'явився в ранньому Міоцені, а в Африці – в пізньому Міоцені. В цілому, дослідники виявили багаторазову незалежну появу симбіозу типу міркекодомії між мурахами і рослинами (за Chomicki & Renner, 2015).



Різноманітність «домівок», якими рослини-міркекофіли забезпечують своїх мурах-захисників. Де: а - рослина *Myrmephytum arfakianum* (*Rubiaceae*), Папуа: «будиночком» для мурашок служить потовщений гіпокотиль рослини з системою внутрішніх галерей; b - рослина *Hoya imbricata* (*Aposynaceae*), Індонезія: «будиночком» для мурашок служать листя рослини, притиснуті до стовбура дерева; c - рослина *Maieta guianensis* (*Melastomataceae*), Бразилія: «будиночком» для мурашок служать листові мішечки біля основи листової пластинки; d - рослина *Macaranga indistincta* (*Euphorbiaceae*), Борнео; на фотографічній вставці показаний поздовжній зріз «будиночка» для мурашок в рослині *Macaranga pearsonii* - таким будиночком є порожнисті стебла рослини, усередині

яких мурахи *Crematogaster* культивують комах-щитівок (мурахи харчуються виділеннями цих комах) (за Chomicki & Renner, 2015).

Поява нового типу облігатного симбіозу між мурахами і епіфітними рослинами.

Chomicki G. і Renner S.S. (2016) виявили новий тип високорозвиненого сільсько-господарського симбіозу у мурах *Philidris nagasau* і епіфітних рослин *Squamellaria* на островах Фіджі. Мурахи цього виду не будують собі гнізд і завжди живуть в особливих структурах - домачіях, утворених шістьма видами епіфітних рослин *Squamellaria*. Ці шість видів, в свою чергу, ростуть тільки під наглядом мурах *P. nagasau*. Як з'ясувалося, мурахи цілеспрямовано садять насіння своїх майбутніх осель в тріщини кори дерев і доглядають за молодими рослинами, підживлюючи їх своїм послідом і забезпечуючи тим самим дефіцитним азотом. Згідно з методом молекулярного годинника, адаптації до настільки тісної співпраці розвинулися у мурах і рослин одночасно - близько трьох мільйонів років тому - після втрати мурахами даного виду здатності будувати власні т.зв. картонні гнізда (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432877/Fidzhiyskie_muravi_sami_vyrashchivayut_dlya_sebya_zhilishcha; за Chomicki & Renner, 2016).

*NB! Деякі види мурашок склеюють слиною дрібні шматочки мертвої деревини, тирсу, деревну труху. При цьому виходить матеріал, що нагадує кратон. З нього і будується гніздо.



Squamellaria major

На стовбурі дерева - домачій для мурах з епіфітної рослини *Squamellaria major*. Ця рослина перебуває в облігатному симбіозі з мурахами *Philidris nagasau* (за Chomicki & Renner, 2016).



Мураха *Philidris nagasau* садить насіння епіфітної рослини - майбутньої домачії - в тріщину стовбура дерева (за Chomicki & Renner, 2016).



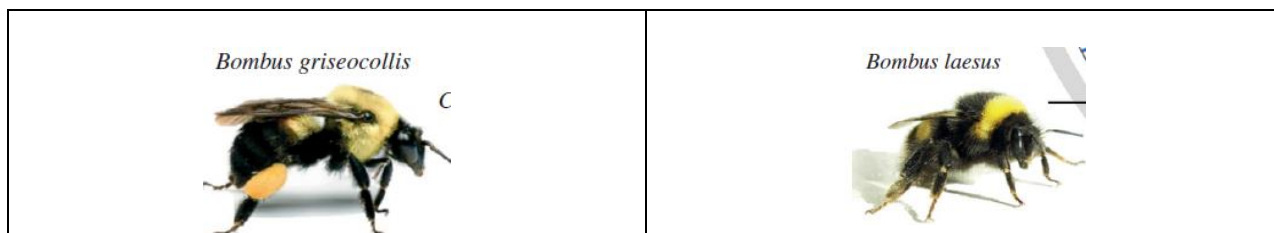
Епіфітна рослина *Squamellaria jebbiana* (один з фіджійських видів-генералістів - тобто епіфітна рослина, яке знаходиться в необлігатному симбіозі з мурахами): домачій в розрізі і загальний вигляд молоді рослини. 1 бар = 6 см; 1 бар = 2,5 см, відповідно (цитовано за http://elementy.ru/novosti_nauki/432877/Fidzhiyskie_muravi_sami_vyrashchivayut_dlya_sebya_zhilishcha).

Міоценові безкрилі ногохвостки транспортувались мухами-одноденками. Ранній

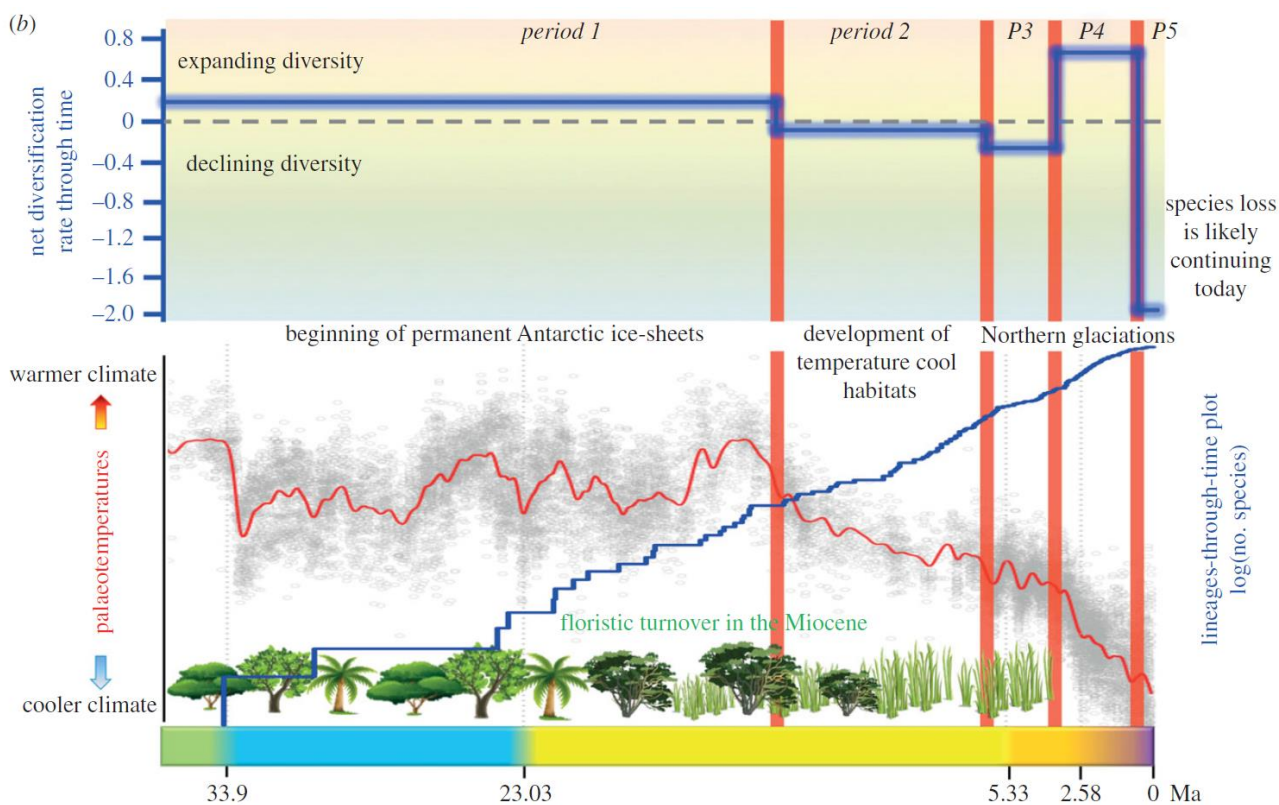
Міоцен. Penney D. з колегами (2012) вперше в смолі, що датується Міоценом, приблизно 16 млн.р.т. за допомогою X-променевої комп'ютерної томографії виявили, що Міоценові мухи-одноденки транспортували безкрилих комах – ногохвосток. Серед організмів даних груп, які нині живуть на Землі, такий тип співпраці поки що не виявлений. Ця взаємодія крилатих і безкрилих комах дозволяє пояснити глобальне поширення безкрилих комах з групи *Collembola* (за Penney et al., 2012).

Еволюція бджіл. Середній Міоцен.

Рід *Bombus* складається з 250 видів бджіл, в основному, добре адаптованих до низьких температур. Condamine F.L. і Hines H.M. (2015) проаналізували динаміку диверсифікації бджіл роду *Bombus* і протестували гіпотезу про роль вимирань під час важливих змін умов навколишнього середовища для еволюції групи.



Бджоли роду *Bombus* (за Condamine & Hines, 2015).



Еволюційні і екологічні детермінанти диверсифікації у бджіл роду *Bombus*. Де: по осі ОУ – зміна швидкості диверсифікації в часі; по осі ОХ – періоди гляціації (верхній графік); зміни палеотемператур (нижній графік, червона крива) і зміни загальної кількості видів (нижній графік, синя крива) в часі; по осі ОХ – геологічний час, млн.р.т.; floristic turnover in the Miocene – зміна флор в Міоцені (за Condamine & Hines, 2015).

Проведений аналіз підтвердив дані по двом періодам втрати видового різноманіття у групи *Bombus*: одна з цих подій почалась після середньо-Міоценового кліматичного оптимуму і друга – під час раннього Пліоцену. Обидва періоди збіглись з глобальними кліматичними змінами, які, мабуть, виявились згубними для видів бджіл роду *Bombus*.

Цікаво відзначити, що при цьому *Bombus* показали високу швидкість диверсифікації групи під час Пліо-Плейстоценових гляціацій. Проведене дослідження також виявило значну втрату видової різноманітності даної групи бджіл за останній мільйон років і ця втрата видової різноманітності триває і сьогодні (за Condamine & Hines, 2015).

Багаторазова поява груп ґрунтових тарганів у відповідь на зміни клімату.

Паралельна еволюція - це незалежна поява подібних ознак у груп організмів, які мали спільного предка. Зміни клімату в Австралії за останні 20 млн. років створили умови для прояву феномена паралельної еволюції у таксонів, які мешкали в умовах скорочення територій з мезичними умовами проживання і які змушені були адаптуватися до більш посушливих біомів.

Lo N. з колегами (2016) досліджували філогенію і еволюцію австралійських ґрунтових і деревних тарганів. Ґрунтові таргани (підродина *Geoscapheinae*) мешкають в посушливих умовах (посушливі твердолисті біоми і чагарникові біоми), тоді як деревні таргани (підродина *Panesthiinae*) живуть у вологих дощових лісах і вологих склерофітних (жестколистних) біомах.



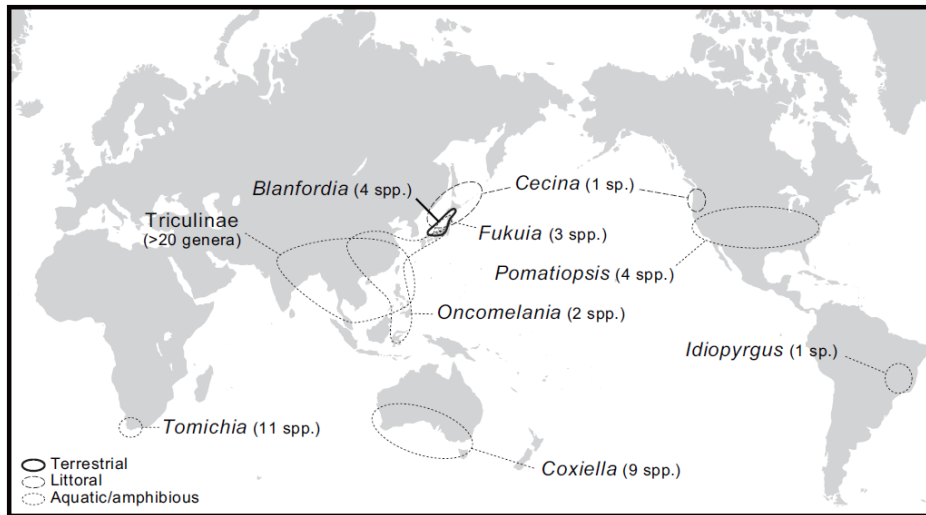
Представники підродини деревних (*Panesthia australis*) (а) і підродини ґрунтових (*Geoscapheus dilatatus*) (б) тарганів родини *Blaberidae*. Зверніть увагу на редуковані крила у *Panesthia australis* і на повну відсутність крил у *Geoscapheus dilatatus* (за Lo et al., 2016).

Авторами дослідження були проаналізовані мітохондріальні і ядерні геноми 142 видів для означених підродин тарганів. Отримані результати свідчать про те, що ґрунтові таргани не менше дев'яти разів незалежно з'являлися від деревних тарганів в ході подій паралельної еволюції. При цьому поява груп ґрунтових тарганів була пов'язана з подіями аридифікації, які мали місце на території східної Австралії в Міоцені і Пліоцені. Отримані авторами роботи результати - яскравий приклад паралельної еволюції видів, спровокованої кліматичними змінами (за Lo et al., 2016).

Наземні черевоногі молюски

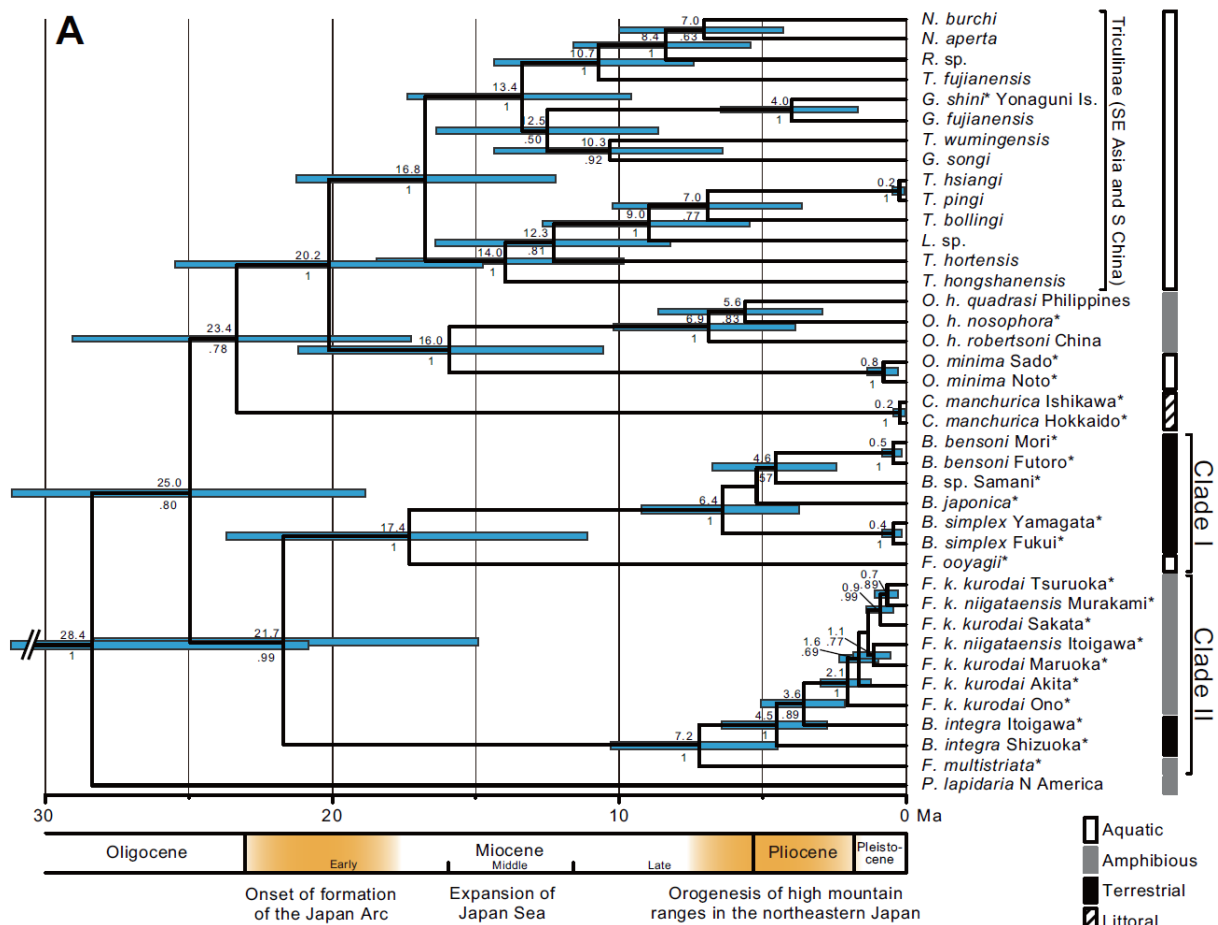
Серед черевоногих молюсків (*Gastropoda*) до наземного способу життя в різний час перейшли багато груп. Серед них: *Neritimorpha*, *Cyclophoroidea*, *Littorinoidea*, *Rissooidea* та *Panpulmonata* (при цьому більшість наземних молюсків належить до клади *Panpulmonata* - легеневих молюсків). NB! Зверніть увагу! Не всі наземні брюхоногі молюски мають легені! Тільки представники клади *Panpulmonata*.

Двократна поява наземних брюхоногих молюсків родини *Pomatiopsidae* (надродина *Littorinoidea*) та їх диверсифікація в пізньому Міоцені після підняття снігових гір. У черевоногих молюсків наземні таксони відомі більш ніж в 9 лініях, більшість з яких з'явилась в Палеозої і Мезозої. Черевоногі молюски родини *Pomatiopsidae* - це одна з не багатьох груп, у якій з'явилися повністю наземні таксони в пізньому Кайнозої. Найбільша різноманітність цих черевоногих молюсків зареєстрована на Японському архіпелазі і наземні таксони займають тільки цей регіон.

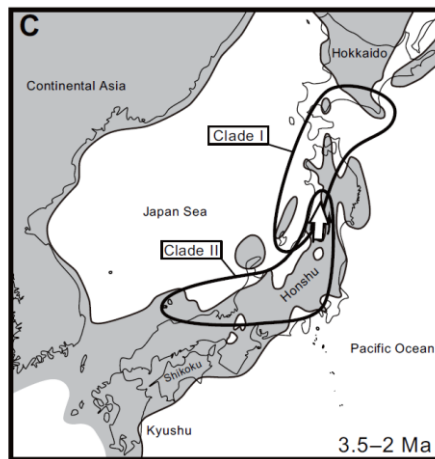
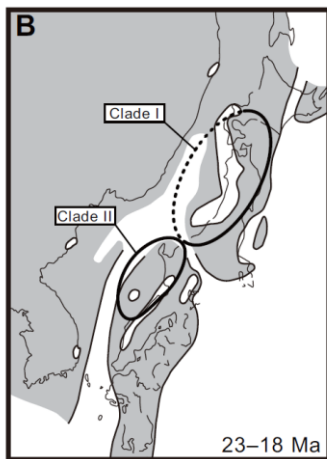


Карта, яка показує розподіл на земній кулі родів *Pomatiopsinae* і *Triculinae*. Наземні таксони з'явилися тільки на Японському архіпелазі, розташованому в Східній Азії. Роди *Tomichia* і *Cociella* включають кілька галофітних видів, що заселяють засолені озера (за Kameda & Kato, 2011).

Kameda Y. і Kato M. (2011) провели молекулярний філогенетичний аналіз для вивчення особливостей диверсифікації та наземної інвазії у даній групі червононогих молюсків.



Філогенетичне дерево червононогих молюсків родини *Pomatiopsidae* (за Kameda & Kato, 2011).



Поширення на території Японського архіпелага наземних червононогих молюсків родини *Pomatiopsidae*. Час розходження клади 1 і клади 2 приблизно 23 - 18 млн.р.т.



Наземний молюск *Fukuia multistriata* (за Kameda & Kato, 2011).

Проведений авторами роботи молекулярний філогенетичний аналіз показав, що японські червононогі молюски родини *Pomatiopsidae* з'явилися в результаті багаторазової колонізації Євразійського континенту і, що зміна водного середовища проживання на наземне середовище проживання, відбувалась, щонайменше, двічі в межах двох японських ендемічних ліній. Кожна з цих ліній складається з амфібіальних і наземних видів, що мешкають в снігових регіонах гір, які виходять до Японського моря. Диверсифікація цих наземних ліній почалась в пізньому Міоцені - під час активного орогенеза на території Японії і на початку встановлення снігових гірських регіонів. Але, наземна інвазія даної групи червононогих молюсків відбувалась двічі незалежно від формування снігових гірських регіонів. Сніговий покрив забезпечує стабільність температур і високу вологість на поверхні землі, що полегшує перехід від водного середовища проживання до наземного середовища. Наземні групи молюсків з'явилися тільки в регіонах з цілорічним зволоженням. Території з сезонними посухами ці молюски не заселяли (за Kameda & Kato, 2011).

Вихід на сушу в Міоцені нових груп легеневи́х молюсків. Вихід на сушу представників легеневи́х молюсків (*Panpulmonata*) відбувався багаторазово і незалежно в декількох групах: *Ellobioidea*, *Hugrophila*, *Stylommatophora* і *Systellommatophora*, що дозволяє вченим використовувати легеневи́х молюсків в якості зручної модельної системи для вивчення паралельних адаптацій до нових умов проживання, зокрема - до умов суші.

Легеневи́ молюски (*Panpulmonata*) відокремились від інших гілок червононогих молюсків приблизно 250 - 150 млн.р.т. Ключовою інновацією легеневи́х молюсків стала поява легень. Наприклад, і *Ellobioidea*, і *Stylommatophora* мають легені, хоча представники цих груп в різний час колонізували сушу: освоєння суші представниками групи *Stylommatophora* відбувалося в Юрському - Крейдяному періодах, в інтервалі 150 - 100 млн.р.т., а вихід на сушу представників групи *Ellobioidea* відбувався не менше двох разів: в підродині *Carychiinae* в Крейді - Палеогені (100 - 50 млн.р.т.) і в межах роду *Pythia* в Олігоцені - Міоцені (25 - 15 млн.р.т.). Перехід до наземного способу життя сприяв значній адаптивній радіації групи легеневи́х молюсків (*Panpulmonata*) (цитовано за Romero et al., 2016).

*NB! Скам'янілості наземних легеневи́х червононогих молюсків відомі з Кам'яновугільного періоду (за Solem & Yochelson, 1979), проте, метод молекулярного годинника дає час появи групи не раніше пізнього Мезозою. Таким чином, Палеозойські наземні легеневи́ молюски не є предковою групою для Мезозойських-Сучасних наземних груп легеневи́х молюсків. Це свідчить про багаторазовий вихід представників легеневи́х молюсків на сушу і про те, що Палеозойські наземні легеневи́ молюски виявилися тупиковою

гілкою еволюції і не залишили нащадків, які дожили до сьогоднішніх днів (за <http://palaeos.com/pdf/spiralia.pdf>).



Раковинка наземного легеневого молюска *Pythia cecillei*. Представники цього роду вийшли на сушу в Олігоцені – Міоцені, 25 - 15 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>).

Конвергентна молекулярна еволюція мітохондріальних генів легеневих молюсків (*Panpulmonata*) при освоєнні наземного простору різними кладами. Romero P.E. з колегами (2016) проаналізували мітохондріальні геноми червононогих молюсків групи *Panpulmonata* для виявлення адаптивних молекулярних змін, які сприяли їх наземній інвазії. Проведені дослідження підтвердили монофілетичність клади *Panpulmonata*. Крім того, тест на позитивну селекцію дозволив встановити значні не-синонімічні заміни в наземних гілках легеневих молюсків груп *Carychium (Ellobioidea)* і *Stylommatophora*. Зокрема, виявлені авторами роботи конвергентні зміни мали місце в мітохондріальних генах *cob* і *nad5* (ОХРНOS комплексів III і I, відповідно). Конвергентні не-синонімічні зміни в генах *cob* і *nad5* свідчать про можливі древні епізоди позитивної селекції, пов'язаної з адаптаціями до наземного способу життя. Автори дослідження припустили, що оскільки колонізація суші вимагає від організмів великих витрат енергії, то, мабуть, саме зі збільшеними енергетичними затратами пов'язані генетичні зміни в мітохондріальних генах, виявлені у наземних груп легеневих молюсків в порівнянні з їх морськими родичами (цитовано за Romero et al., 2016). Однак, згідно з даними інших дослідників – не-синонімічні заміни в мітохондріальних генах *cob* і *nad5* у організмів, які перейшли до наземного способу життя, пов'язані з необхідністю захисту клітин від надмірної кількості кисню, яка характерна для наземних умов проживання, і від надлишку реактивних форм кисню (ROS), продукція яких є наслідком стресу організму в нових екологічних умовах.

*NB! Romero P.E. з колегами (2016) були виявлені не-синонімічні заміни в мітохондріальних генах *cob* і *nad5* наземних легеневих молюсків. Відомо, що білкові продукти генів *cob* і *nad5* задіяні в процесах окисного фосфорилування в мітохондріях - в т.зв. oxidative phosphorylation (ОХРНOS) pathway. При цьому білки *cob* і *nad5* належать до різних комплексів (до комплексів III і I, відповідно). Це свідчить про те, що в процесах адаптації до наземного способу життя були задіяні кілька молекулярних мішеней.

Виявлені не-синонімічні мутації в мітохондріальних генах *cob* і *nad5* дали подібні зміни у властивостях амінокислот (зокрема, змінили константу рівноваги іонізації COOH), хоча й в різних регіонах кожного з досліджуваних генів. Вважають, що така зміна константи рівноваги іонізації COOH може вплинути на здатність протеїнів редукувати продукцію ROS і, в результаті, дозволить організму краще справлятися з абіотичним стресом в нових умовах проживання. Зокрема, одним з найважливіших стресових факторів при освоєнні організмами суші - є стрес зневоднення. У ряді досліджень було показано, що активація антиоксидантного метаболізму, який редукує надлишок реактивних форм кисню (ROS), пов'язана з формуванням толерантності організмів до стресу зневоднення. Таким чином, виявлені зміни в структурі генів *cob* і *nad5* повинні забезпечити успіх освоєння суші організмами з точки зору підвищення їх стійкості до абіотичних стресів.

Дослідження, проведені на амфібіях, дводишних рибах і целакантах, серед інших модифікацій також виявили і значні зміни в константі рівноваги іонізації COOH в мітохондріальних генах *cob* і *nad5*, порівняно з організмами, які не спроможні дихати повітрям. Автори дослідження припустили, що дані зміни пов'язані з адаптацією наземних організмів до підвищеного рівня кисню в навколишньому середовищі (рівень O₂ в атмосферному повітрі завжди вище, ніж у воді; крім того,

згідно з рядом досліджень - тетраподи вийшли на сушу з води в умовах високого рівня оксигенації атмосфери) і до зміни метаболічних потреб організмів. Ці мутації торкнулися обох мітохондріальних генів тетрапод - і *sov* гену, і *pad5* гену. Цікаво також відзначити, що в гені *pad5* наземних представників групи легеневи́х молюсків (*Panpulmonata*) - була виявлена позитивна селекція в зміні властивостей амінокислотного ланцюга в подібних регіонах білка (в сайтах 308 - 512). Таким чином, перехід до наземного способу життя супроводжується позитивною селекцією в мітохондріальних генах *sov* і *pad5*, модифікація яких дозволяє організму адаптуватися до нових наземних умов середовища: до високої концентрації кисню; до більш високого рівня стресованості (зокрема, до стресу зневоднення і т.н.) (цитовано за Romero et al., 2016).

Амфібії

Одностатеві саламандри рода амбістоми – найдавніші одностатеві хребетні тварини. Ранній Пліоцен. Ві К. і Bogart J.P. (2010) перевірили філогенетичні відносини одностатевих саламандр за допомогою молекулярних методів і показали монофілетичне походження групи одностатевих саламандр-амбістом в ранньому Пліоцені приблизно 5 млн.р.т. (за Ві & Bogart, 2010).

*NB! Партеногенез - це спосіб розмноження організмів, при якому зародок розвивається з незаплідненої яйцеклітини, яка, або здатна до самоподвоєння кількості хромосом (ендополіплоїдія), або кількість хромосом подвоюється після злиття двох гаплоїдних зародкових клітин. Для запуску процесу поділу яйцеклітини необхідна взаємодія сперматозоїда з зовнішніми оболонками яйцеклітини. Тому, багато одностатевих видів, наприклад, саламандри, змушені використовувати сперму близькоспоріднених видів: генетичного внеску такі сперматозоїди не дають, але запускають процес ділення яйцеклітини. У природі існує близько 80 видів хребетних (амфібій, рептилій і риб), у яких партеногенез носить не факультативний (час від часу), а облігатний (обов'язковий) характер. Всі представники таких видів - однієї статі. В ході еволюції спочатку у цих видів було дві статі, але в якийсь момент представники другої статі виявилися втраченими. У природі партеногенез з'являється в несприятливих умовах при нестачі партнерів для спаровування, що дозволяє врятувати популяцію від вимирання. Крім того, при колонізації важкодоступних (наприклад, високогірних і т.п.) територій партеногенетичні види мають перевагу. Наприклад, знайдені сьогодні в природі види саламандр, які розмножуються безстатевим шляхом, живуть в більш посушливих умовах, ніж їх двостатеві родичі.



Ambystoma barbouri (ілюстрація з сайту https://en.wikipedia.org/wiki/Streamside_salamander). *Ambystoma barbouri* були предковим видом від якого з'явилися сучасні одностатеві саламандри-амбістоми штату Кентуккі в Пліоцені 5 млн.р.т. (за Ві & Bogart, 2010).

