

**Тема: Антропогенний період (Четвертинний період)
(2,588 млн.р.т – до сьогоднішніх днів)**

Антропогенний період складається з двох епох: Плейстоцену (2,588 млн.р.т. - 12 тис.р.т.) і Голоцену (12 тис.р.т. - до сьогоднішніх днів).

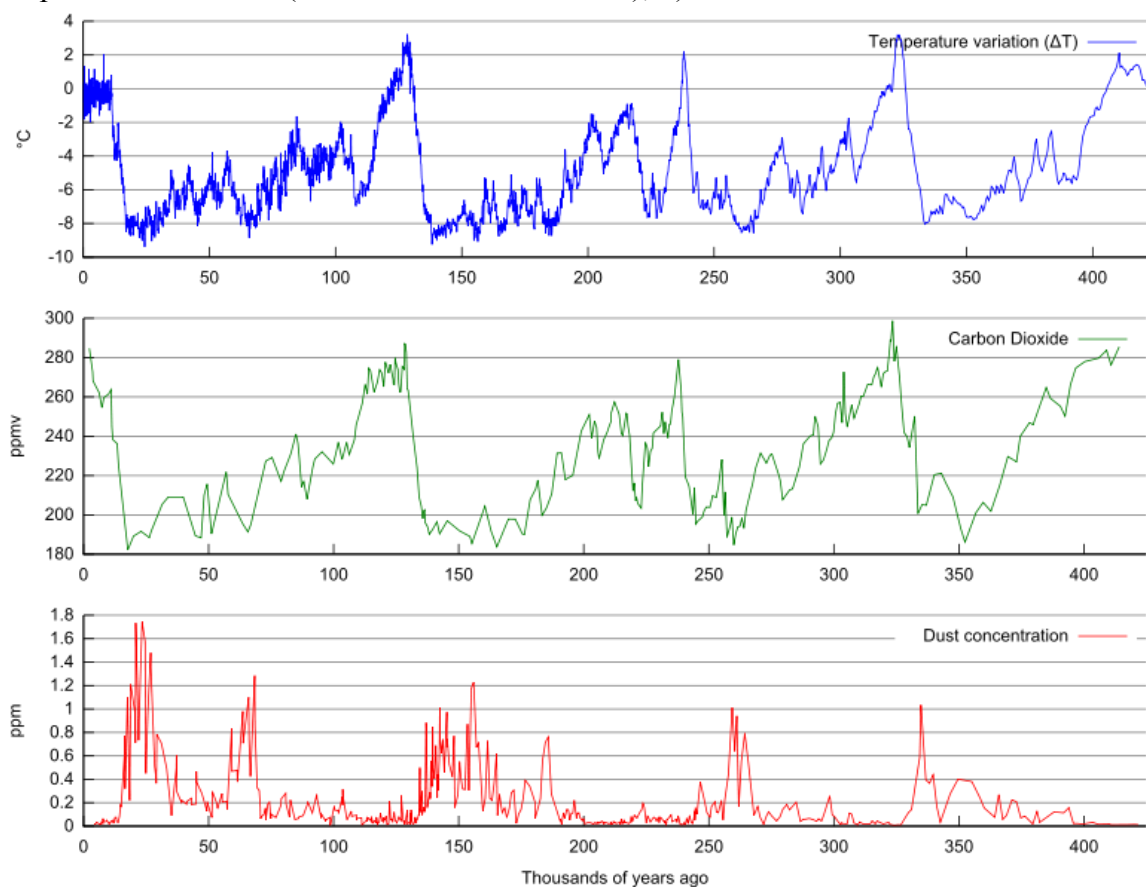
Стратиграфія Антропогенного періода (за <https://en.wikipedia.org/wiki/>)

Період:	Епоха:	Ярус:	Тривалість:
Антропогенний або Четвертинний (Quaternary)	Голоцен (Holocene)		0, 0117 млн.р.т. - сьогодні
	Плейстоцен (Pleistocene)	Тарантій (Tarantian)	0,126 - 0,0117 млн.р.т.
		Іоній (Ionian)	0,781 - 0,126 млн.р.т.
		Калабрій (Calabrian)	1,80 - 0,781 млн.р.т.
	Геласій (Gelasian)	2,58 - 1,80 млн.р.т.	
Неогеновий (Neogene)	Пліоцен (Pliocene)	Піацензій (Piacenzian)	3,60 - 2,58 млн.р.т.

Клімат в Антропогенному періоді

Для Антропогенного періоду характерні різкі і багаторазові зміни клімату. Так, в Плейстоцені було 11 подій зледеніння. При цьому тільки за останні 800 тис. років було вісім льодовикових епох, кожна з яких тривала від 70 до 90 тис. років. Сусідні льодовикові епохи розділялись міжльодовиковими епохами по 10 - 30 тис. років. NB! Згідно інших даних – 100 тис. річні цикли гляціації-дегляціації встановились приблизно 430 тис.р.т., а то того – цикли були значно коротшими і становили 41 тис. років.

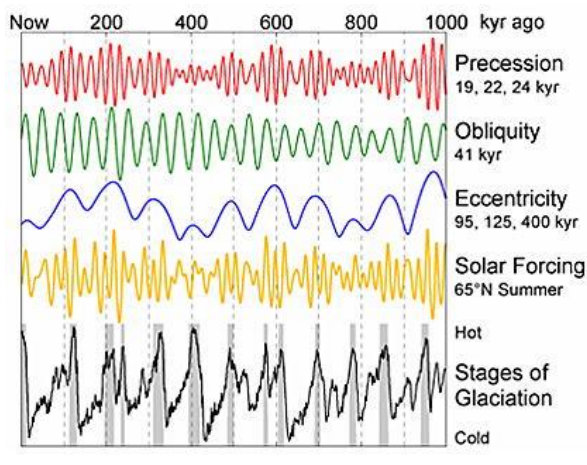
Причини появи даних кліматичних мікроциклів: а) циклічні зміни параметрів орбіти Землі: віддаленість орбіти Землі від Сонця, кут нахилу земної осі до площини екліптики, власне обертання земної осі (т.зв. цикли Міланковича); б) циклічні зміни активності Сонця.



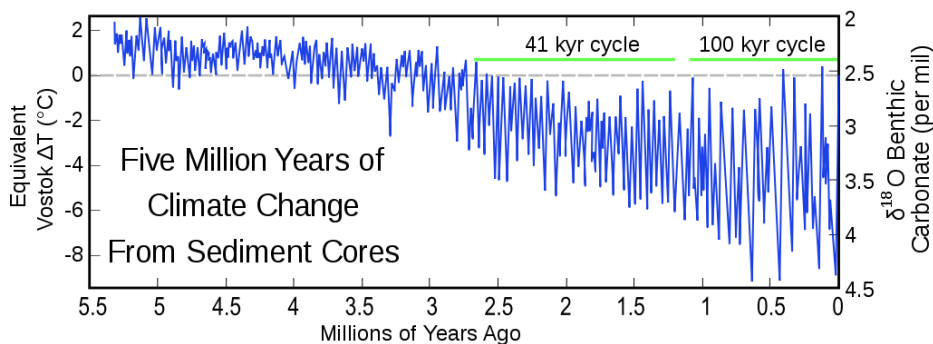
Зміни температури навколишнього середовища (°C), вмісту вуглекислого газу (ppmv) і пилу (ppm) в атмосфері за останні 400 тис. років (за <http://ic.pics.livejournal.com/romario643/63143687>).

***Варіації в тривалості гляціалів-інтергляціалів.** Згідно М. Міланковича, тривалість періодів зледеніння та міжльодовиків`я залежить від кількості сонячного тепла, яку отримує Земля, а ця величина коливається через три періодичні процеси: прецесії земної осі, з періодом 25 750 років, нутації земної осі (тобто коливання кута нахилу осі до площині орбіти), з періодом близько 41 тис. років, і зміни ексцентриситету земної орбіти, з періодом близько 93 тис. років. Коли цикли підсилюють один одного, виникає зледеніння.

Проведені дослідження показали, що тривалість гляціалів-інтергляціалів - змінюється. Зокрема, за останні 400 тис. років тривалість циклів зросла від 41 тис. років до 100 тис. років. Тоді як згідно з іншими даними - подовження циклів гляціації-дегляціації відбулося значно раніше - не пізніше, ніж 1 млн.р.т. Таким чином, в інтервалі 3 – 1 млн.р.т. провідним фактором, який впливав на зміни клімату - був 41 тис. річний цикл зміни кута нахилу орбіти Землі до площини екліптики, а після 1 млн.р.т. - з невідомих причин - провідним фактором стали циклічні зміни величини ексцентриситету орбіти Землі (з циклом 100 тис. років).



Кліматичні цикли Міланковича за останні 1000 тис. років. Зверніть увагу на те, що починаючи з епохи приблизно 400 тис.р.т. тривалість циклів льодовиковій-міжльодовиковій зростає до 100 тис. років (за [http://www.xliby.ru/nauchnaja_literatura_prochee/klimatokratija/ p2.php](http://www.xliby.ru/nauchnaja_literatura_prochee/klimatokratija/p2.php))



Згідно з іншими даними - тривалість циклів (гляціації-дегляціації) зросла з 41 тис. років до 100 тис. років значно раніше - приблизно 1 млн.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Milankovitch_cycles).

Як правило, океани у плюсів не замерзають (на відміну від континентів) завдяки високій теплоємності води і теплообміну з екваторіальними водами за рахунок океанічних течій. Однак, приблизно 1 млн.р.т. через підняття Ісландії відбулось ізолювання Північного Льодовитого океану від водообміну з теплими екваторіальними водами, що призвело до формування в Північному Льодовитому океані покривного зледеніння.

Епохи похолодань сприяють розростанню покривного зледеніння. Так, в періоди максимального зледеніння до 30% поверхні Землі було вкрите кригою. У Північній півкулі льодовики досягали 48⁰ широти в Євразії та 37⁰ широти в Північній Америці. NB! Географічні відмінності у розподілі покривного зледеніння в Євразії та Північній Америці в Плейстоцені пов'язані з іншим ніж сьогодні розташуванням північного географічного полюса.

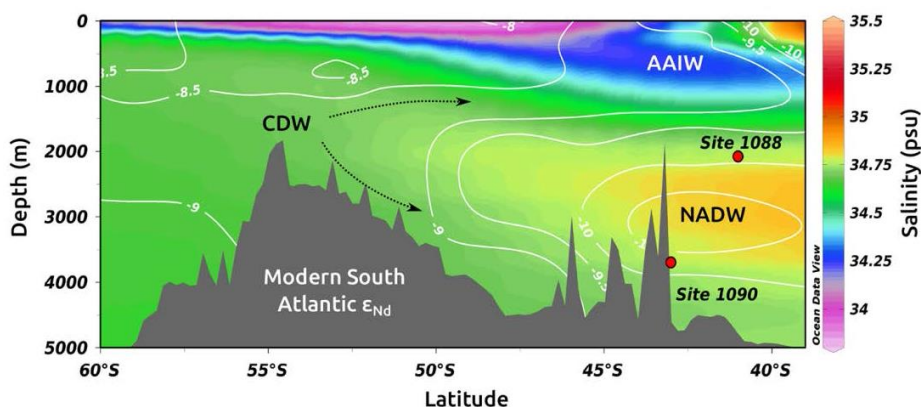
Товщина льодовикового щита досягала 1500 - 3000 м і в ньому акумулювалась величезна маса води. Ізолювання води в крижаних масах призводило до евстатичного зниження рівня води у Світовому океані на 100 - 150 м. При цьому з'являлись сухопутні мости між континентами. Так, між льодовиковими та міжльодовиковими епохами коливання рівня води в Чорному морі становили майже 150 м.

Через низькі температури і низький рівень моря - клімат був посушливим, оскільки не вистачало теплової енергії на випаровування води. Це призвело до поширення пустель в Африці, Азії, Австралії, Північній і Південній Америках. Якщо в Неогеновому періоді через засухи в Африці та Австралії ліси змінилися саванами, то в Антропогеновому періоді - савани змінилися на напівпустелі і пустелі.

Остання льодовикова епоха почалась близько 110 тис.р.т. При цьому останній льодовиковий максимум, коли загальний обсяг льоду в льодовиках був максимальним, відноситься до часу близько 26 - 20 тис.р.т. Потім настало потепління - сучасний інтергляціал почався 11,7 тис.р.т.: протягом декількох тисячоліть льодовиковий покрив в Європі розпався, його залишки в Скандинавії повністю зникли 10 тис.р.т. Танення льодовиків супроводжувалось зростанням рівня моря і затопленням великих територій. Наступний гляціал почнеться приблизно через 3000 років.

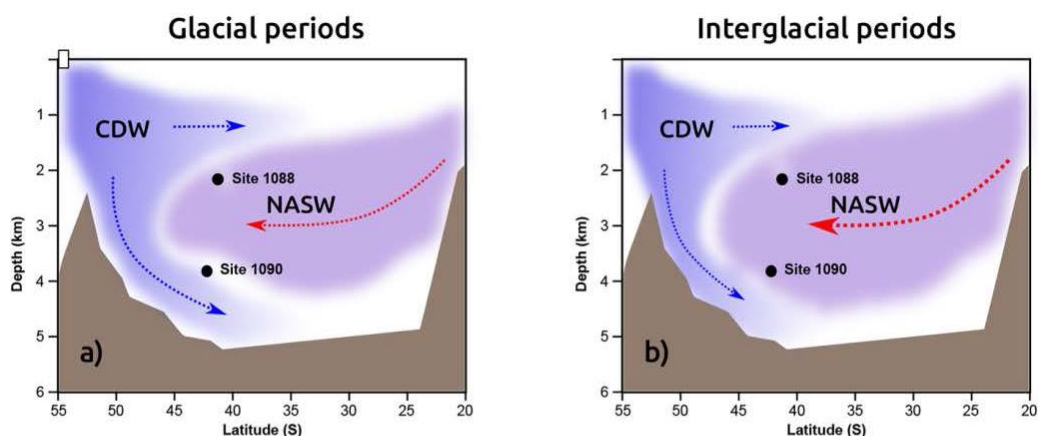
Середній Плейстоцен. Термогалінна циркуляційна криза і зміни в тривалості і амплітуді температурних скачків гляціалів-інтергляціалів. В середньому Плейстоцені відбулась зміна періодичності гляціалів-інтергляціалів (цикли виросли від 41 тис. років до 100 тис. років), крім того, варіації кліматичних умов стали більш високоамплітудними без змін в силах Міланковича. Pena L.D. з колегами (2014), використовуючи ізотопи неодиму Nd, показали істотне порушення океанічної термогалінної циркуляції в середньому Плейстоцені в інтервалі 950 - 860 тис.р.т., що за часом збігається з початком 100-тисячолітніх циклів гляціалів-інтергляціалів. Після середнього Плейстоцену встановилась дуже слабка система термогалінної циркуляції в океанах. Середньо-Плейстоценова океанічна циркуляційна криза сприяла зниженню концентрації атмосферного вуглекислого газу і зростанню покривного зледеніння в високих широтах, що стабілізувало 100-тисячолітні кліматичні цикли на Землі (за Pena et al., 2014).

NB*: Ізотопи неодиму використовують для вивчення термогалінної палео-циркуляції в давніх океанах завдяки нетривалій резиденції даних ізотопів в океанічній воді (500 - 1000 років). Внаслідок цього, співвідношення ізотопів неодиму (показник ϵ_{Nd}) значно змінюється в просторі і в часі. При цьому ізотопи неодиму не фракціонуються в ході фізичних і біологічних процесів (на відміну від інших ізотопів). Крім того, в різних океанах Землі значення показника ϵ_{Nd} відрізняються внаслідок вивітрювання різної за віком кори. Тому, в седиментах по відношенню ізотопів неодиму можливо встановити джерело океанічної води і використовувати цей показник для оцінки характеру термогалінної циркуляції як в сучасних, так і в доісторичних океанах (за Pena et al., 2014).

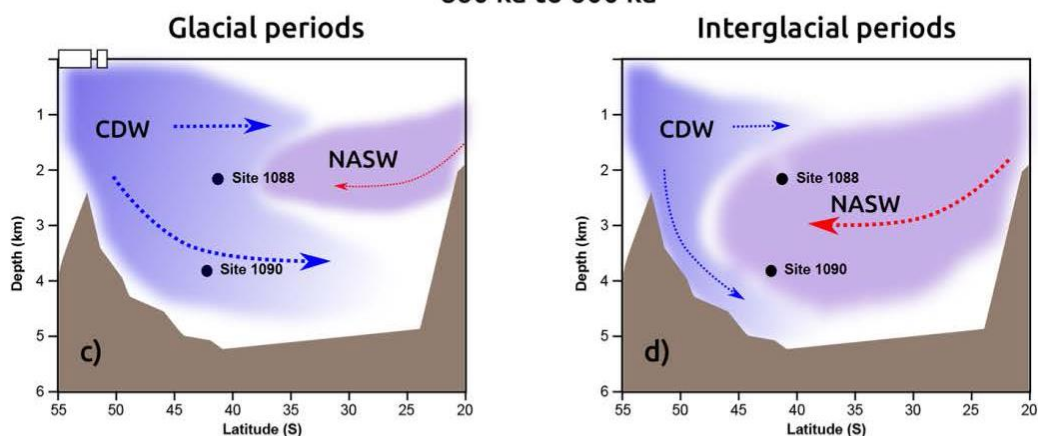


На меридіональному гідрографічному профілі сучасної Південної Атлантики видно різний розподіл водних мас різної солоності. Де: Latitude - географічна широта, Depth - глибина океану, Salinity - солоність води в океані, NADW - глибинні води північної Атлантики, що експортуються в Південний океан, є основою сучасної океанічної термогалінної циркуляції в даному регіоні (за Pena et al., 2014).

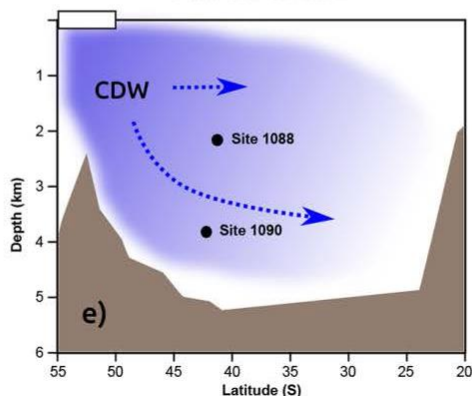
1,100 ka to 950 ka



860 ka to 600 ka



900 ka event

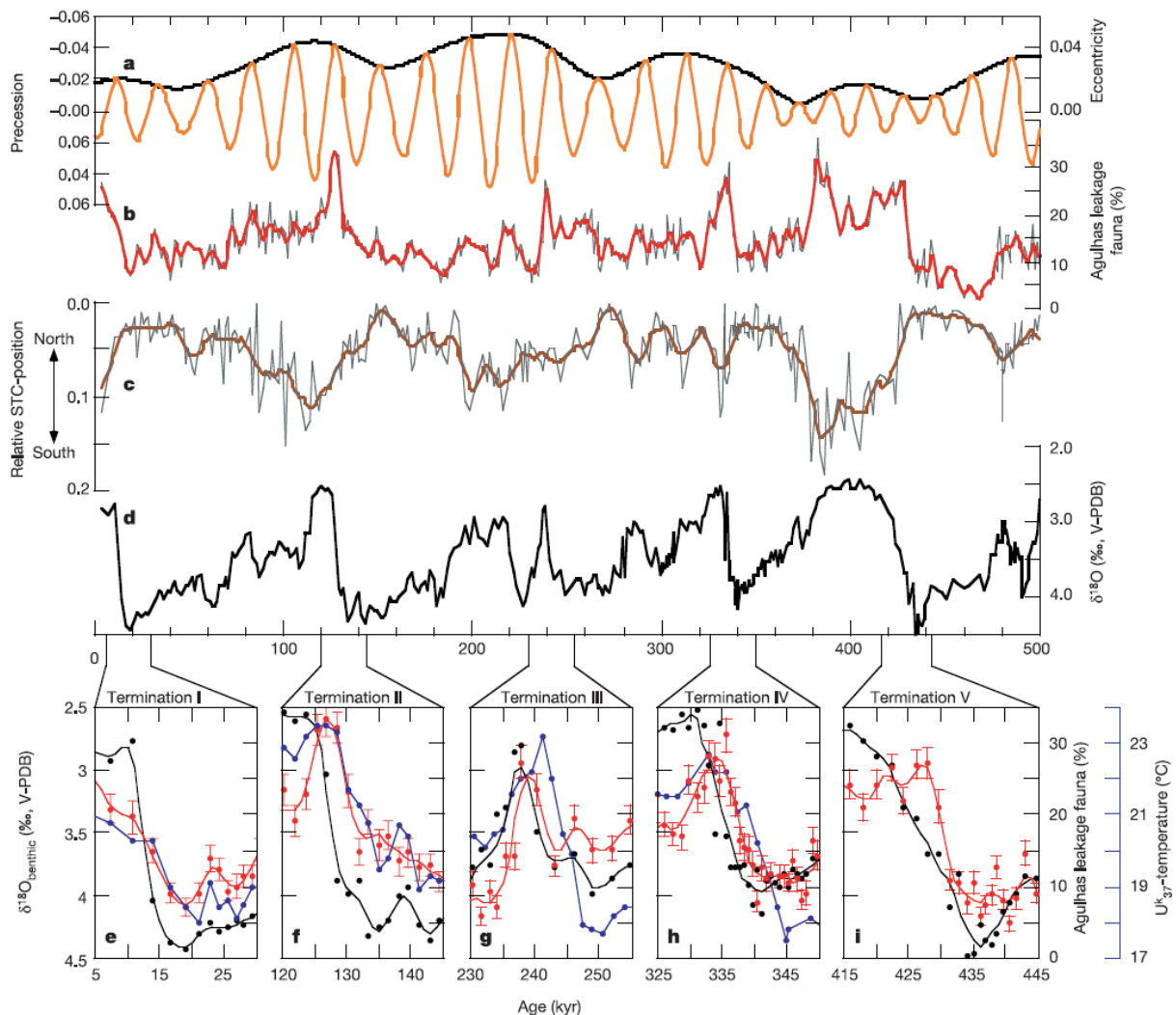


Схематична ілюстрація змін термогалінної циркуляції в середньому Плейстоцені в Південній Атлантиці. Перед середнім Плейстоценом в інтервалі 1100 - 950 тис.р.т. мав місце значний експорт солоної води в південну Атлантику і в періоди гляціалів (а), і в періоди інтергляціалів (б). Значення показника ϵNd свідчать про дуже невеликі відмінності в обсягах і глибинах надходження солоної води в гляціали і інтергляціали. Однак, після середнього Плейстоцену, починаючи з 860 - 600 тис.р.т., під час інтергляціалів збереглася значна термогалінна циркуляція, але в епохи гляціалів - відзначена значна редукція термогалінної циркуляції. В епоху 900 тис.р.т. зареєстровано безпрецедентне ослаблення термогалінної циркуляції (за Pena et al., 2014).

Зміна кліматичних умов в інтергляціалах починаючи з епохи 430 тис.р.т. (т.зв. The Mid-Brunhes Event). У Плейстоцені після епохи приблизно 430 тис.р.т. інтергляціали почали характеризуватися більш теплим кліматом у порівнянні з попередніми інтергляціалами (т.зв. The Mid-Brunhes Event). Дослідження, проведені Yin Q. (2013), показали, що дані зміни пов'язані зі змінами параметрів орбіти Землі (віддаленості орбіти Землі від Сонця і кута нахилу осі обертання Землі до площини екліптики). Таким чином,

починаючи з епохи 430 тис.р.т. було зареєстровано чотири високоамплітудних 100-тисячолітніх цикли гляціалів-інтергляціалів з більш теплими інтергляціалами в порівнянні з попередніми кліматичними циклами (за http://en.rfwiki.org/wiki/Mid-Brunhes_Event).

Вплив водопереносу між Індійським і Атлантичним океанами за допомогою течії Агульяс на завершення гляціальних циклів в Плейстоцені. Інтенсивність тепло- і солепереносу між Індійським і Атлантичним океанами за допомогою течії Агульяс (навколо мису Голковий або Агульяс на крайньому півдні Африки) є важливим для глобальної термогалінної циркуляції. Посилення або ослаблення цього потоку призводить до посилення або ослаблення Атлантичної меридіональної циркуляції і до зміни характеру глибинних вод Північної Атлантики, пов'язаних з даною циркуляцією. На півдні Атлантичного океану завдяки водам течії Агульяс формується своєрідна фауна планктонних форамініфер. Peeters F.J. з колегами (2004) використовували аналіз фосилізованих форамініфер для дослідження історії течії Агульяс за останні 550 тис. років. Проведені дослідження показали, що інтенсивність обміну водами між Індійським і Атлантичним океанами є дуже варіабельною: цей водообмін посилюється під час сучасного і минулих інтергляціалів і значно редукується під час гляціальних інтервалів. Когерентність варіацій в інтенсивності течії Агульяс з рівнем інсоляції під час літа в Північній півкулі свідчить про зв'язок інтенсивності течії Агульяс з мусонною системою. Посилення потоку Агульяс під час пізніх гляціальних епох відбувається тоді, коли обсяг льоду в льодовиках стає максимальним, що свідчить про критичну роль течії Агульяс в припиненні гляціальних епох і радикальній зміні клімату на Землі від гляціалів до інтергляціалів (за Peeters et al., 2004).

