

Predavanje 11: Istorija života na Zemlji

Prije nastanka života

Sadašnji univerzum je nastao prije oko 14 milijardi godina (14 Gya). Elementarne čestice su formirale vodonik ubrzo nakon velikog praska, a vodonik je na kraju doveo do ostalih hemijskih elemenata nuklearnom fuzijom u zvijezdama. Kolaps oblaka prašine i gasa formirao je našu galaksiju pre manje od 10 milijardi godina (10 Gya). Materijal izbačen u međuzvjezdani prostor, posebno tokom zvjezdanih eksplozija (supernove), kondezovao se u zvijezde druge i treće generacije, od kojih je Sunce jedno. Naš solarni sistem je formiran oko 4,6 milijardi godina, prema radiometrijskom datiranju meteorita i mjesečevih stijena. Zemlja je iste starosti kao i ta tijela, ali zbog geoloških procesa kao što je subdukcija, najstarije poznate stijene na Zemlji su mlađe, datiraju otprilike 4 milijardi godina.

Zemlja je vjerovatno nastala sudarom i agregacijom mnogih manjih tijela, čiji je udar proizveo ogromnu toplotu. Rana Zemlja je formirala čvrstu koru dok se hladila, oslobađajući gasove koji su uključivali vodenu paru, ali vrlo malo kiseonika. Kako se Zemlja hladila, formirali su se okeani tekuće vode, vjerovatno pre oko 4,5 milijardi godina, i brzo su dostigli salinitet modernih okeana. Do pre 4 milijardi godina vjerovatno je postojalo mnogo malih protokontinenata.

Nastanak života

Život je jako teško definisati. Najjednostavnije materije koje bi se mogle opisati kao "žive" moraju se razviti kao složene agregacije molekula. Ove agregacije, naravno, ne bi ostavile nikakav fosilni zapis, tako da se samo kroz matematičku teoriju, laboratorijske eksperimente i ekstrapolaciju iz najjednostavnijih poznatih živih oblika možemo nadati da ćemo razviti modele nastanka života.

Kako god naučnici su se složili da žibo biće treba da

1. **Posедује sposobnost vezivanja energije iz spoljašnje sredine; enzimi**
2. **Posедује sposobnost samoreplikacije korišćenjem te energije; nukleinske kiseline & enzimi**
3. **Posедује sposobnost mjenjaња tokom procesa replikacije**

U živim bićima koje poznajemo, ove funkcije obavljaju nukleinske kiseline, koje nose informacije, i proteini, koji replikuju nukleinske kiseline, transdukuju energiju i stvaraju (i dijelom čine) fenotip. Ove komponente se drže zajedno u ćelijama, koje su obavijene lipidnim membranama. Iako su živa ili poluživa bića mogla nastati više puta, možemo biti sasvim sigurni da svi organizmi za koje znamo potiču od jednog zajedničkog pretka jer svi dijele određene osobine. Na primjer, organizmi sintetizuju i koriste samo L optičke izomere aminokiselina kao gradivne blokove proteina; L i D izomeri se jednako mogu formirati u abiotičkoj sintezi, ali funkcionalni protein može biti napravljen samo od jedne ili druge vrste. D izomeri su mogli da funkcionišu isto tako dobro. Genetski kod, mašinerija replikacije i sinteze proteina i osnovne

metaboličke reakcije su među ostalim karakteristikama koje su univerzalne među organizmima i stoga impliciraju da svi potiču od posljednjeg **univerzalnog zajedničkog pretka, ili LUCA** (eng. last universal common ancestor).

Najteži problem u objašnjavanju nastanka života je taj što se u poznatim živim sistemima replikuju samo nukleinske kiseline, ali njihova replikacija zahtijeva djelovanje proteina koji su kodirani nukleinskim kiselinama. Uprkos ovoj i drugim preprekama, postignut je napredak u razumijevanju nekih od mogućih koraka u nastanku života.

1. **Nastanak jednostavnih monomernih molekula;**
2. **Organizovanje nukleotidnih baza u nukleinske kiseline i aminokiselina u polipeptide;**
3. **Replikacija nukleinskih kiselina;**
4. **Stvaranje mehanizma za zaštitu reagujućih molekula od rastvaranja;**
5. **Stvaranje velikog broja varijanti polipeptida sa šiframa za ubrzavanje procesa vezivanja energije i replikaciju.**

Prvo, jednostavni organski molekuli, gradivni blokovi složenih organskih molekula, mogu se proizvesti abiotičkim hemijskim reakcijama. Takvi molekuli pronađeni su u svemiru, ugljeničnim meteoritima i kometama. U poznatom eksperimentu, Stanley Miller je otkrio da električna pražnjenja u atmosferi metana (CH_4), amonijaka (NH_3), vodonika (H_2) i vode (H_2O) daju aminokiseline i jedinjenja kao što su cijanovodonik (HCN) i formaldehid (H_2CO), koji podliježu daljim reakcijama dajući šećere, aminokiseline, purine i pirimidine. Zatim, neki jednostavni molekuli moraju formirati polimere koji se mogu replikovati. Jednom kada je replikacija nastala, mogla bi doći do evolucije prirodnom selekcijom, jer bi se varijante koje su se replikovale mnogo više povećale u odnosu na druge. Najvjerovatniji rani replikatori bili su kratki RNK (ili RNK slični) molekuli. RNK ima katalitička svojstva, uključujući samoreplikaciju. Neke RNK sekvence (ribozimi) mogu se rezati, spajati i formirati oligonukleotide, a kratke sekvence RNK šablona mogu samokatalizovati formiranje komplementarnih sekvenci iz slobodnih nukleotida. Prvi koraci u nastanku života vjerovatno su se dogodili u „svijetu RNK“, u kojem su katalitičke, replicirajuće RNK podvrgnute evoluciji prirodnom selekcijom. Kada je Sol Spiegelman stavio RNK, RNK polimerazu (katalitičku RNK izolovanu iz virusa, faga Q β) i nukleotidne baze u medijumu bez ćelija, polimeraza je replikovala različite RNA sekvence različitim brzinama, tako da su se njihove proporcije promijenile. U drugom eksperimentu, katalitička RNK (RNA ligaza) je evoluirala veću efikasnost u vezivanju oligonukleotida za sebe kada je „uzgajan“ u automatizovanom sistemu sa enzimima i reagensima RNK polimeraze.

ŠTA JE BILO PRVO ŽIVO BIĆE?

Prvo živo biće se još i naziva **primordijalna forma** (po Čarlsu Darvinu, 1859), ili **početni Darvinov predak** - IDA (Initial Darwin Ancestor - Yarus, 2011).

Otkriće katalitičke RNA rešilo je pitanje šta se pojavilo prvo u evoluciji živog sveta – DNK ili proteini. DNK ne može da se samoreplikuje bez pomoći RNK, a proteini se takođe ne mogu sami sintetisati.

RNK ima mogućnost skladištenja genetičke informacije i njenog prevođenja u proteinsku formu kao i sposobnost da izvede sintezu proteina. Ovo otvara pitanje da li je nekada davno, pre pojave DNK i proteina, na Zemlji postojao samo RNK svet?

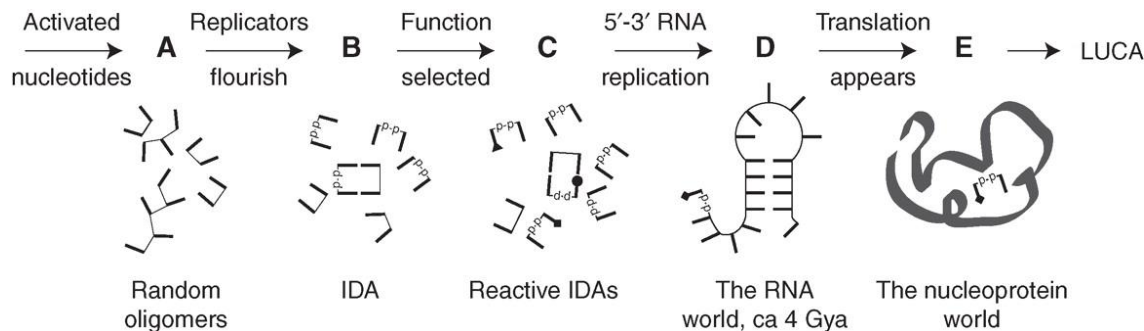


RIBOZIM - RNK koja ima i genotip i fenotip:

Genotip je primarna sekvenca molekula RNK.

Ovaj genotip je jednolančan i može da se savija, te na mjestu savijanja formira trodimenzionalnu strukturu.

Ovaj deo RNK ima aktivno mesto koje omogućava RNK da katalizuje hemijsku reakciju na supstratu, slično enzimu. Ova reaktivnost daje RNK i svojstvo **fenotipa**.



Ribozimi ne sadrže samo RNK već im je potrebna i tRNK da obave svoj posao. Takođe, potreban je i ATP za prenos energije tokom procesa sinteze proteina.

Dosadašnji eksperimenti su pokazali da neke RNK (ribozimi) mogu da samorepliciraju kraće sekvence.

Međutim, još uvek nije u potpunosti jasno da li su tadašnje samoreplikujuće RNK mogle evoluirati u genom DNK koji ima mogućnost replikacije i transkripcije? Da li je takav sistem mogao da obuhvata i mehanizam translacije odnosno sintezu proteina? Da li je takva “mašinerija” mogla ličiti na bilo koju “mašineriju” organizama koje poznajemo ?

PRVOBITNO OKRUŽENJE

Kako su RNK sekvence mogle nastati u jednom abiotičkom svetu?

RNK svet vjerovatno nije bio prvi samoreplicirajući sistem.

Možda se IdA nije sastojala od RNK, već od nečega drugog što bi prethodilo RNK.

Pretpostavlja se da je pre nekih 4 milijarde godina okruženje na Zemlji bilo nepovoljno za sintezu gradivnih blokova živih bića.

Sastav rane atmosfere još uvek je nepoznat. Neki naučnici pretpostavljaju da su neophodna biohemijska jedinjenja morala doći iz svemira na meteoritima. Meteoriti i komete imaju organske molekule.

Međutim, momenat sudara sa površinom Zemlje proizveo bi ogromnu destruktivnu toplotu, tako da je mnogo vjerovatnija hipoteza da su organske čestice mogle pasti na Zemlju sa kosmičkom prašinom.

“Hipoteza gline kao katalizatora”

Mehanizam putem koga su mogli nastajati biološki polimeri na površini mlade Zemlje bi mogli biti minerali u sedimentima koji su bili periodično zapljuskivani “prebiotičkom supom” odnosno vodom prvobitnog okeana.

Ovi minerali su mogli “gajiti” formiranje polimera koji bi bili dovoljno dugački da postanu samoreplikujuća primordijalna forma.

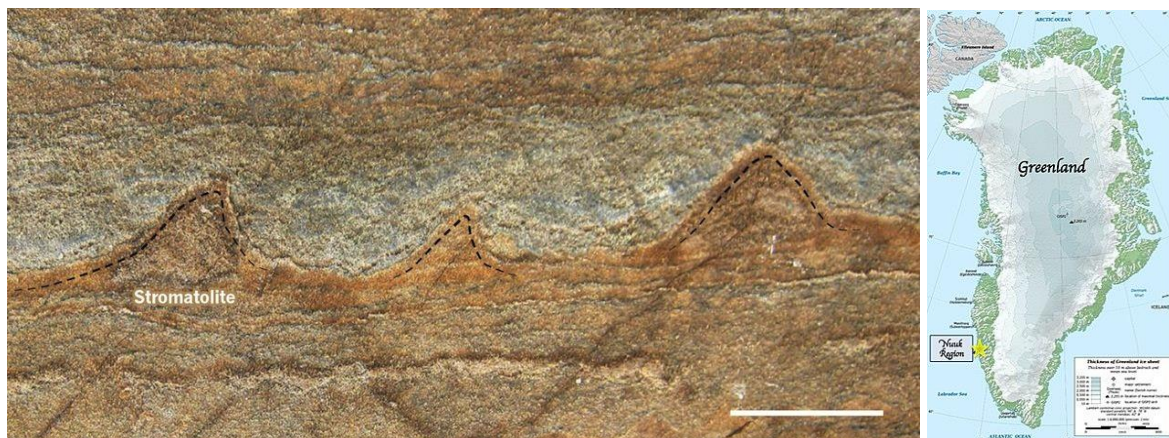
Takođe je u taj proces mogla biti uključena i rekombinacija između kratkih polimera.