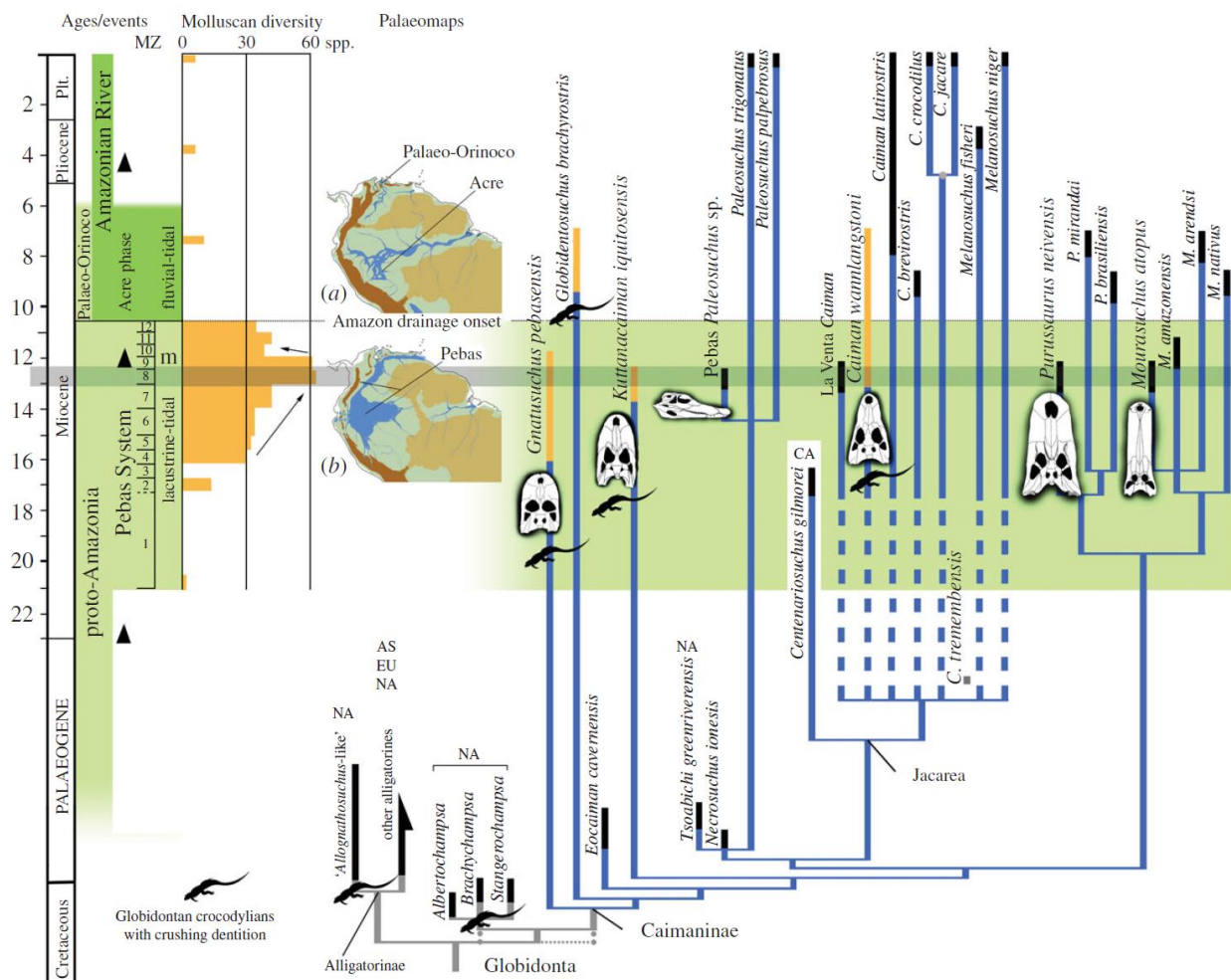
Тривалий час вважали, що облігатно партеногенетичні види приречені на швидке вимирання через відсутність генетичної різноманітності у нащадків. Однак результати молекулярно-генетичних досліджень свідчать про те, що види, які розмножуються безстатевим шляхом, здатні існувати дуже довго. Так, деякі представники саламандр-амбістом перейшли на облігатний партеногенез ще в Пліоцені, приблизно 5 млн.р.т., і вимирати не поспішають (за http://polit.ru/article/2015/06/14/ps_parthenogenesis/; <http://www.zooclub.ru/amfib/45.shtml>; Ві & Bogart, 2010).

Рептилії

Крокодили південної Америки в середньому-пізньому Міоцені і в Пліоцені. Дослідження, проведені Scheeyer T.M. з колегами (2013), показали, що в пізньому Міоцені в Південній Америці жили 14 видів крокодилів. Однак, в Пліоцені багато груп крокодилів

вимерли і їх вимирання, очевидно, пов'язано з гідрографічними змінами, викликаними підйомом Анд. Найбільш рання сучасна фауна крокодилів виявлена в Південній Америці (за Scheyer et al., 2013).

Крокодили Амазонки. Початок трансконтинентального дренажу Амазонки, пов'язаний з подальшим підняттям Анд, датується 10,5 млн.р.т. Ця подія стала основою для змін в структурі неотропічних екосистем Південної Америки. При цьому прото-Амазонська біота стала основою Амазонської біоти. Salas-Gismondi R. з колегами (2015) описали середньо-Міоценові депозити прото-Амазонської біоти Перу. Зокрема – сім видів крокодилів. Крім раніше вже відомих великорозмірних видів *Purussaurus* і *Mourasuchus* – вся решта знайдених крокодилів належала до нових таксонів, включаючи базовий для кайманів – *Gnatusuchus pebasensis*. Ця прото-Амазонська фауна сформувалась в дісоксигенних умовах боліт Pebas Mega-Wetland System і прийшла в занепад після початку трансконтинентального дренажу Амазонки. Початок дренажу Амазонки сприяв диверсифікації крокодилів і більш сучасних груп – кайманів (генералістів за типом харчування). В Неогені почався спалах біорізноманіття в Амазонських екосистемах (за Salas-Gismondi et al., 2015).

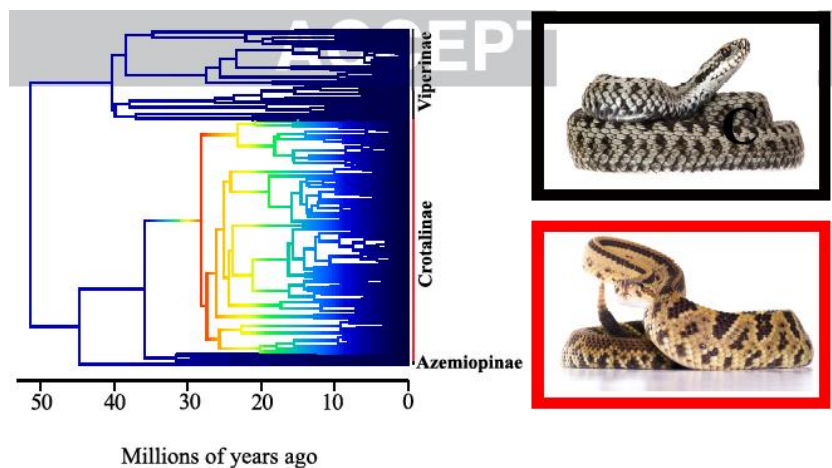


Філогенетичне дерево, яке показує походження кайманів від алігаторів (за Salas-Gismondi et al., 2015).

Розселення Гримучих (або Ямкоголових) змій з Євразії в Америку. Космополітна родина Гадюкових (*Viperidae*) включає 329 видів отруйних змій. При цьому 70% всіх видів гадюкових відноситься до підродини Ямкоголових або Гримучих змій (*Crotalinae*). Ямкові органи на морді забезпечують зміям цієї групи сприйняття теплового інфрачервоного випромінювання від тіла потенційної жертви. Вважають, що саме поява даного сенсорного органу стала тією ключовою інновацією, яка забезпечила ямкоголовим зміям успішну

диверсифікацію. Більш того, серед Гадюкових тільки підродина ямкоголових змій виявилась здатною колонізувати Новий Світ.

Alencar L.R. з колегами (2016) проаналізували ядерний і мітохондріальний геноми гадюкових змій для побудови молекулярного філогенетичного дерева, а також досліджували час розходження між основними лініями, використовуючи дані фосилій для калібрування результатів, отриманих за допомогою методу молекулярного годинника. Результати проведених досліджень свідчать про те, що ця група почала радіювати в пізньому Палеоцені - середньому Еоцені. При цьому основні підродини з'явилися в Еоцені, а інвазія ямкоголових змій до Нового Світу відбулася на кордоні Олігоцен - Міоцен. При цьому результати диверсифікаційного аналізу свідчать про високу початкову швидкість появи нових видів під час радіації підродини ямкоголових змій і про подальше зниження швидкості диверсифікації. В цілому, проведені авторами роботи дослідження показали, що успішну радіацію ямкоголових змій не можна пояснити тільки появою ямкових органів: між появою інфрачервоного теплового бачення і початком вибухової диверсифікації ямкоголових змій мав місце значний лаг-період. Alencar L.R. з колегами (2016) вважають, що кліматичні і геологічні зміни на території Азії, а також інвазія в Новий Світ - є важливими додатковими причинами високої швидкості диверсифікації ямкоголових змій на ранніх етапах їх еволюції (за Alencar et al., 2016).



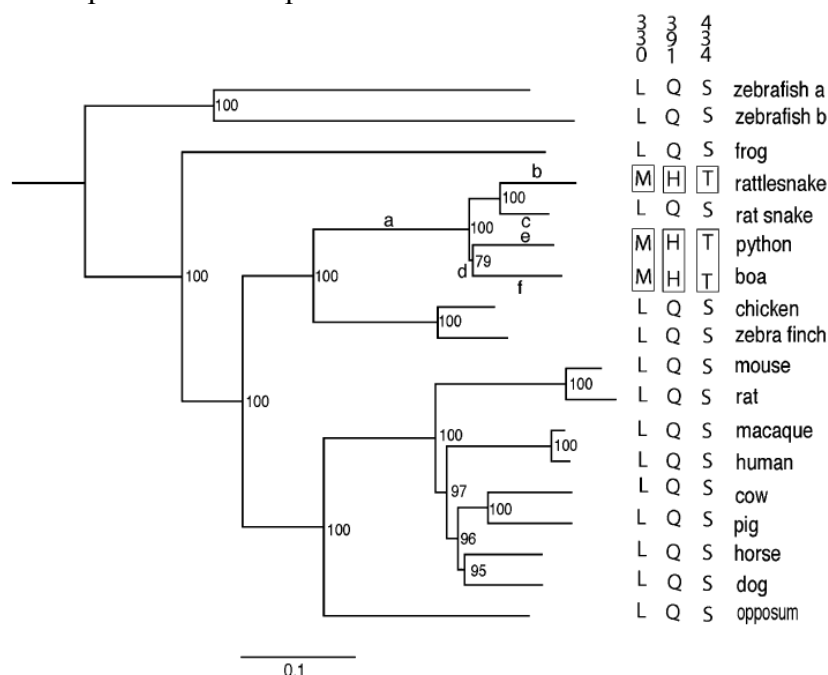
Гадюкові почали диверсифікувати в пізньому Палеоцені - середньому Еоцені (на схемі вказані три підродини гадюкових: *Viperinae*, *Crotalinae*, *Azemiopinae*). Гримучі змії (*Crotalinae*) з'явилися до початку Міоцену і швидко колонізували Новий Світ. Аналіз Південно-Американських клад свідчить про більш ранню міграцію гримучих змій на територію даного континенту, ніж слід очікувати, спираючись на загально визнані терміни формування Панамського перешийка (за Alencar et al., 2016).

*NB! Колізія Індії з Азією і колізія Азії з Австралією - були ключовими геологічними подіями Кайнозою. Ці події мали драматичний ефект на клімат, топографію і рослинність даних регіонів: в інтервалі Еоцен - Олігоцен в південно-східній Азії клімат став більш вологим, аридні регіони змістилися на північний захід Китаю, а на території південно-східної Азії і на сході Китаю почалася експансія лісів. Саме поширення лісів сприяло поширенню і диверсифікації предкової групи ямкоголових змій на даній території. NB! Більшість ямкоголових змій Старого Світу живе в лісах - древніх базових екосистемах для даної групи змій. У пізньому Олігоцені - ранньому Міоцені ямкоголові змії колонізували території Нового Світу. При цьому успіх розселення ямкоголових змій був забезпечений вологим кліматом і поширенням лісів в дані епохи на території Східної Азії. В свою чергу, розселення в Новий Світ також сприяло сплеску диверсифікації в групі ямкоголових змій (за Alencar et al., 2016).

Молекулярні механізми появи інфрачервоного теплового «бачення» у деяких змій і вампірових кажанів. У вампірових кажанів (*Desmodus rotundus*) і у деяких змій з'явилася здатність розпізнавати інфрачервоне теплове випромінювання від тіла потенційної жертви. Серед хребетних тварин тільки вампірові кажани, удави, пітони і гримучі змії здатні розрізняти інфрачервоне теплове випромінювання. У цих тварин на морді є спеціалізовані

ямкові органи, які іннервуються трійчастим нервом і які забезпечують сприйняття тваринам теплового випромінювання. Gracheva E.O. з колегами (2010) було показано, що змії для рецепції інфрачервоного теплового випромінювання за основу використовували іонний канал TRPA1, який до цього не був теплочутливим: у інших тварин цей тип рецепторів активується певним набором хімічних речовин, зокрема гірчицею, хроном, васабі, формаліном і нікотином. Змії модифікували цей тип рецепторів таким чином, що він активується при підвищенні температури, починаючи з +30°C.

*NB! Yokoyma S. з колегами (2011) показали, що, на відміну від хеморецепторної функції TRPA1 білків інших хребетних тварин, TRPA1 білки у гримучих змій, удавів і пітонів забезпечують сприйняття цими зміями інфрачервоного теплового випромінювання в результаті трьох точкових амінокислотних замін (L330M, Q391H і S434T) - ідентичних у всіх трьох лініях змій. Моделювання структури білка TRPA1, проведене авторами дослідження, показало, що ці амінокислотні заміни вплинули на структуру центрального регіону даного білка, що, мабуть, і сприяло зміні функції даного білка у удавів, пітонів і гримучих змій у порівнянні з іншими хребетними тваринами.

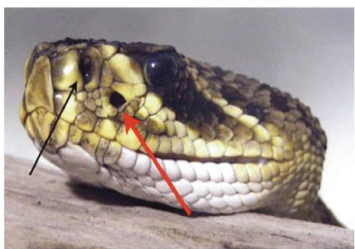


Філогенетичне дерево для TRPA1 рецепторів 18 хребетних тварин. На схемі прямокутниками виділені три амінокислотні заміни в білку TRPA1 гримучих змій, пітонів і удавів, незалежна поява яких (як мінімум, у двох лініях) забезпечила інфрачервоне теплове бачення у даних груп змій (за Yokoyma et al., 2011).

Не дивлячись на однакові амінокислотні заміни в TRPA1 білках трьох ліній змій, проведений філогенетичний аналіз структури TRPA1 білків у різних ліній хребетних тварин дозволив авторам дослідження стверджувати про незалежну паралельну появу здатності до інфрачервоного бачення в трьох лініях змій (за Yokoyma et al., 2011).

У подальшій роботі Gracheva E.O. з колегами (2011) встановили, що вампірові кажани (*Desmodus rotundus*), на відміну від змій, для рецепції інфрачервоного теплового випромінювання від потенційної жертви використовували теплочутливі іонні канали TRPV1, при цьому знизивши поріг їх термальної активації до +30 °C градусів Цельсія. Таке зниження рівня термальної активації каналу-рецептора було досягнуто за рахунок альтернативного сплайсингу TRPV1 транскриптів, що призвело до синтезу білків-іонних каналів з укороченим карбоксильним термінальним цитоплазматичним доменом. *NB! У людей і у інших ссавців, цей тип каналів також активується при підвищенні температури, але при підвищенні, яке може бути небезпечним для здоров'я організму (> +43°C). Крім того, ці канали також починають працювати при впливі деяких хімічних речовин, наприклад капсаїцину - одного з компонентів перцю чилі. Тому він навіть іноді називається

«капсаїциновий рецептор» (Gracheva et al., 2011; http://elementy.ru/novosti_nauki/431654/Vampirovye_letuchie_myshi_i_zmei_vosprinimayut_infrakrasnoe_izluchenie...).



У деяких змій (удави, пітони, гримучі змії) на морді є спеціалізовані ямкові органи (вказано червоною стрілкою), які дозволяють зміям відчувати інфрачервоне теплове випромінювання від потенційної жертви (за Gracheva et al., 2010).

Fruit bat (*C. brevicauda*)



Vampire bat (*D. rotundus*)



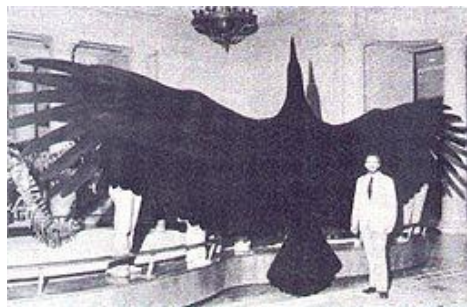
У вампірових кажанів (*Desmodus rotundus*), на відміну від інших груп кажанів, на морді є чутливі ямки (вказано червоними стрілками), в яких знаходяться рецептори, що реагують на інфрачервоне теплове випромінювання тварини - потенційної жертви (за Gracheva et al., 2011).

Птахи

В Неогені в Південній Америці і в Австралії відбувався розквіт гігантських хижих бігаючих птахів. Крім того, в Неогені жили найбільші з відомих на сьогоднішній день літаючих птахів. Це пелагорніси (з розмахом крил 6 м) і аргентавіси (з розмахом крил 8 м).



Аргентавіс величний (*Argentavis magnificens*) - найбільший з відомих літаючих птахів. Розмах крил 8 м. Вага 77,5 кг. Пізній Міоцен. 8 - 5 млн.р.т. Південна Америка (за <http://dic.academic.ru/pictures/wiki>).



Розміри аргентавіса величного у порівнянні з людиною (за <https://uk.wikipedia.org/wiki/Argentavis>).



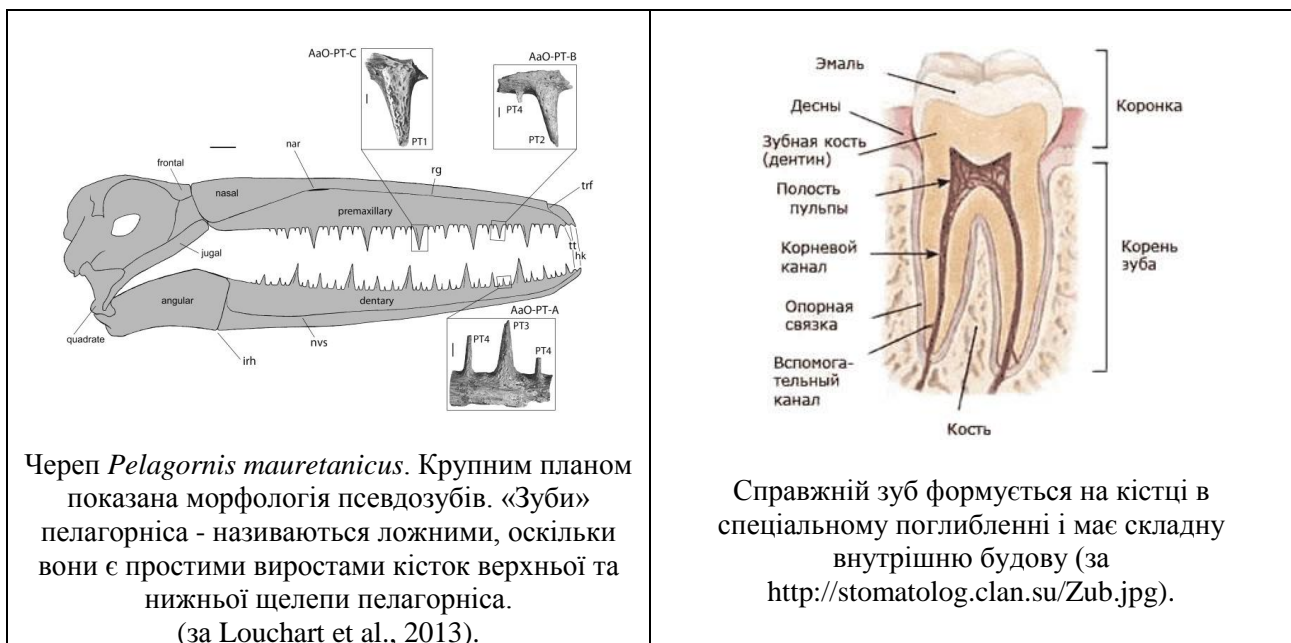
Pelagornis chilensis - птахи з розмахом крил до 5,2 метра, мешкали на території сучасного Чилі 5-10 млн.р.т., в Міоцені (за <http://apxco.info/wp-content/uploads...>).



Реконструкція *Pelagornis chilensis* (за <http://apxco.info/wp-content/uploads/2010/10/prehistoric-bird-zoom.jpg>).

У пелагорнісів на верхній і нижній щелепі з'явилися кісткові вирости, зовні схожі на зуби. Однак, справжні зуби формуються по-іншому і мають складну внутрішню структуру. Тому, пелагорніси відносяться до групи псевдозубих птахів.

***NB: Псевдозуби у птахів пелагорнісів. Ранній Плейстоцен.** Аналіз фосилій свідчить про те, що у птахів групи *Odontopterygiformes* формувалися кісткові псевдозуби, за зовнішньою формою і за розташуванням в щелепі - дуже схожі на справжні зуби. Louchart A. з колегами (2013) використовуючи X-променеви мікротомографію і тонкі зрізи зразків, досліджували псевдозуби у пізньо-Пліоценових - ранньо-Плейстоценових пелагорнісів (*Pelagornis mauretanicus*), представників птахів даної групи. Проведені дослідження показали, що стінки псевдозубів формувались з кістки. При цьому відсутні свідчення злиття між псевдозубами і кістками щелепи, тобто псевдозуби формувались як вирости щелепної кістки, а не як окремі самостійні кісткові структури (за Louchart et al., 2013).



Чому, якщо виникла необхідність в зубному апараті, не сформувалися справжні зуби? Псевдозубих птахів наводять як класичний приклад для ілюстрації закону незворотності еволюції Долло.

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

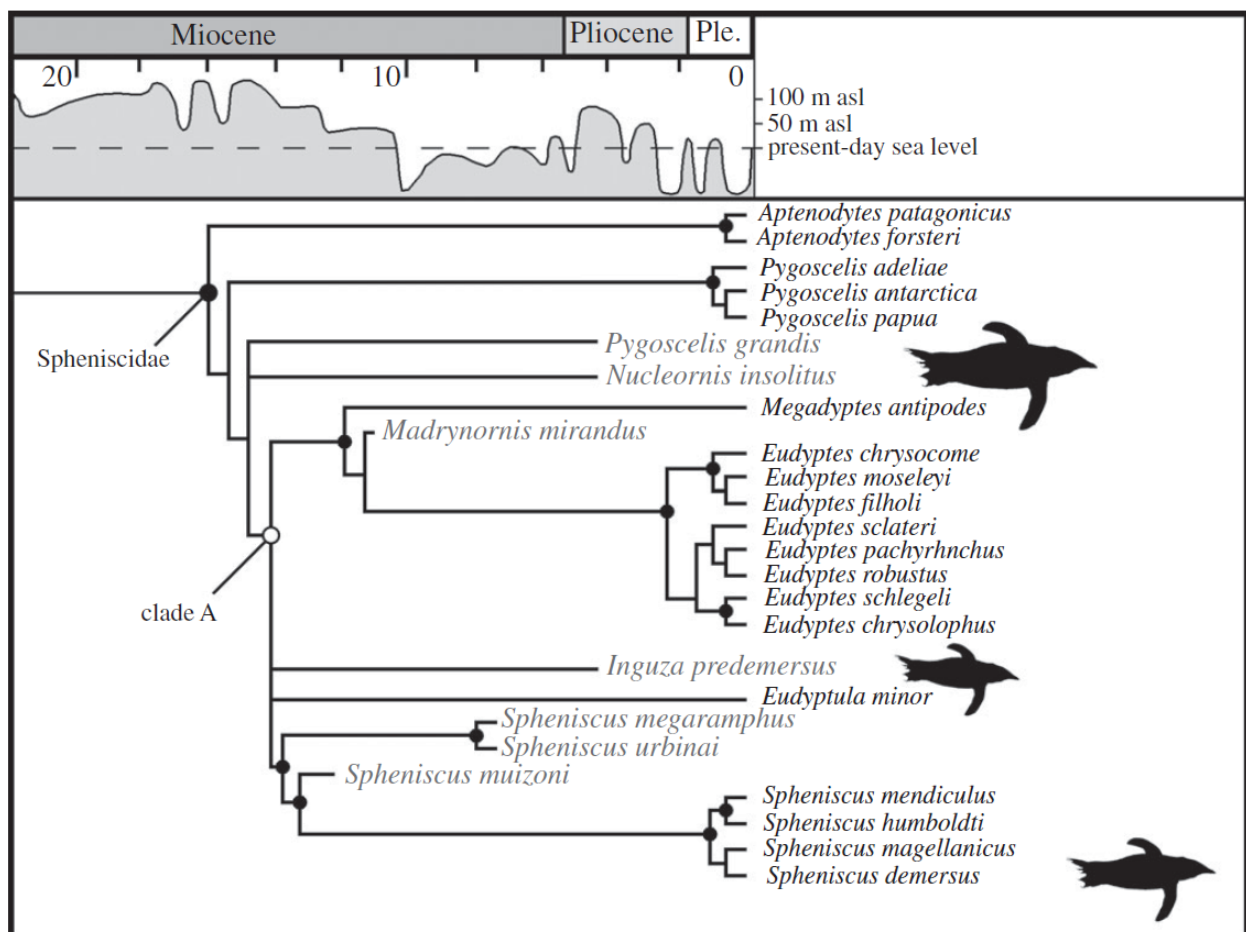
Яскравим прикладом цього закону можна вважати еволюцію птахів. Їх предки мали на щелепах справжні зуби. Але потім ці зуби зникли і коли, через майже 50 мільйонів років деяким птахам вони знову знадобилися, виявилось, що їм "простіше" виростити дуже схожі на зуби виступи прямо з кісток дзьоба, ніж відновлювати втрачене. Так з'явилися псевдозубі птахі. Проведені дослідження показали, що у птахів гени, які відповідають за формування зубів, нікуди не поділись, а зникли лише білки-регулятори, які викликали їх ріст. Нещодавно вчені провели цікавий експеримент - в лабораторних умовах вони зуміли отримати ембріони зубастих курчат. Але в реальних умовах справжні зуби у птахів не відродилися.



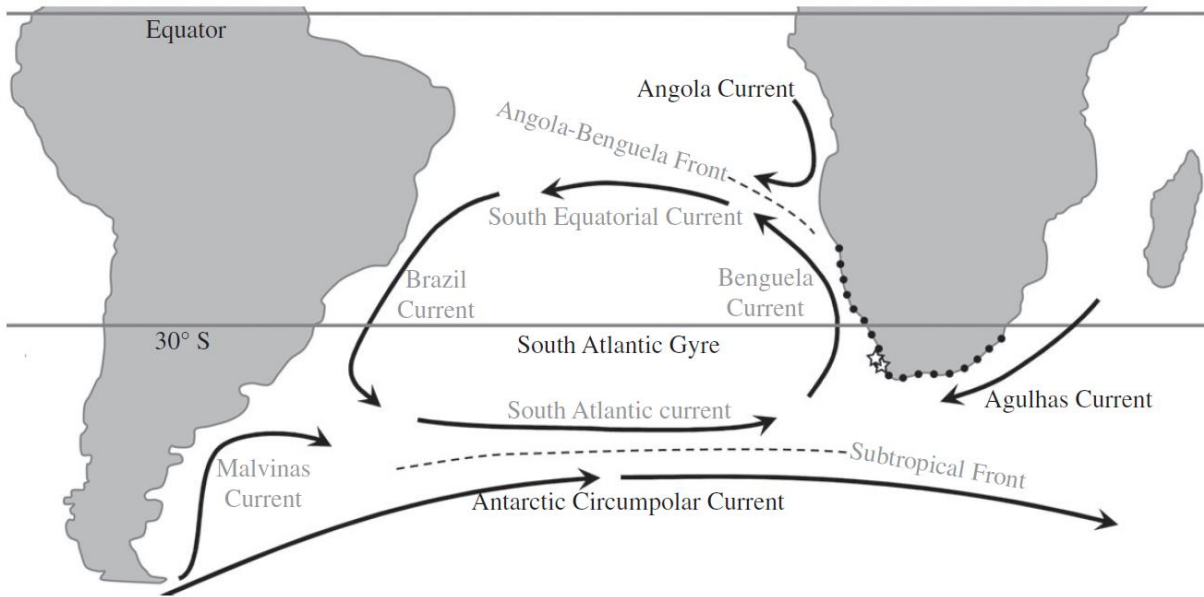
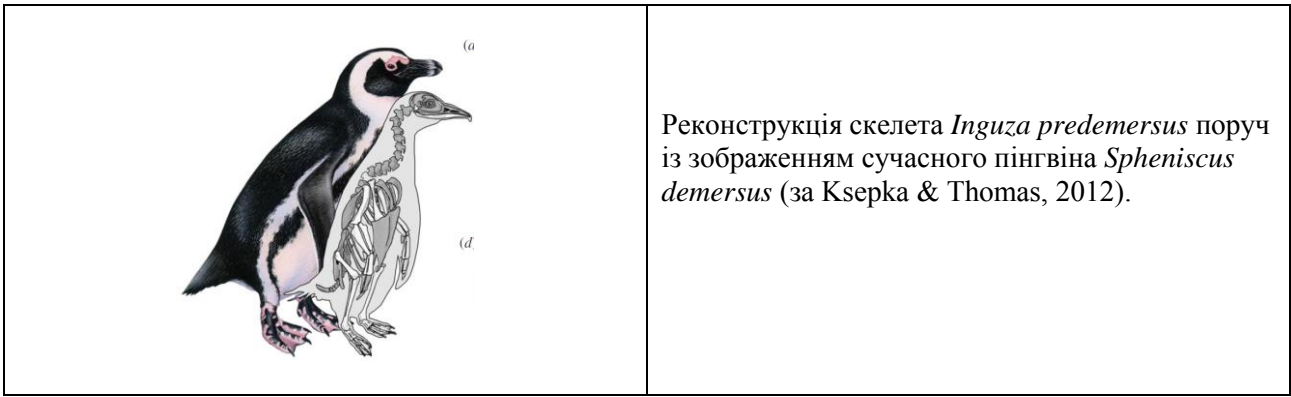
Титаніс (*Titanis*). Висота 2,5 м, вага 150 кг. Швидкість бігу 65 км/год. Пліоцен - ранній Плейстоцен. Північна Америка.