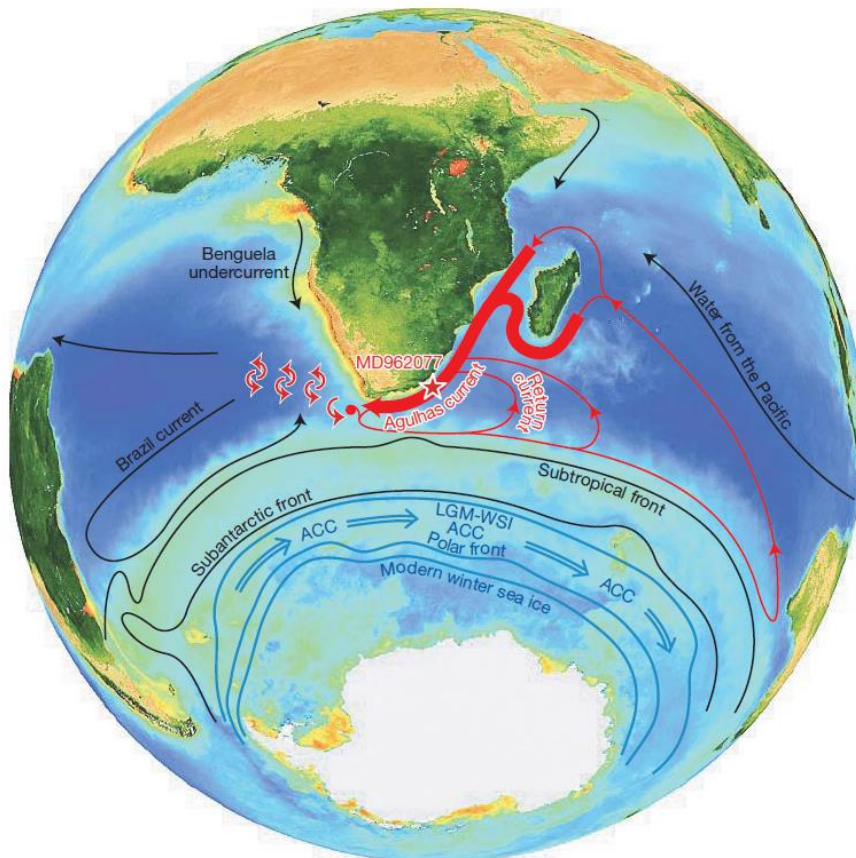


Пізньо-Плейстоценові варіації в параметрах орбіти Землі і накопиченні фосилій форамініфер, характерних для зони дії течії Агульяс, під час завершення гляціалів. Де: а - параметри ексцентриситету орбіти Землі (чорна лінія) і величини прецесії (помаранчева лінія); зверніть увагу на

перевернутість шкали; b - накопичення фосилій форамініфер, характерних для зони дії течії Агульяс; NB! Епохи максимального потоку Агульяс корелюють з мінімальними значеннями прецесії (і, відповідно, з максимальними значеннями річної інсоляції в Північній півкулі); c - співвідношення *G. truncatulinoides* / (*N. pachyderma* dex. ð *G. inflata* ð *G. truncatulinoides*) було використано як проксі для оцінки відстані STC (Південної тропічної течії) щодо положення місця відбору фосилій; високі значення цього показника свідчать про більш південне положення STC (зверніть увагу на інвертований аксис); d - значення показника ізотопного фракціонування кисню-18 ($d^{18}O$) в *Cibicides wuellerstorfi*; terminations I-V - час закінчення п'яти гляціалів в Плейстоцені; e - і - скам'янілості форамініфер в зоні дії течії Агульяс (червона лінія); глобальний обсяг льоду (чорна лінія) і значення приповерхневих температур (SST, блакитна лінія) під час завершення п'яти гляціалів в Плейстоцені (за Peeters et al., 2004).

Роль течії Агульяс (Agulhas) в змінах клімату в Четвертинному періоді. Середній Плейстоцен. Caley T. з колегами (2012) представили дані за 1350 років про швидкість накопичення залишків планктонних форамініфер виду *Globorotalia menardii*. Присутність цієї фауни в субтропіках півдня-сходу Атлантики забезпечується міжконтинентальним водообміном через течію Агульяс. Авторами дослідження був зроблений висновок про те, що довгострокова динаміка перенесення води течією Агульяс відіграла критичну роль в глобальному теплопереносі і регуляції клімату на Землі зокрема, під час Mid-Brunhes event (424 тис.р.т.) і Mid-Pleistocene transition, і може зіграти важливу роль в найближчому майбутньому (за Caley et al., 2012).

Міграції субтропічного фронту Південної півкулі впливають на інтенсивність гляціальних епох через блокування течії Агульяс. Поширеність льодовикового покриву в Північній півкулі, зміни рівня моря, зміни температури навколишнього середовища – усі ці данні свідчать про значні флуктуації в суворості гляціальних епох за останні 800 тис. років за умови достатньо стабільного рівня вуглекислого газу в атмосфері. Зокрема – про екстремальні льодовикові стадіали в інтервалі 420 – 340 тис.р.т.

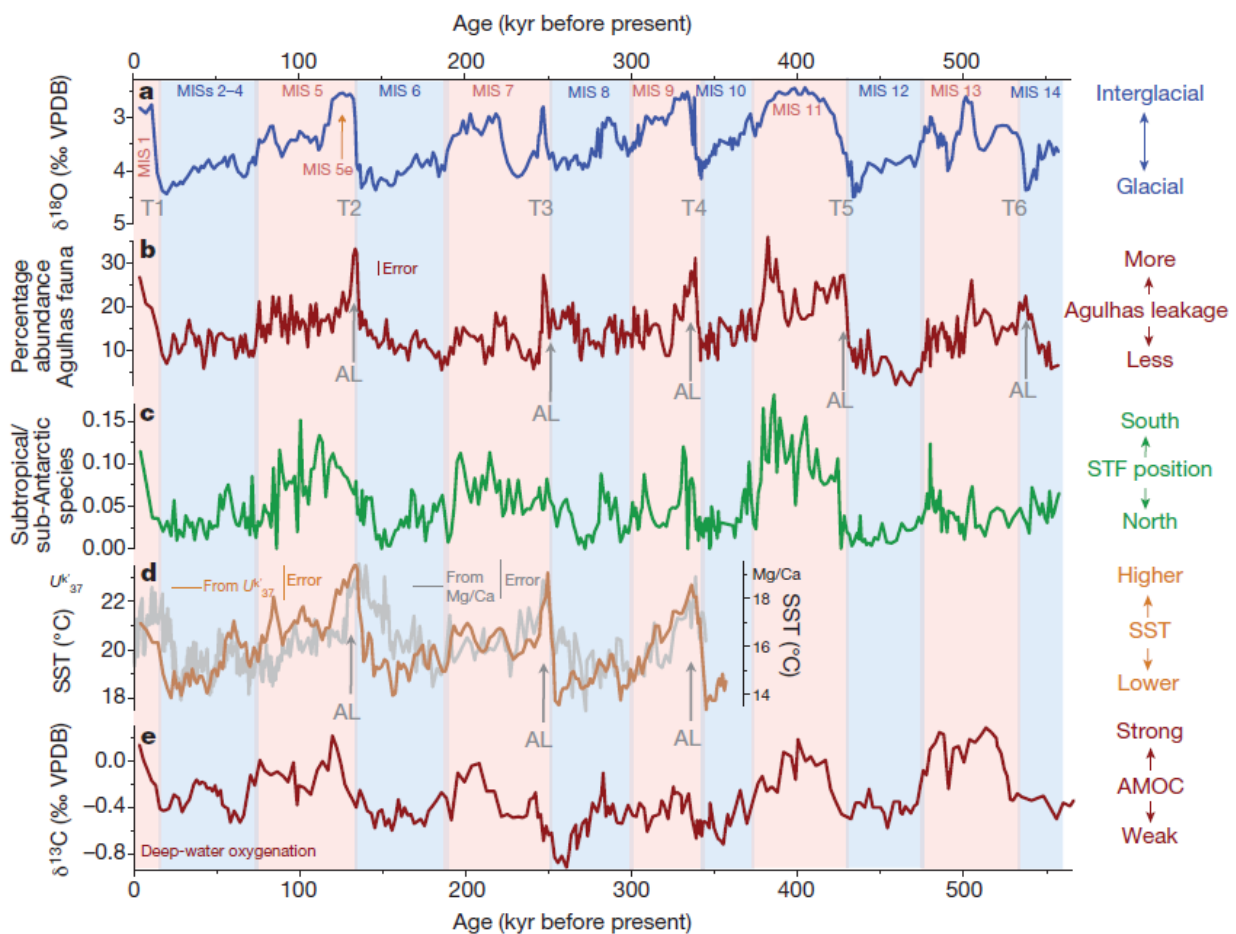


Розташування океанічних течій і атмосферних фронтів протягом літа в Південній півкулі. Течія Агульяс, яка забезпечує перенесення теплої солоної води з Індійського океану до Атлантичного

океану, вказана червоним кольором. Інтенсивність цієї течії значною мірою залежить від меридіонального руху атмосферних фронтів. Де: LGM-WSI – останній гляціальний максимум; ACC – Антарктична циркумпольна течія (за Bard & Rickaby, 2009).

Bard E. і Rickaby R.E. (2009) провели дослідження можливого впливу міграції південного субтропічного фронту (STF) на північ від південно-східного узбережжя Африки в якості перешкоди для течії Агульяс, яка контролює транспортування теплої та солоної води з Індійського океану до Атлантичного океану.

Аналіз даних по приповерхневим температурам океанічної води за останні 800 тис. років та продуктивності океану дозволив авторам роботи встановити, що протягом холодних стадіалів продуктивність океану зростала, а приповерхневі температури океанічної води знижувались на 6 градусів Цельсія порівняно з сучасними температурами. Це свідчить про те, що протягом холодних стадіалів субтропічний фронт зсувався на північ приблизно на 7 градусів, що практично блокувало течію Агульяс. Отримані результати в комбінації з аналізом фауністичних комплексів з південної Атлантики свідчать про те, що варіації в північній міграції субтропічного фронту Південної півкулі (STF) спроможні модулювати суворість кожної гляціальної похи шляхом зміни інтенсивності течії Агульяс, яка переносить теплу і солону воду до Атлантичного океану, забезпечуючи Атлантичну меридіональну циркуляцію водних мас. Автори дослідження показали, що відмінності в ступені північної міграції субтропічного фронту Південної півкулі спроможні частково відокремити зміни в глобальному кліматі від атмосферної концентрації вуглекислого газу, що дозволяє вирішити довготривалу проблему різної гляціальної амплітуди за наявності стабільного рівня вуглекислого газу в атмосфері в Плейстоцені (за Bard & Rickaby, 2009).



Вплив течії Агульяс на океанічну циркуляцію і встановлення клімату на Землі за останні 570 тис. років. Де: а - зміни значень показника ізотопного фракціонування кисню ($\delta^{18}\text{O}$) в раковинках викопних форамініфер, які корелюють зі змінами температури навколишнього середовища; б -

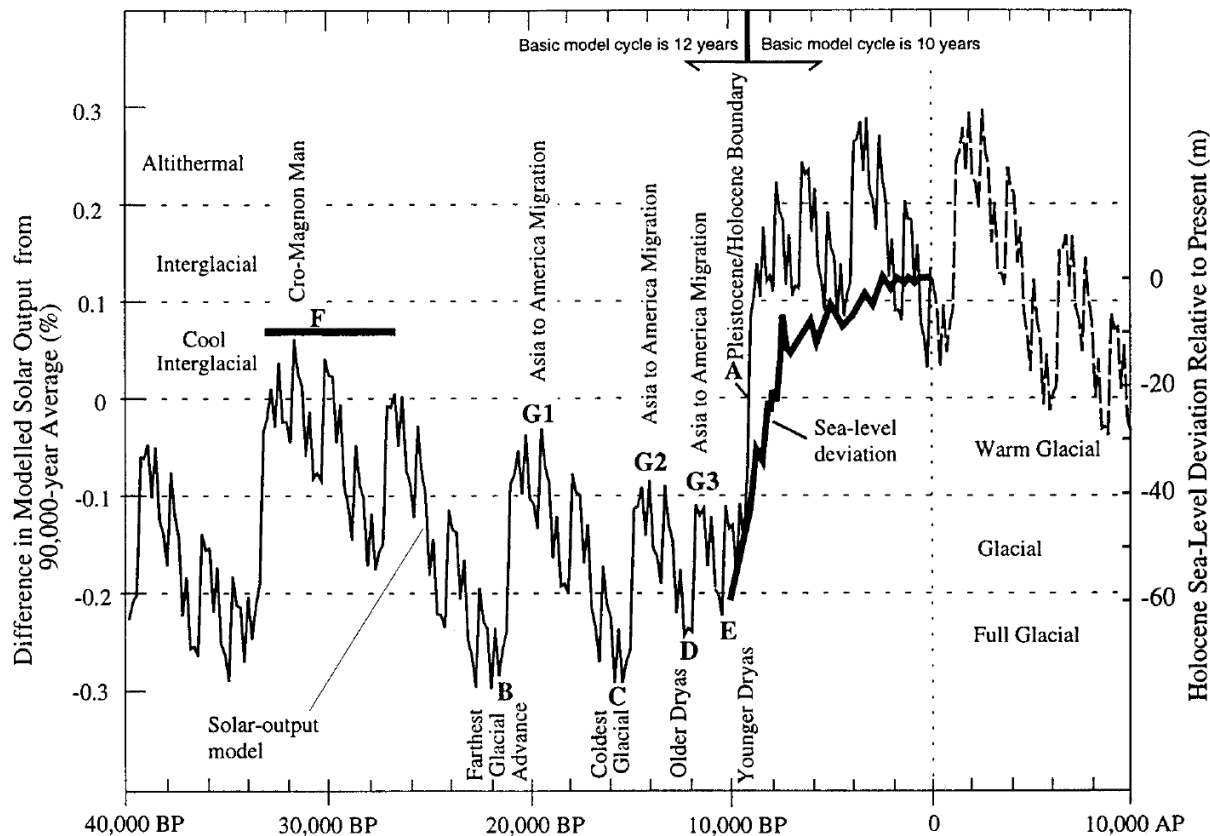
присутність тропічних планктонних форамініфер - фауни, характерної для впливу течії Агульяс; присутність цієї фауни показало максимальний потік течії Агульяс під час завершення гляціалів; с - відношення субтропічних до субантарктичних планктонних маркерних видів є показником міграції Південного тропічного фронту (STF) в напрямку північ - південь; d - значення приповерхневих температур води в океані, отримані на підставі аналізу значень показників $Uk'37$ в водоростях (коричнева лінія) і співвідношення Mg/Ca в раковинках планктонних форамініфер (сіра лінія); обидві реконструкції свідчать про максимальні приповерхневі температури під час припинення гляціалів, що збігається з надходженням води з течею Агульяс; e - зміни значень показника ізотопного фракціонування вуглецю-13 ($\delta^{13}C$), пов'язаного з рівнем вентиляції глибин океану; зміни цього показника корелюють з інтенсивністю Атлантичної меридіональної циркуляції океанічних водних мас (т.зв. Atlantic meridional overturning circulation, АМОС). Величина АМОС зростає в епохи термінації гляціалів, що призвело до появи гіпотези, згідно з якою течія Агульяс стимулює АМОС.

Причина малого льодовикового періода, т.з. Younger Dryas, – не є імпактою.

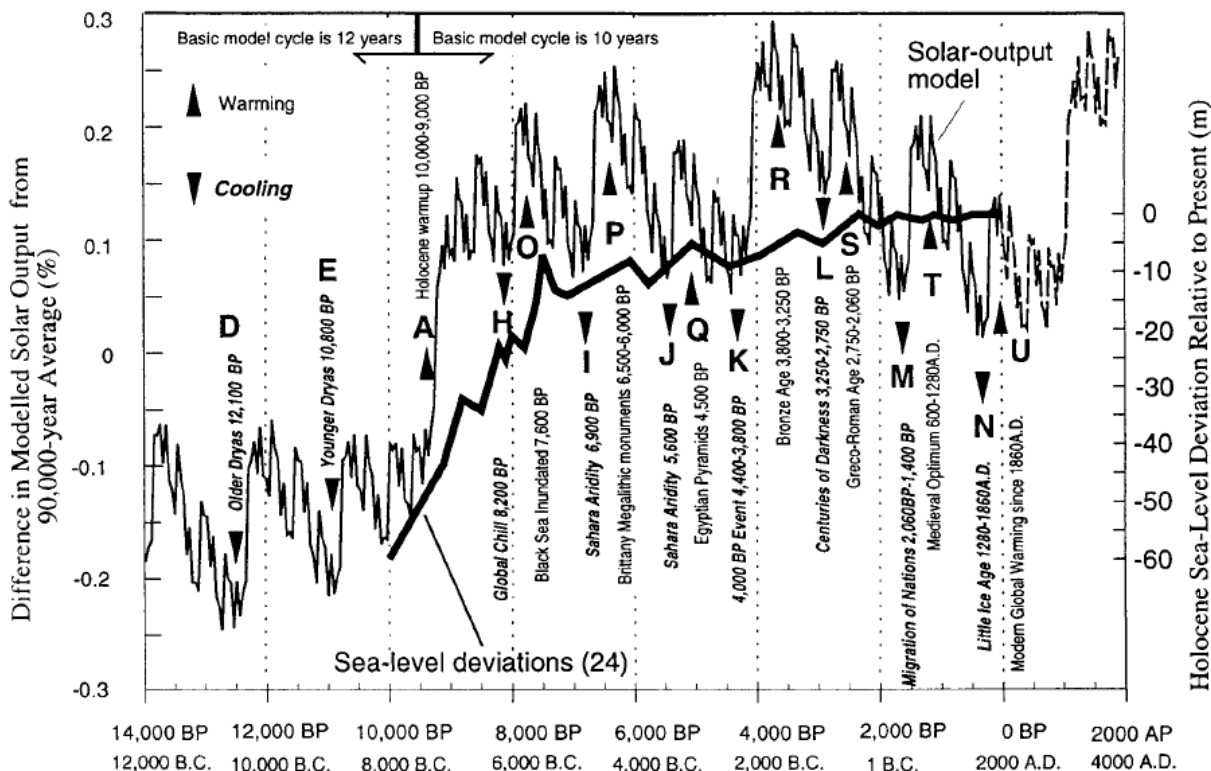
Younger Dryas імпактна гіпотеза полягає в тому, що приблизно 12,9 тис.р.т. на території Північної Америки впав позаземний об'єкт, що запустило похолодання і вимирання багатьох представників Північно-Американської мегафауни і зникнення т.зв. Кловіс (Clovis) культури давніх людей. На території Північної Америки і Бельгії знаходять передбачувані сайти падіння космічного тіла (6 - 10 сайтів і серед них - Carolina Bays), час утворення яких збігається з початком Younger Dryas. Ці сайти ідентифікують за наявністю т.зв. чорних матів (black mats). Такі мати формуються в древніх депозитах заболочених територій. Pigati J.S. з колегами (2012) досліджували чорні мати, що датуються 40 - 6 тис.р.т. на південному заході США і в пустелі Атакама на півночі Чилі. У 10 з 13 сайтів автори роботи виявили високі концентрації іридію, магнітні сферули і титано-магнітні гранули всередині або в основі чорних матів в залежності від їх віку і розташування. Автори вважають, що високі концентрації імпактних маркерів в цих сайтах пов'язані з процесами, що відбуваються на заболочених територіях, а не з катастрофічним зіткненням з космічним тілом (за Pigati et al., 2012).

Мегапосухи в тропічній Африці. Пізній Плейстоцен. Екстремально посушливі умови в тропічній Африці виявлялись як окремі епізоди в інтервалі 135 - 90 тис.р.т. Такі посухи провокували екстраординарне зниження рівня води навіть в найглибших Африканських озерах. Cohen A.S. з колегами (2007) досліджували відкладення озера Малаві (Lake Malawi) і показали, що епізоди посухи мали важкі наслідки для наземних і аквальних екосистем. Під час аридних фаз в районі озера Малаві умови були холодні напівпустельні з річною кількістю опадів менше 400 мм, продуктивність рослинності була дуже низькою. Сучасна глибина озера становить 706 м. Аналіз фосилій і седиментів свідчить про те, що в епохи аридності глибина озера знижувалась до 125 м, озеро ставало солоним і лужним (за Cohen et al., 2007).

Вплив активності Сонця на кліматичні цикли. Голоцен. Perry С.А. і Hsu К.І. (2000) розробили модель зміни активності Сонця на кордоні Плейстоцен - Голоцен, приблизно 9 тис.р.т., і відкалібрували дану модель з урахуванням геофізичних і археологічних даних про холодні і теплі клімати на Землі. Автори показали, що малий льодовиковий період був 1280 - 1860 р.т. і такі періоди повторюються з інтервалом приблизно в 1300 років. Ця періодичність корелює з флуктуаціями в активності Сонця і в найближчі 500 років Землю чекає черговий міні-льодовиковий період (за Perry & Hsu, 2000).



Зміни в світності Сонця в інтервалі 40 - 10 тис.р. Де: по осі ОХ - геологічний час, тис.р.т.; по осі ОУ - світність Сонця (відмінності в світності Сонця в конкретні роки від середніх за 90 тис років значень світності, % (за Petty & Hsu, 2000).



Зміни в світності Сонця в інтервалі 14 - 2 тис.р. Де: по осі ОХ - геологічний час, тис.р.т.; по осі ОУ - світність Сонця (відмінності в світності Сонця в конкретні роки від середніх за 90 тис років значень світності, % (за Petty & Hsu, 2000).

Біота в Антропогеновому періоді

Морські організми

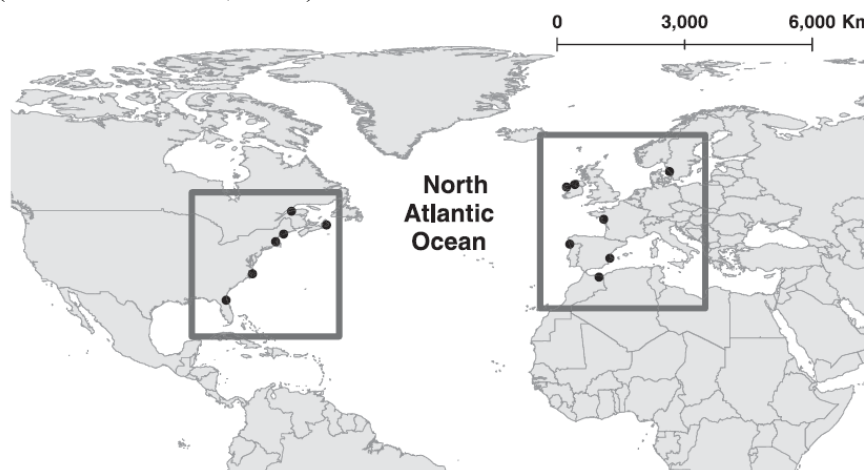
Диверсифікація Середземноморських червононогих молюсків. Молекулярний аналіз Середземноморських ендемічних червононогих молюсків *Dendropoma petraeum*, проведений Calvo M. з колегами (2015), показав, що диверсифікація в межах групи на чотири сучасні лінії відбулась в інтервалі 9,5 - 4,5 млн.р.т., тоді як основні події диверсифікації всередині кожної лінії відбувались в інтервалі 3,72 - 0,66 млн.р.т. (Пізній Пліоцен - ранній Плейстоцен). Час розходження між чотирма основними лініями *Dendropoma petraeum* в Середземному морі передувало або збігало за часом з Мессінською сольовою кризою (the Messinian Salinity Crisis). Таким чином, очевидно, *Dendropoma petraeum* пережили цей драматичний період в історії Середземного моря. Але, якщо розходження між лініями молюсків почалося після сольової кризи - то тоді справедливою буде точка зору, згідно якої жоден з організмів – нативних мешканців - не пережив цю кризу в Середземному морі і усі після-Мессінські мешканці Середземного моря є після-кризовими вселенцями з Атлантичного океану. *NB! Така розбіжність в оцінці часу появи основних ліній *Dendropoma petraeum* можлива в тому випадку, якщо швидкість заміни нуклеотидів була значно вищою, ніж зазвичай (за Calvo et al., 2015).