Rana Zemlja je vjerovatno imala mnogo lokalnih mogućnosti za organsku sintezu:

Hidrotermalna okruženja,
Okeanska voda bogata gvožđevim jedinjenjima,
Vulkani, itd

Sedimentne stene sa Isue na Grenlandu sadrže fosilne nalaze koji sugerišu da je život na zemlji već mogao biti ustanovljen pre 3.7 milijardi godina. Ove stene sadrže grafitne globule koje predstavljaju hemijske fosile drevnih organizama.

Ideja da je život mogao nastati na Zemlji još ranije nije prihvaćena jer je poznato da je Zemlja bila izložena konstantnim padovima velikih meteora i posledičnim katastrofama od koji se jedna sigurno desila pre negde između 4.44 i 3.8 milijardi godina.



Moguće je da se život na Zemlji pojavljivao više puta, ako su vremenski intervali između događaja velikih katastrofa bili dovoljno dugi za ponovno nastajanje samoreplikujućih formi.

Osim toga, živa bića su mogla preživeti neke od tih katastrofa, recimo u nekim zaklonjenim ekološkim nišama kao što su hidrotermalna okruženja na velikim okeanskim dubinama. Nastanci života su se dešavali u turbulentnom abiotičkom okruženju, ali,

današnja Zemlja je čak i nepovoljnija za neki ponovni nastanak života:

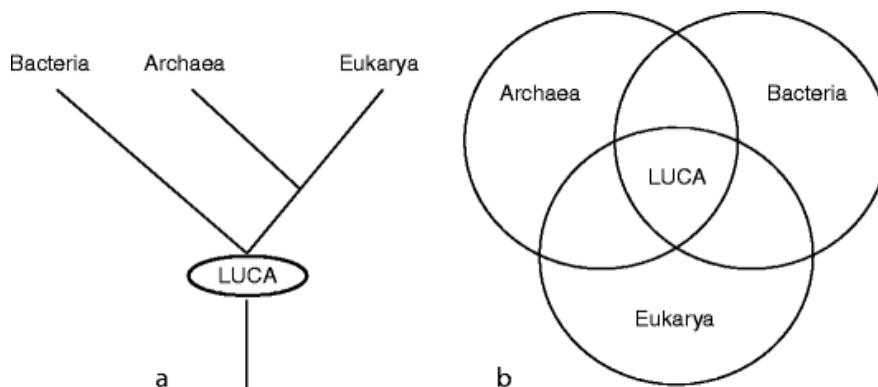
Današnji živi svet je postao toliko uspješan u iskorišćavanju postojećih ekoloških niša da ne postoji ijedno “pribježište” gdje bi neorganski molekuli mogli iznova da evoluiraju u prva živa bića.

THE LUCA

Poslednji Univerzalni Zajednički Predak (LUCA) bio je ćelijska životna forma.

Nastao je najverovatnije pre nekih 2 – 2.9 milijardi godina.

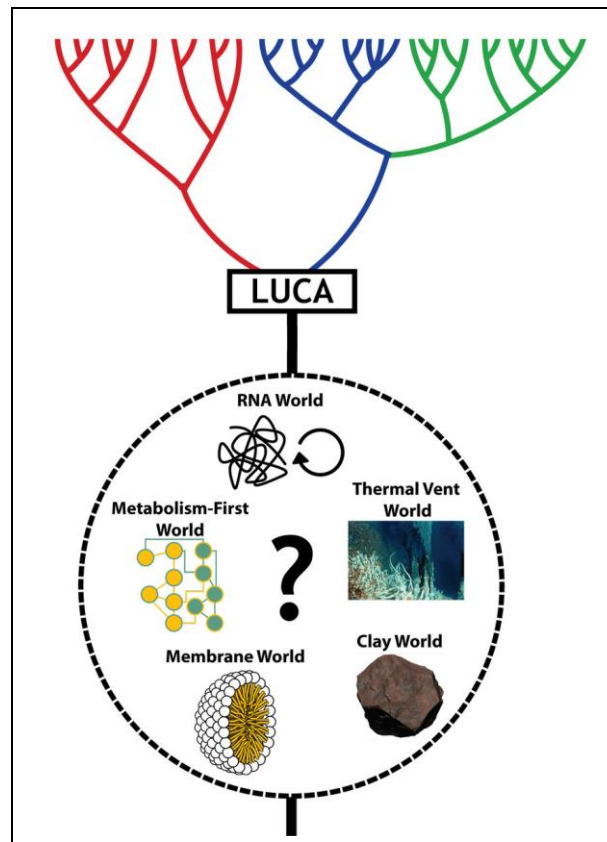
Evidencija znatnog lateralnog prenosa gena sugerise da je LUCA, u stvari bio zajednica organizama.



Poslednji zajednički predak bio je ćelijska forma, koristio je DNK za skladištenje i prenos nasledne informacije i koristio je proteine za prevođenje tih informacija u funkcionalna i gradivna jedinjenja (opet proteine).

Ovaj system je konačno iznedrio sve evolutivne linije koje danas postoje na Zemlji, osim nekih virusa.

Život je evoluirao iz populacije formi koje su se međusobno ukrštale.



Prekambrijumski život

Naše znanje o istoriji života, posebno o porijeklu, diverzifikaciji i izumiranju glavnih grupa organizama, izvedeno je iz geoloških i paleontoloških dokaza i iz filogenetskih studija živih organizama koje su nam pomogle da pratimo istoriju života.

Arhaik 3.6-2.5 MILIJARDI GODINA i Proterozoik 2.5 MILIJARDI-542 MILIONA GODINA zajedno se nazivaju prekambrijskim vremenom. Najstarije poznate stijene nastale su u prisustvu okeanske vode (stare 3,8 Gy) i sadrže naslage ugljenika koje mogu ukazivati na postojanje života. Postoje dokazi o životu od pre 3,4 milijardi godina, a dokazi još od pre 3,5 milijardi godina, u obliku mikrofosila sličnih bakterijama i slojevitih humki (stromatoliti) sa istom strukturom kao i oni koji se danas formiraju duž ivica toplih mora od strane cijanobakterija.

Rana atmosfera je imala malo kiseonika, tako da su najraniji organizmi bili anaerobni. Kada je fotosinteza evoluirala u cijanobakterijama i drugim bakterijama, došlo je do povećanja količine kiseonika u atmosferi. Fotosinteza je možda evoluirala čak pre 3,8 milijardi godina, ali prvo veliko povećanje atmosferskog kiseonika bilo je oko 2,4 milijardi godina. Kako se kiseonik

nakupljao u atmosferi, mnogi organizmi su razvili sposobnost za aerobno disanje, kao i mehanizme za zaštitu ćelija od oksidacije.

Za otprilike 2 milijardi godina – više od polovine istorije života – jedini život na Zemlji sastojao se od dvije grupe prokariota, arheja (Archaea) i bakterija, koje su klasifikovane kao “carstva” ili “domeni”. Prokarioti koji su potekli iz LUCA-e su uveliko diverzifikovali svoje metaboličke kapacitete. Fotosintetski, hemoautotrofni, sulfat-redukujući, metanogeni i drugi oblici ubrzo su evoluirali, a ovi oblici nastavljaju i danas biti glavni pokretači biogeohemijskih ciklusa od kojih zavise ekosistemi. Danas su mnoge arheje anaerobne i naseljavaju ekstremna staništa kao što su topli izvori. Bakterije su izuzetno raznolike u svojim metaboličkim kapacitetima i mnoge su fotosintetski. Postojao je intezivan lateralni transfer gena između linija tokom rane istorije života. Rana filogenetska istorija prokariota bila je više poput mreže nego jednostavnog stabla grananja, što je i danas prisutno.

Glavni događaj u istoriji života bio je nastanak eukariota, koji se odlikuju osobinama kao što su citoskelet i jezgro sa više linearnih hromozoma, te mitotičko vreteno. Većina eukariota prolazi kroz mejozu, visoko organizovanu segregaciju i rekombinaciju gena koja je osnova polne reprodukcije.

Gotovo svi eukarioti imaju mitohondrije, a mnogi imaju i hloroplaste. **Mitohondrije i hloroplasti potiču od bakterija koje su “progutane”, a kasnije su postale intracelularni simbioanti (endosimbionti) u protoeukariotima**, što predstavlja još jedan veliki prelaz u evoluciji. Ovi događaji su najvažniji slučajevi endosimbioze, koja je evoluirala mnogo puta u istoriji života. Molekularno-filogenetske studije pokazuju da su eukaryote ugniježdene unutar klade Archaea koja ima neke od ključnih gena eukariota, kao što su oni koji kodiraju aktin, tubulin i druge komponente citoskeleta eukariotske ćelije. Najnoviji zajednički predak Archaea i Eukariota je vjerovatno bio sposoban za fagocitozu, što je vjerovatna osnova za hvatanje bakterija koje su postale mitohondrije.

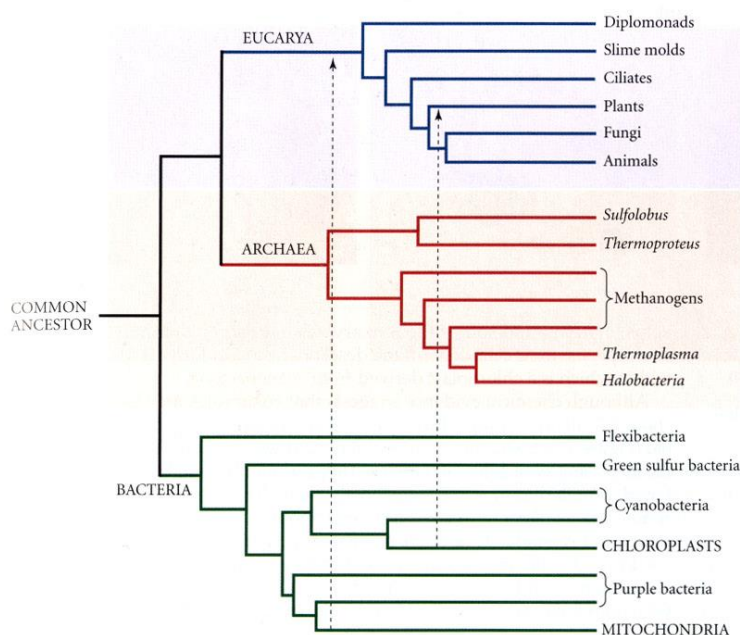
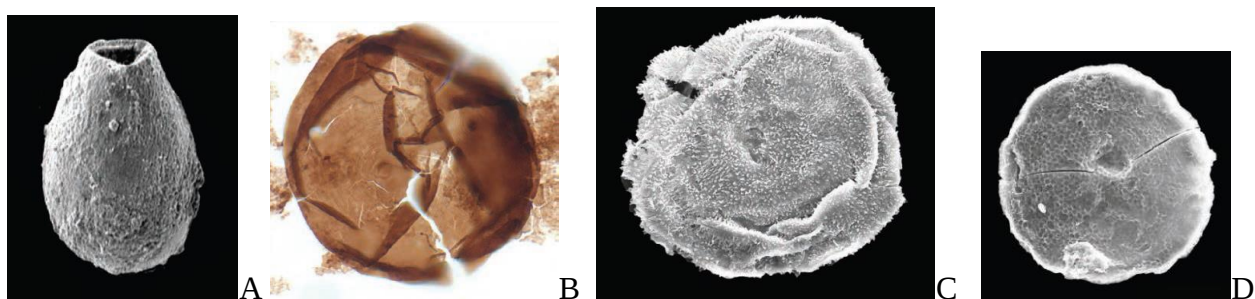


Figure 5.4 The basal branches of the tree of life: a current hypothesis of relationships among the three “empires,” and among some lineages within each. Note the origin of mitochondria and chloroplasts from bacterial lineages. The dotted lines indicate their endosymbiotic association with early eukaryotic lineages. (After Knoll 2003 and other sources.)

Najraniji fosili eukariota stari su pre oko 1,8 milijardi godina, što je u skladu sa procjenama datuma zajedničkog pretka eukariota izvedenim iz poređenja sekvenci DNK. Ako su eukarioti postojali prije toga (po nekim hemijskim dokazima), oni nisu ostavili živih potomaka. Skoro milijardu godina nakon njihovog nastanka, čini se da su skoro svi eukarioti bili jednoćelijski, a većina lozinjaje to i ostala. Na osnovu ćelijskih karakteristika koje dijele različiti recentni eukarioti, rekonstruisani posljednji zajednički predak eukariota bila je vrlo složena ćelija, koja je kombinovala komponente koje su izvedene iz arhealnih i bakterijskih predaka i komponente koje su evoluirale tokom više od 1 milijardu godina y što ju je odvojilo od prvog eukariotskog pretka. Poslednji zajednički predak eukariota imao je sofisticirane metaboličke sposobnosti, razrađene endomembrane, citoskeletni sistem zasnovan na aktinomiozinu i tubulinu, mejozu i jedro sa nukleocitoplazmatskim transportom.