Титаніси – це нащадки хижих нелітаючих Південно-Американських птахів (жахливих птахів-фороракусів). Їх предки успішно мігрували в Північну Америку 3 млн.р.т. і вимерли там 2 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Titanis>).

Інвазії пінгвінів в Африку. Ранній Пліоцен. На підставі аналізу фосилій і філогенетичного аналізу Ксерка D.T. і Томаса D.B. (2012) показали, що пінгвіни багаторазово заселяли Африку. У ранньому Пліоцені в Африці жило чотири види пінгвінів. І поява цих видів пінгвінів не є результатом ендемічної радіації вихідної групи. Більш того, ці види не є безпосередніми предками нині живучих в Африці чорнолапих пінгвінів *Spheniscus demersus*. Автори дослідження прийшли до висновку, що як мінімум було три хвилі заселення Африки пінгвінами завдяки Антарктичній циркумполярній і Південно-Атлантичній течіям. Регіональне зниження рівня моря призвело до елімінації островів і редукувало зони розмноження пінгвінів. Внаслідок чого в Пліоцені вимерли всі види пінгвінів крім одного (за Ксерка & Томас, 2012).



Філогенетичне дерево пінгвінів групи *Spheniscidae*, побудоване на підставі молекулярних даних і аналізу фосилій (за Ксерка & Томас, 2012).



Схематичне зображення течій Південної Атлантики: Течія Західних вітрів, Південно Атлантична течія, Мальвінська течія, течія Агульяс. Океанічні течії є найважливішим механізмом розселення пінгвінів на інші континенти. Де: зірочки вказують місця знаходження Пліоценових фосилій пінгвінів; зафарбовані кола вказують території, які займає сьогодні *Spheniscus demersus* (за Ksepka & Thomas, 2012).

Ссавці

У Міоцені жили: мастодонти, слони, кити, тюлені, моржі, морські корови, морські леви, собаки, коні і гіппаріони (трипалі коні), бобри, олені, верблюди, безрогі носороги, тапіри, мавпи, ведмеді, горностаї і т.н.

Сумчасті ссавці. В Австралії – відбувався розквіт сумчастих ссавців, оскільки з невідомих причин в Палеогені-Неогені в Австралії були відсутні плацентарні ссавці. Згідно одних досліджень – приблизно 55 млн.р.т. на території Австралії усі плацентарні ссавці вимерли. За іншими даними - в Австралії просто не було плацентарних ссавців в Палеогені-Неогені через просторову ізоляцію Австралії від інших континентів.

*NB: За результатами аналізу ретротранспозонів – сучасні австралійські сумчасті мають Південно-Американських предків. Приблизно 65 - 61 млн.р.т. Південно-Американські сумчасті через Антарктиду переселились до Австралії.

*NB! На підставі результатів палеонтологічних і молекулярно-біологічних досліджень було встановлено, що сумчасті ссавці з'явилися в Китаї в Юрському періоді приблизно 193 - 186 млн.р.т. під час початку розколу Пангеї II. Потім вони заселили Північну Америку. А на початку Крейдяного періоду - проникли і в Південну Америку. З Південної Америки сумчасті ссавці потрапили в Антарктиду (на території якої наприкінці Крейдяного періоду

клімат був дуже теплим), а з Антарктиди - в Австралію. Так, в Палеогені, 50 млн.р.т. сумчасті ссавці вже заселили Австралію. Оскільки в кінці Юрського - на початку Крейдяного періоду через розкол Пангеї II зникли сухопутні мости між Африкою, Індією та іншими континентами, то це призвело до того, що на територію цих материків сумчасті ссавці не потрапили. Сухопутний міст між Північною і Південною Америками розірвався в кінці ранньої Крейди. Сухопутний міст між Південною Америкою і Антарктидою розірвався 35 млн.р.т., а між Антарктидою та Австралією - 34 млн.р.т.

*NB! Вважають, що плацентарні ссавці не потрапили до Австралії саме через ізолювання цього континенту від інших материків.

У Неогеновому періоді в Австралії з'явилися справжні кенгуру. Предками справжніх кенгуру були протокенгуру - намбуру (*Nambaroo gillespieae*), що мешкали в лісах Австралії в Олігоцені Палеогенового періоду, 25 млн.р.т. Це були хижі квадрупедальні тварини розміром з собаку. Справжні кенгуру з'явилися в Австралії в Міоцені Неогенового періоду, 15-10 млн.р.т. Вони перейшли від квадрупедалізму до біпедалізму, оскільки через прогресуючі посухи Австралійські ліси змінилися на біоми відкритих просторів. Крім того, справжні кенгуру перейшли від хижацтва до харчування рослинною їжею і, з часом, значно збільшилися в розмірах. Похолодання, прогресуючі посухи, зміна типу рослинних угруповань - все це призвело і до зміни фауністичних співтовариств Австралії.



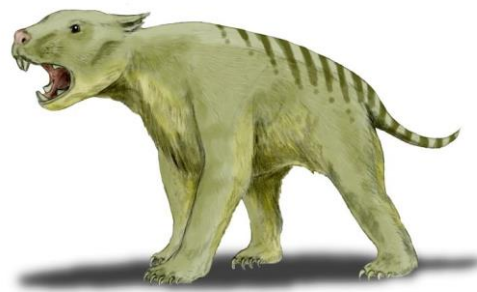
Австралійський кенгуру - представник сумчастих ссавців (*Marsupials*). Пліоцен - сьогодні (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Marsupial>).



Череп протокенгуру-убивці - представника вимерлого роду сумчастих, предкового для кенгурових. На відміну від кенгуру - це були квадрупедальні хижі тварини. Австралія. Пізній Олігоцен - ранній Міоцен (за <http://rewilding-ru.livejournal.com/35174.html?page=1>).

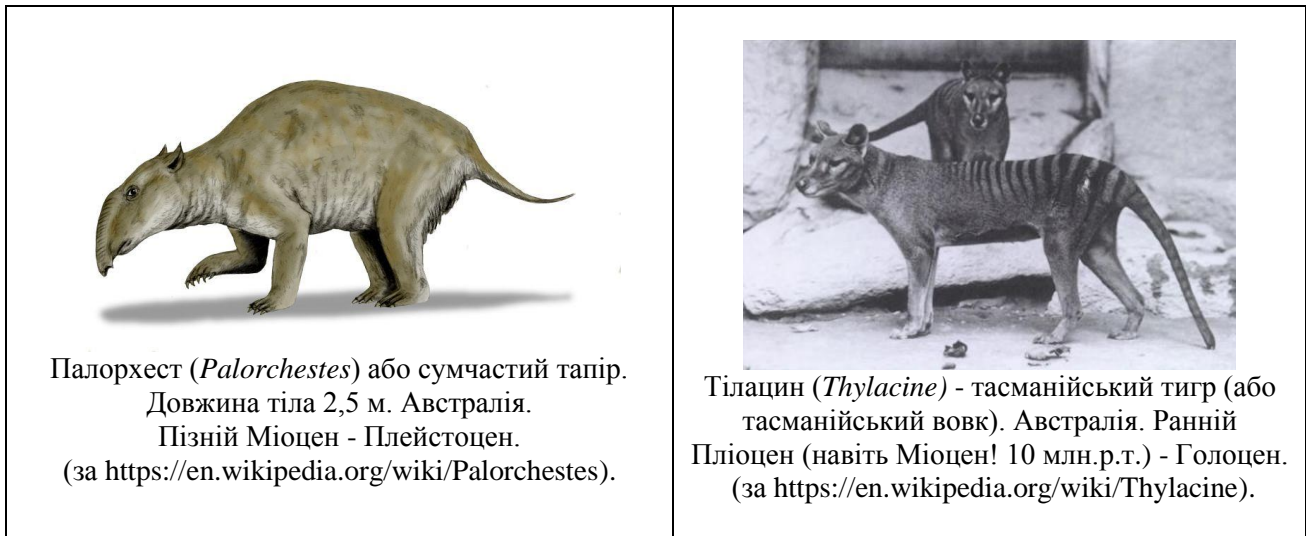


Дасіроморфа (*Dasyuromorphia*) - австралійська хижа сумчаста тварина. Пізній Олігоцен - сьогодні. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Dasyuromorphia>).



Тілаколео (*Thylacoleo*) - вимерлий хижий сумчастий ссавець Австралії (сумчастий лев). Довжина тіла 1,1 м. Вага 100 кг. Пізній Пліоцен - пізній Плейстоцен. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Thylacoleo>).

Mitchell K.J. з колегами (2014) використали результати молекулярного аналізу мітохондріальних геномів і ядерних локусів 97% сучасних родів і 58% сучасних видів сумчастих ссавців для реконструкції філогенії даної групи тварин. Автори роботи показали, що в середньому Міоцені лінії, адаптовані до мезичних умов, почали використовувати більш аридні і відкриті умови проживання, що було пов'язано зі змінами клімату на даній території. Однак, в протиріччі з генеральним трендом, деякі лінії ревертували від більш посушливих до більш мезичних умов проживання. Крім того, виявлена унікальність деяких ендемічних Ново-Гвінейських клад свідчить про те, що зв'язок між Австралією і Новою Гвінеєю утворився вже в середньому Міоцені – тобто був більш давнім, ніж вважалось раніше (за Mitchell et al., 2014).



Плацентарні ссавці

Розселення Північно-Американських гризунів бавовняних хом`яків в Південну Америку. Середній-пізній Міоцен. Leite R.N. з колегами (2014), на підставі аналізу фосилій та використовуючи дані по будові мітохондріальної та ядерної ДНК, показали, що бавовняні хом`яки (підродина *Sigmodontinae* родини Хом`якові) відокремились від інших гризунів в середньому–пізньому Міоцені, приблизно 12 – 9 млн.р.т., в Центральній Америці, яка геологічно і географічно відноситься до Північно-Американського континенту. Далі бавовняні хом`яки не тільки розселились по території Центральної Америки, але й проникли на територію Південної Америки задовго до основних подій Великого Американського обміну біотами. Автори дослідження вважають, що епізоди зниження рівня моря сприяли інвазії даних гризунів в Південну Америку задовго до остаточного формування Панамського перешийка (за Leite et al., 2014).

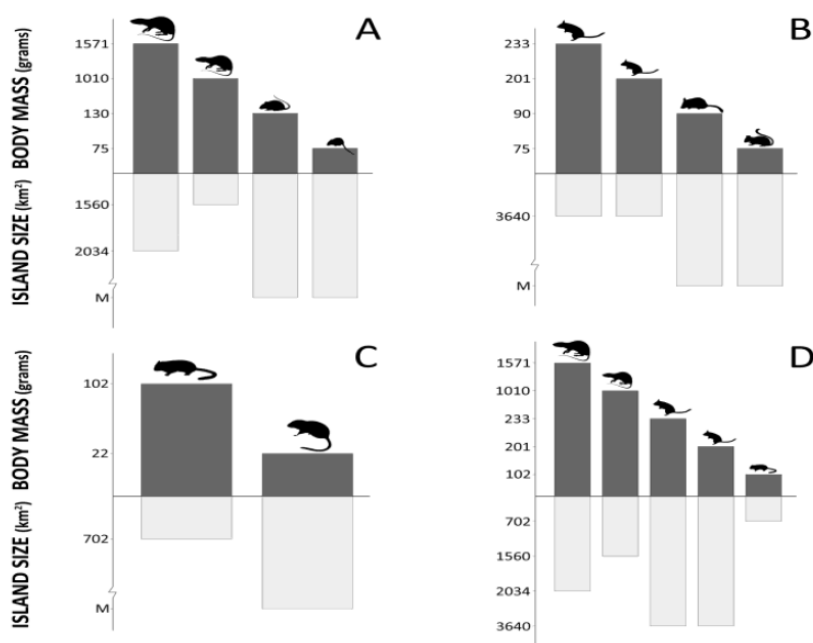


Щетинистий бавовняний хом`як (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/Sigmodontinae>).

Вимерлі гігантські острівні гризуни. Широко відомо т.зв. острівне правило, згідно з яким, розміри тіла тварин на острові і на континенті - досить суттєво різняться. На Канарських і Середземноморських островах в Міоцені - Голоцені сформувались палеофауни з гігантськими ендемічними гризунами в групі ссавців. Moncunill-Solé B. з колегами (2014)

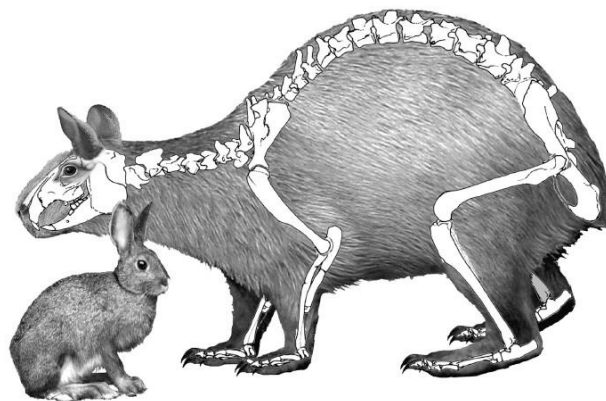
використовуючи математичні методи і ґрунтуючись на розмірах тіла сучасних гризунів, розробили регресивні рівняння, які дозволяють оцінити масу тіла вимерлих організмів.

Отримані авторами дані показали чітку кореляцію між розмірами зубів, черепа і масою тіла тварин. Надалі розроблені авторами роботи рівняння були використані для оцінки маси тіла деяких вимерлих Середземноморських і Канарських гризунів. Отримані дані свідчать про те, що: а) на островах в умовах відсутності тиску хижаків - доступність ресурсів є ключовим фактором, який визначає розмір тварин; наприклад, це було показано для видів роду *Canariomys*: чим більшим за розмірами виявлявся острів – тим крупнішими були гризуни даного роду; проте на материк – представники даного роду гризунів були дрібними внаслідок тиску хижаків; б) на островах в присутності спеціалізованих хижаків (наприклад, птахів) - еволюція розмірів тіла була менш виражена; наприклад, на островах, подібних за площею, розміри гризунів роду *Hypnomys* за умови присутності хижаків, були меншими порівняно з островами без хижаків (за Moncunill-Solé et al., 2014).



Маса тіла вимерлих гризунів (†) і їх сучасних континентальних родичів (∞) і розміри території їх проживання. По осі ОХ - верхня частина графіка - маса тіла тварин, гр; нижня частина графіка - площі території проживання, км² (для островів) і М - континентальне поширення. А - діаграма для видів роду *Canariomys*, зліва на право: *C. bravoii* (†), *C. tamarani* (†), *Pelomys fallax* (∞) і *Arvicanthis niloticus* (∞); В – діаграма для видів роду *Hypnomys*, зліва на право: *H. morpheus* (†), *H. onicensis* (†), *Eliomys quercinus* (∞) і *Eliomys melanurus* (∞); С – діаграма для *Muscardinus cyclopeus*, зліва на право: *M. cyclopeus* (†) і *M. avellanarius* (∞); D - діаграма для острівних вимерлих гризунів, зліва на право: *C. bravoii* (†), *C. tamarani* (†), *H. morpheus* (†), *H. onicensis* (†) і *M. cyclopeus* (†) (за Moncunill-Solé et al., 2014).

У Неогені на острові Мінорка жили гігантські кролики (*Nuralagus rex*). Скам'янілі рештки, знайдені Quintanaa J. з колегами (2011) на території острова Мінорка (Середземне море), свідчать про те, що в Міоцені - Пліоцені на даному острові жили гігантські кролики, деякі екземпляри яких досягали 23 кг! Причина гігантизму - острівний ефект відсутності хижаків. Відсутність тиску хижаків не тільки призвела до збільшення маси тіла, але - і до втрати кроликами здатності стрибати: проведені дослідження показали, що довгий пружний хребет, властивий кроликам материка, у кроликів виду *Nuralagus rex* був замінений коротким, негнучким хребтом, який насилу дозволяв робити стрибок. Крім того, через відсутність хижаків - гігантські кролики втратили гостроту слуху та зору: у них відзначено зменшення розміру очниць і слухових органів. Зверніть увагу на непропорційно маленькі вуха у цих гігантів! (за <http://globalscience.ru/article/read/19244/>; Quintanaa et al., 2011).



Порівняння розмірів сучасного європейського кролика (*Oryctolagus cuniculus*) і неогенового гігантського кролика (*Nuralagus rex*) з острова Мінорка (Іспанія) (за <http://www.wired.com/2011/03/night-of-the-nuralagus-rex/>; Quintana et al., 2011).

Предки гігантських кроликів-нуралагусів проникли на острів Мінорка приблизно 5,3 млн.р.т. під час Мессінської сольової кризи, коли через тектонічні процеси припинився зв'язок Середземного моря з Атлантичним океаном і море висохло, що дозволило наземним предкам нуралагусів проникнути на територію Мінорки. Подальше відновлення зв'язку Середземного моря з Атлантикою ізолювало острів від континенту, а відсутність континентальних хижаків сприяло збільшенню розмірів кроликів. Гігантські кролики-нуралагуси вимерли в середині Пліоцену. Припускають, що причиною їх вимирання стало те, що через об'єднання островів Менорка і Майорка на острів проник балеарський козел (*Myotragus balearicus*), який колонізував область харчування гігантського кролика (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>; <https://en.wikipedia.org/wiki/Nuralagus>).

Еволюція розмірів тіла ссавців Північної Америки в Кайнозої. Lovegrove B.G. і Movie M.O. (2013) представили модель, яка показує зв'язок розмірів тіла Неоарктичних ссавців Північної Америки зі змінами клімату. Після епохи ранньо-Еоценового кліматичного оптимуму – ліси відступили і дали шлях для формування відкритих лісостепових і саванних ландшафтів, які в подальшому замістились на трав'янисті екосистеми. Багато трав'яних тварин, які радіували в цих нових ландшафтних умовах, перейшли від обгризання листя з дерев до обчищення трави, що корелювало з формуванням копит і з ростом розмірів тіла, пов'язаних з енергетичними обмеженнями перетравлення целюлози. Хижаки також збільшились в розмірах і стали пальцеходячими, що підвищило ефективність бігу. З появою крупних і швидких хижаків – стопоходячі ссавці не почали збільшуватись в розмірах і багато з них залишались дрібніше 1 кг до середини Кайнозою. Автори роботи не знайшли підтвердження ні правилу Коупа, ні правилу Бергмана для стопоходячих ссавців. Деякі адаптовані до холода стопоходячі ссавці (такі, як ведмеді та мармоти) показали різке збільшення розмірів тіла після Міоценового кліматичного оптимуму, що може частково бути пояснено правилом Бергмана (за Lovegrove & Mowoe, 2013).

*NB! Правило Бергмана: серед видів, які відносяться до одного роду, в умовах холодного клімату зустрічаються більш крупнорозмірні види порівняно з видами, що мешкають в умовах з більш теплим кліматом.

Поява біпедальності в умовах вологих лісів у гризунів групи тушканчиків. Поява гіпсодонтії у тушканчиків в пізньому Міоцені. Тривалий час вважали, що біпедальність у ссавців з'явився у відповідь на появу аридних відкритих просторів. Wu S. з колегами (2014) протестували, чи співпадає час появи біпедальності зі змінами умов навколишнього середовища, використовуючи молекулярні і палеонтологічні дані по суперродіні гризунів *Dipodoidea* і статистичні методи для реконструкції палеокліматичних умов їх проживання. Отримані авторами дані свідчать про те, що після пізнього Міоцену аридифікація

середовища селективно вплинула на форму зубів, але не на довжину ніг біпедальних гризунів (тушканчиків). Висота коронки щічних зубів збільшилась, починаючи з пізнього Міоцену, а ось співвідношення довжини задніх кінцівок до довжини тіла - не змінилось, хоча умови навколишнього середовища змінились від гумідних лісових до аридних з відкритими просторами. Тобто, аридно-біпедальна гіпотеза у випадку з тушканчиками виявилась не спроможною. Відсутність паралельних змін в дентальних і локомоторних параметрах організму у відповідь на аридифікацію середовища і поширення відкритих просторів - свідчить про те, що біпедалізм з'явився у відповідь на селективний тиск факторів інших, ніж ті, які викликали розвиток дентальної гіпсодонтії у гризунів групи тушканчиків.

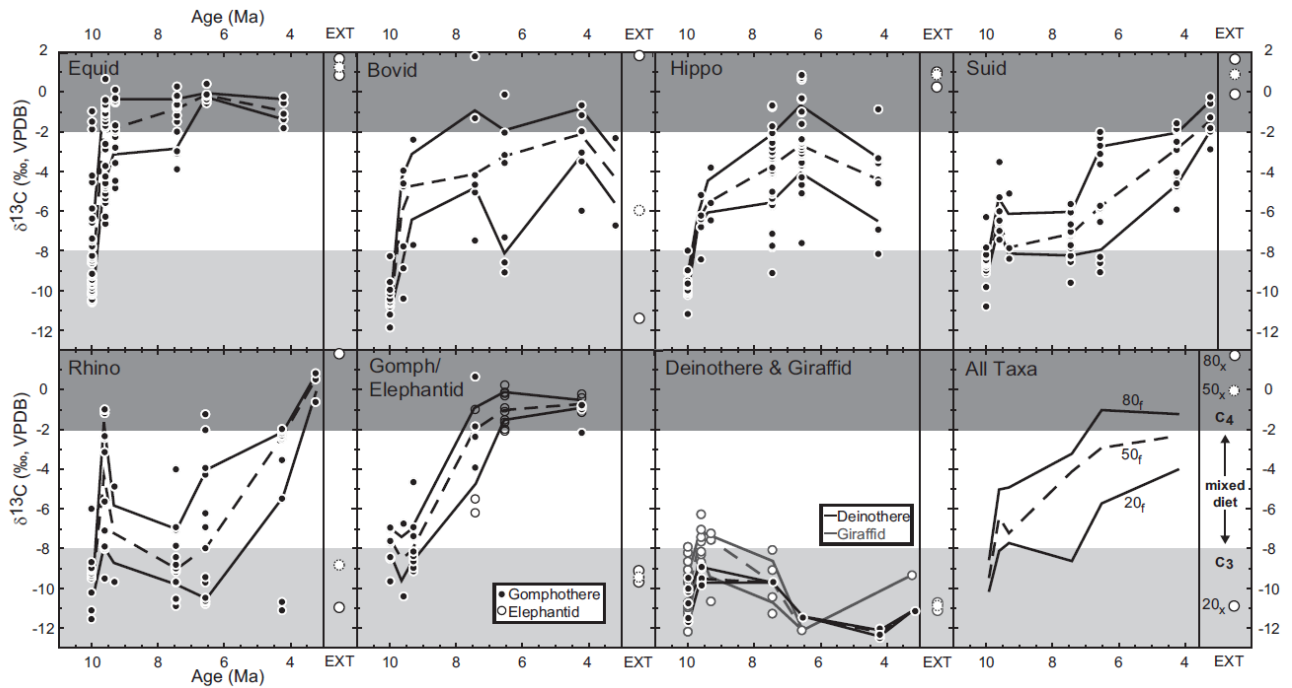


Тушканчик малий єгипетський (*Jaculus jaculus*) – представник родини тушканчикових (*Dipodoidea*) (за Cooper, 2011)

Автори роботи реконструювали умови життя ранніх тушканчиків, використовуючи дані фосилій флори і фауни. Отримані результати показали, що умови, в яких з'явився біпедалізм, - були лісовими. Таким чином, в результаті проведених досліджень було встановлено, що біпедалізм з'явився як адаптація до лісових умов проживання для здійснення вертикальних стрибків. При цьому збільшення швидкості пересування тварин стало побічним продуктом переходу до пересування за допомогою вертикальних стрибків. Пізніше, на відкритих просторах це дало перевагу біпедальним тваринам (за Wu et al., 2014).

Зміна типу харчування в пізньому Міоцені – Пліоцені у східно-африканських рослинноїдних тварин. Аналіз стабільних ізотопів і молекулярні дані свідчать про те, що С4-трави вперше розповсюдились глобально в екосистемах Землі в Олігоцені. У східній Африці ізотопний аналіз педогенних карбонатів і емалі зубів вимерлих тварин свідчить про те, що С4-трави вперше з'явилися 15 - 10 млн.р.т. і поширилися в Пліо-Плейстоцені. Уно К.Т. з колегами (2011) наводять дані по ізотопам вуглецю з 452 фосилізованих зубів. Ці дані свідчать про різну швидкість зміни дієти від С3 до С3-С4 змішаної дієти і потім до харчування С4-травами серед різних родин східно-африканських рослинноїдних тварин в інтервалі починаючи з пізнього Міоцену до Пліоцену (9,9 - 3,2 млн.р.т.).

Значна кількість С4-трав була представлена в дієті коневих (*Equidae*) вже починаючи з 9,9 млн.р.т. і у носорогових (*Rhinocerotidae*) починаючи з 9,6 млн.р.т. - не дивлячись на те, що відсутня інформація про експансію С4-трав'янистих біомів в цю епоху пізнього Міоцену. У бикових (*Bovinae*) і гіпопотамових (*Hippopotamidae*) С4-трави почали домінувати в дієті (тобто, їх кількість стала більше 64%) починаючи з 7,4 млн.р.т. Свиневі (*Suidae*) адаптувались до С4-домінантної дієти в інтервалі 6,5 - 4,2 млн.р.т. Для гомфотерієвих (*Gomphotheriidae*) і слонових (*Elephantidae*) була характерна переважно С3-дієта приблизно 9,3 млн.р.т., але потім вони стали обгризати С4-трави, починаючи з 6,5 млн.р.т. Дейнотерієві (*Deinotheriidae*) і жирафові (*Giraffidae*) харчувались в основному С3-травами в дослідженому проміжку часу (за Uno et al., 2011). NB! Гомфотерієві і дейнотерієві – це вимерлі родини ряду хоботних, які відрізнялись від родини слонових за будовою зубів.



Динаміка переходу рослинних тварин східної Африки на харчування С4-травами в Міоцені - Пліоцені. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - значення показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 в емалі зубів 9 родин рослинних тварин східної Африки в Міоцені - Пліоцені: більш важкий ізотопний склад вуглецю в емалі зубів викопних рослинних тварин свідчить про поступовий перехід від харчування С3-рослинами до харчування С4-травами (за Uno et al., 2011).

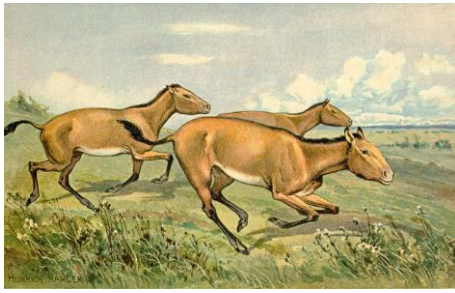
Хоботні ссавці. Розселення мастодонтів з Африки. Перші мастодонти з'явилися в Африці в Олігоцені, приблизно 35 млн.р.т. В Неогеновому періоді мастодонти почали розселятися з Африки. Поступово ці хоботні поширилися в Європі, Азії, Північній і Південній Америці. На відміну від сучасних слонів, у мастодонтів бивні були як у верхній, так і в нижній щелепі. Пізні мастодонти мали тільки одну пару бивнів у верхній щелепі. Від мастодонтів в Пліоцені з'явилися слони.



Порівняльний розмір тіла Американського мастодонта і людини (за <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/>).

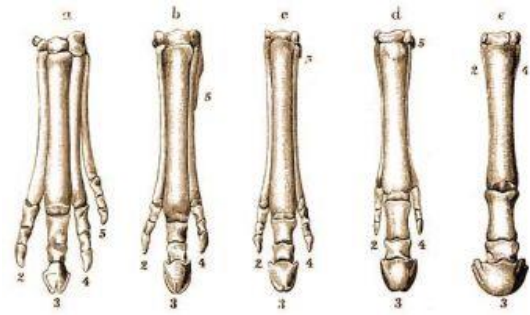
Еволюція коней. У Неогені в Північній Америці трипалі коні - гіппаріони - дали початок справжнім коням.

Еволюція коней йшла в напрямку збільшення розмірів тіла, подовження кінцівок, редукції кількості пальців на кінцівці до одного і перетворення кінцівки в копито (тобто покриття пальців роговим чохлам). Формування всього комплексу ознак - це приклад адаптації до степового способу життя. Так, наприклад, ступня з п'ятьма пальцями - хороша у вологому ґрунті, оскільки не дозволяє нозі провалюватись. Однак, для бігу по сухому степу - кращим пристосуванням є копито. З Північної Америки коні розселились в Євразію. Однак, потім в самій Північній Америці коні вимерли. І вже пізніше були завезені до Америки переселенцями з Європи.



Гіппаріони (*Hipparion*) - вимерлий рід родини коневі. Висота в холці 1,5 м, довжина тіла 2 м.

Мали по три пальці на кожній кінцівці, при цьому 2-й і 4-й пальці (бічні) були недорозвинені, але могли розсуватися в сторони, перешкоджаючи зануренню ступні в ґрунт. Корінні зуби були пристосовані для пережовування сухої і твердої їжі. З'явилися в Північній Америці. Потім розселилися в Європі та Азії. Верхній Міоцен - пізній Пліоцен. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hipparion>).