Виявлення біосигнатур симбіотичних взаємовідносин у викопних двостулкових молюсків. Пізній Плейстоцен. Сучасних морських двостулкових молюсків, що мають і не мають симбіонтів, Dreier A. з колегами (2014) використовували для встановлення можливих біосигнатур наявності у молюсків організмів-симбіонтів з метою подальшого виявлення симбіозу у викопних двостулкових молюсків. Для цього, авторами роботи досліджувалась ізотопна композиція ліпідів ($\delta^{13}\text{C}$) і матриксу раковини ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{15}\text{N}$) у тіотрофних, фототрофних і таких, що не мають симбіонтів, двостулкових молюсків. Зокрема, вивчались фототрофні молюски: *Fragum fragum*, *Fragum unedo*, *Tridacna maxima*; тіотрофні молюски: *Codakia tigrina*, *Fimbria fimbriata*, *Anodontia* sp.; молюски, які не мають симбіонтів: *Tapes dorsatus*, *Vasticardium vertebratum*, *Scutarcopagia* sp. Отримані результати свідчать про те, що значення показника $\delta^{13}\text{C}$ в матриксі раковини знижені у тіо- і фототрофних двостулкових молюсків в порівнянні з молюсками, які не мають симбіонтів. Крім того, у тіотрофних молюсків в раковинках також знижені значення показника $\delta^{15}\text{N}$. Таким чином, використовуючи показники $\delta^{13}\text{C}$ і $\delta^{15}\text{N}$ можливо розрізнити фототрофні і тіотрофні двостулкові молюски, а також молюски, які не мають симбіонтів. Однак, аналіз викопних молюсків утруднений через погану збереженість в фосиліях органічної частини матриксу раковини. Це було показано авторами роботи при дослідженні фосилізованих раковин пізньо-Плейстоценових двостулкових молюсків *T. maxima* і *Trachycardium lacunosum*. Аналіз композиції ліпідів і значень показника $\delta^{13}\text{C}$ в таких раковинах свідчить про те, що велика частина органічних компонентів порожньої раковини належить прокаріотам - організмам-декомпониторам органіки. Таким чином, розроблений авторами роботи метод має обмежене застосування при дослідженні викопних двостулкових молюсків (за Dreier et al., 2014).

Плейстоценові флуктуації рівня Чорного моря та його солоності сприяли диверсифікації креветок-вбивць. Інвазивні креветки-вбивці *Dikerogammarus villosus* менш ніж за 20 останніх років захопили внутрішні води Європи, що призвело до драматичних наслідків для місцевих бентосних спільнот. Ці креветки поширились з акваторії Чорного моря - їх натального місця проживання. Молекулярні дослідження, проведені Rewicz T. з колегами (2015), свідчать про те, що протягом Плейстоцену флуктуації рівня моря і солоності сприяли появі чотирьох різних популяцій креветок-вбивць і їх відповідного палеогеографічного розподілу в різних регіонах Чорноморського басейну: в Дніпрі, Дністрі, в дельті Дунаю і в лимані Дурангол (Durungol liman). Інвазія креветок-вбивць в континентальну Європу пов'язана з двома джерелами: з дельтою Дунаю та з дельтою Дніпра,

які представляють собою два незалежних маршрути біоінвазій. Методами молекулярної біології автори роботи перевірили тридцять три нативні і інвазивні популяції креветок-убивць на можливу втрату генетичної різноманітності між вихідними і інвазивними популяціями, а також - уздовж маршруту інвазії. Проведені дослідження не виявили втрати генетичного різноманіття в ході біоінвазій креветок-убивць (за Rewicz et al., 2015).

Демографічна історія Атлантичних вугрів і Плейстоценові гляціації. Європейські та американські вугри (*Anguilla anguilla* і *A. rostrata*) нерестяться в Саргасовому морі з ареалами нересту, які перекриваються. Потім личинки, що захоплюються океанічними течіями, розносяться до узбережжя Європи – північної Африки і узбережжя Північної Америки. Чому за відсутності географічних бар'єрів сформувались два різних види вугрів? Існує дві гіпотези: а) стародавні види вугрів мешкали тільки на одному з континентів і потім океанічними течіями були поширені і на другий континент; б) зменшення чисельності вихідної популяції вугрів в ході Плейстоценової гляціації сприяло появі іншого виду внаслідок посилення вікаріанства (тобто в різних екологічних нішах на одній і тій же географічній території). Jacobsen M.W. з колегами (2014) проаналізували 104 мітогенома представників двох видів вугрів і встановили час розходження цих видів - 3,38 млн.р.т., що збігається з часом закриття Панамського морського шляху і посиленням Гольфстріму. Посилення Гольфстріму могло сприяти перенесенню личинок до Європейських - Північно-Африканських берегів. Таким чином, Американські вугри можуть бути найдавнішим видом, який дав початок Європейсько-Африканському виду вугрів. Однак, аналіз ДНК не підтвердив таку гіпотезу: значні флуктуації в ефективному розмірі популяцій та їх занепад в епохи гляціації веде до висновку про роль вікаріанства, а не географічної ізоляції, в появі двох видів вугрів (за Jacobsen et al., 2014).



Географічне поширення Американських та Європейських - Північно-Африканських вугрів (за Jacobson et al., 2014).

Наземні організми

Хромосомна інверсія є причиною розділення однорічної та багаторічної ліній рослин *Mimulus guttatus*. Плейстоцен. Twyford A.D. і Friedman J. (2015) досліджували ДНК різних екотипів квіткової рослини *Mimulus guttatus*. Отримані дані свідчать про те, що інверсія великої ділянки хромосоми є причиною розходження однорічного і багаторічного екотипів даної рослини в Плейстоцені (за Twyford & Friedman, 2015).

Акація – інвазивний вид. Пізній Плейстоцен. Ndlovu J. з колегами (2013) досліджували центри походження інвазивного деревного виду акації - *Acacia ruscifolia*. Цей вид з'явився на південному сході Австралії і став інвазивним для Південної Африки, Західної Австралії та Португалії. Автори роботи провели аналіз ДНК і реконструювали філогенетичні взаємини між нативними і інвазивними популяціями даного виду акації. Аналіз пластидної ДНК показав наявність в Австралійській популяції двох ліній даного виду - лінії, що мешкає

в посушливих регіонах і лінії, що мешкає на вологих територіях. Цікаво, що аналіз ядерної ДНК таких відмінностей не виявив. Фрагментація території проживання акації, мабуть, пов'язана з циклами посух-дощів в Плейстоцені протягом останніх 100 тис. років. Ці дві лінії - це один вид. Вони легко схрещуються одна з одною (тобто генетична ізоляція у них відсутня). Проведене дослідження показало, що інвазивна популяція в Португалії представлена лінією - мешканцем вологих територій, а в Південній Африці - лінією - мешканцем посушливих регіонів. Вважають, що однією з причин успіху інвазії акації з Південної Австралії в Південну Африку - є переселення не тільки акації, а й ос *Trichilogaster signiventris*, які забезпечують формування галлів (за Ndlovu et al., 2013).



А-В

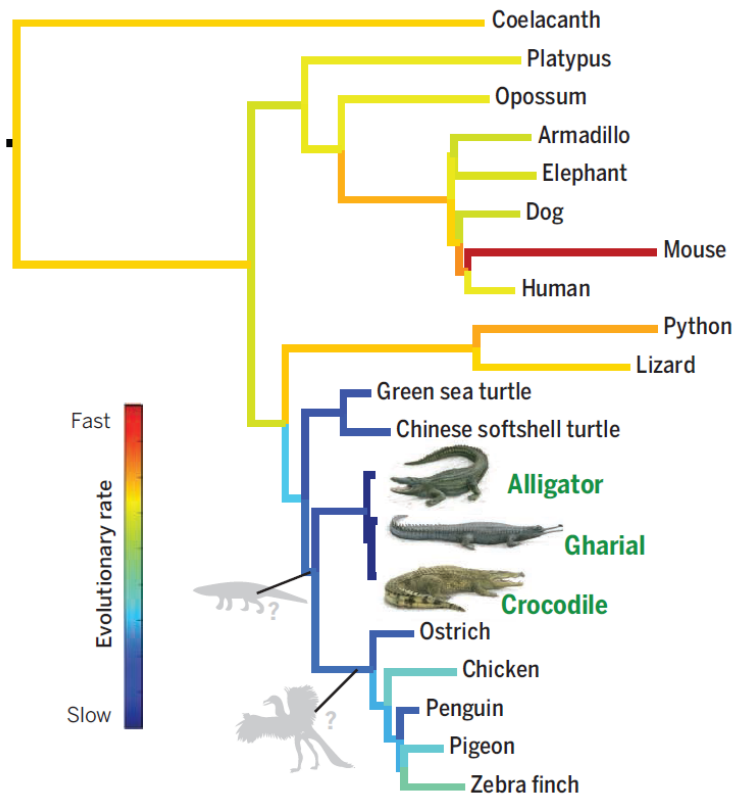


С-Д

Інвазивний деревний вид акації *Acacia ruscantha*: А - форма з посушливих регіонів; В - форма з вологих регіонів (чітко простежуються відмінності в ширині листя) (за Ndlovu et al., 2013).

Не було виявлено прискореної еволюції живородіння у ящірок у відповідь на кліматичні зміни в Кайнозойську еру. Аналіз еволюції ознаки живородіння у 4000 видів рептилій виявив збільшення кількості живородних видів в напрямку від давніх часів до сьогоdnішнього дня. Дослідження, проведені King B. і Lee M.S. (2015), всупереч очікуваному, показали, що відсутня кореляція між прискореним зростанням числа живородних видів серед рептилій і глобальним похолоданням клімату в Кайнозойську еру або в гляціали Пліоцену - Плейстоцену. Автори роботи показали, що живородіння з'являється досить регулярно протягом останніх 200 тисяч років. Однак, автори дослідження підкреслили, що відсутність великих древніх клад живородних рептилій вимагає додаткового пояснення. Зокрема, лінії живородних рептилій можуть швидше вимирати в порівнянні з яйцекладучими лініями внаслідок їх переважного місця проживання в холодних широтах і на великих висотах і, як результат, більшому впливу на них дії кліматичних флуктуацій (за King & Lee, 2015).

Низька швидкість еволюційних змін в ДНК організмів – нащадків архозаврів. Green R.E. з колегами (2014) на підставі аналізу ультраконсервативних елементів ДНК встановили швидкість появи еволюційних змін в різних лініях тетрапод. Отримані дані свідчать про те, що найповільніше зміни в ДНК накопичуються в геномах крокодилів, черепах і деяких птахів - ліній, що мали предків - архозаврів (за Green et al., 2014).



Швидкість еволюційних змін в ДНК тетрапод, встановлена на підставі аналізу ультраконсервативних елементів. Швидкість еволюції найнижча серед нащадків давніх архозаврів: у сучасних крокодилів, черепах і деяких груп птахів; але - висока серед лускатих (змій, ящірок), ссавців, целакантів (за Green et al., 2014).

Розділення ліній бурих і полярних ведмедів. Пізній Плейстоцен. Hassan A. (2015) на підставі результатів молекулярного аналізу показав, що полярні ведмеді (*Ursus maritimus*) відокремились від бурих ведмедів (*U. arctos*) приблизно 530 тис.р.т. під час однієї з трьох гляціальних стадій (за Hassanin, 2015).

Паралельна еволюція печерних ведмедів. Печерні ведмеді (*Ursus spelaeus*) мешкали на території Європи і Західної Азії приблизно до епохи 10 000 р.т.

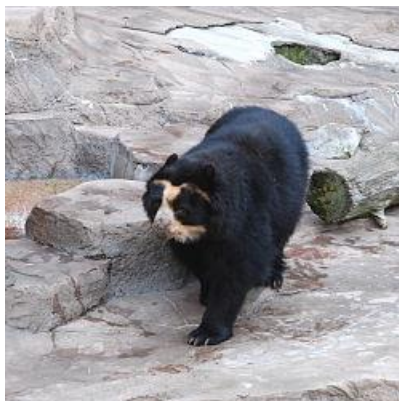


Фосилії печерного ведмедя (*Ursus spelaeus*). Середній – пізній Плейстоцен, 0,25 – 0,027 млн.р.т.) (за https://en.wikipedia.org/wiki/Cave_bear).

Нотрейтер М. з колегами (2002) досліджували мітохондріальну ДНК, виділену із залишків 12 вимерлих печерних ведмедів, які жили 49 - 26,5 тис.р.т. Проведені дослідження показали, що 49 тис.р.т. різноманітність мітохондріальної ДНК серед печерних ведмедів була в 1,8 разів нижче, ніж у сучасних бурих ведмедів (*Ursus arctos*). Крім того, було встановлено,

що географічно роз'єднані популяції альпійських печерних ведмедів були поліфілетичними з точки зору їх мітохондріальної ДНК. Це свідчить про те, що дрібнорозмірні форми були древньою рисою печерних ведмедів і що великорозмірні форми з'являлися не менше двох разів незалежно одна від одної в ході паралельної морфологічної еволюції (за Hofreiter et al., 2002). NB! Лінії печерних і бурих ведмедів розділилися приблизно 1,4 - 1,2 млн.р.т. (за Loreille et al., 2001).

Конвергентна еволюція гігантських форм короткомордих ведмедів в Північній і Південній Америках. *Tremarctinae* - це підродина короткомордих ведмедів, ендемічних для Нового Світу, яка включає два види великорозмірних наземних хижих ссавців: гігантських Північно-Американського короткомордого ведмеда *Arctodus simus* і Південно-Американського короткомордого ведмеда *Arctotherium angustidens* (вага до 1000 кг). Південно-Американські ведмеді *Arctotherium angustidens* вимерли в ранньому Плейстоцені, тоді як Північно-Американські ведмеді *Arctodus simus* - вимерли тільки наприкінці Плейстоцену. На сьогоднішній день серед представників підродини *Tremarctinae* збереглися тільки очкові ведмеді (*Tremarctos ornatus*) - трав'юїдні тварини, що живуть сьогодні на території Південної Америки. Mitchell K.J. з колегами (2016) на підставі результатів аналізу мітохондріальної ДНК показали, що Південно-Американські гігантські короткоморді ведмеді знаходяться в більш близькоспоріднених відносинах з сучасними Південно-Американськими очковими ведмедями в порівнянні з північно-Американськими гігантськими короткомордими ведмедями. Отримані результати свідчать про конвергентну еволюцію гігантських форм в двох групах короткомордих ведмедів – яка стала адаптацією в ході конкуренції за харчові ресурси (за Mitchell et al., 2016).



Сучасний очковий ведмідь (*Tremarctos ornatus*) – представник підродини короткомордих ведмедів *Tremarctinae*. Вага – до 145 кг. Пізній Міоцен – сьогодення. Південна Америка (<https://en.wikipedia.org/wiki/Tremarctinae>).

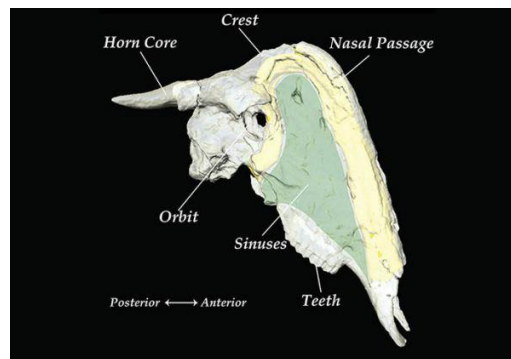
Конвергенція в будові черепа Плейстоценових копитних *Rusingoryx atopocranion* і деяких Мезозойських гадрозаврових динозаврів. O'Brien H.D. з колегами (2016) описали фосилізовані залишки копитного *Rusingoryx atopocranion* з пізньо-Плейстоценових відкладень Кенії і виявили у даних тварин великі порожнисті кісткові носові гребені в лицьовій частині черепа. Така будова черепа - є унікальною і не відома ні для одного з сучасних або викопних видів ссавців, проте – таку будову можна порівняти з носовими кістковими гребенями деяких груп гадрозаврових динозаврів (за O'Brien et al., 2016).

Представник фауни льодовикового періоду, який отримав назву *Rusingoryx atopocranion*, мешкав на острові Русинга в Кенії приблизно 50-75 тисяч років тому, коли в цьому регіоні простягалися сухі луки. Знайдена дивна викопна тварина була схожа на родича антилопи гну і мала на голові незвичайний орган: вчені виявили у тварини високий носовий купол прямо перед очима, причому цей орган був порожній і не зливався з носовим проходом. Кілька черепів *Rusingoryx atopocranion* було проскановано на томографі. Виявилось, що в голові у древніх гну була досить велика S-образна порожнина, яка

представляла собою видозмінену ніздрю. З боку вона виглядає так, як ніби в голову *R. atopocranion* вставили вигнуту трубу. До носового ходу примикає досить великий і порожній синус, з'єднаний з порожниною носа. "Зараз не існує тварин з подібним носовим апаратом, - коментує палеонтолог Хейлі О'Брайен (Haley O'Brien) з Університету Огайо. - Однак зовні і всередині ніс *Rusingoryx* нагадує порожнисті гребені утконосних динозаврів - корітозавра і ламбеозавра, які жили близько 75 мільйонів років тому назад".



Представник виду *Rusingoryx atopocranion*, що пасеться на луках пізнього Плейстоцену (ілюстрація Todd S. Marshall / www.marshalls-art.com).



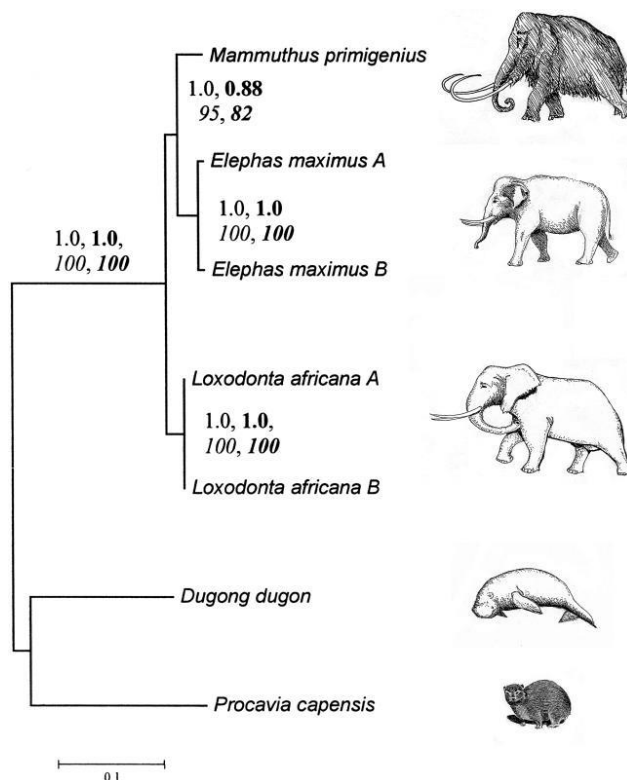
У копитних *Rusingoryx atopocranion* з пізньо-Плейстоценових відкладень Кенії були виявлені великі порожнисті кісткові носові гребені в лицьовій частині черепа (за <http://www.themonitordaily.com/late-pleistocene-wildebeest-shares-nasal-crest-with-duck-billed-dinosaurs/210752/>).

Головне питання, яке цікавило палеонтологів, якою була функція дивного придатка? О'Брайен розповіла, що спочатку дослідники вважали, що широкий ніс тварини був призначений для того, щоб охолоджувати або нагрівати повітря. Оскільки *Rusingoryx*, по суті, жив в розпеченій савані, вчені вважали, що його ніс був своєрідним кондиціонером. Але нові викопні рештки, за якими вчені досліджували внутрішню анатомію полого купола, спростували цю гіпотезу (цитовано за <http://animalworld.com.ua/news/Predok-antilopy-gnu-verojatno-mog-trubit-kak-dinozavr>).

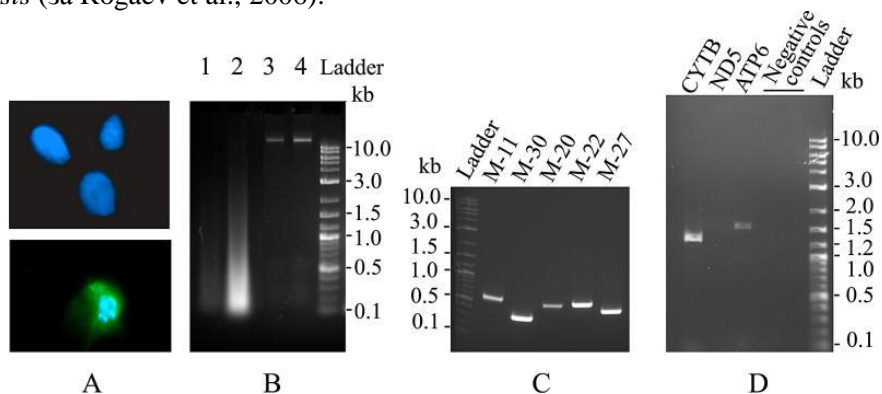
За допомогою комп'ютерного моделювання Хейлі О'Брайан (Haley O'Brien) з Університету Огайо і її колеги показали, що кісткова труба разом з синусом могла видавати звуки в діапазоні від 248 до 746 Гц. А з урахуванням м'яких тканин гортані і трахеї, звуки, які видавали *R. atopocranion*, могли бути і нижче і не були б чутні ні для людського вуха, ні для слуху більшості сучасних ссавців, що мешкають в африканських саванах. Мабуть, тварини самі регулювали частоту звуку, підвищуючи або знижуючи її на свій розсуд. Мукання антилоп могло поширюватися на відстань до 10 км, і дозволяло Плейстоценовим гну легко спілкуватися між собою, не побоюючись привернути увагу хижаків. Дивним є те, що таку саму будову лицьової частини черепа було виявлено у деяких груп Крейдяних гадрозаврових динозаврів. Очевидно, тут мала місце конвергентная еволюція, коли одна і та сама ознака виникає у зовсім різних груп тварин. За словами авторів роботи, для перетворення носового ходу гадрозаврів в «музичний інструмент» знадобилося вісімнадцять анатомічних перебудов, одинадцять з яких виявлені і в будові черепа *R. atopocranion*. І гадрозаврові динозаври, і стародавні антилопи могли використовувати свої звукові можливості для звичайного спілкування і, наприклад, в шлюбних ритуалах; однак, які конкретні еволюційні причини спровокували появу «музичних носів» у динозаврів і древніх антилоп, поки залишається тільки гадати (цитовано за статтею Кирила Стасевича, <http://www.nkj.ru/news/28141/>).

Філогенія Плейстоценових мамонтів.

Rogaev E.I. з колегами (2006), використовуючи екстракт ДНК з останків, знайдених у вічній мерзлоті, секвенували мітохондріальний геном Плейстоценового шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius*). Проведені дослідження показали, що шерстисті мамонти (*Mammuthus primigenius*) і азіатські слони (*Elephas maximus*) є сестринськими видами, які з'явилися відразу після відділення їх загального предка від лінії африканських саванних слонів (*Loxodonta africana*). Низька різноманітність нуклеотидів, виявлена у шерстистих мамонтів, розділених між собою географічно і в часі, свідчить про те, що в пізньому Плейстоцені північно-східний Сибір був заселений гомогенною популяцією шерстистих мамонтів (за Rogaev et al., 2006).



Філогенетичне дерево *Paenungulata*. 1 бар = 0,1 заміна на сайт. В аналізі використовувались мітохондріальні геноми *M. primigenius*, *E. maximus* A, *E. maximus* B, *L. africana* A, *L. africana* B, *D. dugon* і *P. capensis* (за Rogaev et al., 2006).