Proterozojski jednoćelijski eukarioti iz slojeva u Velikom kanjonu, Arizona. (A) *Trigonocyrrillium horodyskyii*. Kuglasti organizmi su akritarhi (B) *Valeria lophostriata*, (C) *Lanulatisphaera laufeldii* i (D) *Culcitulisphaera revelata*. Akritarhi su raznoliki jednoćelijski proterozojski organizmi, od kojih su neki povezani sa različitim algama.

Jednoćelijski i višećelijski eukarioti dijele većinu familija gena koji kodiraju proteine i regulatornu kontrolu ekspresije gena pomoću faktora transkripcije. Višećelijska sposobnost je evoluirala mnogo puta. Jednostavni višećelijski organizmi, sa samo jednim tipom ćelije, možda su evoluirali jer ih je veličina štitila da budu progutani od strane jednoćelijskih predatora. Prednost složenije višećelijske strukture gotovo je sigurno bila podjela rada između različitih tipova ćelija sa različitim funkcijama. Višećelijska organizacija je omogućila evoluciju velikih i složenih organskih sistema. U nastanku životinja i biljaka, a možda i u drugim višećelijskim lozama, čini se da je prvi korak bio evolucija ćelijske adhezije, praćena evolucijom novih signalnih molekula i faktora transkripcije, kao i međućelijskih mostova koji olakšavaju kretanje nutrijenata i signalnih molekula.

- **Kiseonik u atmosferi pre oko 2.3 milijarde godina (evolucija fotosinteze kod Cyanobacteria).**
- **Značajan porast koncentracije O₂ pre oko 2.2 milijarde godina.**
- **Današnja koncentracija O₂ u Kambrijumu, 543-505 miliona godina.**
- **Najstariji vjerovatni Eucariota stari oko 1.5 milijardi godina.**
- **Najstariji nalazi višećelijskih životinja stari oko 640 miliona godina.**
- **EDIAKARSKA FAUNA – 600 – 543 miliona godina.**

Kambrijska eksplozija i porijeklo životinjskog diverziteta

Životinje su najrodnije jednoćelijskim hoanoflagelatima (Choanozoa), koji imaju proteine ćelijske adhezije i formiraju kolonije diobom ćelija. Oni podsjećaju na određene ćelije u sunderima. Hoanflagelati i životinje dijele brojne gene koji leže u osnovi ćelijskih i razvojnih procesa, što sugerira da je genetski alat životinja evoluirao tokom Edikarijskog perioda (635–541 Mya). Među današnjim životinjama (Metazoa), sunderi (phylum Porifera) se smatraju sestrinskom grupom ostalih životinja, iako su veze između sundera, radijalno simetričnih Cnidaria (meduze, korali), Ctenophora i Bilateria još uvijek nejasna. Bilateria — bilateralno simetrične životinje sa glavom, često opremljene usnim dodacima, čulnim organima i mozgom — uključuje sve ostale životinjske vrste. Porijeklo svih ovih filuma jedan je od najvećih neriješenih problema u proučavanju evolucije.

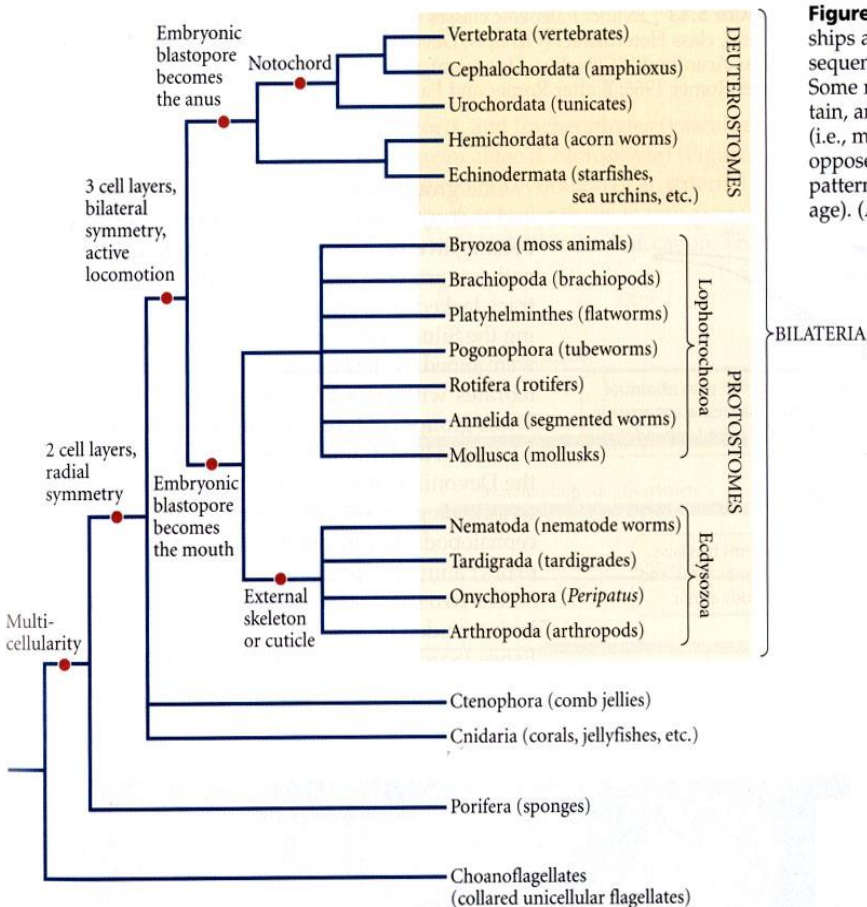


Figure 5.11 A recent estimate of relationships among animal phyla, based on the sequence of genes encoding ribosomal RNA. Some relationships among phyla are uncertain, and are shown as unresolved polytomies (i.e., multiple branches from a single stem, as opposed to a totally dichotomous branching pattern, seen here in the deuterostome lineage). (After Adoutte et al. 2000.)

Od otprilike 575. do 541 miliona godina, postoje fosili raznih zagonetnih životinja poznatih kao **Edikarska fauna**. Većina njih imala je meko tijelo i čini se da su gmizala ili bila pričvršćena za morsko dno. Smatra se da su izumrli, a da nisu ostavili potomke nakon kambrijuma. Čini se da životinjama Ediakara nedostaju karakteristike, poput usnih organa ili lokomotornih struktura, koje bi se mogle koristiti u interakciji sa drugim životinjama, i nisu ostavljale tragove u sedimentima. Isto važi i za bilateralno građane organizme za koje se misli da su postojali u to

vrijeme. Na osnovu kalibrirane divergencije DNK sekvenci, filumi današnjih životinja potiču od zajedničkog pretka koji je živio pre više od 700 miliona godina, kada su sunderi i knidarije formirale različite linije. Molekularni podaci takođe pokazuju da se divergencija među brojnim linijama Bilateria dogodila mnogo pre 541 miliona godina. Ali nijedan od ovih recentnih filuma, osim sundera, nije zabilježen u fosilnom zapisu prije početka kambrijskog perioda.



A



B

Pripadnici ediakarske faune. (A) *Tribrachidium heraldicum*. Triradijalni oblik ove životinje razlikuje se od oblika bilo koje fanerozojske životinje. (B) Veza crvolike *Dickinsonia costata* sa kasnijim životinjama nije poznata.

Kambrijski period počinje paleozoikom. Za prvih 10 miliona godina u periodu Kambrijuma, počevši od oko 541 miliona godina, životinjska raznolikost je bila mala. Zatim, tokom perioda od oko 20 miliona godina, skoro svi moderni filumii i klase sklerotizovanih morskih životinja, kao i mnoge izumrle klase, pojavile su se u fosilnim zapisima. Ovaj interval označava prvu pojavu brahiopoda, trilobita i drugih klasa člankonožaca, mekušaca i bodljokožaca. Ova diverzifikacija, zasigurno najdramatičnije adaptivna radijacija u istoriji života, naziva se **kambrijumska eksplozija** jer se dogodila u tako kratkom vremenu („samo“ 20 miliona godina). Linije koje su postojale prije kambrijuma vjerovatno su se hranile detritusom i planktonom (filtracioni način ishrane). Tek na početku kambrija razvili su čvrste dijelove i stekli nove načine života, kao što su predatorstvo i zakopavanje u sediment. Kombinacija genetskih i ekoloških uzroka može objasniti ovu diverzifikaciju. Promjene u okolini, kao što je povećanje atmosferskog kiseonika, možda su imale ulogu.



A



B

Dvije grupe životinja koje su se prvi put pojavile tokom kambrijske eksplozije. Oba ova fosila otkrivena su u pešćanim škriljcima južne Jute, oblasti koja je nekada bila prekrivena plitkim morem. (A) Kambrijski trilobit (*Paraceraurus*), tip Arthropoda. Više od 17.000 vrsta trilobita je opisano iz paleozoika. Grupa je izumrla krajem perma. (B) Ehinoderm (*Gogia spiralis*) iz ranog kambrijuma.

Mehanizmi regulacije gena su možda u ovom trenutku pretrpjeli velike evolucione promjene, što je dovelo do pojave novih morfologija. Neke od rezultujućih morfoloških promjena možda su dovele do novih interakcija između različitih organizama, kao što je predatorstvo, što je dodatno

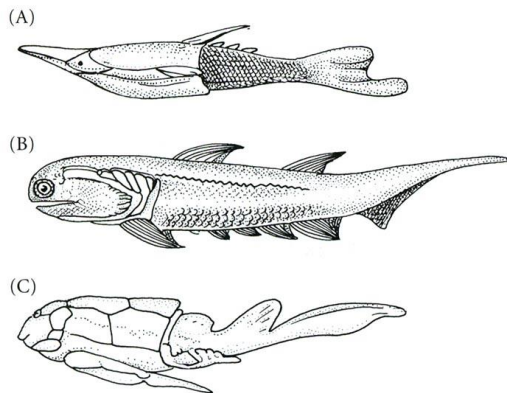
povećalo raznolikost odabirom zaštitnih struktura i novim načinima odbrane. Druge promjene, poput onih koje su omogućile životinjama da se ukopavaju, omogućile su pristup novom okruženju. Neke od ovih aktivnosti izmjenili su fizičke i hemijske aspekte okoline, pružajući ekološku priliku za još neke nove načine života.

Život u Paleozoiku

Između početka paleozojske ere 541 miliona godina i njenog kraja 252 miliona godina život na Zemlji postao je neverovatno raznolik. Era počinje prvim dokazima o modernim filumima, a završava se morima naseljenim velikim predatorima i gustim šumama na kontinentima, naseljenim insektima i ranim precima sisara. Mnoge životinjske linije su se razlikovale tokom kambrijuma, uključujući rane hordate kao što je *Haikouichthys*, koji su imali oči, škržne kese, notohordu i segmentiranu muskulaturu, ali nisu imali čeljusti ili udove. **Konodonti**, koji se prvi put pojavljuju u kasnom kambriju, su najraniji fosili sa kostima, karakteristika kičmenjaka. Najraniji pravi kičmenjaci, iz kasnog kambrija, su ostrakodermi, kičmenjaci nalik ribama bez čeljusti koji su imali koštani oklop i nisu imali parna peraja. **Kambrijum je posebno na svom kraju obilježilo značajno izumiranje.** Na primjer, mnoge od više od 90 kambrijskih porodica trilobita su izumrle.

Kasnije su se mnoge životinjske vrste uvelike diverzificirale u **ordovicijumu** (485–443 miliona godina), što je dovelo do mnogih novih klasa i redova koji su uključivali nove načine života. Glavni veliki grabežljivci bili su morske zvijezde i nautilusi (glavonošci sa školjkama, odnosno mekušci srodni lignjama). Prve grebene izgradile su dvije grupe korala, uz doprinose sunderi, mahunarki i cijanobakterija. **Ordovicijum je završio masovnim izumiranjem**, možda uzrokovanim padom temperature i padom nivoa mora, koje je proporcionalno moglo biti drugo po veličini svih vremena. Među grupama koje su preživjele ovaj događaj izumiranja bili su nautiloidi, od kojih su nastali amonoidi, glavonošci sa školjkama koji su među najraznovrsnijim grupama izumrlih životinja. **Tokom silura (443–419 miliona godina),** većina kičmenjaka bili su oklopljeni agnati (bezčeljustne ribe).

FIGURE 7.16 Extinct Paleozoic classes of vertebrates. (A) An agnathan, class Heterostraci (*Pteraspis*, Devonian); (B) a gnathostome, class Acanthodii (*Climatius*, Devonian); (C) a placoderm (*Bothriolepis*, Devonian). (A,C after Romer 1966; B after Romer and Parsons 1986.)