Передні кінцівки родини коневих від найбільш давніх представників до сучасних коней. Сучасний однопалий кінь з'явився наприкінці Неогену. Його предком був трипалий кінь гіппаріон, який жив в Неогені. Де: а) *Orohippus*, б) *Meshippus*, в) *Anchitherium*, д) *Hipparion*, е) *Equus* (за <http://vmek.uz.ua/03400/03408/html/img>).

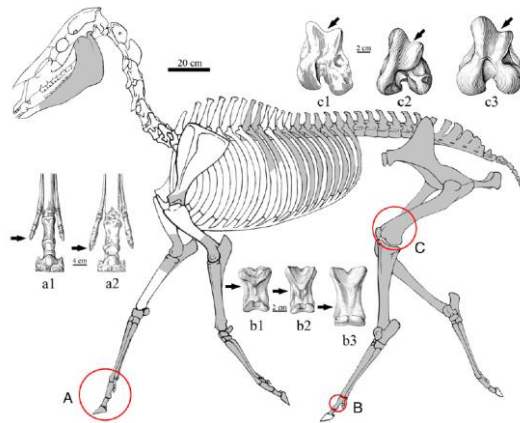
Поява і розселення представників роду Кінь (*Equus*) родини Коневих (*Equidae*).

Рід Кінь (*Equus*) складається з трьох підродів: коні, осли, зебри. Палеонтологічні та молекулярно-біологічні дослідження показали, що рід Кінь відокремився від загального предка 4,8 - 3,5 млн.р.т. на території Північної Америки. Перші коні мали окрас зебри і осяччу морду. У межах цього роду спочатку з'явився підрід кінь. Перші коні 3 млн.р.т. через Панамський перешийок розселилися в Південну Америку, де приблизно 2,5 млн.р.т. дали початок південноамериканським коням - гіппідіонам. Проте, ця гілка вимерла. Крім того, приблизно 3 млн.р.т. через Беринговий перешийок коні розселилися в Азію, де від них відокремилася гілка азіатських ослів, а потім, на території Африки від лінії давніх коней відокремилася гілка зебр. Приблизно 11000 років тому в Північній Америці вимерли всі коні. І тільки Христофор Колумб в 1493 р. знову завіз коней в Америку.



Гіппідіони (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Hippidion>).

Давні коні з трипалими кінцівками з Тибету. Середній Пліоцен. Підняття Тибетського плато стало важливим фактором глобальної зміни клімату в пізньому Кайнозої і вплинуло на Азіатську мусонну систему. Deng T. з колегами (2012) повідомили про знахідку на південному заході Тибету скелета трипалого коня *Hipparion zandaense*, датованого 4,6 млн.р.т.

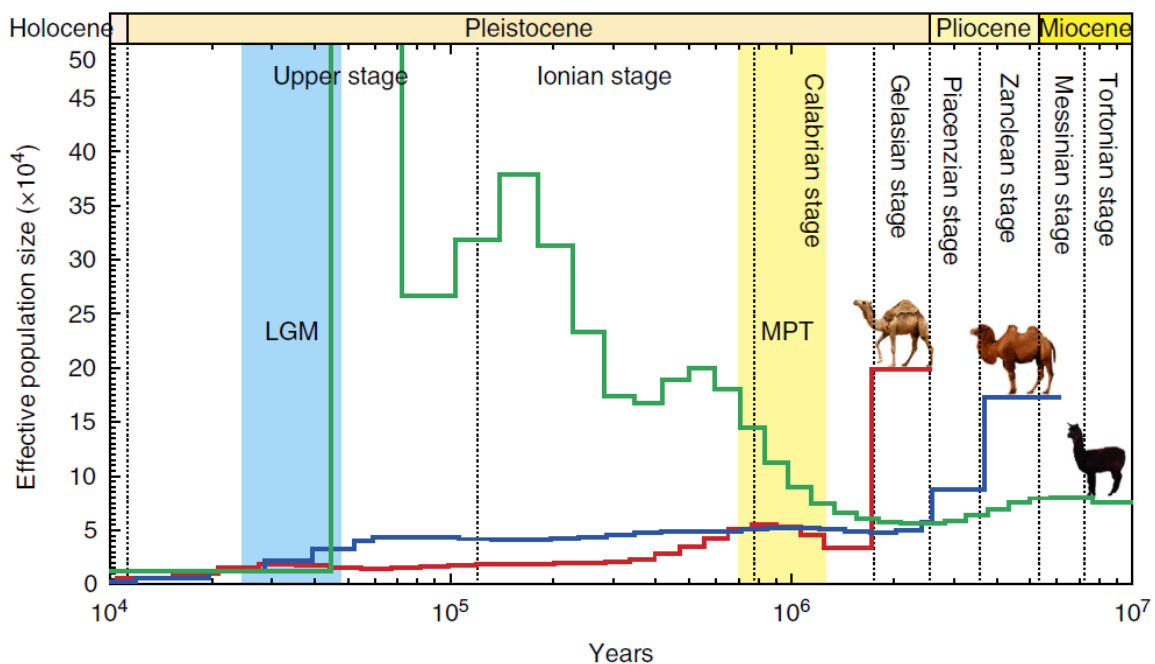


Скелет викопного трипалого коня з південного заходу плато Тибету. 4,6 млн.р.т., середній Пліоцен (за Deng et al., 2012).

Морфологія цього коня свідчить про те, що він жив в альпійських степах. Дані палеотемператур в середньому Пліоцені і особливості палеофлор даної епохи в порівнянні з сучасними рослинами, що мешкають у відповідних висотних зонах, все це дозволило приблизно оцінити висоту плато Тибету 4,6 млн.р.т. Ця висота склала приблизно 4000 м над рівнем моря. Таким чином, отримані авторами дані свідчать про те, що вже в середині Пліоцену південний захід Тибетського плато досяг сучасного рівня підняття (за Deng et al., 2012).

Поява верблюдів і їх адаптація до умов пустелі. До родини верблюдових входять 12 вимерлих родів і три сучасних роди: верблюди, ламы та вікуньї. Результати палеонтологічних і молекулярно-біологічних досліджень показали, що предки родини верблюдових, зовні схожі і на верблюдів, і на лам, з'явилися на території Північної Америки близько 35 млн.р.т. Приблизно 11 млн.р.т. рід верблюди відокремився від роду лам.

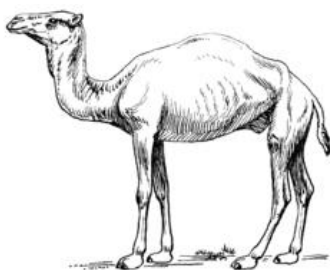
Wu H. з колегами (2014) провели молекулярно-біологічне дослідження ДНК верблюдів і показали, що група з'явилась в Тортонську епоху (Tortonian Stage) Міоцену.



Блакитна, червона і зелена лінії на графіку представляють розміри популяцій бактріанів, дромадерів і альпак (різних груп верблюдів) в Міоцені – Голоцені (за Wu et al., 2014).

Порівняльний геномний аналіз дозволив виявити у верблюдів комплекс ознак – адаптацій до умов пустелі: включаючи метаболізм води і жирів, стресову відповідь на нагрівання, посуху, інтенсивне ультрафіолетове опромінення і запиленість середовища. Крім того, транскриптомний аналіз бактріанових верблюдів виявив унікальну осморегуляцію, осмопротекцію і компенсаторні механізми для резервування води, підкріплені високим рівнем глюкози в крові. Автори роботи припустили, що ці фізіологічні механізми являють собою еволюційну адаптацію нирок до умов пустелі (за Wu et al., 2014).

Розселення верблюдів в Неогеновому періоді. Близько 5,3 млн.р.т. перші верблюди - роду паракамелуси (*Paracamelus*) - розселилися з Північної Америки до Азії, Африки, Європи. Приблизно 3 млн.р.т. частина верблюдів мігрувала через Панамський перешийок в Південну Америку, де дала початок сучасним південноамериканським верблюдовим - ламам та вікуньям. Приблизно 2 млн.р.т. на території Північної Америки відбувся поділ давніх верблюдів на одnogорбих і двогорбих верблюдів, які потім через Беринговий перешийок мігрували в Азію, Європу, Африку, де дали початок сучасним верблюдам. Приблизно 11000 років тому в Північній Америці вимерли всі верблюдові. Згодом, верблюди були знову завезені в Америку переселенцями зі Старого Світу.



Перші верблюди - рід паракамелуси (*Paracamelus*) розселилися з Північної Америки до Азії, Африки, Європи, 5,3 млн.р.т. - 781 тис.р.т.

Жирафові ссавці. У Неогені з'явилися древні жирафові (ще з відносно короткою шиєю) - палеотрагуси, еладотерії, самотерії, сиватерії та ін. NB! Предки жирафових мешкали в Азії, звідки вони розселились на інші континенти.



Палеотрагус (*Palaeotragus primaevus*) - вимерлий рід примітивних представників родини жирафових. Висота 2 м в холці, шия подовжена, але - коротша, ніж у сучасних жирафів. З'явилися в Африці 20 млн.р.т. (Міоцен). А 10 млн.р.т. розселились в Євразію. Вимерли в Пліоцені, 2,5 млн.р.т. (за <http://dic.academic.ru/pictures/wiki/>).



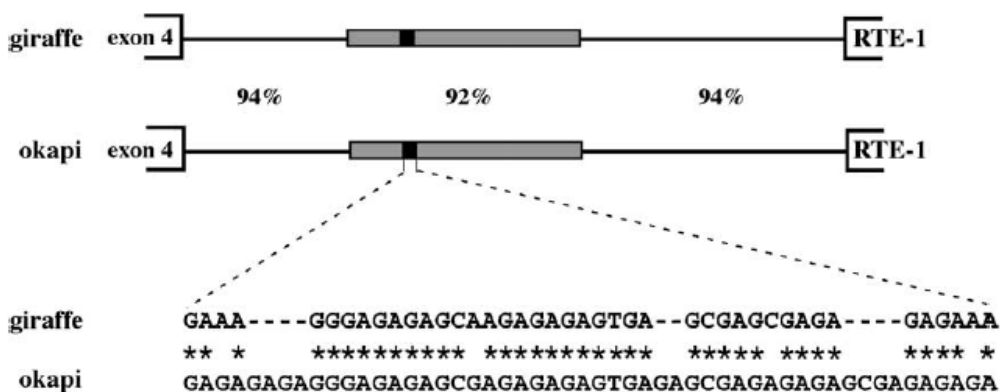
Самотерії – вимерлий рід давніх ссавців родини жирафові. Висота в холці 2 м. Самотерії мали подовжену шийку і подовжені кінцівки. При цьому задні ноги були довшими ніж передні ноги. Мешкали в саванах і в лісах в долинах річок. Міоцен. Західна Європа – Китай, Північна Америка (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Крім того, у відкладеннях пізнього Міоцену - раннього Пліоцену знайдені скам'янілості і справжніх жирафів: з довгою шиєю і з довгими ногами, які вже мали змінене співвідношення довжини передніх і задніх кінцівок. Однак, поки що не знайдено перехідні форми між короткошиїми і коротконогими жирафовими і справжніми жирафами. Відсутність перехідних морфологічних форм дозволила ряду дослідників стверджувати, що морфологічні інновації справжніх жирафів з'явилися відразу як комплекс адаптивних ознак, а не формувалися поступово в ході еволюції (за Holdrege, 2005).

Анатомічні дослідження показали, що у жирафів, як і у інших ссавців, всього сім шийних хребців, а гігантські розміри їх шиї пов'язані зі збільшенням розміру самих хребців. Тоді як у мезозойських рептилій (наприклад, у плезіозаврів, у завроподних динозаврів, у деяких стегозаврів і т.н.) і у довгошиїх птахів - збільшення довжини шиї пов'язано зі збільшенням кількості шийних хребців. Молекулярні дослідження виявили зміни в невеликій кількості генів, що відповідають за формування опорно-рухової і кардіоваскулярної систем у справжніх жирафів в порівнянні з їх короткошиїми родичами - окапі (за <http://www.todayonline.com/daily-focus/science/scientists-have-uncovered-how-giraffe-got-its-long-neck>). Крім того, аналіз ДНК виявив також відмінності у жирафів і у окапі в мікросателітах в 700 bp ДНК вставці, специфічній для родини жирафових, в гені-паралогу *bcntp97* жуйних тварин (за Hon-Nami et al., 2004).

*NB! Ген *bcntp97* - специфічний для жуйних тварин. Цей ген є геном паралогом (тобто, він з'явився в результаті дуплікації + модифікації копії гена). Модифікація цього гена пов'язана з вбудовуванням ретротранспозону LINE-групи (ця вставка дала 325 амінокислотну ділянку в середині білка *p97bcnt*). У жирафів в гені *bcntp97* авторами дослідження була виявлена вставка з 700 пар азотистих основ. Більше того, було встановлено, що ця вставка - дуже поширена в геномі жирафових (але - не інших жуйних). Зокрема, ця вставка відсутня у відповідному гені биків і п'ятистих оленів. Гомологічна вставка була знайдена також в гені *bcntp97* короткошиїх жирафових - окапі. Однак, у окапі ця вставка відрізнялася від такої у жирафів за будовою (GA)_n мікросателітів (за Hon-Nami et al., 2004).

Вважають, що жуйні відділилися від інших груп рослиноїдних ссавців в результаті вбудовування ретротранспозону в одну з копій гена *bcntp97*. Цей ретротранспозон - це ендонуклеаза, яка значно змінила властивості гена. У всіх груп жуйних, які згодом відокремилися від предкової гілки, відзначені унікальні зміни в цьому гені. А родина жирафових, на думку Hon-Nami K. з колегами (2004), - виділилась з групи жуйних, приблизно 29 -19 млн.р.т., в результаті вбудовування в специфічний ген жуйних *bcntp97* додаткової 700 bp вставки (яка за своєю суттю - також є мобільним генетичним елементом). Надалі, справжні жирафи відділилися від інших жирафових - через зміни в цій «жирафівій» вставці.

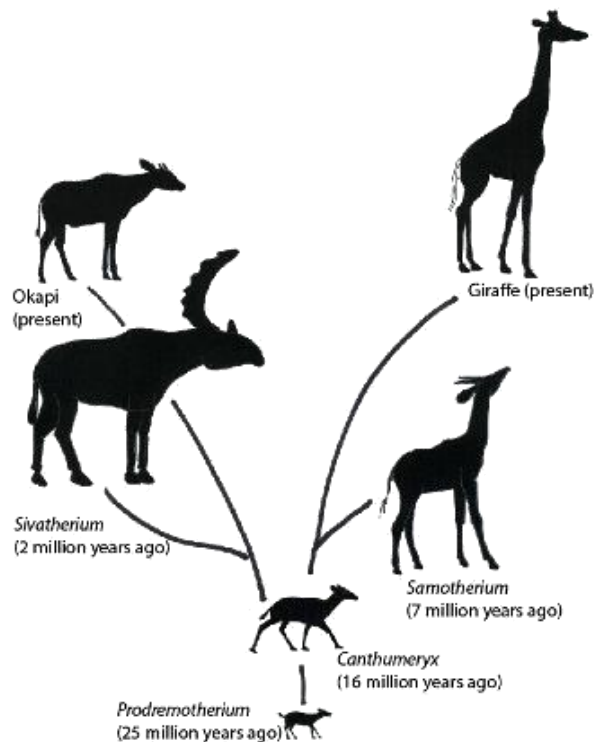


RTE-1 exon - це транспозон, який вбудувався в ген *bcntp97* всіх жуйних, і став ще одним екзоном даного гена. Обидва представники родини жирафових (жирафи і окапі) мають вставку з 700 пар азотистих основ з мікросателітами в 5' інтроні RTE-1 ексона. При цьому, дана 700-bp вставка має 92% ідентичність, а фланкуючі інтрон регіони - мають 94% ідентичність у жирафів і окапі. Відмінності між жирафами і окапі виявлені тільки в мікросателітному регіоні (за Hon-Nami et al., 2004).

***NB! Мікросателіти** (або короткі тандемні (прості) повтори) - це варіюючі ділянки в ядерній ДНК і ДНК органел, що складаються з тандемно повторюваних мономерів довжиною менше 9 пар основ і які утворюють поля менше 1 тисячі пар основ. Мікросателіти характеризуються високою швидкістю зміни послідовностей, зумовленої «просковзванням» при реплікації ДНК і точковими мутаціями. Мають високий ступінь поліморфізму. На відміну від сателітних ДНК - мікросателіти локалізовані в еухроматинових частинах геному. Збільшення числа повторюваних елементів мікросателітів, локалізованих в екзонах або в нетранслюємих, або в регуляторних ділянках генів може бути причиною розвитку деяких захворювань (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). Відомо, що мікросателіти відіграють значну роль в еволюції геному внаслідок їх високої мутабельності (Kashi et al., 1997).

Мінісателіти - повторювані фрагменти ДНК завдовжки від 9-10 і більше (зазвичай до 100) нуклеотидів. Локалізовані в еухроматинових частинах геному. Використовуються в якості ДНК-маркерів. Механізми походження є "прослизання" при реплікації ДНК, точкові мутації і рекомбінації (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

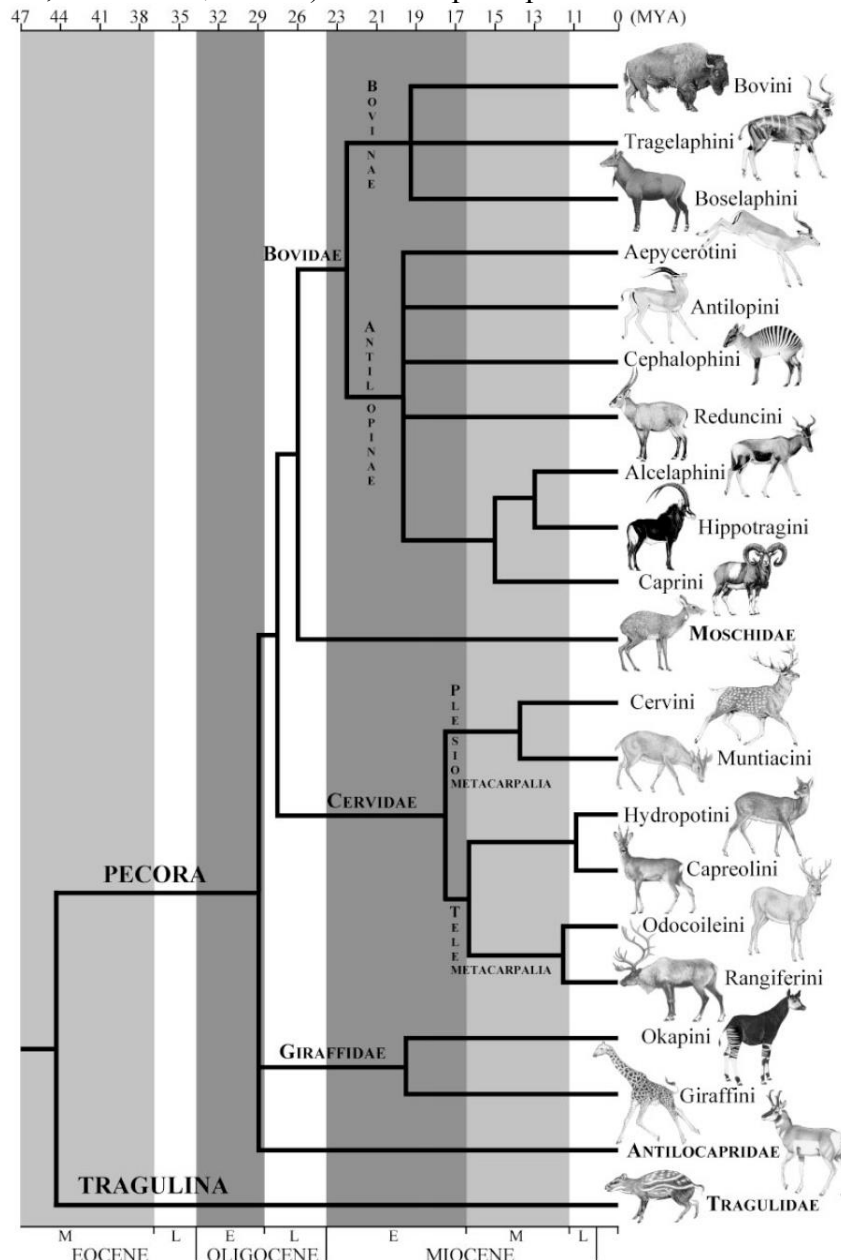
Причиною появи довгошиїх і довгоногих жирафових стала конкуренція за харчові ресурси - високий зріст дозволив справжнім жирафам обгризати високо розташовані листя і гілки. Аналіз фосилій свідчить про багаторазову конвергентну появу довгошиїх форм серед рослиноїдних наземних рептилій. Наприклад, у завроподних і незавроподних динозаврів (серед короткошиїх стегозаврів знайдені форми з довгою шиєю, появу яких пов'язують зі зміною характеру харчування тварин). І, що найважливіше, при зміні умов проживання і харчування - відбувається і зміна пропорцій тіла: групи з довгою шиєю дають початок короткошиїм групам. Наприклад, серед довгошиїх завроподних динозаврів виявлені групи з короткою шиєю (наприклад, дікреозаври), появу яких пов'язують з переходом до харчування низькорослою рослинністю.



Еволюція довжини шиї жирафових. Гіпотетичними предками усіх жирафових були Олігоценіві – продремотерії (*Prodremotherium*, 25 млн.р.т.), які дали початок справжнім предкам жирафових - кантимериксам (*Canthumeryx*, 16 млн.р.т.). Приблизно 16 млн.р.т. еволюційна лінія кантимериксів розділилась на дві гілки: в одній гілці відбулось подальше подовження шиї, а в іншій гілці – зменшення довжини шиї жирафових (починаючи, приблизно з епохи 3 млн.р.т.) (за http://tikalon.com/blog/blog.php?article=2015/giraffe_neck).

У зв'язку з цим цікаво відзначити, що нещодавні дослідження, проведені Danowitz M. колегами (2015), показали, що короткошії жирафові – окапі – не є примітивною вихідною для усіх жирафових короткошиєю групою. Перші представники жирафових вже мали достатньо довгу шию. Але надалі, еволюція жирафових пішла двома шляхами: а) в групі справжніх жирафів – по шляху збільшення довжини шії; б) в групі окапі – по шляху зменшення довжини шії (що, вочевидь, було пов'язане зі змінами в типі харчування цих тварин – відомо, що на сьогоднішній день окапі мешкають в густих тропічних лісах Африки) (за Danowitz et al., 2015).

Диверсифікація Жуйних (*Ruminantia*) в Неогеновому періоді. Жуйні (*Ruminantia*) - це підряд парнокопитних ссавців, що включає 6 сучасних родин (Вилорогові, Жирафові, Кабаргові, Оленеві, Оленькові, Бикові) і 11 вимерлих родин.



Поява Жуйних (*Ruminantia*) парнокопитних ссавців в Еоцені і диверсифікація групи в Міоцені. Перші жуйні з'явилися на території Євразії і надалі розселилися по інших континентах. Де: Вилорогові (*Antilocapridae*), Жирафові (*Giraffidae*), Кабаргові (*Moschidae*), Оленеві (*Cervidae*), Оленькові (*Tragulidae*), Бикові (*Bovidae*). Жуйні діляться на два інфраряди: *Tragulina* (Оленки) і *Pecora* (рогаті жуйні, за винятком двох родів безрогих тварин: *Hydropotes* і *Moschus*) (за Hassanin & Douzery, 2003).

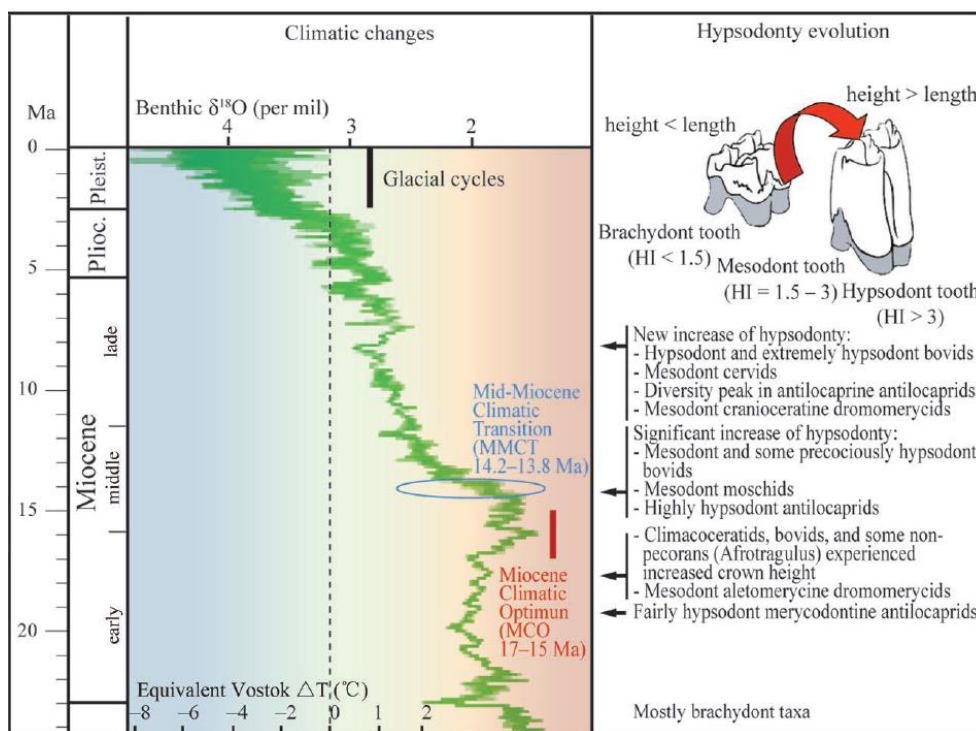
Жуйні з'явилися в Палеогені, приблизно 49 млн.р.т. Однак, час максимальної диверсифікації групи припадає на Неогеновий період, приблизно 23 - 17 млн.р.т., оскільки саме в цю епоху через посухи замість лісів поширилися відкриті біоми з жорсткою рослинністю. А жуйні тварини здатні використовувати набагато більше різних рослин в якості джерел кормів, ніж нежуйні, завдяки максимальному серед хребетних розвитку симбіотичного травлення: шлунок жуйних тварин має чотири відділи - рубець, сітку, книжку, сичуг (у Оленькових відсутня книжка), при цьому в рубці мешкають симбіотичні бактерії та найпростіші, які розщеплюють рослинну клітковину (целюлозу) та інші компоненти рослинної їжі. Крім того, жуйні можуть перетравлювати частину цих симбіонтів для отримання повноцінного білка.

*NB! Здатність до ферментації рослинної їжі симбіотичними організмами в передній частині травної кишки (т.т. здатність до т.зв. Foregut fermentation - шлункового травлення) з'являлася багаторазово у різних ліній ссавців, а також - у птахів гоацинів. Серед ссавців ферментація рослинної їжі в передній частині кишки (шлункове травлення) відбувається у жуйних і псевдожуйних тварин, а також у деяких гризунів і у деяких сумчастих ссавців. Такий тип травлення сформувався також у деяких мавп (сіруватий лангур, мартишкові) і у лінивців (Неповнозубі).

*NB! Не всі жуйні тварини відносяться до підряду Жуйні (*Ruminantia*). Мозолоногі (*Tylopoda*) і Бегемотові (*Hippopotamidae*) класифікуються як псевдожуйні. Шлункове травлення - це яскравий приклад конвергентної появи складного фізіологічного процесу і складних морфологічних структур в травній системі у неблизькоспоріднених тварин. *NB! Ряд інших великих рослиноїдних пасовищних тварин, таких як коні і кенгуру, здійснюють ферментацію грубої рослинної їжі за допомогою симбіотичних мікроорганізмів у товстому кишечнику (т.зв. Hindgut fermentation - бродіння в товстому кишечнику) як пристосування для виживання в умовах великої кількості низькокалорійної їжі (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Ruminantia>).

Ключові інновації в еволюції жуйних ссавців і їх диверсифікація в Міоцені.

Ранній Міоцен. Miguel D. з колегами (2014) досліджували ключові інновації, які з'явилися у жуйних ссавців і дозволили їм широко диверсифікувати в Міоцені.






Кореляція між кліматичними змінами і появою виростів черепа (рогів) та еволюцією гіпсодонтії у жуйних ссавців в Міоцені (за DeMiguel et al., 2014).

При цьому автори роботи особливу увагу приділили формуванню виростів черепа (роги) і гіпсодонтії зубів (формування високих коронок у щічних зубів).

Автори дослідження вважають, що вирости черепа сприяли диверсифікації інфраяду *Pecora*, будучи структурами, пов'язаними зі статевим відбором. Тоді як придбання гіпсодонтних зубів розширило спектр харчування жуйних і дозволило цим тваринам розширити свій раціон за рахунок обгризання трав без елімінування потенційної дієти – обгризання листя з дерев. Поява виростів черепа і гіпсодонтії є відповіддю організмів на посилення сезонності клімату і розширення площ відкритих екосистем. Автори дослідження встановили, що в ранньому Міоцені у жуйних ссавців почалось і зростання рівня гіпсодонтії, і почалась еволюція рогів. Однак, обидва ці процеси були перервані кліматичними флуктуаціями на кордоні ранній-середній Міоцен (за DeMiguel et al., 2014).

Еволюція отрути ледачого лорі (ряд Примати, родина Лорієві) в Міоцені. Тільки сім груп ссавців є отруйними, включаючи ледачого лорі (*Nycticebus* spp.). Nekaris K.A. з колегами (2013) проаналізували літературні дані і знайшли, що білок у складі отрути лорі схожий за структурою на білок Fel-d1, більш широко відомий як котячий алерген. Яд активується при комбінуванні масел з брахіальної залози (brachial arm gland) зі слиною і може привести до смерті дрібного ссавця і викликати анафілактичний шок і смерть у людини.