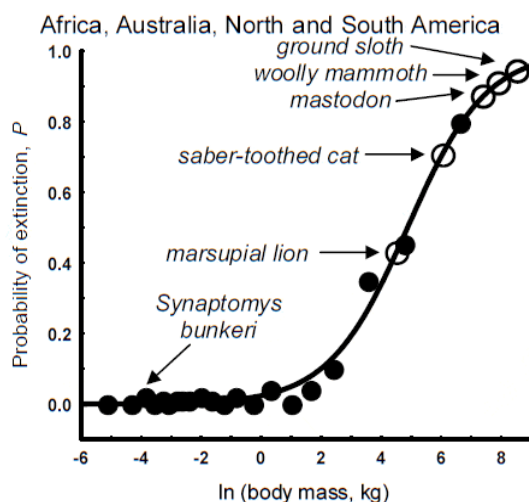


A - Ядра з ДНК, пофарбовані DAPI в м'язових клітинах шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius*), знайденого у вічній мерзлоті, що датується приблизно 33 000 р.т.; B - геномна ДНК, ізолювана з м'язових клітин мамонта (лінія 1 - це розведений в 10 разів зразок лінії 2; лінії 3-4 - контрольна ДНК з клітин крові людини); C - приклади продуктів PCR реакції мітохондріального геному мамонта; D - PCR ампліфікація відновила довгу послідовність для цілих мітохондріальних генів середнього розміру (1 317 bp CytB і 1 613 bp ATP6 гени), проте PCR продукти більших фрагментів (3 054 bp ND5) були втрачені (за Rogaev et al., 2006).

Плейстоценове вимирання мегафауни

До кінця Плейстоцену (50 - 12 тис.р.т.) вимерло багато представників тундростепу або південно-американських памп. У Південній Америці зникли: броненосець дедікур, гігантська шаблезуба кішка смілодон, копитне макраухенія, лінивець мегатерій та ін. У Північній Америці зникли: останні представники птахів-тиранів (або фороракусів), десятки видів аборигенних копитних (включаючи американських коней, верблюдів, степових пекарів, різноманітних оленів, вилорогих антилоп, биків і т.н.). Тундростеп Євразії і частково Аляски/Канади втратив таких тварин, як: мамонт, шерстистий носоріг, більшорогий олень, печерний ведмідь, печерний лев та ін.

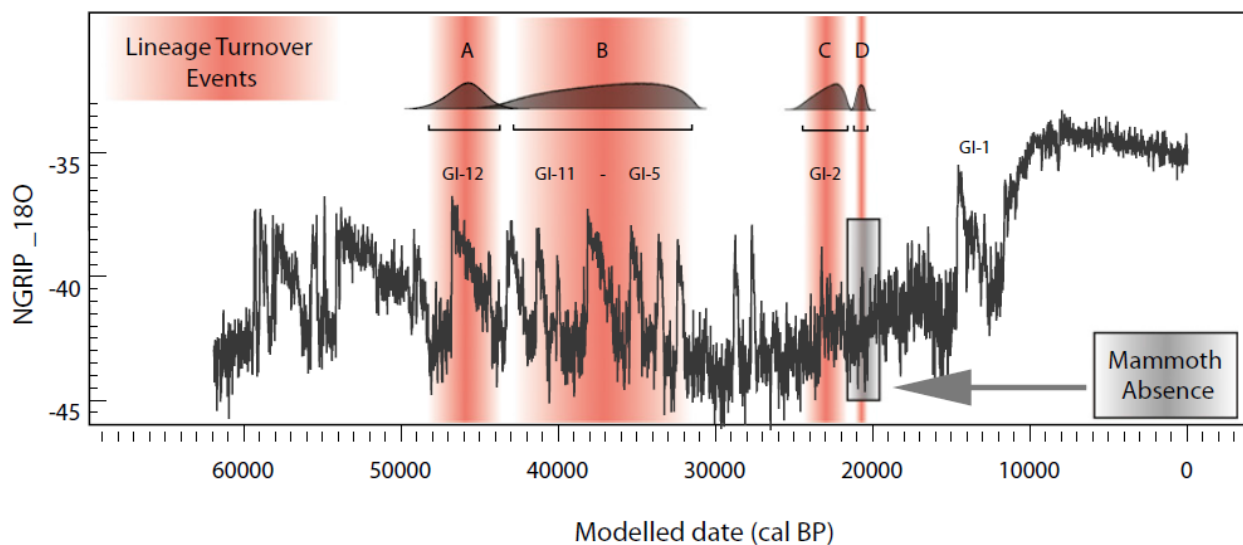
Багато тварин Плейстоцену були більші за сучасні форми (т.зв. мегафауна) і саме вони і вимерли за період 50 - 10 тис. років тому. Чому Плейстоценове вимирання в основному торкнулося мегафауни (тобто організмів, крупніших ніж 40 кг)? Великій тварині важче сховатися під час екосистемних катастроф. Крім того, чим крупнішою є тварина, тим менше особин у популяції і тим вище вірогідність близькоспорідненого схрещування. А близькоспоріднені схрещування призводять до більш швидкого накопичення шкідливих мутацій в популяції. Проведені дослідження показали, в популяції великих тварин на 43% швидше накопичуються мутації в порівнянні з популяціями дрібних тварин. Крім того, дрібно-розмірні тварини потребують меншої кількості ресурсів для виживання і більш швидко розмножуються порівняно з крупно-розмірними тваринами. NB: Цікаво відзначити, що таке ж вимирання мегафауни сталося і наприкінці Крейдяного періоду, коли вимерли динозаври, птерозаври, птеродактилі та інші тварини-гіганти.



Залежність ймовірності вимирання (P) від маси тіла (логарифмічна шкала, кг) для ссавців пізнього Плейстоцену (всього враховано 2123 види). Графік побудовано за всієї сукупністю даних (по всіх континентах). Стрілками показано положення деяких вимерлих тварин різного розміру: болотного лемінгу (*Synaptomys bunkeri*), сумчастого лева (*Thylacoleo carnifex*), шаблезубого тигра (*Smilodon fatalis*), мастодонта (*Mammuthus americanus*), мамонта (*Mammuthus primigenius*), гігантського наземного лінивця (*Megatherium americanum*). Аналіз даних свідчить про те, що вимирали як дрібні, так і великі види, але ймовірність вимирання крупно-розмірних видів була набагато вищою.

Однак, дослідження, проведені Blois J.L. з колегами (2010), показали, що не тільки мегафауна постраждала в пізньому Плейстоцені - відбулось також значне зниження різноманітності і дрібно-розмірних тварин (Blois et al., 2010). Аналіз ДНК у залишках викопних Плейстоценових лемінгів (*Dicrostonyx torquatus*) - дрібних ссавців, поширених в тундровій зоні північно-західної Європи, проведений Brace S. з колегами (2012), показав драматичну редукцію генетичного різноманіття даної групи ссавців протягом останніх 50000 років. Крім того, проведені авторами роботи дослідження дозволили встановити серію подій вимирань - реколонізації територій лемінгами, що вперше дозволило виявити нестабільність

популяцій пізньо-Плейстоценових дрібних ссавців, викликану флуктуаціями кліматичних умов в дану епоху. Зокрема, епохи вимирань лемінгів співпали за часом з теплими інтерстадіалами, оскільки лемінги більш адаптовані до низьких температур, крім того - зміни клімату спровокували зміни рослинності, що також вплинуло на виживання лемінгів (за Brace et al., 2012).



Періоди зміни популяцій лемінгів (*Dicrostonyx torquatus*), встановлені авторами роботи на підставі методу радіовуглецевого датування зразків, вказані червоними горизонтальними смугами і позначені латинськими літерами A, B, C і D. Де: по осі OY - NGRIP_180 - значення показника ізотопного фракціонування кисню, які корелюють зі змінами температури навколишнього середовища; по осі OX - геологічний час, тис.р.т.; час вимирання мамонтів вказано стрілкою; GI-2, GI-5, GI-11, GI-12 - Гренландські інтерстадіали (за Brace et al., 2012).

Аналіз Плейстоценового вимирання організмів на різних континентах дозволив виявити наступну картину: а) в Північній Америці - вимерло 33 роди з 45 родин великих ссавців (це 73% родин тварин); б) в Південній Америці - вимерло 46 родин з 58 родів (79% родів); в) в Австралії - вимерло 15 родів з 16 родів (94% родів); г) в Європі - вимерло 7 родів з 28 родів (тобто 25% родів); д) в субсахарній Африці - вимерло 2 з 44 родів (тобто 4,5% родів великих ссавців).

Виявлена асиметрія вимирань по континентах свідчить про більш стресові умови в Австралії в порівнянні з Африкою та Євразією і опосередковано дозволяє припустити катастрофічну причину термінального Плейстоценового вимирання видів.

Причини Плейстоценового вимирання видів:

Катастрофічні причини Плейстоценового вимирання біоти:

а) падіння астероїда (у Північній Америці у відкладеннях віком 12 900 р.т. знайдені нанокристали алмазів і велика кількість сажі, як свідчення екосистемних пожеж (Kennett et al., 2009). Однак, сьогодні показано, що зниження чисельності видів почалось за 900 - 800 років до падіння астероїда;

б) падіння астероїда приблизно 12 000 років тому в районі Філіппінського моря викликало цунамі і Всесвітній потоп (в осадових континентальних відкладеннях даного часу - виявлено сліди підтоплення (за часом дані події збігаються з Біблійним потопом). У Сибіру у вічній мерзлоті даної епохи знаходять замерзлих в бруду мамонтів, оленів та інших тварин з зеленою травою в шлунку: грязьовий потік затопив низини, різко похолодало і тварини замерзли в цьому бруді. Причому, часто знаходять замерзлих тварин без голів, які, мабуть, з'їли хижі птахи. Вважається, що удар астероїда призвів до зсуву географічних полюсів до їх сучасного положення, що призвело до швидкого замерзання Сибіру.

б) вибух наднової зірки;

в) вибухи на Сонці;

г) знищення тварин давніми мисливцями (при полюванні з підпалом степів і саван).

Важливо підкреслити, що наприкінці Плейстоцену вимерли не тільки теплолюбні види, а й види, добре пристосовані до низьких температур (мамонти, шерстисті носороги, великорогі олені та ін.).

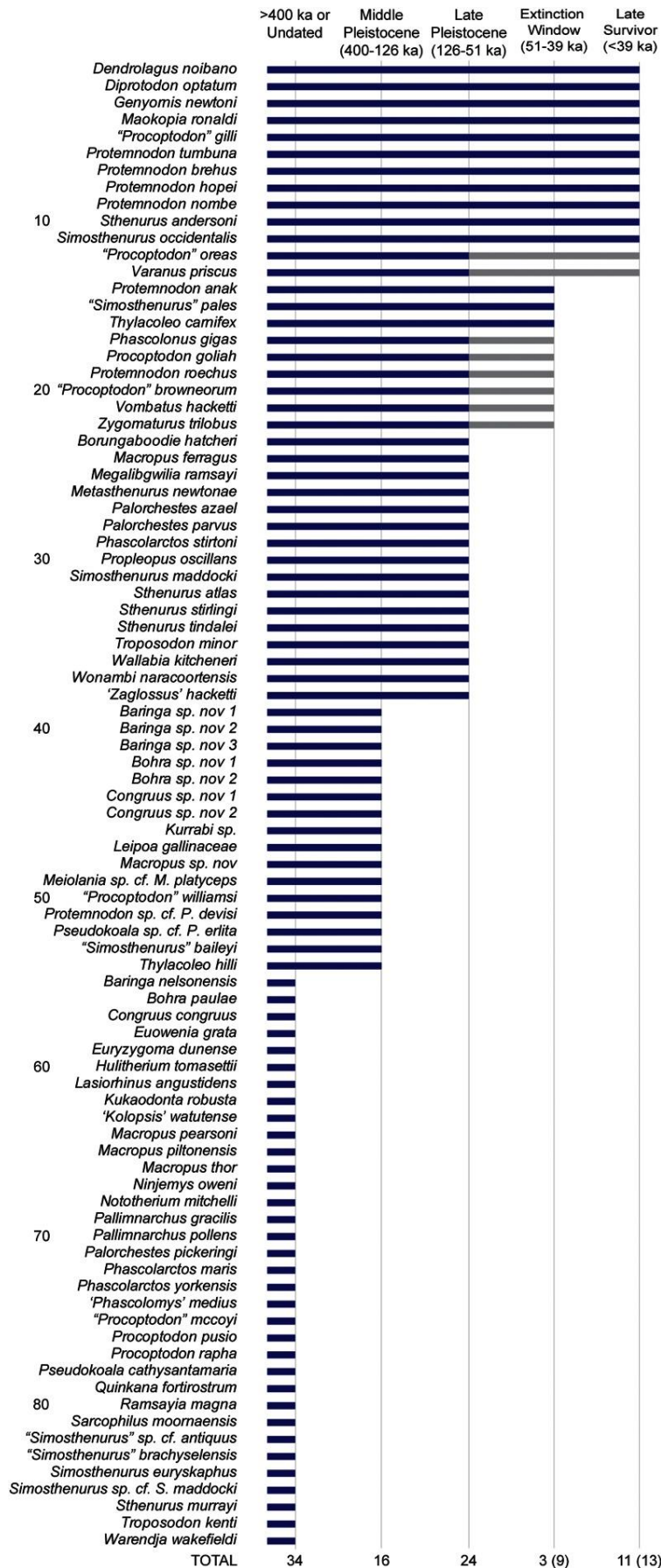
*Другий потоп відбувся приблизно 8 200 р.т. внаслідок прориву Канадського озера Агассис (Agassiz Lake). Площа озера була 440 000 км² з об'ємом води в озері - як у Чорному морі. Це озеро на кордоні Канади і США накопичувало талі води льодовиків. Його береги прорвало, що викликало цунамі і підйом води в океані на 3 метри. Сьогодні залишки цього озера - це озеро Вінніпег (Winnipeg).

Досить багато робіт присвячено проблемі ролі давніх людей в пізньо-Плейстоценовому масовому вимиранні мегафауни. Одні дослідники показують точну кореляцію між часом приходу давніх людей і масовим вимиранням тварин на конкретних територіях (Rule et al., 2012; Surovell et al., 2015 і ін.). Так, Rule S. з колегами досліджували стан австралійських екосистем за останні 130 тис. років і прийшли до висновку, що саме прихід давніх людей на територію Австралії спровокував масове вимирання мегафауни і заміщення дощових лісів на ксерофітну рослинність (за Rule et al., 2012). Метод радіовуглецевого датування, використаний у дослідженні Surovell T.A. з колегами (2015), показав кореляцію між часом приходу давніх людей у Берінгію і на території Північної і Південної Америки і часом початку вимирання мегафауни на цих континентах (Surovell et al., 2015).

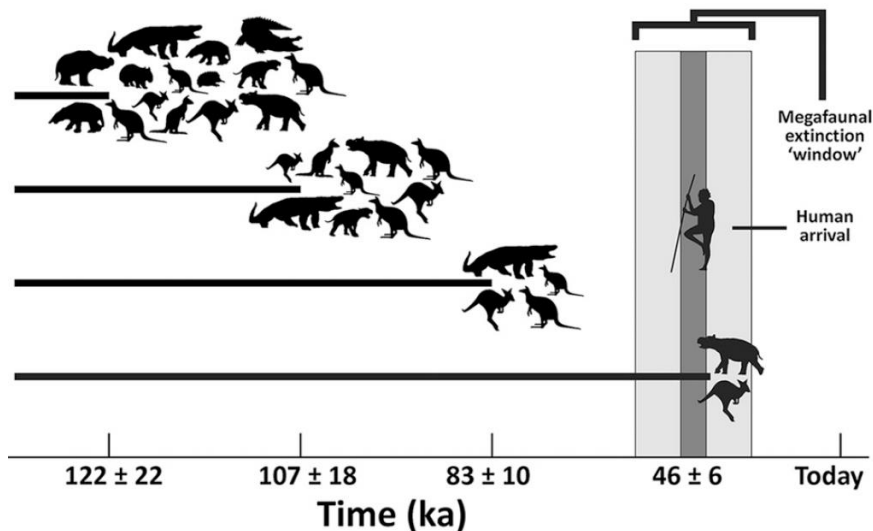
Тоді як інші дослідницькі групи показують відсутність причинно-наслідкових зв'язків між даними подіями. Так, Wroe S. з колегами (2013) проаналізували динаміку вимирання тварин на території Австралії та Нової Гвінеї за останні 400 000 років і наводять докази того, що більшість видів мегафауни зникло до приходу давніх людей на означені території. При цьому автори досліджень зазначають, що причиною масового вимирання біоти стали кліматичні зміни (Wroe et al., 2013). Zazula G.D. з колегами (2014) показали, що масове вимирання американських мастодонтів передувало приходу мисливців і пізньо-Плейстоценовому потеплінню клімату.



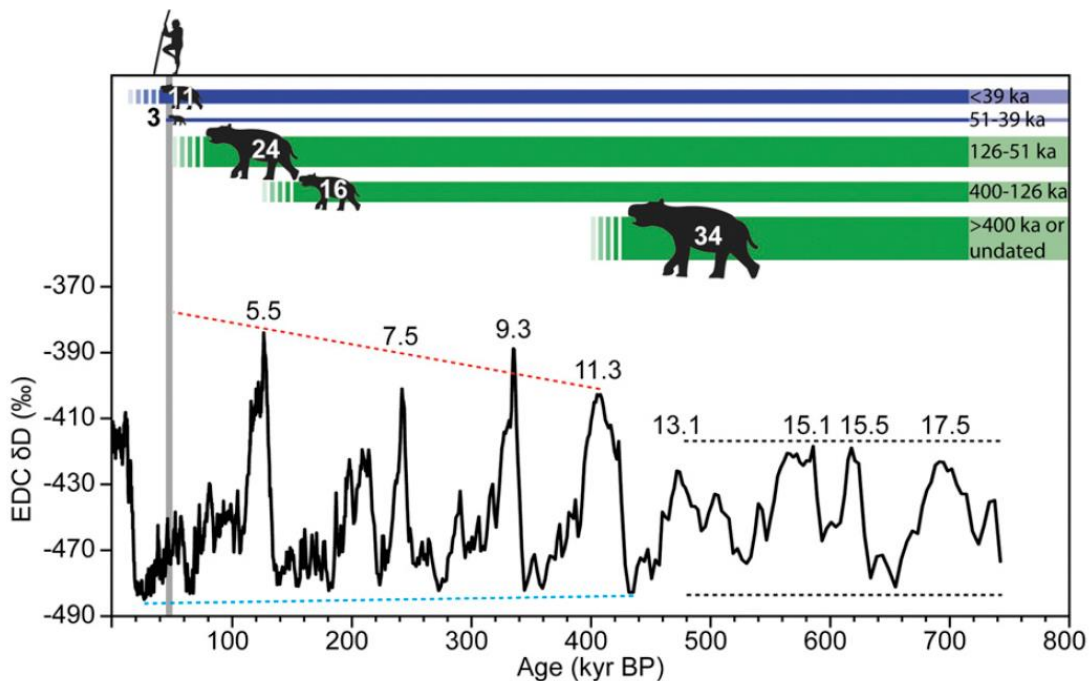
Тілаколео (*Thylacoleo carnifex*) - хижий сумчастий ссавець (сумчастий лев), що жив 130 - 100 тис.р.т. (за Wroe et al., 2013).



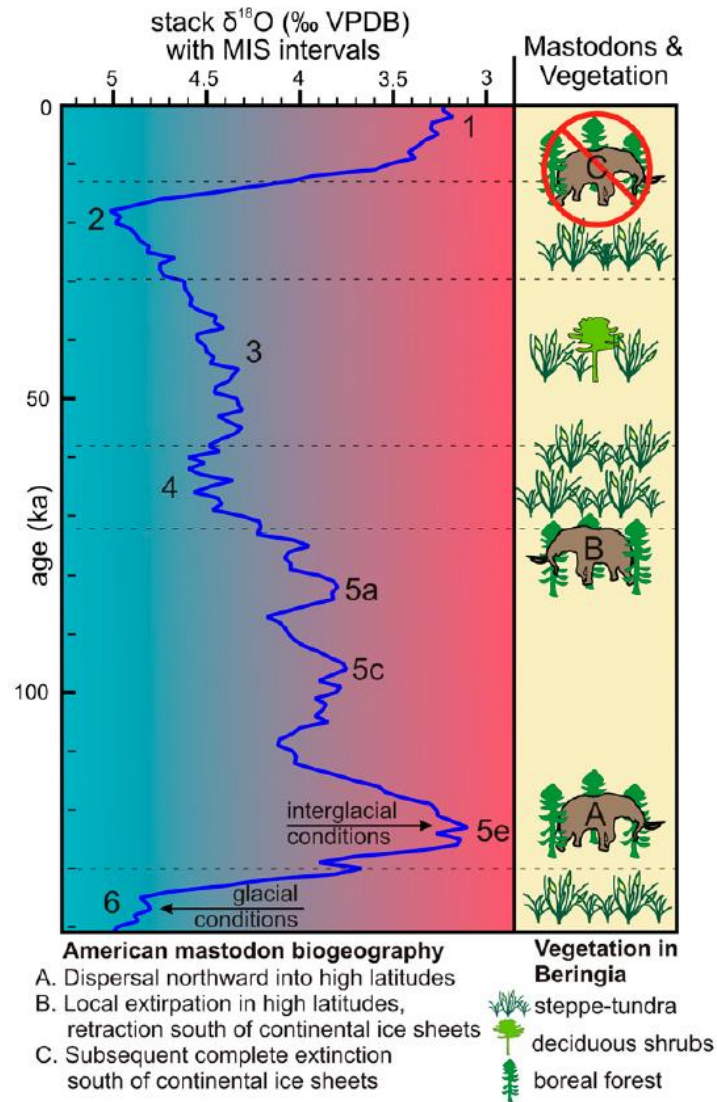
Динаміка вимирання мегафауни в Плейстоцені на території Австралії - Нової Гвінеї. По верхній осі ОХ - геологічний час, тис.р.т.; по нижній осі ОХ - кількість таксонів, вимерлих в певний геологічний період; по осі ОУ - таксони тварин, що мешкали на території Австралії і Нової Гвінеї протягом останніх 400 000 років (за Wroe et al., 2013).



Динаміка вимирання мегафауни в пізньому Плейстоцені на території Квінсленда. Показана прогресивна втрата мегафауни протягом усього пізнього Плейстоцену (а не в т.зв. «вузькому вікні вимирання»), яка була пов'язана як видно з кліматичними змінами і не залежала від появи на континенті давніх мисливців (за Wroe et al., 2013).



Проведені дослідження показали, що вимирання мегафауни почалося в результаті кліматичних змін і задовго до приходу давніх людей на територію Австралії і Нової Гвінеї. При цьому термін «вікно вимирань мегафауни» є не коректним, оскільки вимирання охопили значно більший часовий інтервал. Де: EDC δD (‰) значення показника ізотопного фракціонування важкого ізотопу водню (дейтерію), які корелюють з кліматичними змінами (червоною лінією вказані підвищення температури інтергляціальних максимумів, а блакитною лінією - вказані зниження температур гляціальних мінімумів починаючи з 440 тис.р.т.); по осі ОХ - геологічний час, тис.р.т.; на картинках цифрами вказано кількість видів, що не ідентифікуються в подальших геогоризонтах (тобто вимерли); види, які вимерли до приходу давніх людей на означені території, вказані зеленими горизонтальними смугами, а ті, які вимерли після приходу людей - відзначені блакитною смугою (за Wroe et al., 2013).



Зміни клімату і біоти в пізньому Плейстоцені. Де: American mastodon biogeography - біогеографія американських мастодонтів: А - розселення на північ у високі широти; В - локальне вимирання у високих широтах і міграція південніше поширення континентальних льодовиків; С - повне вимирання південніше поширення континентальних льодовиків; $\delta^{18}\text{O}$ - значення показника ізотопного фракціонування кисню в раковинках морських найпростіших форамініфер; age (ka) - геологічний вік, тис.р.т.; Vegetation in Beringia - рослинність Берингії; boreal forest - бореальні ліси; deciduous shrubs - листопадні чагарники; steppe-tundra - тундро-степ (за Zazula et al., 2014).

Вимирання мегафауни в високогірних Андах не пов'язане з приходом древніх людей. Rozas-Davila A. з колегами (2016) на підставі аналізу фосилій пилку, діатомових водоростей, обвуглених залишків організмів і спор гриба *Sporormiella* на території озера Пачуча (Перу, на висоті 3100 м. над рівнем моря), що охоплюють 25000 річний часовий інтервал, було виявлено двох-стадійний колапс спільнот великих рослиноїдних тварин. Відомо, що накопичення спор гриба *Sporormiella* є проксі для встановлення чисельності мегафауни на території дослідження.

*NB! *Sporormiella* - це рід копрофільних грибів родини *Sporormiaceae*, яким необхідно проходження через травний тракт рослиноїдних тварин для завершення свого життєвого циклу: ці гриби продукують свої спори на екскрементах ссавців і деяких птахів.