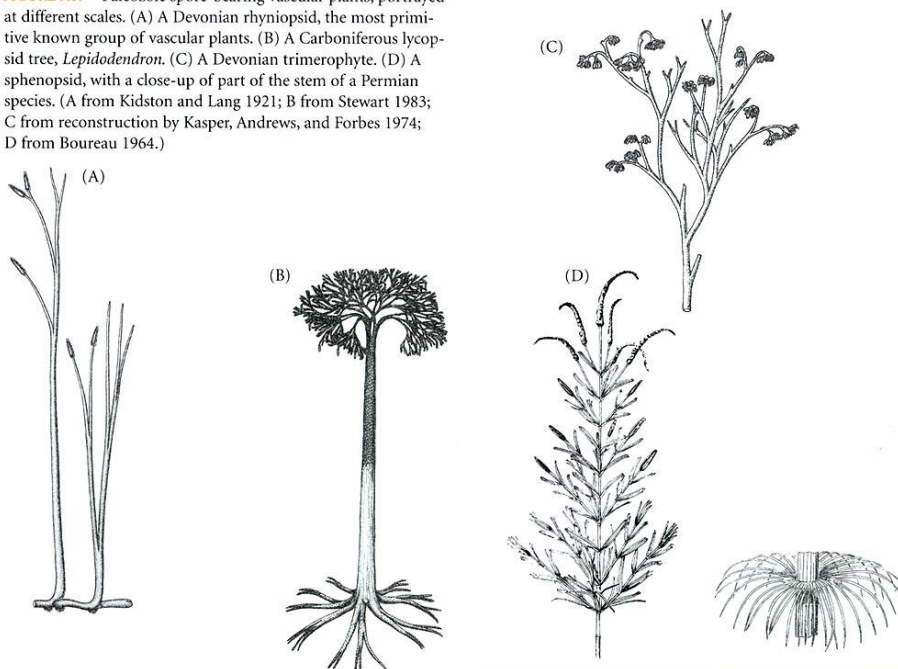


Prvi poznati gnathostomi, kičmenjaci sa čeljustima i sa dva para peraja, pojavljuju se u to vrijeme. Takođe su tokom silura nastale koštane ribe (Osteichthyes). **Tokom devona** (419–359 miliona godina), dvije podklase koštanih riba su doživjele procvat: ribe sa zračnim perajama koje će se kasnije diverzifikovati u najveću grupu modernih riba (teleosti), i Sarcopterygii, koje su uključivale dvodihalice i pretke kopnenih kičmenjaka. Ogromni koralni grebeni su se razvili tokom silura i devona, ali su oni izumrli u period velikog izumiranja u kasnom devonu.

Kolonizacija zemlje

Kopnene biljke, uključujući mahovine i vaskularne biljke, su monofiletska grupa koja je evoluirala iz zelenih algi (Chlorophyta). Život na kopnu zahtijevao je evoluciju vanjske površine i spora koje su otporne na gubitak vode. Prvi poznati kopneni organizmi su spore iz srednjeg Ordovicijuma i strukture koje nose spore (sporangije) vrlo malih biljaka, koje su očigledno bile u srodstvu sa današnjim jetrenjačama. Do srednjeg silura postojale su male vaskularne biljke, manje od 10 cm visine, koje su bez pravog korijena i imale su sporangije na krajevima kratkih, bezlisnih, dihotomno granatih stabljika. Usljedila je zapanjujuća adaptivna radijacija: do kraja devona, oko 75 Mya, kopnene biljke su razvile duboke korijenske sisteme, stablo, lišće i složene, raznolike reproduktivne strukture. Ove biljke su uključivale paprati, mahovine, preslice i sjemenjače (osim cvjetnica). Većina su bila velika stabla. Tokom Devona, količina kopnene biomase se enormno povećala i imala je ogromne efekte: povećala je kiseonik u atmosferi, stvorila organsko tlo, povećala trošenje i eroziju stijena i potrošila ugljen dioksid, što je rezultiralo sniženjem temperature. Život je nastavio da mijenja planetu. Najraniji kopneni artropodi poznati su iz silura. Spadaju u dvije velike grupe, od kojih obje nastaju u okeanu.

FIGURE 7.17 Paleozoic spore-bearing vascular plants, portrayed at different scales. (A) A Devonian rhyniopsid, the most primitive known group of vascular plants. (B) A Carboniferous lycopsid tree, *Lepidodendron*. (C) A Devonian trimerophyte. (D) A sphenopsid, with a close-up of part of the stem of a Permian species. (A from Kidston and Lang 1921; B from Stewart 1983; C from reconstruction by Kasper, Andrews, and Forbes 1974; D from Boureau 1964.)



Helicerati su uključivali paukove, grinje, škorprije i nekoliko drugih grupa koje još uvijek postoje. Najraniji mandibulati uključivali su stonoge koje su se hranile detritusom iz kasnog silura, a zatim u devonu predatorske stonoge i primitivni insekti bez krila, koji su evoluirali od rakova. Kasnije je značaj insekata u kopnenim ekosistemima postao ogroman: kao biljojedi, insekti su duboko uticali na evoluciju biljaka; kao predatori utiču na evoluciju drugih insekata; a kao plijen izdržavaju većinu kopnenih životinja koje se ne hrane biljkama. Prvi kopneni kičmenjaci evoluirali su od riba sa perajama kasno u devonu. Sarcopterygii, ili ribe s perajama, pojavile su se u ranom devonu, pre oko 408 miliona godine. Uključuju koelakante i plućašice, od kojih su neke još žive, i osteolepiforme, koji su imali karakterističnu strukturu zuba i kosti lobanje.

Osteolepiformi, kao što je Eusthenopteron, nijesu mogli savijati glavu u odnosu na tijelo. Prvi definitivni tetrapodi, kao što je Ichthyostega iz vrlo kasnog Devona, imali su istu repna peraja i karakteristične zube i lobanju kao Eusthenopteron, ali su kosti škržnog poklopca na zadnjem dijelu lobanje iščezle, a glava se nalazila na fleksibilnijem vratu. Što je najvažnije, imali su veće ramene i karlične pojaseve i potpuno razvijene udove tetrapoda koji su imali više od pet digitalnih kostiju (za razliku od gotovo svih kasnijih tetrapodnih kralježnjaka). Jasno je da ihtioستي pokazuju mozaik sarcopterygijskih i tetrapodnih karakteristika, i oni su posrednici u evoluciji velike nove klade kičmenjaka. Do nedavno je samo nekoliko fosila pružalo dokaze u prielazu sa peraja na ekstremitete. Nadajući se da će ispuniti više od ovog evolutivnog niza, Neil Shubin i kolege istražili su devonske naslage u sjevernoj Kanadi i pronašli upravo ono što su tražili: bogato fosilno naslage novog "tetrapodomorfa" koji su nazvali *Tiktaalik roseae*. Poput ihtioستي, tiktaalik je imao ravnu, pokretnu glavu i izduženu njušku i nije imao kosti škržnog poklopca; takođe je imao rebra koja se preklapaju, što bi obezbedilo podršku koju tijelo delimično kopnene životinje zahteva. Što je najvažnije, rameni pojas i peraja tiktalika čine prečaz između onih u stanju sarkopterija i tetrapoda. Kost prednjih ekstremiteta i ručnog zgloba jasno su homologne onima kod ranih tetrapoda i otkrivaju kritičnu osobinu: ekstremiteti bi mogli biti savijeni u laktu i zglobu. Svi anatomske detalji pojasa, udova i rebara pokazuju da je tiktaalik mogao držati svoje tijelo izdignuti od tla. Njegova lobanja takođe ima nekoliko prelaznih karakteristika, uključujući manje pokretljiv glaveni zglob. Njegov način disanja bio je na prelazu između disanja plućašica i kopnenih tetrapoda. Ove karakteristike su izraženije u nedavno otkrivenim fosilima *Ventastega*, vrlo ranog tetrapoda koji je između tiktalika i Ichthyostega. Njegovi udovi i pojasevi podsjećaju na one Ichthyostega, a lobanja je kao Tiktaalik, ali je čvrsta, bez moždanog zgloba. Tiktaalik, Ventastega i njihovi rođaci prelazni su oblici zbog kojih je teško napraviti razliku između riba i najranijih tetrapoda.

Paleozojski život na kopnu

Zamislite da ste putovali kroz vrijeme do karbona, pre oko 325 miliona godina, i idite u šetnju. Nepotrebno je reći da nema staza; morate se probiti kroz paprati i preslice, vjerovatno u nekoj od raširenih močvara, gdje možete vidjeti gigantske viline konjice ili stonoge. Zakasnili ste nekoliko miliona godina da vidite Tiktaalika, ali vidite njegove rođake, neke dugačke i do 1-2 m, kako puze okolo i povremeno hvataju velikog insekta ili zglavkara. Prijatno ste iznenađeni što vas ne uznemiravaju komarci ili drugi insekti koji grizu, a onda shvatite da ne vidite ni leptira, ni mrave, ni pčele; u stvari, cvijeća nema. I čudno je tiho: nema ptičijeg pevanja — čak ni pesme cvrčka, jer nema cvrčaka. Nema ptica na nebu jer nema ptica koje bi letele. Ali ubrzo su uslijedile neke

promjene. Tokom karbona (359–299 miliona godina), kopnene mase su postale spojene u superkontinent Gondvanu na južnoj hemisferi i u nekoliko manjih kontinenata na sjevernoj hemisferi. Široko rasprostranjena tropska klima pogodovala je razvoju prostranih močvarnih šuma u kojima su dominirali preslica, paprati i drveće likofita, koje su sačuvane kao ležišta uglja koje danas kopamo. Sjemenjače su se diverzifikovale u kasnom paleozoiku. Za razliku od ranijih biljaka koje su zavisile o vodi za proces razmnožavanja, neke sjemenjače imale su polen koje se raznose vjetrom. Evolucija sjemena omogućila je embrionu zaštitu od isušivanja, kao i zalihe hranjivih materija koje su mladoj biljci omogućile brz rast i savladavanje nepovoljnih uslova. Nijedna od ovih biljaka nije imala cvjetove.