 <p>Брахіальна залоза на руці ледачого лорі – джерело отруйних виділень (за Nekaris et al., 2013).</p>	 <p>Ледачий лорі в позі самозахисту - передні кінцівки підняті над головою для комбінації слини з виділеннями брахіальних залоз. На малюнку представлено три види лорі: <i>N. menagensis</i>, <i>N. javanicus</i> і <i>N. coucang</i> (за Nekaris et al., 2013).</p>
--	---

	<p>Ілюстрація, що демонструє можливу мімікрію ледачого лорі під очкасту кобру. Де: 1 - яванський ледачий лорі; 2 - очкаста кобра (вид ззаду); 3 - очкаста кобра (вид спереду); 4 - бенгальський ледачий лорі (за Nekaris et al., 2013).</p>
---	---

Автори роботи проаналізували різні гіпотези походження і функцій отрути у ледачого лорі. Одна з гіпотез полягає в тому, що рухи лорі схожі на зміїні + при стресі тварина видає змієподібні агресивні звуки + має довгі темні смуги на спині + наявність отрути (сама по собі). Набір цих характеристик дозволив авторам роботи припустити, що отрута могла

з'явитись в ході формування мімікрії у ледачого лорі під кобру (*Naja* sp.). В Міоцені і ледачі лорі, і кобри мігрували через південний схід Азії. Еволюція отрути, очевидно, стала адаптивною стратегією, що захищає ледачого лорі від хижаків (т.зв. мюллерівська мімікрія під очкасту кобру) (за Nekaris et al., 2013).

В ранньому Пліоцені у гомінін (ряд Примати, родина Гомініди, підродина Гомініни) фундаментально змінився тип харчування. Лісові екосистеми змінилися на відкриті біоми в інтервалі 3 - 1,8 млн.р.т. Ізотопний аналіз емалі зубів, проведений Lee-Thorp J.A. з колегами (2010) показав, що ардіпітеки (*Ardipithecus ramidus*) ще харчувались С3-рослинами. Зміни в типі харчування гомінід відбулись в інтервалі 4 - 3 млн.р.т. У дієті парантропів (*Paranthropus boisei*) вже домінували С4-рослини. Зміна типу харчування відобразила фундаментальні зміни в еволюції гомінід і ці зміни відбулись до появи австралопітеків (*Australopithecus africanus*). У австралопітеків в структурі харчування вже домінували С4-рослини. Аналіз емалі зубів також показав сезонні зміни в типі харчування австралопітеків. У інших великих мавп, навіть у саванних шимпанзе, така структура харчування не була виявлена (за Lee-Thorp et al., 2010).

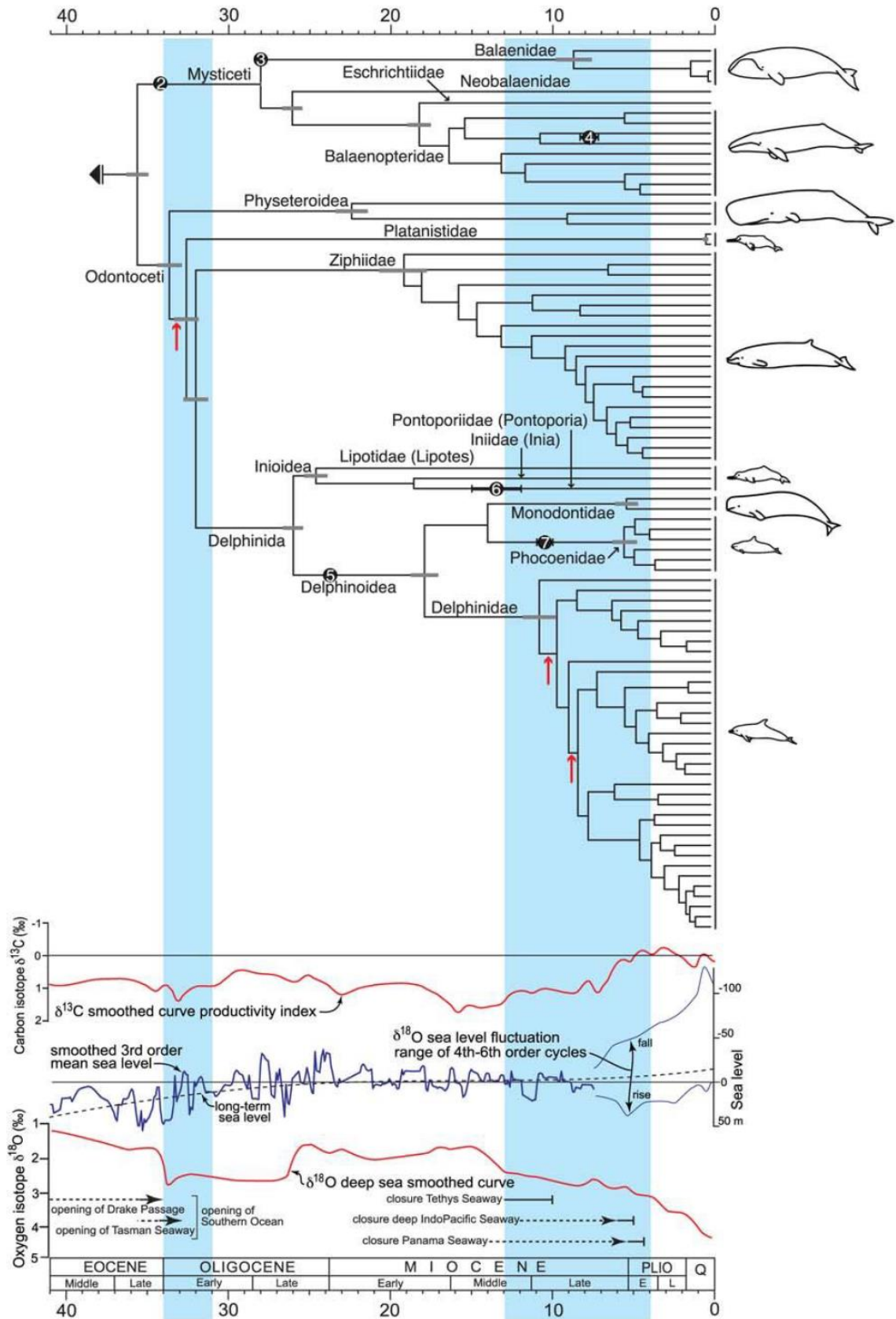
На підставі ізотопного аналізу вуглецю Lee-Thorp J. з колегами (2012) показали, що більше 3 млн.р.т. австралопітеки Африки перейшли на харчування С4-рослинами, характерними для відкритих просторів. Автори дослідження вважають, що зміни в дієті свідчать про перехід гомінід в нові умови проживання (за Lee-Thorp J. et al., 2012).

В пізньому Міоцені інактивація гену GGTA1 запобігла повному вимиранню людиноподібних мавп і мавп Старого Світу. Ген α -1,3-галактозилтрансферази (GGTA1) з'явився у ранніх ссавців і відсутній у інших хребетних тварин. Цей ген активний у сумчастих ссавців, у неприматових плацентарних ссавців, у лемурів і у мавп Нового Світу. Цей ген кодує фермент, який бере участь в синтезі ділянки – карбогідратного антигену, який називається α -gal-епітоп. Цей епітоп присутній у більшості мембранних гліколіпідів і глікопротеїнів. Цей ген був інактивований у предка мавп Старого Світу і у людиноподібних мавп завдяки делеції, яка здвинула рамку зчитування гена, що призвело до появи передчасного стоп-кодону.

Galili U. (2015) було припущено, що завдяки інактивації цього гена – люди, людиноподібні мавпи і мавпи Старого Світу не мають α -gal-епітопів на мембранних молекулах і природним шляхом продукують антитіла до цього епітопу. Причина закріплення даної мутації полягає в тому, що на території Євразії-Африки був поширений ендемічний патоген і тільки примати, у яких був відключений ген GGTA1 – вижили, оскільки вони продукували антитіла проти α -gal-епітопів, що забезпечило самозахист даної групи приматів від патогенів. Скам'янілості підтверджують цю гіпотезу, тому що в пізньому Міоцені відбулось майже повне вимирання людиноподібних мавп і до цього періоду – не було диверсифікації мавп Старого Світу (за Galili, 2015).

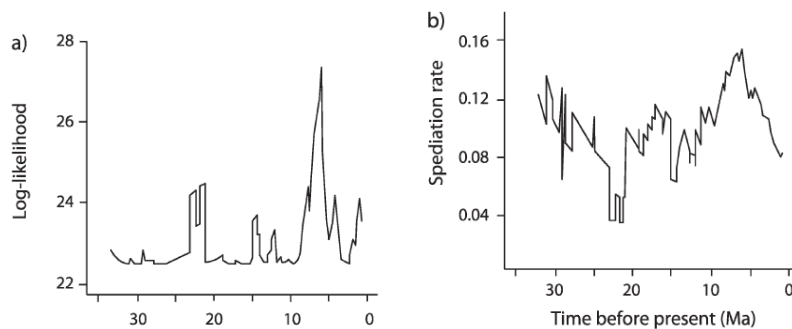
Морські ссавці

Радіація сучасних китоподібних була запущена реструктуризацією океанів в пізньому Міоцені - в ранньому Пліоцені. Steeman M.E. с колегами (2009) досліджували диверсифікацію сучасних китоподібних на підставі конструювання молекулярного філогенетичного дерева, яке включає близько 87 сучасних видів.



Філогенетичне дерево 87 сучасних видів китоподібних корелює з глобальними змінами навколишнього середовища. Клади з прискороною диверсифікацією відзначені червоною стрілкою. Чорними точками вказані скам'янілості, які використовувались для калібрування даних. Блакитні ділянки представляють періоди важливих реструктуризацій океану (35 - 31 млн.р.т. і 13 - 4 млн.р.т.). Зокрема: 30 млн.р.т. - відкрилась протока Дрейка (Drake Passage) і Тасманійський морський шлях (Tasmanian Seaway) до величин, достатніх для забезпечення Антарктичної циркуляційної течії; приблизно 14 - 12 млн.р.т. три основні екваторіальні океанічні шляхи (Tethys Seaway, Indo-Pacific

Seaway і центрально-Американський морський шлях) були повністю або частково (Індо-Тихоокеанічний шлях) відкритими; в інтервалі 14 - 12 млн.р.т. і до сьогоднішнього дня - ці три водні шляхи закрились або стали обмежено доступними, що значно інгібувало екваторіальний водообмін між Тихим, Атлантичним і Індійським океанами (за Steeman et al., 2009).



Швидкість диверсифікації китоподібних в Кайнозойську еру: а) логарифмічна крива, яка відображає часові зміни в швидкості диверсифікації сучасних китоподібних (максимальна швидкість диверсифікації відзначена в інтервалі 9 - 3 млн.р.т.); б) швидкість диверсифікації китоподібних; максимальна швидкість диверсифікації сучасних китоподібних була в пізньому Міоцені - в ранньому Пліоцені, 9 - 4 млн.р.т. (за Steeman et al., 2009).

Час розходження груп встановлювали на підставі мітохондріальних і ядерних маркерів. Далі, отримані дані калібрували за допомогою фосилій. Автори дослідження показали, що зубаті кити є монофілетичною групою. А це свідчить про те, що ехолокація у цій лінії з'явилась тільки один раз на початку її еволюції приблизно 36 - 34 млн.р.т. Автори роботи з родини китів-полосатиків (*Balaenopteridae*) виключили сірих китів, що свідчить про те, що gulp feeding (харчування через заковтування) з'явилося приблизно 18 - 16 млн.р.т. До групи *Delphinida* входять всі наші сучасні дельфіни і морські свині (porpoises).

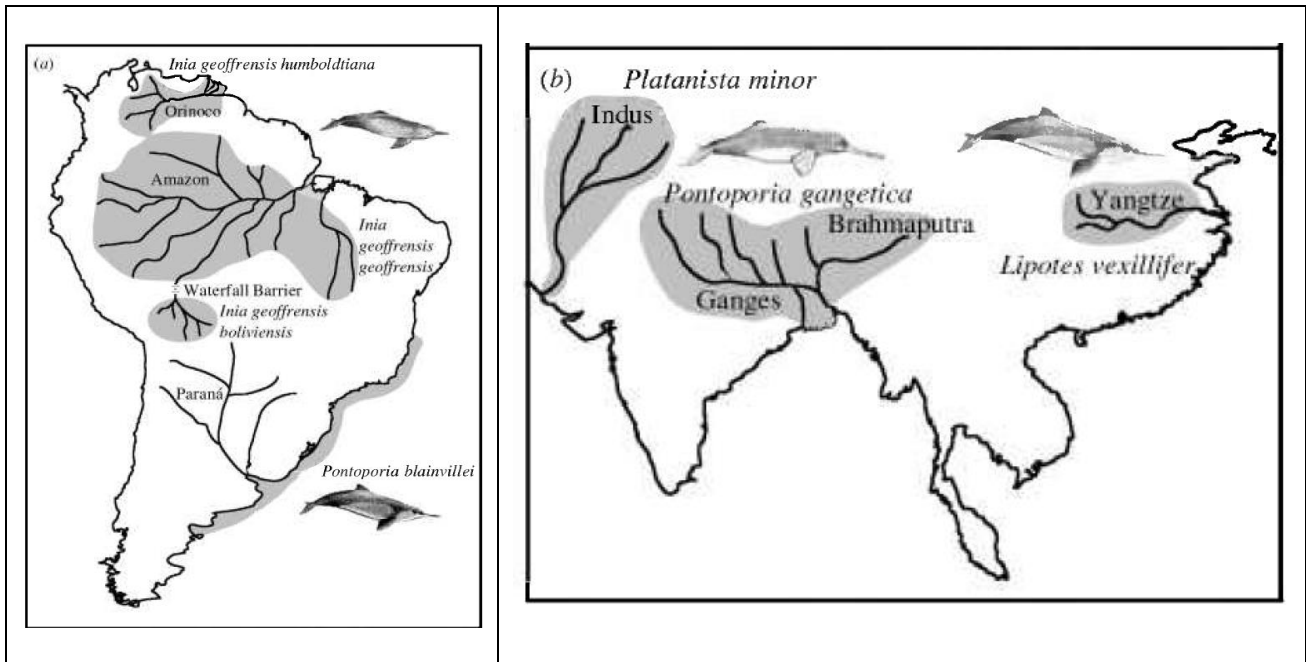
Група *Delphinida* з'явилась приблизно 26 млн.р.т., а диверсифікація цієї групи почалась тільки 11 млн.р.т. Автори роботи протестували дві гіпотези, які пояснюють радіацію сучасних китоподібних. Дослідники не підтвердили гіпотезу швидкого вибуху диверсифікації сучасних китоподібних на початку їх еволюційної історії. Цей висновок суперечить очікуваному ефекту відповідно до моделі адаптивної радіації. Однак, автори знайшли підтвердження того, що зростання швидкості диверсифікації відбувалось в періоди реструктуризації океанів. Отримані результати означають, що палеогеографічні і палео-океанографічні зміни, такі, як закриття найважливіших морських шляхів - вплинули на динаміку радіації сучасних китоподібних (за Steeman et al., 2009).

Незалежна адаптація до умов життя в річці дозволила вижити давнім лініям китоподібних. Еоцен-Олігоцен-Міоцен. Сучасні річкові дельфіни асоціюються з шістьма різними великими річковими системами на трьох субконтинентах.

*NB! Надродина річкових дельфінів (*Platanistoidea*) включає чотири родини: Гангські дельфіни (*Platanistidae*); Амазонські дельфіни (*Iniidae*); Ла-Платські дельфіни (*Pontoporiidae*) (єдина родина, яка живе і в річках, і в океані; Ла-Платські дельфіни водяться в прибережних водах східного узбережжя Південної Америки - від Еспіріту-Санту (Бразилія, 18°25 'пд. ш.) до півострова Вальдес (Північна Патагонія, Аргентина, 42°30 'пд. ш.), а також в гирлі Ла-Плати); Китайські річкові дельфіни (*Lipotidae*) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Китайський річковий дельфін (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Географічне поширення сучасних річкових дельфінів в річках Південної Америки, Індії та Китаю (за Hamilton et al., 2001).

Протягом багатьох років річкових дельфінів об'єднували в окремий таксон, ґрунтуючись на їх зовнішній схожості. Проте нещодавно саме морфологи поставили під сумнів монофілетичність означеної групи. Cassens I. з колегами (2000) використовуючи філогенетичний аналіз нуклеотидних послідовностей мітохондріальних і ядерних генів, показали, що сучасні річкові дельфіни не є монофілетичною групою і припустили, що сучасні річкові дельфіни є реліктовими видами, чия адаптація до річкових умов проживання гарантувала їх виживання в умовах зміни навколишнього середовища в морських екосистемах або в умовах появи *Delphinidae* (за Cassens et al., 2000).

Молекулярні дослідження і їх калібрування на підставі знайдених фосилій, дозволили Hamilton H. з колегами (2001) зробити висновок про те, що річкові дельфіни, які мешкають на різних континентах - це нащадки трьох стародавніх ліній морських дельфінів, які оселилися в мілководних епіконтинентальних морях (на затоплених територіях річкових басейнів Амазонки, Парани, Янцзи і Гангу), що з'явилися в результаті середньо-Міоценової глобальної трансгресії моря. Подальша регресія моря, яка мала місце в пізньому Міоцені – Пліоцені, призвела до поступової адаптації даної групи дельфінів до життя в прісних водоймах. В цей час у їх морських родичів - почалася радіація групи *Delphinoidea* (за Hamilton et al., 2001).

Механізми адаптації морських дельфінів до життя в прісній воді.

*NB! Морські ссавці, такі як дельфіни, не можуть тривалий час перебувати в прісноводних річках, і коли це відбувається, вони завжди прагнуть повернутися назад, оскільки затримка в прісноводних водоймах загрожує їм загибеллю. Зокрема, шкіра морських ссавців пристосована до проживання в солоній воді, в прісній воді її структура починає швидко руйнуватися і тоді в тіло тварин починають проникати паразити, які викликають її загибель. Останнім часом морські дельфіни стали все частіше запливати в прибережні прісноводні зони і не прагнуть повертатися назад, незважаючи на ту смертельну небезпеку, яка їх тут чекає. Подібні картини стають не рідкістю в водах Міссісіпі та інших річок. Причина такої поведінки морських дельфінів поки не встановлена (<http://practical-fishkeeping.ru/novosti/nauka-i-issledovaniya/2420-delfiny-umirayut-v-presnoj-vode.html>).

*NB! Перехід організмів від життя в солоній морській воді до життя в прісній воді - вимагає перебудови роботи геному. У евригалічних риб (риб, які протягом свого життя мігрують між водоймами з солоною і прісною водою) - змінюється експресія великої кількості генів, що беруть

участь в осморегуляції, при переході організму з одного осмотичного середовища в інше. Зокрема, у європейського вугра (*Anguilla anguilla*) - виявлено 28 таких генів. У риби - колючки триголкової (*Gasterosteus aculeatus*) - є і морські, і прісноводні популяції. Аналіз геномів виявив несинонімічні заміни в регуляторних локусах генів (наприклад, генів, що беруть участь в клітинній сигналізації) між морськими і прісноводними популяціями колючки триголкової, а також - інверсії хромосом при переході від одних осмотичних умов проживання до інших. Порівняльний аналіз роботи генів у морських і річкових дельфінів вперше був проведений Caballero S. з колегами (2015), які, зокрема, встановили позитивну селекцію гена субоддиниці 2 NADH дегідрогенази у річкових дельфінів в порівнянні з морськими дельфінами. Робота цього гена забезпечує енергією процеси, в ході яких підтримується мітохондріальний осмотичний баланс (цитовано за Caballero et al., 2015).

*NB! Як вихід організмів з води на сушу, так і повторне повернення організмів до життя у воді - також вимагають перебудови роботи геному. Зокрема, дослідження, проведені Xu S. з колегами (2013), показали, що перехід древніх наземних предків китоподібних до життя у воді супроводжувався адаптивною селекцією чотирьох генів (ACE, AGT, SLC14A2 і AQP2), які відповідають за осморегуляцію організму (за Xu et al., 2013).

Поява родини Нарвалові (*Monodontidae*) в пізньому Міоцені. Нарвалові (*Monodontidae*) – це родина зубастих китів, що мешкають в північних морях, перш за все в Арктиці. Родина з'явилася в пізньому Міоцені і існує по сьогоднішній день. Нарвали мають тільки два верхніх зуба. З них лівий розвивається у самців в бивень довжиною до 2-3 м і масою до 10 кг, закручений лівої спіраллю. Правий бивень у самців і обидва бивні у самок приховані в яснах і розвиваються рідко, приблизно в одному випадку з 500. Бивні нарвалів характеризуються високою міцністю і гнучкістю; їх кінці можуть згинатися на 31 см в будь-якому напрямку, не ламаючись. Призначення бивня нарвалів досі точно не з'ясовано, але, наскільки відомо, він не служить зброям нападу. Передбачалося, що він необхідний при шлюбних іграх, для залучення самок. Існує також версія, що бивні необхідні самцям під час шлюбних турнірів, - було помічено, що нарвали іноді труться бивнями. У 2005 році дослідницька група під керівництвом Мартіна Нвіїя (Martin Nweeia) висунула припущення, що бивень нарвала є органом чуття. Під електронним мікроскопом було виявлено, що бивень пронизаний мільйонами крихітних трубок, що містять нервові закінчення. Імовірно, бивень дозволяє нарвалу відчувати зміни тиску, температури і відносної концентрації зважених часток у воді. Схрещуючи бивні, нарвали, мабуть, очищають їх від наростів ([https://ru.wikipedia.org/wiki/Nweeia et al., 2014](https://ru.wikipedia.org/wiki/Nweeia_et_al.,_2014)).



Сучасний нарвав - представник зубастих китів (за https://yandex.ua/images/search?img_url).

Поява родини Одобеночетопсових (*Odobenocetopsidae*) в пізньому Міоцені. Одобеночетопсові (*Odobenocetopsidae*) – це родина зубастих китів, представники якого жили тільки в пізньому Міоцені - ранньому Пліоцені і, на відміну від Нарвалових, мали довгий прямий бивень (подовжене ікло, що досягало 1,2 м в довжину) тільки з правого боку тіла (тоді як у Нарвалових - такий бивень знаходиться з лівого боку тіла). Придонні мешканці, які харчувалися молюсками, висмоктуючи їх з раковини за допомогою довгого язика. Бивень використовувався або для пошуку їжі, або як сенсорний орган (як у нарвалів), або для участі в шлюбних іграх/бійках.



Реконструкція зовнішнього вигляду одобеноцетопсів. Одобеноцетопси (*Odobenocetops*) – це ранні представники зубастих китів (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Odobenocetops>).

*NB! У нарвалів - довге ікло імплантовано в лівій щелепній кістці (maxilla), а у одобеноцетопсів - довге ікло бере початок в правій передщелепній кістці (premaxilla). Таким чином, бивні нарвалів і одобеноцетопсів сформувалися шляхом конвергентної еволюції (за Muizon et al., 2002).

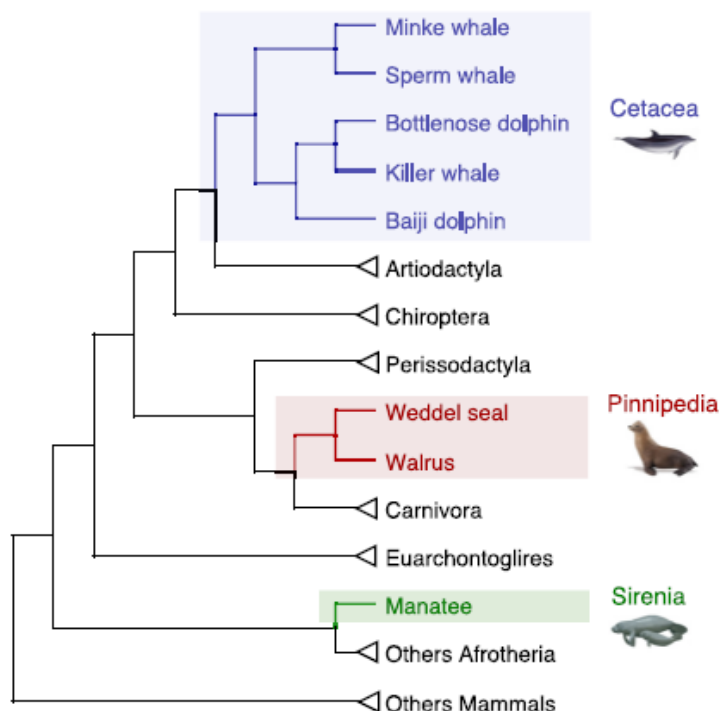
Масові викидання морських ссавців на узбережжя через цвітіння токсичних водоростей. Пізній Міоцен. Масові викидання морських ссавців на берег відбуваються мільйони років. Крім впливу людини, масові викидання на берег пов'язані зі стадною поведінкою, великомасштабними океанографічними фронтами і з цвітінням отруйних водоростей. Оскільки водоростеві токсини порушують роботу органів морських ссавців, то саме гіперрозмноження цих водоростей і є найбільш частою причиною викидання морських ссавців на берег. Ruenson N.D. з колегами (2014) описали надзвичайно щільне накопичення фосилій морських хребетних, що датуються пізнім Міоценом в відкладеннях Чилі (Atacama Region): виявлено понад 40 скелетів китів-полосатиків, кашалотів, тюленів, водних лінивців, моржів і хижих кісткових риб. Накопичення скелетів морських ссавців виявлено в чотирьох різних геогоризонтах, що свідчить про певний механізм появи цих фосилій. Тафономічний аналіз фосилій свідчить про швидку смерть цих тварин в морі. Сьогодні таке різно-видове акумулювання викинутих на берег тварин пов'язано з цвітінням водоростей (за Ruenson et al., 2014).

Поява серед ластиногих нової групи - справжніх тюленів. Наприкінці Палеоцену - на початку Неогену від різних родин наземних хижаків з'явилися ластиногі: а) ще в Палеоцені з'явилися вухаті тюлені і моржі від ведмежих; б) а в Неогені - з'явилися справжні тюлені від куницевих. У цих вторинно-водних ссавців кінцівки перетворилися на ласти.

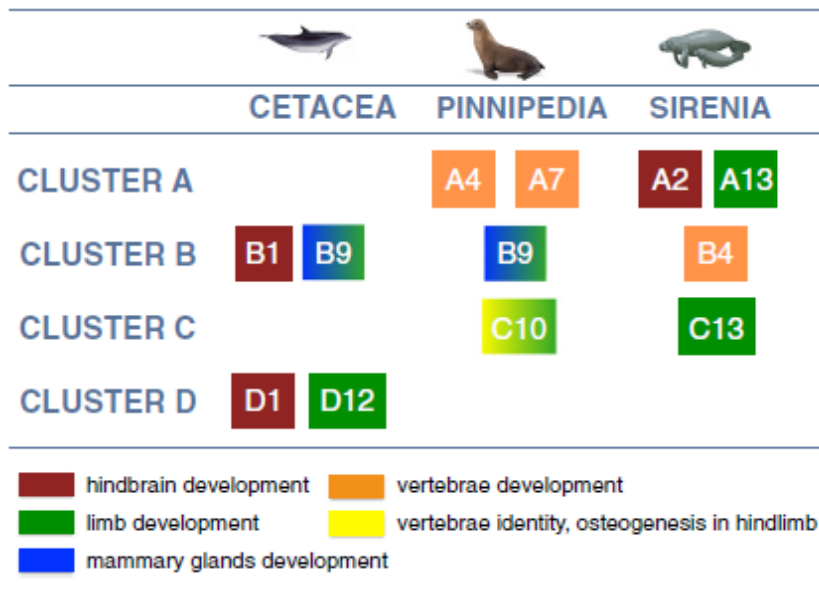
Конвергентні зміни в Нох генах в ході еволюції трьох ліній вторинно водних ссавців. Еволюція китоподібних, ластиногих і сиренових - це приклад незалежної конвергентної появи подібних фенотипів в трьох лініях вторинно водних ссавців після їх переходу у водне середовище проживання. Для виявлення можливої конвергенції молекулярних механізмів, що лежать в основі появи морфологічної конвергенції, Nery M.F. з колегами (2016) досліджували молекулярну еволюцію Нох генів в трьох лініях вторинно водних ссавців і порівняли її з еволюцією Нох генів наземних ссавців.






Відомо, що Нох гени - це транскрипційні фактори, які відіграють ключову роль в морфогенезі ембріона у всіх білатеральних тварин і є основними генами, що визначають план будови тіла тварини. Авторами роботи була виявлена позитивна селекція різних Нох генів в трьох лініях морських ссавців. Однак, при цьому Nery M.F. з колегами (2016) ідентифікували істотне перекриття в їх функціях в ході розвитку організму. Автори дослідження вважають, що виявлена картина є результатом дуплікаційної історії Нох генів, яка забезпечила різні можливі еволюційні шляхи для досягнення організмами подібних фенотипів. Отримані авторами роботи результати свідчать про те, що в ході незалежної появи трьох ліній водних ссавців мала місце конвергенція Нох генів на функціональному

рівні. Цей висновок підтверджує ідею про те, що різні зміни в генах розвитку можуть привести до формування подібних фенотипів внаслідок надмірності функцій генів-паралогів, до яких, зокрема, відносяться Нох-гени. *NB! Ген-паралог - це ген, який з'явився в результаті подій дуплікації + подальших змін в копії вихідного гена (за Nery et al., 2016).



Схема, яка відображає родинні стосунки між трьома незалежними лініями вторинно водних ссавців: китоподібних (*Cetacea*), ластоногих (*Pinnipedia*) і сиренових (*Sirenia*) (за Nery et al., 2016).



Нох гени, які з'явилися в ході позитивної селекції у китоподібних (*Cetacea*), ластоногих (*Pinnipedia*) і сиренових (*Sirenia*) із зазначенням їх функцій. Де:  hindbrain development – розвиток заднього мозку;  limb development – розвиток кінцівок;  mammary glands development – розвиток молочних залоз;  vertebrae development – розвиток хребців;  vertebrae identity, osteogenesis in hindlimb – ідентичність хребців, остеогенез задніх кінцівок (за Nery et al., 2016).