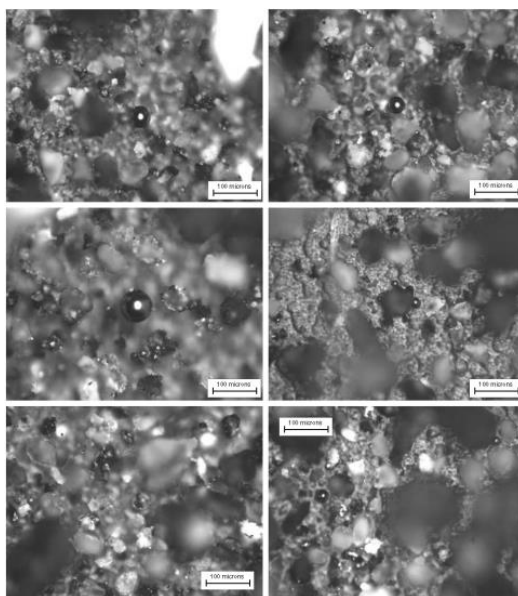
Кількість спор гриба *Sporormiella* різко знизилася в відкладеннях, що датуються приблизно 21000 р.т. Потім цей рівень відновився. Однак, приблизно 16800 – 15800 р.т. відбулося стабільне зниження кількості спор гриба *Sporormiella*, і, відповідно, кількості мега-рослиноїдних тварин. Таким чином, занепад великих рослиноїдних тварин стався за 3000

років до приходу на ці території перших людей і, таким чином, древні люди не були причиною вимирання мегафауни на території високогірних Анд.

Rozas-Davila A. з колегами (2016) відзначають, що за часом, вимирання мегафауни співпало зі встановленням теплого вологого клімату. Зміни клімату і колапс популяцій мегафауни рослиноїдних тварин привели до запуску каскаду екологічних перебудов в екосистемах, які завершилися формуванням нових рослинних угруповань на території дослідження. Зокрема, збільшилася кількість деревних видів, зросла частота пожеж і кількість видів рослин, чутливих до витоптування (за Rozas-Davila et al., 2016).

Синхронність вимирання ссавців Північної Америки в пізньому Плейстоцені. В пізньому Плейстоцені вимерло 35 видів ссавців Північної Америки. 16 з цих родів вимерло в інтервалі 13,8 – 11,4 тис.р.т. Для інших 19 родів відсутність фосилій в цьому інтервалі Faith J.T. і Surovell T.A. (2009) пов'язують з небереженням або з незнайденістю фосилій. Авторами дослідження був зроблений висновок по те, що вимирання ссавців Північної Америки в інтервалі 13,8 - 11,4 тис.л.н. було синхронним (за Faith & Surovell, 2009).

Плейстоценове вимирання біоти і позаземний імпакт. Нащодавні гіпотези пов'язують пізньо-Плейстоценове вимирання біоти з позаземним імпактом (на підставі зібраних геологічних зразків на південному сході Аризони, США). Haynes C.V. з колегами (2010) описали зразки чорних матів нижче Younger Dryas кордону і в Younger Dryas епоху. Виявлені в ході дослідження магнітні мікросферули виявились земного походження, хоча були знайдені і сліди космічного пилу. Крім того, автори роботи не виявили ні іридію, ні радіоактивних аномалій. Не було також знайдено і слідів масового вимирання біоти. В цілому, проведене авторами роботи дослідження не підтвердило наявності космічної події в пізньому Плейстоцені (за Haynes et al., 2010).



Фотомікрографія магнітних мікросферул в зразках (за Haynes et al., 2010).

Еволюційні причини Плейстоценового вимирання біоти.

Слід зазначити, що пізньо-Плейстоценове вимирання біоти було досить тривалим - пік вимирань охопив період в 40 тис. років (між 50 - 10 тис. років тому), однак саме масове вимирання мегафауни почалось ще раніше - приблизно 400 тис.р.т. Тому, крім катастрофічних причин пізньо-Плейстоценового вимирання видів - мали місце також і еволюційні причини: передчасне старіння і вимирання видів через накопичення поломок в ДНК, викликаних стресовими умовами довкілля.

До стресових умов навколишнього середовища, що спровокували передчасне старіння видів в пізньому Плейстоцені, відносяться:

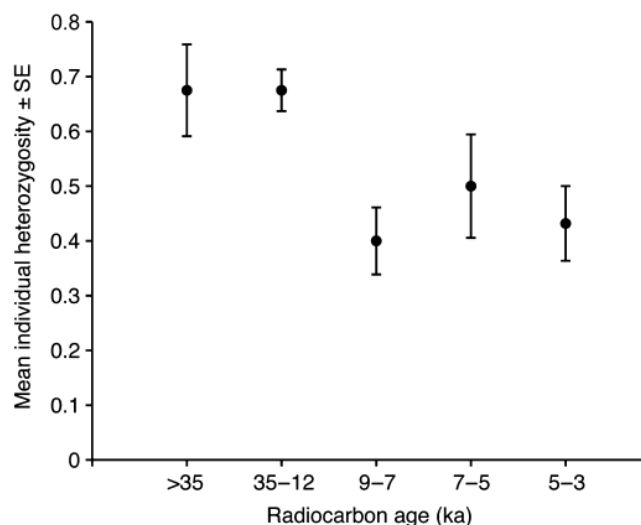
а) скачки температур в льодовикові і міжльодовикові періоди;
б) підвищений рівень вторинного космічного випромінювання, який був виявлений за накопиченням в породах Плейстоценового віку радіоактивного вуглецю $^{14}\text{C}^*$:

космічне нейтронне випромінювання + $^{14}\text{N} \rightarrow ^{14}\text{C}^* + \text{потік елементарних частинок (протонів)}$ (джерелом такого випромінювання вважається вибух наднової зірки);

в) поширення хвороб (50% мамонтів було уражено туберкульозом кісток);

г) зміна типу харчування у травоядних тварин (ізотопний аналіз виявив несподівану зміну в дієті травоядних тварин безпосередньо перед пізньо-Плейстоценовим вимиранням видів). Причини: потепління наприкінці Плейстоцену призвело до підвищення вологості і до заміни трав'янистої тундри на мохову тундру і тайгу; при цьому нові рослини часто виявлялись токсичними і мутагенними для травоядних тварин.

Редукція генетичної різноманітності в популяції мамонтів в пізньому Плейстоцені. Nyström V. з колегами (2012) був проведений аналіз ядерної та мітохондріальної ДНК, отриманої з залишків пізньо-Плейстоценових і Голоценових мамонтів (*Mammuthus primigenius*), що мешкали на північному сході Сибіру 60 000 – 4 000 років тому. Між мамонтами, які жили більш 12 000 років тому і менше 9 000 років тому автори дослідження виявили драматичні генетичні відмінності в ядерній ДНК - зокрема, зниження рівня індивідуальної гетерозиготності тварин приблизно на 30% внаслідок редукції розмірів популяції. Редукцію генетичного різноманіття також виявили і при аналізі мітохондріальної ДНК - вона показала втрату 65% генетичної різноманітності у мамонтів. Проте надалі - втрата генетичного різноманіття у мамонтів більше не відбувалась, що свідчить про певну катастрофічну подію (кліматичну або екологічну), яка швидко знищила популяцію мамонтів в Голоцені (за Nyström et al., 2012).



Зміна рівня генетичного різноманіття в популяції мамонтів в пізньому Плейстоцені - Голоцені 35000 - 3000 років тому. Де: по осі ОХ - геологічний час, тис.р.т.; по осі ОУ - середній рівень індивідуальної гетерозиготності мамонтів. В інтервалі 9 000 – 7 000 років тому відбулося значне зниження рівня гетерозиготності особин в популяції мамонтів внаслідок скорочення чисельності популяції і близькоспоріднених схрещувань (за Nyström et al., 2012).

Аналіз генома виявив риси демографічного і генетичного занепада шерстистих мамонтів. Пізній Плейстоцен. Palkoroulou E. з колегами (2015) провели повногеномний сиквенс ДНК двох шерстистих мамонтів (*Mammuthus primigenius*). Перший мамонт жив 4300 років тому на острові Врангеля і є представником однієї з останніх особин даного виду. Другий мамонт жив 44800 років тому в пізньому Плейстоцені на північному сході Сибіру. Проведене авторами роботи дослідження показало, що протягом середнього (або раннього) Плейстоцену популяція шерстистих мамонтів пережила т.зв. «пляшкове горлечко еволюції»,

а також більш недавній драматичний занепад предків мамонтів на острові Врангеля в кінці останньої гляціації. Порівняння двох геномів показало, що мамонт з острова Врангеля мав 20% редукцію гетерозиготності і 28-кратне збільшення фракції генома з рисами гомозиготності. Автори роботи прийшли до висновку, що популяція мамонтів на острові Врангеля, яка представляє останню що вижила популяцію шерстистих мамонтів, мала редувану генетичну різноманітність незадовго до вимирання даної популяції (редукція гетерозиготності і домінування гомозиготності в популяції) (за Palkoroulou et al., 2015).

Аномалії розвитку шерстистих мамонтів. Пізній Плейстоцен. Число шийних хребців у ссавців дорівнює семи і є дуже консервативним. Reumer J.W. з колегами (2014) показали, що, як правило, зміни в кількості шийних хребців супроводжуються іншими аномаліями розвитку ссавця і, тому, відбраковуються. Проведене авторами роботи дослідження виявило аномально велику кількість випадків порушення кількості шийних хребців у шерстистих мамонтів (*Mammuthus primigenius*) Північного моря в пізньому Плейстоцені (3,6% у сучасних слонів і 33,3% у шерстистих мамонтів пізнього Плейстоцену). Основна причина аномалій - присутність довгого ребра на сьомому шийному хребці. Автори роботи вважають, що такий високий рівень аномалій розвитку у мамонтів перед їх вимиранням в пізньому Плейстоцені свідчить про інбридинг (близькоспоріднене схрещування) в популяції, яка переживає занепад, і про несприятливі умови середовища, які впливають на ранні етапи вагітності самок (за Reumer et al., 2014).



A - C - Присутність ребер на шийних хребцях: A - C у шерстистих мамонтів (*Mammuthus primigenius*) в пізньому Плейстоцені; D - у сучасних азіатських слонів (за Reumer et al., 2014).

Голодування по мінеральних речовинах і, як наслідок, захворювання опорно-рухової системи у пізньо-Плейстоценових мамонтів на території Північної Євразії. Leshchinskiy S. (2015) були проаналізовані скам'янілості пізньо-Плейстоценових мамонтів, що жили на території Західного Сибіру в Кемеровській області в інтервалі 25,9 - 17,8 тис.р.т., в Новосибірській області в інтервалі 17,8 - 11 тис.р.т., на території Ханті-Мансійської автономної республіки в інтервалі 16,5 - 10 тис.р.т., а також скам'янілості мамонтів ряду інших регіонів Північної Євразії, що жили на цих територіях в інтервалі 30 - 10 тис.р.т. Проведені дослідження показали, що в кінці Плейстоцену великі рослиноїдні ссавці піддавалися сильному геохімічному стресу, що проявилось як масові деструктивні зміни в кістках внаслідок ензоотичних захворювань, викликаних дефіцитом мінеральних поживних речовин в раціоні цих тварин.

*NB! Ензоотичні захворювання - це захворювання, пов'язані з природними умовами існування живих організмів, і, зокрема, з дисбалансом мінеральних речовин в навколишньому середовищі.

Аналіз фосилізованих залишків мамонтів виявив у всіх досліджених колекціях деструктивні зміни в кістках тварин. Найбільшу кількість пошкоджень було виявлено в кістках і зубах *Mammuthus primigenius*. Найбільш типовими ознаками остеодинтрофії були остепороз, остеофіброз, остеомаляція, остеолізис, атрофія хряща, екзостоз, переломи, що

приводять до формування псевдосуглоба і т.н. Виявлені у мамонтів захворювання опорно-рухової системи повинні були приводити до високого рівня травматизму тварин навіть при невеликих фізичних навантаженнях.

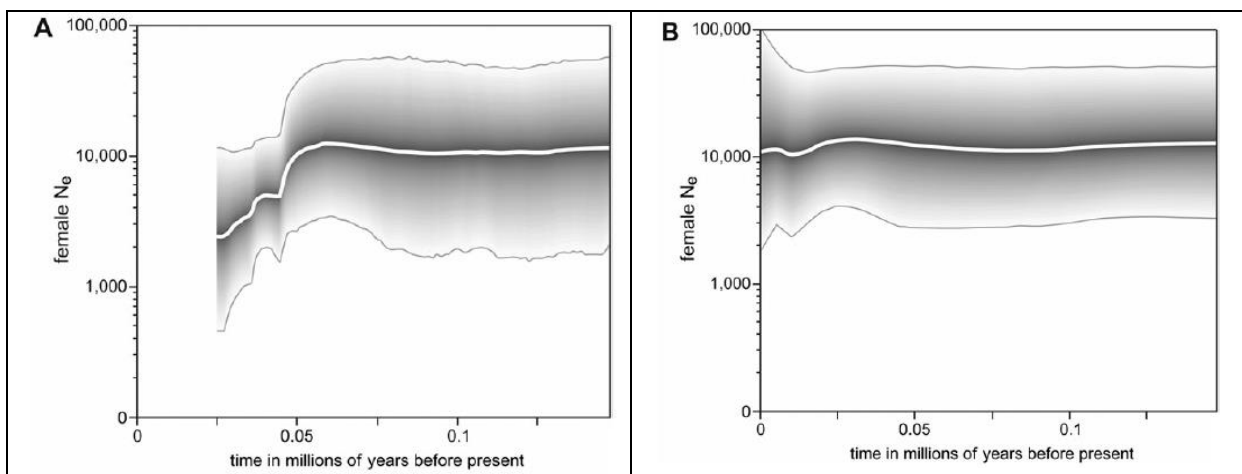
Для заповнення дефіциту мінеральних речовин сучасні тварини відвідують солонці - природні ділянки з високою концентрацією мінеральних речовин. При цьому вони не тільки "лизуть сіль", але і п'ють мінеральну воду і навіть їдять ґрунт, насичений солями. Ця поведінка отримала назву геофагії або літофагії, і є досить добре вивченою. Мамонти були найбільшими літофагами пізнього Плейстоцену Північної Євразії. У травних трактах мумій мамонтів, що дійшли до наших днів, збереглися мінеральні субстанції, заглочені ними на солонцях. У деяких випадках вони становлять до 90% від маси всього вмісту кишечника або маси копроліта. Але навіть така інтенсивна літофагія не могла допомогти мамонтам в умовах, коли звичні солонці були заметені снігом або знищені піднявшимися ґрунтовими водами. В околицях льодовиків і те, і інше відбувалося регулярно. В результаті в деяких колекціях кількість кісток мамонтів зі слідами патологій досягає 70% і більше.

В цілому, проведені Leshchinskiy S. (2015) дослідження, свідчать про несприятливі умови проживання на території Північної Євразії для великих рослиноїдних тварин в пізньому Плейстоцені. Автор роботи вважає, що кардинальна геохімічна трансформація ландшафтів призвела до голодування рослиноїдних тварин по мінеральним поживним речовинам і сприяла їх вимиранню наприкінці Плейстоцену (за Leshchinskiy, 2015; цитовано за <http://paleonews.ru/index.php/new/634-mineral>).



Розширення каналів Хаверса на поперечному зрізі ребра мамонта. 1 бар = 1 см. При невеликому збільшенні (до x100 разів) остеопороз може бути діагностований за редукцією трабекул, розширенням пір і за присутністю каналів Волькмана і Хаверса (за Leshchinskiy, 2015).

Занепад і вимирання печерних ведмедів. Пізній Плейстоцен. Stiller M. з колегами (2010) провели аналіз ДНК бурих і печерних ведмедів, що жили в пізньому Плейстоцені. Аналіз ДНК дозволяє опосередковано виявляти зниження чисельності популяції.

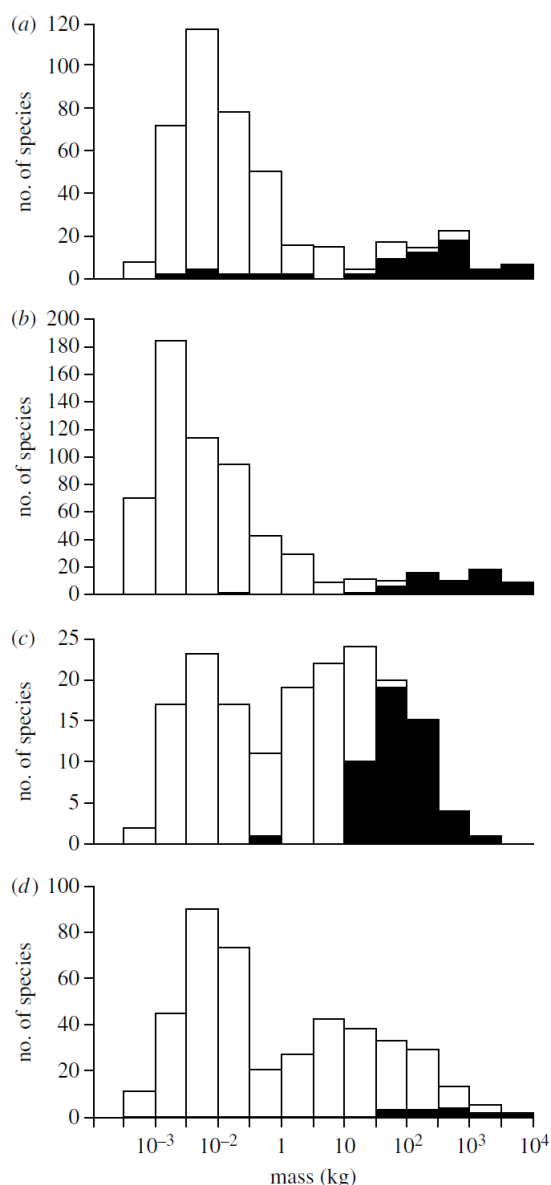


Зміна ефективних розмірів популяції печерних ведмедів (А) і бурих ведмедів (В) в пізньому Плейстоцені - Голоцені. Де: по осі ОУ - ефективний розмір популяції, N_e ; по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т. (за Stiller et al., 2010).

Проведене дослідження виявило зниження чисельності печерних ведмедів, починаючи з періоду 50 000 років тому до їх повного вимирання 24 000 років тому, тоді як чисельність бурих ведмедів залишалася відносно постійною. Автори роботи прийшли до висновку, що ні зміни клімату самі по собі, ні активність давніх людей - ці фактори окремо не могли викликати вимирання печерних ведмедів. Тільки - комплекс факторів міг призвести до такого результату (за Stiller et al., 2010).

Наслідки вимирання мегафауни на межі Плейстоцен-Голоцен для екосистем.

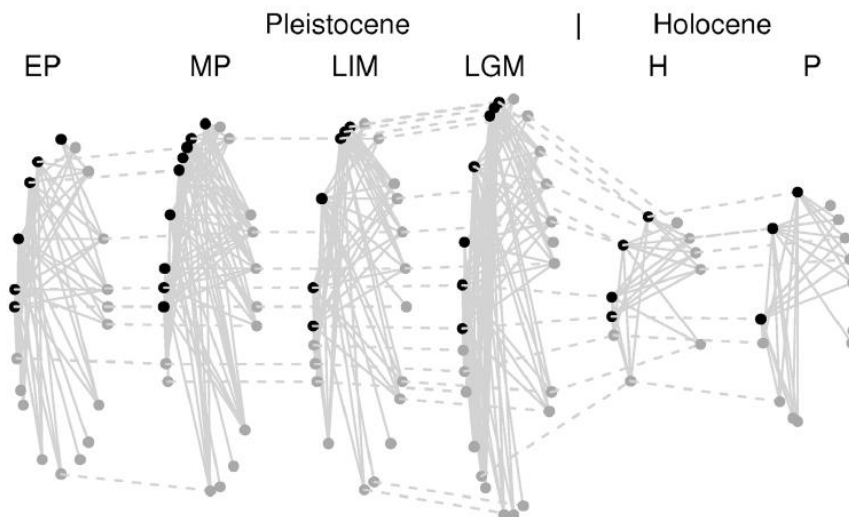
Приблизно 50 000 р.т. на території більшості наземних екосистем мешкали гігантські ссавці. Johnson C.N. (2009) вважає, що масове вимирання гігантських рослиноїдних тварин - запустило зміни в рослинних екосистемах. Зокрема, почастішали пожежі, тому що в підстилці накопичувалось багато нез'їденої рослинності. Крім того, рослини за багато років адаптувались до обгризання великими тваринами і до поширення свого насіння з їх допомогою. Після вимирання рослиноїдної мегафауни - ці групи рослин прийшли в занепад (за Johnson, 2009).



Розподіл рослиноїдних ссавців за масою тіла: а) в Північній Америці; в) в Південній Америці; с) в Австралії; d) в Африці. Вимерлі в пізньому Плейстоцені групи вказані чорним кольором (за Johnson, 2009).

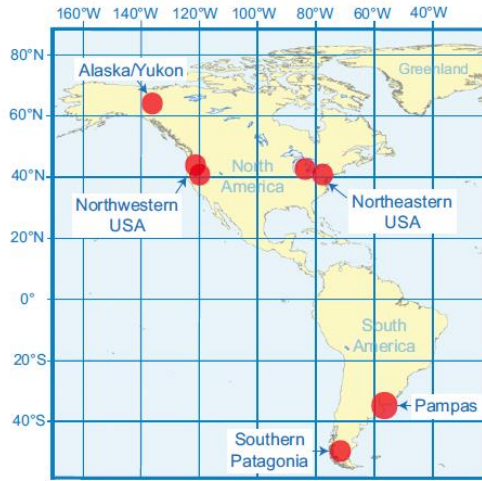
Nenzén H.K. з колегами (2014) вивчали харчові ланцюги в шести великих спільнотах ссавців, що жили на Іберійському півострові за останні 850 тис. років. Проведені дослідження показали, що вимирання, міграції та швидкість зміни груп ссавців в цілому корелювали з кліматичними змінами.

Однак, вчені виявили відмінності в динаміці і в структурі Голоценової порівняно з Плейстоценовою спільнотами ссавців, не залежні від циклів гляціації-інтергляціації. Проведені дослідження показали, що, не дивлячись на вимирання груп ссавців протягом останніх 850 тис. років, тільки на кордоні Плейстоцен-Голоцен змінились динамічні та структурні характеристики трофічних ланцюгів ссавців. Зокрема, був виявлений низький рівень стійкості трофічних ланцюгів до втрати видів (показник, який характеризує вплив втрати компонентів трофічного ланцюга на запуск вторинних хвиль вимирань). Крім того, показано значний вплив типу харчування організмів, розташованих нижче в трофічному ланцюзі, на організми, розташовані вище в трофічному ланцюзі. Причиною зміни динамічних і структурних характеристик трофічних ланцюгів в Голоценових співтовариствах є масове вимирання великорозмірних ссавців на кордоні Плейстоцен-Голоцен, відсутність компенсації втрати видового різноманіття за рахунок міграції споріднених груп з інших територій і, як наслідок, збіднення видового складу співтовариств (за Nenzén et al. , 2014).

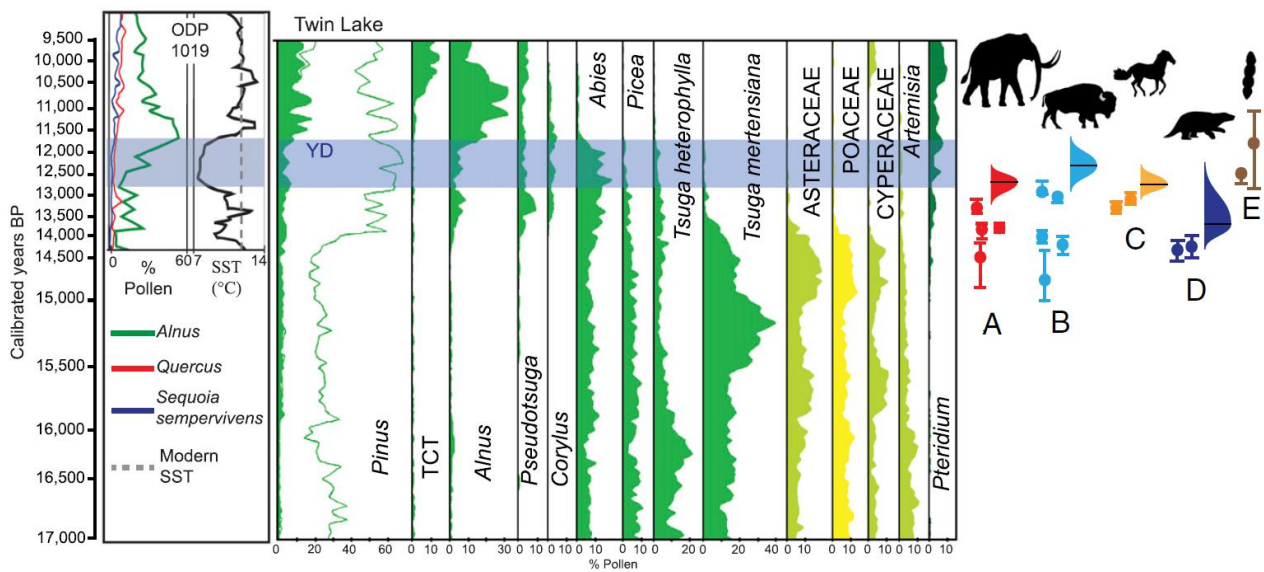


Харчові ланцюги великих ссавців Іберійського півострова за останні 850 тис. років. Де: Pleistocene - Плейстоцен; Holocene - Голоцен; EP - ранній Плейстоцен, 850 тис.р.т.; MP - середній Плейстоцен, 450 тис.р.т.; LIM - останній межгляціальний максимум, 120 тис.р.т.; LGM - останній гляціальний максимум, 21 тис.р.т.; H - ранній Голоцен, 10 тис.р.т.; P - сьогодні; • - чорними колами вказані хижаки; ° - сірими колами вказані жертви; вертикальними лініями вказані трофічні зв'язки, горизонтальні пунктирні лінії з'єднують види, стійкі між спільнотами (за Nenzén et al., 2014).