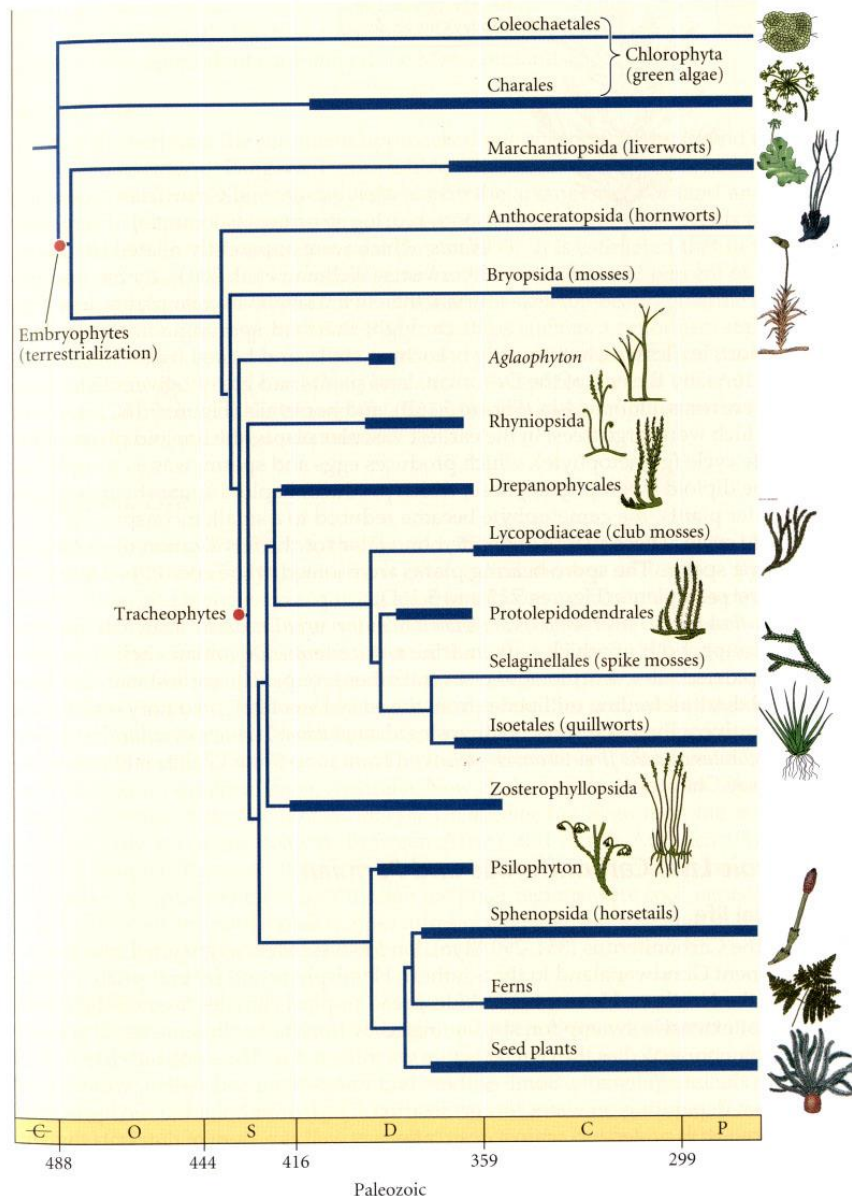
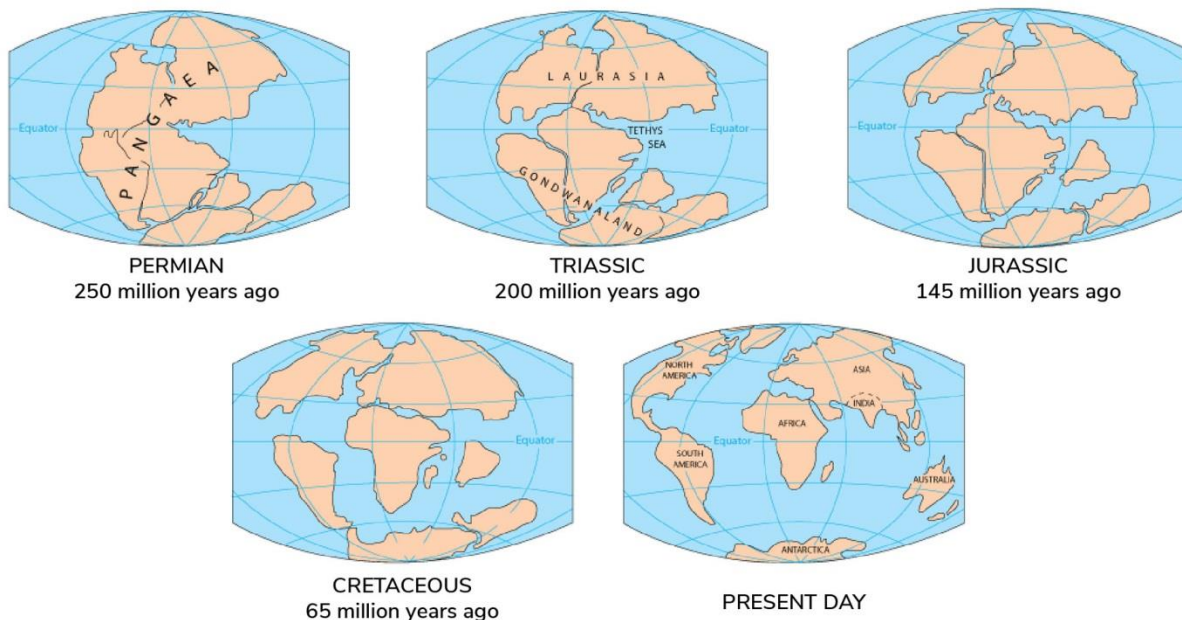


Figure 5.15 The phylogeny and Paleozoic fossil record of major groups of terrestrial plants and their closest relatives among the green algae (Chlorophyta). The broad bars show the known temporal distribution of each group in the fossil record. The Coleochaetales and Charales (two groups of green algae), liverworts, mosses, club mosses, Selaginellales, Isoetales, horsetails, ferns, and seed plants have living representatives. (After Kenrick and Crane 1997a.)

Prvi krilati insekti evoluirali su tokom karbona i brzo su se proširili na mnoge redove, uključujući primitivne viline konjice, ortopteroide i hemipteroide. Neki karbonski insekti i drugi zglavkari bili su gigantski. **U permu (299–252 miliona godina)** evoluirale su prve grupe insekata as potpunom metamorfozom, uključujući tvrdokrilce, himenoptera (ose i njihove

srodnike), primitivne muve (Diptera) i pretke Lepidoptera (moljci i leptiri). Filogenija recentnih insekata, zasnovana na DNK, sugerira da su insekti razvili krila u devonu, prije najranijih krilatih fosila. Redoslijed fosilnih zapisa odgovara filogeniji, u kojoj su grupe bez potpune metamorfoze bazalne grane, a redovi sa potpunom metamorfozom formiraju izvedenu kladu. Linije tetrapoda ("vodozemci") su bile raznolike u karbonu. Neki od njih (antrakozauri) se nalaze na prelazu između vodozemaca i gmizavaca. Od antrakozauri su nastali prvi poznati amniote, kaptorhinomorfa. Do kasnog perma ovi primitivni amnioti su doveli do sinapsida, koji su uključivali pretke sisara i sve više evoluirali osobine nalik sisarima. Prvi amnioti su također doveli do diapsida, glavne reptilske linije čiji su potomci, kao što ćemo vidjeti, dominirali mezozojskim pejzažom.



Distribucija kopnenih masa tokom geološkog perioda (<https://ugc.berkeley.edu/background-content/distribution-of-continents-and-oceans/>)

Masovno izumiranje na kraju Perma

Tokom perma, kontinenti su se približavali jedan drugom i formiraju jedan kontinent, Pangeju. Sudari između kopnenih masa izgradili su Apalačke planine, Ural i neke druge planinske lance, nivo mora je pao na najnižu tačku u istoriji, a klima je u velikoj meri izmenjena rasporedom kopna i mora. **Perm je završio pre 252 miliona godine, katastrofom:** masovnim izumiranjem na kraju Perma, jednim od najznačajnijih događaja u istoriji života. Procjenjuje se da je u ovom, najmasovnijem izumiranju u istoriji Zemlje, izumrlo najmanje 56 posto rodova i više od 80 posto svih vrsta morskih beskičmenjaka koji nose skelete za manje od 200.000 godina. Grupe kao što su amoniti, bodljokošci, brahiopodi i briozoe su smanjili raznolikost vrsta, a glavni grupe taksone poput trilobita i nekoliko grupa koralja potpuno su nestale. Neki redovi insekata i mnoge porodice vodozemaca i gmizavaca sličnih sisarima su izumrli, a sastav biljnih zajednica se promijenio. **Izumiranje je vjerovatno izazvalo ogromne vulkanske erupcije u Sibiru** koje su

pokrile 7 miliona km² (2,7 miliona m²) sa slojevima bazalta do 6500 m dubokim. Smatra se da su ove erupcije oslobodile otrovne gasove kao što su sumporovodik i ogromne količine ugljen dioksida, što je izazvalo globalno zagrijavanje, aridnost i povećanu kiselost okeanske vode (što ometa formiranje školjki i skeleta kalcijum karbonata). Promjena temperature je možda izazvala obrt u vodenom stubu i smanjen nivo kiseonika što je vidljivo u geološkom zapisu iz tog vremena. Na kopnu je bilo velikih požara, nestanka šuma i erozije tla.

Život u mezozoiku

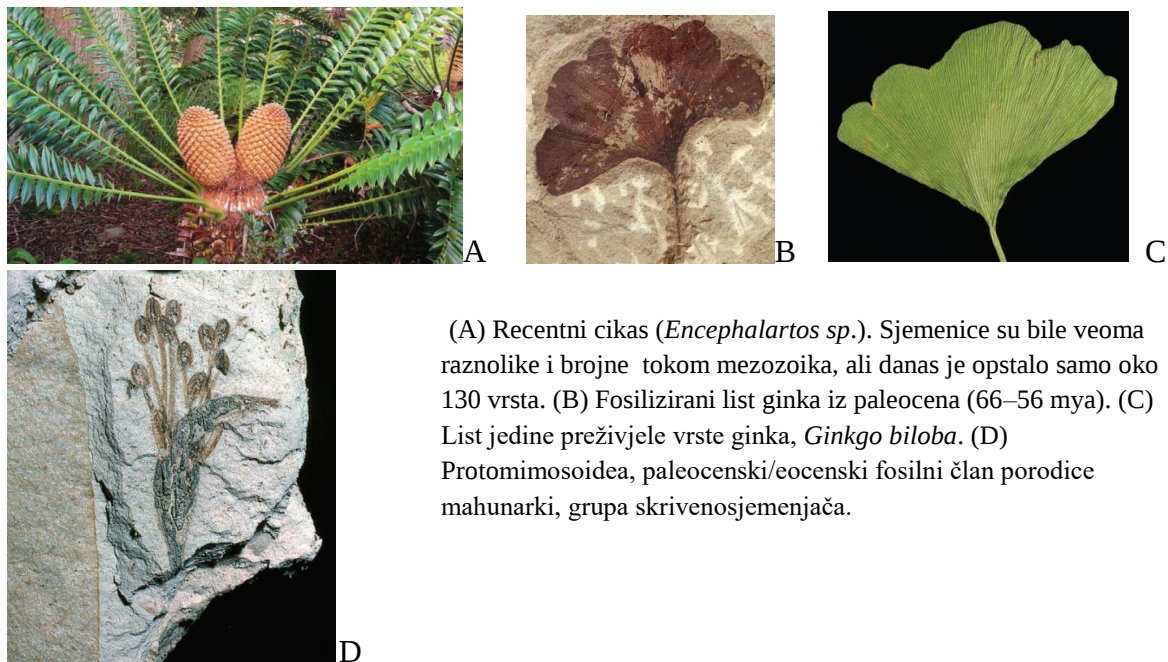
Mezozoik dijelimo na periode trijasa (252–201 Mya), jure (201–145 Mya) i krede (145–66 Mya), ovo doba se često naziva „dobom gmizavaca“. Tokom mezozoika, Pangea je počela da se raspada, počevši od formiranja Tetijskog pomorskog puta između Azije i Afrike, a zatim i potpunim odvajanjem sjeverne kopnene mase, nazvane Laurazija, od južnog kontinenta poznatog kao Gondvana.

Laurazija je počela da se razdvaja na nekoliko fragmenata tokom jure, ali su sjeveroistočna Severna Amerika, Grenland i zapadna Evropa ostali povezani sve do krede. Južni kontinent, Gondvana, sastojao se od Afrike, Južne Amerike, Indije, Australije, Novog Zelanda i Antarktika. Ove kopnene mase su se polako odvajale u kasnoj juri i kredi, ali je čak i tada južni Atlantik formirao samo uski morski put između Afrike i Južne Amerike. Tokom mezozoika nivo mora je rastao, a mnoge kontinentalne regije bile su prekrivene plitkim morem. Iako su polarni regioni bili hladni, većina Zemlje je uživala u toploj klimi: Antarktik je imao šume i dinosauruse. Globalne temperature su sredinom krede dostigle najviši nivo svih vremena, nakon čega je došlo do značajnog zahlađenja.

MORSKI ŽIVOT Izumiranja su se nastavila tokom najranijeg trijasa, ali se raznolikost polako oporavljala. Mnoge morske grupe koje su bile desetkovane tokom izumiranja na kraju Perma ponovo su se diverzifikovale. Amoniti su se, na primjer, povećali sa 2 na više od 100 rodova do srednjeg trijasa Planktonski foraminiferi (protisti sa ljušturama) i moderni koralni su evoluirali, a koštane ribe su nastavile dalju radijaciju. **Još jedno masovno izumiranje dogodilo se na kraju trijasa, povezano sa masivnim oslobađanjem ugljenika u atmosferi i globalnim zagrijavanjem.** Morski biodiverzitet se smanjio za otprilike pola, a grupe poput amonita i školjakašica bile su devastirane, ali su se potom oporavile i doživjele još jednu adaptivnu radijaciju. Teleostei, današnja dominantna grupa koštanih riba, evoluirali su i počeli da se diverzifikuju. Tokom mezozoika i nastavljajući do ranog kenozoika, predatori doživljavaju procvat razvoja. Tokom ove takozvane mezozojske morske revolucije, rakovi i koščane ribe razvili su mehanizme za drobljenje ljuštura mekušaca, a mekušci su razvili zaštitne mehanizme kao što su debele ljušture i bodlje. Tokom jure i krede, moderne grupe puževa, školjki i mahovnjaka počinju da dominiraju; a u morima su živjeli i nekoliko grupa velikih morskih reptila.