Міоценові моржі гомфотерії (*Gomphotaria pugnax*) і імаготерії (*Imagotaria downsi*) (підродина *Dusignathinae*, родина Моржеві, ряд Хижі). Barnes L.G. і Raschke R.E. (1991) був описаний викопний морж гомфотерій (*Gomphotaria pugnax*), який мешкав в пізньому

Міоцені на узбережжі США (за Barnes & Raschke, 1991). Це був дуже великий морж, який харчувався молюсками. Його скам'янілості знайдені вздовж узбережжя Каліфорнії, в шарах кінця Міоцену. У гомфотерієв було не два, а чотири ікла: по парі у верхній і нижній щелепах. Судячи по зносу іклів *G. pugnax* роздавлювали ними раковини молюсків, а не просто висмоктували молюсків з раковин, як це роблять сучасні моржі (за https://ru.wikipedia.org/wiki/Gomphotaria_pugnax). Однак, не всі давні моржі мали довгі бивні. Наприклад, представники викопного виду *Imagotaria downsi*, які жили в пізньому Міоцені, не мали довгих постійно зростаючих бивнів, проте, їх ікла були збільшені, в порівнянні з іклами інших ластоногих. Таким чином, родина Моржеві включає моржів без бивнів (таких, як вимерлі імаготерії, *Imagotaria*), моржів з бивнями у верхній і нижній щелепах (у представників вимерлої підродини *Dusignathinae*) і моржів з бивнями у верхній щелепі (як у сучасних моржів, підродина *Odobeninae*).



Гомфотерій (*Gomphotaria pugnax*) і дусигнатус (*Dusignathus*). Пізній Міоцен (за https://ru.wikipedia.org/wiki/Gomphotaria_pugnax).



Імаготерій (*Imagotaria downsi*). Імаготерії не мали довгих постійно зростаючих бивнів, проте, їх ікла були збільшені, в порівнянні з іклами інших ластоногих. Пізній Міоцен (<https://en.wikipedia.org/wiki/Imagotaria>).

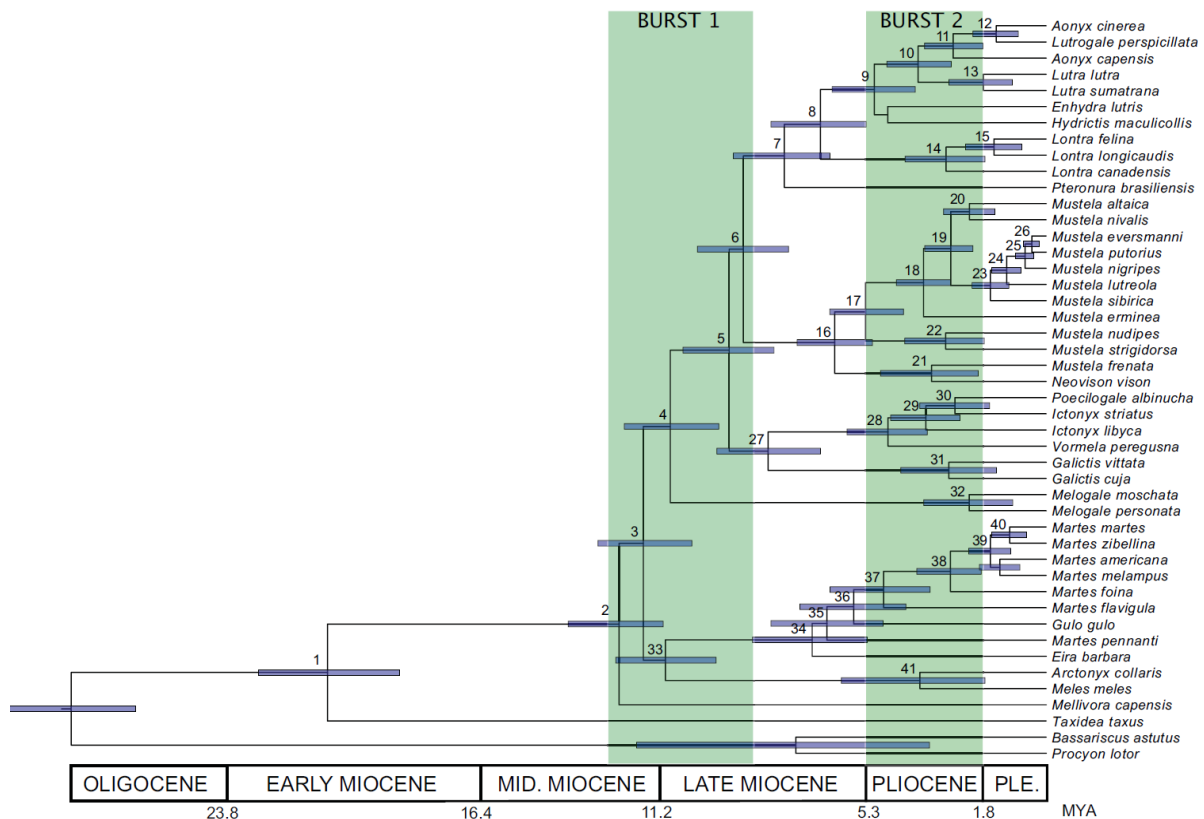
* **Бивні** – це подовжені постійно зростаючі передні зуби деяких тварин, які виступають за межі рота і використовуються в процесі пошуку їжі для розривання ґрунту або донних відкладень, для ударів в ході боротьби за самку або для самозахисту і т.н. Це, як правило, ікла (у моржів, бородавочників, свиней і т.н.) або різці (у хоботних; у сучасних слонів - це верхні різці, а у викопних хоботних - це верхні і /або нижні різці). *NB! Постійне зростання бивнів забезпечується тканинами в верхівковій частини кореня відповідних зубів.

*NB! **Псовиді (*Caniformia*)** - один з двох підрядів рідущих хижих ссавців (*Carnivora*). Для них характерні гостра морда, а також нездатність втягувати кігті, що відрізняє їх від паралельного підряду кошкообразних (котообразних) (*Feliformia*). Історично до підряду входять і три родини ластоногих, оскільки вони походять від псовидих тварин. Псовиді діляться на наступні родини: Псові або Вовчі (*Canidae*), Ведмежі (*Ursidae*), Скусові (*Mephitidae*), Єнотові (*Procyonidae*), Куницеви (*Mustelidae*), Пандові (*Ailluridae*), Моржеві (*Odobenidae*), Вухасті тюлені (*Otariidae*), Справжні тюлені (*Phocidae*), Амфіціонові (*Amphicyonidae*) (вимерли в Міоцені).

Поява родини Куницеви в Олігоцені і вибух диверсифікації родини в середньому-пізньому Міоцені і в Пліоцені. Родина Куницеви (*Mustelidae*) з ряду Хижі (*Carnivora*) - містить велику кількість видів (59 видів, які відносяться до 22 родів).

Ці види дуже різноманітні - від ріючих борсуків до напівводних видр. Більш того, представники цієї родини поширені на різних континентах. Коерфлі К.-Р. з колегами (2008) побудували філогентичне дерево куницеви на підставі аналізу 22 генних сегментів.

Проведене дослідження показало, що базові куницеві з'явилися не пізніше 24 млн.р.т. і надалі ця родина пережила два вибухи диверсифікації, які збіглися з основними палеоекологічними і біотичними змінами протягом Неогенового періоду і відповідають подібним вибухам біорізноманіття у інших хребетних. Біогеографічний аналіз показав, що більшість сучасного різноманіття куницевих з'явилась в Євразії. Потім куницеві колонізували Африку, Північну Америку і Південну Америку. Автори дослідження прийшли до висновку, що диверсифікація куницевих запускала комбінацією факторів: зміною фаун і диверсифікацією на нижніх трофічних рівнях харчової піраміди, що викликаються кліматичними змінами (за Коєрфлі et al., 2008).



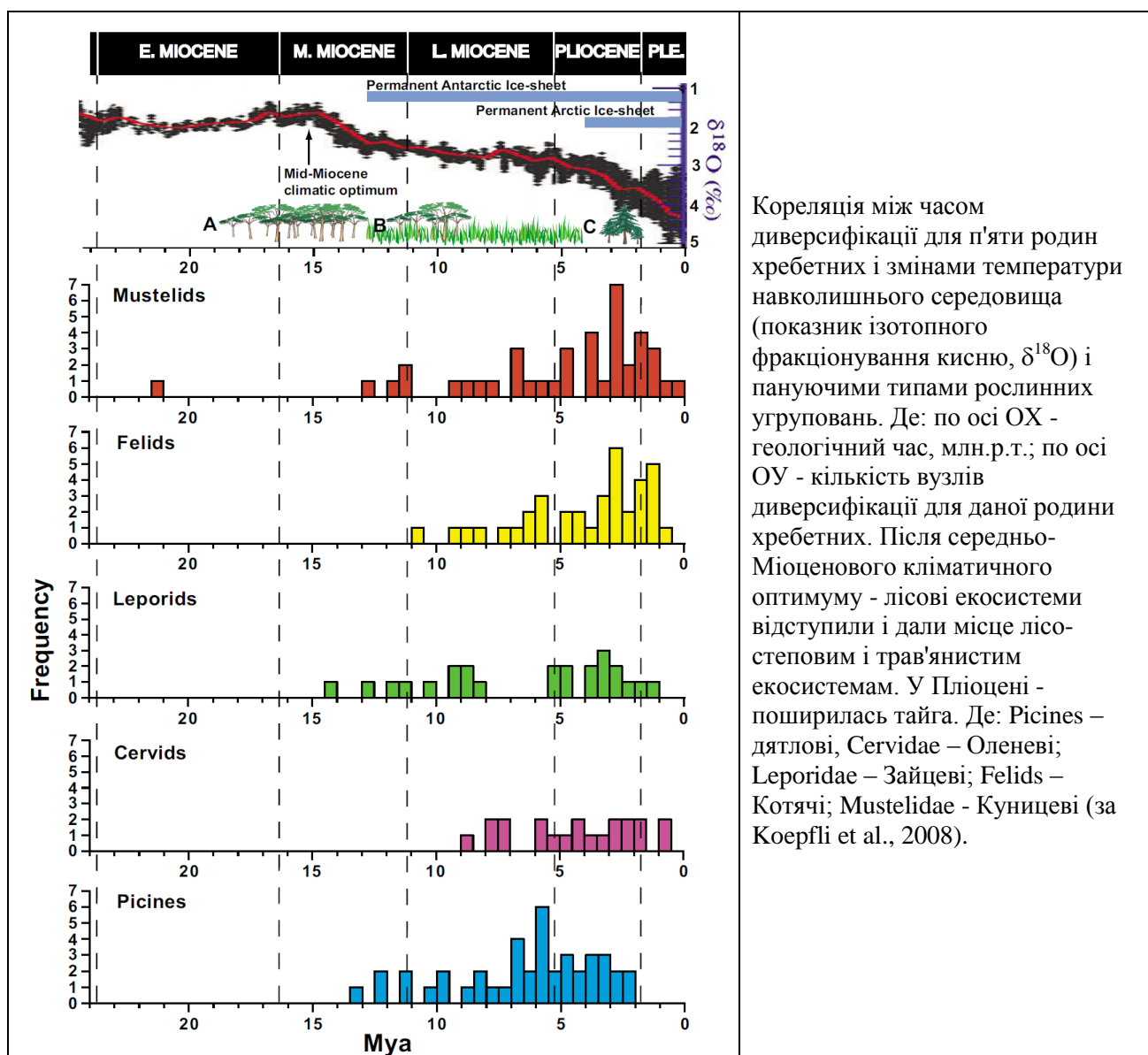
Філогенетичне дерево родини куницеві (*Mustelidae*). Родина куницеві (*Mustelidae*) відокремилась від загального дерева не пізніше 28,5 млн.р.т., а базові куницеві з'явилися не пізніше 24 млн.р.т. (за Коєрфлі et al., 2008).

Перший вибух процесів диверсифікації куницевих стався в середньому - пізньому Міоцені, в інтервалі 12,5 - 8, 8 млн.р.т. В ході цього вибуху диверсифікації з'явилися основні сучасні клади куницевих. Другий вибух процесів диверсифікації в родині куницевих стався в Пліоцені, в інтервалі 5,3 - 1,8 млн.р.т. У цей час з'явилося близько 20 нових груп куницевих на рівні родів і видів. При цьому основні події диверсифікації куницевих відбувалися на території Євразії. Обидва інтервали вибухової диверсифікації в родині куницевих збіглися з етапами глобального похолодання на Землі, початок якого був пов'язаний із закриттям важливих водних шляхів і встановленням сучасної океанічної циркуляції приблизно 15 млн.р.т. У пізньому Міоцені - знову замерзла Антарктида, а в Пліоцені - замерзла Арктика.

Крім того, на початку пізнього Міоцену приблизно 11 - 10 млн.р.т. мало місце т.зв. Серравальська подія різкого і значного зниження рівня моря. Ці зміни температури і рівня моря сприяли поширенню на континентах засух і сезонності умов життя, що змінило тип рослинності (тропічні і субтропічні ліси змінилися відкритими трав'янистими біомами). Зміни типу рослинності вплинули на співтовариства тварин, що запустило події диверсифікації в багатьох групах, включаючи куницевих.

Автори дослідження звертають увагу на той факт, що перший вибух біорізноманіття в родині куницевих збігся за часом з основною зміною фаун в Західній Європі - з т.зв. Середньо-Валейською кризою (The Middle Vallesian Crisis), яка торкнулася багатьох груп ссавців, включаючи хижих. Під час цієї зміни фаун майже половина вимерлих видів хижаків - відносилась до родини куницевих! При цьому швидкість зміни груп куницевих залишалася високою в Західній Євразії протягом усього пізнього Міоцену. Вимирання раних куницевих, через зміну умов проживання, створило екологічні умови для вибуху диверсифікації сучасних груп куницевих.

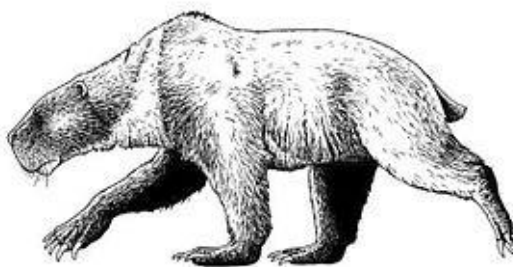
Подальше похолодання і висушення клімату в Пліоцені - викликало драматичну експансію рослинності з маленькою біомасою (луки і степи в середніх широтах і тайга в високих широтах Євразії і Північної Америки). Зміна типу вегетації призвела до диверсифікації гризунів і горобиних птахів, які експлуатують ці нові місця проживання. А це, в свою чергу, забезпечило нові екологічні ніші для хижаків. Події диверсифікації куницевих в часі збіглися з диверсифікацією біличих (*Sciuridae*), котячих (*Felidae*), зайцеподібних (*Leporidae*), оленевих (*Cervidae*), дятлових (*Picinae*). Наприклад, серед котячих, сім з восьми первинних ліній з'явилися в пізньому Міоцені (10,8 - 6,2 млн.р.т.), тоді як роди і види цих восьми ліній радіували в Пліоцені.



В цілому, проведене авторами статті дослідження підтверджує модель каскадної радіації Стенлі (Stenley, 1990), згідно з якою диверсифікація первинних продуцентів (в

даному випадку - рослинності лук, степів, тайги) промоторувала диверсифікацію консументів першого порядку (рослиноїдних організмів, в даному випадку - таких, як гризуни), що в свою чергу, сприяло диверсифікації консументів другого порядку (хижаків, в даному випадку - куницевих) (за Koenig et al., 2008).

Диверсифікація і розселення ведмежих в Неогеновому періоді. Ведмежі (*Ursidae*) - родина ссавців підряду Псовиді ряду Хижі. Родина Ведмежі включає чотири вимерлих і три сучасних підродини. Найбільш ранні представники родини Ведмежі (*Ursidae*) відносяться до вимерлої підродини Амфіцинодонтів (*Amphicyodontinae*), до якої входять три Північно-Американських роди: *Parictis* (пізній Еоцен - середній Міоцен, 38-18 млн.р.т.), *Kolponomos* (Міоцен, 20 млн.р.т) і *Allocyon* (ранній Олігоцен, 34-30 млн.р.т.). Ці тварини зовні дуже відрізнялися від сучасних ведмежих. Вони були невеликого розміру і походили на єнотів. В Європі тварини, схожі на *Allocyon*, відомі з Олігоцену. *NB! Починаючи з пізнього Еоцену (37 млн.р.т.) і до раннього Олігоцену існував сухопутний міст між Азією і Північною Америкою через Берингову протоку.



Колпономос (*Kolponomos newportensis*) - представник вимерлої підродини *Amphicyodontinae* (родина Ведмежі). Колпономоси - це вимерлий рід морських ведмедів, які жили в Північній Америці в Міоцені, близько 20 млн.р.т. Спочатку, через зовнішню схожість з єнотами, даний рід був віднесений до родини Єнотових. Однак, подальші дослідження показали, що колпономоси відносяться до родини Ведмежих. Опущена вниз морда і широкі моляри колпономосів були пристосовані для поїдання морських безхребетних з твердими раковинами і панцирами. Імовірно, колпономоси заповнювали особливу екологічну нішу серед морських хижаків, яка приблизно відповідає ніші сучасних каланів з родини Куницевих (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

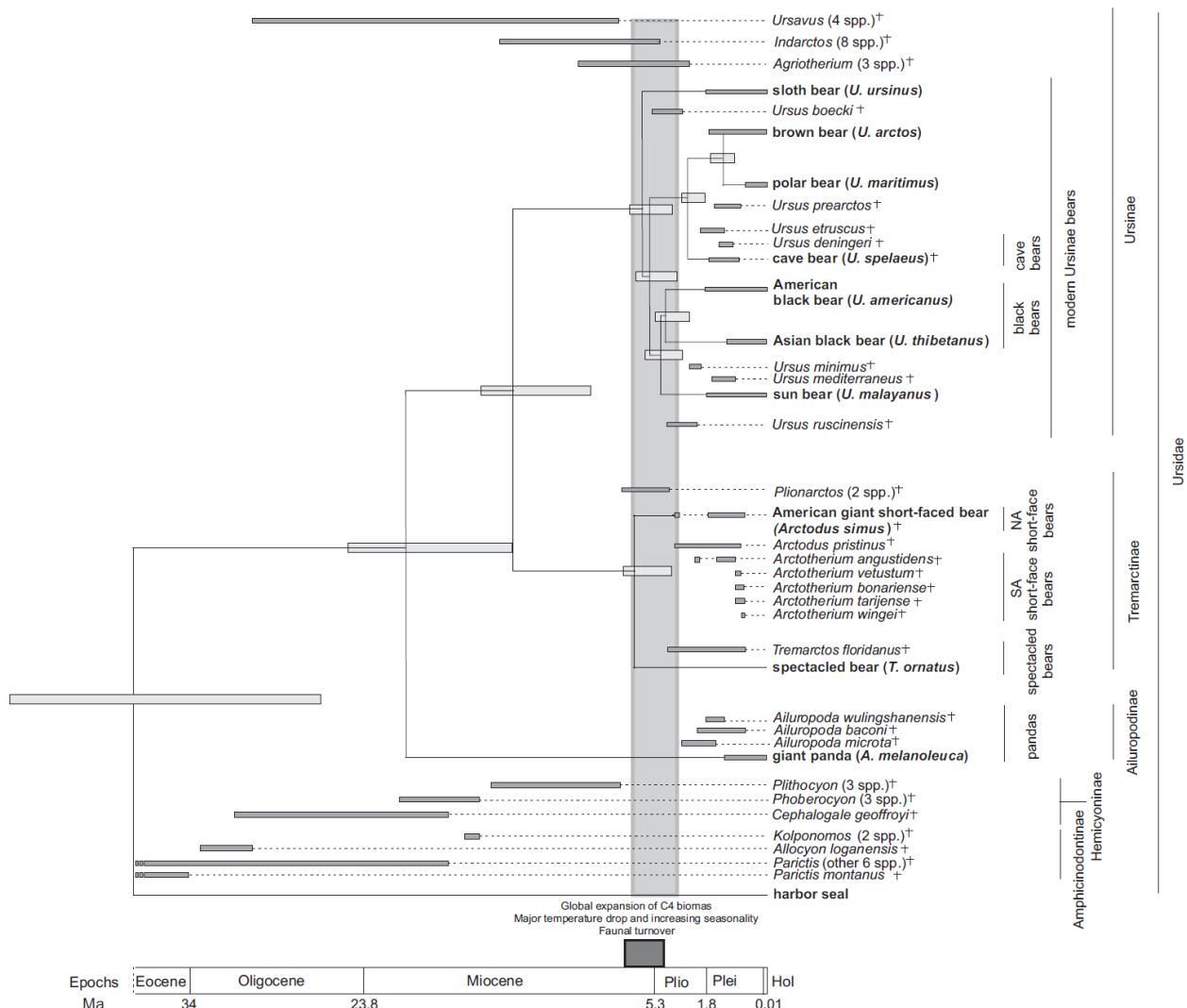
***NB! Сухопутний міст між Азією та Північною Америкою** формувався багаторазово, починаючи з Мезозойської ери. Так, подібні скам'янілості динозаврів знайдені на території Азії і Північної Америки (наприклад, динозавр зауролоф (*Saurolophus*) був знайдений в Монголії і на заході Північної Америки, а родичі троодонта (*Troodon*), трицератопса (*Triceratops*) і навіть тиранозавра (*Tyrannosaurus*) - всі потрапили в Північну Америку з Азії. В Палеогені приблизно 55 млн.р.т. Азіатські ссавці мігрували в Північну Америку. Крім того, є дані, що починаючи з 37 млн.р.т. (пізній Еоцен) і до раннього Олігоцену - існував сухопутний міст між Азією і Північною Америкою. У Неогеновому періоді, приблизно 20 млн.р.т. - також відбувався обмін біотою між цими континентами. Наприклад, шаблезубі кішки були поширені в Європі, Африці, Азії і Північній Америці. І в Північну Америку вони могли потрапити тільки по Берингову перешийку. За останні 3 млн. років територія Берингії піднімалася і знову йшла під воду не менше шести разів, що кожен раз супроводжувалося міграцією тварин, рослин і т.н. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Beringia>).

Представники іншої вимерлої підродини ведмежих - Хеміціоніни (*Hemicyoninae*) - вперше з'явилися на території Євразії в Олігоцені, приблизно 30 млн.р.т. Саме представники цієї підродини і дали в ранньому Олігоцені (30 - 28 млн.р.т.) початок роду *Ursavus*. Цей рід диверсифікував на багато видів в Азії і є предковим для всіх сучасних Ведмежих. Надалі, в ранньому Міоцені (21 - 18 млн.р.т.), види роду Ведмеді, а також види інших родів і підродин Ведмежих повернулись на родину своїх предків - на територію Північної Америки. Лінії сучасних ведмежих дивергували від роду Ведмеді в інтервалі 20 - 15 млн.р.т. При цьому базовим для всіх сучасних ведмежих вважається вид *Ursavus elmensis*.



Реконструкція зовнішнього вигляду хеміціона (т.зв. ведмедя-собаки; 1,5 м довжина тіла, 70 см висота, 67 кг). Хеміціоніни (*Hemicyoninae*) - це вимерла підродина родини Ведмежі. Хеміціоніни мешкали на території Європи, Північної Америки, Африки та Азії в Олігоцені - Міоцені, 33,9 - 5,3 млн.р.т. Вважають, що саме представники підродини Хеміціонінів і дали початок роду *Ursavus*, який є предковим, для всіх сучасних груп ведмежих (ілюстрація за сайтом https://yandex.ua/images/search?img_url).

Зміна фаун Ведмежих на кордоні Міоцен - Пліоцен. Проведене Krause J. з колегами (2008) дослідження показало, що сім груп ведмежих з'явилися в інтервалі 7,0 - 3,7 млн.р.т.



Філогенетичне дерево сучасних і вимерлих (†) представників родини Ведмежі, побудоване на підставі аналізу мітохондріальних геномів восьми сучасних і двох нещодавно вимерлих видів ведмежих - європейського печерного ведмедя (*Ursus spelaeus*) і американського гігантського

короткомордого ведмедя (*Arctodus simus*). Вертикальний сірий стовпчик вказує час максимальної диверсифікації Ведмежих. Проведене дослідження показало базове положення ведмедя-лінивця (sloth bear) в роду ведмеді (*Ursus*). Сонячний ведмідь (sun bear) виявився сестринським таксоном для американського і азійського бурих ведмедів. Крім того, в цілому, ця клада є сестринською для клади печерного ведмедя, бурого ведмедя і полярного ведмедя. Молекулярний аналіз показав швидку радіацію ведмежих і в Старому, і в Новому Світі приблизно 5 млн.р.т. на кордоні Міоцену і Пліоцену. Це збігається за часом з важливими глобальними змінами в екосистемах (за Krause et al., 2008).

Така швидка радіація груп наприкінці Міоцену - початку Пліоцену відзначена і серед інших родин ссавців, таких як Котячі і Єнотові, а також серед родин птахів, наприклад, серед Дятлових. Молекулярний аналіз і аналіз фосилій показали, що на кордоні Міоцену і Пліоцену потужній диверсифікації в родині Ведмежих передувало вимирання багатьох родів ведмежих, таких як *Ursavus*, *Indarctos*, *Agriotherium* і *Hemicyoninae*. Аналогічна зміна родів і видів за досить короткий проміжок часу на кордоні Міоцену і Пліоцену одночасно спостерігалася і серед інших груп тварин, що в результаті призвело до вимирання 60-70% всіх Євразійських і 70-80% Північно-Американських родів ссавців. У цю ж епоху була зареєстрована зміна фаун приматів на Африканському континенті, яка включала дивергенцію ліній шимпанзе і людини.

Точні причини такої повсюдної зміни фаун на кордоні Міоцен - Пліоцен не встановлені. Вважають, що змінам фаун ссавців на кордоні Міоцен - Пліоцен сприяли радикальні зміни умов навколишнього середовища: відомо, що в дану епоху відкрилась Берингова протока, різко знизився рівень моря (Мессінська сольова криза в Середземному морі), а похолодання і висушування клімату призвело до скорочення площі лісів і до поширення відкритих аридних трав'янистих екосистем, повсюдно зросла частка рослин з C4 типом фотосинтезу (за Krause et al., 2008).

Поява Вовчих (Псових) в пізньому Міоцені і їх розселення з Північної Америки в Євразію в ранньому Пліоцені. Кошкообразні (*Feliforms*) і псовиді (*Caniforms*) з'явилися від представників стародавньої супер-родини *Carnivoramorpha* приблизно 43 млн.р.т. Псовиді (*Caniforms*) включали рід лептоционів, схожих на лисиць (*Leptocyon*). Численні види цього роду відомі починаючи з 34 млн.р.т. Приблизно 11,9 млн.р.т. цей рід дав дві гілки - лисячі і псові. Еуціони (*Eucyon*) відомі в Північній Америці починаючи з епохи 10 млн.р.т. У ранньому Пліоцені, приблизно 6 - 5 млн.р.т., *Eucyon davisii* розселилися в Євразію. У Північній Америці ця лінія дала початок раннім представникам роду Вовки (*Canis*), перші скам'янілості яких датуються 6 млн.р.т. на території південного заходу США і Мексики.



Eucyon davisii (за <http://www.naturalhistorymag.com/>). У ранньому Пліоцені еуціони розселилися з Північної Америки в Євразію.

Приблизно 5 млн.р.т. на цій же території з'явилися більші *Canis lepophagus*. Псові (вовчі), які іммігрували з Північної Америки в Євразію (*Eucyon*, *Vulpes* і *Nyctereutes*), були дрібно- та середньорозмірними хижаками в пізньому Міоцені - ранньому Пліоцені. Перші представники роду Вовків (*Canis chihuilensis*) з'явилися на території північного Китаю в середині Пліоцену приблизно 4 - 3 млн.р.т. Ця подія запустила вибухову еволюцію роду

Вовки на території Євразії в ранньому Плейстоцені приблизно 1,8 млн.р.т. (Т.зв. Wolf event). Поширення вовків по території Євразії було пов'язано з формуванням т.зв. Мамонтових степів і з континентальною гляціацією. Перші скам'янілості вовків в Європі знайдені на території Франції і датуються 3,1 млн.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Evolution_of_the_wolf).

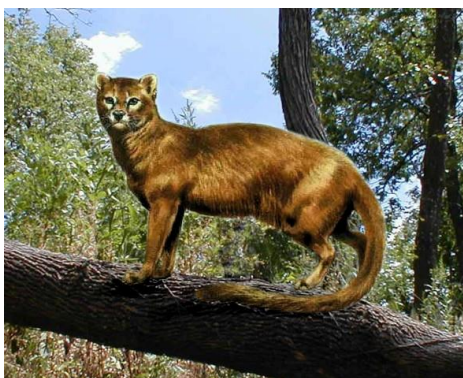
Кошкообразні (*Feliformia*) - один з двох підрядів ряду хижих ссавців (*Carnivora*). До кошкообразних відносять такі сучасні родини: Мадагаскарські вівери (*Eupleridae*), Котячі (*Felidae*), Мангустові (*Herpestidae*), Гієнові (*Hyaenidae*), Нандінієві (*Nandiniidae*), Віверові (*Viverridae*). Вимерлі родини кошкообразних: Барбурофеліди (*Barbourofelidae*) (вимерли в Міоцені), Німравіди (*Nimravidae*) (вимерли в Міоцені), Перкрокутиди (*Percrocutidae*) (вимерли в Пліоцені), Стеноплезиктові (*Stenoplesictidae*) (вимерли в Міоцені) (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

*NB! Зверніть увагу: всі десять родин підряду Кошкообразних з'явилися в Еоцені - ранньому Міоцені; однак, потім чотири з десяти родин Кошкообразних вимерли в Міоцені - Пліоцені.