Дослідження, проведені Gill J.L. (2014), показали, що втрата рослинної мегафауни, призвела до радикальних змін у структурі і у функціонуванні рослинних угруповань (Gill, 2014). Barnosky A.D. з колегами досліджували результати втрати мегафауни на межі Плейстоцен-Голоцен для різних екосистем і встановили радикальні зміни в екосистемах Північної Америки, але - не Південної Америки. Отримані результати свідчать про те, що наслідки дефаунації для екосистем залежать від ряду умов. Зокрема, від того: а) наскільки важливі для організації екосистеми види тварин вимирають (у Північній Америці вимерли мамонти, які були найважливішими компонентами місцевих екосистем); б) і від чутливості рослинних екосистем до втрати рослинної мегафауни (за Barnosky et al., 2015).



Території, для яких досліджувалися наслідки пізньо-Плейстоценової дефаунізації (Barnosky et al., 2015).



Хронологія зміни типу рослинності в північній Каліфорнії (США) в порівнянні зі змінами температури поверхні моря (SST) і з регіональним вимиранням мегафауни. Де: А - *Mammuthus*, Маммут; В - *Bison*; С - *Equus*; D - *Paramylodon*; Е - *Sporormiella* (за Barnosky et al., 2015). Однак, згідно з іншими дослідженнями, з початку стало тепліше і клімат став більш вологим, це призвело до зміни типів рослинних угруповань і, в свою чергу, спровокувало вимирання рослинної фауни.

Вимирання Плейстоценової мегафауни. Північна Америка.

 <p>Гігантський лінивець мегатерій. Північна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену, 10 тис.р.т. (https://en.wikipedia.org/wiki/Megatherium).</p>	 <p>Короткомордий ведмідь (<i>Arctodus simus</i>). Вага 1 тонна. Висота при підйомі на задні лапи - 4,6 м. Північна Америка. Вимерли в Плейстоцені, 11,6 тис.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Short-faced_bear).</p>	 <p>Американський лев - найбільший з відомих підвидів левів. Вимерли в Плейстоцені. Довжина 3,7 м, вага 400 кг. Північна Америка (https://en.wikipedia.org/wiki/American_lion).</p>
---	--	--



Мамонти. Висота тіла 5,5 м, вага 12 тонн. Північна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену.
<http://img11.nnm.me/7/0/9/9/e/edc9>



Мастодонт. Північна Америка. Всі представники вимерли наприкінці Плейстоцену
[\(http://s7.hostingkartinok.com/..\)](http://s7.hostingkartinok.com/)



Гігантський бобер. Довжина 2,7 м. Північна Америка. Вимерли в Плейстоцені
https://ru.wikipedia.org/wiki/Castoroides_ohioensis.



Гігантський бобер (*Castoroides*) (музейна реставрація). Довжина тіла 2,4 м, вага 100 кг. Північна Америка. Вимерли в Плейстоцені
[\(http://wildwildworld.net.ua/...\)](http://wildwildworld.net.ua/)



Камелопс (*Camelops hesternus*) - представник верблюдових. Північна Америка. Вимерли в Плейстоцені, 10 тис.р.т.
<https://en.wikipedia.org/wiki/Camelops>.



Чагарниковий бик (*Euceratherium collinum*). Північна Америка. Вимерли 11,5 тис.р.т.
<https://en.wikipedia.org/wiki/Euceratherium>.



Тераторніси (*Teratornis*) - гігантські хижі птахи. Висота 3,8 м. Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену, 10 тис.р.т.
 (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Teratornis>).

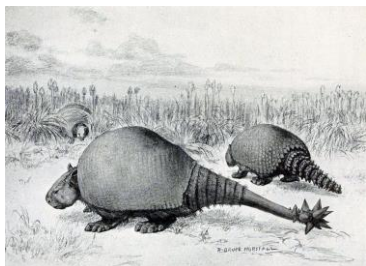


Гігантський полярний ведмідь (*Ursus maritimus tyrannus*). Вага 1,2 тонни. Північна Америка. Вимерли в Плейстоцені
 (за https://en.wikipedia.org/wiki/Ursus_maritimus_tyrannus).



Смілодон (*Smilodon fatalis*) - шаблезубий кіт. Північна Америка. Вимерли в Плейстоцені, 11 тис.р.т.
 (за https://ru.wikipedia.org/wiki/Smilodon_fatalis).

Вимирання Плейстоценової мегафауни. Південна Америка. Австралія.



Гліптондонти (*Glyptodon*).
Південна і Північна Америки.
Вимерли в Плейстоцені
(за <https://en.wikipedia.org/wiki/Glyptodon>).



Гігантський пампате́рій (*Pampatheres*) - родич броненосців. Вага до 200 кг. Південна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену, 12 тис.р.т. (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Pampatheriidae>).



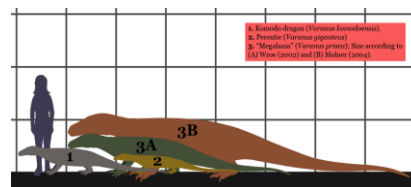
Токсодон (*Toxodon*). Довжина тіла 2,7 м, висота в плечах 1,5 м, вага 1,5 тонн. Південна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Toxodon>).



Макраухенія (*Macrauchenia*).
Південна Америка. Вимерли наприкінці Плейстоцену, 10 тис.р.т. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Macrauchenia>).



Дроморнітиди (*Dromornithidae*) - гігантські бігаючі птахи Австралії. Вимерли в Плейстоцені, 0,03 млн.р.т. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Dromornithidae>).



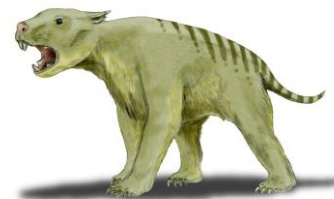
Мегаланія (*Megalania prisca*) - гігантська австралійська ящірка. Довжина 3,5 м, вага 180 кг. Вимерли в пізньому Плейстоцені (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Megalania>).



Сумчастий тапір (*Palorchestes azael*). Довжина 2 м, вага 200 кг. Вимерли 11 тис.р.т. в Плейстоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Palorchestes>).



Діпротодон (*Diprotodon*) - гігантське сумчасте Австралії, родич вомбатів. Довжина тіла 3 м, висота 2 м, вага 2,8 тонн. Вимерли 46 тис.р.т. в Плейстоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Diprotodon>).



Тілаколео (*Thylacoleo carnifex*) - сумчастий хижий ссавець Австралії. Довжина 1,1 м, вага 160 кг. Вимерли в Плейстоцені. (https://uk.wikipedia.org/wiki/Thylacoleo_carnifex).

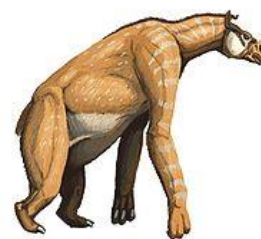
Вимирання Плейстоценової мегафауни. Європа. Азія. Африка.



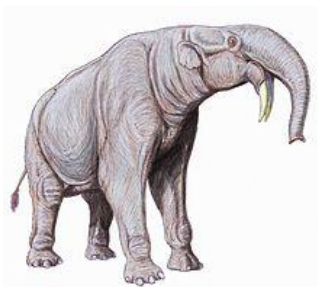
Сиватерій - представник вимерлих жирафових. Висота 3 м., вага 500 кг. Африка. Індія. Вимерли 8000 р.т. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Sivatherium>).



Metridiochoerus - всі представники даної групи вимерли в ранньому Плейстоцені. Африка. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Metridiochoerus>).



Халікотерій - представник вимерлої групи копитних тварин. Вимерли в ранньому Плейстоцені. Північна Америка, Європа, Азія, Африка (<https://en.wikipedia.org/wiki/Chalicotherium>).



Дейнотерій. Висота 4,5 м, вага 14 тонн. Азія, Африка, Європа. Всі представники групи вимерли в ранньому Плейстоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Deinotherium>).



Гігантські гіпопотами (*Hippopotamus gorgops*). Довжина 4,3 м, висота в холці 2,5 м, вага 3,9 тонн. Африка. Вимерли в середньому Плейстоцені (https://en.wikipedia.org/wiki/Hippopotamus_gorgops).



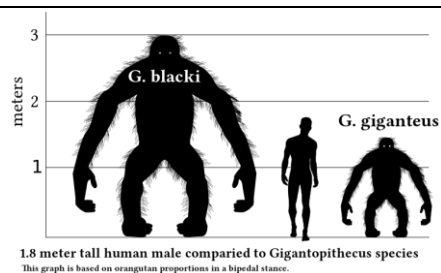
Череп гігантського тапіра (*Mega Tapirus augustus*). Довжина тіла 2,1 м, вага 500 кг. Азія. Представники цієї групи з'явилися в середньому Плейстоцені і вимерли в середньому Голоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Megatapirus>).



Дінофеліс (*Dinofelis*) – псевдо-шаблезубий кіт. Вимерли в ранньому Плейстоцені. Європа, Азія, Африка, Північна Америка (<http://dedering-stephansson.net/>).



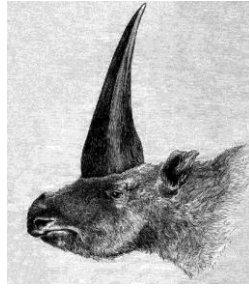
Шаблезубий кіт мегантереон (*Megantereon*). Африка, Євразія, Північна Америка. Група вимерла в середньому Плейстоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Megantereon>).



Гігантські мавпи (*Gigantopithecus*). Висота 3 м, вага 540 кг. Африка, Азія. Всі представники вимерли в Плейстоцені, 1 млн.р.т (<https://en.wikipedia.org/wiki/Gigantopithecus>).



Гігантська гієна (*Pachycrocuta*).
Висота в плечах 1 м, вага 190 кг. Африка, Азія. Всі представники вимерли в середньому Плейстоцені (<https://en.wikipedia.org/wiki/Pachycrocuta>).



Еласмотерій сибірський (*Elasmotherium sibiricum*).
Північна Євразія. Довжина тіла 4,5 м, висота в плечах 2,5 м., Вага 4,5 т. Вимерли наприкінці Плейстоцену, 50 тис.р.т ([http://www.epochtimes.com.ua/...](http://www.epochtimes.com.ua/))



Неандертальці (*Homo neanderthalensis*). Північна Євразія. Вимерли 24 тис.р.т (за <https://en.wikipedia.org/wiki/Neanderthal>).

Вимирання Плейстоценової мегафауни. Північна Євразія.



Шерстистий мамонт (*Mammuthus primigenius*).
Євразія. Висота в плечах 3,4 м, вага 6 тонн. Вимерли наприкінці Плейстоцену 12 - 10 тис.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Woolly_mammoth).



Шерстистий носоріг (*Coelodonta antiquitatis*) -
Євразія. Вимерли наприкінці Плейстоцену – початку Голоцену 8 тис.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Woolly_rhinoceros).



Гігантський олень (*Megaloceros giganteus*).
Євразія. Висота в плечах 2 м. Відстань між кінчиками рогів - 3,6 м, вага рогів 40 кг. Вимерли в ранньому Голоцені, 7,7 тис.р.т. (за https://en.wikipedia.org/wiki/Irish_elk).



Гомотерій (*Homotherium* sp.).
Євразія. Довжина тіла 1,1 м, вага 250 кг. Вимерли в Плейстоцені, 10 тис.р.т. (<https://en.wikipedia.org/wiki/Homotherium>).



Печерний лев (*Panthera leo spelaea*). Євразія. Довжина тіла 2,1 м, висота в плечах 1,2 м, вага 350 кг. Вимерли в пізньому Плейстоцені (за https://en.wikipedia.org/wiki/Panthera_leo_spelaea).



Печерний ведмідь (*Ursus spelaeus*). Євразія. Вага 500 кг. Вимерли в Плейстоцені 27,5 тис.р.т. (https://en.wikipedia.org/wiki/Cave_bear).

Антропогенез

Антропогеновий період:

1,9 - 1,6 млн.р.т. людина уміла дала початок людині прямоходячій, *Homo erectus* (або архантропу).

1,75 млн.р.т. - перша хвиля розселення людей з Африки.

1,2 млн.р.т. - втрата предками людини шерстного покриву через мутації, що за часом збіглось (1,2 млн.р.т.) з початком домінування в популяції давніх людей темношкірих особин (пігментація як захисна система від надмірного потрапляння на шкіру ультрафіолетового випромінювання).

1,7 - 1,6 млн.р.т. еректуси винайшли більш складну ашельську культуру виготовлення кам'яних знарядь.

1,5 млн.р.т. - почався прискорений ріст головного мозку (завдяки мутації по гену ASPM). (У сучасних людей мутації з цього гену призводять до того, що мозок не росте до необхідних розмірів).

1 млн.р.т. - давні люди почали використовувати вогонь для обігріву та приготування їжі. Давні люди помітили, що після природних пожеж у обгорілих птахів, тварин - м'ясо смачніше і м'якше, зерна, плоди - теж стають м'якшими. Перетирання жорстких зерен між каменями давало борошно, а при його змішуванні з водою виходило тісто. При намазуванні такого тіста на гарячі камені виходили прісні коржі. Якщо в таке тісто випадково потрапляв дріжджовий грибок - то тісто підходило і коржі ставали особливо смачними. Мабуть так з'явилося примітивне хлібопечення.

300 тис.р.т. нащадки людини прямоходячої дали початок двом гілкам: неандертальцям і людям сучасного типу.

Практично відразу, 300 тис.р.т. неандертальці розселилися в Європу та Азію. І жили на даних територіях в період 300 - 35 тис.р.т. Неандертальці будували житла з дерев і кісток, винайшли продвинуту леустерську культуру обробки каменю, їх поховання носили сліди ритуальних дій. Неандертальці схрещувалися з людьми сучасного типу.

Люди сучасного типу, *Homo sapiens sapiens*, з'явилися в Африці 200 тис.р.т.

145-135 тис.р.т. - перший вихід людини розумної з Африки. Однак, цей вихід виявився не вдалим.

90 - 85 тис.р.т. - другий вихід людини розумної з Африки.

Приблизно 74 тис.р.т. невелика популяція людей (близько 2000 чоловік), що пережила наслідки дуже потужного вулканічного виверження (20 - 30 років зими через вулкан Тоба в Індонезії) - стала предковою для всіх сучасних людей. Ці люди потім мігрували в Азію, в Європу, в Америку.

42 - 40 тис.р.т. з'явилися наскальні малюнки, статуетки, прикраси, примітивні музичні інструменти, предмети культу, хутряний одяг. Цим же періодом датується мутація в гені FOXP2, пов'язаному з членороздільною мовою.

20 тис.р.т. - з'явилися перші глиняні вироби (горщики для зберігання їжі).

10 тис.р.т. - з'явився лук і стріли, люди почали одомашнювати тварин і обробляти землю (т.зв. Неолітична революція). Збиральництво вже не могло прогодувати виролу популяцію людей. Ділянки з зерновими травами охоронялися від сусідніх племен; однак, це не вирішувало продовольчу проблему. Давні люди помітили, що восени зерно обсіпається в землю, а навесні з нього виростає нова рослина. Але, багато зерна згнивало або з'їдалося гризунами. Давні люди припустили, що якщо зерна восени зібрати, а навесні посіяти - то це дасть більше рослин з зерном. Мабуть, саме так зародилося землеробство.

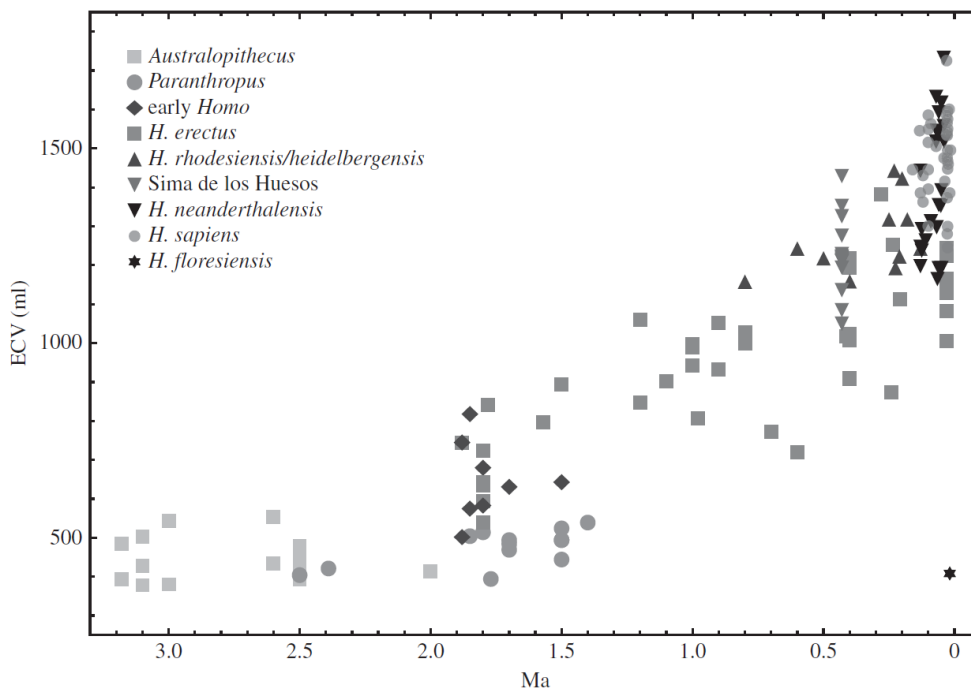
5 тис.р.т. - з'явилися перші бронзові вироби. 3 - 2,5 тис.р.т. - почалась епоха заліза.

Низька генетична різноманітність Плейстоценових гомінін. Середній Плейстоцен. Палеогеномні дослідження показали, що сучасні люди, неандертальці і їх останній загальний предок характеризувались меншою генетичною різноманітністю, ніж сучасні великі мавпи. Традиційною інтерпретацією причин низького рівня генетичного

різноманіття у сучасних людей вважається досить недавнє проходження популяцією древніх людей т.зв. «пляшкового горлечка» еволюції. Однак, низький рівень генетичної різноманітності був виявлений у всіх середньо-Плейстоценових гомінін (за Premo & Hublin, 2009).

Ріст мозку гомінін в Плейстоцені. Dublin J.J. з колегами (2015) вивчали зміни розмірів мозку гомінін за останні 3,5 млн. років за обсягом ендокраніальної частини їх фосилізованих черепних коробок. Проведені дослідження показали початок зростання обсягу мозку гомінін приблизно 2 млн.р.т. (за Hublin et al., 2015).

*NB! Гомініни (*Homininae*) – підродина приматів родини Гомініди (*Hominidae*), до якої належить сучасна людина і її безпосередні попередники.

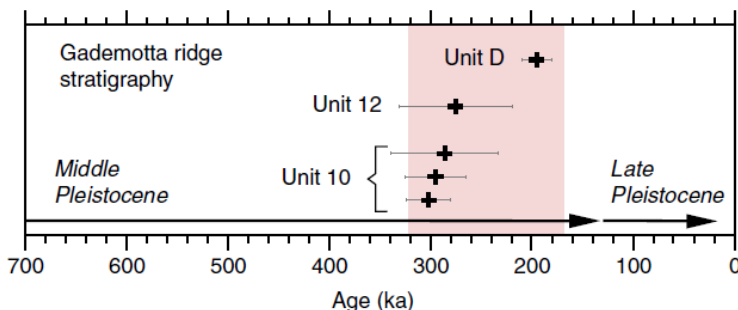


Розміри мозку гомінін за останні 3,5 млн. років. Де: по осі ОХ - геологічний час, млн.р.т.; по осі ОУ - абсолютний обсяг ендокраніальної частини фосилізованих черепів дорослих гомінін (за Hublin et al., 2015).

Інактивація гідроксилази ацетилнейрамінової кислоти відбулась до початку росту мозку в ході еволюції людей. У людей вбудовування транспозона Alu призвело до інактивації гена, що кодує гідроксилазу ацетилнейрамінової кислоти (ген СМАН), що призвело до дефіциту сіалових кислот у людей в порівнянні з іншими ссавцями. Ця мутація з'явилась в геномі давніх людей після їх відділення від лінії бонобо і шимпанзе, але - до появи людей сучасного типу. Chou Н.-Н. з колегами (2002) досліджували час появи даної мутації і її роль в еволюції людей. Автори дослідження виділяли сіалові кислоти з фосилій. Проведені дослідження показали, що дана мутація передувала поділу ліній людей сучасного типу і неандертальців і вже була у їх загального предка приблизно 600 - 500 тис.р.т. Аналіз специфічних для людини транспозонів Alu показав, що вбудовування Alu в даний ген СМАН відбулось 2,8 млн.р.т. - незадовго до початку росту мозку у наших предків (2,2 - 2,1 млн.р.т.). У зв'язку з виявленими фактом автори підкреслюють цікавий факт, що хоча сіалова кислота Neu5G - це основна сіалова кислота в більшості органів шимпанзе, але - з невідомих причин її синтез селективно інгібуюється в мозку. Так що, зростанням мозку у наших предків ми, цілком можливо, зобов'язані відключенням гена СМАН транспозоном (за Chou et al., 2002).

Вплив вулканізму в Рифтовій долині Ефіопії (Африка) на популяції древніх людей. Геологічний літопис Ефіопської Рифтової долини (Африка) свідчить про тривале

співіснування древніх людей з вулканами. Hutchison W. з колегами (2016) досліджували 200 км сегмент рифтової зони, на території якої в інтервалі 320 - 170 тис.р.т. відбувалися події вибухової вулканічної активності. Протягом цього періоду мали місце не менше чотирьох подій потужних вулканічних вивержень, обсяг яких перевищував 10 км³. Ці вулканічні потоки були в п'ять разів більш потужними, ніж середні вулканічні потоки за останні 700 тис. років. При цьому викиди попелу, вулканічних кислотних газів і аерозолів могли вплинути на стан озер і рослинності в регіоні вивержень, викликаючи каскад порушень в екосистемах і знижуючи доступність ресурсів для древніх людей. Hutchison W. з колегами (2016) вважають, що ці імпульси вулканічної активності привели до різких перебудов ландшафтів і екосистем, які займали популяції древніх людей, і могли бути причиною т.зв. «пляшкових горлечок» в історії виду людина розумна і факторами, що сприяли розселенню древніх людей в глиб Африканського континенту і за його межі (за Hutchison et al., 2016).



Хронологічна шкала подій вулканізму (40Ar/39Ar датування) в центральній зоні Головного Ефіопського Рифта в Плейстоцені (за Hutchison et al., 2016).

Причина появи карликового виду людей на острові Флорес в Плейстоцені - т.зв. «острівний ефект». Людина флоренська (*Homo floresiensis*) - це новий вид карликових людей, які мешкали на острові Флорес, східна Індонезія, в пізньому Плейстоцені.



Розміри черепа людини флоренської в порівнянні з розмірами черепа людини розумної. Дорослі представники виду людина флоренська досягали розмірів 3-х річної дитини представників виду людина розумна (за http://news.nationalgeographic.com/news/2004/10/photogalleries/homo_floresiensis).

Дослідження, проведені Kaifu Y. з колегами (2015), показали, що вид *Homo floresiensis* з'явився від популяції раних азіатських представників виду людина прямоходяча (*Homo erectus*) і характеризується малими розмірами тіла внаслідок проживання популяції на ізольованому острові Флорес (т.зв. карликовий острівний ефект) (за Kaifu et al., 2015).