Kopnene biljke i zglavkari. Veći dio mezozoika, florom su dominirale golosjemenjače. Glavne grupe su cikasi i četinari i njihovi srodnici—uključujući Gingo, trijaski rod koji je ostavio jednu preživjelu vrstu kao "živi fosil". **Glavni događaj u istoriji kopnenih biljaka je uspon angiospermi, cvjetnica, koje su evoluirale od pretka golosjemenjača u kasnoj juri i**

postale prilično raznolike u ranoj kredi. Kalibrirana filogenija DNK pokazuje da su se glavne moderne grupe angiospermi brzo diverzifikovale u ranoj kredi.



(A) Recentni ciklas (*Encephalartos* sp.). Sjemenice su bile veoma raznolike i brojne tokom mezozoika, ali danas je opstalo samo oko 130 vrsta. (B) Fosilizirani list ginka iz paleocena (66–56 mya). (C) List jedine preživjele vrste ginka, *Ginkgo biloba*. (D) Protomimosoidea, paleocenski/eocenski fosilni član porodice mahunarki, grupa skrivenosjemenjača.

Linije monokotila kao što su orhideje, palme i trave odvojile su se pre oko 130 miliona godina. Do sredine krede, oko 108 miliona godina, svjetskim šumama su dominirale skrivenosjemenice, koje su činile okruženje u kojem su bile različite grupe biljaka (npr. paprati) i životinja (npr. mravi, bube, vodozemci, sisari). Raznolikost kopnenih eukariota postala je veća od raznolikosti morskih vrsta u to vrijeme, možda zato što su neke skrivenosjemenice razvile određene karakteristike (npr. gustoću lisnih nerava) koje su povećale produktivnost kopnenih ekosistema. Anatomske najnaprednije grupe insekata pojavile su se u mezozoiku. Do kasne krede, većina porodica recentnih insekata, uključujući mrave i socijalne pčele, je evoluirala. Kako su se razvijale različite grupe insekata oprašivača, adaptivna modifikacija cvijeća kako bi odgovarala različitim oprašivačima dovela je do velike cvjetne raznolikosti savremenih biljaka.

KIČMENJACI Amniotski kičmenjaci — gmizavci, ptice i sisari — postali su veoma raznoliki u mezozoiku. Glavne grupe se razlikuju po različitim otvorima u temporalnoj regiji lobanje. Jedna takva grupa uključivala je morske gmizavce koji su imali vrhunac razvoja od kasnog trijasa do kraja krede, među njima i ihtiosaure slične delfinima, koji su rađali žive mlade.

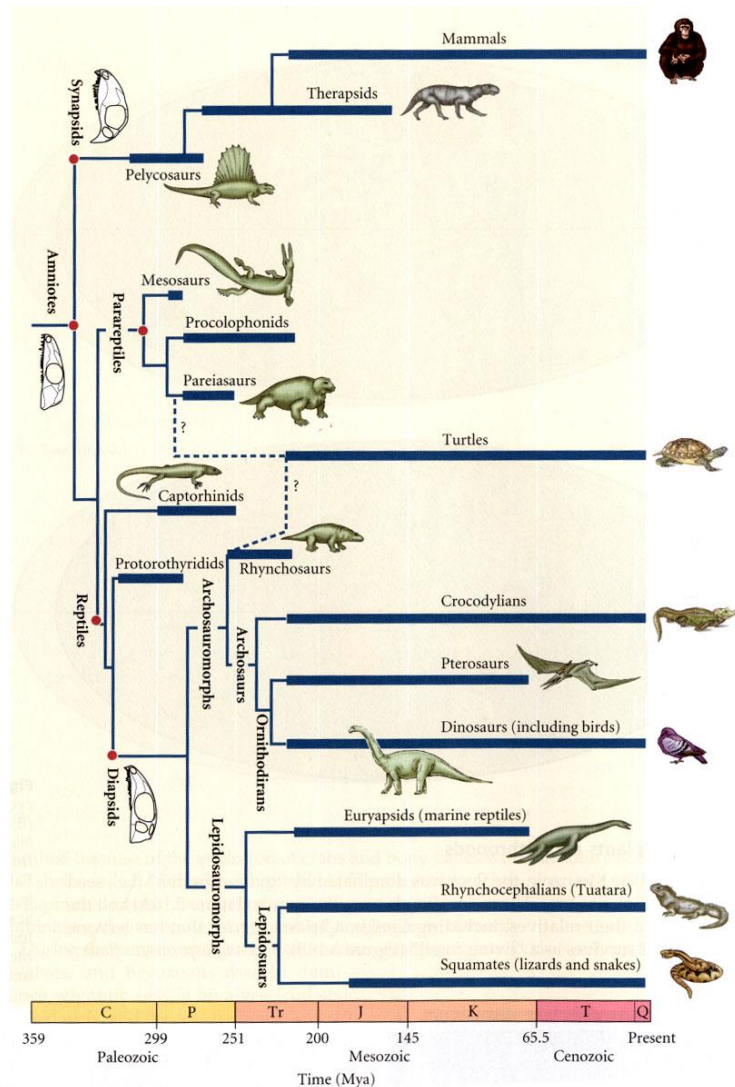
Diapside, sa dva temporalna otvora, postali su jedna od najraznovrsnijih grupa amniota. Jedna glavna linija dijapsida, lepidosauri, uključuje guštere, koji su se u kasnoj kredi diferencirali u moderne porodice. Među nekoliko linija guštera u kojima su noge postale smanjene ili izgubljene, oni su evoluirali u zmije. Zmije su postale ekološki veoma raznolike tokom krede i ponovo tokom kenozoika. Druga velika grupa dijapsida, arhosauri, uključuje najspektakularnije i najraznovrsnije mezozojske amniote. Većina kasnopermjskih i trijaskih arhosaura bili su prilično generalizovani predatori dužine oko 1 m. Iz ovog generaliziranog plana tijela razvili su se brojni specijalizirani oblici. Među najmodifikovanijim arhosaurima su pterosauri, jedna od tri glavne grupe kičmenjaka koje su evoluirale za let.

Pterosaurusi su bili veoma raznoliki: jedan, sa rasponom krila od 11 m (36 stopa), bio je najveći poznati leteći kičmenjak, dok su drugi bili mali poput vrapca. Dinosaurusi su evoluirali od arhosaurusa. Dinosaurusi nisu samo neki stari veliki, izumrli gmizavci, već pripadnici redova Saurischia i Ornithischia, koji se razlikuju po obliku karlice. Oba reda su uključivala dvonožne oblike i četveronošce koji su potekli od dvonožnih predaka. Oba reda nastala su u trijasu i postala raznolika u juri. Prepoznato je više od 39 porodica, oko 550 rodova i više od 1000 vrsta dinosaurusa. Ornithischia – biljojedi sa specijalizovanim, ponekad vrlo brojnim zubima – uključivali su dobro poznate stegosauruse, sa leđnim pločama koje su vjerovatno služile za termoregulaciju, i ceratopsima (rogate dinosaure), od kojih je Triceratops najpoznatiji. Među Saurischia, sauropodi, biljojedi s malim glavama i dugim vratovima, uključuju najveće životinje koje su ikada živjele na kopnu, kao što je Apatosaurus (= Brontosaurus); Brahiosaurus, koji je težio više od 80.000 kg i Argentinosaurus, koji je dostigao oko 40 m dužine. Saurihije su takođe uključivali mesojede, dvonožne teropode, kao što je Velociraptor, poznati Tiranosaurus rex (kasna kreda), koji je bio visok 15 m i težak oko 7000 kg, te mnoge manje teropode.

Svi dinosauri su izumrli krajem krede osim jedne grupe teropoda, koja je doživjela procvat u kenozoiku i danas uključuju oko 10.000 vrsta koje poznajemo kao ptice. Osim ptica, jedini živi arhosauri su 22 vrste krokodila. Kasni paleozoik je takođe uključivao sinapside sa jednim otvorom. Od njih su nastali terapsidi, ponekad nazvani "gmizavci slični sisarima", koji su cvjetali sve do srednje jure, a u kasnom trijasu i ranoj juri doveli su do oblika koji su po svojim osobinama gotovo u potpunosti sisarski. Mnoge klade sisara, uključujući više od 300 poznatih rodova, nastale su i izumrle u juri, a posebno u kredi. Iako je većina bila male veličine, mnogi su bili ekološki i morfološki specijalizovani i konvergentni sa današnjim sisarima koji su nezavisno razvili slične osobine. Samo tri od brojnih mezozojskih loza sisara imaju recentne predstavnike: monotreme (kljunar i ehidne koje poliježu jaja), torbari i placentalni (euterijski) sisari.

Kraj krede obilježava najpoznatije masovno izumiranje, uzrokovano velikim poremećajem životne sredine koji je nastao udarom asteroida. Mjesto ovog udara, krater Chicxulub, otkriveno je u blizini obale meksičkog poluotoka Yucatán. Sigurno je došlo do zapanjujuće eksplozije pri udaru, vjerovatno praćene svjetskim oblakom prašine i pare koji je blokirao sunčevu svjetlost i stvorio dugotrajnu zimu. Ovaj događaj se ranije zvao K/T izumiranje, koristeći skraćenice za kredu i tercijar, ali se sada naziva izumiranje K/Pg, pri čemu se Pg odnosi na paleogen. Događaj K/Pg ugasio je posljednje neptičje dinosauruse, mnoge sisare i oko 15 posto porodica i 47 posto rodova morskih životinja. Amoniti, rudisti, većina morskih reptila i mnoge porodice beskičmenjaka i planktonskih protista su izumrli.

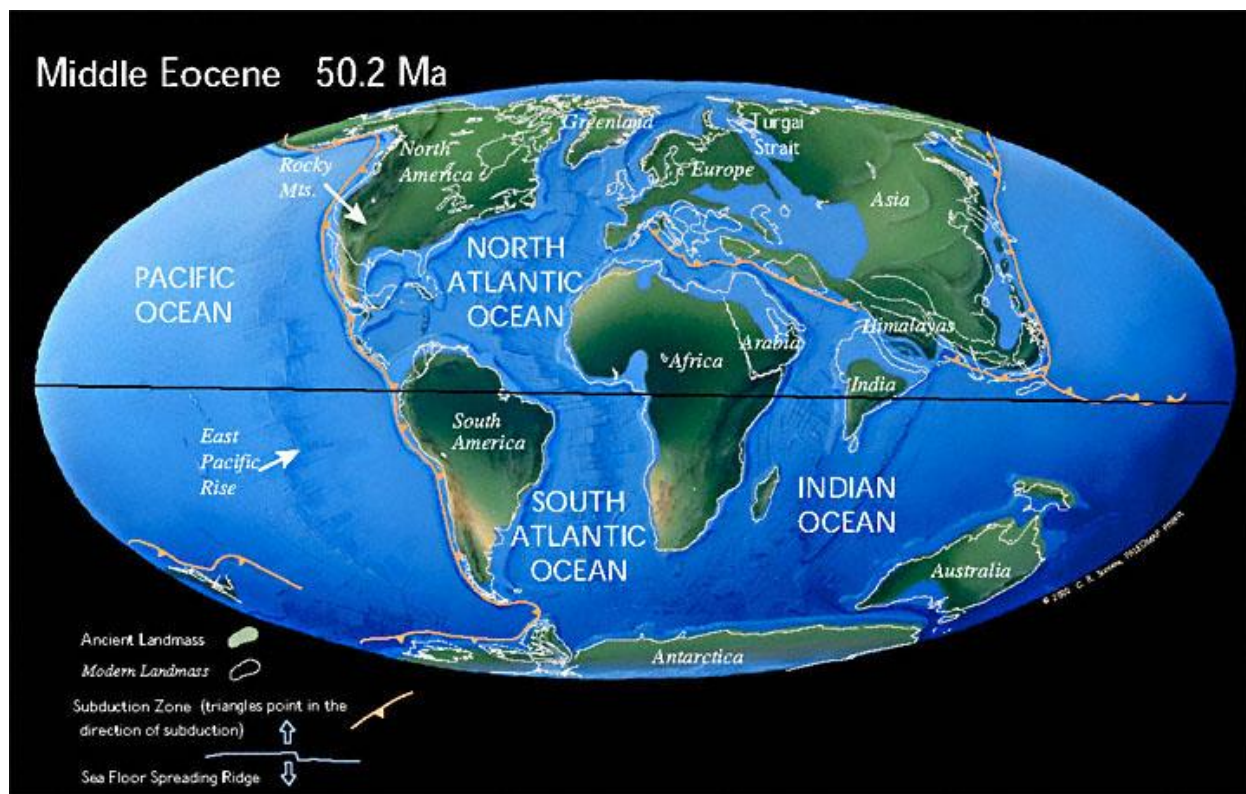
Figure 5.19 Phylogenetic relationships and temporal duration (thick bars) of major groups of amniote vertebrates. Some authors define "reptiles" as one of the two major lineages of amniotes, the other being the synapsids, which includes mammals. (After Lee et al. 2004.)