Динокрокута гігантська (*Dinocrocuta gigantea*) - представник вимерлої родини Перкрокутид (*Percrocutidae*). Динокрокути досягали розмірів ведмедя. Перкрокутиди жили в ранньому Міоцені - пізньому Пліоцені, харчувалися падаллю і зовні конвергентно були дуже схожі на гієн. Вважають, що в пізньому Пліоцені Перкрокутиди були конкурентно витіснені Гієновими (за <https://uk.wikipedia.org/wiki/>).

Поява котячих (*Felidae*) в Міоцені. В Олігоцені з'явилися проаїлуруси (*Proailurus*), перехідна форма між Віверовими (*Viverridae*) і Котячими (*Felidae*). А в Міоцені вони дали початок псевделурусам (*Pseudaelurus*), від яких з'явилися три підродини Котячих: великі кішки (*Pantherinae*), малі кішки (*Felinae*) і шаблезубі кішки або махайроди (*Machairodontinae*), які вимерли в кінці Плейстоцену (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



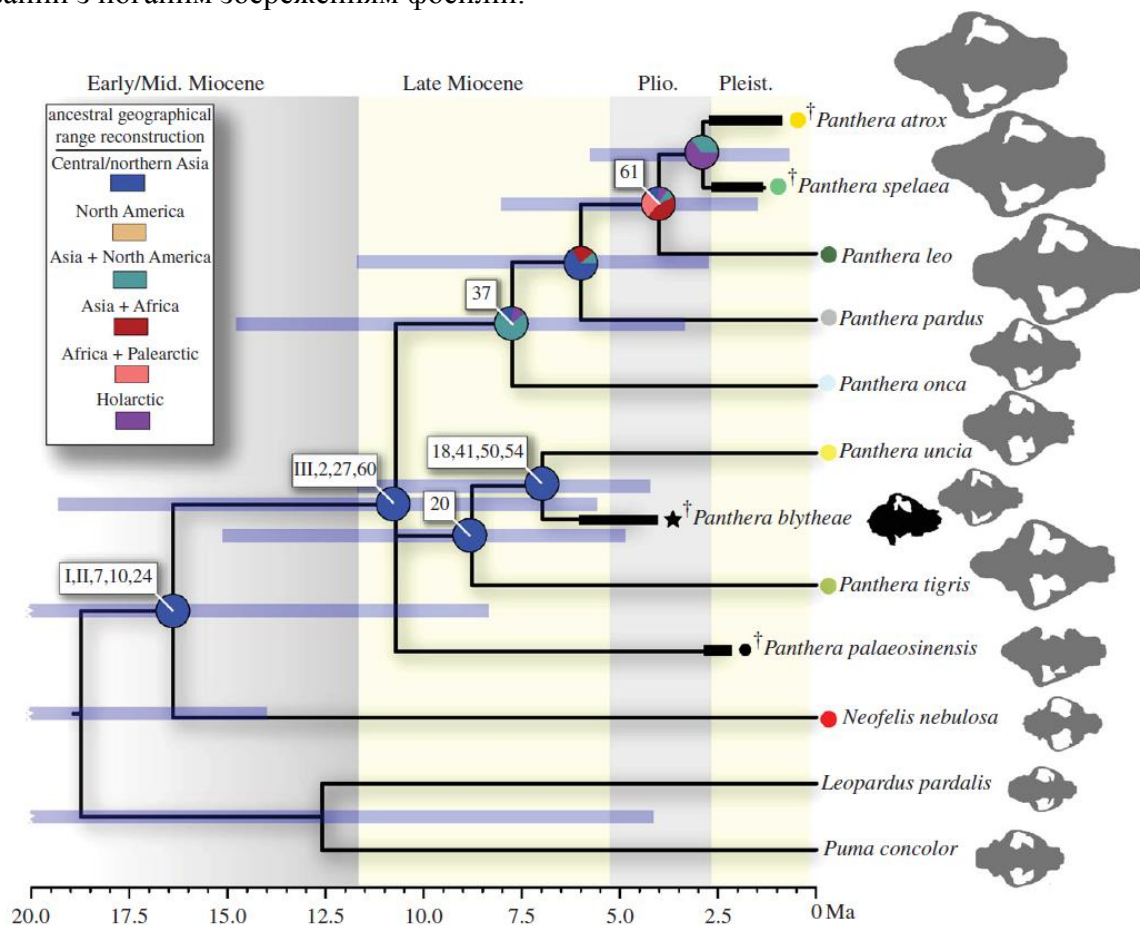
Реконструкція зовнішнього вигляду проаїлуруса (за <http://tout-sur-le-lynx-boreal.wifeo.com/les-ancetres-du-lynx-boreal.php>). Проаїлуруси (*Proailurus*) мешкали в Європі і Азії в пізньому Олігоцені - в Міоцені. За розмірами вони були дещо більшими за домашніх кішок. Кігті були частково втяжними. Значну частину часу проводили на деревах. Проаїлуруси є перехідною формою між Віверовими і Котячими. У ранньому Міоцені, приблизно 20 млн.р.т. проаїлуруси дали початок псевделурусам (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Проведені дослідження показали, що сучасні котячі походять від спільного предка, який жив на території Азії. Аналіз мітохондріальної та ядерної ДНК показав, що стародавні котячі дали початок восьми лініям, які потім по Берингову і Панамському перешийкам розселилися в Північну і Південну Америку. Найбільш древнім є рід Пантера (*Panthera*) (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Felidae>).

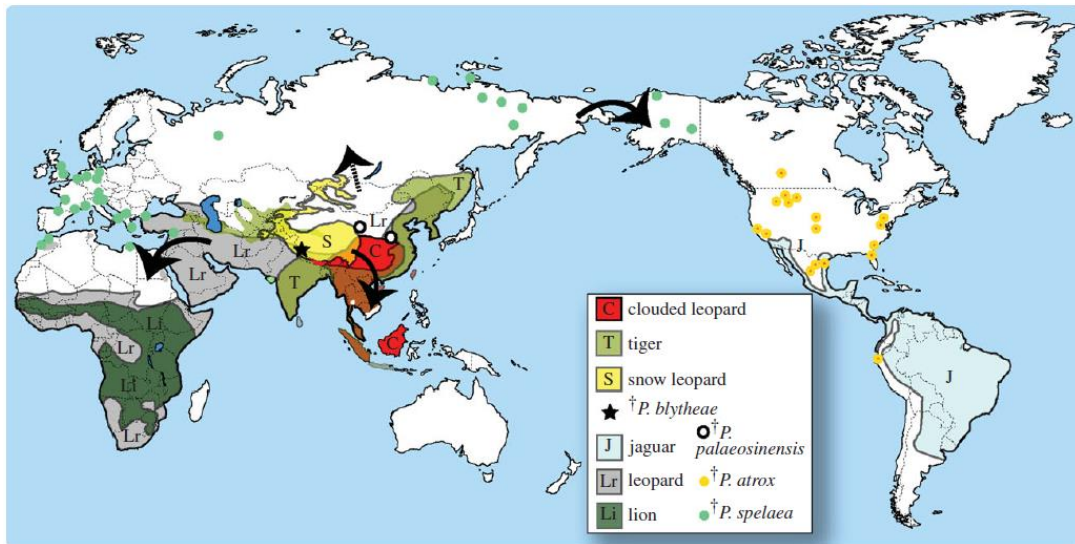


Реконструкція зовнішнього вигляду псевделуруса. Міоцен, 20 - 8 млн.р.т. Псевделуруси (*Pseudaelurus*) є предками всіх сучасних великих (*Pantherinae*) і малих (*Felinae*) кішок, а також вимерлих шаблезубих кішок (*Machairodontinae*). Псевделуруси спочатку з'явилися в Євразії. Потім, приблизно 18,5 млн.р.т., заселили Північну Америку (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Гімалайські фосилії перших пантерових кішок. Пізній Міоцен. Серед сучасних представників котячих - лінія пантерових раніше інших відокремилась від загального дерева котячих. Найбільш давні скам'янілості пантерових знаходять в Африці. Однак молекулярна філогенетика свідчить про Азіатське походження пантерових. Вважають, що цей парадокс пов'язаний з поганим збереженням фосилій.



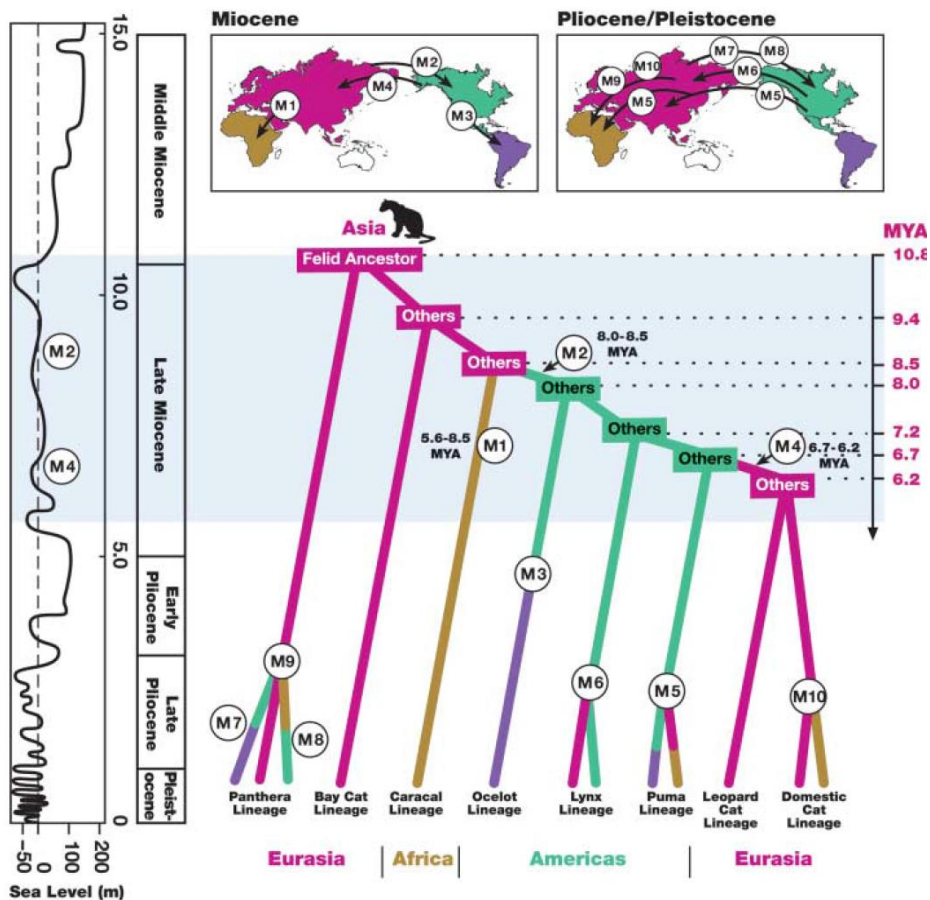
Філогенетичне дерево пантерових. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - групи пантерових (за Tseng et al., 2013).



Біогеографічна еволюція великих кішок (за Tseng et al., 2013).

Tseng Z.J. з колегами (2013) повідомили про знаходження фосилій *Panthera blytheae* в Тибетських Гімалайях, що датуються пізнім Міоценом - раннім Пліоценом. Знайдений дослідниками великий кіт є родичем снігового леопарда. Комбінований аналіз, проведений авторами роботи, свідчить про те, що 75% подій дивергенції в лінії пантерових мали місце в Міоценові, на 7 млн. років раніше, ніж оцінювали ці події раніше. Отримані авторами роботи дані свідчать про те, що диверсифікація нині живучих котячих пов'язана з підйомом плато Тибету (за Tseng et al., 2013).

Радіація сучасних котячих (*Felidae*) в пізньому Міоценові.



Час розходження основних груп сучасних котячих, встановлений на підставі результатів молекулярного аналізу і аналізу фосилій. На карті вказані інтер-континентальні міграції окремих

груп котячих в Міоцені і в Пліоцені-Плейстоцені. По осі ОУ – геологічний час, млн.р.т.; по осі ОХ – евстатичні зміни рівня моря, м; а також – сучасні групи котячих: Panthera, Bay Cat, Caracal, Ocelot, Lynx, Puma, Leopard, Domestic Cat (цитовано за Johnson et al., 2006).

Проведений Johnson W.E. з колегами (2006) молекулярний аналіз показав, що було вісім ліній котячих, які з'явилися в результаті не менше 10 інтер-континентальних міграцій, яким сприяли флуктуації рівня моря. Виходячи з виявлених фосилій – був недооцінений час першої появи котячих, в середньому, на 76% (через погану збереженість решток в геологічному літописі) (за Johnson et al., 2006).

Розквіт шаблезубих хижаків. Неоген - це час розквіту шаблезубих хижаків, у яких довжина верхніх ікл досягала 15-20 см. Шаблезубість виникала неодноразово у різних груп хижаків.

Шаблезубі коти (*Machairodontinae*) – вимерла підродина Котячих. Шаблезубими котами іноді помилково називають деякі види Німравід і Барбурофелід, хоча, вони не належать до родини Котячих. Шаблезубі тварини зустрічалися і в інших рядах, наприклад, у Креодонтів (махероїди) і у Сумчастих (сумчастий шаблезубий тигр).



Гомотерій (*Homotherium serum*) – представник шаблезубих котів (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Череп смілодона – представника шаблезубих котів. Довжина шаблеподібних ікл до 28 см (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Шаблезубі коти з'явилися в ранньому - середньому Міоцені в Африці. Результати аналізу ДНК, опубліковані в 2005 році, показали, що підродина Шаблезубих котів (*Machairodontinae*) виділилася від ранніх предків сучасних котів і не пов'язана з будь-якими сучасними представниками котячих. Шаблезубі і конічнозубі коти конкурували один з одним за харчові ресурси, поки перші не вимерли. *NB! У всіх сучасних котів є верхні ікла більш-менш конічної форми (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).

Таксони, конвергентні шаблезубим котам. Довгі шаблевидні ікла є адаптацією організмів до умов полювання на здобич. Такі ікла багаторазово і незалежно з'являлися в різних лініях тетрапод. Вперше шаблевидні ікла з'явилися ще у предкової для ссавців групи - у звіроящерів терапсид. Наприклад, в родині Горгонопсів у представників роду Іностранцевія були довгі ікла. Правда, їх ікла в перерізі були округлими, а не сплюснені, як у Шаблезубих котів. Потім, такими ж довгими іклами обзавелися сумчасті ссавці Тілакосміли, які жили в Південній Америці. Тілакосміли вимерли незабаром після формування сухопутного моста між Америками - вважають, що вони не витримали конкуренції з боку Котячих, які прийшли з Північної Америки. Великі ікла також мали махероїди - представники Креодонтів. У Німравід - також були довгі ікла. Німравіди походять від спільного зі справжніми Котячими предка в середньому Еоцені, приблизно 50 млн.р.т., але - відносяться до іншого підряду. У ранньому Міоцені в Африці з'явилися Барбурофеліди - ще

одна вимерла родина Котячих хижаків з шаблевидними іклами (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Можливий зовнішній вигляд махероїда (*Machaeroides*). Махероїди - це рід шаблезубих Креодонтів (ряд Креодонти, клас Ссавці), що жили в Еоцені Палеогенового періоду. Ряди Креодонтів і Хижих - мали спільного предка (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Череп німравіди (*Hoplophoneus mentalis*) - шаблезубого хижака. Німравіди - не родичі шаблезубих котів! З'явилися в Еоцені, 37 млн.р.т. в Північній Америці. Потім розселились в Азії і Європі. Вимерли в Міоцені 9 млнл.р.т. (за <https://ru.wiki2.org/wikipedia/>).



Сумчастий шаблезубий тигр або тілакосміл (*Thylacosmilus*). Міоцен. Південна Америка. Не є родичем тигрів! Крім шаблезубих ікл - мали довгі лопати на нижній щелепі. Вимерли в Пліоцені не витримавши конкуренції з першими шаблезубими котами (смілодонами), які мігрували з Північної Америки (за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



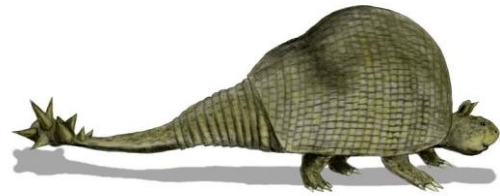
Вимерлі шаблезубі форми хижих ссавців - приклад паралельної (або конвергентної!) еволюції. Зліва - південно-американські шаблезубі тигри, праворуч - австралійський сумчастий вовк (за <http://catss.at.ua/26.jpg>).

Великий обмін біотою між Америками. Приблизно 10 - 7 млн.р.т. через Панамський перешийок почався обмін біотою між Північною і Південною Америками. NB! Повне завершення формування Панамського перешийка датується приблизно 3 млн.р.т. При цьому: Північно-Американські копитні (верблюдові, тапіри, олені, коні), хижаки (шаблезубі коти, псові, ведмежі та ін.), гризуни та ін. - розселились в Південній Америці і їх розселення було успішним. Більше того, це розселення призвело до пригнічення і витіснення місцевих видів.

З Південної Америки до Північної Америки переселились: жакхливі птаці, гліптоданти, капібарі, макраухенії, токсодонти (всі ці та ряд інших груп надалі вимерли, не витримавши конкуренції з місцевими видами); опосуми, броненосці, дикобрази, лінивці (міграція цих видів виявилася досить успішною і вони прижились на новому континенті).



Гліптондонт (*Glyptodon*) – представник вимерлих ссавців родини гліптондонтиєв. Довжина тіла 3 м. Південна Америка. Пліоцен - пізній Плейстоцен. Пізніше успішно мігрували в Північну Америку. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Glyptodon>).



Дедікурус (*Glyptodontidae*) - представник вимерлих ссавців родини гліптондонтиєв. Довжина тіла 2 м. Тіло було покрито кістковими щитками або суцільним панциром. Успішно мігрували з Південної Америки до Північної Америки. Пізній Еоцен - середній Плейстоцен
<http://animal-store.ru/img/2015/050501/2451571>



Еремотерій (*Eremotherium eomigrans*) - представник вимерлої родини мегатерій (гігантських лінивців). Мегатерії з'явилися 23 млн.р.т. в Південній Америці. 4,9 млн.р.т. з'явилися еремотерії - і потім (одні з небагатьох видів) успішно розселилися в Північну Америку 2,2 млн.р.т. Довжина тіла 6 м, висота в холці 5,2 м, вага 5 тонн. (за <http://en.academic.ru/pictures/enwiki/69/Eremotherium.jpg>).



Сучасний лінивець (*Nothrotheriops shastense*). Південно-Американська тварина. Успішно мігрували в Північну Америку 2,2 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Nothrotheriops>).



Лінивець брадіпус (*Bradypus variegatus*) (за <https://lh5.googleusercontent.com>).



Рожевий армаділо (*Armadillo*). Південноамериканський ссавець, родич гліптондонтиєв. (Палеоцен, 58,7 млн.р.т. - сьогодні). Успішно мігрували в Північну



Дикобраз поркупін (*Erethizon dorsatum*) - один з представників Південно-Американських ссавців, успішно мігрували 3 млн.р.т. в Північну Америку (а його предок 30 млн.р.т. мігрував з Африки до

Америку (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Armadillo>).

Бразилії). Пізній Пліоцен – сьогодні.
(за <http://nice-cool-pics.com/data/media/3/>).



Опосум (*Didelphis virginiana*). Південно-Американський сумчастий ссавець. Опосуми успішно мігрували в Північну Америку. І сьогодні це єдиний сумчастий ссавець у сучасній Північній Америці. Крейда - сьогодні.



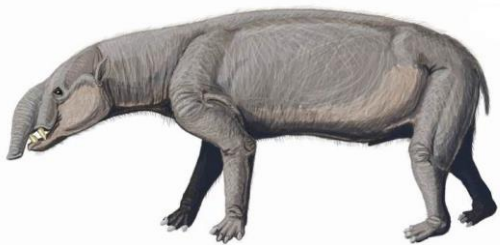
Мурав'єд (*Mylodon darwini*). Південно-Американський ссавець. Відомі з Міоцену. Довжина тіла до 2 м. Вага до 41 кг. Успішно мігрували на територію Північної Америки, але лише в межах Мексики.
(за https://en.wikipedia.org/wiki/Giant_ant_eater).



Теосодон (*Theosodon*) – вимерлий представник групи Меридіунгулят (копитні), предок макраухеній. Довжина тіла 2 м, вага 96 кг. Міоцен.
(за <https://en.wikipedia.org/wiki/Theosodon>).



Макраухенія (*Macrauchenia*) – вимерлі представники групи Меридіунгулят (копитні). Неоген - Антропоген. Вижили після біоінвазії Північно-Американських видів.
7,0 - 0,01 млн.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Macrauchenia>).



Астрапотерія (*Astrapotheria*) - вимерла група Південно-Американських копитних. Довжина тіла 2,5 м, вага 1000 кг. Пізній Палеоцен - пізній Міоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Astrapotheria>).



Токсодон (*Toxodon platensis*) – тварина з групи Меридіунгулят (копитні), одна з небагатьох, які пережили біоінвазію Північно-Американських видів. Довжина тіла 2,7 м, висота 1,5 м, вага 1500 кг. Пізній Пліоцен - пізній Плейстоцен (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Toxodon>).

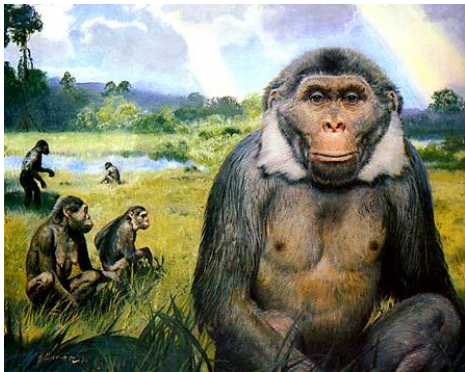
Антропогенез

Приблизно 20 - 15 млн.р.т. з'явилися дріопітеки - це були спільні предки для підродини гомінін (горили + шимпанзе + люди).

NB: Родина Гомініди складається з двох підродин: 1) підродина Понгіни (орангутанги); 2) підродина Гомінін (горили, шимпанзе, люди).

Приблизно 7 - 6 млн.р.т. в Африці жили сахелантропи - спільні предки людини і шимпанзе. Цей висновок підтверджується порівнянням викопних решток і даними молекулярного годинника про час розходження ліній людей і шимпанзе.

6 млн.р.т. - жили орооріни - перші вірогідні предки людей. Вони вийшли з лісів у савани (оскільки через засухи площі екваторіальних дощових лісів сильно скоротилися). І у них вперше з'явилося двоноге ходіння (біпедальність) - як адаптація до умов життя на відкритих просторах. NB: палеонтологічні дослідження показали, що біпедальність неодноразово з'являвся в різних лініях давніх людей, які перейшли до життя на відкритих просторах.



Дріопітеки (реконструкція). Міоцен. 20 - 15 млн.р.т. Східна Африка. У цей рід входить загальний предок горил, шимпанзе і людей. Можливо, вони вже були прямоходячими. Гібонові і орангутанги відділились раніше. (за <http://collection.edu.yar.ru/dlrstore/>).



Сахелантроп (*Sahelanthropus tchadensis*), 6-7 млн.р.т. Це - загальний предок людини і шимпанзе (згідно аналізу фосилій і молекулярно-генетичних даних про час розходження ліній людини і шимпанзе (за http://pandia.ru/text/78/049/images/image002_211.jpg).

***Предки людей стали прямоходячими завдяки мутації (цитовано за www.ammonit.ru/new/397.htm).** Зіставивши форму скелетів двохсот організмів, що жили на Землі останні 250 мільйонів років, з відповідними генетичними змінами, антрополог Аарон Філер з Гарвардського музею порівняльної зоології та інституту хвороб спини Cedars Sinai запропонував нову гіпотезу виникнення прямоходіння. На його думку, давні предки людей змогли розпрямити спину в результаті мутації гомеотичного гена, відповідального за формування у ембріона повторюваних елементів. Саме така мутація дозволила одній з груп мавп в центрі Африки стати предковою для людини. І сталося це не менше 20 мільйонів років тому.

Перехід з чотирьох лап на дві став можливим завдяки зміщенню центру ваги назад і вниз: до крижового відділу та за хребет. Давно вважається, що це дозволило утримувати рівновагу, необхідну для двоногого способу життя, і, в кінцевому підсумку, носити на плечах непропорційно важку за мірками тваринного світу голову. Однак механізм такого переходу залишався неясним.

Розібратись в цьому питанні допомогли останки найдавнішого з відомих двоногих - моротопітека (*Morotopithecus bishopi*), вік яких налічує більше 20 мільйонів років. Виявлений в Уганді ще в 1960-х роках новий вид спочатку зацікавив тільки вузьких фахівців. Однак в 1997 році палеонтолог Лора Маклетчі з Нью-Йоркського університету Брука довела прямоходіння моротопітеків, а в 2006 році з'ясувалась його схожість з можливими предками людини.

Раніше Філер повідомляв про особливості хребців, а точніше їх відростків, у прямоходячих організмів. Поперечні відростки, до яких кріпляться м'язи спини, у чотириногих «спрямовані» вперед. У моротопітеків частина цих відростків виявилася розгорнута назад, і це дозволило їм за

рахунок тону м'язів хоча б частково розпрямити свою спину. Решта особливості скелета двоногих, такі як прикріплення ребер і вигини хребта, з'явилися пізніше як пристосування для компенсації навантаження і полегшення руху. Подібна будова і положення тіла в просторі зробили можливим розвиток не тільки сучасного спеціалізованого плечового пояса людиноподібних мавп, але і великого мозкового відділу черепа.

Як змогла виникнути незвичайна мутація, досі залишалось незрозумілим. Відгадка знайшлася на стику ембріології, генетики та порівняльної анатомії.

Зіставивши дані про форму хребців і про зміни у відповідальних за їх формування генах, Філер простежив зміну опорного апарату хребетних за останні 250 мільйонів років. І виявилось, що більша частина еволюційних стрибків, які не мали спочатку чіткого обґрунтування, пов'язані з мутаціями в згаданій вище групі гомеотичних генів.

У всіх тварин вони відповідають за закладку в ембріоні повторюваних сегментів тіла, таких як хребці і м'язи спини. Шкідливі мутації в цих генах призводять до важких аномалій розвитку. Проте з іншого боку, саме перебудови в цих генах і зіграли ключову роль в розвитку прямоходіння у людей (за Filler, 2007).

Довідка: моротопітек Бішопа. Моротопітека Бішопа (*Morotopithecus bishopi*) відносять до періоду раннього Міоцену. Виявлені рештки примата, що важив близько 45 кг і жив приблизно 20,6 млн.р.т., були виявлені Вільямом Бішопом в Уганді в 1960-х роках. Новий вид назвали за місцем розкопок - Морото і вченого Бішопа («пітек» - грецький корінь, що означає «мавпа»). Знахідка додала, щонайменше, десять мільйонів років до загальноприйнятого віку вищих мавп. Адже ця істота вміла не тільки розгойдуватись на деревах, але і стояти у вертикальному положенні. Тіла всіх інших відомих видів гомінід, які жили починаючи з періоду двадцять мільйонів років тому, менш спеціалізовані і в них не виявлено ніяких особливих адаптаційних ознак, характерних для сучасних мавп і людини.

4,2 млн.р.т. в Африці з'явилися австралопітеки. Вони вимерли близько 1 млн.р.т. Слід підкреслити, що всі відомі останки австралопітеків приурочені до системи Великих африканських грабенів - великої рифтової системи з високим природним фоном радіації.

2,7 млн.р.т. - з'явилися парантропи - масивні австралопітеки з потужними зубами і щелепами.

2,6 млн.р.т. - австралопітеки почали виготовляти примітивні знаряддя праці (з'явилась примітивна Олдувайська культура обробки каменя).

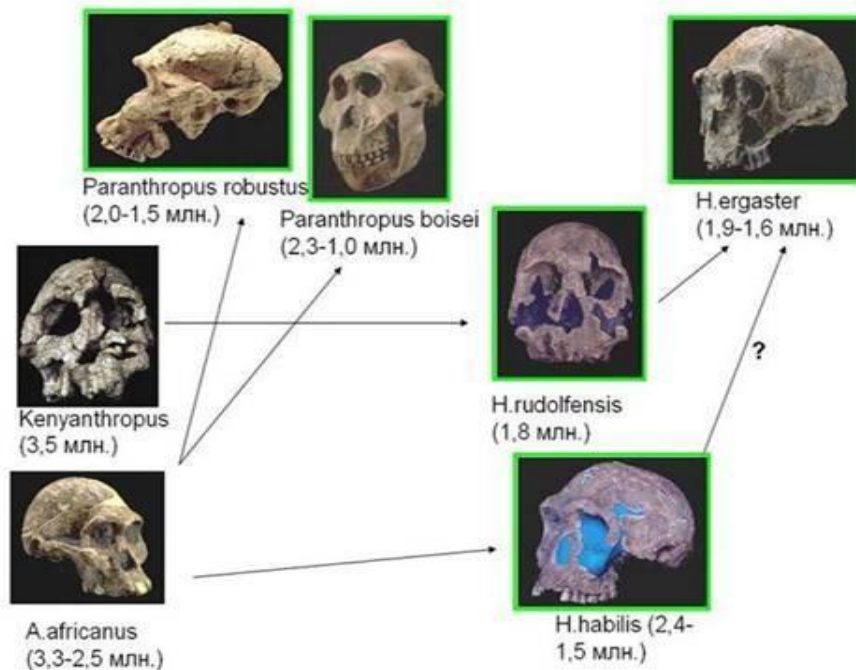
2,4 млн.р.т. австралопітеки дали початок людині вмільй, *Homo habilis*.