Давні люди вбивали один одного. Середній Плейстоцен. Sala N. з колегами (2015) описали фосилізовані черепа давніх людей (рід *Homo*) зі слідами насильства, що свідчить про смертельні результати міжперсональних відносин між давніми людьми в середньому Плейстоцені (за Sala et al., 2015).

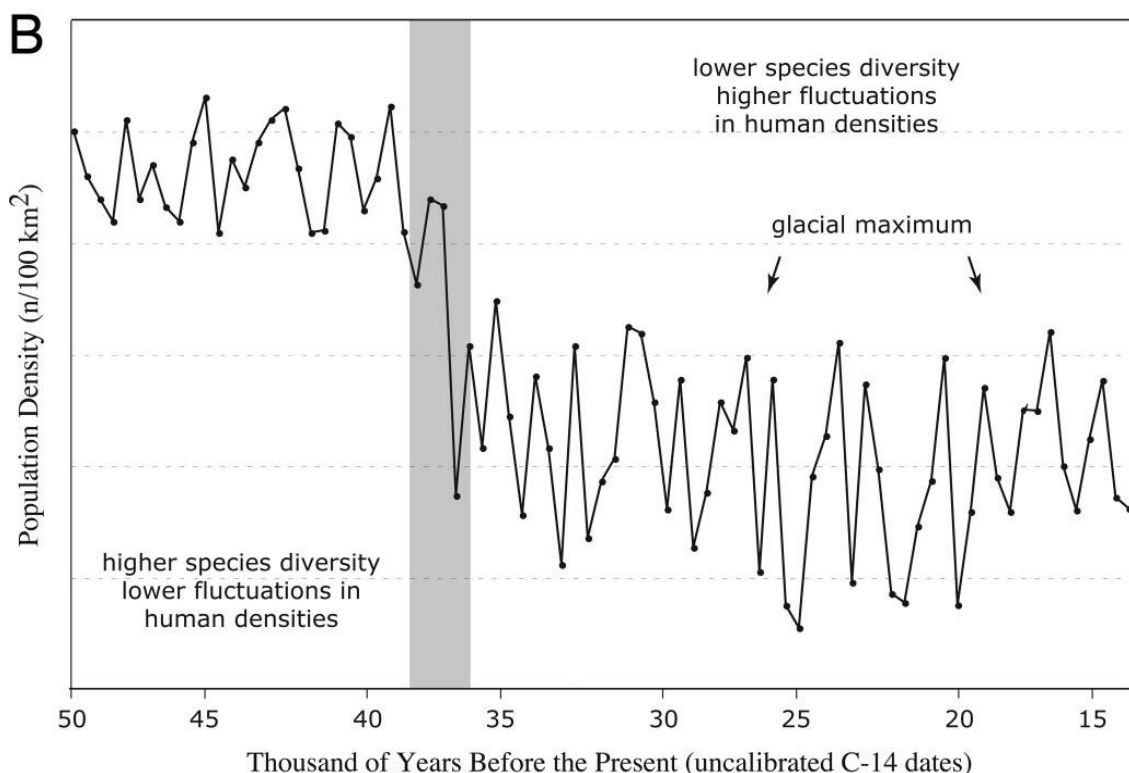


Череп стародавньої людини зі слідами травм (дві прижиттєві дірки в лобовій кістці) (за Sala et al., 2015).

Пізно-Плейстоценові міграції давніх людей з Сибіру до Північної Америки через Берингів перешийок. Druonov S.V. з колегами (2015) досліджували історичні міграції древніх людей через Берингову протоку на підставі аналізу мітохондріальної ДНК у реліктових популяцій чукчів, ескімосів і алеутів (тобто, досліджувався генетичний внесок північних народів Євразії в геноми нативних північно-західних американців). На підставі аналізу 201 мітохондріома автори роботи побудували філогенетичне дерево, яке враховує мітохондріальні лінії жителів прибережної Чукотки і Аляски, Канадської Арктики, Гренландії і Алеутських островів. Проведені дослідження виявили потік генів древніх людей в напрямку з північно-східної Євразії до північної Америки в пізньому Плейстоцені - ранньому Голоцені і підтвердили існуючу точку зору про розселення людей з Сибіру до Північної Америки в відповідну епоху через Берингів перешийок (за Druonov et al., 2015).

В пізньому Плейстоцені ще не було одомашених собак. Аналіз фосилій пізно-Плейстоценових (13 905 р.т.) тварин, схожих на собак, проведений Drake A.G. з колегами (2015), показав, що це вовки. Таким чином, очевидно, до початку осілого землеробства стародавні люди ще не одомашнили вовків (за Drake et al., 2015).

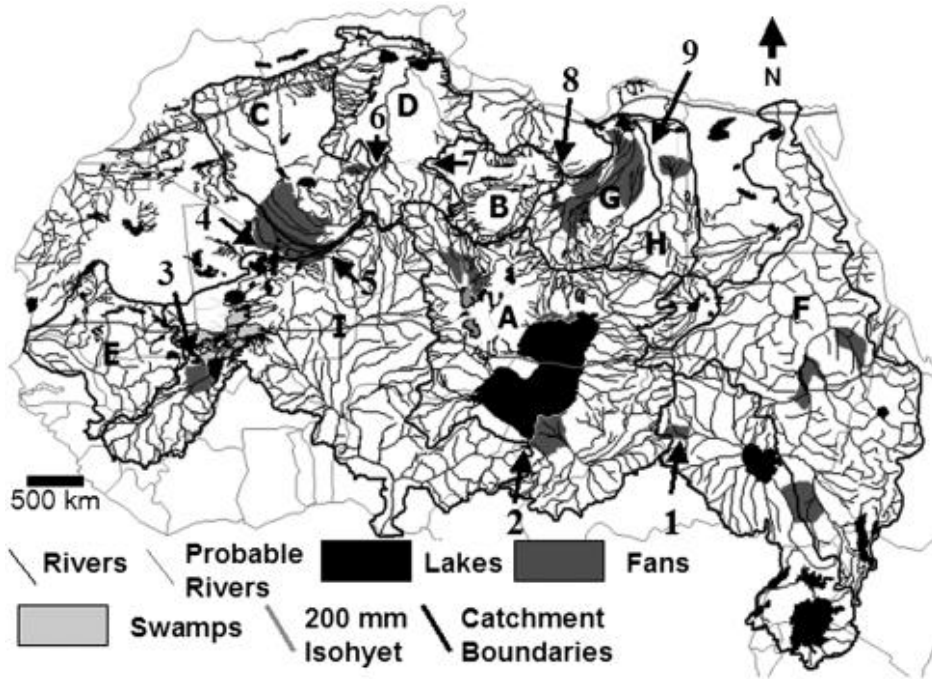
Занепад популяції давніх людей в верхньому Палеоліті в Західній Європі. У західній Європі на межі між середнім і верхнім Палеолітом, приблизно 40 - 35 радіокарбонів тис.р.т. відбувались важливі біологічні та культурні зміни в популяції людей. Палеокліматичні дані свідчать про серйозні зміни клімату в даному часовому інтервалі. Ці зміни супроводжувались зменшенням різноманітності видів ссавців. Morin E. (2008) була проведена реконструкція щільності популяції давніх людей. Отримані дані свідчать про зменшення щільності популяції давніх людей в даному часовому інтервалі. Для давніх людей верхній Палеоліт став епохою скорочення можливих місць проживання на території Західної Європи. Тобто, люди в цю епоху пережили чергове пляшкове горлечко своєї еволюції (за Morin, 2008).



Реконструкція щільності популяції давніх людей в пізньому Плейстоцені на території західної Європи. Де: по осі ОУ - щільність популяції давніх людей; по осі ОХ - геологічний час, радіокарбонів тис.р.т. (за Morin, 2008).

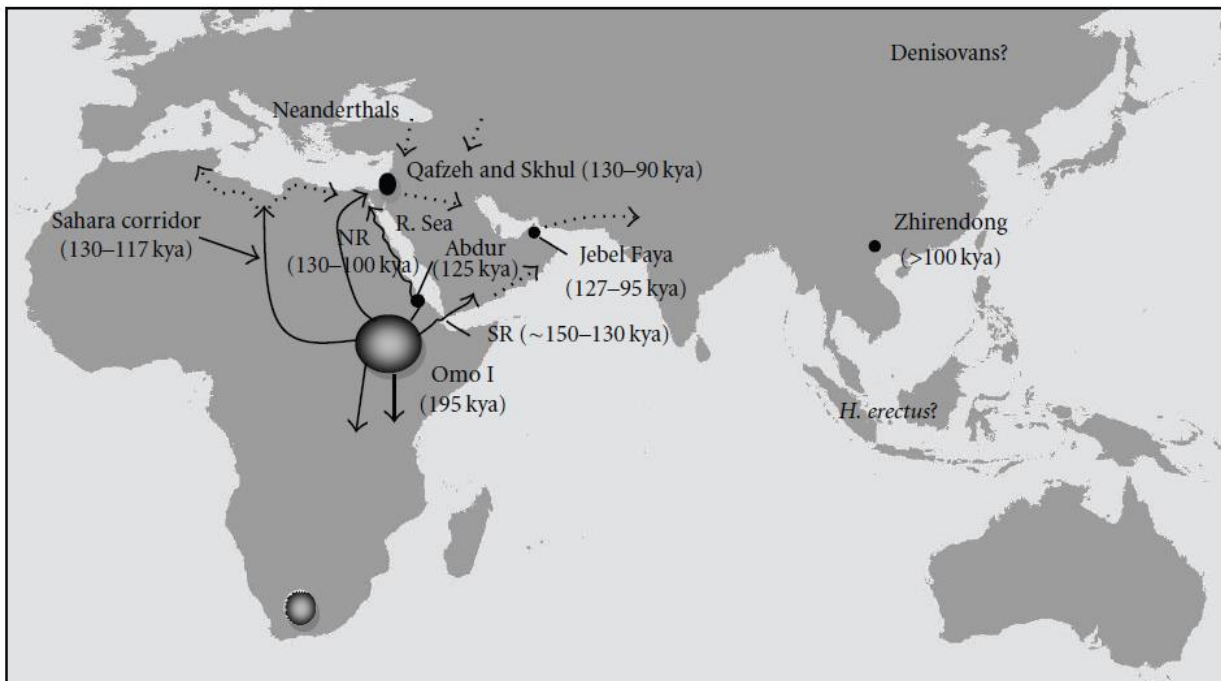
Розселення людей з Африки через Сахару. Перший вихід людей з Африки. Суб-Сахарна Африка - це центр еволюції сучасного людства. Вважають, що пустеля Сахара була перешкодою для розселення стародавнього людства на інші континенти, і, що єдиним шляхом перетину Сахари - був водний Нільський шлях. Drake N.A. з колегами (2011) показали, що Сахара не була ефективним бар'єром: під час вологих епох її перетинали і тварини, і люди.

Аналіз зоогеографії Сахари показав, що велика частина тварин перетинала Сахару не за допомогою Нільського коридору. По Нілу мігрували переважно аквальної групи тварин. В Голоцені гумідні епохи в даному регіоні супроводжувались формуванням системи взаємопов'язаних озер, річок і річкових дельт, які склались з великої кількості пересічених водних шляхів і каналів, що дозволяло тваринам легко мігрувати через Сахару. Ця система водних шляхів Сахари в останній раз була активною в ранньому Голоцені. У цю епоху багато видів тварин жили в центрі Сахари. Таким же шляхом і стародавні люди мігрували через Сахару. Зелена Сахара існувала також під час останнього інтергляціала, приблизно 125 тис.р.т. Саме завдяки цьому стало можливим розселення людей сучасного типу з Африки (за Drake et al., 2011).



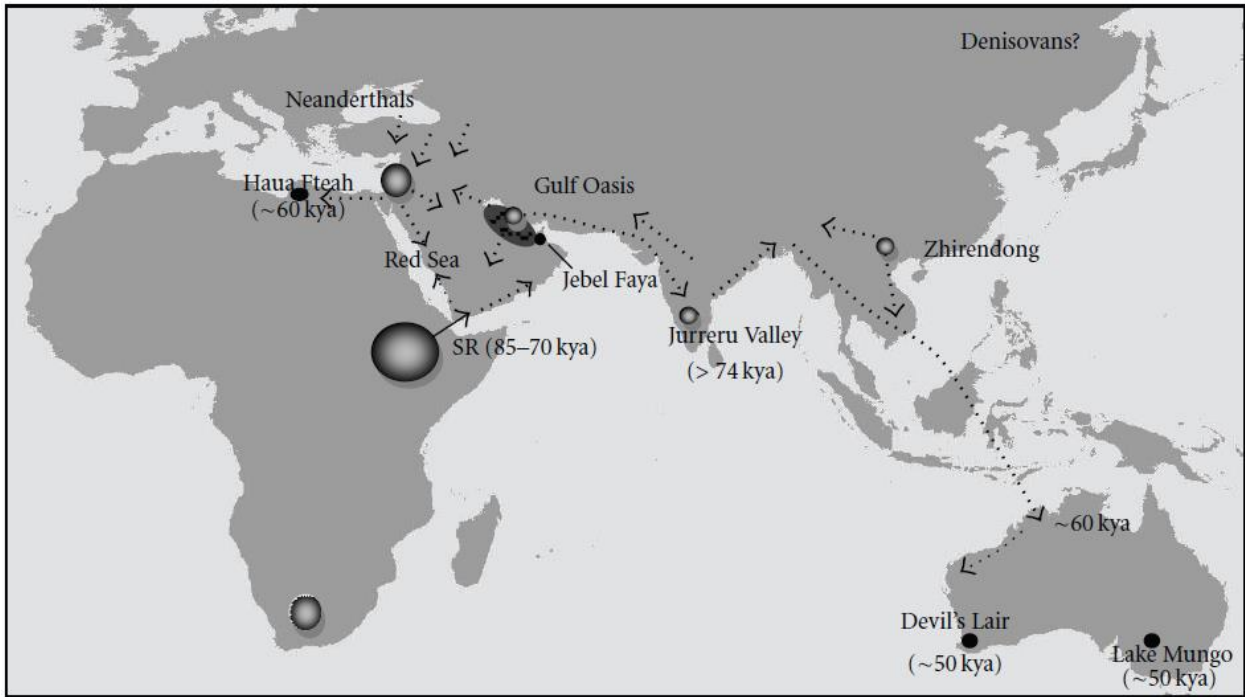
Палеогеологія Сахари в пізньому Плейстоцені і в ранньому Голоцені, 11 - 8 тис.р.т. (За Drake et al., 2011).

Розселення давніх людей з Африки в верхньому Плейстоцені. Африка є батьківщиною сучасного людства. Beyin A. (2011) зробив огляд даних щодо розселення давніх людей з Африки до Євразії. Проведений аналіз свідчить про те, що: 1) численні популяції людини розумної (*Homo sapiens*) розселилися в Арабію, Південну Азію і Ліван на початку останнього інтергляціала; 2) зі східної Африки відбулось швидке розселення людей по південним маршрутам (через Червоне море) в інтервалі 74 - 60 тис.р.т. (за Beyin, 2011).

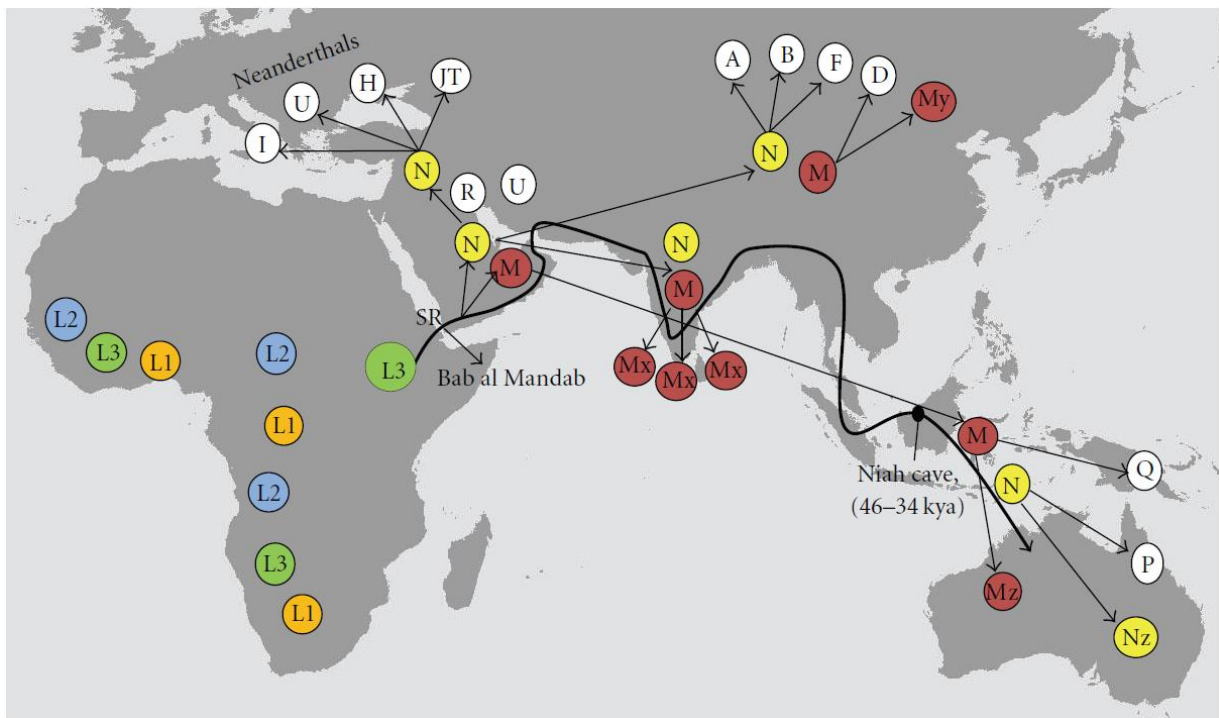


- Potential dispersal centers
- Sites associated with MSA/MP or modern human fossils

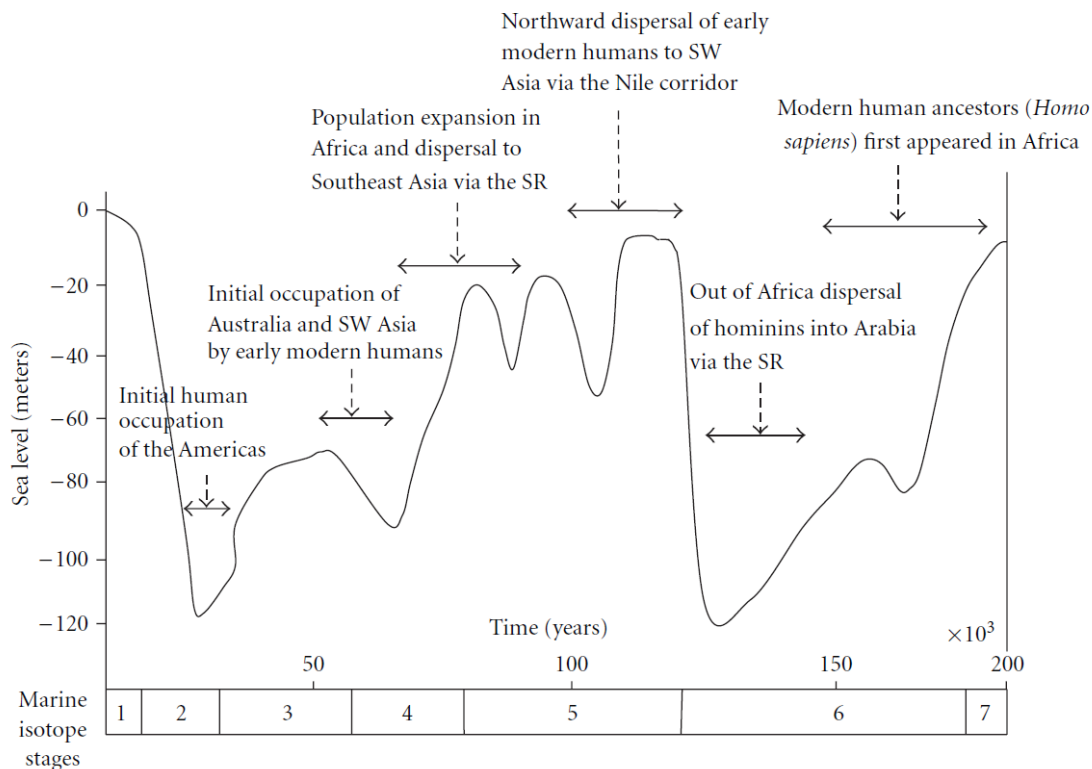
Перше розселення людини розумної за межі Африки на початку останнього інтергляціала (за Beyin, 2011).



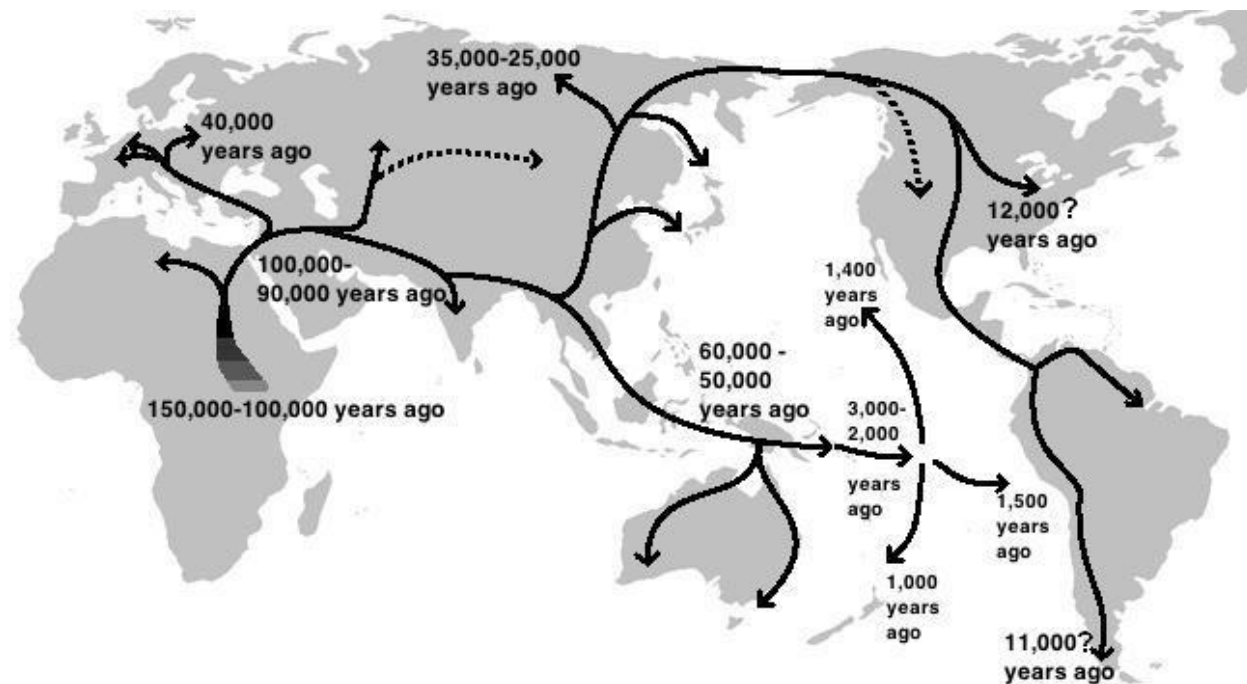
Другий вихід людини розумної з Африки в інтервалі 85 - 70 тис.р.т. (за Veysin, 2011).



Карта, яка показує географічний розподіл древніх мітохондріальних ДНК гаплогруп у людей сучасного типу Африки і Євразії в інтервалі 60 - 30 тис.р.т. Всі гаплогрупи розходяться від однієї лінії засновника зі східної Африки приблизно 85 тис.р.т. (за Veysin, 2011).



Зміни рівня моря і події розселення людей з Африки в верхньому Плейстоцені (за Vejin, 2011).