Kenozojska era

Kenozojska era, koja je započela pre 66 miliona godina, označava početak modernog doba. I u moru i na kopnu, flora i fauna imaju poznatiji izgled nego u mezozoiku. Do početka kenozoika, Sjeverna Amerika se pomjerila prema zapadu, odvojivši se od Evrope na istoku, ali je formirala široki Beringov kopneni most između Aljaske i Sibira. Beringov kopneni most ostao je iznad nivoa mora tokom većeg dijela kenozoika. Gondvana se raspala na odvojene ostrvske kontinente Južne Amerike, Afrike, Indije i daleko na jugu, Antarktik i Australiju (koja se odvojila u eocenu). Oko 18-14 Mya, tokom miocena, Afrika je uspostavila kontakt sa jugozapadnom Azijom, Indija se sudarila sa Azijom (formirajući Himalaje), a Australija se pomjerila na sjever, približavajući se jugoistočnoj Aziji. Tokom pliocena, Panamska prevlaka je nastala i po prvi put u potpunosti povezala Sjevernu i Južnu Ameriku prije oko 2,8 milijuna godina. Ova rekonfiguracija kontinenata i okeana doprinijela je velikim klimatskim promjenama. U kasnom

eocenu i oligocenu došlo je do globalnog hlađenja i sušenja; ekstenzivne savane (rijetko pošumljene travnjake) formirane su po prvi put, a Antarktik je dobio glečere. Nivo mora je oscilirao, drastično opao u kasnom oligocenu (oko 25 miliona godina). U miocenu su kaktusi i druge biljne grupe koje su bile prilagođene sušnim uslovima diverzifikovane u nekoliko djelova svijeta. Tokom pliocena, temperature su se povećavale, ali su potom ponovo padale, a epoha pleistocena, koja je započela oko 2,6 milijuna godina, obilježena je nizom od oko 11 glacijalno-interglacijalnih ciklusa. Najnovije takvo "ledeno doba" završilo se tek prije oko 12.000 godina.

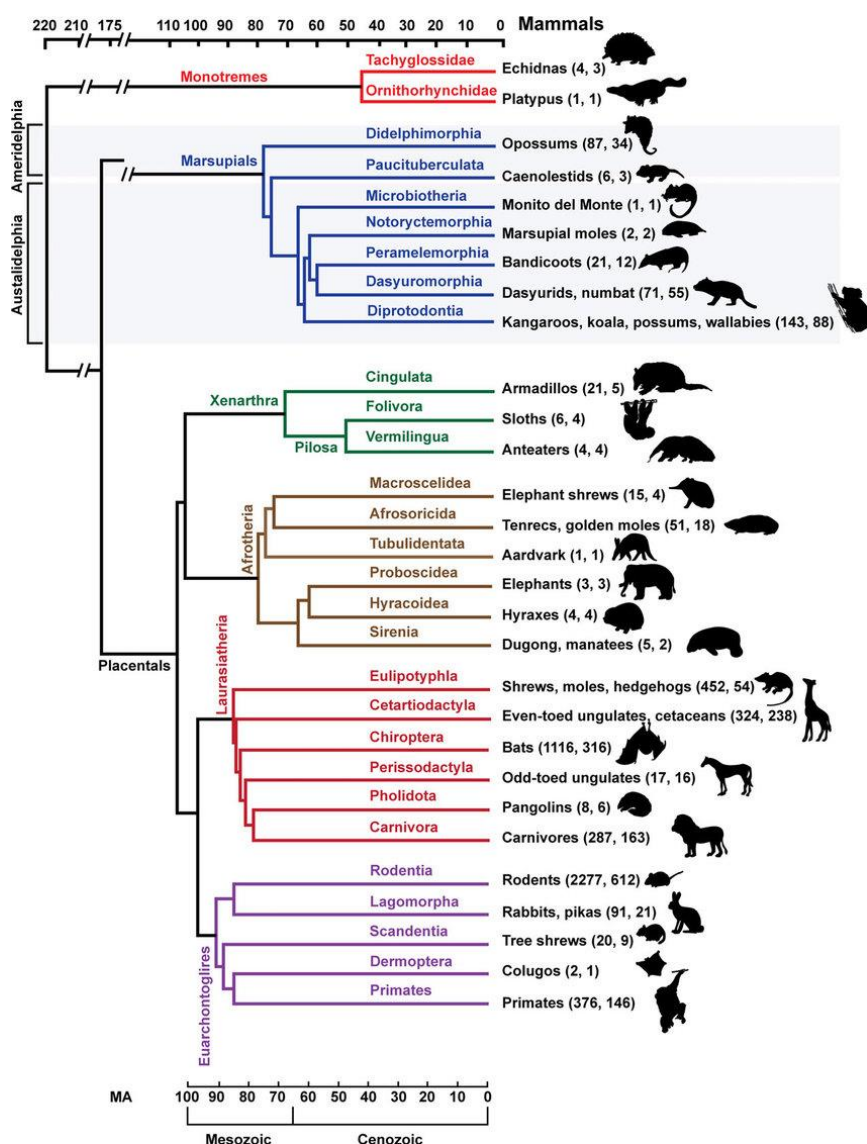


Savremeni svijet dobija oblik

Tokom više od 10 miliona godina, raznolikost morskih životinja oporavila se od izumiranja krajem krede, iako su se brzina oporavka razlikovali među grupama životinja i geografskim regijama. Neke glavne grupe, kao što su amoniti, nestale su zauvijek, ali grupe poput puževa su procvjetale, a morska raznolikost je na kraju dostigla nove nivoe. Diverzitet votinje poput krinoida (morskih ljiljana) sa dna okeana se smanjila, ali je povećana raznolikost i ekološki značaj dubinskih rodova, a posebno predatora. Mezozojska morska revolucija se nastavila, sa prisustvom predatorskih rakova koji su postajali sve istaknutiji. Morski sisari i velika raznolikost riba zauzeli su mjesto velikih mezozojskih morskih gmizavaca. Kasno u kenozoiku, moderni koralni grebeni postali su rasprostranjeni u tropima. Danas su morski ekvivalent tropskim kišnim šumama zbog svoje izuzetno bogate raznolikosti riba, sunđer i drugih životinja – a jednako su ugrožene i ljudskim aktivnostima. Na kopnu, mnoge moderne porodice angiospermi i insekata razlikovale su se u kasnoj kredi, a mnoge su se razvile u paleocenu ili eocenu. Mnogi fosilni insekti kasnog eocena i oligocena pripadaju rodovima koji još uvijek preživljavaju. Savane koje su se razvile u oligocenu zbog sušnije klime bile su naseljene travama (Poaceae), koje su u to vrijeme doživjele adaptivnu radijaciju, i zeljastim biljkama, od kojih su mnoge grupe evoluirale

u paleogenu od drvenastih predaka. Među najvažnijim od ovih grupa je porodica Asteraceae, koja uključuje suncokret, bijelu radu, ambroziju i mnoge druge. To je jedna od dvije najveće porodice biljaka danas.

Najdramatičnija biotička promjena između krede i paleogena je potpuno odsustvo velikih dinosaurusa i drugih arhosaurusa koji su vladali svijetom, a umjesto njih pojavljivanje još raznovrsnijih ptica i sisara. Kalibrirana filogenija današnjih ptica ukazuje da većina redova (npr. golubovi, pelikani, sove) potiče iz paleocena, a mnogi živi redovi i porodice ptica zabilježeni su iz eocena (56–33,9 miliona godina) i oligocena (33,9–23). Mya). Ptice pjevačice (Passeriformes), koje čine polovinu živih vrsta, prvi put su pokazale svoju veliku raznolikost u miocenu (23–5,3 miliona godina). Još jedno velika adaptivna radijacija bila je kod zmija, koje su započele eksponencijalno povećanje raznolikosti u oligocenu. Zmije se danas hrane raznim vrstama životinjskog plijena, od crva i termita do ptičjih jaja i divljih svinja, a uključuju morske, podzemne i arborealne oblike.



Konkenzusna filogenija glavnih linija sisara. Topologija i datumi (Mya) su konsenzusne procjene izvedene iz Hedgesa i Kumara (2009)

Adaptivna radijacija sisara

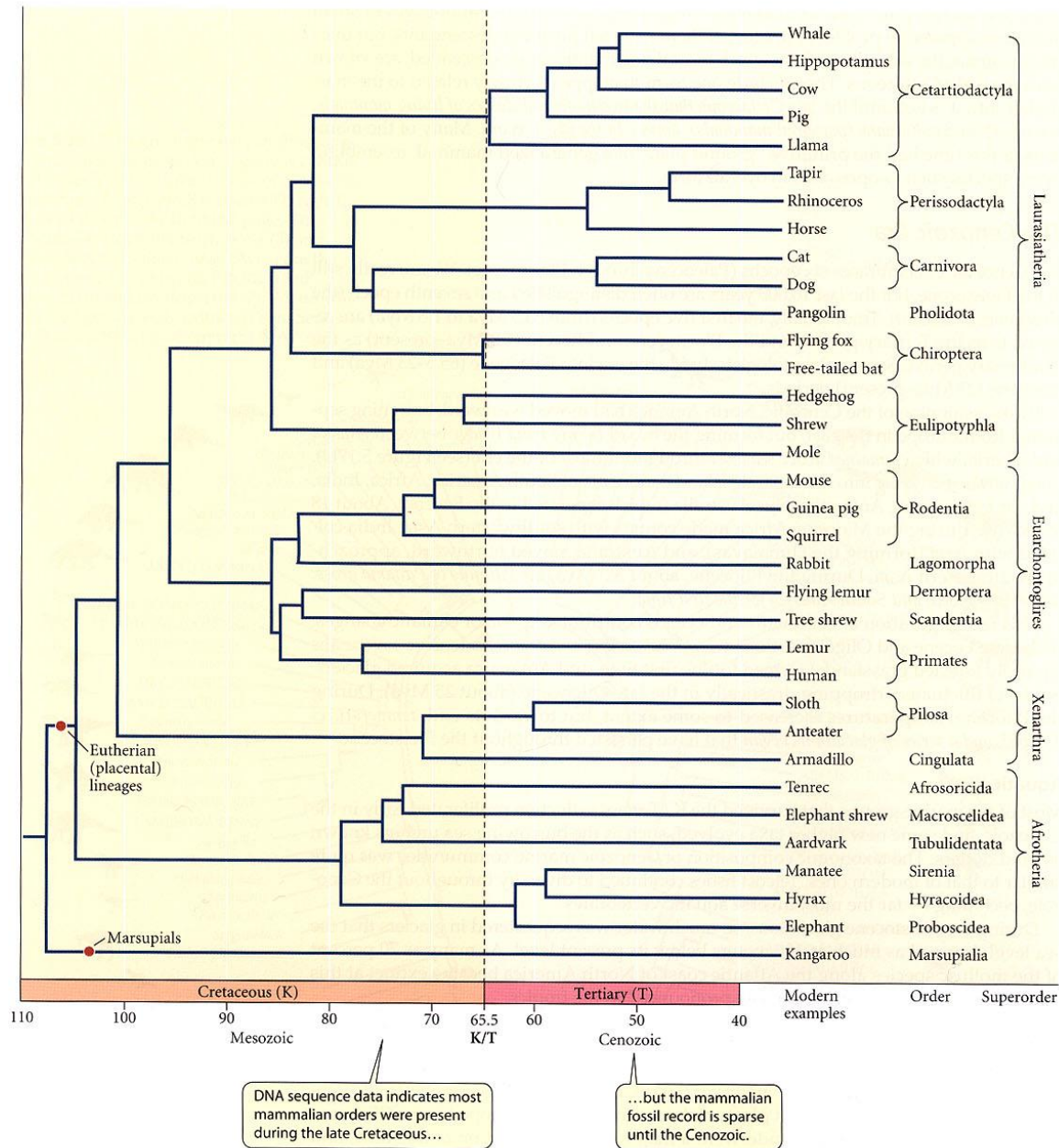
Iako su torbarski i placentarni sisari nastali u kredi, većina fosila koji se mogu pripisati modernim redovima javlja se nakon K/Pg granice (66 Mya). Često se sugerisalo da je izumiranje velikih neptičjih dinosaurusa na kraju krede oslobodilo sisare konkurencije i predatora i omogućilo im da se podvrgnu adaptivnoj radijaciji– ali to zanemaruje veliku raznolikost izumrlih grupa sisara koji su postojali zajedno sa dinosaurima. Studije koje su koristile veći broj fosila za kalibraciju stope evolucije sekvenci DNK zaključile su da su matične linije koje vode do mnogih današnjih redova sisara nastale u naletu diverzifikacije od pre najmanje 80 miliona godina, tokom krede. Ove studije nijesu pronašle nikakve dokaze da se stopa diverzifikacije sisara povećala nakon nestanka dinosaurusa. Porodice torbara koje uključuju kengure, vombate i druge recentne australijske torbare evoluirale su u eocenu i oligocenu. Torbari su vjerovatno nastali u Aziji: poznati su kao fosili sa svih kontinenata, uključujući Antarktik. Danas su ograničeni na Australiju i Južnu Ameriku (osim sjevernoameričkog oposuma, koji je evoluirao od južnoameričkih predaka). U Južnoj Americi, torbari su doživjeli veliku adaptivnu radijaciju; neke su ličile na pacove, druge na sabljaste mačke. Većina južnoameričkih marsupilamija je izumrla do kraja pliocena. Pored torbara, mnoge grupe placentarnih sisara evoluirale su u Južnoj Americi tokom njene duge izolacije od drugih kontinenata. Ovi sisari su uključivali drevnu placentnu grupu, *Xenarthra* (ili *Edentata*), koja uključuje džinovske kopnene lenjivce i gliptodonte nalik armadilosu, koji su preživjeli do kasnog pleistocena. Nekoliko vrsta oklopnika, mravojeda i lenjivca opstaju u tropskoj Americi. Najmanje šest redova kopitara koji su ličili na ovce, nosoroge, deve, slonove, konje i glodare evoluirali su u Južnoj Americi, ali su opali i izumrli nakon što je Južna Amerika postala povezana sa Sjevernom Amerikom u kasnom pliocenu.