Череп ардіпітека (*Ardipithecus ramidus*) - представника давнього роду гомінід, який жив у ранньому Пліоцені приблизно 5,8 - 4,4 млн. років тому. Предок австралопітеків.
(за <https://en.wikipedia.org/wiki/Ardipithecus>).



Австралопітек - представник викопних вищих приматів, 4 млн.р.т., предок парантропів і людей.



Література:

- Басов И.А. Океанская и климатическая эволюция в миоцене <http://refoteka.ru/r-11806.html>
- Aanen D.K. As you weed, so shall you reap: on the origin of algaculture in damselfish // *BMC Biol.* – 2010. – Vol. 8:81. doi: 10.1186/1741-7007-8-81.
- Alencar L.R., Quental T.B., Graziotin F.G., Alfaro M.L., Martins M., Venzon M., Zaher H. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2016. pii: S1055-7903(16)30185-3. doi: 10.1016/j.ympev.2016.07.029.
- Axelrod D.I. Age and origin of the Sonoran desert vegetation // *Occasional Papers of the California Academy of Sciences.* – 1979. – Vol. 132. – P. 1 – 74.
- Arribas A., Guiomar Garrido G., Viseras C., Soria J.M., Pla S., Solano J.G., Garcés M., Beamud E., Carrión J.S. A Mammalian Lost World in Southwest Europe during the Late Pliocene // *PLoS One.* – 2009. – Vol. 4(9): e7127. doi: 10.1371/journal.pone.0007127.
- Bargelloni L., Ritchie P.A., Patarnello T., Battaglia B., Lambert D.M., Meyer A. Molecular evolution at subzero temperatures: mitochondrial and nuclear phylogenies of fishes from Antarctica (suborder *Notothenioidei*), and the evolution of antifreeze glycopeptides // *Mol. Biol. Evol.* – 1994. – Vol. 11(6). – P. 854 - 863.
- Barnes L.G., Raschke R.E. *Gomphotaria pugnax*, a new genus and species of Late Miocene Dusingathine Otariid Pinniped (Mammalia: Carnivora) from California // *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science* – 1991. – Vol. 426. – P. 1 - 16.
- Bi K., Bogart J.P. Time and time again: unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) are the oldest unisexual vertebrates // *BMC Evol. Biol.* – 2010. – Vol. 10: 238. doi: 10.1186/1471-2148-10-238.
- Bolton C.T., Stoll H.M. Late Miocene threshold response of marine algae to carbon dioxide limitation // *Nature.* – 2013. – Vol. 500 (7464). – P. 558 - 562. doi: 10.1038/nature12448.
- Bruyn M., Stelbrink B., Morley R.J., Hall R., Carvalho G.R. et al. Borneo and Indochina are major evolutionary hotspots for Southeast Asian biodiversity // *Syst Biol.* - 2014 – Vol. 63(6). – P. 879 - 901. doi: 10.1093/sysbio/syu047.
- Caballero S., Duchêne S., Garavito M.F., Slikas B., Baker C.S. Initial Evidence for Adaptive Selection on the NADH Subunit Two of Freshwater Dolphins by Analyses of Mitochondrial Genomes // *PLoS One.* – 2015. – Vol. 10(5):e0123543. doi: 10.1371/journal.pone.0123543.
- Canovas F.G., Mota C.F., Serrão E.A., Pearson G.A. Driving south: a multi-gene phylogeny of the brown algal family Fucaceae reveals relationships and recent drivers of a marine radiation // *BMC Evol. Biol.* – 2011. – Vol. 11: 371. doi: 10.1186/1471-2148-11-371.

- Carrillo J.D., Forasiepi A., Jaramillo C., Sánchez-Villagra M.R. Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America's fossil record // *Front. Genet.* – 2014. – Vol. 5: 451. doi: 10.3389/fgene.2014.00451.
- Casey J.M., Ainsworth T.D., Choat J.H., Connolly S.R. Farming behaviour of reef fishes increases the prevalence of coral disease associated microbes and black band disease // *Proc. Biol. Sci.* – 2014. – Vol. 281(1788):20141032. doi: 10.1098/rspb.2014.1032.
- Cassens I., Saverio Vicario S., Waddell V.G., Balchowsky H., Van Belle D., et al., Independent adaptation to riverine habitats allowed survival of ancient cetacean lineages // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2000. – Vol. 97(21) – P. 11343 – 11347. doi: 10.1073/pnas.97.21.11343.
- Catullo R.A., Scott Keogh J. Aridification drove repeated episodes of diversification between Australian biomes: evidence from a multi-locus phylogeny of Australian toadlets (*Uperoleia: Myobatrachidae*) // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2014. – Vol.79. – P. 106-117. doi: 10.1016/j.ympev.2014.06.012.
- Chen L., DeVries A.L., Cheng C.H. Convergent evolution of antifreeze glycoproteins in Antarctic notothenioid fish and Arctic cod // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1997. - Vol. 94(8). – P. 3817 - 3822.
- Chomicki G., Renner S.S. Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of ant-plants after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics // *New Phytol.* – 2015. doi: 10.1111/nph.13271.
- Chomicki G., Renner S.S. Obligate plant farming by a specialized ant // *Nat. Plants.* – 2016. – Vol. 2:16181. doi: 10.1038/nplants.2016.181.
- Condamine F.L., Hines H.M. Historical species losses in bumblebee evolution // *Biol Lett.* – 2015. – Vol. 11(3). pii: 20141049. doi: 10.1098/rsbl.2014.1049.
- Cooper K.L. The lesser Egyptian jerboa, *Jaculus jaculus*: a unique rodent model for evolution and development // *Cold Spring Harb Protoc.* – 2011. – Vol. – Vol. 2011(12). – P. 1451 - 1456. doi: 10.1101/pdb.emo066704.
- Crisp M.D., Cook L.G. Cenozoic extinctions account for the low diversity of extant gymnosperms compared with angiosperms // *New Phytol.* – 2011. – Vol. 192(4). – P. 997 - 1009. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03862.x.
- Danowitz M., Vasilyev A., Kortlandt V., Solounias N. Fossil evidence and stages of elongation of the Giraffa camelopardalis neck // *R Soc Open Sci.* – 2015. – Vol. 2(10):150393. doi: 10.1098/rsos.150393.
- Davis C.C., Schaefer H. Plant evolution: pulses of extinction and speciation in gymnosperm diversity // *Curr. Biol.* – 2011. – Vol. 21(24):R995-8. doi: 10.1016/j.cub.2011.11.020.
- DeMiguel D., Azanza B., Morales J. Key innovations in ruminant evolution: a paleontological perspective // *Integr. Zool.* – 2014. – Vol. 9(4). – P. 412 - 433. doi: 10.1111/1749-4877.12080.
- Deng T., Nie Z.L., Drew B.T., Volis S., Kim C., Xiang C.L., Zhang J.W., Wang Y.H., Sun H. Does the Arcto-Tertiary biogeographic hypothesis explain the disjunct distribution of Northern Hemisphere herbaceous plants? The case of *Meehania (Lamiaceae)* // *PLoS One.* – 2015. – Vol. 10(2):e0117171. doi: 10.1371/journal.pone.0117171.
- De Schepper S., Groeneveld J., Naafs B.D.A., Van Renterghem C., Hennissen J., Head M.J., Louwye S., Fabian K. Northern Hemisphere Glaciation during the Globally Warm Early Late Pliocene // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8(12): e81508. doi: 10.1371/journal.pone.0081508.
- Deng T., Li Q., Tseng Z.J., Takeuchi G.T., Wang Y., Xie G., Wang S., Hou S., Wang X. Locomotive implication of a Pliocene three-toed horse skeleton from Tibet and its paleo-altimetry significance // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(19). – P. 7374 – 7378. doi: 10.1073/pnas.1201052109.
- Detrich H.W. 3rd., Amemiya C.T. Antarctic notothenioid fishes: genomic resources and strategies for analyzing an adaptive radiation // *Integr. Comp. Biol.* – 2010. – Vol. 50(6). – P. 1009 - 1017. doi: 10.1093/icb/icq071.
- Dick C.W., Lewis S.L., Maslin M., Bermingham E. Neogene origins and implied warmth tolerance of Amazon tree species // *Ecol. Evol.* – 2013. - Vol. 3(1). – P. 162 – 169. doi: 10.1002/ece3.441.
- Drouin G., Daoud H., Xia J. Relative rates of synonymous substitutions in the mitochondrial, chloroplast and nuclear genomes of seed plants // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* – 2008. – Vol. 49. – P. 827 – 831.
- Estep M.C., McKain M.R., Vela Diaz D., Zhong J., Hodge J.G., Hodkinson T.R., Layton D.J., Malcomber S.T., Pasquet R., Kellogg E.A. Allopolyploidy, diversification, and the Miocene grassland expansion // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – Vol. 111(42). – P. 15149 - 15154. doi: 10.1073/pnas.1404177111.
- Filler A.G. Homeotic evolution in the mammalia: diversification of Therian axial seriation and the morphogenetic basis of human origins // *PLOS One.* – 2007. Is. 10, e1019.

- Flower B.P., Kennett J.P. The middle Miocene climatic transition: East Antarctic ice sheet development, deep ocean circulation and global carbon cycling // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 1994. – Vol. 108. – P. 537 – 555.
- Frederich B., Sorenson L., Santini F., Slater G.J., Alfaro M.E. Iterative ecological radiation and convergence during the evolutionary history of damselfishes (*Pomacentridae*) // *Am. Nat.* – 2013. – Vol. 181(1). – Vol. 94 - 113. doi: 10.1086/668599.
- Fridley J.D. Plant invasions across the Northern Hemisphere: a deep-time perspective // *Ann N Y Acad Sci.* 2013 Jul;1293:8-17. doi: 10.1111/nyas.12107.
- Galili U. Significance of the evolutionary $\alpha 1,3$ -galactosyltransferase (GGTA1) gene inactivation in preventing extinction of apes and old world monkeys // *J. Mol. Evol.* – 2015. – Vol. 80(1). – P. 1-9. doi: 10.1007/s00239-014-9652-x.
- Gracheva E.O., Cordero-Morales J.F., González-Carcacia J.A., Ingolia N.T., Manno C., Aranguren C.I., Weissman J.S., Julius D. Ganglion-specific splicing of TRPV1 underlies infrared sensation in vampire bats // *Nature*. – 2011. – Vol. 476(7358). – P. 88 - 91. doi: 10.1038/nature10245.
- Gracheva E.O., Ingolia N.T., Kelly Y.M., Cordero-Morales J.F., Hoolopeter G., Chesler A.T., Sanchez E.E., Perez J.C., Weissman J.S., Julius D. Molecular basis of infrared detection by snakes // *Nature*. – 2010. – Vol. 464(7291). – P. 1006 - 1011. doi: 10.1038/nature08943.
- Gross M., Ramos M.I., Piller W.E. A minute ostracod (*Crustacea: Cytheromatidae*) from the Miocene Solimões Formation (western Amazonia, Brazil): evidence for marine incursions? // *J. Syst. Palaeontol.* – 2016. – Vol. 14(7). – P. 581 - 602.
- Grunert P., Tzanova A., Harzhauser M., Piller W.E. Mid-Burdigalian Paratethyan alkenone record reveals link between orbital forcing, Antarctic ice-sheet dynamics and European climate at the verge to Miocene Climate Optimum // *Glob. Planet Change*. – 2014. – Vol. 123. – P. 36 - 43.
- Hamilton H., Caballero S., Collins A.G., Brownell Jr R.L. Evolution of river dolphins // *Proc. R. Soc. Land. B.* – 2001. – Vol. 268. – P. 549 – 558.
- Harzhauser M., Piller W.E., Latal C. Geodynamic impact on the stable isotope signatures in a shallow epicontinental sea // *Terra Nova*. – 2007. – Vol. 19. – P. 1 – 7.
- Hata H., Watanabe K., Kato M. Geographic variation in the damselfish-red alga cultivation mutualism in the Indo-West Pacific // *BMC Evol. Biol.* – 2010. – Vol. 10:185. doi: 10.1186/1471-2148-10-185.
- Hibberd J.M., Quick W.P. Characteristics of C4 photosynthesis in stems and petioles of C3 flowering plants // *Nature*. – 2002. – Vol. 415(6870). – P. 451 – 454. doi:10.1038/415451a
- Holdrege C. The giraffe's long neck from evolutionary fable to whole organism // *The Nature Institute*. – 2005.
- Hon-Nami K., Ueno S., Endo H., Nishimura H., Igarashi T., David L., Iwashita S. A novel Giraffidae-specific interspersed repeat with a microsatellite, originally found in an intron of a ruminant paralogous p97bcnt gene // *Gene*. – 2004. – Vol. 340(2). – P. 283 - 290.
<https://en.wikipedia.org/wiki/Tortonian>.
<http://elementy.ru/news/430340>.
- Hsu C.Y., Adams J.P., Kim H., No K., Ma C. et al. FLOWERING LOCUS T duplication coordinates reproductive and vegetative growth in perennial poplar // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2011. – Vol. 108(26). – P. 10756 - 10761. doi: 10.1073/pnas.1104713108.
- John C.M., Vandeginste V., Shevenell A.E. Reconstructing the timing and magnitude of sea-level changes for the late Miocene: the geochemical record of the Equatorial Pacific // https://workspace.imperial.ac.uk/earthscienceandengineering/Public/external/PhDProjects/John_Exp321_SeaLevel.pdf
- Johnson W.E., Eizirik E., Pecon-Slattery J., Murphy W.J., Antunes A., Teeling E., O'Brien S.J. The late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment // *Science*. – 2006. – Vol. 311(5757). – P. 73 - 77.
- Kameda Y., Kato M. Terrestrial invasion of pomatiopsid gastropods in the heavy-snow region of the Japanese Archipelago // *BMC Evol. Biol.* – 2011. – Vol. 11: 118. doi: 10.1186/1471-2148-11-118.
- Kashi Y., King D., Soller M. Simple sequence repeats as a source of quantitative genetic variation // *Trends Genet.* – 1997. – Vol. 13. – P. 74 – 78.
- Koenen E.J., Clarkson J.J., Pennington T.D., Chatrou L.W. Recently evolved diversity and convergent radiations of rainforest mahoganies (*Meliaceae*) shed new light on the origins of rainforest hyperdiversity // *New Phytol.* – 2015. – Vol. 207(2). – P. 327 - 339. doi: 10.1111/nph.13490.
- Koepfli K.-P., Deere K.A., Slater G.J., Begg C., Begg K., Grassman L., Lucherini M., Veron G., Wayne R.K. Multigene phylogeny of the Mustelidae: Resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation // *BMC Biol.* – 2008. – Vol. 6: 10. doi: 10.1186/1741-7007-6-10.

- Krause J., Unger T., Noçon A., Malaspinas A.-S., Kolokotronis S.-O., et al. Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary // *BMC Evol. Biol.* – 2008. – Vol. 8: 220. doi: 10.1186/1471-2148-8-220.
- Ksepka D.T., Thomas D.B. Multiple cenozoic invasions of Africa by penguins (Aves, Sphenisciformes) // *Proc. Biol. Sci.* – 2012. – Vol. 279(1730). – P. 1027 – 1032. doi: 10.1098/rspb.2011.1592.
- Lee-Thorp J., Likius A., Mackaye H.T., Vignaud P., Sponheimer M., Brunet M. Isotopic evidence for an early shift to C₄ resources by Pliocene hominins in Chad // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(50). – P. 20369 – 20372. doi: 10.1073/pnas.1204209109.
- Lee-Thorp J.A., Sponheimer M., Passey B.H., de Ruiter D.J., Cerling T.E. Stable isotopes in fossil hominin tooth enamel suggest a fundamental dietary shift in the Pliocene // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2010. – Vol. 365(1556). – P. 3389 – 3396. doi: 10.1098/rstb.2010.0059.
- Leigh E.G., O'Dea A., Vermeij G.J. Historical biogeography of the Isthmus of Panama // *Biol Rev Camb Philos Soc.* 2014 Feb;89(1):148-72. doi: 10.1111/brv.12048.
- Leite R.N., Kolokotronis S.O., Almeida F.C., Werneck F.P., Rogers D.S., Weksler M. In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (*Rodentia, Sigmodontinae*) // *PLoS One.* – 2014. – Vol. 9(6):e100687. doi: 10.1371/journal.pone.0100687.
- Li F., Wu N., Rousseau D.D., Dong Y., Zhang D., Pei Y. Late miocene-pliocene paleoclimatic evolution documented by terrestrial mollusk populations in the western Chinese Loess Plateau // *PLoS One.* – 2014. – Vol. 9(4):e95754. doi: 10.1371/journal.pone.0095754.
- Linder H.P., Barker N.P. Does polyploidy facilitate long-distance dispersal? // *Ann. Bot.* – 2014. – Vol. 113(7). – P. 1175 - 1183. doi: 10.1093/aob/mcu047.
- Lo N., Tong K.J., Rose H.A., Ho S.Y., Beninati T., et al. Multiple evolutionary origins of Australian soil-burrowing cockroaches driven by climate change in the Neogene // *Proc. Biol. Sci.* – 2016. – Vol. 283(1825):20152869. doi: 10.1098/rspb.2015.2869.
- Louchart A., Sire J.Y., Mourer-Chauviré C., Geraads D., Viriot L., de Buffrénil V. Structure and growth pattern of pseudoteeth in *Pelagornis mauretanicus* (Aves, *Odontopterygiformes*, Pelagornithidae) // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8(11):e80372. doi: 10.1371/journal.pone.0080372.
- Lovegrove B.G., Mowoe M.O. The evolution of mammal body sizes: responses to Cenozoic climate change in North American mammals // *J. Evol. Biol.* – 2013. – Vol. 26(6). – P. 1317 - 1329. doi: 10.1111/jeb.12138.
- 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.
- McKay R., Naish T., Carter L., Riesselman C., Dunbar R., et al. Antarctic and Southern Ocean influences on Late Pliocene global cooling // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(17). – P. 6423 - 6428. doi: 10.1073/pnas.1112248109.
- Mitchell K.J., Pratt R.C., Watson L.N., Gibb G.C., Llamas B. et al. Molecular phylogeny, biogeography, and habitat preference evolution of marsupials // *Mol. Biol. Evol.* – 2014. – Vol. 31(9). – P. 2322 - 2330. doi: 10.1093/molbev/msu176.
- Moncunill-Solé B., Jordana X., Marín-Moratalla N., Moyà-Solà S., Köhler M. How large are the extinct giant insular rodents? New body mass estimations from teeth and bones // *Integr. Zool.* – 2014. – Vol. 9(2). – P. 197 - 212. doi: 10.1111/1749-4877.12063.
- Muizon C., Domning D.P., Ketten D.R. *Odobenocetops peruvianus*, the walrus-convergent delphinoid (mammalia: cetacea) from the early pliocene of Peru // *Smithsonian Contributions to Paleobiology.* – 2002. – Vol. 93. – P. 223 - 261.
- Nagalingum N.S., Marshall C.R., Quental T.B., Rai H.S., Little D.P., Mathews S. Recent synchronous radiation of a living fossil // *Science.* – 2011. – Vol. 334. – P. 796 – 799.
- Near T.J., Dornburg A., Kuhn K.L., Eastman J.T., Pennington J.N., Patarnello T., Zane L., Fernandez D.A., Jones C.D. Ancient climate change, antifreeze, and the evolutionary diversification of Antarctic fishes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(9). – P. 3434 - 3439. doi: 10.1073/pnas.1115169109.
- Nekaris K.A., Moore R.S., Rode E.J., Fry B.G. Mad, bad and dangerous to know: the biochemistry, ecology and evolution of slow loris venom // *J. Venom Anim. Toxins. Incl. Trop. Dis.* – 2013. – Vol. 19(1):21. doi: 10.1186/1678-9199-19-21.
- Nery M.F., Borges B., Dragalzew A.C., Kohlsdorf T. Selection on different genes with equivalent functions: the convergence story told by Hox genes along the evolution of aquatic mammalian lineages // *BMC Evol. Biol.* – 2016. – Vol. 16(1):113. doi: 10.1186/s12862-016-0682-4.

- Nweeia M.T., Eichmiller F.C., Hauschka P.V., Donahue G.A., Orr J.R. et al. Sensory ability in the narwhal tooth organ system // *Anat. Rec. (Hoboken)*. – 2014. – Vol. 297(4). – P. 599 - 617. doi: 10.1002/ar.22886.
- O'Donnell K., Sink S., Libeskind-Hadas R., Hulcr J., Kasson M.T., et al. Discordant phylogenies suggest repeated host shifts in the *Fusarium-Euwallacea* ambrosia beetle mutualism // *Fungal Genet. Biol.* – 2014. pii: S1087-1845(14)00199-6. doi: 10.1016/j.fgb.2014.10.014.
- Osborne C.P., Beerling D.J. Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C₄ plants // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2006. – Vol. 361(1465). – P. 173 – 194. doi: 10.1098/rstb.2005.1737.
- Palazzesi L., Barreda V.D., Cuitiño J.I., Guler M.V., Tellería M.C., Ventura Santos R. Fossil pollen records indicate that Patagonian desertification was not solely a consequence of Andean uplift // *Nat. Commun.* – 2014. – Vol. 5:3558. doi: 10.1038/ncomms4558.
- Penney D., McNeil A., Green D.I., Bradley R.S., Jepson J.E., Withers P.J., Preziosi R.F. Ancient Ephemeroptera-Collembola symbiosis fossilized in amber predicts contemporary phoretic associations // *PLoS One*. – 2012.7(10):e47651. doi: 10.1371/journal.pone.0047651.
- Peyton K.A., Valentino L.M., Maruska K.P. Dual roles of an algal farming damselfish as a cultivator and opportunistic browser of an invasive seaweed // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(10):e109007. doi: 10.1371/journal.pone.0109007.
- Pochon X., Montoya-Burgos J.I., Stadelmann B., Pawlowski J. Molecular phylogeny, evolutionary rates, and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium* // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2006. – Vol. 38(1):20-30.
- 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.
- Pyenson N.D., Gutstein C.S., Parham J.F., Le Roux J.P., Chavarría C.C., et al. Repeated mass strandings of Miocene marine mammals from Atacama Region of Chile point to sudden death at sea // *Proc. Biol. Sci.* – 2014. – Vol. 281(1781):20133316. doi: 10.1098/rspb.2013.3316.
- Quan C., Liu Y.S., Tang H., Utescher T. Miocene shift of European atmospheric circulation from trade wind to westerlies // *Sci. Rep.* – 2014. – Vol. 4:5660. doi: 10.1038/srep05660.
- Quintanaa J., Köhler M., Moyà-Solà S. *Nuralagus rex*, gen. et sp. nov., an endemic insular giant rabbit from the Neogene of Minorca (Balearic Islands, Spain) // *Journal of Vertebrate Paleontology*, - 2011. – Vol. 31(2). – P. 231 – 240. doi: 10.1080/02724634.2011.550367.
- Romero P.E., Weigand A.M., Pfenninger M. Positive selection on panpulmonate mitogenomes provide new clues on adaptations to terrestrial life // *BMC Evol Biol.* – 2016. – Vol. 16(1):164. doi: 10.1186/s12862-016-0735-8.
- Salas-Gismondi R., Flynn J.J., Baby P., Tejada-Lara J.V., Wesselingh F.P., Antoine P.O. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands // *Proc. Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 282(1804):20142490. doi: 10.1098/rspb.2014.2490.
- Scheyer T.M., Aguilera O.A., Delfino M., Fortier D.C., Carlini A.A., Sánchez R., Carrillo-Briceño J.D., Quiroz L., Sánchez-Villagra M.R. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics // *Nat. Commun.* – 2013. – Vol. 4:1907. doi: 10.1038/ncomms2940.
- Schnitzler J., Barraclough T.G., Boatwright J.S., Goldblatt P., Manning J.C., Powell M.P., Rebelo T., Savolainen V. Causes of plant diversification in the Cape biodiversity hotspot of South Africa // *Syst Biol.* – 2011. – Vol. 60(3). – P. 343 - 357. doi: 10.1093/sysbio/syr006.
- Shen W., Ye L., Ma J., Yuan Z., Zheng B., et al. The existence of C₄-bundle-sheath-like photosynthesis in the mid-vein of C₃ rice // *Rice (NY)*. – 2016. – Vol. 9(1):20. doi: 10.1186/s12284-016-0094-5.
- Smedmark J.E., Razafimandimbison S.G., Wikström N., Bremer B. Inferring geographic range evolution of a pantropical tribe in the coffee family (*Lasiatheae*, *Rubiaceae*) in the face of topological uncertainty // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2014. – Vol. 70. – P. 182-194. doi: 10.1016/j.ympev.2013.09.007.
- Solem A., Yochelson E.L. North American Paleozoic land snails, with a summary of other Paleozoic non-marine snails // *US Geol. Surv. Prof. Pap.* – 1979. – Vol. 1072. – P. 1 – 42.
- Spriggs E.L., Christin P.A., Edwards E.J. C₄ photosynthesis promoted species diversification during the Miocene grassland expansion // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(5):e97722. doi: 10.1371/journal.pone.0097722.
- Stanley S.M. Adaptive radiation and macroevolution. In *Major Evolutionary Radiations* Edited by: Taylor P.D., Larwood G.P. Oxford: Clarendon Press. – 1990. – P. 1 - 15.

- Stebbins G.L. Self fertilization and population variability in the higher plants // *American Naturalist*. – 1957. – Vol. 91. – P. 337 – 354.
- Steeman M.E., Hebsgaard M.B., Fordyce R.E., Ho S.Y.W., Rabosky D.L., Nielsen R., Rahbek C., Glenner H., Sørensen M.V., Willerslev E. Radiation of Extant Cetaceans Driven by Restructuring of the Oceans // *Syst. Biol.* – 2009. – Vol. 58(6). – P. 573 – 585. doi: 10.1093/sysbio/syp060.
- Sun B., Wang Y.F., Li C.S., Yang J., Li J.F., Li Y.L., Deng T., Wang S.Q., Zhao M., Spicer R.A., Ferguson D.K., Mehrotra R.C. Early Miocene elevation in northern Tibet estimated by palaeobotanical evidence // *Sci. Rep.* – 2015. – Vol. 5:10379. doi: 10.1038/srep10379.
- Tank D.C., Olmstead R.G. From annuals to perennials: Phylogeny of stubtribe *Castillejinae* (*Orobanchaceae*) // *American Journal of Botany*. – 2008. – Vol. 95. – P. 608 - 625.
- Thornhill D.J., Lewis A.M., Wham D.C., LaJeunesse T.C. Host-specialist lineages dominate the adaptive radiation of reef coral endosymbionts // *Evolution*. – 2014. – Vol. 68(2). – P. 352 - 367. doi: 10.1111/evo.12270.
- Tomasello S., Álvarez I., Vargas P., Oberprieler C. Is the extremely rare Iberian endemic plant species *Castrilanthemum debeauxii* (*Compositae, Anthemideae*) a 'living fossil'? Evidence from a multi-locus species tree reconstruction // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2015. – Vol. 82 Pt A:118-30. doi: 10.1016/j.ympev.2014.09.007.
- Tseng Z.J., Wang X., Slater G.J., Takeuchi G.T., Li Q., Liu J., Xie G. Himalayan fossils of the oldest known pantherine establish ancient origin of big cats // *Proc. Biol. Sci.* – 2013. – Vol. 281(1774):20132686. doi: 10.1098/rspb.2013.2686.
- Uno K.T., Cerling T.E., Harris J.M., Kunitatsu Y., Leakey M.G., Nakatsukasa M., Nakaya H. Late Miocene to Pliocene carbon isotope record of differential diet change among East African herbivores // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2011. – Vol. 108(16). – P. 6509 – 6514. doi: 10.1073/pnas.1018435108.
- Wang B., Climent J., Wang X.R. Horizontal gene transfer from a flowering plant to the insular pine *Pinus canariensis* (Chr. Sm. Ex DC in Buch) // *Heredity* (Edinb). – 2015. – Vol. 114(4). – P. 413-418. doi: 10.1038/hdy.2014.118.
- Wu H., Guang X., Al-Fageeh M.B., Cao J., Pan S., et al. Camelid genomes reveal evolution and adaptation to desert environments // *Nat. Commun.* – 2014. – Vol. 5:5188. doi: 10.1038/ncomms6188.
- Wu H., Guo Z., Guiot J., Hatté C., Peng C., Yu Y., Ge J., Li Q., Sun A., Zhao D. Elevation-induced climate change as a dominant factor causing the late Miocene C(4) plant expansion in the Himalayan foreland // *Glob. Chang. Biol.* – 2014. – Vol. 20(5). – P. 1461 - 1472. doi: 10.1111/gcb.12426.
- Wu S., Zhang F., Edwards S.V., Wu W., Ye J., Bi S., Ni X., Quan C., Meng J., Organ C.L. The evolution of bipedalism in jerboas (rodentia: *Dipodoidea*): origin in humid and forested environments // *Evolution*. – 2014. – Vol. 68(7). – P. 2108 - 2118. doi: 10.1111/evo.12404.
- Xu S., Yang Y., Zhou X., Xu J., Zhou K., Yang G. Adaptive evolution of the osmoregulation-related genes in cetaceans during secondary aquatic adaptation // *BMC. Evol. Biol.* – 2013. Sep 9;13:189. doi: 10.1186/1471-2148-13-189.
- Yokoyama S., Altun A., DeNardo D.F. Molecular convergence of infrared vision in snakes // *Mol. Biol. Evol.* – 2011. – Vol. 28(1). – P. 45 - 48. doi: 10.1093/molbev/msq267.
- Zhang Z., Nisancioglu K.H., Ninnemann U.S. Increased ventilation of Antarctic deep water during the warm mid-Pliocene // *Nat. Commun.* – 2013. – Vol. 4: 1499. doi: 10.1038/ncomms2521.
- Zhang Z., Ramstein G., Schuster M., Li C., Contoux C., Yan Q. Aridification of the Sahara desert caused by Tethys Sea shrinkage during the Late Miocene // *Nature*. – 2014. – Vol. 513(7518). – P. 401-404. doi: 10.1038/nature13705.