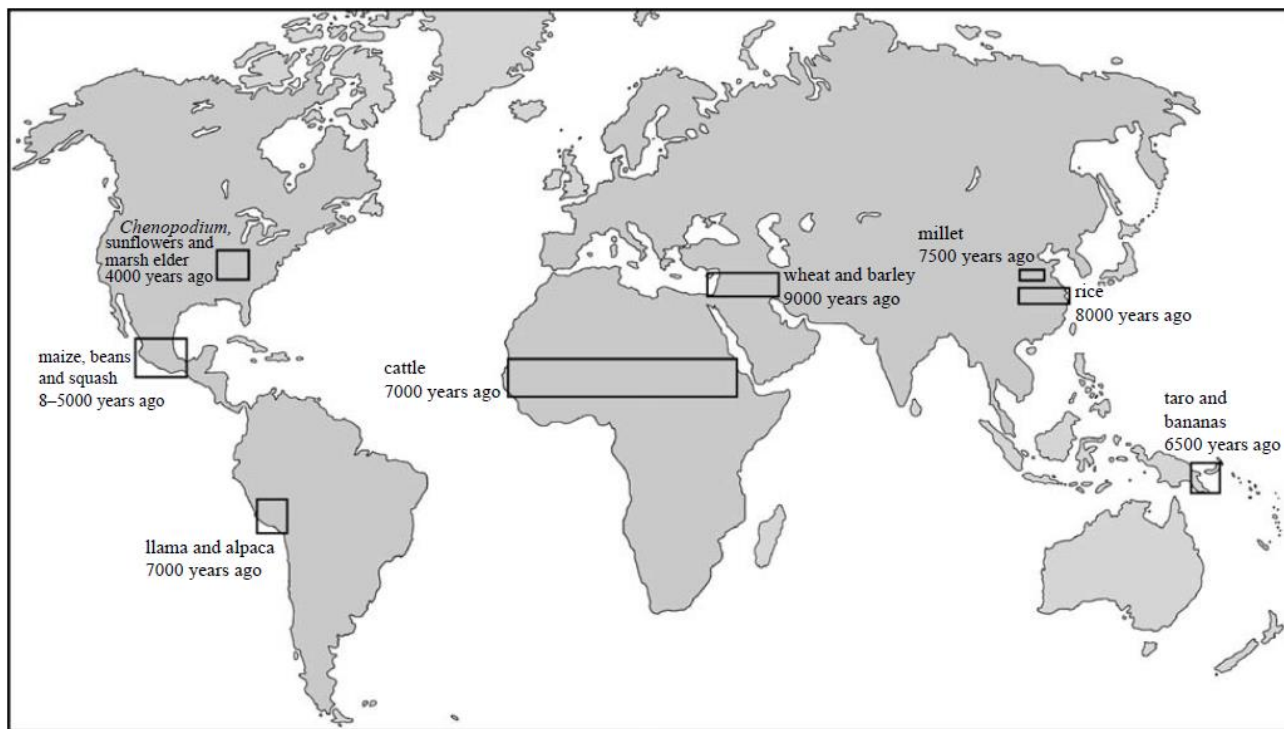


Карта та хронологічні рамки розселення людей сучасного типу з Африки на інші континенти (за <http://www.pvsm.ru/images/2015/03/17/kak-rekonstruiruyut-hod-evolyucii-7.jpg>).

Неолітична революція (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>). Неолітична революція - це перехід давніх людей від мисливства і збирання їжі до сільського господарства, заснованого на землеробстві та тваринництві. За даними археології, одомашнення тварин і рослин відбувалося в різний час незалежно в 7 - 8 регіонах. Самим

раннім центром Неолітичної революції вважається Близький Схід, де одомашнення почалося не пізніше, ніж 10 тис.р.т.

Перші спроби культивування рослин були зроблені близько 10 тис.р.т. Успішним і важливим за своїми наслідками для історії людства виявилось культивування ячменю і пшениці, окультурених в цю епоху в районі родючого півмісяця на Близькому Сході. У цю ж епоху і в цьому ж регіоні - в горах Загроса (Ганжі-Дарі і ін.) - були одомашнені кози і вівці. У ранньому Голоцені в Новій Гвінеї почали розводити таро. Трохи пізніше, близько 9 тис.р.т. в південно-східній Азії був одомашнений рис.



Вісім первинних центрів появи сільського господарства в інтервалі 9 000 - 4 000 р.т. (За Mithen, 2007).

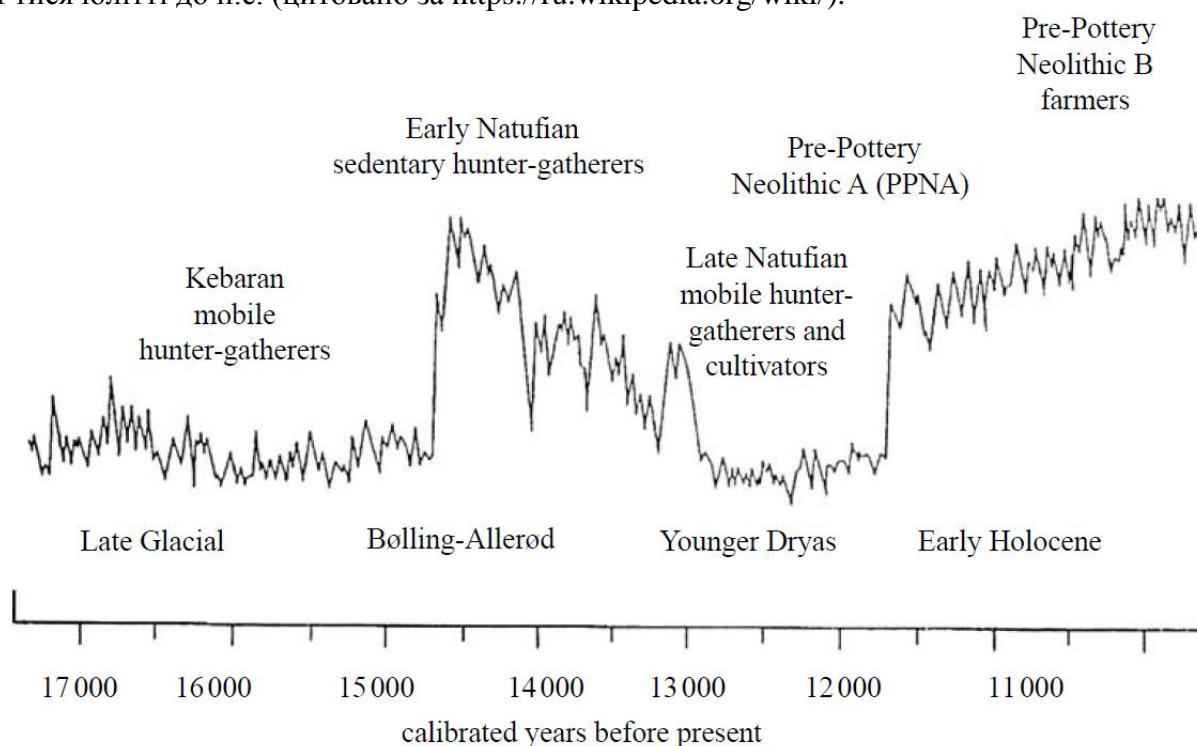
Землеробство, особливо до початку використання тяглових тварин, передбачало важку механічну працю. Однак, ця праця була пов'язана з набагато меншим ризиком, ніж полювання, і була більш продуктивною, ніж збиральництво. Приготування їжі було важким заняттям, оскільки зерно доводилося товкти вручну, а кінцевим результатом цього для більшості людей була одноманітна їжа з низьким вмістом білка і вітамінів. Зате - це була їжа доступна постійно, а не час від часу. Крім того, загальна кількість такої їжі була значно більшою, ніж могла дати така ж територія мисливських угідь, що дозволило значно збільшити концентрацію населення в одному племені, зробити його життя більш незалежним від природних умов і більш захищеним від агресії сусідів (за рахунок тієї ж чисельності, а також звички до організації). Головне ж - продукти землеробства можна було відкладати про запас, так що харчування було більш стабільним і рівномірним, в той час, як в кліматі з чітко вираженою сезонністю (літо і зима, дощовий і сухий сезон) у мисливців-збирачів доступ до їжі дуже варіювався в залежності від пори року.

Таким чином створилися і умови для зовнішньої агресії. Мисливці-збирачі часто бувають войовничими, але при цьому їх войовничість обмежується територіальністю - бажанням захистити свою територію від конкурентів. Примітивних хліборобів ж перенаселення і швидка деградація ґрунту при примітивних способах господарювання штовхали на міграції в пошуках нових земель, при цьому провіант у вигляді зерна був досить портативний і міг бути порівняно легко переміщений з місця на місце. Такі переселення примітивних хліборобів, що вже освоїли продуктивне господарство, але ще не виробили розвинену державність і рабовласництво чи інші форми особистої залежності, нерідко

закінчувалися геноцидом, оскільки населення захопленої території розглядалося виключно як перешкода і підлягало знищенню.

Цілеспрямоване вирощування рослин створило умови для розвитку суспільства, що призвело до появи перших цивілізацій (приблизно III тис.р. до н.е.). Отримання надлишків продовольства, поява нових видів знарядь праці і будівництво осілих поселень зробили людину відносно незалежною від навколишньої природи. Підвищена концентрація населення змінила структуру племені з родової громади на сусідську. У відповідь на потреби соціальних змін при переході від первісного полювання до землеробства відбулась заміна зооморфних богів антропоморфними з різним ступенем заміщення старих культів новими.

У період Неолітичної революції, що тривала близько семи тисячоліть, були закладені матеріальні і духовні основи культур Месопотамії та інших регіонів Західної Азії, Єгипту, Китаю, Японії та давньої Америки. Докорінна зміна матеріальної, художньої та релігійної сторін життя людей відбулась після появи писемності в Месопотамії та Єгипті приблизно у III тисячолітті до н.е. (цитовано за <https://ru.wikipedia.org/wiki/>).



Кореляція між кліматом і переходом до сільського господарства на території Лівану. Крива на графіку побудована на підставі даних ізотопного фракціонування кисню і відображає динаміку температур навколишнього середовища у відповідному часовому інтервалі. Аналіз даних свідчить про те, що фермерство на території Лівану з'явилося в епоху міні-зледеніння в Younger Dryas. Вважають, що в попередню теплу епоху люди розмножились; потім - похолодало, їжі стало менше і задля виживання люди почали обробляти землю) (за Mithen, 2007).

Література:

Bard E., Rickaby R.E. Migration of the subtropical front as a modulator of glacial climate // *Nature*. – 2009. – Vol. 460(7253). – P. 380 - 383. doi: 10.1038/nature08189.

Barnosky A.D., Lindsey E.L., Villavicencio N.A., Bostelmann E., Hadly E.A., Wanket J., Marshall C.R. Variable impact of late-Quaternary megafaunal extinction in causing ecological state shifts in North and South America // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2015. pii: 201505295.

Beal L.M., De Ruijter W.P., Biastoch A., Zahn R., SCOR/WCRP/IAPSO Working Group 136. Collaborators (15) On the role of the Agulhas system in ocean circulation and climate // *Nature*. – 2011. – Vol. 472(7344). – P. 429 - 436. doi: 10.1038/nature09983.

Beyin A. Upper Pleistocene Human Dispersals out of Africa: A Review of the Current State of the Debate // *Int. J. Evol. Biol.* – 2011. – Vol. 2011: 615094. doi: 10.4061/2011/615094.

Blois J.L., McGuire J.L., Hadly E.A. Small mammal diversity loss in response to late-Pleistocene climatic change // *Nature*. 2010 Jun 10;465(7299):771-4. doi: 10.1038/nature09077.

- Brace S., Palkopoulou E., Dalén L., Lister A.M., Miller R., et al. Serial population extinctions in a small mammal indicate Late Pleistocene ecosystem instability // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(50). – P. 20532 – 20536. doi: 10.1073/pnas.1213322109.
- Caley T., Giraudeau J., Malaizé B., Rossignol L., Pierre C. Agulhas leakage as a key process in the modes of Quaternary climate changes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(18). – P. 6835-6839. doi: 10.1073/pnas.1115545109.
- Calvo M., Alda F., Oliverio M., Templado J., Machordom A. Surviving the Messinian Salinity Crisis? Divergence patterns in the genus *Dendropoma* (Gastropoda: *Vermetidae*) in the Mediterranean Sea // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2015. – Vol. 91:17-26. doi: 10.1016/j.ympev.2015.05.004.
- Chou H.-H., Hayakawa T., Diaz S., Krings M., Indriati E., et al. Inactivation of CMP-*N*-acetylneuraminic acid hydroxylase occurred prior to brain expansion during human evolution // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2002. – Vol. 99(18). – P. 11736 – 11741. doi: 10.1073/pnas.182257399.
- Cohen A.S., Stone J.R., Beuning K.R.M., Park L.E., Reinthal P.N. et al. Ecological consequences of early Late Pleistocene megadroughts in tropical Africa // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2007. – Vol. 104(42). – P.: 16422–16427. doi: 10.1073/pnas.0703873104.
- Drake N.A., Blench R.M., Armitage S.J., Bristow C.S., White K.H. Ancient watercourses and biogeography of the Sahara explain the peopling of the desert // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011. – P. 108(2). – P. 458 – 462. doi: 10.1073/pnas.1012231108.
- Drake A.G., Coquerelle M., Colombeau G. 3D morphometric analysis of fossil canid skulls contradicts the suggested domestication of dogs during the late Paleolithic // *Sci. Rep.* – 2015. – Vol. 5:8299. doi: 10.1038/srep08299.
- Dreier A., Loh W., Blumenberg M., Thiel V., Hause-Reitner D., Hoppert M. The isotopic biosignatures of photo- vs. thiotrophic bivalves: are they preserved in fossil shells? // *Geobiology.* – 2014. – Vol. 12(5). – P. 406 - 423. doi: 10.1111/gbi.12093.
- Dryomov S.V., Nazhmidenova A.M., Shalurova S.A., Morozov I.V., Tabarev A.V., Starikovskaya E.B., Sukernik R.I. Mitochondrial genome diversity at the Bering Strait area highlights prehistoric human migrations from Siberia to northern North America // *Eur. J. Hum. Genet.* – 2015. doi: 10.1038/ejhg.2014.286.
- Faith J.T., Surovell T.A. Synchronous extinction of North America's Pleistocene mammals // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2009. – Vol. 106(49). – P. 20641 – 20645. doi: 10.1073/pnas.0908153106.
- Gill J.L. Ecological impacts of the late Quaternary megaherbivore extinctions // *New Phytol.* – 2014. – Vol. 201(4). – P. 1163 - 1169.
- Green R.E., Braun E.L., Armstrong J., Earl D., Nguyen N., et al. Three crocodylian genomes reveal ancestral patterns of evolution among archosaurs // *Science.* – 2014. – Vol. 346(6215):1254449. doi: 10.1126/science.1254449.
- Hofreiter M., Capelli C., Krings M., Waits L., Conard N., et al. Ancient DNA analyses reveal high mitochondrial DNA sequence diversity and parallel morphological evolution of late pleistocene cave bears // *Mol. Biol. Evol.* – 2002. – Vol. 19(8). – P. 1244 - 1250.
- Hassanin A. The role of Pleistocene glaciations in shaping the evolution of polar and brown bears. Evidence from a critical review of mitochondrial and nuclear genome analyses // *C R Biol.* – 2015. pii: S1631-0691(15)00118-3. doi: 10.1016/j.crv.2015.04.008.
- Haynes C.V., Boerner Jr.J., Domanik K., Lauretta D., Ballenger J., Goreva J. The Murray Springs Clovis site, Pleistocene extinction, and the question of extraterrestrial impact // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2010. – Vol. 107(9). – P. 4010 – 4015. doi: 10.1073/pnas.0908191107.
- Hublin J.J., Neubauer S., Gunz P. Brain ontogeny and life history in Pleistocene hominins // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* – 2015. – Vol. 370(1663):20140062. doi: 10.1098/rstb.2014.0062.
- Hutchison W., Fusillo R., Pyle D.M., Mather T.A., Blundy J.D., et al. A pulse of mid-Pleistocene rift volcanism in Ethiopia at the dawn of modern humans // *Nat. Commun.* – 2016. – Vol. 7:13192. doi: 10.1038/ncomms13192.
- Jacobsen M.W., Pujolar J.M., Gilbert M.T., Moreno-Mayar J.V., Bernatchez L. et al. Speciation and demographic history of Atlantic eels (*Anguilla anguilla* and *A. rostrata*) revealed by mitogenome sequencing // *Heredity (Edinb).* – 2014. – Vol. 113(5). – P. 432 - 442. doi: 10.1038/hdy.2014.44.
- Johnson C.N. Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna // *Proc. Biol. Sci.* – 2009. – Vol. 276(1667). – P. 2509 – 2519. doi: 10.1098/rspb.2008.1921/.
- Kaifu Y., Kono R.T., Sutikna T., Saptomo E.W., Jatmiko., Due Awe R. Unique dental morphology of *Homo floresiensis* and its evolutionary implications // *PLoS One.* – 2015. – Vol. 10(11):e0141614. doi: 10.1371/journal.pone.0141614.

- Kennett D.J., Kennett J.P., West A., West G.J., Bunch T.E., et al. Shock-synthesized hexagonal diamonds in Younger Dryas boundary sediments // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2009. – Vol. 106(31). – P. 12623 -12628. doi: 10.1073/pnas.0906374106.
- King B., Lee M.S. Epoch-based likelihood models reveal no evidence for accelerated evolution of viviparity in squamate reptiles in response to cenozoic climate change // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* – 2015. doi: 10.1002/jez.b.22616.
- Leshchinskiy S. Enzootic diseases and extinction of mammoths as a reflection of deep geochemical changes in ecosystems of Northern Eurasia // *Archaeological and Anthropological Sciences.* – 2015. – Vol. 7, Iss. 3. – P. 297 – 317.
- Loreille O., Orlando L., Patou-Mathis M., Philippe M., Taberlet P., Hänni C. Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineages // *Current Biology.* – 2001. – Vol. 11(3). – P. 200 – 203. doi:10.1016/S0960-9822(01)00046-X. PMID 11231157.
- Mitchell K.J., Bray S.C., Bover P., Soibelzon L., Schubert B.W., et al. Ancient mitochondrial DNA reveals convergent evolution of giant short-faced bears (*Tremarctinae*) in North and South America // *Biol Lett.* – 2016. – Vol. 12(4). pii: 20160062. doi: 10.1098/rsbl.2016.0062.
- Mithen S. Did farming arise from a misapplication of social intelligence? // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2007. – Vol. 362(1480). – P. 705 – 718. doi: 10.1098/rstb.2006.2005.
- Morin E. Evidence for declines in human population densities during the early Upper Paleolithic in western Europe // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2008. – Vol. 105(1). – P. 48 – 53. doi: 10.1073/pnas.0709372104.
- Ndlovu J., Richardson D.M., Wilson J.R.U., O'Leary M., Le Roux J.J. Elucidating the native sources of an invasive tree species, *Acacia pycnantha*, reveals unexpected native range diversity and structure // *Ann. Bot.* – 2013. – Vol. 111(5). – P. 895 – 904. doi: 10.1093/aob/mct057.
- Nenzén H.K., Montoya D., Varela S. The impact of 850,000 years of climate changes on the structure and dynamics of mammal food webs // *PLoS One.* – 2014. 9(9):e106651. doi: 10.1371/journal.pone.0106651.
- Nyström V., Humphrey J., Skoglund P., McKeown N.J., Vartanyan S., et al. Microsatellite genotyping reveals end-Pleistocene decline in mammoth autosomal genetic variation // *Mol. Ecol.* – 2012. – Vol. 21(14). – P. 3391 - 3402. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05525.x.
- O'Brien H.D., Faith J.T., Jenkins K.E., Peppe D.J., Plummer T.W., et al. Unexpected Convergent Evolution of Nasal Domes between Pleistocene Bovids and Cretaceous Hadrosaur Dinosaurs // *Curr. Biol.* – 2016. – Vol. 26(4). – P. 503 - 508. doi: 10.1016/j.cub.2015.12.050.
- Palkopoulou E., Mallick S., Skoglund P., Enk J., Rohland N., et al. Complete genomes reveal signatures of demographic and genetic declines in the woolly mammoth // *Curr. Biol.* – 2015. – Vol. 25(10). – P. 1395-1400. doi: 10.1016/j.cub.2015.04.007.
- Peeters F.J., Acheson R., Brummer G.J., De Ruijter W.P., Schneider R.R., Ganssen G.M., Ufkes E., Kroon D. Vigorous exchange between the Indian and Atlantic oceans at the end of the past five glacial periods // *Nature.* – 2004. – Vol. 430(7000). – P. 661 - 665.
- Pena L.D., Goldstein S.L. Thermohaline circulation crisis and impacts during the mid-Pleistocene transition // *Science.* – 2014. – Vol. 345(6194). – P. 318 – 322. doi: 10.1126/science.1249770.
- Perry C.A., Hsu K.J. Geophysical, archaeological, and historical evidence support a solar-output model for climate change // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2000. – Vol. 97(23). – P. 12433 – 12438. doi: 10.1073/pnas.230423297.
- Pigati J.S., Latorre C., Rech J.A., Betancourt J.L., Martínez K.E., Budahn J.R. Accumulation of impact markers in desert wetlands and implications for the Younger Dryas impact hypothesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – Vol. 109(19). – P. 7208 - 7212. doi: 10.1073/pnas.1200296109.
- Premo L.S., Hublin J.-J. Culture, population structure, and low genetic diversity in Pleistocene hominins // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2009. – Vol. 106(1). – P. 33–37. doi: 10.1073/pnas.0809194105
- Reumer J.W., Ten Broek C.M., Galis F. Extraordinary incidence of cervical ribs indicates vulnerable condition in Late Pleistocene mammoths // *Peer J.* – 2014. 2:e318. doi: 10.7717/peerj.318.
- Rewicz T., Wattier R., Grabowski M., Rigaud T., Bącela-Spychalska K. Out of the Black Sea: phylogeography of the invasive killer shrimp *Dikerogammarus villosus* across Europe // *PLoS One.* – 2015. – Vol. 10(2):e0118121. doi: 10.1371/journal.pone.0118121.
- Rogaev E.I., Moliaka Y.K., Malyarchuk B.A., Kondrashov F.A., Derenko M.V., Chumakov I., Grigorenko A.P. Complete Mitochondrial Genome and Phylogeny of Pleistocene Mammoth *Mammuthus primigenius* // *PLoS Biol.* – 2006. – Vol. 4(3): e73. doi: 10.1371/journal.pbio.0040073.

- Rose C., Polissar P.J., Tierney J.E., Filley T., deMenocal P.B. Changes in northeast African hydrology and vegetation associated with Pliocene-Pleistocene sapropel cycles // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* – 2016. – Vol. 371(1698). pii: 20150243. doi: 10.1098/rstb.2015.0243.
- Rozas-Davila A., Valencia B.G., Bush M.B. The functional extinction of Andean megafauna ecology. – 2016. – Vol. 97(10). – P. 2533 - 2539. doi: 10.1002/ecy.1531
- Rule S., Brook B.W., Haberle S.G., Turney C.S., Kershaw A.P., Johnson C.N. The aftermath of megafaunal extinction: ecosystem transformation in Pleistocene Australia // *Science.* – 2012. – Vol. 335(6075). – P. 1483 - 1486. doi: 10.1126/science.1214261.
- Sala N., Arsuaga J.L., Pantoja-Pérez A., Pablos A., Martínez I., et al. Lethal interpersonal violence in the middle Pleistocene // *PLoS One.* – 2015. – Vol. 10(5):e0126589. doi: 10.1371/journal.pone.0126589.
- Schubert M., Jónsson H., Chang D., Der Sarkissian C., Ermini L., et al. Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – Vol. 111(52):E5661-9. doi: 10.1073/pnas.1416991111.
- Stiller M., Baryshnikov G., Bocherens H., Grandal d'Anglade A., Hilpert B., et al. Withering away - 25,000 years of genetic decline preceded cave bear extinction // *Mol. Biol. Evol.* – 2010. – Vol. 27(5). – P. 975 - 978. doi: 10.1093/molbev/msq083.
- Surovell T.A., Pelton S.R., Anderson-Sprecher R., Myers A.D. Test of Martin's overkill hypothesis using radiocarbon dates on extinct megafauna // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2015. pii: 201504020.
- Twyford A.D., Friedman J. Adaptive divergence in the monkey flower *Mimulus guttatus* is maintained by a chromosomal inversion // *Evolution.* – 2015. doi: 10.1111/evo.12663.
- Wroe S., Field J.H., Archer M., Grayson D.K., Price G.J., et al. Climate change frames debate over the extinction of megafauna in Sahul (Pleistocene Australia-New Guinea) // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2013. – Vol. 110(22). – P. 8777 – 8781. doi: 10.1073/pnas.1302698110.
- Yin Q. Insolation-induced mid-Brunhes transition in Southern Ocean ventilation and deep-ocean temperature // *Nature.* – 2013. – Vol. 494(7436). – P. 222 - 225. doi: 10.1038/nature11790.
- Zazula G.D., MacPhee R.D., Metcalfe J.Z., Reyes A.V., Brock F., et al. American mastodon extirpation in the Arctic and Subarctic predates human colonization and terminal Pleistocene climate change // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – Vol. 111(52). – P. 18460-5. doi: 10.1073/pnas.1416072111.