Istrijebljenje mnogih južnoameričkih sisara moglo je biti uzrokovano dolaskom sjevernoameričkih grupa sisara, kao što su mačke, medvjedi, lasice i deve, koje su se u to vrijeme doselile u Južnu Ameriku. Jedna grupa sisara uključuje takva stvorenja vrlo različitog izgleda kao što su morske krave i slonovi. Slonovi su pojavili sa nizom fascinantnih oblika. Vunasti mamuti preživjeli su zadnju glacijaciju, do prije otprilike 10.000 godina, a dva roda (afrički i indijski slonovi) postoje i danas. Mesožderi su se razmnožili na kopnu i doveli do razvoja morskih foka. Među kopitarima, *Perissodactyla*, ili parnoprstih kopitari, bili su vrlo raznoliki od eocena do miocena, a zatim su se smanjili na nekoliko postojećih vrsta nosoroga, konja i tapira.

Artiodaktili (red *Cetartiodactyla*) su prvi put poznati u eocenu kao životinje veličine zeca, ali inače nemaju mnogo sličnosti sa svinjama, devama i preživarima koji su se pojavili ubrzo nakon toga. U miocenu su preživari započeli kontinuiranu radijaciju, uglavnom u Starom svijetu, što je u korelaciji sa sve većom zastupljenošću travnjaka. Među porodicama koje su se razmnožavale su jeleni, žirafe i rođaci, te *Bovidae*, raznolika porodica antilopa, ovaca, koza i goveda. Tokom eocena, loza *artiodaktila* povezana sa današnjim nilskim konjem postala je vodena i evoluirala u kitove: delfine i kitove. Glodari (*Rodentia*) prvi su zabilježeni iz kasnog paleocena. Oni su postali najraznovrsniji red sisara, dijelom zbog izuzetne diverzifikacije pacova i miševa u posljednjih 10 Mya.

Prvi otkriveni nalazi Hominoidea pre oko 22 miliona godina; najstariji član porodice Hominidae, rani Pliocen, pre 4.4 miliona, i prvi *Homo sapiens* od prije oko 200.000 godina.

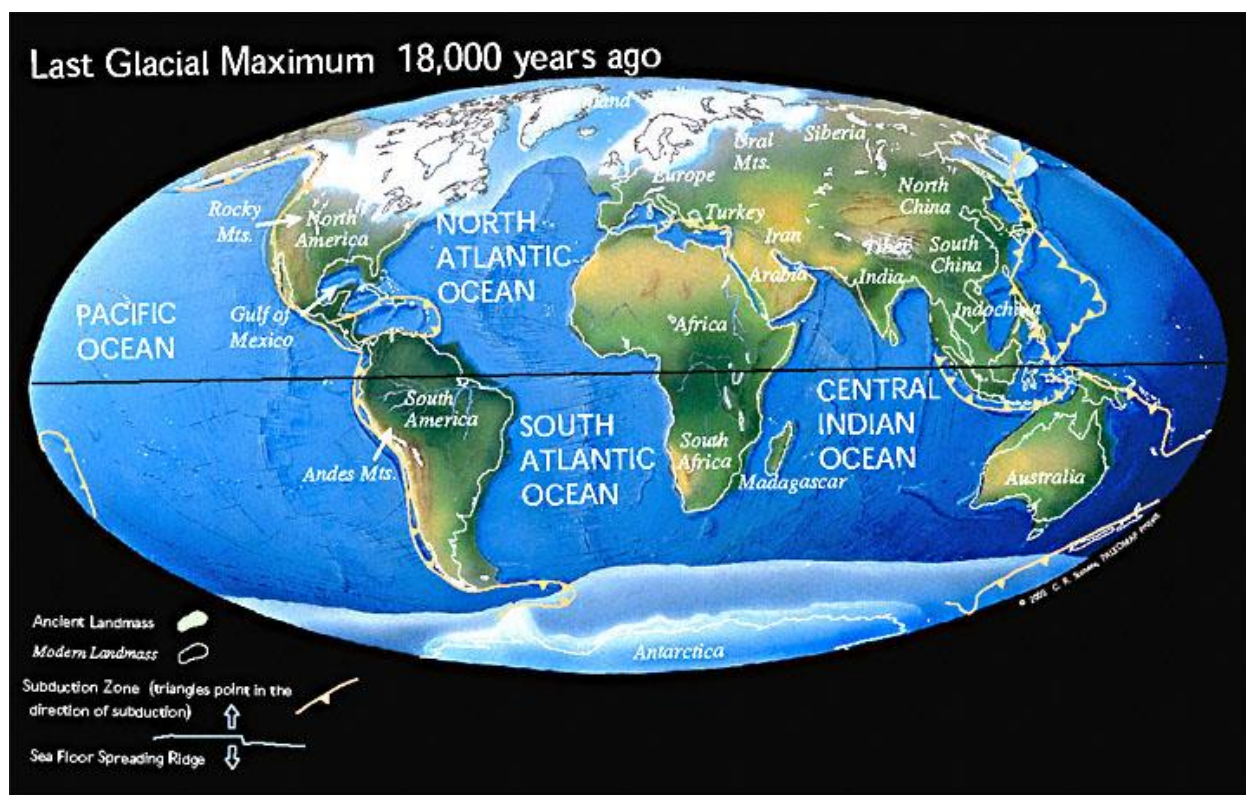
Figure 5.24 A phylogeny of living groups of marsupial and placental mammals, based on DNA sequence data. The timing of branch points is based on sequence divergence, calibrated by paleontological data. The data indicate that most orders diverged from one another during the Cretaceous. The dearth of mammalian fossils prior to the K/T boundary, however, suggests that early mammals in all these lineages may have been small and/or uncommon. (After Springer et al. 2003.)



Pleistocenski događaji

Zbog svoje dramatičnosti, pleistocen, je ključne važnosti za razumijevanje nastanka i distribucije današnjih organizama. Većina živih vrsta evoluirala je u pleistocenu ili neposredno prije. Do početka pleistocena, kontinenti su se nalazili na pozicijama kao što su to sada. Sjeverna Amerika

je bila povezana na sjeverozapadu sa istočnom Azijom Beringovim kopnenim mostom, u regiji gdje se danas skoro spajaju Aljaska i Sibir. Sjeverna i Južna Amerika bile su povezane Panamskom prevlakom. Globalne temperature su počele da opadaju tokom pliocena, pre oko 3 miliona godina, a zatim su, u pleistocenu, pretrpele značajne fluktuacije u intervalima od oko 100.000 godina. Kada su se temperature ohladile, na visokim geografskim širinama formirali su se kontinentalni glečeri debeli i do 2 km, a zatim su se povukli tokom toplijih intervala. Dogodila su se najmanje četiri velika glacijalna perioda, i brojna manja. Zadnja glacijalna epizoda, nazvana Wisconsin u Sjevernoj Americi i Würm u Evropi, dostigla je svoj maksimum prije oko 20.000 godina, a led se ponovo otopio prije između 15.000 i 8.000 godina. Tokom glacijalnih epizoda, nivo mora je pao čak 100 m ispod današnjeg nivoa. Ovaj pad je razotkrio dijelove epikontinentalnog pojasa, protežući kontinentalne margine izvan njihovih sadašnjih granica i povezujući mnoga ostrva sa obližnjim kopnenim masama. Temperature u ekvatorijalnim regijama su očigledno bile približno iste kao i danas, tako da je geografski gradijent temperature bio mnogo oštiri nego sada.



Globalna klima tokom glacijalnih epizoda je generalno bila suša. Tako su vlažne šume postale ograničene na relativno male povoljne površine. Travnjaci su se proširili, što je doprinijelo diverzifikaciji sisara na travnatim staništima u Africi. Tokom međuglacijalnih epizoda, klima je postala toplija i vlažnija. Ovi događaji su duboko uticali na distribuciju organizama. Kada je nivo mora bio niži, mnoge kopnene vrste slobodno su se kretale između kopnenih masa koje su sada izolovane; na primjer, Beringov kopneni most između Azije do Sjeverne Amerike koristile su vrste kao što su vunasti mamuti, bizoni i ljudi. Rasprostranjenost mnogih vrsta se pomjerila prema nižim geografskim širinama tokom glacijalnih epizoda i prema

višim geografskim širinama tokom međuglacialnih epizoda, kada su se tropske vrste proširile daleko izvan svojih sadašnjih granica.

Mnoge vrste su istrijebljene na širokim područjima; na primjer, vrste buba koje su se pojavile u Engleskoj tokom pleistocena sada su ograničene na tako udaljena područja kao što su sjeverna Afrika i istočni Sibir. Mnoge vrste koje su bile široko i prilično ravnomjerno rasprostranjene postale su izolovane u odvojenim područjima (refugijima) gdje su postojali povoljni uslovi tokom glacialnih epizoda. Neke takve izolirane populacije genetski i fenotipski su se razlikovale, u nekim slučajevima nastale su različite vrste. U nekim slučajevima, populacije su ostale u svojim glacialnim refugijama do danas, izolovane od većinskih populacija svojih vrsta.

Međutim, mnoge vrste su se brzo proširile na široka područja iz jednog ili nekoliko lokalnih refugijuma i postigle su svoje današnje distribucije tek u posljednjih 8000 godina. Osim promjena u geografskoj distribuciji vrsta, najuočljiviji efekti klimatskih promjena bila su izumiranja. Krajem pliocena, mnoge vrste **morskih beskičmenjaka u plitkim vodama su izumrle**, posebno tropske vrste, koje su možda bile loše adaptirane da izdrže čak i minimalno hlađenje. Nijedan veliki takson morskih životinja nije potpuno izumro, ali na kopnu je priča bila drugačija. Osim u Africi, **veliki broj krupnih sisara i ptica izumro je u kasnom pleistocenu i holocenu**. Ove životinje su uključivale mamute, sabljaste mačke, divovske bizone, divovske dabrove, divovske vukove, kopnene lenjivce i sve endemske južnoameričke kopitare.

Arheološki dokazi, matematički modeli populacije i vrijeme izumiranja u odnosu na kretanje ljudske populacije i klimatske promjene ukazuju na to da su i ljudski lov i klimatske promjene bili glavni uzroci ovog izumiranja megafaune.

Pojavom ljudske poljoprivrede pre oko 11.000 godina, započela je još jedno preoblikovanje površine Zemlje. U posljednjih nekoliko hiljada godina pustinje su se proširile pod utjecajem prekomjerne ispaše, šume su podlegle požarima i sječi, a klima se promijenila kako je vegetacija modificirana ili uništena. Trenutno, pod uticajem eksponencijalnog rasta ljudske populacije i njene moderne tehnologije, tropske šume bogate vrstama suočavaju se sa gotovo potpunim uništenjem, šume i prerije umjerenog pojasa su redukovane u većem delu svijeta, morske zajednice trpe zagađenje i prekomjernu eksploataciju, i globalno zagrijavanje uzrokovano sagorijevanjem fosilnih goriva mijenja klimu i staništa tako brzo da je malo vjerovatno da će se mnoge vrste prilagoditi.